

Epitelio y glándulas

5

Los aproximadamente 200 tipos diferentes de células que componen el cuerpo humano se disponen y organizan de manera conjunta en cuatro **tejidos** básicos. Los grupos de estos tejidos están integrados en diversas estructuras organizacionales y funcionales dentro de **órganos**, que llevan a cabo las funciones del cuerpo. Los cuatro tipos de tejido básico son el **epitelial**, **conectivo**, **muscular** y **nervioso**. En este capítulo y en los siguientes se describe cada uno de estos tejidos y las células que los constituyen.

TEJIDO EPITELIAL

El **tejido epitelial** se encuentra en dos formas: a) como hojas de células contiguas (**epitelios**) que cubren el cuerpo en su superficie externa y lo revisten en su superficie interna y b) como glándulas, originadas en células epiteliales invaginadas.

Los epitelios derivan de las tres capas germinativas embrionarias, aunque la mayor parte de ellos procede del ectodermo y el endodermo. El ectodermo da lugar a las mucosas bucal y nasal, córnea, epidermis de la piel, glándulas de la piel y glándulas mamarias. El hígado, el páncreas y el recubrimiento de los aparatos respiratorio y digestivo tienen su origen en el endodermo. Los túbulos uriníferos de los riñones, el recubrimiento de los sistemas reproductores masculino y femenino, el recubrimiento endotelial del sistema circulatorio y el mesotelio de las cavidades corporales se desarrollan a partir de la capa germinal mesodérmica.

Los tejidos epiteliales tienen múltiples funciones:

- **Protección** de los tejidos subyacentes del cuerpo de abrasiones y lesiones
- **Transporte transcelular** de moléculas a través de las capas epiteliales
- **Secreción** de moco, hormonas, enzimas, entre otros, de diversas glándulas
- **Absorción** de material de una luz (p. ej., tubo digestivo o ciertos túbulos renales)

- Control del movimiento de materiales entre compartimientos del cuerpo mediante **permeabilidad selectiva** de uniones intercelulares entre células epiteliales
- **Detección** de **sensaciones** a través de las papilas del gusto, la retina del ojo y células piliformes especializadas en el oído

Epitelio

Las células contiguas unidas estrechamente, que forman hojas, cubren o revisten el cuerpo, se conocen como epitelio.

Las hojas de células adjuntas en el epitelio están unidas entre sí ajustadamente por complejos de unión. Los epitelios muestran poco espacio intercelular y poca matriz extracelular. Están separados del tejido conectivo subyacente por una matriz extracelular, la lámina basal, sintetizada por las células epiteliales. Debido a que el epitelio es avascular, el tejido conectivo de apoyo adyacente proporciona la nutrición y oxígeno por sus lechos capilares mediante difusión a través de la lámina basal.

Clasificación de membranas epiteliales

Las bases de la clasificación del epitelio son la disposición y morfología de la célula.

Las membranas epiteliales se clasifican de acuerdo con el número de capas celulares entre la lámina basal y la superficie libre y la morfología de las células epiteliales (cuadro 5-1). Si la membrana está constituida por una capa de células, se denomina **epitelio simple**; cuando se compone de más de una capa celular, se conoce como **epitelio estratificado** (fig. 5-1). La morfología de las células puede ser escamosa (plana), cuboidal o cilíndrica, cuando se observan en cortes perpendiculares de la membrana basal. Los epitelios estratificados se clasifican en relación con la morfología de las células y su capa superficial únicamente. Además de estas dos clases principales de epitelios, que se identifican adicionalmente por la morfo-

logía celular, existen otros dos tipos distintos: pseudoestratificado y transicional (fig. 5-1).

Epitelio escamoso simple

El epitelio escamoso simple está formado por una capa de células planas.

El **epitelio escamoso simple** se constituye con una capa de células poligonales, delgadas y de perfil bajo den-

samente agrupadas. Cuando se observa desde la superficie, la hoja epitelial se ve muy similar a un piso de mosaico con un núcleo abultado situado en posición central en cada célula (fig. 5-2A).

Sin embargo, cuando se observa en un corte, sólo algunas células muestran núcleos, ya que el plano de corte no incluye con frecuencia los núcleos. Los epitelios escamosos simples recubren alveolos pulmonares, componen el asa de Henle y la capa parietal de la cápsula de Bowman en el riñón y forman el recubrimiento endotelial de

Cuadro 5-1. Clasificación de epitelios

Tipo	Forma de las células de superficie	Ejemplo de localizaciones	Funciones
Simple Escamoso simple	Aplanada	<i>Recubrimiento:</i> alveolos pulmonares, asa de Henle, capa parietal de la cápsula de Bowman, oído interno y medio; vasos sanguíneos y linfáticos, cavidades pleural y peritoneal	Membrana limitante, transporte de líquido, intercambio gaseoso, lubricación, disminución de la fricción (en consecuencia, favorecen el movimiento de vísceras), membrana de recubrimiento
Cuboidal simple	Cuboidal	Conductos de muchas glándulas, cubren el ovario, forman túbulos renales	Secreción, absorción, protección
Cilíndrico simple	Cilíndrica	<i>Recubrimiento:</i> oviductos, conductos eferentes de los testículos, útero, bronquios pequeños, gran parte del tubo digestivo, vesícula biliar y conductos grandes de algunas glándulas	Transporte, absorción, secreción, protección
Seudoestratificado	Todas las células descansan en la lámina basal pero no todas llegan a la superficie epitelial; las células de la superficie son cilíndricas	<i>Recubrimiento:</i> la mayor parte de la tráquea, bronquios primarios, epidídimo y conductos deferentes, trompa auditiva, parte de la cavidad timpánica, cavidad nasal, saco lagrimal, uretra masculina, grandes conductos excretorios	Secreción, absorción, lubricación, protección, transporte
Estratificado Escamoso estratificado (no queratinizado)	Aplanada (con núcleos)	<i>Recubrimiento:</i> boca, epiglotis, esófago, pliegues vocales, vagina	Protección, secreción
Escamoso estratificado (queratinizado)	Aplanada (sin núcleos)	Epidermis de la piel	Protección
Cuboidal estratificado	Cuboidal	<i>Recubrimiento:</i> conductos de glándulas sudoríparas	Absorción, secreción
Cilíndrico estratificado	Cilíndrica	Conjuntiva ocular, algunos conductos excretorios grandes, porciones de la uretra masculina	Secreción, absorción, protección
Transicional	Cupular (relajada), aplanada (distendida)	<i>Recubrimiento:</i> vías urinarias desde los cálices renales hasta la uretra	Protección, distensibilidad

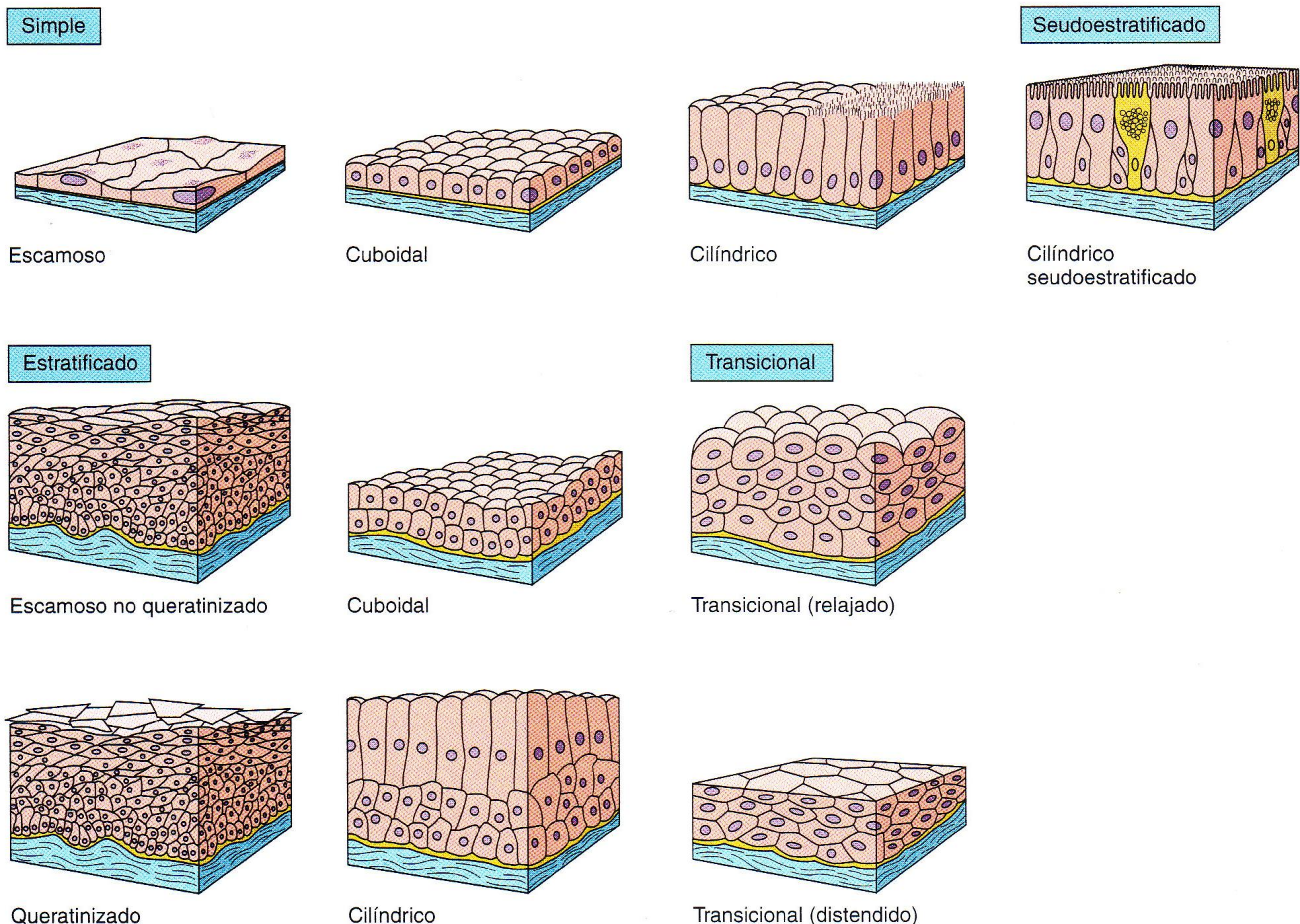


Fig. 5-1. Tipos de epitelio.

vasos sanguíneos y linfáticos y también el mesotelio de las cavidades pleural y peritoneal.

Epitelio cuboidal simple

El epitelio cuboidal simple se compone de una capa de células semejantes a sólidos hexagonales truncados.

El **epitelio cuboidal simple** se integra con una capa de células en forma de polígono (fig. 5-2A). Cuando se observa en un corte perpendicular a la superficie, las células presentan un perfil cuadrado con un núcleo redondo ubicado en el centro. Los epitelios cuboidales simples componen los conductos de muchas glándulas del cuerpo, forman el recubrimiento del ovario y constituyen el epitelio de ciertos túbulos renales.

Epitelio cilíndrico simple

El epitelio cilíndrico simple lo forma una capa de células altas con forma de sólidos hexagonales.

Las células del **epitelio cilíndrico simple** se parecen bastante a las del epitelio cuboidal simple vistas desde

la superficie; empero, cuando se observan en un corte longitudinal, son células altas y rectangulares, cuyos núcleos ovoides suelen localizarse al mismo nivel en la mitad basal de la célula (fig. 5-2B). El epitelio cilíndrico simple se encuentra en el recubrimiento de gran parte del tubo digestivo, la vesícula biliar y conductos grandes de glándulas. El epitelio cilíndrico simple puede mostrar un borde estriado o **microvellosidades** (procesos citoplásmicos digitaliformes y estrechos), que se proyectan desde la superficie apical de las células. El epitelio cilíndrico simple que recubre el útero, oviductos, conductos eferentes y bronquios pequeños es ciliado. En estos órganos se proyectan **cilios** hacia la luz (estructuras piliformes) desde la superficie apical de las células cilíndricas.

Epitelio escamoso estratificado (no queratinizado)

El epitelio escamoso estratificado (no queratinizado) está compuesto de varias capas de células, de las cuales la capa más superficial posee núcleos.

El **epitelio escamoso estratificado (no queratinizado)** es grueso; debido a que está compuesto de varias

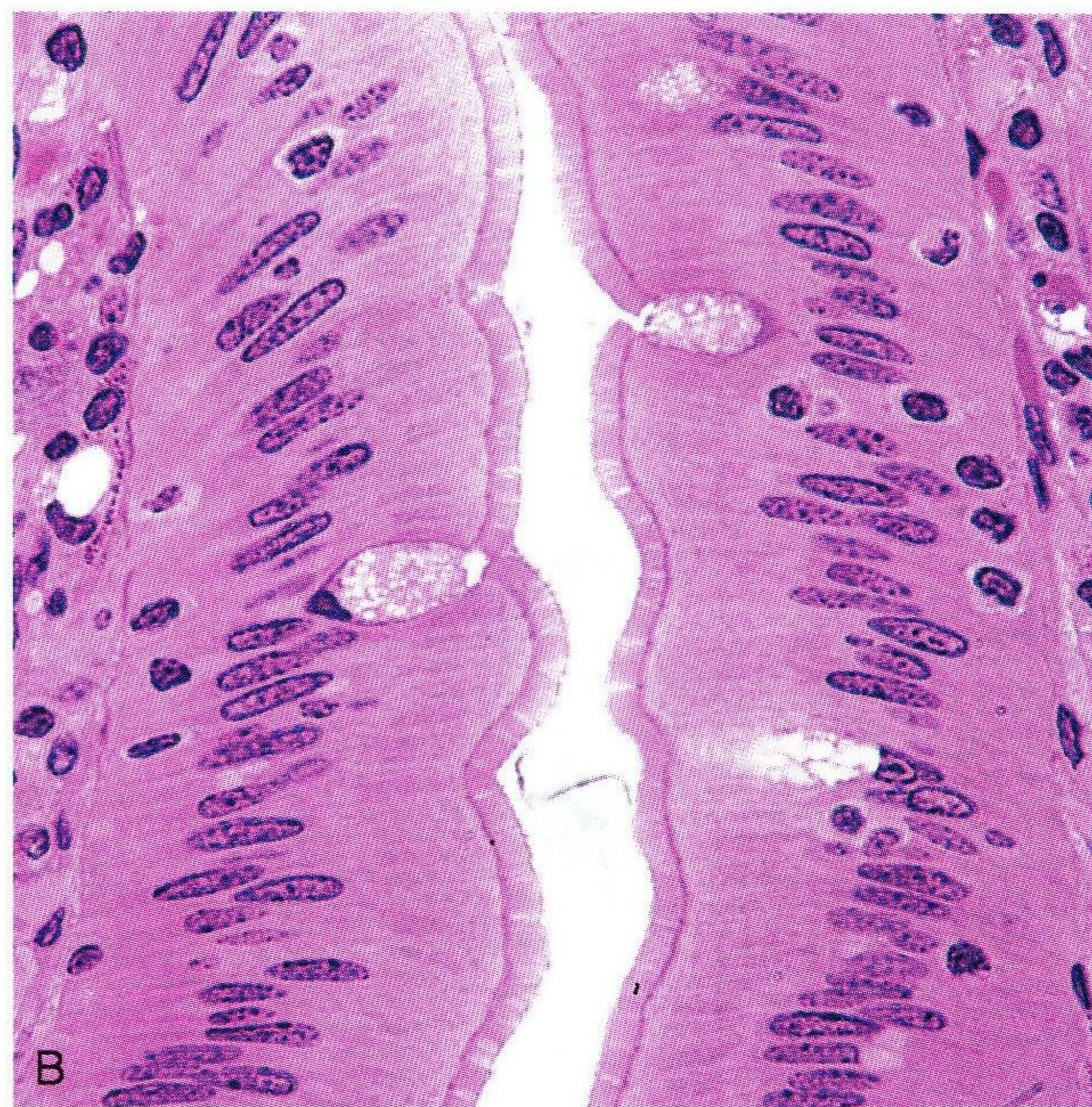
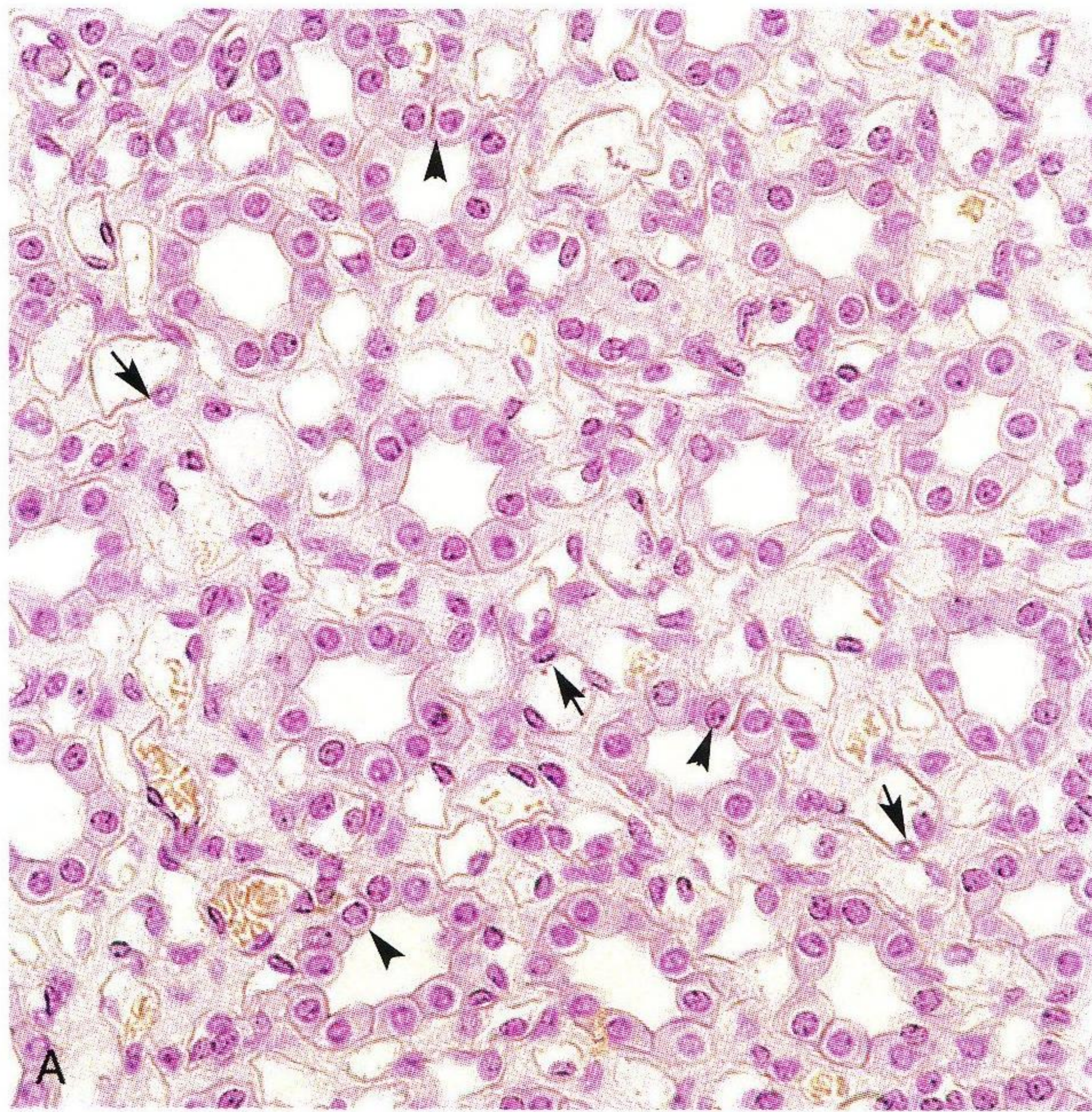


Fig. 5-2. Fotomicrografías de epitelios simples. A, epitelio escamoso simple (*flechas*). Obsérvese la morfología de las células y sus núcleos. Epitelio cuboidal simple (*cabezas de flechas*). Nótese los núcleos redondos, colocados en el centro ($\times 270$). B, epitelio cilíndrico simple. Obsérvese los núcleos ovalados y el borde estriado ($\times 540$).

capas de células, sólo la más profunda se encuentra en contacto con la lámina basal (fig. 5-3A). Las células basales (más profundas) de este epitelio tienen una forma cuboidal; las que se localizan en la parte media del epitelio son polimorfas y las células que integran la superficie libre del epitelio son aplanadas (escamosas) —de ahí el nombre escamoso estratificado. Debido a que las células de la superficie son nucleadas, este epitelio se denomina no queratinizado. Por lo general es húmedo y recubre la boca, faringe bucal, esófago, cuerdas vocales verdaderas y vagina.

