

Libros de **Cátedra**

Embriología sistemática

Desarrollo temprano de los sistemas
y los aparatos de los mamíferos domésticos

Gustavo Zuccolilli (coordinador)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS VETERINARIAS


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

EMBRIOLOGÍA SISTEMÁTICA

DESARROLLO TEMPRANO DE LOS SISTEMAS Y LOS APARATOS
DE LOS MAMÍFEROS DOMÉSTICOS

Gustavo Zuccolilli
(coordinador)

Facultad de Ciencias Veterinarias



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA


EDITORIAL DE LA UNLP

Presentación

El presente material de estudio ha sido diseñado y redactado para facilitarle a los profesionales y estudiantes interesados en los temas referidos a la Embriología y la Anatomía Sistemática de los animales domésticos, el acceso a una bibliografía amena, actualizada y condensada que aborde los distintos conceptos a trabajar en las actividades de aprendizaje de los primeros años de las ciencias veterinarias.

Este libro tiene como objetivo guiar la lectura a través de distintos contenidos pero también intenta involucrar al usuario en un estudio participativo y activo de las ciencias morfológicas, a través de la resolución de ejercicios simples y concretos incluidos al final de cada capítulo. De esta forma le proponemos a nuestros lectores, por un lado la observación metódica del material cadavérico, la consulta de los textos clásicos recomendados en la bibliografía sugerida y la resolución de los ejercicios para lograr una adecuada comprensión del desarrollo prenatal y de la organización anatómica básica de un mamífero tipo.

Existen numerosos y excelentes textos sobre el desarrollo de los distintos sistemas corporales, así como una enorme cantidad de páginas web con animaciones y explicaciones detalladas de la organogénesis en el ser humano y otros animales. Los textos clásicos recomendados, así como los textos complementarios que tratan los distintos temas de este volumen son publicaciones fácilmente accesibles para los estudiantes de ciencias veterinarias. En este libro también se incluye información específica que permite el análisis de las anomalías del desarrollo desde una visión dinámica, lo cual posibilita que el estudiante pueda comprender los aspectos básicos de la aplicación de estos conceptos.

El material presenta, primero los conceptos generales referidos a las ciencias morfológicas y más específicamente a la embriología y anatomía animal con especial énfasis en el uso de la nomenclatura apropiada de ambas disciplinas. A continuación se presenta una introducción a las primeras etapas del desarrollo (fecundación, segmentación y gastrulación) que junto con la gametogénesis se tratan con más detalle en el curso de Biología del Desarrollo. Por lo tanto, el propósito central de este trabajo es presentar los conceptos referidos al desarrollo embrionario de los sistemas corporales desde el estadio de gástrula hasta el final de la vida prenatal.

Este libro pretende colaborar con el lector para: “jerarquizar los contenidos, actualizar los conceptos, organizar el tiempo de estudio durante las actividades prácticas y estimular la discusión científica entre pares”.

Med.Vet. Gustavo Zuccolilli. Ph.D.
Profesor Coordinador del curso de Embriología
Anatomía Sistemática. UNLP

Índice

Capítulo 1

La Embriología y la Anatomía animal en las Ciencias Veterinarias _____	8
<i>Marcela Piove y Gustavo Zuccolilli</i>	
Introducción _____	8
Conceptos generales. ¿Qué es y para qué se estudia anatomía? _____	9
Taxonomía y la clasificación de los seres vivos _____	14
Características de un mamífero tipo _____	21
El cuerpo animal en el espacio _____	22
Nomenclatura anatómica y embriológica veterinaria _____	24
División sistemática del organismo animal _____	26
Referencias del capítulo _____	31
Actividad práctica _____	32

Capítulo 2

Las primeras etapas del desarrollo ontogénico de los Mamíferos _____	38
<i>Claudio Barbeito, Fiorella Alvarado Pinedo y Gustavo Zuccolilli</i>	
Introducción _____	38
El sistema genital y su función en la reproducción _____	41
Desde la fecundación hasta la formación del embrión bilaminar _____	43
La gastrulación o etapa de grandes movimientos celulares _____	49
La morfología del embrión tridérmico _____	52
Referencias del capítulo _____	58
Actividad práctica _____	59

Capítulo 3

La evolución embrionaria del ectodermo. La formación del sistema nervioso y la piel _____	65
<i>Vanina Cambiaggi y Jonatan Terminiello Correa</i>	
Introducción _____	65
Desarrollo del tubo neural y sus derivados _____	67
Crestas neurales y sus derivados _____	94
Desarrollo del sistema tegumentario _____	97
Referencias del capítulo _____	99
Actividad práctica _____	100

Capítulo 4

La evolución embrionaria del mesodermo. El mesodermo axial y paraxial _____ 111

Julieta de Iraola y Marcela Piove

Desarrollo de los componentes osteomusculares del tronco _____ 111

Desarrollo de los componentes osteomusculares de los miembros _____ 121

Actividad práctica _____ 127

Desarrollo de la cabeza y el cuello en embriones de mamíferos _____ 134

Arcos, Hendiduras y Bolsas branquiales, faríngeas o viscerales _____ 140

Referencias del capítulo _____ 148

Actividad práctica _____ 150

Capítulo 5

La evolución embrionaria del mesodermo. El mesodermo lateral y la formación de las cavidades corporales _____ 156

Julieta de Iraola y Marcela Piove

Las cavidades corporales de los mamíferos: conceptos generales _____ 156

La cavidad celómica . Esplacnopleura y Somatopleura: _____ 160

De la cavidad celómica a las cavidades corporales _____ 165

Las cavidades serosas. Cavidad pleural y pericárdica _____ 168

Las cavidades serosas.Cavidad peritoneal y derivados _____ 171

Referencias del capítulo _____ 173

Actividad práctica _____ 174

Capítulo 6

La evolución embrionaria del mesodermo intermedio. Formación del sistema urinario y el sistema genital _____ 183

Vanina Cambiaggi y Gustavo Zuccolilli

Desarrollo del sistema urinario _____ 183

Los sistemas excretores durante el desarrollo intruterino _____ 184

Formación del seno urogenital y sus derivados _____ 188

Desarrollo del sistema genital _____ 190

Estadio indiferenciado de los genitales internos _____ 191

Desarrollo del testículo _____ 192

Desarrollo del ovario _____ 196

Desarrollo de los genitales externos _____ 199

Diferenciación sexual _____ 202

Referencias del capítulo _____ 203

Actividad práctica _____ 205

Capítulo 7

El mesodermo cardiogénico. Desarrollo temprano del corazón y angiogénesis _____ 215

Jonatan Terminiello Correa y Gustavo Zuccolilli

Cardiogénesis. Desarrollo del corazón _____ 218

Separación de las cámaras cardíacas y formación de las válvulas _____ 225

Formación de la arteria Aorta y la arteria Pulmonar _____ 228

Desarrollo de los vasos arteriales _____ 231

Desarrollo de los vasos venosos _____ 235

Formación de las células de la sangre _____ 236

Desarrollo del Sistema Linfático _____ 238

Referencias del capítulo _____ 239

Actividad práctica _____ 240

Capítulo 8

La evolución embrionaria del endodermo. Desarrollo del sistema digestivo y respiratorio _____ 249

Fiorella Alvarado Pinedo y Julieta de Iraola

Formación del intestino primitivo _____ 252

Faringe y bolsas faríngeas. Relación con los arcos viscerales y derivados _____ 255

Desarrollo del sistema respiratorio _____ 259

Desarrollo del sistema digestivo _____ 264

Morfogénesis y diferenciación de las glándulas anexas al tubo digestivo:

Hígado y Páncreas _____ 274

Referencias del capítulo _____ 277

Actividad práctica _____ 278

Capítulo 9

Desarrollo fetal _____ 288

Vanina Cambiaggi y Gustavo Zuccolilli

Periodo y crecimiento fetal _____ 288

Movilidad fetal _____ 289

El sistema digestivo y respiratorio en la transición del feto al neonato _____ 290

Circulación fetal y Hematopoyesis _____ 291

La excreción, el sistema endocrino y el metabolismo fetal _____ 292

Etapas del parto: Breve reseña _____ 294

Referencias del capítulo _____ 294

Actividad práctica _____ 296

Bibliografía ampliadora _____ 299

Los Autores _____ 301

CAPÍTULO 1

La embriología y la anatomía animal en las ciencias veterinarias

Marcela Lucrecia Piove y Gustavo Oscar Zuccolilli

*Si ignoras el nombre de las cosas
desaparece también lo que sabes de ellas.*

CARLOS LINNEO

Introducción

Los crecientes avances tecnológicos ocurridos en el fin del siglo pasado principios del siglo XXI obligan a la adaptación de los antiguos textos de embriología y anatomía clásica a modernos esquemas funcionales de estudio. En la actualidad la especialización dentro de las profesiones y en nuestro caso en el contexto de las ciencias veterinarias, ha incrementado el caudal de conocimientos disponibles, transformando la selección de información, en una tarea sumamente compleja. La anatomía como se ha entendido años atrás ha desaparecido, y ha sido reemplazada por capítulos que preceden a descripciones fisiológicas, semiológicas, quirúrgicas o de otro tipo. Esta tendencia ha determinado que los contenidos anatómicos se profundicen integrados a otras materias de mayor aplicabilidad.

Sin embargo, dos elementos básicos han sido, y son actualmente, aportados exclusivamente por la descripción anatómica: por un lado, los conceptos estructurales de posición, relación e integración espacial de cada uno de los órganos que forman la economía animal; y por otro lado, la nomenclatura que aporta el vocabulario científico y permite identificar cada estructura con un nombre particular. Sin lugar a duda, *dentro de las ciencias veterinarias, el objetivo final de la anatomía es la descripción de un organismo animal como un universo, donde en cada punto existe una estructura definida, con nombre, forma, color, relaciones y funciones propias. Cada una de estas estructuras, de una u otra forma contribuyen a la gran función común de ese organismo, desarrollar su vida en íntima relación con su medio ambiente.*

Conceptos generales. ¿Qué es y para qué se estudia anatomía?

El término anatomía deriva del griego *ana* (*igual*) y *thomos* (*partes*) y designa una de las ciencias morfológicas que forman parte de la Biología (*bios: vida* y *logos: estudio*). En general, la anatomía estudia la organización de los seres vivos y puede ser dividida en dos grandes ramas: la zootomía o anatomía animal que estudia a los animales y la fitotomía o anatomía vegetal que estudia los vegetales. El procedimiento fundamental para el estudio anatómico es la disección (del latín *dissecare: separar en partes*); de manera que ambos términos, anatomía y disección, expresan la idea de separar o disociar en partes más pequeñas para proceder a un estudio minucioso.

A lo largo de la historia, el estudio anatómico de los animales y del hombre ha incorporado diversas técnicas para la conservación del material cadavérico. Métodos tales como la fijación química, la congelación, el empleo de materiales plásticos, el reemplazo de algunas partes orgánicas por otras inertes y los llenados de órganos cavitarios y de vasos sanguíneos son técnicas de rutina en los laboratorios de anatomía. La observación sistemática y detallada de las piezas anatómicas obtenidas por las técnicas mencionadas es el comienzo de la tarea de los anatomistas. La ayuda de distintos tipos de lupas e instrumental apropiado permite arribar a descripciones pormenorizadas de las distintas partes observadas en el nivel de percepción del ojo humano.

En la actualidad, existe una división de las disciplinas que están dedicadas al estudio de la anatomía de los animales y que genéricamente se incluyen dentro de las Ciencias Morfológicas (*morpho: forma* y *logos: estudio*). La división se realiza tomando en consideración el nivel de observación de las estructuras constitutivas del organismo animal. Los estudios de la organización ultraestructural de las distintas células que forman el cuerpo de los animales son incluidos dentro de la Biología Celular, que utiliza la microscopía óptica y electrónica como técnicas de observación e investigación. Los tratados sobre la organización de las células en tejidos y órganos pertenecen al campo de la Anatomía Microscópica mientras que la Histología (*histos: tejido* y *logos: tratado*) en una forma más amplia e integrada analiza, además de los elementos constitutivos de los tejidos, los aspectos funcionales, moleculares y los cambios dinámicos de los distintos componentes tisulares. Ambas disciplinas desarrollan sus estudios e investigaciones utilizando el microscopio óptico como herramienta básica. Finalmente, la división del organismo en sistemas y aparatos formados por diferentes órganos, descritos en el nivel de percepción del ojo humano, representa el campo de la Anatomía Macroscópica o simplemente Anatomía. Puede entenderse que la línea que separa estas disciplinas entre sí es netamente didáctica y no real. En consecuencia, el conocimiento de las estructuras debe atravesar e integrar los tres campos citados, pues los mecanismos de funcionamiento se proponen desde el nivel molecular hasta el nivel orgánico.

La revolución tecnológica del siglo pasado ha incrementado notablemente los conocimientos sobre la estructura y la ultraestructura orgánica. Sofisticados equipos de microscopía permiten observar los elementos más pequeños que forman la célula y, por otro lado, excelentes

métodos bioquímicos permiten caracterizar específicamente algunas de las moléculas que forman los distintos orgánulos celulares. Actualmente y con la metodología apropiada son visibles, las bacterias e incluso los virus, de manera que se ha perfeccionado el diagnóstico de muchas enfermedades por la simple observación del agente causal.

Todo este progreso científico tuvo como resultado el notable crecimiento que han tenido las disciplinas destinadas al estudio e investigación de los aspectos moleculares involucrados en la conservación de la salud y en los procesos asociados a las enfermedades.

El estudio anatómico de cada especie puede dividirse en dos fases consecutivas que poseen como punto de separación el momento del nacimiento. Los conceptos que describen la anatomía del individuo durante su desarrollo prenatal o intrauterino (incubación o gestación) pertenecen al campo de la *Biología del desarrollo y de la Embriología*. Si bien, existe la tendencia a superponer el significado de ambas disciplinas, la Biología del desarrollo posee un enfoque más holístico y amplio de los procesos que aparecen durante las distintas etapas del desarrollo embrionario y fetal, de manera que se nutre de investigaciones genéticas, moleculares, bioquímicas y muchas otras para describir los procesos que subyacen a los cambios durante la vida uterina. La Embriología (*em: dentro, brio: brote o retoño, logos: tratado*) es una visión más morfológica y secuencial de los cambios durante la vida prenatal y presenta para cada etapa del desarrollo las modificaciones que pueden apreciarse en los sistemas corporales a partir de estudios morfológicos.

La Anatomía estudia no sólo la estructura de los seres vivos, sino también las leyes que rigen el patrón organizativo. El conocimiento de las normas que rigen la organización animal permite evaluar analogías y transformaciones de un órgano, un sistema o un aparato en diferentes especies. Es muy frecuente que las investigaciones morfológicas también incluyan el análisis y la comparación con especies ya desaparecidas que son estudiadas por la Paleontología.

Existen muchos términos que han sido utilizados para distinguir derivaciones de la anatomía que forman capítulos dentro de la misma disciplina. Se puede hablar de una Anatomía Normal cuando el estudio se realiza sobre individuos sanos; una Anatomía Patológica cuando consideramos los organismos que padecen o han muerto por alguna enfermedad; una Anatomía Anormal o Teratología si el estudio se realiza sobre individuos que han nacido con defectos del desarrollo. Sin embargo, incluir una o varias especies para realizar el estudio de la anatomía macroscópica permite considerar básicamente dos divisiones de la Anatomía:

La *Anatomía especial* que se ocupa del estudio de una sola especie, por ejemplo, la anatomía humana (Antropotomía) o del equino (Hipotomía).

La *Anatomía comparada* que estudia diferentes especies y presenta la información para enfatizar homologías, diferencias o características peculiares.

Tanto la Anatomía especial como la Anatomía comparada se valen del estudio sistemático del cuerpo animal cuando el mismo se divide en sistemas y aparatos. Cada uno de estos sistemas está formado por diferentes órganos que se integran para cumplir una función determinada. Los órganos son estudiados y analizados siguiendo un ordenamiento natural. En otras palabras, cada uno de ellos se describe en la secuencia morfofuncional en el que se encuentran dentro del organismo.

La Anatomía Regional divide el cuerpo animal en regiones (naturales o artificiales) trazando límites reales o imaginarios, a partir de referencias anatómicas visibles y/o palpables. Luego estudia cada una de esas regiones por planos, comenzando desde superficial hasta las estructuras más profundas. Este tipo de enfoque anatómico dio origen a la Anatomía aplicada, ya que está orientada a su utilización inmediata por las disciplinas clínicas, la cirugía y la zootecnia. Es frecuente encontrar cada vez con mayor frecuencia, textos que utilizan términos como anatomía radiológica, ecográfica, endoscópica y otros, que simplemente plantean el conocimiento anatómico de las estructuras a partir del uso de distintas técnicas de visualización.

En síntesis, *la Anatomía Veterinaria es una anatomía comparada de los animales domésticos, cuyo principal objetivo es conocer la estructura y la organización de los individuos sanos para aplicar dichos conocimientos en los distintos campos de acción del profesional veterinario.*

Breve reseña histórica: La Anatomía primeros estudios

Los primeros estudios anatómicos fueron realizados en animales y en humanos, sin distinción, ya que quienes los practicaban no eran médicos, ni veterinarios, sino estudiosos, pintores, escultores y filósofos. El primer instituto anatómico del que se tiene conocimiento fue fundado en la ciudad de Alejandría, en el Antiguo Egipto aproximadamente 300 años a.C. Allí famosos anatomistas como Herophilus de Chalcedón, llamado por algunos el padre de la anatomía científica y Erasistratus de Lulis, líder de una escuela de medicina de Alejandría, fueron quienes diseccionaron cuerpos de personas y describieron muchas de sus estructuras.

El anatomista más influyente del mundo antiguo fue Galeno (126-216 a.C.), quien nació en Pérgamo (actual Turquía), estudió la anatomía en Alejandría y trabajó como médico en Roma. Galeno usó en su mayor parte modelos animales para sus estudios anatómicos que luego aplicó en el ser humano. Durante varios siglos la influencia de Galeno dominó el ejercicio de la medicina, y es recién en el Renacimiento cuando surge una nueva generación de anatomistas influyentes que corrigen y complementan las teorías de Galeno.

La anatomía comparada se desarrolla, en su forma moderna, en el siglo XVIII, siendo uno de los más destacados representantes Vicq d'Azyr. En la primera mitad del siglo XIX tres son los principales representantes en esta rama de la anatomía: Georges Cuvier (1769-1832), Étienne Geoffroy-Saint Hilaire (1772-1844) y Sir Richard Owen (1804-1892). Este último anatomista transforma la anatomía comparada en una disciplina morfológica, debido a que formula

los conceptos fundamentales de homología y de analogía de los órganos. Considera *estructuras homólogas* a las aletas de las ballenas, las alas de las aves y los miembros anteriores de los cuadrúpedos; mientras que *estructuras análogas* son las alas de los insectos, las de las aves y las de los murciélagos.

En la segunda mitad del siglo XIX la Anatomía comparada tuvo un desarrollo brillante como disciplina morfológica y uno de los cambios más importantes en este periodo radica en incorporar y desarrollar un marco teórico propio a partir de las observaciones, de manera que esta disciplina evoluciona del nivel meramente descriptivo.

Las Ciencias Veterinarias

Se puede afirmar que el estudio de la anatomía de los animales domésticos comienza con la domesticación misma. A partir del Mesolítico (8000 a 4500 a.C.) el hombre consigue dar los primeros pasos para domesticar algunos animales silvestres (perros, ovinos, caprinos, bovinos y cerdos) quienes le aportan elementos vitales para su supervivencia. Existen evidencias que sugieren que en este período ya se realizaban cierto tipo de prácticas médicas en animales. Se conoce la existencia de cráneos de ovinos y caprinos con diferentes trepanaciones que datan de esta época.

Sin embargo, recién en el año 1752, aparece una sistematización de las ciencias veterinarias al crearse en relación con la escuela militar de Lyon, Francia, una "*Escuela para el tratamiento de las enfermedades de las bestias*". Esta experiencia se transforma en la primera *Escuela de Veterinaria* y finalmente, el 3 de junio de 1764, por decreto del Consejo de Estado francés se le confiere el título de *Escuela Real de Veterinaria de Lyon*. A partir de esa fecha en diferentes estados y países se crean nuevas escuelas o facultades de veterinaria. Debido a la importancia del equino para los trabajos rurales, el transporte y como herramienta militar, la anatomía que más avances mostró en aquella época estaba relacionada con esta especie.

Las Ciencias Veterinarias en Argentina

En nuestro país, la historia del desarrollo tanto del sistema científico como educativo relacionado con las ciencias veterinarias se puede ubicar en el fin del siglo XIX y las primeras décadas del XX.

El progreso de los estudios referidos a los animales domésticos incluye dos etapas: la primera de ellas se extiende desde la década de 1860 hasta la del 1900 y se caracteriza por el impulso de los sectores productivos para acceder a nuevos conocimientos agronómicos y veterinarios. Los productores agropecuarios proponen e impulsan una primera organización de la enseñanza agrícola y veterinaria que permita aumentar la productividad. La segunda

etapa se ubica en las primeras décadas del siglo XX, momento en que se produce la creación de los primeros institutos nacionales de Agronomía y Veterinaria en el seno del sistema universitario argentino.

El 6 de agosto de 1883 (día en que se conmemoran en nuestro país los estudios veterinarios) comienzan los estudios veterinarios en la República Argentina con la apertura de la primera *Escuela de Agronomía y Veterinaria* en la Provincia de Buenos Aires (actual partido de Lomas de Zamora). Tiempo después la escuela pasó a llamarse *Instituto Agronómico Veterinario de Santa Catalina* hasta 1889 y posteriormente se transforma en *la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Ciudad de La Plata* en el año 1890.

Desde sus inicios esta institución educativa editó publicaciones de divulgación de los estudios científicos realizados que fueron la base para el diagnóstico y tratamiento de las enfermedades infecciosas, parasitosis internas y externas que atacaban el ganado. De la misma forma, se establecieron las bases científicas para la reglamentación sobre profilaxis y sanidad de los productos animales destinados a la exportación.

Para promover la investigación científica y formar los planteles de ingenieros agrónomos y veterinarios que dirigieran los laboratorios y oficinas ministeriales, se incorporó en 1905 la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la ciudad de La Plata a la recién creada Universidad Nacional de La Plata. Mientras tanto, en la Capital Federal y como dependencia ministerial se funda el Instituto Superior de Agronomía y Veterinaria que se incorpora en el año 1909 a la Universidad de Buenos Aires.

La Anatomía en la facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata

Durante la segunda década del siglo XX en el Instituto de Anatomía de la Facultad de Ciencias Veterinarias y mientras se impartían las clases para los estudiantes, el Dr. César Zanolli comienza a fundar las bases para la creación de un museo de anatomía veterinaria. Sus trabajos sobre la anatomía de la mano, el pie y la laringe del caballo aun se encuentran en la colección de piezas anatómicas. Tiempo después y bajo la dirección del Dr. Víctor Manuel Arroyo, primer profesor por concurso de las dos asignaturas que se dictaban entonces, Anatomía Descriptiva y Topográfica del Equino y Anatomía Comparada, el museo se consolida y se incorporan a la colección nuevas piezas provenientes de animales domésticos y silvestres. A partir del empleo de sus métodos, la enseñanza de sus disecciones y el impulso que le otorgó a la anatomía, se gestaron las piezas anatómicas que nutren el museo que hoy lleva su nombre.

Taxonomía y la clasificación de los seres vivos

La palabra *taxonomía* deriva de los vocablos griegos, *taxón* o *taxis* (*orden, ordenamiento*) y *nomos* (*ley, norma*). Esta disciplina permite agrupar a los seres vivos en grupos definidos siguiendo una normativa internacional que se aplica por igual en todas las disciplinas científicas. A partir de los criterios normativos se puede clasificar a todos los organismos vivientes y también a los que se han extinguido a lo largo de la vida del planeta Tierra.

Sistema de tres dominios



Sistema de seis reinos



El sistema tradicional de cinco reinos



Figura 1. El esquema compara los principales criterios para dividir a los seres vivos. El sistema tradicional de cinco reinos es muy similar y equivalente al de seis reinos. El sistema de tres dominios considera a los organismos protistas, las plantas, los hongos y los animales como seres eucariotas

Basados en estudios de organización celular, complejidad estructural de los organismos y modo de nutrición, la mayoría de los biólogos actuales reconocen a todos los organismos vivos agrupados en seis reinos: Bacteria, Archaea, Protistas, Fungi (Hongos), Plantae (Plantas) y Animalia (Animales). Los individuos pertenecientes al reino animal se caracterizan porque son *heterótrofos multicelulares eucariotas, que dependen directa o indirectamente de organismos autótrofos para alimentarse. Sus células carecen de paredes celulares y se unen por desmosomas. Desarrollan como soporte un esqueleto interno o externo. También se caracterizan por su movilidad y el movimiento se realiza por medio de fibras contráctiles.*

Aunque Aristóteles dividió los animales de las plantas no realizó ningún estudio sistemático detallado, por lo tanto, es recién a partir del trabajo del sueco Carl von Linneo (1707-1778) que comienza una clasificación animal reconocida por la comunidad científica. Este naturalista propuso un ordenamiento jerárquico de los organismos vivientes, identificando *especies animales* y agrupándolas en familias, órdenes, clases y tipos. Ideó el sistema binomial de nomenclatura actualmente vigente, que consiste en establecer el nombre científico en latín, compuesto por el nombre del género primero y un adjetivo después. Por ejemplo, para el ovino: *Ovis* (género) *aries* (especie).

Charles Darwin demostró que la evolución va acompañada de un proceso de divergencia, de manera, que dadas dos especies animales diferentes, estas derivan de un antepasado

común más o menos remoto en el tiempo. A partir de este principio la taxonomía define *clado* como *un conjunto de especies con un antepasado común*. Los árboles filogenéticos resumen lo que se sabe de la historia evolutiva de una especie y es correcto llamar clados a cada una de las ramas. De manera que el ideal de la clasificación biológica es agrupar todas las especies por su grado de parentesco, poniendo más cerca las que tienen un antepasado común más próximo.

Los criterios para clasificar a los individuos vivos han cambiado en las últimas décadas debido al avance de la ciencia y la tecnología, entre ellos el conocimiento del genoma que incorpora el criterio genético en la clasificación taxonómica. Los estudiosos de la taxonomía o sistemática mantienen importantes discrepancias sobre los criterios de clasificación, por esta razón, existen varios tipos de clasificaciones taxonómicas. Sin embargo, el criterio que define a una *especie biológica* que representa la categoría taxonómica básica permanece estable. Para el Código Internacional de Nomenclatura una *especie biológica es una población de individuos, geográficamente aislados, que tienen el potencial para cruzarse entre ellos y producir descendencia fértil*. Por ejemplo, el caballo se designa científicamente como *Equus caballus* y es una especie biológica diferente al asno o burro (*Equus asinus*); y en el caso que un burro se aparee con una yegua, el producto es una mula que representa un híbrido y no una nueva especie biológica, pues este animal en el 99% de los casos es infértil.

En la actualidad, para clasificar los animales se utilizan varios criterios que intentan agruparlos según las relaciones evolutivas. Entre estos criterios se utiliza: *el patrón de desarrollo desde el óvulo fecundado hasta el nacimiento; la cantidad de capas de tejido en que se organizan las células; el plan básico del cuerpo y la disposición de sus partes; la presencia o ausencia de cavidades corporales; y otros elementos utilizados como índice de complejidad corporal*.

El reino animal se divide en varios subreinos, el de nuestro interés es el *subreino eumetazoa* caracterizado por animales con distintos tejidos, órganos agrupados en sistemas. Dentro de los eumetazoos se encuentra los *cordados (tipo chordata)* con varios subtipos. El *subtipo vertebrata* incluye todos los animales de interés para las ciencias veterinarias (Figura 2). Los vertebrados representan el grupo de animales mejor conocido, se caracterizan por poseer tres capas germinales embrionarias, cuerpo con simetría bilateral, segmentado y con celoma desarrollado. La mayoría de los grupos presenta una columna vertebral o espina dorsal con función estructural, aunque las formas más primitivas carecen de vértebras. La columna vertebral es generalmente ósea y se desarrolla alrededor de la notocorda. Además, poseen un cráneo que aloja y protege el encéfalo.

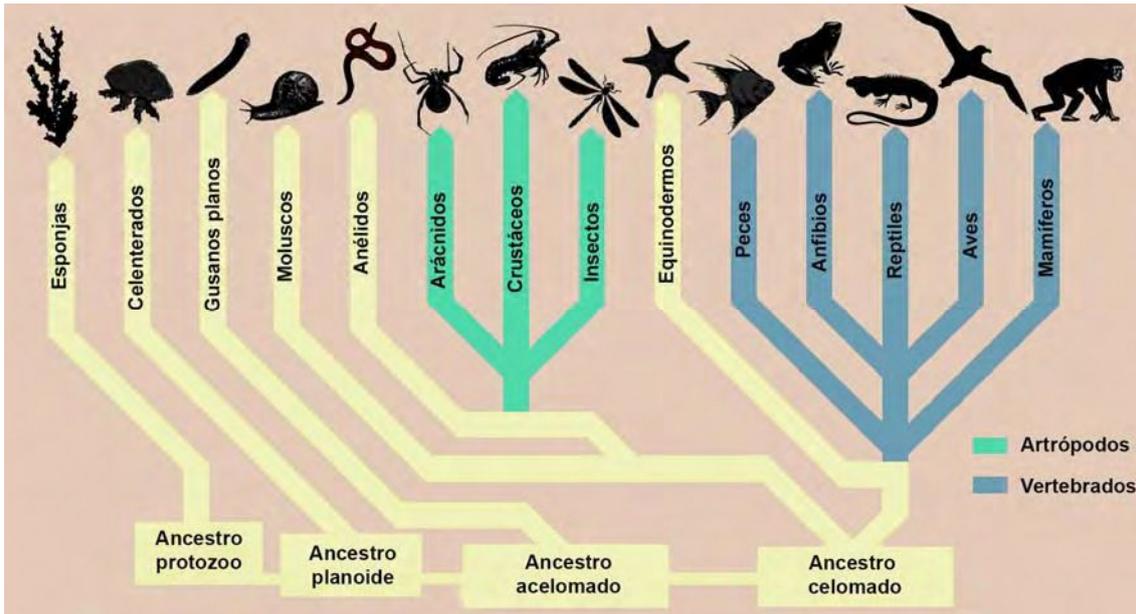


Figura 2. El esquema muestra los distintos grupos en que se puede dividir el reino animal. Los vertebrados se diferencian como distintos grupos (clases) que provienen de un tronco común.

El tegumento de los vertebrados está formado por una epidermis externa derivada del ectodermo y una dermis formada por tejido conectivo y derivada del mesodermo. El tejido muscular estriado se agrupa para formar diversos músculos esqueléticos que le permiten desarrollar una amplia gama de movimientos. El sistema digestivo es completo, formado a partir del intestino embrionario y con la presencia de glándulas anexas como el hígado y el páncreas. El sistema circulatorio es cerrado y posee un corazón compuesto de dos a cuatro cámaras. El sistema excretor está compuesto por un par de riñones. En general los vertebrados son animales de sexos separados.

Breve descripción de las *clases taxonómicas* en las cuales se dividen los vertebrados: Peces, Anfibios, Reptiles, Aves y Mamíferos

a) **Peces.** Se define como peces a todos los vertebrados que no son tetrápodos y no es correcto considerarlos como una clase taxonómica única. En realidad, los peces representan un grupo taxonómico parafilético (semejante a un phylum taxonómico). Los peces se dividen en tres grandes clases o superclases y son animales con un cuerpo fusiforme adaptados a la vida acuática. Poseen un esqueleto cartilaginoso u óseo y la piel libre (desnuda) o con escamas. Son poiquilotermos y el sistema circulatorio se caracteriza por la presencia de un corazón con cuatro cámaras comunicadas una con otra, en hilera o secuencia lineal. La boca forma una cavidad bucofaríngea comunicada con un conjunto de branquias que comunican con el exterior, de manera que obtienen el oxígeno disuelto del agua (respiración branquial). El sentido del olfato es el más desarrollado, sin embargo, también poseen un sistema de receptores cutáneos

que le permiten recibir estímulos de salinidad, presión hidrostática, vibraciones y temperatura del agua. Son animales con sexos separados, de fecundación externa o interna y pueden ser ovíparos o vivíparos. *Existen varias especies de interés veterinario que se utilizan preferentemente para la producción de carne.*

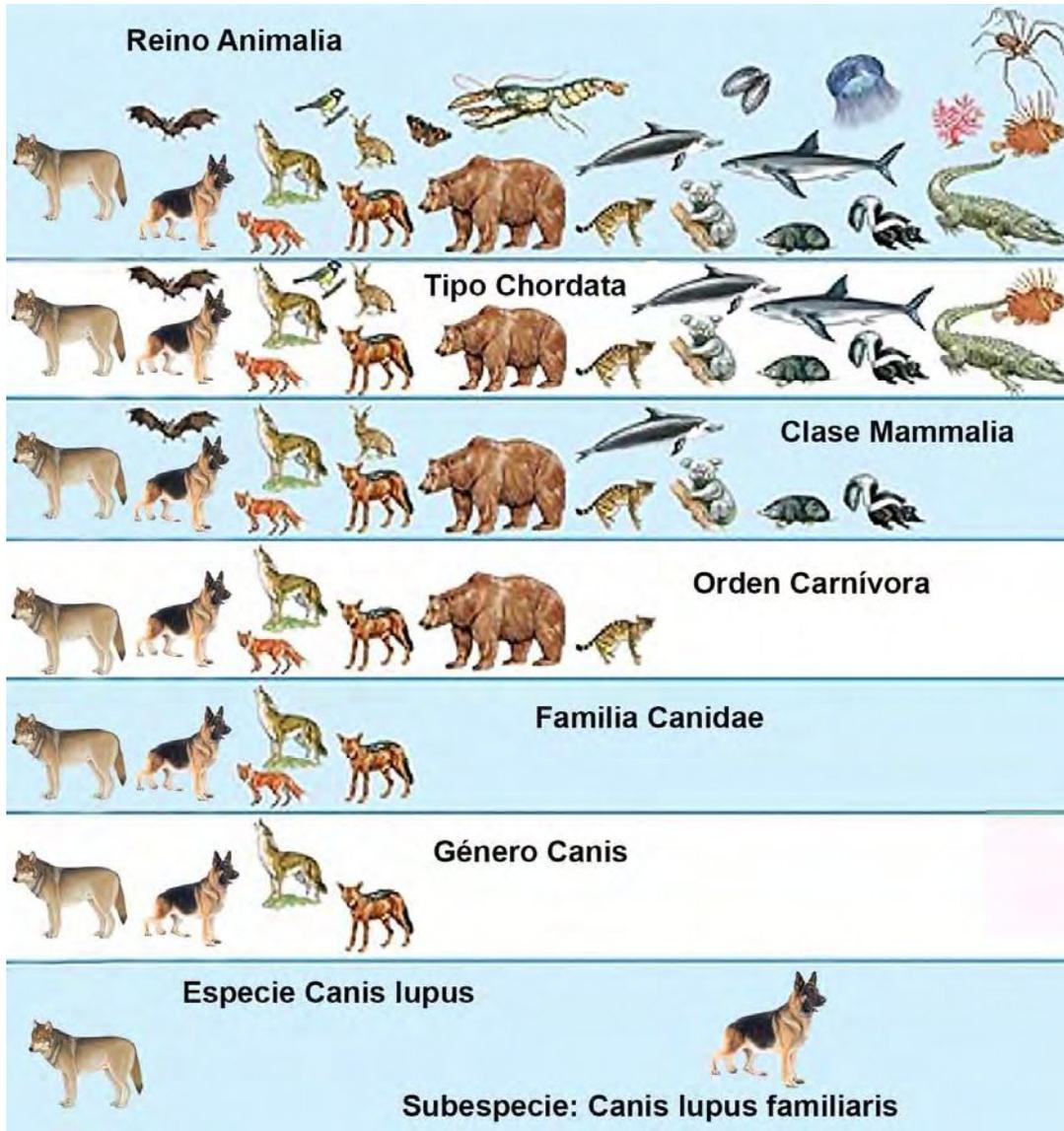


Figura 3. El esquema muestra la riqueza y diversidad de animales. En forma progresiva los individuos son agrupados en distintas categorías taxonómicas según características definidas. A medida que se progresa en la clasificación las especies contenidas en ella disminuyen considerablemente. El perro doméstico se considera una subespecie derivada del lobo.

b) Los Anfibios son animales poiquilotermos, con esqueleto óseo y piel cubierta de glándulas mucosas. Se encuentran adaptados a lugares que les permitan desarrollar parte de su vida en el agua y parte en la tierra. Por tal motivo, pueden tener distintos tipos de respiración: pulmonar, cutánea, branquial y bucofaringea. Los sexos son separados con fecundación externa o interna, generalmente con periodos larvarios y de metamorfosis. La

mayoría son ovulíparos. *Existen varias especies de interés que se utilizan preferentemente como modelos en investigación.*

C) Los **Reptiles** son animales de forma y tamaño variable, caracterizados por tener un tegumento impermeable con escamas epidérmicas o placas óseas. En esta clase aparecen grupos con los miembros desarrollados y otros sin miembros (ápodos). El esqueleto es casi completo. La respiración es pulmonar y el corazón posee tres cámaras. Los huevos son cleidoicos (cáscara flexible o rígida que provee protección mecánica y permite el paso de gases respiratorios y vapor de agua). Los sexos son separados con fecundación externa o interna careciendo de estados larvarios. Son poiquilotermos o ectotérmicos ya que la temperatura corporal varía de manera significativa en relación con las variaciones ambientales de la temperatura. *Existen varias especies de creciente uso como mascotas exóticas.*

D) Las **Aves** son animales homeotermos, con el cuerpo cubierto de plumas y las patas con escamas. La piel no posee glándulas, salvo la uropigea que usan para untar las plumas con su secreción y así conferirle al plumaje cierto grado de impermeabilidad. El cuerpo muestra importantes adaptaciones para el vuelo: esqueleto liviano con huesos muy fuertes, delgados y neumáticos; miembros torácicos transformados en alas; esternón bien desarrollado para la inserción de músculos relacionados con el vuelo; miembros pelvianos adaptados para correr, ayudar en el vuelo o nadar. Cavidad bucofaríngea con pico córneo y sin dientes. Respiración pulmonar y corazón con cuatro cámaras. Son especies de sexos separados fecundación interna y ovíparas. *Existen varias especies de interés veterinario que se utilizan preferentemente para la producción de carne y huevos. Sin embargo, también aparecen aves para uso ornamental (psitácidos, faisanes, etc.) y otras de inclusión reciente en los mercados (ñandú).*

E) Los **Mamíferos** son animales caracterizados por tener el cuerpo cubierto de pelos, poseer glándulas sudoríparas y sebáceas asociadas a la piel. Una glándula cutánea modificada, llamada glándula mamaria, produce el alimento para la primera etapa de la vida de las crías. Son homeotermos y la respiración es pulmonar, con diafragma completo que separa la cavidad torácica de la abdominal. Poseen 7 vértebras cervicales y tienen el corazón dividido en cuatro cámaras. Los mamíferos poseen sexos separados con fecundación interna, el embrión se desarrolla dentro del útero materno y está ligado a este órgano mediante la placenta. Salvo en los marsupiales, la gestación de los mamíferos es bastante prolongada. Ocupan casi todos los lugares de la tierra, han colonizado el mar (ballenas y delfines), el aire (murciélagos), el agua dulce (coipos, castores) y la tierra. *Existen varias especies de interés veterinario que se describen en el ítem siguiente.*

La clasificación taxonómica completa es compleja y detallada y suele agrupar a las especies en categorías subordinadas con las que muestra la figura 4 que se utiliza como ejemplo simple. Es frecuente encontrar otros prefijos para indicar el rango de importancia. Concretamente *super-* corresponde a un rango por encima (por ejemplo, superorden), *sub-* establece un rango por debajo (por ejemplo, subfamilia) e *infra-* que indica un rango inferior a *sub-* (por ejemplo, infraclase).

La figura 4 sintetiza los principales órdenes que agrupan los animales de interés veterinario y a continuación se describen las características más importantes de estos grupos. Cada orden contiene familias y géneros donde se encuentran especies de importancia veterinaria.

Los mamíferos, nombre castellanizado de los integrantes de la *clase mammalia* se dividen en dos subclases: Los prototerios son individuos conocidos como monotremas (ornitorrinco y equidnas) que aun se reproducen por medio de huevos. Los animales de la subclase Theria son individuos que nacen por parto. Existen dos grandes grupos (infraclasses), los marsupiales (metaterios) que poseen una gestación corta y una placenta muy simple, y por otro lado lo euterios con diferentes órdenes.

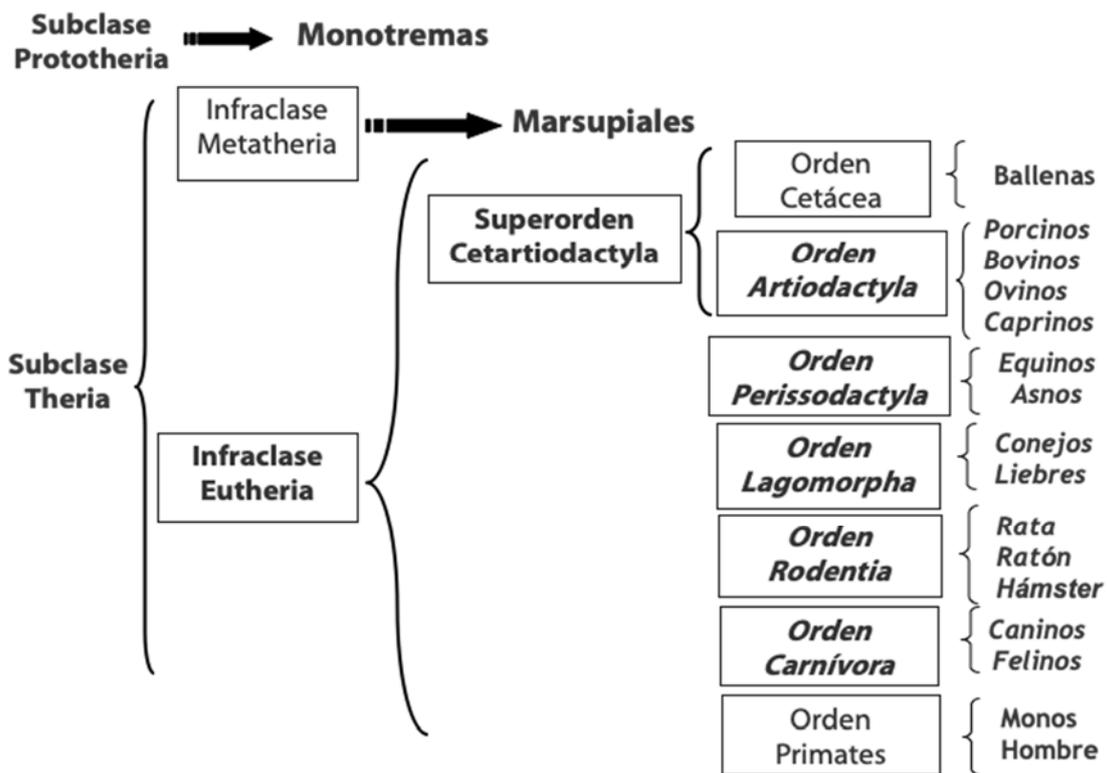


Figura 4. El esquema muestra los principales grupos de mamíferos de interés en las ciencias veterinarias. Los distintos grupos de animales (de compañía, de deporte, de producción y de experimentación) se agrupan en órdenes diferentes.

Los órdenes de mamíferos más importantes para un médico veterinario pertenecen a la subclase Theria, infraclass Eutheria y son animales con placenta compleja y gestación relativamente larga. Si bien se conoce ampliamente que entre los distintos mamíferos euterios existe una enorme variación en el tiempo de gestación de las crías es posible realizar el estudio de desarrollo embrionario a partir de un modelo único para todos los individuos de la clase Mammalia.

En el orden *Lagomorpha* se encuentra la familia *Leporidae* que contiene, entre otros, los géneros *Lepus* (liebres) y *Oryctolagus* (conejos). Estos últimos son utilizados tanto para la producción de pelo y carne y como animal de investigación.

El orden Rodentia posee gran cantidad de especies que se han clasificado de diversas formas, tal es así que aún se sigue modificando esta clasificación. Sin embargo, podemos considerar dos grandes subórdenes, *Histrocognathi* que comprende entre otras familias: *Chinchillidae* (chinchillas y vizcachas), *Myocastoridae* (coipo o nutria), *Caviidae* (cobayos y maras) e *Hydrochaeridae* (capibaras o carpinchos). El otro suborden es el *Sciurognathi* donde se encuentra la familia *Muroidea* que incluye a ratas, ratones y hámsteres. *Estos últimos son los animales más utilizados en distintas investigaciones científicas.*

Dentro del orden *Carnívora* se agrupan diversas familias, entre las cuales son de interés veterinario, la familia *Canidae* que incluye el perro doméstico (*Canis lupus familiaris*). La familia *Felidae* congrega todos los felinos silvestres y el gato doméstico (*Felis catus*).

Se agrupan en el orden Perissodactyla los mamíferos que poseen un número de dedos impares sobre los que apoyan. Destaca entre todos los grupos la familia Equidae con el género Equus y dos especies importantes: caballos (*Equus equus caballus*) y asnos (*Equus equus asinus*).

En el orden Artiodactyla aparecen los animales que apoyan sobre un número par de dedos y agrupa una variedad muy grande de mamíferos. El suborden Ruminantia (animales que rumian), posee la familia Bovidae dividida en dos subfamilias Bovinae y Caprinae. En la subfamilia Bovinae aparece el género Bos que incluye a todos los bovinos, tanto los de origen europeo (*Bos taurus*) como los de origen asiático (*Bos indicus*). La subfamilia Caprinae incluye el género Capra con la especie *Capra hircus* (cabra) y el género Ovis con la especie *Ovis aries* (oveja).

Dentro del orden Artiodactyla, también se encuentra el suborden Suina, con la familia Suidae y la Tayassuidae. En la familia Suidae se describe el género Sus y la especie *Sus scrofa* (cerdo) y *Sus scrofa ferox* (jabalí). En la familia Tayassuidae se describen el género Pecari donde aparecen las distintas variedades de pecarí americano (pecarí de collar y pecarí de labio blanco).

En las ciencias veterinarias los animales de interés se agrupan de acuerdo con su utilidad final. Este tipo de diferenciación también cambia la orientación del estudio anatómico pues en los animales de compañía se realiza un estudio minucioso como base para una clínica y cirugía muy detallada. Sin embargo, en los animales de producción, el estudio es más sencillo y dirigido a trabajar en los aspectos nutricionales y reproductivos de la especie en cuestión. Se reconocen en forma clásica los siguientes grupos de animales domésticos:

- (a) *animales de deporte*: el equino y algunas razas de perros,
- (b) *animales de compañía*: caninos y felinos,
- (c) *animales de producción*: bovinos, ovinos, caprinos, porcinos y conejos,
- (d) *animales de laboratorio*: entre los cuales se incluyen los roedores más conocidos (rata, ratón, cobayo y hámster) y los lagomorfos domésticos (conejos).

Características de un mamífero tipo: Conceptos de cefalización, metamería, simetría bilateral y estación cuadrúpeda

Para comprender y simplificar el estudio de la embriología y de la anatomía de cualquier mamífero es posible describir patrones de organización corporal comunes a todos ellos. Estas características permiten establecer los criterios básicos sobre la organización del cuerpo de los mamíferos de interés veterinario. De manera que definiremos algunos de estos patrones estructurales.

El término **cefalización** (Figura 4) indica la presencia de una extremidad cefálica diferenciada donde se alojan los centros nerviosos más complejos. Durante el desarrollo embrionario se ponen en funcionamiento numerosos mecanismos que posibilitan la evolución temprana de una extremidad cefálica de mayor tamaño y con un patrón de desarrollo diferente al resto del cuerpo.

El concepto de **metamería** (Figura 4) hace referencia a una repetición seriada de segmentos semejantes a lo largo del eje longitudinal del cuerpo. Cada segmento se llama metámera o somita y está representado por un conjunto de estructuras variables que depende del grupo animal del que se trate. Son animales, evidentemente metaméricos, los anélidos, artrópodos y cordados ya que externamente se diferencian los segmentos corporales. En los mamíferos, el desarrollo embrionario de los componentes del tronco es claramente metamérico a partir de la formación de los somitos. Sin embargo, en etapas posteriores los componentes que se originan de los somitos se fusionan y solapan a tal punto que no es posible observar la división primitiva. El patrón de desarrollo somítico determina que el aparato locomotor y el sistema nervioso periférico mantengan en el animal una organización segmentaria tanto en lo anatómico como en lo funcional.

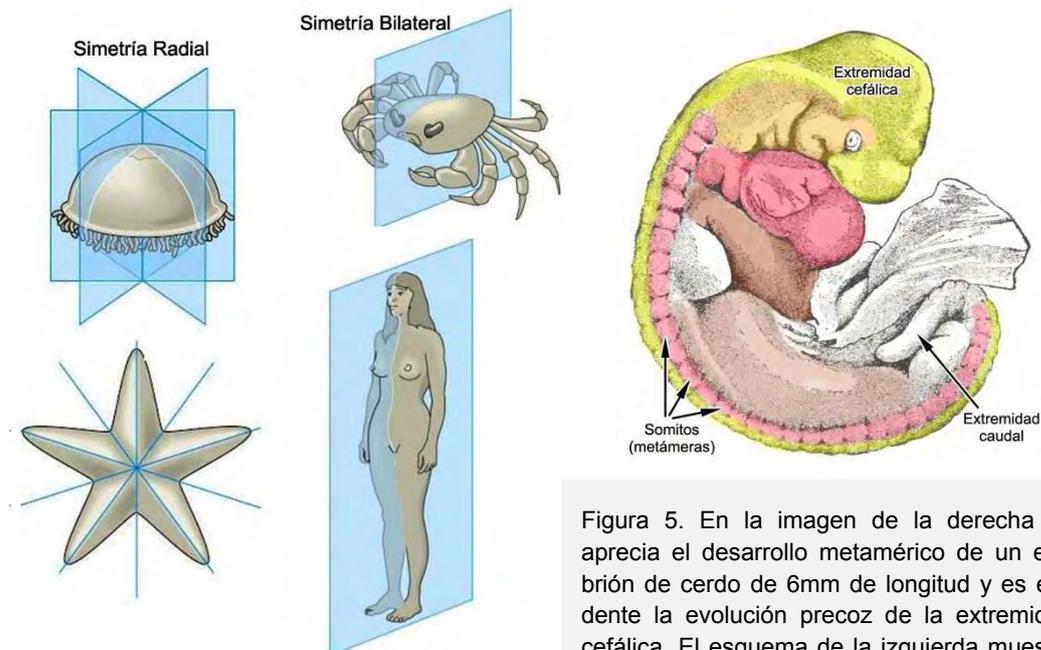


Figura 5. En la imagen de la derecha se aprecia el desarrollo metamérico de un embrión de cerdo de 6mm de longitud y es evidente la evolución precoz de la extremidad cefálica. El esquema de la izquierda muestra la simetría bilateral del cuerpo de un crustáceo y un mamífero.

Los cordados poseen **simetría bilateral**. Poseen un esquema corporal simétrico ya que una mitad del cuerpo es la imagen en espejo de la otra mitad (Figura 5). Existen algunos órganos impares como el corazón, el hígado, el páncreas, el estómago, entre otros que no son simétricos, sin embargo, el concepto de simetría bilateral se aplica a todas las estructuras del aparato locomotor, a todos los órganos pares y a la mayoría de los impares.

Los mamíferos domésticos utilizan los cuatro miembros para la estación y la locomoción. Esta característica de **estación cuadrúpeda** se observa en todos los animales cuadrúpedos y en ellos se diferencian dos miembros delanteros denominados torácicos que están encargados principalmente de soportar la mayor parte del peso corporal y dos miembros traseros denominados pelvianos, que están encargados principalmente de la propulsión del cuerpo.

El cuerpo animal en el espacio: Concepto de tridimensión.

Planos espaciales y anatómicos

El objeto de estudio de la anatomía veterinaria es el cuerpo animal y en un principio, éste debe ser considerado con las características físicas y geométricas que posee. La definición de *cuerpo como una porción de materia que ocupa un lugar en el espacio* es aplicable como primer concepto y, por lo tanto, el estudio anatómico se realiza sobre un cuerpo ubicado en el espacio. La anatomía es el estudio de las formas, en su definición más pura, por lo tanto, debemos comprender que las formas son a su vez espacio y la geometría un instrumento necesario para su traducción. La tridimensión geométrica es un componente real y estructural en la anatomía de manera que el saber geométrico es indispensable para la comunicación entre los anatomistas.

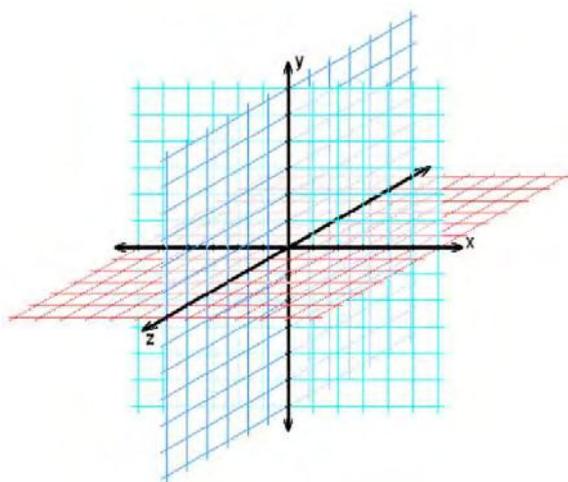


Figura 6. El esquema muestra la relación entre las tres coordenadas del espacio (x, y, z) que se aplican a todos los cuerpos geométricos.

El espacio donde se ubica el cuerpo de un animal o cualquier otro objeto está definido por tres planos que crean las dimensiones de este: el largo, el ancho y el espesor. De manera que el espacio físico posee tres coordenadas o planos: uno es horizontal (eje x), otro es vertical y perpendicular al primero (eje y) mientras que el tercero es perpendicular a los dos anteriores (eje z). Cuando trabajamos con figuras geométricas sólo utilizamos los dos primeros planos (x y), de manera que las figuras se caracterizan por largo y ancho, a partir de los cuales se puede

calcular el perímetro y la superficie. Los cuerpos geométricos poseen además de largo y ancho, un espesor indicado por el plano z. En los cuerpos a partir del largo, el ancho y el espesor se calcula el volumen muy asociado al peso del objeto en cuestión (Figura 6 y 7).

Los planos anatómicos de la figura 7 representan los planos espaciales que se trazan imaginariamente sobre el animal en estación. El plano espacial horizontal (x) se transforma anatómicamente en el *plano dorsal* (antes denominado *horizontal*). Cuando el animal se encuentra en estación, este plano atraviesa en forma horizontal el tronco y la cabeza desde adelante hasta atrás. Sucesivos planos horizontales cortan el animal en rodajas múltiples desde el dorso hasta el vientre. El *plano vertical* que divide al animal en dos mitades similares y simétricas (derecha e izquierda), se denomina *plano mediano* (Figura 7). El plano mediano se ubica en la línea media longitudinal del cuerpo, es único y atraviesa todo al animal. Se pueden trazar múltiples planos paralelos al plano mediano que se denominan *sagittales* o *paramedianos*. El plano mediano y los planos sagittales se utilizan en el estudio de las regiones de la cabeza, el cuello, el tronco y la cola, pero no son aplicables a los miembros.

El tercer plano que divide el cuerpo es transverso y perpendicular a los planos anteriores, de forma que corta el animal en dos mitades desiguales. Este es el *plano transversal* que deja una mitad delantera y otra trasera. Sucesivos planos transversales seccionan el cuerpo animal en rodajas de adelante hacia atrás (Figura 7).

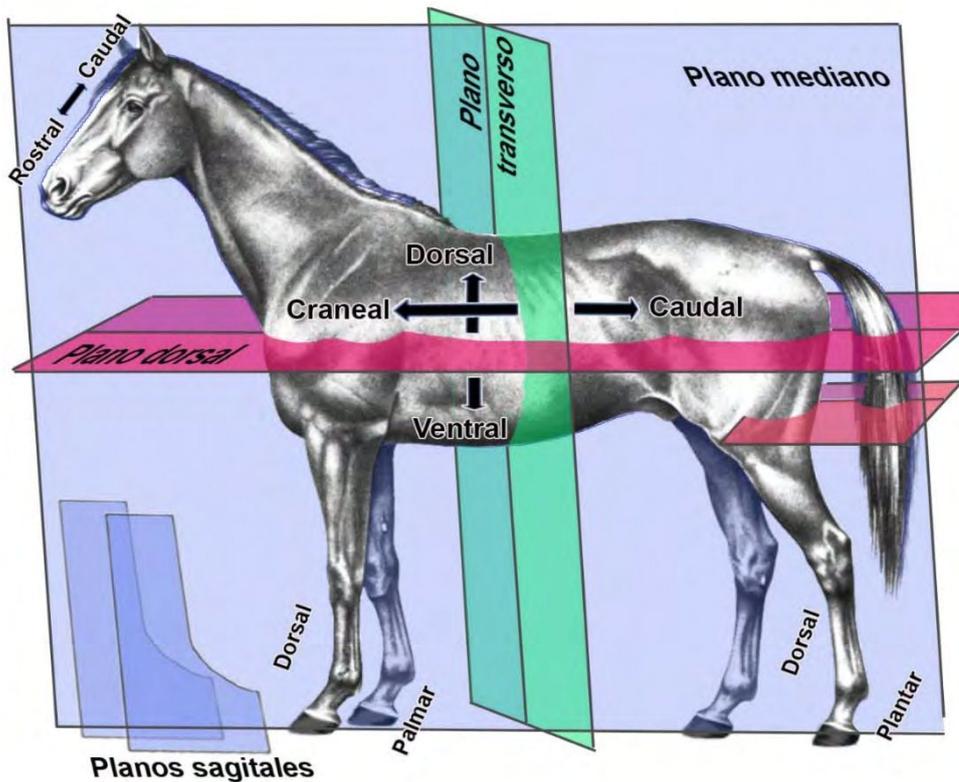


Figura 7. Planos anatómicos utilizados en la descripción del cuerpo de un animal cuadrúpedo. El largo del animal se define como la distancia de la cabeza a la cola y el ancho o altura (alzada) es la longitud desde el piso a la región de la cruz. El espesor corresponde a la distancia entre la parte derecha y la izquierda, por lo tanto, es una medida tomada con respecto al plano mediano del animal.

En los miembros se usan tres planos: el *plano axial* recorre el miembro longitudinalmente por su eje mayor y lo divide en dos mitades. El *plano transverso vertical* divide a todo el miembro en dos mitades una hacia delante y otra hacia atrás y es importante en las regiones distales (mano y pie). El *plano transverso horizontal* puede trazarse en diferentes niveles a lo largo de cada miembro.

Nomenclatura anatómica y embriológica veterinaria. Usos

A partir del año 1968 los anatomistas han unificado criterios para consolidar una nomenclatura única dentro de las Ciencias Veterinarias (Nomenclatura Anatómica Veterinaria. NAV). En el desarrollo del presente libro se utilizan los términos aceptados por la NAV, de manera que una bibliografía frecuente para consultar es la Nomenclatura Anatómica Veterinaria Ilustrada (Ed: Oskar Schaller. Editorial Acribia, Zaragoza, España. 1996.). Un camino similar ha seguido la nomenclatura embriológica en las Ciencias Veterinarias (Nomina Embryologica Veterinaria, segunda edición, 2006) que actualmente se encuentra en vigencia. Lamentablemente este último texto no se encuentra traducido al español y sólo es accesible la versión inglesa. En esta guía utilizamos los términos sugeridos por la NAV y la NEV y sólo nos hemos tomado la libertad de incluir algunos términos de uso muy frecuente entre veterinarios, criadores y dueños de animales, que representan argentinismos muy arraigados.

A continuación, se explican los principales términos anatómicos relacionados con los planos de orientación en el espacio aceptados y sugeridos por la NAV. Para nominar las estructuras y órganos ubicados en la cabeza, el cuello, el tronco y la cola se deben utilizar los términos que se listan a continuación.

Dorsal = se utiliza para las partes que se encuentra hacia la columna vertebral (dorso), tomando como referencia la división del animal por medio de los planos dorsales.

Ventral = indica las partes que se encuentran hacia el vientre, tomando como referencia también los planos dorsales. Es la ubicación opuesta al plano dorsal.

Craneal = designa las partes o estructuras del tronco y miembros más próximas a la parte cefálica (cráneo) y por lo tanto, estas partes se ubican en la parte de adelante o son superficies que miran hacia la parte delantera del individuo. Se toma como referencia los planos transversales que atraviesan el cuerpo del individuo. En la cabeza en su lugar se usan los términos rostral u oral.

Caudal = indica las partes más próximas a la parte de atrás (hacia la cola o cauda), tomando como referencia los planos transversales. Es la posición opuesta a craneal. En la cabeza es correcto usarlo, pero puede ser reemplazado por los términos nucal o aboral.

Medial = indica las estructuras o superficies más cercanas al plano mediano del animal.

Lateral = indica partes, regiones u órganos alejados del plano mediano y que se encuentran en posición opuesta a las estructuras mediales.

Superficial = se aplica a las estructuras que se encuentran más cercanas a la piel.

Profundo = se utiliza para las estructuras alejadas de la piel, y más cercanas al plano mediano.

En síntesis, puede comprenderse que existe en esta nomenclatura un conjunto de términos que son opuestos entre sí, de la misma forma en que comprendemos abajo≠arriba, adelante≠atrás, etc.

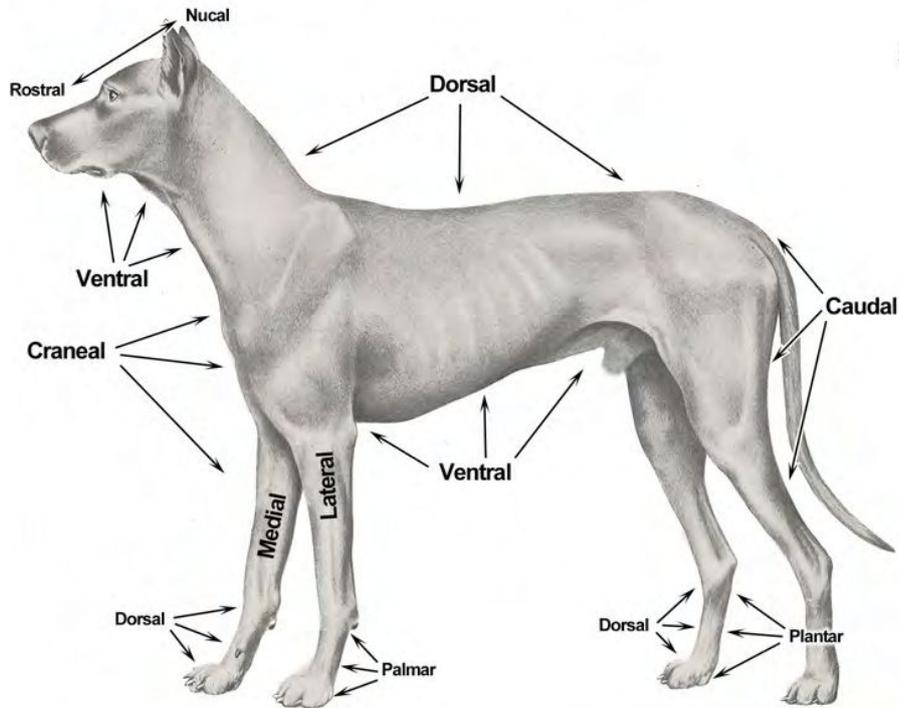


Figura 8 . Vista lateral izquierda de un canino donde se detallan los términos anatómicos según la NAV.

Dorsal ≠ Ventral Craneal ≠ Caudal Medial ≠ Lateral Superficial ≠ Profundo

Para identificar los componentes estructurales en los miembros algunos términos se modifican y son reemplazados por otros que permiten una idea más adecuada de la posición. Estos términos en la mayoría de los casos reemplazan a aquellos utilizados en el resto del cuerpo.

Proximal = corresponde a las partes que se encuentra más próximas al dorso del animal.

Distal= es la posición inversa a proximal e indica las partes que se encuentra más alejadas del dorso del animal. Se aplica, por lo tanto, a las partes más cercanas al piso.

Medial = designa al igual que en el tronco las partes cercanas al plano medio del animal.

Lateral = designa al igual que en el tronco las partes alejadas del plano medio del animal.

Craneal = se utiliza sólo hasta el comienzo de la mano y el pie. Designa al igual que en el tronco las estructuras orientadas hacia delante.

Caudal = se utiliza sólo hasta el comienzo de la mano y el pie. Designa al igual que en el tronco las estructuras orientadas hacia atrás.

Palmar en el miembro torácico y Plantar en el miembro pelviano = reemplaza el término caudal en la palma de la mano y de la planta del pie,

Dorsal = reemplaza el término craneal a partir de la mano y el pie (dorso).

Axil y Abaxil = son términos que se utilizan cuando se toma en cuenta el eje propio de cada miembro (eje axil o axial) que lo divide en dos partes. Este eje atraviesa el centro del dedo medio (animales con número impar de dedos) o pasa entre los dos dedos principales (animales con número par de dedos). Se utiliza en los dedos y las estructuras distales del miembro.

El estudio anatómico se realiza con el animal en estación parado sobre sus cuatro miembros, en consecuencia, podemos tener cuatro posiciones de observación, desde la derecha (vista lateral derecha), desde la izquierda (vista lateral izquierda), desde arriba (vista dorsal) y desde abajo (vista ventral). Sin embargo, la posición del órgano a describir no cambia según la ubicación del observador, pues siempre nos referimos a localizaciones relativas al cuerpo del animal (Figura 7 y 8). Por ejemplo: enunciar que el hígado se encuentra craneal al estómago; significa que de estos dos órganos el hígado está más próximo a la cabeza del animal; por lo tanto, el estómago queda ubicado en posición más caudal, más próximo a la cauda. Esta relación no cambiará según la posición del observador. De la misma forma, si ambos riñones se encuentran dorsal a las asas intestinales, indica que los riñones están siempre, más próximos al dorso del animal (columna vertebral) que el intestino. Este tipo de planos de referencia se utiliza también en los estudios embriológicos y es evidente que refiere a la posición en el espacio de las estructuras estudiadas.

Es útil recordar que en embriología y anatomía utilizamos exclusivamente localizaciones relativas, parece muy obvio, pero es un punto donde existen errores de integración de los conceptos. Parecería innecesario señalar que si describo la extremidad proximal del hueso fémur, es porque existe una extremidad distal, de lo contrario sólo hablaría de la extremidad del fémur. No se debe perder de vista que nuestro universo de estudio es el cuerpo del animal, durante la vida intrauterina o una vez finalizada esta y que nuestras coordenadas están determinadas por los planos que se observan en la figura 7.

División sistemática del organismo animal

En los tratados de biología celular y del desarrollo se establece claramente el concepto que: *“las células se diferencian y se agrupan para formar distintos tejidos”*. Distintos primordios del embrión en desarrollo evolucionan para formar órganos que poseen en su estructura distintos tejidos y cumplen funciones específicas. De manera que un órgano (del latín *organum: instrumento, herramienta*) es una parte del organismo animal con características morfológicas particulares, formado por uno o varios tejidos y con funciones propias. Los distintos órganos se pueden diferenciar y separar del resto de las estructuras que lo rodean, de forma que pueden ser disecados y extraídos fácilmente, pues son relativamente independientes. Según la organización estructural, existen dos grandes grupos de órganos: órganos huecos y órganos macizos (Figura 9).

Los *órganos macizos o parenquimatosos* son aquellos que presentan dos partes bien diferenciadas en su constitución anatomohistológica. El *estroma* es el armazón intersticial de

tejido conjuntivo que contiene los vasos y nervios, mientras que el *parénquima* funcional es el tejido noble del órgano responsable de las principales funciones. Los mejores ejemplos de órganos macizos son las glándulas (salivales, páncreas, hígado, etc.), las gónadas (ovarios y testículos), así como otras vísceras (pulmón, riñón, bazo, etc.) del organismo.

Los *órganos huecos o membranosos* son aquellos que poseen una cavidad en su interior, presentan morfología de saco o tubo hueco y van a estar formados por una serie de capas estructurales o tunicas. Los distintos órganos que forman el tubo digestivo son excelentes ejemplos (esófago, estómago, intestino, etc.). También son órganos huecos, las vías aéreas (tráquea, bronquios, etc.) y los sistemas tubulares de excreción o secreción.

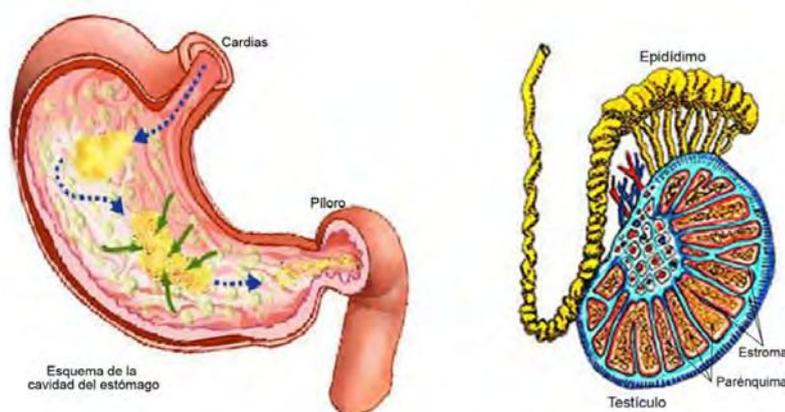


Figura 9. Ejemplos de órganos huecos y parenquimatosos. En la parte izquierda se observa que una vez retirada una de las paredes del estómago se encuentra una amplia cavidad. En el caso del testículo, la sección permite observar el estroma y el parénquima del órgano. El epidídimo es parte del sistema de conductos que transporta los espermatozoides y se considera un órgano hueco.

El organismo animal representa una unidad estructural, funcional y dinámica que responde a estímulos externos e internos como un todo, justificando la designación de individuo perteneciente a una especie biológica. Sin embargo, para iniciar el estudio anatómico es necesario dividir didácticamente esta unidad orgánica en conjuntos de órganos que se agrupan para cumplir una función común. Los órganos se organizan en aparatos y sistemas. *Un aparato es un conjunto de órganos de diferente origen embrionario que cumplen con una función común.* Ejemplos: aparato locomotor y el circulatorio. *Un sistema es un conjunto de órganos del mismo origen embrionario que cumplen con una función común.* Ejemplos: sistema nervioso, sistema óseo, sistema articular, sistema muscular, sistema cardiovascular. En ocasiones los términos aparato y sistema se usan indistintamente, debido a que en otros idiomas no existe tal distinción.

A) Aparato locomotor. La función conocida como movimiento se realiza merced a un enorme aparato corporal derivado del mesodermo embrionario y formado *por huesos, articulaciones y músculos estriados esqueléticos.* El aparato locomotor es el conjunto de órganos encargado de producir los movimientos necesarios tanto para mantener la estación como para

permitir la locomoción. Es evidente que la morfología de un individuo y las características externas de la especie están dadas por las formas generales de las masas musculares agrupadas sobre las estructuras óseas (Figura 10).

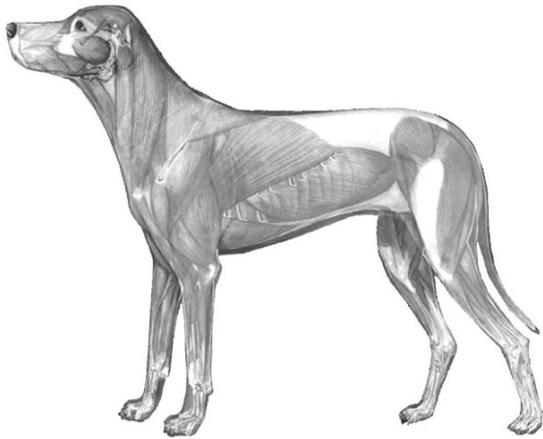


Figura 10. Aparato locomotor. Esquema de los músculos superficiales de un canino. Como se puede observar en la imagen las formas generales del cuerpo son un resultado de la disposición de las masas musculares sobre las estructuras óseas.

- B) Sistema respiratorio.** Para el proceso conocido como *vida*, es imprescindible el transporte de oxígeno desde el aire atmosférico hasta los tejidos, así como el proceso inverso, por el cual el dióxido de carbono producido por el metabolismo debe liberarse al medio ambiente. Tan compleja y vital función se realiza en el *aparato respiratorio*, en el que un par de órganos denominados pulmones, ubicados en el interior de la cavidad torácica, llevan a cabo el intercambio gaseoso entre el aire inspirado y la sangre (hematosis). Una serie de órganos tubulares conduce el aire desde el exterior hasta los pulmones, motivo por el cual se los conoce como *vías áreas o respiratorias*.
- C) Sistema digestivo.** La naturaleza presenta los alimentos en una forma poco aprovechable por los organismos animales, en consecuencia, ellos deberán extraer de aquéllos los nutrientes que necesitan para su alimentación. El complejo sistema encargado de la transformación, absorción y asimilación de los alimentos, como también de la eliminación de los constituyentes no asimilables, se denomina *sistema digestivo*. Las distintas especies de animales domésticos consumen una dieta basada en alimentos de diferente procedencia, lo que ha permitido clasificarlos en tres grandes grupos: *animales herbívoros*, con una dieta a base de productos vegetales (rumiantes y equinos); *animales carnívoros*, con una dieta a base de carne (gato y perro), y *animales omnívoros* con una dieta variada, proveniente de productos vegetales y de origen animal (cerdo). Básicamente, este sistema está formado por un largo *tubo digestivo* con distintas secciones y una serie de *glándulas anexas* (glándulas salivales, hígado y páncreas) que vuelcan su secreción hacia él.
- D) Aparato o sistema urogenital.** El desarrollo embrionario del *sistema urinario* está en íntima relación con el desarrollo del *sistema genital femenino y masculino* (Figura 11). El conjunto de órganos urinarios es el encargado de depurar la sangre de las sustancias potencialmente tóxicas para el organismo y eliminarlas hacia el exterior a través de la producción de un lí-

quido conocido como orina. Consta de un par de órganos centrales con funciones variadas y complejas, denominados *riñones*, y *un sistema tubular (uréter, vejiga y uretra)* que conduce la orina hacia el exterior.

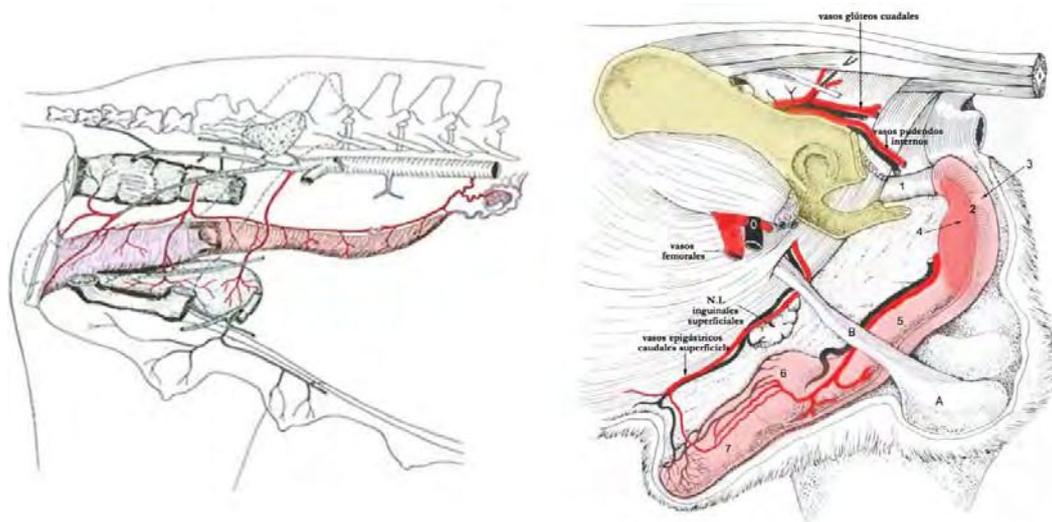


Figura 11. Esquema del aparato urogenital de una perra (izquierda) y de los genitales externos de un perro (derecha).

La reproducción es la función que todo ser vivo debe llevar a cabo para que su especie lo- gre permanecer en el planeta. A lo largo de la escala zoológica se observan diferentes estrate- gias reproductivas; en los vertebrados, la división de los individuos en machos y hembras sepa- ró los roles funcionales y determinó la evolución del *sistema genital (reproductor)* en dos va- riantes anatómicas distintas. El macho es el encargado de producir espermatozoides (gametas masculinas) y, en el caso específico de los mamíferos, vehiculizarlos hasta el interior del aparato genital femenino donde encontrarán una gameta femenina para generar un nuevo ser; éste se desarrollará en el interior del útero de la hembra hasta el momento del nacimiento. La hem- bra produce las gametas femeninas (óvulos u ovocitos I) en el ovario y a continuación una serie de órganos tubulares, entre los que destaca el útero, se comunican entre si y cumplen distintos roles funcionales.

E) Aparato circulatorio. El desarrollo de un aparato circulatorio cerrado (Figura 12), por el cual circula la sangre que permite todos los intercambios metabólicos de las células que componen el organismo, es un importante paso evolutivo de las especies.

Se pueden diferenciar como componentes básicos del aparato circulatorio, un *sistema cardiovascular* por donde circula la sangre y un *sistema linfático* que vehiculiza la linfa. El sistema cardiovascular está formado por un órgano central, *el corazón*, que actúa como una bomba aspirante-impelente, un *sistema de vasos eferentes (sistema arterial)* que transporta la sangre oxigenada a todos los órganos del cuerpo y un *sistema de vasos aferentes (sistema venoso)* que conduce la sangre nuevamente hasta el corazón. Ambos circuitos vasculares (arterial y venoso) se comunican entre sí por un *sistema de vasos capilares* ubicados en el

interior de los órganos que permiten la circulación de la sangre desde las arterias hacia las venas. El *sistema linfático* está formado por órganos linfáticos primarios (timo y médula ósea), órganos linfáticos secundarios (linfonodos, bazo, tonsilas) y los vasos linfáticos que conducen la linfa hasta el sistema venoso.

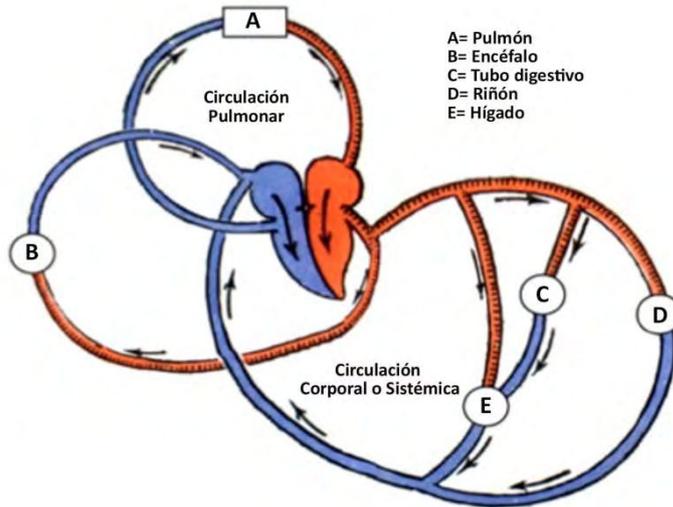


Figura 12. Esquema de la circulación pulmonar y sistémica. La circulación pulmonar permite que la sangre desoxigenada incorpore el oxígeno proveniente de los alveolos pulmonares y vuelva al corazón desde donde es impulsada a todos los órganos para completar una circulación mayor de tipo sistémica.

F) Sistema nervioso es el más complejo de los sistemas corporales y está constituido exclusivamente por tejido nervioso. Es el sistema encargado de gobernar todas las funciones orgánicas; desde el simple proceso de secreción de una glándula unicelular, hasta los complejos mecanismos que permiten aprender y recordar.

Desde un criterio anatómico al sistema nervioso se lo divide en un *sistema nervioso central (SNC)* y un *sistema nervioso periférico (SNP)*. El primero está formado el *encéfalo* contenido en la cavidad craneal y que a su vez está integrado por *el cerebro, el cerebelo y el tronco del encéfalo*. La *médula espinal* es la continuación caudal del tronco encefálico y ocupa el canal vertebral hasta el hueso sacro (Figura 13).

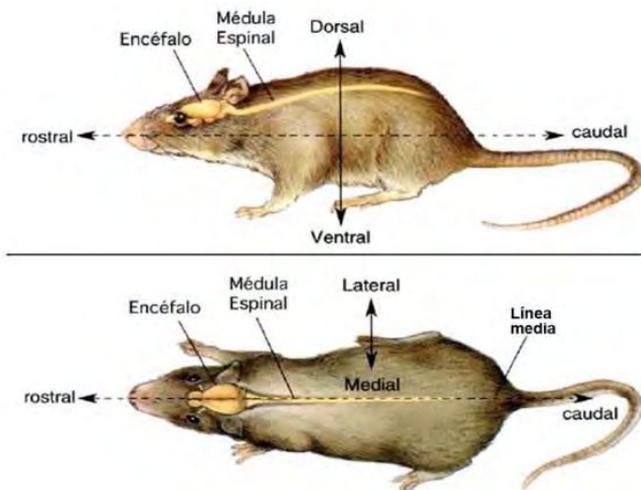


Figura 13. Esquema del sistema nervioso central de una ratona, donde se diferencian sus dos componentes principales: el encéfalo y la médula espinal.

El SNP es el *conjunto de nervios y ganglios nerviosos* que conectan el SNC con todos los órganos del cuerpo. En su desarrollo intervienen neuronas derivadas de las crestas neurales

que se alojan en los ganglios sensitivos de los nervios espinales, en los ganglios sensitivos de los nervios craneales y en los ganglios autónomos.

G) Sistema endocrino es un sistema de control y comando de otros órganos. De forma que posee funciones reguladoras de algunos tejidos en particular o de varios sistemas en general. Está formado por todas las glándulas de secreción interna (*glándula pineal, hipófisis, tiroides, paratiroides, adrenal y páncreas endocrino*) que son coordinadas por el sistema nervioso para liberar hacia la sangre moléculas mensajeras conocidas como hormonas. Si bien, el sistema endocrino está formado por glándulas específicas, muchos órganos que no son considerados glándulas también poseen función endocrina. Por ejemplo, el corazón, los riñones y las gónadas son productores de hormonas que regulan funciones específicas.

H) **La piel** es el órgano de mayor tamaño del organismo y separa el animal del medio circundante por lo cual se lo considera la primera barrera defensiva. El tegumento o piel interviene sobre variadas funciones de importancia vital tales como la regulación de la temperatura corporal, la eliminación de desechos biológicos, la protección de estructuras más profundas, entre otras. En ciertas partes específicas de la piel aparecen modificaciones estructurales que se conocen como faneras o faneros. Estas especializaciones cutáneas (cuernos, uñas, pelo, glándulas, etc.) en algunas especies son muy específicas y cumplen funciones concretas, como es el caso de las pezuñas de los rumiantes y la uña o casco de los equinos.

Referencias del capítulo

- Dyce KM, Sack WO, Wensing CJG (2007) Anatomía Veterinaria. Tercera Edición. Ed. Mcgraw-Hill Interamericana. México. ISBN: 970-729-253-9
- König HE, Liebich H-G (2005) Anatomía De Los Animales Domésticos, Tomo I Y II. Ed. Mcgraw-Hill Interamericana. México. ISBN Obra Completa 84-7903-748-2.
- Evans HE, De la Hunta A (2002) Disección Del Perro De Miller (5ª Ed.). Ed Mcgraw-Hill Interamericana. México. ISBN 970-10-3533-X

Actividad práctica del capítulo 1

A- CONTENIDOS

Anatomía y Embriología: concepto y definición. División de la Anatomía. Métodos empleados para el estudio de la anatomía animal. Anatomía Veterinaria: Breve referencia histórica. Primeros estudios.

Taxonomía del Reino animal: Clases: Peces, Anfibios, Reptiles, Aves y Mamíferos

Características de un mamífero tipo: Taxonomía. Cefalización, metamería, simetría bilateral. Estación cuadrúpeda.

El cuerpo animal en el espacio: Concepto de Tridimensión. Planos espaciales y anatómicos. Nomenclatura anatómica y embriológica veterinaria. Usos.

División sistemática del organismo animal. Aparatos y sistemas orgánicos: Aparato Locomotor, Aparato Digestivo, Aparato Respiratorio, Aparato Urogenital masculino y femenino, Aparato Circulatorio, Sistema Nervioso y Órganos de los Sentidos, Tegumento común y Sistema Endocrino.

B- OBJETIVOS DEL ESTUDIO

1. Conocer los conceptos, definición, métodos de estudio y clasificación de la anatomía.
2. Conocer las bases de la taxonomía y ubicar las especies animales dentro de la clasificación.
3. Retomar los conceptos de cefalización, metamería, simetría bilateral y cuadrúpeda estación para aplicarlos en el estudio anatómico de los mamíferos.
4. Relacionar los planos espaciales y anatómicos con la nomenclatura anatómica.
5. Conocer la división sistemática del organismo animal en los distintos aparatos y sistemas.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación.

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE LA ANATOMÍA

1- Definir el término anatomía y embriología. ¿Cuál es el objeto de estudio de estas disciplinas? ¿Qué tipo de anatomía se estudiará en el curso de Embriología y Anatomía Sistemática?

2- ¿Qué tipo de anatomía es la Anatomía Veterinaria? ¿Qué métodos utiliza para abordar el estudio de los animales?

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

3- Definir especie biológica o sexual. Comparar con el concepto de taxón y señalar las diferencias y homologías.

.....

.....

.....

.....

.....

4- Indicar las principales características de las clases taxonómicas de interés en Ciencias Veterinarias.

.....

.....

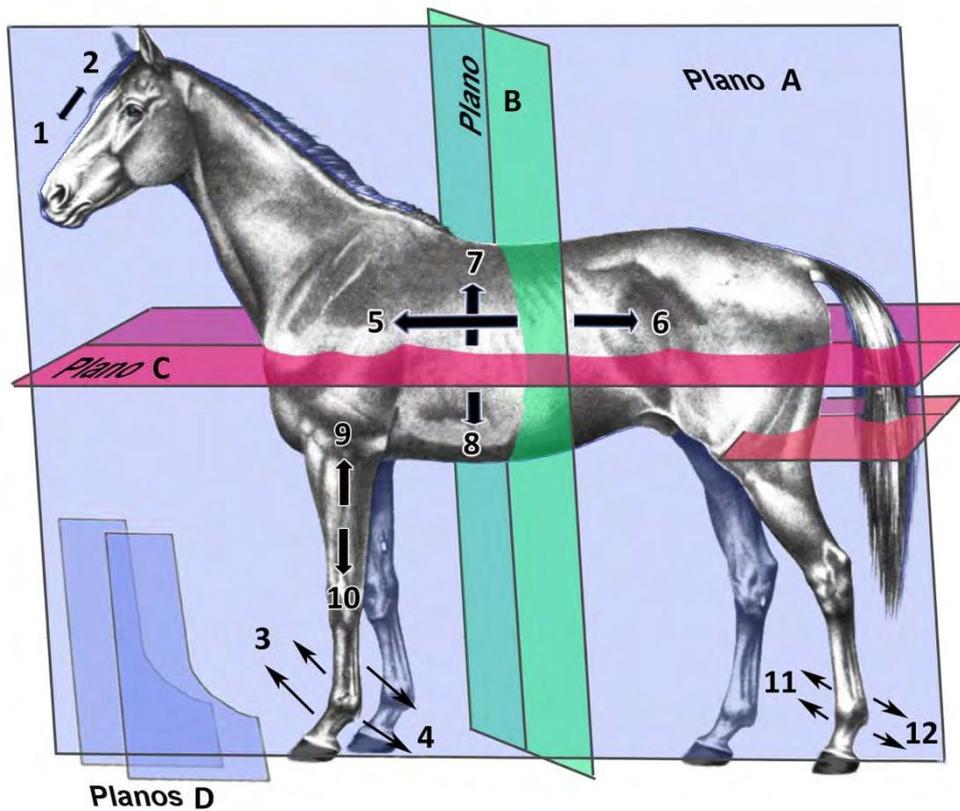
.....

.....

.....

5- Detalle la clasificación zoológica de una especie de producción, una de compañía y una destinada a experimentación. Comience desde el reino para desplegar la taxonomía hasta la especie elegida.

6- Completar el esquema de los planos anatómicos utilizando la terminología sugerida por la NAV. Identificar los planos A, B, C y D con el nombre correspondiente y los números con el término correcto.



7- Enumerar cuales son los principales planos anatómicos que se utilizan en los miembros.

.....

.....

.....

.....

.....

8- Mencionar en qué regiones se utilizan los términos: palmar, plantar y dorsal.

.....

.....

.....

.....

9- Identifique en que parte del animal **no deben** usarse los términos: craneal/caudal y mencione con cuales términos puede reemplazarlos.

.....

.....

.....

.....

10- Defina los siguientes términos:

Plano mediano:

.....

.....

Plano paramediano o sagital.....

.....

Plano axil o axial del miembro.....

.....

11- Indicar los sistemas que forman el aparato locomotor y detallar que órganos integran cada uno de estos sistemas.

.....
.....
.....
.....

12- Clasifique los animales domésticos de acuerdo con el tipo de dieta alimenticia. Discuta con sus compañeros y los docentes la diferencia entre estos grupos de animales y la estructura del aparato digestivo. Redacte una síntesis de la discusión.

.....
.....
.....
.....

13- Cuales son las diferencias entre un órgano hueco y uno macizo. Discuta con el grupo de trabajo y redacte una síntesis de los conceptos ayudado por ejemplos.

.....
.....
.....
.....

14- Defina los siguientes conceptos y aporte algunos ejemplos

Estroma:

.....

Parénquima

.....

.....

CAPÍTULO 2

Las primeras etapas del desarrollo ontogénico de los Mamíferos

*Claudio Barbeito, Fiorella Alvarado Pinedo
y Gustavo Zuccolilli*

*Las especies que sobreviven no son las más fuertes,
ni las más rápidas, ni las más inteligentes; sino aque-
llas que se adaptan mejor al cambio.*

CHARLES ROBERT DARWIN

Introducción

La vida animal comenzó en el agua y aún una enorme variedad de animales desarrolla todo su ciclo vital en este medio. Sin embargo, para abandonar el medio líquido y conquistar la tierra, la reproducción de los animales tuvo que incorporar importantes modificaciones, necesarias para prevenir la desecación de los huevos y para que las crías pudieran sobrevivir exitosamente. Hace aproximadamente 300 millones de años, a partir de un ancestro común surgen *los organismos amniotas*, los cuales despliegan una nueva estrategia reproductiva para finalmente diferenciarse de los peces y de los anfibios. Los cordados amniotas son aquellos animales que poseen un huevo provisto de diferentes membranas, las cuales forman cavidades cerradas que contienen líquidos orgánicos para mantener hidratado al embrión durante todo el desarrollo. En virtud de este avance evolutivo, estos individuos ya no dependen del medio acuoso para su reproducción y comienzan a poblar los diferentes ecosistemas terrestres. De los amniotas primitivos descienden los reptiles, las aves y los mamíferos. Desde un punto de vista reproductivo los animales se dividen en ovíparos y vivíparos. Dentro de los amniotas, los reptiles y los mamíferos incluyen especies ovíparas y vivíparas, mientras que las aves son todas ovíparas.

Las diferencias de oportunidades entre los peces y los anfibios que necesitan de un medio acuático para reproducirse con los animales amniotas son notables. Mientras que los primeros dependen de las condiciones específicas del agua donde habitan y deben recurrir a producir enormes cantidades de crías pues la mortandad es extremadamente alta, los amniotas pueden escoger el lugar donde colocaran sus huevos dependiendo de las condiciones del ambiente.

Además, la cantidad de huevos que producen los organismos amniotas es considerablemente menor, pues la supervivencia de las crías depende de otro tipo de estrategias.

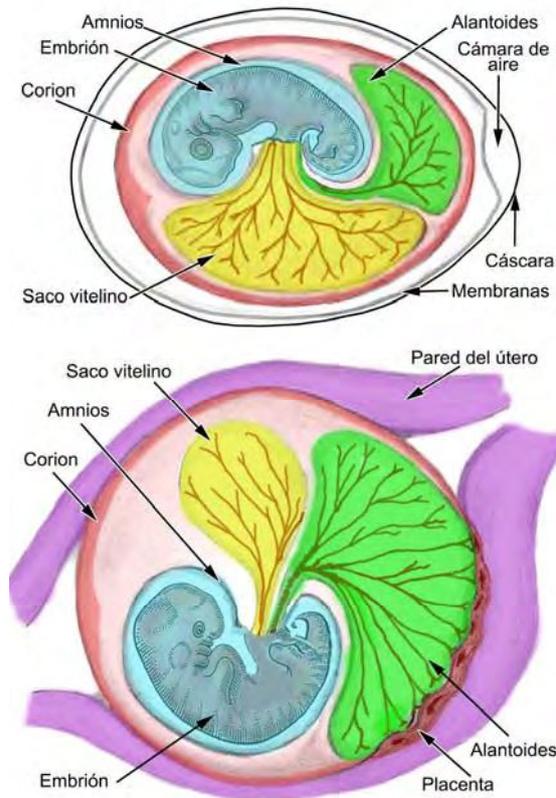


Figura 1. Se observa el esquema del huevo amniota de las aves y en el panel inferior el que corresponde a un mamífero. Las principales envolturas y anexos embrionarios se mantienen en los mamíferos euterios con funciones similares a las que poseen en aves y reptiles.

El huevo amniota posee varias membranas o envolturas que rodean, nutren, humectan y protegen al embrión en desarrollo. Estas membranas, conocidas como anexos embrionarios, forman sacos cerrados que contienen líquidos con distintas funciones. El alantoides es el saco donde se acumulan los desechos nitrogenados producidos por el embrión/feto, el amnios encierra completamente al embrión y lo mantiene humectado durante todo el desarrollo, el saco vitelino conectado desde el inicio con el embrión contiene los nutrientes vitales para asegurar el crecimiento normal dentro del huevo. Una última membrana, el corion, rodea todas estas estructuras a las cuales adhiere íntimamente e interviene en los intercambios gaseosos. Dentro del tracto genital de la hembra el huevo es recubierto por una capa rica en proteínas (albúmina) que colabora en mantener la humedad. El último componente que se forma antes de que el huevo sea expulsado es un conjunto de dos capas membranosas externas, que pueden o no calcificarse en distinto grado, para mejorar la

protección de las estructuras internas (Figura 1). Estos son los componentes básicos de los huevos que incuban las especies ovíparas y que generalmente lo hacen en un lugar previamente acondicionado llamado nido.

A partir de estos animales que se aventuraron a vivir en la tierra evolucionó un grupo que consiguió dominar el mundo después de la extinción de los dinosaurios y de las aves gigantes. Este grupo de animales representa la clase Mammalia (mamíferos) y sus exitosas estrategias reproductivas son los avances evolutivos más relevantes para la gestación de nuevas crías. Los mamíferos agregaron nuevas mejoras reproductivas al huevo amniota, pues dado que la hembra lleva las crías en el interior del cuerpo, pueden protegerlas y trasladarlas sin grandes esfuerzos. De esta forma, la especie puede afrontar períodos de migración para la búsqueda de nuevas fuentes de alimento o para alejarse de cualquier inclemencia del medio. A diferencia de las otras clases de amniotas, como las aves y los reptiles, los mamíferos poseen un largo periodo de desarrollo de la cría dentro del aparato genital femenino y durante esta etapa, el nuevo ser en desarrollo se conecta con su

madre a través de un órgano complejo llamado placenta. Para formar la placenta algunos anexos embrionarios interactúan con la mucosa del útero materno y se establece una conexión que asegura los intercambios entre ambos individuos. Por lo tanto, la placenta es un órgano mixto formado por partes maternas y partes embrionarias. Ha pesar de estos importantes cambios, en la vesícula embrionaria de un mamífero se reconocen los cuatro anexos básicos del huevo de los amniotas (el corion, el alantoides, el amnios y el saco vitelino), sin embargo, estos anexos muestran diferencias en el desarrollo según la especie considerada.

Sólo un grupo de mamíferos es la excepción a la regla, pues mantiene un tipo de reproducción similar a la que muestran las aves y algunos reptiles. Los representantes de la *subclase Prototheria*, conocidos como monotremas (el Ornitorrinco y los cuatro tipos de Equidnas) son ovíparos y personifican el grupo más primitivo de los mamíferos, ya que originalmente los mamíferos fueron ovíparos. El resto de las especies se agrupan en la subclase *Theria* y son animales que poseen una etapa de desarrollo en el interior del útero materno. La morfología del aparato reproductor, la estructura de la placenta, la duración de la etapa de desarrollo intrauterino (gestación) y el estado de la cría al momento de finalizar la misma son criterios para subdividir a estos mamíferos en dos grandes infraclases.

- a) Los *metaterios* representados por los marsupiales que han sido un importante grupo de animales durante más de 100 millones de años, pero que progresivamente han ido desapareciendo. Los canguros, koalas, zarigüeyas (comadreja), entre otros son los representantes actuales de los marsupiales. El útero de las hembras de estos animales es corto, el periodo de desarrollo intrauterino de la cría es breve y la placenta simple, del tipo de las coriovitelinas. Una vez completada la etapa del desarrollo dentro del útero, la cría aun poco desarrollada migra hacia un marsupio o bolsa abdominal donde se fija a un pezón que lo nutrirá hasta finalizar su desarrollo.
- b) Los *euterios* son conocidos también como los *mamíferos placentarios* que se agrupan en distintos órdenes taxonómicos y en ellos encontramos a todos los animales de interés veterinario. Son una infraclase que aparece en el planeta al mismo tiempo y en la misma región (Asia) que los marsupiales. Sus particularidades reproductivas explican el éxito de estos animales en conquistar los distintos nichos ecológicos. Al igual que los metaterios, los euterios poseen fecundación interna, pero el desarrollo de la cría se realiza casi en su totalidad dentro del útero materno y el intercambio entre la madre y la cría depende de una placenta estructuralmente compleja. Sin embargo, cuando se considera el estado de desarrollo de la cría al nacimiento existen dos grandes grupos de euterios. Las especies con *crías altriciales* (rata, ratón, conejo, hámster, entre otros) paren individuos incompletamente desarrollados (sin pelos, ciegos, sordos y con escasa capacidad para desplazarse) los cuales completan su desarrollo en las primeras semanas de vida postnatal. Otras especies paren *crías precociales* (equinos, bovinos, ovinos, entre muchos otros), completamente desarrolladas y capaces de acompañar al grupo de animales adultos al poco tiempo de nacer.

La gran diversidad de estrategias reproductivas que aparecen en los vertebrados condiciona que algunos términos se utilicen con cierta especificidad. De esta manera, para los mamíferos

se suele utilizar los términos GESTACIÓN que hace referencia al período de desarrollo intrauterino del embrión-feto; y PARTO para el proceso por el cual nace la cría. Por otro lado, en los reptiles ovíparos y las aves se prefiere los términos INCUBACIÓN para las distintas etapas que atraviesa del embrión-feto dentro del huevo y ECLOSIÓN al momento final por el cual la cría rompe las envolturas del huevo.

El sistema genital y su función en la reproducción de los mamíferos

En los mamíferos ambos sistemas genitales, macho y hembra, han sufrido modificaciones importantes para poder cumplir con éxito la permanencia de la especie en el planeta. El macho posee un par de gónadas masculinas (testículos) responsables de producir las gametas masculinas (espermatozoides) y las hormonas específicas del sexo (andrógenos). Un sistema de conductos vehiculiza los espermatozoides hasta un órgano copulador (pene) complejo que posibilita que el semen conteniendo las gametas masculinas sea depositado en el interior del tracto genital femenino para que pueda realizarse la fecundación interna. Además, en el macho se desarrolla un conjunto de glándulas que aportan nutrientes y un medio acuoso (líquido seminal) para los espermatozoides (Figura 2).

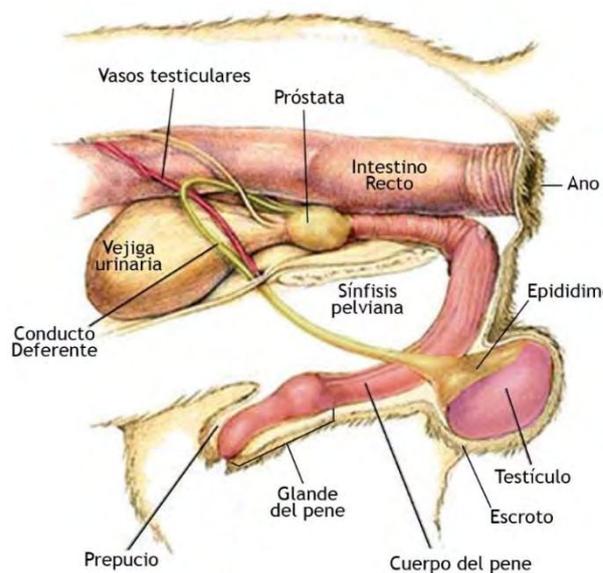


Figura 2. Esquema de los componentes básicos del sistema genital masculino de un perro. El Testículo (gónada masculina) es el órgano central ya que produce los espermatozoides (gameta masculina) y las hormonas masculinas. Se encuentra ubicado fuera del abdomen en una bolsa llamada escroto. Unido a su borde dorsal aparece el Epidídimo que es el comienzo del sistema de conductos que transporta los espermatozoides. A partir de este se forma el Conducto Deferente que ingresa a la cavidad abdominal y termina en la uretra. Esta es un tubo común tanto para las vías genitales como urinarias. La uretra se incorpora a la estructura del pene y este se encuentra contenido en un repliegue de piel llamado prepucio. En el perro la única glándula anexa presente es la Próstata.

En los mamíferos la hembra muestra las mayores modificaciones anatómicas y fisiológicas para asegurar la reproducción. El ovario (gónada femenina) a partir de la pubertad posee un ciclo de funcionamiento por el cual periódicamente y durante toda la vida reproductiva, libera uno o varios ovocitos/óvulos (gameta femenina). Estas gametas femeninas ingresan en la trompa uterina y eventualmente son fecundados en presencia de espermatozoides fértiles.

El útero de las hembras de los euterios se transforma en un órgano complejo que sostendrá y nutrirá al embrión/feto durante todo su desarrollo (Figura 3). El estrato más interno de este órgano (mucosa o endometrio) durante la gestación cambia drásticamente para formar parte de la placenta que asegura los intercambios entre la madre y la cría.

Para tener un ejemplo de las capacidades del útero se puede analizar La preñez en la yegua. Esta hembra es unípara (tiene una cría por parto) después de una gestación de 11 meses y pare una cría de 30-35 kg de peso. Al peso del potrillo al nacimiento debe sumarse el peso de la placenta que suele oscilar entre los 4 - 5 kg y el volumen de los líquidos amniótico y alantoi-deo que se han ido acumulando durante toda la gestación. De manera, que no sólo el endome-trio sufre cambios para intervenir en la formación de la placenta, sino también, el estrato mus-cular del órgano (miometrio) se ha incrementado enormemente para alojar en forma segura y apropiada al nuevo individuo. Por estas modificaciones que se constatan durante la gestación el aporte de sangre hacia el útero esté aumentado en forma proporcional al crecimiento uterino.

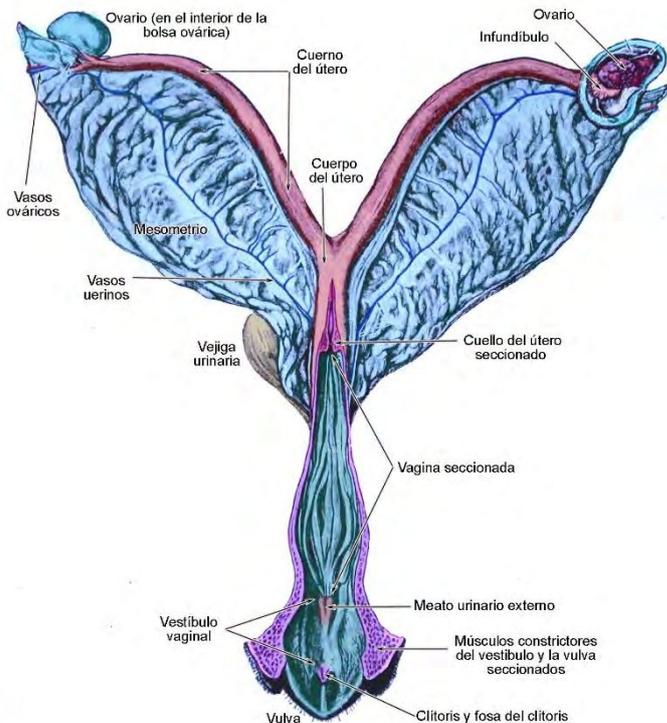


Figura 3. Esquema del sistema genital de una perra. La figura muestra los órganos genitales de una perra extraídos del animal y vistos desde la superficie dorsal. El Ovario (gónada femenina) se ubica bien en craneal y unido al extremo del cuerno uterino. El sistema tubular comienza con la Trompa uterina del cual solo se observa el Infundíbulo (primera parte). El Útero posee forma de Y griega, y está formado por dos cuernos, un cuerpo y un corto cuello (cérvix) uterino. Se continúa con la vagina que es un largo órgano tubular músculo-membranoso. Se aprecia como la Vagina se continúa con el Vestíbulo vaginal a partir de la desembocadura de la uretra (meato urinario externo). La vulva es la apertura externa del sistema genital femenino y contiene en su comisura ventral el clítoris.

Los órganos tubulares que continúan al útero son la vagina y el vestíbulo vaginal que se abre al exterior en la vulva. Estos órganos alojan el pene del macho en la cópula y forman parte del canal del parto que recorre la cría durante el nacimiento (Figura 3).

Además, durante la gestación, una glándula propia de los mamíferos crece y se prepara para producir el alimento de la cría después del nacimiento. La glándula mamaria si bien es una glándula cutánea muy modificada, después del parto, produce primero el calostro que forma el primer alimento del recién nacido y luego la leche. La lactancia es el primer período en la vida de los mamíferos después del parto y asegura, por un lado, un seguimiento y cuidado muy

cercano de la madre hacia la cría, mientras que por otro lado, permite que el nuevo ser incorpore conductas propias de la especie.

El conocimiento del sistema genital masculino y femenino de las distintas especies de interés en las ciencias veterinarias, es un tema significativo y trabajado en varios de los cursos del plan de estudios. Asegurar una reproducción exitosa, es uno de los objetivos centrales tanto en los distintos sistemas de producción animal, como en los animales de compañía y de deportes. De la misma forma, los aspectos anatómicos y funcionales de la glándula mamaria de los bovinos de leche es también un tema de alta relevancia para el médico veterinario.

