



Materia: Morfología y su función.

Dr. Miguel Basilio Robledo

SISTEMA TEGUMENTARIO

El sistema tegumentario está formado por la piel y los anexos o faneras. La piel es el órgano de mayor extensión en el cuerpo y consiste en una envoltura resistente y flexible, cuyo epitelio de revestimiento se continúa con los de los sistemas respiratorio, digestivo y génito-urinario, a nivel de sus orificios externos. Las principales funciones que desempeñan son: 1.- Protección. La piel evita la entrada de gérmenes patógenos, al ser semipermeable al agua y a drogas de uso externo. 2.- Regulación térmica. Ayuda a conservar la temperatura corporal. 3.- Excreción. La realiza mediante el sudor. 4.- Síntesis. En la piel se sintetiza la vitamina D y la melanina 5.- Discriminación sensorial. Debido a que la piel posee los receptores para el tacto, la presión, el calor, el frío y el dolor, mantiene una información al individuo sobre el medio ambiente que lo rodea. Las faneras, como estructuras, contribuyen también a las funciones de la piel ya mencionadas. Entre otras estructuras tenemos: el pelo, las uñas y las glándulas sudoríparas y sebáceas.

ESTRUCTURA HISTOLOGICA DE LA PIEL

La piel está constituida por dos capas que poseen diferentes estructura y origen: epidermis y dermis que están íntimamente relacionadas (figura 12.1). El espesor de la piel es variables, de 0,5-4 mm. O mas y "descansa" sobre un tejido conectivo laxo que también varía desde el tipo laxo hasta el adiposo. Este tejido se denomina hipodermis y no forma parte de la piel.

Epidermis

Como se observa en la figura 12.2 la epidermis es la parte más superficial de la piel y está constituida por un tejido epitelial estratificado plano queratinizado, donde se pueden apreciar varias capas o estratos que, en dependencia de su mayor o menor desarrollo permiten clasificar la piel en gruesa y delgada. La piel gruesa se haya en las palmas de las manos y las plan tas de los pies y se caracteriza por presentar una capa gruesa de queratina y por poseer una capa denominada lúcida que no existe en la piel delgada. La piel delgada también presenta queratina, pero en ella el grosor de la capa de queratina es mucho menor.

Piel gruesa

La observación a simple vista de la piel permite apreciar la presencia de surcos y elevaciones que son debidas a la disposición de las papilas en la dermis subyacente. Estos pliegues son más visibles en las palmas de las manos y en los dedos, y constituyen las huellas digitales. Al M/O la epidermis de la piel gruesa presenta cinco estratos o capas que desde la profundidad a la superficie son: basal, espinoso, granuloso, lúcido y córneo (Fig. 12.3).

Estrato basal.

Llamado también germinativo, está formado por una capa de células cilíndricas que presenta frecuentemente figuras en mitosis. Las células basales en interfase poseen núcleo grande y ovalado, y relativamente escaso citoplasma. El eje mayor celular, así como el nuclear, se disponen perpendicularmente a la membrana basal donde descansan estas células. La membrana basal no se distingue en las preparaciones ordinarias teñidas con H/E, pero puede observarse en preparaciones teñidas con la técnica de PAS y al M/E. Entre las células de la capa basal pueden observarse otros dos tipos de células: los melanocitos, células productoras de melanina y las células de Langerhans, que hoy se saben son macrófagos epidérmicos.

Estrato espinoso.

Recibe este nombre porque sus células muestran delgadas prolongaciones citoplasmáticas que le dan el aspecto de espinas y que relacionan las prolongaciones de unas células con las de otras. Esta capa está formada por varias hileras de células poliédricas, que se aplanan a medida que se aproximan a la superficie. Al M/E se ha demostrado que estas espinas intercelulares se forman por la presencia de desmosomas entre las células vecinas.

Estrato granuloso.

Es de grosor variable y posee células aplanadas y grandes: toma su nombre debido al gran contenido granular que presenta. Los gránulos son de queratohialina, intensamente basófilos, precursores de la queratina blanda. En esta capa es donde mueren las células epidérmicas.

Estrato lúcido.

Esta capa no es fácil de apreciar y cuando aparece lo hace como una línea clara y brillante, por encima del estrato granuloso. Este estrato está formado por varias capas de células que muestran núcleos imprecisos. En su citoplasma existe eleidina, sustancia que proviene de la transformación de la queratohialina (Fig. 1`2.4).

Estrato córneo.

Está compuesto por una serie de células de apariencia amorfa, planas y acidófilas. Estas son células muertas, donde todo el citoplasma está lleno de queratina. Las células más superficiales se descaman con facilidad.

Piel delgada

La piel delgada cubre todo el cuerpo menos las palmas de las manos y las plantas de los pies, y contiene menos glándulas sudoríparas que la piel gruesa. La presencia de pelos y glándulas sebáceas, así como la ausencia del estrato lúcido, la distinguen fácilmente. Estructura de la epidermis al

M/E Al M/E la epidermis está separada de la dermis por una membrana limitante, la membrana basal, que mide 50-70nm de grosor y que se une a la dermis mediante fibrillas reticulares que muestran periodicidad axial. Todas las células epidérmicas, incluso las del estrato córneo presentan desmosomas (Fig.12.5). En el citoplasma celular próximo a los desmosomas se aprecian numerosos filamentos, los desmosomas desempeñan una importante función en la adhesión intercelular de la epidermis. Las células basales muestran, además, hemidesmosomas, especializaciones de la membrana plasmática que se relacionan con la membrana basal. La matriz citoplasmática de las células basales es relativamente densa a los electrones y contienen filamentos aislados o en haces, numerosos ribosomas libres y polirribosomas, mitocondrias, aparato de Golgi, RER poco desarrollado. En la base de las células se observan a menudo vesículas pinocíticas. Las células espinosas contienen todos los componentes antes mencionados y otros denominados gránulos laminados, recubiertos por membrana. Estos gránulos son ovoides y miden de 0,1-0,5µm; están llenos de láminas paralelas de alrededor de 2 nm de grosor, orientados a lo largo del eje corto del gránulo. Estos gránulos aparecen primero próximos al aparato de Golgi y luego se observan en todo el citoplasma. Las células granulosas poseen organitos sintetizadores y numerosos haces de filamentos, así como gránulos laminados y de queratohialina. Los gránulos laminados aquí migran hacia la superficie celular y son descargados en el espacio intercelular. Los gránulos de queratohialina son redondeados y de tamaño variable, no están limitados por membranas y constan de partículas amorfas de 2 nm atravesados por haces de filamentos. Las células cornificadas muestran muy pocos organitos y están llenas de filamentos de 6-8 nm incluidos en una matriz amorfa. La membrana plasmática está modificada y mide de 15-20 nm de grosor. En general, la membrana plasmática de las células de la capa córnea es muy ondulada y se interdigita con las membranas plasmáticas de las células adyacentes. Los espacios intercelulares están llenos de un material denso a los electrones, derivado de los gránulos laminados. Recambio celular en la epidermis Funcionalmente el estrato basal es la capa germinativa donde mediante mitosis se preserva el número de células. Las células espinosas y las granulosas son células que se diferencian y las córneas son las células diferenciadas o los productos terminales de la epidermis; por tanto, podemos decir que la epidermis se renueva constantemente: la mitosis en la capa germinativa y la descamación superficial producen un estado de equilibrio que mantiene la integridad epidérmica. La queratinización no es más que una forma de diferenciación epitelial compuesta por dos estadios: una fase sintetizadora y otra fase degenerativa. En la primera, los filamentos, los gránulos de queratohialina y los laminados se forman en grandes cantidades. Luego de la secreción de los gránulos laminados, el resto del contenido celular, formado principalmente por filamentos y gránulos de queratohialina, se consolida en un material fibroso-amorfo que se envuelve por una cubierta celular engrosada. La capacidad estructural y la resistencia química de la capa protectora está asegurada por la presencia de grandes cantidades de proteína que contienen azufre, las cuales son insolubles debido a la existencia de enlaces covalentes. Son alfa proteínas como la miosina y la fibrina (Fig. 12.6). Estos dos tipos de proteínas en asociación dan flexibilidad, elasticidad y estabilidad a la capa córnea. La membrana plasmática modificada es el componente más resistente de dicha capa. Así, la protección de la epidermis depende fundamentalmente de las células córneas, y esta capa a su vez actúa como una barrera para el movimiento del material a través de la piel. La pérdida de los líquidos corporales o la trayectoria del agua dentro de la piel hacia espacios intercelulares, se evita mediante los grandes depósitos de lípidos bipolares entre las células córneas que se originan a partir del contenido de los gránulos laminados. DERMIS Es la capa de la piel sobre la cual "descansa" la epidermis; también se denomina corion. Es una capa de tejido conjuntivo constituida por dos regiones bien delimitadas: capa papilar y capa reticular (Fig. 12.7). La dermis papilar, de tejido conjuntivo laxo, se dispone formando protrusiones denominadas papilas dérmicas que determinan una ondulación en la epidermis (Fig. 12.8). La dermis papilar es la superior o más superficial que está en contacto con la epidermis y se extiende hasta los espacios que quedan entre las protrusiones epidérmicas, denominadas clavos epidérmicos interpapilares. Separando esta capa de la epidermis se encuentra una membrana basal, PAS positiva al M/O. En las papilas dérmicas podemos encontrar terminaciones nerviosas y una gran vascularización capilar importante para la nutrición de la epidermis, la cual contribuye a la coloración de la piel y a la regulación térmica. En esta capa las fibras colágenas son finas y se disponen paralelas a la superficie. Las fibras elásticas son finas. Además de los componentes fibrosos, la dermis

posee una sustancia de cemento que contiene glicosaminoglucanos ácidos (ácido hialurónico y sulfato de condroitina), cuya metacromasia es pronunciada en la dermis papilar próxima a la membrana basal. En la dermis papilar es frecuente encontrar células del tejido conjuntivo laxo, macrófagos, fibroblastos, mastocitos y otras. La dermis reticular es la más gruesa y está situada debajo de la papilar, donde las fibras colágenas se entretajan con otros haces fibrosos (elásticos y reticulares) formando una red; esta capa representa el verdadero lecho fibroso de la dermis. Las fibras colágenas muestran una dirección paralela a la superficie cutánea y forman líneas de tensión que son de gran importancia en la cirugía. Además de los elementos estudiados en la dermis papilar, es necesario señalar que en ella existen numerosos vasos sanguíneos, linfáticos y fibras nerviosas. Los vasos sanguíneos mayores proporcionan una red de conductos que se anastomosan y forman el plexo cutáneo, desde donde ascienden vasos hacia la dermis superior. Allí existe otra red anastomótica, el plexo subpapilar, que proporcionan vasos a cada papila dérmica; la porción venosa también muestra dos plexos. En ciertas áreas del cuerpo como en los dedos existen anastomosis directas arteriovenosas. Los linfáticos cutáneos drenan en los nódulos linfáticos regionales y se disponen también en plexos superficial y profundo. Las fibras nerviosas hacen de la piel un órgano extremadamente sensorial y algunas de sus terminaciones libres penetran en la epidermis.

COLOR DE LA PIEL Los factores que influyen en la coloración de la piel son los pigmentos caroteno y melanina, y la sangre de los capilares. El caroteno es un pigmento amarillento presente en el estrato córneo y en los adipocitos de la dermis. La melanina, como habíamos planteado, es el pigmento más importante de la piel. Su color varía desde el amarillo pardo hasta el negro y se encuentra principalmente en la capa basal de la epidermis; es sintetizada por células especializadas de la epidermis, denominadas melanocitos. La melanina es un polímero denso de alto peso molecular e insoluble, que se forma a partir de la tirosina. La tirosina en presencia de una enzima aeróbica, la tirosinasa, se transforma en dihidroxifenilalanina (DOPA) y de ésta a dopaquinona; la conversión de estos aminoácidos constituye el paso inicial en la formación de la melanina. En los cortes histológicos ordinarios los melanocitos se presentan como células pequeñas entremezcladas con las células basales, y en dichos cortes se identifican mejor cuando se incuban en una solución de DOPA. Aparecen como una malla discontinua de células dendríticas, cuyas prolongaciones van a todas direcciones. Al M/E los melanocitos no muestran desmosomas; poseen unos gránulos pequeños denominados melanosomas, en los cuales se sintetiza la melanina. Los melanosomas y su contenido migran a las prolongaciones dendríticas y allí secretan hacia el exterior de la célula. Los melanosomas, por su número, tamaño y patrón de distribución funcionan absorbiendo luz ultravioleta y producen la pigmentación de la piel. El grado de pigmentación varía en las diferentes regiones del cuerpo, por lo que existen zonas de pigmentación más intensa, tales como axilas, escroto, pene, labios mayores, pezón, areola y región perianal. La exposición al sol intensifica la pigmentación melánica, por oscurecimiento de la melanina existente y por incremento en la síntesis de nueva melanina. Existen también el déficit de melanina, albinismo, que es el resultado de la incapacidad de los melanocitos para sintetizar melanina. En la dermis aparecen algunas células que contienen melanina, los cromatóforos; estos no producen el pigmento, sino que lo facilitan. La cantidad de sangre que circula por la piel, su contenido de hemoglobina y su grado de oxigenación confieren a la piel un tinte que varía entre el rojizo, rosado o violáceo, principalmente en individuos de piel blanca.

FANERAS Las faneras o anejos de la piel son los pelos, las uñas y las glándulas sudoríparas y sebáceas.

PELOS El pelo propiamente dicho, es decir, el tallo visible al exterior y la raíz situada en el espesor de la dermis, está formado por células epiteliales queratinizadas (Fig. 12.9 a y b). En el hombre existen dos variedades de pelo: vello y pelos gruesos; estos últimos pueden estar intensamente pigmentados. El pelo grueso está constituido por tres capas: médula, corteza y cutícula. Médula. Está formada por dos o tres capas de células cúbicas separadas por espacios de aire o líquido; estas capas poseen queratina blanda. La médula está generalmente poco desarrollada en el hombre. Corteza. Es gruesa y posee queratina dura. Sus células contienen gránulos finos de pigmento que le dan el color, el cual es modificado por el aire que se acumula entre los espacios intercelulares. Cutícula. Está formada por células aplanadas escamosas de queratina dura que se cubren unas a otras como las tejas de un techo y muestran bordes libres dirigidos hacia el exterior. Esta capa forma la cubierta superficial del pelo. Los vellos carecen de médula, la que puede faltar también en algunos pelos del cuero cabelludo, o estar presente sólo en parte del tallo. La mayor parte del pelo lo constituye la corteza, y la mayoría del pigmento del pelo coloreado se encuentra

en los espacios intercelulares y dentro de las células corticales. El aumento de espacios aéreos entre las células, junto a la pérdida del pigmento, genera el pelo canoso. La raíz del pelo es la porción que se inserta en la piel, en el interior del folículo piloso. La región inferior del folículo se ensancha y forma el bulbo piloso, el cual se invagina en su extremo inferior mediante una proyección cónica de la dermis denominada papila pilosa; esta contiene los vasos sanguíneos que aportan los nutrientes a las células en crecimiento del bulbo piloso.

Folículo piloso El folículo piloso está constituido por un componente epitelial interno y un componente conjuntivo externo. La parte epitelial deriva de la epidermis y está compuesta por una vaina epitelial interna y otra externa. La porción conjuntiva se forma a partir de la dermis. La vaina epitelial interna se corresponde con las capas superficiales de la epidermis, las que se han especializado y dan origen a tres capas. La más interna, cutícula, donde los bordes libres se engranan con los bordes libres de la cutícula del pelo. Las células son escamosas y se cubren "en teja", de abajo hacia arriba. Por la parte externa de la cutícula se presenta una capa de células alargadas, denominadas capa de Huxley, células que contienen gránulos similares a los de queratohialina, aunque difieren químicamente de ellos; reciben el nombre de gránulos de trichohialina y se tiñen con la eosina. La siguiente capa es la capa de Henle, formada por células aplanadas que contienen queratina. La vaina epitelial externa es una continuación del estrato de Malpighi. Las células de la capa externa son cilíndricas y en su superficie se continúan con las células espinosas del estrato espinoso de la epidermis. La porción conjuntiva del folículo presenta tres capas: membrana vítrea, banda clara adyacente a las células cilíndricas de la vaina epitelial externa, es la lámina basal; capa media, tejido conjuntivo fino con fibras orientadas circularmente, y la capa más externa, poco desarrollada y con fibras elásticas y, colágenas, estas últimas dispuestas longitudinalmente. Una banda de fibras musculares lisas, el músculo erector del pelo, está fijado por un extremo a la capa papilar de la dermis y, por el otro, a la vaina de tejido conjuntivo del folículo piloso. Cuando el músculo se contrae por diversos estímulos (frío, miedo, etc.), mueve el pelo y lo coloca en su posición más vertical, deprimiendo al mismo tiempo la piel en la región de su inserción y, elevando la piel de la región inmediata al pelo. La piel se pone "carne de gallina", como se denomina comúnmente.

GLÁNDULAS SEBÁCEAS Como ya se explicó, en el tercio superior del pelo la vaina radicular externa prolifera y se diferencia en células que constituyen una glándula sebácea (Fig. 12.10). Las glándulas sebáceas no existen en las palmas de las manos ni en las plantas de los pies, y son numerosas en la cara y el cuero cabelludo. Se consideran típicas glándulas holocrinas. Generalmente las glándulas sebáceas forman parte integral del folículo pilosebáceo y vacían su contenido en el canal folicular a través de un corto conducto. Las glándulas sebáceas que no están asociadas con el pelo vierten su secreción en la superficie. Las glándulas sebáceas son andrógenodependientes y poseen células productoras de lípidos. Las células más externas del acino glandular, las basales, se apoyan sobre la lámina basal, similar a la epidérmica. Las células germinativas de la glándula son pequeñas, aplanadas o cuboidales y densamente basófilas. A medida que se profundiza en el acino las células se cargan de lípidos, aumentan de tamaño, sus núcleos se distorsionan y desintegran; las células se rompen y forman el sebo, que es el producto lipídico de las glándulas. Al microscopio electrónico se diferencian tres tipos celulares: basales, que contienen abundante RER, ribosomas libres, glucógeno, mitocondrias y filamentos; parcialmente diferenciadas, con abundante REL y lípidos cubiertos por membrana; y más diferenciadas, que muestran un núcleo de forma irregular y citoplasma ocupado por lípidos que comprimen restos o bridas citoplasmáticas.

GLÁNDULAS SUDORÍPARAS Están situadas en la hipodermis y se localizan en casi toda la piel, excepto en labios y tímpano. Son de dos tipos: apocrinas y ecrinas. Las apocrinas están restringidas a las axilas, la región anogenital, la areola mamaria y el conducto auditivo externo (glándulas ceruminosas) y a los párpados (glándulas de Moll). Son estimuladas por las hormonas sexuales y aparecen en la pubertad. Estas glándulas son grandes, ramificadas, tubulares y se abren en la porción superior del folículo piloso. Sus túbulos tienen un tipo único de células secretorias eosinófilas cuboidales o cilíndricas, con el núcleo redondeado y localizado hacia la base, y nucleolo prominente. Rodeando a las células secretorias existen células mioepiteliales (Fig. 12.3b). Las glándulas sudoríparas apocrinas producen un líquido viscoso que contiene cromógenos y proteínas. Responden a estímulos tales como el miedo y el dolor; su secreción es inodora, pero se vuelve odorífera cuando se combina con las bacterias cutáneas. Las ecrinas abren directamente en la piel mediante un conducto tortuoso, y se distribuyen por toda la superficie corporal excepto en los labios, el glande, la superficie interna del

prepucio y los labios menores. Son más densas en las palmas de las manos y las plantas de los pies, donde sus conductos se abren en las elevaciones como agujeritos. En el túbulo glandular existen tres tipos de células: en la periferia del túbulo, una capa de células mioepiteliales que se encuentran sobre una lámina basal (las células mioepiteliales son células fusiformes dispuestas paralelamente al túbulo), células secretorias, que pueden ser claras y apoyarse sobre las mioepiteliales o sobre la lámina basal, y oscuras de citoplasma basófilo. Al M/E las células claras contienen abundantes mitocondrias, glucógeno y REL desarrollado; entre las células claras existen canalículos que se abren a la luz del túbulo; las células oscuras están llenas de vacuolas densas a los electrones que contienen mucina, y la superficie luminal posee gran cantidad de microvellosidades. Además, se aprecia que el conducto excretor posee doble fila de células y la luz está tapizada por un material acidófilo. Las glándulas están inervadas por fibras nerviosas simpáticas postganglionares, y responden también a estímulos colinérgicos y a drogas adrenérgicas.

Uñas Las uñas son placas córneas rectangulares unidas al lecho ungueal, son semitransparentes y muestran el color de los tejidos subyacentes ricos en vasos sanguíneos. Cerca del pliegue proximal se observa una zona blanquecina semicircular denominada lúnula, la cual no es más que la matriz que contiene células epiteliales empaquetadas desde donde la uña crece. En la base de la matriz las células más profundas son cilíndricas y por encima de ellas hay varias capas de células poliédricas. Ambos tipos celulares poseen grandes núcleos y su citoplasma contiene tonofibrillas. A medida que las células se aproximan a la superficie se hacen mayores y se aplanan; contienen más tonofibrillas, pero no poseen queratohialina. Las células córneas son planas. Al M/E la matriz se separa de la dermis por una membrana basal. Las células de la matriz son similares a las basales epidérmicas, son las células germinativas y, por tanto, son responsables del crecimiento continuo de las uñas. Las células poliédricas contienen masas proteicas fibrosas y amorfas insolubles denominadas queratina de la uña, con un alto contenido de azufre que explica la alta estabilidad y su resistencia química.

COMPONENTES CELULARES Y TISULARES DEL SISTEMA LOCOMOTOR.

El sistema locomotor está integrado por un conjunto de células y tejidos que, únicamente relacionados entre sí, y funcionando de manera armónica y coordinada con el sistema nervioso, permiten que se produzca movimiento.

TEJIDO OSEO.

El tejido óseo, denominado comúnmente hueso, forma la base o sostén del sistema locomotor. Constituye el esqueleto del organismo. Gracias a la presencia de los huesos y su disposición en el espacio, el ser humano conserva su forma y puede adoptar diversas posturas. Los huesos también cumplen otras funciones, por ejemplo, sirven para alojar y proteger a tejidos y órganos vitales; la cavidad craneana al cerebro y el agujero vertebral a la médula espinal; la cavidad torácica al corazón y pulmones; la cavidad interna de los huesos a la médula ósea o hematopoyética. En el tejido óseo se almacenan sales de calcio y fósforo. En los huesos se insertan los músculos a través de tendones o directamente sobre la superficie ósea. Generalmente dos o más huesos se relacionan entre sí por la inserción de un músculo común. La acción de contracción y relajación funciona como palanca que permite el movimiento entre un conjunto de huesos vecinos, movimiento facilitado por las articulaciones que los unen. El tejido óseo es un tejido duro, de consistencia rígida. Está constituido por células y por una matriz ósea, sustancia intercelular calcificada, integrada por componentes orgánicos: amorfo y fibrilar e inorgánicos: sales de calcio y fósforo.

CÉLULAS DEL TEJIDO ÓSEO.-

Son cuatro tipos: Osteógenas. Denominada también osteoprogenitoras. Derivan de células mesenquimatosas que tienen una potencialidad dependiente de la concentración de oxígeno existente en el microambiente que las rodea. Se diferencian en osteógenas, si los niveles de oxígeno son elevados o, en condrógenas si la concentración de oxígeno, en el lugar que las rodea, disminuye notablemente.

Osteoblastos. Son células de forma ligeramente cilíndrica y con un citoplasma rico en retículo endoplásmico rugoso (basofilia citoplasmática), con núcleo ovalado localizado en el tercio basal. Los osteoblastos son los responsables de generar la sustancia intercelular orgánica, denominada osteoide, constituida por matriz amorfa: (G.A.Gs, osteopontina, osteonectina y osteocalcina) y fibras colágenas tipo I, y de depositar en el osteoide cristales de fosfatos y carbonatos de calcio (matriz inorgánica). Las fibras colágenas se unen entre sí, mediante matriz amorfa (G.A.Gs y glicoproteínas) que actúan como sustancias cementantes, formando láminas concéntricas o trabeculares. En este conjunto de matriz orgánica u osteoide, se depositan las sales de calcio, en la forma de cristales de hidroxiapatita [$\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$].

c) Osteocitos.- Los osteocitos son los osteoblastos que quedan atrapados entre la matriz ósea calcificada, dentro de cavidades llamadas lagunas óseas. Se mantienen unidos con otros osteocitos mediante una serie de prolongaciones celulares que se proyectan en la matriz ósea a través de los canalículos óseos. Con estas características morfológicas los osteocitos se visualizan como pequeñas arañas. El cuerpo celular adopta la forma de una almendra del cual se emergen abundantes prolongaciones citoplasmáticas. La comunicación entre las prolongaciones de osteocitos vecinos se efectúa mediante uniones tipo nexo o hendidura. Cada laguna ósea alberga un solo osteocito. La función de los osteocitos es mantener el intercambio de sustancias nutritivas entre los vasos sanguíneos del tejido óseo y la matriz ósea y depositar o extraer pequeñas cantidades de sales de calcio cuando el metabolismo del hueso así lo requiere. Su actividad está coordinada por acción hormonal a través de las hormonas calcitonina y paratohormona (hormonas tiroidea y paratiroidea respectivamente).

Los osteocitos en el interior de hueso joven o hueso maduro tienen un comportamiento funcional secretor de matriz ósea diferente, relacionada con la menor o mayor necesidad que requiere el hueso para mantener y modular los procesos metabólicos de este tejido. Así mismo la regulación de la presencia de calcio en la sangre se encuentra relacionada por la actividad de los osteocitos. En ciertas condiciones de requerimiento de calcio en la sangre los osteocitos pueden modificar su comportamiento funcional y llevar a cabo funciones limitadas de resorción ósea se clasifican en:

- a) Osteocitos en latencia o de hueso maduro. La producción de matriz ósea es mínima. Probablemente se activan cuando el hueso maduro requiere ser remodelado internamente.
- b) Osteocitos formativos o de hueso joven. Poseen abundante R.E.R y aparato de Golgi muy desarrollado. Secretan abundante matriz amorfa y fibrilar que después se impregna de cristales de calcio.
- c) Osteocitos resorptivos en hueso maduro. Funcionan especialmente en la regulación de la calcemia. Resorben cristales de hidroxiapatita para incrementar las concentraciones de calcio en la sangre colaborando de esta manera con la actividad de los osteoclastos.

Osteoclastos.- son células grandes (miden de 50 a 150 micrómetros de diámetro, multinucleadas, pueden tener hasta 50 núcleos; presentan un citoplasma acidófilo. Se localizan en la superficie interna de los huesos densos o de las trabéculas óseas. Los osteoclastos derivan de precursores sanguíneos similares a los que originan monocitos, los cuales al arribar a las zonas de formación de tejido óseo se fusionan para formar los osteoclastos. La fusión se produce por factores específicos liberados por osteocitos o por osteoblastos.

Son células que tienen receptores membranales para sus factores estimulantes secretados por los osteoblastos para la calcitonina. Los osteoclastos ocupan excavaciones superficiales en los bordes del tejido óseo en remodelación llamadas lagunas de Howship que señalan zonas de reabsorción del hueso.

Actividad metabólica del osteoclasto durante la resorción ósea.

Para que se produzca la resorción ósea es necesario que se generen dos procedimientos bioquímicos para el desgaste del hueso: a) la descalcificación de la matriz ósea y posteriormente b) la digestión del material orgánico: fibras colágenas y las proteínas de adhesión. La extracción de los cristales de hidroxiapatita requiere de un medio acidificado esto se produce porque los osteoclastos poseen en el citoplasma anhidrasa carbónica que genera ácido carbónico (H_2CO_3) a partir del dióxido de carbono y agua. Posteriormente el ácido carbónico se disocia en bicarbonato (HCO_3^-) y un protón $^+$. Utilizando las bombas protónicas dependientes de ATP los protones se transportan a través de las microvellosidades del borde rugoso y causan en el microambiente subyacente un pH bajo (4 ó 5). Esta bahía de resorción se encuentra sellada por la zona clara para evitar que el resto de la superficie de la laminilla ósea sea atacada por el ácido generado. El medio ácido inicia la degradación de la hidroxiapatita y la transforma en iones de calcio, fosfatos solubles y agua.

MATRIZ ÓSEA.

Está integrada por una porción orgánica y una porción inorgánica.

- a) Matriz orgánica. Está constituida por: Matriz amorfa. Conformada por glucosaminoglicanos, proteoglicanos, agreganos (glicoproteínas) y moléculas de adhesión como la osteonectina, la osteocalcina y la osteopontina. La osteonectina interviene como adhesivo entre las fibras colágenas y los cristales de hidroxiapatita, la osteopontina relaciona las células del tejido óseo a la matriz ósea y la osteocalcina facilita el depósito de las sales de calcio en las estriaciones electrónicas de las fibras colágenas. Todas ellas poseen mucha afinidad a la hidroxiapatita. La síntesis de estas proteínas es estimulada por la vitamina D.
- b) Matriz fibrilar. Constituida por fibras de colágena tipo I. Se ha demostrado que en las estriaciones electrónicas de la estructura periódica de las fibrillas de colágena se depositan los cristales de hidroxiapatita por una actividad intensa de la enzima fosfatasa alcalina encargada de extraer las sales de calcio de los capilares sanguíneos vecinos a los centros de osificación y calcificación y las deposita en los lugares antes mencionados. Este depósito se realiza por la presencia y actividad de las glicoproteínas osteocalcina y osteonectina. Ambos componentes orgánicos, sintetizados y secretados por las células osteógenas y los osteoblastos constituyen una trama densa y de gran estabilidad tisular denominada osteoide, una base consistente en donde se depositarán los cristales de sales de calcio (fosfatos y carbonatos) por actividad de los osteoblastos.
- c) Matriz inorgánica. Está representada por el depósito en la matriz orgánica, de sales de calcio en la forma de cristales de hidroxiapatita $[Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2]$.

Periostio.-

Todos los huesos están íntimamente rodeados por una capa de tejido conjuntivo denso irregular - el periostio - sumamente vascularizada e innervada. Esta capa se adhiere fuertemente a la superficie externa de los huesos mediante haces de fibras colágenas denominadas fibras de Sharpey, que se introducen en forma perpendicular desde el periostio hacia las laminillas más externas del hueso denso o compacto). En las articulaciones sinoviales principalmente las superficies articulares epifisarias cartilaginosas carecen de periostio. El periostio está compuesto por dos capas: una fibrosa externa y otra celular interna integrada principalmente por células osteógenas u osteoprogenitoras. Endostio.- En la superficie interna de la diáfisis los huesos largos poseen una capa muy fina de tejido conjuntivo laxo con predominio de células osteógenas y osteoblastos denominada endostio.

ESTRUCTURA MICROSCÓPICA DEL TEJIDO ÓSEO.

El tejido óseo durante su proceso de formación y maduración se clasifica en dos tipos: hueso primario o inmaduro; es el que existe durante los procesos de osificación o de reparación del tejido óseo y el hueso secundario o maduro constituido por una serie de laminillas óseas de 5 a 7 m μ de grosor, paralelas o concéntricas. Entre ellas se disponen los osteocitos dentro de lagunas óseas y, relacionados entre sí por sus prolongaciones que ocupan los canalículos óseos. El tejido óseo secundario o maduro se organiza de dos formas: a) Hueso esponjoso o trabecular. Está constituido por trabéculas o espículas óseas, en ellas, las laminillas óseas forman estructuras laminares que se disponen de manera tridimensional constituyendo una especie de red de aspecto esponjoso.

Las trabéculas se orientan de forma paralela con relación a las grandes fuerzas de presión como en el caso de los cuerpos vertebrales o a los esfuerzos que se realizan en las articulaciones que flexionan una estructura sobre otra por ejemplo la articulación de la cadera (cabeza del fémur) o la epífisis distal del mismo hueso en la articulación de la rodilla. La presencia de este tipo de hueso en las epífisis asegura una gran resistencia mecánica con la existencia de escaso material y con peso reducido.

En los espacios intertrabeculares se sitúa la médula ósea: hematopoyética o roja y la amarilla, conformada por células almacenadoras de lípidos, similares a las células adiposas. La disposición reticular trabecular y la gran cantidad de vasos sanguíneos que acompañan a las trabéculas o espículas garantizan un aporte de nutrimentos a las células de la médula ósea o hematopoyética y también sirven para transportar las células sanguíneas maduras a la circulación general.

b) Hueso denso o compacto. En este tipo de hueso las laminillas óseas se disponen de manera circular y concéntrica alrededor de un conducto denominado de Havers, ocupado por escasa cantidad de tejido conjuntivo, células osteógenas y por donde discurren pequeños vasos sanguíneos. Las unidades morfológicas del tejido óseo (maduro) están constituidas por laminillas óseas que miden de 4 a 8 μ m de grosor y varios centímetros de longitud. Éstas se disponen de manera concéntrica alrededor de un vaso sanguíneo. En conjunto integran estructuras cilíndricas denominadas sistemas de Havers u osteonas (Fig. tej. Óseo 25, 26, 27), estructuras que miden de 30 a 120 m μ de diámetro. Los vasos sanguíneos de osteonas vecinas establecen comunicación lateral entre ellos a través de unos conductos denominados de Volkman. La unión de las laminillas óseas calcificadas genera la formación de espacios lenticulares dispersos alrededor de los osteocitos, dichos espacios se denominan lagunas óseas. En las preparaciones de hueso desgastado se visualiza que de las lagunas se proyectan a otras lagunas óseas abundantes canalículos delgados cuyas extremidades se anastomosan entre sí.

Osificación El tejido óseo tiene origen mesodermal.

Se desarrolla embriológicamente siempre en lugares en los que el tejido mesenquimatoso ha originado previamente un tejido conjuntivo menos especializado: láminas conjuntivas densas o tejido cartilaginoso. Este reemplazo de un tejido conjuntivo por otro que posee mayor especialización y diferenciación reafirma la calidad de plasticidad que poseen los tejidos conjuntivos o de sostén.

Existen dos tipos de osificación: a) Osificación membranosa o conjuntiva o sindesmótica. b) Osificación cartilaginosa o endocondral. La osificación conjuntiva o membranosa forma tejido óseo a partir de láminas o membranas conjuntivas. La osificación cartilaginosa o endocondral origina tejido óseo a partir de un molde cartilaginoso que tiene una forma similar, pero en pequeño, del hueso al que dará origen. Generalmente los huesos planos se forman mediante la osificación conjuntiva o membranosa y los huesos largos, cortos e irregulares a través de la osificación endocondral o cartilaginosa. Cualquiera de

los dos procesos de osificación originarán los dos tipos de tejido óseo que se conocen: hueso esponjoso o trabecular (espículas o trabéculas óseas) y hueso denso o compacto (sistemas de Havers). Osificación membranosa o conjuntiva. Este tipo de osificación se inicia en el interior de una membrana conjuntiva, constituida por: a) Numerosas células mesenquimatosas en proceso de diferenciación celular para transformarse en células osteógenas u osteoprogenitoras, b) Abundantes vasos sanguíneos, responsables de provocar en el lugar de la osificación, un incremento del nivel de oxígeno en el territorio tisular, c) Cantidades variables de matriz ósea amorfa (glucosaminoglicanos, proteínoglicanos, y glicoproteínas). d) Algunas fibras colágenas inmaduras (colágena tipo I). Las células osteógenas proliferan activamente, sintetizan y secretan las sustancias antes mencionadas. Al proseguir la diferenciación celular, las células osteógenas adoptan una forma poligonal cuboidea o ligeramente cilíndrica, con un citoplasma basófilo, núcleo excéntrico y se transforman en osteoblastos. Estos se disponen en un principio en forma irregular alrededor de la zona de producción de matriz ósea orgánica pero poco después se alinean en la superficie de la lámina conjuntiva primaria que ellas mismas secretan; emiten una serie de prolongaciones las cuales les permiten unirse a osteoblastos vecinos. La lámina conjuntiva o eje fibroso está constituido por pequeños haces de fibras colágenas, embebidas en la matriz ósea amorfa (osteomucoide). Presencia y actividad de G.A.Gs., proteínoglicanos y glicoproteínas (moléculas de adhesión celular; ver componentes de la matriz ósea orgánica). Las fibras colágenas unidas entre sí, por la matriz amorfa, integran un complejo orgánico llamado osteoide. Al establecer conexiones con otros osteoblastos mediante delgadas prolongaciones citoplasmáticas y también con el endotelio de los capilares sanguíneos; se encargan de extraer, de la circulación sanguínea, sales de calcio, (fosfatos y carbonatos). Posteriormente Los osteoblastos, utilizando un complicado proceso enzimático en el cual interviene activamente La enzima fosfatasa alcalina propician el depósito en la matriz ósea orgánica de las sales de calcio en la forma de cristales de hidroxapatita.

Sistema circulatorio

GENERALIDADES El sistema cardiovascular está formado por el corazón y los vasos sanguíneos: arterias, venas y capilares. Se trata de un sistema de transporte en el que una bomba muscular (el corazón) proporciona la energía necesaria para mover el contenido (la sangre), en un circuito cerrado de tubos elásticos (los vasos).

CORAZÓN ANATOMÍA MACROSCÓPICA Localización El corazón es un órgano musculoso formado por 4 cavidades. Su tamaño es parecido al de un puño cerrado y tiene un peso aproximado de 250 y 300 g, en mujeres y varones adultos, respectivamente. Está situado en el interior del tórax, por encima del diafragma, en la región denominada mediastino, que es la parte media de la cavidad torácica localizada entre las dos cavidades pleurales. Casi dos terceras partes del corazón se sitúan en el hemitorax izquierdo. El corazón tiene forma de cono apoyado sobre su lado, con un extremo puntiagudo, el vértice, de dirección anteroinferior izquierda y la porción más ancha, la base, dirigida en sentido posterosuperior.

Pericardio La membrana que rodea al corazón y lo protege es el pericardio, el cual impide que el corazón se desplace de su posición en el mediastino, al mismo tiempo que permite libertad para que el corazón se pueda contraer. El pericardio consta de dos partes principales, el pericardio fibroso y el seroso.

El pericardio fibroso, más externo, es un saco de tejido conjuntivo fibroso duro no elástico. Descansa sobre el diafragma y se continúa con el centro tendinoso del mismo. Las superficies laterales se continúan con las pleuras parietales. La función del pericardio fibroso es evitar el excesivo estiramiento del corazón durante la diástole, proporcionarle protección y fijarlo al mediastino.

El pericardio seroso, más interno, es una fina membrana formada por dos capas: a. la capa más interna visceral o epicardio, que está adherida al miocardio. b. la capa más externa parietal, que se fusiona con el pericardio fibroso. Entre las hojas parietal y visceral hay un espacio virtual, la cavidad pericárdica, que contiene una fina capa de líquido seroso, el líquido pericárdico, que reduce la fricción entre las capas visceral y parietal durante los movimientos del corazón.

Pared La pared del corazón está formada por tres capas: • Una capa externa, denominada epicardio, que corresponde a la capa visceral del pericardio seroso. • Una capa intermedia, llamada miocardio, formada por tejido muscular cardíaco. • Una capa interna, denominada endocardio, la cual recubre el interior del corazón y las válvulas cardíacas y se continúa con el endotelio de los grandes vasos torácicos que llegan al corazón o nacen de él.

Cavidades El corazón está formado por 4 cavidades: dos superiores, las aurículas y dos inferiores, los ventrículos. En la superficie anterior de cada aurícula se observa una estructura arrugada a manera de bolsa, la orejuela, la cual incrementa levemente la capacidad de la aurícula. 1. Aurícula derecha: Es una cavidad estrecha, de paredes delgadas, que forma el borde derecho del corazón y está separada de la aurícula izquierda por el tabique interauricular. Recibe sangre de tres vasos, la vena cava superior e inferior, y el seno coronario. La sangre fluye de la aurícula derecha al ventrículo derecho por el orificio aurículoventricular derecho, donde se sitúa la válvula tricúspide, que recibe este nombre porque tiene tres cúspides. 2. Ventrículo derecho: Es una cavidad alargada de paredes gruesas, que forma la cara anterior del corazón. El tabique interventricular lo separa del ventrículo izquierdo. El interior del ventrículo derecho presenta unas elevaciones musculares denominadas trabéculas carnosas. Las cúspides de la válvula tricúspide están conectadas entre sí por las cuerdas tendinosas que se unen a los músculos papilares. Las cuerdas tendinosas impiden que las valvas sean arrastradas al interior de la aurícula cuando aumenta la presión ventricular. La sangre fluye del ventrículo derecho a través de la válvula semilunar pulmonar hacia el tronco de la arteria pulmonar. El tronco pulmonar se divide en arteria pulmonar derecha y arteria pulmonar izquierda. 3. Aurícula izquierda: Es una cavidad rectangular de paredes delgadas, que se sitúa por detrás de la aurícula derecha y forma la mayor parte de la base del corazón. Recibe sangre de los pulmones a través de las cuatro venas pulmonares, que se sitúan a la cara posterior, dos a cada lado. La cara anterior y posterior de la pared de la aurícula izquierda es lisa debido a que los músculos pectíneos se sitúan exclusivamente en la orejuela. La sangre pasa de esta cavidad al ventrículo izquierdo a través del orificio aurículo-ventricular izquierdo, recubierto por una válvula que tiene dos cúspides válvula mitral (o bicúspide). 4. Ventrículo izquierdo: Esta cavidad constituye el vértice del corazón, casi toda su cara y borde izquierdo y la cara diafragmática. Su pared es gruesa y presenta trabéculas carnosas y cuerdas tendinosas, que fijan las cúspides de la válvula a los músculos papilares. La sangre fluye del ventrículo izquierdo a través de la válvula semilunar aórtica hacia la arteria aorta. El grosor de las paredes de las 4 cavidades varía en función de su acción. Las aurículas tienen unas paredes delgadas debido a que solo transfieren la sangre a los ventrículos adyacentes. El ventrículo derecho tiene una pared más delgada que el ventrículo izquierdo debido a que bombea la sangre a los pulmones, mientras que el ventrículo izquierdo la bombea a todo el organismo. La pared muscular del ventrículo izquierdo es entre 2-4 veces más gruesa que la del ventrículo derecho. Entre el miocardio auricular y ventricular existe una capa de tejido conjuntivo denso que constituye el esqueleto fibroso del corazón. Cuatro anillos fibrosos, donde se unen las válvulas cardíacas, están fusionados entre sí y constituyen una barrera eléctrica entre el miocardio auricular y ventricular.

Inervación El corazón está inervado por fibras nerviosas autónomas, tanto del sistema parasimpático como del sistema simpático, que forman el plexo cardíaco. Las ramas del plexo cardíaco inervan el tejido de conducción, los vasos sanguíneos coronarios y el miocardio auricular y ventricular. Las fibras simpáticas proceden de los segmentos medulares cervical y torácico. La inervación parasimpática deriva de los nervios vagos o X par craneal.

Irrigación En la parte inicial de la aorta ascendente nacen las dos arterias coronarias principales, la arteria coronaria derecha y la arteria coronaria izquierda. Estas arterias se ramifican para poder distribuir la sangre oxigenada a través de todo el miocardio. La sangre no oxigenada es drenada por venas que desembocan en el seno coronario, la cual desemboca en la aurícula derecha. El seno coronario se sitúa en la parte posterior del surco aurículoventricular.

ANATOMÍA MICROSCÓPICA **Músculo cardíaco** El miocardio o músculo cardíaco está formado por fibras musculares estriadas más cortas y menos circulares que las fibras del músculo esquelético. Presentan ramificaciones, que se conectan con las fibras vecinas a través de engrosamientos transversales de la

membrana celular o sarcolema, denominados discos intercalares. Estos discos contienen uniones intercelulares que permiten la conducción de potenciales de acción de una fibra muscular a las otras vecinas. Sistema de conducción cardíaco Cada latido cardíaco se produce gracias a la actividad eléctrica inherente y rítmica de un 1% de las fibras musculares miocárdicas, las fibras autorríticas o de conducción. Estas fibras son capaces de generar impulsos de una forma repetida y rítmica, y actúan como marcapasos estableciendo el ritmo de todo el corazón, y forman el sistema de conducción cardíaco. El sistema de conducción garantiza la contracción coordinada de las cavidades cardíacas y de esta forma el corazón actúa como una bomba eficaz. Los componentes del sistema de conducción son: 1. El nódulo sinusal o nódulo sinoauricular, localizado en la pared de la aurícula derecha, por debajo de desembocadura de la vena cava superior. Cada potencial de acción generado en este nódulo se propaga a las fibras miocárdicas de las aurículas. 2. El nódulo auriculoventricular (AV) se localiza en el tabique interauricular. Los impulsos de las fibras musculares cardíacas de ambas aurículas convergen en el nódulo AV, el cual los distribuye a los ventrículos a través del 3. haz de His o fascículo auriculoventricular, que es la única conexión eléctrica entre las aurículas y los ventrículos. En el resto del corazón el esqueleto fibroso aísla eléctricamente las aurículas de los ventrículos. 4. El fascículo auriculoventricular se dirige hacia la porción muscular del tabique interventricular y se divide en sus ramas derecha e izquierda del haz de His, las cuales a través del tabique interventricular siguen en dirección hacia el vértice cardíaco y se distribuyen a lo largo de toda la musculatura ventricular. 5. Por último, el plexo subendocárdico terminal o fibras de Purkinje conducen rápidamente el potencial de acción a través de todo el miocardio ventricular.

VASOS SANGUÍNEOS GENERALIDADES Los vasos sanguíneos forman una red de conductos que transportan la sangre desde el corazón a los tejidos y desde los tejidos al corazón. Las arterias son vasos que distribuyen la sangre del corazón a los tejidos. Las arterias se ramifican y progresivamente en cada ramificación disminuye su calibre y se forman las arteriolas. En el interior de los tejidos las arteriolas se ramifican en múltiples vasos microscópicos, los capilares que se distribuyen entre las células. Los 6 capilares se unen en grupos formando venas pequeñas, llamadas vénulas, que se fusionan para dar lugar a venas de mayor calibre. Las venas retornan la sangre al corazón. Las paredes de los grandes vasos, arterias y venas, están constituidos por tres capas: 1. La capa interna está constituida por un endotelio (epitelio escamoso simple), su membrana basal y una capa de fibras elásticas. 2. La capa media está compuesta por tejido muscular liso y fibras elásticas. Esta capa es la que difiere más, en cuanto a la proporción de fibras musculares y elásticas y su grosor entre venas y arterias. La capa externa o adventicia se compone principalmente tejido conjuntivo.

ARTERIAS Las arterias son vasos cuyas paredes están formadas por tres capas (capa interna o endotelio, capa media y capa externa o adventicia), con un predominio de fibras musculares y fibras elásticas en la capa media. Ello explica las principales características de las arterias: la elasticidad y la contractilidad. Según la proporción de fibras elásticas y musculares de esta capa se pueden diferenciar dos tipos de arterias: arterias elásticas y arterias musculares. • Las arterias elásticas son las de mayor calibre, la aorta y sus ramas, tienen una mayor proporción de fibras elásticas en su capa media y sus paredes son relativamente delgadas en relación con su diámetro. La principal función de estas arterias es la conducción de la sangre del corazón a las arterias de mediano calibre. • Las arterias musculares son las de calibre intermedio y su capa media contiene más músculo liso y menos fibras elásticas. Gracias a la contracción (vasoconstricción) o dilatación (vasodilatación) de las fibras musculares se regula el flujo sanguíneo en las distintas partes del cuerpo.

ARTERIOLAS Las arteriolas son arterias de pequeño calibre cuya función es regular el flujo a los capilares. La pared de las arteriolas tiene una gran cantidad de fibras musculares que permiten variar su calibre y, por tanto, el aporte sanguíneo al lecho capilar. **CAPILARES** Los capilares son vasos microscópicos que comunican las arteriolas con las vénulas. Se sitúan entre las células del organismo en el espacio intersticial para poder facilitar el intercambio de sustancias entre la sangre y las células. Las paredes de los capilares son muy finas para permitir este intercambio. Están formadas por un endotelio y una membrana basal. Los capilares forman redes extensas y ramificadas, que incrementan el área de

superficie para el intercambio rápido de materiales. Los capilares nacen de las arteriolas terminales y en el sitio de origen presentan un anillo de fibras de músculo liso llamado esfínter precapilar, cuya función es regular el flujo sanguíneo hacia los capilares.