Epitelio escamoso estratificado (queratinizado)

El epitelio escamoso estratificado (queratinizado) es distinto porque las capas de células que constituyen la superficie libre están muertas, sin núcleo y llenas de queratina.

El **epitelio escamoso estratificado (queratinizado)** es similar al epitelio escamoso estratificado (no queratinizado), salvo porque las capas superficiales del epitelio están compuestas de células muertas cuyos núcleos y citoplasma se sustituyeron con queratina (fig. 5-3B). Este epitelio constituye la epidermis de la piel, una capa correa y gruesa que resiste la fricción impermeable al agua.

Epitelio cuboidal estratificado

El **epitelio cuboidal estratificado**, que contiene sólo dos capas de células cuboidales, recubre los conductos de las glándulas sudoríparas (fig. 5-3C).

Epitelio cilíndrico estratificado

El epitelio cilíndrico estratificado está constituido por más de una capa celular; la capa superficial tiene una forma cilíndrica.

El **epitelio cilíndrico estratificado** está formado por una capa baja más profunda, poliédrica a cuboidal en contacto con la lámina basal, y una capa superficial de células cilíndricas. Este epitelio sólo se encuentra en unos cuantos sitios del cuerpo, en especial en las conjuntivas oculares, algunos conductos excretores grandes y en regiones de la uretra masculina.

Epitelio transicional

El epitelio transicional consiste en varias capas de células, de las cuales la superficial es más grande y de forma cupular.

El nombre de **epitelio transicional** se debe a que se pensaba erróneamente que era una transición entre los epitelios cilíndrico estratificado y escamoso estratificado. Hoy en día se sabe que este epitelio es un tipo distinto localizado de manera exclusiva en el sistema urinario, en donde recubre las vías urinarias de los cálices renales a la uretra.

El epitelio transicional está compuesto por muchas capas de células; las situadas basalmente son cilíndricas o cuboidales bajas. Arriba de las células basales yacen varias capas compuestas de células poliédricas. Las células más superficiales de la vejiga vacía son grandes, en ocasiones binucleadas, y con las partes superiores redondeadas en

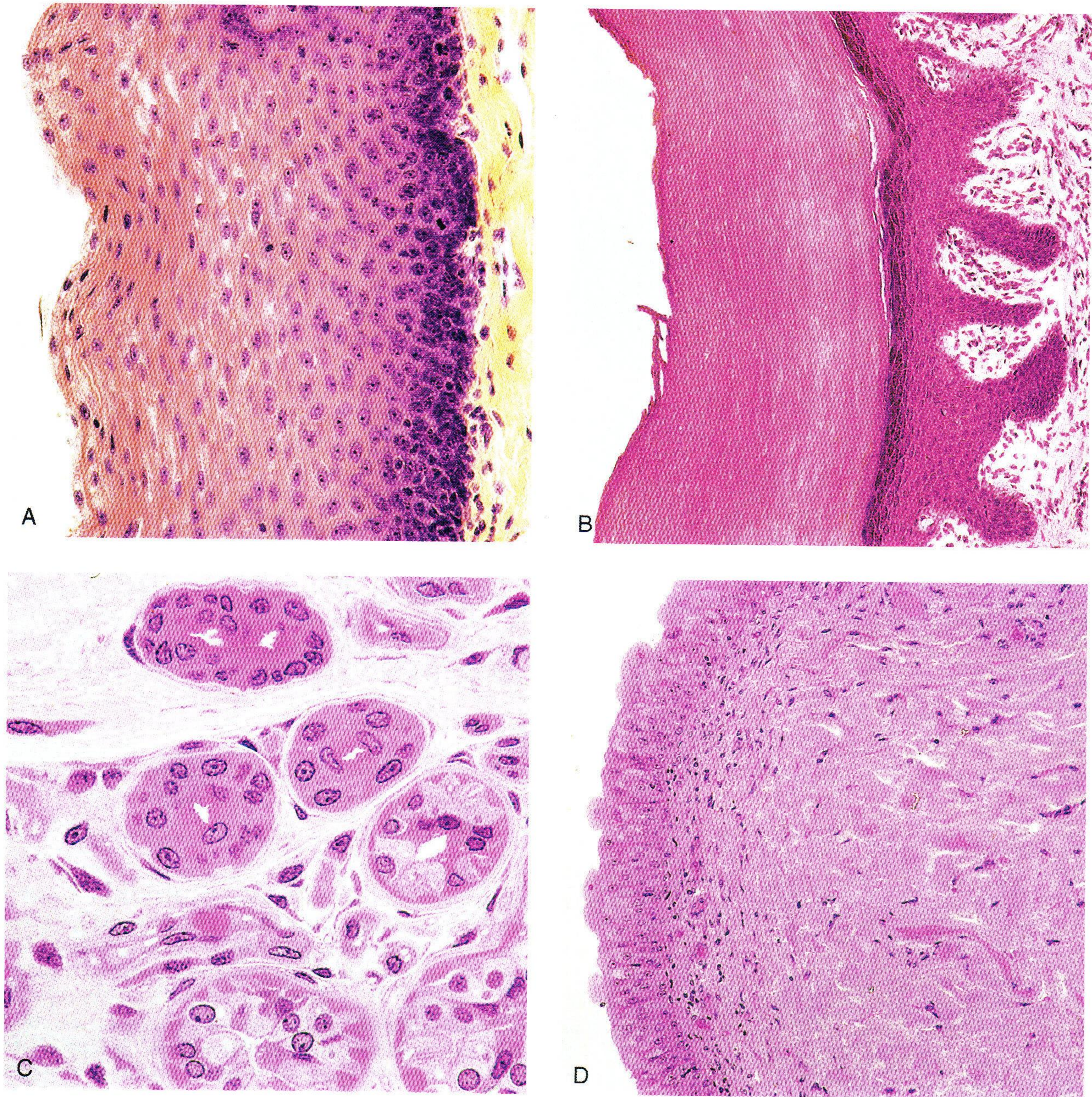


Fig. 5-3. Fotomicrografía de epitelios estratificados. A, epitelio escamoso estratificado no queratinizado. Obsérvese las múltiples capas celulares y células nucleadas y aplanadas (escamosas) en la capa superior ($\times 509$). B, epitelio escamoso estratificado queratinizado ($\times 125$). C, epitelio cuboidal estratificado del conducto de una glándula sudorípara ($\times 509$). D, epitelio transicional. Nótese que las células de la superficie que da frente a la luz de la vejiga tienen forma de cúpula, que caracteriza al epitelio transicional ($\times 125$).

cúpula que abultan hacia la luz (fig. 5-3D). Cuando la vejiga está distendida, estas células en forma de cúpula se aplanan y el epitelio se torna más delgado.

Epitelio cilíndrico pseudoestratificado

El epitelio cilíndrico pseudoestratificado sólo parece estratificado; todas las células se encuentran en contacto con la lámina basal.

Como su nombre lo indica, el **epitelio cilíndrico pseudoestratificado** parece estratificado pero en realidad está compuesto sólo de una capa de células. Todas las células en el epitelio cilíndrico pseudoestratificado están en contacto con la lámina basal, pero únicamente algunas de ellas llegan a la superficie del epitelio (fig. 5-4). Las células que no se extienden hasta la superficie suelen tener una base más ancha y se tornan más angostas en su extremo apical. Las células más altas llegan a la superficie y poseen una base estrecha en contacto con la lámina basal y una

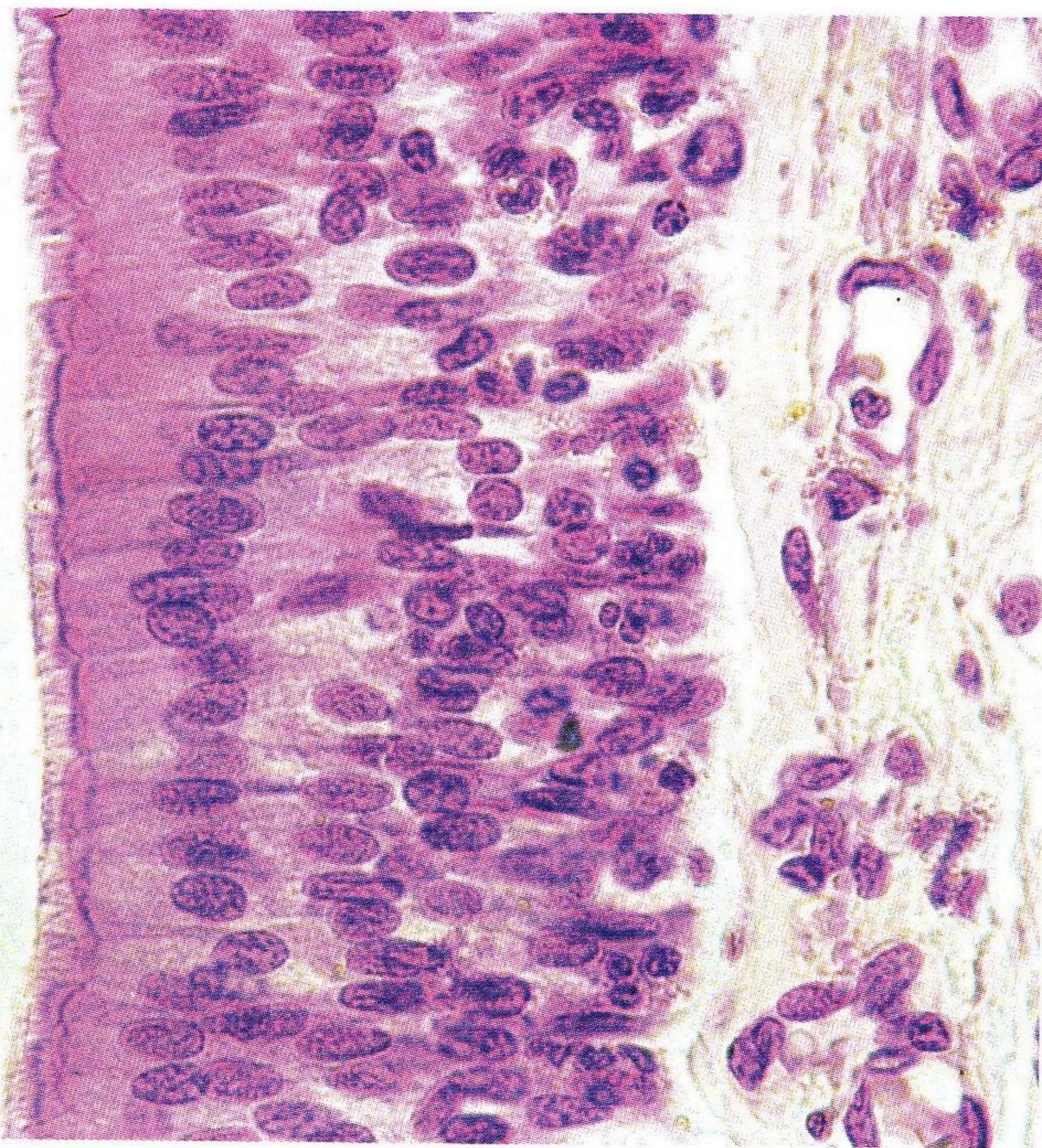


Fig. 5-4. Fotomicrografía del epitelio pseudoestratificado. Este tipo de epitelio parece estratificado; sin embargo, todas las células epiteliales en esta fotografía se apoyan en la lámina basal ($\times 540$).

superficie apical ensanchada. Debido a que las células de este epitelio tienen alturas diferentes, sus núcleos se localizan en niveles distintos y semejan un epitelio estratificado, si bien compuesto sólo de una capa celular. El epitelio cilíndrico pseudoestratificado se encuentra en la uretra masculina, los epidídimos y los conductos excretorios más grandes de las glándulas.

El tipo más difundido de epitelio cilíndrico pseudoestratificado es el **ciliado** y presenta cilios en la superficie apical de las células que llegan a la superficie epitelial. El epitelio cilíndrico ciliado pseudoestratificado recubre la mayor parte de la tráquea y los bronquios principales, las trompas auditivas, parte de la cavidad timpánica, la cavidad nasal y el saco lagrimal.

Polaridad y especializaciones de la superficie celular

La polaridad de las células epiteliales y las especializaciones de superficie celular se relacionan con la morfología y función celulares.

Casi todas las células epiteliales tienen dominios morfológicos, bioquímicos y funcionales distintos y, en consecuencia, suelen mostrar una polaridad que puede relacionarse con una o la totalidad de estas diferencias. Por ejemplo, estas células polarizadas poseen un **dominio apical** que se opone a la luz y un **dominio basolateral** cuyo componente basal entra en contacto con la lámina

basal. Puesto que estas regiones son funcionalmente distintas, cada una puede tener modificaciones y especializaciones de la superficie relacionadas con dicha función. Por ejemplo, las superficies apicales de muchas células epiteliales tienen microvellosidades o cilios, en tanto que sus regiones basolaterales pueden mostrar muchos tipos de especializaciones de unión e interdigitaciones intercelulares. Los dominios apical y basolateral están separados entre sí por uniones estrechas que circundan la superficie apical de la célula.

Dominio apical

El dominio apical representa la superficie libre de las células epiteliales.

El **dominio apical**, la región de la célula epitelial frontal a la luz, contiene abundantes canales iónicos, proteínas de transporte, ATP-asa- H^+ (trifosfato de adenosina), glucoproteínas y enzimas hidrolíticas así como **acuoporinas**, proteínas formadoras de canales que actúan en la regulación del equilibrio del agua. También es el sitio por el que se transportan los productos secretorios regulados para liberarse. Para que el dominio apical de un epitelio lleve a cabo sus diversas funciones se requieren varias modificaciones en la superficie, que incluyen microvellosidades con glucocáliz concomitantes y, en algunos casos, esterocilios, cilios y flagelos.

MICROVELLOSIDADES

Las microvellosidades son proyecciones citoplásmicas digitaliformes que surgen de la superficie libre de la célula hacia la luz.

Cuando se observan mediante microscopía electrónica, las células epiteliales cilíndricas (y cuboidales) de absorción muestran **microvellosidades** estrechamente agrupadas, que son proyecciones cilíndricas, unidas a la membrana del citoplasma que surgen de la superficie apical (luminal) de estas células (fig. 5-5). Las microvellosidades representan el **borde estriado** de las células intestinales de absorción y el **borde de cepillo** de las células renales del túbulo proximal que se observan mediante microscopía de luz.

En células menos activas, las microvellosidades pueden ser escasas y cortas; en epitelios intestinales, en los que la principal función es el transporte y la absorción, están conglomeradas y tienen 1 a 2 μm de largo, incrementando así de manera considerable el área de superficie de las células. Cada microvellosidad contiene un núcleo de 25 a 30 **filamentos de actina**, enlazados transversalmente por **villina**, unida a una región amorfa en su punta y extendiéndose hacia el citoplasma, en donde se encuentran incluidos los filamentos de actina en la **membrana terminal**, que es un complejo de moléculas de actina y espectrina y también de filamentos intermedios localizados en la corteza de las células epiteliales (figs. 5-6 a 5-8). A intervalos regulares, se encuentran **miosina I** y **calmodulina** que conectan los filamentos de actina a la membrana plasmática de la microvellosidad y le proporcionan apoyo. Los epitelios que no actúan en la absorción o el transporte

Fig. 5-5. Fotomicrografía de las microvellosidades de las células epiteliales del intestino delgado ($\times 2\ 800$). (Tomado de Hopkins CR: Structure and Function of Cells. Philadelphia, WB Saunders, 1978.)

