

La célula

Las células no sólo constituyen las unidades básicas del cuerpo humano sino que también funcionan en la ejecución de todas las actividades que el cuerpo necesita para su supervivencia. Aunque hay más de 200 tipos celulares diferentes, la mayoría de las células tienen características comunes que les permiten desempeñar sus diversas funciones. El componente vivo de la célula es el **protoplasma**, que está subdividido en el **citoplasma** y el **nucleoplasma** (véase el gráfico 1-1). El protoplasma también contiene material inerte, como cristales y pigmento.

● CITOPLASMA

Plasmalema

Las células tienen una membrana, el **plasmalema**, que sirve como barrera estructural selectiva entre la célula y su entorno. Esta bicapa fosfolipídica con **proteínas integrales** y **periféricas** y **colesterol** incluidos en ella funciona en el reconocimiento intercelular, en la exocitosis y la endocitosis, como sitio receptor para moléculas de señalización y como iniciador y regulador del sistema de mensajeros secundarios. Los materiales pueden introducirse en la célula por varios mecanismos, como la **pinocitosis** (captación inespecífica de moléculas en una solución acuosa), la **endocitosis mediada por receptores** (captación específica de sustancias, como las lipoproteínas de baja densidad) o la **fagocitosis** (captación de material en partículas). Los productos de secreción pueden abandonar la célula por dos mecanismos: **secreción constitutiva** o **regulada**. La **secreción constitutiva**, que utiliza vesículas sin cubierta de clatrina, es el mecanismo por defecto que no necesita una señal extracelular para la liberación y, por ende, el producto de secreción (p. ej. procolágeno) abandona la célula de un modo continuo. La **secreción regulada** necesita la presencia de vesículas de almacenamiento recubiertas de clatrina cuyo contenido (p. ej. preenzimas pancreáticas) sólo se libera después de iniciado un proceso de señalización extracelular. Las células tienen varios orgánulos u organoides distintos, muchos de los cuales están formados por membranas cuya composición bioquímica es semejante, pero no idéntica, a la del plasmalema.

Mitocondrias

Las **mitocondrias** están compuestas por dos membranas, una externa y otra interna, con un compar-

timiento interpuesto entre ambas que recibe el nombre de **espacio intermembrana** (véase el gráfico 1-2). La membrana interna se pliega para formar estructuras aplanadas laminares (o estructuras tubulares, en las células productoras de esteroides) llamadas **crestas** y limita un espacio lleno de líquido viscoso denominado **matriz mitocondrial**. La función de las mitocondrias consiste en **producir ATP** mediante un mecanismo de acoplamiento quimiosmótico que utiliza una secuencia específica de complejos enzimáticos y sistemas de translocación de protones (la **cadena de transporte de electrones** y las **partículas elementales** que contienen ATP sintetasa) incluidos en sus crestas. En el tejido adiposo multilocular (“grasa parda”) en lugar de producir ATP este orgánulo genera calor. Las mitocondrias también contribuyen a la **síntesis** de ciertos **lípidos** y **proteínas** y en su matriz contienen las enzimas del **ciclo del ácido tricarbóxico** (ciclo de Krebs), moléculas de **DNA circular** y gránulos matriciales. La cantidad de estos orgánulos aumenta por medio de la **fisión binaria**.

Ribosomas

Los **ribosomas** son orgánulos no membranosos bipartitos pequeños, que existen en la forma de partículas individuales que no confluyen hasta que se inicia la síntesis proteica. Estas estructuras están compuestas por proteínas y rRNA y actúan como “talleres” interactivos que no sólo proveen una superficie sobre la cual ocurre la síntesis proteica sino que también funcionan como catalizadores que facilitan esa síntesis.

Retículo endoplasmático

El **retículo endoplasmático** está compuesto por túbulos, sacos y membranas laminares aplanadas que ocupan una gran parte del espacio intracelular (véase el gráfico 1-2). Hay dos tipos de retículo endoplasmático: rugoso y liso. El **retículo endoplasmático rugoso (RER)**, cuya superficie citoplasmática tiene moléculas receptoras para ribosomas y partículas de reconocimiento de señal (conocidas como **riboforinas** y **proteínas de acoplamiento**, respectivamente), está en continuidad con la membrana nuclear externa. La función del RER consiste en la **síntesis y la modificación de proteínas** que tendrán que **envasarse**, así como en la síntesis de lípidos y proteínas de membrana. El **retículo endoplasmático liso (SER)** tiene entre sus funciones la síntesis de **colesterol** y **lípidos** y

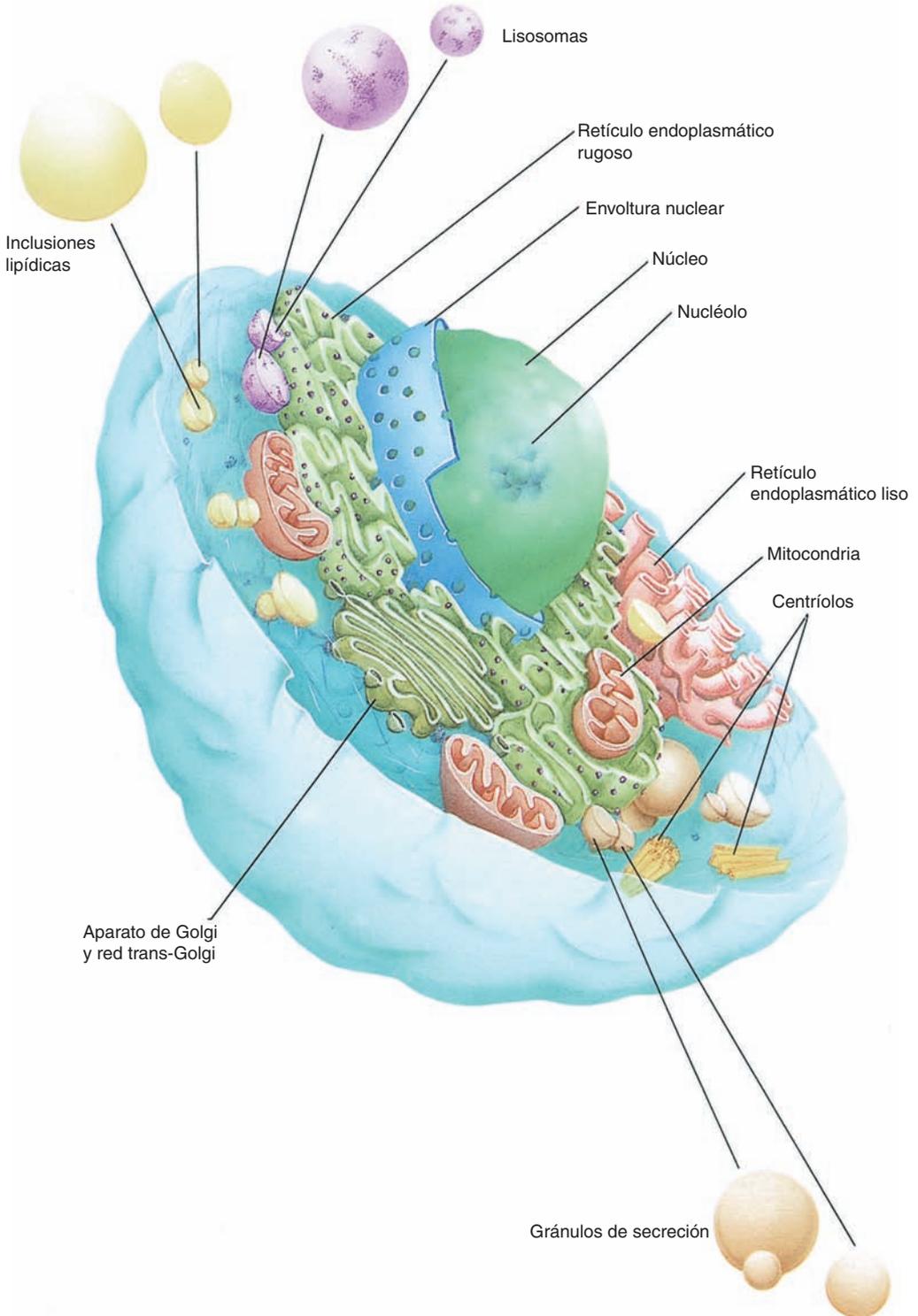
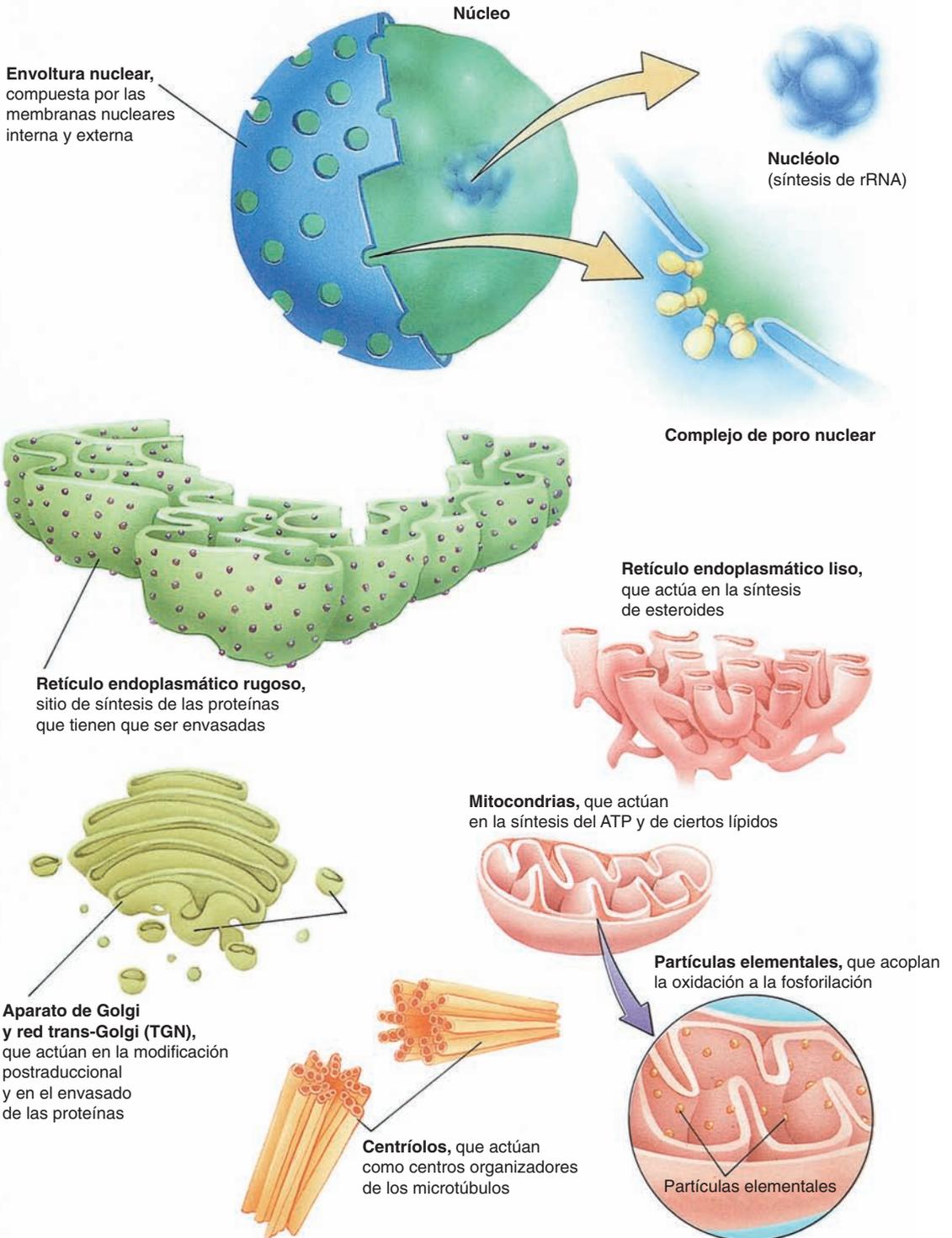


GRÁFICO 1-2 Los orgánulos



la **desintoxicación** de ciertos fármacos y toxinas (como los barbitúricos y el alcohol). Además, en las células musculares esqueléticas este orgánulo está especializado para secuestrar y liberar iones calcio y, en consecuencia, regula la contracción y la relajación muscular.

