

COMPENDIO Y ATLAS DE EMBRIOLOGÍA

por el

Dr. Eduardo Alfonso y Hernán

Doctorado en la Facultad de Medicina de Madrid, Profesor de Biología en la Universidad y en el Júnior College de Puerto Rico, Miembro de Honor de la Sociedad de Geografía e Historia de Guatemala, etc.

(Con 58 figuras y tres láminas del autor)

ATIKA, S. A.
Tutor, 3 dpdo.

•
MADRID
1968

Primera edición

© ATIKA, S. A. 1967

Impreso en España
Printed in Spain

Editado por ATIKA, S. A. - Tutor, 3 dpdo. - Madrid (8)

Depósito legal: M. 18.442.-1967

Imprenta Sáez - Hierbabuena, 1 - Madrid-2ü

PROLOGO

Este compendio tuvo su origen en unos sencillos esquemas hechos en mi época de estudiante, por medio de los cuales traté de explicarme a mí mismo las fases graduales y próximas del desarrollo embrionario.

Hube oído a alguno de mis maestros que la Biología se aprende dibujando, y, efectivamente, el que sabe dibujar un ser, un órgano o cualquier otra cosa, conoce el objeto de que se trate, porque la objetividad captada por el sentido de la vista es de «definición» del objeto. Definir es «poner límites» y, por tanto, determinar la forma; y la forma es la esencia de la materia viva (su «anatomía»), y, como decía Aristóteles, es también «la causa profunda de la acción de los cuerpos», es decir, de su «fisiología».

Ejemplos eminentes de excelentes dibujantes fueron mis maestros don Santiago Ramón y Cajal, de histología, y don Rafael Forns, de higiene; ambos me inculcaron la eficacia pedagógica de mi ya despierta afición hacia las artes plásticas, que hubo de ser aprovechada anteriormente por otros inolvidables maestros; don Alberto de Segovia, de zoología, y don Simón Bolívar, de botánica y mineralogía; y posteriormente por don Tomás Maestre, de medicina le,gal.

Aquellos dibujos embriológicos, algunos de los cuales han pasado intactos a este volumen, se completaron con un texto resumido que llenó mi programa de enseñanza preuniversitaria (o «preparatoria») durante los años 1953 a 1964, en que desempeñé

las cátedras de Biología en el Puerto Rico Júnior College y en la Universidad de Puerto Rico.

Llegado a España después de mi jubilación en la isla antillana y con un acrecentado caudal de estudios gráficos embriológicos, gran parte de ellos tomados del natural al microscopio, se me invitó por la Editorial Atika, S. A., a que pusiese el texto de este manual a nivel universitario y apto para llenar las necesidades del estudiante facultativo de Medicina. Queda así hecho, ilustrado con nuevos dibujos adecuados a la mayor -extensión del texto, pero sin dejar de ser «compendio».

Tiéndese hoy día, con harta razón práctica y didáctica, a dar los conocimientos científicos en sus líneas fundamentales. El exceso de detalles perjudica generalmente a la nitidez de las verdades básicas. Un exceso de «barroquismo» científico abrumba, confunde y dispersa el entendimiento en dudas -crecientes. Hay que «ir al grano», como vulgarmente se dice.

En este compendio he tratado de «ir al grano» sin que falte la «paja» necesaria para sostener el «grano». Es decir, van todos los detalles necesarios para la mejor comprensión del esquema general del desarrollo embriológico, en tres partes de creciente exposición de los detalles de este desarrollo. El estudiante que lo lea y medite con afición o interés, puede saber embriología en la medida necesaria para llenar los requerimientos de su profesión médica. El que desee especializarse en embriología necesita, natu-

raímente, recurrir a la consulta y estudio de tratados más extensos, de los cuales hay muchos y buenos.

Dada la penuria de medios experimentales que hasta ahora ha padecido la ciencia española, y el poco estímulo que a la experimentación científica corre por las venas de nuestra sangre mediterránea, no es extraño que la mayor parte de los tratados y compendios de embriología hayan sido textos traducidos de autores extranjeros. Bien es verdad que esto ha ocurrido también con la anatomía, la bioquímica y otras materias, en las que se ha dado preferencia a autores franceses, ingleses y alemanes. No hay que olvidar —como nos recuerda Ortega y Gasset— que la ciencia europea ha nacido en ese pequeño cuadrilátero cuyos vértices son Londres, París, Berlín y Viena. Los mediterráneos somos artistas y poetas, pero no científicos; y si a veces somos filósofos (y entre nosotros se multiplican los casos insignes), es porque la filosofía es eminentemente poética o «poyética», es decir, creadora, y, por tanto, «imaginativa» en el sentido más estricto y respetable de la palabra.

Pudiera pensarse que la «imaginación creadora» fuese no solamente necesaria para la creación de un sistema filosófico o de una obra de arte, sino también para construir una concepción científica; pero, claro es, esto último, aun siendo cierto, requiere una disciplina experimental que nos sujete e impida salirnos de la realidad (según el preclaro consejo que me dio don Tomás Maestre precisamente con motivo de mis primeros «dibujos explicados» de embriología), y esto hace indispensable la función del pensamiento objetivador llevado hasta el último extremo.

De aquí, como decíamos en un principio, la utilidad del dibujo en el estudio de las ciencias. Todo objeto natural lleva en su forma una «intención» dinámica; y esta tendencia dinámica, que es su fisiología, es la que en realidad moldea su definitiva forma objetiva, estática o anatómica, es decir, su conformación y aun su estructura. La embriología estudia un desarrollo de fuerzas en movimiento para lograr una forma típica. No hay ejemplo más contundente de que la «función hace el órgano», y esto llega a su más prodigiosa confirmación cuando observamos que en el embrión los grupos celulares que van a formar el corazón laten antes de que el corazón esté formado y antes de que éste disponga de mecanismo nervioso que regule su contracción rítmica.

El desarrollo embriológico por el cual de una célula indiferenciada se produce un ser vivo según un arquetipo específico preestablecido, y no otro, es uno de los más sugestivos estudios que nos adentra en los ámbitos de la filosofía y de la metafísica, desde las sólidas bases de un conocimiento objetivo y lógico.

Desde las páginas de este modesto compendio escrito en español, por un médico español y publicado en España originalmente, queda invitado el estudiante a coger un lápiz y un papel y a copiar las ilustraciones de su «atlas» o a dar forma propia a las ideas expuestas en su texto.

EDUARDO ALFONSO Y HERNÁN

Madrid, 5 de agosto de 1967.

ÍNDICE GENERAL DE MATERIAS

	Páginas
PRÓLOGO.....	5
ÍNDICE.....	9

PRIMERA PARTE

GENÉTICA

A. Definiciones.....	11
B. División cariocinética de la célula.....	12
C. Células sexuales o genitivas.....	13
Reducción o maduración de las células genitivas.....	14
Óvulos y huevos.....	15
Fecundación.....	16
D. La herencia biológica.....	17
a) Bases biológicas de la herencia.....	17
b) Resumen de las leyes de la herencia de Gregorio Mendel.....	18
c) Herencia sexual.....	19
d) Algunos datos sobre la herencia en la especie humana.....	19

	Páginas
e) Otras leyes de herencia.....	20
f) Determinantes citológicas de la herencia.....	20
Ideas básicas de la «Teoría de los genes», de Thomas H. Morgan.....	22

SEGUNDA PARTE

BLASTOGÉNESIS

(Idea general del desarrollo embrionario)

A. Definiciones.....	25
B. Protección del embrión.....	26
C. Incubación.....	26
D. Evolución y desarrollo embrionario.....	26
E. Formación de la blástula.....	28
F. Formación de la gástrula.....	29
G. Nutrición del embrión.....	32
H. Circulación fetal.....	32

TERCERA PARTE

EMBRIOLOGÍA

(Desarrollo especial de los sistemas. Aparatos y órganos)

Telencéfalo.....	36
Histología de la corteza cerebral.....	38
Diencefalo.....	39
Mesencefalo.....	40
Metencefalo.....	42
Mielencefalo.....	43
Nervios craneales.....	43
Médula espinal.....	47
Órganos de los sentidos.....	50
El ojo o aparato óptico.....	52
Órganos del tacto de la sensibilidad general.....	56
Órganos del gusto.....	57
El sistema nervioso vegetativo y simpático.....	57
Sistema circulatorio.....	58
Formación del corazón.....	59
Formación de los vasos sanguíneos.....	61
Mecanismos circulatorios embrionario y fetal.....	62

Desarrollo de los vasos linfáticos.....	63
Protovértebras, nefrotoma y órganos del mesodermo lateral.....	63
Aparato urinario.....	64
Aparato sexual.....	64
Formación de los músculos.....	65
Formación de los huesos.....	66
Hematopoyesis.....	69
Aparato digestivo.....	71
Región faríngea.....	72
Formación de los órganos digestivos glandulares abdominales.....	74
Los mesenterios y el peritoneo.....	77
Peritoneo.....	78
Aparato respiratorio.....	79
Regeneración.....	82
Las hormonas en el crecimiento de los mamíferos.....	83
Breve exposición de las relaciones de longitud, edad y número de protovértebras o «somites» durante el desarrollo embrionario de la especie humana.....	84
Aparición de los «somites» o protovértebras.....	85
Crecimiento del embrión por semanas.....	85
Atlas de Embriología.....	89

COMPENDIO DE EMBRIOLOGÍA

Para mayor claridad y el mejor carácter didáctico de este compendio, expondré en el posible orden cronológico las diferentes fases del desarrollo embrionario, que agruparé en tres partes: una primera parte, o «Genética», que comprenderá el aspecto histológico del proceso embriogénico; otra segunda parte, o «Blastogénesis», que comprenderá las formas primarias o elementales del desarrollo del «huevo» u «óvulo», y otra tercera parte, o «Embriología» propiamente dicha, que comprenderá las diferenciaciones que en el embrión van experimentando, al surgir, los diferentes sistemas, aparatos y órganos.

PRIMERA PARTE

GENÉTICA

A. Definiciones.

Llámase *genética* al estudio de la génesis de los seres vivos.

Gen («genes» en plural) es la *unidad hereditaria* representada por una partícula diminuta (de 6 a 20 milimicras), localizada en los cromosomas del núcleo de las células germinales, en la que, al parecer, reside la potencia o virtud de un «carácter» morfológico o dinámico de la especie a que pertenece.

Gameto es cualquiera de las células sexuales (óvulo o espermatozoide) después del proceso de *reducción* o «maduración», por medio del cual expulsa la mitad de sus cromosomas antes de la conjugación.

Cigoto es el huevo u óvulo fecundado (o sea, después de la conjugación).

Cromosoma es uno de tantos filamentos contenidos en el núcleo de las células, cuyo nombre deriva de su capacidad «cromática»; es decir, de teñirse intensamente por ciertos colorantes de laboratorio.

Cada cromosoma está formado por una matriz o «soma», en el seno de la cual se halla un filamento en espiral con segmentos alternativamente gruesos y delgados, como si fuera un rosario (fig. 1). Este filamento espiral está en realidad formado de dos filamentos fundidos longitudinalmente, llamado *cromonema*. Cada engrasamiento es un *cronómero* que contiene los *genes* o unidades hereditarias.

En todas las células del cuerpo de un animal o de una planta se halla el mismo número de cromosomas típico de la especie, excepto en las células germinales maduras, que, como ya veremos, poseen la mitad. En algunas especies, los «machos» tienen un cromosoma menos que las «hembras», refiriéndose éste a un cromosoma especial de mayor tamaño que los demás, que se llama *cromosoma X*; es decir, que las hembras poseen dos cromosomas X y los machos solamente uno. A este cromosoma X se halla vinculada la determinación del sexo del individuo en formación, como veremos al tratar de la «herencia».

B. División cariocinética de la célula.

Aparte la división celular simple o «directa» que para multiplicarse en número experimentan las células de ciertos tejidos, obsérvese la multiplicación más diferenciada por medio de la partición o «división cariocinética» propia de los tejidos muy activos o en crecimiento, y muy especialmente de las «células germinales».

Cariocinesis quiere decir «movimiento del núcleo», y, efectivamente, los movimientos, cambios de posición y permutaciones que experimentan los cromosomas o «filamentos cromáticos» antes de dividirse el núcleo y el protoplasma celular son curiosísimos y sorprendentes. El proceso total de la «división cariocinética» se ha determinado en cuatro fases:

1.^a *Profase*.—Llámase con este nombre a la primera fase del «movimiento nuclear», en la que se observa una *disgregación del núcleo*. El «centrosoma» de la célula se divide en dos partes,

cada una de las cuales se dirige a uno de los polos del protoplasma. Desaparecen el nucléolo y la membrana nuclear. El filamento cromático se va aclarando y destacando en forma de «espirema» u oவில், dividiéndose luego en un determinado número de trozos o «cromosomas» de igual tamaño, que toman la forma de una J o de una V. Entre los dos «centrosomas», situados ahora en cada polo de la célula, surge un campo electromagnético de polaridades contrarias, que se revela en el protoplasma por la aparición de un «huso acromático» (no teñible), de finas estrías curvas, que forman un «áster» o «esfera atractiva» alrededor de cada centrosoma (fig. 2).

2.^a *Metafase*.—Se caracteriza por la *partición de los cromosomas*. Estos se disponen alrededor del ecuador del «huso», formando una «placa ecuatorial», «monaster» o «estrella madre», tras de lo cual se dividen longitudinalmente en dos «cromatidios», lo que origina un «número diploide» de cromosomas homólogos con relación al número de cromosomas característico de la especie (fig. 2, E).

3.^a *Anafase*.—En esta etapa se separan las dos mitades longitudinales de los cromosomas (o «cromatidios»), formando dos lotes que, a su vez, toman la forma de *estrellas hijas*, por lo que se la ha llamado fase de «diaster». Cada una de estas «estrellas» se dirige a uno de los polos de la célula, atraída por el «áster» o «esfera atractiva» correspondiente, al tiempo que se inicia un estrangulamiento del protoplasma por el plano ecuatorial del «huso» (fig. 2, F).

4.^a *Tele fase*.—Esta fase final se caracteriza por la reconstitución de la sustancia cromática en forma de *núcleos hijos*. Los

cromosomas de cada lote o estrella se fusionan entre sí por medio de la «linina» nuclear, reconstituyendo el filamento cromático, tras de lo que se forma la membrana nuclear correspondiente, el nucléolo y el jugo del nuevo núcleo. El protoplasma se divide en dos partes, habiendo nacido así dos células hijas.

La *profase* dura de treinta á sesenta minutos; la *metafase*, dos a diez minutos; la *anafase* y la *telefase*, en conjunto, duran de treinta y cinco a cincuenta minutos. En total, el proceso cariocinético dura unos sesenta a ciento veinte minutos (una a dos horas), tras de lo cual las células hijas crecen hasta el tamaño adulto en otro lapso de una a dos horas, pudiendo repetirse la división cariocinética de estas células al cabo de doce horas.

Este extraño y admirable proceso de la cariocinesis constituye una especie de «danza microcósmica», con el único objeto de emparejar dos medios y distintos cromosomas para conjugar sus «genes» o unidades hereditarias.

C. Células sexuales o germinativas.

Las *células sexuales* son aquellas que, unidas o conjugadas con otras de sexo contrario de la misma especie, provocan el desarrollo de un nuevo individuo. No deben ser confundidas, por consiguiente, con las células germinativas no sexuales propias de los seres vivos que se multiplican o reproducen por «esporulación» (algas, hongos, musgos, levaduras, ciertos protozoarios...).

En el *reino vegetal* son la *oofera* u «óvulo» producida en el ovario u órgano femenino, y el *espermio* producido en el anteroidio u órgano masculino. El óvulo fecundado se convierte en «se-

milla» y el ovario en «fruto». La semilla queda en potencia para desarrollar el nuevo individuo vegetal en determinadas condiciones de suelo, humedad y temperatura.

En el *reino animal* las «células sexuales» o germinativas se llaman *óvulo* o «gameto femenino», y *espermatozoide* o «gameto masculino», que se forman, respectivamente, en el *ovario* o glándula sexual femenina, y en el *testículo* o glándula sexual masculina (fig. 3).

El proceso de formación ovular u *oogénesis* (que en griego quiere decir «génesis del huevo») pasa por las fases de *oogonia* u *oocito primario*, en que éste crece y se rodea de una membrana o «folículo»; *oocito secundario*, en cuya fase se elimina parte de la cromatina nuclear (cromosomas), en forma de un «corpúsculo polar», y *óvulo* o «gameto femenino», resultante de la eliminación de un segundo corpúsculo polar, constituyendo así el *óvulo maduro* (fig. 5).

El proceso de *espermatogénesis* es análogo al anterior, pasando por las fases de *espermatogonia* (período de división o «mitosis»), *espermatocono primario*, *espermatocono secundario* y *espermatozoide*, caracterizándose este último por el crecimiento de un «flagelo» vibrátil, a modo de apéndice impulsor, que le permite el desplazamiento (fig. 4).

La diferencia entre el proceso ovular y el espermático estriba en que los «corpúsculos polares» que se separan de los «ovocitos» son mucho más pequeños que éstos e inútiles para la generación, mientras que los «espermatoconos» se dividen en *espermátides* de igual tamaño, de cada uno de los cuales surge un «espermatozoide» apto para la fecundación.

REDUCCIÓN O MADURACIÓN DE LAS CÉLULAS GERMINATIVAS.

Conviene detenerse un poco más en el mecanismo y significación de este proceso para mejor comprender su finalidad. Y esto lo hago en forma de definiciones conceptuales o conclusiones para su mejor esclarecimiento y concisión.

1.^a *Reducción cromática* es el proceso que se observa en la mitosis (cariocinesis) de maduración, mediante el cual se reduce a la mitad el número de los cromosomas de los gametos masculino y femenino.

2.^a *Pseudoreducción* o *sinapsis* es la unión paralela de dos cromosomas («parasindesis»), originariamente distintos, que puede observarse en la «profase» de la primera división de maduración de los espermatoцитos y de los ovocitos. Esta aparente reducción se apellida *haploide*.

3.^a *Reducción heterotípica*, o propiamente dicha, es la separación de dos cromosomas previamente unidos, que se efectúa en la primera división de maduración, distribuyéndose entre las dos células hijas.

4.^a *División ecuacional* u *homeotípica* es la segunda división del proceso de maduración, en que se reparten las dos mitades de la escisión longitudinal de los cromosomas entre cada una de las células hijas.

5.^a *Número diploide* (2n) llámase al número de cromosomas de las células somáticas y de las células sexuales antes de la reducción cromática.

6.^a *Número haploide* (n) es el número de cromosomas de las células sexuales después de haberse efectuado la *reducción*.

7.^a *Algunos ejemplos del número diploide de cromosomas en las células de algunas especies: Actinosphaerium* (protozoario) = 44; *Ascaris megalocéphala univalens* = 2; *Strongilocentrotus lividus* (equinodermo) = 36; *Cyclops gracilis* (crustáceo) = 6; *Cyclops strenuus* (crustáceo) = 22; *Apis mellifica* (abeja-insecto) = 32; *Rana aesculenta* (anfibio) = 26; *Gallus domesticus* (ave) = 36-38; *Homo sapiens* (varón) = 47.

En el reino vegetal, por ejemplo, la *Solanum nigrum* presenta 72 cromosomas, y la *Endorina elegans* (alga clorofícea) presenta 10.

8.^a *Espermatogénesis* y *ovogénesis*.

Ampliando un poco más lo anteriormente dicho sobre la formación ovular y espermática, quedará totalmente aclarado, una vez que se conocen los distintos aspectos del proceso de «reducción».

La figura 4 complementará eficazmente la siguiente explicación.

a) *Espermatogénesis*.—El *espermatoцитo primario* organiza su cromatina nuclear en *cromosomas dobles* o en parejas («núcleo zigóteno») en número igual a la mitad (n) del número típico de la especie (2n). Estas parejas de cromosomas se disponen axialmente, formando un haz en el que dichas parejas se unen por uno de sus extremos en una «sinapsis» que constituye la *fase de ramillete*.

En la división cariocinética siguiente, los componentes de cada pareja de cromosomas se separan nuevamente para emigrar cada uno a cada una de las células hijas, formándose así los *espermatoцитos secundarios*, en los que el número de cromosomas es la

mitad (n) del número somático ($2n$). Esta mitosis es *heterotípica* o *reductora*.

Los *espermaticitos secundarios* se dividen, a su vez, de un modo típico, separándose cada cromosoma en dos «cromatidios», originándose así los *espermátides*, con un número también n de cromosomas. Esta mitosis es *homeotípica* o *ecuacional*.

Los *espermátides* se transforman ulteriormente en *espermatozoides* sin nueva división.

b) *Oogénesis* o *maduración del óvulo*.—El proceso es análogo al de la «espermatogénesis»: 1.º Emigración del núcleo hacia la superficie del óvulo u «*oocito primario*» en las proximidades de la membrana ovular y *reagrupación* de los cromosomas en una «pseudorreducción».

2.º *División heterotípica* del núcleo y escisión en dos mitades de los cromosomas bivalentes. La mitad más próxima a la superficie, con una pequeña cantidad de protoplasma, es expulsada del óvulo en forma de *primer corpúsculo polar*.

3.º *División homeotípica* del núcleo del *oocito secundario*, con desdoblamiento de cada cromosoma y expulsión del grupo más superficial en forma de *segundo corpúsculo polar* (a veces se divide en dos el primer corpúsculo polar, pudiéndose observar tres celdillas polares sobre la parte exterior de la membrana ovular). Queda en el óvulo el *pronúcleo femenino* dispuesto a la conjugación con el *pronúcleo masculino* del espermatozoide, el cual, a veces, penetra en el óvulo antes de que éste expulse el segundo corpúsculo polar.

9.ª Después de la *fecundación* se reconstruye la *serie diploide* de los cromosomas, acoplándose cada cromosoma mascu-

lino con cada cromosoma femenino en un *cromosoma bivalente* ($2n$).

10.ª El resultado final del proceso de *meiosis* o «reducción cromática» de las células sexuales es, por tanto, el desdoblamiento del número diploide de los cromosomas en dos grupos haploides que, en el mayor número de los casos, no son puramente de origen paterno o materno, aun cuando pueden llegar a serlo. Quiere decirse que puede haber más cromosomas (y no exactamente la mitad) de uno de los progenitores; sin remontarnos a pensar que en los progenitores ha habido «cromatidios» de otros antecesores que explican la pervivencia del «plasma germinal».

ÓVULOS Y HUEVOS.

Un poco convencionalmente llamamos «óvulo» a la célula germinativa microscópica de los animales vivíparos, y «huevo» a la célula macroscópica de los animales ovíparos. En esencia, son el mismo tipo de célula reproductora, puesto que su finalidad es la misma y los mecanismos naturales son análogos.

El *óvulo*, que una vez fecundado es el «cigoto», está formado del modo que sigue, con ligeras variantes, según sea inmaduro o maduro.

El *óvulo inmaduro* se halla constituido por la *membrana pelúcida* u «oolema»; la *capa cortical*, de vitelo más claro o *bioplasma*; el *plasma nutritivo*, conteniendo granulos o gotas de grasa, proteínas y lecitina, situado hacia el centro de la célula; la *vesícula germinativa* o «núcleo», situada algo excéntricamente, conteniendo el nucléolo o *mancha germinativa*; los *núcleos vite-*

linos, de Balbiani, y el sistema de *mitocondrias* o «plastocontos», agrupados también hacia el centro del óvulo (fig. 3).

El óvulo, que es la célula más voluminosa del organismo (0,2 milímetros de diámetro), hállase situado en el interior de uno de los múltiples folículos del ovario o «folículos de Graaf» (en número de más de 150.000 en cada ovario), rodeado de una membrana de células radiantes, epiteliales o «células foliculares».

El *óvulo reducido* o maduro es una célula esférica formada por la membrana o *zona pelúcida*, el núcleo o *pronúcleo femenino*, con número «haploide» de cromosomas, y el *vitelo* o citoplasma ovular con los demás órganos celulares citados. Este citoplasma contiene sustancias propias de la vida celular, que constituyen el *bioplasma* o «plasma formativo», y sustancias destinadas a la nutrición del embrión, que constituyen el *deutoplasma*, «plasma nutritivo», «vitelo» o «plasma lechal». Como ya veremos al hablar de la evolución embrionaria, la regular o irregular distribución del vitelo da lugar a los huevos *holecitales* o *telolectitales*, respectivamente (fig. 5).

El *huevo* o célula germinativa de los animales ovíparos (anfibios, aves, reptiles) hállase más protegido exteriormente por *membranas terciarias* segregadas por células glandulares del oviducto o del útero, como son la membrana gelatinosa de los huevos de los anfibios, la membrana coriácea de los huevos de los reptiles y la cascara caliza de los huevos de las aves.

La constitución del huevo, ilustrada por la figura 6, nos muestra la *cascara* o «membrana vitelina», la membrana o *cutícula de la cascara*, la *clara* o «albúmina condensada», la «albúmina líquida», que rodea a la «yema»; el «vitelo amarillo» o *yema*, entre-

verado de finas capas de «vitelo blanco»; la *latebra* o pulpa leucital en el centro de la yema y, próxima a ésta, la *vesícula germinativa*. Sujetando la yema a los polos del huevo, hállame, a modo de ligamentos, dos tractos de albúmina concreta y como retorcida, que reciben el nombre de «chalaza», y, finalmente, en el polo vegetativo (el más ancho del huevo) se encuentra la «cámara de aire», que provee de oxígeno para el desarrollo del embrión.

FECUNDACIÓN.

Llamada también *singamia*, consiste en la unión de los «gametos» masculino y femenino, formando el «cigoto» o célula fecundada.

La célula masculina, que es «activa», provoca el desarrollo de la célula femenina. Los núcleos de ambas células contribuyen en igual proporción a la formación del núcleo del «cigoto»; pero la masa protoplásmica la provee casi por completo el óvulo.

El espermatozoide siempre penetra en el óvulo después de haber completado su ciclo de maduración. El óvulo puede ser penetrado por el espermatozoide antes o después de su maduración (es decir, durante la fase de «oocito» o en el estado maduro), y, en el primer caso, el espermatozoide permanece inactivo hasta haberse completado la «oogénesis».

La *maduración* de las células sexuales tiene por objeto reducir a la mitad el número de cromosomas de sus núcleos respectivos, con la única finalidad de que al unirse quede nuevamente el número de cromosomas que corresponde a la especie. Así, pues,

la unión de los *pronúcleos masculino y femenino* restaura en el «cigoto» el número específico de cromosomas, cuyo hecho se conoce con el nombre de *amfimixis*.

