

PRINCIPIOS INTEGRALES DE

ZOOLOGÍA

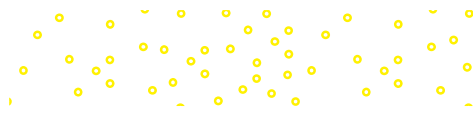
18ª EDICIÓN

Hickman • Keen • Eisenhour • Larson • l'Anson



Revisión científica: Dr. Fernando Pardos Martínez

edra



PRINCIPIOS INTEGRALES DE

ZOOLOGÍA

DÉCIMO OCTAVA EDICIÓN

Cleveland P. Hickman, Jr.

PROFESSOR EMERITUS

WASHINGTON AND LEE UNIVERSITY

Susan L. Keen

UNIVERSITY OF CALIFORNIA-DAVIS

David J. Eisenhour

MOREHEAD STATE UNIVERSITY

Allan Larson

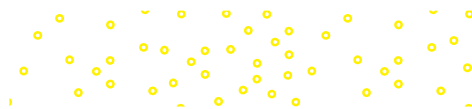
WASHINGTON UNIVERSITY

Helen I'Anson

WASHINGTON AND LEE UNIVERSITY

Original Artwork by
WILLIAM C. OBER, M.D.
WASHINGTON AND LEE UNIVERSITY
and
CLAIRE W. OBER, B.A.
WASHINGTON AND LEE UNIVERSITY

edra



Propiedad de:

© 2021 Grupo Asís Biomedica SL
Plaza Antonio Beltrán Martínez, nº 1, planta 8 - letra I
(Centro empresarial El Trovador)
50002 Zaragoza - España

Primera impresión: mayo 2021

Esta obra es la traducción del libro:

INTEGRATED PRINCIPLES OF ZOOLOGY, EIGHTEENTH EDITION
Published by McGraw-Hill Education, 2 Penn Plaza, New York, NY 10121.
Copyright © 2020 by McGraw-Hill Education. All rights reserved.
ISBN edición en inglés: 978-1-260-20519-0

Director de la edición española:

Fernando Pardos Martínez
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid

Traducción:

Ana García Moreno
Juan Jesús Lidón
Fernando Pardos Martínez
Nuria Sánchez Santos
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid

Ana Margarita Hermoso Salazar
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México

Diseño y maquetación:

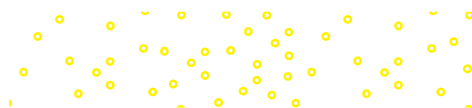
DRK Edición S.L.
ISBN: 978-84-18339-48-6
DL: Z 722-2021

Diseño, preimpresión e impresión:

Servet editorial - Grupo Asís Biomedica SL
www.grupoasis.com
info@grupoasis.com



Reservados todos los derechos.
Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley.
Dirijase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos) si necesita fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra (www.conlicencia.com; 91 702 19 70/93 272 04 47).



Sobre los autores ix
Prefacio x

PARTE UNO

Introducción a los animales vivos

- 1 La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica 1
- 2 El origen y la química de la vida 20
- 3 Las células como unidades de la vida 36
- 4 Metabolismo celular 57

PARTE DOS

Continuidad y evolución de la vida animal

- 5 Principios de genética 73
- 6 Evolución orgánica 103
- 7 El proceso reproductor 137
- 8 Principios del desarrollo 158

PARTE TRES

La diversidad de los animales

- 9 El patrón arquitectónico de los animales 187
- 10 Taxonomía y filogenia de los animales 201
- 11 Los eucariontes unicelulares 220
- 12 Esponjas y Placozoos 250
- 13 Cnidarios y Ctenóforos 264
- 14 Xenacelomorfos, Platiózoos y Mesozoos 294
- 15 Polizoos y Trocozoos 325
- 16 Moluscos 338
- 17 Anélidos 369
- 18 Ecdisozoos menores 391
- 19 Trilobites, Quelicerados y Miriápodos 409

- 20 Crustáceos 428
- 21 Hexápodos 450
- 22 Quetognatos, Equinodermos y Hemicordados 480
- 23 Los Cordados 506
- 24 Los peces 524
- 25 Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos 552
- 26 El origen de los amniotas y los reptiles no avianos 571
- 27 Las aves 593
- 28 Los mamíferos 619

PARTE CUATRO

Actividad vital

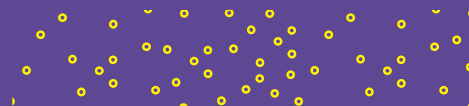
- 29 Soporte, protección y movimiento 648
- 30 Homeostasis: regulación osmótica, excreción y regulación de la temperatura 669
- 31 Homeostasis: fluidos internos y respiración 689
- 32 Digestión y nutrición 711
- 33 Coordinación nerviosa: sistema nervioso y órganos de los sentidos 729
- 34 Coordinación química: sistema endocrino 755
- 35 Inmunidad 773
- 36 Comportamiento animal 787

PARTE CINCO

Los animales y sus ambientes

- 37 Distribución de los animales 806
- 38 Ecología animal 826

Glosario G-1
Índice alfabético I-1



Sobre los autores ix
Prefacio x

PARTE UNO



Introducción a los animales vivos

CAPÍTULO 1

La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica 1

- 1.1 Propiedades fundamentales de la vida 2
- 1.2 La zoología como parte de la biología 9
- 1.3 Principios de la ciencia 9
- 1.4 Teorías de la evolución y de la herencia 13
- Resumen 18

CAPÍTULO 2

El origen y la química de la vida 20

- 2.1 El agua y la vida 21
- 2.2 Macromoléculas 23
- 2.3 Evolución química 27
- 2.4 Origen de los seres vivos 29
- 2.5 La vida precámbrica 31
- Resumen 34

CAPÍTULO 3

Las células como unidades de la vida 36

- 3.1 Concepto de célula 37
- 3.2 Organización celular 39

- 3.3 Mitosis y división celular 51
- Resumen 54

CAPÍTULO 4

Metabolismo celular 57

- 4.1 Energía y las leyes de la termodinámica 58
- 4.2 Papel de las enzimas 59
- 4.3 Regulación enzimática 61
- 4.4 Aporte de energía química por parte del ATP 62
- 4.5 Respiración celular 63
- 4.6 Metabolismo de los lípidos 69
- 4.7 Metabolismo de las proteínas 70
- Resumen 71

PARTE DOS



Continuidad y evolución de la vida animal

CAPÍTULO 5

Principios de genética 73

- 5.1 Las investigaciones de Mendel 74
- 5.2 Base cromosómica de la herencia 74
- 5.3 Leyes mendelianas de la herencia 79
- 5.4 Teoría del gen 88
- 5.5 Almacenamiento y transmisión de la información genética 88
- 5.6 Mutaciones génicas 98
- 5.7 Genética molecular del cáncer 99
- Resumen 99



CAPÍTULO 6

Evolución orgánica 103

- 6.1 Orígenes de la teoría evolutiva de Darwin 104
- 6.2 Las pruebas de la teoría evolutiva de Darwin 107
- 6.3 Revisiones de la teoría de Darwin 125
- 6.4 Microevolución: variación genética y cambio en las especies 126
- 6.5 Macroevolución: principales sucesos evolutivos 132
- Resumen* 134

CAPÍTULO 7

El proceso reproductor 137

- 7.1 Naturaleza del proceso reproductor 138
- 7.2 Origen y maduración de las células germinales 142
- 7.3 Modelos de reproducción 146
- 7.4 Estructura de los órganos reproductores 147
- 7.5 Procesos endocrinos que controlan la reproducción 149
- Resumen* 156

CAPÍTULO 8

Principios del desarrollo 158

- 8.1 Antiguos conceptos: preformación contra epigénesis 159
- 8.2 Fecundación 160
- 8.3 Segmentación y primeras fases del desarrollo 163
- 8.4 Panorámica del desarrollo tras la segmentación 165
- 8.5 Mecanismos de desarrollo 167
- 8.6 Expresión génica durante el desarrollo 170
- 8.7 Patrones de desarrollo en animales 173
- 8.8 Biología evolutiva del desarrollo 178
- 8.9 Desarrollo de los vertebrados 178
- 8.10 Desarrollo de órganos y sistemas 181
- Resumen* 185

PARTE TRES



La diversidad de los animales

CAPÍTULO 9

El patrón arquitectónico de los animales 187

- 9.1 La organización jerárquica de la complejidad animal 188
- 9.2 Arquetipos de los animales 189
- 9.3 Componentes del cuerpo de los metazoos 193
- 9.4 Complejidad y tamaño corporal 198
- Resumen* 199

CAPÍTULO 10

Taxonomía y filogenia de los animales 201

- 10.1 Linneo y la taxonomía 202
- 10.2 La especie 204
- 10.3 Caracteres taxonómicos y reconstrucción filogenética 209
- 10.4 Teorías taxonómicas 211
- 10.5 Principales divisiones de la vida 217
- 10.6 Principales subdivisiones del reino animal 217
- Resumen* 218

CAPÍTULO 11

Los eucariontes unicelulares 220

- 11.1 Denominación e identificación de los taxones de eucariontes unicelulares 221
- 11.2 Forma y función 225
- 11.3 Principales grupos de eucariontes unicelulares 231
- 11.4 Filogenia y radiación adaptativa 245
- Resumen* 248

CAPÍTULO 12

Esponjas y Placozoos 250

- 12.1 Origen de los animales 251
- 12.2 Filo Poríferos: esponjas 251
- 12.3 Filo Placozoos 262
- Resumen* 263

CAPÍTULO 13

Cnidarios y Ctenóforos 264

- 13.1 Filo Cnidarios 265
- 13.2 Filo Ctenóforos 287
- 13.3 Filogenia y diversificación adaptativa 290
- Resumen* 292

CAPÍTULO 14

Xenacelomorfos, Platizoos y Mesozoos 294

- 14.1 Filo Xenacelomorfos 295
- 14.2 Clados dentro de los protóstomos 297
- 14.3 Filo Platelmines 297
- 14.4 Filo Gastrotricos 312

14.5 Clado Gnatíferos 313
14.6 Filo Gnatostomúlidos 314
14.7 Filo Micrognatozoos 315
14.8 Filo Rotíferos 315
14.9 Filo Acanrocéfalos 318
14.10 Filo Mesozoos 320
14.11 Filogenia 320
Resumen 322

CAPÍTULO 15
Polizoos y Trocozoos 325

15.1 Clado Polizoos 327
15.2 Filo Cilióforos 327
15.3 Filo Endoproctos 327
15.4 Filo Ectoproctos (Briozoos) 328
15.5 Clado Trocozoos 331
15.6 Clado Braquiozoos 331
15.7 Filo Braquiópodos 331
15.8 Filo Foronídeos 332
15.9 Filo Nemertinos (Rincocelos) 333
15.10 Filogenia 335
Resumen 336

CAPÍTULO 16
Moluscos 338

16.1 Los moluscos 339
16.2 Forma y función 341
16.3 Clases de moluscos 344
16.4 Filogenia y diversificación adaptativa 364
Resumen 367

CAPÍTULO 17
Anélidos 369

17.1 Filo Anélidos, incluidos Pogonóforos (Siboglínidos),
Sipuncúlidos y Equiúridos 371
17.2 Errantia 374
17.3 Sedentarios 376
17.4 Clado Clitelados 381
17.5 Significado evolutivo del celoma y la metamería 388
17.6 Filogenia y diversificación adaptativa 389
Resumen 389

CAPÍTULO 18
Ecdisozoos menores 391

18.1 Filo Nematodos: gusanos redondos 392
18.2 Filo Nematomorfos 400
18.3 Filo Loricíferos 401
18.4 Filo Kinorincos 401
18.5 Filo Priapúlidos 402
18.6 Clado Panartrópodos 403

18.7 Filo Onicóforos 403
18.8 Filo Tardígrados 404
18.9 Filogenia y radiación adaptativa 406
Resumen 407

CAPÍTULO 19
Trilobites, Quelicerados y Miriápodos 409

19.1 Filo Artrópodos 410
19.2 Subfilo Trilobites 413
19.3 Subfilo Quelicerados 414
19.4 Subfilo Miriápodos 422
19.5 Filogenia y diversificación adaptativa 425
Resumen 426

CAPÍTULO 20
Crustáceos 428

20.1 Subfilo Crustáceos 430
20.2 Breve resumen de los Crustáceos 438
20.3 Filogenia y diversificación adaptativa 447
Resumen 448

CAPÍTULO 21
Hexápodos 450

21.1 Clases Endognatos e Insectos 451
21.2 Organización externa y función 451
21.3 Organización interna y función 457
21.4 Metamorfosis y crecimiento 464
21.5 Comportamiento y defensa 466
21.6 Insectos y bienestar humano 470
21.7 Filogenia y diversificación adaptativa 476
Resumen 477

CAPÍTULO 22
Quetognatos, Equinodermos y Hemicordados 480

22.1 Filo Quetognatos 482
22.2 Forma y función 482
22.3 Clado Ambulacrarios 483
22.4 Filo Equinodermos 483
22.5 Filogenia y diversificación adaptativa de los Equinodermos 499
22.6 Filo Hemicordados 500
22.7 Filogenia y diversificación adaptativa de los Hemicordados 503
Resumen 504

CAPÍTULO 23
Los Cordados 506

23.1 Antecesoros y evolución de los Cordados 507
23.2 Cinco características exclusivas de los Cordados 510
23.3 Subfilo Urocordados 512
23.4 Subfilo Cefalocordados 514

23.5 Subfilo Vertebrados 515
Resumen 522

CAPÍTULO 24

Los peces 524

24.1 Origen y relaciones de los principales grupos de peces 525
 24.2 Peces actuales sin mandíbulas 525
 24.3 Condriictios: peces cartilaginosos 531
 24.4 Osteíctios: peces óseos y tetrápodos 535
 24.5 Adaptaciones estructurales y funcionales de los peces 539
Resumen 549

CAPÍTULO 25

Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos 552

25.1 Origen devónico de los tetrápodos 553
 25.2 Temnospóndilos y anfibios modernos 555
 25.3 Cecilias: orden Gimnofiones (Ápodos) 557
 25.4 Salamandras y tritones: orden Urodelos (Caudados) 557
 25.5 Ranas y sapos: orden Anuros (Salientia) 560
Resumen 569

CAPÍTULO 26

El origen de los amniotas y los reptiles no avianos 571

26.1 Origen y evolución temprana de los amniotas 572
 26.2 Características y modos de vida de los grupos de reptiles 577
Resumen 591

CAPÍTULO 27

Las aves 593

27.1 Origen y relaciones 594
 27.2 Adaptaciones estructurales y funcionales para el vuelo 597
 27.3 Vuelo 605
 27.4 Migración y navegación 608
 27.5 Comportamiento social y reproducción 610
 27.6 Poblaciones de aves y su conservación 613
Resumen 617

CAPÍTULO 28

Los mamíferos 619

28.1 Origen y evolución de los mamíferos 620
 28.2 Adaptaciones funcionales y estructurales de los mamíferos 623
 28.3 El hombre y los mamíferos 637
 28.4 Evolución humana 638
Resumen 646

PARTE CUATRO



Actividad vital

CAPÍTULO 29

Soporte, protección y movimiento 648

29.1 El tegumento 649
 29.2 Sistemas esqueléticos 652
 29.3 Movimiento de los animales 658
Resumen 667

CAPÍTULO 30

Homeostasis: regulación osmótica, excreción y regulación de la temperatura 669

30.1 El agua y la regulación osmótica 670
 30.2 Estructuras excretoras de los invertebrados 674
 30.3 El riñón de los vertebrados 676
 30.4 Regulación de la temperatura 682
Resumen 686

CAPÍTULO 31

Homeostasis: fluidos internos y respiración 689

31.1 Medio interno fluido 690
 31.2 Composición de la sangre 691
 31.3 Circulación 693
 31.4 Respiración 701
Resumen 709

CAPÍTULO 32

Digestión y nutrición 711

32.1 Estrategias alimentarias 712
 32.2 Digestión 715
 32.3 Organización y regionalización funcional del tubo digestivo 717

32.4 Regulación de la ingestión de alimentos 722
32.5 Necesidades nutritivas 724
Resumen 727

CAPÍTULO 33

Coordinación nerviosa: sistema nervioso y órganos de los sentidos 729

33.1 Neuronas: las unidades funcionales del sistema nervioso 730
33.2 Sinapsis: puntos de unión entre nervios 734
33.3 Evolución del sistema nervioso 736
33.4 Órganos de los sentidos 742
Resumen 753

CAPÍTULO 34

Coordinación química: sistema endocrino 755

34.1 Mecanismos de acción de las hormonas 756
34.2 Hormonas de los invertebrados 758
34.3 Glándulas endocrinas y hormonas de los vertebrados 760
Resumen 770

CAPÍTULO 35

Inmunidad 773

35.1 Susceptibilidad y resistencia 774
35.2 Mecanismos de defensa innata 774
35.3 Inmunidad en los invertebrados 778
35.4 Respuesta inmunitaria adquirida en los vertebrados 778
35.5 Antígenos de los grupos sanguíneos 784
Resumen 785

CAPÍTULO 36

Comportamiento animal 787

36.1 Descripción del comportamiento: principios de la etología clásica 789
36.2 Control del comportamiento 790
36.3 Comportamiento social 794
Resumen 803

PARTE CINCO



Los animales y sus ambientes

CAPÍTULO 37

Distribución de los animales 806

37.1 Principios de biogeografía histórica 807
37.2 Distribución de la vida sobre la tierra 813
Resumen 824

CAPÍTULO 38

Ecología animal 826

38.1 La jerarquía de la ecología 827
38.2 Poblaciones 828
38.3 Ecología de las comunidades 832
38.4 Ecosistemas 836
38.5 Extinción y biodiversidad 840
Resumen 843

Glosario G-1
Índice alfabético I-1

CLEVELAND P. HICKMAN, JR.

Cleveland P. Hickman, Jr., Professor Emeritus of Biology en la Washington and Lee University en Lexington, Virginia, ha enseñado zoología y fisiología animal durante más de 30 años. Obtuvo su doctorado en fisiología comparativa en la University of British Columbia, Vancouver, B.C., en 1958, e impartió fisiología animal en la University of Alberta antes de trasladarse a la Washington and Lee University en 1967. Ha publicado muchos artículos y trabajos de investigación sobre la fisiología de los peces, además de ser coautor de los siguientes libros de gran éxito: *Integrated Principles of Zoology*, *Biology of Animals*, *Animal Diversity*, *Laboratory Studies in Animal Diversity* y *Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology*.

A lo largo de los años, el Dr. Hickman ha dirigido muchos viajes a las islas Galápagos. Su investigación se centra en la zonación intermareal y en la sistemática de invertebrados marinos en las Galápagos. Ha publicado cuatro guías de campo en la serie *Vida marina de las Galápagos* para la identificación de equinodermos, moluscos marinos, corales y crustáceos marinos.

Sus intereses abarcan el submarinismo, la carpintería y la participación en conjuntos de música de cámara.

Se puede contactar con el Dr. Hickman en: hickman.c@rockbridge.net

SUSAN KEEN

Susan Keen es Senior Lecturer en el College of Biological Sciences, de la University of California en Davis. Fue Associate Dean for Undergraduate Academic Programs desde 2011 hasta 2018. Obtuvo su doctorado en zoología en la University of California-Davis, después de un máster en ciencias en la University of Michigan en Ann Arbor. Es originaria de Canadá y realizó su formación de pregrado en la University of British Columbia en Vancouver.

La Dra. Keen es una zoóloga de invertebrados fascinada con las historias de la vida de las medusas, en particular con aquellas en las que están presentes las fases tanto asexuales como sexuales de los organismos, como en la mayoría de las medusas. Otras investigaciones se han centrado en comunidades de invertebrados marinos sésiles, poblaciones

de arañas, la evolución de la patata andina y, más recientemente, en el modo de aprendizaje de los estudiantes.

La Dra. Keen ha enseñado evolución y diversidad animal en la serie *Biología introductoria* durante 25 años. Disfruta de todos los aspectos del proceso docente, desde las clases y los debates hasta el diseño de ejercicios de laboratorio eficaces. Además de su tarea con la biología introductoria, trabaja con un animador para crear módulos de enseñanza autoguiada sobre desarrollo animal. Asistió al National Academies Summer Institute on Undergraduate Education in Biology y fue *Fellow* de la National Academies Education en Ciencias de la Vida en 2005-2006.

Sus intereses incluyen los paseos a caballo, la jardinería, los viajes y las novelas de misterio.

Se puede contactar con la Dra. Keen en: skeen@ucdavis.edu

DAVID J. EISENHOUR

David J. Eisenhour es profesor de biología en la Morehead State University en Morehead, Kentucky. Obtuvo su doctorado en zoología en la Southern Illinois University, Carbondale. Imparte cursos de ciencias ambientales, anatomía humana, mamiferología, zoología general, anatomía comparativa, ictiología y zoología de vertebrados. David tiene un programa de investigación activo que se centra en la sistemática, la biología de la conservación y la historia natural de los peces de agua dulce de Norteamérica. Tiene un interés particular por la diversidad de los peces de Kentucky y está escribiendo un libro sobre ese tema. Él y sus estudiantes han elaborado varias publicaciones. David es asesor académico de los estudiantes de prefarmacia.

Sus intereses incluyen la pesca, el paisajismo, el *softball*, el senderismo y entretener a sus tres hijos que, junto con su esposa, participan con entusiasmo en el trabajo de campo.

Se puede contactar con el Dr. Eisenhour en: d.eisenhour@moreheadstate.edu

ALLAN LARSON

Allan Larson es profesor en la Washington University, St. Louis, MO. Obtuvo su doctorado en genética en la University of California-

Berkeley, después de obtener los títulos de grado y de máster en zoología en la University of Maryland. Sus campos de especialización incluyen la biología evolutiva y la genética y sistemática moleculares poblacionales, así como la sistemática de anfibios. Imparte cursos de genética introductoria, zoología, macroevolución, evolución molecular e historia de la teoría evolutiva. Ha organizado e impartido un curso especial en biología evolutiva para profesores de secundaria. Los estudiantes del Dr. Larson han participado en estudios de campo zoológicos por todo el mundo, incluidos proyectos en África, Asia, Australia, Madagascar, Norteamérica, Sudamérica, el océano Indo-Pacífico y las islas del Caribe. El Dr. Larson ha escrito muchas publicaciones científicas y ha sido editor para las revistas *The American Naturalist*, *Evolution*, *Journal of Experimental Zoology*, *Molecular Phylogenetics and Evolution* y *Systematic Biology*. El Dr. Larson es asesor académico de estudiantes de pregrado y dirige estudios de pregrado de biología en la Washington University.

Se puede contactar con el Dr. Larson en: larson@wustl.edu

HELEN I'ANSON

Helen I'Anson es originaria de Inglaterra. Es John T. Perry Professor of Biology and Research Science en la Washington and Lee University en Lexington, Virginia. Obtuvo su doctorado en fisiología en la University of Kentucky, Lexington, y siguió la formación posdoctoral en la University of Michigan, Ann Arbor. Imparte cursos de fisiología animal, microanatomía, neuroendocrinología, biología general y fisiología reproductiva. Tiene un programa de investigación activo que se centra en los mecanismos reguladores del desarrollo de la obesidad infantil. En la actualidad estudia el papel del consumo de tentempiés desde el destete hasta la edad adulta en el inicio de la obesidad infantil. En 2019 fue galardonada por el State Council of Higher Education for Virginia con el Outstanding Faculty Award por su docencia, investigación y servicios.

Sus intereses incluyen la jardinería, el senderismo, la pesca, la aromaterapia, la música y participar en conjuntos corales.

Se puede contactar con la Dra. I'Anson en: iansonh@wlu.edu

P *rincipios integrales de zoología* sigue siendo el libro principal para el curso de zoología introductoria. En esta decimoc octava edición, los autores aportan una amplia experiencia real en la descripción de la diversidad de la vida animal y de las fascinantes adaptaciones que permiten a los animales habitar tantos nichos ecológicos.

La organización global de este texto ha demostrado ser eficaz a la hora de ayudar a que los estudiantes comprendan el contenido. Las características distintivas, en especial el énfasis en los principios de la evolución y la ciencia zoológica, se han reforzado. Para ayudar en el aprendizaje de los estudiantes, se han mantenido varias características pedagógicas: prólogos introductorios de los capítulos extraídos del tema de cada capítulo, resúmenes de los capítulos y preguntas de repaso para ayudar en la comprensión y el estudio, ilustraciones concisas y visualmente atractivas, notas y ensayos de los capítulos que ofrecen datos interesantes adicionales al texto principal, citas de la literatura y un amplio glosario que proporciona la etimología y las definiciones de los términos utilizados en el texto.

NUEVO EN LA DECIMOCTAVA EDICIÓN

En esta edición, por primera vez los capítulos se inician con una lista de «Objetivos de aprendizaje». Estos objetivos se organizan según las secciones principales del capítulo. Los resúmenes de los capítulos, en muchos de los cuales se ha ampliado su contenido, se han reestructurado en forma de tablas para enumerar los principales aspectos destacados de cada sección del capítulo. Esta correspondencia entre los objetivos de aprendizaje, las secciones de los capítulos y el resumen debería ayudar a los estudiantes a organizar las lecciones principales de cada capítulo. En las numerosas referencias cruzadas del material entre las distintas partes del libro se utilizan ahora números de sección, con enlaces directos disponibles en las versiones electrónicas del texto.

Las notas y los ensayos separados del texto principal están numerados en esta edición para que sirvan de referencia y se organizan según seis temas clave: 1) Adaptación y fisiología, 2) Ecología, 3) Evolución, 4) Genética y desarrollo, 5) Relaciones con el hombre y 6) Ciencia explicada. «Adaptación y fisiología» relaciona las causas inmediatas y finales que subyacen al funcionamiento de los organismos. «Ecología» aborda las interacciones de las poblaciones animales con sus ambientes, incluidos los factores que influyen en su distribución y abundancia geográficas. «Evolución» subraya la ascendencia común de las especies animales y los procesos históricos que modifican las características de los organismos en las poblaciones naturales. «Genética y desarrollo» trata los mecanismos de la herencia y las formas en las que un organismo utiliza la información genética para progresar desde un cigoto hasta un animal adulto en última instancia. «Relaciones con el hombre» destaca las formas en las que los hallazgos zoológicos influyen en el bienestar humano, incluidas las aplicaciones médicas y el mantenimiento de la salud ambiental, o cómo las actividades humanas han afectado a las especies animales. «Ciencia explicada» abarca la metodología científica y la historia de los descubrimientos científicos.

Además de estas revisiones organizativas, hemos sustituido muchas fotografías y diagramas a lo largo del libro para mejorar la claridad y el dinamismo.

Hemos actualizado los periodos geológicos en nuestros árboles filogenéticos a lo largo del libro; por ejemplo, el antiguo periodo Terciario se ha sustituido por los periodos Paleógeno y Neógeno.

A continuación, destacamos algunas revisiones importantes ordenadas según las cinco partes principales del libro.

PARTE UNO: Introducción a los animales vivos

En el capítulo 1 introducimos el microbioma como una característica importante de la vida animal. A menudo se pasa por alto que los animales suelen albergar miles de especies de bacterias y arqueas, sobre todo en el intestino. Estas especies generalmente están presentes en una simbiosis inofensiva con sus huéspedes animales, y menos de 100 especies de bacterias causan enfermedades infecciosas. A medida que los métodos de genética molecular para la identificación del microbioma de un animal mejoran, esta dimensión se está convirtiendo en una parte cada vez más importante de la zoología.

En el capítulo 2, el papel del agua como disolvente de los gases respiratorios se añade a sus propiedades importantes para sustentar la vida. La introducción a las proteínas se hace más específica al afirmar que una proteína típica contiene de cientos a miles de aminoácidos de 20 tipos estándar. Los priones se describen en un «Tema clave». La concentración del dióxido de carbono atmosférico se ha actualizado al 0,04 %. El nombre *Arqueobacteria* se ha actualizado a *Arquea*. Al comentar la teoría endosimbiótica, se introducen las invaginaciones cianobacterianas como una característica correspondiente entre las cianobacterias y los plastos.

El capítulo 3 incluye unas leyendas más explícitas de varias figuras y una coordinación de colores entre las figuras que incorporan la membrana plasmática.

PARTE DOS: Continuidad y evolución de la vida animal

En el capítulo 5, el polimorfismo de un solo nucleótido (SNP, *single nucleotide polymorphism*) se ha convertido en un concepto principal y cuenta con una entrada en el glosario. Este capítulo incluye temas clave sobre los cromosomas y el ciclo celular, la clonación génica, el tamaño del genoma y el ADN basura o egoísta, así como la radiación y los mutágenos químicos. El resumen del capítulo se ha ampliado para abarcar más detalles de este. El capítulo 6 incorpora nuevo material sobre alelos naturales y selección de especies en relación con los objetivos de aprendizaje. Se comenta el papel de August Weismann en la teoría neodarwiniana. En el capítulo 7, la partenogénesis se ha trasladado de la sección sobre reproducción sexual y se presenta en su lugar como un proceso específico entre la reproducción sexual y asexual. El capítulo 8 contiene una nueva exposición corta sobre la función del celoma. El capítulo 9 incluye nuevo material sobre el nivel organizativo de los platelmintos, el estatus del espongocele como cavidad intestinal de las esponjas, los complejos de unión presentes entre las células epiteliales y las propiedades del músculo estriado oblicuo.

