CAPITULO 23 DESARROLLO SEGMENTACION, MORFOGENESIS Y DIFERENCIACION

En los dos Capítulos anteriores hemos examinado las maneras como se originan los gametos y cómo se ponen en contacto para que pueda ocurrir la fertilización. Pero la fertilización no es el final del proceso de reproducción sexual. En realidad, es el comienzo de una serie de cambios complicados y perfectamente organizados que originan eventualmente un nuevo individuo adulto de la especie. Se utiliza el término *desarrollo* para describir estos cambios.

23-1 ETAPAS EN EL DESARROLLO DEL ADULTO

El desarrollo de un adulto a partir de un cigote se lleva a efecto a través de etapas que se suceden en progresión ordenada. Aunque el patrón exacto varía de una especie a otra (especialmente si no están relacionadas estrechamente) y hay una cierta sobreposición, se puede, por lo general, distinguir las siguientes etapas:

1) **Segmentación.** Durante esta etapa del desarrollo el núcleo del cigote experimenta una serie prolongada de divisiones mitóticas. Los núcleos resultantes por lo general se distribuyen en células separadas formadas a partir del citoplasma del cigote. Durante esta etapa no ocurre crecimiento o es muy escaso.
2) **Morfogénesis.** Durante esta etapa las numerosas células que se producen por segmentación continúan dividiéndose y al mismo tiempo se desplazan y organizan en capas y masas diferentes. Como resultado de ello aparece un patrón definido y a su aparición se le da el nombre de morfogénesis. Cuando el organismo ha alcanzado esta etapa de desarrollo recibe el nombre de **embrión.** Aunque las células del embrión durante esta fase del desarrollo se organizan en grupos definidos, todavía son de estructura similar.
3) **Diferenciación.** Sin embargo, pronto las células del embrión en desarrollo comienzan a adoptar la estructura y funciones especializadas que tendrán en el adulto. Se forman células nerviosas, células musculares, etc. Este proceso se denomina diferenciación. Las células diferenciadas se organizan en tejidos, los tejidos en órganos y los órganos en sistemas.
4) **Crecimiento.** Después de que todos los sistemas del organismo se han formado se inicia el periodo de crecimiento. Durante este periodo el organismo aumenta de tamaño, debido a la división celular o al aumento de tamaño de las células o a ambos procesos. De todas maneras, cualquiera que sea el mecanismo, el crecimiento depende de la incorporación de mayores cantidades de materia y energía que las requeridas para el mantenimiento de las funciones normales del organismo. Debe haber una acumulación de proteínas, carbohidratos (especialmente en las plantas) y todos los demás tipos de moléculas características de los seres vivos. Examinemos ahora las tres primeras etapas de desarrollo con mayor detalle.