Aparato de Golgi, red *cis*-Golgi y red *trans*-Golgi

El **aparato (complejo) de Golgi** está compuesto por un cúmulo de vesículas, túbulos y cisternas aplanadas, limitados por membrana, que exhibe una orientación específica. Cada complejo de Golgi tiene una cara convexa de entrada, conocida como **cara o cisterna *cis***, y una cara cóncava de salida, denominada **cara o cisterna *trans***. La cara *cis* está más cerca del núcleo, mientras que la cara *trans* se orienta hacia la membrana celular. Entre las caras *cis* y *trans* hay varias **cisternas intermedias** (véase el gráfico 1-2). El complejo de Golgi no sólo **envasa** sino que también **modifica** las macromoléculas sintetizadas en la superficie del retículo endoplasmático rugoso. Las proteínas neosintetizadas pasan del retículo endoplasmático rugoso al **cúmulo vesiculotubular (VTC)**, antes conocido como ERGIC por medio de **vesículas de transferencia** con cubierta de COPII, cuya membrana externa tiene la proteína coatómero II (vesículas con cubierta de COPII), y desde allí llegan hasta la red *cis*-Golgi, probablemente a través de vesículas con cubierta de COPI (coatómero I). Las proteínas continúan su camino por las cisternas *cis*, intermedias y *trans* del aparato de Golgi dentro de **vesículas** sin cubierta de clatrina (o, según algunos autores, por maduración cisternal). Los oligosacáridos lisosómicos se fosforilan en el VTC, en la cisterna *cis* o en ambos sitios; en las cisternas intermedias se extraen grupos de manosa y se añaden otros residuos de carbohidrato; por último, en la cisterna *trans* ocurre la adición de galactosa y ácido siálico, además de la sulfatación de residuos seleccionados. La **clasificación** y el **envasado** final de las macromoléculas están a cargo de la **red *trans*-Golgi (TGN)**. Cabe destacar que el material puede atravesar el complejo de Golgi de un **modo anterógrado**, como se acaba de describir, lo mismo que de un **modo retrógrado**, lo cual ocurre en algunas situaciones, como cuando proteínas "fugitivas" que son residentes del RER o de una cisterna particular del aparato de Golgi tienen que ser devueltas a sus compartimientos de origen.

Endosomas

Los **endosomas** son compartimientos intermedios dentro de la célula que se utilizan para destruir materiales que han sufrido endocitosis, fagocitosis o autofagocitosis y para la formación de los lisosomas. En su membrana los endosomas tienen **bombas de protones** que bombean H⁺ hacia adentro del orgánulo para acidificar el interior de este compartimiento. Además, estos orgánulos constituyen

etapas intermedias en la formación de los lisosomas. Los **endosomas tempranos** están ubicados en la periferia celular, contienen complejos receptor-ligando y su carácter ácido (pH 6) determina que los receptores se desacoplen de sus ligandos. Los receptores suelen transportarse hacia un sistema de vesículas tubulares, los **endosomas de reciclaje**, desde donde se devuelven al plasmalema, mientras que los ligandos se translocan hacia los **endosomas tardíos**. En los endosomas tardíos el pH es todavía más ácido (pH 5,5). Muchos investigadores han indicado que los endosomas tempranos maduran hacia endosomas tardíos por medio de la fusión vesicular entre sí, al igual que la fusión con endosomas tardíos que se habían formado antes.

Lisosomas

Los **lisosomas** se forman mediante el uso de los **endosomas tardíos** como compartimiento intermedio. Tanto la membrana de los lisosomas como las enzimas lisosómicas se envasan en la red *trans*-Golgi y se envían en **vesículas con cubierta de clatrina** separadas hacia los endosomas tardíos para formar los **endolisosomas**, los cuales luego maduran hasta convertirse en **lisosomas**. Estas vesículas limitadas por membrana, cuyas bombas protonicas son la causa de su interior muy ácido (pH 5), contienen **enzimas hidrolíticas** diversas que actúan en la digestión **intracelular**. Estas enzimas degradan ciertas macromoléculas, partículas fagocitadas (**fagolisosomas**) y material autofagocitado (**autofagolisosomas**). Con frecuencia, los restos no digeribles de la degradación lisosómica permanecen en la célula encerrados en vesículas que reciben el nombre de **cuerpos residuales**. Es probable que la membrana lisosómica mantenga su integridad porque los dominios intraluminales de las proteínas de la membrana están glucosilados en un grado mucho mayor que en otras membranas, lo cual impide su degradación.

Peroxisomas

Los **peroxisomas** son orgánulos limitados por membrana que contienen **enzimas oxidativas** como la **urato oxidasa**, la **D-aminoácido oxidasa** y la **catalasa**. Estos orgánulos actúan en la formación de radicales libres (p. ej., superóxidos) que destruyen sustancias diversas y en la protección de la célula mediante la degradación del peróxido de hidrógeno por la catalasa. También intervienen en la **desintoxicación** de ciertas toxinas y en el alargamiento de algunos ácidos grasos durante la **síntesis de lípidos**. La mayoría de las proteínas peroxisómicas se sintetizan en el citosol y no en el RER. Todos los peroxisomas se forman por **fiación** a partir de peroxisomas preexistentes.

Proteasomas

Los **proteasomas** son orgánulos pequeños con forma de barril que actúan en la degradación de

proteínas citosólicas. El proceso de la proteólisis citosólica está muy bien regulado y el candidato proteico tiene que estar marcado con varias moléculas de ubiquitina antes de que se permita su destrucción por el sistema proteasómico.

Citoesqueleto

El **citoesqueleto** está compuesto por una colección de proteínas filamentosas que no sólo actúan como armazón estructural de la célula sino que también intervienen en el **transporte** de materiales dentro de ella desde una región citoplasmática hasta otra y le confieren la capacidad de tener **movimiento** y de sufrir la división celular. Los componentes del citoesqueleto comprenden los **microtúbulos** (que consisten en heterodímeros de tubulinas α y β organizados en 13 protofilamentos), los **filamentos finos** de actina (también conocidos como **microfilamentos**) y los **filamentos intermedios**. Los filamentos finos actúan en el movimiento de las células de un sitio a otro, así como en el movimiento de regiones en la célula con respecto a sí misma. Los filamentos intermedios son más gruesos que los filamentos finos y más delgados que los filamentos gruesos. Su función consiste en proveer una armazón estructural para la célula y en resistir las fuerzas mecánicas aplicadas a las células. Los **filamentos gruesos**, que están compuestos de miosina, una proteína asociada con los filamentos de actina (AFAP), interaccionan con los filamentos finos para facilitar el movimiento celular a lo largo de una superficie o el movimiento de regiones celulares con respecto a la célula.

Los microtúbulos también establecen relaciones con proteínas llamadas **proteínas asociadas con los microtúbulos** (MAP), las cuales permiten que orgánulos, vesículas y otros componentes del citoesqueleto se unan a ellos. La mayoría de los microtúbulos tienen su origen en el **centro organizador de microtúbulos** (MTOC) de la célula, ubicado cerca del aparato de Golgi. Estos elementos tubulares del citoesqueleto sirven como vías para la translocación intracelular de orgánulos y vesículas y, durante la división celular, los cromosomas los utilizan para el desplazamiento hacia sus sitios adecuados. Dos MAP importantes, la **cinesina** y la **dineína**, son proteínas motoras que facilitan el movimiento anterógrado y retrógrado intracelular de orgánulos y vesículas, respectivamente. El **axonema** de los cilios y los flagelos y la armazón interna de los centriolos están formados en su mayor parte por microtúbulos.

Inclusiones

Las **inclusiones** citoplasmáticas, como los **lípidos**, el **glucógeno**, los **gránulos de secreción** y los **pig-**

mentos, también son componentes habituales del citoplasma. Muchas de estas inclusiones son de índole temporal, aunque en ciertas células algunos pigmentos (p. ej., la **lipofuscina**) se mantienen de modo permanente.

● NÚCLEO

El **núcleo** está limitado por la **envoltura nuclear**, compuesta por una **membrana nuclear interna** y una **membrana nuclear externa**, con una **cisterna perinuclear** interpuesta entre las dos (véase el gráfico 1-2). La membrana nuclear externa está tachonada de **ribosomas** y se continúa, en algunas partes, con el retículo endoplasmático rugoso. En varios sitios las membranas interna y externa se fusionan para formar siluetas circulares (conocidas como **poros nucleares**) que permiten la comunicación entre el nucleoplasma y el citoplasma. Estas perforaciones de la envoltura nuclear están resguardadas por conjuntos de proteínas que, en conjunto con las perforaciones, reciben el nombre de **complejos de poros nucleares** y proveen vías de paso reguladas para el transporte de materiales hacia el núcleo y desde este hacia el citoplasma. El núcleo alberga los **cromosomas** y es el sitio de la **síntesis del RNA**. En el núcleo se transcriben el **mRNA** y el **tRNA**, mientras que el **rRNA** se transcribe en la región del núcleo llamada **nucléolo**. El nucléolo también es el sitio del armado de las proteínas ribosómicas y el rRNA en las subunidades mayor y menor de los **ribosomas**. Estas subunidades ribosómicas entran en el citosol por separado.

● CICLO CELULAR

El **ciclo celular** está regulado por el sistema de control del ciclo celular, el cual no sólo asegura que ocurra la secuencia correcta de acontecimientos en el momento adecuado sino que también los vigila y los controla. El ciclo celular se subdivide en cuatro fases: G_1 , S, G_2 y M. Durante la fase presintética, G_1 , la célula aumenta su tamaño y su contenido de orgánulos. En la **fase S** ocurre la síntesis del DNA (además de la síntesis de las histonas y de otras proteínas asociadas con los cromosomas) y la duplicación de los centriolos. Durante G_2 se acumula la ATP, se completa la duplicación de los centriolos y se acumula tubulina para la formación del huso mitótico. G_1 , S y G_2 reciben el nombre colectivo de **interfase**. **M** representa la **mitosis**, que está subdividida en profase, prometafase, metafase, anafase y telofase. El resultado es la división de la célula y de su material genético en dos células hijas idénticas. La secuencia de los acontecimientos que ocurren en el ciclo celular está controlada por varias proteínas desencadenantes llamadas **ciclinas**.

● Histofisiología

I. MEMBRANAS Y TRANSPORTE DE MEMBRANAS

La fluidez del plasmalema es un factor importante en los procesos de síntesis de membrana, endocitosis y exocitosis, lo mismo que en el **transporte de membrana** (véase el gráfico 1-3), dado que conserva la membrana conforme se transfiere a través de los diversos compartimientos celulares. El grado de fluidez es afectado de modo directo por la temperatura y el grado de instauración de las colas de ácidos grasos de los fosfolípidos de la membrana y de modo indirecto por la cantidad de colesterol que contiene.

Los iones y otras moléculas hidrófilas son incapaces de atravesar la bicapa lipídica, pero moléculas pequeñas no polares, como el oxígeno y el dióxido de carbono, al igual que moléculas polares sin carga, como el agua y el glicerol, se difunden con facilidad a través de esta bicapa. Proteínas integrales de paso múltiple especializadas, que reciben el nombre de **proteínas de membrana transportadoras**, intervienen en la transferencia de sustancias a través del plasmalema. El transporte a través de la membrana celular puede ser **pasivo**, en favor de un gradiente iónico o de concentración (**difusión simple** o **difusión facilitada** a través de canales iónicos proteicos o proteínas transportadoras; no necesita energía), o **activo** (consume energía; por lo general, en contra de un gradiente). Los **canales iónicos** proteicos pueden ser canales **sin compuertas** o **con compuertas**. Los primeros están siempre abiertos, mientras que los canales iónicos con compuertas necesitan que haya un estímulo (alteración del voltaje, estímulo mecánico, presencia de un ligando, proteína G, sustancia neurotransmisora, etc.) que abra las compuertas. Estos **ligandos** y **sustancias neurotransmisoras** son tipos de moléculas de señal.

Las **moléculas de señal** pueden ser hidrófobas (solubles en lípidos) o hidrófilas y se utilizan en la comunicación intercelular. Las moléculas liposolubles se difunden a través de la membrana celular para activar **sistemas de mensajeros intracelulares** mediante su unión a moléculas receptoras ubicadas en el citoplasma o en el núcleo. Las moléculas de señal hidrófilas inician una secuencia de respuestas específica mediante su unión a **receptores** (proteínas integrales) incluidos en la membrana celular.

