

## Introdução

### 1.1 As células são as unidades que constituem os organismos vivos

O estudo do universo biológico nos mostra que a evolução produziu uma imensa variedade de formas vivas. Existem cerca de quatro milhões de espécies de animais, vegetais, protozoários e bactérias cujos comportamentos, morfologias e funções diferem entre si. Contudo, em nível molecular e celular, esses seres vivos apresentam um único padrão de organização. O campo da biologia celular e molecular é, justamente, o estudo desse padrão de organização unificado; em outras palavras, é a análise das moléculas e dos componentes celulares que constituem todas as formas de vida.

A célula é a unidade estrutural e funcional fundamental dos seres vivos, assim como o átomo é a estrutura essencial das estruturas químicas. Se, de alguma maneira, a estrutura celular é destruída, a função da célula também é alterada.

Os estudos bioquímicos demonstraram que a matéria viva é composta pelos mesmos elementos que constituem o mundo inorgânico, ainda que com diferenças em sua organização. No mundo inanimado, existe uma tendência contínua ao equilíbrio termodinâmico, no decorrer do qual acontecem transformações contingentes entre a energia e a matéria. Em compensação, nos organismos vivos, existe uma ordem real nas transformações químicas, de modo que as estruturas e as funções biológicas não se alteram.

No *Capítulo 23* estão descritos detalhadamente os métodos de estudo que proporcionaram os conhecimentos essenciais sobre a estrutura íntima das células e possibilitaram a descoberta da estrutura subcelular até o nível molecular.

Este capítulo tem como principais objetivos oferecer uma introdução ao estudo da estrutura e das funções da célula e apresentar a nomenclatura dos componentes celulares. Após mencionar os níveis de organização referentes à biologia, será descrita a organização estrutural dos procariontes e eucariontes – os dois tipos principais de organismos vivos – e serão apontadas suas semelhanças e diferenças. Também introduzirá o leitor aos processos gerais das divisões mitótica e meiótica das células.

Por meio da leitura atenta deste capítulo, obtém-se a perspectiva global da célula, que servirá de base para o aprofundado do material apresentado no resto do livro.

## Níveis de organização

### 1.2 Níveis de organização em biologia celular e poder de resolução dos equipamentos utilizados

Os estudos modernos da matéria viva demonstram que as manifestações vitais do organismo resultam de uma série de níveis de organização integrados. O conceito de níveis de organização significa que, no universo inteiro, tanto no mundo inanimado como no animado, há diversos níveis de complexidade. Assim, as leis ou regras que existem em um nível podem não se manifestar em outros.

A Tabela 1.1 mostra os limites que separam o estudo dos sistemas biológicos em diferentes níveis. Os limites são definidos artificialmente de acordo com o poder de resolução dos instrumentos utilizados. O olho humano somente pode resolver (discriminar) dois pontos separados por mais de 0,1 mm (100  $\mu\text{m}$ ). A maioria das células é muito menor e, para estudá-las, é necessário o poder de

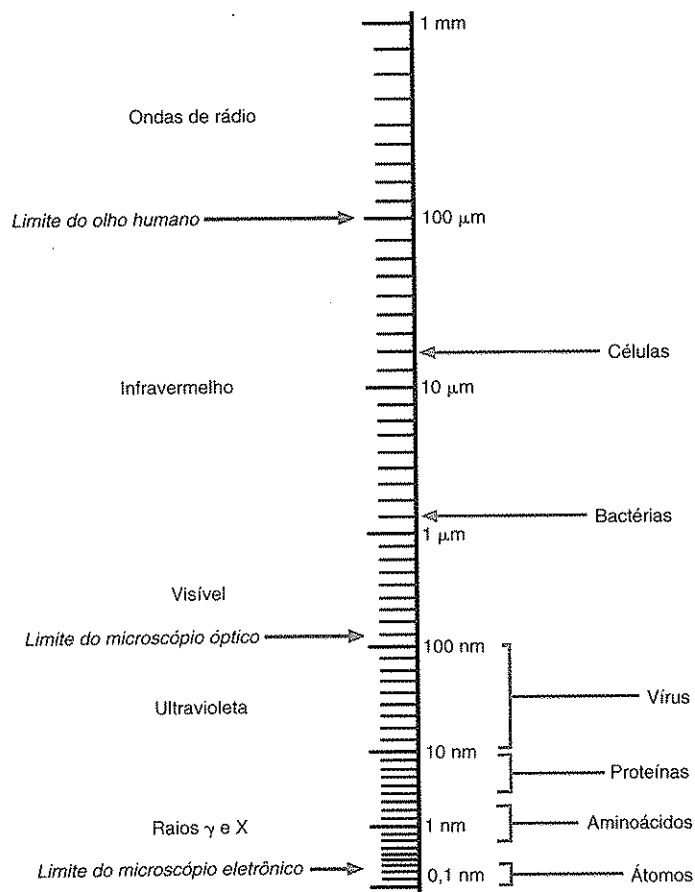
Tabela 1.1 Áreas da morfologia.

Dimensão	Área	Estrutura	Método
> 0,1 mm	Anatomia	Órgãos	Olho e lente simples
100 a 10 $\mu\text{m}$	Histologia	Tecidos	Vários tipos de microscópios ópticos
10 a 0,2 $\mu\text{m}$	Citologia	Células Bactérias	Vários tipos de microscópios ópticos
200 a 0,4 nm	Morfologia submicroscópica Ultraestrutura	Componentes celulares Vírus	Microscopia eletrônica
< 1 nm	Estrutura molecular e atômica	Posição dos átomos	Difração de raios X

1 mm = 1.000  $\mu\text{m}$ ; 1  $\mu\text{m}$  = 1.000 nm.

resolução de um microscópio óptico (0,2  $\mu\text{m}$ ). A maior parte das subestruturas celulares é ainda menor e requer a resolução do microscópio eletrônico (ver *Seção 23.11*). Com esse equipamento, é possível obter informações sobre subestruturas que medem entre 0,4 e 200 nm, o que aumenta o campo de observação até o nível das macromoléculas. Os resultados alcançados pelo uso da microscopia eletrônica transformaram de tal maneira o campo da citologia que grande parte deste livro é dedicada ao estudo dos conhecimentos obtidos com essa técnica. Por outro lado, os estudos da configuração molecular de proteínas, ácidos nucleicos e outros complexos moleculares de tamanho grande – como alguns vírus – são realizados mediante análise das amostras por difração de raios X.

Na Figura 1.1 estão indicados, em escala logarítmica, os tamanhos das células eucariontes, das bactérias, dos vírus e das moléculas. Estes são comparados com os comprimentos de onda das radiações e com os limites de resolução do olho humano, do microscópio óptico e do microscópio eletrônico. Pode-se dizer que o microscópio óptico possibilita um aumento de 500 vezes com relação à resolução do olho, e o microscópio eletrônico um aumento 500 vezes maior do que o do microscópio óptico.



**Figura 1.1** Escala logarítmica das dimensões microscópicas. Cada divisão principal representa um tamanho 10 vezes menor que a anterior. À esquerda está indicada a posição dos diferentes comprimentos de onda do espectro eletromagnético e os limites de resolução do olho humano, do microscópio óptico e do microscópio eletrônico. À direita aparecem os tamanhos das células, das bactérias, dos vírus, das moléculas e dos átomos.

Na Tabela 1.2 são mostradas as relações gerais entre as dimensões lineares e os pesos utilizados na análise química da matéria viva. É essencial familiarizar-se com essas relações para o estudo da biologia molecular da célula. A massa dos componentes celulares é expressa em **picogramas** ( $1 \text{ pg} = 1 \mu\text{g}$ , ou seja,  $10^{-12} \text{ g}$ ) e o das moléculas em **dáton**. Um dáton (Da) é equivalente ao peso de um átomo de hidrogênio, mas frequentemente é utilizado o múltiplo **kilodáton** ( $1 \text{ kDa} = 1.000 \text{ Da}$ ). Por exemplo, uma molécula de água pesa 18 Da e uma de hemoglobina, 64,5 kDa.

## Características gerais das células

### 1.3 Há células procariontes e células eucariontes

No início do capítulo, dissemos que a vida se manifesta em milhões de espécies diferentes que têm comportamentos, formas e funções próprias. As espécies organizam-se em grupos de organismos cada vez mais variados – gêneros, famílias, ordens – até chegar ao nível dos reinos clássicos: vegetal e animal. Uma das classificações mais usadas propõe a divisão em cinco reinos: monera, protista, fungos, vegetal e animal, com suas correspondentes subdivisões (Tabela 1.3).

Esse quadro pode ser simplificado se as diferentes formas vivas forem examinadas em nível celular. Desse modo, é possível classificar as células em duas categorias reconhecíveis: **procariontes** e **eucariontes**. Na Tabela 1.3 observa-se que somente os organismos pertencentes ao reino monera (ou seja, as bactérias e algas azuis) são células procariontes, enquanto todos os outros reinos são compostos por organismos formados por células eucariontes.