Desde la fecundación hasta la formación del embrión bilaminar o didérmico

La gestación de un nuevo individuo es un proceso complejo y de duración variable según la especie que se considere. En una vaca, 9 meses y 10 días son necesarios para parir un ternero, pero una perra en sólo 60 días gesta y pare 2-10 cachorros según la raza. Si consideramos los cerdos, 3 meses, 3 semanas y 3 días (114-116 días) son suficientes para producir entre 10-16 lechones. A pesar de estas diferencias en los tiempos, las etapas por las que atraviesa el nuevo ser desde la concepción hasta el parto son exactamente las mismas y en ellas se pueden constatar los mismos eventos del desarrollo (Figura 4).

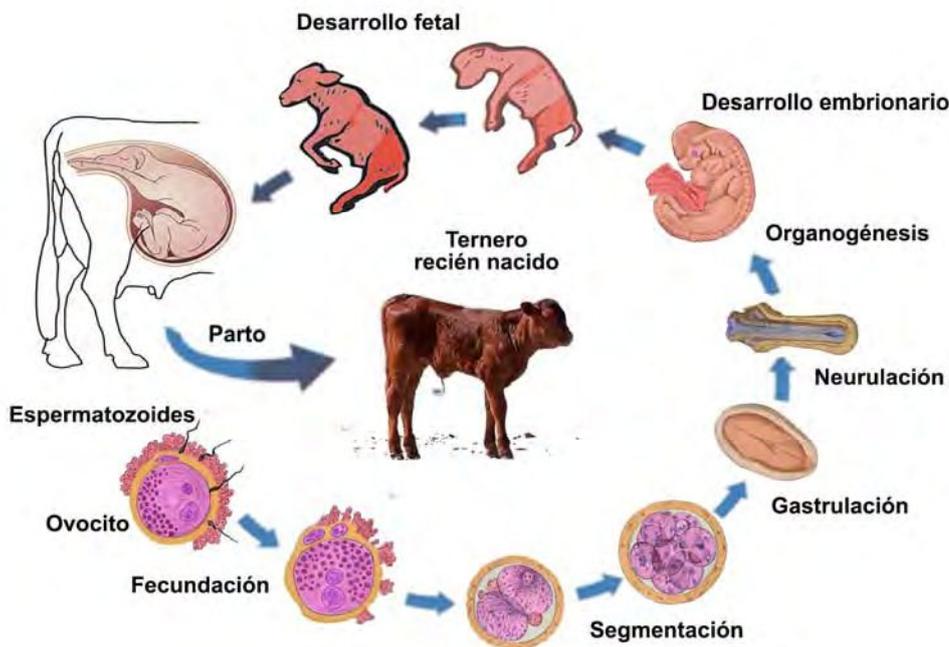


Figura 4. El esquema muestra las distintas etapas que atraviesa un embrión-feto desde la fecundación hasta el nacimiento. Los complejos procesos que aparecen en el desarrollo pueden estudiarse divididos en las distintas etapas: Fecundación, Segmentación, Gastrulación, Organogénesis, Desarrollo embrionario tardío y Desarrollo fetal.

Es importante destacar que, si bien el pasaje de embrión a feto es relativamente temprano, (en bovinos ocurre a los 42 días) y en este momento están casi todos los órganos formados, la diferenciación celular y por lo tanto la adquisición de las propiedades fisiológicas de los órganos es muy tardía. Por ejemplo, los órganos de los sistemas nervioso y respiratorio alcanzan un grado de madurez suficiente para cumplir con sus funciones muy cerca del nacimiento. En otros casos como los órganos genitales, la diferenciación se completa en la pubertad.

El desarrollo de un nuevo ser requiere de dos etapas previas: la gametogénesis y la fecundación. Tras la fecundación se forma un huevo o cigoto que rápidamente comienza a dividirse en nuevas células. La gametogénesis es la formación de las gametas que se realiza en la gónada masculina (testículo) y femenina (ovario) de los animales sexualmente maduros.

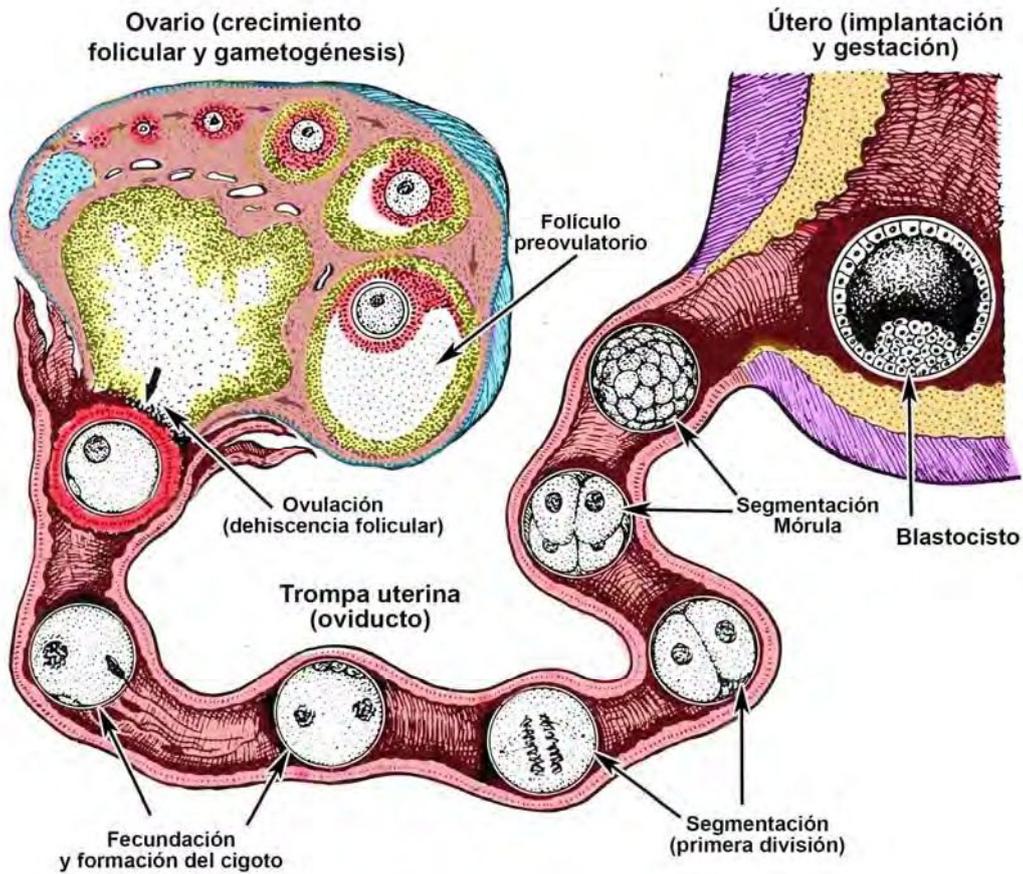


Figura 5. El esquema muestra las primeras del desarrollo embrionario. En el ovario el crecimiento folicular es un fenómeno cíclico gobernado por hormonas hipofisarias que culmina con la ovulación. En la trompa uterina el ovocito-óvulo es fecundado por los espermatozoides y se forma un cigoto que rápidamente comienza a segmentarse. Al estado de blastocisto el embrión ingresa al útero donde primero se implanta en la mucosa de este órgano. La gestación se lleva a cabo en el interior del útero.

Al igual que en los otros vertebrados, en los mamíferos placentarios, todo nuevo individuo comienza con la FECUNDACIÓN, definida como la unión de la gameta masculina (espermatozoide) con la femenina (ovocito - óvulo) para formar una célula huevo o cigoto. Este complejo proceso de fusión, se realiza en el interior del tracto genital femenino, más específicamente, en la segunda parte de la trompa uterina (ampolla). Por lo tanto, los espermatozoides que fueron depositados en el fondo de la vagina (o en las partes caudales del útero) deben recorrer en forma ascendente el tracto genital femenino para encontrarse con el ovocito que se desprendió por dehiscencia folicular desde el ovario de la hembra. Con la fecundación se restituye el número diploide de cromosomas (juego completo de cromosomas de una célula) característico de la especie, se determina el sexo (en muchos grupos como los mamíferos) y se activan los mecanismos para que comience la siguiente etapa.

En los mamíferos¹ la fecundación conduce a la formación de un *cigoto o huevo* de características *oligo e isolecíticas (escaso vitelo distribuido en forma homogénea)*. El cigoto hereda de la madre a partir del ovocito las proteínas y los ARNs necesarios para iniciar el desarrollo. Sin embargo, los mamíferos euterios poseen el cigoto de menor tamaño dentro del reino animal y por lo tanto no poseen una acumulación tan marcada de ARNs y proteínas maternas y requieren de una síntesis proteica muy temprana.

Una vez formado, el cigoto rápida y sistemáticamente comienza a dividirse para formar nuevas células llamadas blastómeras. En esta etapa conocida como SEGMENTACIÓN el embrión se encuentra recorriendo la trompa uterina hacia el útero. A medida que avanza la segmentación aumenta el número de blastómeras y el embrión pasa por dos estadios evolutivos consecutivos: el de MÓRULA donde los blastómeros forman una esfera compacta con el aspecto de una mora o frambuesa, y el estadio de BLÁSTULA (BLASTOCISTO) que se caracteriza por la formación de una cavidad (blastocelo), una masa celular interna y un grupo de células periféricas que forman a pared de la esfera (Figura 5).

La segmentación del huevo de los mamíferos sigue un *patrón holoblástico (se segmenta todo el huevo), ligeramente desigual (los blastómeros del hemisferio vegetativo son levemente mayores que los del hemisferio animal)*². Por lo tanto, los surcos de segmentación cruzan la totalidad de la célula huevo y dan como resultado blástulas de tamaño similar.

¹ El huevo de los mamíferos posee una marcada pérdida del vitelo a lo largo de la evolución. Por lo tanto, es un huevo de tipo oligolecítico secundario e isolecítico. Esa ausencia del vitelo determina que muchos aspectos de su embriogénesis temprana sean más similares a los de las aves y los reptiles que a las de otros animales con huevo oligolecítico.

² Estos conceptos referidos a la fecundación, segmentación y gastrulación se retoman con mayor profundidad en las últimas actividades del curso de Biología Celular y del Desarrollo.

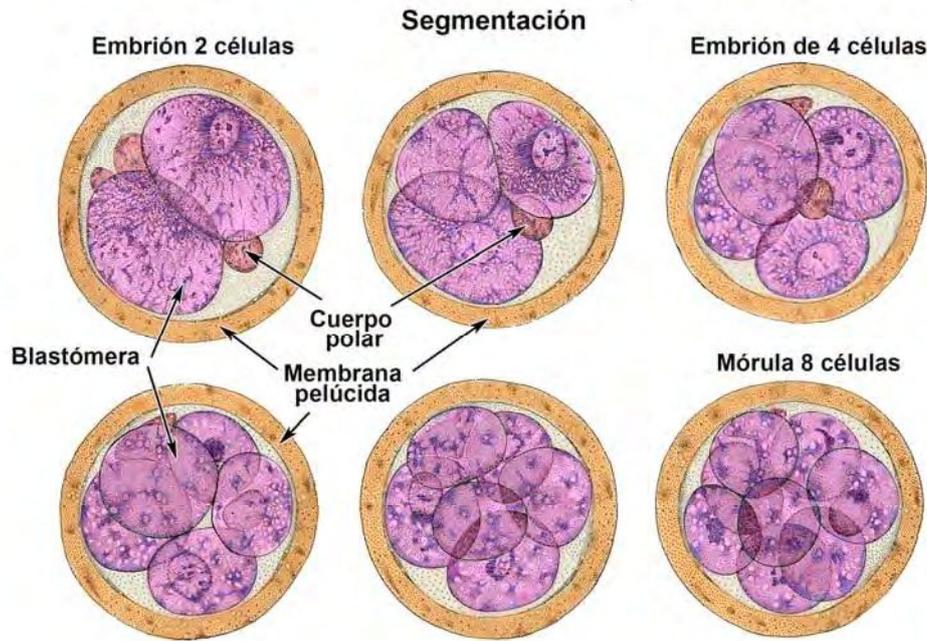


Figura 5. El esquema representa las sucesivas etapas de la segmentación de un huevo de mamífero hasta la formación de una mórula de 8 células. Las etapas de segmentación se realizan durante el recorrido del embrión por la trompa uterina.

Las divisiones de la segmentación de los mamíferos están dentro de las más lentas del reino animal y otro aspecto destacable es la marcada asincronía en las divisiones celulares tempranas. Como las blastómeras no se dividen todas al mismo tiempo, como ocurre en otros huevos, en los mamíferos pueden encontrarse embriones con un número impar de células. Las blastómeras iniciales son células totipotenciales pues cualquiera de ellas puede formar un embrión completo. En la totipotencialidad de estas células se basan algunos procedimientos utilizados en biotecnología de la reproducción. Por ejemplo, si se separan las blastómeras en este estadio es posible obtener un individuo completo a partir de cada una de ellas y estos individuos serán genéticamente idénticos.

En los mamíferos domésticos, el embrión comienza la segmentación en la trompa uterina y entra a la cavidad del útero en estadio de mórula tardía o blastocisto. Por lo tanto, las etapas siguientes y hasta el momento del parto se cumplen en la cavidad del útero. La segmentación del cigoto se produce en el espacio limitado por la zona pelúcida que regula el intercambio entre los blastómeros y el líquido circundante. El embrión permanece rodeado por la zona pelúcida e inicialmente las uniones entre las blastómeras son débiles, y quedan espacios entre ellas. En este momento el embrión es una mórula laxa de pocas blastómeras. A continuación, se produce un proceso de compactación que ocurre en la mórula de 8 células a partir de la inducción que desencadenan sustancias maternas sobre las blastómeras superficiales. Por la aparición de uniones más complejas entre las blastómeras centrales, el embrión pasa a ser una mórula compacta compuesta por un pequeño grupo de células internas cuboides rodeadas por una capa de células externas más planas.

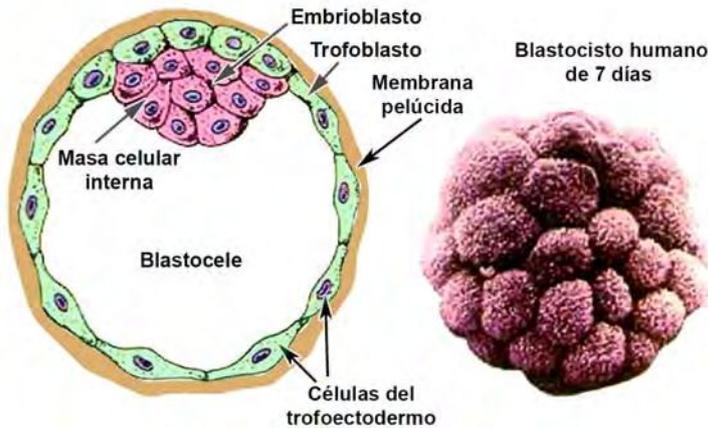


Figura 6. El aumento del número de blastómeras de la mórula es acompañada por un proceso de cavitación del embrión. Pequeños espacios que aparecen entre las células convergen para formar una cavidad central llamada blastocelo. Las células periféricas se aplanan y forman el trofoblasto o trofoectodermo del embrión. Un grupo de blastómeras centrales con forma esférica hacen prominencia hacia la cavidad central y forman el embrioblasto o macizo celular interno.

Alrededor del estadio de 32 células (pueden existir variantes específicas) comienza el proceso de cavitación del embrión que culmina con la formación del blastocisto³. Primero se forman pequeños espacios entre las células centrales del embrión que están ocupados por líquido, mientras tanto las blastómeras periféricas se aplanan progresivamente. Estos espacios aumentan de tamaño y terminan confluyendo para formar una cavidad única, el blastocelo que desplaza al grupo de las blastómeras centrales al polo animal. Por lo tanto, en esta etapa de la segmentación y con un embrión en el estado de blastocisto se observan dos grupos de blastómeros bien diferenciados y una cavidad interna llena con líquido proveniente en su mayor parte de las secreciones de las células embrionarias más periféricas, aunque una pequeña cantidad deriva de la cavidad uterina.

En forma superficial y formando la pared de una esfera hueca se encuentran unas células aplanadas que forman en conjunto el *trofoblasto* o *trofoectodermo*. Estas células trofoblásticas poseen una potencialidad restringida y sólo darán origen a estructuras extraembrionarias, en especial parte del corion. Por lo tanto, ellas no intervienen para formar ninguna parte del futuro embrión, ni otro componente extraembrionario. En el interior de la cavidad del blastocisto y desplazado hacia el polo animal del embrión se observa un grupo compacto de blastómeros más oscuros que forman un nódulo prominente. Este conjunto de células de apariencia esférica es el *embrioblasto* o *macizo celular interno* del cual surgirán todos los tejidos propios del embrión (Figura 6) y los restantes anexos embrionarios. La formación del blastocisto organiza el primer eje corporal: el eje dorsal-ventral del embrión, debido a que la zona donde está el embrioblasto (polo animal) es la futura región dorsal, mientras que el polo vegetativo corresponde a la futura región ventral.

³ El blastocisto es el conjunto formado por el blastocelo, el embrioblasto y el trofoblasto y no es totalmente equivalente a la blástula de otras especies. En otros grupos, como los anfibios, todas las células de la blástula formarán estructuras definitivas del organismo; en cambio en los mamíferos, solo contribuirá el embrioblasto a la formación de los tejidos posnatales. El trofoblasto formará parte del corion, uno de los anexos embrionarios. Del embrioblasto se originarán todos los componentes embrionarios y los restantes anexos embrionarios (amnios, saco vitelino y alantoides).

Todos los procesos comentados hasta el momento ocurren durante la migración del embrión por el oviducto o trompa uterina. El embrión ingresa al útero en estado de blastocisto y a continuación se produce *la eclosión o hatching* (del inglés, eclosión, romper la cáscara), proceso por el cual el blastocisto sale de la zona pelúcida y queda libre para poder interactuar primero, y luego adherirse a las células de la mucosa uterina (endometrio). Cuando el trofoblasto contacta con el endometrio secreta enzimas (del grupo proteasas) que actúan sobre el tejido uterino, para favorecer *la implantación del blastocisto en la pared uterina*. Este contacto es el principio de la implantación del embrión y el comienzo de la nutrición del nuevo ser a partir de los tejidos maternos o matrotrofismo prenatal (nutrición a partir de la madre). Este tipo de nutrición que recibe el embrión posee dos etapas: la nutrición histiotrofa que se realiza a partir de las secreciones uterinas y detritus celulares y posteriormente la nutrición hemotrofa que se efectúa por la sangre que circula por la placenta.

Durante la implantación se observa una reorganización de las células del embrioblasto que conducen a la formación del escudo embrionario y del *embrión bilaminar o didérmico*. La primera diferenciación del embrioblasto origina dos estratos celulares: el epiblasto y el hipoblasto. El hipoblasto o endodermo primitivo se forma por invaginación de las células del embrioblasto que contactan con el blastocele. Algunas células se desprenden del embrioblasto, se ubican en el blastocele y contactan hasta formar una capa continua. El hipoblasto progresivamente crece en extensión y reviste a la cavidad vitelina para formar el saco vitelino que en los mamíferos euterios suele carecer de contenido. Sin embargo, en la mayoría de los vertebrados vivíparos está repleto del conjunto de sustancias nutricias conocidas como vitelo.

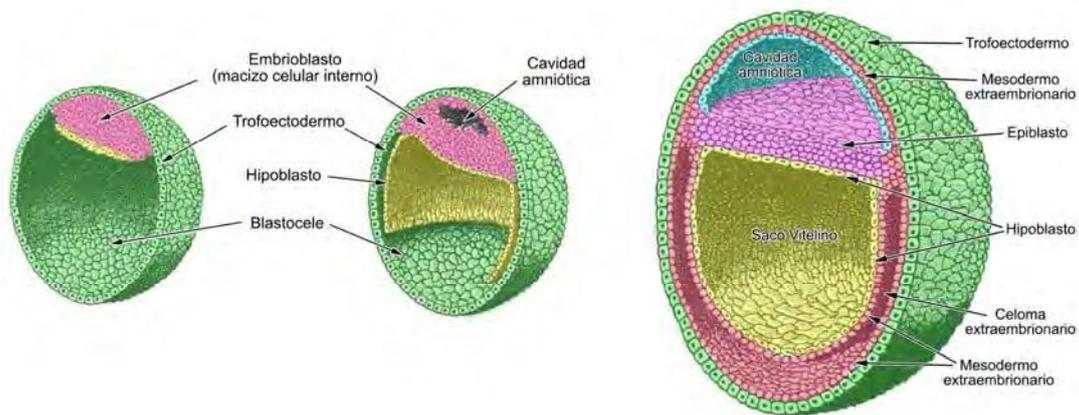


Figura 7. En el esquema se observa como el macizo celular interno se organiza para formar dos capas celulares: el hipoblasto y el epiblasto. Al mismo tiempo se forma el amnios por cavitación pues corresponde a imágenes de un embrión de cerdo. Algunas células del embrioblasto migran acompañando al hipoblasto y a las paredes del amnios como mesodermo extraembrionario. Este mesodermo se subdivide en dos hojas y entre ellas queda una cavidad llamada celoma extraembrionario.

Las células del embrioblasto que no se han invaginado se reordenan para formar una capa simple de células cilíndricas conocida como epiblasto o ectodermo primitivo. Las células del epiblasto dan origen a todos los tejidos definitivos del embrión y esta es la segunda

diferenciación celular que ocurre en el desarrollo de los mamíferos y finaliza con la formación de un embrión bilaminar. Este embrión didérmico está formado por el epiblasto y el hipoblasto (Figura 7). Del primero se originarán las tres hojas embrionarias definitivas y como consecuencia todos los tejidos embrionarios, mientras que el hipoblasto sólo contribuye a formar el revestimiento epitelial de los anexos embrionarios, inicialmente del saco vitelino y más tarde del alantoides (Figura 7).

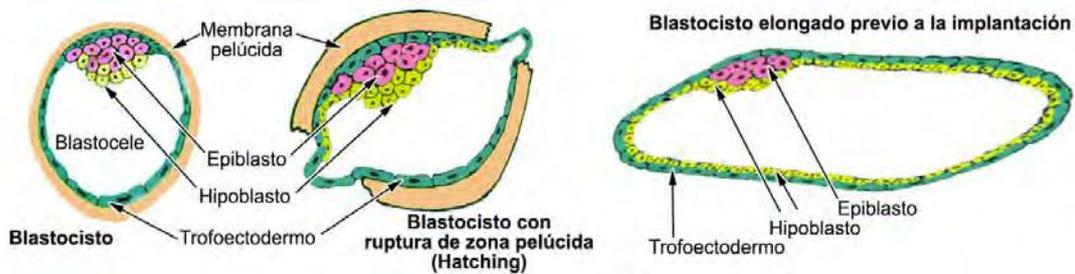


Figura 8. El esquema muestra la evolución del blastocisto de cerdo desde su ingreso a la cavidad del útero y previo a la implantación en la pared del órgano. Se diferencia el epiblasto, el hipoblasto y como capa más periférica el trofoblasto que intervendrá en la formación de la placenta. En los bovinos el alargamiento del blastocisto se realiza entre los días 12 y 18 de gestación inmediatamente antes de que comience la fijación e implantación en la mucosa uterina.

En síntesis, en las dos primeras semanas de gestación, en el interior del útero de una hembra preñada perteneciente al grupo de los mamíferos euterios, se encuentra un *saco germinal o embrionario* rodeado por las primeras envolturas embrionarias (anexos) representadas principalmente por el saco vitelino, el corion y el amnios en proceso de formación. En el interior del saco embrionario se encuentra un *embrión bilaminar* formado por dos capas celulares: el epiblasto y el hipoblasto.

La implantación en los animales domésticos es de tipo central (en la luz uterina), mientras que en el hombre es intersticial (en el espesor de la mucosa uterina). En la figura 7 se muestra un blastocisto en estado de embrión bilaminar perteneciente a una gestación humana de aproximadamente 14 días. La reacción del endometrio por acción del trofoblasto es muy precoz pues se trata de una implantación intersticial con importantes diferencias a la implantación central que muestran los animales domésticos.

La gastrulación es la etapa de los grandes movimientos celulares

Los estudios hechos con marcadores celulares han demostrado que al comienzo de la gastrulación ya se encuentran predeterminados los territorios celulares que darán origen a las futuras capas y tejidos del embrión. Estos *territorios presuntivos* son sectores celulares del embrión que han sido influenciados bioquímicamente por *sustancias inductoras específicas*, secretadas durante las primeras etapas del desarrollo. Este proceso de inducción genética es la causa para que

cada grupo celular se diferencia hacia un tipo particular de tejido. Existen varias estructuras y sectores embrionarios identificadas como *inductores primarios o secundarios* y cada uno de ellos secreta factores que participan para establecer el destino final de las células.

Evolutivamente, las aves y los mamíferos descienden de los reptiles. Por lo tanto, no sorprende que la gastrulación de los mamíferos se asemeje mucho a la de las aves, a pesar de las enormes diferencias en cuanto al contenido de vitelo en los huevos de ambos grupos. La gastrulación se caracteriza por la abundancia y la diversidad de movimientos celulares que permiten que a partir del epiblasto se formen tres hojas embrionarias. En determinado momento de la gestación de los mamíferos, por ejemplo, el día 14 en el cerdo y el día 15 en el ser humano, se observa la formación de la estría o línea primitiva representado por un engrosamiento del epiblasto en el nivel del futuro extremo caudal del embrión. En este momento se establece el segundo eje corporal del embrión, el eje craneal-caudal. Este engrosamiento, se origina inicialmente como consecuencia del incremento en la altura de las células de la zona central del epiblasto pero luego persiste por la convergencia de las células del epiblasto en la línea media del mismo (Figuras 8 y 9). El surgimiento de la línea primitiva resulta de la inducción del hipoblasto sobre el epiblasto a nivel del extremo caudal del embrión. En la línea primitiva se forma una depresión central el surco primitivo, limitado por bordes engrosados que son las crestas primitivas.

El extremo craneal de la línea primitiva culmina en un engrosamiento redondeado, el nodo de Hensen o nódulo primitivo (Figura 8 y 9). El centro de este nódulo presenta una depresión que recibe el nombre de fosita primitiva y permite el ingreso de ciertas células desde el epiblasto hacia el blastocele. La *línea primitiva*, el *nodo de Hensen* y la *fosita primitiva*, son los sitios en que ocurren los movimientos celulares característicos de la gastrulación.

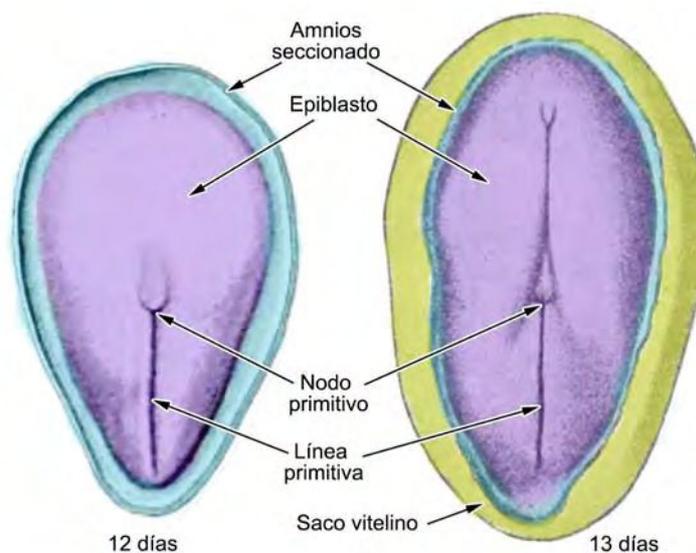


Figura 9. El esquema muestra la superficie dorsal de un embrión de mamífero (cerdo) en dos etapas consecutivas de la gastrulación. Son estructuras evidentes: la línea primitiva, el nodo primitivo o de Hensen y la fosita primitiva. El amnios está cortado para poder observar el epiblasto que forma la superficie dorsal del disco embrionario.

Las células del epiblasto vecino migran hacia la línea primitiva, donde convergen y se invaginan para reemplazar al hipoblasto y desplazarlo hacia los laterales, en la región extraembrionaria. Estas células que son las primeras en invaginarse forman el endodermo. Sin embargo, la convergencia de las células epiblasticas continúa hacia la línea primitiva y cuando estas células alcanzan el surco primitivo involucran para ubicarse entre el epiblasto no invaginado y la recientemente formada hoja del endodermo embrionario definitivo. Una vez que estas células se ubican en ese espacio divergen y originan el mesodermo embrionario definitivo (Figuras 10). Las células que permanecen en el epiblasto sin migrar se diferencian para formar el ectodermo.

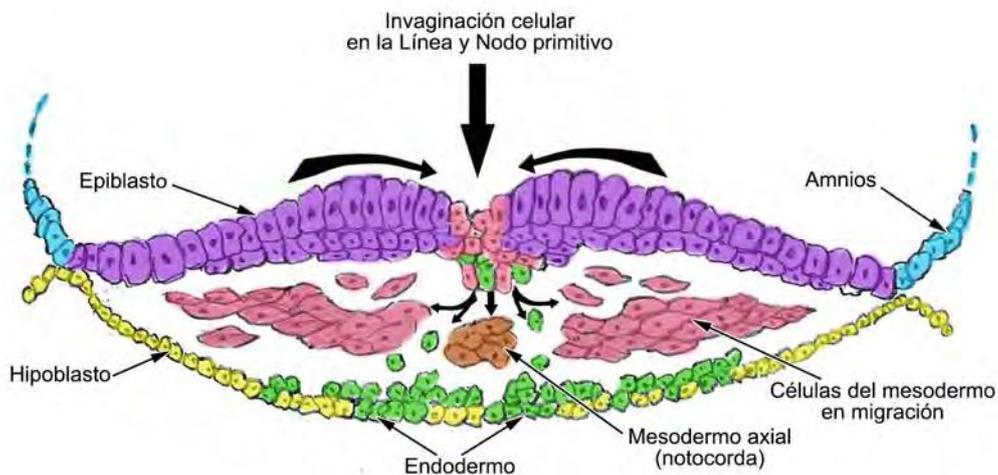


Figura 10. El esquema muestra una sección transversal del embrión durante la gastrulación. En la línea primitiva y el nódulo primitivo convergen las células del epiblasto. Una población celular migra y reemplaza el hipoblasto para formar el endodermo, mientras que otras células forman el mesodermo axial (notocorda) y las otras regiones del mesodermo embrionario.

Debido a estos movimientos celulares el embrión queda formado por tres capas estructurales diferentes y todas ellas formadas a partir del epiblasto primitivo. El estrato celular dorsal que se relaciona con el amnios es el ectodermo; inmediatamente debajo de él aparece el mesodermo como si fuera el jamón de un sándwich; y finalmente el endodermo se ubica en ventral después de haber desplazado y reemplazado a las células del hipoblasto original. Por esta razón, al finalizar los movimientos celulares que se constatan durante la gastrulación se forma un *embrión tridérmico o trilaminar*.

La morfología del embrión tridérmico

En pocos días, las transformaciones resumidas en los párrafos precedentes dejan como resultado *una vesícula embrionaria* con tres partes bien diferenciadas. La parte dorsal de la vesícula está ocupada por la cavidad amniótica, en el centro se observa el embrión con sus tres capas y finalmente la parte ventral de la vesícula está representada por el saco vitelino, cuyas paredes están tapizadas por las células del hipoblasto primitivo (Figura 11).

El embrión al finalizar la etapa de gástrula es un disco alargado plano, con forma de pera o de "suela de zapato" (Figura 9). Está rodeado por el amnios en dorsal y el saco vitelino en ventral.

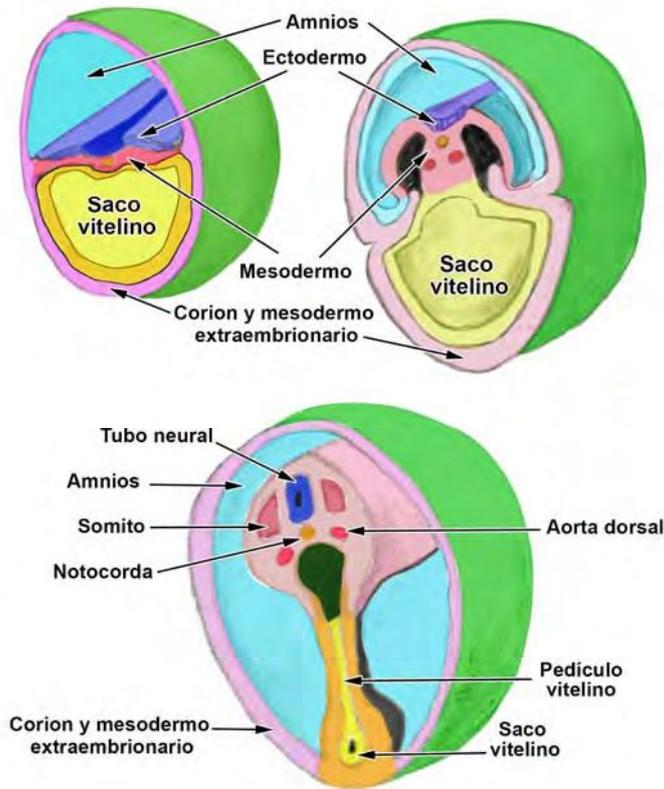


Figura 11. El esquema muestra tres cortes transversales de vesículas embrionarias con embriones en distintas etapas del desarrollo. Se observa la evolución del embrión, del saco vitelino y del amnios.

Los cortes medianos y transversales permiten diferenciar un embrión con tres capas celulares distintas. El ectodermo es el estrato celular dorsal formado por una capa simple de células al principio, pero que rápidamente comienza a modificarse en el sector mediano para formar el surco neural. El mesodermo es la capa media que muestra un cordón celular mediano, llamado notocorda, que recorre casi todo el embrión en sentido craneal-caudal. A ambos lados de la notocorda se encuentran abundantes células mesodérmicas sin organización definida y en proceso de migración activa hacia los distintos sectores del embrión. El endodermo es un estrato celular simple (monocapa) que forma la parte ventral del embrión y el techo del saco vitelino. Sólo dos sectores del embrión carecen de mesodermo: una zona cefálica que forma la membrana bucofaríngea y una zona caudal que forma la membrana cloacal. Ambas regiones en el futuro se perforarán para comunicar el intestino primitivo con la cavidad amniótica donde flota el embrión en desarrollo.

Tanto el ectodermo, como el mesodermo se irán diferenciando en distintos sectores para dar origen a una enorme variedad de tejidos. Sin embargo, el endodermo sigue una evolución

más sencilla y formará el revestimiento mucoso de los órganos huecos del tubo digestivo y del sistema respiratorio.

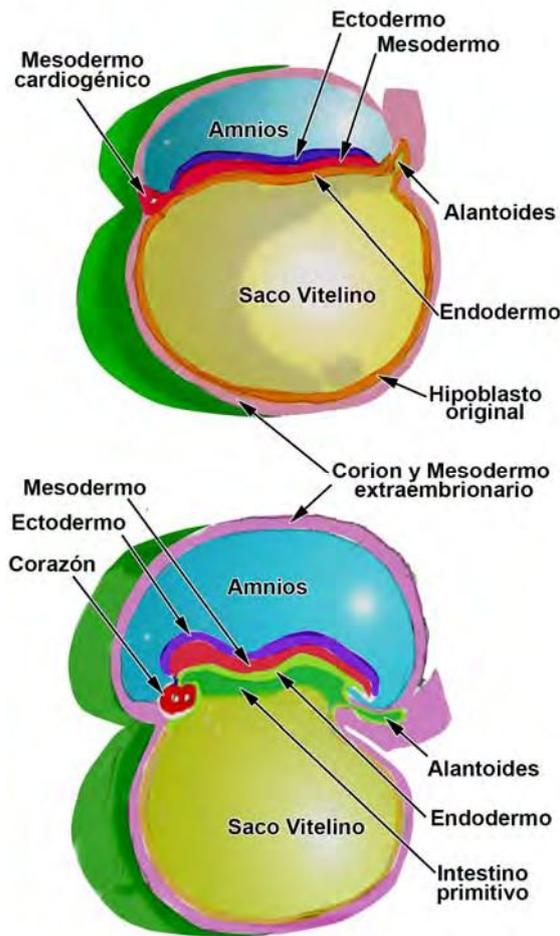


Figura 12. El esquema muestra dos cortes transversales de vesículas embrionarias con embriones en dos etapas del desarrollo. Se observa la evolución del embrión, del saco vitelino y del amnios.

Los estudios microscópicos de embriones permiten diferenciar distintas estructuras durante el desarrollo, las cuales se hacen evidentes con pocas horas de diferencia. Los esbozos de diferenciación más temprana son el sistema nervioso central (SNC) que se forma del ectodermo y el corazón que tiene su origen de células provenientes de la parte lateral del mesodermo. El desarrollo del SNC marca el comienzo de la siguiente etapa del desarrollo, la NEURULACIÓN que también está acompañada de modificaciones en la morfología del mesodermo y del endodermo (Figura 12).

Un elemento importante para comprender el desarrollo temprano del embrión es diferenciar las *estructuras intra y extraembrionarias*. Los plegamientos que sufre el embrión en distintas etapas del desarrollo afectan su anatomía plana y hacen evidente que existen dos porciones continuas de la vesícula embrionaria. De las tres capas del embrión, el mesodermo ubicado entre el endodermo y el mesodermo se diferenciará en varias regiones para formar numerosos tejidos y órganos (mesodermo intraembrionario). Sin embargo, esta capa se continúa

directamente en los anexos embrionarios como *el mesénquima mesodérmico extraembrionario* que se observa en la figura 11 donde aparece rodeando el amnios y el saco vitelino. Esta parte del mesodermo colabora en la formación de las vellosidades del corion que forman parte de la placenta. El origen del mesodermo extraembrionario es discutido y podría tener diferente origen en los distintos grupos de mamíferos. Se sostiene que se forma durante la formación de mesodermo intraembrionario a partir de los movimientos de involución de las células epiblasticas, pero para algunos investigadores, este mesodermo deriva del hipoblasto en estadios anteriores, mientras que varios autores sugieren que el origen es debido a ambos procesos.

En el capítulo siguiente se explicará en detalle los procesos que se observan durante la neurulación analizando los cambios del ectodermo y la diferenciación en ectodermo neural, no neural y las células de las crestas neurales. Sin embargo, durante este proceso las otras dos

hojas embrionarias están sufriendo cambios importantes y estos que son simultáneos serán analizados en los capítulos siguientes.

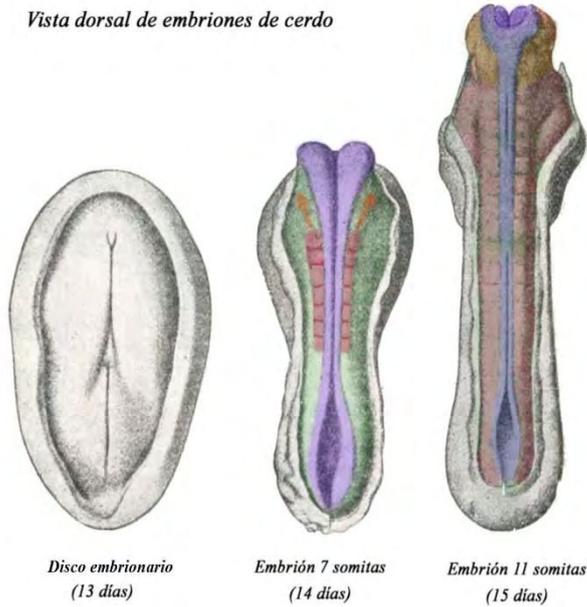


Figura 13. El esquema muestra la vista dorsal de embriones de cerdo en proceso de neurulación temprana (se ha seccionado y retirado el amnios). En sólo 48 horas se ha diferenciado en la región dorsal y mediana un surco que se transforma en tubo neural. El mesodermo subyacente evidencia la formación de somitos a ambos lados del surco neural. Desde un simple disco embrionario las hojas que forman el embrión comienzan procesos de transformación que modifican rápidamente la morfología externa.

Anexos Embrionarios

El desarrollo de los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) requiere de la presencia de membranas extraembrionarias o anexos embrionarios, *que no forman parte del embrión y no están presentes en la vida posnatal*, pero sin embargo son indispensables para el desarrollo prenatal (Figura 14).

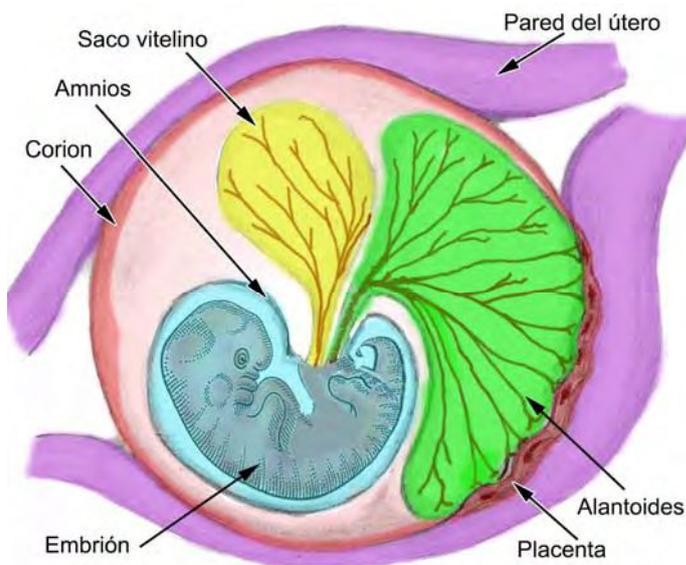


Figura 14. Las envolturas del huevo amniota se mantienen en la vesícula embrionaria de los mamíferos euterios. Aun cuando la función de los anexos embrionarios puede variar, ellos derivan de las estructuras homólogas de sus antepasados filogenéticos.

En los mamíferos euterios estos anexos conectan al embrión o feto con el útero materno y contribuyen a la formación de la placenta. En un estadio muy temprano del desarrollo, el conjunto que forman el embrión y los anexos forma *la vesícula germinal* que luego pasa a denominarse *saco embrionario*. Finalmente, cuando finaliza la organogénesis y el embrión se transforma en feto se *denomina saco fetal*.

Los anexos embrionarios de los mamíferos son: el saco vitelino, el saco amniótico o amnios, la vesícula alantoidea y el corion (Figura 15). Si bien, este capítulo no pretende profundizar sobre el estudio de estos anexos, a continuación, se exponen los conceptos básicos que pueden ser de ayuda para comprender las primeras etapas del desarrollo.

Amnios y cavidad amniótica

El amnios es una membrana que cierra dorsalmente la cavidad amniótica y rodea directamente al embrión. La cavidad amniótica contiene el líquido amniótico, secretado por las células que forman el amnios (amnioblastos). Estas células derivan directamente del epiblasto y son recubiertas periféricamente por una capa de mesodermo extraembrionario. De manera que el embrión en desarrollo se encuentra flotando en el interior de un saco amniótico (amnios + cavidad amniótica + líquido amniótico)

En carnívoros y ungulados, la amniogénesis (proceso de formación del amnios) ocurre por plegamiento. El trofoblasto y el mesodermo extraembrionario forman pliegues que tienden a confluir en la región dorsal del embrión para de esta forma crear un saco cerrado. (Figura 13). En quirópteros, insectívoros y primates, la amniogénesis ocurre por un proceso de cavitación temprano. La cavidad amniótica se desarrolla directamente en la parte dorsal del embrioblasto y no se observa la formación de pliegues previos (Figura 15).

El líquido amniótico contenido en la cavidad amniótica es secretado y reabsorbido continuamente por los amnioblastos. Es una solución acuosa con componentes inorgánicos y orgánicos que amortigua probables golpes y humecta al embrión, disminuyendo la posibilidad de lesiones e impidiendo su desecación.

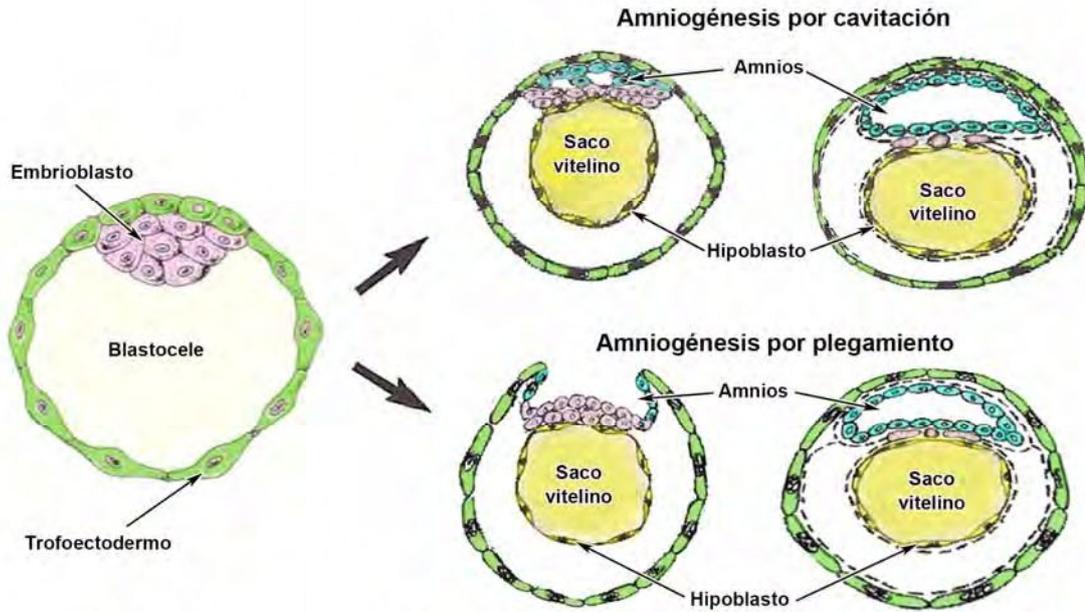


Figura 15. El esquema muestra la formación del amnios (amniogénesis) por un proceso de cavitación que aparece en primates y cerdos (esquema superior). En la parte inferior se esquematiza la formación del amnios por plegamiento como sucede en los perros, los bovinos y los equinos.

Vesícula vitelina o saco vitelino

Tras la formación de un disco embrionario bilaminar, las células del hipoblasto migran, tapizando al trofoblasto por dentro. Estas células forman una hoja que reviste una nueva cavidad, *el arquenteron, saco vitelino o intestino primitivo*. La hoja visceral del mesodermo recubrirá posteriormente a este hipoblasto para formar la pared del saco vitelino. Durante la neurulación, el embrión sufre diversos plegamientos que organizan la separación del saco vitelino y del intestino. Ambas estructuras mantienen una comunicación por medio del pedículo vitelino (Figura 11). El intestino permanece dentro del embrión mientras que el saco vitelino pasará a formar parte de las estructuras extraembrionarias. En los mamíferos euterios este anexo almacena líquido sin funciones tróficas, sin embargo, algunas funciones esenciales del saco vitelino de los amniotas ovíparos se mantienen en los euterios. Por ejemplo, el mesodermo que forma la pared del saco vitelino da origen a los primeros islotes hemangiogénicos que producen los primeros vasos y células sanguíneas del organismo.

En los primeros estadios del desarrollo de caninos y equinos, el saco vitelino interviene en la formación de una placenta coriovitelina transitoria que es funcional durante un tiempo. Mientras que en roedores el saco vitelino se evierte para formar parte de un tipo muy particular de placenta (vitelina invertida). El saco y el pedículo vitelino son parte de las estructuras que forman el cordón umbilical. Sin embargo, a medida que avanza la gestación involucionan hasta desaparecer.

Alantoides

El alantoides es una membrana formada por el hipoblasto y el mesodermo extraembrionario. El alantoides forma la pared de una estructura hueca, dilatada y repleta de líquido: la vesícula alantoidea o saco alantoideo (Figura 15). Comienza como una evaginación del endodermo del intestino primitivo que es acompañada por las células del hipoblasto. Permanece unido al intestino caudal por un estrecho tallo alantoideo.

El alantoides de muchos mamíferos mantiene la función de acumular desechos metabólicos como sucede en las aves y los reptiles. Pero en los mamíferos euterios los desechos se eliminan a través de la placenta. En los roedores y muchos primates el alantoides es pequeño y macizo, sin función de recoger desechos. El alantoides se introduce en el celoma extraembrionario y se une al corion para formar la membrana corioalantoidea que representa la porción fetal de la placenta.. El alantoides forma parte del cordón umbilical y los vasos umbilicales derivan directamente de él.

Corion

Es el anexo más externo y se forma a partir de la unión del trofoblasto y con el mesodermo extraembrionario. En carnívoros, roedores y primates, entre otros mamíferos, el trofoblasto se divide en capas de células bien limitadas (citotrofoblasto) y estructuras multinucleadas que carecen de límites (sincitiotrofoblasto). Sin embargo, existen muchas diferencias estructurales según la especie que se considere.

El corion forma las vellosidades coriónicas, que aumentan la superficie de contacto con el endometrio uterino. Es el sitio de intercambio de nutrientes desde la madre al feto y de desechos en el camino inverso. En el se sintetizan numerosas hormonas (lactógenos placentarios, esteroides sexuales, gonadotrofinas, etc.), enzimas que facilitan la implantación del embrión y numerosos factores que actúan en forma paracrina y generan un microambiente adecuado para la gestación. Como se mencionó previamente el corión se une a la pared del alantoides para formar la membrana corioalantoidea que representa la porción fetal de la placenta.

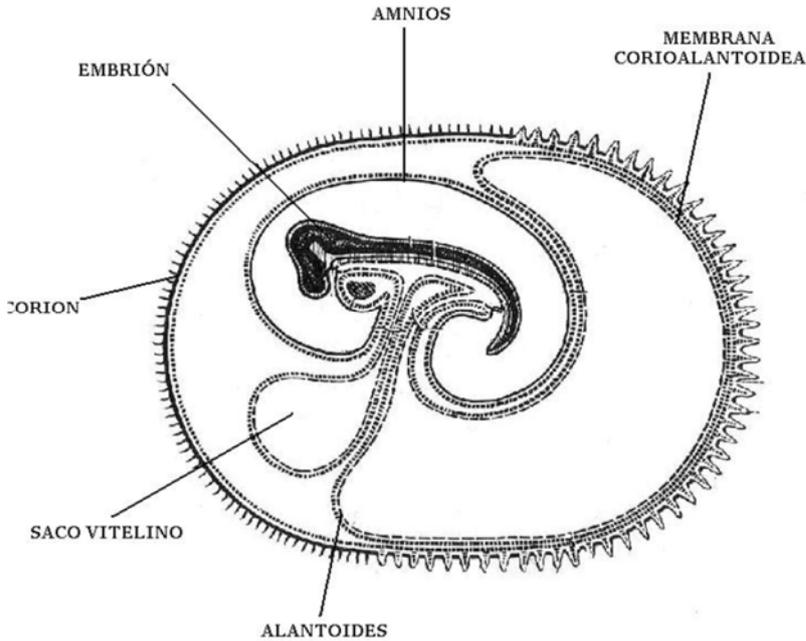


Figura 16. Anexos embrionarios de los mamíferos euterios. El esquema muestra como las vellosidades de la membrana corioalantoidea (corion + pared del alantoides) forman la parte embrionaria de la placenta

Referencias del capítulo

- Barbeito CG, Diessler ME. (2016) Acordonados (Notas sobre cordones, ombligos y placentas). EDULP. Argentina..
- Carlson BM. (1990) Embriología básica de Patten. México, México. Quinta edición. Ed. Interamericana. McGraw-Hill..
- Gilbert, W. (2005) Biología del desarrollo. 7º ed. Editorial Panamericana. ISBN 950-7903-912-4
- Gómez Dumm C. (1989) Atlas de embriología humana. Buenos Aires, Argentina. Segunda Edición. Ed Celcius.
- Noden, D.M. y De Lahunta, A (1990). Embriología de los animales domésticos. Acribia.
- Nomina Embryologica Veterinaria (2006). International Comité on Veterinary Embryological Nomenclature (I.C.V.E.N) and authorized by the General Assembly of World Association Veterinary Anatomist (W.A.V.A). Belgium.
- Woudwyk MA, Barbeito CG. (2011) Desarrollo Embrionario de los mamíferos. Anexos embrionarios. En Barbeito CG coordinador: Guia Teórico Práctica de Embriología. Editada por los autores.

Actividad práctica del capítulo 2

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Introducción.

Breve referencia a los sistemas genital femenino y masculino de los mamíferos.

Las primeras etapas del desarrollo del embrión. La fecundación y la formación del huevo o cigoto.

Segmentación y formación de la Mórula y de la Blástula. El embrión bilaminar (Epiblasto e Hipoblasto)

La Gastrulación y la formación del embrión trilaminar (Ectodermo, Mesodermo y Endodermo)

El huevo de los amniotas. Concepto de anexos embrionarios.

B- OBJETIVOS DE ESTUDIO

1. Investigar y reconocer los estadios referidos a las primeras etapas del desarrollo embrionario.
2. Conocer las primeras etapas del desarrollo embrionario: Fecundación, Segmentación y Gastrulación.
3. Diferenciar una vesícula embrionaria del embrión propiamente dicho. Conocer los anexos embrionarios (corión, alantoides, amnios, saco vitelino y placenta).
4. Revisar los conceptos referidos a los órganos genitales masculinos y femeninos.
5. Reconocer e identificar en figuras y esquemas de diferentes secciones (medianas, sagitales y transversales) los componentes anatómicos de la vesícula embrionaria.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación.

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. LAS PRIMERAS ETAPAS DEL DESARROLLO ONTOGÉNICO DE LOS MAMÍFEROS

1- ¿Qué diferencias encuentra en la forma de reproducción de los Mamíferos prototerios, metaterios y euterios?

.....
.....
.....
.....
.....

2- Defina los siguientes términos referidos a la gestación de los mamíferos.

Fecundación

.....
.....

Segmentación

.....
.....
.....

Mórula

.....
.....

Blastocisto

.....
.....

Gastrulación

.....
.....

3- Discuta los aspectos referidos a la reproducción sexual típica de los mamíferos. Repase los conceptos de gónadas y gametas. Redacte una síntesis del repaso realizado.

.....

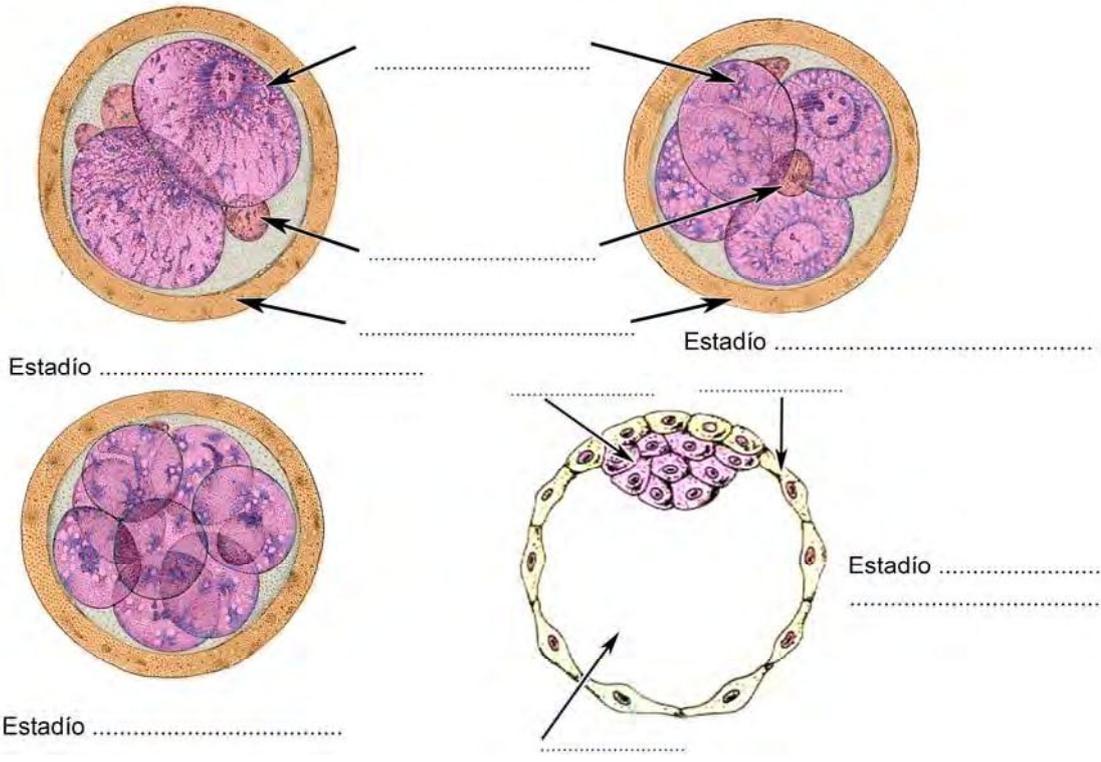
.....

.....

.....

.....

4- Identifique el momento del desarrollo en que se encuentran los siguientes embriones y complete las referencias indicadas utilizando las líneas punteadas.



5- Realice un esquema de una sección transversal de un embrión y explique como a partir de dos capas (embrión bilaminar) se forma el embrión tridérmico.

6- Explique brevemente las tres capas celulares que se observan en el embrión trilaminar o tridérmico.

.....

.....

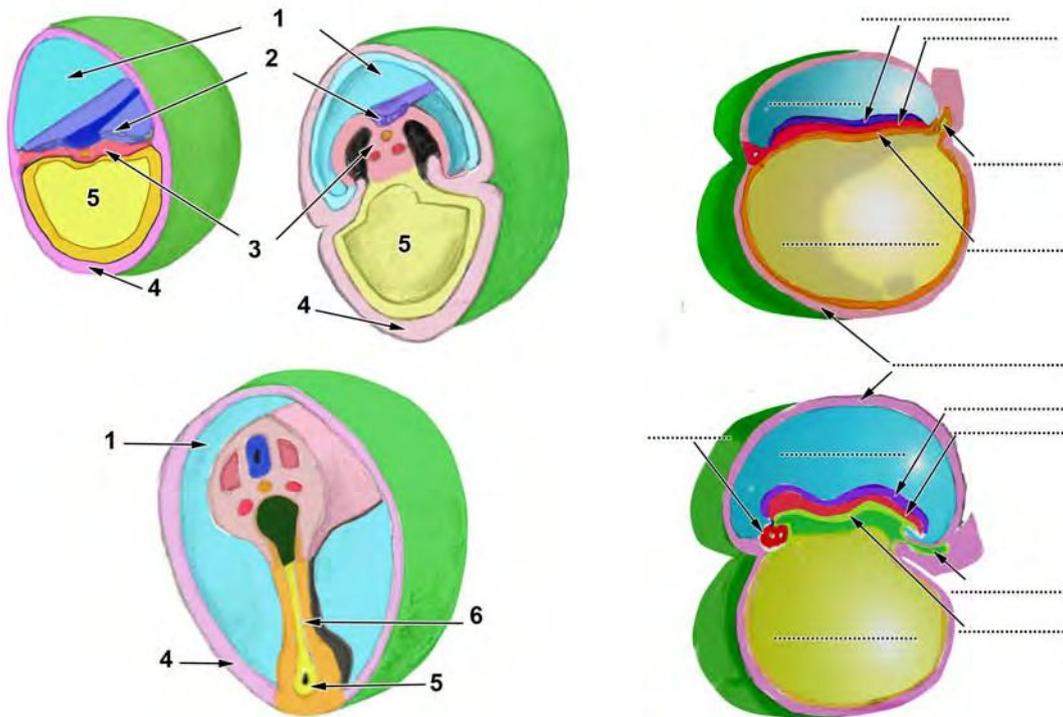
.....

.....

.....

.....

7- Identifique el tipo de sección realizado en las vesículas embrionarias que se esquematizan a continuación y complete las referencias de los esquemas.



8- ¿Que es un anexo embrionario? Enumerar los anexos que se encuentran presentes en los huevos de los animales amniotas. Complete el dibujo con las referencias.

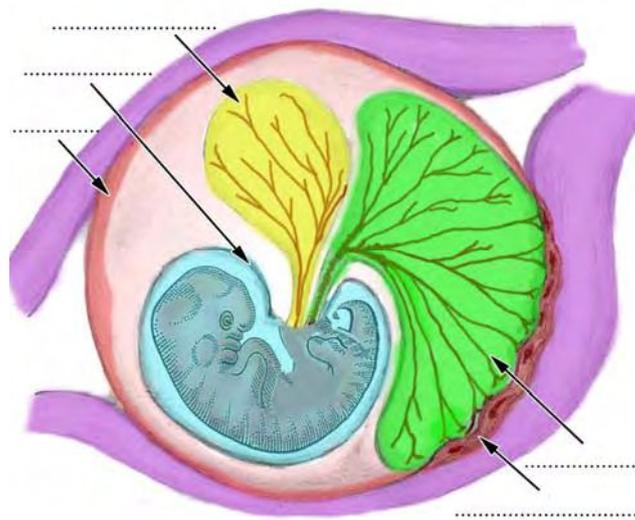
.....

.....

.....

.....

.....



CAPÍTULO 3

Evolución embrionaria del ectodermo: La formación del sistema nervioso y la piel

Vanina Laura Cambiaggi y Jonatan Damian

Terminiello Correa

Introducción

El Sistema Nervioso (SN) es el conjunto de células nerviosas (neuronas y células gliales) anatómicamente dividido en un sistema nervioso central (SNC) y en un sistema de cables biológicos (nervios y ganglios nerviosos) que forman el sistema nervioso periférico (SNP).

La célula nerviosa o neurona es la unidad funcional más pequeña del sistema nervioso. Su morfología evidencia su alta capacidad para recibir y transmitir impulsos nerviosos. El citoplasma

posee numerosas prolongaciones (dendritas y un axón) de distinta longitud y con variadas ramificaciones. Para el mantenimiento de su metabolismo la neurona necesita células de nutrición y sostén, tarea que está a cargo de las células gliales (Figura N° 1).

El SNC está formado por el encéfalo contenido en la cavidad craneal y la medula espinal que ocupa la mayor parte del canal vertebral (Figura N° 2). Ambas estructuras se ubican en el plano mediano del cuerpo y coordinan tanto los reflejos como las conductas del individuo. El SNP es el conjunto de nervios y ganglios que conectan el SNC con el resto de los órganos del animal (Figura N° 2 y 3). Desde un punto de vista funcional, el SN

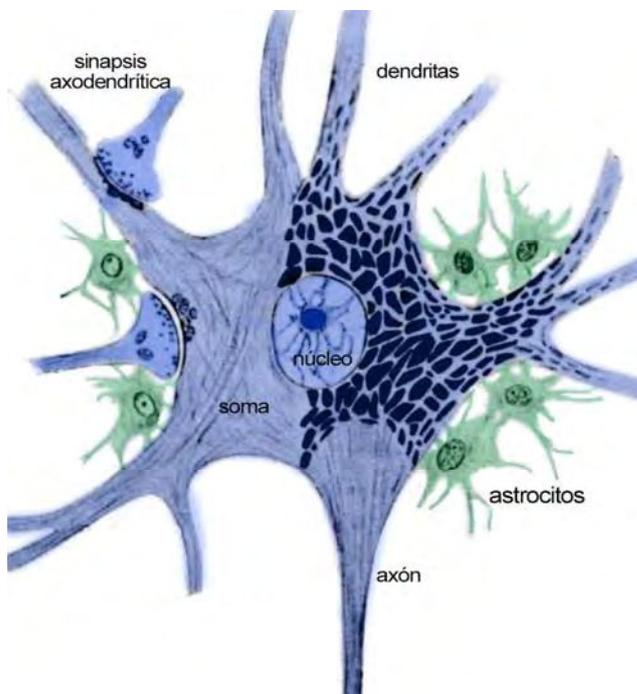


Figura 1. Representación esquemática de una neurona multipolar y su relación con terminaciones neuronales y células gliales. 1- Núcleo, 2- dendritas, 3- axón, 4- Células gliales (astrocitos) y 5- botón terminal de otras neuronas (sinapsis).

posee una *porción somática (voluntaria)* encargada de gobernar la musculatura asociada al esqueleto y una *parte vegetativa o autónoma (involuntaria)* que gobierna el músculo liso, el músculo cardíaco y las glándulas en general.

Gregor Eichele (1992) después de completar una revisión sobre el desarrollo del encéfalo de los mamíferos, afirmó que seguramente, uno de los principales interrogantes de la biología podría ser: “*si el cerebro es lo suficientemente poderoso como para resolver el problema de su propia creación*”. Es evidente que la construcción de un órgano que percibe, piensa, ama, odia, recuerda, se modifica constantemente con la edad y coordina los procesos corporales conscientes e inconscientes es, sin lugar a dudas, uno de los grandes desafíos del desarrollo. Actualmente, la combinación de investigaciones genéticas, moleculares, celulares y de organización está aportando un más certero entendimiento de los procesos que permiten ordenar el desarrollo y la anatomía básica del sistema nervioso.

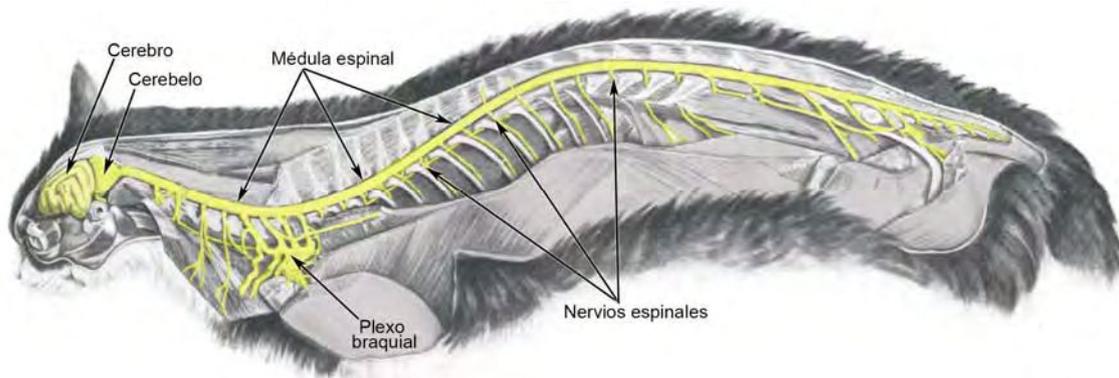


Figura 2. Sistema nervioso central y periférico de un carnívoro (gato). Se observan las emergencias de los nervios espinales en forma segmentaria a lo largo de todo el tronco del animal.

Si bien el desarrollo del sistema nervioso comienza muy temprano en la vida embrionaria, es muy difícil establecer cuando finaliza. Por un lado, se encuentran importantes diferencias entre el tipo de crías que posee la especie en cuestión. Los roedores de laboratorio (rata y ratón) paren crías *altriciales* que completan el desarrollo durante los primeros días o semanas postnatales. Los carnívoros domésticos (gato y perro) paren crías que durante los 8 o 10 primeros días claramente muestran imposibilidad de realizar determinadas conductas motoras (los párpados aun están cerrados, son incapaces de caminar y sólo se desplazan arrastrándose). Sin embargo, las crías de los rumiantes y equinos, denominadas *precociales*, sólo necesitan de algunas horas para incorporarse y seguir la marcha de sus padres, mostrando un sistema nervioso casi completamente funcional.

Otro inconveniente que dificulta estimar la finalización del desarrollo radica en que numerosos estudios han demostrado que los sistemas sensitivos son modulados por la estimulación de sus receptores. Por ejemplo, los individuos criados en aislamiento, sin estímulos odoríferos, presentan una organización dendrítica diferente en las neuronas del sistema olfatorio que procesan los olores. Además, no podemos obviar que, durante la pubertad,

tanto en los machos como en las hembras, la aparición de las hormonas sexuales activa determinados circuitos encefálicos e inhibe otros.

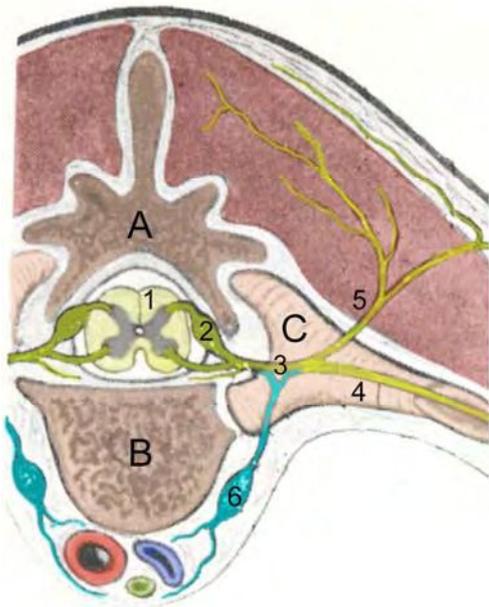


Figura 3. Sistema Nervioso Central y Periférico. El esquema muestra una sección de la columna vertebral de un perro en la parte caudal de la región torácica. Dentro del canal que se forma entre el arco (A) y el cuerpo (B) de una vértebra se aloja la médula espinal (1) que es parte del SNC. Ella se encuentra conectada por dos raíces que se unen para formar el nervio espinal (3). La raíz dorsal posee un engrosamiento que es el ganglio espinal (2). El nervio espinal (3) sale entre dos costillas (C) contiguas. Se divide en una rama dorsal (5) para los músculos y la piel ubicada dorsal a la columna, y una rama ventral (4) para las estructuras osteomusculares ventrales. Parte de las fibras autónomas abandonan el nervio y alcanzan un ganglio autónomo (6) para luego distribuirse en las vísceras y los vasos sanguíneos.

Neurulación: Formación del Tubo Neural

Los primordios que originan el sistema nervioso aparecen en forma muy temprana durante el desarrollo del embrión. Este proceso conocido como *neurulación* continúa a los grandes movimientos celulares de la gastrulación e incluye una sucesión de eventos que establecen la diferenciación de un grupo de células ectodérmicas (neuroecto-dermo) ubicadas en la línea media dorsal del embrión, inmediatamente dorsal a la notocorda y la placa precordial. Durante este período el tubo neural y sus vesículas representan las estructuras más evidentes y de mayor tamaño en el embrión en desarrollo que recibe el nombre de *néurula* (Figuras 4).

En los vertebrados se han observado dos mecanismos que conducen a la formación de un tubo neural. *La neurulación primaria desarrolla un tubo neural a partir de una placa neural.* Las células de la placa cambian de altura se curvan e invaginan para formar un surco que finalmente por elevación de sus paredes celulares termina formando un tubo hueco separado del ectodermo vecino (Figura 6). *En la neurulación secundaria, el tubo neural se origina a partir de una condensación de células mesenquimáticas* que forman un cordón por debajo del ectodermo superficial. Este cordón macizo posteriormente se ahueca (cavita) para crear el tubo neural. En los mamíferos, por neurulación primaria se forma aproximadamente el 90% del tubo neural, mientras que por neurulación secundaria se forman solamente la parte más caudal del tubo neural. Finalmente, el tubo neural se completa por la unión de estos dos primordios formados separadamente.

La neurulación primaria divide al ectodermo original en tres grupos de células con destinos diferentes. (a) Las células del tubo neural (neuroectodermo) localizadas en el plano mediano del embrión que evolucionan para formar el SNC (encéfalo y la medula espinal). (b) Las células de la cresta neural que aparecen originalmente en la región que conecta el surco neural con el ectodermo no neural, y que luego migran hacia distintos sitios para transformarse en diferentes estirpes celulares (neuronas periféricas, células de la glía periférica, melanocitos de la piel, células cartilaginosas, óseas, etc.). (c) Las células del ectodermo no neural que evolucionan para formar la epidermis de la piel que recubre superficialmente el resto de las estructuras embrionarias.

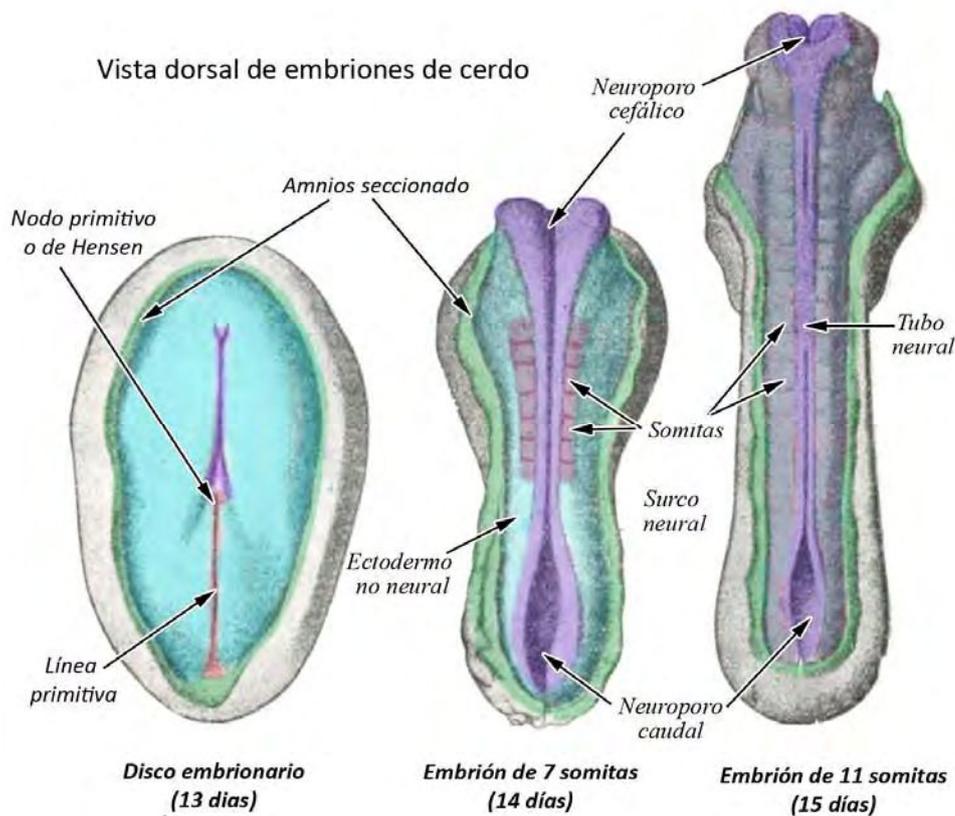


Figura 4. Los esquemas muestran el embrión desde su parte dorsal y con la pared del amnios seccionada. En la gestación de los porcinos (114-116 días) el embrión pasa rápidamente de ser un disco embrionario aplanado con la línea primitiva y el nodo de Hensen como únicas estructuras evidentes del epiblasto, a una néurula temprana en solo 24 horas. La formación de los somitas comienza durante la neurulación y estos hacen prominencia debajo del ectodermo no neural. Un día después y aun con el neuroporo cefálico abierto es notable la dilatación del tubo neural en este extremo y el comienzo del cierre del resto del tubo.

Distintos estudios han demostrado que para que se forme un tubo neural debe existir una inducción doble. Moléculas inductoras secretadas por la notocorda (mesodermo axial) son imprescindibles; y a su vez factores inductores secretados por el ectodermo no neural intervienen para complementar el proceso.

En la etapa final de la gastrulación, un grupo de células ectodérmicas (neuroectodermo), ubicadas en la línea medio dorsal del embrión inmediatamente por arriba del mesodermo axial (notocorda y placa precordial) se diferencian e incrementan su espesor para formar *la placa neural*. La primera manifestación visible de la neurulación primaria es la aparición de la placa neural como consecuencia de la transformación de las células del neuroectodermo en células cilíndricas (etapa de modelado), más altas que las células cuboides del resto del ectodermo. Rápidamente, las células comienzan un proceso de invaginación a lo largo del eje mayor para formar un surco neural. El cambio de la morfología celular lleva consigo una reorganización del citoesqueleto (microtúbulos y microfilamentos) que permite realizar una serie de etapas continuas y dinámicas. La forma plana inicial de la placa neural se hace progresivamente más inestable y conduce al plegamiento sobre sí misma (etapa de plegamiento). En este momento se ha formado *el surco neural* y las células ubicadas lateralmente aumentan progresivamente su altura (etapa de elevación). A continuación, las partes laterales del surco se aproximan (etapa de convergencia) lo suficiente para adherirse y finalmente fusionarse (etapa de cierre). De esta forma queda formado el tubo neural que encierra una cavidad llamada canal neural.

En forma simultánea con este proceso se observa el crecimiento de dos columnas longitudinales de células provenientes de la zona de contacto del ectodermo neural y no neural. Estas columnas, ubicadas a ambos lados del surco neural, son *las células de las crestas neurales* que se ubican en posición paramediana a todo lo largo del tubo neural. Esta estirpe celular comienza rápidamente un proceso de migración hacia distintos sectores del embrión para dar origen, entre otras, los primordios de los ganglios nerviosos sensitivos y autónomos, las neuronas de las paredes del tubo digestivo, los melanocitos de la piel (ver en este capítulo el desarrollo de las crestas neurales). Mientras suceden estos movimientos, el *ectodermo no neural* separado del tubo neural continúa su crecimiento y se fusiona dorsal al tubo neural (Figura N° 5).

La neurulación es un proceso rápido que puede dividirse en distintos estadios sucesivos pero superpuestos de manera espacial y temporal (Figura N° 5).

- (a) Formación de la placa neural (modelado y primera parte del plegamiento).
- (b) Flexión de la placa neural para formar el surco neural (plegamiento, elevación y convergencia).
- (c) Cierre del surco neural para formar el tubo neural.

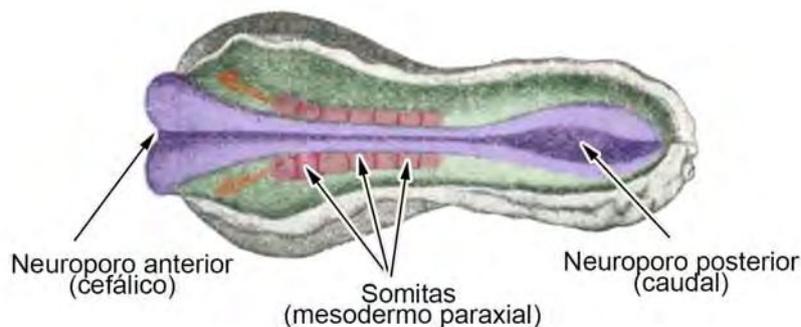


Figura 5. Embrión de cerdo de 14 días: néurula de 7 somitas. Inicio del proceso de cierre del tubo neural.

El cierre del tubo es un proceso muy rápido (9-11 horas en el ratón) que no se produce simultáneamente a lo largo de todo el embrión y presenta ligeras variaciones según la clase animal considerada. En el embrión de pollo, el cierre del tubo neural comienza en el cerebro medio y a modo de “cierre de cremallera” progresa en ambas direcciones. Por el contrario, el cierre del tubo neural de los mamíferos se inicia, al mismo tiempo, en varios sectores a lo largo del eje cefalocaudal. El extremo cefálico y caudal que permanecen transitoriamente abiertos, se denominan neuroporo cefálico (anterior) y neuroporo caudal (posterior), respectivamente (Figura N° 6). El tubo neural finalmente forma un cilindro cerrado en la línea media dorsal del embrión, separado del ectodermo superficial (epidermis). Este complejo proceso que permite la separación del ectodermo neural y no neural está mediado por diferentes moléculas de adhesión.

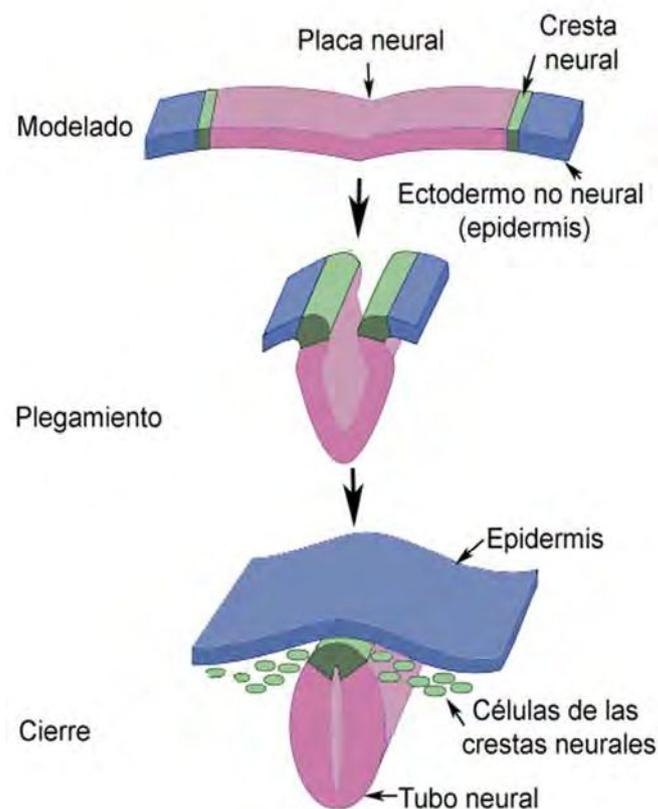


Figura 6. Neurulación primaria. El esquema muestra las etapas para la formación del tubo neural. Al final del proceso aparecen las tres poblaciones básicas derivadas del ectodermo: la epidermis, las células de la cresta neural en migración y el tubo neural cerrado.

Tanto el surco neural como el tubo neural en proceso de cierre aparecen como estructuras rectas, que luego comienzan a curvarse siguiendo el eje de desarrollo del embrión. Antes que finalice la formación de la porción caudal del tubo, la porción cefálica ya está experimentando drásticos cambios y es evidente su mayor desarrollo. Los defectos en el cierre del tubo neural conducen a diferentes anomalías congénitas como: espina bífida por defecto en el cierre de las

regiones dorsales del tubo o por ruptura del neuroporo caudal; anencefalia por falla en el cierre del neuroporo cefálico del tubo neural; craneorraquisquis por defecto del cierre de todo o la mayor parte del tubo neural sobre toda la extensión del eje corporal. En los seres humanos estas alteraciones se observan en 1 de cada 500 niños nacidos vivos.

Diferenciación del Tubo Neural y determinación de los ejes organizacionales del embrión

Durante el desarrollo del SNC se puede comprobar que los cambios ocurren simultáneamente en tres niveles de complejidad creciente

En el nivel celular, los componentes celulares del tubo neural (células del neuroectodermo o células neuroepiteliales) se diferencian en varios tipos de células nerviosas. Desde una estirpe única de células se forman las neuronas y las distintas células de la glía. Este proceso es conocido como histogénesis.

En el nivel tisular, las poblaciones celulares siguen patrones específicos de migración dependientes de las sustancias inductoras secretadas por el mesodermo y el ectodermo no neural. De esta forma se reorganizan para formar las diferentes regiones morfofuncionales del encéfalo y de la medula espinal, proceso conocido como organogénesis.

En el nivel anatómico, el tubo neural debido a los cambios tisulares se curva, modifica su diámetro y forma las distintas partes del SNC. Paralelamente la cavidad del tubo acompaña estos cambios y se transforma en las cavidades del encéfalo (sistema ventricular) y de la médula espinal (canal central).

El desarrollo del sistema nervioso sigue un patrón organizativo en dos ejes principales. Se observan cambios morfológicos evidentes tanto en el eje céfalocaudal, como en el eje dorsoventral. Estos procesos son consecuencia de la diferenciación de grupos de células que son determinadas por sustancias inductoras en diferentes regiones del embrión.

El tubo neural se forma en el plano mediano del embrión sobre la parte dorsal. Por debajo de él se encuentra la notocorda (mesodermo axial) y rápidamente su superficie dorsal será recubierta por el ectodermo no neural que forma la epidermis. A ambos lados del tubo neural se encuentran los somitos (mesodermo paraxial) en formación. La inducción temprana mediada por factores secretados por la notocorda y el ectodermo no neural en los diferentes territorios cefalocaudales del tubo neural lleva a una especificación regional que comienza a ponerse de manifiesto en el estadio de placa neural. Esta señalización determina la aparición de sectores transversales (segmentos o rodajas) del tubo neural con un desarrollo independiente y repetitivo.

Después del cierre del tubo neural, las paredes de este comienzan a engrosarse por la multiplicación de las células que forman la pared y lentamente se reduce la cavidad del tubo. Con excepción de los sectores más cefálicos, el resto del tubo neural está formado por una sucesión de segmentos consecutivos llamados *neurómeros*. Un segmento neural completo o neu-

rómero consta de cuatro porciones: placa del techo, placa alar, placa basal y placa del piso (Figura N° 7). Este patrón de organización dorsoventral se repite en todos los neurómeros desde la vesícula mesencefálica hasta el último segmento de la médula espinal. Las células nerviosas que se originan dentro de un neurómero no migran hacia los neurómeros vecinos y por lo tanto los órganos del SNC que se forman siguiendo este patrón poseen una organización segmentaria o metamérica.

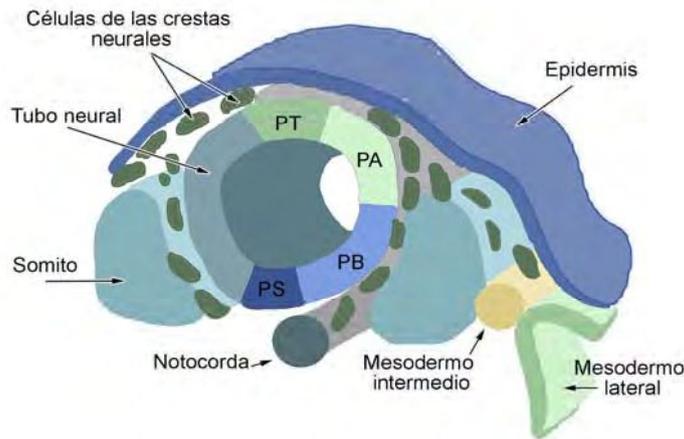


Figura 7. Segmento neural completo (neurómero). PS: placa del suelo, PB: placa basal, PA: placa alar y PT: placa del techo.

Sin embargo, en la extremidad cefálica del embrión existen fenómenos de señalización muy localizados que inducen a la formación de *vesículas pares no segmentarias e incompletas*, que en definitiva están formadas por protosegmentos neurales. Estos fenómenos normalmente involucran a los sectores cefálicos donde el tubo neural está ubicado dorsal a la placa precordal. De esta forma, el cerebro y la vesícula óptica poseen

un patrón de desarrollo diferente y no quedan organizados en forma metamérica. Por el contrario, el tronco del encéfalo en su mayor parte y toda la médula espinal se forman a partir de neurómeros que se organizan en forma segmentaria.

1- El eje craneocaudal o cefalocaudal (antero-posterior) y el desarrollo de los órganos del encéfalo y la médula espinal

Es evidente a la observación simple que el extremo cefálico del embrión crece a un ritmo más acelerado que el resto y muestra cambios morfológicos derivados de la aparición de dilataciones del tubo neural (vesículas encefálicas). Previo al cierre completo del neuroporo cefálico aparecen las vesículas ópticas, como una evaginación par derivada de territorios circulares a cada lado del extremo cefálico del tubo neural. La parte distal de las vesículas ópticas forma la copa óptica, diferenciada más tarde en retina neural y pigmentaria, mientras que su pedículo se convierte en el nervio óptico.

Poco tiempo después de la aparición de las vesículas ópticas, el desigual crecimiento de la parte cefálica del tubo neural se evidencia por la aparición de tres dilataciones o vesículas separadas por suaves estrechamientos (néurula en estado de tres vesículas). Por lo tanto, en este estado de tres vesículas el tubo neural (Figura N° 8) se describe formado por:

(a) El *Prosencéfalo* o *vesícula anterior* que comprende toda la porción anterior dilatada del tubo e incluye a las vesículas ópticas como evaginaciones laterales.

(b) El *Mesencéfalo* o *vesícula media*.

(c) El *Rombencéfalo* o *vesícula posterior*.

(d) La *Médula espinal* es un cilindro uniforme que se extiende hasta el extremo caudal del embrión.

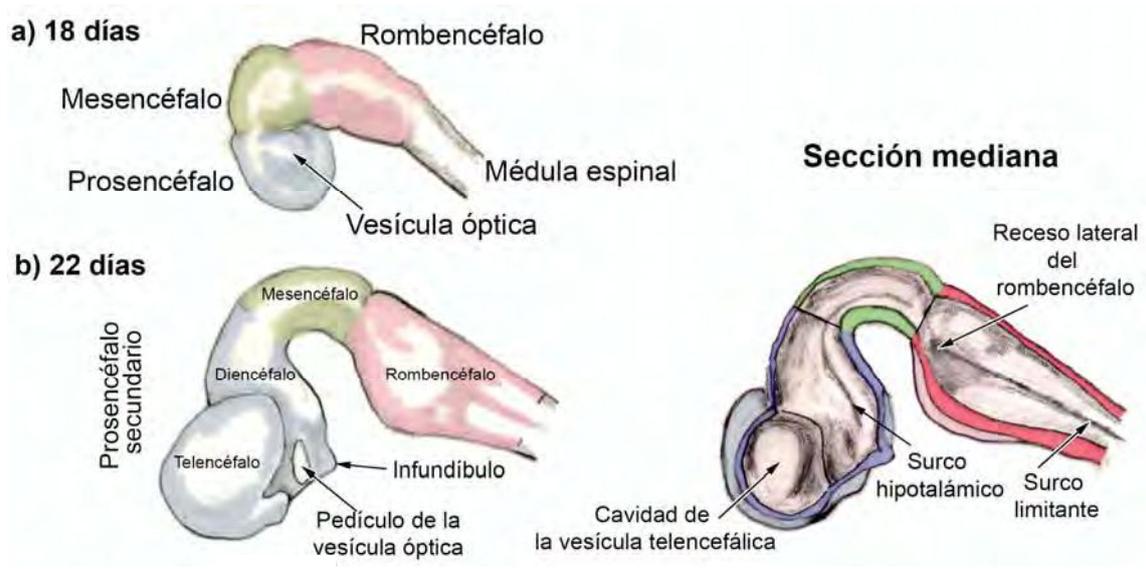


Figura 8. Representación semiesquemática del tubo neural de un embrión de gato de (a) 18 días y (b) 22 días. En la parte derecha se observa la cavidad de las vesículas una vez retirada la pared.

El prosencéfalo primario sigue una evolución muy diferente al resto del tubo neural y de esta vesícula se forman las distintas partes del cerebro. El prosencéfalo se encuentra dorsal a una formación especial llamada placa precordial que tiene funciones de señalización específica. En forma temprana la vesícula prosencefálica se subdivide en dos protosegmentos: *el prosencéfalo secundario* (ubicado rostralmente y que incluye las vesículas ópticas) y *la vesícula diencefálica* ubicada en posición más caudal (Figura N° 9).

De la parte dorsal del prosencéfalo secundario se forman las vesículas telencefálicas, las cuales evolucionan para transformarse en los hemisferios cerebrales del animal adulto. La porción basal del prosencéfalo secundario forma las distintas partes del hipotálamo incluida la neurohipófisis. En el protosegmento diencefálico se observan tres segmentos (prosómeros 1, 2 y 3); que crecen para formar en su porción dorsal el pretectum, el tálamo-epítalamo y el pretálamo, mientras que de las porciones ventrales de los prosómeros se desarrolla el tegmento prerrubral.

La vesícula mesencefálica se ubica dorsal a la notocorda y es una vesícula única e indivisa. A medida que avance el desarrollo, aparecerá una subdivisión del techo del me-

sencéfalo donde crecen un par de colículos rostrales y un par de colículos caudales. Sin embargo, esta subdivisión resulta del crecimiento desigual del techo del mensencéfalo y no existe evidencia que permita interpretar a los colículos como una subdivisión segmentaria de la vesícula.

El rombencéfalo es la vesícula más caudal y muestra una subdivisión en neurómeros. Los segmentos de esta vesícula se conocen como rombómeros y pseudorombómeros (Figura N° 10). El primer rombómero (rombómero 0 o r0) ubicado a continuación del mesencéfalo suele llamarse *segmento ístmico* y es una porción estrecha con importantes funciones en la señalización mediada por sustancias inductoras. A continuación de este aparece una serie de 7 *rombómeros (r1-r7)* bien diferenciados y separados por surcos o estrechamientos. Finalmente, la parte más caudal de la vesícula rombencefálica está formada por 4 *pseudorombómeros (r8-r11)*. Los rombómeros (r0-r7) son claramente visibles en todos los mamíferos y en las aves debido a que existen suaves estrechamientos entre ellos. Sin embargo, los pseudorombómeros (r8-r11) aparecen como estructuras continuas sin demarcación entre ellos, similar a los neurómeros (mielómeros) de la médula espinal.

Este tipo de organización segmentaria recuerda a la arquitectura anatómica que posee un anélido (por ejemplo: lombriz de tierra). En estos animales no sólo existe en el segmento corporal una parte repetitiva del SN sino también una parte de los otros sistemas (digestivo, urogenital, respiratorio). En los mamíferos sólo se mantiene la organización segmentaria del sistema nervioso y parcialmente la de la piel y del aparato locomotor.

El rombencéfalo clásicamente se dividió didácticamente en mielencéfalo y metencéfalo. El metencéfalo da origen al cerebelo y al puente mientras que el mielencéfalo formará la médula oblongada. Sin embargo, esta división es obsoleta ya que en ningún momento del desarrollo existe una vesícula mielencefálica y una metencefálica. Recientemente, se ha demostrado que el puente se origina del r3, mientras que el cerebelo y el pedúnculo cerebeloso medio lo hacen a partir de los r0, r1, r2 y la placa cerebelosa dorsal. Los restantes rombómeros y pseudorombómeros evolucionan para formar la medula oblongada (bulbo raquídeo) del adulto. En resumen, la evolución del rombencéfalo forma el puente y la médula oblongada y por medio de una migración particular de los primeros tres rombómeros se forma el cerebelo.

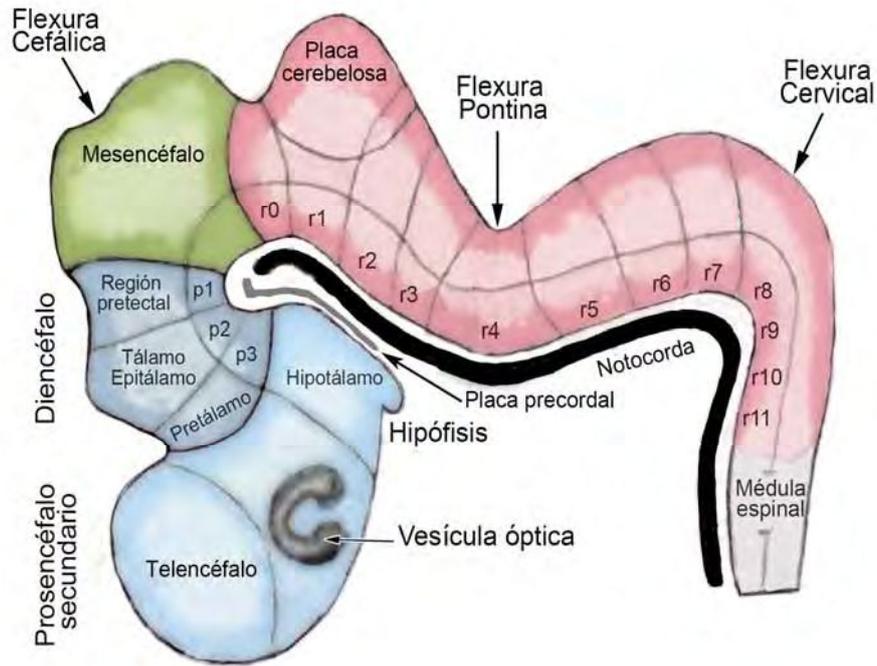


Figura 9. Representación esquemática de la subdivisión de las vesículas cefálicas. p1-p3: prosómeros 1 a 3; r0-r7: rombómeros 0 a 7; r8-r11: pseudorombómeros 8 a 11.

Todas las unidades neuroméricas mencionadas (prosómeros, rombómeros, pseudorombómeros y mielómeros) se caracterizan por poseer una evolución independiente de sus vecinos. En cada neurómero se desarrolla una población propia de neuronas que se organizan en forma anatómica y funcional siguiendo los patrones establecidos por las sustancias inductoras. De esta forma, las poblaciones celulares aparecen de forma más o menos repetitiva en los distintos neurómeros y evidencian la organización segmentaria del SNC. El origen de los nervios (craneales y espinales) se encuentra íntimamente asociado a la organización segmentaria del sistema nervioso, de hecho, las células de la cresta neural adyacente a cada rombómera y mielómera forman los ganglios (grupo de cuerpos neuronales) que se describen en conexión con los nervios específicos. Durante el desarrollo, el patrón segmentario permite que las células puedan desplazarse más o menos libremente dentro de cada segmento, pero están parcial o totalmente inhibidas para desplazarse entre neurómeros vecinos.

2- El eje dorsoventral y la inducción recíproca

La polaridad dorsoventral que puede observarse en la organización de las células del tubo neural esta inducida por señales que provienen de los sectores vecinos, el patrón ventral es impuesto por la notocorda y la placa precordal, mientras que el patrón dorsal es inducido por el ectodermo no neural (epidermis). Los factores producidos por la notocorda inducen un segundo centro de señalización dentro del mismo tubo neural, lo que determina el origen de la *placa del piso o del suelo* y sendos territorios adyacentes a derecha e izquierda, que forman las *placas basales*. Por su parte, el

ectodermo no neural que cubre el tubo neural dorsalmente es una fuente de efectos inductores que en su área de influencia, genera una banda dorsal impar que es la *placa del techo*, y unas regiones dorsolaterales más amplias a cada lado, que reciben el nombre de *placas alares* (Figura N° 10).

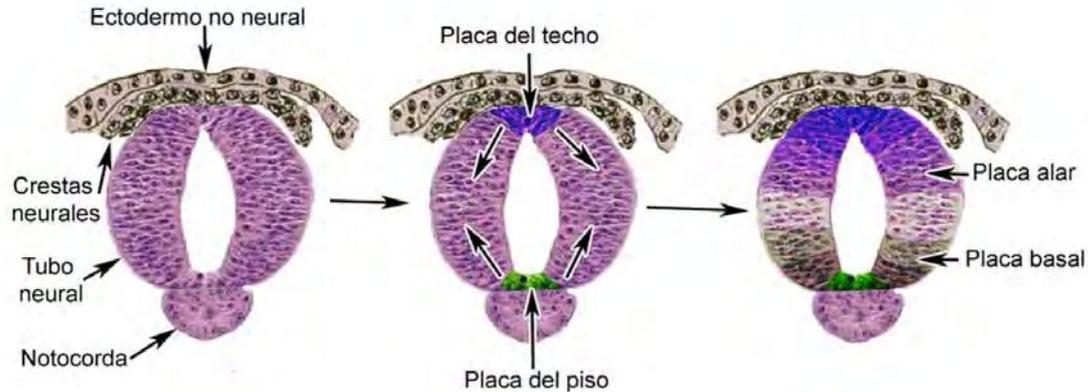


Figura 10. Esquema de los distintos estadios de desarrollo del tubo neural. Los factores secretados por el ectodermo y la notocorda inducen la formación de la placa del techo y del piso que actúan como centros inductores secundarios. El gradiente de sustancias inductoras determina los tipos neuronales que se forman en cada sector del neurómero.

Este patrón recíproco de inducción es el responsable de la organización anatómica y funcional de los neurómeros. Las neuronas de la región dorsal son parte de los sistemas sensitivos que conducen la información hacia los centros superiores. Mientras que en la región ventral se encuentran las neuronas motoras (somáticas y viscerales) con axones que abandonan el SNC y se dirigen hacia los músculos somáticos (del aparato locomotor) o el músculo liso de las distintas vísceras. En los sectores intermedios abundan distintos tipos de interneuronas que transmiten información entre ellas (Figura N° 10).

3- El canal neural y la formación del líquido cefalorraquídeo

El tubo neural en toda su extensión contiene una cavidad continua: *el canal neural*. Este canal presenta variaciones de su forma, en concordancia con los cambios que aparecen en la pared del tubo neural. En esta pared se forman las neuronas y las células de la glía a un ritmo diferente según el sector del tubo considerado. De manera que el espesor de la pared crece mucho en algunos sectores y modifica la forma y el volumen del canal neural. Además, las curvaturas del tubo neural y el plegamiento del embrión intervienen para definir los cambios de la forma del tubo y del canal neural. En el interior del encéfalo en desarrollo se forma una serie de cavidades interconectadas llamadas ventrículos, mientras que en el interior de la médula espinal queda un canal central que paulatinamente reduce su diámetro. Este sistema de cavidades comunicadas entre sí y que se forman a partir del canal neural original está ocupado por

líquido cerebroespinal (cefalorraquídeo) que se produce en el interior de los ventrículos y es drenado finalmente hacia el espacio subaracnoideo de las meninges.

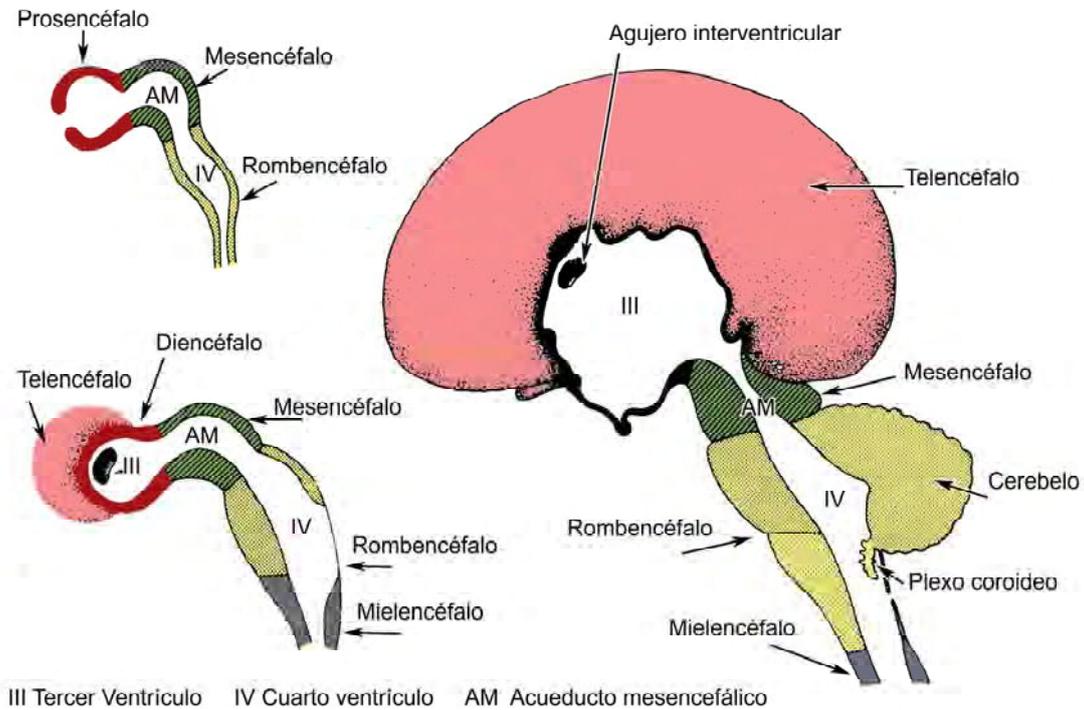


Figura 11. Representación esquemática del sistema ventricular en desarrollo donde se han seccionado las vesículas encefálicas por el plano mediano.

Cada una de las vesículas telencefálicas contiene un ventrículo lateral (ventrículos primero y segundo) que comunican por medio del agujero interventricular con el tercer ventrículo ubicado profundamente en la parte basal del prosencéfalo secundario y el diencéfalo. Este ventrículo diencefálico hacia caudal se continúa con el acueducto del mesencéfalo (acueducto de Silvio) que conduce el líquido cerebroespinal al cuarto ventrículo. Este ventrículo se forma en el rombencéfalo y al finalizar el desarrollo sus paredes quedan formadas por el puente, la médula oblongada y el cerebelo (Figura N° 11). El ventrículo rombencefálico se encuentra comunicado con el espacio subaracnoideo y el canal central de la médula espinal.

4- Las curvaturas del tubo neural

El crecimiento desigual del embrión en general y del tubo neural en particular, motiva la aparición de curvaturas encefálicas evidentes (Figura N° 9 y 11). Dos curvaturas o flexuras aparecen precozmente durante el desarrollo del tubo neural. La *curvatura cervical* se observa como un cambio de dirección en el punto de unión entre el rombencéfalo y la médula espinal. Entre ambos órganos se forma un ángulo casi recto con una concavidad dirigida hacia la parte ventral del embrión. Por otro lado, la *curvatura cefálica* es un acodamiento de dirección similar al anterior que se observa en relación con la vesícula mesencefálica. Una tercera flexura cons-

tante, pero de aparición más tardía es la *curvatura pontina* que se forma en la región de los r2-r4 del rombencéfalo y es opuesta a las dos anteriores ya que posee una concavidad dorsal.

En los mamíferos, la curvatura pontina se hace muy marcada, por lo cual, la parte caudal del cerebelo se proyecta caudalmente hasta ocultar la región dorsal de la médula oblongada. Los procesos finales que establecen la forma definitiva del encéfalo de los mamíferos consisten en el crecimiento de la corteza del cerebelo acompañado por el notable crecimiento y expansión de la corteza cerebral.

Histogénesis y diferenciación celular: Formación de las neuronas y de las células de la glía

El tubo neural original está formado internamente por una sola capa de células bajas llamado en conjunto como neuroepitelio germinal. Esta monocapa representa las células madres que paulatinamente se diferencian en neuronas y en células de la glía. Son células que se dividen rápidamente y que poseen un extremo formando el canal neural y el otro extremo forma la superficie externa del

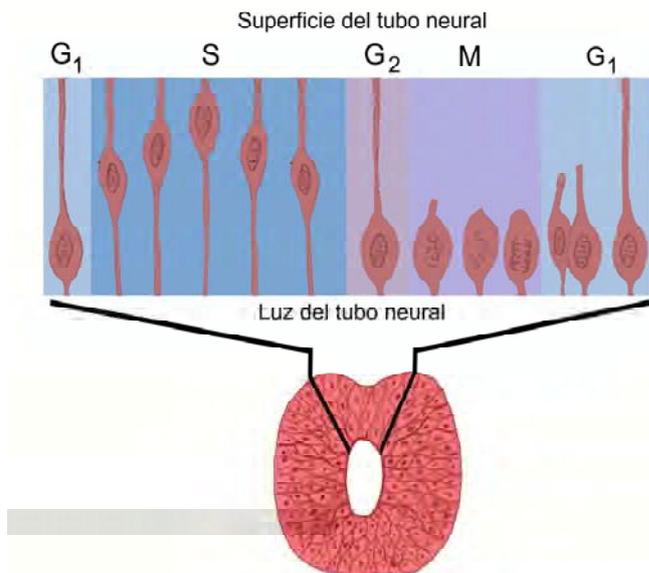


Figura 12. Estadios del ciclo celular en las células del tubo neural.

tubo neural. Poseen los núcleos ubicados a diferentes alturas y por ello dan el aspecto de un epitelio formado por varias capas (Figura N° 12). En realidad, los núcleos celulares se desplazan según la etapa del ciclo celular, por ejemplo, cuando se encuentran en fase S (síntesis de ADN) el núcleo está cerca del borde externo, pero luego se aproximan hacia la luz del tubo (fase G₂) donde se produce la mitosis (Figura N° 12). La división celular se produce de manera horizontal o vertical; la división vertical hace que una de las células pierda el contacto con la luz del tubo y comience el proceso de diferenciación. Estas

células migran y se diferencian en neuronas y células gliales fuera del epitelio germinal del tubo neural (Figura N° 12). De esta forma, pierde la capacidad para dividirse y a este momento se lo considera la fecha de nacimiento de la neurona. Cuando más temprana es la fecha de nacimiento, menor será el trayecto de migración que realizan las células. En consecuencia, las neuronas de la corteza cerebral que requieren de una larga migración tienen la fecha de nacimiento más tardía.