La endocitosis es el proceso de incorporación de líquido o de moléculas grandes en la célula mediante una invaginación de la membrana celular y la formación subsiguiente de vesículas endocíticas intracelulares. El tamaño de las vesículas endo-

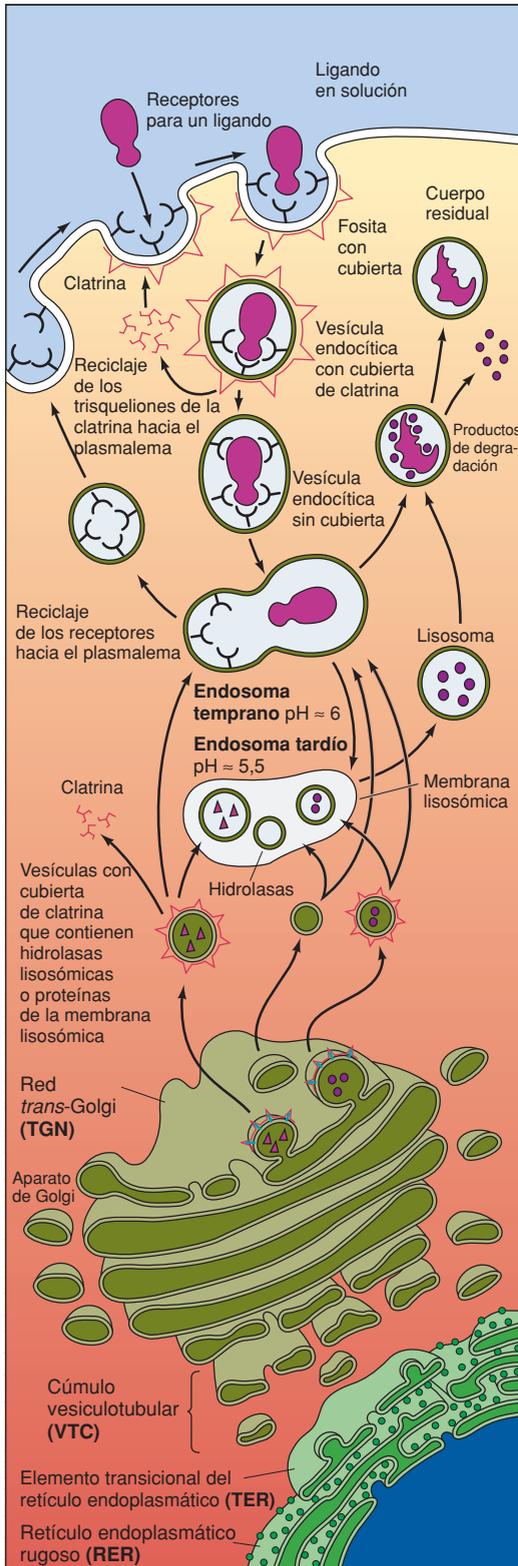
cíticas, determinado por el material que debe incorporarse, discrimina dos tipos de endocitosis, a saber: **pinocitosis** (del gr. *pinein*, beber + *kytos*, célula + *osis*, proceso), que comprende vesículas pequeñas (< 150 nm de diámetro) y **fagocitosis** (del gr. *phagein*, comer + *kytos*, célula + *osis*, proceso), que comprende vesículas más grandes, los **fagosomas** (por lo general, > 250 nm de diámetro). Los receptores permiten la endocitosis de una concentración de ligandos mucho mayor que la que sería posible sin ellos. Este proceso se conoce como **endocitosis mediada por receptores** y comprende la formación de una **vesícula endocítica con cubierta de clatrina** que, una vez dentro de la célula, pierde su cubierta y se fusiona con un **endosoma temprano**. En este compartimiento, los receptores y los ligandos se desacoplan, lo cual permite que los primeros se transporten hacia un sistema de vesículas tubulares, el endosoma de reciclaje, desde donde se devuelven a la membrana celular. Los ligandos, que han quedado en el **endosoma temprano** (pH 6), se transportan hacia los **endosomas tardíos** (pH 5,5), ubicados en sitios más profundos del citoplasma. Dos grupos de vesículas con cubierta de clatrina derivadas de la red *trans*-Golgi transportan las enzimas lisosómicas y las membranas de los lisosomas (con contenido adicional de **bombas de protones** activadas por ATP) hacia el endosoma tardío para formar un **endolisosoma** (o **lisosoma**). Las bombas de protones entregadas por este mecanismo reducen todavía más el pH del interior endolisosómico (a un pH de 5). Las enzimas hidrolíticas del lisosoma degradan el ligando y liberan las sustancias útiles para la célula. Los restos del ligando que no han podido digerirse permanecen en vesículas, los **cuerpos residuales**, dentro del citoplasma.

II. SÍNTESIS Y EXOCITOSIS DE PROTEÍNAS

Para la síntesis proteica se necesitan el mRNA (portador del código), los tRNA (portadores de aminoácidos) y los ribosomas (véase el gráfico 1-4). Las proteínas que no tienen que ser envasadas se sintetizan en los **ribosomas** libres en el citosol, mientras que las **proteínas no citosólicas** (proteínas lisosómicas, de secreción y de membrana) se sintetizan en ribosomas que se translocan a la superficie del **retículo endoplasmático rugoso (RER)**. El complejo de mRNA y ribosomas recibe el nombre de **polisoma**.

La **hipótesis de la señal** postula que los mRNA codificadores de proteínas no citosólicas tiene un segmento inicial constante, el **codón de señal**, que codifica una **secuencia de aminoácidos de señal**.

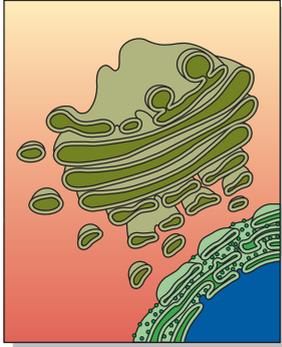
GRÁFICO 1-3 Membranas y transporte de membranas



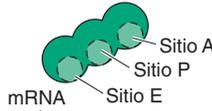
Las moléculas de señal se unen a **receptores** (proteínas integrales) incluidos en la membrana celular e inician una secuencia de respuestas específicas. Los receptores permiten la endocitosis de una concentración de ligandos mucho mayor de la que sería posible de otro modo. Este proceso, **la endocitosis mediada por receptores**, comprende la formación de **vesículas endocíticas con cubierta de clatrina**. Una vez dentro de la célula la vesícula pierde su cubierta de clatrina y se fusiona con un endosoma temprano ($\text{pH} \approx 6$), donde el ligando se desacopla del receptor. Los receptores se transportan desde el endosoma temprano hacia un sistema de vesículas tubulares, conocido como **endosoma de reciclaje**, desde donde se devuelven a la membrana plasmática.

Mediante el uso de cuerpos multivesiculares el ligando se transfiere desde el endosoma temprano hasta otro sistema de vesículas, los **endosomas tardíos**, ubicados a una profundidad mayor en el citoplasma. Los endosomas tardíos son más ácidos ($\text{pH} \approx 5,5$) y allí es donde comienza a degradarse el ligando. Los endosomas tardíos reciben hidrolasas lisosómicas y membranas lisosómicas y es probable que de esta manera se transformen en lisosomas ($\text{pH} \approx 5$). Las enzimas hidrolíticas de los lisosomas degradan el ligando y liberan las sustancias útiles para la célula, mientras que los restos no digeribles permanecen dentro de vesículas, **los cuerpos residuales**, dentro del citoplasma.

GRÁFICO 1-4 Síntesis y exocitosis de proteínas

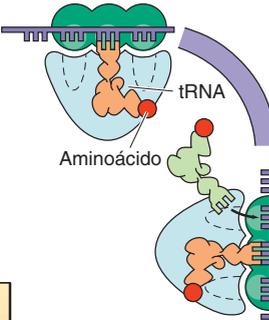


Subunidad menor del ribosoma



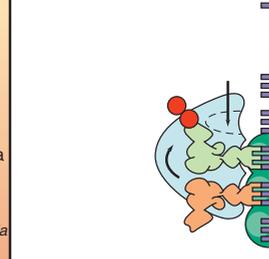
Subunidad mayor del ribosoma.

Conforme llega al citoplasma, el **mRNA** se asocia con la **subunidad menor** de un ribosoma. La subunidad ribosómica menor tiene un sitio de unión para el mRNA y tres sitios de unión (A, P y E) para los tRNA. Una vez que se ha completado el proceso de la iniciación y se reconoce el **codón de inicio** (AUG, para el aminoácido metionina) y el **tRNA iniciador** (que porta de metionina) se une al **sitio P**, la subunidad mayor del ribosoma se asocia con la subunidad menor y puede comenzar la síntesis proteica.

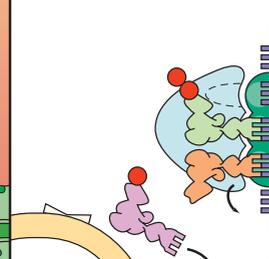


El codón siguiente es reconocido por el aminoacil-tRNA adecuado, que luego se une al **sitio A**.

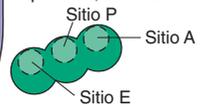
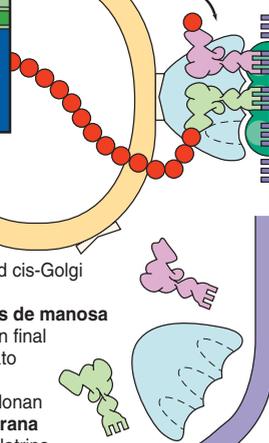
La metionina se desacopla del tRNA iniciador (en el sitio P) y se forma un **enlace peptídico** entre los dos aminoácidos, lo cual produce un dipéptido.



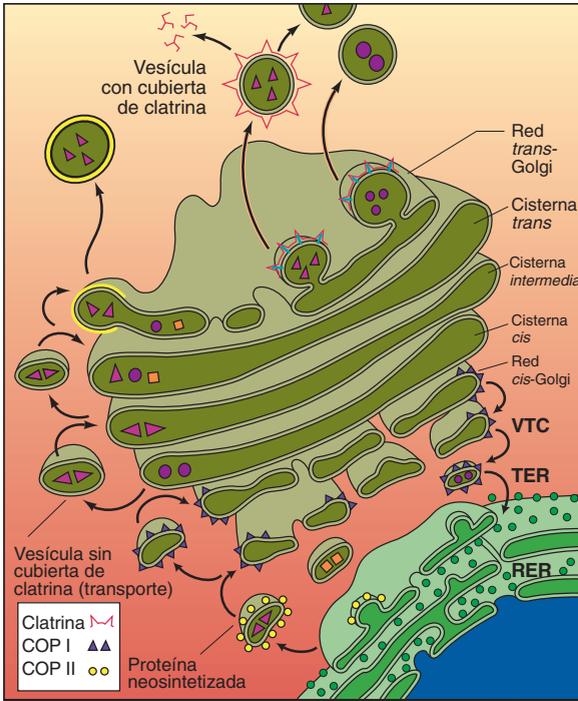
El tRNA iniciador se desplaza hacia el sitio E y el tRNA con el **dipéptido** lo hace hacia el sitio P, lo cual deja el sitio A vacío. Cuando el sitio A vuelve a ser ocupado por un nuevo aminoacil-tRNA, el tRNA iniciador se separa del sitio E, el mRNA se desplaza en la distancia de un codón (tres nucleótidos) y el aminoácido del nuevo aminoacil-tRNA forma un **enlace peptídico** con el dipéptido. Los dos tRNA se desplazan hacia los sitios E y P y el ciclo continúa. Después de que la **partícula de reconocimiento de la señal** se une a la secuencia de señal de la proteína, el **ribosoma** completo se acopla a la membrana del RER. En esta membrana se abre un **poro**, de modo que la cadena polipeptídica en formación pueda introducirse en la luz de la cisterna del RER.



Una vez completada la síntesis proteica, las dos subunidades ribosómicas se separan del RER y quedan libres en el citosol.



subunidades ribosómicas se separan del RER y quedan libres en el citosol.



La proteína neosintetizada se modifica en el RER por **glucosilación** y por formación de enlaces disulfuro que transforman la proteína lineal en su forma **globular**. Las proteínas avanzan hacia los elementos transicionales del ER (TER), desde donde se envían al cúmulo vesiculotubular (VTC) mediante vesículas con cubierta de COPII. Luego pasan a la red cis-Golgi en vesículas con cubierta de COPI para su procesamiento adicional. La **fosforilación** de las proteínas ocurre en la cisterna cis. **Los grupos de manosa** no fosforilados se extraen en las cisternas intermedias. La modificación final ocurre en la cisterna *trans*. Las proteínas modificadas pasan del aparato de Golgi a la **red trans-Golgi (TGN)** para su envasado y clasificación. Las enzimas lisosómicas y las proteínas de secreción **regulada** abandonan la TGN en vesículas con cubierta de **clatrina**. Las proteínas de **membrana** y de secreción **no regulada** se envasan en vesículas sin cubierta de clatrina.