23-2 SEGMENTACION

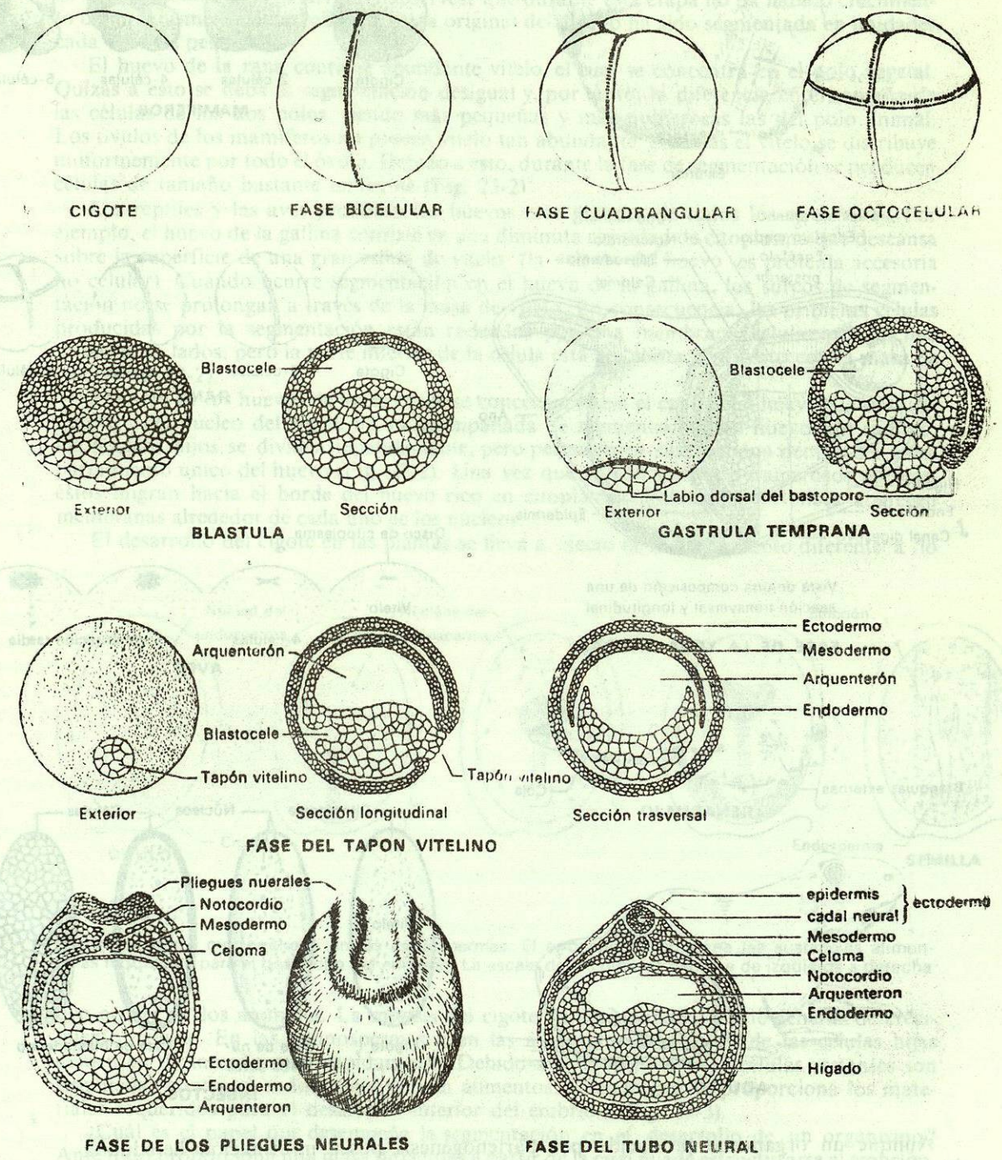
Como vimos en el último capítulo, la penetración de un espermatozoo de una rana en el óvulo de la rana inicia varios sucesos. Aparece la «medialuna gris», se completa la meiosis del óvulo y luego el núcleo del espermatozoo y el núcleo del óvulo se fusionan. Poco después de que se ha completado esta parte vital del proceso de fertilización, sucede la primera segmentación. El núcleo del cigote se divide por mitosis y aparece un surco longitudinal que atraviesa los «polos» del óvulo (Fig. 23-1). Esto pronto conduce a la división del óvulo en dos mitades.

Aunque la primera segmentación generalmente sigue a la fusión del núcleo del espermatozoo y del óvulo, no sabemos todavía exactamente qué factor desencadena este proceso.

CAPILLA ALFONSINA

Fig. 23-1

Las etapas en el desarrollo de la rana.



Sabemos que la segmentación puede a veces ocurrir sin que haya ocurrido fertilización. Si se pincha con un alfiler, sumergido previamente en sangre de rana, el huevo de una rana, se presenta segmentación. También se han empleado con éxito estímulos eléctricos y químicos para desencadenar este proceso. Se ha podido producir artificialmente renacuajos, peces y aun conejos adultos mediante inducción de segmentación de óvulos no fertilizados. Este proceso recibe el nombre de **partenogénesis.** Puede ocurrir naturalmente en algunas especies de lagartijas y en muchas especies de insectos. La abeja doméstica *(Apis mellifera)* es un buen ejemplo. Todos los machos (llamados drones) de la colonia se desarrollan de huevos no fertilizados.

Fig. 23-1 (Continuación)

