

EMBRIOLOGÍA

DESARROLLO TEMPRANO EN PECES

Segmentación en los cigotos del pez cebra

Los cigotos del pez cebra son **teleocíticos** (la mayor parte del cigoto está ocupada por vitelo). La segmentación puede tener lugar solamente en el **blastodisco**, una delgada región de citoplasma libre de vitelo en el polo animal del cigoto. Las divisiones celulares no dividen por completo al cigoto, de modo tal que este tipo de segmentación incompleta es denominada **meroblástica**. Debido a que solo el blastodisco llega a ser el embrión, este tipo de segmentación meroblástica es denominada **discoidal** (Fig. 11-4).

Las primeras divisiones celulares siguen un patrón de segmentaciones meridionales y ecuatoriales. Estas divisiones son rápidas, toman cada una de ellas cerca de 15 minutos. Las primeras 12 divisiones se producen de manera **sincrónica** y forman un montículo de células que se asienta sobre el polo animal de una **célula vitelínica** grande. Estas células constituyen el **blastodermo** e inicialmente, todas las células mantienen alguna conexión abierta entre sí.

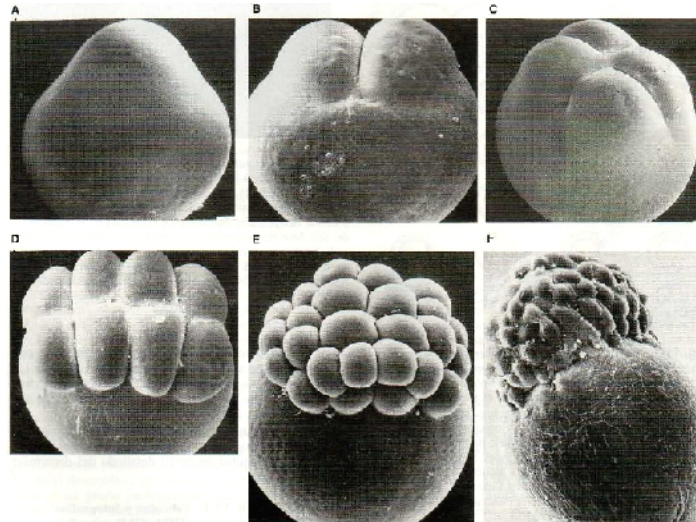


Fig. 11-4. Segmentación meroblástica discoidal en un huevo (cigoto) del pez cebra. A. Embrión de 1 célula. El montículo encima del citoplasma es el blastodisco. B. Embrión de 2 células. C. Embrión de 4 células. D. Embrión de 8 células en el cual se forman dos hileras de cuatro células cada una. E. Embrión de 32 células. F. Embrión de 64 células, en el cual puede verse el blastodisco encima de la célula vitelínica.

Cerca del comienzo de la décima división celular, puede detectarse el inicio a la transición de la blástula media: comienza la transcripción génica cigótica, las divisiones celulares se enlentecen y se hacen evidentes los movimientos celulares. En este momento, se pueden distinguir **tres poblaciones celulares diferentes (Fig. 11.5)**:

a- Capa sincitial vitelínica (CSV): se forma cuando las células en el borde vegetal del blastodermo se fusionan con la célula vitelínica subyacente. Esta fusión produce un anillo de núcleos dentro de la parte citoplasmática de la célula vitelínica que se sitúa justo por debajo del blastodermo. Posteriormente, a medida que el blastodermo se expande vegetalmente para rodear a la célula vitelínica, algunos de los núcleos sincitiales del vitelo se mueven bajo el blastodermo para formar la **CSV interna** y algunos de ellos se moverán vegetalmente, manteniéndose por delante del margen del blastodermo, para formar la **CSV externa**. **La CSV será importante para dirigir algunos de los movimientos celulares de la gastrulación.**

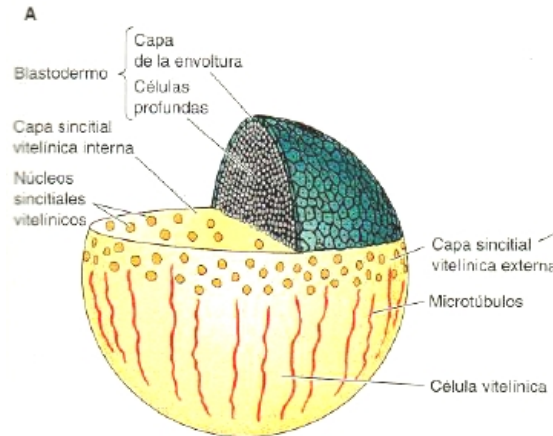


Fig. 11-5. Blástula de pez. A. Antes de la gastrulación, las células profundas están rodeadas por la capa de la envoltura. La superficie animal de la célula vitelínica es plana y contiene los núcleos de la capa sincitial vitelínica (CSV). Los microtúbulos se extienden a través del citoplasma vitelínico y a través de la región externa de la CSV.

b- **Capa de la envoltura:** está formada por las células más superficiales a partir del blastodermo, que forman una lámina epitelial de una sola capa celular de espesor y que se convertirá finalmente en el **peridermo**, una cubierta protectora extraembrionaria que es liberada durante el desarrollo tardío.

c- **Células profundas:** entre la capa de la envoltura y la capa sincitial vitelínica. Estas son las células que dan origen al embrión propiamente dicho.

Los destinos de las células del blastodermo temprano no están determinados y parece ser fijado poco antes del comienzo de la gastrulación. En este momento, células en regiones específicas del embrión dan origen a ciertos tejidos de un modo sumamente predecible, y permiten que sea producido un mapa de destino.

Gastrulación en los embriones de los peces

El primer movimiento celular de la gastrulación del pez es la **epibolia** de las células del blastodermo sobre el vitelo. En la fase inicial de este movimiento, las células profundas del blastodermo se mueven hacia afuera para intercalarse con las células más superficiales. Posteriormente, esta concatenación de células se mueve vegetalmente sobre la superficie del vitelo y lo envuelve completamente (fig. 11-6). Sin embargo, este movimiento no es debido al arrastre activo de estas blastómeras. En su lugar, el movimiento descendente hacia el polo vegetal es el resultado de la **expansión** autónoma de la CSV “dentro” del citoplasma de la célula vitelínica. La capa de la envoltura está estrechamente unida a la CSV y es arrastrada junto con ésta. Las células profundas del blastodermo luego llenan el espacio entre la CSV y la capa de la envoltura a medida que continúa la epibolia. Este mecanismo puede demostrarse mediante la ruptura de las uniones entre la CSV y la capa de la envoltura. Cuando esto es hecho, la capa de la envoltura y las células profundas se sueltan nuevamente hacia la parte superior del vitelo, mientras que la CSV continúa su expansión alrededor de la célula vitelínica.

Durante la epibolia, un lado del blastodermo se vuelve sensiblemente más grueso que el otro. Los experimentos de marcación celular indican que el lado más grueso marca el sitio de la futura superficie dorsal del embrión.

La formación de las capas germinales

Luego que las células del blastodermo han cubierto cerca de la mitad de la célula vitelínica del pez cebra (y más temprano en huevos de pez con vitelos más grandes), se produce

un engrosamiento a lo largo del margen del blastodermo en epibolización. Este engrosamiento es denominado **anillo germinal**, y está compuesto de una capa superficial, el **epiblasto**, y de una capa interna, el **hipoblasto**.

No se comprende cómo se produce el hipoblasto. Algunos afirman que el hipoblasto se forma por la **involución** de las células superficiales a partir del blastodermo bajo el margen seguida por su migración hacia el polo animal (véase fig. 11-6C); en este escenario, la involución comienza en la futura porción dorsal del embrión, pero todo se produce alrededor del margen. Otros laboratorios sostienen que la **ingresión** de las células superficiales forma el hipoblasto. Es posible que ambos mecanismos estén en funcionamiento, con diferentes modos de formación de hipoblasto predominando en distintas especies.

Una vez que se ha formado el hipoblasto, las células del epiblasto y del hipoblasto se intercalan sobre el futuro lado dorsal del embrión para formar un engrosamiento localizado, el **ESCUDO EMBRIONARIO** (Fig. 11-7). Como se verá, *este escudo embrionario es funcionalmente equivalente al labio dorsal del blastoporo de anfibios*, debido a que puede organizar un eje embrionario secundario cuando es trasplantado al embrión huésped. Por lo tanto, a medida que las células del blastodermo experimentan *epibolia* alrededor del vitelo, también están *involucionando* en los márgenes y *convergiendo* anteriormente y dorsalmente hacia el escudo embrionario. Las células del hipoblasto del escudo embrionario mismo **convergen** y se **extienden** anteriormente, estrechándose finalmente a lo largo de la línea media dorsal del hipoblasto. Este movimiento forma el **cordamesodermo**, *el precursor de la notocorda*. Las células adyacentes al cordamesodermo, las células del **mesodermo paraxial**, son las precursoras de los somitos mesodérmicos. La **convergencia** y la **extensión** simultáneas en el epiblasto traen a las células neurales presuntivas desde todas partes del epiblasto hacia la línea media dorsal, donde ellas forman la **quilla neural**. Aquellas células remanentes en el epiblasto se convierten en el ectodermo.

Mientras tanto, **el endodermo se origina desde las blastómeras más marginales de la blástula tardía del embrión**. Estas blastómeras involucionan más temprano en la gastrulación y ocupan las capas profundas del hipoblasto, directamente por arriba de la CSV.

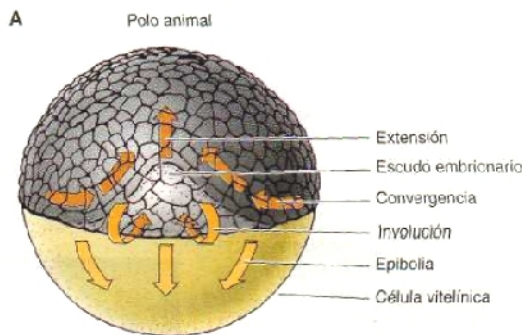


Fig.11-7. Vista dorsal de los movimientos de convergencia y extensión durante la gastrulación del pez cebra. La **epibolia** extiende el blastodermo sobre el vitelo; la **involución** o el **ingreso** generan el hipoblasto; la **convergencia** y la **extensión** traen a las células del hipoblasto y del epiblasto hacia el lado dorsal para formar el escudo embrionario. Dentro del escudo, la intercalación extiende el cordamesodermo hacia el polo animal.

