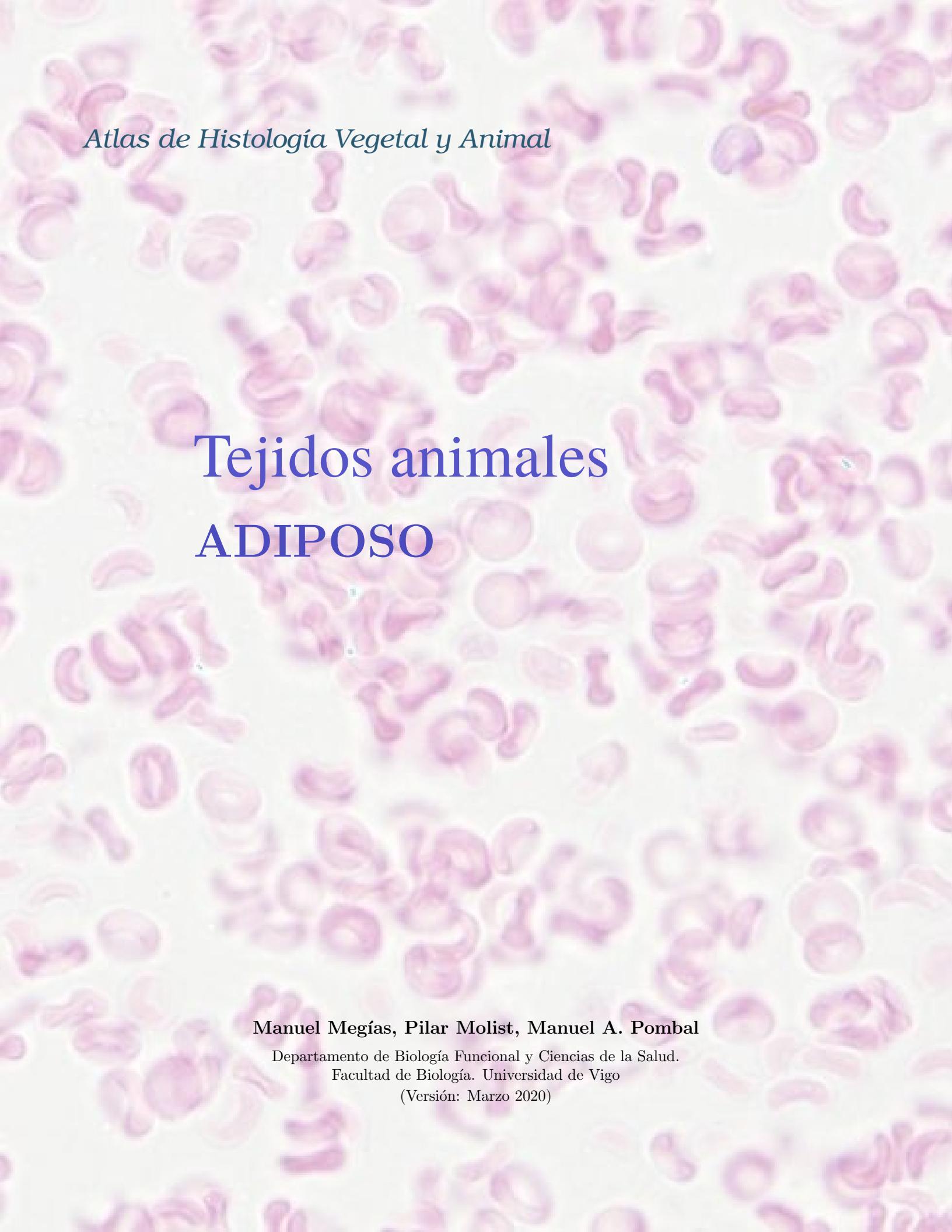


The background of the entire page is a microscopic image of adipose tissue. It shows numerous large, clear, circular cells (adipocytes) with thin, pink-stained borders, arranged in a somewhat regular pattern. The cells are filled with a clear, colorless substance, representing the lipid droplets. The overall appearance is that of a typical histological section of fat tissue stained with hematoxylin and eosin (H&E).

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos animales

ADIPOSO

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Marzo 2020)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software $\text{\LaTeX}$
(<http://www.latex-project.org/>), usando T $\text{\eX}$ studio
(www.texstudio.org/) como editor.

2 Conectivo

El tejido conectivo, o conjuntivo, es el principal constituyente del organismo. Bajo el nombre de conectivo se engloban una serie de tejidos heterogéneos (Figura 1) pero con algunas características compartidas. Una de estas características es su origen mesenquimático (del mesodermo embrionario), además de la existencia de una matriz extracelular, generalmente abundante, en la que se encuentran las células. La matriz extracelular es una combinación de fibras colágenas y elásticas y de una sustancia fundamental rica en proteoglicanos y glicosaminoglicanos. Las características de la matriz extracelular son las prin-

cipales responsables de las propiedades mecánicas, estructurales y bioquímicas de los distintos tipos de tejido conectivo, y, junto con los células, uno de los principales elementos considerados a la hora de clasificar a los tejidos conectivos. En general, los tejidos conectivos se consideran como tejidos de sostén puesto que sostienen y cohesionan a otros tejidos dentro de los órganos, sirven de soporte a estructuras del organismo o al propio organismo, y protegen y aíslan a los órganos. Además, todas las sustancias que son absorbidas por los epitelios tienen que pasar por estos tejidos, que sirven además de vía de comunicación entre otros tejidos, por lo que generalmente también se les considera como el medio interno del organismo.

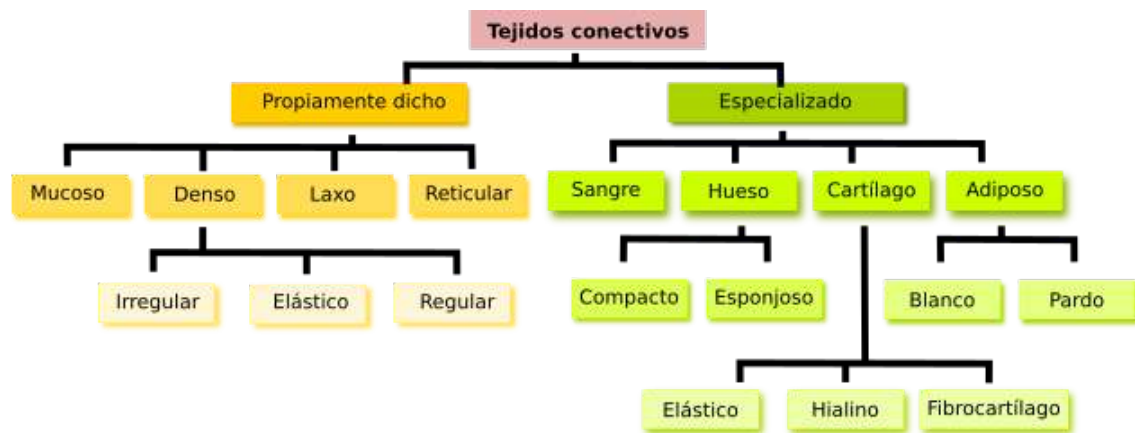


Figura 1: Clasificación de los tejidos conectivos.

3 Adiposo

El tejido adiposo es un tejido conjuntivo especializado en el almacenamiento de lípidos. Se puede considerar como un tejido conectivo un tanto atípico puesto que posee muy poca matriz extracelular, pero su origen embrionario son las células mesenquimáticas derivadas del mesodermo, las cuales dan también lugar al resto de tejidos conectivos. El tejido adiposo está presente en todos los mamíferos y en algunas especies de animales no mamíferos. Su capacidad para almacenar lípidos depende de sus células, los adipocitos, que pueden contener en su citoplasma grandes gotas de grasa. La grasa es un buen almacén de energía puesto que tiene aproximadamente el doble de densidad calórica que los azúcares o las proteínas. Estos almacenes se emplean para proporcionar moléculas energéticas a otros tejidos o para generar directamente calor. Los adipocitos se agrupan estrechamente y en gran número para formar el tejido adiposo, aunque también se pueden encontrar dispersos en el tejido conectivo laxo. Tras el tejido adiposo, el hígado es la segunda estructura que más lípidos almacena en gotas de lípidos.

El tejido adiposo no sólo almacena energía, sino que también controla el metabolismo corporal a través de la liberación de hormonas, citocinas, proteínas, lípidos específicos, y micro-ARNs.

Hay dos tipos de tejido adiposo: el formado por grasa blanca (o unilocular), cuyos adipocitos presentan una gran gota de lípidos, y el formado por grasa parda (o multilocular). El color blanco (a veces amarillento) o pardo se refiere al color de la grasa en su estado fresco. Ambos tipos de grasa tienen características particulares (Figura 2).

El origen de los diferentes tipos de adipocitos quizá sea uno de sus aspectos menos conocidos. Aunque los dos tipos de grasa derivan de células mesenquimáticas, lo hacen a partir de poblaciones diferentes. De hecho, la grasa parda comparte progenitor con las células musculares, no así la blanca (Figura 3).

1. Grasa blanca

El tejido adiposo blanco o unilocular que forma la

Principales diferencias entre grasa blanca y grasa parda

Características	Grasa blanca	Grasa parda
Localización principal	Sucutánea, abdominal, inguinal, perirrenal, retroperitoneal, gonadal, en torno a órganos, otros lugares de modo disperso	Interescapular (bebés), axilar, perineal, paravertebral, cervical, dispersa en arterias y alrededor de órganos
Color	Blanca, amarillenta, marfil	Marrón, rojo variable a rosada
Vascularización	Vascularizada	Muy vascularizada
Inervación	Sistema nervioso simpático y parasimpático (inervación media)	Sistema nervioso simpático (muy inervada)
Organización tisular	Muy empaquetada en lóbulos pequeños	Organización lobulillar
Adipocito	Estérico, oval, 25 a 200 µm, unilocular con una sola gota de grasa, núcleo aplastado, semilunar y excéntrico, citoplasma muy delgado, mitocondrias escasas, cantidad normal de retículo endoplasmático	Poligonal, 15-60 µm, multilocular con muchas gotas de grasa, núcleo redondeado a ovalado, citoplasma abundante, abundantes mitocondrias, poco retículo endoplasmático
Presencia de células inmunes	Abundantes	Escasas

Figura 2: Principales diferencias entre la grasa blanca y la grasa parda (modificado de Fruhbeck et al., 2009).

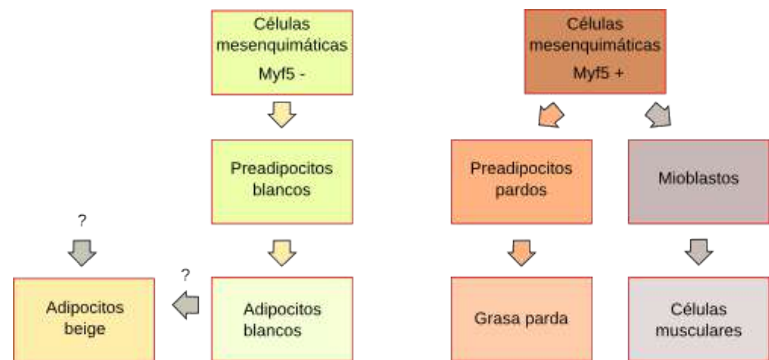


Figura 3: Esquema de la diferenciación de los adipocitos de la grasa blanca y parda a partir de células mesenquimáticas. Myf5 es el marcador de las células mesenquimáticas que se diferenciarán a musculares, aunque tienen otro destino que es grasa parda. Las células mesenquimáticas que darán adipocitos blancos no poseen este marcador. Entre los adipocitos de grasa blanca se encuentran células con características y, aparentemente, funciones similares a los adipocitos pardos cuyo origen podría ser a partir de los propios adipocitos blancos, por ello se les denomina adipocitos beige. (Modificado de Saely et al., 2010).

grasa blanca está presente en todos los mamíferos y es el tejido graso predominante. Las células que forman este tejido, los adipocitos, son células redondeadas muy grandes, de más de 100 µm de diámetro, que poseen una sola y gran gota de grasa, la cual ocupa prácticamente todo el citoplasma, de ahí el nombre de unilocular. Tanto el núcleo como el resto de los componentes citoplasmáticos ocupan un fino espacio periférico, próximo a la membrana plasmática (Figura 3). Es frecuente observar en animales bien

alimentados adipocitos que presentan numerosas gotas de grasa, dispersos entre otros que son claramente uniloculares (Figura 4). No hay que confundir estos adipocitos con los adipocitos multiloculares de la grasa parda puesto que durante su diferenciación los adipocitos uniloculares contienen múltiples gotas de grasa en su citoplasma, como se observa en la Figura 3. Todas esas gotitas de grasa se condensarán en una sola cuando el adipocito madure. Es decir, los adipocitos de la grasa blanca pueden pasar por un periodo multilocular durante su diferenciación. También, en mucha menor cantidad, se pueden observar adipocitos denominados beige, posiblemente derivados de los propios adipocitos blancos, con las mismas características que los adipocitos de grasa parda.

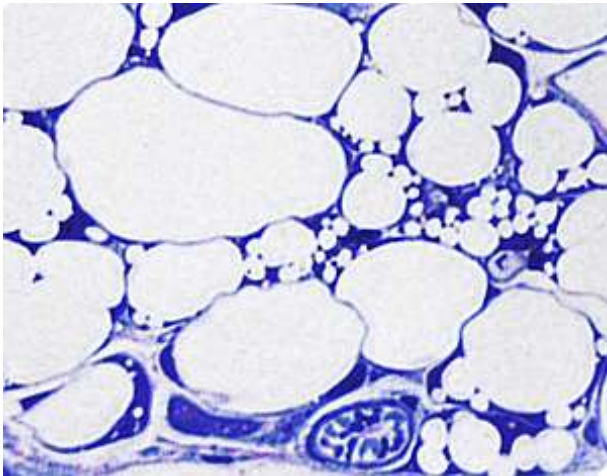


Figura 4: Imagen de adipocitos en desarrollo, abajo a la derecha, hacia adipocitos uniloculares maduros, arriba a la izquierda. Sección semifina.

Los adipocitos están separados entre ellos por finas capas de tejido conectivo laxo formado sobre todo por fibras reticulares, que son secretadas por los propios adipocitos. Además, rodeando al adipocito, próxima a la membrana plasmática, hay fina y característica capa de material extracelular denominada lámina externa, similar a la lámina basal de los epitelios. En las zonas del cuerpo del animal sometidas a estrés mecánico el tejido adiposo forma lóbulos, los cuales son grupos de adipocitos separados por láminas de tejido conectivo, denominadas septos (Figura 5), que pueden ser más o menos anchas dependiendo de la resistencia mecánica que deban soportar. En el tejido adiposo, entre los adipocitos y en las capas de conec-

tivo, también se encuentran mastocitos, macrófagos, algunos fibroblastos, leucocitos y células precursoras de los adipocitos.

Por el tejido conectivo viajan los vasos sanguíneos y nervios, y pueden aparecer nódulos linfoides en las zonas mesentéricas. La irrigación sanguínea es muy densa en el tejido adiposo, tanto como la del músculo, y el endotelio de los capilares es de tipo continuo. La innervación nerviosa es dual: efectora por parte del sistema nervioso autónomo simpático y sensorial mediada por prolongaciones sensoriales pertenecientes a los ganglios espinales dorsales. Estas terminaciones nerviosas no suelen terminar sobre los adipocitos sino en torno a los vasos sanguíneos.

El tejido adiposo unilocular se localiza en diferentes regiones del cuerpo de los mamíferos y sobre todo en dos regiones: la subcutánea y la abdominal. Además hay depósitos dermales y en la médula ósea. En humanos existen zonas de alta acumulación de adipocitos (Figura 6) que suelen tener diferentes localizaciones en hombres y en mujeres. Parece además que los diferentes depósitos de grasa en el cuerpo tienen diferentes funciones. Hay evidencias que sugieren que es la distribución de la grasa blanca más que su cantidad general lo que indica el riesgo de patologías metabólicas. Por ejemplo, la acumulación de grasa en los depósitos viscerales y subcutáneos abdominales confieren un alto riesgo de diabetes tipo II y enfermedad cardiovascular. Mientras que la que se acumula en la parte de los glúteos y femorales pueden ser protectoras. Internamente es abundante en los mesenterios e intraperitonealmente, y hay menos proporción en la médula ósea y otras regiones alrededor de los órganos. El subcutáneo además de actuar como lugar de reserva, también funciona en algunas especies como capa aislante frente al frío. Asimismo, la grasa que se encuentran en la planta de los pies o en la palma de las manos tienen una función de protección mecánica más que reserva de energía. Hay un depósito dérmico que es diferente del subcutáneo y ambos están separados físicamente. El depósito dérmico está relacionado con la reparación de heridas, generación de los folículos pilosos y termogénesis. Hay dos subtipos de tejido adiposo en la médula ósea: constitutivo y regulado. Están relacionados con el fisiología del hueso (actividad de osteoclastos y mineralización) y pueden ser la

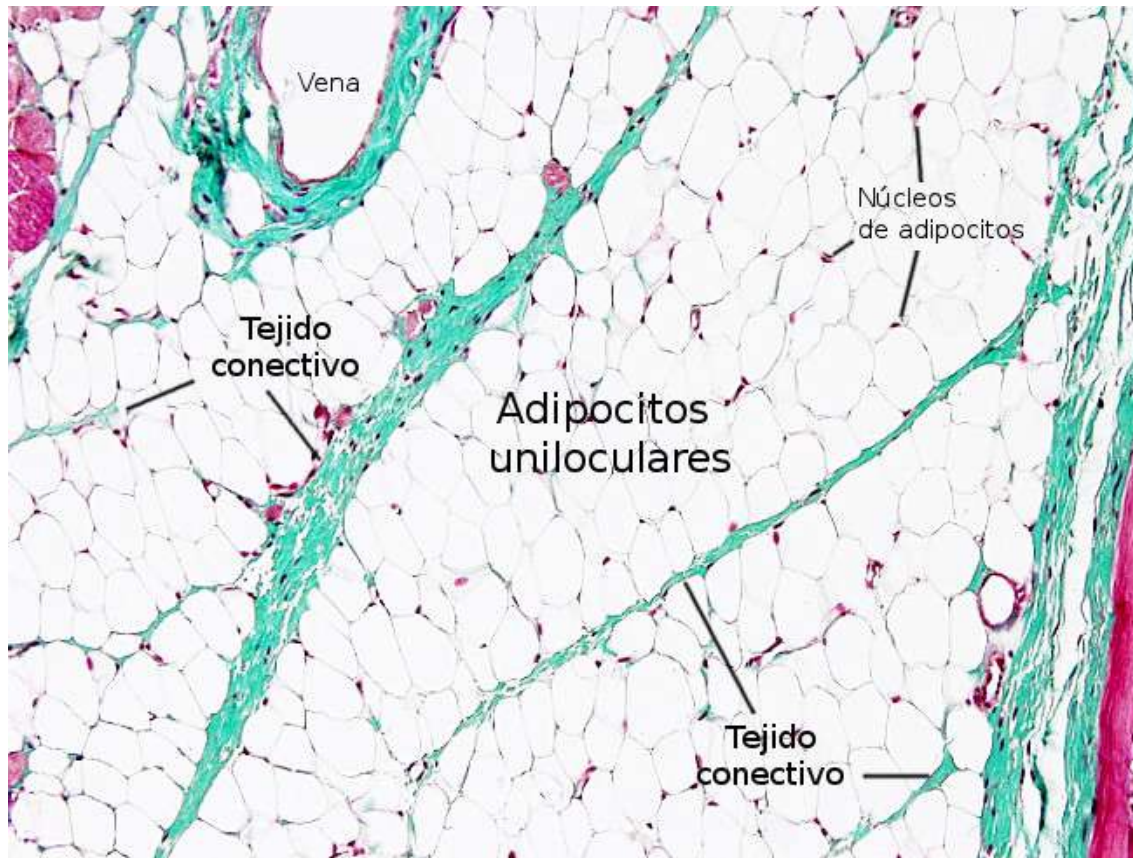


Figura 5: Imagen de adipocitos en desarrollo, abajo a la derecha, hacia adipocitos uniloculares maduros, arriba a la izquierda. Sección semifina.

principal fuente de adiponectina libre circulante.

El tejido adiposo es uno de los pocos tejidos que puede incrementar y disminuir su volumen de manera drástica en animales adultos. Esto es gracias a la capacidad de crecer en tamaño de los adipocitos, así como a la capacidad de proliferación de éstos a partir de células precursoras. Estas células precursoras se encuentran entre la fracción de tejido conectivo del tejido adiposo. En los atletas el tejido adiposo puede representar el 2 al 3 % del peso corporal, mientras que en las personas obesas puede llegar hasta el 60 o 70 %. Los valores considerados normales en humanos varían entre el 9 y el 18 % en varones y entre el 14 y el 28 % en mujeres. Se considera a una persona obesa cuando la proporción de tejido adiposo sobrepasa el 22 % en varones y el 32 % en mujeres. La capacidad de hipertrofia e hiperplasia varía entre los diferentes depósitos de grasa del cuerpo. Incluso entre el mismo depósito en hombres y mujeres.

El tejido adiposo tiene también una importante función endocrina mediante la producción de factores y moléculas denominadas en su conjunto adipocinas, que afectan a la sensibilidad a la insulina e influyen en la homeostasis del metabolismo. Por ejemplo, la leptina es una hormona adipocina que afecta a la ingesta de alimentos actuando sobre el sistema nervioso central. También producen otras como la resistina y la adiponectina. A su vez, el tejido adiposo está regulado por hormonas como la noradrenalina y glucocorticoides, que favorecen la liberación de ácidos grasos de los adipocitos, y la insulina que provoca el almacenamiento de los triacilglicéridos. Los adipocitos también almacenan vitaminas solubles en grasas.

En ratones, cuando aumenta el frío, se ha demostrado que en algunos depósitos de grasa como los inguinales puede haber una conversión de células de grasa blanca en células similares a las encontradas en la grasa parda. Esto ocurre sin la necesidad de síntesis

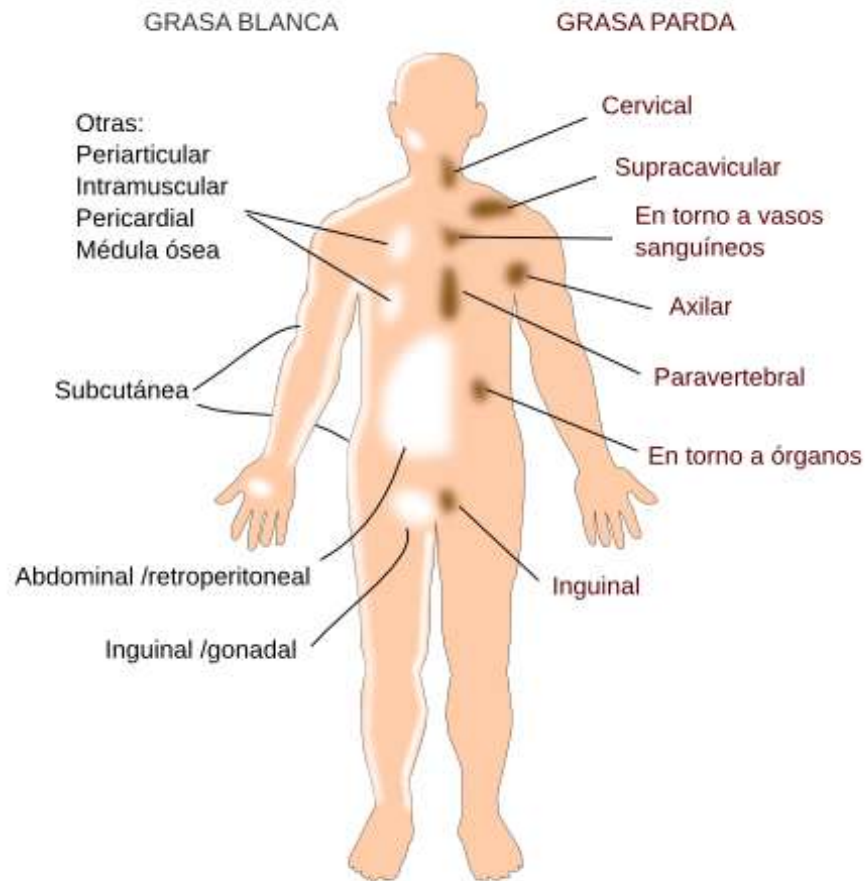


Figura 6: Distribución principal en humanos de la grasa blanca y de la grasa parda (modificado de Gesta et al., 2007).

de adipocitos nuevos desde precursores, sino que es un proceso de transdiferenciación a partir de células diferenciadas. Estos adipocitos multiloculares se denominan adipocitos "brite" o beige. Son capaces de expresar la proteína UCP1, la cual desacopla en las mitocondrias la producción de ATP, de manera que la energía se emplea para producir calor.