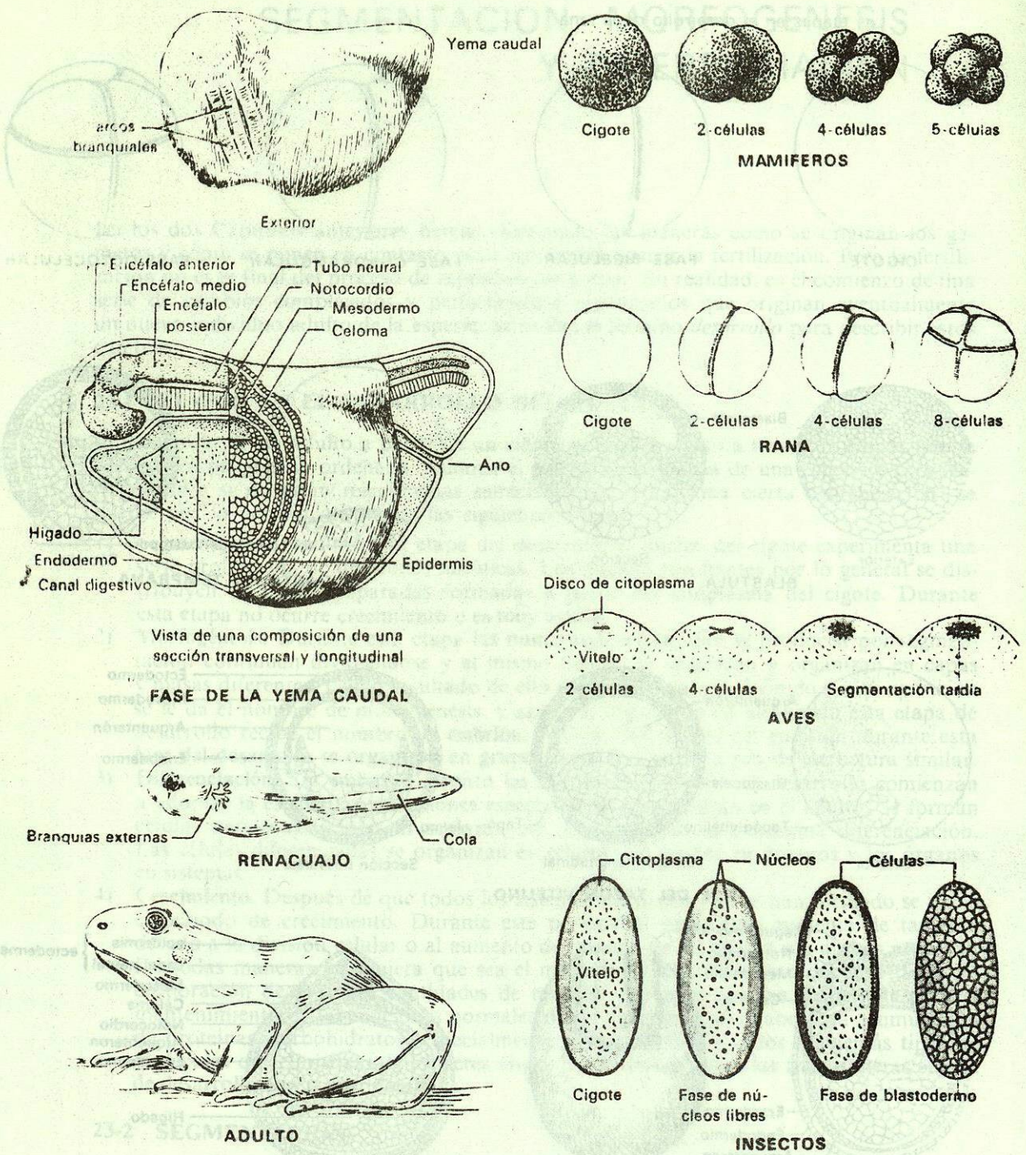


Fig. 23-2

Tipos de segmentación

Aunque un organismo producido por partenogénesis posee información hereditaria de un solo padre, no es necesariamente haploide. Los cromosomas del núcleo del óvulo pueden duplicarse dos veces antes de que ocurra la primera segmentación, de modo que las dos células hijas pueden contener el número diploide de cromosomas (esto, sin embargo, no ocurre en los zánganos de las abejas, los cuales son haploides).

Una vez que ha transcurrido una hora desde la primera segmentación del óvulo de la rana, cada una de las células hijas se divide de nuevo. El surco de segmentación resultante pasa también por los polos aunque sin formar ángulo recto con el primer surco. Cada una de las cuatro células resultantes se divide entonces simultáneamente siguiendo un plano horizontal (Fig. 23-1). Este plano de división está más cerca al polo animal que al polo vegetal. Por consiguiente, las células del polo animal son algo más pequeñas que las células del polo vegetal llenas de vitelo. La segmentación simultánea continúa y se producen primero un estadio de 16 células y luego un estadio de 32 células.