La fecundación se realiza en el seno de un líquido donde el espermatozoide puede nadar, bien en el agua (ranas), bien en el líquido seminal introducido en el tracto generador de la hembra (mamíferos, etc.).

Un espermatozoide penetra solo, generalmente, en cada óvulo, aunque en algunos vertebrados, como las aves, puede darse la «polispermia»; pero aun en este caso de irrupción de varios espermatozoides, *solamente uno* funde su núcleo con el del huevo. Este proyecta un *cono de entrada* al contacto del espermatozoide, al tiempo que éste pierde su «cola» y queda embebido en el óvulo en el lapso de algunos segundos a una hora.

D. La herencia biológica.

Llámase *herencia* al hecho de ser transmitidos de padres a hijos los caracteres físicos y psíquicos de la especie y de los individuos.

Lo *heredado* no debe ser confundido con lo *congénito*. Esto es lo adquirido por el embrión o feto durante el desarrollo intrauterino o el nacimiento; aquello depende de condiciones de las células sexuales.

a) BASES BIOLÓGICAS DE LA HERENCIA.

1.^a Cada huevo fecundado o «cigoto» contiene cromosomas de cada uno de los progenitores, conforme se ha explicado.

2.^a El número de cromosomas es el mismo para todas las células del cuerpo de una particular especie de planta o animal. Por ejemplo: cada célula del lirio posee 24 cromosomas; las células del cangrejo de río poseen 200 cromosomas; las del hombre, 48 (en la mujer, 48, y en el varón, 47, refiriéndonos a sus células germinales).

3.^a Cada *cromosoma* se compone de varias partes, cada una de las cuales contiene potencialmente la causa somática de un cierto carácter hereditario. Estas partes o «unidades» se llaman *genes*.

4.^a El número de cromosomas de las células germinales se reduce a la mitad por medio del proceso de «meiosis» o «maduración», como ya se ha explicado.

5.^a El huevo fecundado del cual se va a formar un ser vivo lleva, pues, algunos *genes* (no todos) de cada progenitor; mas lleva también genes de los antecesores, que fueron cediendo la mitad de sus cromosomas generativos en cada cópula fecunda.

6.^a Los *gemelos univitelinos* llevan la misma clase de «genes» en sus cromosomas. Los gemelos que proceden de distintos vitelos, no.

7.^a La *variación* (variedad) depende de la especial combinación de cromosomas. La *mutación* depende del cambio de genes o su transferencia de un cromosoma a otro. (Se llama también «idiovariación» y es producida por influencias «peristáticas» o ambientales.)

Llámase *genotipo* (o «imagen heredada») a la suma de condiciones que se transmiten por los antecesores.

Var atipo o «peristasis» es la suma de influencias del medio ambiente.

Fenotipo es el resultado real de las dos anteriores.

La *disposición* o *tendencia* constituye un cierto modo de reacción a partir del cual se desarrollan los caracteres.

El *genotipo* o *idiotipo* se compone de «genes», y cada «gen» está constituido de un «alel» masculino y otro femenino. Así:

Genotipo o Idiotipo	Compuesto por genes o unidades hereditarias	GEN	«Alel» o culino. «Alel» o niño.	hemipar mas- hemipar femé-
---------------------------	--	-----	--	-----------------------------------

Cuando los dos «aleles» de un «gen» transmiten la misma disposición, llámase éste *homocigoto*, y si la transmiten diferente, *heterocigoto*.

En los *genes heterocigotos* puede haber un «alel» decisivo para el desarrollo de un carácter (*dominante*) y otro deprimido (*recesivo*). Los «genes» llamados «dominantes» prevalecen por su mayor fuerza o abundancia en los antecesores, y los genes «recesivos» muestran simplemente su escasez ancestral.

b) RESUMEN DE LAS LEYES DE LA HERENCIA,
DE GREGORIO MENDEL.

1.^a *Ley de unidad de caracteres.*

Un carácter se propagará de generación en generación cuando el contenido genético de los padres es *puro* para este carácter.

2.^a *Ley de dominancia.*

Cuando un individuo puro para un determinado carácter se cruza con otro individuo puro para un carácter que contraste con el del primero, la prole presentará en todos sus individuos uno de dichos caracteres que se llama *dominante*. Esta generación es toda de «híbridos», que llevan, por consiguiente, «genes» de ambos caracteres.

3.^a *Ley de segregación.*

Los caracteres conjugados no se mezclan o unifican, sino que permanecen como factores individuales en los «genes».

a) Cuando *se casan los híbridos*, aproximadamente el 25 por 100 de la generación es «pura dominante»; otro 25 por 100, «pura recesiva», y el 50 por 100, «híbrida».

b) Cuando *puros dominantes son casados con híbridos*, aproximadamente el 50 por 100 de la prole es de «puro dominante», y el 50 por 100, «híbrido».

c) Cuando *puros recesivos son conjugados con híbridos*, aproximadamente el 50 por 100 de la prole es de «puro recesivo», y el 50 por 100 «híbrido».

Ocurre a veces que algunos caracteres transmitidos por los genes son igualmente potentes, y entonces el resultado no es completamente dominante ni recesivo. Por ejemplo: el hijo de

una persona de raza blanca y de otra de raza negra, sale «mulato». Otros animales blancos y negros producen hijos grises...; plantas de flores rojas y blancas producen descendencia de flores rosadas, etc.

Los *caracteres heredados* solamente pueden cambiar si cambian los «genes» en los cromosomas, pero no por influencias externas exclusivamente. (Los cabritos siguen naciendo con rabo, aunque durante innumerables generaciones se corte el rabo a todos los progenitores.)

Las *condiciones del medio ambiente* pueden a veces cambiar ciertos caracteres; pero esto no sucede más que cuando dichas condiciones «afectan a los genes» de las células reproductoras.

c) HERENCIA SEXUAL.

En la especie humana, la disposición femenina contiene 48 cromosomas, y la masculina, 47. Después de la «reducción» o «maduración» (pág. 15), las células generadoras femeninas contienen 24 cromosomas, y las masculinas, 23.

Los cromosomas que determinan la calidad del sexo se llaman *cromosomas sexuales* o *cromosomas X*, de los cuales existen dos en la célula sexual femenina y uno solamente en la célula sexual masculina. (Ocurriendo un hecho análogo en los demás animales y en las plantas.)

La *masa hereditaria* es constante y, en general, invariable.

La fig. 7 nos muestra en esquema, de un modo claro, la conjugación de los sexos en cuanto a la determinación de éstos. El óvulo, al madurarse, divide su cromatina en dos lotes iguales

de cromosomas, cada uno de los cuales porta su «cromosoma X» o «heterocromosoma». El espermatozoide, al reducir su cromatina, lo hace en dos lotes desiguales de cromosomas, uno de los cuales es portador del «heterocromosoma». Naturalmente que, si se conjuga uno de los gametos femeninos con el gameto masculino carente del «heterocromosoma», el «cigoto» poseerá un solo «cromosoma X» procedente de la madre, y, por consiguiente, el hijo será «varón». Y si se conjuga cualquiera de los gametos maternos con el gameto masculino portador del «cromosoma X», el «cigoto» poseerá dos «heterocromosomas» y, por consiguiente, se habrá generado una «hembra».

d) ALGUNOS DATOS SOBRE LA HERENCIA EN LA ESPECIE HUMANA.

a) La *alteración peristática* (ver pág. 17), determinada por degeneración individual (por ejemplo, alcoholismo), puede hacerse evidente en varias generaciones («paraforia»), todo lo más tres o cuatro, a no ser que continúe la causa degenerativa y se destruya la prole o continúe la herencia patológica.

b) Cada ser humano, genotípicamente, es algo nuevo, debido a la mezcla de innumerables disposiciones heredadas de raza, enfermedad y ambiente. Solamente existe igualdad hereditaria en casos de embarazo gemelar o múltiple *univitelino*.

c) En los matrimonios de parientes ocurre con frecuencia que ambos progenitores llevan de modo latente la misma disposición recesiva, dando lugar a que en los hijos aparezcan los caracteres recesivos.

Los hijos de matrimonios consanguíneos tienen menos ante-

cesores («pérdida de antecesores»). Por ejemplo, en dos primos hay solamente seis tatarabuelos, en lugar de ocho.

d) La *predisposición tuberculosa* es mendeliana, pero recesiva.

El *albinismo* es también mendeliano. El color moreno del pelo y de la piel es «dominante» sobre el albino y el rubio. La *hemofilia* (dificultad de coagulabilidad de la sangre) es mendeliana, pero se manifiesta solamente en los varones, por estar vinculada al «cromosoma X».

e) El *color oscuro de los ojos* es dominante y el *claro* recesivo. De sus combinaciones aparecen los colores pardo, avellana y azul. El *cabello ensortijado* u *ondulado* es dominante sobre el *lacio*. El *factor Rh* es dominante. La *ceguera para los colores* está vinculada al «heterocromosoma», como la hemofilia.

f) Las *degeneraciones* y malas conformaciones cerebrales también se heredan, suponiendo un factor importante en toda manifestación psicopática.

e) OTRAS LEYES DE HERENCIA.

Ley de herencia ancestral, de Galton.

Los padres proporcionan cada uno la *mitad* de la «masa hereditaria» de un individuo; los abuelos, *la cuarta parte*; los bisabuelos, *una octava parte*; los tatarabuelos, *una dieciseisava parte...*, y así sucesivamente.

Ley de regresión filial, de Dalton.

Los hijos de padres que están uno más abajo y otro más arriba del promedio, están más cerca del promedio que lo están los

padres. Es decir: En un grupo familiar en el cual han ocurrido variaciones considerables de caracteres, la prole tiende a parecerse al *tipo medio* y no al tipo extremo de la generación de los padres. Una prole de padres de «tipo medio» es de tipo medio; la prole de padres que están por debajo del tipo medio está por debajo de este tipo, y la prole de padres que están por encima de dicho tipo está también por encima.

En resumen: *Un carácter extremo o excepcional tiende a desaparecer, a menos que se unan dos personas de ese carácter.*

f) DETERMINANTES CITOLÓGICAS DE LA HERENCIA.

Los *genes* provenientes de cada uno de los progenitores tienden a permanecer juntos, en vez de distribuirse independientemente, durante la «mitosis».

Los *genes en cada cromosoma* están ordenados como las cuentas de un rosario en un hilo (fig. 1) y a distancias relativas entre ellos. Cada rosario de «genes» forma una banda característica y en posición constante en los miembros de cada par, los cuales están íntimamente asociados lado por lado.

Los genes, por regla general, se distribuyen en cuatro grupos, diciéndose «ligados» los que componen cada grupo, habiendo quedado demostrada la presencia de cuatro pares de cromosomas y el hecho de que las parejas de «genes» ligados son llevadas por parejas de cromosomas homólogos. (Experiencias en unos 400 «genes» de «*Drosophyla*».)

En los cruces experimentales se ha observado también que alguna de las bandas de cromosomas se encuentran ausentes, como

si los genes de un determinado grupo de ligadura hubiesen pasado a ocupar una posición definitiva en un par de cromosomas homólogos. En una palabra, hay como un sentido de ordenación y selección que admira, porque parece revelar un «diseño» o finalidad.

Los «genes» se distribuyen por igual mediante la «mitosis» en todas las células derivadas de un «cigoto». El mecanismo de separación y distribución independiente de las parejas de cromosomas homólogos durante la maduración de las «células germinales» («gametos») y las posibilidades de combinaciones en éstas proporcionan una base citológica por medio de la cual pueden ser explicadas las proporciones determinadas por las leyes de Mendel.

Los interesantes experimentos y conclusiones de Walter S. Sutton y Bateson, especialmente referidas a los cromosomas del «saltamontes gigante» («*Brachystola magna*»), vienen a confirmar y a complementar las anteriores observaciones y deducciones. Dice el último de los citados autores: «Es imposible dejar de reconocer el hecho de que en los casos de «herencia mendeliana» el *híbrido* produce, por término medio, un número igual de «gametos» de cada clase; es decir, un resultado simétrico, sin sospechar que este hecho debe corresponder a alguna disposición simétrica de la configuración de los gametos al ocurrir la división celular responsable de la producción de éstos.»

No obstante, «la posición de los cromosomas bivalentes (ver página 15) en el plano ecuatorial durante la división reductora parece deberse puramente al azar»; es decir, que el cromosoma paterno o materno puede encontrarse dirigido hacia cualquiera

de los polos sin relación ninguna con la posición de los cromosomas correspondientes en las otras parejas. Por tanto, hay posibilidad de un gran número de combinaciones diferentes en los gametos de un individuo.

Ejemplo: Un organismo con ocho cromosomas en las células somáticas y, por consiguiente, con cuatro cromosomas en las células germinales «maduras» o reducidas. Si designamos los cromosomas por A, B, C, D, los del padre, y por a, b, c, d, los de la madre, cualquier célula en proceso de división mitótica contiene los ocho cromosomas citados. Al efectuarse la «sinapsis» resulta la formación de cromosomas bivalentes Aa, Bb, Cc, Dd; que luego se separarían en sus componentes como resultado de la división reductora, dando a cada gameto un miembro de cada uno de los pares en sinapsis. Pero hay dieciséis posibles combinaciones (4 X 4) o tipos de gametos. Y la progenie de dos individuos que no tienen ningún parentesco entre sí será de 16 X 16 = 256 combinaciones.

Pero como la mayor parte de los organismos poseen más de ocho cromosomas, y cada par adicional duplica el número de combinaciones en los *gametos* y las cuadruplica en los *cigotos*, resulta que en cualquier especie común que posee de 24 a 36 cromosomas el número de posibilidades es inmenso.

De manera que si el número de cromosomas en las células de la *especie humana* es de 48, cada individuo es capaz de producir 576 tipos distintos de «gametos» (24 X 24), y cada «cigoto» de un par de individuos puede pertenecer a una de las 331.776 combinaciones posibles. Lo cual justifica la idea de Mendel en cuan-

to a la independencia con que se heredan los caracteres, en sus múltiples combinaciones.

Se deduce que «el fenómeno de la herencia dependiente de la división de las células germinales presenta pureza de unidades (cromosomas, caracteres) y transmisión independiente de las mismas. De lo cual se concluye como corolario que «cada una de las unidades antagónicas (cromosomas-caracteres) se encuentra en la mitad de los gametos producidos».

Hay razones para opinar que existe una relación definida entre los *cromosomas* y los *alelomorfos* (o caracteres-formas del alel) y que un mismo cromosoma puede contener «cromómeros» de varios caracteres, porque si así no sucediese, el número de caracteres distintivos en un mismo individuo no podría exceder del número de cromosomas en los gametos, lo cual es contrario a la realidad.

Si los cromosomas retienen permanentemente su individualidad, se deduce que todos los caracteres representados por un cromosoma se han de heredar juntos; pero no todos han de manifestarse obligadamente en el organismo, porque *un mismo cromosoma puede portar caracteres dominantes y recesivos*. Esto puede ser causa de que un carácter permanezca oculto (recesivo) durante generaciones y pueda aparecer más tarde como dominante, dando lugar a una «reversión» que puede inducir a confusión.

Los experimentos sobre citología de la herencia han demostrado que pueden realizarse tres posibilidades teóricas:

1.^a Uno u otro cromosoma puede dominar y oscurecer a su homólogo.

2.' El resultado puede ser un término medio en el cual se ha de reconocer el efecto de cada cromosoma.

3." La acción combinada de ambos puede originar un carácter de apariencia enteramente nueva.

(Los experimentos de Mendel, Bateson y Saunders han demostrado que un dominante tiende a permanecer dominante durante generaciones sucesivas si el ambiente no cambia esencialmente.)

Ideas básicas de la «Teoría de los genes», de Thomas H. Morgan

«

Los «genes» son partículas diminutas, capaces de duplicarse, localizadas en los «cromómeros» del «cromatidio» o filamento cromosómico y responsable de un determinado carácter hereditario. Estos «genes» se distribuyen por parejas en la materia germinal y se mantienen ligados en grupos; los miembros de cada par se separan de acuerdo con la 3.^a ley de Mendel (pág. 18), quedando cada célula reproductora con un solo «juego» o «lote» de genes, manteniéndose éstos individualizados.

La base química de la composición de los «genes» sería el *ácido desoxiribonucleico* (ADN), que es el mismo «ácido ribonucleico» desoxigenado. Hállase formado de grupos de azúcares, ácido fosfórico y compuestos nitrogenados (citosina, guanina, timina y adenina), apareados en su molécula. Por hidrólisis dejan en libertad *ácido o-fosfórico*, un hidrato de carbono que suele ser una *pentosa* (la d-(-)-ribosa o la d-(-)-2-dexosirribosa, y *bases pirimidicas* (uracilo, timina, citosina o metilcitosina).

(Los *ácidos nucleínicos* se hallan generalmente unidos a ciertos *prótidos* (protamina, histona, albúmina, etc.), formando los *nucleoproteidos*, que son compuestos salinos del ácido nucleínic. La citada pentosa está unida en la forma de *furanosa* a las bases púricas, constituyendo «glucósidos» llamados *nucleósidos*. De éstos, los más interesantes son la *xantosina*, *inosina*, *uridina* y *cididina*. El *ácido fosfórico* eterifica algún grupo alcohólico del hidrato de carbono, engendrando esteres de los nucleósidos, a los cuales se les denomina *nucleótidos*, como, por ejemplo, el *ácido*

adentlico del músculo, o «ácido adenosín-5-fosfórico». Los *mono-nucleótidos* tienen decisiva importancia en la formación de la cadena de «fermentos oxidantes» celulares («citocromo», «citocromo-oxidasa» o «fermento respiratorio de Warburg»...).

(La transición de un «gene» del estado potencial o de reposo al estado funcional se traduce por una hinchazón de las bandas transversales («fenómeno puffing»), sintetizándose entonces el «ácido ribonucleico» por acción seguramente provocada por factores «hormonales» del plasma.)

SEGUNDA PARTE

BLASTOGENESIS

(IDEA GENERAL DEL DESARROLLO EMBRIONARIO)

A. Definiciones.

Llámase *embrión* al cuerpo pluricelular que se desarrolla por segmentación, evolución y crecimiento del huevo fecundado hasta que se convierte en individuo de su especie.

El embrión permanece dependiente del organismo materno hasta que, convertido en individuo capaz de vida independiente, se desprende o «nace».

En las *plantas* el embrión permanece unido al ovario por la «placenta», hasta que se transforma en *semilla madura*, en la cual queda envuelto en sustancias alimenticias, que serán utilizadas para la «germinación».

En los *animales ovíparos*, en general, el embrión empieza a formarse un poco antes de que el huevo sea «puesto». La mayor parte de la masa de éste está constituida por materiales alimenticios (clara y yema) para proveer al desarrollo del embrión.

En los *mamíferos* el huevo comienza su desarrollo en el momento de ser fecundado. Queda unido al cuerpo de la madre, dentro del útero o matriz, por medio de la *placenta*, a través de la cual recibe, por osmosis, alimento de la sangre de la madre, vertiendo, a su vez, en ésta, osmóticamente también, los productos de desecho.

El período de *gestación* (o desarrollo intrauterino del embrión) es variable: de dos meses, en perros, zorros y lobos; de cuatro meses, en los cerdos; de cinco meses, en las cabras y ovejas; de nueve meses, en los gatos y en la *especie humana*; de once meses, en los caballos, y de dos años, en los elefantes.

En algunos animales, como el canguro, el oso y la zarigüeya, el hijo nace semidesarrollado. En el primero y en el último de los citados permanece la cría durante un tiempo en el «marsupium» o bolsa marsupial, dentro de la cual hállanse los pezones de las mamas. Los osos nacen durante el período de invernación de la

madre y permanecen asidos a las mamas hasta la llegada de la primavera.

B. Protección del embrión.

Tanto en las *plantas* como en los *animales* hállase el embrión protegido por cubiertas, órganos y el propio cuerpo de la madre, siendo regla general su *permanencia en una cavidad reforzada, oscura y tranquila*, ya sea ésta el ovario, el fruto, la semilla, el huevo, la matriz o el marsupio.

La protección y defensa por el propio cuerpo de la madre y la influencia vitalizadora de sus emanaciones magnéticas acompañan en sus primeros tiempos al recién nacido (excepto, naturalmente, en ranas y otros animales, que se desprenden definitivamente del contacto materno).

C. Incubación.

Todo germen necesita para su desarrollo determinado grado de calor y de humedad, lo mismo en las plantas que en los animales, los cuales proceden del ambiente en la estación oportuna (como ocurre con las plantas) y del propio cuerpo de la madre (como sucede con las aves, reptiles, etc.).

El *período de incubación* en las aves oscila entre catorce días (pájaros) y cuarenta y dos (avestruces), como se especifica en los tratados de zoología.

En algunos peces (como la perca y otros), algunos reptiles y en todos los mamíferos, las condiciones de calor y humedad son mantenidas por el calor del cuerpo de la madre, y en los últimos por la presencia del «líquido amniótico».

D. Evolución y desarrollo embrionario.

El proceso del desarrollo del huevo fecundado, o «cigoto», consiste esencialmente en *divisiones, localizaciones y diferenciaciones* celulares e *invaginaciones* de las membranas formadas por las células.

Las condiciones del desarrollo están determinadas por la provisión de *alimento* y *oxígeno*, eliminación de *excreciones*, *prevención de la pérdida de agua* y *temperatura* adecuada.

Llámase *huevo isolecital* aquel en que la yema es escasa y distribuida uniformemente por todo el cistosoma (anfioxus, mamíferos placentarios...), y *huevo telolecital*, aquel en que la yema es abundante y concentrada en el «hemisferio vegetativo» y no en el «hemisferio animal», en el cual se halla el núcleo (batracios, peces, reptiles, aves...).

Tanto en las plantas de elevada organización como en los animales, el embrión surge de un *óvulo grande y pasivo* (donde se plasma el tipo de la especie) fecundado por un *espermatozoide pequeño y activo* (que es portador del «impulso» de la especie). El espermatozoide puede ser de media millonésima del tamaño del huevo, como en el caso del erizo de mar,

Todos los asúmales que nacen de un huevo fecundado pasan por análogas fases de desarrollo, en el mismo orden: Primeramente el huevo se divide en dos células o «blastómeros»; después, en cuatro; luego, en ocho, etc., hasta tomar la apariencia de una mora, por lo cual se ha denominado a esta etapa «fase de *mórula*». Continuando el desarrollo fórmase después una vesícula constituida por una simple capa de células, la cual se ha denominado «fase de *blástula*». Más tarde la blástula se invagina en aquella zona donde su capa es más gruesa, tomando la forma de una taza (o bien de un «celentéreo») y pasando así a la «fase de *gástrula*», en la cual el huevo en desarrollo presenta una pared de dos capas. Poco después, una tercera capa aparece entre las dos citadas. Estas tres capas (que se observan en el tipo de desarrollo «tripoblástico» de los animales de cierto grado de organización) se llaman, respectivamente, *ectodermo*, *entodermo* y *mesodermo*, cada una de las cuales desarrolla un determinado grupo de órganos del animal. Lo cual puede sintetizarse en un cuadro como el que sigue, y cuya comprensión será facilitada con la previa observación de la figura 16.

CAPAS GEMINALES	TEJIDOS	SISTEMAS Y ÓRGANOS
Ectodermo	Nervioso Epitelial	Sistema nervioso. Ojos, oídos y fosas nasales. Epidermis de la piel. Revestimiento de la boca y del recto (stomodeum y proctodeum).
Mesodermo ...	Conjuntivo Muscular Vascular Epitelial	Dermis de la piel. Esqueleto. Pared del tubo digestivo (excepto su epitelio). Músculos. Vasos sanguíneos, vasos linfáticos y corazón. Aparato urinario. Aparato sexual. Revestimiento del «celoma».
Entodermo ...	Epitelial	Revestimiento digestivo (excepto boca y recto). Revestimiento de los bronquios y pulmones.

El proceso del desarrollo embrionario se desenvuelve de la siguiente manera:

Al comienzo de la primera etapa, o «fase de partición», las células en que el huevo se divide son, aproximadamente, del mismo tamaño.

La *primera división*, en dos células, se efectúa según un plano meridiano que parte de la esfera del cigoto del polo animal al

polo vegetal. Habitualmente una de estas células da lugar al lado derecho, y la otra al lado izquierdo del individuo.

La *segunda división*, también meridiana, pero en ángulo recto con la primera, origina cuatro células o blastomeras.

La *tercera división* corta las cuatro blastomeras casi por el plano del ecuador del cigoto, aunque más cerca del polo animal que del vegetativo. De las ocho blastomeras resultantes son,, pues, más pequeñas las cuatro que ocupan el polo animal.

La *cuarta división* se realiza por dos surcos o hendiduras que aparecen simultáneamente, cortando las cuatro células pequeñas y las cuatro grandes en un conjunto de dieciséis blastomeras.

La *quinta división*, por medio de dos surcos paralelos y a cada lado del plano del tercer hendimiento, origina un cigoto de treinta y dos blastomeras, con apariencia de mora, y llamado por esto *mórula* (fig. 8).

(A veces durante la cuarta y quinta particiones puede observarse cierta irregularidad, realizándose los hendimientos más rápidamente a través de las células que contienen menos yema.)

E. Formación de la blástula.

En el curso de la división celular, las «blastomeras» tienden a adquirir la forma esférica. Además, el consumo de la yema almacenada, como fuente de energía para el desarrollo del huevo, va dejando una cavidad central que puede ya observarse en la fase de *mórula* de ocho blastomeras (3.^a división). Esta cavidad, bien ostensible a partir de la quinta división, llámase *cavidad de la*

blástula o *blastocèle*, y el estado de desarrollo del huevo se llama *blástula*.

Este estado de blástula es resultado exclusivo de la división celular, pero no de movimientos celulares de un lugar a otro.

Si el huevo es «isolecital» y la división total e igualmente distribuida, el «blastocèle» se halla situado en el centro, rodeado de células de tamaño similar (como en el «amphioxus»). Pero si el huevo es «telolecital» y su división desigual, el «blastocèle» ocupa el «hemisferio animal», presentando un «techo» de células pequeñas y un «suelo» de células grandes.

Además, en peces, reptiles y aves, en los que el huevo es «telolecital» y la división blastomérica ocurre solamente en el «blastodisco» (o pequeña masa de citoplasma que rodea al núcleo del «polo animal»), la cavidad blastocélica descansa entre el casquete de células y la masa subyacente de yema indivisa. Este «blastocèle» se halla lleno de líquido nutritivo, que se difunde en las células y procede de la yema que forma su «suelo».