PARTE TRES: La diversidad de los animales

En el capítulo 10 se añade nueva información sobre los papeles del holotipo y los paratipos en la taxonomía, con nuevas definiciones de estos términos en el glosario. Los contenidos de las principales subdivisiones de la vida animal se han actualizado para reflejar las nuevas hipótesis filogenéticas.

El capítulo 11 incluye tres nuevos términos en el glosario (ancoracisto, mixotrofia y trogocitosis), así como una descripción revisada de la marea roja en un «Tema clave». Aparecen nuevas descripciones de los clados Holomicotos y Holozoos (en Opistocontos) con una figura 11.35 revisada asociada. El capítulo 12 tiene un nuevo ensayo introductorio y una sección revisada sobre el origen de los animales, con un «Tema clave» dedicado a los compuestos bioactivos. La clase Mixozoos se ha añadido al capítulo 13 (descripción completa) y al cladograma asociado en la figura 13.2. El filo Xenacelomorfos se incluye ahora en el capítulo 14: los Xenoturbélidos, que antes estaban en el capítulo 22, se consideran ahora protóstomos relacionados con platelmintos y no deuteróstomos, por lo que se han reunido con los Acelomorfos en el filo Xenacelomorfos. La sección de filogenia explica la revisión del grupo. El capítulo 14 también contiene un «Tema clave» revisado sobre esquistosomiasis.

En el capítulo 15, el clado Criptrocozoos se ha eliminado en favor del grupo más inclusivo Trocozoos, con un cambio asociado en el cladograma de la figura 15.1. En el capítulo 17, el filo Sipuncula se ha reducido de categoría y se ha colocado en el filo Anélidos; el cladograma de la figura 17.1 se ha revisado para incluir este cambio. Varios números de sección nuevos añadidos en el capítulo 17 facilitan el seguimiento de los temas principales. El capítulo 18 contiene un nuevo «Tema clave» sobre criptobiosis y sus aplicaciones al almacenamiento de sangre. El capítulo 21 incorpora un nuevo «Tema clave» sobre los ácaros *Varroa* y el trastorno de colapso de colonias de abejas. El ensayo introductorio ha actualizado las estadísticas sobre plagas de langostas. Se han añadido varios números de sección nuevos para facilitar el seguimiento de los temas principales. El capítulo 22 incluye un «Tema clave» sobre plagas de estrella de mar corona de espinas y otro sobre epidemias de erizos de mar *Diadema*. La figura 22.3 se ha revisado para introducir nuevos grupos fósiles de equinodermos, que se comentan en la sección sobre filogenia de equinodermos. Varios números de sección nuevos facilitan el seguimiento de los temas principales.

El capítulo 23 consolida el material sobre la evolución temprana de los cordados en una única sección y mejora las ilustraciones del cladograma, las características de los cordados y las innovaciones de los vertebrados. Se ha añadido nuevo texto para explicar los problemas con el uso de la taxonomía linneana en los cordados y por qué se prefiere un sistema no jerarquizado para la taxonomía de los cordados superiores. Este material se aplica también a los otros capítulos de vertebrados. La taxonomía y el número de especies se han actualizado. La biología y la ecología de los anfioxos se describen con más detalle para igualar las de las ascidias y para introducir rasgos comentados en los capítulos de vertebrados. El nuevo material sobre la evolución temprana de los vertebrados incluye el cordado temprano *Metaspriggina*. En el capítulo 24, se ha revisado ligeramente la introducción para esbozar el contenido del capítulo. Las características de los cuatro grupos principales de peces se resumen en una única tabla, lo que permite una comparación fácil entre los grupos. La alimentación por succión de los teleósteos se describe con más detalle para enfatizar su importancia y compararla con la alimentación en los vertebrados terrestres. La reproducción de los tiburones se ha reescrito para subrayar la continuidad de los mecanismos reproductivos.

El capítulo 25 se ha reorganizado en un mayor número de secciones con un resumen ampliado y nueva información sobre los temnospóndilos como origen de los anfibios modernos. Los números de especies se han actualizado para representar los descubrimientos recientes de especies crípticas en muchos taxones. La introducción del capítulo 26 se ha reorganizado para esbozar el contenido del capítulo. Los cambios de la sección sobre adaptaciones de los amniotas incluyen una revisión de la cobertura de la respiración, la circulación y los sistemas sensoriales especiales. Parte del material sobre posiciones de las extremidades se ha trasladado al capítulo de mamíferos. La cobertura de las tortugas, los cocodrilianos y los tuátaras se complementa con texto nuevo sobre la reproducción de los escamosos. El material sobre el veneno de las serpientes se ha reescrito para mayor claridad. La sección sobre sistemática de los dinosaurios se ha actualizado. El capítulo 27 añade un nuevo apartado sobre evolución temprana de las aves en el Cretácico y el Paleógeno, y un amplio texto reescrito sobre los ancestros dinosaurios de las aves. Se han revisado las secciones sobre dinámica de fluidos del vuelo de las aves y el ciclo respiratorio. El envenenamiento por plomo de los cóndores se describe en un nuevo cuadro ampliado. Se ha reducido el uso del término algo inadecuado «reptil no aviano» para la clase tradicional Reptiles. El capítulo 28 presenta una nueva sección importante sobre la evolución temprana de los mamíferos y sobre la megafauna del Pleistoceno. Entre las actualizaciones, se incluyen la dentición y la alimentación de los mamíferos, la migración de los murciélagos y la disminución de las poblaciones de caribúes en Norteamérica. La cobertura de la ecología de las poblaciones de mamíferos se ha reducido para evitar la redundancia con el capítulo 28. La evolución humana se ha revisado para incluir nuevas investigaciones sobre *Australopithecus*, *Homo heidelbergensis* y denisovanos.

PARTE CUATRO: Actividad vital

El capítulo 30 incluye nueva información sobre cómo la mezcla del agua dulce y salada en la bajamar produce problemas fisiológicos para los animales acuáticos. La presión oncótica (presión osmótica coloidal) se añade como fuerza contraria a la presión hidrostática sanguínea y como factor que produce edema en la sangre o el líquido intersticial. Se hace un nuevo hincapié en la relación entre el área de superficie y el volumen en la capacidad de los mamíferos de soportar temperaturas ambientales frías. El capítulo 31 incorpora un nuevo «Tema clave» sobre hipertensión y enfermedad renal asociada. El capítulo 32 añade la escisión de los ácidos nucleicos a la sección sobre digestión. El capítulo 33 presenta unas figuras 33.7 y 33.8 redibujadas con los canales en apertura cuando se une el neurotransmisor. En el capítulo 34, un nuevo «Tema clave» cita al corazón como órgano endocrino productor de péptido natriurético auricular. Se ha añadido nueva información sobre los papeles de la oxitocina y la vasopresina en la conducta social y sobre el uso de la oxitocina como tratamiento para los trastornos del espectro autista. En el capítulo 36, ahora se ilustra la poliandria con el ejemplo de los busardos de las Galápagos.

PARTE CINCO: Los animales y sus ambientes

En el capítulo 37 se ha añadido un nuevo «Tema clave» sobre la demanda de agua dulce y el modo en el que el calentamiento global compromete nuestro suministro de este recurso. La información sobre el banco peruano de anchoa se ha actualizado. El capítulo 38 se ha reestructurado en más secciones para coordinar los objetivos de aprendizaje y el resumen del capítulo. El crecimiento de las poblaciones humanas y el estatus taxonómico de los pinzones de las Galápagos se han actualizado.

AYUDAS PARA LA DOCENCIA Y EL APRENDIZAJE

Para ayudar a los estudiantes a **desarrollar su vocabulario**, las palabras clave aparecen en negrita y se proporcionan las etimologías de los términos técnicos y zoológicos, junto con los nombres genéricos de los animales la primera vez que aparecen en el texto. De este modo, los estudiantes se familiarizarán gradualmente con las raíces más frecuentes que forman muchos términos técnicos. El amplio **glosario** proporciona la etimología y la definición de muchos términos, incluidos los nuevos que se han añadido al glosario o los ya existentes que se han reescrito para esta edición.

Una característica distintiva de este libro es el **prólogo** de cada capítulo, que destaca un tema o hecho relacionado con él. Algunos prólogos presentan principios biológicos, en particular evolutivos; los de la Parte Tres sobre diversidad animal exponen las características distintivas del grupo que se presenta en el capítulo.

Una vez más, se han mejorado las ilustraciones de este texto con muchas figuras nuevas a todo color que han sustituido a las antiguas, o que ilustran el nuevo material.

AGRADECIMIENTOS

Hemos recibido sugerencias de profesores y estudiantes de todo el país. Esto supone una retroalimentación vital que confiamos mantener en cada edición. Queremos expresar nuestro agradecimiento a todas las personas que han ofrecido sus comentarios y sugerencias. Se necesitan los esfuerzos de muchas personas para elaborar y mejorar un libro. Entre ellas, se encuentran los revisores y consultores que señalan áreas de interés, citan las áreas relevantes y hacen recomendaciones de cambio. Los siguientes revisores han ayudado a revisar la decimoséptima edición para colaborar en el desarrollo de la decimoctava:

Richard S. Grippio, PhD., *Arkansas State University*

Melissa Gutierrez, MS, *The University of Southern Mississippi*

Patrick J. Lewis, PhD., *Sam Houston State University*

Matthew Nusnbaum, PhD, *Georgia State University*

Amy Reber, Ph.D., *Georgia State University*

Natalie Reynolds, MsEd, *Carl Albert State College*

Rita A. Thrasher, MS, *Pensacola State College*

Travis J. Vail, MS, *Golden West College*

Los autores expresan su agradecimiento a los editores y al personal de apoyo de McGraw-Hill Higher Education, quienes han hecho posible este proyecto. Nuestro agradecimiento especial a Michael Ivanov, Senior Portfolio Manager; Michelle Flomenhoft, Senior Product Developer; Erin DeHeck, Product Developer; Kelly Brown, Senior Marketing Manager; Becca Gill, Content Project Manager; Ann Courtney, Senior Content Project Manager; Brent dela Cruz, Lead Content Project Manager; Jessica Cuevas, Designer; y Laura Fuller, Senior Buyer. Estamos en deuda con ellos por su talento y dedicación.

Aunque hemos hecho todo lo posible para ofrecer un libro sin erratas, es inevitable que en una obra de este alcance y complejidad se incluyan errores de muchos tipos. Agradecemos de antemano a los lectores que tengan comentarios o sugerencias respecto al contenido y que los envíen a su representante de ventas de McGraw-Hill. Para encontrar a su representante de McGraw-Hill, entre en www.mheducation.com y haga clic en «Get Support», seleccione «Higher Ed» y después en el botón «Get Started» en la sección «Find Your Sales Rep».

Cleveland P. Hickman, Jr.

Susan Keen

David J. Eisenhower

Allan Larson

Helen I'Anson

Principios del desarrollo

OBJETIVOS DE APRENDIZAJE

Los lectores deben ser capaces de:

- 8.1** Identificar las etapas del desarrollo desde el cigoto hasta el adulto.
- 8.2** Explicar los pasos que se dan en la maduración del óvulo y la fecundación.
- 8.3** Describir cómo se establece la polaridad y predecir los efectos de la abundancia y distribución del vitelo durante el desarrollo.
- 8.4** Explicar la formación de un blastocoele, capas embrionarias, una cavidad digestiva y una segunda cavidad corporal que rodea el intestino.
- 8.5** Comparar y contrastar las especificaciones citoplásmica, condicional y sincital y sus funciones en la formación de patrones.
- 8.6** Explicar el papel de la regulación genética durante el desarrollo, proporcionando ejemplos de segmentación y formación de extremidades.
- 8.7** Comparar y contrastar la segmentación, la gastrulación, el destino del blastoporo y la formación del celoma en protostomados y deuterostomados.
- 8.8** Ilustrar la utilización de caracteres de desarrollo para estudios de filogenia.
- 8.9** Explicar los elementos clave del desarrollo de los vertebrados con especial referencia al huevo amniótico y la placenta.
- 8.10** Explicar qué tejidos de los adultos proceden de cada una de las tres capas embrionarias.



En una reconstrucción moderna de un experimento clásico, una rana gemela se desarrolla después de que la región organizadora de Spemann de un embrión de rana se injerta en otro embrión de rana.

©Andrea Wills and Richard Harland

El organizador primario

Durante la primera mitad del siglo XX, los experimentos del embriólogo alemán Hans Spemann (1869-1941) y de su discípula Hilde Pröscholdt Mangold (1898-1924) iniciaron la primera de las dos épocas doradas de la embriología. Trabajando con salamandras, descubrieron que el tejido trasplantado de un embrión a otro podía inducir el desarrollo de un órgano completo, como un globo ocular, en el lugar del trasplante. Este fenómeno se conoce como inducción embrionaria. Mangold descubrió más tarde que un tejido en particular, el borde o labio dorsal de un estado embrionario denominado gástrula, podía inducir el desarrollo de una salamandra completa unida a la salamandra original por el lugar del trasplante. Este trabajo le valió a Spemann el Premio Nobel en Fisiología o Medicina en 1935, pero Hilde Mangold había fallecido a consecuencia de un accidente doméstico unas pocas semanas después de publicar el trabajo. Spemann denominó al tejido del labio dorsal del blastoporo **organizador primario**, hoy también conocido como **organizador de Spemann**. Las recientes investigaciones en biología molecular han inaugurado la segunda época dorada de la embriología, que sigue vigente. Con ella estamos comenzando a comprender que la inducción se debe a la secreción de ciertas moléculas que desencadenan o reprimen la actividad de determinadas combinaciones de genes en las células vecinas. Por ejemplo, las células del organizador de Spemann emigran sobre la línea mediodorsal, secretando proteínas con nombres como nogina, cordina y folistatina. Estas proteínas permiten a las células cercanas desarrollarse como tejido nervioso y otros tipos de tejidos a lo largo del dorso, y estos tejidos liberan a su vez proteínas que inducen el desarrollo de otras partes del cuerpo. Estas proteínas organizadoras no aparecen solamente en las salamandras; proteínas notablemente semejantes están también implicadas en el desarrollo de otros vertebrados e incluso de invertebrados. Como todos los animales parecen compartir mecanismos moleculares semejantes para su desarrollo, puede que hoy podamos comprender cómo los cambios en dichos controles del desarrollo conducen a la evolución de una gran variedad de animales. La investigación en este campo ha dado lugar a un interesante campo de estudio, denominado biología evolutiva del desarrollo.

¿Cómo es posible que un minúsculo huevo fecundado, de forma esférica, difícilmente visible a simple vista, pueda transformarse en una persona única, totalmente formada y que consta de miles de millones de células, y que cada una de ellas cumpla un determinado papel funcional o estructural? ¿Cómo se controla esta maravillosa transformación? Obviamente, toda la información necesaria debe originarse en el núcleo y en el citoplasma que lo rodea. Pero saber dónde reside el programa para el desarrollo es algo diferente a conocer cómo este sistema de control dirige la conversión de un huevo fecundado en un animal perfectamente constituido. A pesar de las intensas investigaciones de miles de científicos durante décadas, parecía hasta hace muy poco que la biología del desarrollo era la única de las ciencias biológicas que carecía de coherencia conceptual. Actualmente no es así. Durante las dos últimas décadas, la combinación de la genética con otras técnicas modernas de la biología molecular y celular ha desvelado la tan buscada explicación para el desarrollo animal. Los biólogos están entusiasmados con el reciente descubrimiento de una herramienta de la genética, las nucleasas reguladas por el ARN (nucleasa asociada a CRISPR 9 o Cas9), que permite manipular casi cualquier conjunto de genes para determinar lo que hacen durante el desarrollo. Las relaciones causales entre el desarrollo y la evolución también se han convertido en el foco de la investigación. Al fin parece que disponemos de un marco conceptual para los procesos del desarrollo.

8.1 ANTIGUOS CONCEPTOS: PREFORMACIÓN CONTRA EPIGÉNESIS

Los primeros científicos y gente no versada especularon acerca del misterio del desarrollo, mucho antes de que el proceso fuese sometido a las técnicas modernas de la bioquímica, la biología molecular, el cultivo de tejidos y la microscopía electrónica. Una creencia antigua y persistente era la de que los animales jóvenes estaban preformados en el huevo, y que el desarrollo era simplemente cuestión de crecimiento de lo que ya había allí. Algunos proclamaban que verdaderamente habían podido ver una miniatura del adulto en el huevo o en el espermatozoide (v. fig. 8.1). Incluso los más cautos argüían que todas las partes del embrión se encontraban en el huevo y necesitaban solamente crecer, pero como era tan pequeño y transparente no podía verse. El concepto de **preformación** fue tercamente aducido por la mayoría de los filósofos de la naturaleza de los siglos XVII y XVIII.

En 1759, el embriólogo alemán Kaspar Friedrich Wolff demostró claramente que en las primeras etapas del desarrollo del pollo no había un embrión, sino solamente un material granular indiferenciado que acabaría disponiéndose en capas. Estas continuaban engrosando en algunos lugares y perma-

necían finas en otros, plegándose y segmentándose, hasta que aparecía el cuerpo del embrión. Wolff llamó a este proceso **epigénesis** («origen sobre, o después de»), la idea de que el huevo fecundado contiene solamente el material de construcción, que era ensamblado de una forma u otra por una fuerza directora desconocida. Las creencias actuales sobre el desarrollo son esencialmente epigenéticas, aunque sabemos bastante más sobre lo que dirige el crecimiento y la diferenciación.

El desarrollo describe los progresivos cambios de un individuo desde su comienzo a la madurez (v. fig. 8.2). El desarrollo en los organismos pluricelulares sexuales generalmente empieza con el huevo fecundado, que se divide por mitosis para producir un embrión multicelular. Estas células sufren profundas reorganizaciones e interactúan unas con otras hasta producir el patrón general del organismo y todos los principales tipos de células de su cuerpo. Esta generación de la diversidad celular no se produce de una vez, sino que se forma como resultado de una **jerarquía de acontecimientos en el desarrollo**. Los diversos y conocidos tipos celulares que constituyen el organismo no «aparecen» sencillamente en un punto, sino que surgen a partir de condiciones creadas en los estados precedentes. En cada etapa del desarrollo aparecen nuevas estructuras a partir de la interacción de rudimen-

Figura 8.1 Niño preformado en un espermatozoide, como lo imaginó en el siglo XVII el histólogo holandés Niklaas Hartsoeker, uno de los primeros en observar esperma con un microscopio construido por él mismo. Otras notables ilustraciones publicadas durante esta época dibujaban la figura a veces ¡llevando un gorro de dormir!

Fuente: N. Hartsoeker, *Essai de deoprique*, 1964.

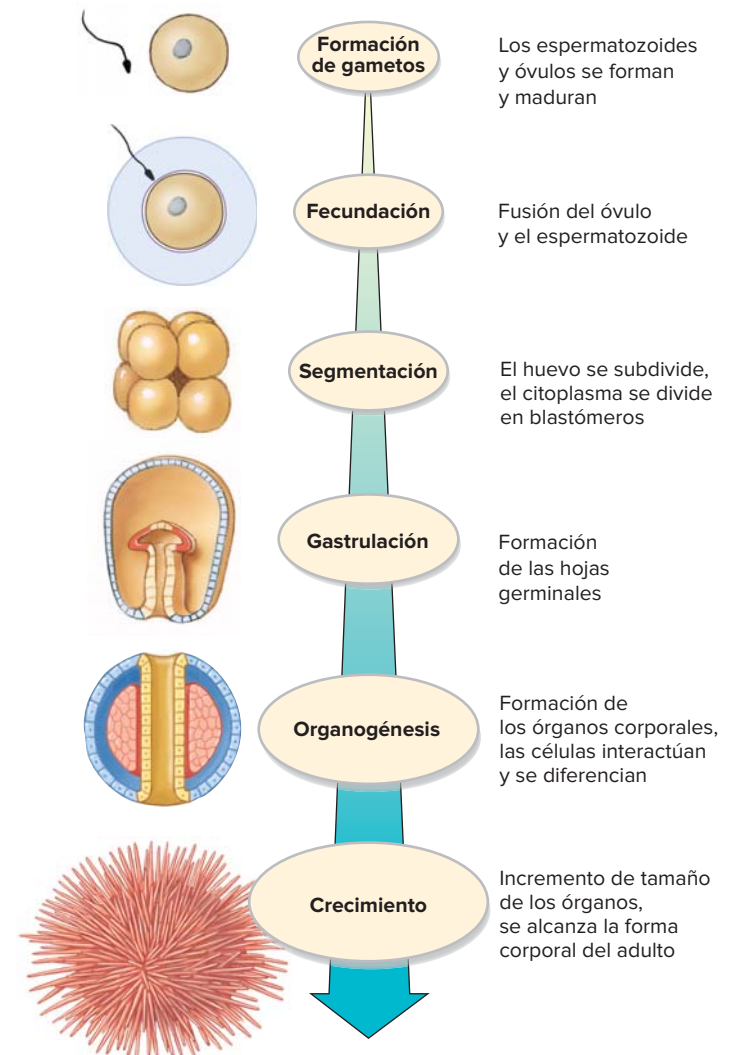


Figura 8.2 Sucesos clave en el desarrollo animal.

tos menos especializados. Cada subdivisión es más y más restrictiva, y lo establecido en cada etapa jerárquica limita aún más el destino final en el desarrollo. Pero una vez que unas células se implican en un proceso de diferenciación, quedan irrevocablemente comprometidas en él. Ya no dependen de las etapas precedentes, ni tienen opción de formar algo diferente. Una vez que una estructura se ha comprometido, se dice que está **determinada**. Así pues, la diferenciación es progresiva y generalmente irreversible. Los dos procesos básicos responsables de esta subdivisión progresiva son la **localización citoplásmica** y la **inducción**. Trataremos de ambos a lo largo del capítulo.

8.2 FECUNDACIÓN

El acontecimiento inicial del desarrollo en la reproducción sexual es la **fecundación**, la unión de los gametos masculino y femenino para formar un **cigoto**. Este proceso abarca dos cosas: permite la recombinación de los genes paternos y maternos, restableciendo así el número diploide de cromosomas originario y característico de la especie, y activa el huevo para iniciar el desarrollo.

Los lectores se sorprenderán al saber que, en muchos organismos, el espermatozoide entra en un ovocito primario diploide que no ha completado la meiosis. Durante la meiosis (v. sección 5.2: «Meiosis»), se producen dos procesos de división cromosómica. En la primera división en la metafase I, los cromosomas bivalentes se alinean en el ecuador del huso. Todos los bivalentes se separan para formar dos núcleos haploides. Uno de estos núcleos está situado cerca de la membrana celular en una protuberancia llamada **lóbulo polar**, mientras que el otro núcleo está ubicado más hacia la zona central. Ambos núcleos se dividen nuevamente, dando lugar a cuatro núcleos haploides, dos en el lóbulo polar (v. fig. 8.3). Un tercer núcleo se desplaza hacia el borde de la célula, de modo que se desprenden tres núcleos como cuerpos polares. Los cuerpos polares son células que contienen un núcleo haploide y muy poco citoplasma. El ovocito maduro, u óvulo, contiene un pronúcleo femenino y gran cantidad de citoplasma. El tamaño de un óvulo suele ser 200 veces más grande que una célula somática (del cuerpo), mientras que el espermatozoide es aproximadamente 50 veces menos que una célula somática.

¿En qué etapa de la ovogénesis entra el espermatozoide en el ovocito? La respuesta a esta pregunta varía según las especies y no se muestra un patrón evolutivo simple. En taxones como las esponjas, almejas, perros y gusanos poliquetos, el espermatozoide entra en el ovocito primario diploide. El núcleo

del ovocito sufre meiosis cuando el pronúcleo del espermatozoide se acerca a él. En otros taxones como insectos, estrellas de mar, peces, anfibios y algunos mamíferos, el espermatozoide entra en el ovocito después de la primera o segunda división meiótica pero antes de la liberación de los cuerpos polares. Las anémonas y los erizos de mar son de los pocos taxones en donde un espermatozoide entra en un huevo femenino haploide con un pronúcleo preparado.

No siempre es necesario el espermatozoide para iniciar el desarrollo. Los huevos de muchas especies pueden ser inducidos artificialmente a desarrollarse sin fecundación (partenogénesis artificial), aunque en la gran mayoría de las ocasiones el embrión no progresará mucho en su desarrollo sin que aparezcan anomalías letales. Sin embargo, algunos animales son partenogénéticos de un modo natural (v. sección 7.1: «Partenogénesis»). Entre ellos, unos tienen huevos que se desarrollan normalmente en ausencia de espermatozoides, y otros (algunos peces y salamandras) necesitan espermatozoides para la activación del óvulo, pero sin que proporcione material genético. Algunas veces, durante la ovogénesis, los núcleos haploides se fusionan para retroceder a una condición diploide en lugar de formar todos los tres cuerpos polares. Así pues, ni el contacto con el espermatozoide ni el genoma paterno son *siempre* esenciales para la activación del óvulo.

Maduración del ovocito

Durante la ovogénesis, descrita en el capítulo 7, el óvulo se prepara para la fecundación y para el comienzo de la segmentación. Mientras que el espermatozoide pierde todo su citoplasma y condensa su núcleo lo más posible, el óvulo aumenta de tamaño por la acumulación de reservas de vitelo para el crecimiento posterior. El citoplasma del óvulo también contiene grandes cantidades de ARN mensajero, ribosomas, ARN de transferencia y otros elementos que serán necesarios para la síntesis de proteínas. Además, los óvulos de la mayoría de las especies tienen **determinantes morfogénéticos** que dirigirán la activación y la represión de genes específicos durante el desarrollo subsiguiente a la fecundación. El núcleo también crece rápidamente durante la maduración del óvulo, llenándose de ARN y adquiriendo un aspecto hinchado y tan diferente que recibe un nombre especial, la **vesícula germinal**. La mayor parte de esta intensa preparación tiene lugar durante una etapa de interrupción de la mitosis. En los mamíferos, por ejemplo, se produce durante la prolongada profase de la primera división meiótica. El ovocito es ahora un complejo sistema provisto de los materiales que, tras la fecundación, satisfarán las necesidades nutricionales del embrión y dirigirán su desarrollo durante la segmentación.

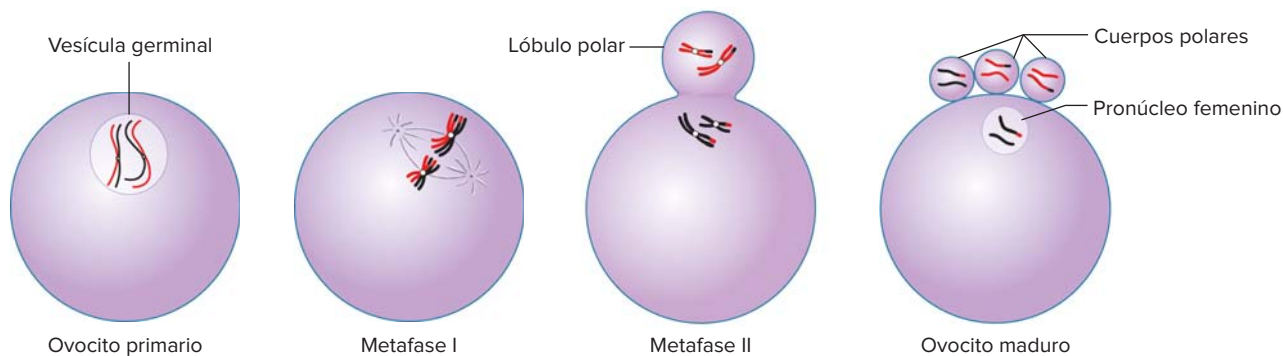


Figura 8.3 Proceso de maduración del ovocito primario. Dependiendo de la especie estudiada, el espermatozoide puede entrar en el ovocito en cualquiera de las etapas mostradas. (Después de Austin, C. R. 1965. *Fertilization*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J.).

Fecundación y activación

Nuestro conocimiento actual de la fecundación y la activación es en gran medida el producto de más de un siglo de investigación en invertebrados marinos, principalmente el erizo de mar. Los erizos de mar producen gran cantidad de óvulos y espermatozoides, que pueden manejarse con facilidad en el laboratorio para su estudio. También se ha estudiado la fecundación en muchos vertebrados, y más recientemente, en los mamíferos, utilizando óvulos y espermatozoides de ratón, hámster y conejo. Nosotros describimos la fecundación y la activación usando el modelo del erizo de mar.

Contacto y reconocimiento del óvulo y el espermatozoide

Muchos peces y la mayoría de los invertebrados marinos simplemente expulsan sus óvulos y espermatozoides a la deriva en el océano. Aunque el óvulo es un gran blanco al que apunta el espermatozoide, el enorme efecto dispersante del océano y el limitado alcance del pequeño espermatozoide se suman contra la oportunidad de encuentro con el óvulo. Para aumentar la probabilidad de contacto, los óvulos de numerosas especies marinas liberan un factor quimiotáctico que atrae los espermatozoides. La molécula quimiotáctica es específica de la especie, por lo que solamente tiene efecto sobre los espermatozoides de su misma especie.