7 VENAS Y VÉNULAS La unión de varios capilares forma pequeñas venas denominadas vénulas. Cuando la vénula aumenta de calibre, se denomina vena. Las venas son estructuralmente muy similares a las arterias aunque sus capas interna y media son más delgadas. La capa muscular y elástica es mucho más fina que en las arterias porque presentan una menor cantidad de fibras tanto elásticas como musculares. La capa externa (adventicia) es más gruesa y contiene más tejido conjuntivo. Las venas de las extremidades inferiores presentan válvulas en su pared, que es una proyección interna del endotelio. La función de estas válvulas es impedir el reflujo de sangre y ayudar a dirigir la sangre hacia el corazón.

ANASTOMOSIS Se llama anastomosis a la unión de dos o más vasos. Existen distintos tipos de anastomosis: • Anastomosis arteriales: es la unión de dos ramas arteriales que irrigan una misma región. Las anastomosis arteriales constituyen rutas alternas para que llegue sangre a un tejido u órgano. • Anastomosis arteriovenosa: es la comunicación directa entre una arteriola y una vénula de manera que la sangre no pasa a través de la red capilar.

SISTEMA LINFÁTICO El líquido intersticial entra en los capilares linfáticos situados en el espacio intersticial, cuyas paredes presentan poros que permiten la entrada de líquido, pequeños solutos y grandes partículas. Desde los capilares, el fluido llamado linfa, se dirige a las venas linfáticas a través de las cuales llegan a dos grandes conductos donde se drena toda la linfa de nuestro organismo: el conducto linfático derecho y el conducto torácico. De esta forma la linfa retorna al sistema cardiovascular.

TEJIDO MUSCULAR CARDIACO.

El tejido muscular estriado cardíaco constituye la pared del corazón denominado miocardio y el inicio de las paredes de los vasos sanguíneos que entran y salen del corazón. Lo integran fibras musculares que estructuralmente son semejantes a las fibras del músculo estriado esquelético. Esto significa que las proteínas fibrilares contráctiles tienen una disposición idéntica cuando se organizan para formar las sarcómeras.

Existen varias diferencias importantes con relación a las fibras estriadas esqueléticas:

⊗ Son fibras de longitud menor, y generalmente miden 15μ de grosor.

⊗ Poseen un solo núcleo de posición central, aunque suelen existir fibras binucleadas.

⊗ Son fibras que se bifurcan para relacionarse con otras fibras vecinas. Adoptan una forma "apantalonada". Esta manera peculiar de relacionarse entre las fibras ofrece, al microscopio fotónico, el aspecto de una red o sincicio muscular. Las fibras se unen en sus extremos mediante complejos de unión que, en conjunto, constituyen las denominadas "bandas o discos intercalares". Las fibras se conectan entre sí mediante uniones tipo nexos, conexión que permite el acoplamiento eléctrico de las fibras adyacentes.

⊗ La contracción y relajación de estas fibras difiere de las fibras musculares esqueléticas, es un proceso contráctil constante, rítmico, automático e involuntario y se efectúa mediante excitación miógena generado por un sistema de conducción de impulsos constituido por fibras musculares cardíacas especiales.

Origen del tejido muscular cardíaco.

El tejido muscular estriado cardíaco se origina de una capa tisular primitiva de los esbozos embrionarios del corazón (placa cardiogénica - tubos cardiogénicos - corazón en línea y S cardíaca) denominada epimiocardio.

Los mioblastos existentes en el epimiocardio de los esbozos primitivos del corazón proliferan activamente e inician un proceso de unión entre ellos; desarrollan de manera muy temprana una serie de uniones membranales entre las células vecinas: zónulas y máculas adherentes; fascias adherentes y uniones tipo nexos. Simultáneamente sintetizan filamentos finos de actina y gruesos de miosina que integran las sarcómeras; los núcleos ocupan una posición central. Las fibras iniciales o miocitos

(miocardiocitos) antes de unirse definitivamente en sus extremos con otras células tienden a bifurcarse y establecer contacto con células vecinas localizadas a su alrededor. Mediante estos procesos y transformaciones de los miocitos cardiogénicos se va estructurando, poco a poco el sincisio de la musculatura cardíaca. Un grupo de miocardiocitos (futuras fibras cardíacas modificadas del sistema de conducción autónoma del corazón) se especializan en acumular abundantes partículas de glucógeno, sintetizar los filamentos contráctiles y las proteínas accesorias que integrarán a las sarcómeras y a las miofibrillas; éstas se generarán en menor cantidad que los miocardiocitos contráctiles y se situarán, por la presencia de glucógeno, en una posición periférica. Estructura de las células (fibras) musculares. Las células musculares cardíacas poseen un sarcolemma semejante al de las fibras musculares estriadas esqueléticas pero el sarcoplasma es más abundante. Las miofibrillas se disponen de forma paralela y de disposición muy regular por lo cual, al microscopio fotónico, se distingue una estriación longitudinal bastante notable. Entre las miofibrillas se observan numerosas mitocondrias y abundante depósito de partículas de glucógeno, en mayor cantidad que la fibra muscular esquelética. La disposición de los miofilamentos integran sarcómeras semejantes al del músculo esquelético le confieren a la fibra una estriación transversal.

El microscopio electrónico muestra que las mitocondrias, generalmente alargadas u ovaladas, poseen numerosas crestas; ellas también se localizan en el sarcoplasma situado en los polos del núcleo, junto a cisternas del aparato de Golgi. En el sarcoplasma intermitocondrial existen gotitas de lípidos y partículas de glucógeno (en ambos casos son sustancias almacenadoras de energía).

Los túbulos "T" poseen un mayor diámetro que en las fibras musculares esqueléticas y siempre se sitúan con relación a las líneas Z, esto significa, por lo tanto, que la cantidad de los túbulos T es menor que la musculatura esquelética. También se encargan de la propagación del potencial de acción desde el sarcolemma hacia el interior de la fibra. El retículo sarcoplásmico muestra una estructura más simple, está integrado por un retículo tubular irregular cuyos extremos no forman cisternas terminales. Al aproximarse a los túbulos T los extremos constituyen pequeñas expansiones ligeramente aplanadas (diadas), sin formar las triadas del músculo esquelético. Debajo del sarcolemma, el retículo sarcoplásmico (llamado R.S. corbular) que adopta forma de canastilla, establece contactos con el sarcolemma. Las sarcómeras son semejantes a las sarcómeras de las fibras musculares estriadas esqueléticas; existen algunas diferencias que permiten distinguirlas, especialmente cuando se observan al microscopio electrónico de transmisión. El retículo sarcoplásmico es de una configuración más sencilla que el del músculo estriado esquelético. Consta de una red tubular irregular que rodea a las miofibrillas sin formar cisternas terminales unidas.

Se ponen en contacto con los túbulos T mediante pequeños ensanchamientos en sus extremos sin constituir el anillo tubular que rodea a cada miofibrilla como se observa en la fibra muscular estriada esquelética. El sarcoplasma de las fibras cardíacas es más abundante. Como ya se ha mencionado; en las cercanías de los polos nucleares. En esta región el sarcoplasma carece de estriaciones y contiene abundantes mitocondrias, un aparato de Golgi pequeño y, en individuos de edad avanzada, pigmentos de lipofucsina.

En las fibras musculares cardíacas integrantes de las paredes de la aurícula o atrio derecho, existen una serie de vesículas membranosas situadas en los polos del núcleo que contienen una sustancia hormonal denominada factor polipeptídico natriourético, son gránulos que miden aproximadamente de 0.3 a 0.4 micrómetros de diámetro. Esta hormona produce vasodilatación disminución de la presión arterial y reducción del volumen sanguíneo. Induce la constricción de la arteriola eferente del glomérulo renal produciendo diuresis e incremento en la eliminación de sodio. Este proceso se explica porque cuando existe un incremento en la presión sanguínea por exceso de sodio en la sangre y por consiguiente retención de agua; el factor se vierte al torrente circulatorio y estimula a los túbulos renales a reabsorber menos agua y permitiendo que, junto con el sodio en exceso, se excrete a través de la orina equilibrando de esta manera la presión sanguínea.

Bandas o discos intercalares. Las fibras musculares cardíacas se unen entre sí, por sus extremos, mediante las bandas o discos intercalares que al microscopio fotónico tienen el aspecto de líneas gruesas. Estas estructuras se demuestran muy bien cuando el tejido se colorea con hematoxilina férrica o con la hematoxilina fosfotúngstica.

SISTEMA RESPIRATORIO

DEFINICIÓN DEL SISTEMA RESPIRATORIO

El sistema respiratorio está formado por las estructuras que realizan el intercambio de gases entre la atmósfera y la sangre. El oxígeno (O₂) es introducido dentro del cuerpo para su posterior distribución a los tejidos y el dióxido de carbono (CO₂) producido por el metabolismo celular, es eliminado al exterior. Además interviene en la regulación del pH corporal, en la protección contra los agentes patógenos y las sustancias irritantes que son inhalados y en la vocalización, ya que al moverse el aire a través de las cuerdas vocales, produce vibraciones que son utilizadas para hablar, cantar, gritar..... El proceso de intercambio de O₂ y CO₂ entre la sangre y la atmósfera, recibe el nombre de respiración externa. El proceso de intercambio de gases entre la sangre de los capilares y las células de los tejidos en donde se localizan esos capilares se llama respiración interna.

TRACTO RESPIRATORIO SUPERIOR NARIZ Y FOSAS NASALES La nariz es la parte superior del sistema respiratorio y varía en tamaño y forma en diferentes personas. Se proyecta hacia adelante desde la cara, a la que está unida su raíz, por debajo de la frente, y su dorso se extiende desde la raíz hasta el vértice o punta. La parte superior de la nariz es ósea, se llama puente de la nariz y está compuesto por los huesos nasales, parte del maxilar superior y la parte nasal del hueso frontal. La parte inferior de la nariz es cartilaginosa y se compone de cartílagos hialinos: 5 principales y otros más pequeños. En el interior de la nariz se encuentra el tabique nasal que es parcialmente óseo y parcialmente cartilaginoso y divide a la cavidad nasal en dos partes llamadas las fosas nasales. La parte ósea del tabique está formada por parte del hueso etmoides y por el vómer y se localiza en el plano medio de las fosas nasales hasta el 7º año de vida. Después suele abombarse hacia uno de los lados, generalmente el derecho. La parte cartilaginosa está formada por cartílago hialino y se llama cartílago septal. Las fosas nasales se abren al exterior por dos aberturas llamadas los orificios o ventanas nasales, limitados por fuera por las alas de la nariz, y se comunican con la nasofaringe por dos orificios posteriores o coanas. En cada fosa nasal se distingue un techo, una pared medial, una pared lateral y un suelo. El techo es curvado y estrecho y está formado por 3 huesos: frontal, etmoidal y esfenoidal. El suelo es más ancho que el techo y está formado por parte de los huesos maxilar y palatino. La pared interna está formada por el tabique nasal óseo y es lisa. La pared externa es rugosa debido a la presencia de 3 elevaciones óseas longitudinales: los cornetes nasales superior, medio e inferior que se proyectan hacia el interior de cada fosa nasal y se curvan hacia abajo formando canales de paso de aire que se llaman meatos. Debajo del cornete superior se encuentra el meato superior en donde desembocan los senos etmoidales. Debajo del cornete medio se encuentra el meato medio en donde desembocan los senos maxilar y frontal. Debajo del cornete inferior se encuentra el meato inferior, en donde desemboca el conducto lácrimo-nasal. Las fosas nasales en su parte más exterior están recubiertas por piel que contiene un cierto número de gruesos pelos cortos o vibras y en su parte restante, por una membrana mucosa con epitelio pseudoestratificado columnar ciliado. Las vibras 3 atrapan las partículas más grandes suspendidas en el aire inspirado antes de que alcancen la mucosa nasal, mientras que el resto de partículas es atrapado por una fina capa de moco segregada por las glándulas mucosas del epitelio, que luego es propulsado por los cilios hacia la faringe para ser deglutido e inactivado en el estómago. Además, el aire inspirado al pasar por la mucosa nasal es humedecido y calentado antes de seguir su camino por las vías respiratorias. El 1/3 superior de la mucosa nasal, situada en el techo y la zona superior de las paredes interna y externa de las fosas nasales, es la mucosa olfatoria, ya que contiene los receptores sensitivos olfatorios.

SENOS PARANASALES Los senos paranasales son cavidades llenas de aire, de diferente tamaño y forma según las personas, que se originan al introducirse la mucosa de la cavidad nasal en los huesos del cráneo contiguos y, por tanto, están tapizadas por mucosa nasal, aunque más delgada y con menos vasos sanguíneos que la que recubre las fosas nasales. Los huesos que poseen cavidades aéreas son el frontal, el etmoides, el esfenoides y el maxilar superior. En el recién nacido, la mayoría de senos son rudimentarios o están ausentes y durante la infancia y la adolescencia crecen e invaden los huesos adyacentes. El crecimiento de los senos es importante porque altera el tamaño y la forma de la cara y da resonancia a la voz. El moco secretado por las glándulas de la mucosa que los tapiza, pasa a las fosas nasales a través de los meatos. Senos frontales. Se localizan entre las tablas interna y externa del hueso

frontal, por detrás de los arcos superciliares y a partir de los 7 años ya pueden ser visualizados en radiografías. Aunque es posible encontrar numerosos senos frontales, lo habitual es que haya uno derecho y otro izquierdo, que rara vez son de igual tamaño en una misma persona ya que el tabique que los separa no suele encontrarse en el plano medio. El tamaño de los senos frontales varía desde unos 5 mm hasta grandes espacios que se extienden lateralmente. Cada seno frontal comunica con la fosa nasal correspondiente a través del meato medio. Senos etmoidales. El número de cavidades aéreas en el hueso etmoides varía de 3-18 y no suelen ser visibles radiológicamente hasta los 2 años de edad. Desembocan en las fosas nasales por los meatos superiores. Senos esfenoidales. Suelen ser 2, se sitúan en el hueso esfenoides, por detrás de la parte superior de las fosas nasales, están separados entre sí por un tabique óseo que habitualmente no se encuentra en el plano medio y están en relación con estructuras anatómicas importantes como son los nervios ópticos, el quiasma óptico, la hipófisis, las arterias carótidas internas y los senos cavernosos. A diferencia de los otros senos éstos desembocan en las fosas nasales por encima de los cornetes superiores. Senos maxilares. Son los senos paranasales más grandes y su techo es el suelo de la órbita. En el momento del nacimiento son muy pequeños pero luego crecen lentamente hasta el momento en que salen los dientes permanentes. Desembocan en la fosa nasal correspondiente por el meato medio a través de un orificio situado en la parte superior-interna del seno, de modo que es imposible su drenaje cuando la cabeza está en posición vertical, motivo por el que se requieren maniobras especiales.

BOCA La boca es la primera parte del tubo digestivo aunque también se emplea para respirar. Está tapizada por una membrana mucosa, la mucosa oral, con epitelio estratificado escamoso no queratinizado y limitada por las mejillas y los labios. El espacio en forma de herradura situado entre los dientes y los labios, se llama vestíbulo y el espacio situado por detrás de los dientes es la cavidad oral propiamente dicha. El techo de la cavidad oral está formado por el paladar que consiste en dos partes: una ósea llamada paladar duro, formada por parte de los huesos maxilar superior y palatinos y otra, formada por músculos pares recubiertos de mucosa, llamada el paladar blando o velo del paladar, que se inserta por delante en el paladar duro y, por detrás es libre y presenta una proyección cónica en la línea media, la úvula. A cada lado del paladar blando hay dos músculos recubiertos de repliegues verticales de mucosa que constituyen los dos pilares anteriores y los dos pilares posteriores del paladar y forman el istmo de las fauces o puerta de comunicación de la cavidad oral con la parte oral de la faringe u orofaringe. Por su parte anterior la cavidad oral se comunica con el exterior por la abertura de la boca.

FARINGE La faringe es un tubo que continúa a la boca y constituye el extremo superior común de los tubos respiratorio y digestivo. En su parte superior desembocan los orificios posteriores de las fosas nasales o coanas, en su parte media desemboca el istmo de las fauces o puerta de comunicación con la cavidad oral y por su parte inferior se continúa con el esófago, de modo que conduce alimentos hacia el esófago y aire hacia la laringe y los pulmones. Para una mejor descripción se divide en 3 partes: nasofaringe, situada por detrás de la nariz y por encima del paladar blando, orofaringe, situada por detrás de la boca, y laringofaringe, situada por detrás de la laringe. Debido a que la vía para los alimentos y el aire es común en la faringe, algunas veces la comida pasa a la laringe produciendo tos y sensación de ahogo y otras veces el aire entra en el tubo digestivo acumulándose gas en el estómago y provocando eructos.

Nasofaringe. Se la considera la parte nasal de la faringe ya que es una extensión hacia atrás de las fosas nasales, está recubierta de una mucosa similar a la mucosa nasal y tiene una función respiratoria. Hay varias colecciones de tejido linfóide llamadas amígdalas, así, en su techo y pared posterior la amígdala faríngea (llamada popularmente vegetaciones o adenoides). En su pared externa, desemboca la trompa de Eustaquio que es la comunicación entre el oído medio y la nasofaringe y por detrás de cada uno de los orificios de desembocadura se encuentran las dos amígdalas tubáricas. La infección de una adenoides puede diseminarse a una amígdala tubárica por proximidad, produciendo el cierre de la trompa correspondiente y una infección en la cavidad timpánica, lo que dará lugar a una otitis media con el peligro consiguiente de pérdida de audición temporal o permanente.

Orofaringe. Es la parte oral de la faringe y tiene una función digestiva ya que es continuación de la boca a través del istmo de las fauces y está tapizada por una mucosa similar a la mucosa oral. La orofaringe está limitada por arriba por el paladar blando, por abajo por la base de la lengua, en donde se encuentra una colección de tejido linfóide llamada amígdala lingual, y por los lados por los pilares del paladar anteriores y

posteriores, entre los cuales, en cada lado, se encuentra otra colección de tejido linfóide que constituye las amígdalas palatinas (que cuando se infectan son llamadas popularmente anginas) cuya parte visible no es una guía exacta de su tamaño real porque una gran porción de ellas puede estar oculta por detrás de la lengua. Las amígdalas palatinas, lingual y faríngea constituyen una banda circular de tejido linfóide situada en el istmo de las fauces llamada anillo amigdalino o anillo de Waldeyer que tiene la misión fundamental de evitar la diseminación de las infecciones desde las cavidades nasal y oral hacia los tubos respiratorio y gastrointestinal.

Laringofaringe Es la parte laríngea de la faringe ya que se encuentra por detrás de la laringe. Está tapizada por una membrana mucosa con epitelio plano estratificado no queratinizado y se continúa con el esófago. Por su parte posterior se relaciona con los cuerpos de las vértebras cervicales 4ª a 6ª.

LARINGE Es un órgano especializado que se encarga de la fonación o emisión de sonidos con la ayuda de las cuerdas vocales, situadas en su interior. Está localizada entre la laringofaringe y la tráquea y es una parte esencial de las vías aéreas ya que actúa como una válvula que impide que los alimentos deglutidos y los cuerpos extraños entren en las vías respiratorias. Está tapizada por una membrana mucosa con epitelio estratificado escamoso no queratinizado y su esqueleto está formado por 9 cartílagos unidos entre sí por diversos ligamentos. Tres cartílagos son impares: el tiroides, el cricoides y la epiglotis y tres cartílagos son pares: los aritenoides, los corniculados y los cuneiformes.

Cartílago tiroides Es el más grande de los cartílagos laríngeos y está compuesto por 2 láminas cuadriláteras de cartílago hialino que se fusionan por delante en la línea media, formando la prominencia laríngea o nuez de Adán que es más marcada en los hombres porque el ángulo de unión de las láminas es mayor que en las mujeres. Por su borde superior se une al hueso hioides. El borde posterior de cada lámina se proyecta hacia arriba como cuerno superior y hacia abajo como cuerno inferior; los cuernos inferiores se articulan con el cartílago cricoides.

Cartílago cricoides. Es el más inferior de los cartílagos laríngeos y tiene la forma de un anillo de sello con el sello dirigido hacia atrás. Está formado por cartílago hialino y es más pequeño que el cartílago tiroides pero más grueso y fuerte. Su borde superior se articula con el cartílago tiroides y su borde inferior con el primer anillo de la tráquea.

Cartílago epiglotis. Tiene forma de raqueta, está formado por cartílago elástico y situado por detrás de la raíz de la lengua y del hueso hioides y por delante del orificio de entrada a la laringe. Su borde superior es libre y forma el borde superior del orificio laríngeo y su borde inferior está unido al cartílago tiroides.

Cartílagos aritenoides. Son 2, están formados por cartílago hialino y se articulan con el cartílago cricoides. En cada uno de ellos se inserta un ligamento que forma parte de una cuerda vocal.

Cartílagos corniculados y cuneiformes. También son cartílagos pares y están formados por cartílago elástico. Los cartílagos corniculados están unidos a los vértices de los aritenoides y son como una prolongación de éstos y los cartílagos cuneiformes se encuentran en los pliegues de unión de los aritenoides y la epiglotis. Estos cartílagos se aproximan cuando se cierra el orificio de entrada a la laringe en el momento de deglutir.

INTERIOR DE LA LARINGE

La cavidad o interior de la laringe se extiende desde el orificio de entrada a la laringe hasta el borde inferior del cartílago cricoides en donde se continúa con la tráquea, y queda dividida en 3 partes por dos pliegues superiores (o vestibulares o cuerdas vocales falsas) y dos pliegues inferiores (o cuerdas vocales verdaderas) que se proyectan hacia el interior de la laringe desde cada lado. La parte de la cavidad laríngea situada por encima de los pliegues superiores se llama vestíbulo laríngeo, la situada entre los pliegues superiores y los inferiores se llama ventrículo laríngeo y la situada por debajo de los pliegues inferiores se llama cavidad infraglotica. La mucosa laríngea está recubierta de epitelio estratificado escamoso no queratinizado hasta la cavidad infraglotica a partir de la cual se encuentra un epitelio pseudoestratificado columnar ciliado que ya se continúa con el de la mucosa de la tráquea. Los pliegues superiores o vestibulares o cuerdas vocales falsas están separados entre sí por la hendidura vestibular y los pliegues inferiores o cuerdas vocales verdaderas están separados entre sí por la hendidura glótica. La glotis incluye las cuerdas vocales verdaderas y la hendidura glótica y es, por tanto, la parte de la cavidad laríngea más directamente relacionada con la emisión de voz. Las cuerdas vocales falsas consisten en 2 espesos pliegues de mucosa que rodean a unos ligamentos y se extienden entre los cartílagos tiroides y aritenoides. No tienen papel en la emisión de voz sino que forman parte del mecanismo protector por el que la laringe se cierra en el momento de deglutir para evitar la entrada de alimentos u otros cuerpos extraños en las vías respiratorias. Las cuerdas vocales verdaderas tienen forma de cuña con un vértice que se proyecta hacia el interior de la cavidad laríngea y una base que se apoya en el cartílago tiroides.

Cada cuerda vocal verdadera está compuesta por un ligamento, por una membrana elástica y por fibras de músculo estriado. Todo ello tapizado por una membrana mucosa con epitelio estratificado escamoso no queratinizado. La forma de la hendidura glótica variará según la posición de las cuerdas vocales. Mientras se respira tranquilamente la hendidura glótica se estrecha y presenta forma de cuña y, en cambio, se ensancha en la inspiración intensa. Al hablar, las cuerdas vocales se aproximan mucho de modo que la hendidura glótica aparece como una línea. Los cambios en el tono de voz se deben a variaciones en la tensión y en la longitud de las cuerdas vocales, en el ancho de la hendidura glótica y en la intensidad de los esfuerzos respiratorios, así por ejemplo, los tonos bajos de la voz de los hombres se deben a la mayor longitud de sus cuerdas vocales.

TRÁQUEA Es un ancho tubo que continúa a la laringe y está tapizado por una mucosa con epitelio pseudoestratificado columnar ciliado. La luz o cavidad del tubo se mantiene abierta por medio de una serie de cartílagos hialinos (16-20) en forma de C con la parte abierta hacia atrás. Los extremos abiertos de los anillos cartilaginosos quedan estabilizados por fibras musculares lisas y tejido conjuntivo elástico formando una superficie posterior plana en contacto directo con el esófago, por delante del cual descende, lo que permite acomodar dentro de la tráquea las expansiones del esófago producidas al tragar. Termina a nivel del ángulo esternal y de la apófisis espinosa de la 4ª vértebra torácica, al dividirse en los bronquios principales derecho e izquierdo. El arco o cayado de la aorta en un principio es anterior a la tráquea y luego se coloca en su lado izquierdo.

TRACTO RESPIRATORIO INFERIOR BRONQUIOS Los bronquios principales son dos tubos formados por anillos completos de cartílago hialino, uno para cada pulmón, y se dirigen hacia abajo y afuera desde el final de la tráquea hasta los hilos pulmonares por donde penetran en los pulmones. El bronquio principal derecho es más vertical, corto y ancho que el izquierdo lo que explica que sea más probable que un objeto aspirado entre en el bronquio principal derecho. Una vez dentro de los pulmones, los bronquios se dividen continuamente, de modo que cada rama corresponde a un sector definido del pulmón. Cada bronquio principal se divide en bronquios lobulares que son 2 en el lado izquierdo y 3 en el lado derecho, cada uno correspondiente a un lóbulo del pulmón. Cada bronquio lobular se divide, a su vez, en bronquios segmentarios que corresponden a los llamados segmentos pulmonares, cada uno de los cuales tiene sus propios bronquio, arteria y vena segmentarios. Los bronquios segmentarios, a su vez, se dividen en bronquios más pequeños o bronquíolos que se ramifican en tubos más pequeños, de un modo repetido hasta formar los bronquíolos terminales. Toda esta ramificación bronquial se parece a un árbol invertido y por ello se llama árbol bronquial. A medida que se produce la ramificación bronquial, el epitelio de la mucosa va cambiando. En los bronquios principales, lobulares y segmentarios la mucosa tiene epitelio pseudoestratificado columnar ciliado. En los bronquíolos más grandes pasa a tener epitelio columnar simple ciliado, en los bronquíolos más pequeños, epitelio cuboidal simple ciliado y en los bronquíolos terminales, epitelio cuboidal simple no ciliado. Además los anillos cartilaginosos van desapareciendo y las fibras musculares lisas van aumentando, hasta que ya no hay cartílago y solo músculo liso en la pared de los bronquíolos más pequeños, de modo que la contracción muscular puede cerrar la cavidad de estos bronquíolos, impidiendo la entrada de aire en los alvéolos, como sucede por ejemplo en una crisis asmática, lo que puede ser una situación amenazadora para la vida.

PULMONES Los pulmones son los órganos esenciales de la respiración. Son ligeros, blandos, esponjosos y muy elásticos y pueden reducirse a la 1/3 parte de su tamaño cuando se abre la cavidad torácica. Durante la primera etapa de la vida son de color rosado, pero al final son oscuros y moteados debido al acúmulo de partículas de polvo inhalado que queda atrapado en los fagocitos (macrófagos) de los pulmones a lo largo de los años. Cada pulmón tiene la forma de un semicono, está contenido dentro de su propio saco pleural en la cavidad torácica, y está separado uno del otro por el corazón y otras estructuras del mediastino. El pulmón derecho es mayor y más pesado que el izquierdo y su diámetro vertical es menor porque la cúpula derecha del diafragma es más alta, en cambio es más ancho que el izquierdo porque el corazón se abomba más hacia el lado izquierdo. El pulmón izquierdo está dividido en un lóbulo superior, que presenta la escotadura cardíaca en donde se sitúa el corazón, y un lóbulo inferior. El pulmón derecho está dividido en tres lóbulos: superior, medio e inferior. Cada pulmón presenta un vértice, una base y dos caras. El vértice es el polo superior redondeado de cada pulmón y se extiende a través de la abertura

superior del tórax, por encima de la 1ª costilla. La base o cara diafragmática es cóncava y en forma de semiluna y se apoya en la superficie convexa del diafragma que separa al pulmón derecho del hígado y al pulmón izquierdo del hígado, estómago y bazo. La cara costal es grande, lisa y convexa y se adapta a la pared torácica y la cara interna tiene una parte vertebral que ocupa el canal a cada lado de la columna vertebral y otra mediastínica que presenta depresiones debido al corazón y los grandes vasos. El hilio de cada pulmón se encuentra cerca del centro de la cara interna, está rodeado por pleura y es la zona por donde pasan las estructuras que entran y salen de cada pulmón (arterias, venas, bronquios, nervios, vasos y ganglios linfáticos) formando los pedículos pulmonares que también están rodeados por pleura. De este modo los pedículos unen la cara interna de cada pulmón al corazón y la tráquea. Las ramas de la arteria pulmonar distribuyen sangre venosa en los pulmones para que éstos la puedan oxigenar. Acompañan a los bronquios de tal modo que hay una rama para cada lóbulo, cada segmento broncopulmonar y cada área funcional del pulmón. Las ramas terminales de las arterias pulmonares se ramifican en capilares que se encuentran recubriendo las paredes de los alvéolos. Por su parte, las arterias bronquiales son pequeñas y transportan sangre oxigenada para irrigar los bronquios en todas sus ramificaciones. Las venas pulmonares recogen la sangre oxigenada desde los pulmones y la transportan a la aurícula izquierda del corazón. Por su parte, las venas bronquiales recogen la sangre venosa procedente de los bronquios y la llevan a la vena ácigos (la derecha) y la vena hemiacigos (la izquierda).

UNIDAD RESPIRATORIA Los bronquios se dividen una y otra vez hasta que su diámetro es inferior a 1 mm, después de lo cual se conocen como bronquiolos y ya no tienen en sus paredes ni glándulas mucosas ni cartílagos. Los bronquiolos se subdividen a su vez en bronquiolos terminales. Estos se subdividen hasta formar los bronquiolos respiratorios que se caracterizan porque en parte tienen estructura de bronquiolos pero en parte ya tienen alvéolos en su pared que se abren directamente en su cavidad. La unidad respiratoria es la zona del pulmón que está aireada por un bronquiolo respiratorio. Cada bronquiolo respiratorio se divide en varias vías llamadas conductos alveolares que, a su vez, se abren a numerosos sacos alveolares y alvéolos. Cada saco alveolar está formado por varios alvéolos y cada alvéolo es una bolsa redondeada, abierta por un lado, con un diámetro medio de unas 300 micras, que tiene una pared extremadamente delicada formada por epitelio plano simple. En los 2 pulmones hay alrededor de unos 300 millones de alvéolos.

ESTRUCTURAS ACCESORIAS PLEURAS Son membranas serosas, es decir que tapizan una cavidad corporal que no está abierta al exterior y recubren los órganos que se encuentran en su interior que, en este caso, son los pulmones. Una serosa consiste en una fina capa de tejido conjuntivo laxo cubierta por una capa de epitelio escamoso simple y como el tipo de epitelio es siempre el mismo en todas las serosas, se le da el nombre genérico de mesotelio al epitelio de una serosa. Hay 2 pleuras en cada lado. Cada pulmón está cubierto completa e íntimamente por una membrana serosa, lisa y brillante llamada pleura visceral. La cavidad torácica está cubierta por otra membrana serosa llamada pleura parietal. El espacio virtual que hay entre ambas pleuras se llama cavidad pleural. Las cavidades pleurales de cada lado son 2 espacios no comunicados entre sí y cerrados herméticamente en los que existe una capa muy fina de líquido seroso lubricante secretado por el mesotelio, el líquido pleural, cuya misión es reducir el roce entre las capas parietal y visceral de cada lado para que no haya interferencias con los movimientos respiratorios. La pleura parietal recubre las diferentes partes de la cavidad torácica y, con propósitos descriptivos, recibe un nombre según la zona que recubre: la pleura costal es la porción más fuerte de la pleura parietal y cubre las superficies internas de la caja torácica. La pleura mediastínica cubre el mediastino, la pleura diafragmática es delgada y cubre la superficie superior del diafragma y, por último, la cúpula pleural cubre el vértice del pulmón. Durante la respiración tranquila existen 3 zonas de las cavidades pleurales que no son ocupadas por los pulmones y en donde dos partes de pleura parietal contactan una con la otra por sus superficies internas. Estas zonas se llaman senos pleurales y se llenan en una inspiración profunda. Los senos costodiafragmáticos derecho e izquierdo están situados entre las pleuras costal y diafragmática a cada lado y se acortan y se agrandan alternativamente a medida que los pulmones se mueven dentro y fuera de ellos durante la inspiración y la espiración y el seno

costomediastínico se encuentra a nivel de la escotadura cardíaca, en donde se ponen en contacto las partes costal y mediastínica de la pleura parietal izquierda.

PARED TORÁCICA MEDIASTINO La cavidad torácica presenta 3 divisiones principales que son las cavidades pleurales derecha e izquierda y el mediastino que es la estrecha parte media y, por tanto, está entre las dos cavidades pleurales. Se extiende desde el orificio superior del tórax hasta el diafragma y desde el esternón y los cartílagos costales hasta la superficie anterior de las 12 vértebras torácicas. Contiene el corazón y los grandes vasos, la tráquea y los bronquios, el timo, el esófago, los nervios frénicos y los nervios vagos (X par craneal), el conducto torácico y ganglios linfáticos. Todas estas estructuras están rodeadas por tejido conectivo laxo y tejido adiposo cuya laxitud junto con la elasticidad de los pulmones permite al mediastino acomodarse al movimiento y cambios de volumen de la cavidad torácica. El timo es una masa de tejido linfóide de forma aplanada y lobular que se encuentra por detrás del manubrio esternal. En los recién nacidos puede extenderse a través de la abertura torácica superior hacia el cuello debido a su gran tamaño, pero a medida que el niño crece va disminuyendo hasta casi desaparecer en el adulto. El conducto torácico es el conducto linfático principal del organismo, con unos 45 cm de longitud, y transporta la mayor parte de linfa del cuerpo hasta desembocar en el sistema venoso, en la vena braquiocefálica izquierda.

SISTEMA RESPIRATORIO

El sistema respiratorio tiene como función proporcionar oxígeno (O₂) y eliminar el dióxido de carbono (CO₂) de las células del cuerpo. Para llevar a cabo este objetivo son necesarios los cuatro fenómenos siguientes: • Movimiento de aire hacia los pulmones y desde ellos (respiración ventilación). • Intercambio de O₂ del aire inspirado por el CO₂ de la sangre (espiración externa). • Transporte de O₂ y CO₂ hacia las células y desde ellas (transporte de gases). • Intercambio de CO₂ por O₂ en la cercanía de las células (respiración interna). El sistema respiratorio se subdivide en dos porciones: conductora y respiratoria. • La porción conductora, situada fuera y dentro de los pulmones, lleva aire del medio externo a estos órganos. • La porción respiratoria, localizada estrictamente dentro de los pulmones, tiene como función el intercambio real de oxígeno por dióxido de carbono.

PORCIÓN CONDUCTORA DEL SISTEMA RESPIRATORIO La porción conductora está compuesta por: la cavidad nasal, boca, nasofaringe, faringe, laringe, tráquea, bronquios principales, bronquios secundarios (bronquios lobares), bronquios terciarios (bronquios segmentarios), bronquiolos y bronquiolos terminales. } Estas estructuras no sólo transportan el aire inspirado sino que también lo filtran, humedecen y entibian antes que llegue a la porción respiratoria de los pulmones.

CAVIDAD NASAL Está dividida en las mitades derecha e izquierda por el tabique nasal cartilaginoso y óseo; ambas se comunican con el exterior a través de las narinas y con la nasofaringe por medio de las coanas. } De la pared externa ósea se proyectan tres entrepaños óseos delgados: los cornetes nasales superior, medio e inferior. Porción anterior de la cavidad nasal (vestíbulo). La porción anterior de la cavidad nasal, cercana a las narinas, está dilatada y se conoce como vestíbulo. Esta región posee un recubrimiento de piel y contiene vibrisas, pelos rígidos y cortos que impiden que penetren en la cavidad nasal partículas de polvo. La dermis del vestíbulo contiene múltiples glándulas sebáceas y sudoríparas. Región posterior de la cavidad nasal. Con excepción del vestíbulo y la región olfatoria, la cavidad nasal está recubierta por epitelio cilíndrico ciliado pseudoestratificado, epitelio respiratorio. El tejido conectivo subepitelial (lámina propia) está vascularizado con profusión (contiene grandes plexos arteriales y senos venosos); la lámina propia posee muchas glándulas seromucosas y elementos linfoides en abundancia, incluyendo nódulos linfoides y células cebadas y plasmáticas ocasionales. Región olfatoria de la cavidad nasal. El techo de la cavidad nasal está recubierto por un epitelio olfatorio; la lámina propia subyacente contiene las glándulas de Bowman que secretan un líquido seroso, un plexo 2 vascular abundante y conjuntos de axones que provienen de las células olfatorias del epitelio olfatorio (contiene tres tipos de células: olfatorias, sustentaculares y basales).

CÉLULAS OLFATORIAS Son neuronas bipolares cuya superficie apical está modificada para formar un bulbo, la vesícula olfatoria, que se proyecta sobre la superficie de las células sustentaculares. Su núcleo es esférico y se localiza cerca de la lámina basal. De la vesícula olfatoria se extienden seis a ocho cilios olfatorios, inmóviles y largos, que están situados en la superficie libre del epitelio. La región basal de la célula olfatoria es un axón que penetra en la lámina basal y se une con axones similares para formar haces de fibras nerviosas.

CÉLULAS SUSTENTACULARES Son células cilíndricas de 50 a 60 μm de altura, cuyas superficies apicales tienen un borde estriado compuesto de microvellosidades. Su núcleo oval se encuentra en el tercio apical de la célula. Las células sustentaculares forman complejos de unión con las regiones de la vesícula olfatoria de las células olfatorias y también con células sustentaculares contiguas. Se piensa que tales células proporcionan apoyo físico, nutrición y aislamiento eléctrico a las células olfatorias.

CÉLULAS BASALES Son cortas, basófilas y de forma piramidal, cuyas regiones apicales no llegan a la superficie. Tienen una capacidad de proliferación considerable y pueden reemplazar tanto a células sustentaculares como olfatorias.

LAMINA PROPIA La lámina propia de la mucosa olfatoria se integra con un tejido conectivo laxo a denso, colagenoso y con vascularización abundante, que se une firmemente al periostio subyacente.

Las glándulas de Bowman, que elaboran un producto secretorio seroso, también son indicativas de la mucosa olfatoria.

HISTOFISIOLOGIA DE LA CAVIDAD NASAL La mucosa nasal filtra el aire inhalado. El material particulado, como el polvo, es atrapado por el moco elaborado por las células caliciformes del epitelio y las glándulas seromucosas de la lámina propia. Se transporta el material particulado atrapado en el moco, por la acción ciliar, a la faringe para deglutirse o expectorarse. Además de filtrarse, al aire también se entibia y humedece a su paso por la mucosa, que se conserva tibia y húmeda en virtud de su riego abundante. Los antígenos y alérgenos que lleva el aire los contrarrestan elementos linfoides de la lámina propia. La inmunoglobulina secretoria (IgA), elaborada por células plasmáticas, se desplaza a través del epitelio hacia la cavidad nasal por células cilíndricas ciliadas y las células acinares de las glándulas seromucosas. La IgE se une a receptores de IgE de células cebadas y plasmalema de basófilos. La unión subsecuente de un antígeno o un alérgeno específico a la IgE unida induce la liberación por células cebadas de diversos mediadores de la inflamación, que actúan en la mucosa nasal para generar los síntomas relacionados con el resfriado. Al epitelio olfatorio tienen a su cargo la percepción de olores, que también contribuye de manera considerable a la diferenciación gustativa. El plasmalema de los cilios olfatorios de una célula olfatoria tiene múltiples copias e una molécula receptora de olor particular.

SENOS PARANASALES Los huesos etmoides, esfenoides, frontal y maxilares del cráneo contienen espacios grandes y recubiertos por mucoperiostio, los senos paranasales, que se comunican con la cavidad nasal.

NASOFARINGE La faringe se inicia en las coanas y se extiende hasta la abertura laríngea. Esta cavidad continua se subdivide en tres regiones: 1. nasofaringe superior, 2. bucofaringe media y 3. laringofaringe inferior. La nasofaringe está recubierta de epitelio respiratorio, en tanto que las regiones bucal y laríngea se revisten de un epitelio escamoso estratificado. La lámina propia de la superficie posterior de la nasofaringe contiene las amígdalas faríngeas.

LARINGE Situada entre la faringe y la tráquea; se encarga de la fonación e impide la entrada de sólidos o líquidos al sistema respiratorio durante la deglución. La laringe está reforzada por varios cartílagos hialinos (tres únicos: cricoides, tiroides y epiglótico; y tres pares: aritenoides, corniculados y cuniformes). Los cartílagos tiroides y cricoides forman el apoyo cilíndrico de la laringe, en tanto que la epiglotis cubre la entrada (abertura) laríngea. La luz de la laringe se reconoce por dos pares de pliegues similares a entrepaños; los superiores son los pliegues vestibulares y los inferiores las cuerdas vocales. Los pliegues vestibulares su lámina propia está compuesta de tejido conectivo laxo, contiene glándulas seromucosas, células adiposas y elementos linfoides. El pliegue vocal está reforzado por tejido conectivo elástico, denso irregular, el ligamento vocal. Este pliegue da la fonación. La laringe tiene un recubrimiento de epitelio cilíndrico ciliado pseudoestratificado, excepto en la región superior de la epiglotis y las cuerdas vocales, que está recubierta por epitelio escamoso estratificado

TRÁQUEA) Se inicia en el cartílago cricoides de la laringe y termina tras bifurcarse para formar los bronquios principales. La pared de la tráquea está reforzada por 10 a 12 semianillos de cartílago hialino en forma de herradura (anillos en C). La tráquea tiene tres capas: mucosa, submucosa y adventicia. Mucosa. Se compone de epitelio cilíndrico ciliado pseudoestratificado (respiratorio), un tejido conectivo subepitelial (lámina propia) y un haz de fibras elásticas relativamente gruesas que separa la mucosa de la submucosa. Epitelio respiratorio. Se conforma de seis tipos de células: caliciformes, cilíndricas ciliadas, basales, en cepillo, serosas y células del sistema neuroendócrino difuso (SNED).

CÉLULAS CALICIFORMES Representan alrededor del 30% de la población celular total del epitelio respiratorio y producen mucinógeno, que se hidrata y se conoce como mucina. El plasmalema apical contiene unas cuantas microvellosidades romas cortas.

CÉLULAS CILINDRICAS CILIADAS Constituyen alrededor del 30% de la población celular total, poseen cilios y microvellosidades en su membrana celular apical. Estas células desplazan el moco y su material particulado atrapado, mediante la acción ciliar, hacia la nasofaringe para eliminarlos.

CÉLULAS BASALES Son células cortas comprenden alrededor del 30% de la población celular total. Se consideran las células madre que proliferan para reemplazar células caliciformes, cilíndricas ciliadas y en cepillo muertas.

CÉLULAS EN CEPILLO Forman alrededor del 3% de la población total de células. Son células cilíndricas estrechas con microvellosidades altas.

CÉLULAS SEROSAS Representan alrededor del 3% de la población celular total. Tienen microvellosidades y gránulos apicales que contienen un líquido seroso.

CÉLULAS SNED Forman del 3 a 4% de la población total de células. Estas células son de diversos tipos y liberan agentes farmacológicos que tal vez controlen el funcionamiento de otras células del epitelio respiratorio. Lámina propia y fibras elásticas. La lámina propia de la tráquea está compuesta por un tejido conectivo fibroelástico y laxo. Una capa densa de fibras elásticas, la lámina elástica, separa la lámina propia de la submucosa subyacente. Submucosa Se integra con un tejido conectivo denso irregular, que contiene múltiples glándulas mucosas y seromucosas. Esta región tiene un riego sanguíneo y linfático abundante y sus ramas más pequeñas llegan a la lámina propia. Adventicia Se conforma de tejido conectivo fibroelástico y anillos de cartílago hialino.

ÁRBOL BRONQUIAL Se inicia en la bifurcación de la tráquea, como los bronquios principales derecho e izquierdo.) El árbol bronquial está compuesto por vías respiratorias localizadas fuera de los pulmones (bronquios extrapulmonares: bronquios principales) y conductos respiratorios situados dentro de los pulmones (bronquios intrapulmonares: bronquios secundarios y terciarios, bronquiolos, bronquiolos terminales y bronquiolos respiratorios).

BRONQUIOS PRIMARIOS La estructura de los bronquios primarios es idéntica a la de la tráquea. Cada bronquio principal perfora el hilio del pulmón, acompañado de las arterias, venas y vasos linfáticos pulmonares.

BRONQUIOS SECUNDARIOS Y TERCARIOS Los semianillos cartilaginosos están reemplazados por placas irregulares de cartílago hialino que rodean por completo la luz de los bronquios intrapulmonares. En la lámina propia y la submucosa de los bronquios intrapulmonares se encuentran glándulas seromucosas y elementos linfoides. Los bronquios secundarios se conocen como bronquios lobares. El pulmón derecho tiene dos bronquios secundarios y el izquierdo tres bronquios secundarios. Los bronquios secundarios se dividen en ramas más pequeñas los bronquios terciarios (segmentario). Cada bronquio terciario se ramifica pero pasa a una sección discreta del tejido pulmonar conocida como segmento broncopulmonar.

BRONQUIOLOS Cada bronquiolo (bronquiolo primario) lleva aire a un lóbulo pulmonar. Los bronquiolos se consideran de la 10ª a 15ª generación de ramificaciones del árbol bronquial. El recubrimiento epitelial de los bronquios varía de cilíndrico simple ciliado, con células caliciformes ocasionales en los bronquios grandes, a cuboidal simple (a menudo con cilios), con células de clara eventuales y sin células caliciformes en los bronquiolos más pequeños. Las células de Clara son cilíndricas con ápices en forma de cúpula con microvellosidades romas y cortas. Su citoplasma apical contiene múltiples gránulos secretorios que incluyen glucoproteínas, las células de Clara protegen el epitelio bronquiolar al recubrirlo con su

producto secretorio. Las células de Clara producen un material similar al agente tensoactivo que reduce la tensión superficial de los bronquiolos y facilita la conservación de su permeabilidad. Las células de Clara se dividen para regenerar el epitelio bronquiolar. La lámina propia de los bronquiolos carece de glándulas; está rodeada de una malla laxa de capas de músculo liso orientadas helicoidalmente; no contiene cartílago.

BRONQUIOLOS TERMINALES Constituyen el final de la porción conductora del sistema respiratorio. El epitelio de los bronquiolos terminales está compuesto de células de Clara y cuboides, algunas de ellas con cilios. La lámina propia estrecha incluye tejido conectivo fibroelástico y se rodea de una o más capas de células de músculo liso.

PORCIÓN RESPIRATORIA DEL SISTEMA RESPIRATORIO Está compuesta de bronquiolos respiratorios, conductos y sacos alveolares y alveolos.

BRONQUIOLOS RESPIRATORIOS Tienen una estructura similar a la de los terminales, pero sus paredes están interrumpidas por la presencia de estructuras semejantes a sacos, de pared delgada, conocidas como alveolos, en donde puede ocurrir el intercambio gaseoso (O_2 por CO_2). Cada bronquiolo respiratorio termina en un conducto alveolar. Conducto alveolar, atrio y saco alveolar. Los conductos alveolares no tienen paredes propias son simplemente disposiciones lineales de los alveolos. 6 Un conducto alveolar suele terminar en una evaginación ciega compuesta de dos o más grupos pequeños de alveolos y en la que cada racimo se conoce como saco alveolar. Estos sacos alveolares se abren así en un espacio común: el atrio.

