

BIBLIOGRAFÍA. FOTOGRAFÍAS Y DIBUJOS

- Alberts y cols. Biología Molecular de la célula. 3ª y 4 edición española. Ed. Omega 1996, 2004.
- Alberts y cols. Introducción a la Biología celular. Edición española. Editorial Omega. 1999.
- Fawcett. The cell. Atlas de microscopía electrónica. 2º edición. Ed. Saunders, 1981.
- Matews CK y Van Holde. Bioquímica. 2ª edición. Ed. McGraw-Hill Interamericana.
- Nelson DL y Cox Mm. Lehninger Principios de Bioquímica. 3º edición. Editorial Omega.
- Paniagua y cols. Biología celular. 2º edición. Ed. McGraw-Hill Interamericana.
- Vázquez y Díez del Corral. Citología práctica. Ed. Eunsa. 1999.

CITOLOGIA PRACTICA

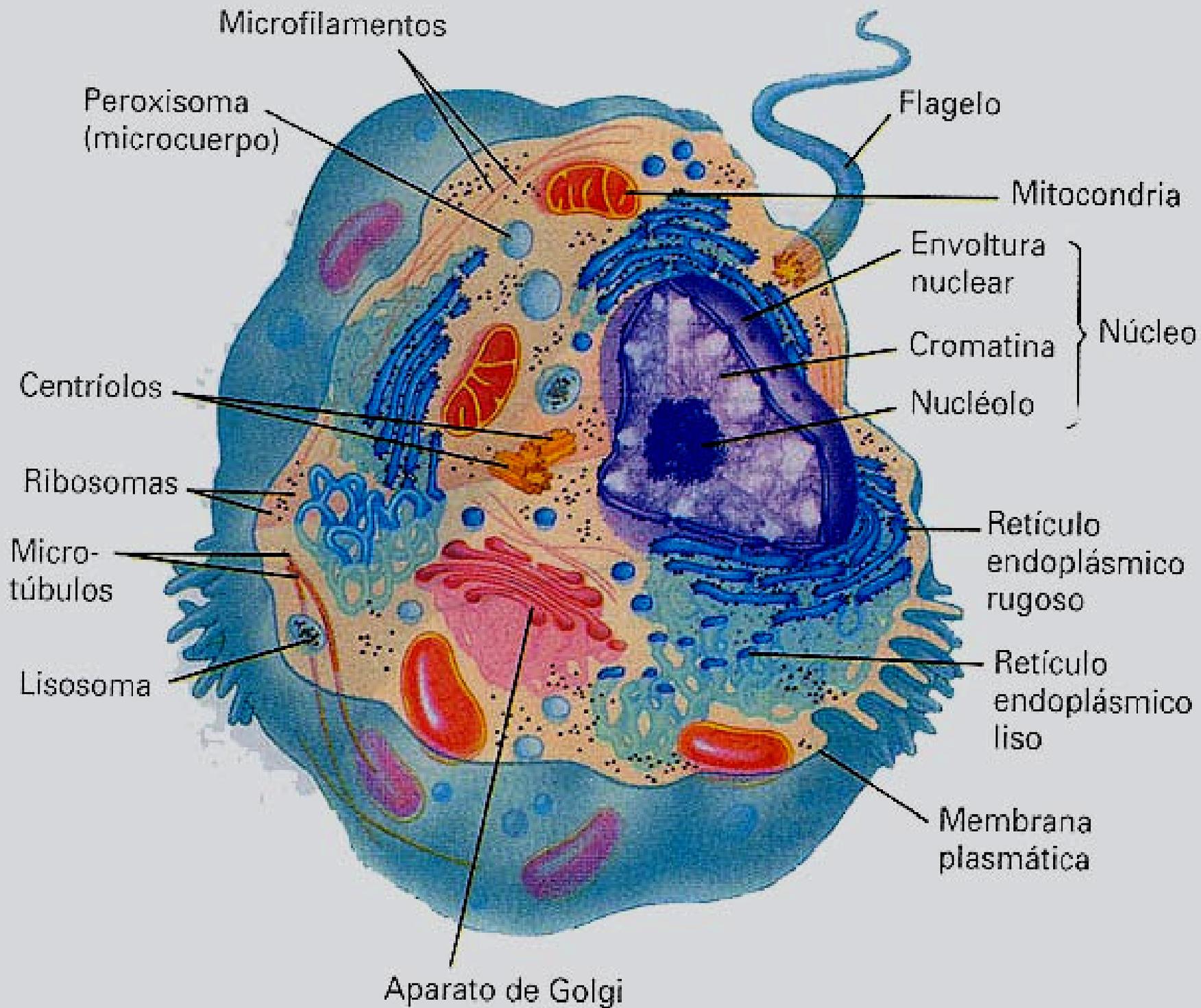
Jesús J. Vázquez
José López Díez del Corral

In memoriam

Es deseo, tanto del Comité Editorial como mío propio, dedicar esta edición a la memoria del Profesor D. Jesús J. Vázquez, fallecido el 25 de Junio de 1995 en accidente de montaña en Pirineo navarro. Gracias a su amor a la verdad, a la ciencia y a las personas, en especial a sus alumnos; así como a su buen hacer de “maestro”, de histólogo y, en particular, de microscopista electrónico, esta obra pudo ver la luz.

J. López Díez del Corral

CÉLULA ANIMAL TÍPICA



CÉLULA HEPÁTICA

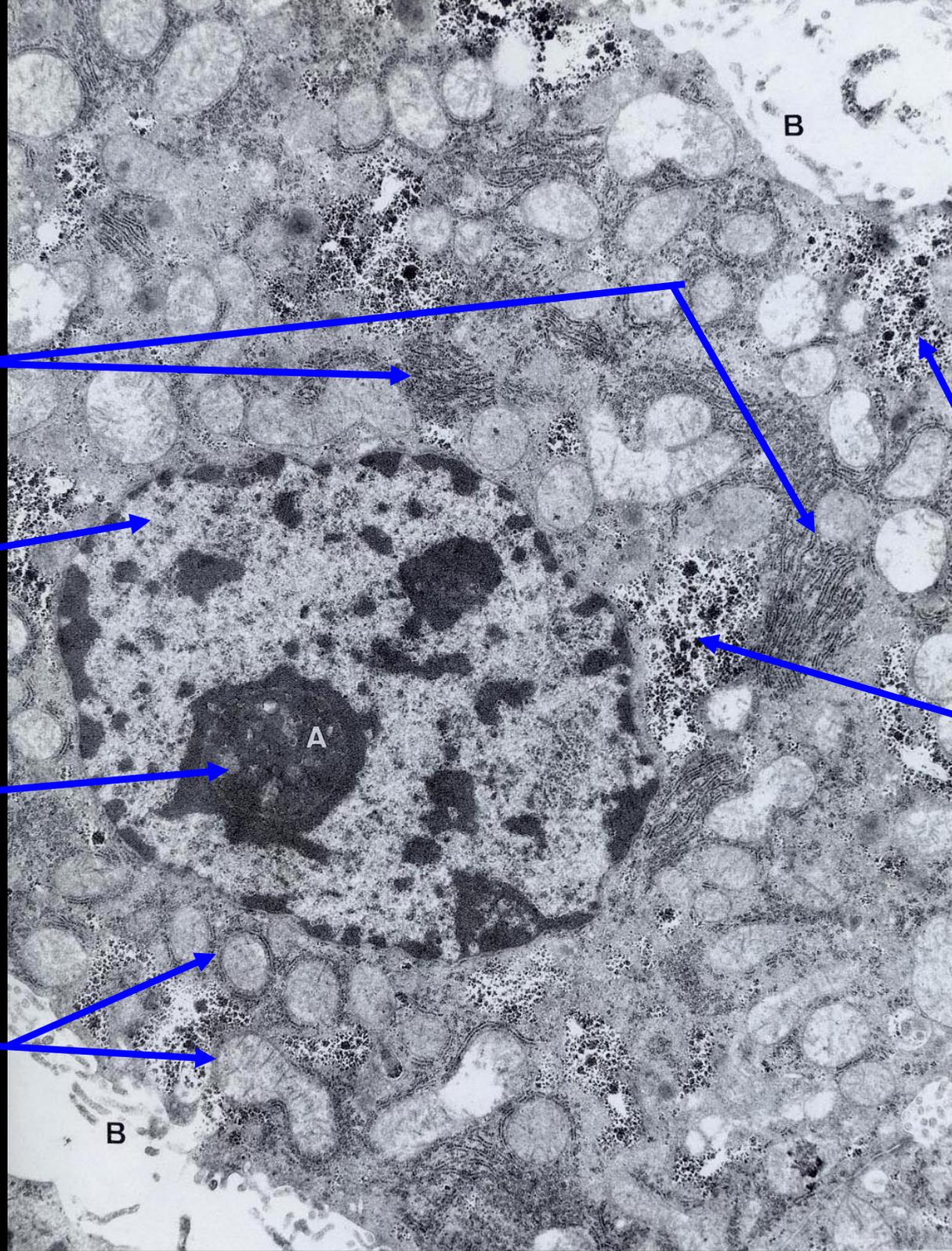
X 14 000

ER Rugoso
en paquetes

Núcleo

Nucleolo

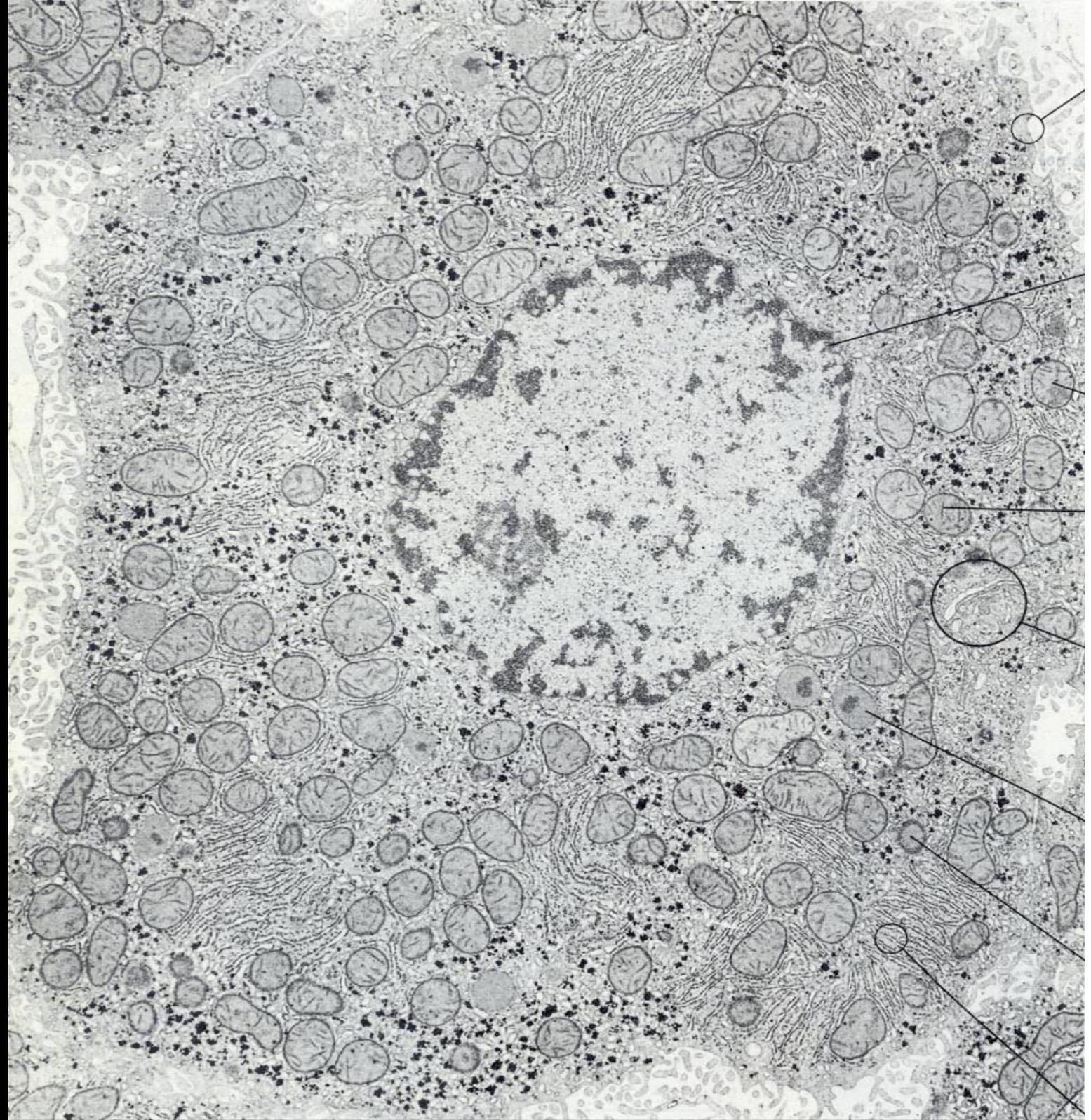
Mitocondrias



Gránulos de
glucógeno

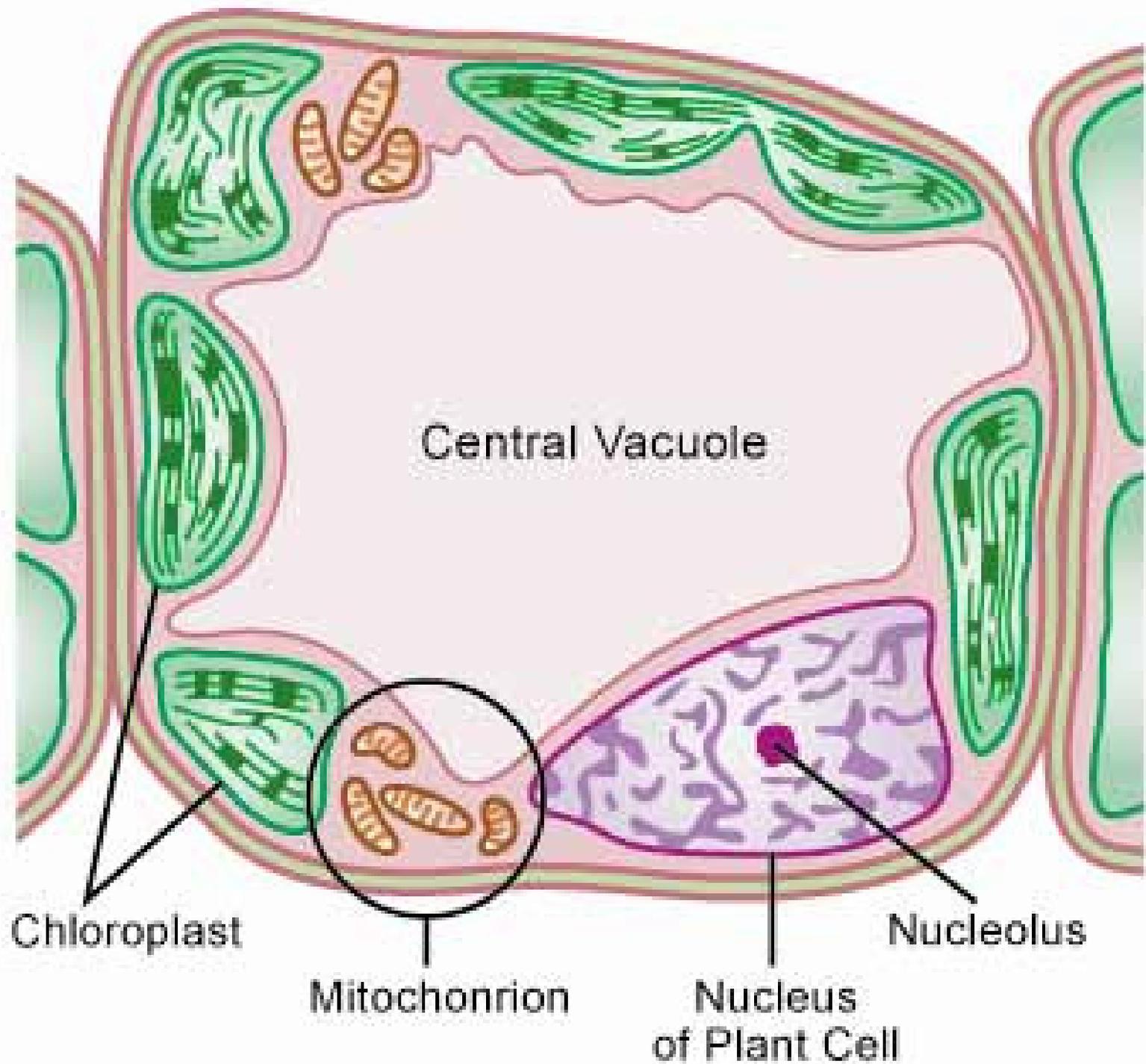
CÉLULA HEPÁTICA:

Identifica las
tres
característica
típicas de
una célula
hepática,
señaladas
(texto en
rojo) en la
diapositiva
anterior



CÉLULA VEGETAL TÍPICA

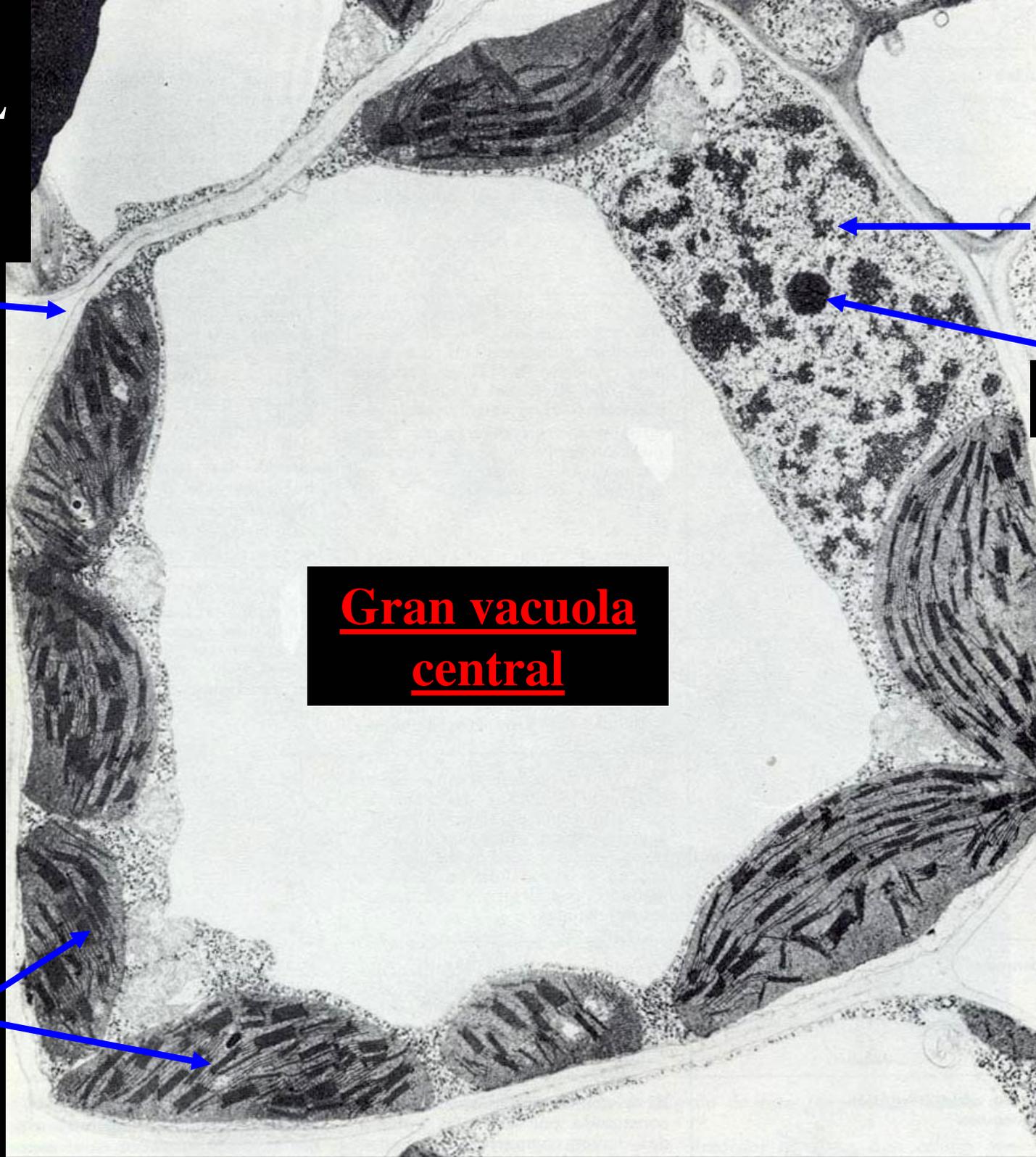
Plant Cell



**CÉLULA
VEGETAL**
de *Phleum
pratense*

**Pared
celular**

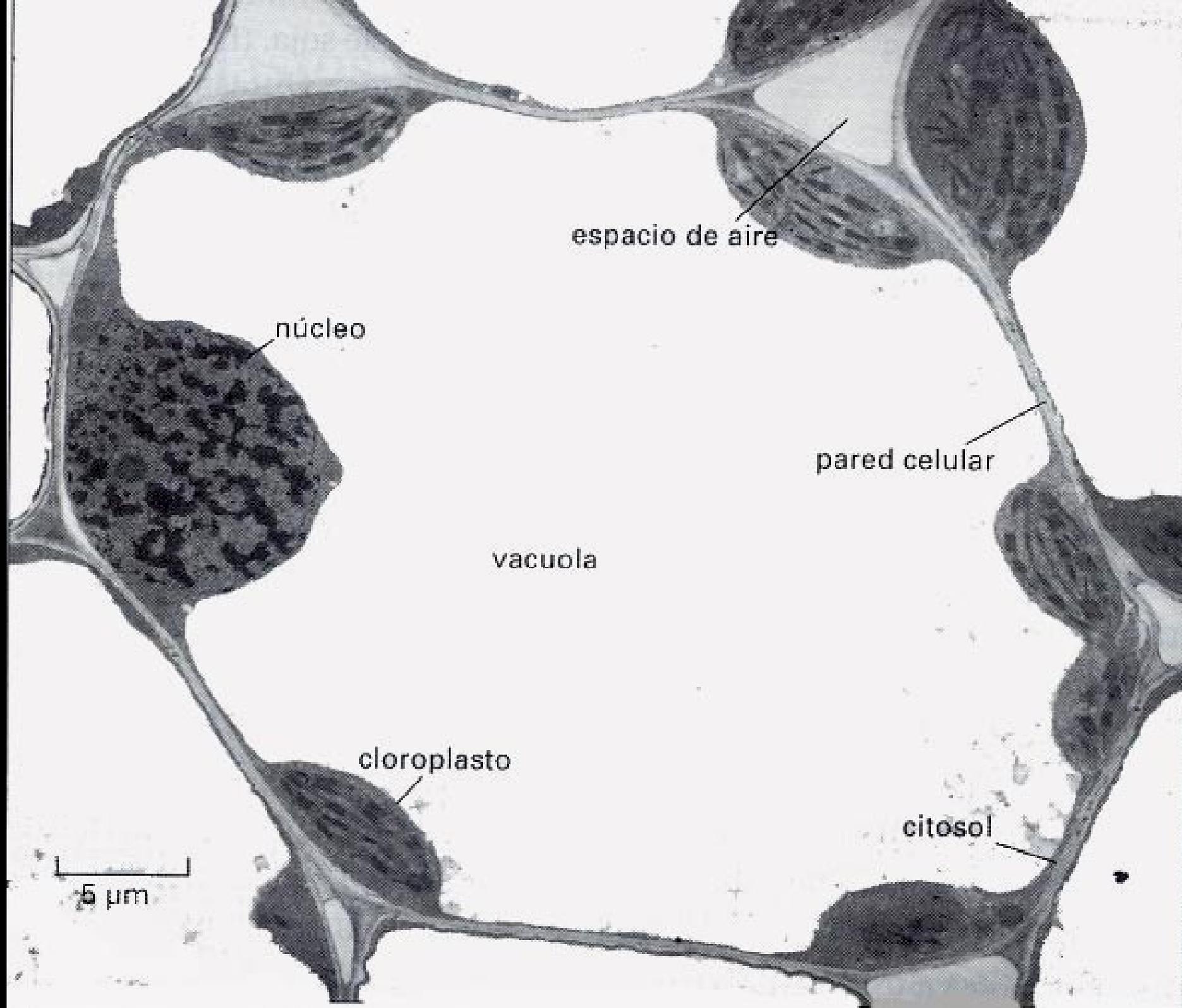
**Cloro-
plastos**



Núcleo

Nucleolo

**Gran vacuola
central**



espacio de aire

núcleo

pared celular

vacuola

cloroplasto

citosol

5 µm

LA MEMBRANA PLASMÁTICA

ESTRUCTURA

ESTRUCTURA AL MICROSCOPIO ÓPTICO

No se ve la membrana, porque su espesor es muy inferior al límite de resolución del microscopio óptico, pero antes de que se demostrara su existencia al microscopio electrónico, experimentos fisiológicos habían demostrado que la membrana plasmática es una **membrana semipermeable** que deja pasar a su través -de forma pasiva-, el agua pero no los solutos.

ESTRUCTURA AL MICROSCOPIO ELECTRÓNICO

La membrana muestra una estructura sencilla y uniforme. Con pocos aumentos (10000 a 35000) se ve como una **línea continua**.

A mayores aumentos (superiores a 80000) se presenta como una serie de 3 capas con un espesor total entre 75 y 100 Å (7,5 y 10 nm). Dos de las capas, la externa y la interna son densas a los electrones y se corresponderían con las cabezas de los fosfolípidos y otras moléculas que veremos posteriormente, mientras que la central es clara a los electrones y sería la imagen de las colas hidrocarbonadas de los fosfolípidos. Esta **estructura trilaminar** se denomina membrana unitaria o unidad de membrana, porque todas las membranas intracelulares presentan también esta estructura variando únicamente el espesor global del conjunto en los distintos orgánulos. No todos los autores aceptan esta unidad de membrana.

La membrana plasmática es sencilla, mientras que la membrana de las **mitocondrias, cloroplastos y núcleos** es una membrana **doble**.

Interpretación de la estructura de la membrana: modelos moleculares.