A medida que la segmentación avanza, las células del polo animal comienzan a dividirse más rápidamente que las células del polo vegetal. Por eso las primeras no solamente son más pequeñas, sino también más numerosas. Durante este período tiene lugar la migración de las células del polo animal. Estas se orientan de tal manera que se forma en el interior de la masa celular una cavidad llena de líquido que recibe el nombre de **blastocele**. Esta esfera hueca celular recibe el nombre de **blástula**. Su aparición marca la finalización de la etapa de segmentación en el desarrollo. Obsérvese que durante esta etapa no ha habido crecimiento del organismo en desarrollo. La masa original del huevo ha sido segmentada en unidades cada vez más pequeñas.

El huevo de la rana contiene abundante vitelo, el cual se concentra en el polo vegetal. Quizás a esto se deba la segmentación desigual y, por tanto, la diferencia en el tamaño de las células de los dos polos, siendo más pequeñas y más numerosas las del polo animal. Los óvulos de los mamíferos no poseen vitelo tan abundante. Además el vitelo se distribuye uniformemente por todo el óvulo. Debido a esto, durante la fase de segmentación se producen células de tamaño bastante uniforme (Fig. 23-2).

Los reptiles y las aves producen los huevos más grandes de todos los seres vivos. Por ejemplo, el huevo de la gallina consiste en una diminuta cantidad de citoplasma que descansa sobre la superficie de una gran esfera de vitelo (la «clara» del huevo es proteína accesoria no celular). Cuando ocurre segmentación en el huevo de la gallina, los surcos de segmentación no se prolongan a través de la masa de vitelo. En consecuencia, las primeras células producidas por la segmentación están rodeadas por una membrana celular por encima y hacia los lados, pero la parte inferior de la célula está en contacto directo con la masa de vitelo (Fig. 23-2).

El vitelo de los huevos de los insectos se concentra hacia el centro del huevo. La división mitótica del núcleo del cigote no va acompañada de segmentación del huevo. En cambio, los núcleos hijos se dividen repetidamente, pero permanecen suspendidos dentro del compartamiento único del huevo (Fig. 23-2). Una vez que se han formado numerosos núcleos, éstos migran hacia el borde del huevo rico en citoplasma. Solamente entonces aparecen membranas alrededor de cada uno de los núcleos.

El desarrollo del cigote en las plantas se lleva a efecto de modo un tanto diferente a lo

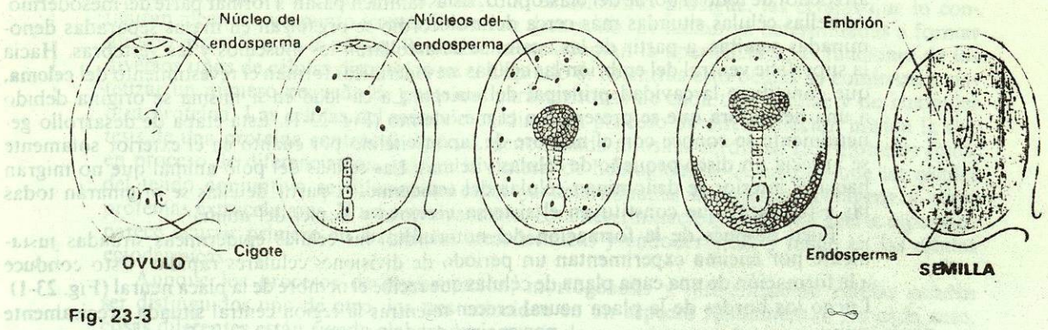


Fig. 23-3

Segmentación y morfogénesis en las angiospermas. El endosperma contiene las sustancias alimenticias requeridas para el desarrollo del embrión. La escala de los dibujos decrece de izquierda a derecha.

que ocurre en los animales. La mitosis del cigote va acompañada, por lo general, de crecimiento celular. En las gimnospermas y en las angiospermas algunas de las células hijas aumentan de tamaño muy rápidamente. Debido a su crecimiento las células restantes son empujadas contra el endosperma rico en alimentos. El endosperma proporciona los materiales requeridos para el desarrollo interior del embrión (Fig. 23-3).

¿Cuál es el papel que desempeña la segmentación en el desarrollo de un organismo? Ante todo proporciona una masa de células a partir de la cual puede estructurarse el embrión. Hemos visto que la célula es la unidad estructural de casi todos los seres vivos. Mediante segmentación se forman las células. En segundo lugar, la segmentación establece una relación normal entre el núcleo y el citoplasma regulado por aquél. Aun los huevos pequeños resultan ser de tamaño enorme si se los compara con otros tipos de célula. El volumen del huevo de la rana es aproximadamente 1,6 millones de veces más grande que una célula normal de una rana. Pero también el huevo de la rana contiene un solo núcleo. Durante el proceso de segmentación se producen miles de núcleos nuevos mediante mitosis. Cada uno de éstos eventualmente forma parte de una célula de dimensiones normales. Recuérdese que la blástula de la rana con sus miles de células no es de tamaño mayor que el cigote original.