ALVEOLOS Es una evaginación pequeña de bronquiolos respiratorios, conductos y sacos alveolares. Los alveolos forman la unidad estructural y funcional primaria del sistema respiratorio, ya que sus paredes delgadas permiten el intercambio de CO_2 por O_2 . Se estima que el área total de superficie de todos los alveolos disponibles para intercambio de gases excede los $140m^2$. Los espacios aéreos de dos conductos alveolares pueden comunicarse uno con otro a través de un poro alveolar (de Kohn); la función de estos poros es equilibrar la presión del aire dentro de los segmentos pulmonares. La región entre dos alveolos adyacentes se conoce como tabique interalveolar y está ocupada por un lecho capilar extenso compuesto de capilares continuos. Los alveolos están desprovistos de células de músculo liso. Las paredes de los alveolos se componen de dos tipos de células: neumocitos tipo I y II. Neumocitos tipo I. Alrededor del 95% de la superficie alveolar se integra con epitelio escamoso simple, cuyas células se conocen como neumocitos tipo I (células escamosas tipo I y células alveolares escamosas). Los neumocitos tipo I forman uniones ocluyentes unos con otros y evitan así el escape de líquido extracelular (líquido tisular) a la luz alveolar. Neumocitos tipo II. Aunque los neumocitos tipo II (células alveolares mayores, células septales o células alveolares tipo II) son más numerosas que los neumocitos tipo I, sólo ocupan alrededor del 5% de la superficie alveolar. Estas células cuboidales están entremezcladas entre los neumocitos tipo I y forman uniones de oclusión. Las micrografías de neumocitos tipo II muestran microvellosidades apicales cortas. La característica más distintiva de estas células es la presencia de cuerpos laminares unidos a la membrana que contienen agente tensoactivo pulmonar (surfactante), el producto secretorio de estas células. El agente tensoactivo pulmonar se compone principalmente de dos fosfolípidos, dipalmitoilfosfatidilcolina y fosfatidilglicerol, y cuatro proteínas únicas, proteínas del agente tensoactivo A, B, C y D. El agente tensoactivo se libera por exocitosis hacia la luz de los alveolos en donde forma una red amplia parecida a un enrejado conocida como mielina tubular. El agente tensoactivo reduce la tensión superficial e impide así el colapso de los alveolos. Lo elaboran continuamente los neumocitos tipo II y también lo fagocitan estos últimos y macrófagos alveolares. Además de producir y fagocitar agente tensoactivo, los neumocitos tipo II se dividen por mitosis para regenerarse a sí mismos y también a neumocitos tipo I. Macrófagos Alveolares (Células de Polvo) Los monocitos llegan al intersticio pulmonar, se transforman en macrófagos alveolares (células de polvo), migran entre los neumocitos tipo I y penetran en la luz del alveolo. Estas células fagocitan material particulado como polvo y bacterias y conservan un ambiente estéril dentro de los pulmones.

BARRERA ALVEOLOCAPILAR Las regiones más delgadas del tabique interalveolar donde pueden intercambiarse los gases se llaman barreras alveolocapilares, en donde se encuentran en contacto los neumocitos tipo I con el recubrimiento endotelial del capilar y se fusionan las láminas basales de los dos

epitelios, es más eficiente para el intercambio. } La barrera alveolocapilar se compone por: 1. Agente tensoactivo y neumocitos tipo I. 2. Láminas basales fusionadas de neumocitos tipo I y células endoteliales de los capilares. 3. Células endoteliales de capilares continuos.

INTERCAMBIO DE GASES ENTRE LOS TEJIDOS Y PULMONES } Durante la inspiración, penetra aire que contiene oxígeno en los espacios alveolares del pulmón. } El oxígeno se difunde a través de la barrera alveolocapilar para penetrar en la luz de los capilares y unirse a la porción hem de la hemoglobina del eritrocito y formar oxihemoglobina. } El CO₂ sale de la sangre, se difunde a través de la barrera alveolocapilar en la luz de los alveolos y sale de los espacios alveolares a medida que se expulsa el aire rico en CO₂. } El paso de CO₂ y O₂ a través de la barrera se debe a difusión pasiva. En los capilares cerca de los tejidos pasan los siguientes fenómenos: 1. La mayor parte del CO₂ disuelto en el plasma se difunde al citosol de los eritrocitos. 2. Parte del CO₂ se une a la molécula de globina de la hemoglobina. 3. Dentro del citosol del eritrocito se combina la mayor parte del CO₂ con agua, una reacción catalizada por la enzima anhidrasa carbónica, para formar ácido carbónico, que se disocia en iones hidrógeno (H⁺) y bicarbonato (HCO₃⁻). El ión hidrógeno se une a la hemoglobina y el bicarbonato sale del eritrocito para penetrar en el plasma. A fin de conservar el equilibrio iónico, penetra ion cloruro (Cl⁻) del plasma en el eritrocito; este intercambio de bicarbonato por iones cloruro se conoce como cambio de cloruro. En los capilares ubicados en el tabique interalveolar las reacciones son las siguientes: 1. Penetran iones de bicarbonato en los eritrocitos (con la liberación de cloro, cambio de cloruro). 2. Se combinan los iones bicarbonato e hidrógeno en el citosol del eritrocito para formar ácido carbónico. 3. La anhidrasa carbónica cataliza la segmentación del ácido carbónico para formar agua y CO₂. 4. En el pulmón, la combinación de O₂ con hemoglobina torna a esta última más ácida y reduce su capacidad para unir CO₂. 5. El CO₂ disuelto en el plasma, sigue su gradiente de concentración para difundirse a través de la barrera alveolocapilar para penetrar a la luz de los alveolos.

CAVIDADES PLEURALES Y VENTILACIÓN } La pleura (epitelio escamoso simple y TC subseroso) cubre la cavidad torácica y se divide en dos hojas: } Pleura visceral recubre el pulmón } Pleura parietal reviste las paredes de la cavidad torácica } La Cavidad pleural, entre las dos pleuras contiene líquido seroso que evita la fricción de los pulmones 8 Inhalación: } Requiere energía } Contracción de músculos diafragma, intercostales, escalenos y otros accesorios } Expansión de la caja torácica, elevación de la presión en las cavidades pleurales } Expansión de los pulmones Exhalación: } No requiere energía } Relajación de los músculos respiratorios

APORTE VASCULAR Y LINFÁTICO DEL PULMÓN } Arterias pulmonares: vienen del atrio derecho del corazón y proporcionan sangre desoxigenada } Arterias bronquiales: son ramas de la aorta, llevan sangre oxigenada al árbol bronquial } Venas bronquiales: regresan la sangre al sistema álgico venoso } El pulmón tiene un drenaje linfático doble, un sistema superficial en la pleura visceral y una red profunda pulmonar } Los vasos linfáticos eferentes llevan su linfa al conducto torácico o conducto linfático derecho } yugular interna y subclavias

INERVACIÓN PULMONAR } Ganglios de la cadena simpática } Fibras simpáticas } relajación de músculos lisos, broncodilatación y vasoconstricción } Nervio vago } Fibras parasimpáticas } contracción de los músculos lisos, broncoconstricción.

El Sistema Nervioso

El principal mecanismo de información en el cuerpo lo constituye un sistema de neuronas que se comunican unas con otras y para propósitos puramente didácticos, dividimos este sistema en un Sistema Nervioso Central (SNC) formado por el cerebro y la médula espinal, y en un Sistema Nervioso Periférico (SNP) que une el sistema nervioso central con los receptores sensoriales, que reciben información proveniente del medio externo e interno, y con los músculos y glándulas que son los efectores de las decisiones del SNC. Esta información es llevada por axones motores y sensoriales del SNP en haces de cables eléctricos que conocemos como nervios; por ejemplo, la información que recibe cada ojo es llevada al cerebro en los millones de axones que forman el nervio óptico.

La información dentro del sistema nervioso es manejada por tres tipos de neuronas. Las **neuronas sensoriales**, que mandan información desde los tejidos del cuerpo y los órganos sensoriales hacia la médula espinal. Cuando el cerebro procesa esa información involucra una segunda clase de neuronas, las **interneuronas**, que forman su sistema de comunicación interna. Como resultado de ese procesamiento, el sistema nervioso central manda instrucciones hacia los tejidos del cuerpo por medio del tercer tipo de neuronas, las **motoneuronas**. Como hay unos pocos millones de neuronas sensoriales, algunos millones más de neuronas motoras, y miles y miles de millones de interneuronas, es claro que la mayor parte de la complejidad de nuestro organismo se basa en los sistemas de interneuronas.

Esos tres tipos de neuronas nos indican cuáles son las funciones del sistema nervioso. Primero, la obtención de información sobre el interior de nuestro cuerpo; esto es, en qué estado se encuentran los órganos (corazón, pulmón, etc.) y el cuerpo mismo (cabeza, tronco, extremidades, etc.). También necesitamos saber cómo está el medio ambiente y cuál es nuestra relación con él; por ejemplo: ¿está oscuro, frío, qué obstáculos hay en el camino si nos desplazamos, hay depredadores o presas cercanas, etc.? Toda esa información es recogida por receptores tanto internos como externos y llevada al cerebro para su análisis y después la toma de una decisión sobre la conducta a seguir: ¿no hacer nada?, ¿correr para escapar o atrapar una presa?, etc. Por todo esto, el sistema nervioso puede ser entendido en tres términos funcionales: 1) un estado de alerta recogiendo información; 2) el procesamiento de esa información, y; 3) la activación del cuerpo para responder adecuadamente.

Por lo tanto, cada forma de nuestra actividad consciente depende de la actividad combinada de esas tres unidades funcionales del Sistema Nervioso. La actividad mental toma control de la calidad de ese proceso dinámico y desde este punto de vista no tiene sentido preguntar en qué parte del cerebro está localizada una actividad particular, ya que, por ejemplo, percibimos en una parte del cerebro y actuamos en otra, mientras comparamos la percepción y la actividad en una tercera. Además, el cerebro trabaja con un patrón jerárquico, lo que es claro en el caso de la visión; inicialmente la visión consiste en líneas y patrones de luz y sombra y cuando estos son analizados en las áreas de asociación, emerge un patrón visual coherente que en otras áreas de asociación es unido a otras informaciones para producir la percepción.

Para estudiar el sistema nervioso lo dividimos en regiones a las cuales damos nombres que a veces indican su apariencia, otras veces sugieren su localización y otras más su función principal.

Aún así, debe quedar claro que esos nombres son solamente indicaciones y que su función depende tanto de su localización en el cuerpo, como del tipo de información que analiza.

El Sistema Nervioso Central

A partir de la aparente simplicidad de neuronas comunicándose unas con otras se origina la complejidad del sistema nervioso central, que nos hace lo que somos, nuestros pensamientos, sentimientos y

comportamientos. Esta es una de las grandes interrogantes de las neurociencias, ¿cómo se organizan estos sistemas neuronales complejos para que podamos aprender, sentir y pensar?

El cerebro

En el Departamento de Patología del Centro Médico de la Universidad de Princeton hay una botella donde se encuentra el cerebro bien preservado de Albert Einstein, considerado por muchos como el mayor genio del siglo XX. Aunque partes del cerebro han sido cortadas y dadas a varios investigadores para su estudio, podemos imaginar que está completo y preguntarnos si Einstein aún está ahí.

Podríamos responder que sin la actividad electroquímica del cerebro no puede haber nada de Einstein ahí; sin embargo, consideremos un experimento que el mismo Einstein pudo haber soñado. Imaginemos que justo en el momento antes de su muerte alguien sacó el cerebro de Einstein de su cuerpo y lo mantuvo vivo bombeándole sangre enriquecida mientras flotaba en un tanque de líquido cefalorraquídeo, ¿estaría ahí Einstein? Mas aún, imaginemos, para llevar esta fantasía hasta su límite, que alguien transplantara el cerebro aún vivo de Einstein al cuerpo de otra persona con daño cerebral, ¿a quien regresaría esa persona después de su recuperación, a él mismo o a Einstein?

El que podamos imaginar estas preguntas ilustra que tan convencidos estamos de que vivimos en nuestro cerebro y por buenas razones, el cerebro genera la mente, la visión, audición, recuerdos, pensamientos, sensaciones, habla, sueños, etc. Es el cerebro el que se analiza a sí mismo. Cuando pensamos sobre nuestro cerebro estamos pensando con nuestro cerebro, activando millones de sinapsis y liberando miles de millones de moléculas de neurotransmisores. De hecho, los neurocientíficos dicen que *la mente es lo que el cerebro hace*. Pero, precisamente ¿dónde y cómo se unen las funciones mentales con el cerebro?

Cerebro y Redes nerviosas

Como parte del Sistema Nervioso Central, el cerebro recibe información, la interpreta y decide la respuesta y al hacerlo funciona como una computadora. Si recibe imágenes ligeramente diferentes de un objeto en los dos ojos, calcula las diferencias e infiere que tan lejos debe estar ese objeto para proyectar esa diferencia.

El cerebro también hace los cálculos necesarios para producir el movimiento. Por ejemplo, ¿cómo se hacen los cálculos para tirar y encestar una pelota de 'basket'? Primero, cada neurona se conecta con miles de otras neuronas y para tener una idea de la complejidad de estas interconexiones, consideremos que podríamos unir 8 piezas de Lego en 24 formas y seis piezas en casi 103 millones de formas. Con alrededor de 30 mil millones de neuronas, cada una con 10,000 contactos sobre otras neuronas, terminaríamos con alrededor de 300 millones de millones de conexiones sinápticas corticales. Esto es porque un pedazo de cerebro del tamaño de un grano de arena contiene 10,000 neuronas y mil millones de sinapsis activas (Ramachandran y Blakeslee, 1998).

Las neuronas trabajan en grupos llamados redes neuronales y para entender porqué tienden a conectarse con otras neuronas vecinas, Kosslyn y Koenig (1992, p. 12) nos invitan a pensar: "¿porqué existen las ciudades?, ¿porqué las personas no se distribuyen mas uniformemente en el campo?" Al igual que las personas haciendo redes con personas, las redes de neuronas hacen redes con neuronas cercanas, con las que puedan tener conexiones cortas y rápidas. En la Figura 3 se muestra que las células de cada capa de una red neuronal conectan con varias células de la siguiente capa y el aprendizaje ocurre conforme la retroalimentación refuerza las conexiones que producen ciertos resultados. Por ejemplo, la práctica del piano construye conexiones nerviosas que se refuerzan practicando una y otra vez, hasta que es posible activarlas para tocar el piano sin ver las teclas. Nuevos modelos de computadora simulan

las redes nerviosas completas, con conexiones excitatorias e inhibitorias que ganan fuerza con la experiencia y mimifican la capacidad del cerebro para aprender.

Estructuras cerebrales de nivel superior

Al abrir el cráneo lo primero que se nota es el tamaño del cerebro. En los dinosaurios el cerebro representa el 1/100,000 del peso del cuerpo, en las ballenas el 1/1,000, en elefantes el 1/600, en humanos el 1/45, lo que sugiere que hay una tendencia. Sin embargo, el tamaño del cerebro de un ratón es 1/40 del peso del cuerpo, y el de la marmota 1/25, lo que sugiere que la relación entre el cerebro y el peso del cuerpo proporciona indicaciones sobre la inteligencia de la especie.

Podemos tener datos útiles para investigar la capacidad de los animales a partir de las estructuras cerebrales mismas. En los animales vertebrados primitivos, como los tiburones, el cerebro regula principalmente las funciones para la sobrevivencia, respiración, descanso y alimentación. En los mamíferos simples, como los roedores que tienen un cerebro más complejo, este ya permite emoción y una memoria mayor, mientras que en los mamíferos avanzados, como los humanos, el cerebro procesa todavía más información, permitiéndonos actuar con una visión del futuro.

La historia biológica no ha alterado mucho los mecanismos básicos para la sobrevivencia y ya hace un siglo John Hughlings Jackson (1835-1911) reconocía que las nuevas especies han elaborado nuevos sistemas cerebrales arriba de los antiguos, así como las capas de la Tierra se cubren unas a otras. Excavando se pueden descubrir los fósiles del pasado del cerebro, componentes del tallo cerebral que aún hacen mucho de lo que hacían en nuestros antepasados.

La corteza cerebral

La corteza cerebral es una cubierta con neuronas interconectadas que, como la corteza de un árbol, forman una superficie delgada sobre los hemisferios cerebrales. Las ranas y anfibios tienen una corteza pequeña y operan principalmente con instrucciones genéticas preprogramadas, mientras la corteza de los mamíferos ofrece una mayor capacidad para el aprendizaje y el pensamiento, permitiéndoles ser más adaptables. Lo que nos hace humanos se origina en la complejidad de las funciones de la corteza cerebral.

Estructura de la corteza

Al abrir el cráneo vemos un órgano arrugado, con una forma que semeja la 'carne' de una nuez gigante, el cerebro, y un 80% de su peso se encuentra en los hemisferios derecho e izquierdo, que están casi llenos con conexiones axonales entre la superficie del cerebro y otras regiones. La delgada capa superficial de los hemisferios cerebrales es una capa de células de unos 3 milímetros de grosor y contiene 20-23 miles de millones de células nerviosas (esta estimación se obtuvo muestreando columnas de un milímetro cuadrado de tejido cortical, 180 de las cuales promediaban 229,052 neuronas; Courten-Myers, 1999). Además de neuronas hay nueve veces más células gliales, que guían las conexiones nerviosas, proporcionan nutrientes, mielinizan los axones, eliminan iones y neurotransmisores del espacio extracelular y quizá también participan en la transmisión de mensajes y la memoria de las neuronas (Travis, 1994).

Lo primero que llama la atención de la corteza cerebral es su superficie 'arrugada', de la cual sólo una tercera parte es visible. Estos pliegues aumentan enormemente la superficie del cerebro y si fueran aplanados, la superficie sería como del tamaño de una pizza grande (para hacer que la pizza cupiera dentro del cráneo hubo necesidad de plegarla). En las ratas y otros mamíferos la superficie de la corteza es más lisa, con menos arrugas.

Cada hemisferio cerebral está dividido en cuatro regiones o lóbulos. Empezando en la parte frontal del cerebro y dando vuelta por arriba, están los lóbulos frontales (detrás de la frente), los lóbulos parietales (arriba y hacia atrás), los lóbulos occipitales (en la parte de atrás de la cabeza) y los lóbulos temporales (justo arriba de los oídos). Estos lóbulos están separados por surcos y fisuras y cada uno de ellos lleva a cabo numerosas funciones, pero también muchas funciones requieren la actividad de varios lóbulos.

Funciones de la corteza

Hace más de un siglo se hicieron autopsias de individuos que habían estado parcialmente paralizados o sin poder hablar y se encontró daño en las áreas corticales, pero esta evidencia de que partes específicas del cerebro podían tener funciones específicas era pobre y no convenció a los investigadores. Después de todo, si el control del habla y el movimiento fuera difuso en la corteza, el daño de casi cualquier área podría producir el mismo efecto. Por ejemplo, si se corta el cable de alimentación la televisión se apagará, pero estaríamos totalmente equivocados si creyéramos que la imagen está localizada en el cable.

Esta analogía nos recuerda que tan fácil es equivocarse cuando tratamos de localizar funciones cerebrales, ya que dibujamos líneas alrededor de áreas del cerebro como si fueran fronteras de países en el mapa, aunque las actividades complejas como hablar, dibujar o caminar involucran muchas áreas cerebrales. Por ejemplo, nuestra experiencia sobre la música vocal integra la actividad cerebral en áreas que están involucradas en el habla y el procesamiento muscular, y Besson y sus colegas (1998) descubrieron esto mientras registraban la actividad eléctrica del cerebro de músicos franceses que escuchaban arias operáticas cantadas sin acompañamiento. El cerebro de los músicos procesaba la lírica y sintonía en áreas separadas del cerebro, de camino hacia la experiencia de "la exquisita unidad de la música vocal".

Funciones motoras y emocionales

Sin embargo, se han localizado algunas funciones cerebrales simples. Por ejemplo, en 1870 los médicos alemanes Gustav Fritsch (1838-1927) y Eduard Hitzig (1839-1907) estimularon suavemente la corteza cerebral de perros e hicieron un descubrimiento importante: podían hacer mover diferentes partes del cuerpo y los efectos eran selectivos. Esto es, la estimulación producía movimientos sólo cuando era aplicada en una región de la parte posterior del lóbulo frontal, desde un oído hasta el otro oído a través de la parte superior del cerebro y esta es la región que ahora llamamos corteza motora. Mas aún, cuando estimularon partes específicas de esta región en el hemisferio derecho o izquierdo, partes específicas del cuerpo se movían en el lado contralateral del cuerpo.

Hace ya poco más de medio siglo y mientras hacían cirugía cerebral para extirpar focos epilépticos, los neurocirujanos Otfried Foerster (1873-1941) en Alemania y Wilder Penfield (1871-1976) en Montreal mapearon la corteza de cientos de pacientes concientes. Sin embargo, antes de empezar a cortar, los cirujanos necesitaban saber los posibles efectos colaterales de eliminar una parte de la corteza cerebral, por lo que primero estimulaban diferentes áreas corticales (el cerebro no tiene receptores sensoriales al dolor) y notaban las respuestas corporales. En forma semejante a Fritsch y Hitzig, encontraron que cuando estimulaban diferentes áreas de la corteza motora en la parte posterior del lóbulo frontal, se movían diferentes partes del cuerpo. Entonces mapearon la corteza motora según las partes que controlaban y notaron que aquellas áreas del cuerpo que requieren un control preciso, como los dedos de la mano, la boca y la lengua, ocupaban la mayor parte del espacio cortical.

Hace menos tiempo, el neurocientífico José Delgado Rodríguez (1915-2011) demostró la mecánica del comportamiento motor evocando en un mono una respuesta de sonrisa más de 400,000 veces. También estimuló en un humano el área en la corteza motora izquierda que movía la mano para hacer un puño y aunque pedía al paciente que abriera la mano durante la estimulación este no podía hacerlo, por lo que

dijo: "Doctor, me imagino que su electricidad es mas fuerte que mi voluntad" (Rodríguez-Delgado, 1969, p. 114).

Funciones sensoriales

Si la corteza motora puede mandar mensajes hacia el cuerpo, ¿dónde en la corteza se reciben los mensajes que proceden del cuerpo? Penfield identificó un área cortical que se especializa en recibir información de los órganos de los sentidos en la piel y el movimiento de partes del cuerpo. Esta área se encuentra paralela a la corteza motora y justo adelante de ella, en los lóbulos parietales, está la que ahora llamamos corteza somatosensorial. Si se estimula un punto en la parte superior de esta banda de tejido, la persona dice haber sido tocada en el hombro y si se estimula un punto al lado, la persona indica sentir algo en la cara.

Entre mas sensible es la región del cuerpo mayor será el área de la corteza sensorial dedicada a ella, de manera que los labios, que son extremadamente sensibles, se proyectan a un área cerebral mas grande que aquella dedicada a los dedos del pie y esa es una razón por la que besamos con los labios y no con los dedos. En la misma forma, las ratas tienen un gran área de la corteza dedicada a las sensaciones de las vibras, los búhos a las sensaciones auditivas y así sucesivamente. Si un humano o un mono pierde un dedo, la región de la corteza sensorial dedicada a recibir entradas desde ese dedo cambia y se dedica a recibir entradas de los dedos adyacentes, haciéndose mas sensible (Fox, 1984). En la misma forma, los barridos de NMR muestran que los pianistas tienen una corteza auditiva mayor que lo usual para codificar los sonidos del piano y que las personas sordas tienen una corteza visual con mayor visión periférica (Bavelier et al., 2000; Plantev et al., 1998). El cerebro es moldeado no sólo por nuestros genes, sino también por nuestra experiencia.

Una persona recibe información visual en los lóbulos occipitales en la parte posterior del cerebro, de manera que un golpe suficientemente fuerte ahí la dejaría ciega. En cambio, si esa región del cerebro se estimula veremos destellos de luz o barras de colores. Así que, en cierto sentido, tenemos ojos en la parte posterior de la cabeza. De los lóbulos occipitales la información visual va a otras áreas que se especializan en tareas como identificar las palabras, detectar el movimiento y reconocer las caras.

Igualmente, cualquier sonido es procesado en áreas auditivas de los lóbulos temporales. La mayor parte de la información auditiva viaja a través de una ruta tortuosa desde un oído hasta el área auditiva del cerebro arriba del oído opuesto y si fuéramos estimulados ahí, oíríamos un sonido. El sonido no necesita ser real y barridos de NMR en personas con esquizofrenia revelan que las áreas auditivas del lóbulo temporal están activas durante las alucinaciones auditivas. Aún el sonido fantasma que experimentan personas sordas en un solo oído, está asociado con actividad en el lóbulo temporal del lado opuesto del cerebro (Muhlneckel et al., 1998).

Áreas de asociación

En los humanos aproximadamente dos tercios de la corteza cerebral están involucrados en recibir información sensorial o en dirigir respuestas musculares, pero eso deja un tercio que parece no tener funciones sensoriales o motoras. Entonces, ¿qué ocurre en esas regiones corticales? Estas áreas se han denominado áreas de asociación y en ellas se asocian entradas sensoriales entre si y con las memorias almacenadas, una parte muy importante de pensar.

Como la estimulación eléctrica de las áreas de asociación no inicia ninguna respuesta observable no podemos especificar claramente las funciones de las áreas de asociación. Probablemente esto es lo que dió origen a la idea de que solo usamos el 10% del cerebro, lo que implica que si pudiéramos activar esas regiones seríamos un 10% mas inteligentes. Sin embargo, esto no es cierto, ya que estas áreas corticales interpretan, integran y actúan sobre la información procesada por las áreas sensoriales.

Las áreas de asociación en los lóbulos frontales nos permiten juzgar, planear y procesar memorias nuevas. Las personas con daño en los lóbulos frontales pueden tener intacta la memoria, calificar alto en las pruebas de inteligencia (IQ), pero aún así ser incapaces de planear para el futuro. Por ejemplo, después que la hermana del famoso cirujano Wilder Penfield, mencionado arriba, sufrió daño en el lóbulo frontal, fue incapaz de preparar la mas simple de las comidas. Ella mantenía el conocimiento de las recetas, medidas y técnicas, pero no podía indicar el orden de los pasos necesarios para preparar el alimento (Kimberg et al., 1998).

Uno de los casos mas notables en este sentido es el de Phineas Gage quien, como consecuencia de un daño en los lóbulos frontales, cambió totalmente de personalidad. Una tarde de 1848 Phinneas Gage, entonces de 25 años de edad, era capataz de una cuadrilla que colocaba las vías para el ferrocarril en Virginia, EUA y con una varilla estaba apretando polvora dentro de un agujero. De pronto la polvora explotó y lanzó la varilla, que entró a través de su mejilla izquierda y salió por la parte superior de la frente, dañando los lóbulos frontales. Para sorpresa de todos Gage fue capaz de hablar inmediatamente después y regresar a trabajar cuando sus heridas sanaron. Sin embargo, aunque su capacidad mental y memorias estaban intactas, su personalidad había cambiado completamente (Damasio et al., 1994).

Las áreas de asociación de otros lóbulos también tienen funciones mentales. Por ejemplo, estudiando el cerebro de Albert Einstein se averiguó que los lóbulos parietales, involucrados en el razonamiento matemático y espacial, eran mas grandes y con formas diferentes a otras personas (Witelson et al. 1999). Un área en la parte baja del lóbulo temporal derecho nos permite reconocer caras y si se daña en cualquier forma, aún seriamos capaces de describir las características faciales de una persona, pero no podriamos reconocer su género o edad aproximada y tampoco podriamos identificarla. Todo esto sugiere que las funciones mentales complejas, como el aprendizaje y la memoria, no residen en un lugar específico, aunque si hay regiones cerebrales que tienen influencia sobre estas características mentales.

Médula espinal

La médula espinal del sistema nervioso central es una vía de información que conecta el Sistema Nervioso Periférico con el cerebro. Los tractos nerviosos ascendentes o aferentes mandan información sensorial al cerebro, mientras los tractos descendentes o eferentes mandan información motora de regreso.

Las vías nerviosas que gobiernan nuestros reflejos, que son respuestas automáticas a los estímulos, ilustran el trabajo de la médula espinal. Un reflejo espinal simple está compuesto por una sola neurona sensorial y una sola neurona motora, que se comunican por medio de una interneurona. Por ejemplo, el reflejo patelar involucra una vía simple, ya que una médula aislada y los músculos correspondientes podrían hacerlo.

Otra de esas vías es el reflejo al dolor. Cuando tocamos una flama con alguno de nuestros dedos el calor excita la actividad nerviosa, que viaja por las neuronas sensoriales a interneuronas en la médula espinal. Estas responden activando neuronas motoras en los músculos del brazo, por lo que se siente que la mano se aparta por si misma, sin que hayamos hecho la selección.

Como el simple reflejo al dolor pasa a través de la médula espinal, la mano se retira de la flama antes que el cerebro reciba y responda a la información que produjo el movimiento. Sin embargo, si la parte superior de la médula espinal fuera seccionada no sentiriamos el dolor, ni tampoco podriamos sentir placer, ya que el cerebro no tendría contacto con el cuerpo. Perderiamos todas las sensaciones y movimientos voluntarios en las regiones corporales cuyas neuronas sensoriales y motoras conectan con la médula espinal abajo del punto de la lesión. Sin embargo, tendríamos reflejo patelar sin sentir el golpe en la rodilla. Con la médula cortada no hay comunicación con el centro cerebral que pone el freno a las erecciones, aunque los hombres paralizados abajo de la cintura son capaces de reacciones (un reflejo

simple) si se estimulan los genitales y las mujeres estimuladas en la misma forma responden con lubricación vaginal. Pero, dependiendo de dónde y que tan completamente está cortada la médula espinal, estas personas no responden a imágenes eróticas y no tienen sensaciones en los genitales (Kennedy y Over, 1990; Sipski et al., 1999). Para producir dolor o placer en el cuerpo la información sensorial debe llegar hasta el cerebro.

El tallo cerebral

El tallo cerebral es la región más antigua e interna del cerebro. Empieza donde la médula espinal entra al cráneo y se hincha ligeramente para formar el bulbo. Ahí se encuentran los controles de la frecuencia cardíaca y la respiración, por lo que si la parte superior del tallo cerebral de un gato se separa del resto del cerebro, el animal aún respira y vive e incluso corre, trepa y se lame (Klemm, 1990). Pero al separar del cerebro regiones más altas, ya no correrá con un propósito ni trepará para obtener alimento.

El tallo cerebral también es un punto de cruce donde la mayor parte de los nervios hacia y desde el cerebro se conectan con el lado opuesto del cuerpo.

Dentro del tallo cerebral se encuentra la formación reticular, una red de neuronas con forma de dedo que se extiende desde la médula espinal hasta el tálamo. Conforme la información sensorial de la médula espinal viaja hasta el tálamo, algo de ella lo hace a través de la formación reticular, que filtra los estímulos y releva información importante a otras áreas del cerebro. Entre otras funciones, la formación reticular ayuda a controlar el estado de alerta.

En 1949 Moruzzi y Magoun descubrieron que la estimulación eléctrica de la formación reticular en un gato durmiendo lo despertaba instantáneamente. Entonces, Magoun separó la formación reticular de un gato de las regiones cerebrales altas, sin dañar las vías sensoriales cercanas, y el gato entró en un coma del que no despertó. Magoun podía aplaudir cerca de los oídos del gato y aún pincharlo, pero no había respuesta, por lo que concluyó que la formación reticular está involucrada en el estado de alerta. Posteriormente, otros investigadores descubrieron que en otros lugares del tallo cerebral se encuentran neuronas cuya actividad es necesaria para dormir.

El tálamo

Arriba del tallo cerebral se encuentra el tablero sensorial del cerebro, un par de estructuras con forma de huevo llamadas tálamo. Estas estructuras reciben la información que proviene de todos los órganos de los sentidos, excepto del olfato y la manda al cerebro, que analiza la vista, oído, gusto y tacto, y podemos pensar sobre ellas como una aduana que recibe información y decide si mandarla al cerebro o quedarse con ella. El tálamo también recibe algunas de las respuestas del cerebro, que dirige hacia el cerebelo y el bulbo y parece coordinar las oscilaciones eléctricas del cerebro, que se enlentecen durante el sueño y aceleran para producir la conciencia (Llinás y Ribary, 2001).

El cerebelo

Colocado en la parte posterior del tallo cerebral se encuentra el cerebelo, que tiene dos hemisferios arrugados y permite un tipo de aprendizaje no-verbal y la memoria. Sin embargo, su función más obvia es la coordinación de los movimientos voluntarios, de manera que si se lesiona tendremos dificultades para caminar, mantener el equilibrio o saludar con las manos. Los movimientos tienden a ser exagerados e interrumpidos.

Todas esas funciones ocurren sin esfuerzos conscientes, lo que ilustra otro de los temas recurrentes: el cerebro procesa la mayor parte de la información sin que nos demos cuenta. Estamos conscientes de los resultados del trabajo del cerebro (digamos, nuestra experiencia visual) pero no de cómo se construye la

imagen visual. Igualmente, ya sea que estemos despiertos o dormidos, el tallo cerebral maneja las funciones que nos permiten vivir, liberando las regiones superiores del cerebro para soñar, pensar o hacer recuerdos.

El sistema límbico

En el borde entre las partes más antiguas del cerebro y los hemisferios cerebrales se encuentra un sistema nervioso con forma de dona, el Sistema Límbico, uno de cuyos componentes, el hipocampo, procesa la memoria. Por ahora veamos la conexión entre el sistema límbico y las emociones como el temor y el enojo, y las emociones básicas, como aquellas requeridas para la alimentación y el sexo. Como veremos después, la influencia del sistema límbico sobre las emociones y motivaciones ocurre parcialmente por medio de su control sobre las hormonas del cuerpo.

La amígdala. En el sistema límbico hay dos grupos neuronales con forma de almendra que llamamos amígdala y que influyen sobre la agresión y el temor. En 1939, el psicólogo Heinrich Klüver (1897-1979) y el neurocirujano Paul Bucy (1904-1992) lesionaron quirúrgicamente la parte del cerebro de un mono Rhesus que incluía la amígdala y encontraron que el temperamento normalmente agresivo del mono cambió y se volvió la más melosa de las criaturas. Podían pincharlo y hacer virtualmente cualquier cosa que normalmente iniciaría una respuesta feroz y sin embargo, el animal se mantenía tranquilo. En otros estudios con otros animales salvajes, incluyendo lince, coyotes y ratas salvajes, los investigadores obtuvieron los mismos resultados. Sin embargo, ¿qué pasaría si se estimulaba la amígdala en un animal normalmente plácido, como un gato doméstico? Si se hace esto, el animal se prepara para atacar, arquea la espalda, hace ruidos con la boca, las pupilas se dilatan y el pelo de la espalda se pone erecto. Sin embargo, si movemos el electrodo ligeramente adentro de la amígdala y ponemos el gato dentro de una jaula con un ratón, huye con miedo.

Estos experimentos confirman el papel de la amígdala en el temor y la rabia, sin mencionar la percepción de tales emociones y el procesamiento de las memorias emocionales (Anderson & Phelps, 2000; Poremba & Gabriel, 2001). Aún así, debemos tener cuidado en pensar en la amígdala como el centro de control para la agresión y el temor, ya que el cerebro no está organizado en estructuras que correspondan con nuestras categorías de conductas. Actualmente sabemos que tanto el comportamiento agresivo como el temeroso involucran la actividad nerviosa de todos los niveles del cerebro, pero aún dentro del sistema límbico, la estimulación de estructuras diferentes a la amígdala pueden evocar ese comportamiento. Esto se explica con la siguiente analogía: si cargamos la batería muerta de un coche podemos activar el motor, pero la batería es sólo un eslabón del sistema completo del coche.

Dado que las lesiones de la amígdala pueden transformar monos violentos en animales calmados, ¿podrían esas lesiones hacer lo mismo en humanos violentos? Podría pensarse que sí, pero esta cirugía ha producido resultados variados (Mark & Ervin, 1970; Valenstein, 1986) y en los pocos casos involucrando pacientes que sufren anomalías del cerebro, la estimulación de la amígdala reduce los ataques de rabia, aunque algunas veces con efectos colaterales devastadores sobre el funcionamiento cotidiano del paciente. Así, por razones éticas y debido a las incertidumbres involucradas, la psicocirugía drástica se utiliza pocas veces aunque, tal vez conforme aprendemos más sobre cómo controla el cerebro el comportamiento, aprenderemos a mejorar los trastornos cerebrales sin crear otros nuevos.

El hipotálamo

Otra de las estructuras fascinantes del cerebro se encuentra justo abajo del tálamo y es llamado hipotálamo y por medio de lesiones y estímulos de varias áreas se han identificado redes neuronales que tienen deberes específicos en el mantenimiento del cuerpo. Algunos grupos neuronales influyen sobre el apetito mientras otros regulan la sed, la temperatura corporal y el comportamiento sexual.

El hipotálamo detecta la composición química de la sangre y recibe comandos de otras partes del cerebro. Por ejemplo, el pensar sobre el sexo (en la corteza cerebral) puede estimular el hipotálamo para liberar hormonas y a través de ellas controlar la hipófisis, llamada 'glándula maestra', que, a su vez, influye sobre la liberación de hormonas por otras glándulas. Este proceso es monitoreado por el hipotálamo y en esta forma se establece un mecanismo de retroalimentación que mantiene la concentración de esas hormonas en niveles adecuados para el funcionamiento del cuerpo. El hipotálamo también ejerce control iniciando la actividad del sistema nervioso autónomo.

La historia del descubrimiento del hipotálamo es extraordinaria y se inicia cuando dos neuropsicólogos, James Old y Peter Milner (1954), trataban de implantar electrodos en la formación reticular de ratas, pero se equivocaron y los implantaron en la región que después se conocería como hipotálamo (Olds, 1975). En forma curiosa, vieron que la rata implantada regresaba al lugar en la mesa donde había sido estimulada, como si buscara mas estimulación, y entonces los investigadores descubrieron su error y pensaron que posiblemente habían estimulado un centro cerebral que proporcionaba una recompensa agradable para la rata.

En una serie de experimentos Olds (1958) localizó otros "centros del placer", que actualmente son llamados "centros de recompensa", porque los investigadores no saben si las ratas experimentan 'placer' o no. Después, Olds permitió que las ratas iniciaran su propia estimulación en estas áreas apretando una palanca y encontró que algunas veces lo hacían hasta 7,000 veces por hora (cada medio segundo), hasta que caían exhaustas. Mas aún, las ratas hacían cualquier cosa para obtener esa estimulación, incluso cruzar un piso electrificado que una rata hambrienta no haría por comida.

Posteriormente se descubrieron centros de recompensa similares en otras especies, incluyendo peces dorados, delfines y monos. De hecho, la investigación en animales ha revelado que en el cerebro existe un sistema de recompensa general que inicia la liberación del neurotransmisor dopamina y centros específicos asociados con el placer de comer, beber y tener sexo. Así, parece que los animales están equipados con sistemas intrínsecos que recompensan las actividades esenciales para la sobrevivencia.

Experimentos mas recientes han mostrado formas nuevas de usar la estimulación límbica para controlar las actividades de animales. Por medio de la estimulación del cerebro para recompensar ratas que den vuelta a la derecha o a la izquierda (cuando los electrodos estimulan una región del cerebro esto las hace sentir como si sus vibras izquierdas o derechas han sido tocadas), Sanjiv y sus colegas (2002) entrenaron ratas que nunca habían estado fuera del laboratorio para navegar en un medio-ambiente antural. Apretando teclas en una computadora portátil, dirigieron una rata que llevaba un receptor, fuente de poder y videocamara en una bolsa en la espalda, para que diera vueltas, trepara árboles, caminara sobre las ramas y regresara, sugiriendo la aplicación de estos métodos en operaciones de búsqueda y rescate.

Estos experimentos han llevado a preguntarse si los humanos también tenemos centros límbicos del placer y algunos investigadores piensan que los problemas de adicción, como el alcoholismo y el abuso de drogas, pueden originarse en un síndrome de deficiencia de recompensas. Esto es, una deficiencia genéticamente adquirida en los sistemas para el placer en el cerebro, que lleve a las personas a buscar cualquier cosa que proporcione el placer perdido o los libere de sentimientos negativos (Blum et al., 1996).

El Sistema Nervioso Periférico

El sistema nervioso periférico tiene dos componentes, somático y autónomo. El sistema nervioso somático controla los movimientos de los músculos esqueléticos; por ejemplo, aquellos hechos para avanzar esta lectura moviendo el cursor o apretando las teclas.

El sistema nervioso autónomo controla las glándulas y los músculos de los órganos internos como un piloto automático, pero a veces podemos suprimirlo conscientemente para hacer los movimientos nosotros mismos. Sin embargo, generalmente este sistema opera en forma autónoma para determinar nuestro funcionamiento interno, incluyendo el latido cardíaco, la digestión y las actividades glandulares.

El sistema nervioso autónomo es dual y está formado por el sistema nervioso simpático y el sistema nervioso parasimpático. El **Sistema Nervioso Simpático** nos activa para ponernos en una actitud defensiva. Si algo nos alarma, el sistema simpático acelera el latido cardíaco, enlentece la digestión, eleva el azúcar en la sangre, dilata las arterias y nos enfría por medio de la sudoración, poniéndonos alerta y listos para la actividad (las máquinas detectoras de mentiras miden estas respuestas al estrés, que pueden acompañar o no a las mentiras). Cuando el estrés pasa, el **Sistema Nervioso Parasimpático** produce los efectos opuestos, ya que conserva la energía disminuyendo la frecuencia cardíaca, baja los niveles de azúcar en la sangre y así sucesivamente. En situaciones cotidianas el sistema nervioso simpático y el parasimpático funcionan juntos para mantenernos en equilibrio nuestro estado interno.

Sistema digestivo

DEFINICIÓN DEL SISTEMA DIGESTIVO

El sistema digestivo está constituido por un tubo hueco abierto por sus extremos (boca y ano), llamado tubo digestivo propiamente dicho, o también tracto digestivo, y por una serie de estructuras accesorias. El tubo digestivo o tracto digestivo incluye la cavidad oral, la faringe, el esófago, el estómago, el intestino delgado y el intestino grueso. Mide, aproximadamente, unos 5-6 metros de longitud. Las estructuras accesorias son los dientes, la lengua, las glándulas salivares, el páncreas, el hígado, el sistema biliar y el peritoneo. El estómago, el intestino delgado y el intestino grueso así como el páncreas, el hígado y el sistema biliar están situados por debajo del diafragma, en la cavidad abdominal.

TUBO DIGESTIVO ESTRUCTURA MICROSCÓPICA En la pared del tubo digestivo distinguimos las siguientes capas de dentro afuera:

- Una mucosa que consiste en una capa de epitelio que está especializado según las regiones, para las diferentes funciones digestivas, una capa de tejido conectivo laxo, la lámina propia y una capa de músculo liso llamada muscular de la mucosa.
- Una submucosa o capa de tejido conectivo laxo donde se encuentran numerosos vasos sanguíneos, nervios, vasos linfáticos y ganglios linfáticos y, en algunos sitios, glándulas submucosas. La pared del tubo digestivo tiene un rico aporte de vasos sanguíneos que le suministran el oxígeno y las sustancias necesarios para sostener sus actividades. Las venas y los linfáticos trasladan los productos absorbidos procedentes de la digestión hasta el hígado y la circulación sistémica, respectivamente.
- Dos capas de músculo liso, una, más externa, con células dispuestas longitudinalmente y la otra, más interna, con células dispuestas circularmente. La capa circular es 3-4 veces más gruesa que la capa longitudinal y a ciertos intervalos a lo largo del tubo aparece engrosada y modificada formando un anillo llamado esfínter, que actúa como una válvula. Con excepción de la boca y la lengua, movidas por músculo estriado esquelético, las fibras musculares lisas son responsables de las funciones motoras del tubo digestivo ya que se encargan del mezclado del alimento con las secreciones digestivas y de su propulsión a una velocidad que permite una digestión y absorción óptimas de los nutrientes.
- Una capa externa, llamada adventicia que en la boca, el esófago y el recto, es de tejido conectivo laxo que los une a los órganos adyacentes. Y en el estómago y los intestinos es una membrana serosa, el peritoneo, que permite a estos órganos deslizarse libremente dentro de la cavidad abdominal durante los movimientos peristálticos del tubo digestivo. Además la pared del tubo digestivo contiene un sistema complejo de plexos nerviosos que constituyen el sistema nervioso entérico, intrínseco al tubo digestivo, y que inerva los vasos sanguíneos, las glándulas y el músculo liso del tubo digestivo, ocupándose de la coordinación de sus movimientos. Son el plexo submucoso de Meissner que se encuentra en la submucosa y se ocupa, sobre todo, del control de la actividad secretora y de la inervación de los vasos sanguíneos, y el plexo mientérico de Auerbach que se encuentra entre las dos capas de músculo liso, la longitudinal y la circular, y regula la motilidad del tubo digestivo. Debido a su compleja organización y a su independencia, a veces estos plexos nerviosos reciben el nombre de pequeño cerebro intestinal. Pero no solo trabajan de modo independiente sino que también establecen conexiones con la inervación extrínseca al sistema digestivo constituida por el sistema nervioso simpático y el sistema nervioso parasimpático. El sistema nervioso parasimpático estimula todos los procesos de secreción y movimiento del sistema digestivo mientras que el sistema nervioso simpático los inhibe.

BOCA La boca es la primera parte del tubo digestivo aunque también se emplea para respirar. Está tapizada por una membrana mucosa, la mucosa oral, con epitelio plano estratificado no queratinizado y limitada por las mejillas y los labios. El espacio en forma de herradura situado entre los dientes y los labios, se llama vestíbulo y el espacio situado por detrás de los dientes es la cavidad oral propiamente dicha. El techo de la cavidad oral está formado por el paladar que consiste en dos partes: una ósea llamada paladar duro, formada por parte de los huesos maxilar superior y palatinos y otra, formada por músculos pares recubiertos de mucosa, llamada el paladar blando o velo del paladar, que se inserta por delante en el paladar duro y, por detrás es libre y presenta una proyección cónica en la línea media, la úvula. A cada lado del paladar blando hay dos músculos recubiertos de repliegues verticales de mucosa que constituyen los dos pilares anteriores y los dos pilares posteriores del paladar y forman el istmo de las fauces o puerta de comunicación de la cavidad oral con la parte oral de la faringe u orofaringe. Entre los pilares, en cada lado, se encuentra una colección de tejido linfóide que constituye las amígdalas palatinas (que cuando se infectan son llamadas popularmente anginas) cuya parte visible no es una guía exacta de su tamaño real porque una gran porción de ellas puede estar oculta por detrás de la lengua. Por su parte anterior la cavidad oral se comunica con el exterior por la abertura de la boca.

FARINGE La faringe es un tubo que continúa a la boca y constituye el extremo superior común de los tubos respiratorio y digestivo. En su parte superior desembocan los orificios posteriores de las fosas nasales o coanas, en su parte media desemboca el istmo de las fauces o puerta de comunicación con la cavidad oral y por su parte inferior se continúa con el esófago, de modo que conduce alimentos hacia el esófago y aire hacia la laringe y los pulmones. Para una mejor descripción se divide en 3 partes:

nasofaringe, situada por detrás de la nariz y por encima del paladar blando, orofaringe, situada por detrás de la boca, y laringofaringe, situada por detrás de la laringe. Debido a que la vía para los alimentos y el aire es común en la faringe, algunas veces la comida pasa a la laringe produciendo tos y sensación de ahogo y otras veces el aire entra en el tubo digestivo acumulándose gas en el estómago y provocando eructos.

La orofaringe es la parte oral de la faringe y tiene una función digestiva ya que es continuación de la boca a través del istmo de las fauces y está tapizada por una mucosa similar a la mucosa oral. La orofaringe está limitada por arriba por el paladar blando, por abajo por la base de la lengua, en donde se encuentra una colección de tejido linfóide llamada amígdala lingual, y por los lados por los pilares del paladar anteriores y posteriores.