1. En 1895 **Overton**: lípidos.
2. En 1925 **Gorter y Grendel**: había suficientes lípidos para dar 2 veces la vuelta a la célula.
3. En 1932 **Cole**: debía haber proteínas que rebajasen la tensión superficial.
4. En 1935 **Danielli y Dawson**: **modelo tipo sandwich**, según el cual la membrana estaba constituida por una doble capa de moléculas de fosfolípidos y esteroides, por encima y debajo de la cual había proteínas en configuración β . Los poros de la membrana se explicarían como una interrupción en la capa bimolecular de lípidos que estaría tapizada también por proteínas. Se calculó para la membrana un espesor medio de 100 Å, correspondiendo 35 Å al espesor de cada capa lipídica y 10 ó 15 Å para cada capa proteica
5. En 1957 **Robertson (ME)** vio por primera vez la **imagen trilaminar** de la membrana al tratarla con osmio. Había dos capas oscuras, densas a los electrones (osmiófilas), y una capa clara (osmiófoba), entre ambas. Las capas oscuras presentan un espesor de 20 a 25 Å, la capa clara un espesor de 25 a 35 Å. Esa estructura trilaminar se repetía siempre y le llamó "**Modelo de unidad de membrana**".
6. En 1964, **Lucy y Glauert**: plasmática estaría formada por **micelas de fosfolípidos** que se encontrarían englobadas en proteínas y glucoproteínas globulares y agua.

7. En 1966 **Singer, Lenard, Wallach y Zahler** propusieron además la disposición que debían tener las proteínas, los grupos polares debían interaccionar con el medio acuoso y las zonas apolares con las colas hidrocarbonadas de los lípidos.

8. En 1972 **Singer y Nicolson** propusieron el modelo que se acepta actualmente, el "**Modelo del mosaico fluido**", según este modelo, la membrana plasmática estaría formada por una **doble capa lipídica** fluida y discontinua en la que estarían insertas **proteínas globulares**. Algunas proteínas están simplemente unidas a la superficie polar de los lípidos, son las denominadas **proteínas extrínsecas o periféricas**. Otras proteínas penetran en la bicapa e incluso la atraviesan. Estas proteínas son las llamadas **proteínas intrínsecas, integrales, o constituyentes**. En el caso de que atraviesen toda la membrana, las proteínas integrales reciben el nombre de **proteínas transmembrana**.

Además, las proteínas periféricas y las intrínsecas pueden estar asociadas a **hidratos de carbono** en la cara externa de la membrana (**glucoproteínas**). También los lípidos en su cara externa pueden ser glucolípidos (**glucolípidos**).

Descripción del modelo de Singer y Nicolson o modelo del mosaico fluido.

PROTEÍNAS (49% de la membrana)

Las porciones interna y externa de la membrana celular no contienen ni los mismos tipos, ni las mismas cantidades de proteínas. La mayor parte son **glucoproteínas y se encuentran hacia el líquido extracelular**. Esta distribución desigual se conoce como **asimetría de la membrana** y es común a todo tipo de membranas (mitocondrias, cloroplastos etc). La asimetría es también debida a la distinta distribución de los lípidos y viene determinada por la formación de la membrana plasmática que ocurre a partir de vesículas procedentes del **Aparato de Golgi**.

Las proteínas extrínsecas son ricas en aminoácidos con grupos R hidrofílicos para ponerse en contacto tanto con el líquido extracelular, que es una disolución acuosa, como con las cabezas polares de los lípidos. Estas proteínas son frecuentemente glucoproteínas.

Las proteínas intrínsecas contienen tanto regiones hidrofílicas como regiones hidrofóbicas. Las primeras en las zonas interna y externa de la membrana, para ponerse en contacto con los líquidos intracelulares y extracelulares y las segundas se situaban en las zonas medias de la membrana en las que se encuentran las regiones no polares de los lípidos.

Las proteínas de la membrana son móviles, aunque no todas. Esta es la razón por la que a éste modelo se le llama del **mosaico fluido**. Algunas de ellas tienen función enzimática, otras son receptoras de hormonas o de virus, otras son estructurales, etc.

LÍPIDOS (50% de la membrana)

Aunque en porcentaje la cantidad de lípidos y de proteínas es equivalente en realidad hay más moléculas de lípidos (50 a 1) porque son mucho más pequeñas.

Son **fosfolípidos** en su mayoría. El más abundante es la **esfingomielina**. También existen **glucolípidos**.

Nota.- En la hemimembrana externa del eritrocito hay sobre todo moléculas con colina (fosfatidil colina y esfingomielina) mientras que en la membrana interna hay moléculas con un grupo NH₃⁺ terminal (fosfatidiletanolamina y fosfatidil serina).

También hay **esteroides**. El más abundante es el **colesterol**. En células animales la proporción colesterol fosfolípidos es 1:1. Proporciona estabilidad a la membrana.

Existe una **asimetría**, como acabamos de ver, aunque no tan marcada como en el caso de las proteínas, y presentan **mayor movilidad** que las proteínas sobre todo lateral. Un lípido puede desplazarse lateralmente varias micras. Por esta razón a la bicapa lipídica se le llama **crystal líquido**.

Movimientos de los fosfolípidos de la membrana (examen selectividad, junio 2011)

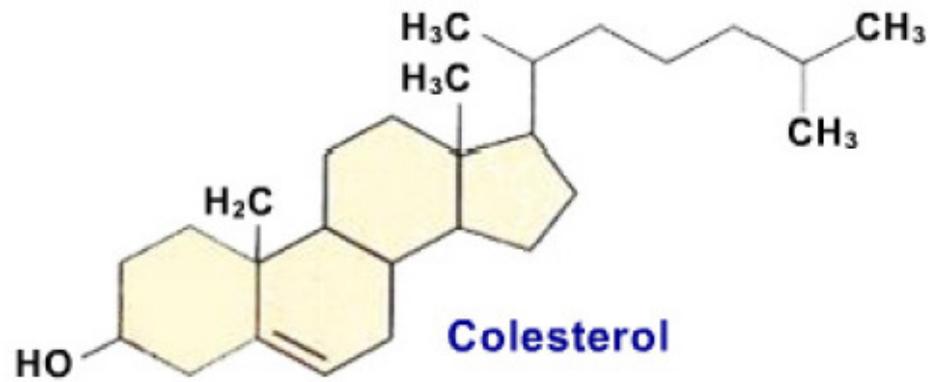
Estos movimientos proporcionan fluidez a la membrana.

ROTACIÓN: giran sobre su eje longitudinal con rapidez. Es un movimiento frecuente y responsable de los otros movimientos.

DIFUSIÓN LATERAL: cambian de lugar con fosfolípidos vecinos, dentro de la misma monocapa unas 10^7 veces por segundo. Esto da lugar a la difusión lateral de los fosfolípidos, a unos 10^{-8} cm²/seg. Es el movimiento más frecuente.

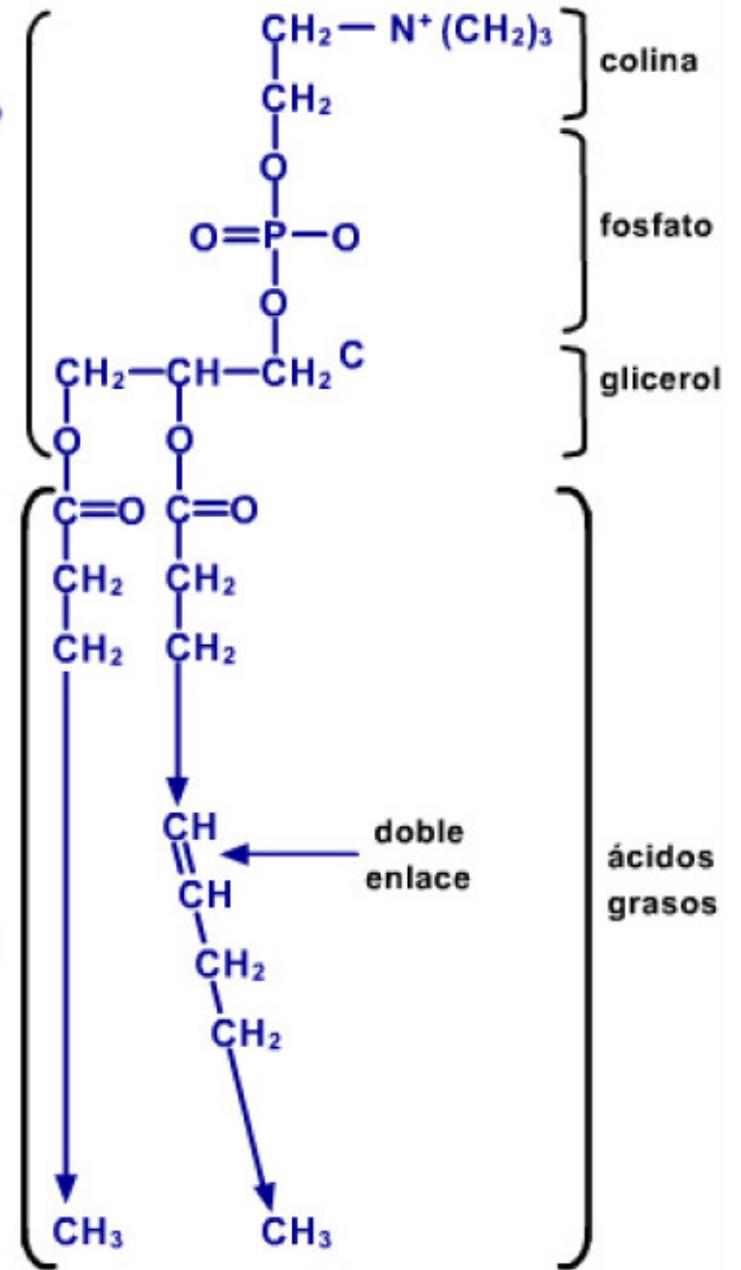
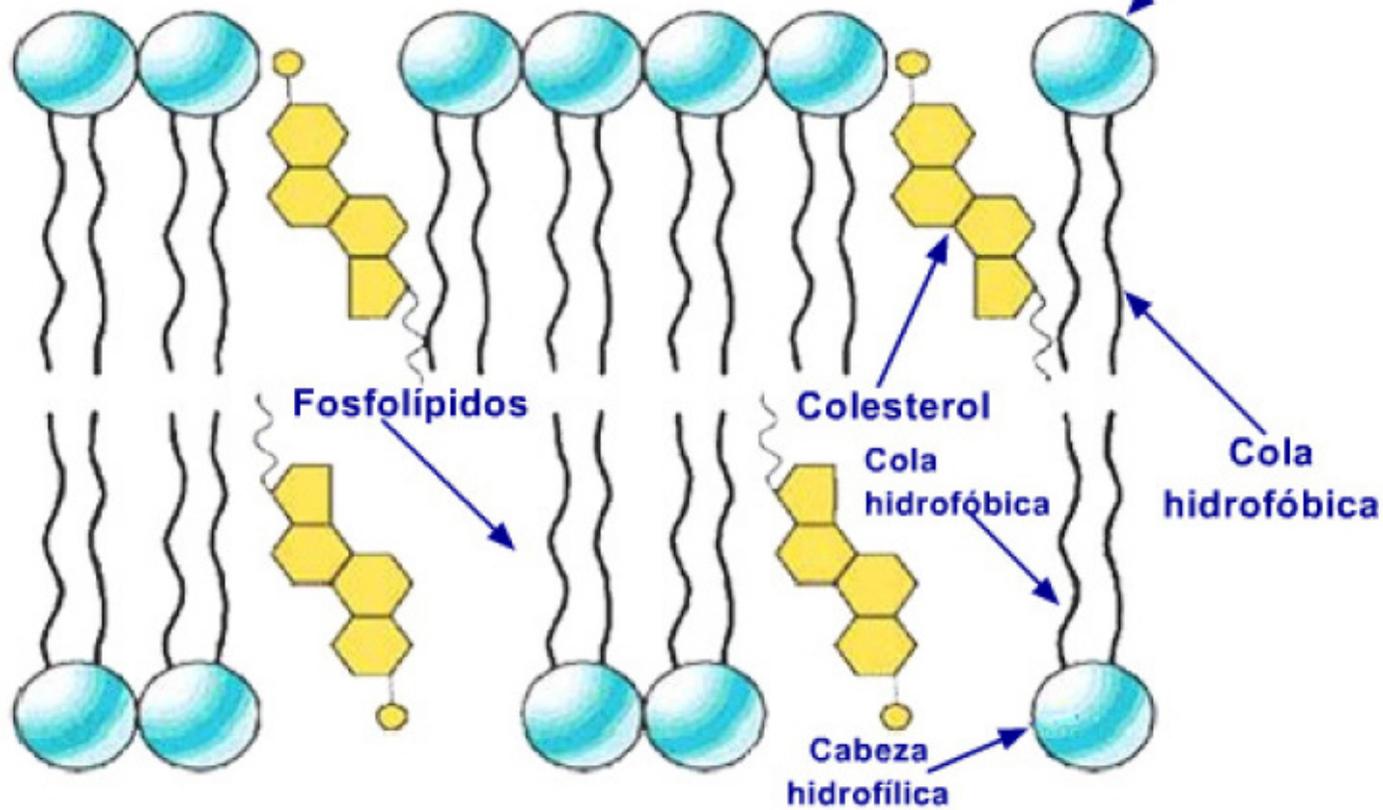
FLIP-FLOP: pueden saltar de una monocapa a la otra, pero se produce poco porque requiere gran gasto de energía. Intervienen unas enzimas llamadas *flipasas*. Es, como decimos el movimiento menos frecuente.

FLEXIÓN: Separación y aproximación de los extremos de las colas, por flexión de las cadenas carbonadas de los ácidos grasos constituyentes de los fosfolípidos y esfingolípidos.



Fosfolípido

Cabeza hidrofílica



CARBOHIDRATOS (1% de la membrana)

Carbohidratos de la membrana: Las proteínas y los lípidos están unidos en la cara externa de las células eucarióticas a hidratos de carbono. Generalmente son **oligosacáridos** de **7 azúcares principales** (según Biología Molecular de la Célula son 9): galactosa, manosa, fructosa, ácido N. acetil neuramínico (o ácido siálico), N. acetil D glucosamina, N. acetil D galactosamina y glucosa.

Estos carbohidratos forman parte del **glicocálix** o cubierta dulce (=glucocálix, =cubierta celular, =cell coat) o envoltura externa de la célula y juegan un papel muy importante en el reconocimiento celular.

El glicocálix es una cubierta celular unida a la membrana plasmática formada principalmente por glúcidos unidos a proteínas (glucoproteínas o proteoglucanos) y lípidos (glicolípidos). Las glucoproteínas son cadenas de oligosacáridos unidos covalentemente a las proteínas de la membrana, mientras que los proteoglucanos son proteínas unidas a largas cadenas de polisacáridos, estos últimos tienen poca proporción de proteínas frente a la gran cantidad de hidratos de carbono a la que están unidas.

La disposición de las cadenas de estos azúcares en el glicocalix es enormemente variada, de modo que cada tipo celular tiene un código específico que lo caracteriza.

El **glicocáliz** es también responsable en parte de **la asimetría de la membrana** (junto con las proteínas) y de las **propiedades antigénicas** específicas de las células. También al glicocáliz se deben muchas de las propiedades de unión o cemento (**reconocimiento y adhesión celular**) que permiten la formación de tejidos, hasta el punto de que en muchos tejidos es difícil distinguir entre glicococáliz y matriz extracelular. Las células tumorales modifican su superficie y se sueltan al no ser reconocidas por las otras, lo que permite la producción de metástasis cuando pasan a la sangre.

Existe un tipo de glicocáliz llamado **glicocáliz adherente** que no se ve ni siquiera con el microscopio electrónico pero que se reconoce por **reacciones inmunitarias** (por las propiedades antigénicas citadas antes). Por ejemplo el glicocáliz de los eritrocitos es el que determina los **grupos sanguíneos** del hombre, como el **sistema ABO**. También pertenece al glicocáliz el grupo de **Antígenos de Histocompatibilidad** (Ag de transplante o de histocompatibilidad, **HLA**, familia de antígenos codificada por un **conjunto de genes**, denominado **complejo principal de histocompatibilidad CMH**, ubicado/s en el brazo corto del cromosoma 6), que determinan la especificidad de la membrana y la respuesta inmunitaria del organismos frente a tejidos extraños (transplantes). En condiciones normales sirven para la detección de células antigénicamente anómalas, como las cancerosas. Tanto los **Ag de los grupos sanguíneos** como los de **Histocompatibilidad** son **glucoproteínas**.

El glicocáliz desempeña también funciones de **protección, filtración** y productor de un determinado **ambiente iónico**, debido a las cargas negativas de sus restos glucídicos.

Glicocáliz

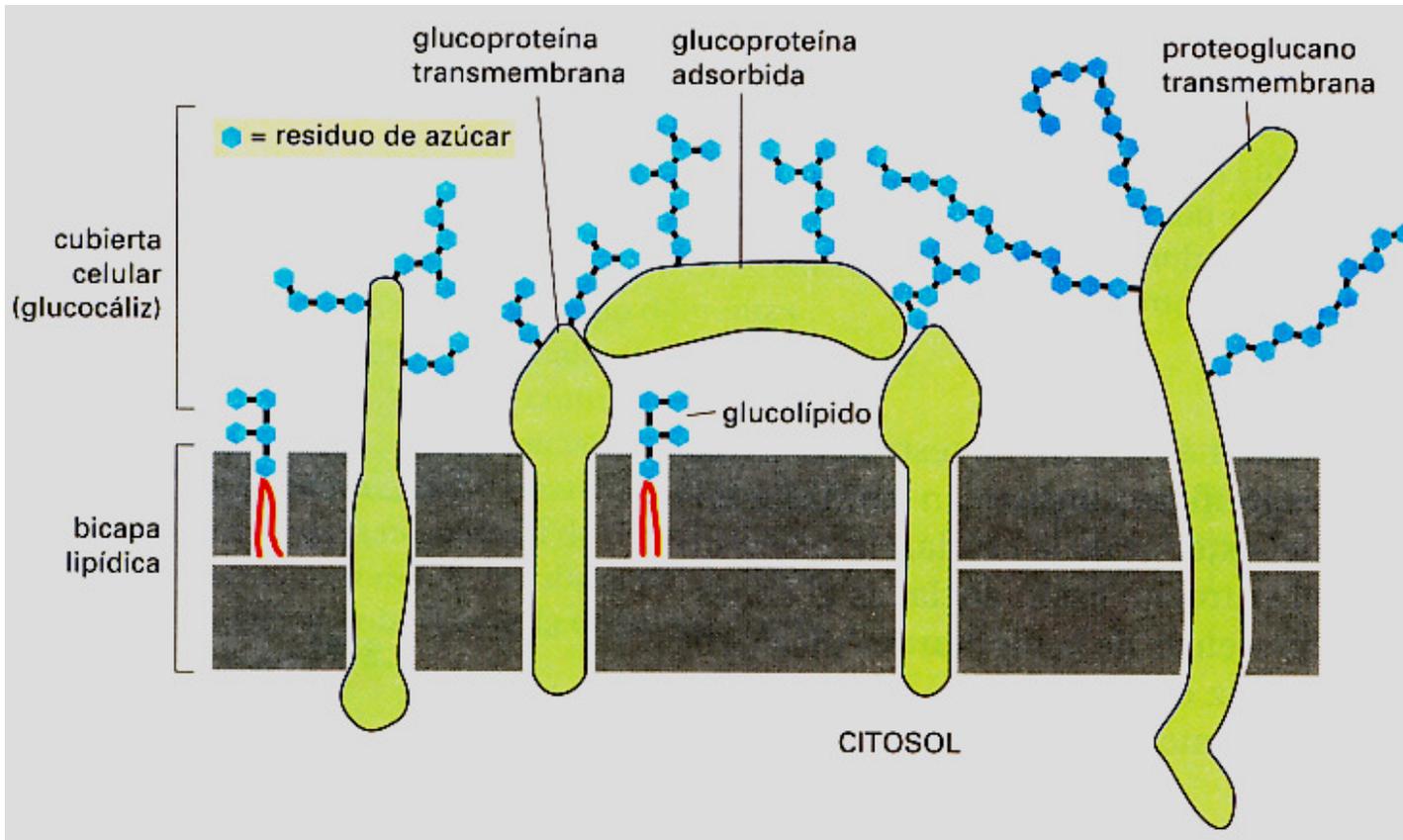


Figura 10-41 Diagrama simplificado de la cubierta celular (glicocáliz). La cubierta celular está formada por las cadenas laterales de oligosacáridos de los glucolípidos y de las glucoproteínas integrales de membrana y por cadenas de polisacáridos de proteoglicanos integrales de membrana. Además, en muchas células los proteoglicanos y glucoproteínas adsorbidos (no mostrados aquí) contribuyen a la formación del glicocáliz. Nótese que todos los carbohidratos se hallan en la superficie no citoplasmática de la membrana.

Recordad:

Estructura al MO. No se ve.

Estructura al ME. Modelos moleculares: Modelos de Danielli y Dawson y Singer y Nicolson.

Imagen trilaminar de la membrana

Modelo de Singer y Nicolson

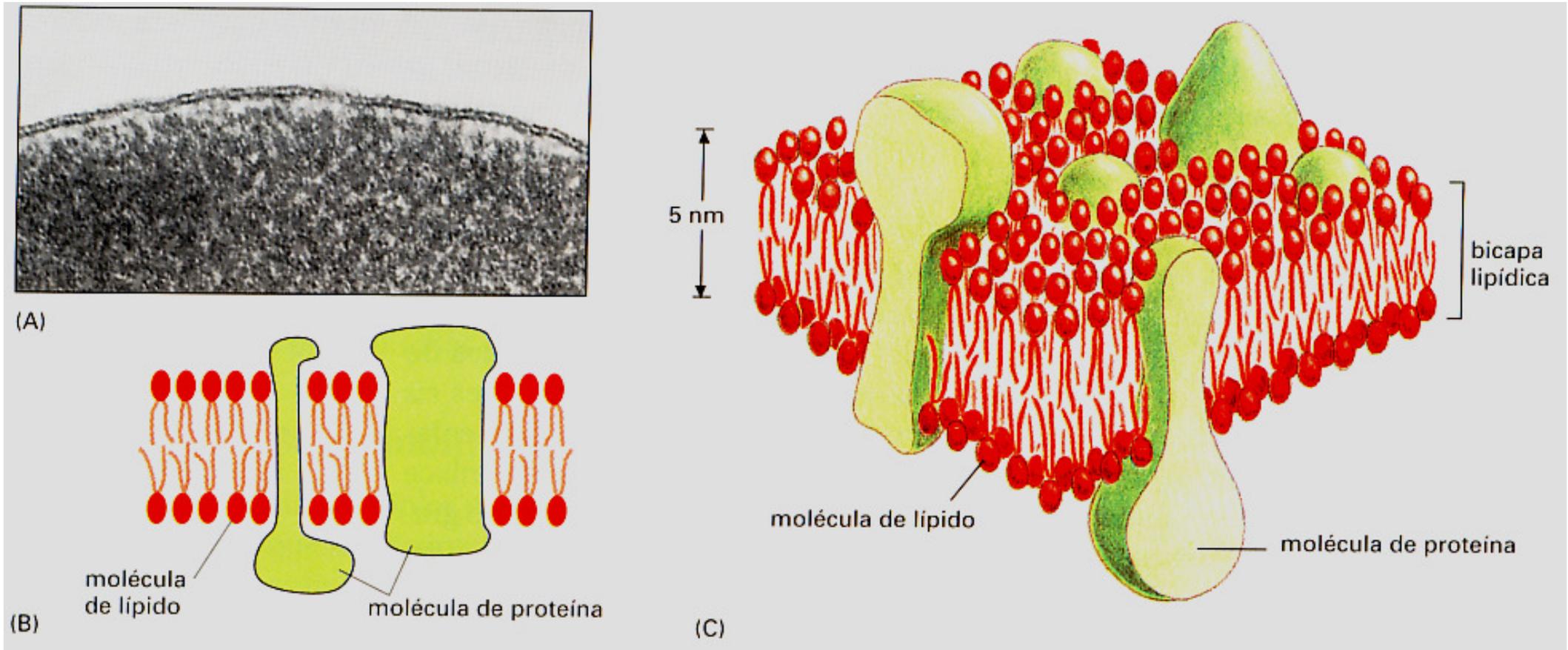
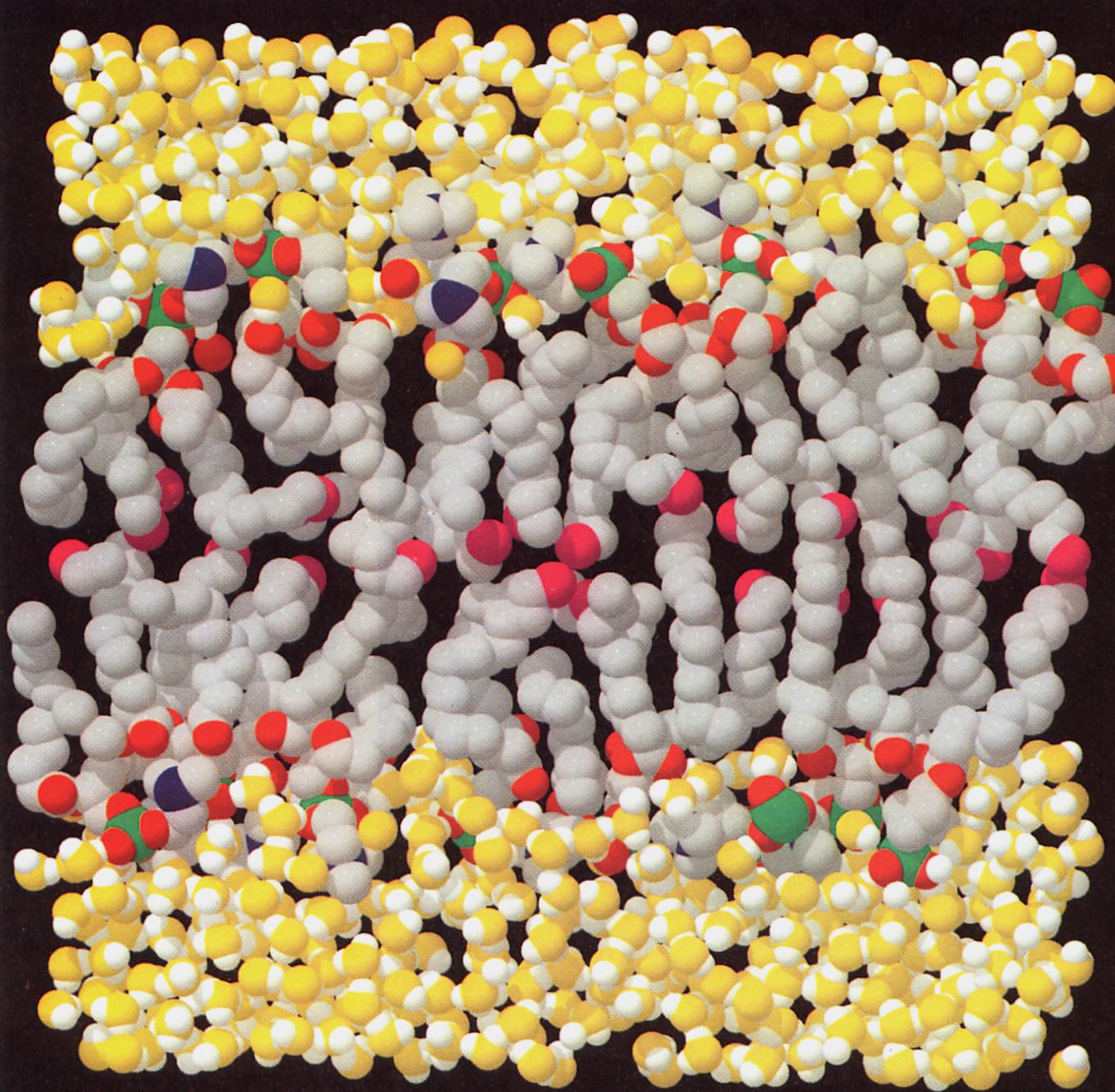


Figura 10-1 Tres visiones de la membrana celular. (A) Electronmicrografía de una membrana plasmática de un eritrocito humano. (B y C) Dibujos esquemáticos que muestran en dos y tres dimensiones la membrana celular. (A, por cortesía de Daniel S. Friend).