En los óvulos del erizo de mar, el espermatozoide penetra primero en una capa gelatinosa que envuelve al óvulo, hasta llegar a la envuelta vitelina de este, una delgada membrana situada inmediatamente por encima de la membrana plasmática del ovocito (v. fig. 8.4). En este punto, el saliente acrosomal del espermatozoide (v. fig. 8.5) libera una proteína de reconocimiento del óvulo que se fija a receptores específicos de la envuelta vitelina. Esto asegura que el óvulo solamente reconocerá los espermatozoides de su propia especie. Esto es importante en el ambiente marino, donde especies distintas, pero estrechamente emparentadas pueden frezar al mismo tiempo. Se han encontrado proteínas de reconocimiento semejantes en los espermatozoides de varias especies de vertebrados (incluidos los mamíferos), y probablemente se trata de una propiedad universal de todos los animales.

Tema clave 8.1

GENÉTICA Y DESARROLLO

Regulación del calcio en la fecundación

En los huevos de los animales, la fecundación induce el aumento de la cantidad de iones de calcio libres en el interior del citoplasma ovular. Este incremento del calcio intracelular libre regula los sucesos posteriores del desarrollo y resulta esencial para que este se produzca de forma normal en todos los taxones estudiados, aunque los mecanismos de control de los niveles de calcio varían. En algunos taxones, los iones de calcio se liberan desde reservas intracelulares, mientras que en otros el calcio penetra en la célula desde el exterior, a través de canales de calcio regulados eléctricamente (v. fig. 3.15). Algunos organismos combinan ambos sistemas. La señal del calcio puede producirse en un solo impulso, como ocurre en los cigotos de las medusas, las estrellas de mar y las ranas, o en una serie de impulsos estrechamente espaciados, como se ha visto en los nemertinos, los poliquetos y los mamíferos. Los investigadores pensaban que el patrón de señales del calcio podía variar como parte de la dicotomía desarrollística entre protostomados y deuterostomados, pero no es así. Incluso en una lista de taxones tan corta como la que hemos citado, los dos deuterostomos cordados muestran distintos patrones de liberación del calcio, lo que sugiere que los distintos patrones están relacionados más bien con el número y duración de los acontecimientos del desarrollo que requieren señales de calcio.

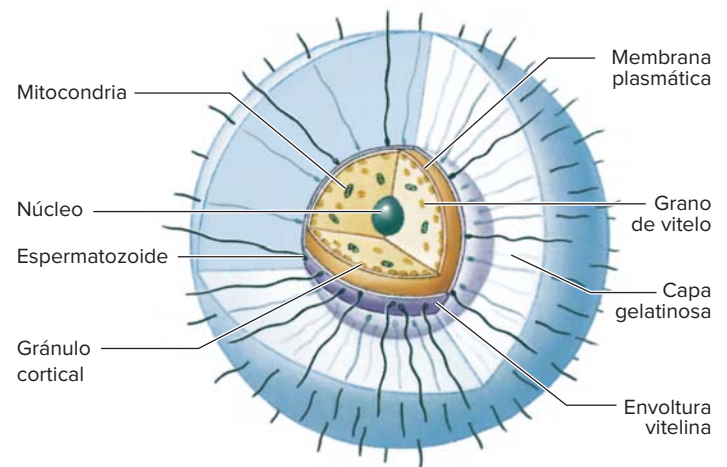


Figura 8.4 Estructura de un óvulo de erizo de mar en el momento de la fecundación.

Impedimento de la polispermia

En los invertebrados marinos, en el punto de contacto del espermatozoide con la envuelta vitelina aparece un **cono de fecundación** en el que se hunde posteriormente la cabeza del espermatozoide (v. fig. 8.5). Esto viene seguido inmediatamente por cambios importantes en la superficie del huevo, que bloquean la entrada de otros espermatozoides, ya que, especialmente en animales marinos, pueden rodear rápidamente el huevo en gran número (v. fig. 8.6). La entrada de más de un espermatozoide, o **polispermia**, debe evitarse porque la unión de más de dos núcleos haploides sería ruinosa para el desarrollo normal. La entrada de más de un espermatozoide produce un óvulo con un núcleo poliploide, que no puede someterse a una división normal: se forman más de dos husos mitóticos, por lo que los cromosomas se reparten de forma desigual entre las células hijas.

En el erizo de mar, la entrada en el óvulo del primer espermatozoide va seguida de modo instantáneo de un cambio de potencial eléctrico en la membrana ovular, que impide a los demás espermatozoides unirse a la membrana. A este fenómeno, llamado **bloqueo rápido**, le sigue la **reacción cortical**, en la que miles de gránulos corticales, repletos de enzimas y situados inmediatamente bajo la membrana del óvulo, se fusionan con ella y liberan su contenido en el espacio que queda entre dicha membrana y la envuelta vitelina (v. fig. 8.5). La reacción cortical crea un gradiente osmótico, por el que el agua fluye al interior de este espacio, elevando la envuelta y levantando así todos los espermatozoides unidos a ella, excepto el único que se ha fusionado a la membrana del óvulo. Una de las enzimas de los gránulos corticales hace que la envuelta vitelina se endurezca, por lo que pasa a denominarse **membrana de fecundación**. La membrana de fecundación actúa como una barrera física permanente para los espermatozoides. El bloqueo de la polispermia es ya completo. En la figura 8.6 se resume la secuencia temporal de todos estos sucesos. Los mamíferos tienen un sistema de seguridad similar, que se organiza en segundos tras la fusión de membranas del espermatozoide y el óvulo; aunque no hay una membrana de fecundación, la reacción cortical libera enzimas que modifican la superficie del óvulo para evitar que otros espermatozoides se fusionen.

Fusión de los pronúcleos y activación del huevo

Una vez que las membranas del huevo y del espermatozoide se han fusionado, este pierde su flagelo, que se desintegra. La envuelta nuclear se rompe, lo que permite a la cromatina del espermatozoide expandirse a partir de su estado de condensación extrema.

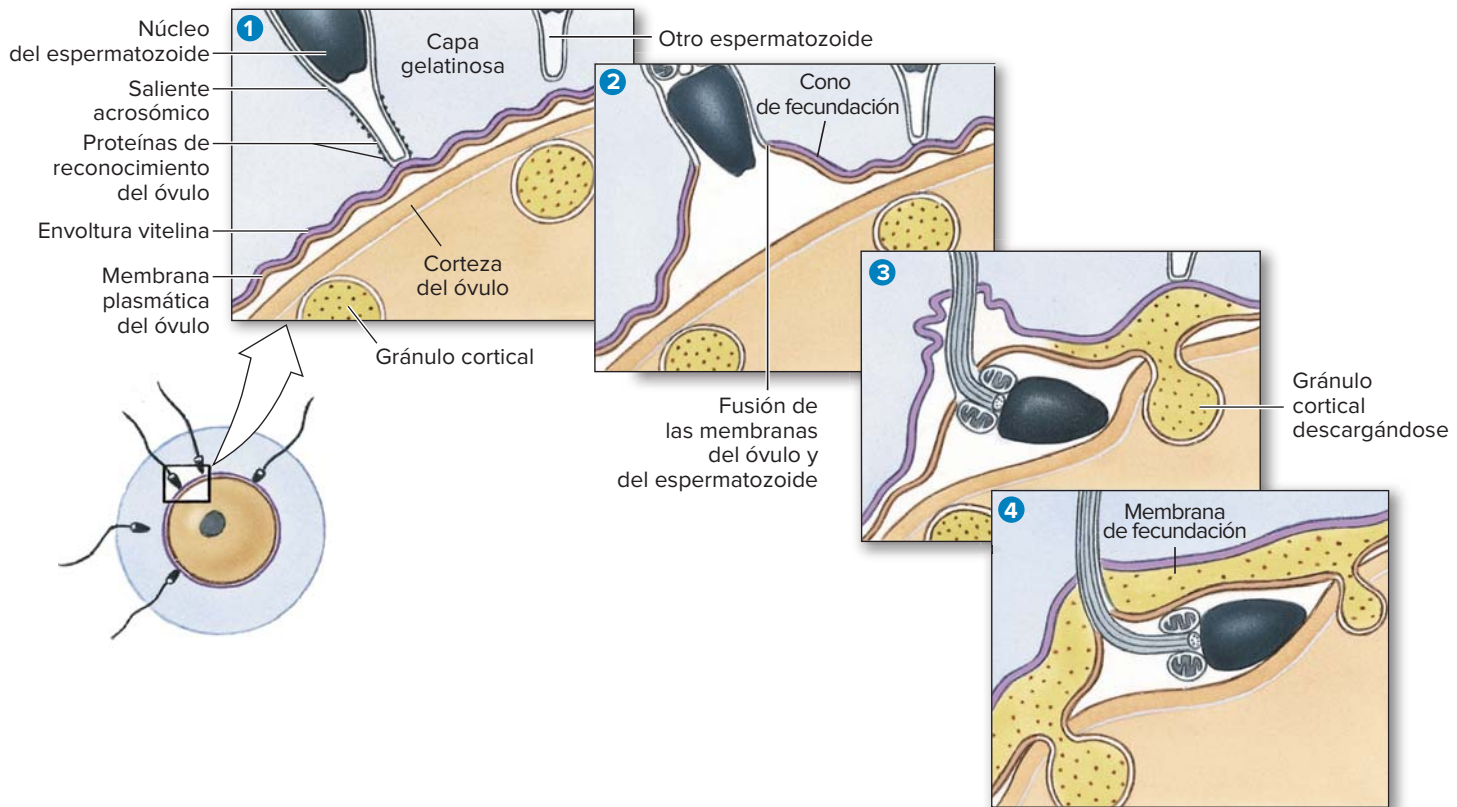


Figura 8.6 Secuencia del contacto y penetración de un espermatozoide en un óvulo de erizo de mar.

Este núcleo agrandado del espermatozoide, que recibe el nombre de **pronúcleo**, migra hacia el interior del óvulo, en busca del pronúcleo femenino. Su fusión forma el **núcleo del cigoto**, que es diploide. La fusión nuclear se lleva a cabo en unos 12 minutos en los huevos de erizo de mar (v. fig. 8.6), pero en los mamíferos requiere unas 12 horas.

La fecundación pone en marcha varios cambios importantes en el citoplasma del huevo, ahora llamado con propiedad cigoto, que se prepara así para la segmentación. Se eliminan uno o varios inhibidores que habían bloqueado el metabolismo, manteniendo el óvulo en un estado quiescente de animación suspendida. Inmediatamente se inicia una frenética síntesis de ADN y proteínas, para lo que se utiliza el abundante ARN mensajero almacenado previamente en el citoplasma del huevo. Los ARNm maternos codifican proteínas necesarias como actinas y tubulinas, para la división celular. La fecundación también desencadena una casi total reorganización del citoplasma, en el que se encuentran los determinantes morfogénicos que activarán o reprimirán genes específicos conforme avance el desarrollo embrionario. El movimiento del citoplasma recoloca los determinantes en nuevas y correctas disposiciones espaciales, esenciales para un desarrollo adecuado.

Las posiciones relativas de los factores de transcripción y los factores inductores dentro del citoplasma son importantes porque la célula cigoto gigante está a punto de sufrir una secuencia de divisiones celulares mitóticas llamada **segmentación**. Durante la segmentación, tanto el núcleo como el citoplasma se dividen, por lo que el citoplasma se reparte con cada división. Si ciertos ARNm, factores de transcripción y otros componentes citoplasmáticos se colocan en algunas células y no en otras, entonces los destinos posteriores de las células pueden ser restringidos por el contenido de estas. La segmentación ubica al cigoto en el largo camino hacia la multicelularidad, pero sin producir una masa uniforme de células.

¿Qué podemos aprender del desarrollo?

Los biólogos estudian el desarrollo por diferentes razones. Algunos estudios se centran en comprender cómo el cigoto, una única célula de gran tamaño, puede dar lugar a la multitud de partes corporales en un organismo. Comprender los mecanismos del desarrollo requiere saber cómo la segmentación divide el citoplasma, cómo interactúan las distintas

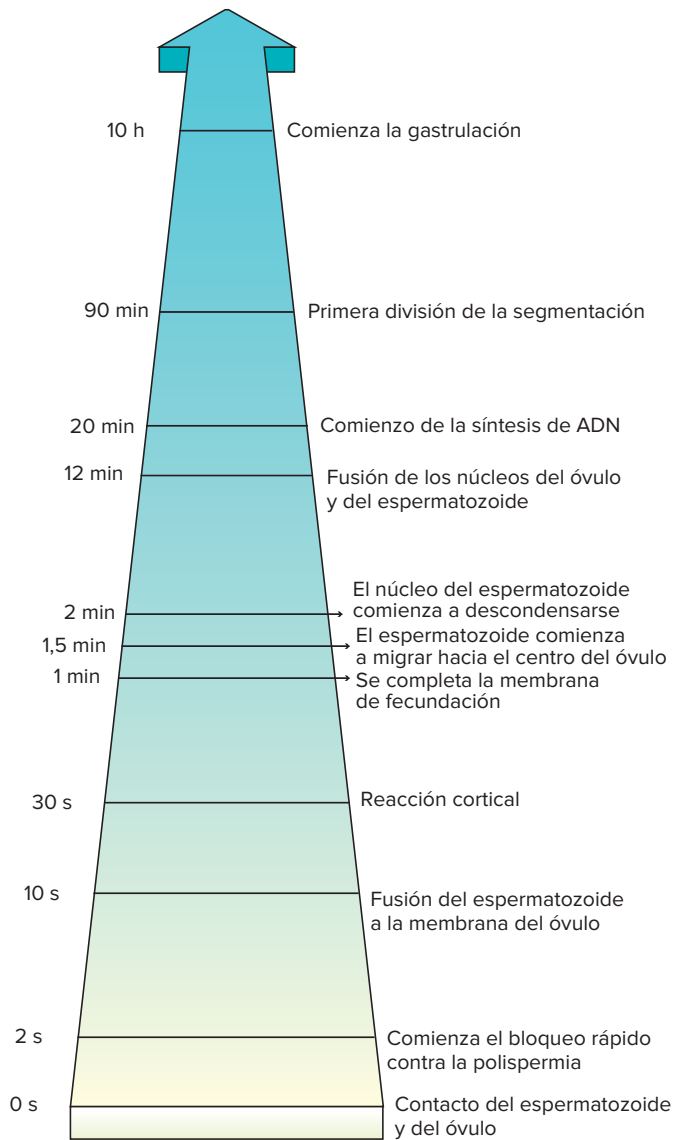


Figura 8.6 Secuencia temporal de los acontecimientos durante la fecundación y el desarrollo inicial en el erizo de mar.

células y cómo procede la expresión génica. Estos temas se tratan en la siguiente sección.

Otra razón para estudiar el desarrollo es buscar los rasgos comunes entre los organismos. Las características comunes en los mecanismos del desarrollo son discutidas en las secciones 8.7 y 8.9, pero también hay coincidencias entre los organismos en la secuencia de los sucesos del desarrollo. Todos los animales pluricelulares comienzan como cigotos y todos pasan por la segmentación y diversos estados subsecuentes. Los embriones de las esponjas, los caracoles y las ranas se diferencian en un momento determinado para dar lugar a adultos distintos. ¿Cuándo se produce esta divergencia? La variación en el desarrollo de los animales se inicia con los patrones de división cigótica. Los tipos de segmentación caracterizan a grupos particulares de animales, pero el tipo de segmentación varía con otras tres características de desarrollo para formar un conjunto de caracteres. Por tanto, es necesario comprender la segmentación y una visión general de una secuencia de de-

sarrollo después de la segmentación antes de poder describir los patrones de desarrollo de grupos particulares de animales.

8.3 SEGMENTACIÓN Y PRIMERAS FASES DEL DESARROLLO

Durante la segmentación, el cigoto se divide repetidamente para convertir la grande y pesada masa citoplásmica en un gran número de células llamadas **blastómeros**. No hay aumento de tamaño durante este periodo, solamente subdivisión de la masa, que continúa hasta que se alcanzan el tamaño normal de una célula **somática**. En esencia, el óvulo fecundado divide varias veces al citoplasma, de modo que las células se hacen cada vez más pequeñas a medida que las divisiones se producen. Al final de la segmentación, el cigoto se ha dividido en cientos o miles de células y se forma el estado de gástrula.

Antes de que comience la segmentación se puede observar un eje animal-vegetativo en el embrión. Este eje existe porque el vitelo, el alimento para el embrión en crecimiento, se encuentra solamente en un extremo, lo que establece la **polaridad** del embrión. El extremo con el vitelo es el **polo vegetativo**, y el opuesto el **polo animal** (v. fig. 8.7); el polo animal contiene fundamentalmente citoplasma y muy poco vitelo. El eje animal-vegetativo

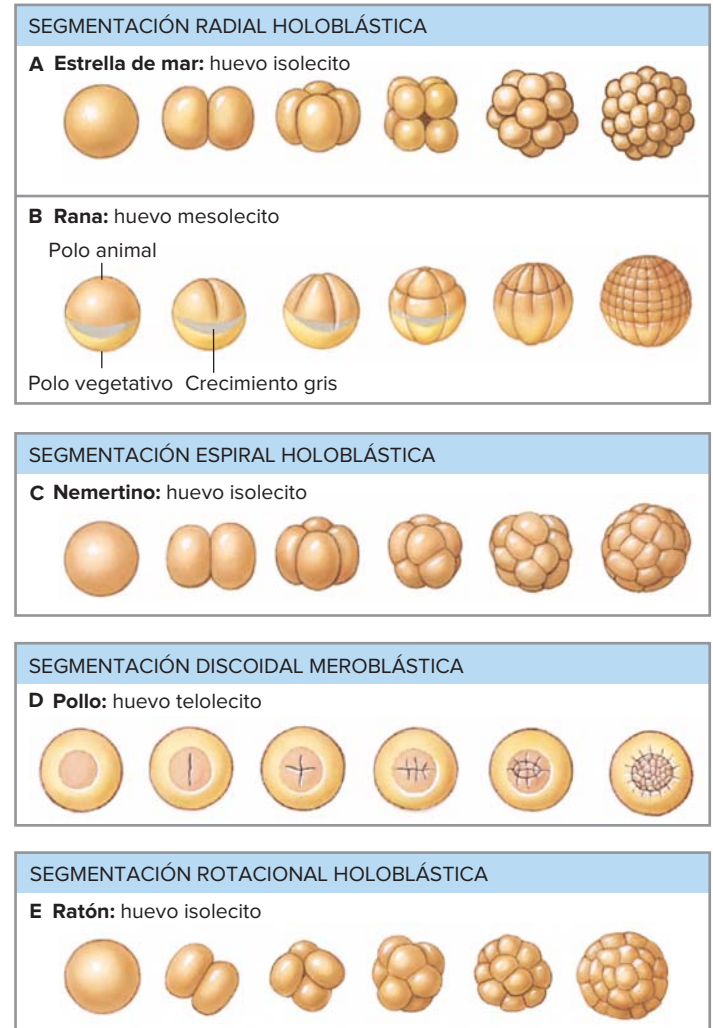


Figura 8.7 Desarrollo inicial de una estrella de mar, una rana, un nemertino, un pollo y un ratón. Las zonas amarillas en los diagramas representan el vitelo.

proporciona un sistema de referencia en el embrión. La segmentación es generalmente una secuencia ordenada de divisiones celulares de forma que una célula se divide para dar lugar a dos, cada una de las cuales se vuelve a dividir y forman cuatro, estas cuatro, ocho y así sucesivamente. Durante cada división, en la célula se hace patente un surco de segmentación. Este **surco de segmentación** puede ser paralelo o perpendicular al eje animal-vegetativo.

Cómo afectan a la segmentación la cantidad y la distribución del vitelo

La cantidad de vitelo en el polo vegetativo varía entre los distintos taxones. Se usan cuatro términos para describir la cantidad y ubicación del vitelo en el huevo. Los huevos con muy poco vitelo distribuido uniformemente (v. fig. 8.7A, C y E) se denominan **isolecitos** (gr. *isos*, igual, + *lekithos*, vitelo). Los huevos **mesolecitos** (gr. *mesos*, medio, + *lekithos*, vitelo) tienen una cantidad moderada de vitelo concentrada en el polo vegetativo (v. fig. 8.7B), mientras que los huevos **telolecitos** (gr. *telos*, extremo, + *lekithos*, vitelo) presentan una gran cantidad de vitelo densamente concentrado en el polo vegetativo (v. fig. 8.7D). Los huevos **centrolecitos** tienen una gran masa central de vitelo (v. fig. 8.8).

¿Por qué es importante la posición y la cantidad de vitelo en la segmentación? El vitelo es una mezcla de proteínas que nutre al embrión en desarrollo; puede ser muy denso. Cuando se forma un surco de segmentación, una membrana celular divide el citoplasma de una célula en dos células. El surco de segmentación tiene problemas para formarse cuando el citoplasma contiene vitelo muy denso. De los cuatro patrones de distribución de vitelo que se acaban de describir, ¿cuál se esperaría que interfiriera menos con la segmentación? Los huevos isolecitos tienen una pequeña cantidad de vitelo distribuido uniformemente por todo el citoplasma, por lo que deberían dividirse con mayor facilidad.

En algunas situaciones, el surco de segmentación no divide completamente el citoplasma del óvulo en cada división celular. Cuando hay mucho vitelo, la segmentación es **meroblástica** (gr. *meros*, parte, + *blastos*, germen), con las células sobre una masa de vitelo sin dividir (v. fig. 8.7D). La segmentación meroblástica es incompleta porque los surcos de segmentación no pueden progresar a través de la densa masa de vitelo, y se detienen en el límite entre el citoplasma y el vitelo subyacente. Cuando hay poco vitelo, los surcos de segmentación se extienden por completo a través del huevo en la **segmentación holoblástica** (gr. *holo*, completo, + *blastos*, germen) (v. fig. 8.7A, B, C y E).

La segmentación es un proceso crucial para el desarrollo, por lo que se utilizan diversos términos para describir patrones contrastantes. De acuerdo con la distribución del vitelo antes de la segmentación se clasifican en isolecito, mesolecito, telolecito o centrolecito. El grado en que la segmentación es capaz de dividir el citoplasma celular es holoblástica o meroblástica. La combinación de estos dos descriptores deja claro que es probable que se produzca un surco de segmentación completo en las células con poco vitelo o distribuido uniformemente; se espera una segmentación holoblástica en los huevos isolecitos o mesolecitos, pero no en los huevos telolecitos o centrolecitos.

Otro conjunto de términos se utiliza para discutir los ángulos y direcciones desde los cuales los surcos de segmentación dividen el citoplasma. Ilustramos cuatro descriptores de segmentación: radial, espiral, discoidal y rotacional. La segmentación rotacional puede distinguirse de los demás patrones por la disposición del surco de segmentación que se forma en la fase de la formación de las dos células para un embrión de ratón (v. fig. 8.7E) con la de los demás embriones (v. fig. 8.7A-D). La segmentación discoidal se produce cuando las células de segmentación forman un disco plano sobre una masa de vitelo como en la figura 8.7D. La división radial puede distinguirse de la espiral comparando las etapas de la formación de las ocho células de las estrellas de mar y las ranas que se muestran en las figuras 8.7A y B, respectivamente, con la etapa de la figura 8.7C, para el caso de los gusanos nemertinos. Obsérvese que en la división radial la capa superior de células se encuentra directamente encima de la capa inferior, mientras que en la división en espiral, la capa superior de células está ubicada en los espacios entre las células de la capa inferior. Estos aspectos de la segmentación se tratan con mayor detalle en la sección 8.7: «Patrones de segmentación».

El lector puede preguntarse cómo están distribuidos los patrones de segmentación en los animales. La segmentación holoblástica se produce en huevos isolecitos, y tiene lugar en los equinodermos, los tunicados, los cefalocordados, los nemertinos y la mayoría de los moluscos, así como en los marsupiales y los mamíferos placentarios, incluido el hombre (v. fig. 8.7A, C y E). Los huevos mesolecitos también se segmentan de forma holoblástica, pero la segmentación se produce más lentamente por el vitelo, dejando la zona vegetativa con unas pocas células grandes y llenas de vitelo, mientras que la zona animal presenta muchas células pequeñas. Los huevos de los anfibios (v. fig. 8.7B) ilustran este proceso.

La segmentación meroblástica tiene lugar en los huevos telolecitos y centrolecitos. En los huevos telolecitos de las aves, los reptiles, la mayoría de los peces, algunos anfibios, los moluscos cefalópodos y los mamíferos monotremas, la segmentación queda restringida al citoplasma de un estrecho disco sobre el vitelo (v. desarrollo del pollo en fig. 8.7D).

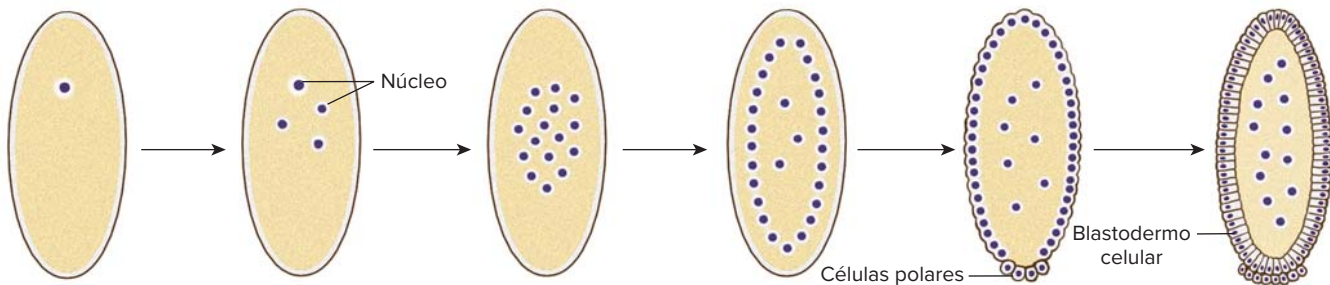


Figura 8.8 Segmentación superficial en un embrión de *Drosophila*. Al principio, el núcleo del cigoto se divide repetidamente en el endoplasma rico en vitelo, mediante mitosis pero sin citocinesis. Tras varias mitosis, la mayoría de los núcleos migran a la superficie, donde se separan mediante citocinesis dando lugar a células individuales. Algunos núcleos migran al polo posterior para formar las células germinales primordiales, llamadas células polares. Varios núcleos permanecen en el endoplasma donde regularán la degradación del vitelo. La etapa de blastodermo celular corresponde al estado de blástula de otros embriones.

Los huevos centrolecitos de *Drosophila* se someten a una **segmentación superficial** (v. fig. 8.8) en donde el vitelo, ubicado en el centro, restringe la segmentación al borde citoplasmático del huevo. Este patrón es muy raro, porque la división citoplásmica (citocinesis) no se produce hasta después de muchos episodios de división nuclear. Después de aproximadamente ocho divisiones mitóticas, sin división citoplásmica (lo que da lugar a 256 núcleos), los núcleos migran a la periferia del huevo, libre de vitelo. Unos pocos núcleos ubicados en el extremo posterior del cigoto quedan rodeados de citoplasma para formar células polares, que darán lugar a las células germinales del adulto. Después, toda la membrana celular del huevo se pliega hacia dentro, aislando cada núcleo en una única célula, lo que da como resultado una capa de células periféricas que rodea la masa central de vitelo (v. fig. 8.8). Como el vitelo es un impedimento para la segmentación, este proceso evita la división de este, limitando la partición del citoplasma a las zonas que no lo poseen.

La función del vitelo es nutrir al embrión. Cuando existe mucho vitelo, como en los huevos telolecitos, las crías muestran **desarrollo directo**, pasando del embrión a un adulto en miniatura. Cuando hay poco vitelo, como en los huevos isolecitos y mesolecitos, las crías forman diversos estados larvarios, capaces de alimentarse por sí mismos. En este **desarrollo indirecto**, las larvas son distintas de los adultos y deben pasar una metamorfosis hasta el cuerpo del adulto (v. fig. 8.9). Existe otra forma de compensar la ausencia de vitelo: en la mayoría de los mamíferos, la madre nutre al embrión mediante una placenta.

8.4 PANORÁMICA DEL DESARROLLO TRAS LA SEGMENTACIÓN

Blastulación

La segmentación subdivide la masa del cigoto hasta formar un grupo de células llamado **blástula** (gr. *blastos*, germen, + *ula*, pequeño) (v. fig. 8.10). En los mamíferos, el conjunto de células recibe el nombre de blastocisto (v. fig. 8.19E). En la mayoría de los animales, las células se disponen alrededor de una cavidad hueca llena de fluido (v. fig. 8.10) denominada **blastocoele** (gr. *blastos*, germen + *koilos*, cavidad). Una blástula hueca puede recibir el nombre de celoblástula para distinguirla de una estereoblástula maciza; la exposición general que ofrecemos aquí asume que la blástula es hueca. En el estado de blástula, el embrión se compone desde unos pocos cientos de células hasta varios miles, preparadas para el desarrollo subsecuente. Ha habido un gran incremento del contenido total de ADN, ya que cada uno de los núcleos de las numerosas células hijas contiene tanto ADN como el cigoto original. Sin embargo, el embrión no tiene ahora mayor tamaño que el cigoto. El citoplasma del huevo se ha dividido entre las células como se describió anteriormente, limitando potencialmente el destino de ciertas células.

