

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 \LaTeX
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

Contenidos

1	Histología	1
2	Conectivo	2
3	Adiposo	4
4	Imagen; Adiposo blanco	9
5	Imagen; Adiposo pardo	11

1 Histología

Un tejido (del latín *texere* = tejer) es un conjunto de células, matriz extracelular, y fluido corporal. Las células de un tejido cooperan para llevar a cabo una o varias funciones en un organismo. Estas células se relacionan entre sí mediante interacciones directas entre ellas o mediadas por las moléculas que se encuentran entre ellas y que forman la matriz extracelular. Distintos tejidos se asocian entre sí para formar los órganos. La histología es una disciplina eminentemente descriptiva que se dedica a la observación de los diferentes tejidos mediante microscopios, tanto ópticos como electrónicos. Sin embargo, el conocimiento de la anatomía y organización de los tejidos es fundamental para comprender su fisiología y reconocer alteraciones patológicas, tanto de los propios tejidos como de los órganos y estructuras que forman. La histopatología es una rama de la histología dedicada a estudiar alteraciones patológicas en los tejidos.

A pesar de que las células que forman un organismo son muy diversas en forma y función, los histólogos han clasificado tradicionalmente a los tejidos en cuatro tipos fundamentales:

Tejidos epiteliales. Conjunto de células estrechamente unidas que o bien tapizan las superficies corporales, tanto internas como externas, o se agrupan para formar glándulas.

Tejidos conectivos o conjuntivos. Son un variado tipo de tejidos que se caracterizan por la gran importancia de su matriz extracelular, la cuál, en la mayoría de los casos, es la principal responsable de su función. Los tejidos conectivos se originan a partir de las células mesenquimáticas embrionarias y forman la mayor parte del organismo, realizando funciones tan variadas como sostén, nutrición, reserva, etcétera. La clasificación de los tejidos conectivos puede variar según los diferentes autores, pero en general incluyen a los tejidos conectivo propiamente dicho, adiposo, cartilaginoso, óseo y sanguíneo.

Tejido muscular. Formado por células que pueden contraerse, lo que permite el movimiento de los animales o de partes de su cuerpo.

Tejido nervioso. Está constituido por células especializadas en procesar información. Reciben dicha información del medio interno o externo, la integran y producen una respuesta que envían a otras células, sobre todo a las células musculares.

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 glicosamicoglicanos. 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.

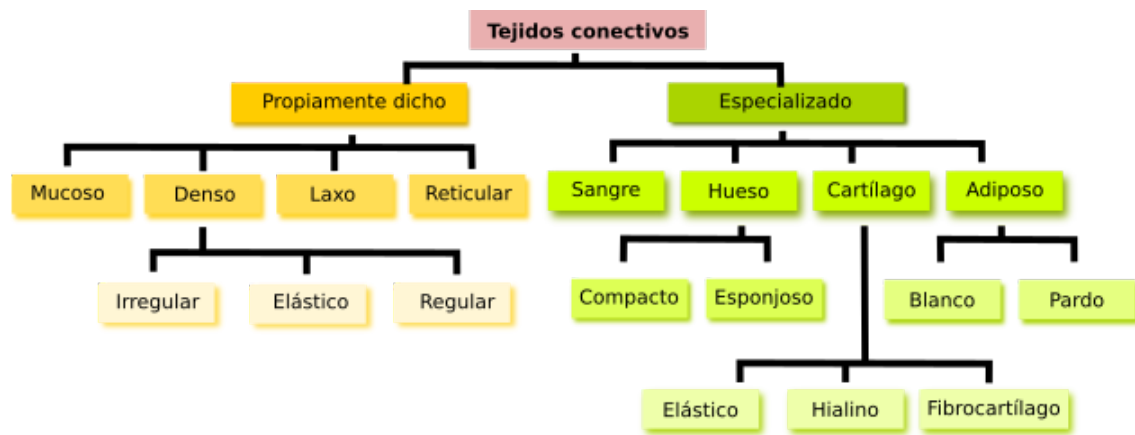


Figura 1: Clasificación de los tejidos conectivos.

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 lobular
Adipocito	Esférico, oval, 25 a 200 µm, unilocular con una sola gota de grasa, núcleo aplanado, 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).