La división celular continúa durante el estado de blástula.

(En el óvulo de la rana, la división se efectúa en planos paralelos a la superficie de la «blástula», de tal modo, que su cavidad se cubre por varias capas de células. También sucede que se incrementa la división celular en la región ecuatorial, formándose un cinturón de células o «anillo germinal» que juega importante papel en el desarrollo ulterior. Las células de este anillo se extienden hacia el «polo vegetal». Su aparición y cambio de posición marca el final de la etapa de multiplicación celular exclusiva y el comienzo de la etapa de movimiento de las masas y capas celulares.)

F. Formación de la gástrula.

Constituye la primera etapa del proceso de «localización» o distribución celular. Tomamos como ejemplo el caso más sencillo del *Amphioxus lanceolatus*.

El «polo vegetal» de la «blástula» se aplasta y termina por invaginarse dentro del «blastocelo» (fig. 8, e), formando una segunda cavidad abierta al exterior por el «blastoporo».

El borde de esta nueva cavidad incrementa rápidamente la proliferación de sus células, formando en ciertos óvulos el citado anillo germinal, el cual constituye los «labios» del blastoporo.

La nueva cavidad de la «gástrula», *gastrócele* o «arkenteron» («intestino primordial») acaba por obliterar su blastoporo por crecimiento y fusión de sus labios.

En esta etapa del desarrollo embrionario o «estado diploblástico» (que recuerda la constitución de los celentéreos) el embrión está formado por dos capas: la externa o *ectodermo* y la interna o *endodermo* primitivo. Ambas capas se continúan una con otra en los bordes del «blastoporo», en cuyo punto permanecen en contacto hasta que éste se cierra.

La proliferación del «anillo germinal» envolviendo la masa de células más grandes del «endodermo» se llama «epibolia».

Mientras tanto, la cavidad de la gástrula o «gastrocele» crece, al tiempo que disminuye el «blastocelo» (fig. 8, f).

El progreso de la gastrulación permite distinguir una superficie dorsal del embrión opuesta al blastoporo y una superficie ventral en la que está situado el blastoporo. Además, la expansión del «gastrocele» en la mitad dorsal de la gástrula y su obli-

teración en la región ventral, o «hemisferio animal», da por resultado un movimiento de rotación de algo más de 90 grados en la posición del embrión dentro de sus membranas gelatinosas.

Aquellas células que ahora tapizan el gastrocele por dentro, dorsal y lateralmente (células grandes, que forman una masa más gruesa o «conglomerado de residuo»), serán el origen del *mesodermo* y de la «notocorda» (fig. 8, g). Aquellas otras que se extendieron hacia abajo y adentro por los lados del gastrocele, formarán el «verdadero endodermo» (fig. 8, h).

En el «suelo» de la gástrula, por un proceso de «delaminación» o reacomplamiento, con adición de células del «conglomerado de residuo», se formará una cubierta o capa definitiva, el «*ectodermo verdadero*», que sustituye al primitivo y «falso ectodermo» (llamado también «trofoblasto», «blastodermo» o «capa de Rauber»).

En el punto de contacto entre el ectodermo y el conglomerado de residuo (llamado «área embrionario», fig. 10), una nueva multiplicación celular procedente del primero formará una tercera capa o *mesodermo*, que se extenderá entre el ectodermo y el endodermo, la cual acabará dividiéndose en dos, cada una de las cuales tapizará a cada una de las dos primeras, dejando entre sus dos hojas («somática» y «esplácica») una cavidad llamada *celoma* (futura cavidad pleuro-peritoneal) (figs. 8, h, i, y fig. 9).

De todo esto se deduce que las tres capas embrionarias, *ectodermo*, *mesodermo* y *endodermo*, proceden del «endodermo primitivo» y que del «conglomerado de residuo» procede el organismo todo del individuo en formación.

En los *anfíbios*, como en el *Amphioxus*, la pared del intestino

definitivo procede del «endodermo verdadero», resultante de la invaginación de las células del polo vegetativo.

En las *aves* y en los *mamíferos* la gastrulación por invaginación se hace imposible, porque el desarrollo se inicia en una masa maciza de células o «nódulo embrionario», lo cual implica la formación del «endodermo» por desprendimiento y emigración de células. La *placa germinal*, formada por el «ectodermo» y el «endodermo», se desarrolla sobre el «vitelo», el cual se fluidifica a su alrededor, formando el «área pelúcida». En ésta se engruesa el «ectodermo», formando el «escudo embrionario», sobre el cual aparece la «línea primitiva» (fig. 10).

En el *área embrionaria*, el conglomerado celular, del cual ha surgido el «mesodermo», forma una masa independiente, dorsal, que se separa de éste y se extiende longitudinalmente a lo largo de la *línea primitiva*, formando la *notocorda* o «cuerda dorsal» que constituye el primitivo «eje esquelético» del cordado (figuras 8, i, y 9, 11 y 12).

Con la constitución y acoplamiento definitivo de las tres capas o membranas germinales y la formación del «arkenteron» y del «celoma», cavidades rodeadas, respectivamente, por el endodermo y por el mesodermo, queda establecido el plan de *desarrollo tripoblástico* de los animales «cordados». Y esto constituye el comienzo de la diferenciación, movimiento y localización de más pequeñas masas de células procedentes de cada envoltura, para formar los órganos, aparatos y sistemas.

Al mismo tiempo que se diferencian, localizan y crecen el mesodermo y la notocorda, empieza a formarse el *sistema nervioso*, por un engrosamiento del ectodermo a lo largo del «área embri-

naria» o «línea primitiva», que se llama *placa neural*. Dos grandes pliegues o labios se levantan de la superficie ectodérmica engrosada, que, acercándose en la línea media, acaban por formar un *canal medular* que, por fusión de ambos labios, constituirá el *conducto medular*, origen del eje nervioso central. Mientras que el ectodermo, más fino, que queda cubriéndole, formará la piel (figuras 9 y 11).

El *conducto medular* o neural presenta dos aberturas extremas: el *neuroporo anterior*, más ancho, que produce a su alrededor la masa encefálica, y el *neuroporo posterior*, más estrecho y que tarda más en cerrarse, origen de la parte inferior de la médula espinal (fig. 10).

En el extremo anterior o encefálico del «canal medular» se diferencian primeramente tres y luego cinco *vesículas cerebrales* características de todos los embriones de los vertebrados (fig. 13).

En la parte anterior de las expansiones cerebrales y en ambos lados aparecen después las *vesículas ópticas*, cuya parte exterior se pliega, formando los *vasos ópticos*, cuya cubierta ectodérmica se adelgaza y pliega para formar los *cristalinos* (lámina I).

El tubo digestivo rudimentario está representado por el *arkenteron* (o «archenteron») del endodermo, si bien el «blastoporo» de la gástrula no constituye el definitivo orificio de salida del canal alimenticio, puesto que se oblitera (fig. 6, g).

Dos depresiones del ectodermo vienen a ponerse en contacto con los extremos del tubo formado por el endodermo, constituyendo el *stomodeum* (revestimiento bucal) y el *proctodeum* (revestimiento rectal), que al perforarse, formando la boca y el ano, respectivamente, se continúan con todo el tubo digestivo. El me-

sodermo forma la pared de éste, reforzando a la membrana entodérmica digestiva (fig. 15).

El *hígado* y el *páncreas* surgen como divertículos del «archenteron» y se tapizan con endodermo (lámina III).

El *aparato respiratorio* surge de dos bolsas que aparecen en la región faríngea del tracto digestivo, que se extienden hacia la superficie del ectodermo, en el cual aparecen como *hendiduras branquiales* (semejantes a las de los peces y anfibios); surgiendo de un modo análogo los bronquios y los pulmones (de origen endodérmico-faríngeo) en los vertebrados terrestres (fig. 41 y lámina III).

De los muchos cambios que sufre el *mesodermo* después de su localización, el más notable consiste en la proliferación celular y su engrosamiento a los lados y a lo largo del canal medular, formando el *epimero* o «mesodermo dorsal». Estas masas celulares se segmentan transversalmente, dando lugar a los «segmentos mesodérmicos» o *protovértebras*, y, por otra parte, se separan de los «sacos celómicos» en toda la longitud del embrión.

De las masas «protovertebrales» se diferencian más tarde, primeramente, el *nefrotoma* o «mesómero» (fig. 12, f), que dará origen al *aparato urinario* y al *aparato sexual*, y después las *láminas musculares*, que producirán los músculos estriados del tronco, y la *lámina cutánea*, que origina el dermis de la piel (fig. 16).

El *mesodermo lateral* o remanente (también llamado «hipómero»), diferenciado en sus dos capas, interna y externa, constituye, como se dijo, el *celoma* (figs. 13 y 14).

El *corazón* se forma también por una invaginación del «mesodermo» que forma la «fosilla cardíaca» (figs. 13, 15 y 17),

cuyas células comienzan a latir antes de formarse el órgano, y los *grandes vasos* se forman por invaginación «endodérmica» revestida de mesodermo (figs. 11 y 12).

La formación de unos y otros órganos se realiza unas veces por invagaciones y gastrulaciones y otras veces por crecimiento de mamelones o bolsas. Y si el espacio lo permite, una expansión uniforme y rápida da lugar al crecimiento de ciertos órganos (cerebro, estómago...).

Mientras ocurre todo esto, surgen de la capa «ecto-mesodérmica» que rodea al «área embrionaria» dos capuchones laterales limitados internamente por dos «surcos marginales», que, aproximándose y elevándose, acaban por fundirse, hundiendo al embrión casi hasta el centro del huevo y rodeándole de una membrana ecto-mesodérmica, llamada *amnios*, envuelta por otra exterior, llamada *cortón*.

El hundimiento concomitante de los «surcos marginales» acaba por dividir en dos partes la cavidad endodérmica, formando la más pequeña el *intestino*, y la mayor, la *vesícula umbilical* (figura 12).

Mientras crece el *amnios*, por el aumento y la presión del *líquido amniótico* que en él se almacena disminuye el tamaño de la vesícula umbilical, al tiempo que empieza a desarrollarse, a expensas de la parte inferior del tracto intestinal, la *vesícula alantoides*, que constituirá con los restos de la anterior el *cordón umbilical* (figs. 15 y 17).

Los movimientos de masas celulares que se han «localizado» en un determinado lugar del huevo, formando las citadas membranas y cavidades, no implican diferenciación de sus células. La

diferenciación celular o *histogénesis* solamente se realiza a partir del momento en que cada célula ha ocupado su lugar definitivo en el embrión para la formación de los tejidos y órganos del organismo incipiente.

G. Nutrición del embrión.

Una vez formado el *cortón* o membrana ecto-mesodérmica que rodea al *amnios* (y que al hacerlo así rodea a todo el embrión) aparecen en su superficie las *vellosidades córtales*, las cuales desaparecen más tarde, exceptuando aquellas que se hallan en la región por donde el huevo se ha adherido a la matriz y que darán origen a la *placenta* (figs. 17 y 18).

Por su parte, la porción del endodermo que no se ha invaginada para formar el intestino y los grandes vasos, unida a la cubierta mesodérmica ventral, forma el «saco embrionario» o *vesícula umbilical*, cuyos restos quedarán incluidos en el «cordón umbilical» (figs. 12 y 17).

Así, pues, las membranas accesorias o envoltentes del embrión, relacionadas con el mantenimiento de sus cambios nutritivos, respiratorios, y con el mantenimiento de la humedad y blandura necesarios para su desarrollo, son la *vesícula umbilical* o «saco embrionario», el *amnios*, el *corión* y la *vesícula alantoides* (fig. 17).

En la *placenta*, formada por los mamelones coriales, provistos de «vellosidades», y las capas de la pared uterina, en la cual se ha enraizado el corión, se verifican los cambios nutritivos y respiratorios entre la sangre del embrión y la sangre de la madre,

pasando a través de las células coriales el oxígeno y las sustancias difusibles, pero *no la sangre misma* (al menos por medio de un mecanismo especialmente dispuesto para ello) (fig. 18).

A través de la «placenta» pueden filtrarse también cantidades de «anticuerpos» Rh de la sangre de una madre Rh-negativa, fecundada por un padre Rh-positivo, originando la «eritroblastosis fetal».

H. Circulación fetal.

La circulación de la sangre en el «feto» (o sea, en el estado avanzado del desarrollo embrionario) difiere formalmente de la circulación del adulto por causa de la inactividad de los pulmones del primero.

Estas diferencias pueden sintetizarse en las siguientes disposiciones del organismo fetal:

- 1.^a Existencia de la «placenta», que hace las funciones de los pulmones.
- 2.^a Existencia de un «conducto venoso», que comunica la vena umbilical con la vena cava inferior.
- 3.^a Existencia de un orificio de comunicación, «foramen oval» o «agujero de Botal», entre las dos aurículas del corazón.
- 4.^a Existencia de un «conducto arterioso», que comunica el comienzo de la arteria pulmonar con la arteria aorta descendente.
- 5.^a Existencia de una «arteria umbilical», que lleva la sangre del feto a la placenta.

Estas disposiciones anatómicas del organismo en formación, que desaparecen cuando nace, funcionan de la siguiente manera:

La sangre arterial (u oxigenada) de la placenta es llevada por la *vena umbilical* hasta el hígado, donde una parte de ella entra en la vena porta y otra parte vierte en la vena cava inferior, sin atravesar el hígado. La vena cava, que en el feto hállase casi totalmente llena de sangre arterial («no venosa»), vierte su contenido en la aurícula derecha (como en el adulto); pero en lugar de pasar directamente al ventrículo derecho es dirigida por un repliegue membranoso o «válvula eustaquiana», a través del «*foramen oval*», hacia la aurícula izquierda, al tiempo que la sangre venosa de la cava superior, cruzando la corriente anterior en ángulo recto, pasa, casi sin mezclarse con ella, al ventrículo derecho. Desde la aurícula izquierda (la cual recibe también la poca sangre venosa que vuelve de los pulmones, inactivos), pasa la corriente sanguínea al ventrículo izquierdo, y de éste a la arteria aorta, que la reparte por todo el organismo fetal. La san-

gre del ventrículo derecho pasa en pequeña cantidad por la arteria pulmonar a los pulmones, y el resto, por el «conducto arterioso», a la arteria aorta, donde se mezcla con la sangre que procede del ventrículo izquierdo y que irriga todo el cuerpo, retrocediendo, finalmente, hasta la placenta, para su oxigenación, por las «arterias umbilicales», que en el feto parten de las arterias hipogástricas o ilíacas internas. (La lámina II representa con la mayor claridad posible el mecanismo de la *circulación fetal secundaria*.)

Antes de llegar a este estado funcional prenatal, el embrión, entre la tercera y quinta semana, en la especie humana, presenta una *circulación primordial*, cuyo esquema muestra la figura 26 y que se explica más adelante.

En otros animales no placentarios, el esquema circulatorio varía, naturalmente, de acuerdo con las distintas condiciones en que se realiza el desarrollo del embrión, y de ello es uno de tantos ejemplos el representado en la lámina I, referente al desarrollo del embrión del pollo.

TERCERA PARTE

EMBRIOLOGÍA

(DESARROLLO ESPECIAL DE LOS SISTEMAS, APARATOS
Y ÓRGANOS)

De acuerdo con el orden expuesto en el cuadro sinóptico del desarrollo triploblástico, en la página 27 voy a exponer la génesis de los diferentes sistemas y aparatos del cuerpo humano.

1.º *Sistema nervioso y órganos de los sentidos.*

Han sido expuestas ya en la página 29 las primeras fases del desarrollo del sistema nervioso, con la formación del *canal medular* o «tubo nervioso», los *neuroporos* y las *vesículas cerebrales*.

Ampliemos con más detalle este proceso.

Las tres *vesículas encefálicas primitivas* constituyen, respectivamente, la anterior (y más voluminosa), el *prosencefalo*; la media, el *mesencefalo*, y la posterior, el *rombencefalo*.

Por división y diferenciación de las vesículas cerebrales anterior y posterior se producen otras dos, que suman en total

cinco, hacia la sexta semana del desarrollo: el *telencefalo* o «encefalo terminal», el *diencefalo*, el *mesencefalo* (que no se ha dividido), el *metencefalo* o «vesícula cerebelosa» y el *mielencefalo* o «médula encefálica». El «telencefalo» constituirá los *hemisferios cerebrales*, con su corteza y ventrículos (laterales y medio o «tercer ventrículo»), el *nervio olfatorio* y los *ojos* (procedentes éstos de las primitivas «vesículas oculares»). El *diencefalo* da origen al *infundibulum*, el *quiasma óptico*, las fibras de asociación de la corteza cerebral, la *glándula hipófisis* (que se funde y completa con un mamelón ectodérmico, llamado «adenohipófisis», procedente de la cavidad oral), la *glándula pineal* o «epífisis» y el *tálamo óptico*, que sirve de conexión con los hemisferios cerebrales. El *mesencefalo* produce los *lóbulos ópticos* y los *tubérculos cuadrigéminos*. Su cavidad estrechada produce el *acueducto de Silvio*, que conecta el tercer y cuatro ventrículos, y su porción

inferior forma los *pendúnculos cerebrales*. El *metencéfalo* origina el *cerebelo* y las fibras de asociación laterales y verticales. El *mielencéfalo*, en fin, será el *bulbo raquídeo* o «médula oblongada», de importantes funciones centrales y vitales (fig. 27).

Al comienzo del desarrollo estos cinco segmentos poseen límites poco definidos, que poco a poco se van haciendo ostensibles con la aparición del *velo transverso* y el *receso óptico*, que separan los dos primeros; la *pineal* y el *tubérculo cuadrigémino posterior*, que sirven de límite al segundo y tercer segmentos; el *istmo*, que separa al tercero del cuarto, y el *cuarto ventrículo*, que sirve de límite entre el quinto segmento y la médula espinal, con cuyo canal se continúa (fig. 27).

Las células epiteliales, que originariamente forman las paredes del tubo nervioso, se diferencian, a partir de la quinta semana, en *neuroblastos*, que se transforman en «neuronas», y *glioblastos*, que dan, origen a las «neuroglías».

Veamos cómo surgen las estructuras de cada uno de los sectores cerebrales.

Telencéfalo.

El *telencéfalo* no solamente constituye la zona más prominente o anterior del tubo nervioso, sino también la más importante para la evolución de la inteligencia humana. Proviene de una evaginación de las alas de las «placas neurales» y sus consecuentes *vesículas telencefalteas*, cuyas márgenes o «pliegues» constituirán el borde superior de los «hemisferios cerebrales», y

cuyas cavidades, ampliamente comunicadas al comienzo con la luz del «tubo neural», constituirán, en el curso del desarrollo, los *ventrículos cerebrales laterales*.

El canal existente entre estas cavidades se va estrechando poco a poco, hasta formar el agujero o *foramen de Momo*, que comunica cada *ventrículo lateral* con el *ventrículo medio* o «tercer ventrículo».

La pared anterior y medial del creciente telencéfalo se ha denominado *lámina terminal* (fig. 27), porque constituye un verdadero límite entre el «hipotálamo» y la «zona olfatoria» (circunvoluciones de Broca, del «cuerpo calloso» y del «hipocampo»). Por su región dorsal pasan las fibras comisurales interhemisféricas, que forman la *comisura anterior* y son las primeras de su clase que aparecen en el curso de la diferenciación embrionaria.

El rápido y gran desarrollo de los *hemisferios cerebrales* acaba por hacer que éstos cubran completamente al «diencéfalo» y al «mesencéfalo», al tiempo que se desarrolla y complica la textura de la *corteza cerebral* o «sustancia gris». Esta hállase fundamentalmente formada por los *centros senso-motores* y las fibras que los unen: de *proyección* (que comunican la corteza cerebral con otras partes del sistema nervioso), de *asociación* (que comunican unas áreas de la corteza con otras del mismo hemisferio) y las *comisurales* (que relacionan ambos hemisferios cerebrales). Estas fibras, que van cubiertas con vainas de mielina y aparecen blanquecinas al salir de la corteza cerebral, constituyen la «sustancia blanca» de los hemisferios cerebrales (figs. 30 y 31). En el seno de esta sustancia blanca, y bordeando los ventrículos, se desarrollan los *ganglios de la base*, de los cuales el mayor y

más importante es el «cuerpo estriado», así llamado porque en su masa alternan zonas grises con bandas de fibras blancas.

El *cuerpo estriado* (figs. 27 y 28) se forma de dos núcleos: el *núcleo caudal*, que aparece hacia el segundo mes del desarrollo embrionario, descansando sobre el «agujero de Monro» y proyectándose hacia el tercer mes en la pared interna del ventrículo lateral, y el *núcleo lentiforme*, con sus dos zonas, el *putamen* o «vaina» y el *globo pálido*, de fibras blanquecinas; ambos con funciones complejas de coordinación de acciones musculares voluntarias.

Según crece el «cuerpo estriado», su cabeza se ensancha y extiende hacia delante (frente), y su cola o «núcleo caudal» hacia detrás, poniéndose en contacto en toda su longitud con la parte interna de la «circunvolución del hipocampo», pasando entre ambas estructuras los vasos del *plexo coroideo* (fig. 28).

En el punto donde se confunden la pared media-inferior del telencéfalo con la pared lateral del diencefalo, atraviesa un haz de fibras que conectan la corteza cerebral con los núcleos ganglionares de la base, que se denomina *cápsula interna* (fig. 28).

La *corteza del telencéfalo* puede ser dividida, a los efectos de su estudio anatomo-fisiológico, en dos zonas: el *área olfatoria*, «rinencéfalo» o «arquipalio», y la *isocorteza* o «neopalio». La primera, anterior e inferior en rango evolutivo, comprende el *bulbo olfatorio*, que aparece hacia la sexta semana, colgante de un pedículo perforado; la *circunvolución del hipocampo* (o «asta de Ammon»), el *área perforada*, el *área piriforme*, el *área para-olfatoria* y el *fornix* (conectando éste la corteza del hipocampo con el diencefalo).

La *circunvolución del hipocampo* va adquiriendo una forma arqueada, según va sufriendo el empuje de los lóbulos o hemisferios telencefálicos, pudiendo vérsela en el embrión de tres meses rodeando el *foramen interventricular*.

La *isocorteza*, «corteza no olfatoria», «neopalio» o «manto», cubre completamente al «rinencéfalo», y en ella se desarrollan todos los sectores o *centros corticales* que conciernen a los sentidos, la memoria cerebral, los actos voluntarios y el dominio de inhibición.

No es de este lugar una descripción analítica y topográfica de la corteza cerebral del *neopalio*, que puede hallarse en los textos de anatomía y fisiología. Basta que, en lo concerniente a su desarrollo embrionario, digamos que su extraordinario crecimiento y gran extensión la obliga a replegarse, formando *giros*, *circunvoluciones*, *fisuras* y *surcos*, en los cuales toman lugar con precisión casi infalible los centros específicos que corresponden a las funciones psicológicas y fisiológicas conscientes.

Ya en el tercer mes del desarrollo puede observarse la *fosa silviana*, que en el cerebro desarrollado se convierte en la *cisura de Silvio*, en cuyo suelo o fondo ha quedado formado el *lóbulo de la ínsula*, cuyo vértice, dirigido hacia abajo, queda descansando sobre el relieve blanquecino del *pliegue falciforme*, señalado por Broca.

En el borde superior del opérculo temporal se desarrolla el *área auditiva*, como centro de proyección de los engramas aportados por el *oído*, y cuyo mecanismo se corresponde con la estructura del caracol del oído interno para la discriminación del tono de los sonidos (véase pág. 51).

Entre los cinco y seis meses empiezan a diferenciarse la *cisura central*, que separa los lóbulos cerebrales frontal y parietal, así como la *cisura calcarina* o parieto-occipital, que separa los lóbulos que la dan nombre y sobre la cual aparece el área cortical del *cúneus*, relacionado con la asociación de imágenes visuales, cuyo centro de proyección hállase también en el lóbulo occipital alrededor de la citada cisura.

Las *áreas de proyección* de la sensibilidad general y de los movimientos voluntarios se localizan a los lados y en los bordes de la *cisura de Rolando*; el «área sensitiva», detrás, y el «área motora», delante.

El enorme desarrollo que adquiere el *lóbulo frontal* del cerebro humano es la diferencia más saliente con el cerebro de los animales superiores, que le da una especial aptitud para las funciones de la memoria y las respuestas inteligentes. Pero no es todo cuestión de volumen, sino de conformación. Muchas personas de cerebro grande son poco inteligentes. En cambio, la bella línea curva del cráneo del perro no es ajena a la expresión de su excepcional psicología.

Histología de la corteza cerebral.

El mejor estudio por mí conocido de la textura del sistema nervioso central se debe a don Santiago Ramón y Cajal, en cuya obra fundamental, «Textura del sistema nervioso de los vertebrados», puso las bases de su conocimiento. Dicho eminente sabio español (aragonés) descubrió la autonomía de la célula nerviosa funcional o *neurona*, por lo cual mereció el premio Nobel

de Medicina de 1906 (compartido con Golgi, otro gran histólogo).

La corteza cerebral está constituida por capas o lechos de *neuronas*, de las cuales las primeras en diferenciarse son las del lóbulo de la ínsula hacia el tercer mes del desarrollo embrionario. Se manifiestan en una «zona marginal» o externa y otra «zona endodimal» o interna. En la parte inferior de la primera, los *neuroblastos* emigrantes se constituyen en células nerviosas (en su mayoría *neuronas piramidales*), que forman la primitiva «corteza gris». Hacia la decimocuarta semana puede observarse ya una zona o *capa intermedia* de fibras neuronales entre la corteza primaria y la capa interna «nuclear» de neuroblastos, cuyas fibras se envuelven en una vaina de mielina, formando una zona blanca. Durante los meses cuarto y quinto del desarrollo, la capa periférica se va subdividiendo en capas exteriores e interiores, separadas por otra capa de «neuroblastos» esparcidos, que constituyen la capa «granular». Por encima y por debajo de ésta, las capas de «neurona» se subdividen cada una en dos (supergranulares e infragranulares), de tal modo que hacia el séptimo mes la corteza cerebral hállase constituida por siete capas (contando la zona marginal original) (fig. 32). Esta disposición básica presenta luego hasta más de 80 disposiciones corticales diferentes, según la especial función de cada parte del encéfalo.