ESÓFAGO El esófago es el tubo que conduce el alimento desde la faringe al estómago. Se origina como una continuación de la faringe (a nivel de la VI vértebra cervical) y desciende a través del cuello y el tórax para atravesar después el diafragma (por el hiato esofágico) y alcanzar el estómago. Hasta llegar a la bifurcación de la tráquea, está situado entre la tráquea por delante y la columna vertebral, por detrás. Después, el pericardio separa el esófago de la aurícula izquierda. Penetra en el estómago formando un ángulo agudo (a nivel de la X vértebra dorsal) y su longitud total es de unos 25 cm. El epitelio de su mucosa es plano estratificado no queratinizado y en las capas musculares de su pared, se encuentra músculo estriado esquelético en su 1/3 superior que gradualmente es sustituido por músculo liso en su 1/3 medio, en donde se encuentran juntas fibras musculares estriadas y lisas, y en su 1/3 inferior ya es músculo liso que se continúa con las capas de músculo liso del estómago. En la parte superior del esófago existe el esfínter faringoesofágico, entre la faringe y el esófago, que permanece cerrado entre deglución y deglución y por tanto impide que el aire entre en el esófago durante la inspiración y en su extremo inferior, el esfínter gastroesofágico, entre el esófago y el estómago. La función principal de este esfínter es impedir el reflujo del contenido gástrico hacia el esófago, ya que dicho contenido es muy ácido y rico en enzimas proteolíticas y puede dañar la mucosa esofágica que no es capaz de resistir la agresión y se ulcera (esofagitis por reflujo). El diafragma ayuda en la función de este esfínter y también el hecho de que el esófago forme un ángulo agudo al desembocar en el estómago lo que hace más difícil el reflujo.

ESTÓMAGO El estómago es una dilatación del tubo digestivo situada entre el esófago y el duodeno, con una capacidad aproximada de 1-1.5 litros. Difiere del resto del tubo digestivo en que su pared tiene una tercera capa de fibras musculares lisas orientadas de modo oblicuo y situadas en la parte interna de la capa circular. La mayor parte del estómago se encuentra situado en el epigastrio aunque ocupa también parte del hipocondrio izquierdo. Se relaciona por delante con el lóbulo izquierdo hepático y el reborde costal izquierdo, por detrás con el riñón izquierdo, por encima con el diafragma y por debajo con el colon transversal y su mesocolon. Si consideramos que el estómago tiene forma de J, se puede distinguir una porción vertical y otra horizontal. El pliegue que está entre las dos porciones se llama incisura angular. Un plano que pase por la incisura angular y otro que pase por la unión esófago-gástrica delimitan varias partes:

El fundus o fórnix, es la parte más alta del estómago. Está situado en la parte superior y a la izquierda del orificio de comunicación con el esófago o cardias. El ángulo que se forma entre el fundus y el cardias ayuda a evitar el reflujo gastroesofágico y las hernias de hiato (deslizamiento de parte del estómago al interior de la cavidad torácica).

El cuerpo, es la zona comprendida entre el fórnix y la incisura angular. Está limitado a ambos lados por las curvaturas mayor y menor

La porción pilórica o píloro, tiene forma de embudo y es la zona comprendida entre la incisura angular y el esfínter pilórico, que separa al estómago del duodeno. El píloro se divide en una porción proximal o antro pilórico, que es la parte más ancha, y una porción distal o canal pilórico, que es más estrecha.

INTESTINO DELGADO.

ESTRUCTURA MACROSCÓPICA El intestino delgado es un tubo estrecho que se extiende desde el estómago hasta el colon. Consta de 3 partes, duodeno, yeyuno e íleon. El duodeno tiene unos 25 cm de longitud y se extiende desde el píloro hasta el ángulo duodeno-yeyunal, rodeando la cabeza del páncreas. Con fines descriptivos se divide en 3 porciones: primera, segunda y tercera. Igual que sucede con el páncreas, el duodeno está cubierto por peritoneo solamente por su cara anterior, por ello se le considera órgano retroperitoneal. Se relaciona con el estómago, el hígado y el páncreas con los que forma una unidad funcional y recibe el quimo del estómago, las secreciones del páncreas y la bilis del hígado. El colédoco y el conducto pancreático principal desembocan juntos en la segunda porción del duodeno, en la ampolla de Vater o papila duodenal, en donde existe un esfínter, el esfínter de Oddi que está relacionado, sobre todo, con el control del flujo del jugo pancreático al duodeno ya que

el flujo de bilis hacia el duodeno está controlado por el esfínter del colédoco situado en el extremo distal de este conducto biliar

El yeyuno y el íleon tienen en conjunto más de 4.5 m de longitud y debido a que sus características morfológicas y funcionales son parecidas se les puede considerar una unidad: el yeyun-íleon, que forma las llamadas asas del intestino delgado, situadas por debajo del colon transversal y recubiertas por el mesenterio, constituido por pliegues de peritoneo, que las sujeta a la pared abdominal posterior. La desembocadura del íleon en el colon, se produce en el ciego, en el orificio íleo-cecal a través del cual pasa el contenido del intestino delgado al intestino grueso, y que está rodeado por la válvula íleo-cecal cuya función principal es evitar el reflujo de materias fecales desde el colon al intestino delgado. En los últimos centímetros de íleon, que preceden a la válvula, la pared intestinal posee una pared muscular engrosada, el esfínter íleo-cecal que, en condiciones normales, se encuentra medianamente contraído y no permite que el contenido del íleon se vacíe en el ciego de un modo brusco y continuado.

INTESTINO DELGADO. ESTRUCTURA MICROSCÓPICA La mucosa y la submucosa del intestino delgado están dispuestas en forma de pliegues circulares que se extienden sobre toda su superficie interna y se proyectan a la luz intestinal, se llaman válvulas conniventes de Kerckring. Son más pronunciadas en el duodeno y el yeyuno en donde sobresalen hasta 8 mm en la luz o hueco del tubo. Estos pliegues circulares, a su vez, están cubiertos totalmente de minúsculas proyecciones de la mucosa, en forma de dedo, con una longitud de 0.5 a 1 mm, llamadas vellosidades intestinales o villi. La superficie de estos villi está formada por un epitelio columnar simple con las células unidas fuertemente entre sí, cada una de las cuales presenta en su superficie apical un borde en cepillo formado por unas 600 prolongaciones citoplasmáticas de aproximadamente 1 micra de largo, llamadas microvellosidades. Las vellosidades o villi tienen un aspecto diferente en las distintas partes del intestino delgado. Son anchas en el duodeno, más delgadas en el yeyuno y más cortas en el íleon. En el interior de cada vellosidad se encuentra un capilar linfático o quilífero, músculo liso que le permite modificar su longitud, tejido conjuntivo y una red capilar. Esta disposición es ventajosa para la absorción de líquidos y sustancias disueltas hacia la sangre de la vena porta así como hacia el sistema linfático. Entre una vellosidad y otra, en la parte basal, se sitúan glándulas tubulares simples llamadas criptas de Lieberkühn cuya secreción líquida recubre a las vellosidades, proporcionando un medio acuoso para la absorción de sustancias desde el quimo cuando entra en contacto con las vellosidades. Además de las criptas, en el duodeno existen las glándulas de Brunner que segregan un líquido alcalino rico en mucina para proteger la mucosa duodenal. En las paredes del yeyuno-íleon se encuentran acumulaciones de tejido linfático llamadas placas de Peyer que forman parte de la colección de tejido linfático asociado a mucosa (MALT, mucosa-associated lymphatic tissue) que se encuentra a nivel de los tubos digestivo y respiratorio. La combinación de las válvulas conniventes más las vellosidades más las microvellosidades aumenta unas 600 veces el área de absorción de la mucosa intestinal originando una extraordinaria superficie total de unos 250 m² para todo el intestino delgado (equivalente a la superficie de una cancha de tenis).

En los seres humanos el epitelio del intestino delgado se renueva en un plazo de una semana, aproximadamente. Las células epiteliales se forman por proliferación de células madre indiferenciadas situadas en el interior de las criptas, que migran hacia el extremo distal de la vellosidad desde donde se desprenden a la luz intestinal y son expulsadas al exterior. A medida que las células migran y abandonan las criptas, maduran y desarrollan el borde en cepillo. La inanición prolongada puede provocar atrofia de estas células y reducción de su proliferación y recambio.

INTESTINO GRUESO El intestino grueso se extiende desde la válvula íleo-cecal hasta el ano y tiene unos 1.5 m de longitud. Consta de: // ciego // apéndice // colon ascendente // colon transversal // colon descendente // colon sigmoide // recto y conducto anal. • El ciego es un fondo de saco de unos 8 cm de longitud y 8 cm de ancho que comunica con el íleon a través de la válvula íleo-cecal. • El apéndice vermiforme es una protrusión similar a un dedo de guante de unos 8 cm de longitud. Comunica con el ciego a nivel de la parte pósteromedial de éste, a unos 3 cm por debajo de la válvula íleo-cecal y es muy móvil. Su inflamación (apendicitis) suele seguir a la obstrucción de su luz por heces. • El colon ascendente tiene unos 15 cm de longitud y se extiende desde la válvula íleo-cecal hasta el ángulo cólico derecho o ángulo hepático (a nivel de la cara inferior del lóbulo derecho del hígado), en donde gira para continuarse con el colon transversal. • El colon transversal tiene unos 50 cm de longitud y se extiende transversalmente hasta el ángulo cólico izquierdo o ángulo esplénico en donde el colon gira para continuarse con el colon descendente. • El colon descendente es la porción más estrecha del colon. Tiene unos 30 cm de longitud y se extiende desde el ángulo esplénico hasta el borde de la pelvis. • El colon sigmoide tiene unos 40 cm de longitud y se extiende desde el borde de la pelvis hasta la cara anterior de la 3ª vértebra sacra. •

El recto tiene unos 12 cm de longitud y se extiende desde el colon sigmoide hasta el conducto anal. Se encuentra en la parte posterior de la pelvis. Por su parte distal se ensancha y forma la ampolla rectal. • El conducto anal es la porción terminal del tubo digestivo, se encuentra fuera de la cavidad abdominal y en la unión recto-ano hay una transición brusca del epitelio de la mucosa intestinal que pasa a ser plano estratificado no queratinizado, ya que es una zona más expuesta a las abrasiones. Este conducto tiene unos 4 cm de longitud, se abre al exterior por un orificio llamado ano y en él se distinguen 2 esfínteres, el esfínter anal interno y el esfínter anal externo. El esfínter anal interno es un engrosamiento de la musculatura lisa circular del recto y rodea los 2/3 inferiores del conducto anal. Es involuntario. El esfínter anal externo rodea el conducto anal y se superpone, en parte, al esfínter interno. Está integrado en la musculatura estriada esquelética del suelo de la pelvis. Es un esfínter voluntario desde los 18 meses de edad aproximadamente. En la lámina propia y submucosa del conducto anal se encuentra una red venosa (el plexo hemorroidal) formada por la anastomosis o conexión de venas rectales superiores (que van a drenar a la vena porta) y venas rectales medias e inferiores (que van a drenar a la vena cava inferior). Este plexo venoso es clínicamente importante ya que su agrandamiento da como resultado las hemorroides.

GLÁNDULAS ACCESORIAS DEL TUBO DIGESTIVO Durante el desarrollo embrionario del tubo digestivo, la mucosa se proyecta a la luz o cavidad del tubo, formando pliegues y vellosidades o villi. También se proyecta al interior de la pared del tubo digestivo para formar glándulas cuyas células producen moco, enzimas digestivos y hormonas. La mayoría de estas glándulas permanecen en la submucosa. Otras, proliferan de tal modo durante el desarrollo embrionario, que dan lugar a órganos independientes, las llamadas glándulas accesorias del tubo gastrointestinal, que son: glándulas salivares hígado páncreas Estas glándulas accesorias permanecen conectadas por largos conductos con la superficie epitelial que recubre la luz o parte hueca del tubo digestivo, en donde liberan sus secreciones. **GLÁNDULAS SALIVARES** La salivación es la secreción de saliva por las glándulas salivares, que en el ser humano es de alrededor de 1 litro por día. Las glándulas salivares están situadas por fuera de las paredes del tubo digestivo. Las más importantes son: las parótidas, las submaxilares y las sublinguales. Son estructuras pares o sea que hay 6 glándulas salivares mayores, aunque existen otras pequeñas. Las glándulas parótidas están formadas exclusivamente por células serosas que producen una secreción acuosa desprovista de moco. Contribuyen al 25% de la secreción total de saliva en reposo. Cada parótida está situada entre la rama de la mandíbula por delante y la apófisis mastoides por detrás y tiene un conducto que desemboca en la superficie de la mucosa de la mejilla por encima del 2º molar superior. Está atravesada por la arteria carótida externa y el nervio facial. Las glándulas sublinguales y las glándulas submaxilares están formadas por células mucosas y serosas y situadas por debajo de la mucosa del suelo de la boca, en donde desembocan por varios conductos. Las glándulas submandibulares contribuyen a un 70% de la secreción de saliva en reposo y las sublinguales al restante 5%. La secreción serosa contiene la amilasa salivar o ptialina, un enzima utilizado para digerir el almidón y la secreción mucosa contiene mucoproteínas que dan a la saliva una consistencia pegajosa (moco) y sirve para lubricar. La saliva basal contiene, además, iones de sodio, cloro y bicarbonato en concentraciones parecidas a las del plasma. La concentración de potasio es superior a la del plasma, de modo que cualquier estado que provoque eliminación excesiva de saliva al exterior dará lugar a una pérdida grave de estos iones.

PÁNCREAS El páncreas es una glándula accesoria del tubo digestivo que está conectada al duodeno por dos conductos secretores, manteniendo con él una estrecha relación anatómica. Es una glándula mixta, exocrina y endocrina. Glándula exocrina porque segrega jugo digestivo que llega a la cavidad del duodeno. Tiene una estructura similar a la de las glándulas salivares, ya que tiene células secretoras agrupadas (los acini o acinos) que vierten sus secreciones a conductos que se van haciendo mayores hasta formar los conductos pancreáticos. Glándula endocrina porque segrega 2 hormonas principales: el glucagón y la insulina que pasan a la sangre. Las células endocrinas se disponen en los islotes de Langerhans que están separados del tejido exocrino. El páncreas tiene una forma alargada y aplanada y se localiza en la parte izquierda del abdomen, en posición transversal con respecto a los cuerpos de las vértebras lumbares superiores. Tiene una longitud de 12-15 cm y pesa unos 100 gr. Con propósitos descriptivos se distinguen 4 partes: cabeza, cuello, cuerpo y cola. La cabeza está colocada dentro del marco duodenal y se relaciona por detrás con la arteria aorta, la vena cava inferior, la vena porta y el colédoco. El cuerpo y la cola se relacionan, respectivamente, con el riñón izquierdo y el bazo. Por delante se interpone peritoneo entre el páncreas y la cara posterior del estómago. El páncreas es, pues, un órgano retroperitoneal. En su interior se encuentra el conducto pancreático principal de Wirsung, que comienza en la cola del páncreas y viaja a lo largo del parénquima de la glándula. Al llegar a la cabeza se ramifica y da lugar al conducto de la cabeza que desemboca en el duodeno, en solitario. En cambio, el conducto de Wirsung se une con el colédoco y ambos desembocan juntos en la segunda porción del duodeno, en la ampolla de Vater o papila duodenal, en donde existe el esfínter de Oddi que está relacionado, sobre todo, con el control del flujo del jugo pancreático al duodeno. Por

su parte, el flujo de bilis hacia el duodeno está controlado por el esfínter del colédoco situado en el extremo distal de este conducto biliar.

HÍGADO. ESTRUCTURA MACROSCÓPICA El hígado es el órgano de mayor importancia metabólica del cuerpo y el más grande, pesa 1.5 Kg aproximadamente. Es una glándula accesoria del tubo digestivo. Ocupa el hipocondrio derecho, y parte del epigastrio y del hipocondrio izquierdo. Está situado debajo del diafragma y suele estar cubierto por las costillas 5-10. Se mueve con la respiración y varía también su posición con cualquier cambio postural que afecte al diafragma ya que está sujeto a la pared abdominal anterior y a la cara inferior del diafragma mediante el ligamento falciforme que es un pliegue de peritoneo y que separa los 2 lóbulos hepáticos, uno derecho y otro izquierdo. Presenta 4 caras: anterior, posterior, diafragmática y visceral. La cara diafragmática es lisa y con forma de cúpula. Se amolda a la concavidad del diafragma que la separa de las estructuras intratorácicas. La cara visceral presenta muchas irregularidades. Se relaciona con el estómago, el duodeno, la vesícula biliar y el colon. En ella se encuentra el hilio hepático por el que pasa la arteria hepática, la vena porta, los conductos hepáticos derecho e izquierdo y vasos linfáticos. Los 2 lóbulos hepáticos están separados funcionalmente. Cada uno recibe su propio aporte de la arteria hepática y de la vena porta y tiene su propio drenaje venoso. En forma similar, el conducto hepático derecho recoge bilis desde la 1/2 derecha del hígado y el conducto hepático izquierdo recoge bilis desde la 1/2 izquierda del hígado. La distribución de los vasos sanguíneos también forma una base para dividir al hígado en segmentos hepáticos que son quirúrgicamente significativos.

HÍGADO. ESTRUCTURA MICROSCÓPICA El hígado está rodeado por una cápsula fibrosa que en el hilio forma vainas fibrosas alrededor de la vena porta, la arteria hepática y los conductos hepáticos. El parénquima hepático está dispuesto en lobulillos de un diámetro de 1 mm aproximadamente. Cada lobulillo se compone de dobles láminas de hepatocitos o células hepáticas, separadas entre sí por una red de capilares: los sinusoides hepáticos, que tienen una capa endotelial incompleta, no tienen membrana basal, y algunas de cuyas células son macrófagos (células de Kupffer). Debido a los espacios que hay entre las células endoteliales que revisten los sinusoides, todos los hepatocitos están en contacto directo con el plasma, que ocupa el espacio de Disse, situado entre las células sinusoidales y los hepatocitos. El hígado tiene un doble aporte sanguíneo. Un 30% proviene de la arteria hepática y un 70% de la vena porta. La arteria hepática común transporta sangre oxigenada y nace de la arteria aorta abdominal (tronco celíaco) y cerca del hilio hepático se divide en arteria hepática izquierda y arteria hepática derecha, cada una de las cuales irriga una mitad del hígado y se van ramificando. La sangre oxigenada que transportan va a desembocar en los sinusoides hepáticos.

La vena porta transporta sangre conteniendo los productos de la digestión de los carbohidratos, grasas y proteínas desde el intestino y también recoge sangre del bazo (con restos de la destrucción de hematíes), páncreas y vesícula biliar. La vena porta se forma por detrás del cuello del páncreas, por la unión de las venas mesentérica superior y esplénica. A nivel del hilio hepático se divide en vena porta derecha y vena porta izquierda, cada una de las cuales irriga una mitad del hígado y se van ramificando. Al igual que sucede con la sangre transportada en las ramas de la arteria hepática, también la sangre que transportan las ramas de la vena porta desemboca en los sinusoides hepáticos. Así pues, la red capilar de sinusoides hepáticos recibe sangre tanto de ramas de la arteria hepática como de ramas de la vena porta y, desde los sinusoides, los hepatocitos recogen el oxígeno y los nutrientes que necesitan así como otros productos con los que trabajan y, a su vez, devuelven algunos de los productos resultantes de su metabolismo y los productos de deshecho a los sinusoides. Los hepatocitos intervienen en el metabolismo de glúcidos, lípidos y proteínas, eliminan de la sangre productos metabólicos de deshecho generados por otros tejidos y los convierten en compuestos excretables por la orina o las heces, transforman compuestos biológicamente activos como fármacos, hormonas y tóxicos y sintetizan la bilis. Resulta sorprendente la cantidad de reacciones metabólicas diferentes que se llevan a cabo en los hepatocitos. Los sinusoides, a su vez, llevan la sangre a una vena central de cada lóbulo hepático. Desde esta vena central se forman vasos venosos cada vez más grandes que transportan la sangre hacia las venas hepáticas y éstas a su vez desembocan en la vena cava inferior y la circulación general. La bilis es sintetizada por los hepatocitos y excretada a los canalículos biliares situados entre hepatocitos adyacentes y sin contacto con los sinusoides. A partir de estos canalículos se forman los conductos interlobulillares que se unen unos con otros dando lugar a conductos progresivamente más grandes, hasta formar los conductos hepáticos derecho e izquierdo. **SISTEMA BILIAR** El sistema biliar es el sistema de canales y conductos que lleva la bilis hasta el intestino delgado. Se diferencian en él dos partes: una que está constituida por los canalículos y conductillos biliares que forman parte de la estructura microscópica del hígado: vía biliar intrahepática y otra que sale por el hilio hepático y conecta con la vesícula biliar y el duodeno: vía biliar extrahepática. La vía biliar extrahepática comienza en cada uno de los conductos hepáticos derecho e izquierdo que recogen la bilis de la mitad correspondiente del hígado y salen por el hilio. Después de dejar el hilio, los 2 conductos hepáticos se unen para formar el conducto hepático común de unos 4 cm de longitud que desciende y se une con el conducto cístico, procedente de la vesícula biliar, para formar el conducto colédoco que tiene de 8-

10 cm de longitud. El colédoco desciende y pasa por detrás de la primera porción del duodeno y de la cabeza del páncreas. Durante este recorrido entra en contacto con el conducto pancreático principal y desembocan juntos en la segunda porción del duodeno, en la ampolla de Vater o papila duodenal, en donde existe un esfínter, el esfínter de Oddi que está relacionado, sobre todo, con el control del flujo del jugo pancreático al duodeno. Por su parte, el flujo de bilis hacia el duodeno está controlado por el esfínter del colédoco situado en el extremo distal de este conducto biliar. Cuando este esfínter se contrae, la bilis no puede entrar en el duodeno y entonces refluye por el conducto colédoco y el conducto cístico hasta la vesícula biliar en donde es almacenada. La vesícula biliar es un saco de paredes delgadas en forma de pera, que se encuentra en una depresión de la cara visceral del hígado. Almacena la bilis secretada por el hígado en los intervalos entre las fases activas de la digestión y la concentra absorbiendo agua y electrolitos. Tiene una longitud de 7-10 cm, un diámetro de 4 cm y su capacidad de almacenar bilis es de unos 60 ml. Su conducto de salida es el conducto cístico que se une con el conducto hepático común para formar el conducto colédoco. La mucosa del conducto cístico presenta un pliegue en espiral que lo mantiene permanentemente abierto de modo que la bilis puede pasar a la vesícula biliar cuando el colédoco está cerrado o puede pasar al duodeno cuando la vesícula se contrae.

Introducción a la embriología

Introducción

La *Embriología*, más recientemente denominada "*Biología del desarrollo*", es el área que estudia el desarrollo embrionario desde la gametogénesis hasta el nacimiento del individuo. Por tanto, está estrechamente vinculada a las áreas de estudio de la anatomía y la histología (disciplina especializada en los distintos tejidos).

Desde la formación de los gametos -previa a la fecundación- al nacimiento del individuo independiente se desarrollan una serie de fases en las que el embrión va ganando en complejidad al tiempo que se van construyendo los distintos sistemas funcionales, empezando por el nervioso (*neurogénesis*) y completándose con la *organogénesis*.

Desarrollo prenatal

Estas fases comprenden, desde el principio:

- Gametogénesis **Los óvulos y espermatozoides se forman (en los ovarios y testículos respectivamente) y nadan (en las trompas y epidídimo respectivamente).**
- ↓
- Fecundación **(Hora 0) Fusión del óvulo y el espermatozoide = cigoto (tiene lugar en las trompas de Falopio).**
- ↓
- Segmentación **(Aprox. 36h) Empieza la división: el huevo se divide en blastómeros indiferenciados, aún totipotenciales (segmentos celulares capaces de convertirse en cualquier tejido). Al final de esta etapa al huevo se le conoce como blastocisto.**
- ↓
- Gastrulación **(2ª y 3ª semana) Se forman las capas germinales. Aparece el primer indicio de ano (blastoporo). El huevo se convierte en EMBRIÓN.**
- ↓
- Neurulación **(últimos días del 1er mes) Se forma el tubo neural (primer indicio del sistema nervioso).**
(4ª-8ª semana) Se forman los órganos corporales, las células interactúan y se diferencian (se especializan). El embrión se convierte en FETO.
- ↓
- Organogénesis **(A partir del 3er mes) Los órganos aumentan de tamaño y se alcanza la forma corporal propia del individuo.**
- ↓
- Crecimiento
- ↓

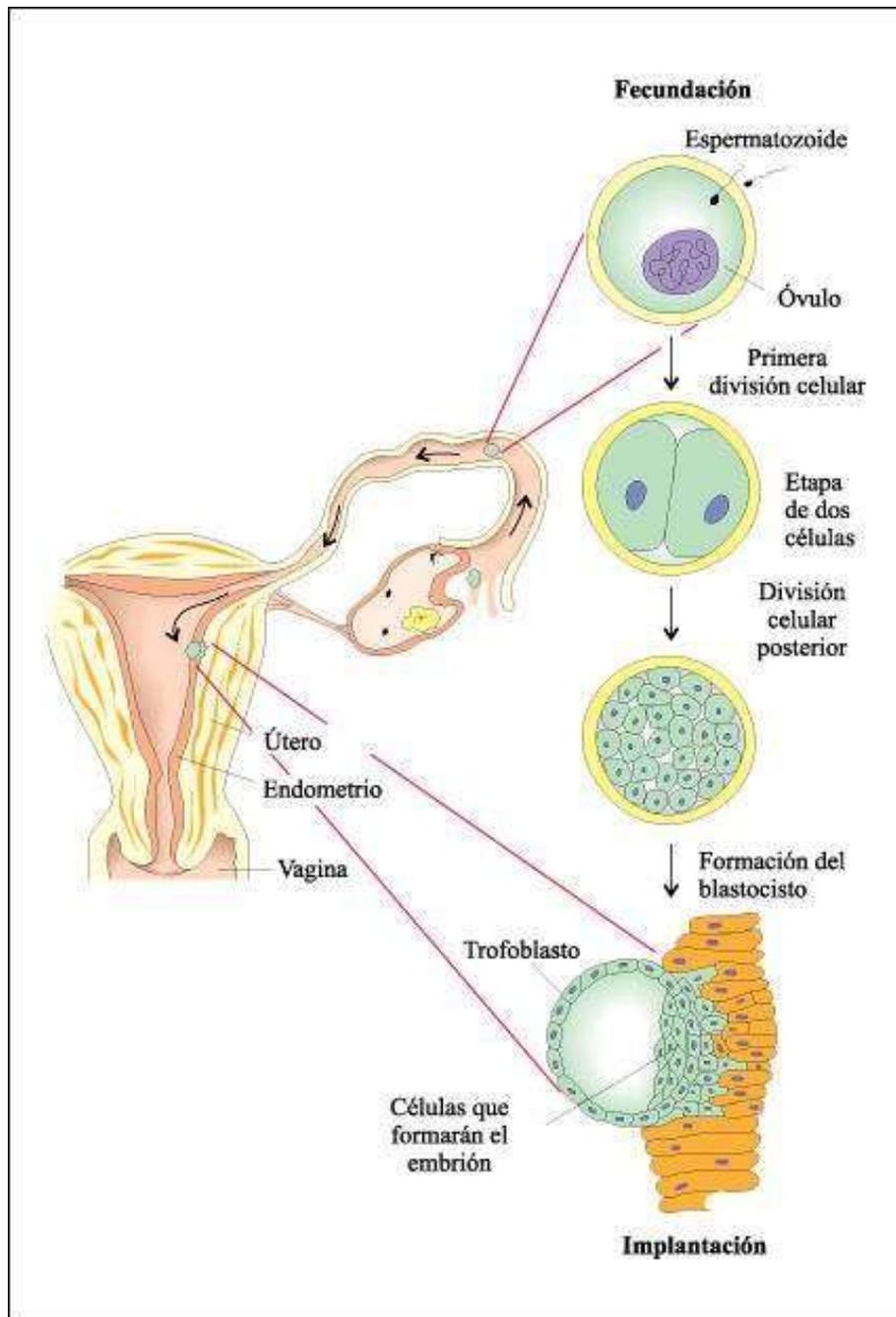


Durante la *SEGMENTACIÓN*, una serie de divisiones celulares mitóticas del óvulo fecundado (cigoto) da lugar a unas células hijas llamadas blastómeras, agrupadas entre sí en una aglomeración maciza con forma de mora: de ahí que a esta fase se le llame morulación. A partir de ahí las células continúan su división empezando a presentar los primeros indicios de organización (blastulación).

Luego, a lo largo de las primeras semanas de vida, el huevo va desplazándose desde la trompa de Falopio (donde se produjo la fecundación) hacia el útero, para acabar implantándose en la mucosa uterina en un proceso conocido como *implantación* o *anidación*.

En el útero, esta mucosa ha aumentado su grosor vascularización en un proceso regulado por las hormonas sexuales femeninas, mientras que el cigoto adherido (entrando en la fase de gastrulación) desarrolla unas digitaciones llamadas “vellosidades coriales” que se hunden en la mucosa hasta que el huevo está completamente envuelto □ por tanto, “instalado”.

Esta implantación comienza al 7^o día de la primera semana tras la fecundación del óvulo por el espermatozoide -séptimo u octavo día, en fase blástula- se extiende hasta el final de la segunda semana (fase gástrula). A partir de este punto hablamos de desarrollo *embrionario*.



Durante la **GASTRULACIÓN** (2ª y 3ª semana), se diferencian en el embrión 3 capas germinales o embrionarias, fundamentales por ser las precursoras de todos los tejidos del individuo adulto: *ectodermo*, *mesodermo* y *endodermo*.

Además aparecen varias estructuras accesorias destinadas a acompañar al embrión durante su desarrollo con el fin de nutrirlo y protegerlo:

- El *saco vitelino* servirá de reserva de nutrientes hasta que se establezca la comunicación materno-fetal.
- El *alantoides* tendrá primeramente una función de depósito de los productos de **excreción** y posteriormente intervendrá en la respiración y nutrición del embrión.
- El *amnios* o *cavidad amniótica* está llena de *líquido amniótico* y envolverá al embrión para protegerlo de golpes y rozamientos.
- El *corion*, capa a partir de la que se desarrollarán las vellosidades coriales o placentarias (anunciadas antes (implantación)).

Por último, en esta fase aparece la *notocorda*, una especialización del tejido de forma alargada que ejerce un papel inductor en la formación del sistema nervioso central (SNC). El ectodermo que recubre esta notocorda aumenta de grosor conformando la placa neural, a partir de la cual comienza el proceso de **NEURULACIÓN** (4ª semana).

A partir de esta etapa, en la que se percibe por vez primera una zona encefálica en clara desproporción con el resto del cuerpo, se forma el tubo neural y demás estructuras nerviosas derivadas, además de los primeros indicios del aparato digestivo. El embrión, en plena **ORGANOGENESIS**, adopta una apariencia más

humana en la que van a hacer su aparición los rasgos faciales, el corazón, grande y dividido en 4 cámaras, comienza a latir: empieza la circulación funcional. El final de esta fase (9ª semana) marca el inicio del período fetal, en el que no se forman órganos o tejidos nuevos, sino que se produce la maduración de los ~~cañales~~

6.1.1. Organogénesis

Durante la *organogénesis*, se produce un crecimiento en el tamaño del embrión y una especialización de los tejidos mediante la cual se diferencian los distintos órganos del cuerpo, a partir de las tres capas germinales o embrionarias:

a) Estructuras de origen ectodérmico:

- Sistema nervioso (central y periférico).
- ~~Epidermis y anexos (glándulas sudoríparas, sebáceas, pelos, melanocitos, etc.)~~
- Epitelio cavidad bucal, nasal y anal.
- Glándulas mamarias.
- Córnea, retina.
- Dientes y cartílago de la cara.

b) Estructuras de origen mesodérmico:

- Aparato muscular.
- Aparato óseo.
- Cartílago corporal.
- Dermis.
- Gónadas.
- Aparato endocrino.
- Aparato circulatorio.

c) Estructuras de origen endodérmico:

- Aparato digestivo + glándulas digestivas.
- Aparato respiratorio.

Cariotipo y Gametogénesis

CARIOTIPO

El organismo humano se va a formar, como sabemos, de la conjunción de dos células, una masculina y otra femenina, que se reúnen en el momento de la fecundación señalando el comienzo vital del individuo humano.

Huevo

La célula resultante se va a llamar célula huevo, cigoto o concepto. Va a poseer en su interior, de una manera ordenada, el *programa* de las características somáticas y funcionales de la especie, y es necesario que posea todos los componentes de sus células.

Para ello, y como es lógico, las células progenitoras de este huevo o cigoto tendrán que experimentar una serie de modificaciones en el proceso de su formación para que sean aptas de suministrar, al conjugarse, una célula hija con las características que hemos indicado.

Objetivo de la embriología

El estudio de todo este proceso, desde la gametogénesis (que dará lugar a la capacitación de los gametos masculinos y femeninos para formar una célula hija o huevo, en cuyo interior exista codificada la información necesaria para que este huevo posea la potencia prospectiva de cubrir su ciclo vital) hasta el desarrollo espacial y temporal de este organismo, ha constituido el objetivo de la embriología o morfogénesis.

Embriología descriptiva y comparativa

En un principio, esta ciencia del desarrollo nació como ciencia descriptiva y comparativa, facetas que, aún hoy, constituyen la base de la embriología moderna y que han experimentado un nuevo desarrollo con la aplicación de las técnicas de la microscopía electrónica de transmisión y barrido.

Embriología experimental

Pero la curiosidad del científico fue más allá del estudio de los embriones. Surgió la pregunta de ¿«cómo» y «por qué» ocurren los procesos del desarrollo? Para poder contestarlas nació, como una faceta nueva esta ciencia, la embriología experimental, y con ella una serie de conceptos, hechos y teorías tales como las de potenciales, determinación, regulación, campos morfogenéticos, gradientes y organizadores.

Embriología molecular

Sometiendo al embrión de diferentes especies a un análisis químico de sus constituyentes en las diversas fases e influencias, por el uso de nuevos métodos y conceptos procedentes de la genética bacteriana y biología molecular, se ha transformado finalmente el primitivo aspecto de la embriología química en embriología molecular.

La embriología molecular aspira, utilizando los esquemas teóricos de la biología molecular (que han permitido el aislamiento de proteínas inductoras específicas), resolver los problemas de la diferenciación celular y tisular del organismo en desarrollo. Es decir, comprender cómo la producción de *R.N.As*, mensajeros específicos controlados por la activación localizada de genes que llevan a la síntesis de proteínas específicas, conducen finalmente a la diferenciación en tejido nervioso, epitelial o muscular, etc.

Cromosomas

La información codificada que rige todos los procesos del desarrollo se halla en el interior de los cromosomas. Constituyen éstos un aspecto morfológica de la *cromatina nuclear* en un momento vital de la célula.

Si analizamos una célula cualquiera durante la *anafase* de su división mitótica, llama la atención el hecho de que la red cromatínica más o menos uniforme, que hasta entonces constituía el núcleo, se ha *quebrado* en una especie de bastoncitos que constituyen *los cromosomas*.

Estos *cromosomas* presentan diferencias morfológicas entre ellos. Además, no son homogéneos en lo que respecta a su *morfología propia*, sino que presentan unos estrechamientos y unos apéndices.

Aspectos macroscópicos del cromosoma. Centrómero

El *estrechamiento principal* recibe el nombre de centrómero o *kinetocoro*.

Según la localización del *centrómero*, el cromosoma queda dividido en dos partes o cromátides, que pueden ser iguales o desiguales.

En el primer caso hablamos de *cromosomas metacéntricos*, pudiéndose considerar el centrómero situado en el punto medio entre las dos cromátides.

En el segundo caso, se trata de los cromosomas submedios o *acrocéntricos*. El centrómero está entonces situado en un extremo, o próximo a dicho extremo o *telómero* del cromosoma.

Estrechamientos secundarios

Aparte de este estrechamiento primario existen los *secundarios*, que conectan los cromosomas con otras partes del mismo y que dan lugar a la aparición de los llamados *satélites*.

Estructura molecular

A microscopía electrónica, el cromosoma está constituido por *dos macromoléculas* de escleroproteína dispuestas arrolladas helicoidalmente, en las que se inserta el *ácido desoxirribonucleico* (DNA), propio y particular para la especie.

Genes

La combinación del radical con la cadena de escleroproteína y las diferentes moléculas de DNA constituyen los *genes*, que tienen capacidad organizadora y pueden inducir y ser inducidos.

Las inducciones recíprocas de los genes entre sí, establecen el *código genético*, que rige la intención finalista de cada especie.

Tripletas o cotones

Esta información genética está condicionada en la molécula de DNA en forma de secuencia de *tres nucleótidos*, formando los tripletas o *codones*. Esta información es transcrita inicialmente a una molécula de *RNA* llamado *mensajero* (mRNA), copia de una de las cadenas del DNA del gen. Transcripción que se realiza en el núcleo celular por la *RNA-polimerasa*.

Posteriormente, el *mRNA*, que es liberado en el citoplasma, se liga a los *ribosomas*. Los ribosomas son partículas constituidas por combinaciones de tres tipos de RNA (llamados ribosómicos) y de gran número de proteínas ribosómicas.

El *triplete o codón* del mRNA se une al llamado RNA ribosómico de *transferencia (anticodón)*, permitiendo que el mensaje genético, que fue transcrito del DNA al mRNA, pueda ahora ser leído y traducido a *proteína*.

Constitución de las hélices del DNA

Si analizamos estructuralmente la *hélice* de DNA, veremos que está formada por *dos cadenas de desoxirribosa*, unidas por radicales de fosfato, y que llevan en los extremos de la desoxirribosa una *base púrica o pirimidínica*, constituyendo un *polinucleótido*.

Las *bases púricas* son la adenina y guanina. Las *pirimidínicas*, la timina y citosina.

En el *RNA*, la base pirimidínica timina es sustituida por el *uracilo*.

En la doble hélice del DNA, las dos moléculas de polinucleótidos están unidas por sus bases púricas y pirimidínicas, eslabonándose la *adenina* con la *timina* y la *guanina* con la *citosina*.

Duplicación del DNA

Con este modelo estructural se explica fácilmente el proceso de *duplicación* del DNA cromosómico en la fase inicial de la *mitosis celular*. Es un fenómeno que Wátson y Crick comparan al mecanismo de «*apertura y cierre de una cremallera*», separándose las dobles hélices y sintetizando en el núcleo una hélice complementaria sobre una de las separadas, produciéndose la *duplicación especular* del material genético del cromosoma.

Entrecruzamiento de alelos o «*crossing over*»

Por otra parte, con el fin de conseguir una *difusión y mejora* de las posibilidades genéticas lo que traducirá una mayor diferenciación de los individuos en la especie y mejora de sus características, aparece, durante la reproducción celular, en la *meiosis* de las células germinales el fenómeno del «*crossing over*», por el que los *cromosomas alelos*, por medio de formación de puentes de unión o quiasmas, *intercambian* partes de sus cromátides.

Mediante este fenómeno, los cromosomas resultantes de la reducción cromática son *diferentes*, en mayor o menor grado (por los genes que han intercambiado), de los de las células que les dieron origen.

Naturalmente, el «*crossing over*» es un momento importante para la historia futura del nuevo ser, ya que, si en el intercambio de fragmentos de cromátides la fase de *diacinesia* no se realiza correctamente, pueden producirse aumentos o disminuciones del material genético del cromosoma de la célula hija.

Estos *aumentos o disminuciones* repercutirán produciendo diferencias en la morfología somática interna, o en las características funcionales del nuevo ser, al ser transcrita posteriormente la *información defectuosa*.

Serie haploide

La *reducción cromática* producida en las células germinales (que más adelante estudiaremos cuando consideremos la gametogénesis) deja a las células genéticas en una serie *haploide* de cromosomas, porque van a tener la *mitad* del número $2n$ de cromosomas típico de la especie. Posteriormente, al realizarse la *conjugación* de los gametos, se restaura el número *diploide*.

Heteroploidias

Si en el «*crossing over*», o durante cualquier otro momento la *disyunción* o *diacinesia* de los cromosomas no se realiza normalmente, aparecen las llamadas *heteroploidias*, es decir, que las células no llegan a dar un ser con el número de cromosomas que corresponde a la especie.

Estas *heteroploidias* pueden ser por exceso o por defecto. Dentro del *exceso*, puede ocurrir una duplicación del número total de cromosomas y entonces se denomina *tetraploidía*, o sólo en algunos de los cromosomas y entonces constituye una *polisomía*. Si sólo aparece un cromosoma más en uno de los pares, tendremos una *trisomía*.

Deficiencia. Traslocación

Cuando en el proceso del «*crossing over*» uno de los cromosomas *pierde* parte de su DNA, se dice que ese cromosoma sufre una deficiencia o *delección*. También puede ocurrir que un cromosoma se *quiebre* y se vuelva a pegar, pero invirtiendo el orden de las cadenas, encontrándonos entonces con una *Traslocación*.

Todas estas variaciones, como es lógico, van a influir sobre las inducciones posteriores, organizando las correspondientes *alteraciones* en la morfología del nuevo ser, lo que dará lugar a *malformaciones o monstruosidades*.

Las posibilidades de combinación son por ahora desconocidas, dado que influyen numerosas variables, y que no solamente cuentan los 23 pares de cromosomas, sino la infinidad de genes (hasta ahora no conocidos en su número) que existen en cada uno de aquéllos.

Tipos de cromosomas

En esta célula, y por tanto en cada organismo, existen dos tipos de cromosomas.

1º.- Los *autosomas* (responsables, según se cree, del desarrollo del soma).

2º.- Los *gonosomas* (responsables de la morfología diferencial somática externa de los sexos).

Los gonosomas llegan a influir no solamente en la *morfología sexual*, sino incluso en la disposición de caracteres tan secundarios como son las huellas dactilares.

Cromatina sexual

En los casos dudosos de discernimiento sexual se comenzó por estudiar la llamada *cromatina sexual*, que consiste en un diformismo que presentan la mayoría de las células somáticas, consistente en que en el núcleo de dicha célula se ve una excrecencia somática similar a un *palillo de tambor (corpúsculo de Barr)*.

Este primitivo medio de diferenciación sexual cromosómica obligaba a un recuento de cien células, estableciendo después una proporción; si bien, como no podía establecerse un índice significativo, el resultado era un tanto *aleatorio*.

De todas formas, se consideraba *como femeninos* aquellos organismos en los cuales el tanto por ciento de células con cromatina sexual era superior a *cincuenta o sesenta*. Este estudio se basaba en la creencia, no sin fundamento, de que la cromatina sexual estaba en íntima relación con la existencia de *cromosomas XX*.

Cariotipo

Posteriormente, el estudio del *cariotipo* ha podido definir el llamado sexo *cromosómico*, que en la realidad se determina en el mismo momento de la concepción. Será *masculino* si el espermatozoide fecundante aporta el cromosoma Y, será femenino si aporta el X, ya que el óvulo aporta siempre un cromosoma X.

Sexo masculino

. El sexo *masculino* en la «especie humana» será por lo tanto XY, y decimos en la especie humana porque en otras especies, concretamente en las aves y en especial en las gallinas, la fórmula está *invertida*, de tal forma que el gallo es XX y la gallina XY.

Sexo cromosómico. Gonadal. Somático. Social

Esto da lugar a que tengamos que distinguir entre sexo *cromosómico*, que es el verdadero. Un sexo *gonadal* (que es el de la ordenación que adoptan los gonocitos en la glándula) y un sexo *somático*, que está constituido por la morfología somática externa que adopte el individuo. *Sexo social* es el que desempeña en la sociedad el hombre y la mujer.

Si analizamos detenidamente, vemos cómo en la definición de este sexo *somático* influyen fundamentalmente cuatro factores:

a) El *cromosoma genético*, que como ya hemos indicado, siempre, que hay un « Y» dirige la diferenciación externa hacia la morfología masculina (aunque el sexo gonadal sea, por otras causas, distinto y el individuo se vea, debido a este diformismo condenado a la esterilidad, cosa que ocurre con mucha frecuencia en los llamados «síndromes de Klinenfelter»).

b) El *medio endocrino*, o sea, la influencia del medio humoral que puede orientar la morfología, supeditándola a las tasas de hormonas.

Es interesante destacar la influencia que tiene la ausencia de las cromátides de un cromosoma X (o sea, cuando existe el cromosoma Y, el desarrollo prenatal *anula* el factor humoral materno, desarrollando un *varón*, a pesar de las enormes tasas de hormonas femeninas que circulan por la sangre).

e) *Los factores ambientales*. Estos factores actúan, fundamentalmente, en los animales en que el nuevo ser no sufre su desarrollo prenatal total, dentro del claustro materno.

En los *mamíferos*, por, su condición de gestación, tiene que llegarse a valores extremos de *inanición* de otros trastornos para que influyan sobre el desarrollo del nuevo ser.

d) *Las costumbres sociales* durante el período postnatal.

De todo esto se deduce la importancia que tiene el estudio del *cariotipo* humano para poder colegir si los trastornos que aparecen en un individuo son de origen genético, o debidos a trastornos a lo largo del desarrollo.

Cariotipo

Para realizar un *cariotipo* es necesario recoger los cromosomas en el momento, en que más individualizados se encuentran, es decir, durante el proceso de una *metafase* mitótica.

Por otra, parte, el ideal es que esta fase se produzca no «*in vivo*» sino «*in vitro*», con lo cual se puede actuar sobre el cultivo celular con extractos de *colchicina*, que detienen las mitosis en *metafase* y que, por medios hipotónicos, permiten una mayor dispersión de los cromosomas, con lo cual se individualizan mejor.

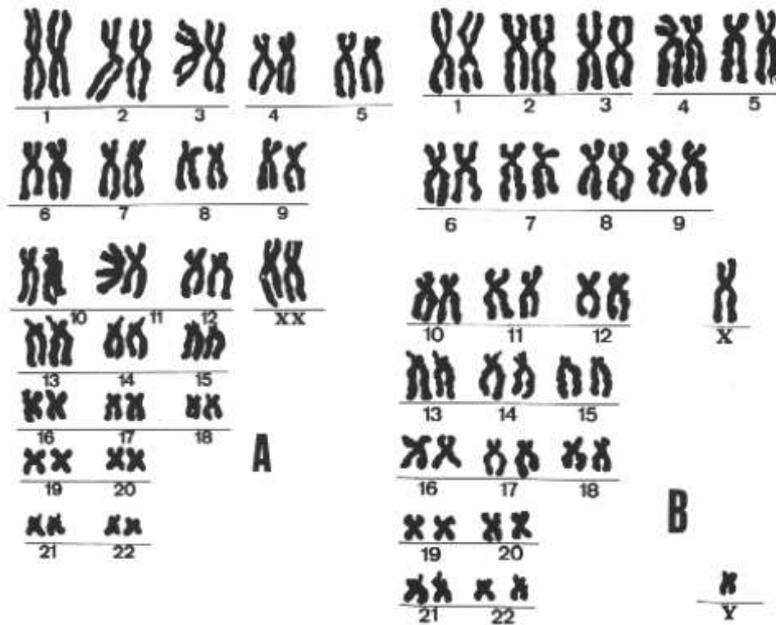


Fig.1.- Esquema que representa los distintos pares de cromosomas en la especie humana. A) Sexo femenino. B) Sexo masculino.

Conseguido este efecto, se *fijan*, se *tiñen*, se fotografían y se procede a su ordenación o apareamiento.

Hasta el momento presente, en que estas técnicas se mueven primordialmente al microscopio a luz, se siguen las pautas de *Patau* y *Denver*, cuyas clasificaciones son casi idénticas.

Clasificación de Denver

Para la clasificación de Denver, los cromosomas se dividen en 12 pares de *autosomas* y un par de *gonosomas*.

Autosomas

Por otra parte, los ordena en *siete* grupos:

1º.-Los pares 1 *al* 3 se caracterizan por sus cromosomas *grandes* y *metacéntricos*. Parecen regir el desarrollo muscular.

2º.-Los pares 4 y 5 también son *grandes*, pero sus centrómeros ya son submedios, siendo, por otra parte un grupo difícil para establecer diferencias entre ellos dada su similitud.