Simulación por ordenador de una bicapa de fosfolípidos de 0,8 nm en el agua. Los átomos de fósforo se muestran en *verde*, los de nitrógeno en *azul oscuro*, los de oxígeno lipídico en *rojo*, los grupos terminales de las cadenas en *magenta* y otros átomos de carbono en *gris*; los átomos de hidrógeno del carbono se han omitido. Las moléculas de agua se muestran en *amarillo* (oxígeno) y *blanco* (hidrógeno). (De R.M. Venable, Y. Zhang, B.J. Hardy y R.W. Pastor, *Science* 262:223-228, 1993.)

FUNCIONES

La membrana:

1. **Separa** los medios **intra y extracelular**.
2. **Realiza un transporte selectivo**.
3. Es la responsable de la generación de **corrientes eléctricas** en sistema nervioso y muscular.
4. Se encarga de la recepción de **señales químicas** (segregadas, de membrana,intracelulares), **mediante receptores** (asociados a canales, a proteínas G, o a enzimas).
5. **Interacciona con el citoesqueleto**.
6. Es responsable de los fenómenos de **antigenicidad celulares**.

MECANISMOS DE TRANSPORTE A TRAVÉS DE LA MEMBRANA PLASMÁTICA

(En el programa: La membrana como superficie de intercambio material, transporte de pequeñas moléculas y transporte de macromoléculas y partículas).

Llamamos **microtransporte** al que se produce **sin deformación** visible (al MO o ME) de la membrana. Fenómenos de **ósmosis**, **difusión** y **transporte activo**.

Llamamos **macrotransporte** al que se produce **con deformación** visible (al MO o ME) de la membrana. Fenómenos de **pinocitosis** y **fagocitosis** o **exocitosis**.

Microtransporte

Se emplea para pequeñas moléculas.

En general **atraviesan con facilidad** la bicapa lipídica:

- **las sustancias apolares** (no solubles en agua, sino en lípidos) como O_2 , CO_2 , N_2 , benceno, etc. También pasan con facilidad todos los compuestos de naturaleza lipídica que se solubilizan en la bicapa lipídica
- **sustancias polares no cargadas**, de pequeño Mr: H_2O , urea, glicerina, etanol.

No pasan con facilidad a través de la bicapa lipídica:

- **iones con cargas**, las membranas lipídicas son altamente impermeables a los iones.
- **moléculas polares no cargadas de mayor tamaño** que las anteriores: glucosa y sacarosa.

Para el paso de los iones la membrana posee los llamados **canales iónicos**, que son poros formados por **proteínas de canal**, que atraviesan totalmente la membrana (**proteínas transmembrana intrínsecas**). Son selectivos y solo permiten el paso de determinados iones, que seleccionan por tamaño y por carga. El paso a través de estos canales se produce a **favor de una gradiente electroquímico**, es decir, el ión pasa del lugar donde está más concentrado al lugar de menor concentración (gradiente químico) y si tiene carga positiva irá con mayor facilidad si al otro lado de la membrana la carga es negativa (gradiente eléctrico).

Para el paso de otras sustancias, como la **glucosa**, la membrana dispone de **proteínas transportadoras** (llamadas también **transportadores, carriers** o **permeasas**), que son también **proteínas transmembrana** que reconocen específicamente al soluto que van a transportar, uniéndose a él a un lado de la membrana y trasladándole al otro.

Mecanismos de transporte.

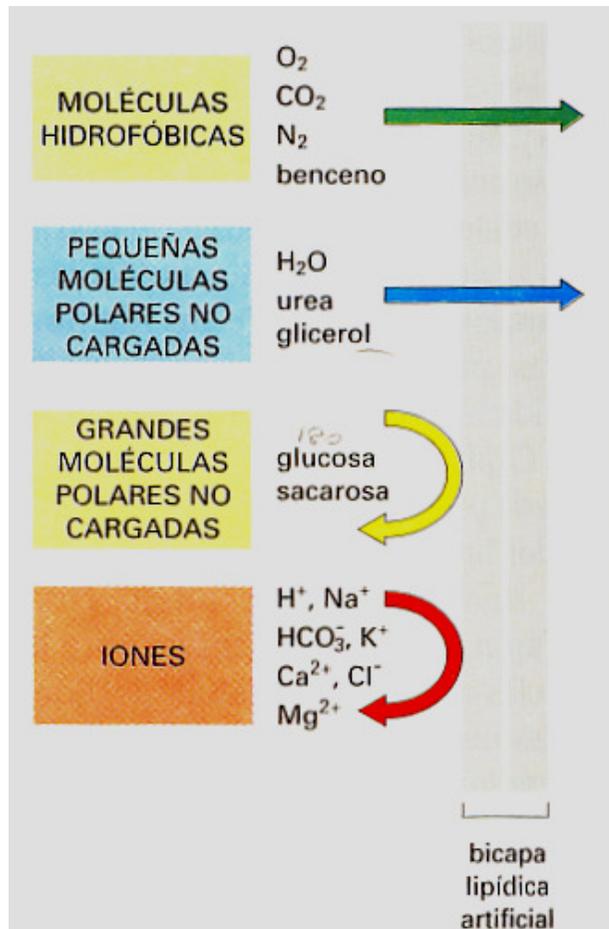


Figura 11-1 Permeabilidad relativa de una bicapa lipídica sintética a diferentes tipos de moléculas. Cuanto menor sea la molécula y, lo que es más importante, cuanto menor sea el número de enlaces de hidrógeno que establezca con el agua, más rápidamente difundirá a través de la membrana.

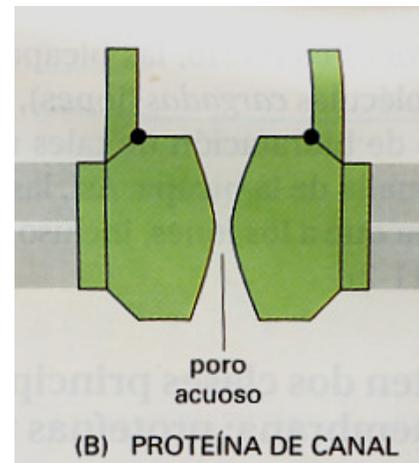
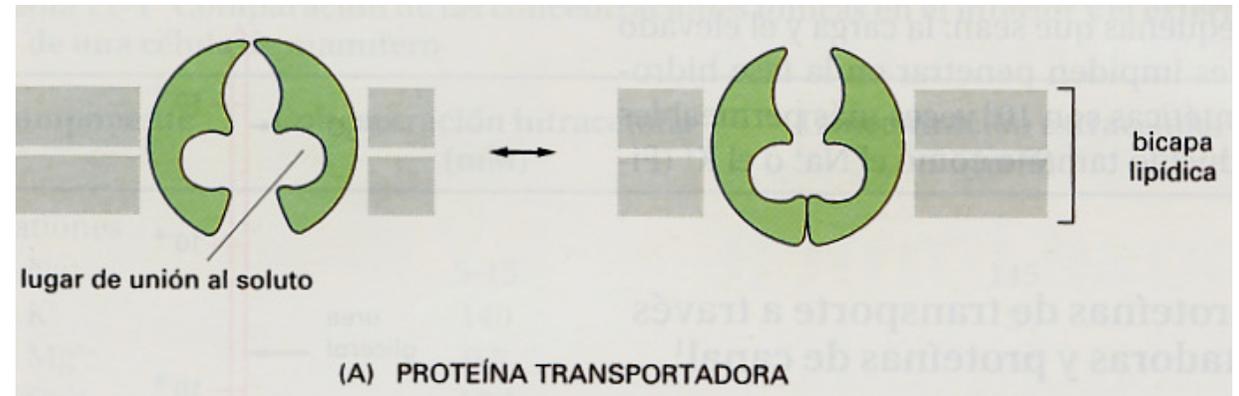


Figura 11-3 Visión esquemática de dos clases de proteínas de transporte a través de membrana. Se cree que las *proteínas transportadoras* alternan dos conformaciones de forma que el lugar de unión al soluto es accesible secuencialmente desde un lado de la bicapa, y luego desde el otro lado. Por el contrario, una *proteína de canal* forma un poro lleno de agua que atraviesa la bicapa, a través del cual pueden difundir determinados iones.

El transporte puede ser **pasivo**, si es a **favor de un gradiente** y **sin gasto de energía** o puede ser **activo** si es en **contra de un gradiente**, en este caso el transporte se hace **con gasto de energía**.

Se habla de **uniporte** cuando se transporta **una única molécula**. Puede ser activo o pasivo, éste es el caso de la **glucosa**, que se produce en la mayoría de las células a favor de un gradiente de concentración.

Se habla de **cotransporte** cuando se transportan **dos moléculas**. El cotransporte puede ser de dos moléculas en **la misma dirección** (**simporte**) o **en distinta dirección** (**antiporte**).

Como ejemplo de **simporte** tenemos el **transportador de Na⁺ y glucosa en células intestinales y renales** y como ejemplo de **antiporte** la **bomba activa de Na⁺ y K⁺**.

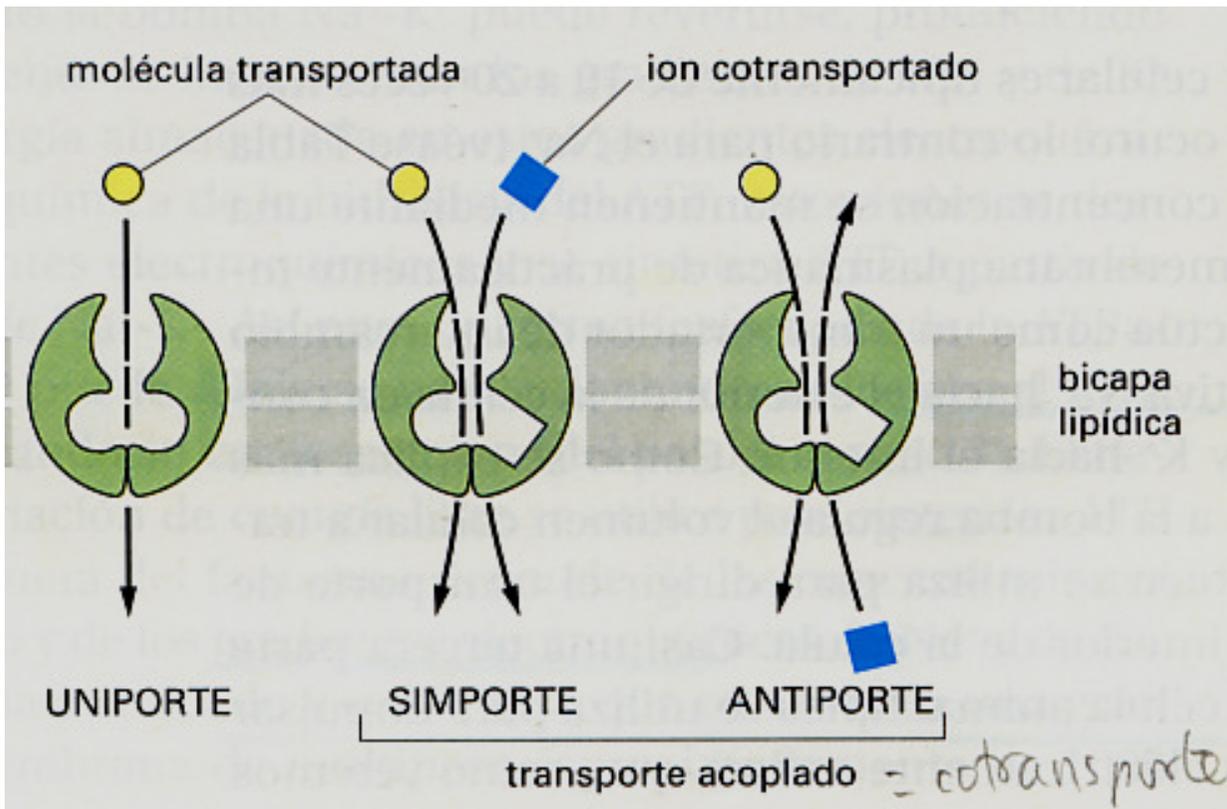


Figura 11-8 Tres tipos de transporte mediado por transportadores. El diagrama esquemático muestra proteínas transportadoras actuando como un transportador sencillo (uniporte), como un transportador acoplado unidireccional (simporte) y como un transportador acoplado de intercambio (antiporte).

Microtransporte: canales iónicos (proteínas de canal) y transportadores.

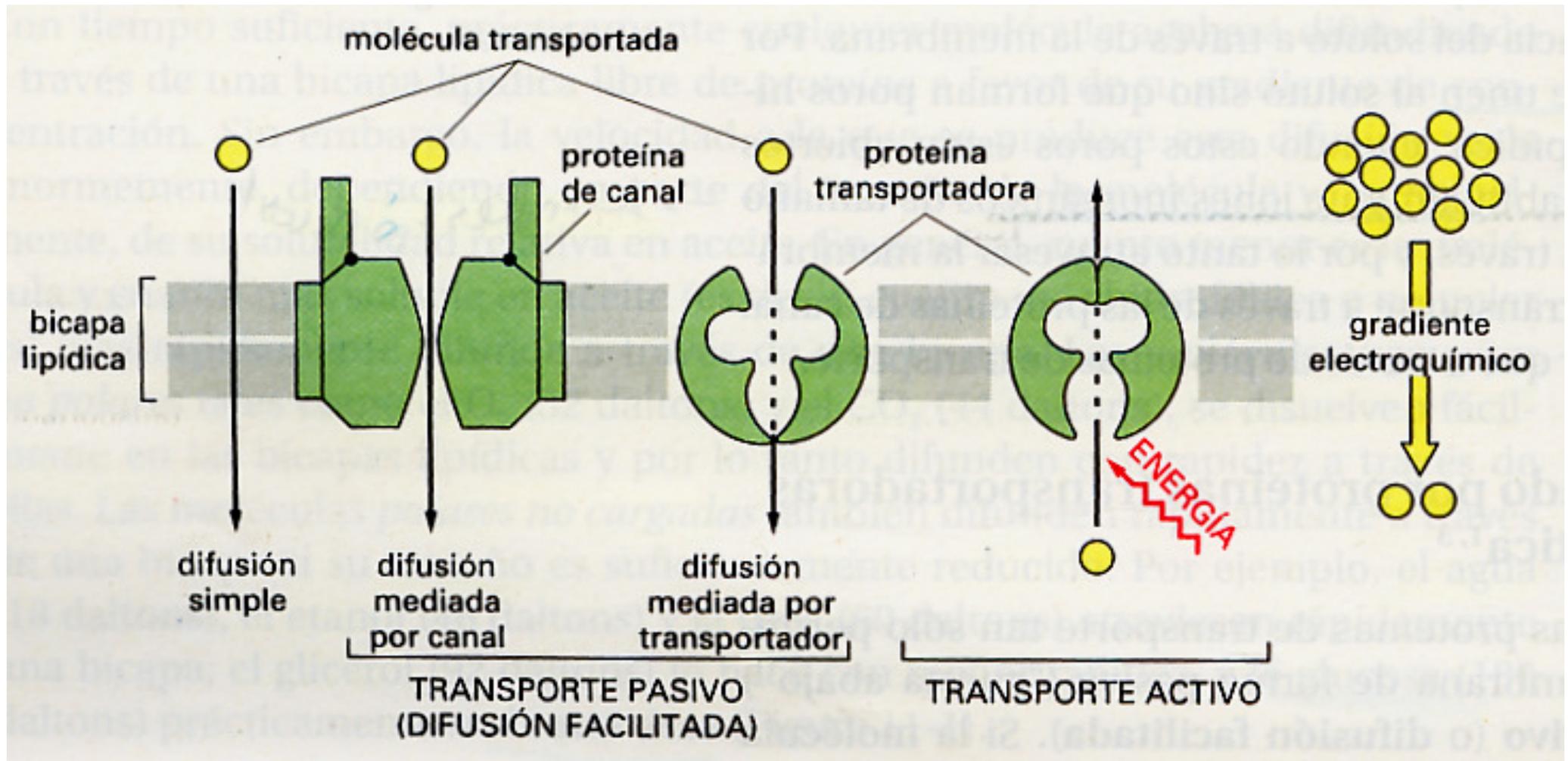


Figura 11-4. Comparación entre un transporte pasivo a favor de un gradiente electroquímico y un transporte activo en contra de un gradiente electroquímico. Mientras que la difusión simple y el transporte pasivo mediados por proteínas de transporte (difusión facilitada) ocurren espontáneamente, el transporte activo requiere de una entrada de energía metabólica. Únicamente las proteínas transportadoras pueden realizar transporte activo, mientras que tanto las proteínas transportadoras como las proteínas de canal pueden mediar la difusión facilitada.

Resumiendo todo lo anterior, vamos a ver los distintos modos de microtransporte de determinadas moléculas:

Ósmosis.- Es el paso (de forma pasiva) de **agua**, a través de la membrana determinado por las diferencias de presión osmótica a ambos lado de ella. Recordar los fenómenos osmóticos.

Difusión simple.- Es **el paso de sustancias a través de la bicapa lipídica** de la membrana **a favor de un gradiente de concentración** (gradiente de concentración: que existe una diferencia de concentración de una determinada sustancia a ambos lados de la membrana). Si la concentración es mayor en el medio extracelular que en el interior de la célula, las sustancias se incorporan a la célula (y al contrario).

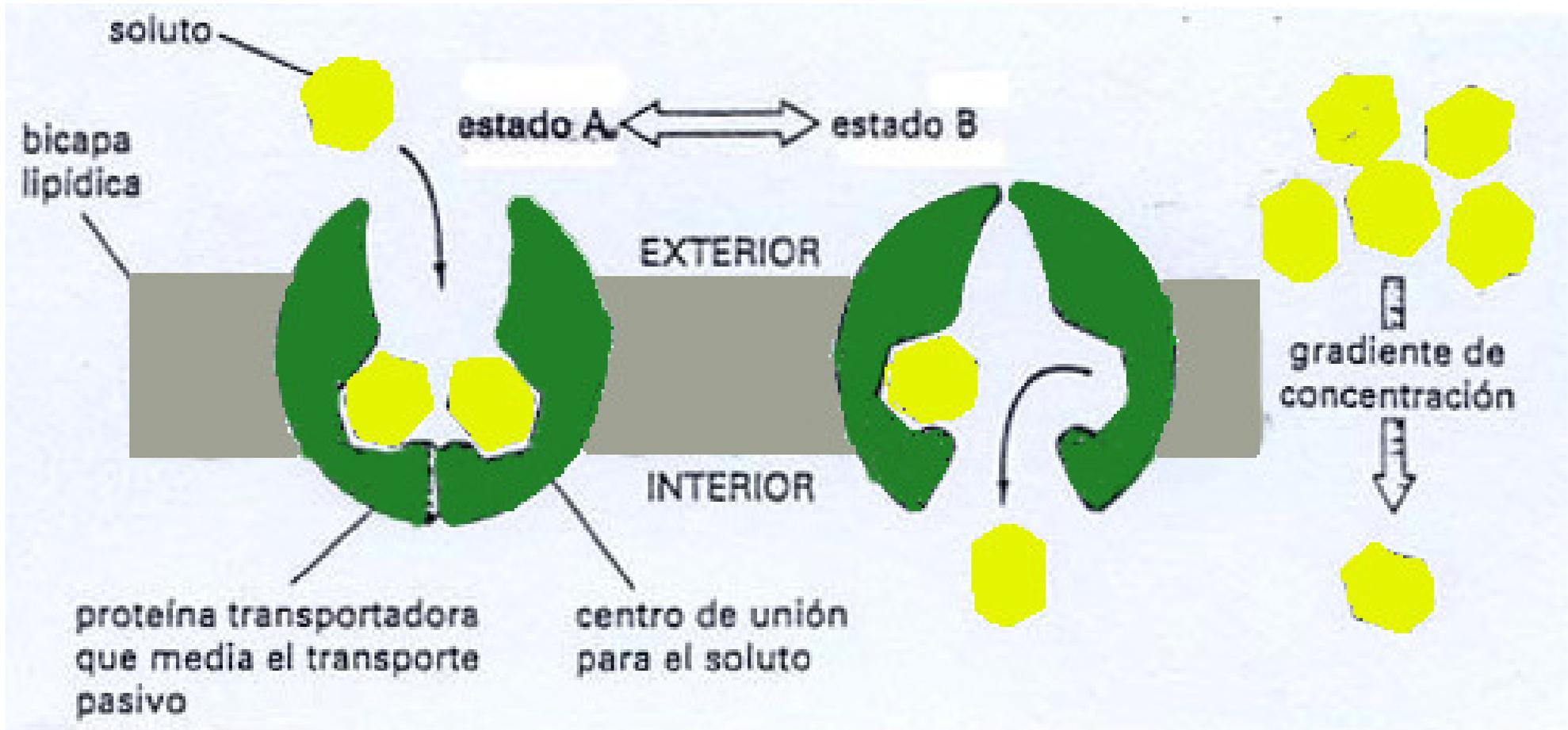
Este transporte se realiza **sin gasto de energía**. Se transportan de esta manera las **pequeñas moléculas polares** (hidrosolubles como la **urea***, la **glicerina** y el **etanol***) y **moléculas apolares** como los **gases respiratorios** **O₂** y **CO₂**.

* La urea y el etanol son también solubles en lípidos.

Difusión facilitada.- Es el paso de sustancias a través de la membrana a **favor de un gradiente de concentración** y con la ayuda de **proteínas de membrana** que actúan como **moléculas transportadoras**, debido a que poseen una estructura complementaria de la molécula que transportan o como **proteínas de canal**.

Atraviesan la membrana por difusión facilitada **pequeñas moléculas polares**, como la **glicerina**, monosacáridos como la **glucosa**, **a.a.** etc. También los **iones** pasan por difusión facilitada a través de **proteínas de canal**.

Difusión facilitada (transporte pasivo), uniporte: Transporte de la **glucosa**.



Transporte activo.- Es el paso de sustancias a través de la membrana **en contra de un gradiente de concentración con gasto de energía** (producida por la hidrólisis de ATP). Este proceso se produce con la ayuda de proteínas de membrana que actúan como **moléculas transportadoras**.

Atraviesan la membrana por transporte activo pequeñas moléculas como la **glucosa** y **a.a** y también determinados **iones como Na⁺ y K⁺**.

Un ejemplo de transporte activo lo constituye la llamada **bomba de Na⁺ y K⁺ de la membrana**. La membrana plasmática, como ya quedó reflejado al hablar de la sinapsis, ejerce una acción selectiva respecto a estos iones, a pesar de ser muy similares en cuanto a masa y carga. Cuando la célula está en reposo, la [Na⁺] en el interior respecto del exterior es muy baja. Este hecho solo es explicable si existe un mecanismo encargado de bombear Na⁺ activa y constantemente hacia el exterior.

Esta bomba activa de Na⁺ no solo **actúa en contra de un gradiente de concentración** (puesto que el Na⁺ está más concentrado en el exterior), sino que **además la entrada del Na⁺ está también facilitada** (tiende a entrar) porque el interior de la célula en reposo es electronegativo con respecto al exterior (por ionización de las proteínas de membrana). Por lo tanto esta bomba actúa en **contra de un gradiente electroquímico**.

Por otro lado, **el K^+ tiene en el interior de la célula una concentración muy superior a la del exterior**. Existe también un mecanismo capaz de bombear K^+ hacia el interior que va acoplado al bombeo de Na^+ hacia el exterior. Ambos cationes son imprescindibles, como ya sabemos para la excitación de las membranas nerviosas y musculares.

Para que actúe la bomba de Na^+ y K^+ , es necesaria la actuación de un enzima de la membrana: ***una ATP asa - Na^+ y K^+*** . Se trata de una proteína enzimática integral que **cataliza la hidrólisis del ATP** para la liberación de la energía que se empleará en el transporte activo.

Transporte activo: Bomba de Na^+ y K^+ .

