

Introducción a la Biología del desarrollo de los animales domésticos



**Aportes para el aprendizaje
del desarrollo temprano**

Andrea Bozzo, Romina Bellingeri, Natalia Picco, Débora Cots,
Damiana Borghi, Tomás Díaz, Carolina Flores Bracamonte y Stefani Gregori
(Comps.)

Introducción a la Biología del Desarrollo de los animales domésticos : aportes para el aprendizaje del desarrollo embrionario temprano / Andrea Bozzo ... [et al.] ; Compilación de Andrea Bozzo ... [et al.]. - 1a ed. - Río Cuarto : UniRío Editora, 2026.

Libro digital, PDF - (Pasatextos)

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-688-656-7

1. Biología. 2. Animales. 3. Medicina Veterinaria. I. Bozzo, Andrea II. Bozzo, Andrea, comp.

CDD 636.089

2026 © *UniRío editora*

Universidad Nacional de Río Cuarto

Ruta Nacional 36 km 601 – (X5804) Río Cuarto – Argentina

Tel.: 54 (358) 467 6309

editorial@ac.unrc.edu.ar

www.unirioeditora.com.ar

Ilustración de tapa: Stefani Gregori (*Stegori Art*). Acuarela. [@soy_stegori_art](https://www.instagram.com/soy_stegori_art)

Primera edición: *junio de 2026*

ISBN 978-987-688-656-7

doi.org/10.63207/978-987-688-656-7



Este obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución 2.5 Argentina.

<http://creativecommons.org/licenses/by/2.5/ar/deed.es> **AR**



Uni. Tres primeras letras de «Universidad».
Uso popular muy nuestro; la Uni.
Universidad del latín «universitas»
(personas dedicadas al ocio del saber),
se contextualiza para nosotros en nuestro anclaje territorial
y en la concepción de conocimientos y saberes construidos
y compartidos socialmente.

El río. Celeste y Naranja. El agua y la arena de nuestro
Río Cuarto en constante confluencia y devenir.

La gota. El acento y el impacto visual: agua en un movimiento
de vuelo libre de un «nosotros».
Conocimiento que circula y calma la sed.

Consejo Editorial

Facultad de Agronomía y Veterinaria
Prof. Alicia Carranza

Facultad de Ingeniería
Prof. Marcelo Alcoba y
Prof. Martín Broglia

Facultad de Ciencias Económicas
Prof. Clara Sorondo

Biblioteca Central Juan Filloy
María Eugenia Somaré
y Sandra Murúa

Facultad de Ciencias Exactas,
Físico-Químicas y Naturales
Prof. Laura Dalerba y Prof. Clarisa Bionda

Secretaría Académica
Prof. Pablo Pizzi y
Prof. Gabriel Carini

Facultad de Ciencias Humanas
Prof. José Di Marco y Prof. Claudio Asaad

Equipo Editorial

Secretario Académico: *Pablo Pizzi*

Director: *Gabriel Carini*

Equipo: *José Luis Ammann, Maximiliano Brito,*
Ana Carolina Savino, Lara Oviedo, Roberto Guardia,
Marcela Rapetti y Daniel Ferniot

Índice

Prefacio	5
Introducción	7
Capítulo 1	
Gametogénesis	8
Capítulo 2	
Fecundación y segmentación.....	27
Capítulo 3	
Período presomítico.....	41
Capítulo 4	
Desarrollo embrionario (etapa de organogénesis).....	49
Capítulo 5	
Membranas extraembrionarias y placenta	82

Prefacio

El estudio de la Biología del Desarrollo Animal constituye una base esencial para la formación del futuro Médico Veterinario. Comprender cómo, a partir de una única célula, se organiza el complejo organismo animal permite interpretar con mayor profundidad los procesos fisiológicos, las alteraciones del desarrollo y las patologías reproductivas que se abordarán a lo largo de la carrera.

Esta obra fue elaborada en el marco del Proyecto de Innovación e Investigación para el Mejoramiento de la Enseñanza de Grado (PIIMEG) de la Cátedra de Biología Celular y Embriología General de la Facultad de Agronomía y Veterinaria de la Universidad Nacional de Río Cuarto. Surge como una respuesta a la necesidad de contar con un material actualizado, accesible y contextualizado al ámbito de la Medicina Veterinaria, que acompañe el proceso de aprendizaje de los estudiantes de primer año.

Si bien los fundamentos de la biología del desarrollo son comunes a la mayoría de los vertebrados, cada especie presenta particularidades estructurales y funcionales que enriquecen la comprensión del proceso embrionario. En este sentido, el texto destaca los aspectos comparativos del desarrollo en diferentes especies de mamíferos domésticos y aves, lo que permite al estudiante comprender la diversidad biológica desde una perspectiva integrada y aplicada a la práctica veterinaria.

La bibliografía tradicional sobre el tema está mayormente enfocada en la especie humana o disponible en otros idiomas, lo cual puede dificultar su apropiación en los primeros años de estudio. Este texto busca, por lo tanto, ofrecer una herramienta de aprendizaje adaptada a las especies domésticas, organizada de manera clara y acompañada de esquemas, fotografías y microfotografías que facilitan la comprensión de los procesos descritos.

La presente obra no solo pretende brindar los conocimientos necesarios sobre la formación y el desarrollo de los organismos animales, sino también favorecer la integración entre la Biología Celular, la Embriología y las áreas clínicas, productivas y de salud pública de Medicina Veterinaria. En este sentido, se propone como un puente entre los saberes básicos y la práctica profesional, promoviendo una mirada integradora del desarrollo animal que permita comprender la continuidad entre la estructura, la función y la vida.

Introducción

La obra se divide en cinco capítulos que abordan diferentes aspectos de la Biología del Desarrollo Animal. El capítulo 1 describe el proceso de gametogénesis, caracterizando los principales eventos que ocurren en cada una de las etapas y los aspectos morfológicos y funcionales de las gametas. El capítulo 2 aborda las diferentes etapas de la fecundación, las características de los huevos o cigotos según la cantidad y distribución del vitelo y el proceso de segmentación embrionaria. El capítulo 3 describe las etapas de la blastulación y la gastrulación tanto en aves como en mamíferos domésticos y los tipos de implantación. En el capítulo 4 se presenta el periodo somítico detallando el desarrollo inicial de los sistemas de órganos a partir de las tres hojas embrionarias. Finalmente, el capítulo 5 explica la formación y las funciones que desempeñan cada una de las membranas extraembrionarias, así como también la placentación comparada en los mamíferos domésticos. En todos los capítulos, se incluyen imágenes de microfotografías, fotografías y diferentes esquemas con la finalidad de favorecer una mayor comprensión de los temas abordados.

Capítulo 1

Gametogénesis

La gametogénesis es el proceso que comprende los diferentes estados de división y diferenciación de las células germinales primordiales (CGP) diploides para formar las gametas haploides del macho (espermatogénesis) y de la hembra (ovogénesis). Si bien este proceso ocurre en las gónadas, testículos y ovarios respectivamente, las CGP que darán origen a las gametas provienen inicialmente del epiblasto y se localizan posteriormente en una membrana extraembrionaria denominada saco vitelino. Esta ubicación fuera del embrión se produce para protegerlas de las señales de diferenciación que ocurren durante los estadios tempranos del desarrollo (figura 1).

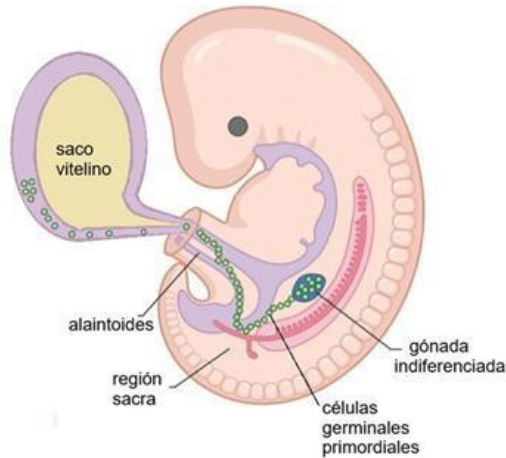


Figura 1. Esquema de un embrión que muestra la localización de las células germinales primordiales (CGP) en la pared del saco vitelino y su migración hacia la gónada indiferenciada. Elaboración propia.

Espermatogénesis

Este proceso consiste en la formación de espermatozoides en los túbulos seminíferos de los testículos, órganos ovoides alojados en el escroto. Esta localización se debe a que la espermatogénesis requiere una temperatura inferior a la corporal para que se realice adecuadamente (figura 2).

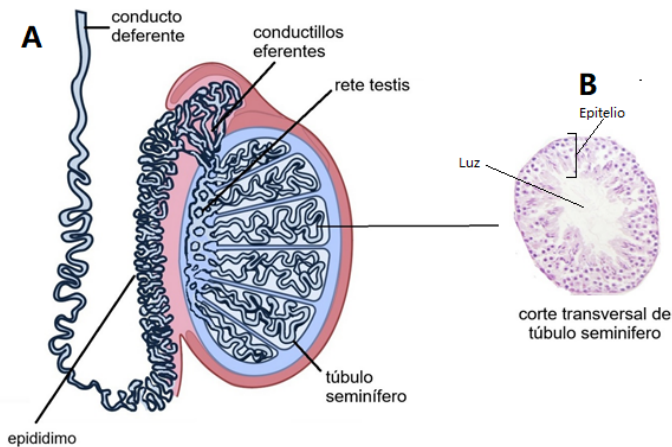


Figura 2. Esquema de un testículo (A) en el que se destaca una sección de un túbulo seminífero en un corte transversal (B). Elaboración propia.

Durante la diferenciación sexual, la gónada indiferenciada evoluciona hacia testículo bajo la influencia de señales génicas y hormonales, especialmente del gen SRY y otros factores como SOX9 y FGF9. En este contexto, las CGP se establecen en los cordones seminíferos y se transforman en espermatogonias, permaneciendo en estado quiescente hasta la pubertad. Cuando inicia esta etapa, se produce el aumento de hormonas sexuales, principalmente la hormona folículo estimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH). En conjunto con la producción de testosterona por las células de Leydig estimulan la proliferación y diferenciación progresiva de las espermatogonias para dar origen a los espermatozoides maduros.

Una característica distintiva de la espermatogénesis es que es un proceso continuo a lo largo de la vida reproductiva del macho. Esto se debe, por un lado, a que las espermatogonias mantienen una población celular capaz de diferenciarse y dividirse para formar espermatozoides, y por el otro, a la ausencia de interrupciones en las fases del proceso, a diferencia de la ovogénesis en las hembras, que presenta períodos de detención meiótica (véase más adelante).

En el epitelio de los túbulos seminíferos del testículo, las células germinales se organizan en estratos que reflejan su grado de maduración. En este sentido, las células más inmaduras, las espermatogonias, se localizan en la periferia (adyacentes a la membrana basal), mientras que las células en etapas más avanzadas de división y diferenciación se ubican progresivamente hacia la luz del túbulo. Es decir, a medida que las células germinales se dividen y maduran a través de procesos mitóticos y meióticos, migran hacia la luz del túbulo, donde finalmente se liberan los espermatozoides.

Teniendo en cuenta lo anteriormente mencionado, la espermatogénesis comprende tres fases principales (figura 3):

1. Fase espermatogónica o mitótica, en la cual las espermatogonias proliferan y se renuevan.
2. Fase espermatocítica o meiótica, donde los espermatocitos primarios y secundarios reducen su número cromosómico mediante la meiosis.
3. Fase de diferenciación o espermiogénesis, durante la cual las espermátides experimentan transformaciones morfológicas para convertirse en espermatozoides maduros.

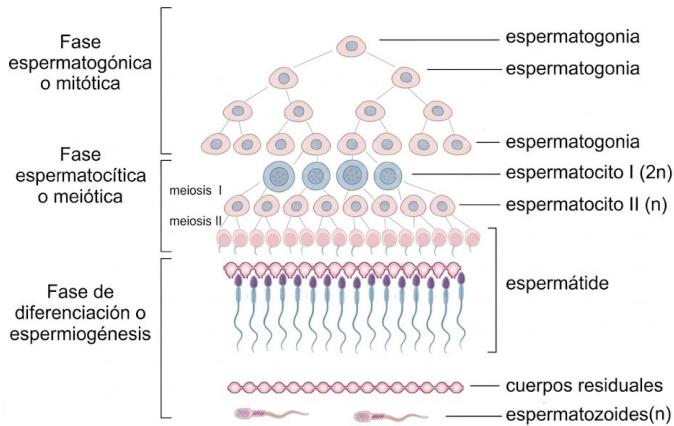


Figura 3. Esquema en el que se representan las fases de la espermatogénesis, con las células que se forman en cada una de ellas. Elaboración propia.

Fase espermatogónica o mitótica

En esta fase se incrementa el número de espermatogonias formando dos tipos celulares: uno que se divide por mitosis para mantener la población de espermatogonias y otro que origina a los espermatocitos I, los cuales antes de ingresar a la siguiente fase replican la cantidad de ADN.

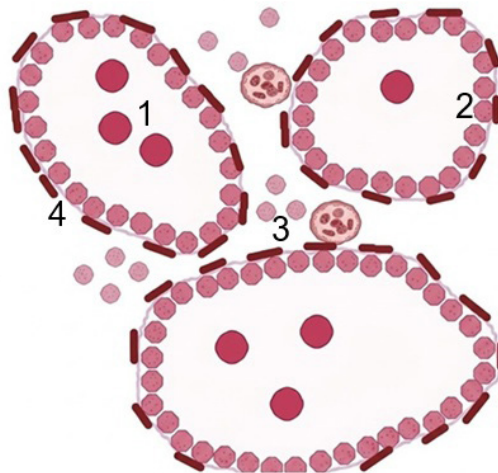


Figura 4. Esquema de un testículo embrionario donde se observan espermatogonias (1), células de Sertoli (2) y entre los túbulos seminíferos células de Leydig (3) y células mioides (4). Elaboración propia.

Los túbulos seminíferos embrionarios son macizos (sin luz) y están constituidos por espermatogonias y células de Sertoli. Rodeando los túbulos hay células mioides y células de Leydig. Las espermatogonias empiezan a dividirse (mitosis) en el testículo embrionario y conservan esta capacidad de división a lo largo de toda la vida postnatal (figura 4).

Fase espermatocítica o meiótica

Durante esta fase, las células germinales se dividen por meiosis, proceso mediante el cual el número de cromosomas se reduce a la mitad y se genera la variabilidad genética característica de las células sexuales. La meiosis comprende dos divisiones celulares consecutivas: meiosis I y meiosis II (figura 5).

La primera división meiótica, o meiosis I, se inicia a partir de los espermatoцитos I ($2n = 4c$). Durante la profase I, la etapa más prolongada y compleja, los cromosomas duplicados experimentan una serie de cambios progresivos: en el *leptotene* comienzan a condensarse y hacerse visibles; en el *cigotene* se aparean los cromosomas homólogos mediante la formación del complejo sinaptonémico; en el *paquitene* el apareamiento es completo y tiene lugar el entrecruzamiento (*crossing over*), mecanismo clave para la generación de variabilidad genética; en el *diplotene* los cromosomas homólogos comienzan a separarse, aunque permanecen unidos en los quiasmas; y en la *diacinesis* los cromosomas alcanzan su máxima condensación. A continuación, en la metafase I, los pares de cromosomas homólogos se alinean en el plano ecuatorial; en la anafase I se separan y migran hacia polos opuestos. Finalmente, la telofase I junto con una citocinesis incompleta da origen a dos espermatoцитos II ($n = 2c$).

La segunda división meiótica, o meiosis II, es funcionalmente similar a una mitosis, pero no está precedida por replicación del ADN, ya que entre ambas divisiones no ocurre una nueva fase S. Cada espermatoцитo II atraviesa una profase II y una metafase II, seguidas de la anafase II, en la que se separan las cromátidas hermanas. La posterior telofase II y la citocinesis incompleta dan lugar a cuatro espermátides haploides ($n = 1c$), cada una con la mitad del contenido cromosómico original.

En conjunto, la meiosis no solo garantiza la reducción cromosómica necesaria para la formación de gametas, sino que también introduce varia-

bilidad genética a través del entrecruzamiento (profase I) y de la segregación al azar de los cromosomas homólogos (anafase I).

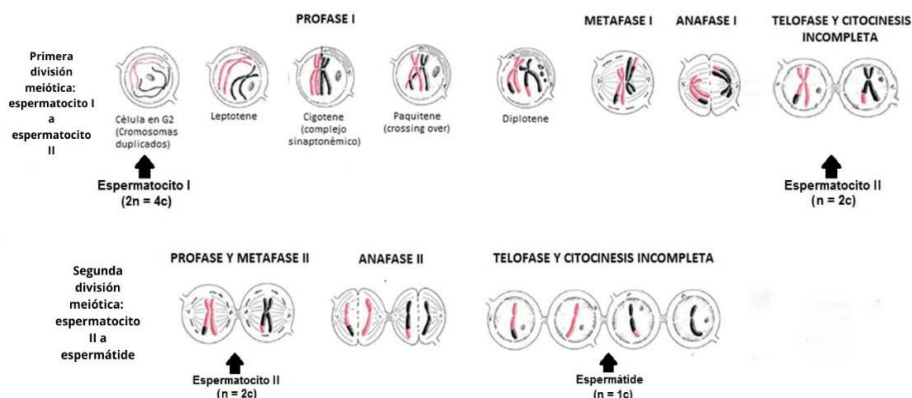


Figura 5. Esquema de la meiosis en el macho, proceso mediante el cual una célula germinal diploide (espermatocito I) origina cuatro espermátidas haploides, a través de dos divisiones celulares sucesivas (meiosis I y II). Tomada y adaptada de *Essentials of domestic animals embryology*. Hyttel, P. *et al.* 2010.

Fase de diferenciación o espermiogénesis

Durante esta fase tiene lugar el proceso de diferenciación morfológica de la espermátide para originar el espermatozoide maduro. A diferencia de las divisiones meióticas previas, este proceso no implica divisiones celulares, sino una transformación estructural que le permite a la célula adquirir las características necesarias para la movilidad y la fecundación. Los principales eventos de esta etapa incluyen (figura 6):

- Formación del acrosoma: a partir del complejo de Golgi se originan los gránulos proacrosómicos que se fusionan para constituir la vesícula acrosomal. Esta estructura se aplana progresivamente hasta cubrir la porción anterior del núcleo, formando el acrosoma o “capuchón acrosomal”. Esta estructura se compone de una membrana acrosomal externa y una membrana acrosomal interna, entre las cuales se localizan las enzimas acrosómicas (como hialuronidasa y acrosina), esenciales para la penetración del ovocito durante la fecundación.

- Cambios a nivel nuclear: el núcleo se alarga y condensa, reorganizando la cromatina mediante el reemplazo de las proteínas histónicas por protaminas, lo que confiere una estructura altamente compacta y estable al ADN. Esta condensación nuclear es fundamental para proteger el material genético durante el tránsito del espermatozoide por el tracto reproductor.
- Formación del cuello o pieza de conexión: esta región une la cabeza con la cola del espermatozoide. Está constituida por el centriolo proximal, situado próximo al núcleo (ya que el centriolo distal da origen al axonema).
- Formación del flagelo o cola: a partir del centriolo distal se desarrolla el axonema, con una disposición característica de 9 dobletes periféricos y 2 microtúbulos centrales (9+2). En torno a esta estructura se diferencian tres regiones:
 - La pieza intermedia, en la que el axonema está rodeado por nueve fibras densas y una vaina mitocondrial helicoidal, responsable del suministro energético para el movimiento.
 - La pieza principal, con siete fibras densas y una vaina fibrosa externa formada por dos columnas longitudinales unidas por costillas transversales, que otorgan resistencia y flexibilidad al movimiento ondulatorio.
 - La pieza terminal, compuesta únicamente por el axonema rodeado por la membrana plasmática.
- Pérdida del citoplasma excedente: durante las etapas finales, la mayor parte del citoplasma y de los orgánulos residuales se desplazan hacia la región posterior de la célula, formando el cuerpo residual. Este material es posteriormente fagocitado por las células de Sertoli. Los microtúbulos citoplasmáticos organizan este desplazamiento formando una estructura transitoria denominada manguito, que coordina la eliminación del exceso citoplasmático y contribuye al modelado de la cabeza espermática.

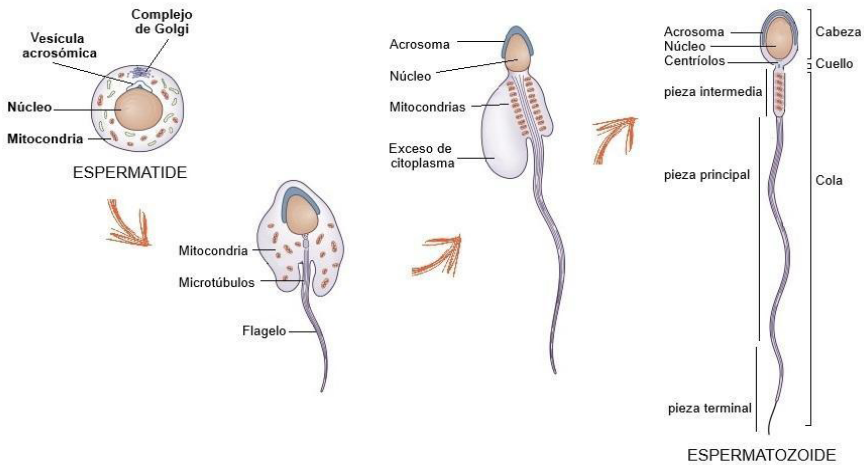


Figura 6. Esquema de los principales cambios que ocurren en la espermiogénesis. Elaboración propia.

En conjunto, la espermiogénesis transforma una célula redondeada e inmóvil en un espermatozoide alargado y especializado, formado por la cabeza que comprende el núcleo recubierto por el acrosoma; el cuello o pieza de conexión donde se localiza el centriolo proximal y la cola que está conformada por las piezas intermedia, principal y terminal (figura 7).

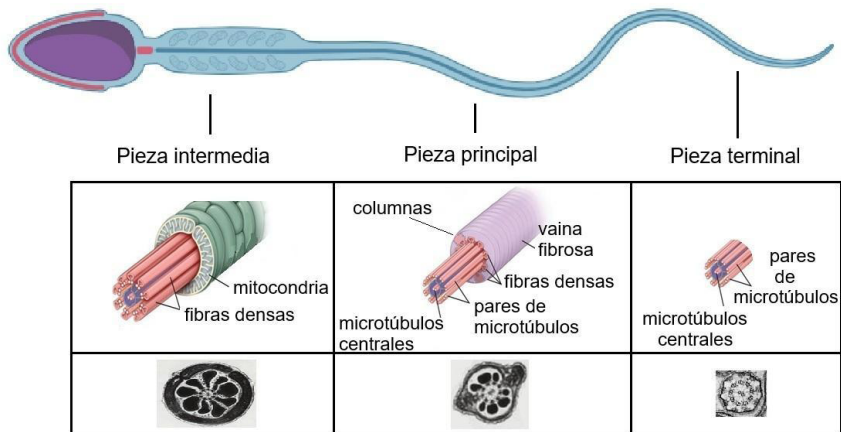


Figura 7. Esquema y ultraestructura de la cola del espermatozoide. En la parte superior se representa un dibujo esquemático de las tres regiones de la cola: pieza intermedia, pieza principal y pieza terminal. En el cuadro inferior se muestran imágenes de microscopía electrónica correspondientes a cortes transversales de cada región, donde se observan sus principales componentes estructurales. Elaboración propia.

La disposición en el túbulo de las células que participan en la espermatogénesis se observa en la figura 8.

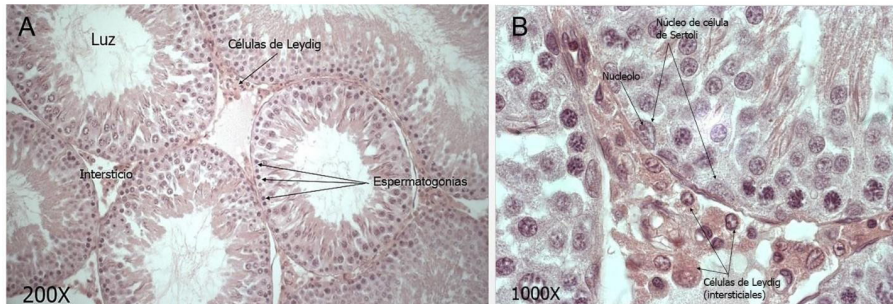


Figura 8. Microfotografía óptica de túbulos seminíferos de rata, en los que se destacan los núcleos de las células de Sertoli y las células de Leydig. A con 200X y B con 1000X. Elaboración propia.

Una vez finalizado el proceso de diferenciación de las espermatídes a espermatozoides, ocurre la espermiación que consiste en la liberación de los mismos a la luz de los túbulos seminíferos por la contracción de las células mioides. Estas células se encuentran rodeando externamente los túbulos. En esta etapa los espermatozoides son inmóviles y no poseen capacidad fecundante.

Además de las células que participan en la espermatogénesis, dentro del túbulo seminífero se encuentran las células de Sertoli, cuyo citoplasma se dispone desde la base del túbulo seminífero llegando hasta la luz del mismo (figuras 8 y 9).

Las células de Sertoli cumplen diferentes funciones:

- Sostén estructural y nutricional de las células germinales.
- Secreción: hormona antimülleriana, proteína fijadora de andrógenos (ABP) e inhibina.
- Fagocitosis de los cuerpos residuales, puentes citoplasmáticos y células germinales anormales.
- Secreción de líquido que permite el transporte de espermatozoides desde los túbulos hacia los conductos.

- Formación de la barrera hematotesticular, la cual delimita dos compartimentos, uno basal (donde se ubican las espermatogonias y los espermatocitos I pre-leptonémicos) y uno ad-luminal (donde se ubican espermatocitos I que comenzaron la meiosis, los espermatocitos II, las espermatídes y los espermatozoides). Esta compartimentalización es indispensable para separar las células germinales haploides y que no sean reconocidas como extrañas por el sistema inmune (figura 9).

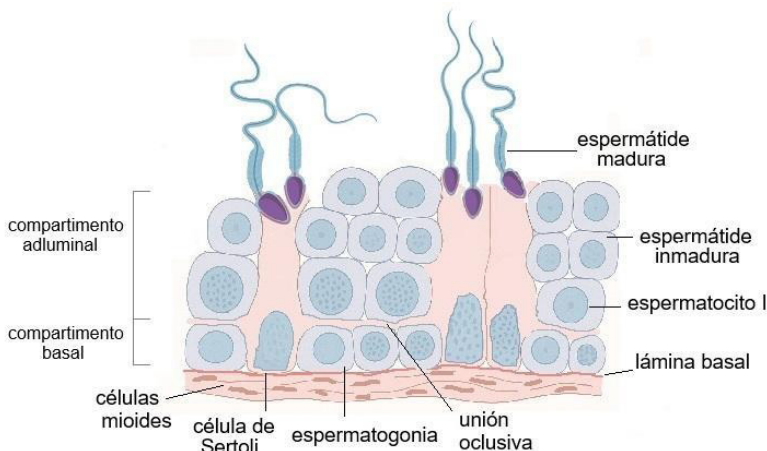


Figura 9. Esquema del epitelio seminífero donde se observan los dos compartimentos delimitados por las uniones oclusivas que forman la barrera hematotesticular entre células de Sertoli adyacentes. Elaboración propia.

