



**Universidad de Valladolid.
Grado en Enfermería.**

**Facultad de Enfermería de
Valladolid. Curso 2024-2025.**



Atlas de imágenes citológicas e histológicas para la docencia de la Biología en el Grado de Enfermería. El citoesqueleto

Paula García Abascal.

Patricia Gallego Muñoz.

Ricardo Usategui Martín.

RESUMEN.

El citoesqueleto es el componente de las células que otorga la forma y le permite organizar sus componentes internos, proporcionando movimiento constante. Consiste en una red de proteínas que se extiende por todo el citoplasma y que consta de tres estructuras filamentosas bien definidas: microtúbulos, microfilamentos de actina y filamentos intermedios. Estos facilitan mantener el volumen y llevar a cabo el desplazamiento celular.

En este trabajo se ha realizado un atlas de imágenes citológicas e histológicas sobre el citoesqueleto, detallando sus componentes y funciones. Para llevar a cabo este atlas se han utilizado imágenes de microscopía electrónica de transmisión y la finalidad es servir de recurso educativo que facilite el proceso de enseñanza-aprendizaje a los alumnos que cursan la asignatura de Biología en el grado de Enfermería en la Universidad de Valladolid.

Palabras clave: citoesqueleto, filamentos intermedios, microtúbulos, microfilamentos de actina.

ABSTRACT.

The cytoskeleton is the component of cells that gives them shape and allows them to organize their internal components, providing constant movement. It consists of a network of proteins that extends throughout the cytoplasm and includes three well-defined filamentous structures: microtubules, actin microfilaments, and intermediate filaments. These facilitate volume maintenance and cell movement.

In this work, an atlas of cytological and histological images of the cytoskeleton has been created, detailing its components and functions. Transmission electron microscopy images were used to create this atlas, and its purpose is to serve as an educational resource to facilitate the teaching-learning process for students studying Biology in the Nursing degree program at the University of Valladolid.

Key words: cytoskeleton, intermediate filaments, microtubules, actin microfilaments.

ÍNDICE DE CONTENIDOS.

1. INTRODUCCIÓN.....	VII
1.1 Historia y evolución de la microscopía.....	VII
1.2 Estructuras celulares: el citoesqueleto.....	VIII
2. JUSTIFICACIÓN.....	X
3. OBJETIVOS.....	X
4. METODOLOGÍA.....	XI
5. DESARROLLO DEL TEMA: EL CITOESQUELETO.....	XII
5.1 Filamentos intermedios.....	XIII
5.2 Microtúbulos.....	XVI
5.3 Microfilamentos de actina.....	XXVI
5.4 Uniones celulares.....	XXXIII
5.5 Enfermedades asociadas y papel de la enfermería.....	XXXV
6. CONCLUSIONES.....	XXXIX
7. BIBLIOGRAFÍA.....	XL

ÍNDICE DE IMÁGENES.

Figura 1: Esquema que representa los componentes del citoesqueleto de células eucariotas.....	IX
Figura 2: Diferencias entre microscopio óptico de campo claro, electrónico de transmisión y electrónico de barrido.....	XII
Figura 3: Esquema del ensamblaje de los filamentos intermedios a partir de monómeros.....	XIV
Figura 4: Unión de las proteínas que forman los filamentos intermedios.....	XIV
Figura 5: Esquema, clasificación de filamentos intermedios.....	XVI
Figura 6: Formación de los microtúbulos en el centrosoma.....	XVII
Figura 7: Microscopía del centrosoma cerca del núcleo de una célula. Se indican los centriolos, compuestos por nueve conjuntos de microtúbulos triplete dispuestos en forma cilíndrica.....	XVIII
Figura 8: Imagen del centrosoma, principal centro organizador de microtúbulos. Son un par de centriolos ortogonales rodeados por una masa amorfa de proteínas.....	XVIII
Figura 9: Sección transversal de un centriolo, compuesto por nueve conjuntos de microtúbulos triplete dispuestos en forma cilíndrica. Rodeado por el material pericentriolar.....	XIX
Figura 10: Estructura de los microtúbulos. Se observan ambos extremos y los dímeros α - y β -tubulina, así como la formación de los protofilamentos.....	XIX
Figura 11: Esquema que muestra el remodelado de los microtúbulos.....	XX
Figura 12: Micrografía electrónica de transmisión (MET). Sección transversal de la tráquea humana, estructura ciliar.....	XXII
Figura 13: Cilios móviles observados en un corte transversal en el epitelio respiratorio. El núcleo de un cilio se denomina axonema y contiene un par central de microtúbulos rodeados por un anillo exterior de nueve microtúbulos dobles.....	XXII

Figura 14: Microscopía electrónica de barrido (MEB) de una sección transversal del epitelio que recubre la luz de la tráquea. Solo se observa la superficie apical del epitelio. Señalados cilios y microvellosidades.....	XXIII
Figura 15: T: tallo del cilio, CB: cuerpo basal, R: raíces.....	XXIII
Figura 16: Esquema donde se muestra la estructura de un cilio móvil. Las secciones transversales al nivel del tallo y del cuerpo basal muestran su diferente estructura interna.....	XXIV
Figura 17: Esquema de las dos fases en el movimiento de los cilios.....	XXV
Figura 18: Microscopía electrónica de barrido (MEB) de espermatozoides...	XXVI
Figura 19: Esquema de formación de filamento de actina. Extremos con polaridad.....	XXVII
Figura 20: Filamentos de actina mostrados en la zona periférica celular.....	XXVIII
Figura 21: Se observan haces de filamentos de actina formando el núcleo de microvellosidades.....	XXVIII
Figura 22: Esquema de diferentes estructuras formadas por filamentos de actina.....	XXIX
Figura 23: Superficie apical de una célula epitelial cubierta con microvellosidades; borde en cepillo.....	XXX
Figura 24: Microvellosidades en la superficie apical de células del intestino delgado.....	XXX
Figura 25: Microscopía que muestra sarcómeros, unidades que se contraen al deslizarse la actina sobre la miosina, generando fuerza muscular.....	XXXI
Figura 26: Fases del movimiento celular. Primero, extensión de porciones citoplasmáticas, segundo, adhesión al sustrato y tercero, arrastre.....	XXXII
Figura 27: Filamentos de actina y miosina formando el anillo contráctil.....	XXXIII
Figura 28: Micrografía electrónica de transmisión de un desmosoma entre células adyacentes en la epidermis de la piel.....	XXXIV

Figura 29: Micrografía que muestra la región apical de dos células, donde se observan distintos tipos de uniones.....XXXV

1.INTRODUCCIÓN.

La Citología es la parte de la biología que estudia la célula. Para ello, ha sido fundamental la invención del microscopio (para su uso serán necesarias técnicas histológicas o colorantes), pues permite reconocer las propiedades estructurales de las células y relacionarlas con sus funciones, así como diagnosticar enfermedades y planificar tratamientos.

1.1 Historia y evolución de la microscopía.

El comienzo de la microscopía óptica se atribuye a Zacharias Janssen [1,2] en el Siglo XVI, cuando creó un simple microscopio formado por un tubo al que acoplaba varias lentes. Unos años después, en 1655, Robert Hooke creó el primer microscopio compuesto, con dos sistemas de lentes (oculares y objetivos).

Por otro lado, el neerlandés Antoni Van Leeuwenhoek [1] comenzó a fabricar sus propios microscopios monoculares, lo que contribuyó al descubrimiento de los eritrocitos en 1673, así como también de bacterias y espermatozoides humanos.

Actualmente, la microscopía ha avanzado inmensamente y hay una gran variedad de opciones, entre las que destacan el **microscopio óptico simple**, el **óptico compuesto** (de fluorescencia, luz ultravioleta...) y el **electrónico** (transmisión y barrido), entre otros. La principal diferencia entre ellos es que los microscopios ópticos utilizan un haz de luz como fuente, mientras que los electrónicos usan un haz de electrones y su poder de resolución es mayor, permitiendo observar la estructura de los diferentes componentes celulares.

El **microscopio óptico simple**, también llamado lupa, consta de una lente biconvexa y cuando el objeto a observar se sitúa a una distancia de la lente inferior a su distancia focal, el instrumento produce una imagen virtual y de mayor tamaño que el objeto.

Por otro lado, el **microscopio óptico compuesto** es más utilizado ya que permite mayor aumento que el simple y tiene mayor poder de resolución. Estos están compuestos por dos sistemas de lentes: objetivo y ocular.

En cuanto a los microscopios electrónicos de transmisión [4], permiten observar una muestra en cortes ultrafinos. Dirigen el haz de electrones hacia el objeto que

se desea aumentar y una parte de los electrones rebotan o son absorbidos por el objeto y otros lo atraviesan formando una imagen aumentada del espécimen, revelando los detalles de la estructura celular de manera bidimensional. Sin embargo, el electrónico de barrido crea una imagen ampliada de la superficie de un objeto. No es necesario obtener secciones del objeto para observarlo. Sirven para ver detalles de las superficies.

1.2 Estructuras celulares: El citoesqueleto.

Los organismos vivos se dividen principalmente en dos grandes grupos: procariotas y eucariotas. Gracias al microscopio se sabe que los primeros carecen de núcleo definido y presentan una estructura interna simple. En cambio, los eucariotas se dividen normalmente por mitosis, presentan el material genético encerrado en una envoltura nuclear, y cuentan con membranas internas (sistema de endomembranas), siendo por lo tanto seres más complejos.

La palabra “eucariota” proviene del griego “eukaryota”, que significa “eu” (verdadero) y “karyon” (núcleo), mientras que el término “procariota” significa “pro” (antes de) y “karyon” (núcleo).

Entre 1975 y 1979 el equipo de Keith Porter [6] (biólogo canadiense), gracias al microscopio electrónico de transmisión, observó que el citoplasma de los eucariotas se constituía por una red de proteínas que podían fijarse a la membrana celular u ocupar el resto de la célula. Esto se dio a conocer como citoesqueleto, formado por tres componentes proteicos: microtúbulos, microfilamentos de actina y filamentos intermedios (figura 1). El citoesqueleto es el encargado de organizar las estructuras de la célula, participa en el transporte y división celular y es, básicamente, su soporte interno.

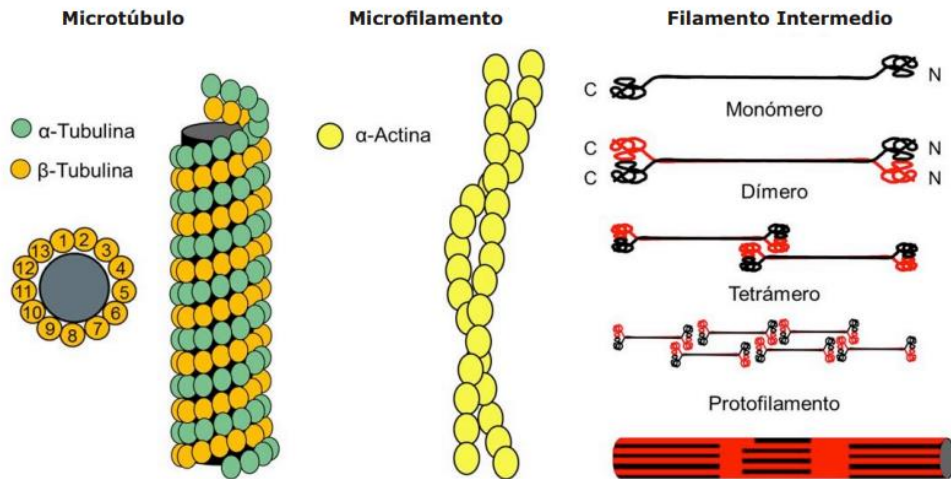


Figura 1: Esquema que representa los componentes del citoesqueleto de eucariotas [6].