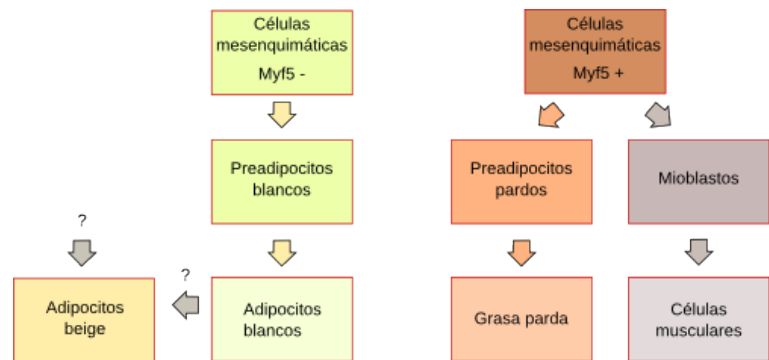


Figura 3: Esquema de la diferenciación de los adipocitos de la grasa blanca y parda a partir de células mesenquimáticas. Myf5 es el marcador de las células mesenquimáticas que se diferenciarán a musculares, aunque tienen otro destino que es grasa parda. Las células mesenquimáticas que darán adipocitos 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.

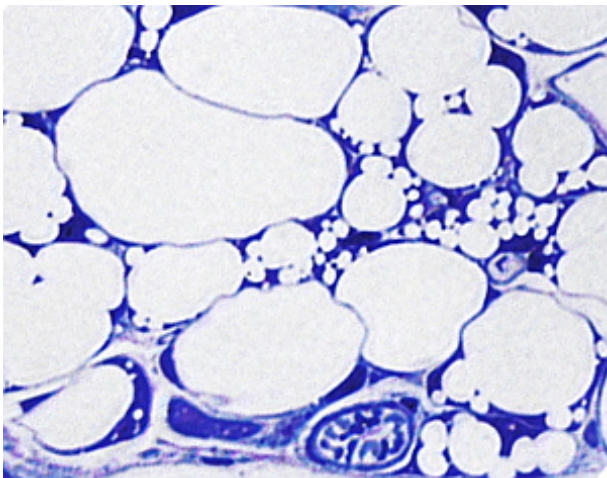


Figura 4: Imagen de adipocitos en desarrollo, abajo a la derecha, hacia adipocitos uniloculares maduros, arriba a la izquierda. Sección semifina.