Por otro lado, entre los túbulos seminíferos se encuentran las células intersticiales o de Leydig que secretan testosterona que es necesaria para la espermatogénesis y el factor de crecimiento similar a la insulina 3 (IGF 3), que colabora en el descenso de los testículos a su posición definitiva.

Regulación hormonal en el macho

Durante la pubertad se estimula el eje hipotálamo-hipofiso-gonadal con el consecuente incremento en las concentraciones de hormonas sexuales (Figura 10). A nivel hipotalámico la kisspeptina estimula la secreción de la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) y ésta, a su vez, a la adenohipófisis para que sintetice y libere la FSH y la LH. Por su parte, las

células de Leydig son estimuladas por la LH para sintetizar y liberar testosterona. Parte de esta hormona es transformada en dehidrotestosterona (DHT) para favorecer el desarrollo de los genitales externos del macho y los caracteres sexuales secundarios. A su vez, la FSH actúa sobre las células de Sertoli estimulando la producción de la proteína de unión a andrógenos (ABP, de *androgen binding protein*) que se unirá a la testosterona para mantenerla en altas concentraciones dentro del túbulo seminífero y favorecer la espermatogénesis. Las células de Sertoli también son estimuladas para producir la inhibina, que ejercerá una retroalimentación negativa sobre la FSH. Por otro lado, altos niveles de testosterona ejercen también un mecanismo de regulación similar.

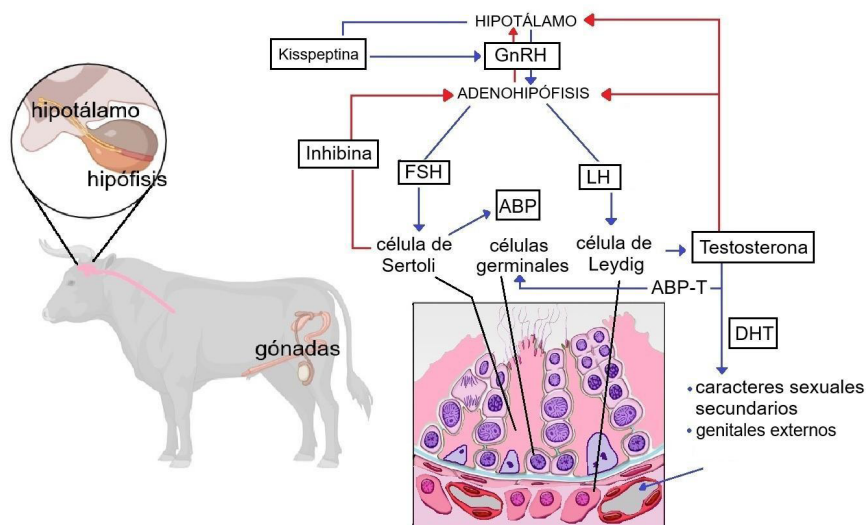


Figura 10. Regulación hormonal del eje hipotálamo-hipófisis gonadal del macho. GnRH: hormona liberadora de gonadotropina, FSH: hormona folículoestimulante, LH: hormona Luteinizante, DHT: dehidrotestosterona; ABP: proteína fijadora de andrógenos. Elaboración propia.

Ovogénesis

Este proceso ocurre en los ovarios junto con la foliculogénesis, se inicia en la etapa prenatal con la división de células diploides u ovogonias y finaliza con la formación de gametos haploides u óvulos (figura 11).

La ovogénesis comprende dos fases: una mitótica y una meiótica.

En la fase mitótica, durante el primer tercio de la gestación, las ovogonias ($2n=4c$) se multiplican activamente, aunque posteriormente muchas de ellas degeneran. Las ovogonias que sobreviven se diferencian en ovocitos I ($2n=2c$), los cuales, antes de iniciar la meiosis, duplican su ADN.

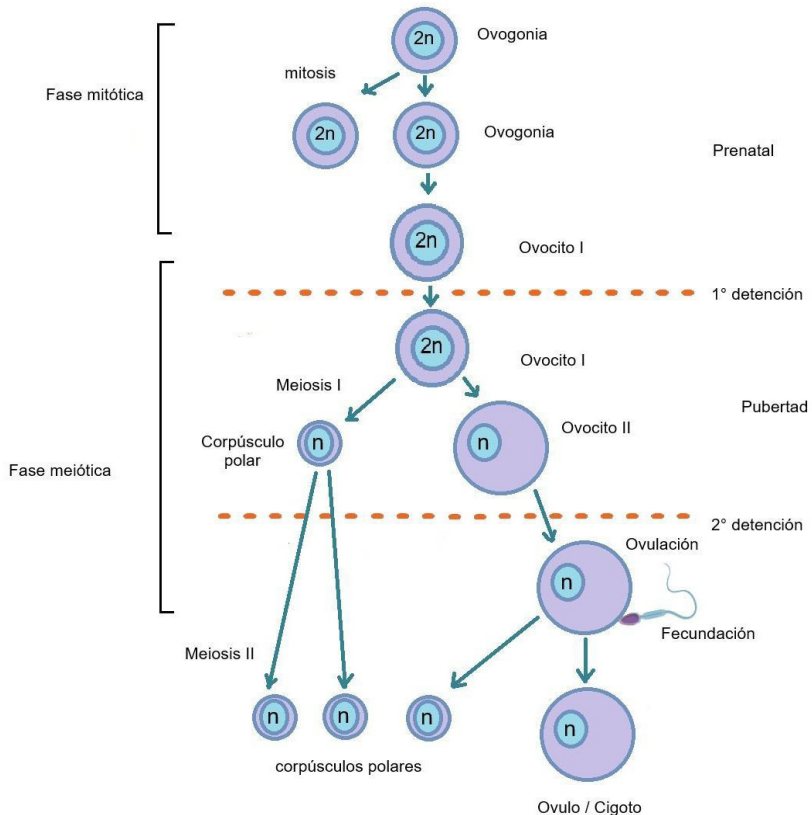


Figura 11. Esquema en el que se observan las fases de la ovogénesis. Elaboración propia.

En la fase meiótica, cuyo objetivo es reducir a la mitad el número de cromosomas y generar variabilidad genética, se desarrollan dos divisiones sucesivas. La meiosis I comienza durante la vida fetal y se inicia con una profase I prolongada, que incluye las sub-etapas mencionadas en la descripción de la espermatogénesis (leptotene, cigotene, paquitene, diplotene y diacinesis). Esta división se detiene en diplotene, constituyendo la primera detención meiótica. Esta detención es el resultado de interacciones complejas entre el ovocito y las células foliculares que lo rodean, entre las

cuales participa el factor inhibidor de la meiosis. Durante este periodo, el ovocito I presenta un gran crecimiento caracterizado por la formación de microvellosidades en su membrana plasmática, la síntesis y almacenamiento de diversas sustancias que formarán parte del material de reserva citoplasmático (vitelo), ribosomas, los distintos tipos de ARN, proteínas y la formación de gránulos corticales, entre otros.

En la pubertad por estímulo de las hormonas hipofisiarias y antes de que ocurra la ovulación, algunos ovocitos I reanudan y culminan la meiosis I, originando el ovocito II y el primer corpúsculo polar. Estas células haploides ($n=2c$) presentan la mitad de los cromosomas propios de la especie, pero distinto tamaño, como resultado de una citocinesis asimétrica. El corpúsculo polar recibe una cantidad reducida de citoplasma, mientras que el ovocito II recibe la mayor parte del mismo. Posteriormente, estas células ingresan a la segunda división meiótica avanzando hasta la metafase donde experimentan la segunda detención. Entre ambas divisiones meióticas no ocurre la duplicación del ADN. De suceder la fecundación, el ovocito II y el corpúsculo polar reanudarán la meiosis II dando lugar al óvulo fecundado (huevo o cigoto) y los corpúsculos polares (figura 12).

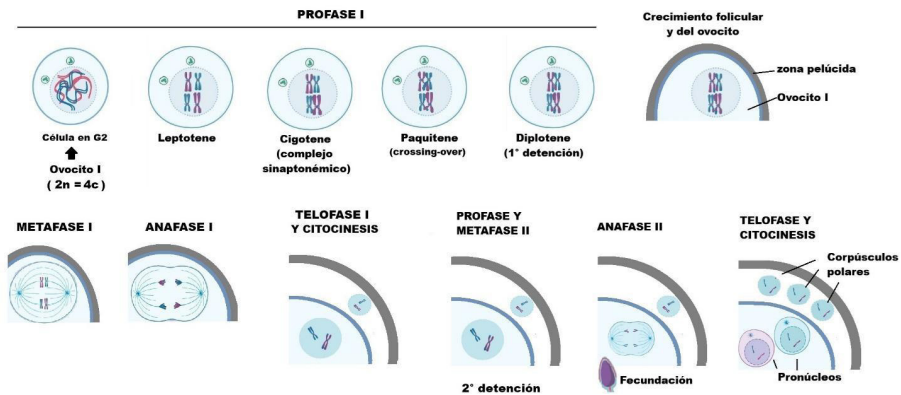


Figura 12. Esquema que representa las fases de la meiosis en la hembra. Elaboración propia.

Entre los procesos de ovogénesis y espermatogénesis pueden observarse diferencias sustanciales tanto en su cronología como en sus mecanismos celulares y resultados. Las mismas se encuentran resumidas en la tabla I.

Tabla I. Comparación entre los procesos de ovogénesis y espermatogénesis. Elaboración propia.

Aspecto	Ovogénesis	Espermatogénesis
Lugar donde ocurre	Ovarios	Testículos (túbulos seminíferos)
Inicio del proceso	Vida prenatal	Pubertad
Detenciones meióticas	Profase I (hasta pubertad) y Metafase II (hasta fecundación)	No presenta detenciones
Célula inicial	Ovogonia	Espermatogonia
Citocinesis	Asimétrica	Equitativa
Resultado	1 óvulo + 3 cuerpos polares	4 espermatozoides
Viabilidad	Solo el óvulo es viable	Todos los espermatozoides son viables
Proceso asociado	Foliculogénesis	No presenta
Finalización de meiosis	Solo si hay fecundación	Siempre se completa

Como se mencionó anteriormente, en las hembras la ovogénesis está acompañada de otro proceso, la foliculogénesis. En el último tercio de la gestación, en el ovario del embrión cada ovocito I es rodeado por células, denominadas foliculares o de la granulosa, las cuales incrementan su cantidad por divisiones mitóticas sucesivas. Estas células interactúan con el ovocito I, lo que permite el intercambio de moléculas y la formación de la zona pelúcida (ZP). Esta última, es una membrana acelular constituida por glicoproteínas que tienen un papel importante durante la fecundación y los primeros estadios del desarrollo embrionario (véase más adelante).

A medida que avanza el desarrollo ovárico, las células de la granulosa comienzan a producir líquido folicular que se dispone entre ellas y forma cavidades. Posteriormente, por efecto hormonal, el folículo aumenta de tamaño y las cavidades confluyen formando una única cavidad, el antro folicular. Por la presión ejercida por el líquido folicular, las células de la granulosa son desplazadas y se reorganizan dentro del folículo: las que rodean el ovocito y a la ZP se denominan corona radiada; otras mantienen el ovocito unido a la pared folicular; y finalmente otras quedan rodeando la

parte interna del folículo. Por fuera de éstas últimas se disponen las tecas interna y externa. La interna está muy vascularizada y produce estrógenos, mientras que la externa es fibrosa y cumple la función de protección del folículo. Todos estos cambios estructurales caracterizan al folículo maduro que avanzará hacia la ovulación (figura 13). En cada ciclo ovárico un grupo de folículos comienzan su crecimiento, sin embargo, uno de ellos (especies monotocas) o varios de ellos (especies politocas) llegan a formar el folículo maduro. Los folículos restantes involucionan volviéndose atrésicos.

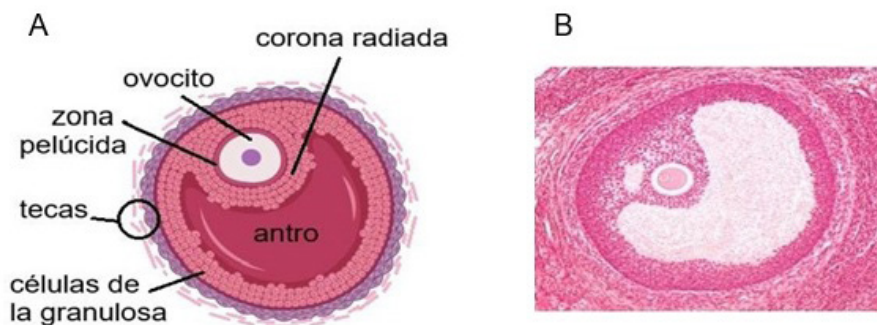


Figura 13. Esquema (A) y microfotografía óptica (B) de un folículo maduro y sus principales estructuras. Elaboración propia.

A medida que el folículo maduro crece, ejerce presión produciendo un adelgazamiento de su pared delimitando la zona donde se va a producir la ovulación. Asimismo, la teca interna comienza a secretar enzimas proteolíticas que favorecen la ruptura del folículo, con la consiguiente liberación del ovocito rodeado por la ZP y la corona radiada.

En la mayoría de los mamíferos domésticos se ovula un ovocito II detenido en metafase, mientras que, en los carnívoros domésticos, se ovula un ovocito I detenido en la profase. Sin embargo, en ambos casos solo se completa la ovogénesis si ocurre la fecundación.

Posteriormente a la ovulación, la pared del folículo se llena de sangre proveniente de los vasos sanguíneos de la teca interna, transformándose en el cuerpo hemorrágico. Más tarde, la sangre se coagula y es reabsorbida, y las células del folículo se luteinizan (con incremento del retículo endoplasmático liso y mitocondrias) para formar el cuerpo lúteo. Este último, tendrá la función de secretar progesterona para mantener la preñez.

Si el ovocito no es fecundado, el cuerpo lúteo involuciona y se transforma en cuerpo albicans, constituido por tejido fibroso y macrófagos que fagocitan las células contenidas en el interior del folículo.

Los procesos de ovogénesis, foliculogénesis, ovulación y luteinización descritos anteriormente se desarrollan en el ovario, órgano que cumple una doble función: germinativa, al producir los gametos femeninos, y endocrina, al sintetizar y secretar hormonas esteroideas, principalmente estrógenos y progesterona (figura 14).

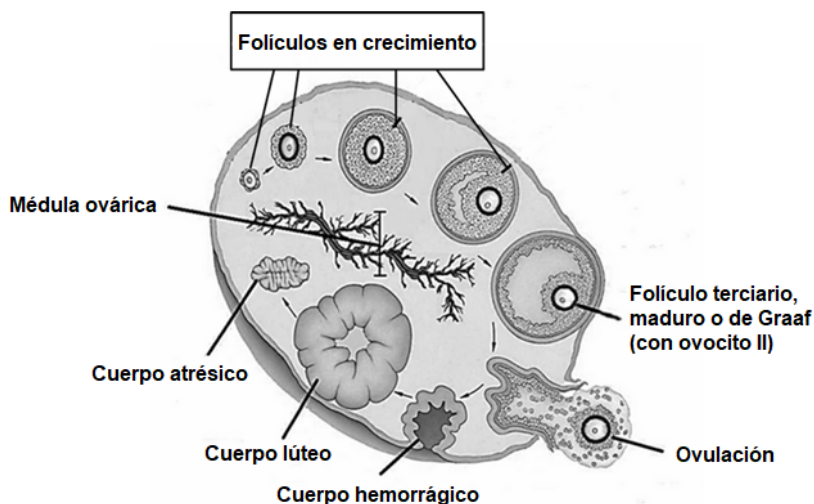


Figura 14. Esquema de un ovario de mamíferos domésticos con las estructuras que se desarrollan. Elaboración propia.

En las aves, a diferencia de los mamíferos domésticos, el sistema reproductor funcional de la hembra está conformado exclusivamente por el ovario y el oviducto izquierdos, ya que el par homólogo derecho se atrofia durante las primeras semanas posnatales.

El ovario izquierdo presenta un aspecto racimoso, y en él se desarrollan el ovocito y los folículos. El ovocito (yema) de las aves, a diferencia de los mamíferos domésticos, presenta en su citoplasma gran cantidad de reservas nutritivas o vitelo. Por su parte, el folículo maduro de las aves no presenta cavidad antral y las células de la granulosa solo forman una capa, rodeada externamente por las células de la teca folicular. En este sentido, el crecimiento del folículo se relaciona directamente con el aumento del tamaño

del citoplasma del ovocito por la acumulación de vitelo (figura 15). Al momento de la ovulación, el ovocito se encuentra recubierto por su membrana plasmática o vitelina y por la membrana perivitelina interna que es secretada por el ovario y equivale a la ZP de los mamíferos.

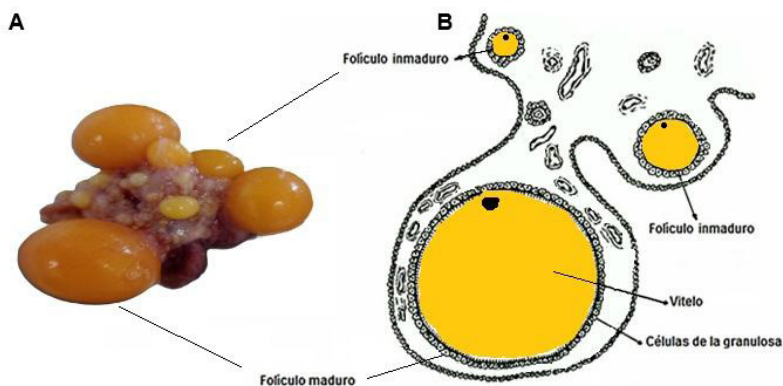


Figura 15. Fotografía (A) y esquema (B) del ovario izquierdo de ave. En ambas imágenes se observan folículos inmaduros y un folículo maduro. Elaboración propia.

Por su parte, el oviducto izquierdo es una estructura altamente especializada donde se lleva a cabo la fecundación y la formación del huevo. Se divide en cinco regiones funcionales: infundíbulo, magnum, istmo, útero (o glándula de la cáscara) y vagina (figura 16).

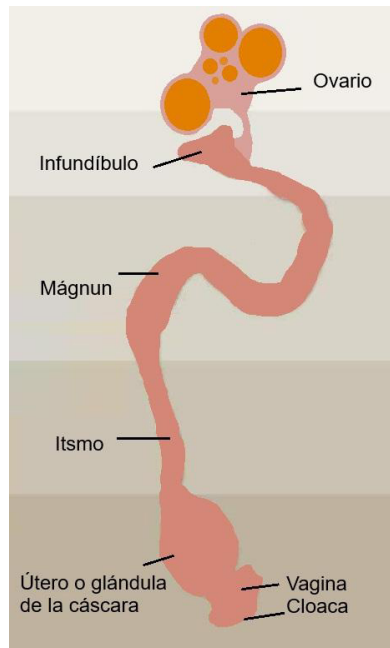


Figura 16. Esquema en el que se observa el ovario y oviducto izquierdo de aves con sus respectivas regiones. Elaboración propia.

Cada segmento del oviducto participa en la adición secuencial de las capas que conformarán el huevo completo (figura 17). El infundíbulo recibe al ovocito ovulado y es el sitio donde generalmente ocurre la fecundación. Posteriormente, en el magnum, el ovocito permanece varias horas mientras se secreta la albúmina y las chalazas. El istmo contribuye a la formación de las membranas testáceas internas y externas, que luego servirán de soporte para la mineralización de la cáscara. En el útero, que es la región de mayor permanencia del huevo, se deposita la cáscara calcificada y los pigmentos característicos de la especie. Finalmente, la vagina participa en la expulsión del huevo hacia la cloaca.

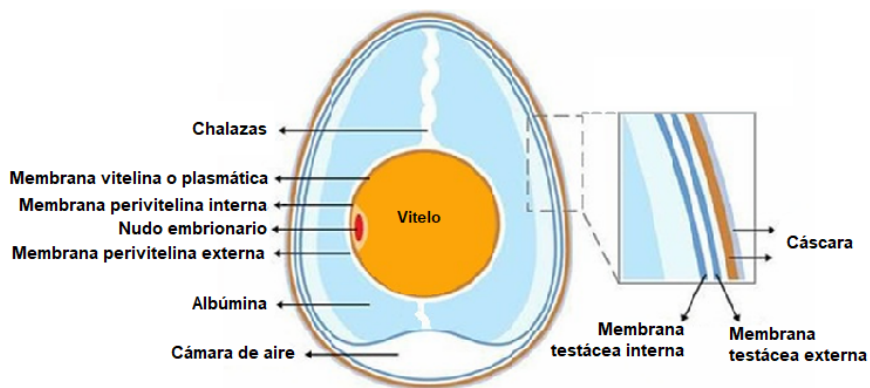


Figura 17. Esquema en el que se observan las capas que rodean al ovocito y que forman el huevo en las aves. Elaboración propia.

Regulación hormonal en la hembra

Durante la pubertad al igual que en el macho, se estimula el eje hipotálamo-hipofiso-gonadal con el consecuente incremento en las concentraciones de hormonas sexuales (Figura 18). A nivel hipotalámico la kisspeptina estimula la secreción de la GnRH y ésta, a su vez, a la adenohipófisis para que sintetice y libere la FSH y la LH, las cuales van a ejercer su acción sobre el ovario. La FSH estimula el desarrollo y maduración de los folículos y la producción de estrógenos. El incremento en los niveles de estrógenos actúa a dos niveles: por un lado, produciendo inhibina que ejercerá una retroalimentación negativa en la adenohipófisis disminuyendo las concentraciones de FSH; y por el otro, estimulando la liberación de LH para inducir la ovulación. Posteriormente, la LH favorecerá la formación del lúteo que va a producir progesterona. Por otro lado, altos niveles de progesterona ejercen un mecanismo de retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y la adenohipófisis para regular su concentración. Si no ocurre la fecundación, se libera prostaglandina-F2 α con la consiguiente involución del cuerpo lúteo y el desarrollo de un nuevo ciclo folicular.

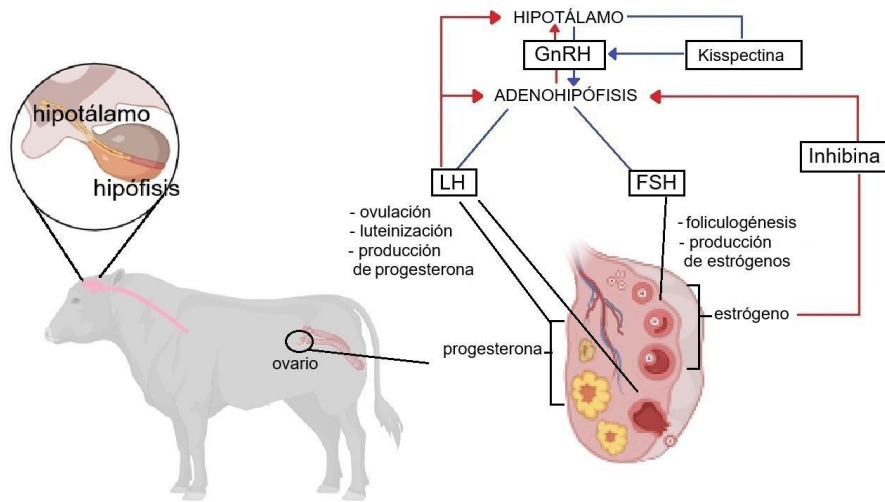


Figura 18. Regulación hormonal del eje hipotálamo-hipófiso gonadal de la hembra. GnRH: hormona liberadora de gonadotropina, FSH: hormona folículoestimulante, LH: hormona luteinizante. Elaboración propia.

Capítulo 2

Fecundación y segmentación

Fecundación

La fecundación es un proceso en el que se fusiona el ovocito y el espermatozoide para originar una célula huevo o cigoto a partir del cual se desarrollará el nuevo individuo. En mamíferos domésticos la fecundación se produce en la primera porción del oviducto (ámpula), mientras que en las aves ocurre en el infundíbulo del oviducto izquierdo.

Para que pueda ocurrir la fecundación, es necesario que en las gametas se produzcan diferentes cambios a nivel morfológico, bioquímico y funcional.

Maduración y capacitación del espermatozoide

Una vez finalizada la espermatogénesis, el espermatozoide abandona el testículo, sin embargo, aún no posee capacidad fecundante. Para adquirirla

debe experimentar dos procesos: uno de maduración que ocurre en el epidídimo y otro de capacitación que ocurre en el tracto genital de la hembra.

La maduración se define como el conjunto de cambios morfológicos, bioquímicos y funcionales que experimenta el espermatozoide durante su tránsito por el epidídimo. Para que se lleve a cabo este evento, es esencial el rol de la testosterona, que se une a receptores específicos de las células del epidídimo, las cuales en respuesta secretan sustancias, en general glicoproteínas que inducen el proceso de maduración (Figura 19). Algunas de estas sustancias actúan como factores de traslación que permiten que los espermatozoides adquieran motilidad. Otros, se adhieren externamente a la membrana de los espermatozoides produciendo los siguientes efectos: prolongan su vida por estabilización y protección de su membrana, previenen una reacción acrosómica temprana, evitan la aglutinación espermática y protegen de la fagocitosis en el tracto genital de la hembra.

En el epidídimo también se secretan grandes cantidades de colesterol que se incorpora a la membrana del espermatozoide y la estabiliza.

Una vez que los espermatozoides maduran pasan a formar parte del semen que contiene fructosa constituyendo la principal fuente de energía. Posteriormente, con el eyaculado el semen se deposita en la vagina o en el útero y alcanza el oviducto. Cuando esto ocurre, se produce la capacitación, un proceso en el que el espermatozoide adquiere la capacidad fecundante (figura 19). Comprende la activación metabólica del espermatozoide y culmina cuando esta célula es capaz de realizar la reacción acrosómica. Durante la capacitación, se elimina parte del colesterol de la membrana plasmática aumentando la fluidez de la misma. A su vez, por la acción de la α -amilasa, se pierde la cubierta de glicoproteínas adicionadas en la maduración. Estos cambios le permitirán responder a estímulos externos como los que produce la zona pelúcida para que se desencadene la reacción acrosómica. Otro de los cambios que ocurre en los espermatozoides durante su permanencia en el oviducto es el cambio en el patrón de motilidad, conocido como hiperactivación. Las células pasan de tener un movimiento suave y lineal (adquirido durante la maduración) a otro discontinuo, caracterizado por un aumento de la amplitud del batido de la cola y movimientos asimétricos con una marcada trayectoria en giro. La hiperactivación, en conjunto con la actividad enzimática del acrosoma, son fundamentales para la fecundación porque permite al espermatozoide desprenderse de la pared del oviducto, penetrar las células de la corona radiada y alcanzar el ovocito.