Los elementos del citoesqueleto se forman por la polimerización (reacción en la que dos o más moléculas se combinan para formar otra en la que se repiten unidades estructurales de las moléculas originales) de unidades proteicas que establecen uniones entre sí; de esta manera se pueden ensamblar (polimerizar) y desensamblar (despolimerizar) con gran facilidad y según la necesidad celular, puesto que es una estructura muy dinámica y cambiante.

Los **microtúbulos** son cilindros huecos formados por dímeros de α - y β -tubulina y constan de un diámetro de 22-25 nm (nanómetros); son más rígidos que los otros dos componentes. Los **microfilamentos** son polímeros de **actina**, son flexibles y su diámetro es de 7 nm. Por último, los **filamentos intermedios** tienen un diámetro aproximado de 11 nm y están formados por proteínas filamentosas que se ensamblan formando tetrámeros [15].

En este trabajo de fin de grado se muestran las características generales del citoesqueleto y se presenta su relación con algunas patologías y tratamientos enfocados en la enfermería.

2.JUSTIFICACIÓN.

La realización de este atlas surge como consecuencia de las dificultades que pueden experimentar los estudiantes del primer curso del Grado en Enfermería en la adquisición de conocimientos relacionados con la Biología Celular, por lo que con este trabajo se intenta facilitar su comprensión.

En particular, se desarrolla un atlas que aborda la estructura y funcionamiento del citoesqueleto, apoyando el aprendizaje teórico y práctico de los contenidos impartidos en la asignatura de Biología Celular del primer curso del grado.

La implementación de recursos visuales y descripciones actualizadas facilita notablemente la asimilación de conceptos complejos. El departamento de Biología Celular, Genética, Histología y Farmacología de la Universidad de Valladolid está llevando a cabo este proyecto de investigación educativa, creando atlas citológicos e histológicos como recursos educativos, que servirán como herramienta pedagógica para responder a las necesidades de aprendizaje de los alumnos.

3.OBJETIVOS.

El principal objetivo de este proyecto es facilitar el proceso de enseñanza y aprendizaje de los alumnos del primer curso del Grado de Enfermería de la Universidad de Valladolid, matriculados en la asignatura de Biología, sobre los conocimientos teórico-prácticos del citoesqueleto. El alumnado podrá recurrir al atlas tanto como apoyo de los contenidos impartidos en clase como para ampliar conocimientos.

Se darán a conocer la estructura de microtúbulos, microfilamentos y filamentos intermedios y el importante papel de las proteínas asociadas en la regulación de sus funciones, dinamismo y estabilidad, así como también se relacionarán algunas patologías humanas con alteraciones en la estructura del citoesqueleto y sus consiguientes tratamientos relacionados con la enfermería. Este atlas ofrece información detallada, apoyándose en imágenes histológicas y citológicas.

De esta forma, se incluye contenido contrastado, concreto y sencillo sobre el citoesqueleto, ya que es un trabajo destinado a la docencia, que además fomentará el uso del microscopio virtual como herramienta útil de estudio.

4.METODOLOGÍA.

El enfoque seleccionado para este trabajo es la investigación educativa, dado que su propósito es la enseñanza del citoesqueleto en la materia de Biología Celular. Por esta razón, se empleará un lenguaje claro y accesible, incorporando términos científicos específicos de la asignatura.

Como ya se ha mencionado anteriormente, el contenido del atlas está ajustado al nivel educativo del público al que se dirige, manteniendo siempre información verificada y respaldada por investigaciones científicas. Además, presenta un desarrollo gradual, comenzando con conceptos generales y avanzando hacia las distintas características del citoesqueleto.

Los datos recopilados en el atlas provienen de múltiples artículos científicos, así como de libros especializados en Biología, entre ellos “Biología Celular Biomédica”, de Alfonso Calvo [15]. De la misma manera, la mayoría de las imágenes han sido tomadas del microscopio virtual “Histology Guide”, trabajo de Robert L. Sorenson y T. Clark Brelje [17].

Existen muchas técnicas que se emplean para conocer la estructura de las células, sin embargo, nos vamos a centrar en la microscopía electrónica, principalmente de transmisión. El microscopio electrónico de transmisión (MET) es un instrumento que emplea un haz de electrones para obtener imágenes de una muestra, ya que la capacidad de aumento de un microscopio óptico está restringida por la longitud de onda de la luz visible (figura 2) [15].

Su principal característica es el uso de una muestra ultrafina y la formación de la imagen a partir de los electrones que la atraviesan [5]. Estos microscopios tienen la capacidad de ampliar un objeto hasta un millón de veces.

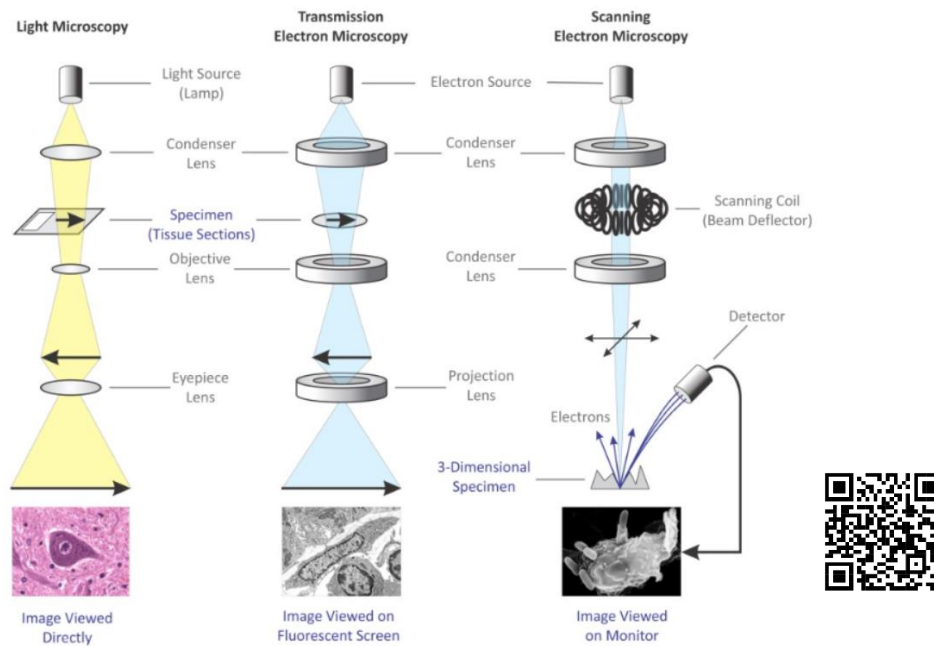


Figura 2: Diferencias entre microscopio óptico de campo claro, electrónico de transmisión y electrónico de barrido [17].

5.DESARROLLO DEL TEMA: EL CITOESQUELETO.

El citoesqueleto es una estructura organizada, formada por filamentos intermedios, microtúbulos y microfilamentos de actina. En células sanas, estos tres elementos están estrechamente interconectados y regulados. No obstante, en trastornos asociados al citoesqueleto, este experimenta una reestructuración significativa, lo que altera la polaridad celular, interfiere en el ciclo celular, contribuye al desarrollo de enfermedades relacionadas con el envejecimiento y, afecta a la movilidad celular, entre otras [9]. Asimismo, las alteraciones o defectos en las proteínas del citoesqueleto y sus proteínas asociadas están vinculadas a diversas enfermedades. Por consiguiente, este atlas aparte de describir cada componente del citoesqueleto y apoyarlo en imágenes microscópicas y esquemas, analiza algunas patologías asociadas, así como las potenciales estrategias terapéuticas enfermeras.

5.1 Filamentos intermedios.

Los **filamentos intermedios** pueden estar formados por diversas **proteínas filamentosas**, como la queratina o la desmina, por lo que hay varios tipos diferentes dependiendo del tipo de proteína que los formen.

Su característica principal es que presentan una gran resistencia y facilitan el soporte mecánico y la función estructural de las células, pero sin poseer función motora, por lo que la función primaria es soportar tensiones mecánicas, lo que hace que abunden en los axones de células nerviosas, células musculares y epiteliales. Son los más estables y su diámetro es aproximadamente de 11 nm (grosor intermedio entre microtúbulos y microfilamentos).

Forman una red que se extiende por todo el citoplasma, desde el núcleo hasta la periferia, anclándose en la membrana plasmática y forman la **lámina nuclear** (situada justo debajo de la membrana nuclear, aportando cohesión). Así mismo, colaboran en el anclaje a células vecinas mediante uniones focales y desmosomas y a la matriz extracelular por hemidesmosomas.

Otra característica específica de los filamentos intermedios es que no poseen polaridad [7], tampoco tienen la dinámica de polimerización y despolimerización que presentan los demás componentes del citoesqueleto, ni precisan de ATP ni GTP para su ensamblaje.

Los **monómeros** son las unidades básicas de los filamentos, cuyo dominio central es una hélice α formada por más o menos 320 aminoácidos, con un extremo amino que corresponde con la cabeza globular, encargada de interaccionar con otros componentes celulares y el otro extremo carboxilo, siendo la cola globular (figura 3) [20].

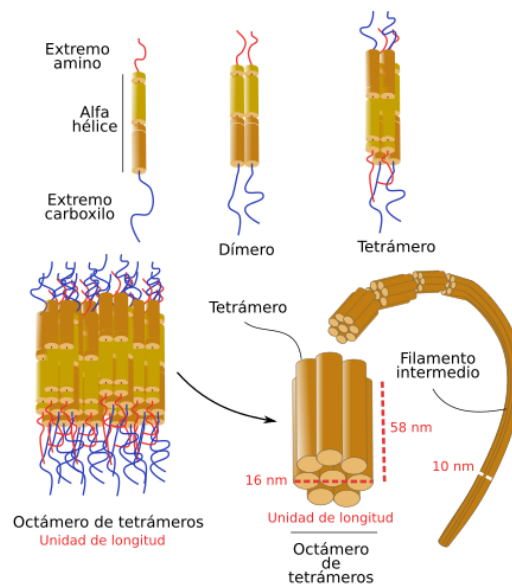


Figura 3: Esquema del ensamblaje de los filamentos intermedios a partir de monómeros [20].

Estas unidades se asocian entre sí de forma antiparalela y sucesiva gracias a la región central, es decir, la hélice alfa, pues permite que se enrosquen sobre ellos mismos formando dímeros (2 monómeros) y tetrámeros (2 dímeros), hasta llegar a la estructura conocida como protofilamento [8], formada por la asociación lateral de 8 tetrámeros, dando lugar a una lámina que se enrolla sobre sí misma y se une en línea con otras para formar el filamento intermedio, por lo que si se cortase de forma transversal un filamento se apreciarían los 8 tetrámeros que constituyen la unidad fundamental de ensamblaje (figura 4).

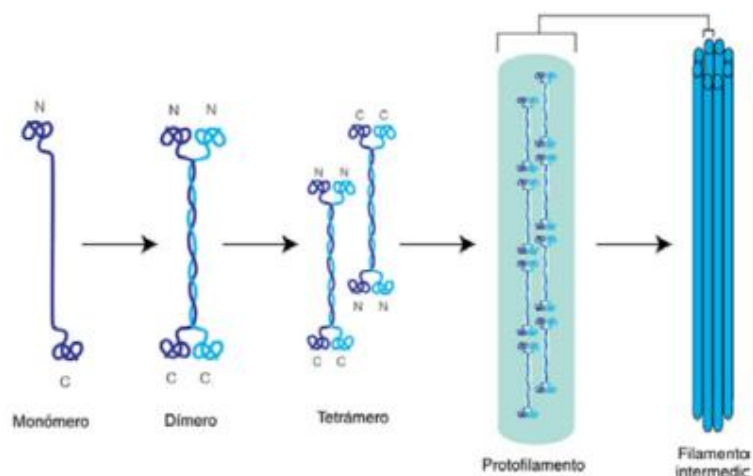


Figura 4: Unión de las proteínas que forman los filamentos intermedios [15].

El ensamblaje y desensamblaje de estos filamentos se regula mediante fosforilación (adición de un grupo fosfato a cualquier molécula; esencial para el funcionamiento de las proteínas porque conduce a diversas modificaciones enzimáticas, como, en este caso, la desestructuración filamentosa).