La formación de un estado de blástula, con su única capa de células, tiene lugar en los animales pluricelulares. En todos los animales, el desarrollo continúa tras el estado de blástula hasta formar una o dos capas embrionarias más en el estado de gástrula. Estas capas embrionarias producen en último

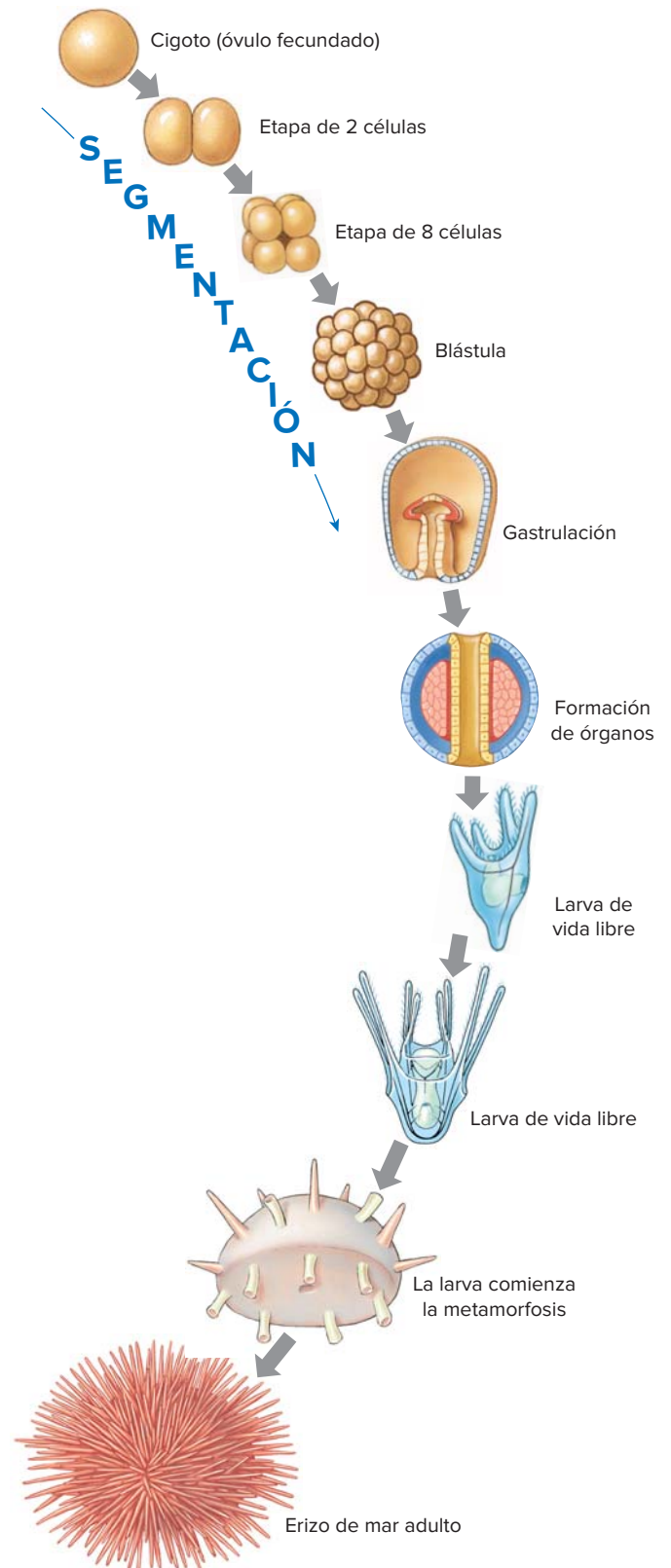


Figura 8.9 Desarrollo indirecto en un erizo de mar. La fecundación de un huevo de erizo es seguida por la segmentación, formando una masa de células. Esta masa se reacomoda para formar una capa de células que rodea una cavidad (etapa de blástula). En la siguiente etapa, se forman el tubo digestivo y más capas de tejido (gastrulación). Una vez que el tubo digestivo está presente, el embrión de erizo desarrolla un cuerpo larvario. La larva que nada libremente se alimenta y crece en las aguas superficiales del océano. La larva sufre una metamorfosis en un diminuto erizo de mar bentónico; el erizo se alimenta y crece, alcanzando la madurez sexual con esta forma corporal.

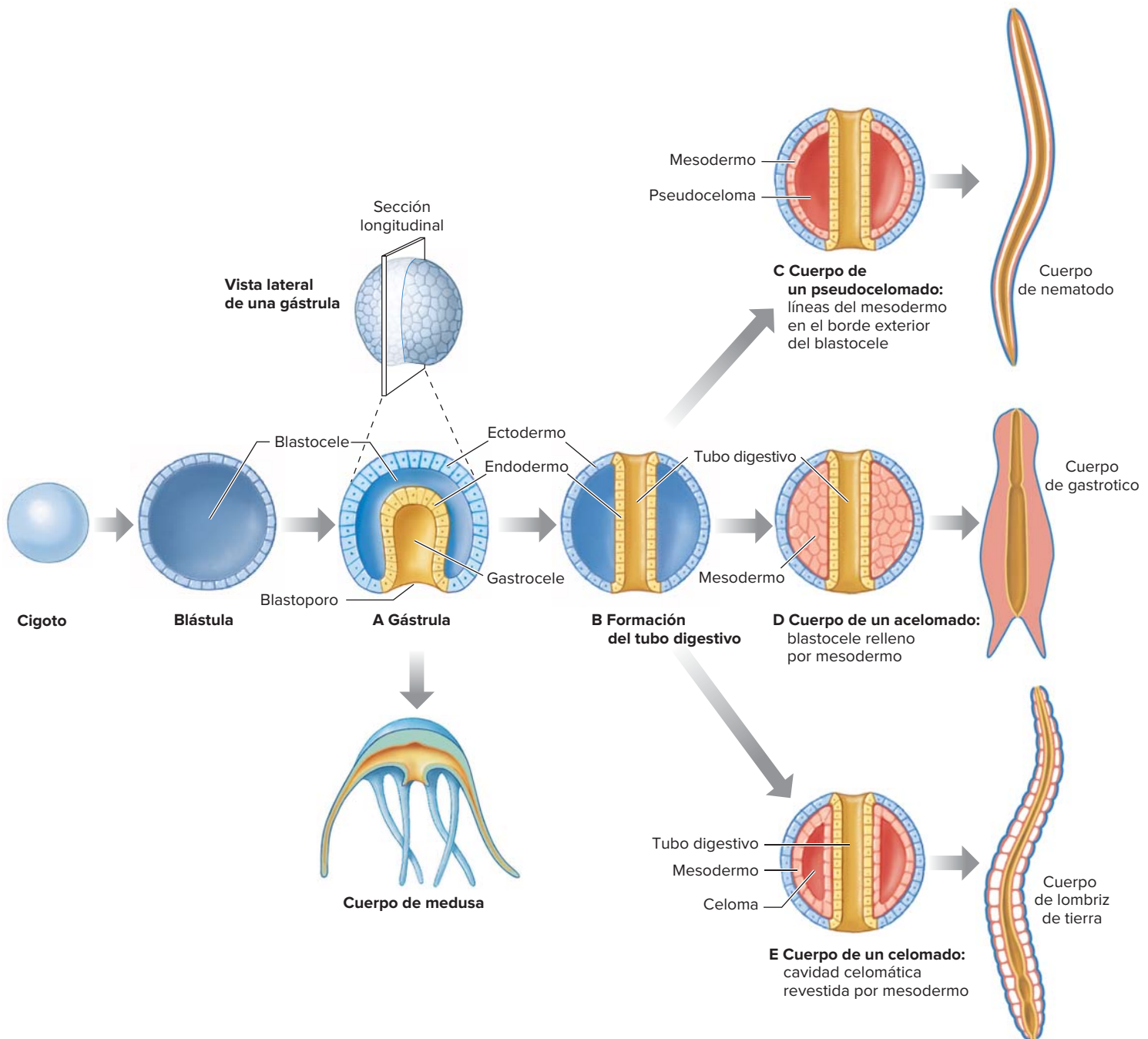


Figura 8.10 Secuencia generalizada del desarrollo que comienza con un cigoto. Todos los animales se desarrollan hasta una etapa de blástula; las flechas entre las etapas **A** y **E** ilustran posibles secuencias de desarrollo posteriores. Los estadios **A**, **C**, **D** y **E** corresponden a ejemplos generalizados de animales adultos resultantes de cada secuencia de desarrollo.

término todas las estructuras del cuerpo del adulto; los derivados de las capas embrionarias de los vertebrados se muestran en la figura 8.26.

Gastrulación y formación de dos capas embrionarias

La **gastrulación** convierte la blástula esférica en una estructura más compleja y forma una segunda capa embrionaria. Las capas se nombran capas germi-

nales y todas las partes subsiguientes del cuerpo se desarrollan a partir de una o más capas germinales. Comenzamos con una explicación general de cómo se forman las capas germinales. Para formar una segunda capa germinal (v. fig. 8.10), un lado de la blástula se dobla hacia dentro, mediante un proceso conocido como invaginación. Esta entrada hacia el interior continúa hasta que la superficie que se introduce se extiende aproximadamente hasta un tercio de la distancia en el blastocele, formando una nueva cavidad interna (v. fig. 8.10). Podemos imaginar un globo en el que hacemos presión por un lado; la parte que empujamos forma una cavidad. Esta cavidad interna es la

cavidad digestiva, denominada **arquénteron** (gr. *archae*, antiguo, + *enteron*, tubo digestivo) o **gastrocele** (gr. *gaster*, estómago, + *koilos*, cavidad). Se sitúa en el interior del blastocele, ahora reducido. La abertura del tubo digestivo, por la que comenzó el proceso, es el **blastoporo** (gr. *blastos*, germen, + *poros*, orificio).

El estado de **gástrula** (gr. *gaster*, estómago, + *ula*, pequeño) tiene dos capas: una externa que rodea al blastocele, llamada **ectodermo** (gr. *ecto*, externo, + *deros*, piel) y una capa interna, que tapiza el tubo digestivo, llamada **endodermo** (gr. *endon*, dentro, + *deros*, piel). Al formar una imagen mental del proceso del desarrollo, recuerde que los espacios o cavidades solamente pueden definirse por sus límites. Por ello, la cavidad digestiva es un espacio definido por el epitelio que la tapiza (v. fig. 8.10). Los colores utilizados para señalar las capas son estándar dentro de la biología del desarrollo: el ectodermo es siempre azul y el endodermo es siempre amarillo. Es importante usar esta convención para seguir el proceso de desarrollo.

Esta cavidad digestiva se abre solamente en el blastoporo, por lo que se califica de ciego o **tubo digestivo incompleto**. Cualquier cosa consumida por un animal con un tubo digestivo ciego debe ser digerida por completo o los restos deben ser expulsados por la boca. Ciertos animales, por ejemplo las anémonas de mar o los gusanos planos, tienen un tubo digestivo ciego. Sin embargo, la mayoría de los animales presentan un **tubo digestivo completo**, con una segunda abertura, el ano (v. fig. 8.10). El blastoporo forma la boca en algunos organismos, pero se convierte en el ano en organismos que muestran otro conjunto de rasgos. Estas diferencias se analizan en la sección sobre el desarrollo de protóstomos y deuteróstomos (v. sección 8.7).

Formación de un tubo digestivo completo

Cuando se forma un tubo digestivo completo, el movimiento hacia dentro del arquénteron continúa hasta que su extremo contacta con la pared ectodérmica de la gástrula. La cavidad del arquénteron se extiende a través del animal, y el ectodermo y el endodermo llegan a encontrarse. Esto da lugar a un tubo endodérmico, el digestivo, rodeado por el blastocele y dentro a su vez del tubo ectodérmico formado por la pared del cuerpo (v. fig. 8.10). El tubo endodérmico tiene ahora dos aberturas, el blastoporo y una segunda abertura sin nombre que se formó al unirse el arquénteron con el ectodermo (v. fig. 8.10).

Formación del mesodermo, la tercera capa embrionaria

La gran mayoría de los animales pluricelulares pasan de una blástula a una gástrula, con la formación de dos capas embrionarias. En una de las muchas incoherencias de la terminología biológica, no existe una denominación para los organismos con una sola capa embrionaria. Muchas esponjas se desarrollan hasta la etapa de blástula, y no más allá, por tanto, tienen solo una capa de células germinales. Sin embargo, investigaciones recientes indican que algunas esponjas desarrollan dos capas germinales. Los animales que poseen dos se llaman **diblásticos** (gr. *diploos*, doble, + *blastos*, germen). Son animales diblásticos las anémonas de mar y las medusas. La mayor parte de los animales tienen una capa embrionaria más y se conocen como **triblásticos** (lat. *tri*, tres, + *blastos*, germen).

La tercera hoja, el **mesodermo** (gr. *mesos*, medio, + *deros*, piel) se situará entre el ectodermo y el endodermo (v. fig. 8.10). El mesodermo se puede formar de dos maneras: a partir de una zona ventral cerca del labio del blastoporo aparecen unas células que proliferan en el espacio entre el arquénteron y la pared externa del cuerpo (v. fig. 8.19C), o bien la región central de la pared del arquénteron sobresale hacia fuera en el espacio entre el arquénteron y la pared externa del cuerpo (v. fig. 8.19A). Independientemente del método, las células iniciales del mesodermo proceden del endodermo. En unos pocos grupos, como los anfibios, parte de la tercera capa de

células procede del ectodermo; esto se conoce como **ectomesodermo** (gr. *ecto*, exterior, + *mesos*, medio, + *deros*, piel) para distinguirlo del verdadero mesodermo, formado a partir del endodermo.

Al final de la gastrulación, el ectodermo cubre al embrión, y el mesodermo y el endodermo se encuentran en su interior (v. fig. 8.10). Como resultado, las células tienen nuevas posiciones y nuevos «vecinos», con lo que las interacciones entre las células y las capas embrionarias generarán nuevos rasgos del modelo corporal.

Formación del celoma

Un **celoma** (gr. *koilos*, cavidad) es una cavidad corporal limitada completamente por mesodermo; la banda de mesodermo con su celoma interno se encuentra en el interior del espacio ocupado previamente por el blastocele (v. fig. 8.10). ¿Cómo ocurre esto? Durante la gastrulación, el blastocele es ocupado, parcial o totalmente, por el mesodermo. La cavidad celomática aparece en el mesodermo por uno de los dos siguientes procesos: **esquizocelia** o **enterocelia**. Estos métodos se tratan más adelante en la sección 8.7. Un celoma formado por esquizocelia es funcionalmente equivalente a otro formado por enterocelia. El proceso por el que se forma el celoma es un carácter heredado, por lo que puede usarse como indicio de ascendencia compartida (v. sección 8.8).

Cuando se completa la formación del celoma, el cuerpo tiene tres capas embrionarias y dos cavidades (v. fig. 8.10). Una cavidad es el tubo digestivo, y la otra es la cavidad celomática, llena de líquido. El celoma, limitado por paredes mesodérmicas, ha ocupado por completo el blastocele. El mesodermo que rodea al celoma producirá eventualmente capas de músculos, entre otras estructuras. Todas las estructuras del adulto derivan de una de las tres capas germinales.

El celoma tiene diversas funciones, desde amortiguar y proteger el intestino hasta funcionar como esqueleto hidrostático en animales, tal es el caso de las lombrices de tierra; el esqueleto hidrostático evita el cambio de forma por carecer de una cubierta rígida. En algunos animales que carecen de celoma, se forma una cavidad llena de líquido que permite que el blastocele embrionario persista hasta la edad adulta. Esta cavidad se llama **pseudoceloma** (gr. *pseudés*, falso, + *koilos*, cavidad; v. sección 8.7: «Formación del mesodermo y del celoma»). El desarrollo por procesos diferentes de una cavidad llena de fluido alrededor del intestino sugiere que en los animales esta estructura es importante.

8.5 MECANISMOS DE DESARROLLO Equivalencia nuclear

¿Cómo genera el embrión en desarrollo la multitud de tipos celulares de un organismo multicelular desde el punto de partida del simple núcleo diploide del cigoto? Para muchos embriólogos del siglo XIX, solamente parecía haber una respuesta posible: conforme se sucedían las divisiones celulares, el material hereditario tenía que dividirse desigualmente entre las células hijas. Según esta idea, el genoma se iba rompiendo gradualmente, aislándose en unidades cada vez más pequeñas hasta que finalmente quedaba solamente la información necesaria para los rasgos característicos de un único tipo celular. Esto se conoció como la hipótesis de Roux-Weismann, en honor de los dos embriólogos alemanes que desarrollaron el concepto.

Sin embargo, en 1892 Hans Driesch descubrió que si se separan las dos células de un embrión de erizo de mar, ambas daban lugar a larvas normales. Driesch dedujo que ambas células contenían toda la información genética del cigoto original. Sin embargo, esto no fue suficiente para muchos, ya que todavía gran cantidad de embriólogos pensaron que, incluso aunque todas las células contuvieran genomas completos, los núcleos deberían modificarse progresivamente de alguna manera, para deshacerse de la información que no fuera necesaria en el desarrollo de células especializadas.

Con el cambio de siglo, Hans Spemann introdujo un nuevo punto de vista para comprobar la hipótesis de Roux-Weismann. Spemann puso ligaduras de cabello humano alrededor de huevos de tritón cuando estaban a punto de dividirse; las apretó hasta que los huevos estaban casi, pero no del todo, separados en dos mitades. El núcleo quedaba solamente en una mitad del huevo parcialmente dividido; el otro lado permanecía anucleado, conteniendo solamente citoplasma. El cigoto completó su primera división de segmentación solamente en el lado que contenía el núcleo; la mitad anucleada permanecía sin dividirse. Eventualmente, cuando el lado nucleado se había dividido en 16 células, uno de los núcleos de la segmentación emigró atravesando el delgado puente citoplásmico hasta el lado anucleado. Inmediatamente este lado empezó a dividirse y se desarrolló normalmente.

Tema clave 8.2

GENÉTICA Y DESARROLLO

Huevos de erizo de mar

Los esfuerzos de Hans Driesch para alterar el desarrollo del huevo fueron descritos poéticamente por Peattie: «He aquí a Driesch sujetando entre dos placas de vidrio huevos del erizo de mar favorito de Loeb, apretándolos, rompiéndolos y deformándolos de todos los modos posibles. Y cuando finalmente dejó de abusar de ellos, iniciaron su desarrollo normal y ordenadamente. ¿Se puede concebir una máquina, preguntaba Driesch, que pudiera ser volcada, sus partes desarmadas y trasladadas, y que todavía funcionara con normalidad? Es inimaginable. Pero podemos decir del huevo, fecundado o no, que aloja vida latente, con todas las potencialidades presumidas por Aristóteles y con todos los sueños del escultor sobre las formas, sí, y con todo el poder de su brazo». De Peattie, D. C. 1935. *An Almanac for Moderns*. New York, G. P. Putnam Sons.

Sin embargo, a veces Spemann observó que la mitad nucleada del embrión se desarrollaba solamente como una especie de esfera anormal de un tejido «gelatinoso». La explicación, según descubrió Spemann, depende de la posición de la media luna gris o creciente gris, un área libre de pigmentos que aparece en la figura 8.7B. El creciente gris es necesario para el desarrollo normal porque es el precursor del organizador de Spemann del que se habla en la introducción de este capítulo.

El experimento de Spemann demostró que cada blastómero contiene suficiente información genética para el desarrollo de un animal completo. En 1938 propuso otro experimento que demostraría que incluso las células somáticas de un adulto contienen un genoma completo. El experimento, que Spemann calificó de «algo fantástico» para la época, supondría extraer el núcleo de una célula huevo y sustituirlo por el núcleo de una célula somática de un individuo distinto. Este proceso se conoce como «transferencia nuclear de células somáticas» o TNCS. Si todas las células contuvieran la misma información genética que el cigoto, el embrión debería desarrollarse como un individuo genéticamente idéntico a aquel del que procedía el núcleo. Hubo que esperar varias décadas para resolver las dificultades técnicas, pero el experimento se llevó a cabo con éxito en anfibios, y hoy puede realizarse en diversos animales. Actualmente, el proceso se conoce familiarmente como **clonación** (gr. *klon*, gemelo). Uno de los mamíferos clonados más famosos, la oveja Dolly, obtuvo el material genético de su núcleo, de las glándulas mamarias de una oveja de seis años de edad.

Los clones de mamíferos a menudo no se desarrollan y, cuando el desarrollo es exitoso, los adultos clonados tienden a ser poco saludables debido a la expresión anormal de los genes. Estos problemas limitan

la utilidad potencial de la clonación en mamíferos. Sin embargo, la clonación terapéutica tiene más aplicaciones potenciales médicas. El objetivo de la clonación terapéutica es producir un linaje de células indiferenciadas capaces de generar muchos tipos de células. Estas células indiferenciadas, llamadas **células madre embrionarias**, pueden utilizarse para reemplazar las células dañadas en pacientes gravemente enfermos. Las células madre obtenidas por el método TNCS son genéticamente idénticas a otras células del paciente, evitando así cualquier rechazo de tejido. La clonación terapéutica es un área de investigación muy activa porque durante el desarrollo y de forma natural, las células indiferenciadas se producen solo durante un tiempo limitado. Como se verá en breve, el tipo de células en las que pueden desarrollarse es limitado, una vez que se fija el destino de desarrollo de las células.

Recientemente, los científicos descubrieron que los tejidos de ciertos órganos de individuos adultos, como el cerebro, el hígado y los órganos reproductores, contienen células indiferenciadas llamadas células madres adultas. La utilidad potencial terapéutica de estas células es limitada por su rareza relativa y por lo que parece ser un número pequeño de futuras divisiones posibles para estas células. Los investigadores se preguntan si el destino de estas células se limita a los tejidos de los que proceden o si las células pueden diferenciarse en otros tipos de células, por ejemplo, una célula de hígado en una célula de corazón. El uso de las **células madre adultas** o células madre producidas por TNCS evita la controversia ética asociada con el uso de células madre embrionarias. Las células madre embrionarias suelen cultivarse a partir de los óvulos humanos donados para la investigación y fecundados en el laboratorio.

Si todos los núcleos son equivalentes, ¿qué hace que algunas células se desarrollen como neuronas y otras como células musculares? En la mayoría de los animales, excepto en los insectos, hay dos formas fundamentales por las que las células alcanzan diferentes destinos durante el desarrollo: (1) separación citoplásmica de moléculas determinantes durante la segmentación y (2) interacción entre células vecinas (interacciones inductivas). Todos los animales utilizan ambos mecanismos en cierta medida para producir distintos tipos celulares. Sin embargo, en algunos animales, la especificación citoplásmica domina en el desarrollo temprano, mientras que en otros las interacciones inductivas prevalecen durante todo el desarrollo.

El destino de la mayoría de las células es de forma secuencial: al principio del desarrollo de un embrión una célula se convierte en ectodermo, endodermo o mesodermo, y luego cada una de estas capas germinales forman derivados particulares. Por ejemplo, las células de la piel, los ojos y los nervios se derivan solo de las células ectodérmicas. Las células de la piel deben producir proteínas diferentes a la de las células del ojo o de las células nerviosas, y a la vez las proteínas deben producirse en momentos particulares.

¿Cómo se limita la producción de determinadas proteínas para cada tipo de células en determinados momentos, asegurando, por ejemplo, que las células del ojo produzcan proteínas de la córnea y no proteínas del hígado? Una forma de controlar la producción es tener solo ciertos ARNm o proteínas presentes en el citoplasma. Otra forma es regular el tiempo de la expresión de los genes. Los genes están regulados mediante factores de transcripción que se unen a las regiones promotoras y a las potenciadoras adyacentes cuando la ARN polimerasa inicia la transcripción. De esta manera, los factores de transcripción y los potenciadores determinan dónde, cuándo y cuánta proteína se produce en la transcripción.

Un gen puede tener más de un potenciador, de modo que cada potenciador funciona en diferentes tipos de células. Por ejemplo, el gen *Pax6*, en los ratones, tiene un potenciador para las células del páncreas y otro para las células del ojo. En ciertos tipos de células,

puede requerirse una combinación de potenciadores; los dos ejemplos de *Pax6* del ratón que se acaban de dar requieren más de un potenciador. Los potenciadores pueden activar un promotor o reprimirlo, por lo que los potenciadores pueden ser «potenciadores negativos» o silenciadores.

Los factores de transcripción actúan a mayor escala que los potenciadores y pueden unirse a las regiones potenciadoras o directamente a las regiones promotoras para controlar la transcripción. Al igual que los potenciadores, los factores de transcripción pueden reprimir o activar la transcripción. De esta manera, el destino de las células puede estar determinado por múltiples factores que interactúan entre sí, como los promotores, los potenciadores y los factores de transcripción, activando y desactivando la producción de determinadas proteínas en patrones muy estructurados.

Especificación citoplásmica

El citoplasma del huevo fecundado no es homogéneo. Contiene componentes morfogénicos distribuidos de manera desigual, como los ARNm y las proteínas, que actúan como enzimas o como factores de transcripción. Estos componentes pueden estar unidos al citoesqueleto. A medida que avanza la segmentación, los ARNm y las proteínas se reparten de manera desigual entre las nuevas células resultantes (blastómeros). Así pues, el destino de cada célula queda especificado por el tipo de citoplasma que adquiere en la segmentación, e incluso las células aisladas se diferencian a lo largo del camino dictado por los componentes citoplasmáticos. La especificación citoplásmica, a veces llamada especificación autónoma, provoca el desarrollo de un embrión formado como un mosaico. El término «mosaico» se utiliza porque el embrión parece estar compuesto de partes que se desarrollan de manera independiente (v. sección 8.7: «Desarrollo de los protostomados»).

La especificación citoplásmica es especialmente evidente (y fácilmente observable) en algunas especies de tunicados en los que el huevo fecundado contiene hasta cinco tipos de citoplasma de distintos colores (v. fig. 8.11). Estos citoplasmas coloreados se separan en diferentes blastómeros que forman, en consecuencia, distintos tejidos y órganos. Por ejemplo, el citoplasma amarillo da lugar a células musculares, mientras que el citoplasma ecuatorial gris produce la notocorda y el tubo neural. El citoplasma claro forma la epidermis larvaria y el citoplasma vegetativo gris (no visible en fig. 8.11) da lugar al tubo digestivo.

Ahora sabemos que el citoplasma amarillo da origen a las células musculares por la presencia del ARNm macho-1. El ARNm macho-1 codifica un factor de transcripción que activa otros genes que determinan la formación de músculo en las células que descendieron de las células del citoplasma amarillo. Sin embargo, no todas las células

descendientes producen músculos; las que están en contacto con las células cuyos descendientes producirán el intestino son dirigidas o inducidas a un destino diferente por un proceso llamado especificación condicional.

Especificación condicional

La especificación condicional difiere de la especificación citoplásmica o autónoma porque el destino de una célula no se fija hasta que recibe información posicional de las células vecinas. La célula es inducida a un destino particular por la interacción entre las células. La **inducción** es la capacidad que tienen algunas células de provocar una respuesta de desarrollo, como un cambio en la forma o el destino de la célula, en otras células. Por ejemplo, la formación del pelo o de las plumas se produce cuando la epidermis derivada del ectodermo responde a los inductores de la dermis subyacente derivada del mesodermo. Si bien la interacción requiere un inductor y un **ejecutor**, las interacciones pueden ser recíprocas **en el sentido de que los tejidos se influyen mutuamente**. Los inductores actúan a través de la interacción entre las proteínas de la superficie de las células adyacentes, **o a través de** moléculas difusoras que viajan entre las células. Esas moléculas se denominan factores de crecimiento y diferenciación. La difusión de las moléculas lejanas de la agrupación de las células fuente produce un gradiente en la fuerza de la señal disponible para la célula que responde. En algunos casos, para una respuesta se requiere un umbral del nivel de intensidad de la señal.

Los experimentos clásicos de inducción, citados al principio de este capítulo, fueron documentados por Hans Spemann y Hilde Mangold en 1924. Una característica fundamental de estos experimentos fue el uso de salamandras con pigmentos corporales de diferentes colores para poder distinguir los tejidos del donante y del receptor (huésped). Cuando un pedazo del labio dorsal del blastoporo de una gástrula de salamandra se traslada a una posición lateral o ventral en otra gástrula, se invagina y desarrolla una notocorda y somitos musculares. También induce al ectodermo del *hospedador* a formar un tubo neural. Eventualmente se desarrolla un sistema completo de órganos donde se ha colocado el injerto, que puede crecer hasta formar un embrión secundario casi completo (v. fig. 8.12). Esta criatura está compuesta en parte de tejido injertado y en parte de tejido inducido por el injerto.