Durante el desarrollo y en toda la vida del individuo la capa epitelial que reviste las cavidades (ventrículos y canal central de la médula espinal) mantienen la capacidad de dividirse y es

la capa responsable de la aparición de nuevas neuronas. Este fenómeno si bien se encuentra muy restringido en los mamíferos se ha comprobado que existe en algunas zonas vecinas a los ventrículos laterales.

Las células que pierden el contacto con la luz del tubo neural migran y se diferencian en dos tipos celulares: los neuroblastos que son neuronas inmaduras y los glioblastos o espongioblastos que representan los precursores de la glía. Los neuroblastos crecen y migran para transformarse en neuronas funcionales, pero una vez diferenciadas pierden completamente su capacidad para dividirse. Esta particularidad transforma el proceso embrionario de formación de neuronas en una etapa crítica para el desarrollo del futuro individuo. Los distintos factores que puedan afectar dicho proceso tienen consecuencias nefastas para la vida, pues la disminución o ausencia de neuronas en cualquier sector del SNC no puede ser compensado en períodos posteriores del desarrollo.

Por otro lado, los espongioblastos o glioblastos dan lugar a células del tejido de sostén del SN: la neuroglía. De los tres tipos celulares que componen la neuroglía, dos se originan de los glioblastos: los astrocitos y los oligodendrocitos (Figura N° 13). Sin embargo, las células de la 'microglía' o fagocitos intraneurales no son de estirpe neural y no provienen del neuroepitelio. Son elementos celulares producidos en la médula ósea y derivados de la línea de los monocitos de la sangre e invaden el tejido nervioso desde los vasos sanguíneos.

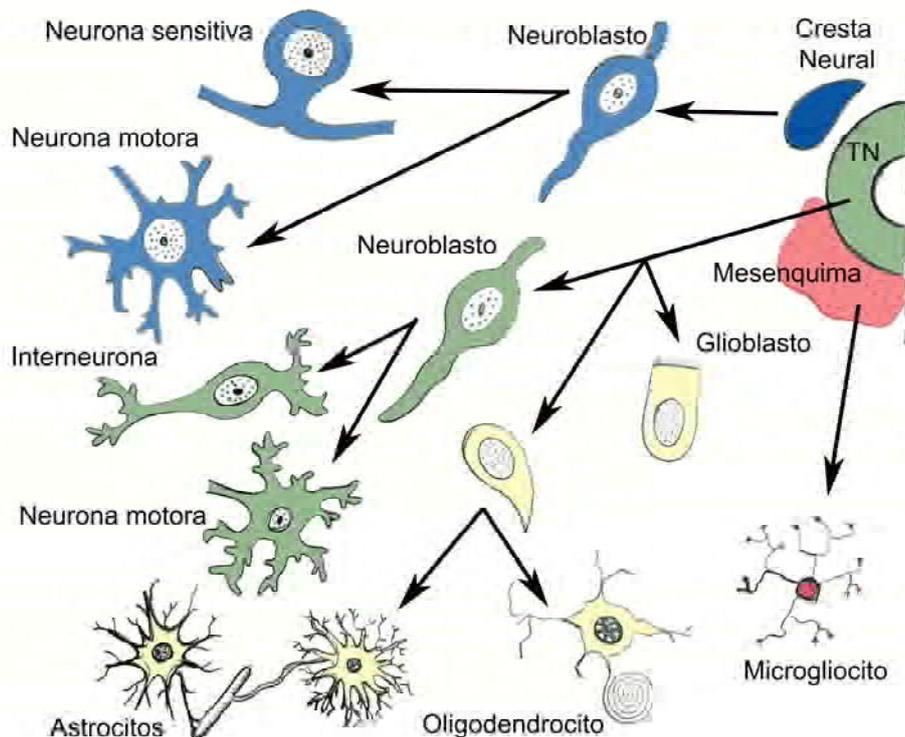


Figura 13. Tipos de células del sistema nervioso que se forman a partir del neuroepitelio del tubo neural (TN), de las crestas neurales y del mesénquima mesodérmico. En las paredes del tubo neural se forman todos los tipos celulares presentes en el SNC, sean estas neuronas o células de la neuroglia. La única excepción son los microglíocitos (células de defensa) que se sospecha provienen del mesodermo vecino. De las crestas neurales provienen las neuronas sensitivas y autónomas que están ubicadas fuera del SNC en los ganglios nerviosos.

Las células que tapizan el interior de los ventrículos y el canal central de la médula espinal representan el remanente del neuroepitelio original, se los denomina endimocitos o gliopitelio y mantienen cierta capacidad de dividirse para originar nuevas células.

Las células del SNC provienen del tubo neural a través del proceso que se ha narrado, pero existen neuronas y glía fuera del SNC. Los ganglios nerviosos sensitivos y autónomos y las neuronas que se encuentran en las paredes del tubo digestivo tienen su origen en las células de la cresta neural (ver cresta neural en este capítulo).

En los órganos del tronco del encéfalo (mesencéfalo, puente y médula oblongada) y en la médula espinal el proceso de división y diferenciación celular sigue un patrón de organización que forma capas concéntricas. A medida que progresa el proceso de diferenciación celular se van formando tres capas concéntricas en el tubo neural en desarrollo (Figura N° 14). La capa más interna es la *lámina o capa germinal* que está compuesta por las células neuroepiteliales en activo proceso de división celular. Cuando finalice el desarrollo del SNC la capacidad de estas células para formar nuevos neuroblastos y glioblastos disminuye notablemente e incluso se pierde en algunos sectores del SNC de los mamíferos. De manera que en el órgano ya completo esta lámina está formada por una monocapa de células (células endimales o endimocitos) que tapizan la pared del canal central y del sistema ventricular.

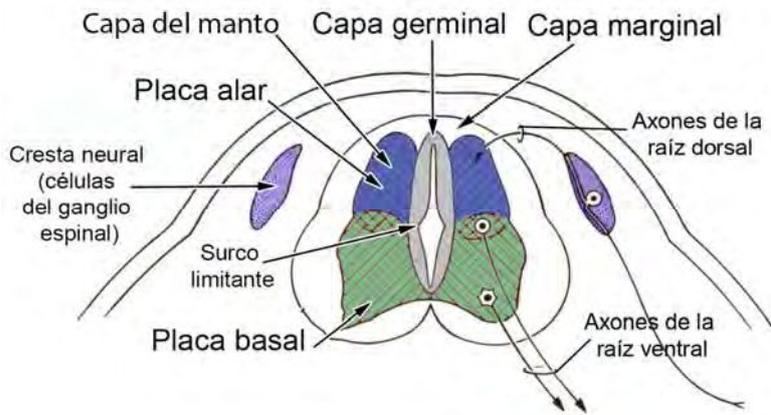


Figura 14. Esquema de una sección transversal de la médula espinal en desarrollo con las distintas capas celulares.

A manera de un manto que cubre a la lámina germinal, se encuentra la gruesa capa de células diferenciadas compuesta por neuronas en maduración y neuroglía. Esta capa denominada *lámina o capa del manto* evoluciona para formar la sustancia gris de la médula espinal y los núcleos del tronco encefálico. Es la lámina que contiene el cuerpo de las neuronas que está rodeado por abundantes astrocitos. Por último, la capa más externa del tubo neural es la *lámina marginal*, formada fundamentalmente por los axones de las neuronas y los oligodendrocitos que forman la envoltura de estos. Los axones se agrupan formando los distintos fascículos de la sustancia blanca (Figura N° 14). Esta organización estructural se repite en los órganos del tronco del encéfalo y la médula espinal donde la

sustancia blanca se ubica formando la periferia, mientras la sustancia gris ocupa del centro de estos órganos rodeando a la cavidad del tubo neural.

En el interior del canal neural (Figura N° 14) aparece un surco longitudinal que recorre todo el canal desde el mesencéfalo hasta los últimos segmentos de la médula espinal. Este es *el surco limitante* e indica una separación incompleta de la lámina del manto, donde puede distinguirse una porción dorsal y una ventral. La porción dorsal es la placa alar del neurómero, relacionada con los sistemas sensitivos y la ventral es la placa basal, asociada a los sistemas motores (Figura N° 14). En resumen, el desarrollo del SNC permite la aparición de órganos que muestran una organización morfofuncional muy precisa y esta organización estructural se encuentra direccionada desde los primeros momentos del desarrollo.

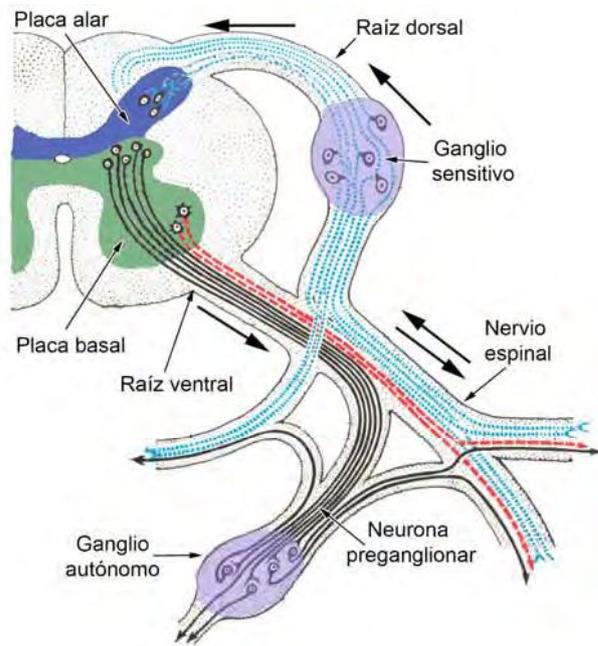


Figura 15. Esquema de formación de un nervio espinal. Se representan las interneuronas sensitivas de la placa alar (color azul), las neuronas sensitivas ubicadas en el ganglio sensitivo y las neuronas de los ganglios autónomos derivadas de las células de las crestas neurales (color violeta) y las neuronas motoras ubicadas en la placa basal (color verde).

El patrón de desarrollo en capas concéntricas se aplica para los órganos derivados del mesencéfalo, el rombencéfalo y la médula espinal, pero no se observa en los derivados del prosencéfalo, ni en el cerebelo. La corteza cerebral que contiene las neuronas que se forman en las vesículas telencefálicas se ubica en la parte superficial del cerebro y por lo tanto sigue un proceso de desarrollo distinto. En este órgano, así como en el cerebelo los neuroblastos migran desde su origen en la capa ventricular (lámina germinal) hasta la superficie donde se estratifican en capas de neuronas. En el siguiente link puede observarse un video con la migración radial que realizan los neuroblastos que luego formarán la capa de células granulosas de la corteza cerebelosa. <https://vimeo.com/68614125>

Algunas particularidades de los derivados de la Placa alar y de la Placa basal

Los componentes derivados de la placa alar son áreas con predominante función sensitiva, es decir que transportan y procesan la información procedente de los sentidos. En general, la placa alar forma las astas dorsales de la médula espinal y todas las columnas sensitivas del tronco encefálico, el cerebelo, ciertos núcleos ístmicos, los colículos del mesencéfalo, el pretectum, el tálamo, el pretálamo, la retina, el hipotálamo alar y el telencéfalo. Es importante insistir que todo el telencéfalo que formará el hemisferio cerebral donde se incluye la corteza y las áreas subcorticales posee un origen alar. Se trata en general de formaciones neuronales complejas, implicadas en análisis sensoriales de diverso tipo, correlación multimodal sensoriomotora y/o asociación de representaciones de carácter abstracto. También en general puede afirmarse que en las partes alares del encéfalo predominan las interneuronas sobre las neuronas de proyección, hecho que indica un elevado nivel de intercomunicación interna.

Por otro lado, la placa basal produce diferentes tipos de neuronas eferentes (motoras), tanto somáticas como viscerales (Figura N° 15). Entre las primeras están las motoneuronas de la médula espinal y los núcleos motores de los nervios craneales que tienen a su cargo comandar las contracciones del músculo esquelético y en consecuencia son responsables de la actividad motora voluntaria del individuo. Las neuronas motoras viscerales son las neuronas preganglionares (simpáticas o parasimpáticas) asociadas a la coordinación de la actividad motora del músculo liso y a la secreción glandular. Existen también un grupo numeroso de interneuronas de origen basal que forman parte de un sistema premotor y que actúan como interfase entre las neuronas eferentes y las otras múltiples neuronas de origen alar o basal (Figura N° 15).

Desarrollo de la Médula espinal

La médula espinal es un órgano cilíndrico con forma de un grueso cordón nervioso que recorre todo el animal y se encuentra protegida por el canal óseo que forma la columna vertebral (Figura N° 16). Se desarrolla a partir del tubo neural, desde la unión con el rombencéfalo hasta el extremo caudal del mismo. Al igual que las otras partes del tubo neural, se divide en neurómeros llamados mielómeros que nunca son evidentes. Distintas investigaciones han evidenciado la presencia de los mielómeros y se sabe que las poblaciones de neuronas que se forman en un mielómero no migran hacia los segmentos vecinos. De manera que todos los mielómeros muestran el mismo patrón de desarrollo ya que comienzan de una placa del suelo y otra del techo como centros inductores secundarios.

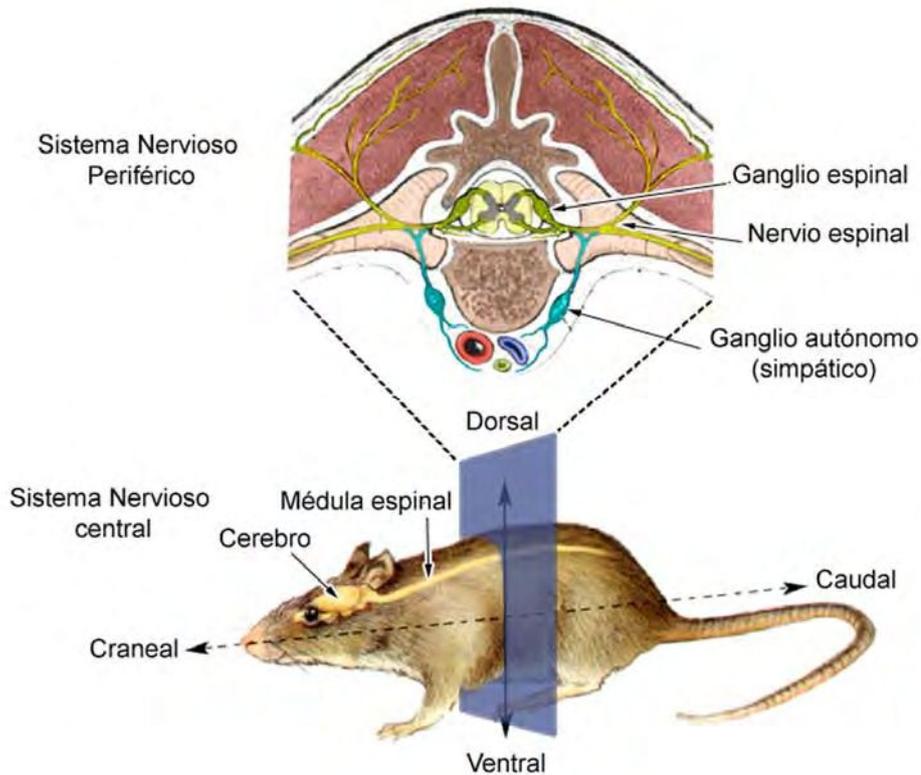


Figura 16. Esquema del SNC (médula espinal, tronco del encéfalo, cerebelo y cerebro) y del SNP (nervios espinales y periféricos)

La médula espinal es el mejor ejemplo de un desarrollo simétrico y por capas funcionales del tubo neural (Figura N° 17). La luz del tubo neural (canal neural) se encuentra revestida por la capa germinal formada por neuroepitelio en activo proceso de división celular. En el interior del canal neural es visible el surco limitante que indica la división de la capa del manto en una placa alar (dorsal) y una placa basal (ventral).

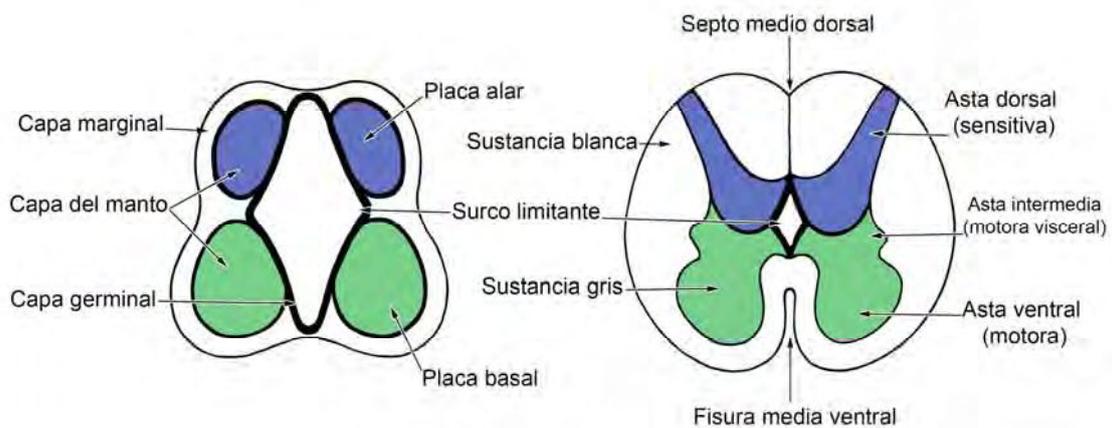


Figura 17. Esquema del desarrollo de la médula espinal de un mamífero. La evolución del tubo neural original permite distinguir distintos estadios hasta llegar a la conformación final.

A medida que avanza el desarrollo aumenta el espesor de la capa del manto por formación de nuevas neuronas y de la capa marginal donde se ubican los axones de estas. Progresivamente es evidente la disminución de los diámetros del canal neural. La señalización proveniente de la placa del suelo produce una fisura longitudinal en el plano medio ventral (fisura media ventral) que separa en dos porciones simétricas (derecha e izquierda) a las placas basales (Figura N° 17).

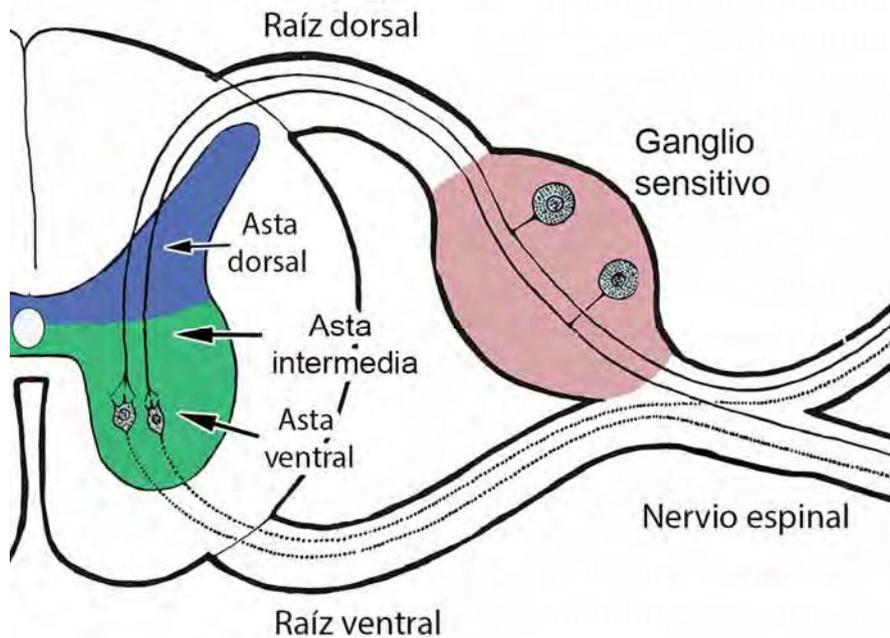


Figura 18. Esquema del desarrollo del tubo neural y la cresta neural del tronco en una sección transversal del tubo neural. Se identifican las tres astas que surgen por la proliferación del neuroepitelio, esto origina los distintos tipos neuronales que se encuentran en la sustancia gris de la médula espinal y en el ganglio espinal.

Las placas alares y la lámina marginal crecen hacia dorsal de tal forma que las partes derecha e izquierda de la capa marginal se adosan en el plano medio y en ese punto se forma un tabique de neuroglía (septo medio dorsal) que separa funcionalmente ambas mitades. La placa alar se transforma en el asta dorsal que contiene las columnas grises sensitivas. De la placa basal surgen las dos columnas grises motoras; una de ellas aparece en la capa del manto próxima al surco limitante y se designa como columna gris intermedia (motora visceral). Los axones de las neuronas de las placas basales cruzan la lámina marginal para salir del tubo neural y formar las raíces ventrales (motoras) de los nervios espinales. (Figura N° 18).

Como discutiremos en los siguientes capítulos, durante las primeras etapas del desarrollo, el embrión adopta un esquema de desarrollo segmentario. Un mielómero es un segmento de la médula espinal que se conecta por medio de un par de nervios con un segmento del mesodermo paraxial. Cada segmento del mesodermo paraxial es denominado somita y en él pueden

distinguirse un esclerótomo, un miótomo y un dermatomo. Estas regiones de los somitas evolucionan para formar huesos (esclerótomo), tejido muscular estriado (miotomo) y la dermis del dorso y de los miembros (dermatomo).

Dado que cada somita queda conectado a un segmento neural o mielómero específico, las conexiones nerviosas aún en el animal adulto mantienen un patrón segmentario o metamérico (Figura N° 19). Esta segmentación es visible durante un breve lapso de tiempo en algunos sectores del sistema nervioso central primitivo (rombómeros). Sin embargo, la emergencia de los nervios espinales y craneales representa un claro indicio de la organización segmentaria que poseen la médula espinal y el istmo del encéfalo. Esta relación somita/neurómero permite realizar la evaluación neurológica del individuo practicando la exploración metódica del aparato locomotor (músculos) y la superficie del animal (piel) para conocer la integridad del SNC (Figura N° 19).

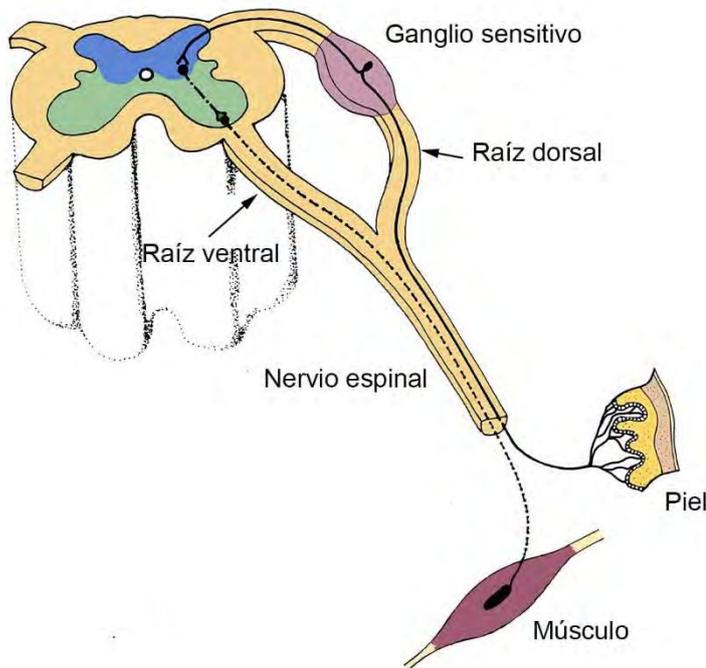


Figura 19. Relación entre el mielómero y los derivados musculares de un somito.

Desarrollo del Rombencéfalo: formación de la Médula oblongada, el Punte y el Cerebelo

El rombencéfalo es una vesícula alargada que se ubica entre el mesencéfalo y la médula espinal (Figura N° 20). A partir de esta vesícula forma el cerebelo, la médula oblongada (bulbo raquídeo) y el puente (protuberancia anular). Durante el desarrollo, esta larga vesícula se curva para formar la curvatura cervical en la zona de unión con la médula espinal y luego una curvatura pontina aparece en el medio del rombencéfalo. La vesícula rombence-

fálica está dividida en 8 segmentos evidentes (el istmo o rombómero 0 y los siguientes 7 rombómeros) y 4 pseudorombómeros que se observan como segmentos continuos sin división aparente.

Existen algunas diferencias entre el desarrollo de la médula espinal y el desarrollo de los órganos que surgen del rombencéfalo. En todos los segmentos rombencefálicos es evidente una expansión importante del techo del tubo neural. Esta expansión produce un desplazamiento de las placas alar y basal a una posición dorsolateral y ventromedial respectivamente (Figura N° 21). El canal neural se ensancha notablemente para formar el cuarto ventrículo y dorsalmente queda cubierto por una membrana del techo (tectoria) formada por una capa simple de células endocelómicas que evolucionan para formar la tela coroidea.

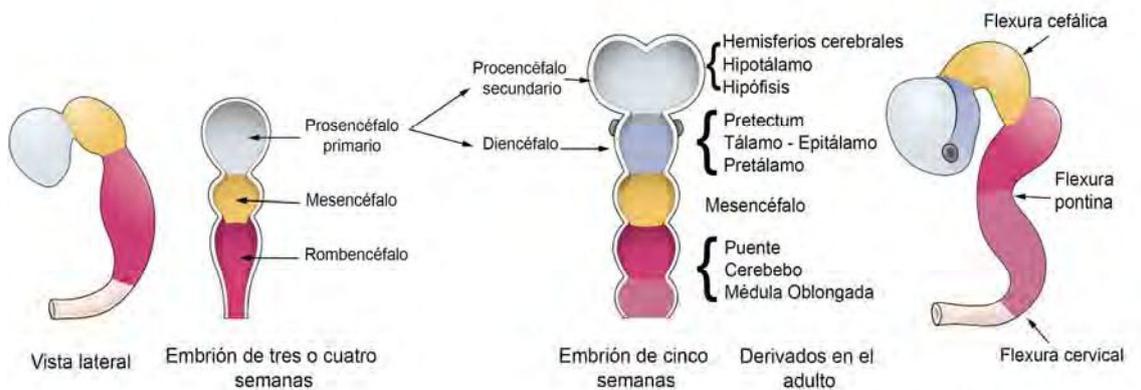


Figura 20. Vesículas encefálicas derivadas de la parte cefálica del tubo neural y su ubicación en un embrión de 3 y 5 semanas.

La fisura media ventral de la médula espinal no es evidente pues es reemplazada por tejido neural. El surco limitante está presente en la pared ventrolateral del canal neural (cuarto ventrículo) indicando la división de una porción dorsolateral (placa alar) y otra ventromedial (placa basal).

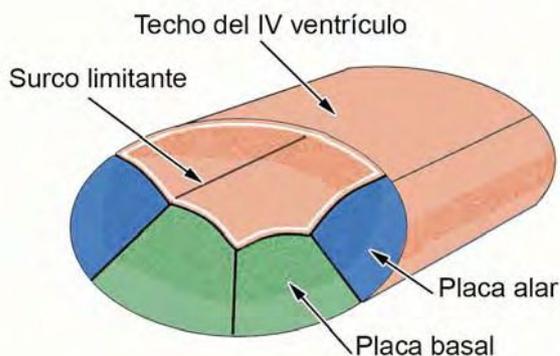


Figura 21. El esquema de la sección de la vesícula rombencefálica muestra el desplazamiento de las placas alar y basal. La lámina tectoria forma el techo del primitivo canal neural.

De estas dos placas grises se forman los núcleos sensitivos y motores de los nervios craneales y son anatómicamente continuación de las columnas de la médula espinal por lo cual poseen la misma función.

Tal como se observa en la médula espinal, donde cada mielómero se conectaba con el resto del cuerpo por medio de un par de nervios espinales, en el tronco del encéfalo cada segmento (rombómero) se conecta al resto de los órganos por nervios craneales (Figura 25). La médula oblonga-

da y el puente poseen las columnas grises donde se ubican los cuerpos de las neuronas que se originaron de la placa alar y de la placa basal. En la médula espinal estas columnas son continuas, pero en la médula oblongada y en el puente aparecen fragmentadas formando agrupamientos de neuronas llamados núcleos grises. Los núcleos contienen distintos tipos funcionales de neuronas (sensitivas, motoras e interneuronas). Los axones de las neuronas contenidas en los núcleos motores salen de la cavidad craneal para inervar músculos estriados de la cabeza y el cuello, o para terminar en las neuronas de los ganglios autónomos. Estas fibras forman parte de los nervios craneales V, VI, VII, IX, X, XI y XII. En el caso de las neuronas sensitivas primarias, como sucedía en el resto del animal, sus cuerpos se localizan en los ganglios sensitivos, y sus axones ingresan en el rombencéfalo para establecer sinapsis con neuronas de los núcleos sensitivos correspondientes (Figuras N° 22).

En el techo del rombencéfalo, las porciones dorsales de las placas alares se curvan para formar una zona intensamente proliferativa denominada *labios rómbicos* (Figuras N° 22 y 23). Este sector muestra una alta tasa de división celular y se encuentra muy próximo a los bordes de la tela coroidea. Los labios rómbicos en el sector más rostral del rombencéfalo se encuentran muy próximos y contactan uno con otro para formar *la placa cerebelosa*. Las neuronas nacidas en los labios rómbicos migran tangencialmente bajo la superficie del tubo neural precedidas por su axón en crecimiento y colonizan las zonas ventrales del rombencéfalo.

Este complejo proceso de migración que realizan las neuronas desde los labios rómbicos hacia las paredes laterales y ventral del rombencéfalo se produce siguiendo tres corrientes principales (Figuras N° 22):

- (a) *Migración del labio rómbico rostral*. Las células surgen de los *rombómeros 0 al 2* junto al borde coroideo de la placa cerebelosa y colonizan todo el esbozo del cerebelo. Esta capa mantiene propiedades proliferativas incluso durante el periodo postnatal.
- (b) *Migración de la porción media del labio rómbico*. Estas células nacen de los *rombómeros 3 al 7* y migran en parte rostralmente y luego, al llegar al r3 se dirigen ventralmente hasta ocupar posiciones ventrolaterales y ventromediales. Forman las neuronas de los núcleos pontinos y sus axones se dirigen transversalmente al cerebelo para formar los pedúnculos cerebelosos medios.
- (c) *Migración del labio rómbico caudal*. Estas células parten de los *pseudorombómeros 8-11* y migran superficialmente hasta una posición ventrolateral para formar el complejo olivar inferior de la médula oblongada. Los axones de estas neuronas también se proyectan al cerebelo y colaboran en formar los pedúnculos cerebelosos caudales.

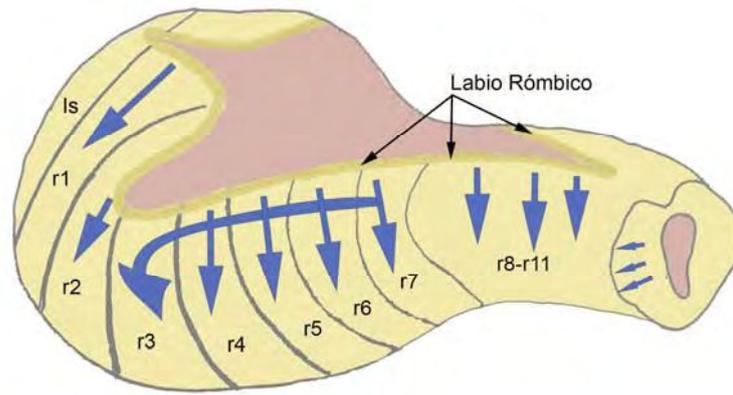


Figura 22. Esquema de la migración celular a partir de los labios rúbicos del rombencéfalo. La separación temprana de las placas alares deja un espacio dorsal de forma romboidal que ocupa la tela coroidea.

El cerebelo deriva de las células que migran desde la placa alar del rombencéfalo (Figura N° 22 y 23). Estas neuronas nacen en una región muy específica llamada istmo o rombómero 0 y de los rombómeros r1 y r2. El segmento identificado istmo es un señalizador secundario ya que factores inductores secretados desde aquí provocan la formación del cerebelo. Experimentos realizados seccionando el r0 e invirtiendo su posición dan como resultado la formación de dos cerebelos, uno por delante y otro por detrás del segmento seccionado.

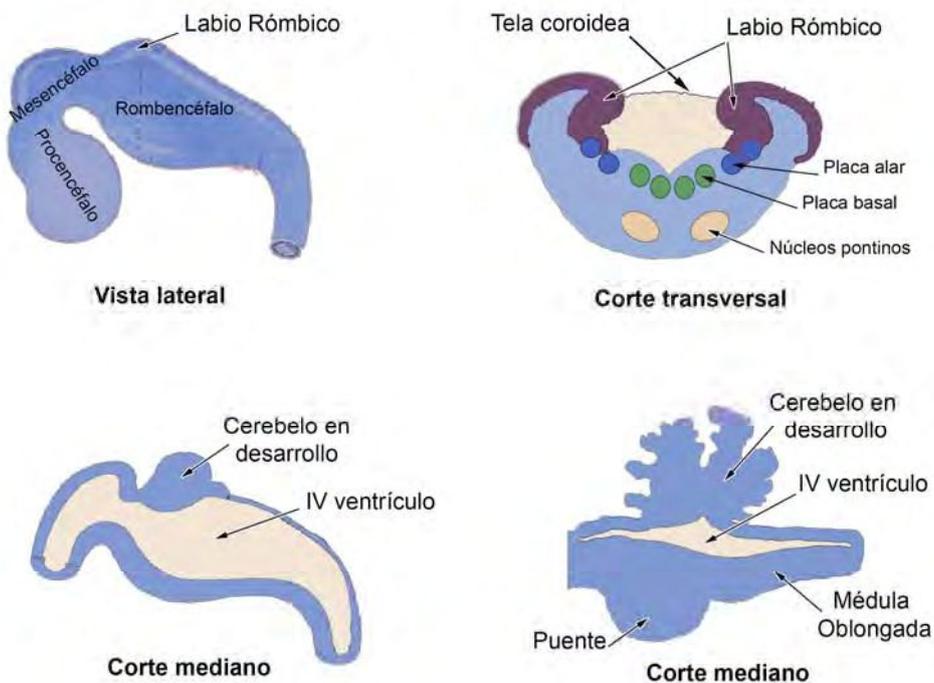


Figura 23. Esquema del desarrollo del cerebelo. En la vista lateral y los cortes sagitales se aprecia como el cerebelo se desarrolla a partir del labio rúbico y forma el techo del ventrículo rombencefálico (IV). En el esquema de la sección transversa se muestra el labio rúbico en desarrollo que va a cubrir la tela coroidea y el origen de los componentes celulares del cerebelo y de los núcleos del puente.

Al principio los elementos celulares que se encuentran en migración forman unos engrosamientos, a los cuales hemos denominado labios rómbicos. En estos labios se comprobó el origen de todos los componentes celulares del cerebelo. El brote cerebeloso crece progresivamente y se sitúa dorsal al puente y a la médula oblongada, de manera que pasa a cubrir la mayor parte de la tela coroidea y se transforma en el techo del IV ventrículo.

El puente es la parte del tronco del encéfalo que queda ubicada entre la médula oblongada y el mesencéfalo, ventral al cerebelo. Sus componentes celulares se originan, por un lado, de las placas basales que se expanden a manera de puente por la aparición de fascículos de fibras nerviosas que conectan la corteza cerebral y la cerebelosa con la médula espinal. Por otro lado, los núcleos pontinos se originan de los labios rómbicos (r3-r7), que como ya se mencionó derivan de las placas alares y poseen en este caso particular, funciones preponderantemente motoras. Existe también un grupo de núcleos del puente que se desarrollan a partir de las placas basales del rombencéfalo y que también poseen funciones motoras (Figuras N° 22).

El puente se encuentra en relación con un solo nervio craneal. El nervio trigémino (nervio craneal V) es un nervio mixto con un núcleo motor ubicado en el puente. Sus neuronas sensitivas primarias tienen los cuerpos celulares en el ganglio trigémino y son derivadas de las crestas neurales. Los axones de estas neuronas ingresan en el puente y hacen conexión con un largo núcleo sensitivo que se extiende desde el mesencéfalo hasta los primeros mielómeros cervicales. Este largo núcleo sensitivo está formado por neuronas derivadas de la placa alar del rombencéfalo y recibe toda la sensibilidad de las regiones de la cabeza.

Es interesante notar que la vesícula rombencefálica es el punto de partida del desarrollo de tres órganos con estructura anatómica y funciones muy diferentes. La médula oblongada y el puente que representan los órganos ventrales son en parte similares a la médula espinal. Poseen núcleos grises profundos agrupados en columnas y en estos órganos la sustancia blanca por donde discurren los axones también está ubicada en forma periférica. Sin embargo, el cerebelo muestra una organización compleja con las neuronas en la sustancia gris periférica que forma una verdadera corteza cerebelosa. La sustancia blanca tiene una posición central.

El puente y la médula oblongada forman el piso del IV ventrículo, mientras que el cerebelo forma el techo de este. El IV ventrículo está comunicado con el resto de los ventrículos y en su interior circula el líquido cefalorraquídeo. Es el remanente de la cavidad de la vesícula rombencefálica primitiva (Figuras N° 22).

Desarrollo del Mesencéfalo

El mesencéfalo es la parte más rostral del tronco del encéfalo y se desarrolla a partir de una vesícula única que no presenta segmentaciones secundarias. Las secciones transversas del mesencéfalo permiten observar como la pared del tubo neural se ensancha progresivamente por una proliferación simétrica debido a la alta tasa mitótica de las células. Esta proliferación reduce notable-

mente el diámetro del canal neural (Figura N° 24) que se estrecha y pasa a llamarse acueducto mesencefálico. El estrecho conducto resultante conduce el líquido cerebrospinal (cefalorraquídeo) desde el tercer ventrículo (diencefálico) hacia el cuarto ventrículo (rombencefálico)

La parte dorsal del mesencéfalo recibe el nombre de *techo o tectum*. Es un derivado de la lámina alar de la vesícula y evoluciona para formar dos pares de colículos. Tanto los colículos rostrales como los caudales poseen funciones sensitivas ya que forman parte de la vía visual y auditiva, respectivamente.

Las estructuras ubicadas en lateral y por debajo del acueducto forman el *tegmento del mesencéfalo* y en su mayoría son derivados de la placa basal de la vesícula mesencefálica. Existen numerosos núcleos grises en el tegmento, entre ellos los núcleos motores de los nervios craneales III y IV que inervan músculos del globo ocular y el núcleo rojo de importancia en la actividad motriz de los miembros. Sin embargo, numerosos experimentos han demostrado que no todos los núcleos que aparecen en el mesencéfalo tienen origen en esta vesícula. Neuronas que se originan en el diencefalo embrionario migran y colonizan el tegmento mesencefálico para formar áreas o núcleos grises. Este es el caso de la sustancia nigra, el área prerrubral y otros núcleos que aun se encuentran en investigación.

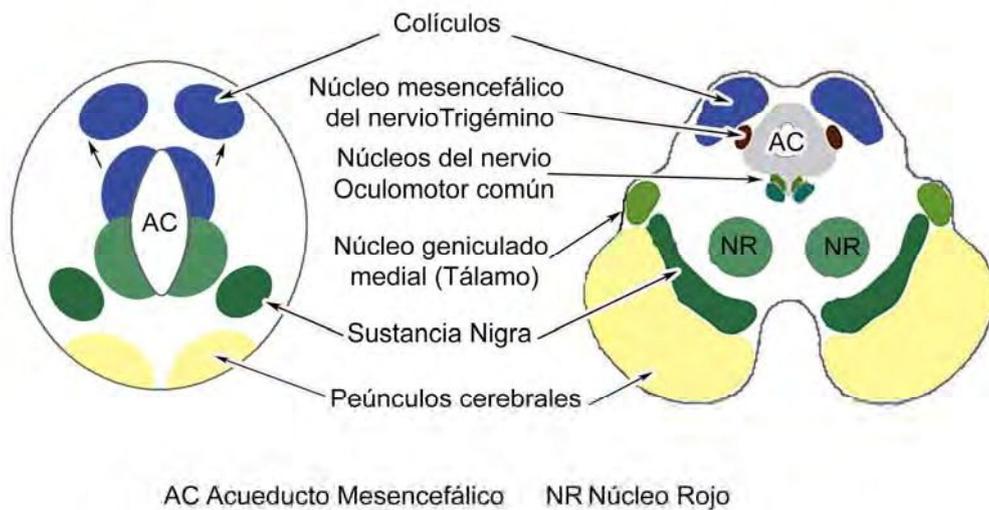


Figura 24. Las secciones transversales del mesencéfalo en desarrollo permiten observar las estructuras básicas de un neurómero. Las neuronas en la capa del manto se disponen en una placa alar que evoluciona para formar los colículos que ocupan el techo de la vesícula, y una placa basal que forma varios núcleos motores del tegmento mesencefálico. Algunas áreas grises del tegmento provienen de neuronas que migran desde el diencefalo como la sustancia nigra. La porción ventral de la vesícula está ocupada por los pedúnculos cerebrales derivados de la capa marginal y compuestos por axones que descienden desde la corteza cerebral.

La parte ventral del mesencéfalo está formada exclusivamente por axones. Dos gruesos fascículos de sustancia blanca llamados *pedúnculos cerebrales* forman la superficie ventral del mesencéfalo. Durante el desarrollo de esta vesícula, la capa marginal que rodea las placas basales se expande para formar los pedúnculos cerebrales. Estos pedúnculos son ruta para los

axones que descienden desde la corteza cerebral hasta los núcleos motores del puente y de la médula espinal.

Desarrollo del Cerebro

Al comenzar este capítulo mencionamos que el cerebro es quizás el órgano más complejo de los mamíferos. Actualmente el cerebro en su conjunto se define como el órgano que se desarrolla a partir de la primitiva vesícula prosencefálica. En su organización final aparecen componentes derivados de las vesículas telencefálicas (hemisferios cerebrales), de la vesícula diencefálica (epitálamo y tálamo) y otras derivadas del prosencéfalo secundario (Hipotálamo y neurohipófisis). En la néurula de 3 o 4 semanas de gestación del ser humano (18 días en el gato) son evidentes 3 vesículas encefálicas (Figuras N° 25) de las cuales la más rostral es el prosencéfalo. La primera modificación visible en esta vesícula es la aparición del esbozo de la vesícula óptica que crece como una protuberancia redondeada hacia lateral para luego formar una especie de copa.

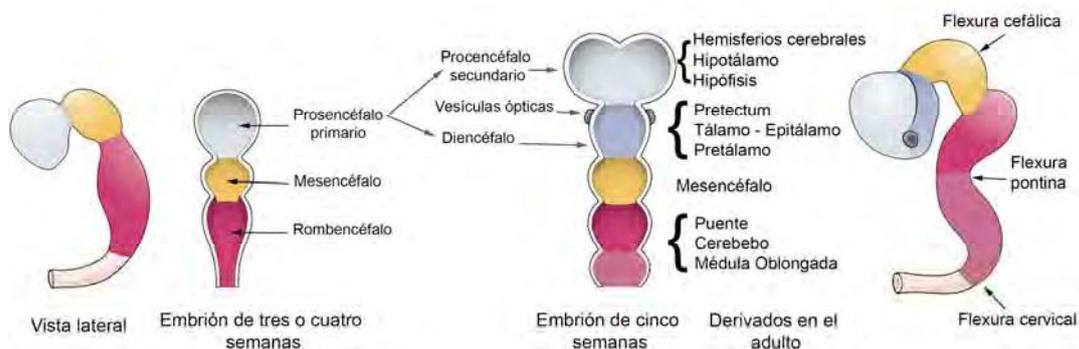


Figura 25. La Néurula de 5 vesículas puede observarse en embriones humanos de 5 semanas de gestación o en gatos en el día 20-22. Las vesículas telencefálicas son estructuras pares y el diencefalo queda como una vesícula impar conectada con las vesículas ópticas.

Luego la neurula pasa de un estadio de 3 vesículas a 5 vesículas encefálicas. Esto se debe al crecimiento desigual del prosencéfalo que forma hacia dorsolateral un par de vesículas telencefálicas. Para seguir un relato didáctico se puede considerar que el prosencéfalo original se diferencia en prosencéfalo secundario y diencefalo. El primero forma las vesículas telencefálicas hacia dorsal, mientras que la región mediana ubicada en ventral es el remanente del prosencéfalo secundario que interviene en la formación del hipotálamo basal, el infundíbulo y la neurohipófisis. Por otro lado, la porción más caudal del prosencéfalo original crece como una vesícula impar llamada diencefalo donde pueden diferenciarse tres prosómeros.

En resumen, los embriones en este estado del desarrollo poseen: (a) las vesículas telencefálicas como dos expansiones laterales que rápidamente adquieren gran desarrollo, (b) una

porción ventral mal diferenciada que es el remanente del prosencéfalo secundario y (c) la vesícula diencefálica en caudal que se continua con el mesencéfalo. (Figura N° 25 Y 26).



Figura 26. Esquema de una vista lateral del estado de tres y el estado de cinco vesículas. En la figura de la izquierda se observa como la parte ventral del prosencéfalo secundario indivisa y interviene en la formación del infundíbulo y la neurohipófisis.

En el interior del canal neural se encuentra el surco limitante que indica la separación de la placa alar y basal (Figura N° 25), pero este no se extiende más allá del mesencéfalo. Por esta falta de división en las paredes laterales del tubo neural ubicadas en posición más rostral se considera que el telencéfalo y la mayor parte del diencefalo son análogas a los derivados de la placa alar. Este desarrollo tan diferente de la vesícula rostral del tubo neural se debe a un cambio en la inducción molecular desde las regiones vecinas. Ventral al tubo neural en desarrollo se encuentra la notocorda (mesodermo axial) que está ampliamente demostrado es el inductor primario para forma neurómeros completos. Sin embargo, la notocorda se extiende debajo del tubo neural hasta el nivel del mesencéfalo, de forma que debajo de la vesícula prosencefálica aparece una formación de células mesodérmicas y endodérmicas que se denomina placa precordial. Hay indicios que las sustancias derivadas de esta placa inducen un desarrollo diferente y que por esta razón los componentes cerebrales son primariamente derivados de la placa alar.

El *protosegmento diencefálico* (Figura N° 25 y 26) se subdivide a su vez en tres segmentos o prosómeros (p1-p3). Numerados de atrás hacia delante, éstos contienen respectivamente en sus partes dorsales los territorios prospectivos del *pretectum* (p1 dorsal), del tálamo y epitálamo (p2 dorsal), y del pretálamo (p3 dorsal). Todas estas porciones mencionadas son partes estructurales del cerebro donde aparecen núcleos grises y tractos de fibras nerviosas. Las neuronas que se originan de las partes ventrales de estos prosómeros migran y forman la porción mas caudal del hipotálamo (la región mamilar y el tegmento prerrubral) casi en el límite con el mesencéfalo.

Inicialmente la cavidad de la vesícula diencefálica crece verticalmente en el plano mediano formando el III ventrículo (Figura N° 27). La continua proliferación celular en las paredes del diencefalo forma los núcleos grises del Pretálamo, el Tálamo y el Epitálamo de manera que reduce progresivamente la luz del ventrículo. Incluso la parte central crece hasta ponerse en contacto con la del lado opuesto formando la adhesión intertalámica. La cavidad del III ventrículo queda

interrumpida por esta adhesión, de forma que ventral a ella, el III ventrículo es una hendidura vertical entre las paredes del hipotálamo en desarrollo que se continúa en el tallo de la neurohipófisis. Dorsal a la adhesión intertalámica el III ventrículo está cubierto por una estrecha lámina derivada de la placa del techo y formada por una sola capa de células endimarias y mesénquima vascular, esta estructura dará origen al plexo coroideo del III ventrículo. De la porción más caudal de la placa del techo surge la glándula pineal o epífisis (glándula que sirve de intermedio entre la acción de la luz y la oscuridad y los ritmos endocrinos y del comportamiento).

El *prosencefalo secundario* no posee segmentos evidentes y forma el resto del cerebro. Precozmente, de la parte dorsal de este protosegmento se forman las vesículas telencefálicas, las cuales evolucionan para transformarse en los hemisferios cerebrales. La porción basal (ventral) del prosencefalo secundario forma las distintas partes del hipotálamo incluida la neurohipófisis.

El *hipotálamo alar o protálamo* deriva de la parte ventral de la placa alar del prosencefalo secundario y esta formado por varios núcleos con importantes funciones autónomas. En el hipotálamo se han identificado centros para la regulación de las funciones viscerales como el sueño, el hambre/saciedad, la temperatura corporal y la conducta emocional.

Las *vesículas telencefálicas* en un principio son dos dilataciones dorsolaterales del prosencefalo pero, se modifican sustancialmente para transformarse en los hemisferios cerebrales. Para el correcto desarrollo de los hemisferios cerebrales es necesario que se formen neuronas que migren ordenadamente hacia la corteza cerebral y luego que esta corteza se pliegue para formar los surcos y circunvoluciones típicos de la superficie cerebral. Por otro lado, también en el cerebro aparecen núcleos grises (cuerpo estriado) profundos que representan los únicos derivados de la placa basal dentro del telencefalo. La cavidad original de la vesícula telencefálica se reduce notablemente y queda formando los ventrículo laterales que comunican con el tercer ventrículo y contienen líquido cefalorraquídeo.

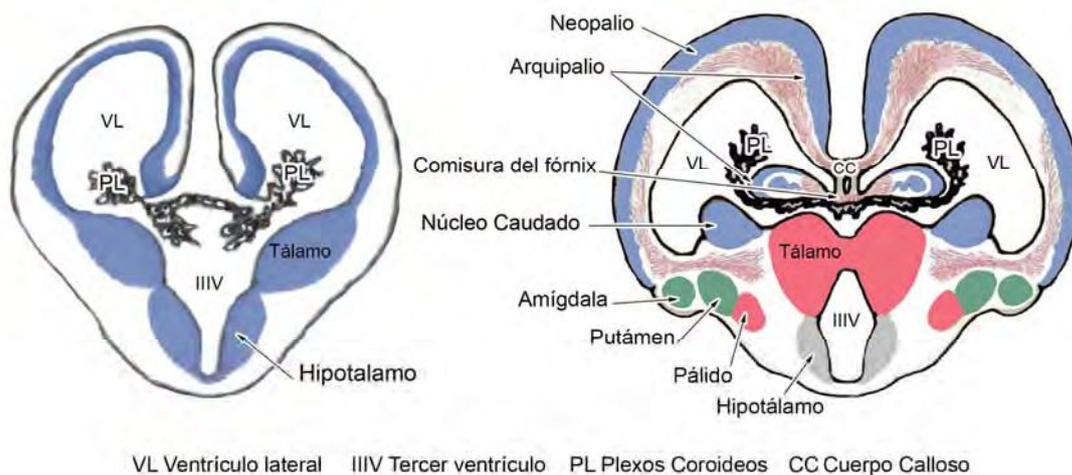


Figura 27. Sección transversa de la vesícula prosencefálica y del prosencefalo secundario. Se observa como las vesículas telencefálicas crecen hacia dorsal y lateral y en su interior la cavidad queda formando el ventrículo lateral (VL). En la sección la parte visible del diencéfalo forma los núcleos del tálamo y el III ventrículo. Los sectores ventrales dan origen a los núcleos del hipotálamo y contienen parte de la cavidad del III ventrículo.

Las neuronas corticales se originan de neuroblastos nacidos en la capa germinal (región ventricular y subventricular) que rodea los ventrículos laterales (Figura N° 27) y migran superficialmente para formar la sustancia gris cortical. Numerosos axones de estas neuronas estructuran la sustancia blanca del cerebro donde se distinguen distintos fascículos formados por fibras de asociación, fibras comisurales y fibras de proyección.

Los neuroblastos migran desde la placa alar y comienzan a disponerse en forma de capas o estratos para formar la corteza cerebral. Este proceso se lleva a cabo a través de oleadas migratorias, así los neuroblastos producidos en etapas tempranas ocuparán una posición profunda en la corteza, mientras que aquellos producidos en oleadas posteriores se dispondrán en niveles superficiales a los primeros. Por otro lado, el plegamiento de la corteza cerebral es un proceso que aparece mucho después y los mecanismos que lo regulan aun se encuentran en debate.

Los únicos componentes telencefálicos derivados de la placa basal están representados por los núcleos de la base del cerebro, también conocidos como cuerpo estriado. Este complejo nuclear se ubica en el interior del cerebro debajo de los ventrículos laterales y entre la corteza y el tálamo. El núcleo caudado, el claustró y el putamen (parte lateral del núcleo lenticular) tienen un claro origen telencefálico. Sin embargo, el pálido (parte medial del núcleo lenticular) aparentemente nace de células ubicadas originariamente en el diencefalo).

Crestas Neurales y sus derivados

Las células de las crestas neurales se originan a partir del ectodermo, exactamente en el punto de unión entre el ectodermo neural y no neural. Esta población celular al principio se ubica dorsalmente entre el ectodermo y el tubo neural (Figura N° 28), pero luego, las células adquieren una forma mesenquimática típica y comienzan un proceso de migración que se extiende a todo lo largo del embrión, para dar origen a una amplia variedad de estirpes celulares. Las células originadas en la cresta neural tienen la particularidad de migrar lejos de su fuente de origen hacia lugares específicos del embrión. Para esto deben reconocer y responder a señales que las guían a lo largo de las rutas migratorias específicas hasta sus destinos finales.

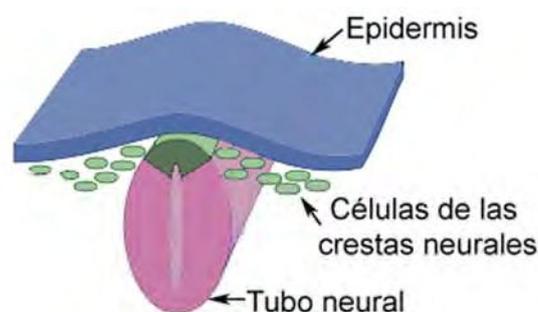


Figura 28. Las células de la cresta neural poseen origen en el ectodermo e inician un rápido proceso de migración siguiendo distintas rutas.

Las crestas neurales no se forman a todo lo largo del borde de la placa neural y se encuentran ausentes en la porción más rostral, donde se forma el telencéfalo y el diencefalo. El extremo rostral de la cresta neural se encuentra aproximadamente en el nivel de la vesícula diencefálica (Figura N° 28).

Las crestas neurales intervienen en el desarrollo de una gran cantidad de estructuras embrionarias. Es tan amplio el abanico de estirpes celulares a la cuales dan origen que muchos autores consideran a la cresta neural como una cuarta hoja embrionaria, con una potencialidad semejante al mesodermo. Algunos de los tipos celulares que toman origen desde la cresta neural son:

- Las neuronas y células gliales de los ganglios sensitivos y autónomos.
- Las neuronas y células de la glía de las paredes del tubo digestivo.
- Las células productoras de adrenalina de la médula de la glándula adrenal.
- Las células de la epidermis que contienen melanina (melanocitos).
- Numerosos componentes de los tejidos conectivos (cartílago, hueso, tejido conectivo, etc.) de la cabeza.
- Los odontoblastos de los dientes.
- Las células C de la tiroides.
- Las células de Schwann.
- Las Leptomeninges.

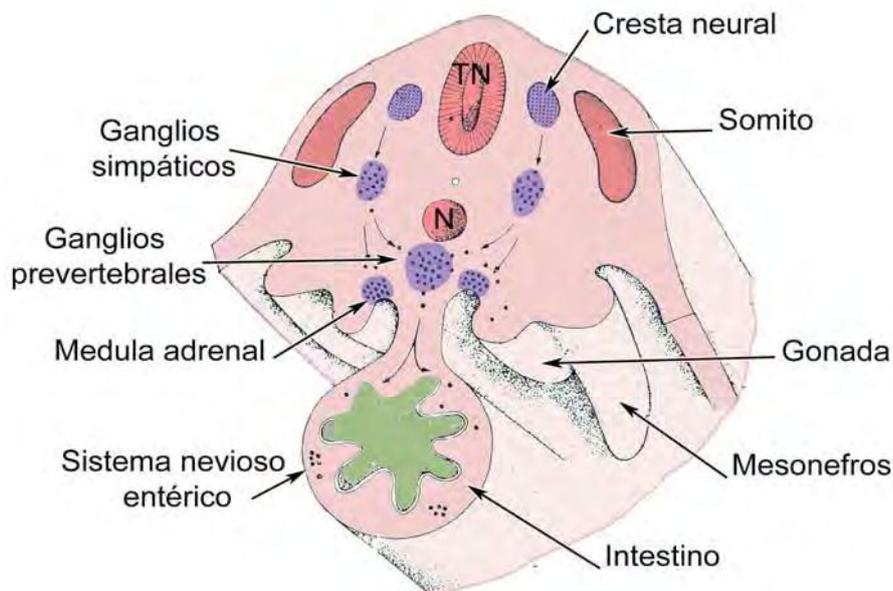


Figura 29. Representación esquemática de las crestas neurales y las rutas migratorias de las células derivadas de la cresta neural del tronco.

La cresta neural se investiga dividida en cuatro *dominios* o *sectores* principales. En cada uno de ellos, las células migran por rutas específicas hasta alcanzar su destino final donde se diferencian para formar distintos tipos celulares (Figura N° 30).

- (a) Las células de la *cresta neural craneal (cefálica)* se diferencian a ambos lados de las vesículas encefálicas, en especial en los sectores vecinos al rombencéfalo y el mesencéfalo. Se han identificado dos momentos u oleadas migratorias que muestran estas células. La primera oleada aparece muy temprano en el desarrollo y está formada por células que migran en sentido ventrolateral. Algunas de estas permanecen próximas a las vesículas cefálicas y forman los ganglios sensitivos de los nervios craneales. Otras células de esta primera oleada colonizan los arcos y bolsas faríngeas e intervienen en la formación del mesénquima craneofacial donde se diferencian hacia cartílago, hueso y tejido conectivo de la cara. También en esta oleada migratoria aparecen las células que se diferencian para formar a las células del timo, las células C de la tiroides y los odontoblastos del primordio del diente. Las células de la segunda oleada migran poco tiempo después que las anteriores y se dirigen hacia unos engrosamientos transitorios del ectodermo de la cabeza y cuello llamados *placodas*. Las placodas son estructuras ubicadas en puntos específicos de la cabeza del embrión y evolucionan para formar órganos sensoriales complejos. Existen placodas que se diferencian para formar parte del sistema del olfato, de la audición y del gusto. Otra placoda si bien no tiene función estrictamente sensorial forma el cristalino del ojo.

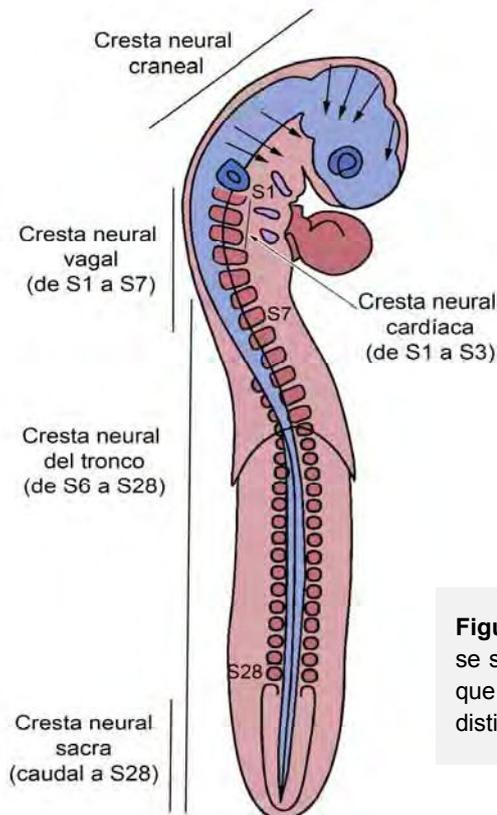


Figura 30. Esquema de los distintos dominios en que se subdivide la cresta neural. Las estirpes celulares en que se diferencian las células de la cresta neural son distintas según la región considerada.

- (b) Las células de la *cresta neural del tronco* se ubican desde el somita seis hasta la parte más caudal del embrión y migran a través de dos rutas principales. La ruta migratoria temprana la siguen las células que se desplazan ventrolateralmente a través de la mitad anterior de cada esclerotoma. Estas células se mantienen dentro de los esclerotomas y forman los ganglios de la raíz dorsal de los nervios espinales, que contienen las neuronas sensitivas. Otras células continúan más ventralmente hasta alcanzar las aortas dorsales y forman los ganglios simpáticos, la médula adrenal y los grupos de neuronas que rodean la arteria aorta. La segunda ruta de migración es algo más tardía y es seguida por las células que se convierten en melanocitos de la piel. Su migración es en sentido dorsolateral hacia el ectodermo no neural y se mueven luego para colonizar toda la piel.
- (c) Las células de la *cresta neural vagal y sacra* se originan en la proximidad de los somitas uno a siete y en los segmentos sacros (caudales al somita 28) y realizan una migración hacia el intestino embrionario. En las paredes de los órganos derivados del intestino primitivo (tubo digestivo) forman los distintos componentes celulares (neuronas y glía) del sistema nervioso entérico (SNE). Esta subdivisión del sistema nervioso autónomo comanda primariamente los movimientos del tubo gastrointestinal.
- (d) Las células de la *cresta neural cardíaca*: es un pequeño grupo de células que se originan próximas a los tres primeros somitas. Estas células producen la totalidad del tejido conectivo-muscular de la pared de los grandes vasos arteriales a medida que se originan desde el corazón. También se ha demostrado que pueden diferenciarse a melanocitos y neuronas. Sin embargo, algunas de ellas colonizan los últimos arcos faríngeos (tercero, cuarto y sexto) y forman cartílago y tejido conectivo.

Desarrollo del sistema tegumentario

La piel es el órgano más grande del organismo animal. Posee numerosas funciones y su estructura puede variar ligeramente según la región considerada. Sin embargo, la piel tiene un doble origen embrionario. La capa superficial o epidermis proviene del ectodermo no neural, mientras que la capa profunda o dermis, se desarrolla a partir del mesodermo lateral y paraxial.

Durante las primeras semanas de gestación, el embrión está cubierto por una capa única de células ectodérmicas de morfología cuboide que descansan sobre un mesénquima poco diferenciado (Figura N° 31). El epitelio ectodérmico por mitosis origina una capa superficial de células aplanadas llamada peridermo que se transforma transitoriamente en el recubrimiento superficial del embrión. Esta es una cubierta temporal que se desprende en la segunda mitad de la gestación. La capa basal o germinativa (primitivo ectodermo) mantienen un estado de activa proliferación, de forma que las células hijas se ubican más superficialmente formando una capa intermedia que cubre la capa basal o germinativa. En la capa basal se genera un factor de crecimiento (factor de crecimiento transformante alfa) producido por las células que forman la

misma. El factor de crecimiento actúa sobre la misma célula que lo produce (acción autocrina) y estimula la división celular y el desarrollo de la epidermis a partir de la división de las células de la capa basal. Siguiendo este patrón de desarrollo, la epidermis aumenta su espesor por el agregado de capas o estratos para paulatinamente adquirir su organización definitiva que consiste en cuatro capas básicas:

- El estrato basal o germinativo que mantiene su capacidad de producir nuevas células durante toda la vida del individuo.
- El estrato espinoso grueso constituido por células poliédricas voluminosas.
- El estrato granuloso cuyas células contienen pequeños gránulos de queratohialina.
- El estrato córneo que constituye la superficie resistente y de aspecto escamoso de la epidermis (compuesto por células muertas compacta que poseen abundante queratina).

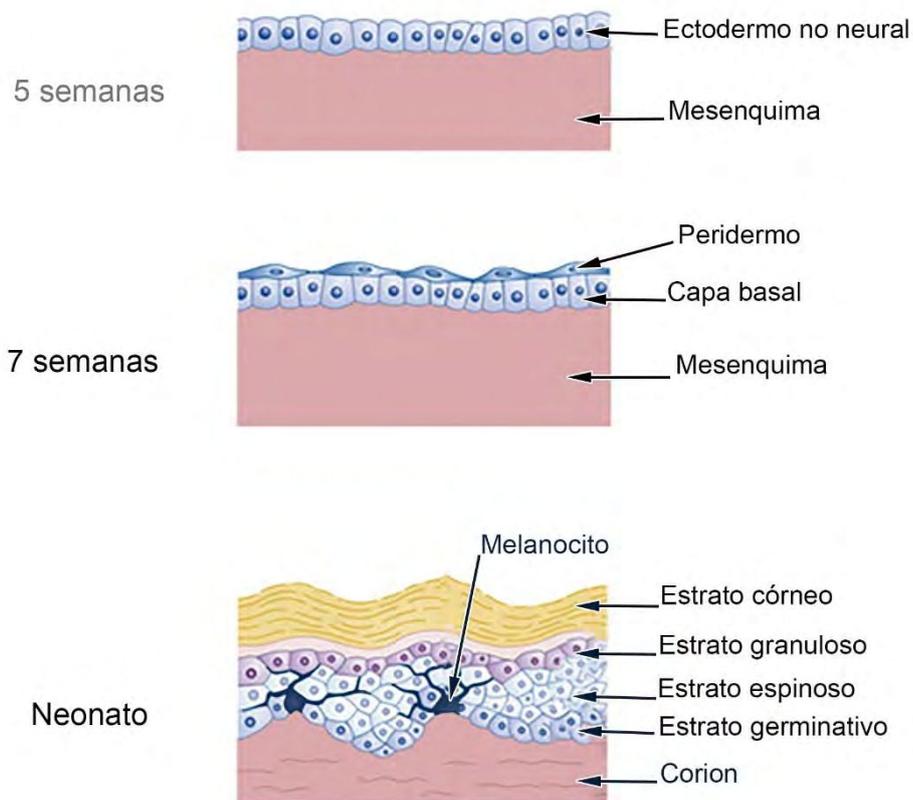


Figura 31. Esquema de las capas de la piel del humanos en la quinta semana de gestación; en la séptima semana de gesación; y en la piel del neonato.

El desarrollo de la piel es un proceso lento. Hasta la séptima semana de gestación en seres humanos, la piel sólo cuenta con tres capas ectodérmicas (peridermo-estrato intermedio-estrato germinativo) y una dermis poco diferenciada. En la segunda mitad de la vida intrauterina la epidermis es invadida por los melanocitos originados de la cresta neural. Tal como se mencionó previamente, la dermis que es la parte conjuntiva de la piel se origina del mesodermo

lateral y de los dermatomas de los somitas. A partir del segundo tercio de la gestación la dermis comienza a formar numerosas papilas irregulares (papilas dérmicas) que se proyectan hacia la epidermis.

La dermis y la epidermis interactúan en sitios específicos para crear las glándulas sudoríparas y los apéndices cutáneos: pelos, escamas o plumas (según la especie). Las glándulas sebáceas se originan a partir de brotes de la pared epitelial del folículo piloso. Estos procesos aparecen en el último tercio de la gestación y por ejemplo en un feto equino (11 meses de gestación), la piel carece de folículos pilosos hasta el 8 mes de vida intrauterina.

La piel del feto está cubierta por una sustancia blanca (unto sebáceo) formada por la secreción de las glándulas sebáceas y por células epidérmicas y pelos descamados. Esta capa protege a la piel de la maceración que produce el líquido amniótico que baña el feto externamente.

Referencias del capítulo

- Climent, S., Sarasa, M., Muniesa, P. & Terrado J. (1998). Manual de anatomía y embriología de los animales domésticos. Conceptos básicos y datos aplicativos. Sistema Nervioso Central y Órganos de los Sentidos. Ed. Acribia, Zaragoza.
- Gilbert, W. (2005) Biología del desarrollo. 7º ed. Editorial Panamericana. ISBN 950-7903-912-4
- Langman, Embriología médica. 13ª edición. Editorial Wolters Kluwer. 2016
- Noden, D.M. Y De Lahunta, A (1990). Embriología de los animales domésticos. Acribia.
- Delmann, H. Histología Veterinaria. Segunda edición. Acribia. 1996.
- De La Hunta, A. Veterinary Neuroanatomy and clinical Neurology. W.B. Saunders company. Philadelphia. Segunda edición. 1983
- Dyce Km, Sack Wo, Wensing Cjg (2011) Anatomía Veterinaria. Cuarta edición. Ed. McGraw-Hill Interamericana. México. La edición en español es de Manual Moderno (2015) ISBN: 978-607-448-5073.
- Gómez Dumm, C.L.A. Atlas de Embriología humana. Segunda edición. Editorial Celsius. 1989.
- Michel, G. Y Schwarze, E. (1979) Anatomía Veterinaria. Tomo VI. Embriología. Ed. Acribia.
- Zuccolilli, G. Neurobiología Básica. Conceptos para medicina veterinaria. Segunda edición. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. Buenos Aires. Argentina. 2003.

Actividad práctica del capítulo 3

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Desarrollo del Sistema Nervioso. Neurulación primaria y secundaria. Diferenciación del neuroectodermo (estadio de placa, surco y tubo neural).

Evolución del Tubo Neural. Diferenciación del eje céfalo-caudal (neurómeros) y dorso-ventral (placa alar, basal, del piso y del techo) de las estructuras del tubo neural.

Desarrollo de la médula espinal y de las vesículas cefálicas. Formación de sustancia gris y blanca. Histogénesis.

Desarrollo de la epidermis y de las estructuras cutáneas. Características de la piel fetal. Ontogenia de la dermis y epidermis. Histogénesis de las faneras.

Cresta neural del tronco. Migración celular y derivados. Formación de los ganglios nerviosos (sensitivos y autónomos) y nervios. Formación de la médula adrenal.

Cresta neural cefálica. Migración celular y derivados. Formación de los ganglios nerviosos (sensitivos y autónomos) y nervios. Formación del esqueleto de la cabeza (osificación endomembranosa)

Cresta neural vagal-sacra y cardíaca. Migración celular y derivados. El sistema nervioso entérico.

B- OBJETIVOS DE LA ACTIVIDAD

1. Conocer y comprender los aspectos fundamentales de la evolución de la capa ectodérmica. Asociar el desarrollo del ectodermo con el sistema nervioso, la piel y las estructuras derivadas de las crestas neurales.

2. Reconocer en esquemas y muestras de embriones los órganos del sistema nervioso y su relación con las estructuras vecinas, en las distintas etapas del desarrollo embrionario.

3. Identificar las distintas capas que posee la piel y reconocer el origen embrionario de cada una de ellas.

4. Conocer y comprender la potencialidad de las crestas neurales como cuarta hoja embrionaria. Identificar los distintos tejidos derivados de la cresta neural, su ubicación en los distintos órganos y su relación con las regiones embrionarias.

5. Estimular en el alumno la observación metódica y el uso apropiado de la nomenclatura científica.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación

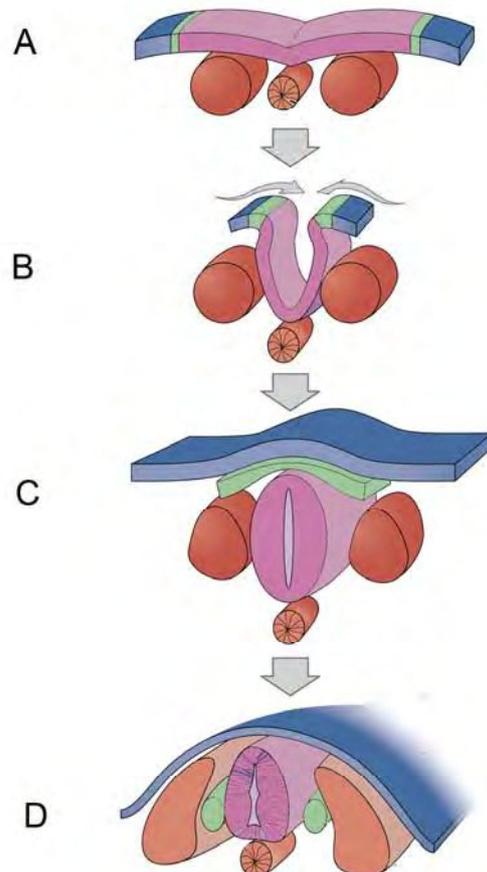
EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. EVOLUCIÓN EMBRIONARIA DEL ECTODERMO: DESARROLLO DEL SISTEMA NERVIOSO

1- Elabore un cuadro que resuma en forma organizada los derivados del ectodermo. El cuadro debe incluir y relacionar los siguientes conceptos:

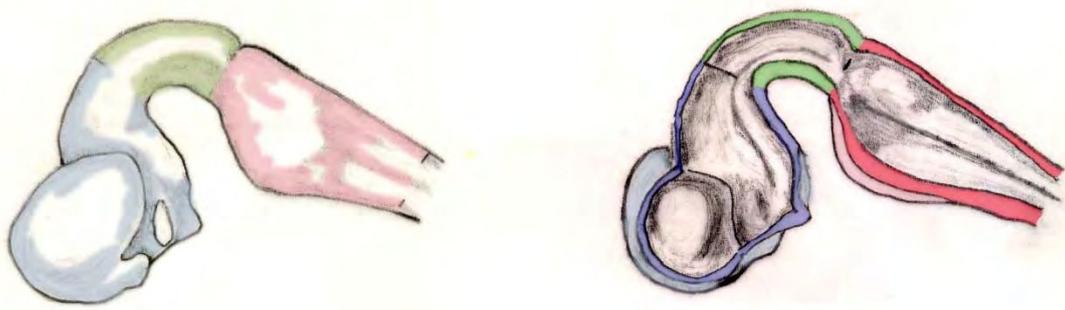
epidermis – tubo neural – crestas neurales – ectodermo neural – ectodermo no neural – vesículas encefálicas – melanocitos – ganglios autónomos – neuronas motoras – astrocitos – médula adrenal – ectodermo – neuronas sensitivas – médula espinal – oligodendrocitos – células endoteliales – retina.

2- a- El siguiente esquema representa cortes transversales de diferentes estadios de desarrollo del tubo neural. Identifique en cada sección: la parte dorsal y ventral del embrión. Luego identifique y referencia las siguientes estructuras: ectodermo no neural, células de las crestas neurales, tubo neural, luz del tubo neural, notocorda, hoja mesodérmica del embrión.

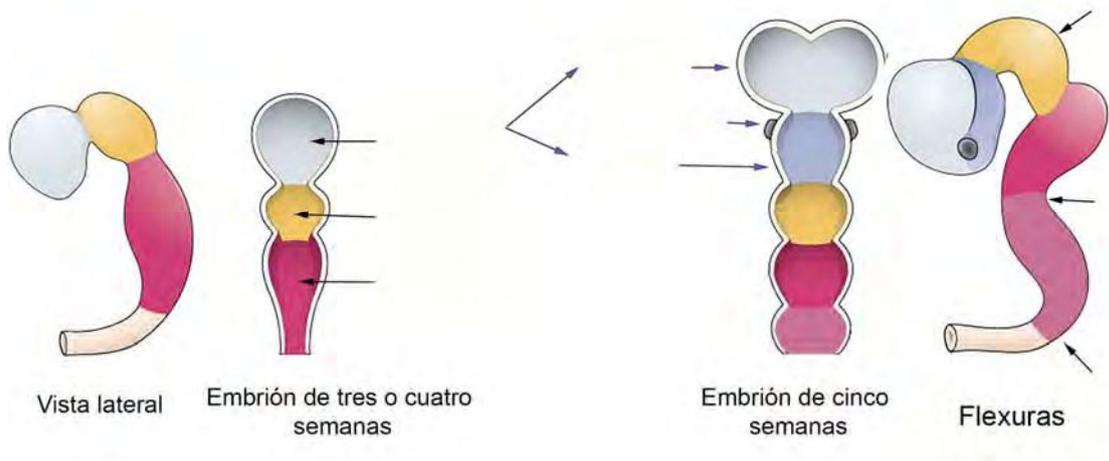
b- En el esquema D identifique y referencie la epidermis, el tubo neural y las células de la cresta neural. La epidermis y la notocorda producen sustancias inductoras que determinan la formación de zonas celulares específicas dentro del tubo neural, conocidas como placas. Dibuje o coloree en el esquema anterior las placas que forman un neurómero del tubo neural.



3- a) El tubo neural y las vesículas son órganos huecos que contienen una cavidad. Dicha cavidad posee distinta forma y dimensiones según la región considerada y en consecuencia se designa con diferentes nombres. El esquema representa el tubo neural de un embrión de 20 días de gestación en felinos. Indique en la figura de la izquierda las vesículas y en la figura de la derecha las cavidades que se forman en las distintas regiones del tubo neural.

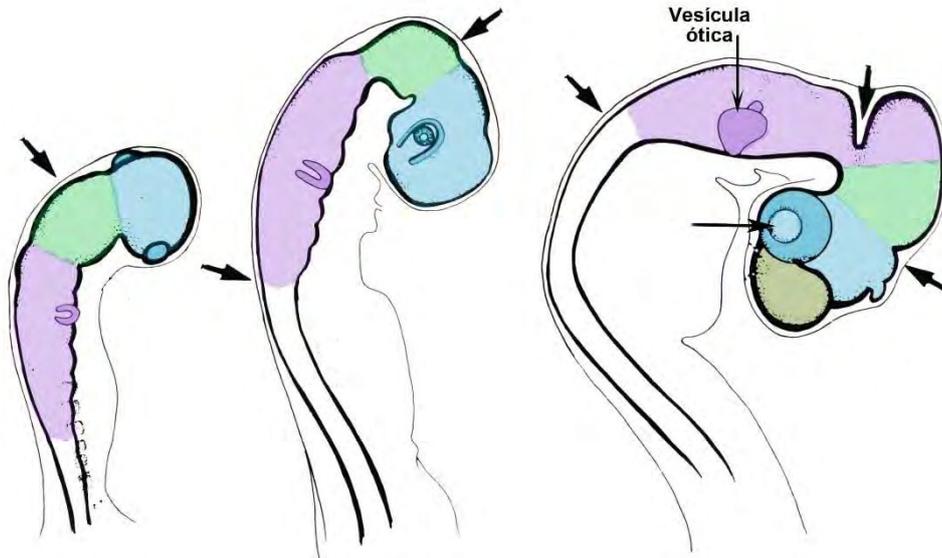


b) El esquema representa la evolución del tubo neural de una néurula que evoluciona del estadio de 3 a 5 vesículas. Identifique las estructuras referenciadas y complete con los nombres de las mismas. En el estadio de 5 semanas coloque el nombre de las cavidades en que se transformará la cavidad del tubo neural según su localización. Identifique las curvaturas que sufre la parte cefálica del tubo neural y complete las flechas.

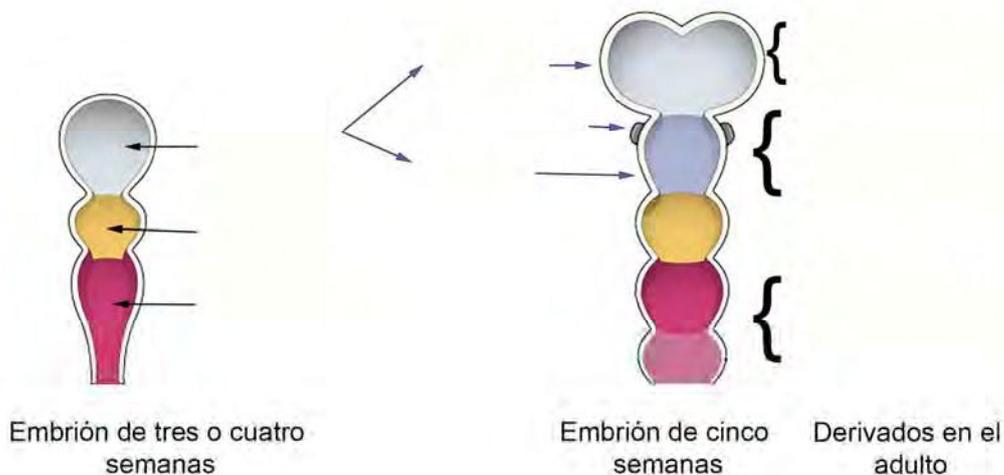


4- Durante la neurulación temprana los precursores de las principales regiones encefálicas se vuelven aparentes como resultado de movimientos celulares. El extremo cefálico del tubo neural pasa de un estadio de tres a cinco vesículas cefálicas. Durante esta transformación ya son evidentes las copas ópticas. El encéfalo crece más rápido que los tejidos circundantes y la compresión obliga a una remodelación del eje del tubo neural. Como consecuencia en diferentes etapas aparecen flexuras en tres localizaciones.

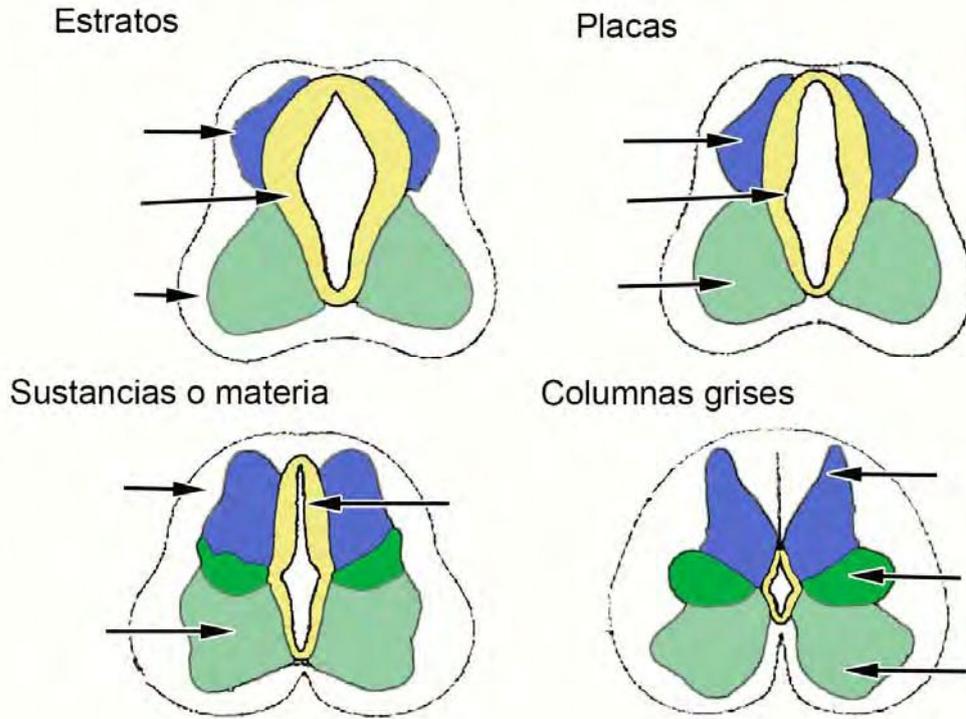
Identifique en el esquema las flexuras, las vesículas cefálicas y las copas ópticas.



5- Como se mencionó en el ejercicio 3, la parte rostral del tubo neural de los mamíferos se modifica drásticamente para formar tres vesículas cefálicas primarias. Una vez que estas regiones cefálicas primitivas quedan establecidas, sufren divisiones, cada una de las cuales produce regiones encefálicas en el adulto. Complete en el esquema los nombres de las vesículas y mencione los órganos derivados de cada una.



6- La médula espinal es el mejor ejemplo de un desarrollo simétrico y por capas funcionales del tubo neural. Según el momento del desarrollo se pueden distinguir estratos o capas, placas ubicado en uno de los estratos y la formación de sustancias divididas en columnas y cordones. De acuerdo con esto complete las referencias de la figura



7- Explique sintéticamente como están formadas cada una de estas capas o estratos celulares.

.....

.....

.....

.....

8- Identifique en la figura del ejercicio 6 las estructuras: que se citan a continuación y coloque los números según corresponda

- 1) Asta dorsal, 2) Asta intermedia, 3) Asta ventral, 4) Sustancia gris, 5) Sustancia blanca, 6) Canal central de la médula espinal, 7) Fisura media ventral, 8) Septo medio dorsal.**

9- Mencione que tipo de función posee el asta dorsal, el asta intermedia y el asta ventral.

.....

.....

.....

.....

10- Defina los siguientes conceptos:

a) **Neurómero**

.....

b) **Mielómero**

.....

c) **Rombómero**

.....

d) **Prosómero**

.....

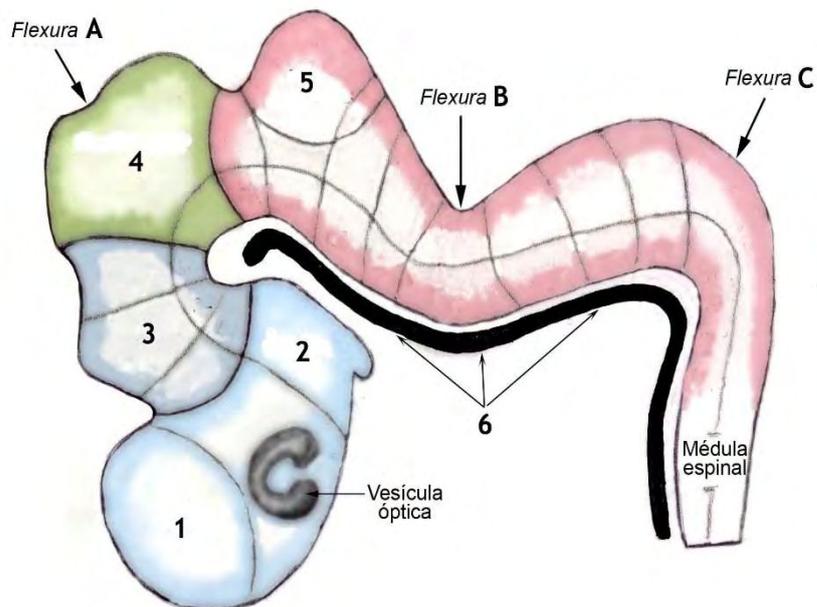
11- a- En el siguiente esquema de la parte cefálica de un tubo neural en estadio de 5 vesículas identifique con números los rombómeros, pseudorombómeros y los prosómeros. En la misma figura identifique las estructuras numeradas y complete las referencias

1..... 2..... 3.....

4..... 5..... 6.....

Flexura A **Flexura B**

Flexura C



b- Explique sintéticamente la evolución de los rombómeros y pseudorombómeros de acuerdo con las distintas corrientes migratorias celulares y mencione que órganos se desarrollan a partir de ellos.

.....

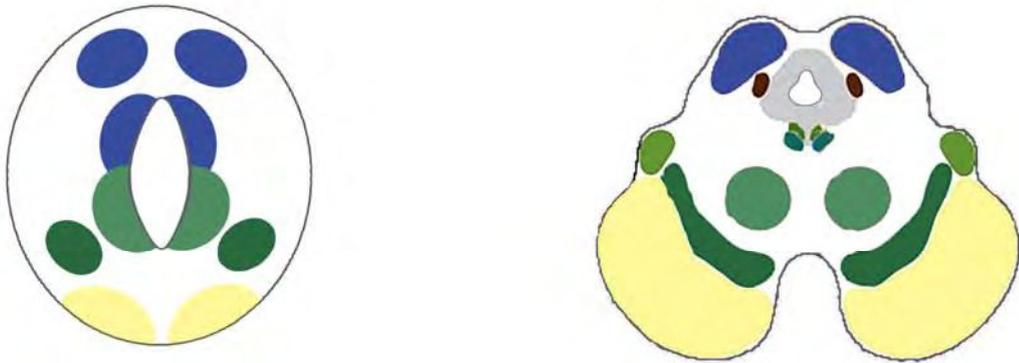
.....

.....

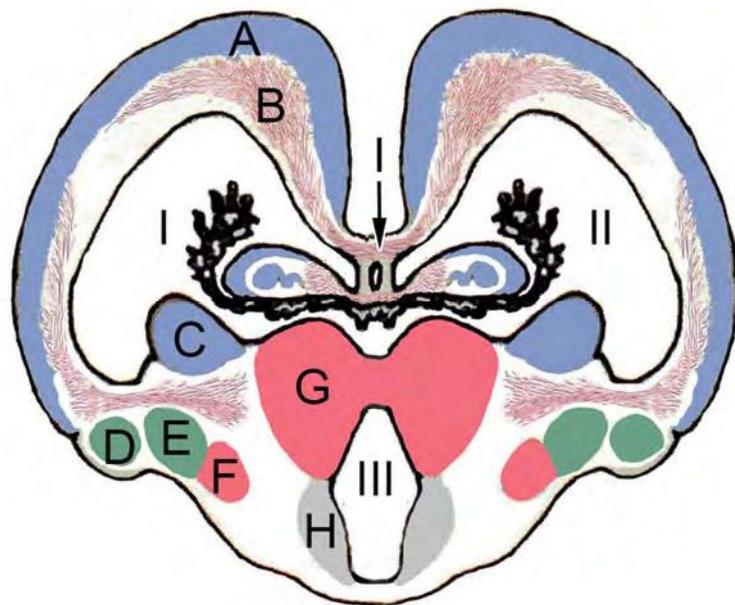
.....

12- El siguiente esquema representa la evolución del mesencéfalo. Identifique las estructuras y mencione de que placas del tubo neural derivan.

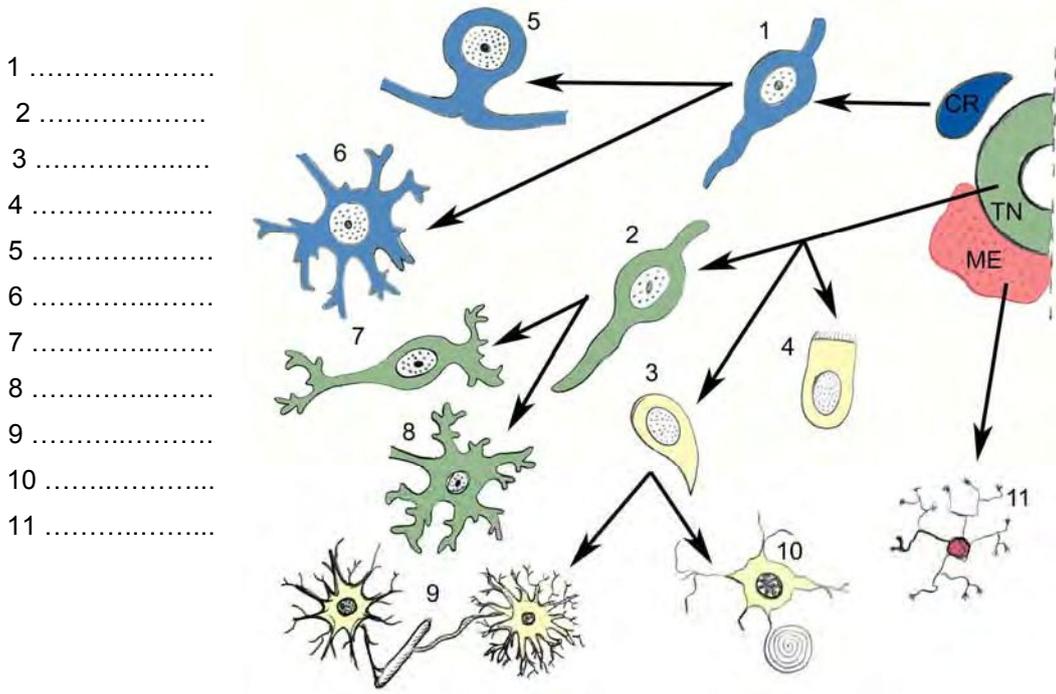
En el esquema de la derecha marque con una llave a que sector se denomina: techo, tegmento del mesencéfalo y pedúnculos cerebrales.



13- En el siguiente corte coronal de un encéfalo en desarrollo identifique las estructuras indicadas con números y letras. Especifique de que parte derivan cada una (**telencéfalo, prosencéfalo secundario o diencéfalo**).



14- Complete el esquema con el nombre de las células que se forman por el proceso de histogénesis en el sistema nervioso.



- 1
- 2
- 3
- 4
- 5
- 6
- 7
- 8
- 9
- 10
- 11

CR

TN

ME

15- Las células de las crestas neurales del embrión en desarrollo pueden dividirse en cuatro dominios principales cada uno con derivados y funciones específicas.

a- Explique sintéticamente los diferentes dominios de las crestas neurales y que estructuras originan cada uno de ellos.

.....

.....

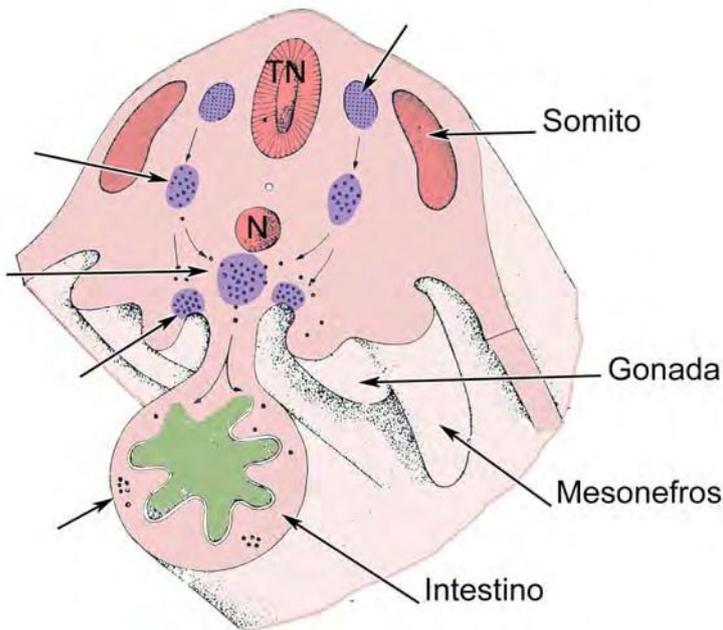
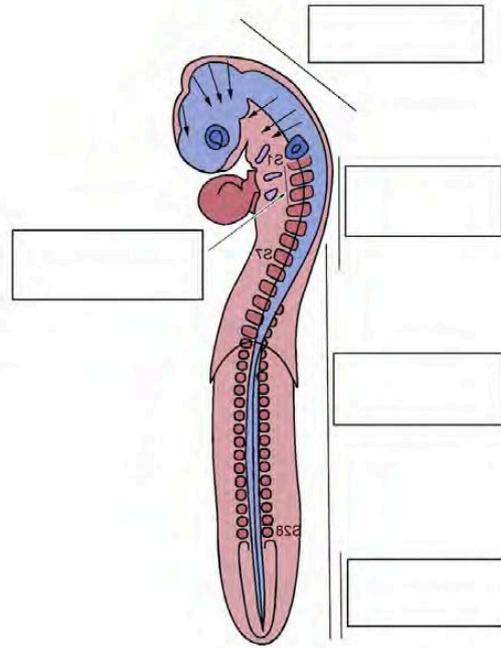
.....

.....

.....

.....

b- En el siguiente esquema de un embrión en desarrollo identifique los dominios mencionados en el punto a) y complete los recuadros en blanco.



El esquema de la izquierda es una sección transversal de un embrión en desarrollo. La sección muestra los componentes principales y esquematiza las distintas migraciones que realizan las células de la cresta neural del tronco. Intente razonar y deducir en que tipo celular se van a diferenciar cada una de estas migraciones. Complete las referencias.

16- a- Explique sintéticamente el origen embriológico de las diferentes porciones de la piel.

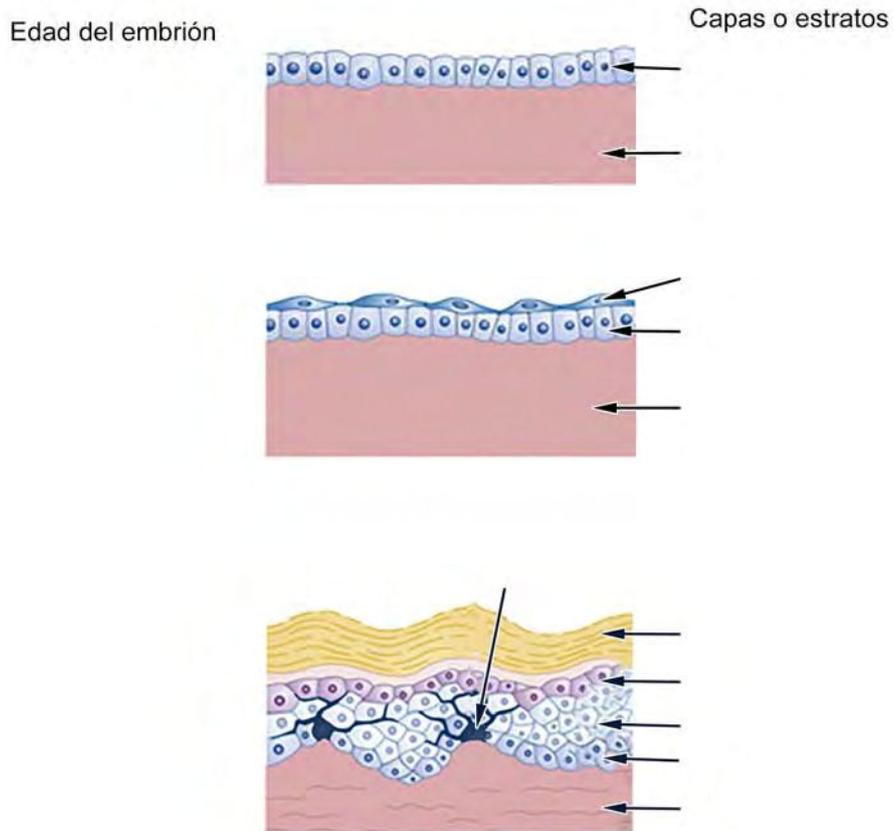
.....

.....

.....

.....

b- Complete los esquemas con las edades correspondientes a cada uno y las capas o estratos de la piel mencionando la hoja embrionaria de la que derivan.



c- Defina los siguientes conceptos.

- a) **Epidermis**
-
- b) **Dermis**
-
- c) **Peridermo**
-
-

CAPÍTULO 4

Evolución Embrionaria del Mesodermo axial y paraxial

Marcela Piove y Julieta de Iraola

Desarrollo de los componentes osteomusculares del tronco

Una de las principales consecuencias de la gastrulación es la aparición de una tercera capa celular casi continua llamada *mesodermo*. Este estrato celular está ubicado entre el ectodermo y el endodermo y está formado por células mesenquimáticas en activo proceso de migración. Debido a la señalización temprana, el mesodermo rápidamente se diferencia en cuatro sectores o regiones que siguen una evolución diferente. El mesodermo se forma por las células del epiblasto que se invaginan en el nódulo de Hensen y la línea primitiva. Las primeras en invaginarse permanecen en la línea mediana del embrión y forman el mesodermo axial que queda ubicado inmediatamente debajo de la placa neural en formación. Las siguientes células migran sólo un poco en sentido lateral y forman el mesodermo paraxial. Otra población mesodérmica se ubica ocupando la parte más lateral del disco embrionario para constituir el mesodermo intermedio y lateral. Esta diferencial disposición del mesodermo permite distinguir en el patrón medial-lateral del embrión cuatro regiones distintas (Figura N° 1 y 2).

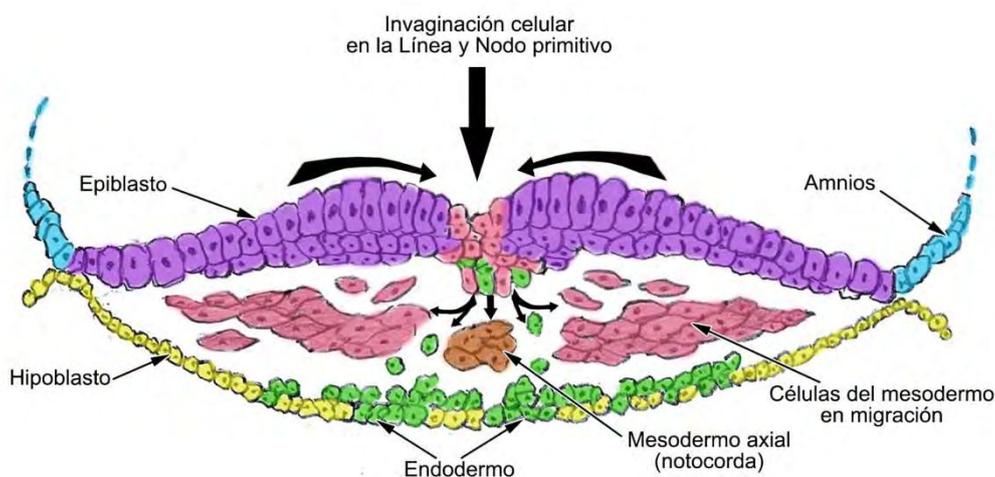


Figura 1: La gastrulación es el periodo embrionario en el cual se producen amplios desplazamientos celulares. En el esquema se observa el disco embrionario en una sección transversal, Las células del epiblasto se invaginan en la línea primitiva y en el nodo de Hensen en su mayoría para formar la capa mesodérmica pero algunas de estas células desplazan al hipoblasto y forman el endodermo embrionario.

a) Las primeras células en invaginarse en el nódulo forman el mesodermo *axial* o *cordamesodermo*. Esta población celular se condensa y forma *la notocorda*, un *órgano transitorio con importantes funciones inductoras para el desarrollo del tubo neural y la formación del eje céfalo-caudal del embrión*.

b) *El mesodermo paraxial o somítico dorsal está representado por dos cordones o bandas de células mesenquimáticas ubicadas a ambos lados de la notocorda y del tubo neural en desarrollo (surco neural)*. Estos cordones se organizan primero en somitómeros y luego en somitas que evolucionan para formar: el esqueleto axial (columna vertebral y costillas), la dermis de la piel de los sectores dorsales del embrión, los músculos asociados a la columna vertebral, a las paredes corporales y de los miembros.

c) *El mesodermo intermedio es un cordón de células ubicado a ambos lados de los somitas que se diferencia para formar los distintos órganos del aparato urogenital*.

d) *La placa o lámina del mesodermo lateral se separa en dos hojas para formar el celoma intra y extraembrionario*. Sus células intervienen en la formación del corazón, los vasos sanguíneos, el revestimiento seroso de las cavidades corporales, los huesos y las articulaciones de los miembros.

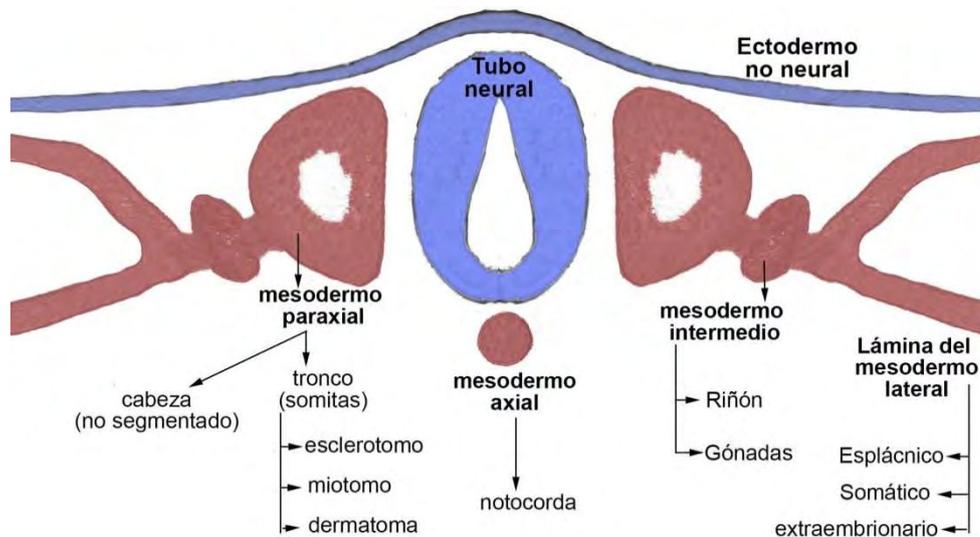


Figura 2: Esquema de una sección transversal del embrión en la parte media que dará origen al tronco del animal. Se observan las regiones del mesodermo desde el plano mediano (mesodermo axial) hasta los laterales. Se especifican los derivados de cada una de estos sectores mesodérmicos.

Proteínas de la familia BMP (bone morphogenic phactor = factor morfogénico de hueso) muestran un gradiente de concentración creciente hacia los planos laterales del embrión que se postula como el principal mecanismo para explicar la diferenciación del mesodermo en distintos sectores

La notocorda representa el mesodermo axial que ejerce una potente inducción sobre el desarrollo del tubo neural y del eje céfalo-caudal del embrión. La notocorda es una condensa-

ción de células mesodérmicas que se extiende desde la cabeza hasta la cola y se ubica inmediatamente ventral al tubo neural (Figura 2 y 3). Este cordón celular macizo formado por células de morfología mesenquimática representa el primer órgano de sostén del embrión. En muchos cordados se mantiene durante toda la vida como un elemento rígido que da protección y sostén al cuerpo del animal (Figura 3). En los vertebrados se atrofia precozmente y de ella sólo persisten pequeños restos que forman los núcleos pulposos contenidos en los discos intervertebrales de la columna vertebral. La notocorda en la parte cefálica del embrión se extiende hasta por debajo de la vesícula mesencefálica y por delante de ella se encuentra un cordón delgado de células mesodérmicas-endodérmicas, denominado placa precordial. Diversas investigaciones han demostrado que la placa precordial es indispensable para el correcto desarrollo del prosencéfalo secundario y de la vesícula diencefálica, así como, la notocorda es el principal centro inductor para establecer el patrón dorso-ventral de los rombómeros y mielómeros.

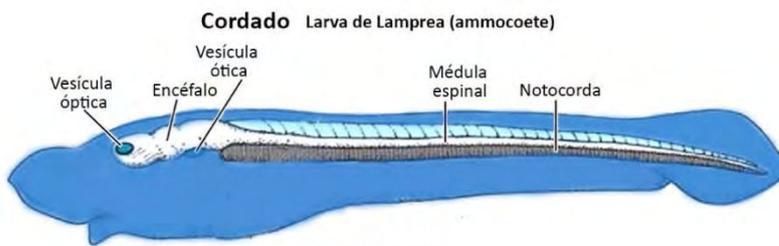


Figura 3. Esquema básico de la organización anatómica de un cordado (larva de lamprea). Debajo del sistema nervioso central aparece la notocorda como órgano primario de sostén.

La notocorda es un centro inductor que colabora en un programa para que el embrión adquiriera progresivamente un patrón básico del cuerpo. La aparición de la notocorda al final de la gastrulación es el inicio de la señalización hacia el ectodermo e induce que este forme un tubo neural. De manera que podemos afirmar que la etapa de neurulación comienza siempre que exista una notocorda formada.

