

# Capítulo

# 5

## Objetivos

Al finalizar el estudio del contenido de esta unidad, el alumno estará en condiciones de :

1. Describir la formación de la línea primitiva y el nódulo de Hensen
2. Describir el desarrollo de la notocorda y su inducción sobre el desarrollo del tubo neural.
3. Describir la formación del mesodermo y del celoma intraembrionario
4. Describir el desarrollo de los vasos sanguíneos primitivos.

## Tercera Semana

Este período se caracteriza por un rápido desarrollo tanto de las estructuras embrionarias como de las extraembrionarias y que coinciden normalmente con una ausencia de la menstruación: el primer signo del embarazo. Los principales cambios comprenden : la aparición de la línea primitiva y el mesodermo intraembrionario; la formación de la notocorda, el tubo neural, las somitas y el celoma intraembrionario; la formación de los vasos sanguíneos intra y extraembrionarios.

### Línea primitiva

En el día 15° del desarrollo, en un punto opuesto a la placa procordal, aparece en el ectodermo un engrosamiento lineal en la línea media llamado **línea primitiva** (ver Fig. 5-1 A). Esta línea avanza en sentido craneal al agregarse cada vez más células a su extremo caudal y en su borde craneal se forma el **nudo primitivo** (ver Fig. 5-1 B). La línea primitiva se hunde formando el **surco primitivo**, por el cual células ectodérmicas comienzan a migrar lateralmente en forma de láminas, entre el ectodermo y endodermo.



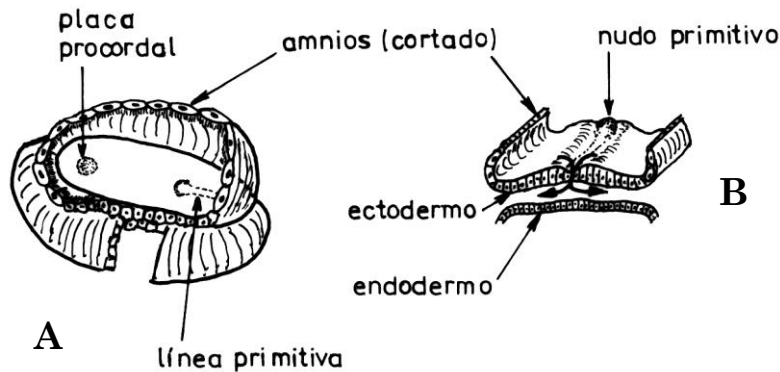


Figura 5-1. Dibujos que muestran la formación de la línea primitiva y la dirección que siguen las células entre el ectodermo y endodermo

El surco primitivo se continúa con una depresión que aparece en el nudo primitivo conocida como **fosita primitiva** (ver Fig. 5-3 A). Las células que se originan de la línea primitiva son denominadas células mesenquimáticas. Ellas forman el **mesodermo intraembrionario** (ver Fig. 5-2 C), el cual se extiende lateralmente hasta llegar a los márgenes del disco, uniéndose con el mesodermo extraembrionario; y cranealmente, hasta la placa procordal, llegando a rodearla para encontrarse craneal a la placa donde se formará el **área cardiogénica**. A través de la fosita primitiva, células ectodérmicas comienzan a migrar cranealmente en una dirección axial, entre el ectodermo y endodermo, formando un cordón que se dirige hacia la placa procordal hasta alcanzarla. Este cordón recibe el nombre de **proceso notocordal** (ver Fig. 5-2 B y C).

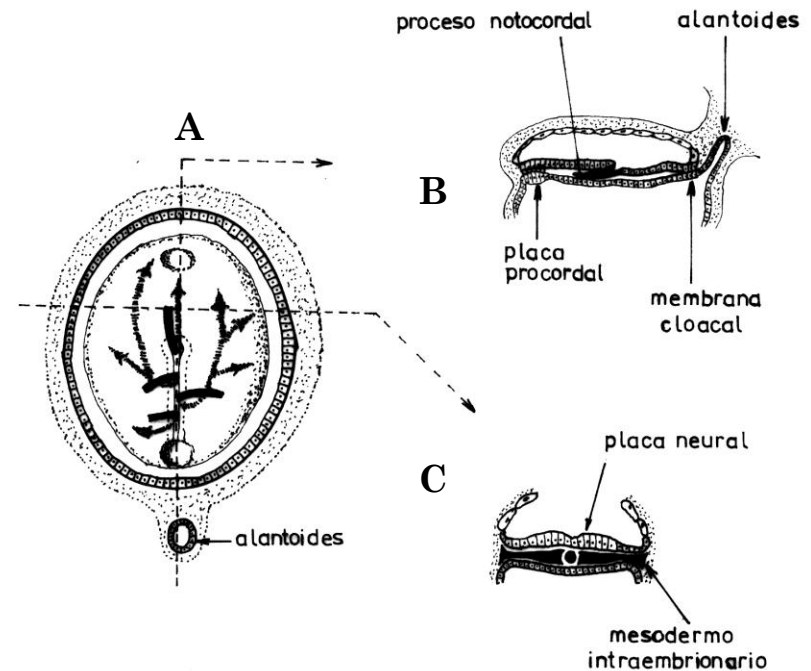


Figura 5-2. Dibujos que muestran en A, las direcciones que siguen las células del ectodermo para formar el mesodermo. En B, las placas procordal y cloacal. En C, el inicio de la formación de la placa neural.