A principal diferença entre esses tipos celulares é que os procariontes não têm membrana nuclear. O cromossomo dos procariontes ocupa um espaço dentro da célula denominado nucleóide e está em contato direto com o resto do protoplasma. Por outro lado, as células eucariontes têm um núcleo verdadeiro com um complexo envoltório nuclear, pelo qual ocorrem as trocas nucleocitoplasmáticas. Na Tabela 1.4 mostra-se a comparação entre a organização estrutural dos procariontes e dos eucariontes, ilustrando as diferenças e as semelhanças entre os dois tipos celulares.

Do ponto de vista evolutivo, considera-se que os procariontes antecedem os eucariontes. Os fósseis com data de três bilhões de anos manifestam-se unicamente como procariontes, pois os eucariontes apareceram, provavelmente, há um bilhão de anos. Apesar das diferenças entre procariontes e eucariontes, existem grandes semelhanças em sua organização molecular e em suas funções. Por exemplo, ambos os tipos de organismos utilizam um mesmo código genético e uma maquinaria semelhante para sintetizar proteínas.

**Tabela 1.2** Relações entre as dimensões lineares e os pesos.

Dimensão linear	Peso	Terminologia
1 cm	1 g	Bioquímica convencional
1 mm	1 mg, $10^{-3} \text{ g}$	Microquímica
100 $\mu\text{m}$	1 $\mu\text{g}$ , $10^{-6} \text{ g}$	Histoquímica
1 $\mu\text{m}$	1 pg, $10^{-12} \text{ g}$	Citoquímica

} Ultramicroquímica

**Tabela 1.3** Classificação das células e dos organismos.

Células	Reino	Organismos representativos
Procariontes	Monera	Bactérias Algas azuis
Eucariontes	Protista	Protozoários Crisófitas
	Fungos	Bolores Fungos verdadeiros
	Vegetal	Algas verdes Algas vermelhas Algas pardas Bríófitas Traqueófitas
	Animal	Metazoários

**Tabela 1.4** Organização celular em procariontes e eucariontes.

Estrutura	Procariontes	Eucariontes
Envoltório nuclear	Ausente	Presente
DNA	Sem envoltório nuclear	Ligado a proteínas
Cromossomos	Únicos	Múltiplos
Nucleólos	Ausentes	Presentes
Divisão	Fissão binária	Mitose ou meiose
Ribossomos	70S* (50S + 30S)	80S (60S + 40S)
Endomembranas	Ausentes	Presentes
Mitocôndrias	Ausentes	Presentes
Cloroplastos	Ausentes	Presentes em células vegetais
Parede celular	Não celulósica	Celulósica em células vegetais
Exocitose e endocitose	Ausentes	Presentes
Citoesqueleto	Ausente	Presente

\*S é a unidade Svedberg de sedimentação, que depende da densidade e do formato da molécula.

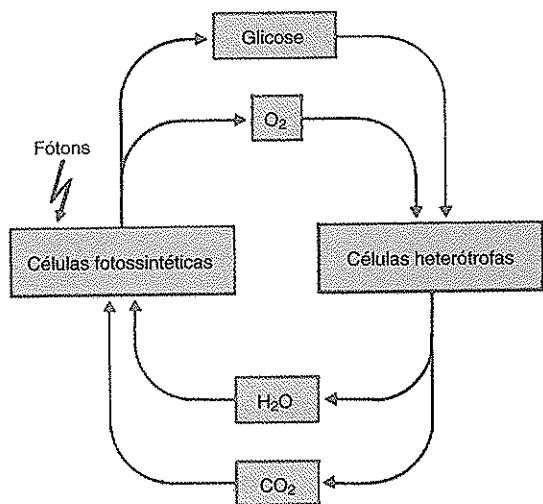


Figura 1.2 Esquema do ciclo de energia entre as células autótrofas (fotossintéticas) e heterótrofas.

#### 1.4 Há organismos autótrofos e organismos heterótrofos

O sol é a fonte principal de energia para os organismos vivos. A energia contida nos fótons é capturada pelo pigmento denominado clorofila – encontrado nos cloroplastos dos vegetais verdes – e acumula-se em forma de energia química nos diferentes alimentos consumidos por outros organismos.

As células e os organismos pluricelulares podem ser reunidos em dois grupos principais, de acordo com o mecanismo utilizado para extrair energia para seu próprio metabolismo. Aqueles que pertencem ao primeiro grupo – denominados **autótrofos** (p. ex., os vegetais verdes) – utilizam o processo de **fotossíntese** para transformar CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O em carboidratos simples, a partir dos quais podem produzir moléculas mais complexas. Aqueles que pertencem ao segundo grupo – denominados **heterótrofos** (p. ex., os animais) – obtêm a energia dos carboidratos, gorduras e proteínas sintetizados pelos organismos autótrofos. A energia contida nessas moléculas orgânicas é liberada mediante a combustão do O<sub>2</sub> atmosférico (ou seja, por oxidação), por meio de um processo conhecido como **respiração aeróbica**. A liberação de H<sub>2</sub>O e CO<sub>2</sub>, pelos organismos heterótrofos, ocasionada por esse processo completa o ciclo energético (Figura 1.2).

Tais ciclos energéticos têm se relacionado no decorrer da evolução. Dentre os procariontes, existem algumas espécies autótrofas e outras heterótrofas. Os vegetais (com algumas exceções) são autótrofos, enquanto os animais e os fungos são heterótrofos.

#### 1.5 Organização geral das células procariontes

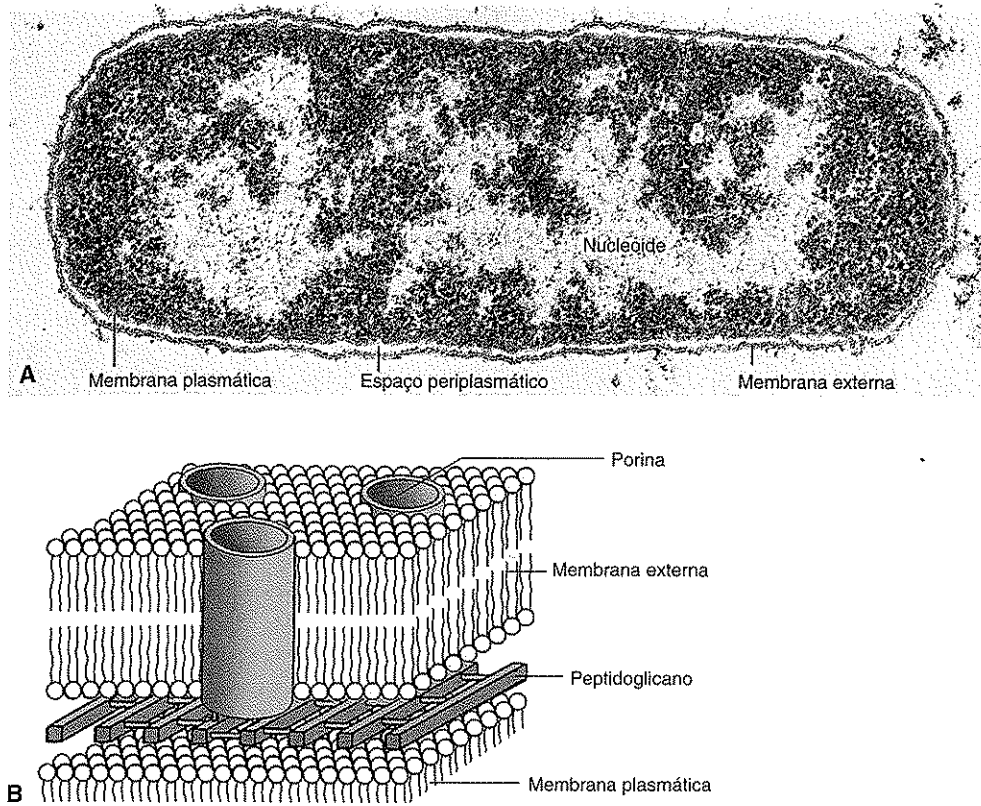
**Bactérias.** Apesar de este livro ser dedicado às células eucariontes dos organismos mais complexos, grande parte do conhecimento sobre a biologia celular provém de estudos realizados em vírus e bactérias. Uma célula bacteriana como a *Escherichia coli* apresenta a vantagem de ser facilmente cultivada a 37°C em soluções aquosas de íons inorgânicos, glicose, aminoácidos e nucleotídeos, nas quais duplica sua massa e se divide em, aproximadamente, 20 min. Vale lembrar que a *Escherichia coli* pertence à classe de bactérias que não são coradas pelo método de coloração desenvolvido pelo microbiologista H. C. Gram – por essa razão, são conhecidas como bactérias gram-negativas.