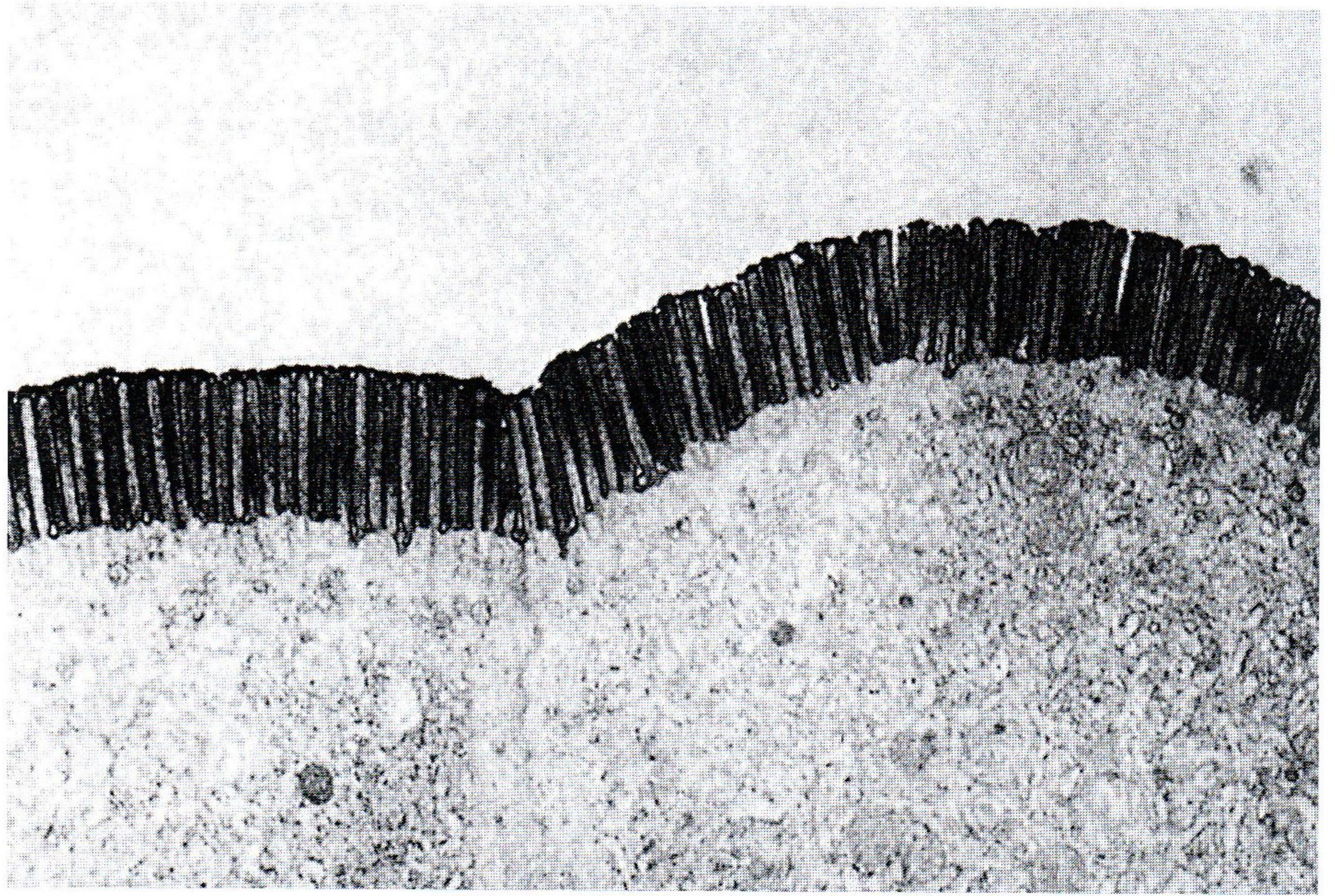
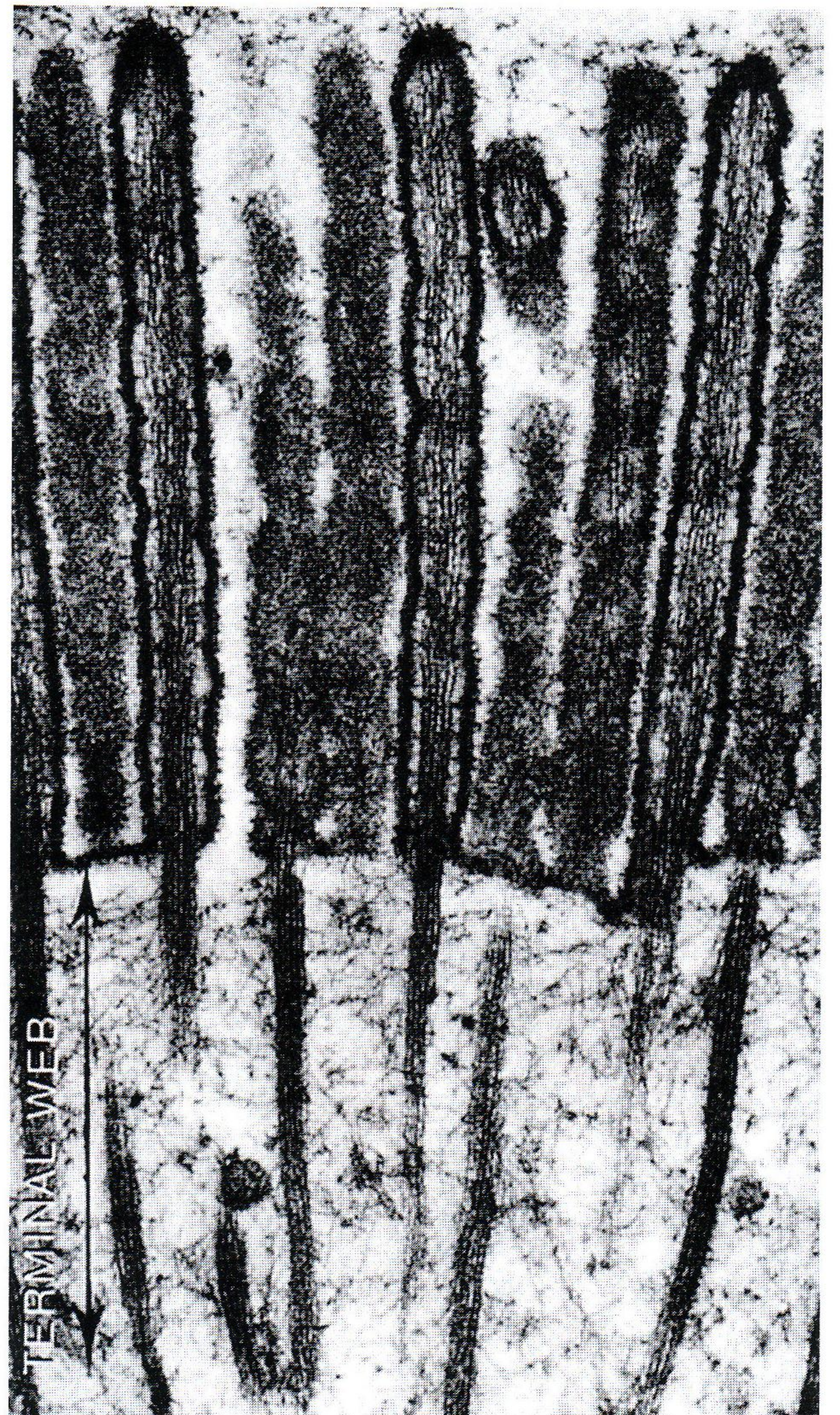


Fig. 5-6. Fotomicrografía a gran aumento de microvellosidades ($\times 60\ 800$). (Tomado de Hopkins CR: Structure and Function of Cells. Philadelphia, WB Saunders, 1978.)



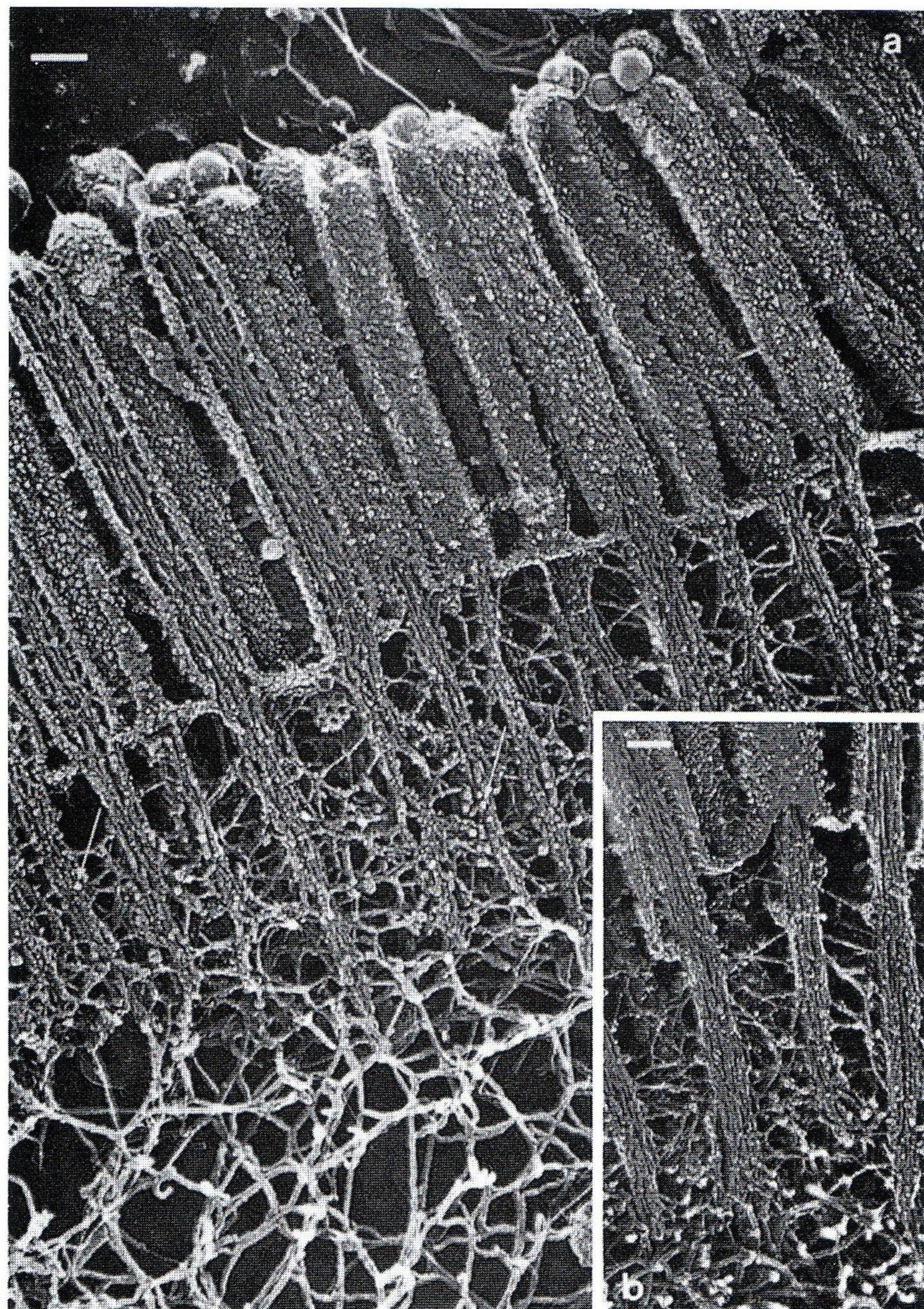


Fig. 5-7. Fotomicrografía de la red terminal y microvellosidades. Obsérvese que los filamentos de actina de las microvellosidades están unidos a la red terminal (*a*, $\times 83\,060$; *b*, *inserto*, $\times 66\,400$). (Tomado de Hirokawa N, Tilney LG, Fujiwara K, Heuser JE: Organization of actin, myosin, and intermediate filaments in the brush border of intestinal epithelial cell. *J Cell Biol* 94:425-443, 1982. Reproducida con autorización de Rockefeller University Press.)

pueden mostrar microvellosidades sin núcleos de filamentos de actina.

La microscopía de luz de epitelios teñidos para carbohidratos muestra el glucocáliz observado en fotomicrografías como un recubrimiento amorfo y veloso sobre la superficie luminal de las microvellosidades. El **glucocáliz** representa residuos de carbohidratos unidos a las proteínas transmembranales del plasmalema. Estas glucoproteínas tienen como función la protección y el reconocimiento celular (cap. 2).

Los **estereocilios** (que no deben confundirse con los cilios) son microvellosidades largas que sólo se encuentran en el epidídimo y en las células piliformes sensoriales de la cóclea (oído interno). Se piensa que estas estructuras inmóviles son extraordinariamente rígidas por su núcleo de filamentos de actina. En el epidídimo es probable que su función sea incrementar el área de superficie; en las células piliformes del oído actúan en la generación de señales.

CILIOS

Los cilios son estructuras piliformes móviles y largas que surgen de la superficie de la célula apical; su núcleo está compuesto por una disposición compleja de microtúbulos conocida como axonema.

Los **cilios** son proyecciones de tipo piliforme y móviles (diámetro, $0.2\ \mu\text{m}$; longitud, 7 a $10\ \mu\text{m}$) que surgen de la superficie de ciertas células epiteliales. En los epitelios ciliados del sistema respiratorio (p. ej., tráquea y bronquios) y en el oviducto puede haber cientos de cilios en disposiciones ordenadas en la superficie luminal de la célula. Otras células epiteliales, como las piliformes del aparato vestibular del oído interno, sólo poseen un cilio, que actúa en un mecanismo sensorial.

Los cilios se especializan en propulsar el moco y otras sustancias sobre la superficie del epitelio mediante oscilaciones rítmicas rápidas. Por ejemplo, los cilios del árbol

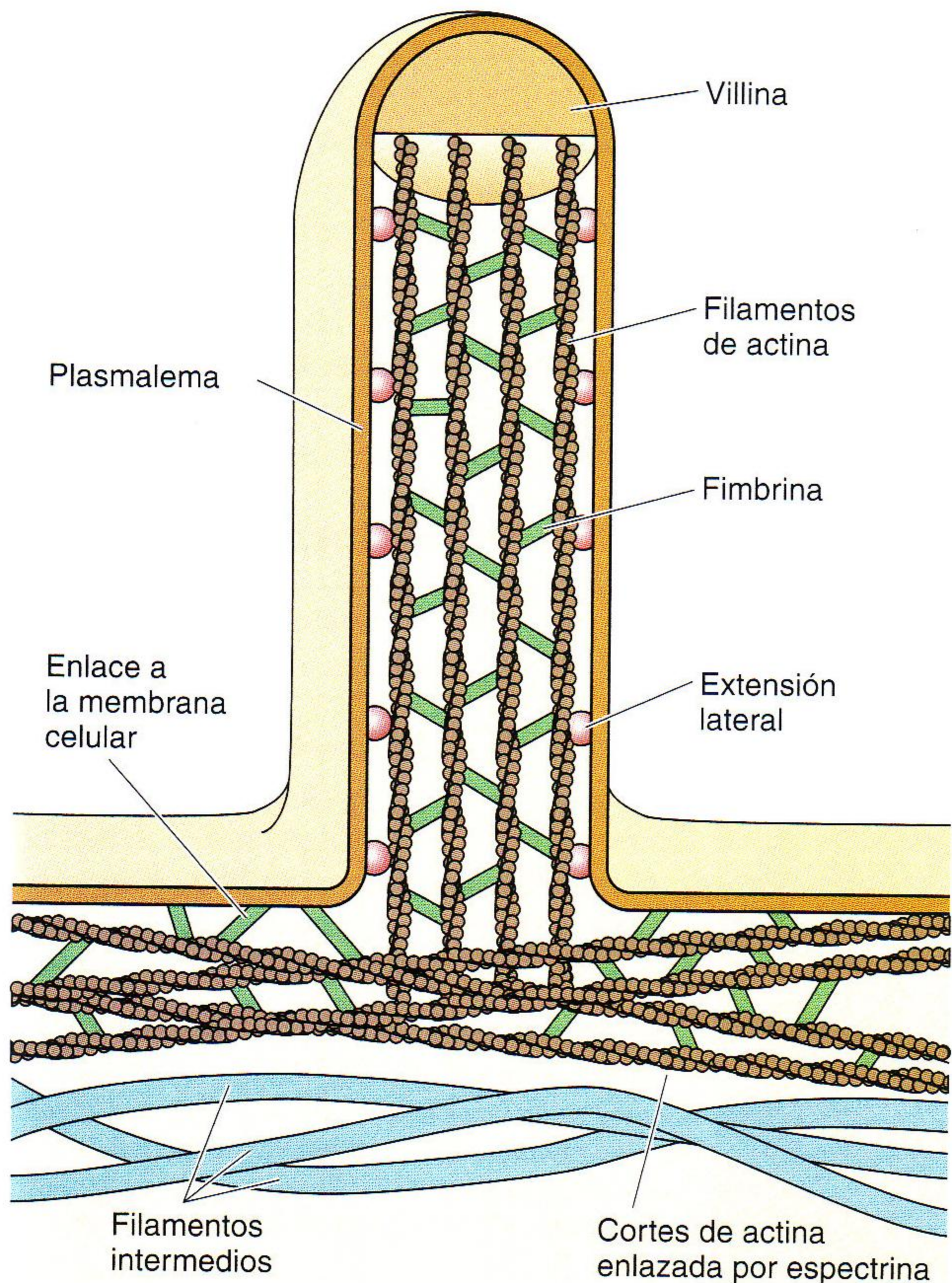


Fig. 5-8. Esquema de la estructura de una microvellosidad.

respiratorio llevan moco y desechos a la bucofaringe, en donde pueden deglutirse o expectorarse. Los cilios del oviducto impulsan el óvulo fecundado hacia el útero.

La microscopía electrónica revela que los cilios poseen una estructura interna específica que se conserva de manera consistente a través de los reinos vegetal y animal (figs. 5-9 y 5-10). El núcleo del cilio contiene un complejo de microtúbulos dispuesto en forma uniforme, conocido como **axonema**, que está constituido por un número constante de microtúbulos longitudinales dispuestos en una organización consistente $9 + 2$ (fig. 5-10B). Dos microtúbulos ubicados en la porción central (**singletes**) están rodeados de manera uniforme por nueve **dobletes** de microtúbulos. Los dos microtúbulos localizados en el centro del núcleo están separados entre sí y cada uno muestra un perfil circular en el corte transversal, compuesto de 13 protofilamentos. Cada uno de los nueve dobletes está constituido por dos subunidades. En el corte transversal, la **subunidad A** es un microtúbulo formado por 13 protofilamentos, que muestran un perfil circular. La **subunidad B** posee 10 protofilamentos, que tienen un perfil circular incompleto en el corte transversal y comparten tres protofilamentos de la subunidad A.

Con el axonema se vinculan varios complejos proteínicos elásticos. Desde la subunidad A de cada doblete se proyectan **emisiones en forma radial** hacia dentro a la

vaina central que rodea los dos singletes. Los dobletes vecinos están unidos por **nexina**, otra proteína elástica que se extiende desde la subunidad A de un doblete hasta la subunidad B del doblete adyacente (fig. 5-9).