2. Grasa parda

La grasa parda está formada por adipocitos maduros que contienen, no una, sino numerosas gotas de lípidos. Así, las imágenes de microscopía óptica muestran estas células con numerosos huecos, debido a que durante el procesamiento histológico estándar se eliminan las sustancias grasas. Por ello también se llaman adipocitos multiloculares. La grasa parda es frecuente en los animales hibernantes y en los fetos

y neonatos de mamíferos, mientras que en los adultos está muy reducida. Durante el desarrollo la grasa parda aparece antes que la blanca.

Los adipocitos multiloculares de la grasa parda son más pequeños que los uniloculares y su núcleo no suele estar aplanado sino redondeado y situado en cualquier parte del citoplasma. El color pardo de este tipo de grasa en fresco es debido a la presencia de multitud de mitocondrias en su citoplasma, las cuales contienen una gran cantidad de citocromo oxidasa. También ayuda al color su alta vascularización. Estos adipocitos se caracterizan por poseer la proteína UCP1, la cual desacopla la cadena de transporte de electrones de la síntesis de ATP, de manera que esa energía que genera la cadena de transporte de electrones se emplea en la producción de calor.

El aspecto de los adipocitos multiloculares puede cambiar según las condiciones ambientales, al menos en ratones. Se ha comprobado que en condiciones de temperatura alta o cálida, cuando no se necesita producir calor, y los animales están bien alimentados, los adipocitos de grasa parda se parecen a los de la grasa blanca. Cuando se someten después a bajas temperaturas revierten su aspecto a multiloculares y aumentan en número.

En humanos se encuentra en regiones dispersas regiones que se pueden agrupar en dos:

Viscerales: perivasculares (arterias aorta, carótidas, braquicefálicas, coronarias epicardiales, venas cardíacas, arteria mamilar interna, arterias y venas intercostales), en torno a órganos huecos (corazón, tráquea, bronquios mayores, mesocolon, omentum principal) y en torno a órganos sólidos (torax paravertebral, páncreas, riñón, hígado, hilio del bazo).

Subcutánea: músculos anteriores del cuello, fosa supracavicular, bajo las clavículas, axila, pared abdominal anterior, fosa inguinal.

El tejido de grasa parda está dividido en lóbulos y lobulillos separados por tejido conectivo por el que viajan numerosos vasos sanguíneos, mucho más abundantes que en el adiposo blanco. Está innervado por el sistema simpático que tras la liberación de noradrenalina produce la estimulación que hace que los adipocitos pardos degraden lípidos y generen calor. Estas fibras nerviosas terminan sobre las propias células adiposas.

Bibliografía

Frühbeck G, Sesma P, Burrell MA. 2009. PRDM16: the interconvertible adipo-myocyte switch. *Trends in cell biology*. 19: 141-146.

Gesta S, Tseng Y, Kahn CR. 2007. Developmental origin of fat: tracking obesity to its source. *Cell*. 131: 242-256.

Hausman DB, DiGirolamo M, Bartness TJ, Hausman GJ, Martin RJ. 2001. The biology of white adipocyte proliferation. *Obesity review*. 2: 239-254.

Rosenwall M, Wolfrum C. 2014. The origin and definition of brite versus white and classical brown adipocytes. *Adipocyte*. 3: 4-9.

Sanchez-Gurmaches J, Hung C-M, Guertin DA. 2016. Emerging complexities in adipocyte origins and identity. *Trends in cell biology*. 26:5

Sacks H, Symonds ME. 2013. Anatomical locations of human brown adipose tissue. Functional relevance and implications in obesity and type 2 diabetes. *Diabetes*. 62:1783-1790

Saely CH, Geiger K, Drexel H. 2010. Brown versus white adipose tissue: a mini-review. *Gerontology*. 58: 15-23.

4 Imagen; Adiposo blanco

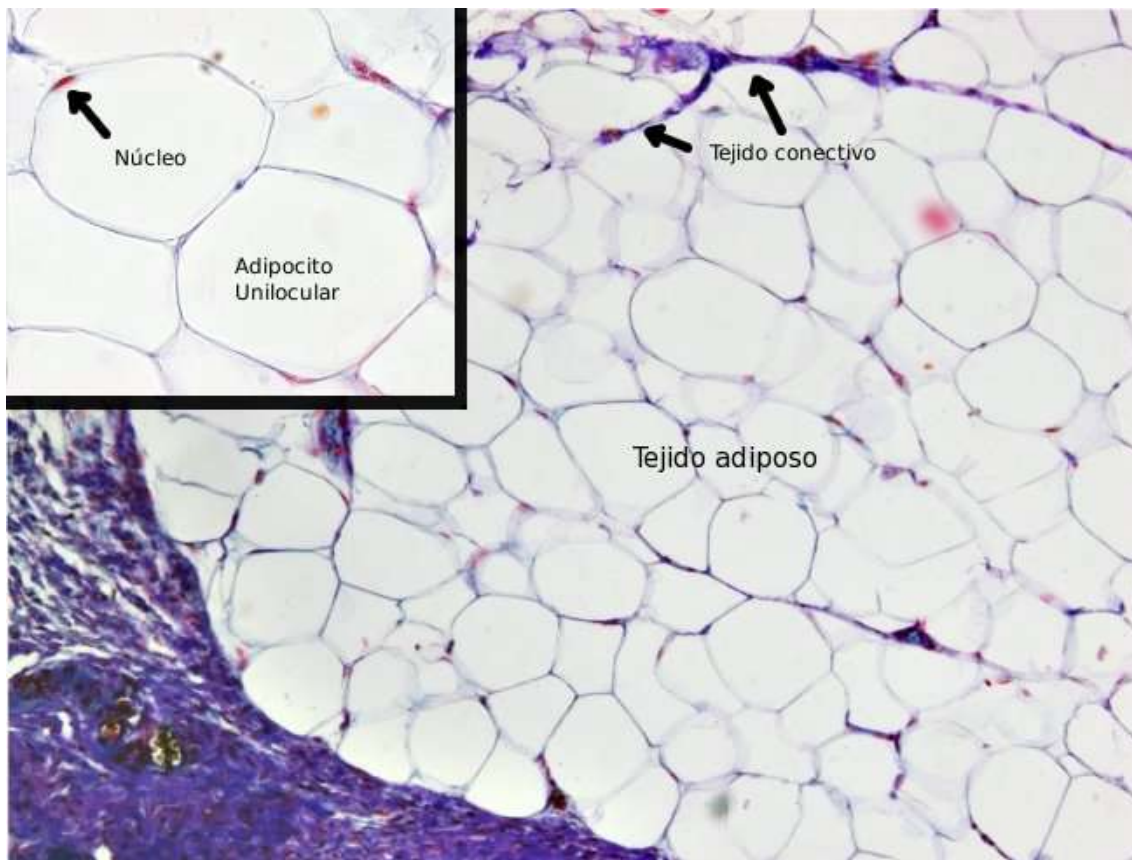


Figura 7: Órgano: intestino, tejido adiposo blanco. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: tricrómico de Masson en cortes de 8 μm de parafina.

El tejido adiposo blanco se caracteriza por estar formado por células adiposas, o adipocitos, muy grandes (pueden alcanzar más de 100 μm de diámetro). La mayor parte de su citoplasma está ocupado por una gran gota de grasa que aparece vacía en las preparaciones histológicas porque las grasas se extraen duran-

te el proceso de inclusión. El resto del citoplasma y el núcleo se disponen en un espacio pequeño cerca de la membrana citoplasmática. Los adipocitos maduros poseen una sola gota de grasa y por ello se denominan adipocitos uniloculares. En la imagen de arriba, el color azul entre los adipocitos corresponden con tejido conectivo por donde se extienden capilares y fibras nerviosas.

Más imágenes

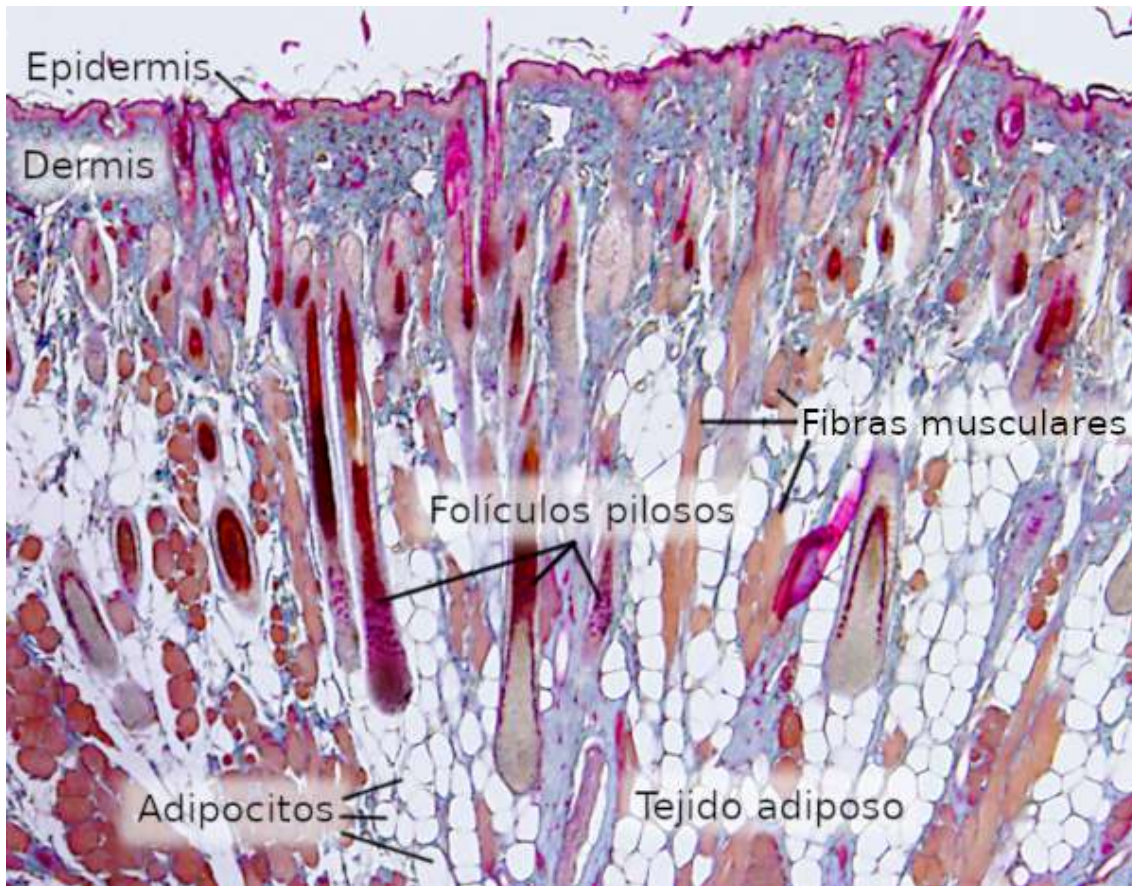


Figura 8: Tejido adiposo formado parte de la hipodermis del tegumento. Es piel de rata teñida con tricrómico de Masson. Obsérvese que el tejido adiposo está entremezclado con los folículos pilosos y con fibras musculares (de color marrón oscuro).

5 Imagen; Adiposo pardo

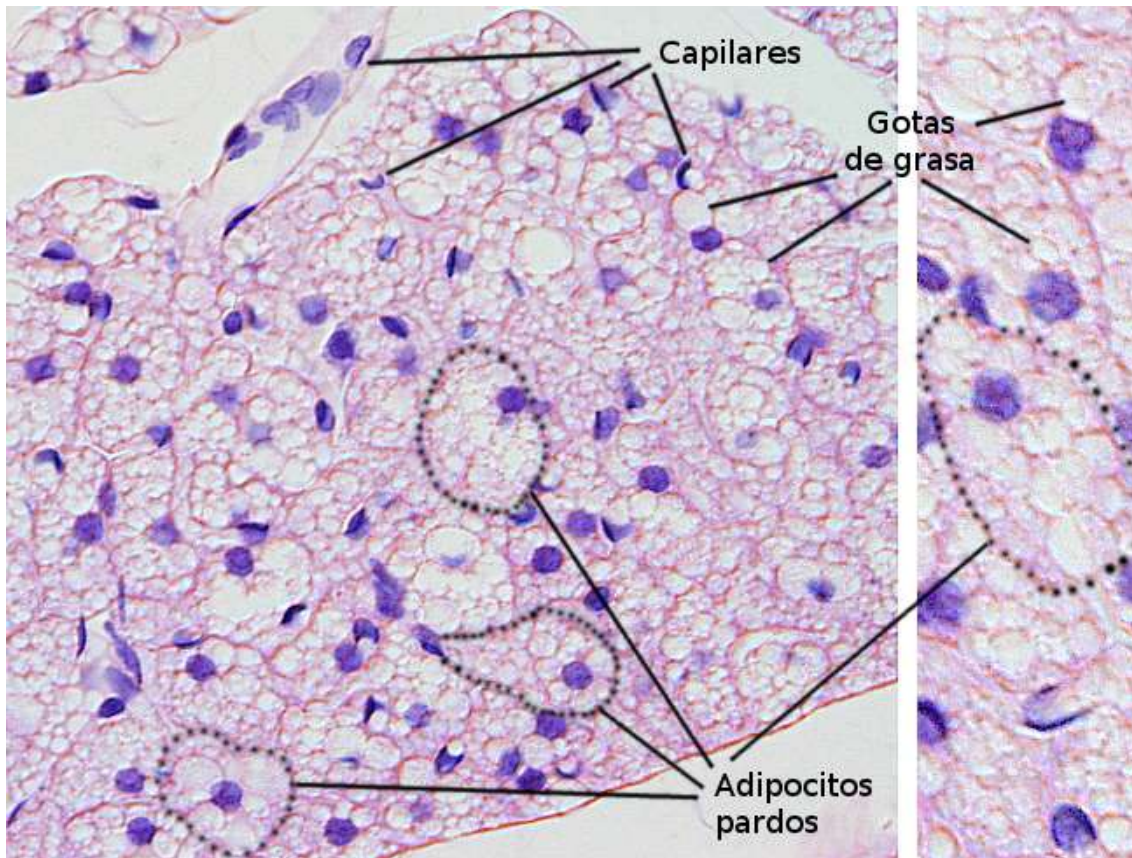
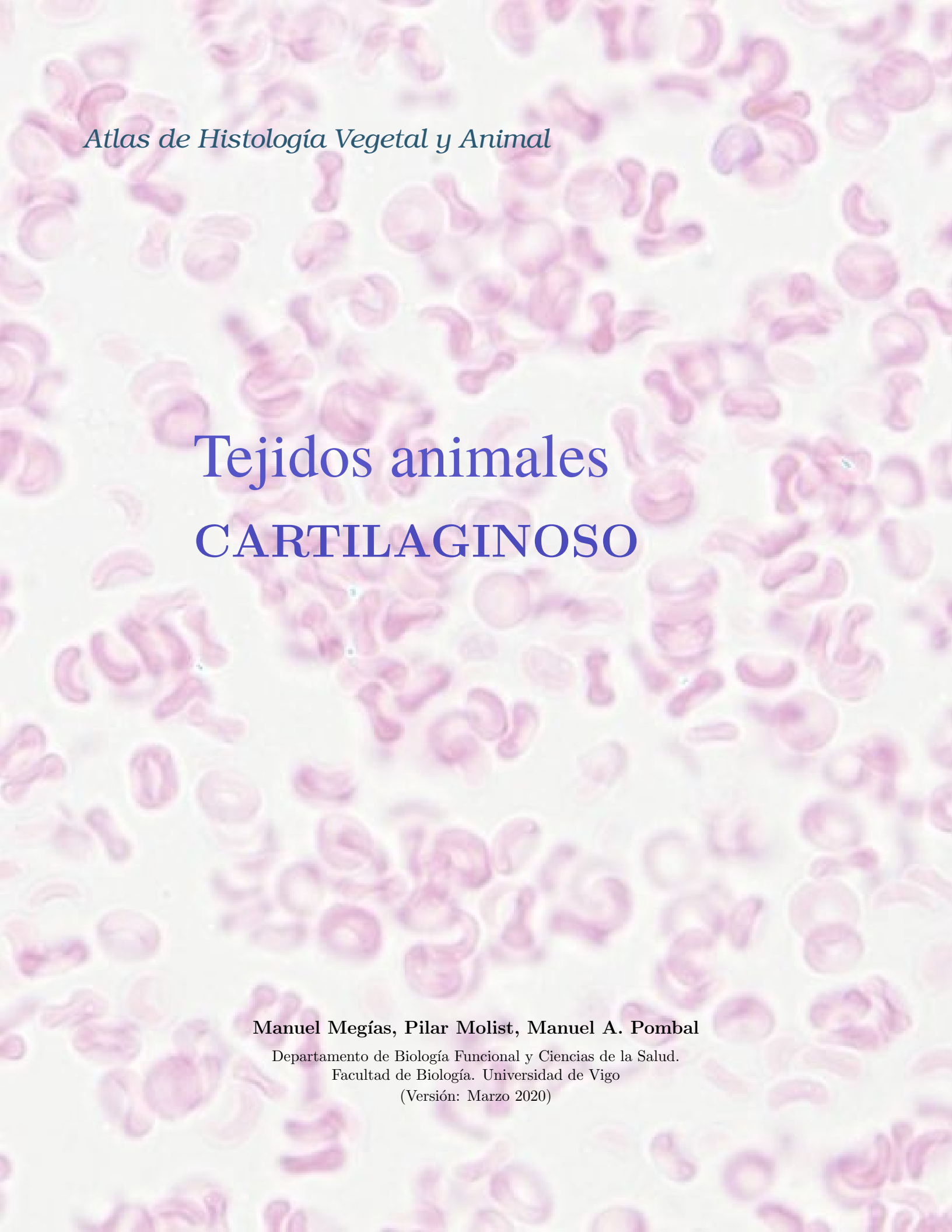


Figura 9: Órgano: grasa en torno al riñón, tejido adiposo pardo. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina eosina en cortes de 8 micras de parafina.

El tejido adiposo pardo se caracteriza por tener adipocitos multiloculares, es decir, contienen numerosas gotas de grasa en su citoplasma (los adipocitos de grasa blanca poseen una gran gota de grasa). Su núcleo es redondeado y su citoplasma es rosado tras tinción con colorantes como la eosina. Tiene una alta irrigación sanguínea, que junto con el elevado

número de mitocondrias que poseen los adipocitos, dan a este tejido un color marrón o pardo. De ahí el nombre de grasa parda. Los adipocitos de la grasa parda se organizan en lóbulos separados por tejido conectivo. Este tejido no tiene como misión almacenar grasa como reserva energética metabólica, sino que esta grasa se emplea para generar calor. En la mayoría de los mamíferos la grasa parda es abundante en el periodo perinatal y va desapareciendo durante el crecimiento hasta quedar localizada en unas pocas zonas del cuerpo de los adultos.



Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos animales

CARTILAGINOSO

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Marzo 2020)

3 Cartilaginoso

Es, junto con el hueso, uno de los principales tejidos de soporte de los animales. Su función es posible gracias a las propiedades de su matriz extracelular. El cartílago es una estructura semirígida que permite mantener la forma de numerosos órganos, recubre la superficie de los huesos en las articulaciones y es el principal tejido de soporte durante el desarrollo embrionario, cuando el hueso aun no está formado. Posteriormente parte de este cartílago fetal se sustituirá por hueso mediante osificación endocondral. Durante la evolución, el cartílago fue la base para la formación del endoesqueleto de los vertebrados. La mayoría del cartílago de los mamíferos se genera desde el mesodermo pero también hay otros generados desde las crestas neurales, sobre todo los cartílagos craneofaciales. A veces se encuentran cartílagos con características intermedias entre el cartílago y el hueso y se denominan huesos condroides.

1. Características

Es un tejido generalmente avascular, alinfático y sin terminaciones nerviosas. Su propiedades mecánicas y bioquímicas están determinadas por su matriz extracelular, la cual está formada fundamentalmente por colágeno (15-20 %), sobre todo el tipo II, por proteoglicanos, sobre todo el agregano, y glicoproteínas (10 %) y por agua (65-80%). También largas cadenas de ácido hialurónico están presentes en el cartílago. El colágeno es el principal responsable de la resistencia a estiramientos, mientras que el agregano permite la resistencia a presiones, además de favorecer una gran hidratación. La matriz del cartílago puede estar mineralizada o no. Aunque el cartílago es mayormente avascular existen unos canales denominados canales cartilaginosos en el cartílago embrionario que pueden llevar vasos sanguíneos una cierta distancia en el interior del cartílago. Estos canales también llevan condroblastos y son los que permiten la sustitución del cartílago por el hueso durante el desarrollo.

Las células que componen el cartílago son los condrocitos, los cuales se localizan en pequeñas oquedades diseminadas denominadas lagunas. Son células redondeadas o elipsoides con una superficie con numerosas microvellosidades irregulares, mu-

chos poseen un cilio. Los condrocitos jóvenes muestran orgánulos secretores, retículo endoplasmático y aparato de Golgi muy desarrollados, puesto que son capaces de sintetizar colágeno y fibras elásticas. También poseen inclusiones de glucógeno y gotas de lípidos. Cada condrocito está rodeado por una delgada capa pericelular de matriz extracelular, diferente al resto de la matriz del cartílago, que junto con el condrocito forman lo que se denomina condrón o condroma (Figura 2). Al contrario que en el hueso, los condrocitos cercanos no están conectados entre sí por procesos citoplasmáticos. La matriz del cartílago se forma por los condrocitos y condroblastos, y se puede eliminar por condroblastos mono o multinucleados. La mayoría de los condrocitos tienen la capacidad de dividirse, pero esto puede ser muy poco frecuente, como es el caso del cartílago articular donde las células que se dividen representan menos del 1 %.

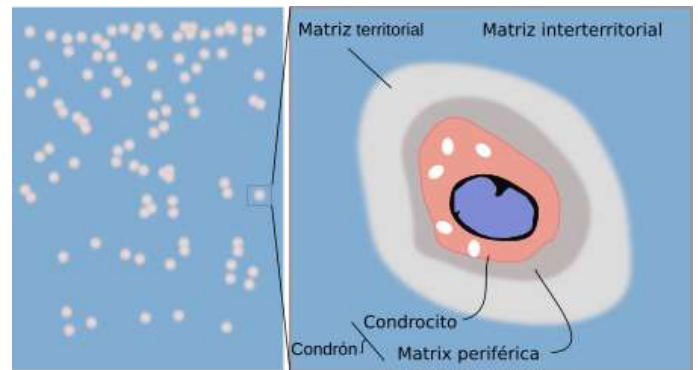


Figura 2: Esquema de las variedades de matriz extracelular en torno a un condrocito de un cartílago hialino.

La mayor parte del cartílago, excepto el tipo de cartílago denominado fribrocartílago, está rodeado por una capa de tejido conectivo denominada pericondrio. El pericondrio posee una capa externa, denominada pericondrio fibroso, formada por tejido conectivo fibroso que contiene fibroblastos y fibras de colágeno, y otra interna denominada pericondrio condrogénico, donde se encuentran las células condrogénicas y los condroblastos que por diferenciación darán lugar a los condrocitos. Las células condrogénicas producen a los condroblastos, que son los responsables de sintetizar la matriz cartilaginosa. A medida que la sintetizan se van rodeando de ella y se transforman en condrocitos, los cuales seguirán produciendo y remodelando la matriz a su alrede-

dor. Este crecimiento se conoce como crecimiento por aposición. En el cartílago joven, sin embargo, los condrocitos pueden dividirse y contribuyen al crecimiento y a la formación de matriz extracelular en lo que se denomina crecimiento intersticial.

Hay tres tipos de cartílago en el organismo: hialino, elástico y fibrocartílago. Esta clasificación en tres tipos de cartílago se aplica a los mamíferos, mientras que la variedad de cartílagos es mayor cuando se consideran otros vertebrados.

2. Cartílago hialino

El cartílago hialino es el cartílago más ampliamente distribuido. Está asociado comúnmente con el hueso. Se encuentra como parte del esqueleto del embrión y en animales adultos aparece en los anillos de la tráquea, bronquios, la nariz, laringe, superficies articulares y en las zonas de unión de las costillas al esternón. Con el paso de los años el cartílago va perdiendo proporción de agua y puede disminuir el suministro de sustancias a las zonas más internas con lo que pueden aparecer zonas necróticas. El cartílago hialino sólo se puede regenerar cuando se conserva el pericondrio.