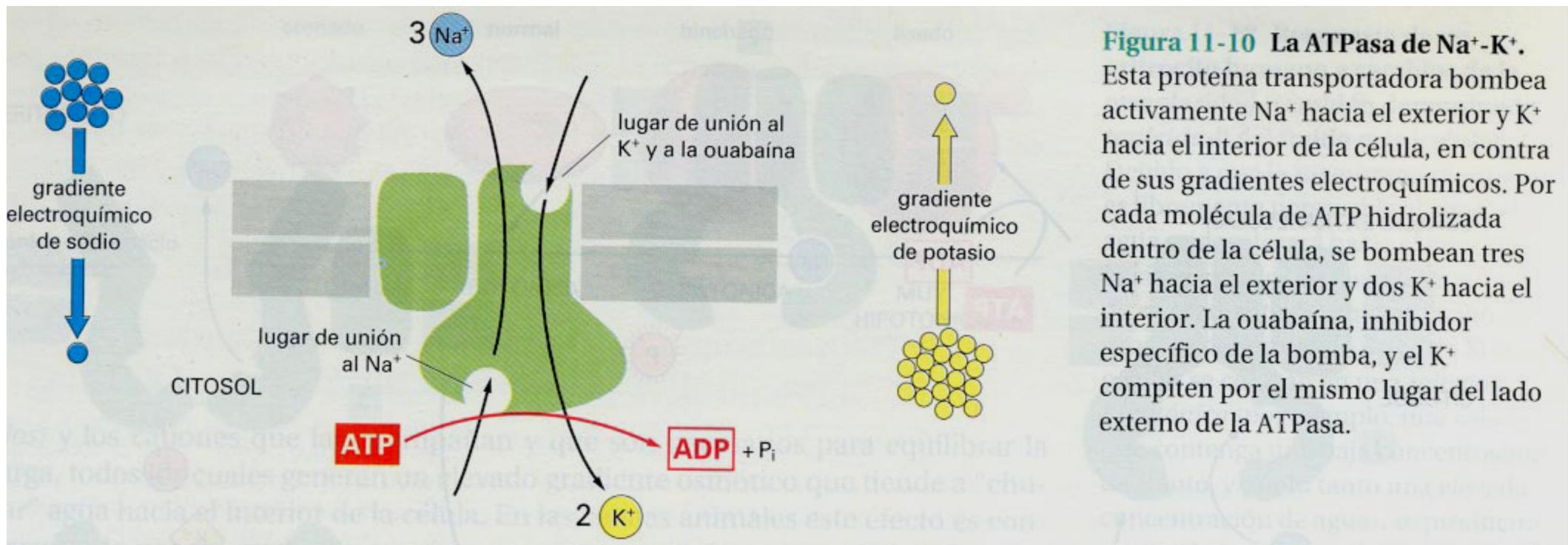


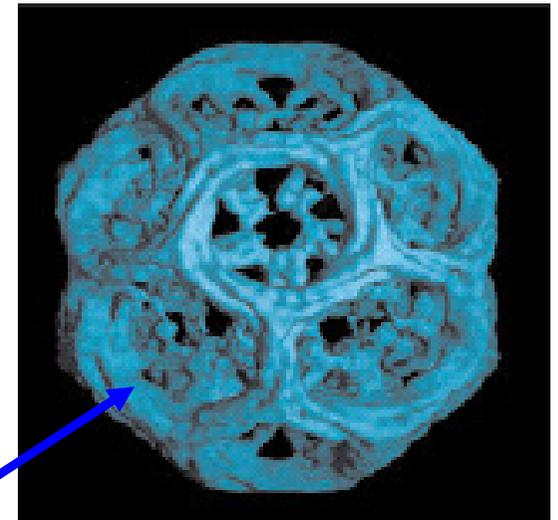
Figura 11-10 La ATPasa de Na^+ - K^+ . Esta proteína transportadora bombea activamente Na^+ hacia el exterior y K^+ hacia el interior de la célula, en contra de sus gradientes electroquímicos. Por cada molécula de ATP hidrolizada dentro de la célula, se bombean tres Na^+ hacia el exterior y dos K^+ hacia el interior. La ouabaína, inhibidor específico de la bomba, y el K^+ compiten por el mismo lugar del lado externo de la ATPasa.

Macrotransporte

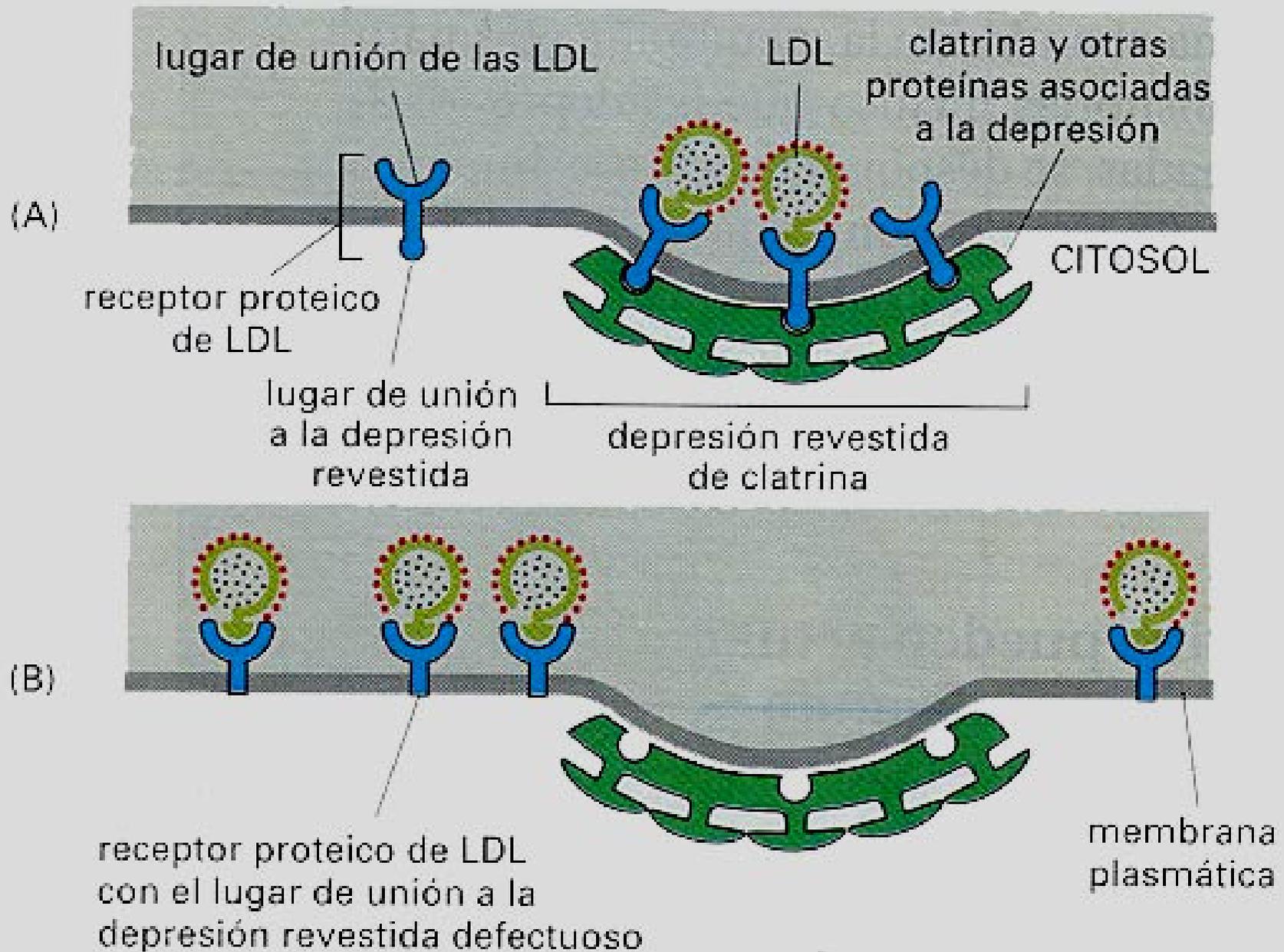
Puede ser por **endocitosis** (**pinocitosis** y **fagocitosis**) o **exocitosis**.

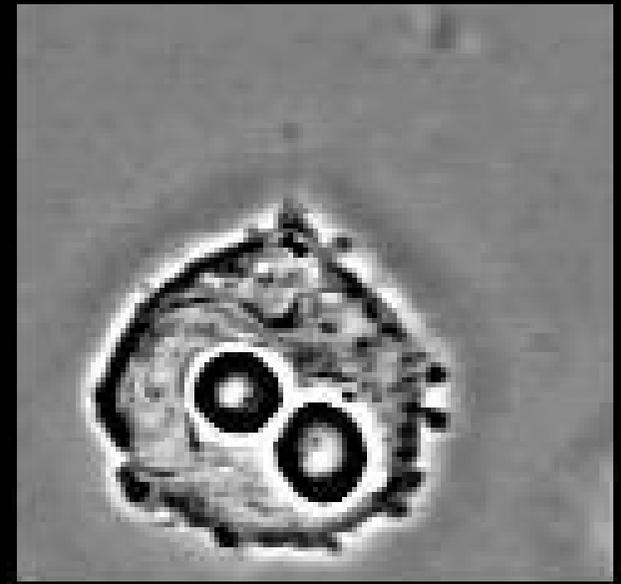
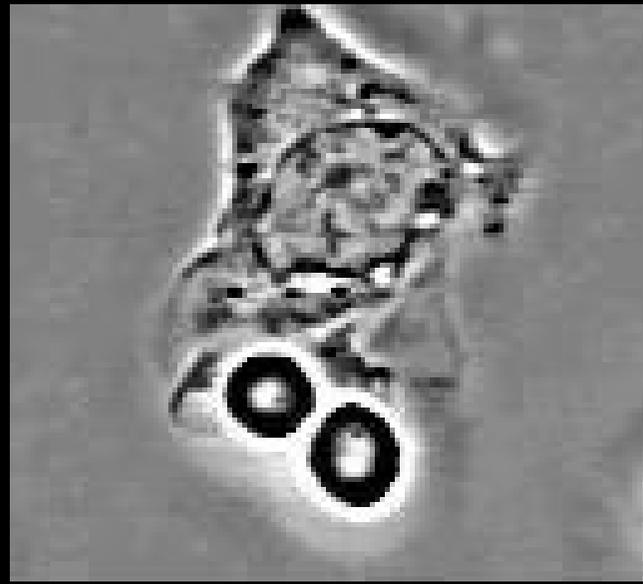
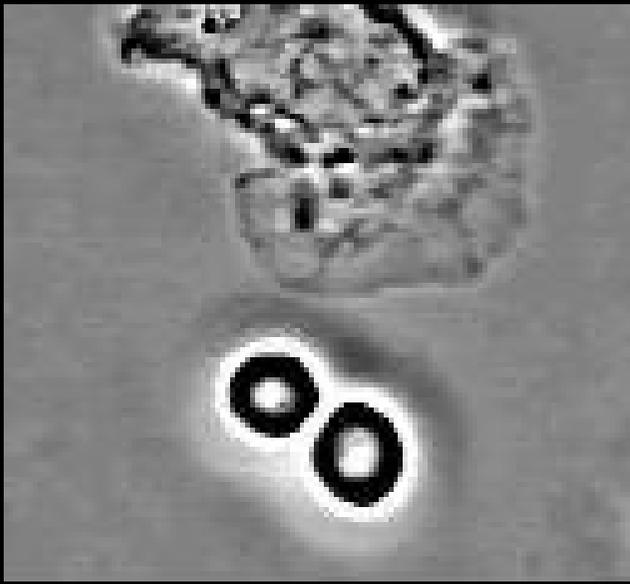
Endocitosis.-Es un fenómeno consistente en la captura de sustancias extracelulares por invaginación de la membrana plasmática. Se utiliza para el transporte de moléculas más o menos grandes desde el medio extracelular hasta el interior de la célula, bien para la nutrición de la célula (organismos unicelulares) o para su destrucción si se trata de una célula del sistema inmunitario (macrófagos y polimorfonucleares). El material endocitado termina frecuentemente en los lisosomas.

La **pinocitosis** es un fenómeno de endocitosis **solo visible al ME**, se utiliza para la ingestión de líquidos o de moléculas disueltas en ellos, por lo tanto de Pm (Mr) relativamente bajo. Las vesículas de pinocitosis se forman en la membrana plasmática a partir de depresiones revestidas en su superficie interna de una proteína llamada *clatrina*.



Ejemplo de **pinocitosis**: incorporación por parte de la célula de las partículas LDL (lipoproteínas de baja densidad) de la sangre, ricas en colesterol.





La **fagocitosis** es también un fenómeno de endocitosis, conocido desde que se realizaron los primeros estudios celulares y visible al MO. Mediante este proceso se ingieren partículas sólidas y de gran tamaño relativo (macromoléculas, virus, bacterias).



Exocitosis.- Fenómeno consistente en la **salida de sustancias** de la célula mediante la **fusión de una vesícula** (o vacuola) que las contiene con la membrana plasmática. La exocitosis puede ser un **mecanismo de excreción**, sirviendo para la eliminación de productos tóxicos y sustancias de desecho o bien puede ser un **mecanismo de secreción**, por el que se eliminan sustancias fabricadas por una célula, necesarias para otras células. Por ejemplo, las células pancreáticas de los Islotes de Langerhans segregan insulina por exocitosis (ver R.E.R. y ap. de Golgi).

LA MEMBRANA COMO RECEPTORA DE SEÑALES QUÍMICAS

(En el programa: Mensajeros químicos, receptores de señales)

Mensajeros químicos

Son sustancias químicas, de naturaleza muy variada, capaces de inducir una respuesta en la célula. Pueden ser de tres tipos: **señales segregadas**, **señales de membrana** y **señales intracelulares**.

Las **señales segregadas** son sintetizadas y segregadas por células diferentes a aquellas en las que van a ejercer su acción, que reciben el nombre de **células diana**. Estas células poseen receptores específicos para estas sustancias situados en la membrana plasmática o en el interior de la célula. Pueden ser **neurotransmisores (acetil colina y adrenalina)**, que se segregan en la proximidad de la célula diana (mecanismo sináptico), **hormonas**, segregadas a la sangre y difundidas por todo el organismo (secreción **endocrina**) o sustancias liberadas localmente que actúan sobre las células próximas (secreción **paracrina**).

Desde el punto de vistas químico las señales segregadas pueden ser liposolubles o hidrofílicas. La **sustancias liposolubles (NO, hormonas esteroideas, retinoides, vitamina D, hormona tiroidea)** difunden con facilidad a través de la membrana, **sus receptores son intracelulares**. Las **sustancias hidrofílicas (hormonas peptídicas y proteicas, derivadas de aminoácidos, neurotransmisores etc)** tienen **receptores localizados en la membrana plasmática**.

Las **señales de membrana** están en la **propia membrana** (no se segregan) y tienen **receptores en las células próximas**. Son de naturaleza lipídica o proteica (como casi siempre) y tienen importancia durante el **desarrollo embrionario** y para el **sistema inmunitario**.

Las **señales intracelulares** pasan directamente del citoplasma **de una célula a otra contigua**. Este paso se produce a través de uniones comunicantes, nexos o gap. Son también importantes durante el **desarrollo embrionario y en el tejido muscular en adultos** (paso de Ca^{2+}).

Receptores de señales

Las **sustancias hidrofílicas** (hormonas peptídicas y proteicas, derivadas de aminoácidos, neurotransmisores etc) tienen **receptores localizados en la membrana plasmática**. Las sustancias lipídicas, tipo hormonas, como sabemos, tienen receptores intracelulares.

Los receptores de señales son pequeñas moléculas situadas en la membrana plasmática capaces de reconocer las moléculas señal. Los receptores de las señales hidrofílicas son **glicoproteínas transmembrana**. Cada célula puede tener de 500 a 100.000 proteínas receptoras en la membrana y son diferentes en los distintos tipos celulares. Generalmente la unión de la señal con el receptor provoca un cambio en la concentración de una determinada sustancia en el interior de la célula.

Hay varios tipos de receptores:

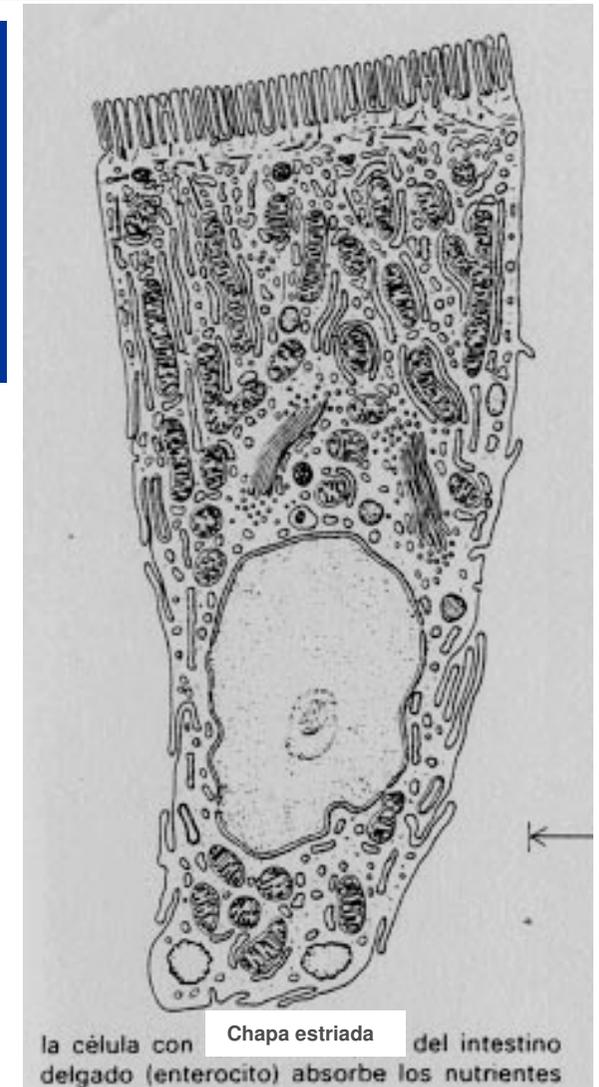
- **asociados a canales iónicos** (forman parte de estos canales, que se abren o cierran cuando llega la señal, por ejemplo, los neurotransmisores.)
- **asociados a proteínas G** (dependientes de GTP), por ej. algunas hormonas.
- **asociados a enzimas** o bien el propio receptor puede ser un enzima. En este caso la unión del receptor con la señal activa una reacción química.

La **sustancias liposolubles** (NO, hormonas esteroideas, retinoides, vitamina D, hormona tiroidea) difunden con facilidad a través de la membrana, y como sabemos **sus receptores son intracelulares.**

DIFERENCIACIONES DE LAS SUPERFICIES CELULARES EN CÉLULAS ANIMALES

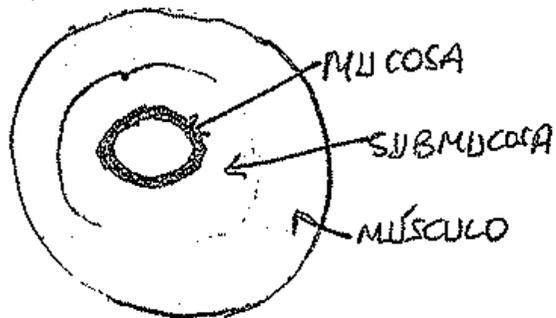
A) Diferenciaciones de células que revisten o delimitan órganos: Microvellosidades, pliegues basales, cilios, estereocilios, interdigitaciones.

Las microvilis o microvellosidades se forman en la superficie libre de las células (que da a una luz). Son **evaginaciones** de la membrana a modo de dedos de guante (expansiones digitiformes) con un diámetro aproximado de 0,1 micras y una longitud de 0,8 a 1 micra.



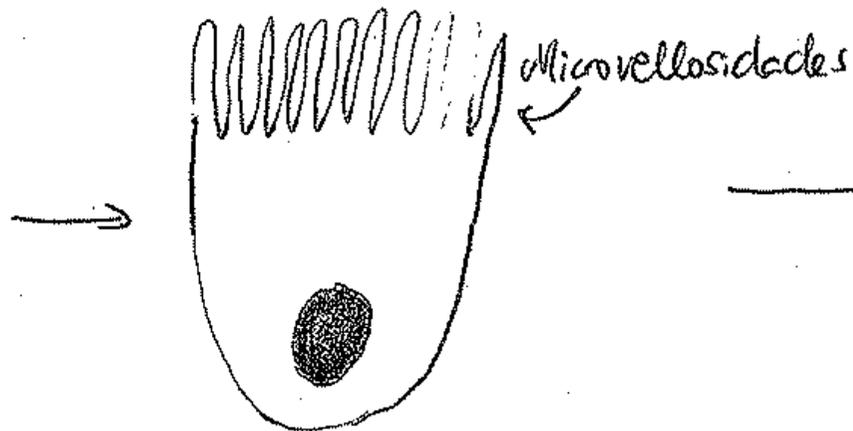
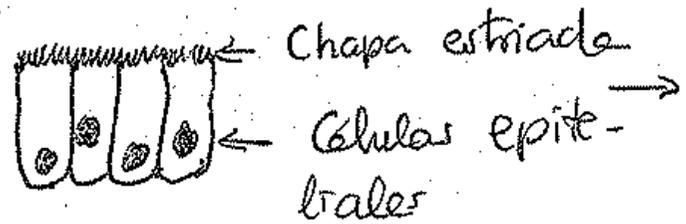
No suelen tener orgánulos en el interior aunque si tienen unos filamentos proteínicos delgados que se unen con otros filamentos transversales que se encuentran en las bases de las microvellosidades. El conjunto de estos filamentos transversales se denomina "velo celular". La función de las microvellosidades es la **reabsorción**, aumenta enormemente la superficie de los tipos celulares que presentan microvellosidades.

Son especialmente importantes las microvellosidades de los **enterocitos** (células del epitelio intestinal, en el intestino delgado), que reciben al microscopio óptico el nombre de "**chapa estriada**" y de los **túbulos contorneados proximales** de las nefronas del riñón que recibe al microscopio óptico el nombre de "**ribete en cepillo**". Cada célula puede poseer 3000 microvellosidades.