La proteína **dineína** relacionada con el microtúbulo, que tiene actividad de ATP-asa, se irradia desde la subunidad A de un doblete hasta la subunidad B del doblete vecino. Estos brazos de dineína están dispuestos a intervalos de 24 nm a todo lo largo de la subunidad A. Mediante la hidrólisis de ATP, la ATP-asa de dineína proporciona la energía para el doblamiento ciliar. El movimiento de los cilios se inicia por la fijación transitoria de brazos de dineína a sitios específicos en los protofilamentos de los dobletes adyacentes, deslizándolos hacia la punta del cilio. Sin embargo, la nexina, una proteína elástica que se extiende entre dobletes adyacentes, restringe esta acción en cierto grado y por tanto traslada el movimiento de deslizamiento a uno de inclinación. A medida que se dobla el cilio, se estira el complejo de proteína elástica, un proceso que requiere energía. Cuando los brazos de

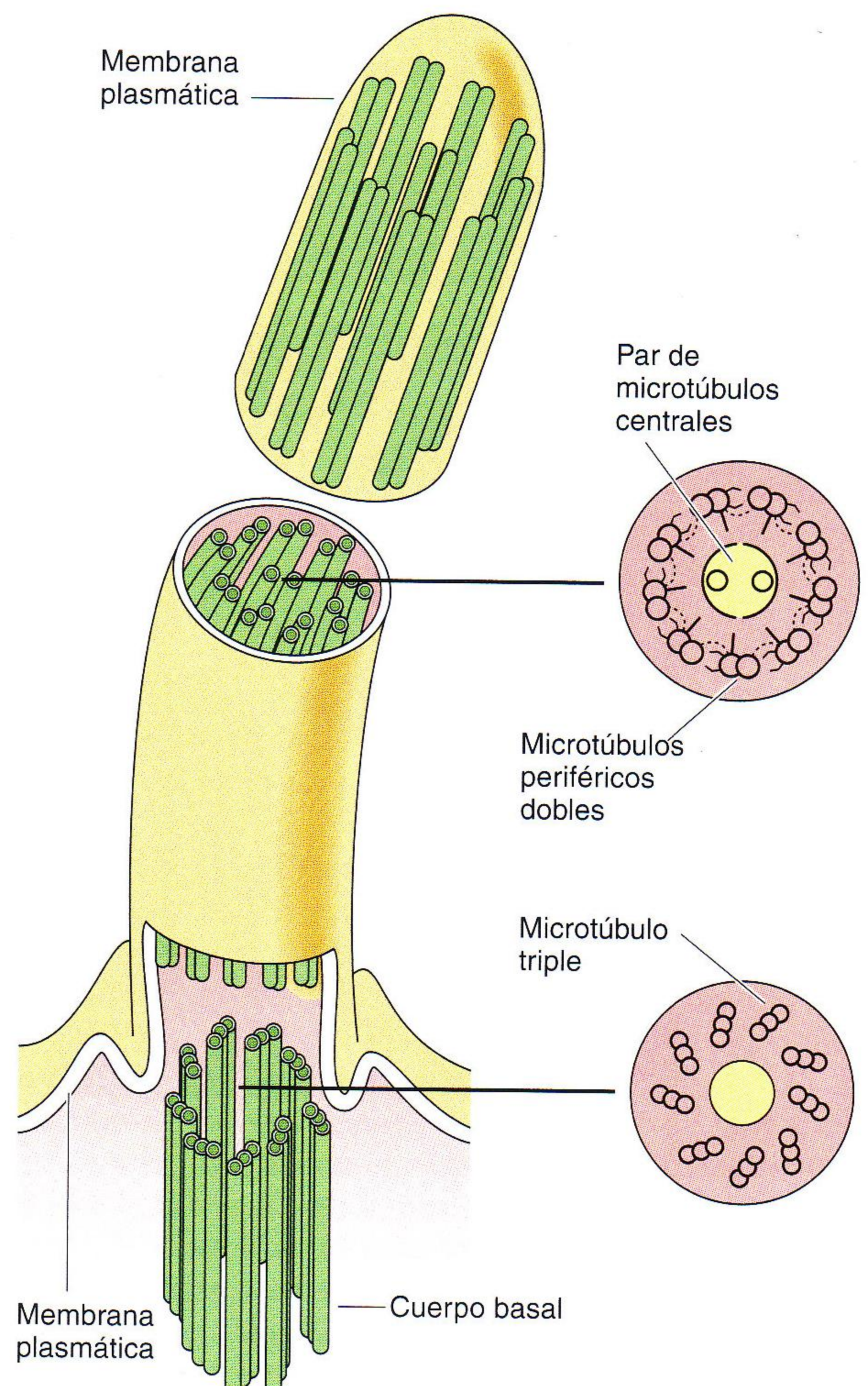


Fig. 5-9. Esquema de la disposición microtubular del axonema en el cilio.

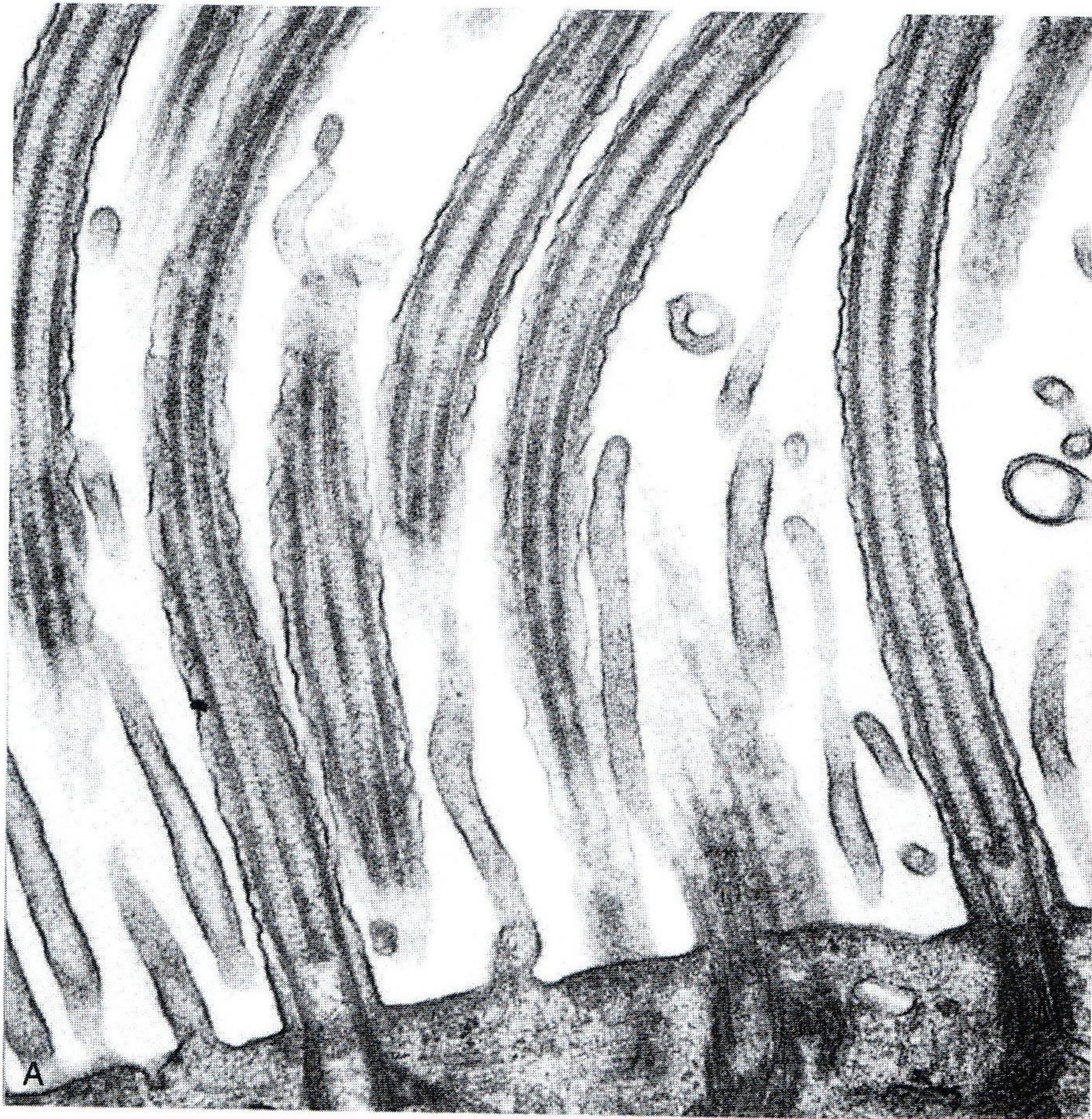
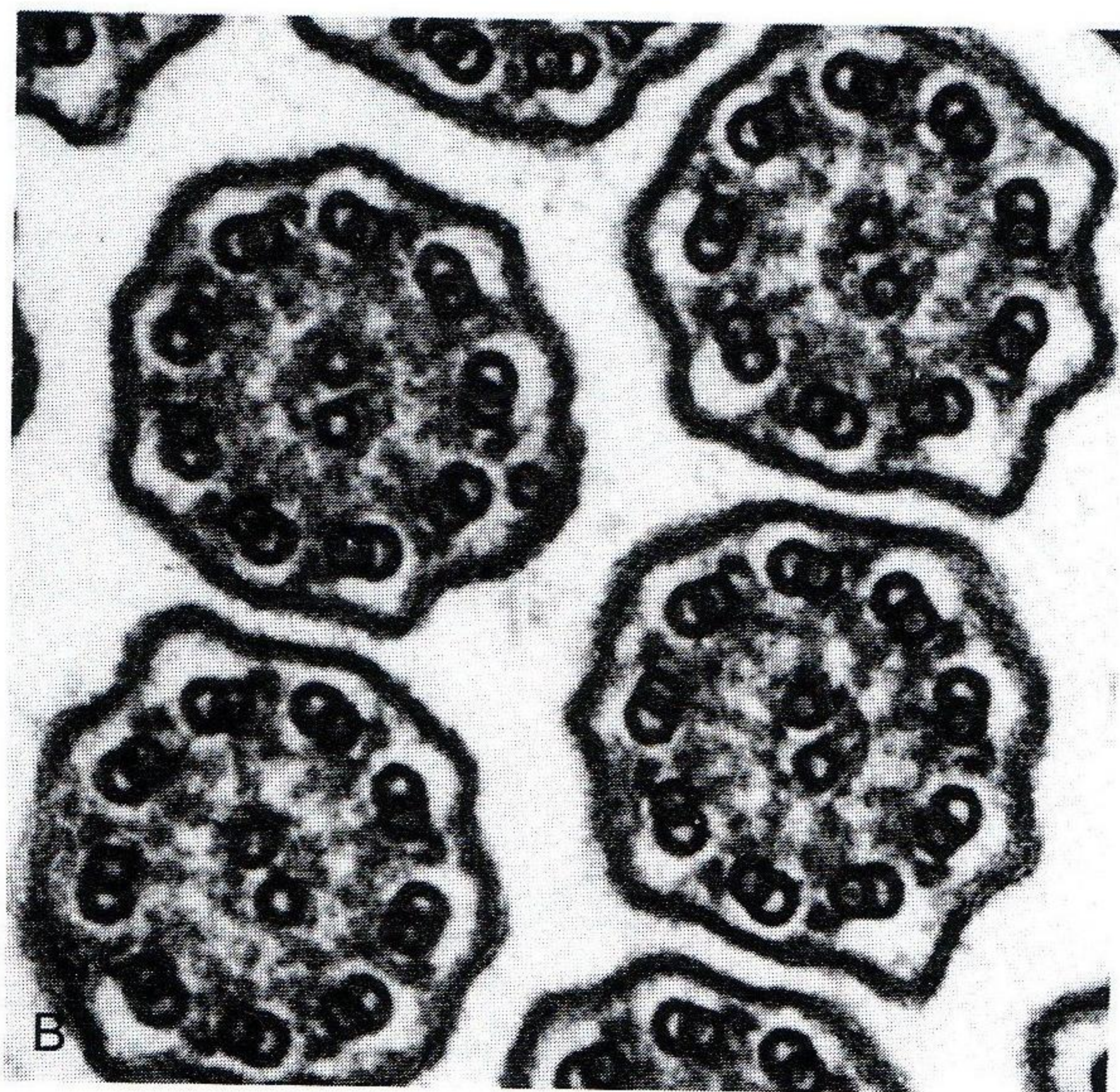


Fig. 5-10. Fotomicrografía de cilios. *A*, corte longitudinal de cilios ($\times 36\,000$). *B*, imagen de corte transversal que muestra la disposición microtubular en los cilios ($\times 88\,000$). (Tomado de Leeson TS, Leeson CR, Paparo AA: Text/Atlas of Histology. Philadelphia, WB Saunders, 1988.)



dineína se liberan de su unión en la subunidad B, regresa el complejo de proteína elástica a su longitud original, y el cilio salta nuevamente a su posición recta (que no requiere energía), moviendo el material que se encuentra en la punta del cilio.

La disposición de microtúbulos 9 + 2 dentro del axonema continúa en la mayor parte de la longitud del cilio,

excepto en su base, en donde está unida al cuerpo basal (fig. 5-9). La morfología del cuerpo basal es similar a la de un centriolo, ya que está compuesto de nueve tripletes y ningún singlete.

Los cuerpos basales se desarrollan a partir de **organizadores procentriolo**. A medida que se añaden dímeros de tubulina, se alarga el procentriolo para formar los

microtúbulos de nueve tripletes característicos del cuerpo basal. Después de formarse, migra el cuerpo basal al plasmalema apical y genera un cilio. Se desarrollan nueve dobletes de microtúbulos a partir de los nueve tripletes del cuerpo basal y se forma un par aislado de microtúbulos para proporcionar al cilio su disposición típica de microtúbulo de 9 + 2.

FLAGELOS. Las únicas células en el cuerpo humano que poseen **flagelos** son los espermatozoos. La estructura de los flagelos se comenta en el capítulo 21, que comprende el sistema reproductor masculino.

Dominio basolateral

El dominio basolateral incluye las superficies basal y lateral de la membrana celular.

El **dominio basolateral** puede subdividirse en dos regiones: membrana plasmática lateral y membrana plasmática basal. Cada región posee sus especializaciones de unión y receptores propios para hormonas y neurotransmisores. Además, estas regiones son abundantes en ATP-asa de Na⁺-K⁺ y canales iónicos y son los sitios para secreción constitutiva.

ESPECIALIZACIONES DE LA MEMBRANA LATERAL

Las especializaciones de la membrana lateral revelan la presencia de complejos de unión.

La microscopia de luz revela zonas llamadas **barras terminales**, en las que las células epiteliales se encuentran en contacto y, posiblemente, unidas entre sí. En alguna época se pensó que las barras terminales, especialmente notables en la región apical del epitelio cilíndrico simple que recubre el intestino, estaban compuestas de una sustancia amorfa de cemento intercelular. Los cortes horizontales a través de las barras terminales mostraron que se continuaban en toda la circunferencia de cada célula, lo que indicaba que estas células estaban unidas a toda célula adyacente. La microscopia electrónica reveló que las barras terminales están compuestas en verdad de **complejos de unión** intrincados. Estos complejos, que mantienen unidas células epiteliales continuas, pueden clasificarse en tres tipos, que se muestran esquemáticamente en la figura 5-11:

- **Uniones de oclusión**, que integran células para formar una barrera impermeable, que impide que el material siga una vía intercelular al pasar a través de la vaina epitelial
- **Uniones de anclaje**, que conservan la adherencia entre las células y entre éstas y la lámina basal
- **Uniones comunicantes**, que permiten el movimiento de iones o moléculas de señalamiento entre las células, acoplando así células adyacentes en forma eléctrica y metabólica

Oclusores zonulares

Los oclusores zonulares impiden el movimiento de proteínas de membrana y actúan para prevenir el movimiento intercelular de moléculas hidrosolubles.

Los **occlusores zonulares**, que también se conocen como uniones estrechas, se localizan entre membranas plasmáticas adyacentes y son la unión situada más apicalmente entre las células de los epitelios. Forman una unión “parecida a un cinturón” que circunda toda la célula. En fotomicrografías electrónicas se aproximan entre sí las membranas de células contiguas; se fusionan sus hojuelas externas, a continuación divergen y se fusionan nuevamente varias veces dentro de una distancia de 0.1 a 0.3 μm (fig. 5-12). En los sitios de fusión, las **claudinas** y **occludinas**, que son proteínas transmembranales de unión, se unen entre sí y forman un sello que ocluye el espacio intercelular. El análisis mediante criofractura de las membranas celulares en los oclusores zonulares muestra un aspecto “acolchado” de filamentos anastomosados, que se conocen como **filamentos de unión estrecha**, en la cara P, y una red correspondiente de surcos en la cara E (fig. 5-13).

Aunque la **occludina** y las **claudinas** participan en la formación de la unión estrecha, estas últimas tienen al parecer un papel más activo porque son proteínas que probablemente se encargan de obliterar el espacio intercelular y formar los filamentos de la unión estrecha descritos. Las claudinas no sólo son independientes del calcio, sino que tampoco forman adherencias celulares fuertes. Como resultado, su contacto debe reforzarse mediante **caderinas** y también con las proteínas de oclusores zonulares citoplásmicas, como ZO1, ZO2 y ZO3.

Las uniones estrechas actúan en dos formas: a) impiden el movimiento de proteínas de membrana del dominio apical al basolateral y b) fusionan membranas plasmáticas de células adyacentes para impedir que moléculas hidrosolubles pasen entre las células. Según sean el número y los patrones de los filamentos en la zónula, se dice que algunas uniones estrechas son “herméticas” en tanto que otras son “permeables”. Estos términos señalan la eficiencia de las células para conservar la integridad de la barrera epitelial entre dos compartimientos corporales adyacentes.

Zónulas adherentes

Las zónulas adherentes son uniones semejantes a un cinturón que ayudan a unir entre sí células contiguas.

Las **zónulas adherentes** del complejo de la unión tienen una posición basal respecto de los oclusores zonulares y también circundan las células. El espacio intercelular de 15 a 20 nm entre las hojuelas externas de las dos membranas celulares adyacentes está ocupado por las moléculas extracelulares de **caderinas** (fig. 5-12). Estas proteínas integrales dependientes de Ca⁺ de la membrana celular son **proteínas enlazadoras transmembranales**. Su superficie intracitoplásmica se une a una región especializada del tejido de la membrana celular, específicamente un haz de filamentos de actina que discurre paralelo a lo largo de la superficie citoplásmica de la membrana celular. Los filamentos de actina están unidos entre sí y a la membrana de la célula mediante **vinculina** y **actinina alfa**. La región extracelular de las caderinas de una célula forma enlaces con las de la célula contigua

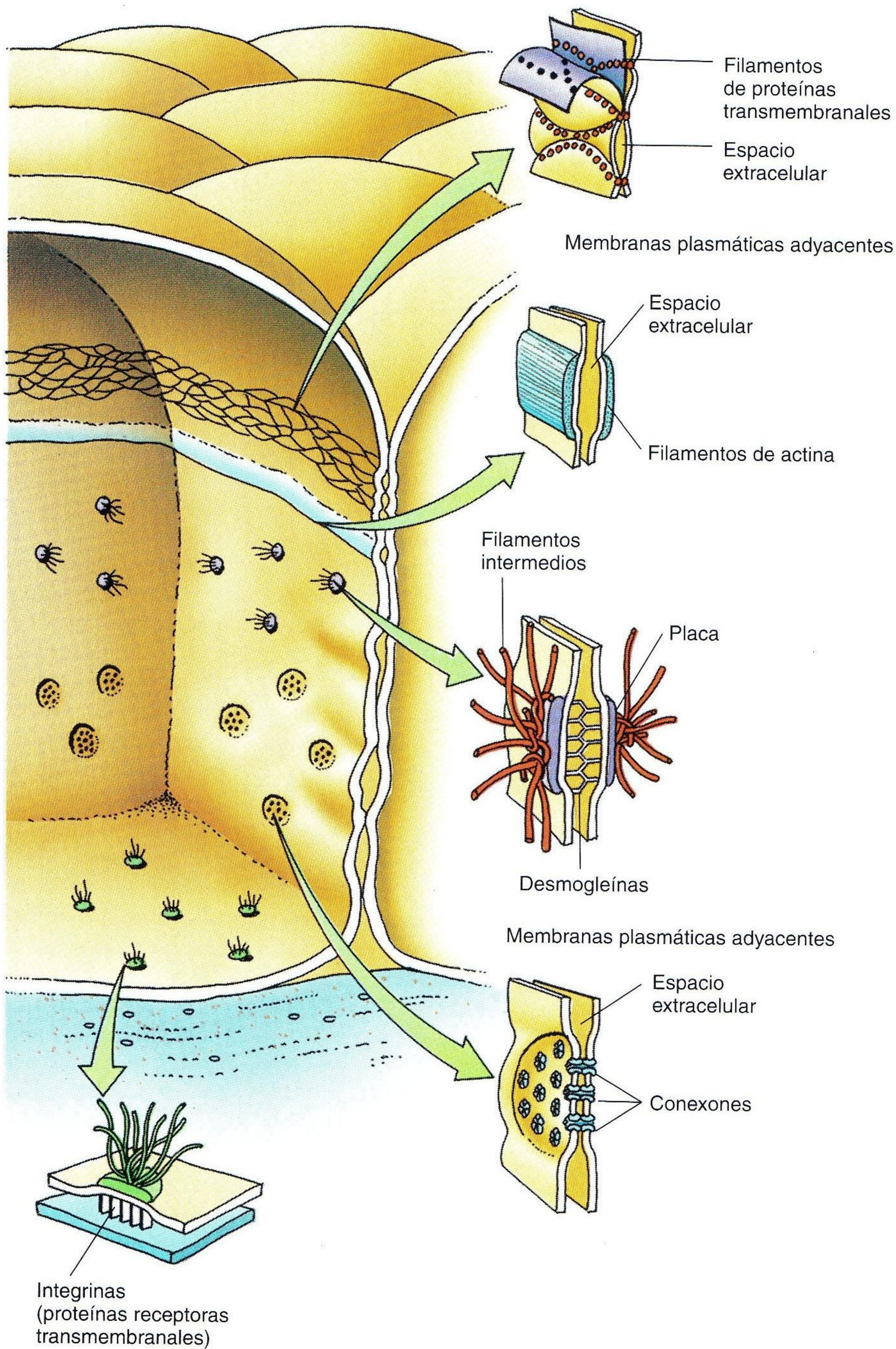


Fig. 5-11. Esquema de los complejos de unión, uniones de intersticio y hemidesmosomas.

e interviene en la formación de la zónula adherente. A continuación, esta unión no sólo fija las membranas celulares entre sí, sino que también une el citoesqueleto de las dos células a través de las proteínas enlazadoras transmembranales.