El cartílago hialino presenta dos partes: el pericondrio, más externo, y el cartílago maduro, más ancho e interior. El cartílago hialino maduro muestra una matriz extracelular de aspecto homogéneo. En ella predomina el colágeno tipo II, aunque también existen otros tipos de colágeno, además de proteoglicanos. La matriz extracelular es secretada por los condrocitos, los cuales se encuentran en unas cavidades denominadas lagunas. Los condrocitos tienen forma ovoide o redondeada y se suelen asociar por parejas o tétradas formando los llamados grupos isogénicos (Figura 3), los cuales están separados entre sí por la matriz interterritorial. En la matriz periférica (Figura 1), la que rodea directamente al condrocito, abundan los colágenos tipo VI y los proteoglicanos, pero hay poco colágeno tipo II.

El pericondrio es una vaina de tejido conectivo condensada que recubre al cartílago maduro (Figura 3). La parte externa del pericondrio se llama fibrosa ya que está formada por fibras colágenas, algún fibroblasto y por gran cantidad de vasos sanguíneos. La



Figura 3: Imagen de cartílago hialino del hueso hioides de una ratona donde se observa osificación endocondral.

parte interna se denomina condrogénica porque a partir de ella se forman y diferencian nuevos condrocitos que quedarán incorporados al cartílago a medida que van sintetizando matriz extracelular.

Cartílago articular

El cartílago articular es un tipo de cartílago hialino que se encuentra en las articulaciones sinoviales (poseen un alto grado de movimiento). Carece de pericondrio, pero crece por aposición a partir de una población de progenitores que se encuentra en su superficie. Curiosamente esta población se puede diferenciar también en hueso, tendón y perimisio. La principal misión de este cartílago es servir de almohadilla para las presiones mecánicas y proporcionar una superficie lisa y lubricada que contrarresta el rozamiento entre los huesos durante el movimiento. Posee varias capas (Figura 4). La más externa está en contacto

con el líquido sinovial y es un cartílago con matriz no calcificada con fibras largas y cruzadas de colágeno. Le sigue una franja irregular y estrecha de matriz extracelular algo calcificada. Entre ésta y el hueso se extiende una capa de cartílago con matriz calcificada, la cual se continúa con la matriz del hueso. Mientras que la capa superficial se encarga de resistir fricciones, la media, y sobre todo, la profunda contrarrestan las presiones mecánicas. Su matriz extracelular, además de agua, posee colágeno tipo II, el más abundante, y proteoglicanos, sobre todo el agregano y el condroitín sulfato. En el cartílago articular, la matriz pericelular carece de colágeno tipo II.

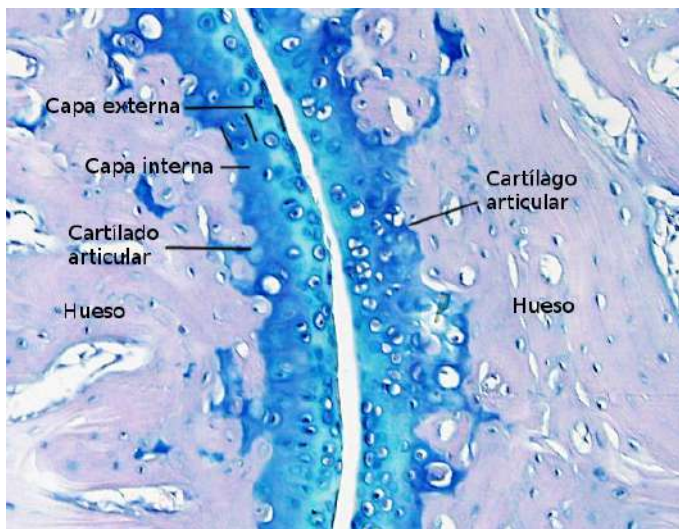


Figura 4: Imagen de cartílago articular donde se pueden apreciar las dos capas principales.

3. Cartílago elástico

El cartílago elástico (Figura 5) se caracteriza por contener una gran cantidad de fibras elásticas, lo que le confiere la capacidad para estirarse sin romper su estructura, y se encuentra en lugares como el oído externo, en el conducto auditivo externo, trompa de Eustaquio, epiglotis y en la laringe. Posee poca matriz extracelular, la cual está formada principalmente por fibras elásticas muy ramificadas, que contribuyen a las propiedades mecánicas de este tejido, pudiendo llegar a representar hasta el 20 % de su peso seco. El colágeno que predomina es el tipo II. El cartílago elástico no se forma a partir de centros de condriificación, sino a partir de tejido mesenquimático. En su periferia se localiza el pericondrio formando una vaina

muy delgada de tejido conectivo altamente condensado. Los grupos isogénicos, grupos de 2 a 4 condrocitos, no son fáciles de observar. El cartílago elástico no se osifica ni tiene capacidad de regeneración.

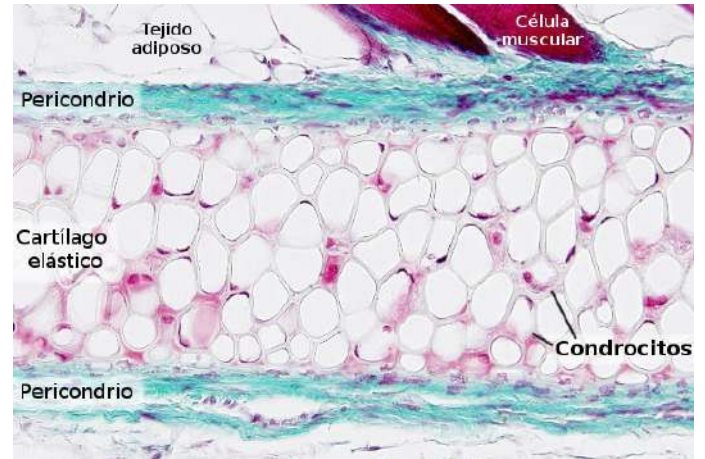


Figura 5: Cartílago elástico de la oreja de un ratón.

4. Fibrocartílago

El fibrocartílago se encuentra en lugares como los discos intervertebrales, algunas articulaciones, en la inserción del tendón a la epífisis del hueso (Figura 6), en zonas de las válvulas del corazón y en el pene de algunos animales. Normalmente está rodeado por cartílago hialino. Carece de pericondrio. Es un tejido con propiedades intermedias entre el tejido conectivo denso y el cartílago hialino. Sus células pueden disponerse de forma irregular y más dispersas que en el hialino, pero también aparecen formando hileras, y a veces es difícil distinguir los condrocitos de los fibroblastos. En general, en el interior del tejido las células se parecen más a condrocitos y en el exterior a fibroblastos. Las características ultraestructurales de sus células son similares a las del cartílago hialino.

De cuatro a siete tipos de colágeno se han encontrado en el fibrocartílago dependiendo de donde se encuentre. El tipo I es el más abundante con un 80 a 90 %. La abundancia de colágeno tipo I (abundante en tejidos sometidos a tensión) respecto al colágeno tipo II (más abundante en tejidos sometidos a presión) es una característica distintiva del fibrocartílago. Las fibras de colágeno suelen estar orientadas en la dirección de las tensiones mecánicas. Posee pocas fibras elásticas y el mayor componente de la matriz amorfa

está formada por proteoglicanos, aunque menos que en el cartílago hialino. La proporción de sustancia fundamental de la matriz extracelular es menor que otros cartílagos, y esto hace que se puedan apreciar bien las fibras de colágeno. Es menos elástico que el cartílago hialino pero más que, por ejemplo, los tendones. El fibrocartilago se forma a partir de pre-cartilago, del cartílago hialino y sobre todo de tejido conectivo fibroso, dependiendo de su localización en el cuerpo.

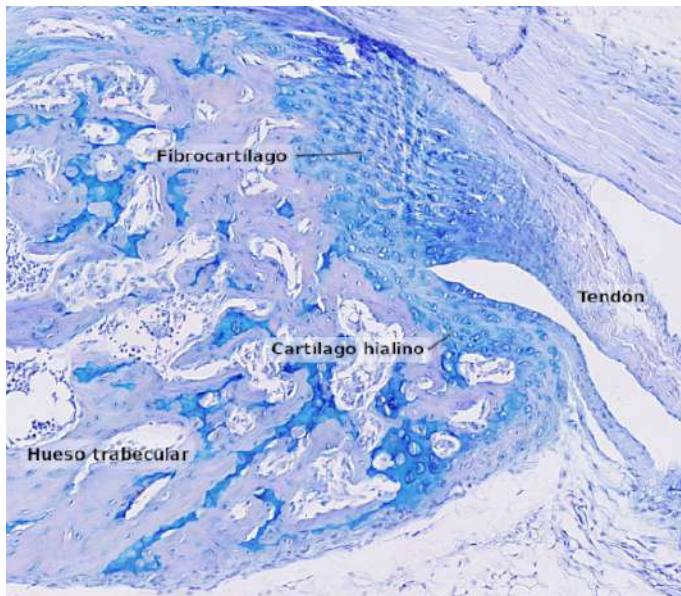


Figura 6: Fibrocartilago en la conexión entre el cartílago hialino del hueso y el tejido conectivo denso regular del tendón.

Hay cartílagos que se denominan ectópicos puesto que se generan en lugares donde normalmente no se encuentra cartílago como en el corazón, o en las mandíbulas.

Bibliografía

Benjamin N, Evans EJ. 1990. Fibrocartilage. *Journal of anatomy*. 171: 1-15.

Fox AJS, Bedi A, Rodeo SA. 2009. The basic science of articular cartilage: structure, composition, and function. *Sport health*. 1: 461-468.

Salter DM. 1998. Cartilage. *Current Orthopaedics*, 12(4), 251-257.

Wilusz RE, Sanchez-Adams J, Guliak F. 2014. The structure and function of the pericellular matrix of articular cartilage. *Matrix biology*, 39, 25-32.

4 Imagen; Hialino

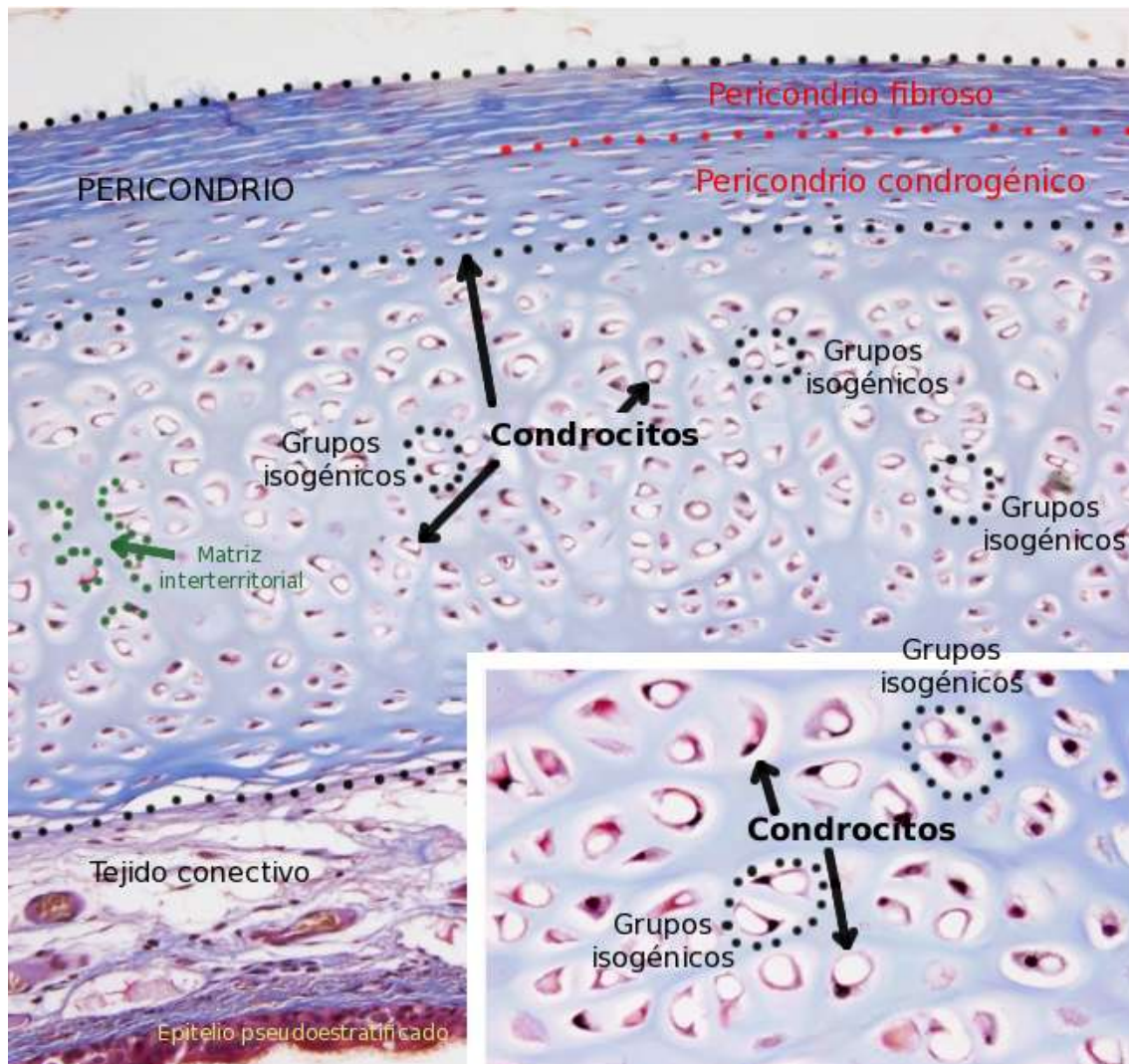


Figura 7: Órgano: tráquea, cartílago hialino. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: tricrómico de Masson en cortes de 8 micras de parafina.

En esta imagen se muestra una parte de la tráquea de un ratón. Desde la parte superior (parte externa) a la inferior (parte interna) podemos observar cartílago hialino, tejido conectivo y epitelio pseudoestratificado, el cual recubre la pared interna de la tráquea. El cartílago hialino presenta dos partes: el pericondrio, más externo, y el cartílago maduro, más ancho e interior. El cartílago hialino maduro muestra una matriz extracelular de color azulada y de aspecto homogéneo. En ella predomina el colágeno tipo II, aunque también

existen otros tipos de colágeno, además de proteoglicanos. La matriz extracelular es secretada por los condrocitos, los cuales se encuentran en unas cavidades denominadas lagunas. La ausencia de condrocitos en algunas de las lagunas que se observan en esta imagen se debe a artefactos producidos durante el procesamiento histológico. Los condrocitos se suelen asociar por parejas o tétradas formando los llamados grupos isogénicos, los cuales están separados entre sí por la matriz interterritorial.

El pericondrio es una vaina de tejido conectivo condensada que recubre al cartílago maduro. La parte externa del pericondrio se llama fibrosa ya que está

formada por fibras colágenas, algún fibroblasto y por gran cantidad de vasos sanguíneos. La parte interna se denomina condrogénica porque a partir de ella se forman y diferencian nuevos condrocitos que quedarán incorporados al cartílago a medida que van sintetizando matriz extracelular. Esto es lo que se denomina crecimiento por aposición. Existe otro tipo de crecimiento denominado intersticial y se debe a la división de los propios condrocitos.

Más imágenes

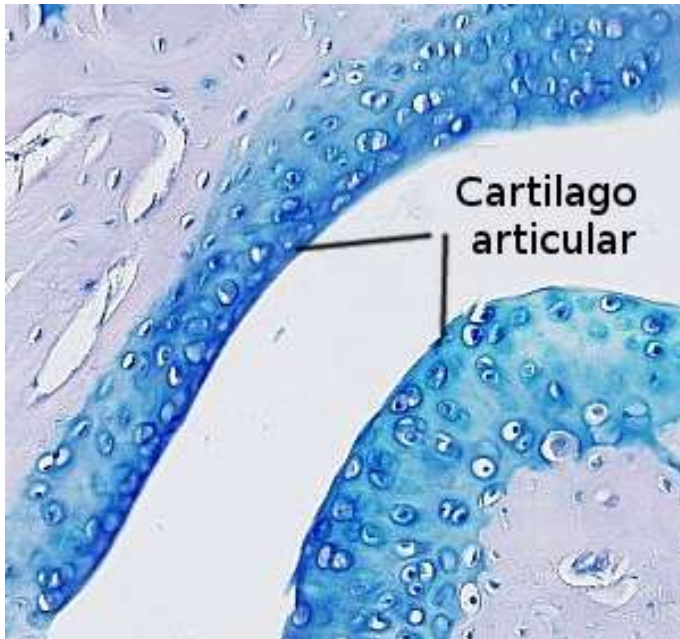


Figura 8: Cartílago hialino articular de una articulación de la mano Aparece teñido de azul, el resto es hueso.



Figura 10: Cartílago hialino en el hueso ioides de rata. Obsérvese el proceso de formación de hueso de izquierda a derecha.



Figura 9: Cartílago hialino de los bronquios del pulmón

5 Imagen; Hialino articular

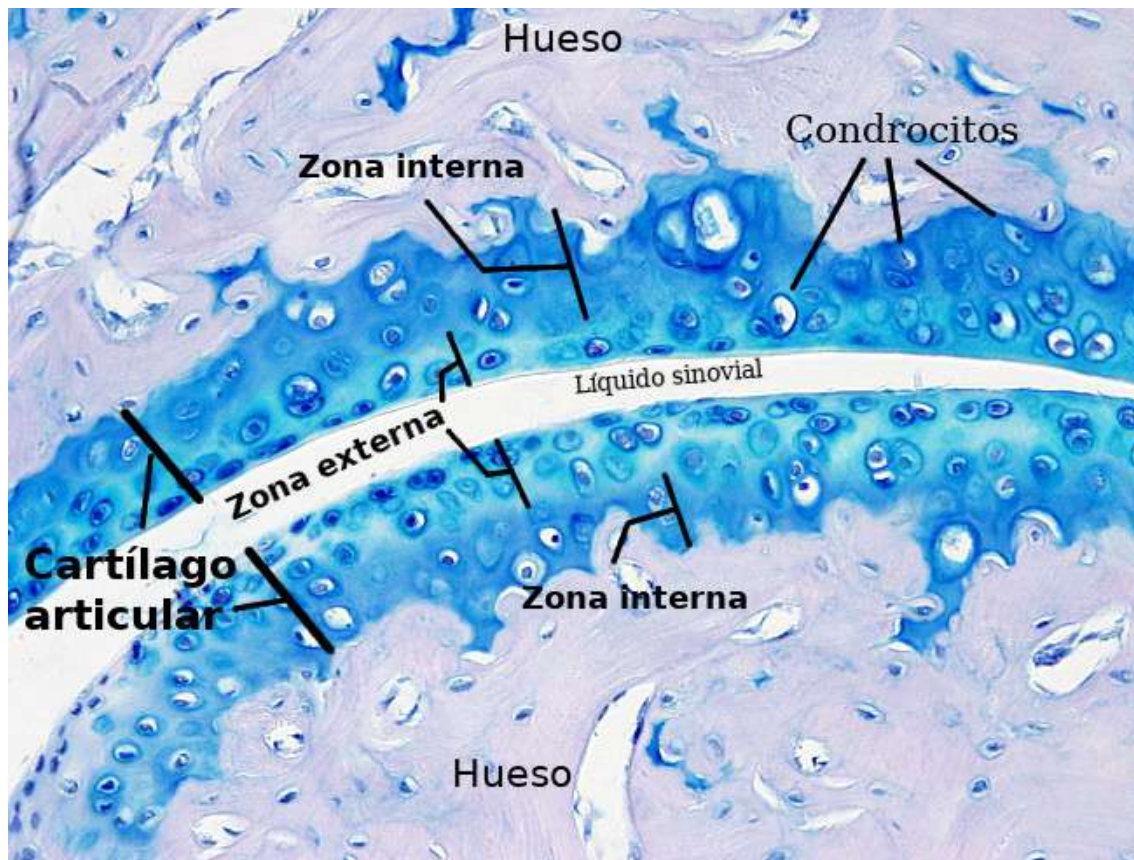


Figura 11: Órgano: articulación, cartílago articular. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: cortes de parafina teñidos con hematoxilina-azul de toluidina.

El cartílago articular se encuentra en las articulaciones sinoviales, carece de pericondrio y su principal misión es servir de almohadilla para las presiones mecánicas y proporcionar una superficie lisa y lubricada que contrarresta el rozamiento entre los huesos durante el movimiento. Como cualquier cartílago hialino carece de irrigación sanguínea, linfática e innervación nerviosa. Además tiene poca capacidad de regeneración. Suele tener de 1 a 2 mm de grosor. La matrix extracelular contiene colágeno, glicosaminoglicanos y glicoproteínas que le dan sus propiedades mecánicas y ayudan a hidratarlo, cosa que es fundamental para su función. La proporción de agua en el cartílago articular disminuye desde la zona externa (80%) hasta la profunda (65%). El colágeno es la moléculas más abundante,

siendo más abundante el tipo II, aunque también otros como I, IV, V, VI, IX y XI, los cuales ayudan a la estabilización de los tipo II. Los proteoglicanos representan en torno al 10 al 15 % del peso seco, representado principalmente por el agregano.

Se distinguen varias zonas. La zona superficial es la más externa y la que realiza el contacto físico con el cartílago articular opuesto. Representa aproximadamente entre el 10 y el 20 % del espesor. En esta zona abundan los colágenos tipo II y IX orientados paralelos a la superficie. Los condrocitos son aplanados. Esta capa está en contacto con el líquido sinovial. A continuación viene la capa de transición o medio (40-60 % del espesor) y contiene muchos proteoglicanos y fibras más gruesas de colágeno, la densidad de condrocitos es menor y es la principal responsable de resistir la compresión mecánica. La zona profunda o interna (alrededor del 30 %) es la más próxima al hueso, las fibras de colágeno, las más gruesas, se

disponen perpendicularmente a la superficie articular, y posee una gran cantidad de proteoglicano. Es la capa que más resistencia aporta. Los condrocitos se disponen normalmente en columnas perpendiculares a la superficie articular. Entre la zona profunda y el hueso está la zona de cartílago calcificado, la cual ancla el cartílago al hueso. En general los condrocitos representan el 2% del total del volumen del cartílago.

6 Imagen; Elástico

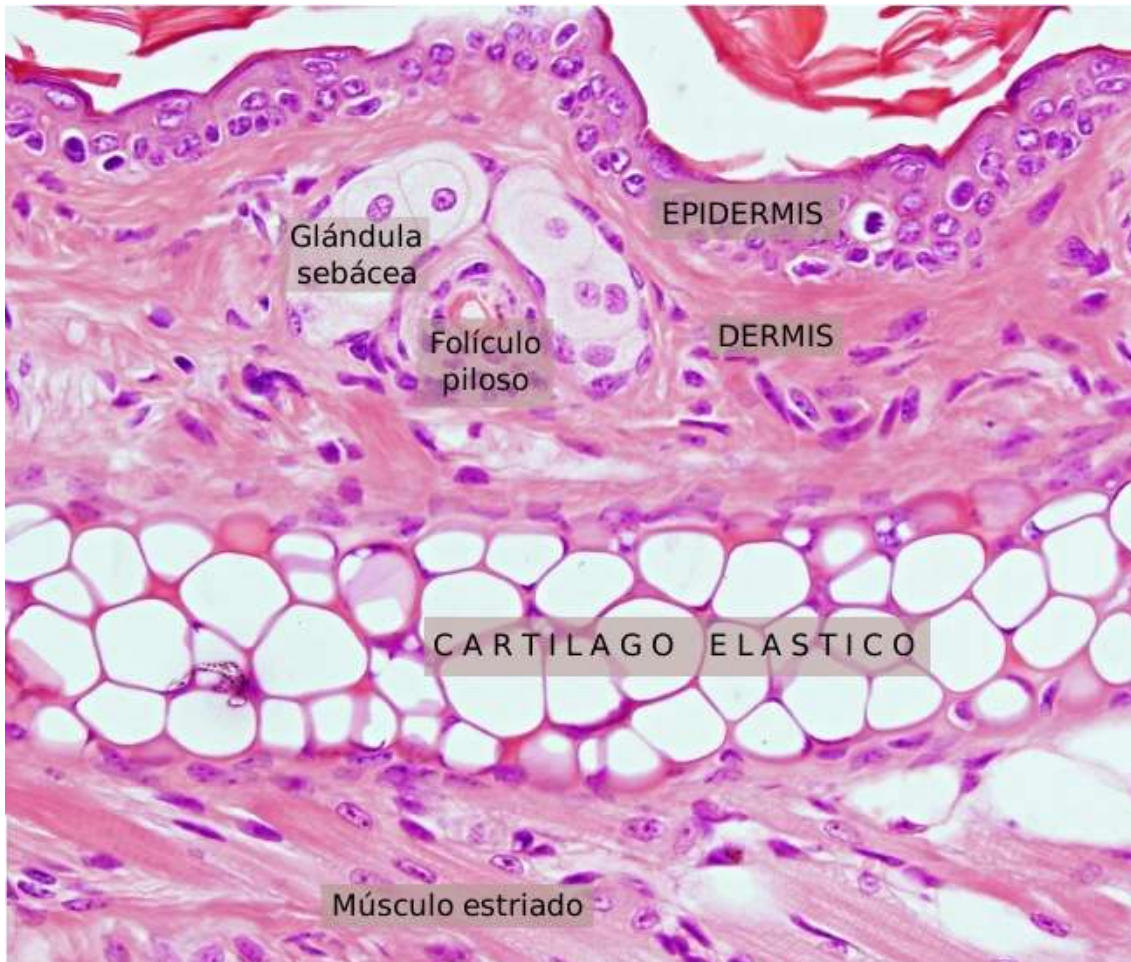


Figura 12: Órgano: oreja, cartílago elástico. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina en cortes de 8 micras de parafina

Este tipo de cartílago aparece en el oído externo, en el conducto auditivo externo, trompa de Eustaquio, epiglotis y en la laringe. Posee poca matriz extracelular, la cual está formada principalmente por fibras elásticas muy ramificadas, que contribuyen

a las propiedades mecánicas de este tejido. El cartílago elástico no se forma a partir de centros de condricación, sino a partir de tejido mesenquimático. En su periferia se localiza el pericondrio formando una vaina muy delgada de tejido y que es tejido conectivo altamente condensado. Los grupos isogénicos, grupos de 2 a 4 condrocitos, no son fáciles de observar. El cartílago elástico no se osifica ni tiene capacidad de regeneración.