Los *ventrículos cerebrales* son en su origen divertículos de la cavidad del tubo neural. La parte posterior o caudal de éste se estrecha, convirtiéndose en el *conducto del epéndimo* de la médula espinal. El sector comprendido entre el cerebro y el bulbo raquídeo se ensancha, formando la «fosa romboidea» o *cuarto*

ventrículo, el cual se comunica por medio del *acueducto de Silvio* con el *tercer ventrículo* o «ventrículo medio», el cual se forma por el estrechamiento del «diocelo» o primitiva cavidad del diencéfalo, continuada con la más pequeña del «telocelo». Por su parte, las primitivas vesículas laterales telencefálicas conservan su cavidad original, que viene a constituir el respectivo *ventrículo lateral* (o primero y segundo ventrículos), que, como se dijo, comunica con el ventrículo medio por el «agujero de Monro», cada vez más estrecho.

Según el cerebro se va desarrollando, el ventrículo lateral se alarga y curva, acabando por presentar tres «astas» o prolongaciones: una, anterior, envuelta por la masa encefálica del lóbulo frontal; otra, posterior, que penetra en el lóbulo occipital, y otra, anteroinferior, excavada en el lóbulo temporal.

El *líquido céfalo-raquídeo* y los *plexos coroideos* forman parte principal de la estructura funcional del sistema nervioso central. Dicho líquido proviene de la filtración selectiva de la sangre de los *plexos coroideos*, que confinan con los ventrículos primero, segundo y tercero de los hemisferios cerebrales. Pasa luego por el «acueducto de Silvio» al cuarto ventrículo, donde recibe un nuevo aporte de los «plexos coroideos» de éste; de aquí continúa circulando y llenando el *conducto medular del epéndimo*, y parte retrocede y pasa por los *forámenes de Luschka* al «espacio meníngeo subaracnoideo», intrincada red de canales, divertículos y cisternas, donde se acumula, pasando finalmente y de nuevo a la circulación venosa de los *senos duros*, principalmente al *sagital superior*. Las dificultades circulatorias del *líquido cerebro-espinal*, ocasionadas por obstrucciones patológicas de los

agujeros, acueductos y conductos por donde circula, pueden ocasionar peligrosos aumentos de la presión intracerebral y hasta casos de hidrocefalia en los fetos y niños cuyos huesos craneales no están aún osificados y soldados. La dilatación de los ventrículos por el exceso de líquido y la compresión consiguiente de la corteza cerebral contra los huesos más o menos resistentes y las meninges puede dañar irreparablemente la delicada textura de las capas neuronales corticales.

La función de los *plexos coroideos* (que forman pequeños abultamientos debajo de la fina membrana ependimal de la pared superior de los ventrículos) constituye una «verdadera secreción», probablemente realizada por células ependimales diferenciadas, lo cual explica las diferencias químicas entre el líquido céfalo-raquídeo, la sangre y la linfa.

Diencéfalo.

La delimitación puramente topográfica de esta zona cerebral incluye tres regiones, conocidas con los nombres de *epitálamo*, *tálamo* e *hipotálamo*.

El *epitálamo* comienza a desarrollarse durante el segundo mes, a expensas de la parte superior de la placa neural primitiva del prosencéfalo, y hacia el tercer mes comienza a proyectarse en la pared del tercer ventrículo («diocelo»), debido a la presión producida por el incremento de los «plexos coroideos» (figs. 28 y 29). Esta red vascular, adosada a la fina membrana de la pared superior, forma la «tela coroidea» secretora en parte del líquido céfalo-raquídeo. Detrás de estas formaciones aparece, durante el sép-

timo mes, mediante una evaginación, la *epífisis* o *glándula pineal*, cuyo conducto se oblitera prontamente, y la cual hállase sostenida por dos tractos nucleares, que forman la *habénula* u «horquilla», que empieza a discernirse hacia la decimotercera semana, y conducen fibras olfatorias interconectadas por una *comisura anterior* a la epífisis y otra *comisura posterior*, entre el diencéfalo y el mesencéfalo, en la intermediación de la parte caudal de la misma glándula. Tanto el desarrollo de esta glándula «pineal» como el de los «plexos coroideos» es ajeno a la evolución nerviosa de la «placa neural» del techo ventricular y surgen del borde posterior de su pared.

El *tálamo*, situado inmediatamente debajo de las citadas formaciones epitalámicas, haciendo bulto en la pared lateral del tercer ventrículo y separado del hipotálamo por el *surco hipotalámico* (fig. 28), está constituido por masas nucleares (o «celulares»), que se distinguen en tres grupos: el *núcleo ventral* o «tálamo dorsal», que es un centro conmutador de sensaciones táctiles, térmicas y dolorosas; el *núcleo geniculado lateral*, receptor y transmisor de impulsos nerviosos visuales, y el *núcleo geniculado medio*, que conmuta impresiones auditivas. El desarrollo de estos centros nerviosos comienza hacia el final del segundo mes y son claramente visibles hacia el final del tercero. Una *masa intermedia* puede surgir por el contacto y fusión del centro de las paredes del ventrículo medio. Una parte inferior, o *tálamo ventral*, hállase formada por tractos de fibras que conectan las partes inferiores de la corteza con los centros eferentes (o centrífugos) a través del «tegmentum» del mesencéfalo.

El *hipotálamo* emergente de la «placa basal» o «suelo» del

diencéfalo hállase en íntima relación con la *glándula hipófisis* o *pituitaria*, que brota como una evaginación de dicha parte («infundibulum») y aparece formado por una agrupación de importantes núcleos nerviosos, que desempeñan funciones fundamentales en los mecanismos de las emociones y que conmutan y coordinan corrientes nerviosas sensoriales con movimientos y reacciones viscerales a través de las redes nerviosas simpática y parasimpática (como, por ejemplo, la regulación de la temperatura orgánica, del número e intensidad de las contracciones cardíacas, de las secreciones internas, etc.). Estas estructuras comienzan a hacerse ostensibles hacia el quinto mes del desarrollo, y entre ellas surgen también trayectos de fibras nerviosas con relieve autónomo, como el *quiasma óptico* (trayecto principal de las sensaciones visuales), que aparece inmediatamente por detrás del «receso óptico» ya citado (pág. 35).

Mesencéfalo.

Hacia la novena semana de la evolución embrionaria aparecen ya nítidamente, en vías de diferenciación, las estructuras nucleares y fibrilares que topográficamente forman el «mesencéfalo»; a saber: *el tectum*, *el tegmentum* y los *pedúnculos cerebrales*.

El *tectum* consiste en cuatro eminencias redondeadas, situadas en la pared postero-superior del «mesocele» o *acueducto de Silvio*, llamadas *tubérculos cuadrigéminos* (dos anteriores y superiores y dos posteriores e inferiores). El desarrollo y funciones de cada par de «tubérculos» sigue diferente modelo para

distintas finalidades. Los inferiores, que conservan una estructura simple, sirven de conductores de corrientes nerviosas de coordinación entre el «cerebelo» y los tubérculos superiores. Los «superiores» hállanse constituidos por capas alternas de células (originalmente «neuroblastos» desplazados de la cubierta mesencefálica), que reciben de los «inferiores», del «cerebelo», de la «corteza cerebral» y del «tálamo óptico». Semejante y complicada estructura capta y coordina impulsos visuales y auditivos con las respuestas correspondientes de los órganos viscerales.

Como puede verse en el curso de estos estudios (y muy particularmente en la disposición del sistema nervioso), *las partes u «órganos» en que ha sido dividido cada sistema no pasan de tener un valor topográfico o analítico para los fines de la comprensión anatómica, pero no satisfacen a un concepto funcional y, por tanto, «vital» del organismo todo*, para el estudio de cuyo conjunto conviene no olvidar la frase de Letamendi, de abolengo hipocrático: *El cuerpo es un solo órgano y la vida una sola función*; sencillamente, porque se origina de una *unidad* celular que se diferencia sin dejar de ser una. Y no está de más recordar aquí esa otra frase de Hipócrates: *«Vita una, conspiratio una, consentientia una.»*

El *tegmentum* (o «cubierta») mesencefálico, nombre impropio a todas luces, porque no cubre nada, sino que es cubierto por la tela coroidea, surge de las placas basales del tubo neural y constituye la estructura principal del *punte de Varolio* o *protuberancia anular*, donde se hallan los núcleos de los nervios craneales tercero y cuarto y la raíz mesencefálica del quinto; el *núcleo*

rojo, estación conmutadora del gran fascículo motor córtico-ponto-cerebeloso y punto de paso también de fibras provenientes del cerebelo, que se dirigen a otros centros superiores (fibras piramidales, geniculadas, de la cinta de Reil, de asociación y de la cinta longitudinal posterior).

Los *pedúnculos cerebrales* son, en su estructura general, manojos de fibras longitudinales que se desarrollan en la capa marginal de la base mesencefálica, y en la parte posterior de los cuales hállanse algunos *núcleos negros* («locus niger», de Soemmering, que forman parte de la «vía motriz extrapiramidal»), así llamados por contener pigmento melánico, que comienza a aparecer hacia el sexto mes del desarrollo embrionario y continúa en aumento después del nacimiento. Las fibras comprenden principalmente al fascículo piramidal, de tardía mielinización. En el *casquete* del pedúnculo se forman entrecruzamientos de fibras de múltiples procedencias, entre las que se encuentran pequeños núcleos grises en forma columnaria, y cuyo conjunto se denomina *zona reticular*; también *núcleos de sustancia gris*, especializados, como son los del nervio «motor ocular común», el del «patético» y el «núcleo rojo» del casquete al que afieren fibras del cerebelo, del cuerpo estriado y de la corteza cerebral, siendo centro importante de las corrientes motrices extrapiramidales, y *zona de sustancia blanca*, con fibras cerebelosas, de la «cinta sensitiva de Reil» y de la «cinta longitudinal posterior», que terminan en el «núcleo de Darkschewitch». Por el pie del pedúnculo pasan varios de los más importantes fascículos de fibras que emergen de la corteza cerebral (fascículos «piramidal», «geniculado», «córtico-protuberancial», «de Türck» y «aberrante

de la vía peduncular»; algunos ya citados y cuya descripción no es de este lugar (fig. 31).

Metencéfalo.

Ha sido dividido eventualmente en tres partes: la *región axial*, el *cerebelo* y la *zona fibrosa del puente*.

La *región axial*, parte cefálica del primitivo rombencéfalo, abrazada por la porción fibrosa del puente, no es otra sino el citado *tegmentum pontis*, continuación ascendente de la estructura de la «médula» y, por tanto, con organización similar a la de ésta. De este modo aparecen «núcleos eferentes» en la región dorsal a ambos lados del surco medio y «núcleos eferentes» en su región ventral, algunos de ellos en la raíz de ciertos nervios craneales. Por otra parte, los haces de fibras longitudinales transcurren en disposición semejante a la que presentan en la médula espinal, hacia los centros de la corteza cerebral o procedentes de ella, aparte otros manojos de fibras que nacen en el «puente de Varolio» y en los tramos altos de la «médula espinal».

El *cerebelo* inicia su desarrollo hacia el segundo mes, por un crecimiento, torsión y soldadura de los «labios rómbicos» (engrosamiento de las placas laterales del «rombencéfalo»), que dan lugar a la aparición de los *lóbulos flóculo-nodulares* (o del «pneumogástrico») en posición cefálica con respecto al «receso lateral» del cuarto ventrículo». Este ventrículo, situado entre el «metacele» y el «mielocele», se produce por un ensanchamiento del tubo neural, flanqueado por los propios «labios rómbicos». Por delante (en posición «cefálica») del lóbulo citado, se desarrolla

el cuerpo del *cerebelo*, a expensas de las placas marginales del tubo neural, que hacia el segundo mes crece hacia el cuarto ventrículo y, entrando ya en el tercer mes, se dirige francamente hacia la periferia, quedando separado del primero por la «fisura prima» o posterolateral (fig. 34). En la zona intermedia crece el *vermis*, a cuyos lados se expanden rápidamente los *hemisferios cerebelosos* durante los meses cuarto y quinto de la gestación. Esto produce la aparición de nuevos lóbulos y fisuras, que del quinto al séptimo mes desarrollan y establecen una admirable estructura cortical y medular, que convierte al cerebelo en el centro especializado de coordinación de los movimientos musculares conscientes. De esta manera queda funcionalmente organizado el cerebelo, con arreglo al esquema de Bolle, en dos «lóbulos» separados por el «surco primario»: uno, *anterior*, para la coordinación del movimiento de la cabeza y laringe, y un *lóbulo posterior*, que comprende cinco subdivisiones, conocidas como *lóbulo simplex* (para el cuello), *lóbulo medio* (para el tronco), *lóbulo paramedial* (también para el tronco), *lóbulo ansiforme* (para los miembros) y *lóbulo vermicular* (para la cola, en los animales). Por medio de surcos o fisuras de segundo orden (segunda, posclival, prepiramidal, horizontal), queda así dividido en lóbulos secundarios (nodulo, tuber, tonsila, úvula, pirámide, folia del vermis) y, por medio de surcos de tercer orden, en *laminillas* o lóbulos aplanados con un borde libre y otro profundo o adherente.

La *zona fibrosa* o *basal del puente* solamente se desarrolla en los mamíferos, y especialmente en los «primates», situada en las márgenes anterolaterales del primitivo rombencéfalo. Aparece

tempranamente, revelándose por el «codo del puente», diferenciándose sus haces de fibras más tardíamente. Estos comprenden fibras que conectan los hemisferios cerebelosos con la corteza cerebral y otros centros ganglionares intermedios, pudiendo decirse, en síntesis, que las fibras que transcurren por el *pedúnculo cerebeloso superior* se dirigen a los «tubérculos cuadrigéminos»; las que siguen el *pedúnculo cerebeloso medio* vienen de la «corteza cerebral» (haz «córticoponto-cerebeloso»), y las que ocupan el *pedúnculo cerebeloso inferior* provienen de la «médula espinal» (% 31).

Mielencéfalo.

Se conoce en el adulto con los nombres de *bulbo raquídeo* o *médula oblongada*. Su importancia fisiológica solicita un temprano desarrollo, que comienza por la dilatación del *cuarto ventrículo*, sobre cuya pared dorsal o «techo», adelgazado, se desarrollan los vasos del *plexo coroideo posterior*, que, adosados a esta fina membrana ependimaria, forman la *tela coroidea*, de funciones secretoras, del líquido cerebro-espinal.

A lo largo de la cara interna de cada placa lateral se extiende el *surco lateral* o «limitante», que separa una parte ventral o basal y otra parte dorsal. En ellos se establecen centros o «núcleos» a los que, como en la médula, afieren fibras en la parte posterior y eferen en la anterior. En el primero y segundo mes del desarrollo se hace ya patente el carácter segmental o neuromérico de esta región del sistema nervioso, donde quedan localizados los

núcleos de varios de los nervios craneales y los centros vitales de las más importantes funciones orgánicas.

Las modificaciones histológicas que experimenta la región bulbar o del mielencéfalo son las mismas que se observan en las paredes de la médula espinal, con la consiguiente estructuración de un revestimiento ependimal y capas marginales. En el *bulbo*, la formación de columnas de materia gris se diferencia del mismo proceso en la médula, en que en aquél quedan partidas en «núcleos», de muchos de los cuales emergen, como se dijo, ciertos «nervios craneales». Envolviendo a estas «masas grises», se disponen paquetes de fibras que conectan el cerebro con la medula, la mayor parte de las cuales se recubren de «mielina», a semejanza de la «materia blanca» de la «médula espinal», pero presentándose en el «bulbo» una mayor mezcla, aparentemente irregular, de zonas blancas y núcleos grises.

Nervios craneales.

Son doce, que, a diferencia de los «nervios espinales», han perdido su original disposición segmentaria o metamérica, al tiempo que se han especializado en su función. En general, son mixtos, con mayor o menor dominio de fibras aferentes (sensitivas) o eferentes (motoras). Su disposición general definitiva—en esto también semejante a la de los nervios espinales—se complementa por la existencia, en los nervios de fibras aferentes, de uno o más ganglios compuestos por amontonamientos de células nerviosas situadas fuera de las paredes de los centros nerviosos (encéfalo, en su caso).

Los *nervios craneales* (como los espinales) se originan, por una parte, de las *neuronas motoras* y van a distribuirse por los órganos efectores (músculos y glándulas) y, por otra parte, de los *ganglios y núcleos nerviosos*. Las fibras sensitivas derivan de las *crestas neurales* o *ganglionares* de los bordes del «canal medular».

Revisemos concisamente cada uno de los doce pares de *nervios craneales*.

1.º *Nervio olfatorio*.—Formado de fibras no meduladas, carece de ganglio. Su carácter sensitivo (o exclusivamente «sensorial») le provee de neuronas aferentes especializadas, situadas en la capa epitelial de las «fosas olfativas», cuyos axones atraviesan la lámina cribosa del etmoides, distribuyéndose por la mucosa nasal, después de haber conmutado su trayecto en sinapsis con «células mitrales» en los «bulbos olfatorios» (ver pág. 37).

2.º *Nervio óptico*.—Es un verdadero tracto cerebral más bien que un nervio, representado en su porción sensorial por una expansión (la «retina») del «prosencefalo». Aparece tempranamente en el embrión (fig. 34) y sus fibras aferentes se cruzan en parte con las del lado opuesto, formando el *quiasma óptico*, para luego distribuirse por los centros ganglionares visuales del tálamo óptico, tubérculos cuadrigéminos y corteza cerebral.

3.º *Nervio motor ocular común*.—Su nombre indica su carácter motor, actuando sobre los músculos del globo del ojo (oblicuo inferior, rector superior, inferior y medio y elevador del párpado superior). Sus fibras aferentes son propioceptivas para dar sentido de la posición de los globos oculares. Forman también parte del trayecto óptico fibras preganglionares que se di-

rigen al «ganglio ciliar», donde forman sinapsis con fibras postganglionares eferentes, que inervan el músculo del iris y el ciliar, formando parte del sistema nervioso vegetativo o «simpático». Su núcleo hallase situado a lo largo del «acuoducto de Silvio».

4.º *Nervio troclear o patético*.—Es nervio motor del músculo oblicuo superior del globo ocular. Su núcleo original se halla en la placa basal del mesencefalo, «casquete peduncular» o «calota», pero emerge en la hendidura que separa el mesencefalo del metencefalo (fig. 33). Conduce fibras eferentes motoras y algunas aferentes de función propioceptiva procedentes del músculo troclear.

5.º *Nervio trigémino*.—Debe su nombre a estar formado de tres ramas: *oftálmica*, *maxilar* y *masticadora*, las cuales convergen en el *ganglio semilunar o de Gasser*, conduciendo fibras sensitivas o aferentes (esteroceptivas), cuyos cuerpos celulares hallanse en el ganglio y su terminación en los *núcleos sensorios*, situados en el puente y en los *núcleos negros* del suelo del cuarto ventrículo y pedúnculos cerebrales, y fibras motoras eferentes, que emergen del *núcleo basal pontico*, acompañadas de bastantes fibras de función propioceptiva, cuyo núcleo neuronal es el *de la raíz mesencefálica del quinto nervio*, situado al mismo nivel en que el trigémino hace su entrada en el puente, entre éste y el pedúnculo cerebeloso medio. Cada rama del trigémino, después de emerger del «ganglio de Gasser», presenta su ganglio anexo correspondiente: el *ganglio oftálmico*, de la rama oftálmica; el *ganglio eseno-palatino*, de la maxilar, y el *ganglio ótico*, de la masticadora; los tres conteniendo también fibras simpáticas (fig. 33).

6.º *Nervio abducente o motor ocular externo.*—Conduce las fibras motoras del músculo recto externo del globo del ojo, partiendo de su núcleo de la placa basal del bulbo y emergiendo detrás del puente.

7.º *Nervio facial.*—Tiene su origen en el casquete del puente, entre los núcleos del abducente y del trigémino, conduciendo fibras motoras, que se distribuyen extensamente por los músculos de la cara, de la base del cráneo, del oído y de la región supero-interna del cuello. Un ramo sensitivo, el *nervio intermedio de Wisberg*, que tiene su origen en el «núcleo salival superior» del suelo del cuarto ventrículo, se une al facial después de pasar por el *ganglio geniculado*, que le es anexo, y conduce fibras aferentes (gustativas) de la mucosa bucal. El nervio facial se une al lingual (del «trigémino») por la *cuerda del tímpano*, rama colateral que termina en la glándula salivar submaxilar.

El núcleo del facial, filogenéticamente, está relacionado con la columna nerviosa eferente visceral, apareciendo en un principio en el «suelo» del cuarto ventrículo. Más tarde, en el curso del desarrollo embrionario, emigra en sentido ventro-lateral (fenómeno «neurobiotáxico»), obligando a sus fibras a formar una «rodilla» («genu»), acortando las dendritas celulares y alargando los cilindro-ejes (o «axones»), que son mejores conductores (fig. 33).

8.º *Nervio auditivo.*—Exclusivamente «sensitivo» para las vibraciones sonoras, sus fibras aferentes tienen origen en el «caracol» (*rama coclear*) y en el «vestíbulo» (*rama vestibular*) del oído interno, a través de los ganglios respectivos *de Corti* y *de Scarpa*, terminando las del nervio coclear en los núcleos *anterior del auditivo* y *tubérculo acústico lateral*, situados a los lados del

«cuerpo restiforme» del bulbo», y los del nervio vestibular, en el *núcleo dorsal interno* del suelo del cuarto ventrículo, en el *dorsal externo* (o «núcleo de Deiters»), próximo al anterior, y en el *núcleo de Bechterew*, en pleno «cuerpo restiforme» bulbar.

Las fibras del «nervio coclear», después de pasar por la «oliva» bulbar, se unen, formando el *fascículo acústico central*, que se coloca al lado de la «cinta de Reil», se dirige hacia los «tubérculos cuadrigéminos», el «tálamo óptico» y la «cápsula interna», penetrando en la primera circunvolución temporal, donde forman el *centro acústico cortical* o «esfera auditiva».

Conviene observar que las fibras del ganglio vestibular o «de Scarpa» se relacionan con las funciones del equilibrio desempeñadas por los *conductos semicirculares*, y por esta causa deben ser consideradas como «propioceptivas», en contraste con las propiamente auditivas, que por recoger impulsos del exterior se consideran «exteroceptivas» (figs. 31 y 35).

9.º *Nervio glosa-faríngeo.*—Posee fibras motoras y sensitivas. Las primeras, innervando músculos de la faringe y del velo del paladar; las segundas, recogiendo impresiones gustativas.

Sus orígenes centrales están en el *núcleo solitario* o «núcleo gustativo de Nageotte», en el *núcleo ambiguo* (de células motoras), próximo a la «oliva» bulbar, y en el *núcleo orgánico* del «ala gris». Una vez que el noveno nervio ha salido del cráneo por el agujero rasgado posterior (acompañado del penumogástrico y del espinal), presenta dos *ganglios*: el *de Andersch*, alojado en la «fosita petrosa», y el *de Ehrenritter*, un poco inferior al anterior, y en su trayecto se anastomiza con los nervios «pneumogástrico», «facial» y fibras del «gran simpático», distribuyéndose

en ramos colaterales para los músculos, arterias y glándulas del cuello y boca (amígdala y parótida), y ramos terminales para la mucosa de la zona posterior de la lengua (fig. 33).

10. *Nervio vago o pneumogástrico*.—También de carácter mixto, pero predominantemente sensitivo, tiene su origen real en los ya citados *núcleo solitario* y *núcleo ambiguo*, por encima del espinal y por debajo del glosio-faríngeo, y en el *núcleo dorsal del vago*, en el «ala gris del suelo del cuarto ventrículo», de donde emergen fibras «parasimpáticas», que se distribuyen por los órganos respiratorios, circulatorios y digestivos. Al comienzo de su trayecto el décimo nervio presenta dos ganglios (filogenéticamente «espinales»), el *ganglio yugular* y el *plexiforme*, anastomizándose después con los nervios espinal, glosiofaríngeo, facial, hipogloso, gran simpático y primeros raquídeos. Su profusa ramificación se extiende por las meninges («duramadre»), faringe, laringe, corazón, tráquea, esófago, pulmones, estómago e hígado. Pero su terminación difiere, pues mientras el *pneumogástrico izquierdo* se extiende por el estómago y el hígado, el *pneumogástrico derecho* termina en el ángulo interno del *ganglio semilunar*, formando el *asa de Wrisberg*, donde, unido con el «esplácnico», da origen a parte de las fibras del *plexo solar* (fig. 33).

11. *Nervio espinal o accesorio*.—Es un nervio exclusivamente motor, que tiene su origen a la vez en el bulbo y en la médula espinal y termina en los músculos faríngeos, laríngeos, trapecio, esterno-cleido-mastoideo y en el nervio pneumogástrico, del cual es, funcionalmente, una extensión.

En el bulbo tiene su centro representado por el *núcleo ambiguo*, del cual surge por el surco bulbar lateral, y en la médula se origina en los *núcleos lateral* y *anteroexterno* del asta anterior de los seis primeros segmentos raquídeos.

En el embrión de seis a ocho semanas se observa una hilera de células que forman el *ganglio comisural*, el cual se ensancha en su parte caudal, formando topográficamente el *ganglio de Froriep*. Estas formaciones desaparecen casi completamente en el adulto, quedando pocos vestigios del último y algunas células nerviosas en los trayectos de los nervios undécimo y duodécimo, pero en todo caso constituyen una prueba filogenética de la presencia de componentes ganglionares en la evolución del embrión.

12. *Nervio hipogloso mayor*.—Es también de función exclusivamente motora, destinado a los músculos de la lengua y a los infrahioideos. Tiene su origen en un *núcleo principal*, en el «ala blanca interna» del suelo del cuarto ventrículo y en un *núcleo accesorio*, situado entre el anterior y el núcleo ambiguo». Sus fibras salen del bulbo a nivel del surco preolival y se distribuyen en un «ramo meníngeo» occipital, un «ramo vascular» (para la yugular interna), otro «ramo infrahioideo», otros tres ramos para los músculos tirohioideo, hipogloso, estilo-gloso y genihioideo y un «ramo terminal» para los músculos intrínsecos de la lengua.

En los embriones jóvenes pueden hacerse constar fibras del *ganglio de Froriep*, que se unen a las raicillas de origen del hipogloso, pero que desaparecen más tarde casi completamente (figura 33).

Médula espinal.