Tanto a micrografia quanto o esquema da Figura 1.3 mostram que a membrana plasmática dessas bactérias é envolvida por uma **parede celular**, que tem a função de proteção mecânica, é rígida e é composta por duas camadas: uma interna de peptidoglicano e outra conhecida como membrana externa. Observe que as duas estão separadas pelo espaço periplasmático. O peptidoglicano é uma macromolécula contínua composta por carboidratos não usuais unidos por peptídeos curtos. Já a membrana externa é uma bicamada de lipoproteínas e lipossacarídeos semelhante à estrutura da membrana plasmática. Um dos complexos proteicos presentes na membrana externa é conhecido como **porina**, por formar um canal transmembranoso que possibilita a livre difusão dos solutos.

A **membrana plasmática** é uma estrutura lipoproteica que atua como barreira aos elementos presentes no meio circundante. Essa membrana, ao controlar a entrada e a saída dos solutos, contribui para estabelecer um meio perfeitamente regulado no protoplasma da bactéria. É oportuno citar que, nos procariontes, os complexos proteicos da cadeia respiratória (ver Seção 8.11) e os fotossistemas utilizados na fotossíntese (ver Seção 9.8) estão localizados na membrana plasmática.

No **protoplasma** são encontradas partículas de 25 nm de diâmetro, denominadas **ribossomos**, constituídas por ácido ribonucleico (RNA) e proteínas. Os ribossomos têm uma subunidade grande e outra pequena. Encontram-se agrupados em polirribossomos e neles ocorre a síntese proteica. Além disso, o protoplasma contém água, íons, outros tipos de RNA, proteínas estruturais e enzimáticas, diversas moléculas pequenas etc.

O **cromossomo** bacteriano é uma molécula circular única de DNA não recoberto, compactamente dobrado dentro do **nucleoide**, que, ao microscópio eletrônico, é visto como a região mais clara do protoplasma (Figura 1.3). É importante lembrar que o DNA da *Escherichia coli*, que tem um comprimento aproximado de 10<sup>6</sup> nm (1 mm), contém informação genética suficiente para codificar de 2.000 a 3.000 proteínas diferentes.



**Figura 1.3** A. Eletromicrografia de *Escherichia coli*, que mostra, externamente à membrana plasmática, o espaço periplasmático e a membrana externa da parede celular. O nucleóide aparece como uma região irregular de pouca eletrodensidade. O restante do protoplasma está ocupado por ribossomos. (Cortesia de B. Menge, M. Wurtz e E. Kellenberger.) B. Esquema da parede celular de uma bactéria gram-negativa. Observe o peptidoglicano e a membrana externa cuja bicamada lipídica é atravessada por porinas. Na parte inferior da figura, observa-se uma porção da membrana plasmática.

O cromossomo dos procariontes está unido à membrana plasmática. Acredita-se que esta união contribua para a separação dos cromossomos-filhos após a duplicação do DNA. Essa separação ocorreria com o crescimento da membrana plasmática interposta entre ambos os cromossomos.

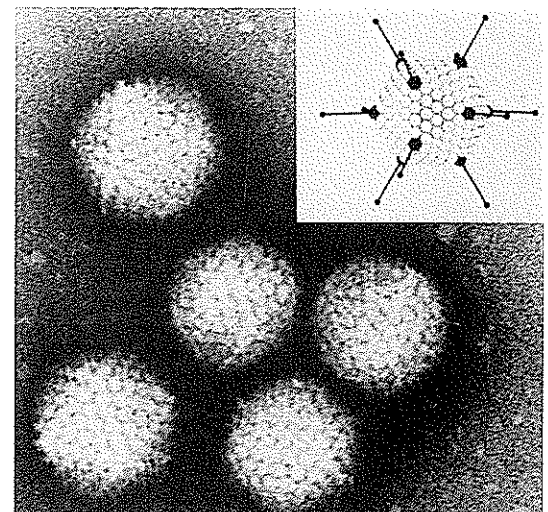
Além do cromossomo, algumas bactérias contêm um DNA pequeno – também circular – denominado **plasmídeo**. O plasmídeo pode conferir à célula bacteriana resistência a um ou a vários antibióticos. Por meio do uso de técnicas de engenharia genética (ver *Seção 23.25*), é possível isolar os plasmídios, inserir-lhes fragmentos específicos de DNA (*genes*) e depois transplantá-los a outras bactérias.

**Micoplasmas.** A maioria das células procariontes é pequena (elas medem entre 1 e 10  $\mu\text{m}$ ), mas algumas podem alcançar um diâmetro de até 60  $\mu\text{m}$ . Entre os organismos vivos de massa menor, os que melhor se adaptam a seu estudo são as pequenas bactérias chamadas micoplasmas, as quais produzem doenças infecciosas em diferentes animais e no homem e podem ser cultivadas *in vitro* como qualquer outra bactéria. Esses agentes têm um diâmetro de 0,1 a 0,25  $\mu\text{m}$ , semelhante ao de alguns grandes vírus. São biologicamente importantes, pois têm massa mil vezes menor do que o tamanho médio de uma bactéria e um milhão de vezes menor que o de uma célula eucarionte.

**Vírus.** Os vírus foram reconhecidos pela sua propriedade de atravessar os poros de um filtro de porcelana (essa é a origem de sua denominação inicial de vírus filtráveis) e pelas alterações patológicas que produzem nas células. O tamanho dos vírus varia entre 30 e 300 nm e sua estrutura apresenta diferentes graus de complexidade. Muitos apresentam simetria icosaédrica (Figura 1.4); ela deriva do modo como são combinadas entre si certas unidades proteicas chamadas **capsômeros**, que constituem o envoltório do vírus, o **capsídeo**.

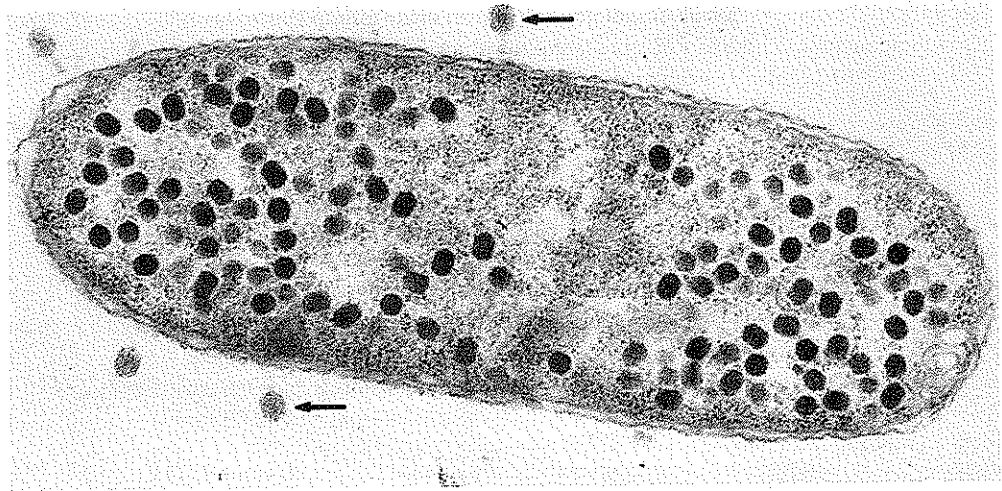
Os vírus não são considerados células verdadeiras. Ainda que apresentem algumas propriedades celulares – como a autorreprodução, a hereditariedade e a mutação genética – dependem de células hospedeiras (procariontes ou eucariontes) para manifestá-las. Fora da célula hospedeira, os vírus são metabolicamente inertes e podem até cristalizar-se. São ativados (ou seja, se reproduzem) quando entram em uma célula.

De acordo com o tipo de ácido nucleico que possuam, existirão dois tipos de vírus: (1) os **retrovírus**, que contêm RNA (p. ex., o vírus da AIDS); e (2) os vírus bacterianos ou **bacteriófagos**, que contêm DNA.



**Figura 1.4** Eletromicrografia de vírus corados negativamente. O desenho do quadro mostra a estrutura icosaédrica do vírus e as pentonas (cor preta) e hexonas dos capsômeros.

**Figura 1.5** *Escherichia coli* infectada por um bacteriófago (compare com a Figura 1.3 para controle). Observam-se alguns resíduos do bacteriófago aderidos à parede celular (*setas*), após a entrada do DNA. Não se observa o nucleóide e a célula aparece repleta de vírus. (Cortesia de B. Menge, M. Wurtz e E. Kellenberger.)



Os vírus replicam seus genes para se reproduzir. Também os transcrevem (em RNA mensageiro), mas dependem da maquinaria biossintética da célula hospedeira (ou seja, ribossomos, RNA transportador, enzimas, aminoácidos etc.) para sintetizar suas proteínas (p. ex., os capsômeros).

Os vírus são produzidos por um processo de agregação macromolecular. Ou seja, isso significa que seus componentes são sintetizados separadamente, em diferentes locais da célula hospedeira, e logo reunidos de maneira coordenada em outra área da mesma célula.