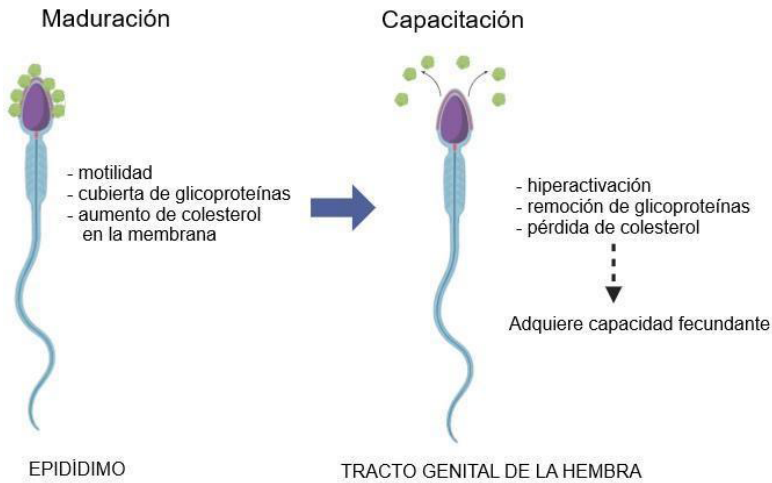


Figura 19. Esquema de los cambios que ocurren en el espermatozoide durante la maduración y capacitación. Elaboración propia.

Es importante considerar que una vez que los espermatozoides salen del túbulo seminífero deben realizar un largo trayecto hasta alcanzar el sitio de fecundación. Este recorrido incluye los túbulos seminíferos, los túbulos rectos, la rete testis, los conductillos eferentes, el epidídimo (aquí ocurrirá la maduración), los conductos deferentes, y las distintas regiones de la uretra (pelviana y peneana) (Figura 20).

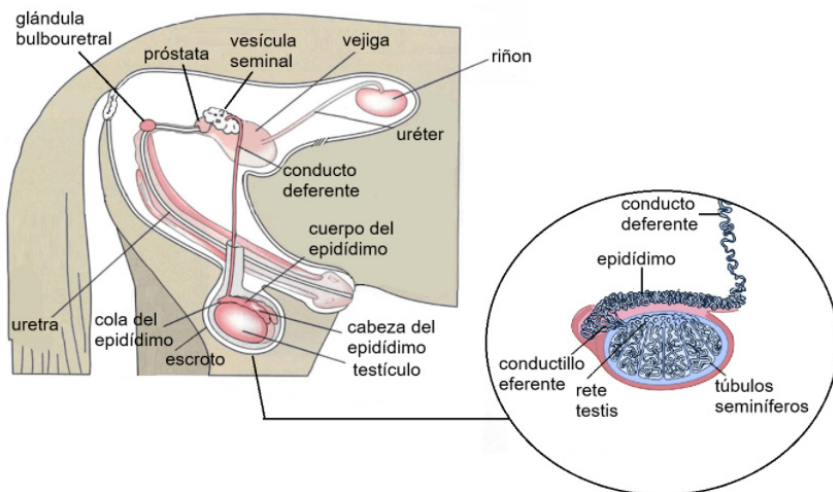


Figura 20. Principales estructuras del sistema reproductor del macho. Elaboración propia.

De los millones de espermatozoides que se depositan en el tracto genital de la hembra, una gran cantidad muere, debido a la acidez propia de la vagina. Aquellos que sobreviven, atraviesan el cérvix (pudiendo quedar una parte de ellos retenidos por el moco cervical) y se almacenan en el istmo interaccionando con las células oviductales. Esta unión permite, por un lado, que un número adecuado de espermatozoides estén disponibles para la fecundación en el momento de la ovulación; y por el otro, disminuye el riesgo de polispermia (ingreso de más de un espermatozoide al ovocito) al permitir que un número reducido de ellos lleguen al lugar de fecundación. Posteriormente, estos espermatozoides son liberados lentamente como consecuencia de la quimiotaxis ejercida por el oviducto y las células de la corona radiada del ovocito. En este proceso intervienen distintos factores como gradientes de temperatura, niveles de progesterona y contracciones oviductales, entre otros. Este mecanismo de transporte celular, guía al espermatozoide hacia el ovocito facilitando así el encuentro entre las gametas.

Etapas de la fecundación

Para que ocurra la fecundación, el espermatozoide debe fusionarse con el ovocito. Para ello deberá atravesar la corona radiada y la ZP. Esto ocurre en diferentes etapas que serán detalladas a continuación:

Penetración de la corona radiada

La corona radiada, tal como se mencionó anteriormente, es un conjunto de células foliculares que rodean al ovocito y están unidas entre sí por ácido hialurónico. Su penetración se logra por la acción de una enzima presente en la membrana del espermatozoide, la hialuronidasa, que permite formar una especie de túnel por la degradación del ácido hialurónico que mantiene unidas a las células de la corona radiada. Además, la fuerza mecánica de los movimientos de hiperactivación impulsa el avance del espermatozoide (Figura 21).

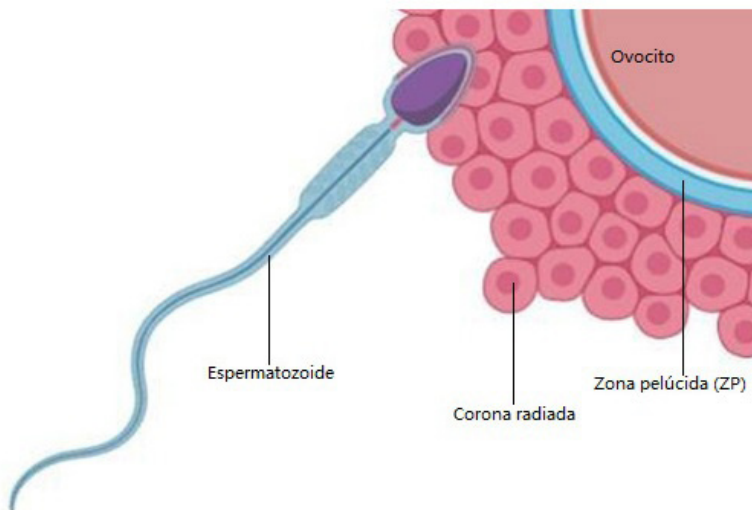


Figura 21. Esquema en el que se observa la penetración por parte del espermatozoide de la corona radiada que rodea al ovocito. Elaboración propia.

Reacción acrosómica y denudación

Una vez que el espermatozoide atraviesa la corona radiada, contactará con la ZP. Como se mencionó en el capítulo anterior, la ZP es una cubierta acelular glicoproteica que rodea al ovocito de los mamíferos y está compuesta por tres glicoproteínas (ZP1, ZP2, ZP3). La ZP3 es fundamental para el reconocimiento especie-específico, ya que su interacción con el receptor de la membrana del espermatozoide permite el reconocimiento y la adhesión de los gametos (Figura 22).

Cuando el espermatozoide se pone en contacto con la ZP, en su parte apical se desencadena la reacción acrosómica. Durante este proceso, la membrana plasmática de la porción anterior de la cabeza del espermatozoide se fusiona en diferentes puntos con la membrana acrosómica externa subyacente. Como resultado de este proceso se forman canales que permiten la liberación de las enzimas hidrolíticas contenidas en el acrosoma (principalmente hialuronidasa y acrosina). La hialuronidasa produce la denudación o pérdida completa de la corona radiada y la acrosina, le permite al espermatozoide atravesar la ZP. Cabe destacar que, al finalizar la reacción acrosómica, el espermatozoide presenta únicamente la membrana acrosomal interna.

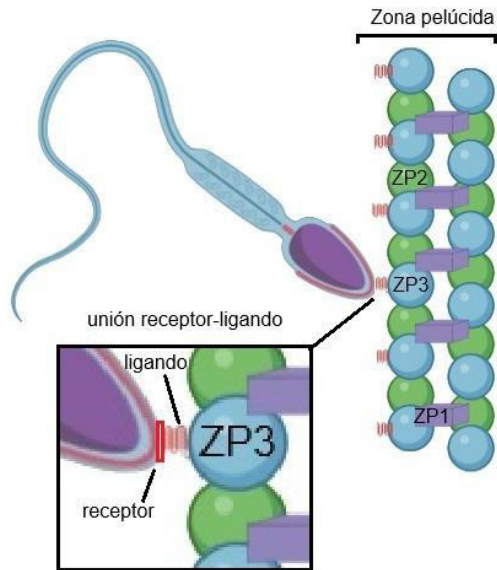


Figura 22. Esquema de la unión de la ZP3 a su receptor presente en la membrana del espermatozoide. Elaboración propia.

Penetración de zona pelúcida

La membrana acrosómica interna posee un receptor que interactúa con la proteína ZP2 y le permite al espermatozoide atravesar la ZP. Esto se logra tanto por los movimientos de hiperactivación del espermatozoide como por la acrosina liberada. Esta última no hidroliza completamente a la ZP, sino que va formando pequeños túneles que le posibilitan avanzar hacia la membrana plasmática del ovocito (Figura 23).

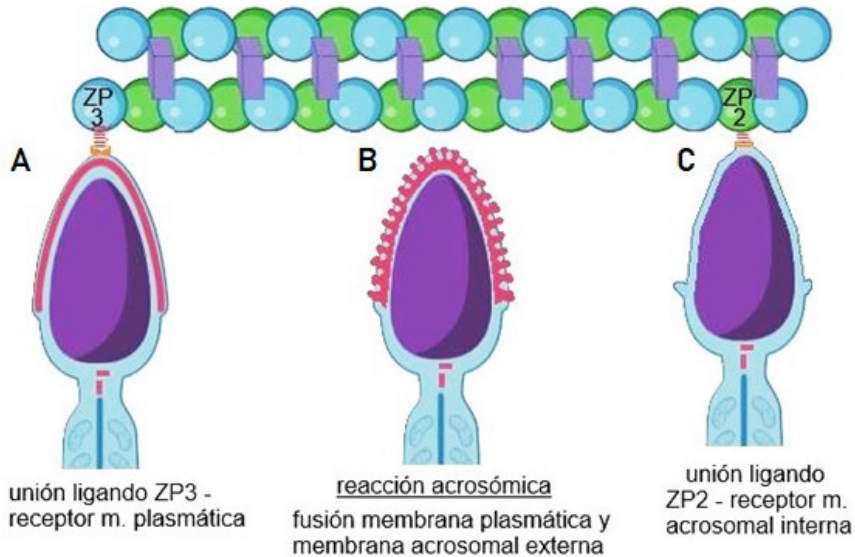


Figura 23. Esquema de la interacción entre el espermatozoide y la zona pelúcida (ZP). El espermatozoide se une a la ZP3 (A), lo que desencadena la reacción acrosómica (B). Tras la exposición de la membrana acrosomal interna, se produce la unión con la glicoproteína ZP2 (C). Elaboración propia.

Fusión de las membranas celulares del ovocito y espermatozoide

Si bien son muchos los espermatozoides que atraviesan la ZP, solo uno establece íntimo contacto con el ovocito. En los mamíferos, este contacto es mediado por integrinas presentes en la membrana plasmática del ovocito con receptores ubicados lateralmente en la región del acrosoma del espermatozoide.

En la zona de unión, el espermatozoide queda rodeado por las microvellosidades del ovocito, las cuales desaparecen luego de la penetración del espermatozoide. Las regiones de las membranas que establecen contacto se fusionan estableciendo la continuidad entre los dos citoplasmas y permitiendo la entrada del contenido del espermatozoide en el interior del ovocito. Posteriormente el material incorporado tiene una evolución dispar ya que el ADN y el centriolo del espermatozoide formarán parte del huevo o cigoto, mientras que las mitocondrias y el axonema serán fagocitadas por los lisosomas del ovocito.

Los movimientos de hiperactivación del espermatozoide cesan con la fusión de las membranas plasmáticas de las gametas. La fuerza para la entrada del espermatozoide proviene de la contracción de microfilamentos de actina y miosina localizados en la región cortical del ovocito.

Bloqueo de la polispermia

En los mamíferos el bloqueo de la polispermia tiene como finalidad evitar que más de un espermatozoide fecunde al ovocito. Por el contrario, en las aves la polispermia es fisiológica, aunque solo uno de los espermatozoides es fecundante y los restantes son reabsorbidos.

Este proceso es consecuencia de cambios en la ZP y en la membrana plasmática del ovocito. Luego de la fusión de los gametos, se produce la reacción cortical en el ovocito, la cual consiste en la exocitosis de las enzimas hidrolíticas contenidas en los gránulos corticales (vesículas de secreción ubicadas por debajo de la membrana plasmática). Estas enzimas modifican a la ZP3 e hidrolizan la ZP2, impidiendo que otros espermatozoides puedan unirse a ella. Otro impedimento para la polispermia reside en la membrana del ovocito que pierde la capacidad de fusionarse con otros espermatozoides. Esto es debido a que algunos componentes de la membrana de los gránulos corticales se integran con la membrana del ovocito, modificando su estructura (Figura 24).

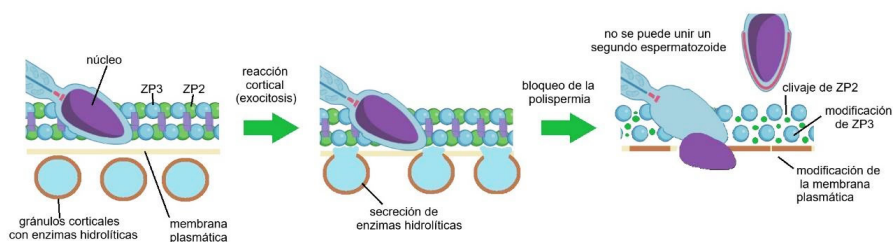


Figura 24. Esquema del bloqueo de la polispermia en mamíferos. Elaboración propia.

Reanudación de la división meiótica y formación de los pronúcleos

Mientras se produce el bloqueo de la polispermia, el ovocito reanuda la meiosis dando como resultado final dos células haploides, el óvulo (que al ser fecundado se convierte directamente en cigoto) y el cuerpo polar.

Los núcleos haploides del espermatozoide y del óvulo se denominan pronúcleos masculinos y femeninos, respectivamente. Ambos pronúcleos migran hacia la región central del óvulo, donde se desenrollan sus cromosomas y se replica el ADN. Cuando se descondensan los cromosomas del pronúcleo masculino las protaminas son reemplazadas nuevamente por las histonas.

Singamia y Anfimixis

La singamia consiste en la pérdida de las membranas nucleares de los pronúcleos femeninos y masculinos. Posteriormente, el material genético se condensa en forma de cromosomas y comienza la primera división mitótica, dando inicio al proceso de segmentación. Se denomina anfimixis cuando los cromosomas se ubican en el plano ecuatorial de la célula en la metafase, constituyendo la etapa final de la fecundación.

Consecuencias de la fecundación

Como resultado de la fecundación, en todas las especies animales se desencadenan una serie de eventos fundamentales para el desarrollo embrionario. En primer lugar, se completa la meiosis en el ovocito, proceso que había quedado detenido previo a la ovulación, permitiendo así la formación del óvulo y el segundo cuerpo polar. A continuación, se restablece el número diploide característico de la especie mediante la fusión de los pronúcleos femenino y masculino, lo que asegura que el huevo o cigoto tenga la dotación cromosómica completa. Otro resultado de la fecundación es la generación de variabilidad genética durante la meiosis, específicamente en las etapas de profase y anafase I. Además, en este momento se determina el sexo cromosómico del embrión, dependiendo del cromosoma sexual aportado por el espermatozoide (X o Y en mamíferos). Finalmente, la fecundación activa metabólicamente al ovocito, dando inicio a la segmentación.

Clasificación de los huevos o cigotos

Si bien la fecundación presenta características comunes en la mayoría de los animales, el análisis morfológico de los huevos o cigotos de aves y mamíferos presentan diferencias en la cantidad y distribución del vitelo (figura 26), lo que determina el tipo de segmentación. El vitelo es un conjunto

de sustancias de reserva ubicado en el citoplasma del cigoto que contiene nutrientes tales como hidratos de carbono, lípidos y proteínas.

De acuerdo con la cantidad de material de reserva o vitelo, los huevos se clasifican en:

- *Huevos oligolecíticos*: son los cigotos que presentan una proporción de vitelo muy escasa y es característico de los mamíferos placentados, en los que el vitelo no reviste importancia debido a que la nutrición se realiza a través de la placenta.
- *Huevos polilecíticos, megalecíticos o macrolecíticos*: son los cigotos que presentan gran cantidad de vitelo y es característico de las aves, cuyos embriones deben nutrirse del vitelo durante todo el desarrollo que ocurre fuera del tracto genital de la hembra.

De acuerdo con la distribución del vitelo, los huevos se clasifican en:

- *Huevos isolecíticos u homolecíticos*: donde el vitelo se distribuye de manera uniforme en el citoplasma y es característico de los mamíferos placentados.
- *Huevos telolecíticos*: donde el vitelo se encuentra en el polo vegetativo, opuesto al polo animal que es ocupado por el citoplasma y el núcleo. Este huevo es característico de las aves.

Cantidad de Vitelo	Oligolecíticos	Polilecíticos, megalecíticos o macrolecíticos
Distribución del Vitelo	Isolecíticos u Homolecíticos (uniforme)	Telolecíticos (hacia un polo)
Ejemplos	Mamíferos	Aves
Esquema		

Figura 25. Clasificación de huevos de aves y mamíferos teniendo en cuenta la cantidad y la distribución del vitelo. Elaboración propia.

Segmentación

La segmentación constituye una etapa del desarrollo en la que el huevo o cigoto pasa de ser un organismo unicelular a uno pluricelular. Para ello, el cigoto, atraviesa la fase S del primer ciclo celular posterior a la fecundación, duplicando su material genético y dividiéndose posteriormente en dos células hijas por mitosis. Cada una de estas células se denominan blastómeras y poseen una copia completa del genoma embrionario (Figura 26).

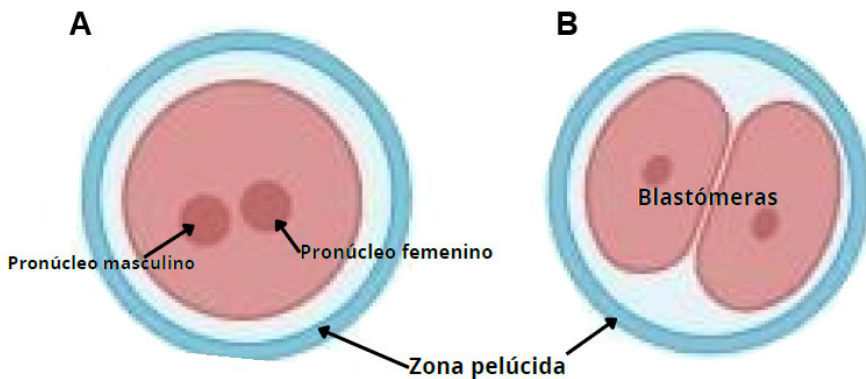


Figura 26. Esquema de la formación de los pronúcleos femenino y masculino (A) y el estadio de dos blastómeras como resultado de la primera división mitótica (B). Elaboración propia.

Posterior al estadio de dos células, el embrión continúa atravesando una serie de rápidas divisiones mitóticas que dan lugar a un número creciente de blastómeras. A medida que avanzan estas divisiones, las blastómeras se vuelven progresivamente más pequeñas, ya que el citoplasma original del cigoto se va repartiendo entre las células hijas, sin que se produzca un crecimiento celular significativo entre divisiones. Es por ello que esta etapa del desarrollo es fundamental para restablecer la proporción normal entre el núcleo y el citoplasma que caracteriza a la mayoría de las células del cuerpo (somáticas).

A diferencia del ciclo celular típico de las células somáticas, durante la segmentación prácticamente no ocurren las fases G1 y G2. La actividad bioquímica de las blastómeras se ve limitada a la replicación del ADN y la síntesis de proteínas necesarias para la fase M y S del ciclo celular, como por ejemplo histonas y tubulinas. Esto permite una rápida multiplicación

celular y es crucial para lograr, en poco tiempo, una masa celular adecuada que permita la posterior formación de estructuras como la mórula y el blastocisto en mamíferos y el blastodisco en aves.

Tipos de segmentación

El vitelo opone una resistencia pasiva a los procesos de divisiones mitóticas. De esta manera la segmentación puede ser total o parcial. La segmentación holoblástica o total se produce en huevos oligolecíticos e isolecíticos donde la división del huevo o cigoto es completa mientras que la segmentación meroblástica o parcial se produce en los huevos polilecíticos y telolecíticos de aves, donde la división solo se realiza en el polo animal.

Segmentación en mamíferos

En los mamíferos, las divisiones comienzan dos o tres horas después de la fecundación y son muy lentas, estando separadas por períodos de 12 a 24 horas. A partir del estadio de cuatro células, las divisiones pueden ser asincrónicas, es decir que las blastómeras no se dividen todas al mismo tiempo, encontrándose estadios de cinco, seis o siete células.

Las primeras blastómeras son redondeadas y tienden a separarse unas de otras (Figura 27 A, B y C), manteniéndose unidas por la ZP que las rodea. Sin embargo, a medida que se van dividiendo, las blastómeras pierden su forma esférica y se adaptan estrechamente unas con otras. Este estadio se conoce como compactación y es una característica diferencial de la segmentación de mamíferos. Las blastómeras externas presentan uniones oclusivas, mientras que las más internas poseen uniones comunicantes o nexos que posibilitan el intercambio de sustancias de bajo peso molecular entre ellas (Figura 27 D).

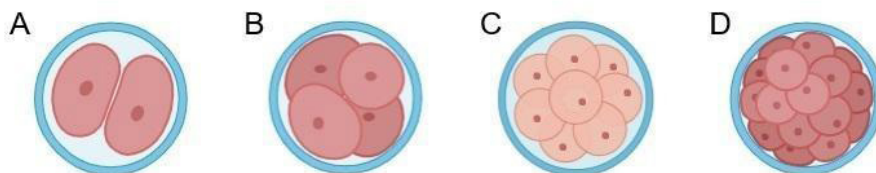


Figura 27. Esquema de diferentes estadios de segmentación en mamíferos. Estadios de: A. dos células B. cuatro células C. ocho células D. Mórula. Elaboración propia.

Antes de la compactación, todas las blastómeras son idénticas y totipotentes, es decir, que cada una tiene la capacidad de originar un embrión completo. Sin embargo, luego de la compactación, es posible distinguir dos poblaciones celulares distintas, una externa (con uniones oclusivas entre ellas) que formará el macizo celular externo (del que derivará el trofoblasto) y otra interna (con uniones comunicantes entre ellas) que formará el macizo celular interno (Figura 28). Este estadio del desarrollo se denomina mórula.

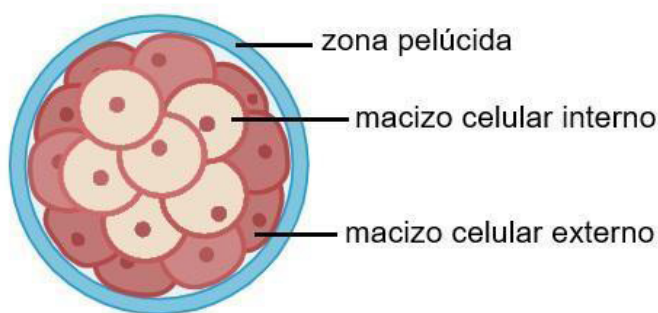


Figura 28. Esquema del estadio de mórula en mamíferos. Elaboración propia.

Segmentación en aves

En las aves, las divisiones mitóticas comienzan rápidamente luego de la fecundación y a partir del estadio de ocho células, comienzan las divisiones asincrónicas y las blastómeras pierden la totipotencialidad.

Como resultado de la segmentación se forma un blastodisco o disco-blástula que es equivalente al estadio de mórula de los mamíferos. En el mismo se pueden distinguir dos poblaciones celulares: las blastómeras centrales que presentan límites netos entre ellas, dado que se produjo la citocinesis de manera completa, y las blastómeras marginales que carecen de límites periféricos ya que no completaron la citocinesis y su citoplasma se continúa con el vitelo. Posteriormente, entre las blastómeras centrales y el vitelo aparece una hendidura denominada cavidad subgerminal. Esta cavidad, permitirá distinguir dos regiones en el blastodisco: el área pelúcida, que corresponde a las blastómeras centrales de apariencia más clara que se disponen sobre la cavidad subgerminal; y el área opaca, que corresponde a

las blastómeras periféricas de apariencia más oscura que se disponen sobre el vitelo. Entre ambas áreas se dispone la zona o cinturón marginal, cuyas células participarán en el desarrollo temprano del pollo (Figura 29).

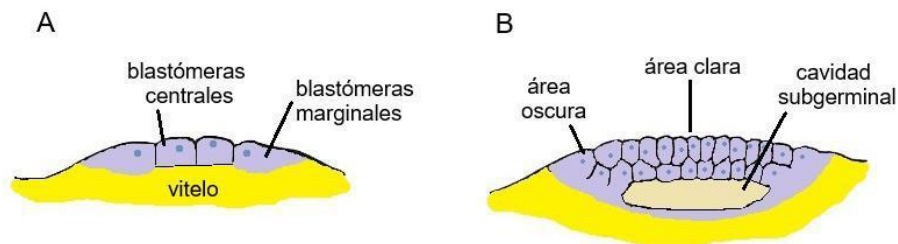


Figura 29. Esquema de la segmentación en aves. **A.** Estadio de 4 células totipotentes. **B.** Formación del blastodisco. Elaboración propia.

Capítulo 3

Período presomítico

Blastulación en mamíferos

Como se mencionó previamente, en el estadio de mórula se pueden distinguir dos poblaciones celulares: la masa celular externa (trofoblasto) y la masa celular interna (embrioblasto o nudo embrionario). Entre ambas poblaciones se forman pequeños espacios ocupados con líquido que van aumentando de tamaño y confluyen para formar una única cavidad denominada blastocele. De esta manera, las células del embrioblasto se desplazan hacia polo animal y forma el embrión. Por otro lado, las células del trofoblasto se aplanan y son las encargadas de la absorción de nutrientes durante las primeras fases del desarrollo y posteriormente de participar en la formación de la placenta (Figura 30). El volumen total del blastocisto sigue siendo aproximadamente el mismo que tenía el huevo o cigoto ya que aún sigue incluido en la ZP.

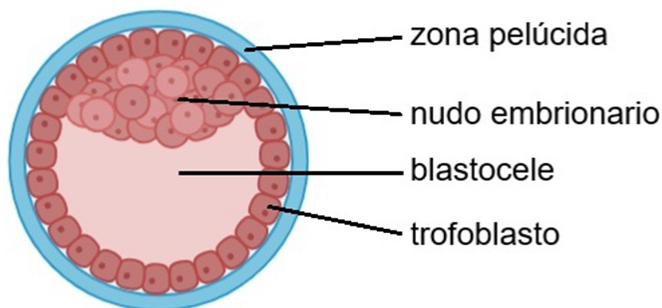


Figura 30. Esquema de un blastocisto temprano de mamífero. Elaboración propia.

Con el avance del desarrollo, el embrioblasto se reorganiza formando una estructura discoidal, denominada disco embrionario bilaminar constituido por dos capas: el epiblasto ubicado a dorsal y el hipoblasto a ventral, en relación con el blastocelo (Figura 31).