23-3 MORFOGENESIS

La división celular no se suspende cuando el embrión alcanza la etapa de la blástula. En la rana las células más pequeñas y más oscuras del polo animal continúan experimentando mitosis rápidas. A medida que el número de estas células aumenta, comienzan a migrar en dirección de las células del polo vegetal que contienen vitelo. También algunas de las células del polo vegetal comienzan a migrar. Estas presionan hacia el interior de la masa de células, produciendo una depresión que se conoce con el nombre de **blastoporo** (Fig. 23-1). Este desplazamiento de las células hacia el interior del huevo marca el comienzo de la **gastrulación.** A medida que las células del polo animal migran hacia abajo y sobre la masa celular, un gran número de ellas simultáneamente se dirige hacia el interior en la región del blastoporo.

Las células del polo vegetal involucionadas desarrollan una capa de células, la cual crece hacia arriba y eventualmente encierran una cavidad que se denomina arquenterón (Fig. 23-1). Estas células se conocen con el nombre de células del **endodermo.** A partir del arquenterón se desarrolla el canal digestivo, el hígado, otras glándulas digestivas y, después de la metamorfosis, los pulmones. Durante esta etapa el único orificio que comunica el arquenterón con el exterior es el blastoporo. Finalmente se forma allí el ano. El revestimiento interior de todos estos órganos provendrá de células endodérmicas procedentes directamente de las células del polo vegetal.

Las células del polo animal que crecen hacia abajo también migran hacia adentro. Esto ocurre en primer lugar en la región superior (o dorsal) del blastoporo. Las células se mueven hacia adentro directamente por debajo de las células suprayacentes del polo animal. Estas reciben ahora el nombre de células del **mesodermo.** A partir de ellas se desarrolla una estructura en forma de cordón que recibe el nombre de **notocordio,** el cual se extiende longitudinalmente a lo largo del lado dorsal del embrión.

A medida que continúa la gastrulación de las células del polo animal se amontonan alrededor de todo el borde del blastoporo. Estas también pasan a formar parte del mesodermo. Aquellas células situadas más cerca del notocordio se organizan en masas separadas denominadas **somitas,** a partir de las cuales se desarrollarán los músculos y las vértebras. Hacia la superficie ventral del embrión las células mesodérmicas forman el revestimiento del **celoma,** que constituye la cavidad principal del cuerpo. La cavidad en sí misma se origina debido a una hendidura que se presenta en el mesodermo (Fig. 23-1). Esta etapa de desarrollo generalmente se conoce con el nombre de tapón vitelino por cuanto en el exterior solamente se aprecia un disco pequeño de células vitelinas. Las células del polo animal que no migran hacia el interior se denominan células del **ectodermo.** A partir de ellas se originarán todas las estructuras que constituyen el sistema nervioso y la piel del animal.

Poco después de la formación del notocordio, las células epidérmicas situadas justamente por encima experimentan un período de divisiones celulares rápidas. Esto conduce a la formación de una capa plana de células que recibe el nombre de la placa neural (Fig. 23-1). Luego los bordes de la placa neural crecen mientras la región central situada precisamente por encima del notocordio se deprime. Esta etapa se conoce con el nombre de etapa de plegamiento neural y está seguida por la formación de un tubo neural. Los dos pliegues prominentes continúan creciendo hasta unirse a lo largo de toda su longitud. A partir de esta estructura se desarrolla el encéfalo y la médula espinal. En la figura 23-1, se puede ver que estas tres prolongaciones del tubo neural se forman en el extremo anterior del embrión. A partir de ellos se originará el encéfalo. El tubo neural desciende en el interior del embrión y es recubierto por otra capa de células ectodermales que origina la piel.

Aunque los detalles de la gastrulación varían considerablemente de una a otra especie, las diferencias son más bien superficiales que fundamentales. En todo caso, el proceso conduce a la formación de tres capas celulares primarias (a menudo denominadas capas embrionarias): el **ectodermo,** el **mesodermo,** y el **endodermo.** A partir de estas tres capas embrionarias se forman los diversos órganos y sistemas del cuerpo del animal. En la figura 23-4 se enumeran la procedencia de los distintos órganos y sistemas del hombre. Esta lista puede también aplicarse apropiadamente a otros cordados.