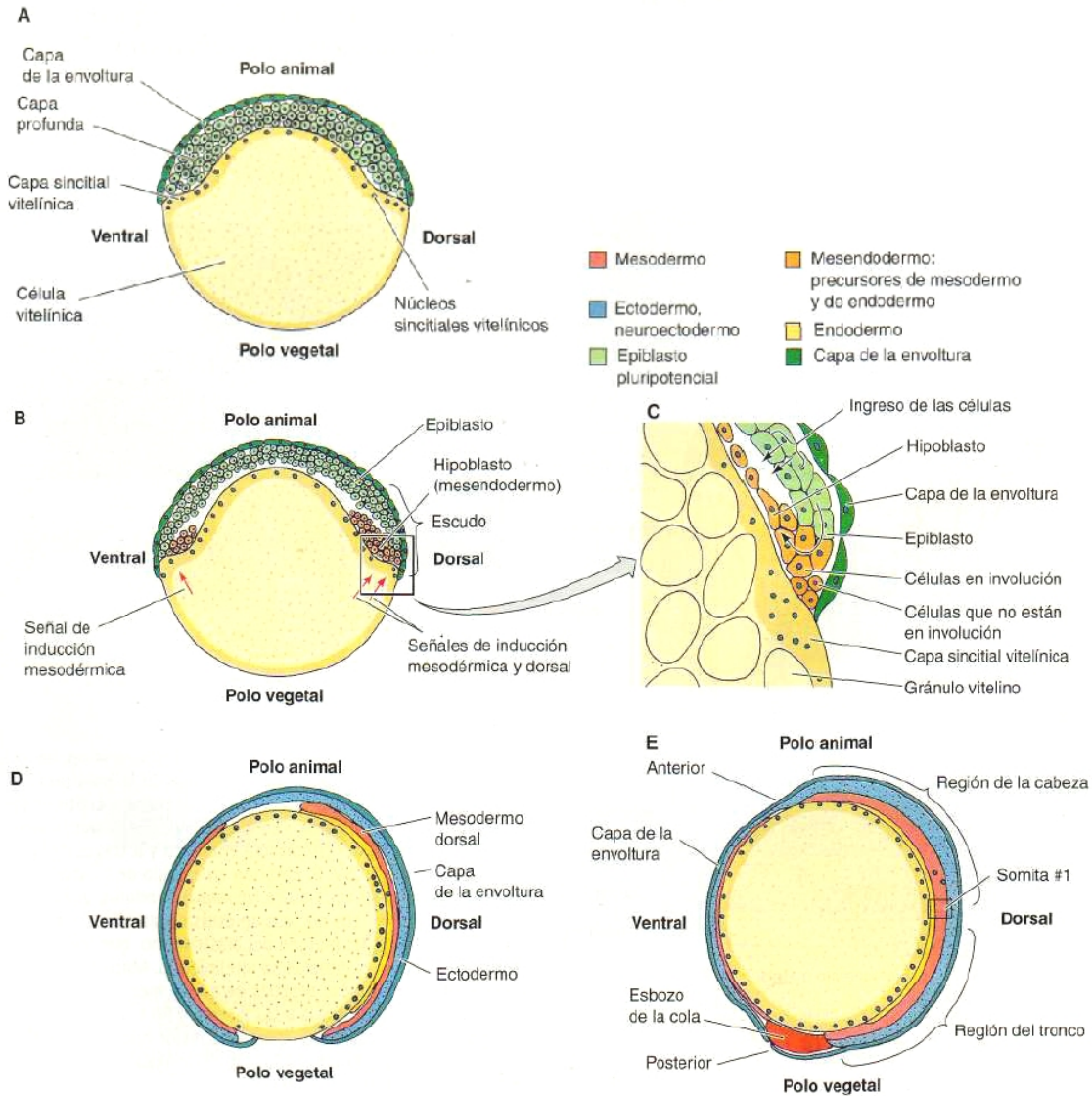


Fig. 11-6. Movimientos celulares durante la gastrulación del pez cebra. A. El blastodermo que ha finalizado el 30% de la epibolia (cerca de 4,7 horas). B. Formación del hipoblasto, por involución de células en el margen del blastodermo epibolizante o por delaminación e ingreso de células desde el epiblasto (6 horas). C. Región marginal vista de cerca. D. En un 90% de epibolia (9 horas), el mesodermo puede observarse rodeando el vitelo, entre el endodermo y el ectodermo. E. Finalización de la gastrulación (10.3 horas).

DESARROLLO TEMPRANO EN LOS ANFIBIOS

Segmentación en los anfibios

Debido a que el vitelo está concentrado en el hemisferio vegetal, es un impedimento para la segmentación. La primera división comienza en el polo animal y se extiende lentamente descendiendo hacia la región vegetal mientras que la segunda división comienza en la región animal del huevo antes que la primera división haya dividido al citoplasma vegetal. Finalmente, el hemisferio vegetal finalmente contiene blastómeras más grandes y en menor número que las de la mitad animal.

Las dos primeras divisiones son meridionales y perpendiculares entre sí. La tercera segmentación, según lo esperado, es ecuatorial. Sin embargo, debido a que el vitelo está situado en el hemisferio vegetal, este surco de segmentación en los huevos de anfibio no se produce en realidad en el ecuador, sino que es desplazado hacia el polo animal. El surco divide al embrión en cuatro blastómeras animales pequeñas (*micrómeras*) y cuatro blastómeras grandes (*macrómeras*) en la región vegetal. Esta segmentación holoblástica desigual establece dos regiones embrionarias principales: una región de micrómeras que se dividen rápidamente cerca del polo animal y un área de macrómeras vegetales que se dividen más lentamente. A medida que progresa la segmentación, la región animal llega a ser ensamblada con numerosas células pequeñas, mientras que la región vegetal contiene solamente un número relativamente pequeño de macrómeras grandes cargadas de vitelo.

Un embrión de anfibio que contiene *16 a 64 células* es comúnmente denominado una **mórula**. En el estadio de *128 células*, empieza a verse el blastocele y el embrión es considerado una **blástula**. En realidad, la formación del blastocele ha sido trazada hacia atrás hasta el primer surco de segmentación. Kalt (1971) demostró que en la rana *Xenopus laevis*, el primer surco de segmentación se ensancha en el hemisferio animal para crear una pequeña cavidad intercelular que es cerrada desde el exterior por uniones intercelulares estrechas (uniones estrechas u oclusivas). Esta cavidad se expande durante las segmentaciones posteriores para llegar a ser el blastocele.

El blastocele tiene dos funciones principales en los embriones de rana:

- 1) permite la migración celular durante la gastrulación y
- 2) evita que las células por debajo de éste interactúen prematuramente con las células que están por arriba.

Gastrulación en los anfibios

La gastrulación en los embriones de rana se inicia sobre el futuro lado dorsal del embrión, justo por debajo del ecuador en la región de la medialuna gris (fig. 10-7).

Aquí, las células se **INVAGINAN** para formar una hendidura parecida al blastoporo. Estas células cambian su forma espectacularmente. El cuerpo principal de cada célula es desplazado hacia el interior del embrión mientras que la célula mantiene contacto con la superficie externa por medio de un cuello delgado (fig. 10-8). Estas *células de botella* revisten el arquenterón a medida que éste se forma. La gastrulación en la rana comienza en la **zona marginal**: la zona que rodea al ecuador de la blástula, donde se encuentran los hemisferios animal y vegetal. Aquí las células endodérmicas no son tan grandes o no tienen tanto vitelo como las blastómeras más vegetales.

La siguiente fase de la gastrulación involucra la **INVOLUCIÓN** (un tipo de movimiento) de las células de la zona marginal mientras que las células animales experimentan **EPIBOLIA** y convergen en el blastoporo (fig. 10-7C,D). Cuando las células marginales en migración alcanzan el **labio dorsal del blastoporo**, giran hacia el interior y viajan a lo largo de la superficie interna

de las células externas del hemisferio animal. Por lo tanto, las células que constituyen el labio del blastoporo están cambiando constantemente. Las primeras células en componer el labio dorsal del blastoporo son las *células de botella* que se invaginan para formar el borde de avance del arquenterón. Estas células más tarde llegarán a ser las células faríngeas del intestino anterior. A medida que estas primeras células pasan hacia el interior del embrión, el labio dorsal del blastoporo llega a estar compuesto de células que mediante movimientos de involución hacia el embrión se convierten en la **placa precordial** (el precursor del mesodermo de la cabeza). Las siguientes células en **involucionar** hacia el embrión a través del labio dorsal del blastoporo son denominadas las células del **cordamesodermo**. Estas células formarán la **notocorda**, una "columna vertebral" de mesodermo transitorio que *desempeña un papel importante en la inducción y el establecimiento del patrón del sistema nervioso*.

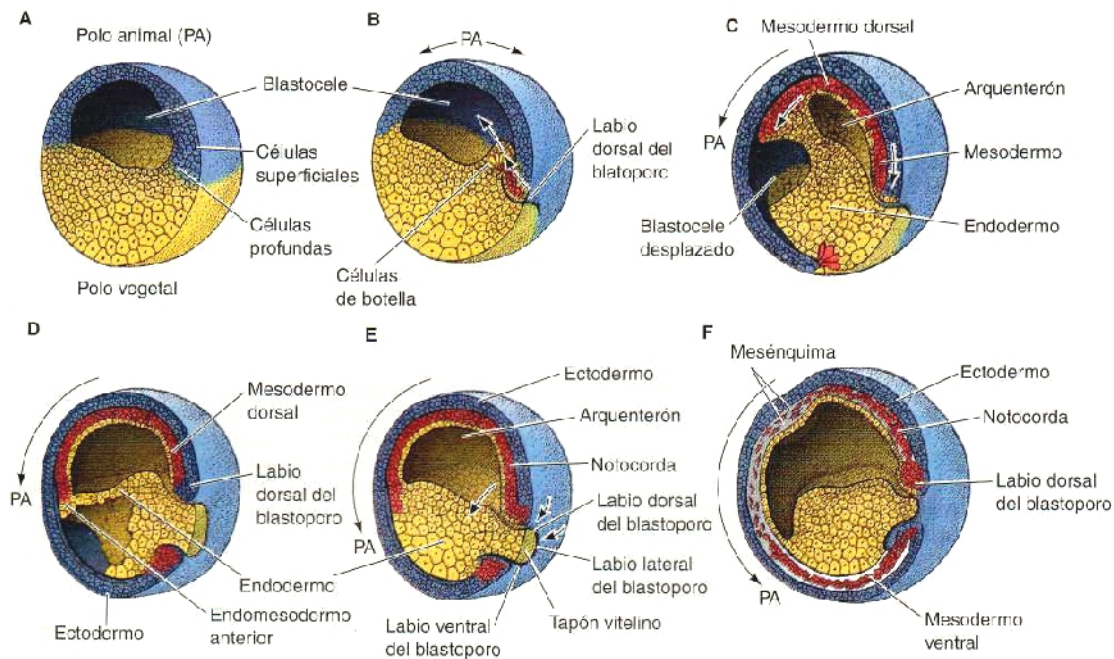


Fig. 10-7. Movimientos celulares durante la gastrulación en la rana. Las secciones meridionales son cortadas a través de la zona media del embrión y posicionadas de modo que el polo vegetal es inclinado hacia el observador y ligeramente hacia la izquierda. Los movimientos principales están indicados por flechas y las células del hemisferio animal superficial están coloreadas para que puedan seguirse sus movimientos. A, B. *Gastrulación temprana*. Las células de botella del margen se mueven hacia adentro para formar el labio dorsal del blastoporo y los precursores mesodérmicos realizan un movimiento de involución bajo el techo del blastocele. PA marca la posición del polo animal, que cambiará a medida que continúa la gastrulación. C, D. *Gastrulación media*. Se forma el arquenterón, desplaza al blastocele y migran células desde los labios ventral y lateral del blastoporo hacia el embrión. Las células del hemisferio animal migran abajo hacia la región vegetal y mueven el blastoporo hacia la región cerca del polo vegetal. E, F. Hacia el *final de la gastrulación* se oblitera el blastocele, el embrión llega a rodearse por ectodermo, el endodermo se ha internalizado y las células mesodérmicas se han posicionado entre el ectodermo y el endodermo.

A medida que las nuevas células ingresan en el embrión, el blastocele es desplazado hacia el lado opuesto del labio dorsal del blastoporo. Mientras tanto, el labio del blastoporo se expande lateral y ventralmente a medida que continúa el proceso de formación de células de botella e involución alrededor del blastoporo (fig. 10-9). El ensanchamiento de la "medialuna" del blastoporo desarrolla los labios laterales y por último un labio ventral sobre el cual pasan células precursoras mesodérmicas y endodérmicas adicionales. Con la formación del labio ventral, el blastoporo ha formado un anillo alrededor de las grandes células endodérmicas que se mantienen expuestas sobre la superficie vegetal. Este parche restante de endodermo es

denominado **tapón vitelino**; éste, también, es finalmente internalizado (fig. 10-9). En este punto, todos los precursores endodérmicos han sido traídos hacia el interior del embrión, el ectodermo ha rodeado la superficie y el mesodermo ha sido llevado entre ellos.