Caudal a la línea primitiva aparece un área circular conocida como **membrana cloacal**, que a semejanza de la placa procordal (futura membrana bucofaríngea) posee endodermo íntimamente fusionado al ectodermo (ver Fig. 5-2 B). En la mitad de la 3ª semana, la migración del mesodermo intraembrionario ha comprometido casi todo el embrión, con la excepción de :

- (a) cranealmente, en la membrana bucofaríngea;
- (b) en la línea media, craneal al nudo primitivo en donde se extiende el proceso notocordal; y
- (c) caudalmente, en la membrana cloacal

El disco embrionario, cuya forma era inicialmente circular aplanado, va haciéndose progresivamente más amplio en la región craneal, adoptando la forma de una pera; este cambio de forma es resultado de la continua migración de las células mesenquimáticas en la región craneal. Normalmente, la línea primitiva disminuye de tamaño quedando como una estructura insignificante en la región sacrococcígea, la cual desaparece posteriormente.

En algunas ocasiones, restos de la línea primitiva pueden persistir y dar origen a tumores conocidos como **teratomas**, unos abultamientos en la región sacrococcígea y que pueden contener restos de varios tipos de tejidos embrionarios. (Moore, K. & Persaud, T., 1998).

### Notocorda

Es un cordón celular que se desarrolla del proceso notocordal, define el eje primitivo del embrión y alrededor de ella se formará la futura columna vertebral.

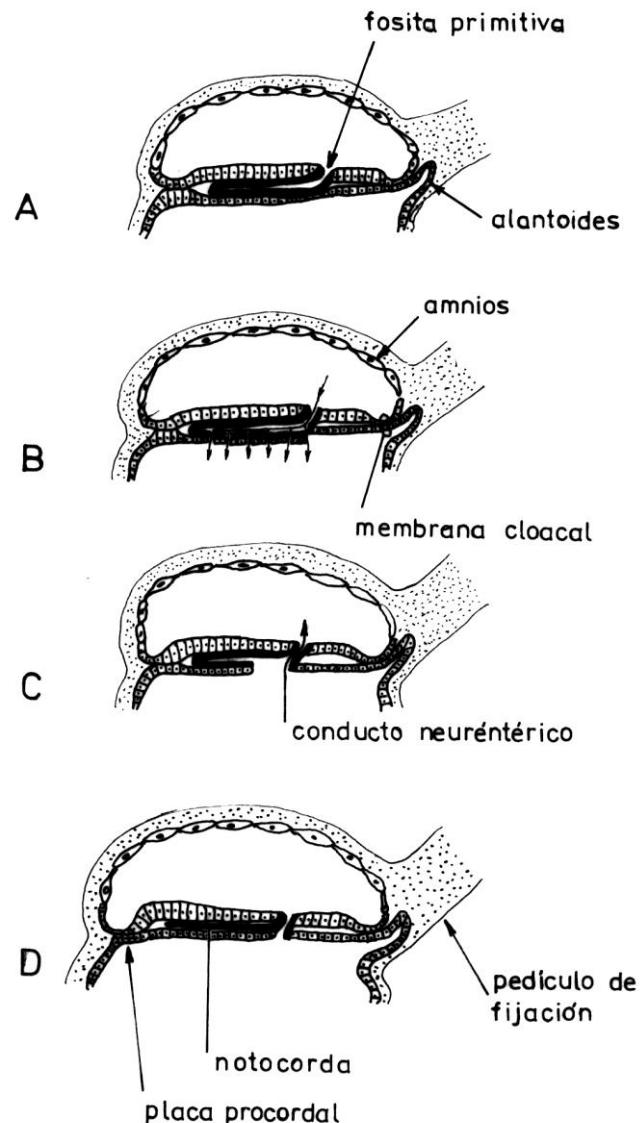
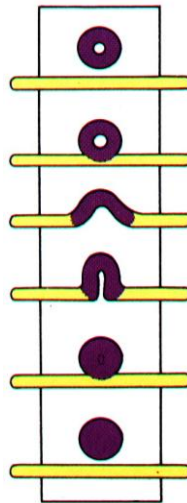


Figura 5-3. Dibujos que muestran la serie de eventos que conllevan a formar la notocorda

Al mismo tiempo que el proceso notocordal está desarrollándose, la fosita primitiva se extiende en dicho proceso llegando a formar un lumen dentro del proceso : es el **conducto notocordal** (ver Fig. 5-3 A). Este conducto tiene como piso al endodermo y como techo al ectodermo. A los 18 días del desarrollo aparecen varias aberturas en el piso del conducto (ver Fig. 5-3 B), las que al confluir hacen desaparecer la base del conducto, comunicando directamente el saco vitelino con la cavidad amniótica a través del **conducto neurentérico** (ver Fig. 5-3 C). Del techo del conducto notocordal se formará la **notocorda** (ver Fig. 5-3 D), la que se extiende desde el nudo primitivo hasta la placa procordal (futura membrana bucofaringea). Al completarse el desarrollo de la notocorda (día 28<sup>o</sup>), el conducto neurentérico se oblitera.

*El esquema presentado a la derecha muestra las modificaciones que sufre el proceso notocordal (color oscuro) al transformarse en placa notocordal y finalmente en notocorda. Las barras de color claro corresponden al endodermo.*



## Fenómenos de inducción

Desde el inicio de la segmentación, las blastómeras van mostrando una diversidad celular, debido a una distribución asimétrica de los componentes citoplasmáticos. Esto conlleva a la aparición de los primeros tipos celulares distintos y, por ende, a la existencia de interacciones entre ellas : éstas son llamados **fenómenos de inducción**.