Os bacteriófagos são vírus que usam como hospedeiras as células bacterianas. O DNA está localizado na cabeça do bacteriófago e é injetado na bactéria por meio de uma cauda que adere à parede da célula hospedeira e atua como seringa. Os processos seguintes na bactéria são muito rápidos e começam com a hidrólise enzimática de seu DNA. Os nucleotídeos resultantes são utilizados para sintetizar o DNA dos novos bacteriófagos. A partir desse DNA, são sintetizados os RNA mensageiros e as proteínas estruturais dos vírus. Finalmente, todos esses componentes são reunidos e são arranjados os bacteriófagos maduros dentro da bactéria infectada. Conforme observado na Figura 1.5, depois de ter sido infectada por um bacteriófago, a *Escherichia coli* aparece repleta de vírus e pronta para romper-se e libertar os novos bacteriófagos.

Quando se trata de vírus que infectam as células eucariontes, o processo é mais complexo. Assim, o DNA ou o RNA do vírus se replica no núcleo da célula hospedeira e as proteínas virais são sintetizadas nos ribossomos citoplasmáticos. A seguir, as novas estruturas virais combinam-se entre si no interior da célula.

Para concluir o estudo dos vírus, vamos compará-los com as células verdadeiras, que têm:

- (1) Um programa genético específico que possibilita a formação de novas células semelhantes às ancestrais
- (2) Uma membrana plasmática que regula as trocas entre o interior e exterior celular
- (3) Uma estrutura que capta a energia dos alimentos
- (4) Uma maquinaria que sintetiza proteínas.

Conforme vimos, os vírus apresentam somente a primeira dessas propriedades e não as demais. Por esse motivo, não são considerados células verdadeiras, apesar de conter o padrão genético necessário para codificar suas proteínas e se reproduzir.

## 1.6 Organização geral das células eucariontes

Uma vez estudada a organização das células procariontes, é conveniente voltar a observar a Tabela 1.4, em que estão resumidas as principais diferenças com as células eucariontes. Se compararmos a organização da *Escherichia coli* (Figura 1.3) com a de uma célula animal (Figura 1.6) ou com a de uma célula vegetal (Figura 1.7), evidencia-se a complexidade dessas últimas.

Na célula eucarionte em interfase, o **núcleo** constitui um compartimento separado, limitado pelo envoltório nuclear. Outro compartimento é o **citoplasma**, envolvido pela **membrana plasmática**, que costuma apresentar diferenciações. Cada um desses três componentes principais contém, por sua vez, vários subcomponentes ou subcompartimentos.

Pode-se usar a Tabela 1.5 como guia de orientação que resume essa complexa organização, já que nela estão enumeradas as funções mais importantes de cada componente.



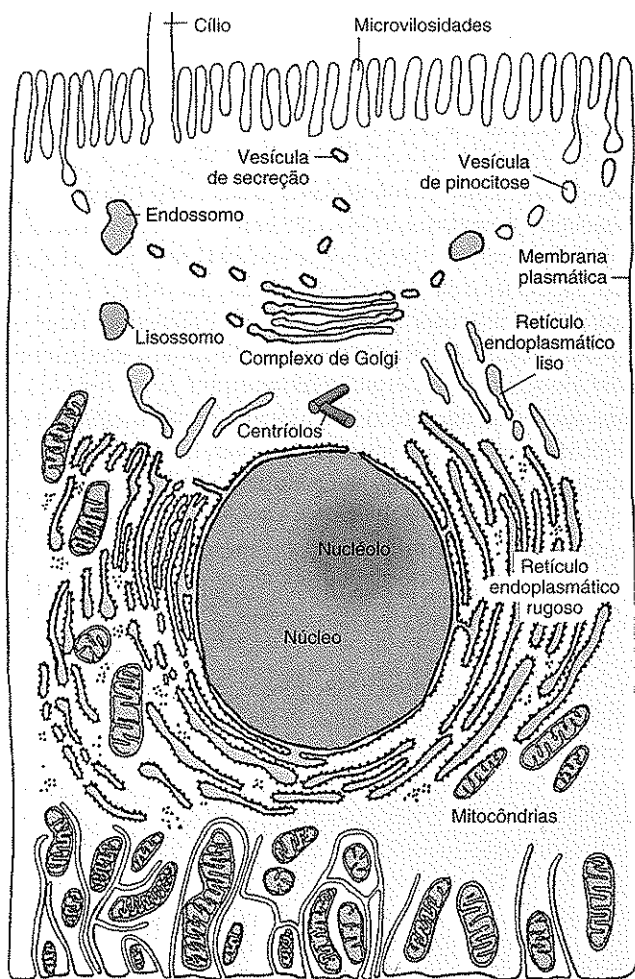


Figura 1.6 Esquema da ultraestrutura de uma célula animal idealizada e seus principais componentes.

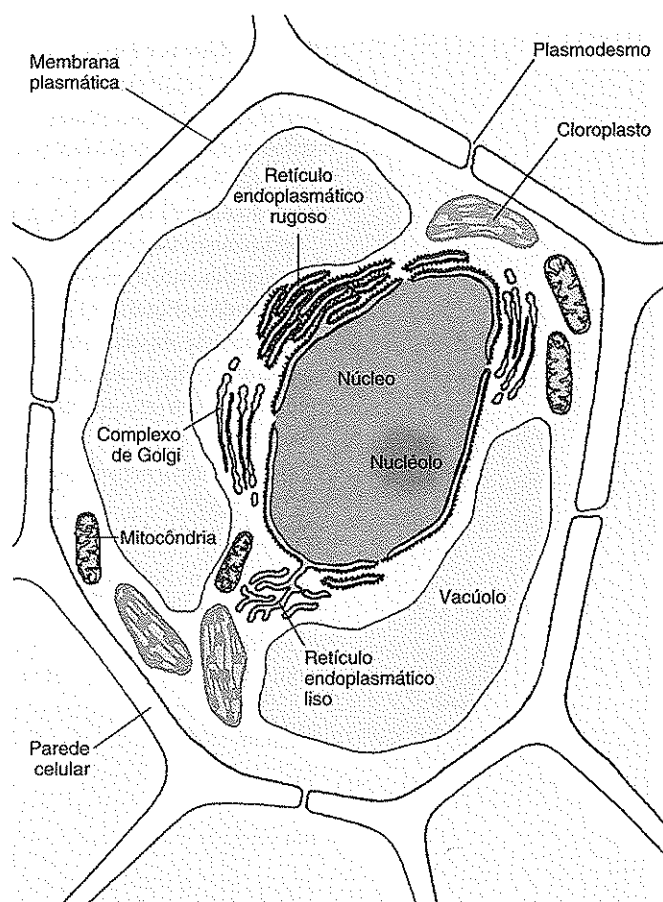


Figura 1.7 Esquema geral da ultraestrutura de uma célula vegetal padrão e seus principais componentes.

Tabela 1.5 Organização geral da célula eucarionte.

Estruturas principais	Subestruturas	Função principal
Membrana celular	Parede celular Glicocalice Membrana plasmática	Proteção Interações celulares Permeabilidade, endocitose e exocitose
Núcleo	Cromossomos Nucléolos	Informação genética Síntese de ribossomos
Citosol	Enzimas solúveis Ribossomos	Glicólise Síntese proteica
Citoesqueleto	Filamentos intermediários Microtúbulos e centrosomo Filamentos de actina	Formato e mobilidade da célula
Estruturas microtubulares	Corpos basais e cílios Centríolos	Mobilidade ciliar
Organoides do sistema de endomembranas	Retículo endoplasmático Complexo de Golgi Endossomos e lisossomos	Síntese e processamento de lipídios e glicídios Digestão
Outros organoides	Mitocôndrias Cloroplastos Peroxissomos	Síntese de ATP Fotossíntese Detoxificação

### 1.7 Há grande variedade morfológica entre as células eucariontes

As células de um organismo multicelular apresentam formas e estruturas variáveis e são diferenciadas de acordo com sua função específica nos diversos tecidos. Essa especialização funcional faz com que as células adquiram características únicas, mesmo quando em todas elas persiste um modelo de organização comum (Figura 1.8).

Alguns tipos de células, como os leucócitos, mudam de formato constantemente. Outros, como os neurônios e a maioria das células vegetais, apresentam conformação bastante estável. O formato de uma célula depende de suas adaptações funcionais, do citoesqueleto presente no seu citoplasma, da ação mecânica exercida pelas células adjacentes e da rigidez da membrana plasmática.

O tamanho das células oscila dentro de amplos limites. Apesar de algumas células poderem ser vistas a olho nu, a maioria só pode ser observada com o microscópio, pois têm poucos micrômetros de diâmetro (Figura 1.1).

O volume da célula é bem constante nos diferentes tipos celulares e independe do tamanho do organismo. Por exemplo, as células dos rins ou do fígado têm quase o mesmo tamanho em um elefante ou um rato. Portanto, a massa de um órgão depende do número e não do volume das células.