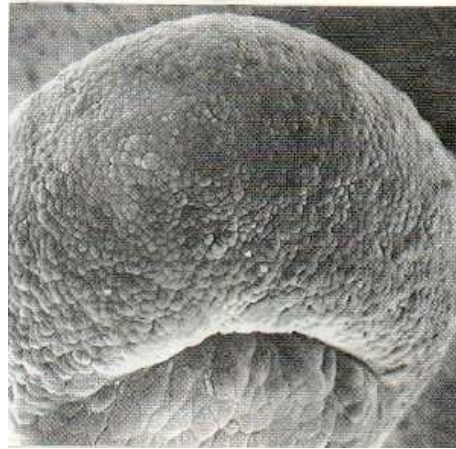


Fig. 10-8. Vista superficial de un labio dorsal del blastoporo temprano de *Xenopus*. La diferencia de tamaño entre las blastómeras vegetales y animales se observa con facilidad.

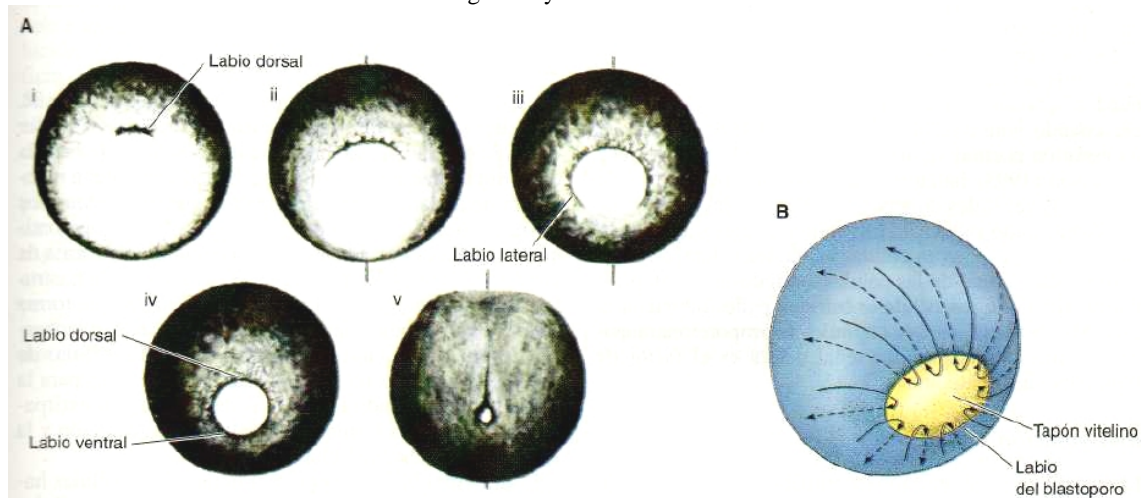


Fig. 10-9. Epibolia del ectodermo. A. Cambios en la región alrededor del blastoporo a medida que son formados los labios dorsal, lateral y ventral de manera sucesiva. Cuando el labio ventral completa el círculo, el endodermo llega a internalizarse progresivamente. Los números ii-v corresponden a las figuras 10-7 B-E, respectivamente. B. Resumen de los movimientos de epibolia del ectodermo y de la involución de las células mesodérmicas que migran hacia el blastoporo y luego bajo la superficie. El endodermo por debajo del labio del blastoporo (el tapón vitelino) no es móvil y es encerrado por estos movimientos.

La extensión convergente del mesodermo dorsal

La **involución** comienza dorsalmente, dirigida por el endomesodermo faríngeo y la placa precordial. Estos tejidos migrarán más anteriormente por debajo del ectodermo superficial. El siguiente tejido en entrar al labio del blastoporo dorsal contiene precursores de la notocorda y de los somitos. Mientras tanto, a medida que el labio del blastoporo se expande para tener los lados dorsolateral, lateral y ventral, el mesodermo cardíaco, el mesodermo renal y el mesodermo ventral prospectivos entran en el embrión.

Esta intercalación extiende aún más a la ZMI hacia vegetal. Al mismo tiempo, las células superficiales se extienden mediante división y aplanamiento. Cuando las células profundas alcanzan el labio del blastoporo, involucionan hacia el embrión y dan inicio a un segundo tipo de

intercalación; la que causa una **extensión convergente** a lo largo del eje mediolateral (fig. 10-13F) que integra varias corrientes mesodérmicas para formar una banda larga y estrecha. Este movimiento se asemeja al tránsito sobre una autopista cuando varios carriles deben confluir para formar uno solo. La parte anterior de esta banda migra hacia el casquete animal. Por lo tanto, la corriente mesodérmica continúa migrando hacia el polo animal y la capa de células superficiales (incluidas las células de botella) que la recubre es impulsada pasivamente hacia el polo animal, formando de este modo el techo endodérmico del arquenterón (véanse figs. 10-7 y 10-13E). Las intercalaciones radial y mediolateral de las células de la capa profunda parecen ser responsables del movimiento continuo del mesodermo hacia el embrión.

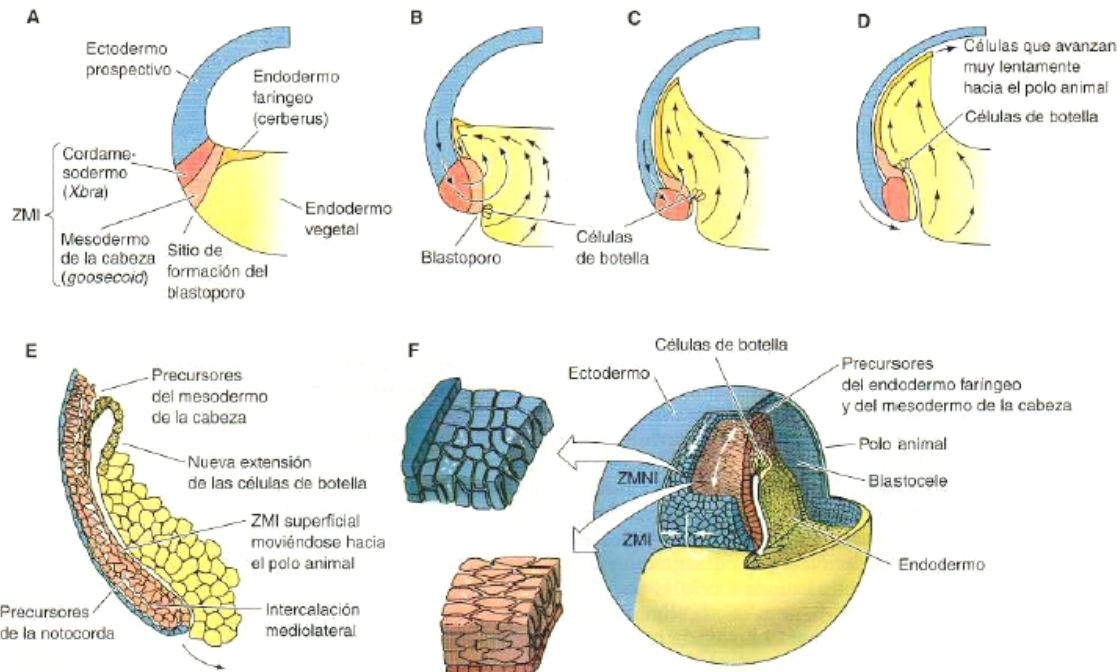


Fig. 10-13. Movimientos tempranos de la gastrulación del *Xenopus*. El área amarilla es endodermo vegetal. Lo naranja representa al endodermo prospectivo faríngeo. Naranja oscuro representa al mesodermo prospectivo de la cabeza y el cordamesodermo es rojo. El ectodermo prospectivo es azul. A. Al comienzo de la gastrulación se forma la zona marginal interna (ZMI). B. La rotación vegetal (flechas blancas) empuja al endodermo prospectivo faríngeo hacia el lado del blastocele. C, D. Los movimientos vegetales empujan al endodermo faríngeo hacia adelante y conducen pasivamente al mesodermo hacia el embrión y hacia el polo animal. El ectodermo comienza la epibolia. E. A medida que continúa la gastrulación, se aplanan las células marginales profundas y las células anteriormente superficiales forman la pared del arquenterón. F. Intercalación radial, vista hacia abajo en el labio dorsal del blastoporo desde la superficie dorsal. En la zona marginal que no involucre (ZMNI) y en la porción superior de la ZMI, células profundas (mesodérmicas) son intercaladas radialmente para producir una delgada banda de células aplanadas. Este adelgazamiento de varias capas en unas pocas provoca la extensión hacia el labio del blastoporo. Justo por arriba del labio, la intercalación mediolateral de las células produce tensiones que tiran a la ZMI sobre el labio. Después de involucrar sobre el labio, la intercalación mediolateral continúa, elongando y estrechando el mesodermo axial.

Migración del mesodermo en involución

A medida que progresan los movimientos, la extensión convergente continúa estrechando y alargando la zona marginal en involución. La ZMI contiene al endodermo prospectivo del techo del arquenterón en su capa superficial (ZMI_s) y las células del mesodermo prospectivo, incluidas aquellas de la notocorda, en su región profunda (ZMI_p). Durante el tercio medio de la gastrulación, la lámina en expansión del mesodermo converge hacia la línea media del embrión. Este proceso es dirigido por la continua intercalación mediolateral de células a lo largo del eje anteroposterior, y de este modo estrecha aún más la banda. Hacia el final de la gastrulación, y de

este modo estrecha la notocorda localizada centralmente se separa del mesodermo somático a ambos lados de ésta y las células de la notocorda se elongan separadamente. Esto podría en parte ser una consecuencia de las diferentes moléculas de adhesión en los mesodermos axial y paraxial (véase fig. 10-14). Esta extensión convergente del mesodermo parece ser autónoma, debido a que los movimientos de estas células se producen aun si esta región del embrión es aislada experimentalmente del resto del embrión.

Durante la gastrulación, el casquete animal y la **zona marginal que no involuiona** (ZMNI) se expanden por epibolia para cubrir al embrión en su totalidad. Estas células formarán el ectodermo superficial. La porción dorsal de la ZMNI se extiende más rápidamente hacia el blastoporo que la porción ventral, lo que provoca que el labio del blastoporo se mueva hacia el lado ventral. Mientras que las células mesodérmicas que entran a través del labio dorsal del blastoporo dan origen al mesodermo axial dorsal (notocorda y somitos), el resto del mesodermo del cuerpo (que forma el corazón, los riñones, la sangre, los huesos y partes de otros órganos) ingresa a través de los labios ventral y lateral del blastoporo para crear el **manto mesodérmico**. El endodermo es derivado de las células ZMI_s que forman el revestimiento del techo del arquenterón y de las células vegetales subblastoporales que se convierten en el suelo del arquenterón.

Epibolia del ectodermo

Mientras que la involución se está produciendo en los labios del blastoporo, los precursores ectodérmicos están expandiéndose sobre la totalidad del embrión. El principal mecanismo de epibolia en la gastrulación de *Xenopus* parece ser un incremento en el número celular (a través de la división) acoplado con una integración simultánea de varias capas profundas en una (fig. 10-16). Los resultados de estas expansiones son la epibolia de las células superficiales y profundas del casquete animal y de la ZMNI sobre la superficie del embrión. La mayoría de las células de la zona marginal, como se mencionó previamente, involucionan para unirse a la corriente de células mesodérmicas dentro del embrión. A medida que el ectodermo epiboliza sobre la totalidad del embrión, finalmente internaliza a todo el endodermo dentro de éste. En este punto, el ectodermo cubre al embrión, el endodermo está localizado dentro del embrión y el mesodermo se posiciona entre ellos.