La *médula espinal* resulta de la transformación del primitivo «canal neural» por el crecimiento y emigración de células procedentes de la «zona germinal», al mismo tiempo que se tapiza de epitelio el conducto medular o «del epéndimo», lleno de *líquido céfalo-raquídeo*, que se mezcla y continúa con el de los ventrículos cerebrales.

La histogénesis, con la subsiguiente formación de las capas que forman la médula espinal, rodeando el tubo neural, presenta un proceso interesante y bien conocido, que compendiamos a continuación.

Al comienzo del desarrollo embrionario, cuando aun el canal neural no ha llegado a cerrarse y sus bordes separados forman la «cresta neural», el ectodermo generador no es más que una delgada membrana de células propias y *células germinales*.

Estas últimas proliferan rápidamente, de modo que, al cerrarse el tubo neural, sus paredes hállanse formadas por un conglomerado más espeso de células, limitado hacia el «lumen» del tubo neural por una *membrana limitante interna* y hacia el exterior (futuro canal vertebral) por una *membrana limitante externa*.

La activa división cariocinética de las células germinales sigue produciendo nuevas células, que, desplazándose hacia la periferia del estrato germinal, forman una ancha capa de células nucleadas o «capa nuclear».

Las células de esta capa que se hallan más próximas a la membrana limitante interna se alargan y organizan ostensiblemente

en forma radial, constituyendo una diferenciación proximal del manto nuclear, denominada *capa endidual*.

Finalmente, por fuera (zona distal) de la «capa nuclear», y en contacto con la «membrana limitante externa», aparece una nueva capa carente de cuerpos nucleados, llamada *capa marginal* (fig. 39).

En la capa nuclear es donde primeramente se observan diferenciaciones ostensibles, precedidas de una rápida actividad mitótica de sus células. Algunas de éstas se convierten en *espongioblastos* o «células de soporte», y otras se transforman en *neuroblastos*, que darán lugar a «neuronas» funcionales. Estas se distinguen por sus núcleos voluminosos.

Los *espongioblastos* desarrollan pronto delicadas prolongaciones o fibrillas, más o menos dentadas, que las mantienen en contacto con las células vecinas u originarias, formando una red de soporte que constituye un verdadero «tejido conjuntivo» de los centros nerviosos. Las células de soporte pasan así a ser *neuroglias*, de las cuales se han distinguido cuatro tipos: *células endiduales*, *astrocitos protoplásmicos*, *astrocitos fibrosos* y *células oligodentríticas*.

Las *células endiduales* proceden de los «espongioblastos», vecinos de la membrana limitante interna, y hacia el tercer mes envían largas prolongaciones fibrilares a través de la masa medular hasta la «membrana limitante externa», permaneciendo simplemente ciliadas (o «pestañosas») por el polo que mira hacia el canal central de la médula. De igual manera proceden las que bordean los ventrículos y conductos cerebrales.

Los *astrocitos protoplásmicos* tienden a localizarse y servir

de soportes a las neuronas funcionales en las «zonas grises» de los centros nerviosos, pero su completo desarrollo no queda efectuado hasta el momento del nacimiento.

Los *astrocitos fibrosos* se desplazan hacia la periferia de la masa medular, formando el soporte de los paquetes de fibras que constituyen la «sustancia blanca». Presentan generalmente un «pie» o prolongación terminal, que, unido al de otros, soportan y protegen a los delicados vasos sanguíneos de la sustancia nerviosa, disposición que no se completa hasta el desarrollo del feto de término. En cambio, la relación de estas prolongaciones como refuerzo de las membranas meníngeas aparecen tempranamente en el curso del desarrollo embrionario.

Las *células oligodentríticas*, de más tardía aparición, se localizan alrededor de las «neuronas» y se esparcen a lo largo de las fibras nerviosas mielinadas de la «sustancia blanca». Su rápido incremento tiene lugar en los últimos meses de la vida intrauterina y en los dos primeros años después del nacimiento.

Las células llamadas *microglias*, probablemente de origen «mesodérmico», estimanse, por tanto, como auténticas «células conjuntivas». Presentan movimientos amiboides y se desplazan a través del tejido nervioso hasta que llega un momento en que se fijan en determinado lugar, y entonces brotan de su protoplasma prolongaciones radiales. En determinadas condiciones patológicas pueden recuperar sus movimientos amiboides y hasta desempeñar funciones fagocíticas.

Desarrollo de los neuroblastos.—Estas células pueden considerarse como *neuronas* jóvenes. Aquellas situadas en la zona an-

tero-lateral de la «capa nuclear» formarán las *raíces anteriores* o motoras de los nervios espinales, y las situadas en la zona posterior o dorsal (donde aparecen los «ganglios espinales») formarán las *raíces posteriores* o sensitivas de los mismos. Los «neuroblastos» del ganglio de la raíz posterior son en un principio «bipolares», es decir, presentan dos fibras o prolongaciones contrapuestas; pero, avanzado el proceso de diferenciación, ambas prolongaciones se funden, resultando una célula «monopolar».

Las *neuronas*, que forman los ganglios de la «cadena simpática», proceden también de los «neuroblastos» emigrados de la cresta del canal neural y constituyen las «neuronas secundarias» de los arcos eferentes que conectan la médula espinal con los tejidos musculares de vísceras y glándulas. Las «primeras neuronas» de dichos arcos proceden de los «neuroblastos» situados en el «asta lateral» de la «materia gris» de la médula, los cuales, al desarrollar su «axon» o «cilindro-eje», se proyectan y alargan por las «raíces anteriores» de los nervios espinales, que luego se unen con las «posteriores» para formar el nervio correspondiente delante del «ganglio espinal» de la raíz posterior o dorsal (fig. 39). Por otra parte, los nervios espinales se conectan con los ganglios de la «cadena simpática» por medio de los ya citados «ramos comunicantes» blancos (mielinados) o grises (sin vaina mielínica).

Una emigración de «neuroblastos» más extensa y periférica forma los plexos y ganglios secundarios o colaterales del simpático (celíacos, mesentéricos, esplénicos, renales, hipogástricos, etc.), siendo de notar que los axones de las neuronas pasan directamente (sin sinapsis) a través de la cadena ganglionar primaria y

solamente se conmutan por medio de la segunda neurona del circuito eferente en un ganglio secundario

Los *nervios espinales* han quedado, pues, constituidos por dos componentes funcionales: las *fibras sensitivas* o aferentes, en su raíz posterior, que transmiten a los centros nerviosos sensaciones táctiles, propioceptivas, de dolor y temperatura, pudiendo ser «aferentes somáticas» y «aferentes viscerales», según sus impulsos provengan de los músculos, huesos y superficies o de las viscera y glándulas. De la misma manera podemos considerar *fibras motoras* o eferentes en la raíz anterior del nervio espinal, que transmiten impulsos centrales a los músculos del esqueleto desde las *neuronas somáticas* o a los músculos lisos de las viscera desde las *neuronas viscerales*; unas y otras localizadas en las astas anteriores de la materia gris de la médula espinal (fig. 39).

Las *fibras nerviosas*, «axones» o «cilindro-ejes» de las neuronas, que adosadas en cordones forman los *nervios*, se revisten de fundas o vainas que pueden ser de simple protección (celulares o fibrosas) o de aislamiento (de «mielina»).

Las vainas protectoras, *neurilemas* o *vainas de Schwann*, proceden de células ectodérmicas, que emigran preferentemente hacia los nervios periféricos. Estas cubiertas se extienden hasta las propias neuronas de los ganglios espinales y simpáticos, que de este modo quedan envueltas en una fina membrana de «células satélites». Al tiempo que esto sucede, los ganglios nerviosos quedan también envueltos por una cubierta o «cápsula» de auténtico tejido conectivo procedente del «mesodermo», el cual refuerza también los manojos o «funículos» de los troncos nerviosos en su entrada o salida de las demás estructuras.

Las *vainas de mielina* que se observan en las fibras nerviosas *mielinadas* o *meduladas* están constituidas por una sustancia grasa, refringente y brillante, que se extiende como una capa aisladora entre la fibra conductora y la «vaina de Schwann». La formación de *mielina* se inicia por grumos localizados de trecho en trecho a lo largo de la fibra nerviosa, que al extenderse en direcciones opuestas llegan a interferir la extensión de los contiguos, produciéndose interrupciones de la vaina mielínica, que se conocen con el nombre de *nudos de Ranvier*.

En general, a las fibras nerviosas situadas dentro de los centros nerviosos les falta el «neurilema», por lo cual aparecen blancas, si bien pueden ser «mielinadas».

Las últimas modificaciones experimentadas por la médula espinal después de la diferenciación de las neuronas establecen nuevas relaciones entre ésta y el conducto vertebral, en el cual va alojada. Recordemos cómo se forman las vértebras definitivas por fusión de protovértebras contiguas (pág. 60), y fijémonos también en que las primeras fases del desarrollo embrionario presentan un tubo neural extendido en toda la longitud del cuerpo, de modo que hasta pasados los tres meses del desarrollo el conducto vertebral y la médula espinal coinciden en toda su extensión. Después de este tiempo el crecimiento de ambas estructuras difiere y la médula se queda corta en relación con el crecimiento óseo en longitud de la columna vertebral. Por esta causa los nervios espinales, que en los primeros meses aparecieron frente a los orificios intervertebrales, se hallan obligados a crecer y extenderse hacia abajo para alcanzar su orificio de salida correspondiente. En un feto de término, la médula espinal termina a

nivel de la tercera vértebra lumbar, excepto una porción o «filum terminale» como resto atrofiado del extremo caudal del primitivo tubo neural. Después del nacimiento la diferencia se acentúa progresivamente, y en el adulto, el extremo inferior de la médula hállase al nivel de la primera vértebra lumbar. De aquí que los nervios sacros y coxígeos han de alargarse considerablemente hacia abajo, formando un manojito divergente, que se llama la *cola de caballo* (o «cauda equina»).

También es de notar que en las zonas vertebrales en cuyo nivel aparecen los miembros, la médula espinal se engruesa para hacer aflorar los plexos nerviosos que se han de expandir por las extremidades («engrasamientos cervical y lumbo-sacro»).

Sabido es, finalmente, por todo estudiante de anatomía descriptiva que la *materia gris de la médula espinal*, formada por estratos columnarios de neuronas procedentes de la capa nuclear, presenta en cortes transversales la forma de una mariposa o de una H. Las columnas anteriores forman las llamadas *astas anteriores* de la médula (de cuyas células parten los impulsos motores para los músculos del esqueleto); las posteriores forman las *astas posteriores*, cuyas células reciben los impulsos aferentes o sensitivos. A esto hay que añadir que en los segmentos torácicos y en los correspondientes a las tres primeras vértebras lumbares aparece una columna o *asta lateral* cuyas células y fibras proveen impulsos nerviosos para los músculos lisos viscerales y las glándulas.

A todo lo largo de la médula queda el estrecho *conducto del epéndimo*, revestido por una membrana epitelioide derivada de

la primitiva «capa endodermal» y lleno de «líquido céfalo-raquídeo».

En toda la periferia de la médula espinal, envolviendo a la sustancia gris de las «astas», se hallan densos paquetes de fibras longitudinales meduladas, procedentes de las neuronas, que constituyen los *cordones medulares* (o «funículos»), cuyas conexiones con los centros nerviosos del encéfalo y los órganos periféricos quedan interrumpidas y conmutadas en los diferentes «pisos» o niveles de la médula a los efectos de reflejos nerviosos automáticos o subconscientes (o sea, sin intervención del cerebro y de la voluntad). Los *cordones medulares* son, topográficamente, uno *anterior* (motor), otro *posterior* (sensitivo) y otro *lateral* (mixto), expresado en términos generales, y cuyo dispositivo y estudio funcional corresponde a la anatomía descriptiva y a la fisiología. Cada uno de los tres grandes cordones comprende «haces» de conexiones y funciones diferentes, según los órganos y centros nerviosos que por medio de ellos se comunican.

Órganos de los sentidos.

Aparato olfatorio.—Su primer rudimento aparece durante la cuarta semana como un engrosamiento del ectodermo (o «placa olfatoria») en la región frontal de la cabeza. Pronto se hunde en cada lado de la línea media, formando las *fosillas olfatorias*, que se rodean de tejido mesenquimatoso y quedan revestidas de epitelio que contiene «neuroblastos», de los cuales nacen las fibras que se dirigen hacia el telencéfalo, formando el *nervio olfatorio* (el primero de los nervios craneales).

Dichas fosillas se diferencian poco a poco con la formación de los «procesos lateral y medial» de la nariz, hasta que en el séptimo mes quedan formadas las dos *fosas nasales*, separadas entre sí por un «septum» o tabique, y separadas también de la boca por una membrana oro-nasal de doble epitelio. A los lados fórmanse, en el embrión joven, los *cartílagos de los cornetes*, que más tarde, al osificarse, darán origen a éstos, siendo el cornete inferior el primero en consolidarse.

El *área olfatoria* inicia su desarrollo con la diferenciación del epitelio endo-nasal, que de ser cuboideo o cilindroide pasa a ser del tipo columnario-estratificado-cilíado. La parte superior de las cámaras, o «fosas nasales», con parte del tabique nasal y del cornete superior, constituyen la zona receptora del sentido del olfato. Las células receptoras de esta superficie de la membrana o *mucosa pituitaria* envían finas prolongaciones axónicas no meduladas a través del epitelio, que entran en sinapsis con las células «murales» del bulbo olfatorio (véanse págs. 32 y 39).

Oído.—La primera parte que aparece es el «laberinto membranoso», iniciado en embriones de tres semanas y dos «somites», por dos engrosamientos o *placas auditivas* que durante la cuarta semana se invaginan, formando las *fosillas auditivas*, que, finalmente, se ocluyen mediante una capa de epitelio, formando un saco cerrado, *vesículo ótica* u *otocisto*, que toma la forma de pera como resultado del crecimiento del *conducto endolinfático*. De sus paredes surgen a continuación el *vestíbulo* y los rudimentos del *caracol*, que un poco más tarde (en embriones de 11 a 13 mm.) se completa con el comienzo del desarrollo de los *conductos semicirculares* (u «órganos del equilibrio»).

El desarrollo del *caracol membranoso* se acelera durante la séptima y octava semanas, creciendo en longitud e incurvándose en forma espiral de dos vueltas y media. De un ganglio contiguo emergen las fibras del *nervio auditivo* u «octavo nervio craneal» (figuras 35 y 31). Este nervio distribuye sus terminaciones en forma de abanico por toda la longitud del conducto del caracol, donde se forma el admirable receptor del *órgano de Corti*. Hacia el comienzo del tercer mes puede decirse que la configuración del laberinto membranoso ha quedado bien definida, al tiempo que el tejido mesenquimatoso que le rodea se va transformando en cartílago fibroso, dejando espacios entre ambas estructuras llenos de un líquido de composición semejante al líquido céfalo-raquídeo. Estos cartílagos, por medio de múltiples núcleos de osificación endocondral, acaban formando la *región petrosa* (o «peñasco») del hueso temporal, que constituye el «laberinto óseo».

El *órgano de Corti*, o dispositivo receptor del «caracol», se inicia hacia el tercer mes del desarrollo por un engrosamiento del epitelio del conducto coclear, que se cubre con una *membrana tectoria* fibro-gelatinosa. Hacia el quinto mes, el desarrollo del «órgano de Corti» muestra ya las *células ciliadas internas* y *externas* como receptores especializados y analíticos de las vibraciones sonoras, y cuyo conjunto, que yo considero como «la maravilla de la materia organizada» (la culminación, sin duda, de la obra organizadora de la Naturaleza), debe estudiarse en los textos de anatomía descriptiva.

El *oído medio* deriva de la primera «bolsa faríngea», que al ensancharse y crecer forma la *caja del tímpano* y la *trompa de Eustaquio*, con sus formaciones accesorias (huesecillos, músculos,

conductos, celdillas y antros). Conviene recordar que en sus relaciones iniciales la primera bolsa faríngea, lateralmente extendida, hace contacto por medio de su membrana endodérmica con el ectodermo del fondo del primer surco o hendidura branquial para formar la «placa branquial». De la porción distal de la bolsa se origina la cavidad timpánica, y de la porción proximal estrechada toma forma la «trompa de Eustaquio». En el fondo externo y ocluido de dicha bolsa se produce una formación mesenquimatososa que forma los cartílagos predecesores de los huesecillos del oído, descansando entre el oído interno en formación y la porción aneja de la primera hendidura branquial, que se convertirá en el orificio auditivo externo. Los huesecillos de la caja del tímpano permanecen un tiempo embebidos en una masa de tejido conjuntivo laso que se va reabsorbiendo según se ensancha la caja timpánica; pero solamente después del nacimiento se realiza la total reabsorción de dicha trama conjuntiva, quedando los huesecillos libres y móviles entre la *membrana del tímpano* y la *ventana oval* cerrada por el «estribo». La cadena de huesecillos (*martillo*—adornado a la membrana timpánica—, *yunque*, *lenticular* y *estribo*) forma un eficaz sistema de palancas que aumenta el impacto del «estribo» sobre la «ventana oval» que comunica con el oído interno; lo cual se explica por el hecho de que la membrana del tímpano tiene veinte veces más superficie que la ventana oval y, por consiguiente, se cumple la ley física de Pascal.

El *oído externo* se forma a partir del segundo mes sobre los dos primeros «arcos branquiales» y el surco que los separa, por medio de una placa epitelial que forma el *conducto auditiva externo*. En éste nace la *membrana del tímpano*, de origen mixto

epitelial y conjuntivo. El *pabellón de la oreja* procede de seis protuberancias auriculares que aparecen en el primer surco branquial, cuyas formaciones, de carácter variado y muy individualizado, se funden con el «conducto auditivo externo».

El ojo o aparato óptico.

Aparece muy pronto en el «prosencefalo» (a mediados de la tercera semana en embriones humanos de 7 a 9 «somites», y a las cuarenta y cinco horas en embriones de pollo), en forma de *vesículas ópticas*, las cuales crecen lateralmente hasta ponerse en contacto con la capa octodérmica marginal (epidermis) (fig. 24). Entonces las vesículas se hunden, originando las *foveas ópticas* y apareciendo el *crystalino*, sin que por esto las vesículas dejen de estar conectadas con el encéfalo por medio de los pedículos ópticos (fig. 36).

En embriones de cuatro semanas, la cavidad de la vesícula óptica se continúa abiertamente con la cavidad del prosencefalo. Hacia la quinta semana la superficie de la vesícula se aplanan y acaba por invaginarse formando una *copa* de doble pared, entre cuyas dos capas el «lumen» de la vesícula queda reducido a una simple ranura que se denomina «ventrículo óptico», que acaba por desaparecer.

En el fondo de las «copas ópticas» se diferencian el *anillo coroideo*, que hace de puerta de entrada al *nervio óptico* (o «segundo nervio craneal») que procede del «pedículo». De la hoja epitelial externa de la «copa óptica» procede la «capa pigmentaria», y de su hoja interna, o «sensoria», la *retina*, que es la

expansión del nervio óptico. Ambas capas tapizan concéntricamente el globo incipiente del ojo, presentándose unidas en su parte anterior, formando el «borde pupilar» y dejando entre ellas ese espacio virtual del «ventrículo óptico» anteriormente citado.

El *crystalino* (o «lente del ojo») comienza a formarse al principio de la quinta semana, o sea, en el embrión de 4 a 5 mm. El ectodermo que cubre a la «vesícula óptica» se engruesa para formar la «placa del cristalino» y ésta se hunde en el interior de la vesícula, formando una nueva y más pequeña «vesícula» abierta o «fosilla del cristalino, que se cierra durante la quinta semana y se transforma poco a poco en una lente fibrosa y translúcida, desprendiéndose del epitelio generador y adquiriendo la forma de un cuerpo redondeado, que cierra la abertura de la «copa óptica». Las fibras del polo posterior de la lente comienzan a alargarse durante la sexta semana. En el polo anterior se constituye un epitelio de células cúbicas, hasta el cual llegan las fibras originadas en el polo profundo; de modo que la cavidad de la primitiva vesícula cristalina desaparece o queda virtualmente reducida a una ranura. El ectodermo superficial constituirá la *córnea transparente* (fig. 36). Nuevas fibras nacidas en la zona ecuatorial de la lente y dirigidas hacia los polos se suman constantemente durante el desarrollo embrionario y aun durante la vida postnatal. En realidad, el trayecto de estas fibras queda constituido de un polo a otro, pasando por el ecuador, donde se reúnen; pero la irregularidad de su crecimiento y de su dirección produce tenues bandas donde se encuentran sus extremos, que se denominan «suturas del cristalino». Hacia los veinte años con-

tinúa la formación de fibras, alcanzando la cifra bastante constante de unas 2.250.

La formación del *iris* se realiza al tiempo que la del cristalino, por diferenciaciones del «borde pupilar», el cual, creciendo y estrechándose, constituye el «diafragma iridiano», abierto en su centro por el pequeño orificio circular de la *pupila*. El iris queda inserto en la *corona* o *cuerpo ciliar*, conjunto de unos setenta repliegues, cuyo vértice, dirigido hacia atrás, se confunde con la «ora serrata» (límite entre la zona ciliar y la coroides, festoneado con bastante regularidad), y cuya base se intercala entre la cara anterior del cristalino y la cara posterior del iris. Este presenta una doble capa de epitelio como continuación del que reviste la retina; la externa pigmentada y la interna no pigmentada en los embriones jóvenes, pero que se pigmenta también en los últimos meses de la vida fetal. Un acumulo de tejido mesenquimatoso aparece bajo los epitelios del diafragma iridiano, formando dos capas basales correspondientes, y el «tejido propio del iris», constituido por vasos, nervios y los músculos lisos «radiales» y «circulares», dilatadores y constrictores, respectivamente, de la pupila, que, por caso único, proceden del epitelio «ectodérmico» y no del mesenquima contiguo. También hacia el quinto mes aparecen, en el seno del tejido de los procesos ciliares, fibras musculares de procedencia mesodérmica que regulan la tensión del «ligamento suspensorio del iris», o «zona de Zinn», modificando su curvatura mediante delicados reflejos nerviosos y realizando, por tanto, el enfoque de la imagen sobre la retina («acomodación»).

La *coroides* y la *esclerótica* proceden del tejido mesenquimatoso concentrado alrededor de la «copa óptica», que se diferencia

en dos capas: una, interna o *coroides*, ricamente vascularizada, y otra, externa o *esclerótica*, formada por un tejido duro de recias fibras conjuntivas, que constituyen el armazón del «globo del ojo», en el cual se insertan los músculos que le mueven. Esta capa endurecida es, ontogénicamente, continuación de la «dura madre» meníngea a través de la vaina fibrosa del «nervio óptico».

La *córnea*, continuación de la esclerótica en la región frontal del ojo, cubre el iris, del cual la separa la «cámara anterior del ojo», llena de «humor acuoso». Esta membrana transparente hállase formada por un epitelio exterior derivado del ectodermo y un tejido transparente de fibras modificadas, procedentes del mesenquima. Su curvatura es de un radio algo menor que la del globo ocular y desempeña un importante papel, complementario de la función del cristalino y del humor acuoso, en la refracción de los rayos luminosos para formar la imagen que se proyecta en la retina.

El *humor vitreo* se forma a partir del sexto mes como un material gelatinoso y transparente que llena los espacios formados por una delicada red de fibras, procedentes, unas, del «ectodermo» (semejantes a las fibras de las «neuroglías»), y procedentes, otras, del «mesodermo», las cuales, todas, se hacen también transparentes para dejar paso a los rayos luminosos.

La *retina*, membrana fundamental fotosensible del aparato óptico, antes de la quinta semana hállase constituida en todo su espesor por una masa celular uniformemente nucleada. A partir de la quinta semana se diferencian en ella dos capas: una *capa interna*, desprovista de núcleos y otra *capa externa nuclear*. Está

claro que la capa interior se corresponde con la «capa marginal» de la pared telencefálica, y la capa exterior con la «capa granular» de la misma. Hacia mediados de la sexta semana, parte de las células de la «capa nuclear» emigran hacia el centro, se extienden desde el centro de la «copa» hacia la periferia, quedando establecida al final de la séptima semana una «capa interna neuroblástica», la cual queda separada por una estrecha zona anucleada de las células originales, que de este modo quedan constituyendo la «capa externa neuroblástica».

Hacia el final del tercer mes aparecen ciertas células grandes que se desplazan hacia dentro, formando una nueva capa de «células ganglionares» que proyectan sus largos axones hacia la superficie interna de la retina, formando un paquete que converge hacia el «tallo óptico», como una nueva capa fibrosa dentro del ámbito de células ganglionares. Estas fibras dejan el globo del ojo, transcurriendo a lo largo del pedículo o tallo óptico para integrar la formación del nervio óptico.

La emigración de células adicionales de la capa externa neuroblástica a la interna borra completamente la estrecha zona anucleada («capa transitoria», de Chievitz), quedando la retina en este momento formada por tres «capas nucleadas» separadas unas de otras por espacios atravesados por delicadas fibrillas. Dichas tres capas son la *ganglionar*, la *nuclear interna* y la *nuclear externa*. La mayoría de las células de la «capa nuclear interna» dan lugar a «neuronas bipolares», las cuales interfieren los impulsos que desde los *conos* y los *bastones* («células sensoriales») se transmiten a las «células ganglionares», encontrándose también en ella células radiantes o «neuroglías» («células de Müller») y células

de prolongaciones horizontales o transversas que conectan grupos de «células sensoriales» (fig. 37). Las células de la «capa nuclear externa» acaban por convertirse en las «células fotoreceptoras», denominadas *conos* y *bastones*, cuya diferenciación es bastante tardía.

En resumen: la diferenciación, como señala Mann (1), progresa en sentido inverso al que han de llevar los impulsos nerviosos en la función visual. Primeramente lo hacen las células ganglionares y sus fibras, que se extienden hacia los centros visuales del cerebro, y últimamente lo hacen las células fotosensibles («conos y bastones»), lo cual quiere decir que cuando estas últimas están dispuestas a funcionar ya está sólidamente establecido el intrincado mecanismo intracerebral de las vías visuales (retina-nervio óptico, quiasma óptico-tálamo óptico-tubérculos cuadrigéminos-corteza cerebral del lóbulo occipital).

Al lado externo de la capa fotosensible de la retina, pero contigua a ella, se encuentra la «capa pigmentaria», cuyos granulos de pigmento pueden eventualmente pasar a los elementos sensibles, tamizando la luz cuando ésta es excesivamente intensa.