### 1.8 A membrana plasmática separa o conteúdo da célula do meio externo

A estrutura que separa o conteúdo da célula do meio externo é a **membrana plasmática**. Trata-se de uma fina película de 6 a 10 nm de espessura, composta por uma bicamada lipídica contínua e proteínas intercaladas ou aderidas à superfície.

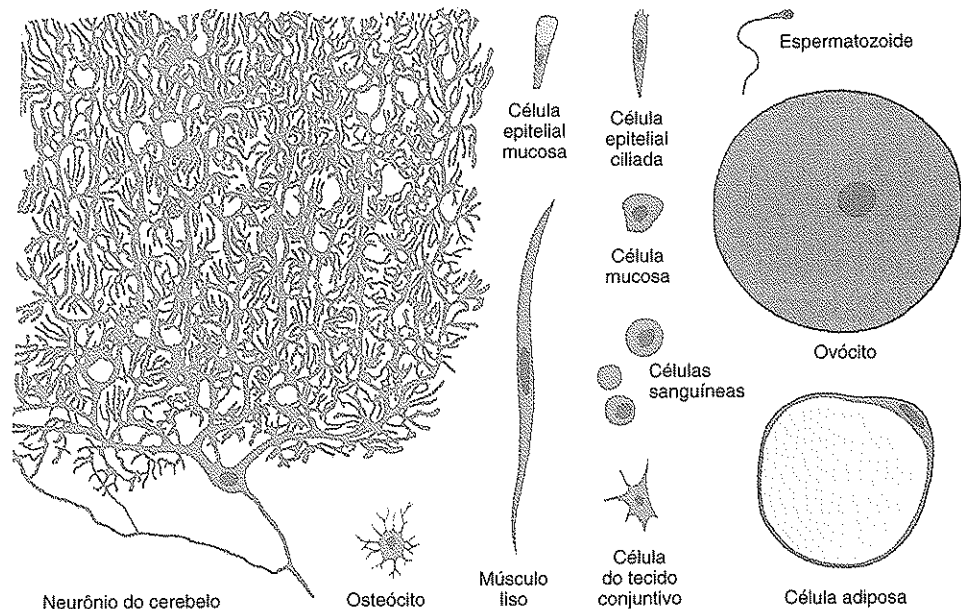
A membrana plasmática só pode ser vista com o microscópio eletrônico, que revela suas numerosas especializações e os diferentes tipos de estrutura que unem as células entre si, ou as conectam com certos componentes da matriz extracelular (Figura 1.6).

Além disso, a membrana plasmática controla de maneira seletiva a passagem de solutos. Promove, também, a entrada e saída de macromoléculas por meio dos processos chamados de endocitose e exocitose, respectivamente (Tabela 1.5). Nas células animais, a membrana plasmática costuma ter inúmeros carboidratos (Figura 3.14), enquanto, nas células vegetais, sua superfície é coberta por um segundo envoltório de espessura relativamente estável, denominado **parede celular** (Figura 1.7).

### 1.9 O citoplasma contém matriz denominada citosol

O compartimento citoplasmático apresenta uma organização estrutural muito complexa, já que seu estudo com o microscópio eletrônico revela uma grande quantidade de membranas.

Esse sistema de endomembranas ocupa grande parte do citoplasma – dividindo-o em numerosas seções e subseções – e é tão polimorfo que é muito difícil defini-lo e descrevê-lo. Entretanto, em geral, considera-se que o citoplasma é dividido em dois grandes compartimentos: um dentro do sistema de endomembranas e outro – o **citosol** (ou **matriz citoplasmática**) – que fica fora dele. Muitos componentes importantes do citoplasma estão no citosol, ou seja, fora do sistema de endomembranas.



**Figura 1.8** Alguns dos tipos de células encontrados em tecidos animais. Observe a diferença de formatos e tamanhos.



O citosol constitui o verdadeiro meio interno da célula. Contém os **ribossomos** e os filamentos do citoesqueleto – nos quais ocorre a síntese proteica – e diversas classes de moléculas vinculadas a inúmeras atividades metabólicas.

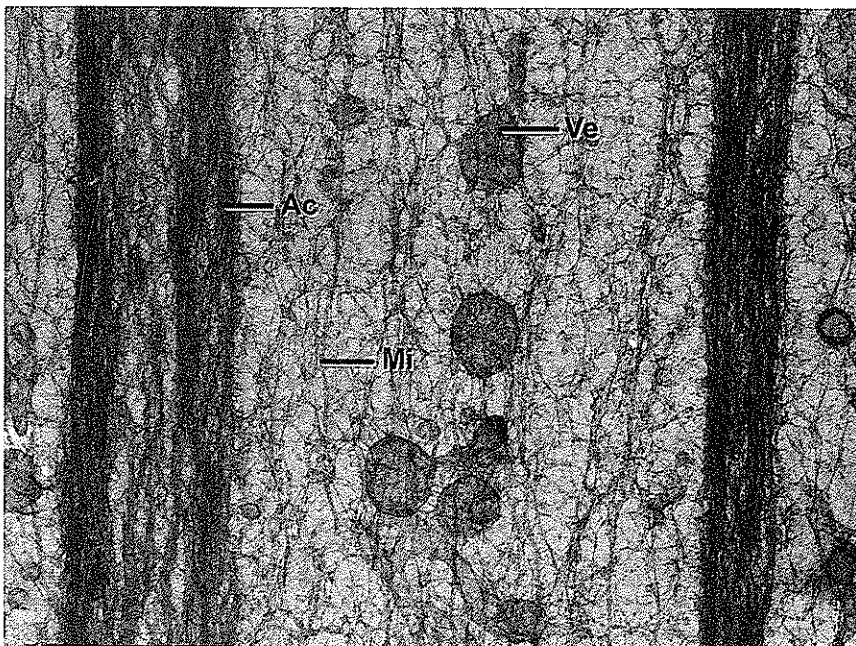
### 1.10 O citoesqueleto é composto por três tipos de filamentos principais

Três tipos de filamentos principais – os de actina, os intermediários e os microtúbulos – e vários tipos de proteínas acessórias compõem uma espécie de **citoesqueleto**, que se distribui por todo o citosol. O citoesqueleto é responsável pelo formato da célula e tem influência em outras importantes funções.

Os **filamentos de actina** medem 8 nm de diâmetro (Figura 1.9). Entre suas funções mais importantes está a de proporcionar motilidade às células.

Os **filamentos intermediários**, de 10 nm de diâmetro, são compostos por proteínas fibrosas e sua função principal é mecânica. Já os **microtúbulos** são estruturas tubulares rígidas de cerca de 25 nm de diâmetro (Figura 1.9). Nasceram de uma estrutura chamada **centrossomo**, na qual se encontram os centríolos. Com os filamentos de actina, têm a função de deslocamento das organelas pelo citoplasma. Além disso, os microtúbulos constituem as fibras do fuso mitótico durante a divisão celular.

Os **centríolos** são estruturas cilíndricas que medem, aproximadamente, 0,2  $\mu\text{m}$  por 0,4  $\mu\text{m}$  e suas paredes são formadas por microtúbulos. Em geral, são duplos e suas duas unidades estão dispostas perpendicularmente. Quando estão nos centrossomos, não interferem na formação dos microtúbulos (as células vegetais não têm centríolos e os microtúbulos são formados mesmo assim). Durante a mitose, os centríolos migram para os polos das células.



**Figura 1.9** Eletromicrografia de uma célula cultivada. Observam-se dois feixes de filamentos de actina (*Ac*), um grande número de microtúbulos (*Mi*) e vesículas cheias de material (*Ve*). (Cortesia de K. R. Porter.)

### 1.11 O sistema de endomembranas engloba o complexo de Golgi, o retículo endoplasmático, os endossomos e os lisossomos

A Figura 1.6 ilustra a continuidade e as interconexões funcionais dos diversos componentes do sistema de **endomembranas** no citoplasma.

Por sua vez, o **retículo endoplasmático** constitui a parte mais extensa do sistema de endomembranas (Figuras 1.6 e 1.10). É composto por cisternas e túbulos. A superfície externa do retículo endoplasmático rugoso é coberta por ribossomos, os quais sintetizam as proteínas destinadas ao sistema de endomembranas e à membrana plasmática. O retículo endoplasmático liso é uma continuidade do rugoso e interfere na síntese de diversas moléculas. Do retículo endoplasmático provém o **envoltório nuclear**, composto por duas membranas concêntricas. Estas se unem entre si no nível dos poros nucleares, que são orifícios que tornam possível a passagem de moléculas entre o núcleo e o citosol. A membrana nuclear interna está em contato com os cromossomos, enquanto a externa costuma estar coberta por ribossomos.