Pronto se descubrió que *solo* los injertos del reborde dorsal del blastoporo son capaces de inducir la formación de un embrión secundario completo o casi completo. Esta zona corresponde a áreas presuntivas de la notocorda, somitos musculares y placa precordioide (v. sección 23.2: «Notocorda»). Y también se ha sabido que solamente el ectodermo del huésped puede desarrollar un sistema nervioso en el injerto, y que la capacidad reactiva es máxima en el estado precoz de gástrula y declina cuando el embrión recipiéndario se hace más viejo.

Spemann llamó **organizador primario** al área del reborde dorsal del blastoporo, puesto que esta era la única región capaz de inducir el desarrollo de un embrión completo en el huésped. Asimismo, llamó al proceso **inducción primaria**, porque creyó que se trataba del primer suceso inductivo del desarrollo. Estudios posteriores demostraron que muchos otros tipos celulares se originan por interacciones inductivas, un proceso denominado **inducción secundaria**.

Generalmente las células que se han diferenciado actúan como inductoras de otras, indiferenciadas y adyacentes. La secuencia temporal es importante. Una vez que un inductor primario pone en marcha un patrón específico de desarrollo de un tejido, le siguen numerosas inducciones secundarias. Lo que resulta es un patrón secuencial de desarrollo que implica no solo a inductores, sino también a movimientos celulares, cambios en las propiedades adhesivas de la célula y proliferación celular. No hay un patrón de control general que dirija el desa-



Figura 8.10 Segmentación bilateral en embriones de ascidia. La primera división de la segmentación reparte el citoplasma, distribuido asimétricamente, por igual entre los dos primeros blastómeros, estableciendo los futuros lados derecho e izquierdo del animal adulto. La simetría bilateral del embrión se mantiene en las divisiones subsiguientes.

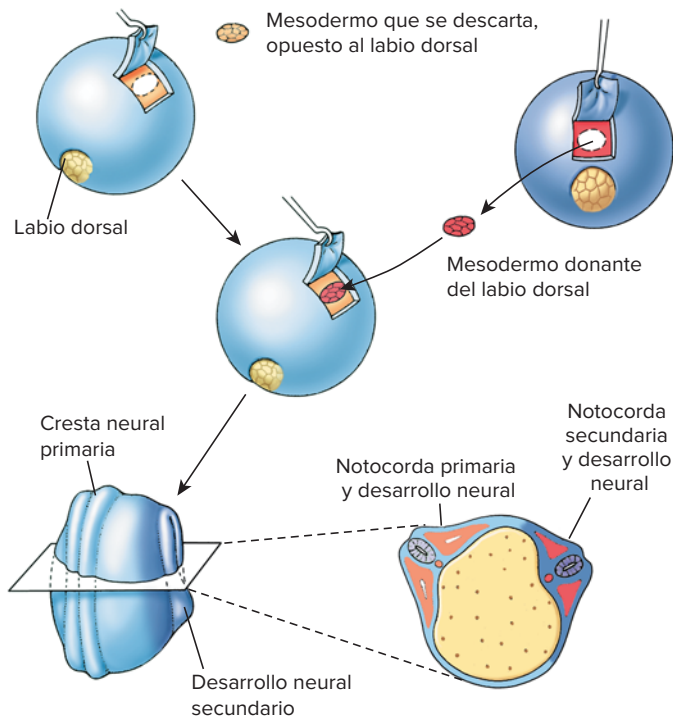


Figura 8.12 Experimento del organizador primario de Spemann y Mangold. El animal huésped no tenía pigmentación, pero el animal donante tenía una pigmentación oscura, por lo que la fuente del tejido podía ser determinada por el color.

rollo sino más bien una secuencia de patrones locales en los que cada paso en desarrollo es una subunidad del otro. Al demostrar que cada etapa de la jerarquía del desarrollo es un preliminar necesario para la siguiente, los experimentos de inducción de Hans Spemann se cuentan entre los acontecimientos más importantes de la embriología experimental.

Especificación sincitial

Un sincitio se produce cuando múltiples núcleos están rodeados por una sola membrana celular. Un ejemplo común de un sincitio es el huevo centrolecito típico del género de la mosca de la fruta *Drosophila* (v. fig. 8.8). En el desarrollo de los insectos, el sincitio se celulariza con el tiempo, pero algunos procesos de desarrollo se producen antes de este punto. La especificación sincitial es similar a la especificación condicional, pero las moléculas que influyen en el destino celular se difunden *dentro* del citoplasma de una sola célula grande y *no entre* células. Las especies de *Drosophila* son organismos modelo para los estudios de genética y de desarrollo, por lo que en los embriones sincitiales se descubrieron muchos principios de formación de patrones embrionarios.

8.6 EXPRESIÓN GÉNICA DURANTE EL DESARROLLO

Como cada célula, con escasas excepciones, recibe el mismo material genético, la especificidad y la inducción citoplasmáticas deben implicar la activación de diferentes combinaciones de genes en distintas células. Por tanto, la comprensión del desarrollo embrionario es, en último término, un problema de comprensión de los procesos genéticos implicados,

así que no es sorprendente que la genética del desarrollo se estudiara primero con las *Drosophila*. Estos estudios se han repetido en otros animales, como el nematodo *Caenorhabditis elegans*, el pez cebra *Danio rerio*, la rana *Xenopus laevis*, el pollo *Gallus gallus* y el ratón *Mus musculus*. Estas investigaciones sugieren que la epigénesis procede en tres estados generales: la formación de patrones, la determinación de posición en el cuerpo y la inducción de las extremidades y órganos adecuados para esa posición. Cada etapa está guiada por gradientes de productos génicos que funcionan como **morfógenos**. Los morfógenos son moléculas difusibles que crean un gradiente de concentración a medida que se alejan de una fuente. La posición de una célula dentro del gradiente de concentración de uno o más morfógenos determina su destino. Las células solo responden a concentraciones de morfógenos por encima de algún nivel del umbral.

Formación de patrones

La primera etapa en la organización del desarrollo de un embrión es la formación de patrones: determinación de los ejes anteroposterior, bilateral (izquierdo-derecho) y dorsoventral. Como Spemann demostró en salamandras, el eje anteroposterior del embrión está determinado por el organizador de Spemann, localizado en el creciente gris del cigoto. En *Drosophila*, el eje anteroposterior está ya determinado incluso antes de la fecundación. Christiane Nüsslein-Volhard y sus colegas en Alemania encontraron que esta determinación se debe a un gradiente de ARNm segregado en el huevo por las células nodriza de la madre. Para formar células nodrizas, el ovocito se divide mitóticamente varias veces antes de la fecundación. Las células resultantes son genéticamente idénticas al ovocito y entre sí. Permanecen interconectadas y eventualmente contribuyen al ovocito con su citoplasma y sus componentes. En las células nodrizas, un ARNm está implicado en la especificación de la región anterior del embrión que posteriormente formará la cabeza, se transcribe a partir de un gen llamado *bicoide* en las células nodriza. Tras la fecundación del óvulo, el ARNm *bicoide* se traduce en una proteína morfógena llamada *bicoide* (escrito en redonda, no en cursiva) que se une a ciertos otros genes. A su vez, los productos de estos genes inician una reacción en cascada que en último término provoca la aparición de las estructuras anteriores apropiadas.

Otro gen, llamado *nanos*, está involucrado en la especificación de la región posterior del embrión destinado a convertirse en la región abdominal de la larva. Los genes *bicoide* y *nanos* son dos de los aproximadamente 30 genes maternos que controlan la formación de patrones en el embrión, y permiten a una mosca distinguir su cabeza de su cola. Los embriones mutantes *bicoides* que no producen el morfógeno se desarrollan sin cabeza; los que no producen *nanos* carecen de abdomen. Algunos determinan el eje dorsoventral que permite a la mosca distinguir su región dorsal y ventral. El gen *short gastrulation* conduce al desarrollo de estructuras ventrales, como el cordón nervioso. Evidentemente, la naturaleza heterogénea del óvulo es crucial para el desarrollo: los gradientes en los morfógenos proporcionados por la madre definen los ejes para el desarrollo posterior, momento en el que se activan los genes cigóticos en los núcleos embrionarios.

Uno de los descubrimientos más interesantes de la genética del desarrollo ha sido que los genes del desarrollo de los vertebrados y de otros muchos animales son similares a los de *Drosophila*; se mantienen en una amplia gama de animales. Hay un gen parecido a *bicoide* que interviene en la formación de patrones en los vertebrados. Sin embargo, en los vertebrados, dicho gen, denominado *Pitx2*, determina la posición de ciertos órganos internos en ambos lados del cuerpo. Las mutaciones del *Pitx2* en ranas, pollos y ratones pueden hacer que

el corazón y el estómago aparezcan en el lado derecho, en lugar del izquierdo. Tales mutaciones podrían ser también responsables de la inversión en la posición de órganos que a veces ocurre en los seres humanos. *Pitx2* es a su vez activado por una proteína producida por el gen *sonic hedgehog* (*Shh*), similar a un gen de *Drosophila* llamado *hedgehog* (el nombre «*hedgehog*», erizo o puercoespín en inglés, hace referencia al aspecto hirsuto de las moscas que carecen del gen. «*Sonic*» es el nombre de un personaje de videojuegos, *Sonic the Hedgehog*). En los vertebrados, *sonic hedgehog* está activo solamente en el lado izquierdo del extremo anterior de la línea primitiva (v. fig. 8.20). *Short gastrulation* también tiene su equivalente en los vertebrados, el gen *chordin*, que produce una de las proteínas del organizador de Spemann. En gran cantidad de organismos, los genes involucrados en el desarrollo a veces se le llaman «conjunto de herramientas genéticas».

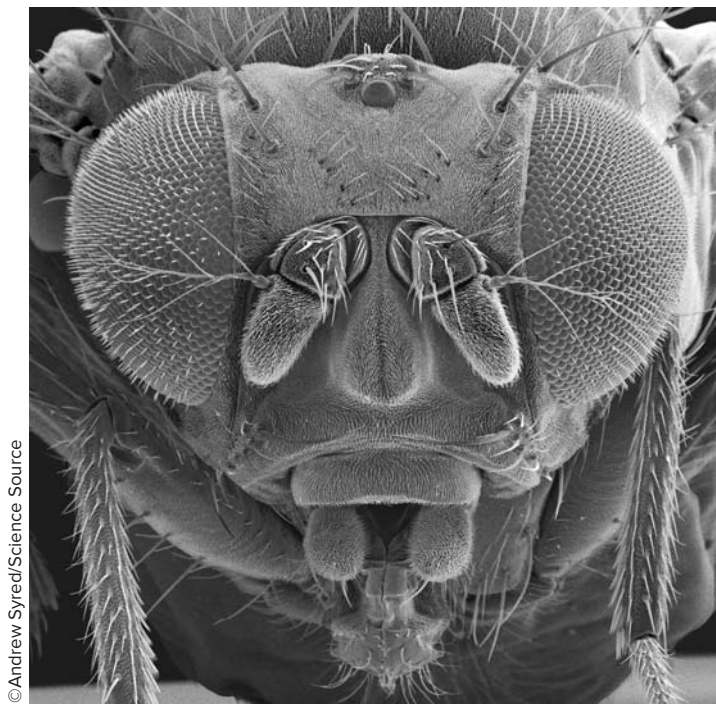
En *Drosophila*, al igual que en otros artrópodos, en los anélidos, en los cordados y en otros cuantos grupos hay un importante aspecto de la formación de patrones a lo largo del eje anteroposterior: la **segmentación**, también llamada **metamería**. La segmentación es la división del cuerpo en segmentos o metámeros (v. fig. 9.6). Los segmentos son idénticos al principio del desarrollo, pero más tarde la activación de diversas combinaciones de genes hace que cada segmento forme diversas estructuras. Por ejemplo, el segmento anterior de los embriones de insectos formará las antenas, los ojos y las piezas bucales, mientras que los segmentos posteriores darán lugar a las patas. Los segmentos son obvios en los insectos, pero en los cordados la segmentación solo es aparente en los somitos que producen estructuras como las vértebras y las bandas musculares repetidas de los peces (miómeros; v. fig. 24.23). En *Drosophila*, el número y orientación de los segmentos están controlados por **genes de la segmentación**. Hay tres clases de genes de la segmentación: genes «gap», «pair-rule» y

de «polaridad de los segmentos». Los **genes gap** se activan primero, y dividen al embrión en regiones como cabeza, tórax y abdomen. Los **genes pair-rule** dividen estas regiones en segmentos. Finalmente, los **genes de polaridad de los segmentos** como *hedgehog*, organizan las estructuras en cada segmento, de las anteriores a las posteriores.

Genes homeóticos y *Hox*

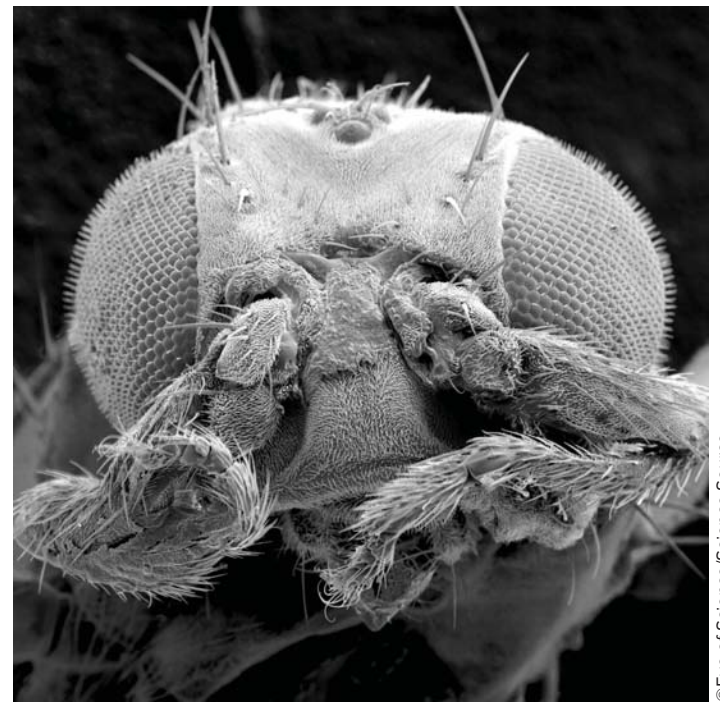
Los genes de la segmentación parecen regular la expresión de otros genes, asegurando que solo están activos en los segmentos adecuados. Estos genes específicos de los segmentos se denominan genes homeóticos. Las mutaciones de los genes homeóticos, o **mutaciones homeóticas**, producen la formación de apéndices u otras estructuras en zonas del cuerpo que no les corresponden. Por ejemplo, en *Drosophila*, el gen homeótico *Antennapedia*, que promueve el desarrollo de las patas, está activo normalmente solo en el tórax. Si una mutación homeótica activa el gen *Antennapedia* en la cabeza de una larva, el adulto tendrá patas en lugar de antenas (v. fig. 8.13). *Antennapedia* y otros genes homeóticos, así como muchos otros genes implicados en el desarrollo, contienen una secuencia de 180 pares de bases de ADN, llamada **homeobox**. La homeosecuencia produce la zona de una proteína por la que esta se une al ADN de otros genes, activando o bloqueando su expresión.

Hay otros genes, homeóticos o no, que se agrupan cerca de *Antennapedia* sobre el mismo cromosoma en *Drosophila* y que también incluyen una homeosecuencia. Los genes de estos grupos se denominan genes *Hom*. Los genes *Hom* no codifican extremidades u órganos concretos, sino que su función es especificar la situación en el cuerpo, a lo largo del eje anteroposterior. Es interesante que el orden de los genes *Hom* en el cromosoma sea el mismo que el orden en que se



© Andrew Syred/Science Source

A



© Eye of Science/Science Source

B

Figura 8.13 **A**, Cabeza de una mosca de la fruta con un par de antenas. **B**, Cabeza de una mosca de la fruta con un par de patas en el lugar en que normalmente se encuentran las antenas. El gen homeótico *Antennapedia* regula normalmente el segundo segmento torácico (con patas), pero la mutación dominante de este gen conduce a este extraño fenotipo.

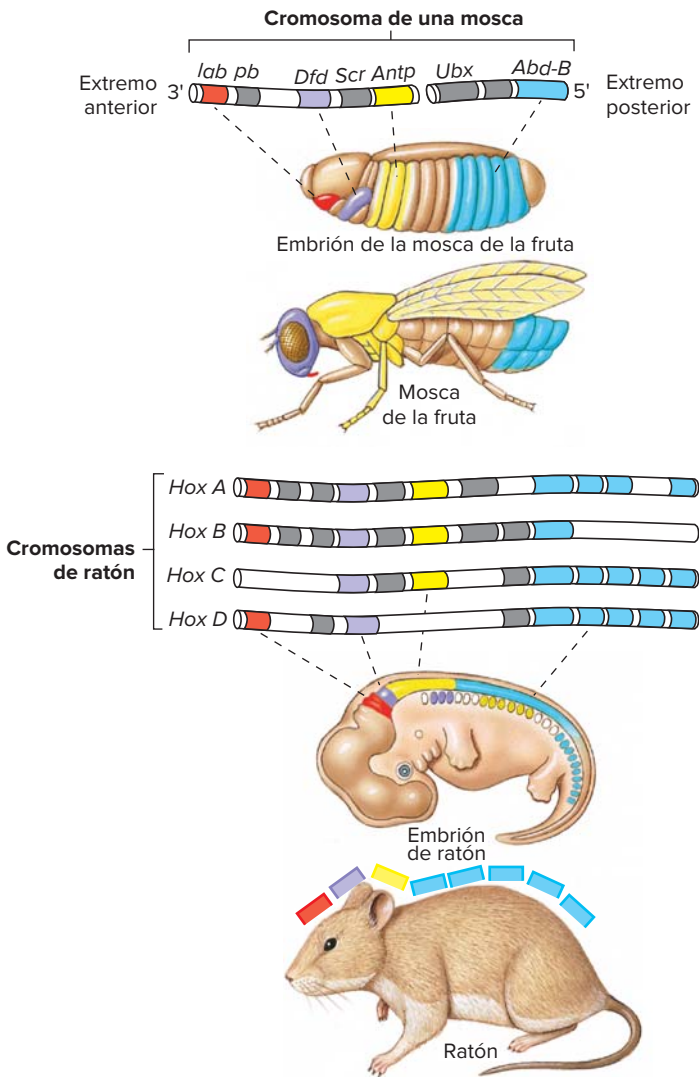


Figura 8.14 Homología de los genes *Hox* en insectos y mamíferos. Tanto en unos (mosca de la fruta) como en otros (ratón) controlan la subdivisión del embrión en regiones de distinto destino ontogénico a lo largo del eje anteroposterior. Los genes homeóticos se encuentran en un solo cromosoma de la mosca de la fruta y en cuatro cromosomas distintos en el ratón. Aparecen señaladas en color las homólogías entre ambos, y las partes del cuerpo en que se expresan. Las partes blancas denotan áreas en las que es difícil identificar homólogías. Los genes *Hox* mostrados aquí son solamente una pequeña parte de todos los genes homeóticos.

expresan a lo largo del cuerpo (v. fig. 8.14). Uno de los descubrimientos más interesantes de finales del siglo XX fue que existen genes similares a los *Hom* de *Drosophila* en otros insectos, al igual que en los cordados y en otros animales no segmentados, como las hidras y los nematodos. También existen en plantas y levaduras, y quizás en todos los eucariontes. En organismos distintos de *Drosophila*, tales genes se conocen como genes *Hox*, aunque actualmente todos los genes de este tipo se reúnen bajo esta denominación. La mayoría de los genes *Hox* aparecen agrupados sobre un cromosoma. Los mamíferos tienen cuatro grupos, cada uno en un cromosoma diferente, y cada uno con entre 9 y 10 genes *Hox* (v. fig. 8.14). Como en *Drosophila*, el orden de los genes *Hox* de un grupo es el mismo que el orden anteroposterior en que se expresan en el organismo.

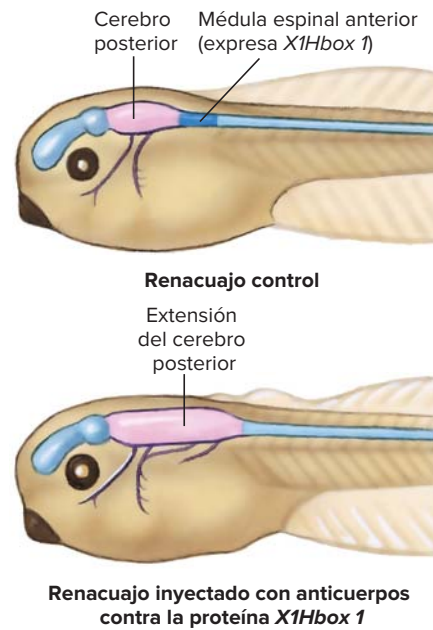


Figura 8.15 Alteración del desarrollo normal del sistema nervioso central de un renacuajo por la inhibición de una proteína reguladora de homeodominio. Cuando la proteína (codificada por una secuencia homeótica de ADN conocida por *X1Hbox 1*) fue inactivada por anticuerpos específicos contra ella, el área que debería haber formado la porción anterior de la espina dorsal se transformó en su lugar en la parte posterior del cerebro.

Morfogénesis de extremidades y órganos

Los genes *Hox* y otros genes de homeosecuencia también tienen un papel en la configuración de órganos y miembros concretos. Como se muestra en las figuras 8.14 y 8.15, por ejemplo, las regiones cerebrales y la identidad de los somitos están especificadas por determinados genes *Hox* y de homeosecuencia. Muchos otros genes del desarrollo que también están implicados en los patrones generales del cuerpo además contribuyen a conformar extremidades y órganos mediante la producción de gradientes de morfógenos. Un ejemplo, que ha sido estudiado por Cheryll Tickle y sus colegas en el University College de Londres, es la formación y el desarrollo de los esbozos de las extremidades en el pollo. Han descubierto que se puede inducir el crecimiento de un nuevo primordio de extremidad en el costado de un embrión mediante el implante de una bolita con factor de crecimiento de los fibroblastos (FGF, *fibroblast growth factor*). Este resultado supone que el desarrollo de los miembros se induce normalmente mediante la activación del gen para el FGF en las zonas adecuadas del organismo. El esbozo de miembro puede convertirse en un ala o en una pata según si el FGF se aplica en la parte anterior o en la posterior del pollo.

El FGF también contribuye a dar forma al miembro. Está segregado por células de la **cresta ectodérmica apical**, en el extremo del primordio. El FGF actúa como un morfógeno que crea un gradiente desde la cresta ectodérmica apical hasta la base del primordio. Este gradiente contribuye a establecer un eje proximodistal, uno de los tres ejes que guía el desarrollo de un miembro (v. fig. 8.16). Los dedos se desarrollan en el extremo del eje proximodistal con la mayor concentración de FGF. El eje anteroposterior está establecido por un gradiente de sonic hedgehog, y asegura que los dedos se formarán en el orden correcto. Finalmente,

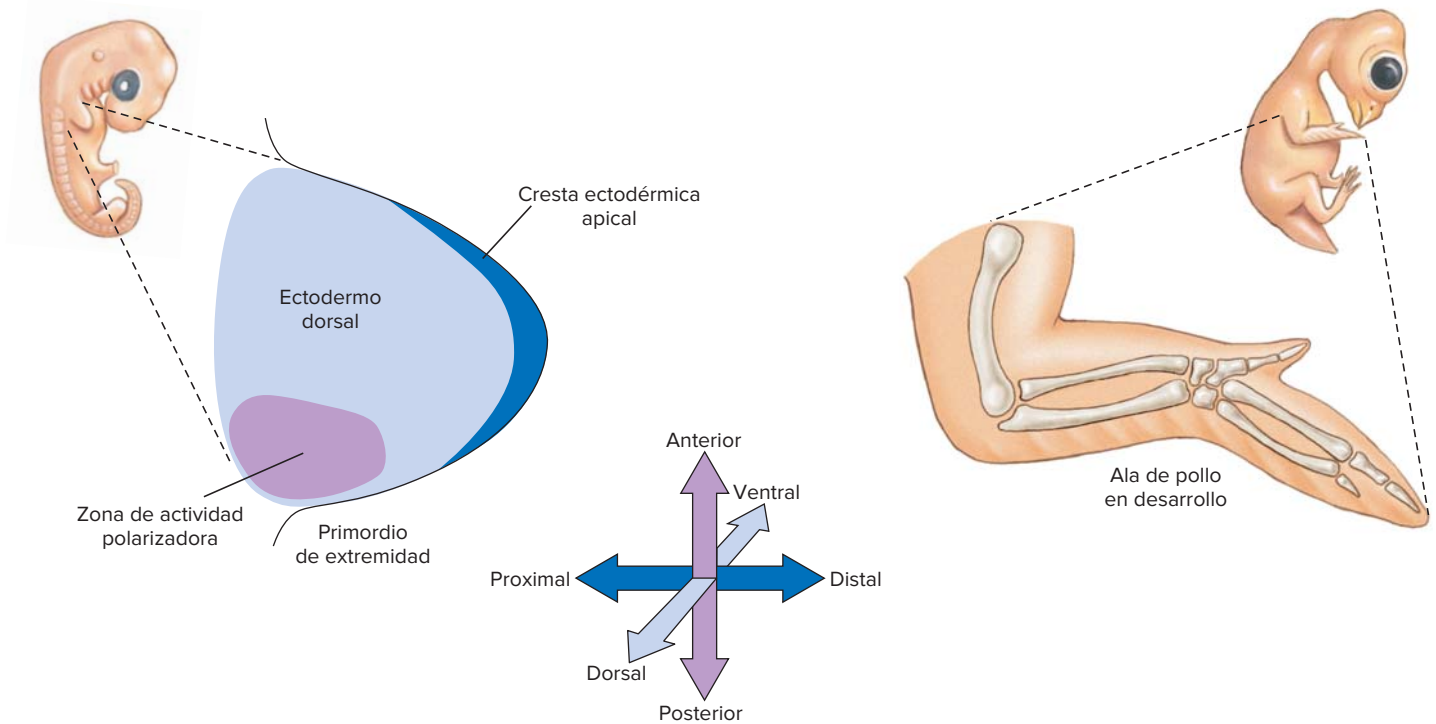


Figura 8.16 Morfogénesis de un esbozo de extremidad en un vertebrado. Se muestra el esqueleto del miembro en un pollo adulto para la comparación. Se establecen tres ejes en el primordio: un eje proximo-distal por el factor de crecimiento de fibroblastos (FGF) procedente de la cresta ectodérmica apical; un eje anteroposterior por la proteína sonic hedgehog procedente de la zona de actividad polarizadora; y un eje dorsoventral por la proteína Wnt7a procedente del ectodermo dorsal.

Wn7a, una proteína producida por un gen semejante al gen *wingless*, que controla la polaridad de los segmentos en *Drosophila*, contribuye a determinar el eje dorsoventral. Wn7a hace que el lado dorsal del ala o de la pata sea distinto del lado ventral.

8.7 PATRONES DE DESARROLLO EN ANIMALES

Hay 32 filos de animales, como se muestra en el cladograma de los filos de todos los animales dentro de la portada. Debido a que todos los taxones descienden de un ancestro multicelular común, se espera que se compartan algunos aspectos del desarrollo. ¿Qué aspectos del desarrollo se comparten? La etapa de la blástula en el desarrollo es una homología animal fundamental (v. cladograma de los filos de todos los animales). Todos los animales (metazoos), desde las esponjas hasta los cordados, producen algún tipo de blástula después de la segmentación.

Examine la base del cladograma en las guardas de la portada para encontrar el carácter «diblasticos». Este término se refiere a la formación de dos capas germinales, ectodermo y endodermo, durante el desarrollo, como en los placozoos, cnidarios y ctenóforos. Los cnidarios, como las anémonas de mar, los corales y las medusas, son familiares para la mayoría de la gente, pero los placozoos y los ctenóforos son menos conocidos. La biología de los miembros de todos los filos de animales se describe en los capítulos 12 a 28.

Examine la base del cladograma en las guardas de la portada para encontrar el carácter «triblastico bilateral». El término «triblastico» se refiere a la formación de tres capas germinales durante el desarrollo: ectodermo, endodermo y mesodermo. Veintiocho filos de animales com-

parten esta característica de desarrollo. Estos filos también presentan simetría bilateral, lo que significa que solo un plano de simetría las divide en dos mitades que son imágenes espejo de cada una. La simetría y otros aspectos de la arquitectura del cuerpo se discuten en el capítulo 9.