3º.- Los pares 6 *al* 12 están constituidos, por cromosomas de aspecto mediano, con centrómeros submedios y extraordinariamente difíciles de individualizar entre sí. Tanto es así, que algunos autores incluyen en este grupo al cromosoma X.

4º.- Los pares 13 *al* 15 son cromosomas medianos acrocéntricos. Suele ser frecuente que sirva de diferenciación entre ellos el hecho de que el cromosoma 13 posea un satélite muy prominente en el brazo corto.

El par 14 se caracteriza por tener un *satélite pequeño* en su brazo corto, mientras que el 15 no suele tener satélite.

Por otra parte, los cromosomas 14 y 15 parecen ser los responsables del desarrollo del *cerebro humano* como tal, de manera que cualquier interferencia sobre ellos, por exceso o por defecto, va seguida de una *falta de desarrollo del polo frontal*, con la correspondiente manifestación *oligofrénica*.

5º.- Los pares 16 y 18 son cortos, *metacéntricos o submedios*.

6º.- Una cosa parecida ocurre con los pares 19 y 20, que son de idénticas características.

7º.- Los últimos pares de autosomas a considerar corresponden al 21 y 22. Son *acrocéntricos*, pequeños y muy susceptibles de plantear problemas por trisomías. El par 21 suele tener un satélite en su brazo corto.

Estos pares, junto con el 18, presentan frecuentes *anomalías* que originan desde el síndrome mongoloide hasta malformaciones del tipo de imperforaciones anales.

Gonosomas

Nos queda por considerar el par de *gonosomas* que sabemos corresponde a los cromosomas XY para el sexo masculino y XX en el caso del sexo femenino.

Malformaciones gonosómicas más frecuentes

Los síndromes por *malformaciones* en estos cromosomas se agrupan actualmente en dos grandes noxas:

1º.- El *síndrome de Turner*, cuyo denominador común es que posee un sexo somático femenino (aunque los pacientes, la mayoría de las veces, sean estériles).

2º.- El *síndrome de Klinefelter*, que comprende una serie de subsíndromes, cuyo denominador común es el de poseer un aparente sexo somático masculino (por poseer todos un cromosoma Y), si bien, casi todos ellos suelen ser también estériles.

GAMETOGENESIS

El nuevo individuo surge a la vida en el momento de la *fecundación*.

Se inician una serie de procesos que conducen a la aparición en el *ser*, de la morfología típica en relación con la *cronología vital* de la especie (en el caso que nos ocupa, la humana), que constituye el objeto de estudio de la *anatomía*.

Si queremos comprenderla en todos sus parámetros o dimensiones, necesitamos remontarnos al inicio en el *espacio* y en el *tiempo*, de esta forma, y estudiarla a lo largo de toda su dinámica vital.

Por eso es necesario que analicemos, aunque sea someramente y teniendo en cuenta los conceptos que llevamos expuestos, los fenómenos anteriores a dicho proceso de *fecundación*, que darán lugar a dos células aptas para unirse, una masculina o *espermatozoide* y otra femenina u óvulo.

Blastómeras germinales

Ya desde los primitivos estadios de la segmentación embrionaria, Max Clara admite que, aparte de las llamadas *Blastómeras formativas y nutritivas*, pueden distinguirse otras Blastómeras que encierran en sí toda la *potencialidad genética* de la especie y a las que se podría llamar blastómeras germinales, que en el curso del desarrollo quedarán incorporadas en el interior de la gónada asegurando la continuidad del plasma germinal a través de los individuos de la especie.

Meiosis

Estas células germinales, *ovogonias y espermatogonias*, necesitan una preparación para el proceso de fecundación. Preparación que, después de un período de *multiplicación*, incluye el llamado proceso de *inmaduración* de los gametos, por medio del cual disminuyen su número cromosómico a la mitad del típico de la especie y modifican su morfología haciéndola apta para la fecundación.

La *célula germinal masculina* o espermatogonias inicialmente voluminosa, pierde prácticamente todo el citoplasma, mientras que, por el contrario, *la célula germinal femenina* aumenta gradualmente de tamaño.

Fases de la Meiosis

El proceso de maduración incluye *dos divisiones* celulares que difieren de una mitosis normal y que reciben el nombre de *divisiones meióticas* o reducciones.

Primera división meiótica

1º.- Cada una de la células germinales primordiales, tanto masculina como femenina, inmediatamente antes de la primera división meiótica, *duplican su DNA* como en una mitosis ordinaria, de tal manera que poseen el doble de DNA y cada cromosoma es también doble.

2º.- La *profase* de la primera división meiótica se separa notablemente de la mitosis normal y en ella se distinguen una serie de *subperiodos* que reciben los nombres de *leptoteno*, *cigoteno*, *paquiteno* y *diploteno*.

a) *En el período de leptoteno*, la característica fundamental es que los 46 cromosomas de la célula se *acortan y arrollan* formando cordones delgados y únicos.

b) *En la etapa siguiente del cigoteno* se produce el acercamiento de los cromosomas homólogos que, a diferencia de la *mitosis normal* en la que permanecen separados, llegan a unirse formando *pares*, pero como cada uno de ellos duplicó su DNA, en realidad forman *tétradas*, bivalentes, cada uno de los cuales posee *cuatro cromátides*. Aparentemente, y en este momento, el número de cromosomas de la célula es la mitad.

c) *En la tercera etapa, o período paquiteno*, los cromosomas adquieren el aspecto de *cordones* cortos y gruesos debido a un fenómeno de *contracción longitudinal*, comenzando al final del período a separarse longitudinalmente con intercambio de segmentos entre ellos.

d) *En el período siguiente o de diploteno* los cromosomas homólogos se ven unidos por los puntos de *sinapsis* momentáneamente, adquiriendo un aspecto de «X», estructura que recibe el nombre de *quiasma*.

e) *En la etapa siguiente, o diacinesia*, continúa la separación, observándose los cromosomas parcialmente y aún enrollados.

3º. *En la metafase*, los miembros de cada par homólogo terminan de separarse. Se orientan en el huso y emigran hacia los polos opuestos de la célula.

Tras esta *primera división* meiótica, cada célula hija tiene, aparentemente, la mitad del número de cromosomas de su progenitora, es pues *haploide*, pero cada cromosoma del par bivalente es una estructura con su *DNA doble*, aunque sólo haya un centrómero.

La cantidad de *DNA* en cada célula hija es, pues, igual a la de una *célula somática normal*.

Segunda división meiótica

En la segunda división meiótica, que se produce sin duplicación inicial del DNA, se establece la división y separación longitudinal de los 23 cromosomas dobles por su centrómero. Recibe entonces cada una de las células hijas la **mitad** del **DNA que** posee una célula somática normal y 23 cromosomas. La mitad también de los que tiene dicha célula somática.

Por medio de esta *Meiosis* se consigue:

1º.- El *intercambio de bloques de genes*.

2º.- *Reducir* el número de cromosomas aun número haploide que permita, en el momento de la fecundación, la reconstrucción de la fórmula cromosómica típica de la especie.

Estas divisiones ocurren tanto en el *sexo masculino* como en el *femenino*.

Meiosis en el sexo femenino

En el *sexo femenino* presenta una peculiaridad.

La *ovogonia* se divide en la primera meiosis, dando lugar a un *ovocito primario* (ovocito I), que queda detenido en la metafase de esta primera división sin completarla, constituyendo el período de reposo llamado *dictioteno*.

Durante este período la, *cromatina* adquiere un aspecto reticular o de encaje. Pueden permanecer algunos de ellos detenidos en este período de *dictioteno* durante 40 años o más.

Termina el *ovocito I* su primera división meiótica, al producirse la maduración del folículo, dando lugar al *primer corpúsculo polar* y al *ovocito de segundo orden* (ovocito II).

Este ovocito II experimenta la segunda división meiótica en el momento de la ovulación, produciendo el *segundo corpúsculo polar* y el *óvulo*, que es la única célula de las cuatro resultantes de la división de una ovogonia que es apta para la fecundación. Su fórmula cromosómica es 22 X.

Meiosis en el sexo masculino

En el caso de la espermatogonia, las dos divisiones meióticas se realizan sucesivamente, sin período de reposo. Pasan por las fases de *espermatocono I*, *espermatocono II* y *espermátide*.

Existen espermátides de fórmula 22 X y 22 Y, por lo que el sexo masculino, en la especie humana, es *digamético*, mientras que el femenino es ***monogamético***.

La *espermátide* sufre a continuación, incluida en las células de Sertoli del testículo, un proceso de metamorfosis a, *espermatozoide*, o espermiogénesis, que se caracteriza por la eliminación de, la mayor parte del citoplasma y la formación, a expensas del *aparato de Golgi*, de una envuelta del núcleo, caperuza o capuchón, que presenta un extremo un gránulo intensamente cromático o *gránulo acrosómico*, muy rico en lipoproteínas e hialuronidasa.

Este grano acrosómico interviene activamente en el fenómeno de *dispersión* de las células de la corona radiada y membrana *pelúcida*.

Junto con el núcleo, constituye la *cabeza* del espermatozoide.

Las mitocondrias se acumulan para formar la *pieza intermedia*, en la que el *centríolo* queda incluido entre ella y la cabeza.

Por, último, de la pieza intermedia surge el *filamento axil* (origen de la cola del espermatozoide), que presenta una estructura típica de *dos filamentos* longitudinales centrales o fibras beta, rodeados de otros nueve pares de filamentos dobles y asimétricos llamados *fibras alfa*, y a los que, en la pieza intermedia, se unen otros *nueve pares* de filamentos contráctiles o *fibras gamma*, ricos en ATP. Los *ATP-asa*, que desaparecen en dirección caudal.

Los filamentos de la cola del espermatozoide se hallan rodeados de una tenue capa citoplasmática, excepto en su extremo final en donde el *filamento axil* queda libre.

ÓVULO HUMANO Y TIPOS DE HUEVOS

El óvulo es el resultado final de las divisiones de maduración de la *célula germinal femenina*.

Al igual que el *espermatozoide*, es una célula muy especializada que encierra, cuando se une con el gameto masculino, toda la potencia genética de la especie, la llamada *potencia prospectiva* o capacidad de originar un organismo completo.

Su núcleo, como ya sabemos, tiene un número haploide de cromosomas. Suele hallarse en posición *excéntrica* en el interior del citoplasma, cuya composición bioquímica no es homogénea.

Existen en su interior unos *gradientes* de distribución de las sustancias glúcidas, lípidas y proteicas (aunque menos evidente que en los óvulos de otras especies), que hacen del *óvulo humano* una célula *polarizada con simetría bilateral*,

Este *gradiente* de composición bioquímica afecta también a la *zona cortical* del óvulo, y tiene mucha importancia en el comienzo del *período de segmentación*.

El óvulo humano, aparte de su membrana propia, se halla envuelto:

1º.- Por una *secundaria* o *vitelina*, en la que se hallan inmersos la gran cantidad de microvillis que presenta la membrana celular.

2º.- Por fuera de ésta se encuentra un acumulo de células granulares del «folículo», que constituyen la *corona radiada*, que mandan también microvillis a la membrana vitelina o zona pelúcida verificándose mediante procesos de *pinocitosis* el intercambio de sustancias entre las células de la corona radiada y el óvulo.

Tipos de huevos

La cantidad de sustancia de reserva (*deuteroplasma*) del protoplasma ovular, varía con las distintas especies, y está en relación con el medio en donde se va a desarrollar el huevo.

Huevo alecito

El *huevo ideal* sería aquel en el que todo, su citoplasma fuese *protoplasma formativo* y no tuviese nada de vitelo o lecito. Hablaríamos pues de *huevo alecito*, que es un concepto puramente teórico.

Por la *cantidad de vitelo* que poseen los óvulos de las distintas especies, y por consiguiente sus huevos, se clasifican en:

1º.- Huevo *oligolecítico* o *miolecítico*.

Huevos con escasa cantidad de vitelo, que se desarrollan en un medio rico en sustancias, o se le puede proporcionar fácilmente. Son huevos *oligolecitos*.

Actualmente se llaman *miolecitos*. A éstos pertenece el *huevo humano*, el del *amphioxus* y el de *erizo de mar*.

2º.- Huevos *mediolecíticos* o *telolecíticos*.

Huevos con mayor cantidad de vitelo, que suele acumularse en el polo opuesto al núcleo. Se llaman *huevos telolecitos* o *mediolecitos*, y a los que pertenecen algunos peces y anfibios.

3º.- Huevos *megalecíticos*.

Y por último, huevos con *gran cantidad* de vitelo de reserva, dado que han de desarrollarse en un medio hostil, llegando a ser dicho vitelo macroscópicamente visible. Estando completamente separado el protoplasma formativo, del *deuteroplasma*. Se denominaban *teleocíticos*.

Están perfectamente *polarizados*. Hoy se les conoce como *megalecitos*, y pertenecen a este grupo los ,huevos de reptiles y aves.

Huevo humano

El huevo humano, a pesar de ser *oligolecito* y *holoblástico* como el del *amphioxus*, realiza su gastrulación por el mismo mecanismo, o semejante, al de los *inegalecitos*.

De ahí el interés del estudio de la *Embriología Comparada* para aclarar el mecanismo intrínseco de estos fenómenos tan importantes del período morfogénico humano.

PERIODO DE GERMEN. SEGMENTACION

FECUNDACION

Como sabemos, cada especie tiene un determinado número de cromosomas que constituye el *número* $2n$ típico de la especie. Estos cromosomas, en el caso de la especie humana, son en número de 46, y se encuentran en el núcleo de cualquier célula. del organismo.

En el caso de que el organismo pertenezca al sexo masculino, sabemos que la fórmula cromosómica se halla constituida por 44 autosomas y 2 gonosomas, uno x y otro y.

En el caso que el organismo pertenezca al sexo *femenino*, los autosomas son iguales que en el sexo masculino sin embargo posee dos gonosomas x. Es decir, tiene más cantidad de material genético que el sexo masculino, lo que hace que biológicamente podamos decir que, el organismo del varón es «*más débil*» que el de la mujer.

Las células *sexuales constituyen* una excepción, puesto que en el momento en que están maduras, solamente presentan la mitad de los cromosomas, es, decir, el número n , lo cual es natural, dado que en el proceso de *la fecundación cada célula sexual* aporta la mitad de la fórmula total, con lo cual la célula resultante o célula *huevo* adquiere la fórmula correcta, el número diploide cromosómico típico de la especie, que corresponde el $2n$.

Fecundación

La fecundación, por lo tanto, es el proceso mediante el cual se realiza la unión de la célula *germinal masculina con la célula germinal femenina* para producir una célula *hija nueva*, el huevo o cigoto.

Este *huevo* posee la potencia prospectiva o *totipotencia*. Es decir, la capacidad para originar todas las células que constituyen el organismo humano.

Esta fecundación o *anfimixia* tiene lugar en la porción más dilatada de la *ampolla* de la trompa de Falopio, punto en donde el espermatozoide va a encontrar al óvulo rodeado de las células de la corona radiada.

Activación y capacitación del espermatozoide

Previamente, durante el paso del espermatozoide a través del tracto genital, y al mezclarse íntimamente con las secreciones de las glándulas genitales masculinas y femeninas, se ha producido el fenómeno de activación o *capacitación* de este gameto.

Este proceso consiste en un cambio fisiológico de los espermatozoides por la acción de este medio que les permite atravesar las membranas que envuelven a la célula germinativa femenina.

Todos estos fenómenos de *capacitación* del espermatozoide reciben el nombre de *reacción acrosómica*.

Ovulo

La *célula germinal femenina*, sin embargo, no ha completado su proceso de maduración.

Se halla rodeada por una *membrana primaria*, formada por el mismo ovocito, que es la *membrana vitelina*, y por otra *secundaria*, constituida a expensas de las células de la corona radiada o *cúmulo oóforo*, que corresponde a la llamada *zona pelúcida*,

Disolución de las células de la corona radiada

El primer fenómeno que ocurre en la *fecundación* es la *disolución* de las células de esta corona radiada por la

actividad enzimática de las células de la *mucosa tubárica* y del propio espermatozoide, que, parece ser, que disgregan el cemento intercelular que mantiene unidas a las células *granulosas* de la citada corona radiada.

Mecanismo de penetración del espermatozoide

El *mecanismo de penetración* del espermatozoide a través de la zona pelúcida (que envuelve como segunda membrana al óvulo), también de naturaleza *enzimática*, es favorecido por la presencia del fermento *hialuronidasa* en la cabeza del espermatozoide que parece actuar disolviendo los polisacáridos que constituyen esta membrana.

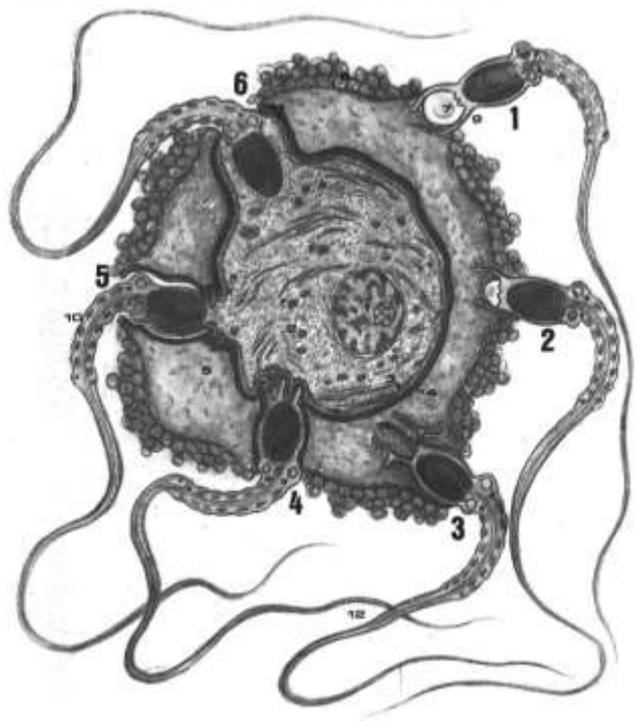


Figura 2.- Esquema ideal que representa a microscopio electrónico, las distintas fases de la fecundación representadas cronológicamente 1, 2, 3, 4, 5, 6.- 1. Núcleo ovular - 2. Protoplasma del óvulo-3. Membrana plasmática - 4. Membrana vitelina o primaria-5. Zona o membrana pelúcida o secundaria-6. Corona radiada o secundaria-7. Grano acrosómico-8. Cabeza del espermatozoide-9. Túbulos acrosómicos~10. Pieza intermedia del espermatozoide.- 11. Cono de fecundación-12. Flagelos.

24El espermatozoide llega, pues, por este mecanismo, a ponerse en contacto o muy próximo a la membrana vitelina del óvulo. En este momento podemos decir que comienza la fase de *impregnación* en la fecundación.

Fase de impregnación

Durante esta fase tiene lugar la *incorporación* del espermatozoide completo (cabeza, pieza intermedia y cola) al interior del citoplasma ovular.

Este delicado proceso se realiza, en primer lugar, por el fenómeno de fusión de las membranas ovular y espermática y en la que tiene un papel muy importante el *gránulo acrosómico*.

Fase de fusión de membranas

En el momento de ponerse en contacto la cabeza del espermatozoide con la membrana vitelina del óvulo, la cubierta acrosómica del espermatozoide se *evierte* y *se funde* (fase llamada de la fusión de las membranas) con esta membrana vitelina, la cual reacciona a la fusión, produciendo una *elevación* de la misma o *cono de fertilización*, que progresivamente, engloba a todo el espermatozoide hasta que éste quede *completamente incluido* en el interior del protoplasma ovular.

Membrana de fertilización

El punto de contacto es asiento de una modificación que va avanzando a lo largo de toda la superficie de esta *membrana vitelina*, dando lugar a lo que se llama membrana de fertilización, cambiando las características de la misma, engrosándose por acumulo de una *materia laminar* densa (derivada de los gránulos corticales del citoplasma ovular), que da a esta membrana un grosor de 500 a 900. Ångstrons.

Al mismo tiempo, a lo largo de la superficie externa del huevo, y debajo de esta membrana de fertilización, aparece una *reacción cortical*, con liberación de *gránulos*, que dan lugar a la formación de una capa hialina extracelular delgada que se extiende sobre la superficie del huevo en una onda que progresa en unos 10 a 20 seg.

La formación de todos estos cambios corticales (membrana de *fertilización* y *formación* de este espacio perivitelino hialino) ocurre entre 1 y 3 minutos de la *inseminación*, lo que da lugar a cambios físicos de birrefringencia en la superficie ovular, aumento de la *viscosidad* y *aumento* de la permeabilidad al agua y al potasio. Estos cambios están en relación con la creación de un obstáculo a la *penetración* de nuevos espermatozoides.

Fase de copulación de los pronúcleos

Terminada esta primera fase de impregnación en la fecundación y una vez incluido en el interior del óvulo el espermatozoide completo, comienza la *segunda fase*, que podemos llamar de *copulación de los pronúcleos*.

Previamente, en el óvulo humano, se produce la *segunda división* de maduración, con la liberación del segundo corpúsculo polar.

La *cabeza del espermatozoide*, liberada de sus membranas envolventes, experimentan en primer lugar un fenómeno de *imbibición* que aumenta su volumen hasta el tamaño del núcleo ovular.

Los cromosomas se hacen visibles, y apareciendo a expensas del centríolo del espermatozoide, un *huso acromático*, en el que tanto los cromosomas procedentes del pronúcleo masculino, como el pronúcleo femenino se colocan para iniciar el proceso de *segmentación*.

La penetración del espermatozoide que condiciona la fecundación de la especie humana tiene que:

1º.- *Restaurar el número cromosómico* típico de la especie (diploide). 2º.- *Determinar el sexo* del nuevo ser.

3º.- *Fenómenos de activación y derepresión* del citoplasma y de los mecanismos enzimáticos del óvulo.

A consecuencia de esta penetración de los espermatozoides, los componentes bioquímicos del citoplasma ovular se colocan *estratificados* en una serie de gradientes de gran importancia en el proceso del desarrollo.

Gradientes

1º.- Hay un *gradiente de máxima intensidad* a nivel del polo animal, en donde encontramos una serie de granulaciones basófilas de *RNA*. A este nivel se colocan también fosfolípidos y proteínas.

2º.- Un *segundo gradiente*, situado por debajo del anterior, constituido por gránulos metacromáticos de mucopolisacáridos, glucógeno y fosfatasa ácida.

3º.- Un *tercer gradiente* en la zona inferior, en el llamado polo vegetativo del huevo, en donde se localizan las granulaciones grasas.

Esta distribución desigual en gradientes acentúa la polaridad del óvulo y determina la existencia de una *simetría bilateral* de la que depende el desarrollo ulterior del germen, la iniciación de la *gastrulación* y su organización *céfalo-caudal*.

Primera segmentación

La primera división de segmentación en la especie humana comienza y se completa 30 *horas* después del proceso de *fertilización*. El huso acromático de esta primera división es perpendicular al eje mayor del huevo o línea imaginaria que se extiende desde el polo animal al polo vegetativo. Las dos primeras blastómeras aparecen mediante un *plano de separación* que coincide con el eje imaginario del huevo.

Debemos indicar que en este momento las dos nuevas células, o blastómeras, resultantes son *totipotentes* cada una. Es decir, si por cualquier causa se separan una de otra, cada una dará lugar a un *nuevo ser* completo, igual y del mismo sexo.

Potencia real

Sin embargo, esto no es lo normal, sino que las células o *blastómeras* permanecen unidas, dividiéndose, constituyendo un único ser o individuo.

Esto se debe a que la *totipotencia* de cada blastómeras está controlada por las demás blastómeras. Este control se denomina *potencia real*.

Resumiendo, podemos decir que cada una de las blastómeras está *controlada*, o inducida por las demás blastómeras, al mismo tiempo que ella induce a su vez, modificando el *comportamiento* de cada una, para someterse todo en un sentido *teleológico*, o sea, con arreglo a la *intención finalista*.

Estas *recíprocas inducciones* se realizan a lo largo de toda la vida y por todas las células.

Inducción fotónica

Este concepto de *inducción*, hasta la primera mitad de la década de los ochenta, era un concepto *empírico*.

Hoy día, tras las investigaciones de Popp, sabemos que cada célula es capaz de *emitir fotones*.

Estos fotones son de *baja potencia*, pero son monocromáticos unidireccionales, y coherentes. Es decir, son unas *emisiones de láser*.

Por otra parte, cada célula, según el momento funcional, y el grado de diferenciación, *emite* en una *determinada longitud de onda*.

Popp indica que la emisión de las *blastómeras* y tejidos jóvenes se encuentran dentro de la gama del *ultravioleta*, detalle ya observado en las experiencias de *Gurvich*.

Posteriormente, conforme se van *diferenciando* las células de los tejidos, van abandonando la gamma del ultravioleta para emitir con longitudes de onda del espectro *visible* y del *infrarrojo*.

Estas emisiones *de fotones actúan* sobre las organelas de las células, orientando la *síntesis* de la *ciclosis celular*, dando lugar al *recíproco control*, diferenciación y especialización de las células.

Un ejemplo grosero: en la naturaleza podemos observarlo en *la fotosíntesis* de los vegetales, aunque aquí los fotones ni son unidireccionales, ni coherentes, ni monocromáticos.

Estadio pronuclear del desarrollo

El óvulo fecundado e indiviso en este momento constituye la llamada fase o *estadio pronuclear* del desarrollo. Tiene un tamaño de unas 175 micras. Posee un espacio perivitelino bastante amplio y ambos pronúcleos son de tamaño sensiblemente parecido.

Su edad, en el caso de la especie humana, se calcula entre las 3 y las 50 horas *post-ovulación*, y corresponde, al llamado por Streeter, *primer horizonte* del desarrollo.

SEGMENTACION HUMANA

Comienza ahora la fase siguiente en el proceso del desarrollo.

El *huevo*, en esta fase de pronúcleos, comienza a *segmentarse* por una serie de divisiones mitóticas sucesivas, que dan como resultado la formación de una masa celular, cuyo aspecto exterior recuerda el fruto de una *mora*. De ahí que se conozca con el nombre de *mórula*.

Segmentación secundaria

Los husos mitóticos de las siguientes divisiones de segmentación se forman inmediatamente, o poco después de la constitución de las *dos blastómeras*.

Los husos para estas segundas divisiones se formarán en ángulo recto con respecto al primero y darán lugar a la formación, del *estadio de cuatro* células.

Una de las dos blastómeras suele dividirse antes que la otra, de tal manera que, después de la *fase bicelular* (horizonte 11 de Streeter) hay una fase transitoria *tricelular* para pasar a la fase de *cuatro células*.

Mórula humana

Siguen sucediéndose las divisiones de *segmentación*, muy rápidas, y sin la fase de crecimiento postmitótico característico de las células, lo que da como resultado el que la *mórula* humana tenga el *mismo tamaño que el huevo*, y que se halle encerrada en el interior de la *membrana pelúcida*.

Es interesante destacar que el núcleo de cada una de estas blastómeras tiene siempre la *totalidad* de los cromosomas que corresponden a la *especie* y *sexo* de este nuevo organismo.

Los períodos iniciales del desarrollo presentan características muy semejantes a lo largo de la escala zoológica, por cuya razón, y dada la dificultad de seguir experimentalmente este proceso en la especie humana, es útil el conocimiento de cómo se realiza en diversos animales a lo largo de la escala zoológica.

Intención finalista

Para que una forma llegue a conseguir sus parámetros cronológicos vitales es necesario que el huevo posea una *teleología o intención finalista*.

Esta *intención finalista* se encarga de distribuir la ordenación de los diferentes materiales en las coordenadas de cada dimensión.

Los elementos que llevan impresos este *mensaje finalista* son los *cromosomas*. Merced a su *código genético*, este mensaje será transcrito por la célula a partir de esta fase de *segmentación*.

Al ser diferentes los *códigos*, los parámetros serán diferentes, y, en consecuencia, las *formas* para cada especie, pero la mecánica evolutiva nos puede presentar *analogías y diferencias* que nos ayuden a conocerla.

Por ello, para el estudio completo del desarrollo del *embrión humano*, hemos de efectuar su comparación con el desarrollo de otros animales de la escala filogenética.

Estos procesos de *segmentación* anteriormente descritos se hallan íntimamente relacionados con las características *bioquímicas del* citoplasma ovular.

Clases de huevos

Según la mayor o menor cantidad de *vitelo nutritivo* hemos visto que los huevos de la escala zoológica se clasifican en:

1º.- Alecíticos (sin vitelo nutritivo, huevo ideal).

2º.- Oligolecíticos (con escaso vitelo nutritivo, como mamíferos, hombre, amphioxus lanceolatus).

3º.- Centrolecíticos (con vitelo nutritivo rodeado del formativo, como los insectos).

4º.- Telolecitos (con gran cantidad de vitelo nutritivo, como las aves, peces, anfibios y reptiles).

Clasificación moderna

En la actualidad se les denomina huevos miolecitos, mediolecitos y megalecitos.

1º.- Huevos miolecitos, serían el del erizo de mar, amphioxus, lanceolatus, mamíferos y hombre.

2º.- Huevos mediolecitos, los de algunos peces y anfibios.

3º.- Huevos megalecitos, los de las aves y reptiles.

Características de la segmentación

cantidad de vitelo nutritivo condiciona las características del proceso de *segmentación*, que puede ser:

1º.- *Total*, y en este caso, los huevos se llaman *holoblásticos*. Las blastómeras resultantes podrán ser iguales o desiguales.

Huevo holoblástico de segmentación total e igual, es el huevo del *amphioxus lanceolatus*.

Huevo holoblástico de segmentación total y desigual, es el de algunos peces y anfibios.

2º.- *Segmentación no total*. Cuando por la gran cantidad de vitelo nutritivo el huevo no se segmenta todo él, sino que la segmentación se queda limitada a una de las partes o polos del mismo, hablamos de huevos *meroblásticos*, de segmentación parcial o polar, como son los de *reptiles* y *aves*.

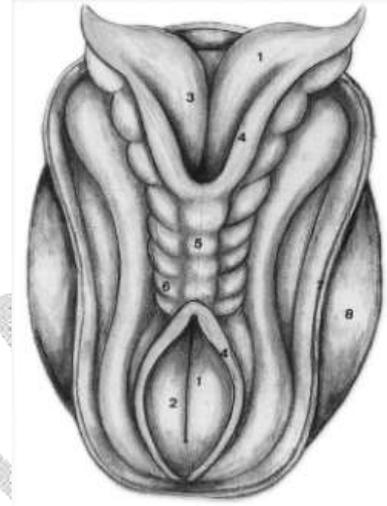


Figura 3.- Desarrollo del dorso del embrión del horizonte X de Streeter.- 1.- Placa basal; 2.- Neuroporo posterior; 3.- Neuroporo anterior; 4.- Lámina alar; 5.- Cicatriz; 6.- Somitas; 7.- Amnios; 8.- Saco vitelino

Clasificación por la gastrulación

Según cómo se produzca el proceso de *gastrulación*, se pueden clasificar también los huevos en:

1º.- *Enterocélicos*, en los que la gástrula se produce por invaginación, como en el *amphioxus*, peces y anfibios.

2º.- *Esquizocélicos*, en los que la gástrula se produce por delaminación o rotura, como las aves, reptiles y mamíferos.

El *huevo humano*, aunque pertenece por su contenido de vitelo a los huevos *Oligolecíticos*. o *miolecítico*; su gastrulación, sin embargo, se realiza como *los huevos meroblásticos*.

De ahí el interés, como ya indicábamos, en analizar las características de las distintas fases de desarrollo: *mórula*, *blástula*, fase de *celomación*, *gástrula* y *néurula*, tanto en la especie humana como en las distintas especies de animales de uso común en *embriología experimental*, para ver sus semejanzas y diferencias.

Huevo del amphioxus

Las especies más comúnmente usadas son el *amphioxus lanceolatus* (uno de los cordados más primitivos), los peces y anfibios, y las aves y reptiles.

Hemos dicho anteriormente que el *huevo humano* es un *holoblástico*, de segmentación total, casi igual y esquiocélico por su gastrulación.

El (huevo del *amphioxus* es, por su cantidad de vitelo, muy semejante al huevo humano, huevo oligolecítico o miolecítico, holoblástico o de *segmentación* total o casi igual; su gastrulación, en cambio, será de tipo *enterocélico* por invaginación.

Huevos de peces y anfibios

En los *peces* y *anfibios*, de fórmula cromosómica intermedia, entre mamíferos y *amphioxus*, se trata de huevos que, dadas las condiciones del medio donde se van a desarrollar (alguno de ellos pobre en sustancias nutritivas), necesitan *más cantidad* de vitelo.

Son, por lo tanto, *huevos telolecíticos* o mediolecíticos. Su segmentación será total, *holoblástica*, pero las blastómeras resultantes no van a ser, como en el caso del *amphioxus* y el hombre, iguales, sino que habrá unas blastómeras de menor tamaño o *micrómeras*, y otras de mayor tamaño o *macrómeras*.

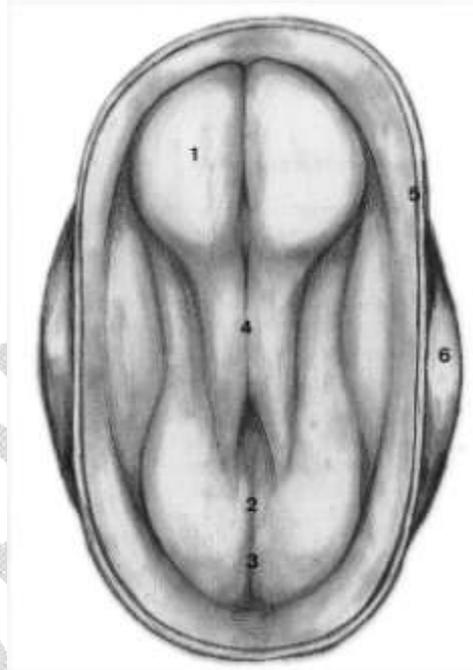


Figura 4.- Desarrollo del dorso del

embrión del horizonte VIII de Streeter.- 1.- Placa neural; 2.- Nudo de Hensen; 3.- Línea primitiva; 4.- Surco neural; 5.- Amnios seccionado; 6.- Saco vitelino.

Huevo de aves y reptiles

En el caso de las aves y reptiles, debido a que se van a desarrollar en un medio relativamente *hostil*, con poca o nula cantidad de sustancias nutritivas, tienen que subvenir con una *reserva de vitelo* suficiente para cubrir las necesidades energéticas de todo el proceso del desarrollo hasta la formación del nuevo ser.

Van a ser, pues, huevos con una *gran cantidad de vitelo* nutritivo, los mayores que existen en la escala zoológica (telolecíticos o megalecíticos). Esta gran cantidad de vitelo va a condicionar las primeras fases del desarrollo; serán huevos de *segmentación polar o discoidal*, meroblásticos (sólo se segmentará el polo animal). Su gastrulación no será enterocélica, sino *esquizocélica*.

PROCESO DE MORULACION

Mórula

Durante esta fase, el huevo humano sufre, como hemos indicado antes, una serie de *divisiones sucesivas*. Al principio, por planos meridionales, y luego, por planos ecuatoriales, que dan lugar a un conglomerado de células o blastómeras que recuerdan el aspecto de una *mora* en la fase final de esta etapa de desarrollo.

Debemos indicar que cada una de las células que compone la *mórula humana* continúan manteniendo la *potencia prospectiva*. Si por un procedimiento de dispersión separamos las células que la constituyen, cada una de ellas, en alguna especie, darán lugar a un *nuevo organismo total completo*.

Este período lo realiza el huevo humano durante su transporte a través de la *trompa* de Falopio, que dura unos cuatro días, nutriéndose las células por imbibición de los productos de la secreción de las glándulas tubáricas o leche tubárica.

Blastómeras formativas

Aunque aparentemente, las *blastómeras* de la *mórula humana* sean casi idénticas, no todas ellas van a dar lugar al embrión, solamente algunas de éstas (parece que las de mayor tamaño, a través de los tres principales procesos del desarrollo) se encargarán de formar el *cuerpo embrionario*, son las llamadas *blastómeras formativas*.

Blastómeras tróficas

Otras evolucionan en el sentido de servir de elementos para el *aporte nutritivo* al nuevo embrión. Son las ***blastómeras tróficas***.

Blastómeras germinales

Por último, aún existe una tercera posibilidad de diferenciación. Es la que siguen *ciertas blastómeras*, al retener especiales potencialidades genéticas, parte de lo que hemos llamado *potencia prospectiva*, que *garantizarán la continuidad* de la especie siguiendo un curso evolutivo que las transforma en células germinales. Serán las *blastómeras germinales*.

En el momento en que el huevo alcanza la cavidad uterina comienza el período de la *blastulación*.

BLASTULACION

Mientras el huevo se encuentra en la *trompa*, ya en el período de 12 células, podemos distinguir en la *mórula*:

- 1º.- Un grupo de *células centrales*, masa celular interna.
- 2º.- Una capa circundante, la masa celular externa.

Las células de la masa celular interna originan los *tejidos del embrión* propiamente dicho. Son las *blastómeras formativas* que antes hemos indicado.

Las células de la masa celular externa se encarga de diferenciarse para formar los elementos que aportan al embrión las *sustancias nutritivas* y serán el origen del futuro *trofoblasto*. Son las *blastómeras tróficas*.

Como hemos dicho, cuándo el huevo llega a la cavidad uterina comienzan los procesos de *diferenciación* que conducen a la formación de la *blástula*. En esta fase, el huevo en segmentación consta de alrededor de unas *cincuenta células*.

Blastocito y blastocisto

Los problemas nutritivos de la masa celular interna (nutrición que hasta este momento se realizaba por imbibición) se vuelven cada vez más acuciantes al aumentar la distancia que las separa de la superficie, por lo que algunas de estas células empiezan a experimentar fenómenos de lisis *celular*.

Esto, acompañado de la penetración de líquido a través de la *zona pelúcida*, hacia los espacios intercalares de la masa celular interna, hace que, poco a poco, se vaya formando una cavidad, el *blastocelo* o cavidad de segmentación. En este momento desaparece la *zona pelúcida* que envolvía el huevo y éste aumenta de tamaño y se transforma en lo que se llama el *blastocito*.

Constitución del blastocito

En este *blastocito* podemos distinguir:

1º.- Una capa periférica de células envolventes que constituyen el *blastodermo* o *trofoblasto*.

2º.- Una cavidad, denominada *blastocelo*, llena de líquido, procedente parte de la lisis celular y parte que ha penetrado del exterior.

3º.- Una masa de células, generalmente formada por las *blastómeras* de mayor tamaño, que constituyen el embrioblasto. Están situadas en el extremo que coincide con el polo *animal* del huevo.

Al quedar la blástula libre de la zona pelúcida, se adhiere firmemente a la superficie del *endometrio*. El trofoblasto comienza a experimentar una serie de modificaciones que dan lugar al proceso de *nidación* que veremos en el capítulo correspondiente.

Dinámica evolutiva de la blástula

Mientras ocurre este proceso, que se inicia alrededor del 7º día después de la fecundación, la masa celular, interna o *embrioblasto* experimenta también una serie de modificaciones. Las células que la constituyen sufren un proceso de diferenciación, con pérdida de su *capacidad regulativa*, lo que producirá el paso a la fase siguiente o de *gástrula*.

GASTRULACION

Estos cambios consisten en la formación en el interior de la cavidad de la blástula, a expensas de las células de la masa celular interna, de *dos nuevas vesículas*: la *vesícula ectodermo-amniótica* y la *vesícula endodermo-vitelina*.

Vesícula ectodermo-amniótica

La primera de ellas forma en la parte de masa celular interna próxima al trofoblasto, por lisis de algunas células centrales y por *dehiscencia* y *aumento* de los espacios intercelulares entre ellas, una cavidad limitada por dos tipos distintos de células:

1º.- Las *células más próximas* al trofoblasto adquieren un aspecto aplanado y forman el *ectodermo amniótico* o amnioblasto.

2º.- Las *células más profundas* de la vesícula adquieren un aspecto columnar y constituyen el *ectodermo embrionario*.

3º.- El resto de las células de la masa celular interna se diferencia en el sentido de formar la *vesícula endodermo-vitelina*.

Vesícula endodermo-vitelina. Membrana de Heuser

Esta vesícula se forma, en primer lugar, porque crecen en el interior del *blastocelo* una serie de células (consideradas como procedentes de la dehiscencia hacia el interior de algunas células del trofoblasto, que se unen a las más profundas e indiferenciadas aún de la masa celular interna).

Constituyen una cavidad más pequeña. Es el *saco vitelino primario*.

Las células de procedencia trofoblástica que lo delimitan son aplanadas y constituye la llamada *membrana de Heuser*.

Cavidad vitelina secundaria

Poco a poco van siendo sustituidos por células procedentes de la proliferación de la parte más profunda de la masa celular interna que forma una *nueva cavidad*, que es la llamada *cavidad vitelina secundaria* o definitiva, constituida por estas células internas que sustituyen a la *membrana de Heuser* y *reducen* las dimensiones del *saco vitelino primario*.

Arca embrionaria

La zona de contacto entre las dos vesículas ahora formadas, la *ectodermo-amniótica* y la *endodermo-vitelina*, constituye lo que se llama el *área embrionaria* o *blastodisco*.

En este *blastocisto* quedan incluidas *blastómeras morulares* con mayor capacidad regulativa y menor grado de diferenciación que las que las rodean. Estas *blastómeras* dan lugar al *cordomesoblasto* y a elementos organizadores que van a dirigir el subsiguiente proceso de diferenciación del *área embrionaria*.

Magma reticulado

Mientras tanto, y procedentes del *trofoblasto*, en la zona opuesta al embrión, comienzan a separarse una serie de células que poco a poco, por reproducción activa, van aumentando en número y llenando la *cavidad del blastocele*, constituyendo el llamado *magma reticulado* o *mesodermo extraembrionario*.

En este *magma reticulado* o mesodermo extraembrionario aparecen cavidades que van confluyendo para constituir el llamado *exoceloma*. Este mesodermo extraembrionario queda reducido a:

1º.- Una capa, que se aplica a la cara interna del *trofoblasto* (llamándose entonces a este trofoblasto, con su mesodermo, corión), capa que recibe el nombre de *somatopleura extraembrionaria*.

2º.- Otra capa, que se aplica a la cara externa de las dos vesículas. Recibe el nombre de *esplacnopleura extraembrionaria*.

Entre estas dos capas queda, pues, aquel *exoceloma* que recibe también las denominaciones de *celoma extraembrionario* y de *cavidad coriónica*.

Pedículo de fijación

El *mesodermo extraembrionario*, queda en un punto del área embrionaria, uniendo ésta con el corión. Constituye el llamado *pedículo de fijación*, que posteriormente, en el curso del desarrollo, se transforma en el *cordón umbilical*.

Nudo de Hensen

En la llamada *fase bilaminar* del desarrollo, la zona de contacto de las dos vesículas, la llamada *área embrionaria*, es asiento de una serie de profundas modificaciones:

1º.- En primer lugar, en la superficie del ectodermo que mira hacia la cavidad amniótica, se observa un *engrosamiento*. En esta zona existen células redondeadas poco diferenciadas que van a acumularse, desplazándose de las zonas limítrofes del área embrionaria (células que estaban incluidas en el ectodermo) hacia el polo caudal. Producen progresivamente un acumulo que se conoce con el nombre de *nudo de Hensen*.

2º.- Estas células se invaginan hacia el interior del área embrionaria, y al invaginarse determinan una depresión en la superficie amniótica, que se conoce con el nombre de *fosa primitiva*.

Línea primitiva

Progresivamente, este acumulo experimenta un proceso de proliferación en sentido caudal, lo que origina la llamada *línea primitiva*. Se marca externamente en la superficie del embrión por un surco que continúa hacia atrás la fosa primitiva.

CORDOMESOBLASTO

Mesodermo intraembrionario

Estas células, que se colocan entre la capa ectodérmica y endodérmica, van a ser ahora asiento de una fase de extraordinaria multiplicación, y van a originar una *tercera capa*, que se va a extender entre la capa ectodérmica y endodérmica. Esta capa va a ser el llamado *mesodermo embrionario*.

Este mesodermo embrionario va extendiéndose progresivamente en dirección cefálica, formando lo que se llama la *prolongación cefálica o notocordal*.

Lámina procordal

Hay una zona del área embrionaria en donde el adosamiento entre la capa germinativa ectodérmica y endodérmica es tan firme que no puede interponerse el mesodermo entre ambas. Esta zona de adosamiento constituye la *lámina procordal*, esbozo de la futura *membrana bucofaríngea*, de la cavidad bucal del embrión.

Lámina anal

En sentido caudal, aparece posteriormente otra zona de adosamiento entre ectodermo y endodermo que forma el esbozo de la *membrana anal*.

En el resto de la superficie del área embrionaria, nos encontramos con que los elementos derivados de esta prolongación cefálica o *notocordal* rellenan todos los intersticios.

Avanzan incluso por delante de la *lámina procordal*.

Se ponen en contacto los de un lado con los del otro, y se forman los llamados *repliegues pleuropericárdicos*, de los que se desarrolla el esbozo del futuro *tubo cardíaco*.

Canal neuroentérico

La prolongación cefálica o notocordal, avanza en forma *de dedo de guante* desde el nudo de Hensen en sentido cefálico. Experimenta posteriormente una *disgregación* de las células que constituyen su suelo (que estaban en contacto con el endodermo adyacente, que también experimenta una disgregación similar).

Queda momentáneamente el resto dorsal de la prolongación notocordal, formando el *techo* de la vesícula endodérmica. Aparece un canal, que, a través de la fosa primitiva, pone en comunicación la *cavidad ectodermo-amniótica* con la *endodermo-vitelina*, llamado *canal neurentérico*.

NOTOCORDA

Más adelante, esta *placa notocordal* (incorporada mediante el referido proceso de disgregación al dorso de la vesícula endodermo-vitelina) se separa y se transforma en un tubo cerrado, al principio cordón macizo, que constituye la *notocorda definitiva*.

ALANTOIDES

Al mismo tiempo que se, forma en la porción caudal *la membrana cloacal*, la pared posterior del saco vitelino origina un pequeño divertículo, que penetra en el pedículo de fijación arrastrando por delante de él células del mesodermo intraembrionario. Este divertículo constituye la llamada alantoides o *divertículo alantoentérico*.

En la especie humana es rudimentaria y solamente actúa como inductor del desarrollo del polo caudal. En los vertebrados más inferiores, la *alantoides* actúa como reservorio de productos de excreción del sistema renal.

Su misión será, en la especie humana, poner en contacto los *elementos vasculares* desarrollados en el área embrionaria con los del *área trofoblástica*.

El huevo en la fase de gástrula, está constituido

por: 1º.- Una *cubierta externa* o trofoblasto.

2º.- Una *vesícula ectodermo-amniótica*.

3º.- Una vesícula *endodermo-vitelina*.

4º.- Un *mesodermo extraembrionario*.

5º.- Los elementos que, derivados del *nudo de Hensen* y la *línea primitiva*, han formado la prolongación *notocordal*.

La porción más cefálica de la prolongación notocordal se transforma en la *placa precordal*, organizador del desarrollo de la extremidad cefálica del embrión.

El resto de la *notocorda* rige el desarrollo de la parte media del cuerpo, mientras que los restos del *nudo de Hensen* y *línea primitiva* constituirán el *organizador caudal* del embrión.

CELOMACION

Mesodermo intraembrionario

En este instante, la *notocorda* comienza a actuar sobre las células más laterales de la primitiva prolongación, y las diferencia, constituyendo el esbozo del *mesodermo intraembrionario*, del que derivan las siguientes formaciones:

Somitas:

Las células más próximas a la notocorda (el llamado mesodermo paracordal) se engruesa, se segmenta y se transforma en una serie de acumulo que constituyen los somitas.

Lámina intermedia:

La zona siguiente del mesodermo, llamada lámina intermedia, se estrecha, pierde la comunicación por uno de sus polos con la cavidad del somita o somatocele y se transforma en la *lámina genitourinaria* o *gononefrotomo*.