7 Imagen; Fibrocartílago

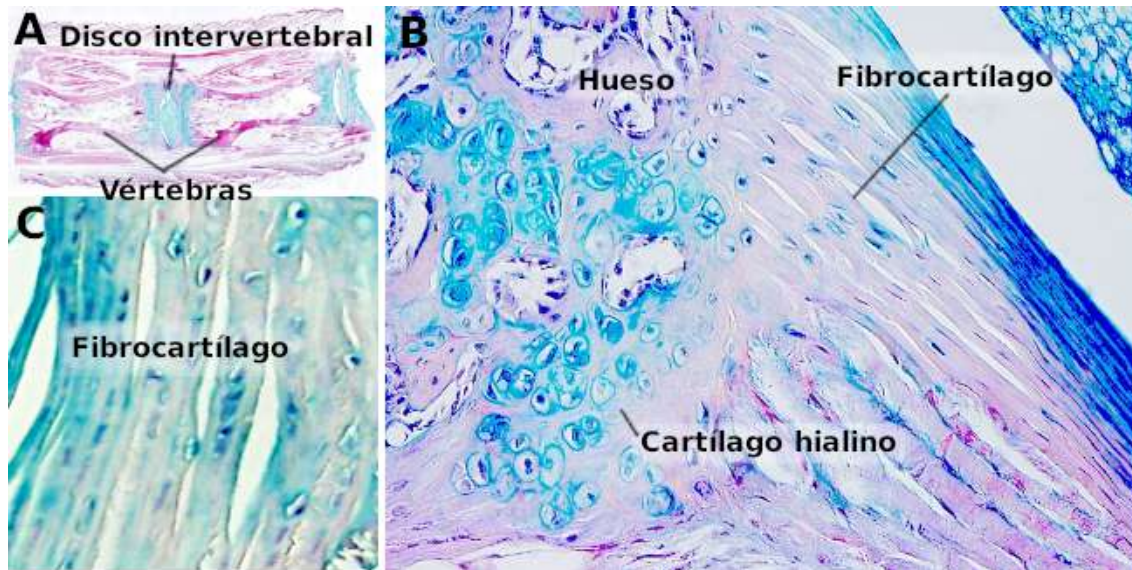
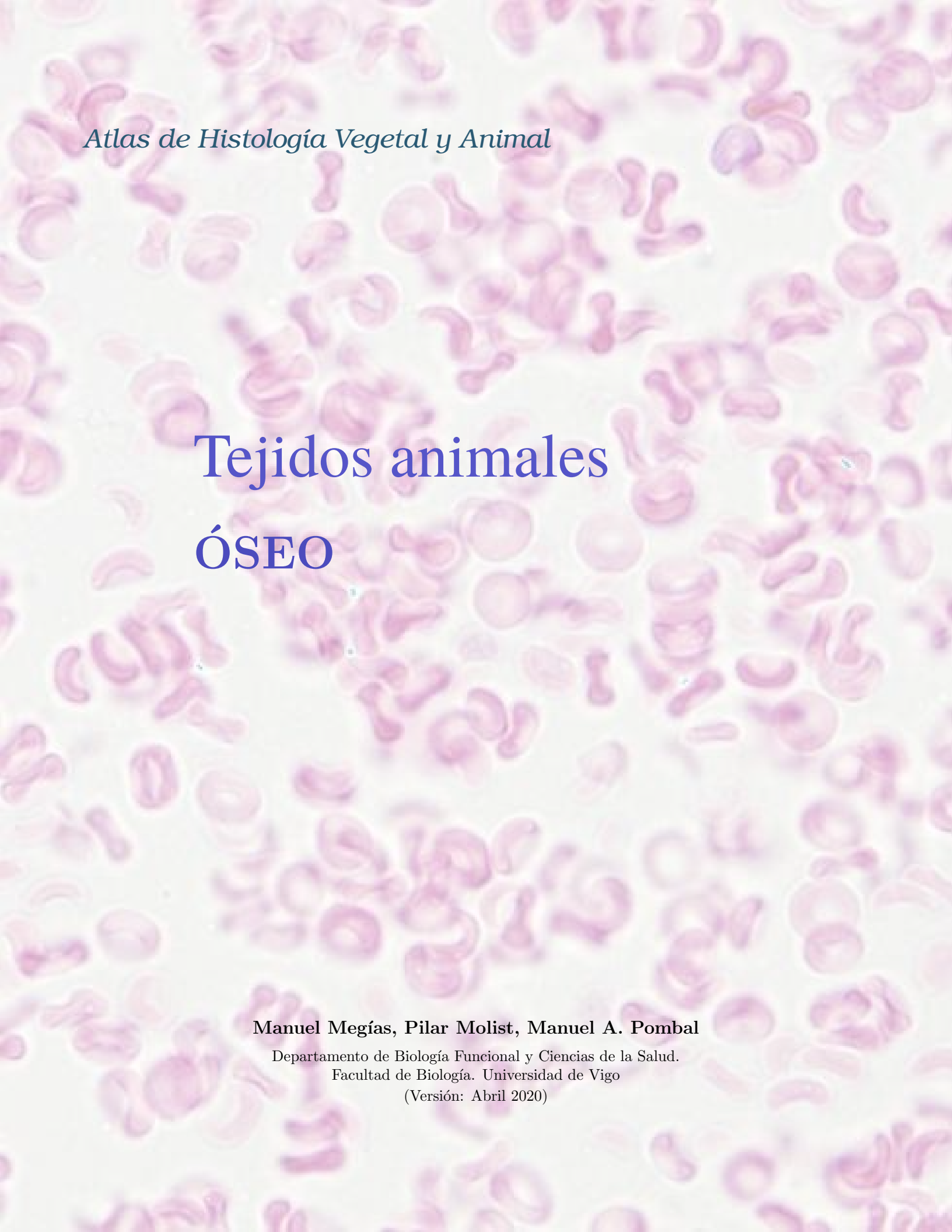


Figura 13: Órgano: columna vertebral, ligamento intervertebral. Especie: rata (*Rattus norvegicus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina y azul alcian en cortes de 8 micras de parafina.

El fibrocartílago se encuentra en lugares como los discos intervertebrales, algunas articulaciones, en la inserción del tendón a la epífisis del hueso, en zonas de las válvulas del corazón y en el pene de algunos animales. Normalmente está rodeado por cartílago hialino. Carece de pericondrio. Es un tejido con propiedades intermedias entre el tejido conectivo denso y el cartílago hialino. Sus células pueden

disponerse de forma irregular y más dispersas que en el hialino, pero también aparecen formando hileras, y a veces es difícil distinguir los condrocitos de los fibroblastos. Sus células parecen condrocitos o fibroblastos y son difícil de distinguir. En general en el interior del tejido las células se parecen más a condrocitos y en el exterior a fibroblastos. Las características ultraestructurales de sus células son similares a las del cartílago hialino. Es menos elástico que el cartílago hialino pero más que, por ejemplo, los tendones. El fibrocartílago se forma a partir de precartílago, del cartílago hialino y sobre todo de conectivo fibroso, dependiendo de su localización en el cuerpo.



Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos animales

ÓSEO

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Abril 2020)

3 Óseo

El tejido óseo, junto con la médula ósea y otros tejidos conectivos, forma los huesos, los cuales tienen una doble función: mecánica y metabólica. En su faceta mecánica, los huesos sostienen las partes blandas del cuerpo y protegen a los órganos como el cerebro, pulmones y corazón. También sirven como palanca para el agarre de los músculos y la generación de los movimientos. Como centro metabólico, el tejido óseo almacena calcio y fósforo, y regula su metabolismo. Además, en el interior de los huesos, en la médula ósea, se generan las células sanguíneas (hematopoyesis).

1. Características

Las características del tejido óseo dependen de los tipos celulares que lo forman y sobre todo de las propiedades de su matriz extracelular.

Tipos celulares

Los osteoblastos son las células especializadas en la síntesis de matriz ósea y son responsables del crecimiento y remodelación del hueso. Se encuentran en el frente de crecimiento del hueso, alineados uno al lado del otro formando una especie de capa celular de una célula de espesor. Esta matriz ósea, todavía no mineralizada, se denomina osteoide, la cual madura por la deposición de sales de calcio. Cuando los osteoblastos se rodean completamente por matriz ósea quedan encerrados en unas cavidades denominadas lagunas óseas y entonces se diferencian en osteocitos.

Los osteocitos son el tipo de celular óseo más abundante en el hueso maduro. Se localizan en unas cavidades de la matriz ósea que se denominan lagunas óseas. Tienen aspecto de arañas con largas patas. Esas patas corresponden a canales que discurren por la matriz extracelular denominados canalículos óseos, en los cuales se extienden las prolongaciones de los propios osteocitos. A través de estas prolongaciones es posible el trasiego de sustancias desde los vasos sanguíneos a todos los osteocitos, puesto que la matriz ósea mineralizada es un medio que dificulta la difusión de metabolitos. Los osteocitos mantienen la matriz ósea, reabsorben y producen matriz ósea. También intervienen en la homeostasis del calcio en

el cuerpo mediante su liberación desde la matriz ósea.

Los osteoclastos se encargan de eliminar hueso, tanto la matriz ósea mineralizada como la orgánica, mediante un proceso denominado reabsorción. Son células muy grandes y multinucleadas.

Matriz ósea

El componente más característico del hueso es una matriz extracelular mineralizada que contiene cristales de hidroxiapatita (fosfato cálcico cristalizado que representa hasta el 65 % de la matriz). El resto de la matriz extracelular lo forma la parte orgánica que está compuesta por una gran abundancia de fibras de colágeno y por glicosaminoglicanos en menor cantidad. Esta composición confiere al tejido óseo una gran consistencia, dureza, resistencia a la compresión y cierta elasticidad. Al contrario que el cartílago, el hueso es un tejido fuertemente irrigado por el sistema sanguíneo.

Cuando observamos microscópicamente la orientación de las fibras de colágeno distinguimos tres categorías de tejido óseo: no laminar, con fibras entrecruzadas; laminar, con fibras paralelas que forman haces; y osteónico o laminar concéntrico, con fibras de colágeno que se disponen paralelas formando fibras concéntricas (Figura 2).

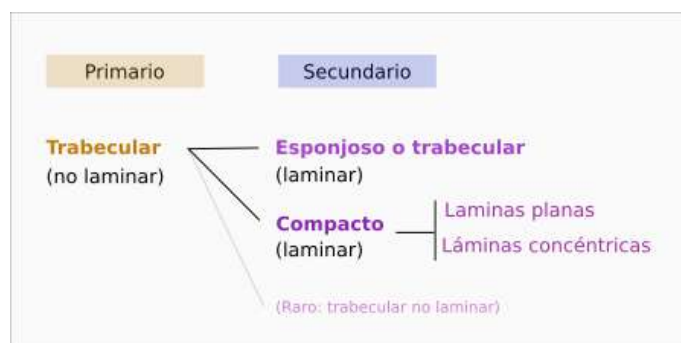


Figura 2: Tipos de hueso y organización de su matriz extracelular.

Según la compactación y densidad de la matriz extracelular, observable con una lupa, podemos distinguir dos tipos de tejido óseo: esponjoso o trabecular, cuando la matriz es menos compacta y con un aspecto laxo, y compacto o cortical, cuando la matriz es muy densa.

Generalmente, durante la formación de los huesos u osteogénesis se forma primero un hueso trabecular no laminar, denominado primario (Figura 1), que posteriormente es sustituido por un hueso secundario que es laminar (sólo ocasionalmente hay hueso secundario no laminar). Hay dos tipos de hueso secundario: el compacto y el trabecular.

2. Hueso esponjoso o trabecular

El hueso esponjoso o trabecular (Figura 3) posee grandes espacios denominados cavidades vasculares, ocupados por vasos sanguíneos y elementos hematopoyéticos. Estas cavidades están delimitadas por trabéculas óseas en las cuales las fibras de colágeno pueden estar dispuestas en laminillas óseas (hueso trabecular laminar) o más raramente en de manera entrecruzada (hueso trabecular no laminar).

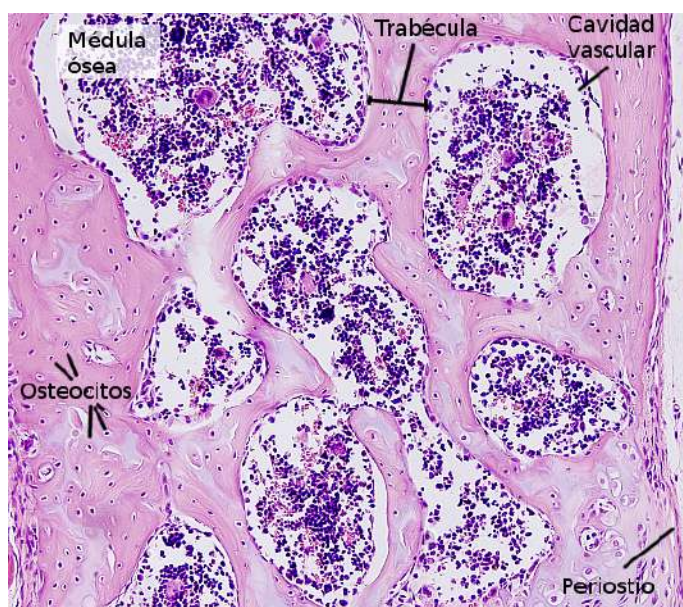


Figura 3: Imagen de hueso trabecular, hioides de rata.

3. Hueso compacto o cortical

El hueso compacto o cortical no posee cavidades vasculares y su matriz extracelular se ordena en laminillas óseas, las cuales se pueden disponer de manera más o menos rectas y paralelas (hueso compacto laminar) o de manera concéntrica alrededor de un canal (hueso compacto de tipo osteónico) (Figuras 4 y 5). En el hueso osteónico, los vasos sanguíneos y nervios viajan por un canal denominado canal de

Havers. Las laminillas óseas concéntricas y los osteocitos, dispuestos entre las laminillas se disponen alrededor del canal de Havers, forman un conjunto denominado osteona o sistema de Havers. Los canales de Havers de osteonas cercanas están conectados mediante canales transversales denominados canales de Volkmann. Del orden de 4 a 20 laminillas óseas se disponen alrededor de un canal de Havers (Figura 5). Los osteocitos se encuentran en unos huecos localizados en las laminillas óseas denominados lagunas. De estas lagunas salen pequeños conductos, denominados canalículos, por donde los osteocitos emiten prolongaciones celulares. Los canalículos se abren a los canales de Havers por donde viajan los vasos sanguíneos, y desde donde los osteocitos obtienen los nutrientes.

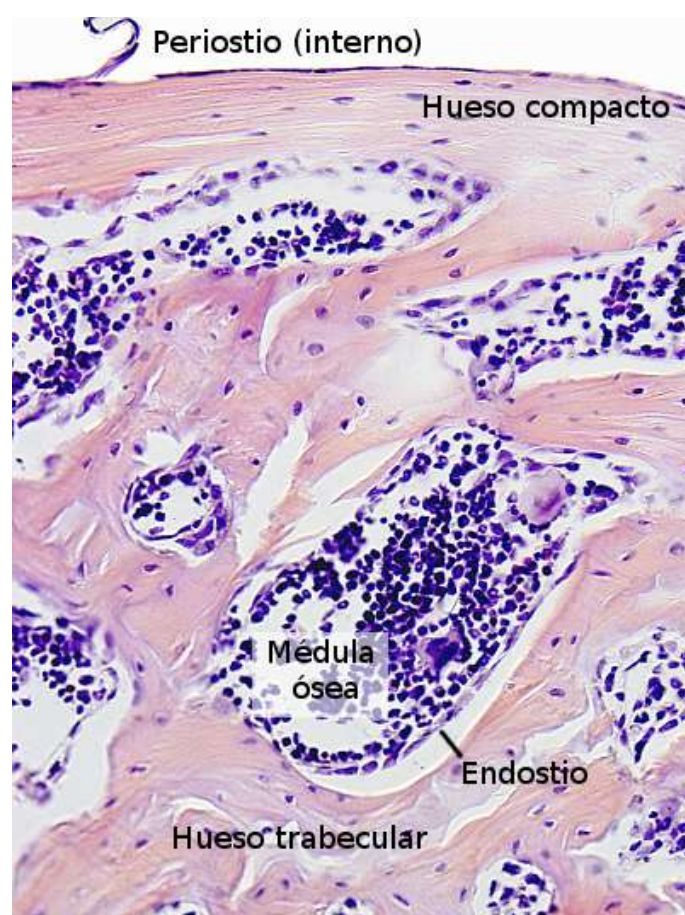


Figura 4: Hueso de ratón (descalcificado y teñido con hematoxilina y eosina).

Las superficies interiores o medulares del hueso compacto, así como las cavidades vasculares del hueso esponjoso, están recubiertas por el denominado en-

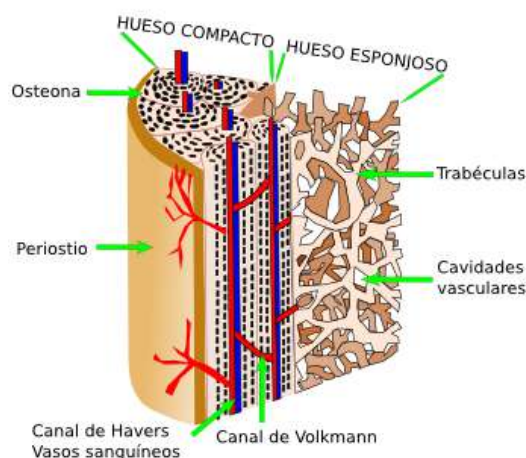


Figura 5: Esquema de una sección de un hueso largo, en concreto la diáfisis, donde se muestra la organización y localización del hueso compacto y del esponjoso.

dostio (Figura 3), que contiene células osteogénicas, osteoblastos y algunos osteoclastos. Recubriendo al hueso externamente se encuentra el periostio, formado por una capa externa de tejido conectivo fibroso y por otra capa más próxima al hueso que contiene material osteogénico, donde se encuentran los osteoblastos. Esta envuelta se encuentra sujeta al hueso mediante haces de colágeno embebidos en la matriz ósea calcificada.

4. Osteogénesis

La osteogénesis es el proceso de formación del hueso. Hay que distinguir entre el origen celular de las células óseas y el modo de formación del hueso. Hay tres linajes celulares embrionarios que pueden producir células óseas: desde el mesodermo paraaxial se producen las vértebras y parte de los huesos del cráneo y la cara, desde el mesodermo lateral se forman los huesos de las extremidades, y a partir de las crestas neurales, derivadas del ectodermo, se forman algunos huesos del cráneo y la cara. Por otro lado hay dos formas de producir hueso a partir de células mesenquimáticas (procedentes de alguno de las tres linajes embrionarios anteriores): intramembranosa y endocondral. La osificación intramembranosa consiste en la formación de hueso directamente desde las células mesenquimáticas, mientras que la osificación endocondral supone la diferenciación de células mesenquimáticas en cartílago y posteriormente la susti-

tución de cartílago por tejido óseo. Como se puede ver el hueso se forma por sustitución de otro preexistente y en los dos casos el primer indicio de la formación de hueso es la aparición de una red de trabéculas óseas que se irán remodelando posteriormente.

Osificación intramembranosa

En este tipo de formación de hueso las células mesenquimáticas se transforman directamente en hueso (Figura 6). Esto ocurre en los huesos planos. En primer lugar hay una condensación de células mesenquimáticas donde se va a formar el hueso y la aparición de unas bandas de matriz dispuestas a modo de retículo. Entorno a estas trabéculas iniciales se agregan células mesenquimáticas que se convertirán en osteoblastos, los cuales empiezan a secretar matriz ósea. Este proceso genera una zona de osificación inicial en torno a la cual se va repitiendo el proceso de maduración de células mesenquimáticas en osteoblastos, con lo que las trabéculas van aumentando de tamaño. La propia secreción y maduración de la matriz extracelular hace que los osteoblastos queden progresivamente rodeados por matriz ósea, lo que los convierte en osteocitos maduros. En los límites externos de este sistema de trabéculas se formará el periostio y el interior de los espacios entre trabéculas se convertirá en médula ósea y endostio.

Inicialmente la matriz ósea que se deposita tienen una organización denominada inmadura o reticular que se transformará en una organización laminada. Los huesos formados por osificación intramembranosa no tienen osteonas típicas, aunque sí hueso compacto en la periferia y hueso esponjoso en su interior.

Osificación endocondral

En este tipo de osificación las células mesenquimáticas se diferencian primero en condrocitos, los cuales son posteriormente sustituidos por células óseas (Figura 7). inicialmente, tras un proceso de compactación, hay una proliferación de los condrocitos para formar un cartílago que servirá de molde para obtener el hueso. Llegado a un punto del desarrollo, los condrocitos de la zona media dejan de dividirse. Entonces crecen enormemente en tamaño y se convierten en condrocitos hipertróficos. Los condrocitos hipertróficos producen un tipo de matriz ex-

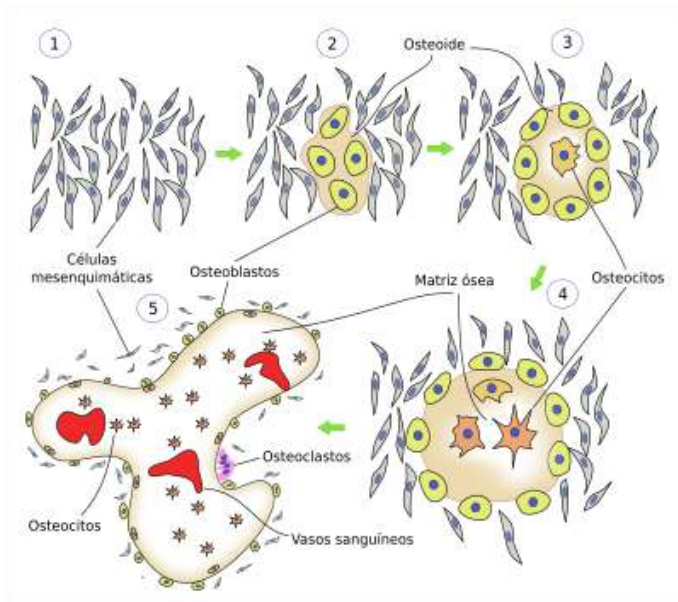


Figura 6: Pasos en la osteogénesis intramembranosa. 1) Células mesenquimáticas. 2) Formación del centro de osificación, producción de osteoide y diferenciación de osteoblastos. 3) Diferenciación de osteocitos, producción de matriz ósea. 4 y 5) Crecimiento del hueso desde el borde del hueso donde hay osteoblastos que progresivamente se van convirtiendo en osteocitos para formar las trabéculas óseas. Cuando la trabécula adquiere un tamaño crítico (5) se produce la invasión por parte de los vasos sanguíneos. 5) Trabécula ósea con osteoblastos en la periferia, osteocitos, y osteoclastos, invasión de vasos sanguíneos.

tracelular que permiten la mineralización. También secretan moléculas para favorecer la angiogénesis, que atrae a los vasos sanguíneos al interior del cartílago, y otra para convertir a las células mesenquimáticas periféricas en osteoblastos. Estos últimos, alrededor de esa zona y se parte más superficial, crean un anillo o collar óseo que rodea el hueso, y que sirve de soporte al hueso.