Cuando llega al citoplasma el mRNA se asocia con la subunidad menor de un ribosoma. La subunidad menor tiene un sitio de unión para el mRNA y tres sitios de unión (A, P y E) para los tRNA.

Una vez que se ha completado el proceso de la iniciación se reconoce el **codón de inicio** (AUG, para el aminoácido metionina) y el **tRNA iniciador** (que porta la metionina) se une al **sitio P** (sitio de unión para el peptidil-tRNA), la subunidad ribosómica mayor, que tiene sitios A, P y E correspondientes, se une a la subunidad menor y la síntesis proteica puede comenzar. El codón siguiente es reconocido por el aminoacil-tRNA adecuado, que entonces se une al **sitio A** (sitio de unión para el aminoacil-tRNA). La metionina se desacopla del tRNA iniciador (en el sitio P) y se forma un **enlace peptídico** entre los dos aminoácidos (con la formación de un **dipéptido**), de modo que el tRNA en el sitio P pierde su aminoácido y el tRNA en el sitio A tiene ahora dos aminoácidos unidos a él. La formación de este enlace peptídico es catalizada por la enzima **peptidil transferasa**, una parte de la subunidad ribosómica mayor. Conforme se establece el enlace peptídico, la subunidad mayor se desliza en relación con la subunidad menor y los tRNA unidos oscilan justo lo suficiente para hacer que se muevan apenas un poco, de modo que el tRNA iniciador (que perdió su aminoácido en el sitio P) se desplaza hacia el **sitio E** (sitio de salida, *exit* en inglés) y el tRNA que tiene dos aminoácidos unidos a él se mueve del sitio A al sitio P, lo cual deja vacante el sitio A. Conforme ocurre este desplazamiento, la subunidad ribosómica menor se mueve por la distancia de un solo codón a lo largo del mRNA, de modo que las dos subunidades ribosómicas otra vez están alineadas una con respecto a la otra y el sitio A queda ubicado sobre el codón siguiente en la cadena del mRNA. Cuando el tRNA nuevo con su aminoácido asociado ocupa el sitio A (suponiendo que su anticodón sea complementario del codón recién expuesto en el mRNA), el tRNA iniciador se desprende del sitio E y abandona el ribosoma. El dipéptido se desacopla del tRNA en el sitio P y se establece un enlace peptídico entre el dipéptido y el aminoácido nuevo, con lo cual se forma un tripéptido. De nuevo el tRNA vacío se desplaza hacia el sitio E para desprenderse del ribosoma, mientras que el tRNA portador del tripéptido se mueve del sitio A al sitio P. Así, la cadena peptídica se alarga para formar la secuencia de señal.

El citosol contiene proteínas que se conocen como **partículas de reconocimiento de la señal (SRP)**. Una SRP se une a cada secuencia de señal e inhibe la continuación de la síntesis proteica y el ribosoma completo se desplaza hacia el RER. Un **receptor para la partícula de reconocimiento de la señal**, una proteína transmembrana que está ubicada en la membrana del RER, reconoce y orienta

de modo adecuado al **ribosoma**. El acoplamiento del ribosoma determina el movimiento del complejo SRP-ribosoma hacia un translocador de proteínas, un poro en la membrana del RER. La subunidad mayor del ribosoma se une al translocador de proteínas para la formación de un sello hermético, lo cual alinea el poro del ribosoma con el poro del translocador. La partícula de reconocimiento de la señal y el receptor de SRP abandonan el ribosoma, la síntesis proteica se reanuda y la cadena proteica en formación puede introducirse en la cisterna del RER a través del canal hidrófilo que perfora el translocador de proteínas. Durante este proceso, la enzima **peptidasa de la señal**, ubicada en la luz de la cisterna del RER, escinde la secuencia de señal de la cadena polipeptídica en crecimiento. Una vez que se ha completado la síntesis proteica las dos subunidades ribosómicas se separan del RER y quedan libres en el citosol.

La proteína neosintetizada se modifica en el RER por glucosilación y por formación de enlaces disulfuro, que transforman la proteína lineal en su forma globular. Las proteínas neoformadas se transportan hacia el cúmulo vesiculotubular dentro de **vesículas de transferencia** con cubierta de COPII y desde allí pasan a la red *cis*-Golgi en vesículas con cubierta de COPI para después continuar hacia la cisterna *cis*, donde ocurre su procesamiento adicional.

En la cisterna *cis* se fosforilan los grupos de manosa de las enzimas lisosómicas. En el compartimiento **intermedio** del aparato de Golgi se extraen los grupos de manosa no fosforilados y se añaden residuos de galactosa y ácido siálico (**glucosilación terminal**). La modificación final ocurre en la cisterna *trans*, donde residuos de aminoácidos seleccionados se fosforilan y se sulfatan. Luego las proteínas modificadas se transportan desde el aparato de Golgi hacia la red *trans*-Golgi (TGN) para su envasado y clasificación.

Es probable que todas las transferencias entre los compartimientos diversos del aparato de Golgi, incluida la TGN, ocurran a través de vesículas con cubierta de COPI. (Una teoría simultánea sugiere la posibilidad de una maduración cisternal, o sea que conforme el cúmulo vesiculotubular madura, sus componentes se transforman en las cisternas diversas del aparato de Golgi y son reemplazados por la confluencia de vesículas de transferencia de formación nueva.) Los receptores de manosa 6-fosfato presentes en la TGN reconocen y envasan las enzimas destinadas a los lisosomas. Estas **enzimas lisosómicas** abandonan la TGN en vesículas con cubierta de clatrina. Las **proteínas de secreción regulada** se separan y también se envasan en vesículas con cubierta de clatrina. Las **proteínas de membrana** y las proteínas destinadas a la secreción constitutiva (no regulada) se envasan en vesículas sin cubierta de clatrina.



CONSIDERACIONES CLÍNICAS

Algunas personas sufren **enfermedades de almacenamiento lisosómico**, que consisten en una deficiencia hereditaria en la capacidad de los lisosomas para degradar el contenido de los endolisosomas. Uno de los ejemplos mejor caracterizados de estas enfermedades es la **enfermedad de Tay-Sachs**, que ocurre sobre todo en niños cuyos padres son descendientes de judíos del noreste europeo. Dado que los lisosomas de estos niños no pueden catabolizar los gangliósidos GM2, debido a una deficiencia de hexosaminidasa, sus neuronas acumulan cantidades masivas de este gangliósido en endolisosomas de diámetros cada vez mayores. Conforme los endolisosomas aumentan de tamaño, la función neuronal se obstruye y el niño fallece hacia el tercer año de vida.

La **enfermedad de Zellweger** es un trastorno hereditario autosómico recesivo que interfiere la biogénesis normal de los peroxisomas y entre cuyas

características se encuentran los quistes renales, la hepatomegalia, la ictericia, la hipotonía muscular y la desmielinización cerebral que trae como consecuencia un retraso psicomotor.

Estudios recientes han indicado que la mayor parte de los **cánceres** no surgen de mutaciones en genes individuales sino de la formación de aneuploidía. En efecto, dentro del mismo tumor, las configuraciones cromosómicas de las células individuales varían mucho y el contenido celular de DNA puede alcanzar del 50% al 200% del de la célula somática normal. Cabe destacar que en la mezcla y la recombinación de los cromosomas de las células cancerosas, fenómenos que dan la impresión de ser caóticos, parece que hay un orden, como en el linfoma de Burkitt, en el cual los cromosomas 3, 13 y 17 suelen exhibir translocaciones y en los cromosomas 7 y 20 suelen faltar segmentos.

● LÁMINA 1-1 Célula típica

FIGURA 1 ● Células. Simio. Inclusión en plástico. × 1.323

Una célula típica es una estructura limitada por membrana que consiste en un **núcleo** (N) y un **citoplasma** (C). Aunque la membrana celular es demasiado delgada para ver con el microscopio óptico, el contorno de la célula indica la situación de la membrana (*puntas de flecha*). Obsérvese que el contorno de estas células particulares se acerca más o menos a una forma cuadrangular. Vistas en tres dimensiones estas células aparecerían cúbicas, con un núcleo de ubicación central. El **nucléolo** (n) es muy obvio, al igual que los grumos de cromatina (*flechas*) que están dispersos en la periferia y en todo el nucleoplasma.

FIGURA 3 ● Células. Simio. Inclusión en plástico. × 540

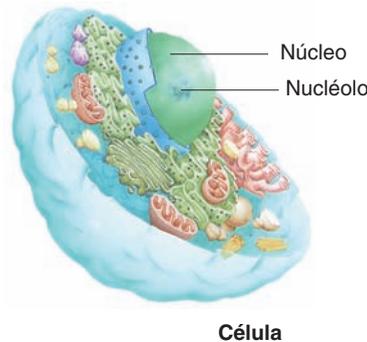
Las células tienen formas y tamaños diversos. Obsérvese que el **epitelio** (E) que tapiza la **superficie luminal** de la vejiga está compuesto por muchos estratos. El estrato más superficial está compuesto por células grandes y con forma de cúpula, algunas con dos **núcleos** (N). Los gránulos que aparecen en el citoplasma (*punta de flecha*) son depósitos de glucógeno. Las células que están más profundas en el epitelio son alargadas y estrechas y sus núcleos (*flecha*) están ubicados en su región más ancha.

FIGURA 2 ● Células. Simio. Inclusión en plástico. × 540

Las células pueden tener morfologías altas y delgadas, como las de las células de un tubo colector del riñón. Sus **núcleos** (N) están ubicados en la región basal y aparece el contorno de las membranas celulares laterales (*puntas de flecha*). Dado que pertenecen a un epitelio, estas células se encuentran separadas de los **elementos del tejido conjuntivo** (CT) por una **membrana basal** (BM).

FIGURA 4 ● Células. Simio. Inclusión en plástico. × 540

Algunas células tienen una morfología muy poco habitual, como lo ejemplifica la **célula de Purkinje** (PC) del cerebelo. Obsérvese que su **núcleo** (N) está alojado en la porción celular más amplia, denominada soma (o pericarion). La célula tiene varias extensiones citoplasmáticas: las **dendritas** (De) y el axón. Esta neurona integra la gran cantidad de información que recibe de otras neuronas que establecen sinapsis con ella.



REFERENCIAS

BM	Membrana basal	De	Dendrita	N	Núcleo
C	Citoplasma	E	Epitelio	n	Nucléolo
CT	Tejido conjuntivo	L	Luz	PC	Célula de Purkinje