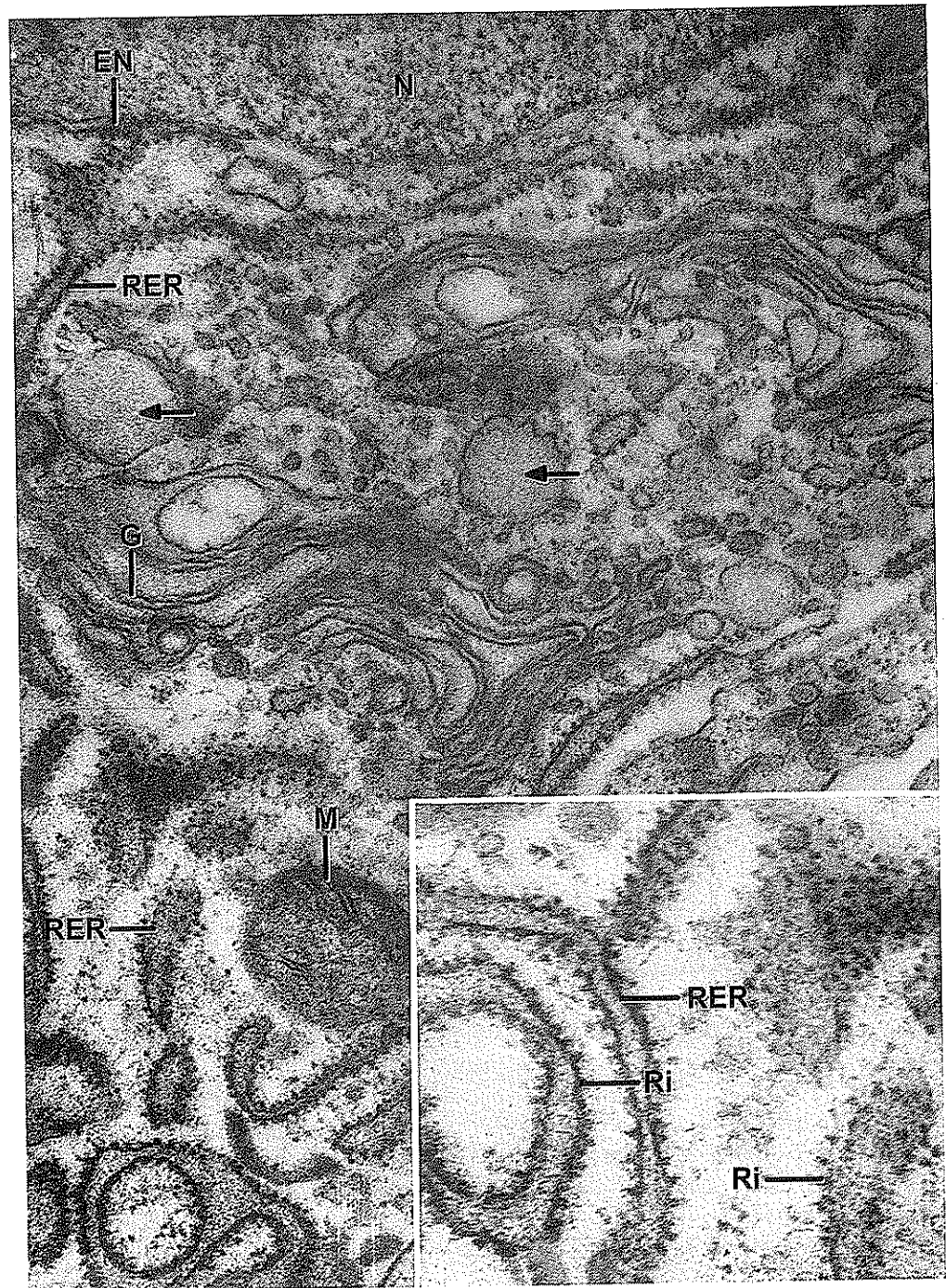
O **complexo de Golgi** é formado por pilhas de cisternas, tubos e vesículas (Figuras 1.6 e 1.10). Nele são processadas as moléculas provenientes do retículo endoplasmático, as quais são logo incorporadas a endossomos ou liberadas (secretadas) para fora da célula por exocitose.

Os **endossomos** são organelas destinadas a receber enzimas hidrolíticas provenientes do complexo de Golgi, além do material que entra na célula por endocitose.

Já os **lisossomos** são organelas polimorfas derivadas dos endossomos (Figuras 1.6 e 1.11). Também contêm as enzimas hidrolíticas responsáveis pela digestão das substâncias incorporadas à célula por endocitose e degradam as proteínas da membrana plasmática que já não estão sendo utilizadas e as organelas obsoletas (autofagia).

### 1.12 As mitocôndrias e os plastídios são organelas fundamentais para o funcionamento celular

As **mitocôndrias** são encontradas em praticamente todas as células eucariontes. São estruturas cilíndricas de cerca de 3  $\mu\text{m}$  de comprimento por 0,5  $\mu\text{m}$  de diâmetro com duas membranas. A membrana mitocondrial externa está separada da interna pelo espaço intermembranoso. A membrana interna circunda

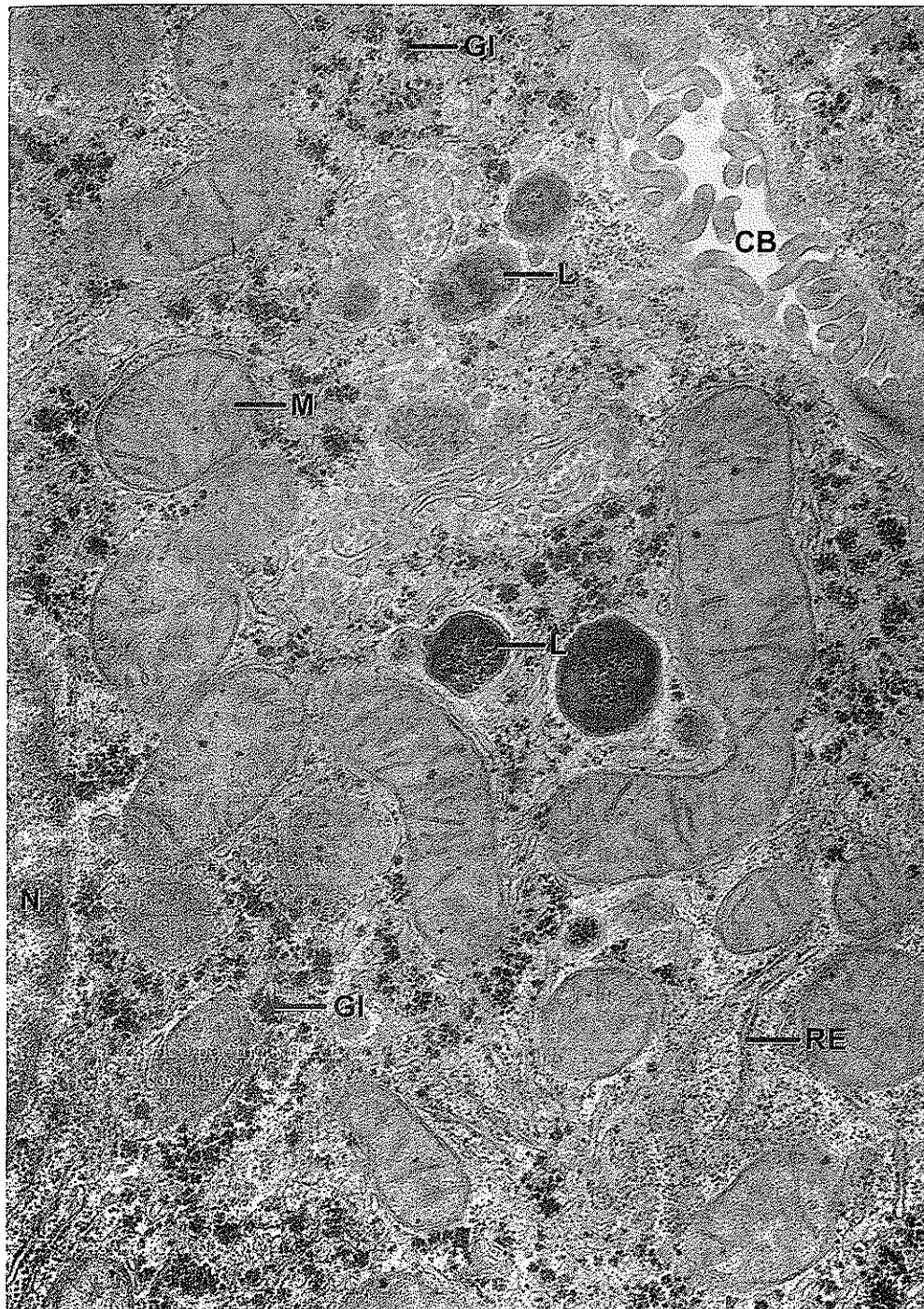


**Figura 1.10** Eletromicrografia de um plasmócito. Perto do núcleo (N), observa-se o complexo de Golgi (G), constituído por pequenas cisternas aplanadas e vesículas. Algumas vesículas apresentam-se cheias de material (*setas*). Em volta do complexo de Golgi, existe um abundante retículo endoplasmático rugoso (RER) com cisternas cheias de material amorfo (*setas*). Ri, ribossomos; M, mitocôndrias; EN, envoltório nuclear. 48.000 $\times$ ; inserto, 100.000 $\times$ . (De E. D. de Robertis e A. Pellegrino de Iraldi.)

a matriz mitocondrial e encontra-se dobrada. As pregas dão lugar às chamadas cristas mitocondriais, que “invadem” a matriz (Figuras 1.6 e 1.11). A membrana interna e a matriz mitocondrial contêm numerosas enzimas que interferem na extração de energia dos alimentos e em sua transferência ao ATP.