Los condrocitos hipertrofos mueren por apoptosis. Esos huecos serán invadidos por vasos sanguíneos, los cuales entran formando aberturas que quedarán en el hueso adulto denominadas forámenes nutricios. La llegada de vasos sanguíneo trae osteoblastos que se localizarán en el interior de la estructura y comenzarán a producir matriz ósea interna. Mientras, como se ha mencionado, externamente, los osteoblastos generados en el antiguo pericondrio, también sintetizarán matriz ósea formando hueso en torno al cartílago en degen-

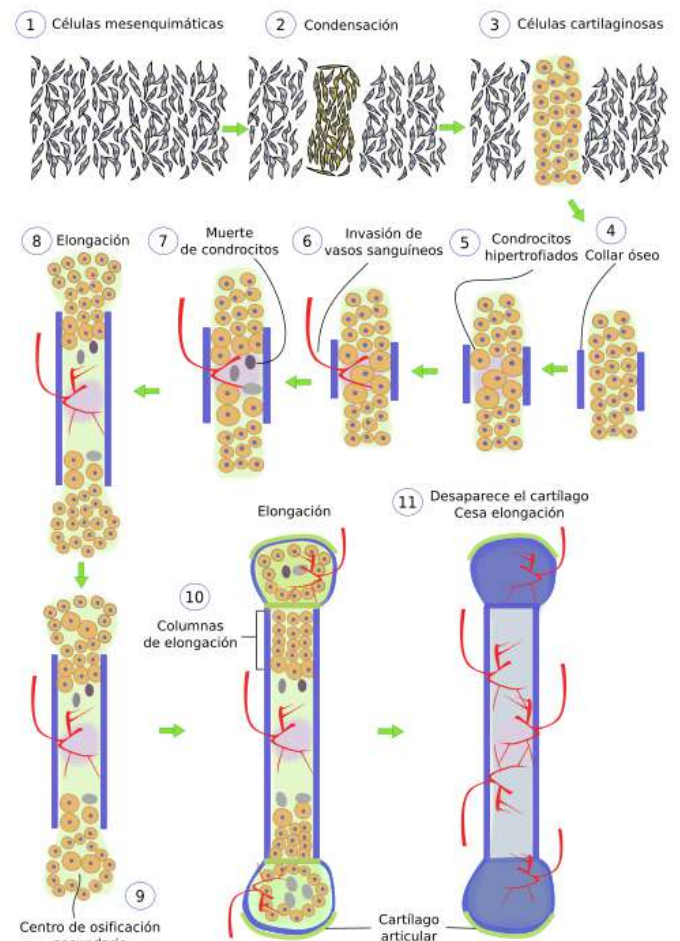


Figura 7: Pasos en la osteogénesis endocondral. 1) Células mesenquimáticas, 2) condensación de las células mesenquimáticas, 3) diferenciación a cartílago, 4) formación del collar óseo a partir del pericondrio (células que rodeaban al cartílago), 5) hipertrofia de condrocitos y mineralización de matriz extracelular, 6) invasión por vasos sanguíneos, 7) muerte de condrocitos hipertrofiados por apoptosis, 8) elongación por proliferación de cartílago en los extremos del hueso, 9) aparición de centros de osificación secundaria en las epífisis, 10) elongación, 11) desaparición de cartílago, excepto el articular, lo que provoca la detención del crecimiento.

eración. En esta zona se formará también el periostio, mientras que internamente, la zona de muerte de condrocitos se irá extendiendo a lo largo de la estructura o molde, y se irá ocupando por vasos sanguíneos, con los cuales llegarán las células que formarán la médula ósea, así como los osteoclastos, los cuales derivan de células sanguíneas.

En los extremos de los huesos largos quedarán restos de cartílago que permitirán el crecimiento en longitud del hueso durante las etapas de crecimiento juvenil y desaparecerán en los huesos maduros. A estas zonas de cartílago que quedan en ambos extremos de los huesos largos se las denomina fisis o placas de crecimiento. Rodeando a la placa de crecimiento hay una estructura denominada anillo pericondral que hace de

soporte a la placa de crecimiento y permite el crecimiento en diámetro.

Los huesos largos también crecen en diámetro, a la vez que en longitud. El crecimiento en grosor se produce por la acción del periostio, el cual generará hueso por osificación intramembranosa hacia el interior.

4 Imagen; Células óseas

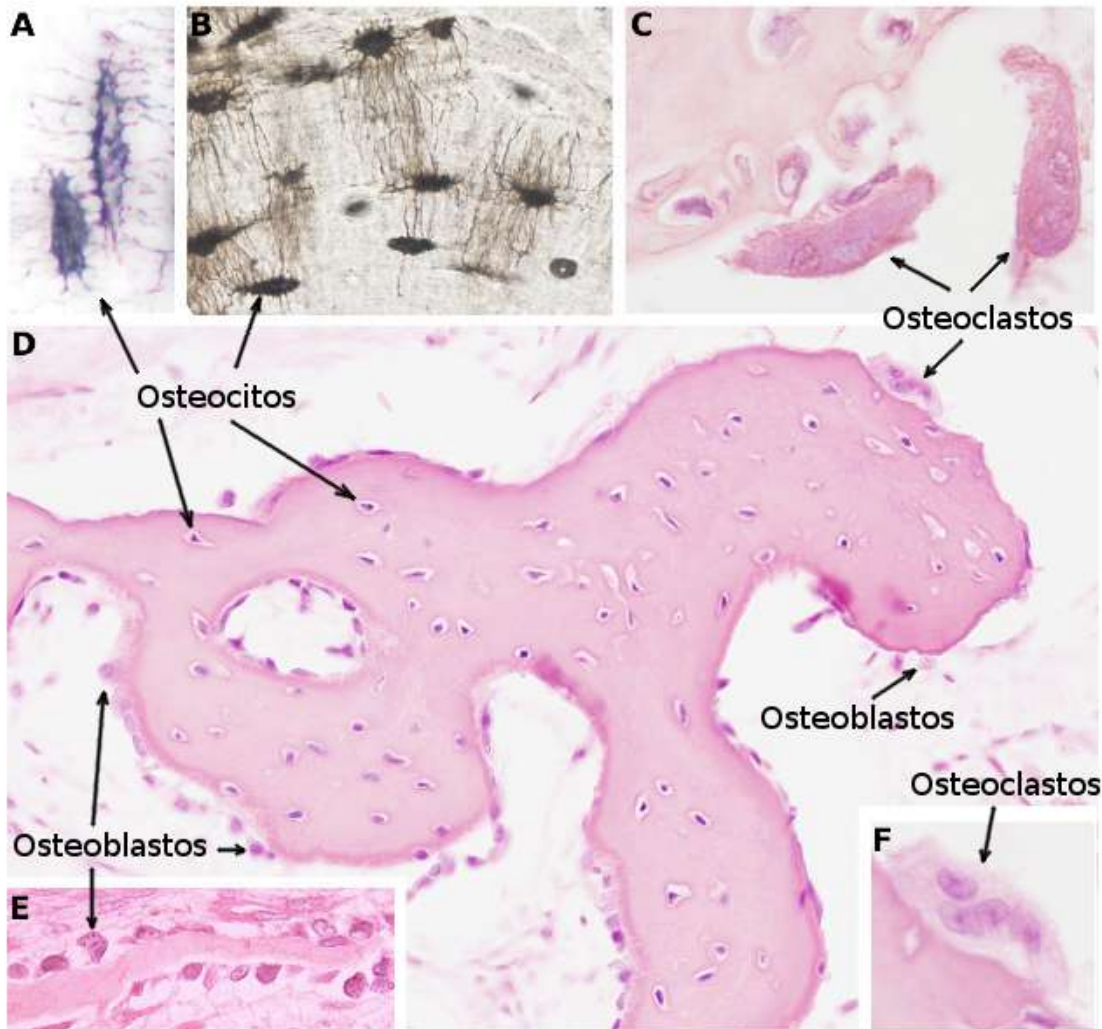


Figura 8: Órgano: hueso. A, B) Hueso compacto y C-F) Hueso en formación. Especie: varias. Técnica: A, B) Desgaste. C-F) Descalcificación, hematoxilina-eosina. La imagen de la figura A ha sido cedida por D. Santiago Gómez Salvador, Depto. Anatomía patológica, Facultad de Medicina, Universidad de Cádiz.

En el hueso hay tres tipos celulares que se encargan de la síntesis, mantenimiento y degradación del hueso: osteoblastos, osteocitos y osteoclastos.

Los osteoblastos (figuras D y E) son las células especializadas en la síntesis de matriz ósea y son responsables del crecimiento y remodelación de la matriz ósea. Como se puede apreciar en las imágenes,

sobre todo en la figura E, que es hueso en formación, se encuentran en el frente de crecimiento del hueso, alineados uno al lado del otro formando una especie de capa celular de una célula de espesor. Son células redondeadas, con el núcleo bien visible situado lejos de la superficie de la matriz ósea. Su forma cambia a columnar, y son más basófilos, cuando están sintetizando mucha matriz, mientras que son más aplanados cuando su tasa de síntesis es baja. La actividad de los osteoblastos se ve afectada por la hormona paratiroidea.

Los osteocitos son el tipo de celular óseo más abundante en el hueso maduro. Se localizan en unas cavi-

dades de la matriz ósea que se denominan lagunas óseas. Como se observa en las figuras A, B y sobre todo en la D. Tienen aspecto de arañas con largas patas (Figuras A y B). Esas patas corresponden a canales que discurren por la matriz extracelular denominados canalículos óseos, en los cuales se extienden las prolongaciones de los propios osteocitos. Estas prolongaciones se desarrollan durante la diferenciación de osteoblastos a osteocitos y comunican osteocitos vecinos. Como se observa en la figura D, los osteocitos están rodeados completamente por matriz ósea.

Los osteoclastos se encargan de eliminar hueso, tanto la matriz ósea mineralizada como la orgánica, mediante un proceso denominado reabsorción. Como se observa en las figuras C, D y F, son células muy grandes y multinucleadas. En la figura C se observa que la superficie del osteoclasto orientado hacia el hueso presenta una forma muy ondulada, con numerosos y densos pliegues. Esta especialización de la superficie del osteoclasto se produce cuando está reabsorbiendo hueso y aquí se localizan numerosas enzimas encargadas de degradar la matriz ósea.

5 Imagen; Fibras de colágeno

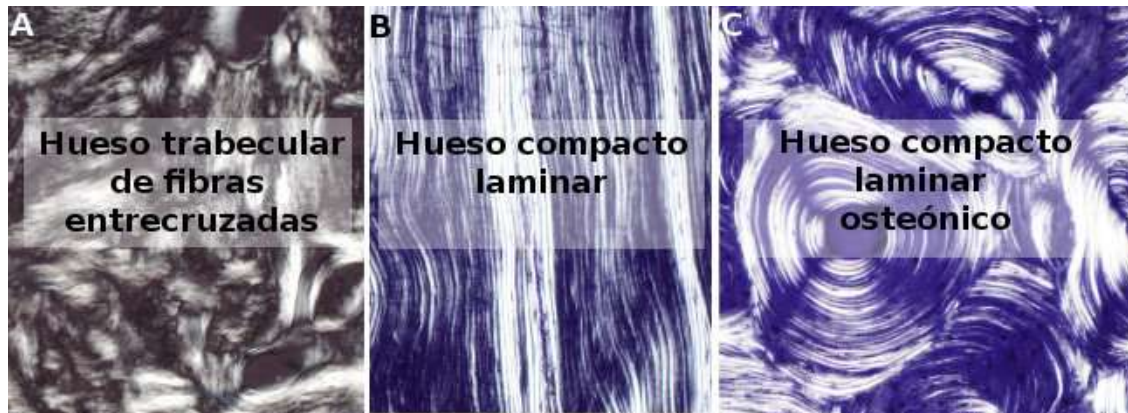


Figura 9: Órgano: A) Mandíbula; Hueso trabecular de fibras entrecruzadas Especie: Perro (*Canis familiaris*; mamíferos) Técnica: Osteodistracción, desgaste. Órgano: B) Tibia; Hueso compacto laminar Especie: Humano (*Homo sapiens*; mamíferos) Técnica: Desgaste más luz polarizada. Órgano: C) Tibia; Hueso compacto de tipo osteónico Especie: Humano (*Homo sapiens*; mamíferos) Técnica: Desgaste más luz polarizada. D. Santiago Gómez Salvador (Depto. Anatomía patológica, Facultad de Medicina, Universidad de Cádiz) ha cedido las imágenes y es coautor de la edición del texto.

A) Imagen de un hueso trabecular no laminar donde se observa la disposición irregular de las fibras de colágeno, que se disponen de forma entrecruzada. Los osteocitos son difíciles de distinguir pero aparecen como pequeñas manchas oscuras. Esta organización ósea es típica de vertebrados menos desarrollados, mientras que en vertebrados más complejos aparece en lugares concretos o temporalmente. Por ejemplo, se forma de manera transitoria al principio de la osteogénesis, como en fetos y recién nacidos, sustituyéndose posteriormente por hueso trabecular laminar. En adultos se puede encontrar en las proximidades de las suturas de los huesos planos, en alveolos

dentarios y en algunos puntos de inserción de tendones. También se forma en circunstancias especiales como en las lugares de reparación de fracturas o en ciertos tumores óseos. En estos casos la formación del hueso es secundaria ya que se deposita sobre hueso preexistente. La imagen A procede de una mandíbula sometida a un proceso traumático como la osteodistracción.

B) Imagen de hueso compacto laminar formado durante la osteogénesis de las diáfisis de una tibia. Este tipo de organización se establece en las proximidades del periostio y del endostio formando el denominado sistema circunferencial externo e interno respectivamente.

C) Internamente al hueso compacto laminar se encuentra el sistema compacto de tipo osteónico, donde las fibras de colágeno se disponen alrededor de un canal central denominado canal de Havers. Por el canal de Havers discurren los vasos sanguíneos. Las fibras se organizan en bandas denominadas lamelas, entre las que se encuentran los cuerpos celulares de los osteocitos.

6 Imagen; Óseo trabecular

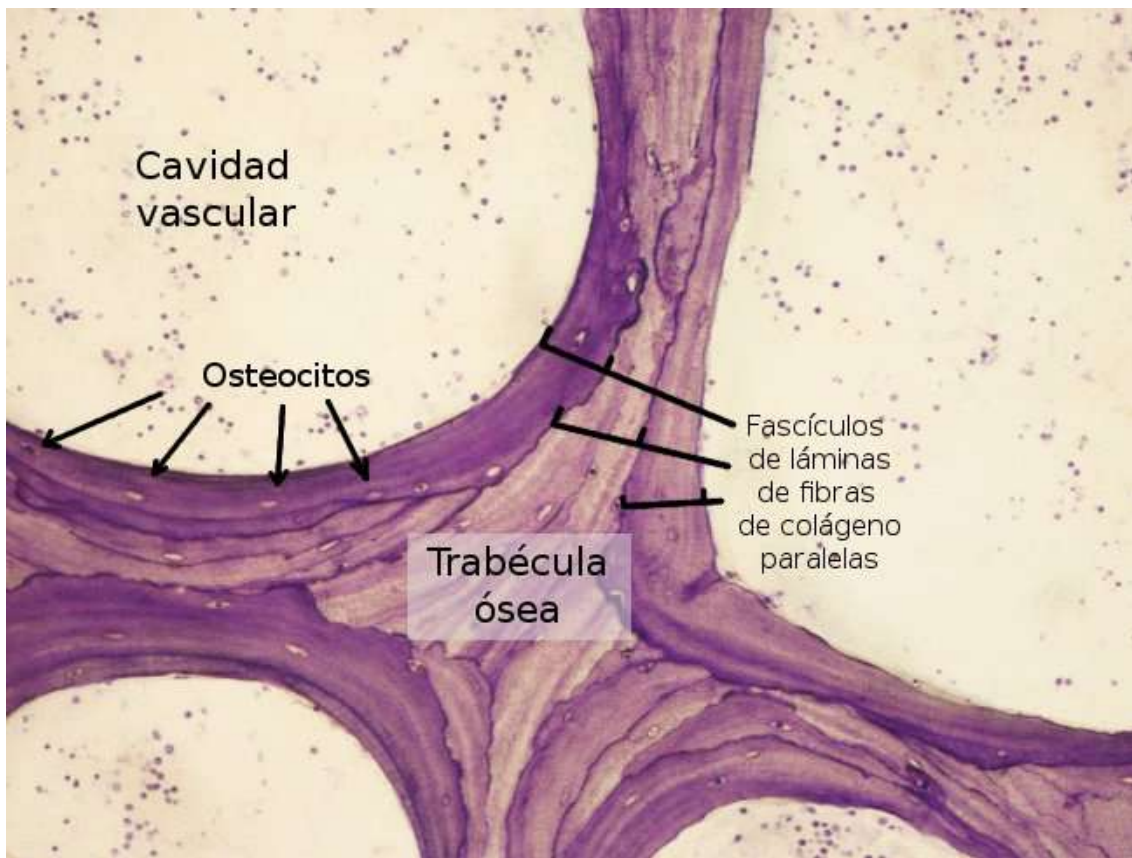


Figura 10: Órgano: vértebra, hueso trabecular. Especie: oveja (*Ovis aries*; mamíferos). Técnica: Teñido con azul de toluidina. La imagen ha sido cedida por D. Santiago Gómez Salvador, Depto. Anatomía patológica, Facultad de Medicina, Universidad de Cádiz.

Este tejido está constituido por un entramado tridimensional de trabéculas óseas ramificadas que limitan un sistema de cavidades vasculares amplias e irregula-

res, las cuales albergan vasos sanguíneos y células de la médula ósea en el seno de un conjuntivo laxo. Las trabéculas están formadas por láminas óseas de espesor variable ($3-7\ \mu\text{m}$) que son capas bien diferenciadas de matriz recorridas por fibras colágenas paralelas entre sí, en donde los osteocitos se distribuyen regularmente.

7 Imagen; Óseo compacto

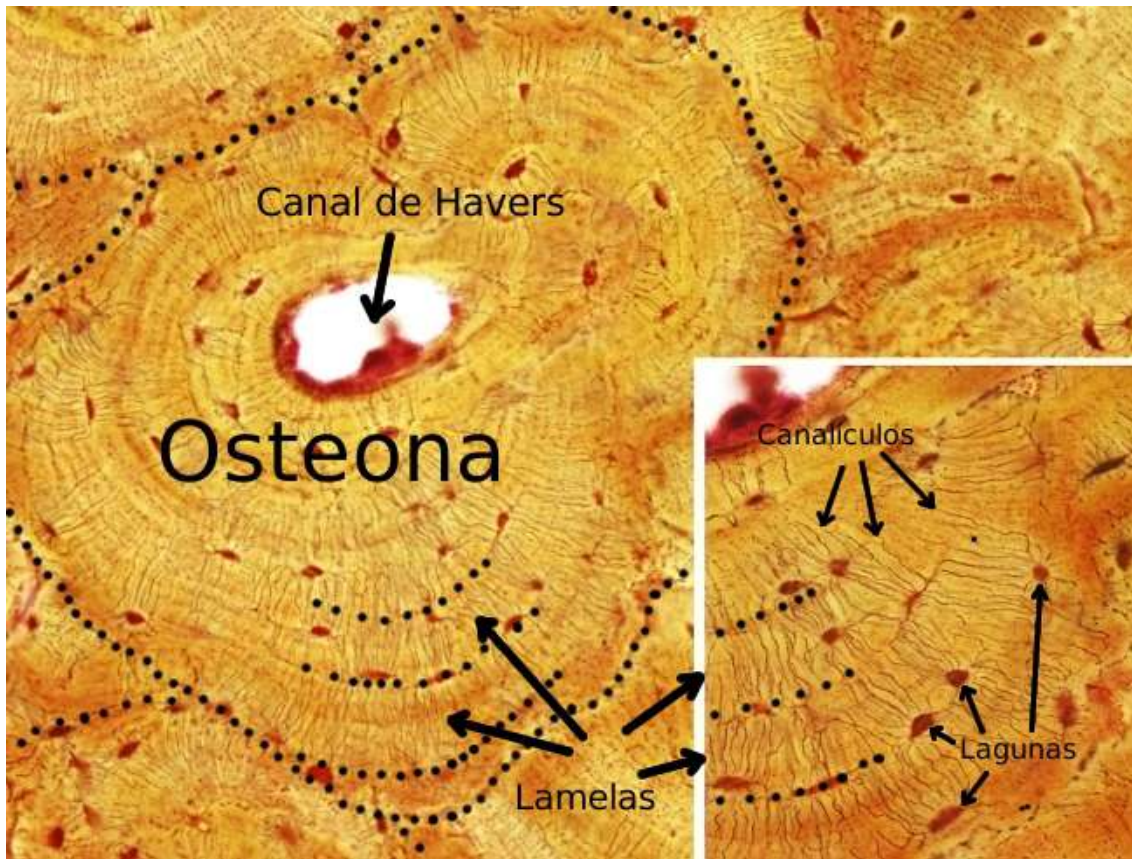


Figura 11: Órganos. hueso, hueso compacto. Especie: mamífero. Técnica: desgaste.

El hueso compacto osteónico se caracteriza porque su matriz ósea (sustancia intersticial mineralizada) se organiza formando lamelas o laminillas óseas que se disponen de manera concéntrica en torno a una canal que contiene vasos sanguíneos y nervios denominado canal de Havers. Las células del hueso maduro son los osteocitos y ocupan unos espacios denominados lagunas, dispuestos, al igual que las laminillas, de manera concéntrica. Las lagunas, y por tanto los osteocitos,

están comunicados entre sí por una red de finos conductos, los canaliculos calcóforos. Esta comunicación conecta a las lagunas más alejadas con los vasos sanguíneos presentes en el canal de Havers. Los nutrientes no difunden por la matriz ósea como lo hacen por la matriz cartilaginosa, por lo que utilizan esta red de canaliculos para llegar a todos los osteocitos. Al conjunto de canal de Havers más laminillas, lagunas y canaliculos asociados a él, se denomina osteona, que es la unidad estructural del hueso compacto osteónico. El tamaño de una osteona es variable y el número de laminillas puede oscilar entre 4 y 20.

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos animales

CONECTIVO PROPIO

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Febrero 2020)

3 Conectivo propio

En el tejido conectivo propiamente dicho nos encontramos distintos tipos de células embebidas en una matriz extracelular más o menos abundante formada por fibras y sustancia fundamental (Figura 2). Este tejido está muy extendido por todo el cuerpo. Rellena espacios entre órganos (Figura 3), por ejemplo entre la piel y los músculos, rodea a los vasos sanguíneos, a los nervios y a muchos órganos, forma el estroma de órganos como el riñón, el hígado, glándulas, gónadas, etcétera. Y también es el tejido que forma los tendones, los ligamentos, la córnea y la dermis.