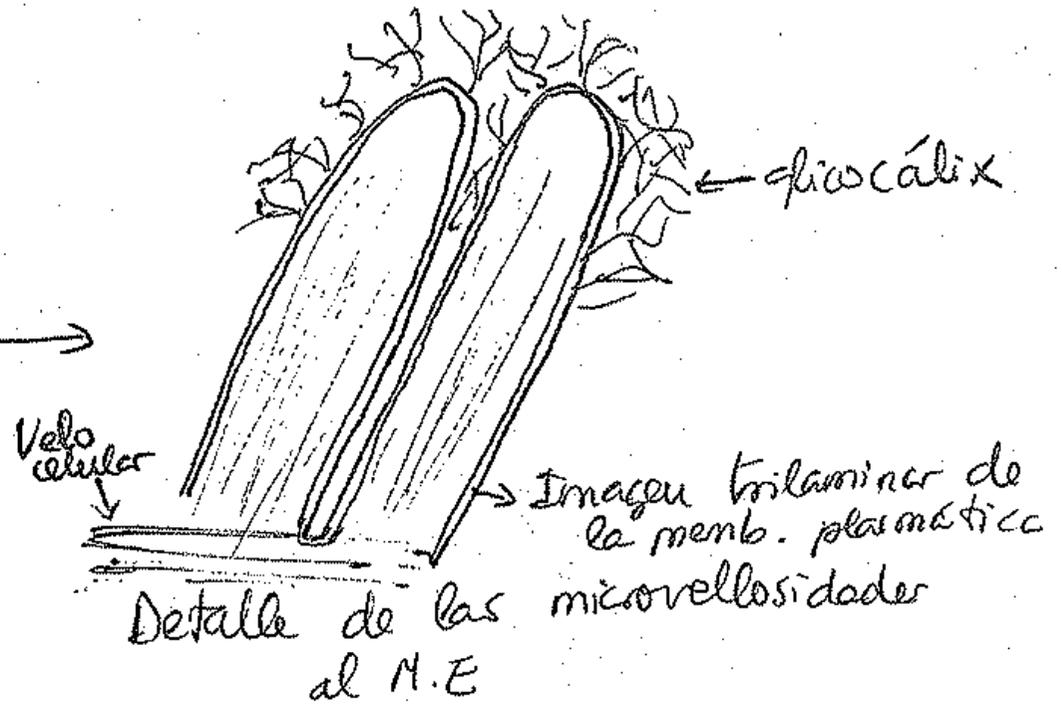


CORTE GENERAL del
TUBO DIGESTIVO. INTESTINO
DELGADO

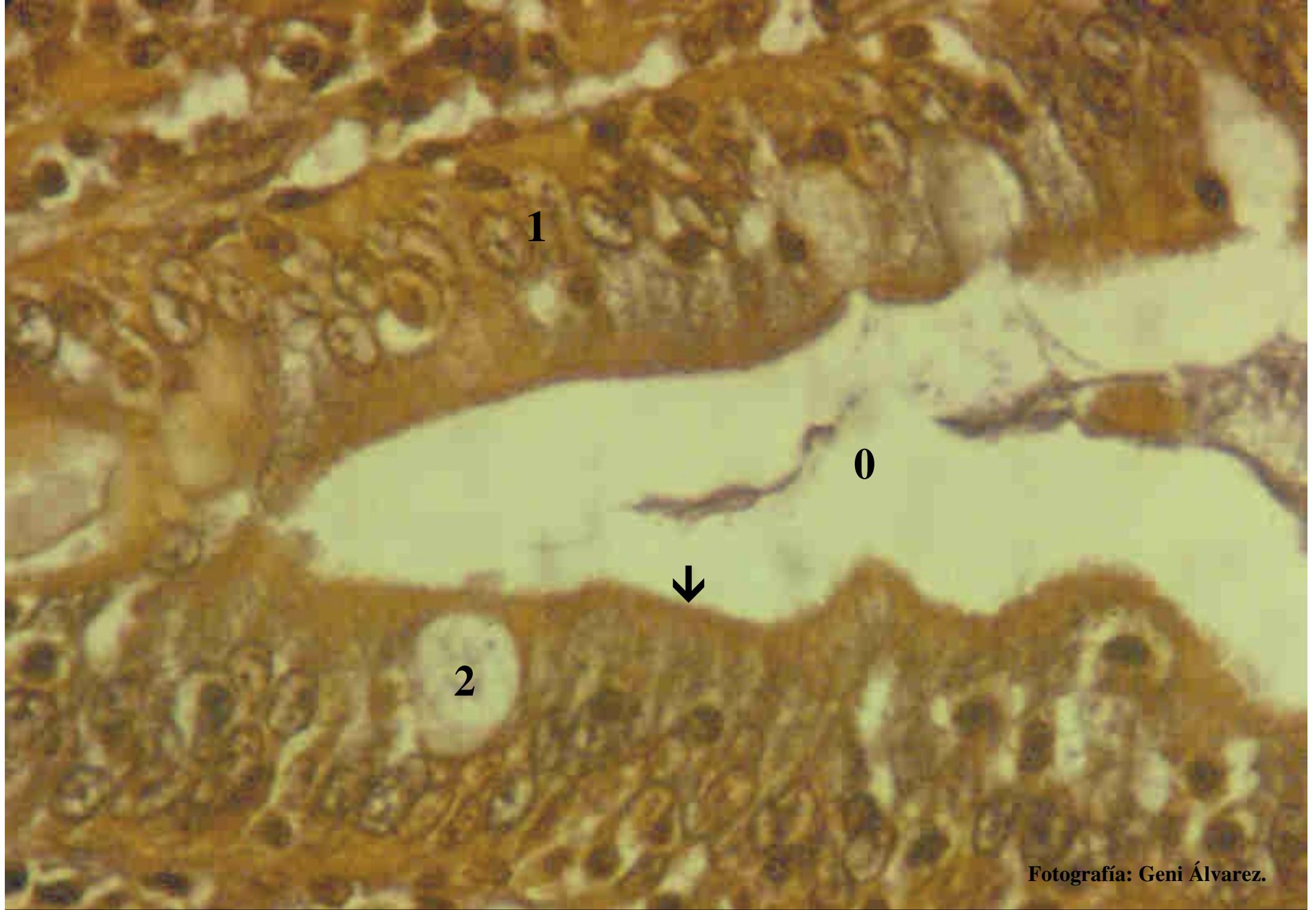
M. de luz



Detalle de una célula
epitelial

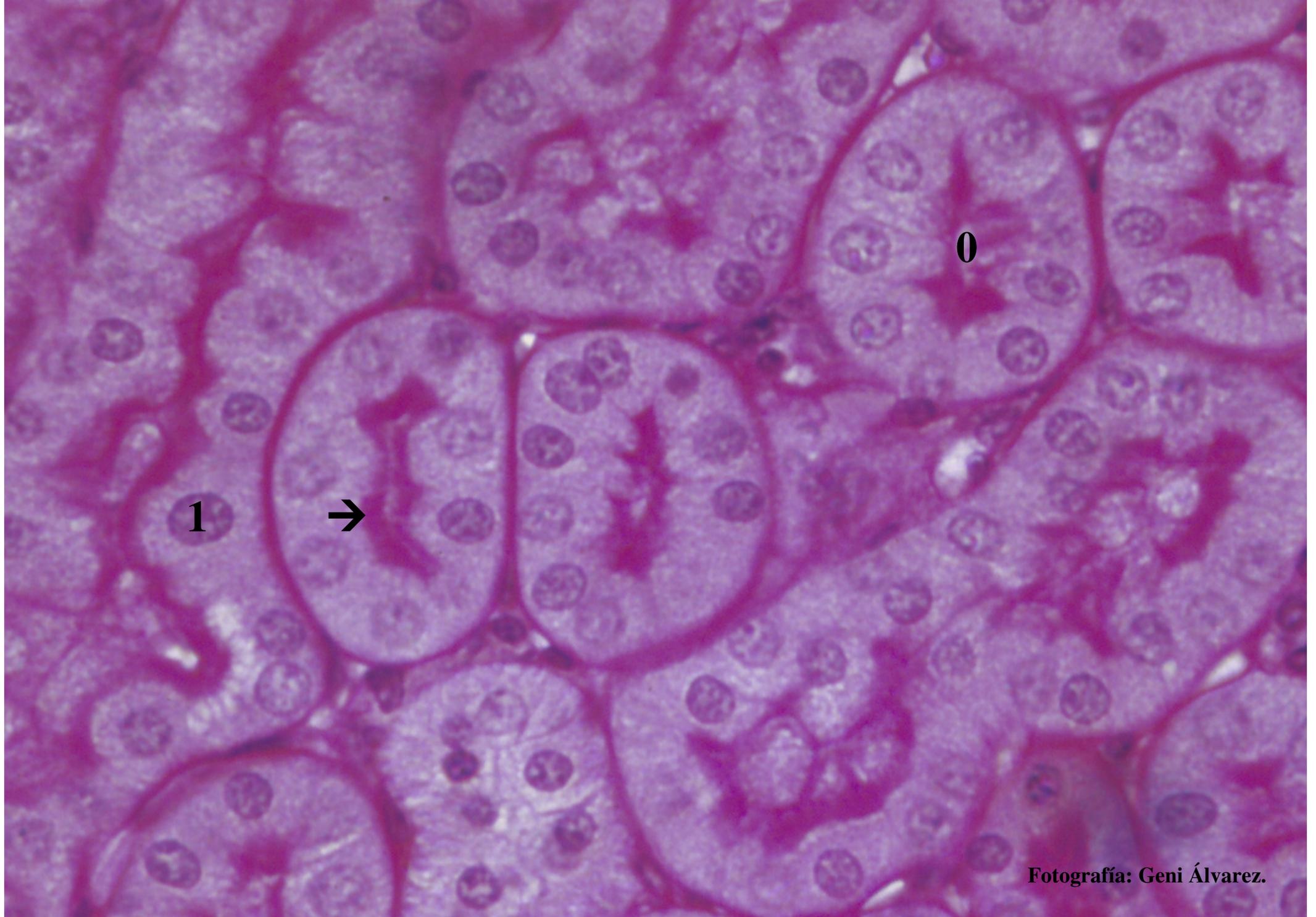


Detalle de las microvellosidades
al M.E



Fotografía: Geni Álvarez.

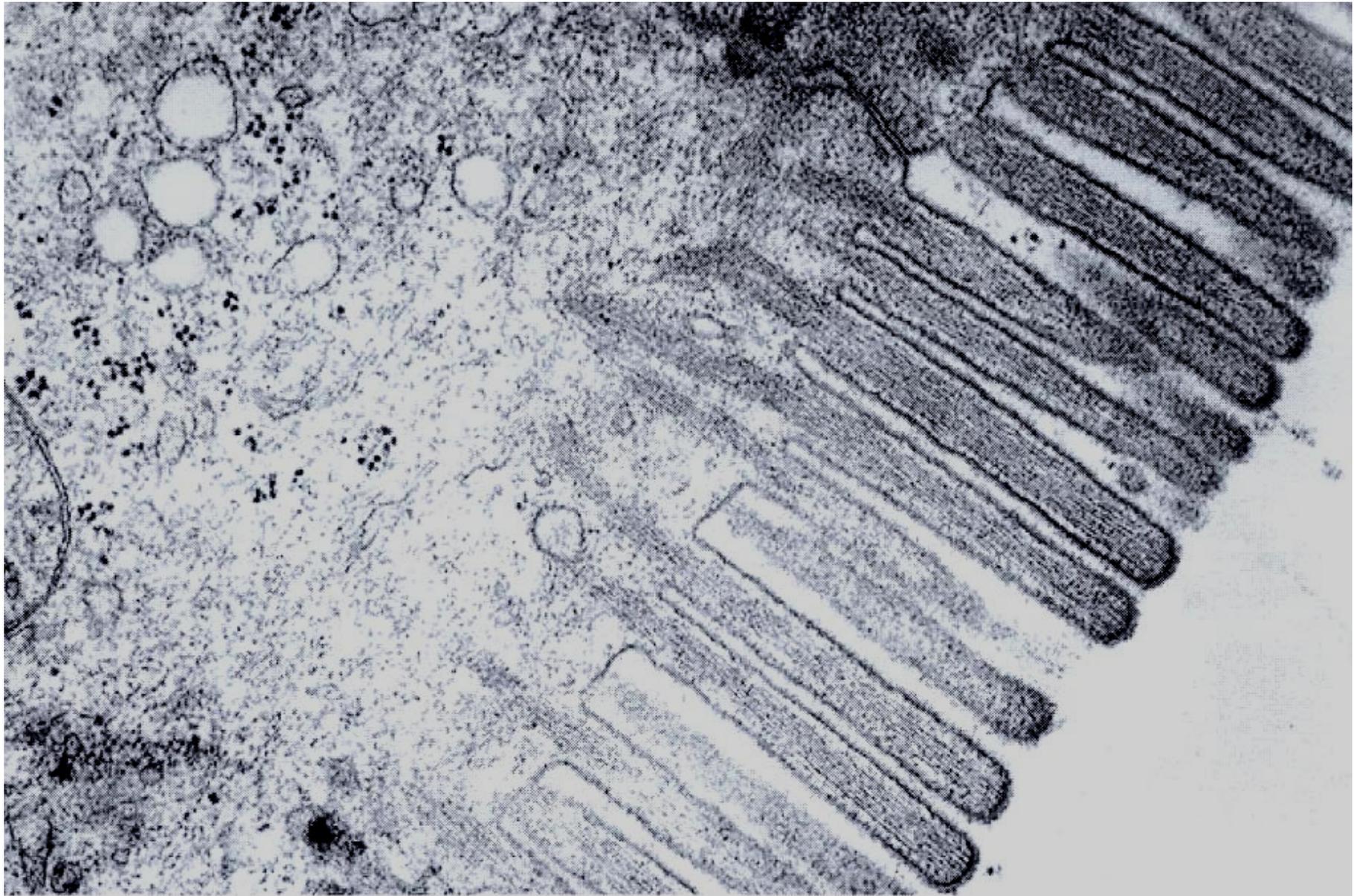
DUODENO 0. Luz 1. Detalle del epitelio. Es un epitelio cilíndrico con células caliciformes secretoras de moco y con microvellosidades, tapizando las vellosidades intestinales. 2. Célula caliciforme. ↓ Microvellosidades (Chapa estriada).



Fotografía: Geni Álvarez.

CORTEZA RENAL Túbulos contorneados proximales de las nefronas. 0. Luz de los túbulos. 1 Núcleos de las células epiteliales cúbicas. ↓ microvellosidades en la luz (ribete en cepillo).

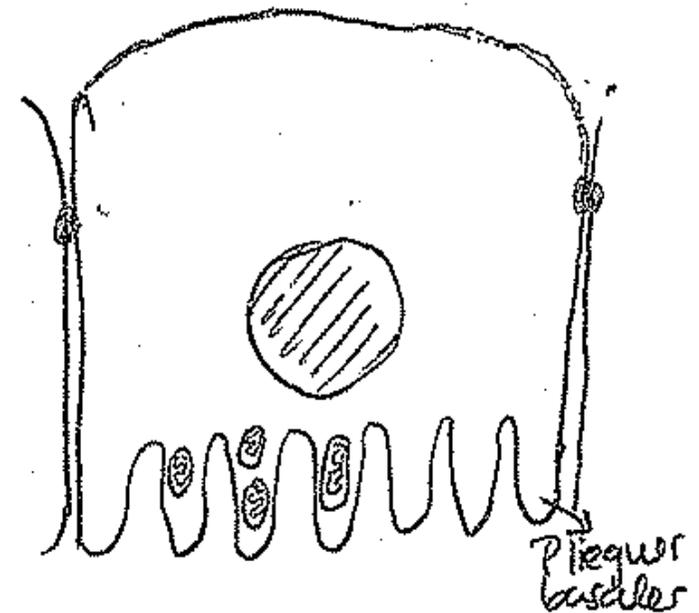
Microvilis de citoplasma apical de células de revestimiento intestinal.



Invaginaciones o pliegues basales: Se encuentran en células implicadas en la **regulación de los procesos osmóticos**, por ej. en las células de los **túbulos contorneados distales del riñón** (también en menor medida en el proximal), **glándulas salivares y sudoríparas**.

Son profundas **invaginaciones** de la membrana plasmática que aparecen en la zona laterobasal de la célula y penetran en su interior. Al microscopio óptico se ven como **estriaciones**. Suponen también un aumento de la superficie celular, pero además contienen una gran cantidad de **mitocondrias** que proporcionan **gran cantidad de ATP**. Es probable que esta energía se utilice para **fenómenos activos** (transporte activo de iones, con gasto de energía), aparecen en tejidos con abundante flujo de líquidos a través de ellos.22

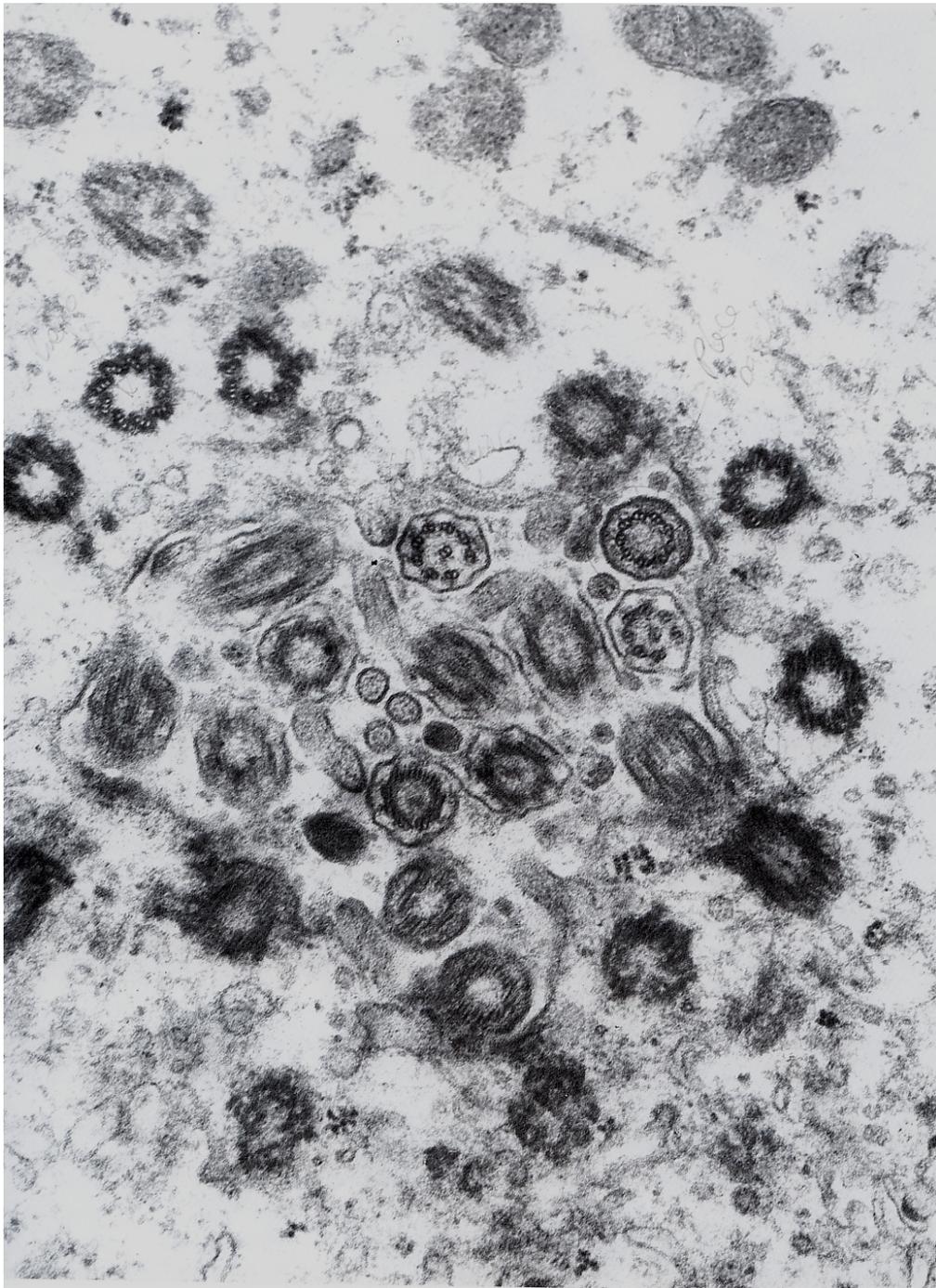
Luz del Intestino



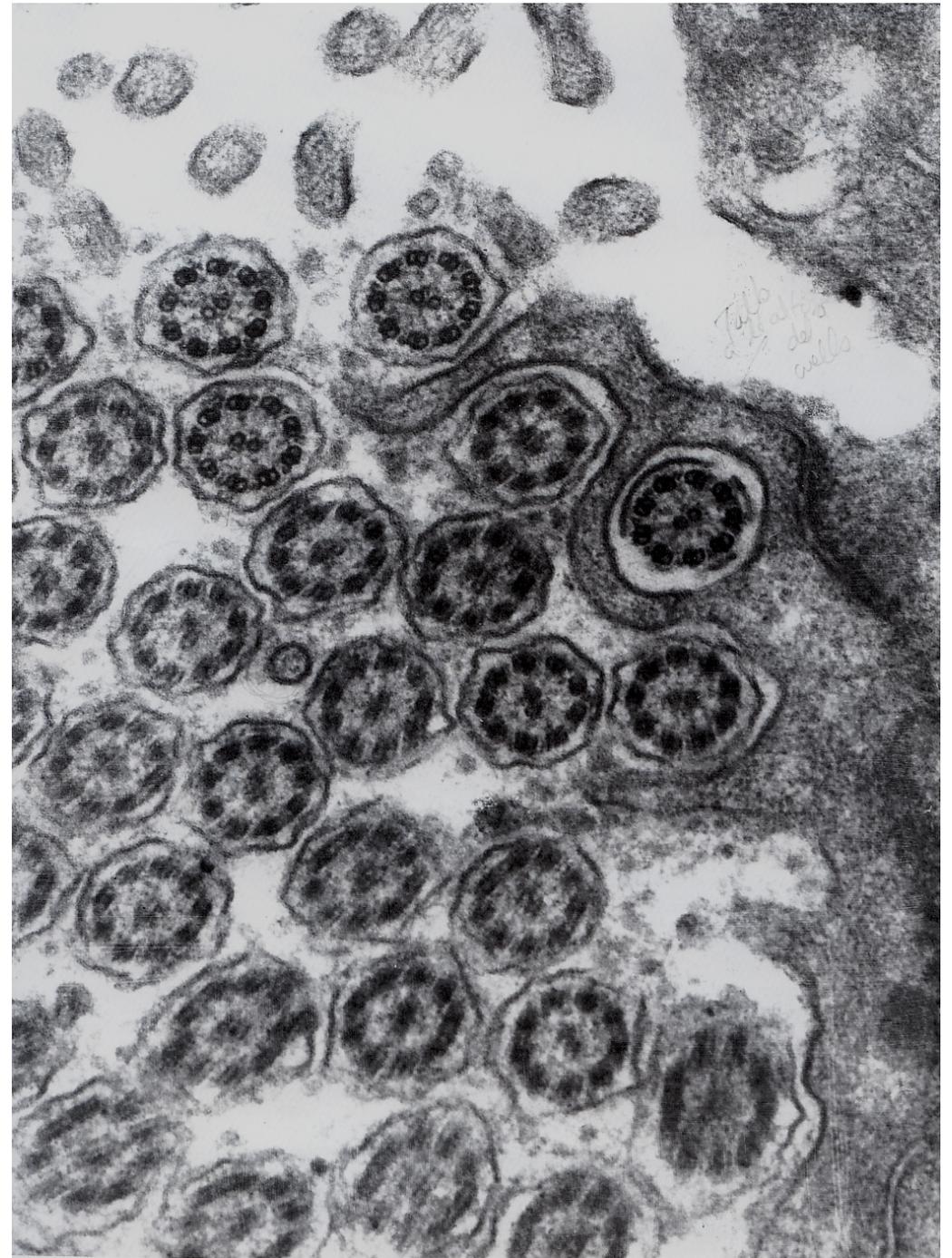
Los cilios son también evaginaciones de la membrana citoplasmática, generalmente **móviles**, que poseen un movimiento ondular o pendulante y son relativamente largas. Su grosor es parecido al de las microvellosidades (0,2 micras) pero su longitud es de 5 a 10 micras.

Son especialmente importantes en las **vías respiratorias**, en las células epiteliales de la tráquea y de los bronquios en los que una sola célula puede tener más de 300 cilios. Cada célula posee **un esqueleto proteico altamente organizado**, que veremos al ver la estructura de la célula.

La función de estos cilios es la de **desplazar las partículas de moco de modo que éste calienta el aire, lo humedece y retiene las partículas extrañas**. Es decir son estructuras móviles que no tienen nada que ver con las microvellosidades, ni en cuanto a su estructura, ni en cuanto a su función.



x70000



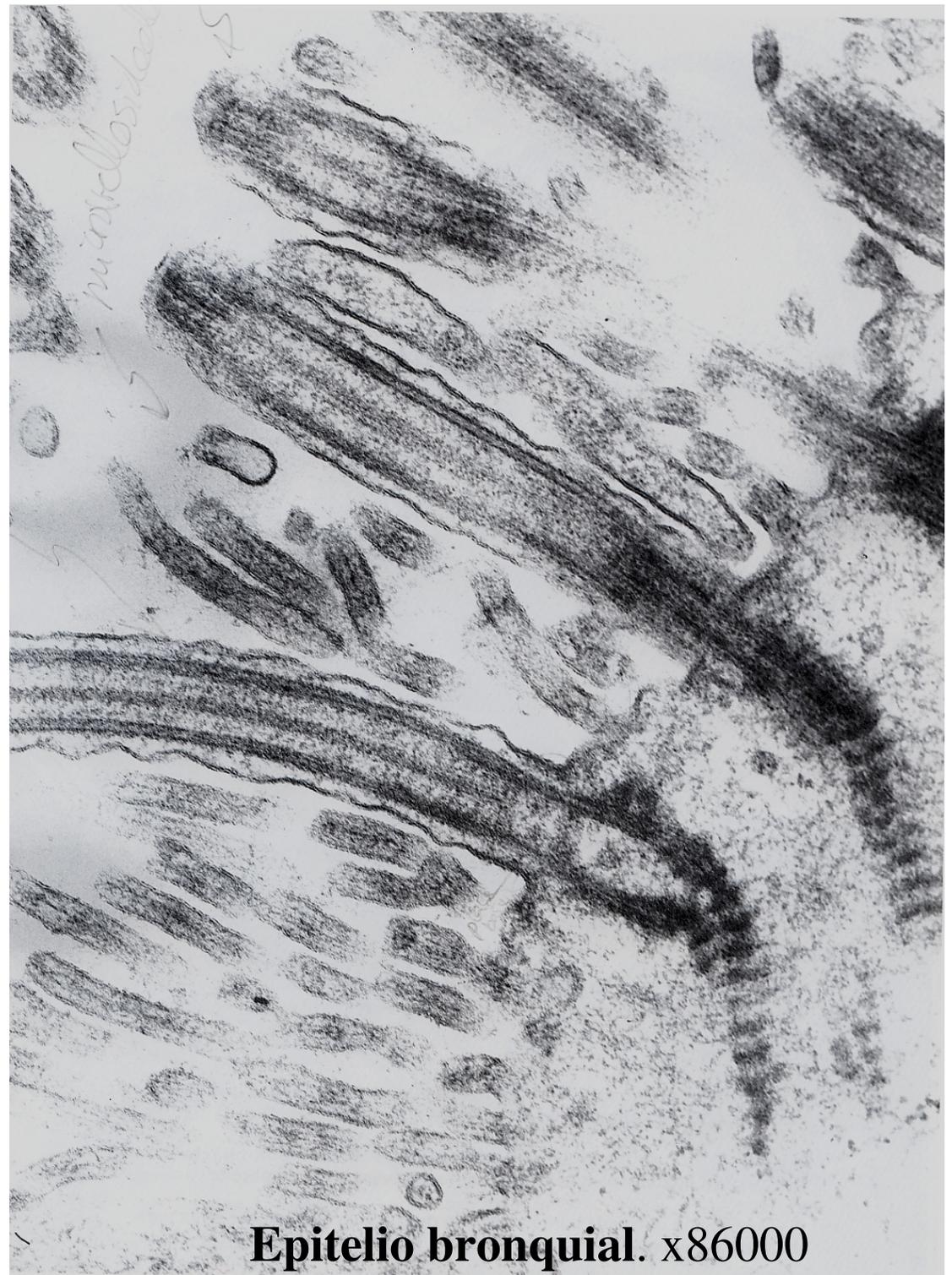
x100000

Endometrio humano

Epitelio de la tráquea x1000

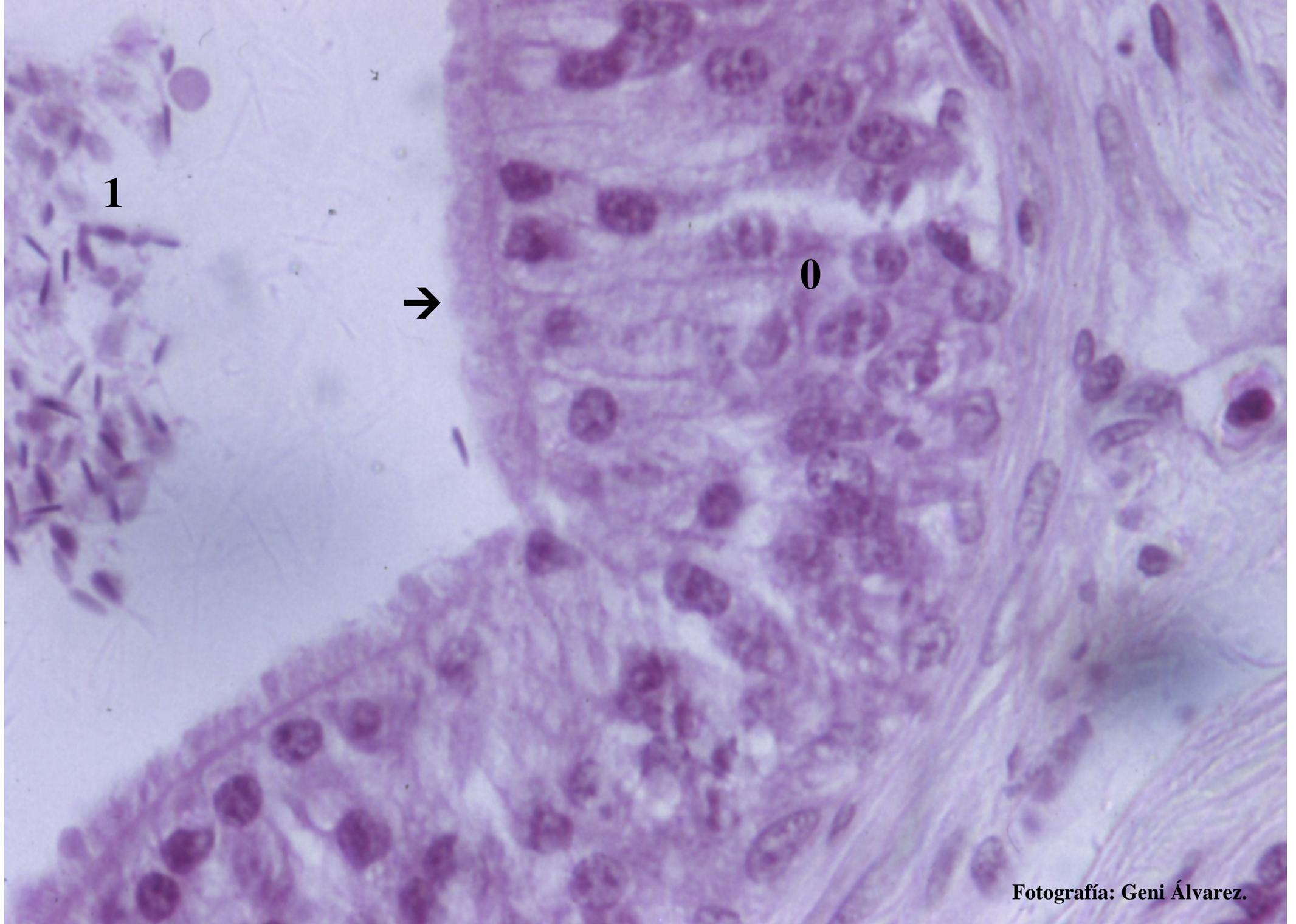
CÉLULAS CILIADAS Y CALICIFORMES

1. Células cilidas
2. Cilios
3. Células caliciformes positivas con P.A.S.



Epitelio bronquial. x86000

Existe una variedad, los **estereocilios**, que son también evaginaciones de la membrana, pero largas e **inmóviles**. Son en realidad un tipo de **microvellosidades**. Por ejemplo: se encuentran en **vías genitales** (en el epidídimo de los túbulos seminíferos). Se cree que estos cilios facilitan procesos de absorción o sobre todo que guían un producto que se sintetiza ahí a lo largo del tubo.