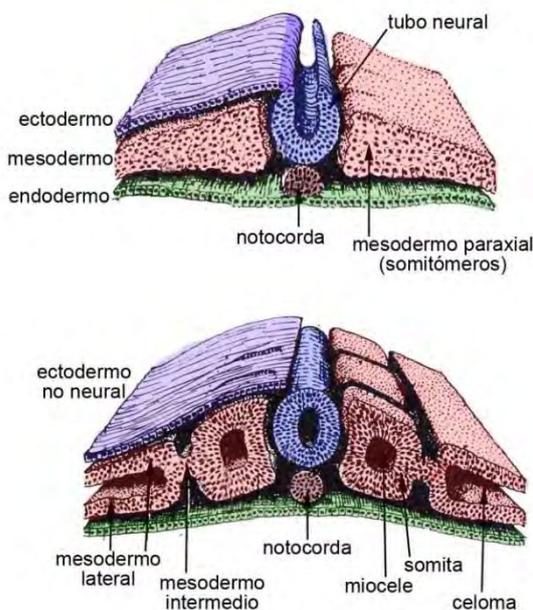


Figura 4. La representación semi-esquemática de secciones transversales de dos embriones en etapa de neurulación permite observar la evolución temprana del mesodermo paraxial. En la primera etapa las células mesodérmicas se organizan en bandas celulares no segmentadas llamadas somitómeros. En la etapa siguiente el mesodermo paraxial del tronco se separa en bloques llamados somitas que se ubican a ambos lados del tubo neural y de la notocorda.

La intervención del mesodermo axial o cordamesodermo como centro inductor sumado al progresivo plegamiento del embrión representan los principales factores que permiten la transformación de un embrión de morfología alargada y plana hacia un embrión de aspecto tubular. Los factores secretados por las células de la notocorda inducen primero al ectodermo a diferenciarse en ectodermo neural para formar un tubo neural. Los mismos factores luego actúan sobre la placa basal del neurómero para que se formen neuronas que funcionan en los sistemas motores que gobiernan la función de los músculos del aparato locomotor.

A ambos lados del surco neural en desarrollo y de la notocorda aparece el mesodermo paraxial. Las células del mesodermo paraxial, al principio se disponen en forma de bandas o gruesos cordones celulares ubicados a ambos lados del surco neural (Figura 4 y 5). Durante las primeras etapas de la neurulación, estas bandas son continuas a lo largo del embrión y están constituidas por células de tipo mesenquimatosas con una alta tasa de proliferación y separadas por abundante matriz extracelular. Este tipo de organización tisular temprana del mesodermo paraxial se conoce como *somitómeros* que refiere a cordones no segmentados del mesénquima mesodérmico (Figura 4). Pocas horas después y mientras se produce el plegamiento y cierre del tubo neural, las células del mesodermo paraxial cambian su aspecto mesenquimático hacia un tipo epitelial y comienzan a separarse en bloques denominados *somitas*. La formación de los somita es un proceso complejo y comprende una sucesión rítmica y ondulante de fenómenos de inducción celular regulada genéticamente. La división del mesodermo paraxial es un proceso que no afecta los sectores cefálicos del embrión, donde el mesodermo se mantiene dispuesto en la forma de somitómeros y en general se lo conoce como mesodermo presomítico (Figura 5).

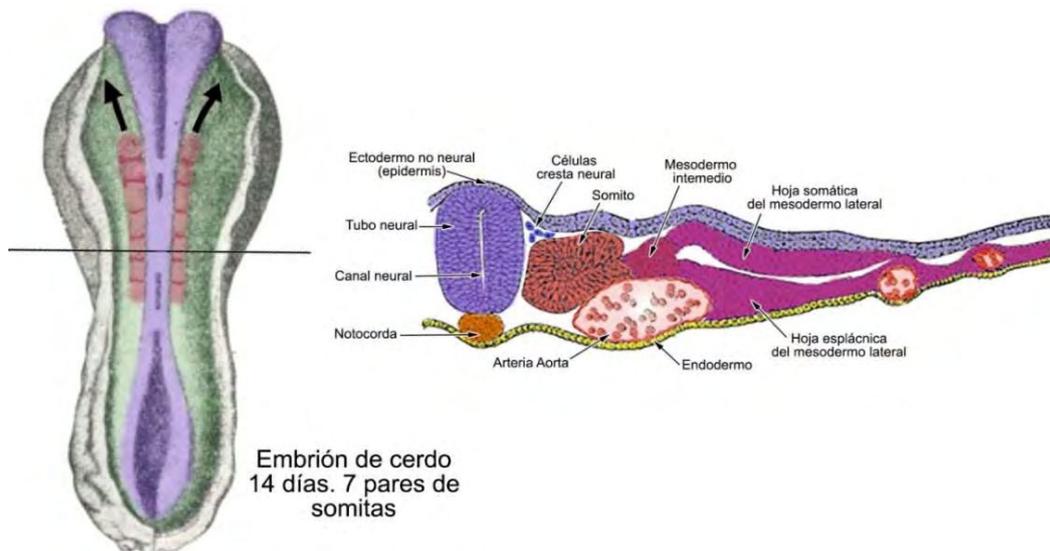


Figura 5. Representación semiesquemática de la vista dorsal de un embrión de cerdo al comienzo de la somitogénesis. En la parte izquierda se observa la superficie dorsal del embrión después de eliminar el amnios. En la parte derecha se observa la sección transversal del embrión mostrando la evolución de las tres hojas embrionarias. El surco neural se encuentra en proceso de cierre y sobre él se ubica el ectodermo no neural. La notocorda aparece como una condensación celular en el plano mediano (mesodermo axial).

Formación, especificación y diferenciación de los somitas (somitogénesis)

Los somitas son estructuras pares, separadas una de la otra, se ubican a los lados del tubo neural y hacen prominencia sobre la superficie dorsal del embrión por debajo del ectodermo no neural (Figura 3). El número de somitas varía en cada especie (65 en el ratón, 42-44 en humano) y dado que su aparición es continua y progresiva, se utiliza como indicador del grado de desarrollo del embrión (Figura 7). Las células de los somitas se diferencian en distintas estirpes celulares y durante el proceso de somitogénesis secretan ácido retinico que es esencial para que las células de los neuromeros vecinos se diferencien hacia neuronas.

En las primeras etapas de la neurulación, cuando el surco neural se encuentra en proceso de cierre, el mesodermo paraxial comienza a separarse en bloques redondeados de células que protruyen ligeramente debajo del ectodermo no neural (Figura 4 y 5). Las células mesenquimáticas del mesodermo paraxial se transforman transitoriamente en células epiteliales que se unen entre sí por medio de uniones estrechas para formar una masa compacta de tejido con una pequeña cavidad en su interior (miocele).

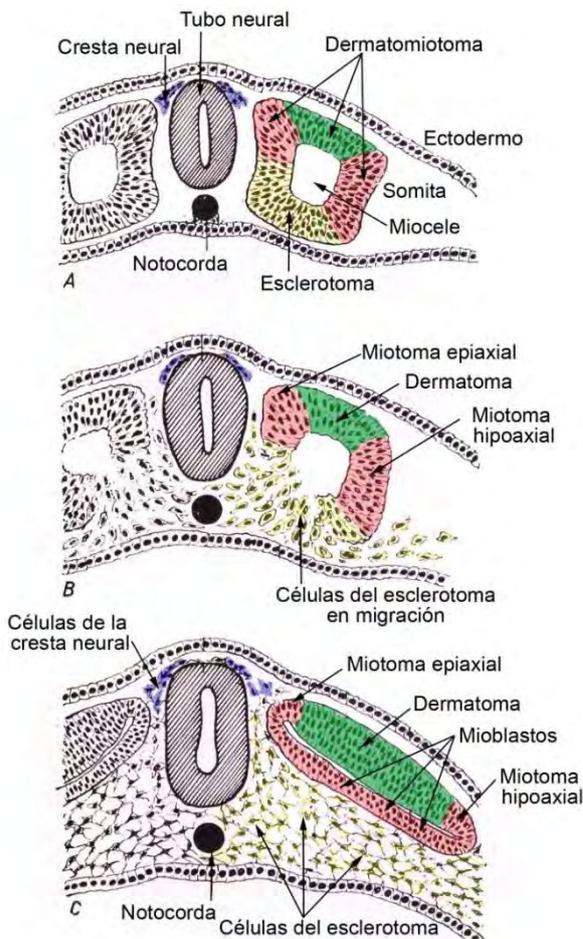


Figura 6. Esquema de los principales cambios que se observan en los somitas durante el desarrollo temprano. A, B y C corresponden a cortes transversales del embrión

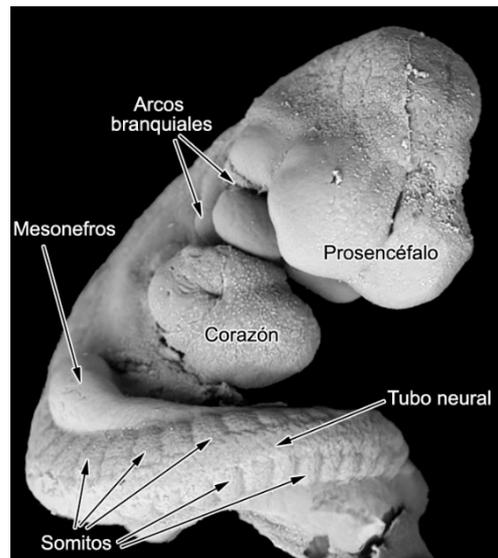


Figura 7. Microfotografía con microscopio electrónico de barrido de un embrión de ratón de 10 días de gestación. El embrión se encuentra en un estado avanzado del desarrollo y pueden observarse las vesículas cefálicas, el corazón, los arcos branquiales, la prominencia del mesonefros y los somitos a ambos lados del tubo neural.

La aparición de dos proteínas, la cadherina y la fibronectina es un paso imprescindible para este proceso. El primer somita aparece en la parte craneal del tronco y sucesivamente nuevos somitas surgen de su extremo anterior (Figura 5). La somitogénesis no afecta al mesodermo que se encuentra en las regiones cefálicas del embrión (*mesodermo paraxial presomítico*), y mantiene su organización en somitómeros que se asocian al desarrollo de los arcos branquiales (ver desarrollo de la cabeza y el cuello).

Si bien los somitas son estructuras transitorias, son sumamente importantes en la organización del patrón segmentario de los embriones de vertebrados. La relación de las estructuras derivadas de los somitas con los neurómeros vecinos por medio de los nervios espinales se mantiene durante toda la vida del animal, y es la base anatómica que permite explorar la médula espinal a través de la función muscular y las áreas cutáneas. La evolución de los somitas también determina las rutas migratorias para las células de la cresta neural del tronco y para los axones de los nervios espinales.

Debe mantenerse presente que la formación de somitas es un proceso continuo, simultáneo al cierre del tubo neural y a los grandes plegamientos que sufre el embrión debido al desigual crecimiento de sus partes. Mientras el tronco del embrión se modifica por la somitogénesis, las estructuras cefálicas se encuentran muy adelantadas en desarrollo. En la futura cabeza del embrión son dominantes el crecimiento de las vesículas cefálicas, los arcos branquiales y el corazón en desarrollo.

En cada somita se distinguen primariamente dos poblaciones celulares (Figura 6). Un sector dorsal, denominado *dermatomiotoma* (*dermato=piel, mio=músculo y tomos=separación o sector*) que contiene los precursores de las células conjuntivas de la dermis y los precursores del tejido muscular. Un segundo sector del somita ubicado ventral al anterior es llamado *esclerotoma* (*esclero=duro*) y contiene los precursores de las células formadoras del cartílago y del hueso de la columna vertebral y de las costillas (Figura 6 y 8).

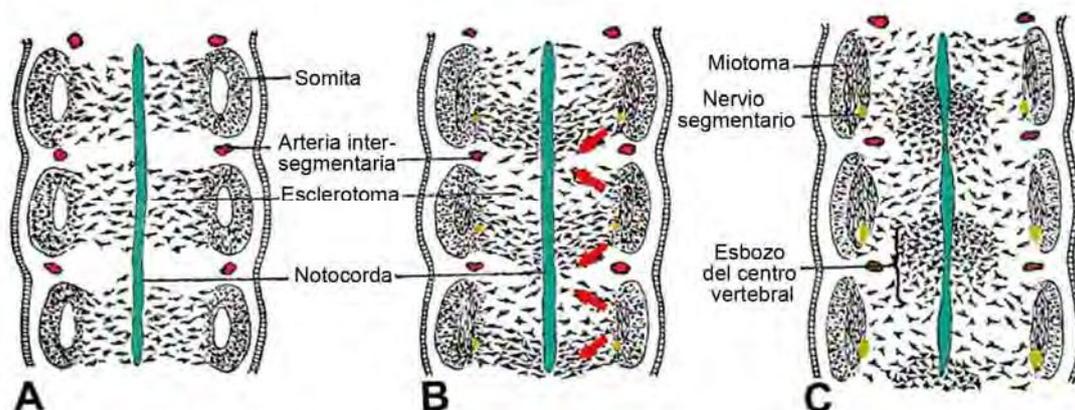


Figura 8. Esquema de la evolución del esclerotoma en secciones horizontales. Los esquemas representan una sección horizontal de embriones en distintos momentos del desarrollo. Se observa la notocorda en el plano mediano y a ambos lados la migración de las células del esclerotoma.

La señalización de los tejidos vecinos (ectodermo no neural, tubo neural, notocorda y mesodermo lateral) por medio de distintas moléculas inductoras determina a las distintas poblaciones celulares del somita que seguirán una evolución diferente. El primer cambio que se observa dentro del somita afecta a las células del esclerotomo que pierden sus adherencias y retoman su aspecto de células mesenquimáticas. Señales inductoras secretadas por la notocorda son esenciales en este cambio de morfología que muestra la población celular del esclerotomo. El mesénquima de este sector del somita migra hacia ventral y medial para rodear como si fuera un anillo al tubo neural y a la notocorda (Figura N° 6 y 9). Esta nueva organización alrededor del tubo neural representa el primordio mesenquimático de las vértebras. Sin embargo, en la región torácica del embrión además de vértebras se forman los primordios de las costillas. Distintas investigaciones han demostrado que la expresión de algunos genes homeóticos es diferente para las diversas regiones del tronco del animal. Si en el mismo embrión se trasplantan somitas de la región torácica a la primera parte de la región lumbar o a la región cervical, en los lugares del trasplante se formarán vértebra y costilla. En resumen, los sectores cervicales, lumbares, sacros y coccígeos sólo forman vértebras, mientras que en la región torácica el esclerotomo forma vértebras y costillas.

Las vértebras son huesos irregulares, conformados en anillo. Cada una de ellas, se forma

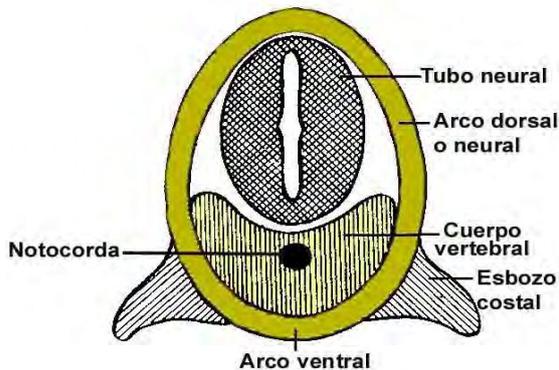


Figura 9. Esquema de una vértebra en las etapas de desarrollo. Las células del esclerotomo forman primero un molde cartilaginoso que luego se osificará. A partir del esbozo costal se forman las costillas.

por la convergencia de células de dos esclerotomas vecinos, dicho en otras palabras, cada esclerotoma forma la mitad caudal de una vértebra y la mitad craneal de la vértebra subsiguiente (Figura N° 6). Siguiendo este patrón de desarrollo, las células mesenquimáticas, se organizan para formar primero un molde mesenquimático y luego un molde cartilaginoso de las vértebras (Figura N° 7). Dicho molde presenta la forma de un anillo que posee: una parte ubicada por debajo del tubo neural (cuerpo vertebral) que encierra completamente la notocorda y una porción dorsal que rodea el tubo neural (arco vertebral).

La formación de tejido óseo se realiza en etapas posteriores del desarrollo (etapa fetal), por medio de una osteogénesis de tipo endocondral (dentro de un molde de cartílago) que posibilita la formación de células propias del tejido óseo (osteoblastos y osteoclastos) en islotes de cartílago donde han muerto las células propias de este.

La osificación de la columna vertebral finaliza en algunos animales (equinos) dentro del útero materno, pero en otros (perros y gatos) durante la primera etapa de la vida posnatal. Encerrada en el tejido cartilaginoso la notocorda es inducida a involucionar y sus células mueren por

apoptosis. Áreas remanentes de la notocorda forman los núcleos pulposos de los cartílagos (intervertebrales) que se ubican entre dos vértebras contiguas.

Como mencionamos previamente, la formación de las costillas sólo se constata en la parte del embrión que forma las estructuras torácicas. Los primordios de las costillas crecen desde la parte lateral y ventral del cuerpo vertebral y se prolongan progresivamente hacia ventral para formar parte de las paredes del tórax (Figura N° 9). Los huesos del tronco y de los miembros atraviesan los mismos tres estados del desarrollo. Primero se forma un esqueleto mesenquimático, luego la etapa de esqueleto cartilaginoso y finalmente comienza el proceso de osificación endocondral de los huesos.

El *dermatomiotoma* está formado por células que mantienen su aspecto epitelial y ocupan la parte dorsolateral del somito (Figura N° 5 A). En este sector se diferencia una porción central (dermatoma) que evoluciona para formar la dermis de la piel de las regiones dorsales del embrión, y dos porciones (miotomas) periféricas (una dorsal y otra ventral) cuyas células se diferencian hacia mioblastos para formar los músculos de distintos sectores corporales (Figura N° 5 B y C). Cada miotoma recibe señalizaciones regionales distintas y por esta causa la migración que realizan los mioblastos es diferente para formar los distintos grupos musculares del tronco. La parte dorsal del miotoma (miotoma epiaxial) forma las fibras musculares de los músculos ubicados en dorsal de la columna vertebral (músculos epiaxiales), mientras que la parte ventral (miotoma hipoaxial) interviene en la formación de los músculos ubicados hacia ventral del raquis (músculos hipoaxiales), algunos músculos de las paredes corporales y los músculos de los miembros.

El patrón segmentario que se establece a través de la somitogénesis embrionaria, establece que cada par de somitas se encuentra asociado a un par de nervios espinales y en consecuencia, las estructuras derivadas de un somita tendrán al final del desarrollo un patrón de inervación segmentaria. Por lo tanto, es posible identificar para *cada neurómero de la médula espinal (mielómero), una conexión con un nervio espinal específico que se encarga de comandar un grupo de músculos en particular derivado del miotomo y de recoger la sensibilidad de un sector definido de piel formada a partir del dermatomo.*

Miogénesis

El tejido muscular que se encuentra en el organismo puede ser de tres tipos: estriado esquelético, estriado cardíaco y liso. En este apartado se hace referencia sólo al desarrollo del músculo estriado esquelético que está asociado al aparato locomotor y que es el responsable de la motilidad voluntaria del individuo, coloquialmente a esta musculatura la llamamos carne. La célula muscular recibe el nombre de *miocito (mio=músculo y cito=célula) o fibra muscular estriada esquelética* por poseer una considerable longitud y mostrar estriaciones transversales. Posee algunas características estructurales notables, tales como: son multinucleadas (poseen muchos núcleos en la periferia celular), en su citoplasma se encuentran largas cadenas protei-

cas de actina y miosina que le aportan la capacidad contráctil y finalmente toda fibra muscular estriada esquelética se encuentra bajo el control directo del sistema nervioso y por lo tanto es de actividad voluntaria (Figura 10).

El proceso de determinación que posibilita que las células del miotomo se transformen en mioblastos y luego se diferencien en miocitos se conoce como *miogénesis* (*mio=músculo* y *génesis=origen*). Es un mecanismo vastamente investigado pues la ciencia alienta la posibilidad de poder regenerar fibras musculares para reparar extensas pérdidas de masa muscular por traumatismo o a consecuencia de cirugías radicales.

La miogénesis es un proceso complejo del cual se conocen muchos de sus pasos y que en aves y mamíferos se produce sólo durante la vida intrauterina. Las fibras musculares esqueléticas al igual que las neuronas son células que no se reproducen, por lo tanto, los individuos nacen con un número de fibras musculares esqueléticas que no puede incrementarse a lo largo de la vida, por el contrario, durante el envejecimiento se van perdiendo progresivamente (sarcopenia).

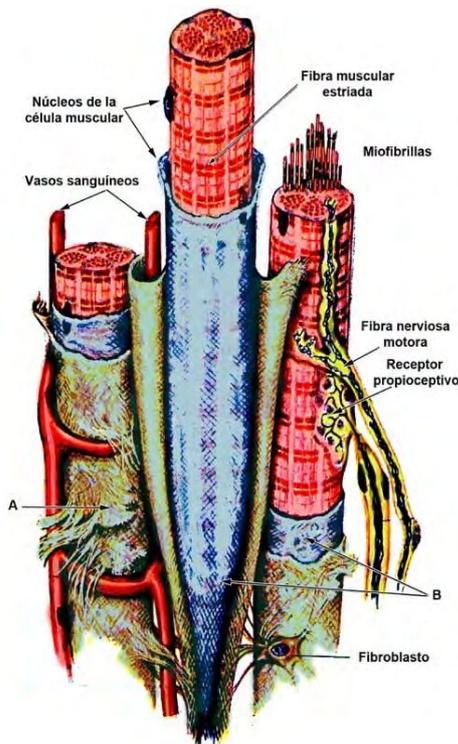


Figura 10. Esquema de las fibras musculares estriadas. Se observa la presencia de varios núcleos por célula, los paquetes de miofibrillas y la conexión con fibras nerviosas. A y B son las envolturas conjuntivas que agrupan las fibras musculares en fascículos.

La *miogénesis* es básicamente igual tanto para los músculos que se forman de los miotomos del somito, como para los músculos que se originan del mesodermo lateral o del mesodermo de los arcos branquiales del embrión. Es un proceso complejo que se desarrolla en varias etapas consecutivas que van desde la determinación hasta la diferenciación definitiva (Figura 11). El primer paso es la *determinación*, en el cual las células del miotomo son inducidas a transformarse en mioblastos por el efecto de factores paracrinos secretados por el tubo neural y la notocorda. En el siguiente paso de *multiplicación*, estos mioblastos determinados se reproducen activamente y aumentan su cantidad por la acción de proteínas de la familia del factor de crecimiento fibroblástico (FGF= del inglés Fibroblastic Grow Factor). Luego sigue un periodo de *alineación* en la cual se detiene la multiplicación y los mioblastos se ordenan en hileras de células. Las células así ordenadas comienzan a fusionarse entre sí por disolución de la membrana celular en las zonas de contacto. La fusión de los mioblastos originales conduce a la *formación de largos miotubos* que contienen gran cantidad de núcleos. A continua-

ción, durante la *diferenciación*, los miotubos comienzan a sintetizar las proteínas contráctiles específicas del músculo (actina y miosina) que se ubican ordenadamente en el citoplasma de la célula muscular. El último paso es la *maduración* cuando la actina y la miosina se organizan

definitivamente en largos filamentos llamados miofibrillas dentro del citoplasma celular. En este punto las fibras musculares estriadas esqueléticas son células muy alargadas, multinucleadas y con capacidad contráctil.

La determinación de mioblastos y formación de miocitos aparece en dos períodos o momentos del desarrollo (Figura 12). Una oleada temprana o *miogénesis primaria (embrionaria)* que se produce a partir de la determinación de células del dermatomiotomo somítico. En este proceso temprano se originan los *mioblastos embrionarios* que se ubican formando la estructura básica de los músculos. Estos mioblastos terminan formando pocas fibras musculares de gran tamaño, con una reducida cantidad de núcleos que se ubican en la parte central para armar la arquitectura general de cada músculo. La segunda oleada de formación de mioblastos, se produce al final de la organogénesis, se conoce como *miogénesis secundaria (fetal)*. En esta etapa los mioblastos determinados son inducidos a multiplicarse activamente para formar *mioblastos fetales* que completan la miogénesis y migran hacia los músculos en desarrollo. Los miocitos fetales resultantes se alinean periféricamente a los miocitos embrionarios e incrementan la cantidad de células musculares del músculo. A diferencia de los miocitos embrionarios, los miocitos fetales son de tamaño menor, poseen una abundante cantidad de núcleos por célula y son mucho más numerosos.

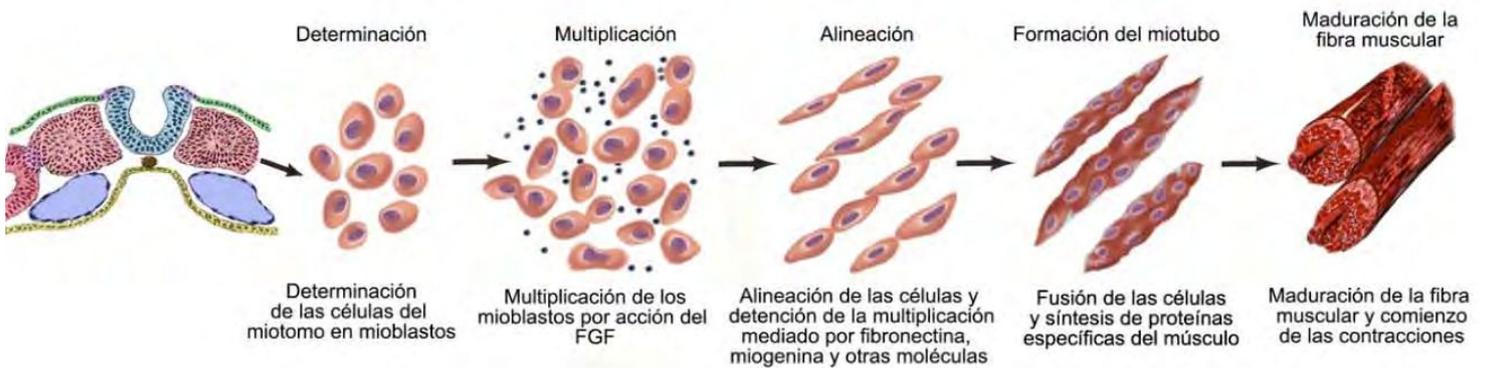


Figura 11. Esquema de las etapas de la miogénesis que permite la diferenciación de las células del miotoma en fibras musculares. Luego de la determinación, los mioblastos son estimulados a multiplicarse por acción del factor de crecimiento fibroblástico, mientras que en la alineación aparecen proteínas importantes como la fibronectina, integrina y miogenina.

En los bovinos se ha observado que existe miogénesis primaria entre la tercera y la duodécima semana de vida, mientras que la miogénesis secundaria comienza en la semana 10 y se extiende hasta la 26. Luego de esto se reduce radicalmente la capacidad de formar nuevos mioblastos y los músculos incrementan su volumen por la síntesis de proteínas contráctiles que se ubican en el citoplasma celular (*hipertrofia muscular*). El volumen muscular de los recién nacidos es reducido y se constata que el tejido muscular posee un mayor contenido de agua que en el animal adulto. Las etapas en las cuales se forman los músculos son un conocimiento imprescindible cuando se plantea la nutrición de los animales de producción y el efecto de la alimentación de las madres durante las distintas etapas de la gestación.

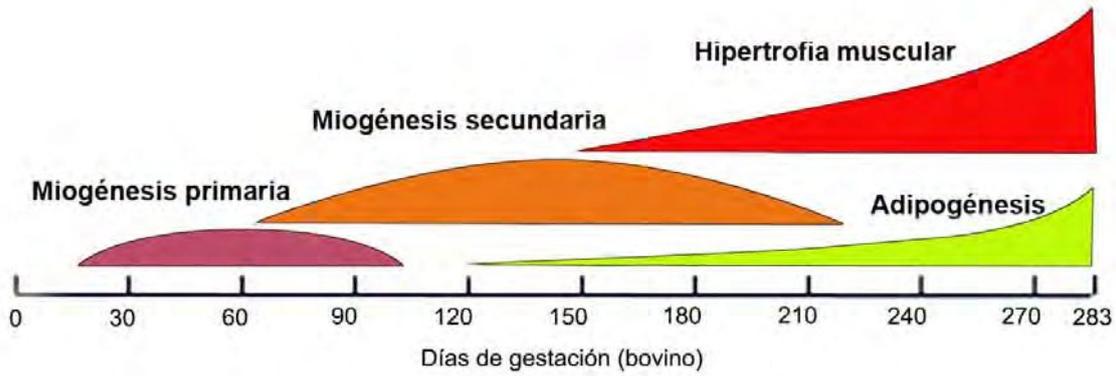


Figura 12. Cuadro comparativo de los periodos de miogénesis en el bovino. La miogénesis primaria se produce dentro de los tres primeros meses de vida intrauterina, mientras que la miogénesis secundaria puede extenderse hasta el séptimo mes de gestación. Finalizada la miogénesis la hipertrofia muscular representa el tercer periodo de desarrollo de la musculatura corporal. La formación de tejido graso (adipogénesis) aparece como un mecanismo de incremento del peso corporal al final de la gestación.

Desarrollo de los componentes osteomusculares de los miembros

Los miembros torácicos y pelvianos son estructuras osteo-artro-musculares complejas que se desarrollan siguiendo un patrón muy similar en todos los vertebrados. Este programa de desarrollo se encuentra altamente conservado en la escala filogenética y es común en las distintas clases de animales (reptiles, anfibios, aves y mamíferos). Por esta razón es que las alas de las aves, las aletas de los mamíferos marinos, los miembros de los cuadrúpedos terrestres son consideradas estructuras homólogas, aun cuando cumplen funciones distintas.

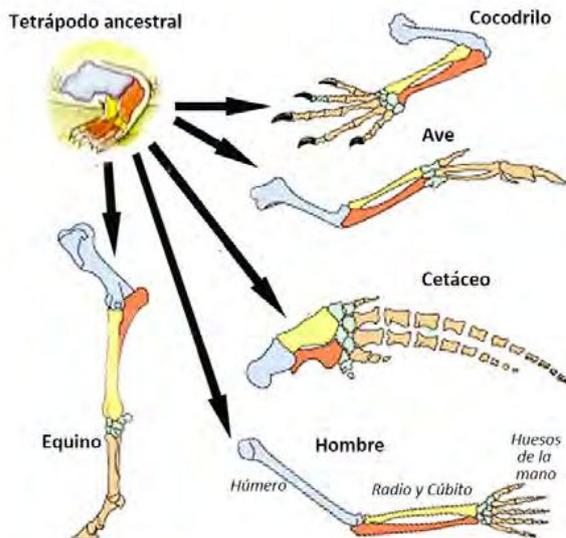


Figura 13. Los miembros son estructuras homólogas. Su función puede variar (nadar, volar, soportar el peso corporal, etc.), sin embargo, en su organización anatómica se reconocen las mismas estructuras básicas de un ancestro común.

Los mecanismos de desarrollo de estructuras tan complejas han sido tanto objeto de estudio, como así también de fascinación de numerosas investigaciones. Pues, no sólo se trata de formar cartílago, hueso y músculo, sino que el grado de especificación es tan grande que en

determinado lugar el tejido óseo formará un húmero, pero no una pelvis o un fémur. De la misma forma, el desarrollo de los miembros deberá dar como producto final estructuras perfectamente simétricas y de la misma longitud. Es sorprendente que nuestras manos o pies se desarrollen como imágenes en el espejo y sus dimensiones sean casi exactamente las mismas.

Este patrón de desarrollo incluye un conjunto de procesos por los cuales las células embrionarias forman disposiciones ordenadas de manera espacial que reúnen tejidos en vía de diferenciación o totalmente diferenciados. Este patrón o plan de desarrollo posibilita el correcto desarrollo del miembro en las tres dimensiones del espacio y por lo tanto, incluye el crecimiento en tres ejes:

- a) Eje proximal (cerca)-distal (lejos) establece tanto en los miembros torácicos como en los pelvianos distintos componentes para cada uno de sus segmentos (brazo o muslo, antebrazo o pierna, mano o pie).
- b) El eje craneal (anterior)-caudal (posterior) posibilita la ubicación de las estructuras en una organización diferente para el dorso y la palma de la mano o la planta del pie.
- c) El eje medial (adentro)-lateral (afuera) establece también una organización diferente de los componentes, por ejemplo los dedos poseen forma y tamaño distintos en cada una de las regiones de la mano o del pie.

Campos prospectivos de las extremidades

El desarrollo de los miembros comienza con la aparición de un *campo prospectivo de la extremidad en la lámina del mesodermo lateral debido expresión de los genes Hox*. Este campo está formado por distintas regiones y cuando es trasplantado a otro embrión mantiene su potencialidad para formar un miembro completo.

Distintos experimentos demostraron que la división quirúrgica del campo (con el uso de separadores para evitar que las células vuelvan a reunirse) induce a la formación de dos miembros vecinos completos.

En todos los vertebrados existen sólo cuatro campos prospectivos y estos se encuentran opuestos con respecto a la línea media. Estos centros poseen, por un lado, la capacidad para formar tejido cartilaginoso y óseo a partir del mesénquima proveniente de la hoja somática del mesodermo lateral. Y por otro lado, inducen a los mioblastos de los somitas vecinos a migrar e ingresar en el esbozo del miembro para transformarse en los músculos de la extremidad. En resumen, *los huesos y articulaciones de los miembros se forman a partir de la hoja somática del mesodermo lateral, mientras que los músculos son derivados de los somitas vecinos al campo prospectivo de la extremidad*.

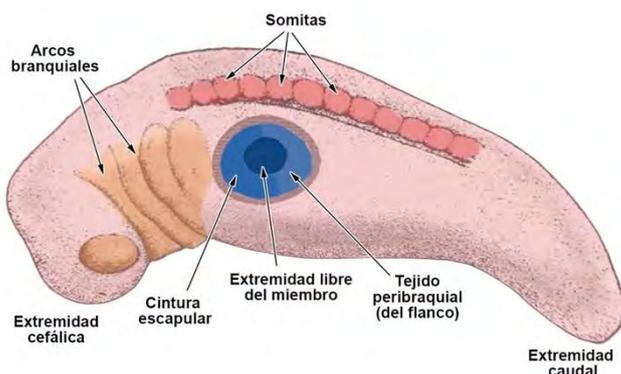


Figura 14. Esquema de un embrión de un reptil tipo. En el campo prospectivo del miembro torácico se puede diferenciar distintos sectores presuntivos que dan origen a las partes del miembro y a sectores vecinos del tronco.

En la primera fase del desarrollo de los miembros se observa un brote o abultamiento (*esbozo del miembro*) debajo del ectodermo de la región correspondiente al denominado *campo prospectivo de la extremidad*. El mesénquima proveniente de la hoja somática del mesodermo lateral aporta las células que formarán *los componentes esqueléticos* (huesos y articulaciones), mientras que los mioblastos se delaminan y migran desde los somitas vecinos para formar *los componentes musculares*.

Un grupo de células del ectodermo que cubre el esbozo del miembro aumentan su altura y forman una elevación en forma de cresta (*cresta apical ectodérmica*) que actúa como señalizador para el crecimiento en longitud de la extremidad (eje proximal-distal). Si la cresta de un miembro torácico se extirpa en forma temprana sólo se formará el primer segmento de la extremidad (un brazo con el húmero en miembro torácico y el muslo con el fémur en el pelviano), si la extirpación es más tardía se forma tanto el primer segmento como el segundo (antebrazo con radio y cubito en torácico y la pierna con tibia y peroné en el pelviano).

De manera, que la *cresta apical ectodérmica* es el centro inductor que mantiene el mesénquima debajo de ella, en un estado de proliferación mitótica y evita que las células se transformen en cartilago. Muchas investigaciones han demostrado que la acción de la cresta es mediada por uno de los Factores de Crecimiento Fibroblástico (FGF) (Figura 15).

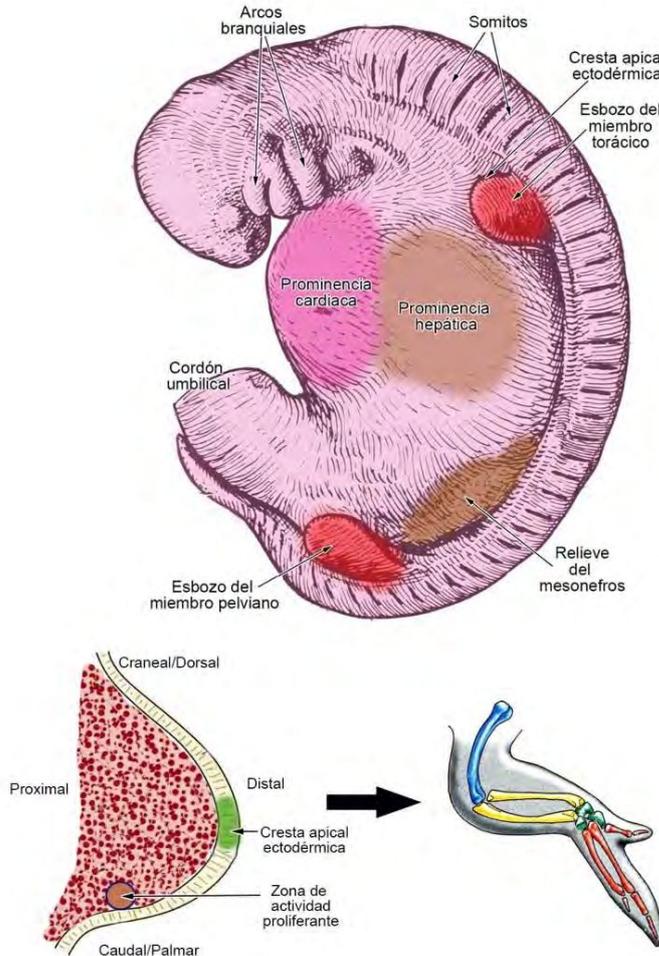


Figura 15. Esquema de un embrión bovino con el patrón somítico completo. Se observan los esbozos para el miembro torácico y pelviano, ambos muy próximos a los somitos. En el panel de abajo aparece un esquema de un corte del esbozo de un miembro que muestra la ubicación de la cresta apical ectodérmica y la zona de actividad proliferante (mesodérmica). La primera es responsable del crecimiento y la organización del miembro en el eje proximal – distal, mientras que la zona de actividad proliferante aparece como la región involucrada en la organización en el eje craneal – caudal.

La señalización para el desarrollo del eje medial-lateral proviene de un pequeño grupo de células mesodérmicas (*zona de actividad polarizante*) ubicado en la unión caudal del esbozo del miembro con el cuerpo embrionario. El tercer eje, craneal-caudal se establece también a partir del recubrimiento ectodérmico del brote. En la determinación y mantenimiento de los tres ejes intervienen varios tipos de genes y proteínas que son las moléculas responsables de señalar correctamente el desarrollo de toda la extremidad.

Aún quedan muchas preguntas sobre los procesos tempranos que intervienen en la señalización para que se forme un miembro torácico o un miembro pelviano. Se ha identificado la expresión de un gen específico para el miembro anterior (*Tbx5*) y uno para el miembro posterior (*Tbx4*), ambos genes codifican para factores de transcripción. Sin embargo, esto parece ser sólo una parte del mecanismo involucrado, pues si bien cuando se induce la expresión de *Tbx5* el miembro resultante será torácico, sin importar la ubicación relativa en el embrión, también se ha demostrado que no es el único factor involucrado como molécula inductora para la formación del miembro.

La etapa de brote o esbozo es seguida por la aparición de un miembro con forma de remo o paleta. Progresivamente, este se alarga y en su interior aparecen los moldes cartilaginosos de los futuros huesos del miembro (Figura 16). Al igual que en las vértebras, la osificación es de tipo endocondral y se encuentra avanzada al momento del nacimiento. Sin embargo, los huesos largos continúan en crecimiento hasta pasada la pubertad, a partir de una placa (cartílago de crecimiento o fisiario) que conecta las extremidades con el cuerpo del hueso.

La miogénesis sigue las mismas etapas que las descritas para la formación de los músculos axiales a partir de células derivadas de los miotomos de los somitas vecinos. En este caso, los mioblastos se delaminan de los somitos y forman los músculos pertenecientes a los miembros que actúan sobre las distintas articulaciones. Estas articulaciones (hombro-cadera, codo-rodilla, carpo-tarso, articulaciones metacarpo-metatarso-falángicas y de los dedos) permiten los movimientos de los segmentos del miembro y la coordinación apropiada de los movimientos posibilita todos los tipos de marchas que se observan en locomoción de los individuos. Los distintos grupos musculares que se forman en cada miembro migran arrastrando las fibras nerviosas que los inervan, de forma que se mantiene el patrón metamérico derivado del desarrollo de las somitas.

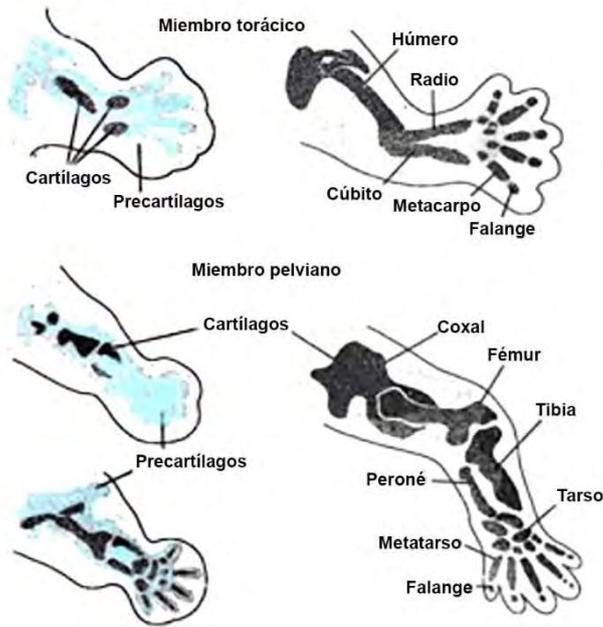


Figura 16. Esquema del desarrollo de los miembros en un embrión humano de aproximadamente 6 a 7 semanas de gestación. El molde mesenquimático (precartilagos) es reemplazado progresivamente por tejido cartilaginoso. Cada hueso se desarrolla a partir de este molde cartilaginoso por medio de un proceso conocido como osificación endocondral (dentro del cartilago).

Algunas consideraciones finales

Los conceptos expuestos previamente sólo informan del desarrollo de los componentes óseos, articulares y musculares de las extremidades. Sin embargo, estos cambios van acompañados por el desarrollo de vasos sanguíneos que se producen a expensas del mesénquima mesodérmico. Este proceso conocido como vasculogénesis y angiogénesis se discutirá más adelante en el capítulo del sistema circulatorio.

De la misma manera, todas las partes que componen un miembro se encuentran profusamente inervadas por fibras nerviosas provenientes de los nervios espinales que tienen su origen en los mielómeros de la médula espinal. La dermis de la piel que cubre los miembros es derivada de los dermatomas de los somitas vecinos y recibe distintos tipos de fibras nerviosas sensitivas que recogen la información de tacto, temperatura, dolor y presión. Fibras nerviosas sensitivas que llegan a los huesos, articulaciones y músculos informan también del dolor y la posición en el espacio de estas estructuras. Finalmente, los músculos estriados de los miembros que se forman por delaminación de mioblastos de los somitas vecinos están comandados por fibras nerviosas motoras de los mielómeros correspondientes (Figura 17). Esta estrecha relación entre fibra nerviosa motora y fibras muscular estriada es particularmente importante pues si, por cualquier causa, se rompe esta relación, los elementos restantes mueren. En otras palabras si muere la neurona que envía la fibra nerviosa motora, luego muere la fibra muscular estriada y viceversa.

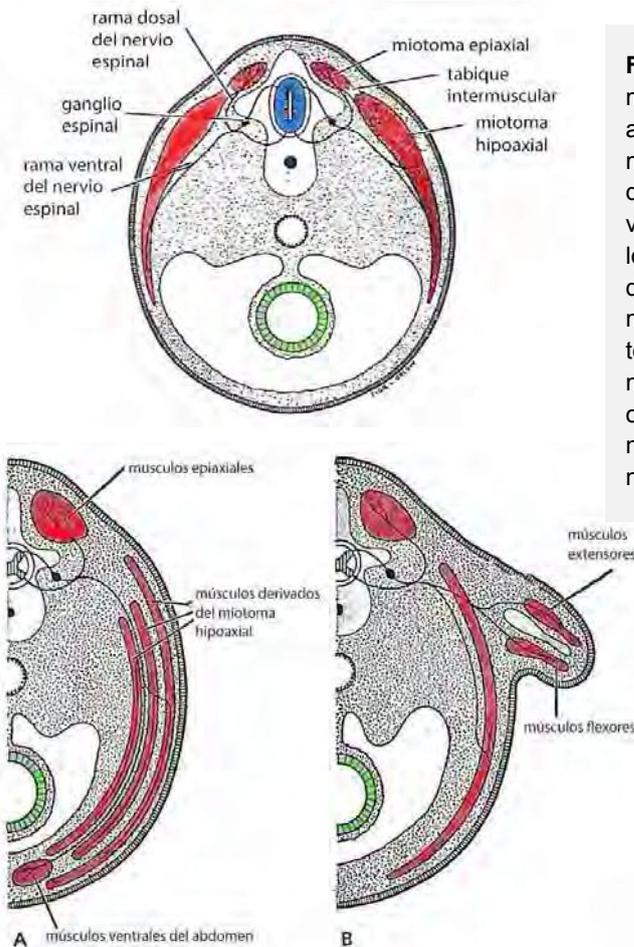


Figura 17. Esquema de la evolución del miotoma y su relación con la musculatura apendicular. Desde un sector dorsal (miotoma epiaxial) se forman los músculos que quedan ubicados en dorsal de la columna vertebral. Del miotoma hipoaxial se forman los músculos de las paredes del tórax y abdomen. En el sector de formación de los miembros desde esta parte ventral del miotoma se desprenden los mioblastos que forman los músculos de los miembros. Esta organización incluye la llegada de las fibras nerviosas de la rama ventral del nervio espinal hacia los músculos apendiculares.

Talidomida: Un desastre que pudo evitarse

La Talidomida es el nombre de una droga que se comercializó entre 1958 y 1963, en Europa, Asia, Australia y Canadá para combatir la ansiedad, náuseas y vómitos de la mujer embarazada. A finales de la década del 50 era el tercer fármaco más vendido y fue retirado de la venta en 1963. Esta droga desencadenó desastres en el desarrollo de los embriones de 3^{ra} a 8^{va} semana de gestación ya que producía serios daños afectando los miembros, el corazón, los riñones, los genitales y el tracto digestivo. Los recién nacidos carecían casi completamente de extremidades y el 40% morían antes o después del parto. Se calcula que aproximadamente 20.000 bebés fueron afectados por esta droga. El mecanismo de acción del efecto teratológico aun no se conoce con exactitud pero se confirmó que la Talidomida inhibe la formación de nuevos vasos sanguíneos (angiogénesis) y en consecuencia el rápido crecimiento que necesitan los miembros en las primeras etapas del desarrollo. El desarrollo se detiene por la falta de nutrientes hacia las células mesodérmicas que se encuentran en activa multiplicación. Por otro lado, se ha encontrado que la Talidomida también inhibe la expresión del FGF 8 indispensable para el desarrollo de los miembros.

Actividad práctica del capítulo 4

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Desarrollo de los componentes osteo-musculares del tronco. Conceptos generales. Mesodermo axial (cordamesodermo) y paraxial: El desarrollo metámerico del tronco. Somitogénesis: Somitas y estructuras derivadas. Esclerotoma, Miotoma y Dermatoma. Formación del esqueleto axial (osificación endocondral) y de los músculos del tronco. Miogénesis

Desarrollo de los componentes osteo-musculares de los miembros torácicos y pelvianos: Campos prospectivos de las extremidades. Procesos de inducción recíproca en la morfogénesis de los miembros: Cresta apical ectodérmica y zona de actividad proliferante. Experimentos que sugieren como se desarrollan los miembros.

B- OBJETIVOS DE ESTUDIO

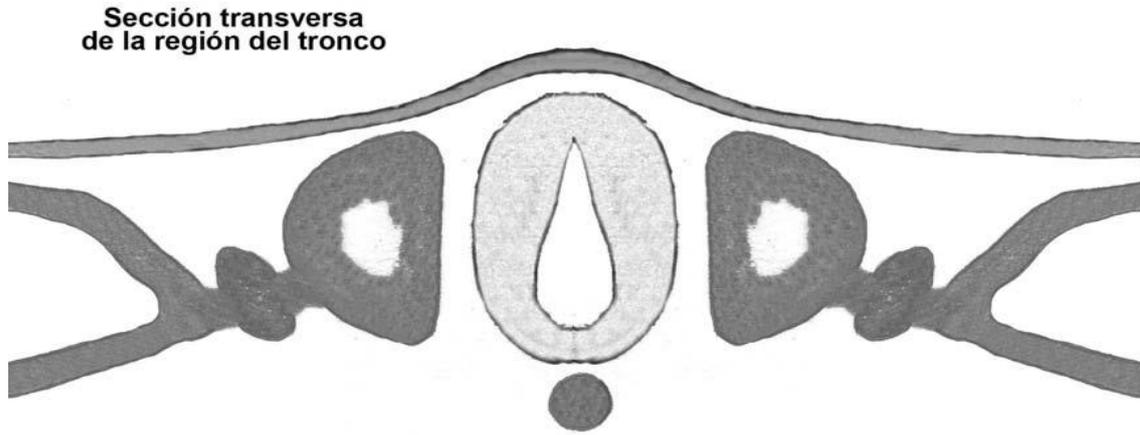
1. Conocer las etapas del desarrollo de las estructuras que forman el tronco, los miembros, de los mamíferos para poder inferir los estadios embriológicos de los órganos involucrados.
2. Reconocer en esquemas y muestras de embriones las distintas etapas del desarrollo de las estructuras que forman el tronco y los miembros.
3. Realizar comparaciones y establecer los distintos patrones de desarrollo que aparecen en la cabeza y el tronco de embriones en distintos estados del desarrollo.
4. Estimular en el alumno la observación metódica y el uso apropiado de la nomenclatura científica.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación.

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. MESODERMO AXIAL Y PARAXIAL: DESARROLLO DE LOS COMPONENTES DEL TRONCO Y LOS MIEMBROS

- 1- Complete el siguiente esquema, especificando las divisiones regionales del mesodermo del tronco en el plano medial-lateral y sus principales derivados.



- 2- Defina los siguientes términos:

Somita

.....
.....

Somitómero

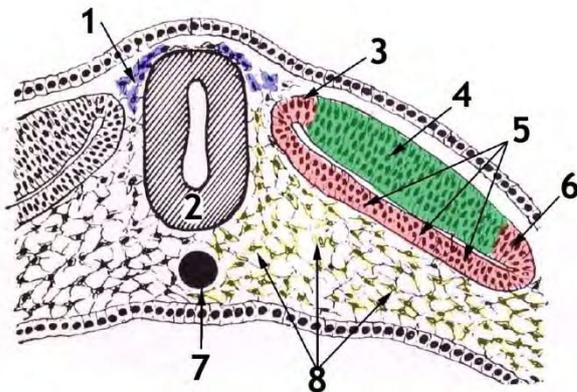
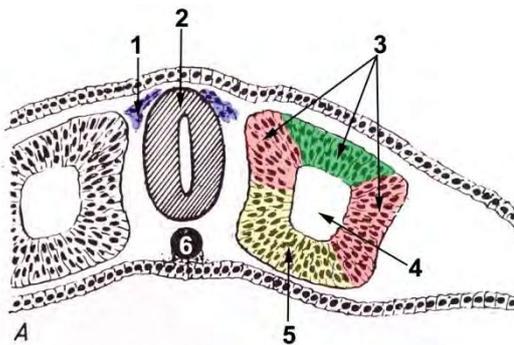
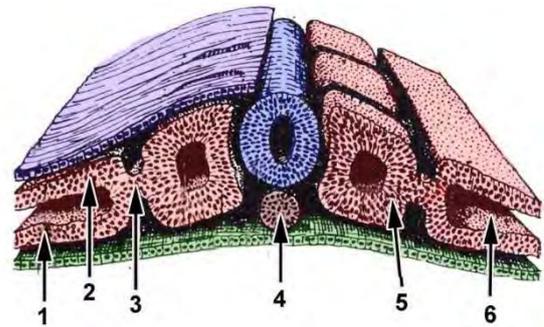
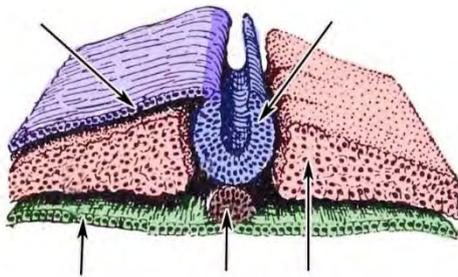
.....
.....

Neurómero

.....
.....

3- Sintetice en un cuadro o en pocos párrafos los tipos de tejidos que se forman a partir del mesodermo de los somitas en las regiones del tronco del embrión.

4- Complete las figuras con las referencias correspondientes. Identifique en ambas, la evolución de las células mesodérmicas y de las crestas neurales.



5. ¿Qué funciones importantes posee el mesodermo axial en las primeras etapas del desarrollo? ¿Cómo evoluciona la notocorda en los mamíferos?

.....

.....

.....

.....

6. Detalle el destino de las distintas poblaciones celulares que se encuentran en un somito. ¿Qué estructuras del animal posnatal se forman de acuerdo con la región considerada?

.....

.....

.....

.....

.....

7. Explique *las etapas* que aparecen en el proceso de miogénesis.

.....

.....

.....

.....

.....

8. ¿Qué diferencias se observan entre la miogénesis embrionaria y fetal?

.....

.....

.....

.....

.....

9. Complete el siguiente cuadro para establecer el primordio embrionario de donde provienen las estructuras que forman los miembros y los detalles que acompañan su formación.

Estructura u órgano del animal posnatal	Origen embrionario	Detalles
Ejemplo: Músculos epiaxiales	Somitos	Mioblastos que migran desde el miotomo epiaxial
Huesos del miembro torácico (Húmero, Radio, Cúbito, Huesos de la mano)		
Huesos del miembro torácico (Fémur, Tibia, Peroné, Huesos del pie)		
Músculos del miembro torácico		
Músculos del miembro pelviano		

10. Explique sintéticamente que son los campos prospectivos de las extremidades.

.....

.....

.....

.....

11. Explique sintéticamente la inducción recíproca de la Cresta Apical Ectodérmica y la Zona de Actividad Polarizante.

.....

.....

.....

.....

12. ¿Qué importancia le reconoce a la expresión de los genes *Tb4* y *Tb5* en el desarrollo de los miembros?

.....

.....

.....

.....

.....

13. Investigue y defina los conceptos de angiogénesis y vasculogénesis embrionaria.

.....

.....

.....

.....

.....

.....

Desarrollo de la cabeza y el cuello en embriones de mamíferos

La cabeza está formada por la cara y el cráneo y es la parte anatómica de los vertebrados más compleja. Su desarrollo comienza a partir de la porción cefálica del embrión, después de definido el eje céfalo-caudal (antero-posterior) durante la etapa de gastrulación. El desarrollo de la parte cefálica es un proceso que se realiza en forma temprana, antecede al desarrollo de la parte caudal y sigue un patrón de cambios diferente del resto de las otras regiones corporales.

El disco embrionario en su parte mediana muestra la línea primitiva y el Nudo de Hensen, elementos que se han identificado como los sectores donde el epiblasto primitivo se invagina para formar el embrión trilaminar. Las primeras células que se invaginan se van a ubicar formando el endodermo de la región cefálica, el mesodermo de la placa precordial y a continuación las células del mesodermo axial (notocorda). Estas estructuras son necesarias para dar inicio a la neurulación del embrión y a medida que la línea primitiva retrocede hacia el extremo caudal del embrión las células que se han invaginado previamente comienzan a inducir la formación de una placa neural.

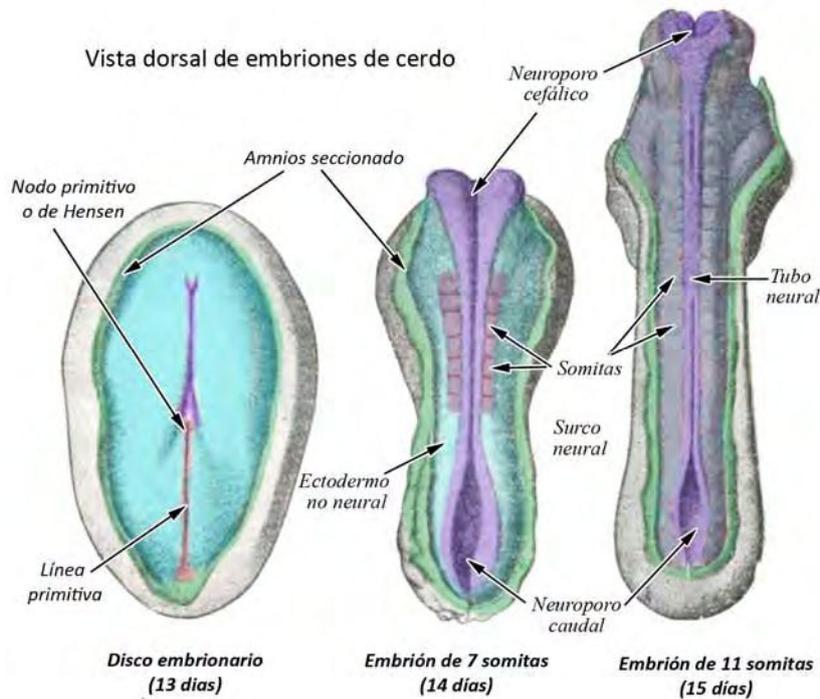


Figura 18. Vista dorsal de tres embriones de cerdo en distintos estadios del desarrollo. Al final de la gastrulación (disco embrionario de 13 días) y durante las primeras etapas de la neurulación (14 y 15 días).

Si tomamos como modelo para los mamíferos, el embrión de cerdo (Figura N° 18), se puede observar que a los 14 días el disco embrionario comienza a mostrar un patrón de desarrollo somítico en la parte media del embrión derivado del mesodermo paraxial y ubicado a cada lado del surco neural. Un día después ya se pueden identificar varios pares de somitas separados

del resto de las estructuras. Durante estas 24 horas, la región cefálica se ensancha principalmente a expensas del crecimiento de la parte rostral del tubo neural (vesículas cefálicas) y aún es evidente el neuroporo cefálico. En esta etapa de la neurulación, comienza la diferenciación del corazón a expensas del mesodermo lateral. Primero se forma la primitiva placa cardiogénica que evoluciona rápidamente para formar el tubo cardiaco del embrión (Figura 19).

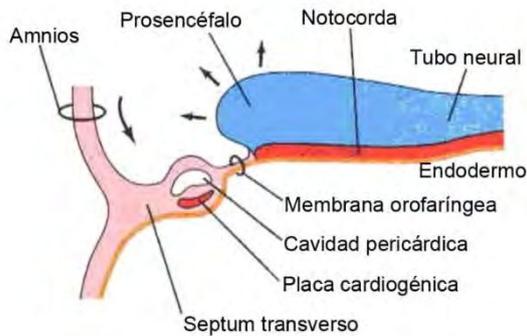


Figura 19: Sección esquemática de la parte cefálica de un embrión en estado de neurula temprana. Se observa la formación de la placa cardiogénica por delante del prosencéfalo. El plegamiento del embrión indicado por la flecha curva induce el desplazamiento de la placa cardiogénica hacia caudal y ventral. En las siguientes etapas el corazón se ubica debajo de la faringe embrionaria.

Al principio la placa cardiogénica es la estructura más cefálica del embrión pero comienza un proceso de migración que la lleva a ubicarse por debajo de la faringe primitiva. El sector de la extremidad cefálica que crece con mayor rapidez es el prosencéfalo que queda como la estructura más prominente en la región cefálica y dorsal del embrión (Figura 19).

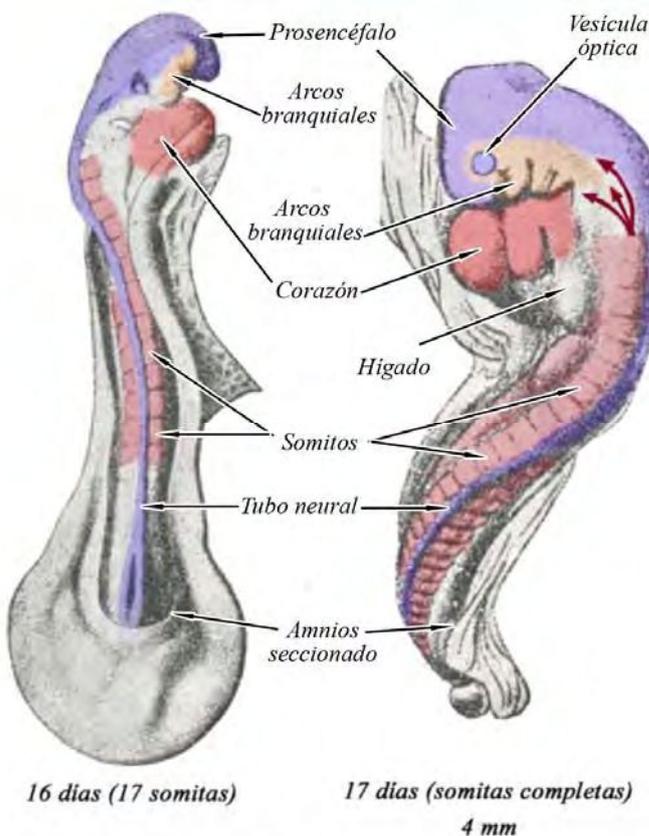


Figura 20: Vista lateral de dos embriones de cerdo en distintos estadios del desarrollo (17 somitas y patrón somítico completo).

Por debajo del prosencéfalo aparece la placa precordial que es un conglomerado de células mesodérmicas y endodérmicas que intervienen como señalizador para el desarrollo de los componentes cerebrales (Prosencéfalo secundario y Diencefalo). Como se ha mencionado previamente la notocorda no alcanza la extremidad cefálica, ya que su extremo craneal se encuentra ventral del mesencéfalo.

A ambos lados de la placa precordial las células mesodérmicas muestran la típica forma mesenqui-mática y se ubican en forma difusa formando somitómeros. Además aparece una segunda población de células en migración que derivan del dominio cefálico

de la cresta neural. Ambas poblaciones celulares, las derivadas del mesodermo como las de la cresta neural siguen un camino hacia las partes rostrales, laterales y ventrales de la extremidad cefálica del embrión.

Durante las siguientes 72 horas (Figuras N° 18 y 20) las partes del embrión que formarán las regiones del tronco completan la somitogénesis. A los 17 días de gestación, nos encontramos con un embrión con todas las somitas evidentes, el tubo neural cerrado, y con un aumento notable del tamaño de las vesículas cefálicas que ocupan el 80% de la cabeza embrionaria. Es también visible la aparición de un esbozo del globo ocular (vesícula óptica) derivado del prosencéfalo. El tubo cardíaco ya se ha transformado en el asa cardíaca, se ha desplazado y se ubica por debajo de la faringe primitiva. Por el crecimiento y plegamiento embrionario el corazón se observa completamente separado de los tejidos que originan las regiones de la cabeza. Durante este período las partes dorsales del embrión proliferan y crecen más rápidamente que las ventrales de forma que es notable una curvatura en la anatomía embrionaria con la conve-xidad hacia dorsal.

Inmediatamente ventral del mesodermo cardiogénico se encuentra el endodermo que forma la faringe primitiva, con una abertura rostral cerrada por la membrana bucofaringea. En la región cefálica, por debajo del prosencéfalo, el mesodermo en el plano mediano del embrión se encuentra representado por la placa precordial, (conglomerado de células endo-mesodérmicas) ya que la notocorda se extiende sólo hasta la parte ventral del mesencéfalo. A ambos lados de las vesículas cefálicas, las células mesodérmicas muestran la típica forma mesenquimática y se ubican en forma difusa formando somitómeros. Con una forma similar, las células derivadas de las crestas neurales también aparecen en proceso de migración hacia las partes rostrales, laterales y ventrales de la región cefálica, desde su origen.

En síntesis, a los 18 días de gestación un embrión de cerdo mide aproximadamente 4 mm. y presenta una región cefálica donde las vesículas derivadas de la porción rostral del tubo neural ocupan la mayor parte. Es evidente el esbozo del ojo y la presencia de una faringe totalmente cerrada que forma la parte rostral del intestino primitivo. Aparecen en este período *los arcos viscerales que representan el patrón de organización para el desarrollo de la mayoría de los órganos contenidos en la cabeza y el cuello (Figura N° 20)*. Mientras que el tronco del embrión sigue un patrón de organización a partir de los somitas, las porciones cefálicas evolucionan siguiendo un esquema cuya base está determinada por los arcos faríngeos o viscerales.

Intervención de las distintas hojas embrionarias en la formación de la cabeza y el cuello

Derivados del ectodermo embrionario

La lámina ectodérmica del embrión posee dos componentes fácilmente identificables. Por un lado, el *ectodermo neural* ubicado en el plano medio que se ha transformado en el tubo neural, a partir del cual derivan todas las estructuras pertenecientes al sistema nervioso central.

En la región cefálica, el tubo neural se ensancha y completa el proceso de cierre para formar en primera instancia tres vesículas cefálicas que finalmente se subdividen en distintos neurómeros (ver desarrollo del sistema nervioso). En forma temprana del prosencéfalo surgen dos evaginaciones que forman el primordio del ojo.

Por otro lado, el *ectodermo no neural* prolifera para cubrir las estructuras subyacentes incluyendo los derivados del tubo neural, de forma que en el futuro se transforma en la capa superficial (epidermis) de la piel que cubre estas regiones. En el sector que formará la abertura oral, el ectodermo se adosa al endodermo para formar la membrana bucofaringea que cierra la entrada a la faringe (cavidad bucofaringea) embrionaria.

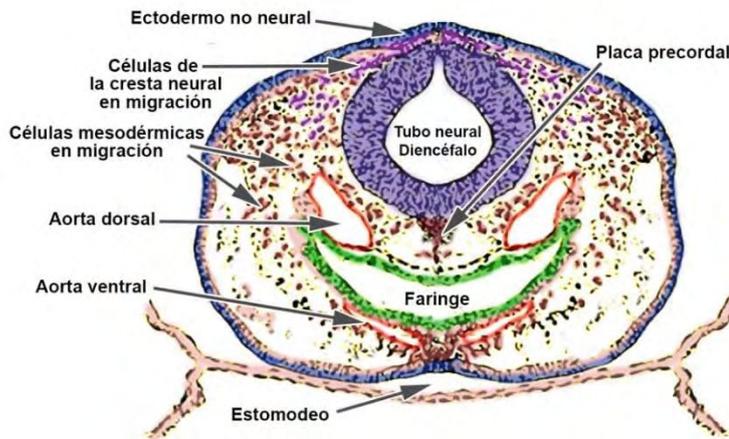


Figura 21. Sección transversa de la región cefálica de un embrión en etapas tempranas del desarrollo. El esquema se ha dibujado a partir de una sección histológica realizada en la parte caudal de la vesícula diencéfalo. Por debajo de esta vesícula aparece un delgado cordón de células provenientes tanto del mesodermo como del endodermo vecino para formar la placa precordial. A ambos lados del tubo neural aparecen el mesénquima mesodérmico y las células de las crestas neurales en migración.

A partir de la zona de contacto entre el ectodermo no neural y neural se originan *las crestas neurales*, que forman una población de células con una distribución muy particular y decisiva para el futuro desarrollo. *Las células derivadas de las crestas neurales por su importancia pueden considerarse una nueva capa embrionaria debido a su distribución y a que intervienen en la formación de una gran cantidad de estructuras.* En la región cefálica de esta población celular derivan los componentes óseos (huesos de la cara y el cráneo) y conectivos (tejidos de unión), además de neuronas sensitivas, células de Schwann y melanocitos. Dos poblaciones derivadas de la cresta neural poseen un destino final muy específico, los odontoblastos que intervienen en la formación de los dientes y las células C de la glándula Tiroides que quedan en el interior de la glándula.

En resumen, los derivados ectodérmicos en la cabeza deben identificarse a partir de tres orígenes distintos: *Ectodermo neural (vesículas cefálicas y retina)*, *ectodermo no neural (epidermis de las regiones de la cabeza)* y *crestas neurales (ganglios sensitivos, melanocitos, tejidos óseo y conjuntivos de la cabeza)* (Figura 21).

Derivados del mesodermo embrionario

En las regiones que forman el tórax y el abdomen, el mesodermo aparece dividido en las siguientes regiones: Un mesodermo axial representado por la notocorda (cordamesencéfalo). Un mesodermo paraxial que se segmenta para formar los somitas. Un mesodermo intermedio que dará origen a los primordios de gónadas y riñones. Y un mesodermo lateral del cual se origina la cavidad celómica del embrión.

Sin embargo, en la región cefálica aparecen importantes modificaciones de este patrón de desarrollo descrito para el mesodermo del tronco. En primer lugar, la *notocorda* no se extiende hasta el extremo cefálico del embrión ya que sólo alcanza hasta el nivel de la vesícula mesencefálica. En craneal de ella se observa la *lámina o placa precordal* que está formada por un reducido número de células de origen endodérmico y mesodérmico agrupadas en un delgado cordón celular que separa el prosencéfalo de la faringe (Figuras Nº 21 y 22).

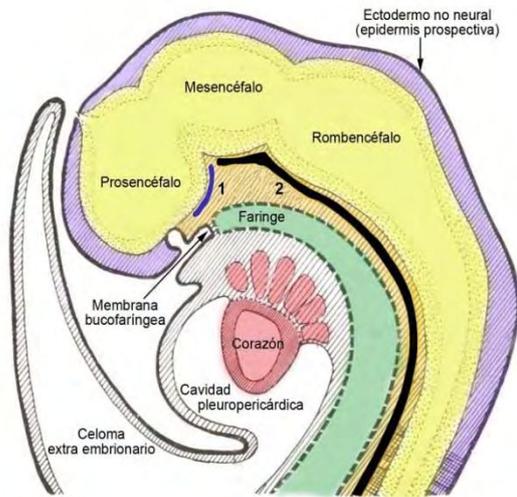
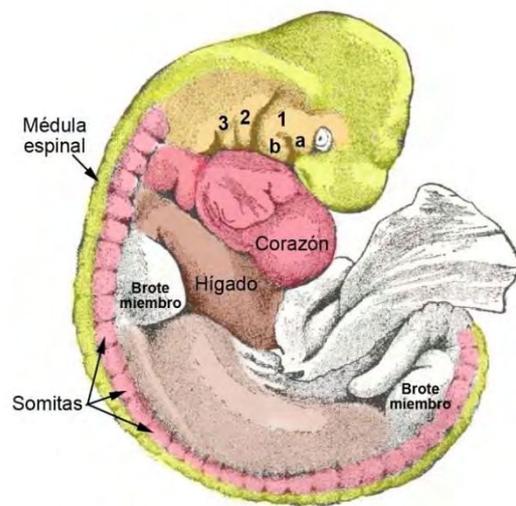


Figura 22: Esquema de una sección mediana de la parte cefálica de un embrión. Por ventral del tubo neural se ubica el mesodermo axial, representado por la placa precordal (1) ubicada ventral del prosencéfalo y la notocorda (2) que se extiende desde la vesícula mesencefálica hasta la parte caudal del tubo neural.



Embrión de cerdo de 6 mm.

Figura 23. Vista lateral de un embrión de cerdo de 6 mm. Con los números se indican los arcos viscerales respectivos (1, 2 y 3). El proceso maxilar (a) se ubica por dorsal de la primera hendidura branquial y queda enmarcada por el proceso mandibular (b) del primer arco.

En la parte cefálica del embrión es difícil observar la típica división del mesodermo del tronco (*axial, paraxial, intermedio y lateral*). El mesodermo lateral no se desdobra en dos hojas (somática y visceral) y por lo tanto, las estructuras de la cabeza *no quedarán rodeadas por una cavidad celómica como ocurre con el resto del embrión*. En las etapas tempranas del desarrollo, el mesodermo paraxial forma cordones de células mesenquimáticas organizados en somitómeros. Este mesénquima mesodérmico migra para colonizar los arcos branquiales y forma principalmente los los músculos estriados de la cabeza (faciales, masticadores, auriculares, etc.). Sin embargo, células mesodérmicas también migran sobre la parte dorsal de las vesícu-

las céfalicas inmediatamente debajo del ectodermo no neural para formar la dermis de la piel que cubre el cráneo y en pequeña escala colaboran en la formación de algunos de los huesos del cráneo.

Los somitómeros mencionados como la organización primaria del mesodermo cefálico no son verdaderas segmentaciones del tejido mesenquimático, son simplemente zonas o sectores del mesodermo metaméricamente relacionadas con los neurómeros de la vesícula cefálica media y caudal mesencéfalo y los rombómeros. Los distintos somitómeros se asocian con el desarrollo de diferentes estructuras de la cabeza y se encuentran en relación con los nervios craneales. Los somitómeros son morfológicamente diferentes de los somitas y su evolución ulterior es también distinta. A diferencia de los somitos, en los somitómeros cefálicos no se diferencia esclerotoma, miotoma y dermatoma.

En otras palabras, en el mesodermo cefálico no diferenciamos las mismas divisiones del tronco del embrión. En conjunto esta porción del mesodermo precozmente está ubicado a los lados de las vesículas cefálicas, no se encuentra segmentado y adopta la forma de somitómeros. Se observa como una banda continua formada por células mesenquimáticas en activa proliferación y migración. *La mayor parte de estas células se desplazan progresivamente hacia las partes laterales y ventrales del embrión para colonizar los arcos viscerales y formar tejido muscular estriado por el mismo proceso de miogénesis explicado previamente.*

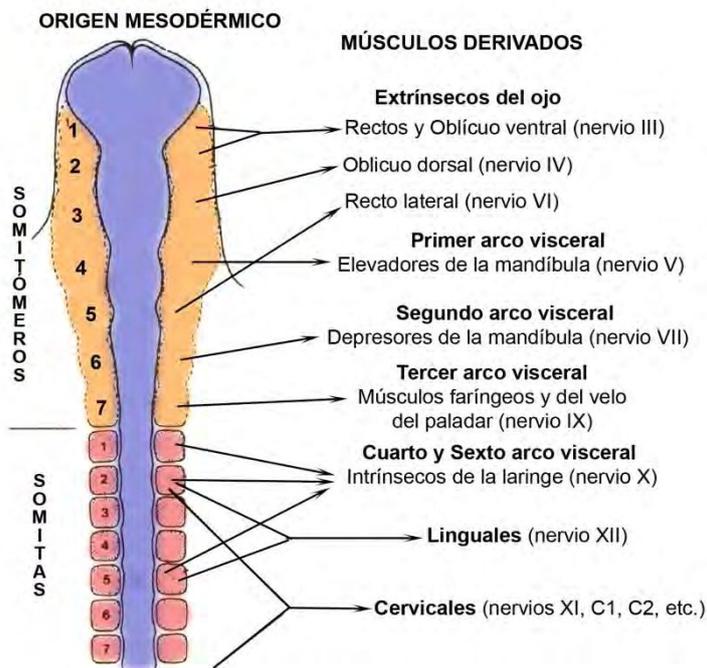


Figura 24: Esquema de los derivados de los somitómeros y los somitas cervicales de las aves. Entre paréntesis se indican los nervios craneales.

Como el mesodermo de los somitómeros se encuentra en relación con neurómeros específicos de las vesículas cefálicas (mesencéfalo y rombómeros), los mioblastos que se forman quedan en relación con un nervio específico que nace de esos sectores del tubo neural. De esta forma es posible establecer una relación entre un nervio craneal y un grupo muscular en particular.

Los arcos branquiales son visibles en la superficie del embrión que ha completado la somitogénesis e incluso unos días antes. Los arcos están poblados tanto por células provenientes de los somitóme-

ros del mesodermo, como por células derivadas de las crestas neurales (Figuras N° 23 y 24). Por lo tanto, se suele describir las estructuras de la cabeza como presomíticas (por delante del primer somita) o branquiales (derivadas de los arcos).

En los arcos branquiales se diferencia una población de células proveniente del mesodermo (somitómeros) y una población de células proveniente de la cresta neural cefálica. *En general se afirma que los tejidos conectivos (huesos, cartílagos, estroma de las glándulas, etc.) son derivados de las células de la cresta neural y los músculos estriados esqueléticos de la cara y del cráneo de un animal adulto derivan de las células mesodérmicas de los arcos viscerales.* Por lo tanto, en el dominio cefálico de la cresta neural las células además de diferenciarse en neuronas y glía de los ganglios nerviosos sensitivos y autónomos, y en melanocitos de la piel como en los otros sectores del embrión, también forman los cartílagos y los huesos de la cara y del cráneo.

Con referencia a los derivados del ectodermo y del mesodermo cefálico es importante tener presente dos primordios que no se explicarán en este capítulo pero que intervienen en los mecanismos del desarrollo y en la arquitectura final de las estructuras de la parte cefálica.

a) Una evaginación temprana del prosencéfalo se transforma rápidamente en la vesícula óptica que induce al tejido circundante y evoluciona para formar los componentes del ojo y sus anexos.

b) En las fases tempranas del desarrollo, desde la lámina del mesodermo lateral un grupo de células se diferencia para formar el *mesodermo cardiogénico*. Estas células en conjunto migran para ubicarse, al principio inmediatamente delante de la futura membrana bucofaríngea. Luego, la placa cardiogénica se desplaza para ocupar una posición ventral con respecto a la faringe (ver desarrollo aparato circulatorio).

Derivados del endodermo embrionario

La lámina endodérmica en la región cefálica está representada por la faringe (primera parte del intestino primitivo) que en un principio se encuentra abierta hacia ventral y posteriormente se estrangula y cierra para formar un tubo separado del saco vitelino (Figura N° 21). Esta porción del intestino posee una serie de dilataciones de sus paredes laterales que se conocen como *bolsas faríngeas*, las cuales se ubican entre los arcos viscerales. Las bolsas faríngeas se extienden hasta el ectodermo superficial, en algunos vertebrados como los peces, las zonas donde entran en contacto el endodermo con el ectodermo degeneran y dan lugar a la aparición de las hendiduras branquiales que persisten durante toda la vida del animal.

Hacia dorsal, la faringe está separada del prosencéfalo sólo por una delgada capa de tejido mesenquimático provenientes del mesodermo. En el plano medio algunas de estas células se organizan con otras provenientes del endodermo para formar la placa precordial, mientras que a ambos lados se observa células en migración (Figura N° 21).

Arcos y hendiduras faríngeas (branquiales o viscerales)

El desarrollo precoz de las estructuras cefálicas se organiza a partir de la evolución de los arcos viscerales, branquiales o faríngeos. El término branquial utilizado ampliamente para de-

signar estas estructuras permite asociar filogenéticamente estos componentes con el sistema branquial de los peces. Este programa de desarrollo a partir de arcos viscerales o faríngeos es común para todos los vertebrados, pero es particularmente similar en los reptiles, las aves y los mamíferos. Las células mesodérmicas que alcanzan los arcos viscerales se consideran derivadas de sectores del mesodermo cefálico conocidos como somitómeros y se diferencian principalmente en tejido muscular estriado; mientras que las células provenientes de las crestas neurales forman cartílago, hueso y tejido conjuntivo.

Los arcos branquiales aparecen en número de seis de cada lado como engrosamientos, rodets o barras de tejido mesenquimático proveniente del mesodermo y de las crestas neurales. Por otro lado, los arcos están recubiertos externamente por una delgada capa de ectodermo no neural e internamente se encuentran en contacto con el endodermo de la faringe primitiva. Cada uno de los arcos posee un vaso arterial (arcos aórticos) asociado y es dependiente de un nervio craneal específico. En los mamíferos, de los seis arcos viscerales sólo los cuatro primeros se desarrollan en forma completa, ya que el 5^{to} y 6^{to} son rudimentarios. En general durante el desarrollo ulterior, los dos primeros arcos viscerales cubren a los otros, que se ubican por detrás de ellos.

Arcos branquiales y la expresión de distintos genes HOX

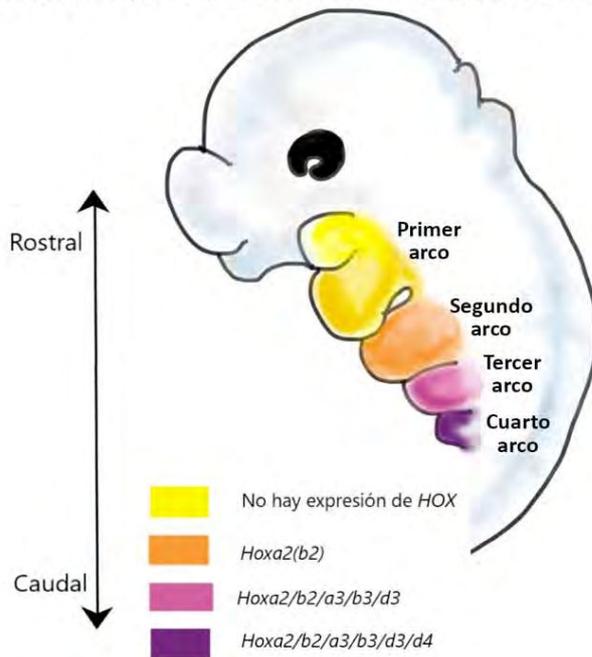


Figura 25: Los arcos branquiales representan el patrón de desarrollo de la mayor parte de las estructuras de la cabeza. La expresión temprana de genes homeóticos regula la formación y organización de estos.

El *primer arco visceral* se divide en forma temprana en dos procesos debido a que el mesénquima derivado de la cresta neural crece en dos direcciones divergentes. El proceso craneal se denomina *maxilar* y entra en la formación de la cavidad nasal y parte dorsal de la cavidad bucal. Por un proceso de osificación particular (osificación membranosa) forma los huesos: incisivo, maxilar, cigomático y parte del temporal. El proceso caudal se conoce como arco mandibular e interviene en la formación de las estructuras ventrales de la cavidad bucal y también forma el hueso de la mandíbula y dos de los pequeños huesos del oído medio (Figura N° 25, 26 y 27). Los principales músculos derivados de este arco son los músculos de la masticación que actúan sobre la articulación temporo-mandibular.

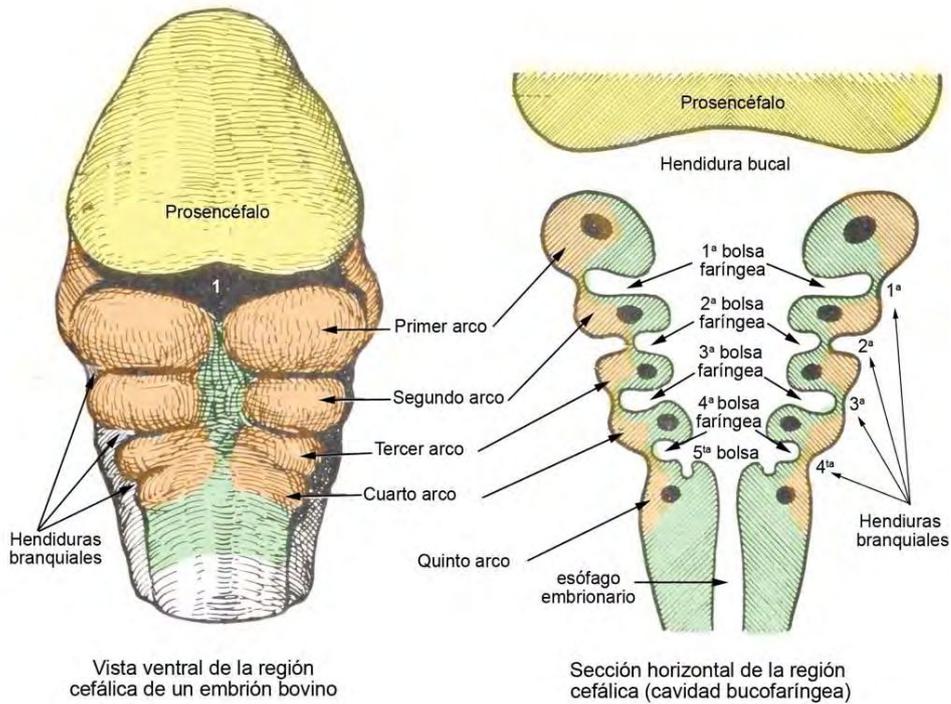


Figura 26. Aspecto frontal de la cabeza de un embrión bovino de 7 mm de longitud. A la derecha aparece una sección esquemática que muestra la organización y relación entre los arcos y las bolsas faríngeas. En el mencionado esquema es evidente que en la hendiduras branquiales el endodermo de la faringe se pone en contacto con el ectodermo que recubre el embrión.

El *segundo arco visceral* es conocido como hioideo. Las células de la cresta neural de este arco forman la mayor parte del hueso hioides que se va a ubicar en una posición clave entre la raíz de la lengua y la laringe para dar base a muchos de los músculos de la deglución. El mesodermo del segundo arco forma la mayor parte de los músculos de la mímica facial.

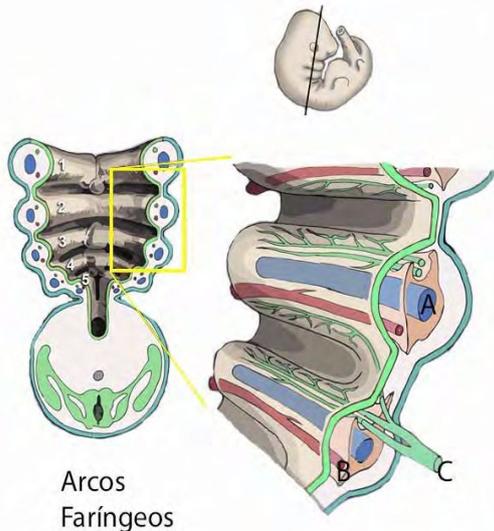


Figura 27. Estructura de los arcos faríngeos. A: esqueleto cartilaginoso, B: arteria, C: nervio craneal.

Los restantes arcos branquiales son de menor tamaño y difíciles de observar en los embriones ya que quedan cubiertos por el crecimiento de los dos primeros arcos. A partir de ellos se completa la estructura del hueso hioides y el esqueleto cartilaginoso de la laringe provenientes de las células de la cresta neural cefálica. El mesodermo de estos arcos forma varios de los músculos faríngeos y laríngeos.

Entre los arcos se identifican surcos conocidos como hendiduras viscerales o faríngeas donde el mesodermo está ausente y por lo tanto, el endodermo de las bolsas faríngeas contacta directamente con el ectodermo.

En los peces como habíamos expresado antes, el tejido degenera en las hendiduras y se produce una comunicación entre la cavidad bucofaríngea y el exterior. A través de estas aberturas circulan columnas de agua que posibilitan el proceso de oxigenación de la sangre.

En los mamíferos y las aves sólo la primera hendidura branquial reviste una importancia anatómica pues a partir de ella se desarrolla el conducto auditivo externo. Por otro lado, la zona de contacto ecto-endodermo de esta hendidura se modifica notablemente para formar la membrana del tímpano que establece la separación entre el oído externo y medio. Las zonas vecinas del 1^{er} y 2^{do} arco visceral vecinas a la primera hendidura dan origen a los componentes del oído externo (oreja).

En líneas generales, cada arco es una condensación de las células mesodérmicas que dan forma al bastón engrosado visible desde la superficie del embrión. Esta barra de tejido mesodérmico está externamente cubierta por el ectodermo e internamente está en contacto con el endodermo de la faringe. Las células derivadas del mesodermo forman principalmente los músculos de la cara y el cráneo (Tabla 1). Cada arco aparte de las células derivadas del mesodermo cefálico está formado por distintos componentes con procedencia embrionaria distinta (Figura 25, 26 y Tabla 1).

a) Un eje cartilaginoso que deriva de las células de la cresta neural y representa el esqueleto del arco. La evolución de este componente es compleja y contribuye a la formación de los huesos de la cara, los cartílagos de la laringe y el hueso hioides.

b) Un componente vascular representado por un arco aórtico que discurre alrededor de la faringe primitiva hacia la aorta dorsal.

a) Un componente nervioso representado por un nervio craneal que inerva la piel y los músculos derivados del arco al cual se encuentra asociado.

Tabla 1. Algunos derivados de los arcos viscerales

Arco visceral	Cresta neural	Mesodermo	Nervio craneal
1	Huesos: Yunque y Martillo (oído medio). Mandíbula y Maxilar. Parte del hueso Temporal.	Músculos elevadores de la mandíbula, del piso de la boca, del oído y del paladar blando.	Nervio Trigémino
2	Huesos: Estribo (oído medio). Apófisis estiloides del hueso Temporal. Parte del hueso Hioides.	Músculos depresores de la mandíbula, faciales, y algunos músculos cervicales.	Nervio Facial
3	Huesos: parte del hueso Hioides.	Músculo dilatador de la faringe (Estilofaríngeo).	Nervio Glossofaríngeo
4, 5 y 6	Cartílagos de la laringe.	Músculos constrictores de la faringe e intrínsecos de la laringe.	Nervios laríngeos del Vago

Bolsas Faríngeas (Branquiales o Viscerales)

La faringe es la primera parte del intestino embrionario y por lo tanto, derivada del endodermo de la región cefálica del embrión. Está ubicada inmediatamente por debajo del mesencéfalo y el

rombencéfalo y su abertura craneal se encuentra cerrada por la membrana bucofaringea. La cavidad de la faringe primitiva tiene forma de embudo y progresivamente se ensancha para formar cinco dilataciones de cada lado, conocidas como bolsas faríngeas (Figuras N° 27 y 28). Como se mencionó, el extremo craneal de la faringe se encuentra cerrado por la membrana bucofaringea que la separa del estomodeo o cavidad bucal primitiva. Mientras que su extremo caudal se continúa con el esófago embrionario. El piso de la faringe por un lado forma el primordio de la lengua y por otro se evagina para formar un divertículo que representa el primordio de la glándula tiroides. Durante el desarrollo el primordio para la glándula tiroides permanece comunicado con la cavidad faríngea a través del canal tirogloso, el cual finalmente se oblitera (Figura N° 28). En humanos es muy frecuente la falta de cierre y persistencia del conducto tirogloso que se presenta en niños y adolescente como un quiste por debajo de la lengua.

El estudio de la evolución y derivados de las bolsas faríngeas se retoma con el desarrollo del endodermo. Cada una de las bolsas faríngeas evoluciona para formar órganos que encontramos en la cabeza y el cuello del feto. En forma muy resumida podemos decir que:

- a) La parte dorsal de la 1^{ra} bolsa forma el epitelio que recubre el oído medio y la trompa auditiva. Mientras que su parte ventral se oblitera por el crecimiento de la prominencia lingual.
- b) La 2^{da} bolsa se transforma en un órgano linfático: la tonsila (amígdala) palatina.
- c) De la 3^{ra} bolsa se desarrollan las glándulas paratiroides caudales y el timo
- d) La 4^{ta} bolsa posee una porción dorsal que evoluciona para formar las glándulas paratiroides craneales y además desarrolla un pequeño divertículo ventral que se considera la 5^{ta} bolsa faríngea. De este ultimo divertículo se forma la glándula del cuerpo ultimobranquial en las aves, mientras que en los mamíferos forma las células C que migran al interior de la glándula tiroides.

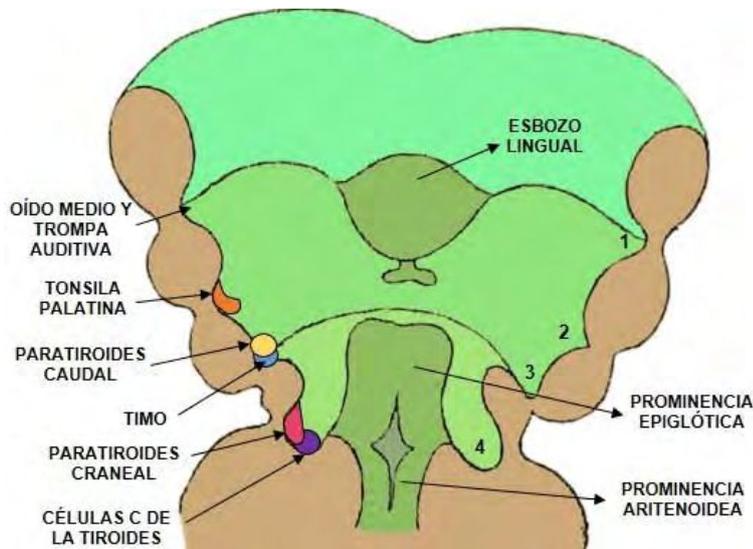


Figura 28. El esquema muestra una sección de la faringe del embrión para observar el piso del órgano. Las bolsas faríngeas y sus derivados aparecen muy próximos a la superficie interna de los arcos y las hendiduras branquiales. En el centro del piso de la faringe se observa el crecimiento del primordio de la lengua.

Las crestas neurales como una cuarta hoja embrionaria en el desarrollo de las regiones cefálicas

En el capítulo del desarrollo de sistema nervioso se describieron una serie de eventos asociados con la diferenciación de las crestas neurales. Las células de las crestas neurales se originan a partir del ectodermo, exactamente en el punto de unión entre el ectodermo neural y no neural. Esta población celular al principio se ubica dorsalmente entre el ectodermo y el tubo neural, pero luego, las células adquieren una forma mesenquimática típica y comienzan un proceso de migración que se extiende a todo lo largo del embrión, para dar origen de una amplia variedad de estructuras.

Las células de la cresta neural (ver desarrollo del sistema nervioso) se diferencian en varios grupos celulares con un patrón de migración específico para cada uno. Sin embargo, en la región cefálica (cresta neural craneal), estas células muestran una distribución y migración totalmente diferente a lo observado en el tronco. Pueden considerarse dos oleadas migratorias (Figuras N° 29 y 30).

a) La primera migración es muy amplia y se realiza a partir de células que se ubican dorsalmente de la parte caudal del diencefalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo. Las células de la cresta neural cefálica no aparecen en las partes más rostrales de la cabeza embrionaria, se las comienza a identificar a partir de la parte caudal del diencefalo (desde el primordio de glándula pineal hacia caudal). Las poblaciones celulares que se sitúan sobre el mesencéfalo y parte caudal del diencefalo migran hacia las partes más rostrales y laterales de la cabeza. Sin embargo,

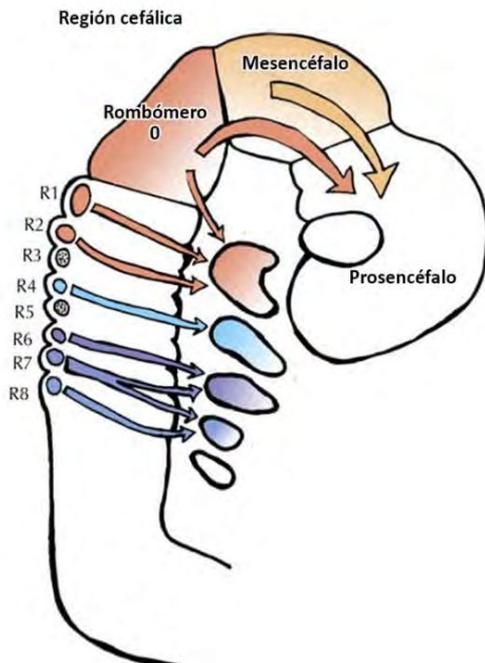


Figura 29. El esquema ilustra la migración de las células de las crestas neurales en relación con los rombómeros (R1-R8). Desde el segmento más rostral del rombencéfalo (Rombómero 0) y del mesencéfalo las células derivadas de las crestas neurales se dirigen a las partes rostrales y laterales de la extremidad cefálica del embrión.

las células ubicadas dorsal al rombencéfalo ingresan en los arcos branquiales. Esta población celular puede describirse asociada a los distintos sectores en que se divide el rombencéfalo primitivo (rombómeros 0 a 7) ya que siguen rutas migratorias ligeramente diferentes. En el interior de los arcos branquiales las células de la cresta neural se suman a las derivadas del mesodermo cefálico y en conjunto ambas poblaciones forman todos los tejidos de la cara y el cráneo.

Debe notarse que, a diferencia de lo descrito para el tronco, las células de la cresta neural cefálica dan origen a cartílago y hueso. De hecho, aproximadamente el 80% del esqueleto de la cara y del cráneo es derivado de las crestas neurales. También se ha demostrado que este tipo de células no se diferencian hacia fibras musculares.

De la misma forma que sucedía en el tronco, existen grupos de células de la cresta neural que un corto trayecto y permanecen en relación directa con ciertos rombómeros. Estos pequeños grupos neuronales forman los ganglios nerviosos asociados a los nervios craneales. En este caso el producto de diferenciación final son células de la glía y neuronas sensitivas. Por esta razón, algunos de los nervios craneales quedan en conexión directa con los arcos branquiales, de manera que es posible establecer una relación entre nervio y estructuras originadas de cada arco como se observa en la tabla 1.

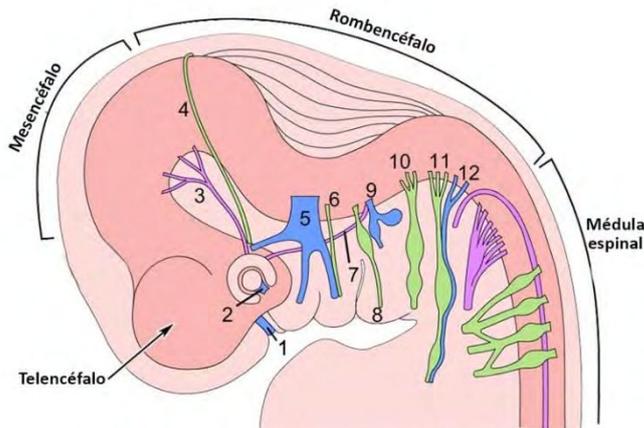


Figura 30. El esquema presenta la información sobre los ganglios nerviosos derivados de las células de la cresta neural cefálica y su relación con los nervios craneales y los arcos branquiales. Los números corresponden a los nervios craneales. El nervio Trigémino (5) posee un gran ganglio sensitivo y queda como el principal nervio del primer arco branquial, mientras que el nervio Facial (7) es el nervio del segundo arco pero carece de ganglio sensitivo.

b) La segunda migración es más específica y está dirigida a poblar zonas muy definidas de la cabeza y del cuello (Figura N° 31). Estos sectores hacia donde se dirigen las células derivadas de las crestas neurales, se denominan *placodas craneales*. Las placodas son engrosamientos transitorios y localizados del ectodermo de la cabeza que se diferencian para cumplir una función de recepción de estímulos (órganos sensoriales). En un estadio más avanzado del desarrollo, las placodas evolucionan para formar estructuras asociadas al sistema nervioso con una selectiva función sensitiva, de manera que las células de las crestas neurales ubicadas en las placodas se transforman en neuronas sensoriales. Las placodas que se reconocen durante el desarrollo son: olfatoria (sistema sensorial del olfato), ótica (sistema sensorial de la audición), del cristalino (forma el cristalino y no tiene función sensitiva) y epibranchial que se subdivide en tres placodas asociadas al sentido del gusto.

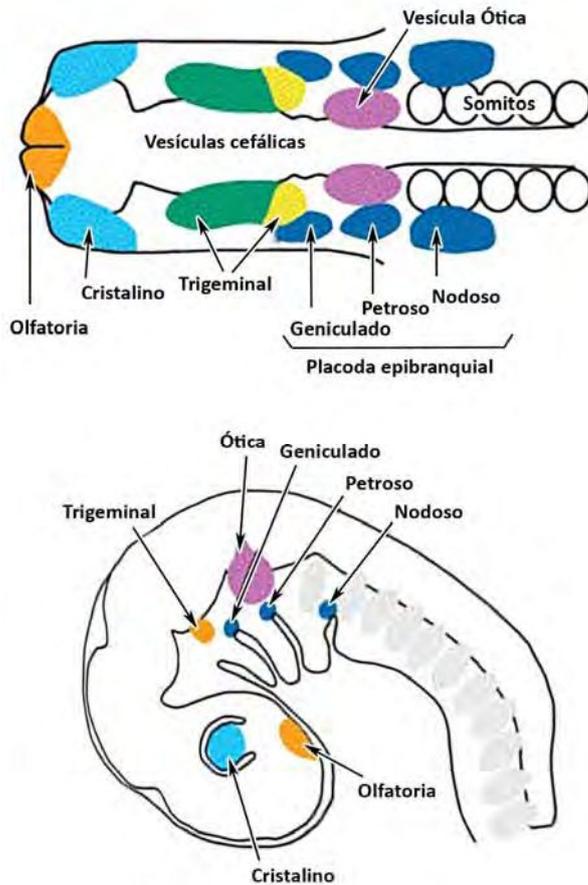


Figura 31. El esquema superior presenta la localización de las placodas craneales en relación a las vesículas cefálicas en una vista dorsal del embrión. La imagen inferior muestra las mismas placodas en una vista lateral del embrión y ubica las placodas también en relación a la posición de los arcos branquiales y la vesícula óptica.

Desarrollo del esqueleto de la cabeza: neuro y viscerocráneo

El concepto anatómico de viscerocráneo y neurocráneo (Figura N° 31) está asociado a las cavidades que forman los huesos de la cabeza. El viscerocráneo corresponde al conjunto de huesos de la cara que se organizan para formar la cavidad nasal y oral. Estos huesos se ha demostrado ampliamente, que tienen origen en las células de la cresta neural y se osifican por un proceso de tipo intramembranoso. Varios de estos huesos se forman en el interior de los arcos branquiales del embrión debido a la condensación de las células de la cresta neural cefálica que se transforman en cartílago (cartílago de Meckel y cartílago de Reichert).

Los huesos que constituyen el neurocráneo se agrupan para formar la cavidad craneal donde se aloja el encéfalo. Estos huesos, más complejos en su organización anatómica, se agrupan en dos categorías diferentes: *el desmocráneo* y *el neurocráneo primordial*. Los huesos del neurocráneo primordial forman principalmente el techo y las paredes laterales de la cavidad craneal y los estudios demuestran que poseen un origen mixto, a partir de células de la cresta neural y del mesodermo presomítico. Los huesos del desmocráneo forman la base del cráneo y la pared caudal del cavidad craneal, se originan de la cresta neural cefálica y evolucionan a partir de una osificación intramembranosa. Existen actualmente investigaciones que establecen algunos puntos de controversia sobre el desarrollo del esqueleto de la cabeza, pero sin lugar a

duda, los derivados óseos de la cresta neural cefálica son los principales primordios para formar los distintos huesos del cráneo y la cara de los vertebrados.

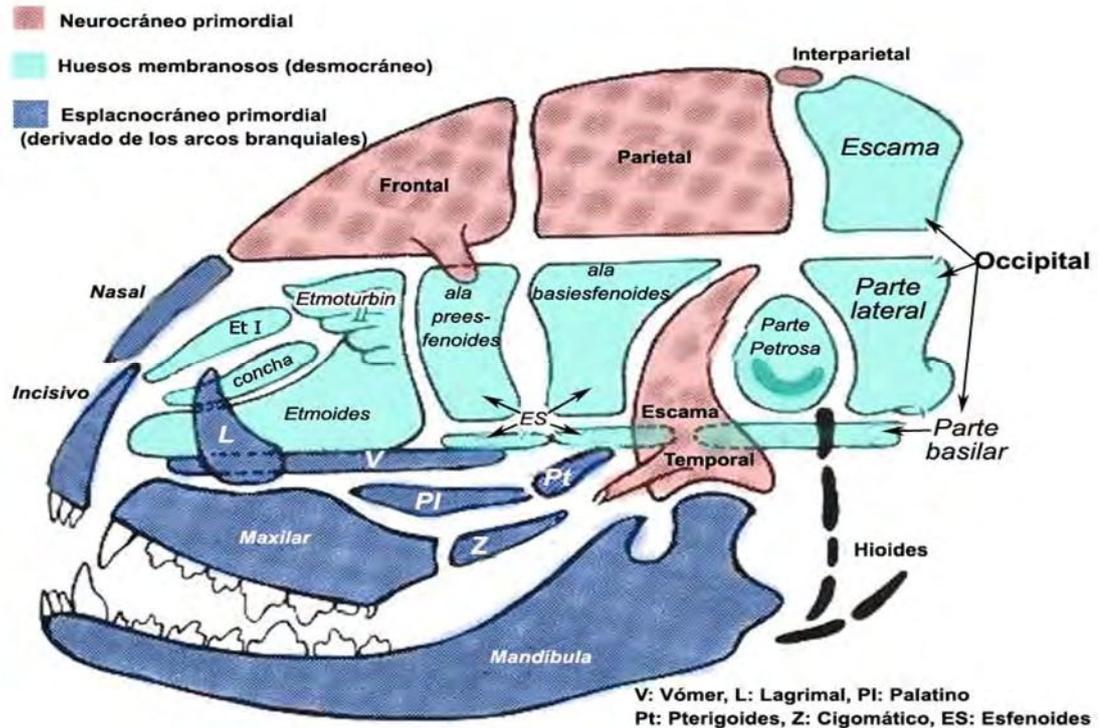


Figura 52. El esquema muestra los tres tipos de origen que pueden tener los huesos de la cabeza. El neurocráneo que se forma por los huesos del neurocráneo primordial y los del desmocráneo. Los huesos del viscerocráneo forman principalmente las regiones de la cara que alojan la cavidad nasal y bucal.

Referencias del capítulo

- Carlson B.M. (2003). Embriología humana y biología del desarrollo. Segunda edición. Ed. Elsevier. Madrid, España.
- Dyce Km, Sack Wo, Wensing Cjg (2011). Anatomía veterinaria. Cuarta edición. Ed. Mcgraw-hill interamericana. México. Edición en español: manual moderno. ISBN: 978-607-448-5073.
- Geneser, F. (2015). Histología. Editorial panamericana. ISBN 9786079356231.
- Gilbert, W. (2005). Biología del desarrollo. 7º ed. Editorial panamericana. ISBN 950-7903-912-4
- Gómez Dumm, C.L.A. (1989). Atlas de embriología humana. Segunda edición. Ed. Celsius.
- Houillon Ch. (1977). Embriología. Cuarta edición. Ed. Ediciones Omega s. A. Barcelona, España.
- Lasch J, Whittaker Jr. (1974). Concepts of development. First edition. Ed. Sinauer associates, inc. Connecticut, EE.UU.

Michel, G. Y Schwarze, E. (1979) Anatomía veterinaria. Tomo vi. Embriología. Ed. Acribia. Isbn 10: 8420006777 ISBN 13: 9788420006772.

Noden, D.M. Y De La Hunta, A (1990). Embriología de los animales domésticos. Acribia.

Sadler TW. (2004). Langman Embriología médica, con orientación clínica. Ed. Panamericana. Buenos Aires, Argentina.

Solère M, Haegel P. (1969). Embriología. Cuadernos prácticos. Cátedra de embriología de la facultad de medicina de París. Cuaderno segundo. Ed. Toray-masson s. A. Barcelona,

Actividad práctica del capítulo 4

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Desarrollo de la cabeza y el cuello. Intervención de las distintas hojas embrionarias en la formación de la cabeza y el cuello: Derivados del ectodermo, derivados del endodermo y derivados del endodermo. Las crestas neurales como una cuarta hoja embrionaria. Formación de las placodas.