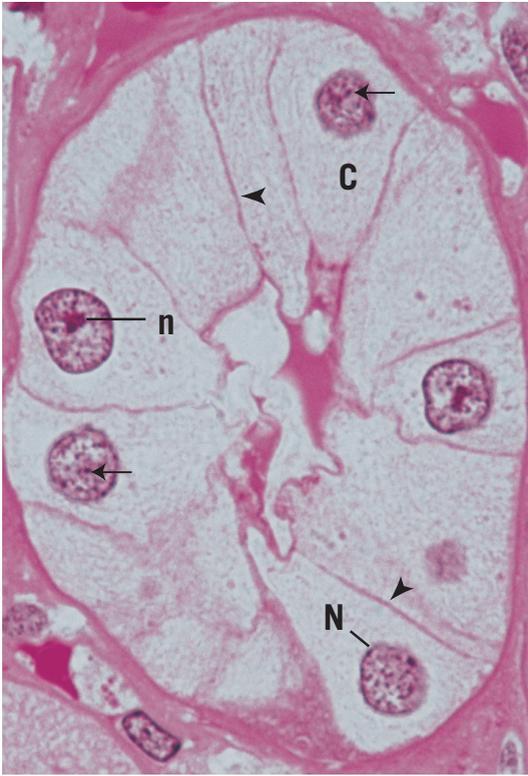


FIGURA 1

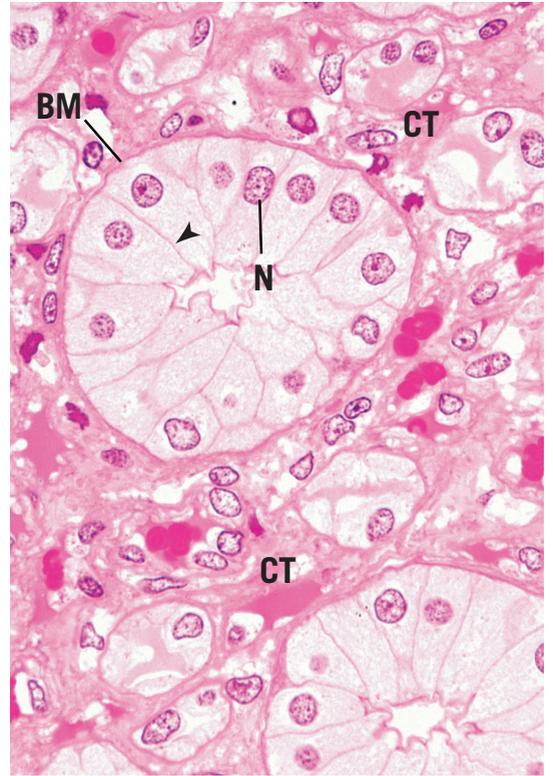


FIGURA 2

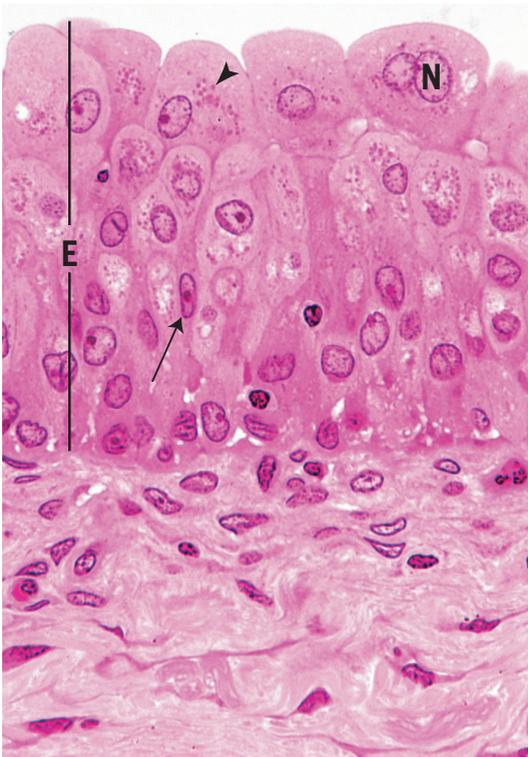


FIGURA 3

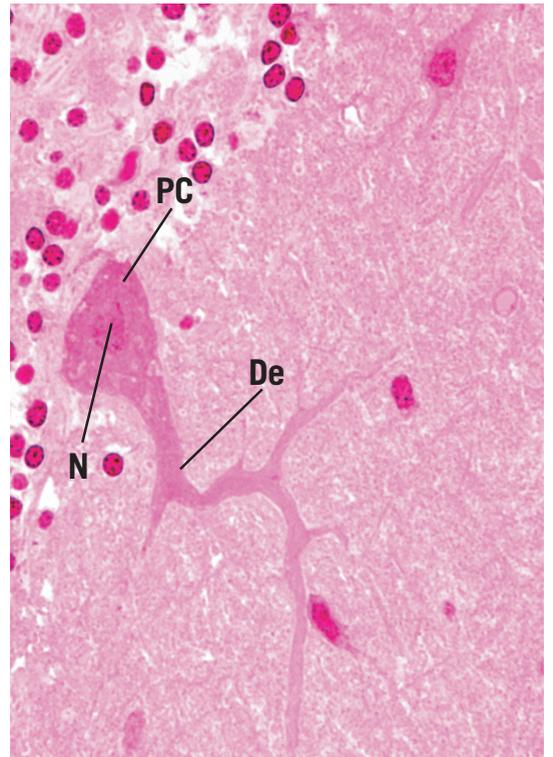


FIGURA 4

● LÁMINA 1-2 Orgánulos e inclusiones celulares

FIGURA 1 ● Núcleo y corpúsculos de Nissl. Médula espinal. Ser humano. Inclusión en parafina. × 540

Las neuronas motoras de la médula espinal son neuronas multipolares porque muchas prolongaciones surgen de su **soma** (S) voluminoso, el cual alberga el **núcleo** (N) y orgánulos diversos. Obsérvese que el núcleo exhibe un **nucléolo** (n) grande y bien teñido. En el citoplasma también hay una serie de estructuras bien teñidas que reciben el nombre de **corpúsculos de Nissl** (NB). La microscopía electrónica permitió comprobar que correspondían al retículo endoplasmático rugoso. La intensidad de la tinción se debe al ácido ribonucleico de los ribosomas que están adheridos a la membrana del retículo endoplasmático rugoso.

FIGURA 3 ● Gránulos de cimógeno. Páncreas. Simio. Inclusión en plástico. × 540

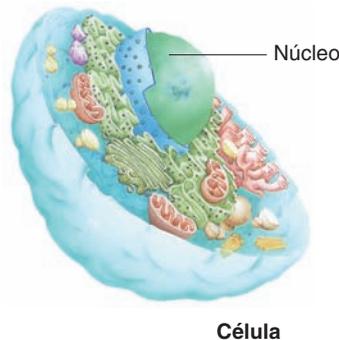
La porción exocrina del páncreas produce las enzimas necesarias para la digestión adecuada de los alimentos ingeridos. Las células pancreáticas almacenan estas enzimas en la forma de **gránulos de cimógeno** (ZG) hasta que la actividad hormonal desencadena su liberación. Obsérvese que las células parenquimatosas están organizadas en cúmulos denominados **ácinos** (Ac), con una luz central hacia la cual se vierte el producto de secreción. Nótese que los gránulos de cimógeno se almacenan en la región apical de la célula, lejos del **núcleo** (N), que está en la región celular basal. Las flechas señalan las membranas celulares laterales de las células contiguas de un ácino.

FIGURA 2 ● Productos de secreción. Mastocito. Simio. Inclusión en plástico. × 540

En el **tejido conjuntivo** (CT) subyacente al revestimiento epitelial de la mucosa del intestino delgado hay **mastocitos** (MC) abundantes. Los gránulos (*flechas*) de los mastocitos están distribuidos en todo su citoplasma y se liberan en toda la periferia de la célula. Estos gránulos pequeños contienen histamina y heparina, además de otras sustancias. Obsérvese que las **células epiteliales** (EC) son altas y de morfología cilíndrica y que algunos **leucocitos** (Le) están migrando hacia la **luz intestinal** (L) a través de los espacios intercelulares. Las puntas de flecha señalan las barras terminales, las cuales son uniones entre células epiteliales contiguas. La microscopía electrónica ha permitido comprobar que la **chapa estriada** (BB) está formada por microvellosidades.

FIGURA 4 ● Productos de secreción mucosos. Células caliciformes. Intestino grueso. Simio. Inclusión en plástico. × 540

Las glándulas del intestino grueso contienen **células caliciformes** (GC); estas células elaboran una gran cantidad de material mucoso que actúa como lubricante para el movimiento del residuo compactado de la digestión. Cada célula caliciforme tiene una región apical dilatada, la **teca** (T), que contiene el producto de secreción celular. La base de la célula está comprimida y alberga el **núcleo** (N), al igual que los orgánulos necesarios para la síntesis del moco, a saber: el retículo endoplasmático rugoso y el aparato de Golgi. Las flechas señalan las membranas celulares laterales de células caliciformes contiguas.



REFERENCIAS

Ac	Ácino	L	Luz	NB	Corpúsculo de Nissl
BB	Chapa estriada	Le	Leucocito	S	Soma
CT	Tejido conjuntivo	MC	Mastocito	T	Teca
EC	Célula epitelial	N	Núcleo	ZG	Gránulo de cimógeno
GC	Célula caliciforme	n	Nucléolo		

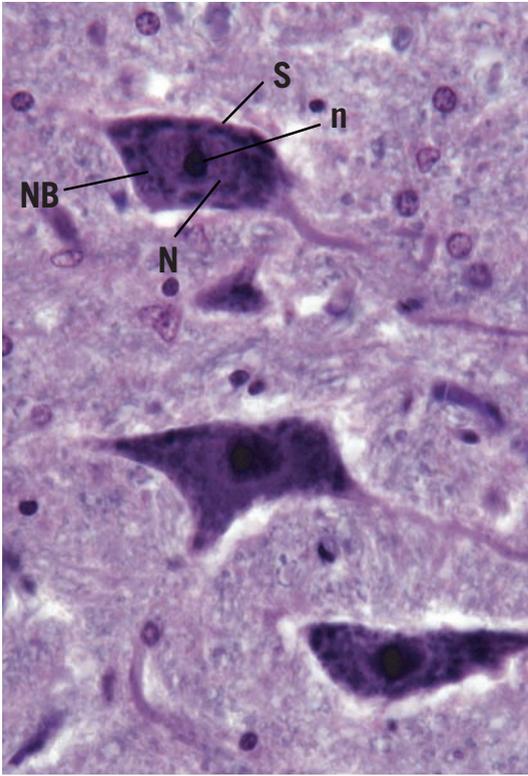


FIGURA 1

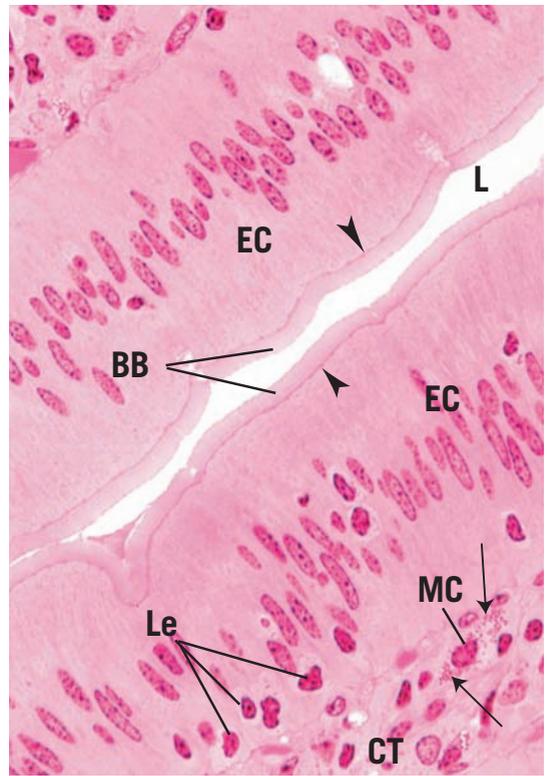


FIGURA 2

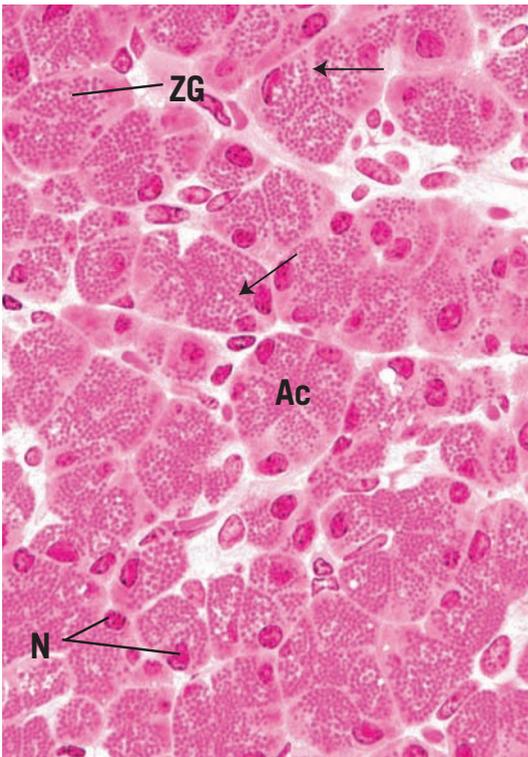


FIGURA 3



FIGURA 4

● LÁMINA 1-3 Modificaciones de la superficie celular

FIGURA 1 ● Chapa estriada. Intestino delgado. Simio. Inclusión en plástico. × 540

Las células que tapizan la **superficie luminal** (L) del intestino delgado son células cilíndricas entre las cuales hay muchas **células caliciformes** (GC) productoras de moco. La función de las células cilíndricas es absorber los alimentos digeridos a través de su superficie apical libre. Para aumentar la extensión de su superficie libre las células tienen una **chapa estriada** (BB) que el microscopio electrónico demuestra que está formada por microvelosidades, extensiones digitiformes cortas y estrechas de citoplasma cubierto por plasmalema. Cada microvelosidad tiene una cubierta celular de glucocálix que también contiene enzimas digestivas. En el centro de la microvelosidad hay filamentos de actina de orientación longitudinal y otras proteínas asociadas.