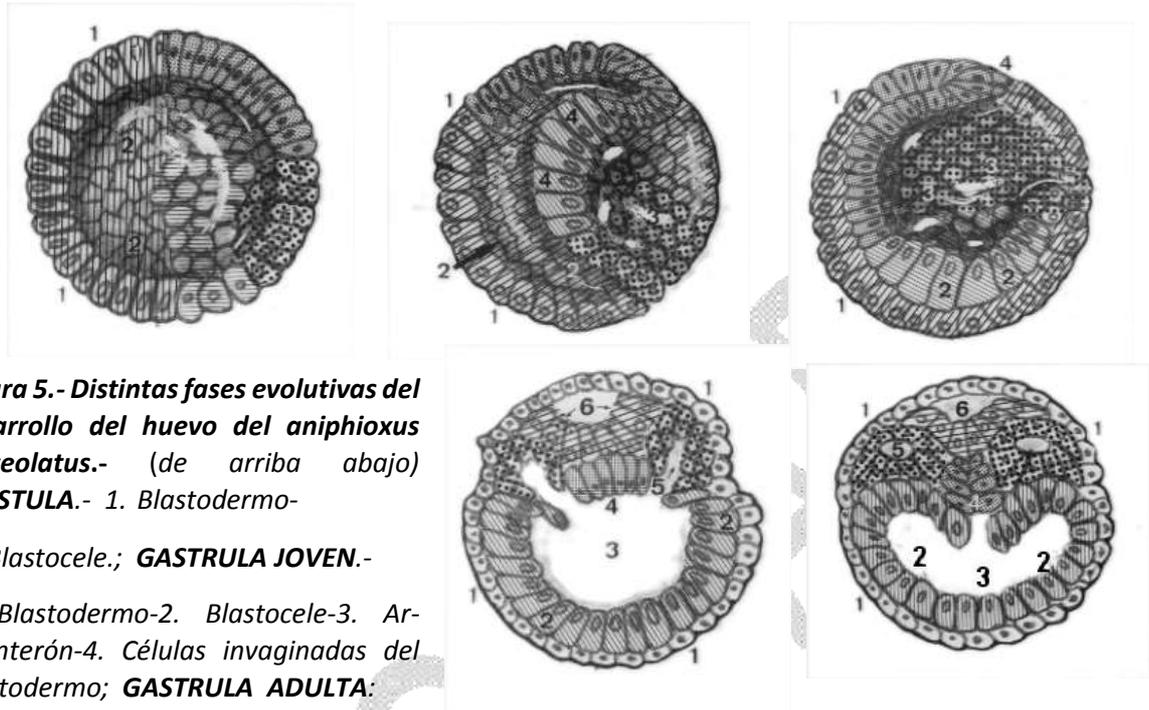


Figura 5.- Distintas fases evolutivas del desarrollo del huevo del aniphioxus lanceolatus.- (de arriba abajo)
BLASTULA.- 1. Blastodermo-

2. Blastocele.; **GASTRULA JOVEN.-**

1. Blastodermo-2. Blastocele-3. Arquenterón-4. Células invaginadas del blastodermo; **GASTRULA ADULTA:**

1. Blastodermo que se transformará en ectodermo-2. Células invaginadas del blastodermo de las que se diferenciará el endodermio-3. Arquenterón-4. Labio dorsal del blastoporo del que se diferenciará la notocorda; **NEURULA JOVEN** (En fase de formación del mesodermo): 1. Ectodermo-2. Endodermio-3. Cavidad del tubo digestivo primitivo-4. Esbozo de la notocorda-5. Esbozo de los somitas-6. Esbozo del tubo neural; **NEURULA ADULTA** (En fase de celomación): la misma leyenda que la néurula joven,

Somato y esplacnopleura intraembrionarios:

Permanece en comunicación por su polo central con el resto del mesodermo, que constituye la *lámina lateral* y que se desdobra en dos hojas:

1 a) *Una -externa*, que se adosa al ectodermo embrionario y recibe el nombre de *somatopleura embrionaria*.

b) *Otra interna*, que se adosa al endodermo embrionario y que se llama *esplacnopleura embrionaria*, quedando entre ambas una cavidad o celoma embrionario.

Este *celoma intraembrionario* comunica ampliamente, en esta fase del desarrollo, con aquel *exceloma* o celoma extraembrionario. Nos encontramos, pues, en plena fase de *celomación*.

Mesénquima

El *mesodermo intraembrionario*, por medio de un activo proceso de división mitótica, produce la *cuarta hoja blastodérmica*, el *mesénquima*, que rellena todos los huecos existentes a nivel del interior del área embrionaria.

Esclerotomo

El mesénquima procedente del somita, en la zona de transición entre la pared ventral y dorsal del mismo, se diferencia hacia *tejido escleral* (esbozo del dispositivo esquelético de sostén), de ahí que se conozca esta zona con el nombre de *esclerotomo*. Tiende a disponerse rodeando a la notocorda. Constituye el esbozo del primitivo *esqueleto axial*.

Miotomo y dermatomo

La zona ventral y media del somita origina mesénquima, que se diferencia para formar los *músculos esqueléticos*, motivo por el cual se la conoce con el nombre de *miotomo*.

La porción correspondiente a la región dorsal y lateral del somita forma mesénquima que emigra, colocándose debajo del primitivo ectodermo, y diferenciándose para constituir la *porción profunda de la piel*. Por ello a esta zona se la conoce con el nombre de *dermatomo*.

Gononefrotomo

La *lámina genitourinaria* produce también una serie de elementos mesenquimatosos que constituirán el esbozo de los aparatos *genital y urinario*.

Angiotomo y esplacnotomo

El mesénquima derivado de la *lámina lateral*, de la somatopleura y de la esplacnopleura, originan una serie de formaciones de diversa índole, entre ellas la *fibra muscular lisa* que rodea a los vasos y al tubo *digestivo*.

Cierre del embrión

Al mismo tiempo se van produciendo estas diferenciaciones en el mesodermo. La *notocorda* induce y hace crecer al área embrionaria, sobre todo en dirección cefálica y caudal, formándose a estos niveles los correspondientes *pliegues laterales*. Poco a poco estos pliegues van estrangulando la comunicación entre el saco *vitelino* y el tubo endodérmico (estrangulación que constituye el conducto onfaloentérico), que queda en el interior del cuerpo embrionario. El cuerpo embrionario bascula ahora como un hongo en el interior de la cavidad amniótica.

NEURULACION

Placa neural

Todos estos procesos constituyen, como hemos dicho, la llamada *fase de celomación*. A ella hay que añadir la acción inductora del organizador notocordal sobre el *ectodermo*, situado inmediatamente por encima de él. Este ectodermo se engruesa, transformándose en la llamada *placa neural*. Esta placa neural crece a partir de la porción cefálica, en dirección caudal.

Surco y canal neural

Las células de la *placa neural* adquieren una morfología y propiedades distintas del ectodermo que las rodea. Se hacen altas, columnares y, progresivamente, por crecimiento se invagina formando un *surco* (el *surco neural*) que se va hundiendo y transformando en el *canal neural*.

Sus labios laterales acaban confluyendo en la línea media, *soldándose*. Soldaduras que comienzan en la zona media del cuerpo embrionario y van avanzando en dirección cefálica y caudal.

Tubo neural y neuroporos

De esta forma se origina un *tubo*. Al principio este tubo está abierto por sus dos extremos o *neuroporos*. Este tubo da lugar al *sistema nervioso central*.

Este tubo muestra a la sección un aspecto *romboidal* y en él se

distinguen: 1º.-Dos láminas que forman la porción ventral M tubo o

placas basales.

2º.-Dos láminas que forman la porción *dorsal* del tubo o *placas alares*.

3º.-Un *surco* de inflexión en donde se continúan las placas basales y alares o *surco limitante del Monro*.

4º.-El punto de soldadura o cicatriz o *placa ganglionar*.

El *neuroporo anterior* se cierra por completo alrededor del 25º días horizonte XI del desarrollo, y un poco más tarde el *neuropo posterior*. Esta fase del embrión recibe el nombre de *néurula* y es coetáneo de la *gastrulación*.

ESTUDIO DEL PERIODO DE SEGMENTACION EN ANATOMIA COMPARADA

Existe una gran cantidad de ejemplares de *huevos humanos* desde las fases más precoces del desarrollo, que nos han permitido conocer éste.

Para esclarecer el mecanismo íntimo que preside la secuencia de fenómenos en la fase de multiplicación celular y en la fase de desplazamiento espacial de las células, es necesario recurrir a la *embriología experimental*, que permite un análisis

del mecanismo íntimo bioquímico molecular por el que se realizan estos fenómenos.

Esto nos obliga a estudiar las fases del desarrollo en la *embriología comparada* y a establecer el correspondiente patrón comparativo de las distintas fases del desarrollo de las especies animales más comúnmente utilizadas.

Los animales más empleados son el erizo de mar, el amphioxus lanceolatus, los anfibios, reptiles y aves.

Vamos a estudiar rápidamente las *primeras* fases de desarrollo de cada uno de los animales que hemos indicado.

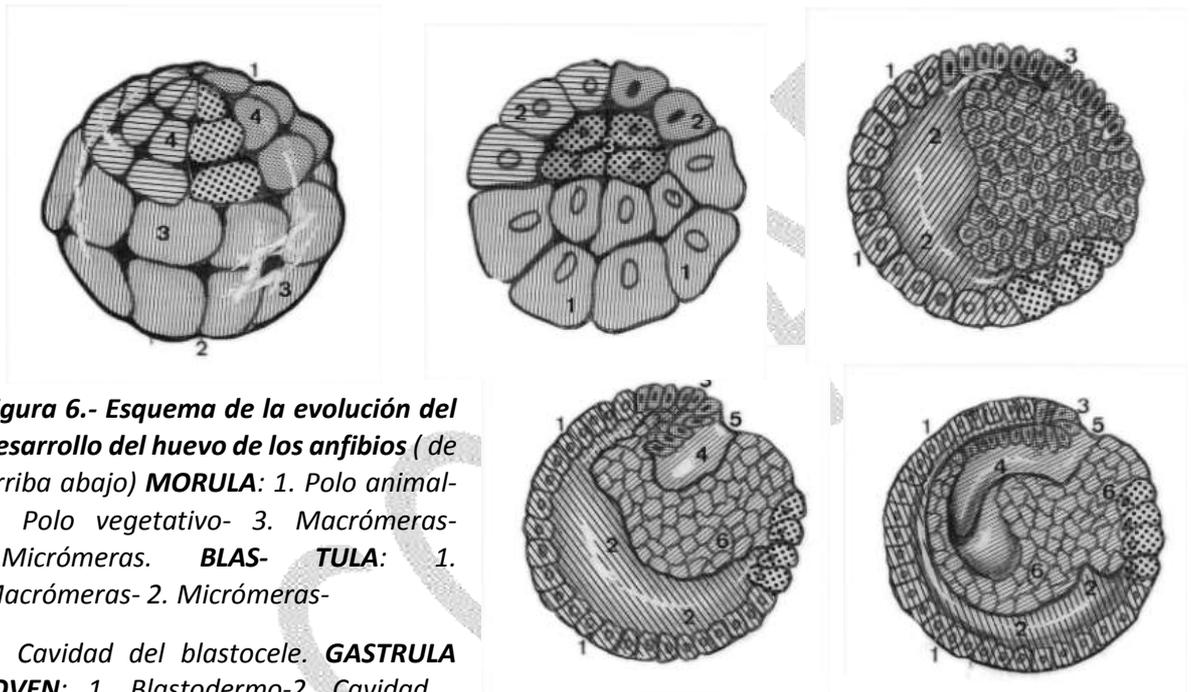


Figura 6.- Esquema de la evolución del desarrollo del huevo de los anfibios (de arriba abajo) **MORULA:** 1. Polo animal- 2. Polo vegetativo- 3. Macrómeras- 4. Micrómeras. **BLASTULA:** 1. Macrómeras- 2. Micrómeras- 3. Cavidad del blastocele. **GASTRULA JOVEN:** 1. Blastodermo- 2. Cavidad

del blastocele- 3. Labio dorsal del blastoporo. **GASTRULA INTERMEDIA:** 1. Blastodermo- 2. Blastocele- 3. Labio dorsal del blastoporo- 4. Arquenterón- 5. Blastoporo- 6. Macrómeras. **GASTRULA ADULTA:** La misma leyenda que la gástrula intermedia.

AMPHIOXUS LANCEOLATUS

En el caso de este animal, cuyo huevo, como sabemos, es *oligolecítico*, con muy poco vitelo uniformemente distribuido, la fase de multiplicación celular se realiza rápidamente.

Es un huevo de **segmentación holoblástica** casi igual, y si no lo es todo es porque posee una pequeña cantidad de vitelo, de ahí que la mórula resultante de este proceso de división se constituya como un conglomerado de *blastómeras* casi iguales.

Los primeros planos de segmentación se realizan perpendicularmente al eje del huevo y son *meridionales*.

A partir del tercer plano, éstos se hacen también *ecuatoriales*. Al final nos encontramos con una *mórula* en la que las blastómeras de mayor tamaño, o *macrómeras*, ocupan el polo inferior o *vegetativo*, mientras que las de menor tamaño o *micrómeras* quedan en el polo superior o *animal*.

Blástula del Amfioxus

La *blástula* se produce por acumulo progresivo de líquido en el interior de la mórula, el cual origina una *cavidad* que aumenta de tamaño y que va a ser el *blastocèle* o cavidad de segmentación.

La pared de este blastocèle se halla constituida por una sola capa de células o *blastómeras*.

Gástrula del Amfioxus

De la fase de blástula pasamos a la de gástrula, por *invaginación* de las blastómeras del polo inferior vegetativo. Se aplanan y penetran progresivamente hacia el interior del blastocèle, desapareciendo la cavidad de segmentación.

El resultado es la gástrula, que consta de:

1º.- Una cavidad interna o *arquénteron*.

2º.- Una *pared*, formada por una *cubierta externa* de células o *ectodermo* del futuro ser.

3º.- Una *cubierta interna* de células con el significado prospectivo de *entomesodermo*.

El proceso de *gastrulación* va acompañado de un giro del huevo sobre su eje, de tal forma que el *blastoporo*, situado al principio en el polo inferior del huevo, sufre un desplazamiento hasta colocarse en posición *transversa*, pasando a constituir el futuro polo *anal* del individuo.

Con este *giro* se establece la distinción entre el *labio dorsal* del blastoporo y el *labio ventral*.

Una vez formada la *gástrula*, a partir del labio dorsal del blastoporo y procedentes de la hoja interna o cordoentomesoblasto se desprenden, en su porción media, una serie de células que van a constituir un *acumulo central y medio*, y *lateralmente*, con respecto a él, dos acumulos más.

Por debajo de estos acumulos celulares se vuelven a unir los bordes de esta hoja interna, ahora ya sólo con significado de *endodermo*.

En esta fase nos encontramos con una *cubierta externa o ectodermo*, y una *cubierta interna o endodermo*, y entre ellas los esbozos del *cordomesoblasto* (el medial originará la *notocorda* u organizador del desarrollo, y los laterales constituirán el *mesodermo*).

Néurula del Amfioxus

En este momento, la formación notocordal actúa sobre las células del ectodermo inmediatamente adyacente a ella, las engruesa y las transforma en placa

neurula, que por crecimiento progresivo formará el surco y tubo *neurula*, con lo que el embrión alcanza la fase de *neurula*.

ANFIBIOS

En el caso de los anfibios, de los que tomamos como modelo la rana común (por ser el mejor conocido, estudiado y empleado en la embriología experimental), vamos a analizar cómo se realizan los procesos que conducen a la formación de la *neurula*.

Se trata de un huevo que posee una *mayor cantidad de vitelo* que el del amphioxus.

Ya no va a ser un huevo oligolecítico, va a ser un huevo *telolecítico*.

En el interior existen una serie de *gradientes bioquímicos* por la distribución no uniforme de sus constituyentes, que lo *polarizan*.

Se puede distinguir un polo *animal*, más oscuro, y un polo *vegetativo* más claro, en donde se acumulan estos gránulos de vitelo.

Tras la fecundación, aparecen en el huevo del anfibio dos fenómenos que van a tener gran importancia en las fases siguientes del desarrollo. Son las *dos rotaciones* que va a experimentar el huevo.

1º.- La primera de ellas llamada *orientación*.

2º.- La segunda de ellas llamada *rotación de simetrización*.

Rotación de orientación

La primera, aparece a consecuencia, de la activación del óvulo por la entrada del espermatozoide, que tiene como resultado la producción y *acumulo de líquido* a nivel del espacio perivitelino.

El *huevo*, al encontrarse flotando en este líquido perivitelino, *rota* sobre sí mismo, de tal manera que, dentro de la cubierta protectora o *membrana pelúcida* gelatinosa que lo envuelve, se coloca con el polo *animal* en la parte superior y con el polo *vegetativo* en la inferior.

Es, como hemos dicho, la llamada *rotación de orientación*.

Rotación de simetrización

Al mismo tiempo, la zona cortical del huevo, que tiene una gran importancia (como ha podido comprobarse experimentalmente en los procesos de diferenciación y orientación de los materiales citoplasmáticos ovulares) experimenta un *crecimiento* en dirección *caudal*, apareciendo el llamado *crescente gris* o semiluna gris, más pigmentada que el resto del huevo y cuyo punto culminante marcará el nivel en donde se producirá el proceso, de la *blastulación*.

Segmentación

A continuación empieza el proceso de *segmentación*. En el anfibio es *holoblástico* y desigual, con los primeros planos meridionales y perpendiculares entre sí.

A partir del tercer plano, que es subecuatorial, aparecen dos tipos de blastómeras.

Unas, de *menor tamaño*, se reproducen activamente y están situadas en el polo animal.

Otras, de *mayor tamaño*, cargadas de vitelo, están situadas en el polo vegetativo y se dividen con menor rapidez.

El resultado de esta primera fase del período de segmentación será la formación de la *mórula*.

Blastulación

Pero, en fases muy precoces, cuando existen ocho blastómeras, empieza a presentar *acumulo de líquido* en su interior, que da lugar a que, progresivamente, y mientras continúa el proceso de segmentación del huevo, se pase insensiblemente de la fase de *mórula*, a la fase de *blástula* por aparición de una cavidad de segmentación.

En esta fase de blástula nos encontramos con un *huevo cavitado*, con una cubierta externa o blastodermo, constituida por dos tipos de células, las *micrómeras* y las *macrómeras*. Una cavidad, la *cavidad de segmentación* o blastocele, que se encuentra más próxima al polo animal que al vegetativo de la blástula.

El *suelo* de este *blastocele*, relativamente aplanado, constituye el techo del resto de las macrómeras del polo, vegetativo.

Gastrulación

El proceso de *gastrulación* conduce a la formación de un embrión *tridérmico*, como en el resto de las especies la zona en donde apareció la *media luna gris*. En esta zona comienzan a invaginarse las células de la *cubierta externa* que, progresivamente, se va extendiendo en sentido lateral hasta que todos los materiales próximos a esta zona, penetran en el interior del huevo.

Aparece una nueva cavidad, que es el *arquenterón*. Esta cavidad está tapizada por estas células de la cubierta externa, que se han invaginado, y que, progresivamente, hacen que desaparezca la *cavidad del blastocele*, quedando debajo de ellas el resto de las *macrómeras* que no se invaginan.

Conforme avanza el proceso de *gastrulación*, las células del dorso del polo animal del huevo crecen en sentido lateral y van envolviendo a las *macrómeras*, constituyendo la cubierta externa o *ectodermo* del embrión.

Constitución del huevo

Una vez terminado el proceso de invaginación, podemos distinguir en el huevo:

1º.- Una *cubierta externa*, constituida a expensas de las *micrómeras*, que será el ectodermo.

2º.- Una cavidad, que es el *arquenterón*, revestido por las células invaginadas que formarán el *entocordomesoblasto*.

3º.- En la parte inferior, el resto de las *macrómeras*, que constituyen la *reserva vitelina*.

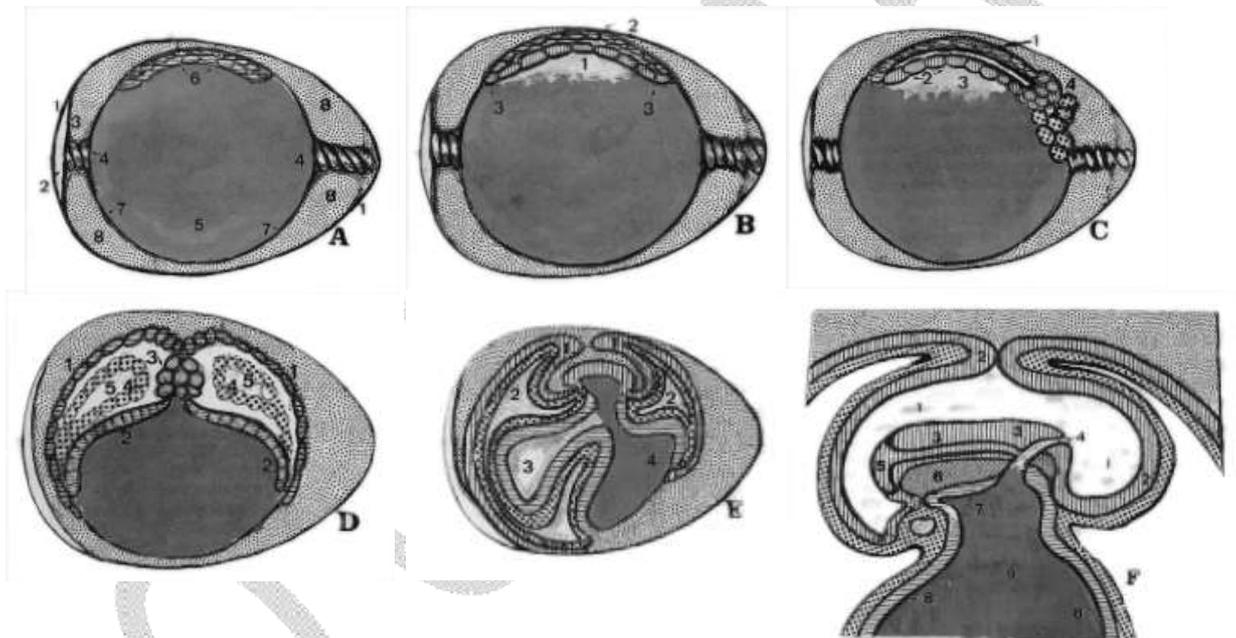


Figura 7.- Estadios precoces del desarrollo del huevo de las aves.- A) MORULA:

1. Membrana externa de la cáscara; 2. Cámara de aire; 3. Membrana interna de la cáscara; 4. Chalazas; 5. Vitelo (yema); 6. Blastodermo (disco germinal); 7. Membrana vitelina; 8. Albumen (clara). **B) BLASTULA JOVEN:** 1. Cavidad de segmentación o subgerminal; 2. Arca pelúcida del blastodisco; 3. Area opaca. **C) BLASTULA ADULTA:** 1. Ectodermo (epiblasto); 2. Endodermo (hipoblasto).-3. Arquenterón (el espacio que queda entre ectodermo y endodermo, es la cavidad del blastocele; 4. Labio dorsal del blastoporo (nudo de Hensen) que originará línea primitiva, notocorda y mesodermo. **D) GASTRULA:** 1. Ectodermo; 2. Endodermo;

3. Notocorda; 4. Mesodermo; 5. Celoma. **E) NEURULA PRECOZ:** 1. Pliegues ectodérmicos que delimitarán la cavidad amniótica; 2. Celoma extraembrionario;

3. Alantoides; 4. Vitelo. **F) NEURULA ADULTA:** 1. Cavidad amniótica; 2. Ectodermo extraembrionario; 3. Ectodermo embrionario; 4. Canal neuroentérico;

5. Tubo neural; 6. Notocorda; 7. Endodermo embrionario; 8. Endodermo extraembrionario; 9. Vitelo.

A continuación, las células del dorso del *arquenterón* experimentan una segregación, separándose y quedando incluidas, entre la *hoja externa* y la *hoja interna*, que se cierra por debajo de ellas.

Estas células invaginadas o *cordomesoblasto* originarán, en la parte central, la *notocorda*, y en las partes laterales, junto con las células invaginadas a expensas del labio ventral del blastóporo, el *mesodermo*. A la zona más anterior de este techo del arquenterón se le designa con el nombre de *placa precordial*.

Neurulación

Posteriormente, la parte central del cordomesoblasto que se ha diferenciado para constituir la *notocorda* actúa sobre el ectodermo suprayacente, que se engruesa, de la misma forma que hemos visto en el amphioxus, formando la *placa neural*, que, progresivamente irá profundizando, transformándose en surco y que acabará al final *soldando sus labios*, y *avanzando* este proceso de soldadura tanto en sentido cefálico como caudal para constituir el *tubo neural*,

AVES Y REPTILES

Por último, vamos a analizar los *procesos morfogénéticos* que se realizan en estas primeras fases del desarrollo en el huevo de las aves y reptiles, pues, si bien el huevo humano, por la cantidad de vitelo que posee, pertenece al tipo de huevos Oligolecíticos holoblásticos, como es el del amphioxus, sin embargo, lo mismo que la mayoría de los mamíferos, va a presentar un proceso de segmentación y de *orientación* topogenética de los materiales celulares, similar al que encontramos en las aves y reptiles. De ahí el interés en realizar un análisis, aunque de una forma sucinta.

Significación experimental

Se trata de animales cuyas diversas fases de desarrollo son perfectamente conocidas. Son utilizados en *embriología experimental* para poder realizar el análisis prospectivo de los distintos *territorios presuntivos* del huevo, por medio de la incorporación de sustancias marcadas con timidina, o carbono radioactivo en diversas zonas del mismo. Las *primeras fases* del desarrollo se van a realizar en el interior del cuerpo de la hembra, antes de la puesta ovular.

Huevos megalecíticos

Son animales *de fecundación interna* cuyos huevos poseen una gran cantidad de vitelo, hasta el punto de que llega a ser un *huevo macroscópicamente visible*. Durante el curso de su tránsito por el oviducto se va a envolver de una serie de *membranas* secundarias y terciarias producidas por él, que le servirán de protección durante sus fases de desarrollo.

Debido a las características del medio en donde se va a desarrollar, debe poseer una *reserva* de material energético y plástico suficiente para que se realicen los procesos de *síntesis* de materiales que requiere la formación del cuerpo y todos

los órganos del nuevo ser. Por esto, más que huevos telolecíticos van a ser huevos *megalecíticos*.

Segmentación

La consecuencia de esta gran cantidad de vitelo es que la *segmentación* no pueda realizarse con la misma rapidez en todas las zonas del huevo. En la zona en donde se localiza la mayor cantidad de protoplasma formativo o *polo animal*, se realiza más rápidamente que en la zona en donde se acumulan las sustancias de reserva o polo *vegetativo* del huevo, que presenta una gran resistencia al avance del plano de segmentación.

La *fecundación* se realiza, repetimos, en el interior del oviducto, y una vez realizada, hasta que se verifica la puesta del huevo, se producen una serie de divisiones de segmentación en el disco germinal.

Las primeras de ellas *meridionales*, pero que no llegan a abarcar toda la superficie del huevo.

A partir de la cuarta o quinta, comienzan a hacerse también por planos *horizontales* que dan como resultado la formación de un acumulo de células pequeñas en este polo animal que constituyen la *mórula* y *blástula* del ave, ya que ambas no están perfectamente diferenciadas.

En este momento, una vez que se ha constituido este acumulo de células, la *zona de vitelo* (situada inmediatamente por debajo del mismo y no segmentada) se ahueca por la aparición de líquido, formándose la llamada *cavidad subgerminal*.

La cubierta superficial está constituida por las células de la *mórula*, las cuales se disponen en varios estratos y se continúa periféricamente con la porción de vitelo no segmentada, avanzando incluso sobre la misma y sobrepasándola.

Zona opaca

Esto hace que cuando se examina el huevo por su *cara dorsal* a nivel de esta zona de segmentación veamos una zona central de aspecto *claro*, por transparentarse la cavidad subgerminal llena de líquido, llamada *zona pelúcida*.

Periféricamente, el resto de las células del área germinal son micrómeras. Estas se adhieren firmemente al vitelo y dan lugar a la llamada *zona opaca*.

Entre ambas queda una zona, la llamada *zona marginal*, de la que posteriormente se originará el *área vascular*

La *zona opaca* empezará a dividirse activamente y producirá una serie de células pequeñas, incluso de aspecto sincitial, que irán avanzando progresivamente para invadir el resto del *área vitelina*.

Blastulación

Se agrupan en dos hojas:

1º.- Una que queda superficial y forma el llamado *epiblasto*.

2º.- La otra se sitúa invadiendo la cavidad *subgerminal*,, próxima al vitelo, apareciendo entre las dos una nueva cavidad, momento en el que se puede decir que el huevo ha alcanzado la fase de *blástula*.

Gastrulación

El proceso de *gastrulación* en el ave ocurre mediante una compleja serie de movimientos celulares, de tal manera, que emigran hacia el área densa de la zona marginal. En esta zona marginal, progresivamente aparece un acumulo lineal constituido por estas células, que recibe el nombre de *línea primitiva*.

Esta *línea primitiva* presenta un extremo engrosado por mayor densidad celular y que recibe el nombre de *nudo de Hensen*.

Las células de las áreas laterales del epiblasto empiezan también a emigrar, atraídas hacia este punto, y se invaginan al interior, de tal manera que pronto la línea primitiva se transforma en un surco *surco primitivo*, que tiene por delante una fosa, la fosa del *nudo de Hensen* o *fosa primitiva*.

Cordomesoblasto

Estas células invaginadas se van extendiendo periféricamente y van rellenando el *espacio del blastocelo* situado entre el epiblasto e hipoblasto.

Las células que emigran corresponden, como se ha comprobado experimentalmente, a los *territorios presuntivos* del área embrionaria de significado cordomesoblástico.

Las que emigran a nivel del *nudo de Hensen* forman una prolongación sólida, medial, que constituye la cuerda dorsal o *notocorda*.

Las que emigran de las partes *laterales* de la línea primitiva constituirán el material somítico y las células del *mesodermo lateral*.

Neurulización

Conforme va realizándose este proceso de gastrulación, el disco embrionario va aumentando progresivamente de tamaño, adquiriendo un disposición en «*raqueta*».

En los dos extremos de esta *área embrionaria* encontramos dos zonas en las que el *epiblasto* y el *hipoblasto* se encuentran firmemente unidos, que originarán posteriormente las *membranas bucofaríngea* y *anal*.

Más tarde, la porción de las células invaginadas que han constituido la cuerda dorsal o *notocorda* inducen a la zona situada encima de ella, que se engruesa y

constituye la *placa neural*, la cual termina por cerrarse, constituyendo un tubo del que procederán todos los elementos del *sistema nervioso*.

Cuando el *huevo* llega a esta fase, ha alcanzado el estado de *néurula*.

El proceso de *desarrollo y cierre* del tubo neural se realiza de la misma forma que en los mamíferos.

Comienza desde la línea media, avanzando hacia adelante y hacia atrás, quedando al principio sus extremos ampliamente *abiertos* comunicando con la cavidad ectoblástica mediante el *neuroporo anterior* y el *neuroporo posterior* que es de cierre más tardío.

En la parte caudal del tubo neural, a nivel de la línea primitiva, aparece una pequeña depresión, por medio de la cual el surco neural comunica con la cavidad del hipoblasto (que ha empezado a ahuecarse en el interior del área embrionaria por formación de los pliegues cefálico, caudal y laterales), constituyéndose la llamada *fosa romboidal*, que sería la representante del *canal neuroentérico* que aparece en los anfibios.

ANIDACION HUMANA

En la fase de néurula, alrededor de la 4ª semana (horizonte XI del desarrollo), podemos observar cómo de la primitiva mórula se había originado una estructura en la que podíamos distinguir tres hojas blastodérmicas:

- 1º.- Una *hoja interna* endodermo-vitelina.
- 2º.- Una *hoja externa* ectodermo-amniótica.
- 3º.- Una *hoja media* mesodérmica o cordomesoblasto

Estas modificaciones traen como consecuencia un *aumento* de las *exigencias nutritivas* del huevo en desarrollo, ya que, como hemos dicho anteriormente, el huevo humano está dotado de una *escasa cantidad de vitelo* de reserva y este primitivo elemento nutricio no es suficiente.

Por ello, tienen que aparecer nuevos elementos encargados de conseguir *sustancias nutritivas* que puedan incorporarse a la economía embrionaria, con la *rapidez* necesaria para permitir el sucesivo desarrollo. Lo natural es que estos *nuevos medios* encargados de captar éstas sustancias partan de la hoja blastodérmica *endodermal* que albergó hasta este momento al *vitelo*.

Trofoblasto

En la formación de la fuente de *aporte nutritivo* durante el desarrollo intrauterino, va a participar también aquel material diferenciado precozmente de la mórula, que en la fase de blástula quedó formando la *capa externa del blastocito*. Por estas características, de elemento fundamental para el aporte de sustancias nutritivas, se le conoce con el nombre de *trofoblasto*.

Alantoides

En la especie humana, en el momento en que va a comenzar la *celomación*, las exigencias nutritivas obligan a que la porción más caudal del *saco vitelino* comience a esbozar un dedo de guante, que dado el tamaño que en este momento posee el embrión, tiene el calibre de un *conducto capilar*.

Este «*dedo de guante*» se va insinuando por entre las mallas que presenta la maraña de células correspondientes al mesodermo extraembrionario en la zona del pedículo de fijación, dando lugar a lo que conoceremos con el nombre de *alantoides*.

Leche tubárica

Recapitulando, podemos considerar:

Durante la primera semana del desarrollo, las exigencias nutritivas para la realización de los correspondientes procesos metabólicos han sido aportadas al

embrión por *capilaridad*, por *difusión* y por *ósmosis* a partir de productos de secreción de las glándulas del tracto genital femenino.

En una fase primitiva, mientras en el huevo se están realizando las divisiones de *segmentación* que conducen a la mórula, son las glándulas de la trompa de Falopio las que proporcionan este medio nutritivo (*leche tubárica*).

Secreción uterina

Posteriormente, continuando el proceso de transporte ovular, éste cae en un primer momento en la superficie uterina.

Durante los tres primeros días de este contacto, el *medio nutricio* lo produce la secreción de las *glándulas endometriales*. En esta fase ha sido pues, en resumen, una nutrición por *imbibición por ósmosis*.

A partir de ahora, no va a ser suficiente este tipo de nutrición para aportar el oxígeno y los productos inmediatos necesarios para el *metabolismo energético* celular. Va a ser necesaria la aparición de un *sistema* que lleve de una manera inmediata, rápida y selectiva los materiales nutricios a las distintas áreas embrionarias en desarrollo, con la velocidad y proporción adecuadas para poder realizar todos estos fenómenos.

Anidación

Al mismo tiempo que en el interior del *huevo* están ocurriendo los fenómenos que hemos estudiado (que dan lugar a las fases de blástula, gástrula con su celomación y, por último, a la fase de néurula) la superficie externa del huevo es asiento también de una serie de modificaciones destinadas a resolver este problema para conseguir la *anidación* del huevo en el interior de la mucosa uterina.

En este proceso de *anidación* hemos de distinguir los fenómenos *morfológicos* y *biológicos* que ocurren en una primera fase, en la llamada fase de *preimplantación*, y a continuación los fenómenos ocurridos en el último período del proceso de la anidación o fase de *implantación* propiamente dicha.

Preimplantación

El primer fenómeno, previo al comienzo de la implantación y nidación subsiguientes, necesario para el mismo, es la *liberación* y eliminación de la *membrana pelúcida* que cubría hasta este momento al huevo en la fase de segmentación.

Conforme progresa este proceso de *segmentación*, y ya en la fase de blástula, las zonas periféricas del blastodermo suelen mandar *prolongaciones* que atraviesan incluso esta membrana pelúcida. Estas prolongaciones mandadas por las células trofoblásticas van produciendo dehiscencias y soluciones de continuidad en dicha membrana.

Estas soluciones de continuidad, acompañadas de fenómenos de contracción y dilatación activa del *Blastocito*, parecen ser la causa de que se vayan agrandando,

produciéndose al final la *salida* del blastocito del interior de la membrana pelúcida, quedando *adherido* a la superficie libre del endometrio.

El punto más frecuente en donde tiene lugar el contacto entre el blastocito desnudo de la membrana pelúcida y de la superficie de la mucosa uterina, suele ser el *tercio medio* de la pared posterior del útero, si bien, en ocasiones, pueden encontrarse otros lugares anómalos en los que se efectúa esta *implantación y anidación*, dando lugar a lo que más adelante se estudiará en Obstetricia con el nombre de *gestaciones ectópicas*. Estos puntos pueden ser el ovario, la trompa, el peritoneo e incluso las asas intestinales y el hígado.

Implantación o nutrición histiotrofa

Parece ser que, en este proceso de *adherencia* del trofoblasto y blastocito al epitelio uterino, intervienen cambios localizados del *PH*, debidos a la acción ejercida por los capilares de la zona, que tomarían el bióxido de carbono dando lugar a un aumento de este *PH*.

Ello provoca también una *pérdida de la adherencia* de las células del epitelio uterino, facilitándose así la invasión posterior en la fase de implantación propiamente dicha. De ahí que se haya sugerido que este proceso de *implantación* tiene lugar en el útero, normalmente entre los orificios de *dos glándulas* endoteliales, en el punto en que un *asa capilar* se pone en contacto con la superficie de la mucosa.

El *tipo de implantación*, del huevo humano se ha dicho clásicamente que es *antimesometrial*, porque normalmente se realiza en un lugar opuesto a la línea de inserción del parámetro o ligamento ancho, y además *intersticial*, porque a la diferencia de otras especies en las que el contacto con la mucosa uterina es más o menos superficial (y que luego revisaremos al repasar la placentación comparada), el germen queda, en la especie humana, profunda y completamente incluido en el espesor de la *decidua*.

El *proceso de implantación* va acompañado, como hemos visto, de cambios morfológicos en la superficie de la cubierta externa del *blastocito*, pero también va acompañado de cambios morfológicos en la estructura de la *mucosa uterina*.

Deciduas o caducas

Estos cambios morfológicos son *factores* que regulan la *implantación y la irrigación* del germen y, son condición «sine qua non» para que la misma se realice. El conjunto de todas estas transformaciones de la mucosa uterina se conoce con el nombre de «*reacción de decidualización*», es decir, la transformación en una decidua.

En estos fenómenos de decidualización intervienen factores hormonales especialmente una liberación brusca de hormonas *estrógenas* (ocurrida en el momento de la ovulación), que da lugar a una liberación de histamina a nivel de endometrio, que produce un *aumento de tamaño* en las células del estroma endometrial, especialmente de los fibroblastos (con acumulo de gránulos de lípidos y de glucógeno, dilatación de las cisternas de su retículo, endoplásmico) y un

estado de *edematización* de toda la mucosa por *retención* de líquido en la misma, que favorece también la *adherencia* del germen.

Por otra parte, se producen también, a consecuencia de estos fenómenos, alteraciones en la *permeabilidad* de los capilares con aumento de la misma, sobre todo necesaria para el proceso de *decidualización*.

Una vez que la mucosa uterina ha experimentado estas modificaciones, empieza el proceso de *implantación* propiamente dicho, después de que el huevo ha adquirido una posición fija a consecuencia de la pérdida de la membrana pelúcida y de la adherencia que experimenta la superficie del endometrio.

Anidación

El proceso de implantación y de anidación subsiguiente se realiza a expensas, sobre todo, de los cambios que aparecen en el *trofoblasto*, que, en la especie humana, invade de una manera activa penetrando en el epitelio uterino y mostrando una intensa actividad *citolítica*.

Disocia el epitelio mecánicamente, merced a un proceso de adherencia de la membrana celular de las células aplanadas del *trofoblasto* (en el polo que se pone en contacto con esta decidua), la cual se encuentra en la llamada *fase secretora* o prostestacional.

En este estroma podemos observar tres capas:

1º.- Una capa *compacta* superficial.

2º.- Una capa *esponjosa* intermedia.

3º.- Una capa basal *delgada*, que posee una gran cantidad de glándulas tortuosas repletas de, productos de secreción, con arterias también tortuosas formando un *lecho capilar* denso.

En este substrato se produce entonces la *erosión* por células procedentes de la proliferación del *trofoblasto* embrionario próximo a la masa celular interna.

Trofoblasto polar y apolar

Las células de trofoblasto polar van a experimentar un proceso muy activo de *proliferación*, de tal manera que pronto apreciamos en ellas la aparición de dos capas.

1. Una *capa interna* de células mono-nucleadas o *citotrofoblasto*.

2. Una *capa externa* multinucleada, sin límites celulares netos, llamada *sincitiotrofoblasto* o sincitio, y procedente de la división mitótica del citotrofoblasto, ya que normalmente no se encuentran husos mitóticos en el sincitio.

Esta última capa va aumentando progresivamente y va penetrando en el interior de la *decidua*, dislacerando las células del epitelio uterino, invadiendo también el *estroma edematizado*, quedando (aproximadamente en el V«b» horizonte 9º día del desarrollo) todo el huevo incluido en el *interior* de esta mucosa uterina.

Deciduas

En el momento de completarse el proceso de *implantación* suele colapsarse la cavidad del *blastocelo*, que más tarde vuelve a restablecerse al aparecer un *gradiente osmótico* en la misma. En este momento la *penetración* del huevo en el interior de la mucosa permite considerar en ésta una serie de zonas según la relación topográfica que guardan con aquél.

Decidua basal

La zona de la decidua que está en contacto con el polo embrionario del huevo, en donde el *trofoblasto* ha experimentado esa primera fase de crecimiento y transformación, constituyendo una serie de evaginaciones en forma de dedo de guante o vellosidades, va a recibir el nombre de *decidua basal*.

Decidua parietal

El resto de la mucosa uterina que no ha participado en el proceso de implantación se conoce con el nombre de *decidua parietal*.

Decidua capsular

La parte de la mucosa que ha envuelto al huevo, ocultándolo completamente en su interior (de tal manera que el punto de penetración del mismo queda al final obturado por un coágulo de fibrina, constituyendo el llamado estigma u opérculo), recibirá el nombre de *decidua capsular o refleja*.

En esta zona, una vez terminada la implantación, el trofoblasto aún está constituido por una sola capa de células. Estas células experimentan un proceso de crecimiento, dando lugar a una serie de evaginaciones formadas por un eje de células mono-nucleadas de límites celulares precisos (*citotrofoblasto*), rodeados de una cáscara o cubierta más o menos densa de *sincitiotrofoblasto*.

Las vellosidades experimentan cada vez mayor desarrollo en el *polo animal* del huevo, mientras que, por el contrario, sufren un proceso de *atrofia progresiva* en el polo opuesto.

Vellosidad trofoblástica

En el interior del *huevo* Se están produciendo, ya en este momento de la implantación, los fenómenos que conducirán a la formación de la *gástrula* y a la aparición de la *tercer hoja blastodérmica*.

Como vimos en capítulos anteriores, una de las primeras formaciones que aparecían era el *mesodermo extraembrionario* o magma reticulado, que al final acababa separándose en dos hojas:

1º.- Una, próxima y pegada a la superficie interna del trofoblasto que constituye la *somatopleura extraembrionaria*.

2º.- Otra, recubriendo a las dos vesículas que han aparecido a nivel del embrioblasto, que constituye la *esplacnopleura extraembrionaria*.

De la *somatopleura extraembrionaria* empiezan a aparecer una serie de células que constituyen el tejido de relleno *mesenquimatoso*. Este tejido invade las *vellosidades trofoblásticas*. En este momento, cuando dicho mesénquima invada al trofoblasto, éste recibirá el nombre de *corión*.

El *corión* de polo ab-embrionario experimenta una serie de procesos regresivos, desapareciendo aquellas primitivas proliferaciones trofoblásticas y quedando completamente liso, de ahí que se le conozca con el nombre de *corión calvo*.

La inducción realizada por las células procedentes del mesodermo extraembrionario que penetran en el interior de las vellosidades trofoblásticas del polo embrionario transforman a éstas en las llamadas *vellosidades del segundo orden o coriales*.

Lagunas trofoblásticas

Aumentan los procesos de diferenciación y crecimiento en esta zona del huevo, invadiendo progresivamente el estroma y constituyendo una masa en cuyo interior existirán *espacios* no invadidos, que forman las llamadas *lagunas trofoblásticas*, que poco a poco irán profundizando cada vez más en el interior de la decidua.

En esta *masa sincitial trofoblástica* profunda y en el espesor de algunas de sus *trabéculas*, proliferarán células trofoblásticas que en el extremo llegarán a ponerse en contacto con la decidua y se extenderán en superficie constituyendo una cubierta que delimitará el territorio de la futura *placenta*.

Membranas de Nitabuch y Rohr

A este proceso de penetración va a *oponerse* también la mucosa uterina, pues a expensas de su estroma aparecerán unos acúmulos de *células conjuntivas* que formarán *dos bandas* de tejido fibroso conjuntivo en contacto con esta cubierta citotrofoblástica que delimitarán su penetración y que formarán las llamadas bandas de *Nitabuch* y de *Rohr*, como ya veremos más adelante.

Resumiendo: En el desarrollo de las células trofoblásticas que conducen al proceso de la implantación y anidación del huevo, hemos de distinguir:

1ª.- Una primera fase lacunar por proliferación del *sincitio*, e invasión de la decidua por éste, apareciendo en el interior del mismo una serie de *cavidades* que cada vez van agrandándose más.

2ª.- Un segundo período o *trabecular*, por un aumento de aquellas cavidades cuyas paredes se van adelgazando, adquiriendo un aspecto de trabécula.

En esta fase las *células sincitiales*, que cada vez se han ido introduciendo más profundamente en el estroma uterino, se ponen en contacto con el revestimiento endotelial de los vasos maternos dilatados, constituyéndose un *sistema sinusoidal*. Este contacto sigue progresando hasta que el sincitio se continúa con el endotelio, abriéndose el vaso y poniéndose en comunicación con aquel sistema de *lagunas trofoblásticas*.

Vellosidades primarias

Como el proceso de invasión afecta lo mismo a capilares arteriales que venosos, a causa de la diferencia de presión entre los mismos, comienza a producirse entonces un *flujo de corriente sanguínea* en el interior de estas lagunas, en las que flotan las vellosidades.

En un principio, estas trabéculas y estas lagunas trofoblásticas están limitadas por las *células sincitiales*, en cuyo espesor se han labrado las lagunas. Poco a poco el *citotrofoblasto* crece hacia el interior de las trabéculas sincitiales, constituyendo las llamadas *vellosidades primarias*.

Vellosidades secundarias

Estas vellosidades primarias, en su evolución posterior, van a ser invadidas por el *tejido mesenquimatoso laxo* procedente del mesodermo extraembrionario, pasando entonces a la fase de *vellosidades secundarias*. El eje conectivo hace entonces que al trofoblasto se le conozca con el nombre de *corión*. En algunas de estas trabéculas trofoblásticas, el *citotrofoblasto* progresa, hasta ponerse en contacto con la decidua y formar la envoltura que delimitará la placenta, como hemos indicado anteriormente.

Vellosidades de tercer orden

La última fase en este proceso de *nidación* será la aparición, en el interior del eje mesodérmico de la vellosidad secundaria, de *brotos angiógenos* de islotes de Wolff y de Pander, que darán lugar al establecimiento de un *sistema vascular* interior de la misma. En este momento hablamos de *vellosidad terciaria*, vellosidad de tercer orden o *placentaria*.

Sin embargo, para que el proceso de placentación se complete, es necesario que se establezca el contacto entre el *dispositivo vascular* que se ha desarrollado en el interior de la vellosidad, con el embrión.

Islotes de Wolff y Pander. Primordium vascular. Cotiledón placentario

En un momento determinado, la *notocorda* actúa sobre el mesénquima del área embrionaria, produciéndose una serie de concentraciones celulares, que son los llamados *islotes de Wolff y de Pander*. Estos islotes aparecen de una forma general en diversas y determinadas zonas de esta área embrionaria.