Como se ha mencionado anteriormente, los filamentos intermedios crean una red en el citoplasma que ayuda a fijar el núcleo en su posición. Estas redes están conectadas con los microtúbulos y microfilamentos de actina, así como con otras proteínas de la membrana plasmática celular y nuclear.

Los filamentos intermedios se clasifican en 6 grupos en función de las proteínas que los constituyen [15]:

- **I y II:** Queratinas, filamentos específicos de las células epiteliales.
- **III:** Vimentina, desmina y proteínas relacionadas. Estos filamentos forman parte de las células de origen mesenquimal (células madre adultas no hematopoyéticas multipotentes que se encuentran en varios tejidos, tales como la médula ósea o el tejido adiposo).
- **IV:** Neurofilamentos, típicos de las neuronas.
- **V:** Láminas nucleares, presentes en casi todos los tipos celulares.
- **VI:** Nestina, filamentos que forman parte del sistema nervioso en desarrollo.

Estos 6 tipos pueden agruparse en 2 grupos principales: **filamentos citoplasmáticos** y **filamentos nucleares** (figura 5), pero a pesar de que los filamentos estén constituidos por diferentes proteínas y secuencias de aminoácidos, la estructura es bastante similar.

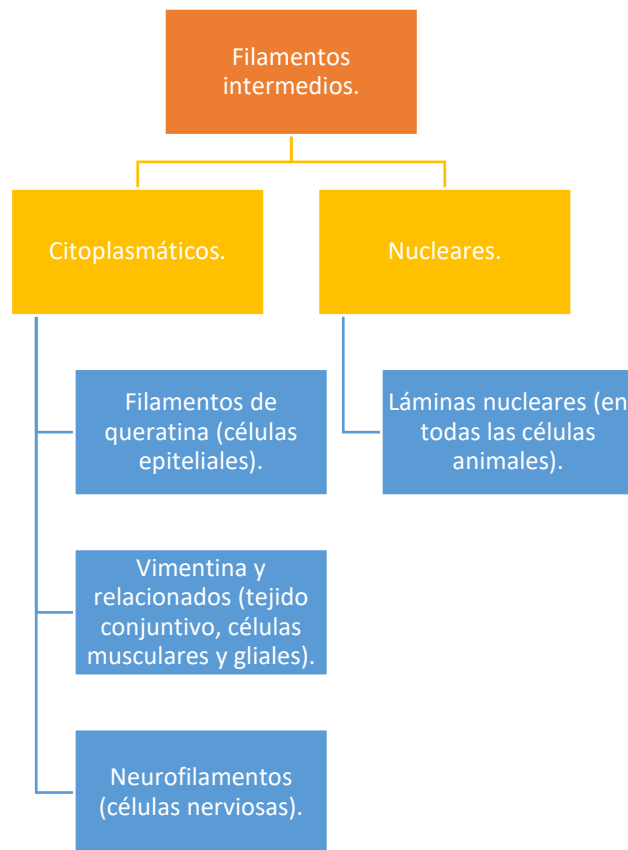


Figura 5: Esquema, clasificación de filamentos intermedios [elaboración propia].

5.2 Microtúbulos.

Los **microtúbulos** son estructuras cilíndricas, alargadas, huecas y, relativamente rígidas, con capacidad de ensamblarse y desensamblarse de manera rápida. Algunas de sus funciones principales son: Mantener la forma celular (complejo de microtúbulos citoplasmáticos), formar los centriolos, promover el transporte intracelular de orgánulos y vesículas, junto con proteínas asociadas, la participación en el movimiento de cromosomas y cromátidas en mitosis y meiosis (huso mitótico/cinetocoro) y facilitar el movimiento celular (cilios y flagelos).

Se forman a partir del **centrosoma**, siendo este un orgánulo celular no rodeado por membrana y también conocido como **centro organizador de microtúbulos**, desde donde estos se extienden hacia la periferia celular.

Alrededor del centrosoma (figura 6) se encuentra un áster proteico que crea una envoltura exterior y forma el huso acromático o mitótico (conjunto de

microtúbulos que brotan desde los centrosomas durante la división celular y cuya función principal es garantizar la correcta segregación de los cromosomas hacia las células hijas).

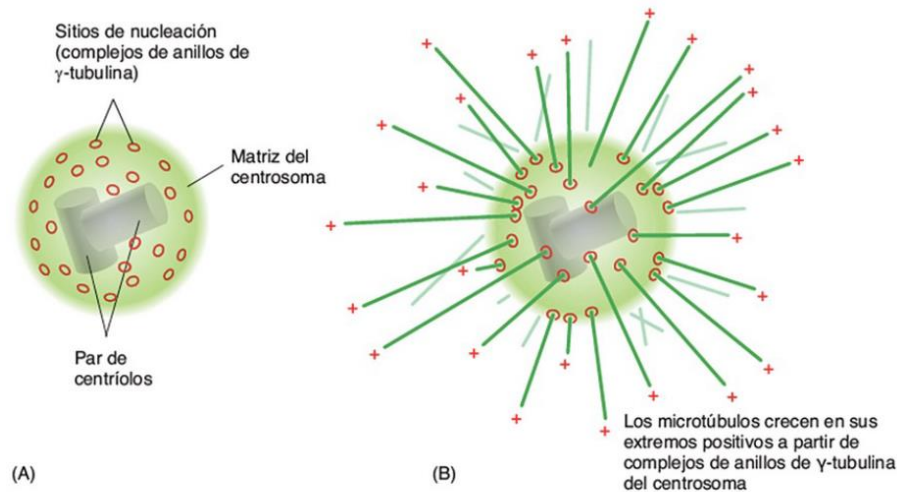


Figura 6: Formación de los microtúbulos en el centrosoma [21].

El centrosoma se encuentra localizado cerca del núcleo y lo forman un par de **centriolos** [15] colocados de manera perpendicular entre ellos (figuras 7 y 8) y rodeados de material pericentriolar. A su vez, cada centriolo está constituido por 9 tripletes de microtúbulos y tienen una longitud aproximada de 200-500 nm.

Su estructura es de tipo $9_3 + 0$, lo que significa que consta de 9 tripletes periféricos y ninguno en la parte central (figura 9). Los microtúbulos de cada triplete se denominan A (corresponde a un cilindro completo de 13 protofilamentos), B y C (contiguos al A, pero solo con 10 protofilamentos) y alrededor de los centriolos se halla el material pericentriolar, ya mencionado, formado por anillos de γ -tubulina y encargado de nuclear los microtúbulos mientras crecen.

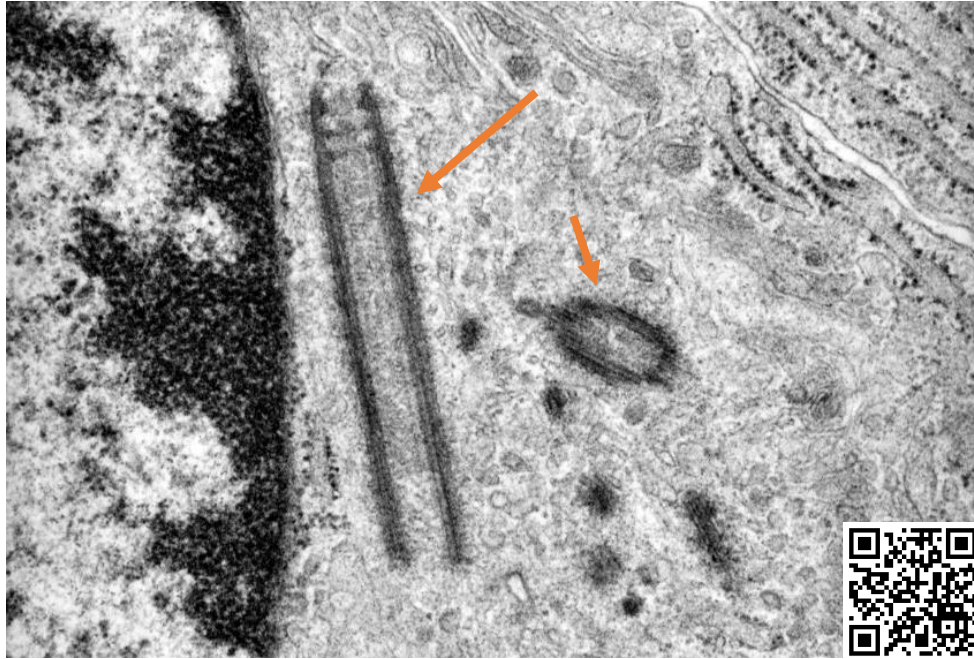


Figura 7: Microscopía electrónica de transmisión (MET) del **centrosoma** cerca del núcleo de una célula. Ambas flechas naranjas indican los centriolos, compuestos por nueve conjuntos de microtúbulos triplete dispuestos en forma cilíndrica. Escala de $4,4 \times 2,7 \mu\text{m}$ [17].

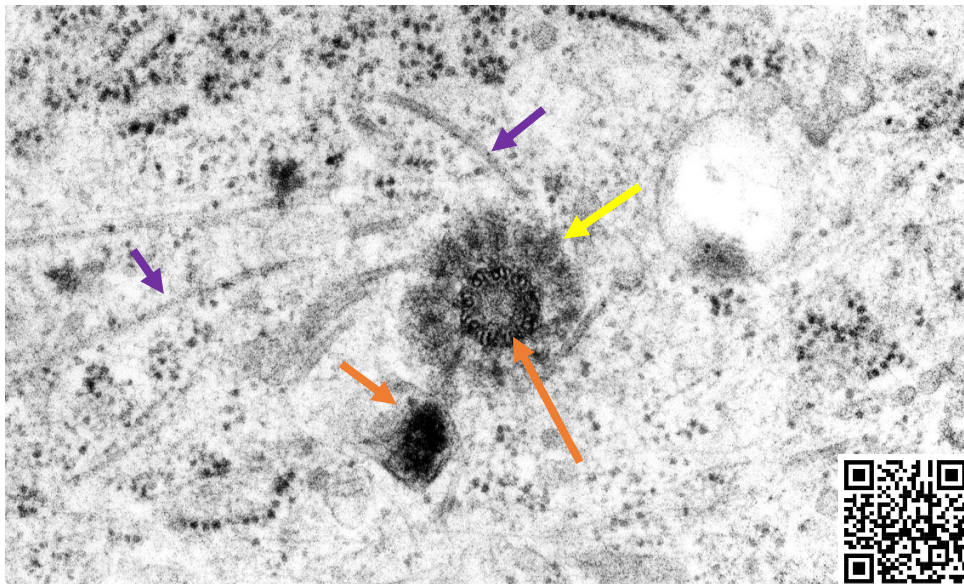


Figura 8: Imagen del **centrosoma**, principal centro organizador de microtúbulos. Son un par de **centriolos** (flechas naranjas) ortogonales rodeados por una masa amorfa de proteínas (flecha amarilla). Flechas moradas: **microtúbulos**. Escala de $3,3 \times 2,0 \mu\text{m}$ [17].