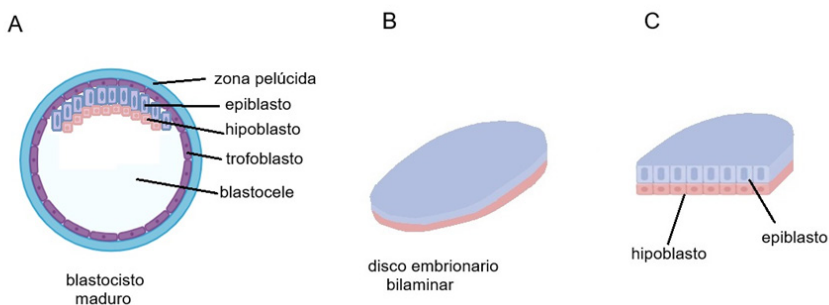


Figura 31. Esquemas de un blastocisto maduro y un disco embrionario bilaminar. A: Blastocisto corte transversal. B: Disco embrionario bilaminar vista dorsal. C: Embrioblasto corte transversal. Elaboración propia.

Durante los procesos de segmentación y blastulación, el embrión va descendiendo a través del oviducto en dirección al útero. Mientras se produce este desplazamiento, permanece protegido dentro de la ZP, evitando así una posible implantación ectópica. Simultáneamente, el útero se va preparando para adquirir la capacidad funcional necesaria para nutrirlo y alojarlo una vez que llegue. A craneal del útero y en relación con el ovario se encuentra el oviducto formado por diferentes secciones; las fimbrias que capta al ovocito, el infundíbulo que transporta los gametos, el ámpula que es el sitio donde se produce la fecundación y el istmo, donde ocurre la ca-

pacitación de los espermatozoides y comienza la segmentación del cigoto. Este proceso culmina con la formación de la mórula en el cuerno uterino. A medida que el embrión va avanzando por el oviducto pasa por los diferentes estadios de la segmentación hasta llegar a blastocisto y en el útero pierde la ZP para iniciar el proceso de implantación (Figura 32).

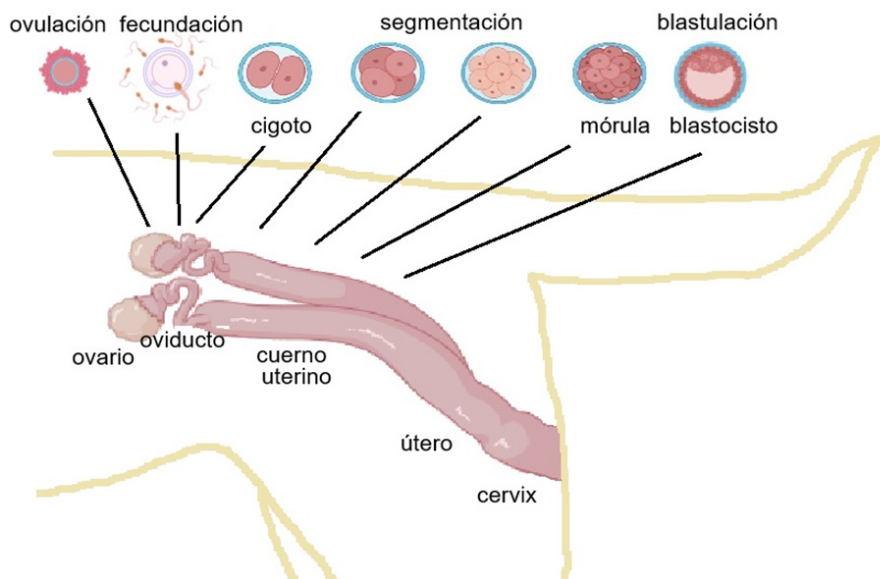


Figura 32. Esquema del sistema reproductor del perro con las etapas del desarrollo embrionario temprano. Elaboración propia.

Eclosión del blastocisto

Cuando el blastocisto llega al útero se produce la eclosión, sale de la ZP y queda libre para poder adherirse a la pared de la mucosa uterina. Dicho proceso está determinado por dos factores: por un lado, el crecimiento del blastocelo y por el otro, la liberación de enzimas hidrolíticas desde la membrana celular del trofoblasto que degradan la matriz fibrilar de la ZP. Luego de la eclosión, el blastocisto experimenta una fase de crecimiento rápido, que en algunas especies va acompañado de un notable cambio de su forma. Por ejemplo, el blastocisto de los porcinos previo a la eclosión tiene forma de esfera (de unos 2 mm de diámetro). Una vez eclosionado, el blastocisto experimenta una elongación muy marcada que lo convierte en una estructura tubular, que posteriormente finaliza como un filamento de más de un metro de longitud (Figura 33).

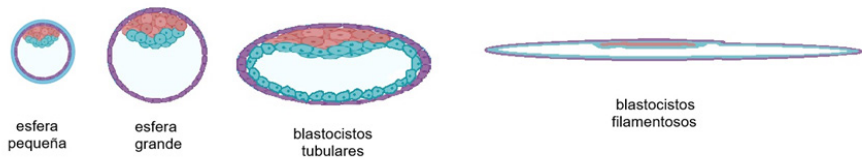


Figura 33. Esquema que representa los diferentes estadios de elongación de blastocistos de suinos. Elaboración propia.

Implantación

Una vez que el blastocisto ha eclosionado ocurre el proceso de implantación, mediante el cual el trofoblasto toma contacto con la mucosa del útero (endometrio). Según la situación de las vesículas embrionarias en el útero se distinguen los siguientes tipos de implantación:

- *Central:* los blastocistos solo contactan con el endometrio, situándose en la luz uterina. Se presenta en rumiantes, equinos, carnívoros y suinos (Figura 34 A).
- *Excéntrica:* el blastocisto se introduce en un surco o cripta profunda del endometrio quedando aislado de su luz. Se presenta en los roedores (Figura 34 B).
- *Intersticial:* el blastocisto penetra la mucosa del endometrio y se desarrolla aislado de la luz del útero. Es propia de primates incluido el hombre (Figura 34 C).

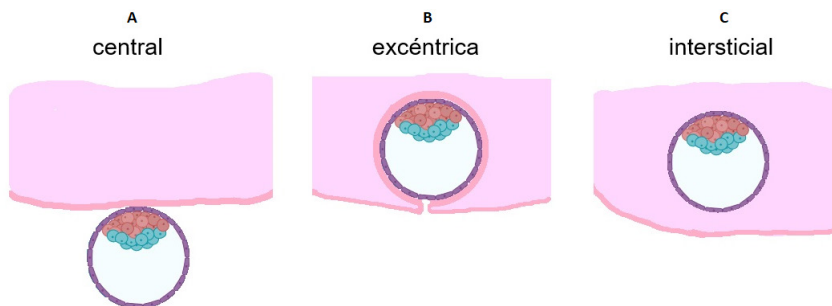


Figura 34. Esquema de los diferentes tipos de implantación según la situación de la vesícula embrionaria. A. Central B. Excéntrica. C. Intersticial. Elaboración propia.

Blastulación en aves

Como se mencionó previamente, como resultado de las divisiones de segmentación se formó el blastodisco o discoblástula con dos áreas, el área clara o pelúcida (en contacto con la cavidad subgerminal) y el área opaca. En el momento de la puesta del huevo, la mayoría de las células del área clara forman el epiblasto (Figura 35 A). Algunas células del área clara se separan y migran por delaminación hacia la cavidad subgerminal para formar el hipoblasto primario (Figura 35 B). Posteriormente, las células de la zona marginal posterior se dirigen cranealmente, uniéndose al hipoblasto y formando el hipoblasto secundario o definitivo. El espacio comprendido entre el epiblasto y el hipoblasto constituye el blastocele (Figura 35 C).

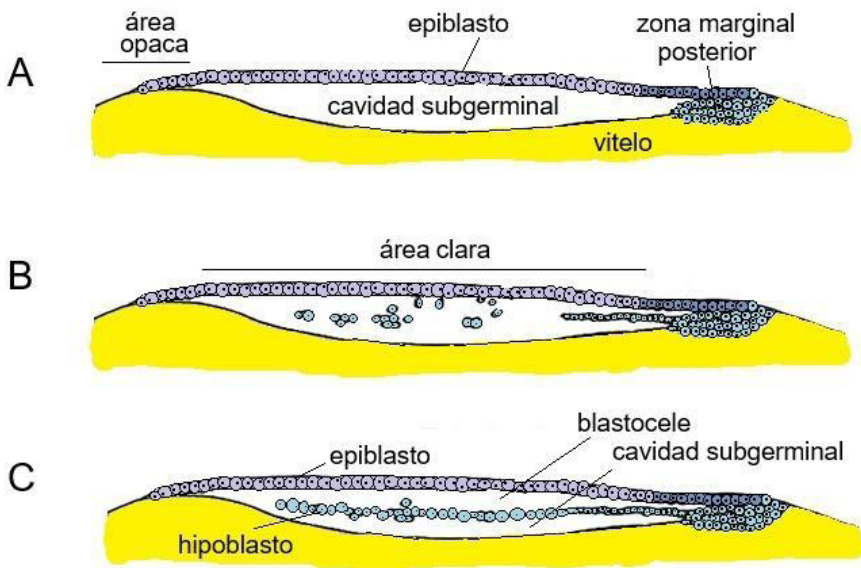


Figura 35. Esquema de la formación del embrión bilaminar de aves. A. Formación del epiblasto. B. Formación del hipoblasto primario. C. Formación del hipoblasto secundario. Tomada y adaptada de Biología del desarrollo. Gilbert, S. (2005).

Gastrulación

Es la etapa de la diferenciación de las tres hojas embrionarias ectodermo, mesodermo y endodermo a partir del epiblasto, es decir que el embrión tri-

laminar deriva completamente de una de las hojas del embrión bilaminar. Durante este período el embrión se denomina gástrula.

Los eventos principales de la gastrulación tanto en aves como en mamíferos son la formación de la línea primitiva (para constituir las tres hojas embrionarias) y la formación de la notocorda. A pesar de las diferencias existentes en el proceso de segmentación de aves y mamíferos, la gastrulación se realiza de manera similar.

La línea primitiva comienza a formarse por el desplazamiento de células epiblasticas hacia la región posterior y medial del mismo epiblasto (Figura 36 A). Esta línea se va engrosando y alargando por la adición de células epiblasticas hacia la región anterior (Figura 36 B y C).

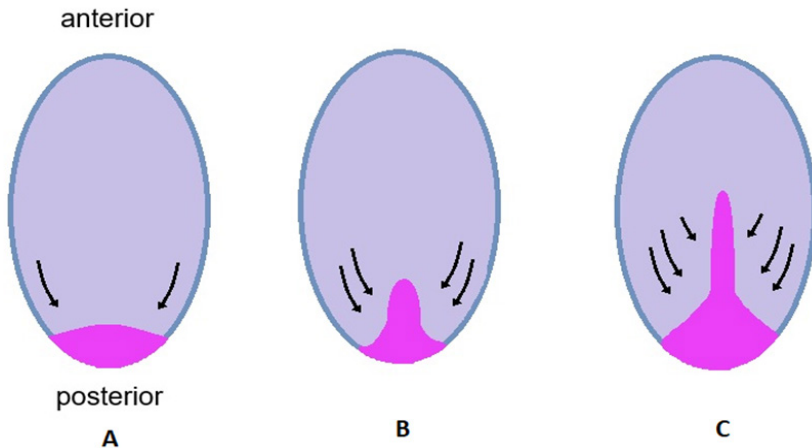


Figura 36. Esquema de la formación de la línea primitiva. A. Migración de células epiblasticas a la región caudal y medial. B y C. Elongación de la línea primitiva hacia la región craneal. Elaboración propia.

En los mamíferos la línea primitiva no llega tan cranealmente como en las aves, y solo se extiende hasta la mitad del disco embrionario. Una vez formada la línea primitiva, en la región central de la misma, se forma una depresión, el surco primitivo, que es una hendidura a través de la cual las células del epiblasto migran hacia el hipoblasto. Para que las células puedan llegar al epiblasto deben perder algunas proteínas que las mantienen unidas a las células vecinas y de esta forma, pueden desplazarse como células individuales. Las primeras células que migran forman el endodermo intraembrionario, desplazando a las células del hipoblasto para recubrir el blastocele y formar el endodermo extraembrionario. La segunda población

que migra, se dispone entre el epiblasto y el endodermo formando el mesodermo intraembrionario. Finalmente, el ectodermo se forma a partir de las células del epiblasto que no han migrado (Figura 37).

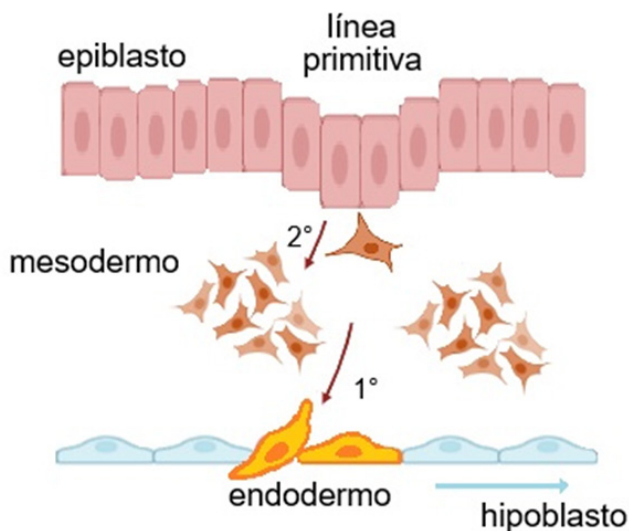


Figura 37. Esquema que representa la migración de células del epiblasto durante la gastrulación. Elaboración propia.

En el extremo craneal de la línea primitiva se forma un engrosamiento regional de células epiblasticas denominado nudo primitivo, que presenta en el centro una depresión con forma de embudo (fosita primitiva). Las células del nudo primitivo se invaginan por la fosita primitiva hacia el extremo craneal del embrión formando la notocorda. La misma, es una estructura cilíndrica que se ubica a lo largo del eje longitudinal del embrión a la altura del mesodermo. La notocorda tiene como principal función inducir el desarrollo del sistema nervioso central. Además, define el eje longitudinal del embrión que sirve como base para el desarrollo del esqueleto axial.

Al comienzo de la gastrulación se establece el eje dorso-ventral gracias a la ubicación del nudo embrionario a nivel dorsal, durante la gastrulación se establecen los restantes ejes del embrión como el cráneo-caudal por el engrosamiento del epiblasto a nivel craneal y a lo largo del embrión la línea primitiva separa la porción izquierda de la derecha.

Hacia el final de la gastrulación comienza la regresión de la línea primitiva que es acompañado por el alargamiento de la notocorda en sentido craneocaudal. Mientras en la región caudal el embrión está en fase de gastrulación, en la porción craneal se puede evidenciar el comienzo del proceso de neurulación, por el efecto inductor de la notocorda sobre el ectodermo.

Finalizada la gastrulación el disco embrionario queda constituido en toda su extensión por las tres hojas embrionarias, con excepción de dos áreas que no son invadidas por mesodermo: una ubicada por delante de la notocorda (membrana bucofaríngea) y la otra ubicada por detrás de la línea primitiva (membrana cloacal). En estas áreas el ectodermo queda en contacto directo con el endodermo y posteriormente se convertirán en la cavidad oral y cloacal del tubo digestivo (Figura 38).

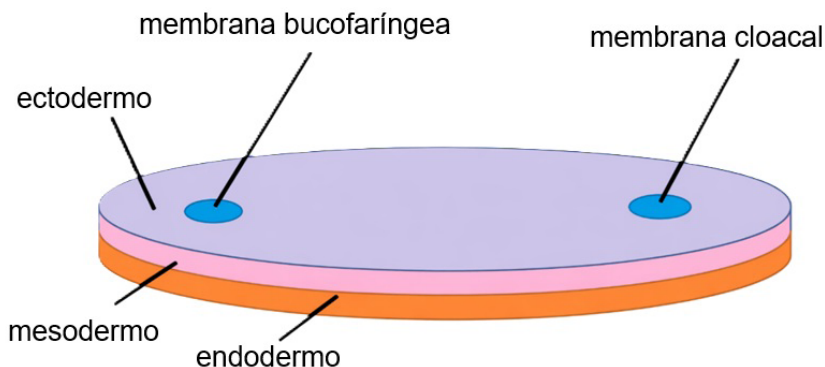


Figura 38. Esquema del embrión trilaminar. Elaboración propia.

Capítulo 4

Desarrollo embrionario (etapa de organogénesis)

Al finalizar la gastrulación, el embrión en desarrollo queda constituido por tres hojas embrionarias: una externa denominada ectodermo, una intermedia denominada mesodermo y una interna denominada endodermo. Además, a la altura del mesodermo, se formó la notocorda. Estas tres hojas embrionarias, comienzan a diferenciarse para dar inicio al desarrollo de los órganos (organogénesis). En esta etapa, el embrión que tiene una forma de disco aplanado comienza a adoptar una apariencia tubular debido a los plegamientos céfalo-caudal y lateral, que se describirán más adelante.

El ectodermo se diferencia en neuroectodermo y ectodermo superficial, que darán origen al sistema nervioso central (SNC) y a la epidermis con sus anexos, respectivamente.

Por su parte, el mesodermo embrionario se diferencia en distintas regiones desde craneal a caudal: cefálico, faríngeo, del tronco y caudal. De esta

hoja derivan estructuras óseas, musculares y cartilaginosas de las diferentes regiones del embrión, como así también algunos sistemas de órganos.

Finalmente, del endodermo deriva el tejido interno de los sistemas digestivo y respiratorio, entre otros.

Derivados del ectodermo

Neuroectodermo

El SNC, junto con el sistema cardiovascular, son los dos primeros sistemas que inician su desarrollo en el embrión. Está formado por la médula espinal y el encéfalo. El SNC comienza su desarrollo embriológico con la formación del tubo neural a través del proceso conocido como neurulación. Al inicio de este proceso, el ectodermo tiene forma de disco siendo más ancho en la región cefálica que en la región caudal. La interacción entre la notocorda y el ectodermo ubicado por encima de ella induce la formación de la placa neural, formada por el engrosamiento del ectodermo que se localiza en el dorso del embrión, entre la membrana bucofaríngea y el nudo primitivo (Figura 39). Las células de esta placa delimitarán una parte diferenciada del ectodermo denominada neuroectodermo.

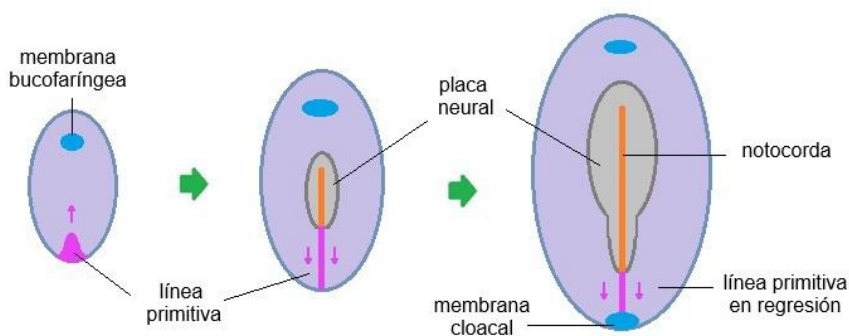


Figura 39. Esquema de una vista dorsal del embrión trilaminar, donde se observa la formación de la placa neural y su relación con la línea primitiva. Elaboración propia.

A medida que avanza el desarrollo, la placa neural se alarga en dirección cefalocaudal y sus bordes laterales se elevan constituyendo los pliegues neurales, que delimitan una región central deprimida denominada surco

neural. Los pliegues neurales crecen dorsal y medialmente, acercándose entre ellos por encima de la línea media, hasta fusionarse por completo formando el tubo neural. Un grupo de células ectodérmicas pluripotentes llamadas células de la cresta neural se desprenden y migran a diferentes regiones del embrión para contribuir a la formación de diferentes estructuras (Figura 40).

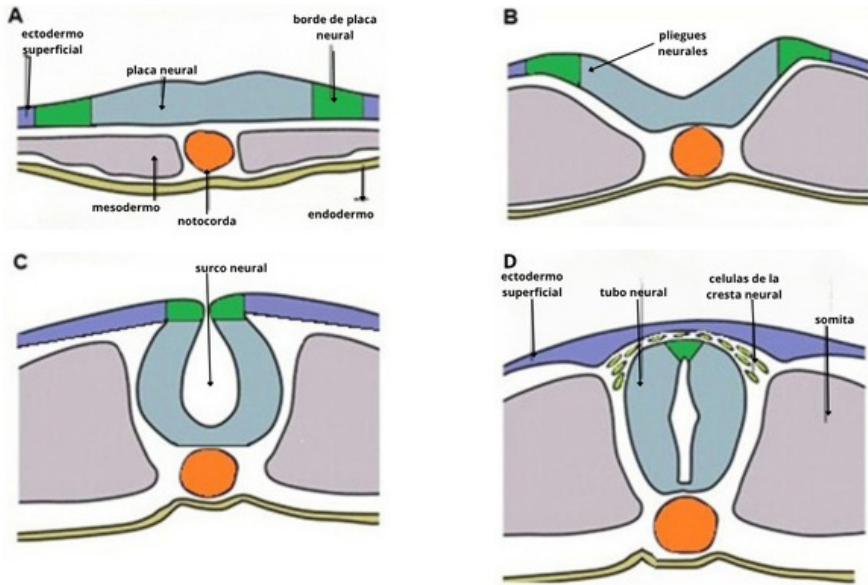


Figura 40. Esquemas de secciones transversales de embriones. A) placa neural y sus bordes; B y C) surco y pliegues neurales elevándose; D) tubo neural y células de la cresta neural. Elaboración propia.

La fusión del tubo comienza en la región central y avanza progresivamente hacia craneal y caudal. Hasta que la fusión se completa totalmente, el tubo neural permanece abierto en sus dos extremos por un corto tiempo formando los neuroporos anterior (craneal) y posterior (caudal) que son los sitios de contacto con la cavidad amniótica (Figura 41).

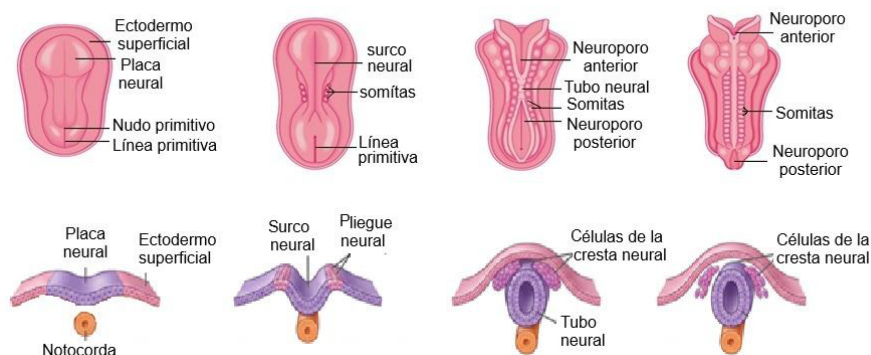


Figura 41. Esquemas longitudinales (superiores) y transversales (inferiores) en los que se visualiza la evolución en el cierre del tubo neural, formando los neuroporos anterior y posterior. Tomada y adaptada de *Essentials of domestic animals embryology*. Hyttel P. *et al.* (2010).

Cuando estos neuroporos se cierran totalmente, el tubo neural se separa del ectodermo superficial y se profundiza. La región craneal del tubo neural se expande y forma tres dilataciones llamadas vesículas cerebrales primarias: la vesícula más craneal se denomina prosencéfalo, la vesícula media se conoce como mesencéfalo y la caudal es el rombencéfalo. La región más caudal del tubo neural permanecerá del mismo diámetro y formará la médula espinal.

A medida que continúa el desarrollo embrionario, las vesículas cerebrales primarias darán origen a las vesículas cerebrales secundarias. El prosencéfalo constará de dos partes: el telencéfalo, formado por una parte central y dos prominencias laterales (hemisferios cerebrales primitivos) y el diencéfalo, caracterizado por el abultamiento de las vesículas ópticas. El mesencéfalo no sufrirá modificaciones.

El romboencéfalo se dividirá en dos partes: el metencéfalo y el mielencéfalo. (Figura 42). Esta conformación del SNC indica que se ha completado la neurulación.

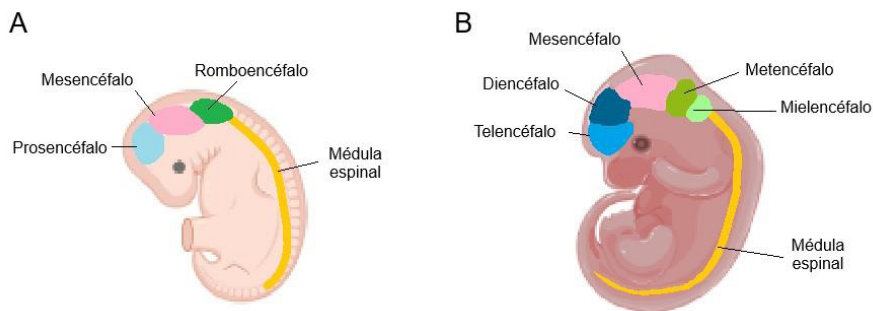


Figura 42. Esquemas sagitales de un embrión, donde se muestra el desarrollo inicial del SNC. **A.** Vesículas cerebrales primarias y médula espinal. **B.** Vesículas cerebrales secundarias y médula espinal. Elaboración propia.

A partir de las vesículas cerebrales secundarias se originan derivados específicos, tanto de sus paredes como de sus cavidades, los cuales se encuentran mencionados en la figura 43.

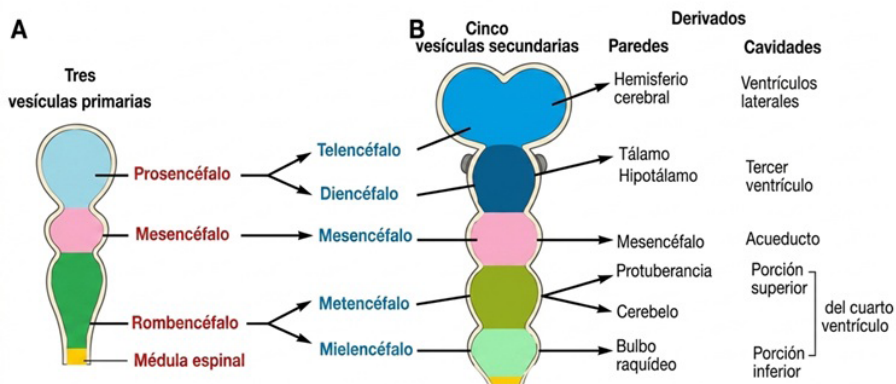


Figura 43. Esquemas sagitales de la formación de las vesículas cerebrales primarias (A), secundarias y sus derivados (B). Elaboración propia.

Mediante el proceso de plegamiento, el embrión pasará de tener una forma de disco aplanado a adoptar una apariencia tubular, que mantendrá de aquí en adelante. Durante este proceso, existe un rápido crecimiento del embrión que produce un importante aumento en la longitud cráneo-caudal así como un cambio constante en la forma y las relaciones de los segmentos del cuerpo embrionario.

El crecimiento de las vesículas cerebrales, determinará el plegamiento céfalo-caudal del embrión. Los pliegues cefálico y caudal crecen en dirección ventrocaudal y ventrocraneal, respectivamente, y producen la rotación de 90° de estructuras como el tubo cardíaco, la membrana bucofaríngea y el pliegue neural (figura 44).