La embriología experimental muestra algunos ejemplos clásicos de fenómenos de inducción que se manifiestan durante el período del desarrollo en que está presente la notocorda (3<sup>a</sup> semana en el humano) :

- \* si se extirpa la notocorda, el ectodermo suprayacente no forma la placa neural.
- \* si se implanta otra notocorda, el ectodermo forma una segunda placa neural.
- \* si se implanta una notocorda bajo el endodermo, no se forma placa neural.

Las conclusiones de estas evidencias experimentales señalan que :

- \* la presencia de la notocorda (tejido inductor) induce al ectodermo (tejido inducido) a diferenciarse en sentido neural. Su ausencia no determinará respuesta en el tejido inducido.

\* cualquier otro tejido embrionario (endodermo) no es inducido por la notocorda a desarrollarse en sentido neural.

\* de las varias potencialidades del ectodermo, la presencia de la notocorda determinará que siga una de ellas.

\* la falta de producción de un fenómeno de inducción determina la **agenesia** del órgano, es decir, que no aparezca. Ejemplos: agenesia renal el individuo nace sin riñones; acardia, nace sin corazón; anencefalia, nace sin cerebro; amelia, nace sin miembros, etc.

En estos fenómenos de inducción, las células no actúan en forma autónoma, sino que requieren de eventos de comunicación entre ellas y el ambiente que las rodea. Recientemente, las investigaciones se han enfocado en algunos compuestos moleculares :

- › factores solubles : hormonas y agentes tróficos
- › constituyentes de la membrana plasmática: receptores, moléculas de adhesión celular
- › componentes de la matriz extracelular.

Los factores genéticos han adquirido hoy en día gran importancia, de hecho, se ha demostrado que la inactivación de un gen llamado *lim-1* altera de tal manera el desarrollo de la notocorda que se produce un ser sin cabeza. Además, se están identificando genes que intervienen en los procesos de dorsalización y ventralización del embrión. (Larsen, W., 1998).

Con el desarrollo tecnológico del genoma humano se está a las puertas de solucionar problemas en el desarrollo humano que han producido malformaciones, por lo menos las más sutiles, como el caso de la hemofilia.



## Tubo neural

A medida que se desarrolla la notocorda, el ectodermo suprayacente se engruesa formando la **placa neural**. El ectodermo de esta placa se llama **neuroectodermo** ya que dará origen al futuro sistema nervioso central (ver Fig. 5-4 A).

Conforme se alarga el proceso notocordal, la lámina neural se ensancha y se extiende cranealmente hasta la membrana bucofaringea. Hacia el día 18 del desarrollo, la placa neural se invagina a lo largo de su eje central para formar el **surco neural** con sus bordes laterales llamados **pliegues neurales** (ver Fig. 5-4 B). Al final de la 3ª semana e inicio de la 4ª, los pliegues neurales comienzan a acercarse y fusionarse, convirtiendo el surco en el **tubo neural** (ver Fig. 5-5).

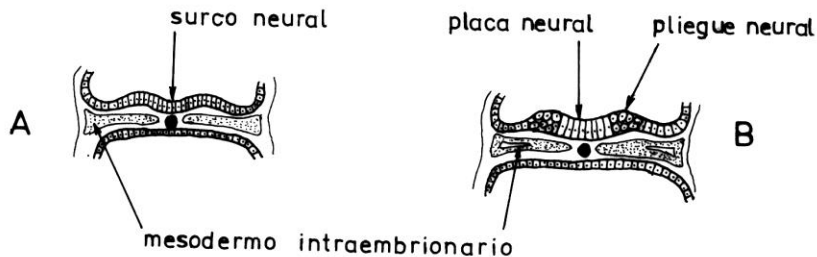


Figura 5-4. Dibujo que muestra el engrosamiento de la placa neural para dar origen a los pliegues neurales.

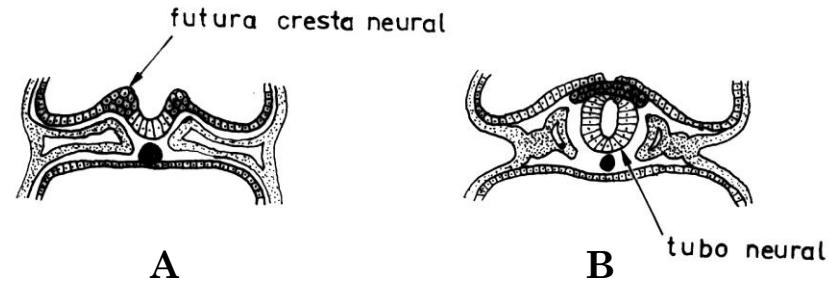


Figura 5-5. Dibujo que muestra el cierre del surco neural (A) para originar el tubo neural (B)

Al fusionarse los pliegues neurales, algunas células neuroectodérmicas no se incorporan al tubo neural, quedando en sus bordes: son las **crestas neurales**. Al comienzo, la cresta neural aparece como una masa irregular aplanada (ver Fig. 5-6 A) entre el tubo neural y el ectodermo. Las células de estas crestas se diseminan ampliamente en sentido ventral. Primero dan origen a los ganglios de la cadena ganglionar dorsal (ver Fig. 5-6 B)