As células vegetais têm organelas denominadas **plastídios**, que estão ausentes nas células animais. Alguns, como os leucoplastos, são incolores e participam no armazenamento do amido. Outros contêm pigmentos e são denominados cromoplastos – entre os mais importantes, estão os **cloroplastos**, com um pigmento verde chamado clorofila (Figura 1.7). O cloroplasto tem duas membranas, um estroma e um compartimento único formado por cisternas denominadas tilacoides. Nos cloroplastos ocorre a fotossíntese, que é o processo pelo qual as plantas captam a energia da luz e, com o aporte de  $H_2O$  e  $CO_2$ , sintetizam diversos compostos orgânicos que utilizam como alimento e que servem para alimentar os organismos heterótrofos.

Tanto as mitocôndrias quanto os cloroplastos contêm cromossomos circulares pequenos, cujos genes formam tRNA, ribossomos e alguns mRNA necessários para elaborar algumas proteínas pertencentes às próprias organelas.



**Figura 1.11** Região periférica de uma célula hepática na qual, entre outros componentes, observam-se lisossomos (*L*), o núcleo (*N*), um canalículo biliar (*CB*), mitocôndrias (*M*), o retículo endoplasmático (*RE*) e inclusões de glicogênio (*GI*). 31.000 $\times$ . (Cortesia de K. R. Porter.)



### 1.13 Os peroxissomos têm função detoxificante

Os **peroxissomos** são rodeados por uma membrana única. Contêm enzimas vinculadas à degradação do peróxido de hidrogênio ( $H_2O_2$ ) e uma de suas funções é proteger a célula.

### 1.14 O núcleo é uma característica da célula eucarionte

Salvo exceções, as células eucariontes têm **núcleo**. Em geral, a forma do núcleo e a da célula estão relacionadas. Por exemplo, nas células esféricas, cúbicas e poliédricas, o núcleo costuma ser esférico, enquanto, nas células cilíndricas e fusiformes, costuma ser elipsoidal.

Nas diferentes células somáticas, os núcleos têm tamanhos específicos, que dependem das proteínas contidas neles. Esses tamanhos variam pouco com relação à atividade nuclear. Em geral, existe uma proporção ótima entre o volume do núcleo e o volume do citoplasma. Essa proporção é conhecida como **relação nucleocitoplasmática**.

Quase todas as células são mononucleadas, mas existem algumas binucleadas (p. ex., as células hepáticas e as cartilagosas) e outras polinucleadas. Nos plasmódios e sincícios – que são grandes massas citoplasmáticas não divididas em territórios celulares independentes –, os núcleos podem ser extraordinariamente numerosos. Esse é o caso da célula muscular estriada e do sinciciotrofolasto placentário, que pode conter várias centenas de núcleos.

O crescimento e o desenvolvimento dos organismos vivos dependem do crescimento e da multiplicação de suas células. Nos organismos unicelulares, a divisão celular envolve sua reprodução; por meio desse processo, a partir de uma célula, originam-se duas células-filhas independentes. Ao contrário, os organismos multicelulares derivam somente de uma célula – o zigoto – e a repetida multiplicação dela e de seus descendentes determina o desenvolvimento e o crescimento corporal do indivíduo.

A célula cresce e duplica todas as suas moléculas e estrutura antes que ocorra sua divisão. Esse processo volta a se repetir nas duas células-filhas, de modo que o volume total das células descendentes é quatro vezes maior que o da célula original, e assim sucessivamente.

As células passam por dois períodos no decorrer de suas vidas: um de **interfase** (sem divisão) e outro de **divisão** (em que são produzidas as células-filhas). Esse ciclo repete-se em cada geração celular, mas o período varia bastante nos diferentes tipos celulares. A função essencial do núcleo é proporcionar à célula a informação genética armazenada no DNA.

As moléculas de DNA se duplicam durante um período específico da interfase denominado **fase S** (de síntese de DNA), preparando-se para a divisão celular (Figura 18.2).

Durante a interfase, a informação contida nos genes é transcrita em diferentes tipos de moléculas de RNA (mensageiro, ribossômico e transportador), as quais, depois de passar para o citoplasma, traduzem essas informações e sintetizam proteínas específicas.

No núcleo interfásico humano são identificadas as seguintes estruturas (Figura 1.6):

- (1) **Membrana nuclear** (ou **carioteca**), composta por duas membranas perfuradas por orifícios chamados poros nucleares
- (2) **Matriz nuclear** (ou **nucleoplasma**), que ocupa grande parte do espaço nuclear
- (3) **Nucléolo**, que é maior nas células com síntese proteica muito ativa (em geral, esférico), e pode ser único ou múltiplo (nele são sintetizados os RNA ribossômicos, que se associam a diversas proteínas para formar os ribossomos)
- (4) **46 cromossomos** (ou **fibras de cromatina**); estes são compostos por DNA e proteínas básicas chamadas histonas.

O DNA e as histonas formam estruturas granulares de cerca de 10 nm de diâmetro – conhecidas como **nucleossomo** – que são alternadas por ramos de DNA sem histonas. A cromatina disposta dessa maneira é mais fina (Figura 12.10) e é capaz de se enrolar sobre si mesma em diversos graus. Na interfase, podem ser vistas regiões de **eucromatina**, nas quais as fibras estão menos enoveladas, e regiões de **heterocromatina**, que representam as partes mais condensadas da cromatina. Durante a divisão celular, as fibras de cromatina se enovelam ao máximo e podem ser observadas no microscópio óptico sob a forma de cromossomos (do grego *khroma*, cor e *soma*, corpo) (Figura 12.14).

### 1.15 Os núcleos das células somáticas contêm dois pares de cromossomos homólogos

Os organismos pluricelulares que se reproduzem sexualmente se desenvolvem a partir de uma única célula – o **zigoto** (ou **célula-ovo**) –, resultado da união de um ovócito com um espermatozoide durante a fecundação.

As células somáticas que descendem do zigoto contêm dois pares idênticos de cromossomos. Em outras palavras, os cromossomos aparecem em pares. Um cromossomo de cada par é transmitido pelo ovócito e outro, pelo espermatozoide.

Os dois membros de cada par de cromossomos são denominados **homólogos**, e, para indicar o número de cromossomos de uma espécie, é feita referência aos pares de cromossomos ou aos pares de homólogos. Por exemplo, o ser humano tem 23 pares de cromossomos, 46 no total. Os homólogos de cada par são praticamente idênticos, mas os diversos pares de homólogos são diferentes entre si.

Para se referir à existência dos dois pares de cromossomos homólogos, utiliza-se a expressão **diploide** ( $2n$ ). Nas células somáticas, os dois pares de cromossomos são conservados durante as sucessivas divisões celulares no decorrer do desenvolvimento embrionário, no crescimento corporal e na manutenção dos tecidos na vida após o nascimento.