Arcos faríngeos o branquiales: Primer arco faríngeo y derivados. Segundo arco faríngeo y derivados. Tercer y cuarto arco faríngeo. Bolsas y surcos faríngeos. Relación de las estructuras branquiales con los componentes vasculares y nerviosos. Desarrollo del esqueleto de la cabeza: formación del neuro y víscerocraneo

B- OBJETIVOS DE ESTUDIO

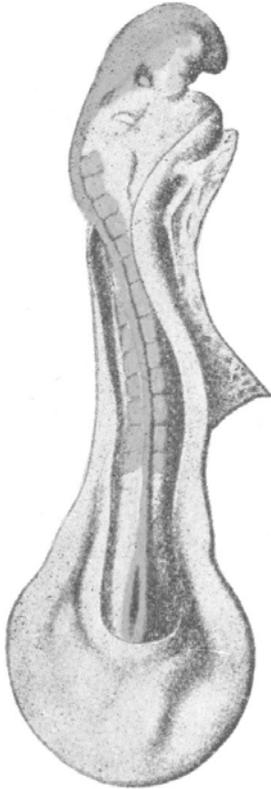
1. Conocer las etapas del desarrollo de las estructuras que forman la cabeza y el cuello de los mamíferos para poder inferir los estadios embriológicos de los órganos involucrados.
2. Reconocer en esquemas y muestras de embriones las distintas etapas del desarrollo de las estructuras que forman, la cabeza y el cuello.
3. Realizar comparaciones y establecer los distintos patrones de desarrollo que aparecen en la cabeza y el tronco de embriones en distintos estados del desarrollo.
4. Estimular en el alumno la observación metódica y el uso apropiado de la nomenclatura científica.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación.

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. MESODERMO AXIAL Y PARAXIAL: DESARROLLO DE LOS COMPONENTES DEL TRONCO Y LOS MIEMBROS

1- El siguiente es un esquema de 2 embriones porcinos durante el proceso de cefalización.



16 días (17 somitas)



*17 días (somitas completas)
4 mm*

a) Identifique con un color los componentes derivados del tubo neural, con otro los derivados del mesodermo y con otro el corazón primitivo.

b) Numere los arcos viscerales visibles en el embrión.

c) A continuación, explique qué poblaciones celulares se encuentran en un arco branquial y cuál es la procedencia de cada una de ellas.

2- Discuta con sus compañeros las principales diferencias del patrón de desarrollo del mesodermo cefálico. Realice un esquema de una sección transversal de la parte cefálica del embrión.

.....

.....

.....

.....

3- Redacte un párrafo describiendo en forma somera los cambios y la evolución del primer arco visceral.

.....

.....

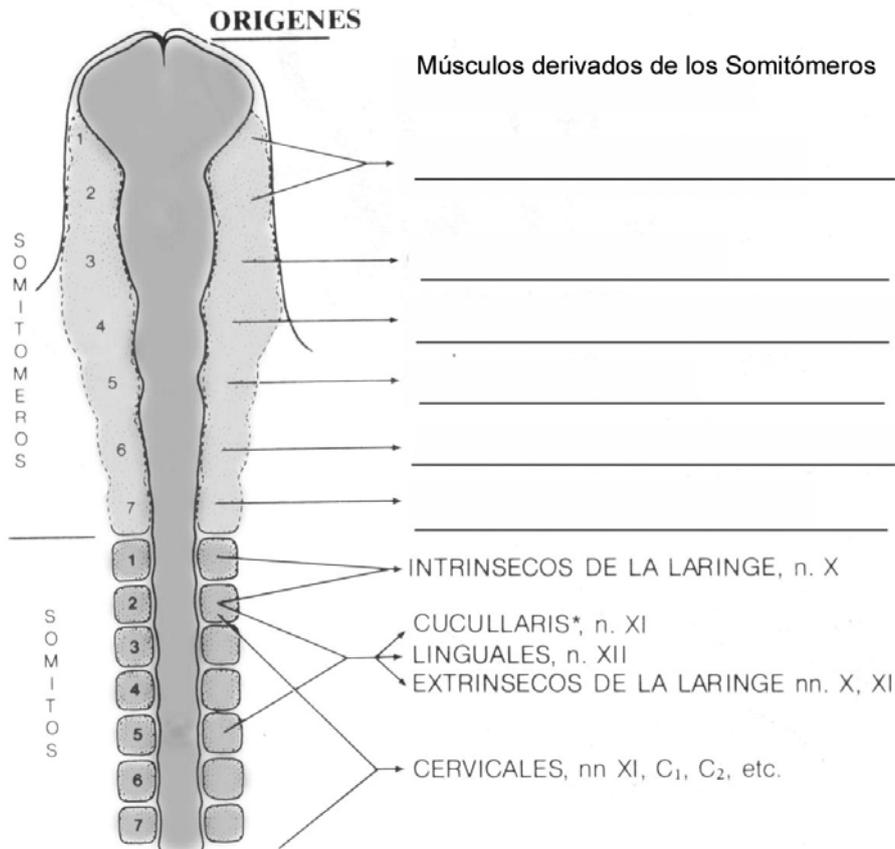
.....

.....

.....

.....

4- Complete las referencias del esquema basando su respuesta en la evolución que muestran las células del mesénquima mesodérmico de la cabeza.



5- Complete la tabla que se presenta a continuación con los principales derivados de cada estirpe celular.

Arco visceral	Cresta neural	Mesodermo	Nervio craneal
1			
2			
3			
4, 5 y 6			

6- Explique a que estructura embrionaria se conoce como bolsa faríngea. Detalle los derivados de las bolsas faríngeas en los mamíferos.

.....

.....

.....

.....

.....

.....

7- Los tejidos derivados de las células de la cresta neural cefálica son esenciales para el desarrollo de las estructuras de la cabeza. A través de un esquema y un párrafo explicativo sintetice los eventos más importantes de la primera oleada migratoria proveniente de la cresta neural cefálica.

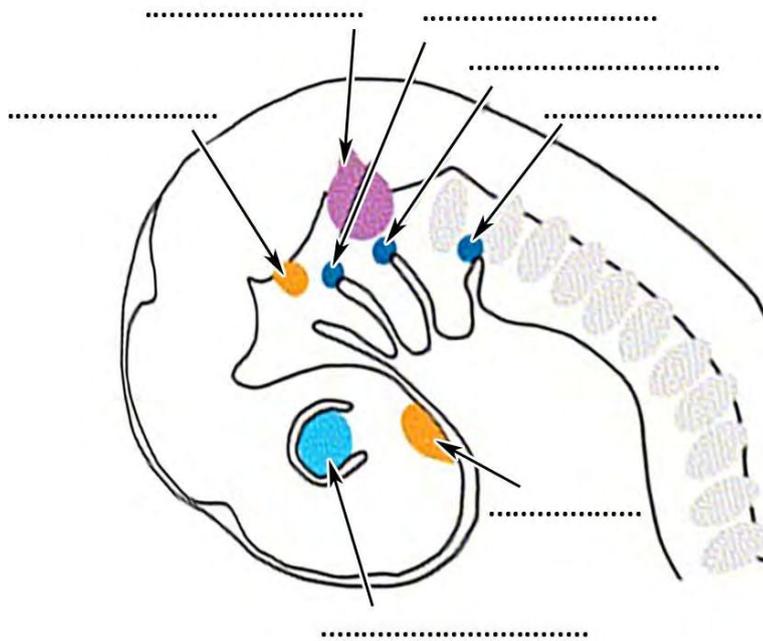
.....

.....

.....

.....

8- Complete el gráfico. Luego defina el término placoda y describa la función de cada una de las placodas craneales.



Placoda craneal

.....

.....

.....

CAPÍTULO 5

Evolución embrionaria del mesodermo lateral. Formación de las cavidades corporales

Marcela Piove y Julieta de Iraola

Las cavidades corporales de los mamíferos: conceptos generales

En el cuerpo de un vertebrado es posible distinguir por simple observación, un tronco, los miembros y la cola. La porción craneal del tronco se prolonga en un cuello que sostiene la cabeza. Si bien externamente el tronco aparece como una estructura única, se divide en tres regiones continuas y cada una de ellas contiene una cavidad corporal: el tórax con la cavidad torácica, el abdomen que aloja la cavidad abdominal y la pelvis que en su interior posee la pequeña cavidad pelviana (Figuras N°1 y 3). Las dos últimas cavidades son continuas, una con la otra y por lo tanto se prefiere el término de cavidad abdomino-pelviana para mencionarla.

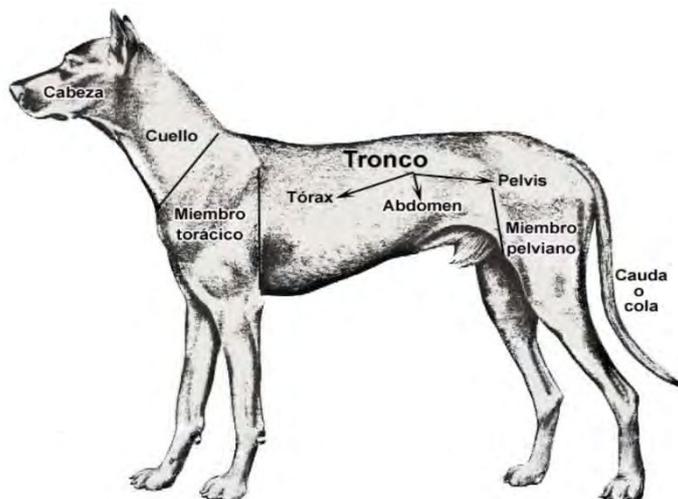


Figura 1. El esquema presenta las principales regiones corporales que se diferencian en el exterior de cualquier mamífero cuadrúpedo. Las regiones del tronco se superponen parcialmente con los miembros, pero existen relieves (musculares u óseos) que posibilitan establecer límites precisos.

El conocimiento de la estructura de las paredes y del contenido de estas cavidades corporales es sumamente importante para realizar distintas maniobras clínicas y quirúrgicas. Durante el desarrollo embrionario, las cavidades corporales se forman a partir de una cavidad celómica o visceral única. En los vertebrados, la mayor parte de los órganos pertenecientes al sistema digestivo, respiratorio, urogenital y el corazón, quedan alojados y protegidos en una gran cavidad corporal que ocupa el interior del tronco. Sólo en los mamíferos se forman dos cavidades separadas: la cavidad torácica y la cavidad abdomino-pelviana. El principal componente anatómico que separa estas dos cavidades es el músculo diafragma (Figura N° 2 y

3). Los peces, los anfibios, los reptiles y las aves poseen una cavidad corporal o visceral única derivada de la cavidad celómica embrionaria.

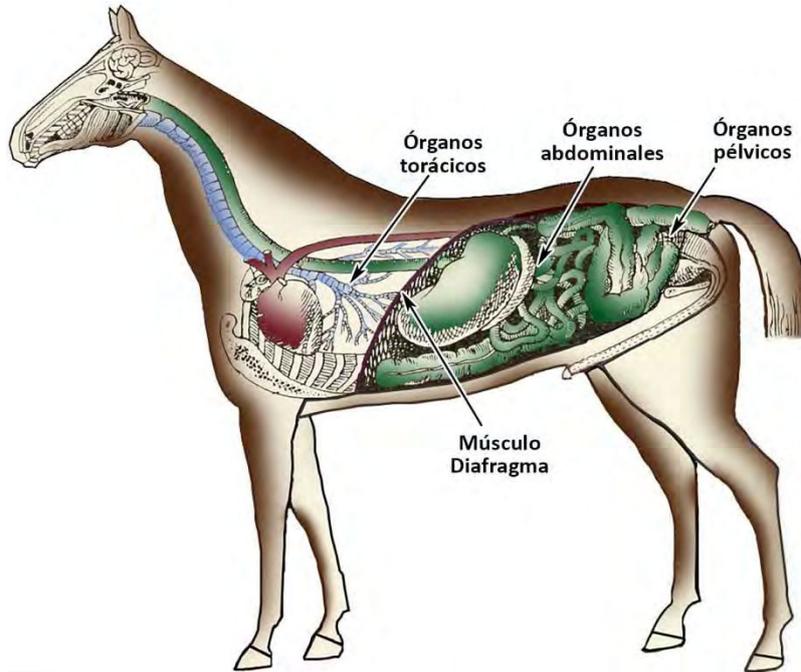


Figura 2: Esquema de un equino, vistalateral izquierda para observar la cavidad torácica, abdominal y la pelviana, así como los órganos contenidos en ellas. El músculo diafragma representa un verdadero tabique anatómico entre la cavidad torácica y abdominal.

Los componentes dorsales del tronco, que forman el techo de las cavidades corporales son las vértebras y los músculos epiaxiales e hipoaxiales. Estas estructuras son derivadas de los somitas embrionarios (ver capítulo de mesodermo axial y paraxial), al igual que las costillas que forman la pared lateral de la parte craneal del tronco. Sin embargo, la cavitación del embrión y la consecuente aparición de la cavidad celómica dependen del mesodermo lateral, que tempranamente se separa en dos hojas, una somática y otra visceral.

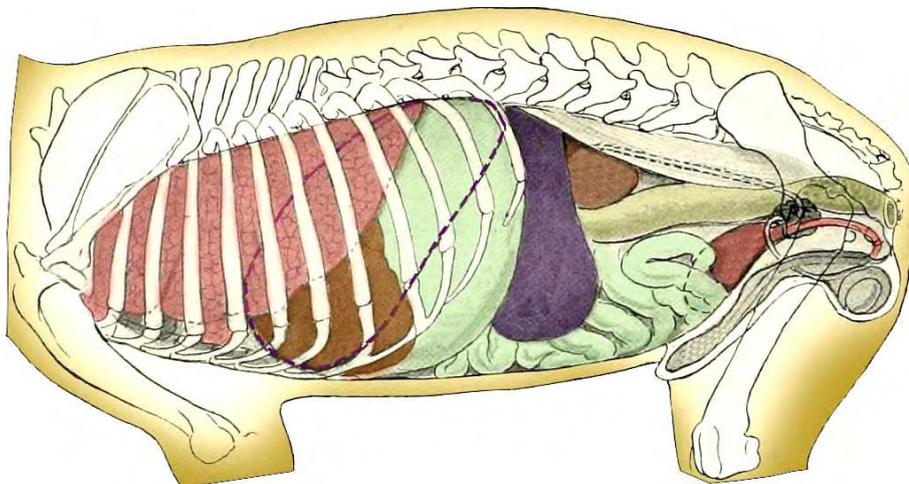


Figura 3: Esquema de un perro visto desde el lateral izquierdo donde se representan las cavidades torácica, abdominal y pelviana. Se advierte que las cavidades torácica y abdominal se superponen en cierta extensión, debido a la forma de cúpula acostada que posee el músculo diafragma (línea punteada).

El interior de las cavidades mencionadas se encuentra subdividido en cavidades serosas por láminas delgadas de tejido epitelial, las membranas serosas, las cuales están formadas por una capa de células epiteliales planas (mesotelio) con capacidad secretora que apoya sobre una lámina de tejido conectivo. Las serosas tapizan externamente las paredes de las vísceras como así también la superficie interna de la cavidad torácica, abdominal y parte de la cavidad pelviana. La serosa torácica es la **pleura**, mientras que en la cavidad abdominal y pelviana se encuentra el **peritoneo**. Las serosas además de formar sacos cerrados e independientes, permiten que las vísceras se desplacen una sobre otra y deslicen sobre las paredes ya que estas membranas son lisas y se encuentran humectadas por una pequeña cantidad de líquido seroso. El pasaje de esta membrana desde la pared de la cavidad hacia las vísceras forma pliegues que reciben el nombre de mesos, ligamentos y omentos, los cuales intervienen en la suspensión y fijación de los órganos (Figura N° 4).

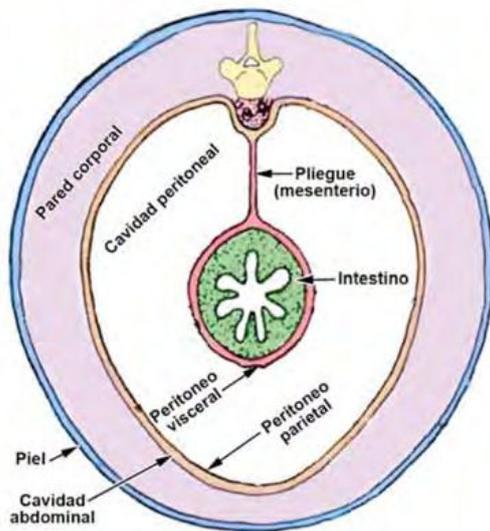


Figura 4. Esquema de un corte transversal de la cavidad abdominal donde se observa la cavidad abdominal propiamente dicha (cavidad virtual entre la hoja parietal del peritoneo y la pared corporal); y la cavidad peritoneal (entre el peritoneo parietal y el visceral). También se observan las dos hojas del peritoneo (parietal y visceral).

En el interior de la cavidad torácica se encuentran dos sacos cerrados formados por la pleura. Cada uno de ellos posee en su interior una pequeña cavidad pleural con una mínima cantidad de líquido. Ambos sacos pleurales están separados por el mediastino, término que significa tabique que está en el medio. Este tabique de pleura contiene un espacio ubicado en el plano mediano del tórax que está constituido por una doble hoja de pleura, una perteneciente al saco pleural derecho y la otra al saco pleural izquierdo. La cavidad del mediastino contiene la mayor parte de los órganos torácicos (órganos mediastinales) con excepción de los pulmones, la vena cava caudal y el nervio frénico derecho. Dentro del mediastino, también se encuentra el pericardio recubriendo al corazón, con sus partes fibrosa y serosa. Su saco seroso se divide en una lámina visceral, firmemente adherida al corazón (epicardio) y una lámina parietal que se adosa internamente al pericardio fibroso. Entre ambas láminas serosa existe una pequeña cavidad pericárdica con líquido seroso en su interior (Figura N° 5). La organización anatómica de la pleura determina que los sacos pleurales, el mediastino y la cavidad pericárdica representen espacios cerrados e independientes (Figura N° 5).

El peritoneo es la membrana serosa que tapiza el interior de la cavidad abdominal y pelviana. La superficie interna de las paredes corporales y la superficie externa de las vísceras

se encuentran revestidas por esta lámina serosa. El peritoneo forma un saco cerrado que puede didácticamente dividirse en dos hojas continuas una con la otra. La hoja parietal recubre las paredes del abdomen y la superficie abdominal del músculo diafragma; mientras la hoja visceral se adhiere a los órganos abdominales y pelvianos. Entre ambas hojas se forman los pliegues peritoneales que sostienen las distintas vísceras abdominales. En el esquema de la figura 5 se observa claramente que la cavidad peritoneal no contiene ningún órgano, por el contrario sólo está lubricada por una pequeña cantidad de líquido peritoneal que favorece el deslizamiento de las vísceras.

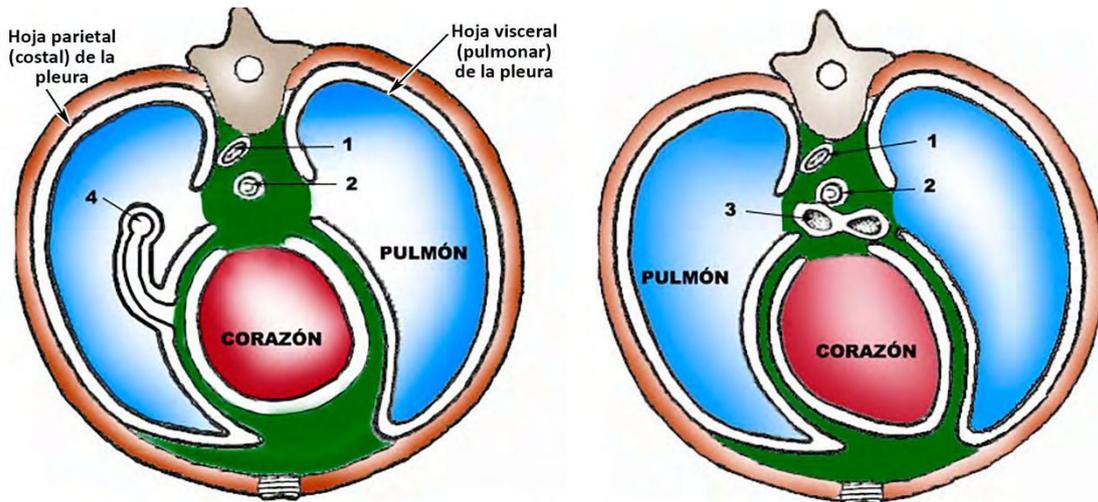


Figura 5: Cortes transversales de la cavidad torácica, vistos desde craneal. La cavidad torácica contiene los sacos pleurales en relación con los pulmones. Entre ambos sacos aparece el mediastino (verde) que contiene distintos órganos. 1. Arteria Aorta, 2. Esófago, 3. Bifurcación de la tráquea, 4. Vena cava caudal.

Un gran número de mamíferos requiere de una temperatura ligeramente inferior a la temperatura corporal para completar el proceso de formación de espermatozoides (espermatogénesis) que se realiza en la gónada masculina. Por esta particularidad fisiológica, estos animales tienen los testículos ubicados fuera de la cavidad abdominal en una bolsa especial (bolsa escrotal o testicular) derivada de las capas del piso del abdomen. La cavidad de la bolsa testicular está comunicada con la cavidad abdominal durante toda la vida del individuo, pero durante el desarrollo prenatal la comunicación es amplia y permite el descenso de la gónada (Figura N° 6).

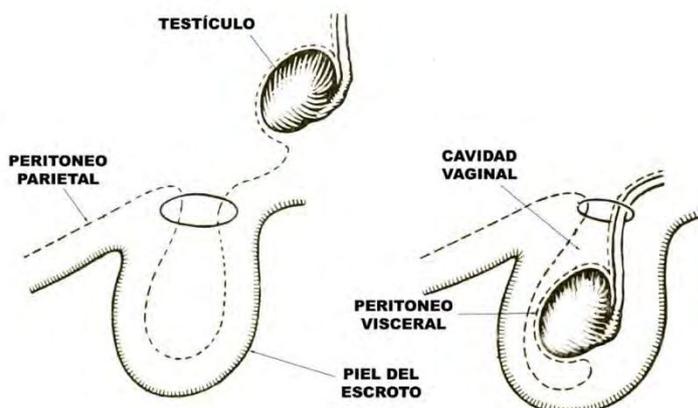


Figura 6: Esquema de un corte transversal de la cavidad abdominal donde se observa el descenso de la gónada masculina (testículo) hacia la cavidad del escroto. La evaginación del peritoneo forma la cavidad vaginal.

A través de esta comunicación el peritoneo se evagina como un dedo de guante y forma un receso seroso que contiene al testículo luego del descenso. Esta cavidad ubicada dentro de la denominada cavidad vaginal posee la misma disposición anatómica del peritoneo abdominal, es decir, está formada entre dos hojas serosas: una hoja parietal adherida a las paredes del escroto y una hoja visceral que se adhiere firmemente al testículo, el epidídimo y cordón espermático.

La cavidad celómica. Esplacnopleura y Somatopleura

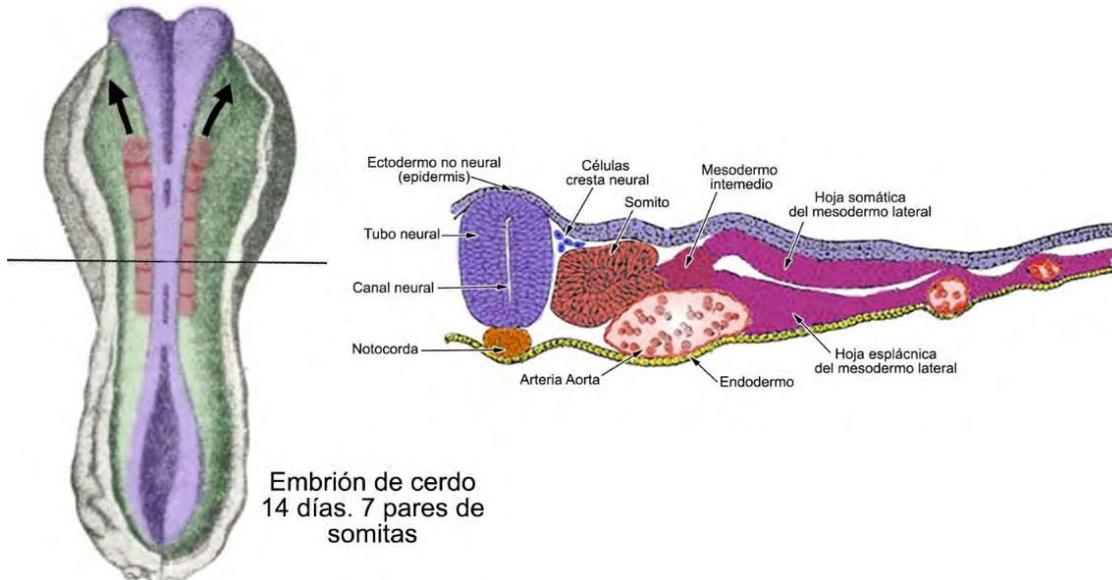


Figura 7: Sección transversal de un embrión durante la neurulación temprana. El mesodermo lateral aparece dividido en dos hojas: parietal y visceral. Entre ambas hojas aparece una cavidad celómica incipiente.

Sobre la periferia del disco embrionario, a ambos lados del mesodermo intermedio, se localiza la lámina del mesodermo lateral. Esta parte del mesodermo se separa horizontalmente en dos hojas para dar origen a dos estratos celulares distintos. Una lámina dorsal, mesodermo somático o parietal, que subyace debajo del ectodermo y una lámina ventral, mesodermo esplácnico o visceral, que acompaña al endodermo. Entre ambas hojas comienza a formarse tempranamente un espacio denominado celoma o cavidad celómica, una vez finalizada la gastrulación (Figuras N° 7 y 8).

El mesodermo somático (hoja parietal) forma la mayor parte de la porción conjuntiva de la piel (dermis) debido a una proliferación constante de sus células mesenquimáticas, así como una importante porción de la pared corporal lateral del tronco. La porción extraembrionaria del mesodermo somático es la base del corion primitivo que forma parte de la pared de la vesícula embrionaria. Por otro lado, el mesodermo esplácnico (hoja visceral) se asocia al endodermo y forma parte de la pared del intestino (capa muscular y serosa).

Durante la neurulación, la cavidad celómica posee dos partes diferentes que siguen una evolución ulterior distinta. Por un lado, se observa el celoma intraembrionario (endoceloma) que se transforma progresivamente en el primordio de las cavidades corporales. Por otro lado,

es fácil distinguir el celoma extraembrionario (exoceloma) que se prolonga en los distintos anexos del embrión y forma la mayor parte de la vesícula embrionaria. En este mismo período comienza la formación de los somitas (somitogénesis) y el crecimiento diferencial del embrión induce el plegamiento en el eje longitudinal y a ambos lados de los bordes laterales (plegamiento lateral). Estos movimientos acercan a la línea mediana ventral del embrión los pliegues que cierran el intestino primitivo y lo separan del saco vitelino (Figura N° 9). Los pliegues en etapas más avanzadas se encuentran muy próximos uno con el otro y forman el anillo umbilical por donde ingresan y egresan vasos sanguíneos, el pedículo vitelino y el pedículo alantoideo.

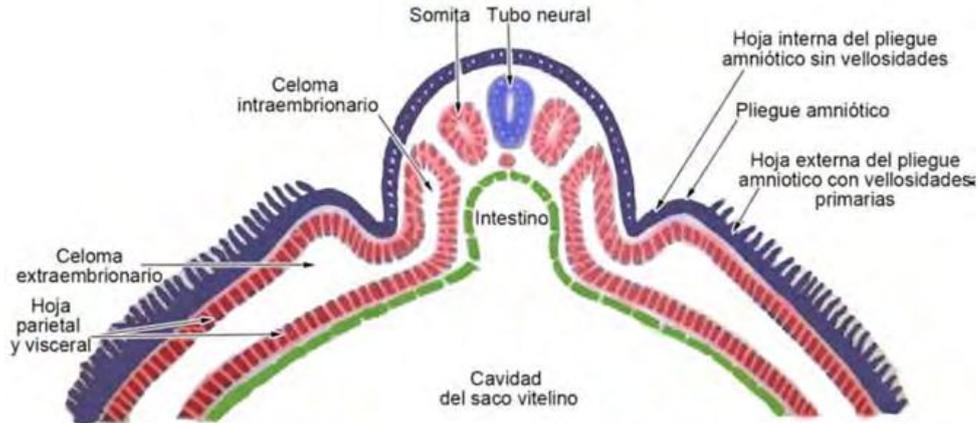


Figura 8: Sección transversal de un embrión durante la neurulación temprana. Se diferencia el mesodermo paraxial subdividido en somitas, del mesodermo lateral dividido en hoja parietal y visceral. El plegamiento lateral del embrión separa el mesodermo lateral en porciones intra y extraembrionaria, esta última se continúa en los anexos embrionarios.

El celoma intraembrionario queda como un espacio, que se forma dentro del embrión en desarrollo, inmediatamente ventral al tubo neural y los somitas. Las hojas del mesodermo lateral se separan y asocian a dos estratos diferentes del embrión. La hoja somática se une al ectodermo no neural y constituye la **somatopleura** que forma la dermis de la piel y algunos componentes de la pared corporal, así como los primordios óseos de los miembros. La hoja visceral se adhiere al endodermo, a esta unión se la conoce como **esplacnopleura** (Figuras N° 9 y 10).

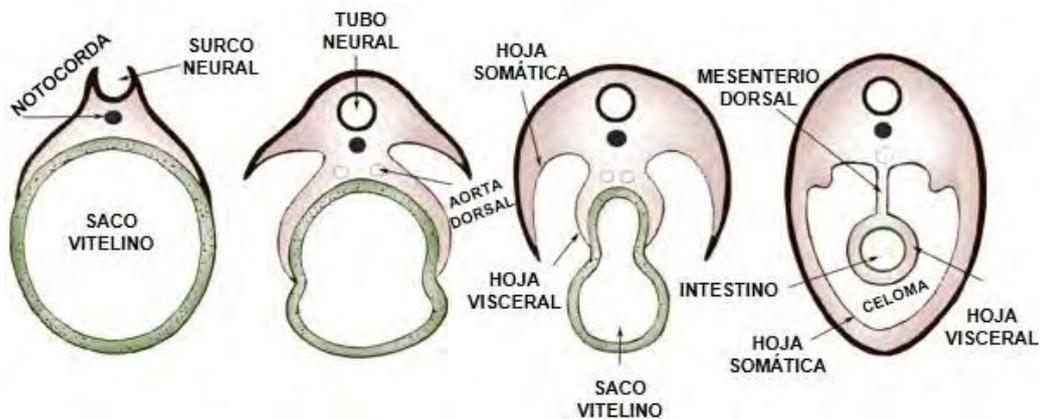


Figura 9: Secuencia cronológica de los cambios del mesodermo lateral y la formación de la cavidad celómica. Se observan esquemas de secciones transversales de embriones de distinta edad gestacional.

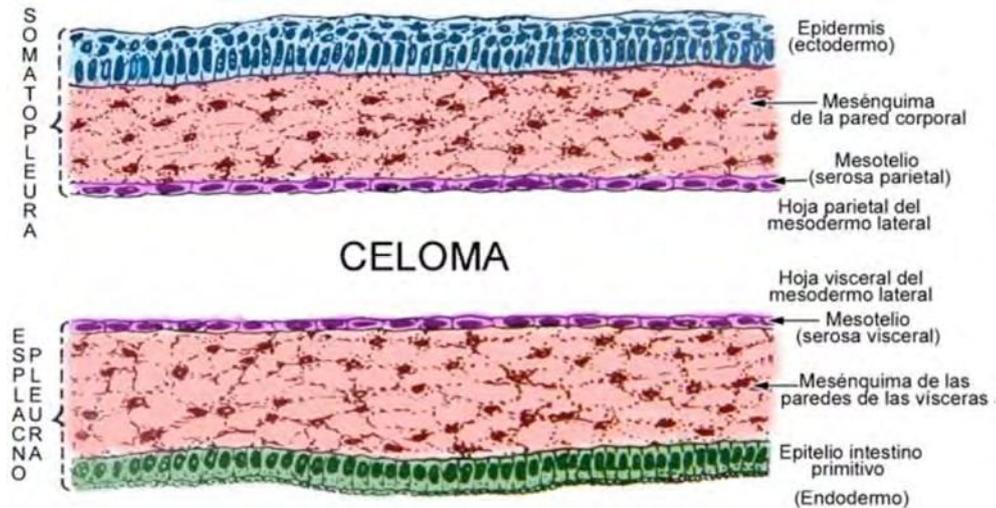


Figura 10: El esquema muestra la estructura de la somatopleura y la esplacnopleura que se forman a partir de la hoja somática y visceral del mesodermo lateral. La somatopleura interviene en la formación de la pared corporal en asociación con el ectodermo no neural. La esplacnopleura que se forma por la hoja visceral y el endodermo es el primordio de las vísceras.

La esplacnopleura (mesodermo esplácnico + endodermo) forma parte de la pared del intestino primitivo, interviene en la formación de las paredes de los distintos órganos derivados de él y además forma dos mesenterios que lo sostienen. La progresiva separación del tubo endodérmico (intestino primitivo) de la parte dorsal del embrión y la cavitación del cuerpo embrionario permiten que el intestino aparezca como un tubo sostenido desde dorsal por un mesenterio dorsal y también fijo a la pared ventral por un mesenterio ventral incompleto (Figuras N° 11 y 12).

El mesenterio ventral es corto y sólo ocupa la mitad caudal del embrión, específicamente hasta el sector donde se ubican el septo transversal y el hígado en desarrollo. Esta disposición del tubo digestivo y sus mesos divide la cavidad celómica primitiva en dos mitades, llamadas sacos celómicos derecho e izquierdo (Figura N° 11).

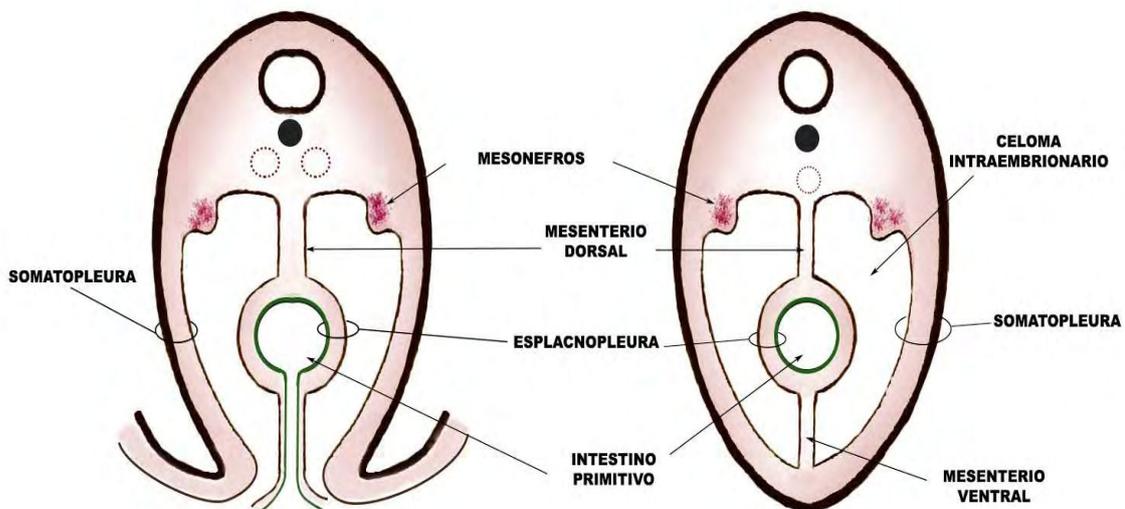


Figura 11: Esquemas de las secciones transversales de la parte media de embriones en distintos grados de desarrollo. Se observa la evolución del intestino y los mesos que lo sostienen.

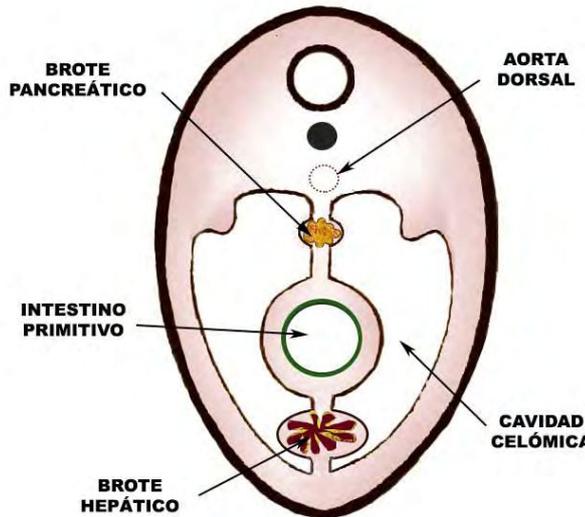


Figura 12: El esquema muestra una sección transversal de la parte media de un embrión con el hígado y el páncreas en desarrollo dentro de los mesos. La cavidad celómica se encuentra atravesada por el intestino que está unido a la pared dorsal como ventral por los mesenterios

Los mesos son un verdadero sistema de sujeción de las vísceras y en su interior corren los vasos y los nervios que ingresan o salen de ellas. Además, en el mesenterio dorsal se desarrolla el páncreas, a partir de dos brotes endodérmicos. En forma similar, el mesenterio ventral es invadido por cordones de células endodérmicas que forman el sistema biliar del hígado (Figura N° 11).

En las siguientes etapas del desarrollo el mesenterio ventral pierde su conexión con el intestino, desde el ombligo hacia craneal, y queda reducido a un pliegue que une la vena umbilical a la pared ventral del abdomen (futuro ligamento falciforme hepático).

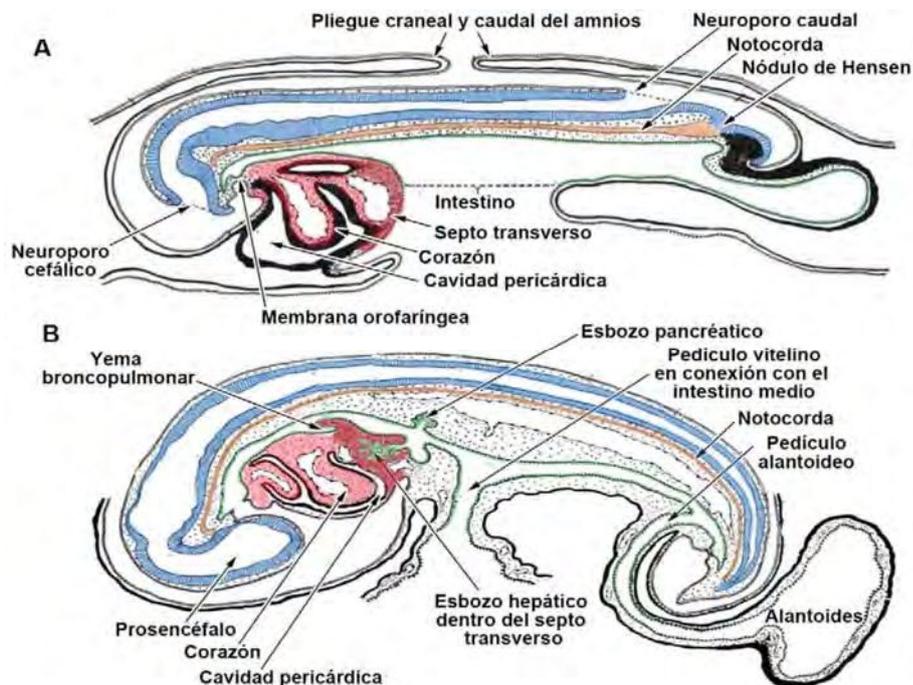


Figura 13. Secciones medianas de embriones en dos estadios tempranos del desarrollo. Los esquemas son la representación de secciones histológicas coloreadas. Se puede observar la evolución de la parte cefálica del embrión, la migración del corazón y del septo transversal. El panel A muestra una néurula temprana con los neuroporos abiertos y el corazón ubicado debajo de la faringe primitiva. El esquema B expone un embrión con el corazón ubicado más caudal y el septo transversal invadido por el primordio hepático.

Las regiones que forman la cabeza y el cuello del embrión no siguen los mismos lineamientos del desarrollo del mesodermo lateral en el tronco (ver desarrollo de la cabeza y el cuello). En la porción cefálica embrionaria, el gran crecimiento de las vesículas cefálicas, la aparición de los arcos faríngeos y el desarrollo del corazón dominan las primeras etapas del desarrollo. De hecho, hemos mencionado que el mesodermo lateral no se separa en hojas en la parte cefálica por lo cual, la cavidad celómica no tendrá dependencias en los sectores de la cabeza y del cuello. Los órganos contenidos en estas regiones corporales carecen de envoltura serosa y se encuentran ubicados en espacios que dejan los músculos entre sí.

Sólo la cavidad pericárdica se origina en la parte cefálica del embrión y migra hacia caudal y ventral para finalmente quedar incluida en la parte más craneal de la cavidad celómica (Figura 13 y 14). Algunos textos clásicos de embriología consideran la cavidad pericárdica como la parte más cefálica de la cavidad celómica. Sin embargo, por su independencia y el hecho que desde el principio es una cavidad asociada con el corazón en desarrollo, no resulta coherente considerarla parte de la cavidad celómica primitiva. Por el contrario, en las siguientes etapas del desarrollo, la cavidad pericárdica se introduce y fusiona con la cavidad celómica derivada del mesodermo lateral en las regiones del tronco.

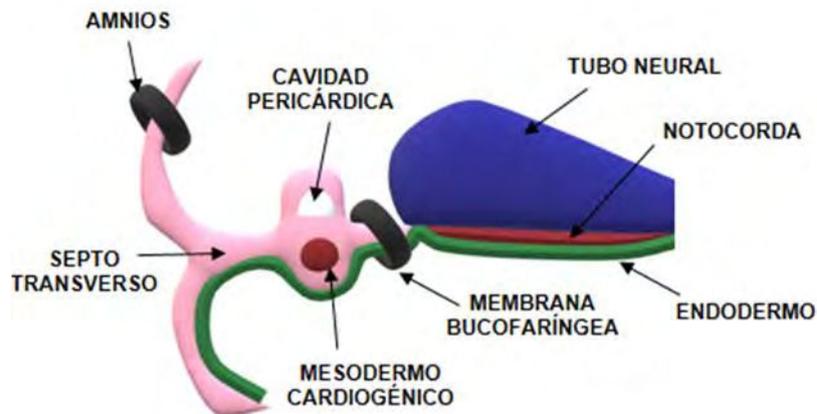


Figura 14: Origen del septo transversal, la cavidad pericárdica y el corazón en un esquema de la parte cefálica de un embrión (néurula)

A partir de la porción más craneal del embrión se forman los primordios para el corazón, la cavidad pericárdica y el septum transversal que dará origen al músculo diafragma. En la Figura N° 13 se pueden observar dos secciones medianas de embriones en distinto grado de desarrollo.

El panel A muestra una néurula temprana con los neuroporos abiertos y el corazón ubicado debajo de la faringe primitiva. El esquema B expone un embrión con el corazón ubicado más caudal y el septo transversal invadido por el primordio hepático.

De la cavidad celómica a las cavidades corporales

La construcción de una cavidad celómica embrionaria se realiza durante las fases tempranas del desarrollo. Los plegamientos que sufre el embrión, tanto lateralmente como en sentido céfalo-caudal son determinantes para que esta cavidad modifique su morfología. La siguiente etapa incluye los mecanismos que permiten comprender cómo la cavidad celómica queda dividida en dos cavidades corporales.

Como se ha mencionado previamente, durante el desarrollo, el corazón cambia su morfología y se desplaza hacia caudal. Al principio se encuentra debajo de la faringe embrionaria y luego ventral al esófago. En ese momento, entre el corazón y el hígado en desarrollo, se hace evidente un tabique (septo) de origen mesodérmico, denominado septo transversal que incrementa su tamaño desde la parte ventral hacia dorsal (Figura N° 15).

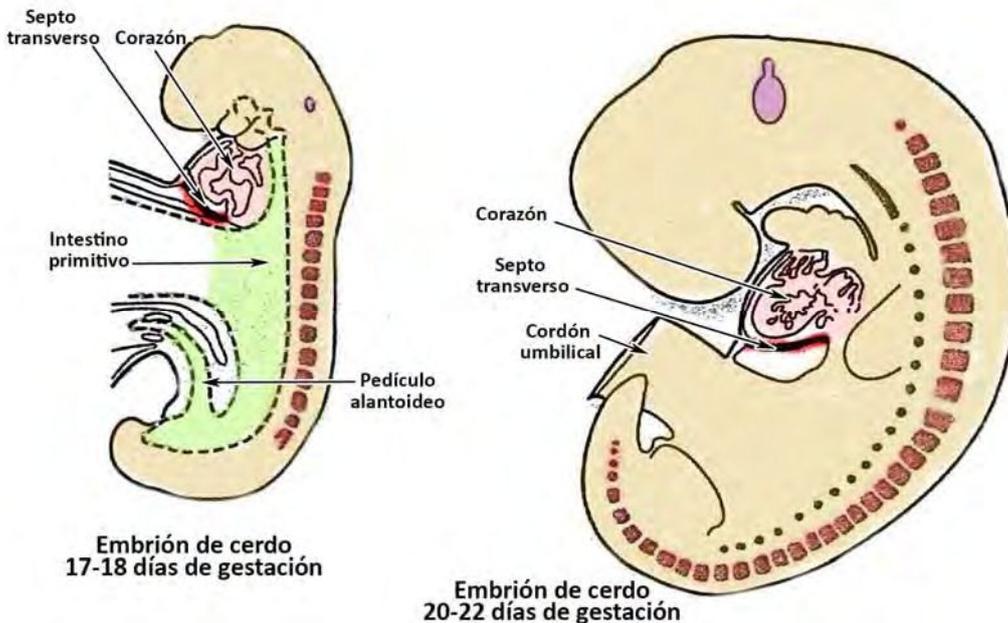


Figura 15: Ambos esquemas muestran el desplazamiento del corazón y el septo transversal en embriones de cerdo de 3 semanas de gestación. Estos elementos de origen mesodérmico tienen origen en la parte más céfalica del embrión y progresivamente se desplazan hasta el interior de la cavidad celómica original. El septo transversal representa uno de los primordios del músculo diafragma.

Si bien en este momento del desarrollo el septo transversal es claramente visible por su incremento de tamaño, esta banda de tejido mesodérmico tiene su origen muy temprano en las inmediaciones del mesodermo cardiogénico. Al principio es una delgada zona de tejido mesenquimático que acompaña la migración del corazón para ubicarse inmediatamente caudal a él (Figura N° 14 y 15). El septo transversal representa el primordio de la mayor parte del músculo diafragma y además posee un rol destacado en el desarrollo del hígado.

Una vez que el septo transversal se ubica detrás del corazón, comienza a establecer la primera división en la cavidad celómica (Figura N° 15). En este momento del desarrollo aparece como un tabique con forma de medialuna que crece hacia dorsal pero no alcanza a separar en

forma completa la cavidad celómica. Por craneal del septo transversal se ubica el corazón y las yemas broncopulmonares y hacia caudal crece el asa intestinal, el primordio del hígado, del páncreas y del bazo. El corazón y las yemas broncopulmonares se encuentran en una cavidad pleuropericárdica que muestra indicios de comenzar a tabicarse y formar dos cavidades pleurales y una cavidad pericárdica definitiva (Figura N° 13).

El septo transversal incompleto aun deja dos aberturas amplias en la parte dorsal de la cavidad celómica, los canales pleuroperitoneales (varios textos los dividen en dos porciones: pleuropericárdico y pleuroperitoneal).

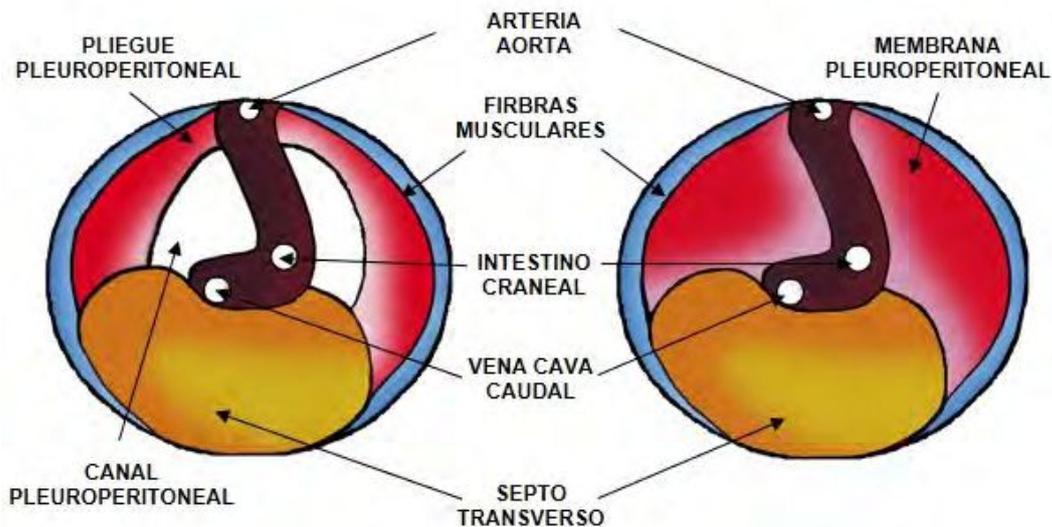


Figura 16: Evolución del músculo diafragma. Los esquemas muestran el septo transversal, el crecimiento de los pliegues pleuroperitoneales y la aparición de los miocitos que formarán la parte carnosa del músculo.

Estos canales son amplios al principio y comunican la porción de la cavidad celómica que contiene el corazón y los pulmones, con la porción caudal que aloja el tubo digestivo, sus glándulas anexas (hígado y páncreas) y el aparato urogenital, entre otras. En este estado del desarrollo los compartimientos de la cavidad celómica se pueden denominar: cavidad pleuropericárdica y cavidad peritoneal. Progresivamente, delgadas láminas mesodérmicas crecen y terminan de separar estas cavidades. Las membranas pleuroperitoneales, que cierran parcialmente los canales homónimos, también colaboran para formar una pequeña parte del músculo diafragma (Figura N° 16 y 17).

En el plano mediano del embrión, inmediatamente dorsal al corazón se encuentra el intestino craneal y más dorsal aun, la arteria aorta. Ambos órganos permanecerán en esta posición y en el animal posnatal se observa su pasaje a través del músculo diafragma, desde la cavidad torácica hacia el abdomen (Figura N° 16).

Se ha mencionado que el septo transversal es el origen embrionario del músculo diafragma. El término diafragma justamente hace referencia a una lámina que obtura o regula el pasaje entre dos compartimientos. Este importante músculo es exactamente eso, un verdadero tabique entre las cavidades torácica y abdominal que sólo permite el pasaje de algunas estructu-

ras. Su aparición filogenética es tardía pues se observa completamente desarrollado en los mamíferos. Su función es determinante para la mecánica respiratoria ya que representa el principal músculo inspirador y su acción implica un importante cambio en la fisiología de la respiración de los mamíferos.

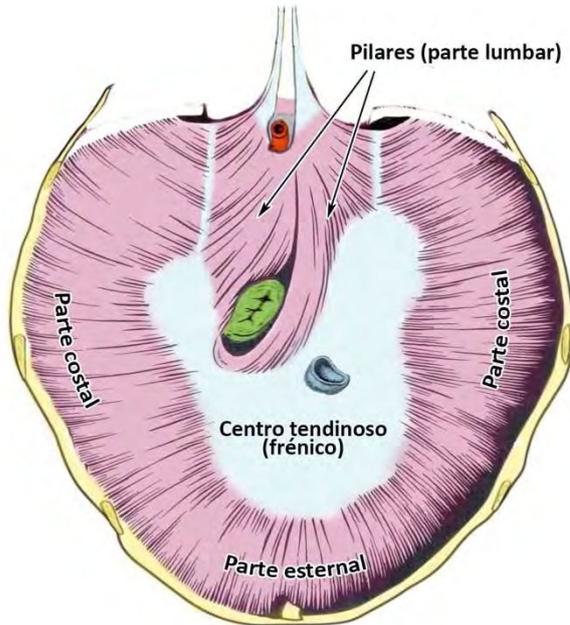


Figura 17. Esquema de una vista caudal de un músculo diafragma de un canino. Las fibras musculares que forman el músculo están organizadas en tres sectores: lumbar (pilares), costal y esternal. La parte central del diafragma es aponeurótica y deriva del septo transversal.

El músculo diafragma posee cuatro partes estructurales (Figura 17) con orígenes embrionarios distintos: (a) el centro tendinoso que se forma a partir del septo transversal (mesodermo); (b) la parte carnosa periférica (fibras musculares) que proviene del crecimiento de la pared muscular del tronco y de los mioblastos de los somitas de las zonas vecinas (mesodermo paraxial), (c) los pilares musculares que se desarrollan a partir mioblastos de los somitas cervicales (mesodermo paraxial) que migran por el mesenterio dorsal y (d) las membranas pleuroperitoneales que involucionan para formar los arcos lumbocostales (Figura N° 16 y 17).

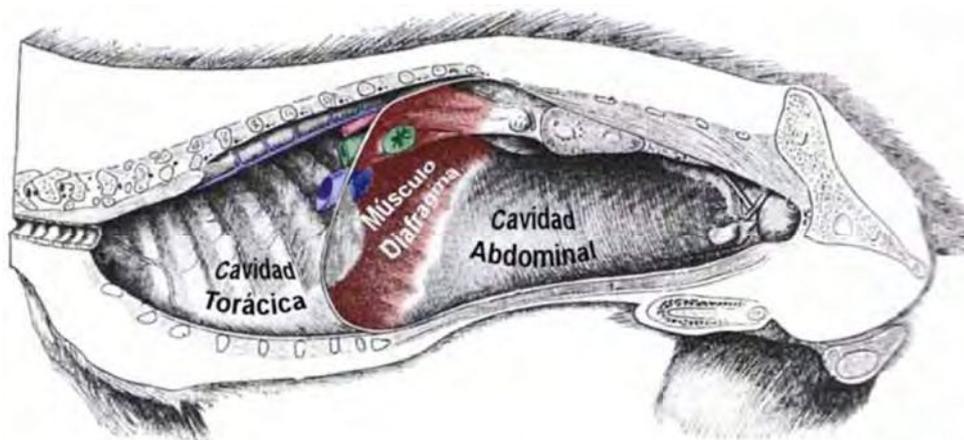


Figura 18. Esquema de una sección paramediana del tronco de un perro adulto al que se le extrajeron la totalidad de las vísceras. Se aprecia la gran convexidad del músculo diafragma y la diferencia de tamaño entre ambas cavidades. El diafragma posee dos hiatos que permiten el ingreso a la cavidad abdominal de la arteria Aorta y el Esófago. El orificio de la vena cava da pasaje a este vaso desde la cavidad abdominal a la torácica.

Recordamos que parte de los componentes que formarán el diafragma se encuentran, en estadios tempranos del desarrollo, en el extremo cefálico del embrión y sufren un desplazamiento hasta su posición definitiva. Esto hace que los diferentes componentes musculares, derivados de los somitas, provengan tanto de la región cervical como de la torácica. Es por ello que en el animal posnatal el diafragma posee una innervación compartida, proveniente de los ramos ventrales de los nervios espinales cervicales (C5, C6 y C7) que formarán los nervios frénicos y últimos torácicos (nervios intercostales).

En una primera etapa, los pliegues pleuroperitoneales crecen hacia ventral y medial para fusionarse con el mesenterio dorsal y el septo transversal y de esta forma completar la separación entre la cavidad torácica y la cavidad abdominal. Luego, con el desarrollo de las partes musculares del diafragma (banda carnosa periférica y pilares) las membranas pleuroperitoneales comienzan un proceso de involución y reducción, hasta desaparecer, quedando así representadas por los arcos lumbocostales.

Las cavidades serosas: Cavidades pleurales y Pericárdica

La cavidad torácica de un mamífero representa la parte craneal de la cavidad celómica embrionaria ubicada en craneal del músculo diafragma. En realidad esta cavidad, debido a la profunda convexidad del diafragma, es más pequeña de lo que se aprecia externamente (Figuras Nº 18). Está ocupada por dos sacos pleurales separados completamente por el mediastino. Los sacos pleurales (derecho e izquierdo) son cerrados, independientes y sólo contienen una pequeña cantidad de líquido pleural que favorece los movimientos del pulmón (Figura 19). En su interior se constata una presión ligeramente menor a la presión atmosférica (presión negativa) y por esta razón cuando se conectan con el exterior por alguna herida de la pared o ruptura del pulmón, se produce el colapso del pulmón y el cuadro es conocido como neumotórax. La pleura es un lámina de epitelio con capacidad secretora derivada del mesoderma lateral y que se divide en una hoja parietal (tapiza la pared) y otra hoja visceral (tapiza el pulmón).

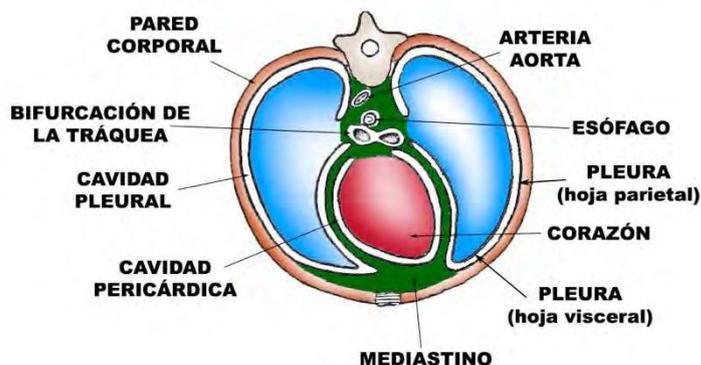


Figura 19. El esquema muestra una sección transversal del tórax de un equino adulto. Se observa el recubrimiento pleural del pulmón y las paredes de la cavidad. Los órganos mediastinales quedan ubicados en el plano mediano entre ambos sacos pleurales.

Cada uno de estos sacos contiene una cavidad pleural que se corresponde con el espacio capilar que existe entre la hoja parietal y visceral de la pleura. La hoja visceral se adhiere firmemente y forma parte de la estructura del pulmón. En consecuencia, el pulmón no se encuentra contenido en la cavidad pleural sino revestido por la pleura. El resto de los órganos contenidos en el tórax (corazón, vasos, nódulos y vasos linfáticos, nervios, etc.) se encuentran en la cavidad del mediastino entre los dos sacos pleurales (Figuras N° 19).

Durante el desarrollo temprano la cavidad pericárdica se introduce en el interior de la primitiva cavidad pleural. La separación entre ellas se realiza a partir de dos pliegues pleuropericárdicos que contienen las venas cardinales comunes (derecha e izquierda).

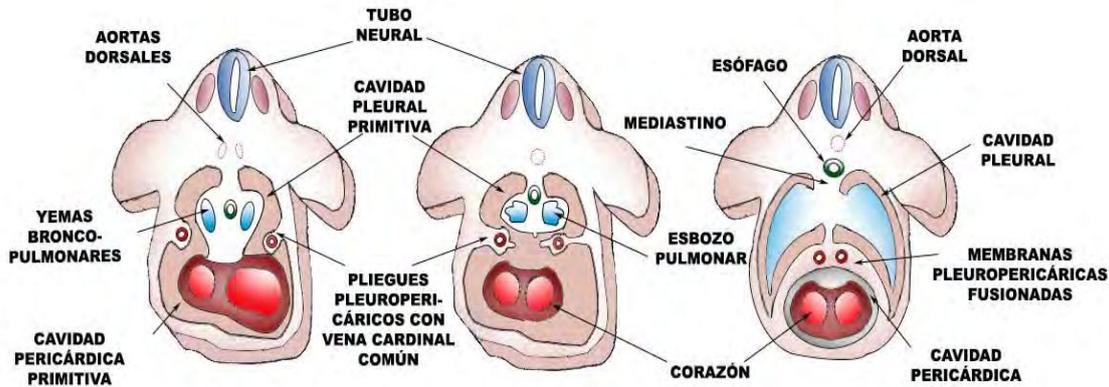


Figura 20: En los siguientes tres esquemas de cortes transversales a diferentes edades se observa el proceso de separación de las cavidades pleurales y pericárdica.

Con un corazón en avanzado estado de desarrollo que ocupa la parte craneal y ventral del embrión y el primordio de los pulmones (yemas broncopulmonares), comienza el proceso de separación de las cavidades pleurales y pericárdica. Dos venas cardinales comunes, que transportan sangre hacia el corazón, se encuentran cada una ocupando un pliegue pleuropericárdico (Figura N° 20). Estos pliegues parten desde los laterales de la pared celómica y crecen progresivamente hacia la línea media. En un estadio posterior los pliegues se transforman en membranas pleuropericárdicas, y terminan fusionándose una con la otra. De esta forma, se separan las cavidades pleurales ubicadas en dorsal, de la cavidad pericárdica que queda en posición ventral (Figura N° 21). Las membranas pleuropericárdicas también están conectadas con las membranas pleuroperitoneales y el septo transversal y por lo tanto, colaboran en forma secundaria, para separar las cavidades del tórax de la cavidad abdominal.

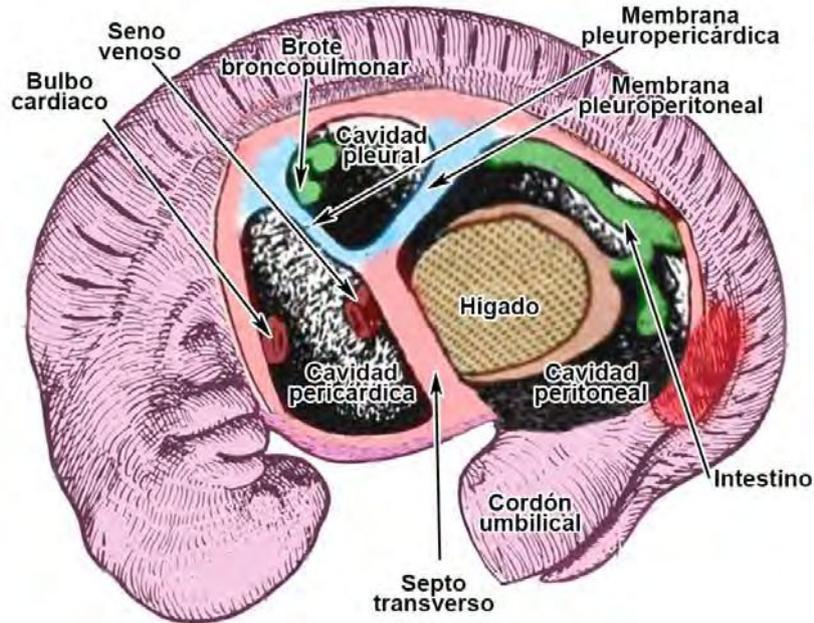


Figura 21: Esquema de un feto bovino al cual se le ha retirado parte de la pared corporal izquierda y el corazón. Se observa la disposición de las tres principales cavidades: pericárdica, pleural y peritoneal. Los pulmones aún no están desarrollados y sólo aparece una yema o brote broncopulmonar. Son visibles los principales pliegues que intervienen en la división de la cavidad celómica: septo transverso, membrana pleuroperitoneal y membrana pleuropericárdica.

El mecanismo de separación de las tres cavidades permite observar que la parte dorsal del embrión-feto pasa a estar ocupada por dos cavidades pleurales independientes que alojan el pulmón en proceso de desarrollo. La parte ventral queda totalmente definida por una cavidad pericárdica que contiene el corazón. Sin embargo, el crecimiento de los pulmones prolonga las cavidades pleurales hacia ventral, de forma que ocupan el espacio entre la cavidad pericárdica y la pared del tórax. Este crecimiento desplaza el corazón hacia el plano mediano y los pulmones al momento de ser funcionales solapan lateralmente a este órgano (Figuras N° 20). Al finalizar la separación de las cavidades todos los órganos del tórax con excepción de los pulmones quedan dentro de la cavidad del mediastino (órganos mediastinales).

El corazón es un órgano impar que ocupa la parte ventral de la cavidad del mediastino entre ambos sacos pleurales. El pericardio forma la estructura de la cavidad pericárdica con dos estratos básicos: (a) una hoja fibrosa de tejido conjuntivo denso y (b) una hoja serosa con capacidad secretora, que reviste tanto a la hoja fibrosa como a la superficie del corazón.

La cavidad pericárdica es la primera cavidad embrionaria que se forma y se mantiene durante todo el desarrollo en relación con el corazón (ver desarrollo del sistema cardiovascular). El sistema circulatorio, al igual que el nervioso, son los sistemas que más temprano se diferencian en los embriones de los vertebrados. En la parte craneal del embrión, por debajo de la placa neural se origina la placa cardiogénica que deriva del mesodermo lateral. Rodeando a dicha placa se halla una cavidad que es la futura cavidad pericárdica. La placa cardiogénica se transforma en tubos endocárdicos y junto a la primitiva cavidad pericárdica se ubica en una primera etapa en ventral de la faringe primitiva. A medida que avanza el desarrollo migra

el corazón y la cavidad pericárdica hasta fusionarse con la parte más craneal de la cavidad celómica. El proceso por el cual se independiza por medio de la formación de pliegues y tabiques se relató en los párrafos precedentes.

Las cavidades serosas: Cavidad peritoneal y derivados

La parte caudal de la cavidad celómica, ubicada por detrás del septo transversal, es única, no se divide durante el desarrollo y contiene la cavidad peritoneal que ocupa tanto la cavidad abdominal como parte de la cavidad pelviana. Las paredes osteomusculares del abdomen derivan al igual que las del tórax del mesodermo paraxial y de la hoja somática del mesodermo lateral. La serosa que tapiza internamente estas paredes es el peritoneo, que forma un saco único, y al igual que las otras cavidades serosas no contiene órgano alguno. Por el contrario la cavidad peritoneal sólo contiene una reducida cantidad de líquido que favorece el desplazamiento de las vísceras. Su disposición anatómica es similar a la de la pleura y el pericardio seroso, ya que está formado por dos hojas (parietal y visceral). La hoja parietal adhiere firmemente a las estructuras musculares de la pared del abdomen, mientras que la hoja visceral tapiza las vísceras (Figuras N° 22). En el sector de pasaje se forman pliegues de peritoneo conocidos con el nombre de: mesos, ligamentos y omentos; que colaboran en la fijación y suspensión de los órganos abdominales.

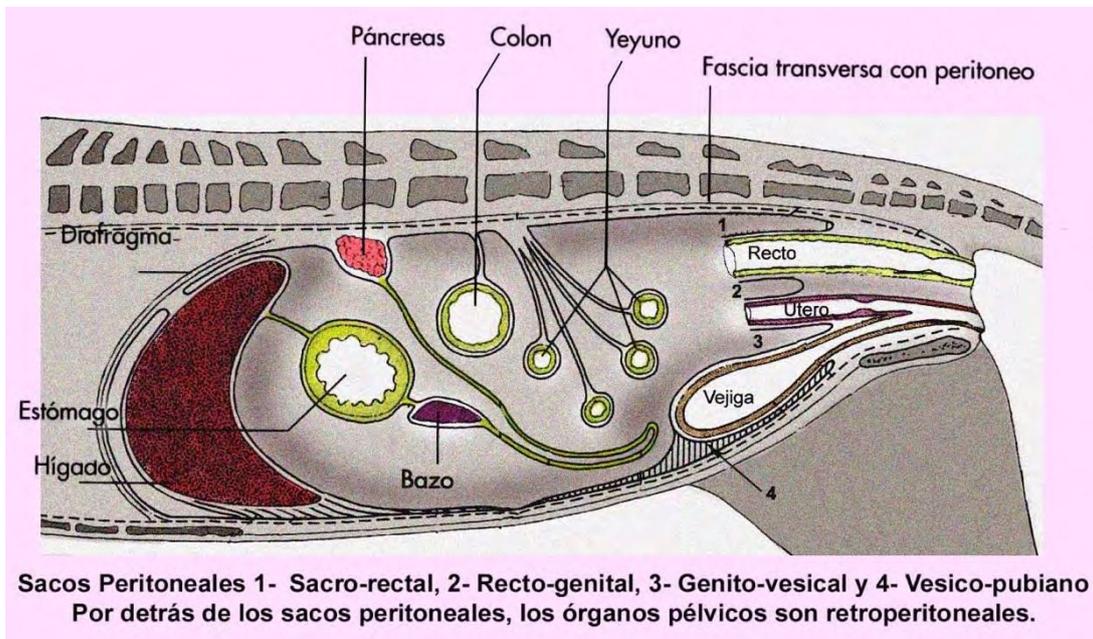


Figura 22. Esquema de la cavidad peritoneal de un animal posnatal donde se aprecia la disposición que tienen los mesos, ligamentos y omentos que sostienen los distintos órganos. Los recesos que el peritoneo forma en el interior de la cavidad pelviana se denominan sacos peritoneales y están identificados con números.

La evolución embrionaria del peritoneo está en íntima relación con el desarrollo de los órganos del tubo gastrointestinal y del aparato urogenital de manera que su estudio se completa en estos capítulos. Esta cavidad permanece comunicada con los anexos mediante el cordón umbilical, por donde ingresan los vasos umbilicales y sale el pedículo alantoideo. El cierre completo del anillo umbilical se produce en la primera semana de vida.

Algunas características anatómicas de la cavidad peritoneal son importantes desde el punto de vista de la aplicación clínico-quirúrgica:

(a) El peritoneo y su cavidad se prolonga en forma de sacos peritoneales entre las paredes y los órganos contenidos en la cavidad pelviana (Figura N° 22). La evaginación del peritoneo en el interior de la cavidad pelviana permite que una parte de los órganos intrapélvicos tengan una cubierta serosa.

(b) Como se mencionó previamente, la cavidad vaginal es una evaginación del peritoneo en el canal inguinal acompañando el descenso del testículo. El canal inguinal es un espacio entre los músculos del abdomen a cada lado de la línea media, que conduce hacia la cavidad escrotal (ver desarrollo del aparato urogenital). En los machos es una verdadera cavidad, pero en las hembras es solo un proceso que rodea el remanente del gubernáculo testicular (ligamento redondo del útero).

(c) Hasta el momento del nacimiento la cavidad abdominal se encuentra abierta en el anillo umbilical para dar pasaje al cordón umbilical que contiene los vasos umbilicales y el pedículo alantoideo. Estas estructuras también están revestidas por el peritoneo y normalmente una vez cerrado el anillo, involucionan rápidamente (Figuras N° 23). Las fallas del cierre del anillo umbilical en los ejemplares jóvenes dan origen a hernias umbilicales de tamaño y extensión variables.

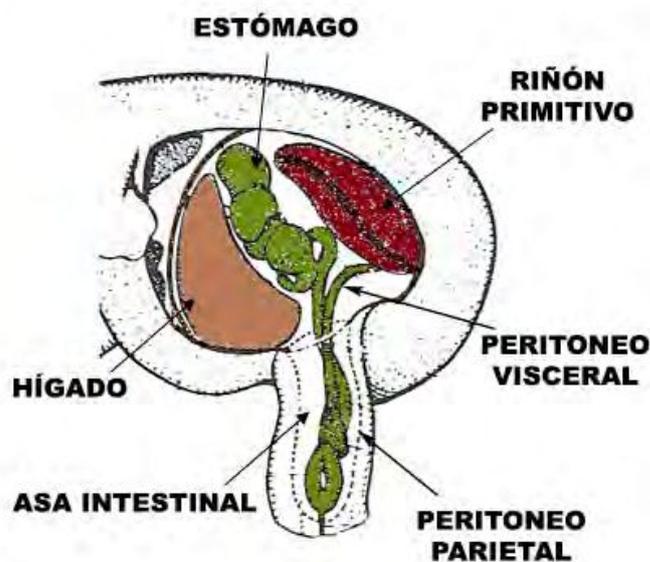


Figura 23. Esquema de la cavidad peritoneal durante el desarrollo embrionario. Se observa la disposición del peritoneo y la conexión de la cavidad peritoneal con los anexos embrionarios, a través de los elementos que forman el cordón umbilical. En forma temporaria, el desarrollo del asa intestinal pasa por una etapa en la cual partes del intestino invaden el cordón umbilical.

Referencias del capítulo

- Carlson B.M. (2003). Embriología humana y biología del desarrollo. Segunda edición. Ed. Elsevier. Madrid, España.
- Climent, S. et Al. (1998). Manual de anatomía y embriología de los animales domésticos. Tomo 1. Acribia.
- Dyce Km, Sack Wo, Wensing Cjg (2011). Anatomía veterinaria. Cuarta edición. Ed. Mcgraw-hill interamericana. México. Edición en español: manual moderno. ISBN: 978-607-448-5073.
- Geneser, F. (2015). Histología. Editorial panamericana. ISBN 9786079356231.
- Gilbert, W. (2005). Biología del desarrollo. 7º ed. Editorial panamericana. ISBN 950-7903-912-4
- Gómez Dumm, C.L.A. (1989). Atlas de embriología humana. Segunda edición. Ed. Celsius.
- Houillon Ch. (1977). Embriología. Cuarta edición. Ed. Ediciones Omega s. A. Barcelona, España.
- Lasch J, Whittaker Jr. (1974). Concepts of development. First edition. Ed. Sinauer associates, inc. Connecticut, EE.UU.
- Michel, G. Y Schwarze, E. (1979) Anatomía veterinaria. Tomo vi. Embriología. Ed. Acribia. Isbn 10: 8420006777 ISBN 13: 9788420006772.
- Noden, D.M. Y De Lahunta, A (1990). Embriología de los animales domésticos. Acribia.
- Sadler TW. (2004). Langman Embriología médica, con orientación clínica. Ed. Panamericama. Buenos Aires, Argentina.
- Solère M, Haegel P. (1969). Embriología. Cuadernos prácticos. Cátedra de embriología de la facultad de medicina de París. Cuaderno segundo. Ed. Toray-masson s. A. Barcelona, España.

Actividad práctica del capítulo 5

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Introducción al estudio de las cavidades corporales. El mesodermo lateral y la formación de la cavidad celómica del embrión.

Somatopleura y esplacnopleura. Derivados de las hoja somática y visceral del mesodermo lateral. Mesos, ligamentos y omentos como derivados de la esplacnopleura,

La separación de las cavidad torácica y abdominal en los mamíferos. El músculo diafragma: estructura anatómica y origen embrionario.

Cavidad torácica: cavidades pleurales y mediastino. Cavidad pericárdica.

Cavidad abdominal y peritoneo. Recesos peritoneales de la cavidad pelviana.

B- OBJETIVOS DE ESTUDIO

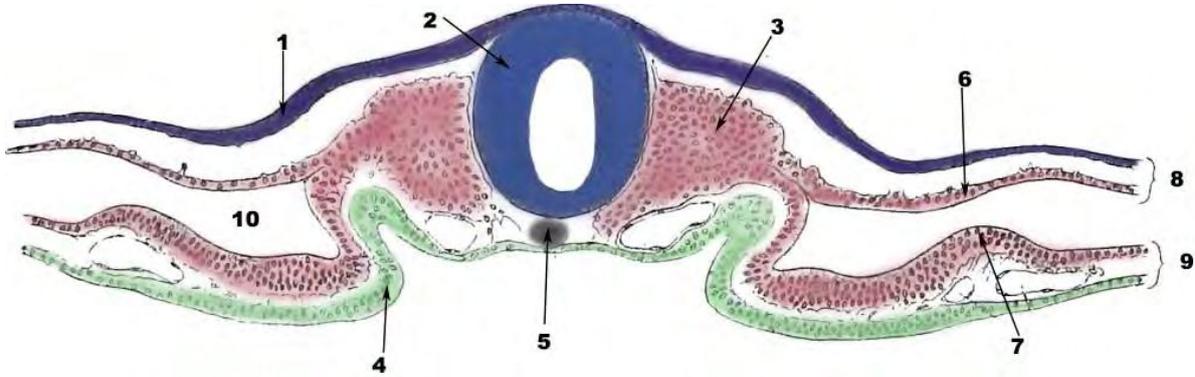
1. Conocer las etapas del desarrollo de las estructuras que forman las cavidades corporales de los mamíferos.
2. Reconocer en esquemas y muestras de embriones las distintas etapas del desarrollo de las paredes que forman las cavidades corporales y los órganos contenidas.
3. Realizar comparaciones y establecer el patrón de desarrollo que se observa desde la formación de una cavidad celómica hasta llegar a un animal posnatal.
4. Estimular en el alumno la observación metódica y el uso apropiado de la nomenclatura científica.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación.

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. MESODERMO LATERAL. FORMACIÓN DE LAS CAVIDADES CORPORALES

1- El esquema corresponde a una sección transversa de un embrión. Completar las referencias numeradas e indicar en qué fase o estadio del desarrollo se encuentra el embrión.



Referencias:

- 1-..... 2-.....
- 3-..... 4-.....
- 5-..... 6-.....
- 7-..... 8-.....
- 9-..... 10-.....

2- Definir el concepto de cavidad celómica y explicar sintéticamente cómo se forma esta cavidad.

.....

.....

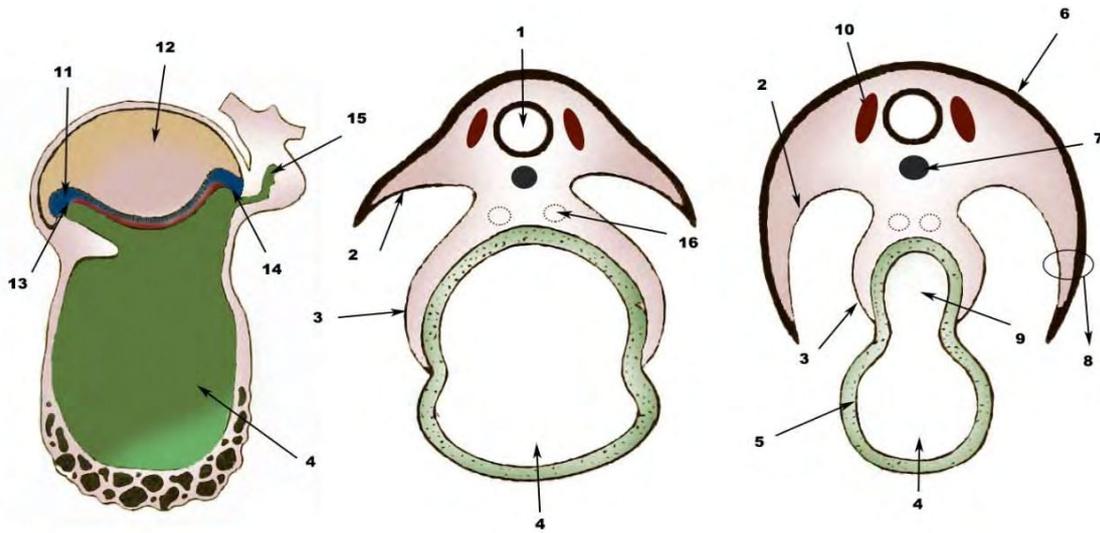
.....

.....

.....

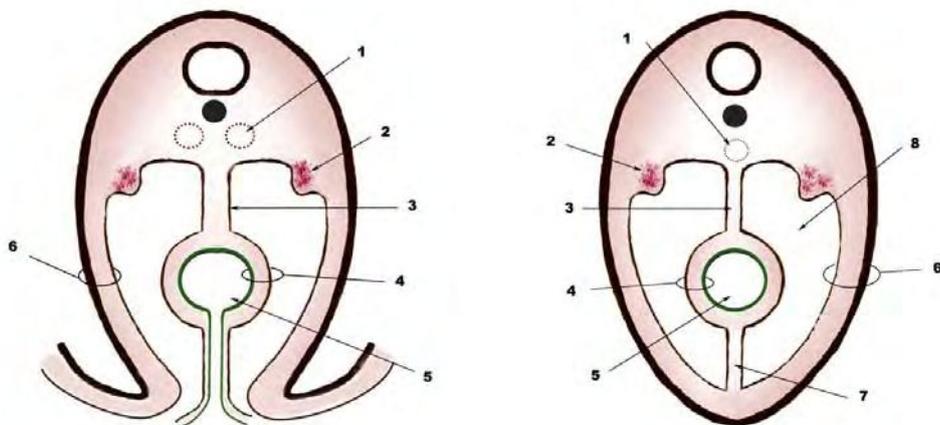
.....

3- Identificar los cambios más importantes en los embriones de las imágenes y completar las referencias.



- | | |
|----------|----------|
| 1-..... | 2-..... |
| 3-..... | 4-..... |
| 5-..... | 6-..... |
| 7-..... | 8-..... |
| 9-..... | 10-..... |
| 11-..... | 12-..... |
| 13-..... | 14-..... |

4- En el esquema coloree la hoja o lámina esplácnica y la lámina somática del mesodermo lateral. Luego complete las referencias correspondientes.



- | | |
|---------|---------|
| 1-..... | 2-..... |
| 3-..... | 4-..... |

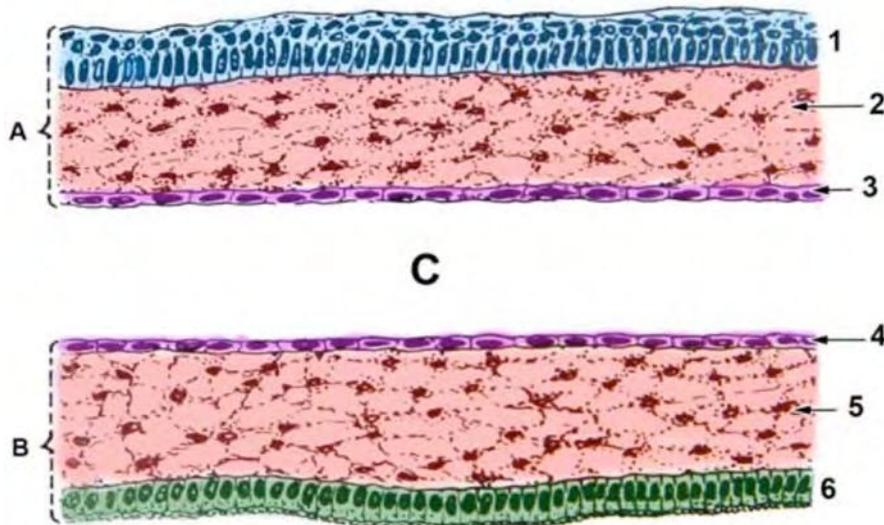
- 5-..... 6-.....
 7-..... 8-.....

5- Definir los siguientes términos y enunciar los principales derivados de estas estructuras.

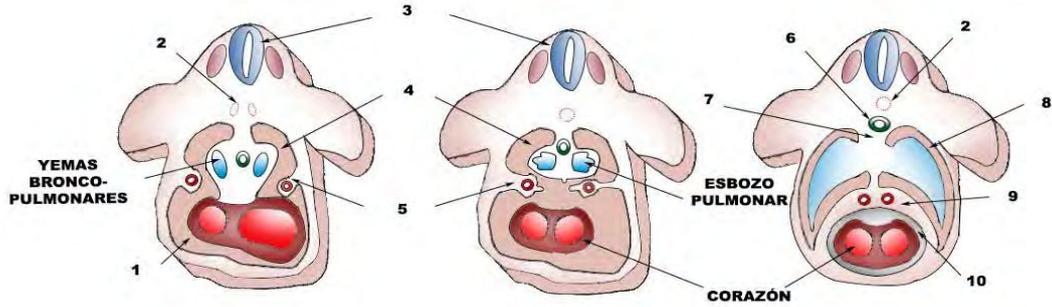
Somatopleura.....

Esplacnopleura.....

6- Completar las referencias del esquema que explica la evolución de la hoja somática y esplácnica del mesodermo lateral.



- A B
 C
 1-..... 2-.....
 3-..... 4-.....
 5-..... 6-.....



7- Las secciones transversales de embriones de distintas edades posibilitan seguir la evolución y tabicamiento de la cavidad celómica. Analice la secuencia y complete las referencias.

- 1-..... 2-.....
- 3-..... 4-.....
- 5-..... 6-.....
- 7-..... 8-.....
- 9-..... 10-.....

8- Redacte un párrafo que sintetice la formación de la cavidad pericárdica.

.....

.....

.....

.....

.....

9- Redacte un párrafo que sintetice las principales etapas para la formación de las cavidades pleurales.

.....

.....

.....

.....

.....

10- Describa los aspectos más importantes de la cavidad peritoneal y mencione las características de los mesenterios (dorsal y ventral) y su evolución embrionaria.

.....

.....

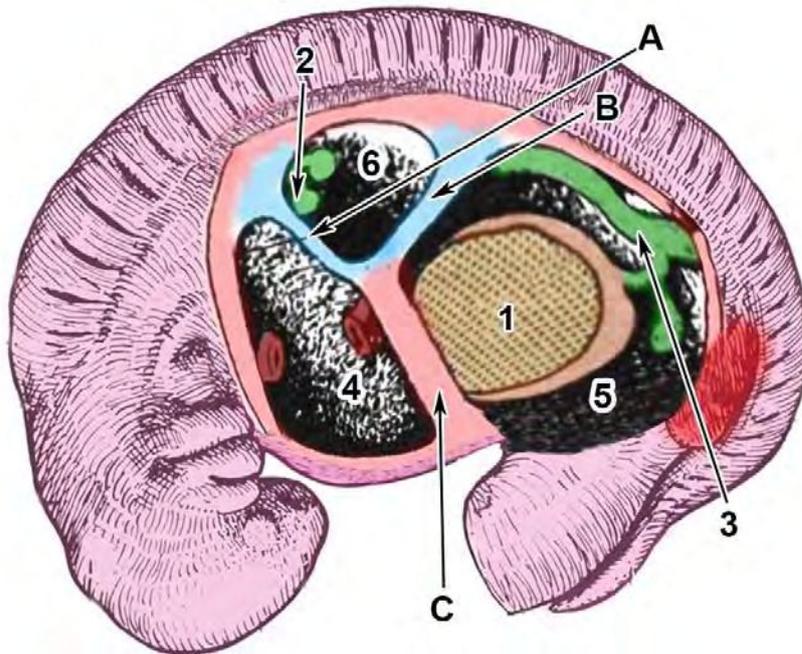
.....

.....

.....

.....

11- Completar las referencias en la siguiente imagen correspondiente a un embrión en el que ya se separaron las cavidades corporales.



A B

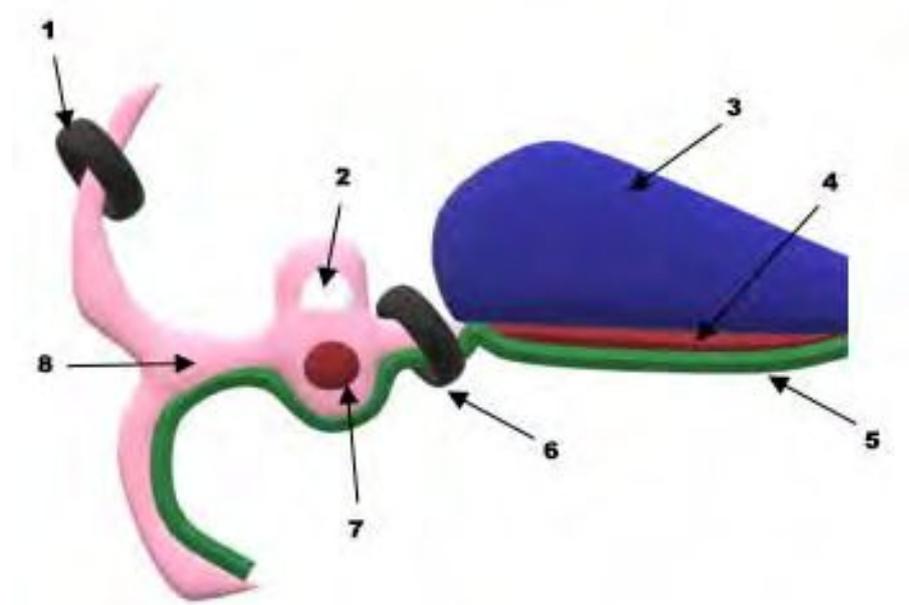
C

1-..... 2-.....

3-..... 4-.....

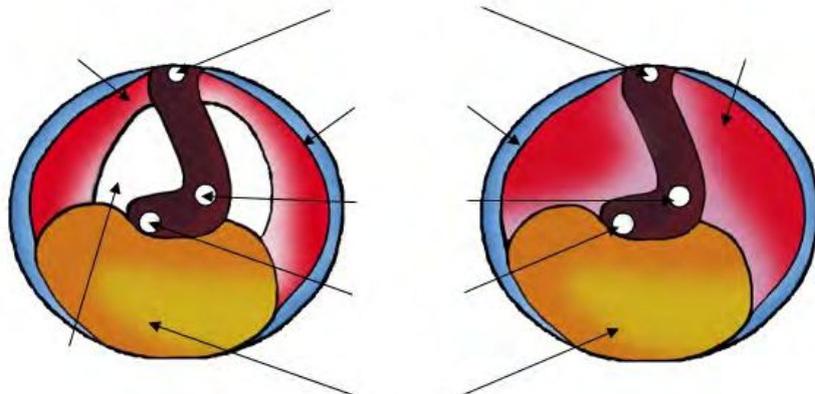
5-..... 6-.....

12- En los siguientes esquemas se muestran: un estadio temprano del desarrollo del septum transversum y un embrión al cual se le quitó la pared corporal para observar parte de las estructuras internas. Complete las referencias



- 1-..... 2-.....
 3-..... 4-.....
 5-..... 6-.....
 7-..... 8-.....

13- En el siguiente gráfico identifique las distintas partes que forman el músculo diafragma y describa someramente su origen embrionario.



-

14- Al finalizar el desarrollo el individuo presenta una serie de cavidades perfectamente definidas. Discutir en grupo la estructura cavitaria de los mamíferos. Redactar un párrafo que sintetice la discusión y enumere todas las cavidades corporales y serosas presentes en un individuo posnatal.

.....

.....

.....

.....

.....

.....

CAPÍTULO 6

Evolución embrionaria del mesodermo intermedio. Formación del sistema urinario y genital

Gustavo Oscar Zuccolilli

Desarrollo del sistema urinario

Introducción

El sistema urinario es el encargado de depurar los elementos tóxicos que produce el organismo y está formado por los riñones, los uréteres, la vejiga y la uretra (Figura N° 1). El riñón filtra permanentemente la sangre, recupera los elementos necesarios, excreta los productos innecesarios derivados del metabolismo orgánico y secreta los iones que se encuentran en exceso. Todos estos procesos conducen a la formación de la orina. La unidad funcional del riñón es la nefrona que está constituida, por un corpúsculo renal que filtra la sangre y un sistema tubular que reabsorbe, excreta y secreta sustancias hacia el filtrado para finalmente formar la orina. El resto de los órganos urinarios forman un sistema de conductos que transportan y almacenan la orina.

El sistema urinario y el genital están estrechamente vinculados tanto en su anatomía como en el desarrollo embriológico. Las estructuras urinarias y genitales derivan de un precursor común, el mesodermo intermedio. Sin embargo, el aparato urinario comienza a formarse antes que el aparato genital y en los mamíferos comprende tres estadios consecutivos o sistemas renales: el pronefros, el mesonefros y el metanefros que aparecen sucesivamente en sentido cráneo-caudal del embrión.

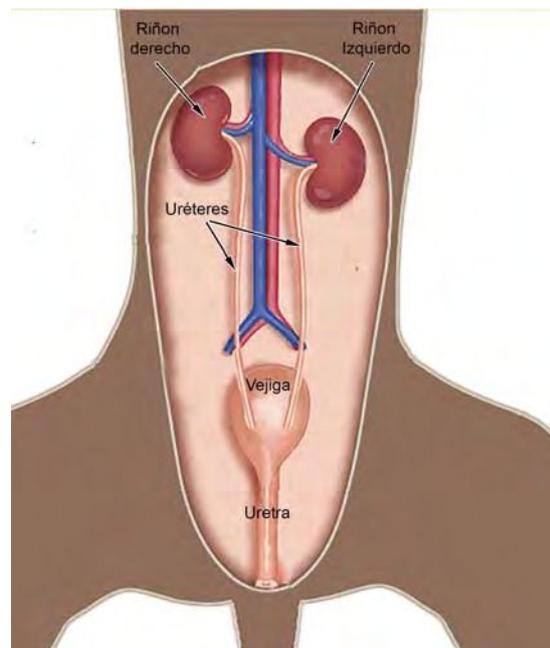


Figura 1. Órganos del aparato urinario de un canino. Vista dorsal.

Los sistemas de excreción durante el desarrollo intrauterino

Durante la vida prenatal, el individuo en desarrollo atraviesa cronológicamente por tres estadios diferentes del sistema excretor hasta llegar al riñón metanéfrico definitivo.

(a) El pronefros es el primer elemento en aparecer, se origina en la región cervical, sólo desarrolla de forma completa en los vertebrados de organización anatómica simple, por lo tanto en los mamíferos es rudimentario. Básicamente, se forman siete u ocho pares de túbulos pronefóricos que no llegan a ser funcionales (Figura N° 2).

El pronefros aparece como una diferenciación del mesodermo intermedio de la parte cervical del embrión y comienza a ordenarse de manera segmentaria como una serie de cordones epiteliales, denominados nefrotomas. Estas unidades son macizas al principio y luego se ahuecan para formar los túbulos pronefóricos que desembocan en el celoma intraembrionario. Un extremo de cada túbulo vira en dirección caudal para ir a unirse con el adyacente y formar un conducto continuo denominado conducto pronefórico o néfrico primario que crece en dirección caudal hacia la cloaca. Este conducto sobrevive a la regresión de los túbulos pronefóricos y a medida que se extiende en dirección caudal, induce al mesodermo intermedio para que forme grupos segmentarios de túbulos que representan el sistema mesonéfrico (Figura N° 2).

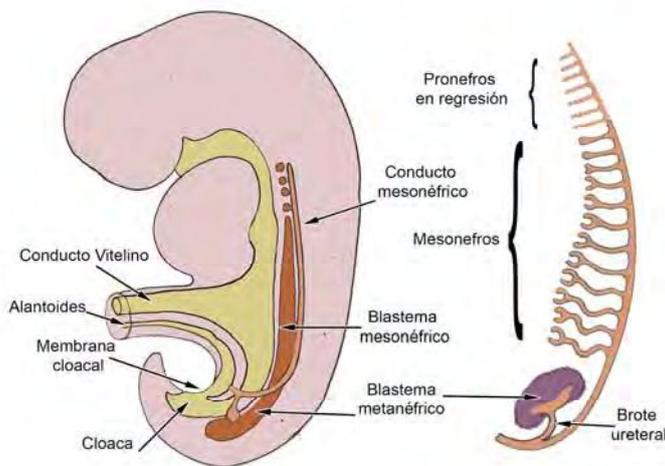


Figura 2. Esquema lateral de un embrión que muestra los tres sistemas renales y los conductos excretores.

(b) El mesonefros se origina algo más tarde que el pronefros, a partir del mesodermo intermedio de la región dorsal y lumbar del embrión. Es el principal órgano excretor durante la vida embrionaria temprana, pero al igual que el pronefros también involuciona. Sin embargo, algunos segmentos de su sistema de conductos dan origen a algunos de los órganos de la reproducción masculina y el brote ureteral (Figura N° 2). El mesonefros es el

principal componente del que deriva el riñón funcional definitivo en peces y anfibios denominado opisthonefros.

Cuando los conductos pronefóricos se extienden en dirección caudal, estimulan al mesodermo intermedio de la parte media del embrión para que forme grupos de tubos segmentarios adicionales. En un estadio más avanzado, los túbulos entran en conexión con ramas arteriales que emergen de la arteria aorta y se comienza a desarrollar la unidad mesonéfrica típica o corpúsculo renal. Estos corpúsculos constan de un ovillo de capilares sanguíneos (glomérulo) rodeado parcialmente por una cápsula epitelial que se continua con un túbulo

contorneado mesonéfrico. Cada túbulo desemboca por separado en la continuación del conducto néfrico primario, que en esta etapa recibe el nombre de conducto mesonéfrico o de Wolff (Figura N° 3 A). Los túbulos mesonéfricos, continúan alargándose y se curvan, mientras que su extremo terminal se encuentra siempre conectados con el conducto de Wolff. El extremo medial de los túbulos mesonéfricos, se expande en forma de cáliz, y se relaciona con su correspondiente glomérulo, para formar la cápsula de Bowmann que abraza parcialmente al ovillo capilar. Cada glomérulo recibe desde la aorta dorsal una arteriola aferente (Figura N° 3 B) que conduce la sangre que será filtrada. Por medio de una arteriola eferente se transporta la sangre filtrada en el corpúsculo hacia el sistema de venas cardinal y subcardinal.

Los conductos mesonéfricos o de Wolff continúan su desarrollo y se alargan hacia la

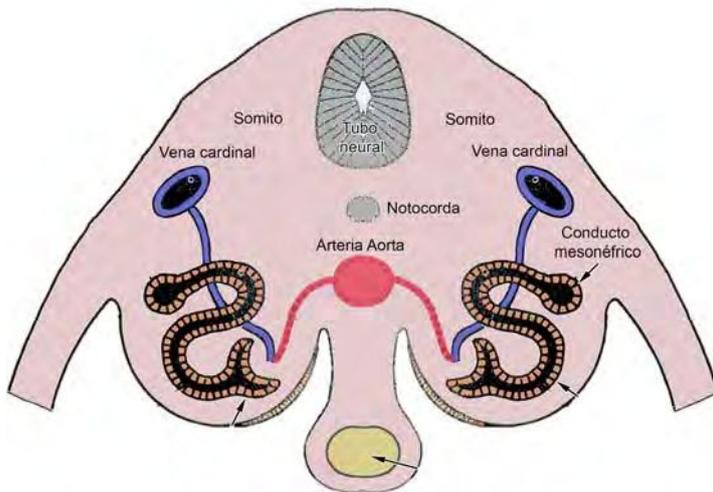


Figura 30. Corte transversal de un embrión a nivel del mesonefros. Comienzo del desarrollo de la unidad mesonéfrica o glomérulo. Se observa su conexión con la arteria aorta y la vena cardinal y la formación de la cápsula de Bowman.

parte más caudal del embrión y finalmente desembocan en la cloaca. Estos conductos presentan una luz continua a lo largo de su recorrido y reciben el filtrado (orina fetal) por medio de los túbulos mesonéfricos.

(c) El metanefros es el último sistema renal en aparecer y se origina en la parte caudal de la región pélvica del embrión. Sin embargo, cuando finaliza el período embrionario y comienza el período fetal, experimenta un

desplazamiento desde las regiones caudales hacia craneal, hasta alcanzar la región de las últimas vértebras dorsales y primeras lumbares, donde se relaciona con las glándulas adrenales. El metanefros se hace funcional en la etapa tardía de la vida embrionaria, cuando los mesonefros comienzan su proceso de regresión. Representa el riñón definitivo de las aves, los mamíferos y los reptiles (Figura N° 4).

El sistema metanéfrico se origina por una evaginación del extremo caudal del conducto mesonéfrico denominada yema o brote ureteral, que crece hacia la porción caudal del mesodermo intermedio. Las células mesenquimáticas de esta parte del mesodermo se condensan alrededor de la yema ureteral para formar el blastema metanefrogénico o blastema renal (Figura N° 4).

La morfogénesis del metanefros requiere de interacciones inductoras recíprocas entre el brote ureteral y el mesénquima metanefrogénico, proceso por el cual este último induce la ramificación del brote. En el desarrollo de la nefrona y del sistema excretor del riñón intervienen tres líneas celulares mesodérmicas:

- 1) Células epiteliales derivadas del brote ureteral (brote del conducto mesonéfrico).
- 2) Células mesenquimáticas del blastema metanefrogénico.
- 3) Células endoteliales de los vasos sanguíneos.

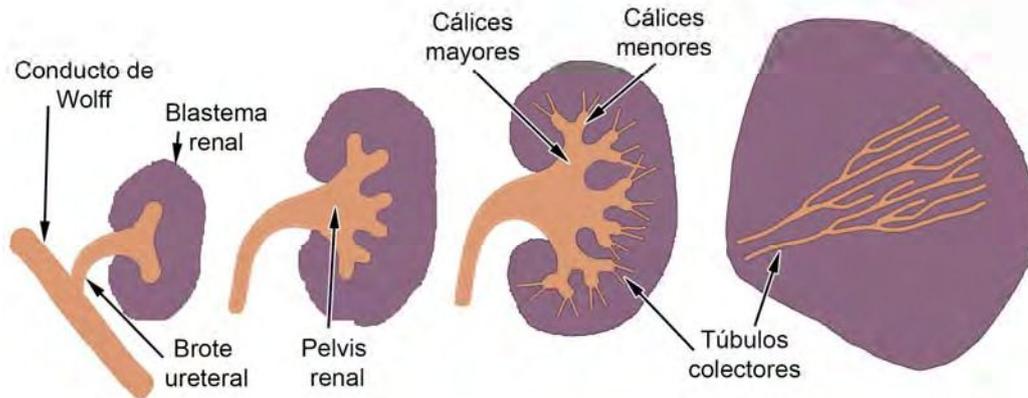


Figura 4. Diferenciación del brote ureteral desde el conducto de Wolff dentro del blastema renal

El brote ureteral es el responsable de la formación del sistema excretor y el blastema renal da origen a las futuras nefronas mientras que, las células endoteliales van a formar el sistema de capilares. Por lo tanto, el brote ureteral origina el uréter, el cual se dilata dentro del blastema para formar una pelvis renal. El sistema colector sigue ramificándose y penetra más profundamente en el blastema para originar el sistema de cálices renales. La evolución del brote ureteral varía según las especies, sin embargo, el punto en común en todas es que sus ramas terminales más pequeñas son los túbulos colectores. Estos recogen la orina de las nefronas y cada uno se divide sucesivamente en forma dicotómica, dando origen a varias generaciones de túbulos colectores (Figura N° 4).

Las células mesenquimáticas del blastema se condensan alrededor del extremo distal bifurcado del túbulo colector, dicha condensación se denomina caperuza, luego esos cúmulos celulares se ahuecan y originan las vesículas renales que ya presentan características epiteliales gracias a los procesos inductivos de diferenciación. Las vesículas renales se alargan y forman los túbulos renales (futura nefrona). Estos túbulos al alargarse quedan conectados por uno de sus extremos con el túbulo colector mientras que el otro extremo se dilata e invagina sobre sí mismo para originar una estructura en forma de copa, llamada cápsula de Bowman o cápsula glomerular. Esta cápsula es ocupada por un plexo vascular que forma el glomérulo (ovillo de capilares en conexión con una arteriola aferente y eferente). Ambas estructuras cápsula y glomérulo constituyen el corpúsculo renal. Los túbulos renales continúan creciendo para formar los segmentos definitivos de los túbulos secretores entre el glomérulo y los túbulos colectores (túbulo contorneado proximal, asa de Henle y túbulo contorneado distal) (Figura N° 5).

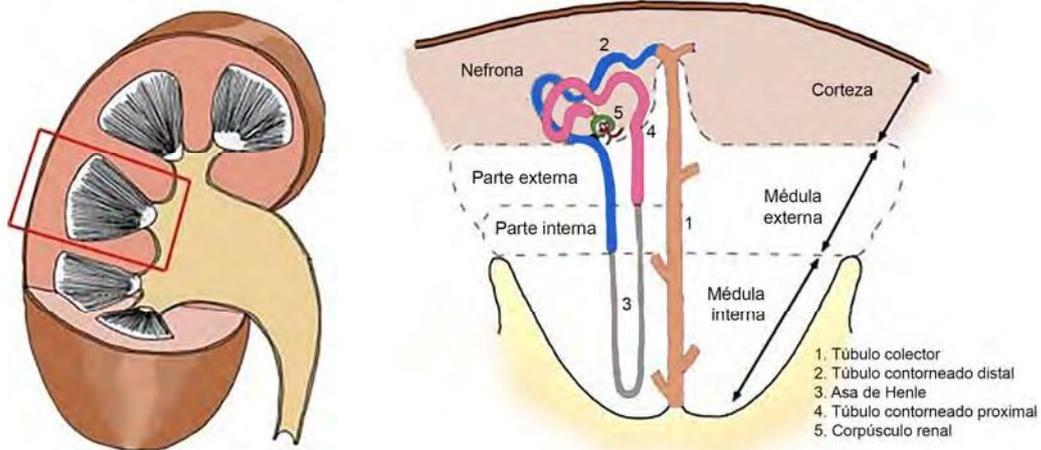


Figura 5. El esquema muestra las diferentes partes de la nefrona. Se observa el corpúsculo renal y los túbulos renales en las diferentes zonas del riñón.

Las nefronas (glomérulo y sistema de túbulos) así constituidas se disponen de manera tal que los corpúsculos renales se localizan en la corteza (zona superficial) del órgano y las asas alargadas que forman los túbulos se ubican en la medula o zona profunda (Figura N° 6 y 7). Como consecuencia del desarrollo de grupos de nefronas, el riñón crece progresivamente. La nefrogénesis termina con el nacimiento o poco después según la especie.

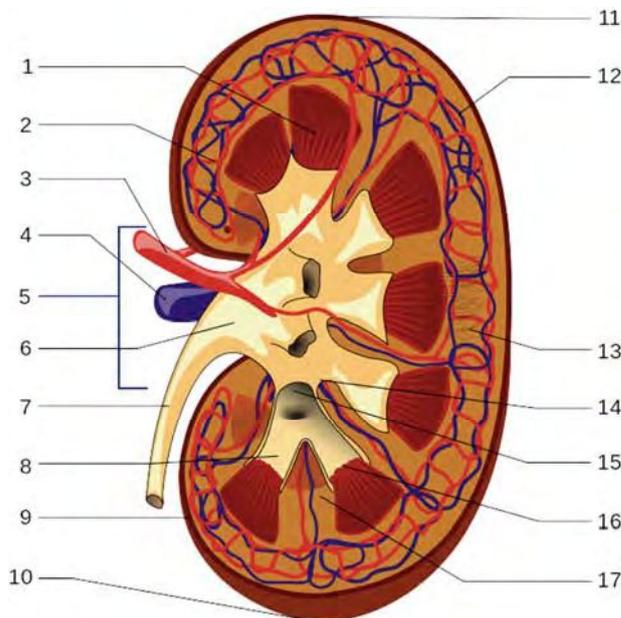


Figura 6. Sección esquemática de un riñón.

1. Pirámide renal
2. Arteria eferente
3. Arteria renal
4. Vena renal
5. Hilum renal
6. Pelvis renal
7. Uréter
8. Cáliz menor
9. Cápsula renal
10. Cápsula renal inferior
11. Cápsula renal superior
12. Vena aferente
13. Nefrón
14. Cáliz menor
15. Cáliz mayor
16. Papila renal
17. Columna renal

Paralelamente, el extremo opuesto (caudal) del uréter ha crecido en sentido caudal y se ha alargado progresivamente. Se ubica paralelo al conducto mesonéfrico y se separa de él para desembocar en forma independiente en la cloaca. De esta forma, el producto obtenido de la filtración de la sangre, conocido como orina es vehiculizado por el uréter hacia la parte final del intestino fetal (cloaca).