FIGURA 3 ● Estereocilios. Epidídimo. Simio. Inclusión en plástico. × 540

El revestimiento interno del conducto del epidídimo está compuesto por **células principales** (Pi) cilíndricas altas y **células basales** (BC) cortas. Las células principales tienen estereocilios largos (*flechas*) que sobresalen en la luz. Antes se creía que los estereocilios eran estructuras largas e inmóviles, similares a los cilios, pero los estudios con el microscopio electrónico han permitido comprobar que los estereocilios en realidad son microvelosidades largas que se ramifican y se aglomeran entre sí. La función de los estereocilios en el epidídimo, si es que tienen alguna, se desconoce. La luz está ocupada por una gran abundancia de espermatozoides, los cuales tienen una cabeza oscura (*asteriscos*) y un flagelo pálido (*punta de flecha*) bien visibles. Los flagelos son estructuras muy largas, similares a cilios, que la célula utiliza para su propulsión.

FIGURA 2 ● Cilios. Trompa uterina. Simio. Inclusión en plástico. × 540

El revestimiento de la mucosa de la trompa uterina está compuesto por dos tipos de células epiteliales: las **células en clavija** (pc), con brotes citoplasmáticos apicales (*blebs*), que probablemente produzcan factores nutritivos necesarios para la supervivencia de los gametos, y las **células ciliadas** (CC), que son pálidas. Los cilios (*flechas*) son extensiones digitiformes largas y móviles de la membrana celular y el citoplasma apicales que desplazan material sobre la superficie de la célula. El centro del cilio, según lo muestra la microscopía electrónica, contiene el axonema, que está compuesto por microtúbulos ordenados en una configuración específica de nueve dobletes periféricos alrededor de un par central de microtúbulos individuales.

FIGURA 4 ● Puentes intercelulares. Piel. Simio. Inclusión en plástico. × 540

La epidermis de la piel gruesa está compuesta por varios estratos celulares, uno de los cuales es el estrato espinoso que se muestra en esta microfotografía. Las células de esta capa tienen extensiones digitiformes gruesas y cortas que entran en contacto con las de las células contiguas. Antes del advenimiento del microscopio electrónico se creía que estos puentes intercelulares (*flechas*) eran continuidades citoplasmáticas entre células vecinas; sin embargo, hoy se sabe que estas prolongaciones sirven meramente como regiones de formación de desmosomas, de modo que las células puedan adherirse unas a otras.



Célula

REFERENCIAS

BB	Chapa estriada	GC	Célula caliciforme	pc	Célula en clavija
BC	Célula basal	L	Luz	Pi	Célula principal
CC	Célula ciliada				

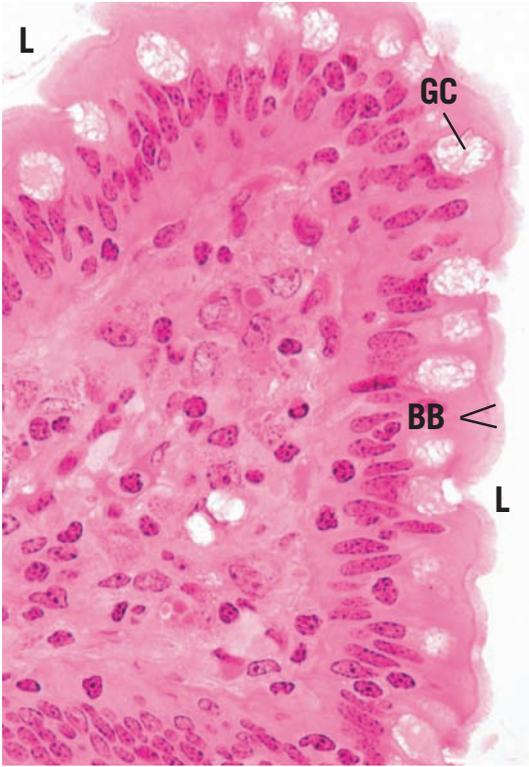


FIGURA 1

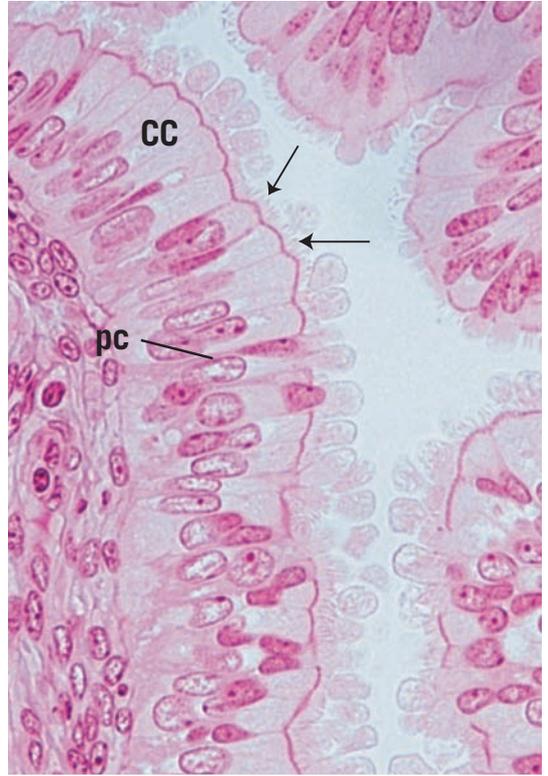


FIGURA 2

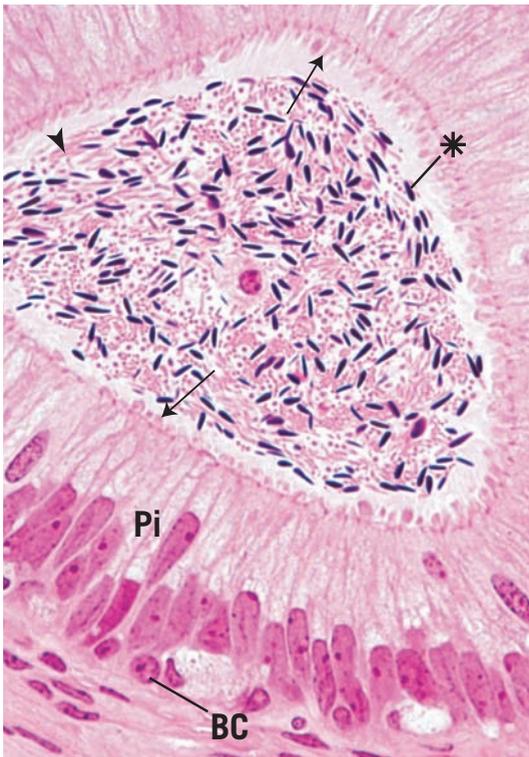


FIGURA 3

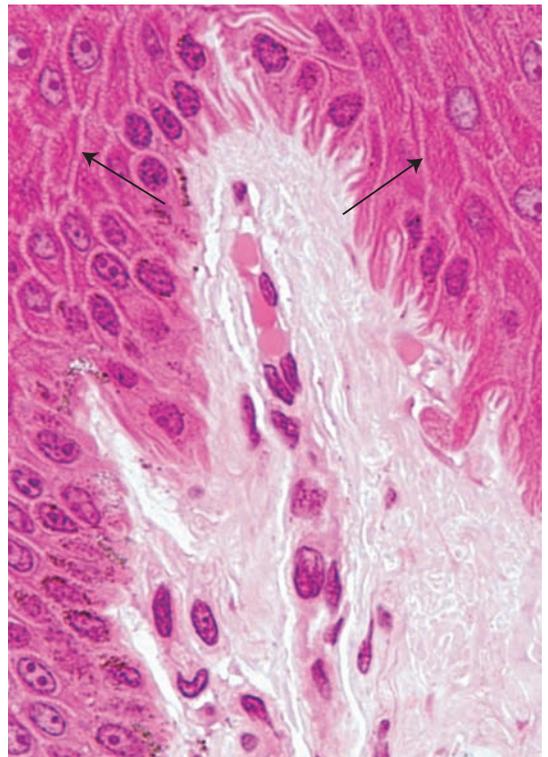


FIGURA 4

FIGURA 1 ● Mitosis. Blástula de corégono. Inclusión en parafina. × 270

En esta microfotografía de una blástula de corégono, pez salmónido, pueden verse las diferentes etapas de la mitosis. En la primera etapa mitótica, la **profase (P)**, los cromosomas filamentosos cortos (*flecha*) aparecen en el centro de la célula. Ya no está la envoltura nuclear. Durante la **metafase (M)**, los cromosomas se alinean en el plano ecuatorial de la célula. Los cromosomas comienzan a migrar hacia los polos opuestos de la célula al principio de la **anafase (A)** y se separan cada vez más conforme progresa esta etapa de la mitosis (*puntas de flecha*). Obsérvense las regiones densas, los **centríolos (c)**, hacia donde migran los cromosomas.

FIGURA 2 ● Mitosis. Blástula de corégono. Inclusión en parafina. × 540

Al principio de la etapa de telofase de la división mitótica los **cromosomas (Ch)** han alcanzado los polos opuestos de la célula. La membrana celular se estrangula para separar la célula en dos células hijas nuevas y forma un surco de segmentación (*puntas de flecha*). El aparato fusil mitótico se ve como líneas horizontales paralelas (*flecha*) que al final formarán el cuerpo medio. Conforme avanza la telofase las dos células hijas nuevas desenrollan sus cromosomas y restablecen las envolturas nucleares y los nucléolos.

FIGURA 3 ● Mitosis. Ratón. Microscopía electrónica. × 9.423

El tejido neonatal está caracterizado por la actividad mitótica, con muchas células en proceso de proliferación. Obsérvense que el **núcleo (N)** en interfase tiene una **envoltura nuclear (NE)** típica, cromatina perinuclear (*asterisco*), nucléolo y poros nucleares. Sin embargo, una célula en la fase mitótica del ciclo celular pierde la envoltura nuclear y el nucléolo, mientras que sus **cromosomas (Ch)** pueden verse muy bien. Estos cromosomas ya no están alineados en la placa ecuatorial, sino que están migrando hacia polos celulares opuestos, lo cual indica que la célula está en el principio o la mitad de la etapa de anafase de la mitosis. Obsérvense los orgánulos citoplasmáticos, como mitocondrias, retículo endoplasmático rugoso y aparato de Golgi.

REFERENCIAS

A	Anafase	M	Metafase	NE	Envoltura nuclear
c	Centríolo	N	Núcleo	P	Profase
Ch	Cromosoma				