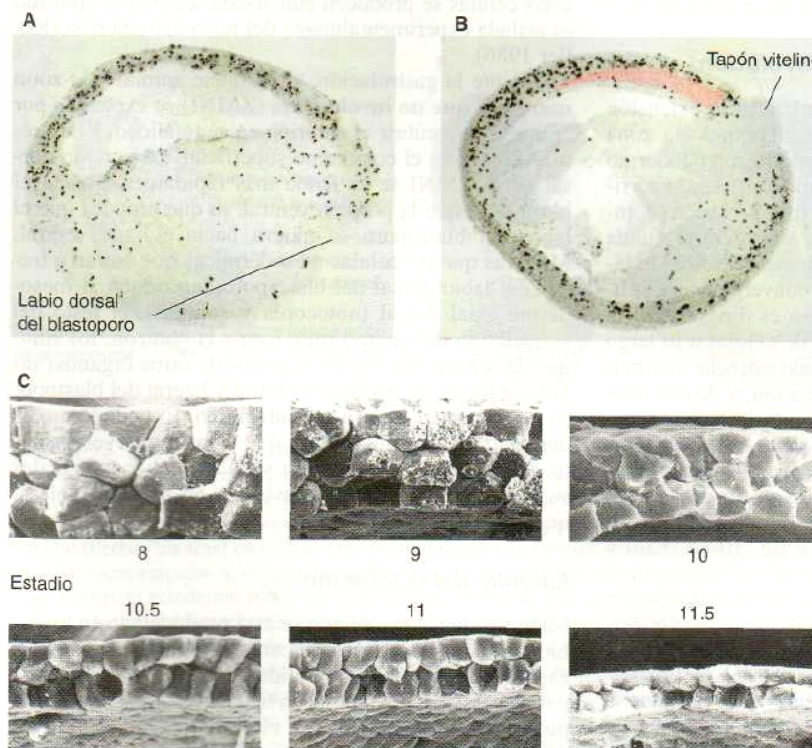


Fig. 10-16. La epibolia del ectodermo es llevada a cabo por la división celular y la intercalación. A, B. División celular en el ectodermo presuntivo. La división celular se muestra mediante la tinción para la histona 3 fosforilada, un marcador de mitosis. Los núcleos teñidos aparecen negros. En la gástrula temprana (A; estadio 10.5), la mayor parte de la división celular se produce en el ectodermo presuntivo del hemisferio animal. En la gástrula tardía (B; estadio 12), la división celular puede verse en toda la capa ectodérmica. (Curiosamente, el mesodermo dorsal no muestra división celular). C. Microfotografía electrónica de barrido del techo del blastocelo de *Xenopus*, que muestra los cambios en la forma y la organización celular. Los estadios 8 y 9 son blástulas; los estadios 10-11.5 representan progresivamente a la gástrula tardía.

DESARROLLO TEMPRANO EN AVES

Segmentación en los cigotos de las aves

La fecundación del gameto femenino del pollo se produce en el oviducto (trompa de Falopio), antes que la albúmina y la cáscara sean secretadas sobre éste. El huevo (cigoto) es **teleocítico** (como el del pez), con un pequeño disco de citoplasma situado encima de un gran vitelo. Como en el cigoto del pez, experimentan una **segmentación meroblástica discoidal**. La segmentación se produce solamente en el **blastodisco**, un pequeño disco de citoplasma de 2-3 mm de diámetro en el polo animal del cigoto. El primer surco de segmentación aparece centralmente en el blastodisco y otros surcos de segmentación siguen para crear un **blastodermo** de una sola capa (fig. 11-12).

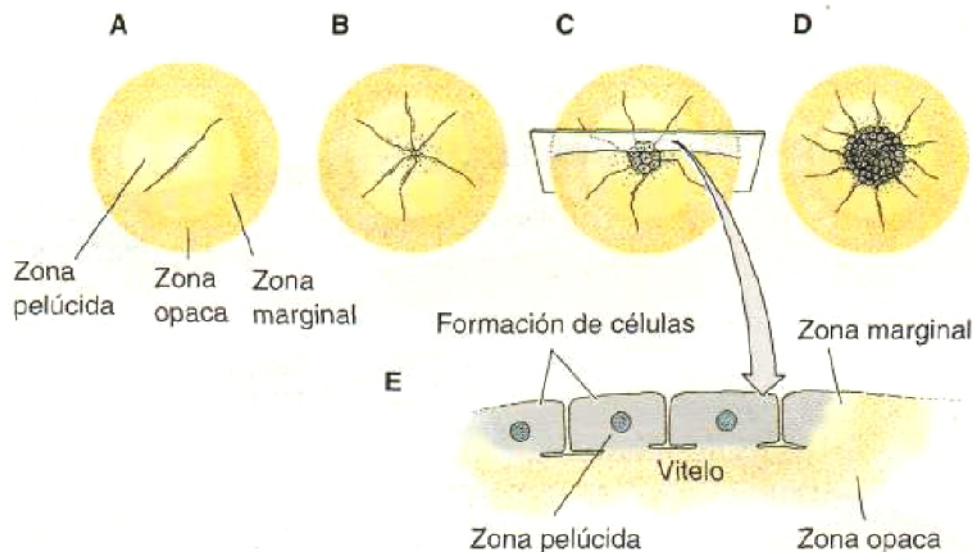


Fig. 11-12. Segmentación meroblástica discoidal en un cigoto de pollo. A-D. Cuatro estadios vistos desde el polo animal (el futuro lado dorsal del embrión). E. Un embrión en segmentación temprana visto de lado.

Como en el embrión del pez, estas segmentaciones no se extienden al citoplasma vitelínico, de modo tal que las células de segmentación temprana son continuas una con la otra y con el vitelo en sus bases (fig. 11-12E). Por esta razón, las segmentaciones ecuatorial y vertical dividen al blastodermo en un tejido de *cinco a seis capas celulares de espesor*. Las células llegan a estar unidas por uniones estrechas. Entre el blastodermo y el vitelo hay un espacio denominado la **cavidad subgerminal** (fig. 11-13A). Este espacio es creado cuando las células del blastodermo absorben agua desde la albúmina y secretan el fluido entre ellas y el vitelo. En este estadio, las células profundas en el centro del blastodermo son eliminadas y mueren, dejando detrás a un **área pelúcida** de una célula de espesor. Esta parte del blastodermo *forma la mayor parte del embrión verdadero*. El anillo periférico de células del blastodermo que no ha eliminado sus células profundas constituye el **área opaca**. Entre el área pelúcida y el área opaca está una delgada capa de células denominada la **zona marginal (o cinturón marginal)**.

Gastrulación en los embriones de las aves

El hipoblasto

Para el momento en el que la gallina ha puesto un huevo, el blastodermo contiene cerca de 20.000 células. En este momento, la mayoría de las células del área pelúcida se mantienen en la superficie, y forman el epiblasto, mientras que otras células del área pelúcida se han separado

de la lámina y migran individualmente hacia la cavidad subgerminal para formar los **islotos de poliinvaginación (hipoblasto primario)**, un archipiélago de grupos aislados que contienen 5 a 20 células cada uno (fig. 11-13B). Poco tiempo después de esto, una lámina de células desde el margen posterior del blastodermo (distinguido de otras regiones del margen por la **hoz de Koller**, un engrosamiento local) migran hacia anterior y empujan a las células del hipoblasto primario hacia anterior, formando de este modo el **hipoblasto secundario**. Las dos capas de blastodermo resultante (epiblasto e hipoblasto) están unidas en la zona marginal del área opaca y el espacio entre las capas forma un blastocele.

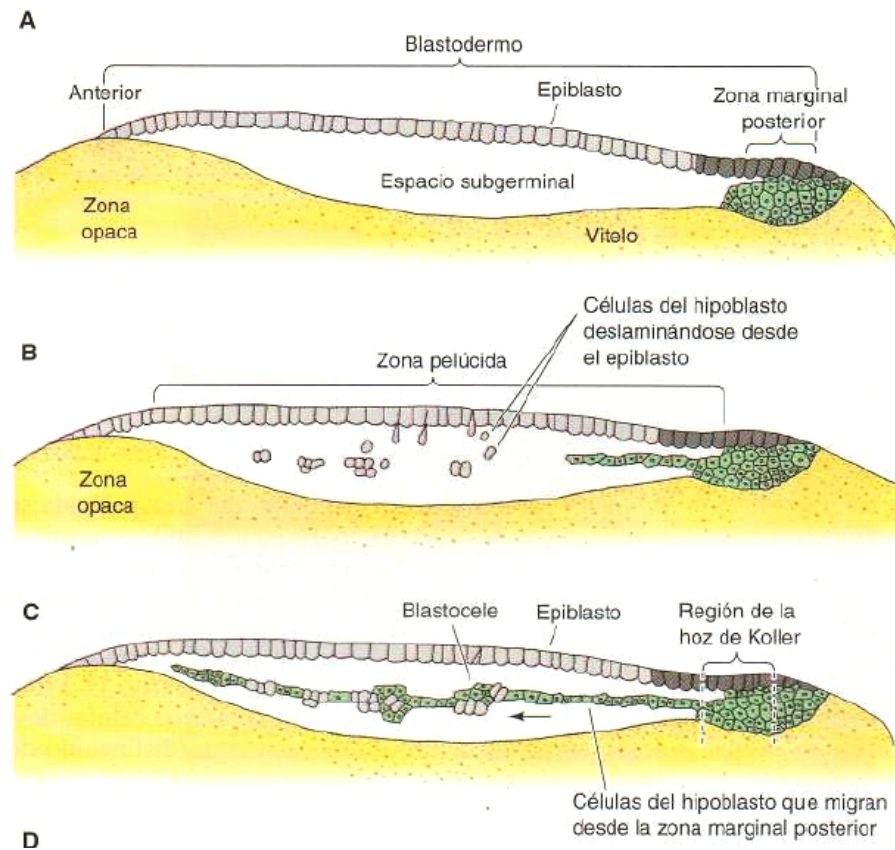


Fig. 11-13. Formación del blastodermo de dos capas del embrión de pollo. A, B. Las células del hipoblasto primario se separan individualmente para formar islotos de células por debajo del epiblasto. C. Las células del hipoblasto secundario desde el margen posterior (hoz de Koller y células marginales posteriores detrás de éste) migran por debajo del epiblasto (ep) e incorporan las islas de poliinvaginación. A medida que el hipoblasto se mueve hacia anterior, las células del epiblasto se acumulan en la región anterior a la hoz de Koller para formar la línea primitiva.

El embrión de ave proviene completamente del epiblasto. El hipoblasto no contribuye con ninguna célula al embrión en desarrollo. En su lugar, *las células del hipoblasto forman porciones de las membranas externas, especialmente del saco vitelino y del pedículo que une la masa vitelina al tubo digestivo endodérmico.* Las tres capas germinales del embrión propiamente dicho (más una considerable cantidad de membrana extraembrionaria) son formadas a partir de las células del epiblasto.

La línea primitiva

La línea es primero visible como un *engrosamiento del epiblasto* en la zona marginal posterior, justo anterior a la hoz de Koller (fig. 11-14A). Éste engrosamiento es iniciado por un incremento en la altura (espesor) de las células que forman el centro de la línea primitiva. Las células presuntivas de la línea alrededor de éstas se vuelven globulares y móviles y parecen digerir la matriz extracelular subyacente a ellas. Este proceso permite su intercalación

(mediolateralmente) y extensión convergente. Esta extensión convergente es responsable del avance de la línea primitiva. Aquellas células que iniciaron la formación de la línea primitiva aparecen migrando hacia el extremo anterior y pueden constituir una población celular inalterable que dirige los movimientos de las células del epiblasto hacia la línea.