Fotografía: Geni Álvarez.

EPIDÍDIMO 0 Epitelio del túbulo. 1 Espermatozoides ↓ Esterocilios

Las interdigitaciones: Las dos membranas pertenecientes a las dos células contiguas suelen ser paralelas y dejan escaso espacio intercelular. Pero en algunas ocasiones las dos membranas realizan un **trayecto interdigitado** de forma que las dos células vecinas aumentan su superficie de contacto y refuerzan su unión. Al aumentar su superficie de contacto también aumenta el transporte de sustancias entre ellas. Son frecuentes en **epitelios**.

Interdigitaciones y desmosomas

Epitelio de endometrio. X 26500

Parte de 9 células

ER rugoso

Polirribosomas

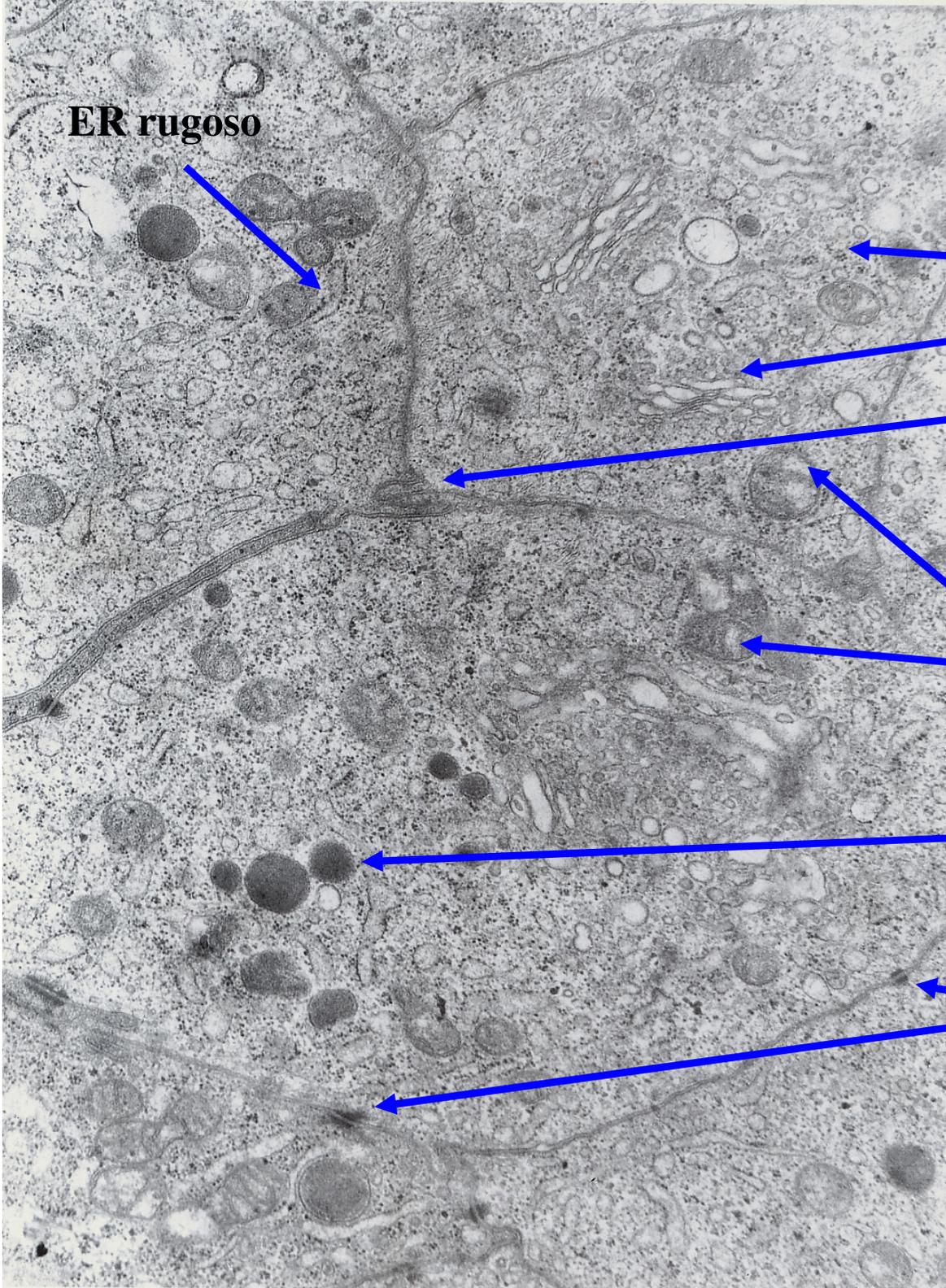
Aparato de Golgi

Interdigitaciones: recorridos paralelos y sinuosos de las membranas de dos células vecinas.

Mitocondrias

Gránulos de secreción

Desmosomas



B) Medios de unión intercelular: desmosomas y otros.

Además de las interdigitaciones, algunas células, principalmente las **epiteliales** se encuentran íntimamente unidas entre sí, por áreas de membrana especializadas, que facilitan su fijación y que se formen auténticas láminas celulares de revestimiento.

En general se dice que las **uniones son adherentes o de anclaje (o adherens)** si aseguran la cohesión entre las células y **ocluyentes (o ocludens)** si cierran el espacio intercelular. Además **hay uniones comunicantes** (o nexos) entre células (sinapsis, uniones gap y plasmodesmos)

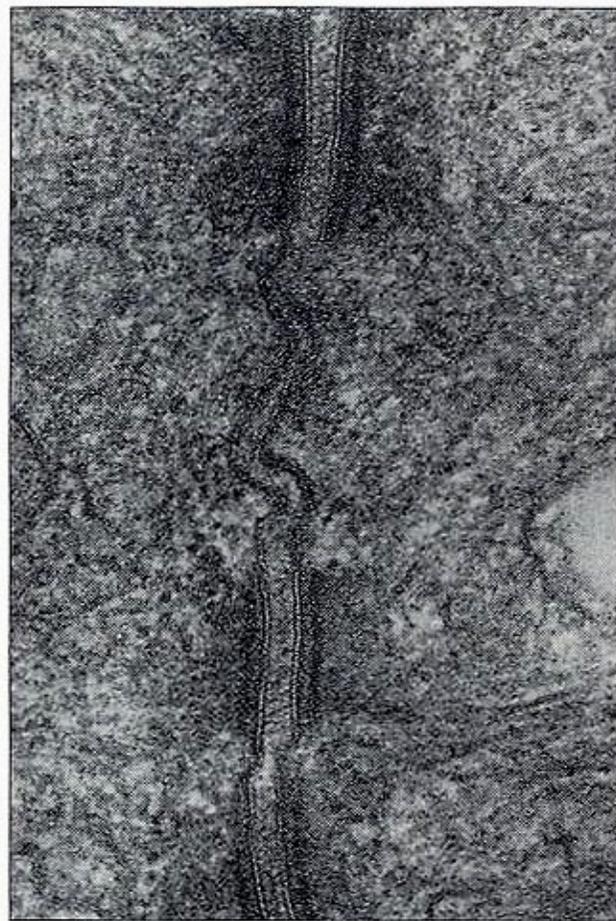
Uniones adherentes o de anclaje

Son abundantes en tejidos sometidos a tensiones mecánicas como **epitelios** y **músculo cardiaco**.

Los desmosomas. Es una unión adherente, que mantiene unidas a dos células vecinas de un modo mecánico. Existen varios tipos:

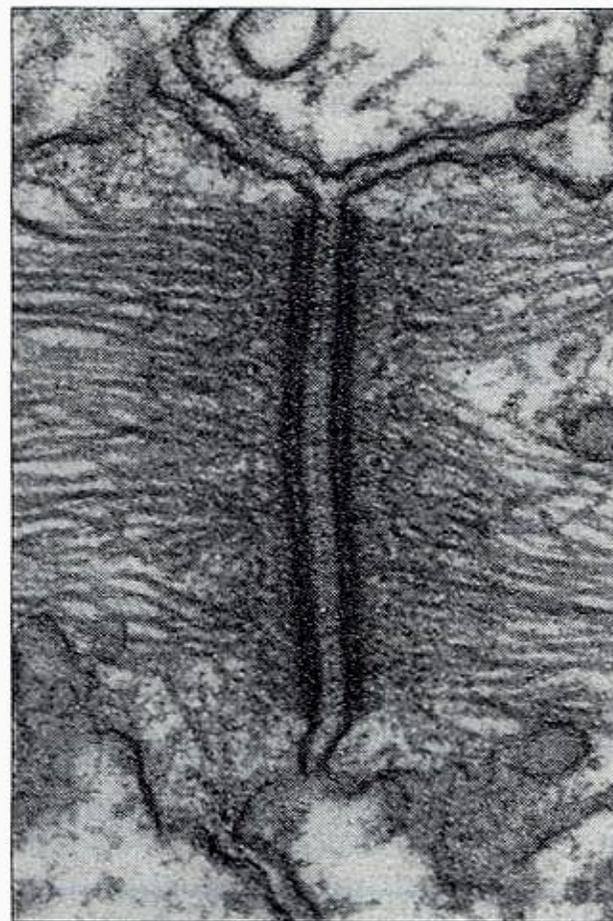
Desmosomas en banda (o uniones intermedias): Forman una banda continua que rodea circunferencialmente a cada célula epitelial cerca de la luz, a modo de cinturón (*zónulas adherens*, bandas de adhesión). El espacio intercelular que queda entre las dos células suele ser normal, entre 10-25 nm, pero es más denso a los electrones y está relleno de filamentos proteicos que salen de ambas membranas y refuerzan la unión. Se ha comprobado que contienen **actina**, por lo que estas uniones tienen cierta capacidad contráctil. Son frecuentes en el **epitelio intestinal**.

Desmosomas puntiformes (en forma de disco o punto):
Descubiertas por Porter en 1954 entre dos células adyacentes.
En este caso el material de refuerzo no forma bandas continuas sino que constituye como un botón o broche, son contactos intercelulares **puntiformes** (*mácula adherens*). El espacio intercelular es mayor de lo normal (25-30 nm) y está ocupado por un material denso a los electrones, pero laminado y filamentososo, por lo que se denominan también **desmosomas septados**. El material denso se irradia también hacia el citoplasma. Aparecen varios tipos de proteínas, como la **queratina**, formando el desmosoma. Aparecen también en **epitelios**. Son los desmosomas que **vemos habitualmente en la fotografías al ME**.



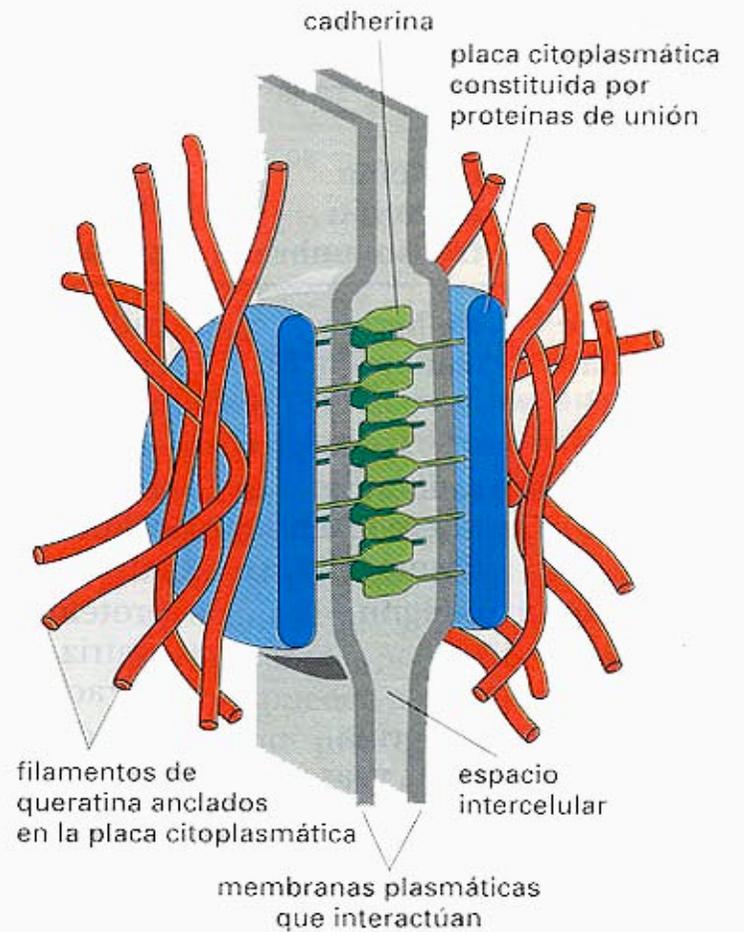
(A)

0,1 μm



(B)

0,1 μm

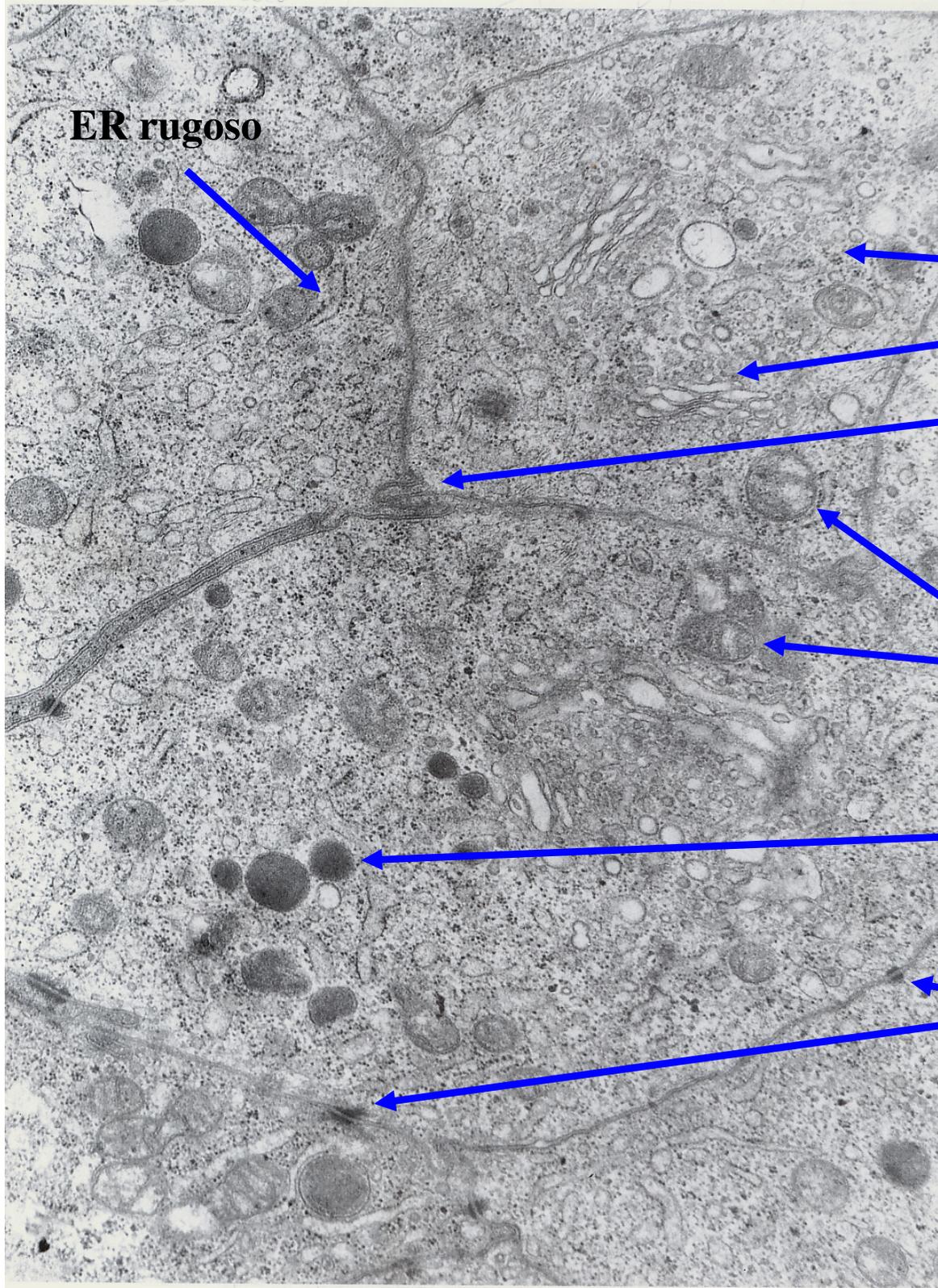


(C)

Figura 19-12 Desmosomas. (A) Electronmicrografía de tres desmosomas entre dos células epiteliales en el intestino de rata. (B) Electronmicrografía de un desmosoma entre dos células epidérmicas de un tritón en desarrollo, mostrando claramente su unión a filamentos intermedios. (C) Dibujo esquemático de un desmosoma.

Interdigitaciones y desmosomas

Epitelio de endometrio. X 26500
Parte de 9 células



ER rugoso

Polirribosomas

Aparato de Golgi

Interdigitaciones: recorridos paralelos y sinuosos de las membranas de dos células vecinas.

Mitocondrias

Gránulos de secreción

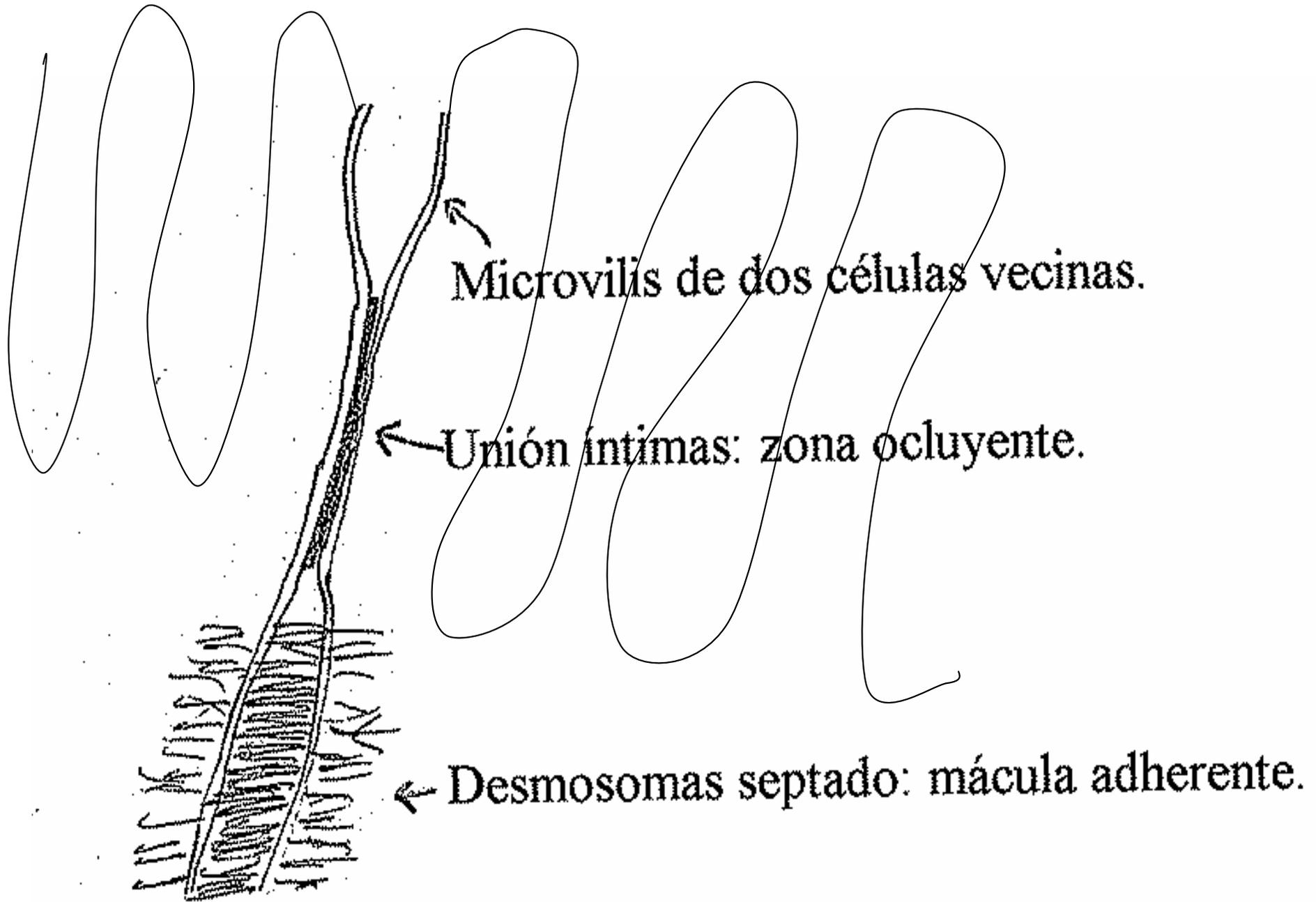
Desmosomas

Hemidesmosomas: Son semejantes a los desmosomas, pero se unen al tejido conectivo situado por debajo de la membrana basal (membrana de naturaleza proteíca, que pertenece al tejido conjuntivo y señala el límite entre el epitelio y el tejido conjuntivo subyacente). Si imagen al ME es como la mitad de un desmosoma.

Uniones ocluyentes

Se llaman también **uniones íntimas, uniones estrechas, uniones estancas y uniones impermeables**. Las dos membranas plasmáticas quedan íntimamente unidas, cerrando el espacio intercelular entre ellas. Aparecen también en el **epitelio intestinal de los mamíferos (enterocitos)** impidiendo la difusión de nutrientes a través del espacio intracelular, por lo tanto favorecen el transporte transcelular (a través de la célula) de los nutrientes.

Ambos tipos de unión adherentes y ocluyentes se dan en el epitelio intestinal, cerca de la luz.



Microvilis de dos células vecinas.

Unión íntimas: zona ocluyente.

Desmosomas septado: mácula adherente.

Uniones de comunicación (nexo)

Uniones tipo gap: Se dan en la mayoría de tejidos de todas las especies animales. El espacio extracelular es de 2 a 4 nm. Permiten el paso de moléculas de pequeño Mr. Se produce un acoplamiento celular eléctrico y metabólico. Las células embrionarias están conectadas durante las primeras etapas del desarrollo por uniones tipo gap. También las células cardíacas de vertebrados superiores presentan acoplamiento eléctrico.

Sinapsis: la veremos en el apartado siguiente.

C) Diferenciaciones en relación con funciones.

Los enrollamientos: un caso particular de especialización de la membrana lo constituye la **célula de Schwann**, que se enrolla alrededor del axón de una neurona. El espesor total de la membrana plasmática puede alcanzar varias micras. Constituye la llamada **vaina de mielina** formada sobretodo por **lípidos, colesterol, fosfolípidos, cerebrósidos y proteínas periféricas**.

Esta vaina no solo aísla al axón del medio extracelular, sino que interviene también en el control de la velocidad de propagación del impulso nervioso, ya que la velocidad es directamente proporcional al diámetro de la fibra nerviosa .

Vaina de mielina

Es una cubierta lipídica sobre los axones de las neuronas del sistema nervioso que se produce porque la membrana de la célula de *Schwann* los recubre repetidamente dando vueltas alrededor de ellos.



Célula de Schwann que aloja en su interior una fibra mielínica. Detalle de la vaina de mielina.

Vaina de mielina

La sinapsis o unión sináptica es una región especializada de contacto entre 2 neuronas o entre una neurona y un receptor no neuronal (músculo) que provoca la estimulación o la inhibición de uno de ellos. La sinapsis fue descrita por **Ramón y Cajal** que definió hasta 11 tipos de sinapsis.

Por los elementos que intervienen en ella, la sinapsis se puede clasificar en: **axo-axónicas** (entre dos axones), **axo-dendríticas** (entre un axón y una dendrita) y **axo-somáticas** (axón-cuerpo neuronal).

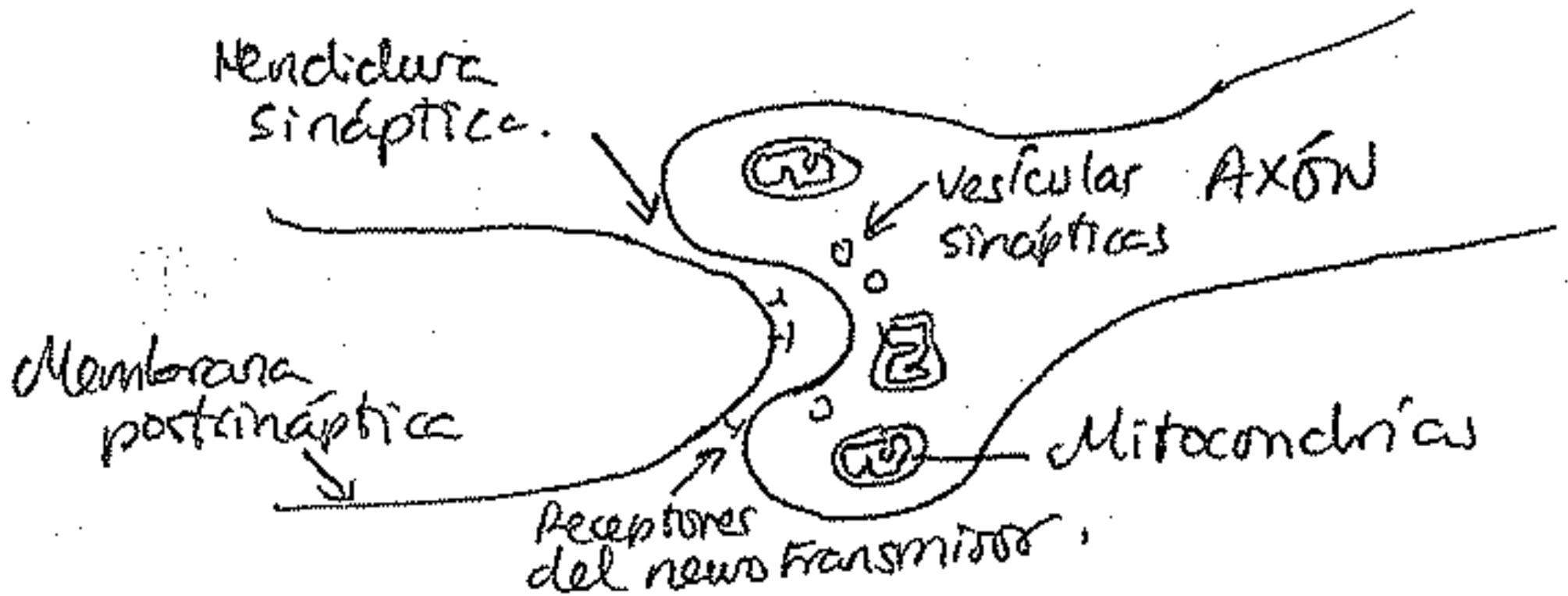
Desde el punto de vista fisiológico, los dos tipos de sinapsis más importantes son: sinapsis eléctrica y sinapsis química.