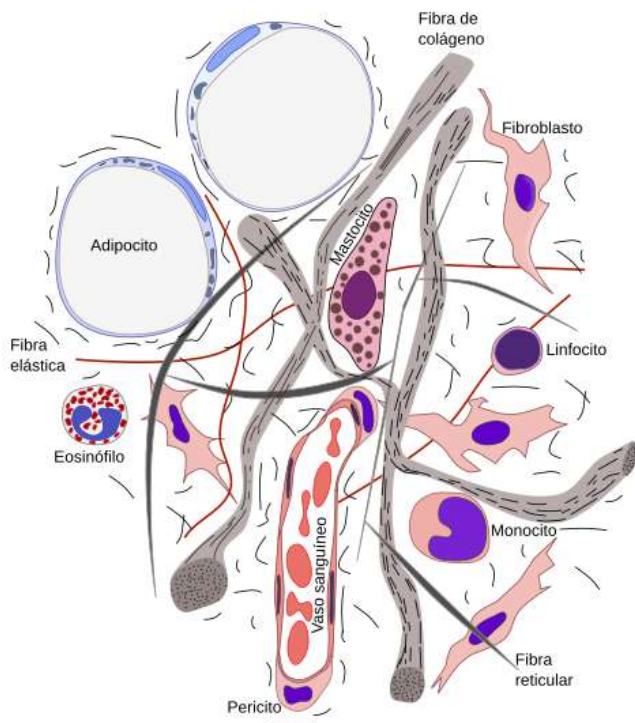


Figura 2: Tipos celulares y fibras de la matriz extracelular que se pueden encontrar en el tejido conectivo laxo, un tipo de tejido conectivo propiamente dicho. La proporción de estos elementos es variable según el tipo de tejido conectivo (modificado de Krstić, 1989)

Las células principales son los fibroblastos (Figura 4), cuya función es producir y liberar los diversos componentes de la matriz extracelular. En el microscopio óptico, el fibroblasto se observa como una célula alargada, con aspecto irregular más o menos fusiforme, con un núcleo ovoide que presenta uno o

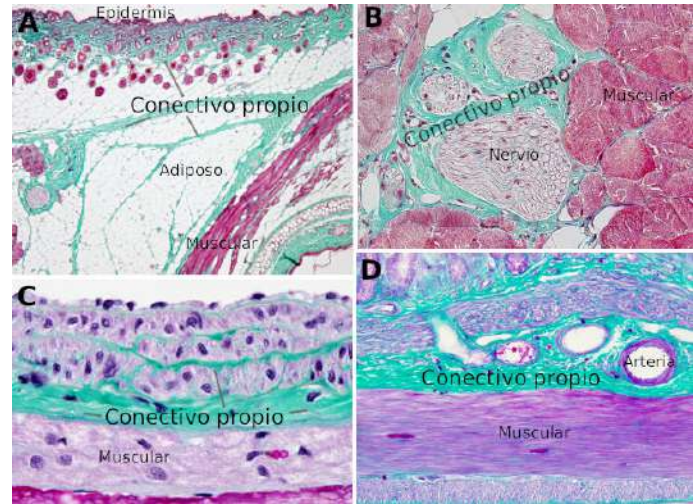


Figura 3: Tejido conectivo propio distribuido en diferentes órganos. Las 4 imágenes corresponden a tejidos teñidos con tricrómico de Masson, por lo que el tejido conectivo aparece de color verdoso. A: Tegumento, pabellón auditivo. B: Músculo esquelético y nervio. C: Pared arterial. D: Submucosa, mucosa y muscular del estómago

dos nucléolos y con un citoplasma generalmente poco visible. Otras células como las mesenquimáticas y las reticulares son típicas de determinadas variedades de conectivo propiamente dicho, como veremos más adelante.

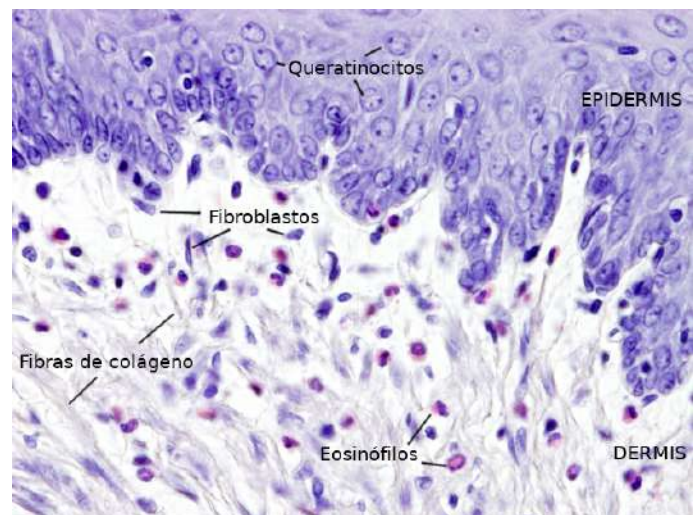


Figura 4: Fibroblastos en la dermis. En la dermis hay muchos otros tipos celulares difícilmente identificables con tinciones generales como ésta.

Los fibroblastos se consideran células residentes

porque son las células típicas del tejido conectivo propiamente dicho. También se pueden encontrar otras células que se generan normalmente en la médula ósea y llegan al tejido conectivo desde los vasos sanguíneos, tales como los monocitos, los cuales por diferenciación darán lugar a los macrófagos, los mastocitos, los basófilos, eosinófilos, neutrófilos, células plasmáticas y linfocitos. Todas ellas están relacionadas con funciones de defensa e inmunidad, pueden desplazarse por la matriz extracelular del tejido conectivo y su presencia o ausencia varía según las condiciones y la localización del tejido conectivo. Otro tipo celular que aparece en el tejido conectivo son los adipocitos. Es interesante que los adipocitos y los fibroblastos tienen el mismo precursor mesenquimático.

De acuerdo con la proporción y características de la matriz extracelular y de las células que componen los tejidos conectivos propiamente dichos podemos encontrar distintas variedades.

1. Conectivo laxo

El tejido conectivo laxo o areolar es el más abundante de los tejidos conectivos y una de sus características es que no posee una organización estructurada sino células inmersas dispersas en una matriz extracelular abundante. Tiene una distribución muy extensa y se puede considerar como ubicuo ya que aparece en todos los órganos, llenando espacios tanto internos como entre órganos. Se encuentra en zonas que no requieren una gran resistencia a las tensiones mecánicas. Rellena los espacios entre la piel y los músculos, se encuentra bajo los epitelios, recubre órganos, vasos sanguíneos, nervios, forma parte del estroma de órganos como el riñón, el hígado, glándulas, testículos, y otros, forma parte de la pared de órganos como el digestivo, etcétera.

Esta compuesto sobre todo por fibroblastos y por matriz extracelular abundante. Su matriz extracelular se compone de fibras dispersas de colágeno, elásticas y de las menos abundantes reticulares. Este tejido desempeña un papel fundamental en la nutrición de otros tejidos y órganos, ya que los nutrientes difunden fácilmente por la parte acuosa de su matriz extracelular. Pero además presenta una gran cantidad de vasos sanguíneos, prolongaciones nerviosas, así

como partes secretoras de glándulas exocrinas. No es un tejido especializado.

2. Conectivo denso

El tejido conectivo denso presenta predominancia de fibras de colágeno y elásticas respecto a la sustancia fundamental y a los fibroblastos, mucho más que en el laxo. Así, no presenta tantos espacios abiertos como el conectivo laxo. A los fibroblastos del tejido conectivo denso se les suele llamar fibrocitos para indicar que su actividad es mucho menor que en el conectivo laxo. Otra característica es que tienen una menor diversidad de tipos celulares. Hay que tener en cuenta que hay una transición entre los tejidos conectivos laxos y densos, y algunas veces no es fácil asignarlos a una categoría u otra. La principal función del tejido conectivo denso es contrarrestar tensiones mecánicas. Aunque en la mayoría de los tejidos conectivos densos hay una mayor abundancia de fibras de colágeno, hay unos pocos cuya matriz extracelular está formada sobre todo por fibras elásticas y se les llama conectivos densos elásticos. Por tanto se pueden considerar tres variantes dentro del tejido conjuntivo denso: irregular, regular y elástico.

2.1. Conectivo denso irregular

El tejido conectivo denso irregular posee grandes cantidades de fibras de colágeno agrupadas en haces gruesos orientados en todas las direcciones formando una red tridimensional. Es un tejido mecánicamente fuerte. Las fibras de colágeno son más gruesas y numerosas que en el tejido conectivo laxo, y tiene poca densidad de vasos sanguíneos y fibras nerviosas. Se encuentra en la dermis de la piel (sobre todo en la dermis reticular), formando las cápsulas que envuelven los órganos, en la meninge duramadre, en el periostio, pericardio, válvulas cardíacas y cápsulas articulares.

2.2. Conectivo denso regular

El tejido conjuntivo denso regular posee una matriz extracelular con una gran cantidad de fibras de colágeno que se ordenan en forma regular, generalmente en haces paralelos. Esto refleja unas necesidades mecánicas de resistencia a estiramientos unidireccionales. De hecho, este tejido se encuentra en aquellas estructuras como los tendones, ligamentos y las vainas o fascias que rodean a los músculos es-

queléticos, y también hay tejido conectivo denso regular en algunos tendones aplanados (o aponeurosis) de los músculos abdominales, donde las fibras adoptan una orientación en diferentes direcciones puesto que los estiramientos mecánicos se dan en diferentes direcciones. La córnea es otra estructura formada por tejido conectivo denso regular con capas de fibras de colágenos orientadas de forma perpendicular entre sí.

2.3. Conectivo denso elástico

El tejido conectivo denso elástico destaca por la abundancia de fibras elásticas, que le confieren al órgano, además de un característico color amarillento, una gran elasticidad. Este tejido se encuentra en órganos que sufren estrés mecánico (estiramientos y contracciones) debido a presiones o tensiones. Las fibras elásticas se disponen normalmente paralelas unas a otras formando haces de grosor variable, y a veces como fibras individuales. Es habitual encontrar conjuntivo laxo con fibroblastos rodeando al conectivo elástico para mantener la cohesión. El tejido conjuntivo denso elástico se localiza en los ligamentos elásticos que se encuentran en la columna vertebral uniendo las vertebrae y permitiendo la movilidad de la columna. Otros ejemplos son el grueso ligamento nuchal y los pequeños ligamentos de la laringe.

3. Conectivo mucoso

El tejido conectivo mucoso o gelatinoso tiene aspecto de gelatina, está muy hidratado, es turgente y presenta una gran resistencia mecánica. Esto es debido a sus componentes celulares y a su matriz extracelular. Así, la mayor parte del tejido es matrix extracelular pudiendo representar hasta el 95% de su contenido. Posee pocas células, que tienen características similares a los miofibroblastos. La proteína más abundante de la matriz extracelular es el colágeno tipo I, que forma fibras delgadas. Los proteoglicanos, abundantes en la matrix extracelular, contienen sobre todo condrotín sulfato y dermatán sulfato. El ácido hialurónico es también muy abundante.

Este tejido abunda en el periodo embrionario y es poco frecuente en adultos. Es el principal componente del cordón umbilical, donde se organiza formando una estructura espiral retorcida denominada gelatina de Wharton. Al contrario que otros tejidos conectivos,

en el tejido conectivo mucoso de humanos no se ha encontrado otro tipo celular diferente a los miofibroblastos (células con características intermedias entre musculares y fibroblastos), ni tampoco posee vasos sanguíneos, ni linfáticos, excepto las dos arterias y una vena que comunican al embrión con la placenta. Este tejido se encuentra en regiones concretas como la placa coriónica de la placenta y alrededor de los capilares fetales, y también en la cresta de algunas aves.

El tejido mucoso del cordón umbilical está siendo estudiado muy intensamente puesto que de sus células se pueden derivar células madre pluripotenciales que pueden diferenciarse en células diferenciadas de diferentes tejidos. Esto le aporta una gran potencialidad como fuente celular para terapias regenerativas e ingeniería de tejidos.

4. Conectivo mesenquimático

El tejido conectivo mesenquimático o mesénquima está formado por células indiferenciadas o mesenquimáticas y materia extracelular laxa de aspecto gelatinoso. Esta disposición laxa permite a las células una gran movilidad, muy útil para organizarse en estructuras nuevas durante las etapas embrionarias. Se puede considerar como un tejido pasajero puesto que es abundante en el embrión, pero aparece también en menor medida en algunos órganos de animales adultos como en la médula ósea, en la grasa, músculos, y pulpa dental de los dientes de leche. A estas células en adultos se les llama células madres mesenquimáticas.

El tejido mesenquimático deriva en su mayor parte del mesodermo, pero también hay una parte de mesénquima en la zona de la cabeza que deriva de las crestas neurales. A partir de él se forman, durante el desarrollo embrionario, no sólo los tejidos conectivos propiamente dichos sino también cartílago, hueso, los sistemas sanguíneo y linfático, incluso se puede diferenciar en músculo liso. Además, mediante señales enviadas por el mesénquima al tejido epitelial se inicia la formación de numerosos órganos del cuerpo.

5. Conectivo reticular

El tejido conjuntivo reticular se caracteriza por poseer fibras reticulares. Las células que las producen son fibroblastos denominados células reticulares. Las

fibras reticulares o de reticulina pueden aparecer en otros tejidos conectivos, pero es en éste donde son más abundantes. Están formadas sobre todo por colágeno tipo III, que hace fibras más delgadas (150 nm de diámetro), ramificadas, anastomosadas y con mayor contenido de carbohidratos. El aspecto ramificado de las fibras reticulares distingue estas fibras de otras formadas por otras fibras de colágenos formados por los tipos I y II. Las fibras son tan finas que no se observan con el microscopio óptico a no ser que se pongan de manifiesto con impregnaciones de plata o con tinciones con PAS.

La principal misión del tejido reticular es formar un andamiaje que sirve de soporte a otras células. En él hay un gran número de células distintas a los fibroblastos, como son los linfocitos, células adiposas, musculares lisas, macrófagos, células madre hematopoyéticas, etcétera. Así, la densidad celular es mayor que en otros tejidos conectivos. Normalmente las células reticulares están unidas a las fibras reticulares y ambos quedan relativamente fijos, mientras que las otras células se mueven con facilidad por el tejido. La función del tejido reticular es importante en órganos como los nódulos linfoides, el riñón, paredes de las arterias, el bazo, el hígado y la médula ósea, en las tonsilas o amígdalas, en las placas de Peyer del íleon y menos abundante en otras zonas.

Bibliografía

Davies JE, Walker JT, Keating A. 2017. Concise review: Wharton's jelly: the rich, but enigmatic, source of mesenchymal stromal cells. *Stem cells translational medicine*. 6: 1620-1630.

Krstić, R. V. 1989. Los tejidos del hombre y de los mamíferos. Editorial Interamericana. McGraw-Hill. Madrid. ISBN: 84-7615-413-5.

MacCord, K. Consultado en 2017. Mesenchyme. The Embryo Project Encyclopedia.

4 Imagen; Conectivo laxo

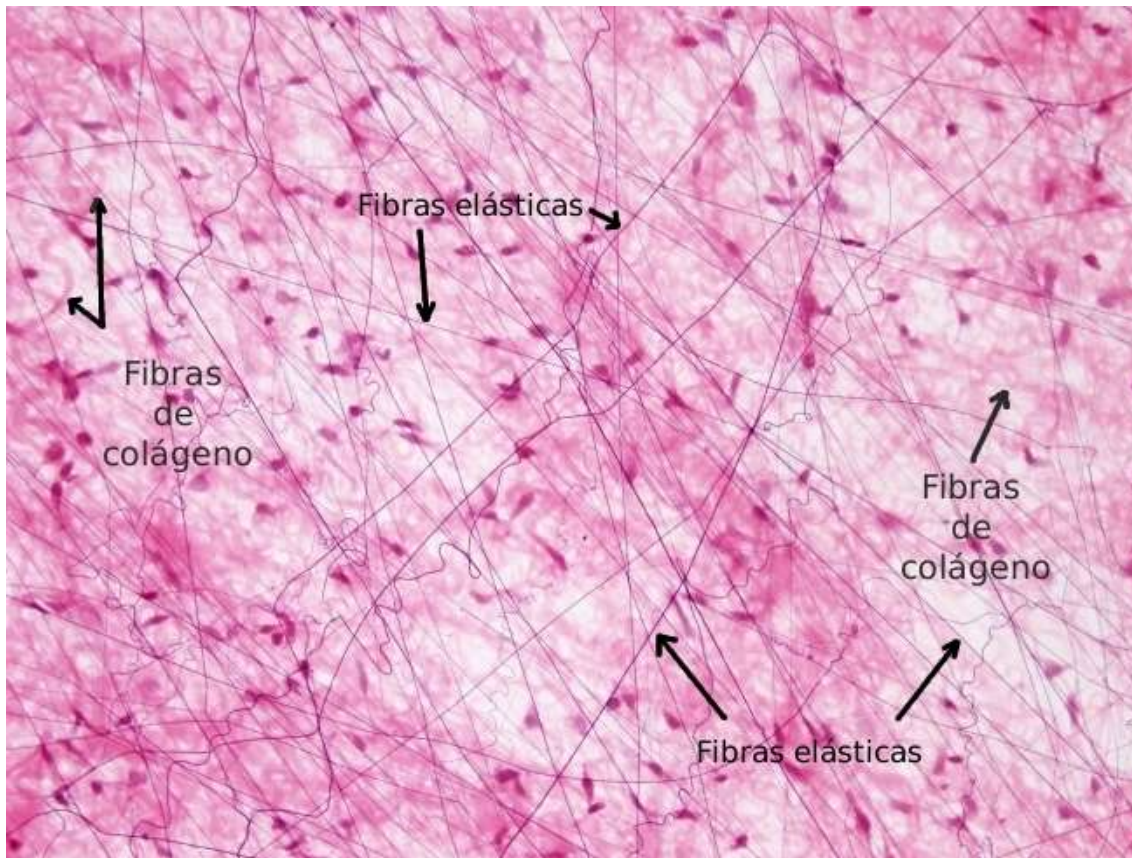


Figura 5: Tejidos internos: conectivo laxo. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: cortes de parafina de 8 μ m teñidos con hematoxilina - eosina.

Más imágenes

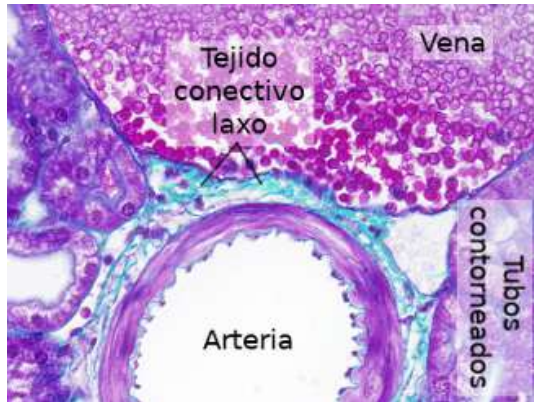


Figura 6: Tejido conectivo laxo (color verde-azulado) en torno a vasos sanguíneos en el riñón.



Figura 7: Tejido conectivo laxo (color verde-azulado) en la mucosa del esófago.

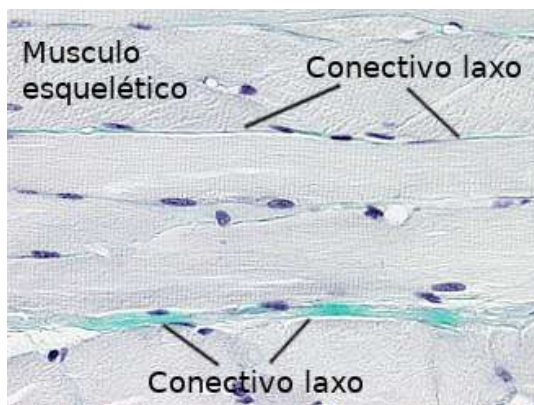


Figura 8: Tejido conectivo laxo (color verde-azulado) entre las fibras musculares esqueléticas formando el endomisio.

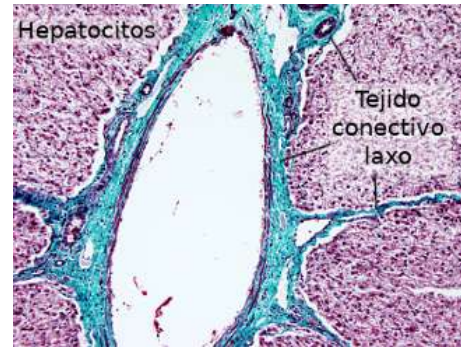


Figura 9: Tejido conectivo laxo (color verde-azulado) rodeando a los lobulillos hepáticos.

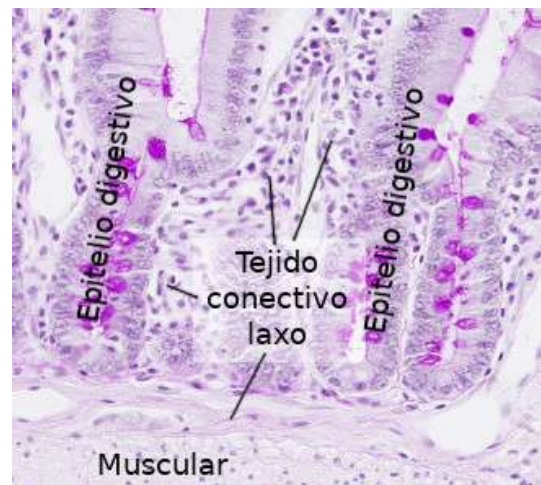


Figura 10: Tejido conectivo laxo en la mucosa y submucosa del intestino delgado.

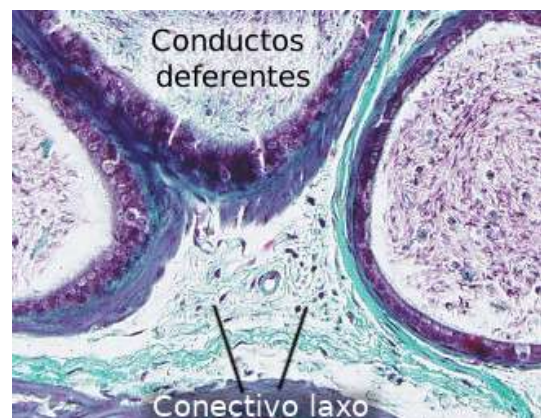


Figura 11: Tejido conectivo laxo (color verde-azulado) entre los conductos eferentes del testículo.

5 Imagen; Conectivo laxo

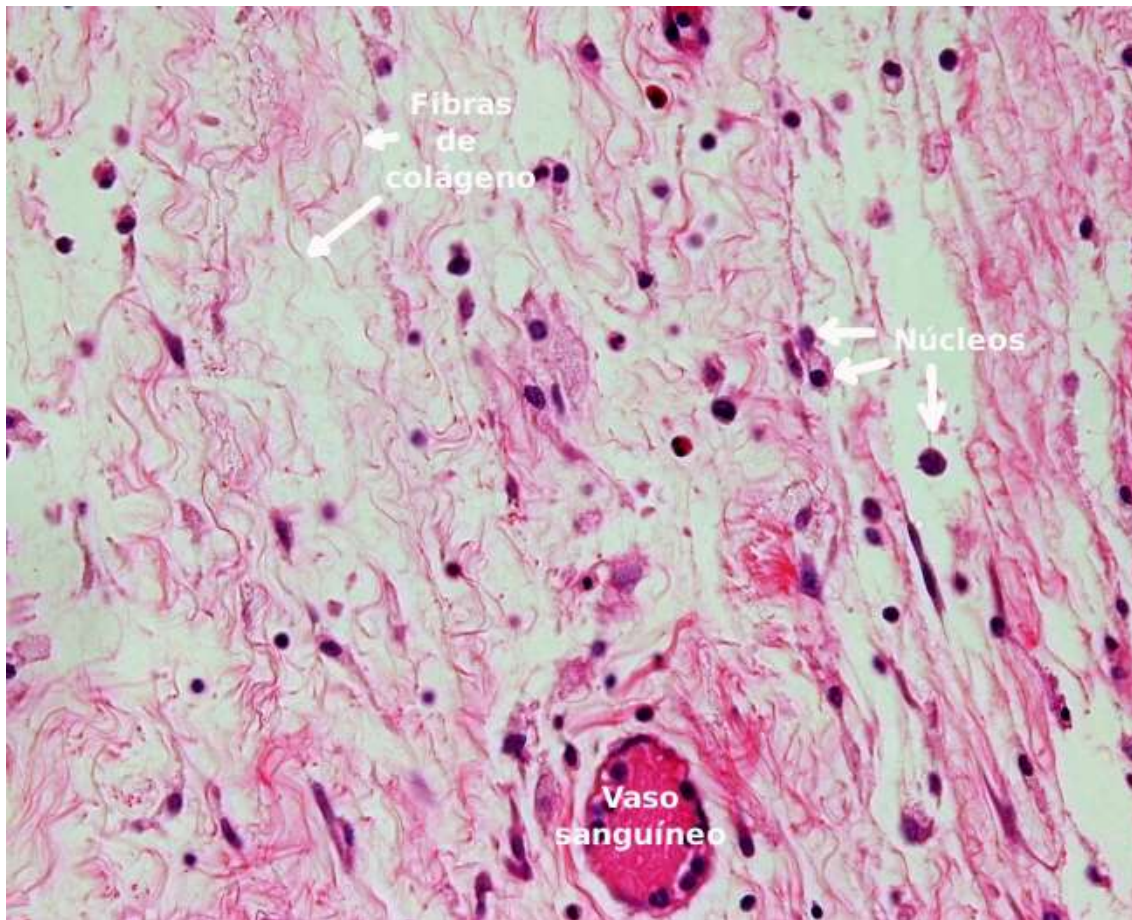


Figura 12: Tejidos internos: conectivo laxo Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos) Técnica: hematoxilina-eosina en cortes de 8 micras de parafina.