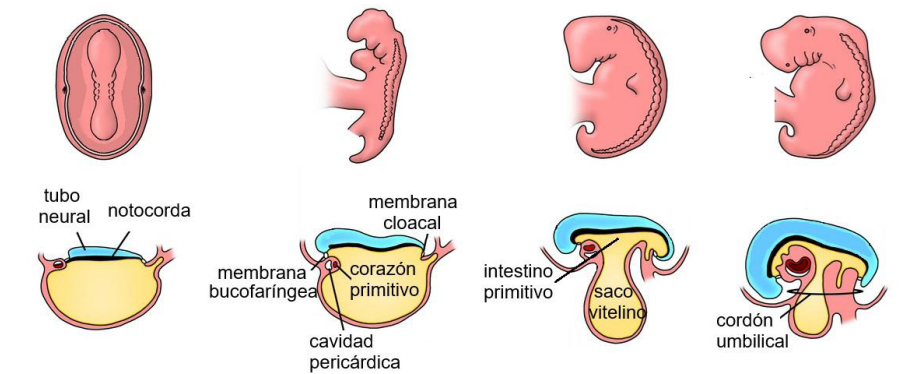


Figura 44. Esquemas sagitales de embriones que muestran el plegamiento céfalo-caudal. Se observa una vista externa destacando los cambios en la forma y curvatura del embrión durante el plegamiento (superior) y la reorganización de las estructuras embriónicas y extraembrionarias (inferior). Elaboración propia.

Cuando ocurre la fusión del tubo neural, las células de la cresta neural se desprenden del mismo, ingresan por desplazamiento activo al mesodermo subyacente y de allí migran a otras regiones del cuerpo para formar diversos tipos celulares (figura 45).

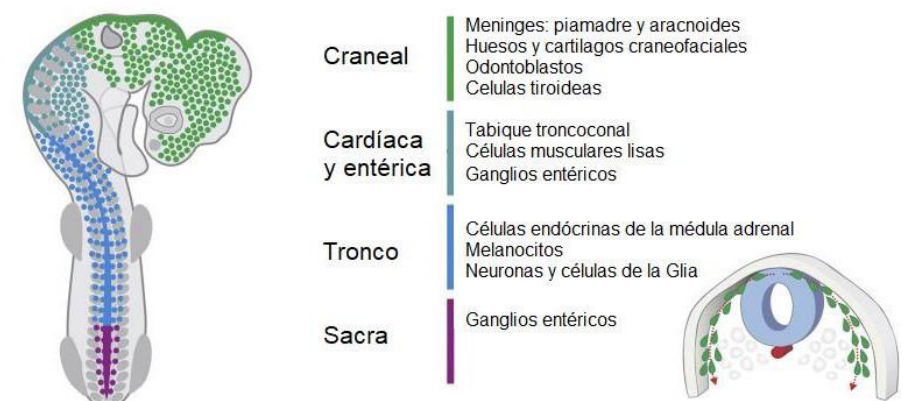


Figura 45. Esquema en el que se observa el patrón de migración de las células de la cresta neural a distintas regiones del organismo. Elaboración propia.

Entre los principales derivados se encuentran: melanocitos (células que le dan coloración a la piel), odontoblastos (células presentes en los dientes), dermis de la cara y cuello, ganglios sensitivos, neuronas simpáticas y entéricas, neuronas de los ganglios craneales, células de Schwann, células de la médula suprarrenal, células gliales, células de la glándula tiroides y meninges. También contribuirán a la formación del esqueleto cráneo-facial junto con el mesodermo de los arcos branquiales.

Ectodermo superficial

La piel, constituida por la epidermis (capa superficial) y la dermis (capa profunda), es una de las mayores estructuras del organismo. La epidermis le proporciona un límite con el ambiente exterior, y su estructura está bien adaptada a los requerimientos funcionales locales. El desarrollo estructural de la epidermis comienza como una capa única de células del ectodermo. Posteriormente, la epidermis se convierte en una estructura de tres capas y con el desarrollo embrionario posterior, se diferencia en las capas definitivas que son características de su estructura posnatal. La epidermis se convierte así en una barrera entre el feto y el medio externo, en lugar de participar en los intercambios entre ambos

A pesar de su aspecto homogéneo, la epidermis está integrada no sólo por células derivadas del ectodermo superficial, sino también de otros precursores, como las células de la cresta neural. Un ejemplo de ello son los melanoblastos que se diferenciarán a melanocitos (células que otorgan color a la piel).

Como resultado de la influencia de la dermis, la epidermis produce también una amplia variedad de derivados (anexos), como pelos, uñas, pezuñas y casco, glándulas sudoríparas y sebáceas, glándulas mamarias, esmalte dentario, plumas, escamas, cuernos.

Derivados del mesodermo

En este capítulo, se desarrollará de manera más detallada la diferenciación del mesodermo faríngeo y del tronco.

Mesodermo faríngeo: arcos faríngeos

Los arcos faríngeos, también conocidos como arcos branquiales, consisten en barras de tejido mesenquimatoso (mesodermo embrionario indiferenciado) que recibe el aporte de las células de la cresta neural, por lo que se lo denomina ectomesénquima.

Los arcos faríngeos están tapizados externamente por ectodermo, que forma unas hendiduras profundas denominadas faríngeas o epiblasticas, e internamente por endodermo, que forma las bolsas faríngeas. Cada arco está formado por cartílago y un primordio muscular, innervado por un par craneal e irrigado por un arco aórtico. Estas estructuras forman diferentes regiones de la cabeza y del cuello (figura 46).

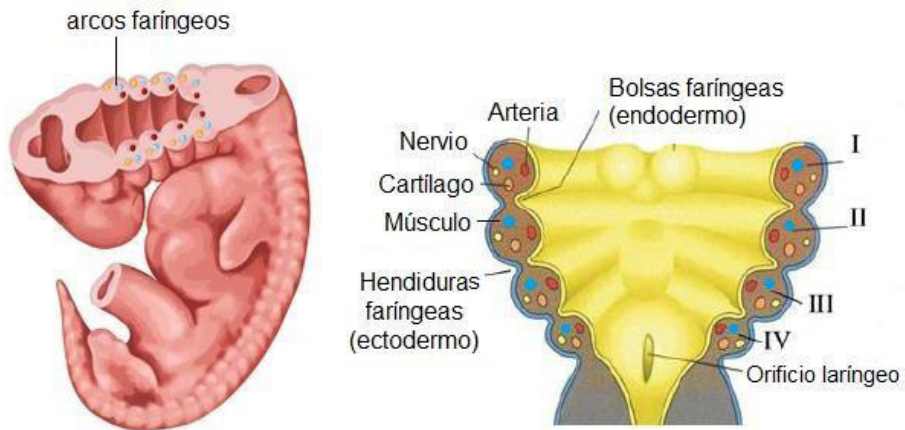


Figura 46. Esquema en el que se observa la estructura y disposición de los arcos (tejido mesodérmico), las bolsas (tejido endodérmico) y las hendiduras (tejido ectodérmico) faríngeas. Tomada y modificada de Langman. Embriología Médica. Sadler, W. (2001).

Derivados de los arcos faríngeos

Los arcos faríngeos emergen en una dirección cráneo-caudal durante el desarrollo embrionario. En la figura 47 se muestran los pares craneales y los principales derivados óseos, cartilaginosos y musculares de cada uno de ellos.

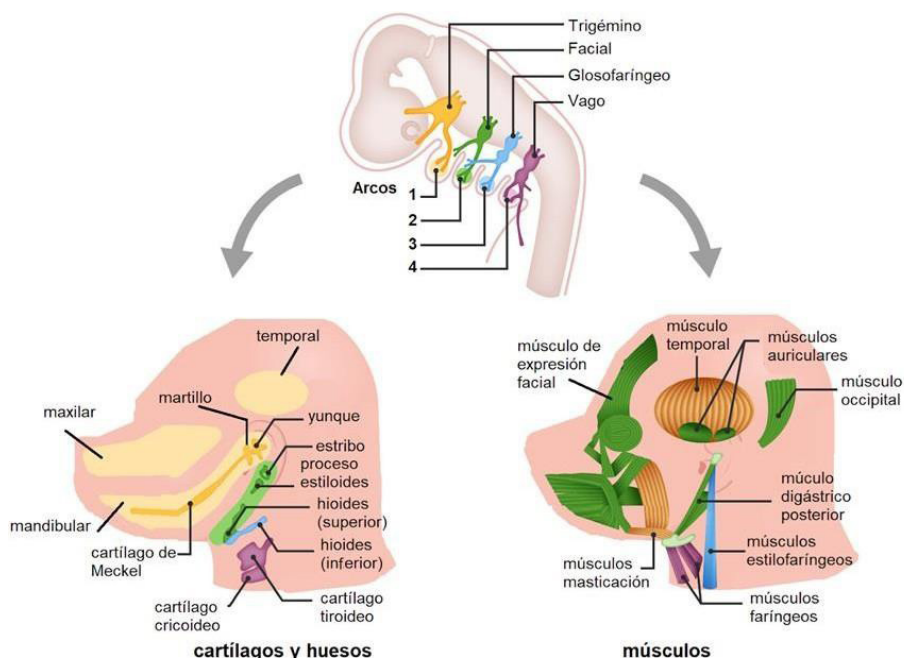


Figura 47. Esquemas en los que se observa la localización e inervación de los cartílagos de los arcos faríngeos (superior) y los derivados óseos, cartilaginosos y musculares de los arcos faríngeos (inferior). Elaboración propia.

El primer arco faríngeo forma el proceso mandibular y el proceso maxilar. El cartílago del primer arco, o cartílago de Meckel, dará origen al martillo y al yunque. Una vez que se forman dichos huesos, el cartílago desaparece. La musculatura de este arco formará principalmente los músculos de la masticación (temporal, masetero). Este arco está inervado por el V par craneal (nervio trigémino).

El segundo arco faríngeo, aparece caudalmente al primer arco y el mesénquima se diferenciará en el hueso hioides. El cartílago del segundo arco originará el estribo, el proceso estilohioides y parte del hueso hioides. La parte muscular del segundo arco, se diferenciará el músculo digástrico posterior, el músculo occipital y los músculos de la expresión facial. Este arco faríngeo está inervado por el VII par craneal (nervio facial).

La porción cartilaginosa del tercer arco faríngeo, se diferenciará en parte del hueso hioides. La musculatura se limita a los músculos estilofaríngeos. Este arco está inervado por el par craneal IX (nervio glosofaríngeo).

Los componentes cartilagosos del cuarto y sexto arco faríngeo se fusionan para formar los cartílagos tiroideos y cricoideos de la laringe, entre otros. De este arco derivarán los músculos faríngeos y la musculatura estriada del esófago. Estos arcos, están inervados por el X par craneal (nervio vago).

Bolsas faríngeas (endodermo)

Al igual que los arcos, las bolsas también se desarrollan de a pares en el interior de la faringe primitiva, quedando recubiertas por endodermo. Los pares de bolsas se forman en secuencia céfalo-caudal entre los arcos, es decir, el primer par de bolsas se forma entre el primer y segundo arco, y así sucesivamente. Hay cuatro pares de bolsas bien marcadas y su recubrimiento endodérmico da lugar a importantes estructuras de la cabeza y cuello (figura 48).

La primera bolsa faríngea participa en gran medida en la formación del oído dando origen al revestimiento de la cavidad timpánica y facilita la formación de la membrana timpánica o tímpano.

La segunda bolsa faríngea forma el primordio de las tonsilas palatinas. La tercera bolsa faríngea se expande dando origen a la glándula paratiroides inferior, mientras que la parte ventral dará origen a la porción epitelial del timo. La cuarta bolsa faríngea se diferencia en una porción dorsal, que dará origen a la glándula paratiroides superior, y otra ventral que se diferenciará en el cuerpo ultimobranquial que más adelante se incorpora en la glándula paratiroidea.

Hendiduras faríngeas (ectodermo)

La primera hendidura faríngea es la única que persiste como estructura reconocible dando lugar al conducto auditivo externo. El revestimiento epitelial del fondo del conducto, contribuye a la formación del tímpano, en conjunto con la primera bolsa faríngea. La segunda, tercera y cuarta hendidura pierden contacto con el exterior ya que se ven cubiertas por la proliferación y aumento de tamaño de la porción externa del segundo arco, formando una estructura denominada seno cervical, que con el avance en el desarrollo embrionario desaparece (figura 48).

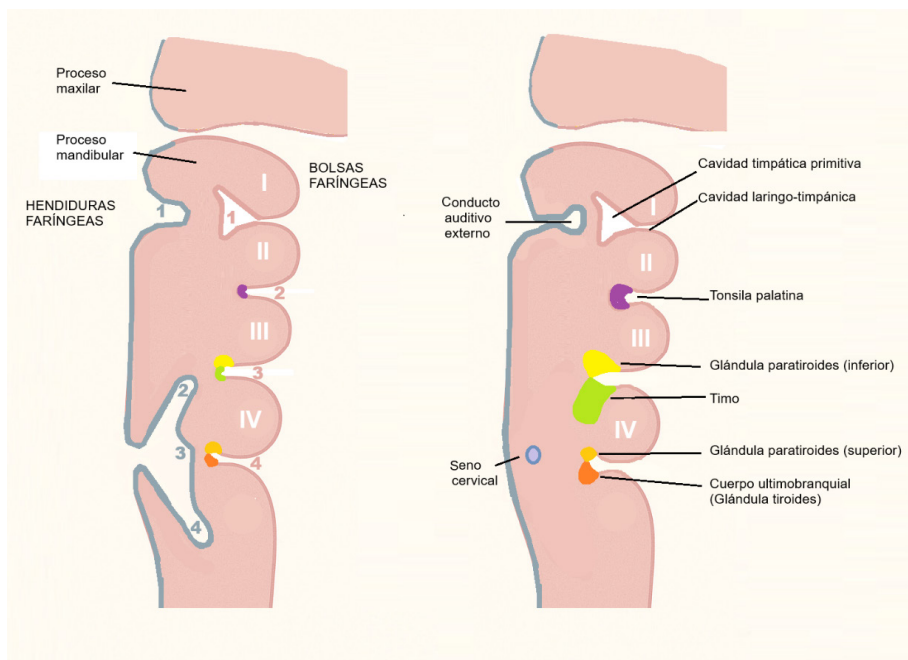


Figura 48. Esquema donde se observa el desarrollo de las hendiduras y las bolsas faríngeas. El segundo arco crece por encima del tercero y cuarto por lo que solo queda la primera hendidura (izquierda). Esquema en el que se observan los derivados de las bolsas y hendiduras. Se observa como la segunda, tercera y cuarta hendidura forman el seno cervical (derecha). Elaboración propia.

Mesodermo del tronco

En el mesodermo del tronco las células adyacentes al tubo neural forman el mesodermo paraxial o somítico. Su aparición le otorga el nombre a este periodo. Las somitas originan a la dermis y parte de los huesos, músculos, cartílagos y tendones. Con proximidad al mesodermo somítico, se forma un cordón de células que se extiende longitudinalmente en el embrión, el mesodermo intermedio, que formará la mayor parte del sistema urogenital. Por último, el mesodermo del tronco se expande lateralmente formando el mesodermo lateral. A partir del mismo se forman dos hojas: la somática o parietal (que origina los huesos del esqueleto apendicular) y la esplácnica o visceral (que forma los músculos lisos y al sistema cardiovascular). Entre ambas hojas se genera un espacio denominado celoma intraembrionario. La hoja somática se asocia al ectodermo formando la somatopleura, que origina las paredes corporales laterales y ventrales. La hoja esplácnica se

asocia al endodermo formando la esplacnopleura, que origina los sistemas digestivo y respiratorio.

Mesodermo somítico

Para comprender en parte el desarrollo del sistema muscular y óseo, es importante conocer la disposición de las células mesenquimáticas que constituyen las somitas, ya que éstas son multipotentes y tienen la capacidad de formar hueso, músculo y dermis. El crecimiento y diferenciación de las mismas, determinarán el plegamiento lateral del embrión en desarrollo (figura 49).

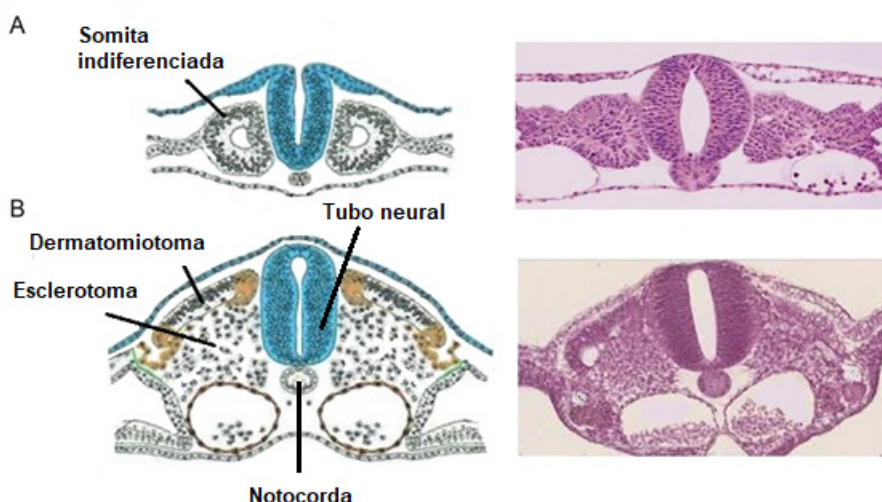


Figura 49. Esquemas (izquierda) y microfotografías ópticas (derecha) del desarrollo del mesodermo somítico en cortes transversales, mostrando en A la somita indiferenciada y en B la diferenciación de la misma en dermatomiotoma y esclerotoma y su relación con el tubo neural y la notocorda. Elaboración propia.

Inicialmente se observa el mesodermo paraxial o somítico indiferenciado a ambos lados del tubo neural y la notocorda. A medida que progresa el desarrollo, las células de la región ventromedial se diferencian a un grupo de células osteógenas, dando origen al esclerotoma. Este tejido mesenquimático participará en la formación del esqueleto axial. En forma concomitante, la porción dorsolateral de las somitas mantiene una organización más compacta y se diferencia en dermatomiotoma que originará dos poblaciones celulares bien definidas: el dermatoma, cuyas células mi-

gran y se diferencian en la dermis y el miotoma, que se dispone en posición intermedia y dará lugar a la musculatura esquelética. Entre el esclerotoma y el dermatomiotoma, se diferenciará una población celular, el sindetoma, que dará origen a los tendones y ligamentos (figura 50).

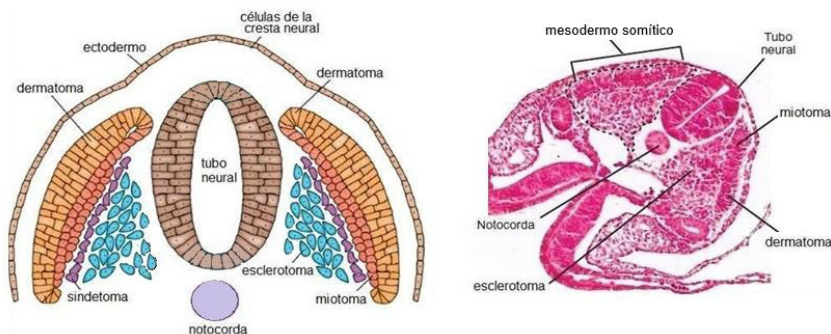


Figura 50. Esquema (izquierda) y microfotografía óptica (derecha) de un corte transversal de un embrión que muestra la diferenciación de una somita en dermatoma, miotoma, sindetoma y esclerotoma. Elaboración propia.

Desarrollo del sistema óseo

El sistema óseo brinda sostén al cuerpo y protección a varios órganos. El desarrollo normal de los huesos depende no solo de estímulos genéticos sino también de factores endocrinos, ambientales e incluso alimenticios. Anatómicamente, el sistema óseo se divide en esqueleto axial (base del cráneo, columna vertebral y costillas) y esqueleto apendicular (cintura escapular, cintura pélvica, miembros anteriores y posteriores).

El sistema óseo posee diversos orígenes: el mesodermo somítico, específicamente el esclerotoma (que da origen al esqueleto axial), hoja somática del mesodermo lateral (que da origen al esqueleto apendicular) y ectomesénquima del mesodermo faríngeo (que da origen a los huesos del cráneo, de la cara y el cuello, descriptos anteriormente).

Desarrollo del sistema muscular

El músculo está formado por células especializadas cuya función es la contracción. Durante el desarrollo embrionario se forman tres tipos de músculos: esquelético, cardíaco y liso. Casi toda la musculatura esquelética o

estriada deriva del mesodermo somítico o paraxial. El mesodermo esplácnico da lugar a la musculatura del corazón (el músculo cardíaco), así como también a los músculos lisos del sistema digestivo y respiratorio.

Existen algunas excepciones como son los músculos del iris cuyo origen es el neuroectodermo y las células mioepiteliales (cuya función es semejante a la del músculo) que derivan del ectodermo.

Mesodermo intermedio

Los sistemas urinario y genital están estrechamente vinculados desde el punto de vista anatómico y embriológico, ya que ambos se originan del mesodermo intermedio del tronco (exceptuando la vejiga, la uretra y las CGP). Durante el plegamiento lateral del embrión, el mesodermo forma una prominencia longitudinal llamada cresta urogenital que se encuentra a ambos lados de la línea media y se extiende desde la región cervical hasta la región sacra (figura 51). Los conductos de los dos sistemas desembocan, en un comienzo, en una cavidad común llamada cloaca.

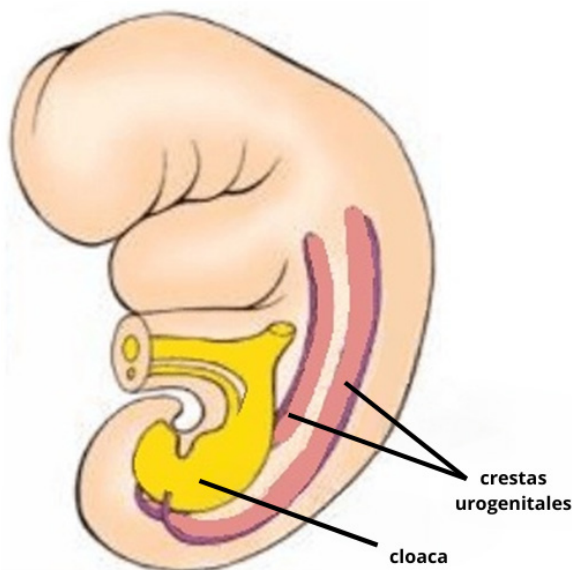


Figura 51. Esquema de un corte sagital de un embrión donde se muestra la ubicación de la cresta urogenital. Elaboración propia.

Mediante la inducción de genes específicos, la cresta urogenital se subdivide en dos regiones: el reborde gonadal (que originará el sistema genital) y el cordón nefrógeno (que originará el sistema urinario) (figura 52).

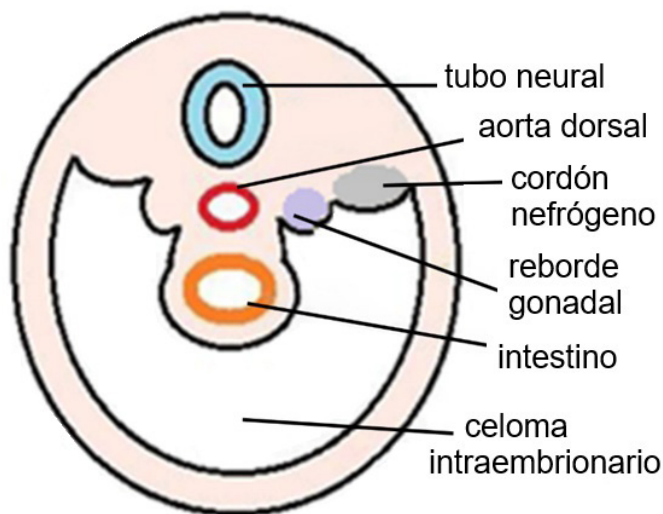


Figura 52. Esquema de un corte transversal de un embrión que muestra la subdivisión del reborde urogenital en dos regiones: el cordón nefrógeno y el reborde gonadal. También se observan en el esquema el tubo neural, el intestino primitivo y el celoma intraembrionario. Elaboración propia.

Desarrollo inicial del sistema urinario

El sistema urinario comienza su desarrollo antes que el sistema genital y está formado por los riñones, los uréteres, la vejiga y la uretra. La formación del riñón se inicia a partir del cordón nefrógeno, el cual se caracteriza por la aparición sucesiva espacial y temporal de tres sistemas renales, denominados pronefros, mesonefros y metanefros (figura 53). Cada uno de ellos actúa como inductor para el desarrollo del siguiente. El pronefros es el primero en formarse en la región cervical y es secuencialmente reemplazado por el mesonefros en la región toraco-lumbar y luego este, por el metanefros en la región sacra. Por lo tanto, a medida que el pronefros y parte del mesonefros involucionan, el metanefros se desarrolla para formar el riñón definitivo.

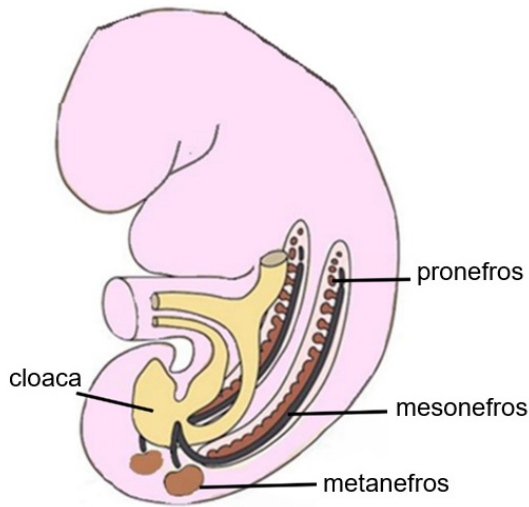


Figura 53. Esquema de un corte sagital de un embrión en el que se diferencia la subdivisión (de craneal a caudal) del cordón nefrógeno en: pronefros, mesonefros y metanefros. Elaboración propia.

Pronefros

Los pronefros son estructuras transitorias y no funcionales en los mamíferos. Se localizan en la región cervical y están compuestos por una serie de vesículas llamadas nefrotomos que luego se alargan para formar los túbulos pronéfricos. Estos túbulos van a desembocar en un conducto común denominado conducto pronéfrico, el cual se extiende caudalmente hasta la cloaca (figura 54).

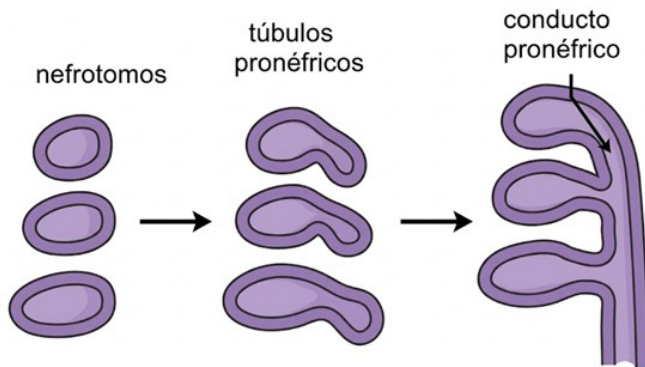


Figura 54. Esquema que muestra la formación de los túbulos y el conducto pronéfrico. Elaboración propia.