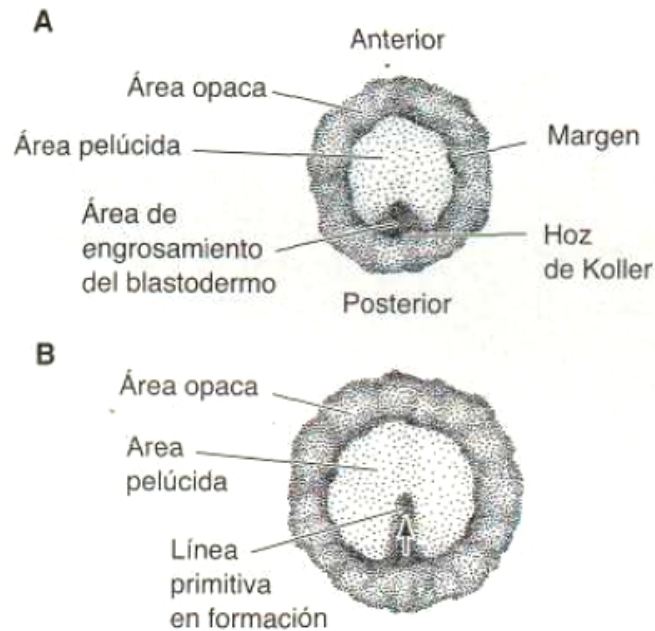


Fig. 11-14. Movimientos celulares de la línea primitiva del embrión de pollo. Vista dorsal de la formación y alargamiento de la línea primitiva. Se observa el blastodermo (A) a las 3-4 horas y (B) a las ~8 horas

A medida que las células convergen para formar la línea primitiva, se forma una depresión dentro de la línea. Esta depresión es denominada el **surco primitivo**, y *sirve como una apertura a través de la cual las células migrantes pasan hacia el blastocele*. Por lo tanto, **el surco primitivo es análogo al blastoporo de los anfibios**. En el extremo anterior de la línea primitiva se encuentra un engrosamiento regional de células denominado **nódulo primitivo o de Hensen**. El centro de este nódulo contiene una depresión con forma de embudo (a veces denominada **fosa primitiva**) a través de la cual las células pueden pasar hacia el blastocele. *El nódulo de Hensen es el equivalente funcional del labio dorsal del blastoporo de anfibios (es decir, el organizador) y del escudo embrionario del pez*.

Las primeras células que ingresan a través de la línea primitiva y hacia el blastocele son los precursores endodérmicos desde el epiblasto (fig. 11-14B). Estas células experimentan una transformación epitelial a mesenquimática y la lámina basal por debajo de ellas desaparece. A medida que estas células entran a la línea primitiva, la línea se alarga hacia la futura región de la cabeza. La división celular aumenta la longitud producida por la extensión convergente y algunas de las células de la porción anterior del epiblasto contribuyen a la formación del nódulo de Hensen. Al mismo tiempo, las células del hipoblasto secundario continúan migrando hacia anterior desde el margen posterior del blastodermo. La elongación de la línea primitiva parece ser coextensiva con la migración hacia anterior de estas células del hipoblasto secundario y el hipoblasto dirige el movimiento de la línea primitiva. La línea finalmente se extiende hasta un 60 a 75% de la longitud del área pelúcida.

La línea primitiva define los ejes del embrión. Ésta se extiende desde *posterior* hacia *anterior*, las células en migración entran a través de su lado *dorsal* y se mueven hacia su lado *ventral*, y ésta separa la porción *izquierda* de la *derecha* del embrión. Aquellos elementos cercanos a la línea serán las estructuras **mediales** (central), mientras que los alejados de ésta serán las estructuras **distales** (lateral) (fig. 11-14C-E).

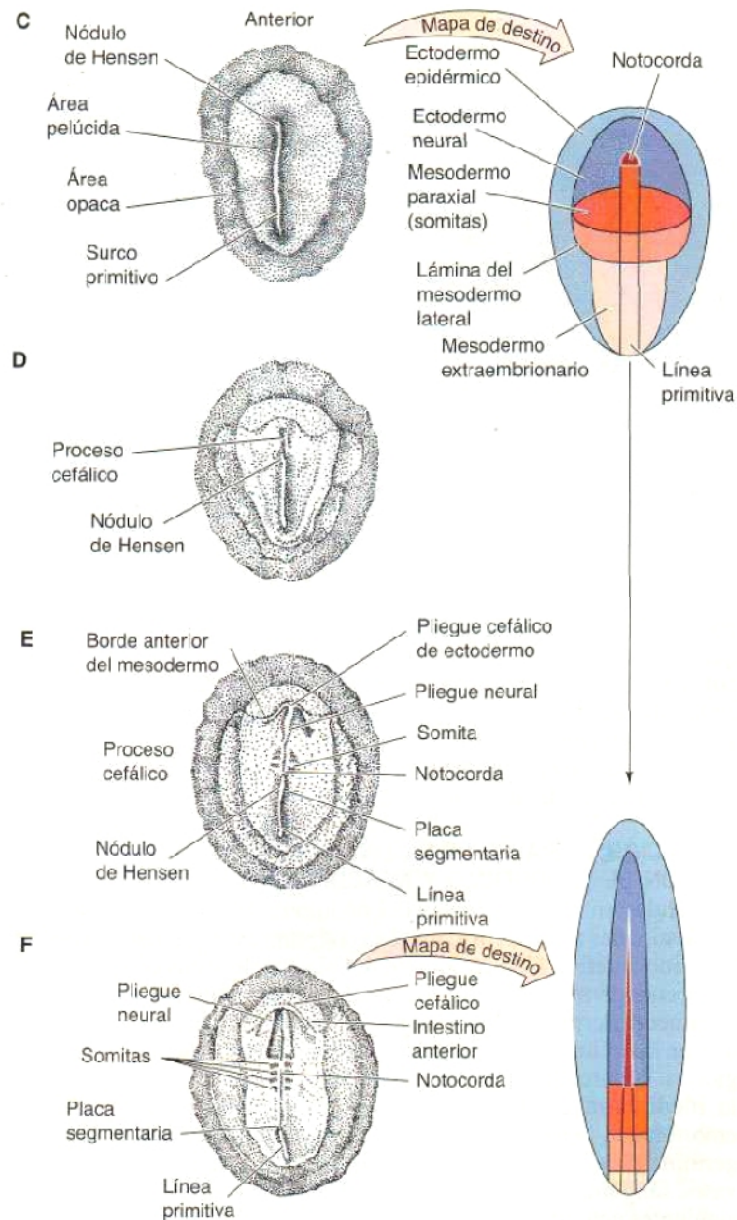


Fig. 11-14. Movimientos celulares de la línea primitiva del embrión de pollo. C, se observa el blastodermo a las 15-16 horas después de la fecundación. D-F. Formación de la notocorda y de los somitas mesodérmicos a medida que se produce la regresión de la línea primitiva, mostrada D a las 19-22 horas, E a las 23-24 horas y F en el estadio de cuatro somitas. Se muestran los mapas de destino del epiblasto del pollo para dos estadios, el estadio de línea primitiva definitiva C y el de neurulación F. En F, el endodermo ya ha ingresado por debajo del epiblasto y se observa en la línea media a extensión convergente.

En cuanto la línea primitiva se ha formado, las células del epiblasto comienzan a migrar a través de ésta y hacia el blastocele (fig. 11-15). La línea primitiva debido a esto tiene una población celular que cambia continuamente. Las células que migran a través del extremo anterior pasan hacia el blastocele y migran hacia el extremo anterior, formando el intestino anterior, el mesodermo de la cabeza y la notocorda; las células que pasan a través de las porciones más posteriores de la línea primitiva dan origen a la mayor parte de los tejidos endodérmico y mesodérmico. A diferencia del mesodermo de *Xenopus*, que migra como una lámina de células hacia el blastocele, las células que entran hacia el interior del embrión de ave

ingresan como células individuales después de *experimentar una transformación epitelial a mesenquimática*.

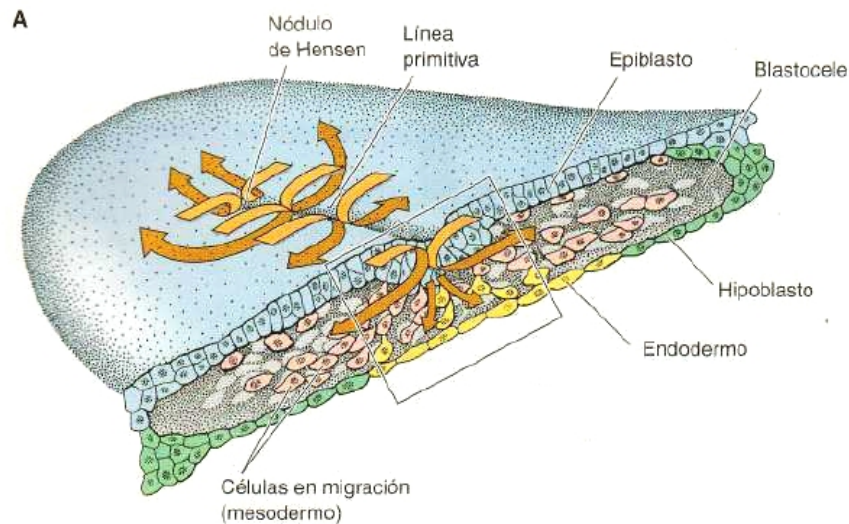


Fig. 11-15. Migración de las células endodérmicas y mesodérmicas a través de la línea primitiva. Embrión de pollo gastrulando, que muestra las relaciones de la línea primitiva, las células en migración y las dos capas originales del blastodermo. La capa más inferior se convierte en un mosaico de células hipoblásticas y endodérmicas; las células hipoblásticas finalmente se separan para formar una capa por debajo del endodermo y contribuir al saco vitelino.

Migración a través de la línea primitiva: formación de endodermo y mesodermo

Las primeras células en migrar a través del nódulo de Hensen son las destinadas a convertirse en el endodermo faríngeo del intestino anterior. Una vez dentro del blastocelo, estas células endodérmicas migran hacia el extremo anterior y finalmente desplazan a las células del hipoblasto, haciendo que las células del hipoblasto sean reducidas a una región en la porción anterior del área pelúcida. Esta región, *la medialuna germinal*, no forma ninguna estructura embrionaria, pero contiene los **precursores de las células germinales**, que posteriormente migrarán a través de los vasos sanguíneos hacia las gónadas. Las siguientes células en entrar al blastocelo a través del nódulo de Hensen también se mueven hacia el extremo anterior, pero no se desplazan tan lejos ventralmente como las células endodérmicas presuntivas del intestino anterior. En su lugar, se mantienen *entre el endodermo y el epiblasto* para formar el **mesénquima cefálico y el mesodermo de la placa precordial**. Todas estas células que ingresan inicialmente se desplazan hacia el extremo anterior, empujando la región anterior de la línea media del epiblasto para formar el **proceso cefálico** (fig. 11-16). Por lo tanto, la cabeza del embrión del ave se forma en una posición anterior (rostral) al nódulo de Hensen.

Las siguientes células en migrar a través del nódulo de Hensen se convierten en la población de las células del **cordamesodermo** (*notocorda*). Estas células se extienden hasta el cerebro medio presuntivo, donde se encuentran con la placa precordial. El cerebro posterior (rombencéfalo) y el tronco se forman desde el cordamesodermo a nivel del nódulo de Hensen y caudal a éste.

Mientras tanto, las células continúan migrando hacia adentro a través de las porciones laterales de la línea primitiva. A medida que entran al blastocelo, estas células se separan en dos capas. La capa profunda se une al hipoblasto a lo largo de su línea media y desplaza a las células del hipoblasto hacia los lados. Estas células con movimientos profundos dan origen a todos los órganos endodérmicos del embrión así como a la mayoría de las membranas extraembrionarias (el hipoblasto forma el resto). La segunda capa migratoria se extiende entre este endodermo y el epiblasto, formando una capa de células sueltas. Esta capa media de células genera las porciones mesodérmicas del embrión y el mesodermo que reviste a las membranas extraembrionarias. Hacia las 22 horas de incubación, la mayoría de las células endodérmicas presuntivas están en el

interior del embrión, aunque las células mesodérmicas presuntivas continúan migrando hacia adentro por un tiempo más largo.