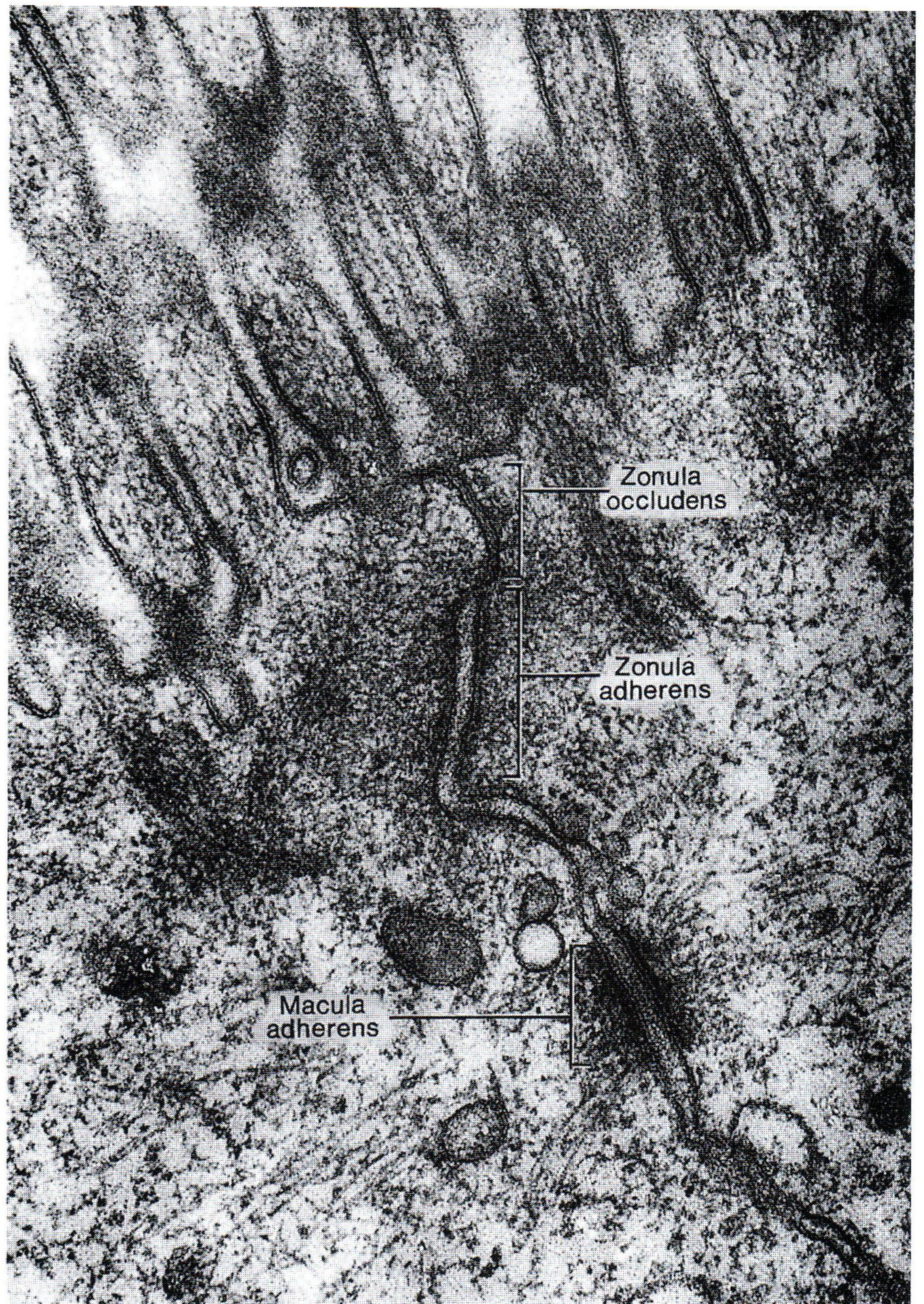
La **fascia adherente** es similar a la zónula adherente pero no circunda la totalidad de la célula. Más que a un cinturón, es “parecida a un listón”. Por ejemplo, las células del músculo cardíaco están unidas entre sí en sus terminales longitudinales a través de la fascia adherente.

Desmosomas (máculas adherentes)

Los desmosomas son uniones similares a soldaduras a lo largo de las membranas laterales de la célula que contribuyen a resistir las fuerzas de deslizamiento.

Los **desmosomas** son el último de los tres componentes del complejo de la unión. Estas uniones semejantes a “puntos de soldadura” también parecen distribuirse al azar a lo largo de las membranas laterales de las células de

Fig. 5-12. Fotomicrografía del complejo de unión. *Zonula occludens*, zónula oclusora; *zonula adherens*, zónula adherente; *macula adherens*, mácula adherente. (Tomado de Fawcett DW: *The Cell*, 2nd ed. Philadelphia, WB Saunders, 1981.)



epitelios simples y la totalidad de las membranas celulares de epitelios escamosos estratificados, en especial en la epidermis.

Las **placas de inserción** de forma discal ($\sim 400 \times 250 \times 10$ nm) se localizan opuestas entre sí en la superficie citoplásmica de las membranas plasmáticas de células epiteliales adyacentes (fig. 5-14). Cada placa está compuesta de una serie de proteínas de inserción, de las cuales las que se han caracterizado mejor son las **desmoplaquinas** y **pacoglobinas**.

Se observa que los **filamentos intermedios** de citoqueratina se insertan a la placa en donde realizan un giro

en horquilla y a continuación regresan al citoplasma. Se piensa que estos filamentos se encargan de dispersar las fuerzas de deslizamiento en la célula.

En la región de las placas de inserción opuestas, el espacio intercelular tiene 30 nm de ancho y contiene material filamentoso con una línea delgada densa y vertical, localizada en la parte media del espacio intercelular. La microscopía electrónica de alta resolución revela que el material filamentoso es **desmogleína**, los componentes extracelulares de las proteínas enlazadoras transmembranales dependientes de Ca^{2+} de la familia caderina. En presencia de Ca^{2+} , se enlazan con proteínas enlazadoras



Fig. 5-13. Réplica por criofractura que muestra la unión estrecha (zónula oclusora) en el intestino delgado del cobayo. La cara P de la membrana microvellosa (M) posee menos partículas intramembranales que la cara P de la membrana lateral de la célula (L). Las flechas señalan las protusiones terminales libres en forma de arrugas. Se muestra un desmosoma (D) ($\times 60\,000$). (Tomado de Trier JS, Allan CH, Marcial MA, Madara JL: Structural features of the apical and tubulovesicular membranes of rodent small intestinal tuft cells. *Anat Rec* 219:69-77, 1987. Copyright © 1987. Reimpreso con autorización de Wiley-Liss, Inc, una subsidiaria de John Wiley & Sons, Inc.)

transmembranales de la célula adjunta. Cuando existe una sustancia quelante del calcio, los desmosomas se rompen en dos mitades y se separan las células. En consecuencia, para la formación de un desmosoma se requieren dos células. Las superficies citoplásmicas de las proteínas enlazadoras transmembranales se unen a las desmoplaquinas y pacoglobinas y conforman la placa.

CORRELACIONES CLINICAS

Algunas personas producen autoanticuerpos contra proteínas desmosómicas, en especial las de la piel, y ello da por resultado una enfermedad dermatológica llamada **pénfigo vulgar**. La unión de los autoanticuerpos a proteínas desmosómicas altera la adherencia celular y conduce a vesiculación diseminada y la pérdida consiguiente de líquidos extracelulares; cuando este trastorno no se trata lleva a la muerte. La terapéutica con esteroides sistémicos y fármacos inmunosupresores casi siempre es efectiva.

Uniones de intersticio

Las uniones de intersticio, también llamadas nexos o uniones de comunicación, son regiones de comunicación intercelular.

Las **uniones de intersticio** están diseminadas en tejidos epiteliales en todo el cuerpo y también en células de músculo cardíaco y músculo liso y neuronas. Difieren de las uniones oclusivas y de fijación descritas con anterioridad, ya que median la comunicación intercelular y permiten el paso de diversas sustancias entre células adyacentes. La hendidura intercelular en la unión de intersticio es estrecha y constante y mide alrededor de 2 a 3 nm.

Las uniones de intersticio están formadas por seis proteínas transmembranales (**conexinas**) agrupadas densamente que se ensamblan para formar estructuras llamadas **conexones**, poros acuosos a través de la membrana plasmática que se extienden hacia el espacio intercelular (fig. 5-15). Cuando un conexón de una membrana plasmática corresponde a su equivalente de la membrana plasmática adyacente, cada conexón sobresale de la membrana plasmática alrededor de 1.5 nm hacia el espacio intercelular. Se fusionan los dos conexones y forman el canal de comunicación intercelular funcional. Con un diámetro de 1.5 a 2.0 nm, el canal hidrofílico permite el paso de iones, aminoácidos, monofosfato de adenosina cíclico (cAMP), moléculas menores de 1 kD de peso y ciertas hormonas.

Sin embargo, las uniones de intersticio están reguladas, de tal manera que pueden abrirse o cerrarse. Aunque no se comprende el mecanismo de abertura y cierre, se demostró experimentalmente que una disminución del pH citosólico o un incremento de las concentraciones de Ca^{2+} en el citosol cierran los canales; por el contrario, un pH alto o una concentración baja de Ca^{2+} los abre. Además, las uniones de intersticio tienen diferentes propiedades con diversas permeabilidades de canal en distintas células. Las uniones de intersticio son importantes durante la embriogénesis en el acoplamiento eléctrico de las células del embrión en desarrollo y la distribución de moléculas de información a través de las masas celulares en migración.

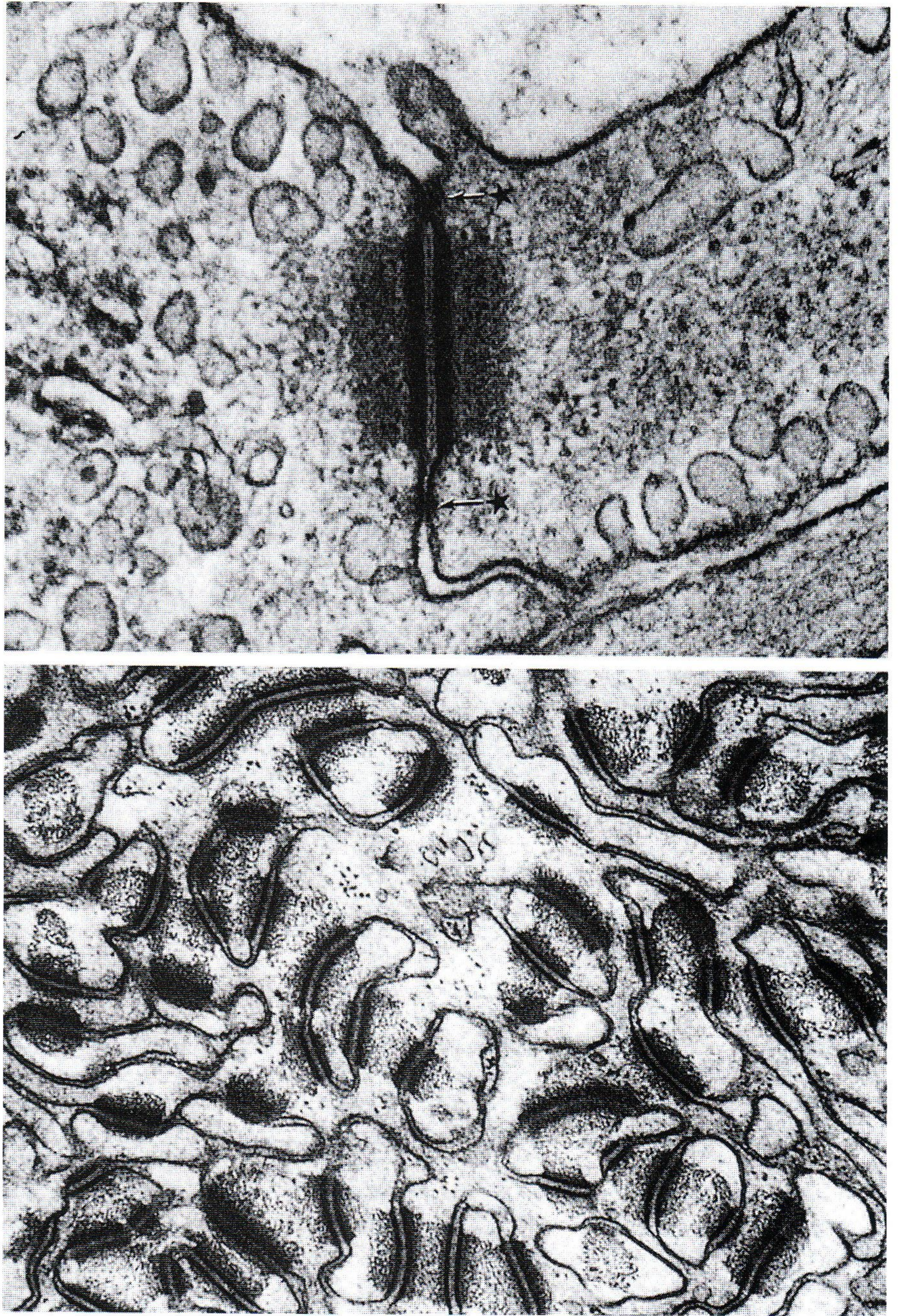


Fig. 5-14. Fotomicrografía de un desmosoma. Obsérvese la acumulación densa de filamentos intermedios intracelulares que se insertan en la placa de cada célula. (Tomado de Fawcett DW: *The Cell*, 2nd ed. Philadelphia, WB Saunders, 1981.)

CORRELACIONES CLINICAS

Las mutaciones en los genes de conexina se relacionan con una **sordera no sindrómica** de base genética y con **eritroqueratodermia variable**, un trastorno de la piel. Además, la migración disfuncional de células de la cresta neural durante el desarrollo se relaciona con mutaciones en los genes de conexina y da por resultado defectos de la formación de los vasos pulmonares del corazón.

ESPECIALIZACIONES DE LA SUPERFICIE BASAL

Las especializaciones de la superficie basal incluyen la lámina basal, plegamientos de la membrana plasmática y hemidesmosomas.

Tres características importantes destacan la superficie basal de los epitelios: a) lámina basal, b) plegamientos de la membrana plasmática y c) hemidesmosomas, que fijan la membrana plasmática basal a la lámina basal. Una estructura extracelular de apoyo secretada por un epitelio, la lámina basal, se localiza en los límites entre el epitelio y el

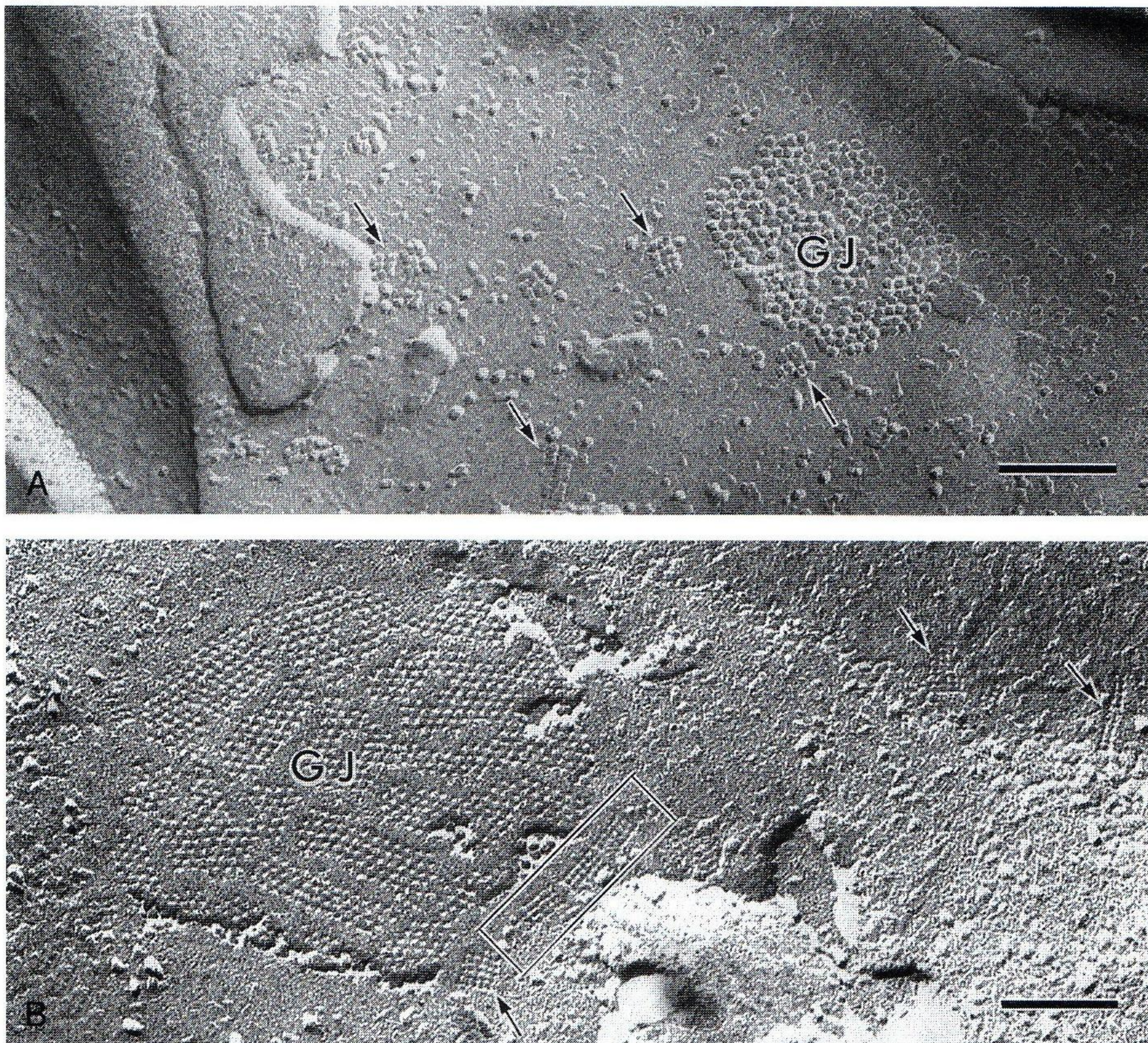


Fig. 5-15. Fotomicrografías de réplica por criofractura que muestran las partículas intramembranales del astrocyto. A, cara protoplásmica de la fractura. Se reconocen disposiciones ortogonales de partículas (DOP) (flechas) cerca de la unión de intersticio (UI). Nótese las diferencias entre las partículas DOP y UI en cuanto a forma (*cuadrada y círculo*), tamaño (30 nm^2 y 45 nm^2 en promedio) y disposición (*ortogonal y hexagonal*). B, cara ectoplásmica de la fractura. Los fosos correspondientes de DOP están orientados en columnas (flechas) cerca de los fosos de UI. Tres DOP muestran agrupamiento (*cuadro*). Barra de la escala = $0.1 \mu\text{m}$. (Tomado de Yakushigawa H, Tokunaga Y, Inanobe A, et al: Anorel function-like membrane complex in the optic nerve astrocyte of the Japanese macaque with a possible relation to a potassium channel. *Anat Rec* 250:465-474, 1998. Copyright © 1998. Reimpreso con autorización de Wiley-Liss, Inc, una subsidiaria de John Wiley & Sons, Inc.)

tejido conectivo subyacente. En el capítulo 4 se comentan la estructura y el aspecto de la lámina basal.