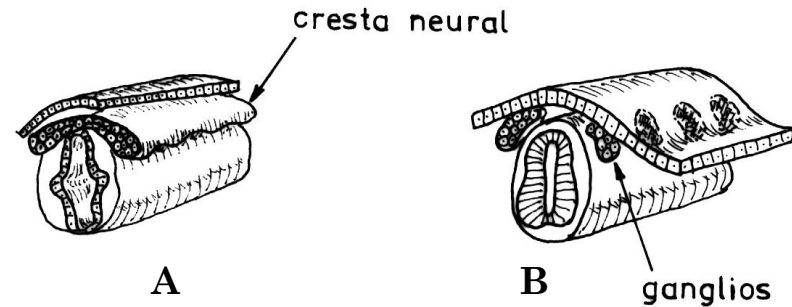


Figura 5-6. Dibujo que muestra la segmentación de la cresta neural

Luego sus células dan origen a los ganglios de los nervios craneales V, VII, IX y X. Además dan origen a las células de Schwann de los nervios periféricos, a las meninges, a las células pigmentarias, a las células de la médula adrenal, al mesénquima de los arcos faríngeos, odontoblastos, ganglios mioentéricos y otras estructuras (ver Fig. 5-7)

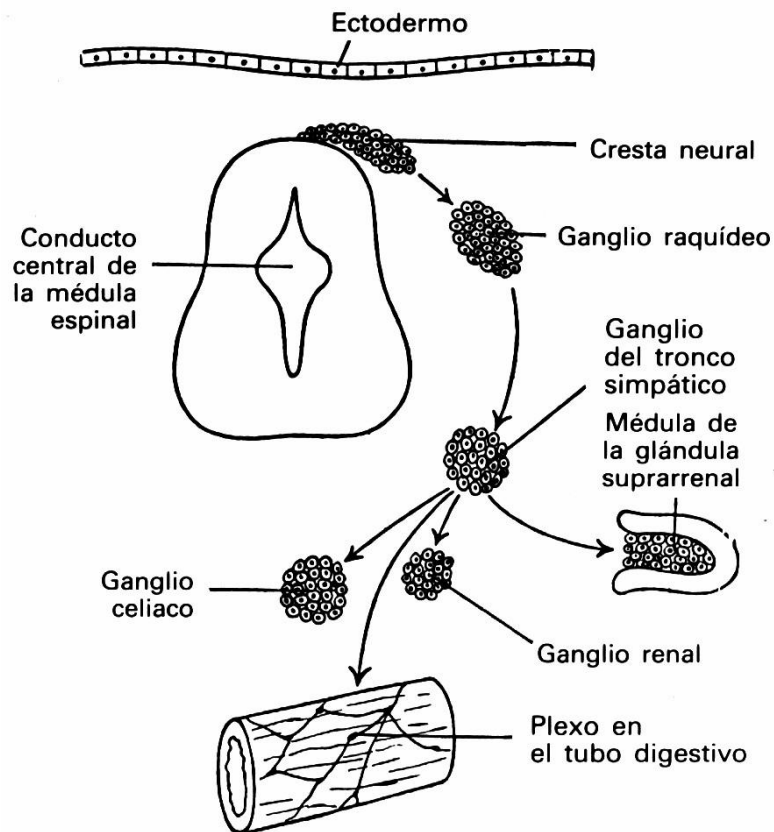


Figura 5-7. Dibujo que muestra los derivados de las células de la cresta neural

## Alantoides

Cerca del día 16° del desarrollo, aparece un pequeño divertículo digitiforme en la pared caudal del saco vitelino (ver Fig. 5-2 A y B) : es el **alantoides**, que actúa en algunas especies como órgano reservorio de desechos, en otros como cámara respiratoria o como parte de la placenta.

En humanos :

- el alantoides es de tamaño reducido,
- interviene en la formación de vasos sanguíneos durante el desarrollo temprano del embrión,
- está asociado con el desarrollo de la vejiga urinaria, y
- se continúa caudalmente con la cloaca.

## Mesodermo intraembrionario

El tejido mesenquimático ubicado entre el ectodermo y el endodermo se engruesa, a cada lado de la notocorda y el tubo neural, formando columnas longitudinales llamadas **mesodermo paraxil** (ver Fig. 5-8 B).

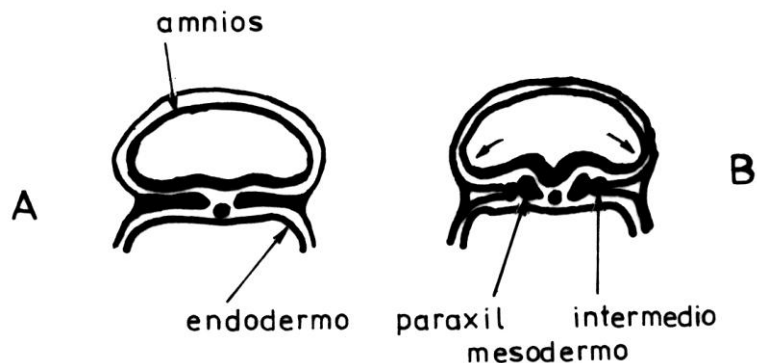


Figura 5-8. Dibujos que muestran el desarrollo del mesodermo intraembrionario en paraxil, intermedio y lateral

Cada columna se adelgaza lateralmente en **láminas laterales** (ver Fig. 5-9), las que se continúan con el mesodermo extraembrionario. Estas láminas laterales quedan separadas del paraxil por el **mesodermo intermedio**.