Regresión de la línea primitiva

Mientras continúa la ingresión del mesodermo, la línea primitiva comienza una regresión, desplazando el nódulo de Hensen desde cerca del centro del área pelúcida hacia una posición más posterior (fig. 11-16). Este deja a su paso el eje dorsal del embrión y la notocorda. A medida que el nódulo se desplaza hacia el extremo posterior, es establecida la notocorda, que comienza a nivel del futuro cerebro medio. Mientras que la porción anterior (cabeza) de la notocorda es formada por la ingresión de las células a través del nódulo de Hensen, la notocorda posterior (tronco) (después del somito 17 en el pollo) se forma desde la condensación de tejido mesodérmico que ha ingresado a través de la línea primitiva (es decir, no lo hace a través del nódulo de Hensen). Esta porción de la notocorda se extiende hacia el extremo posterior para formar la cola del embrión. Por último, el nódulo de Hensen experimenta una regresión hacia su posición en el extremo posterior y forma la región anal. En este momento, todas las células del endodermo y del mesodermo presuntivos han entrado al embrión y el epiblasto está compuesto en su totalidad de células del ectodermo presuntivo.

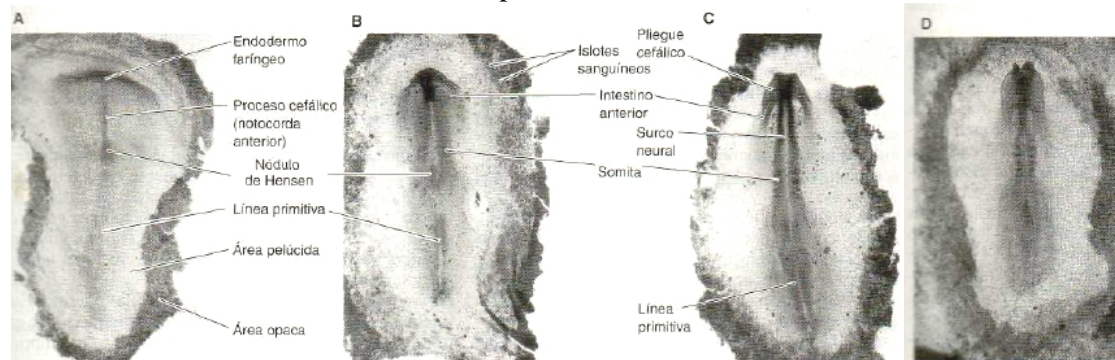


Fig. 11-16. Gastrulación del pollo 24-48 horas después de la gastrulación. A. La línea primitiva en su extensión completa (24 horas). El proceso cefálico puede ser visto extendiéndose desde el nódulo de Hensen. B. Estadio de dos somitos (25 horas). Se observa el endodermo faríngeo en el extremo anterior, mientras que la notocorda empuja al proceso cefálico hacia abajo. La línea primitiva está en regresión. C. Estadio de cuatro somitos (27 horas). D. A las 28 horas, la línea primitiva ha experimentado una regresión hasta la porción caudal del embrión.

Como un resultado de esta secuencia en la que se establecen el mesodermo cefálico y la notocorda, los embriones de aves (y mamíferos) presentan un gradiente de madurez del desarrollo distinto, desde anterior hacia posterior. Mientras que las células de las porciones posteriores del embrión están experimentando la gastrulación, las células en el extremo anterior ya comienzan a formar órganos. Durante varios días siguientes, el extremo anterior del embrión está más avanzado en su desarrollo.

Epibolia del ectodermo

Mientras que las células del mesodermo y del endodermo presuntivo se están desplazando hacia adentro, los precursores ectodérmicos proliferan y migran rodeando al vitelo mediante epibolia. El cercamiento del vitelo por el ectodermo (otra vez asemejándose a la epibolia del ectodermo de anfibios) es una tarea que para completarse toma casi cuatro días. Esta involucra la producción continua de nuevo material celular y la migración de las células del ectodermo presuntivo a lo largo de la parte inferior de la membrana vitelina. Curiosamente, solo las células del margen externo del área opaca se unen firmemente a la membrana vitelina. Estas células son intrínsecamente diferentes de las otras células del blastodermo, debido a que ellas pueden extender enormes procesos citoplasmáticos (500 μ m) sobre la membrana vitelina. Por lo tanto, cuando la gastrulación se acerca al final, el ectodermo ha rodeado al vitelo, el endodermo ha reemplazado al hipoblasto y el mesodermo se ha posicionado entre estas dos regiones.

DESARROLLO TEMPRANO EN LOS MAMÍFEROS

Segmentación en los mamíferos

La naturaleza única de la segmentación en los mamíferos

La segmentación es **diferente** de la mayoría de los otros patrones de división celular embrionaria. El ovocito de los mamíferos es liberado desde el ovario y barrido por las fimbrias hacia la trompa de Falopio (fig. 11-26).

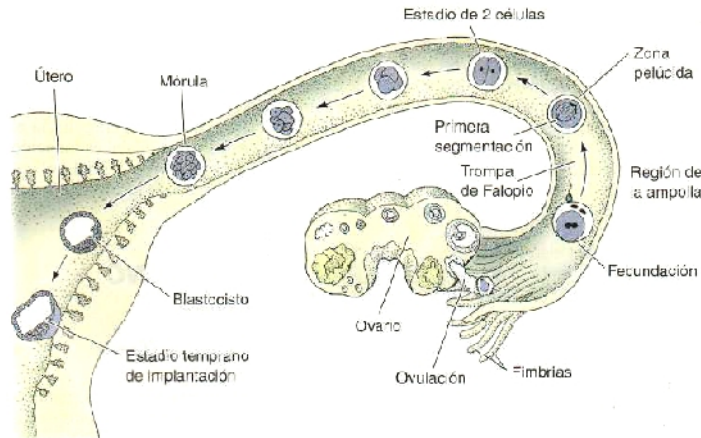


Fig. 11-26. Desarrollo del embrión humano desde la fecundación a la implantación. La compactación del embrión humano se produce sobre el día 4, cuando se encuentra en el estadio de 10 células. El embrión "eclosiona" desde la zona pelúcida al llegar al útero. Durante su migración hacia el útero, la zona evita que el embrión se adhiera prematuramente al oviducto en lugar de viajar hacia el útero.

La fecundación se produce en la ampolla de la trompa de Falopio (oviducto), una región próxima al ovario. En este momento se completa la meiosis y la primera segmentación comienza cerca de un día más tarde. Las segmentaciones en los cigotos de mamíferos están entre **las más lentas en el reino animal** (cerca de 12-24 horas de separación). Mientras tanto, los cilios en la trompa de Falopio empujan al embrión hacia el útero; la primera segmentación se produce durante este viaje.

Además de este **enlentecimiento de la división celular**, otras características de la segmentación de los mamíferos la distinguen de los otros tipos de segmentación. La segunda de estas diferencias es la **orientación única** que tienen entre sí las blastómeras de los mamíferos. La primera segmentación es una división meridional normal; sin embargo, en la segunda segmentación, una de las dos blastómeras se divide meridionalmente y la otra se divide ecuatorialmente (fig. 11-27). Este tipo de segmentación es denominada **segmentación rotacional**.

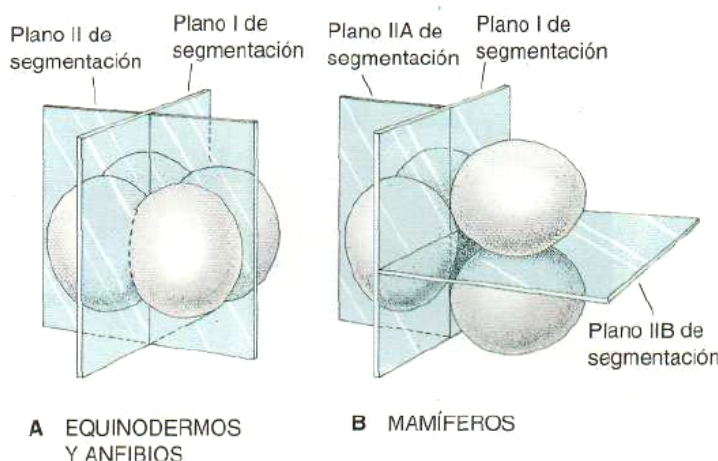


Fig. 11-27. Comparación de la segmentación temprana en:

A, equinodermos y anfibios (segmentación radial) y

B, mamíferos (segmentación rotacional). Los nematodos tienen también una forma rotacional de segmentación, pero no forman la estructura del blastocisto característica de los mamíferos.

La tercera diferencia principal entre la segmentación en los mamíferos y la de la mayoría de los otros embriones es la marcada **asincronía de la división celular temprana**. Las blastómeras de los mamíferos no se dividen todas al mismo tiempo. Por lo tanto, los embriones no aumentan exponencialmente desde los estadios de 2 a 4, a 8 células, sino que contienen números impares de células. La cuarta, a diferencia de la mayoría de los otros genomas animales, **el genoma de mamíferos es activado durante la segmentación temprana** y produce las proteínas necesarias para que se produzcan la segmentación y el desarrollo.

Compactación

La quinta y tal vez la diferencia más decisiva entre la segmentación en los mamíferos y la de otros tipos involucra el fenómeno de la **compactación**. Como se observa en la figura 11-28, las blastómeras de ratón durante el estadio de 8 células forman una organización laxa con abundante espacio entre sí. Sin embargo, después de la tercera segmentación las blastómeras experimentan un cambio espectacular en su conducta. Las blastómeras repentinamente se agrupan y forman una esfera compacta de células (figs. 11-28C, D y 11-29).

Las células del embrión de 8 células compactado se dividen para producir una **mórula de 16 células** (fig. 11-28E). **La mórula consiste en un pequeño grupo de células internas rodeadas por un grupo más grande de células externas**. La mayoría de los descendientes de las células externas se convierten en las células del **trofoblasto (trofoectodermo)**. Este grupo de células no produce estructuras embrionarias. En su lugar, éste forma el tejido del **corion**, la porción embrionaria de la **placenta**. *El corion le permite al feto obtener oxígeno y nutrientes desde la madre. Además, secreta hormonas que hacen que el útero de la madre retenga al feto y produce factores reguladores de la respuesta inmune de modo tal que la madre no rechazará al embrión, que sí lo haría con un órgano injertado.*

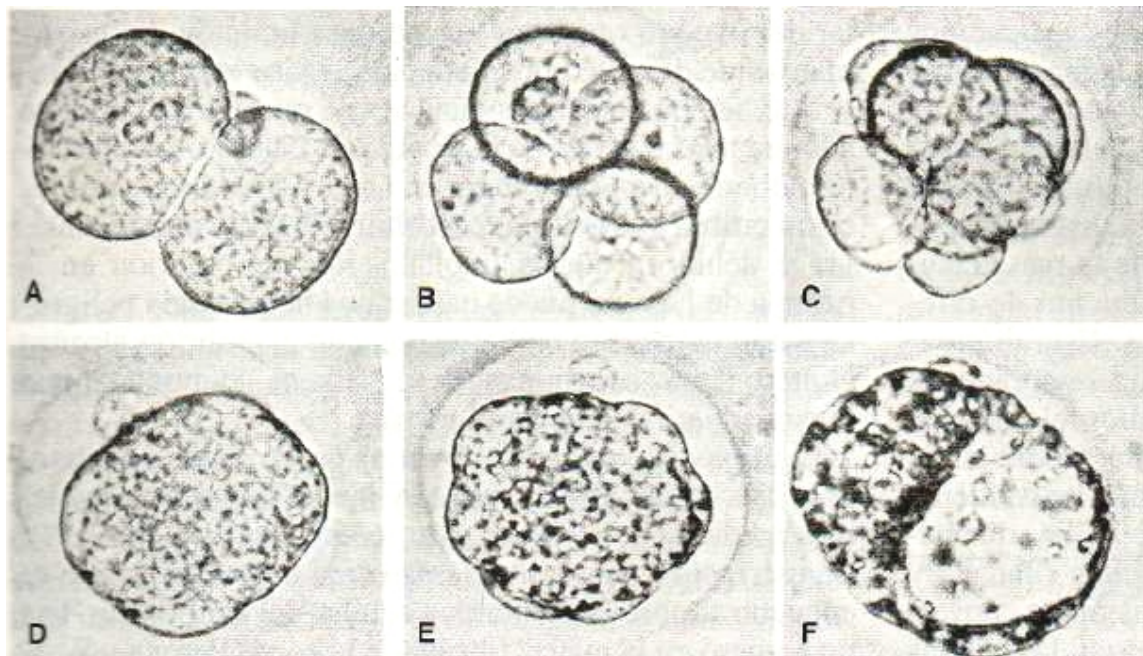


Fig. 11-28. Segmentación de un único embrión de ratón in vitro. A. Estadio de 2 células. B. Estadio de 4 células. C. Estadio temprano de 8 células. D. Estadio compactado de 8 células. E. Mórula. F. Blastocisto.