Examine la parte superior del cladograma de los filos de todos los animales para descubrir que los animales triblasticos con simetría bilateral se dividen en dos clados principales: Protostomia y Deuterostomia. Los organismos que pertenecen a estos clados se llaman **protóstomos** o **protostomados** y **deuteróstomos** o **deuterostomados**, respectivamente. Los nombres de estos dos grupos hacen referencia a una característica del desarrollo: el origen de la abertura embrionaria que se convierte en la boca en el adulto (gr. *stoma*, boca). La primera abertura embrionaria, el blastoporo, se convierte en la boca en los protostomados (gr. *protos*, primero). La segunda abertura embrionaria se convierte en la boca en deuterostomados (gr. *deuteros*, segundo), mientras que el blastoporo se convierte en el ano. Los caracoles y las lombrices de tierra, entre muchos otros, son protostomados. Las estrellas de mar, los peces, las ranas, los humanos y otros mamíferos son deuterostomados.

En general, los protostomados y los deuterostomados se distinguen por cuatro aspectos de desarrollo: (1) a medida que el embrión se divide, ¿las células forman un patrón espiral o radial?, (2) después de la división, ¿el destino de cada célula se decide principalmente por la especificación citoplásmica, produciendo una división en mosaico, o principalmente por la especificación condicional, produciendo una división reguladora?, (3) ¿cuál es el destino del blastoporo embrionario?, ¿se convierte en la boca o en el ano en el animal adulto? y (4) si el celoma está presente, ¿se desarrolla por formación esquizoide o formación enterocélica? La mayoría de los protostomados comparten un conjunto de características de desarrollo que incluyen la división en

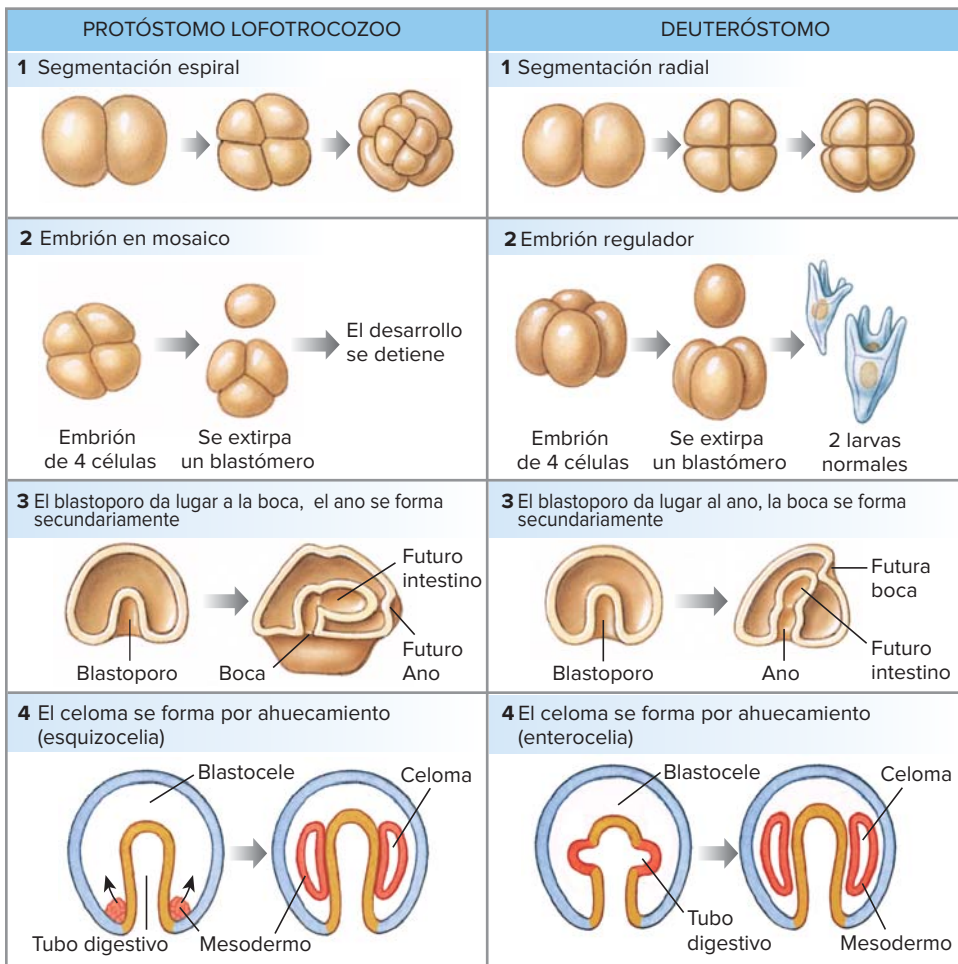


Figura 8.17 Tendencias del desarrollo en protóstomos lofotrocozoos (platelmintos, anélidos, moluscos, etc.) y deuteróstomos. Estas tendencias están muy modificadas en algunos grupos, como los vertebrados. La segmentación en los mamíferos es rotacional, antes que radial; en los reptiles, las aves y muchos peces, la segmentación es discoidal. Los vertebrados también han desarrollado un mecanismo derivado de formación del celoma, que es básicamente esquizocélico.

mosaico espiral, la formación de la boca a partir del blastoporo y el desarrollo del celoma por esquizocelia (v. fig. 8.17). La mayoría de los deuterostomados comparten las características de desarrollo que incluyen la división radial, la formación del ano a partir del blastoporo y el desarrollo del celoma por enterocelia (v. fig. 8.17).

Desarrollo de los protostomados

Examine el cladograma de los filos de todos los animales para descubrir que el clado «Protostomia» se divide en dos clados: Lophotrochozoa y Ecdysozoa. Los **protostomados lofotrocozoos** contienen a los gusanos segmentados, a los moluscos (caracoles, babosas, pulpos y demás) y a otros taxones menos conocidos. El nombre de este clado hace referencia a dos rasgos presentes en algunos miembros del grupo: una corona de tentáculos con forma de herradura, llamada el **lofóforo** (v. introducción de cap. 15), y una **larva trocófora** (v. fig. 16.7 y tema clave 16.2). Los lofotrocozoos presentan los cuatro rasgos protóstomos que ya hemos descrito.

El otro clado, los **protostomados ecdisozoos**, incluye a los artrópodos (insectos, arañas, cangrejos y sus parientes), los gusanos redondos y otros taxones que mudan su exoesqueleto. El nombre de este clado hace referencia a la muda cuticular, la **ecdisis** (gr. *ekdyo*, desnudar, pelar).

Patrones de segmentación

La **segmentación espiral** (v. fig. 8.17) se da en la mayoría de los protostomados. Los blastómeros se dividen en un plano oblicuo con un ángulo de aproximadamente 45 grados con respecto al eje animal-vegetativo y típicamente se producen cuartetos de células, las células se sitúan en los surcos de las células de la capa subyacente. Esto hace que la capa superior de células aparezca desplazada (como en una espiral) con relación a la capa inferior de células (v. fig. 8.17). Además, los blastómeros con segmentación espiral «empaquetan» sus células como pompas de jabón, mucho más estrechamente de lo que lo hacen los blastómeros con segmentación radial, cuyas células simplemente se tocan unas a otras (v. fig. 8.17).

El **desarrollo en mosaico** es el resultado de la especificación citoplásmica que predomina en muchos protostomados lofotrocozoos (v. fig. 8.17). Como sucede en la segmentación, los determinantes morfogénéticos del citoplasma están distribuidos de manera desigual entre las células. Cuando un blastómero determinado se aísla del resto del embrión, sigue formando las estructuras características definidas por los determinantes morfogénéticos que contiene (v. fig. 8.18). Si falta un blastómero en particular, el animal carece de las estructuras normalmente formadas por dicho blastómero, por lo que no puede desarrollarse con normalidad. Este patrón se denomina desarrollo en mosaico, porque el embrión parece ser un mosaico de partes autodiferenciadas.

Muchos ecdisozoos no presentan segmentación en espiral; en algunos, la segmentación es radial, y en otros, como los insectos, la segmentación no es espiral ni radial, sino superficial (v. fig. 8.8). La segmentación superficial va acompañada de una especificación sincitial del destino de las células.

Destino del blastoporo

Un **protóstomo** (gr. *protos*, primero, + *stoma*, boca) recibe este nombre porque el blastoporo da lugar a la boca, y la segunda abertura, sin denominación, se convierte en el ano.

Formación del mesodermo y del celoma

Para formar el mesodermo, las células endodérmicas que se encuentran en el borde de la abertura del blastoporo (el labio ventral del blastoporo) migran al espacio que se forma entre las paredes del arquenteron (endodermo) y la pared exterior del cuerpo (ectodermo) (v. fig. 8.17, paso 4). El proceso de migración se denomina **ingresión**. Después de la ingresión, las células se dividen y producen células nuevas, denominadas **precursores mesodérmicos**, y se depositan entre las dos capas celulares existentes, endodérmicas y ectodérmicas (v. fig. 8.19C). Al proliferar, estas células constituyen el mesodermo. Los embriólogos han estudiado detalladamente los linajes celulares y han establecido que en muchos organismos con segmentación espiral, como los platelmintos, los moluscos y otros animales semejantes, estos precursores mesodérmicos proceden de un gran blastómero, denominado célula 4d, que se encuentra en los embriones de entre 29 y 64 células.

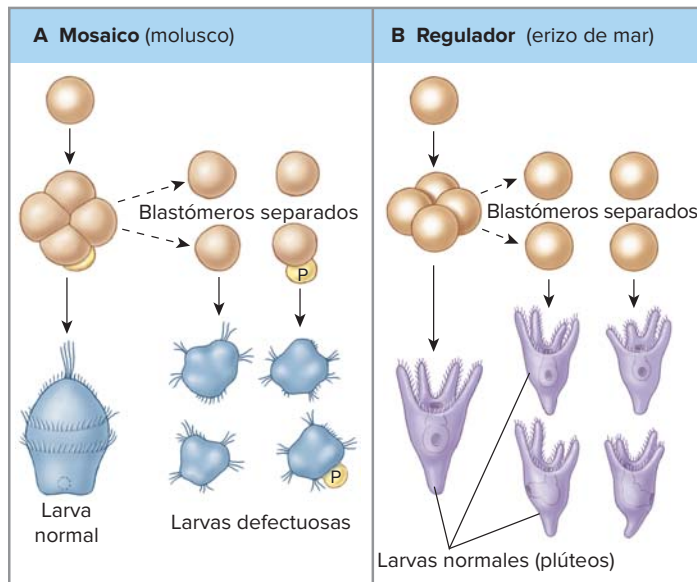


Figura 8.18 Desarrollos regulador y en mosaico. **A**, Desarrollo en mosaico. En un molusco, cuando los blastómeros se separan, cada uno da lugar a una parte del embrión. El mayor tamaño de algunas de las larvas defectuosas es debido a la formación de un lóbulo polar (P) compuesto de citoplasma del polo vegetativo, que recibe únicamente este blastómero. **B**, Desarrollo regulador. Cada uno de los blastómeros iniciales (como los del erizo de mar), cuando se separa de los demás, forma una pequeña larva plúteo.

Algunos embriones no desarrollan un celoma. Los platelmintos como *Planaria* llegan hasta el estado de gástrula temprana y forman una hoja mesodérmica como acabamos de describir. El mesodermo ocupa por completo el blastoceles y nunca aparece un celoma (v. fig. 9.3). Los animales sin celoma se denominan **acelomados**. En otros protostomados, el mesodermo solo tapiza una cara del blastocelo, dejando una cavidad blastocélica llena de fluido adyacente al tubo digestivo (v. fig. 9.3). Esta cavidad que rodea al tubo digestivo recibe el nombre de **pseudoceloma** (gr. *pseudos*, falso, + *kóilos*, cavidad); está limitado en su cara interna por el epitelio digestivo, y en su cara externa por una capa de mesodermo yuxtapuesta al ectodermo. De esta forma, el pseudoceloma tiene mesodermo solo en un lado, mientras que un verdadero **celoma** es una cavidad llena de líquido limitada completamente por mesodermo (v. fig. 9.3). Los modelos corporales acelomado y pseudocelomado se tratan con detalle en el capítulo 9.

En los **celomados** protostomos, como las lombrices de tierra y los moluscos, la capa mesodérmica se forma como acabamos de describir, y el celoma se origina por **esquizocelia** (gr. *schizein*, separar + *kóilos*, cavidad). El celoma aparece, como indica la etimología, cuando la banda mesodérmica alrededor del tubo digestivo se abre por el centro y se llena de líquido (v. fig. 8.17). Las células del centro del mesodermo sufren una muerte celular programada para crear una cavidad, el celoma. El fluido se acumula en el celoma.

Desarrollo de los deuterostomados

Patrones de segmentación

La **segmentación radial** (v. fig. 8.17) recibe este nombre porque las células embrionarias se disponen con una simetría radial con respecto al eje polo animal-polo vegetativo. En la segmentación radial de las estrellas de mar, el primer plano de división pasa exactamente por el eje, dando lugar a dos células hijas idénticas (llamadas blastómeros). En la segunda división se forman surcos simultáneamente en los dos blastómeros, también paralelos

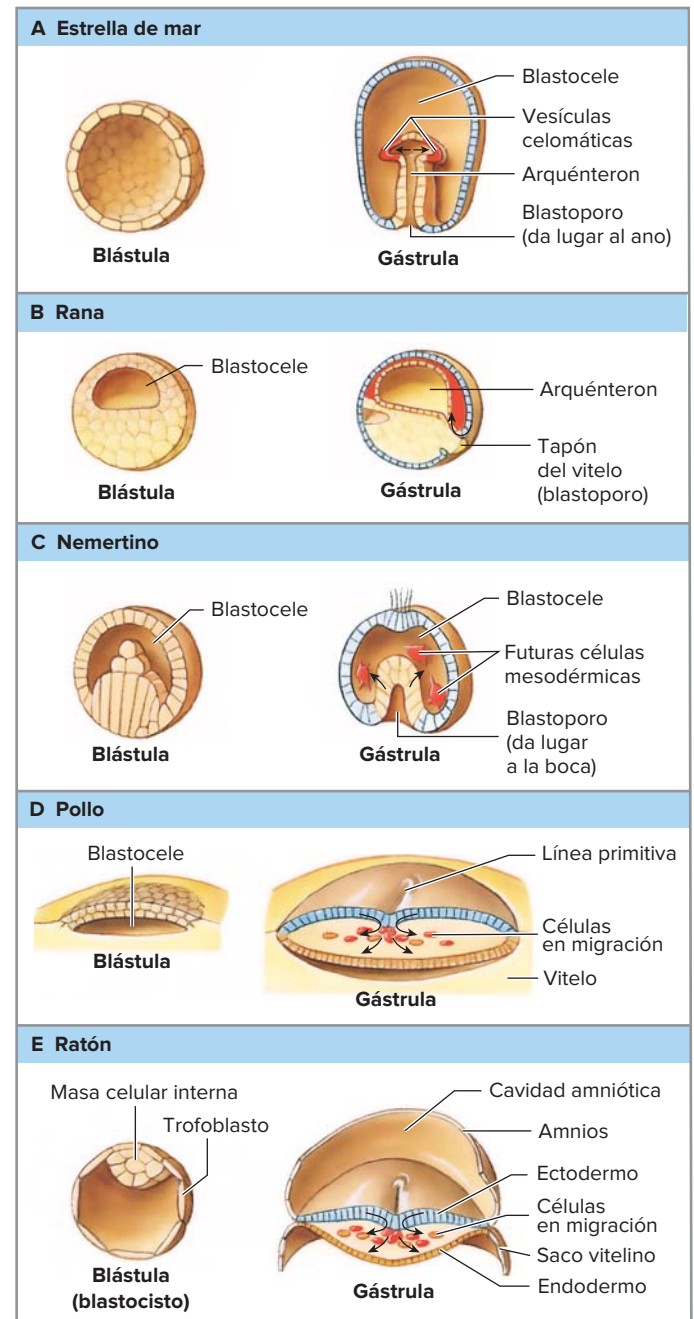


Figura 8.19 Estados de blástula y de gástrula en los embriones de una estrella de mar, una rana, un nemertino, un pollo y un ratón. Las flechas indican la dirección de los movimientos de las células para formar el mesodermo.

al eje animal-vegetativo, pero perpendiculares al surco de la primera división. Los siguientes surcos se forman a la vez en los cuatro blastómeros hijos, esta vez perpendiculares al eje animal-vegetativo, produciendo dos filas de cuatro células cada una. Cada hilera de células se sitúa exactamente sobre las células de la hilera subyacente (v. fig. 8.17). Las divisiones subsiguientes dan como resultado un embrión compuesto por varias hileras de células.

Un segundo aspecto de la segmentación se refiere al destino de los blastómeros aislados. Si una célula es extraída de la masa celular, ¿pueden el resto de las células continuar desarrollándose hasta formar un organismo

normal? Recordemos que tal célula no podría desarrollarse en los protostomados. La mayoría de los deuterostomados utilizan una especificación condicional que conduce a un **desarrollo regulador**. El destino de cada célula depende más de sus interacciones con las células vecinas que de la porción del citoplasma que recibe durante la segmentación. En estos embriones, y al menos al principio del desarrollo, cada célula es capaz de dar lugar a un embrión completo si se la separa del resto (v. fig. 8.18). En otras palabras, un blastómero temprano tiene originalmente la capacidad de seguir más de un patrón de diferenciación, pero la interacción con otras células limita sus posibilidades. Si un blastómero resulta eliminado de un embrión temprano, el resto de los blastómeros pueden alterar sus destinos normales para compensar la pérdida y dar lugar a un embrión completo. Esta capacidad de adaptación se denomina desarrollo regulador. Los gemelos humanos idénticos son el resultado de un desarrollo regulador. La separación de los blastómeros en las primeras etapas del desarrollo permite que se desarrollen dos embriones genéticamente idénticos (v. fig. 7.19).

Destino del blastoporo

Un embrión **deuterostomado** (gr. *deuteros*, segundo, + *stoma*, boca) pasa por los estados de blástula y gástrula y forma un tubo digestivo completo. El blastoporo forma el ano, y una segunda abertura, sin denominación, da lugar a la boca, como indica la etimología del nombre del grupo.

Formación del celoma

La última característica de los deuterostomados está relacionada con el origen del celoma. En la **enterocelia** (gr. *enteron*, tubo digestivo, + *koilos*, cavidad), el mesodermo y el celoma se forman a la vez. En la enterocelia, la gastrulación comienza en un lado de la gástrula que se introduce en el interior, para constituir el arquéteron o cavidad digestiva. Conforme el arquéteron continúa creciendo hacia dentro, sus paredes laterales se expanden formando un compartimento celomático semejante a un saco (v. fig. 8.17). El compartimento celomático se desprende para constituir un espacio limitado por mesodermo que rodea al tubo digestivo (v. fig. 8.17). En este espacio se acumula líquido. Obsérvese que las células que forman el celoma durante la enterocelia proceden de una región del endodermo distinta de la que configura el celoma durante la esquizocelia. Las diferencias se detectan comparando la imagen del cuarto recuadro de la figura 8.17 de los protostomados con la de los deuterostomados.

Ejemplos del desarrollo de los deuterostomados

Las líneas generales del desarrollo de los deuterostomados que acabamos de dar varían en ciertos detalles según el animal estudiado y la abundancia de vitelo. Unos pocos ejemplos de secuencias específicas ilustrarán esta variación.

Variaciones en la segmentación de los deuterostomados

El patrón típico de los deuterostomados es la segmentación radial, pero las ascidias (cordados tunicados) tienen **segmentación bilateral**. En los huevos de las ascidias, el eje anteroposterior queda definido antes de la fecundación por la distribución asimétrica de diversos componentes del citoplasma (v. fig. 8.11). El primer surco de división pasa por el eje animal-vegetativo, dividiendo el citoplasma asimétrico por igual entre los dos primeros blastómeros. De esta forma, la primera división separa en el embrión sus futuras mitades izquierda y derecha, lo que establece su simetría bilateral (de aquí la denominación de segmentación holoblástica bilateral). Cada sucesiva división se orienta de acuerdo con este plano de simetría, de manera que la

mitad del embrión formado en un lado de la primera división es la imagen especular de la otra mitad, en el lado opuesto. La especificación citoplásmica también influye mucho en el desarrollo temprano de los embriones de ascidias, a diferencia de la mayoría de los embriones de deuterostomados.

La mayoría de los mamíferos poseen huevos isolecitos; con poco vitelo porque los nutrientes serán suministrados por la madre a través de la placenta (v. sección 8.9: «La placenta y el desarrollo temprano de los mamíferos»). Presentan un tipo de segmentación exclusivo, que recibe el calificativo de **segmentación rotacional** debido a la orientación respectiva de los blastómeros durante la segunda división de la segmentación (v. desarrollo del ratón en fig. 8.7E). La segmentación en los mamíferos es más lenta que en cualquier otro grupo animal. En la especie humana, la primera división se completa unas 36 horas después de la fecundación (en cambio, en los erizos de mar tarda aproximadamente una hora y media), y las divisiones subsiguientes se suceden a intervalos de 12 a 24 horas. Como en muchos otros animales, el primer plano de división en la segmentación sigue el eje animal-vegetativo y forma un embrión de dos células. Sin embargo, durante la segunda división uno de estos blastómeros se divide meridionalmente (es decir, por el eje animal-vegetativo), mientras que el otro lo hace ecuatorialmente (perpendicularmente al eje animal-vegetativo). De esta forma, el plano de división de un blastómero gira 90 grados con respecto al del otro blastómero, de donde deriva la denominación de segmentación rotacional. Además, las primeras divisiones son asincrónicas: no todos los blastómeros se dividen a la vez. Por ello, los embriones de los mamíferos no crecen regularmente de dos a cuatro y a ocho blastómeros, sino que muchas veces contienen un número impar de células. Tras la tercera división, las células adoptan repentinamente una configuración muy apretada, que se estabiliza mediante uniones celulares estrechas entre las células externas del embrión. Estas células externas constituyen el **trofoblasto**, que no es parte del embrión en sí mismo, sino que formará la porción embrionaria de la placenta cuando el embrión se implante en la pared uterina. Las células que dan lugar al embrión propiamente dicho son las células del interior, denominadas **masa celular interna** (v. estado de blástula en fig. 8.19E). Estas células son indiferenciadas, por lo que su destino no está restringido; también se denominan «células madre».

Los cigotos telolecitos de los reptiles, las aves y la mayoría de los peces se dividen por **segmentación discoidal**. Debido a la gran masa de vitelo de estos huevos meroblásticos, la segmentación está limitada a un pequeño disco de citoplasma situado sobre una gran esfera de vitelo (v. desarrollo del pollo en fig. 8.7D). Los primeros surcos de la segmentación dividen este disco de citoplasma para dar lugar a una única capa de células llamada blastodermo. Las siguientes divisiones escinden el blastodermo en cinco o seis capas de células (v. fig. 8.19D).

Variaciones en la gastrulación de los deuterostomados

En las estrellas de mar, la gastrulación comienza cuando todo el polo vegetativo de la blástula se aplanan hasta constituir la **placa vegetativa** (una lámina de tejido epitelial). A esto le sigue un proceso llamado **invaginación**, en el que la placa vegetativa se pliega hacia dentro y se extiende en el interior del blastocele aproximadamente un tercio de su longitud, creando el arquéteron (v. fig. 8.19A). La formación del celoma es una enterocelia típica. A medida que el arquéteron continúa invaginándose hacia el polo animal, su extremo anterior se expande en dos divertículos sacciformes, las **vesículas celomáticas**, que se separan posteriormente para dar lugar a los compartimentos celomáticos izquierdo y derecho (v. fig. 8.19A).

El **ectodermo** dará lugar al epitelio de la superficie corporal y al sistema nervioso. El **endodermo** se convertirá en epitelio digestivo. Las insaculaciones del arquéteron son el origen del **mesodermo**.

Esta tercera capa embrionaria formará el sistema muscular, el reproductor, el peritoneo (que tapiza las cavidades celomáticas) y las placas calcáreas del endoesqueleto de la estrella de mar.

Las ranas son deuterostomados con segmentación radial pero los movimientos morfogenéticos de gastrulación están influidos en gran manera por la masa de vitelo inerte del hemisferio vegetativo del embrión. Las divisiones de la segmentación quedan retardadas en este hemisferio, de forma que la blástula resultante consiste en numerosas células de pequeño tamaño en el polo animal y unas pocas células muy grandes en el polo vegetativo (v. figs. 8.7B y 8.19B). La gastrulación en los anfibios comienza cuando las células situadas en el futuro dorso del embrión comienzan a hundirse hacia el interior (invaginarse) hasta constituir un blastoporo en forma de hendidura. Así, al igual que en las estrellas de mar, la formación del arquenteron se inicia por una invaginación, pero la gastrulación de los anfibios comienza en la zona marginal de la blástula, donde se unen los hemisferios animal y vegetativo y donde hay menos vitelo que en el polo vegetativo. La gastrulación progresa conforme las capas de células de esta zona marginal se pliegan hacia dentro sobre el labio del blastoporo y emigran al interior de la gástrula para formar el mesodermo y el endodermo. Las tres láminas así formadas constituyen las capas estructurales primarias que tienen papeles cruciales en la posterior diferenciación del embrión. El destino de las células de cada capa germinal se restringe a determinados derivados de los adultos, como se explica más adelante (v. fig. 8.26).

En los embriones de aves y reptiles (v. fig. 8.19D), la gastrulación comienza con un engrosamiento del blastodermo en el extremo caudal del embrión. Esta región más gruesa forma una depresión central, que migra hacia delante para formar la **línea primitiva** (v. fig. 8.20). Esta se convierte en el eje anteroposterior del embrión y en el centro del crecimiento temprano. La línea primitiva es homóloga del blastoporo del embrión de rana, pero en el pollo no se abre a la cavidad digestiva, porque lo impide la masa de vitelo que se encuentra debajo del blastodermo. El blastodermo consiste en dos capas (epiblasto e hipoblasto) entre las que se encuentra el blastoceles. Las células de la capa superior, o epiblasto, migran como una lámina hacia la línea primitiva, se enrollan sobre el borde y se introducen como células individuales en el blastocel. Estas células migradoras se separan en dos corrientes: una, que se dirige hacia zonas profundas, desplaza al hipoblasto a lo largo de la línea media y forma el endodermo; la otra corriente se mueve entre el epiblasto y el hipoblasto para dar origen al mesodermo. Las células de la superficie del embrión constituyen el ectodermo. El embrión ya presenta tres capas embrionarias, que en este momento tienen forma de capas o láminas, con el ectodermo encima y el endodermo debajo. Esta disposición cambia, sin embargo, cuando las tres capas embrionarias se separan del vitelo subyacente (v. fig. 8.20) doblándose hacia abajo para formar un embrión trilaminar, que se independiza del vitelo excepto por un pedúnculo laminar en el centro del organismo en formación (v. fig. 8.22).

La gastrulación en los mamíferos es muy similar a la de las aves y reptiles (v. fig. 8.19E). Los movimientos de la gastrulación en la masa interna de células producen una línea primitiva. Las células del epiblasto se mueven medialmente a través de la línea primitiva hacia el interior del blastocel, y a continuación células aisladas migran lateralmente a través del blastocel para formar el mesodermo y el endodermo. Las células del endodermo (derivadas del hipoblasto) forman un saco vitelino desprovisto de vitelo, ya que los embriones de mamífero obtienen los nutrientes directamente de la madre a través de la placenta.

Los anfibios, reptiles y aves, que tienen cantidades de vitelo moderadas o grandes concentradas en el polo vegetativo del embrión, han desarrollado patrones de gastrulación derivados en los que el

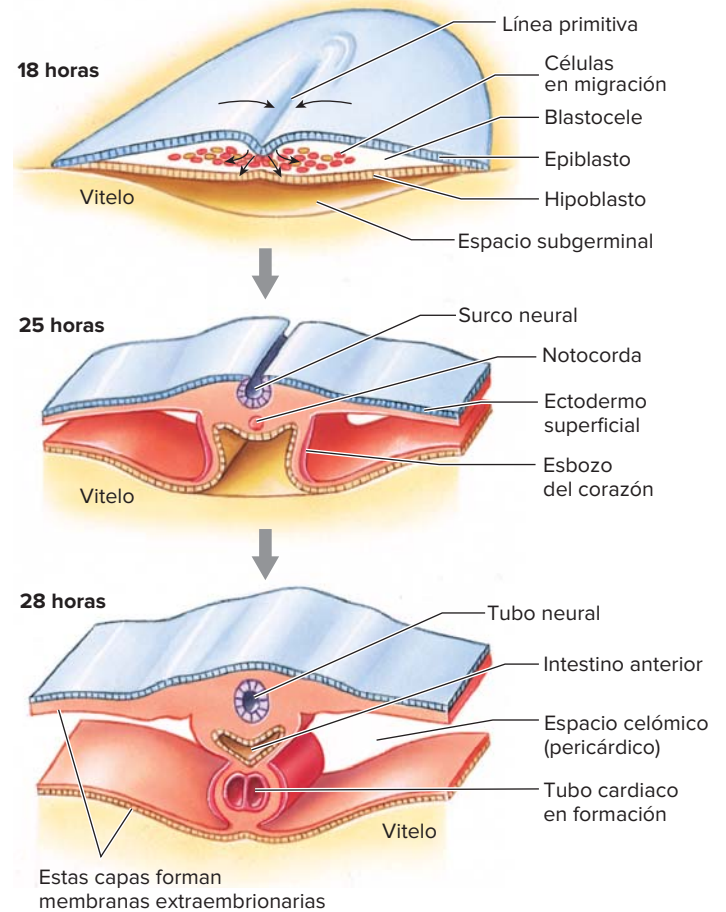


Figura 8.20 Gastrulación en el pollo. Secciones transversales de la región de formación del corazón a las 18, 25 y 28 horas de incubación. El ectodermo aparece en azul, el mesodermo en rojo y el endodermo en amarillo.

vitelo no interviene en el proceso. El vitelo es un impedimento para la gastrulación y, consecuentemente, esta se produce alrededor (anfibios) o por encima (reptiles y aves) del vitelo vegetativo. Los huevos de los mamíferos son isolecitos, por lo que podría esperarse que presentasen un modelo de gastrulación similar al de las estrellas de mar. En vez de ello, tienen un patrón más cercano al de los huevos telolecitos. La mejor explicación para ello es el linaje común con aves y reptiles. Los reptiles, las aves y los mamíferos comparten un antecesor común cuyos huevos eran telolecitos. Por ello, los tres grupos heredaron sus respectivos patrones de gastrulación de dicho antecesor y los mamíferos desarrollaron después huevos isolecitos, pero manteniendo el modelo telolecito.