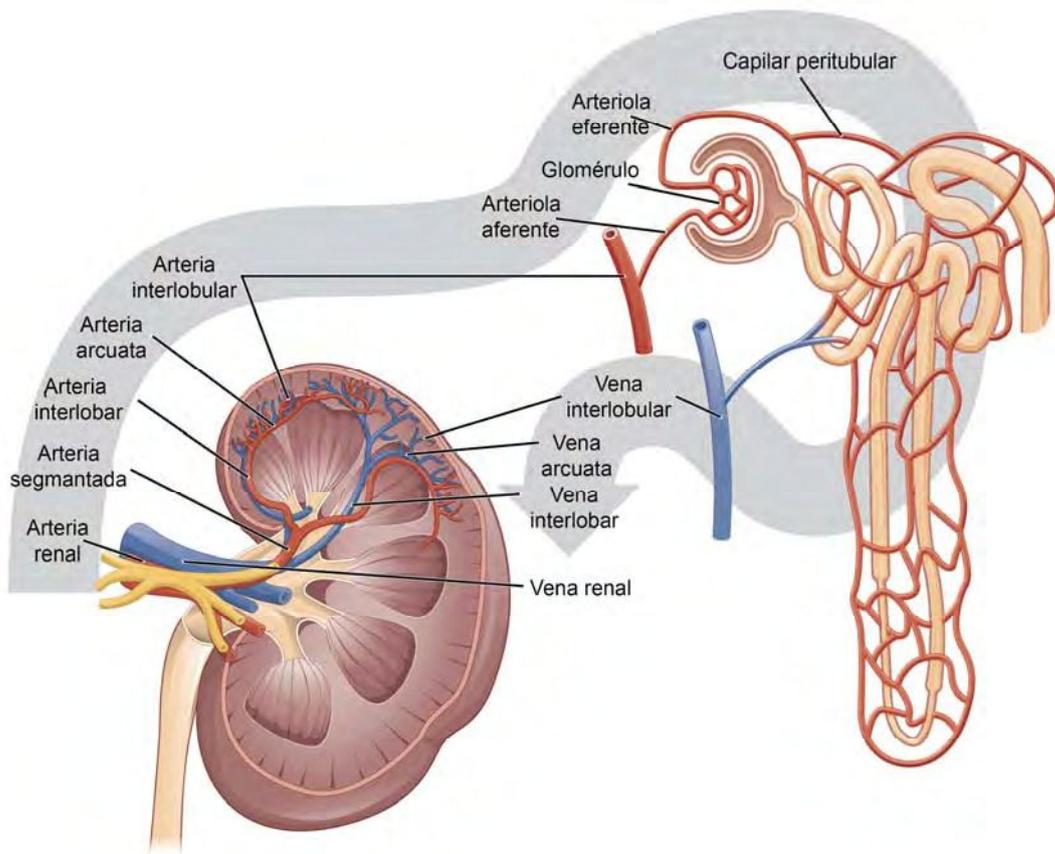


Figura 7. Estructura de la nefrona. El esquema muestra las distintas partes que forman una nefrona y su íntima relación con los vasos sanguíneos.

Formación del seno urogenital. Desarrollo de la vejiga y uretra

La cloaca representa la parte más caudal del intestino embrionario y se encuentra ocluida por la membrana cloacal. El crecimiento mesodérmico en la región forma un tabique (tabique urorectal) que aumenta su tamaño rápidamente y divide la cloaca en una parte ventral (seno urogenital) y una parte dorsal (intestino recto) que forma el último segmento del intestino embrionario. El tabique urorectal crece hasta alcanzar la membrana cloacal y de esta forma divide completamente la porción urogenital, de la porción anal. La membrana cloacal también queda dividida en dos partes, la membrana urogenital degenera y

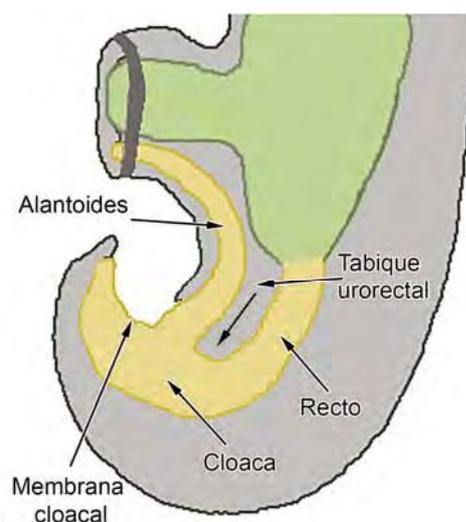


Figura 8. Esquema lateral de la parte caudal del embrión donde se observa la cloaca y su división a través del tabique urorectal.

desaparece. Por lo cual el seno urogenital queda abierto por su extremo caudal en la cavidad amniótica (orificio urogenital); mientras que el extremo craneal se continua con la cavidad alantoidea a través del uraco (Figura N° 8 y 9).

En este momento del desarrollo, el seno urogenital recibe la desembocadura del conducto mesonéfrico y del uréter. Sin embargo, la posición de estos orificios se invierte en las siguientes fases del desarrollo.

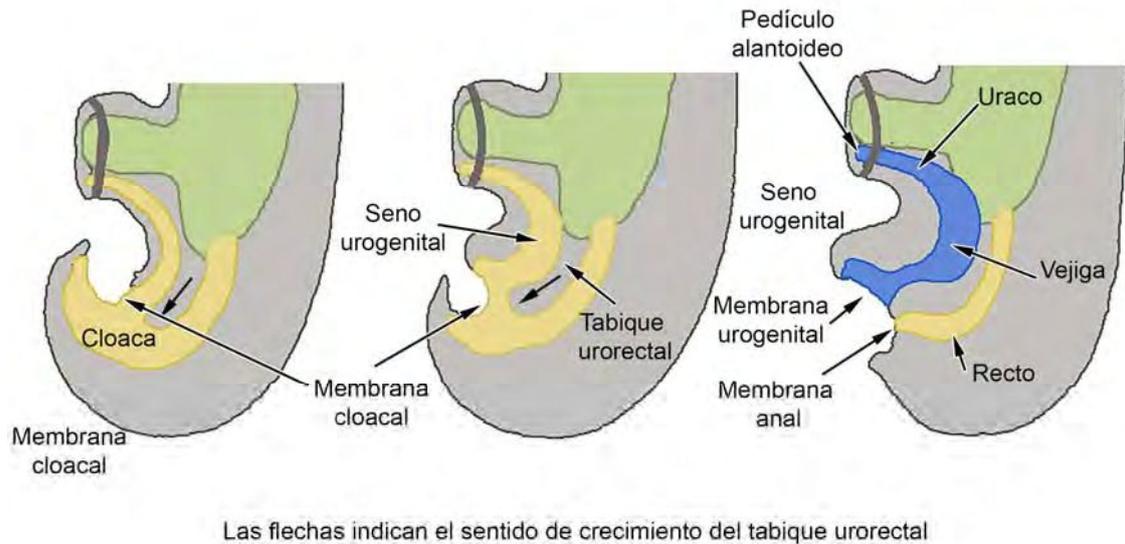


Figura 9. Esquema de una sección sagital de la parte caudal del embrión. En el estadio precoz se observa la división de la cloaca y la formación del seno urogenital. En un estadio más avanzado se ilustra la aparición de la vejiga y la uretra.

El seno urogenital se puede dividir en dos porciones, una craneal o pélvica y otra caudal o fálica. La vejiga urinaria, que recibe la orina a través de los uréteres, se desarrolla a partir de la porción pélvica del seno urogenital, y en este momento del desarrollo posee un extremo tubular que se introduce en el pedículo alantoideo. En la parte pélvica del seno urogenital se observa la desembocadura de los conductos mesonéfricos y de los uréteres (Figura N° 9). Ambos orificios en principio se encuentran muy próximos uno del otro, pero el desarrollo ulterior proyecta la desembocadura del uréter hacia craneal dejándolo en conexión con la vejiga urinaria. En forma opuesta el orificio correspondiente a cada conducto mesonéfrico es arrastrado hacia caudal quedando en relación con la primera parte de la uretra (Figura N° 9).

En la siguiente etapa del desarrollo estos sectores siguen un progreso diferente según el sexo. La uretra femenina es un derivado de la porción pélvica del seno urogenital. En este sexo la parte más craneal de la porción pélvica evoluciona para formar la vejiga mientras que la más caudal moldea la uretra (vías urinarias de la hembra). La porción fálica del seno urogenital forma la última parte del tracto genital, el vestíbulo vaginal que es una vía común para ambos sistemas.

En el macho, la uretra está dividida en dos porciones continuas pero anatómica y estructuralmente diferentes. La uretra pelviana se forma del sector caudal de la porción pélvica del seno

urogenital y recibe la desembocadura de los conductos mesonéfricos y las glándulas anexas del sistema genital masculino. La uretra peneana, es la evolución de la parte fálica del seno urogenital (Figura N° 9 A y B) y queda alojada en el órgano copulador (pene).

Desarrollo del sistema genital

Introducción

La función reproductora garantiza la perpetuidad de la especie y su permanencia en el planeta. La reproducción sexual determina la división de los individuos en machos y hembras, de esta forma, se separan los roles funcionales y se establece la evolución del aparato genital o reproductor en dos variantes anatómicas y fisiológicas distintas.

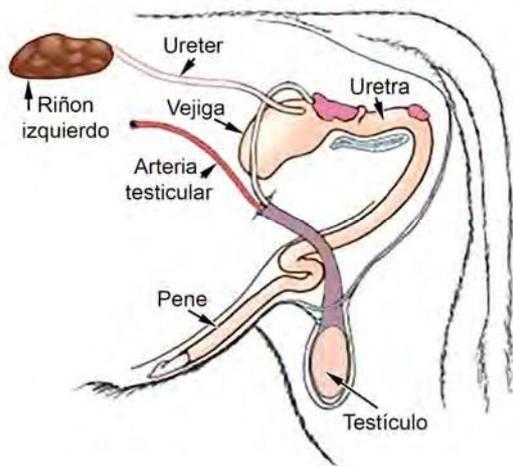


Figura 10. Esquema lateral del aparato urogenital del toro.

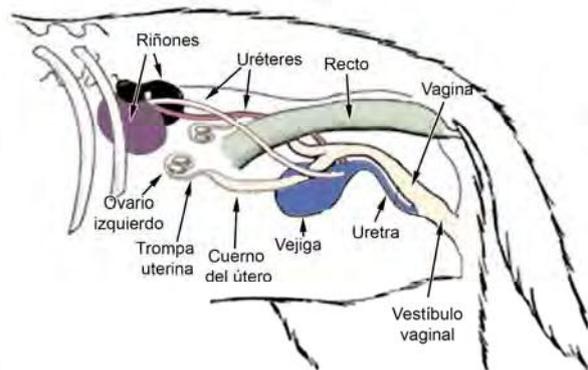


Figura 11. Esquema lateral del aparato urogenital de la perra.

Desde el punto de vista funcional básico, el aparato genital del macho de los mamíferos consta de: los testículos o gónadas masculinas, un sistema de conductos extratesticulares (epidídimo y conducto deferente), un conjunto de glándulas accesorias (próstata, glándulas vesiculares y glándulas bulbouretrales), el pene y una serie de adaptaciones cutáneas como el escroto y el prepucio (Figura N° 10).

Por otro lado, el aparato genital femenino está formado por los ovarios o gónadas femeninas, las trompas uterinas (oviducto), el útero, la vagina, el vestibulo vaginal y la vulva (Figura N° 11). El útero o matriz es el órgano tubular que posee las adaptaciones morfofuncionales para mantener el desarrollo de las crías.

La evolución del aparato genital atraviesa dos momentos diferentes del desarrollo. Existen dos estadios a lo largo de este proceso: (a) Un periodo indiferenciado común a ambos sexos

que comienza con la migración de las células germinales primordiales hacia los esbozos de los órganos reproductores. (b) El período diferenciado corresponde al proceso por el cual los esbozos adquieren las características estructurales de cada sexo e incluyen la involución de los conductos del sexo opuesto. Para facilitar la descripción de este proceso, vamos a dividir el desarrollo del sistema genital en sus componentes internos y externos, aun cuando se realiza en forma simultánea.

Estadio indiferenciado de los genitales internos

Los órganos genitales internos se desarrollan íntimamente asociados a las estructuras del sistema urinario a partir de un precursor común que es el mesodermo intermedio. En la cara medial de cada mesonefros se desarrolla un relieve llamado cresta gonadal o genital. Este relieve está formado por un engrosamiento del epitelio celómico y la condensación del mesénquima cercano.

En forma simultánea, en el endodermo de la pared dorsal del saco vitelino, se diferencia un grupo de células germinales primordiales que poseen un origen epiblastico. Son células mesenquimáticas con movimientos ameboides que se desplazan siguiendo las paredes del intestino caudal y luego a través del mesenterio dorsal hasta alcanzar la cresta genital (figura 12).

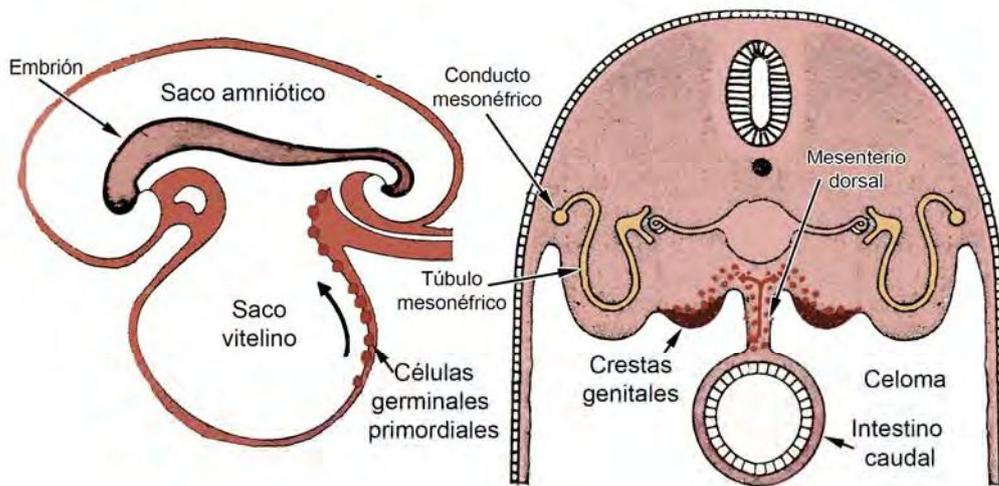


Figura 12. La sección longitudinal del embrión de 7 días muestra la posición de las células germinales primordiales en el saco vitelino al comienzo de la migración. En la sección transversal del embrión las células germinales primordiales se desplazan a través del intestino caudal y el mesenterio dorsal para ubicarse en las crestas gonadales.

Las células germinales primordiales colonizan el mesénquima de la cresta genital e inducen al epitelio celómico vecino a proliferar activamente. La proliferación del epitelio celómico resulta en la formación de cordones celulares (cordones sexuales primitivos) entre los cuales se ubican sin un orden preestablecido las células germinales primordiales (Figura N° 13). En este momento del

desarrollo, el mesonefros comienza a involucionar pero los túbulos mesonéfricos que se proyectan hacia la parte medial también contribuyen a la formación de los cordones genitales. Además, el conducto mesonéfrico o de Wolf mantiene su relación por su extremo craneal con la gónada en desarrollo y por el extremo caudal desemboca en el seno urogenital.

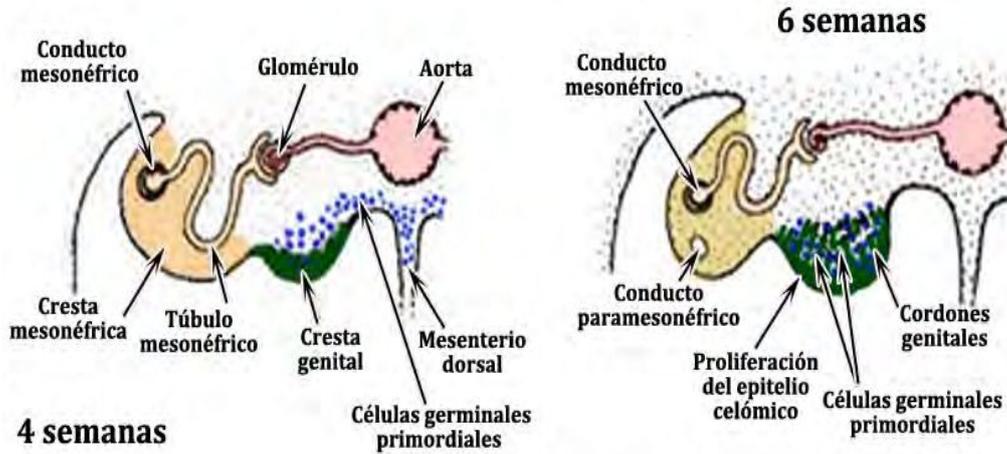


Figura 13. Ambas figuras esquematizan los procesos tempranos para la formación de una gónada indiferenciada. La cresta genital es el sector donde se establecen las células germinales primordiales y el crecimiento del epitelio celómico forma los primitivos cordones genitales entre los cuales se ubican las células germinales. El conducto mesonéfrico (conducto de Wolff) aparece temprano mientras que el conducto paramesonéfrico (conducto de Müller) se diferencia dos semanas después como una invaginación del epitelio celómico.

En esta etapa del desarrollo, el epitelio celómico ubicado en la parte lateral de la cresta mesonéfrica se invagina y se transforma en un nuevo conducto. El conducto paramesonéfrico o de Müller está abierto por un extremo hacia la cavidad celómica del embrión y por la otra parte, crece hacia caudal en posición medial al conducto de Wolff. Ambos conductos paramesonéfricos (derecho e izquierdo) se fusionan inmediatamente dorsal al esbozo de la vejiga urinaria y finalmente desembocan en el seno urogenital (Figura N° 13 y 14).

Desarrollo del testículo y del sistema de conductos del macho

La formación de los órganos genitales internos en el macho comprende diversos procesos que suceden en un orden preestablecido.

- Formación de cordones testiculares.
- Desarrollo de la túnica albugínea.
- Unión de los cordones testiculares al conducto mesonéfrico.
- Regresión de los conductos paramesonéfricos.
- Desarrollo tubular
- Desarrollo glandular

En la gónada indiferenciada de los machos se observa que los cordones genitales se separan progresivamente de la cresta genital. Las células que conectan ambas estructuras involucionan y como consecuencia las células germinales primordiales se asocian con células que derivan del mesonefros para formar los cordones testiculares. Estos cordones crecen y se reúnen en la proximidad del conducto de Wolff (Figura N° 15).

Los cordones testiculares continúan su crecimiento en longitud y además se ahuecan para formar los futuros túbulos seminíferos. Estos túbulos contienen a las células germinales y se disponen originalmente formando asas cuyos extremos se conectan con la red testicular (rete testis). De la rete testis emergen varios conductillos rectos que luego se continúan con conductos eferentes. Estos últimos se unen con el conducto de Wolff, que en esta región se alarga y transforma en un conducto muy tortuoso con numerosas curvas superpuestas. Esta parte del conducto mesonéfrico forma el epidídimo que queda ubicado en proximidad

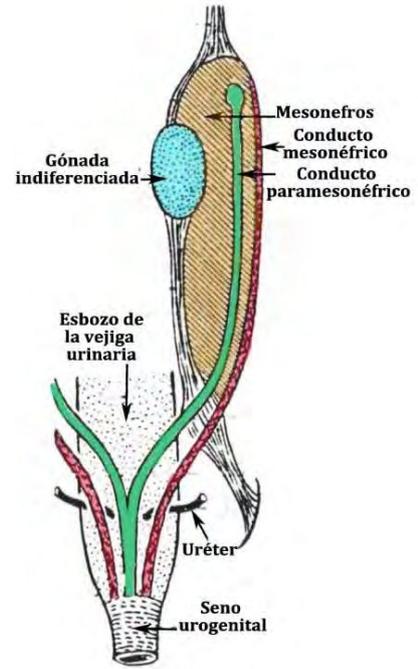


Figura 14. Esquema que muestra el desarrollo de los órganos genitales internos en la etapa indiferenciada (vista dorsal).

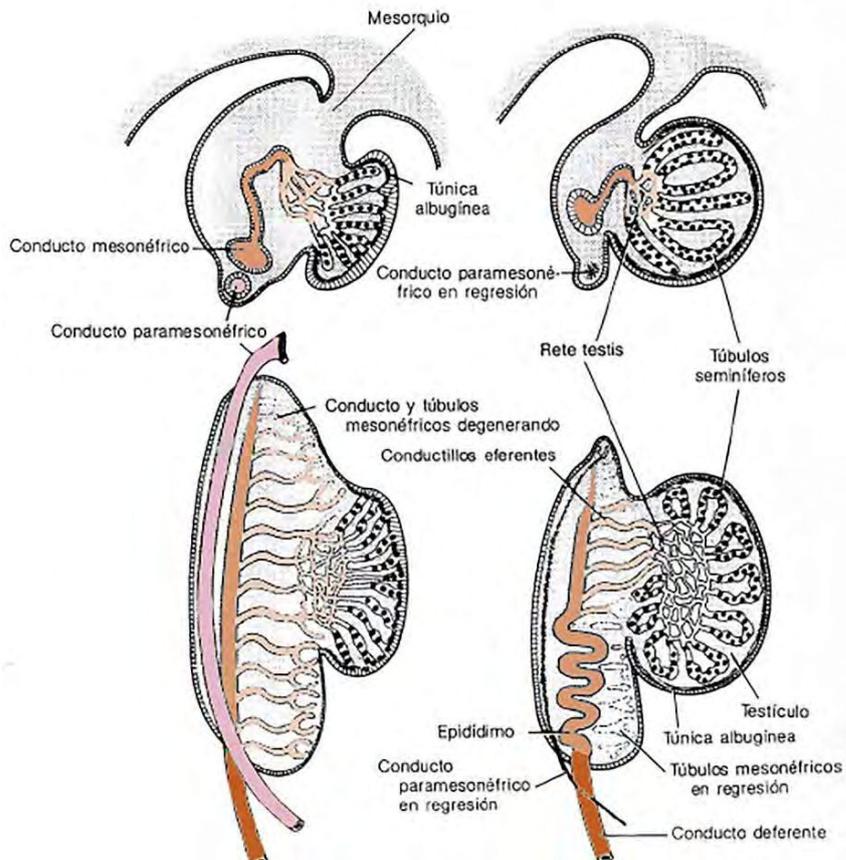


Figura 15. Los esquemas muestran secciones transversales y vistas ventrales de dos estadios del desarrollo del testículo y los sistemas de conductos en el macho.

del testículo. La parte caudal del conducto de Wolff es recta y forma el conducto deferente (Figura N° 15) que finaliza en la parte más craneal de la uretra pelviana.

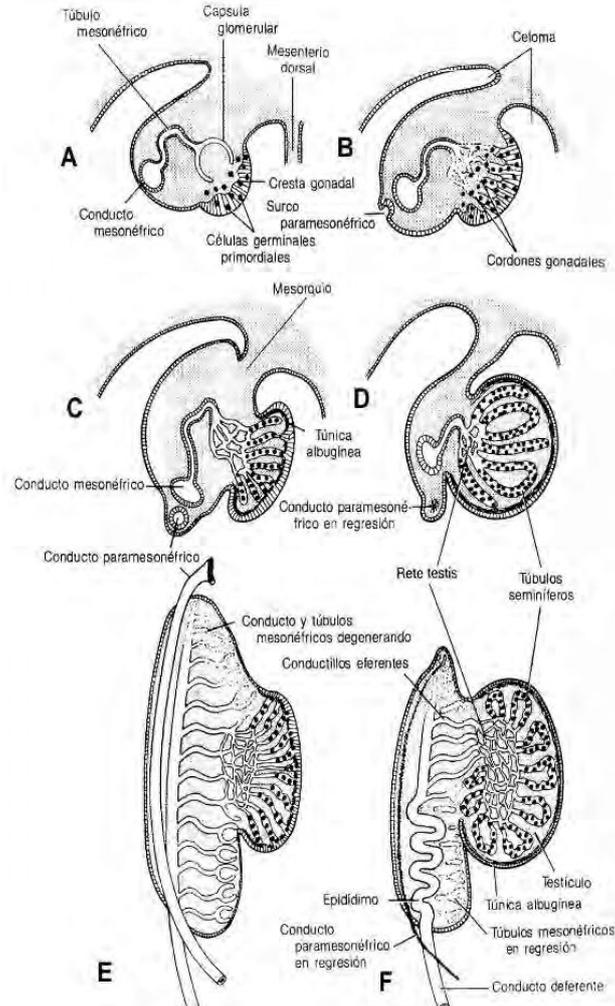


Figura 15. A y B: del estadio gonadal indiferenciado. C y D: Cortes transversales del desarrollo del testículo y sistema de conductos en el macho. E y F: vista ventral de dos cortes horizontales de los mismos estadios que C y D.

En un testículo funcional existen varias poblaciones celulares. Las células germinales primordiales se transforman en espermatogonias y se ubican en la pared de los túbulos seminíferos. En íntima asociación con las espermatogonias aparecen las células de Sertoli que tienen función de sostén y nutrición. Estas células derivan del epitelio de la cresta gonadal derivada del mesonefros. Entre los túbulos seminíferos dentro del estroma conjuntivo del testículo se encuentran las células intersticiales o de Leydig productoras de hormonas masculinas. No hay aún certeza de su origen pero existen datos que sugieren son derivadas del mesénquima que originariamente rodea a la cresta genital.

El mesénquima que proliferó para separar tempranamente los cordones genitales del epitelio de la cresta genital interviene para formar el estroma conjuntivo del testículo. Al principio se forma una capa periférica llamada túnica albugínea que se engrosa progresivamente. De la albugínea parten trabéculas conjuntivas profusamente vascularizadas que separan los cordones testiculares.

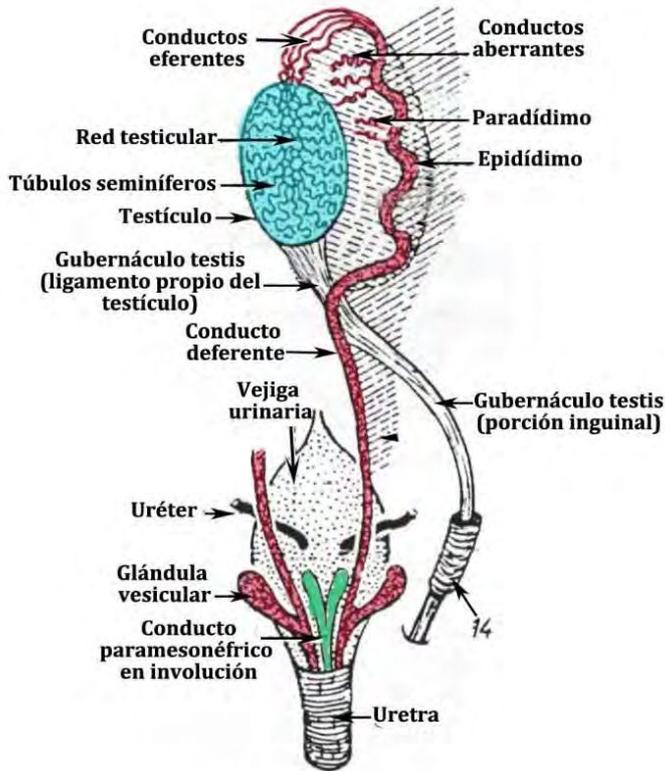


Figura 16. El esquema presenta la evolución del sistema reproductor masculino durante el desarrollo embrionario. El testículo queda conectado por medio de una serie de conductos con el epidídimo (primera parte del conducto de Wolff). El conducto deferente (segunda parte del conducto de Wolff) es la continuación del epidídimo. La parte terminal del conducto mesonéfrico interviene en la formación de las glándulas anexas.

El desarrollo de la parte tubular y de las glándulas anexas al aparato genital masculino provienen principalmente de la porción final del conducto de Wolff. Una evaginación del conducto da origen a la glándula vesicular, mientras que a partir del seno urogenital, por medio de brotes celulares endodérmicos se forman la próstata y las glándulas bulbouretrales (Figura N° 16, 17 y 18). Por último, los conductos de Wolff de cada lado desembocan en forma separada en el seno urogenital.

La regresión del conducto paramesonéfrico es casi completa. Sólo queda como remanente una pequeña porción ubicada en dorsal de la vejiga urinaria. Este resto embrionario se conoce en anatomía como úterovagina masculino.

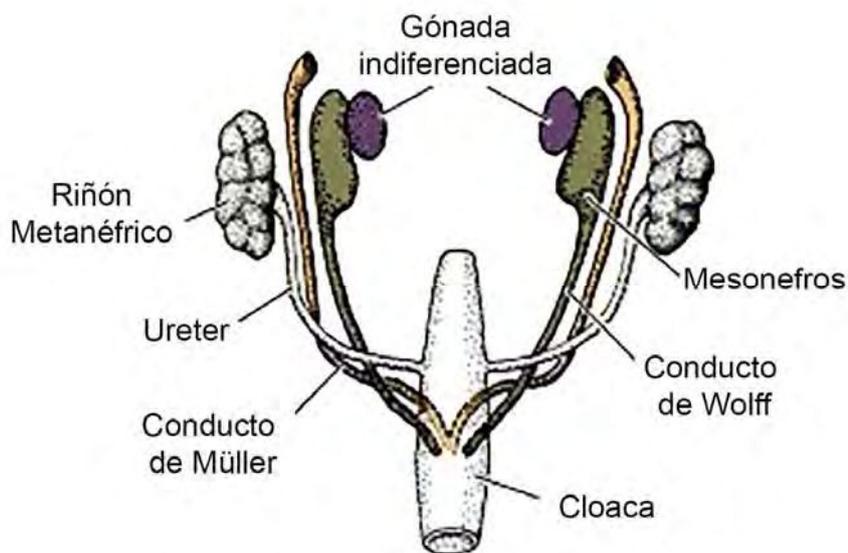


Figura 17. Esquema del desarrollo tubular en el período indiferenciado.

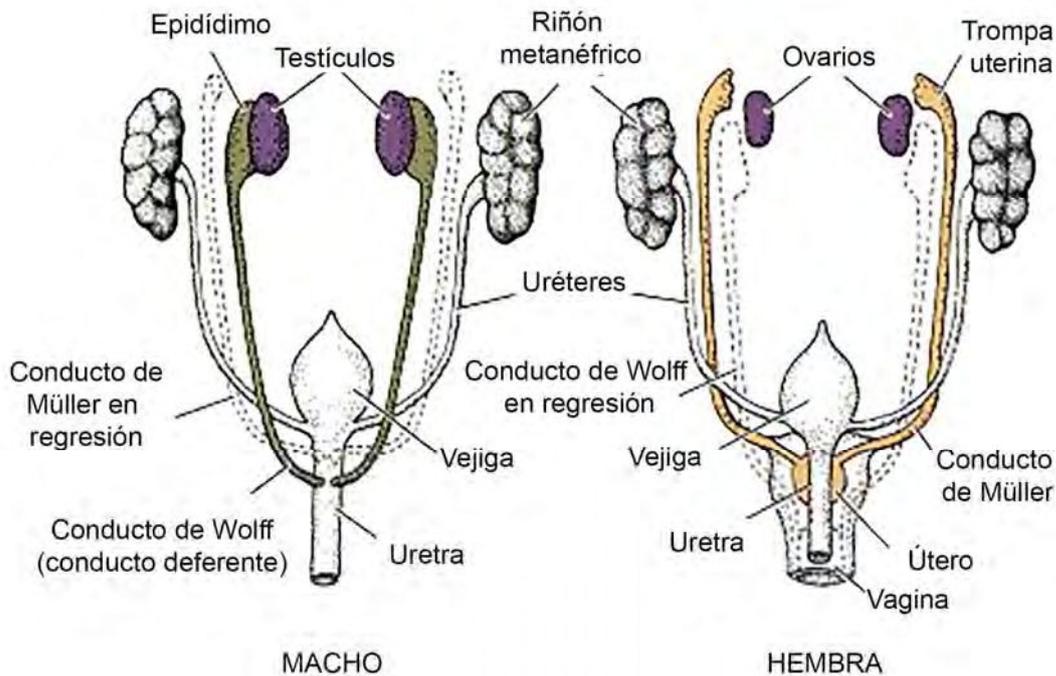


Figura 18. Los esquemas muestran el desarrollo de las gónadas y los conductos de Müller y de Wolff en la hembra y en el macho.

Desarrollo del ovario y del sistema de conductos en la hembra

Los procesos de diferenciación más importantes que aparecen durante el desarrollo de los órganos genitales internos de la hembra son los que se enumeran a continuación:

- Fraccionamiento de los cordones gonadales en aglomeraciones celulares (periféricas y profundas).
- Formación de folículos primordiales.
- Formación de la médula del ovario.
- Evolución de los conductos de Müller.
- Regresión de los conductos de Wolff.

Los cordones genitales en los individuos de sexo femenino también se separan de la cresta genital como en el macho. Sin embargo, se ubican formando pequeños grupos de células cercanos al epitelio de la cresta que se encuentra en proliferación. Aparecen nuevos cordones celulares (cordones corticales) que progresivamente rodean a las células germinales primordiales. Este tipo de organización celular es característica de los futuros folículos del ovario, que en la mayoría de las hembras de los mamíferos quedan ubicados en la corteza o zona externa del ovario. Al mismo tiempo otros grupos de células forman en la parte central del futuro ovario, numerosos cordones medulares que están desprovistos

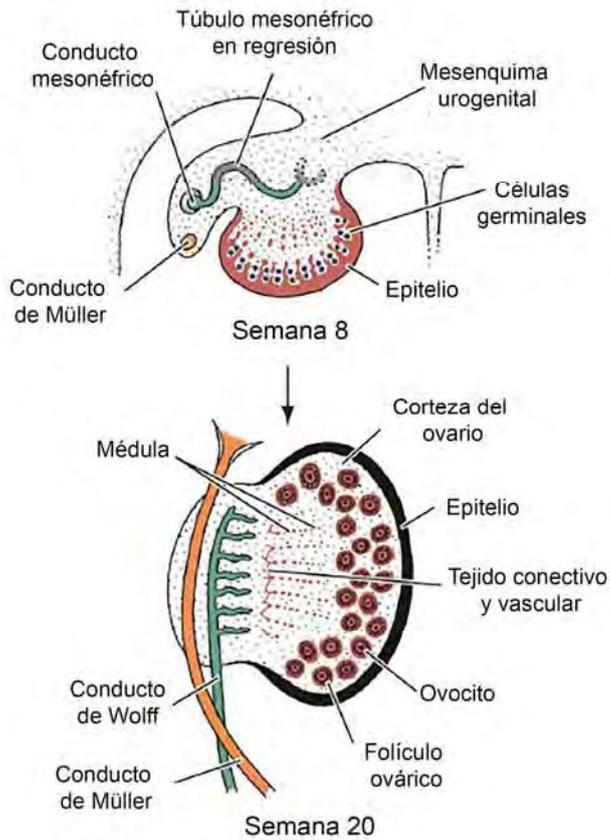


Figura 19. Esquemas de un corte transversales y una vista ventral que muestran el desarrollo del ovario. En el corte transversal se observa la proliferación de los cordones corticales para formar los folículos del ovario y los cordones medulares. En el estadio más avanzado (vista desde ventral) se observan en la corteza, folículos primordiales que contienen al ovocito y la médula del ovario.

de células germinales primordiales. Estos cordones medulares representan la estructura de la médula de la gónada femenina embrio-naria (Figura N° 19).

Los cúmulos celulares ubicados en la médula de la gónada femenina degeneran en casi todos los mamíferos (la yegua es una excepción debido a que posee folículos distribuidos por todo el ovario) y la parte central de la gónada pasa a ser ocupada por un tejido conjuntivo muy vascularizado que forma parte del estroma del ovario (Figura N° 19). A diferencia de lo que ocurre en el testículo, en el ovario no se desarrolla una túnica albugínea por debajo del epitelio de la cresta gonadal, fenómeno que puede ser utilizado para diferenciar sexualmente a embriones en etapas tempranas del desarrollo.

En las hembras, el conducto mesonéfrico o de Wolff degenera y queda representado por restos vestigiales presentes en la proximidad del ovario y en el mesovario (epoóforo y paraóforo). También se encuentran este tipo de restos en relación con la vagina (conductos de Gärtner). Por el contrario, el conducto paramesonéfrico o de Müller es la estructura a partir de la cual se forman la mayor parte de los órganos tubulares del tracto genital femenino. Este conducto crece y se alarga en sentido caudal y es notoria una dilatación del extremo cercano a la gónada en desarrollo para formar la primera parte (infundíbulo) de la trompa uterina u oviducto. Ambos conductos de Müller (derecho e izquierdo) se fusionan cerca del seno urogenital y forman la parte impar (cuerpo y cuello) del útero. De las características y la amplitud de esta fusión dependerá la morfología del útero que varía notablemente en relación a la especie de mamífero considerada (útero doble, bicorne y simple). El seno urogenital y la última parte de los conductos de Müller fusionados participan en la formación de la vagina. La parte caudal del seno urogenital persistirá como vestíbulo vaginal (Figura N° 20 y 21).

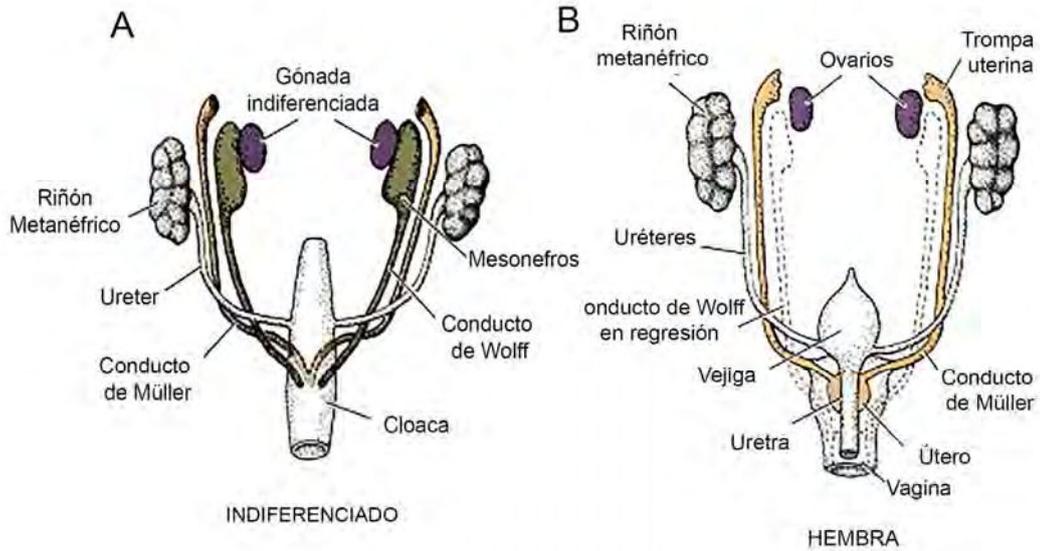


Figura 20. Esquema del aparato urogenital canino. A. Estadío indiferenciado donde están presentes los conductos masculinos y femeninos. B Ovario y conductos diferenciados en la hembra.

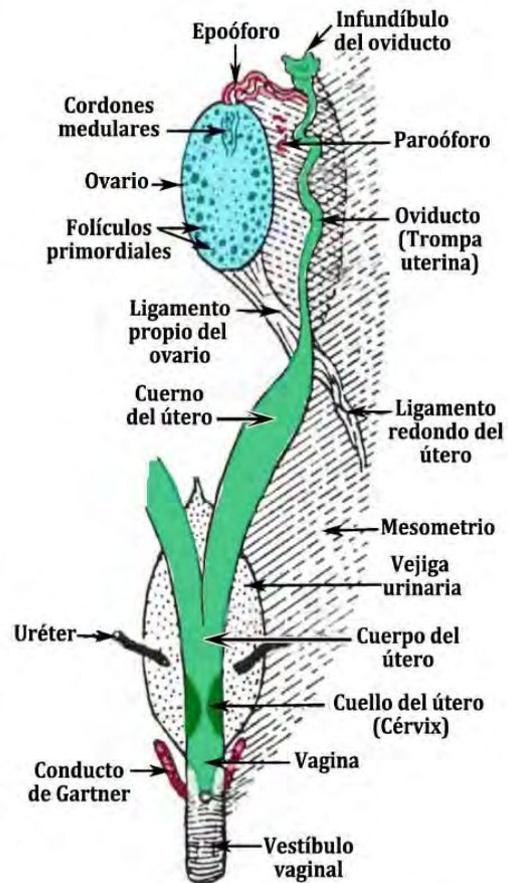


Figura 21. El esquema presenta la evolución del sistema reproductor de la hembra durante el desarrollo embrionario. Los órganos tubulares se desarrollan a partir del conducto paramesonéfrico, mientras que el conducto de Wolff involucionando dejando algunos remanentes afuncionales.

En forma semejante a lo que ocurre en el macho, en la hembra a partir del seno urogenital, se forman las glándulas uretrales y las vestibulares mayores y menores. Dos brotes celulares endodérmicos, afectan un patrón de desarrollo glandular que se transforma en los primordios para las glándulas mencionadas.

Desarrollo de los genitales externos

Período indiferenciado

En un embrión visto externamente, se observa alrededor de la membrana cloacal unos engrosamientos del mesodermo, que forman sobre la línea media y hacia craneal una elevación denominada eminencia genital. Cuando ya se completa la tabicación de la cloaca, por debajo del ano se observa una clara transformación de la eminencia genital. Aparece una prominencia central conocida como tubérculo genital, que está flanqueado por un par de pliegues genitales. Hacia lateral de estos, se desarrollan dos elevaciones redondeadas, conocidas como eminencias o engrosamientos genitales. Entre los pliegues genitales se observa una depresión que comunica con el seno urogenital y constituye el orificio urogenital cerrado al exterior por la membrana urogenital (Figura N° 22 A).

Por otro lado, cuando el tabique urorectal crece internamente y separa el seno urogenital del recto, la membrana cloacal queda dividida en dos partes, las membranas urogenital y anal. Entre ambas membranas externamente queda delimitada una zona que corresponde al periné (Figura N° 22 B).

Las estructuras hasta aquí descritas son comunes para ambos sexos y posteriormente comienzan a diferenciarse en forma específica para formar los genitales externos de un macho (escroto, pene y prepucio) o de una hembra (vulva y clítoris).

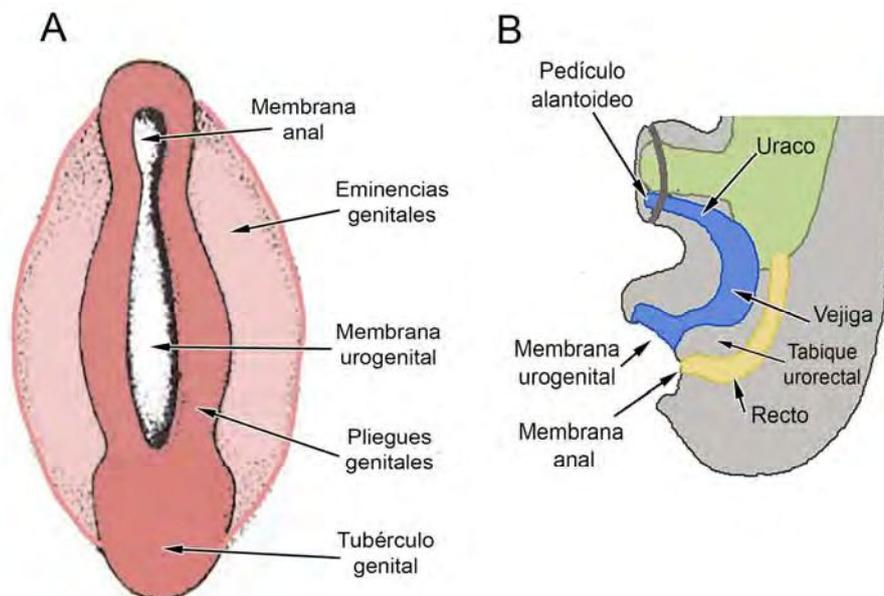


Figura 22. A. Vista caudal de un embrión donde se observa el desarrollo de los genitales externos en el período indiferenciado. B. Corte longitudinal del embrión a nivel de su extremo caudal, donde se observa el crecimiento del tabique urorectal.

Genitales externos en el macho

En el macho, el tubérculo genital crece por influencia hormonal y se desplaza hacia craneal para formar el pene. A partir de la porción caudal de las eminencias genitales se diferencia el escroto. Durante el crecimiento del pene los pliegues urogenitales se fusionan ventralmente y cierran el orificio urogenital a lo largo del surco uretral. Queda formada así, la uretra peneana que se evidencia externamente por un rafe peneano. Una pequeña porción de la uretra, la que corresponde a la porción distal del pene (glande) no se forma a partir del surco uretral, sino que se origina por proliferación ectodérmica y canalización posterior (Figura N° 23).

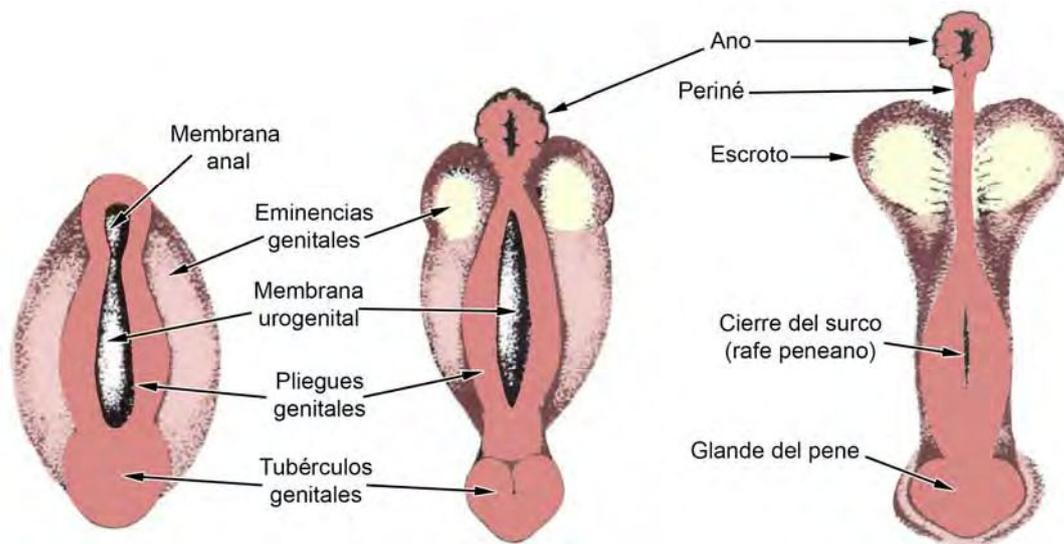


Figura 23. Etapas del desarrollo de los genitales externos del macho.

Al desplazarse el tubérculo genital hacia craneal, la región del periné se alarga en relación a lo que sucede en la hembra, esta medida es utilizada con frecuencia para el diagnóstico del sexo en estados tempranos del desarrollo.

Descenso testicular

Los testículos son las gónadas masculinas y se desarrollan en el interior de la cavidad abdominal. Sin embargo, en muchas especies de mamíferos (incluidas las especies domésticas) los testículos realizan un proceso de migración o descenso desde el abdomen hasta la bolsa escrotal. Los individuos con testículos escrotales presentan una particularidad funcional, debido a que la producción de espermatozoides sólo es posible a una temperatura dos o tres grados menos que la temperatura corporal. Por lo tanto, los defectos en el descenso testicular (animales criptórquidos) son causal de disminución o pérdida de la fertilidad.

Los mecanismos fisiológicos que conducen al descenso de la gónada son similares en los distintos mamíferos domésticos y el hombre, solo varían los tiempos en que se desencadenan los distintos eventos. En el caballo, el cerdo y también el hombre el descenso se completa durante el nacimiento, en los rumiantes durante la vida fetal y en los carnívoros hasta 1 a 2 meses después del nacimiento.

En el embrión los testículos están sostenidos por relieves del mesénquima que rodean a los conductos de Wolff y de Müller. Este mesénquima condensado en forma de cordón constituye un ligamento llamado: gubernaculum testicular, que va desde el testículo hasta la pared abdominal, específicamente a la zona que forma el canal inguinal. En etapas siguientes el gubernaculum aparece unido a la cola del epidídimo y su parte distal se encuentra engrosada. Este engrosamiento arrastra el peritoneo hacia fuera de la cavidad abdominal y forma un divertículo denominado proceso vaginal contenido en el interior de la bolsa escrotal (Figura N° 23 A).

El descenso testicular se realiza en distintas etapas. La primera de ellas se caracteriza por el crecimiento del embrión, de manera que el tronco se alarga considerablemente. Sin embargo, los testículos sostenidos por el gubernaculum, mantienen su posición con respecto al seno urogenital y la pared ventral del abdomen, de manera que progresivamente se separan de la pared dorsal del embrión. En esta etapa el testículo está suspendido por el mesorquio que es un meso laxo por donde discurren los vasos y nervios (Figura N° 23 A y B).

En una segunda etapa, el gubernaculum comienza a ensancharse y acortarse, como resultado de una proliferación de células mesenquimáticas. Este proceso produce la separación de las paredes musculares del trayecto inguinal y el testículo acompañado por el epidídimo y el conducto deferente, en forma pasiva, sin que intervengan procesos contráctiles, comienza a ubicarse en el interior de la bolsa escrotal (Figura N° 23 C).

El gubernaculum es esencial para el descenso del testículo, sus modificaciones (engrosamiento, alargamiento y regresión) están controladas por hormonas secretadas por el mismo testículo. La falla en el descenso del testículo dentro del escroto se conoce como criptorquidismo. El prefijo “cripto” significa ocultarse, esconderse o no ser visible, “orchido” es un término del latín que significa testículo, por lo tanto el término criptórquido significa literalmente “el testículo que no es visible”. La criptorquidia bilateral está acompañada por esterilidad. Sin embargo, los testículos criptórquidos son capaces de producir testosterona pero no espermatozoides y por esta razón el macho criptórquido posee los caracteres sexuales secundarios y su conducta reproductiva normal o exacerbada.

El canal inguinal es un trayecto muscular por el cual la gónada abandona la cavidad abdominal, por lo tanto existe una continuidad entre la cavidad vaginal y la cavidad peritoneal. Esta característica anatómica hace posible que en canales inguinales con defecto de cierre, porciones del intestino pasen al interior del proceso vaginal y puedan palparse en el escroto, esta condición patológica se conoce como hernia inguinal.

Genitales externos en la hembra

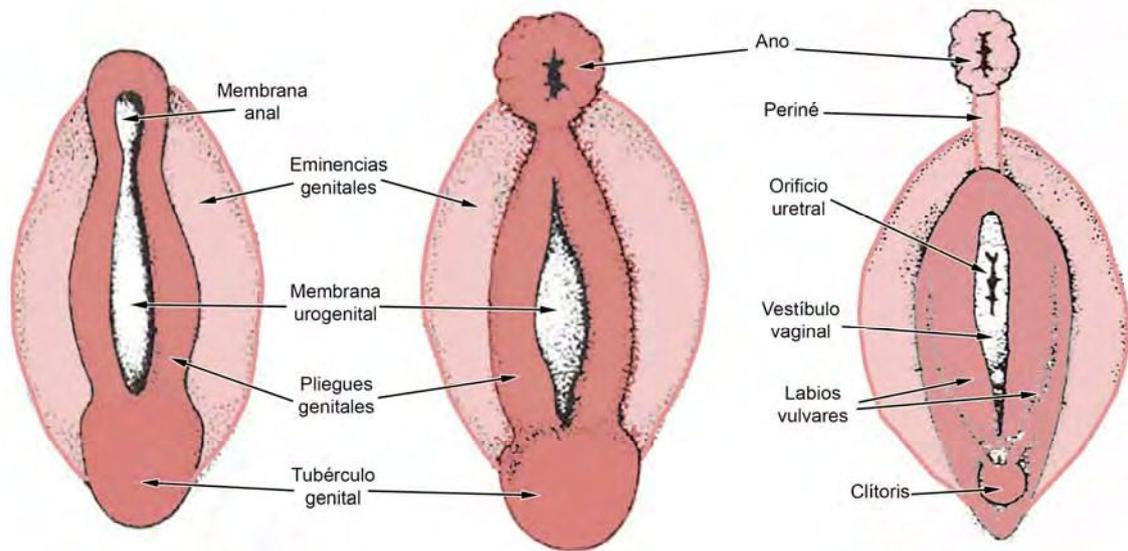


Figura 24. Etapas del desarrollo de los genitales externos de la hembra.

En la hembra, el desarrollo de los genitales externos es similar durante la etapa indiferenciada, ya que los pliegues urogenitales permanecen separados y forman los labios vulvares, que cubren al tubérculo genital situado en el suelo del vestíbulo vaginal. El tubérculo genital desarrolla en menor medida que en el macho y origina al clitoris.

Las eminencias genitales se sitúan cranealmente al tubérculo genital y en la mayoría de los mamíferos desaparecen durante la vida fetal. La membrana urogenital finalmente también desaparece, deja el seno urogenital abierto y se forma el vestíbulo vaginal donde desemboca la uretra (orificio uretral externo). Este orificio representa el límite entre el vestíbulo vaginal y la vagina y por lo tanto, indica el punto donde se reúnen la vías urinarias y genitales (Figura N° 24).

Diferenciación sexual

Sabemos que tras la fecundación se establece el sexo genético, por la presencia del cromosoma Y o X aportado por el espermatozoide, pero el sexo gonadal no se determina hasta un período más avanzado del desarrollo. Las células germinales primordiales no ejercen por sí mismas influencia en la diferenciación sexual, sino que la organización de la gónada y su diferenciación en un ovario o en un testículo inducida por la carga genética determinará que se desarrollen espermatogonias u ovogonias.

Por lo tanto, los primeros tejidos que expresan la diferenciación sexual son los derivados de las crestas gonadales, este proceso no es dependiente de factores exógenos sino de interacciones celulares. Se considera que el cromosoma Y desempeña una función primaria en la

transformación de la gónada indiferenciada en testículo, por poseer genes para factores específicos relacionados con la masculinidad, orientando las interacciones celulares hacia la formación de cordones testiculares y células intersticiales o de Leydig.

La ausencia del cromosoma Y significa la falta de expresión de los genes para los factores específicos relacionados con la masculinidad, por lo tanto, la gónada en desarrollo se encamina hacia la formación de un ovario. Una vez que la gónada se halla diferenciada en un testículo, se determina el patrón de desarrollo hormona dependiente de los conductos reproductores y de los genitales externos.

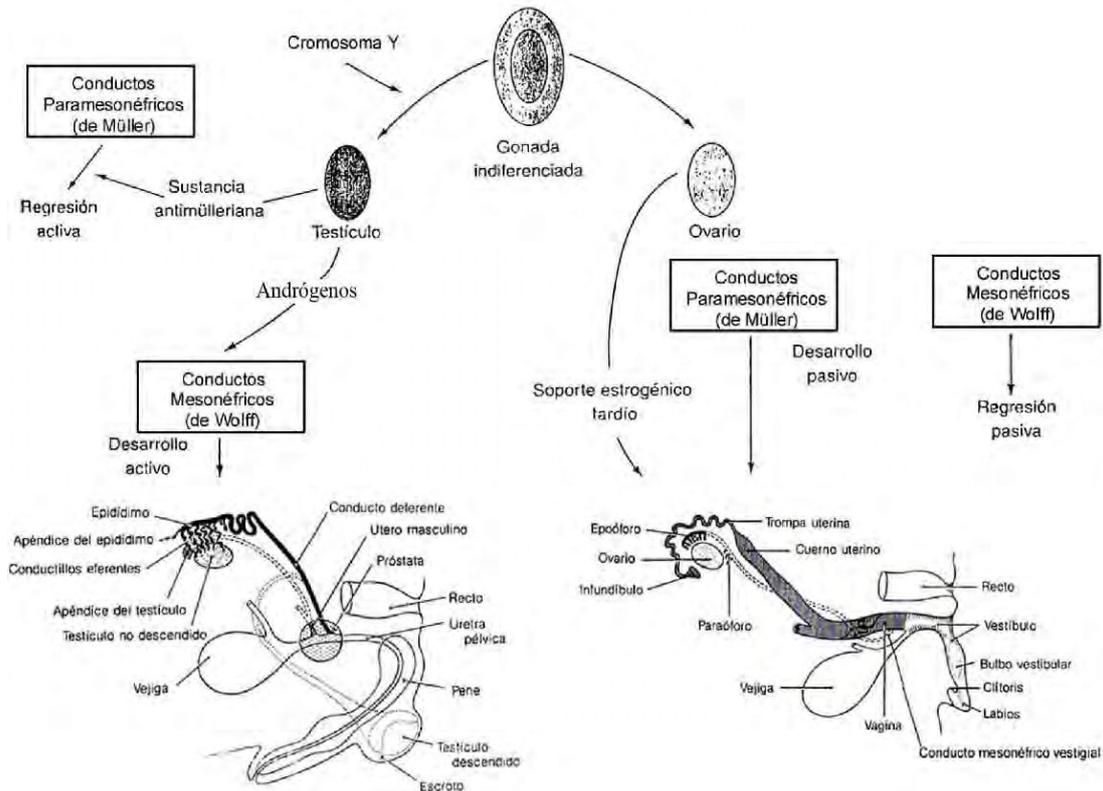


Figura 25. Esquema de los factores implicados en la diferenciación sexual del sistema genital

Las células de Leydig comienzan a secretar hormonas sexuales masculinas (andrógenos), las cuales activan la diferenciación de los conductos mesonéfricos (Wolff). Por otro lado, las células de sostén o células de Sertoli comienzan a secretar la sustancia antimülleriana o factor inhibidor de los conductos paramesonéfricos que produce la regresión de los conductos de Müller. En relación con los genitales externos, la testosterona induce el crecimiento del tubérculo genital, la fusión de los pliegues urogenitales y colabora en el descenso testicular (Figura N° 25).

Referencias del capítulo

Dyce Km, Sack Wo, Wensing Cjg (2007) Anatomía Veterinaria. Tercera edición. Ed. McGraw-Hill Interamericana. México. ISBN: 970-729-253-9

- Gilbert, W. (2005) *Biología del desarrollo*. 7º ed. Editorial Panamericana.
- Gómez Dumm, C.L.A. (1989) *Atlas de Embriología humana*. Segunda edición. Editorial Celsius.
- Michel, G., Schwarze, E. (1984) *Compendio de Anatomía Vetrinaria*. Tomo VI. Embriología. Tercera edición. Ed. Acribia S.A. Zaragoza, España.
- Noden, D.M. Y De Lahunta, A (1990). *Embriología de los animales domésticos*. Acribia.

Actividad práctica del capítulo 6

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Sistemas excretores originados durante el desarrollo: pronefros, mesonefros y metanefros.

Origen y diferenciación de las gonadas. Bases celulares y moleculares de la diferenciación gonadal.

Metanefros: Origen de las vías colectoras y excretoras, formación de túbulos renales y nefronas. Participación de las distintas capas embrionarias.

Origen y diferenciación de las gónadas.

Conductos de Wolff (mesonéfricos) y de Muller (paramesonéfricos). Evolución y derivados en ambos sexos.

Genitales externos y glándulas anexas: diferenciación y morfogénesis

B- OBJETIVOS DE LA ACTIVIDAD

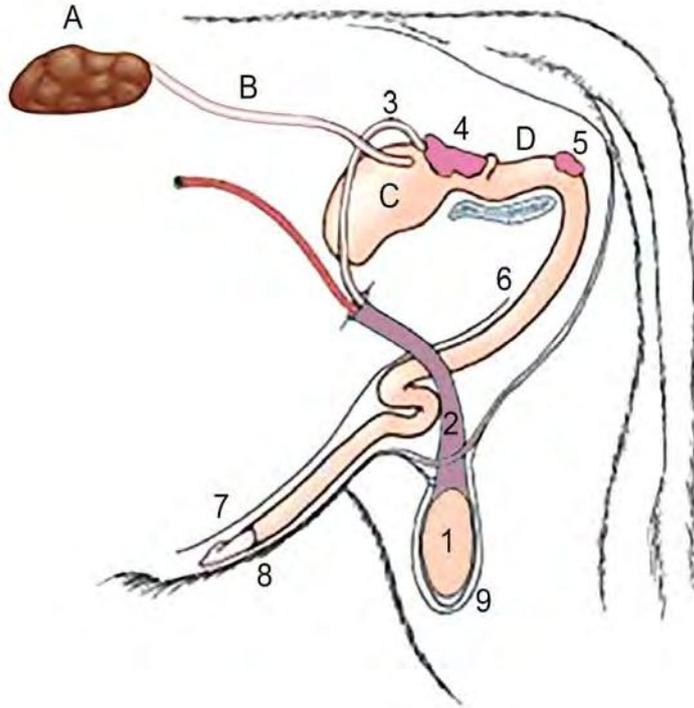
1. Conocer y comprender la evolución temprana del mesodermo intermedio.
2. Asociar los procesos de morfogénesis de los distintos sistemas excretores renales.
3. Conocer y comprender la formación del riñón metanéfrico y su unidad funcional.
4. Analizar los principales aspectos de la diferenciación sexual y del estadio indiferenciado.
5. Reconocer los distintos procesos que suceden para llegar a formar un aparato reproductor.
6. Conocer las diferencias del desarrollo del aparato genital masculino y femenino.
7. Reconocer los primordios y órganos del aparato urogenital en esquemas y nuestras de embriones.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación.

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. EVOLUCIÓN EMBRIONARIA DEL MESODERMO INTERMEDIO: DESARROLLO DEL APARATO UROGENITAL

1- a) Complete en una secuencia ordenada el siguiente esquema con el nombre de los órganos que forman el aparato urogenital en un toro.



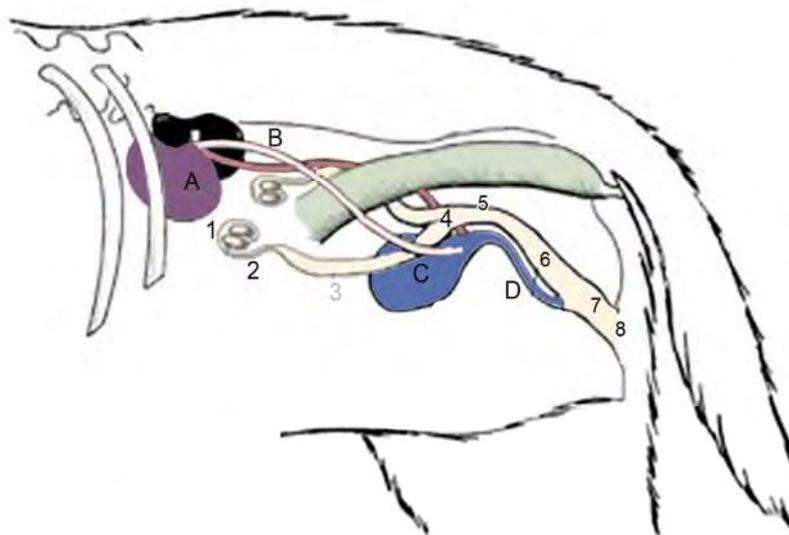
Aparato genital

- 1-.....
- 2-.....
- 3-.....
- 4-.....
- 5-.....
- 6-.....
- 7-.....
- 8-.....
- 9-.....

Aparato Urinario

- A-.....
- B-.....
- C-.....
- D-.....

b) Complete en una secuencia ordenada el siguiente esquema con el nombre de los órganos que forman el aparato urogenital en una perra (vista izquierda de la cavidad abdominopelviana).



Aparato genital

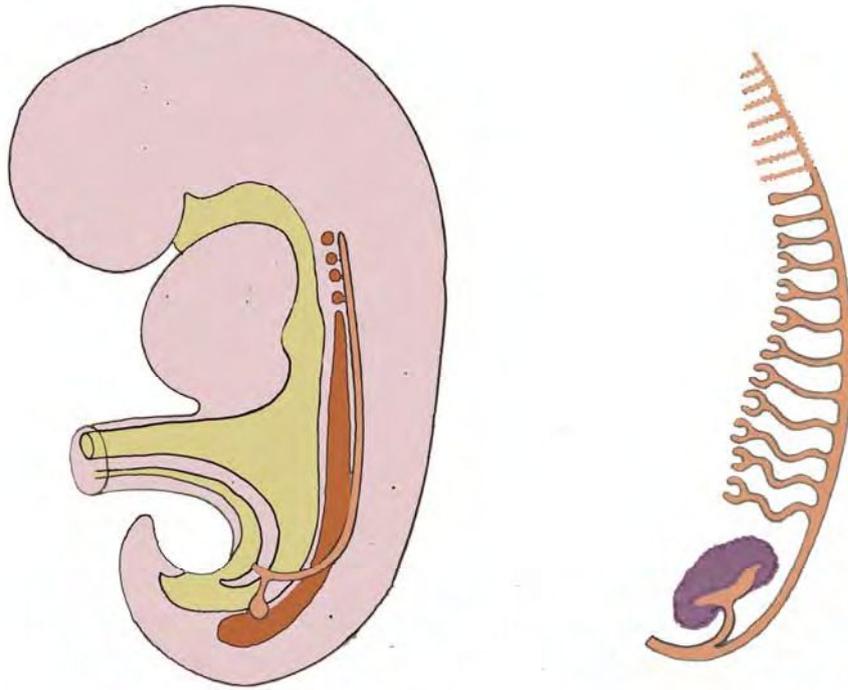
- 1-.....
- 2-.....
- 3-.....
- 4-.....
- 5-.....
- 6-.....
- 7-.....
- 8-.....

Aparato Urinario

- A-.....
- B-.....
- C-.....
- D-.....

2- El desarrollo del aparato urinario comienza a formarse antes que el aparato genital, en la mayoría de los mamíferos comprende tres generaciones renales.

a) Complete en el siguiente esquema los nombres de los estadios en el desarrollo del riñón.



b) Explique brevemente la ubicación en el embrión y como se originan cada uno de los estadios renales.

.....

.....

.....

.....

.....

.....

.....

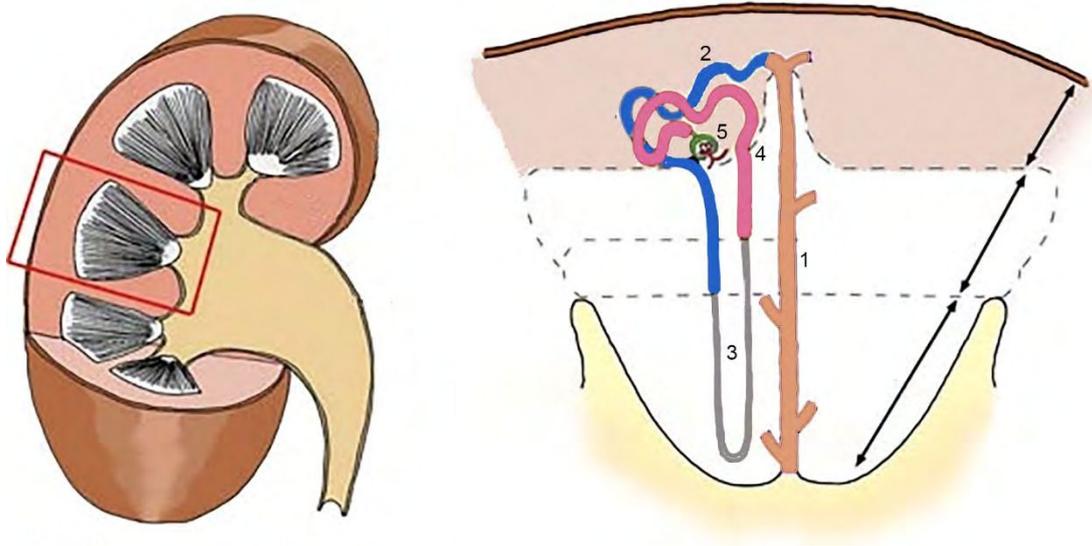
.....

3- Escriba sobre la línea de puntos.

En el desarrollo de la nefrona y del sistema excretor del riñón intervienen tres líneas celulares mesodérmicas:

- 1).....
- 2).....
- 3).....

4- a) Complete las referencias de las diferentes partes de la nefrona y el lugar del riñón que ocupa.



- 1 2
- 3 4
- 5

5- e) Describa brevemente el origen y desarrollo de la vejiga y de la uretra.

Vejiga

.....

.....

.....

Uretra

.....
.....
.....

6- En el desarrollo del aparato genital debemos considerar que existen dos estadios: un período que denominaremos indiferenciado, común a ambos sexos y un período diferenciado, donde se desarrollan las características propias de cada sexo. Lea atentamente la teoría e intente comprender los principales eventos de las dos etapas.

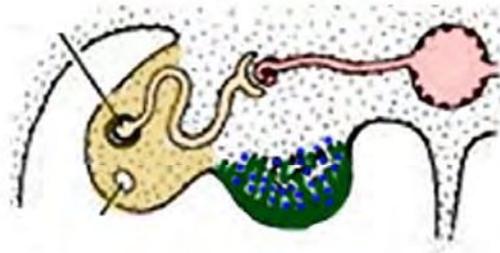
a) En el período indiferenciado identifique las principales estructuras que intervienen para formar una gónada. Sintetice los conceptos en pocos párrafos.

.....
.....
.....

7- Identifique en el siguiente esquema, de un corte transversal de la mitad izquierda de un embrión, las principales estructuras que comienzan a desarrollarse en el estadio indiferenciado de los genitales internos. Complete las referencias

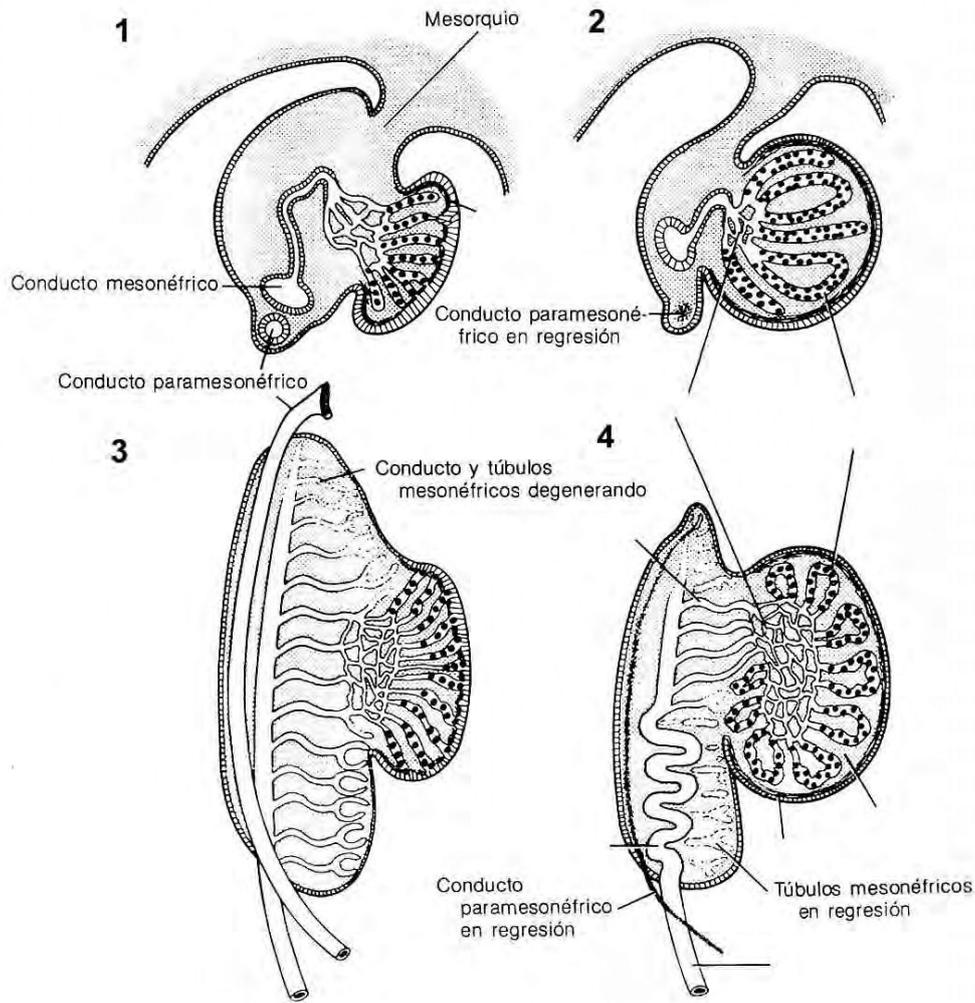


SEMANA 4



SEMANA 6

8- Observe las siguientes imágenes y luego complete las referencias señaladas que faltan. Las imágenes 1 y 2 muestran esquemas transversales de los estadios sucesivos del desarrollo del testículo y sistema de conductos en el macho. 3 y 4 Se observa una vista ventral de los mismos estadios.



9- a) Período diferenciado en el macho. El desarrollo de los órganos genitales internos en el macho comprende varios procesos. Mencione en forma secuencial dichos procesos.

- 1-.....
- 2-.....
- 3-.....
- 4-.....
- 5-.....
- 6-.....

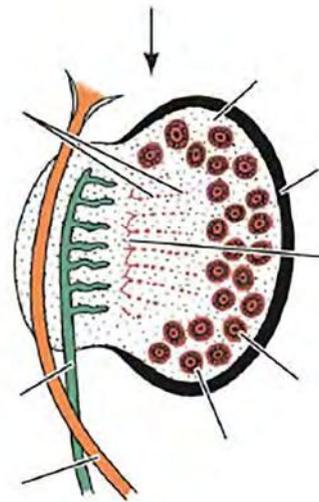
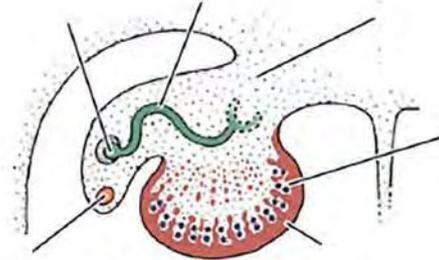
10- a) Período diferenciado en la hembra. El desarrollo de los órganos genitales internos en la hembra comprende varios procesos. Mencione en forma secuencial dichos procesos.

- 1-.....
- 2-.....

- 3-.....
- 4-.....
- 5-.....

b) Observe la siguiente imagen y luego complete las referencias señaladas.

Esquema transversal de la mitad izquierda de un embrión, donde se observa un estadio avanzado del desarrollo del ovario.



11- Describa brevemente las porciones del tracto femenino que derivan del seno urogenital

.....

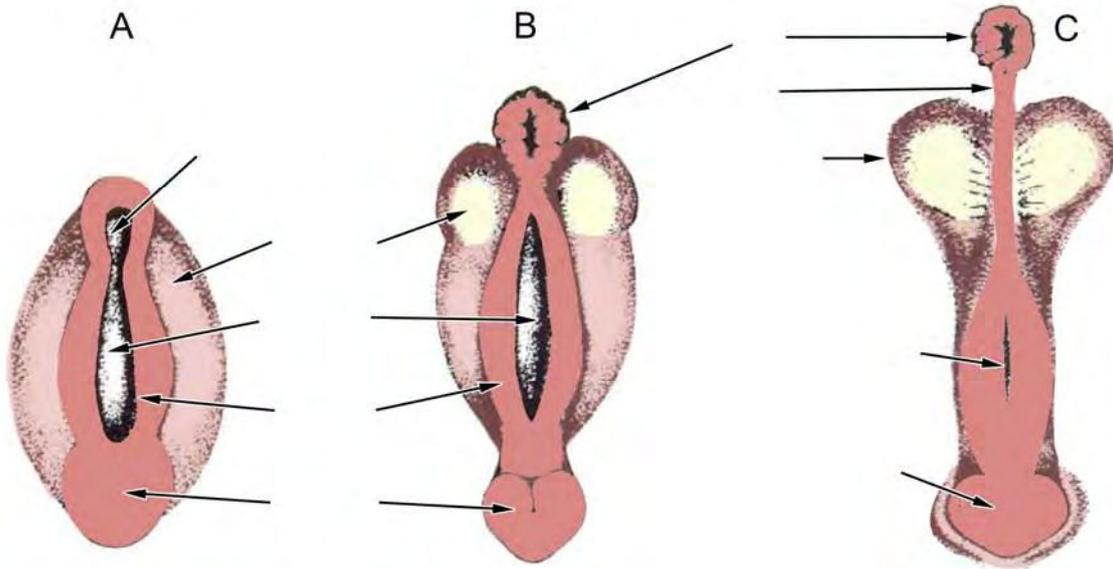
.....

.....

.....

12- Como ya vimos en el desarrollo del aparato genital, tanto en los órganos internos como externos se consideran dos estadios: un periodo indiferenciado, común a ambos sexos y un período diferenciado, donde se desarrollan las características propias de cada sexo.

a) Observe las siguientes imágenes que corresponden a la secuencia en el desarrollo de los genitales externos del macho. Mencione a que período corresponde cada una y complete las referencias señaladas.



A..... B..... C.....

b) Describa brevemente el proceso de descenso testicular indicando las estructura principales que intervienen.

.....

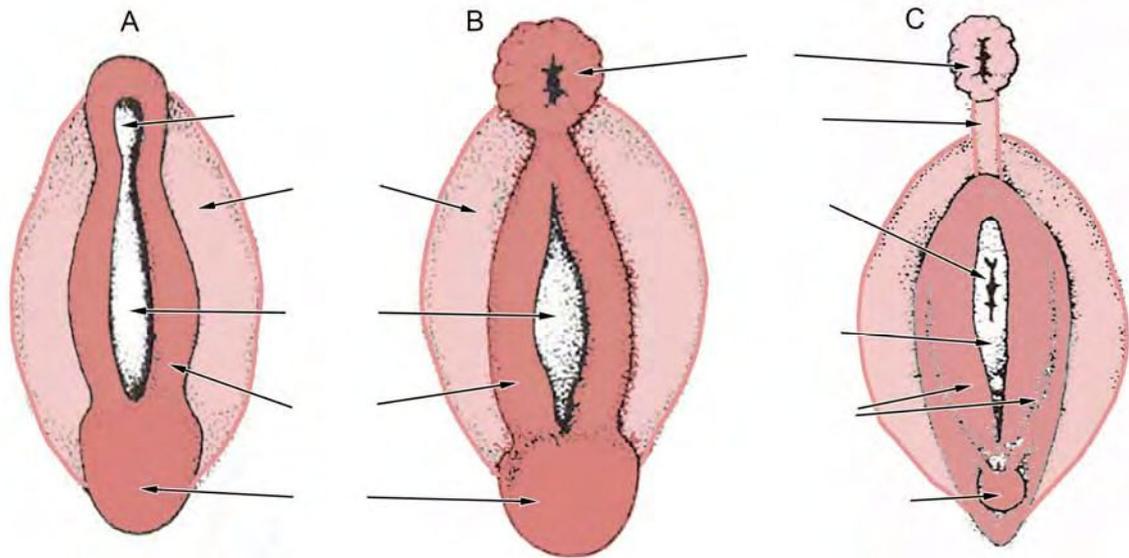
.....

.....

.....

.....

13- Observe las siguientes imágenes que corresponden a la secuencia en el desarrollo de los genitales externos de la hembra. Mencione a que período corresponde cada una y complete las referencias señaladas.



A..... B..... C.....

14- Como conclusión final elabore un cuadro comparativo entre el desarrollo de las gónadas y la evolución de los conductos de Wolff y los conductos de Müller en el macho y la hembra.

15-

	Macho	Hembra
Gónadas		
Conductos de Wolff o mesonéfricos		
Conductos de Müller o paramesonéfricos		

CAPÍTULO 7

Evolución embrionaria del Mesodermo cardiogénico

Gustavo Oscar Zuccolilli y Jonatan Damián

Terminiello Correa

Introducción

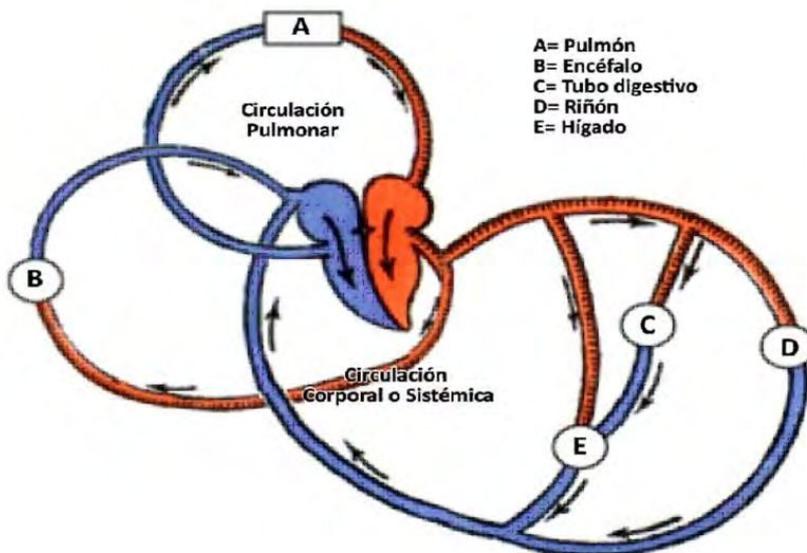


Figura 1. Esquema de los dos circuitos funcionales que aparecen en la circulación de los vertebrados. El circuito pulmonar que permite la oxigenación de la sangre a partir de su tránsito por el pulmón y el circuito general o sistémico que distribuye la sangre rica en oxígeno en el resto de los tejidos corporales.

El sistema circulatorio de los vertebrados, es el medio que permite comunicar entre sí a todas las células del organismo. Es un *sistema cerrado* pues los fluidos (sangre y linfa) que se desplazan por sus vasos nunca abandonan el lecho vascular. Es un *sistema doble* porque existe un circuito para la circulación pulmonar y otro para la circulación corporal o sistémica separados (Figura 1 y 2). Y finalmente es un *sistema completo* pues la sangre oxigenada en ningún punto se mezcla con la sangre desoxigenada. El sistema circulatorio está representado por una bomba central, el corazón, los sistemas vasculares arterial y venoso, encargados de distribuir la sangre rica en nutrientes y oxígeno (sistema arterial) y de retirar los desechos desde los tejidos producidos por el metabolismo (sistema venoso).

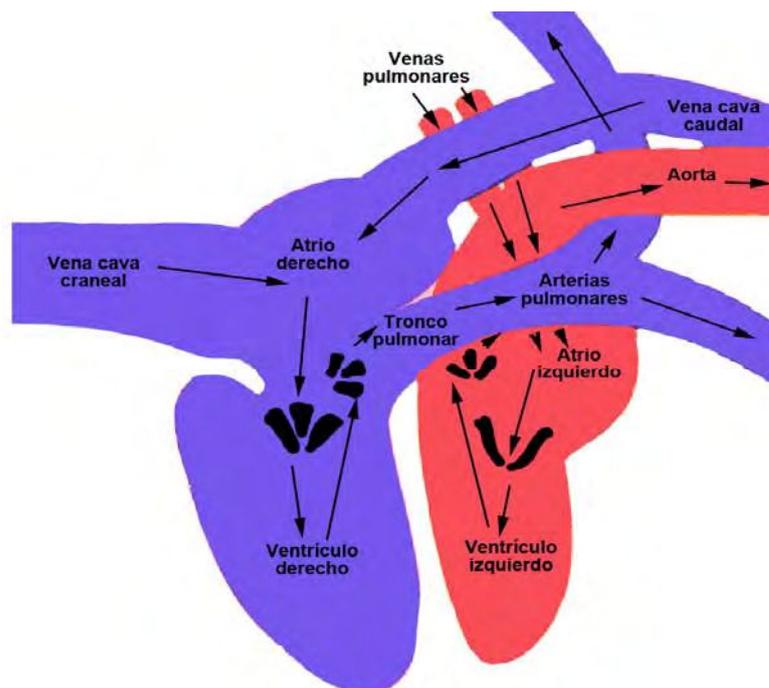


Figura 2. Esquema de las cámaras cardíacas y su división de acuerdo al tipo de sangre que vehiculiza.

Por otro lado, el sistema linfático vehiculiza la linfa que se forma en los espacios intersticiales de los tejidos de todos los órganos, a excepción del sistema nervioso central. En su parte final este sistema desemboca en la vena cava craneal. La linfa es un líquido blanco o transparente que ingresa a los capilares linfáticos, luego pasa por vasos linfáticos (aférentes) que la conducen hasta los linfonódulos o nódulos linfáticos (ganglios). De estos órganos la linfa sale por uno o varios vasos linfáticos (eferente) que se reúnen para formar conductos linfáticos de mayor calibre y éstos terminan formando dos o tres troncos mayores que desembocan en la vena cava craneal o en la vena yugular.

El corazón está ubicado en el interior de la cavidad torácica y dentro de un saco fibro-seroso llamado pericardio. Es un órgano contráctil que funciona como una bomba aspirante-impelente doble. Está dividido en cuatro cámaras, dos atrios o aurículas (derecho e izquierdo) que reciben la sangre y dos ventrículos (derecho e izquierdo) que se contraen para expulsar la sangre hacia las arterias. Las cavidades derechas (atrio y ventrículo) reciben e impulsan sangre con baja concentración de oxígeno (desoxigenada), mientras que las cavidades izquierdas (atrio y ventrículo) reciben e impulsan sangre oxigenada. El corazón tiene una estructura basada en tres estratos o capas distintas: el *epicardio* de naturaleza serosa, el grueso *miocardio* formado por fibras musculares estriadas cardíacas y el *endocardio* que representa la membrana serosa interna, tapiza las cámaras del corazón y está en contacto con la sangre (Figura N° 3).

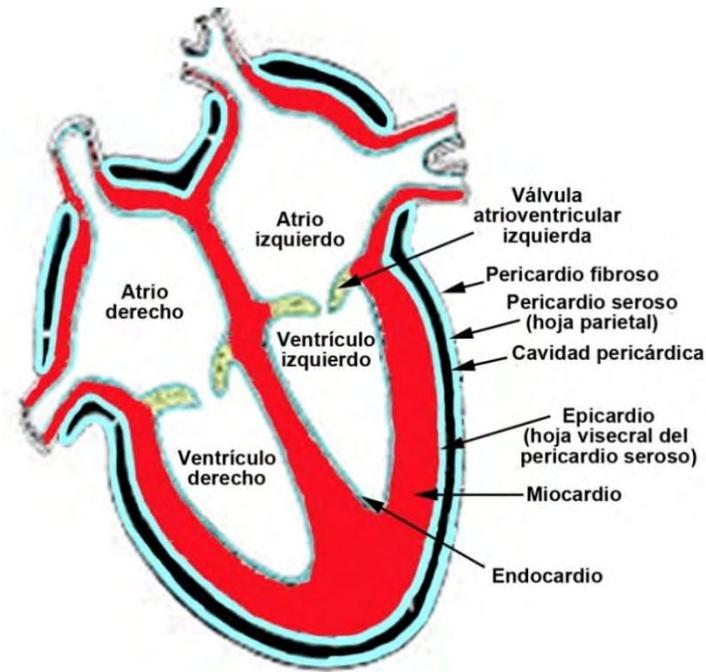


Figura 3. Esquema de una sección de corazón que muestra la disposición del epicardio, miocardio y endocardio

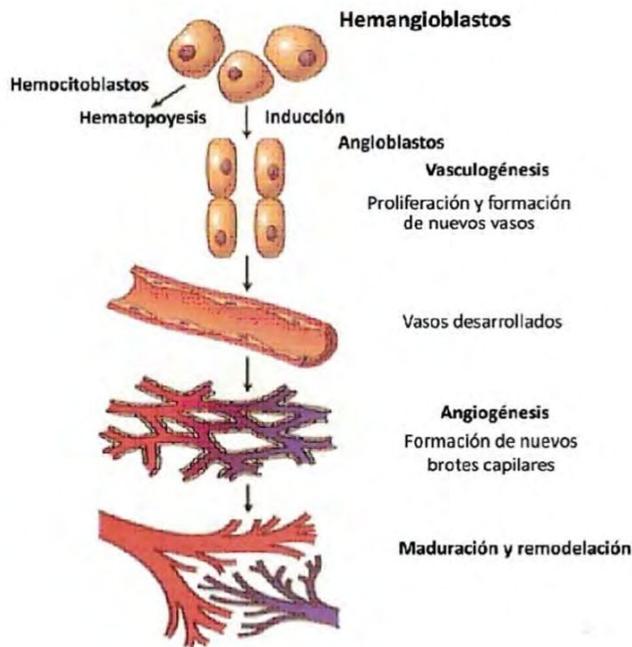


Figura 4. Esquema de la vasculogénesis y de la angiogénesis. Se observan las distintas etapas para la formación de vasos sanguíneos.

El sistema circulatorio es uno de los grandes logros de la lámina del mesodermo lateral y en su desarrollo pueden reconocerse tres procesos diferentes: *cardiogénesis*, *vasculogénesis* y *angiogénesis*, que se despliegan en forma sincrónica. El primero corresponde a los distintos mecanismos que permiten formar un corazón con cuatro cavidades. La vasculogénesis involucra los mecanismos y procesos para la formación de vasos sanguíneos nuevos a partir de células progenitoras del endotelio vascular (angioblastos). La angiogénesis es la extensión de los vasos sanguíneos ya formados por gemación de nuevos capilares (Figura N° 4). Estos dos últimos mecanismos están presentes durante toda la vida del individuo y son los responsables de la cicatrización de las heridas, la neovascularización de los elementos trasplantados, el crecimiento de los tumores, etc.

Durante el desarrollo prenatal, la vasculogénesis y la angiogénesis acompañan todos los procesos de evolución y crecimiento de los órganos. Pero en las primeras etapas, estos mecanismos también van acompañados por la formación de células sanguíneas (hematopoyesis) al principio en el saco vitelino, y luego en los distintos islotes que aparecen en el mesodermo.

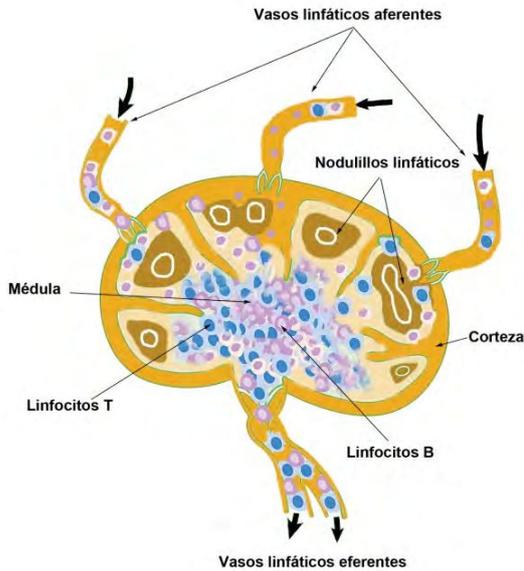


Figura 5. El esquema ilustra el sistema linfático y muestra en detalle la estructura de un linfonodo seccionado, en donde se observan los vasos aferentes y eferentes

El sistema linfático posee órganos linfáticos centrales, tales como el timo donde los linfocitos se modifican para poder cumplir funciones inmunitarias, y otros órganos linfáticos periféricos como los linfonódulos, las amígdalas o tonsilas, el bazo y todos los folículos linfáticos asociados a las mucosas de muchos órganos (Figura N° 5). En el embrión la formación de la sangre, de los vasos arteriales, de los vasos venosos y del corazón se inicia en forma temprana pero el desarrollo del sistema linfático es algo más tardío.

Cardiogénesis: el desarrollo del corazón

Origen de los tubos endocárdicos

En el período de gástrula, a partir del mesodermo esplácnico se diferencia en la parte cefálica del embrión, un grupo de células (mesodermo cardiogénico) que forman el primordio del corazón.

El *mesodermo cardiogénico* evoluciona para dar origen a *las células de la musculatura atrial y ventricular (miocardio)*, *las células de las almohadillas de las válvulas cardiacas*, *las fibras de conducción* y *las células del revestimiento endotelial (endocardio)* del corazón. Las células del mesodermo cardiogénico se organizan en una banda de tejido denominada *placa cardiogénica*, e inmediatamente dorsal a la placa se forma una cavidad, la cavidad pericárdica primitiva (Figuras N° 6 y 7).

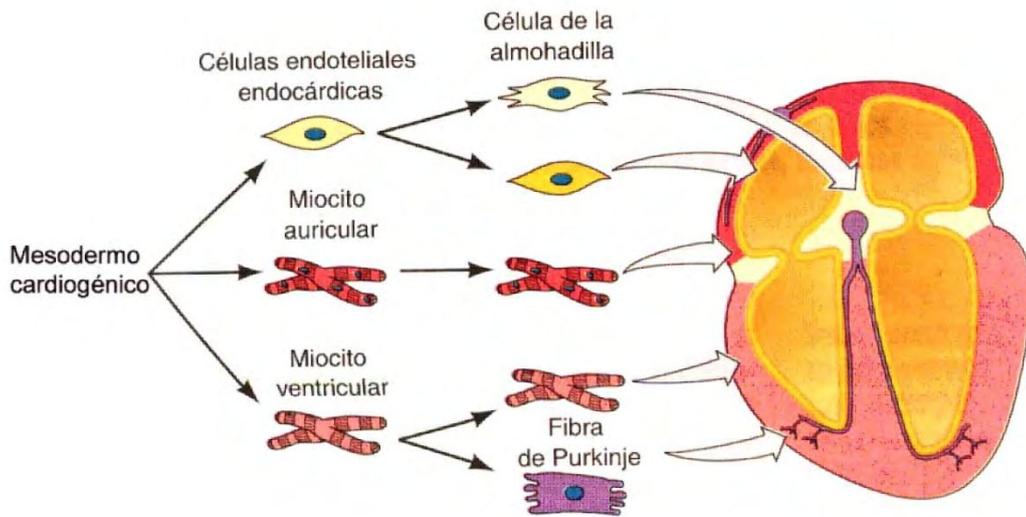


Figura 6. Estirpes celulares derivadas del mesodermo cardiogénico. Los miocitos se agrupan para formar el miocardio con actividad contráctil. Las fibras de Purkinje son miocitos modificados que intervienen en la transmisión de los impulsos eléctricos. Las células endocárdicas forman el endocardio y las válvulas cardíacas.

En este momento del desarrollo se observa la aparición de numerosos islotes hemangiogénos que dan origen a vasos y células sanguíneas (hematopoyesis). La vasculogénesis y la hematopoyesis comienza primariamente en el saco vitelino del embrión, y luego a partir de la migración de estas células se colonizan distintos sectores del mesodermo que se transforman gradualmente en islotes hemangiogénos (Figura 7). Se ha comprobado que con excepción de la notocorda, en el resto del mesodermo aparecen gradualmente sitios de angio y hematogénesis.

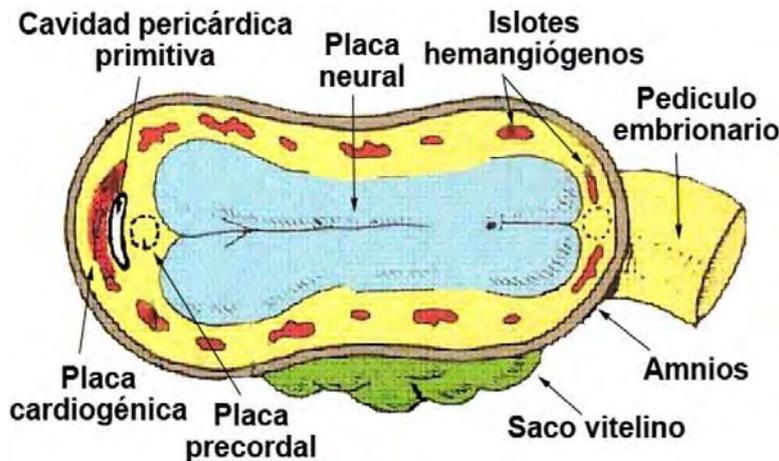


Figura 7. Vista dorsal de un embrión humano durante la neurulación. Se observa la placa cardiogénica y la cavidad pericárdica primitiva en la parte cefálica del embrión. Los islotes hemangiogénos aparecen en diferentes sitios del mesodermo lateral. Se ha retirado el amnios.

Formación del corazón tubular

La placa cardiogénica al principio es una formación impar ubicada en la extremidad cefálica del embrión. Durante el plegamiento céfalo-caudal y lateral, se produce el desplazamiento de la

placa hacia una posición ventral en relación a la faringe primitiva. (Figura N° 8 y 9). La placa cardiogénica luego se subdivide en dos formaciones macizas que finalmente se ahuecan dando lugar a la formación de los tubos endocárdicos, proceso que se lleva a cabo durante la neurulación. Estos tubos endocárdicos que poseen en su vecindad un agrupamiento celular que representa el epimiocardio primitivo que interviene en la formación del futuro tejido muscular cardíaco y seroso.

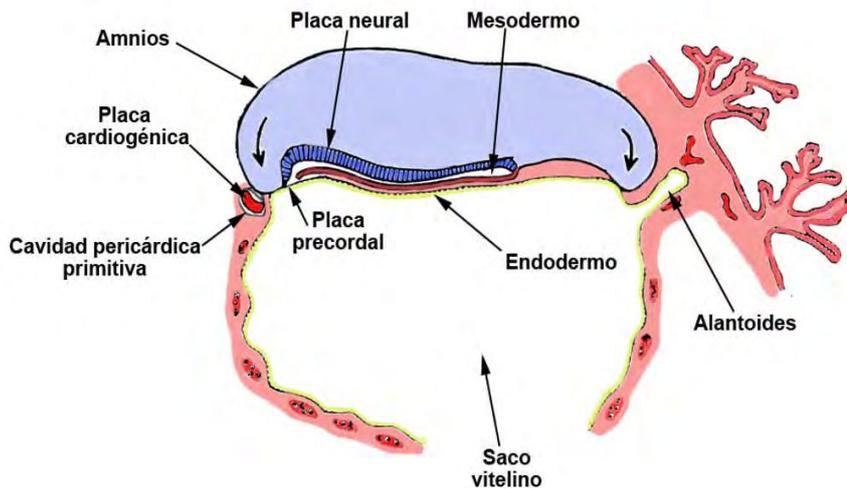


Figura 8. El esquema muestra una vista lateral de una sección mediana de un embrión con la placa cardiogénica diferenciándose por delante de la lámina precordial. La cavidad pericárdica es incipiente y las flechas indican el sentido del plegamiento.

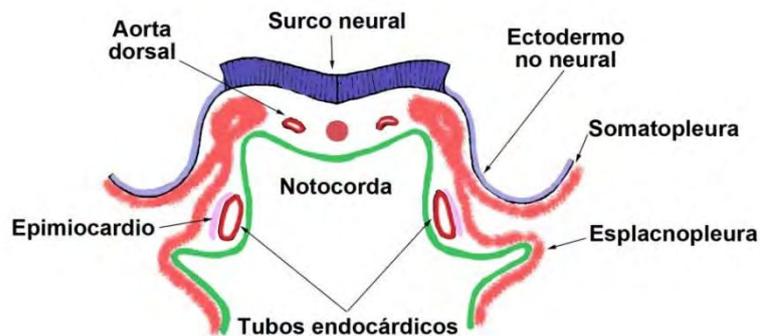


Figura 9. Corte transversal esquemático de un embrión en estadio de surco neural. La sección atraviesa la parte cefálica del embrión y se observan los dos tubos endocárdicos acompañados por el esbozo de epimiocardio. Las flechas indican el acercamiento de ambos tubos por el plegamiento ventral. Este plegamiento contribuye al cierre de la parte cefálica del intestino primitivo (faringe)

El plegamiento embrionario acerca los tubos endocárdicos hacia el plano mediano y ambos se fusionan entre sí, para formar un corazón tubular con evidente actividad contráctil. Este esbozo de corazón rodeado por una cavidad pericárdica primitiva se mantiene unido a la faringe por medio del mesocardio dorsal (Figura 10). Cada tubo endocárdico se encuentra rodeado por

un tejido difuso también derivado del mesodermo espláncnico y denominado gelatina cardíaca. Este tejido es el primordio del tejido conectivo y del endotelio cardíaco. Por fuera de la gelatina cardíaca se encuentra un anillo de mesodermo engrosado llamado epimiocardio, que dará origen al músculo cardíaco y a la serosa epicárdica (Figura N° 9 y 10).

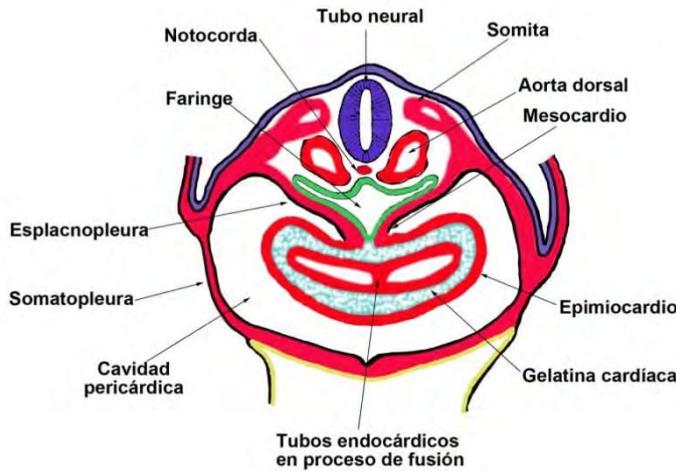


Figura 10. Corte esquemático transversal de un embrión en estadio de cierre del tubo neural, con los tubos endocárdicos en proceso de fusión y rodeados de la gelatina cardíaca y el epimiocardio.

En un rápido proceso que sólo demora 48 horas, los tubos endocárdicos se aproximan y fusionan para formar un corazón único (Figura 10 y 11). Se forma así, un primitivo corazón tubular unido en sus extremos con vasos que le aportan sangre proveniente del saco vitelino, a través de las venas que confluyen en un seno venoso. El corazón embrionario propulsa la sangre hacia el resto del organismo por un tronco-cono arterioso de donde se originan las arterias aortas (Figura N° 11, 12). En este estadio se producen las primeras contracciones que se traducen en latidos cardíacos.

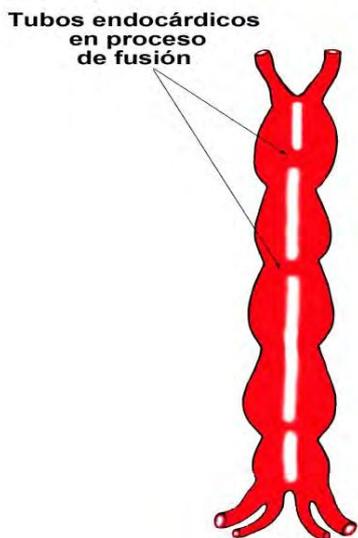


Figura 11. Esquema que ilustra la fusión de los tubos endocárdicos para formar un corazón tubular. Se observa como las venas llegan a la parte caudal del corazón tubular y las arterias aortas emergen de la parte cefálica del corazón.

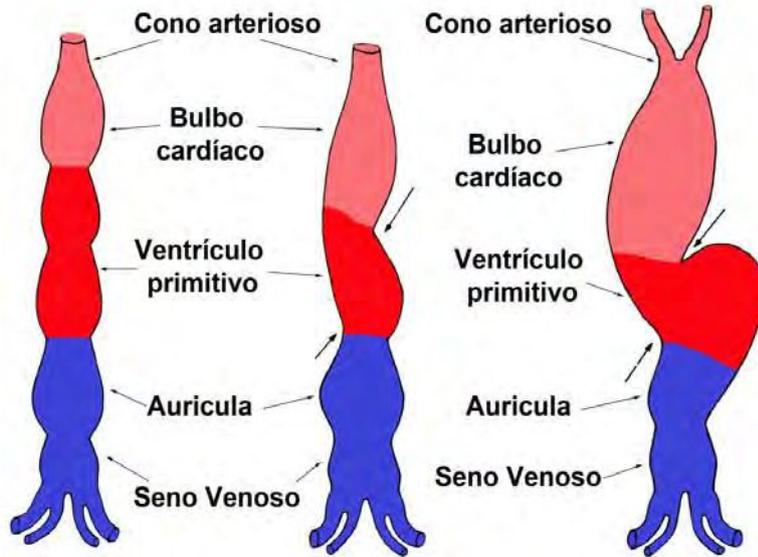


Figura 12. Esquema del tubo cardíaco con las áreas primitivas diferenciadas, visto desde ventral y de lateral.

El corazón tubular es un tubo simple formado por dilataciones y constricciones. Consta de un seno venoso de cada lado, una aurícula, un ventrículo y un bulbo cardíaco. Ambos senos venosos reciben las principales venas y se prolongan en una aurícula incompletamente subdividida en dos compartimientos. Esta se prolonga en un ventrículo único que finaliza en un bulbo cardíaco desde donde nacen las arterias aortas. En esta primera fase del desarrollo, el corazón se encuentra suspendido por un mesocardio dorsal, pero la fusión de los tubos endocárdicos entre sí coincide con el comienzo de la reabsorción de este pliegue y deja libre al corazón dentro de la cavidad pericárdica (Figura 13).

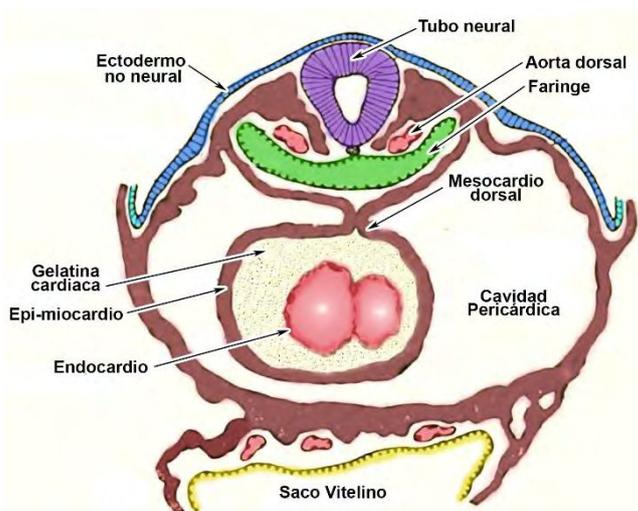


Figura 13. El esquema se ha realizado a partir de una sección transversal de un embrión en estado de neurula y procesado para observación microscópica. El mesocardio dorsal aún se encuentra presente y se distinguen las tres capas que forman el corazón embrionario.

Formación del asa cardíaca

El corazón tubular formado por la fusión de los dos tubos endocárdicos primitivos, es al principio un órgano simétrico, alargado en sentido cefalo-caudal y ubicado debajo del intestino cefálico.

Rápidamente y debido al crecimiento diferencial de sus partes, el órgano comienza a sufrir plegamientos y torsiones que modifican su morfología original (Figura N° 14).