Una de estas zonas va a ser el *área vitelina*. Su aparición contribuye a que, poco a poco, vaya aportándose al embrión las *sustancias nutritivas* contenidas en el interior de la misma, produciéndose la *reducción y finalmente*, la desaparición de este saco vitelino.

Estos islotes de Wolff y de Pander están formados por una serie de *células centrales* que, poco a poco, pierden la conexión con las demás, adquiriendo una forma redondeada y transformándose en los *elementos móviles* de la sangre. Las células periféricas se aplanan y se transforman en el *endotelio vascular*. Por procesos sucesivos de *gemación*, los islotes de Wolff van contactando entre sí y comienzan a constituirse las primeras *lagunas hemáticas*.

Este fenómeno se realiza también en el mesénquima que rodea a la *alantoides*, apareciendo istoles de Wolff, y, consecuentemente, un sistema de vasos alrededor de esta estructura, que, como ya vimos, se originaba en un principio como una evaginación en forma de dedo de guante de la porción caudal de la *vesícula endodermo-vitelina*.

Progresivamente va creciendo, avanzando a través de aquel *magma reticulado*, que quedó constituyendo el pedículo de fijación hasta que se pone en contacto con el corión. De esta manera, se establece la *continuidad* entre el dispositivo canalicular vascular de las distintas zonas del *área embrionaria* y el dispositivo canalicular vascular aparecido en el *interior* y de la vellosidad.

La *alantoides*, posteriormente, se irá obturando y desaparecerá, persistiendo un resto de la misma en el interior del cuerpo embrionario. Sin embargo, su presencia ha sido suficiente para *inducir* a la zona de contacto con el *corión* y, a que en ella, las vellosidades aumenten su desarrollo y proliferación y constituyan el *cotiledón placentario*.

PLACENTACION COMPARADA

La constitución de las *vellosidades coriales y placentarias*, es diferente según la especie animal que se considere. Aunque las razones de las modificaciones no están todavía claramente establecidas, parece ser que el *grado de penetración* de las mismas en el interior de la mucosa uterina está en relación con el mayor *desarrollo encefálico* de la especie considerada, y, por lo tanto, con las mayores necesidades energéticas en relación con el *desarrollo cerebral*.

Placenta epitelio-corial

En algunas especies animales, una vez constituido el *corión*, su cubierta trofoblástica toma contacto con la capa más superficial de la decidua, es decir, con el epitelio, y así persiste a lo largo de todo el desarrollo constituyendo una vez que

esté establecida definitivamente la zona del intercambio maternofetal, la llamada placenta *epitelio-corial*.

Es característica de los *perisodáctilos*. En ella la difusión y transporte activo de sustancias, desde el interior del capilar o desde el interior de la *laguna trofoblástica* bañada por la sangre materna, al interior del capilar fetal, atravesará una serie de membranas interpuestas que serán:

1º.- El *endotelio* de la pared del vaso materno. 2º.- El *estroma* de la decidua.

3º.- La *membrana basal* del epitelio decidual. 4º.- El *epitelio* de la decidua.

5º.- El *cito y sincitio*, trofoblasto de la vellosidad.

6º.- El *estroma* de la vellosidad.

7º.- El *endotelio* del vaso fetal



Figura 8.- Representa la constitución de la placenta humana.- 1. Cordón umbilical; 2. Vena umbilical; 3. Arterias umbilicales; 4. Placa corial; 5. Septos placentarios; 6. Vellosidades de anclaje; 7. Vellosidades de segundo y tercer orden;

8. Lagos hemáticos placentarios; 9. Placa decidual de la placenta; 10. Membrana de Nitabuch; 11 Membrana de Rohr; 12. Vasos uterinos; 13. Desembocadura de los vasos uterinos; 14. Citotrofoblasto-15.Sincitiotrofoblasto.

Placenta sindesmocorial

Un paso más avanzado en este proceso de *placentación* ocurre cuando la vellosidad no se limita a ponerse en contacto con el *epitelio trofoblástico*, sino que por un proceso de tipo enzimático citolítico lo dislacera y penetra y se extiende en el interior del estroma. Constituye de esta forma la llamada *placentación sindesmocorial*, característica de los *antiodáctilos*.

En ella el número de capas interpuestas entre la sangre materna y fetal es *una menos* que en el caso anterior, ya que el corión y el epitelio corial llegan a ponerse en íntimo contacto con el conjuntivo del estroma.

Placenta endoteliorial

En los suidos, la vellosidad corial corroe no solamente el epitelio uterino, sino también el conjuntivo y llega a ponerse en contacto simplásmico con el endotelio materno, pero sin llegar a perforarlo constituyen la placentación llamada *endoteliorial*. En este tipo de placentación las capas interpuestas entre la sangre materna y fetal serán:

1º.- El *endotelio* del vaso materno. 2º.- El *epitelio del corión* fetal.

3º.- El *estroma* conectivo de la vellosidad.

4º.- El *endotelio del vaso* fetal.

Placenta hemocorial

Sin embargo, en la especie humana este grado de separación entre las sangres materna y fetal es excesivo para la intensidad y rapidez con que se requiere el aporte de sustancias nutritivas y de oxígeno, de ahí que en los primates y en la especie humana se produce una *invasión* más íntima que llega a dislacerar y romper la solución de continuidad del endotelio.

Se forma una unión verdaderamente *simplásmica*, abriéndose los vasos maternos al interior de las *lagunas trofoblásticas*. A este tipo de placentación, a la que pertenece la especie *humana*, se la conoce con el nombre de *placenta hemocorial*.

Placenta hemotelial de Mossman

Sin embargo, es interesante indicar que este tipo de placenta experimentará aún, en la especie *humana*, una modificación en el *último tercio* del embarazo, en el que, debido a que son imperativas las necesidades de oxígeno y de sustancias nutritivas, el corión y el tejido conectivo de la vellosidad, desde el *séptimo* mes hasta el *noveno* mes de vida intrauterina, experimenta un proceso de *atrofia*, acercándose progresivamente los vasos a la superficie de la *vellosidad* y «*casi*» poniéndose en contacto directo con la sangre materna. Se constituye en este momento la llamada *placenta hemotelial* o *fase hemotelial* de la placenta de Mossman.

Dinámica órgano-genética de la placenta humana

La *placenta humana*, durante todo el proceso de implantación y nidación, va recorriendo progresiva y sucesivamente las distintas fases que hemos, visto en la placentación comparada.

En un instante, cuando se realiza la *adherencia* de los epitelios trofoblásticos y decidual, podemos decir que existe un *contacto epiteliorial*.

Cuando el trofoblasto empieza a experimentar una proliferación y va invadiendo progresivamente a la decidua, pasará por una serie de *fases sucesivas sindesmo-corial o conectivo-corial, endotelio-corial*, hasta que alcanzará finalmente la unión definitiva hemocorial.

ESTUDIO DE LA PLACENTA HUMANA

A lo largo de nuestro estudio del proceso de *anidación* y de constitución del *órgano de intercambio* materno-filial que es la *placenta*, hemos ido viendo cómo poco a poco, merced a la interacción entre tejidos de procedencia fetal extraembrionaria, como es el *trofoblasto*, y de tejidos de procedencia materna, como es la *decidua*, se ha constituido un órgano que asegurará las exigencias de material energético y de oxígeno a lo largo de todo el desarrollo embrionario.

Este *órgano* aparece plenamente diferenciado a partir del *cuarto mes*, pero no permanece con una morfología estática, sino que sufre una serie de cambios a lo largo de la gestación que aseguran en todo momento los aportes necesarios con la rapidez e intensidad que el desarrollo del nuevo ser requiere.

El *cambio más importante* que sufre la placenta es el *adelgazamiento* progresivo de los elementos que revisten la vellosidad, e incluso del *estroma*, acercándose progresivamente e íntimamente la sangre materna al vaso fetal, si bien

«*nunca*» llegará a haber mezcla de sangre materno-fetal.

El primer elemento que *pierde* la vellosidad es el *citotrofoblasto* y la atrofia del conjuntivo, con lo que el endotelio del vaso de la vellosidad se aproxima al *sincitio*, y a través de éste (que presenta una gran cantidad de microvillis y activos fenómenos de pinocitosis) se produce la *incorporación del oxígeno* y demás sustancias nutritivas de la sangre materna.

En el último período del embarazo, este *sincitio*, sufre en muchos puntos, sobre todo en el extremo más fino de la vellosidad, un proceso de *atrofia* y *adelgazamiento* progresivo, de tal manera que podemos decir, en este momento, que ambas sangres, materna y fetal, sólo *están separadas* por la delgada membrana que supone el *endotelio* vascular.

Esta hormona *asegura la permanencia* del huevo anidado, impidiendo su expulsión. Permite, además, a las células trofoblásticas, por medio de un mecanismo aún no bien dilucidado (ya que constituyen en realidad un homo-injerto), que no sean rechazadas por los sistemas tisulares defensivos maternos.

En este mecanismo parece que participa activamente la formación, procedente del *organismo materno*, de una sustancia rica en *mucoproteínas*, ácido siálico, ácido hialurónico y xialomucina, que se coloca por encima de las células trofoblásticas, mediante la cual no son reconocidas como sustancias antigénicas por los linfocitos maternos.

ORGANOGENESIS

ESTUDIO A PARTIR DE LA NEURULA Y HUEVO ANIDADO

La fase de la placentación se caracteriza por la aparición de una circulación, originada por diferenciación de una serie de células en el interior y en el exterior de la zona embrionaria.

Tipos de nutrición

En el proceso del desarrollo, el aporte de sustancias energéticas al embrión pasaba por tres fases distintas:

1º.- La primera fase, o de preimplantación. Este aporte se realiza por imbibición, por procesos de ósmosis, a través de los espacios intercelulares del conglomerado de la mórula y de la blástula, y a expensas de los productos de secreción de las glándulas tubáricas y de las glándulas uterinas.

Productos de secreción que podemos englobar con el nombre genérico de embriotrofo, en el que existen sustancias proteicas e hidratos de carbono.

Dichas sustancias van a tener gran importancia en el proceso de diferenciación de las diversas células que constituyen el huevo.

2º.- En la segunda fase, cuando se produce la denudación de la zona pelúcida y el huevo se adhiere firmemente a la superficie de la mucosa uterina (adherencia favorecida, entre otras razones, por los caracteres de la misma en cuanto a turgencia y grosor de los pliegues, dado el estado de secreción en que se encuentra), empieza a producirse el proceso de diferenciación y de crecimiento de la hoja externa o trofoblasto que daba lugar a esta segunda fase o de nutrición histiotrofa.

Fase pasajera y efímera, puesto que no va a ser suficiente para aportar las sustancias nutritivas con la rapidez y cantidad necesarias al desarrollo embrionario.

3º.- Un tercer tipo de nutrición, que quedará como definitivo a lo largo del desarrollo intrauterino.

Por medio de este tipo de nutrición las sustancias nutritivas se difunden rápidamente desde la sangre materna al interior de una serie de canalículos embrionarios, aparecidos por diferenciación del mesénquima. Estos canalículos progresivamente van a ir fundiéndose. Constituyen el esbozo de lo que luego será el aparato vascular embrionario.

Esta última fase del proceso nutritivo constituye la llamada nutrición hemotrófica.

Nutrición hemotrófica en la que, también momentáneamente, va a existir un período en el que la circulación de los líquidos en el interior de estos canales embrionarios se realizará por meros procesos de difusión y ósmosis. Sin embargo, muy precozmente se diferencia el elemento impulsor principal de este sistema vascular, que dará energía y rapidez a la circulación de los líquidos en el interior del mismo: el corazón.

Este se forma en una zona determinada de este territorio vascular, fijada ya prospectivamente en las fases de gástrula y localizada, en un principio, en la región correspondiente y a los lados de aquella prolongación cefálica.

Estas células constituirán los campos morfogénéticos cardiacos en los repliegues pleuropericárdicos.

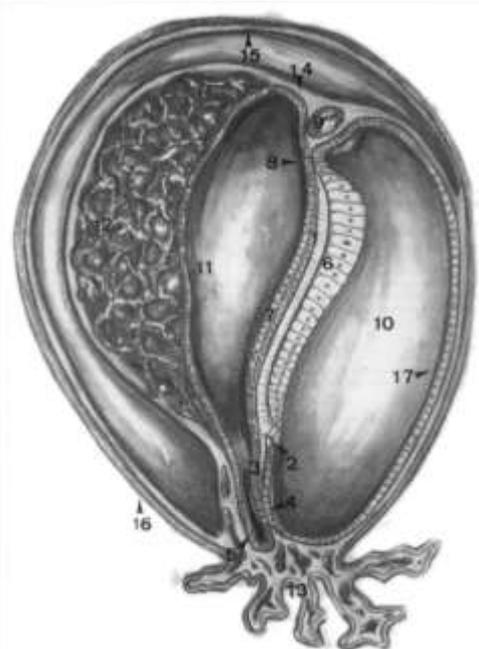


Figura 9.- Huevo de un embrión del

horizonte VIII de Streeter.- 1. Notocorda; 2. Nudo de Hensen; 3. Línea primitiva;

4. Proctodeo o lámina anal; 5. Vesícula alantoides; 6. Ectoblasto; 7. Endoblasto; 8. Estomodeo o membrana bucal; 9. Mesodermo cardiogénico; 10. Cavidad amniótica; 11. Cavidad digestiva o vitelina; 12. Vasos vitelinos; 13. Vasos placentarios; 14. Mesodermo extra embrionario; 15. Hoja externa del mesodermo extra embrionario; 16. Corión---17. Amnios.

ANGIOGENESIS PRIMITIVA

Si recordamos cómo habíamos dejado al embrión en las fases anteriores, veíamos que poseía:

1º.- Una cubierta externa, o trofoblasto, en la que existían aquellas vellosidades de tercer orden o placentarias que se habían puesto en contacto con la sangre materna.

2º.- En el interior de esta vesícula trofoblástica, unidos precisamente al polo profundo del huevo por el pedículo de fijación, nos encontramos los elementos derivados de las dos vesículas que habían empezado a constituir el cuerpo embrionario que, por tanto, estaba en fase de néurula.

3º.- En este cuerpo embrionario existía una cubierta externa ectodérmica que, por formación de los pliegues cefálico, caudal y laterales, había empezado a hacer hernia en el interior de la vesícula amniótica. A su vez experimenta un activo proceso de crecimiento, hasta rellenar progresivamente todo el interior de la cavidad del blastocelo, haciéndola desaparecer. Contacta esta hoja externa de ectoamniodermo con la hoja corial, desapareciendo la cavidad que existía entre ambas.

4º.- En el interior de esta cavidad amniótica nos encontrábamos el embrión. En él ya se podía distinguir:

- a) Un extremo cefálico.
- b) Un extremo caudal.
- c) Una cubierta externa ectodérmica.
- d) Una cubierta interna o endodérmica, invaginada a expensas de la vesícula endodermo-vitelina (por inducción del organizador notocordal), que constituye el esbozo del tubo digestivo.

5º.- Entre este tubo endodermo-digestivo y la cubierta externa ectodérmica había dos zonas de íntima adherencia:

- a) Una anterior, la placa procordal, futura membrana bucofaríngea.
- b) Otra situada por detrás de los restos del nudo de Hensen y línea primitiva, esbozo de la futura membrana anal.

6º.- Entre estos dos elementos nos encontramos en la línea media del embrión las células que se habían diferenciado de la prolongación cefálica para constituir la notocorda y placa procordal, y los restos del nudo de Hensen y línea primitiva que habían formado el organizador caudal.

7º.- Lateralmente, encontramos el mesodermo, que bajo la acción inductora de la notocorda se había segmentado en aquellos acúmulos correspondientes al somita, lámina intermedia genitourinaria, o gononefrotomo, y lámina lateral.

Esta lámina esboza una cavidad en el interior de la lámina lateral; se ha exfoliado en dos hojas: somatopleura y esplacnopleura.

Estas dos hojas, en los límites del área embrionaria, se han puesto en contacto con las correspondientes de aquel mesodermo extraembrionario, comunicándose ampliamente en este momento la cavidad exocelómica y la cavidad celómica embrionaria.

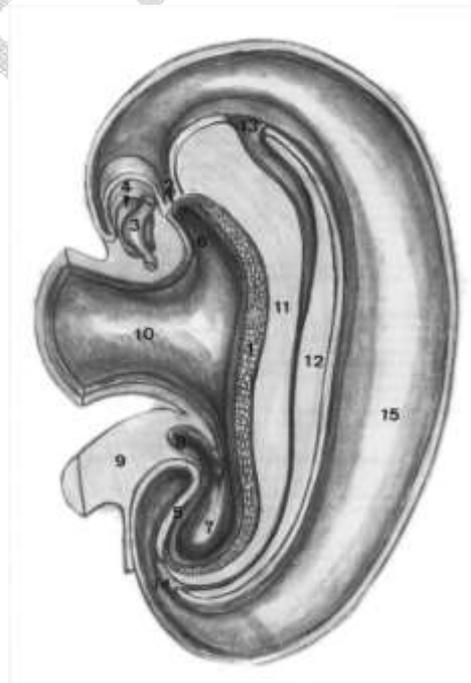


Figura 10.- Embrión del horizonte IX de Streeter.- 1. Notocorda; 2. Estomodeo; 3. Tubo cardíaco; 4. Cavidad pericárdica; 5. Proctodeo; 6. Intestino cefálico; 7. Intestino caudal; 8. Alantoides; 9. Pedículo de fijación; 10. Intestino medio; 11. Pared anterior del tubo neural; 12. Pared posterior del tubo neural; 13. neuroporo anterior; 14. neuroporo posterior; 15. Cavidad amniótica.

Islotes de Wolff y Pander

Antes de que la circulación haya comenzado a tener su motor, comienzan a producirse acúmulos de mesénquima angiogénico, islotes de Wolff y de Pander, en

diversas zonas del huevo en desarrollo. Unas, correspondientes al área embrionaria, y otras, correspondientes al área extraembrionaria.

Estos acúmulos, correspondientes a los islotes de Wolff y de Pander, empiezan a sufrir una serie de transformaciones.

Las células centrales del islote pierden sus conexiones con las células vecinas y se transforman en células redondeadas que constituirán los elementos formes de la sangre. Las células periféricas se aplanarán, se unirán íntimamente entre sí y constituirán la pared endotelial de los futuros vasos.

Al principio, estos sacos, huecos y cerrados, empiezan a crecer, y por procesos de gemación y fusión de sus brotes van constituyendo un primitivo sistema canalicular.

Circulación vitelina u onfalomesentérica

Una de las zonas donde aparecen estos islotes de Wolff y de Pander es en los alrededores del saco vitelino, con el fin de aprovechar las últimas reservas que quedan de vitelo.

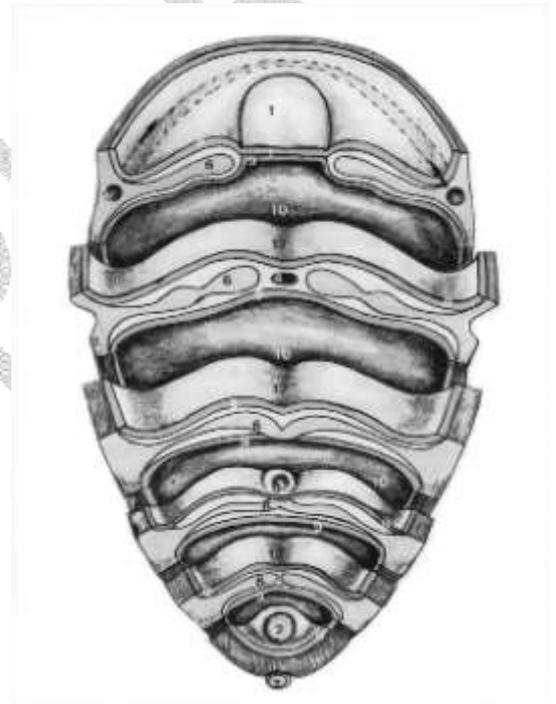
Por fusión progresiva de estos islotes de Wolff, se constituye al principio una red canalicular que envuelva las paredes del saco vitelino.

Posteriormente acabará transformándose en las llamadas venas vitelinas u onfalomesentéricas, que conducirán las sustancias nutritivas captadas en las paredes de este saco vitelino hacia el interior del cuerpo embrionario.

Figura 11.- Embrión del horizonte VII de

Streeter.- 1. Estomodeo o placa precordial; 2. Proctodeo o placa anal; 3. Nudo de Hensen; 4. Notocorda; 5. Mesodermo cardiogénico; 6. Cordomesoblasto intraembrionario; 7. Vesícula alantoides; 8. Ectoblasto; 9. Endoblasto; 10.

Cavidad endoblástica; 11. Mesoblasto extraembrionario; 12. Surco neural; 13. Línea primitiva. Las flechas indican por dónde se invagina el mesodermo cardiogénico.



Circulación placentaria y somática

Al mismo tiempo que han aparecido estos canaliculos que confluyen para formar las llamadas venas onfalomesentéricas o vitelinas, en otros territorios el área embrionaria, como son el mesodermo, el mesénquima paranotocordal, el pedículo de fijación y el mesénquima de las vellosidades coriales, aparecen también, simultáneamente, islotes de Wolff y de Pander.

Estos sufren una transformación progresiva por procesos de fusión y de gemación, como en el caso anterior, apareciendo finalmente una serie de canaliculos más o menos irregulares. Estos vasos, poco a poco, se van extendiendo,

estableciendo comunicación con los del pedículo de fijación y posteriormente' con los desarrollados en el interior del área embrionaria.

Cardiogénesis primitiva. Circulaciones embrionarias

La sangre acumulada en estos vasos en este sistema canicular, que ha aparecido en todas las zonas que hemos indicado, tanto embrionaria como extraembrionarias, circula dentro de ellos por simple difusión.

Esto acontece en una fase muy precoz, en la llamada fase presomítica, horizonte IX del desarrollo, pues inmediatamente van a establecerse una serie de cambios morfogénéticos en la zona más ventral del mesodermo vascular o mesodermo cardiogénico, que darán lugar a la diferenciación del corazón.

Esta cardiogénesis la analizaremos ahora esquemáticamente, dejando su estudio más completo para capítulos posteriores, en los que estudiaremos el desarrollo específico morfo y organogénico del aparato vascular y los fenómenos que darán lugar al paso al estado circulatorio adulto.

Vamos a considerar, pues, esta angiogénesis cardíaca primitiva en sus fases iniciales, así como la angiogénesis vascular de las distintas zonas embrionarias que darán lugar a lo que se conoce con el nombre de circulaciones embrionarias:

- 1º.- Circulación vitelina.
- 2º.- Circulación corioplacentaria.
- 3º.- Circulación somática.

Hemos de destacar que, dentro de estos tres patrones vasculares circulatorios que aparecen casi simultáneamente en el embrión, (ya que luego en el curso del desarrollo seguirán caminos evolutivos distintos), la circulación corioplacentaria es la que desempeña un papel fundamental, hasta tal punto que la circulación somática en este momento aparece como colateral de la misma.

ANGIOGENESIS CARDIACA

Mesodermo cardiogénico

Las células que en el proceso del desarrollo darán lugar a la formación de las distintas partes de que consta el tubo cardíaco se encuentran localizadas en el comienzo de la gastrulación, a nivel del epiblasto. En una región situada por delante de la línea primitiva y de prolongación cefálica, formando dos zonas ovaladas situadas a cada lado de línea media.

Estas zonas se funden en una porción media más estrecha, situada por delante de esta prolongación: cefálica.

En este momento del desarrollo, las células de las áreas presuntivas cardíacas van a experimentar (durante el proceso de gastrulación) su invaginación a nivel del nudo y línea primitiva para colocarse entre el epiblasto e hipoblasto, y formar una barra en forma de «herradura» situada por delante de la placa precordial. Es el mesodermo cardiogénico.

Revestimiento endocárdico. Capa mioepicárdica

Las primeras células que penetran en el interior del área embrionaria en este proceso de invaginación serán las que luego constituirán el revestimiento endocárdico del tubo cardiaco en sus distintas porciones. A continuación se invaginan, sobre todo a expensas de las partes laterales de la línea primitiva. Penetrarán las que luego originarán la capa mioepicárdica.

Su cronología forma las del cono o bulbo arterial; a continuación, las del ventrículo, las del atrio, y, por último, las del seno venoso.

Las células invaginadas que darán lugar al revestimiento endocárdico del tubo cardiaco quedan diseminadas en todas las áreas del mesodermo cardiogénico.

Las células de este territorio prospectivo a continuación se diferencian para formar el manto mioepicárdico de las distintas porciones del tubo cardiaco.

Se puede demostrar experimentalmente que el proceso de diferenciación y la organización regional de esta área presuntiva cardiaca es lábil en el momento que aparece, y empieza a diferenciarse cuando se forma el primer segmento primitivo, perdiendo su capacidad regulativa y quedando fijo en este momento su destino y desarrollo ulterior.

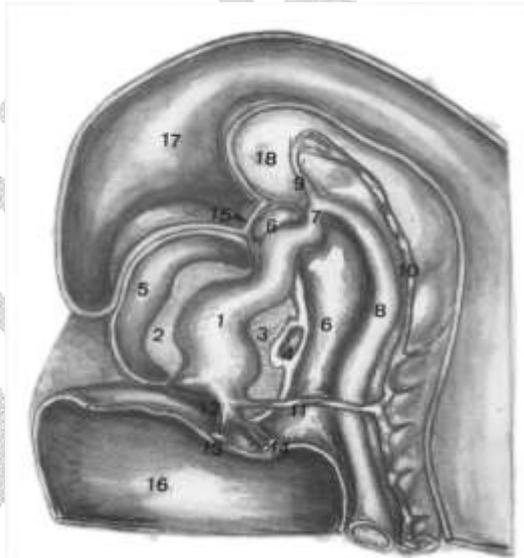


Figura 12.- Detalle de la porción craneal

de un embrión del horizonte XI de Streeter.- 1. Tubo cardiaco; 2. Hoja mioepicárdica anterior; 3. Hoja mioepicárdica posterior; 4. Porción dorsal de la cavidad pericárdica; 5. Porción ventral de la cavidad pericárdica; 6. Intestino cefálico; 7. Primer arco aórtico; 8. Aorta dorsal; 9. Arteria carótida primitiva; 10. Vena cardinal superior; 11. Conducto de Couvier; 12. Seno cardiaco; 13. Vena vitelina; 14. Vena umbilical; 15. Estomodeo; 16. Intestino medio; 17. Cavidad amniótica; 18. Tubo neural.

En el proceso de diferenciación de este mesodermo cardiogénico, constituido por los dos tipos celulares distintos que hemos indicado, influyen:

1º.- Por un lado, el proceso de crecimiento y diferenciación de la extremidad cefálica del embrión, arrastrada por el desarrollo del tubo neural.

2º.- Por otro, los procesos morfogenéticos ocurridos a nivel de la faringe ventral, que parecen ser necesarios para que el desarrollo del primitivo tubo cardiaco tenga lugar.

Influencia del desarrollo cefálico

Por el primero de los mecanismos indicados, la «barra» del mesodermo cardiogénico situada por delante de la lámina procordal cefálica con respecto al intestino primitivo experimenta un giro de 180°, situándose en posición caudal con respecto a la membrana bucofaríngea en que se transforma la lámina procordal.

Por delante de esta membrana bucofaríngea queda la extremidad cefálica del embrión (inducida por la placa procordal), que ha dado lugar a que, en esta zona, el tubo neural experimente un mayor desarrollo que en el resto del área embrionaria, para constituir la vesícula del prosencéfalo.

Procesos morfogenéticos de la porción faríngea ventral

En esta porción ventral, el pliegue cefálico y los pliegues laterales van a ir estrangulando progresivamente y cerrando el cuerpo embrionario.

Este cierre del cuerpo embrionario parece ser en la especie humana más precoz que en otras especies animales, por lo que las células cardiogénicas que darán lugar al revestimiento interno del tubo cardíaco o endocárdico, en vez de ahuecarse y constituir dos tubos laterales, quedan situadas en posición ventral a la faringe y forman un depósito plexuoso, plexo cardíaco, que progresivamente irá fusionando sus elementos para constituir un tubo alargado. Tubo que por sus extremos establece la comunicación con los brotes angiogénicos del área vitelina y del área corioplacentaria.

Tubo cardíaco

El cierre de esta parte cefálica del cuerpo embrionario hace que este esbozo del tubo cardíaco constituido en esta región quede envuelto por la capa correspondiente a la zona mioepicárdica, diferenciada a expensas de la porción correspondiente al ahuecamiento del mesodermo cardiogénico, en cuyo interior han quedado agrupadas las células del endocardio, constituyendo el tubo cardíaco.

Evolución del mesocardio

Este ahuecamiento, al ser estrangulado por la somatopleura, hace que en este momento del desarrollo podamos distinguir en esta región, por delante del tubo digestivo, el esbozo cardíaco (constituido por el tubo endocárdico, separado de la porción correspondiente a la capa mioepicárdica), unido primitivamente en esta zona, por el mesocardio dorsal, al tubo digestivo.

El mesocardio ventral (por el que se establecía la comunicación de esta barra mesodérmica con la porción correspondiente a las somatopleuras de la extremidad cefálica) se va absorbiendo, quedando el tubo cardíaco en el interior del celoma cefálico, libre por su extremidad ventral y unido por su extremidad dorsal al mesodermo esplácnico que rodea el tubo digestivo en la zona de la faringe.

Gelatina cardiaca

Las células del tubo endocárdico en esta fase del desarrollo se hallan separadas de las células mesodérmicas del manto mioepicárdico por un tejido de aspecto gelatinoso que constituye la jalea de Davis o gelatina cardiaca.

Más adelante, esta gelatina será invadida por células mesenquimatosas procedentes del manto mioepicárdico que se diferencian e incluso adquirirá un aspecto estriado, por la aparición de miobrillas en su interior que invadirán las cavidades del primitivo tubo endocárdico, formando una red trabecular y carnosa que será el origen del miocardio.



Figura 13.- Estado de desarrollo del tubo cardiaco en el horizonte X de Streeter.- 1. Bulbo cardiaco; 2. Ventriculo; 3. Surco sinu-ventricular; 4. Seno cardiaco y aurícula primitiva o atrio; 5. Tubo digestivo craneal; 6. Cayado aórtico primitivo; 7. Venas vitelinas; 8. Venas umbilicales; 9. Conductos de Couvier.

Figura 14.- Estado de desarrollo del tubo cardiaco en el horizonte XI de Streeter.- 1. Bulbo cardiaco; 2. Ventriculo; 3. Surco sinu-ventricular; 4. Seno cardiaco y aurícula primitiva o atrio; 5. Tubo digestivo craneal; 6. Cayado aórtico primitivo; 7. Venas vitelinas; 8. Venas umbilicales; 9. Conducto de Couvier derecho; 10. Conducto de Couvier izquierdo comenzando a atrofiarse.

Figura 15.- estado de desarrollo del tubo cardiaco en el horizonte XII de Streeter.-

1. Bulbo cardiaco; 2. Preampolla ventricular; 3. Surco de coaptación entre la metampolla y el bulbo arterioso; 4. Atrio o aurícula izquierda; 5. Intestino craneal; 6. Cayado aórtico; 7. Resto atrófico de la porción craneal de la vitelina izquierda; 8. Resto atrófico de la porción craneal de la umbilical izquierda.

El resto del mesodermo mioepicárdico quedará constituyendo el epicardio o pericardio visceral que cubre a la parte exterior del tubo.

Todo este proceso morfogenético del primitivo tubo cardiaco ocurre en un intervalo aproximado de unos tres días cuando el embrión tiene unos 23 días de edad y unos dos milímetros y medio de longitud (horizonte XI de Streeter).

Al final de esta época, el corazón comienza a latir, y comienza a latir según una secuencia que se va estableciendo en sentido céfalo-caudal.

Cronología del latido cardiaco

La primera zona que experimenta actividad contráctil y diferenciación bioquímica de proteínas contráctiles en su interior es la región del bulbo arterial.

A continuación aparecen las contracciones a nivel del ventrículo. Posteriormente, a nivel del atrio y, por último, a nivel del seno, lo que se manifiesta por un cambio en el ritmo del latido de todo el corazón.

Al tomar el mando cada una de estas regiones, impone su ritmo específico, que es el más lento en la zona correspondiente al bulbo ' arterial, y mucho más rápido cuando empieza la diferenciación contráctil y la actividad en la región del seno venoso.

Constitución del tubo cardiaco

En este momento, el tubo cardiaco está constituido, como habíamos dicho, por:

1º.- Una zona cefálica, bulbo arterial.

2º.- Continuación de la cual- encontramos ventrículo.

3º.- Por debajo de ella el atrio.

4º.- Como zona más caudal del corazón, el seno venoso, que recibe los afluentes formados de los distintos territorios somáticos, vitelinos y corio-placentarios del embrión.

Cavidad pericárdica.

Se encuentran en el interior de la cavidad pericárdica primitiva. Esta cavidad está constituida por los restos del manto mioepericardio que ha formado el pericardio visceral, y por un repliegue en forma de semiluna. Este repliegue está formado por los primitivos dispositivos vasculares que, des i de los territorios somáticos del embrión, van a ir a desembocar a esteseno venoso, por fuera del mesodermo somático. Estos dispositivos vasculares lo hernian hacia el interior, dando lugar a un repliegue transversal en forma de semiluna. Su borde cóncavo-dorsal recibe el nombre de septum-transverso e intervendrá en el curso del desarrollo:

1º.- En la formación del diafragma, al ser invadido por células procedentes de los miotomos.

2º.- En la formación de la cavidad pleural y pericárdica definitiva.

El mesocardio dorsal, que permanecía aún uniendo el tubo cardiaco al mesodermo esplácnico del tubo digestivo, se reabsorbe progresivamente desde la zona del bulbo arterial hacia el seno venoso.

El tubo cardiaco queda libre en el interior de la cavidad celómica, unido únicamente por su extremo cefálico (por su continuidad con el bulbo arterial) a los brotes del área embrionaria, formados a un lado y al otro de la notocorda, que constituyeron las aortas dorsales. Por su extremo caudal, por aquel repliegue de la somatopleura o septum transverso, en cuyo interior se encuentra el primitivo dispositivo venoso somático, que desemboca en el corazón.

Venas aferentes al corazón

En este momento, en la porción inferior de este tubo, que está constituida por el atrio común y seno venoso (que en el curso del desarrollo originará las aurículas), van a terminar aquellos brotes angiogénos que ahora, en el momento en que el corazón experimenta actividad contráctil, podemos ya denominar venas.

Venas vitelinas

Las venas originadas, unas, a expensas de brotes angiogénos del saco vitelino o venas onfalomesentéricas o vitelinas, confluyen para constituir dos, una vena vitelina derecha y una vena vitelina izquierda. Aportan en este momento al área embrionaria la pequeña cantidad de sustancias nutricias contenidas en el saco vitelino.

De estas dos venas vitelinas, en el curso del desarrollo persistirá parte de la porción distal de la vena onfalomesentérica o vitelina izquierda y la parte próxima de la vena vitelina derecha, adquiriendo un nuevo significado en el organismo, formarán la vena porta, atrofiándose el resto del sistema vitelino.

Venas umbilicales

Recibe también, el seno venoso, los brotes angiogénos procedentes de la circulación corioplacentaria. Estas venas se constituyen a expensas de istos de Wolff desarrollados en el espesor de las vellosidades y en el mesénquima del alantoides, que forman al principio las llamadas venas alantoideas.

Posteriormente, conforme vaya progresando el estrechamiento y cierre del cuerpo embrionario al formarse el cordón umbilical, recibirán el nombre de venas umbilicales. En este momento son dos, una derecha y otra izquierda, y desembocan en el seno venoso por fuera de las venas vitelinas, atravesando el septum transverso.

Posteriormente, el desarrollo de brotes angiogénicos en este septum transversal constituirán el islote hematopoyético hepático, que englobará las venas onfalomesentéricas y las venas umbilicales.

Venas cardinales. Conducto de Cuvier

Por último, el seno venoso recibe a los elementos vasculares que han resultado de la fusión de los dispositivos venosos de los territorios somáticos del organismo embrionario. Se concrecionan en cuatro conductos que, por proceder de los puntos cardinales del embrión, se conocen con el nombre de venas cardinales.

Hay dos venas cardinales superiores, derecha e izquierda, y dos venas cardinales inferiores, derecha e izquierda, que confluyen a nivel de la zona media del embrión, constituyendo la llamada vena cardinal común o conducto de Cuvier, responsable de la formación del repliegue del septum transversal. Estos conductos de Cuvier desembocan en el seno venoso.

Aorta

Del bulbo arterial sale la sangre que pasa a las aortas dorsales. A través de las ramas somáticas y segmentarias de la aorta y arcos branquiogénicos, e irrigan las paredes y la extremidad cefálica del embrión.

De la parte caudal de la aorta se constituyen los elementos que establece la conexión de este dispositivo arterial con los vasos capilares de la vellosidad y que serán las llamadas arterias unibilicarias.

A través del cordón umbilical llevan la sangre a oxigenarse, completando el circuito de la circulación corioplacentaria.

Circulación vitelina

La circulación vitelina se constituye por medio de una serie de áreas que establecen conexión con la aorta ventral. Forman al principio un plexo en el curso del desarrollo, que quedan reducidas a dos: Una arteria onfalomesentérica o vitelina derecha y una arteria onfalomesentérica o vitelina izquierda.

Esta experimenta una atrofia muy precoz, quedando en la fase de persistencia del saco vitelino una sola arteria, la vitelina derecha, que lleva la sangre a cargarse de sustancias nutritivas en este reservorio.

Una vez que se produce su atrofia, se transforma en la arteria mesentérica superior del adulto.

Dinámica organogénica del tubo cardíaco

Una vez formado el tubo cardíaco y las distintas capas del mismo, sus células experimentan una rápida multiplicación, de tal manera que no tiene más remedio que adoptar una forma de «ese itálica». Este crecimiento, junto con el acúmulo de tejido hemopoyético angiogénico del septum transversal que formará el esbozo

hepático, abulta la zona anterior del embrión formando el «vientre» más primitivo del mismo.

El crecimiento progresivo de este tubo cardiaco le obliga a disponerse después en forma de «U».

Como este crecimiento no es el mismo en su extremo cefálico que en el caudal, nos encontramos con que la parte más caudal (seno venoso y atrio) que queda al final de este proceso de giro e incurvación, situada por encima y por detrás del bulbo arterial.

Caudalmente, el bulbo arterial queda unido al atrio por el ventrículo común. Este ventrículo experimenta también un proceso de crecimiento y de diferenciación, presentando una estrechez o surco que lo divide en una parte descendente o preampolla y una parte ascendente o metampolla que se continúa con el bulbo ventricular o zona conal, y a la estrechez que forma, estrechez de Haller.

La preampolla del ventrículo, que experimenta un gran ensanchamiento, será el esbozo de lo que luego constituirá el ventrículo izquierdo.

Entre la preampolla y el atrio queda una estrechez, debido a que en esta zona las células del manto mioepicárdico se diferencian para formar el esqueletofibroso del corazón. Esta estrechez se va a conocer con el nombre de surco atrioventricular. Este tejido fibroso formará posteriormente el ligamento coronario del corazón.

El atrio, situado en posición dorsal con respecto al bulbo y el ventrículo, recibe en su porción superior al seno venoso con los afluentes que hemos indicado.

Atrio y seno venoso serán los orígenes de las cavidades correspondientes a la aurícula derecha y a la aurícula izquierda.

EFFECTOS ORGANIZADORES DEL ESCLEROTOMO

Al mismo tiempo que ocurren con estos procesos, la notocorda comienza a influir sobre la porción más ventral del somita, que experimenta su diferenciación en células mesenquimatosas que emigran, se multiplican activamente e invaden las zonas de la notocorda que pierden la capacidad organizadora. Constituyen el esbozo del esqueleto axial.

Al mismo tiempo manda una serie de emigraciones de estas células mesenquimatosas de la parte más ventral del somita, que constituye el esclerotomo.

Se colocan a ambos lados del tubo nervioso. Constituyen los llamados arcos neurales, que se unen en el dorso del embrión por detrás de la cicatriz nerviosa.

Arco neural y arco visceral

El mesénquima del esclerotomo, por la acción inductora combinada de la notocorda y del tubo digestivo, emigra constituyendo una serie de prolongaciones

en forma de arco alrededor de este tubo digestivo, esbozo del esqueleto axial que constituirá el llamado arco visceral.

Tanto el arco visceral como el neural tendrán unas relativas propiedades organizadoras, como ya veremos más adelante.

ARCOS. BRANQUIOGENOS

El mesénquima derivado del mesodermo cefálico, la placa procordal va a actuar también sobre él, determinando la formación de una serie de arcos.

Estos arcos establecerán un límite de separación entre lo que va a ser futura cabeza del embrión y el tórax, y serán el origen del cuello.

Como el elemento inductor de estos arcos es la placa procordal, su formación será distinta a los organizados por estar situados a nivel de lo que luego va a ser la faringe del adulto. Forman los llamados arcos faríngeos o branquiales, por el relativo parentesco morfológico con las branquias de los peces.

El tejido mesenquimatoso derivado del mesodermo cefálico, por la inducción de la placa procordal, se insinúa entre el ectodermo y el endodermo de esta zona, que experimenta un activo crecimiento y da lugar a una serie de engrosamientos ectodérmicos y endodérmicos que reciben el nombre de arcos branquiales o arcos faríngeos.

Constitución

En cada uno de ellos podremos distinguir una zona correspondiente al ectodermo, que hará relieve en la superficie externa del embrión. En el espesor del arco, un elemento derivado del organizador de la placa procordal que actuará como organizador del arco. En la luz digestiva, la zona correspondiente al revestimiento endodérmico.

Entre cada uno de estos arcos branquiógenos, en la hendidura de los mismos, el ectodermo y el endodermo se ponen en contacto sin llegar a reabsorberse.

Estomodeo

En la parte más anterior de estos arcos faríngeos se halla situada la primitiva placa procordal del área embrionaria, que ahora ha quedado transformada en el estomodeo, constituyendo, el punto de fusión del ectodermo y el endodermo, la membrana bucal. Un proceso similar, y que analizaremos más adelante, ha ocurrido en la porción caudal, en donde el ectodermo y el endodermo en contacto constituyen la llamada membrana anal o proctodeo.

Estos arcos branquiógenos o faríngeos son en número de seis. Van apareciendo de una manera sucesiva, reabsorbiéndose algunos de ellos y adquiriendo mayor predominio otros, debido a la diferente influencia del organizador procordal sobre ellos.

Cartílago Meckel

El elemento derivado del esclerotomo que forma el dispositivo esquelético del primer arco recibe el nombre de cartílago de Meckel. A este primer arco, debido a que luego con el adulto se transformará en la mandíbula, se le conoce con el nombre de arco mandibular.

Cartílago de Ritzer

El elemento organizador derivado del esclerotomo que toma el esqueleto del segundo arco recibe el nombre de cartílago de Ritzer. De él derivará el dispositivo esquelético que sostiene la lengua o hueso hioides, de ahí que se conozca con el nombre de arco hioideo.

Opérculo

Normalmente, el crecimiento del mesénquima del 2º arco forma lo que se llama el opérculo y da lugar a que los otros arcos desaparezcan en el interior de una cavidad que recibe el nombre de seno del cuello, formándose el cuello del embrión.

Sistemas vasculonerviosos

En el interior de cada uno de estos arcos, aparte del organizador que hemos indicado, existirá también un nervio derivado del tubo neural, encargado de controlar las formaciones derivadas del mismo. Para subvenir a sus necesidades nutritivas, por aparición de brotes angiogénicos que establecerán posteriormente conexión con el bulbo arterial, se forman una serie de arcos destinados a irrigarlos. Estos arcos serán los llamados arcos aórticos.

ARCOS AORTICOS

Existirán tantos pares de arcos aórticos como arcos branquiogénicos.

El bulbo arterial, que emite las ramas que los formarán, no tiene más remedio que dividirse al tropezar con el obstáculo que supone el tubo digestivo. Una vez que pasan por el interior de estos arcos branquiogénicos, las ramas que los irrigan (arcos aórticos) confluyen de nuevo y se unen con el elemento correspondiente a la aorta dorsal que, primitivamente, es doble. A lo largo del desarrollo, por aproximación lateral en el dorso del intestino, acaban fusionándose para constituir una sola arteria.

Debido a que los arcos branquiogénicos no se constituyen simultáneamente, sino sucesivamente, los arcos aórticos también aparecen en el mismo orden cronológico. De ellos derivará todo el dispositivo de irrigación de la porción cefálica del organismo.

Por delante de los arcos faríngeos, en el momento que se esboza el primero, existe cranealmente el mamelón frontal o pliegue cefálico, constituido por el desarrollo en su interior de la porción más craneal del tubo nervioso o prosencéfalo, que da lugar a las vesículas telencefálicas.

Primer arco aórtico

Dada la importancia del prosencéfalo, necesita tener un riego sanguíneo adecuado, por lo que del primer arco aórtico arrancarán las arterias encargadas de

subvenir a las necesidades de este encéfalo en desarrollo.

De éstas, habrá una arteria ventral que correrá por la superficie del pliegue cefálico y que constituirá la carótida externa, que estará encargada de subvenir las necesidades hemáticas de la porción de la cara en formación, mientras que la dorsal se distribuirá por el interior del cráneo y constituirá la llamada arteria carótida interna.

Todas estas modificaciones correspondientes a los arcos arteriales que irrigarán a los arcos branquiógenos o laríngeos, ocurren durante los horizontes XI a XIV.

Figura 16.- Representación esquemática de dos estadios evolutivos diferentes de los arcos aórticos.- 1. Vesículas telencefálicas; 2. Faringe; 3. Arcos aórticos; 4. Pared de la faringe; 5, 6, 7, 8, y 9. Bolsas faríngeas; 10. Esbozo Trompa de Eustaquio; 11. Esbozo oído externo; 12. Seno del cuello; 13. Carótida externa; 14. Carótida interna; 15.

Cayado aórtico; 16. Esbozo laríngeo; 17. Esbozo vascular pulmonar.



El primero y segundo arco se esboza durante el horizonte Xi. El tercero y cuarto aparecen durante los horizontes XII y XIII de Streeter. El sexto, durante el horizonte XIV, y el quinto aparece al final del mismo.

Los primeros arcos aórticos derecho e izquierdo que corren en el espesor del arco mandibular desaparecen muy precozmente, al formarse precisamente el tercer arco aórtico, quedando como restos de los mismos en el interior del primer arco un par de arterias mandibulares que irrigarán esta zona.

Segundo arco aórtico

El segundo arco aórtico también desaparece cuando adquiere se máximo desarrollo el tercero. Sólo se conserva la parte dorsal del segundo arco que constituye la arteria estapedia, que en el embrión establece conexión con la arteria carótida interna, pasando a través del estribo en formación, dividiéndose a continuación en una rama que irrigará las cubiertas encefálicas o arteria meníngea media y otra rama inferior mandibular.

Posteriormente, esta rama inferior de la estapedia establecerá conexiones con el sistema de la carótida externa, de tal manera que, al desaparecer más tarde el

tronco arterial origen de la estapedia, la arteria mandibular, la maxilar y la menígea media, se hacen ramas de la carótida externa.

Tercer arco aórtico

La parte correspondiente a la porción cefálica del tercer arco permanece, para transformarse en el tronco de la arteria carótida común, al esbozarse cranealmente con respecto a la misma la arteria carótida externa.

Cuarto arco

El cuarto arco arterial aórtico experimenta una modificación distinta según se trate del lado izquierdo o del lado derecho.

En esta época del desarrollo existen dos cayados aórticos, o sea, dos cuartos arcos aórticos, uno derecho y otro izquierdo. Estos arcos reciben por su parte más dorsal o cefálica el resto de la porción ventral del tercer arco aórtico, transformado ahora en carótida primitiva (de la que emergen la carótida interna y carótida externa).

En este momento la elongación del cuello, por el crecimiento debido a la aparición de los arcos faríngeos, determina una rectificación de la curva de este arco carotídeo, que queda, a partir de ahora, como una rama del cuarto arco aórtico.