### 1.16 A mitose mantém a continuidade e o número diploide de cromossomos

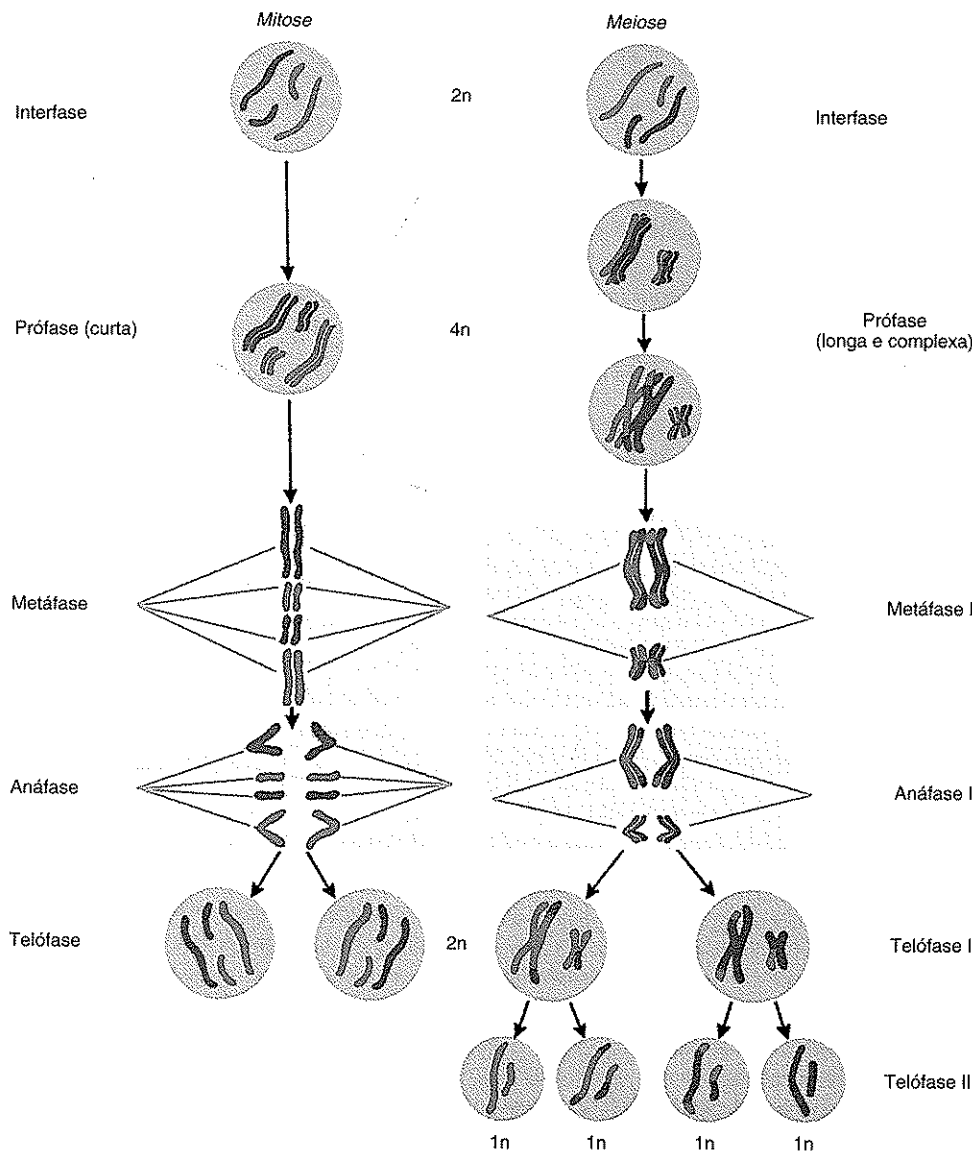
A estabilidade do número de cromossomos é mantida por meio de um tipo especial de divisão celular, denominada **mitose**. Nela são gerados núcleos-filhos com o mesmo número de cromossomos. Consequentemente, com relação à constituição cromossômica, as células-filhas são idênticas entre si e às suas antecessoras.

A mitose compreende uma série consecutiva de fases, conhecidas como **prófase**, **prometáfase**, **metáfase**, **anáfase** e **telófase**.

Na mitose, o núcleo passa por uma série de mudanças complexas. Entre as mais importantes está o desaparecimento do envoltório nuclear e maior condensação das fibras de cromatina, que são convertidas em cromossomos detectáveis.

Vimos que, no núcleo interfásico, os cromossomos não podem ser individualizados, pois, nessa etapa do ciclo celular, as fibras de cromatina estão mais esticadas.

Na Figura 1.12 estão representados 2 dos 46 pares de cromossomos homólogos presentes normalmente nas células somáticas humanas. Como foi visto anteriormente, os cromossomos duplicam-se



**Figura 1.12** Esquemas comparativos da mitose e meiose de uma célula diploide ( $2n$ ) com quatro cromossomos. Os cromossomos procedentes de cada progenitor estão representados em azul e vermelho, respectivamente. Na mitose, a divisão é equacional, enquanto, na meiose, é reducional. As duas divisões da meiose geram a quatro células haploides ( $1n$ ) que têm somente dois cromossomos. Além disso, durante a meiose, existe troca de segmentos entre os cromossomos.

na fase S da interfase. Na prófase inicial, cada cromossomo – composto por duas fibras de cromatina – aparece como um filamento muito fino. No final da prófase, converte-se em um bastão curto e compacto, pois suas duas fibras de cromatina se enovelam, passando a se chamar **cromátides**. Após a metáfase, no decorrer da anáfase, as cromátides se separam e cada cromátide-filha – ou seja, cada cromossomo-filho – se dirige a um dos polos da célula. Finalmente, na telófase, são formados dois núcleos a partir dos dois conjuntos de cromossomos separados.

A divisão celular termina com a divisão do citoplasma, conhecida como **citocinese**.

Dessa maneira, a mitose mantém o número diploide de cromossomos (2n) no núcleo das células somáticas durante toda a vida do indivíduo.

### 1.17 A meiose reduz os cromossomos a um número haploide

Se os gametas (ovócito e espermatozoide) fossem diploides, o zigoto teria o dobro do número diploide de cromossomos. Para evitar que isso ocorra, as células sexuais antecessoras dos gametas passam por um tipo especial de divisão celular denominado **meiose**, em que o número diploide é reduzido à metade, **haploide** (n), em cada gameta formado. Assim, o zigoto será novamente diploide.

A divisão meiótica ocorre nos animais (ver *Seção 19.1*) e vegetais (ver *Seção 19.20*) que se reproduzem sexualmente e acontece no decorrer da gametogênese (Figura 1.12). A meiose reduz o número de cromossomos por meio de duas divisões nucleares sucessivas – a primeira e a segunda divisões meióticas – que são acompanhadas por apenas uma duplicação cromossômica.

Essencialmente, o processo é o seguinte. Na prófase da primeira divisão, os cromossomos homólogos são pareados. Como cada cromossomo é composto por duas cromátides, formam um bivalente composto por quatro cromátides (por isso, também pode ser chamado tetrade). Além disso, partes das cromátides pareadas costumam intercambiar-se de um homólogo a outro. Esse fenômeno recebe o nome de **recombinação genética** (em inglês, *crossing-over*).

Na metáfase da mesma divisão, os bivalentes (ou tétrades) dispõem-se em um plano equatorial da célula. Na anáfase, cada cromossomo homólogo – com suas duas cromátides – dirige-se a um dos polos opostos.

Depois de um curto período de interfase, já na anáfase da segunda divisão meiótica, as duas cromátides de cada homólogo separam-se, de modo a cada cromátide terminar localizada em cada um dos quatro gametas resultantes. Consequentemente, nos gametas, o núcleo contém um número simples (ou haploide) de cromossomos (Figura 1.12).

### Bibliografia

- Bauneister W. (1978) Biological horizons in molecular microscopy. *Cytobiologie* 17:246.
- Bernal J.D. and Synge A. (1973) The origin of life. In: *Readings in Genetics and Evolution*. Oxford University Press, London.
- Bevéridge T.J. (1981) Ultrastructure, chemistry and function of bacterial wall. *Int. Rev. Cytol.* 72:299.
- Claude A. (1975) The coming of age of the cell. *Science* 189:433.
- de Duve C. (2007) The origin of eukaryotes: a reappraisal. *Nature Rev. Genet.* 8:395.
- De Robertis E.D.P. and De Robertis E.M.F. (1981). *Essentials of Cell and Molecular Biology*. Saunders, Philadelphia.
- Diener T.O. (1981) Viroids. *Sci. Am.* 244:66.
- Giese A.C. (1979) *Cell Physiology*, 5th Ed. Saunders, Philadelphia.
- Gray M.W. (1989) The evolutionary origins of organelles. *Trends Genet.* 5:294.
- Hayflick L. (1980) The cell biology of human aging. *Sci. Am.* 242: 58.
- Hess E.L. (1970) Origins of molecular biology. *Science* 168:664.
- Jacob F. (1977) Evolution and tinkering. *Science* 196:1161.
- Johnson J.E. (1982) *Aging and Cell Structure*, Vol 1. Academic Press, New York.
- Joyce G.F. (1992) Directed molecular evolution. *Sci. Am.* 267:90.
- Lodish H., Berk A., Kaiser C. et al. (2007) *Molecular Cell Biology*, 6th Ed. W.H. Freeman, New York.
- Margulis L. (1971) Symbiosis and evolution. *Sci. Am.* 225:48.
- Margulis L. and Schwartz K.V. (1982) *Five Kingdoms. An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*. W.H. Freeman & Co, New York.
- Monod J. (1971) *Chance and Necessity*. Random House, New York.
- National Center for Biotechnology Information. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>
- Orgel L.E. (1992) Molecular replication. *Nature* 358:203.
- Pennisi E (2004) The birth of the nucleus. *Science* 305:766.
- Schwartz R. and Dayhoff M. (1978) Origins of prokaryotes, eukaryotes, mitochondria and chloroplasts. *Science* 199:395.
- Watson J.D., Baker T.A., et al. (2007) *Molecular Biology of the Gene*, 6th Ed. W.A. Benjamin-Cummings, Menlo Park.
- Woese C.R. and Fox G.E. (1977) Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74:5088.