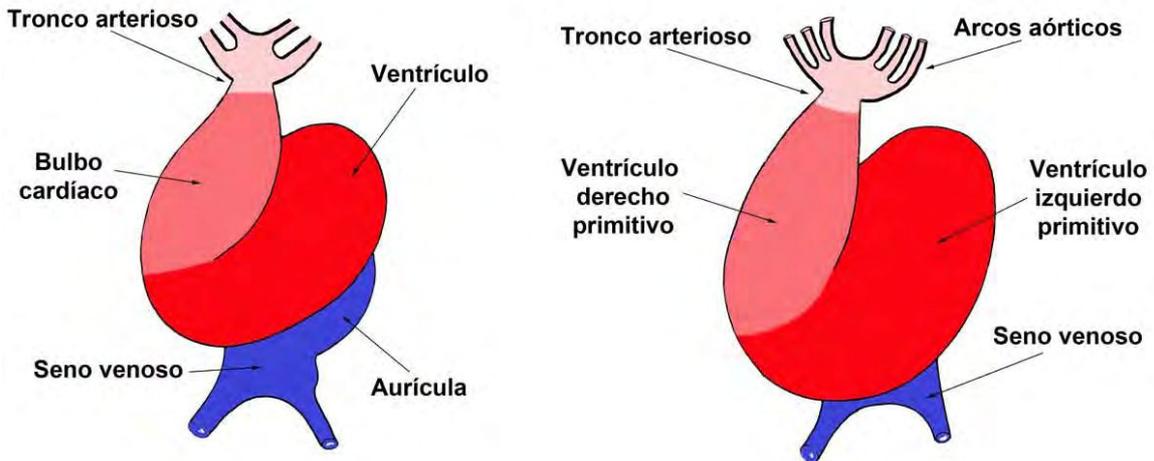


Figura 14. Esquema que muestra la formación del asa cardíaca a partir del corazón tubular. Nótese las modificaciones que sufren cada uno de los segmentos del corazón tubular

Estos cambios representan un acodamiento en forma de S que da origen a un corazón en forma de asa (*asa cardíaca*). En ese momento, el corazón pierde la simetría bilateral y los compartimientos cambian de posición. Es evidente la dilatación de la aurícula, el ventrículo y el alargamiento del bulbo cardíaco. El ventrículo incrementa su tamaño mucho más que las otras partes y se proyecta hacia caudal y ventral, mientras que la aurícula se dirige hacia craneal por arriba de este y arrastra los senos venosos que progresivamente se reducen de tamaño. Los compartimientos del corazón embrionario crecen en forma desigual, por lo tanto, algunos sectores aparecen como dilataciones de mayor tamaño que otras. El bulbo cardíaco se alarga y forma tres partes continuas diferentes que comenzando desde craneal hacia caudal son: el tronco arterioso (vaso común para el origen de los arcos aórticos), el cono arterioso y el ventrículo derecho primitivo.

El crecimiento desigual de las regiones cardíacas determina la aparición de surcos que separan externamente las cavidades. El ventrículo original, pasa a denominarse ventrículo izquierdo primitivo, entre este y el ventrículo derecho se manifiesta un surco interventricular (Figura N° 15).

Durante todo este período el corazón embrionario se encuentra en posición casi horizontal, quedando la aurícula hacia craneo-dorsal y los ventrículos primitivos hacia caudo-ventral. Las venas se encuentran conectadas con el seno venoso, mientras que los vasos arteriales emergen del tronco arterioso para formar las aortas ventrales, quienes se continúan como aortas

dorsales luego de hacer un giro hacia dorso caudal. Ambas segmentos aórticos quedarán comunicados a través de los arcos aórticos

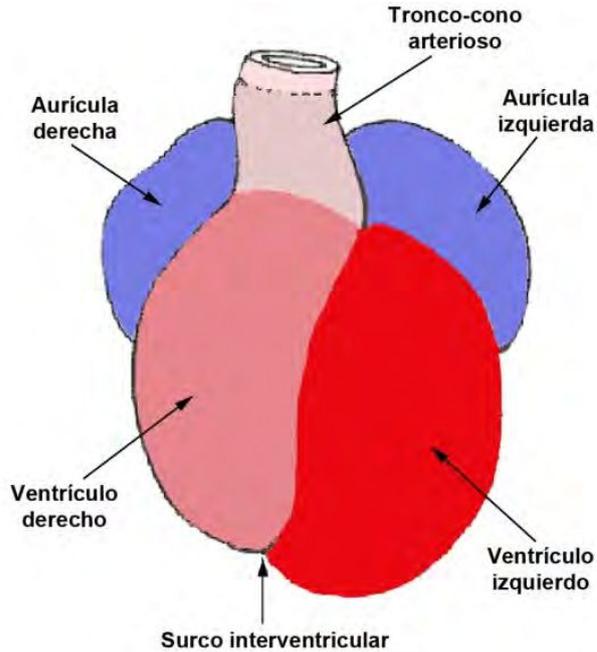


Figura 15. Esquema de un corazón en estadio de asa cardíaca. El órgano se observa desde la superficie ventral del embrión. Los ventrículos aparecen dominando la superficie visible, mientras las aurículas ubicadas en dorsal se encuentran parcialmente ocultas. El tronco-cono arterioso es en este estado una continuación del ventrículo derecho.

Modificación de los sistemas venosos y su desembocadura en el corazón

Cada seno venoso del asa cardíaca recibe la terminación de una vena vitelina, una vena umbilical y una vena cardinal común. Las dos primeras conectan el embrión con los anexos embrionarios (sistemas venosos extraembrionarios), mientras que la vena cardinal común transporta la sangre de los tejidos embrionarios hacia el corazón (sistema venoso intraembrionario).

Progresivamente, las venas que desembocan en el seno venoso izquierdo involucionan y las venas conectadas al seno derecho se modifican.

En la (Figura N° 16), se esquematiza en secuencia cronológica, las modificaciones tempranas que aparecen en los sistemas venosos, la aurícula y el orificio sinoauricular. Las venas cardinales craneal y caudal que finalizan en una vena cardinal común del lado derecho se fusionan para formar la vena cava craneal que transporta la sangre de las porciones cefálicas del embrión.

Desaparece la vena umbilical derecha, mientras que la vena vitelina del mismo lado pasa a conectar el hígado con el corazón y se transforma en la principal vena que conduce la sangre desde la placenta hasta el embrión (futura vena cava caudal).

En síntesis, la aurícula que externamente aun aparece como una cámara única en su sector derecho queda conectada con dos grandes venas cavas (craneal y caudal) que transportan la sangre al corazón y con un seno coronario donde desemboca la vena oblicua (vena coronaria) originada de las venas cardinales del lado izquierdo, que recoge la sangre que circuló por los tejidos del corazón. Durante todo este proceso, el orificio sinoauricular (comunicación de am-

bos senos venosos con la aurícula) se desplaza progresivamente hacia la derecha, mientras que sobre la parte izquierda se observa la aparición de varias (3 a 7) venas pulmonares que no serán funcionales hasta el nacimiento. Las venas vitelinas y umbilicales del lado izquierdo involucionan rápidamente.

La evolución embrionaria del corazón se realiza en el interior de la cavidad pericárdica que también se modifica desde una cavidad pericárdica primitiva a una definitiva. El cambio más importante que se observa en la cavidad pericárdica se puede consultar en el proceso de formación de la cavidad celómica (ver desarrollo del mesodermo lateral).

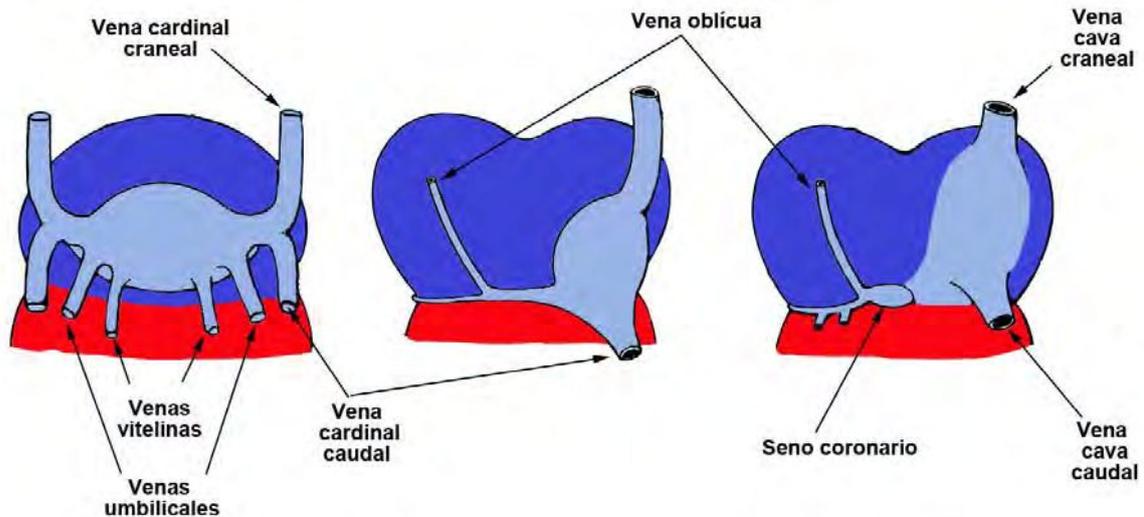


Figura 16. Vista dorsal de los cambios que aparecen en el corazón embrionario. Las venas derechas se modifican para formar una vena cava craneal que recoge la sangre de la mitad cefálica del embrión-feto y una vena cava caudal que recoge la sangre de la mitad caudal y recibe la sangre placentaria por medio de un conducto venoso (hepatocardiaco) que atraviesa el hígado. Las venas izquierdas involucionan y se convierten en el sistema de drenaje sanguíneo de los tejidos cardiacos.

Separación de las cámaras cardiacas y formación de las válvulas

Los cambios internos que se observan en el corazón para finalmente quedar formado por cuatro cavidades son complejos y en ellos intervienen tanto los miocitos de la pared como las almohadillas endocárdicas. Estas últimas son brotes o botones de tejido mesenquimático que protruyen hacia la luz del corazón y que en definitiva se transforman en tejido conjuntivo para formar la estructura de las válvulas cardiacas.

Durante la última parte de la formación del asa cardíaca, la cavidad original del corazón se modifica por el crecimiento de las almohadillas endocárdicas y de diferentes tabiques. La luz que originariamente era continua desde el seno venoso hasta el bulbo cardíaco se modifica y los compartimentos en formación quedan comunicados entre sí por diferentes orificios.

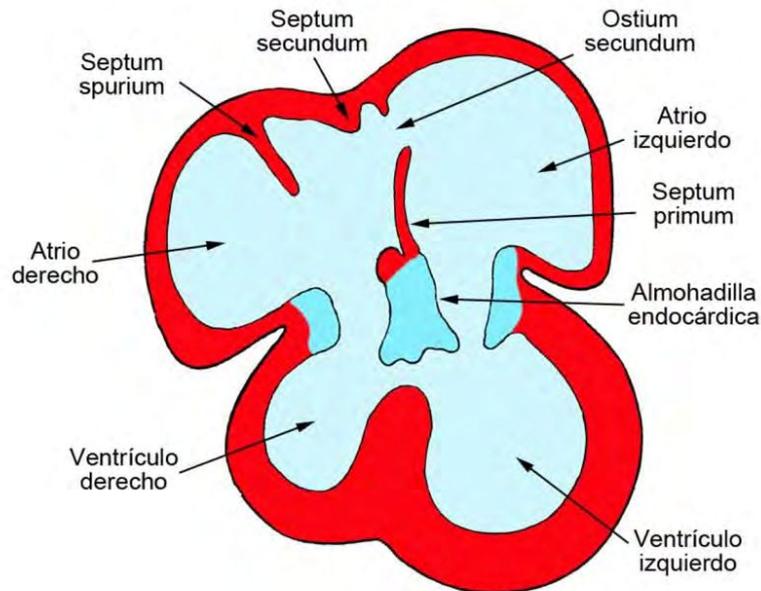


Figura 17. En la figura se esquematizan los dos tabiques (primum y secundum) que establecen la separación entre los atrios.

La sangre ingresa al corazón a través de dos senos venosos comunicados en un principio con una aurícula única. Entre ellos existe un orificio sinoauricular que se desplaza a la derecha acompañando a los cambios señalados previamente (Figura N° 16). Progresivamente el orificio sinoauricular se va estrechando y desde su parte interna crecen pequeñas crestas que evolucionan para formar válvulas venosas. Estas crestas convergen para formar un pequeño tabique llamado *septum spurium* que colabora para separar el orificio sinoauricular en dos aberturas. Las aberturas se separan una de otra y representan los orificios de desembocadura de la vena cava craneal y vena cava caudal (Figura N° 17).

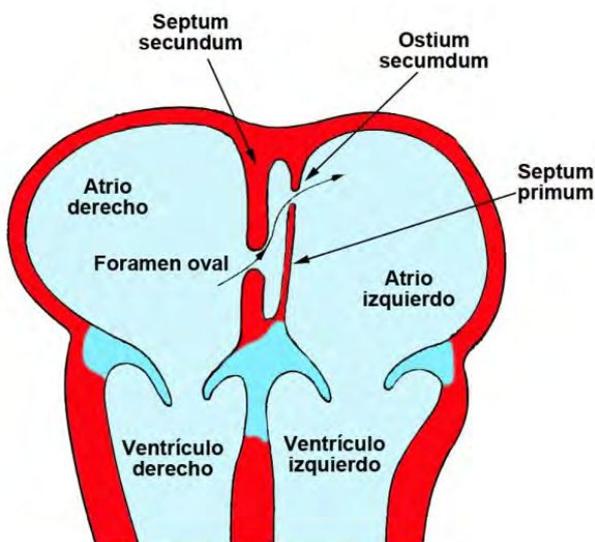


Figura 18. Esquema que representa la posición del foramen oval en relación a los septum primum y secundum. Con la flecha se indica la dirección en que se mueve la sangre durante la etapa fetal (de derecha a izquierda).

La aurícula primitiva por el crecimiento de distintos septos queda separada en dos aurículas o atrios que durante el desarrollo intrauterino permanecen comunicados. La separación de las aurículas o atrios del corazón es un proceso complejo donde se constata el crecimiento de dos septos musculares (septum primum y septo secundum) que separan casi completamente ambas cámaras. Sin embargo, el crecimiento de ambos septos deja un orificio de tipo valvular (agujero oval) que posibilita el paso de la sangre del lado derecho hacia el izquierdo (Figura N° 18). El agujero oval (de Botal) está presente en forma funcional durante toda la vida fetal y actúa como una verdadera válvula ya que permite la circulación de sangre desde el lado derecho al izquierdo, pero no en sentido opuesto.

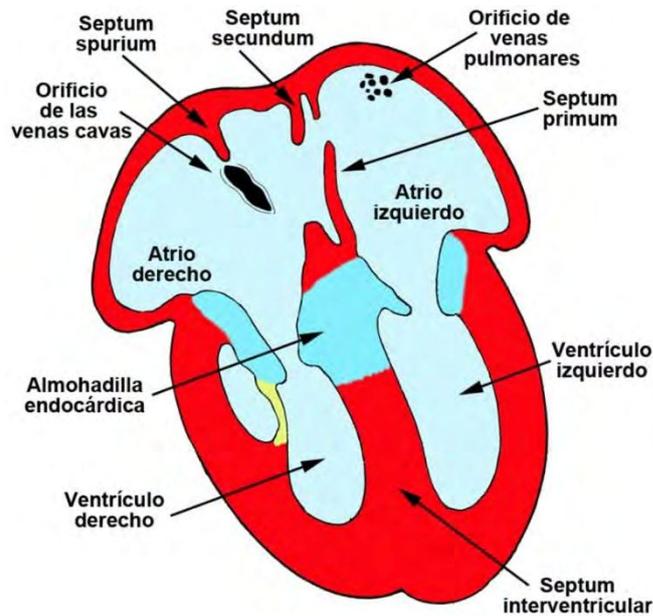


Figura 19: esquematización que muestra el desarrollo de los septum primum y secundum; los mismos serán responsables de la separación interna de los atrios. Nótese también el desarrollo y proliferación de la almohadilla endocárdica, responsable de la separación entre atrios y ventrículos.

La separación entre las aurículas y ventrículos se realiza por el crecimiento de las *almohadillas endocárdicas*, las cuales básicamente están formadas por tejido del endocardio que es inducido a multiplicarse por el miocardio subyacente (Figura N° 19). Estas almohadillas forman rebordes mesenquimáticos que sobresalen hacia el interior de la cavidad del corazón en forma de crestas y comienzan a establecer una separación entre la aurícula y el ventrículo (orificio aurículo-ventricular).

Si bien en un comienzo el orificio aurículo-ventricular es único, las almohadillas estrechan y dividen el orificio en dos (orificio aurículo-ventricular derecho e izquierdo). El tejido derivado de las almohadillas no es muscular, por el contrario, es tejido conectivo denso que forma tanto el anillo de cada orificio y como las valvas que representan la estructura básica de las válvulas aurículo-ventriculares.

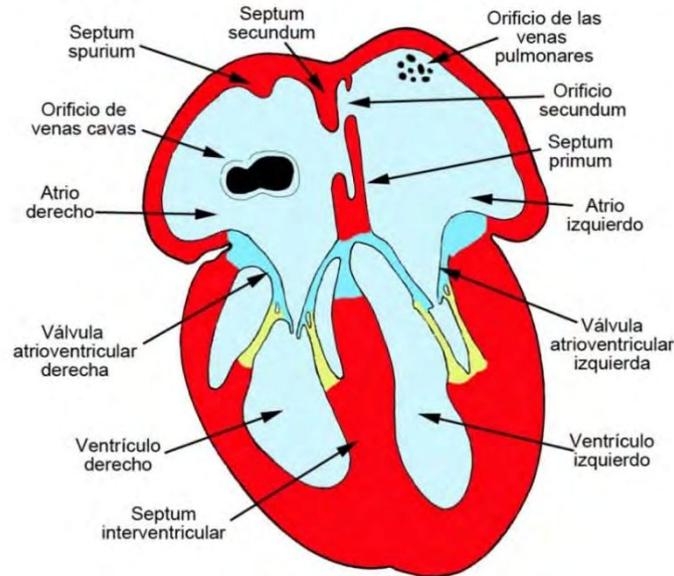


Figura 20. En el esquema se observan los cambios que ocurren en el interior de las aurículas y los ventrículos. Las almohadillas endocárdicas crecen para separar atrios de ventrículos. Entre las aurículas el crecimiento del septum primum y secundum separa las cámaras cardíacas, pero deja una comunicación valvular entre ellas (agujero oval). El crecimiento de las almohadillas endocárdicas forma los orificios atrioventriculares y las válvulas que en ellos se encuentran.

Los ventrículos se separan por el crecimiento de un tabique muscular grueso (*septum inferius* o *interventricular*) que avanza desde la parte más distal de la cavidad hasta la cercanía de los orificios aurículo-ventriculares (Figura N° 19 y 20). El septum interventricular no es completo durante la mayor parte de la vida fetal y permite el pasaje de sangre entre ambos ventrículos. La última parte en formarse se origina a partir de las almohadillas endocárdicas en la última parte de la gestación. De manera que el septo interventricular definitivo posee dos porciones de estructura diferente: (a) una porción membranosa pequeña cercana a las válvulas atrioventriculares y derivada de las almohadillas endocárdicas y (b) una porción muscular gruesa que forma el 80% del tabique ventricular derivada del crecimiento del septum inferius. (Figuras N° 20).

Formación de la arteria Aorta y de la arteria Pulmonar

Los cambios morfológicos del corazón primitivo que dan lugar a la formación de atrios y ventrículos, son acompañados por importantes cambios en los vasos que salen del corazón. El bulbo cardíaco del corazón tubular está formado, ahora por un ventrículo derecho, un tronco arterioso y un cono arterioso conectado a un par de arterias aortas dorsales. Las modificaciones internas que se discuten a continuación determinan la separación del tronco-cono arterioso en dos vasos arteriales: la arteria aorta conectada al ventrículo izquierdo y arteria pulmonar que nace del ventrículo derecho.

La arteria Aorta y la arteria Pulmonar

La separación de las grandes arterias que emergen de los ventrículos es un proceso que necesita del crecimiento de tabiques, de las presiones hidrostáticas y del flujo de la sangre. El tronco y el cono arterioso terminan dividiéndose en dos vasos gruesos: la arteria aorta y la pulmonar. Como se ha mencionado previamente, el ventrículo derecho deriva de una parte del bulbo cardíaco original mientras que el ventrículo izquierdo se desarrolla a partir del ventrículo único del corazón tubular. Cada una de estas cámaras cardiacas propulsa la sangre a una arteria, de manera que la arteria aorta queda en continuidad con el ventrículo izquierdo y la arteria pulmonar con el derecho.

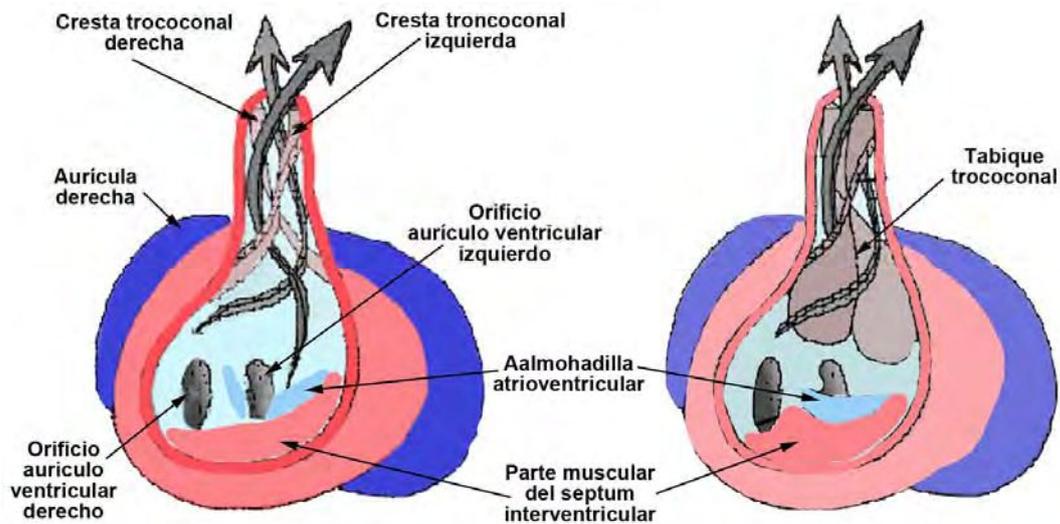


Figura 21. El esquema muestra los cambios progresivos que se producen dentro del corazón, cuando termina de tabicarse el tronco-cono y los ventrículos. Se observa la dirección espiralada que siguen las crestas tronco-conales.

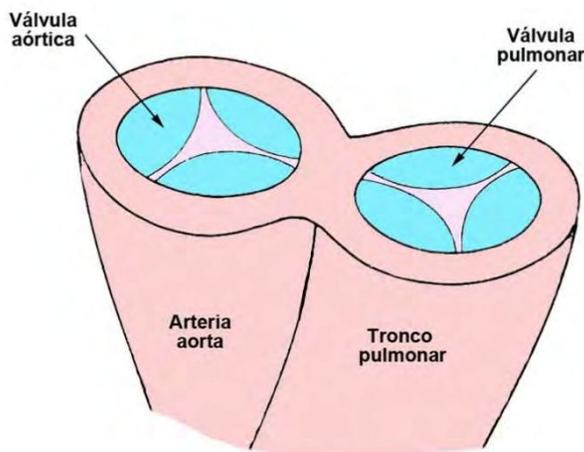


Figura 22: esquema que muestra la disposición final de las arterias aorta y pulmonar y sus respectivas válvulas.

El bulbo cardíaco primitivo posee tres porciones, una de ellas se ha transformado en el ventrículo derecho primitivo, las dos restantes (tronco y cono arterial) son continuas y evolucionan para formar las grandes arterias que emergen del corazón. La separación primaria del tronco-cono en dos arterias (aorta y pulmonar) se produce mediante el crecimiento de dos crestas

troncoconales izquierda y derecha que recorren en forma helicoidal la luz del tronco-cono en toda su extensión (Figuras N° 21). Estas crestas se fusionan entre sí formando un tabique troncoconal, que separa completamente ambos vasos. El crecimiento proveniente de la almohadilla endocárdica ventral también se une al tejido que en el cono y en el tronco arterial separan los vasos y colabora para que finalmente cada ventrículo quede comunicado con una arteria. Al final de este proceso tendremos dos arterias grandes y cada una de ellas provista de una válvula ubicada próxima a su nacimiento.

Durante este proceso, en la porción del tronco-cono más cercana a los ventrículos se produce el crecimiento de dos engrosamientos intercalares, uno dorsal y otro ventral, que darán origen a las válvulas aórtica y pulmonar. (Figura N° 22).

Las dos grandes arterias se mantienen conectadas por medio de un conducto arterioso (*ductus arterioso*) que permite que la sangre pase de un vaso al otro. Esta comunicación que se mantiene durante toda la vida intrauterina es un tercer punto donde la sangre del circuito pulmonar se mezcla con la sangre del circuito sistémico.

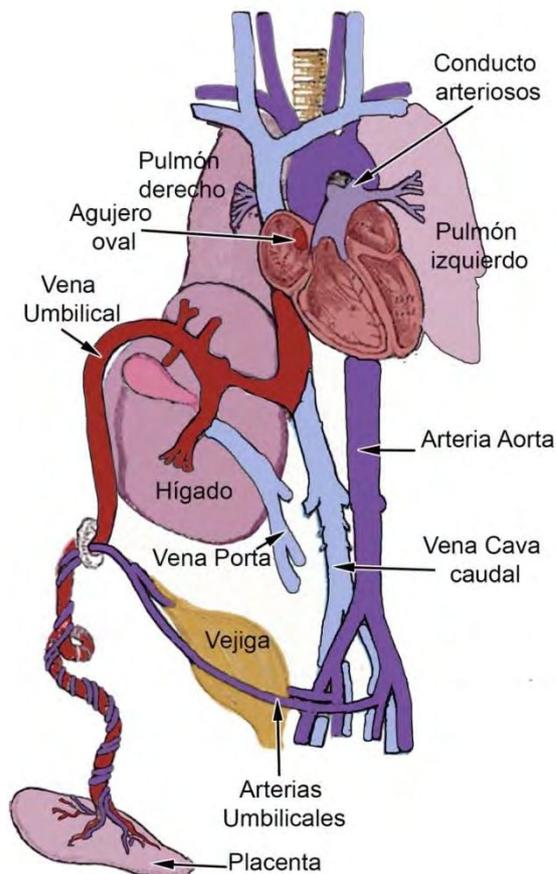


Figura 23. Esquema de la circulación sanguínea del feto donde se representan los vasos que transportan sangre rica en oxígeno, sangre desoxigenada y los amplios sectores por donde circula la sangre mezclada. Los sitios anatómicos que permiten la mezcla de ambos tipos funcionales de sangre son el agujero oval, la comunicación interventricular y el conducto arterioso que une la arteria aorta con la pulmonar.

Una vez que la formación de los tabiques y válvulas del corazón está completa, así como la separación de las arterias pulmonar y aorta, queda formado un órgano de cuatro cámaras (dos atrios y dos ventrículos), que aun difiere anatómicamente del corazón posnatal. En la circulación del feto la sangre que ingresa al atrio derecho proveniente de las venas cavas, pasa al ventrículo derecho y al atrio izquierdo por el agujero oval. La sangre que ingresó en la arteria

pulmonar en su mayor parte es desviada hacia la arteria aorta (conducto arterioso) ya que sólo una mínima cantidad llega a los pulmones que aún no son funcionales. Las venas pulmonares son muy pequeñas y transportan escaso volumen de sangre, de manera que la mayor provisión de sangre que llega al atrio izquierdo proviene de la comunicación interauricular. Desde el atrio izquierdo la sangre pasa al ventrículo izquierdo, para luego ingresar a la arteria aorta que la distribuye en todo el organismo. Finalizado el parto y en los primeros momentos de la vida extrauterina, el recién nacido debe comenzar a respirar con los pulmones. El comienzo de la respiración pulmonar ejerce un cambio radical en las presiones tanto en el corazón y como en los grandes vasos.

En forma simplificada se puede considerar que la abertura del árbol arterial que conduce la sangre hacia los pulmones a través de la arteria pulmonar ejerce un efecto de cierre sobre el conducto arterioso y el agujero oval. Una vez obliteradas estas comunicaciones los circuitos con sangre oxigenada y desoxigenada quedan definitivamente separados. Las venas cavas, las cavidades derechas del corazón (atrio y ventrículo) y la arteria pulmonar forman la parte central del circuito que vehiculiza sangre con baja concentración de oxígeno. En forma opuesta, las venas pulmonares, las cavidades izquierdas del corazón (atrio y ventrículo) y la arteria aorta son la parte central del circuito que transporta sangre oxigenada.

La circulación fetal es diferente del individuo posnatal debido principalmente a que los pulmones aún no son funcionales durante la vida intrauterina. El intercambio gaseoso (oxígeno y dióxido de carbono) no se realiza en los pulmones sino en los vasos placentarios, al igual que la eliminación de desechos metabólicos, captación de nutrientes y otros materiales necesarios para el crecimiento del embrión (Figura N°23). Por este motivo, la circulación de un animal en gestación posee importantes diferencias cuando se compara con la de un animal posnatal.

Desarrollo de los vasos arteriales

Desarrollo de las Arterias

Los primeros vasos sanguíneos así como las células sanguíneas se originan en el saco vitelino y en los islotes hemangiogénos como se explicó previamente (Figura N° 24). Las células precursoras de las células endoteliales que forman el recubrimiento interior de los vasos sanguíneos se originan en la mayoría de los tejidos que se están formando a expensas del mesodermo del embrión, salvo en la notocorda y en la placa precordial. En los islotes hemangiogénos los hemangioblastos son inducidos a diferenciarse en angioblastos para formar vasos sanguíneos o en hemocitoblastos para formar células de la sangre (glóbulos rojos y blancos).

La mayor parte de los vasos del tronco y de las extremidades (miembro pelviano y torácico) derivan del mesodermo, de donde se forman las células endoteliales; sin embargo, los vasos de la cabeza y del sistema aórtico son derivados de las células de las crestas neurales. En las primeras etapas del desarrollo, el sistema circulatorio es simétrico, por lo tanto, todos los vasos

son pares, luego se producen modificaciones que incluyen la reducción o desaparición de algunos de ellos.

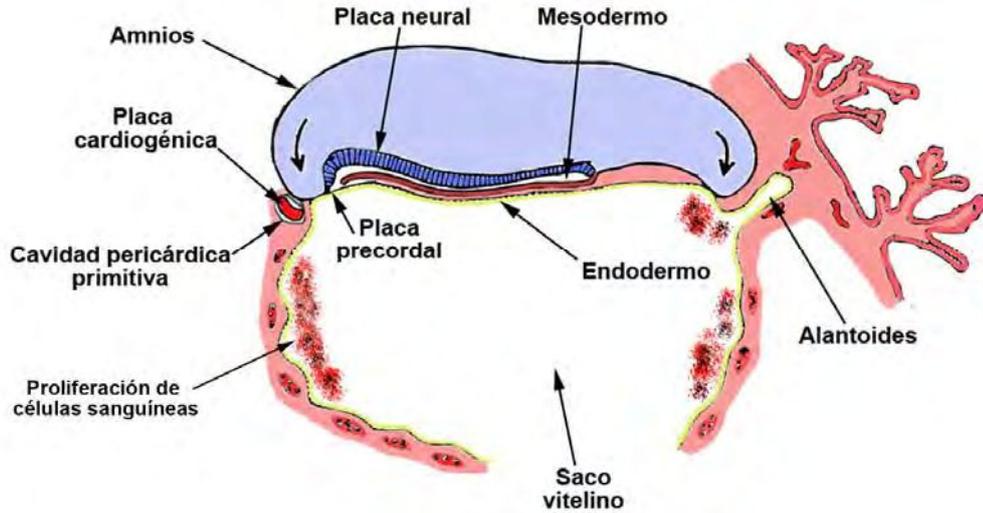


Figura 24. Esquema de un embrión donde se observa el período vitelino de formación de sangre y vasos sanguíneos.

El patrón de desarrollo del sistema arterial es distinto según las regiones del embrión consideradas. Al igual que el mesodermo paraxial el patrón de desarrollo para las porciones del tronco es metamérico con arterias que se desprenden en relación con los distintos segmentos corporales. Por el contrario, en las regiones del cuello y la cabeza los vasos arteriales se asocian con los arcos viscerales del embrión y se forman los arcos aórticos que conectan las aortas ventrales con las dorsales. El sistema circulatorio embrionario al principio está formado por dos aortas ventrales ubicadas en la parte cefálica del embrión. Ambos vasos se fusionan para formar una sola raíz o saco aórtico, que se observa como una prolongación del bulbo cardíaco del corazón tubular primitivo.

Una serie de arcos aórticos comunican la aorta ventral con dos aortas dorsales. Estas últimas se fusionan por detrás del corazón y recorren todo el cuerpo hacia la extremidad caudal. Desde el saco aórtico se originan hacia ambos lados los dos primeros arcos aórticos que se encuentran en el interior del primer par de arcos branquiales. El sistema de arcos aórticos no se limita a un solo par, sino que se desarrollan seis arcos aórticos, numerados del 1° al 6°, en dirección cefalo-caudal.

Cada arco aórtico queda incluido en un arco branquial y establece relación con los tejidos y órganos derivados de éstos. Sin embargo, no se presentan los seis al mismo tiempo, cuando se está desarrollando el 3° par, comienza a involucionar el 1° par, y cuando desarrolla el 6° arco aórtico, involucionan el 2° y el 5°. El 5° arco aórtico falta en aves y mamíferos (Figuras N° 25 y 26).

La transformación de los arcos aórticos incluye todos aquellos cambios que conducen a formar las arterias de mayor calibre de la cabeza, el cuello y el tórax. Estos vasos poseen territorios de irrigación de gran importancia, algunos de estas arterias son: las carótidas, la pulmonar, las subclavias y la parte torácica de la arteria aorta.

La irrigación del tronco del embrión respeta el patrón somítico del desarrollo. Desde las aortas dorsales se originan arterias intersegmentarias que se ubican entre los somitas y dan origen a las arterias vertebrales. Tal como se señaló previamente, las dos aortas dorsales se fusionan tempranamente, quedando así las arterias intersegmentarias originadas desde un solo vaso.

Las arterias intersegmentarias se dividen pronto en laterales y mediales, que irrigan las áreas dorsales y laterales del soma del embrión. Aparecen, simultáneamente, ramas segmentarias provenientes de la aorta que se dividen en laterales y ventrales. Las ramas laterales serán destinadas a las crestas urogenitales. Las ventrales irrigan al intestino primitivo (Figura N° 27).

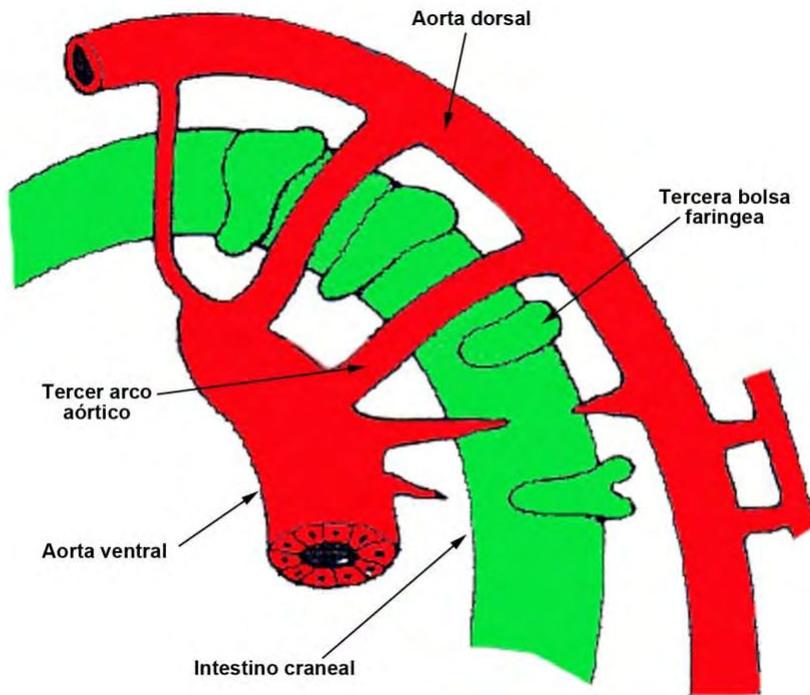


Figura 25. El esquema ilustra el desarrollo y posterior evolución de los arcos aórticos en un embrión humano. Nótese que los arcos aórticos no están presentes en su totalidad en los distintos estadios debido al proceso de involución temprana de alguno de ellos.

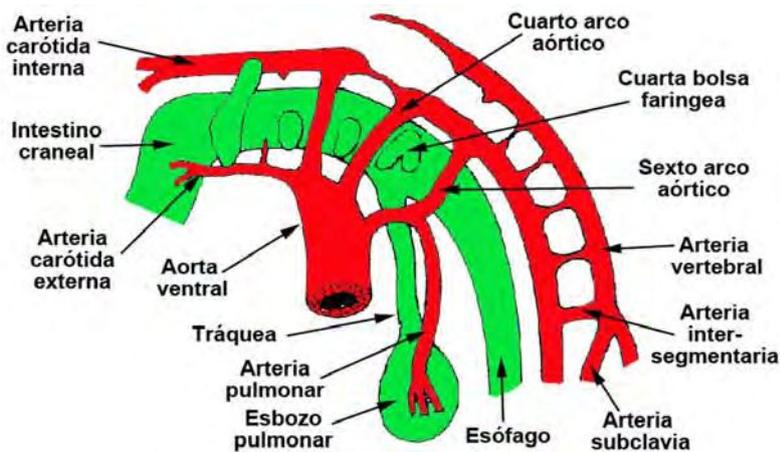


Figura 26. El esquema ilustra la evolución de los arcos aórticos, donde se hace evidente que no están presentes en su totalidad en los distintos estadios debido al proceso de involución temprana de alguno de ellos.

Al principio las ramas ventrales segmentarias son muchas, pero a medida que el intestino se modifica, desarrolla y diferencia algunas arterias se fusionan quedando en el animal postnatal solo tres vasos mayores que derivan de la aorta (arteria celíaca, mesentérica craneal y mesentérica caudal).

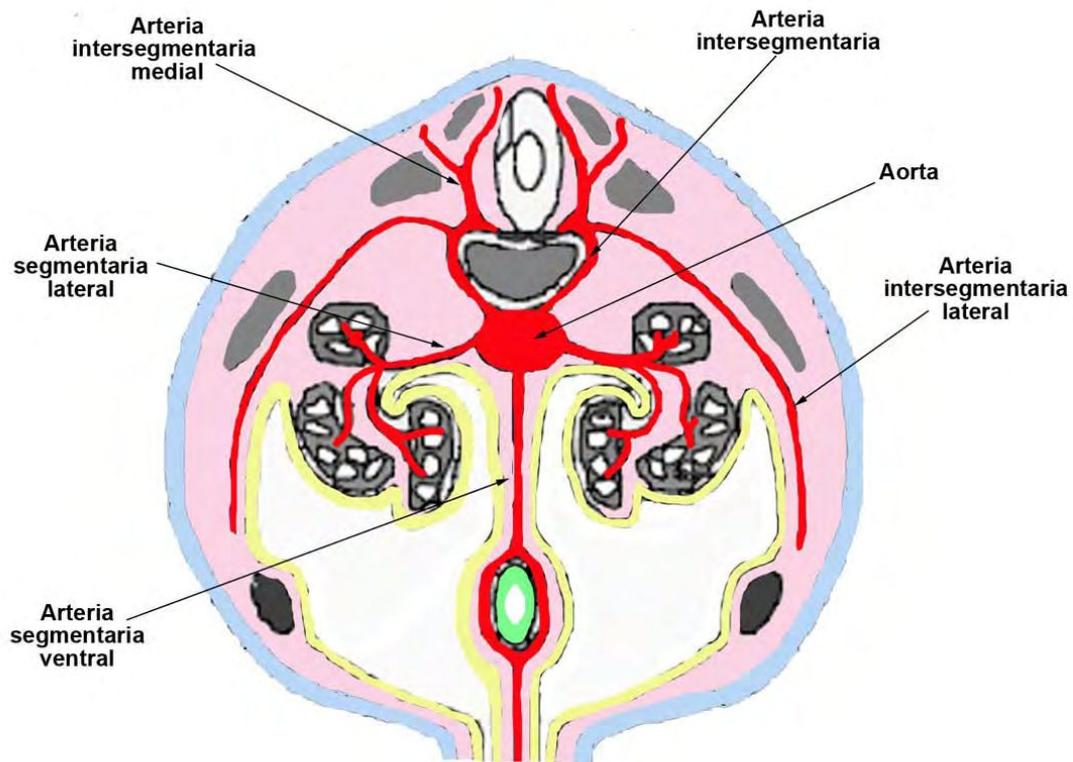


Figura 27. Esquema de la distribución arterial de un embrión en los sectores del tronco. A partir de una arteria Aorta dorsal nacen en forma segmentaria arterias que se dirigen hacia el intestino, las regiones dorsales y los mesonefros.

También desde las aortas dorsales se originan las arterias onfalomesentéricas o vitelinas que se comunican con los vasos vitelinos en formación. Estas dos arterias se transforman en una arteria impar, cuando se fusionan las dos aortas primitivas. Por último, también desde la parte caudal de las aortas dorsales se originan las arterias alantoideas que se dirigen hacia el corioalantoides y que más tarde dan origen a los vasos arteriales ilíacos para el miembro pelviano y pelvis (Figura N° 28).

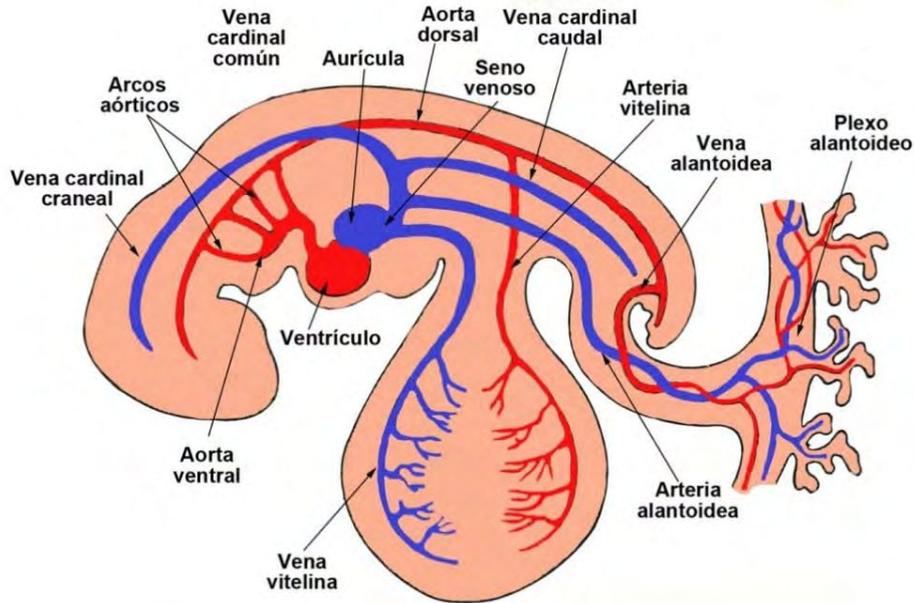


Figura 28. Esquema general de la circulación embrionaria en el estadio de tubo cardíaco.

Anomalías cardiovasculares congénitas

Las anomalías vasculares congénitas pueden verse a menudo en medicina veterinaria y traen consecuencias significativas desde el punto de vista clínico en aquellos pacientes que las padecen, ocasionando principalmente trastornos en la oxigenación de la sangre y de los tejidos.

I. Persistencia del IV arco aórtico derecho: consiste en la falta de involución del IV arco aórtico, el cual adquiere la consistencia de un ligamento que atrapa el esófago en forma de anillo, provocando una constricción y obstrucción parcial para el pasaje de alimentos sólidos. Esta condición repercute de forma directa en la nutrición del individuo, observándose trastornos en el crecimiento y en el estado general a causa de la mala nutrición

II. Persistencia del conducto arterioso: esta anomalía se produce por el fracaso en el cierre del conducto arterioso en el feto. En esta etapa el flujo circula desde la arteria pulmonar a la arteria aorta para permitir que la sangre desoxigenada llegue a las arterias umbilicales, pasando por la aorta, y de esta manera pueda ser oxigenada en la placenta. En el momento del nacimiento, los pulmones se vuelven funcionales y hay un cambio de presiones lo que ocasiona el cierre del conducto en las primeras 48-72 horas de vida. Si este cierre fracasa, quedará una comunicación entre la arteria pulmonar y la aorta

III. Otras anomalías cardíacas congénitas que se pueden observar en pacientes veterinarios son: comunicación interventricular, donde hay una falla en la porción membranosa del septo interventricular, ocasionando una comunicación entre ambos ventrículos. Por otro lado, se puede encontrar la comunicación interatrial, debido a un fallo en el cierre del foramen oval.

Estas anomalías (II y III) traen como consecuencia la mezcla de sangre carboxigenada (lado derecho) con sangre oxigenada (lado izquierdo), observándose como signo principal, la coloración azulada de las mucosas (cianosis).

Desarrollo de las venas

El sistema vascular venoso posee un desarrollo complejo, que se caracteriza por formar redes irregulares de capilares que luego se amplían y forman las venas definitivas. Se forman

tres sistemas venosos casi simultáneos que se irán modificando con el desarrollo del embrión para formar la circulación venosa del feto y sus anexos.

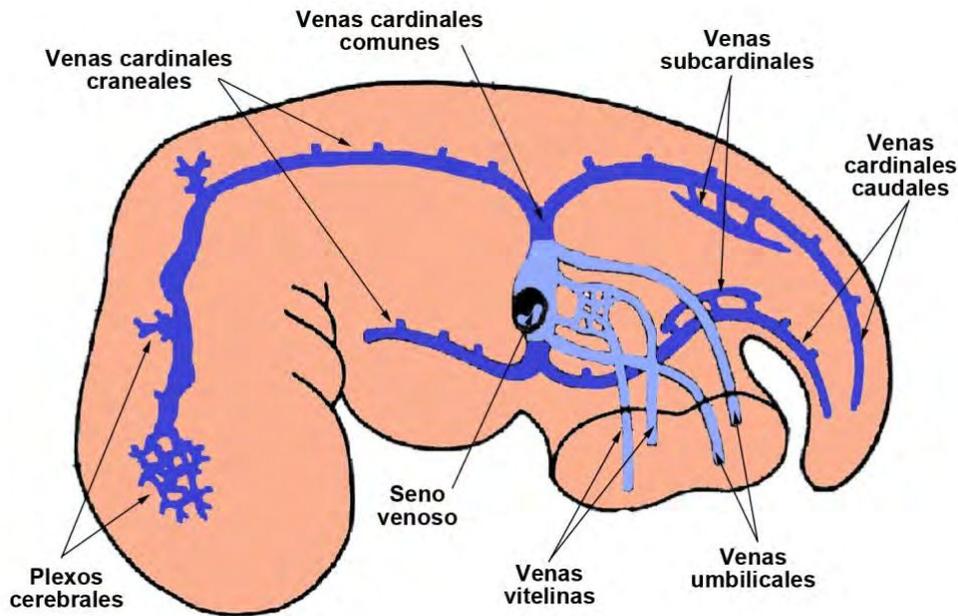


Figura 29. Esquema de un embrión que ilustra los principales plexos y vasos venosos.

Dos de los sistemas son extrafetales: el sistema vitelino y el umbilical que relacionan al feto con el anexo embrionario correspondiente (Figura N° 29). El tercer sistema llamado cardinal es intrafetal y se encuentra distribuido en el interior de embrión-feto de manera que no establece relaciones con los anexos embrionarios (Figura N° 28 y 29).

Este sistema de venas cardinales y subcardinales recoge la sangre de los tejidos embrionarios y la conduce hasta el seno venoso del corazón. Como se ha mencionado previamente la sangre proveniente de los tres sistemas se mezcla al ingresar al corazón.

Formación de las células de la sangre

La formación de las células sanguíneas durante el desarrollo, atraviesa por tres etapas diferentes: vitelina, hepática y de la médula ósea. En la vida postnatal sólo queda la médula ósea como órgano hematopoyético (formador de sangre). La primera etapa se constata en el saco vitelino del embrión; aquí a partir del mesodermo extraembrionario se forman células agrupadas en islotes que forman elementos formes de la sangre y células que se diferencian en endotelio vascular (Figura N° 24 y 30).

Las células sanguíneas primitivas son denominadas células troncales o también CFU pluripotenciales (unidades formadoras de colonias, por sus siglas en inglés). Estas células troncales o madres o también conocidas como hemocitoblastos, dan origen a todas las células

sanguíneas y también por mitosis cuánticas mantienen una población constante de células madres originales.

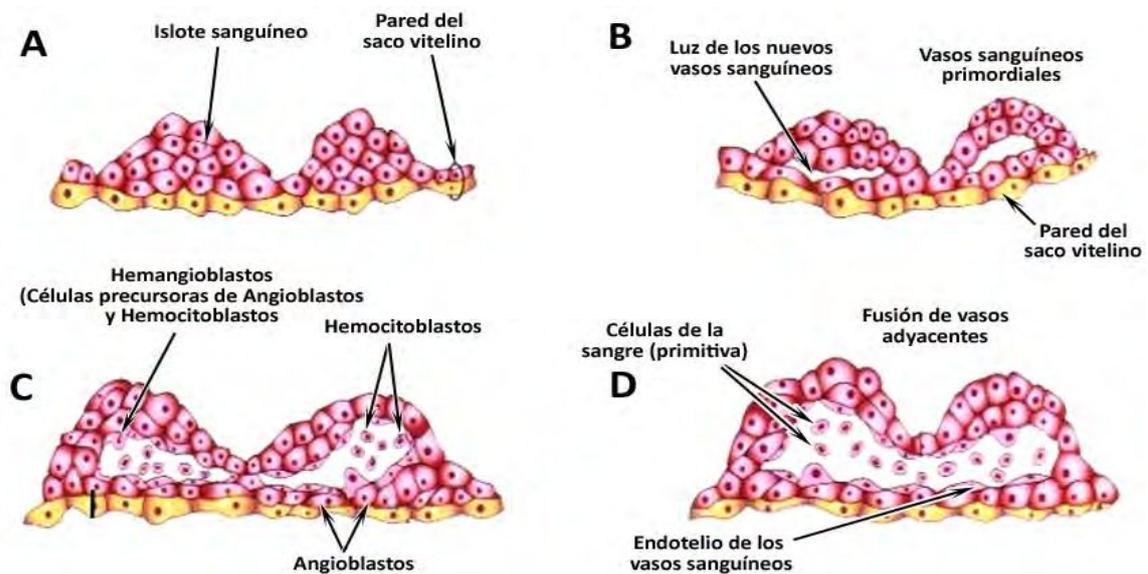


Figura 30. Formación de la sangre (hematopoyesis) y las células endoteliales (vasculogénesis) en la pared del saco vitelino.

La segunda etapa hematopoyética ocurre en el hígado, simultáneamente con la última parte de la etapa del saco vitelino, es decir se superponen los dos orígenes. Tiene lugar en el espacio perisinusoidal del hígado (entre el endotelio de los capilares sinusoidales y las células hepáticas).

En este periodo se considera que también hay pequeños focos de formación de glóbulos rojos en otros órganos, como en el omento (pliegue de peritoneo), las amígdalas, el bazo, el tejido linfático nodular difuso y los órganos linfáticos primarios y secundarios.

En la última etapa, cuando declina la formación de sangre en el hígado, las células sanguíneas comienzan a formarse en la médula ósea que fue colonizada por las células madres que llegaron a través de la circulación, procedentes del hígado, del bazo y del timo. En esta etapa se diferencian dos grupos de células troncales, las del tronco mieloide o CFU-S (por haber sido estudiadas en bazos que en inglés es spleen) que generan eritrocitos, granulocitos, monocitos y plaquetas y las del tronco linfoide o CFU-L que generan todos los tipos de linfocitos.

Desarrollo del sistema linfático

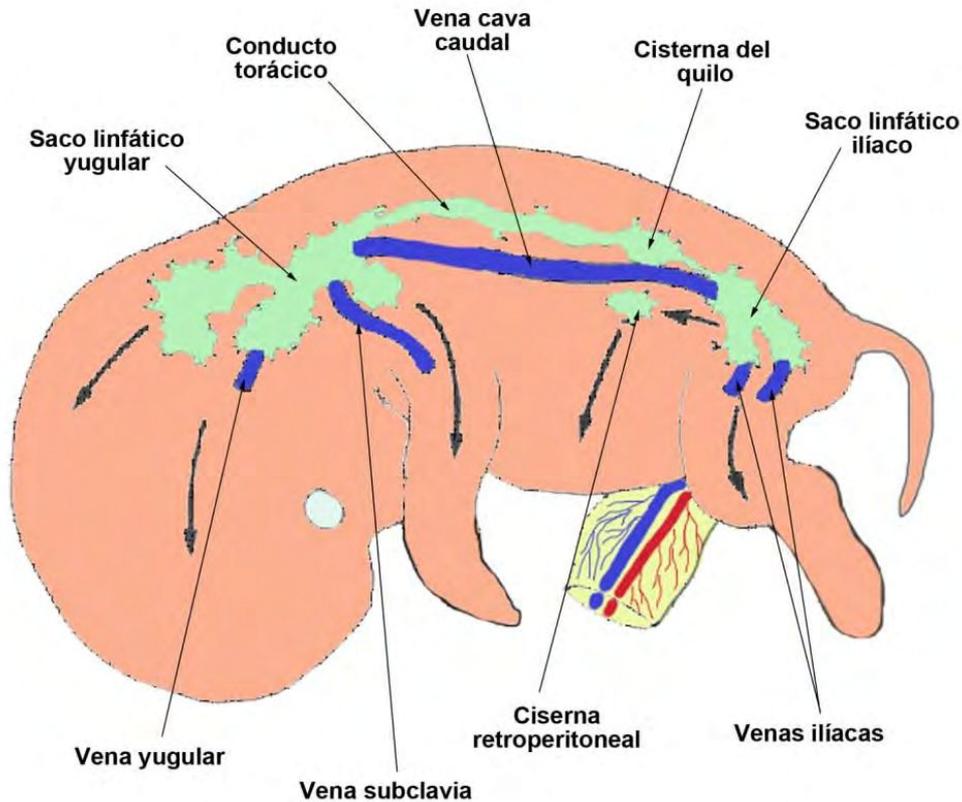


Figura 31. Esquema de un embrión que ilustra los primeros estadios del desarrollo del sistema linfático y su conexión con el sistema venoso.

El sistema linfático está constituido por órganos linfáticos primarios (médula ósea y timo), secundarios (linfonódulos y bazo), linfáticos aislados difusos (amígdalas, placas de Peyer), sangre, linfa y conductos linfáticos. Es un sistema de aparición tardía en el desarrollo.

Los primeros esbozos de sistema linfático son los *sacos linfáticos* (dos yugulares, uno retroperitoneal y dos ilíacos) y la *cisterna del quilo*. El origen de estos aún no está del todo claro, algunos autores consideran que provienen del endotelio venoso y otros sostienen que son derivados del mesodermo a partir de islotes macizos. Desde estos sacos crecen los vasos linfáticos que se dirigen a las diferentes partes del organismo. En diferentes niveles de los vasos linfáticos se forman los linfonódulos o ganglios. Estos órganos comienzan como pequeños plexos por división de los senos linfáticos primitivos, luego las células mesodérmicas forman la malla (estroma) reticular de tejido linfático y los senos por donde circula la linfa. En las primeras etapas de la vida postnatal los linfonódulos maduran y adquieren un desarrollo y funcionalidad completa (Figura N° 31).

Referencias del capítulo

1. Carlson BM. Embriología Humana y Biología del desarrollo. Segunda edición. Ed. Elsevier. Madrid, España. 2003.
2. Dyce KM, Sack WO, Wensing CJG. Anatomía Veterinaria. Segunda Edición. Ed. Mc-Graw-Hill Interamericana. México, México. 1999.
3. Houillon Ch. Embriología. Cuarta edición. Ed. Ediciones Omega S. A. Barcelona, España. 1977.
4. Noden DM, De Lahunta A. Embriología de los Animales Domésticos. Mecanismos de Desarrollo y Malformaciones. Ed. Acribia S. A. Zaragoza, España. 1990.
5. Patten BM. The Embryology of the Pig. Second Edition. Ed. The Blakiston Company. Philadelphia, EE.UU. 1931.
6. Schwarze E, Michel G. Compendio de Anatomía Veterinaria. Tomo VI, Embriología. Ed. Acribia. Zaragoza, España. 1970.

Actividad práctica del capítulo 7

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Vasculogénesis, Angiogénesis y Cardiogénesis. El desarrollo del sistema circulatorio: Introducción.

El mesodermo cardiogénico. Cardiogénesis: Desarrollo temprano del corazón. Corazón tubular y corazón sigmoideo (asa cardiaca).

Desarrollo temprano y tardío de las cavidades cardiacas. Septación y cavitación del corazón; formación de las válvulas y del sistema de conducción cardiaco.

Origen de los sistemas arterial y venoso. Arcos aórticos. Aorta dorsal. Vasos umbilicales y vitelinos.

Breve reseña del desarrollo del sistema linfático. Órganos linfáticos primarios y secundarios.

Circulación fetal. Características de los circuitos venosos y arteriales durante la vida intrauterina. Formación de las células de la sangre.

B- OBJETIVOS DE LA UNIDAD

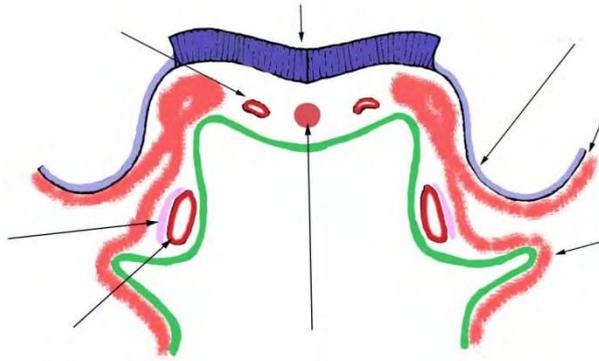
1. Conocer y comprender el desarrollo embrionario del corazón desde su origen mesodérmico. Reconocer los procesos de transformación y cambio de posición del corazón.
2. Conocer y comprender el desarrollo del sistema arterial, venoso y linfático. Analizar las particularidades de la circulación fetal.
3. Reconocer en esquemas y muestras de embriones los órganos del sistema circulatorio y su relación con las estructuras vecinas, en las distintas etapas del desarrollo embrionario

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación

**EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. EVOLUCIÓN EMBRIONARIA DEL MESODERMO
CARDIOGÉNICO**

1- a) El esquema ilustra un corte transversal de la porción cefálica de un embrión en la etapa de neurulación. Identificar las estructuras y completar las referencias.



b) El esquema ilustra un corte transversal de la porción cefálica de un embrión en la etapa de neurulación. Identificar las estructuras y completar las referencias.



c) Mencionar los tejidos y estructuras derivados de las siguientes capas del corazón embrionario

Gelatina cardíaca:

.....

Epimiocardio:

.....

d) Realizar un esquema del corazón tubular después de fusionarse los tubos cardíacos. Especificar las partes que los forman.

2- a) A que se denomina asa cardiaca. Cuáles son los eventos más importantes para la transformación de tubo a asa.

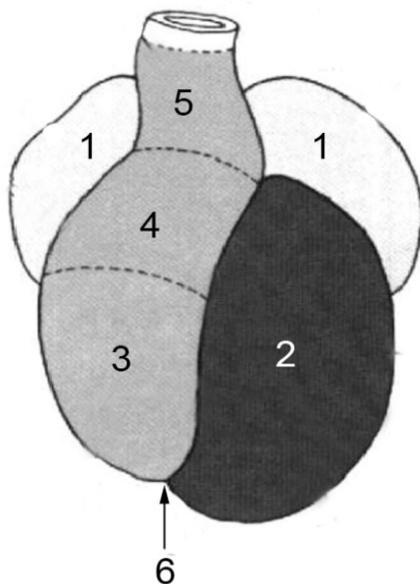
.....

.....

.....

.....

b) Identificar las partes que forman el asa cardiaca. Completar las referencias de la figura.



Referencias:

1-.....

2-.....

3-.....

4-.....

5-.....

6-.....

c) Construir un cuadro que indique la evolución de cada una de las partes del asa cardiaca en el desarrollo ulterior del corazón.

3- a) Qué venas desembocan en ambos senos venosos del asa cardiaca? Explique sintéticamente cómo evolucionan estos vasos del lado derecho e izquierdo (puede ayudarse con dibujos o esquemas).

.....
.....
.....
.....
.....

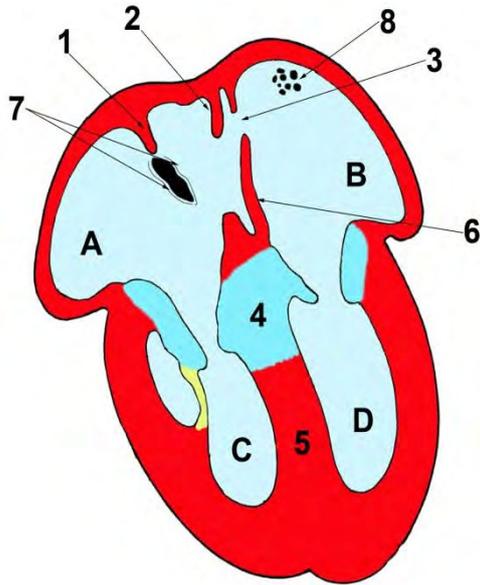
4- a) Mencione las estructuras que intervienen en la separación de los atrios.

.....
.....
.....
.....
.....

b- Mencione las estructuras que intervienen en la separación de los ventrículos.

.....
.....
.....
.....

c- En el esquema se observa un corazón seccionado en un estado avanzado de tabicamiento de sus cavidades. Complete las referencias.



A-

B-

C-

D-

1-.....

2-.....

3-.....

4-.....

5-.....

6-.....

7-.....

8-.....

d- Describa sintéticamente el proceso por el cual el tronco-cono se diferencia para formar las arterias aorta y pulmonar.

.....

.....

.....

.....

5- a) Defina y explique la vasculogénesis y angiogénesis.

.....

.....

.....

.....

b- Defina y explique la hematopoyesis.

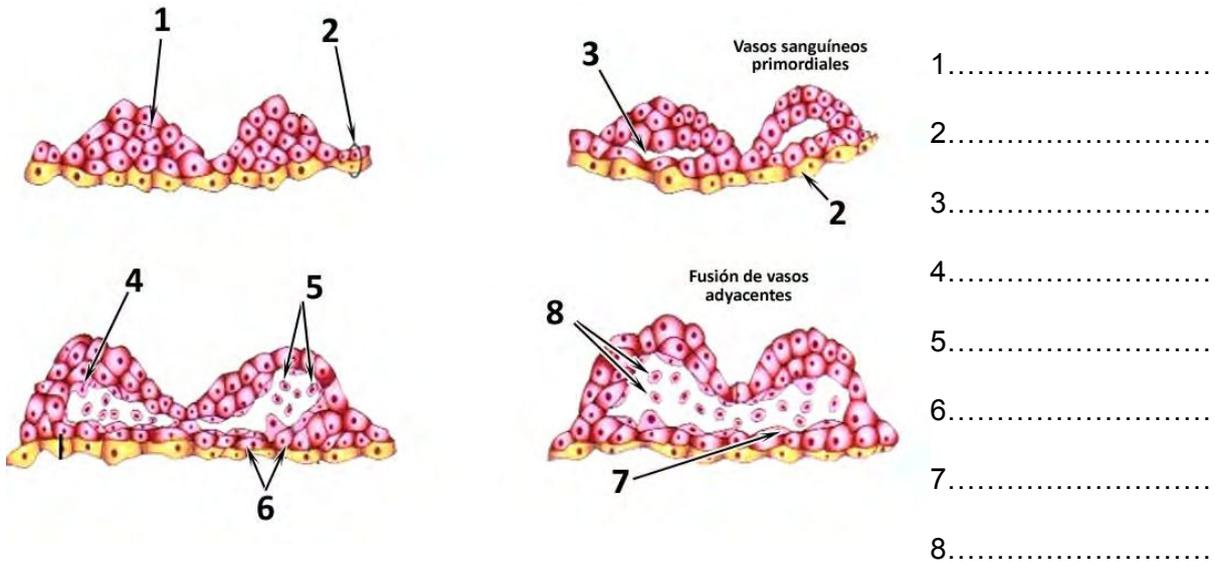
.....

.....

.....

.....

c) Complete las referencias del esquema.

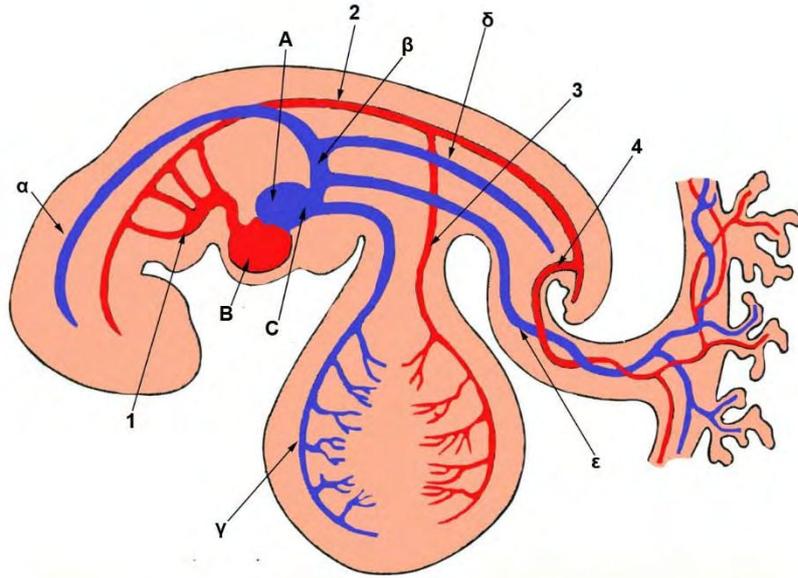


6- Discuta con sus compañeros las diferencias que existen entre el desarrollo de las arterias de la mitad cefálica del embrión con la mitad caudal. Asocie el patrón de vascularización con los arcos branquiales y los somitas. Redacte un párrafo que sintetice los aspectos principales.

.....

Realice un diagrama de la circulación fetal. Considere los principales vasos y comunicaciones para establecer el circuito que recorre la sangre.

7- En el esquema se presenta un embrión en los primeros estadios de desarrollo. El corazón es tubular (sus partes se indican con letras mayúsculas), el sistema arterial aparece de color oscuro (sus partes se indican con números) y el sistema venoso en color gris (sus partes se indican con letras griegas). Complete las referencias y discuta con sus compañeros el origen de cada sistema.



Referencias:

.....

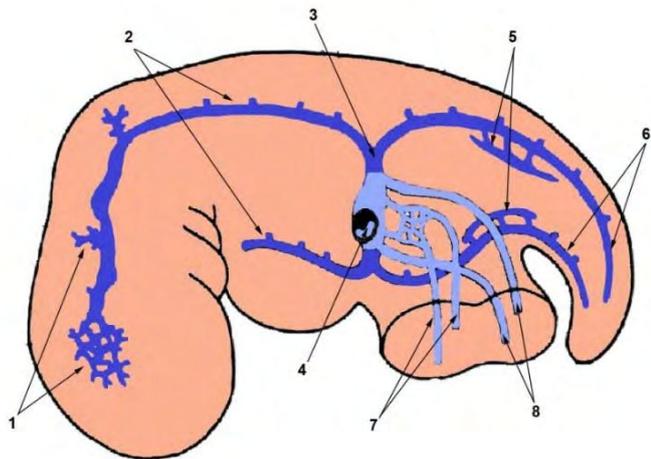
.....

.....

.....

8- a) El esquema ilustra el sistema venoso de un embrión. Complete las referencias.

Referencias	
1-
2-
3-
4-
5-
6-
7-



9- Explique las etapas de formación de la sangre.

.....

.....

.....

.....

10- Describa el sistema linfático especificando sus órganos primarios y secundarios. Describa brevemente su origen.

.....

.....

.....

.....

.....

CAPÍTULO 8

Evolución embrionaria del endodermo

María Fiorella Alvarado Pinedo y Julieta de Iraola

Introducción

Una vez finalizada la etapa de gastruación queda formado el embrión trilaminar. El endodermo representa la capa más interna, que en este momento del desarrollo posee una forma aplanada y constituye el techo del saco vitelino. Rápidamente, el embrión sufre cambios en su morfología general, a causa de múltiples plegamientos. De esta manera el endodermo embrionario adopta una forma tubular cerrada en sus extremos, conocido con el nombre de intestino primitivo. Dicha estructura mantiene su comunicación con el saco vitelino a través de un pedículo llamado onfalomesentérico o vitelino. A partir de esta estructura tubular derivarán los órganos pertenecientes al sistema digestivo y respiratorio.

Los alimentos se encuentran en la naturaleza de una forma poco aprovechable para la extracción de los nutrientes necesarios para cumplir con las funciones de los organismos animales. El **aparato digestivo** (Figura 1) es el encargado de la toma, digestión, absorción y asimilación de los alimentos, como también de la eliminación de los constituyentes no asimilables. Debido a que la dieta varía entre los distintos grupos de vertebrados, los aparatos digestivos pueden ser significativamente diferentes entre vertebrados relacionados filogenéticamente. Basados en este criterio los animales domésticos pueden clasificarse en tres grandes grupos: animales herbívoros (rumiantes y equinos), animales carnívoros (felinos y caninos) y animales omnívoros (porcinos). Es evidente que cada grupo posee un sistema digestivo modificado para desempeñar su función en forma eficiente; sin embargo, en todos los grupos pueden distinguirse una organización básica formada por dos partes distintas: **el tubo digestivo y las glándulas anexas**.

El tubo digestivo es un derivado del intestino primitivo del embrión y está formado por una sucesión de órganos tubulares que permiten el tránsito de los alimentos desde una apertura rostral, la boca, hasta un orificio terminal situado en el extremo caudal del individuo, llamado ano. Además, existen glándulas anexas a él que, mediante sus conductos drenan los productos de secreción para contribuir con el proceso digestivo y favorecer la absorción de los nutrientes. Estas glándulas son: las salivales, cuyos conductos se abren en la boca, el hígado y el páncreas, que vuelcan su secreción a nivel del intestino delgado.

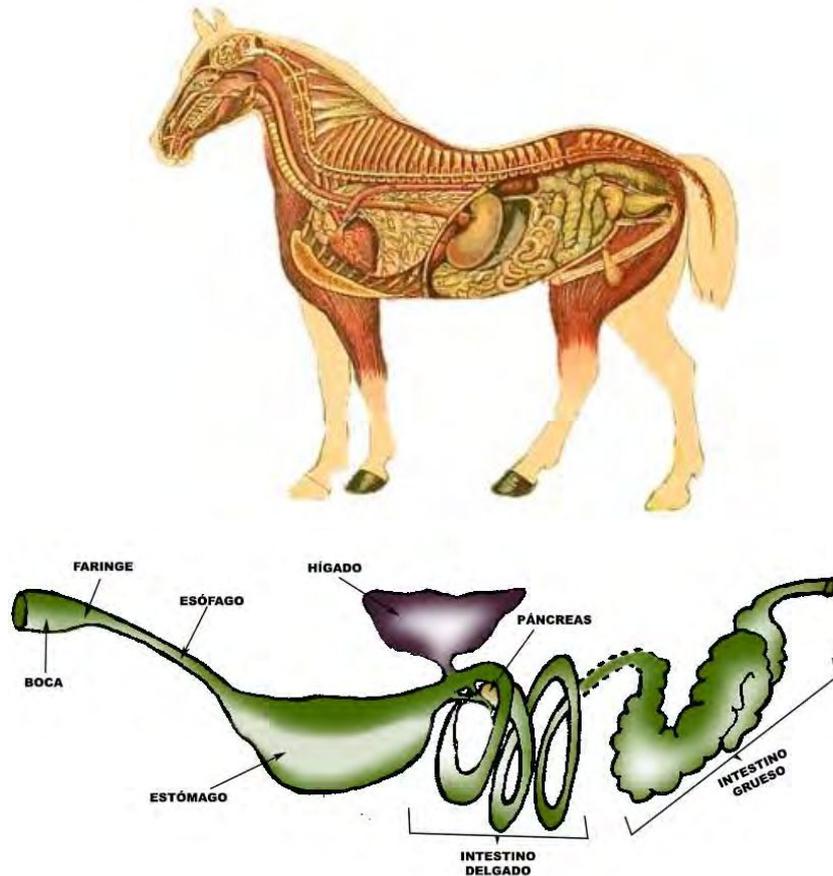


Figura 1. Sistema digestivo del equino. Arriba se presenta la ubicación de los órganos; abajo se presenta esquemáticamente los distintos órganos que lo componen.

Los diferentes órganos y glándulas anexas del tubo digestivo son especializaciones del intestino embrionario que surgen debido a que este tubo simple recibe distintas influencias desde el mesénquima vecino. La mayor parte del epitelio de revestimiento y de las glándulas del tubo digestivo se origina en el endodermo del intestino primitivo. El tejido muscular, el conectivo y el peritoneo visceral de la pared del tubo derivan de la hoja esplácnica del mesodermo lateral.

Por su parte, el **aparato respiratorio** (Figura 2) emerge como un brote ventral del intestino craneal y está formado por un conjunto de estructuras encargadas de recibir el aire inspirado y conducirlo hasta los pulmones, donde se produce el intercambio gaseoso. Las vías

respiratorias que conducen el aire, comprenden la nariz u ollares, los cuales constituyen la entrada a la cavidad nasal que se encuentra comunicada con la faringe, a través de unas aberturas denominadas coanas. La faringe, órgano común al aparato digestivo y respiratorio, comunica con la laringe que se continúa caudalmente con la tráquea, quien recorre todo el cuello e ingresa a la cavidad torácica. Una vez dentro de la cavidad, a la altura de la base del corazón, la tráquea se bifurca en dos bronquios principales (derecho e izquierdo) que entran en los pulmones respectivos. Los pulmones son los órganos centrales del aparato respiratorio, responsables de la respiración. En ellos la sangre que ingresa elimina el dióxido de carbono disuelto y se carga de oxígeno.

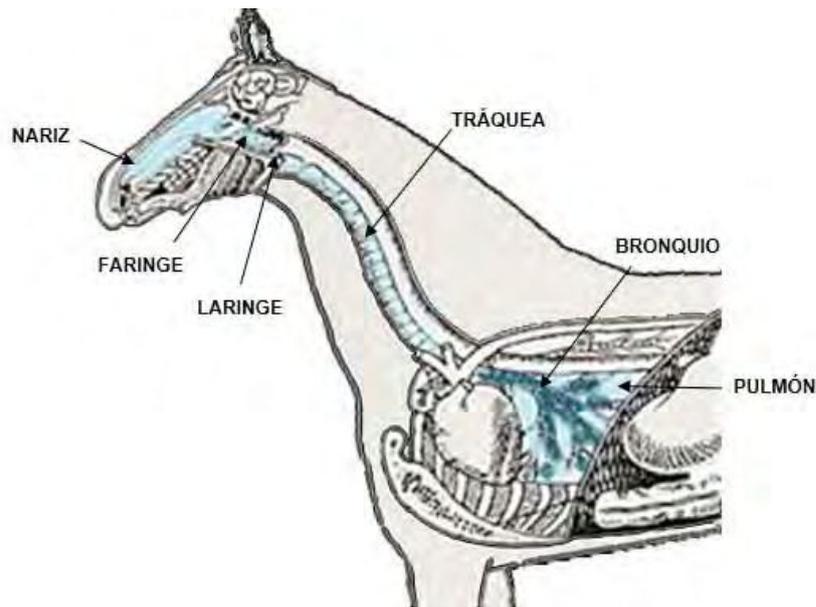


Figura 2. Aparato respiratorio del equino. Se esquematiza la ubicación de los órganos.

El endodermo es un excelente ejemplo para estudiar los fenómenos de inducción recíproca que se han ido mencionando previamente en este libro. La inducción temprana es la señal que le indica a determinada población celular el camino de la diferenciación hacia un tipo específico de célula. Todas las células de un organismo poseen el mismo conjunto de genes (genoma) contenido en su ADN, pero es interesante notar, que algunas tienen morfología y propiedades de neuronas, otras de hepatocitos y otras de células epiteliales de la piel, entre los muchos tipos que pueden citarse dentro de un organismo multicelular. Esta identidad genética que posee un organismo posibilita la identificación inequívoca de un individuo a través de pruebas específicas (pruebas de ADN) a partir de cualquier resto de tejido (mucosa bucal, piel, sangre, pelos, semen, etc.). Entonces, ¿Cómo es posible que las células de un mismo organismo posean morfología y funciones diferentes si todas poseen el mismo genoma? La explicación es muy simple y se debe a que cada población celular expresa algunos genes específicos que las caracteriza, mientras que otros genes, si bien están presentes, no se encuentran expresados.

De esta manera, se observan células que no sólo tienen forma diferente sino también poseen un arsenal enzimático distinto para cumplir funciones variadas dentro de un órgano. Cuando un gen se expresa se produce la proteína codificada en el mismo y de esta forma se constata su acción. Durante el desarrollo embrionario se producen los factores de transcripción que son proteínas que reprimen o estimulan la expresión de un gen. Así, se ha explicado que si el gen *Tbx5* se expresa, se forma un miembro torácico y si por el contrario, el gen que se expresa es *Tbx4* se forma un miembro pelviano. El endodermo debe comprenderse como un centro inductor que ejerce su influencia sobre los tejidos vecinos, a través de la secreción de proteínas que por vía paracrina estimulan o reprimen la expresión de genes. Por esta razón en ciertos sectores, el endodermo estimula la formación de notocorda, mientras que en otros modifica las células mesodérmicas vecinas para formar los estratos que finalmente rodean la mucosa del tubo intestinal. La inducción es el comienzo del camino de una población celular para ser primero determinada y luego diferenciarse hacia un tipo celular específico.

Formación del intestino primitivo

En términos muy generales el desarrollo del aparato digestivo y aparato respiratorio sigue la secuencia de eventos que van desde la gastrulación, formación del intestino primitivo y esbozos respiratorios desde el endodermo y parte de la hoja esplácnica del mesodermo lateral.

El endodermo, en forma temprana posee dos importantes funciones:

- 1) Es un **centro inductor** (señalizador) que secreta factores para que se diferencien las poblaciones celulares que dan origen a la notocorda, el corazón, el endotelio de los vasos sanguíneos, entre otros tejidos.
- 2) Forma en el embrión una estructura conocida como **intestino primitivo** que se extiende desde el estomodeo hasta la cloaca y se diferencia para formar tanto el aparato digestivo como el aparato respiratorio.

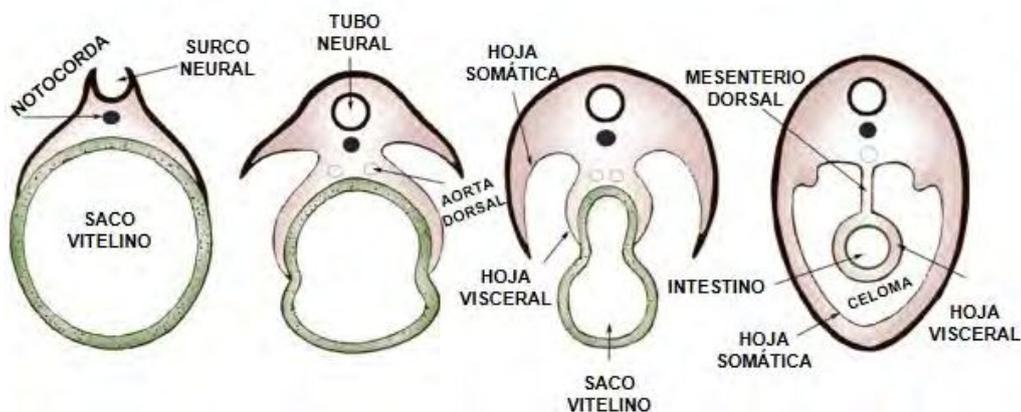


Figura 3. Formación del intestino embrionario de un mamífero, en 4 estadios. Los esquemas representan cortes transversales.

En las primeras etapas del desarrollo, el endodermo es la capa germinativa más profunda que forma el revestimiento dorsal o techo del saco vitelino. Luego comienza un proceso gradual de cierre para formar un intestino primitivo tubular, que queda suspendido por un mesenterio dorsal continuo, y un mesenterio ventral más corto que llega sólo hasta el esbozo hepático. Por lo tanto, en este momento del desarrollo existe un tubo endodérmico (intestino primitivo) que se encuentra ampliamente comunicado con el saco vitelino.

El plegamiento céfalocaudal, dorsoventral y lateromedial del embrión determina el cambio de su forma inicial de disco aplanado a una más cilíndrica, es decir, se produce la tubulación del embrión. Este plegamiento obedece a un crecimiento más rápido del disco embrionario que el de sus estructuras extraembrionarias. El saco vitelino y el alantoides gradualmente se irán incorporando en el cuerpo del embrión, y en consecuencia, el intestino primitivo también se convierte en una estructura tubular (Figura 3).

La porción más caudal del intestino (cloaca) se encuentra en comunicación con el alantoides por medio del pedículo alantoideo.

En el intestino primitivo es posible distinguir tres regiones tomando como punto de referencia la unión o comunicación con el saco vitelino: el intestino craneal, el medio y el caudal.

Evolución temprana del intestino craneal, medio y caudal

El extremo craneal del tubo endodérmico se encuentra cerrado por la membrana bucofaríngea y el caudal por la membrana cloacal (Figuras 3 y 4). Estas membranas son áreas en las que el endodermo se fusiona con el ectodermo, entablando un contacto directo, sin que se interponga entre ellos células mesodérmicas. Ambas membranas obliteran temporalmente la entrada a dos cavidades ectodérmicas superficiales, una craneal o estomodeo y otra caudal o protoctodeo. El intestino medio permanece comunicado con el saco vitelino por medio del pedículo vitelino u onfalomesentérico, mientras que el intestino caudal se conecta con el alantoides a través del pedículo alantoideo. El plegamiento cefalo-caudal del embrión permite que ambos pedículos se aproximen para quedar incluidos en el cordón umbilical (Figuras 3 y 4).

Un embrión de 30 días de gestación en el humano, o de 18 días en el cerdo posee un intestino primitivo tubular que puede dividirse en un intestino craneal ubicado por delante del pedículo vitelino, un intestino medio comunicado con el saco vitelino y un intestino caudal ubicado por detrás del pedículo vitelino. El intestino embrionario se encuentra ubicado en el plano mediano del embrión y está sostenido por un corto mesenterio dorsal. En las secciones transversales de la parte media del embrión se puede observar que el intestino se encuentra dentro de la cavidad celómica inmediatamente ventral a la aorta dorsal (Figura 5).

Es útil considerar la evolución del intestino primitivo tomando la división en tres porciones, las cuales evolucionan para formar los distintos órganos que forman el aparato digestivo y respiratorio. La porción craneal del intestino se extiende desde la membrana bucofaríngea hasta una pequeña porción caudal a la dilatación gástrica, el intestino medio se corresponde con el

territorio de irrigación de la arteria mesentérica craneal y lo podemos limitar entre el brote hepático y pancreático hasta la parte caudal del pedículo vitelino, mientras que la última porción del intestino se extiende hasta la membrana cloacal. En la tabla 1 se resumen los derivados de las distintas regiones del tubo intestinal primitivo, nótese que la faringe se la considera un derivado del intestino craneal común al aparato digestivo y respiratorio.

Es necesario recordar el concepto de esplacnopleura pues los órganos derivados del intestino desde la faringe hacia caudal poseen una estructura en estratos o láminas. El estrato que circunda la luz del órgano es la membrana o túnica mucosa que en ciertos sectores está poblada de glándulas de distinto tipo y deriva del endodermo. Las túnicas musculares y la adventicia o serosa que recubren a los órganos son derivadas de la hoja esplácnica del mesodermo lateral. De manera que los órganos del tubo digestivo y parte de las vías respiratorias son una evolución de la esplacnopleura proveniente de dos capas embrionarias diferentes.

Tabla 1. Derivados del tubo intestinal primitivo.

	APARATO DIGESTIVO		APARATO RESPIRATORIO	OTROS	ANEXOS
	Tubo digestivo	Glándulas anexas			
Intestino craneal	Faringe, esófago, estómago, duodeno craneal	Hígado y páncreas	Faringe y Brote laringo-traqueo-bronquial	Derivados de las bolsas faríngeas	
Intestino medio	Duodeno descendente, caudal y ascendente. Yeyuno, íleon, ciego, colon ascendente y parte del transversal				Pedículo vitelino
Intestino caudal	Segunda parte del colon transversal, colon descendente, recto y canal anal (zona columnar)				Pedículo alantoideo

El aparato respiratorio surge como una evaginación impar del intestino primitivo craneal a partir de la faringe embrionaria, de tal forma que este órgano tubular una vez completado el desarrollo, continúa siendo un sector común tanto para las vías digestivas como respiratorias.

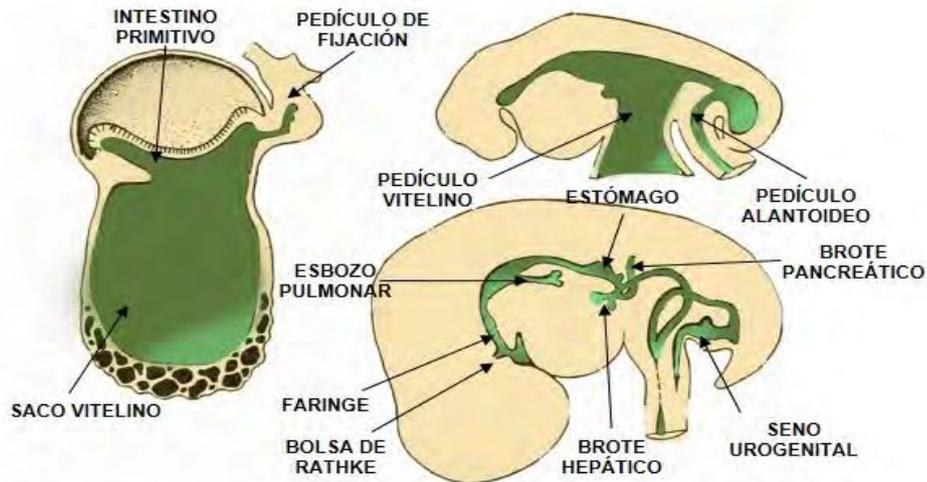


Figura 4. Cortes sagitales de embriones en diferentes estadios. Se observa la evolución del intestino primitivo y sus derivados.

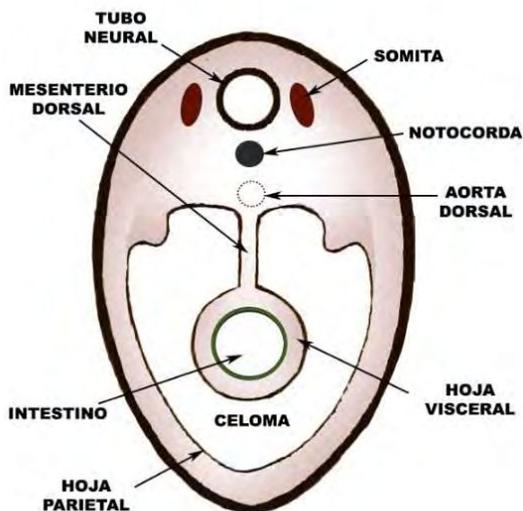


Figura 5. Esquema de la sección transversal de un embrión porcino de aproximadamente 17 días de gestación. En la sección mediana se observa los componentes dorsales del embrión derivados del tubo neural, del mesodermo (notocorda y somitas) y la aorta dorsal. El corto mesenterio dorsal y el intestino en el interior de la cavidad celómica.

Faringe y bolsas faríngeas

La faringe del embrión comienza su desarrollo como un tubo aplanado dorsoventralmente que está revestido por endodermo. Se extiende desde la membrana bucofaríngea hasta el comienzo del esófago, a la altura de las primeras somitas. La pared de la faringe en principio se encuentra ubicada entre la notocorda y la placa precordial hacia dorsal y por el desarrollo del área cardíaca (corazón y grandes vasos) en ventral (Figura 6).

Presenta lateralmente cinco evaginaciones epiteliales pares, las **bolsas faríngeas**, que dan origen a la cavidad timpánica, las amígdalas, el timo y las glándulas paratiroides ubicadas entre los **arcos faríngeos**. Además, el piso de la faringe forma una elevación impar que representa el primordio de la lengua y de la glándula tiroides. Todos estos elementos que en un principio se relacionan con los arcos branquiales, indican que la faringe es el sector del intestino más complejo por la variedad de estructuras endodérmicas que de ella derivan.

La membrana bucofaríngea que desaparece en la cuarta semana en los humanos (17 días en cerdo) separa la cavidad de la faringe revestida de endodermo, del estomodeo o boca primitiva que está tapizado por ectodermo (Figuras 6 y 7).

Por esta razón, algunas estructuras de la cabeza que terminan ubicadas muy próximas unas de otras, poseen un origen embrionario diferente. Del estomodeo se forma: la parte glandular de la hipófisis (adenohipófisis), algunas de las glándulas salivares mayores (Parótida y Mandibular) y el revestimiento epitelial de la cavidad bucal. Los músculos asociados a la cavidad bucal, a la faringe y a la laringe derivan del mesodermo de los arcos branquiales mientras que las estructuras duras (huesos y cartílagos) derivan de las células de las crestas neurales de los mismos arcos. Por lo tanto y tal como se ha tratado en el desarrollo de la cabeza y el cuello, el patrón de desarrollo se realiza a partir de los arcos branquiales y encontramos órganos derivados de las tres capas del embrión.

Las bolsas faríngeas son divertículos endodérmicos pares que luego se separan de la cavidad original para formar órganos que quedan ubicados en la cabeza o el cuello del animal. En las primeras etapas del desarrollo, las bolsas aparecen como divertículos entre dos arcos branquiales vecinos que ocupan el sector interno de la hendidura faríngea o branquial (Figura 8).

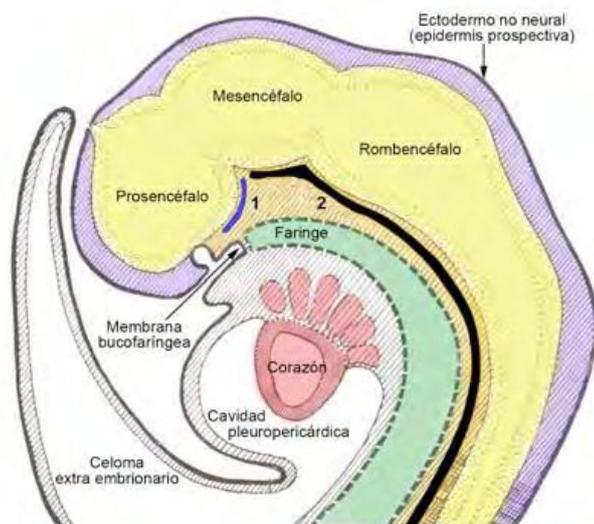


Figura 6. Esquema de la sección mediana embrión. Se puede observar la ubicación de la faringe embrionaria y su relación con la membrana bucofaríngea.

A partir del primer par de bolsas faríngeas se desarrollan la cavidad del oído medio que mantiene durante toda la vida la comunicación con la faringe por medio de la trompa auditiva que también deriva de la primera bolsa. Del segundo par se originan las amígdalas o tonsilas palatinas que son agregados de nódulos linfáticos que protruyen en la pared de la faringe. El timo es un órgano linfático primario que deriva de la tercera bolsa, la cual también, forma el primordio de las glándulas paratiroides caudales. Las glándulas paratiroides craneales se originan del cuarto par de bolsas que se encuentra muy próxima a la última bolsa faríngea. La quinta bolsa es un pequeño divertículo conocido como cuerpo ultimobranquial que está incompletamente separado del par anterior de bolsas. En los reptiles y las aves forma la glándula ultimobranquial, mientras que en los mamíferos las células migran al interior de la glándula tiroides donde se las identifica como células parafoliculares o células C. Recientes estudios han identificado a estas células C como derivadas de la cresta neural cefálica que migran y colonizan el quinto arco branquial, y por lo tanto no tendrían relación con el endodermo faríngeo. En resumen la tercera, cuarta y quinta bolsa faríngea forman glándulas de secreción interna (paratiroides craneales, caudales y células C) que intervienen en la homeostasis del calcio y fósforo sanguíneo.

Por otro lado, en el piso de la faringe, se forma una pequeña evaginación del endodermo que crece y se alarga progresivamente. El divertículo formado interacciona con el mesénquima vecino para formar la glándula tiroides. Esta glándula endocrina se alarga y migra hacia caudal para alcanzar su posición definitiva en contacto con la superficie ventral de la tráquea en la región ventral del cuello (Figuras N° 8 y 9). En las primeras etapas la cavidad de la faringe se encuentra en comunicación con el primordio de la glándula tiroides a través del conducto tirogloso, en etapas posteriores el conducto se oblitera. Además, la parte rostral del piso de la faringe se abulta formando un tubérculo impar y dos tumefacciones laterales que evolucionan para formar la **lengua**.

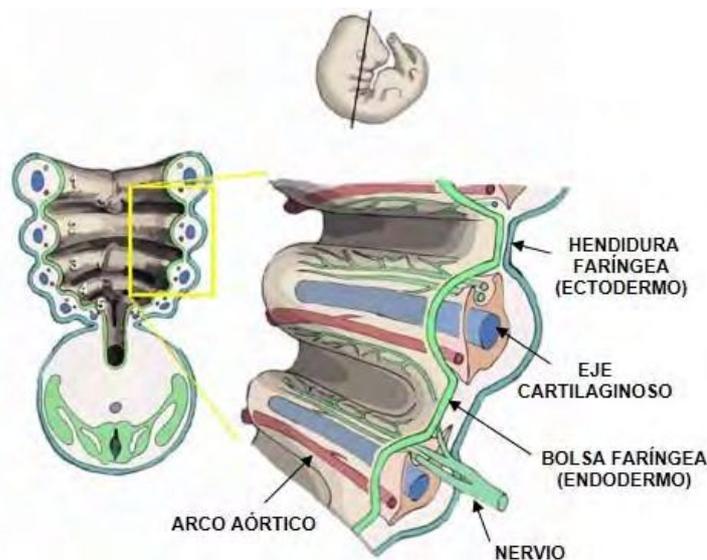


Figura 8. El esquema muestra la cavidad de la faringe embrionaria. Se detalla los componentes de cada arco branquial y su relación con las bolsas y hendiduras faríngeas. Los arcos branquiales se indican con los números 1 a 5

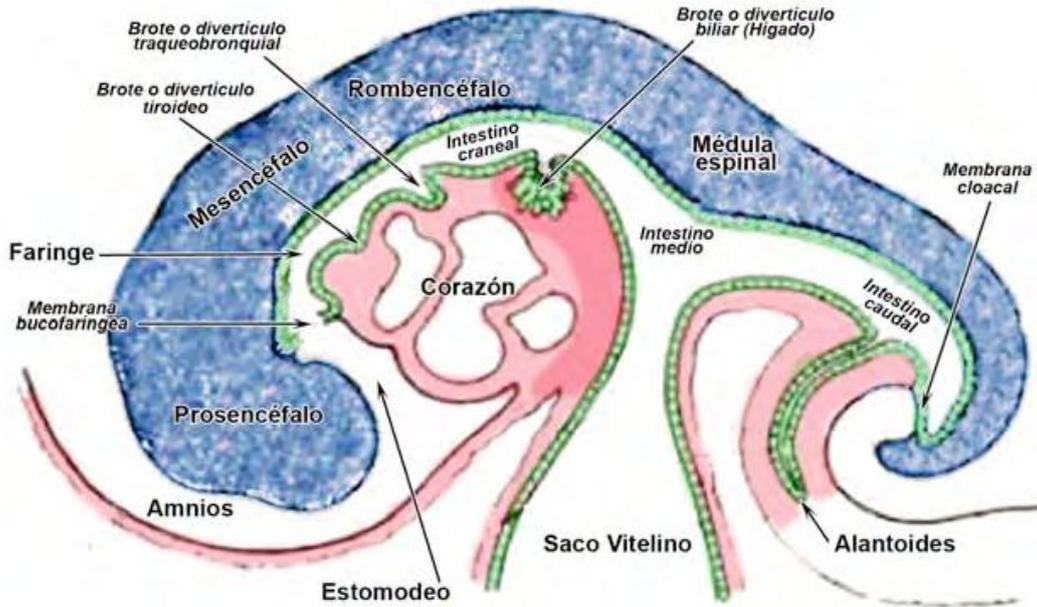


Figura 7. Sección mediana de un embrión en estado de néurula. Los componentes del tubo neural y las vesículas cefálicas ocupan la parte dorsal del embrión mientras que el tubo endodérmico y sus derivados se ubican en la parte ventral.

Las sucesivas modificaciones que muestra la faringe embrionaria durante la organogénesis temprana explican un proceso complejo, pero necesario para comprender que la faringe en un animal postnatal es un órgano común a las vías respiratorias y digestivas. Las estructuras involucradas en el delicado reflejo de deglución que permite el paso de alimentos líquidos y sólidos exclusivamente a las vías digestivas, mientras se evita el ingreso a las vías respiratorias, tienen a la faringe como el centro de operaciones de estos movimientos. Además, la cavidad de la faringe se encuentra en comunicación con el oído medio (cavidad timpánica) por medio de la trompa auditiva y esta organización anatómica es de suma importancia para mantener tensa la membrana del tímpano. La faringe es un órgano musculo membranoso que carece de un armazón óseo o cartilaginoso y los músculos que forman sus paredes se desarrollan a partir del mesénquima mesodérmico de los arcos viscerales.

En la parte más caudal del piso de la faringe aparece un brote o divertículo endodérmico, divertículo traqueobronquial, que crece hacia ventral y caudal. Este divertículo respiratorio representa el origen de la laringe, la tráquea, los bronquios y los pulmones. La continuación del intestino craneal por detrás del brote respiratorio se transforma en el futuro esófago que quedará en íntima relación con la tráquea (Figuras 7 y 10).

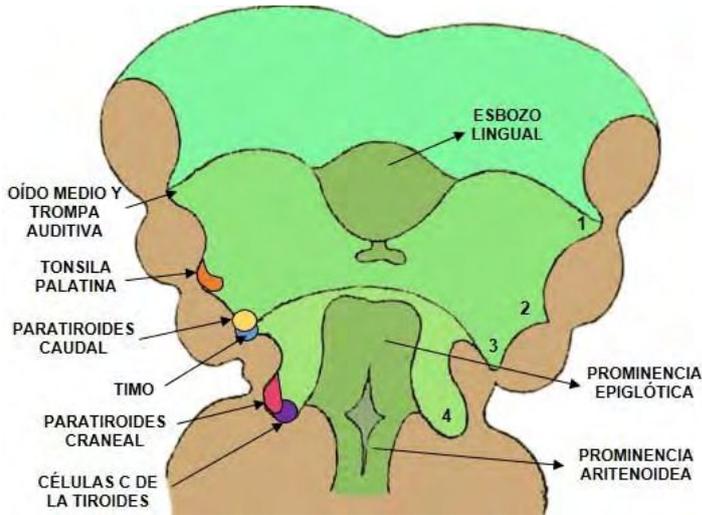


Figura 9. Estructuras derivadas de las bolsas faríngeas. Se observa el piso de la faringe con los primordios de la laringe y de la lengua. Los números indican las bolsas faríngeas

Desarrollo del sistema respiratorio

El divertículo respiratorio o traqueobronquial o esbozo laringotraqueo-bronco-pulmonar se origina a partir del endodermo del piso de la faringe primitiva a nivel de la cuarta bolsa faríngea.

En la superficie lateral del intestino aparece un surco: el surco laringotraqueal que crece hacia caudal. Este surco coincide internamente con las crestas traqueobronquiales que indican la separación del divertículo respiratorio del futuro esófago. El crecimiento de las crestas traqueobronquiales finaliza con la fusión de las mismas y la formación del tabique traqueoesofágico, que separa definitivamente la tráquea del esófago (Figura N° 10).

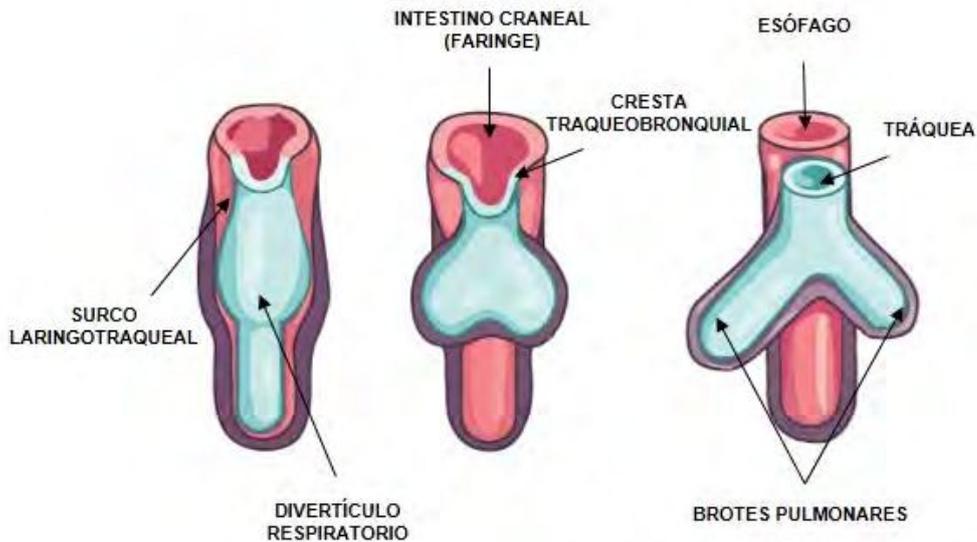


Figura 10. Tabicamiento del intestino craneal en esófago y divertículo respiratorio.

La extremidad caudal del esbozo muestra el crecimiento de dos evaginaciones, los brotes broncopulmonares o esbozos pulmonares. Estos pequeños brotes representan los primordios de los bronquios y de los pulmones. La porción indivisa que se extiende desde la faringe hasta el nacimiento de los brotes se alarga progresivamente con el crecimiento del embrión-feto y su primera parte da origen a la laringe, mientras que el resto forma la tráquea.

El endodermo del divertículo respiratorio aporta el epitelio que reviste la luz de los conductos respiratorios mientras que los tejidos cartilaginoso, muscular y conectivo que forman las restantes partes de estos conductos respiratorios derivan del mesodermo circundante (Figura N° 11).

La evolución del aparato respiratorio durante la organogénesis comienza en la cuarta semana de gestación en el humano (13 días en cerdo) y los cambios se observan en la parte dorsal del embrión (Figura 11. A). El brote respiratorio se ubica inmediatamente ventral al intestino embrionario, tal como se puede observar en los distintos cortes transversales de embriones en distinto grado de desarrollo. La parte más caudal del brote crece hacia el interior de la cavidad celómica, ubicándose en dorsal del corazón (Figura 11. B). Esta porción del brote que se diferenciará en la parte torácica de la tráquea, los bronquios y los pulmones quedará incluida dentro de la cavidad por delante del músculo diafragma y tapizada por la pleura. El resto de las vías respiratorias que se forman más craneal dan origen a la laringe y la parte cervical de la tráquea que quedan alojadas en el cuello del individuo.

Laringe

La laringe es una estructura tubular con un esqueleto cartilaginoso que le permite modificar su luz por la acción de músculos específicos. Por lo tanto, regula la cantidad y velocidad de la columna de aire que ingresa y egresa de los pulmones. Los distintos cartílagos que forman parte de su pared se forman a partir de las células de las crestas neurales de los tres últimos arcos viscerales, mientras los músculos intrínsecos de la laringe son derivados del mesodermo de los mismos arcos. El brote endodérmico laringotraqueal forma la cubierta o superficie interna del órgano (membrana mucosa) que queda incluida en el interior de las estructuras derivadas de los arcos branquiales cuarto, quinto y sexto.

El suelo de la faringe embrionaria también colabora en la formación de la entrada a la laringe (Figura 9). En rostral del surco laringotraqueal un crecimiento impar del mesénquima forma un relieve denominado prominencia epiglótica. Al mismo tiempo, el crecimiento de los bordes del surco laringotraqueal origina dos prominencias longitudinales (prominencias aritenoideas). Entre estas estructuras queda delimitada una abertura en forma de T que representa el orificio de comunicación entre la faringe y la laringe. Este orificio permanece cerrado durante la mayor parte de la vida fetal ya que el intercambio gaseoso se realiza en la placenta y los pulmones no son funcionales hasta el nacimiento.

Las cuerdas vocales son estructuras internas de la laringe que se proyectan hacia el interior de la cavidad y participan activamente en la fonación. Están formadas por músculo, ligamento y

túnica mucosa, sólo esta última es un derivado endodérmico. Las cuerdas vocales se desarrollan como pliegues o láminas desde las paredes laterales de la laringe y progresivamente crecen hacia la luz del órgano.

Tráquea

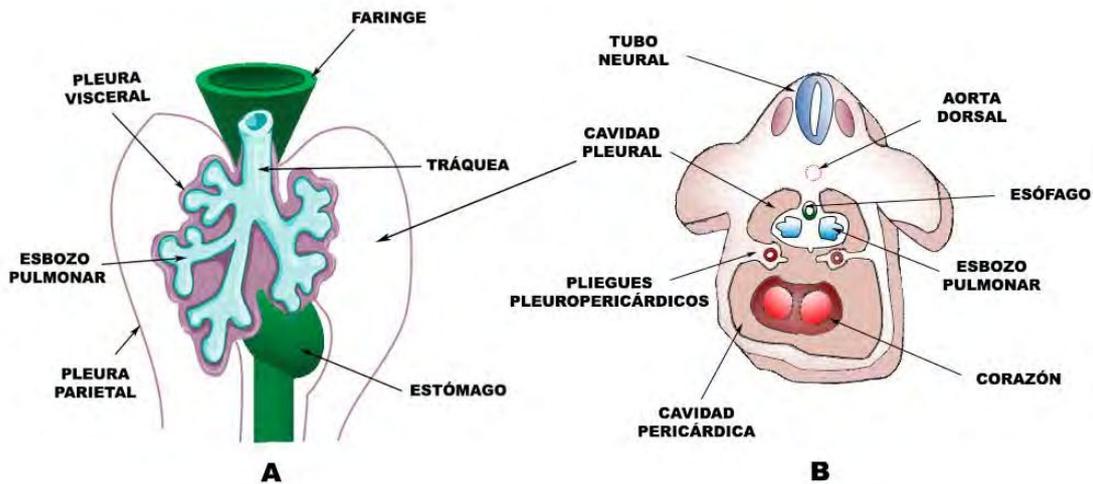


Figura 11. A: Esquema de una vista ventral donde se observa la tráquea con sus dos partes presuntivas (cervical y torácica) y a continuación los esbozos pulmonares que surgen por división de los bronquios. B: Esquema de una sección transversal del tronco del embrión durante el proceso de división de la cavidad celómica. Se observa en la parte dorsal, el intestino craneal y ventral a él, los esbozos pulmonares recubiertos por pleura visceral. Los pliegues pleuropericárdicos se encuentran en crecimiento, por lo cual la cavidad pericárdica aún se encuentra en comunicación con la cavidad pleural.

La tráquea es un largo tubo que recorre todo el cuello y la mitad craneal de la cavidad torácica. Está provisto de un esqueleto formado por anillos de cartílago y músculo liso. Como se explicó previamente se forma a continuación de la laringe del esbozo laringo-traqueal. Es por lo tanto el órgano que transporta el aire desde la laringe hasta los bronquios principales, los cuales no son otra cosa que una simple bifurcación de la tráquea. Este conducto crece rápidamente en longitud, acompañando el alargamiento de las regiones cervicales del feto y queda situado ventral al esófago, localizándose tanto en el cuello como en la parte craneal de la cavidad torácica (Figura N° 11).