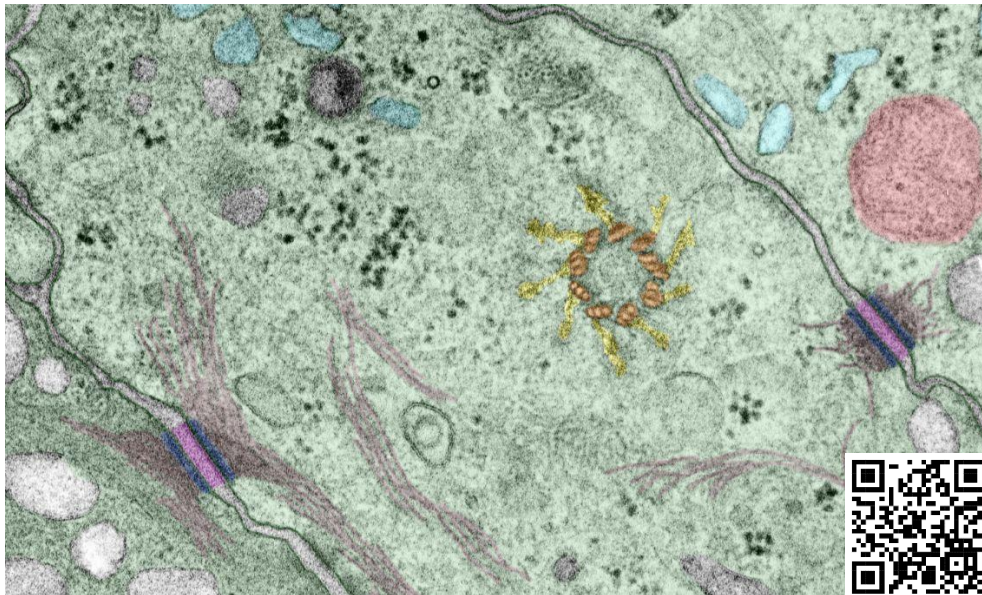


Figura 9: Microscopía electrónica de transmisión (MET) de una sección transversal de un **centriolo** (naranja), compuesto por nueve conjuntos de microtúbulos triplete dispuestos en forma cilíndrica. En amarillo el **material pericentriolar**. Escala de $2,5 \times 1,5 \mu\text{m}$ [17].

Respecto a los **microtúbulos**, su diámetro está entre 22-25 nm y sus paredes constan de dímeros de **proteínas globulares** denominadas α - y β -tubulina (figura 10), las cuales se alinean por uniones eléctricas en filas longitudinales conocidas como protofilamentos. Cada microtúbulo está constituido por 13 protofilamentos y todos se encuentran dispuestos en el mismo sentido, lo que hace que el microtúbulo sea una estructura polarizada [20].

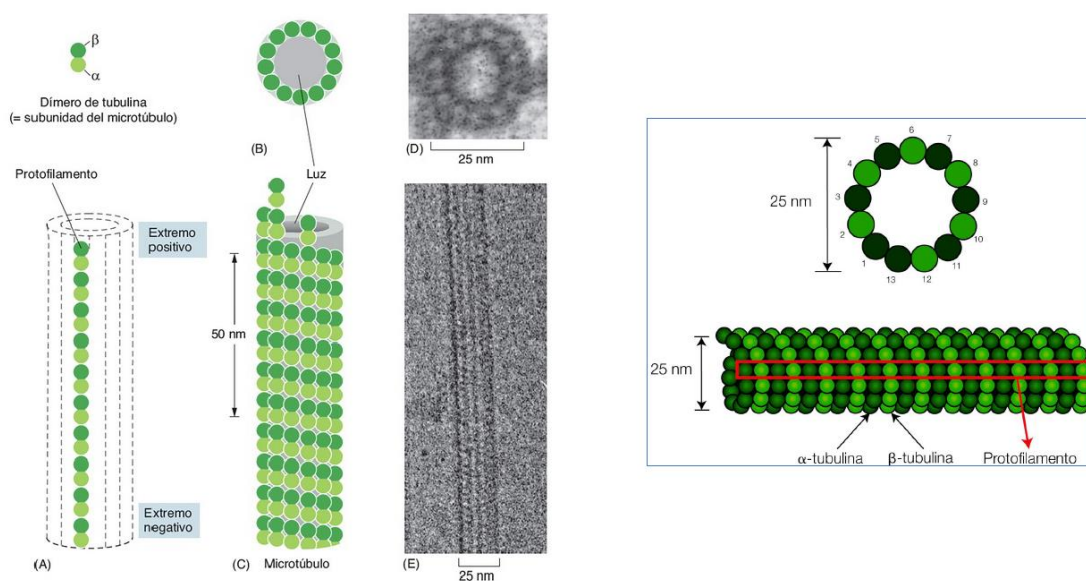


Figura 10: Estructura de los microtúbulos. Se observan ambos extremos y los dímeros α - y β -tubulina, así como la formación de los protofilamentos [15].

La polaridad de los microtúbulos se debe a que el extremo “menos” (-) está formado por α -tubulina y el “más” (+) por β -tubulina, siendo este último el principal sitio de crecimiento porque requiere menor concentración de tubulina para su polimerización. Cada dímero de tubulina une dos GTP: uno en la α -tubulina (no hidrolizable) y otro en la β -tubulina (hidrolizable), cuya actividad GTPasa convierte el GTP en GDP. Mientras la β -tubulina contiene GTP, el microtúbulo es estable, pero al hidrolizarlo a GDP, pierde estabilidad y favorece la despolimerización (figura 11) [8].

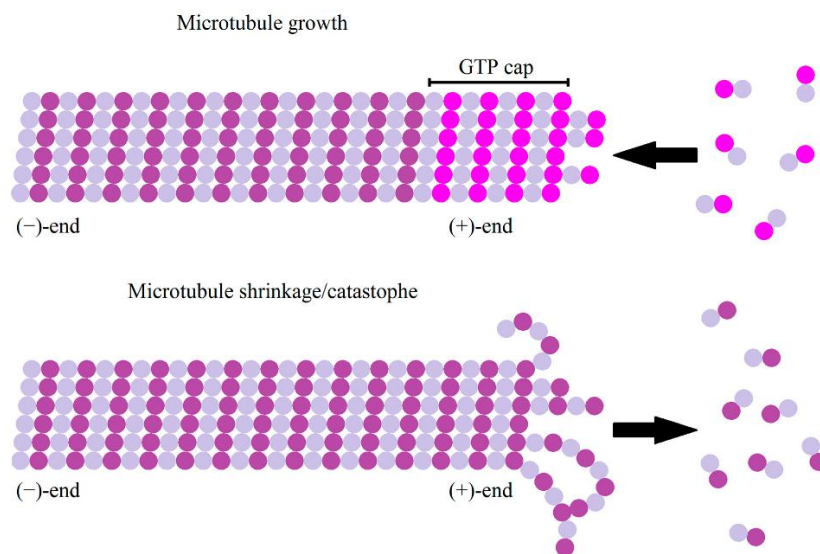


Figura 11: Esquema donde se muestra el remodelado de los microtúbulos [8].

Cuando la polimerización es rápida, la tubulina se une más rápido de lo que el GTP se hidroliza, por lo que se favorece el crecimiento del extremo positivo (+). Esta polimerización permite que al microtúbulo se le adhieran nuevos dímeros de tubulina por el extremo positivo (polimerización) a la vez que se acorta (despolimerización) por pérdida de estos por el extremo negativo. Entonces, cuando la polimerización es rápida el túbulo está compuesto sólo por tubulina-GTP. Con todo esto, los microtúbulos presentan inestabilidad dinámica, lo que significa que tienen un remodelado rápido (polimerización y despolimerización).

Existen dos tipos de microtúbulos, dependiendo de su formación [20]:

- **Lábiles**, que se ensamblan y desensamblan de manera constante.

- Complejo de microtúbulos citoplasmáticos: conjunto de microtúbulos que se distribuyen por todo el citoplasma celular, cuya función principal es mantener la estructura celular.
- Centro organizador de microtúbulos: regiones celulares en las que tiene lugar la nucleación de los microtúbulos. Localizado en el centrosoma y en los cuerpos basales de los cilios y flagelos.
- Huso mitótico: estructura formada por microtúbulos, que permite el desplazamiento de los cromosomas y las cromátidas durante la división celular.
- Cinetocoro: estructura en forma de disco trilaminar, situada en la zona centromérica de cada cromosoma, a partir del cual tiene lugar la polimerización de microtúbulos del huso mitótico, que conseguirán el desplazamiento de los cromosomas durante la mitosis.
- **Estables**, permanecen en el tiempo.
 - Orgánulos microtubulares: agrupaciones de microtúbulos para formar estructuras complejas que se especializan en realizar determinadas funciones celulares: centriolos, cilios y flagelos.

Dentro de las estructuras estables, como se acaba de mencionar, los microtúbulos conforman los **cilios y flagelos**, que se originan a partir del cuerpo basal o axonema (figura 12). Estos se proyectan hacia el exterior de la superficie celular y cumplen funciones de propulsión o facilitan el desplazamiento de fluidos sobre la célula (figura 14). El movimiento de los cilios y flagelos ocurre debido a la flexión de su estructura central, permitiendo que los microtúbulos periféricos se deslicen entre sí, un proceso impulsado por la proteína **dineína** [15].

Los cilios y flagelos están compuestos por microtúbulos dispuestos en un patrón específico que, en un corte transversal observado mediante microscopía electrónica, muestra nueve pares de microtúbulos periféricos rodeando un par central, configuración conocida como $9_2 + 2$ (figura 13).

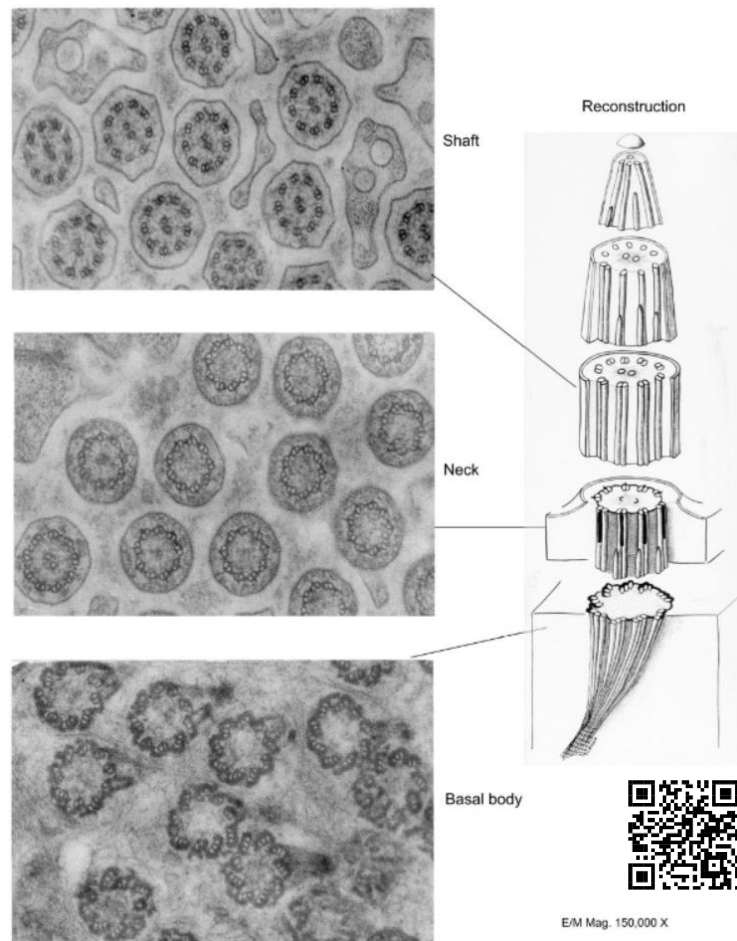


Figura 12: Micrografía electrónica de transmisión (MET). Sección transversal de la tráquea humana, estructura ciliar [18].



Figura 13: Microscopía electrónica de transmisión (MET). **Cilios** móviles observados en un corte transversal en el epitelio respiratorio. El núcleo de un cilio se denomina axonema y contiene un par central de microtúbulos rodeados por un anillo exterior de nueve microtúbulos dobles. Escala $3,1 \times 1,9 \mu\text{m}$ [17].