Quinto arco

El proceso de crecimiento e incurvación del tubo cardiaco ha dado lugar a la rotación del corazón, dirigiéndose su punta hacia el lado izquierdo, lo que da lugar a un acortamiento del bulbo arterioso, de tal manera que, hemodinámicamente, se produce una facilitación de la circulación por el lado izquierdo, lo que repercute desfavorablemente en el desarrollo del 4º arco aórtico derecho.

Ello da lugar a que el «efecto de tromba» y como consecuencia de la aspiración producida por el tercer y cuarto arcos, inhiban o dificulten el desarrollo del quinto, que poco a poco se atrofia.

En realidad, sus restos quedan íntimamente ligados a la nutrición cardiaca, constituyendo las arterias coronarias.

Sexto arco

El sexto arco, cuando aparece, va a quedar muy precozmente incluido en el desarrollo pulmonar, de tal manera que, tanto del sexto arco derecho como del sexto arco izquierdo, se originan una serie de brotes vasculares que acompañan a las yemas pulmonares en su desarrollo.

La parte ventral de este sexto arco aórtico derecho se atrofiará muy rápidamente, mientras que la parte dorsal del sexto arco aórtico izquierdo persistirá comunicando durante una gran parte del desarrollo (hasta el momento del

nacimiento), con la parte dorsal del cuarto arco izquierdo o cayado aórtico y constituyendo el llamado conducto arterioso de Botal.

El tabique espiroideo o crestas bulbares, cuyo desarrollo veremos con detalle en el capítulo correspondiente a los tabicamientos cardiacos, dividirá el bulbo arterial en dos zonas, una craneodorsal, que formará la primera parte de la aorta ascendente, y otra caudoventral, que permanecerá en comunicación con este sexto arco aórtico, constituyendo el origen de la arteria pulmonar.

Cayado aórtico y tronco braquiocefálico

Los procesos de incurvamiento del tubo cardiaco y de rotación del mismo concomitantes con el desarrollo del asa intestinal dirigen la punta del corazón hacia la izquierda. Este hecho da lugar a un acodamiento del bulbo arterioso, de tal manera que la circulación se ve facilitada hemodinámicamente hacia el lado izquierdo.

Esta biomecánica repercute desfavorablemente al desarrollo del derecho, que llega a quedar convertido, aparentemente, en una rama del cuarto arco izquierdo o cayado aórtico, constituyendo lo que en el adulto estudiaremos con el nombre de tronco braquiocefálico. Su denominación se debe a que en su parte más distal desembocan aquella arteria braquial originada en un principio a nivel de la séptima arteria segmentaria, pero que luego experimenta un proceso de elongación hacia la región cervical (quedando al final implantada en la parte más superior del arco), y al tercer arco aórtico que persiste formando la carótida primitiva.

En el lado izquierdo, la carótida primitiva o tercer arco aórtico quedará independiente, mientras que la arteria braquial o subclavia del adulto (originada al mismo nivel que su homónima del lado derecho) experimenta el mismo proceso de elongación en sentido craneal, quedando al final implantada en la parte más superior de este cuarto arco aórtico izquierdo.

CIRCUITOS CIRCULATORIOS

Venas cardinales

Establecida así la circulación, podemos llevar el aporte sanguíneo a todo el cuerpo, tanto a la extremidad cefálica como a la caudal, ya que todas las arterias acaban en un sistema capilar del que se continúa el sistema venoso, realizando el proceso de oxigenación.

De los capilares arteriales pasamos a los venosos, que se van concrecionando en venas cada vez de mayor tamaño, cuyo desarrollo estudiaremos con detalle más adelante, y que arrancando de los extremos o puntos cardinales opuestos del embrión la llevarán al seno venoso.

Precisamente por su origen, reciben el nombre de venas cardinales. Cardinal superior y cardinal inferior, derechas e izquierdas. Acaban confluyendo antes de desembocar en el seno venoso en un conducto único, llamado por algunos vena cardinal común o conducto de Cuvier.

Hemos estudiado el proceso de angiogénesis vascular primitiva de estas primeras fases del desarrollo y hemos marcado los jalones que nos permitirán completar en los próximos capítulos correspondientes su evolución hasta el estado adulto.

Nos encontramos, pues, con que se han formado tres circuitos

vasculares: 1º.- Un primer circuito, el más primitivo, el vitelino.

2º.- Segundo circuito, concomitante casi en su desarrollo, con el circuito vitelino es el circuito corio-placentario.

3º.- Tercer circuito, que durante el desarrollo embrionario está en derivación con el corio-placentario, que es el principal o circuito somático.

Los tres tienen como punto de partida el tubo cardíaco, que al adquirir sus propiedades contráctiles proporciona un sentido a esta circulación y nos permite distinguir, no sólo por sus características morfológicas, sino también por sus características funcionales entre venas y arterias.

Circuito vitelino

En el circuito vitelino, la sangre impulsada por el tubo cardíaco pasa por las aortas y a través de las arterias vitelinas u onfalomesentéricas primitivamente múltiples (que posteriormente quedan reducidas a dos), de las que se atrofia la izquierda y permanece la derecha como arteria onfalomesentérica definitiva.

Llega sangre al saco vitelino y, cargada de sustancias nutritivas, pasa a las venas vitelinas, que también sufren un proceso de atrofia y regresión (aunque en el adulto quedarán parte de ellas, como ya veremos más adelante, formando la vena porta) y vuelven al seno venoso.

Circuito corioplacentario

En el caso del circuito corioplacentario, la sangre, partiendo del tubo cardíaco, desde el bulbo arterial y a través de la aorta, llegará por su bifurcación final a las dos arterias umbilicales.

Estas arterias, a través del cordón umbilical, la conducirán al interior del sistema capilar de la vellosidad donde se verifica el intercambio gaseoso y de sustancias nutritivas.

Del sistema capilar de la vellosidad volverá a través de las venas umbilicales al interior del organismo embrionario. Desembocan al final, en una primera fase, en el seno venoso directamente.

Posteriormente, cuando se desarrolle el hígado hepático, establecerán anastomosis con él, pasando parte de esta sangre al interior de esta víscera en desarrollo, y volviendo al seno venoso a través del conducto hepatocardiaco.

Circuito somático Por último, el tercer circuito o somático, también con punto de partida en el tubo cardiaco, lleva la sangre a través del bulbo arterial, aorta, cayados aórticos y aorta dorsal a todos los territorios somáticos del organismo, merced a las ramas de las arterias segmentarias y viscerales, llegando al territorio capilar embrionario.

Desde este territorio capilar embrionario, a través de formaciones de tipo venoso, se reunirán formando troncos de mayor calibre, hasta terminar en el sistema de las venas cardinales.

Morfofuncionalmente, estos tres circuitos tienen un punto común de llegada: el seno venoso.

En el seno venoso habrá, pues, una mezcla de sangre de características arteriales, que proviene de la vena umbilical, con la sangre de característica venosa que viene de los conductos de Cuvier, por lo que aunque la circulación es doble, será incompleta por existir esta mezcla de sangres. Tiene las características en este momento del desarrollo de la circulación de los anfibios.

DERIVADOS SARCOPLASTICOS MIOLEIOTICOS

Formación sarcoplástica visceral

Referente al origen de la fibra muscular lisa, indicábamos que para impulsar la sangre se iban a depositar una colección de fibras musculares alrededor del corazón y de las arterias.

Cuando estudiábamos la angiogénesis cardiaca, vimos que de las células del manto mioepericardio se diferenciaban una serie de elementos que muy precozmente presentaban en su interior modificaciones bioquímicas que daban lugar a la aparición de la proteína contráctil, miosina, y que eran el esbozo del miocardio del corazón.

De la misma forma, alrededor del dispositivo endotelial de los vasos, se van a depositar, procedentes del mesénquima, una serie de fibras musculares lisas, que van a ayudar a la acción impulsora del corazón.

Debemos indicar, igualmente, que el tubo digestivo también va a inducir al mesénquima para que diferencie fibra muscular lisa con características morfológicas idénticas a las de los vasos; pero en su interior, dado que el inductor en cada uno de estos dos casos ha sido distinto, las organelas de la fibra muscular lisa vascular y digestiva producirán sustancias distintas.

Fibra muscular perivascular

En el caso de la fibra muscular perivascular, y hablando de un manera esquemática a fines didácticos, el protoplasma celular podríamos decir que está lleno de acúmulos de esta proteína contráctil miosina y produce para su consumo

los necesarios cuerpos colinérgicos, necesitando, por lo tanto, un aporte externo del plasma de cuerpos adrenérgicos para que se produzca la correspondiente contracción muscular.

Fibra muscular peridigestiva

Por el contrario, en el caso de la fibra muscular lisa, diferenciada por la inducción del tubo digestivo, la célula (que posee igualmente la proteína contráctil miosina en su protoplasma) sólo elabora para su consumo los cuerpos adrenergéticos, necesitando en consecuencia, para la producción de la contracción, el aporte de cuerpos colinérgicos desde el exterior.

Fibra muscular del seno cardiaco

La región del seno cardiaco, por su proximidad al tubo digestivo, posee una fibra muscular lisa con características similares a éste, es decir, colinérgica, y queda después en el adulto con características hasta cierto punto embrionarias, constituyendo el aparato conductor de estímulos del corazón.

En el curso del desarrollo, al crecer el seno venoso, se escinde en dos acúmulos.

Uno queda en la pared del Cuvier derecho. Constituye el nódulo sinusal o marcapasos cardiaco.

El otro acúmulo queda localizado entre el atrio y el ventrículo, y forma el nódulo atrio-ventricular del que se origina el haz de Hiss.

La célula

Toda célula, procariota o eucariota, es un conjunto de moléculas altamente organizado. De hecho, posee numerosos compartimentos con funciones definidas. Vamos a considerar a un compartimento celular como un espacio, delimitado o no por membranas, donde se lleva a cabo una actividad necesaria o importante para la célula. Uno de los compartimentos presentes en todas las células es la membrana plasmática o plasmalema, que engloba a todos los demás compartimentos celulares y permite delimitar el espacio celular interno del externo. La célula eucariota posee compartimentos internos delimitados por membranas. Entre éstos se encuentra el núcleo, delimitado por una doble unidad de membrana, en cuyo interior se encuentra el material genético o ADN que contiene la información necesaria para que la célula pueda llevar a cabo las tareas que permiten su supervivencia y reproducción. Entre el núcleo y la membrana plasmática se encuentra el citosol, un gel acuoso que contiene numerosas moléculas que intervienen en funciones estructurales, metabólicas, en la homeostasis, en la señalización, etcétera. Cabe destacar a los ribosomas en la producción de proteínas, al citoesqueleto para la organización interna de la célula y para su movilidad, a numerosos enzimas y cofactores para el metabolismo y a muchas otras moléculas más. Entre la membrana celular y el núcleo se encuentran también los orgánulos, que son compartimentos rodeados por membrana que llevan a cabo funciones como la digestión, respiración, fotosíntesis, metabolismo, transporte intracelular, secreción, producción de energía, almacenamiento, etcétera. Las mitocondrias, los cloroplastos, los peroxisomas, los lisosomas, el retículo endoplasmático, o las vacuolas, entre otros, son orgánulos.

Toda célula, procariota o eucariota, es un conjunto de moléculas altamente organizado. De hecho, posee numerosos compartimentos con funciones definidas. Vamos a considerar a un compartimento celular como un espacio, delimitado o no por membranas, donde se lleva a cabo una actividad necesaria o importante para la célula. Uno de los compartimentos presentes en todas las células es la membrana plasmática o plasmalema, que engloba a todos los demás compartimentos celulares y permite delimitar el espacio celular interno del externo. La célula eucariota posee compartimentos internos delimitados por membranas. Entre éstos se encuentra el núcleo, delimitado por una doble unidad de membrana, en cuyo interior se encuentra el material genético o ADN que contiene la información necesaria para que la célula pueda llevar a cabo las tareas que permiten su supervivencia y reproducción. Entre el núcleo y la membrana plasmática se encuentra el citosol, un gel acuoso que contiene numerosas moléculas que intervienen en funciones estructurales, metabólicas, en la homeostasis, en la señalización, etcétera. Cabe destacar a los ribosomas en la producción de proteínas, al citoesqueleto para la organización interna de la célula y para su movilidad, a numerosos enzimas y cofactores para el metabolismo y a muchas otras moléculas más. Entre la membrana celular y el núcleo se encuentran también los orgánulos, que son compartimentos rodeados por membrana que llevan a cabo funciones como la digestión, respiración, fotosíntesis, metabolismo, transporte intracelular, secreción, producción de energía, almacenamiento, etcétera. Las

mitocondrias, los cloroplastos, los peroxisomas, los lisosomas, el retículo endoplasmático, o las vacuolas, entre otros, son orgánulos. Las células son variables en forma y función. Esto fue una de las causas que hizo difícil llegar a la conclusión de que todos los organismos vivos están formados por unidades variables, pero con una estructura básica común, denominadas células. La otra gran dificultad fue su tamaño diminuto. Tamaño celular El tamaño de las células se expresa en micrómetros (μm). Un micrómetro o micra es la milésima parte de un milímetro (10³ milímetros), es decir, la millonésima parte de un metro (10⁶ metros). Una célula eucariota típica mide entre 10 y 30 μm . Esto es cierto para las células que forman parte de un gusano y para las que componen un elefante. La diferencia es que en el elefante hay más células. Para hacerse una idea de lo pequeñas que son las células imaginemos que estiramos a una persona que mide 1,70 metros hasta la altura del Everest, que mide unos 8500 metros. Las células estiradas de este gigante medirían 1,3 centímetros, más pequeñas que una moneda de un céntimo de euro (sería un gigante formado por monedas de céntimo de euro). Pero hay células eucariotas que se escapan de las dimensiones más comunes y pueden ser muy pequeñas, como los espermatozoides, cuya cabeza puede medir menos de 4 μm de diámetro, mientras que otras como los huevos de algunas aves o reptiles pueden medir más de 10 centímetros (decenas de miles de μm) en su diámetro mayor, pero sólo la yema, puesto que la clara no es parte de la célula. Piénsese en el huevo de un avestruz. Algunas células pueden tener prolongaciones de su citoplasma que miden varios metros, como sucede con las neuronas del cerebro de la jirafa que inervan las partes más caudales de su médula espinal. Más pequeñas que las células eucariotas son las células procariotas que suelen medir en torno a 1 o 2 μm de diámetro, siendo las más pequeñas los micoplasmas con dimensiones menores a 0.5 μm . Número La mayoría de los organismos vivos son unicelulares, es decir, son una sola célula. Dentro de éstos son las bacterias los más abundantes, las cuales son células procariotas (sin núcleo). También las especies eucariotas unicelulares son muy abundantes. Los organismos que podemos ver a simple vista son mayoritariamente pluricelulares, es decir, están formados por muchas células. Son los animales, las plantas y los hongos. En general, cuanto mayor es un organismo pluricelular más células tiene, puesto que el promedio en tamaño de las células es similar entre organismos. Las estimaciones del número de células que posee un organismo del tamaño similar al ser humano son variables y van desde 10¹³ (un uno seguido de 13 ceros) hasta 10¹⁴ (un uno seguido de 14 ceros), pero para hacerse una idea baste decir que se estima que en el cerebro humano hay unas 86.000 millones de neuronas y en el cerebro de un ratón unas 15.000 millones. Las células más abundantes del cuerpo humano son los glóbulos rojos y las neuronas del sistema nervioso. Forma Es común representar a las células animales con formas redondeadas pero probablemente esa sea la forma menos común que adoptan en los organismos. La morfología de las células en los tejidos animales es diversa, ¡enormemente diversa! Puede variar desde redondeada a estrellada, desde multilobulada a filiforme. También las células vegetales presentan formas variadas condicionadas por su pared celular, aunque las formas cuboidales o prismáticas son las más comunes. Véanse los siguientes ejemplos: Función Los organismos que son una célula son muy variados

morfológicamente, lo que depende de su forma de vida y del medio al que se haya adaptado. Un organismo pluricelular, por su parte, tienen que realizar numerosas funciones para mantener su integridad, las cuales son llevadas a cabo por muchos tipos de células diferentes funcionando coordinadamente. Estas funciones son extremadamente complejas y variadas, desde las relacionadas con la alimentación, la detoxificación, el movimiento, la reproducción, el soporte, o la defensa frente a patógenos, hasta las relacionadas con el pensamiento, las emociones o la consciencia. Todas estas funciones las llevan a cabo células especializadas como las células del epitelio digestivo, las hepáticas, las musculares, las células germinales, las óseas, los linfocitos o las neuronas, respectivamente. La especialización supone la disponibilidad de una maquinaria molecular necesaria para su función, sobre todo formada por proteínas, que adoptan las formas más dispares para ser eficientes. Algunas funciones necesarias en un organismo pueden llevarse a cabo por células pertenecientes a un solo tipo, pero más comúnmente se necesita la cooperación de varios tipos celulares actuando de manera coordinada.

Hoy aceptamos que los organismos están formados por células, pero llegar a esa conclusión fue un largo camino. Como hemos dicho en el apartado anterior, el tamaño de la mayoría de las células es menor que el poder de resolución del ojo humano, que es de aproximadamente 200 micras (0.2 mm). El poder de resolución se define como la menor distancia a la que se pueden discriminar dos puntos. Por tanto, para ver las células se necesitó la invención de artilugios con mayor poder de resolución que el ojo humano: los microscopios. Éstos usan la luz visible y lentes de cristal que proporcionan los aumentos. Su poder de resolución máximo es de 0.2 micras, mil veces mayor que el ojo humano. Pero incluso con el uso de los microscopios se tardó en llegar a identificar a las células como unidades que forman a todos los seres vivos, lo cual fue debido fundamentalmente a la diversidad de formas y tamaños que presentan y también a la mala calidad de las lentes que formaban parte de los primeros microscopios. La idea de que la materia se subdivide en unidades pequeñas se remonta a los griegos. Leocippus y Demócrito dijeron que la materia se componía de pequeñas partes a las que llamaron átomos (sin parte), que ya no podían dividirse más. Otros como Aristóteles, sin embargo, defendían una continuidad en la materia, donde no habría espacios vacíos. Desde esta época hasta el siglo XVII hubo científicos y pensadores que se posicionaron en uno u otro bando, tanto al referirse a la materia inanimada como a la animada. La historia del descubrimiento de las partes más pequeñas de las que están formados los seres vivos es la historia del descubrimiento de la célula. Ésta comienza cuando a principios del siglo XVII se fabrican las primeras lentes y el aparataje para usarlas, apareciendo los primeros microscopios. El concepto de célula está estrechamente ligado a la fabricación y perfeccionamiento de los microscopios, por tanto a la tecnología. Es curioso, sin embargo, que el inicio de la fabricación de lentes y microscopios fue impulsado por la necesidad de comprobar la calidad de las telas, no la de estudiar organismos vivos. Algunos de los descubrimientos y proposiciones conceptuales más relevantes en el descubrimiento de la célula son los siguientes: 1590-1600. A. H. Lippershey, Z. Janssen y H. Janssen (padre e hijo). Se les atribuye la invención del microscopio compuesto, es decir,

colocar dos lentes de aumento, una a cada lado de un tubo. El perfeccionamiento de esta organización y de sus componentes permitiría observar más tarde a las células. 1610. Galileo Galilei describe la cutícula de los insectos. Había adaptado lentes del telescopio para inventar de manera independiente el microscopio compuesto. 1625. Francisco Stelluti describe la superficie de las abejas. Hasta ahora sólo se veían superficies. 1644. J. B. Odierna observa y describe las primeras disecciones de animales. 1664. Robert Hooke (físico, meteorólogo, biólogo, ingeniero, arquitecto) publicó un libro titulado *Micrographia*, donde describe la primera evidencia de la existencia de las células. Estudió el corcho y vio una disposición en forma de panal de abeja. A cada camarita la llamó celdilla o célula, pero él no tenía consciencia de que eso era una estructura similar a la que conocemos hoy en día como células.

1670-1680. N. Grew y M. Malpighi extendieron estas observaciones a otras plantas. Pero aún pensaban que eran saquitos llenos de aire. N. Grew describió lo mismo que R. Hooke y los llamó burbujas de fermentación (igual que en el pan). Introdujo el término de parénquima vegetal y realizó muchos dibujos de tejidos vegetales. M. Malpighi puso nombre a muchas estructuras vegetales como las tráqueas (por su similitud con las tráqueas de los insectos). También trabajó con tejidos animales y estudió la red capilar pero de forma muy rudimentaria. Estos autores establecieron de forma detallada la organización de las estructuras microscópicas de los vegetales, que quedó bien descrita. Sin embargo, seguían sin dar importancia a las celdas, a las que veían como cámaras de aire y nada más. Como curiosidad, al contrario que Malpighi, que pensaba que las celdas eran espacios aislados, Grew pensó que las cavidades de las celdas eran igual que los huecos en los tejidos dejados por los hilos. Así, Grew comparó el entramado de las celdas que vio en sus muestras con los encajes de los tejidos de las prendas de vestir. Se ha sugerido que esto llevó al error de llamar tejidos al conjunto de células y matriz extracelular. Igualmente desafortunado fue la adopción del nombre de celda para la unidad funcional de los organismos. Las lentes eran de muy mala calidad, con grandes aberraciones cromáticas, y los microscopistas aportaban mucha imaginación. Así, Gautier d'Agoty consiguió ver niños completamente formados en la cabeza de un espermatozoide, el homúnculo. Sin embargo, durante este periodo se producían avances constantes en el tallado de lentes y por consiguiente en una mayor nitidez y poder de resolución de los microscopios. Destacaron J. Huddle (1628-1704) que fue maestro de A. van Leeuwenhoek y J. Swammerdan. Se cree que la primera célula animal en ser observada con el microscopio fue la sangre, cosa que ocurrió antes de 1673. Pero no se sabe si fue Malpighi, Swammerdan o Leeuwenhoek quien fue el primero. 1670. A. van Leeuwenhoek construyó en la misma época microscopios simples, con una sola lente, pero con una perfección que le permitió alcanzar los 270 aumentos, más de lo que los microscopios compuestos ofrecían por aquella época. Puede ser considerado como el padre de la microbiología puesto que fue el primero en publicar observaciones de bacterias y protistas. Realizó descripciones de multitud de materiales biológicos con unos detalles hasta entonces desconocidos. Observó gotas de agua, sangre, esperma, glóbulos rojos, etcétera. Llegó a pensar que todos los animales estaban formados por glóbulos, pero no alcanzó a asociarlos con las celdas

de las plantas. Incluso, cuando se consiguieron estudiar tejidos animales con más detalle, tuvo que pasar tiempo antes de que se hiciera una asociación entre los "animalúnculos" que había descrito Leeuwenhoek y las células de los tejidos animales. 1757. Von Haller propone que los tejidos animales estaban formados por fibras. 1759. La primera aproximación para colocar en el mismo plano a los animales y a las plantas la hizo C.F. Wolf, que dijo que existía una unidad fundamental de forma globular en todos los seres vivos. Ésta sería globular al principio, como en los animales, y luego aire que después se llenaría con savia, como en los vegetales. También dijo que el crecimiento se produciría por adición de nuevos glóbulos. Sin embargo, es posible que lo que observara con sus microscopios fueran artefactos. En su obra *Theoria generationis* argumenta con sus observaciones que los organismos vivos se forman por desarrollo progresivo y las estructuras aparecen por crecimiento y diferenciación de otras menos desarrolladas. Estas ideas eran contrapuestas a la que por aquella época existía: la teoría preformacionista, la cual proponía que los gametos llevaban organismos minúsculos ya formados y que llegaban a su estado adulto sólo por el aumento de tamaño de cada una de sus partes. 1792. L. Galvani establece la naturaleza eléctrica de la contracción muscular. 1827. G. Battista Amici corrigió muchas aberraciones de las lentes de los microscopios. 1820-1830. La gestación de la teoría celular comenzó en Francia con H. Milne-Edwards y F. V. Raspail, que observaron una gran cantidad de tejidos de animales diferentes y publicaron que los tejidos estaban formados por unidades globulares pero con desigual distribución. Incluyeron a los vegetales y además dieron a estas vesículas un contenido fisiológico. R. J. H. Dutrochet, también francés, escribió "si uno compara la extrema simplicidad de esta estructura chocante, la célula, con la extrema diversidad de su contenido, está claro que constituye la unidad básica de un estado organizado, en realidad, todo es finalmente derivado de la célula ". Estudió muchos animales y plantas y llegó a la conclusión de que las celdas de los vegetales y los glóbulos de los animales eran la misma cosa, pero con morfología diferente. Fue el primero que les asignó alguna función fisiológica y propuso que unas células se creaban dentro de las otras (en contra de la teoría de la generación espontánea). F.V. Raspail era químico y propuso que cada célula era como un laboratorio gracias al cual se organizan los tejidos y los organismos. Pero creía que cada célula, a modo de muñeca rusa, poseía nuevas vesículas que se iban independizando, incluso propuso que tendrían sexo (la mayoría eran hermafroditas). Él dijo, y no R. Virchow, "Omnis cellula e cellula", toda célula proviene de otra célula. 1831. R. Brown describe el núcleo. Esto es controvertido puesto que en una carta de Leeuwenhoek a Hook en 1682 describe una estructura en el interior de los glóbulos rojos de la sangre de un pez que no podría ser otra cosa más que un núcleo, aunque no le llamó de ninguna manera. Además, en 1802, el checo F. Bauer describió una estructura celular que no podía ser otra cosa sino un núcleo. M. J. Schleiden, posteriormente, postularía que todas las células contienen un núcleo (cosa que no siempre es cierta). 1832. B. Dumortier describe la división binaria en células de las plantas. Detalla la aparición de la pared entre las nuevas células y propone que ese es el mecanismo de proliferación de las células y le hace rechazar otras teorías que existían por entonces como las que proponían que las células se

creaban unas dentro de otras a modo de muñecas rusas, o que aparecían espontáneamente. 1835. R. Wagner describe el nucléolo. 1837. J. Purkinje, en Chequia, uno de los mejores histólogos de su época, propuso las ideas básicas de la teoría celular y ya dijo no sólo que los tejidos animales estaban formados por células, sino también que los tejidos animales eran básicamente análogos a los tejidos vegetales.

1838. M. J. Schleiden formaliza el primer axioma de la teoría celular para las plantas (no estudió tejidos animales). Es decir, todas las plantas están formadas por unidades llamadas células. T. Schwann hizo extensivo ese concepto a los animales y por extensión a todos los seres vivos en su publicación *Mikroskopische Untersuchungen*. Fue más allá diciendo que tanto células animales como vegetales estaban gobernadas por los mismos principios. Schwann también definió a la célula como una estructura rodeada por una membrana (estructura que no vio, y que ya había sido imaginada por Dutrochet dos años antes mediante estudios de ósmosis). Lo que Schleiden y Schwann describieron como membranas era en realidad la pared celular de las células vegetales más el citoplasma periférico de éstas. Se entiende que también propusieron que el núcleo estaba inserto en la membrana. Schwann fue más allá y propuso que esa membrana (errónea) sería como una barrera capaz de mantener un medio externo separado de un medio interno a modo de barrera, cosa que se ha demostrado cierta, pero para la membrana celular auténtica. Aunque tradicionalmente se atribuye la unificación de postulados de la teoría celular a Schleiden y Schwann, hay al menos otros cuatro científicos que llegaron antes a la misma conclusión: Oken (1805), Dutrochet (1824), Purkinje (1834) y Valentin (1834), donde destaca Dutrochet (ver más arriba). Las malas lenguas aseguran que Schwann conocía los escritos de Dutrochet y cogió "prestadas" sus ideas. Schwann y Schleiden también habían apoyado la idea de que las nuevas células surgían sólo desde el interior de células preexistentes, cosa que se demostró errónea. 1839-1843. F. J. F. Meyen, F. Dujardin y M. Barry conectaron y unificaron diferentes ramas de la biología al mostrar que los protozoos eran células individuales nucleadas similares a aquellas que formaban parte de los animales y de las plantas, y además propusieron que los linajes celulares continuos son la base de la vida. Con lo cual, la historia evolutiva de los seres vivos podía representarse en un solo árbol de la vida donde las plantas, los animales, los hongos y los organismos unicelulares estaban conectados entre sí. 1839-1846. Purkinje y van Mohl, de manera independiente, llaman al contenido interior de las células, excluyendo al núcleo, protoplasma estudiando a las células de las plantas. Previamente llamado sarcode por Dujardin (1835) en las células animales. Fue F. Cohn (1850) quién se dio cuenta que el protoplasma y el sarcode eran la misma cosa. Colocar a las células vegetales y animales en el mismo plano no era frecuente en aquella época. Puesto que la idea de membrana en realidad se refería a las paredes celulares de las plantas por error, y las animales no la poseían, cuando se estudiaron con detalle células sin pared se llegó a la conclusión de que la entidad viva de la célula era el protoplasma. N. Pringsheim (1854) dijo que el protoplasma era la base material de la vida en las plantas. Por esa época, se estableció que el protoplasma era el que controlaba la actividad celular por lo que la idea de membrana desapareció de nuevo

como elemento fundamental de la célula. Esto era lógico puesto que con el microscopio no se puede ver la membrana. 1856. R. Virchow propuso a la célula como la forma más simple de manifestación viva y que a pesar de ello representa completamente la idea de vida, es la unidad orgánica, la unidad viviente indivisible. "The cell, as the simplest form of lifemanifestation that nevertheless fully represents the idea of life, is the organic unity, the indivisible living One". A mediados del XIX esta teoría quedó consolidada. 1879. W. Flemming describe la separación de cromosomas e introduce el término de mitosis. 1899. C. E. Overton propone una naturaleza lipídica para la interfaz entre el protoplasma y el medio externo, y sugirió la existencia de una fina capa de lípidos rodeando al protoplasma, basándose en que experimentos de ósmosis y de trasiego de lípidos entre el protoplasma y el medio externo. 1932. Aparece el microscopio electrónico. Fue inventado en Alemania por M. Knoll y E. Ruska, y desarrollado en las décadas de los 30 y los 40 del siglo XX. El microscopio óptico usa el espectro de la luz visible, pero por sus propiedades de longitud de onda no puede discriminar dos puntos que estén a menos de 0.2 micras de distancia. Con el microscopio electrónico se pudieron estudiar estructuras internas de la célula que eran del orden de nanómetros (103 micras). Un hecho que quedó resuelto con el microscopio electrónico es la existencia de la membrana plasmática rodeando a la célula, era la primera vez que se podía.

Teoría celular

La teoría celular sintetiza los principales descubrimientos citados en el apartado anterior en los siguientes postulados: 1. La unidad estructural y funcional de los seres vivos es la célula. 2. Todos los seres vivos están constituidos por unidades básicas denominadas células. 3. Las células se originan exclusivamente por división de otras células. Se puede añadir que las células se observan de forma aislada, constituyendo seres unicelulares, o como parte de organismos complejos multicelulares o pluricelulares. En este último caso, las células se asocian formando poblaciones que se reparten las funciones del organismo, especializándose cada tipo celular en una misión determinada. Siendo estrictos, uno de estos postulados está formulado de manera incompleta: "toda célula procede de otra célula". Como veremos en el siguiente apartado, la teoría sobre el origen de la vida es la teoría del origen de la célula, y en ella se sostiene que las primeras células aparecieron gracias a procesos físicoquímicos. Por tanto, podríamos reformular este postulado diciendo que toda célula procede de otra célula excepto las primeras células en el origen de la vida. Un avance que también puede hacer reformular el postulado 3 viene del campo de la biología sintética. Se han realizado experimentos de laboratorio en los cuales se ha sintetizado un genoma bacteriano y se ha incluido en otra bacteria a la que previamente se le ha eliminado su propio ADN (Gibson et al., 2010). El resultado es una célula producida en el laboratorio, aunque sólo el ADN se ha sintetizado químicamente. Sin embargo, puede ser el primer paso hacia una síntesis en el laboratorio de una célula completa exclusivamente a partir de moléculas orgánicas. Recientemente se ha sintetizado un cromosoma eucariota completo (Annaluru et al., 2014).

Origen

El problema del origen de la vida es el problema del origen de la célula. No se sabe cómo apareció la primera célula en la Tierra, pero se acepta que su origen fue un fenómeno físicoquímico. Esta visión llegó con las propuestas de A.I. Oparin y J.B.S. Haldane en torno a los años 20 del siglo pasado (también fue sugerida por C. Darwin en una carta personal). Todo el desarrollo de la teoría de la aparición de las primeras células está basado en especulaciones y en experimentos de laboratorio que simulan las supuestas condiciones de la Tierra en sus orígenes. Estos experimentos apoyan en mayor o menor medida tales ideas. Puesto que es un proceso físicoquímico surgen dos posibilidades interesantes. a) Crear vida. Se podría "fabricar" una célula, utilizando las moléculas que existen hoy en día en las células actuales y colocándolas todas juntas dentro de una vesícula membranosa. Actualmente se están dando los primeros intentos serios para conseguirlo desde una rama de la biología denominada biología sintética. Ya se puede sintetizar en una máquina todo el ADN de una célula procariota y se ha conseguido sintetizar un cromosoma eucariota. b) Vida extraterrestre. Existe la posibilidad de que en otro lugar del Universo se hayan dado las condiciones necesarias, similares a las que se dieron en la Tierra, para la aparición de la vida extraterrestre, probablemente en muchos planetas y en muchas ocasiones, incluso en estos momentos. Para investigar el origen de la vida deberíamos saber reconocer a un ser vivo. ¿Qué es un ser vivo? Intuitivamente somos capaces de identificar a los seres que consideramos vivos. Sin embargo, escribir una definición es más complicado. Podemos decir que es un organismo que tiene la cualidad de la vida. Esto es algo que los define sin ninguna duda. Pero nos encontramos con otro problema de definiciones: ¿Qué es la vida? No existe un consenso entre los científicos sobre las palabras que deben definir sin ninguna duda el concepto vida. Se da la paradoja de que la Biología, parte de la ciencia que estudia la vida y a los seres vivos, se ocupa de algo mal definido, casi una intuición. Actualmente se tiende a no proponer una definición sino a considerar a la vida como un conjunto de propiedades que debería poseer un organismo para ser considerado como vivo. O dicho de otro modo, un organismo debería cumplir con una serie de propiedades si queremos considerarlo como que posee vida o está vivo. Sin embargo, tampoco existe consenso sobre cuántas y cuáles son esas propiedades, aunque se suelen incluir: a) Reproducción o transmisión de información codificada por el ácido desoxirribonucleico o ADN. b) Mantenimiento de la homeostasis interna gracias a su capacidad para obtener energía externa (metabolismo). c) Tener capacidad para producir respuestas a estímulos externos o internos. d) Evolución condicionada por la interacción con el medio externo, capacidad para la adaptación (evolución darwiniana). e) Etcétera. Este inconveniente de la definición de la vida afecta a la búsqueda de vida en otros planetas. Intuitivamente sabemos lo que buscamos pero sólo porque pudiera parecerse a lo que conocemos en la Tierra y no porque se ajuste a una definición que acote perfectamente qué es la vida o a un organismo vivo. Hoy en día no se descarta que parte de las moléculas orgánicas que se necesitan para crear la vida se dieran en otros planetas o en el propio espacio, y que tales componentes fueran transportados por asteroides y cometas hasta la Tierra. Sería plausible la

existencia en otros planetas de organismos similares a los de la Tierra porque algunos planetas pudieron tener agua, como se ha demostrado en la Luna o en Marte, y posiblemente las condiciones para la aparición de la vida tal y como la entendemos en la Tierra. La teoría de la panspermia (literalmente, semillas en todas partes) postula un origen extraterrestre de la vida o de las semillas de la vida que llegaron a la Tierra. Hay observaciones que lo apoyan. Diversos asteroides, alguno marciano, contienen sustancias orgánicas complejas. Hoy se sabe que la química del Universo está plagada de sustancias carbonadas y, aunque no hay evidencias de que las primeras células llegaran del espacio exterior, sí se cree que la lluvia inicial de meteoritos que sufrió la Tierra en sus orígenes fue una fuente inmensa de moléculas orgánicas. De cualquier

Organelos de la célula

Membranas celulares: estructura y función. Limita el exterior del interior celular (hialoplasma). Gran actividad. Control de entradas y salidas. Recibe información e informa. Interviene en procesos de adhesión entre células. Hay una estructura básica igual para todas las membranas. 1.1 Características. Se obtienen en función del tipo de estudio:

Al microscopio óptico: Grosor = 7'5 nm. ($75 \text{ \AA} = 20-35-20$). Revestimiento exterior fibroso (glicocalix). Mediante criofractura se observan partículas globulares en su interior. Composición química: En peso (en número de moléculas dominan los lípidos): $5,6 \cdot 10^6$ moléculas/ μm^2 .

La membrana está formada por una bicapa lipídica con las partes hidrófobas hacia el centro e intercalada de proteínas.

- Los lípidos y las proteínas que forman las membranas constituyen un mosaico molecular.
- Los lípidos y las proteínas pueden desplazarse en el plano de la bicapa. Muy raramente entre ambas hemimembranas (flip-flop).
- Las membranas son asimétricas en cuanto a la disposición de los componentes moleculares.
- Asimetría espacial. Distinta concentración de componentes en diferentes partes de la célula (ej. Espermatozoides, células del epitelio digestivo).
- La membrana celular presenta en la cara extracelular oligosacáridos unidos a lípidos y proteínas constituyendo el glicocálix.
- Los componentes de la membrana se sintetizan en el Retículo endoplásmico (lípidos en el liso, proteínas en el rugoso).

Propiedades de las membranas: Autoensamblaje: Tendencia natural a formar la bicapa. Autosellado: Tienden a fundirse con otras. Endo y exocitosis, citocinesis. Fluidez: importante en los desplazamientos laterales de los componentes de la membrana, rotación, desplazamiento lateral, flip-flop (poco frecuente). Importante en distribución de receptores, reparto de componentes en la división, ...).

La fluidez depende de: la temperatura, el grado de saturación de los ácidos grasos y su longitud (mayor fluidez con insaturados y cortos) y el colesterol (a altas temperatura aumenta la rigidez, pero a bajas temperaturas impide la "congelación" de la membrana. Por tanto modula la fluidez). Impermeabilización: lo que implica la necesidad de sistemas de transporte para sustancias hidrófilas.

Pared celular. Adosada al exterior de la membrana celular de las células vegetales. 2.1 Estructura y composición. Fibras de celulosa (Σ fibrillas elementales = microfibrillas (Σ) = fibras). Unidas por un cemento formado por hemicelulosa, pectinas, etc. Lámina media: pectinas. Pared primaria: capas con fibras de celulosa desordenadas. Permite el crecimiento. Pared secundaria: Capas superpuestas de fibras paralelas. Confiere rigidez y la forma definitiva a la célula.

Función. Exoesqueleto que mantiene la forma de la célula y de la planta. Turgencia: proporciona la forma, un engrosamiento diferencial de la pared alrededor de una célula permite movimientos de partes de la planta (nastias, apertura y cierre de estomas).

Modificaciones. Lignificación: Lignina (leño) que impregna las células del xilema. Madera. Mineralización: SiO_2 , CaCO_3 . En plantas sin crecimiento secundario. Ej. Gramíneas (la paja permanece rígida). Suberificación: Suberina (en la corteza) impermeabilización. Corcho. A pesar de todo la pared puede ser permeable: punteaduras: puntos en los que no hay pared secundaria pero sí lámina media y pared primaria muy fina; y plasmodesmos: conexiones tubulares del hialoplasma de células vecinas a través de la pared y en su centro se localiza un tubo del retículo denominado desmotúbulo.

Orgánulos citoplasmáticos: estructura y función. Citoplasma: concepto antiguo utilizado para designar el contenido celular excluido el núcleo. Hialoplasma también denominado citosol: Contenido amorfo celular, es decir, contenido celular excluidos los orgánulos.

Ribosomas

Función: Orgánulos implicados en la síntesis de proteínas.

Retículo endoplasmático:

Sistema de membranas internas.

Cavidades cerradas que delimitan un espacio único: laminares, tubos sinuosos. 10% del volumen celular.

Membranas similares al resto de la célula. Contiene holo, glico y lipoproteínas en solución acuosa. Forma la envoltura nuclear (doble membrana) con poros de 50 nm de \varnothing .

R. end. Liso: no posee ribosomas adosados.

R. end. Rugoso: Contiene ribosomas adosados a la cara del hialoplasma. Nunca en el interior de las membrana nuclear.

Funciones: Síntesis de proteínas: (rugoso). Transferidas al interior de las cavidades y también las que forman parte de todas las membranas. Glicosilación de las proteínas: unión

a oligosacáridos (interior de las cavidades). Biosíntesis de lípidos. Colesterol y fosfolípidos (componentes de todas las membranas celulares: Golgi, vacuolas, lisosomas, membrana celular, etc.). Neutralización y eliminación de toxinas. El REL es muy abundante en células especializadas en el metabolismo de los lípidos (p. ej: en hepatocitos que producen lipoproteínas o que contienen enzimas de destoxificación de compuestos liposolubles).

Aparato de Golgi. Apilamiento de sacos rodeado de vesículas. Cada pila de sacos se denomina Dictiosoma el cual contiene varias cisternas y vesículas de transición y vesículas de secreción. Direccionalidad: Cara cis (formación) desde el retículo, cara trans (maduración) hacia la membrana celular y otros orgánulos. Más dictiosomas en las células con función secretora.

Función: Concentración y distribución (trans-Golgi) de los productos de secreción. Glicosilación: modificación de los oligosacáridos.

Lisosomas. Vesículas digestivas: 0.2-0.4 μm (200-400 nm) de \varnothing , cargadas en enzimas líticos activos en un pH ácido (alrededor de 5).

Función: Digestión celular. Poseen en su membrana proteínas que bombean hay otras que permiten el transporte selectivo de moléculas sencillas tales como aminoácidos, monosacáridos etc., producto de la digestión.

Peroxisomas. Vesículas de entre 200 y 1000 nm de diámetro. Presentes en casi todas las células. Contienen oxidasas que oxidan sustratos produciendo peróxido de hidrógeno H_2O_2 que es degradado por catalasa y peroxidasa en agua y oxígeno. Actúan como destoxificador (p.ej. oxida el alcohol a acetaldehído).² Una variante son los glioxisomas presentes sólo en las semillas de los vegetales es capaz de transformar los ácidos grasos en azúcares, proceso muy importante en la germinación.

Vacuolas. Vesículas de las células vegetales y levaduras (hasta el 90% del volumen celular). Número variable: células jóvenes (muchas); viejas (1 muy grande). Función: Almacén de productos de desecho. Control de la turgencia de las células. Reserva de proteínas. Homeostática, pudiendo regular el pH y la ósmosis mediante el transporte selectivo a través de la membrana. Almacena otras sustancias como colorantes, alcaloides, esencias, etc., y en el caso de las semillas almacena sustancias de reserva. En protozoos se habla de vacuolas pulsátiles para eliminar productos de la digestión intracelular, y controla también el exceso de agua de las células.

Mitocondrias. Presentes en todas las células animales y vegetales. Dispersas en el hialoplasma. Nº dependiendo del tipo de célula (hasta 2.000/célula). Orgánulo de doble membrana, espacio intermembranas y matriz. 1 μm (1000 nm) de largo, 0.5 μm (500 nm) de ancho. Evolutivamente aparecen por endosimbiosis de bacterias aerobias.

Estructura y composición: Membrana Externa: Lisa. 40% lípidos, 60% proteínas. Relativamente permeable. Espacio intermembrana. (10 nm, pH ácido). Membrana Interna: Replegada en Crestas mitocondriales generalmente perpendiculares al eje mayor. Incrementan 5 veces la superficie con respecto a la externa. En ocasiones las crestas son paralelas al eje mayor o son digitiformes (tubulares). Está compuesta de: 20% lípidos, 80% proteínas. Sin colesterol, similar a la de las bacterias. Mucho más impermeable que la externa, pero con gran variedad de proteínas que realizan un transporte activo muy selectivo. Tres grupos de proteínas: • Transportadores de e⁻ y de H⁺, citocromos. • ATP sintetasa. • Transportadores específicos: de ATP, de P, de Ac. Tricarboxílicos, de aminoácidos, de ac. Grasos. La membrana interna presenta estructuras esféricas de 9 nm de diámetro unida por pedúnculos a la cara interna, (1000-2000 / μm²) que se corresponden con el complejo enzimático ATPsintetasa. Matriz mitocondrial: Metabolitos y enzimas, coenzimas, etc. Para llevar a cabo las vías metabólicas que se realizan en dicha matriz: ciclo de Krebs y β-oxidación de los ácidos grasos. ADN circular y ribosomas 70 S. Todo lo necesario para la replicación del ADN, la síntesis de proteínas. Función: Respiración celular: oxidación del ácido Pirúvico (ciclo de Krebs), Ac grasos (β-oxidación), algunos aminoácidos; todo ello asociado a la cadena respiratoria y la fosforilación oxidativa.

Citoesqueleto. Red de filamentos internos que dan forma a la célula. No existe en procariontes. Estructura muy dinámica que se reorganiza constantemente. Algunas de ellas formadas por polimerización de proteínas globulares donde hay un extremo de crecimiento (+) y otro de destrucción (-).

Funciones generales: Rigidez mecánica a la célula. Mantiene la estructura tridimensional en células animales y las prolongaciones tales como las microvellosidades. Canales de distribución de sustancias ya que conducen vesículas. Movimiento de la célula (contracciones). Mitosis (forma las fibras del Aster). Formado por tres tipos de estructuras: Microfilamentos: Formados por actina G (globular) polimerizada (F). Dan forma a prolongaciones, microvellosidades, etc. Intervienen en la formación de pseudópodos. Formación de endo y exocitosis. Forma los sarcómeros de las fibras musculares junto con la miosina. Filamentos intermediarios. Composición variada según el tipo de células. La función básica es proporcionar resistencia mecánica (estiramientos, tensión). Microtúbulos: Formaciones cilíndricas tubulares de 25 nm de diámetro. Polimerización de tubulina globular. Forman parte de Centriolos, fibras del Aster, cilios y flagelos. Además estabilizan el citoesqueleto, mantienen la posición de orgánulos, forman canales que dirigen el movimiento de vesículas,

Núcleo celular: estructura y significado biológico.

Componentes: Membrana (mejor denominada envuelta) nuclear doble con poros. La exterior "rugosa". La interior con fibras proteicas implicadas en la formación (espiralización) de los cromosomas. Los poros nucleares regulan el intercambio con el citoplasma.

Nucleoplasma: Disolución similar al hialoplasma pero especialmente concentrada en nucleótidos.

Cromatina: Masa aparentemente amorfa formada las fibras de cromatina. Nucleosoma: doble hélice enrollada (2 vueltas) alrededor de un grupo de 8 histonas. Collar de perlas: sucesión de nucleosomas. Fibra de Cromatina: fibra de 30 nm. Enrollamiento del collar de perlas. Eucromatina: cromatina poco condensada que permite la transcripción a ARNm. Heterocromatina: cromatina muy empaquetada que no permite la transcripción (constitutiva: el mismo fragmento en todas las células; facultativa: fragmentos específicos según el tipo de célula del que se trate). Nucleolo: Corpúsculo(s) esférico(s) de aspecto plumoso donde se produce la transcripción de los ARNr. El nucléolo está relacionado con la formación y ensamblaje de los ribosomas

Los cromosomas.

Enrollamiento en bucles de la cromatina. Consta de dos cromátidas unidas por el centrómero. En el centrómero se localiza el cinetocoro (donde se unen los microtúbulos que forman las fibras del Áster). El centrómero divide al cromosoma en dos brazos y según la posición de éste se describen como: metacéntricos, submetacéntricos, acrocéntricos, telocéntricos. Puede haber constricciones secundarias que den lugar a ADN satélite. El extremo de los brazos constituye los telómeros. Por el número de cromosomas las células pueden ser: haploides, diploides, triploides, tetraploides, poliploides. Los cromosomas con información para los mismos caracteres: homólogos. El conjunto de cromosomas constituye el cariotipo. Las dos cromátidas de cada cromosoma (cromátidas hermanas) tienen la misma información pues son el resultado de la replicación. Los cromosomas homólogos tienen información para los mismos caracteres pero no necesariamente la misma información.