El *nervio óptico* (véase pág. 39) se forma de las fibras emanadas de las «células ganglionares» de la retina, que pasan a lo largo del doble epitelio de la pared del tubo del pedículo óptico por el surco abierto por la «arteria central de la retina» e íntimamente unidas a ésta. Este surco es el resto de la primitiva «fisura coroidea», la cual se cierra hacia el sexto o séptimo mes, así como el considerable aumento del número de fibras ópticas acaba por

cerrar completamente el lumen del tallo óptico, convertido en nervio. Las fibras del nervio óptico se hacen «meduladas» y se cubren de una vaina fibrosa que envuelve totalmente el paquete nervioso, ayudado por elementos «neuróglícos» de soporte.

Las *vías ópticas* se forman por la convergencia de los *nervios ópticos* de ambos ojos, que se unen en el *quiasma óptico*, justamente delante del «tallo de la hipófisis». En el «quiasma» se cruzan al lado opuesto las fibras de las mitades internas (nasales) de ambas retinas, para marchar unidas en un haz con las fibras correspondientes a la mitad externa (temporal) de cada retina. Los tractos ópticos así dispuestos conmutan con las neuronas del «cuerpo geniculado» del tálamo óptico (pág. 40), pasando a los *centros visuales* de proyección de la «corteza cerebral», situados en los labios superior e inferior de la «cisura calcarina» del lóbulo occipital del cerebro; no sin hacer derivaciones, para reflejos ópticos muy variados, en los «tubérculos cuadrigéminos superiores» (pág. 41).

Los *vasos sanguíneos* del aparato óptico están suplidos desde un principio por la *arteria hialoidea*, rama de la «arteria oftálmica» (y ésta de la «carótida interna»), que penetra en la «copa óptica» por la «fisura coroidea», y que luego, en el adulto, conocemos con el nombre de *arteria central de la retina*, que vasculariza esta membrana sensible. Luego que han sido formadas las estructuras mesodérmicas del ojo (esclerótica, músculos...), tres grupos de arterias más pequeñas, procedentes de la *arteria oftálmica principal* (*ciliares anteriores* y *ciliares posteriores cortas y largas*) entran en las cubiertas del globo ocular, distribuyéndose en el rico plexo vascular de la coroides (posteriores cortas), pro-

(1) IDA MANN: «The Development of the Human Eye».

cesos ciliares del iris («posteriores largas») y círculo arterial del iris («anteriores») anastomosadas con las últimamente citadas). El comienzo de este profuso desarrollo vascular puede ya comprobarse en embriones jóvenes de 10 mm.

El *drenaje venoso* de las estructuras oculares se hace por el «canal anular venoso de Schlemm y venas retinianas y coroideas, hacia las *venas vorticosas* y que, a través de las *venas ciliares*, desembocan en la *vena central de la retina* y en las *venas oftálmicas superiores*, y éstas en el *seno cavernoso*.

Los *párpados* comienzan su desarrollo en la séptima semana como pliegues de la piel que van cubriendo la córnea y acaban fundiéndose por su capa epitelial al final de la novena semana. Bastante más tarde, hacia el séptimo mes, dicha unión epitelial se debilita y rompe, permitiendo la reapertura de la hendidura palpebral.

La *conjuntiva*, formada de epitelio y tejido conjuntivo, se define hacia la octava semana, siendo seguida de la aparición, en la novena semana, de las *glándulas lagrimales*, cuyo conducto desemboca en la conjuntiva y cuyo líquido sobrante (las lágrimas) vierten por otro conducto en el «meato inferior» de las fosas nasales.

Órganos del tacto o de la sensibilidad general.

La *piel* y sus *órganos táctiles* proceden de dos capas embrionarias: la *epidermis*, del «ectodermo», y el *dermis*, con sus formaciones conjuntivas elásticas conteniendo los «corpúsculos del tacto»,

las «glándulas sebáceas» y «sudoríparas» y los «bulbos del pelo», procedente del «mesodermo».

El más simple de los receptores para la sensibilidad general y el dolor es la *terminación nerviosa libre* entre las células del epitelio o del tejido conectivo (dermis) de la piel, que aparecen al final del tercer mes. Algo más complejas son las terminaciones nerviosas, que en forma de cestas abrazan los «bulbos del pelo», destinadas a recoger impresiones táctiles y dolorosas.

Otras terminaciones forman pequeños botones o *corpúsculos encapsulados*, como los *corpúsculos de Meissner*, para las sensaciones del tacto; los *corpúsculos de Pacini* y los de *Golgi-Mazzoni*, para las sensaciones de presión; los *corpúsculos genitales*, para las sensaciones específicas, que provocan el reflejo del espasmo sexual. Todos obedecen a un modelo que, en general, se reduce a una cápsula de tejido conectivo que alberga y protege a las terminaciones nerviosas fibrilares, en ovillo, ramificadas y con pequeños abultamientos laterales y terminales en forma de yema o de maza (fig. 38).

Las *terminaciones neuro-musculares* y *neuro-tendinosas* rodean las fibras de esas formaciones, ramificándose con dentritas o mazas, o formando madejas en espiral!, todas ellas más o menos perfectamente encapsuladas en vainas o cubiertas de tejido conjuntivo.

Glándula mamaria.—Como una diferenciación de las capas dérmicas, aparece esta importante glándula de la economía femenina (rudimentaria o atrofiada en el varón). Esta glándula se forma en uno de los puntos de la «línea mamaria» (que determina la posición de las múltiples mamas en otros mamíferos) por me-

dio de un engrasamiento o «campo glandular», penetrando los mamelones macizos de tejido epitelial en el tejido conjuntivo y arraigando luego sobre la base conjuntiva, formando los «lóbulos glandulares».

Órganos del gusto.

Las *yemas gustativas* se inician en el tercer mes por la aparición en el epitelio lingual de pequeños amontonamientos celulares, que en el cuarto mes reciben finas terminaciones nerviosas, más o menos ramificadas, y que en el sexto mes abren un «poro» en su ápice. En su completo desarrollo presentan una formación de células neuro-epiteliales con una fina prolongación, como una cerda, que sale por el poro de cada una. Estas células hallanse encasilladas entre otras células alargadas, algunas intercaladas entre ellas y otras envolviéndolas en una cápsula en forma de tonel o barril. Las terminaciones nerviosas penetran por la base y se distribuyen en forma de cesto alrededor de las células sensoriales.

Estas «yemas gustativas» quedan localizadas en las *papilas circunvaladas* de la base de la lengua y en las *papilas fungiformes* y *filiformes* de los bordes, dorso y punta de la misma.

El sistema nervioso vegetativo y simpático.

Procede de los «simpaticoblastos», que tienen su origen en los ganglios y quizá en los nervios espinales. Fórmase el cordón de *ganglios simpáticos primarios* (a ambos lados de la columna

vertebral) luego, los *ganglios secundarios*, delante de la arteria aorta, y finalmente, los *ganglios terciarios*, con sus «plexos» viscerales.

Destinado a establecer relaciones inconscientes o subconscientes entre los diferentes órganos, está constituido por dos formaciones especiales de funciones antagónicas: el *ortosimpático* y el *parasimpático*, de distinto origen.

El sistema *ortosimpático* (o simplemente «simpático») hállase formado por dos largos «cordones», que parten del encéfalo, interrumpidos por *ganglios*, a ambos lados de la columna vertebral, desde la primera vértebra cervical hasta la primera sacra; «plexos» y «ganglios» secundarios y terciarios localizados entre las visceras, en conexión con los ganglios catenoides y también con los nervios espinales por medio de *ramos comunicantes*.

El sistema *parasimpático* se halla constituido por una *porción mesocefálica*, ya citada al tratar del nervio motor ocular común (pág. 39); otra porción bulbar, representada por el *nenio pneumogástrico* (pág. 41), *fibras salivares* y *fibras vasodiladoras*, y una *porción sacra*, que emerge del *ganglio pélvico*.

Dichos dos sectores del «simpático» cumplen funciones opuestas, que han permitido establecer dos síndromes, según predominen los impulsos de uno o de otro: el *síndrome simpático-tónico* y el *síndrome parasimpático-tónico* o *vagotónico*. El primero, caracterizado por midriasis, exoftalmos, taquicardia, piel seca, estreñimiento, hipoclorhidria, hipertensión, glucosuria y convergencias defectuosa de los ojos. El segundo presenta miosis, sudoración fácil, tendencia diarreica, hipotensión, hiperclorhidria, espasmo esofágico, pilórico, biliar y bronquial, inconti-

nencia de orina e hipoglucosuria y otros síntomas menos ostensibles.

Histológica y funcionalmente considerados, los impulsos nerviosos vegetativos parten de las neuronas centrales o *preganglionares* y se transmiten a los ganglios simpáticos, donde otras neuronas *postganglionares* los transmiten a su destino visceral. Los impulsos ortosimpáticos rigen desde el ámbito toraco-lumbar, y los parasimpáticos, desde los polos cráneo-sacros. Pero sus acciones opuestas se extienden a todos los órganos, excepto a los músculos de los vasos del intestino, los erectores del pelo y las glándulas sudoríparas.

En embriones humanos de 14 mm. o seis semanas, el plan anatómico del sistema nervioso vegetativo puede decirse que se halla totalmente manifestado.

Sistema circulatorio.

Como nos muestra la figura 26, las primeras células sanguíneas proceden del «mesodermo», en los *islotes sanguíneos*, que se hallan diseminados por las túnicas de la «vesícula umbilical». De estas masas de células mesodérmicas proceden también, alargándose, los epitelios de los vasos sanguíneos. Como resultado de esta actividad formativa aparece una complicada red de vasos que rodea al embrión, llamada *área vascular* (fig. 2 y lámina I).

Esta primitiva función hematopoyética de la «vesícula umbilical» se cede sucesivamente al hígado, al bazo y a la médula

ósea en el curso del desarrollo embrionario (véase «Hematopoyesis», en la pág. 69).

Formación del corazón.

Se realiza por la fusión de dos tubos endocárdicos hacia las doce horas del desarrollo embrionario. El corazón aparece en el seno de la primitiva *fosilla cardíaca*, de origen mesodérmico (figuras 15 y 17), donde se forma el «músculo cardíaco» a expensas del «mesodermo esplácnico». Este músculo o «mioepicardio» rodea al endocardio y comienza a latir hacia las veintinueve horas de la gestación, a pesar de carecer en este momento de regulación nerviosa (1).

La fusión progresiva de los rudimentarios «tubos cardíacos» comienza por su extremo anterior, extendiéndose después para formar el «ventrículo común o simple». De la fusión posterior acodada se origina el «atrio» o «aurícula primaria», y algo después y a continuación el «seno venoso». El ventrículo sufre una violenta incurvación en forma de V, quedando colocado, a las setenta y dos horas, en la parte posterior del «atrio» (fig. 40); y, como puede apreciarse en dicha figura, la rama ascendente se continúa con el «tronco arterial», y la rama descendente, con el «seno venoso». El vértice de la V será la futura «punta» del corazón. A partir de la tercera semana crece el tabique que divide la *aurícula en dos*, y más tarde, el *tabique interventricular*, con las diferenciaciones y acoplamientos, de las que resultan los

(1) El corazón, como órgano ya formado, da sus primeros latidos entre la tercera y cuarta semanas, en el embrión humano.

orificios aurículo-ventriculares y las *válvulas mitral* y *tricúspide* que surgen de los «cojines endocárdicos». Por su parte, las *válvulas aórticas* y *pulmonares* («semilunares y sigmoideas») proceden de las «prominencias laterales» del tronco arterial, el cual queda dividido por medio de un tabique en dos conductos, que serán la *arteria aorta* por detrás y la *arteria pulmonar* por delante (fig. 40).

Detengámonos con más detalle en la observación del desarrollo de las estructuras de este importante órgano.

Fácilmente se echa de ver que el alargamiento del primitivo tubo cardíaco es mucho más rápido que el crecimiento de la «fosilla cardíaca» en el seno de la cual se forma, y esto le obliga a replegarse sobre sí mismo en una violenta incurvación facilitada por la desaparición del *mesocardio dorsal*, que en forma de doble membrana suspendía el tubo cardíaco de la parte anterior del celoma.

Al tiempo que se realiza la incurvación o «rizo» del tubo cardíaco se van diferenciando las masas y cavidades del corazón. El *ventrículo* queda formado por la porción media del tubo original doblado. Según se acentúa esta incurvación, la cavidad ventricular cardíaca se proyecta, al comienzo, hacia delante (ventralmente) y después hacia atrás (caudalmente), acabando por situarse definitivamente por debajo del *atrio*. Entre éste y el ventrículo, el tubo cardíaco queda relativamente estrecho, formando el *canal atrio-ventricular* (fig. 31).

En embriones todavía muy jóvenes, el «tronco arterioso», que continúa la cavidad del ventrículo hacia la parte superior,

forma un abultamiento o «bulbo aórtico», del cual brotan los *arcos aórticos* (fig. 40). En este lugar es donde primeramente se fusionan los dos primitivos tubos cardíacos y donde más tarde aparece la diferenciación inicial entre la *arteria aorta* y la *pulmonar*.

Obsérvese también, ya desde los primeros momentos de su diferenciación (en embriones de tres semanas y media u ocho a diez somites), la tendencia a la división de una cavidad derecha y otra izquierda, tanto del *ventrículo* como de la *aurícula*. En el primero se manifiesta externamente por un surco incipiente que aparece en su ápice. En la segunda, por una ostensible dilatación bilateral o bilobulada que se origina por la presión medial del tronco arterioso.

División del atrio en dos aurículas.—Tiene lugar hacia la quinta semana con la aparición de un «primer tabique» («septum primun»), que en forma de media luna va creciendo en la zona dorso-ventricular», que como un estrechamiento separa las dos cavidades primordiales. Al mismo tiempo, dos engrosamientos (*cojinetes anterior* y *posterior*) en las paredes del citado «canal» forman, durante la sexta semana, el «segundo tabique» («septum secundum») al fundirse ambos dividiendo el canal. Finalmente, durante las últimas semanas de la vida fetal, se juntan los dos «septos» o tabiques, dividiendo definitivamente el «atrio» en dos *aurículas*, pero dejando un orificio, *agujero interauricular* o *foramen de Botal*, que perfora el tabique y comunica las dos nuevas cavidades, el cual solamente se obliterará en el momento del nacimiento, una vez que se establezca la respiración pulmonar extrauterina. (Es el *interatrial ostium secundum*

que permanece abierto después que los dos tabiques se han fundido, obliterando el *interatrial ostium primum*.)

División del ventrículo en dos.—Acontece al mismo tiempo que la separación de las aurículas, comenzando con el segundo mes del desarrollo. El tabique o *septum interventricular* aparece en el ápice del doblez del ventrículo, creciendo hacia los «cojinetes» del «canal atrio-ventricular». Durante un cierto tiempo permanece perforado en un *foramen interventricular* en el lugar de fusión de ambas formaciones, el cual se oblitera rápidamente hacia el final del segundo mes.

División del tronco arterioso y formación de las válvulas de las arterias.—Como consecuencia del crecimiento y prolongación de las crestas interiores del cono ventricular que han formado el tabique, el *tronco arterioso* queda también dividido en dos gruesos tallos arteriales (aórtico y pulmonar) por el *septo aórtico*. La división comienza entre las raíces de los arcos aórticos cuarto y sexto (figs. 41 y 42, II). El *canal aórtico* conduce al cuarto arco aórtico y el *canal pulmonar* conduce al sexto arco aórtico, colocándose ambos nuevos troncos arteriales en una posición que dimana de un giro en espiral, de uno alrededor de otro, en sentido contrario al de las agujas de un reloj (mirando al corazón sobre su base).

Las *válvulas aórticas y pulmonares* se desarrollan a nivel de la línea que separa el tronco arterioso de la base del cono ventricular, surgiendo de las crestas endocárdicas del acolchado tejido que tapiza las cavidades del corazón. En las paredes internas de las dos nuevas arterias surgen tres pequeños abultamientos al-

mohadillados, de tejido conectivo joven y plástico, que poco a poco obturan la luz del conducto. Los rudimentos de la válvula dorsal de la aorta y de la válvula ventral de la pulmonar derivan de puntos independientes de crecimiento local opuestos al punto de fusión de las crestas. Por esta razón Kramer las considera como excrescencias intercaladas, dorsal y ventral.

Las *válvulas auriculo-ventriculares* («mitral» y «tricúspide») se originan en las paredes exteriores del dividido canal atrio-ventricular, en forma de aletas constituidas de tejido conjuntivo elástico, que se proyectan hacia los ventrículos. Al comienzo de su desarrollo estas válvulas son gruesas y embotadas, presentando en su cara inferior (ventricular) una cantidad de fibras musculares cardíacas unidas por trabéculas a la pared ventricular. En el curso de su desarrollo se afinan y recortan, desaparece el tejido muscular de su cara inferior y las trabéculas musculares son sustituidas por cordones fibrosos adheridos a sus valvas, los cuales muestran en su extremo parietal un tejido de *músculos papilares*. De esta manera queda constituido un eficiente aparato que refuerza el mecanismo de las válvulas auriculo-ventriculares: los cordones fibrosos sirven de tirantes; los músculos papilares, al contraerse, acortan los tirantes para compensar el movimiento de introversión de la pared del corazón durante el sístole. Por otra parte, este dispositivo de contención evita que las válvulas se vuelvan hacia las aurículas en el momento en que, por la contracción impelente del ventrículo, aumenta bruscamente la presión en el interior de éste.

Formación de los vasos sanguíneos.

En las primeras etapas del desarrollo del embrión, como puede verse en las figuras 11 a 18, los primitivos grandes vasos se forman por invaginación del «endodermo», y así también surgen, como hemos dicho, de las «zonas hemacopoyéticas» mesodérmicas de la «vesícula umbilical». La disposición primaria del «árbol circulatorio» sufre transformaciones radicales, desapareciendo muchos de los vasos primitivos y aun cambiando el mecanismo circulatorio, como más adelante hemos de ver.

El *tubo arterial* da origen a dos «vasos cefálicos» o *aortas ascendentes* y a otros dos «vasos» o *aortas descendentes*, que se funden en una sola *aorta dorsal* (fig. 41). De los dos primeros pares aórticos derivan, respectivamente, las *arterias carótidas externas* y las *arterias carótidas internas*.

Hacia la tercera semana del desarrollo surgen seis *arcos aórticos*, que comunican las «aortas ascendentes» con las «descendentes» (figs. 41 y 42) y se corresponden con los «arcos branquiales», pero que no aparecen al mismo tiempo, sino sucesivamente, de modo que en la especie humana desaparecen el primero, el segundo y el quinto, persistiendo el «tercero», que da origen a la *carótida interna*; el «cuarto», que se convierte en el *cayado de la aorta* en el lado izquierdo, y en la *arteria subclavia*, en el derecho. El sexto arco se integra en la *arteria pulmonar* (fig. 42).

La evolución de los *arcos aórticos* puede sintetizarse de la siguiente manera:

NÚMERO DEL ARCO	MOMENTO DE SU FORMACIÓN	DESTINO ULTERIOR
1."	A las 20 horas, con 10 protovértebras o «Somítes».	A las 72 horas forma la «carótida externa».
2."	A las 44 horas, con 24 protovértebras.	A las 96 horas forma la «carótida externa».
3.º	A las 46 horas, con 26 protovértebras.	A los 7 días forma la «carótida interna».
4.º	A las 72 horas, con 36 protovértebras.	Forma el «sistema arterial aórtico».
5.º	Entre las 96 y 120 horas.	Se atrofia a los 5 días.
6.º	Entre las 96 y 120 horas.	Forma la «arteria pulmonar».

La *arteria aorta* da origen después a todas las «arterias dorsales y abdominales» que se estudian en anatomía descriptiva, como las *intercostales*, *lumbares*, *epigástricas*, *renales*, *celíaca*, *mesentéricas*, *ilíacas*, *hipogástricas*, *vesicales*, etc.

Las *venas primitivas* del embrión son ocho: dos *umbilicales*, dos *ónfalomesentéricas* y cuatro *cardinales* (dos anteriores y dos posteriores), que por medio de los *conductos de Cuvier* confluyen en el *seno venoso* (fig. 34).

Las *venas cardinales* son los vasos de retorno de la sangre del primitivo circuito intra-embriionario. Las dos anteriores producen más tarde el sistema de la *vena cava superior*, que realiza el drenaje de la cabeza, el cuello y los brazos («yugulares», «cerebrales» y «braquiales»). Las dos posteriores constituyen el sistema de la *vena cava inferior*, que recibe la sangre de la parte inferior del cuerpo («ilíacas», «hipogástricas», «renales», «mesentéricas»,

sacras, etc.) (figs. 43 y 45). El *conducto de Cuvier* del lado izquierdo se convierte en el *seno coronario*, donde desaguan las *venas coronarias* del corazón.

Las *venas ónfalomesentéricas* (o «vitelinas») producen el sistema hepático de la *vena porta*, que vierte en el hígado la sangre portadora de las sustancias absorbidas por el tubo digestivo. El retorno de la sangre venosa de la circulación primitiva del embrión se realiza a lo largo de las *venas vitelinas* de la «vesícula umbilical», que confluyen en el par principal de las «venas ónfalomesentéricas», que a su vez desaguan en la parte posterior del «seno venoso». Al desaparecer la «vesícula umbilical» y desarrollarse el intestino, la porción «onfálica» (o «vitelina») de dichas venas desaparece, persistiendo las ramas mesentéricas, que se hacen cada vez más extensas y complicadas. Los troncos «mesentéricos» convergen en el tronco único de la *vena porta*, en el cual confluyen también las venas «gástricas», «esplénica» y «pancreática» (fig. 46).

Las *venas umbilicales* o «alantoicas» (fig. 26) hállanse en un comienzo adosadas a la pared abdominal en dirección al «seno venoso». Mas cuando el hígado crece, los nuevos vasos que se desarrollan conectan las *venas umbilicales* con los plexos vasculares del hígado y la circulación venosa va tendiendo cada vez más hacia el hígado, al tiempo que se van atrofiando los primitivos conductos venosos que desaguan en el «seno».

Mientras tanto, la porción distal de las «venas umbilicales» se funde en un solo conducto a lo largo del cordón umbilical, a lo cual sigue una progresiva fusión en los sectores intra-embriónicos de estos vasos. La *vena umbilical derecha* deja de conducir

la sangre de la placenta al hígado, siendo reemplazada por el trabajo exclusivo de la *vena umbilical izquierda*; pero, no obstante, un sector de la «vena umbilical derecha» continúa realizando el drenaje de la pared abdominal, aunque en dirección inversa (fig. 45).

Todas las venas que desde el «sistema portal» penetran en el hígado forman una tupidísima y sinusoidal red venosa, que se resuelve en una vena principal o *conducto venoso*, que se junta con las *venas hepáticas*, las cuales confluyen también con la *vena cava inferior*. De este modo, la sangre proveniente del sistema posterior (o inferior) de la vena cava, del sistema portal y de la circulación placentaria entra toda mezclada en el corazón.

Embriológicamente—dice Bradley M. Patten—, «este gran vaso troncal representa la fusión de las partes proximales de las primitivas venas «ónfalomesentéricas», ampliadas por la corriente sanguínea placentaria, la del conducto venoso y la de la vena cava. En el adulto, una vez interrumpida la circulación placentaria desde el momento del nacimiento, domina la circulación de la «vena cava inferior» (fig. 45).

Mecanismos circulatorios embrionario y fetal (primera y segunda circulación).

La *primera circulación* del embrión, llamada también «circulación vitelina», se establece por medio de los «vasos vitelinos» u «onfalomesentéricos», entre la «vesícula umbilical» o «saco vitelino» y el cuerpo del embrión (fig. 26). Muy poco después, en los mamíferos, se establece la *segunda circulación*, denomina-

da *fetal*, *placentaria* o *alantoidea*, que se efectúa por medio de los *vasos umbilicales* o «alantoideos», que comunican el cuerpo del embrión con la *placenta* arraigada en el útero materno, discurrendo a lo largo del cordón umbilical. El mecanismo de esta circulación, sus particularidades y las modificaciones que experimenta inmediatamente después del nacimiento han sido explicados en la segunda parte, página 32.

En los reptiles y aves, en los cuales no existe «circulación placentaria» por ser ovíparos, la «circulación vitelina» actúa durante el período completo de la incubación.

En el *embrión humano* aparece muy tempranamente la «circulación alantoidea»; el saco vitelino aumenta extraordinariamente de tamaño y aparecen en él los *islotos sanguíneos*, de los que ya hicimos mención en líneas anteriores, que son pequeñas zonas mesodérmicas de eclosión de glóbulos y vasos sanguíneos. (Las figuras 26 y lámina II darán clara idea de la disposición y mecanismo de ambas variantes circulatorias.)

Desarrollo de los vasos linfáticos.

Iniciado hacia la quinta semana de la vida embrionaria, comienza por la aparición de la *vesícula linfática yugular*, situada junto a la «vena yugular interna». Hacia la novena semana aparece el *saco linfático isquiático*, próximo a la vena del mismo nombre, y así sucesivamente el *saco linfático suprarrenal* y la *cisterna del quilo*, que recibe los vasos linfáticos del intestino y se con-

tinúa por el *conducto torácico* hasta la «vena subclavia izquierda». Posteriormente a estas «formaciones primarias» se desarrolla todo el complejo sistema de *ganglios* y *vasos linfáticos* sobre la base del tejido conjuntivo embrionario que provee de «linfocitos» y células propias. (Así, los grupos de «ganglios linfáticos» tibiales, poplíteos, inguinales, ilíacos, pelvianos, lumboaórticos, torácicos, cervicales, cefálicos, supraepitrocleares y axilares).

3.º PROTOVÉRTEBRAS, NEFROTOMA Y ÓRGANOS DEL MESODERMO LATERAL.

Las *protovértebras* o «somites» son los segmentos o «metámeros» en que se va dividiendo el «eje dorsal» del embrión para formar la columna vertebral y determinando la emergencia y localización de huesos (costillas), vasos (intercostales) y nervios (espinales). Estas «protovértebras» proceden de la porción dorsal del *manto mesodérmico*, que se extiende entre el ectodermo y el endodermo. Sus porciones ventrales y laterales, no segmentadas, constituyen las *láminas laterales*. Este proceso, referido a la gastrulación del «*Amphioxus lanceolatus*», puede ilustrarse a la vista de las figuras 9 a 18.