Mesonefros

Los mesonefros se originan por la inducción de los pronefros, se extienden en la región tóraco-lumbar y son los principales órganos excretores durante la vida embrionaria. Están formados por los túbulos mesonéfricos que, en su porción craneal se conectan con un ovillo de capilares que se originan a partir de la aorta dorsal, rodeándolo y formando la cápsula de Bowmann. En conjunto, forman el glomérulo renal (figura 55).

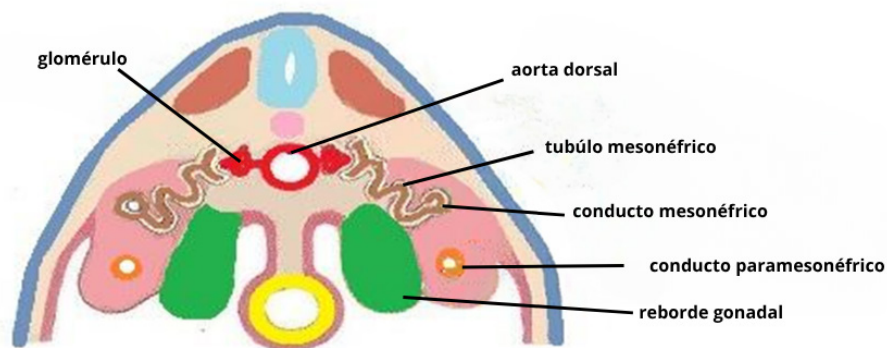


Figura 55. Esquema del corte transversal de un embrión que muestra las crestas urogenitales, en cuyo interior se evidencia el mesonefros (glomérulo y túbulos que desemboca en el conducto mesonéfrico). Elaboración propia.

En su porción más caudal, los túbulos mesonéfricos desembocan en el conducto mesonéfrico, que al igual que el pronefros confluye en la cloaca. Si bien el mesonefros involuciona, el conducto mesonéfrico persiste y desarrolla una evaginación en la zona próxima a la cloaca, denominada yema o brote ureteral, que junto con el metanefros formarán el riñón definitivo (figura 56). A su vez, en el macho, algunos túbulos mesonéfricos caudales persisten y forman los conductillos eferentes del testículo.

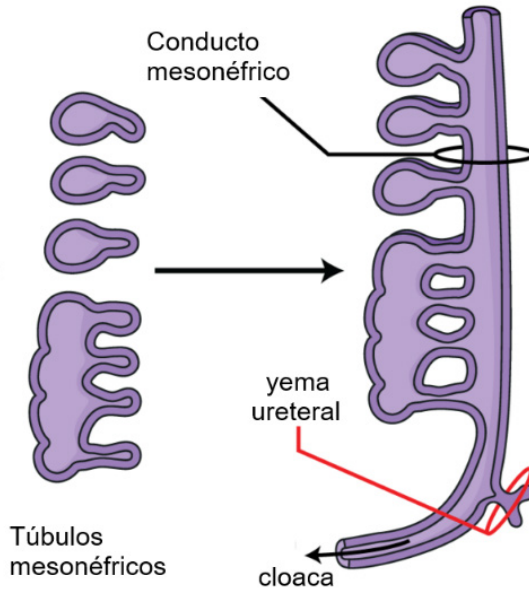


Figura 56. Esquema de una vista sagital de los túbulos, el conducto mesonéfrico y la yema ureteral en la porción más caudal. Elaboración propia.

Metanefros

Es el último en desarrollarse, se ubica en la región sacra del embrión para formar el riñón definitivo de aves y mamíferos. El metanefros comienza a funcionar cuando el mesonefros involuciona.

La formación del riñón definitivo involucra a la yema ureteral de origen mesonéfrico y el mesénquima metanéfrico, que se diferenciará en el blastema metanéfrico (figura 57). La yema ureteral es la responsable de la formación del sistema excretor y el blastema metanéfrico dará origen a las futuras nefronas, mientras que las células endoteliales van a formar un sistema de capilares.

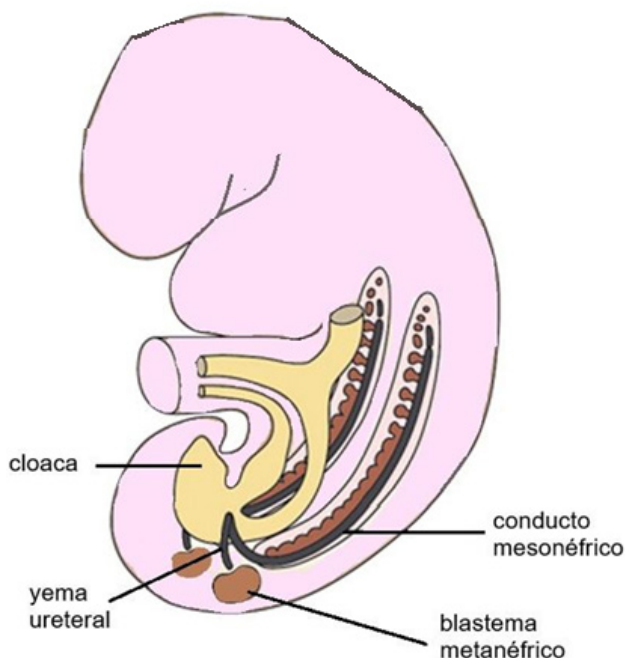


Figura 57. Esquema del corte sagital de un embrión en el que se observa el blastema metanéfrico y su relación con la cloaca. Elaboración propia.

Por lo tanto, la yema ureteral originará los uréteres los cuales se dilatan dentro del blastema y forman la pelvis renal primitiva. El sistema colector sigue ramificándose y penetra más profundamente en el blastema para originar en sus ramas terminales más pequeñas los túbulos colectores. Estos recogen la orina de las nefronas.

A medida que la yema ureteral se divide, el blastema metanéfrico va proliferando paralelamente. Algunas células se diferencian constituyendo los túbulos renales que en uno de sus extremos se conectan con los túbulos colectores y en el otro extremo se expanden alrededor de un ovillo vascular o glomérulo constituyendo la cápsula renal o de Bowman. Ambas estructuras, la cápsula y el glomérulo, formarán el corpúsculo renal. Los túbulos renales continúan creciendo para formar el túbulo contorneado proximal, el asa de Henle y el túbulo contorneado distal (figura 58).

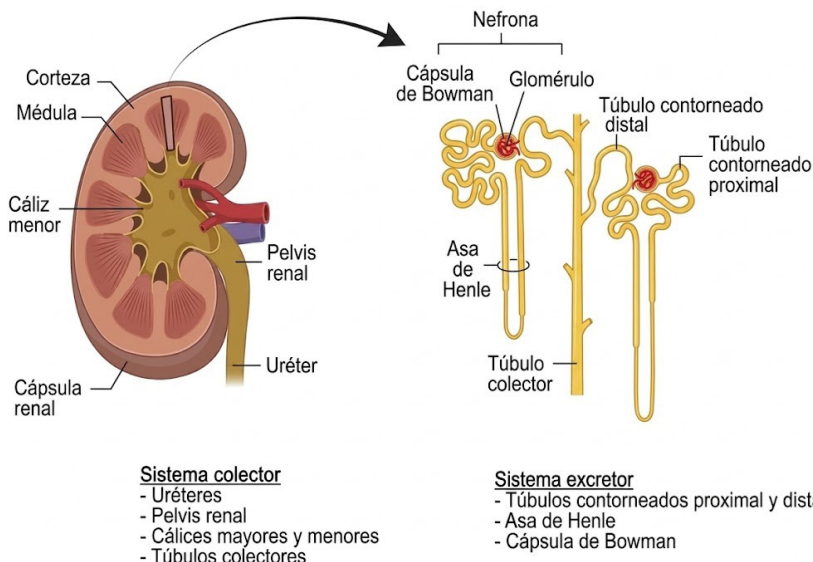


Figura 58. Esquema de un riñón definitivo en el que se observa el sistema colector que deriva de la yema ureteral y el sistema excretor que deriva del blastema metanéfrico.
Elaboración propia.

Vejiga y uretra

Ambos órganos son de origen endodérmico. Durante el desarrollo inicial del intestino posterior, la cloaca (lugar común donde desembocan el sistema urinario y el genital), es subdividida por el tabique urorectal de origen mesodérmico, en dos porciones: el recto (dorsal) y el seno urogenital (ventral) (figura 59).

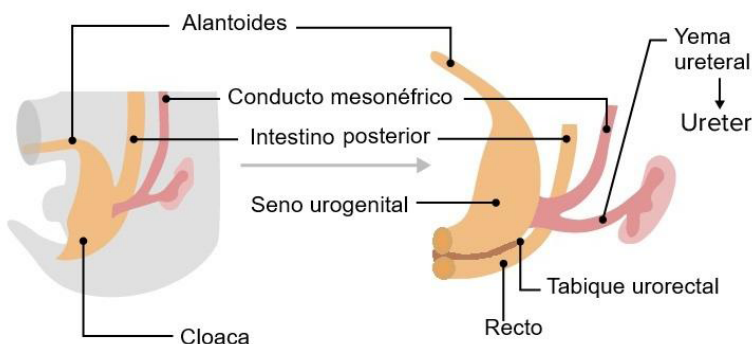


Figura 59. Esquema en el que se observa la tabicación de la cloaca en el seno urogenital y el recto. El conducto mesonéfrico es incorporado gradualmente en la pared del seno

urogenital y los uréteres desembocan por separado. Elaboración propia.

El seno urogenital comprende una región vesical (craneal), una pélvica (media) y una fállica (caudal). La región vesical es voluminosa y da origen a la mayor parte de la vejiga, en conjunto con una porción del alantoides (membrana extraembrionaria) que se incorpora al embrión. Por su parte, la región pélvica y la fállica originarán la uretra.

Desarrollo inicial del sistema genital

El sistema genital se origina a partir del mesodermo intermedio y del epitelio celómico. A su vez recibe a las CGP, de origen epiblastico, que se alojaban en la pared del saco vitelino. Su diferenciación pasa por tres etapas: cromosómica, gonadal y fenotípica. La determinación del sexo cromosómico se establece al momento de la fecundación cuando el espermatozoide con el cromosoma Y o X se fusiona con el ovocito y determina el sexo genético del cigoto. El sexo gonadal se establece luego de que la gónada indiferenciada se desarrolla a testículo u ovario. Por último, se determina el sexo fenotípico en el cual se diferencian los sistemas de conductos internos, glándulas y genitales externos (figura 60).

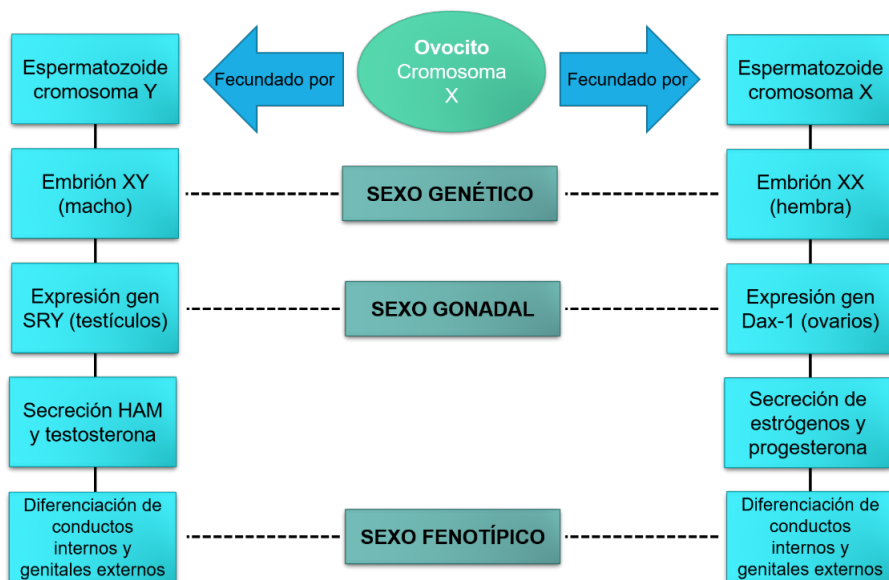


Figura 60. Esquema que muestra las etapas de la diferenciación sexual. SRY: factor

determinante testicular del cromosoma Y. Dax-1: gen ligado al cromosoma X. HAM: hormona antimülleriana. Elaboración propia.

Desarrollo de las gónadas indiferenciada

Las gónadas se desarrollarán a partir del reborde gonadal, ubicado en la región ventro-medial del mesonefros. Las mismas quedarán formadas por células provenientes del mesodermo intermedio, del epitelio celómico y por las CGP que migraron de la pared dorsal del saco vitelino. Posteriormente, las CGP inducirán la formación de los cordones sexuales primitivos, incorporándose a los mismos. En esta etapa todavía es imposible diferenciar morfológicamente la gónada y, por lo tanto, se la denomina como indiferenciada (figura 61).

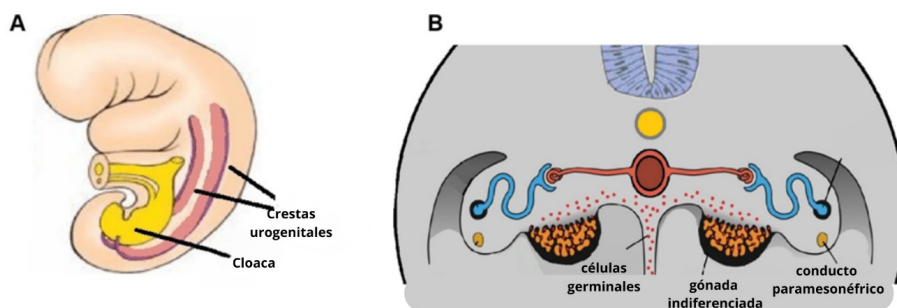


Figura 61. Esquema en el que se observa el estadio de gónada indiferenciada de un embrión en desarrollo, con la migración de las células germinales primordiales (CGP). Además, se observan los conductos mesonéfrico y paramesonéfrico. Corte sagital (A) y corte transversal (B). Elaboración propia.

Paralelamente, mediante una invaginación del epitelio celómico en la cara lateral del mesonefros, se forma el conducto paramesonéfrico. Este conducto se comunica con la cavidad celómica en el extremo craneal y se extiende caudalmente hasta desembocar en el seno urogenital.

Diferenciación gonadal

La diferenciación de los testículos ocurre bajo la influencia del gen SRY (factor determinante testicular del cromosoma Y). Sin la expresión de este gen, las gónadas indiferenciadas se desarrollan en ovarios.

En el macho, los cordones sexuales primitivos continúan proliferando, penetran en la médula para formar los cordones testiculares que se entremezclan con las CGP. Estas últimas se diferencian en espermatogonias, mientras que las células de Sertoli y de Leydig derivan del mesodermo intermedio. Progresivamente los cordones testiculares formarán los futuros túbulos seminíferos, que se disponen en asas en forma de herradura, donde las espermatogonias y las células de Sertoli se ubicarán en su interior, mientras que las de Leydig se dispondrán entre ellos. A su vez, estos túbulos se conectan con la rete testis, la cual se continúa con los conductillos eferentes para desembocar en el conducto mesonéfrico. El testículo quedará rodeado por una capa de tejido fibroso denominada, túnica albugínea. Posteriormente, los túbulos seminíferos desarrollarán una luz en el momento de la pubertad y a partir de las espermatogonias se formarán los espermatozoides (figura 62).

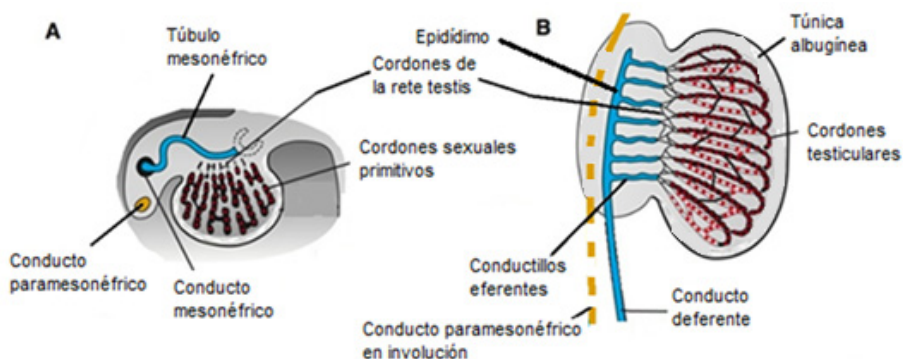


Figura 62. A) Esquema del corte transversal de una gónada indiferenciada. B) Sección longitudinal de un testículo en desarrollo. Se observa la diferenciación de los cordones sexuales primitivos a cordones testiculares, la túnica albugínea, la diferenciación del conducto mesonéfrico en la rete testis y del túbulo mesonéfrico en el epidídimo y el conducto deferente y la involución del conducto paramesonéfrico. Tomado y adaptado de Langman. Embriología Médica. Sadler, T. (2012).

En la hembra la expresión del gen Dax-1 (gen ligado al cromosoma X), en ausencia de SRY permite que la gónada indiferenciada se convierta en ovario. Las CGP se localizarán cerca de la superficie externa de la gónada. A diferencia de los cordones sexuales del macho que continúan su proliferación, los cordones iniciales de las hembras degeneran y se forma una nueva generación denominada cordones sexuales corticales que se ubican en la parte externa del ovario. Estos cordones se separan en grupos que se diferencian en células foliculares y que rodean a las CGP. Estas últimas

forman ovogonias que iniciarán la ovogénesis. En la región más profunda de la gónada se forma la médula que será inervada e irrigada (figura 63).

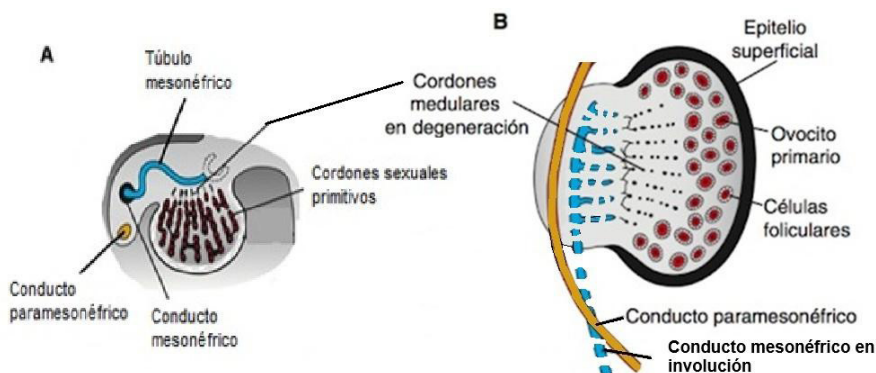


Figura 63. A) Esquema del corte transversal de una gónada diferenciándose a ovario. Se observan los conductos mesonéfrico y paramesonéfrico. B) Esquema de la sección longitudinal de un ovario en desarrollo y conducto mesonéfrico en degeneración. Tomado y adaptado de Langman. Embriología Médica. Sadler, T. (2012).

Diferenciación fenotípica

En la etapa indiferenciada el sistema de conductos sexuales consta de un par de conductos mesonéfricos y un par de conductos paramesonéfricos. En el macho a medida que el mesonefros involuciona, algunos túbulos excretores establecen contacto con la rete testis y forman los conductillos eferentes del testículo. Los conductos mesonéfricos persisten y forman los principales conductos genitales (epidídimo, conducto deferente y conducto eyaculador). Bajo la influencia de la hormona antimulleriana (HAM) producida por las células de Sertoli, los conductos paramesonéfricos degeneran en el macho.

En la hembra los conductos paramesonéfricos forman el oviducto, el útero y parte de la vagina, mientras que los conductos mesonéfricos involucionan debido a la ausencia de testosterona (figura 64).

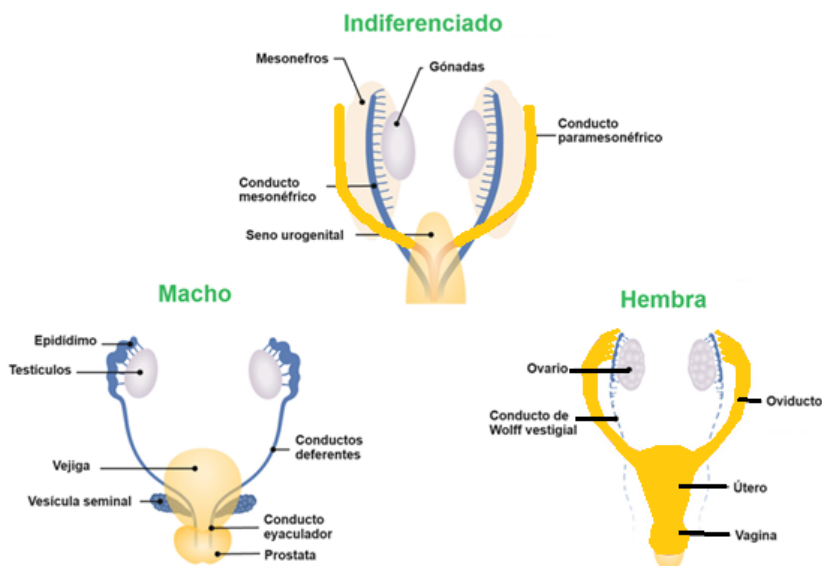


Figura 64. Esquema en el que se observa el estadio fenotípico indiferenciado (superior) y la diferenciación fenotípica en el macho (inferior izquierda) y la hembra (inferior derecha). Elaboración propia.

Mesodermo lateral

Hoja esplácnica

En las primeras etapas del desarrollo embrionario, las funciones de nutrición, respiración y excreción del embrión se realizan por difusión. Sin embargo, a medida que el embrión y sus membranas extraembrionarias crecen rápidamente, este mecanismo se vuelve insuficiente debido a la falta de reservas en el ovocito y a la necesidad de renovar constantemente el oxígeno consumido por el metabolismo. Para suplir estas demandas, se desarrolla el sistema cardiovascular, que es el primero en funcionar durante la vida embrionaria de los mamíferos. Este sistema está compuesto por el corazón, que actúa como bomba, y una red de arterias y venas que transportan sangre desde y hacia los tejidos.

Durante la vida prenatal, la circulación es diferente a la posnatal, ya que los pulmones no son funcionales. El intercambio gaseoso, la eliminación

de desechos y la incorporación de nutrientes ocurren a través de los vasos placentarios o umbilicales.

Desarrollo inicial del sistema cardiovascular: placa cardiogénica

En cada una de las hojas laterales del mesodermo esplácnico, se encuentran las áreas cardíacas primitivas. Hacia el final de la gastrulación, los extremos craneales de las mismas se contactan entre sí y forman la placa cardiogénica con forma de herradura, que queda situada a craneal de la membrana bucofaríngea y la placa neural en desarrollo. A su vez, queda limitada dorsalmente por el celoma intraembrionario que posteriormente formará la cavidad pericárdica y ventralmente por el endodermo (figura 65).

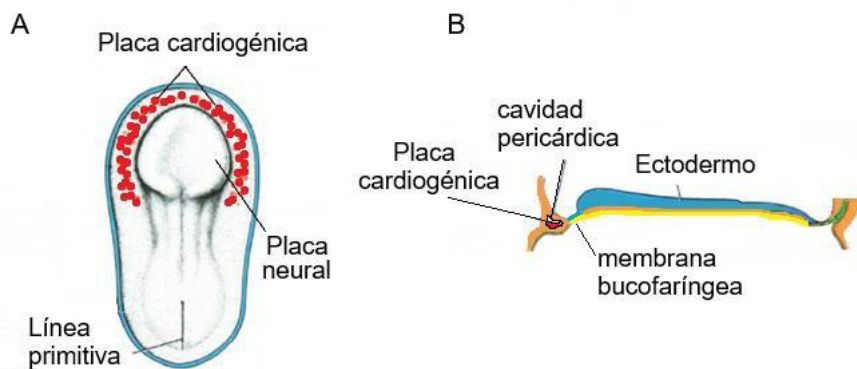


Figura 65. A) Esquema de la vista dorsal de un embrión en desarrollo en el que se observa la formación de la placa cardiogénica. B) Esquema de la sección longitudinal de un embrión en desarrollo donde se observa la placa cardiogénica en una posición craneal con respecto a la membrana bucofaríngea. Tomado y adaptado de Langman. Embriología Médica. Sadler, T. (2012).

Además de la placa cardiogénica, de la hoja esplácnica también se formarán acúmulos hemangiogénicos que darán origen a las células y vasos sanguíneos intra y extraembrionarios. Durante este proceso, las células periféricas se aplanan y originan el endotelio (recubrimiento interno de los vasos sanguíneos), mientras que en el centro se forman las células sanguíneas primitivas. A medida que avanza el desarrollo, a partir de la placa cardiogénica se forman dos tubos endocárdicos, uno a cada lado del embrión.

Con el crecimiento y desarrollo de las somitas, se produce el plegamiento lateral, cuya consecuencia es la fusión en la línea media de los dos tubos

endocárdicos, excepto en su extremo más caudal. De esta manera, el tubo cardiaco, denominado en esta etapa del desarrollo corazón tubular, queda constituido de craneal a caudal por: el tronco arterioso, el bulbo cardíaco, el ventrículo primitivo, el atrio y los senos venosos que quedan como estructuras pares (figura 66).

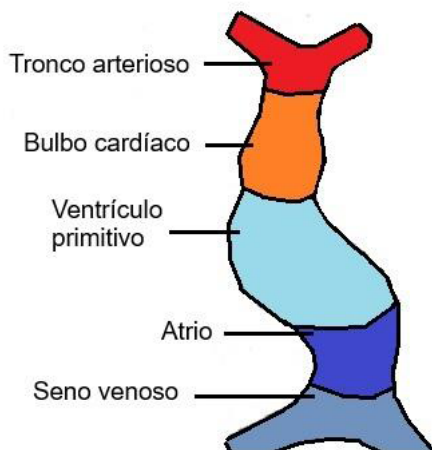


Figura 66. Esquema del corazón tubular y sus partes. De craneal a caudal se observa el tronco arterioso, el bulbo cardíaco, el ventrículo primitivo, el atrio y el seno venoso. Elaboración propia.

El tubo cardiaco en desarrollo queda formado por tres capas de tejido que lo recubren: el endocardio que reviste internamente el corazón; el miocardio, que constituye la pared muscular y el epicardio o pericardio visceral, que cubre el exterior del tubo (figura 67).

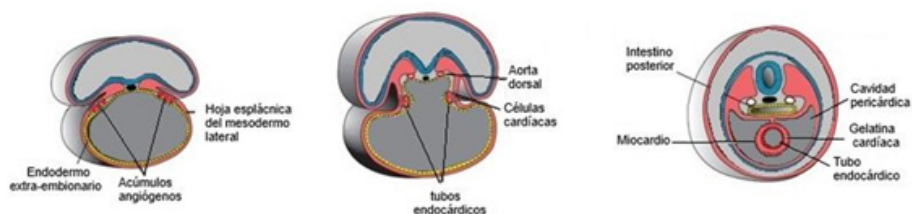


Figura 67. Esquema de diferentes cortes transversales del embrión durante el proceso de formación del tubo cardíaco primitivo a partir de la hoja esplácnica lateral. Se evidencia la importancia del plegamiento lateral en su formación. Tomado y adaptado de Langman. Embriología Médica. Sadler, T. (2012).