Plegamientos de la membrana plasmática

Los plegamientos de la membrana plasmática basal incrementan el área de superficie disponible para transporte.

La superficie basal de ciertos epitelios, en especial los que participan en el transporte de iones, posee múltiples plegamientos de las membranas plasmáticas basales, que incrementan el área de superficie de ellas y dividen el citoplasma basal y muchas mitocondrias en plegamientos digitaliformes. Las mitocondrias proporcionan la energía necesaria para el transporte activo de iones al establecer gradientes osmóticos que aseguran el movimiento de agua a través del epitelio, como en los túbulos renales. La disposición compacta de las membranas plasmáticas plegadas, además de la disposición de las mitocondrias dentro de los plegamientos, proporciona un aspecto estriado cuando se observa con el microscopio de luz; éste es el origen del término **conductos estriados** para ciertos conductos del páncreas y glándulas salivales.

Hemidesmosomas

Los hemidesmosomas fijan la membrana celular basal a la lámina basal subyacente.

Los **hemidesmosomas** semejan la mitad de un desmosoma y sirven para fijar la membrana basal de la célula a la lámina basal (fig. 5-16). Las **placas de inserción**, compuestas de desmoplaquinas y otras proteínas relacionadas, se encuentran en la superficie citoplásmica de la membrana plasmática. En estas placas se insertan **tonofilamentos de queratina**, a diferencia del desmosoma en el que los filamentos penetran en la placa y a continuación realizan un giro en horquilla para salir de él. Las superficies citoplásmicas de las **proteínas enlazadoras transmembranales** están insertadas a la placa, en tanto que sus moléculas extracelulares se unen a **laminina** y **colágena tipo IV** de la lámina basal. Las proteínas enlazadoras transmembranales de los hemidesmosomas son **integrinas**, una familia de receptores de la matriz extracelular, mientras que las de los desmosomas pertenecen a la familia caderina de proteínas de adherencia intercelular.

Renovación de células epiteliales

Las células que caracterizan los tejidos epiteliales suelen mostrar un alto índice de recambio, relacionado con su localización y función. El tiempo para la renovación celular siempre es constante para un epitelio particular.

Por ejemplo, las células de la epidermis se renuevan de manera constante en la capa basal por división celular. Desde este sitio las células comienzan a migrar de la capa

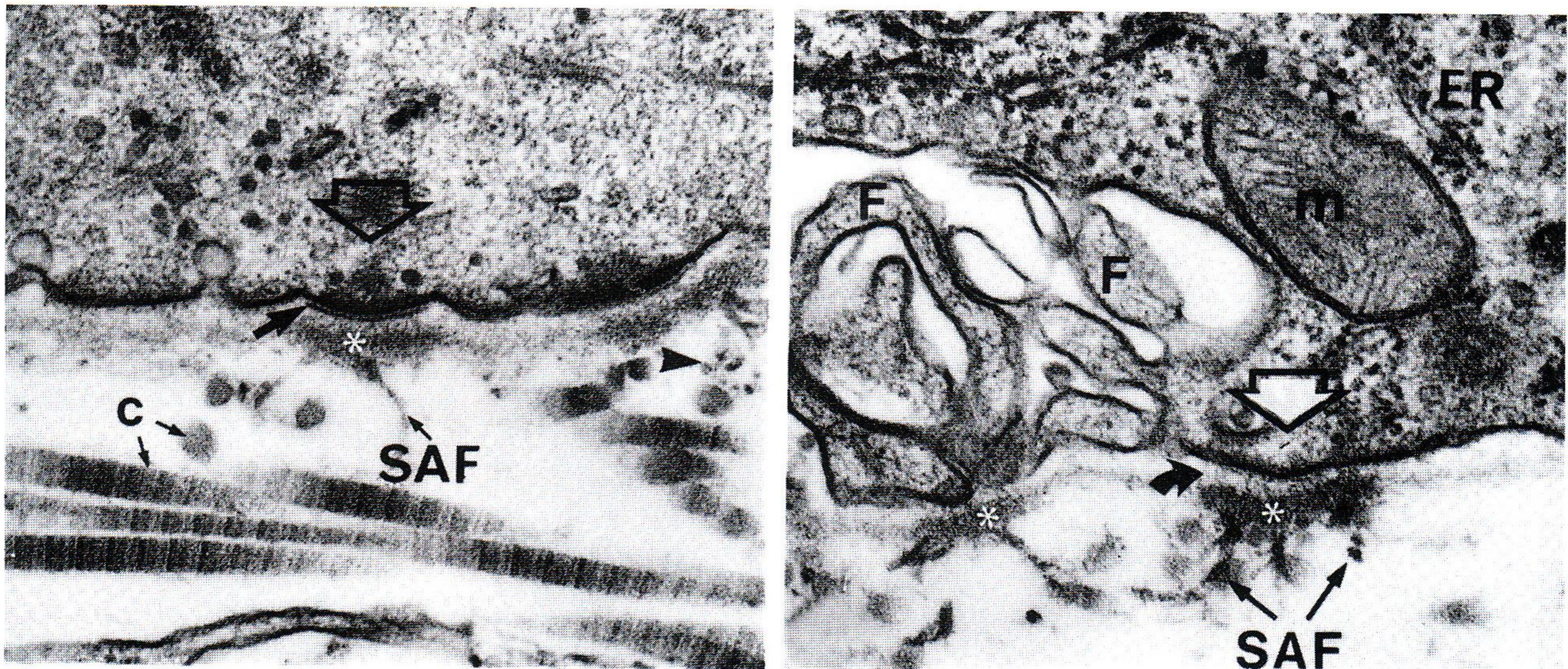


Fig. 5-16. Fotomicrografía de hemidesmosomas que ilustra la relación de las fibras de anclaje estriadas (SAF), compuestas de colágena tipo VII, con la lámina densa y colágena tipo III de la lámina reticular. C, fibras de colágena; ER, retículo endoplásmico rugoso; F, extensiones celulares. Las *cabezas de flecha blancas* indican la superficie citoplásmica de hemidesmosomas; el *asterisco* (*) señala la placa SAF. (Tomado de Clermont Y, Xia L, Turner JD, Hemo L: Striated anchoring fibrils-anchoring plaque complexes and their relation to hemidesmosomes of myoepithelial and secretory cells in mammary glands of lactating rats. *Ana Rec* 237:318-325, 1993. Copyright © 1993. Reimpreso con autorización de Wiley-Liss, Inc, subsidiaria de John Wiley & Sons, Inc.)

germinal a la superficie y en su trayecto se queratinizan hasta que llegan a la superficie, mueren y se esfacelan; el fenómeno total requiere alrededor de 28 días. Otras células epiteliales se renuevan en menos tiempo.

Las células que recubren el intestino delgado se reemplazan cada cuatro a seis días por células que se regeneran en la base de las criptas. A continuación migran las células nuevas a la punta de la vellosidad, mueren y se esfacelan. Por ejemplo, otros epitelios más se renuevan periódicamente hasta llegar a la vida adulta; subsecuentemente, la población celular permanece durante toda la vida. Sin embargo, incluso en este caso, cuando se pierde un gran número de células por una lesión o destrucción tóxica aguda, se desencadena la proliferación celular y se restablece la población de células.

CORRELACIONES CLINICAS

Cada epitelio dentro del cuerpo tiene sus propias características, localización o morfología celular únicas, todas las cuales se vinculan con su función. En ciertos estados patológicos, la población celular de un epitelio puede sufrir **metaplasia** y transformarse en otro tipo de epitelio.

El epitelio cilíndrico ciliado pseudoestratificado de los bronquios de fumadores intensos puede sufrir **metaplasia escamosa** y transformarse en epitelio escamoso estratificado. Este cambio altera la función, pero es posible revertir el proceso cuando se elimina la agresión patológica.

Los tumores que se originan en células epiteliales pueden ser benignos o malignos. Los tumores

malignos que surgen de epitelios se denominan **carcinomas**; los que proceden de células epiteliales glandulares se llaman **adenocarcinomas**.

GLANDULAS

Las glándulas se originan a partir de células epiteliales que dejan la superficie en que se desarrollaron y penetran en el tejido conectivo subyacente y elaboran alrededor de ellas una lámina basal. Las unidades secretorias, aunadas a sus conductos, son el **parénquima** de la glándula, en tanto que el **estroma** de la glándula representa los elementos del tejido conectivo que invaden y apoyan el parénquima.

Los epitelios glandulares elaboran su producto en forma intracelular mediante la síntesis de macromoléculas que suelen agrupar y almacenar en vesículas llamadas **gránulos secretorios**. El producto secretorio puede ser una hormona polipeptídica (p. ej., de la glándula hipófisis), una sustancia cérea (p. ej., las glándulas ceruminosas del conducto auditivo), un mucinógeno (p. ej., de células caliciformes) o leche, una combinación de proteínas, lípidos y carbohidratos (como las glándulas mamarias). Otras glándulas (como las sudoríparas) secretan poco además del exudado que reciben del torrente sanguíneo. Además, los conductos estriados (p. ej., de las glándulas salivales mayores) actúan como bombas de iones que modifican las sustancias elaboradas por sus unidades secretorias.

Las glándulas se clasifican en dos grupos principales con base en el método de distribución de sus productos secretorios:

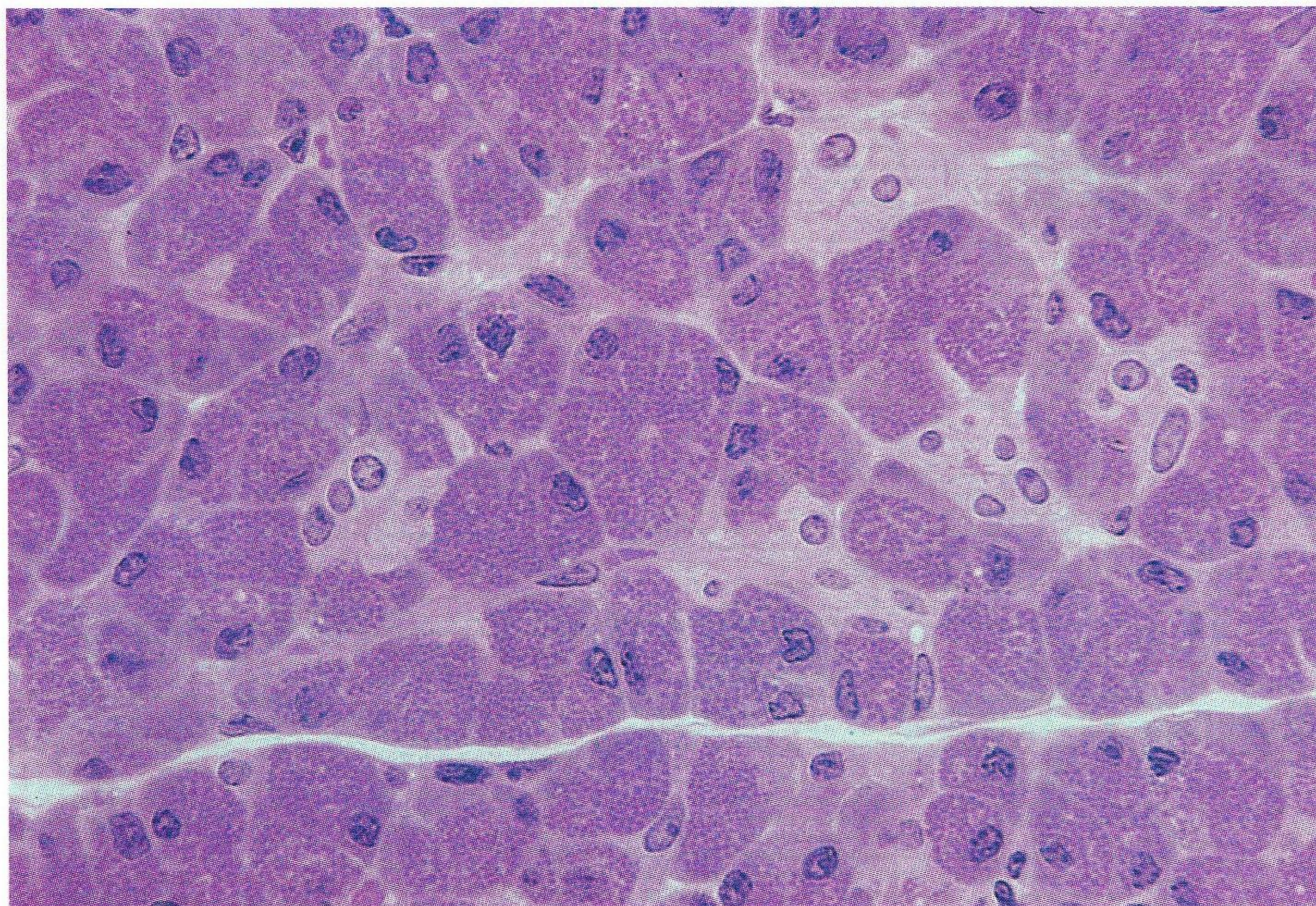


Fig. 5-17. Glándulas serosas. Micrografía de luz de un páncreas de mono incluido en plástico ($\times 540$).

1. **Glándulas exocrinas**, que secretan sus productos a través de conductos hacia la superficie epitelial externa o interna, de la que se originan.
2. **Glándulas endocrinas**, que no tienen **conductos** y perdieron sus conexiones con el epitelio original y, en consecuencia, secretan sus productos a los vasos sanguíneos o linfáticos para distribuirse.

Muchos tipos de células secretan moléculas de señalamiento llamadas **citocinas**, que llevan a cabo la función de comunicación intercelular. Las citocinas se liberan por **células de señalamiento** y actúan en las **células blanco**, que poseen receptores para la molécula de señalamiento específica. (Las hormonas de señalamiento se comentan con detalle en el capítulo 2.)

Según sea la distancia que debe viajar la citocina para llegar a su célula blanco, su efecto puede ser alguno de los siguientes:

- **Autocrino.** El blanco es la célula de señalamiento; por lo tanto, la célula se estimula a sí misma
- **Paracrino.** La célula blanco está localizada en la cercanía de la célula de señalamiento; en consecuencia, la citocina no tiene que pasar al sistema vascular
- **Endocrino.** La célula blanco y la célula de señalamiento están alejadas una de la otra; por consiguiente, la citocina tiene que transportarse por el sistema vascular sanguíneo o linfático

Las glándulas que secretan sus productos a través de una **vía secretoria constitutiva** lo hacen de manera continua y liberan sus productos secretorios de inmediato sin almacenarlos ni requerir un impulso por moléculas de señalamiento. Las glándulas que muestran una **vía secretoria regulada** concentran y almacenan sus productos secretorios hasta que reciben la molécula de señalamiento apropiada para liberarlos (cap. 2, figs. 2-20 y 2-22).

Glándulas exocrinas

Las glándulas exocrinas secretan sus productos a través de un conducto hacia la superficie de su origen epitelial.

Las **glándulas exocrinas** se clasifican de acuerdo con la naturaleza de su secreción, su forma y el número de células (unicelular o multicelular). Muchas glándulas

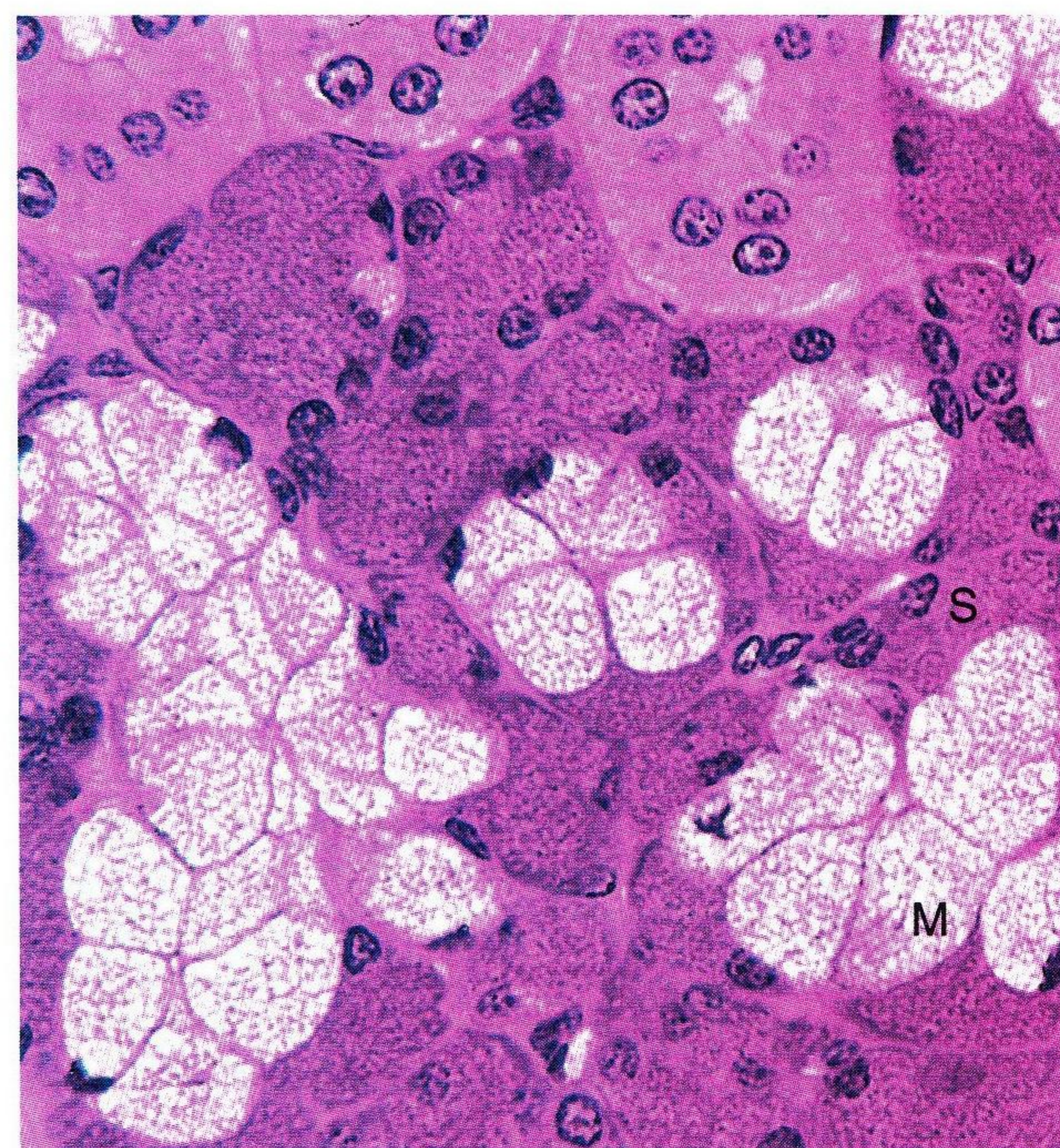


Fig. 5-18. Fotomicrografía de la glándula submandibular de mono. M, acino mucoso; S, semilunas serosas ($\times 540$).