Ya hemos visto en la exposición general de la segunda parte (pág. 28) que las «masas protovertebrales» se diferencian, produciendo el *nefrotoma*, que origina a su vez los *aparatos urinario* y *sexual*, las *láminas musculares*, las *láminas cutáneas*, y que del mesodermo remanente queda formado el celoma o «cavidad del cuerpo» (figs. 12 a 18).

Aparato urinario.

El desarrollo del *nefrotoma* pasa por tres fases, denominadas *pronefros* o «riñón primitivo», que se extiende desde la protovétebra quinta hasta la decimosexta, y que desaparece pronto; *mesonefros* o «conducto de Wolff», extendido desde la protovétebra decimosexta hasta la trigésima, que también se atrofia casi en su totalidad, y uno de cuyos momentos hállase representado en la figura 23, y *metanefros* o «riñón definitivo», entre las protovértebras trigésima y trigésimo quinta.

El *conducto de Wolff* o «uréter primitivo» es el canal de desagüe durante las dos primeras fases. Después se forma el «uréter definitivo», anejo al «metanefros». De esta última estructura surge la «unidad renal», compuesta por los «glomérulos de Malpighio» o «filtros renales», los «tubos uriníferos» por los cuales desaguan y que con aquéllos forman la estructura fundamental del riñón, los cuales vierten en el «uréter» los residuos filtrados de la sangre capilar (figs. 47 y 48).

El *riñón* definitivo o *metanefros* procede, pues, del «mesonefros» y se completa con una evaginación del «conducto de Wolff», que forma la «médula o pulpa renal», la cual, al ensancharse en su extremo superior, constituye la «pelvis renal», que luego se divide en varios «cálices», en los cuales desembocan los «tubos uriníferos», que al unirse en haces profusos forman las «pirámides de Malpighio».

La *vejiga de la orina* surge por una estrangulación de la cloaca terminal del intestino, que deja una porción estrecha o «intestino recto» y una porción más ancha o «vejiga urinaria», que

desagua por un conducto o *uretra*, que en la hembra no alcanza más que al conducto mesonefrótico, y en el varón se completa con el tracto prostático y cavernoso hasta confluir en el conducto genital eyaculador.

Aneja al riñón, y participando de su desarrollo, surge la *glándula suprarrenal*, resultante de una diferenciación del mesodermo intermedio, que forma la «corteza», y de un grupo de células de la «cresta neural simpática», que forman su médula, lo cual explica la existencia de sus dos secreciones internas (cortisona y adrenalina).

Aparato sexual.

Como puede colegirse de la observación de la figura 47, el conglomerado generador de las «gónadas» o «glándulas sexuales» deriva del epitelio celómico en un punto situado ventral e internamente con respecto al «mesonefros».

Dice en su conocidísimo tratado el gran anatómico francés L. Testut: «En su primera aparición las glándulas sexuales son idénticas en los dos sexos.» La primera eminencia germinal mesodérmica nace derivada y a los lados del mesonefros o cuerpo de Wolff, siendo sus incipientes canales excretorios los conductos de Wolff y de Müller. En el curso del desarrollo se atrofia unas veces el conducto de Müller (que queda reducido a un «utrículo prostático» o «útero macho») y se perfecciona el de Wolff, formando el «conducto del epéndimo» y el «conducto deferente», polarizándose de este modo el feto en el sexo masculino. Otras veces se atrofia el conducto de Wolff (que se reduce al rudi-

mentarlo «órgano de Rosenmüller» y a los «conductos de Gartner») y persiste el «conducto de Müller», que, desarrollándose, forma la trompa, el útero y la vagina, polarizándose el embrión en el sexo femenino (fig. 49).

Por su parte, añade otro gran anatómico, el sajón Henry Gray, en su «Anatomy of the human body», lo siguiente: «Los restos de los túbulos wolffianos» pueden considerarse divididos en tres grupos: uno de ellos en la porción craneal del mesonefros, persiste, produciendo uno o más *apéndices vesiculares* en las franjas del tubo uterino; otro grupo intermedio y mayor, adosado a un segmento del conducto de Wolf, persiste como «epoóforp» u *órgano de Rosenmüller*. Las porciones persistentes del conducto mesofrénico se conocen como *conductos de Gartner*, y el tercer grupo o caudal constituye el «paroóforo», que habitualmente desaparece en el adulto, y cuando persiste lo hace en forma de vesículas pediculadas o «hidátides»).

«El *conducto de Müller* se forma muy poco después que el «conducto de Wolff» y contiguo lateralmente a éste. Procede de una invaginación tubular de las células que tapizan el «celoma» (fig. 38): El orificio de esta invaginación y su ensanchamiento inferior formará el orificio abdominal del «tubo uterino».

«En el macho, el «conducto de Müller» se atrofia, pero persisten trazas de su extremidad cefálica, representadas por los «apéndices testiculares» o *hidátides de Morgagni*.

«Las *glándulas genitales* tienen el mismo origen en ambos sexos. Proceden de un engrosamiento o «placa» de la capa epitelial de la cavidad peritoneal («celoma») en el punto medio del

pliegue uro-genital. Esta placa epitelial empuja a la capa mesodérmica, proyectándola ostensiblemente y formando el «surco genital», del cual se desarrollan los *testículos* en el macho y los *ovarios* en la hembra. Estas glándulas se destacan y separan poco a poco del «mesonefros», pero permanecen conectadas con él por medio de un pliegue del peritoneo llamado, respectivamente, *mesorchium* y *mesovarium*. Después de la séptima semana la distinción del sexo en el pliegue genital empieza a hacerse perceptible. Luego, hacia el séptimo mes, el testículo desciende por el anillo inguinal en una bolsa del peritoneo llamada *saco vaginal*, y el ovario lo hace de modo análogo, aunque sin descender, colocándose en su posición definitiva, horizontalmente, en otra bolsa peritoneal, llamada *divertículo de Nuck*» (fig. 48).

«Los *órganos genitales* externos empiezan a diferenciarse en el tercer mes de la gestación por medio de montículos, rodetes, pliegues y surcos en el seno del tejido conjuntivo embrionario, que forman los *cuerpos cavernosos* del *pene*, en el «miembro viril», y los *grandes y pequeños labios* y la *vagina*, en los órganos femeninos, a cuyas formaciones se une una gruesa capa epitelial o «placa uretral», constituyendo el *falo*, en el macho, y, con menor volumen, el *clítoris*, en la hembra.

Formación de **los músculos**.

Todos los músculos del organismo, a excepción, como ya se ha dicho, de los músculos iridíanos del ojo, proceden del «mesodermo». También ha sido ya indicada, en la segunda parte, la diferenciación que experimentan las protovértebras con la apari-

ción a sus lados de las *láminas muscular y cutánea* y del *esclerotoma*, lo cual se representa en las figuras 16 a 18.

Al comienzo del desarrollo, tanto en los metámeros o segmentos del mesodermo como en las láminas laterales no segmentadas, aparecen grupos de *mioblastos* o células musculares, especialmente entre el «dermatoma» y el «esclerotoma». Estas células forman dos grupos: un grupo dorsal, o «epímero», y otro grupo ventral, o «hipómero», los cuales muy tempranamente atraen a los nervios espinales en formación. Estos permanecen íntimamente conectados a las masas musculares durante todo el tiempo de su formación y desplazamiento para garantizar el impulso nervioso motor. Por otra parte, el volumen y forma de las masas musculares en formación hállase subordinado a la aparición y forma, aun más tempranas, de las estructuras óseas, según su especie. Los mioblastos, nucleados y alargados en el curso de su evolución, se funden longitudinalmente unos con otros, apareciendo en los de los *músculos voluntarios* una estriación transversal formada por discos claros y oscuros.

La formación del *corazón* o «músculo cardíaco» ha sido ya descrita sucintamente en esta misma parte, y aquí nos limitamos a agregar que es el único músculo involuntario de fibra estriada y que sus «mioblastos» originarios laten rítmicamente antes de estar formado el corazón como órgano y antes de recibir influjo regulador del sistema nervioso.

Los *músculos lisos* de los órganos viscerales (digestivos, respiratorios, urogenitales, etc., se derivan principalmente de la «capa esplácnica» (visceral) del mesodermo, que produce mesenquima y *mioblastos*. Estos engendran fibras musculares *lisas* (no

estriadas) y de contracción *involuntaria*, constituyendo, generalmente, la túnica media de los órganos internos.

Formación de los huesos.

Los *huesos* proceden, como las estructuras musculares y conjuntivas, del mesenquima embrionario, generalmente a través de previas formaciones de *cartílagos*. Estos tienen su origen en ciertas células diferenciadas como *condrioblastos*, rodeadas de una matriz de cartílago hialino, y de otras denominadas *osteoblastos*, capaces de formar espículas de «carbonato» y «fosfato tricálcico».

Constituida así la masa celular del *esclerotoma* (o «segmento indurador»), se desplaza rodeando la «notocorda» y el «conducto medular». El trabajo celular se multiplica con la función conjunta de los «fibroblastos», formando tendones y ligamentos; los «condrioblastos», formando cartílagos, y los «osteoblastos», formando los huesos. Pero nótese que la sustancia de todas estas formaciones es «no celular», sino producto de la actividad elaboradora y secretora de dichas células, si bien parte de éstas permanecen vivas y activas, como «condriocitos» y «osteocitos», en la masa amorfa así formada.

Los huesos principales aparecen en un principio constituidos de «cartílago», que poco a poco se va calcificando para constituir el «tejido óseo». La *calcificación* representa un complejo proceso, en el que el cartílago, infiltrado y desintegrado por las «sales de calcio», se torna en hueso, comenzando (hacia la séptima semana) por depositarse en toda la periferia una delgada cascara mineral, que contribuirá a formar el *periosteo*. Mientras dura el

proceso osificante permanecen dentro de la diáfisis del hueso y próximos a las epífisis, centros cartilaginosos de osificación. Al mismo tiempo los huesos crecen a expensas de este tejido cartilaginoso osteógeno hasta que adquieren su tamaño específico, durando este proceso hasta los veintiocho años en el ser humano, en cuya edad tiene fin la osificación del fémur. Así, pues, la osificación en la diáfisis del hueso es «pericondral», y en las epífisis, «endocondral» (fig. 50).

Es curioso observar que los *miotomas* y *esclerotomas* de la columna vertebral permanecen segmentados, constituyendo «vértebras», rodeando a la «médula» (no segmentada) para dar paso a los nervios espinales aferentes y eferentes, así como para permitir las necesarias incurvaciones de la «espinas dorsal». La «notocorda» o «cuerda dorsal» es formación efímera en la especie humana, que persiste un tiempo como núcleo pulposo de los cuerpos y discos intervertebrales, desapareciendo después. El proceso formativo de la columna vertebral es bastante complejo, no solamente por la primitiva división en «protovértebras» y «esclerotomas», sino por el hecho de que cada «vértebra» definitiva se compone de dos «protovértebras», de las que la mitad craneal de una se une con la mitad caudal de la contigua. De esta disposición se exceptúan el «atlas», el «axis», las «vértebras coxígeas» (semidesarrolladas) y el «hueso sacro», constituido por vértebras soldadas y discos intervertebrales osificados, formando una masa única perforada por los «orificios sacros» correspondientes.

Los *huesos del cráneo* se forman del tejido conjuntivo periencefálico («desmocráneo») por un proceso primario de osificación

por núcleos, en aquellos huesos que forman la bóveda craneal, y por un proceso de osificación endocondral o secundaria, en aquellos otros que forman la base del cráneo (etmoides, esfenoides, parte petrosa del temporal, escama del occipital y algunos huesos de la nariz). Entre los huesos de la bóveda craneal quedan cuatro «fontanelas» o ventanas membranosas, que se osifican entre los meses segundo y sexto después del nacimiento.

Las *articulaciones* de los huesos se forman también del tejido conjuntivo embrionario transformado en cartílago o en hueso para constituir las *sinartrosis* y *sinfisis* inmóviles. Pero las articulaciones móviles o *diartrosis* se engendran mediante discos intermedios de tejido fibroso y de cartílago, entre los cuales quedan pequeñas cavidades, dentro de las cuales el «cartílago articular» se presenta blando y liso y aparecen las «cápsulas sinoviales», llenas de líquido sinovial, que lubrica la articulación y facilita su movimiento.

La *piel* surge del *dermotoma* o «lámina cutánea» de las primitivas «protovértebras», «somites» o metámeros, según quedó expuesto en la página 31.

El ectodermo superficial del embrión es un *epitelio cúbico* de grandes núcleos que a mediados del segundo mes se multiplica formando una capa más gruesa de células aplanadas, *peridermo* o «capa epitriquial» de otros autores.

Al final del segundo mes aparece una capa intermedia de tejido conectivo joven, entre el epitelio superficial y la capa basal conjuntiva mesenquimatosas.

Durante el tercer mes aparece entre las dos capas primordia-

les (peridermo y capa conjuntiva) una nueva capa o *estrato germinativo* de células gruesas, bien delimitadas y muy cromatófilas.

Durante el cuarto mes del desarrollo se definen en el epitelio varias capas de células, en las que aparecen acúmulos de *queratina* y acaban constituyendo el «estrato córneo» de la *epidermis*.

De esta manera, y con un criterio topográfico, la piel queda dividida en cinco capas: la *capa basilar* conjuntiva o «dermis», la *capa germinativa*, la *capa granular*, la *capa lúcida* y la *capa córnea*. La «capa granular», que en el adulto separará el dermis de la epidermis, se carga de finas granulaciones de pigmento melánico o *melanina*, que juegan un papel importante en la recepción, transformación y aprovechamiento de los rayos luminosos; la «capa lúcida» contiene granulos de *queratohialina* o *eleidina*, que fluidifican su citoplasma y le hacen transparente; la «capa superficial» se carga de *queratina*, endureciendo las células para proteger las capas profundas, acabando poco a poco por morir y descamarse mientras son sustituidas por nuevas células.

El *dermis* o corión, que se produce por la diferenciación de la capa basilar conjuntiva mesodérmica, consiste en una trama de tejido conjuntivo originado en el «dermatoma» de las «protovértebras» (fig. 38). Durante el cuarto mes, el tejido conjuntivo del dermis incipiente empuja a la capa germinativa, produciendo a modo de pequeños montículos, valles y fosillas, llamados *papilas dérmicas*, en los cuales se alojan los «corpúsculos sensoriales del tacto» (pág. 56) y los finos capilares arterio-venosos de la piel, cuya función se relaciona con el mecanismo general termo-regulador.

En el «dermis» se forman también los *folículos pilosos*, de origen ectodérmico, que dan origen a los *bulbos del pelo* a partir del tercer mes. El pelo consiste en una fina columna queratinizada (de sección cilíndrica, ovalada o aplanada, según pertenezca a la raza mongólica, blanca o negra), que crece sobre la base de una vaina de epitelio cilíndrico adyacente a una papila vascular y generalmente lubricado por la secreción de una glándula sebácea que le rodea. El bulbo piloso queda protegido por otra vaina fibrosa formada por la concentración del tejido conjuntivo contiguo, en la cual se inserta un fino *músculo erector del pelo* de fibra lisa y contracción involuntaria, que funciona por variados estímulos, como el frío, el miedo, etc. El crecimiento y distribución del pelo está condicionado por acciones endocrinas, que causan las diferencias que en este aspecto caracterizan a cada sexo.

Las *glándulas sebáceas* de la piel se originan en el dermis por pequeños núcleos epiteliales contiguos a los bulbos del pelo. Su secreción holocrina es abundante durante el desarrollo, formando la mayor parte de ese *barniz caseoso* («vernix caseosa») que cubre la piel del recién nacido y que luego, en el adulto, se reduce a un ligero engrase o lubricación para matener la piel suave, elástica y porosa.

Las *glándulas sudoríparas* comienzan a hacer su aparición en las palmas de las manos y en las plantas de los pies durante el cuarto mes, originándose de yemas epiteliales cilíndricas, procedentes de la «capa germinativa», que profundizan en el tejido conectivo subyacente y cuyos fondos descienden hasta la capa subdérmica del tejido conjuntivo elástico y graso. Hacia el sépti-

mo mes su largo conducto abre su poro excretor en la superficie de la piel.

El *bazo* surge del mesodermo lateral contiguo a la curvatura mayor del incipiente estómago, en forma de una masa celular ricamente vascularizada, donde se producen y acumulan células sanguíneas. Su desarrollo es semejante y paralelo al del páncreas, entre las dos capas del primitivo mesenterio dorsal (o más bien «mesogastrio») a nivel del duodeno, quedando adherido a la cola del páncreas definitivamente. (Véase el desarrollo de éste en página 76.)

Hematopoyesis.

Se dijo oportunamente que las primeras células sanguíneas proceden de los «islotes sanguíneos» o *hemangioblastos* mesodérmicos de la vesícula umbilical (pág. 58 y fig. 26), juntamente con el endotelio de los vasos.

Estos primitivos corpúsculos originantes de los glóbulos sanguíneos han sido denominados *hemocitoblastos*, verdaderas «células madres de la sangre». Pronto adquieren su forma redondeada característica, si bien provistos de núcleo, se impregnan de hemoglobina y pasan a la circulación en la tercera semana, tan pronto como el corazón en desarrollo hállese dispuesto a ponerlos en movimiento.

Hacia la sexta semana, estos primitivos «glóbulos rojos» empiezan a perder su núcleo, pudiéndose observar en embriones de 13 milímetros un 1 por 100 de glóbulos no nucleados, cantidad

que se incrementa rápidamente hasta que en la décima semana U-proporción de células no nucleadas es del 90 por 100.

Con el progreso del desarrollo embrionario aparecen *hemangioblastos* en el mesenquima de otros lugares del cuerpo, emigrando sus *hemocitoblastos* a otros puntos distantes, donde se fijan y forman familias de nuevos corpúsculos sanguíneos. Esto ocurre generalmente en puntos que exigen una profusa vascularización, como el «mesonefros», el «hígado» y el «bazo», íntimamente relacionados con los procesos hematopoyéticos.

El problema de la diferenciación de los distintos tipos de células sanguíneas ha sido enfocado de diferente manera por unos y otros hematólogos: un grupo de éstos opina que *el mesenquima hematopoyético* produce por sí mismo diferentes tipos de corpúsculos sanguíneos; otro grupo piensa que *todas las células sanguíneas proceden del tipo único del hemocitoblasto*.

La solución del problema puede surgir de la observación de ciertos fenómenos compensadores o adaptativos en ciertas condiciones extremas. Por ejemplo: el bazo, que en condiciones normales produce solamente linfocitos en el individuo adulto, puede producir abundantes eritrocitos en un caso de intensa hemorragia. Esto parece indicar la presencia en el tejido esplénico de *hemocitoblastos* capaces de generar glóbulos rojos, como ocurre normalmente en el bazo del embrión. De esto podría deducirse que el «hemocitoblasto» puede producir el tipo de célula que en cada momento convenga al organismo; pero también es lógico pensar que una vez diferenciado el *eritroblasto* (o «célula madre» de la serie roja), éste no puede producir más que «glóbulos rojos». Sin embargo, también es cierto que en casos de anemia perniciosa que-

da interferida solamente la producción de «eritrocitos», sin que se afecte la génesis de los glóbulos blancos; y que, por el contrario, en casos de leucemia linfática obsérvase una superproducción de «linfocitos» sin que se afecte la producción de eritrocitos ni de otros tipos de leucocitos. De todos estos hechos se deriva como consecuencia aceptable la interpretación «monofilética» de la producción de células sanguíneas, o sea, a partir del tipo único del *hemocitoblasto* o «célula madre de la sangre», lo cual concuerda también con el concepto filosófico básico de «la variedad en la unidad», que es la clave de la creación o génesis del «universo».

El *tejido retículo-endotelial*, de origen también mesenquimatoso, como diferenciación del primitivo tejido hemangioblástico del embrión, pasa a ser la localización principal de la función hematopoyética. Se manifiesta como una prolongación del endotelio de los vasos sanguíneos y linfáticos embebido en las mallas del tejido conectivo, extendido principalmente por la médula ósea, el hígado, el bazo y los ganglios linfáticos, constituyendo un verdadero *sistema retículo-endotelial*. Pero en el curso del desarrollo se acentúa la diferenciación de sus funciones en ciertos lugares, de modo que existen localizaciones especiales para la producción de cada tipo de células sanguíneas; a saber:

Los *glóbulos rojos* o *eritrocitos* se producen normalmente en la «médula ósea», especialmente de las costillas, del esternón y del cuerpo de las vértebras, en las últimas etapas de la vida fetal. Desde los *hemocitoblastos* originarios pueden observarse todos los tipos de la «serie eritrocítica», como son los *eritroblastos nucleados* y con aparentes zonas de pigmentación rosada; los

normoblastos, de más intensa cromatofilia y núcleo más compacto; los *reticulocitos*, ya sin núcleo, pero con una ostensible malla basiófila en su citoplasma, y, finalmente, el *eritrocito* o *glóbulo rojo* normal.

Los *granulocitos* o grandes *glóbulos blancos* («leucocitos») fórmanse en el embrión de un modo transitorio, en el mesonefros y en el hígado, pero en estados más avanzados del desarrollo su producción acaece también, como en el adulto, en el seno del tejido reticular de la médula de los huesos. Pueden observarse los distintos tipos de la «serie blanca» a partir de los *granuloblastos* (impropiamente, con injustificado exclusivismo, llamados también «mieloblastos»), pasando por *eosinófilos*, *basiófilos* y *neutrófilos* hasta su formación definitiva de *granulocitos* o *leucocitos polimorfonucleados*.

Los *linfocitos* de los primeros estados embrionarios se producen transitoriamente en los citados centros hematopoyéticos primarios; luego tiene origen su producción en los órganos linfoides, como el bazo, el timo, los ganglios linfáticos, el apéndice y las amígdalas y, por último, predominantemente, en los ganglios linfáticos. El *linfoblasto*, originario de esta familia leucocítica, muestra ya la tendencia a su pequeño protoplasma y a su núcleo grande y fuertemente cromatófilo.

Los *monocitos* proceden de *monoblastos* o *histiocitos*, que derivan a su vez directamente de los «hemocitoblastos» en el seno del tejido retículo-endotelial; poseen el mismo tamaño que los granulocitos, pero un solo núcleo esférico, y presentan muy particularmente funciones «fagocitarias» y propiedades «diapedéticas», emigrando de su lugar de origen, pasando a la sangre,

atravesando la pared de los vasos y englobando partículas extrañas en su protoplasma (por todo lo cual han sido denominados «fagocitos», «clasmaticitos», «células emigrantes», etc.); funciones que no les son exclusivas, pero sí predominantes entre las demás células de la sangre.

Las *plaquetas* o *trombocitos* son células sanguíneas pequeñas, fusiformes, que contienen la «tromboquinasa» o fermento de la coagulación de la sangre, que proceden también de la médula ósea y que quizá tienen su origen—como sugiere Wrigth—en los pseudópodos liberados de los *megacariocitos* o «células gigantes» de la médula de los huesos, que, como tales, no pasan a la circulación sanguínea.

Otro de los tipos de «células gigantes» que se encuentran en la médula ósea es el de los *policariocitos* con múltiples y pequeños núcleos, pero cuya significación funcional es dudosa, no obstante su semejanza con los «osteoclastos». Ha podido colegirse de la anterior exposición que la «hematopoyesis» es una función que, por su proteísmo y elemental actividad en el adulto, conserva siempre mucho de su carácter embrionario.

4.º APARATO DIGESTIVO.

El tubo digestivo tiene su origen en el «endodermo», presentándose en la forma del «archenterón» o intestino primitivo, que hemos podido ver en las figuras octava, novena y undécima, que ilustran la formación de la «gástrula», cuyo nombre de «gaster» (estómago) indica precisamente su finalidad digestiva o nutricia y la asemeja a la disposición del cuerpo de los «celentéreos», cuyo nombre, asimismo, quiere decir «cavidad intestinal».

Mas, avanzado el desarrollo embrionario, como puede verse en las figuras 13 a 17, el *tubo digestivo* se extiende entre las extremidades cefálica y caudal del cuerpo del embrión, presentando un *seno bucal* (por consiguiente, todavía cerrado por la «membrana faríngea») y otro *seno rectal* o cloaca», cerrado por la «membrana anal o cloacal».

A todo esto el tubo intestinal se va separando del resto de la cavidad gastrocólica mediante un estrechamiento o «conducto onfaloentérico», que deja separado el intestino del «saco vitelino» o «vesícula umbilical» (figs. 13, 15 y 17). (Esta se atrofia al tiempo que crece la «vesícula alantoides».)

Hacia la cuarta semana del desarrollo embrionario se rompe la «membrana bucofaríngea» (formada por el endodermo y el ectodermo contiguo), apareciendo la «boca primitiva», y al final del segundo mes ocurre lo mismo con la «membrana cloacal» (formada también por dichas dos capas blastodérmicas), quedando abierto el recto a través del «ano».

El desarrollo de la *boca* primitiva dimana, por una parte, del *ectodermo*, que suministra el epitelio para la formación de la propia boca, la cavidad nasal, los labios, la lengua, las glándulas salivares, la adenohipófisis y el esmalte dentario. El *endodermo* (contiguo, pero posterior al «ectodermo» en la citada membrana buco-faríngea) suministra a su vez el epitelio del velo del paladar, de la faringe, de la base de la lengua, de la amígdala y de la glándula tiroides, (fig. 52).

También el *mesodermo* próximo de los *arcos branquiales*, faríngeos o viscerales interviene en la formación de los órganos de la cavidad bucal proporcionando los músculos de la lengua,

de la faringe, del oído medio y los huesos de las mandíbulas (el de la inferior procedente del «cartílago de Meckel») y del hioides (que surge del «cartílago de Reichert»).

Los *dientes* derivan del mesodermo, excepto el esmalte, que, como ya se ha dicho, procede del ectodermo en forma de «epitelio diamantino». Las «crestas dentarias» epiteliales de los bordes maxilares muestran desde el tercer mes veinte prominencias o «yemas dentarias», que serán el origen de la «primera dentición».

Las células conjuntivas de las yemas dentarias u «odontoblastos» generan la «dentina»; en la parte contigua, el «epitelio adamantino», y la «pulpa dentaria», por la parte contigua a los maxilares».

Las «raíces» de los dientes se producen después del nacimiento. Ya en esta etapa postfetal, los «dientes de leche» brotan a partir de los cinco o seis meses y son sustituidos por los «dientes de reemplazo» (o «segunda dentición», con sus 32 dientes) a los siete años. La formación y constitución de éstos es análoga a la de los primeros.