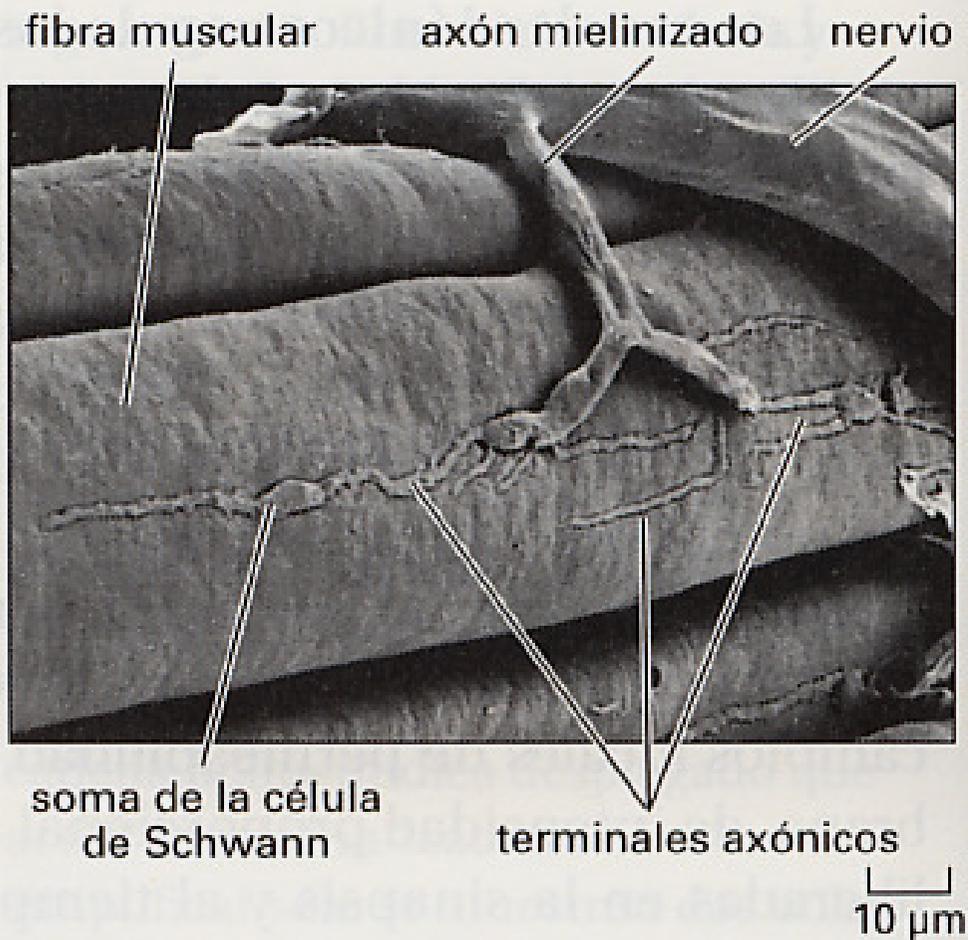
Las **sinapsis eléctricas** se conocen en algunos animales, e implica un contacto íntimo entre las dos membranas que participan en la sinapsis. Este contacto íntimo favorece la despolarización que se realiza como si se tratara de **una única membrana**.

En las **sinapsis químicas** la transmisión del estímulo se produce por la liberación de un **agente químico (neurotransmisor)**, que provoca una respuesta estimuladora o inhibidora en el elemento postsináptico. Intervienen los siguientes componentes: membranas presináptica (pertenece siempre a un axón), membrana postsináptica, hendidura sináptica (espacio de 150-200 Å que separa ambas membranas), vesículas sinápticas formadas por una membrana que contiene al **neurotransmisor (adrenalina o acetyl colina)**. El botón terminal de axón contiene mitocondrias y R.E. Liso.

Cuando se produce un estímulo de la célula presináptica y ese estímulo llega al botón terminal del axón, las vesículas con el neurotransmisor se aproximan a la membrana presináptica. Se fusionan con ella y **vierten el neurotransmisor** a la hendidura sináptica. Ese neurotransmisor se une a receptores específicos de la membrana postsináptica y se provocan en ésta cambios en su permeabilidad que hacen que se instaure un **potencial de acción**.

Sinapsis química NEURONA-NEURONA





SINAPSIS NEUROMUSCULAR

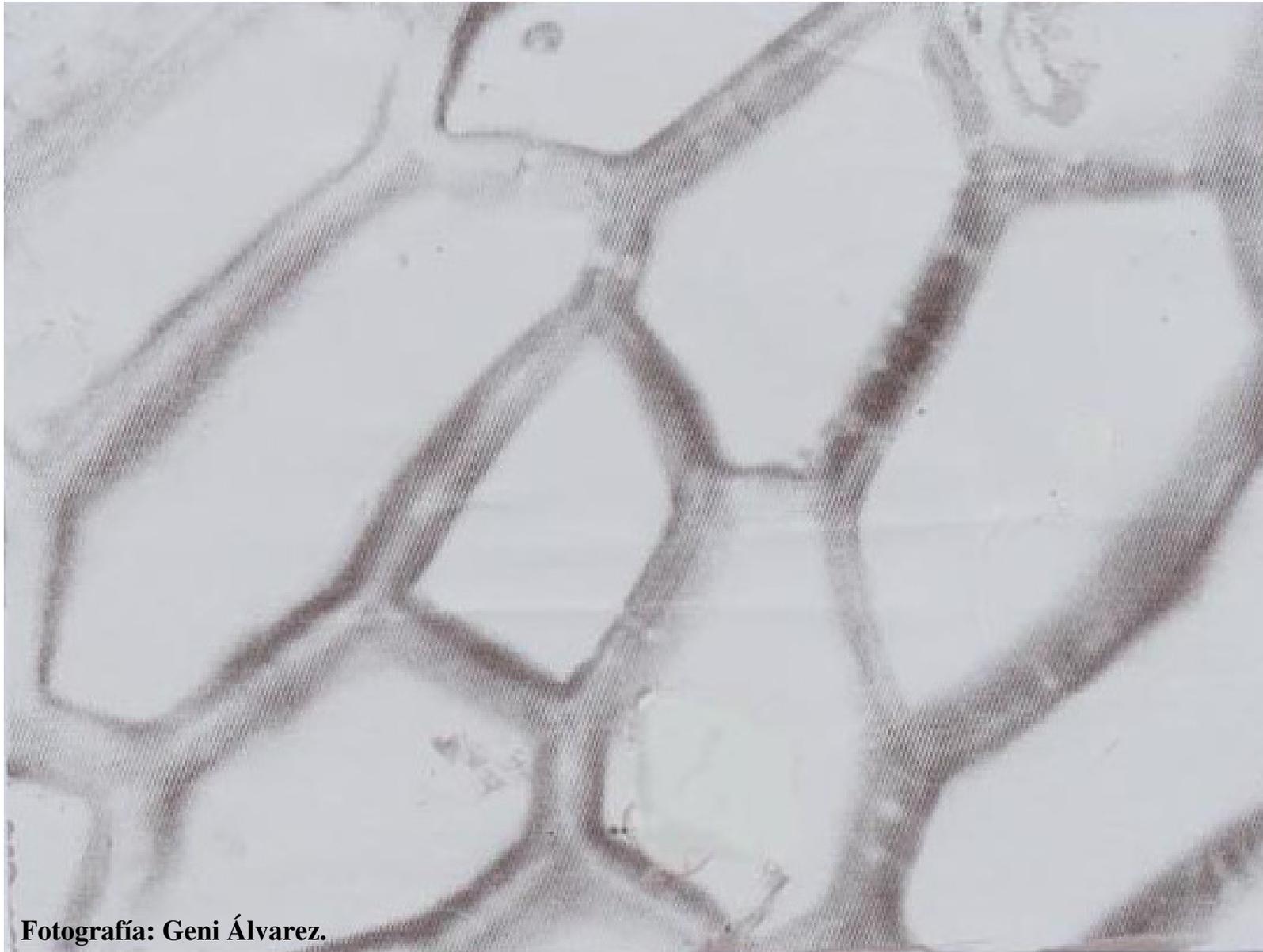
Figura 11-30 Electronmicrografía de barrido a bajo aumento de una sinapsis neuromuscular de rana. Se muestra la terminación de un único axón sobre una fibra muscular esquelética. (De J. Desaki y Y. Uehara, *J. Neurocytol* 10:101-110, 1981, con permiso de Chapman & Hall.)

***LA PARED
CELULAR DE
CÉLULAS
VEGETALES***

Además de la membrana plasmática, de estructura similar a la de las células animales, las células vegetales adultas típicas poseen por fuera de ella una membrana rígida, gruesa y resistente que recibe el nombre de **pared celular**, formada por la propia célula y constituida por **celulosa**.

Cuando las células son jóvenes la pared celular es fina y está constituida por **pectina**, pero luego se forma la verdadera pared por aposición de laminillas de **celulosa** que desplazan a la pared de pectina hacia el exterior. Esta pared de **pectina** constituye la **pared primaria**, mientras que la **celulosa** queda en el interior constituyendo la **pared secundaria**.

La pared es muy impermeable, pero presenta conductos que la atraviesan denominados **punteaduras**, que permiten el intercambio entre la célula y el medio externo



Fotografía: Geni Álvarez.

Imagen de la **epidermis** de hoja de palo de Brasil en la que se aprecian las punteaduras

Punteaduras: Interruptiones de la **pared secundaria** pero no de la **primaria** visibles en las células del **xilema**. Las hay simples, areoladas, y con toro.

Punteadura areolada: Es aquella en la que puede distinguirse una región (areola) en torno al orificio propiamente dicho. Se produce por un levantamiento de la **pared secundaria** respecto de la **primaria** en forma de cráter.

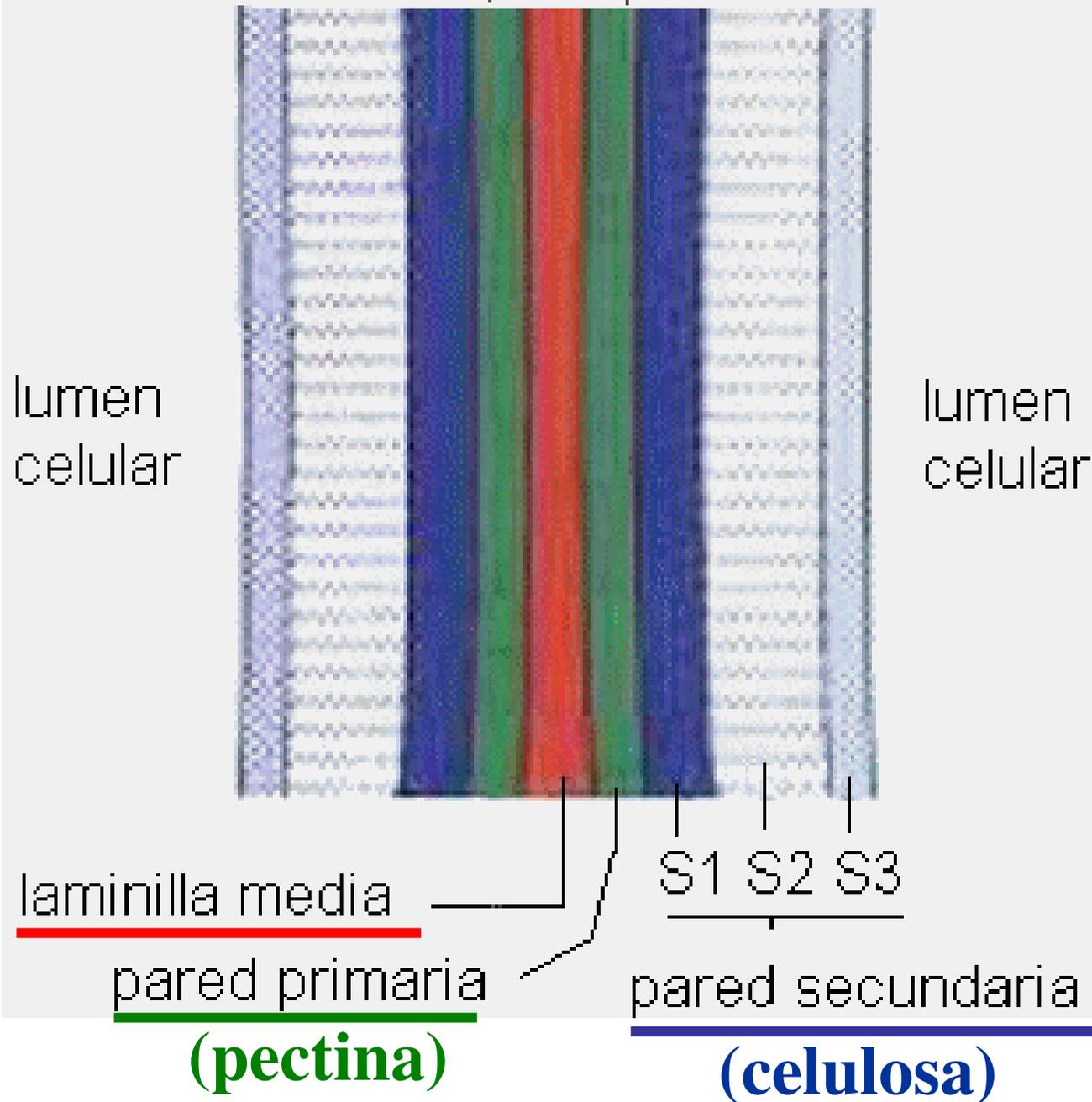
Punteadura escalariforme: **punteadura** apaisada que junto a otras iguales toma una apariencia de escalera.

Punteadura simple:

Punteadura consistente en la mera interrupción de la **pared secundaria** de la célula

laminilla media compuesta

Porción de pared celular
entre dos células



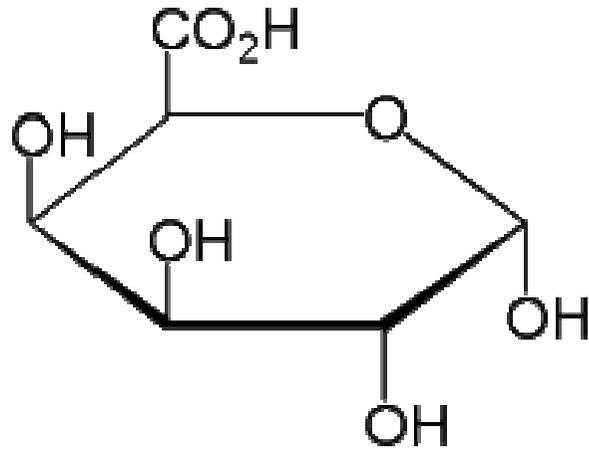
CAPAS DE LA PARED CELULAR

En una célula adulta la pared celular tiene tres partes fundamentales: 1) **la sustancia intercelular o lámina media**, 2) **la pared primaria** y 3) **la pared secundaria**. La pared es **secretada** por la célula viva, de manera que la capa más vieja está hacia afuera, y la capa más joven hacia adentro junto al protoplasma, demarcando el **lumen** o cavidad celular.

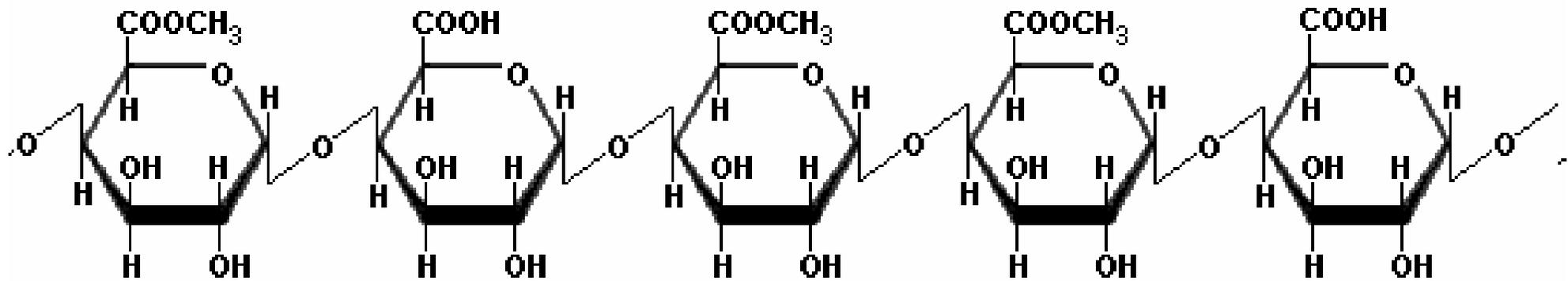
Laminilla media o sustancia intercelular

Se inicia como "placa celular", en el momento de la división celular. Es amorfa y ópticamente inactiva. Se compone principalmente de **compuestos pécticos** (ácido péctico: **unión de moléculas de ácido galacturónico**; **pectatos**: ácido péctico + iones metálicos, como Ca^{2+} o Mg^{2+}). Se descompone con facilidad, y cuando ésto sucede el tejido se separa en células individuales. Ejemplos: cuando las manzanas se vuelven "harinosas" y en el proceso de "maceración".

En **tejidos leñosos** generalmente la laminilla media está **lignificada**. En los tejidos adultos la laminilla media es difícil de identificar porque se vuelve extremadamente tenue. En consecuencia, las paredes primarias de **dos células contiguas** y **la laminilla media** que se halla entre ambas con microscopio óptico se observan **como una unidad** que se denomina **lámina media compuesta**.



Ácido galacturónico



Pectina (polisacárido vegetal) : moléculas de ácido galacturónico, a veces metoxiladas (con un grupo metil sustituyendo al H del ácido), unidas por enlace α 1 \rightarrow 4

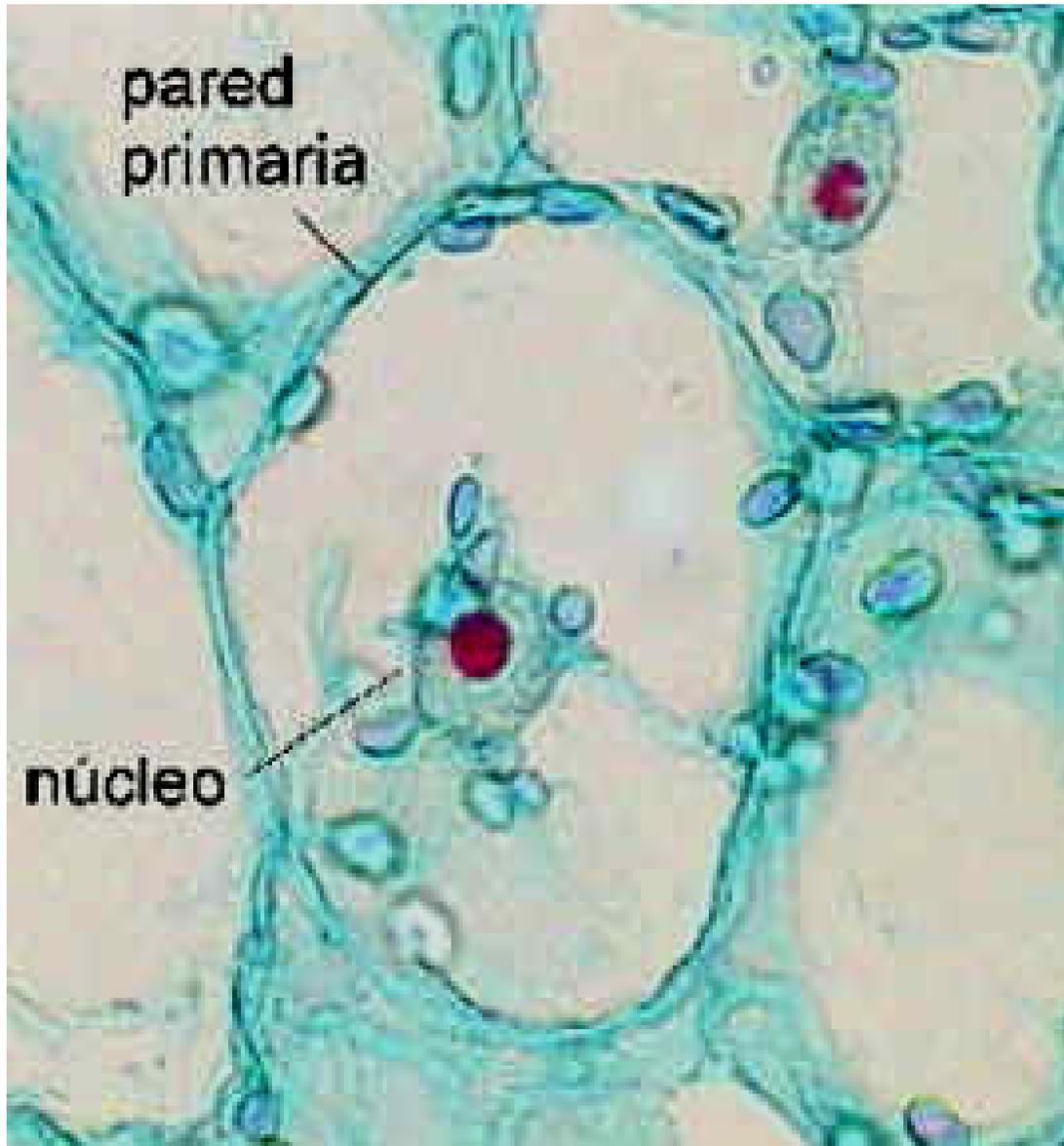
Pared primaria

Se forma inmediatamente después de la división celular, antes de que la célula complete su crecimiento. Está asociada a protoplastos vivos, por lo tanto los cambios que experimenta son **reversibles**. Usualmente es delgada, pero puede alcanzar considerable grosor. Cuando las paredes son gruesas pueden mostrar una clara laminación debida a las variaciones en la composición de los sucesivos incrementos. Es de **pectina**.

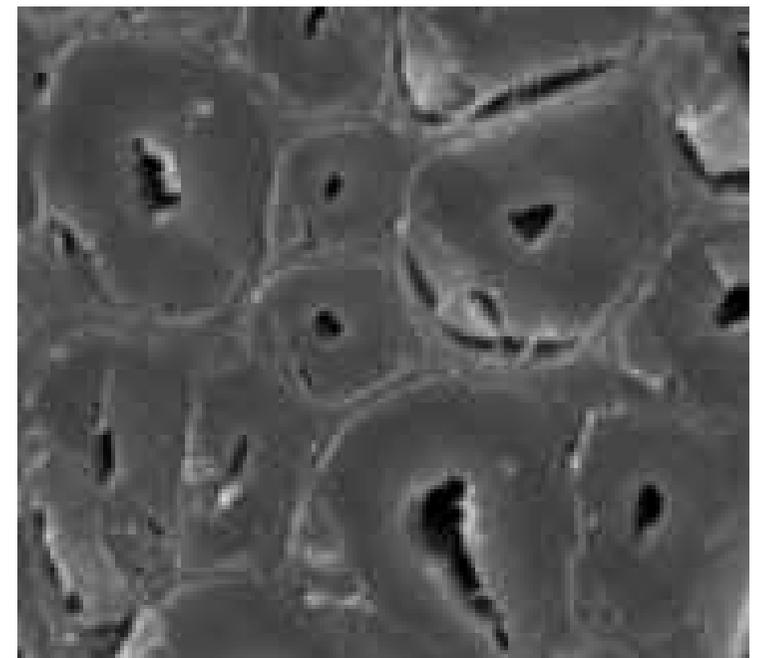
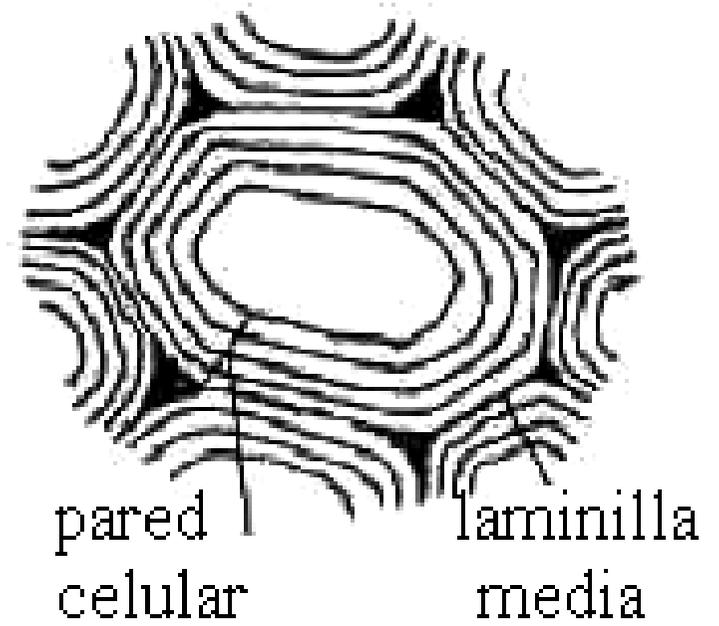
Pared secundaria

Se forma después de la pared primaria. Es fuertemente **refringente** al microscopio debido a la alta proporción de **celulosa**. La pared secundaria de traqueidas y fibras generalmente consta de tres capas con características físicas y químicas diferentes, que se denominan de afuera hacia adentro **S1** (capa externa), **S2** (capa medial o central) y **S3** (capa interna). Algunos consideran que la última capa puede ser considerada como una pared terciaria, que presenta internamente una capa verrucosa, los restos de protoplasto.

En algunas células el depósito de pared no es uniforme, sino que los engrosamientos ocurren en zonas determinadas. En la pared primaria, por ejemplo en células del colénquima y en los pedúnculos de cistolitos. En la pared secundaria constituyen prominencias situadas por dentro o fuera de la célula: anillos de los elementos traqueales, apéndices y escultura de las esporas y granos de polen.