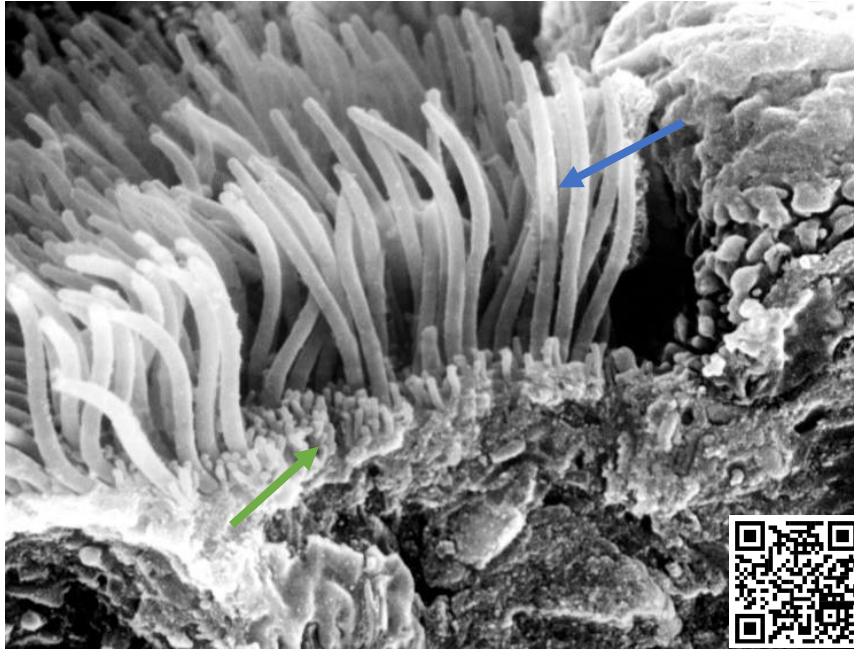


Figura 14: Microscopía electrónica de barrido (MEB) de una sección transversal del epitelio que recubre la luz de la tráquea. Solo se observa la superficie apical del epitelio. **Cilios:** flecha azul. **Microvellosidades:** flecha verde. Escala 46,9 x 29,3 μm [17].

Respecto a los **cilios**, son proyecciones cilíndricas de aproximadamente 0,25 μm de ancho y 5 μm de alto que surgen de centriolos perinucleares y se encuentran situadas en la superficie libre de las células.

La formación de los cilios se llama **ciliogénesis** y comienza con la multiplicación de los centriolos y la migración hacia la membrana plasmática. Los centriolos se colocan de forma perpendicular y constituyen así el cuerpo basal (figura 15), que funciona como centro de nucleación de tubulinas [16].



Figura 15: T: tallo del cilio, CB: cuerpo basal, R: raíces. Imagen procedente de Vazquez J, Lopez J. Citología práctica Navarra. Eunsa, 1991 [15].

Como se ha mencionado anteriormente y se observa en las imágenes, su estructura consta de un eje de 9 dobletes de microtúbulos periféricos que rodean 2 centrales. Esta formación se denomina axonema o cuerpo basal (zona clave para la ciliogénesis), y se encuentra rodeado de membrana plasmática.

Existen dos tipos de cilios [16]: **móviles** e **inmóviles** (también llamados primarios). Estos se diferencian por la estructura del axonema y sus funciones y generalmente, los cilios móviles cuentan con la estructura descrita de $9_2 + 2$, mientras que los inmóviles son $9_2 + 0$, es decir, carecen del par central de microtúbulos.

Los nueve dobletes de microtúbulos periféricos que rodean a dos microtúbulos centrales forman un cilindro estable y flexible y poseen una serie de conectores necesarios para la función ciliar; algunos de estos son los siguientes:

- Uniones de nexina: mantienen unidos los dobletes periféricos, evitando que se separen.
- Brazos radiales: conectan los dobletes periféricos con el par central, asegurando estabilidad estructural.
- Brazos de dineína: generan movimiento al deslizar los microtúbulos entre sí mediante ATP, lo que provoca el característico batido ciliar.

Este sistema permite funciones esenciales como el transporte de moco en las vías respiratorias, el movimiento de espermatozoides y la locomoción en organismos unicelulares.

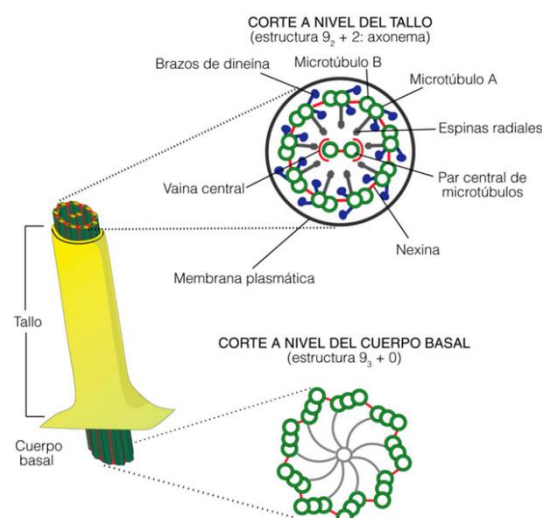


Figura 16: Esquema donde se muestra la estructura de un **cilio móvil**. Las secciones transversales al nivel del tallo y del cuerpo basal muestran su diferente estructura interna [15].

Los **cilios con función motora** (figura 16) tienen diferente estructura interna, es decir, en el cuerpo basal se encuentra $9_3 + 0$ (idéntico a los centriolos) y según se va ascendiendo por el tallo aparece la configuración $9_2 + 2$. Respecto a las raíces, estas son estructuras fibrosas no formadas por microtúbulos, que se extienden hacia el citoplasma para proporcionar anclaje al cilio.

Los cilios móviles, presentes en la superficie apical de células epiteliales como las del tracto respiratorio, trompas de Falopio o ventrículos cerebrales, desempeñan funciones clave en el transporte de mucosidad, óvulos, espermatozoides o líquido ceforraquídeo. Su movimiento rápido y coordinado, llamado “batido ciliar” (figura 17), ocurre unas 30 veces por segundo y consta de dos fases: un “golpe efectivo” fuerte y curvo que consume energía, y un “golpe de recuperación” más lento que devuelve el cilio a su posición inicial sin gasto energético.

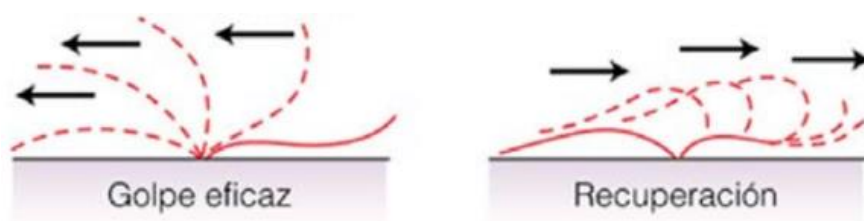


Figura 17: Esquema de las dos fases en el movimiento de los cilios [15].

En cambio, los **cilios inmóviles** (o primarios) se encuentran normalmente como cilios únicos, lo que significa que solo hay uno por cada célula y actúan como antenas que captan la señalización extracelular para transmitirlas posteriormente al interior celular, ya que el axonema de este cilio está especializado en el control de las respuestas sensoriales. Por otro lado, también se encargan de mantener la homeostasis celular de muchos órganos y sistemas y desarrollan un papel importante en el adecuado desarrollo embrionario.

Un ejemplo es el cilio inmóvil en los fotorreceptores de la retina, que actúa como un puente entre el segmento interno y el segmento externo (donde se encuentran los discos que captan la luz), permitiendo que se desencadene el impulso nervioso necesario para el proceso de fototransducción. Su alteración está relacionada con enfermedades retinianas [14].

Por otro lado, se encuentran los **flagelos**, que, aunque de mayor tamaño, tienen una estructura similar a los cilios y un papel más definido en el transporte de células y microorganismos. Son las estructuras con función motora típicas de los espermatozoides (figura 18), que permiten su desplazamiento a través del tracto genital femenino. Estos espermatozoides están constituidos por material genético, que se encuentra en la cabeza, y por la cola, dividida en: pieza intermedia (mitocondrias que aportan ATP para el movimiento), pieza principal y pieza final. El eje motor del espermatozoide es un axonema $9_2 + 2$ que recorre la cola completa y alrededor del axonema se encuentran las fibras densas (complejos proteicos de soporte).

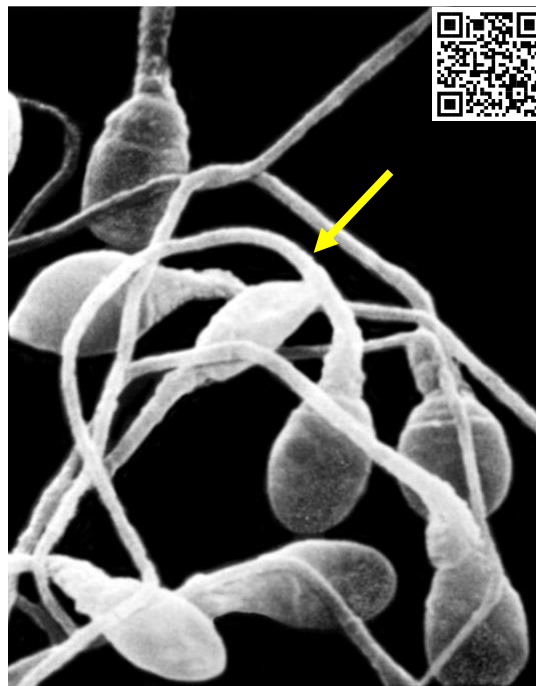


Figura 18: Microscopía electrónica de barrido (MEB) de espermatozoides.
Cola=flagelo [17].

5.3 Microfilamentos de actina.

Los microfilamentos de actina forman parte esencial del citoesqueleto. En las células animales tienden a encontrarse en mayor cantidad cerca de la membrana celular, aunque su disposición y estructura dentro de la célula varían considerablemente según el tipo celular. Los microfilamentos de actina cumplen numerosas funciones [15], sin ellos, la célula no sería capaz de dividirse,

desplazarse, llevar a cabo procesos como la endocitosis o la fagocitosis, ni permitiría la interacción entre sus orgánulos o con otras células vecinas.

Los microfilamentos son delgados y flexibles, de aproximadamente 7 nm de diámetro y varios micrómetros de longitud, que se organizan formando redes o haces. En comparación con los microtúbulos, que están formados por heterodímeros, los microfilamentos se constituyen por la polimerización la proteína **actina G** (globular). Casi la mitad de la actina de la célula es actina G y la otra mitad está formando los microfilamentos (**actina F**) [20].

Cuentan con polaridad (figura 19), con los respectivos extremos (+) y (-). En el extremo positivo predomina la polimerización, es decir, la adición de moléculas, mientras que en el extremo negativo se produce más la despolimerización. La actina es un componente muy dinámico que se crea y destruye continuamente.

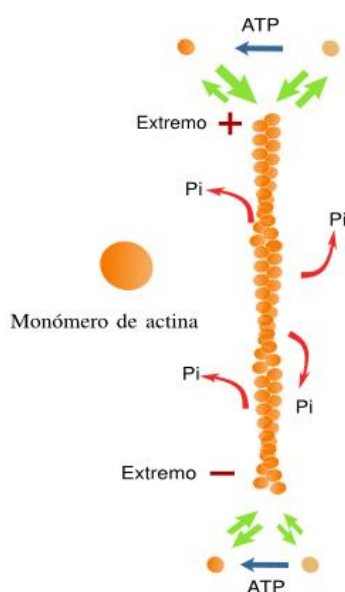


Figura 19: Esquema de formación de filamento de actina. Extremos con polaridad [20].

Los microfilamentos se organizan formando haces o redes 3D (figura 20), colocándose paralelos entre sí y formando una red tridimensional de gran flexibilidad, dando lugar al córtex, que se localiza cerca de la cara interna de la membrana plasmática y en este caso, los microfilamentos están unidos a la propia membrana y entre sí, aportando resistencia mecánica a la célula, lo que contribuye a la conservación o modificación de su forma celular.