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

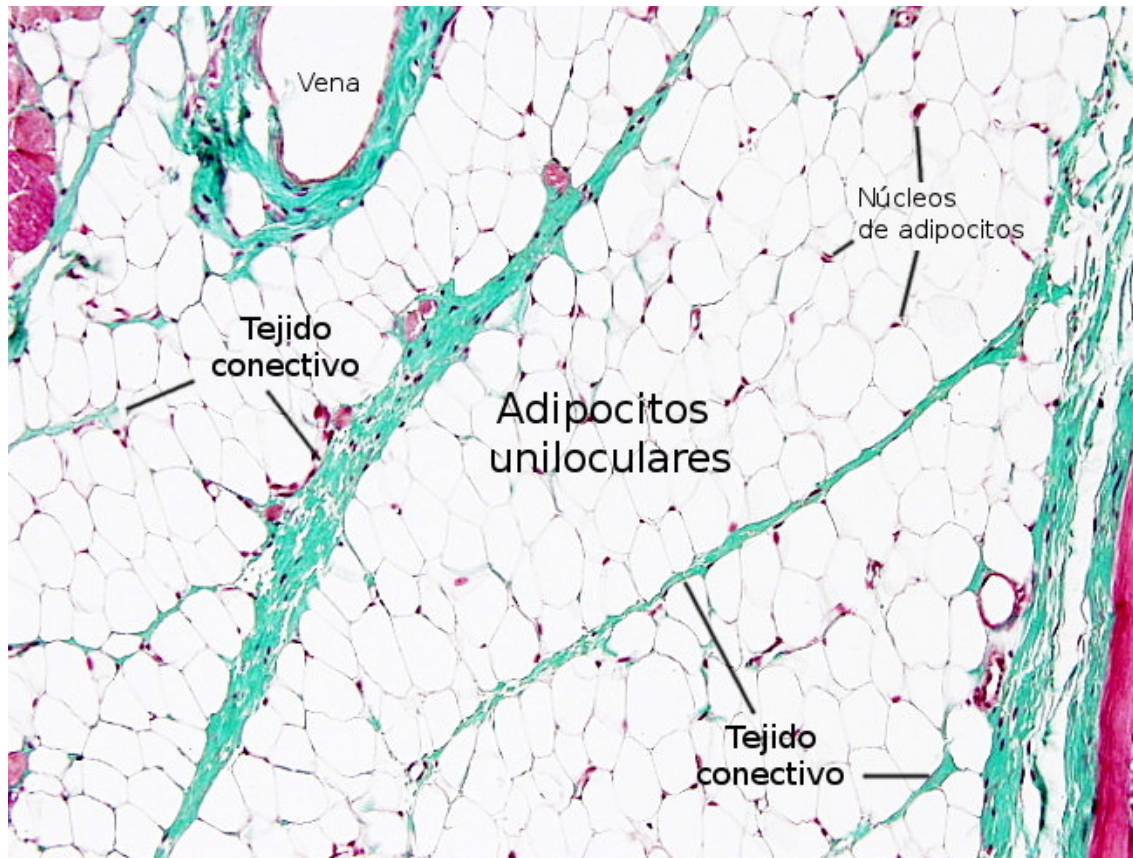


Figura 5: Imagen de adipocitos en desarrollo, abajo a la derecha, hacia adipocitos uniloculares maduros, arriba a la izquierda. Sección semifina.

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

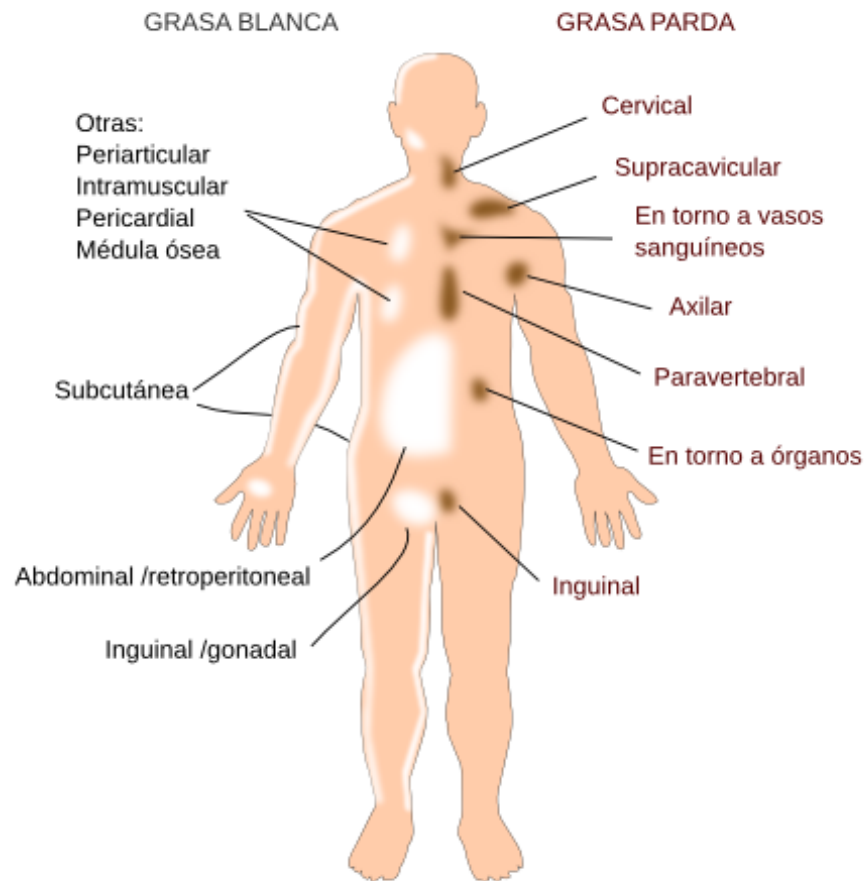


Figura 6: Distribución principal en humanos de la grasa blanca y de la grasa parda (modificado de Gesta et al., 2007).