El embrión de ratón verdadero es derivado de descendientes de las células internas del estadio de 16 células, complementado por células que se dividen desde el trofoblasto durante la transición hacia el estadio de 32 células. Estas células generan la **masa celular interna (MCI)**, *que dará origen al embrión y a su saco vitelino, su alantoides y su amnios asociados*. Hacia el estadio de 64 células, la masa celular interna (de 13 células aproximadamente) y las células del

trofoblasto han llegado a constituir capas celulares separadas, sin células que contribuyan al otro grupo. Por lo tanto, la distinción entre las blastómeras del trofoblasto y las de la masa celular interna representa el primer acontecimiento de diferenciación en el desarrollo de mamíferos. Esta diferenciación es requerida para que el embrión temprano de mamífero se adhiera al útero; el desarrollo del embrión verdadero puede esperar hasta después de producida la adhesión.

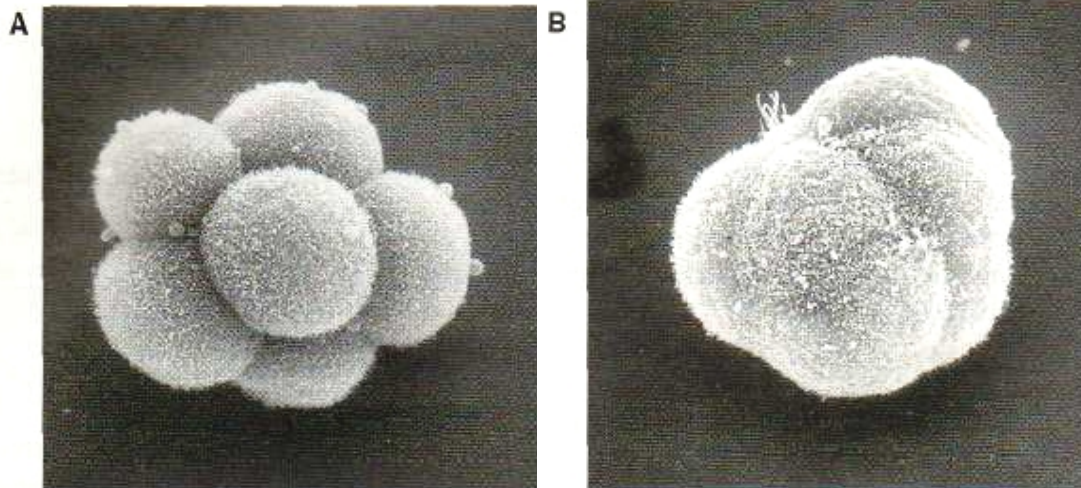


Fig. 11-29. Microfotografías electrónicas de barrido de embriones de ratón de 8 células, A, sin compactar y B, compactado.

Inicialmente, la mórula no tiene una cavidad interna. Sin embargo, durante un proceso denominado **cavitación**, las células del trofoblasto secretan un fluido hacia la mórula para crear un **blastocelo**. La masa celular interna está posicionada sobre uno de los lados del anillo de células trofoblásticas (véase fig. 11-28F). El tipo de blástula resultante, denominada **blastocisto**, es otra característica distintiva de la segmentación de mamíferos.

Fuga desde la zona pelúcida

Mientras el embrión se está moviendo a través la trompa de Falopio (u oviducto) hacia el útero, el blastocisto se expande dentro de la **zona pelúcida** (la matriz extracelular del ovocito que era esencial para la unión del espermatozoide durante la fecundación). Durante este tiempo, la zona pelúcida evita que el blastocisto se adhiera a las paredes de la trompa de Falopio. El blastocisto de ratón eclosiona desde la zona pelúcida mediante la lisis de un orificio en ésta y metiéndose por el agujero a medida que el blastocisto se expande. Una vez fuera de la zona, el blastocisto puede hacer contacto directo con el útero. El epitelio uterino (endometrio) “atrapa” al blastocisto sobre la matriz extracelular. Una vez en contacto con el endometrio, el trofoblasto secreta enzimas que digieren las proteínas de la matriz extracelular del tejido uterino, permitiéndole al blastocisto autosepultarse dentro de la pared uterina.

Gastrulación en los mamíferos

Las aves y los mamíferos son descendientes de especies de reptiles. Por lo tanto, no sorprende que el desarrollo de mamíferos sea análogo al de reptiles y aves. Lo que es sorprendente es que los movimientos de la gastrulación de los embriones de reptiles y de aves, que evolucionaron como una adaptación de los huevos vitelínicos, se han conservado en los embriones de mamífero aún ante la ausencia de grandes cantidades de vitelo. La masa celular **interna** de los mamíferos puede imaginarse como estando encima de una esfera imaginaria de vitelo, siguiendo las instrucciones que parecen más apropiadas a sus antepasados reptiles.

Modificaciones para el desarrollo dentro de otro organismo

El embrión de mamífero obtiene nutrientes directamente desde su madre y no depende de vitelo almacenado. Esta adaptación ha supuesto una reestructuración espectacular de la anatomía materna (como la expansión de la trompa de Falopio para formar el útero) además del desarrollo de un órgano fetal capaz de absorber nutrientes maternos. Este órgano fetal -el corion- es derivado primariamente de las células trofoblásticas embrionarias, complementado con células mesodérmicas derivadas de la masa celular interna. El corion forma la porción fetal de la placenta. Esto también induce a las células uterinas a formar la porción materna de la placenta, la **decidua**. La decidua llega a ser rica en vasos sanguíneos que proporcionarán oxígeno y nutrientes al embrión.

Los orígenes de los tejidos tempranos de mamíferos se resumen en la figura 11-31.

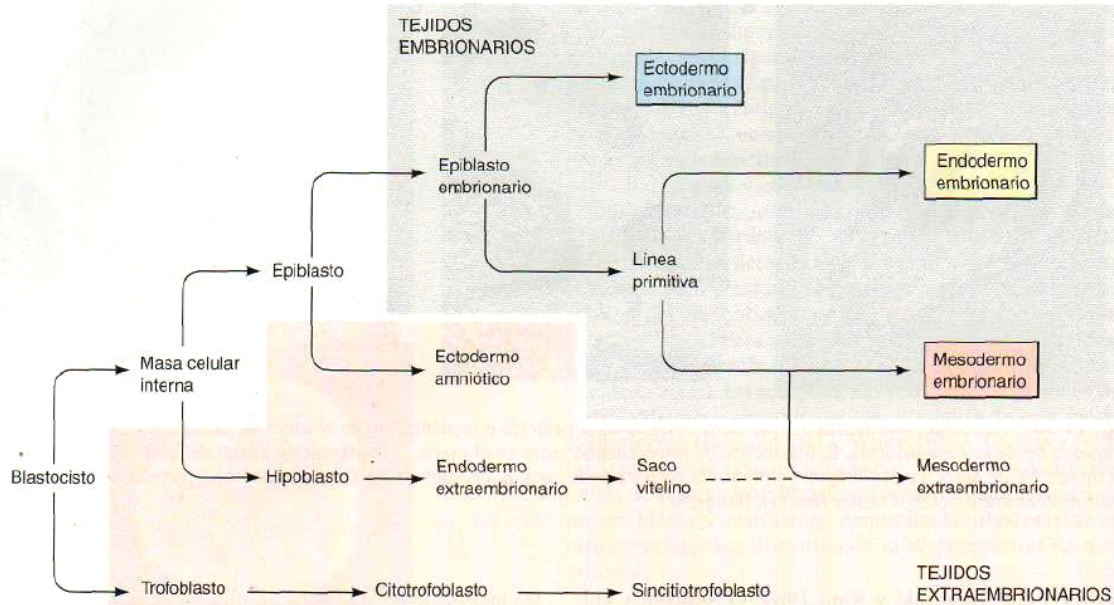


Fig. 11-31. Diagrama esquemático que muestra los derivados de los tejidos en los embriones humanos y de mono rhesus. La línea entrecortada indica un posible origen doble del mesodermo extraembrionario.

La primera segregación de células dentro de la masa celular interna forma dos capas: la capa más inferior, el **hipoblasto** (a veces denominado **endodermo primitivo**), y el tejido de masa celular interna restante por arriba de éste, el **epiblasto** (fig. 11-32A). El epiblasto y el hipoblasto forman una estructura denominada **disco germinativo bilaminar**. Las células del hipoblasto se extienden desde la masa celular interna para revestir la cavidad del blastocelo (algunos autores consideran más apropiado denominar a esta cavidad como cavidad del blastocisto debido a que presenta diferencias con respecto al blastocelo de los anfibios), donde dan origen al **endodermo extraembrionario**, que forma el saco vitelino. Como en los embriones de aves, estas células no producen ninguna parte del organismo del recién nacido. La capa celular del epiblasto se separa mediante pequeñas hendiduras que finalmente se unen para separar al **epiblasto embrionario** de las otras células del epiblasto que revisten la **cavidad amniótica** (fig. 11-32B, C). Una vez que se completa el revestimiento del amnios, la cavidad amniótica se llena con una secreción denominada **líquido amniótico**, que sirve como amortiguador para el embrión en desarrollo mientras que evita su desecación. Se piensa que el epiblasto embrionario contiene todas las células que generarán el embrión verdadero y que es semejante en muchos sentidos al epiblasto de las aves.

La **gastrulación** comienza en el extremo posterior del embrión y es allí donde se forma el **nódulo**. En el desarrollo de los mamíferos, el nódulo de Hensen es denominado por lo general "el nódulo" a pesar de que Hensen descubrió esta estructura en los embriones de ratón. Como en

las células del epiblasto del pollo, el mesodermo de mamíferos y el endodermo migran a través de la línea primitiva y como sus equivalentes de las aves, las células que migran del epiblasto de mamífero se separan de sus vecinas y migran a través de la línea como células individuales. Las células que migran a través del nódulo dan origen a la notocorda. *Sin embargo, en contraste con la formación de la notocorda en el pollo, se piensa que las células que forman la notocorda del ratón llegan a estar integradas en el endodermo del intestino primitivo.*

Los precursores ectodérmicos están localizados en una posición anterior a la línea primitiva completamente extendida, como en el epiblasto del pollo; sin embargo, en algunos ejemplos una sola célula da origen a descendientes en más de una capa germinal, o a derivados embrionarios y extraembrionarios. Por lo tanto, en el estadio de epiblasto, estos linajes no llegan a estar separados entre sí. Como en los embriones de aves, las células migran hacia el espacio entre las capas del hipoblasto y del epiblasto.