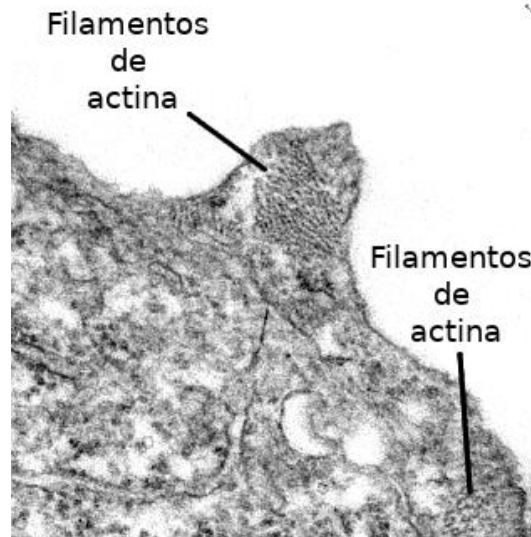


Figura 20: Filamentos de actina mostrados en la zona periférica celular [20].

Estos haces los podemos encontrar en las microvellosidades, también interaccionando con la miosina con funciones como la contracción en células musculares o en la división celular en células musculares y no musculares (anillo contráctil).

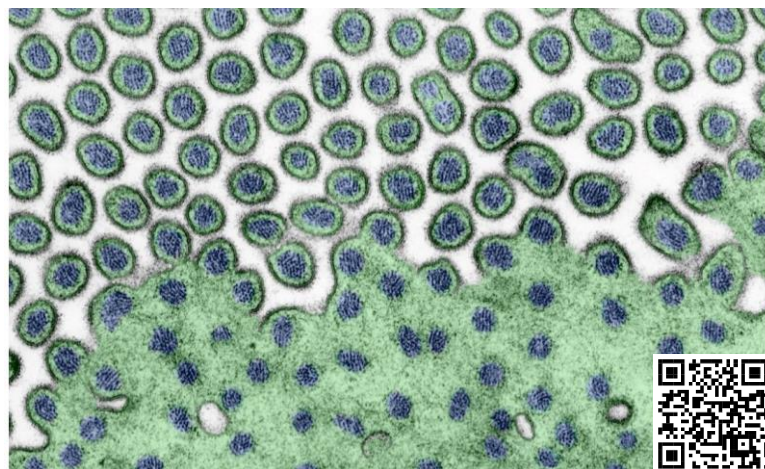


Figura 21: En azul se observan haces de filamentos de actina formando el núcleo de microvellosidades [17].

En función de sus uniones los filamentos pueden crear estructuras rígidas y más o menos permanentes, como las microvellosidades apicales (A) o pequeños haces contráctiles del citoplasma que actúan como “músculos” de la célula (B). Asimismo, pueden formar estructuras temporales como las protusiones del borde activo de un fibroblasto en movimiento (C) o el anillo contráctil que separa a la célula durante la división celular (D).

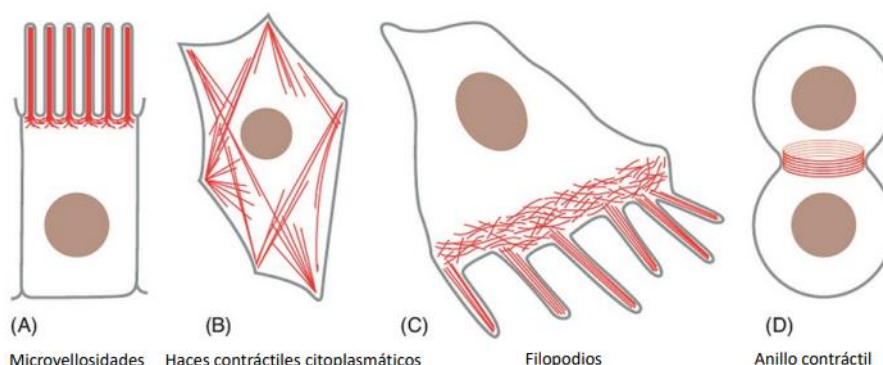


Figura 22: Esquema de diferentes estructuras formadas por filamentos de actina [21].

Para poder realizar la mayoría de las funciones, la actina se asocia a proteínas de la familia de la **miosina**, cuya propiedad principal es la capacidad motora para desplazar la actina. Son las encargadas de generar fuerzas de tracción con gasto de ATP y se mueven por el filamento de actina hacia el extremo (+). Estas fuerzas pueden arrastrar estructuras celulares a lo largo del filamento de actina o desplazar unos filamentos de actina sobre otros. Si la miosina está anclada, lo que se mueve es el filamento de actina.

Microvellosidades.

Son proyecciones digitiformes de la membrana plasmática que se encuentran principalmente en la superficie apical de células epiteliales (figuras 23 y 24). Estas estructuras están formadas por 20-30 microfilamentos de actina aproximadamente y miden 0,8 μm de ancho y 1 μm de largo. Los microfilamentos están anclados al velo terminal, aumentando la superficie celular, lo que facilita la absorción y secreción de sustancias.

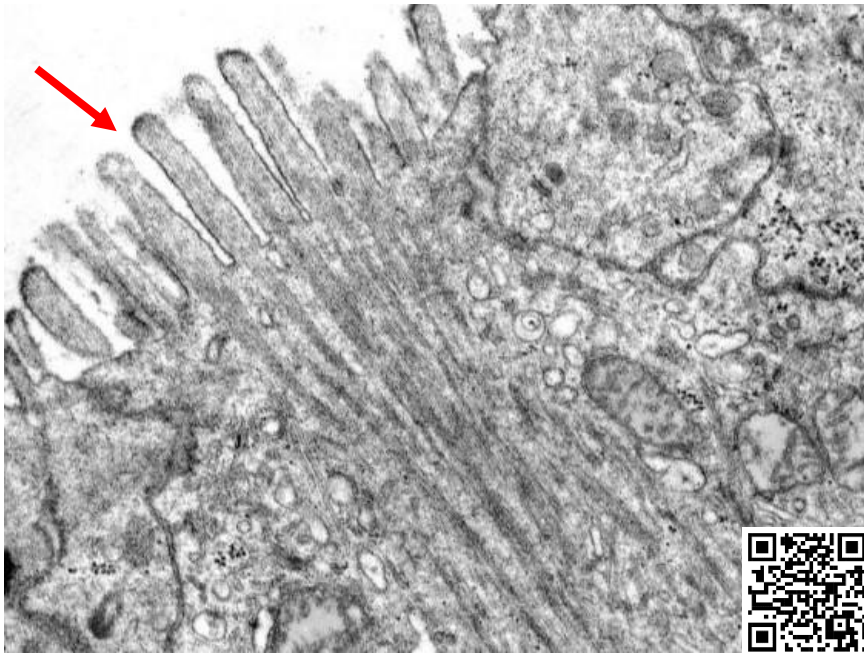


Figura 23: Superficie apical de una célula epitelial cubierta con microvellosidades; borde en cepillo. Escala 10,3 x 6,4 μm [17].

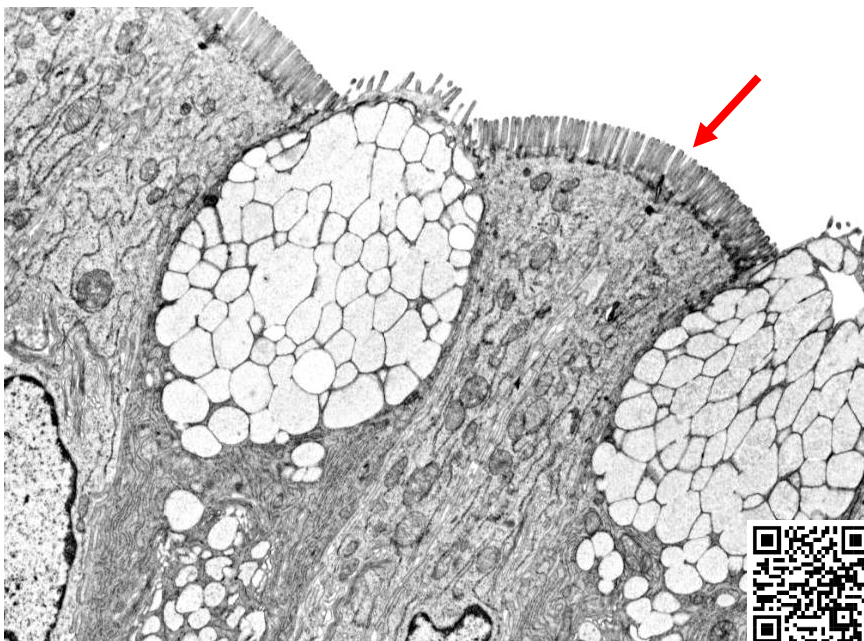


Figura 24: Microvellosidades en la superficie apical de células del intestino delgado. Escala 40,5 x 25,3 μm [17].

Contracción muscular.

Para la contracción muscular, la actina debe interaccionar con la miosina, proteína motora que forma los filamentos gruesos y permite desplazar los microfilamentos de actina gracias a la energía del ATP. Ambas proteínas están

organizadas dentro de una unidad funcional llamada **sarcómero**, que es la unidad funcional del músculo estriado (cardíaco y esquelético) [20].

En reposo, los filamentos de actina están alineados a los lados del sarcómero, unidos a unas estructuras llamadas discos Z (formados principalmente por alfa-actina, proteína encargada de anclar los filamentos de actina). Los filamentos de miosina se encuentran en el centro, y sus “cabezas globulares” están orientadas hacia afuera, listas para interactuar con la actina.

Cuando el músculo recibe una señal para contraerse, las cabezas de miosina se unen a sitios específicos en la actina. Luego, utilizando energía que obtienen del ATP, estas cabezas cambian de forma y tiran de los filamentos de actina hacia el centro del sarcómero. Este movimiento genera el acortamiento del sarcómero, lo que a su vez produce la contracción de la célula muscular.

Después de tirar de la actina, la miosina se suelta gracias a la unión de otra molécula de ATP. Luego puede volver a unirse a otro punto más adelante en el filamento de actina y repetir el proceso. Este ciclo ocurre de manera muy rápida y repetitiva, lo que permite que el músculo se contraiga de forma eficiente (figura 25) [15].

Cuando millones de sarcómeros hacen esto al mismo tiempo, la fibra muscular entera se acorta, generando la contracción visible del músculo.

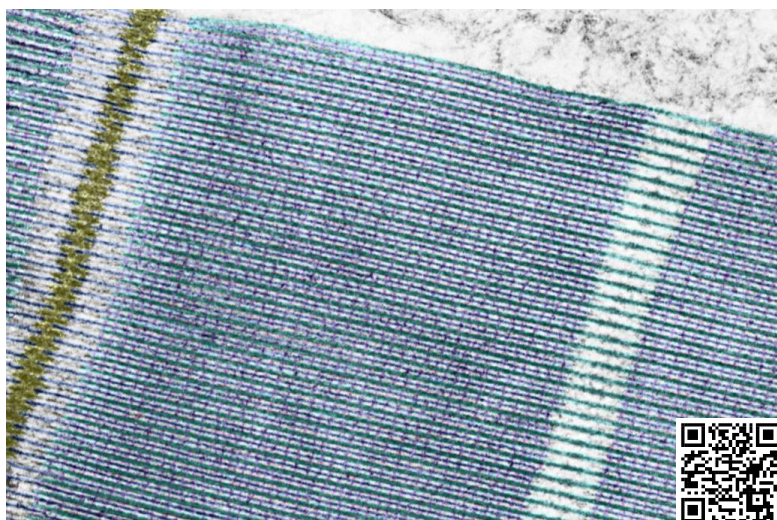


Figura 25: Microscopía que muestra sarcómeros, unidades que se contraen al deslizarse la actina sobre la miosina, generando fuerza muscular. Escala 3,2 x 2,0 μm [17].

Movimiento celular.

Para el desplazamiento celular surgen extensiones del citoplasma hacia la dirección del movimiento, se adhieren al punto deseado y después el resto de la célula se desliza mediante tracción (figura 26). Estas prolongaciones citoplasmáticas reciben diferentes nombres en función de su estructura, como son lamelipodios, filopodios y pseudópodos [8], que dependen de los filamentos de actina, ya que la polimerización de estos es lo que empuja a la membrana plasmática y da forma a las expansiones.