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

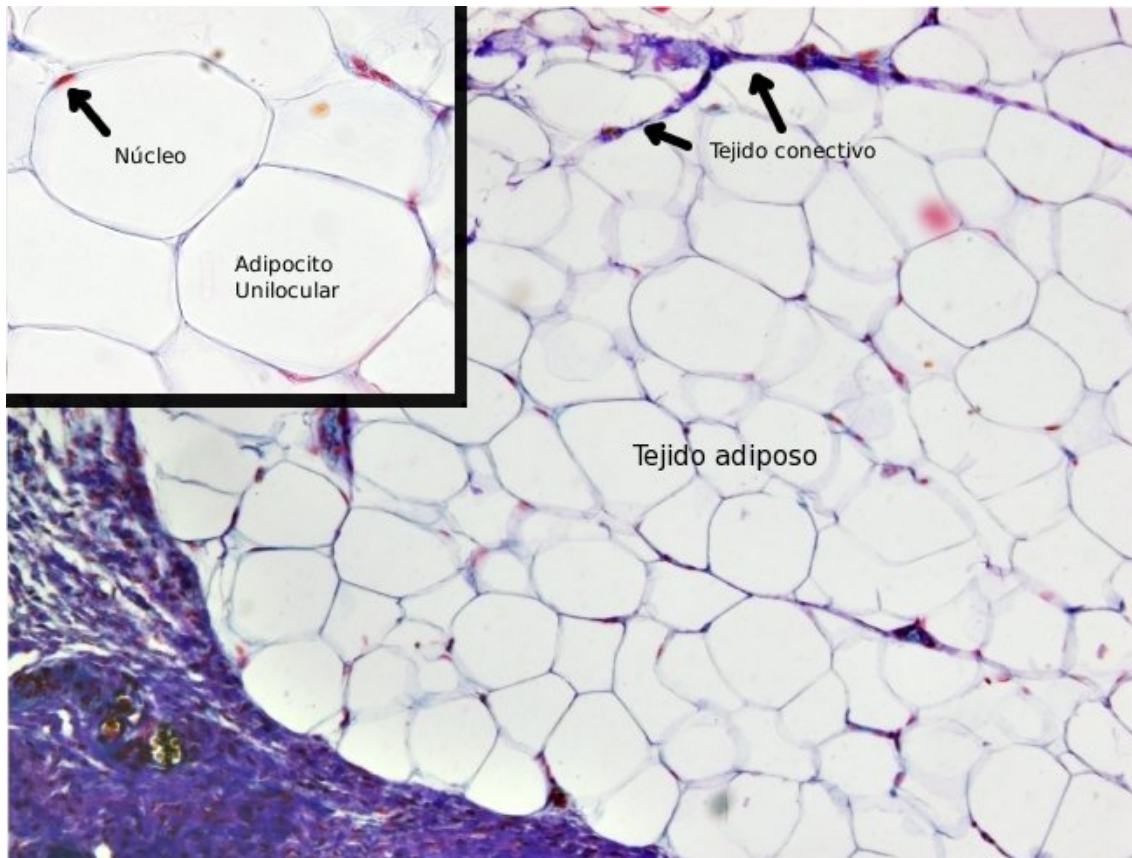


Figura 7: Órgano: intestino, tejido adiposo blanco. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: tricrómico de Masson en cortes de 8 μm de parafina.