Una complicación adicional de los vertebrados es que la formación del celoma se produce por una forma modificada de esquizocelia (v. fig. 8.17), no por enterocelia. Los cordados invertebrados forman su celoma por enterocelia, como es típico de los deuterostomos. En las secciones 8.8 y 8.9 se proporciona mayor detalle sobre el desarrollo de los vertebrados.

8.8 BIOLOGÍA EVOLUTIVA DEL DESARROLLO

Los zoólogos siempre han buscado en la embriología las claves de la historia evolutiva, o filogenia, de los animales. Los rasgos del desarrollo, como el número de capas embrionarias o el destino del blastoporo, sugieren relaciones evolutivas entre filos diferentes. Los avances en genética del desarrollo han hecho que la relación entre la evolución y el desarrollo sea aún más estrecha y han dado lugar a la aparición de una nueva disciplina, denominada biología evolutiva del desarrollo. La biología evolutiva del desarrollo, a menudo conocida familiarmente como evo-devo, se basa en el hecho de que la evolución es esencialmente un proceso en el que los organismos se hacen diferentes como resultado de cambios en el control genético del desarrollo. El descubrimiento de que los genes que controlan el desarrollo son semejantes en animales tan distintos como las moscas del vinagre y los ratones indica esperanzadamente que podremos reconstruir la historia evolutiva de los animales si comprendemos cómo llegó a diferir el funcionamiento de estos genes. La biología evolutiva del desarrollo ya ha aportado varios conceptos importantes a nuestra concepción de la evolución, pero el campo es tan nuevo que sería prematuro aceptar tales ideas como permanentes. Es mejor considerarlas como interrogantes para estudios posteriores.

¿Los modelos de organización de los animales bilaterales son fundamentalmente similares? Como se vio en la sección 8.6: «Patrones de desarrollo en animales», el gen *chordin*, uno de los responsables del desarrollo del sistema nervioso en la región dorsal de las ranas, es semejante a *Short gastrulation*, necesario para el desarrollo del cordón nervioso ventral en *Drosophila*. Además, el gen *decapentaplegic* promueve el desarrollo dorsal en *Drosophila*, y el gen similar *bone morphogenetic protein-4* hace lo mismo ventralmente en las ranas. En otras palabras, los insectos y los anfibios, cuyos diseños corporales son tan distintos, en realidad comparten un control similar de sus patrones dorsoventrales, excepto que uno está «boca abajo» comparado con el otro. Estos descubrimientos han llevado a retomar una idea propuesta por primera vez en 1822 por el naturalista francés Etienne Geoffroy St. Hilaire, cuando se dio cuenta que al hacer la disección de una langosta situada «boca arriba», el cordón nervioso se encontraba sobre el tubo digestivo, y el corazón por debajo, como en un vertebrado en posición normal. La idea de que un vertebrado es como un invertebrado «boca abajo» fue rápidamente rechazada, pero actualmente los biólogos están considerando de nuevo si los modelos corporales de protostomados y deuterostomados están simplemente invertidos uno con respecto al otro.

¿Puede deducirse la anatomía de las especies ancestrales extintas a partir de los genes del desarrollo compartidos por sus descendientes? El hecho de que los patrones dorsoventrales sean similares en protostomados y deuterostomados sugiere que el antecesor común más reciente de ambas ramas tenía un modelo de organización dorsoventral similar, con un corazón y un sistema nervioso separados por el tubo digestivo. Puede que también tuviera ojos rudimentarios, como se deriva del hecho de que genes semejantes, *eyeless/Pax-6*, están implicados en la formación de los ojos en diversos protostomados y deuterostomados.

¿La evolución progresa por la acumulación gradual de numerosas mutaciones pequeñas o puede actuar a través de relativamente pocas mutaciones en unos cuantos genes del desarrollo? El hecho de que la formación de patas o de ojos pueda inducirse mediante la mutación en un gen sugiere que estos y otros órganos se desarrollan modularmente (v. sección 8.6: «Genes homeóticos y *Hox*»). Si esto es así, se podrían haber adquirido o perdido miembros u órganos completos durante la evolución como resultado de una o unas pocas mutaciones. Si esto es correcto, entonces la evolución aparentemente rápida de numerosos grupos de animales durante los pocos millones de años de la

explosión cámbrica se explicaría con mayor facilidad. En vez de necesitar la mutación de numerosos genes, cada una de ellas con un pequeño efecto, la evolución de los distintos grupos podría ser el resultado de cambios en el ritmo, el número o la expresión de unos pocos genes del desarrollo.

8.9 DESARROLLO DE LOS VERTEBRADOS

La herencia común de los vertebrados

Un dato muy revelador de la herencia compartida por los vertebrados es su patrón de desarrollo común. Donde mejor se ve es en la gran semejanza de sus embriones tras el estado de gástrula (v. fig. 8.21). La similitud se produce en un breve momento del desarrollo, cuando los caracteres básicos compartidos por los cordados (tubo nervioso dorsal, notocorda, hendiduras faríngeas con arcos aórticos, corazón ventral y cola postanal) están presentes aproximadamente en la misma etapa del desarrollo. Este punto de igualdad, cuando los embriones son casi intercambiables, es de lo más extraordinario, si se tiene en cuenta la gran variedad de huevos y los muy diferentes tipos de desarrollo temprano que han convergido hacia un diseño común. Después, y conforme continúa el desarrollo, los embriones se diferencian en ritmo y en dirección, haciéndose reconocibles como miembros de su clase, después de su orden, luego de su familia y, finalmente, de su especie. La contribución fundamental del desarrollo de los vertebrados a nuestro conocimiento de la homología y la herencia evolutiva compartida se describe en la sección 6.2: «Ontogenia, filogenia y recapitulación».

Los amniotas y el huevo amniótico

Los reptiles, las aves y los mamíferos forman un grupo monofilético de vertebrados denominado **amniotas**, porque sus embriones se desarrollan en el interior de un saco membranoso, el **amnios**. El amnios es una de las cuatro **membranas extraembrionarias** que componen un sofisticado sistema de sustento y protección en el **huevo amniótico** (v. fig. 8.22), que evolucionó cuando los primeros amniotas aparecieron a finales del Paleozoico.

El amnios es una bolsa llena de líquido que encierra al embrión y le proporciona un medio acuoso en el que flota, protegido de choques y adherencias.

La evolución de la primera membrana extraembrionaria, el **saco vitelino**, es en realidad millones de años anterior a la aparición de los amniotas. El saco vitelino, con su vitelo interior, es un carácter patente en todos los embriones de peces. Tras la eclosión, la larva de pez en crecimiento depende del vitelo restante para mantenerse hasta que comience a alimentarse por sí misma (v. fig. 8.23). El saco vitelino funciona de forma diferente en los animales que dan a luz a sus crías. En muchos vertebrados vivíparos de diferentes grupos, el saco vitelino se vasculariza y se asocia íntimamente con el tracto reproductor de la madre, permitiendo la transferencia de nutrientes y el intercambio de gases respiratorios entre la madre y el feto. Así se forma una placenta con saco vitelino. La masa de vitelo es una estructura extraembrionaria, ya que no es realmente una parte del embrión en sí, y el saco vitelino es una membrana extraembrionaria porque es una estructura accesoria que se desarrolla aparte del cuerpo del embrión y se desecha una vez que se ha consumido el vitelo.

El **alantoides** es un saco que sale del tubo digestivo posterior del embrión y funciona como depósito de los desechos metabólicos que se acumulan durante el desarrollo y como superficie respiratoria para el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono.

El **corion**, la membrana más externa, se encuentra justo bajo la cáscara del huevo y encierra a todo el sistema embrionario. Conforme

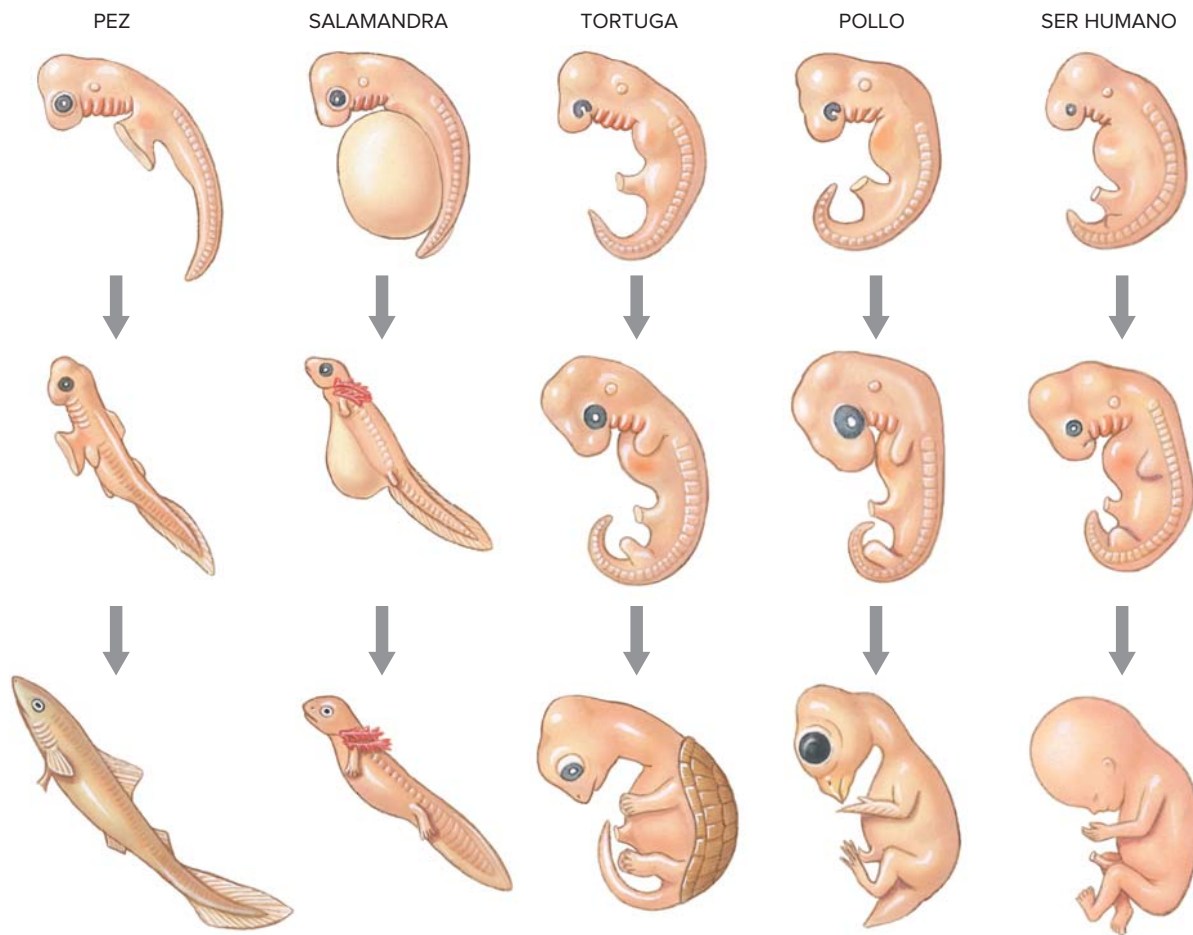


Figura 8.21 Embriones de vertebrados dibujados a partir de fotografías. Embriones tan distintos como los de un pez, una salamandra, una tortuga, un pollo y un ser humano muestran una gran semejanza tras la gastrulación. En este estado (*fila de arriba*) presentan rasgos comunes a todo el subfilo Vertebrata. Conforme avanza el desarrollo divergen, y cada uno se va haciendo más reconocible como miembro de su clase, orden, familia y especie respectivos.

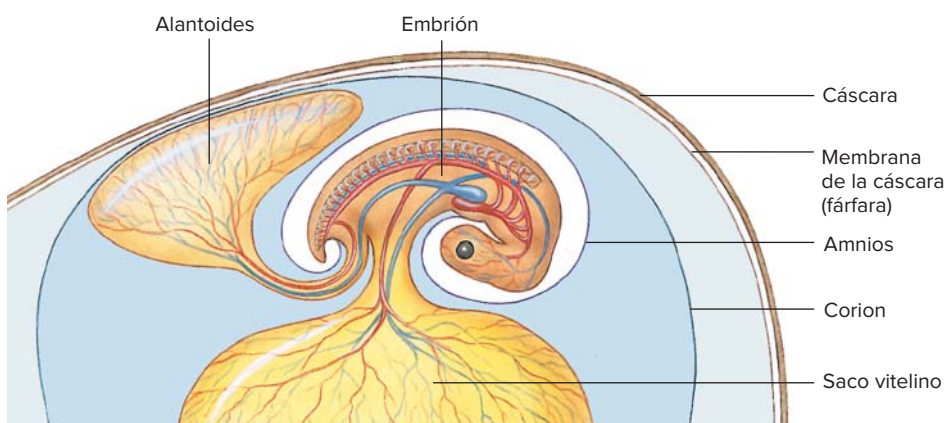


Figura 8.22 Huevo amniótico en una etapa inicial del desarrollo, en el que se muestra un embrión de pollo y sus membranas extraembrionarias.

el embrión crece y aumenta su demanda de oxígeno, el corion y el alantoides se fusionan para formar la **membrana corioalantoidea**. Esta doble membrana está provista de una rica red vascular conectada a la circulación del embrión. Situada inmediatamente por debajo de la cáscara porosa, la membrana corioalantoidea funciona como un «pulmón» provisional a través del cual se produce el libre intercambio de gases, anhídrido carbónico y oxígeno. Por tanto, el huevo amniótico proporciona un completo sistema de sustento vital para el embrión, encerrado en una cáscara dura. El huevo amniótico es una de las adaptaciones más importantes que ha aparecido en la evolución de los vertebrados.

La evolución de un huevo amniótico con cáscara hizo que la reproducción necesitara la fecundación interna. El macho debe introducir el esperma directamente en el tracto reproductor de la hembra, ya que los espermatozoides deben alcanzar el óvulo antes de que se forme la cáscara que lo envuelve.

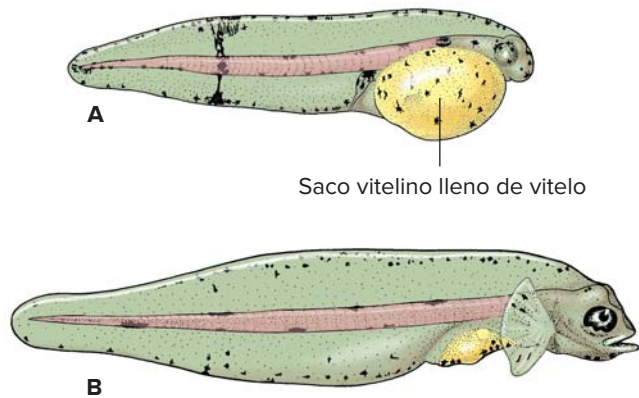


Figura 8.23 Larva de pez con su saco vitelino. **A**, La larva de un lenguado, de un día de edad, tiene un gran saco vitelino. **B**, Tras 10 días de crecimiento, la larva ha desarrollado una boca, órganos sensoriales y un tubo digestivo. Agotadas sus reservas de vitelo, ahora debe procurarse su propio sustento para crecer y sobrevivir.

La placenta y el desarrollo temprano de los mamíferos

En vez de desarrollarse en el interior del huevo como el resto de los amniotas, los embriones de los mamíferos pusieron en práctica la ocurente estrategia de desarrollarse dentro del cuerpo de la madre. Ya hemos visto cómo la gastrulación de los mamíferos se parece mucho a la de los amniotas que ponen huevos. Los primeros mamíferos también ponían huevos, y aún hoy en día hay mamíferos, los **monotremas** (el ornitorrinco y el equidna), que ponen huevos con mucho vitelo, muy parecidos a los de las aves. En los **marsupiales** (mamíferos con marsupio, como las zarigüeyas y los canguros), los embriones se desarrollan durante algún tiempo en el útero de la madre. Pero el embrión no «echa raíces» (no se implanta) en la pared uterina, y en consecuencia recibe poco alimento de su madre antes del nacimiento. Por tanto, las crías de los marsupiales nacen inmaduras y deben guarecerse en una bolsa de la pared abdominal de la madre, donde se alimentan con leche (la reproducción de los marsupiales se describe en la sección 28.2: «Reproducción»).

Todos los restantes mamíferos, que componen el 94 % de la clase Mamíferos, son **mamíferos placentarios**. Han desarrollado una **placenta**, una sorprendente estructura fetal a través de la cual se nutre el embrión. La evolución de este órgano fetal requirió una reestructuración sustancial, no solo de las membranas extraembrionarias que forman la placenta, sino también del oviducto materno, parte del cual tuvo que dilatarse para formar un alojamiento a largo plazo para el embrión, el **útero** (v. sección 7.4: «Aparato reproductor femenino»). A pesar de estas modificaciones, el desarrollo de las membranas extraembrionarias en los mamíferos placentarios es muy similar al de los amniotas que ponen huevos (comparar figs. 8.22 y 8.24). De hecho, para algunos vertebrados no mamíferos que dan a luz vivos, las membranas extraembrionarias forman una placenta. Algunas lagartijas y serpientes vivíparas tienen una placenta en el saco vitelino o una placenta corioalantoidea o ambas.

Los primeros estados de la segmentación de los mamíferos, descritos en la figura 8.19E, tienen lugar mientras el **blastocisto** baja por el oviducto hacia el útero, propulsado por mecanismos ciliares y peristalsis muscular. Cuando el blastocisto humano tiene unos 6 días y está formado por unas 100 células, contacta con el endometrio uterino (el epitelio del útero) y se implanta (v. fig. 8.25). Al contacto, las células del trofoblasto proliferan rápidamente y producen enzimas que degradan el epitelio del

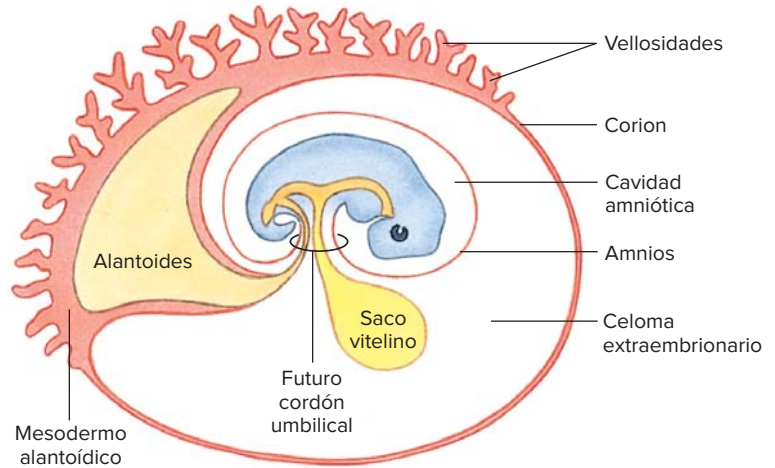


Figura 8.24 Esquema general de las membranas extraembrionarias de un mamífero, que muestra su desarrollo paralelo al del pollo (compárese con fig. 8.22). La mayor parte de las membranas extraembrionarias de los mamíferos han sido redirigidas hacia nuevas funciones.

endometrio uterino. Lo que permite al blastocisto hundirse en él. Para el undécimo o duodécimo día, el blastocisto está totalmente enterrado y rodeado por una «laguna» de sangre materna. El trofoblasto se hace más grueso, y envía miles de diminutos salientes digitiformes, las **vellosidades coriónicas**. Estos salientes se hunden a modo de raíces en el endometrio uterino después de que se haya implantado el embrión. A medida que se produce el crecimiento y las necesidades embrionarias de alimento e intercambio de gases aumentan, la gran proliferación de vellosidades en la placenta incrementa enormemente su superficie. Aunque la placenta humana de un feto llegado a término mida solo 18 cm de diámetro, su superficie absorbente total es aproximadamente de 13 m²: 50 veces la superficie de la piel en el niño recién nacido.

Tema clave 8.3

GENÉTICA Y DESARROLLO

Compatibilidad placentaria y maternal

Una de las cuestiones más intrigantes que plantea la placenta es esta: ¿por qué no es rechazada inmunológicamente por la madre? Tanto la placenta como el embrión son genéticamente extraños para la madre porque contienen proteínas (el llamado complejo principal de histocompatibilidad, v. sección 35.4: «Bases del reconocimiento de lo propio y lo ajeno») distintas a las suyas. Cabría esperar que los tejidos uterinos rechazaran el embrión al igual que la madre rechazaría un órgano trasplantado de su propio hijo. La placenta es el único trasplante extraño con éxito, o **alógrafo**, porque ha desarrollado medidas para suprimir la respuesta inmunitaria que aparecería normalmente contra el feto por parte de la madre. Determinados experimentos sugieren que el corion produce proteínas y linfocitos que bloquean la respuesta inmunitaria normal al suprimir la formación de anticuerpos específicos por parte de la madre.

Dado que el embrión de los mamíferos está protegido y alimentado por la placenta en vez de nutrirse del vitelo almacenado, ¿qué ocurre con las cuatro membranas extraembrionarias que ha heredado de los primeros amniotas? El amnios permanece sin modificar y es una cubierta acuática protectora en la que flota el embrión. El saco vitelino persiste

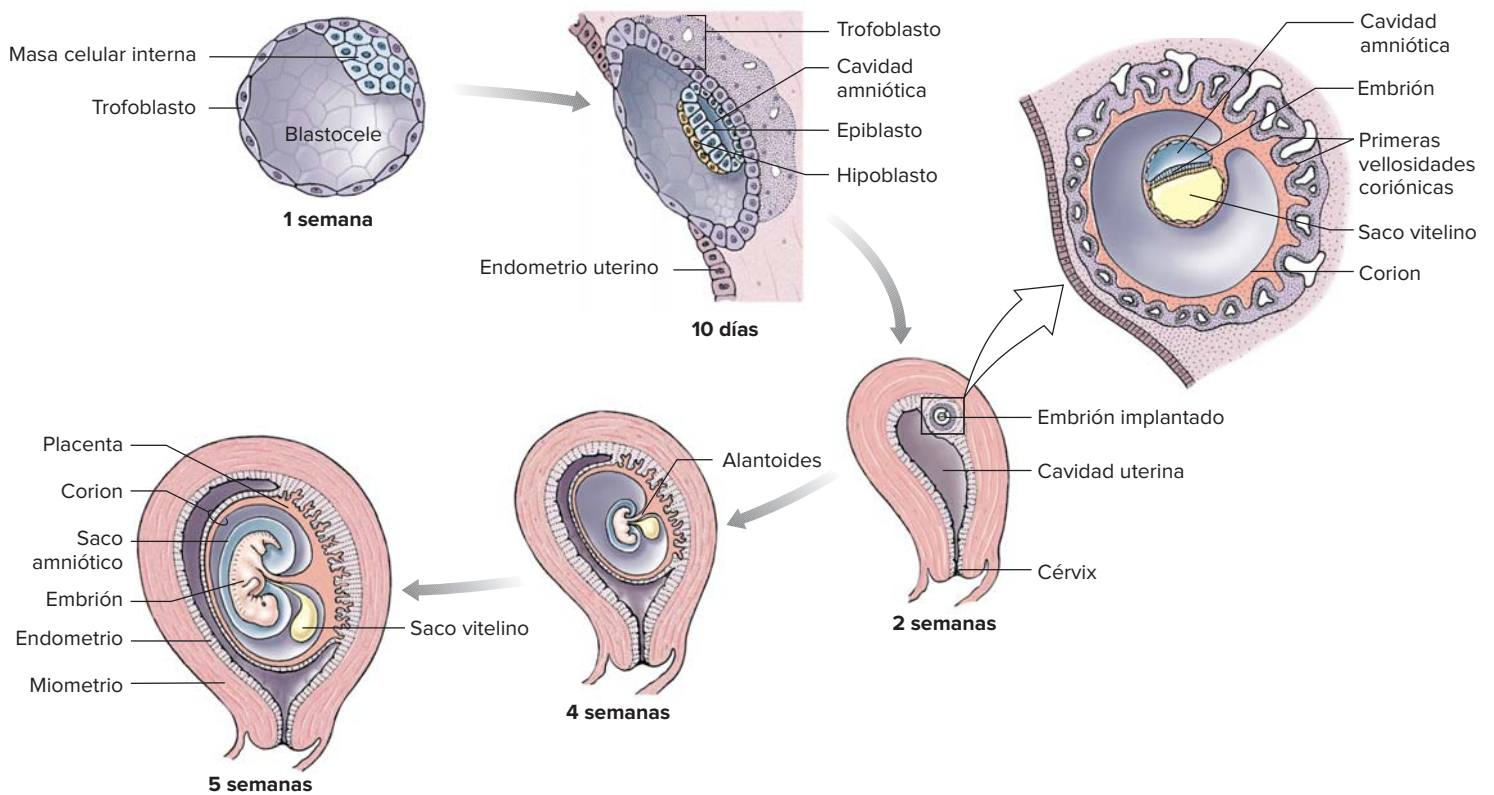


Figura 8.25 Desarrollo inicial del embrión humano y sus cuatro membranas extraembrionarias: amnios, saco vitelino sin vitelo, alantoides y corion.

lleno de líquido, aunque no contiene vitelo. Ahora tiene una nueva función: durante la primera parte del desarrollo es la fuente de células madre que dan lugar a la sangre, células linfáticas y gametos. Estas células madre posteriormente emigran al interior del embrión en desarrollo. En organismos como los mapaches y los ratones, un saco vitelino densamente vascularizado se implanta en el útero, junto con la típica placenta. Las otras dos membranas, alantoides y corion, se destinan totalmente a nuevas funciones. El alantoides pronto deja de utilizarse como almacén de residuos metabólicos. En lugar de esto deviene el **cordón umbilical**, que relaciona física y funcionalmente al embrión con la placenta (v. fig. 7.18). El corion, por otro lado, constituye la mayor parte de la placenta misma. El resto de la placenta se forma a partir del endometrio uterino adyacente.

El embrión crece rápidamente, y al final de la cuarta semana de desarrollo en el hombre, todos los principales órganos del cuerpo han comenzado a formarse. En ese momento el embrión mide unos 5 mm y pesa 0,02 g. Durante las dos primeras semanas de desarrollo (el **periodo germinal**) el embrión es bastante resistente a las influencias externas. Sin embargo, durante las siguientes 8 semanas, cuando se van a conformar la mayoría de los órganos y se delimitará la forma del cuerpo (el **periodo embrionario**), el embrión es más sensible a alteraciones que pueden causar malformaciones (como la exposición al alcohol o las drogas tomados por la madre) que en cualquier otro periodo. El embrión pasa a ser **feto** aproximadamente a los 2 meses tras la fecundación. El **periodo fetal** es fundamentalmente una fase de crecimiento, aunque algunos sistemas de órganos (especialmente los sistemas nervioso y endocrino) continúan su desarrollo. El feto crece desde aproximadamente 28 mm y 2,7 g a los 60 días hasta unos 350 mm y 3.000 g a término (9 meses).

8.10 DESARROLLO DE ÓRGANOS Y SISTEMAS

Durante la gastrulación se forman las tres capas germinales. Se diferencian, como ya se ha visto, primero en una masa celular primordial y luego en órganos y tejidos específicos. Durante este proceso, las células quedan progresivamente comprometidas hacia su diferenciación específica. Los derivados de las tres capas aparecen en la figura 8.26.

Tema clave 8.4

CIENCIA EXPLICADA

Capas germinales embrionarias

La asignación de las primeras capas embrionarias a «capas germinales» específicas (no deben confundirse con las «células germinales», óvulos y espermatozoides) se hace por conveniencia de los embriólogos, y no tiene que ver con el embrión en sí. Mientras que las tres capas germinales se diferencian normalmente en los tejidos y órganos que se describen aquí, no es la capa germinal por sí misma lo que determina la diferenciación, sino más bien la posición precisa de una célula embrionaria en relación con otras células.