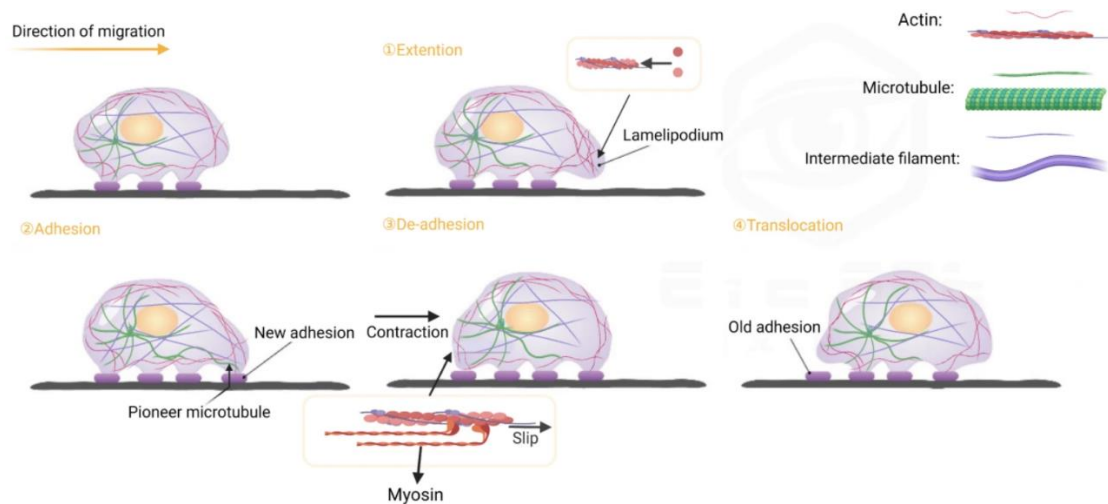


Figura 26: Fases del movimiento celular. Primero, extensión de porciones citoplasmáticas, segundo, adhesión al sustrato y tercero, arrastre [9].

Citocinesis.

El estrangulamiento final del citoplasma durante la división celular se lleva a cabo gracias a la formación del anillo contráctil, formado por filamentos de actina [19]. Esta, de forma conjunta con la miosina estrecha la célula hasta su separación completa y formación de dos células hijas.

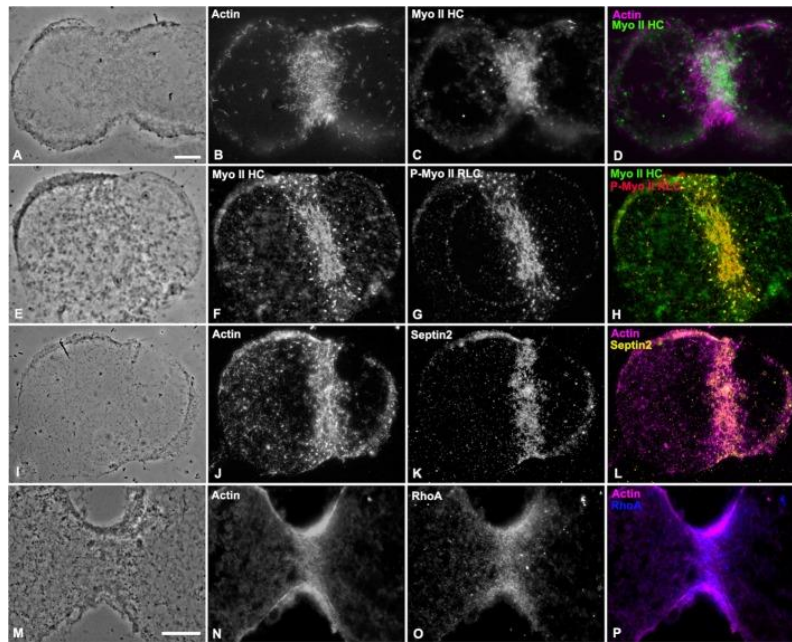


Figura 27: Filamentos de actina y miosina formando el anillo contráctil [19].

5.4 Uniones celulares.

Los complejos de unión entre células se clasifican en función de su forma, los elementos a los que se unen, sus **interacciones con el citoesqueleto**... Hay muchos tipos, sin embargo, entre las que participan elementos del citoesqueleto encontramos: uniones ocluyentes o estrechas y uniones de anclaje o adherentes [15].

- Uniones ocluyentes o estrechas (zónula occludens): se encuentran en distintos tipos celulares, tales como las partes apicales de los epitelios, el tejido muscular cardíaco... Son uniones fuertes y estrechas entre células contiguas. Su estructura consta de proteínas, principalmente ocludinas y claudinas. Éstas se asocian a distintas proteínas de membrana, que anclan las hebras de estas uniones a la **actina del citoesqueleto**, lo que hace que los citoesqueletos de células contiguas queden unidos.
- Uniones de anclaje o adherentes (zónula adherens): sujetan mecánicamente a las células y sus respectivos citoesqueletos con las células contiguas. Esto ocurre gracias a que un complejo de proteínas une

la placa de adhesión a los **filamentos de actina**, formando una red de anclaje. Hay dos tipos, desmosomas y uniones adherentes.

- Desmosomas (mácula *adherens*): formados por proteínas cadherinas, crean una unión situada generalmente en las membranas laterales de células epiteliales. En este caso, la placa de adhesión se une directamente a **filamentos intermedios**. En la piel los filamentos intermedios son de queratina, es decir, **tonofilamentos**, pero también pueden unirse a desmina o vimentina en diferentes tejidos.

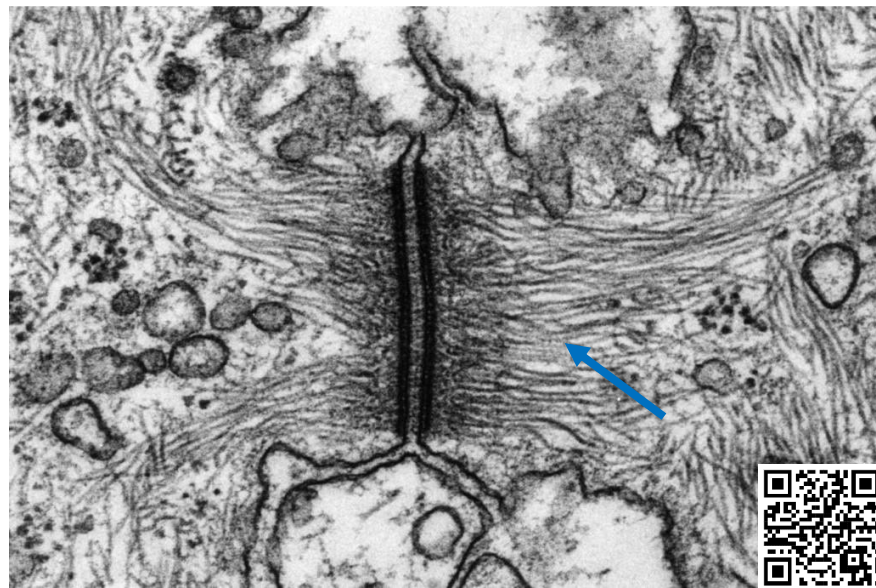


Figura 28: Micrografía electrónica de transmisión de un **desmosoma** entre células adyacentes en la epidermis de la piel. Escala 4,8 x 3,0 μm . (flecha azul=**filamentos intermedios**) [17].

- Hemidesmosomas: según su estructura podrían considerarse la mitad de un desmosoma, pero situados en la parte basal de las células. Las proteínas que forman parte de los hemidesmosomas difieren de las de los desmosomas, en este caso encontramos integrinas, pero la placa de adhesión se conecta también a los **tonofilamentos** del citoesqueleto.

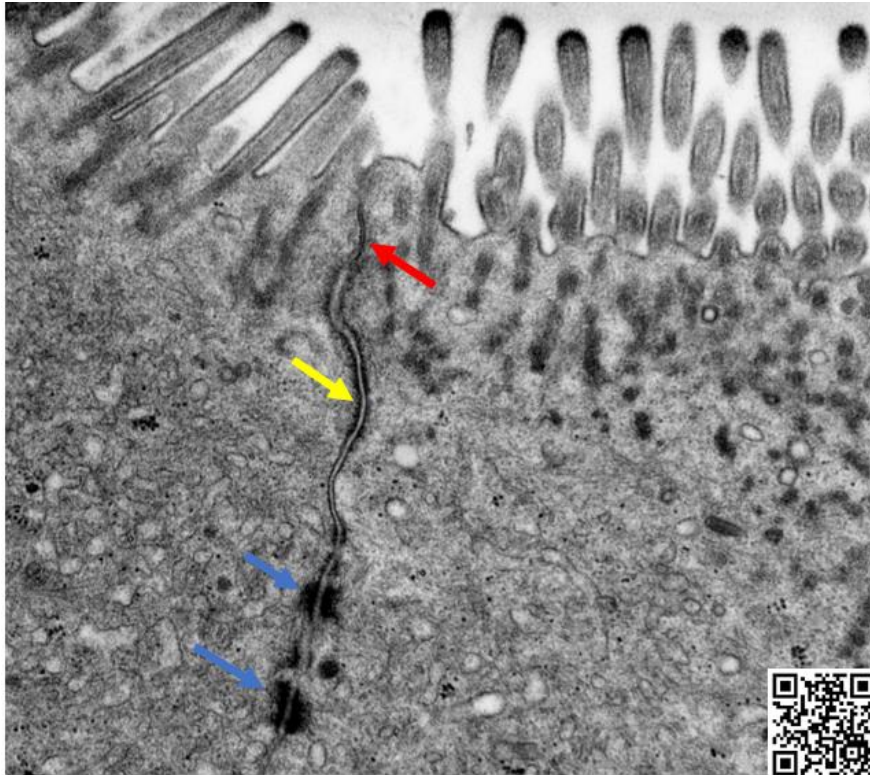


Figura 29: Micrografía que muestra la región apical de dos células, donde se observan distintos tipos de uniones. Zónula occludens= rojo, Zónula adherens= amarillo, Desmosomas= azul [17].

5.5 Enfermedades asociadas y papel de la enfermería.

Este atlas aparte de explicar la composición y funciones de los diferentes componentes del citoesqueleto, trata también de mostrar la repercusión que tienen las anomalías de este que pueden dar lugar a algunas enfermedades. Estudios recientes han demostrado que el citoesqueleto cuenta con un papel clave en la aparición de numerosas enfermedades, que aparecen cuando los componentes dejan de estar integrados y coordinados [8].

ENFERMEDADES ASOCIADAS.

El **envejecimiento del organismo** implica deterioro celular y puede ser fisiológico, por causas naturales, o patológico. Cuando el citoesqueleto sufre alteraciones se ven afectadas varias actividades biológicas de las células. A medida que el organismo envejece, tanto la estructura como la función de los filamentos de actina en células experimentan cambios significativos. Con el paso del tiempo, la polimerización de estos filamentos se vincula a un incremento en

la proliferación de células, como las musculares lisas o las endoteliales. Esto conlleva un aumento en la rigidez, así como una reducción en la capacidad del movimiento celular. Las redes de actina densamente organizadas provocan contracciones celulares anómalas, y las modificaciones en la morfología de los filamentos de actina están estrechamente relacionadas con fallos en el funcionamiento celular. Asimismo, la alteración de la actina relacionada con el envejecimiento puede provocar una proliferación celular desregulada [9], apoptosis y migración, lo que puede representar mecanismos clave en el **desarrollo tumoral**. Por otro lado, la estructura y funcionalidad de los microtúbulos también se ven modificadas con el paso del tiempo. En las células envejecidas, tanto la cantidad como el nivel de polimerización de estos microtúbulos se reducen, mientras que aumentan las concentraciones de proteínas libres asociadas a ellos. Además, la actividad enzimática implicada en el mantenimiento del centrosoma y los microtúbulos disminuye con la edad, lo que compromete la integridad del huso mitótico e impide que interactúen adecuadamente con los cromosomas y los segreguen correctamente.