6 Imagen; Denso irregular

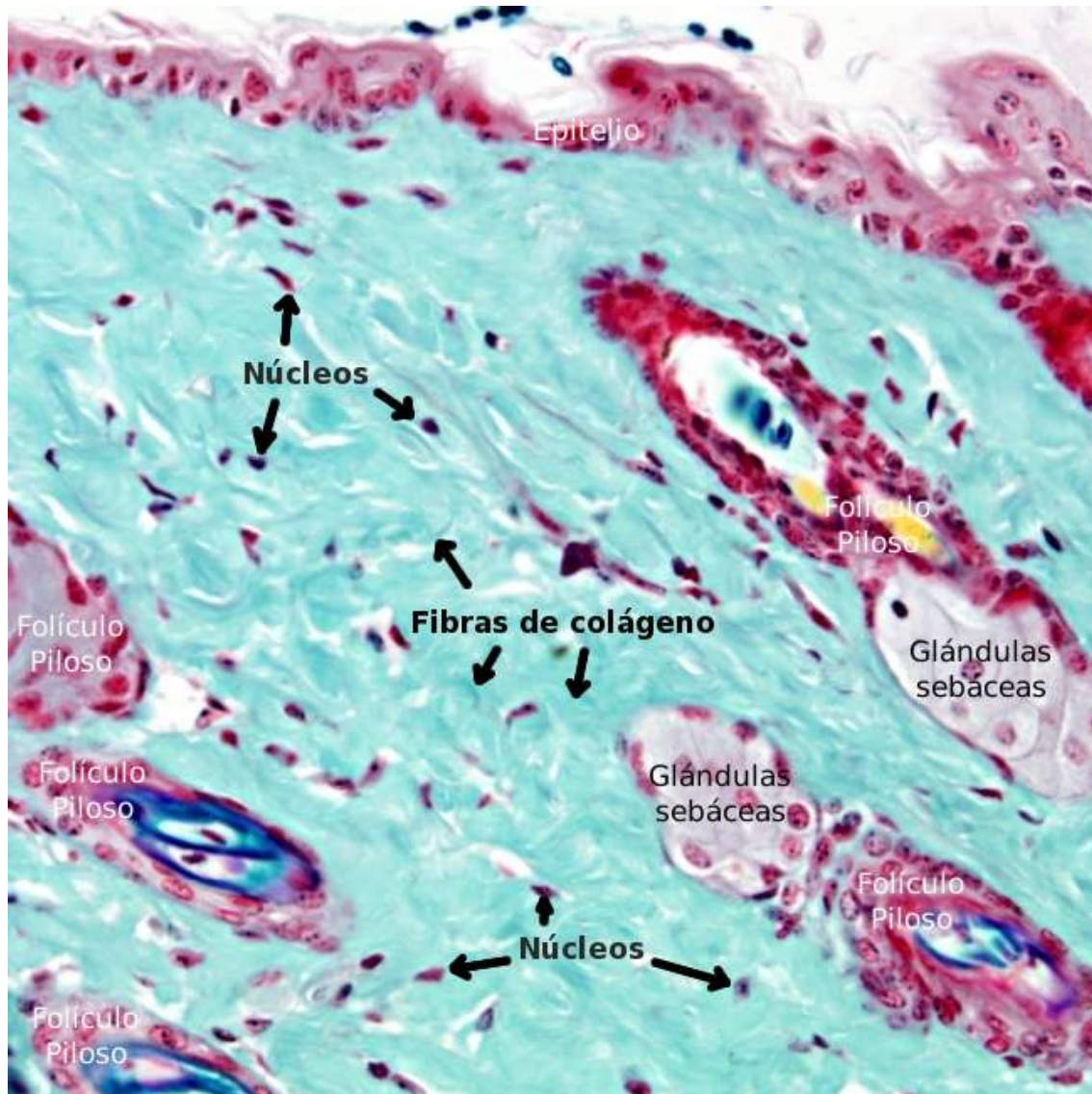


Figura 13: Órgano: piel, conectivo denso irregular de la dermis. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: corte de 8 micras de parafina, tricrómico de Mallory.

En esta imagen de piel aparece la dermis teñida de azul-verdoso. Se pueden observar grandes fibras de colágeno fuertemente empaquetadas, con pocos espacios libres, y orientadas en todas las direcciones. El

grosor y la alta densidad de las fibras de colágeno hacen que quede poco espacio libre para la ubicación de los fibroblastos. De éstos sólo se observa el núcleo, puesto que el citoplasma es difícilmente distinguible a microscopía óptica. También posee fibras elásticas más dispersas. La orientación de las fibras en todas las direcciones permite a la piel resistir tensiones mecánicas provenientes de múltiples direcciones.

Más imágenes

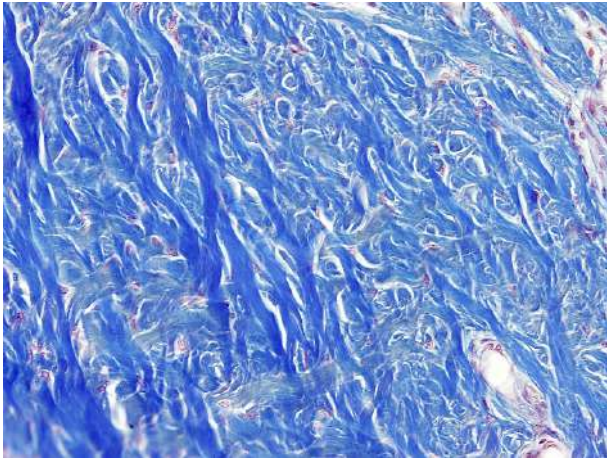


Figura 14: Colágeno de la dermis.

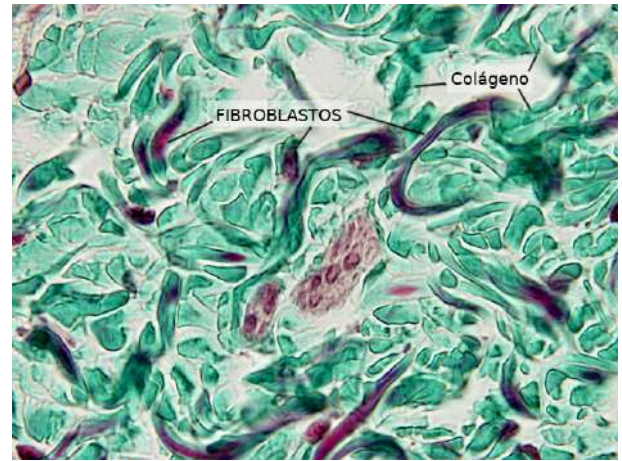


Figura 15: Fibroblastos en la dermis. Esta imagen pertenece a un tejido conectivo denso irregular donde los fibroblastos se encuentran entre paquetes de fibras de colágeno.

7 Imagen; Denso regular

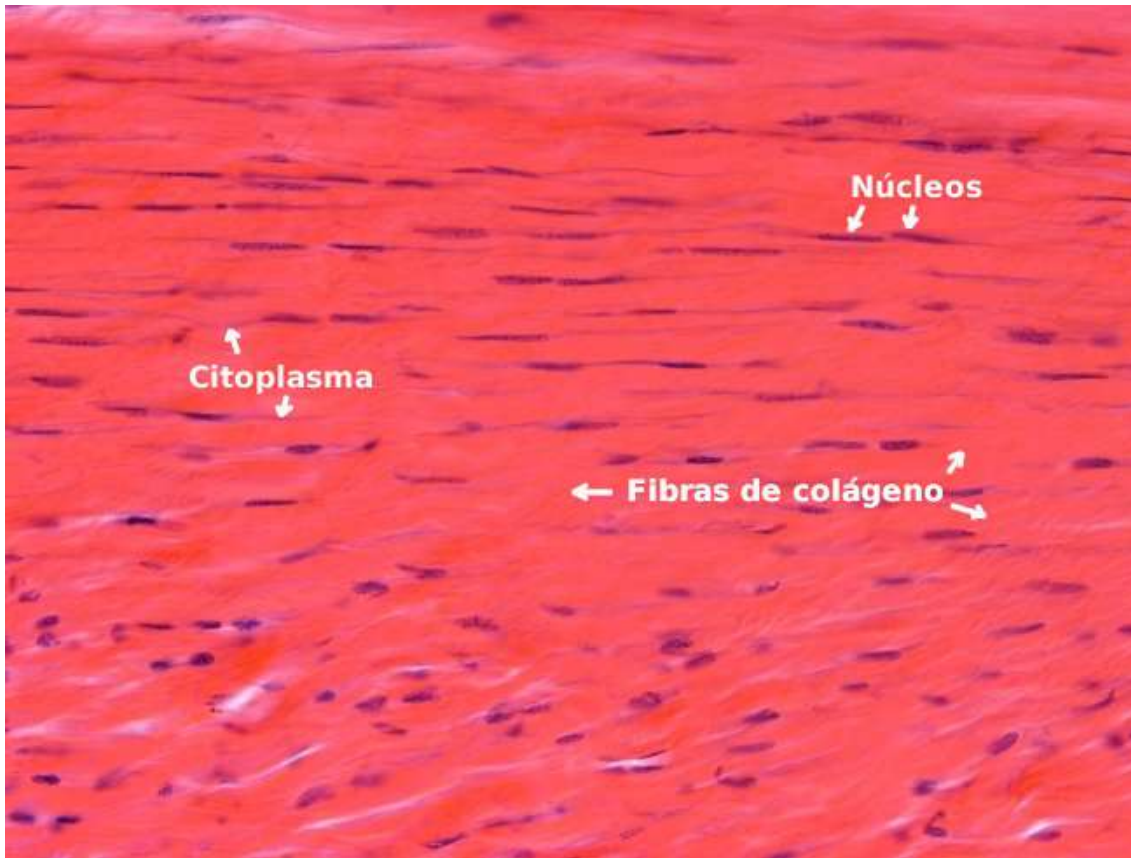


Figura 16: Órgano: tendón, conectivo denso regular. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina en cortes de 8 micras de parafina.

En esta imagen se aprecia que la mayor parte del tejido es matriz extracelular (color rojo proporcionado por la eosina), mientras que los fibroblastos (color oscuro de la hematoxilina) aparecen con sus núcleos muy aplanados, sobre todo en la mitad superior de la imagen. Se puede observar que apenas hay espacios claros en el tejido, por lo que la matriz está muy empaquetada, y por ello se llama conectivo denso. Pero además, los haces de fibras de colágeno están orientadas en la misma dirección y por ello se llama conectivo regular. En la mitad superior de la imagen estos haces están orientados paralelos a la superficie del corte. Los fibroblastos adoptan la orientación de las fibras y aparecen en hilera.

En el tendón la matriz extracelular está formada por colágeno (65-80 % del peso seco), fundamental-

mente es de tipo I, y por elastina (1 al 2 % del peso seco), ambos embebidos en un medio de proteoglicanos y agua. En el hombre, las microfibrillas de colágeno tienen un diámetro de entre 60 y 175 nm. Entre ellas se establecen puentes que hacen resistente al tejido. Hay que tener en cuenta que las fibras de colágeno sólo se estira un 4 o 5 % en longitud. Las fibras de colágeno se orientan de manera paralela y muy compactas, dejando muy poco espacio libre para los fibroblastos, que se tienen que adaptar a los huecos dejados por ellas. Los fibroblastos del tendón se llaman tenoblastos y tenocitos (según su grado de diferenciación), y se alargan y aplanan siguiendo la orientación de las fibras. Van a producir mucho colágeno, y fibras elásticas, por lo que poseen abundante retículo endoplasmático y numerosos ribosomas.

El tendón se ancla por uno de sus extremos a la parte fibrosa del periostio, aunque algunas fibras

pueden internarse en la matriz ósea. En el tendón pueden encontrarse células cartilaginosas en las proximidades de su unión al hueso. El tendón regenera con cierta facilidad y es apropiado para trasplantes.

Más imágenes

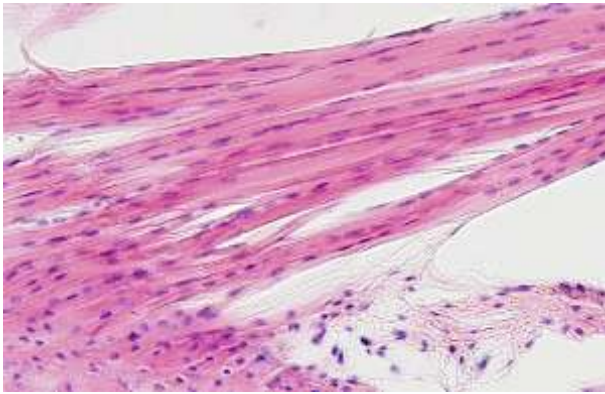


Figura 17: Ligamento de una articulación.

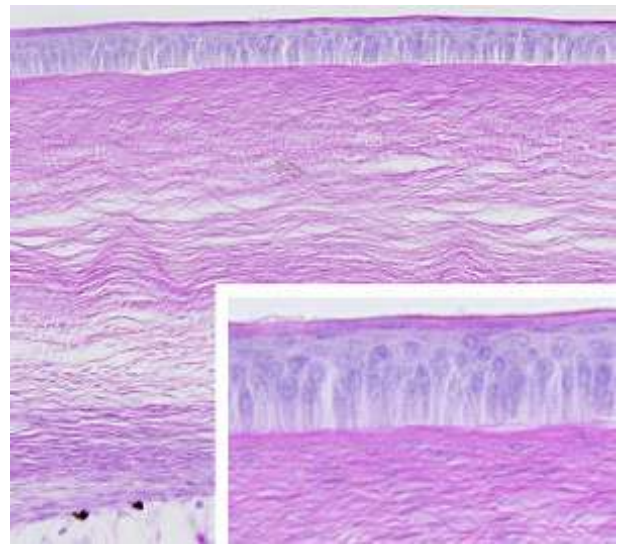


Figura 18: Fibras de colágeno del tejido conectivo que forma la córnea. Nótese que presentan un patrón regular aunque no todas estén orientadas en la misma dirección.

8 Imagen; Mucoso

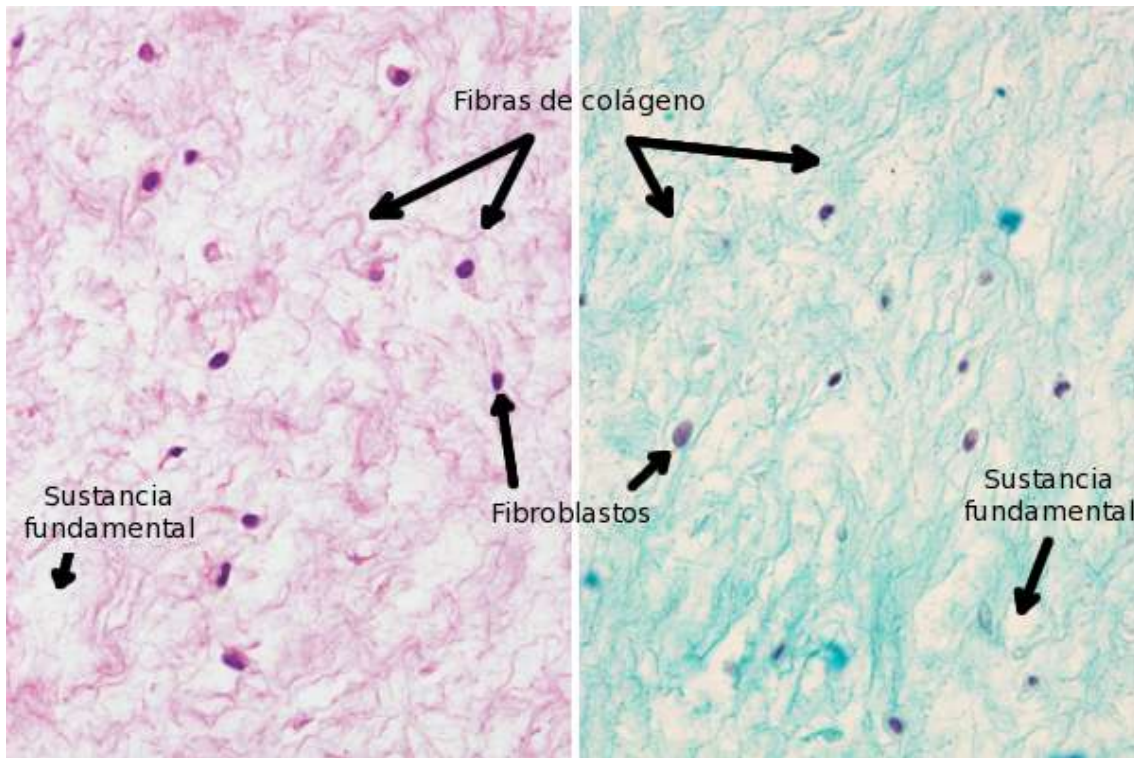


Figura 19: Órgano: cordón umbilical, conectivo gelatinoso. Especie: humano (*Homo sapiens*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina (izquierda) y azul alcian (derecha) en cortes de 8 micras de parafina.

Lo que caracteriza a este tipo de tejido conectivo es la gran abundancia de matriz extracelular, con mucho ácido hialurónico. A pesar de ser claramente visibles, las fibras de colágeno son delgadas y ocupan proporcionalmente poco espacio. Presenta células muy dispersas, fundamentalmente los denominados miofibroblastos, que suelen contactar entre sí a través de sus prolongaciones celulares.

9 Imagen; Mesenquimático

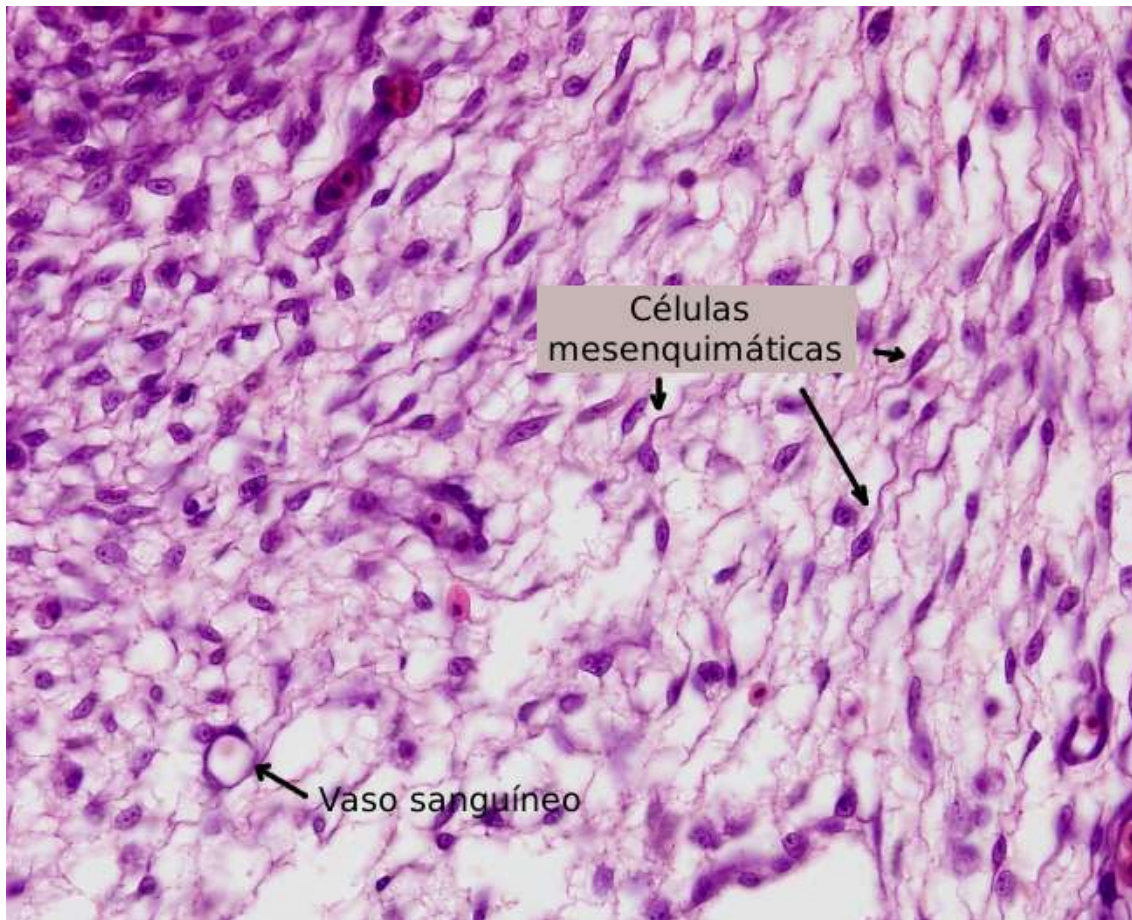


Figura 20: Embrión de pollo: conectivo mesenquimático. Especie: pollo (*Gallus gallus*; aves). Técnica: hematoxilina-eosina en cortes de 8 micras de parafina.

Se distingue claramente de otros tejidos conectivos por el aspecto indiferenciado de sus células, denominadas células mesenquimáticas, y por la abundancia de matriz extracelular, que aparece distribuida de forma laxa. Las células se disponen de forma laxa, aunque están conectadas entre sí por prolongaciones

muy finas formando una especie de estructura reticular. En algunas ocasiones se pueden observar mitosis. Su núcleo suele ser grande, con invaginaciones de la envuelta nuclear, y con un nucléolo bien patente. Inicialmente esta matriz, en el embrión, es muy fluida y está formada principalmente por sustancia fundamental (proteoglicanos, glicosaminoglicanos y glicoproteínas), pero su contenido en proteínas fibrosas (colágeno, fibras elásticas y reticulares) aumenta a medida que avanza el desarrollo.