Formación de las membranas extraembrionarias

Mientras que el epiblasto embrionario está experimentando movimientos celulares semejantes a los vistos en la gastrulación de reptiles o de aves, las células extraembrionarias están produciendo los tejidos claramente mamíferos que le permiten al feto sobrevivir dentro del útero materno. Aunque las células trofoblásticas iniciales de los ratones y de los seres humanos se dividen como la mayoría de las otras células del cuerpo, dan origen a una población de células en la que la división nuclear se produce ante la ausencia de citocinesis. Las células trofoblásticas originales constituyen una capa denominada el **citotrofoblasto**, mientras que el tipo celular multinucleado forma el **sincitiotrofoblasto**. El sincitiotrofoblasto se adhiere inicialmente al endometrio a través de una serie de moléculas de adhesión. Además, estas células contienen enzimas proteolíticas que les permiten ingresar en la pared uterina y remodelar los vasos sanguíneos uterinos de modo que los vasos sanguíneos maternos bañan a los vasos sanguíneos fetales.

Se piensa que el tejido del sincitiotrofoblasto favorece el avance del embrión hacia la pared uterina mediante la digestión del tejido uterino. El útero, a su vez, envía vasos sanguíneos hacia esta área, donde finalmente contactan con el sincitiotrofoblasto. Poco tiempo después, el tejido mesodérmico se extiende hacia afuera desde el embrión gastrulando. Estudios en embriones humanos y de mono rhesus han sugerido que el saco vitelino (y por lo tanto el hipoblasto) así como las células derivadas de la línea primitiva contribuyen a este mesodermo extraembrionario.

El mesodermo extraembrionario se une a las extensiones trofoblásticas y da origen a los vasos sanguíneos que transportan nutrientes desde la madre hacia el embrión. El estrecho pedículo de conexión del mesodermo extraembrionario que une el embrión al trofoblasto forma finalmente los vasos del **cordón umbilical**. El órgano extraembrionario completamente desarrollado, que consiste en tejido trofoblástico y mesodermo que contiene vasos sanguíneos, es denominado el **corion**, y se fusiona con la pared uterina para crear la *placenta*. Por lo tanto, la placenta tiene una porción materna (el endometrio uterino, que es modificado durante el embarazo) y un componente fetal (el corion). El corion puede estar en una aposición muy cercana a los tejidos maternos mientras todavía sigue siendo fácilmente separable de ellos (como en la placenta de contacto del cerdo), o éste puede estar tan íntimamente integrado con los tejidos maternos de tal modo que no puede separarse sin dañar a la madre y al feto en desarrollo (como en la placenta decidua de la mayoría de los mamíferos, incluidos los seres humanos).

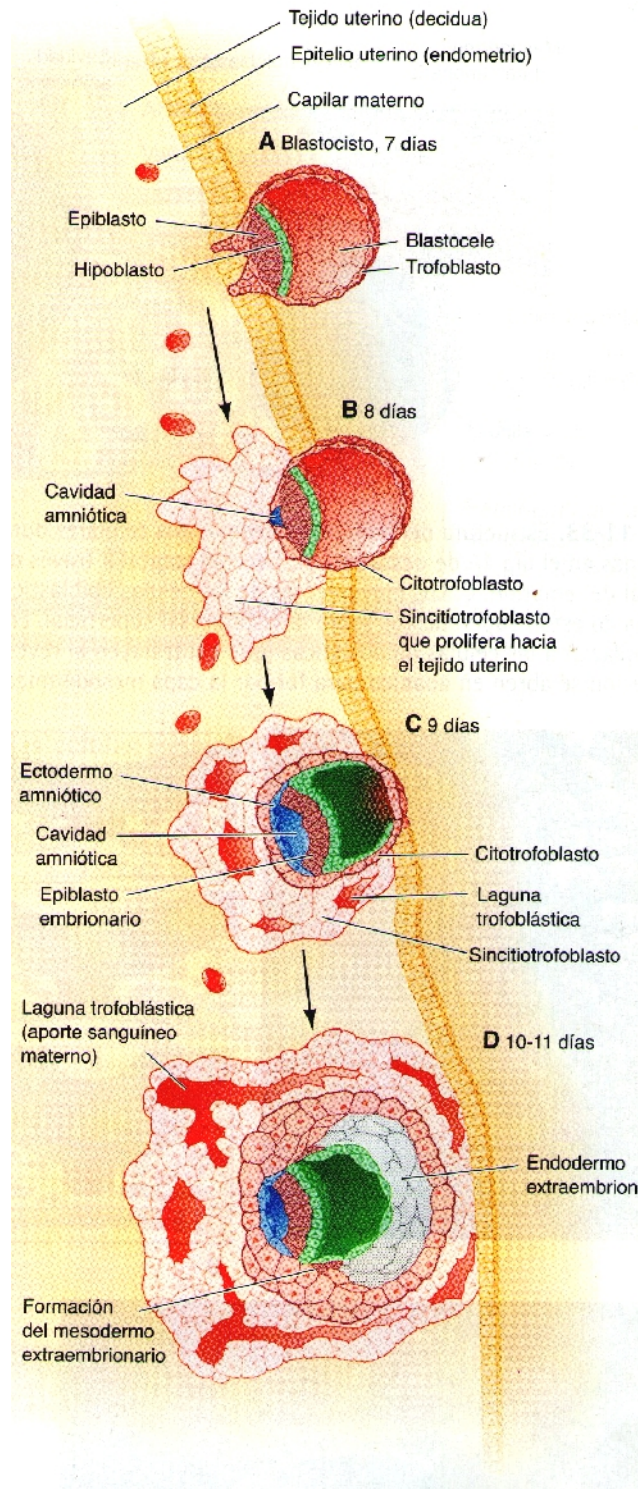


Fig. 11-32. Formación de tejido en el embrión humano entre los días 7 y 11.

A, B.

Blastocisto humano inmediatamente antes de la gastrulación. La masa celular interna se separa en células hipoblásticas que revisten el blastocele, formando el endodermo extraembrionario del saco vitelino primitivo y en un blastodisco de dos capas (epiblasto e hipoblasto) semejante al visto en embriones de aves. El trofoblasto se divide en citotrofoblasto, que formará las vellosidades y el sincitiotrofoblasto, que ingresará hacia el tejido uterino.

C.

Mientras tanto, el epiblasto se separa en el ectodermo amniótico (que rodea a la cavidad amniótica) y el epiblasto embrionario. Los mamíferos adultos forman las células del epiblasto embrionario.

D.

El endodermo extraembrionario forma el saco vitelino.

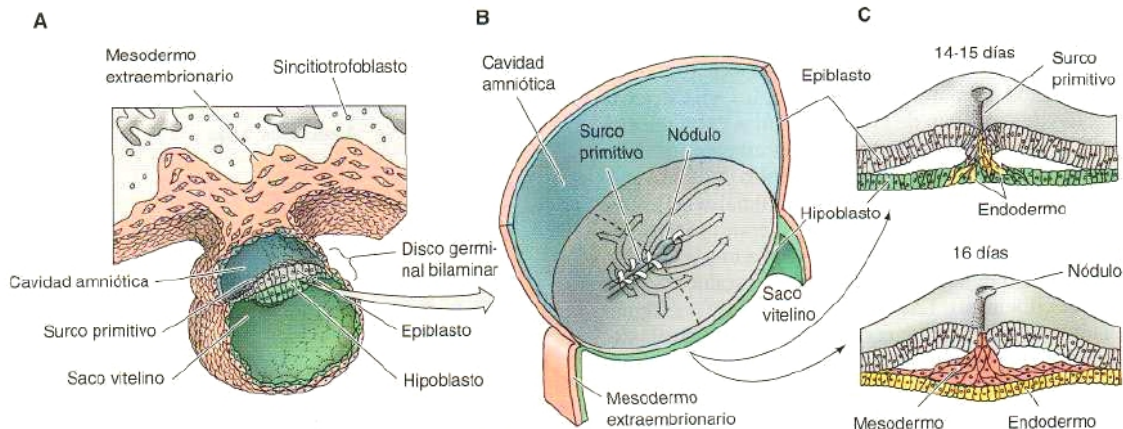


Fig. 11-33. Estructura del amnios y movimientos celulares durante la gastrulación humana. A, B. Embrión humano y conexiones uterinas en el día 15 de gestación. A. Sección sagital a través de la línea media. B. Vista que mira hacia abajo sobre la superficie dorsal del embrión. C. Los movimientos de las células epiblasticas a través de la línea primitiva y del nódulo de Hensen y debajo del epiblasto están superpuestos sobre la vista dorsal superficial. En los días 14 y 15, las células epiblasticas en ingresión se piensa que reemplazan a las células hipoblásticas (que contribuyen al revestimiento del saco vitelino), mientras que en el día 16, las células en ingresión se abren en abanico para formar la capa mesodérmica.

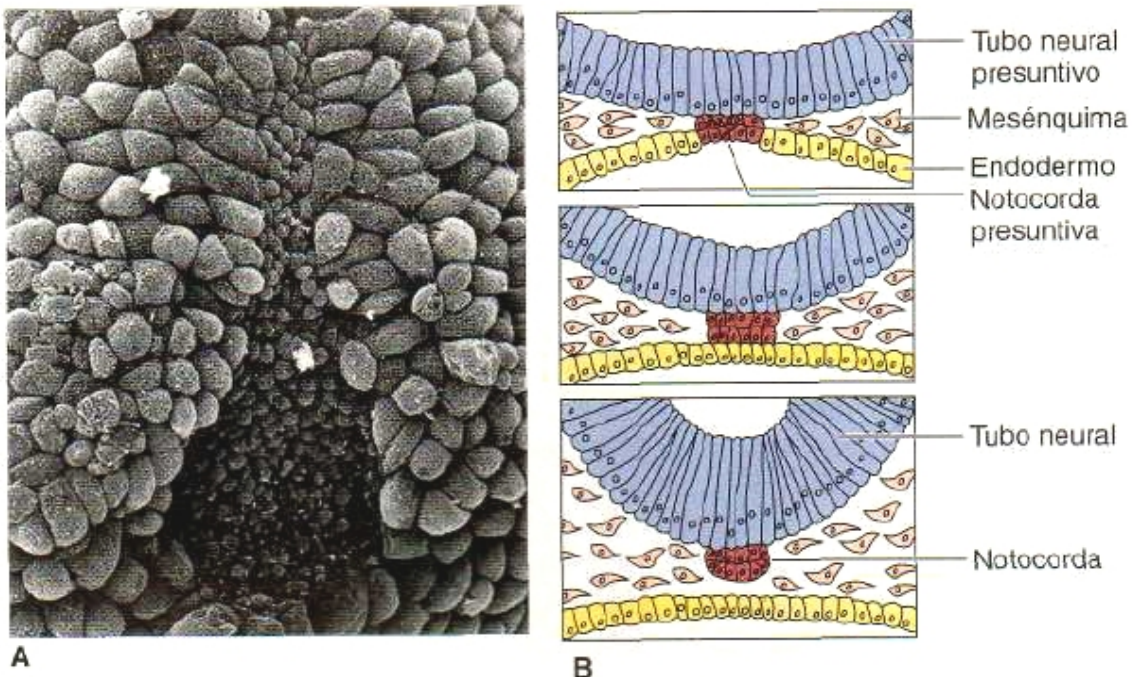


Fig. 11-34. Formación de la notocorda en el ratón. A. Las células de la notocorda presuntiva son las células pequeñas y ciliadas de la línea media que tienen a los lados a las células endodérmicas grandes del intestino primitivo. El nódulo (con sus células ciliadas) se observa en la parte inferior. B. Formación de la notocorda por el plegamiento hacia dorsal de las células pequeñas ciliadas.

BIBLIOGRAFÍA

Gilbert, S.F. 2010. *Developmental Biology*, Ninth Edition. 711 pp, 699 illustrations.

<http://9e.devbio.com>