En relación con el envejecimiento celular encontramos las **enfermedades neurodegenerativas**; múltiples estudios han demostrado que una de las características distintivas de este tipo de patología son las anomalías del citoesqueleto. Los tres componentes (filamentos intermedios, microtúbulos y microfilamentos de actina) permiten a las neuronas construir, mantener y transformar su disposición y el transporte necesario para la función sináptica, por lo que las alteraciones del citoesqueleto neuronal [10] conducen a la pérdida de la capacidad de transmisión entre el cuerpo celular y las terminaciones sinápticas, pudiendo derivar en muchas patologías como el **Alzheimer, Párkinson, esclerosis lateral amiotrófica (ELA)**...

Como ya se ha mencionado previamente, los cilios móviles suelen estar agrupados en la superficie apical de las células, especialmente en epitelios como el de la tráquea o los bronquios, donde desempeñan un papel clave en el transporte de mucosidad, facilitando la eliminación de bacterias u otras partículas presentes en el aire inhalado hacia las regiones superiores del sistema respiratorio. Entre las múltiples alteraciones que produce el **tabaco**, en el aparato respiratorio **disminuye el movimiento ciliar**, colaborando en la aparición de

infecciones [15] y otras patologías respiratorias, como **inflamación crónica, EPOC, bronquitis crónica...**

Continuando con los cilios, también se puede encontrar la **discinesia ciliar primaria** [11], conocida como síndrome del cilio inmóvil, incluyendo diversas anomalías ciliares. Es una enfermedad hereditaria autosómica recesiva. La causa subyacente es una falta total de cilios (aplasia ciliar) o una anomalía que impide su movilidad o afecta a la batida normal. El trastorno afecta también a espermatozoides y a los cilios de las trompas de falopio, lo que suele derivar en **esterilidad** en los hombres y una **baja fertilidad** en mujeres.

Siguiendo con alteraciones en las proyecciones de la membrana plasmática encontramos las relacionadas con los flagelos. La alteración morfológica de estos puede derivar en enfermedades reproductivas como la **astenospermia** [11], típica de la pérdida o disminución de la motilidad de la mitad o más de los espermatozoides del semen. Esta condición puede originarse por diferentes factores, entre los que encontramos las alteraciones estructurales del axonema del espermatozoide.

Por otro lado, en la **insuficiencia cardíaca**, las células del corazón (cardiomiocitos) sufren cambios en su estructura interna, específicamente en los microtúbulos, que son como pequeños “andamios” que ayudan a mantener la forma y el movimiento celular. Bajo estrés, estos microtúbulos se vuelven más densos [12,13] y sufren modificaciones químicas que los hacen más rígidos. Esa rigidez extra dificulta que las células del corazón se contraigan correctamente, lo cual es esencial para que el corazón bombee sangre de forma eficiente. Con el tiempo, esto contribuye a que el corazón funcione peor, favoreciendo la progresión de la insuficiencia cardíaca.

PAPEL DE LA ENFERMERÍA.

Las intervenciones enfermeras ante enfermedades relacionadas con alteraciones en el citoesqueleto se centran en varios aspectos: la promoción de la salud, el manejo de los síntomas, la prevención de complicaciones y el apoyo emocional, con un enfoque centrado en cada paciente.

En el caso del **envejecimiento celular**, la intervención enfermera debe centrarse en promover un envejecimiento saludable, que incluye la recomendación de actividad física regular para mantener la movilidad y la fuerza muscular, una dieta rica en antioxidantes para combatir el estrés oxidativo, y programas de prevención de caídas. Además, es importante la detección precoz de deterioro cognitivo y funcional, así como fomentar la participación social y emocional para mejorar la calidad de vida del paciente.

En las **enfermedades neurodegenerativas**, como el **Alzheimer**, el **Párkinson** y la **ELA**, la enfermería desempeña un papel crucial en la estimulación cognitiva a través de ejercicios de memoria adaptados a las capacidades del paciente. También se enfoca en la promoción de la movilidad y la realización de ejercicios físicos para mantener la independencia lo mayor posible. Es fundamental controlar los factores de riesgo cardiovascular, como la presión arterial y la alimentación, ya que estos factores pueden acelerar el deterioro neuronal.

En los pacientes con **enfermedades respiratorias** relacionadas con el tabaco, como la **EPOC** y la **bronquitis crónica**, la intervención enfermera se centra en la educación sobre el abandono del tabaquismo, que es fundamental para detener el daño a los cilios. Además, se promueve la vacunación antigripal y antineumocócica, y se educa sobre el uso adecuado de inhaladores. Técnicas de higiene bronquial, como la fisioterapia respiratoria, también son importantes para mejorar la limpieza de las vías respiratorias. La monitorización de la saturación de oxígeno y la frecuencia respiratoria permite detectar posibles complicaciones a tiempo.

En la **discinesia ciliar primaria** [11], especialmente cuando afecta a la fertilidad, el apoyo emocional es crucial debido a los desafíos psicológicos que enfrentan los pacientes. El personal de enfermería debe ofrecer orientación sobre las opciones disponibles, como la derivación a unidades de reproducción asistida, y proporcionar recursos y acompañamiento en el manejo de la fertilidad. Este enfoque también es aplicable en casos de **astenospermia**, donde se debe educar sobre hábitos saludables, como la dieta adecuada y el ejercicio, y ofrecer apoyo psicológico.

Finalmente, en la **insuficiencia cardíaca**, el tratamiento enfermero incluye la monitorización rigurosa de líquidos, el peso diario y la evaluación de signos de descompensación, como disnea, edemas y fatiga. La educación sobre adherencia a la medicación y a una dieta baja en sal es esencial para controlar la progresión de la enfermedad. Además, se coordina el seguimiento con el equipo multidisciplinario y se promueve una actividad física controlada para mejorar la función cardiovascular.

6.CONCLUSIONES.

La elaboración de este atlas centrado en el citoesqueleto representa una herramienta pedagógica en la formación de estudiantes de Enfermería. Dado que el citoesqueleto está implicado en funciones esenciales como la morfología celular, el transporte intracelular, la división celular y la movilidad, su comprensión es clave para interpretar tanto la fisiología normal como las bases celulares de muchas patologías.

El uso de imágenes reales, microscopía virtual y otros recursos facilita el aprendizaje autónomo y visual, especialmente en una asignatura como Biología. Además, vincula estas representaciones con situaciones clínicas reales permite al alumnado comprender mejor la relevancia del citoesqueleto en contextos como las enfermedades degenerativas.

En definitiva, este atlas del citoesqueleto enfocado a la docencia en el Grado en Enfermería no solo mejora la comprensión de conceptos teóricos complejos, sino que también potencia la competencia clínica, la capacidad diagnóstica y el pensamiento crítico del futuro profesional de la salud. Este recurso puede convertirse en un apoyo educativo adaptable y en constante evolución dentro del proyecto docente universitario.

7.BIBLIOGRAFÍA.

1. Mejía Verdia DA, Paredes Moreno FA, Licona Rivera TS, Salinas Gómez LR. Histología: desde su origen hasta la actualidad. Rev Cient Esc Univ Cienc Salud. 2016;3(1):47-57. Disponible en:
<https://pesquisa.bvsalud.org/portal/resource/pt/biblio-833620>
2. Lizardo Castro GA. Historia de la histología. Rev Méd Hondur. 2020;88(1):5-10. Disponible en:
<https://camjol.info/index.php/RMH/article/view/12792/14827>
3. Gómez García GF. El microscopio: fundamentos para su uso. Medellín: Sello Editorial Tecnológico de Antioquia; 2018. Disponible en:
<https://dspace.tdea.edu.co/handle/tdea/1467?locale-attribute=en>
4. Mazo Vivar A del. Microscopio simple. Mucho más que una simple lupa. Rev.Eureka Enseñ.Divulg.Cienc. [Internet]. 23 de enero de 2019;16(2):2401.
Disponible en: <https://revistas.uca.es/index.php/eureka/article/view/4641>
5. Pérez Aguilar MI. El microscopio: equipo fundamental en el laboratorio de Biología [Internet]. Boletín Científico Preparatoria No. 3. 2013;1(1). Disponible en: <https://www.uaeh.edu.mx/scige/boletin/prepa3/n1/m9.html>
6. Salceda Sacanelles R, Silvestre Albert Garay J. El citoesqueleto: un componente fundamental en la arquitectura y en la fisiología celular. Rev Educ Bioquím. 2016;35(4):102-114. Disponible en:
<https://www.medigraphic.com/pdfs/revedubio/reb-2016/reb164c.pdf>
7. Pradeau-Phélut L, Etienne-Manneville S. Cytoskeletal crosstalk: A focus on intermediate filaments. Curr Opin Cell Biol. 2024 Apr;87:102325. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/38359728/>
8. Hohmann T, Dehghani F. The cytoskeleton—A complex interacting meshwork. Cells. 2019 Apr 18;8(4):362.
Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31003495/>
9. Li M, Peng L, Wang Z, Liu L, Cao M, Cui J, Wu F, Yang J. Roles of the cytoskeleton in human diseases. Mol Biol Rep. 2023 Mar;50(3):2847–2856. doi:10.1007/s11033-022-08025-5.
Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36609753/>

10. Wilson DM 3rd, Cookson MR, Van Den Bosch L, Zetterberg H, Holtzman DM, Dewachter I. Hallmarks of neurodegenerative diseases. *Cell*. 2023 Feb 16;186(4):693–714.
Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/36803602/>
11. Jayasena CN, Sironen A. Diagnóstico y manejo de la infertilidad masculina en la discinesia ciliar primaria. *Diagnostics*. 2021;11(9):1550.
Disponible en: <https://doi.org/10.3390/diagnostics11091550>
12. Hein S, Kostin S, Heling A, Maeno Y, Schaper J. The role of the cytoskeleton in heart failure. *Cardiovasc Res*. 2000 Jan 14;45(2):273-8.
Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10728347/>
13. Caporizzo MA, Prosser BL. The microtubule cytoskeleton in cardiac mechanics and heart failure. *Nat Rev Cardiol*. 2022 Jun;19(6):364–378.
Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/35440741/>
14. Bujakowska KM, Liu Q, Pierce EA. The photoreceptor cilium and its diseases. *Prog Retin Eye Res*. 2019;69:1-31. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31260874/>
15. Calvo González A. *Biología celular biomédica*: Elsevier; 2023.
16. Ortiz A. Cilios y cistogénesis. *Nefrología*. 2004;24(4):307–392.
Disponibile en: <https://www.revistanefrologia.com/es-cilios-cistogenesis-articulo-X0211699504017205>
17. Sorenson RL, Brelje TC. *Histology Guide: virtual microscopy laboratory* [Internet]. 3rd ed. Minneapolis (MN): University of Minnesota; 2004–2014.
Disponibile en: <https://histologyguide.com/>
18. Hortsch M. *Histology at the University of Michigan* [Internet]. Ann Arbor (MI): University of Michigan Medical School. Disponible en: <https://histology.medicine.umich.edu/>
19. Wu X, Bement WM. The ultrastructural organization of actin and myosin II filaments in the contractile ring: new support for an old model of cytokinesis. *Mol Biol Cell*. 2017 Feb 15;28(4):343–56. Disponible en: <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5328620/>
20. Megías L. *Citoesqueleto. Atlas de Histología Vegetal y Animal* [Internet]. Universidad de Vigo. Disponible en: <https://mmegias.webs.uvigo.es/5-celulas/7-intermedios.php>

21. Alberts B, Bray D, Hopkin K, Johnson A, Lewis J, Raff M, et al. Introducción a la biología celular. 4.^a ed. Buenos Aires: Médica Panamericana; 2010.