Simultáneamente, con el cierre del tubo neural y la formación de las vesículas cerebrales, el embrión sufre un plegamiento céfalo-caudal. Como consecuencia, el corazón en desarrollo y la cavidad pericárdica se relocalizan y quedan ubicados a ventral y caudal de la membrana bucofaringea, en la cavidad torácica (figura 68).

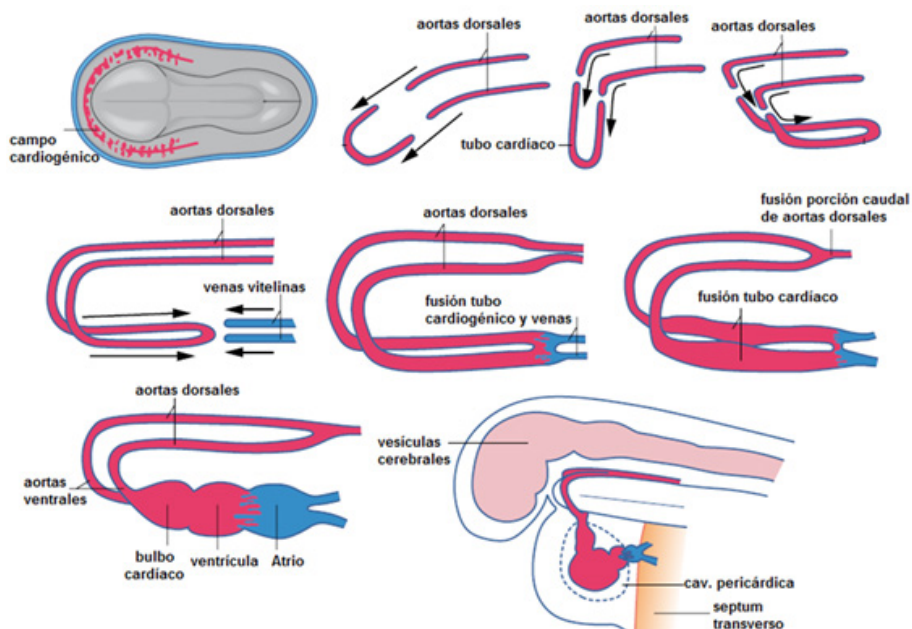


Figura 68. Esquema en el que se observa el posicionamiento y la formación del corazón tubular a partir de la placa cardiogénica. Se evidencia la importancia del plegamiento céfalo-caudal en su formación. Tomada y adaptada de *Essentials of domestic animals embryology*. Hyttel, P. *et al.* (2010).

Circulación en el corazón primitivo

Al principio la circulación a través del corazón primitivo es de tipo flujo y reflujo y posteriormente las contracciones cardíacas coordinadas producen un flujo unidireccional. De este modo la sangre penetra en el seno venoso desde el embrión a través de la vena cardinal común, de la placenta por medio de la vena umbilical y del saco vitelino a través de las venas vitelinas. La sangre que ingresó al seno venoso se transporta al atrio y de allí al ventrículo primitivo. Cuando este se contrae, la sangre es bombeada a través del bulbo cardíaco y el tronco arterioso, llegando por los arcos aórticos a

la aorta dorsal para ser distribuida en el embrión, saco vitelino y placenta (figura 69).

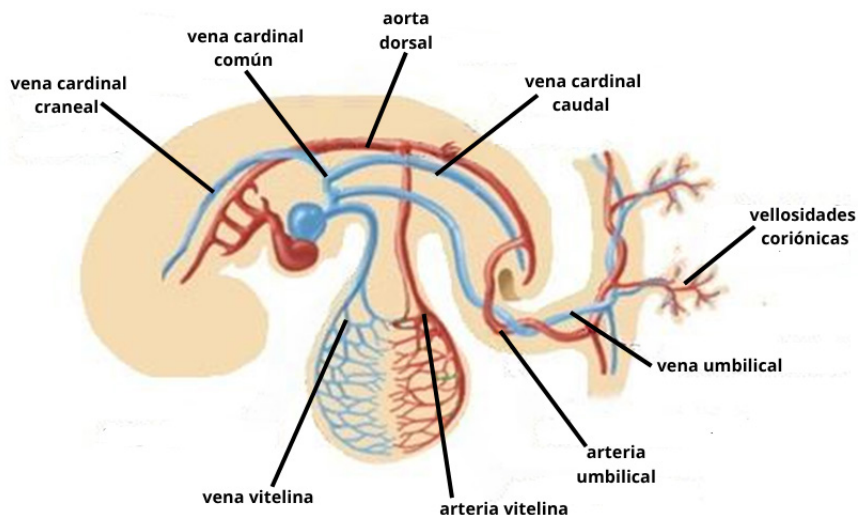


Figura 69. Esquema de un embrión en desarrollo en el que se observan las principales redes circulatorias durante el período somático. Elaboración propia.

Desarrollo del sistema muscular

El mesodermo esplácnico dará lugar a la musculatura del corazón (músculo cardíaco), así como también a los músculos lisos de los sistemas digestivo y respiratorio. Como se mencionó anteriormente, casi toda la musculatura esquelética del embrión derivará del mesodermo somático (miotoma) mientras que los músculos de la región de cara y cuello, lo harán del mesodermo faríngeo.

Hoja Somática

Desarrollo del sistema óseo

A partir de la hoja somática del mesodermo lateral se formarán los huesos del esqueleto apendicular. Como se mencionó anteriormente, el mesodermo somático (esclerotoma) dará origen al esqueleto axial y el ectomesén-

quima del mesodermo faríngeo a los huesos del cráneo, de la cara y el cuello.

Derivados del Endodermo

Desarrollo inicial del sistema digestivo

A partir de los plegamientos céfalo-caudal y lateral del embrión, parte del saco vitelino primitivo (recubierto dorsalmente por el endodermo) se incorpora en el embrión formando un tubo intraembrionario (figura 70). Dicho tubo, que está revestido internamente por endodermo y rodeado más externamente por mesodermo esplácnico, se denomina intestino primitivo.

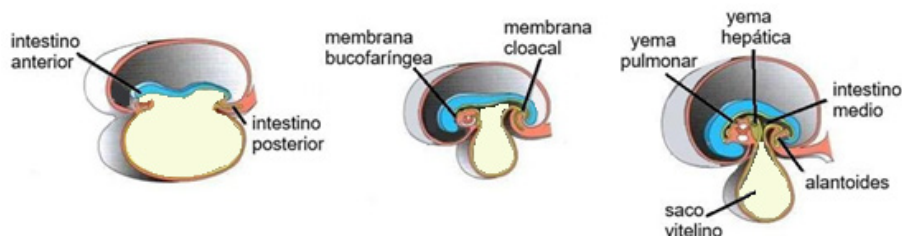


Figura 70. Esquema que muestra los plegamientos del embrión y su consecuencia en la formación del intestino primitivo. Tomado y adaptado de Langman. Embriología Médica. Sadler, T. (2012).

División del intestino primitivo y sus derivados

El intestino primitivo se divide en tres partes (figura 71):

El intestino anterior, dará origen a la faringe, el esófago, el esbozo laríngeo-traqueal, el estómago, la primera porción del duodeno, el hígado, la vesícula biliar, las vías biliares y el páncreas.

El intestino medio se comunica inicialmente con el saco vitelino a través de una amplia abertura; más tarde, esta comunicación se reduce a un delgado conducto, denominado conducto onfalomesentérico que persiste mientras el saco vitelino esté presente. Formará la porción final del duode-

no, el yeyuno, el íleon, el ciego, el colon ascendente y la primera parte del colon transverso.

El intestino posterior dará origen a la porción final del colon transverso, el colon descendente, el colón sigmoide, el recto y el conducto anal.

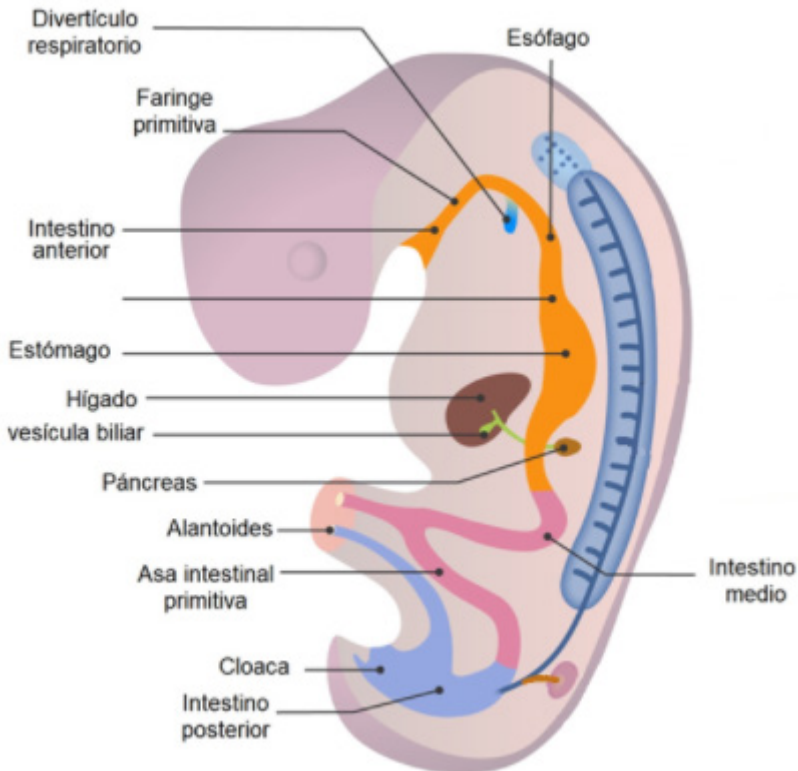


Figura 71. Esquema que evidencia la diferenciación del intestino primitivo en anterior, medio y posterior. Elaboración propia.

A medida que avanza el desarrollo embrionario, el intestino deja de ser un tubo ciego y comienza a comunicarse con el exterior, a través de las cavidades oral y anal y la apertura del sistema urogenital.

El intestino primitivo se localiza dorsalmente en el embrión y se mantiene suspendido de las paredes del cuerpo dorsal y ventral por mesenterios desarrollados a partir del mesoderma.

El intestino medio crece más rápidamente que el cuerpo en general, y forma un bucle suspendido en el mesenterio dorsal, el asa intestinal primaria. Debido a que durante esta fase del desarrollo el hígado hematopoyético ocupa la mayor parte de la cavidad abdominal, las asas intestinales en desarrollo se desplazan fuera de la cavidad abdominal hacia el celoma extraembrionario. Este proceso se conoce como hernia umbilical fisiológica. Más tarde, cuando la médula ósea comienza a producir células sanguíneas, el hígado disminuye de tamaño relativo y las asas intestinales regresan a la cavidad abdominal.

Desarrollo inicial del sistema respiratorio

En el intestino anterior, a caudal de la faringe y a la altura del esófago en desarrollo, se forma el tabique traqueoesofágico, definiendo así el divertículo respiratorio (Figura 72).

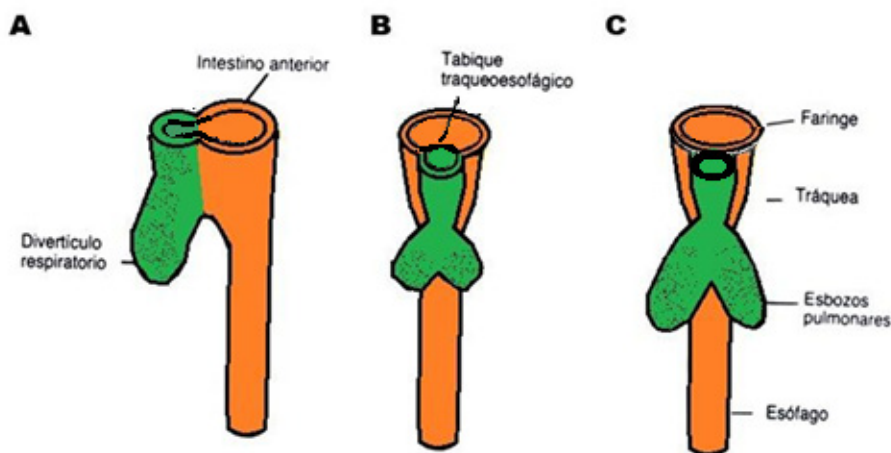


Figura 72. Esquema que representa el desarrollo del divertículo respiratorio en la región del intestino anterior (A) formación del tabique traqueoesofágico (B) y la diferenciación de estructuras digestivas y respiratorias (C). Elaboración propia.

Este divertículo respiratorio forma una estructura sobre la línea media denominada tráquea y dos evaginaciones laterales, los esbozos pulmonares. Estos últimos se ramifican formando los bronquios principales, cuya cantidad varía según la especie. Al producirse el crecimiento en dirección caudal y lateral, los esbozos pulmonares se introducen en la cavidad celómica. En el desarrollo posterior, los bronquios principales se dividen repetidamen-

te dando los bronquiolos terminales y los alvéolos primitivos (figura 73). Aunque los alvéolos primitivos que se forman permitirían que el neonato respire, los alvéolos maduros no se forman hasta que los pulmones se vuelven funcionales después del nacimiento. Al nacer, la mayor parte del líquido en el sistema respiratorio se expulsa a través de la boca y la nariz. La primera inspiración llena el sistema con aire; el líquido restante se elimina por absorción de las células epiteliales y se transporta a los sistemas circulatorios sanguíneo y linfático.



Figura 73. Esquema del sistema respiratorio en desarrollo. Se observa la formación de los bronquios y su bifurcación hasta formar los pulmones maduros. Elaboración propia.

Capítulo 5

Membranas extraembrionarias y placenta

Membranas extraembrionarias

Las membranas o anexos extraembrionarios son estructuras que no forman parte del embrión pero que poseen una importancia funcional durante la etapa prenatal. Dichas membranas son el amnios, el corion, el saco vitelino y el alantoides (figura 74). Entre sus principales funciones se encuentran el aporte de nutrientes, el intercambio respiratorio, la eliminación de desechos metabólicos y la protección mecánica del embrión. Los anexos que están involucrados en el intercambio materno-fetal se encuentran muy vascularizados, y en el caso de los mamíferos contactan al embrión con el útero materno para formar la placenta.

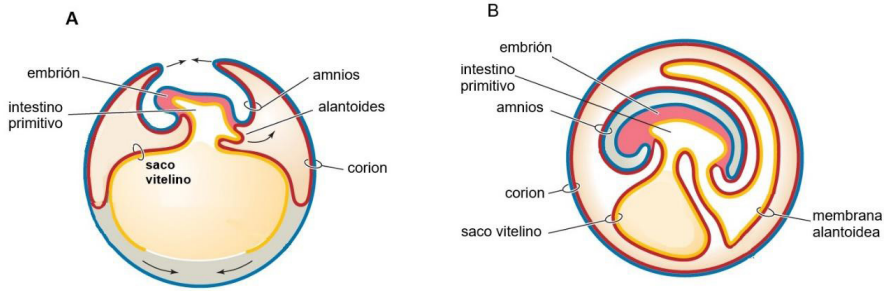


Figura 74. Esquema de la formación de las membranas extraembrionarias por plegamiento (A) y su disposición con respecto al embrión (B). Elaboración propia.

Amnios

El amnios es una membrana que recubre al embrión y lo separa del medio que lo rodea. Se origina a partir del ectodermo extraembrionario y la hoja somática del mesodermo extraembrionario (somatopleura). El proceso de formación del amnios o amniogénesis puede ocurrir por dos mecanismos: cavitación o plegamiento. La amniogénesis por cavitación es propia de los primates por tal motivo no será desarrollada. En aves y mamíferos domésticos, la amniogénesis ocurre por plegamiento (figura 74 A). En este caso, la somatopleura forma los pliegues amnióticos a cada lado del embrión los que comienzan a elevarse sobre el mismo y crecen dorsalmente fusionándose en la línea media. La formación de estos pliegues establece los límites del embrión y delimita los celomas intra y extraembrionario.

El líquido amniótico está compuesto principalmente por agua, sales disueltas, moléculas orgánicas y células descamadas. Este líquido ocupa la cavidad amniótica y es continuamente secretado y reabsorbido por las células que tapizan esta cavidad, pero más tarde recibe secreciones provenientes del sistema urinario, digestivo y respiratorio.

Las funciones son: evitar la desecación y las adherencias del embrión a las estructuras que lo envuelven, permitir la realización de movimientos que contribuye al desarrollo del aparato locomotor, amortiguar posibles traumatismos externos y cambios bruscos de la temperatura ambiente y favorecer la lubricación durante el parto.

Corion

El corion es la membrana extraembrionaria más externa que rodea al embrión, cuya composición difiere entre mamíferos y aves, aunque en ambos casos se origina por procesos de plegamiento.

En los mamíferos, el corion está constituido por la asociación entre la hoja somática del mesodermo extraembrionario y el trofoblasto (trofoectodermo). Durante el plegamiento que da origen al amnios, previamente descripto, la hoja somática se repliega y se extiende rodeando externamente la vesícula embrionaria. En este proceso, dicha hoja establece contacto y se asocia con el trofoblasto, dando lugar a la formación del corion.

En las aves, en cambio, el corion está formado por la somatopleura, resultante de la asociación entre la hoja somática del mesodermo extraembrionario y el ectodermo. Su formación también ocurre por plegamiento: tanto la hoja somática como el ectodermo se repliegan conjuntamente luego de la formación del amnios, rodeando externamente toda la vesícula embrionaria y constituyendo así el corion.

Dado su origen, el corion carece de vasos sanguíneos por lo que requiere de la vascularización que le puede aportar el alantoides o el saco vitelino de acuerdo a la especie (véase más adelante).

Este anexo cumple distintas funciones en aves y mamíferos domésticos. En las aves, se adhiere a la membrana testácea interna para realizar el intercambio gaseoso a través de los poros de la cáscara. En mamíferos es el responsable del intercambio materno y fetal, para ello forma vellosidades que le permiten incrementar la superficie de contacto con el útero. En las áreas donde se forman vellosidades se denomina corion frondoso, mientras que las áreas que carecen de estas se denominan corion liso. Las vellosidades primarias están formadas únicamente por la capa celular más externa del corion (epitelio); luego se introduce en ellas parte del mesodermo extraembrionario y constituyen las vellosidades secundarias. Finalmente, se desarrollan vasos sanguíneos alantoideos provenientes de la hoja esplácnica del mesodermo extraembrionario, denominándose vellosidades terciarias (figura 75).

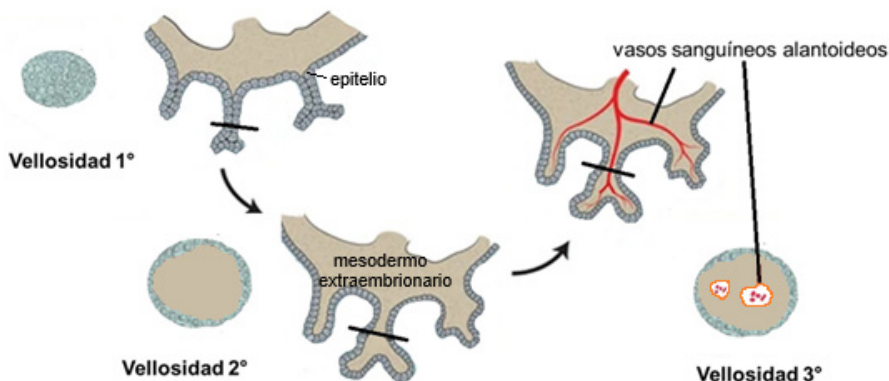


Figura 75. Esquema del desarrollo de las vellosidades coriónicas en mamíferos. Elaboración propia.

Alantoides

El alantoides es una membrana originada a partir del endodermo extraembrionario y la hoja esplácnica del mesodermo extraembrionario (esplacnopleura). Se forma como una evaginación del intestino caudal que crece con rapidez ocupando el celoma extraembrionario (figura 74 B). Su parte más proximal permanece dentro del cuerpo embrionario y participa en la formación de la vejiga.

El líquido alantoideo está compuesto principalmente por agua, productos de desecho (urea, creatinina y ácido úrico) y electrolitos. Este líquido ocupa la cavidad alantoidea y presenta una coloración amarillenta por la presencia de compuestos nitrogenados.

Tanto en aves como en mamíferos domésticos, el alantoides actúa como un reservorio de los productos de desecho del embrión. En aves esta función es esencial dado que se desarrolla dentro del huevo. Por su parte, en los mamíferos si bien almacena las sustancias excretadas por los riñones, es la placenta la que cumple la función de excreción de los mismos.

Como se describió previamente, el alantoides, toma contacto con el corion y forma la membrana corioalantoidea. En aves, se relaciona con la membrana testácea y ésta con los poros de la cáscara. Esto le permite realizar el intercambio de gases con el exterior y también la incorporación de calcio a partir de la cáscara, que será utilizado para la formación del esqueleto del embrión.

En mamíferos la membrana corioalantoidea forma la parte fetal de la placenta definitiva. Esta le permite el intercambio materno-fetal, obteniendo nutrientes de la sangre materna, (nutrición hemotrófica) y excretando sus propios desechos.

Saco vitelino

El saco vitelino es una membrana originada a partir del endodermo extraembrionario y la hoja esplácnica del mesodermo extraembrionario (esplancopleura). Durante la gastrulación, las primeras células que migran del epiblasto para formar el endodermo intraembrionario, van a desplazar al hipoblasto subyacente, el cual se extenderá progresivamente en sentido ventral diferenciándose en endodermo extraembrionario y rodeando al vitelo (en las aves) o al blastocelo (en mamíferos). Esta nueva cavidad que se forma, se denomina saco vitelino primitivo. Posteriormente, la hoja esplácnica del mesodermo lateral se asocia al endodermo, constituyendo el saco vitelino definitivo (figura 74).

Este anexo cumple diferentes funciones en aves y mamíferos. En las aves, debido a que el embrión se desarrollará dentro del huevo, cumple una función nutritiva fundamental. En este sentido, el vitelo es digerido por enzimas liberadas por el endodermo que rodea a esta vesícula y llega al embrión por medio de los vasos vitelinos.

Por su parte, en algunos mamíferos como equinos y carnívoros, participa junto con el corion en la formación de la placenta coriovitelina u onfaloplacenta durante el primer tercio de la gestación (véase más adelante).

Tanto en aves como mamíferos, el saco vitelino constituye un reservorio de CGP que darán lugar a las gametas y, además, forma islotes hemangiogénicos que originarán los primeros vasos y células sanguíneas del organismo.

Placenta

En los mamíferos, el crecimiento y la supervivencia del feto dependen exclusivamente de la placenta. La misma es un órgano transitorio formado por tejidos embrionarios (o fetales) y maternos, que permiten el intercambio fisiológico y minimizan las posibilidades de rechazo del embrión por el sistema inmune materno. Aunque la placenta se desarrolla temporalmente,

es indispensable ya que representa la interfase entre la madre y el feto en desarrollo, realizando importantes funciones durante la gestación (respiratorias, nutritivas, excretoras, inmunes y endócrinas) mientras los órganos fetales se forman y maduran.

A medida que el blastocisto desciende por el oviducto para llegar al útero, es nutrido por las secreciones de las glándulas endometriales, lo que se denomina nutrición histotrófica. Luego de la implantación, debido a que las demandas del embrión son cada vez mayores, se hace necesario un mecanismo nutritivo más eficiente, por lo que se forma la placenta, que aporta una nutrición hemotrófica, que facilita y garantiza el intercambio de nutrientes, desechos y otros productos a través de la sangre materna y fetal.

La porción fetal de la placenta (el alantocorion) establece contacto con la parte materna (el endometrio) mediante la formación progresiva vellosidades alantocoriónicas, que se describieron previamente en este capítulo.

Funciones

La placenta asume progresiva y temporalmente las funciones eventuales de los pulmones fetales (intercambio gaseoso), del tracto gastrointestinal (absorción de nutrientes) y de los riñones (regulación del volumen del líquido y la eliminación de los metabolitos residuales), mientras estos órganos se desarrollan. También actúa como órgano endocrino liberando hormonas esteroideas y peptídicas y protege al feto de la respuesta inmune materna, impidiendo que éste sea rechazado como cuerpo extraño y regulando la transferencia de anticuerpos maternos según la especie.

Función de intercambio

La placenta está destinada al intercambio fisiológico entre la madre y el feto, siendo el intercambio gaseoso (O_2 y CO_2) la función primordial de este órgano, seguida por el transporte de sustancias nutritivas (agua, glucosa, aminoácidos, ácidos grasos libres, vitaminas, electrolitos, hormonas, anticuerpos) y la excreción de productos de desecho del metabolismo fetal (urea y CO_2). Este intercambio fisiológico ocurre entre los vasos sanguíneos fetales y maternos; permitiendo que el oxígeno y los nutrientes sanguíneos (hemótrofo) sean incorporados al embrión y que sus metabolitos tóxicos sean eliminados (Figura 76).

El pasaje de sustancias por la placenta es similar a los mecanismos utilizados por las membranas biológicas, por lo tanto, depende del tamaño de la sustancia, el coeficiente de liposolubilidad y la presencia de moléculas transportadoras. A su vez, la permeabilidad de la barrera placentaria varía con el tipo de placenta de cada especie en particular.



Figura 76. Esquema que representa el intercambio entre la madre y el feto a través de la placenta. Elaboración propia.

Función endocrina

Las hormonas placentarias, peptídicas (lactógeno placentario y gonadotropina coriónica) y esteroideas (progesterona y estrógeno), juegan un papel vital en el establecimiento y mantenimiento de la preñez, la adaptación del organismo materno a ésta, el crecimiento y desarrollo del feto y el mecanismo del parto. Estas hormonas pueden ejercer una acción local (autocrino) o actuando a nivel uterino o fetal (paracrino), variando ampliamente el tipo de hormona y sus concentraciones de una especie a otra.

Función inmunitaria

La gestación implica la aceptación materna de tejidos que expresan proteínas de origen paterno en el trofoblasto. De este modo, debe producirse la tolerancia materno-fetal para que la madre no rechace al feto. Existe un mecanismo compatibilizador dado principalmente por la producción de factores inmunosupresores e inmunomoduladores por parte de la placenta.

Para favorecer la supervivencia del neonato es necesario el pasaje de anticuerpos desde la madre a partir de la placenta (gestación) o del calostro. La placenta actúa como una barrera semipermeable entre la madre y el feto, limitando la transferencia de células inmunitarias y agentes patógenos a lo largo de la gestación, esta transferencia depende exclusivamente del tipo de placenta siendo más significativo en las placentas invasivas.

Clasificación de la placenta

Existen diferentes formas de clasificar las placentas en los mamíferos. Entre los aspectos más relevantes que se analizan se encuentran aquellos relacionados a la morfología placentaria, la estructura histológica de la interfaz materno-fetal y el grado de invasividad de la placenta en el tejido materno.