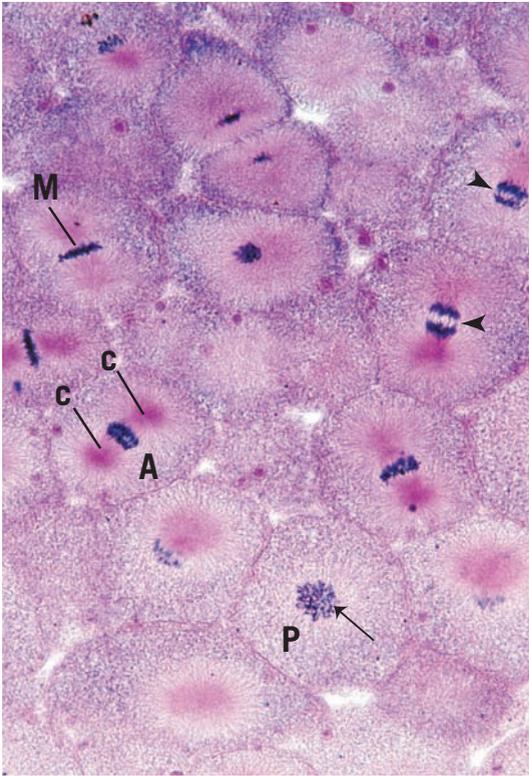


FIGURA 1

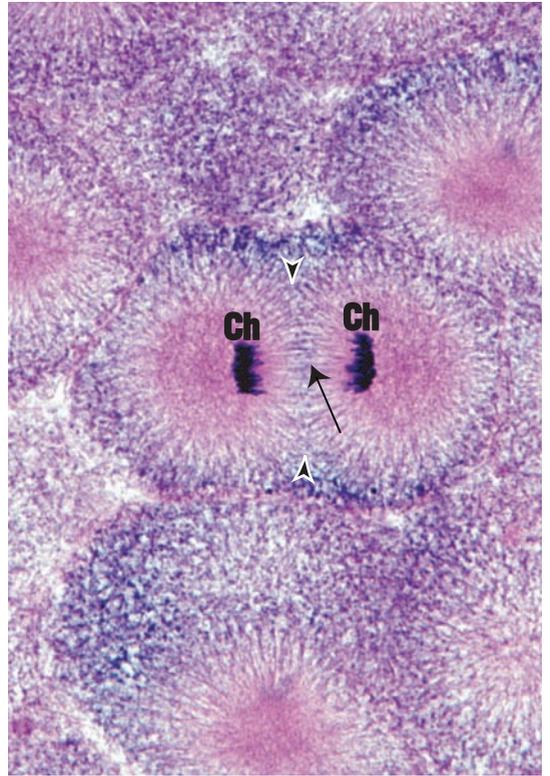


FIGURA 2

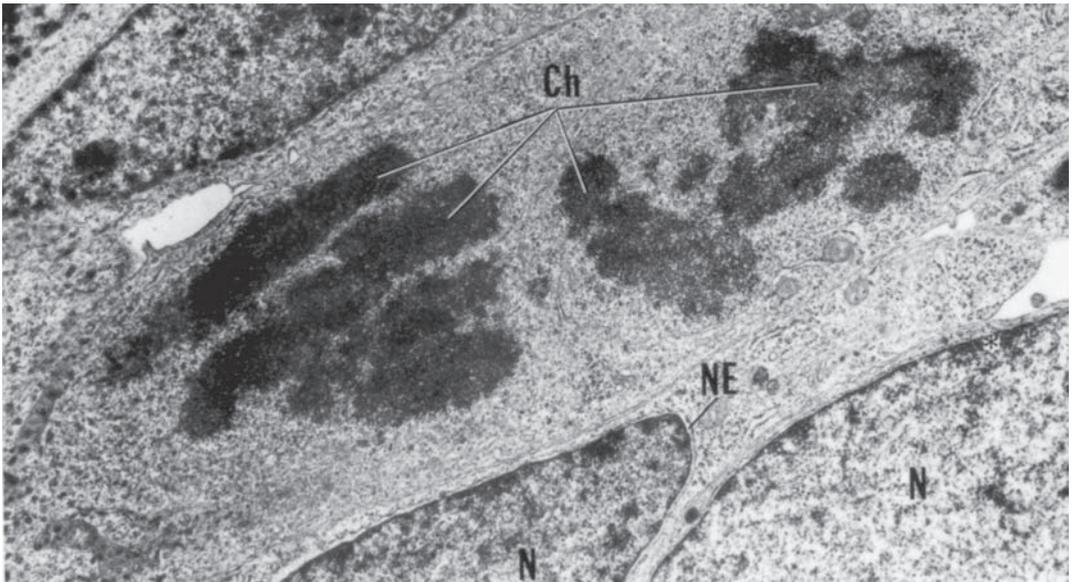


FIGURA 3

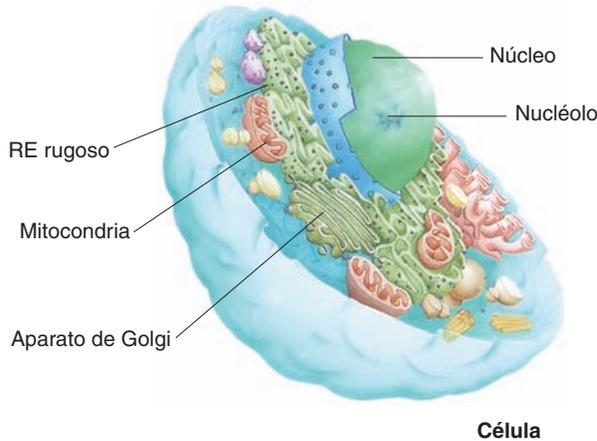
● LÁMINA 1-5 Célula típica, microscopia electrónica

FIGURA 1 ● Célula típica. Hipófisis. Rata. Microscopia electrónica. × 8.936

Las gonadotrofas de la glándula hipófisis representan un ejemplo excelente de una célula típica, dado que albergan muchos de los orgánulos citoplasmáticos que tienen la mayoría de las células. El citoplasma está limitado por una membrana celular (*puntas de flecha*) que se destaca muy bien, en especial donde se acerca al plasmalema de las células electrondensas contiguas. Las **mitocondrias** (m) no son abundantes pero se identifican con facilidad, en especial en los cortes longitudinales, a causa de que sus crestas (*flechas*) están distribuidas de un modo característico. Dado que elabora activamente un producto de secreción que debe envasarse y liberarse hacia el entorno celular, esta célula tiene un **aparato de Golgi** (GA) bien desarrollado que está situado cerca del **núcleo** (N). Obsérvese que el aparato de Golgi está formado por varios rimeros de cisternas aplanadas. Además, esta célula está bien provista de **retículo endoplasmático rugoso** (rER), lo cual indica una síntesis

activa de proteínas. En el citoplasma también hay gránulos de secreción (*asteriscos*), que son componentes temporales.

El núcleo está limitado por la **envoltura nuclear** (NE) típica, la cual está compuesta por una membrana nuclear externa tachonada de ribosomas y una membrana nuclear interna. Son obvios la cromatina periférica y los islotes cromatínicos, al igual que la **cromatina asociada con el nucléolo** (NC). Las regiones claras dentro del núcleo corresponden al nucleoplasma, el cual constituye el componente líquido del núcleo. El **nucléolo** (n) tiene un aspecto esponjoso por su contenido de materiales electronlúcidos y electrondensos que aparecen suspendidos libres en el nucleoplasma. La región electrondensa está compuesta por la pars granulosa y la pars fibrosa, mientras que las regiones electronlúcidas probablemente correspondan al nucleoplasma en el que está suspendido el nucléolo. (De Stokreef JC, Reifel CW, Shin SH. A possible phagocytic role for folliculo-stellate cells of anterior pituitary following estrogen withdrawal from primed male rats. *Cell Tissue Res* 1986;243: 255-261.)



REFERENCIAS

GA	Aparato de Golgi	n	Nucléolo	NE	Envoltura nuclear
m	Mitocondria	NC	Cromatina asociada Con el nucléolo	rER	Retículo endoplasmático rugoso
N	Núcleo				

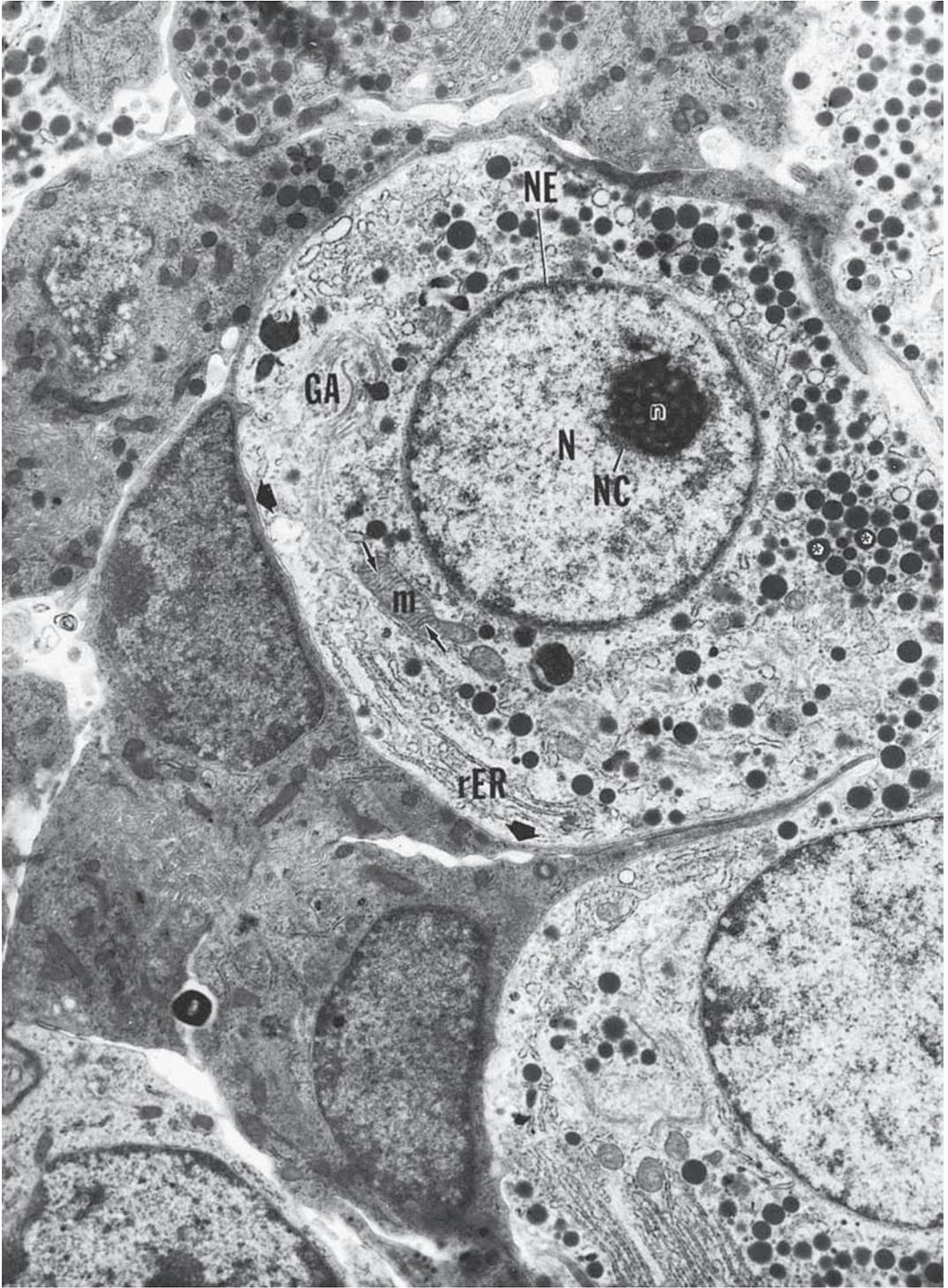


FIGURA 1

● LÁMINA 1-6 Núcleo y citoplasma, microscopía electrónica

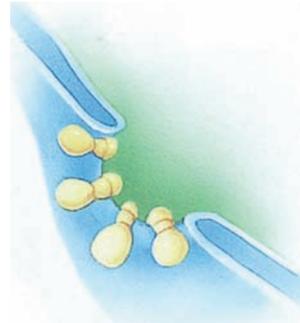
FIGURA 1 ● Núcleo y citoplasma. Hígado. Ratón.
Microscopía electrónica. × 48.176

En esta microfotografía electrónica se ve muy bien el nucleoplasma y la **cromatina** (c) del **núcleo** (N). Obsérvese que las membranas interna (*puntas de flecha*) y externa (*flechas dobles*) de la envoltura nuclear se

fusionan para formar los **poros nucleares** (NP). El **retículo endoplasmático rugoso** (rER) tiene **ribosomas** (R) abundantes. Nótese que hay muchas **mitocondrias** (m) con membrana doble y **crestas** (Cr) bastante obvias. Obsérvese el **microtúbulo** (Mi), de poca electrodensidad, en su trayecto a través del citoplasma.