10 Imagen; Reticular

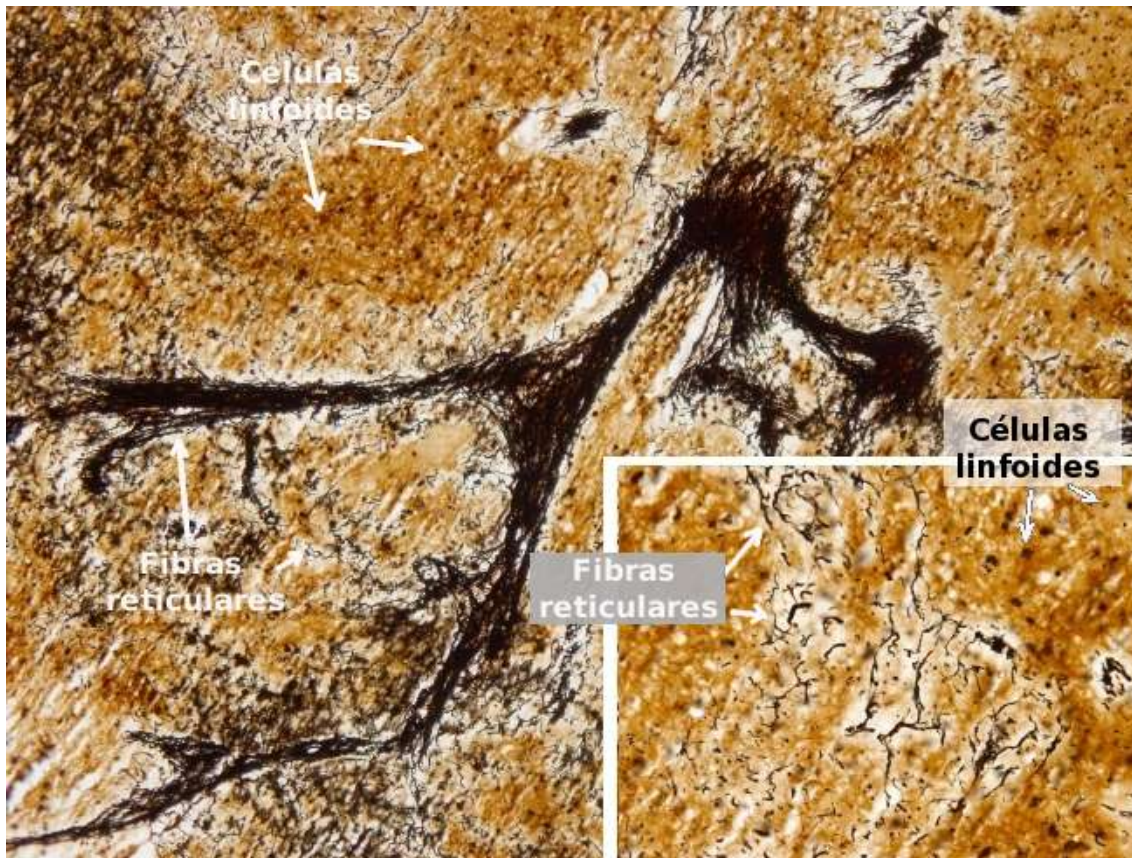
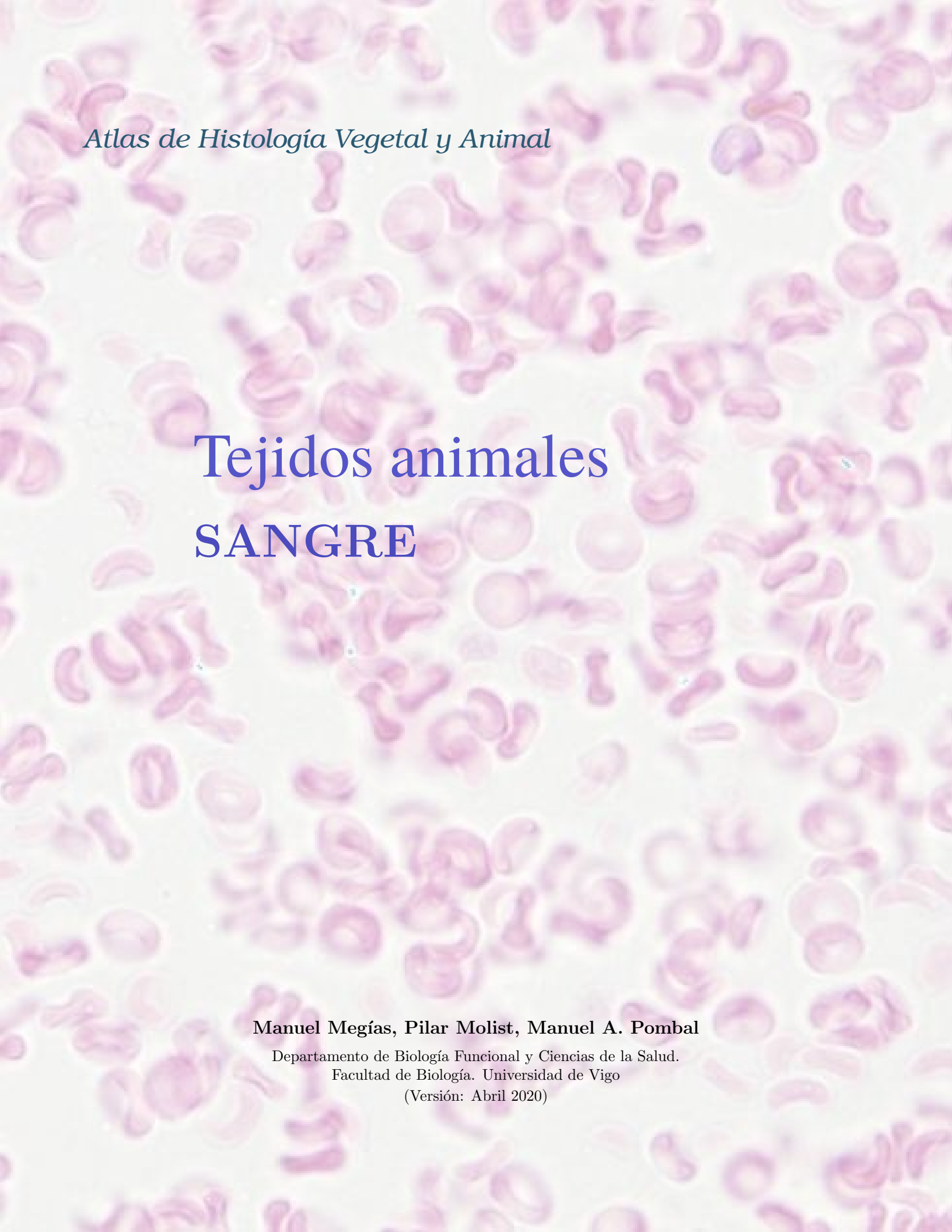


Figura 21: Órgano: Bazo, conectivo reticular . Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos) . Técnica: tinción argéntica en cortes de 8 micras de parafina.

Este tejido conectivo se puede considerar como laxo atendiendo a la densidad de fibras en su matriz extracelular, pero se caracteriza porque en ella también abundan las fibras de colágeno tipo III, que forman las llamadas fibras reticulares o de reticulina. Éstas poseen una gran cantidad de glúcidos, lo que permite teñirlas mediante tinciones argénticas o con el método PAS. En conjunto las células reticulares, que son fi-

broblastos, y las fibras tanto de colágeno como reticulares, sirven de andamiaje para otras células que abundan en este tejido: las células linfoides.

Este tejido forma el estroma de la médula ósea, del bazo, de los ganglios linfáticos y del timo. También en las tonsilas o amígdalas, en las placas de Peyer del íleon. Aparece menos abundantemente en otras zonas. Aunque haya fibras reticulares en otras zonas del organismo, es sólo en las localizaciones mencionadas donde se identifica este tipo de tejido conectivo.



Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos animales

SANGRE

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Abril 2020)

3 Sangre

La sangre es considerada por numerosos autores como un tipo especializado de tejido conectivo compuesto de elementos celulares (células y fragmentos celulares) y una matriz extracelular líquida denominada plasma sanguíneo. La sangre se encuentra en el interior de los vasos sanguíneos y del corazón, y circula por todo el organismo impulsada por las contracciones del corazón y por los movimientos corporales. La cantidad de sangre en el cuerpo humano depende del tamaño corporal; una persona de unos 70 Kg tiene 5 o 6 litros de sangre. La temperatura de la sangre en el cuerpo humano es de 38 °C, un grado más que el cuerpo. La mayor temperatura de la sangre respecto a la temperatura corporal general puede deberse a la fricción de la sangre al circular por los vasos sanguíneos, sobre todo los de pequeño calibre.

Entre las principales funciones de la sangre destacan tres. 1) Vía de comunicación. Sirve para transportar nutrientes y oxígeno desde el aparato digestivo y los pulmones, respectivamente, al resto de las células del organismo, y productos de desecho desde las células hasta el riñón y los pulmones. Es la principal vía de comunicación entre células distantes para el intercambio de señales como las hormonas. 2) Homeostasis. Contribuye a la homeostasis general o regulación del estado general del cuerpo, como el mantenimiento de una temperatura corporal homogénea o un pH estable. 3) Defensa. Tiene una función de protección frente a heridas mediante su capacidad de coagulación, y de defensa frente a patógenos externos o células malignas internas gracias a las células del sistema inmunitario, que utilizan la red de vasos sanguíneos para viajar a cualquier parte del organismo.

1. Elementos celulares

Las células sanguíneas se clasifican en dos tipos: eritrocitos o glóbulos rojos y leucocitos o glóbulos blancos (Figuras 2 y 3). La sangre también contiene fragmentos celulares denominados plaquetas. Los leucocitos se dividen a su vez en granulares: neutrófilos, basófilos y eosinófilos, y en agranulares: linfocitos y monocitos. Entre el componente celular, la mayoría son eritrocitos (99% de la células), el resto son leu-

cocitos y plaquetas. Todas las células de la sangre derivan de una célula madre adulta común, que en los organismos adultos se encuentran en la médula ósea.

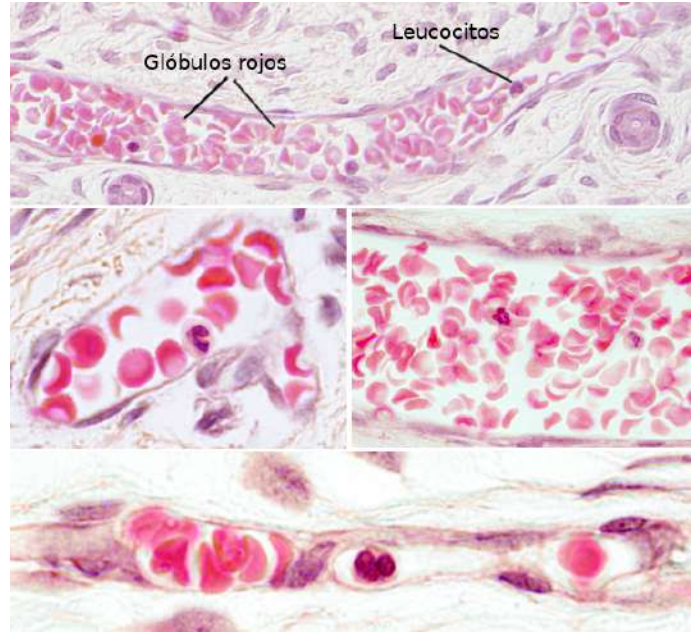


Figura 2: Elementos celulares de la sangre en el interior de los vasos sanguíneos. En mamíferos los eritrocitos no tienen núcleo, luego todas las células nucleadas de la sangre son leucocitos.

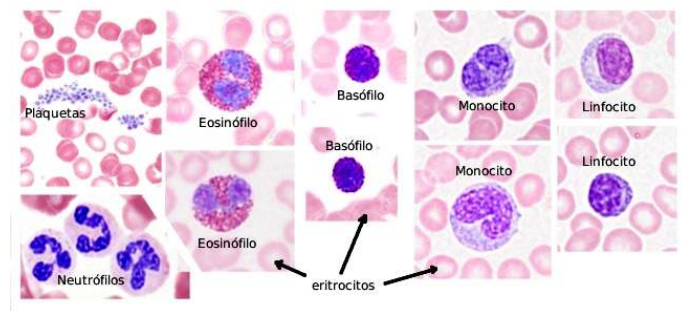


Figura 3: Principales tipos celulares que se observan en un frotis o extensión de sangre humana.

Cuando se centrifuga la sangre los diferentes elementos que la componen se separan por densidad. El componente más pesado son los eritrocitos que quedan en el fondo del tubo, más arriba están los linfocitos y plaquetas formando una fina banda blanquecina, mientras que el plasma es el componente más ligero y queda en la parte superior. La sangre típica

contiene en hombres un 47 % de promedio de eritrocitos, mientras que en mujeres es de un 41 %. Esto es lo que se denomina hematocrito, es decir, el porcentaje de volumen de glóbulos rojos respecto al total del volumen sanguíneo. El porcentaje de leucocitos y plaquetas es menos del 1 %. El resto es plasma. El color rojo de la sangre se debe a la gran cantidad de hemoglobina que hay en el interior de los eritrocitos, con un color más oscuro cuando tienen poco oxígeno. El suero es el plasma al que se le han eliminado los agentes coagulantes.

Los eritrocitos son los responsables de dar el color rojo a la sangre por su alto contenido en hemoglobina, una proteína que contiene hierro en su estructura. Su principal misión es la de transportar el oxígeno y el CO₂. El eritrocito, en mamíferos, se puede considerar como una célula modificada para su función puesto que no posee núcleo y carece de mitocondrias y otros orgánulos celulares. Tienen una forma bicóncava de unas 7,5 µm de diámetro, lo que le confiere mayor superficie de intercambio con el plasma sanguíneo.

Las plaquetas, o trombocitos, son pequeñas porciones de citoplasma sin núcleo. A microscopía óptica aparecen como estructuras pequeñas, de 2 a 5 µm de diámetro, incoloras o ligeramente basófilas. Contienen compartimentos membranosos en su interior que pueden ser de diferente tipos: gránulos específicos azurófilos densos, mitocondrias (una o dos por plaqueta), y vesículas/túbulos claros. También tienen gránulos de glucógeno. Su principal misión es cooperar en la aglutinación y coagulación sanguínea. Están presentes en los mamíferos, pero no en los vertebrados inferiores. Se forman mediante "desgajes" del citoplasma de unas células denominadas megacariocitos que se encuentran en la médula ósea.

Los leucocitos presentan núcleo y son incoloros en la sangre fresca. Su principal misión es la defensa del organismo frente a agresiones como los patógenos externos o alteraciones aberrantes internas. Esta función la realizan fuera de la propia sangre puesto que tienen la capacidad de atravesar la pared vascular y actuar en los tejidos dañados. Realmente utilizan el sistema circulatorio para desplazarse por el organismo. Los leucocitos presentan en su citoplasma granos de dos tipos, azurófilos o primarios, que son lisosomas, y

específicos o secundarios de contenido variado. Los glóbulos blancos se clasifican en granulares y agranulares. Todos tienen granos azurófilos pero los granos específicos son característicos de los granulares.

Los leucocitos granulares son los neutrófilos, eosinófilos y basófilos, mientras que los no granulares son los linfocitos y los monocitos. Los neutrófilos son los leucocitos granulares más abundantes y representan el 60-70 % de todos los leucocitos. Se reconocen fácilmente por su núcleo multilobulado. Presentan gránulos azurófilos, pero en mayor cantidad hay granos específicos con un contenido en lisozimas, activadores del complemento, colagenasas, etcétera. Son uno de los principales tipos celulares que intervienen en la defensa frente a las infecciones bacterianas. Los eosinófilos representan del 2 al 5 % de la población leucocitaria. Su núcleo es bilobulado y en su citoplasma los granos específicos se caracterizan por su fuerte afinidad por colorantes ácidos como la eosina. Estos granos poseen proteínas de carácter básico como la proteína básica mayor y la proteína catiónica eosinófila, las cuales intervienen en la lucha contra las infecciones parasitarias, además de histaminasas encargadas de neutralizar la acción de la histamina en reacciones alérgicas. Los basófilos son los leucocitos granulares menos abundantes y más pequeños, representando el 0.5 % del total. Su núcleo es poco lobulado. Se caracterizan por poseer granos específicos que se tiñen con colorantes básicos como la hematoxilina. El contenido en heparina e histamina de sus granos específicos, así como la presencia en su membrana plasmática de receptores para las inmunoglobulinas E, hace pensar que actúan en el tejido conjuntivo en cooperación con las células cebadas o mastocitos.

Los leucocitos agranulares carecen de granos específicos en su citoplasma pero sí presentan una escasa población de granos inespecíficos. Los linfocitos son tras los neutrófilos los leucocitos más abundantes, representando del 20 al 35 % de los leucocitos. Son células pequeñas, aunque se puede encontrar una cierta variabilidad en su tamaño, lo cual parece no estar relacionado con los diferentes tipos de linfocitos. Los dos grandes grupos de linfocitos son los B y los T. Ambos principales responsables de las respuestas de defensa inmune del organismo. Los otros leucocitos

agranulares son los monocitos. Éstos se caracterizan por tener un tamaño grande en los frotis sanguíneos y por presentar un núcleo arriñonado. Los monocitos contribuyen a las respuestas de defensa del organismo, abandonando la sangre y desplazándose al lugar de la infección o daño, donde se convierten en macrófagos.

En general la vida de los elementos celulares que forman la sangre es muy corta, y puede ir desde horas a unas pocas semanas (excepto algunos linfocitos denominados de memoria que pueden durar años). Por tanto se deben generar continuamente células sanguíneas, proceso conocido como hematopoyesis (Figura 4). En humanos, los lugares donde esto ocurre cambia durante el desarrollo: en embriones es sobre todo en el saco vitelino, durante la etapa fetal se traslada al hígado, bazo, tejido linfático y después a la médula ósea roja. Tras el nacimiento, la hematopoyesis se traslada a la médula ósea del hueso trabecular y la cavidad medular de los huesos largos. En adultos ocurre en los huesos de cráneo, pelvis, vértebras, esternón, y las zonas próximas de la epífisis del fémur y el húmero. La hematopoyesis en adultos se puede reiniciar en el hígado y en el bazo bajo ciertas circunstancias.

2. Plasma

El plasma es el componente fluido de la sangre y representa más de la mitad del volumen sanguíneo.

Es un 90 % agua, mientras que el resto es mayoritariamente proteínas, pero también iones, aminoácidos, lípidos, y gases. Es el principal medio de transporte de nutrientes y productos de desecho.

La albúmina es la proteína más abundante del plasma (54 % del total de proteínas) y desempeña diversas funciones. Muchas moléculas se asocian a ella para ser transportadas por la sangre como ácidos grasos y hormonas esteroideas. También es el factor más importante para el mantenimiento de la presión osmótica de la sangre, lo cual contribuye a mantener y regular el volumen sanguíneo. Las globinas son las segundas proteínas más importantes del plasma. Es un grupo de proteínas que representan aproximadamente el 38 % de las proteínas del plasma y se divide en 3 tipos: alfa, beta y gamma. Las alfa y beta se sintetizan en el hígado y transportan hierro, lípidos y vitaminas liposolubles. También contribuyen a la osmolaridad de la sangre. Las globulinas gamma son los anticuerpos solubles del sistema inmunitario, también denominadas inmunoglobulinas. El fibrinógeno es otra proteína del plasma que, aunque no muy abundante, es importante para la coagulación de la sangre. El fibrinógeno se sintetiza en el hígado. Las proteínas que forman el plasma pueden ser específicas de la sangre o aparecer también en otros tejidos, como enzimas, inmunoglobulinas y hormonas.

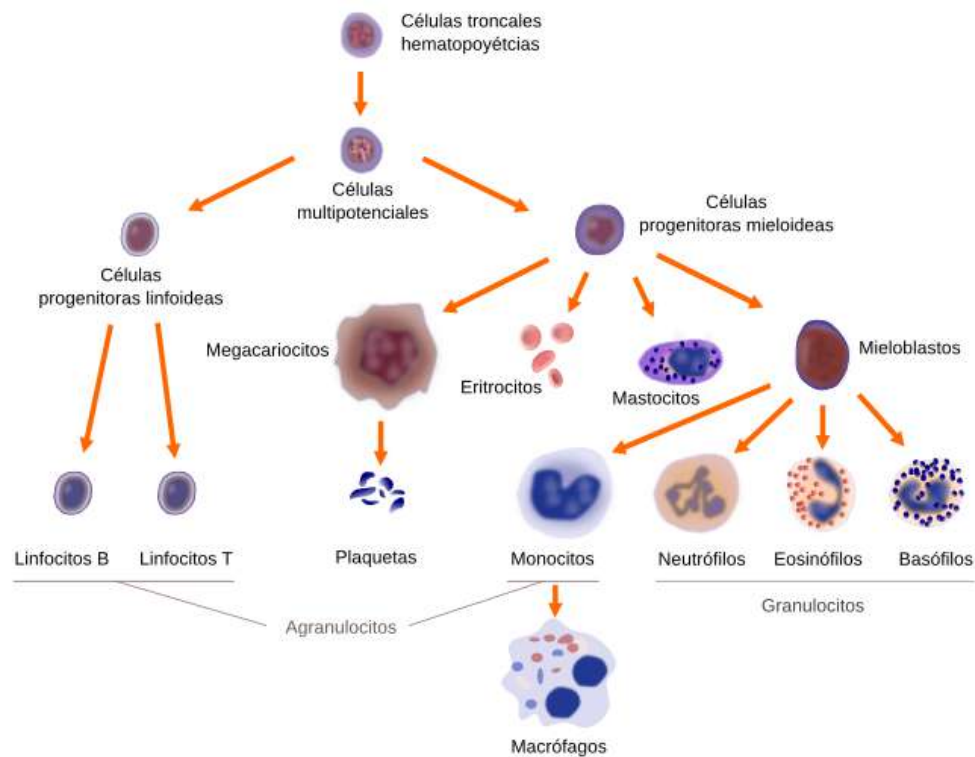


Figura 4: Esquema básico con los linajes de los diferentes tipos celulares que se pueden observar en la sangre. Las células progenitoras se encuentran en la médula ósea y los mastocitos y los macrófagos se encuentran en los tejidos conectivos.

4 Imagen; Células sanguíneas

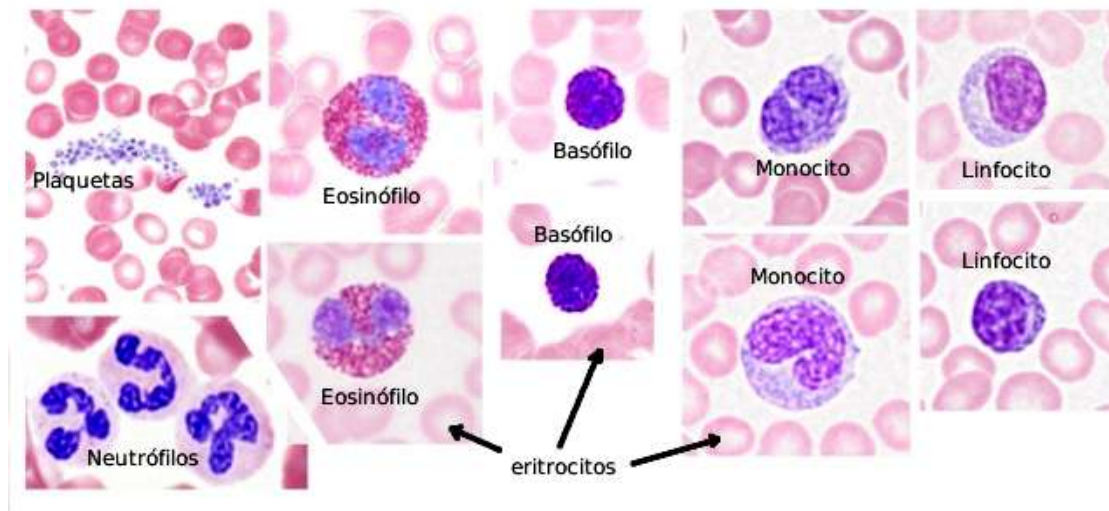


Figura 5: Órgano: sangre, células sanguíneas. Especie: humano (*Homo sapiens*; mamíferos). Técnica: hematoxilina-eosina en frotis sanguíneo.

La mejor forma de observar y diferenciar los distintos componentes celulares de la sangre es mediante la técnica de frotis celulares, que son extensiones de sangre sobre portaobjetos que se tiñen con colorantes generales. Las imágenes de esta figura proceden de un frotis de sangre.

Los eritrocitos tienen una forma bicóncava de unas $7,5\ \mu\text{m}$ de diámetro. Con tinciones generales aparecen de color rosado o rojizo. En la sangre fresca, son los responsables de dar el color rojo a la sangre por su alto contenido en hemoglobina, una proteína que contiene hierro en su estructura. Los eritrocitos son las estructuras celulares más abundantes de la sangre. Constituyen aproximadamente el 45 % del volumen sanguíneo. El eritrocito, en mamíferos, se puede considerar como una célula modificada para su función puesto que no posee núcleo y carece de mitocondrias y otros orgánulos celulares.

Las plaquetas son pequeñas porciones de citoplasma sin núcleo. En los frotis de sangre aparecen como pequeños fragmentos, a veces formando agregados, de un color azul o violáceo pálido. Están presentes en los mamíferos, pero no en todos los vertebrados. Se forman mediante "desgajes" del citoplasma

de unas células denominadas megacariocitos que se encuentran en la médula ósea.

Los leucocitos, o glóbulos blancos, son células nucleadas e incoloras en la sangre fresca. Por eso para su observación hay que emplear colorantes. Los leucocitos se clasifican en granulares y agranulares. Los leucocitos presentan en su citoplasma granos de dos tipos, azurófilos o primarios, que son lisosomas, y específicos o secundarios de contenido variado. Todos tienen granos azurófilos pero los granos específicos son característicos de los granulares.

Los leucocitos granulares son los neutrófilos, eosinófilos y basófilos, mientras que los no granulares son los linfocitos y los monocitos. Los neutrófilos son los leucocitos granulares más abundantes y representan el 60-70 % de todos los leucocitos. Se reconocen fácilmente por su núcleo multilobulado. Presentan gránulos azurófilos, pero en mayor cantidad granos específicos con un contenido en lisozimas, activadores del complemento, colagenasas, etcétera. Los eosinófilos representan del 2 al 5 % de la población leucocitaria. Su núcleo es bilobulado y en su citoplasma los granos específicos se caracterizan por su fuerte apetencia por colorantes ácidos como la eosina, presentando un intenso color fucsia o rojo. Los basófilos son los leucocitos granulares menos abundantes y más pequeños, representando el 0.5 % del total. Su núcleo es poco lobulado. Se caracterizan por poseer granos

específicos que se tiñen con colorantes básicos como la hematoxilina, y por ello aparecen de color púrpura azulado intenso.

Los leucocitos agranulares carecen de granos específicos en su citoplasma pero presentan una escasa población de granos inespecíficos. Los linfocitos son tras los neutrófilos los leucocitos más abundantes, representando del 20 al 35 % de las células sanguíneas.

Son células pequeñas, aunque se puede encontrar una cierta variabilidad en su tamaño, lo cual parece no estar relacionado con los diferentes tipos de linfocitos. Presentan núcleos que a veces tienen un volumen casi igual que el propio citoplasma, y generalmente son redondeados. Los otros leucocitos agranulares son los monocitos. Éstos se caracterizan por tener un tamaño grande en los frotis sanguíneos y por presentar un núcleo arriñonado.