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

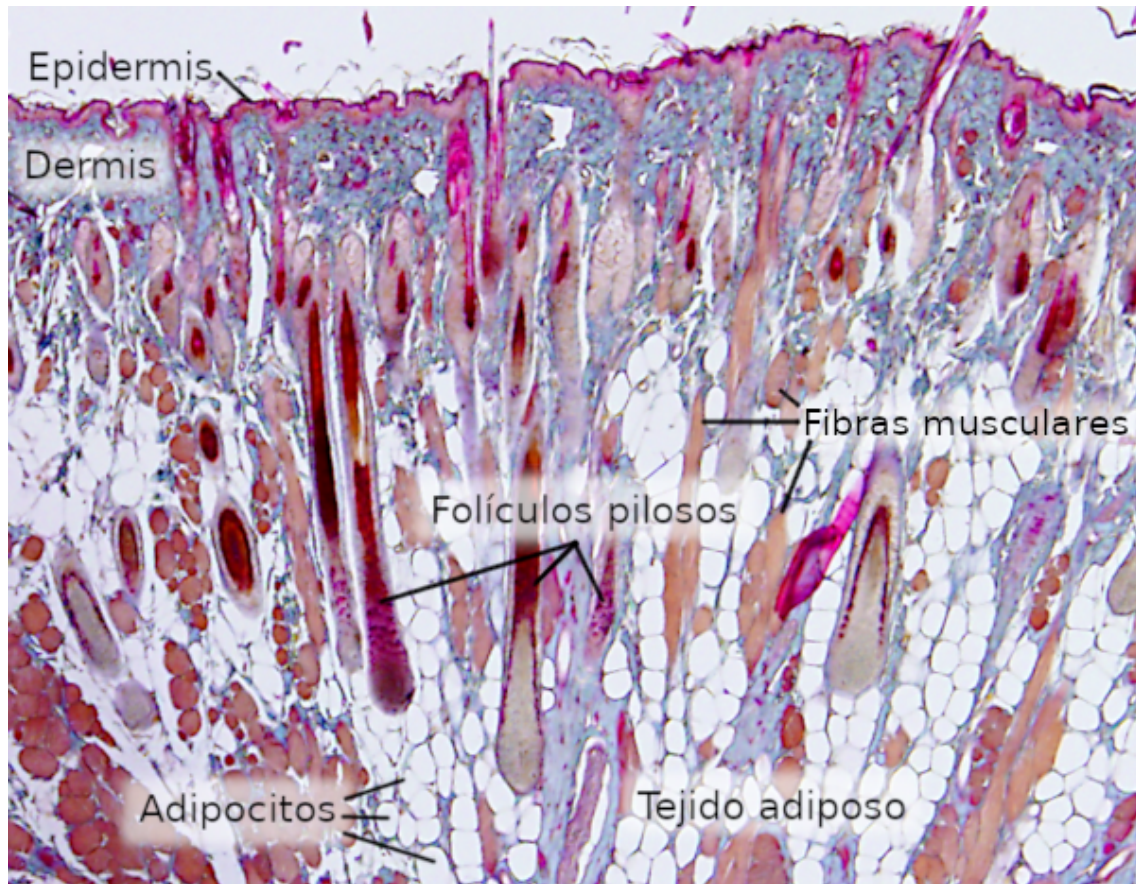


Figura 8: Tejido adiposo formado parte de la hipodermis del tegumento. Es piel de rata teñida con tricrómico de Masson. Obsérvese que el tejido adiposo está entremezclado con los folículos pilosos y con fibras musculares (de color marrón oscuro).

5 Imagen; Adiposo pardo

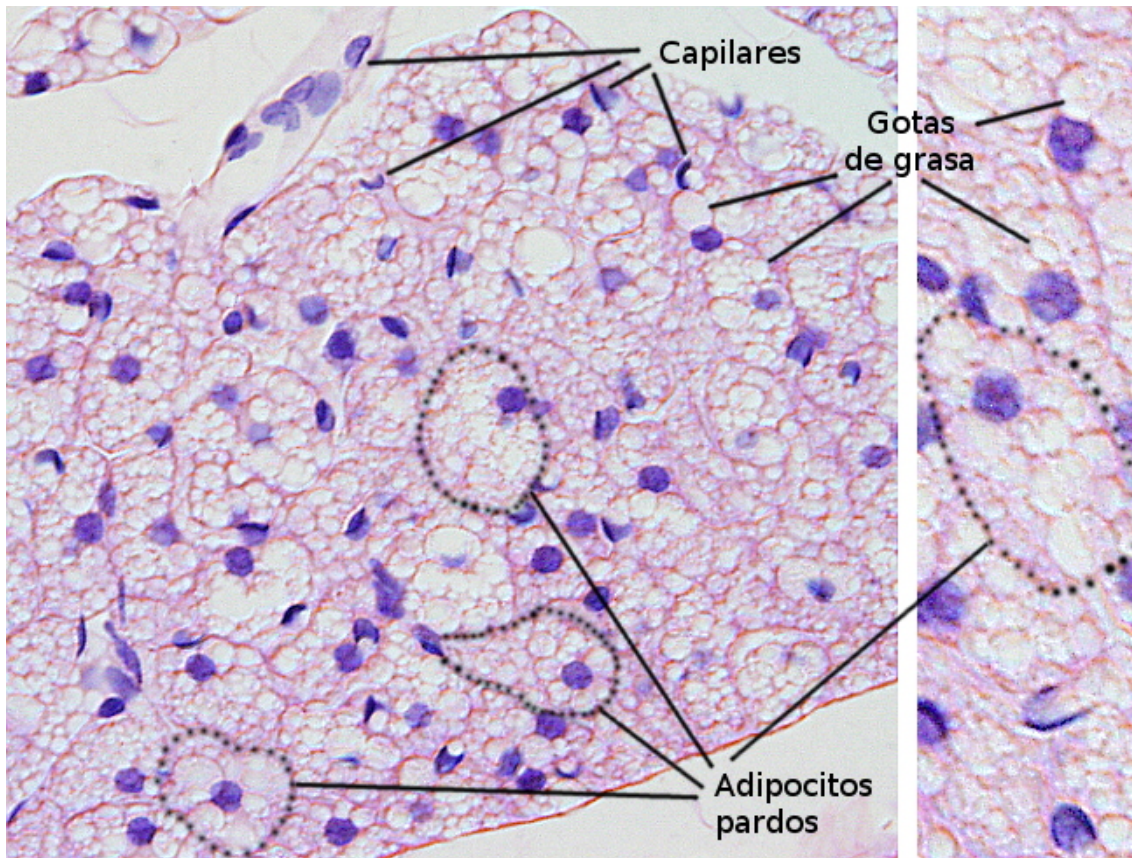


Figura 9: Órgano: grasa en torno al riñón, tejido adiposo pardo. Especie: ratón (*Mus musculus*; mamíferos). Técnica: hematoxilina eosina en cortes de 8 micras de parafina.

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.