Retículo endoplasmático rugoso



Complejo de poro nuclear

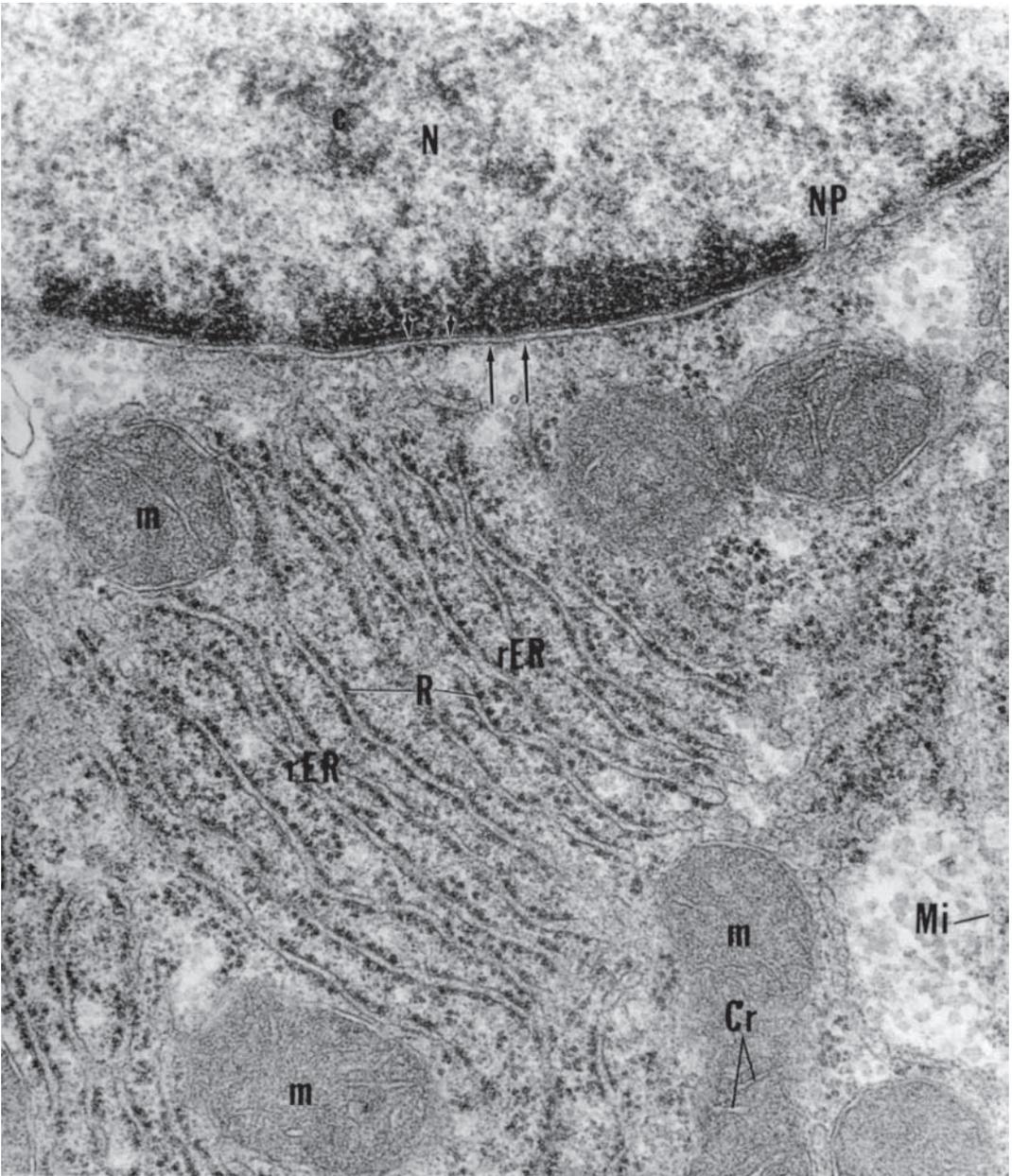


FIGURA 1

● LÁMINA 1-7 Núcleo y citoplasma, microscopia electrónica

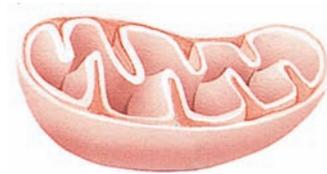
FIGURA 1 • Núcleo y citoplasma. Hígado. Ratón.
Microscopia electrónica. $\times 20.318$

Esta microfotografía electrónica de una célula hepática muestra el **núcleo (N)** con su **cromatina (c)** condensada y muchos orgánulos citoplasmáticos. Obsérvese que las **mitocondrias (m)** tienen gránulos matriciales electron-

densos (*flechas*) dispersos en los espacios que hay entre las crestas de la matriz. En la región perinuclear está el **aparato de Golgi (GA)**, el cual cumple una función activa en el envasado de material en **vesículas de condensación (CV)**. El **retículo endoplasmático rugoso (rER)** es muy obvio a causa de sus **ribosomas (R)**, mientras que el **retículo endoplasmático liso** no se destaca tanto.



Aparato de Golgi



Mitocondria

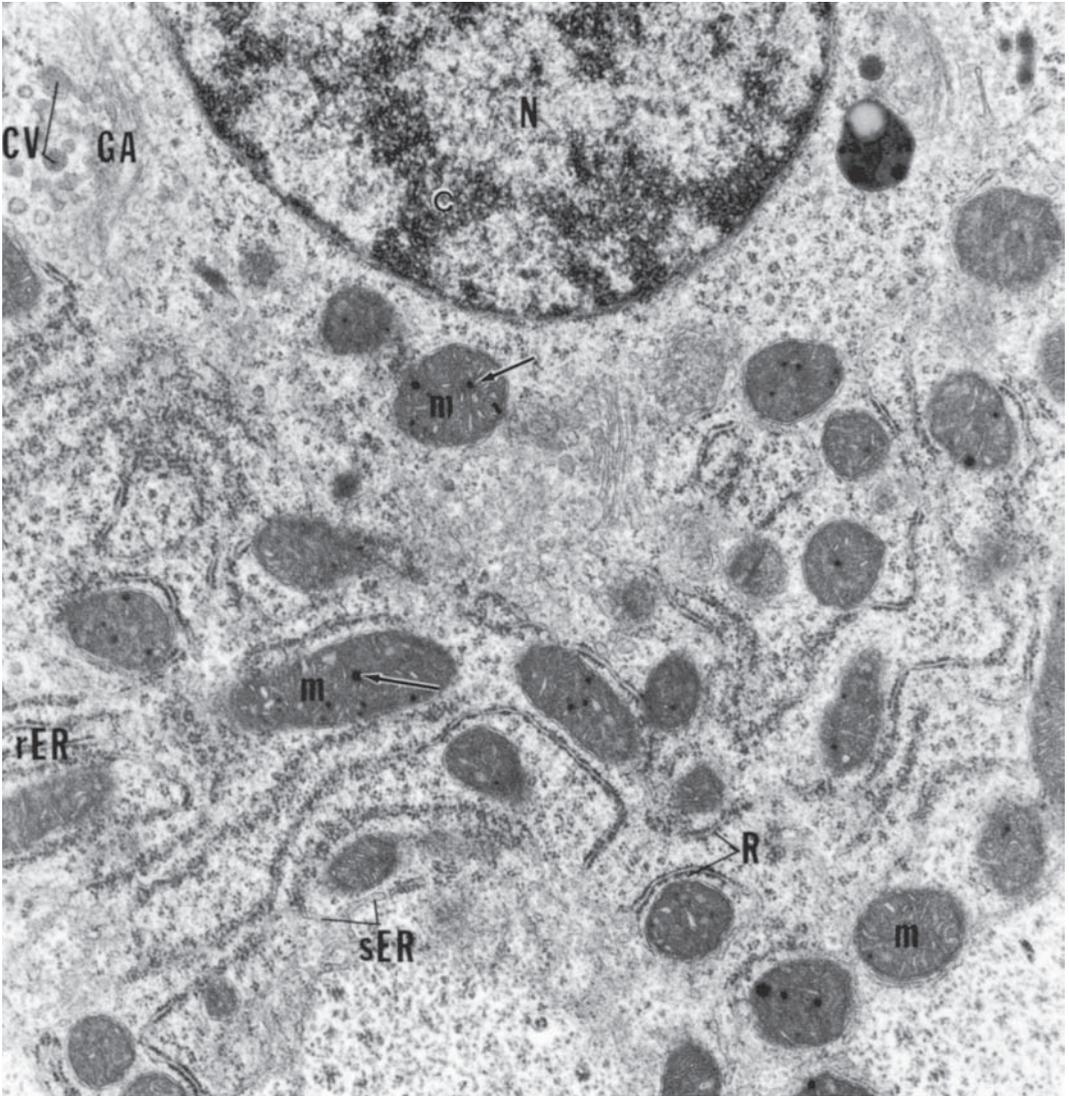


FIGURA 1

● LÁMINA 1-8 Aparato de Golgi, microscopia electrónica

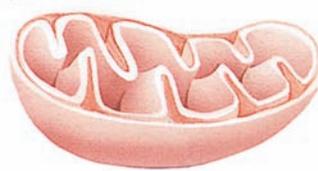
FIGURA 1 ● Aparato de Golgi. Ratón. Microscopia electrónica. × 28.588

El aparato de Golgi extenso de esta célula secretora tiene varias **cisternas** (Ci) aplanadas que están formadas por membrana y se apilan una sobre otra. La cara convexa (cara *cis*) (ff) recibe las **vesículas de transferencia** (TV)

provenientes del retículo endoplasmático rugoso. La **red *trans*-Golgi** (mf), cóncava, libera **vesículas de condensación** (CV), que contienen el producto de secreción. (De Gartner LP, Seibel W, Hiatt JL, et al. A fine structural analysis of mouse molar odontoblast maturation. Acta Anat [Basilea] 1979;103:16-33.)



Aparato de Golgi



Mitocondria



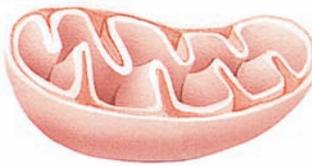
FIGURA 1

● LÁMINA 1-9 Mitocondrias, microscopia electrónica

FIGURA 1 ● Mitocondrias. Riñón. Ratón. Microscopia electrónica. × 18.529

La superficie basal de las células de los túbulos contorneados proximales tiene muchos repliegues profundos y muy apiñados. Muchos de ellos albergan **mitocondrias** (m) orientadas de modo longitudinal, en las cuales la

membrana externa es lisa y la membrana interna está plegada para formar **crestas** (Cr). Nótese que en la matriz mitocondrial hay gránulos (*puntas de flecha*). Obsérvese también la lámina basal con su lámina densa (*puntas de flecha blancas*) y su lámina lúcida (*flechas*) visibles.



Mitocondria

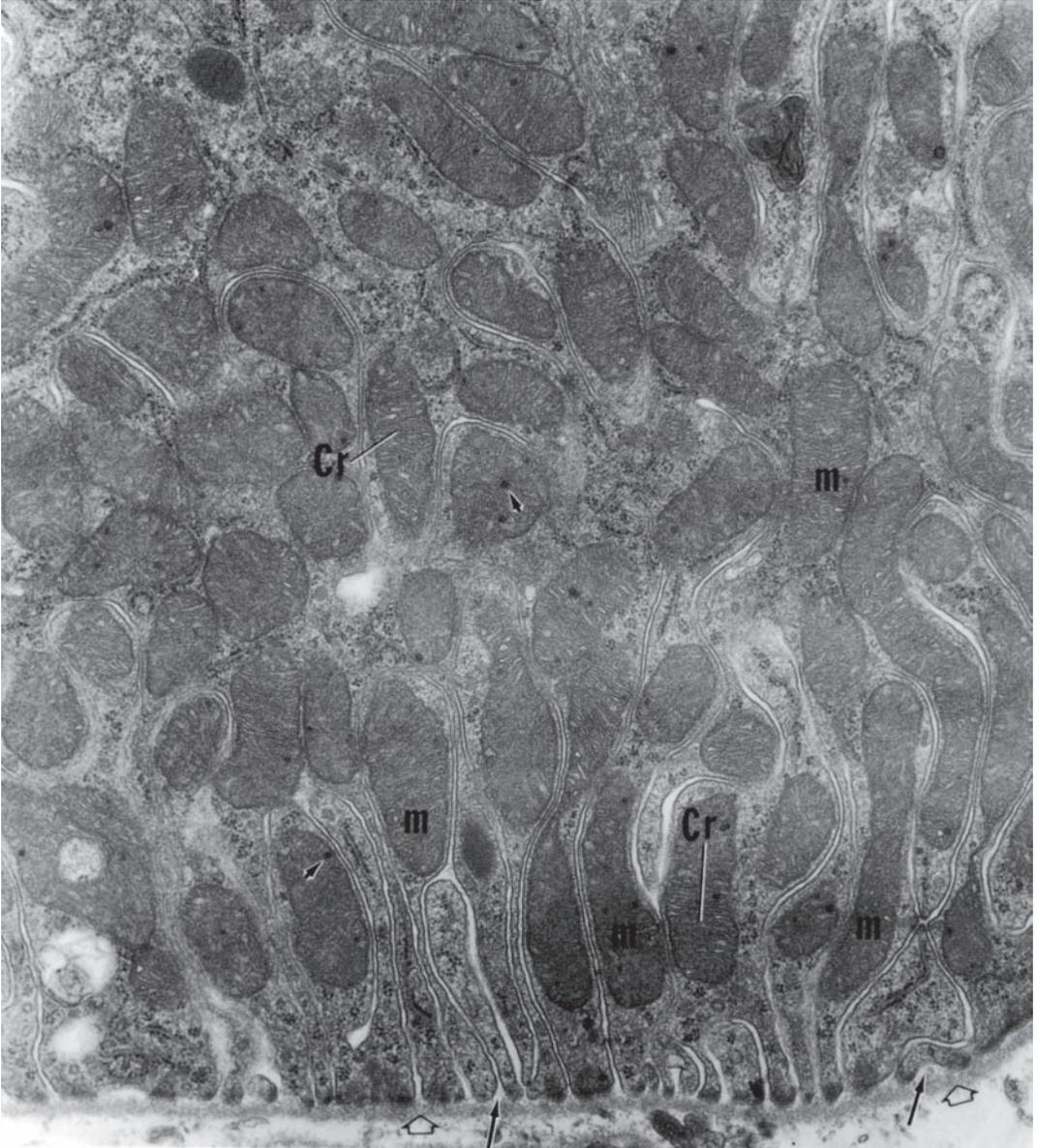


FIGURA 1