Derivados del ectodermo: sistema nervioso y crecimiento de los nervios

El encéfalo, la médula espinal y casi todas las estructuras epiteliales del cuerpo derivan del ectodermo primitivo, y están entre los primeros órganos

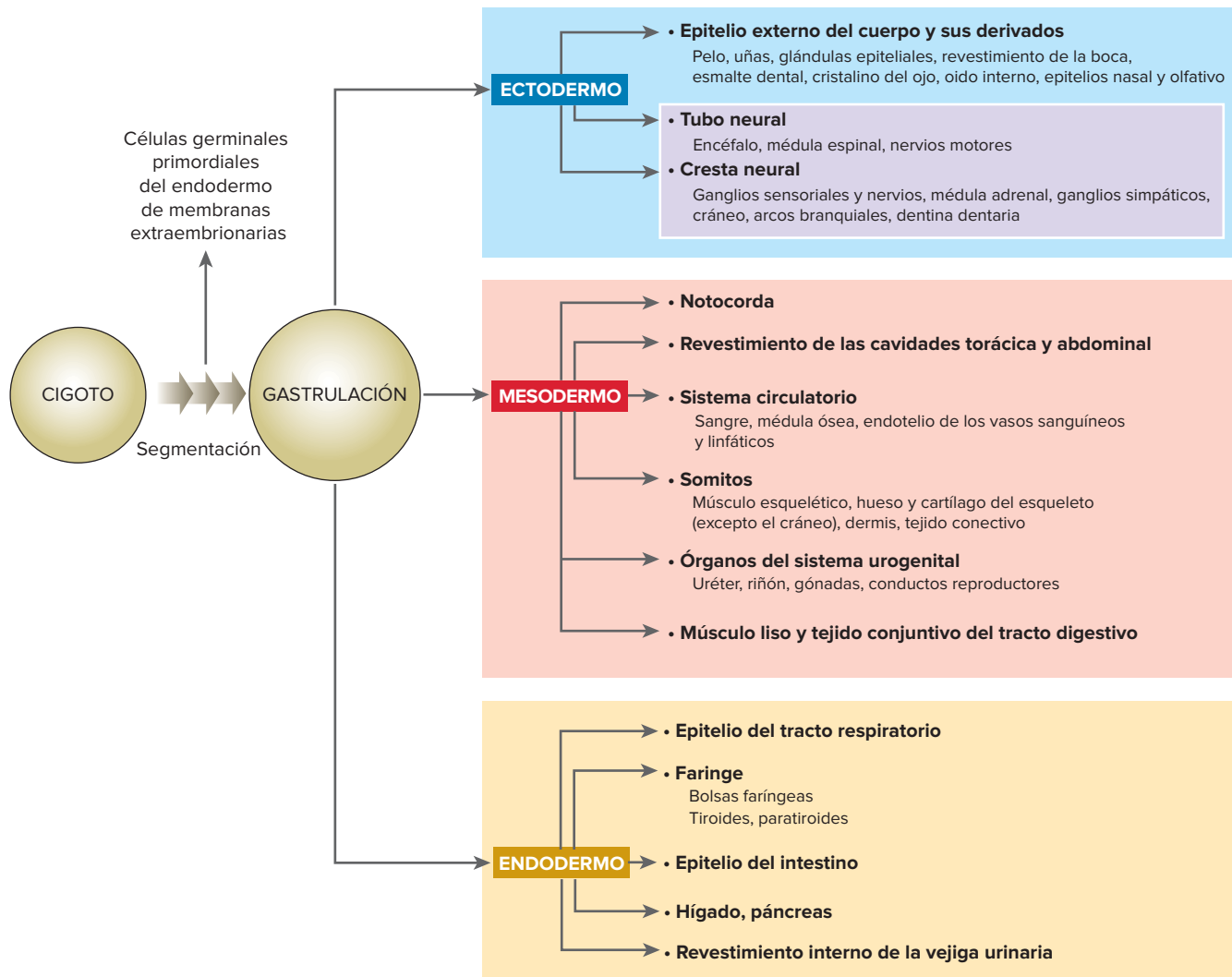


Figura 8.26 Derivados de las capas embrionarias en los mamíferos.

que aparecen. Inmediatamente sobre la notocorda, el ectodermo se engruesa para formar la **placa neural**. Los bordes de esta placa sobresalen, se pliegan y se unen por encima formando un largo tubo: el **tubo neural**. Este tubo da lugar a la mayor parte del sistema nervioso: anteriormente se ensancha y se diferencia en el encéfalo y los nervios craneales; posteriormente forma la médula espinal y los nervios motores. La mayor parte del sistema nervioso periférico deriva de las células de la **cresta neural**, que emigran antes de que el tubo neural se cierre (v. fig. 8.27). Algunos de los tipos celulares y estructuras diferentes que se originan en la cresta neural se detallan en las figuras 8.26 y 8.27. El tejido de la cresta neural es exclusivo de los vertebrados y fue probablemente de vital importancia en la evolución del cráneo y las mandíbulas de este grupo.

¿Cómo se forman los miles de millones de axones en el cuerpo? ¿Qué es lo que dirige su formación? Los biólogos estuvieron intrigados con estas preguntas, que no parecen tener fácil respuesta. Puesto que un axón único puede alcanzar más de un metro de longitud (p. ej., los nervios motores que corren desde la médula hasta los dedos de los pies en un humano son casi de un metro de longitud), parecía imposible que una sola célula pudiera

alargarse de esta forma. La respuesta tuvo que esperar al desarrollo de uno de los más poderosos instrumentos de que disponen los biólogos: la técnica del cultivo celular.

En 1907, el embriólogo Ross G. Harrison descubrió que podía mantener neuroblastos (células nerviosas embrionarias) vivos durante semanas fuera del cuerpo, colocándolos en una gota de linfa de rana pendiente de la parte inferior de un cubreobjetos. Observando a los nervios crecer diariamente, comprobó que cada fibra nerviosa procedía de una sola célula. A medida que las fibras se prolongan, los materiales para su crecimiento fluyen del centro del axón hacia el extremo en crecimiento, donde se incorporan en el nuevo protoplasma (v. fig. 8.28).

La segunda cuestión, ¿qué dirige el crecimiento del nervio?, ha tardado más en desvelarse. Una opinión que se aceptó bien hacia la década de 1940 fue la de que el crecimiento del nervio es un proceso difuso y aleatorio. Se creyó que el sistema nervioso se formaba como un entramado equipotencial o página en blanco, que podría más tarde adquirir forma para usarse en un sistema funcional. Ahora entendemos que las fibras nerviosas encuentran su camino selectivamente hacia tantos destinos predeterminados. Trabajos

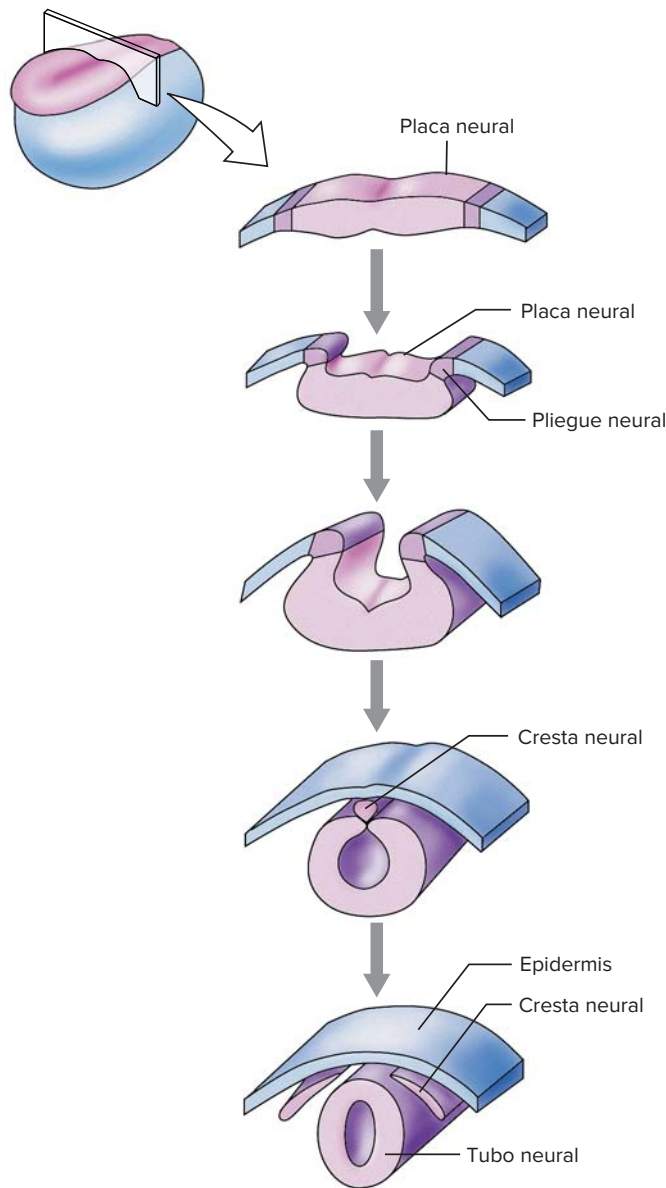
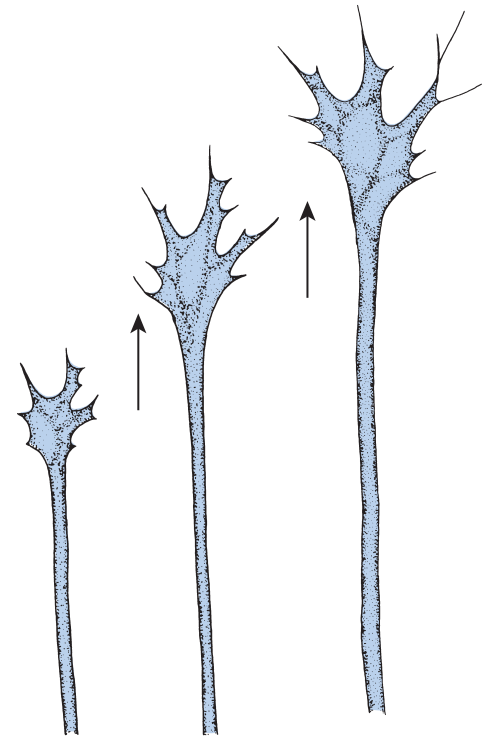


Figura 8.27 Desarrollo del tubo y cresta neurales a partir de la placa neural ectodérmica.

recientes sobre el sistema nervioso de los invertebrados indican que cada uno de los miles de millones de axones nerviosos adquiere una ficha de identificación química que, de algún modo, les dirige correctamente a lo largo de la vía adecuada. Harrison observó que un axón en formación terminaba en un cono de crecimiento, a partir del cual se extienden gran cantidad de finas prolongaciones pseudopodiales que forman numerosos filamentos o filopodios (v. fig. 8.28). En 1890 Santiago Ramón y Cajal infirió la naturaleza dinámica de este cono de crecimiento, aunque solo estudió los tejidos fijados, no las células vivas. Investigaciones recientes han demostrado que el cono de crecimiento está dirigido por un conjunto de moléculas-guía, secretadas a lo largo de su ruta y por el destino final del axón. Este sistema

Figura 8.28

Cono de crecimiento en el extremo de un axón en elongación. Los materiales para el crecimiento fluyen del axón al cono de crecimiento, del que se extienden numerosas prolongaciones pseudopodiales filiformes. Estas sirven como un sistema de guía para el avance del axón en desarrollo. Las flechas indican la dirección de crecimiento.



de indicadores químicos que debe, obviamente, estar dirigido genéticamente, es precisamente un ejemplo de la precisión asombrosa que caracteriza al proceso completo de diferenciación.

Tema clave 8.5

CIENCIA EXPLICADA

Cultivo de tejidos

La técnica de cultivo de tejidos desarrollada por Ross G. Harrison, aislados de una gran gama de tipos de tejidos, cultivados en el laboratorio en un medio de cultivo nutritivo donde podrían ser manipulados, actualmente es una técnica muy utilizada por científicos de todos los campos de la investigación biomédica, y no solamente por los embriólogos. El gran impacto de esta técnica se ha producido en los últimos tiempos. Harrison fue dos veces candidato al Premio Nobel (1917 y 1933), pero nunca le fue otorgado porque, irónicamente, el cultivo de tejidos se consideraba entonces «de valor bastante limitado».

Derivados del endodermo: tubo digestivo y arcos branquiales

En el embrión de rana, el intestino primitivo aparece durante la gastrulación al formarse la cavidad interna, o arquenteron. A partir de esta cavidad endodérmica simple se desarrolla el revestimiento del tracto digestivo, de la faringe, de los pulmones, de la mayor parte del hígado y el páncreas, de las glándulas tiroides y paratiroides y el timo (v. fig. 8.26).

En otros vertebrados, el **tubo digestivo** se forma a partir del intestino primitivo y constituye un reborde que sobresale del saco vitelino por creci-

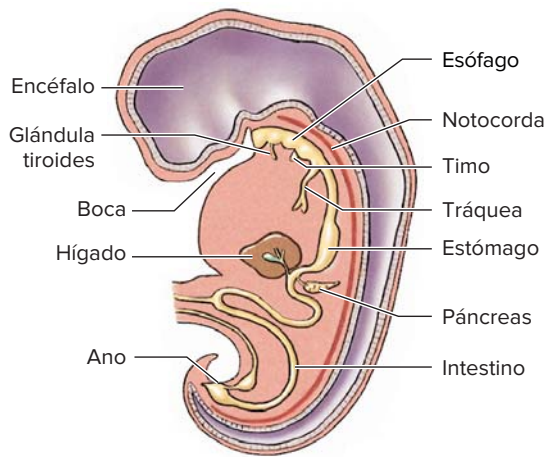


Figura 8.29 Derivados del tracto digestivo de un embrión humano.

miento y repliegue de la pared del cuerpo (v. fig. 8.29). Los extremos de ese tubo se abren al exterior y están revestidos de ectodermo, mientras que el resto del tubo lo está por el endodermo. Los **pulmones**, el **hígado** y el **páncreas** surgen del intestino anterior.

Entre los más intrigantes derivados del tracto digestivo se encuentran los arcos (branquias) y bolsas faríngeas que hacen su aparición en las primeras etapas embrionarias de todos los vertebrados (v. fig. 8.21). Durante el desarrollo, los sacos faríngeos tapizados por endodermo interactúan con el ectodermo que los cubre para formar los arcos branquiales. En los peces, los arcos branquiales se desarrollan como branquias y estructuras que las soportan y que sirven como órganos respiratorios. Cuando los primitivos vertebrados colonizaron la tierra, las branquias no se podían usar para la respiración aérea y fueron sustituidas por pulmones, desarrollados independientemente.

¿Por qué entonces persisten los arcos branquiales en los embriones de los vertebrados terrestres? Aunque los arcos branquiales no sirven para la función respiratoria ni en los embriones ni en los adultos de los vertebrados terrestres, permanecen como primordios necesarios para una gran variedad de otras estructuras. Por ejemplo, el primer arco y su saco revestido de endodermo (el espacio entre dos arcos adyacentes) forman las mandíbulas superior e inferior y el oído interno de los vertebrados superiores. La segunda, tercera y cuarta bolsas branquiales contribuyen a formar las amígdalas, las glándulas paratiroides y el timo. Así pues, podemos comprender por qué los arcos branquiales y otras estructuras de los peces aparecen en los embriones precoces de los mamíferos. La función original se ha perdido, pero las estructuras se conservan para nuevos usos. El gran conservadurismo de las primeras etapas del desarrollo embrionario nos ha proporcionado una visión telescópica de los orígenes de nuevas adaptaciones.

Estructuras derivadas del mesodermo: soporte, movimiento y corazón

El mesodermo forma el esqueleto de los vertebrados, el tejido muscular, el sistema circulatorio y los órganos urinarios y reproductores (v. fig. 8.26). Puesto que los vertebrados han aumentado en tamaño y complejidad, las estructuras esqueléticas, del movimiento y del transporte derivadas del mesodermo constituyen una parte aún mayor de la masa corporal.

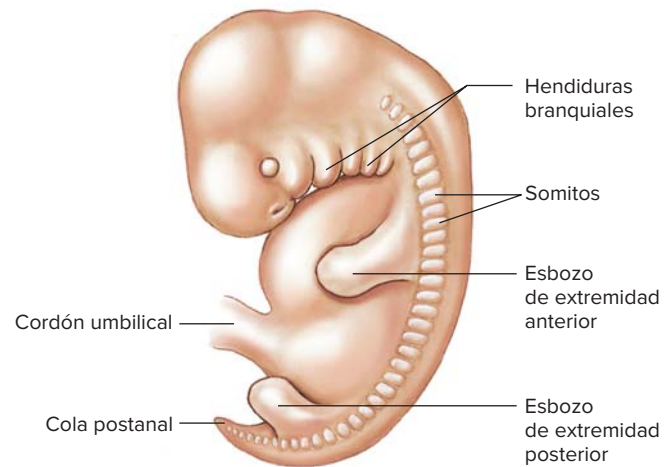


Figura 8.30 Embrión humano que muestra los somitos, que se diferenciarán en músculo esquelético y esqueleto axial.

La mayoría de los **músculos** proceden del mesodermo que se extiende a cada lado del tubo neural (v. fig. 8.30). Este mesodermo se divide en series longitudinales de somitos (38 en los seres humanos) que por delaminación, fusión y migración se convierten en el esqueleto axial, la dermis dorsal y los músculos de la espalda, la pared del cuerpo y las extremidades.

El mesodermo primitivo da lugar al primer órgano funcional: el corazón embrionario. Guiados por el endodermo subyacente, dos grupos de células mesodérmicas precordiacas se desplazan igual que amebas hasta una posición central, a ambos lados del tubo digestivo primitivo. Estos grupos celulares se diferencian como un par de tubos de doble pared, que más tarde se fusionan en un único tubo fino y sencillo (v. fig. 8.20).

Conforme las células se van agrupando, se hacen evidentes las primeras contracciones. En el embrión de pollo, un animal muy apreciado para los estudios de embriología experimental, el corazón primitivo late hacia el segundo día de los 21 del periodo de incubación; empieza a latir antes de que se hayan formado verdaderos vasos sanguíneos y antes de que haya sangre que bombear. A medida que se desarrolla un primordio de ventrículo, las contracciones espontáneas de las células se combinan en un latido débil pero rítmico. Entonces se desarrollan nuevas cámaras, cada una con un latido intrínseco más rápido que el de su predecesora.

Finalmente, un área especializada del músculo cardíaco, llamada **nodo sinoatrial** o **sinoauricular**, da lugar al seno venoso y toma la completa dirección del latido (el papel del nodo sinoatrial en la excitación del corazón se describe en la sección 31.3: «Excitación y control del corazón»). De este modo se constituye el **marcapasos** cardíaco primario. Cuando el corazón ha logrado un latido fuerte y eficaz se abren los canales vasculares dentro del embrión y a través del vitelo. Dentro de los vasos están las primeras células sanguíneas primitivas, suspendidas en el plasma.

El desarrollo temprano del corazón y de la circulación es imprescindible para la continuación del desarrollo embrionario, porque sin circulación el embrión no podría obtener los materiales para su crecimiento. El alimento es absorbido del vitelo y llevado al resto del cuerpo del embrión; el oxígeno es transportado a todos los tejidos y el dióxido de carbono y otros desechos se expulsan. El embrión depende totalmente de estos sistemas extraembrionarios, y la circulación es el enlace vital que los relaciona entre sí.

RESUMEN

Secciones	Conceptos clave
8.1 Antiguos conceptos: preformación contra epigénesis	- La biología del desarrollo se ocupa de la aparición del orden y la complejidad durante el desarrollo de un nuevo individuo a partir de un huevo fecundado, y del control de este proceso. - El concepto primitivo de la preformación dio paso a la teoría de la epigénesis: el desarrollo es la aparición progresiva de nuevas estructuras que surgen como producto de un desarrollo anterior.
8.2 Fecundación	- La fecundación de un óvulo por un espermatozoide restablece el número diploide de cromosomas y activa el desarrollo del huevo. - Tanto el óvulo como el espermatozoide han desarrollado mecanismos que facilitan una fecundación eficaz. - El espermatozoide es, en esencia, un núcleo haploide muy condensado provisto de un flagelo locomotor. - Muchos óvulos liberan atrayentes químicos para el espermatozoide, y la mayoría poseen receptores de superficie que reconocen solamente a los espermatozoides de su misma especie, todos presentan mecanismos para impedir la polispermia. - En muchos casos, los espermatozoides entran en el ovocito antes de que se complete la meiosis.
8.3 Segmentación y primeras fases del desarrollo	- La segmentación está en gran manera influida por la cantidad y distribución del vitelo en el huevo. - Los huevos con poco vitelo, como los de la mayoría de los invertebrados marinos, se dividen por completo (holoblásticos) y generalmente presentan un desarrollo indirecto, con un estado larvario entre el embrión y el adulto. - Los huevos con vitelo abundante, como los de las aves, los reptiles y la mayoría de los artrópodos, se dividen solo parcialmente (meroblásticos).
8.4 Panorámica del desarrollo tras la segmentación	- Durante la segmentación, el cigoto se divide rápidamente y, en general, de forma sincrónica, produciendo una blástula multicelular. - En la gastrulación, las células de la superficie del embrión migran hacia el interior de este para formar las capas germinales (endodermo, ectodermo y mesodermo). Al igual que la segmentación, la gastrulación se ve afectada en gran medida por la cantidad de vitelo. - Los embriones desarrollan diferentes planes corporales durante la gastrulación con tubo digestivo completo o incompleto. - El intestino es una cavidad corporal esencial, pero muchos animales tienen una segunda cavidad corporal fuera del intestino. Esta cavidad puede ser un blastocele persistente (pseudoceloma) o una cavidad nueva rodeada por el mesodermo (celoma). Tanto la esquizocelia como la enterocelia dan lugar a la formación de celoma. La segunda cavidad del cuerpo suele estar llena de líquido, rodea y amortigua el intestino y a menudo funciona como esqueleto hidrostático.
8.5 Mecanismos de desarrollo	- A pesar de los distintos destinos de las células embrionarias, cada una de ellas contiene un genoma completo, por tanto, la misma información. - En 1938, Hans Spemann propuso la idea de la transferencia nuclear de células somáticas, o TNCS, proporcionando la base para la clonación y el uso terapéutico de las células madre. - El desarrollo inicial a lo largo de la segmentación está regido por determinantes citoplásmicos (ARNm) derivados del genoma materno y localizados en el córtex del huevo. Conforme se acerca la gastrulación, el control pasa gradualmente de maternal a embrionario, a medida que los genes nucleares del propio embrión comienzan a transcribir ARNm. La especificación citoplásmica y condicional, actuando a través de la inducción, desempeñan un papel importante en el desarrollo. La especificación sincitial se produce cuando el citoplasma no se divide entre las células, como en el sistema modelo de la mosca de la fruta, <i>Drosophila</i>. - El destino de las células está determinado de forma secuencial, de modo que las células de las diferentes capas germinales (ectodermo, endodermo, mesodermo) solo producen ciertos derivados.
8.6 Expresión génica durante el desarrollo	- La regulación espacial y temporal de la expresión de los genes, esencial para la especificación condicional, es muy importante en las últimas etapas del desarrollo. - La diferenciación armoniosa de los tejidos se produce en tres etapas generales: formación del patrón, determinación de la posición en el cuerpo e inducción de los miembros y órganos apropiados en cada posición. Cada estado está guiado por morfógenos, los cuales dirigen la transcripción de los genes. - La formación de patrones se refiere a la determinación de los ejes anteroposterior, dorsoventral y bilateral (izquierdo-derecho). - En las moscas y otros animales segmentados, los morfógenos activan genes que dividen el cuerpo en cabeza, tórax y abdomen, y después en segmentos orientados correctamente. - Las estructuras apropiadas de cada segmento son inducidas luego por genes homeóticos, caracterizados por una secuencia específica de bases, llamada secuencia homeótica. Las mutaciones en los genes homeóticos producen el desarrollo de estructuras inadecuadas en un segmento: patas en la cabeza, por ejemplo.
8.7 Patrones de desarrollo en animales	Las características de desarrollo son la base para dividir a los animales bilaterales en dos grupos principales: protostomados y deuterostomados.

Secciones	Conceptos clave
	- Los protostomados y deuterostomados se distinguen por cuatro rasgos de desarrollo: (1) a medida que el embrión se divide, ¿las células forman un patrón espiral o radial?, (2) después de la división, ¿se decide el destino de cada célula principalmente por la especificación citoplásmica, produciendo una división en mosaico o principalmente por la especificación condicional, dando lugar a una división reguladora?, (3) ¿cuál es el destino del blastoporo?, ¿se convierte en la boca o el ano en el animal adulto?, y (4) si está presente el celoma, ¿se desarrolla por esquizocelia o por enterocelia? - En la Protostomia se lleva a cabo la especificación citoplásmica, en los lofotrocozoos esto da lugar a una segmentación espiral y a un desarrollo en mosaico y en la mayoría de los ecdisozoos se produce una segmentación superficial acompañada de una especificación sincitial. La boca se forma en o cerca del blastoporo embrionario. El celoma se forma por esquizocelia. - En la Deuterostomia se lleva a cabo la especificación condicional, lo que da lugar a un desarrollo regulador; la boca se forma de manera secundaria y no a partir del blastoporo. El celoma se forma por enterocelia.
8.8 Biología evolutiva del desarrollo	- Se han encontrado similitudes fundamentales en los genes que controlan el desarrollo en animales tan diferentes como en la <i>Drosophila</i> y en los anfibios. - El campo de la biología evolutiva del desarrollo se basa en la idea de que la evolución de la gran variedad de animales es el resultado de los cambios en la posición y en el ritmo de relativamente pocos genes que controlan el desarrollo. - Puede existir un «conjunto de herramientas genéticas» para módulos de desarrollo comunes al animal.
8.9 Desarrollo de los vertebrados	- El estado de posgastrula del desarrollo de los vertebrados representa una importante convergencia morfológica, en la que los vertebrados con mandíbulas, desde los peces hasta la especie humana, tienen caracteres comunes. Conforme avanza el desarrollo, estos rasgos van haciéndose cada vez más característicos de la especie. - Los amniotas son vertebrados terrestres que desarrollan cuatro membranas extraembrionarias durante su vida como embriones (como en las aves y reptiles) o dentro del útero (como en mamíferos). - El embrión de los mamíferos es alimentado mediante la placenta, una estructura materno-fetal compleja.
8.10 Desarrollo de órganos y sistemas	- Las capas embrionarias formadas en la gastrulación se diferencian en tejidos y órganos. - El ectodermo da lugar a la piel y al sistema nervioso; el endodermo se convierte en el tubo digestivo, la faringe, los pulmones y ciertas glándulas, y del mesodermo se formarán los órganos musculares, esqueléticos, circulatorios y excretores.

CUESTIONARIO

- ¿Qué se entiende por epigénesis? ¿En qué difería el concepto de epigénesis de Kaspar Friedrich Wolff de la noción anterior de preformación?
- ¿Cómo se prepara el óvulo (ovocito) durante la ovogénesis para la fecundación? ¿Por qué esta preparación es esencial para el desarrollo?
- Describe los acontecimientos que se producen tras el contacto de un espermatozoide con un óvulo. ¿Qué es la polispermia y cómo se evita?
- ¿Qué se conoce por «activación» en embriología?
- ¿Cómo afecta la cantidad de vitelo a la segmentación? Compare las de una estrella de mar y un ave.
- ¿Cuál es la diferencia entre la segmentación radial y la espiral?
- ¿Qué otros rasgos distintivos del desarrollo se asocian a menudo con la segmentación espiral y la radial?
- ¿Qué es el desarrollo indirecto?
- Utilizando el embrión de una estrella de mar como ejemplo, describa la gastrulación. Explique cómo la masa inerte de vitelo afecta a la gastrulación en los embriones de anfibios y aves.
- ¿Cuál es la diferencia entre el origen esquizocélico y el enterocélico del celoma?
- Describe dos aproximaciones experimentales diferentes que sirvan como prueba de la equivalencia nuclear en los embriones animales.
- ¿Qué se conoce por «inducción» en embriología? Describe el famoso experimento de Spemann y Mangold, y explique su trascendencia.
- ¿Qué son los genes homeóticos y qué es la secuencia homeótica que contienen? ¿Qué son los genes *Hox*? ¿Cuál es el significado de su existencia aparentemente universal en los animales?
- ¿Cuál es la evidencia embriológica de que los vertebrados son un grupo monofilético?
- ¿Cuáles son las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de aves y reptiles y cuál es la función de cada una de ellas?
- ¿Cuál es el destino de las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de los mamíferos placentarios?
- Explique qué tiene que ver el «cono de crecimiento» que observó Ross Harrison en el extremo de fibras nerviosas en crecimiento, con la dirección de este.
- Cite dos sistemas orgánicos derivados de cada una de las tres capas embrionarias.
- ¿Qué caracteres del desarrollo se utilizan para diagnosticar a los grupos (clados) de los protostomados y deuterostomados?

Para reflexionar La TNCS hace posible la clonación terapéutica. ¿Cuáles son los beneficios probables de esta técnica para la ciencia médica?