ECTODERMO
- Piel, pelo, uñas
- Sistema nervioso completo, incluyendo células receptoras
- Médula adrenal

MESODERMO
- Músculos, sangre y vasos sanguíneos
- Tejido conjuntivo, inclusive tejido óseo
- Riñones, uréteres
- Testículos, ovarios, oviductos, útero
- Mesenterios
- Sistema linfático

ENDODERMO
- Epitelios del canal alimenticio
- Epitelios de la tráquea, bronquios y pulmones
- Epitelios de la uretra y de la vejiga
- Hígado
- Páncreas

Fig. 23-4

Origen embrionario de los diferentes tejidos corpóreos del hombre.

CAPILLA ALFONSINA

dérmicas especiales. A partir de ellas se desarrollan todas las estructuras constituidas por el mesodermo. El hecho de que en todos estos animales diversos el mesodermo se origina de la misma manera, apoya la idea de que están más estrechamente relacionados que lo que pudieran estarlo con respecto a los equinodermos y cordados.

El proceso de la gastrulación fija el patrón estructural básico del embrión. Las células se localizan en sitios específicos antes de formar los diversos tejidos, órganos y sistemas del organismo. Sin embargo, su construcción implica algo más que la simple migración y distribución de las células en las tres capas germinales. Las células no especializadas del ectodermo, mesodermo y endodermo deben adoptar formas especializadas y organización interna específica para poder desempeñar las funciones del tejido u órgano del cual forman parte. La conversión de células no especializadas en células especializadas se denomina diferenciación.

23-4 DIFERENCIACION

Aunque los estadios finales de la morfogénesis y el proceso de la diferenciación celular se superponen considerablemente, es conveniente distinguir uno y otro proceso. La morfogénesis implica la organización de las células y de las diversas capas y grupos que forman la estructura del cuerpo. Comprende la división celular y el desplazamiento de las células de un lugar a otro dentro del embrión. Aunque las diversas capas de células en la gástrula del embrión de la rana tienen ya determinado su destino, al principio no revelan cuáles van a ser esos destinos ya sea mediante especialización estructural o especialización funcional. Un experimentador cuidadoso puede trasplantar con éxito células de un sitio a otro del embrión, cuando éste se halla en la etapa temprana de la gástrula. Las células trasplantadas pronto se adaptan a su nueva localización y participan en la configuración del órgano correspondiente a ese sitio.

Sin embargo, a medida que el desarrollo embrionario prosigue, las células que lo configuran alcanzan un punto irreversible en su desarrollo. Se hallan ya determinadas a formar un tipo específico de la célula. Paulatinamente adoptan la apariencia y las funciones de los diversos tipos de células discutidos en el Capítulo 8. Mientras esto ocurre se comienza a sintetizar un número pequeño de proteínas características de cada tipo celular y no cualquier otra proteína. Las células del músculo cardíaco en proceso de diferenciación inician la síntesis de una proteína contráctil especial, denominada miosina cardíaca. Los glóbulos rojos, en proceso de diferenciación, inician la síntesis de hemoglobina. A medida que las células del tejido conjuntivo se diferencian están ya determinadas a sintetizar colágena y otras proteínas extracelulares. Y así sucesivamente. Esta determinación hacia una suerte específica parece ocurrir primero en las células mesodérmicas y endodérmicas y luego en las células ectodérmicas.

Aunque los procesos de segmentación, morfogénesis y diferenciación celular pueden ser distinguidos uno de otro, los tres coinciden en un aspecto fundamental. En cada caso, cosas diferentes están siendo elaboradas a partir de cosas iguales. A partir del estadio octocelular de la segmentación del huevo de la rana, las células del polo animal difieren en apariencia y en composición química con respecto a aquéllas del polo vegetal. De la esfera hueca, que constituye la blástula, se originan tres capas embrionarias. A partir de las células no especializadas que conforman estas tres capas de células embrionarias, se forman todas las células diferenciadas del organismo adulto. Además, el desarrollo de todas estas estructuras diversas no ocurre al azar y de manera casual. La distribución precisa de los planes de segmentación, la migración de las células durante la gastrulación y la producción de los numerosos tipos requeridos de células; en el proceso de la diferenciación celular, revela un grado de ordenamiento y organización maravilloso. Ciertamente parece que cada fase del desarrollo embrionario ocurre como si las distintas operaciones estuviesen bajo la orientación de un plan maestro.