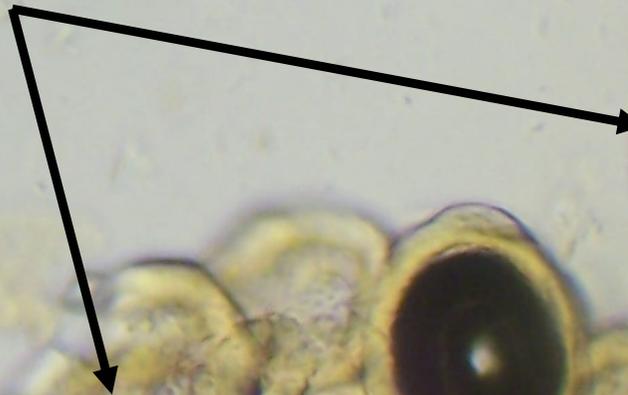


Célula vegetal con pared primaria y granos de almidón



Fibras de *Turnera* con MEB

**Células pétreas
(esclereidas)**



Objetivo x 40

Rizoma de regaliz pulverizado: análisis microscópico

Es muy frecuente que la pared celular se **impregne de sustancias** que le dan mayor consistencia, pero que con frecuencia impiden el intercambio de sustancias y provocan la muerte celular. No obstante, muchas células vegetales muertas son funcionales, por ej. el **xilema** es un tejido conductor del agua y las sales minerales (**savia bruta**) formado por células muertas. También recibe el nombre de **vasos leñosos**, porque la pared se impregna de **lignina**. También el **esclerénquima** es un tejido de sostén formado por células muertas (en los vegetales leñosos el xilema es el principal tejido de sostén).

La pared de las células vegetales **confiere la forma a las células vegetales**. Es perfectamente **visible al MO**, por lo que en una preparación de tejidos vegetales se distinguen perfectamente los límites celulares. Confiere resistencia a las células y cuando se impregna de determinadas sustancias como la **lignina** proporciona capacidades de sostén a los vegetales que les permiten permanecer erguidos fuera del agua.

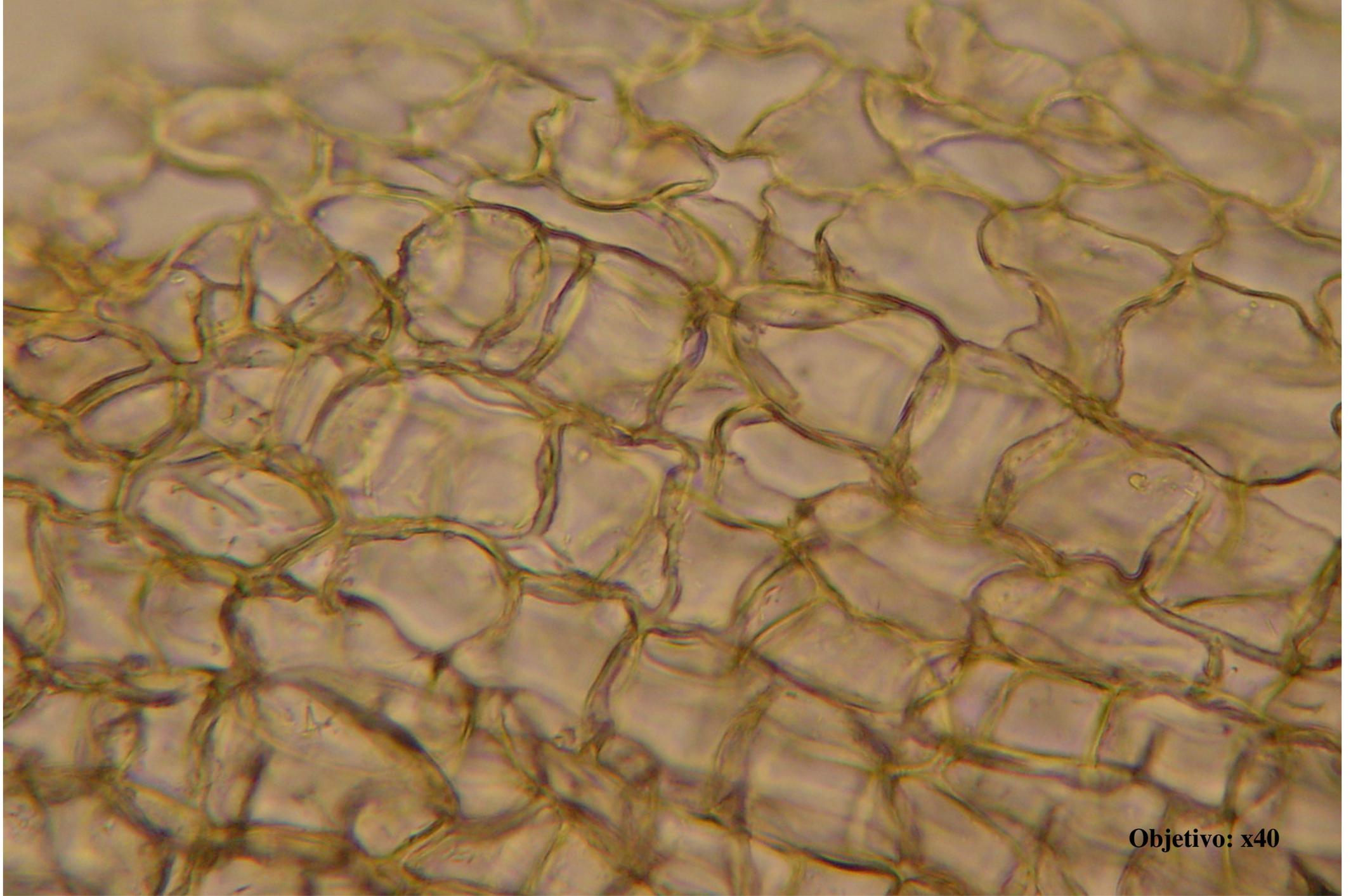
PROCESOS DE IMPREGNACIÓN DE LA PARED

-**Lignificación**: consiste en una impregnación de **lignina** en células del xilema y del esclerénquima.

-**Suberificación**: consiste en la impregnación con **suberina** que transforma a la pared celular en corcho que también causa la muerte.

- **Mineralización**: es una impregnación por diversas sustancias minerales como la **sílice** (por ejemplo: en los **equisetos o gramíneas**) o por **CaCO₃** (en determinadas **algas**).

Corcho: corteza del alcornoque (*Quercus suber*). Se trata de células muertas con la pared impregnada por **suberina**.



Objetivo: x40

Rizoma de regaliz pulverizado: análisis microscópico



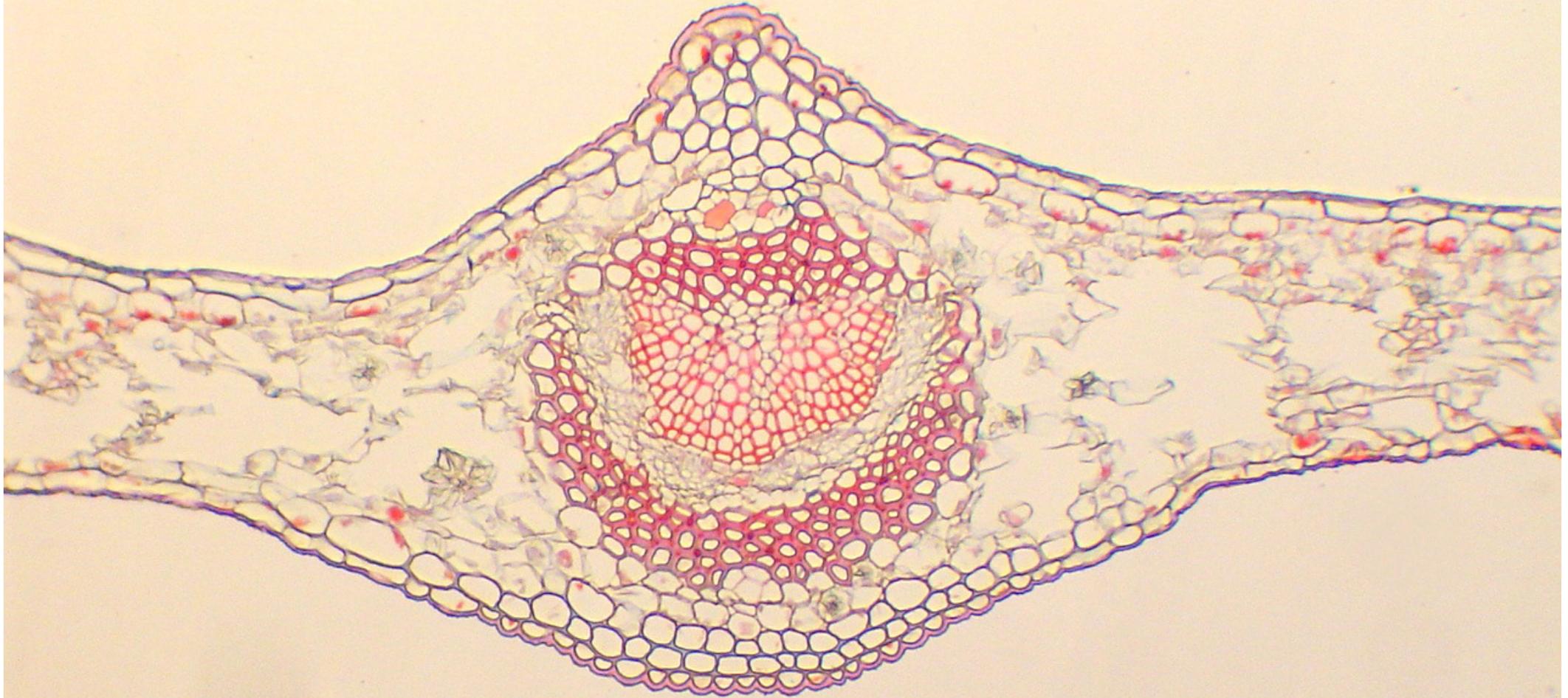
Corcho

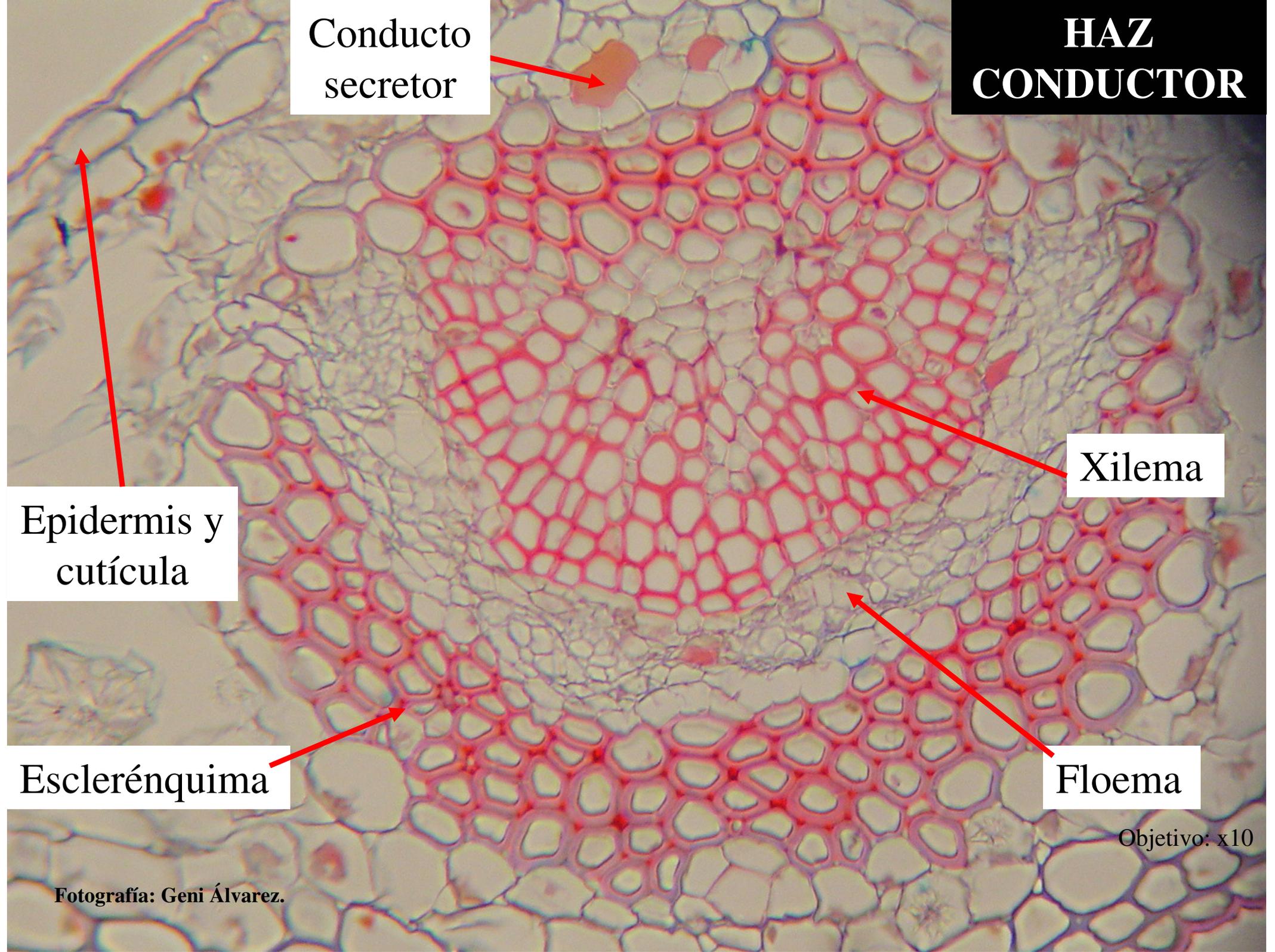


Vasos (xilema) de paredes lenticuladas



Corte de hoja de *Hedera helix* L: diversos tejidos con engrosamiento de la pared con **más celulosa** (colénquima, tejido vivo de sostén) o impregnación con **lignina** (xilema y esclerénquima, tejidos muertos pero funcionales). Haz conductor central (nervio central).





**HAZ
CONDUCTOR**

Conducto
secretor



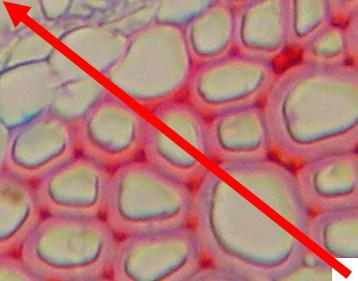
Xilema



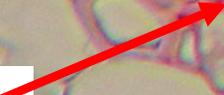
Epidermis y
cutícula



Floema

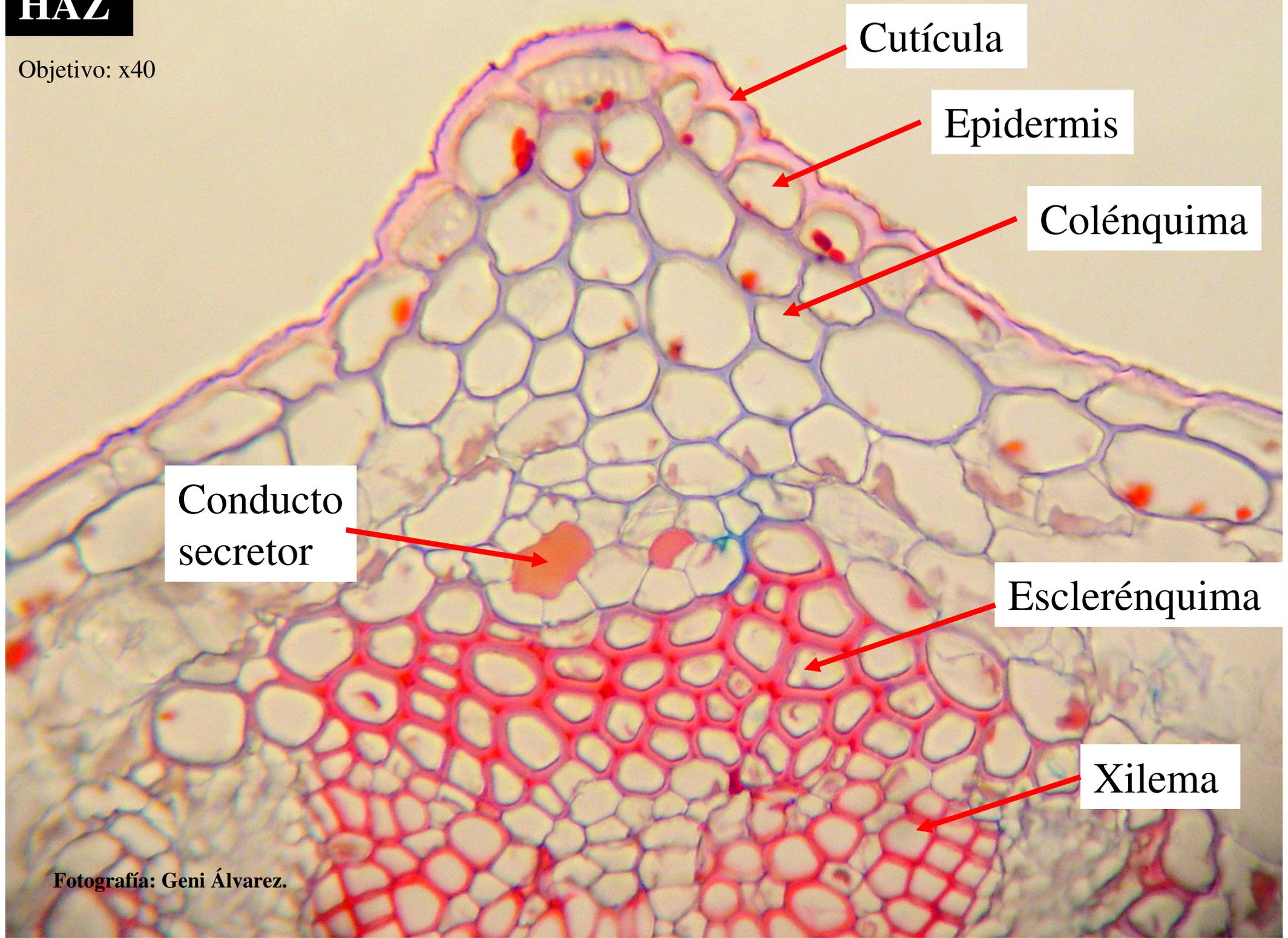


Esclerénquima



Objetivo: x10

Fotografía: Geni Álvarez.



Cutícula

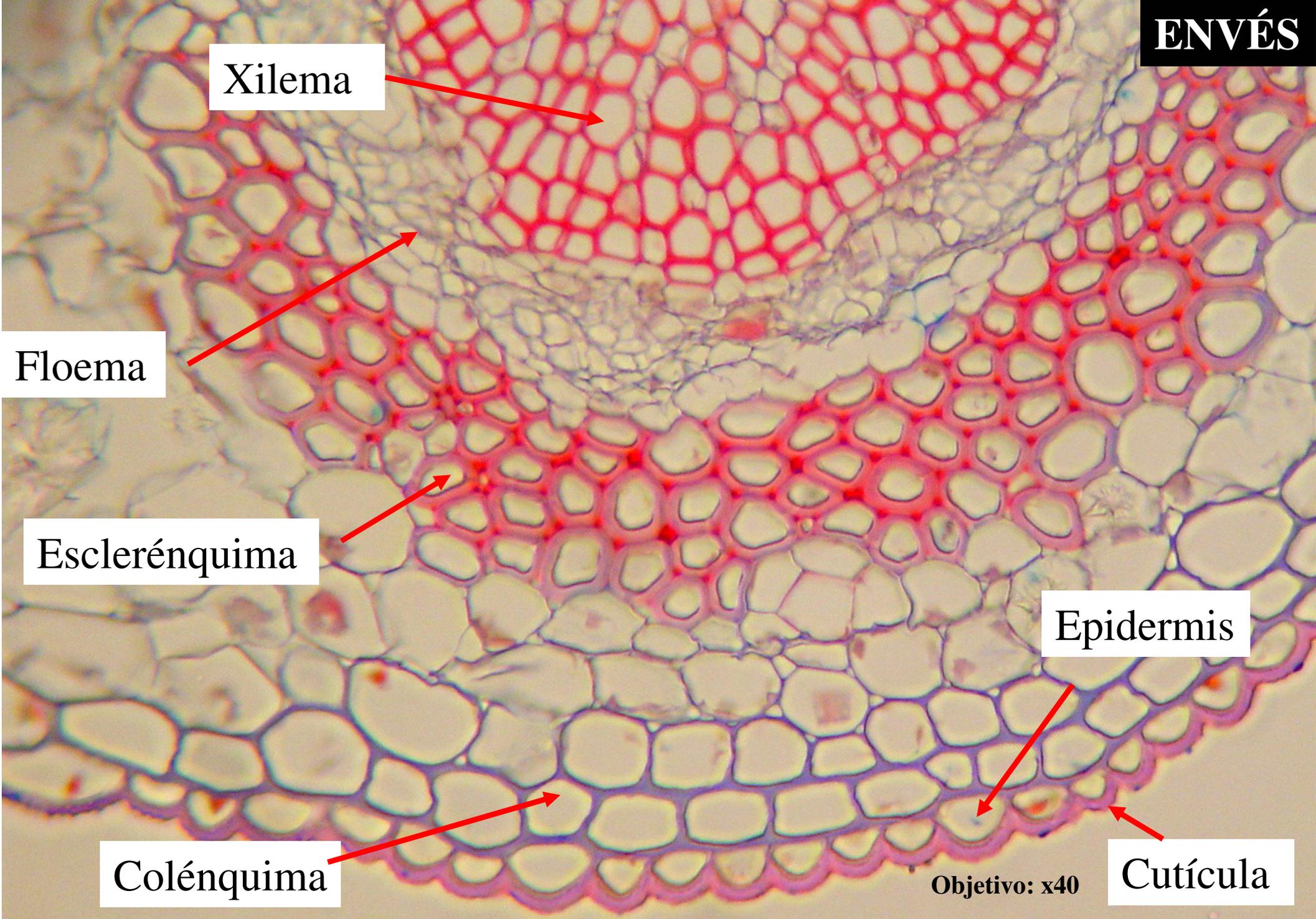
Epidermis

Colénquima

Conducto
secretor

Esclerénquima

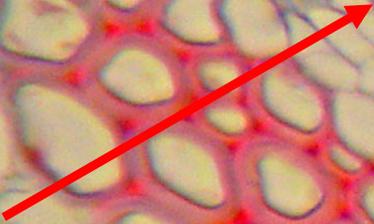
Xilema



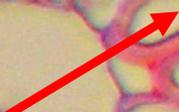
Xilema



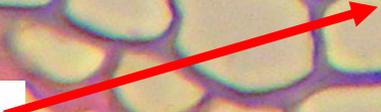
Floema



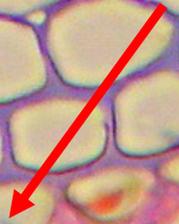
Esclerénquima



Colénquima



Epidermis



Cutícula



Objetivo: x40

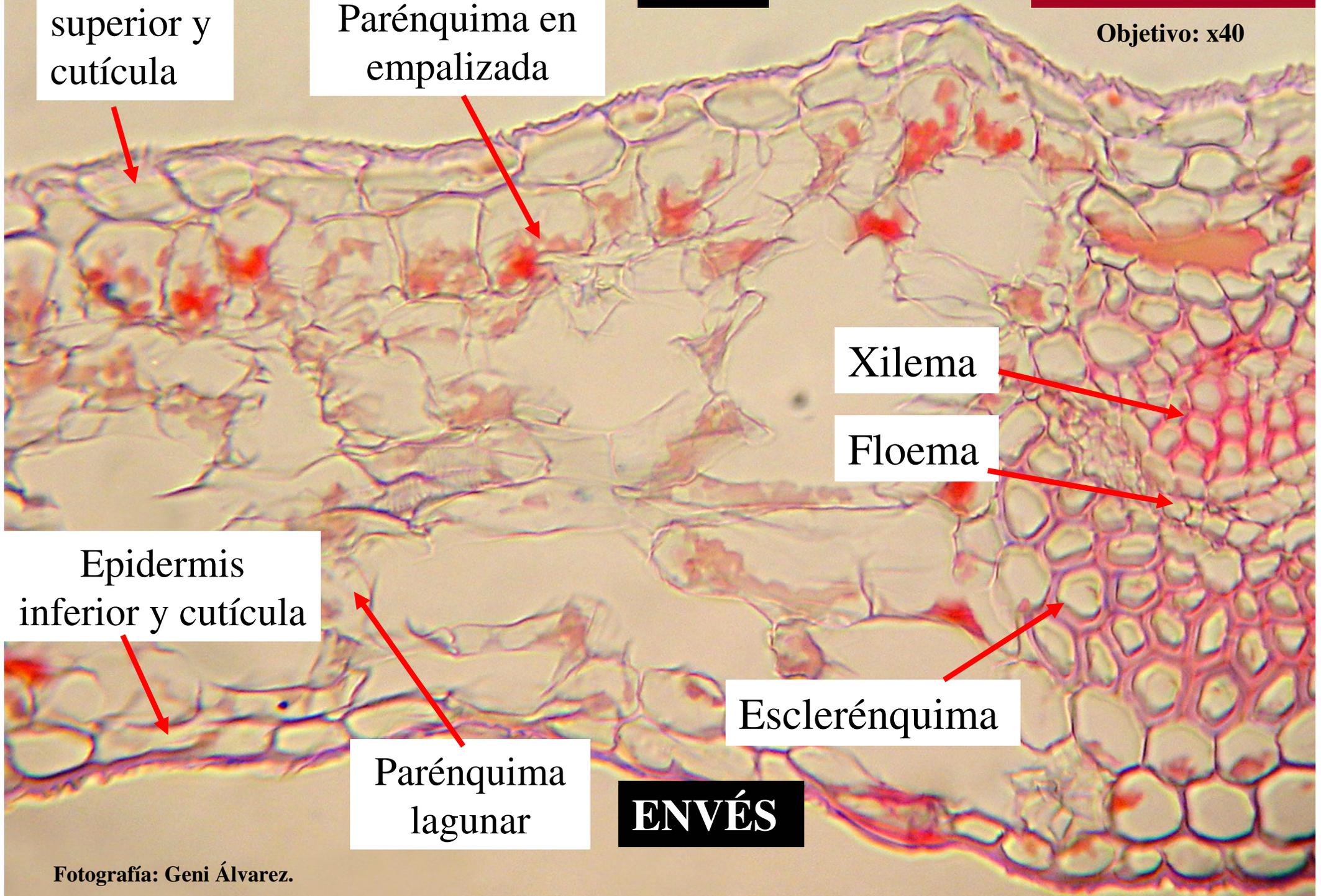
Epidermis superior y cutícula

Parénquima en empalizada

HAZ

MESÓFILO

Objetivo: x40



Xilema

Floema

Epidermis inferior y cutícula

Parénquima lagunar

Esclerénquima

ENVÉS