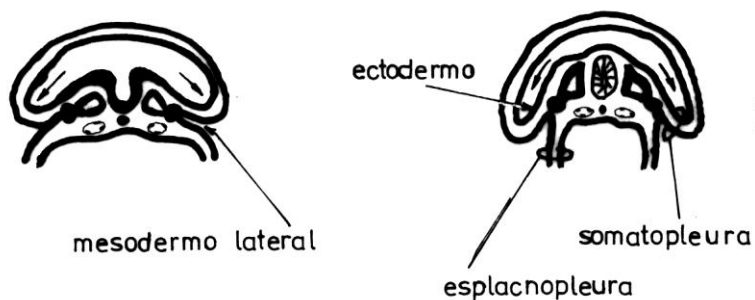


Figura 5-9. Dibujos que muestran la formación de los pliegues laterales

A los 20 días del desarrollo, las columnas del mesodermo paraxil comienzan a fragmentarse en porciones cuboidales pareadas llamadas **somitas**, que producen elevaciones superficiales características en el embrión somítico. El primer par se desarrolla caudal al extremo craneal de la notocorda y las siguientes lo hacen en una secuencia cráneo-caudal. Al final de la 3ª semana el embrión posee tres somitas (ver Fig. 5-10). Durante el llamado período somítico (días 20° a 30°), llegan a formarse 38 pares de somitas (ocasionalmente hasta 44 pares). La secuencia de aparición se usa como criterio para calcular la edad de los embriones (Ver Tabla N° 1 en Capítulo N° 6).

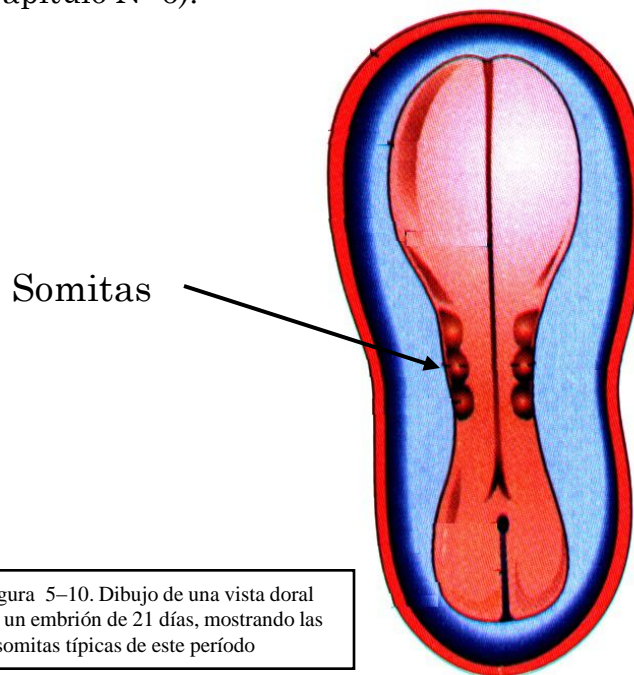


Figura 5-10. Dibujo de una vista dorsal de un embrión de 21 días, mostrando las 3 somitas típicas de este período



## Celoma intraembrionario

Esta cavidad se forma inicialmente como pequeños y aislados espacios celómicos dentro de las láminas laterales mesodérmicas y del mesodermo cardiogénico (ver Fig. 5-11). Estos espacios llegan a fusionarse para formar una sola cavidad en forma de herradura que corresponde al **celoma intraembrionario** (ver Fig. 5-12), el cual está limitado por dos epitelios de células planas : la capa **somática** (parietal) que se continua con el mesodermo extraembrionario cubriendo el amnios, y la capa **esplácnica** (visceral) que se continúa con el mesodermo extraembrionario cubriendo el saco vitelino.

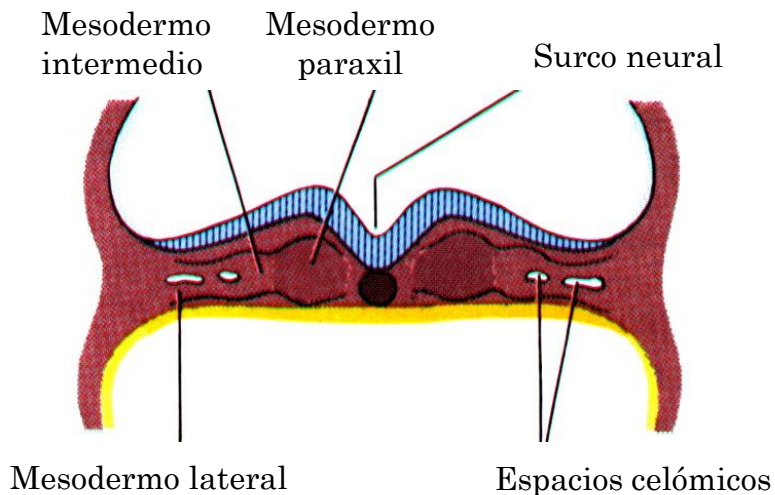


Figura 5-11. Dibujo de un corte transversal de un embrión de 20 días a través de las somitas. Observe el inicio de la formación del celoma intraembrionario

La capa somática junto con el ectodermo formará la pared corporal o **somatopleura**, mientras que la capa esplácnica junto con el endodermo formarán la pared del intestino primitivo o **esplacnopleura** (ver Fig. 5-12). Durante el 2° mes del desarrollo, este celoma intraembrionario se dividirá en la cavidad **pericardiaca** que contendrá el corazón; las **cavidades pleurales** con los pulmones y la cavidad **peritoneal** que contendrá las vísceras abdominales.

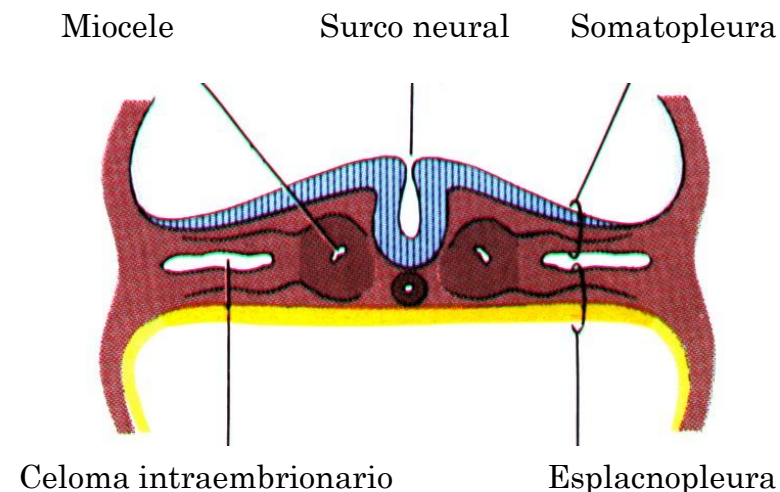


Figura 5-12. Dibujo de un corte transversal de un embrión de 21 días a través de las somitas. Observe el celoma intraembrionario y las hojas que lo delimitan

## Vasos sanguíneos

Hacia la mitad de la 3ª semana, cuando el embrión humano se torna incapaz de satisfacer sus necesidades nutritivas exclusivamente por difusión, aparecen en el mesodermo extraembrionario grupos celulares aislados denominados **acúmulos angiogénos** (islotos sanguíneos) (ver Fig. 5-13 A). Las células centrales de estos acúmulos se convertirán en las células sanguíneas primitivas (hemoblastos) y las células periféricas se aplanan formando el endotelio (ver Fig. 5-13 B). Estos acúmulos se alargan, se interconectan y establecen una primitiva trama vascular.

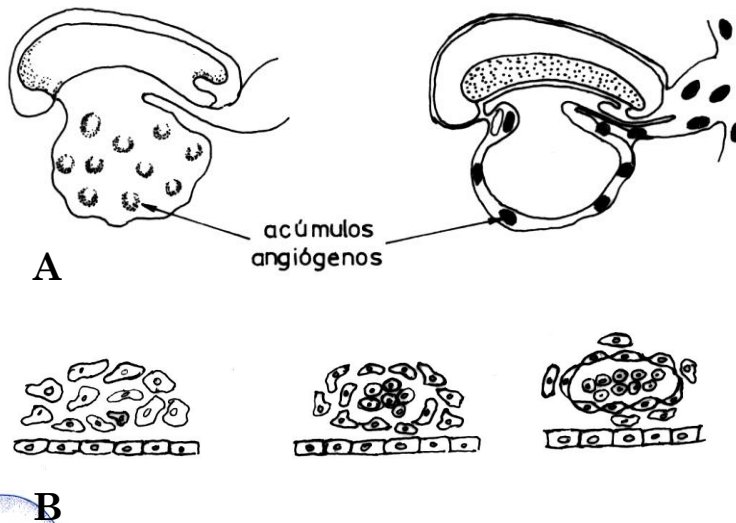


Figura 5-13. Dibujos que muestran, en A, los acúmulos angiogénos en la pared del saco vitelino y en B, los detalles de la formación de los vasos sanguíneos.

Los acúmulos angiogénos originados en la pared del saco vitelino formarán los **vasos vitelinos** (llamados también onfalomesentéricos) y los originados en la pared del corion formarán los **vasos umbilicales**. Ambos tipos de vasos constituyen el sistema de vasos extraembrionarios (ver Fig. 5-15). Los vasos intraembrionarios se forman de acúmulos angiogénos originados en el mesodermo esplácnico. Estos acúmulos se distribuyen por delante de la placa procordal y a cada lado de la placa neural (ver Fig. 5-14 A). Estos elementos vasculares comienzan a formar, alrededor del día 19º, la región cardiogénica, una zona en forma de herradura en la cual se formará el tubo cardíaco.

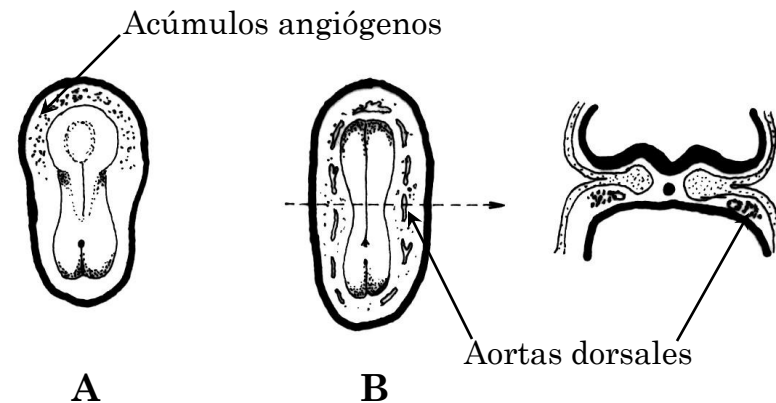


Figura 5-14. Dibujos que muestra la formación de las aortas dorsales a partir de los acúmulos angiogénos.

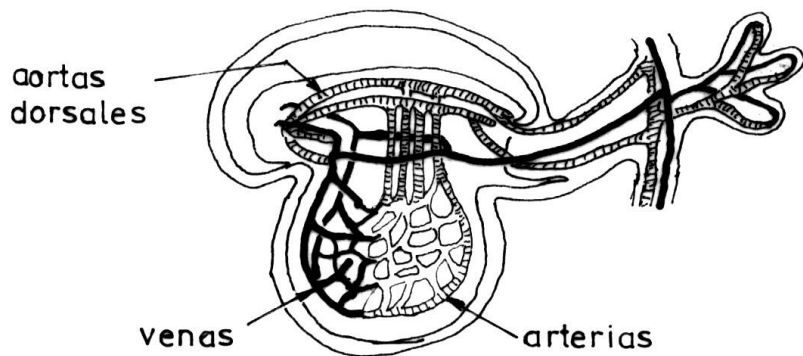


Figura 5-15. Diagrama del sistema cardiovascular primitivo de un embrión de 21 días

Cuando estos acúmulos se canalizan llegan a formar un par de vasos longitudinales llamados **aortas dorsales** (ver Fig. 5-14 B).

En el día 21° del desarrollo, las aortas dorsales se han fusionado con los vasos sanguíneos extraembrionarios, constituyendo así, el primordio del sistema cardiovascular. De esta manera, la circulación de la sangre comienza al final de la tercera semana y este sistema cardiovascular es el primer sistema orgánico en lograr su estado funcional. Una explicación de esta premura en organizarse se debe a que el fenómeno de difusión se va haciendo insuficiente para nutrir y eliminar desechos del gran cúmulo de células que existen en este período.

## Vellosidades coriónicas

En el día 15° del desarrollo, las vellosidades coriónicas primarias (ver Fig. 5-16 A a C) han comenzado a ramificarse, adquiriendo un núcleo central mesenquimático formado por células del mesodermo extraembrionario : en este estado reciben el nombre de **vellosidades coriónicas secundarias** (ver Fig. 5-17).

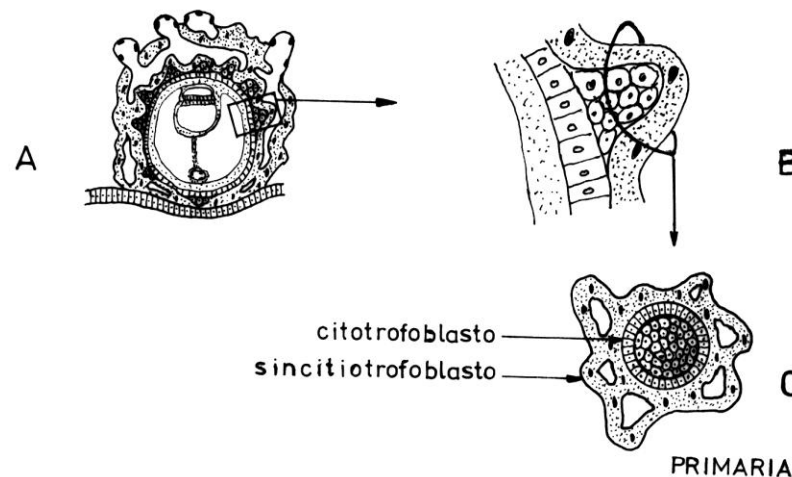


Figura 5-16. Dibujos que muestran la ubicación (A) y los detalles en cortes longitudinal (B) y transversal (C) de una vellosidad coriónica primaria

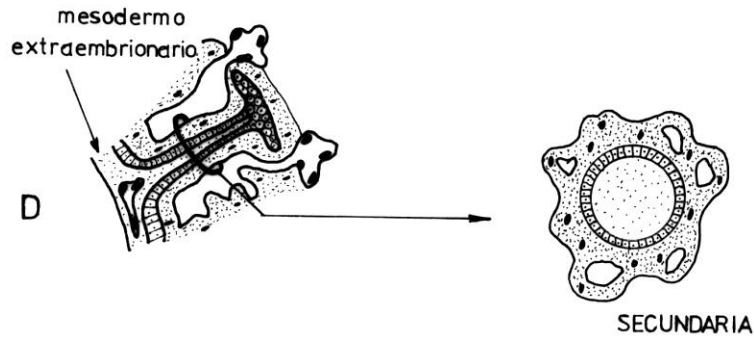


Figura 5-17. Dibujo de un corte longitudinal y transversal de una vellosidad coriónica secundaria

Al final de esta 3ª semana, células mesenquimáticas dentro de la vellosidad se diferencian en vasos sanguíneos mediante el proceso de formación de vasos explicado anteriormente. En este estado, cuando las vellosidades poseen vasos sanguíneos en su interior, pasan a llamarse **vellosidades coriónicas terciarias** (ver Fig. 5-18).

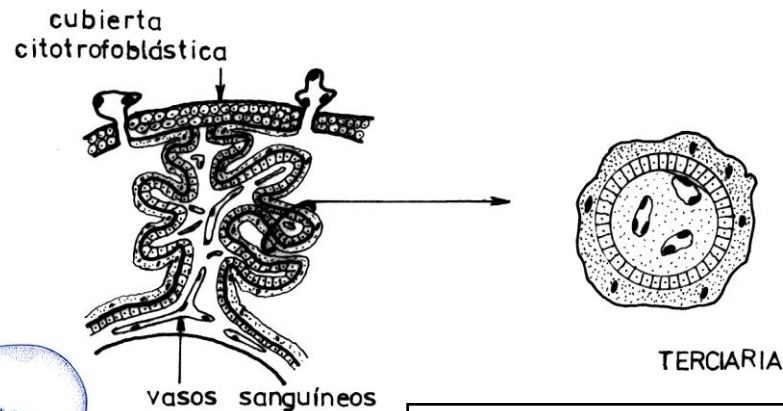


Figura 5-18. Dibujos de cortes longitudinales y transversales de una vellosidad coriónica terciaria

Los vasos sanguíneos de estas vellosidades llegan a conectarse con los de la pared del saco coriónico y con los del pedículo de fijación, y de esta manera, se conectan a los vasos intraembrionarios. El rápido desarrollo de las vellosidades durante la 3ª semana, aumenta grandemente el área superficial del corion destinado al intercambio de materiales entre la madre y el embrión. Es importante aclarar en este punto, que normalmente NO llegan a mezclarse la sangre de la madre con la del embrión.

Proyecciones del citotrofoblasto relacionadas con las vellosidades, se unen para formar la **cubierta citotrofoblástica** que sujetará el tronco de las vellosidades y el saco coriónico al endometrio (ver Fig. 5-18).

## RESUMEN

El evento importante en esta semana es la transformación de la masa celular interna bilaminar en un embrión discoide trilaminar, evento conocido como gastrulación. De una manera secuencial, durante esta semana, aparecen :

- a) la línea primitiva : un engrosamiento lineal del ectodermo en el extremo caudal del disco que avanza, por la línea media, en dirección a la placa procordal. El avance de la línea se da por incorporación de células ectodérmicas que ingresando por la línea se distribuyen entre ectodermo y endodermo : esta capa será el mesodermo intraembrionario. Este mesodermo se extiende por todo el espacio entre ecto y endodermo, excepto en la línea media craneal al nudo primitivo en donde se extiende el proceso notocordal y en las membranas bucofaríngea y cloacal.
- b) el proceso notocordal se origina desde las células ectodérmicas que se sumergen en la fosita primitiva (extremo craneal de la línea primitiva) y que sigue una dirección craneal por la línea media hacia la membrana bucofaríngea. Este proceso se transforma en un tubo, cuyo piso se desintegra y el techo se convierte en la placa notocordal, que al plegarse forma la notocorda : el principal inductor del ectodermo para formar la placa neural. El canal neurentérico es un pasaje temporal que se establece en la fosita primitiva, comunica la cavidad amniótica con el saco vitelino y se oblitera cuando se completa el desarrollo de la notocorda.
- c) el tubo neural se forma por plegamiento de los bordes del canal neural que se ha formado desde la placa neural, una zona axial de células ectodérmicas diferenciadas en sentido neural por la presencia de la notocorda. Por diferenciación cefálica, el tubo neural originará la región craneal del sistema nervioso central. Durante el cierre del canal neural, células neuroectodérmicas migran ventrolateralmente para formar las crestas neurales, de las cuales se formarán, entre otros, los ganglios sensitivos.
- d) las somitas son engrosamientos segmentarios laterales a la notocorda, que provienen del mesodermo paraxil y de las cuales se originarán los músculos axiales y costillas, entre otras estructuras.
- e) del mesodermo lateral, se origina el celoma intraembrionario del cual devendrán las cavidades pericardiaca, pleural y peritoneal.
- f) los primeros vasos sanguíneos se forman de agrupaciones de células mesenquimáticas del saco vitelino, alantoides y corion, todos los cuales formarán los vasos sanguíneos extraembrionarios. En el mesodermo intraembrionario craneal a la placa procordal aparecen agrupaciones angiógenas que originan los tubos endocárdicos pareados. Ellos toman contacto con los vasos extraembrionarios al final de la 3ª semana.
- g) las vellosidades coriónicas primarias aparecidas en la 2ª semana, se transforman en secundarias y terciarias ,cuando en su interior aparece un tejido mesenquimático y vasos sanguíneos, respectivamente.





## Autoevaluación



Anteponga la letra **V** ó la letra **F** si considera que la frase sea VERDADERA ó FALSA, respectivamente:

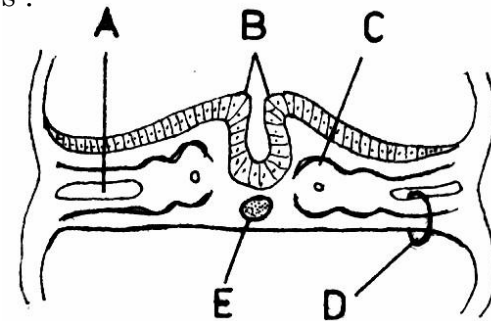
- \_\_\_ 1. El mesodermo intraembrionario separa completamente el ectodermo del endodermo
- \_\_\_ 2. El canal neurentérico comunica la cavidad amniótica con el celoma extraembrionario
- \_\_\_ 3. Las células mesenquimáticas que migran cranealmente desde el nudo primitivo originan el proceso notocordal

Preguntas de selección única :

4. El proceso notocordal :
- a) se origina desde la fosita primitiva
  - b) crece en dirección a la placa procordal
  - c) da origen a la notocorda
  - d) se desarrolla entre ectodermo y endodermo
  - e) todas las anteriores son correctas

5. El mesodermo intraembrionario somático :
- a) contacta con el citotrofoblasto
  - b) junto con el ectodermo formará la pared corporal
  - c) cubre el amnios y el saco vitelino
  - d) junto con el trofoblasto formará el corion
  - e) todas las anteriores son correctas
6. ¿Cuál de los siguientes sucesos NO ocurre en la 3ª semana del desarrollo :
- a) se inicia la formación del sistema nervioso
  - b) se desarrollan vasos sanguíneos en las vellosidades coriónicas
  - c) comienza la formación de las somitas
  - d) aparece la placa procordal
  - e) se forma el celoma intraembrionario

7. Anteponga una letra del esquema a cada una de las siguientes frases :



- \_\_\_ a) Deriva del mesodermo paraxil
- \_\_\_ b) Da origen a las cavidades corporales
- \_\_\_ c) Deriva del proceso notocordal
- \_\_\_ d) La esplacnopleura
- \_\_\_ e) Se fusiona para formar el tubo neural