Clasificación anatómica o morfológica

Se basa en la distribución de las vellosidades coriónicas sobre la superficie del corion (figura 77). Teniendo en cuenta esto, se clasifican como:

- Difusa completa (equinos): las vellosidades en contacto con el endometrio uterino se distribuyen en toda la superficie del corion.
- Difusa incompleta (porcinos): las vellosidades coriónicas que contactan al endometrio uterino se distribuyen en toda la superficie del corion excepto en los dos extremos llamados apéndices necróticos donde hay corion liso.
- Cotiledonaria (rumiantes): las vellosidades del corion se agrupan en rosetas llamadas “cotiledones” que se relacionan con estructuras endometriales maternas llamadas “carúnculas”. Cuando las carúnculas entran en contacto con las membranas fetales, aumentan su tamaño formando relieves de superficie convexa en bovinos y cóncava en ovinos y caprinos. Los cotiledones en unión con las carúnculas forman el placentoma. Su número varía de acuerdo a la especie animal.
- Zonal o anular (carnívoros): este tipo de placenta muestra una zona íntima de contacto materno-fetal que forma un cinturón o anillo central en el saco coriónico.

- Discoidea o discoidal (monos, humanos y roedores): las vellosidades del corion abarcan un área circular y polarizada presentándose en forma de disco.

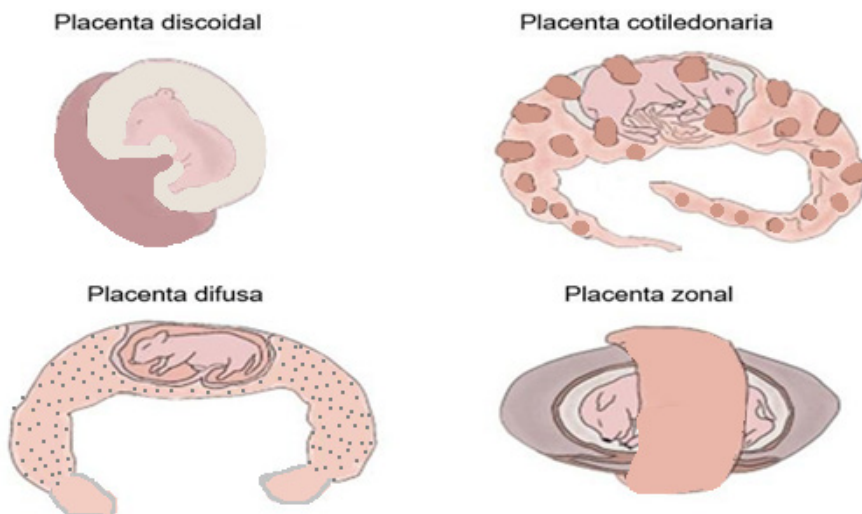


Figura 77. Esquema que representa los diferentes tipos de placentas según la clasificación morfológica o anatómica. Elaboración propia.

Clasificación histológica

Se basa en el número de capas de tejidos que separan la sangre fetal y la materna. Cuando la barrera placentaria está completa presenta seis capas: tres de origen fetal (epitelio del corion, tejido conectivo indiferenciado o mesénquima fetal y endotelio de los capilares sanguíneos) y tres de origen materno (epitelio del útero, tejido conectivo y endotelio de los capilares sanguíneos). Según la especie, algunas de las capas maternas pueden desaparecer por la actividad invasiva del trofoblasto (figura 78). De acuerdo a esto, las placentas se pueden clasificar en:

- Epiteliocorial (porcino y equino): Presenta todas las capas de la barrera placentaria. El epitelio del corion (vellosidades coriónicas) contacta con el epitelio del útero, existiendo interdigitaciones entre ambos tejidos. En porcinos, entre las vellosidades coriónicas se encuentran pequeñas zonas del corion denominadas areolas, que coinciden con la apertura de las glándulas endometriales y ayudan

a la nutrición histotrófica. En equinos estas areolas también existen, pero son intercotiledonarias.

- Sinepiteliocorial (bovino, caprino y ovino): Inicialmente este tipo de placenta se denominó sindesmocorial porque se consideraba que el epitelio uterino estaba ausente, quedando el epitelio del corion en contacto con el tejido conectivo endometrial. Posteriormente, se evidenció que algunas células del trofoblasto fetal migran y se fusionan con las del epitelio materno formando sincitios. Estas estructuras comprenden un gran citoplasma con muchos núcleos en su interior. De esta forma, actualmente se denomina como sinepiteliocorial.
- Endoteliocorial (carnívoros): En este tipo de placenta desaparece el epitelio materno y parte del tejido conectivo, contactando el corion directamente con el endotelio de los vasos sanguíneos maternos. De esta manera, solo cuatro capas de tejido separan la sangre materna de la fetal.
- Hemocorial (primates y roedores): Todo el tejido endometrial materno se pierde por lo que el corion fetal contacta directamente con la sangre materna, determinando la presencia solamente de las tres capas fetales entre la circulación materno-fetal.

La placenta hemocorial juega un rol fundamental en la transferencia pasiva de anticuerpos de la madre al feto, en tanto que la placenta endoteliocorial posee una barrera intermedia permitiendo que una pequeña proporción de estas inmunoglobulinas se transfieran a los fetos, siendo necesario el correcto calostro de las crías. Las placentas de tipo epitelio-corial y sinepiteliocorial no permiten el pasaje de anticuerpos en el periodo prenatal, por lo que las crías dependen exclusivamente del calostro materno para adquirirlos.

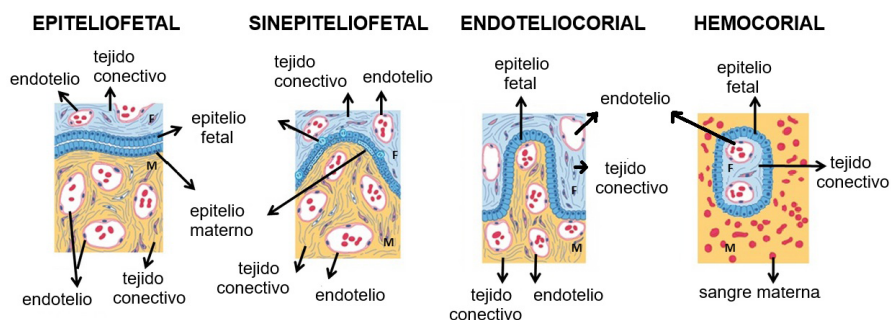


Figura 78. Esquema que representa los tipos de placentas que se forman según la clasificación histológica. F: fetal, M: materno. Tomada y adaptada de *Essentials of domestic animals embryology*. Hyttel, P. *et al.* (2010).

Clasificación obstétrica

Esta clasificación tiene en cuenta el grado de destrucción de la mucosa uterina al momento del parto y la pérdida de sangre en el mismo. En este sentido, la placenta puede ser:

- Decidua o invasiva (carnívoros, primates y roedores): La placenta se caracteriza por un alto grado de unión entre la parte fetal y materna, con pérdida de algún estrato de tejido materno. Al producirse el parto, parte del endometrio es expulsado junto con la placenta fetal provocando hemorragias.
- Adecidua o no invasiva (ruminantes, porcinos y equinos). El corion fetal no invade la mucosa uterina. En el parto, las vellosidades coriónicas se desprenden de la mucosa uterina similar a como se separan los dedos de un guante, por lo que la placenta expulsada no contiene tejido materno y no hay hemorragias.

Características reproductivas específicas y placentación por especie

Porcinos

En la cerda, a los 2-4 días tras la ovulación y si hubo fecundación, entran en el oviducto unas 20 mórulas aunque, aproximadamente, solo unas 12 finalizarán su desarrollo. Aproximadamente al día 6 posterior a la ovula-

ción, se produce la eclosión del blastocisto que previo a implantarse cambia desde una forma esférica, de 1 cm de diámetro a una tubular, que alcanza aproximadamente 2 cm de largo. Finalmente, el blastocisto sufre un proceso de elongación extremo, convirtiéndose en una estructura filamentosa que puede llegar a tener más de 1 metro de longitud. Con esta forma, se produce la implantación que se inicia el día 13 y finaliza el día 18.

El saco vitelino involuciona muy rápidamente y cuando la gestación finaliza, no quedan restos del mismo. La formación del amnios comienza el día 12. En la región dorsal del mismo, se presenta una unión persistente con el corion (membrana amniocoriónica) que hace que, durante el parto y al romperse el alantocorion, el animal nazca desprovisto de amnios, el cual será expulsado posteriormente junto con la placenta. El alantoides inicia su formación sobre el día 15, se expande rápidamente ocupando el celoma extraembrionario, excepto en las zonas de la unión amniocoriónica a dorsal, y se fusiona con el corion entre los días 19 a 30. Posteriormente, alrededor del día 30, el alantocorion de cada extremo de la vesícula embrionaria sufre falta de irrigación sanguínea y degenera, convirtiéndose en una zona fibrosa de color marrón oscuro denominado apéndice necrótico (figura 79).

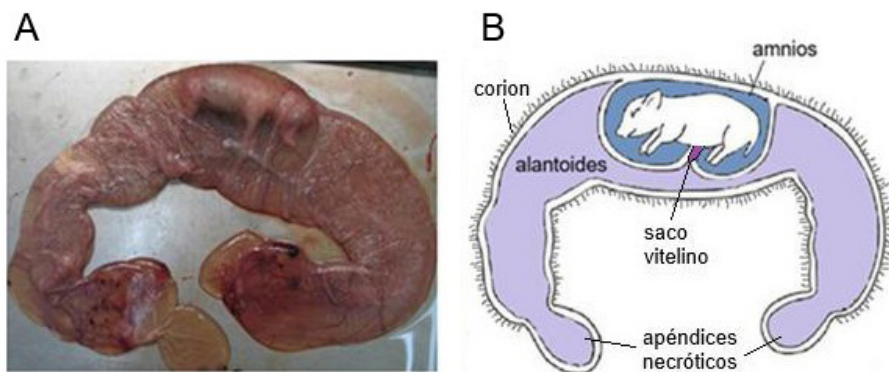


Figura 79. Vesícula embrionaria porcina. Fotografía (A) con las características morfológicas que presenta el corion. Esquema (B) donde se observa la disposición y relación de las membranas extraembrionarias. Elaboración propia.

La placenta corioalantoidea del cerdo es difusa, epiteliocorial y adecidua. Queda constituida desde el día 30. Las vellosidades se distribuyen uniformes por toda la superficie coriónica, excepto en los apéndices necróticos. Entre el corion liso y el endometrio se acumulan secreciones glan-

dulares que forman pequeños abultamientos que se denominan areolas y mantienen la nutrición histotrófica a lo largo de la gestación (figura 80).

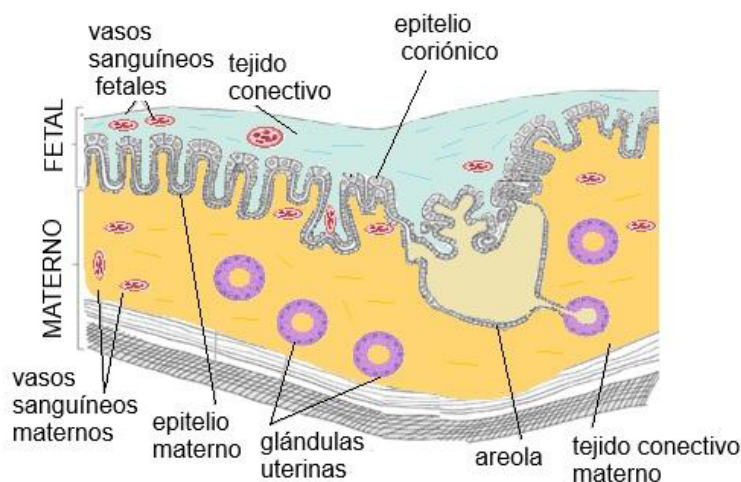


Figura 80. Esquema de un corte longitudinal de la placenta porcina. En la misma pueden observarse las areolas, sitios de unión entre el epitelio coriónico y las glándulas uterinas maternas que permiten la nutrición histotrófica. Elaboración propia.

La gestación dura aproximadamente 114 días (3 meses, 3 semanas y 3 días). Durante el parto, debido a que la placenta es epiteliocorial y por lo tanto hay una simple aposición entre las membranas maternas y fetales, no hay pérdida de tejidos ni hemorragias, tratándose entonces de una placenta decidua.

Rumiantes

El cigoto entra en el útero bovino en estadio de 8-16 células alrededor del día 4 post-ovulación. El blastocisto eclosiona de la ZP el día 9. Sufrir un rápido proceso de elongación, aunque no tan extremo como en el cerdo, de manera que el saco embrionario pasa de tener una forma esférica de 2-3 mm a una forma tubular de 10 cm de longitud y luego filamentosa de 35 cm de longitud. Esta estructura se extiende desde el extremo de un cuerno uterino al otro y el embrión se sitúa en el cuerno uterino gestante. La implantación se inicia al final de este proceso de elongación, alrededor del día 21. Finalmente, al aumentar en grosor, el saco se adapta al lumen uterino expandiéndose en ambos cuernos uterinos.

El saco vitelino pierde contacto con el corion e involuciona muy rápidamente, convirtiéndose en una pequeña vesícula de la que no quedará vestigio en la gestación tardía. No llega a establecerse la placenta transitoria (coriovitelina) funcional. El amnios completa su desarrollo alrededor del día 18 y sus porciones dorsales quedan unidas de forma permanente al corion (membrana corioamniótica); esto hace, al igual que en el cerdo, que el feto nazca sin membranas cubriéndolo.

El alantoides se forma desde el día 19 y queda adherido a todo el resto del corion a los 30-35 días. Dado que no se forma placenta coriovitelina, los rumiantes solo poseen placenta corioalantoidea. Es de tipo sinepitelio-corial, cotiledonaria y adecidua (figura 81).

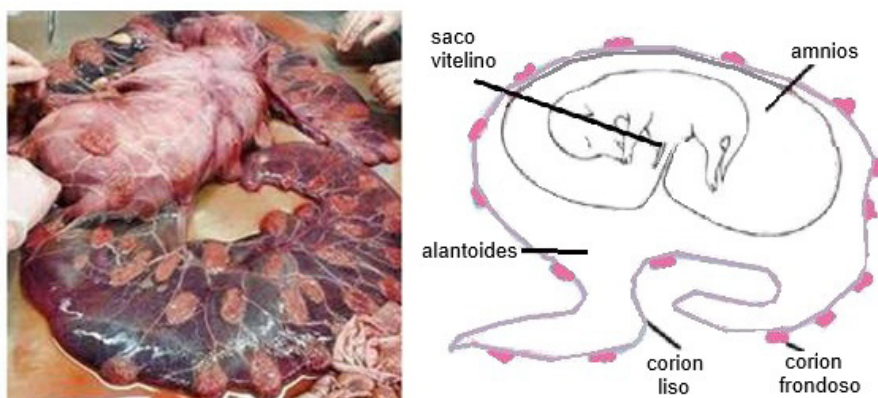


Figura 81. Vesícula embrionaria de rumiantes. Fotografía (izquierda) con las características morfológicas que presenta el corion. Esquema (derecha) donde se observa la disposición y relación de las membranas extraembrionarias. Elaboración propia.

La formación de la placenta ocurre en unas elevaciones preexistentes en el endometrio del útero no gestante denominadas carúnculas (porción materna de la placenta). Las mismas son pequeñas y se presenta en un número de 80-140 en bovinos y de 75-100 en pequeños rumiantes. Su superficie presenta algunas modificaciones dependientes de la especie, es convexa en la vaca, cóncava en la oveja y en forma de disco plano en la cabra (figura 82).

La placentación en los bovinos comienza sobre el día 35 (30 en oveja y cabra) al proliferar las vellosidades del alantocorion que se sitúan a nivel de las carúnculas; estas vellosidades constituyen los cotiledones (porción fetal

de la placenta). Ambas estructuras (carúnculas y cotiledones) forman los placentomas (figura 82).

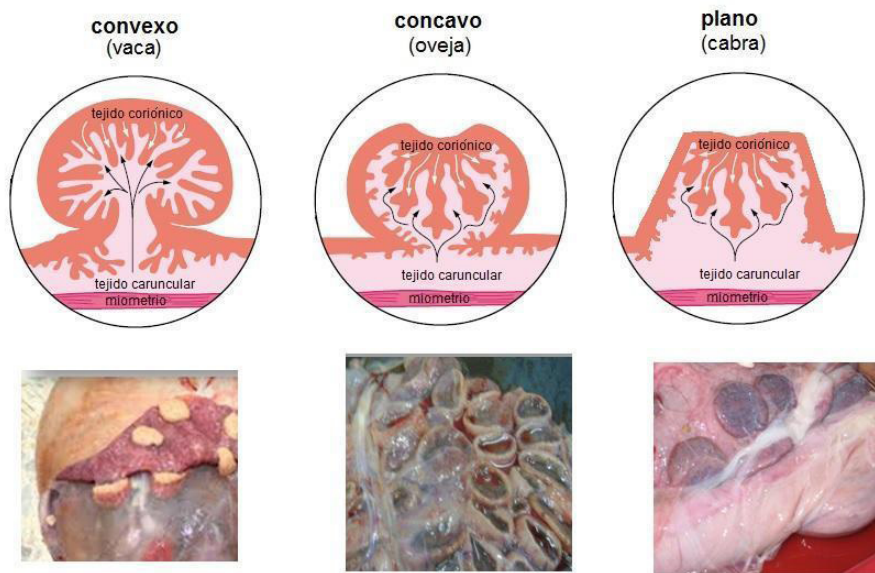


Figura 82. Esquemas (superior) y fotografías (inferior) que muestran los placentomas en las diferentes especies de rumiantes. Elaboración propia.

Previamente, se han formado vellosidades sobre toda la superficie coriónica distribuidas uniformemente, de forma similar al cerdo, pero posteriormente involucionan las que se sitúan a nivel de las áreas intercarunculares, que evoluciona a corion liso, libre de vellosidades. La gestación dura aproximadamente 9 meses (40 semanas) en el vacuno y 5 meses en oveja y cabra.

Equinos

El embrión entra al útero entre los días 6 y 7 post-ovulación en estadio de mórula compacta o blastocisto temprano. Luego de la eclosión del blastocisto, la vesícula embrionaria en el equino permanece de forma esférica y completamente suelta dentro de la cavidad uterina, donde se mueve constantemente desde un extremo al otro de los cuernos entre los días 10 a 16; quedando finalmente inmovilizado en su lugar de implantación alrededor del día 16, en la base de uno de los cuernos uterinos.

El día 55 ocupa el cuerno gestante y el cuerpo, y el día 80 ocupa todo el útero. El amnios queda cerrado el día 20. No se establece en la región dorsal la unión entre el amnios y corion, lo que explica que el potrillo nazca cubierto por esta membrana y lo que puede provocar su asfixia si no es retirada rápidamente.

El alantoides empieza a formarse sobre el día 21. A los 28 días contornea completamente al amnios, se va expandiendo progresivamente rodeando lateralmente al saco vitelino. -

En equinos, la placenta se desarrolla inicialmente como una placenta coriovitelina u onfaloplacenta (figura 83), en la cual la pared del saco vitelino se une con el corion, formando vellosidades coriovitelinarias. Este tipo de placenta proporciona la base del intercambio materno-fetal hasta el día 42 de preñez, momento en el cual el saco vitelino experimenta un proceso de regresión (totalmente involucionado entre 56 y 75 días). La placenta corioalantoidea se desarrolla tardíamente.

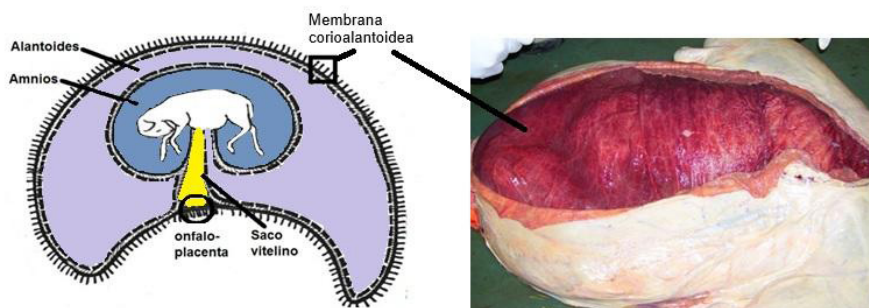


Figura 83. Vesícula embrionaria de equinos. Esquema (izquierda) donde se observa la disposición y relación de las membranas extraembrionarias. Fotografía (derecha) con las características morfológicas que presenta el corion. Elaboración propia.

La placenta corioalantoidea se establece progresivamente desde la 6ª semana, coexistiendo durante un tiempo con la coriovitelina, hasta la 20ª semana en la que queda completamente formada. Se produce la evolución estructural y morfológica que caracteriza la placenta de los equinos: las vellosidades primarias, secundarias y terciarias se desarrollan por toda la superficie y se agrupan formando los microcotiledones (figura 84). El microcotiledón es la unidad primaria de intercambio hemotrófico de la placenta. De esta manera, la placenta corioalantoidea o definitiva es epiteliocorial (microcotiledonaria), difusa y adecidua.

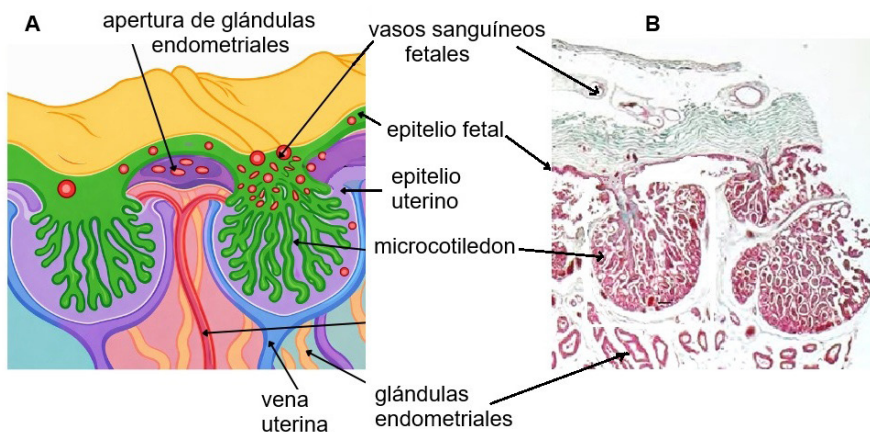


Figura 84. Esquema (A) y microfotografía óptica (B) que muestra los microcotiledones de la placenta equina. Elaboración propia.

En las áreas intermicrocotiledonarias se forma una abundante red de areolas interconectadas, que mantienen la nutrición histotrófica.

La gestación en la yegua dura aproximadamente 335-345 días, teniendo la particularidad de un amplio rango gestacional llegando inclusive hasta los 405 días de preñez

Carnívoros

En la perra, varias mórulas entran en el útero con 16-32 blastómeros a los 8 días desde la fecundación. La eclosión del blastocisto ocurre alrededor de los días 12-13 luego de la fecundación; en este momento el blastocisto tiene 2.6 mm de diámetro. Los blastocistos han migrado a lo largo del útero, distribuyéndose equidistantes e inician la implantación.

El amnios finaliza su formación aproximadamente a los 15 días. Al igual que en equinos, no existe amniocorion por lo que los cachorros nacen cubiertos por esta membrana que la madre se encarga de retirar al nacimiento.

El alantoides inicia su formación el día 15, expandiéndose progresivamente por el celoma extraembrionario; al mes cubre completamente al amnios y al saco vitelino en regresión.

El saco vitelino se constituye desde el día 14 y adquiere forma de T invertida, formando la placenta coriovitelina u onfaloplacenta (figura 85) que, durante la cuarta semana de gestación, pierde su contacto con el corion e involuciona progresivamente y al nacimiento aún quedan vestigios situados en el cordón umbilical.

La placenta corioalantoidea o definitiva por su parte, es endoteliocorial, zonal, decidua y laberíntica (perro) o laminar (gato) y se instaura desde los 20 días, coexistiendo con la onfaloplacenta durante un tiempo.

Las vellosidades placentarias (corion frondoso) se disponen en forma de faja o anillo en las zonas centrales del saco coriónico. A ambos lados se dispone la zona paraplacentaria constituida por corion liso (figura 85).

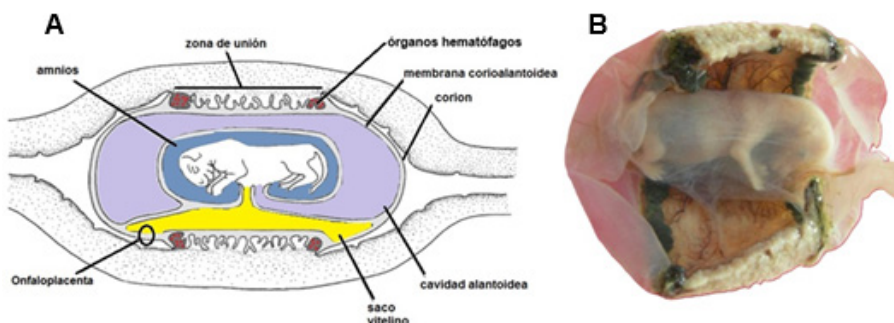


Figura 85. Vesícula embrionaria de carnívoros. Esquema (izquierda) donde se observa la disposición y relación de las membranas extraembrionarias. Fotografía (derecha) con las características morfológicas que presenta el corion. Elaboración propia.

Bibliografía

- Climent, S., Sarasa, M., Domínguez, L., Muniesa, P., & Terrado, J. (1998). *Manual de anatomía y embriología de los animales domésticos: Conceptos básicos y datos aplicativos*. Acribia.
- De Robertis, E. M. F., & Hib, J. (2012). *Biología celular y molecular* (16.^a ed.). Promed.
- Gilbert, S. F. (2006). *Biología del desarrollo* (7.^a ed.). Panamericana.
- Hyttel, P., Sinowatz, F., & Vejlsted, M. (2010). *Essentials of domestic animal embryology*. Saunders.
- Noden, D. M., & de Lahunta, A. (1990). *Embriología de los animales domésticos*. Acribia.
- Sadler, T. W. (2005). *Embriología médica con orientación clínica* (9.^a ed.). Panamericana.
- Sánchez, A., & Von Lawzewitsch, I. (1984). *Lecciones de embriología veterinaria*. Hemisferio Sur.
- Stern, C. D. (2007). Evolution of the mechanisms that establish the embryonic axes. *Current Opinion in Genetics & Development*, 16(4), 413–418.

Introducción a la Biología del desarrollo de los animales domésticos

Aportes para el aprendizaje del desarrollo temprano

Andrea Bozzo, Romina Bellingeri, Natalia Picco, Débora Cots,
Damiana Borghi Tomás Díaz, Carolina Flores Bracamonte
y Stefani Gregori
(Comps.)

La biología del desarrollo constituye un campo fundamental para comprender los procesos iniciales de formación y desarrollo temprano en los animales domésticos. En particular, esta temática tiene implicaciones profundas para la Medicina Veterinaria, la producción animal y el avance de las tecnologías reproductivas. En este marco, la presente publicación ofrece una introducción accesible y comprensible a los procesos de desarrollo temprano de animales de interés veterinario y productivo.

La obra ofrece una visión fundamental y accesible de los procesos biológicos que ocurren durante las primeras etapas del desarrollo en los animales domésticos —bovinos, porcinos, equinos, caninos y felinos— y en las aves. Presenta conceptos claves sobre la gametogénesis, la fecundación, la segmentación, la blastulación, la gastrulación y el período somítico, con el desarrollo inicial de cada uno de los sistemas del organismo. Para finalizar, se aborda el desarrollo comparado de las membranas extraembrionarias y de la placenta.