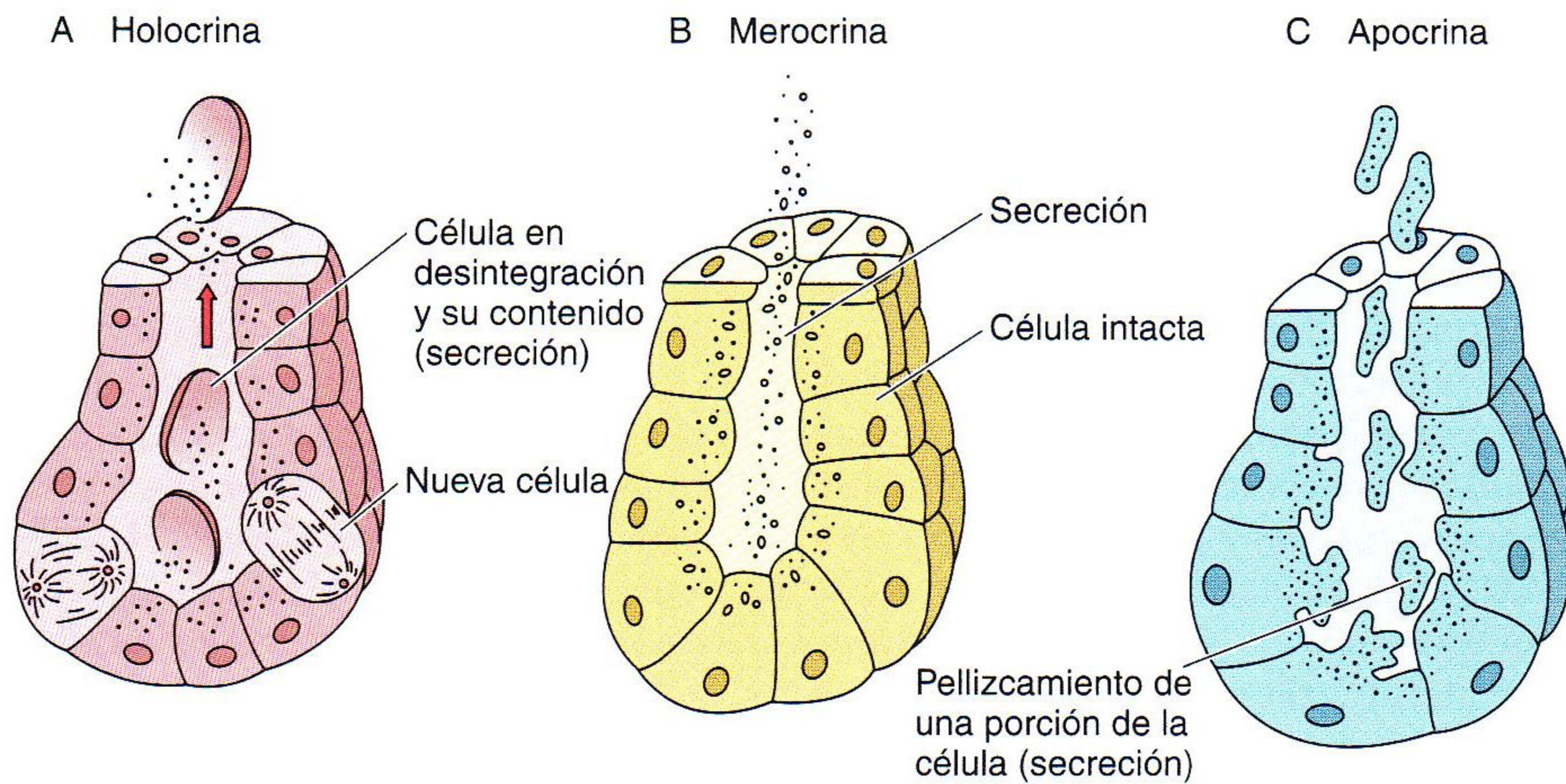


Fig. 5-19. Esquema de las formas de secreción.

exocrinas en los sistemas digestivo, respiratorio y urogenital secretan sustancias que se describen como tipos mucoso, seroso o mixto (ambos).

Las **glándulas mucosas** secretan **mucinógenos**, proteínas glucosiladas grandes que, cuando se hidratan, se hinchan para constituir un lubricante protector grueso y viscoso parecido a un gel que se conoce como **mucina**, un componente mayor del **moco**. Los ejemplos de glándulas mucosas incluyen células caliciformes y las glándulas salivales menores de la lengua y el paladar.

Las **glándulas serosas** (fig. 5-17), como el páncreas, secretan un líquido acuoso rico en enzimas.

Las **glándulas mixtas** contienen acinos (unidades secretoras) que producen secreciones mucosas y también

acinos que elaboran secreciones serosas; además, algunos de sus acinos mucosos poseen **semilunas serosas**, un grupo de células que secreta un líquido seroso. Las glándulas sublinguales y submandibulares son ejemplos de glándulas mixtas (fig. 5-18).

Las células de las glándulas exocrinas tienen tres mecanismos diferentes para liberar sus productos secretorios: a) merocrino, b) apocrino y c) holocrino (fig. 5-19). La libe-

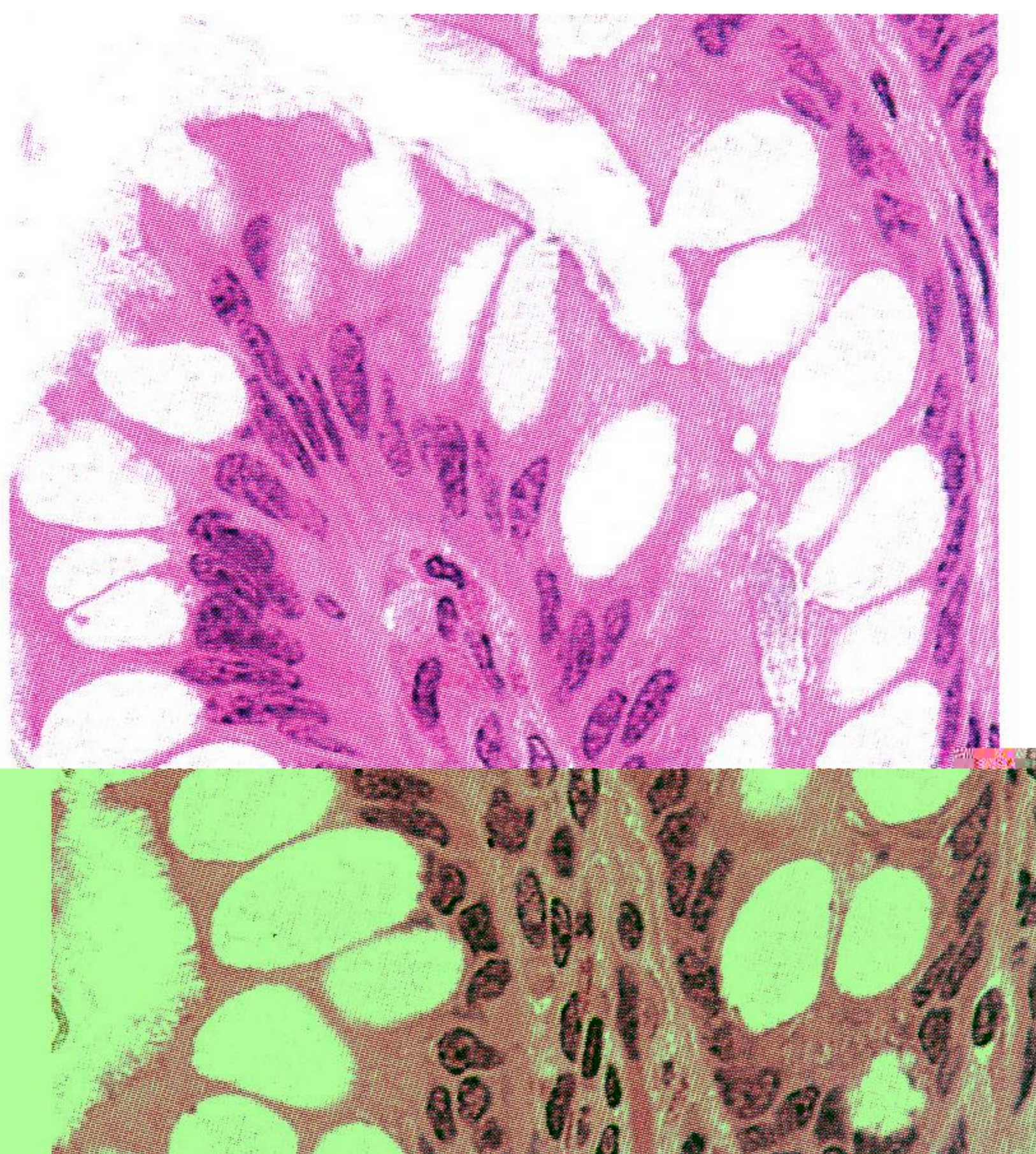


Fig. 5-20. Fotomicrografía de células caliciformes en el recubrimiento epitelial del íleon de mono ($\times 540$).

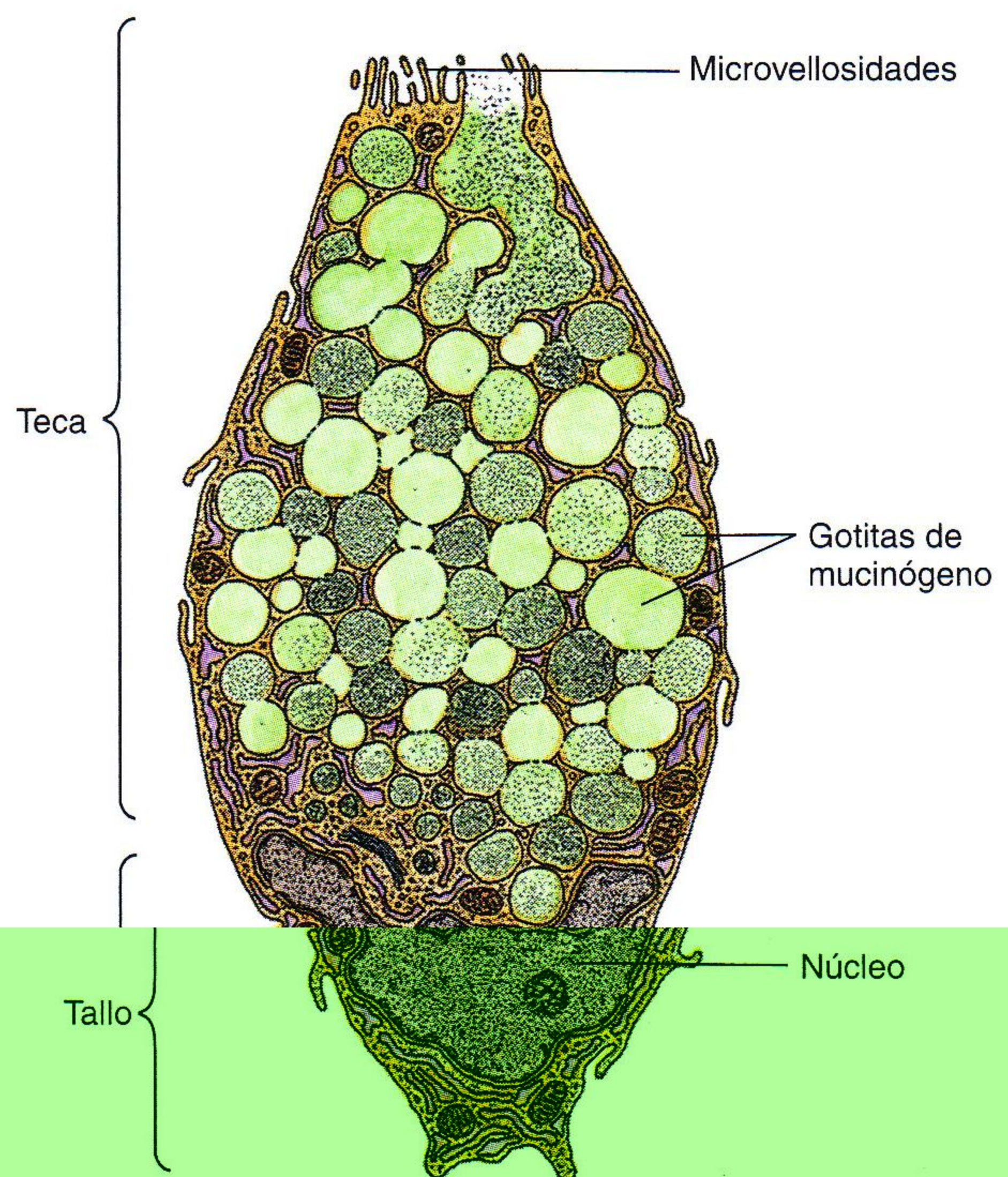


Fig. 5-21. Esquema de la ultraestructura de una célula caliciforme que ilustra los gránulos secretorios de la teca densamente agrupados. (Tomado de Lentz TL: Cell Fine Structure: An Atlas of Drawings of Whole-Cell Structure. Philadelphia, WB Saunders, 1971.)

ración del producto secretorio de **glándulas merocrinas** (p. ej., glándula parótida) ocurre a través de exocitosis; como resultado, ni la membrana plasmática ni el citoplasma constituyen una parte de la secreción. Aunque muchos investigadores ponen en duda la existencia de la modalidad de secreción apocrina, históricamente se pensó que en las **glándulas apocrinas** (p. ej., glándula mamaria en lactancia) se liberaba una porción pequeña de citoplasma apical junto con el producto secretorio. En **glándulas holocrinas** (p. ej., glándulas sebáceas), a medida que madura la célula secretoria, muere y se transforma en el producto secretorio.

Glándulas exocrinas unicelulares

Las glándulas exocrinas unicelulares representan la forma más simple de glándula exocrina.

Las glándulas exocrinas unicelulares, representadas por células secretorias aisladas en un epitelio, son la forma más simple de glándula exocrina. Las **células caliciformes** son el ejemplo principal y están dispersadas individualmente en los epitelios que recubren el tubo digestivo y porciones de las vías respiratorias (figs. 5-20 y 5-21). Las secreciones que liberan estas glándulas mucosas protegen los recubrimientos de estas vías. Las células caliciformes toman su nombre de su forma, la de un globo (fig. 5-22). Su región basal delgada se asienta en la lámina basal, en tanto que su porción apical expandida, la **teca**, se orienta hacia la luz del tubo digestivo o el aparato respiratorio. La teca está llena de gotitas secretorias unidas a la membrana, que desplazan el citoplasma hacia la periferia de la célula y el núcleo hacia su base. El proceso de liberación de mucinógeno está regulado y estimulado por irritación química e inervación parasimpática y da por resultado exocitosis de la totalidad del contenido secretorio de la célula, lubricando y protegiendo así la hoja epitelial.

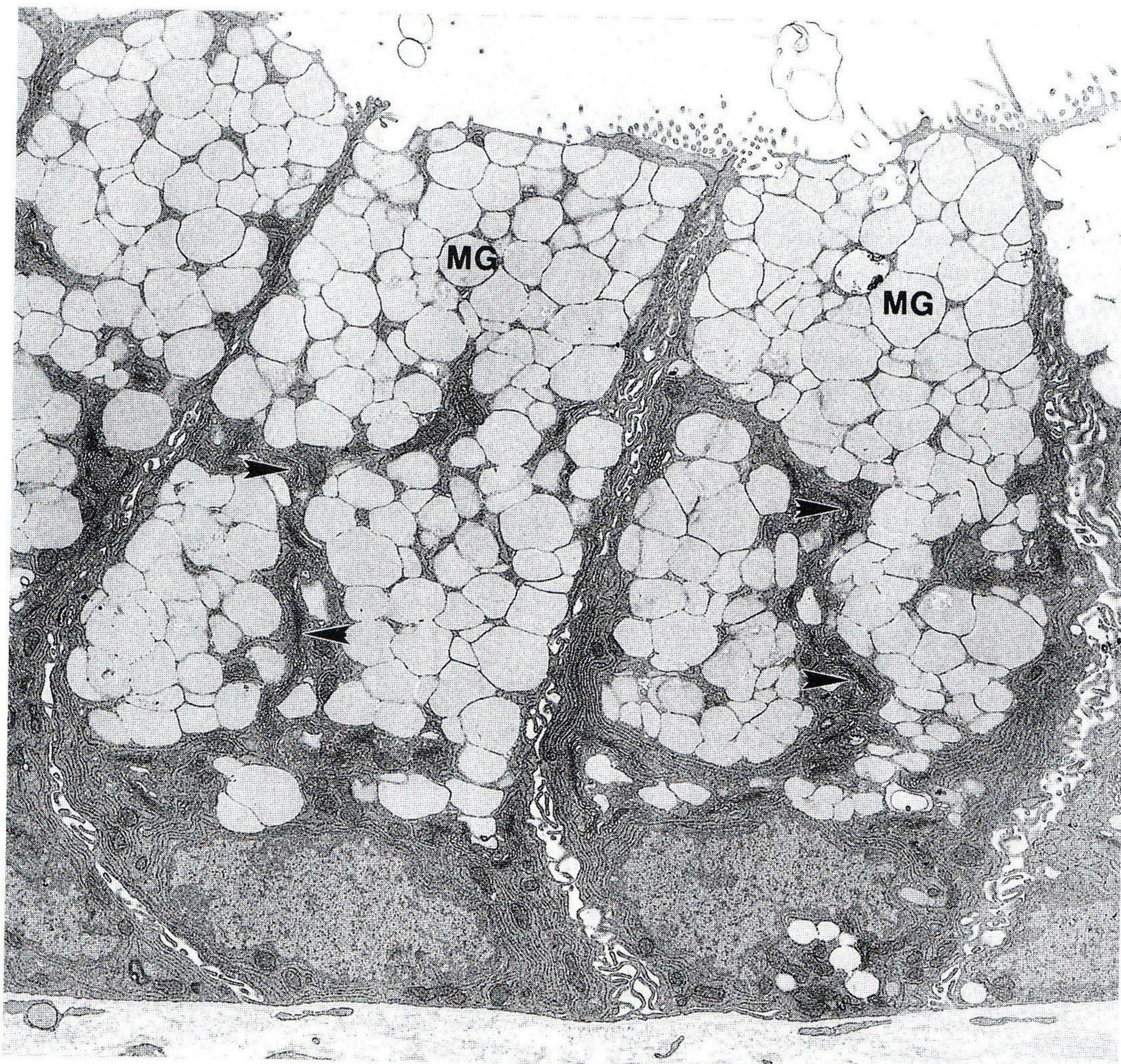


Fig. 5-22. Fotomicrografía de células caliciformes de colon de conejo. Obsérvese la presencia de varios complejos de Golgi (*puntas de flechas*) y los múltiples gránulos mucinógenos (MG) agrupados en forma compacta que ocupan gran parte de la porción apical de las células ($\times 9\ 114$). (Tomado de Radwan KA, Oliver MG, and Specian RD: Cytoarchitectural reorganization of rabbit colonic goblet cells during baseline secretion. *Am J Anat* 198:365-376, 1990. Copyright © 1990. Reimpreso con autorización de Wiley-Liss, Inc, una subsidiaria de John Wiley & Sons, Inc.)