Bronquios y pulmones

El extremo caudal ciego del esbozo laringo-traqueo-bronco-pulmonar aparece bilobulado (dividido en dos lóbulos). Muestra un rápido crecimiento y progresivamente se transforma en el **esbozo pulmonar**. Ambos esbozos pulmonares, derecho e izquierdo, siguen creciendo hacia

lateral y caudal para ponerse en contacto con la pleura visceral de su respectivo saco pleural (Figura N° 11, 12 y 13). Tal como se detalló en el capítulo de formación de cavidades, la hoja somática del mesodermo lateral reviste la cavidad celómica y su capa más profunda se transforma en pleura parietal, mientras la hoja esplácnica del mesodermo que recubre el endodermo, forma la pleura visceral que recubrirá los pulmones.

La tráquea se dicotomiza en dos bronquios principales y cada uno de ellos porta en su extremo el esbozo pulmonar. Los bronquios principales se subdividen para formar los bronquios lobares los cuales ventilarán los lóbulos de cada pulmón. Inicialmente se forman tres bronquios lobares para el pulmón derecho y dos para el izquierdo, este patrón se mantiene en los humanos, mientras que en los animales evolucionan para dar origen a cuatro bronquios lobares para el pulmón derecho y dos para el izquierdo. De esta manera queda establecido el patrón de lobulación de los pulmones. Los bronquios lobares se ramifican en bronquios segmentarios, estos en bronquiolos de menor tamaño que se prolongan en bronquiolos distales que finalmente originan los alvéolos. El análisis experimental ha demostrado que tanto el epitelio derivado del endodermo como el mesénquima mesodérmico vecino son necesarios para la normal morfogénesis del pulmón. En las primeras etapas del desarrollo los pulmones no ocupan su posición definitiva, por el contrario se ubican en dorsal del corazón y del hígado. El crecimiento progresivo del parénquima pulmonar y la separación de la cavidad torácica de la cavidad abdominal por el músculo diafragma lleva a los pulmones a su posición definitiva (Figura N° 12).

El intercambio gaseoso se realiza en los bronquiolos distales y en los **alveolos pulmonares**. Desde una observación histológica se confirma que en los bronquiolos distales y en los alvéolos hay una notable disminución del tejido conjuntivo y un aumento de la densidad de capilares sanguíneos pulmonares por unidad de superficie. Esta arquitectura se obtiene en la segunda mitad de la gestación, por lo cual el nacimiento de individuos prematuros viene siempre acompañado por una falta de madurez del tejido pulmonar. El árbol bronquial fetal contiene líquido (principalmente líquido amniótico) que en el momento del parto y al realizarse la primera inspiración es eliminado por diversos mecanismos.

En las etapas iniciales los alvéolos se originan como cordones sólidos de células cúbicas, pero a medida que la luz de los bronquiolos va penetrando en la estructura del alvéolo, su epitelio se va aplanando. Algunas de estas células (neumocitos tipo II) producen una secreción fosfolipoprotéica llamada surfactante que permite que la luz del alveolo no colapse y permanezca abierta.

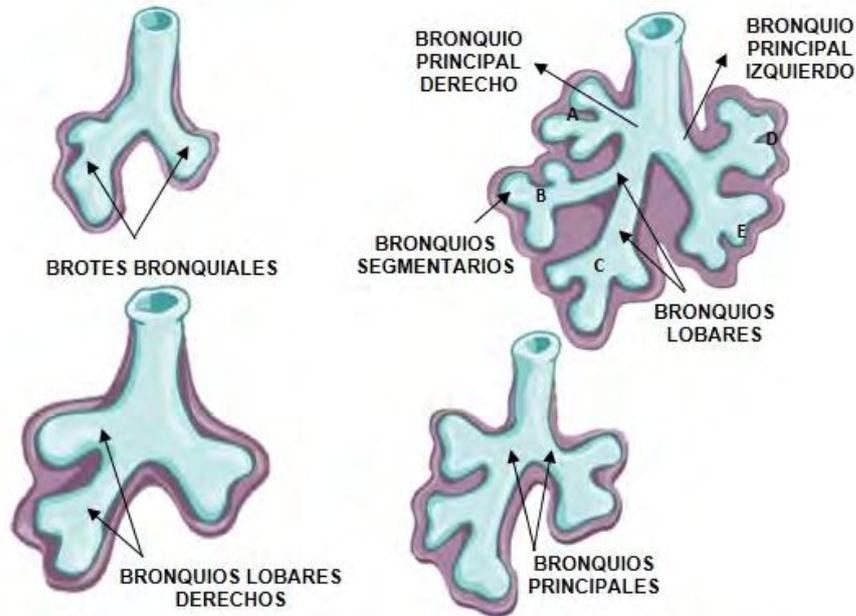


Figura 12. En los esquemas de la izquierda se observa como los esbozos pulmonares crecen por división de los bronquios primarios en bronquios lobares. A la derecha se esquematiza la interacción progresiva entre el brote respiratorio endodérmico con el mesénquima circundante para formar los pulmones. A, B y C lóbulos craneal, medio y caudal del pulmón derecho. D y E lóbulos craneal y caudal del pulmón izquierdo de humano.

Etapas del desarrollo pulmonar

Cuando se observa bajo el microscopio el pulmón embrionario en distintos estadios del desarrollo se puede observar que progresivamente en los bronquiolos distales y en los alvéolos hay una disminución del tejido conjuntivo con un aumento de la densidad de capilares sanguíneos por unidad de superficie. Esta modificación es esencial para que los capilares sanguíneos queden en yuxtaposición con las paredes de los alveolos pulmonares (Figura 13). Por esta razón, desde el punto de vista histogénico el desarrollo pulmonar se divide en las siguientes tres etapas:

- En la **etapa pseudoglandular** (aspecto de tejido glandular) se genera el aparato de conducción de aire, integrado por los bronquios, bronquiolos propiamente dichos y los bronquiolos terminales.
- Durante la **etapa canalicular** aparecen los primeros componentes que intervienen en la ventilación pulmonar, o sea los bronquiolos respiratorios y los conductos alveolares. Además aumenta el calibre de los conductos formados en el período anterior y se intensifica la vascularización del órgano.
- La **etapa alveolar** representa el último periodo de cambios hacia un órgano funcional. Los pulmones aumentan su vascularización y se desarrollan los sacos alveolares. Las paredes alveolares quedan revestidas por células muy delgadas, los neumocitos I. En esta etapa aparecen también los neumocitos II secretores de surfac-

tante, agente que facilita el intercambio gaseoso, mantiene la distensión alveolar y evita el deterioro del epitelio por acción del aire.

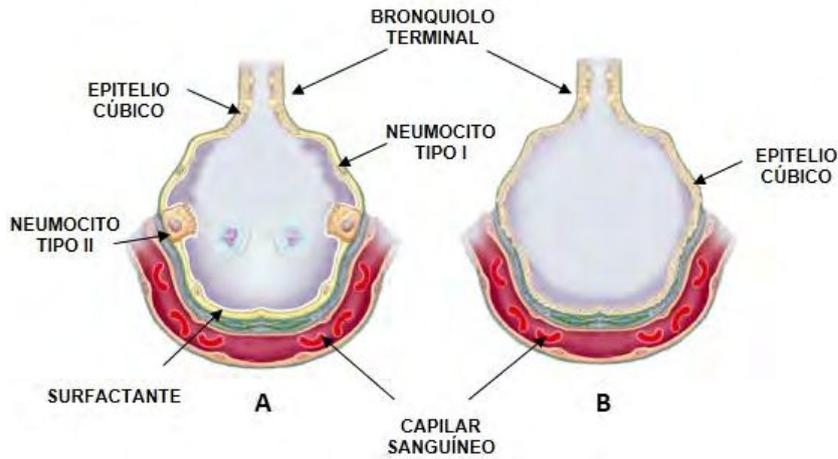


Figura 13. Esquema del desarrollo alveolar. En las figuras A y B se pueden apreciar el cambio estructural que sufre el parénquima pulmonar durante el desarrollo. El aplanamiento del epitelio que recubre los alveolos es acompañado por la reducción de tejido conectivo que permite el contacto directo del alveolo respiratorio con el capilar sanguíneo.

Desarrollo del sistema digestivo

La primera parte del intestino craneal evoluciona como la faringe embrionaria. Tal como se mencionó anteriormente, en ella hay que considerar los derivados de las bolsas faríngeas, el desarrollo de la mucosa que recubre la lengua y la formación de la glándula tiroides. Sin embargo, el aparato digestivo comienza con la boca y esta porción no es un derivado endodérmico sino una evolución del estomodeo o boca primitiva.

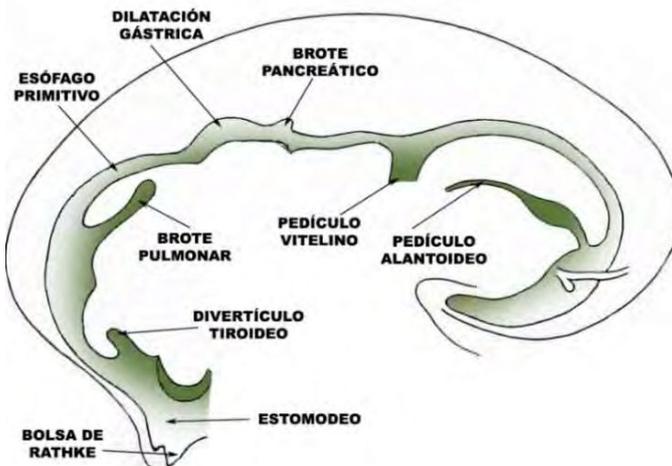


Figura 14. Sección mediana de un embrión donde se observa la ubicación del estomodeo, el nacimiento de la Bolsa de Rathke y el punto de origen de la lengua.

El **estomodeo** es el espacio que queda entre los arcos branquiales en desarrollo y por debajo del prosencéfalo. Esta cavidad se ubica dorsal al corazón, está ampliamente comunicada con la cavidad del amnios y al principio la membrana bucofaríngea u orofaríngea la separa de la faringe embrionaria. (Figuras 14 y 15). El crecimiento del primer arco branquial completa hacia lateral y ventral las paredes del estomodeo que se encuentra tapizado por el ectodermo. De forma que los componentes óseos y musculares que componen las paredes de la boca se forman a partir de las poblaciones celulares del primer arco branquial, mientras que la mucosa que tapiza la cavidad oral es un derivado del ectodermo.

Dos elementos son importantes resaltar cuando se considera la evolución del estomodeo. De su parte dorsal se desarrolla una evaginación o divertículo llamada Bolsa de Rathke, la cual dará origen a la parte glandular de la Hipófisis (adenohipófisis). Esta bolsa crece hacia dorsal y va a llegar a contactar con el infundíbulo del prosencéfalo secundario, de donde nace la parte neural de la Hipófisis (neurohipófisis).

La parte ventral del estomodeo progresivamente es invadida por la prominencia lingual. Este relieve se forma por el crecimiento mesodérmico pero como se ha explicado previamente, posee una cubierta endodérmica derivada de la faringe embrionaria.

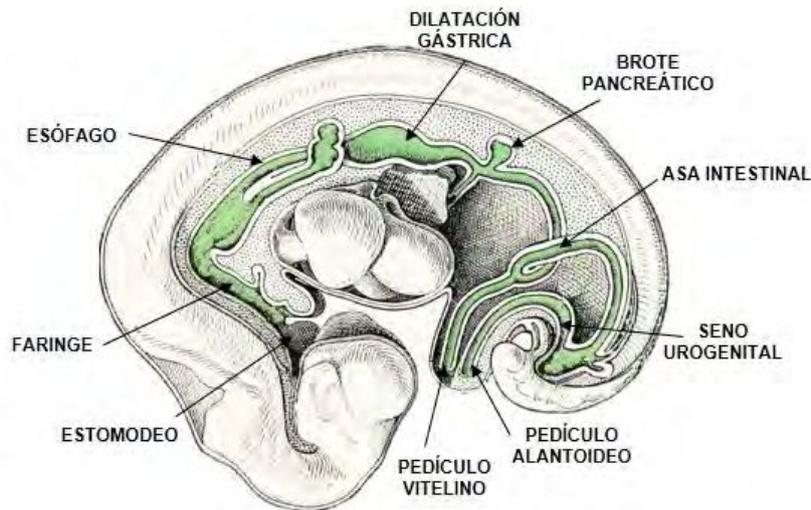


Figura 15. Esquema de la sección mediana de un embrión. Se observan las partes del intestino primitivo y la ubicación del estomodeo.

Desarrollo del intestino craneal

Como hemos visto la faringe es un órgano común a los aparatos digestivo y respiratorio. La descripción de su desarrollo se ha realizado en el apartado de respiratorio del presente capítulo.

A continuación de la faringe el intestino craneal es un tubo hueco de pequeño diámetro que posee una membrana que tapiza su luz (túnica mucosa) derivada del endodermo y un recubri-

miento de tejido muscular liso o estriado de origen mesodérmico. Esta parte del tubo se la conoce como esófago y comunica la faringe con la primera dilatación del intestino (estómago). El esbozo inicial del **esófago** queda establecido en el estadio de néurula. Al principio es un segmento corto que se alarga progresivamente como resultado del crecimiento de la región cervical y torácica, del desplazamiento del corazón y del crecimiento del primordio respiratorio.

En un primer momento la luz de este órgano se encuentra ocluida por la proliferación del epitelio que la reviste, constituyendo una estructura tubular maciza. Hacia el final del periodo embrionario, se produce la “recanalización”, proceso por el cual aparecen vacuolas en el epitelio que se fusionan para recuperar la luz del órgano.

Completada la organogénesis, el esófago queda formado por tres porciones continuas: (a) la parte cervical que recorre todo el cuello acompañando a la tráquea; (b) la parte torácica que atraviesa el tórax dentro del mediastino; y (c) la reducida parte abdominal que desemboca en el estómago (Figura 16).

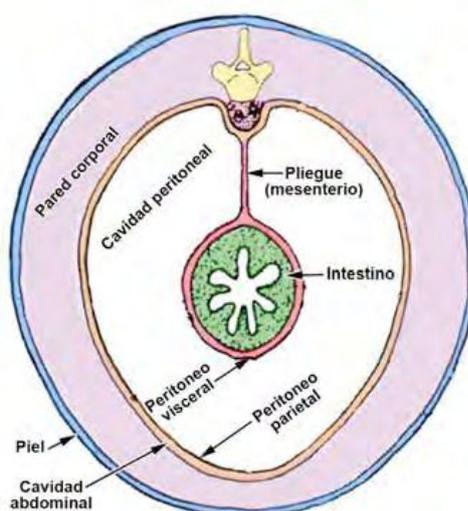


Figura 16. Sección transversa esquemática que muestra la disposición general del intestino en relación con la serosa peritoneal.

Básicamente luego de la faringe, el tubo intestinal (esófago, estómago e intestino) posee una estructura en capas o tunicas que desde el interior hacia la periferia son: una túnica mucosa y submucosa derivadas del endodermo, donde se puede observar distintos tipos de glándulas que varían según el sector que consideremos; una túnica muscular de músculo liso derivado del mesodermo formada por dos capas con diferente dirección (longitudinal y circular), y una túnica serosa (dentro de la cavidad celómica) o adventicia con tejido conectivo (en el cuello) derivado del mesodermo.

El **estómago** se esboza como una dilatación sagital fusiforme del tubo intestinal, con un borde dorsal convexo (curvatura mayor) y uno ventral cóncavo (curvatura menor). Está sostenido por los dos mesenterios (dorsal y ventral) y su evolución difiere notablemente entre las especies, ya que los animales con estómago policavitario (bovinos, ovinos, caprinos, camélidos y cérvidos) poseen un estómago dividido en distintos compartimientos. En este capítulo anali-

zaremos brevemente el desarrollo de un estómago monocavitario como el que aparece en los carnívoros, porcinos, equinos, roedores y lagomorfos.

El estómago embrionario cambia de posición a expensas de dos giros que experimenta durante su desarrollo. El primero es una rotación sobre el eje longitudinal del órgano y el segundo es una rotación sobre el eje vertical o transversal. Estos giros del estómago van acompañados por los mesenterios (dorsal y ventral) embrionarios. Cuando rota el estómago los dos mesos que sostienen el órgano se alargan y cambian de posición. De esta forma el meso dorsal y ventral se transforman en dos pliegues serosos que unen el estómago a los órganos vecinos: el omento mayor y el omento menor. El primero está en relación a la curvatura mayor y el segundo unido a la curvatura menor del estómago (Figura 17).

Un brote endodérmico procedente del intestino embrionario se ubica dentro del mesenterio dorsal (futuro omento mayor) y evoluciona para formar el **páncreas**, mientras que una condensación mesodérmica en el mismo pliegue seroso se diferencia para formar el **bazo**. En el interior del mesenterio ventral (futuro omento menor) un brote del intestino forma el **árbol biliar del hígado** e interactúa con el mesénquima del septum transversum para formar los otros componentes del órgano. De manera que finalizado el desarrollo, los omentos (epiplones) unen el estómago al hígado (omento menor) y al páncreas (omento mayor) (Figura N° 17).

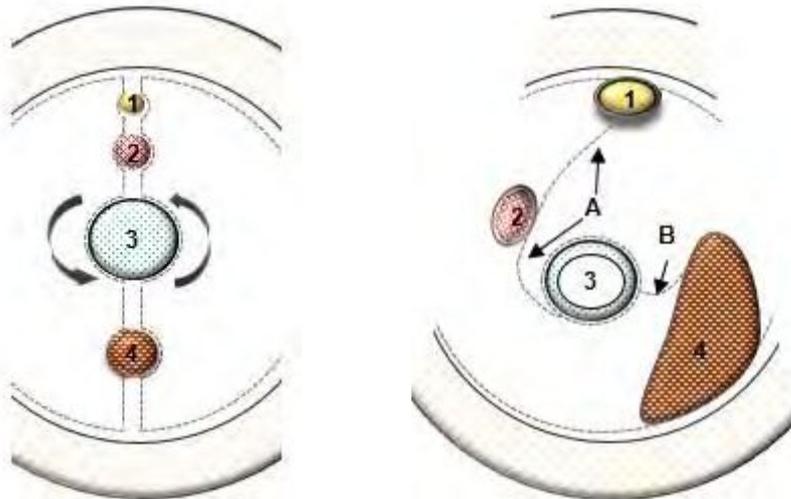


Figura 17. Representaciones esquemáticas que muestran el desarrollo de un estómago monocavitario y los omentos que lo sostienen. 1: Páncreas, 2: Bazo incluidos en el mesenterio dorsal; 3: Estómago y 4: Hígado incluido en el mesenterio ventral primitivo. A: indica el largo omento mayor derivado del meso dorsal. B: indica el omento menor que une el estómago con el hígado derivado del meso ventral. Las flechas curvas indican el sentido de giro del estómago.

El estómago policavitario de los rumiantes experimenta al principio el mismo patrón de desarrollo que el estómago monocavitario, pero poco después comienzan a formarse los cuatro compartimientos propios de estas especies. Estas cámaras gástricas se hacen evidentes y aparecen delimitados por surcos en el embrión bovino de 20 mm de longitud. Se hallan alineados uno tras otro y ubicados en caudal al diafragma y al hígado. A medida que avanza el desarrollo, los esbo-

zos de los compartimientos gástricos experimentan una serie de desplazamientos que conducen al estómago de los rumiantes a adquirir una forma típica de herradura. El desarrollo de los omentos menor y mayor al principio sigue el mismo patrón que se describió previamente, pero la aparición y el desplazamiento de los compartimientos modifican la disposición anatómica en estas especies. El estómago de los rumiantes y sus variaciones morfológicas son el resultado de la adaptación al tipo de alimentos de los diferentes ecosistemas, de este modo su fisiología digestiva es un sistema flexible que permite concentrar el alimento ingerido.

Por detrás del estómago, la parte final del intestino craneal forma la primera porción del duodeno (duodeno craneal) que representa el comienzo del intestino delgado. En esta porción se ubicará la desembocadura del conducto biliar procedente del hígado y la del páncreas a través de uno o dos conductos según la especie. Estructuralmente la mucosa del duodeno craneal es diferente al resto del duodeno, ya que en estos centímetros iniciales (5 cm en perro y 18 cm en caballo) aparece una serie de glándulas propias de este sector del intestino.

Desarrollo del intestino medio y caudal

La parte media del intestino primitivo prolifera intensamente e incrementa notablemente su longitud. En su estructura básica pueden observarse las tres túnicas básicas de la pared del intestino embrionario: una túnica mucosa y submucosa derivada del endodermo, una túnica muscular (con dos capas de disposición interna circular y externa longitudinal) y la túnica serosa ambas derivadas del mesodermo esplácnico (Figura 18).

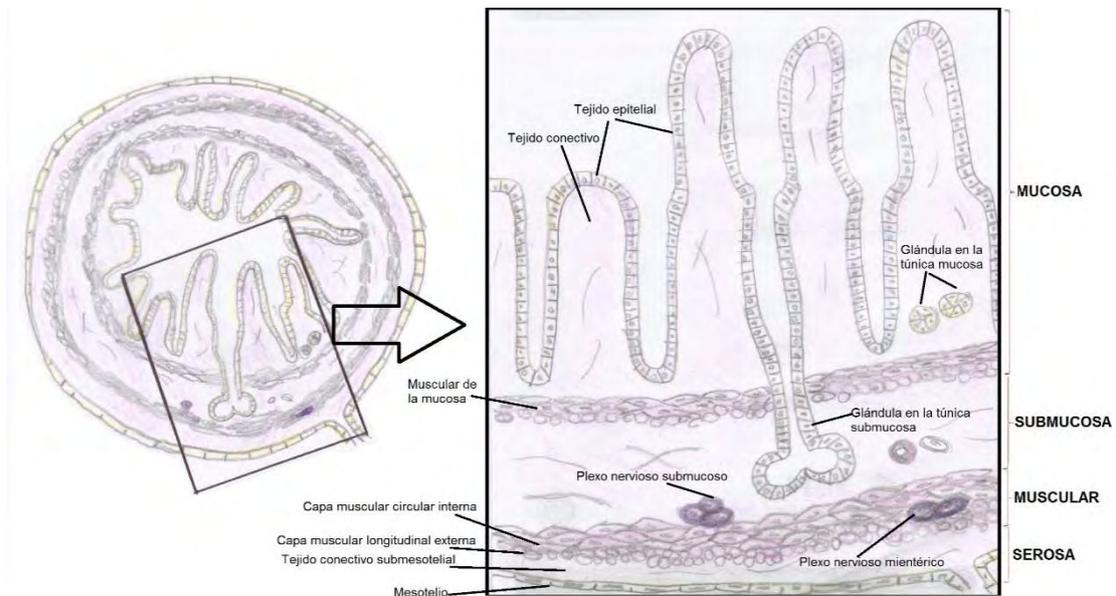


Figura 18. Esquema de una sección transversal de la pared del intestino donde se puede observar la organización en capas o tunicas.

Es tan notable el crecimiento de esta porción del intestino que para tener una idea, solo la primera mitad del asa intestinal dará origen en un bovino a 40 metros de *yeyuno*. Este proceso se realiza principalmente en la vecindad de la arteria mesentérica craneal, y la mayor parte del intestino estará irrigado por arterias derivadas de este vaso original.

El intestino embrionario está sostenido en toda su longitud por un mesenterio dorsal, mientras un mesenterio ventral incompleto mantiene fijo el intestino craneal y una pequeña porción del intestino medio a la pared ventral de la cavidad celómica. El crecimiento progresivo alarga el intestino y se forma un asa intestinal comunicada aun con el saco vitelino que contiene en el meso dorsal la arteria mesentérica craneal. El asa intestinal primitiva posee cinco segmentos continuos (Figuras N° 19 y 20): (a) el primer segmento es horizontal, representa la continuación del estómago y corresponde al duodeno; (b) el segmento siguiente está formado por una rama descendente de la cual se origina el yeyuno, (c) le sigue una porción muy corta conocida como vértice del asa, que mantiene su unión con el saco vitelino a través del pedículo vitelino, (d) a continuación aparece una rama ascendente que forma el ciego y el colon; (e) el último segmento que es corto, y de dirección horizontal y se transforma en el intestino recto.

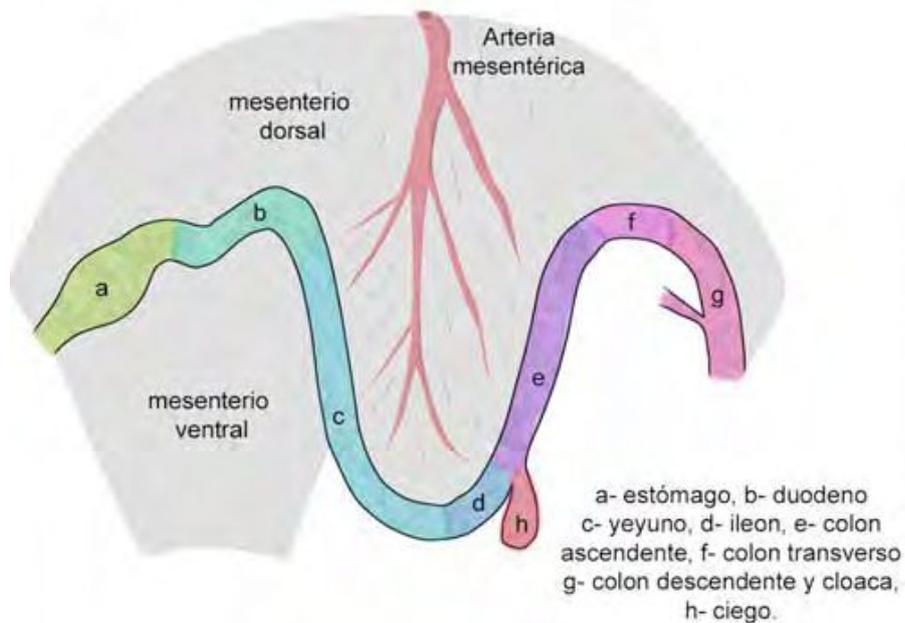


Figura 19. Esquema del asa intestinal primitiva de un embrión. Nótese la relación de esta estructura con la arteria mesentérica craneal.

Como mencionamos previamente, en el interior del mesenterio se ubica la arteria mesentérica craneal que se dirige hacia el vértice del asa, procedente de la arteria onfalo-mesentérica. Merced a un giro de 360° del asa intestinal primitiva alrededor de la arteria mesentérica craneal, las distintas porciones del intestino cambian de ubicación y continúan su delimitación y desarrollo. El duodeno, que ha sido desplazado a la derecha por la rotación del estómago, forma un asa abierta en dirección craneal, y el colon, un arco abierto en dirección opuesta. En el yeyuno se pliega sobre sí mismo para formar asas (asas yeyunales) debido al rápido alargamiento de la rama descendente que no es acompañado en la misma medida por el desarrollo del mesenterio. El esbozo

del ciego aparece cerca del vértice como una protuberancia que delimita el intestino delgado del intestino grueso. En este último órgano se diferencian tres porciones continuas: el colon ascendente, el colon transverso, ubicado delante de la arteria mesentérica craneal, y el colon descendente que se continúa con el intestino recto (Figuras N° 19 y 20).

El rápido crecimiento del intestino y de otros órganos como el hígado y el riñón primitivo, hace que se reduzca el espacio de la cavidad abdominal fetal. Por lo tanto, una parte del asa intestinal se aloja transitoriamente en el cordón umbilical, proceso que se conoce como *hernia umbilical fisiológica*. Una vez que la cavidad abdominal gana amplitud, el asa vuelve a ingresar y ocupar su lugar (Figura N° 21).

En todas las especies la parte descendente del asa intestinal es la que muestra el mayor desarrollo en longitud pues entre sus derivados está el yeyuno que es el sector más largo. Sin embargo, la parte ascendente del asa intestinal que forma las distintas partes del intestino grueso varía considerablemente según la especie, ya que los herbívoros poseen grandes compartimientos de esta porción del órgano. El desarrollo del intestino que hemos tomado como modelo corresponde al de los carnívoros y el hombre. En otras especies se producen diferentes transformaciones que afectan sobre todo, al colon y al ciego, adquiriendo el aspecto típico presente en cada una, para responder a las necesidades fisiológicas específicas.

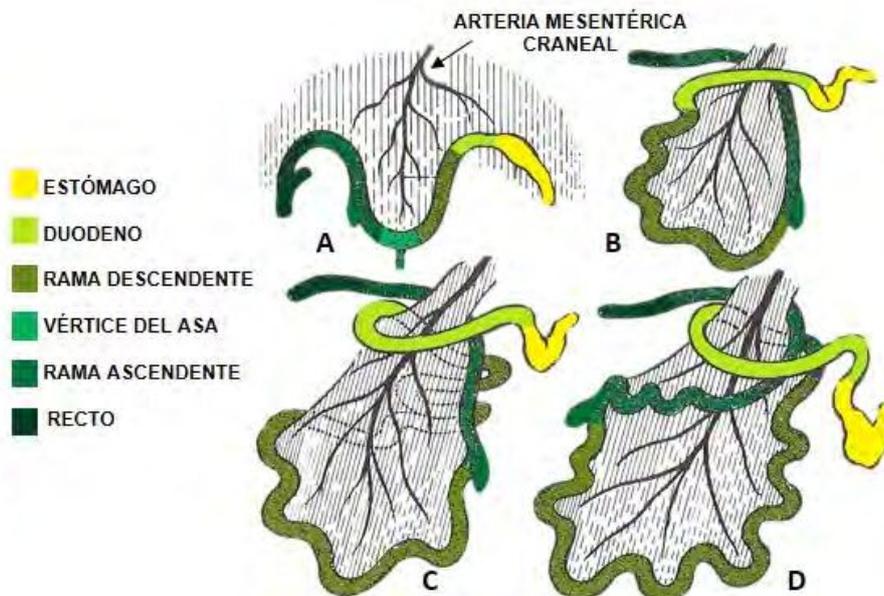


Figura 20. Esquema del desarrollo intestinal. A- Representa el asa intestinal primitiva con sus cinco porciones. B, C -Muestran el cambio de disposición que sufren las diferentes partes del asa intestinal primitiva. D- Esquema de disposición final del intestino

Se puede comprender que toda el asa intestinal se encuentra sostenida por un meso dorsal y en consecuencia los órganos que se forman a partir de ella poseen mesos derivados del original. El desarrollo del intestino provoca una serie de desplazamientos de los distintos órganos del tubo que progresivamente encontrarán su posición definitiva, pero el sistema básico de sostén de estos órganos es un derivado del mesenterio dorsal del embrión. Así se encontrará

en el animal postnatal un mesoduodeno, mesoyeyuno, distintas partes del mesocolon, que no son otra cosa que las partes que pueden reconocerse del mesenterio dorsal embrionario.

La parte endodérmica del intestino es la túnica mucosa, el tejido epitelial que reviste su luz atraviesa por distintos estadios madurativos que pueden observarse con el microscopio óptico. Al principio es un epitelio simple, pero rápidamente sus células se multiplican y se hace estratificado (de varias capas), de forma que oblitera totalmente la luz intestinal. Más tarde sufre una involución que lo lleva nuevamente a un epitelio simple pero con células cilíndricas con características bioquímicas particulares (Figura N° 22).

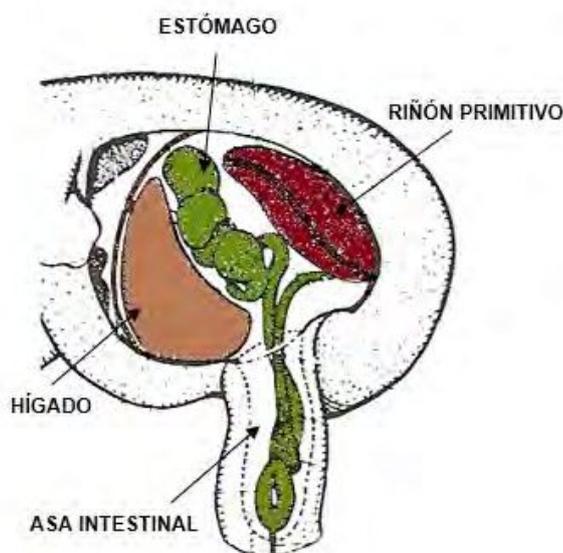


Figura 21. Desarrollo del intestino caudal. El esquema ilustra la hernia umbilical fisiológica en un embrión de rumiante.

El endodermo y mesodermo de la pared intestinal realizarán inducciones recíprocas para alcanzar la histodiferenciación definitiva del intestino. En términos generales la histogénesis y diferenciación funcional del intestino se caracteriza por las siguientes fases:

a) Fase de proliferación epitelial y morfogénesis. En este momento se produce la oclusión temporal de la luz y su posterior recanalización. El crecimiento continuo y ascendente del mesodermo subyacente al epitelio moldeará la superficie para formar vellosidades que se proyectarán hacia el lumen y en la base de las mismas, depresiones que constituirán las criptas o glándulas intestinales (Figura N° 22).

b) Fase de diferenciación morfológica de los distintos tipos celulares del epitelio. El epitelio que tapiza las criptas posee *stem cells* que mediante mitosis cuántica darán origen al resto de los tipos celulares de las criptas y vellosidades. Se trata de un epitelio que está en constante renovación (Figura N° 22).

c) Fase de maduración bioquímica y funcional de esos tipos celulares. La constitución morfológica de los diferentes tipos celulares deberá ser acompañada de una diferenciación

bioquímica y funcional. En muchos casos la diferenciación bioquímica se alcanzará después del nacimiento, en respuesta a patrones alimentarios específicos.

Las vellosidades intestinales son la unidad de absorción del intestino maduro, proceden de pliegues longitudinales semejantes a simples apéndices del epitelio que se conocen como vellosidades primitivas. El depósito y condensación del tejido mesenquimático las convierte luego en vellosidades secundarias. Las vellosidades se esbozan primero en la totalidad del intestino pero se atrofian después en el estómago y en el intestino grueso y solo permanecen en el intestino delgado de los mamíferos. Las glándulas de la lámina propia y de la submucosa se desarrollan como brotes epiteliales en la base de las vellosidades.

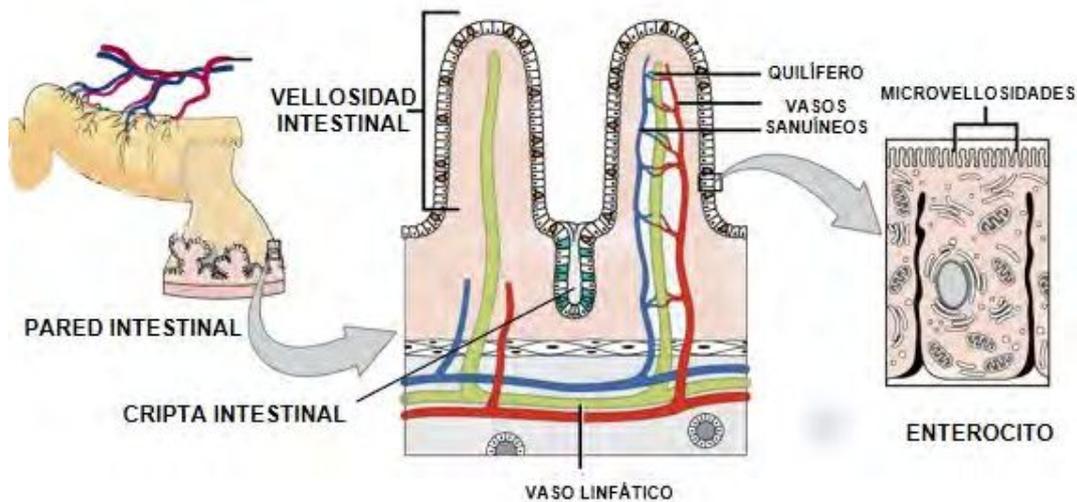


Figura 22. Esquema que muestra la estructura básica del intestino maduro. Las células epiteliales o enterocitos tapizan toda la mucosa, tanto las vellosidades como las criptas. La compleja estructura de la vellosidad incluye en el corion la presencia de abundantes vasos sanguíneos y linfáticos (quilíferos) que vehiculizan las sustancias absorbidas

En el desarrollo embrionario el papel del mesénquima mesodérmico subyacente al epitelio es determinante para el desarrollo de las vellosidades intestinales aproximadamente desde el día 14-15 del ratón (28-30 en el humano). Este proceso mediado por distintas proteínas secretadas en forma paracrina permite el continuo crecimiento de las vellosidades y luego la diferenciación de los diferentes tipos de células del epitelio intestinal desde el día 14 al 16 en el ratón (30-60 en el humano).

Además en las paredes del tracto gastrointestinal (TGI) encontramos células derivadas del ectodermo. Las células de la cresta neural vagal y sacra ingresan al intestino embrionario por el mesenterio dorsal y se diferencian en células gliales y neuronas para formar el sistema nervioso entérico que comanda la motilidad intestinal en forma automática.

Desarrollo del intestino recto y el ano

La cloaca es la porción más caudal del intestino embrionario. En algunas clases de vertebrados (reptiles, aves y anfibios) persiste durante toda la vida como un sector común de terminación de los aparato digestivo, urinario y genital. En los mamíferos en cambio, durante el desarrollo intrauterino la cloaca se separa en dos sectores y en consecuencia existe una desembocadura independiente para el sistema urogenital y otra para el aparato digestivo. Durante el desarrollo embrionario la cloaca se encuentra comunicada con el alantoides a través del pedículo alantoideo.

En forma similar a la organización anatómica que se observa en el extremo craneal del intestino primitivo, la cloaca está separada por una membrana cloacal de una depresión tapizada por el ectodermo que se conoce como proctodeo. Con el desarrollo, el proctodeo se transforma en una depresión doble que por un lado forma la depresión anal y por otro la urogenital, que terminan interviniendo en la formación de la piel que recubre ambas aberturas.

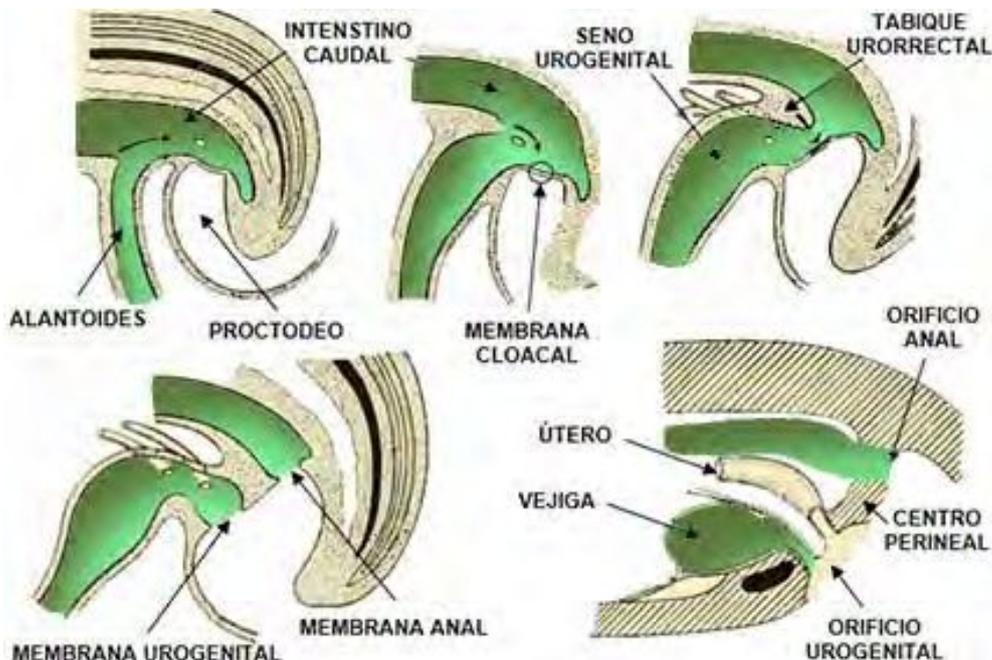


Figura 23. Esquemas simplificados de la evolución del tabique urorrectal y la separación de los orificios anal y urogenital.

En forma temprana un tabique mesodérmico comienza a separar las porciones terminales del intestino de las estructuras subyacentes (seno urogenital). El crecimiento del tabique urorrectal comienza en el ángulo formado entre la base del alantoides y el intestino caudal (Figuras N° 23). La proliferación de las células mesenquimáticas de este sector crece en dirección a la membrana cloacal actuando como un verdadero tabique que separa el intestino caudal del divertículo alantoideo. El tabique urorrectal aumenta su tamaño al mismo tiempo que se ensan-

cha la primera parte del pedículo alantoideo para formar un seno urogenital diferenciado. También son observables dos crestas (derecha e izquierda) que crecen a partir del mesodermo pericloacal y se extienden desde los laterales de la cloaca hacia la línea media para unirse luego con el tabique. La convergencia de estos tres elementos (crestas y tabique) en el plano mediano de la región cloacal forma el centro perineal que permanece a lo largo de toda la vida como un sector donde convergen distintas formaciones musculares de la región del periné.

La separación de las estructuras mencionadas por el crecimiento del mesénquima mesodérmico termina dividiendo la cloaca primitiva en dos sectores: uno dorsal, el seno anal, y otro ventral, el seno urogenital. Como el tabicamiento se prolonga hasta la membrana cloacal esta también queda dividida en dos partes: la membrana anal y la membrana urogenital. Ambas membranas mantienen cerrada transitoriamente la comunicación de estos órganos con el proctodeo original (Figura N° 23). La membrana cloacal ya dividida en anal y urogenital desaparece aproximadamente entre la 7 y 9ª semana de gestación en el humano que equivale al periodo de 50-60 días en el cerdo. La desaparición de la membrana bucofaríngea y cloacal deja al intestino comunicado con la cavidad amniótica. De hecho el feto deglute pequeñas cantidades de líquido amniótico durante toda la gestación.

El intestino caudal en su parte terminal forma el intestino recto que se abre en el ano o abertura anal. Sin embargo, los últimos centímetros del tubo se conocen como canal anal y posee tres zonas diferentes. El sector craneal o zona columnar, es derivado de la cloaca embrionaria, mientras que la zona de transición y la zona cutánea son derivados del ectodermo del proctodeo. En los caninos a ambos lados del canal anal aparecen dos sacos glandulares (sacos anales) derivados del ectodermo del proctodeo, que producen una secreción rica en feromonas. Los músculos que rodean al ano (esfínter externo e interno del ano y retractor del ano) son derivados del mesodermo circundante.

Morfogénesis de las glándulas anexas. Hígado y páncreas

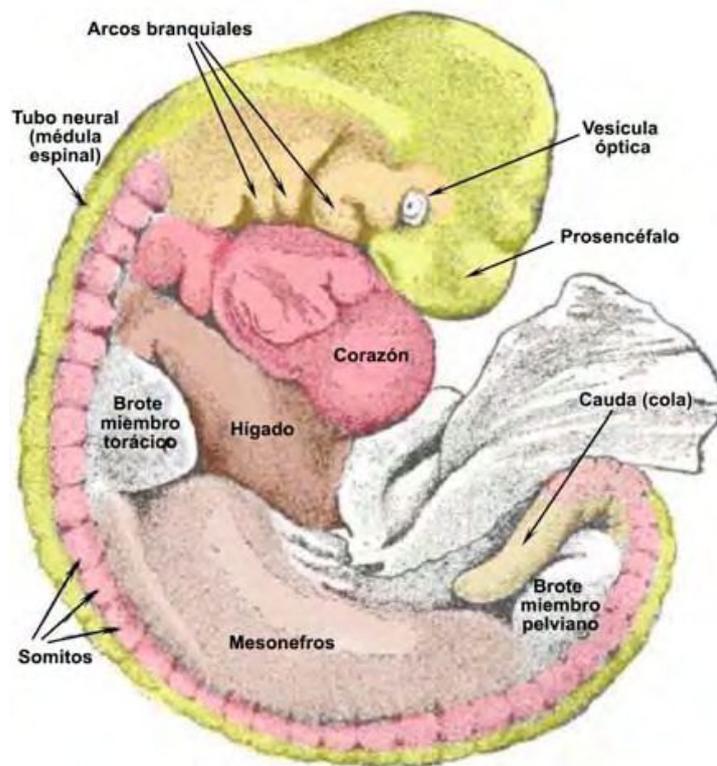
La última parte del intestino craneal también forma el primordio de tres órganos anexas al tubo digestivo que se desarrollan inmediatamente caudal al septum transversum: el hígado con la vesícula biliar y el páncreas.

El **hígado** es un órgano complejo que cumple numerosísimas funciones y su origen se observa en una etapa temprana del desarrollo. En el embrión de cerdo de 18 días con el patrón somítico casi completo aparece como un abultamiento o prominencia por debajo del corazón en desarrollo (Figura N°24). El parénquima del órgano es de origen endodérmico y estará formado por los hepatocitos y el conjunto de las vías biliares, mientras que el estroma proviene del mesodermo del septo transversum y está profusamente invadido por vasos sanguíneos desde el comienzo.

Inmediatamente caudal a la dilatación gástrica, en el intestino craneal, del sector que se transformará en la primera parte del duodeno se forma el divertículo hepático. Esta evaginación

del endodermo con forma de tubo delgado se extiende en el interior del mesenterio ventral, desde el intestino en dirección al mesénquima esplácnico del septum transverso. La señal que le indica al endodermo a formar el brote hepático proviene del corazón en desarrollo. Este mesodermo producirá factores de crecimiento (como el HGF o FCH-factor de crecimiento hepático) que actuarán sobre las células del endodermo, futuros hepatocitos que poseen receptores para dichos factores (como el c-met) y estimulan su proliferación. De este modo, el divertículo hepático crecerá y se ramificará para formar cordones o trabéculas. De las porciones proximales de estas trabéculas se formará un sistema de conductos que confluirán para constituir el conducto hepático.

En la porción craneal sólida del divertículo hepático (parte hepática) forma los cordones de hepatocitos y el sistema de conductos biliares (vías biliares) intrahepáticos. La parte caudal del divertículo hepático (parte cística) forma la vesícula biliar, el conducto cístico y el conducto colédoco que transporta la bilis hasta el duodeno (Figura N°25). En el ser humano, el hígado comienza a formarse hacia la 4^{ta} semana del desarrollo, en la 9^{na} semana representa el 10% del peso del embrión-feto y en la 12^{va} semana ya se puede observar la formación de bilis.



Embrión de cerdo de 6 mm.

Figura 24. Embrión de cerdo de aproximadamente 18-20 días de gestación con el patrón somítico casi completo. Se observan los abultamientos que corresponden al corazón, el hígado y el mesonefros. Los arcos branquiales y los brotes de los miembros también son evidentes.

El hígado cumple una serie importante de funciones durante la vida pre y postnatal, tales como: síntesis de proteínas plasmáticas (albúmina sérica), acumulación de glucógeno como reserva energética, catabolismo de muchos compuestos potencialmente tóxicos y síntesis de

bilis. Pero desde el fin del periodo embrionario hasta el final de la gestación el hígado fetal es el principal órgano formador de elementos formes de la sangre (glóbulos rojos y blancos). Esta función hematopoyética del hígado lo convierte en un órgano de gran tamaño en comparación con su tamaño final en el animal adulto. Hacia la novena semana de gestación el porcentaje de células hematopoyéticas es muy superior a la cantidad de hepatocitos presentes pero paulatinamente el número y tamaño de los hepatocitos crece y disminuye el porcentaje de tejido hematopoyético. Por esta razón, el hígado progresivamente se reduce en tamaño hasta las dos primeras semanas de vida postnatal donde se constata que ya no existe función hematopoyética en el órgano. Es importante recordar que todos los elementos necesarios para la actividad sintética del hígado fetal provienen de la sangre materna que ingresa al hígado a través de la vena umbilical.

El hígado de un animal posnatal posee un peso relativo que equivale al 1-1,5% en herbívoros y un 3-4% en carnívoros. El órgano posee un conducto hepático que en la mayoría de las especies se une al conducto cístico proveniente de la vesícula biliar. La unión de ambos conductos, hepático y cístico, forman el conducto colédoco que desemboca en la pared dorsal del duodeno (Figuras N°25 y 26).

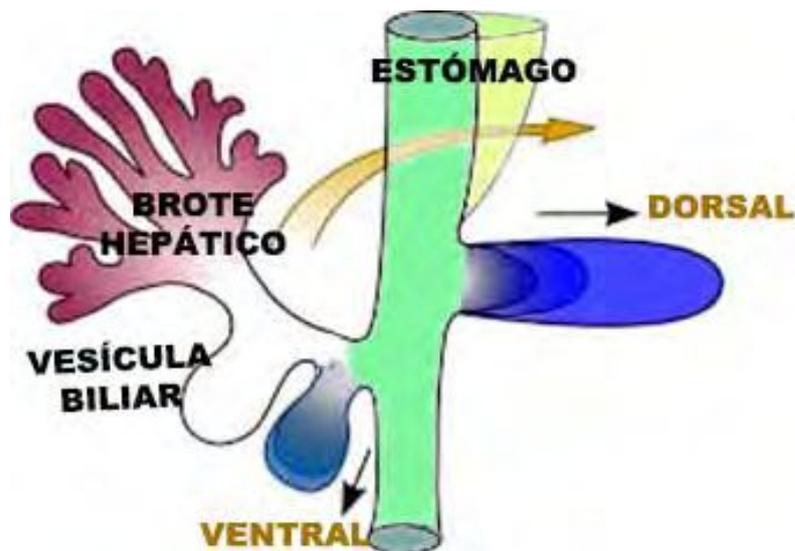


Figura N°25. Esquema del brote hepático, el brote para la vesícula biliar y los dos esbozos que forman el páncreas (coloreados de azul).

El **páncreas** se desarrolla a partir de dos brotes endodérmicos (esbozo pancreático dorsal y ventral) que forman en todas las especies dos porciones que se fusionan y por lo tanto, primitivamente posee dos conductos de desembocadura hacia el duodeno (Figura N°26). El esbozo dorsal aparece un poco más craneal, entre las hojas del mesenterio dorsal, que el esbozo ventral, proveniente de la pared ventral del duodeno, inmediatamente detrás del divertículo hepático. Ambos esbozos experimentan cambios de posición durante su desarrollo que dependen de los movimientos del estómago y del duodeno. De esta forma, los brotes se aproximan uno al otro y se fusionan al mismo tiempo que se produce una comunicación entre los conductos ex-

cretores. El grado de fusión de los conductos varía con las especies de manera, que pueden persistir ambos o involucionar uno de ellos.

Funcionalmente el páncreas consta de dos porciones, una exocrina formada por células epiteliales dispuestas en forma de acinos, cuya secreción enzimática se volcará al intestino delgado a través de los conductos descriptos. El producto de secreción tiene como función ayudar a la digestión y absorción de hidratos de carbono, grasas y proteínas ingeridas con el alimento. La parte endocrina del páncreas está representada por agrupamientos de células en pequeños islotes (islotes pancreáticos o de Langerhans) intercalados entre los acinos. El páncreas endocrino interviene en la regulación hormonal de los niveles de glucosa en sangre.

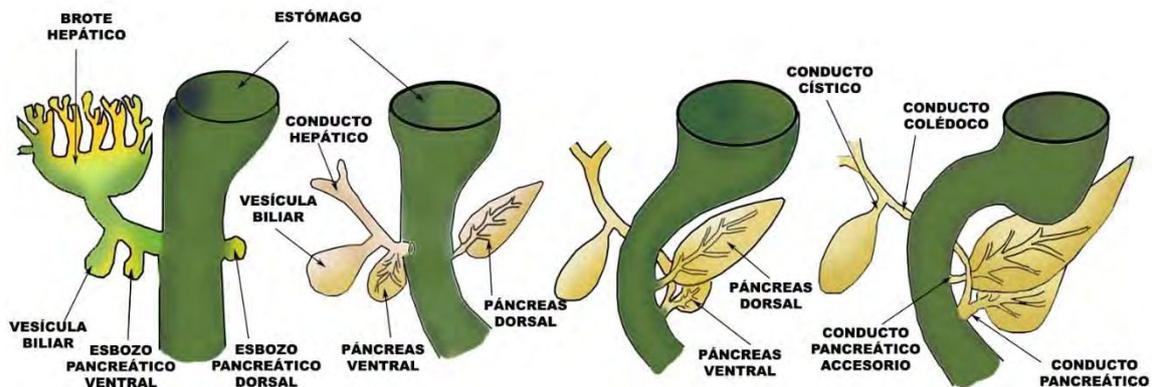


Figura N°26. Fusión de los esbozos dorsal y ventral del páncreas. Nótese la disposición final del sistema de conductos de la vía biliar y pancreática.

Referencias del capítulo

- Dyce KM, Sack WO, Wensing CJG. (2007). Anatomía Veterinaria. Tercera edición. Ed. McGraw-Hill. Interamericana. México. ISBN: 970-729-253-9
- Gilbert, W. (2005). Biología del desarrollo. 7° ed. Editorial Panamericana.
- Michel, G., SchWARZE, E. (1984). Compendio de Anatomía Veterinaria. Tomo VI. Embriología. Tercera edición. Ed. Acribia S.A. Zaragoza, España.
- Noden, D.M. Y De Lahunta, A. (1990). Embriología de los animales domésticos. Acribia.
- Gómez Dumm, C.L.A. (1989). Atlas de Embriología humana. Segunda edición. Editorial Celsius.

Actividad práctica del capítulo 8

A- CONTENIDOS DE LA ACTIVIDAD

Formación del intestino primitivo. Separación del intestino primitivo del saco vitelino. Evolución temprana del intestino craneal, medio y caudal.

Faringe y bolsas faríngeas. Relación con los arcos viscerales y derivados.

Desarrollo del aparato respiratorio. Desarrollo de laringe, traquea y pulmones. Maduración pulmonar.

Desarrollo del aparato digestivo. Formación del estomodeo y el proctodeo.

Morfogénesis y diferenciación de los órganos del tubo digestivo. Intestino craneal, medio y caudal.

Morfogénesis y diferenciación de las glándulas anexas al tubo digestivo. Hígado y Páncreas.

B- OBJETIVOS DE LA UNIDAD

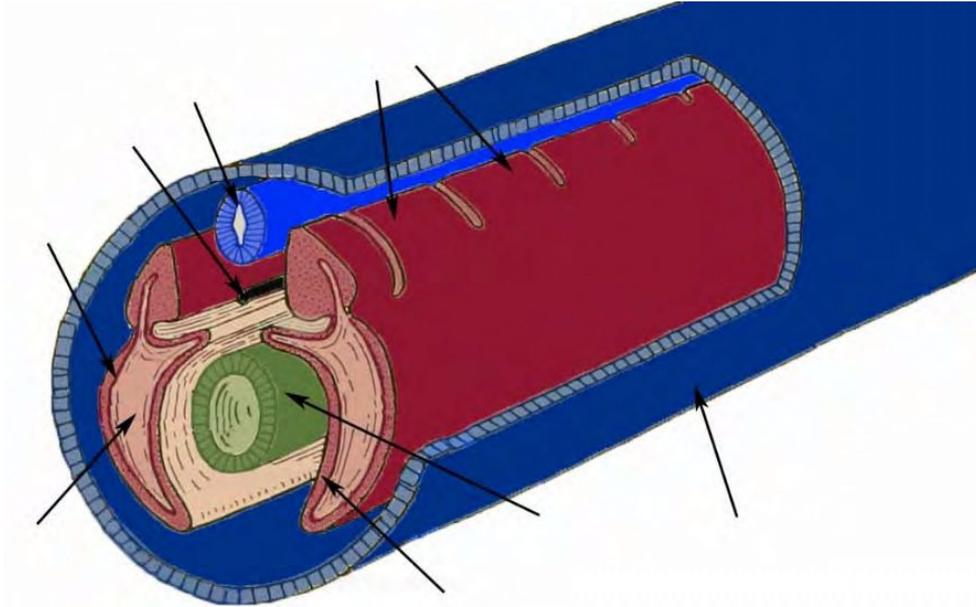
- 1- Conocer y comprender la evolución embrionaria de la hoja endodérmica.
- 2- Conocer y aplicar patrones y modelos que permitan explicar el desarrollo temprano del aparato respiratorio y digestivo.
- 3- Reconocer las diferencias del desarrollo del intestino craneal con el resto del tubo intestinal. Revisar y aplicar los conceptos aprendidos sobre las bolsas faríngeas y sus derivados.
- 4- Conocer y comprender el desarrollo de los distintos órganos del aparato respiratorio.
- 5- Conocer y comprender el desarrollo de los distintos órganos del aparato digestivo. Establecer las diferencias entre tubo digestivo y glándulas anexas.
- 6- Reconocer en esquemas, figuras y muestras de embriones los órganos del aparato respiratorio y digestivo.

C- SUGERENCIAS PARA RESOLVER LA ACTIVIDAD PRÁCTICA

Leer en detalle la información que se expone en la parte teórica y analizar los conceptos centrales de cada ítem. Consultar con otros compañeros y reflexionar sobre la comprensión que ha alcanzado. Ampliar la información de la teoría consultando los textos de la bibliografía sugerida. Consultar a los docentes del curso para conocer la opinión sobre el modo de resolución de los ejercicios que aparecen a continuación

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. EVOLUCIÓN EMBRIONARIA ENDODERMO

- 1- En el siguiente esquema se representa una sección de embrión en la etapa de neurulación. Se observa la forma tubular, producto del proceso de plegamiento del embrión, que resulta necesario para el cierre y formación del intestino primitivo. Identifique que tipo de sección se ha practicado en el embrión y a qué edad aproximada corresponden los cortes si se tratara de un cerdo. Identificar y completar las estructuras señaladas.



- 2- Debata en grupo los mecanismos básicos para la formación del intestino primitivo. Considere los factores y hechos que permiten el cierre del tubo intestinal, las capas embrionarias que intervienen para formar las paredes del tubo y la estructura final resultante. Redacte un párrafo que sintetice los conceptos.

.....

.....

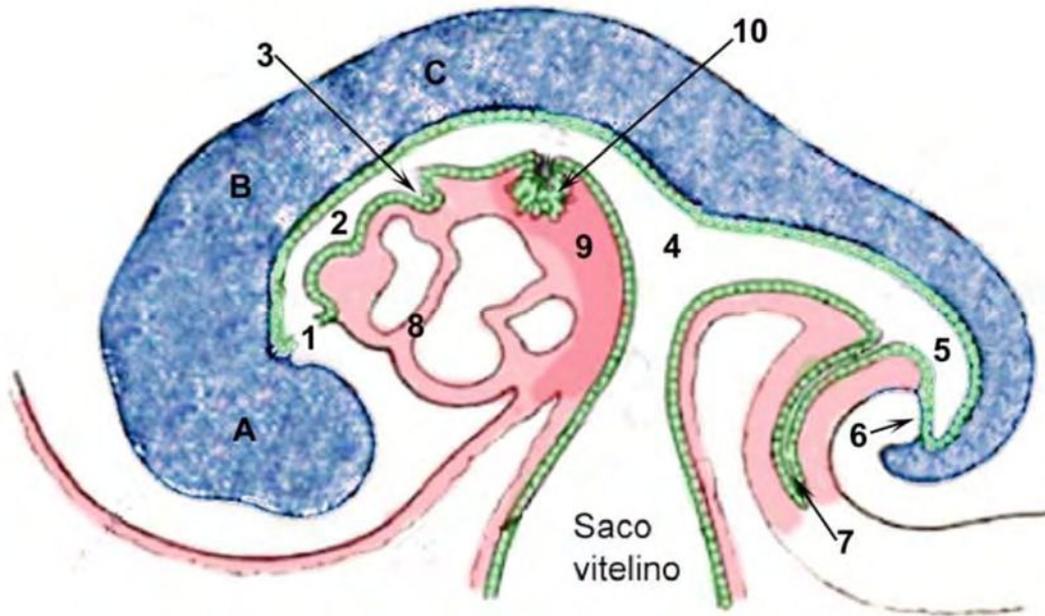
.....

.....

.....

.....

3- Observar el esquema que se presenta a continuación y:



a) Completar las referencias.

- | | |
|--------|---------|
| A..... | B..... |
| C..... | |
| 1..... | 2..... |
| 3..... | 4..... |
| 5..... | 6..... |
| 7..... | 8..... |
| 9..... | 10..... |

b) Señalar las divisiones del intestino primitivo e indicar sus límites.

.....

.....

.....

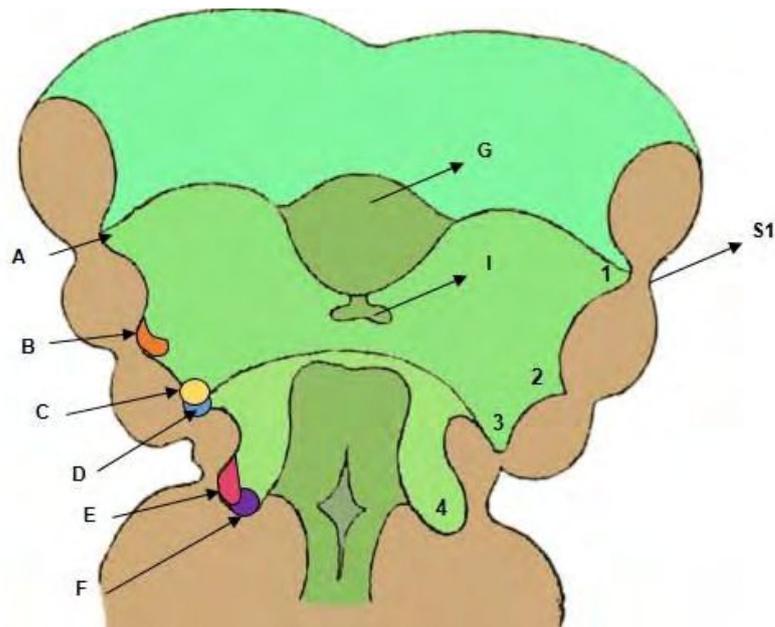
.....

.....

c) Construya una tabla de doble entrada donde pueda sintetizar las partes básicas del intestino embrionario y sus derivados divididos según el aparato corporal del que formarán parte.

4- a) Realice un repaso de los conceptos referidos a las bolsas faríngeas a partir de los conceptos trabajados tanto en el desarrollo de la cabeza y del cuello como en la evolución del endodermo.

Observe el esquema de la faringe embrionaria y complete las referencias.



- | | |
|---------|----------|
| A | B..... |
| C | D |
| E | F |
| G | H |
| I | S1 |

b) Explique el origen embriológico de los distintos componentes (mucosa, músculos, cartílagos, etc.) de la faringe y la laringe.

.....

.....

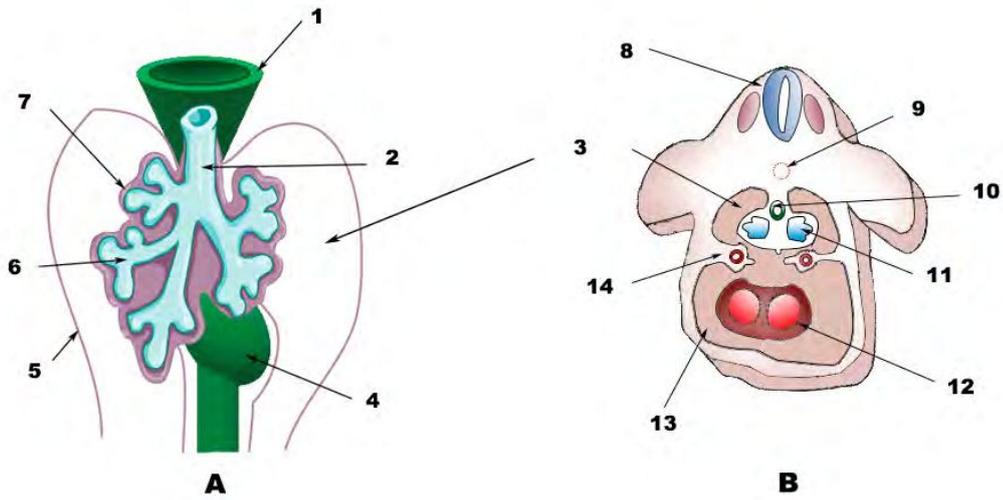
.....

.....

.....

.....

5- Analice las figuras en conjunto para comprender la organización tridimensional del embrión. Luego complete las referencias.



1.....	2.....
3.....	4.....
5.....	6.....
7.....	8.....
9.....	10.....
11.....	12.....
13.....	14.....

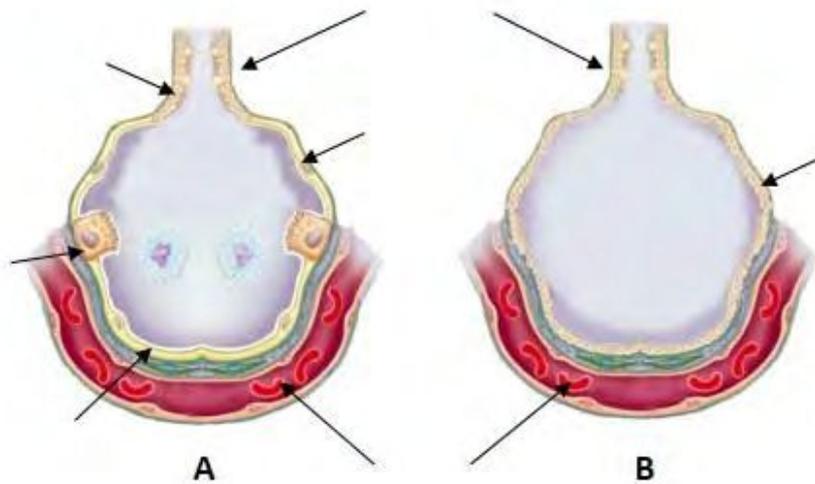
6- a) Explicar brevemente las etapas de la histogénesis pulmonar.

.....
.....
.....
.....
.....
.....

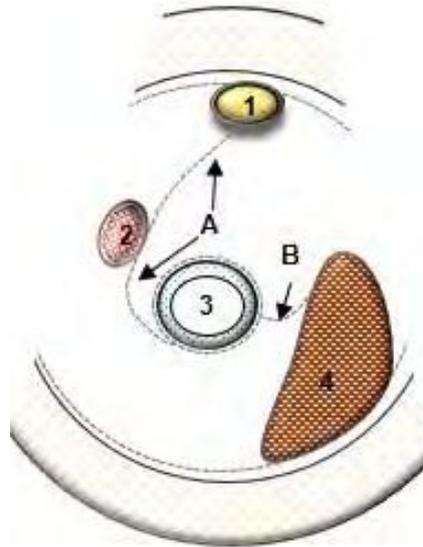
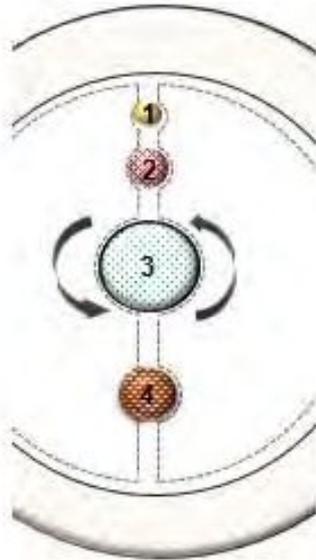
b) Definir SURFACTANTE.

.....
.....
.....
.....
.....
.....

c) Completar las referencias del siguiente esquema.



7- Observar los siguientes esquemas y completar las referencias.



A.....

B.....

1.....

2.....

3.....

4.....

8- Señale en los esquemas anteriores las membranas serosas, especificando sus partes.

9- ¿Qué estructura de origen endodérmico ha cambiado de posición en la segunda figura y de qué porción del intestino se origina?

.....

10- Mencionar las glándulas anexas al aparato digestivo presentes en las figuras.

.....

11- Nombrar los derivados del mesogastrio dorsal indicando las porciones del intestino con las cuales se relaciona cada una. Colorear en el esquema los omentos mayor y menor.

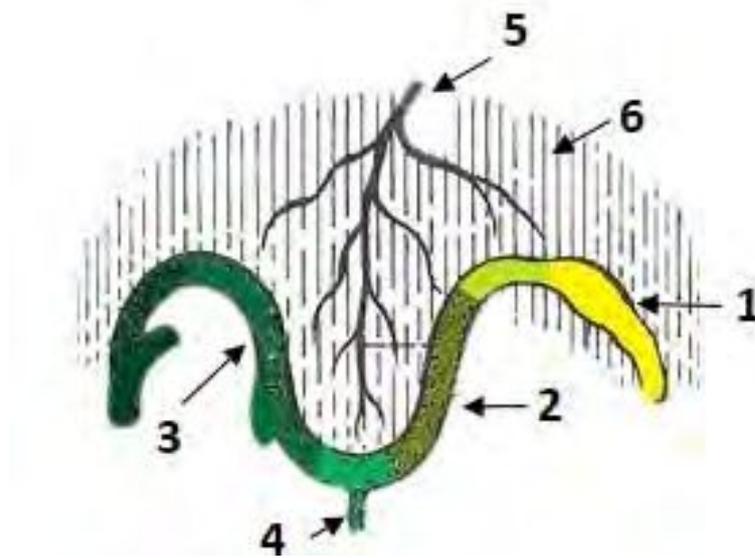
.....

.....

.....

.....

12- Complete las referencias del esquema



1.....	2.....
3.....	4.....
5.....	6.....

13- Detalle los derivados intestinales que se forman por el desarrollo de la parte descendente y ascendente del asa intestinal.

.....

.....

.....

.....

14- Defina los siguientes términos que se listan a continuación y luego discuta con sus compañeros cuales podrían ser las posibles fallas durante el desarrollo embriológico que expliquen las siguientes anomalías:

- Oclusión incompleta (estenosis) o completa (atresia) de la luz de un segmento intestinal.

.....
.....
.....
.....

-Ausencia del orificio anal (ano imperforado).

.....
.....
.....
.....

-Trastornos en el proceso de digestión por expresión deficientes de disacaridasas específicas.

.....
.....
.....
.....

-Intestino con vellosidades anormalmente cortas y escaso desarrollo de las criptas o glándulas.

.....
.....
.....
.....

CAPÍTULO 9

Evolución embrionaria tardía y desarrollo fetal

Gustavo Oscar Zuccolilli y Vanina Laura Cambiaggi

Periodo Fetal

El periodo embrionario culmina con la aparición de los esbozos definitivos de los órganos. Por lo tanto, el periodo fetal comienza cuando ya se han formado la totalidad de los órganos del individuo y a este solo le resta culminar la diferenciación y maduración de estos órganos y crecer. Es complejo especificar la fecha en que sucede esta transición y es variable de acuerdo a la especie considerada.

Crecimiento fetal

El crecimiento fetal es diferencial, ya que ciertas porciones corporales aumentan más su tamaño que otras, así paulatinamente se alcanzan las proporciones corporales de la vida postnatal. Por ejemplo, la cabeza crece proporcionalmente en muchos mamíferos, lo que es bien manifiesto en el hombre. Los pulmones incrementan mucho su tamaño durante la última parte de la vida fetal, en proporción, otros órganos como el hígado y el corazón crecen menos. El crecimiento corporal en el feto depende de la especie y está relacionado con el grado de desarrollo con el que nazca el animal (crías altriciales y precociales, ver desarrollo del Sistema Nervioso).

El crecimiento prenatal no es constante y varía en las distintas etapas de la gestación. El mayor crecimiento fetal se constata durante el último tercio de la gestación en las especies de interés en veterinaria (Figura N° 1).

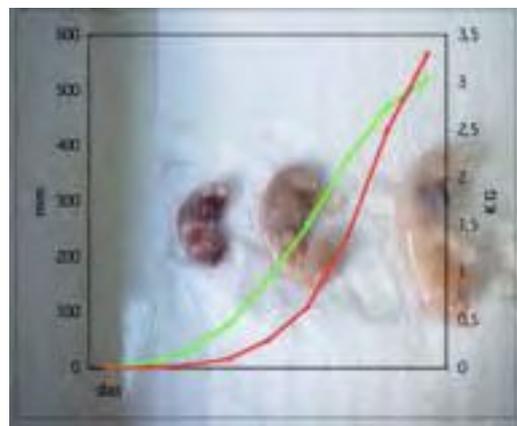


Figura 1. La foto ilustra el crecimiento que se produce durante la gestación del bovino (verde: macho y rojo: hembra). El eje de la izquierda expresa la longitud del tronco y el de la derecha el peso fetal.

El crecimiento fetal está regulado por hormonas producidas por la propia madre y por el feto y por factores de crecimiento, de estos últimos el IGF-2 (factor de crecimiento semejante a insulina de tipo 2) es muy importante para el crecimiento prenatal. Pese a que al inicio de la vida prenatal los mecanismos autocrinos, yuxtacrinos y paracrinos, son los que regulan el crecimiento y la diferenciación, durante la vida fetal, con un sistema circulatorio perfectamente establecido, son muy importantes los mecanismos endocrinos que actúan mediante hormonas producidas por el feto, por la placenta o por la madre.

El crecimiento fetal se ve alterado por un número importante de factores, entre ellos los más importantes son: (a) factores ambientales que pueden generar estrés de la madre; (b) el nivel nutricional de la madre que es un factor fundamental y en las primeras etapas puede incluso

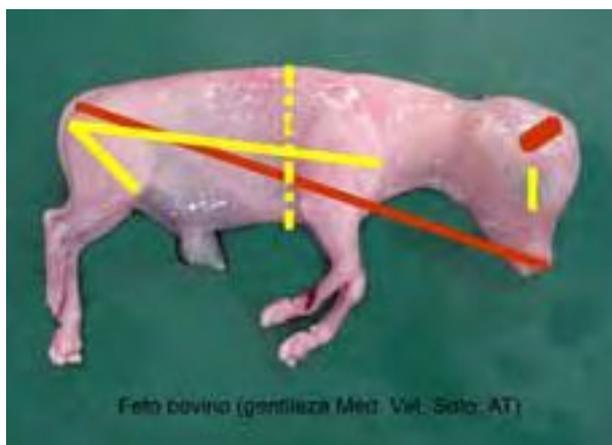


Figura 2. Sobre la foto de un feto bovino se han esquematizado las distintas medidas que se utilizan para estimar la edad.

afectar la expresión génica del embrión; (c) enfermedades hormonales de la madre (hipotiroidismo, diabetes y otras) modifican sensiblemente el desarrollo fetal; (d) numerosas enfermedades virales y bacterianas alteran el crecimiento fetal e incluso pueden llegar a desencadenar, la muerte del feto seguida de aborto.

El crecimiento fetal puede medirse por medio de varios métodos, los cuales pueden agruparse en métodos cruentos (se trabaja sobre el cuerpo fetal extraído del útero) y no invasivos. Dentro de los primeros, se comparan distintas medidas zoo-

métricas referidas al tamaño relativo de ciertas partes del feto (Figura N° 2). Los índices más utilizados son: peso y largo del feto, diámetro biparietal, diámetro del tórax, largo del tronco y largo del fémur. Los datos obtenidos se transforman en curvas que ilustran el patrón de crecimiento de una especie o de una raza de individuos en particular.

La evolución de los parámetros mencionados ha permitido evaluar el crecimiento fetal por métodos no invasivos. El más utilizado actualmente es la ultrasonografía, que permite investigar las mismas medidas y estimar no sólo el tamaño del feto sino también el tiempo aproximado de gestación (Figura N° 3).

Movilidad fetal

Los músculos esqueléticos, como muchos otros órganos, comienzan su actividad en la etapa prenatal, no porque su función sea importante en este momento sino para prepararse para la vida fuera del útero. Distintos reflejos ejecutados por músculos aparecen en el feto, en los mamíferos es importante la aparición del reflejo de succión, fundamental para la alimentación en la etapa lactante.



Figura 3. Ultrasonografía de un feto canino donde se observa claramente la columna vertebral y la cápsula craneal. Gentileza del Med. Vet. Diego Boyezuk

El aparato respiratorio en la transición entre el feto y el neonato

Como ya se mencionó, en la última parte de la vida fetal los pulmones crecen proporcionalmente más que otros órganos, en este proceso es importante el estiramiento mecánico producido por el líquido pulmonar que se encuentra en el interior de los alvéolos y es producido por ellos. La cantidad de este líquido disminuye a medida que se acerca el momento del nacimiento, aproximadamente la mitad del mismo se expulsa durante el parto y el resto pasa a la circulación. También existen movimientos respiratorios durante la vida prenatal y estos sirven para estimular el desarrollo de los músculos respiratorios.

El surfactante pulmonar es un conjunto de fosfolípidos que comienza a producirse durante la vida fetal y su presencia en ciertas cantidades es indispensable para que el neonato pueda sobrevivir. Esta sustancia impide el colapso de los alvéolos que ocurriría con la primera espiración. Las hormonas del grupo de los glucocorticoides como el cortisol, estimulan la producción del surfactante.

El aparato digestivo en la vida fetal

Los órganos digestivos maduran durante la vida fetal, tanto en sus aspectos mecánicos como en los bioquímicos. La deglución de líquido amniótico es muy importante durante la vida fetal.

Las células del tubo digestivo comienzan a producir enzimas digestivas, cuya concentración se incrementa hacia el nacimiento. En general la producción de estas sustancias no es muy alta excepto para aquellas que son necesarias para la digestión láctea como la lactasa que

degrada a la lactosa. También, durante la vida fetal, los órganos digestivos comienzan a realizar sus movimientos para prepararse para la vida postnatal. En la última porción del intestino delgado y en el intestino grueso del feto se encuentra un contenido verdoso, el meconio, que contiene células descamadas, secreciones, líquido amniótico y pelos deglutidos. El meconio puede eliminarse en el útero o después del parto.

Una característica que diferencia al aparato digestivo prenatal es que el pH del contenido del estómago es neutro y no ácido como durante la vida postnatal.

Circulación fetal

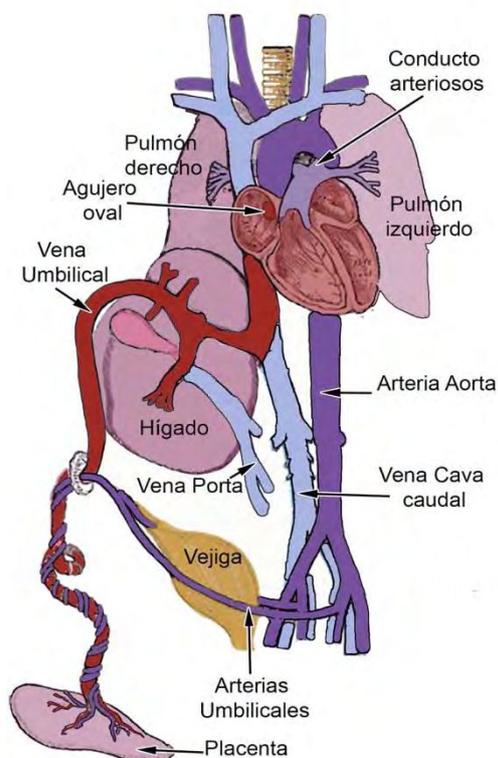


Figura 4. El esquema muestra la circulación fetal donde la oxigenación de la sangre ocurre en la placenta.

La circulación fetal difiere de la postnatal, ya que la oxigenación de la sangre ocurre en la placenta y no en los pulmones. Las arterias umbilicales conectadas a la parte terminal de la aorta llevan la sangre fetal a la placenta en donde es oxigenada. La sangre retorna al feto desde la placenta por la vena umbilical que recibe las venas provenientes del intestino. Un conducto venoso permite el paso de la sangre desde la vena umbilical (oxigenada) hacia la vena cava caudal sin pasar por el hígado. La sangre llega entonces a la aurícula derecha, sin embargo, pasa por el agujero oval a la aurícula izquierda y de allí al ventrículo izquierdo desde donde nace la arteria aorta que transporta la sangre oxigenada a todo el cuerpo. En la aurícula derecha desemboca también la vena cava craneal que transporta sangre no oxigenada, la sangre pasa al ventrículo derecho y sale por la arteria pulmonar, pero la existencia de un conducto arterioso permite que la mayor parte de la sangre pase desde la arteria pulmonar a la aorta (Figura N° 4).

El corazón fetal tiene menor fuerza de contracción y menor capacidad de extensión, esto podría obedecer a que posee otro isotipo de miosina muscular (Figura N° 5).

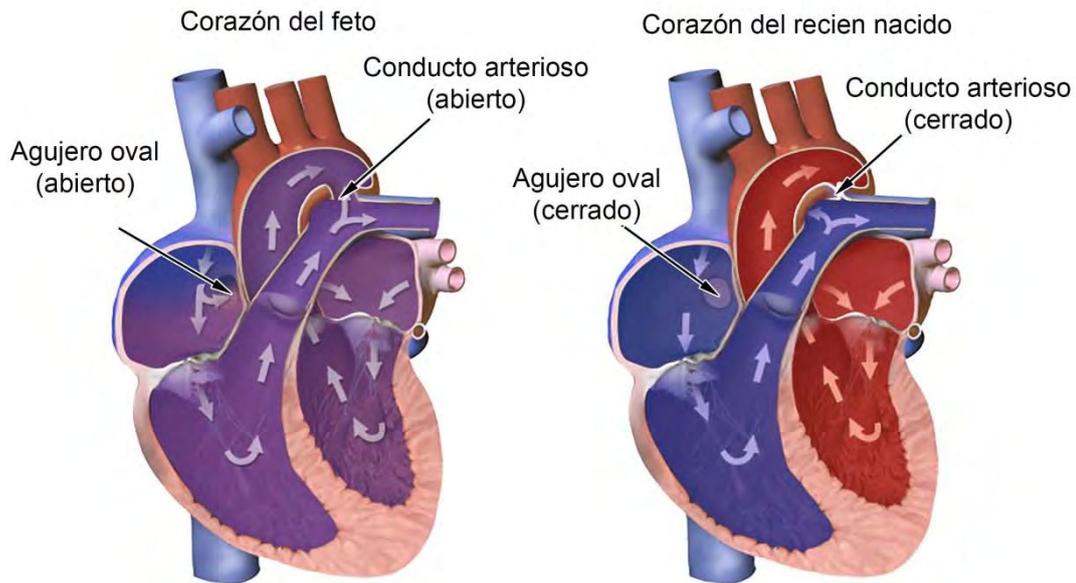


Figura 5. Esquemas de las cavidades del corazón en el feto y en el neonato. El esquema de la derecha muestra las comunicaciones que hay en el feto entre los dos atrios por el agujero oval y entre la arteria aorta y el tronco pulmonar por el conducto arterioso. Estas dos comunicaciones se cierran en el neonato (esquema de la izquierda).

Hematopoyesis prenatal

El primer sitio en el que se forman elementos figurados de la sangre es el mesodermo del saco vitelino. En un primer momento aparecen los llamados islotes hemangiogénos que originan vasos sanguíneos a partir de sus células más periféricas y elementos figurados de la sangre a partir de las centrales. Los glóbulos rojos en esta etapa son nucleados y mayores a los definitivos. En una segunda etapa, el hígado se transforma en el principal órgano hematopoyético de la vida fetal. Posteriormente la médula ósea pasa a ser el sitio formador de células sanguíneas, función que mantendrá en la vida postnatal. Los glóbulos rojos fetales se caracterizan por poseer hemoglobina con más afinidad por el oxígeno que la de los eritrocitos postnatales, esto le permite al feto sobrevivir pese a no estar en contacto directo con la atmósfera.

La excreción fetal

Como otros procesos, la excreción en el feto la realiza la placenta. Sin embargo, tanto el mesonefros como el metanefros de los mamíferos forman orina. El primero de estos sistemas renales forma orina hipotónica (no concentrada), mientras que el metanefros orina concentrada. La orina fetal pasa a la cavidad alantoidea o amniótica, según la especie. Pese a que la

formación de orina no es indispensable para la vida fetal, los fetos sin riñones tienen escasa cantidad de líquido amniótico o alantoideo.

El sistema endocrino fetal

El feto en sí mismo tiene una actividad endocrina importante, sin embargo, existen marcadas diferencias entre las distintas especies. Además de las hormonas propias, el feto se encuentra expuesto a numerosas hormonas producidas por la madre y por la placenta. La glándula adrenal desarrolla en algunas especies una corteza fetal que luego desaparece, esta corteza fetal produce un andrógeno que es transformado en estrógeno en la placenta e hígado.

La hipófisis produce las hormonas que sintetiza durante la vida posnatal, en especial la hormona del crecimiento que cumple importantes roles en el crecimiento fetal. Por otro lado, las gonadotropinas hipofisarias fetales regulan también la producción de hormonas placentarias. La tiroides por el contrario produce durante el periodo fetal, un número importante de hormonas en estado inactivo.

Maduración del sistema nervioso

La maduración del sistema nervioso persiste durante la vida fetal y los primeros tiempos de la vida postnatal. Durante estas etapas se incrementa la mielinogénesis de los órganos. Dentro de los órganos del encéfalo, el cerebelo tiene un crecimiento tardío, lo que lo hace particularmente sensible a ciertas enfermedades virales.

Muchos sectores sensitivos del sistema nervioso central necesitan de estímulos ambientales para completar su desarrollo y maduración. Se ha demostrado, por ejemplo, que el aislamiento olfativo de crías de ratas desde el nacimiento altera la organización normal del bulbo olfativo. Durante este periodo de maduración se integran los circuitos neuronales específicos para cada conducta y también desaparecen muchas neuronas por apoptosis.

Metabolismo fetal

La tasa metabólica por unidad de peso del feto es mayor que la postnatal, tanto en lo referente al consumo de oxígeno como a la producción de energía. En el mantenimiento de la temperatura fetal (que es algo mayor que la materna) interviene principalmente la madre; por lo tanto, la termorregulación depende de la integridad del cordón umbilical. Tras el nacimiento, la lipólisis en el tejido adiposo pardo es fundamental para mantener la temperatura del recién nacido.

Etapas del Parto

Se denomina parto a la expulsión del feto desde el útero de la madre a través del canal del parto. El parto posee tres fases:

(a) La fase de dilatación se caracteriza por las contracciones uterinas que están acompañadas por la dilatación del cérvix o cuello uterino. Una hormona local denominada prostaglandina F2 alfa es fundamental para este proceso, mientras que la oxitocina liberada por la hipófisis activa las contracciones del músculo liso uterino.

(b) La fase de expulsión comienza cuando el cérvix alcanza su dilatación completa. En esta fase las contracciones uterinas son sinérgicas con importantes contracciones de la pared abdominal que transportan el feto a través de los distintos sectores del canal de parto.

(c) En la fase de alumbramiento se produce la salida del neonato, seguida de la expulsión de las membranas fetales (secundinas). La eliminación de componentes maternos (decidua) depende del tipo de placenta.

Numerosas hormonas son fundamentales para el parto, en la oveja se sabe que el cortisol determina que la placenta pase de ser formador fundamental de progesterona para serlo de estrógenos, estos estrógenos estimulan la producción de prostaglandina F2 alfa indispensable para el parto. Otras hormonas como la relaxina, también son importantes para la parición. La regulación hormonal del parto presenta grandes variaciones interespecíficas.

Bibliografía del capítulo

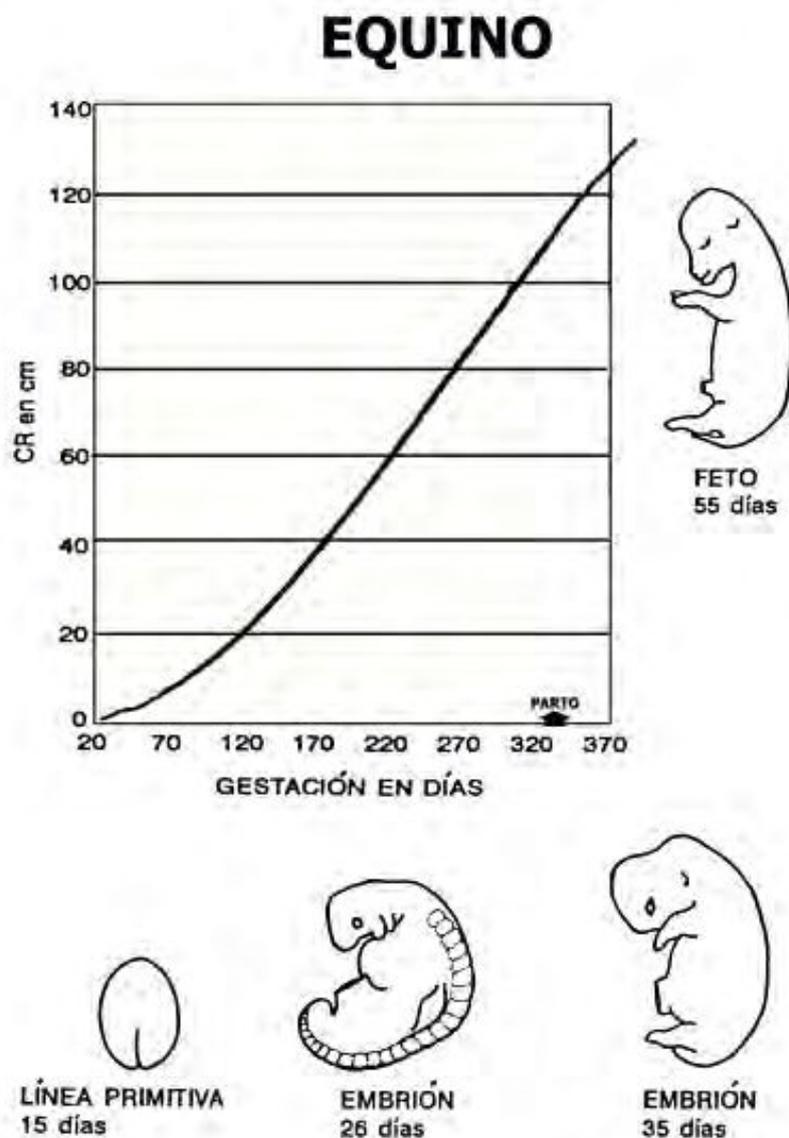
- CARLSON BM. Embriología Básica de Patten. Quinta edición. Ed. Interamericana. McGraw-Hill. MÉxico, MÉxico. 1990.
- CARLSON BM. Embriología Humana y Biología del Desarrollo. Segunda edición. Ed. Elsevier. España. 2000.
- CLIMENT S ET AL. Manual de Anatomía y Embriología de los Animales Domésticos. Ed. Acribia SA. Zaragoza, España. 1998.
- DELMANN H. Histología Veterinaria. Segunda edición. Ed. Acribia. Barcelona, España. 1996.
- GILBERT SF. Biología del Desarrollo. Séptima edición. Ed. Médica Panamericana S.A. Buenos Aires, Argentina. 2005.
- MICHEL G. ET AL. Embriología. Compendio de Anatomía Veterinaria. Tomo VI. Ed. Acribia. Zaragoza, España. 1970.
- NODEN DM, DE LAHUNTA A. Embriología de los Animales Domésticos. Mecanismos de Desarrollo y Malformaciones. Ed. Acribia S.A. Zaragoza, España. 1990.
- PATTERN, BM. Embriology of the Pig. Tercera edición. Ed. McGraw-Hill. New York, USA. 1948.

- PEDERSEN, RA, Burdsal CA. Mammalian Embryogenesis. En: The Physiology of Reproduction. pp: 319-390. Segunda Edición. Ed. E. Knobil and J.D. Neil. Raven Press. Ltd. New York, USA. 1994.
- RUGH R. The Mouse. Its Reproduction and Development. Ed. Burgess Publishing Company. Minneapolis, Minn, USA. 1968.
- SADLER TW. LANGMAN. Embriología Médica. Con Orientación Clínica. Novena edición. Ed. Médica Panamericana S.A. Buenos Aires, Argentina. 2004.

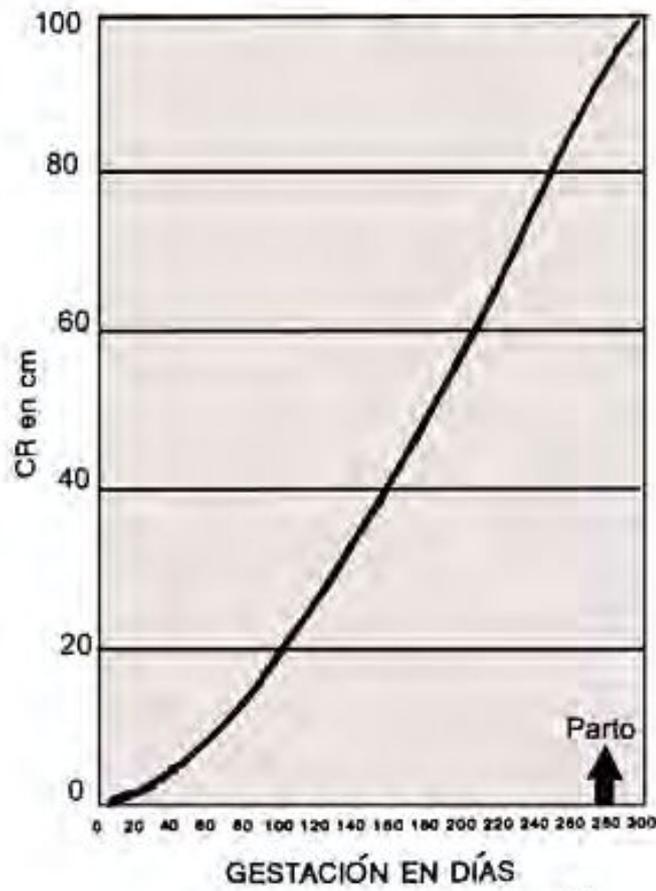
Actividad práctica del capítulo 9

EJERCICIOS DE LA PRÁCTICA. EVOLUCIÓN EMBRIONARIA TARDÍA: DESARROLLO FETAL

- 1- Con las curvas de crecimiento que a continuación aparecen, trabajar con los fetos e intentar determinar la edad de gestación, el periodo fetal en que se encuentran y los anexos embrionarios que posee. Se sugiere concurrir al práctico con guantes, regla y calculadora.



BOVINO



FETO
52 días



EMBRIÓN
40 días



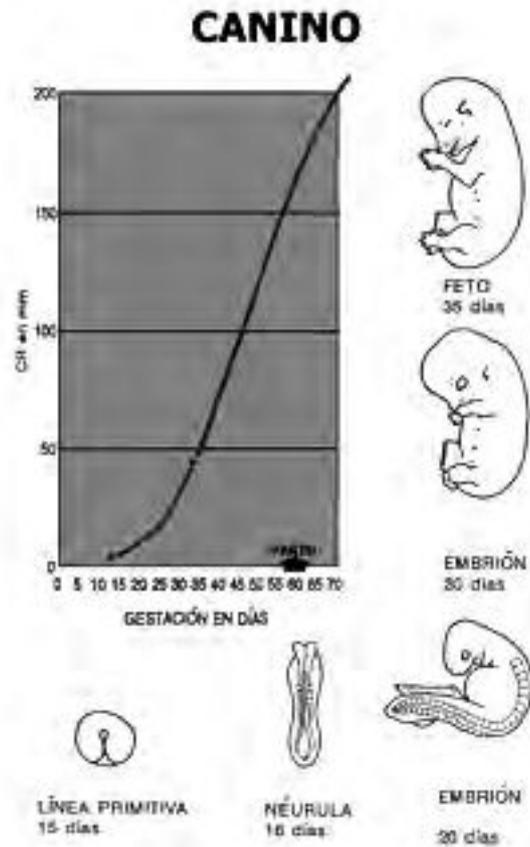
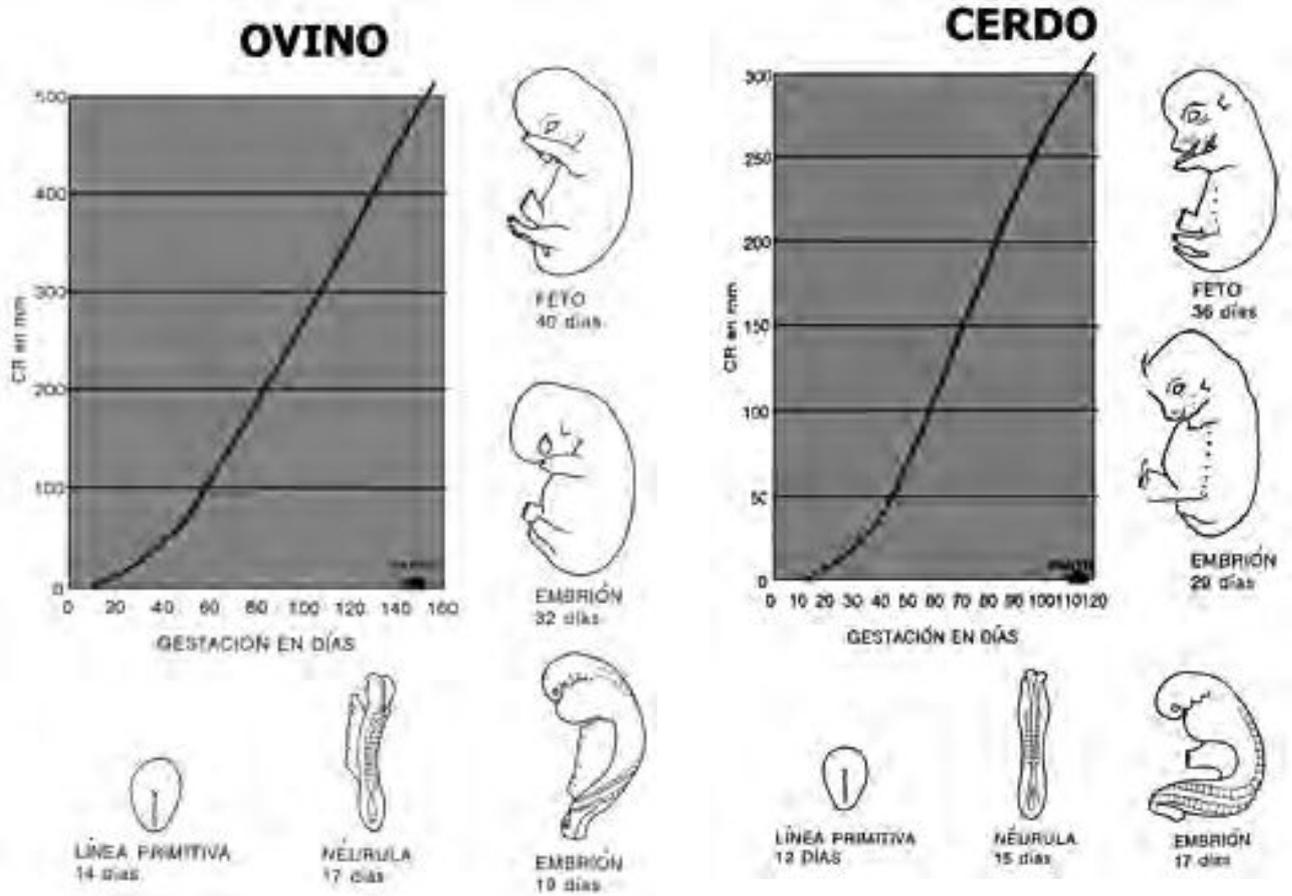
EMBRIÓN
30 días



LÍNEA PRIMITIVA
19.5 días



NÉURULA
20.5 días



Bibliografía ampliatoria

Básica

- DYCE KM, SACK WO, WENSING CJG (1999). Anatomía Veterinaria. Segunda edición. Ed. McGraw- Hill Interamericana, Madrid, España. ISBN: 970-10-2166-5
- DYCE KM, SACK WO, WENSING CJG (2007) Anatomía Veterinaria. Tercera edición. Ed. McGraw-Hill Interamericana. México. ISBN: 970-729-253-9
- DYCE KM, SACK WO, WENSING CJG (2011) Anatomía Veterinaria. Cuarta edición. Ed. McGraw-Hill Interamericana. México. La edición en español es de Manual Moderno (2015) ISBN: 978-607-448-5073.
- EVANS HE, DELAHUNTA A (2002) Disección del perro de Miller (5ª ed.). Ed McGraw-Hill Interamericana. México. ISBN 970-10-3533-X
- GETTY, R. (Sisson & Grossman) (1982). Anatomía de los animales domésticos. Tomo I (parte general) Ed. Salvat, Barcelona.
- GILBERT, W. (2005) Biología del desarrollo. 7º ed. Editorial Panamericana. ISBN 950-7903-912-4
- KÖNIG HE, LIEBICH H-G (2005) Anatomía de los animales domésticos, tomo I y II. Ed. McGraw-Hill Interamericana. México. ISBN Obra completa 84-7903-748-2
- MICHEL, G. Y SCHWARZE, E. (1979) Anatomía Veterinaria. Tomo VI. Embriología. Ed. Acribia.
- NODEN, D.M. Y DE LAHUNTA, A (1990). Embriología de los animales domésticos. Acribia.
- NOMINA ANATOMICA VETERINARIA 4ª ed. (1994). W.A.V.A. Zürich & Ithaca, N.Y.
- NOMINA EMBRYOLOGICA VETERINARIA (2006). International Comité on Veterinary Embryological Nomenclature (I.C.V.E.N) and authorized by the General Assembly of World Association Veterinary Anatomist (W.A.V.A). Belgium.
- SCHALLER, O (1996) Nomenclatura anatómica veterinaria ilustrada. Ed. Acribia, Zaragoza.

Complementaria

- CLIMENT, S., SARASA, M., MUNIESA, P. & TERRADO J. (1998). Manual de anatomía y embriología de los animales domésticos. Conceptos básicos y datos aplicativos. Sistema Nervioso Central y Órganos de los Sentidos. Ed. Acribia, Zaragoza.

FLAMINI, A., WOULDWIK, M., BARBEITO, C Y GONZALEZ, N. Desarrollo temprano de los mamíferos (2015). Curso de Biología Celular y del Desarrollo. Facultad de Ciencias Veterinarias. UNLP.

de la HUNTA, A., R.E. HABEL. Anatomía Veterinaria. (1987). Nueva Editorial Interamericana. México.

ZUCCOLILLI, G.O. (2002) Neurobiología Básica. Conceptos para medicina veterinaria. Ed. de la Universidad Nacional de La Plata. ISBN 950-34-0228-X

Los autores

Coordinador

Zuccolilli, Gustavo

Es Médico Veterinario egresado de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata donde también obtuvo el título de Especialista en Docencia Universitaria. Realizó un posgrado en la Universidad de Tokio, donde obtuvo el título de Ph.D. Completó su formación en la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla, España, accediendo a la suficiencia investigadora en el Laboratorio de Fisiología. Se desempeñó como Director del Departamento de Ciencias Básicas y actualmente se desempeña como Director del Laboratorio de Neurociencias y Profesor Titular de las cátedras de Anatomía Descriptiva y Topográfica y Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata.

Correo electrónico: guoszucc@fcv.unlp.edu.ar

DNI 13.424.075

Autores

Alvarado Pinedo, Fiorela

Es Médica Veterinaria y Bacterióloga Clínica e Industrial egresada de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. En la misma unidad académica realizó sus estudios de posgrado y obtuvo el Doctorado en Ciencias Veterinarias. Actualmente se desempeña como docente e investigadora en la Universidad Nacional de La Plata, siendo Profesora Asociada de la cátedra de Histología y Embriología de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata y como Profesora Adjunta del Centro de Diagnóstico e Investigaciones Veterinarias (CEDIVE) de la misma unidad académica.

Correo electrónico: falvardo@fcv.unlp.edu.ar

DNI: 18.810.985

Barbeito, Claudio Gustavo

Obtuvo el título de Médico Veterinario y Doctor en Ciencias Veterinarias en la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Fue decano de la de la mencionada unidad académica. Actualmente se desempeña como Investigador Independiente del CONICET y Profesor Titular de la cátedra de Histología y Embriología de la Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata y Profesor Asociado de la Cátedra de Patología General en la misma facultad.

Correo electrónico: barbeito@fcv.unlp.edu.ar

DNI 14.922.728

Cambiaggi, Vanina Laura

Obtuvo el título de Médica Veterinaria y Doctora en Ciencias Veterinarias en la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Completó su formación en la Universidad Pablo de Olavide de Sevilla, España, accediendo a la suficiencia investigadora en la Universidad Autónoma de Barcelona. Es Docente Autorizado por la UNLP. Actualmente se desempeña como Docente investigadora en el Laboratorio de Neurociencias y es Profesora Adjunta de la Cátedra de Anatomía Comparada Facultad de Ciencias Veterinarias, UNLP. Se desempeña como Secretaria de Asuntos Académicos de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la UNLP.

Correo electrónico: vcambiaggi@fcv.unlp.edu.ar

DNI 23.787.782

de Iraola, Julieta Josefina

Obtuvo el título de Médica Veterinaria por la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Actualmente se desempeña como Docente investigadora en el cargo de Ayudante Diplomada de la Cátedra de Anatomía Comparada Facultad de Ciencias Veterinarias, UNLP. Es parte del equipo docentes que dicta el curso de Embriología y Anatomía Sistemática de la carrera de Medicina Veterinaria y el curso de Histología y Anatomía de la carrera de Microbiología Clínica e Industrial ambos de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Se encuentra realizando la especialización en Docencia Universitaria y finalizando sus estudios de Doctorado en Ciencias Veterinarias.

Correo electrónico: jdeiraola@fcv.unlp.edu.ar

DNI: 34.931.203

Piove, Marcela Lucrecia

Obtuvo el título de Médica Veterinaria por la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Es Master en Agronegocios otorgado por la Universidad del CEMA (Centro de Estudios Macroeconómicos de Argentina). Actualmente se desempeña como Docente investigadora en el cargo de Jefe de Trabajos Prácticos de la Cátedra de Anatomía

Comparada Facultad de Ciencias Veterinarias, UNLP. Es parte del equipo docentes que dicta el curso de Embriología y Anatomía Sistemática de la carrera de Medicina Veterinaria de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Es docente autorizado por la UNLP.

Correo electrónico: mpiove@fcv.unlp.edu.ar

DNI 22.024.865

Terminiello Correa, Jonatan Damián

Obtuvo el título de Médico Veterinario por la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional de La Plata. Actualmente se desempeña en los cargos de Ayudante Diplomado en la cátedra de Cirugía y Jefe de Trabajos Prácticos en la Cátedra de Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Veterinarias, UNLP. Es parte del equipo docentes que dicta el curso de Embriología y Anatomía Sistemática, Cirugía General I y II de la carrera de Medicina Veterinaria de la Universidad Nacional de La Plata. Se encuentra realizando la especialización en Docencia Universitaria.

Correo electrónico: jterminiello@fcv.unlp.edu.ar

DNI: 30.962.800

Embriología sistemática : desarrollo temprano de los sistemas y aparatos de los mamíferos domésticos / Gustavo Zucolilli... [et al.] ; coordinación general de Gustavo Zucolilli. - 1a ed. - La Plata : Universidad Nacional de La Plata ; EDULP, 2020.

Libro digital, PDF - (Libros de cátedra)

Archivo Digital: descarga

ISBN 978-950-34-1923-6

1. Embriología. 2. Veterinaria. I. Zucolilli, Gustavo, coord.
CDD 636.089

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata

48 N.º 551-599 / La Plata B1900AMX / Buenos Aires, Argentina

+54 221 644 7150

edulp.editorial@gmail.com

www.editorial.unlp.edu.ar

EduLP integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2020

ISBN 978-950-34-1923-6

© 2020 - EduLP

n
naturales


EDITORIAL DE LA UNLP



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA