

## **Embriología General**

Según Aristóteles (350 aC), el primer embriólogo conocido por la historia, la ciencia comienza con la admiración: "Es debido al asombro que la gente comenzó a filosofar, y el maravillarse sigue siendo el principio del conocimiento".

Las siguientes páginas son una invitación a descubrir el maravilloso mundo de la Biología del Desarrollo.

El desarrollo embrionario comienza con la fecundación de un ovocito y termina con la muerte del individuo. Los principios esenciales del desarrollo están ligados a términos como auto-organización y auto-construcción.

Un organismo multicelular inicia su desarrollo con una única célula cuya complejidad no es mayor a la de cualquier organismo unicelular.

Desde la antigüedad, haciendo uso de una gran imaginación, los primeros naturalistas podían ver en la diminuta célula espermática un homúnculo completo, un pequeño ser humano. Con el advenimiento de las técnicas microscópicas se ha demostrado que tal homúnculo no existe y que además las gametas no son marcadamente más complejas que las células somáticas. Así, los numerosos estudios moleculares y bioquímicos han demostrado que los componentes citoplasmáticos del cigoto son similares a los de cualquier otra célula del cuerpo.

Tanto las plantas, los hongos y los animales para convertirse en un embrión, necesitaron hacerlo a partir de una sola célula. En el caso de los animales, tuvieron que respirar antes de que tuvieran pulmones, digerir antes de tener un intestino, y formar arreglos ordenados de neuronas antes de saber cómo pensar. Una de las diferencias críticas entre una máquina y nosotros es que nunca se requiere que una máquina funcione hasta después de que se termina de construir. Cada animal tiene que "funcionar" aun cuando se construye a sí mismo.

A continuación, se hará referencia al desarrollo embrionario en humanos.

La gestación comienza con la fusión de un óvulo y un espermatozoide dentro del tracto reproductor femenino. Para que esto tenga lugar, las células sexuales previamente deben experimentar una serie de cambios (**gametogénesis**) que las conviertan genética y fenotípicamente en **gametos** maduros, capaces de participar en el proceso de **fecundación**.

### **Gametogénesis**

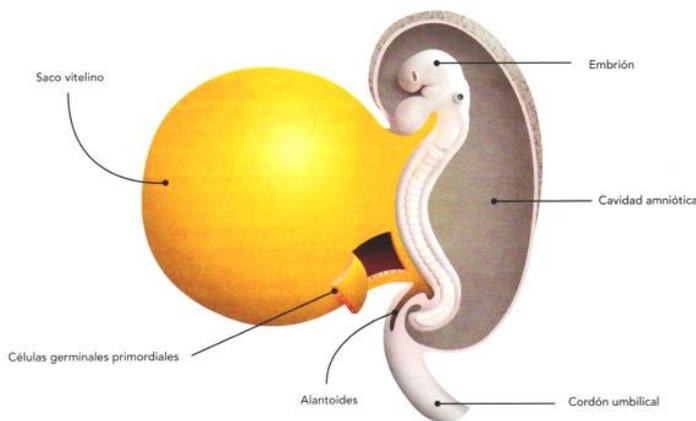
Para facilitar su estudio podemos dividir a la gametogénesis en tres fases:

- 1) Migración a las gónadas de las células germinales.
- 2) Aumento del número de células germinales mediante mitosis.
- 3) Reducción del número de cromosomas mediante meiosis y Maduración estructural y funcional de los óvulos y los espermatozoides.

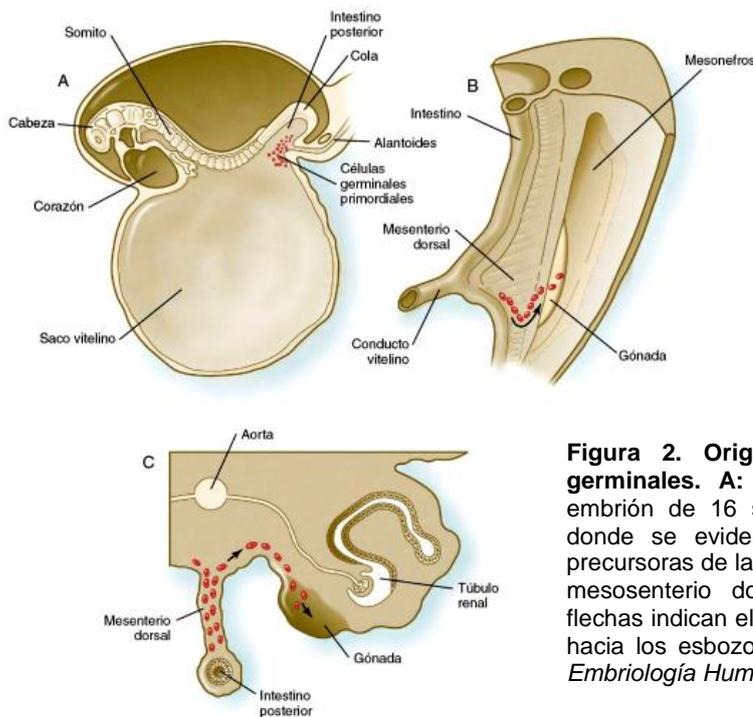
La primera fase de la gametogénesis es idéntica en el varón y en la mujer, no así las dos últimas en las que existen diferencias marcadas entre ambos sexos.

### Fase 1: Migración a las gónadas de las células germinales

Las células precursoras de las gametas se originan en el epiblasto durante la segunda semana del desarrollo y durante el proceso de gastrulación (tercera semana), migran y colonizan la pared del saco vitelino (Figura 1). En el hombre pueden ser identificadas, debido a su gran tamaño y alto contenido de fosfatasa alcalina, tempranamente a los 24 días después de la fecundación. Durante la cuarta semana del desarrollo, las células germinales primordiales comienzan su migración desde la pared del saco vitelino hacia los esbozos gonadales en la pared dorsal del celoma intraembrionario (futura cavidad abdominal) (Figura 2).



**Figura 1. Esquema de un embrión al final de la tercera semana del desarrollo.** Se evidencian las células germinales en la pared del saco vitelino, previo a su migración a las gónadas primitivas (Flores, V. (2015). *Embriología Humana*).



**Figura 2. Origen y migración de las células germinales.** **A:** Esquema del corte sagital de un embrión de 16 somites (aproximadamente 24 días) donde se evidencia la localización de las células precursoras de las gametas. **B:** Vía de migración por el mesenterio dorsal. **C:** Sección transversal. Las flechas indican el camino por el que migran las células hacia los esbozos gonadales (Carlson, B. M. (2014). *Embriología Humana y Biología del Desarrollo*).

Las células germinales mueren si se desvían del camino que las conduce a las gónadas. En el caso de que alguna de estas células sobreviva, puede dar lugar a la formación de teratomas. Los teratomas son tumores abigarrados que contienen mezclas de tejidos muy diferenciados, como piel, pelo, cartílago e incluso dientes. Cabe aclarar que no todos los teratomas tienen este origen, otros surgen a partir de una célula pluripotencial que sea capaz de diferenciarse en un derivado de las tres hojas embrionarias.

### **Fase 2: Aumento mediante mitosis del número de células germinales**

Una vez que llegan a las gónadas las células germinales primordiales se dividen intensamente por mitosis aumentando en forma exponencial su número.

En el caso de la gametogénesis femenina, las células germinales mitóticamente activas se denominan ovogonias y atraviesan un periodo de intensa actividad proliferativa dentro del ovario embrionario desde el segundo al quinto mes de gestación. Durante este tiempo el número de ovogonias aumenta de unos pocos miles hasta casi 7 millones, muchas de las cuales, poco tiempo después, desaparecerán por un proceso de atresia. Todas las que sobreviven abandonan la mitosis y empiezan a dividirse por meiosis dando lugar a la formación de **ovocitos primarios**, que se detienen en la profase I y no avanzarán en su división hasta después de la pubertad.

Las espermatogonias son las células masculinas equivalentes a las ovogonias. Estas células germinales empiezan a dividirse en el testículo embrionario, pero a diferencia de sus pares femeninas, conservan esta capacidad de división a lo largo de toda la vida postnatal. Los túbulos seminíferos están revestidos internamente por un epitelio germinal constituido por espermatogonias. Al iniciarse la pubertad, diferentes subpoblaciones de espermatogonias comienzan a experimentar meiosis para dar lugar finalmente a los espermatozoides.

### **Fase 3: Reducción del número de cromosomas mediante meiosis y Maduración estructural y funcional de los óvulos y los espermatozoides**

El proceso que caracteriza a esta fase es la **meiosis**. En nuestra especie, al igual que en todos los organismos de reproducción sexual, este tipo de división celular presenta las siguientes tres características principales:

- a) reducción de la cantidad de cromosomas, desde el número diploide ( $2n$ ) a un número haploide ( $1n$ ), permitiendo así que la dotación cromosómica de la especie se mantenga constante de generación a generación.
- b) distribución aleatoria de los cromosomas maternos y paternos, permitiendo nuevas combinaciones alélicas.
- c) recombinación del material genético materno y paterno como consecuencia del proceso de entrecruzamiento durante la meiosis I.

En el caso del sexo femenino, la meiosis es un proceso muy lento. En el periodo fetal avanzado, las ovogonias inician la meiosis y comienzan a denominarse **ovocitos primarios**. A medida que éstos se forman, son rodeados por células del tejido conectivo del ovario. De esta manera, el ovocito primario y la monocapa de células epiteliales foliculares aplanadas que lo rodea (células de la granulosa), constituyen el **folículo**

**primordial.** Todos los ovocitos primarios comienzan la meiosis antes del nacimiento (periodo fetal), pero se detienen en la profase I, estadio denominado **dictioteno**. Esta detención es el resultado de complejas interacciones entre las células foliculares y el ovocito. El principal factor involucrado es el adenosín monofosfato cíclico (AMPc), cuya elevada concentración en el citoplasma del ovocito bloquea al factor promotor de maduración (MPF). Al comenzar la pubertad y durante toda la vida fértil de la mujer, grupos de ovocitos retomarán la meiosis y sólo la culminarán aquellas gametas que sean fecundadas.

Durante la infancia, muchos ovocitos primarios degeneran y se vuelven atrésicos, por lo que de los 600.000-800.000 presentes al nacimiento sólo unos 40.000 llegan a la pubertad (detenidos en dictioteno). Durante la pubertad, el ovocito primario aumenta de tamaño y las células foliculares que lo rodean pasan de aplanadas a cilíndricas, dando lugar a la formación del **folículo primario**. A medida que se configura éste, aparece una membrana prominente, acelular y translúcida (entre el ovocito y las células foliculares) denominada **zona pelúcida**.

En esta etapa de la ovogénesis, comienzan a agregarse por fuera del folículo un número adicional de capas derivadas del tejido conectivo del ovario (estroma). Esta capa se denomina **teca folicular** y posteriormente se diferenciará en dos capas, la **teca interna** (muy vascularizada y glandular) y la **teca externa** (similar al estroma ovárico).

El desarrollo inicial del folículo se produce sin influencia hormonal significativa, pero a medida que se acerca la pubertad, la maduración folicular requiere la acción de la hormona foliculoestimulante (FSH) producida por la hipófisis sobre las células de la granulosa, que en este momento ya expresan receptores de membrana para esta hormona y responden produciendo estrógeno. Entre las células de la granulosa comienzan a formarse espacios que se llenan de líquido y la señal más clara del desarrollo posterior de los folículos es la coalescencia de estos espacios para formar un espacio mayor denominado **antro**, que es una cavidad llena de líquido llamado **líquido folicular**. Después de la formación del antro, el folículo se denomina folículo secundario.

Por efecto de múltiples influencias hormonales, el folículo aumenta de tamaño con rapidez y presiona contra la superficie del ovario. En este punto se denomina **folículo terciario o maduro (de De Graaf)**. Entre 10 y 12 horas antes de la ovulación se reanuda la meiosis. El óvulo, se localiza en un pequeño montículo de células que se llama **cúmulo oóforo**, situado en uno de los polos del antro que ha experimentado un gran crecimiento (Figura 3). Como resultado de la primera división meiótica se forman dos células hijas de diferentes tamaños. La más grande es el **ovocito secundario** mientras que la más pequeña se denomina **primer cuerpo polar**. Ambas células presentan 23 cromosomas con dos cromátidas cada uno y quedan por dentro de la zona pelúcida, rodeadas por células foliculares. Del grupo de folículos que empezaron su desarrollo en cada ciclo, sólo uno llega a madurar completamente (**folículo dominante**), el resto se torna atrésico. El folículo completamente maduro, antes de la ovulación, puede alcanzar un tamaño de 25 mm. Producida la ovulación, tanto el primer cuerpo polar como el ovocito, retoman la meiosis y se detienen en la metafase II. De suceder la fecundación, el ovocito dará lugar nuevamente a dos células hijas de diferente tamaño: el ovocito fecundado y el **segundo cuerpo polar** (célula hija más pequeña).



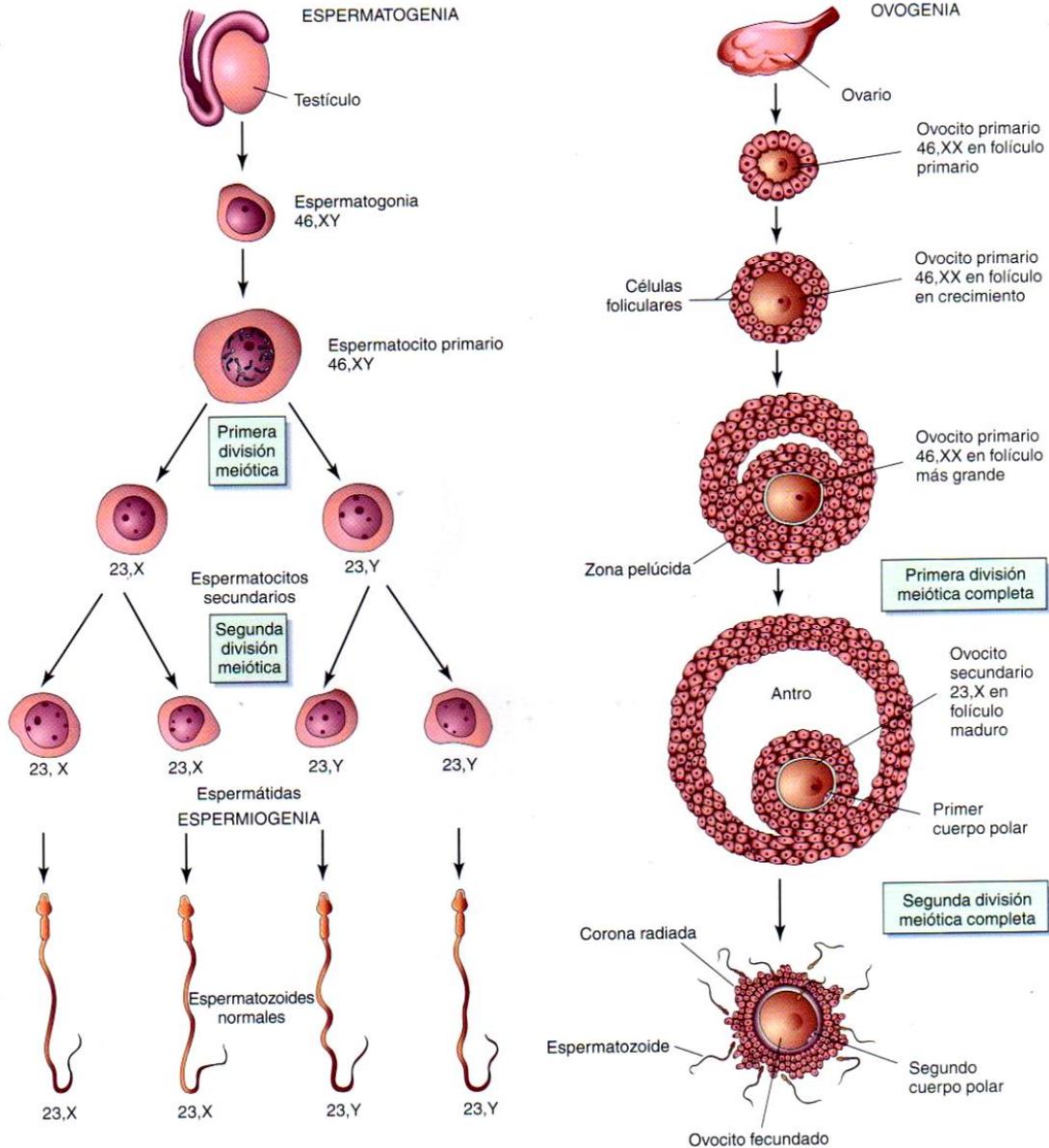
**Figura 3. Microfotografía electrónica de barrido de un folículo maduro en el ovario de rata.** El ovocito esférico (*centro*) está rodeado de las células más pequeñas de la corona radiada, que se proyectan hacia el antro. (X840.) (Cortesía de P. Bagavandoss, *Ann Arbor, Mich.*) (Carlson, B. M. (2014). *Embriología Humana y Biología del Desarrollo*).

La meiosis masculina comienza en la pubertad y continúa hasta edades avanzadas. A diferencia de lo que ocurre en los ovocitos primarios, no todas las **espermatogonias** entran en meiosis al mismo tiempo. Incluso, muchas de ellas se mantienen mitóticamente activas por un largo periodo. Así, el número de espermatogonias que han estado latentes en los túbulos seminíferos desde la etapa fetal, comienza a aumentar en la pubertad. Después de varias divisiones mitóticas, las espermatogonias experimentan cambios que las transforman en **espermatoцитos primarios**. Cada una de estas células, cuando entra en meiosis, tarda varias semanas en concluir la primera división, dando como resultado dos **espermatoцитos secundarios**, que inmediatamente entran en la segunda división meiótica. Después de ocho horas, se obtienen cuatro **espermátidas** haploides como descendientes de un único espermatoцитo primario. Cada espermátida experimenta un proceso de diferenciación denominado **espermiogénesis**, por el cual dará lugar a la formación de un **espermatozoide maduro**. También, durante este proceso se rompen los puentes citoplasmáticos que habían mantenido unidas a todas las células descendientes de un mismo espermatoцитo primario. La espermatogénesis humana dura aproximadamente 64 días.

Las células de Sertoli que recubren los túbulos seminíferos, responden a la hormona FSH, controlando la división, crecimiento y maduración de las células germinales.

Una vez que los espermatozoides alcanzaron su madurez morfológica, son liberados a la luz de los túbulos seminíferos. Sin embargo, son aún inmóviles e incapaces de realizar la fecundación. Desde los túbulos seminíferos son impulsados hacia el epidídimo, a través de los conductillos eferentes y la red testicular (de Haller) gracias a la contracción muscular de las paredes de estos conductos. Cuando llegan al epidídimo, los espermatozoides permanecen 12 días durante los cuales experimentan una maduración bioquímica (funcional). Transcurrido este tiempo, los espermatozoides adquieren motilidad propia y una cubierta glicoproteica que será muy importante para el proceso de capacitación que experimentará más adelante en el tracto femenino, antes de la fecundación del ovocito.

En la figura 4 se representa esquemáticamente un resumen de la gametogénesis masculina y femenina.



**Figura 4. Gametogénesis: transformación de las células germinales en gametas.** Los esquemas comparan la espermatogénesis y la ovogénesis. Nótese que las ovogonias no se representan debido a que se diferencian en ovocitos primarios antes del nacimiento. En cada etapa se muestra el complemento cromosómico de las células. La cifra designa el número total de cromosomas, incluyendo los sexuales (separados por comas) (Sadler, T. W. (2012). Langman. Embriología médica).

## Fecundación

La fecundación constituye una secuencia compleja de sucesos moleculares combinados que se producen por la fusión de un ovocito y un espermatozoide, y habitualmente ocurre en el tercio distal de las **trompas de Falopio**.

Diversas señales químicas (atrayentes) secretadas por el ovocito y las células foliculares que lo rodean, orientan a los espermatozoides capacitados hacia aquel.

A modo de resumen podemos mencionar que mediante la fecundación se consigue:

- a) Estimular la finalización de la segunda división meiótica en el óvulo
- b) Restablecer el número diploide de la especie
- c) Generar variabilidad genética
- d) Determinar el sexo cromosómico del embrión
- e) Producir la activación metabólica del ovocito fecundado e iniciar la segmentación del cigoto

## Segmentación

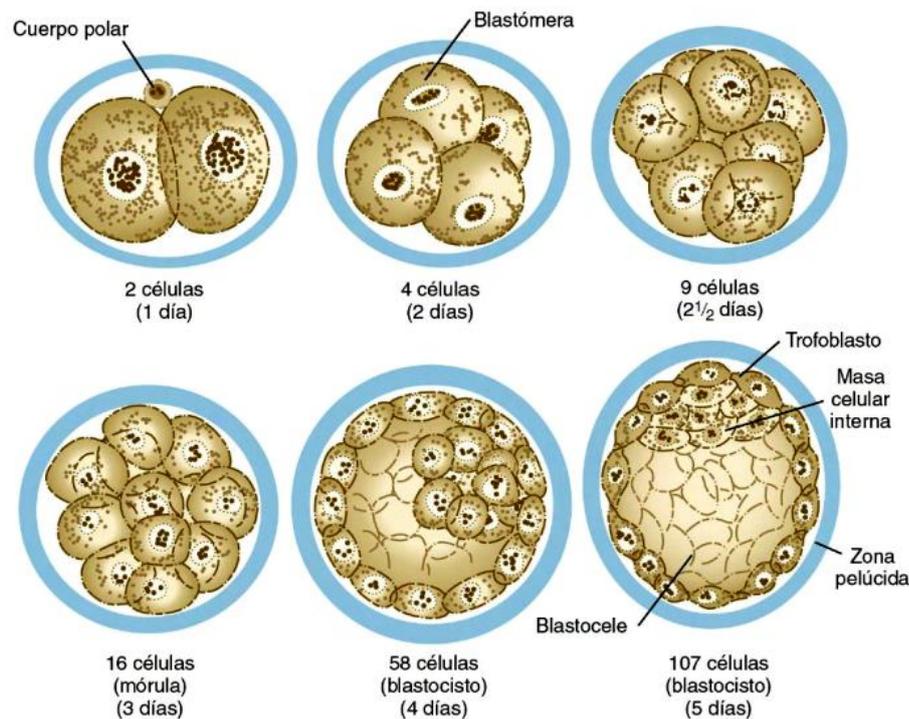
La fecundación libera al óvulo de un metabolismo lento y evita su desintegración final en el aparato reproductor femenino. Inmediatamente después de producirse, el cigoto experimenta un cambio metabólico llamativo y comienza un período denominado **segmentación** que dura varios días (Figura 5). A lo largo de este tiempo, el embrión, todavía rodeado por la zona pelúcida, es transportado por la trompa de Falopio y llega al útero. Unos 6 días después pierde la zona pelúcida y se adhiere al revestimiento uterino para implantarse.

La segmentación comienza unas 30 hs después de la fecundación y consiste en divisiones mitóticas repetidas del cigoto que conducen a un rápido aumento en el número de células embrionarias o **blastómeras**. Después del estadio de dos células, la segmentación de los mamíferos es **asincrónica**, ya que una de las dos blastómeras puede dividirse antes que la otra. Estas células se hacen más pequeñas con cada división dado que no hay aumento de masa durante este estadio del desarrollo. A partir de la etapa de 9 células, las blastómeras alteran su forma y se alinean estrechamente para formar una masa celular compacta. Esta **compactación** permite una mayor interacción entre las células y constituye un requisito previo a la separación de las blastómeras internas para conformar el **embrioblasto** del **blastocito**, tema que se desarrollará más adelante.

Cuando el embrión consta de 12 a 32 células se denomina **mórula** (derivado de la palabra latina que significa «mora», por su parecido a esta fruta). Las células internas de la mórula constituyen la **masa celular interna** y las células que las rodean componen la **masa celular externa**. La masa celular interna origina los tejidos propios del embrión, mientras que la externa forma el **trofoblasto**, que más adelante contribuirá a la formación de la **placenta**. Así, en cada blastómera se activan genes específicos, lo que determina que algunas de ellas den lugar a partes del embrión y otras a **anexos extraembrionarios**.

Al finalizar la etapa de mórula, entre las blastómeras internas comienza a formarse una cavidad que contiene agua con iones de sodio.

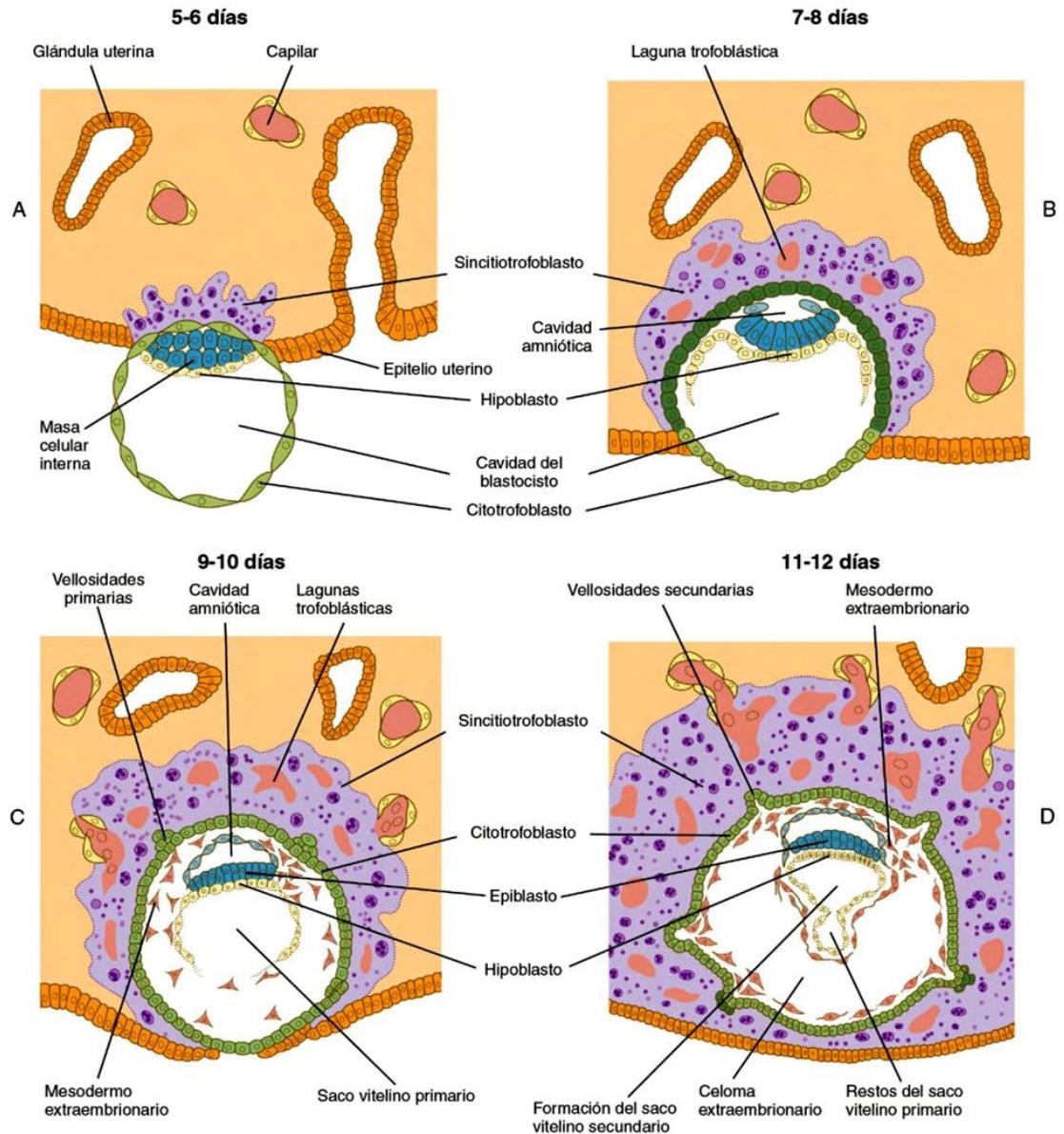
Este proceso, que tiene lugar unos 4 días después de la fecundación, se llama **cavitación**, y el espacio lleno de líquido recibe el nombre de **blastocelo (cavidad blastocística)**. En esta fase, el embrión en conjunto se denomina **blastocisto** y su volumen sigue siendo aproximadamente el mismo que el que tenía el cigoto. El extremo del blastocisto que contiene la masa celular interna se denomina **polo embrionario**, y el extremo opuesto **polo abembrionario**.



**Figura 5. Esquemas de las primeras fases de la Segmentación en los embriones humanos. Microfotografía electrónica de barrido de un folículo maduro en el ovario de rata. Los dibujos de los estadios de 58 y de 107 células representan secciones del embrión (Carlson, B. M. (2014). Embriología Humana y Biología del Desarrollo).**

El blastocelo, en las siguientes etapas del desarrollo, facilitará la migración de células para dar lugar al disco embrionario y sus anexos.

La segunda semana del desarrollo embrionario es de gran importancia, ya que en ella el blastocisto que se formó en los últimos días de la primera semana experimentará una serie de cambios que dan lugar al **disco embrionario bilaminar**, precursor de las tres hojas embrionarias: **ectodermo**, **mesodermo** y **endodermo** (Figura 6). De manera simultánea a la formación de este disco embrionario, se produce la **implantación**.



**Figura 6. Esquemas de la Formación del embrión bilaminar y etapas del proceso de implantación. A:** Nótese la diferenciación del hipoblasto a partir del macizo celular interno. El sincitiotrofoblasto está iniciando la invasión del estroma endometrial. **B:** La mayor parte del embrión se encuentra incluido en el endometrio; existe una formación incipiente de lagunas trofoblásticas. Están empezando a surgir la cavidad amniótica y el saco vitelino. **C:** Nótese la diferenciación de las dos láminas que componen el disco embrionario: epiblasto e hipoblasto. La implantación es casi completa, se están constituyendo las vellosidades primarias y está apareciendo el mesodermo extraembrionario. **D:** La anidación es completa; comienzan a formarse las vellosidades secundarias (Carlson, B. M. (2014). *Embriología Humana y Biología del Desarrollo*).

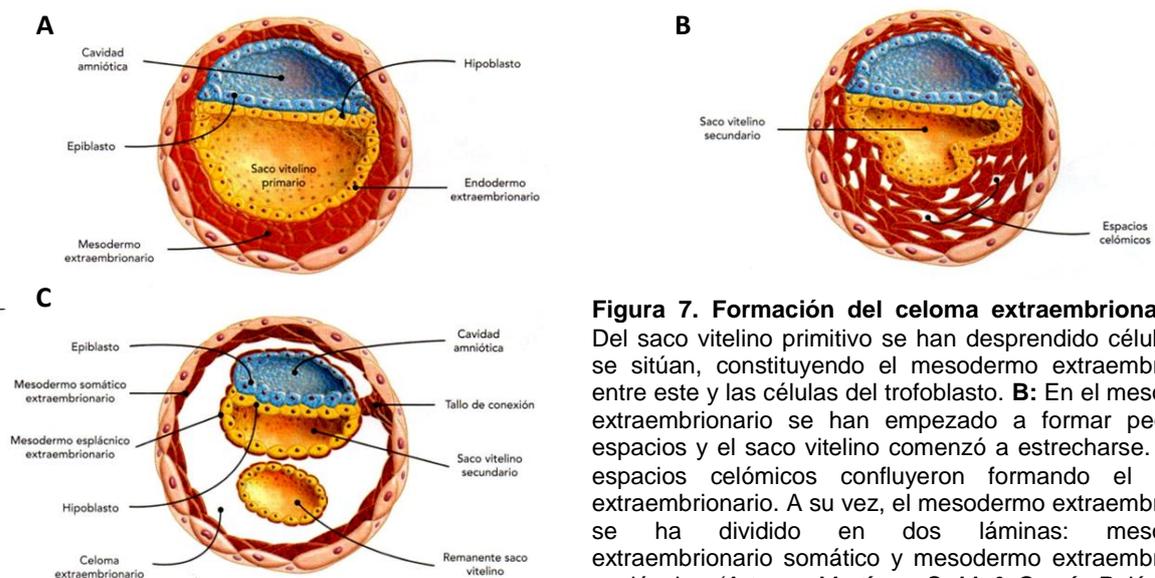
La implantación comienza cuando el blastocisto pierde la zona pelúcida que lo cubría y se adhiere al epitelio uterino a través de su polo embrionario. En este momento, el trofoblasto comienza a proliferar con rapidez y se transforma gradualmente en dos láminas: una interna (**citotrofoblasto**) y una externa multinucleada (**sincitiotrofoblasto**). El sincitiotrofoblasto produce enzimas que erosionan los tejidos maternos, permitiendo al blastocisto introducirse en el endometrio.

La masa celular interna del blastocisto comienza a adquirir una configuración epitelial y se diferencia en dos capas: una capa de células cúbicas pequeñas adyacentes a la cavidad del blastocisto, conocida como **hipoblasto** y una capa de células cilíndricas largas denominada **epiblasto**. Estas dos capas forman un disco plano, estadio del desarrollo conocido como **embrión bilaminar**. En este momento, aparece dentro del epiblasto, una pequeña cavidad que al agrandarse constituye la **cavidad amniótica**. Por otra parte, las células del epiblasto que migran y se localizan adyacentes al citotrofoblasto (**amnioblastos**) constituyen el **amnios**. Mientras tanto, las células del hipoblasto tapizan internamente el blastocele, originando el **saco vitelino primitivo**.

Hacia el onceavo o doceavo día del desarrollo, el embrión está completamente inmerso en el estroma endometrial y el epitelio superficial prácticamente cubre toda la abertura original de entrada en la pared uterina.

Avanzado el desarrollo, surge del saco vitelino una nueva población celular que forma el **mesodermo extraembrionario**, tejido conectivo que rodea al amnios y al saco vitelino (Figura 7). Este tejido aumenta de tamaño y aparecen en su interior pequeños espacios que se fusionan y forman una gran cavidad: el **celoma extraembrionario o cavidad coriónica**. Esta cavidad llena de líquido, rodea al amnios y al saco vitelino, excepto en la zona en la que el disco embrionario está unido al trofoblasto mediante un tallo de conexión, el **pedículo de fijación**. Así, el mesodermo extraembrionario se divide en dos porciones: **mesodermo extraembrionario somático o parietal** (recubre el amnios y el citotrofoblasto) y **mesodermo extraembrionario espláncico o visceral** (recubre el saco vitelino).

Con respecto al saco vitelino primitivo, comienza a estrecharse, hasta quedar dividido en dos porciones, una de ellas, la mayor, sigue relacionada al hipoblasto y recibe el nombre de **saco vitelino secundario**, mientras que la otra, más pequeña, queda como un remanente que terminará por desaparecer unos días más tardes (Figura 7).



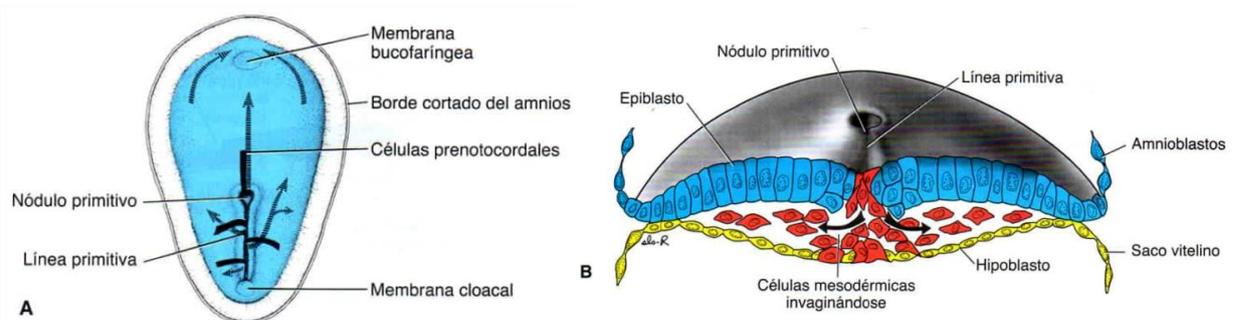
**Figura 7. Formación del celoma extraembrionario.** **A:** Del saco vitelino primitivo se han desprendido células que se sitúan, constituyendo el mesodermo extraembrionario entre este y las células del trofoblasto. **B:** En el mesodermo extraembrionario se han empezado a formar pequeños espacios y el saco vitelino comenzó a estrecharse. **C:** Los espacios celómicos confluyeron formando el celoma extraembrionario. A su vez, el mesodermo extraembrionario se ha dividido en dos láminas: mesodermo extraembrionario somático y mesodermo extraembrionario espláncico (Arteaga Martínez, S. M. & García Peláez, M. I. (2013). *Embriología Humana y Biología del desarrollo*).

## Gastrulación

La **gastrulación** es el acontecimiento más sobresaliente e importante de la tercera semana del desarrollo, ocurre aproximadamente entre los días 15 a 18. Por este proceso se establecen las tres hojas germinativas: ectodermo, mesodermo y endodermo. Durante este período, el disco bilaminar se convierte en trilaminar y el embrión se denomina **gástrula**.

El comienzo de la gastrulación se define con la formación de una **línea primitiva** en la superficie del epiblasto (Figura 8). Esta línea se forma por la proliferación y condensación de células del epiblasto en el plano medial del disco embrionario bilaminar. En el extremo cefálico de la línea se forma una elevación denominada **nódulo primitivo** que rodea a la **fosita primitiva**, una pequeña depresión.

La aparición de la línea primitiva permite establecer una polaridad en el embrión. Desde este momento es posible hacer referencia a un eje cráneo-caudal, extremos cefálico y caudal, superficies dorsal y ventral y lados derecho e izquierdo.



**Figura 8. Esquemas de un embrión de 16 días.** **A:** Vista dorsal, en el que se ha omitido el amnios para exponer el disco embrionario. **B:** Corte transversal que permite evidenciar la migración de las células mesenquimáticas desde la línea primitiva para desplazar al hipoblasto y dar origen al endodermo embrionario y posteriormente al mesodermo (Sadler, T. W. (2012). Langman. Embriología médica).

Durante la gastrulación, las células del epiblasto se desplazan hacia la línea primitiva y se invaginan por ella, ubicándose por debajo del epiblasto y entre las células del hipoblasto. Para poder realizar estos movimientos, las células que se invaginan deben elongarse, perder su lámina basal, cambiar su morfología (**células en botella** o **en matraz**) adquiriendo características propias de células mesenquimáticas. Estos cambios se conocen como transición epitelio-mesénquima.

Las primeras células que migran son las situadas en la región más anterior de la línea primitiva y se introducen en el hipoblasto, desplazando sus células para formar el endodermo embrionario. Posteriormente, las células del epiblasto que siguen invaginándose por la línea primitiva se ubican entre el epiblasto y el endodermo recientemente formado para dar lugar a los mesodermos intra y extraembrionario. Los estudios de marcado molecular de células, han determinado que la migración celular sucede en un orden establecido: las primeras en migrar forman el **mesodermo paraaxial** (paralelo al eje), luego migran las que dan lugar al **mesodermo intermedio** y **lateral** y por último las que formarán el **mesodermo extraembrionario** que recubre el trofoblasto y el saco vitelino. Finalmente, un grupo de células del epiblasto se invagina por el nódulo

primitivo y se desplaza cefálicamente dando lugar al **mesodermo axial**, formando la estructura que caracteriza a los cordados: la **notocorda**. Una vez concluida la gastrulación, el epiblasto que no invaginó, se transforma en ectodermo. De esta manera, el mesodermo intraembrionario se interpone entre el ectodermo y el endodermo, constituyéndose un embrión trilaminar. Las únicas dos regiones embrionarias donde no hay mesodermo, y por ende el embrión permanece bilaminar (sólo ectodermo y endodermo) son la **membrana bucofaríngea** (posición cefálica) y la **membrana cloacal** (posición caudal).

Para finalizar, cabe destacar, que de las tres hojas formadas durante la gastrulación se van a originar todas las estructuras y órganos del embrión (Figura 9).

ECTODERMO	ECTODERMO SUPERFICIAL	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Epidermis, cabello, uñas, glándulas de la piel y mamas</li> <li>• Hipófisis anterior</li> <li>• Esmalte dental</li> <li>• Oído interno</li> <li>• Cristalino</li> </ul>
	NEUROECTODERMO	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <b>Cresta neural:</b> ganglios y nervios sensoriales y craneales, ganglios simpáticos y parasimpáticos, médula de la glándula suprarrenal, dentina, melanocitos, cartilagos derivados de los arcos faríngeos, huesos de la cara, tejido conectivo de la cabeza, paredes de vasos y salida del corazón</li> <li>• <b>Tubo neural:</b> sistema nervioso central, retina, pineal e hipófisis posterior</li> </ul>
MESODERMO	MESODERMO DE LA CABEZA	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Cráneo</li> <li>• Tejido conjuntivo de la cabeza</li> <li>• Cemento</li> </ul>
	MESODERMO PARAAXIAL	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Músculo esquelético de la cabeza, tronco y extremidades</li> <li>• Esqueleto excepto el del cráneo</li> <li>• Dermis y tejido conjuntivo</li> </ul>
	MESODERMO INTERMEDIO	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Sistema urogenital</li> </ul>
	MESODERMO LATERAL	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Tejido conjuntivo y músculo de las vísceras</li> <li>• Membranas serosas: pleura, pericardio y peritoneo</li> <li>• Corazón</li> <li>• Células del tejido linfohematopoyético</li> <li>• Bazo</li> <li>• Corteza suprarrenal</li> </ul>
ENDODERMO		<ul style="list-style-type: none"> <li>• Epitelio y glándulas de tráquea, bronquios y pulmones</li> <li>• Epitelio y glándulas del tubo digestivo, parénquima del hígado y del páncreas</li> <li>• Epitelio de la vejiga urinaria y uraco</li> <li>• Epitelio de la faringe, cavidad timpánica, tuba auditiva y amígdalas</li> <li>• Células secretoras de la tiroides y paratiroides</li> <li>• Células reticuloepiteliales del timo</li> </ul>

Figura 9. Cuadro resumiendo los principales derivados de las tres hojas embrionarias formadas durante la gastrulación: ectodermo, mesodermo y endodermo (Arteaga Martínez, S. M. & García Peláez, M. I. (2013). *Embriología Humana y Biología del desarrollo*).

## **Bibliografía**

Arteaga Martínez, S. M. & García Peláez, M. I. (2013). Embriología Humana y Biología del desarrollo. Editorial Médica Panamericana, México.

Carlson, B. M. (2014). Embriología Humana y Biología del Desarrollo. 5ª Ed. Elsevier. España.

Flores, V. (2015). Embriología Humana. Bases moleculares y celulares de la histogénesis, la morfogénesis y las alteraciones del desarrollo. Orientada a la formación médica. 1ª Ed. Editorial Médica Panamericana. México.

Gilbert, S. F. (2010). Developmental Biology. 9ª Ed. Sinauer. USA.

Moore, K. L. & Persaud, T. V. N. (2004). Embriología Clínica. El desarrollo del ser humano. 7ª Ed. Elsevier. España.

Sadler, T. W. (2012). Langman. Embriología médica. 12ª Ed. Wolters Kluwer Health, S.A., Lippincott Williams & Wilkins. USA.