Glándulas exocrinas multicelulares

Las glándulas exocrinas multicelulares existen como racimos organizados de unidades secretoras.

Las glándulas exocrinas multicelulares consisten en racimos de células secretoras dispuestos en grados variables de organización. Estas células secretoras no actúan solas y de manera independiente; por el contrario, funcionan como órganos secretorios. Las glándulas multicelulares pueden tener una estructura simple, que se ejemplifica con el epitelio glandular del útero y la mucosa gástrica, o compleja, compuesta de varios tipos de unidades secretoras y organizada en una forma ramificada combinada.

Debido a su disposición estructural, las glándulas multicelulares se clasifican de acuerdo con la organización de sus componentes secretorios y conductos y también en relación con la forma de sus unidades secretoras (fig. 5-23).

Las glándulas multicelulares se clasifican como **simples** si sus conductos no se ramifican y **compuestas** cuando se ramifican. Se clasifican adicionalmente según sea la morfología de sus unidades como **tubulares**, **acinares** (que también se denominan **alveolares** y semejan una uva) o **tubuloalveolares** (fig. 5-24).

Las glándulas multicelulares más grandes están rodeadas de una **cápsula** de tejido conectivo colagenoso que emite **tabiques** –hileras de tejido conectivo– hacia el

interior de la glándula y la subdivide en compartimientos más pequeños conocidos como **lóbulos** y **lobulillos**. Los elementos vasculares, nervios y conductos utilizan los tabiques de tejido conectivo para entrar y salir de la glándula. Además, los elementos de tejido conectivo proporcionan apoyo estructural a la glándula.

Los acinos de muchas glándulas exocrinas multicelulares, como las glándulas sudoríparas y las salivales mayores, poseen **células mioepiteliales** que comparten la lámina basal de las células acinares. Aunque las células mioepiteliales son de origen epitelial, tienen ciertas características de las células de músculo liso, en particular la contractilidad. Estas células presentan núcleos pequeños y citoplasma fibrilar escaso que se irradia fuera del cuerpo celular y envuelve los acinos y algunos de los conductos pequeños (fig. 5-25; véase también fig. 5-24). Sus contracciones ayudan a exprimir las secreciones de los acinos y de algunos conductos pequeños.

Glándulas endocrinas

Las glándulas endocrinas carecen de conductos y por tanto sus productos secretorios se vierten directamente al torrente sanguíneo o el sistema linfático.

Las **glándulas endocrinas** liberan sus secreciones, hormonas, a los vasos sanguíneos o linfáticos para distri-

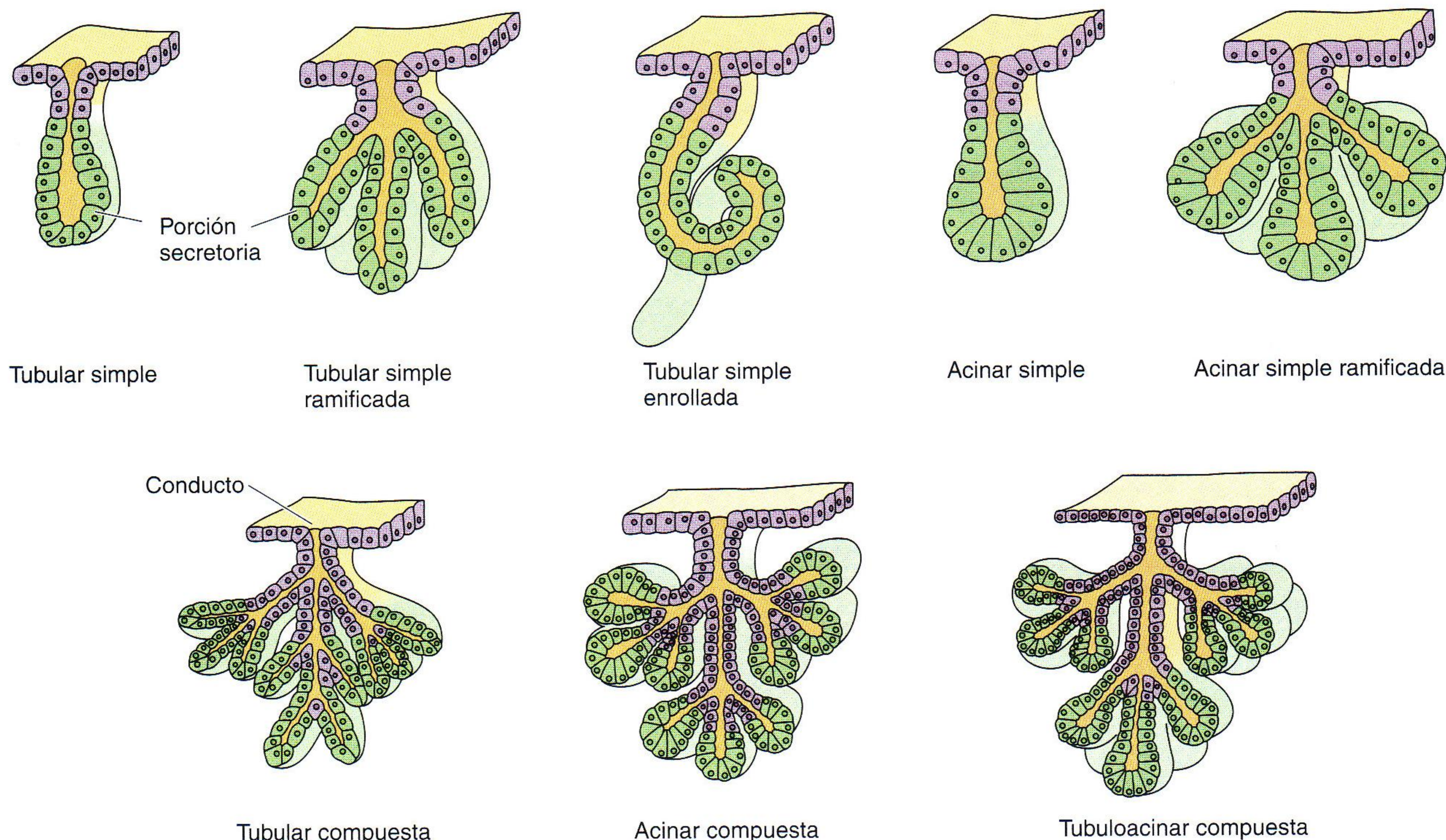


Fig. 5-23. Esquema de la clasificación de glándulas exocrinas multicelulares. El color verde representa la porción secretora; el color lavanda indica la porción del conducto de la glándula.

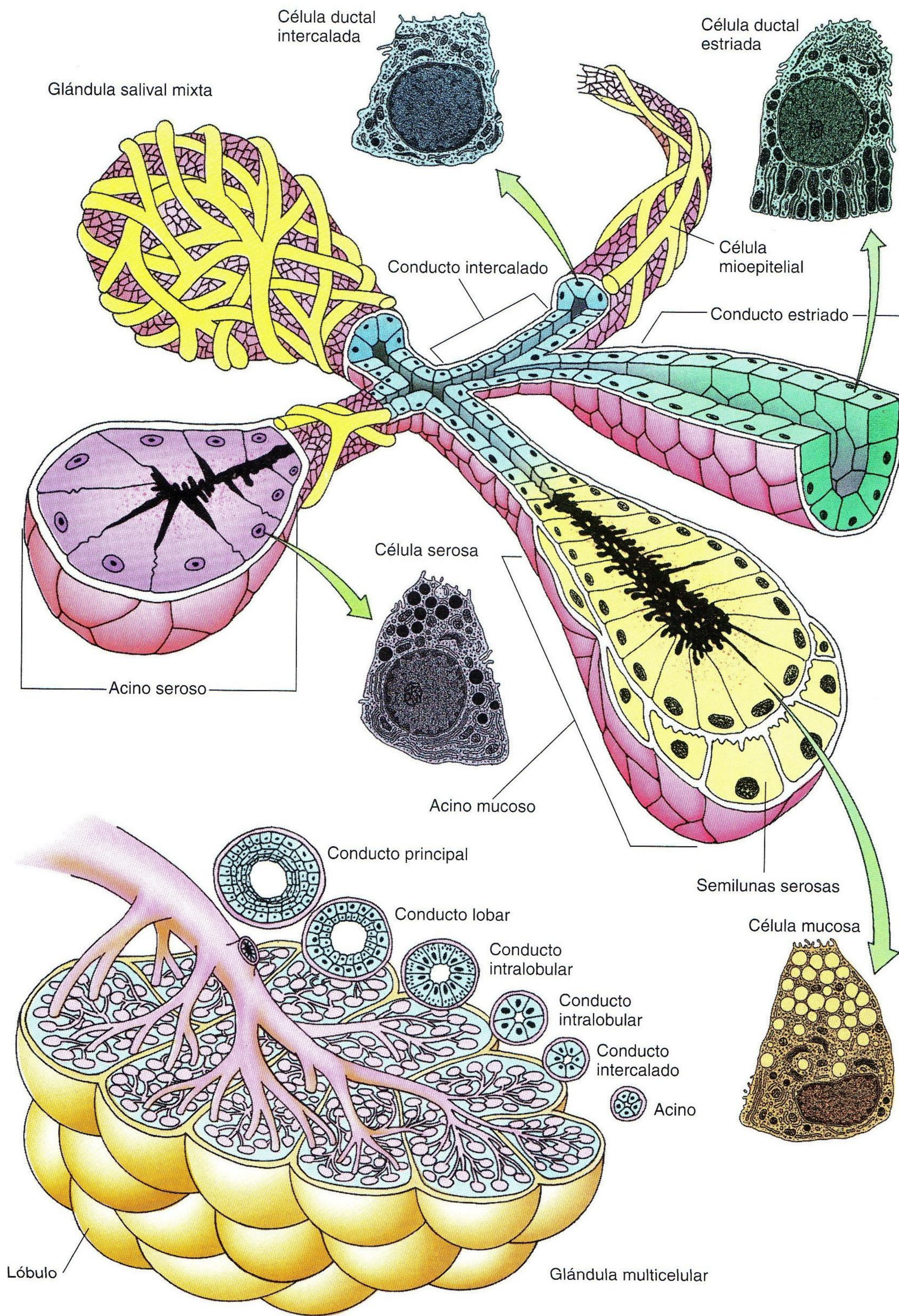
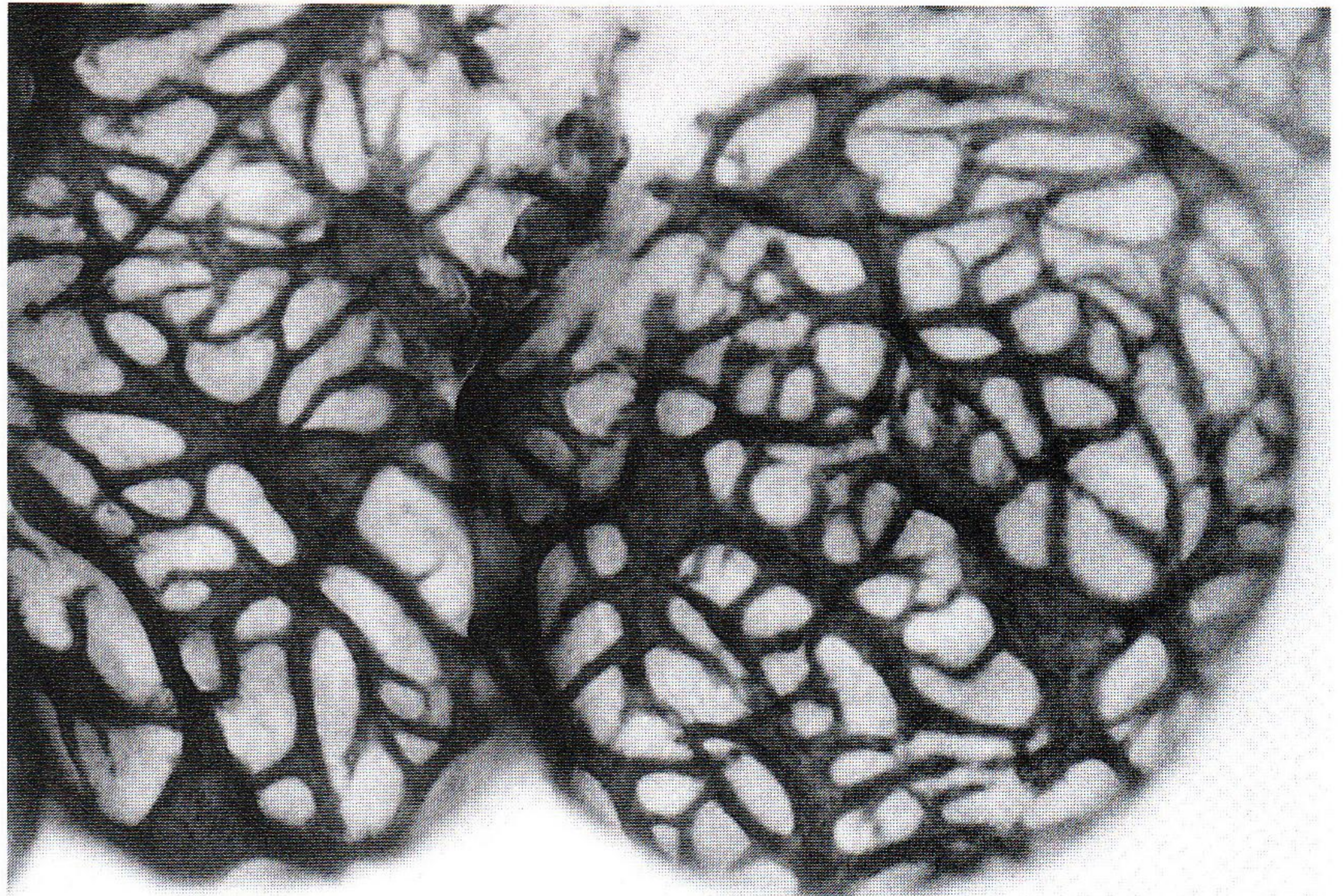


Fig. 5-24. Esquema de una glándula salival que muestra su organización, unidades secretoras y sistemas de conductos.

Fig. 5-25. Fotomicrografía de células mioepiteliales inmunoteñidas por actina. Las células mioepiteliales rodean los acinos ($\times 640$). (Tomado de Satoh Y, Habara Y, Kanno T, Ono K: Carbamylcholine-induced morphological changes and spatial dynamics of $[Ca^{2+}]_c$ in Harderian glands of ginea pigs: Calcium-dependent lipid secretion and contraction of myoepithelial cells. *Cell Tiss Res* 274:1-14, 1993. Copyright by Springer-Verlag.)



buirse en los órganos blancos. Las principales glándulas endocrinas del cuerpo incluyen suprarrenales (adrenales), hipófisis, tiroides, paratiroides y pineal, y también los ovarios, la placenta y los testículos.

Los islotes de Langerhans y las células intersticiales de Leydig son poco comunes porque están compuestos de racimos de células ocultas dentro del estroma de tejido conectivo de otros órganos (páncreas y testículo, respectivamente). Las hormonas que secretan las glándulas endocrinas incluyen péptidos, proteínas, aminoácidos modificados, esteroides y glucoproteínas. Debido a su complejidad y función importante en la regulación de los procesos corporales, las glándulas endocrinas se comentan con detalle en el capítulo 13.

Las células secretoras de las glándulas endocrinas están organizadas en **cordones** celulares o tienen una disposición **folicular**. En el tipo **cordón**, la estructura más común, las células forman cordones que se anastomosan alrededor de capilares o sinusoides sanguíneos. La hormona secretada se almacena intracelularmente y se libera al llegar la molécula de señalamiento o impulso neural apropiados. Los ejemplos de glándula endocrina de tipo cordón incluyen suprarrenales, lóbulo anterior de la hipófisis y paratiroides.

En el tipo **folicular** de glándula endocrina, las células secretoras (**células foliculares**) forman folículos que rodean una cavidad que recibe y almacena la hormona secretada. Cuando reciben una señal para liberación, se resorbe la hormona almacenada por las células foliculares

y se libera al tejido conectivo para pasar a los capilares sanguíneos. Un ejemplo de glándula endocrina de tipo folicular es la glándula tiroides.

Algunas glándulas del cuerpo son mixtas; por ejemplo, el parénquima contiene unidades secretoras exocrinas y endocrinas. En estas glándulas mixtas (p. ej., páncreas, ovario y testículos), la porción exocrina de la glándula secreta su producto a un conducto, en tanto que la porción endocrina de la glándula lo vierte al torrente sanguíneo.

Sistema neuroendocrino difuso

El sistema neuroendocrino difuso produce hormonas paracrinas y endocrinas.

A lo largo de todo el tubo digestivo y el sistema respiratorio se encuentran dispersas células endocrinas entremezcladas con otras secretoras. Estas células, que son miembros del **sistema neuroendocrino difuso** elaboran varias hormonas paracrinas y endocrinas. Debido a que estas células son capaces de captar precursores amínicos y descarboxilar aminoácidos, también se denominan **células APUD** (del inglés *amine precursor uptake and decarboxylation*, captación de precursores amínicos y descarboxilación). Puesto que algunas de estas células se tiñen con sales argentícas, también se denominan **argentafines** y **células argirófilas**. Estas células se describen con mayor detalle en el capítulo 17.