Las *bolsas faríngeas endodérmicas* producidas en la parte superior y lateral del tubo digestivo del embrión, en relación con los arcos branquiales, dan también lugar a formaciones importantes de la faringe y del cuello (tonsilas, timo, glándulas paratiroideas, cavidad timpánica membranosa, trompa de Eustaquio, etc.).

Región faríngea.

Al comenzar el segundo mes del desarrollo embrionario, la parte anterior del intestino primitivo se diferencia dejando la

cavidad de la *faringe*, muy aplanada en sentido anteroposterior y con cuatro pares de pequeñas *bolsas* o divertículos a cada lado, entre los «arcos viscerales». Estas *bolsas faríngeas* parecen ser un residuo de procesos evolutivos ancestrales que recuerdan las «agallas» o branquias respiratorias de los animales acuáticos, y están formadas de una fina membrana, simplemente compuesta de ectodermo y endodermo (fig. 52). De ellas derivan importantes estructuras del organismo, ya citadas y que vamos a revisar con más detalle.

La cámara principal faríngea del embrión constituye la cavidad faríngea del adulto. El primer par (anterior) de bolsas faríngeas extendidas entre los arcos maxilar e hioideo, da origen, como ya se ha dicho en la página 52, a la caja del tímpano y la trompa de Eustaquio del oído medio; el segundo par de bolsas sirve de base al desarrollo de las amígdalas y de los pilares del velo del paladar; el tercero y cuarto pares constituyen el punto de origen de las glándulas «timo» y «paratiroides» (fig. 52).

El *tiroides* o *glándula tiroidea* aparece en la cuarta semana como un divertículo bilobulado en la parte media del «suelo» de la faringe, entre las primeras y segundas bolsas. Hacia la séptima semana la glándula ha descendido hasta el nivel de la laringe incipiente, abrazándola con sus dos lóbulos unidos en la línea media por un delgado istmo del propio tejido glandular. Mientras tanto, surgen en la cara inferior (caudal) de las cuartas bolsas pequeñas evaginaciones que, al parecer, toman parte en la formación definitiva de la tiroides y que han sido denominadas «corpúsculos postbranquiales» por unos autores y «botones germina-

les tiroideos laterales» por otros, sin que hasta ahora se conozca con seguridad su verdadero papel.

La histogénesis de la glándula tiroidea es relativamente sencilla. Aparecen al comienzo en la placa primordial células epiteliales cilíndricas, radialmente colocadas alrededor de un estrecho «lumen» o cavidad central. Según avanza el desarrollo y se multiplican, disminuyen de tamaño y se disponen en cordones intercalados de tejido conjuntivo y vasos capilares. En el tercer mes estas formaciones adoptan la forma de «folículos» o «nidios» de epitelio cúbico en la trama del tejido fibro-vascular, y hacia el cuarto mes la cavidad central de estos folículos se llena con una «sustancia coloidal» característica, segregada por el epitelio. De un modo concomitante en el adulto, la glándula segrega su hormona o *tiroidina*, que pasa directamente a la sangre por la profusa red capilar de su estroma conjuntivo.

Las *glándulas paratiroides* son generalmente dos pares derivados, respectivamente, de los tercero y cuarto pares de bolsas faríngeas, de las que las superiores hallan en estrecha relación con los rudimentos de la «glándula tímica». Hacia la tercera semana, los rudimentos paratiroides del tercer par permanecen adheridos a la glándula tímica, pero cuando en la novena semana el «timo» desciende, las paratiroides superiores quedan embebidas en la cápsula fibrosa del «tiroideo». Las paratiroides del cuarto par surgen asociadas a los «corpúsculos postbranquiales», pero se adhieren también finalmente a la cápsula tiroidea y aun penetran en la propia sustancia de esta glándula.

El *timo* surge de las terceras o cuartas bolsas faríngeas, o de

ambos pares a la vez, en la sexta semana. Al principio, íntimamente asociada con el tiroideo, pero luego desciende en lóbulos irregulares delante de la tráquea y detrás del mango del esternón en la octava semana. La mayor parte de su masa glandular está provista por los lóbulos tímicos procedentes de las terceras bolsas faríngeas. Su trama histológica está constituida (ya desde el final del tercer mes) por un tejido conectivo reticular con *linfoblastos*, propicio a la formación de «linfocitos», en el seno del cual hallan esparcidos los «folículos» o «corpúsculos tímicos» con una masa amorfa central rodeada de células epiteliales aplanadas, que recuerdan las túnicas de la cebolla. Así constituido, más como un órgano linfático que como una glándula endocrina, permanece en activo hasta los tres o cuatro años de edad, produciéndose después una atrofia progresiva, que después de la pubertad le deja reducido a un mero acumulo de grasa o de tejido fibroso.

Las *amígdalas* o *tonsilas* proceden de la segunda bolsa faríngea hacia el final del tercer mes. Son cuatro: las dos *tonsilas palatinas*, la *tonsila faríngea* y la *tonsila lingual*, cuyo conjunto constituye el *anillo de Waldeyer*, que circunda la entrada de la faringe como una barrera de órganos linfoides defensivos. La trama tisular hallan formada, ya desde el último trimestre del desarrollo, por folículos o nodulos linfáticos en una red de tejido conjuntivo, que se invagina irregularmente formando «criptas» o entradas abiertas hacia la cavidad de la faringe.

Formación de los órganos digestivos glandulares abdominales.

Por medio de nuevas dilataciones, contracciones, evaginaciones, crecimientos, acodamientos y dislocaciones, surgen del *tubo entodérmico* los sectores que diferenciamos con los nombres de *esófago*, *estómago*, *intestino delgado* (con sus tramos de duodeno, yeyuno e íleon) e *intestino grueso* (que dividimos en sus trayectos de ciego, colon ascendente, colon transverso, colon descendente, colon íleo-pélvico y recto), integrándose con su túnica interna epitelio-glandular, su túnica media de fibras musculares y su cubierta externa protectora de tejido conjuntivo, que, como la anterior, procede del *mesodermo*.

La formación del *estómago* iniciase al final de la cuarta semana por la aparición de una pequeña dilatación en el primitivo tubo intestinal. Su posición es medial; su situación, detrás del corazón y del hígado, y su abertura cardíaca o esofágica, al contrario que en el adulto, se halla en posición inferior (dorsal) a la del orificio pilórico o intestinal. Debida a esta misma causa su incipiente curvatura dirige generalmente su lado convexo hacia la pared inferior o dorsal.

Más adelante el estómago cambia de posición, colocándose en el plano sagital del cuerpo embrionario, rotando después sobre su eje mayor y descendiendo finalmente. El borde convexo, en el cuál hállase inserto el mesogastrio, que al principio se dirigía hacia el dorso, se vuelve después hacia el lado izquierdo. La «gran curvatura» se orienta hacia la parte inferior e izquierda. Como consecuencia de estos cambios de posición, el *mesogastrio dorsal* se disloca y dobla, formando la *bolsa omental* o *retroestomacal*

(o también «gran omento»). El descenso del estómago a la región abdominal implica también el alargamiento del esófago y de las ramas viscerales del «nervio vago», que desde un principio hubieron tomado contacto con el estómago.

El desarrollo del *intestino* comienza partiendo del final de la cuarta semana, sobre la base del primitivo «tubo intestinal» extendido a lo largo del cuerpo embrionario y paralelo al «tubo neural». En la quinta semana su longitud empieza a crecer rápidamente, originándose un asa ventral que se proyecta en forma de U hacia el pedículo y entrada de la vesícula umbilical. La parte del tubo intestinal situada sobre este asa (entre el estómago y la vesícula umbilical) se designa como *tracto cefálico*, y la situada entre la vesícula umbilical y la cloaca se denomina *tracto caudal* (fig. 53).

La vesícula umbilical hállase en este momento del desarrollo acoplada exactamente sobre el punto donde ha de aparecer la *válvula ileo-cecal* que separa el intestino delgado del intestino grueso.-Es decir, el «tracto cefálico» del tubo intestinal dará origen al *intestino delgado* (duodeno, yeyuno y la mayor parte del íleon) y el «tracto caudal» originará la parte terminal del íleon (unos 90 centímetros) y el *intestino grueso* (colón y recto). Una vez que desaparece la vesícula umbilical y su circulación vitelina, queda una pequeña dilatación en el «tracto caudal» del tubo intestinal que anuncia la formación del fondo de saco cólico o *intestino ciego*. Es curioso observar que en tal estado el diámetro del intestino delgado es mayor que el diámetro del que va a ser en el adulto «intestino grueso», contraposición que desaparece al quinto mes.

Un nuevo crecimiento y doblez de la primitiva asa intestinal, haciéndola girar (si miramos de frente) en sentido contrario al de las agujas de un reloj, obliga al nuevo tramo del «intestino delgado» a descender por detrás del tracto grueso o caudal del intestino que más tarde llamaremos «colón transverso». Esto explica por qué en el adulto el «yeyuno» y el «íleon» descansan sobre la pared abdominal por debajo del colón transverso.

Mientras tanto, el tramo cefálico del tubo intestinal comienza también a crecer y plegarse sobre sí mismo en múltiples asas, por encima del primitivo doblez, que aparece así empujado hacia el celoma extraembrionario de la vesícula umbilical, como si fuera una «hernia umbilical». Mas alrededor de la décima semana del desarrollo el crecimiento y fortalecimiento de la pared abdominal es suficiente a contener la prominencia de dicha asa, haciéndola recular a su posición definitiva dentro de la cavidad peritoneal. Al tiempo que esto sucede, la parte superior y derecha del colón crece y se dobla hacia abajo, viniendo a instalarse con su «fondo de saco ciego», su «apéndice vermiforme» y su «válvula íleo-cecal» en la parte inferior derecha de la cavidad abdominal en contacto con su pared interna, quedando así constituido el «colón ascendente».

El desarrollo del *recto* y del *ano* hállase íntimamente relacionado con el de las vías urinarias y órganos genitales, y, en uno de sus aspectos, puede verse en la figura 37.

Es interesante la *histogénesis de las paredes del tubo digestivo*, por la gran cantidad de glándulas que alberga y sus propiedades de absorción selectiva.

Se ha dicho en páginas anteriores que el primitivo entodermo embrionario solamente proporciona el revestimiento epitelial interno del tubo intestinal. A éste se suman luego las capas muscular y conjuntiva derivadas del mesodermo. De modo que el tubo digestivo, como sucede con la generalidad de los órganos, queda constituido por tres capas o tunicas: *epitelial*, mucosa o interna; *muscular* o media, y *conjuntiva*, fibrosa, adventicia o serosa, externa.

La *mucosa digestiva*, o revestimiento epitelial interno, sirve de base al desarrollo de las glándulas secretoras de los jugos digestivos, que se observan ya claramente definidas en embriones humanos de ocho semanas. Estas glándulas presentan un epitelio secretor columnario repartido por fondos de saco y anfractuosidades más o menos complejas según su clase y función. En el «lumen» del intestino delgado esta estructura se complica con la aparición de las *vellosidades intestinales*, verdaderos órganos de la absorción, en forma de dedo, y en número de cuatro a cinco millones en la especie humana. Estas excrescencias aumentan extraordinariamente la superficie de la mucosa y hállanse formadas por un «vaso linfático» o *lacteal* en su centro y a lo largo, rodeado de una malla de vasos capilares sostenidos por tejido linfoide, y todo esto cubierto por una capa de epitelio columnario.

Las *glándulas del estómago* son tubulares o racemosas, que segregan *pepsinógeno* y *ácido clorhídrico*; sin contar algunos acúmulos de células glandulares que segregan *gastrina* estimulante de la secreción de las primeras.

Las *glándulas del intestino*, intercaladas entre las vellosida-

des, son las llamadas *criptas de Lieberkuehn*, en general tubulares, repartidas por toda la longitud del intestino delgado, y las *glándulas de Brunner* en el duodeno. A esto se agrega la formación de *nodulos linfáticos* de un milímetro de diámetro, constituidos por finas mallas de tejido linfoide, tupidas redes de capilares sanguíneos y linfáticos y numerosos leucocitos. Estos nodulos se agrupan en general formando las *placas de Peyero*.

El *páncreas* es la principal glándula digestiva, porque sus aparatos secretores producen todas las variedades de fermentos necesarios para el desdoblamiento de toda clase de principios nutritivos. De aquí su nombre de *pán-creas*, que significa «todas las secreciones».

Esta glándula digestiva, alargada, arracimada y esponjosa, surge en la cuarta semana de dos brotes (dorsal y ventral) que aparecen en el canal digestivo a nivel del incipiente hígado y por debajo de la dilatación gástrica. Estos dos brotes se funden más tarde y empujan hacia atrás (dorsalmente) al mesenterio dorsal del mesodermo esplácnico, tratando de introducirse entre sus dos membranas. Habiendo aparecido el «páncreas ventral» en el ángulo formado por el tubo intestinal y el «brote hepático», es arrastrado por el crecimiento del conducto biliar («colédoco») pareciendo una excrescencia de éste. Una vez que el intestino se desplaza en rotación y el «conducto biliar» se dirige hacia el lado derecho, el brote ventral del páncreas inicia su desarrollo alrededor del lado derecho del duodeno, pasando luego la glándula entera a instalarse en el lado izquierdo del mismo, de modo que su conductor excretor (o *conducto de Wirsung*) desemboca en el

duodeno frente a la desembocadura del «conducto biliar» en la dilatación conocida con el nombre de *ampolla de Vater* (1).

En la histogénesis del páncreas hay que hacer la distinción de dos estructuras. Primeramente, el *tejido glandular enzimático digestivo*, formado por folículos más o menos ramificados que terminan tomando la forma de sus «acini» característicos, semejantes a los de las glándulas salivares, también arracimadas. Entre estas zonas glandulares enzimáticas aparecen los *islotos de Langerhans*, muy vascularizados, conteniendo células de secreción interna que producen *insulina* (hormona activadora de la oxidación de la glucosa), y otras «células a» productoras de otra hormona denominada *glucagona*, de acción antagónica con las primeras, puesto que moviliza el glucógeno hepático aumentando la glucemia. Los *islotos de Langerhans* proceden, por diferenciación, de los mismos folículos y bandas epiteliales que forman los «acini» enzimatógenos.

El *hígado* nace del «divertículo o seno hepático», surgiendo en la parte ventral o anterior del revestimiento endodérmico del tubo intestinal, durante la cuarta semana (lámina III). Al principio hállase situado detrás del corazón. Pronto se diferencian en él varias partes claramente observables en embriones de cinco a seis milímetros: una aglomeración de cordones celulares ramificados y anastomosados que se dirigen hacia delante y arriba (ventral y cefálicamente), los cuales engendran *túbulos secretores* en su extremo libre, y *conductos hepáticos* en su extremidad radi-

(1) La función endocrina del páncreas precede con mucho en el embrión a la función digestiva casi inútil durante la vida fetal.

cal (figuras 32 y 34). Estas formaciones empujan y se introducen entre las dos membranas mesodérmicas del mesenterio ventral que, reflejadas sobre la superficie del hígado, constituyen su cápsula fibrosa (o de Glisson) y las membranas conectivas intersticiales que separan los *lóbulos hepáticos*. En la confluencia de los conductos hepáticos aparece una dilatación que formará la *vesícula biliar* unida al *conducto colédoco* por el *conducto cístico*. Entre los *túbulos secretores* del hígado hay una malla de tejido conectivo muy laso (es decir, poco denso), pero, en cambio, los espacios interglandulares halláanse repletos de *vasos capilares sinusoides*, de importante papel en las funciones hepáticas.

El crecimiento y disposición de las glándulas tubulares hepáticas es típico de la estructura de este órgano. Agrupadas en *lobulillos hepáticos*, cada uno de éstos presenta un conjunto radial de túbulos simples o escasamente ramificados (más bien bifurcados) que desembocan en un conducto hepático central, que a su vez vierte la secreción en otro conducto principal. La disposición de las redes vasculares sanguíneas se adapta histológica y funcionalmente a la arquitectura glandular (fig. 54).

Hemos dado en la página 62 la explicación del establecimiento de la *circulación portal* a partir de las *venas onfalomesentéricas* de la vesícula umbilical, ilustrada con las figuras 45 y 46. Bastará agregar aquí que dichas venas se ramifican profusamente, formando un apretado plexo de pequeños *vasos sinusoides* entre los túbulos glandulares hepáticos en pleno desarrollo, y que una vez que se atrofia la vesícula umbilical, las dos venas onfalomesentéricas se funden debajo del hígado, dando lugar al tronco único de la vena porta. La disposición de las *venas sinu-*

soidales en el interior del tejido hepático adopta también una forma radial en superficie, y estratificada en profundidad, desaguando las pequeñas ramitas en un vaso central paralelo al conducto del lobulillo hepático, que a su vez vierte en una *vena hepática* para conducir la sangre a la *vena cava inferior*. De esta manera el esquema de la estructura hepática queda integrado por el lobulillo glandular formado por túbulos en disposición radiada, tres conductos centrales que discurren perpendicularmente al plano radial (el *conducto* hepático, la *vena* del sistema portal y el capilar de la *arteria* hepática) y *venas basales* sublobulares que recogen la sangre de las venillas portales centrales y confluyen en el sistema de *venas hepáticas*. El resultado de esta disposición es que tanto en el embrión como en el adulto los materiales nutritivos ingresan en el hígado por vía venosa, pero por vía de circulación placentaria en el primero y por vía portal desde el intestino en el segundo (figs. 26, 45 y lámina II).

La función hematopoyética del hígado se establece al tercer mes y la secreción biliar al cuarto (véase pág. 69).

Los mésetenos y el peritoneo.

En los mamíferos el *celoma* se ha dividido en tres compartimentos separados, para cada uno de los sistemas que presentan mayor movimiento: la *cavidad pericárdica* para el corazón; la *cavidad pleural* para los pulmones, y la *cavidad peritoneal* para el tubo gastro-intestinal.

Dentro de su respectiva cavidad, los órganos halláanse sostenidos por membranas que derivan del mesodermo espláncico, que

se denominan *mésentenos*. Estos se forman por adosamiento y reflexión de dicha hoja visceral, sirviendo a la vez de soporte a los nervios y vasos que abastecen a cada órgano (fig. 55). En general, las membranas mesentéricas se reúnen en la línea media ventral y dorsal, si bien algún órgano, como el intestino, rompe su conexión con el mesenterio anterior o ventral, quedando sostenido solamente por el mesenterio dorsal a fin de ampliar la cavidad del abdomen (fig. 55).

El hígado, como ya sabemos, crece en el seno del mesenquima de las membranas adosadas del mesodermo esplácnico (o mesenterio ventral del tubo intestinal), y éste se une al mesodermo lateral para formar el «septum transversum», que contribuirá a la formación del diafragma, separando la cavidad abdominal de la torácica (fig. 55). Por otra parte, el estómago se encuentra unido al hígado por la membrana posterior restante del mesenterio ventral, formando el *pequeño omento*, contrapuesto al *gran omento*, del que se hizo mención en la página 74.

El *mesenterio dorsal* sujeta al estómago y al intestino en la pared posterior (dorsal) del cuerpo. Presenta cuatro láminas principales: el *mesogastrio*, el *mesocolón transverso* (unido al «gran omento»), el *mesocolón sigmoideo* y el *mesenterio propio* del intestino delgado, con las derivaciones membranosas que su función sostenedora necesita.

El *mesenterio de las ganadas* es común en su origen con el mesonefros, constituyendo el *mesenterio uro-genital*. Cuando las gónadas se diferencian y descienden, las membranas mesentéricas forman profundos pliegues que se denominan *mesorquium* para los testículos y *mesovarium* para el ovario. Cuando al tercer mes

de la gestación descienden los testículos hacia el conducto inguinal, el pliegue inguinal de la membrana forma el *gubernaculum*, que, al retraerse y ceder, deja caer el testículo en la *bolsa escrotal*. En el testículo y sus proximidades quedan siempre restos de formaciones embrionarias, como las *hidátides de Morgagni*, restos del extremo superior del conducto de Müller (ver pág. 65); el *órgano de Giraldeés* o «paradídimo» en el cordón espermático, que es reminiscencia del conducto de Wolff, y los *vasos aberrantes* o «dúctuli aberrantes» de Haller y Roth, que representan residuos de conductos genitales primarios.

Como resumen debemos decir que las membranas mesentéricas definitivas se forman por medio de plegamientos, invaginaciones y evaginaciones; por fusión primaria de membranas, por fusión secundaria de un mesenterio con otro, por fusión de mesenterios con la pared del cuerpo, por crecimiento de membranas para ocluir orificios, por degeneración de ciertas áreas mesentéricas y por formación de ligamentos. Digamos, finalmente, que el «gran omento» suele ser un depósito para el almacenaje de grasas.

Peritoneo.

Llamado también *túnica serosa*, es la mayor membrana serosa de nuestro organismo. Consiste en un saco cerrado aplicado contra las paredes del cuerpo (peritoneo parietal) y cuyos bordes restantes se reflejan contra las vísceras contenidas (peritoneo visceral). En la mujer el peritoneo no es cerrado, desde el momento

en que los extremos libres de las trompas uterinas abren directamente en su cavidad.

Entre sus dos hojas (cavidad peritoneal), revestidas de mesotelio aplanado, existe una pequeña cantidad de líquido seroso, lubricante, que permite el suave deslizamiento de los órganos internos. La hoja exterior se conecta con las vísceras por una *fascia subserosa* y se baila separada de la pared del cuerpo por un espacio virtual que impide su adherencia a la fascia que tapiza las cavidades abdominal y pélvica, excepto debajo del diafragma y en la línea media del abdomen, donde se adhiere más íntimamente.

El *peritoneo* puede considerarse formando cuatro compartimentos: una *cavidad prevascular*, un *compartimento supramesocólico*, otro *inframesocólico* y un *compartimento pelviano*.

En la *cavidad prevascular* contigua a la pared anterior del abdomen pueden observarse restos embrionarios, como son: el *ligamento suspensorio del hígado* («vena umbilical atrofiada»), y a nivel y por debajo del ombligo, el *uraco* y las *arterias umbilicales*, que en forma de cordones fibrosos se ven por transparencia y forman tres repliegues peritoneales que se extienden hasta la vejiga, y se conocen con el nombre de *hoces menores del peritoneo*. En el *compartimento supramesocólico* la membrana peritoneal da lugar al gran divertículo que hemos citado como *bolsa omental*, situado detrás del estómago, y que comunica con la cavidad del peritoneo que se insinúa entre el estómago y la pared posterior del abdomen, por medio del *foramen epiploico* o *hiato de Winslow*. (Esta gran bolsa, llamada *transcavidad de los epiplones*, es una de las más importantes formaciones del pe-

ritoneo.) En el hígado, el peritoneo se refleja alrededor del cordón fibroso que, como resto de la citada «vena umbilical», se extiende desde el ombligo hasta la superficie inferior de dicha víscera, constituyendo en el adulto el *ligamento teres*, ya citado con la denominación de «ligamento suspensorio del hígado». La reflexión peritoneal en este punto forma un doblez triangular llamado *ligamento falciforme del hígado*. El *compartimento inframesocólico* contiene la casi totalidad de la masa intestinal (figura 55). En el *compartimento pelviano*, en fin, el fondo del peritoneo extendido sobre las vísceras pelvianas, se adentra entre el recto y la vejiga, formando el *fondo de saco vésico-rectal*; en la mujer, los *fondos de saco recto-uterino* (o «de Douglas») y el *vésico-uterino*; y en ambos sexos, los *canales látero-vésico-rectales*.

La complicada topografía de la serosa peritoneal interpuesta entre las paredes abdominales y las masas viscerales requiere un detenido estudio en los textos descriptivos. Basta aquí con lo que queda dicho para formar una idea de su desarrollo, ilustrado en parte por la figura 55.

6.º APARATO RESPIRATORIO.

Los tractos superiores del *aparato respiratorio* (nariz, faringe) se desarrollan dentro del mismo proceso que los órganos bucales y los huesos del cráneo, ya examinado en líneas anteriores (págs. 72 y 67).

La *laringe* se produce por una evaginación ventral del tubo endodérmico intestinal superior que, captando la zona contigua del mesodermo periférico, forma un *surco laringotraqueal*. Hacia

el final del tercer mes de la gestación la laringe adquiere su configuración definitiva con sus cinco cartílagos principales (tiroideos, cricoides, dos aritenoides y epiglotis) formados de núcleos mesodérmicos, sus ligamentos del mismo origen y la mucosa epitelial del revestimiento interior, endodérmica.

La *tráquea* queda formada de un modo análogo provista de su mucosa por *ti* endodermo y de su almacén fibrocartilaginosa por el tejido mesenquimatoso periférico que se agrupa en masas celulares alrededor del tubo endodérmico en crecimiento. Su dirección y formación es paralela en tiempo y sentido a la del esófago, al cual permanece adosado definitivamente.

Los *bronquios* y los *pulmones* inician su desarrollo con la aparición de dos *vesículas pulmonares* en la pared ventral del intestino cefálico como prolongación inferior («caudal», dada la incurvación del embrión) del citado «surco respiratorio». Los bronquios primarios tienden a crecer en forma monopodial (es decir, con la aparición de ramificaciones laterales alrededor del tubo bronquial principal que sigue creciendo), pero los tubos bronquiales principales acaban por dividirse dicotómicamente (es decir, «bifurcándose»). De esta manera el «árbol respiratorio» que sirve de esqueleto fibro-cartilaginosa a los grandes lóbulos pulmonares queda constituido por un profuso proceso de ramificaciones sucesivas que, hacia el sexto mes, presenta hasta diecisiete órdenes o clases de bronquios.

Los *pulmones* se desarrollan después de un repetido proceso de elaboración y expansión de miles de «vesículas» terminales, sin un orden determinado de crecimiento, formándose «lobulillos» y «alveolos» o «celdillas» pulmonares a los que con-

curten innumerables vasos sanguíneos derivados de la arteria pulmonar y tributarios de las venas pulmonares (figs. 56 y 57).

Las vesículas o «brotes» endodérmicos que constituyen el germen de la masa parenquimatosa de los bronquios y pulmones comienzan su desarrollo en el seno de un tejido mesenquimatoso limitado por el mesodermo visceral. En esta región «mediastínica» la membrana mesentérica sostiene los brotes respiratorios delante del esófago. Al crecer los mamelones pulmonares presionan y se extienden lateralmente, disminuyendo progresivamente la cavidad del celoma pleural y desplazando ligeramente hacia atrás al corazón. El mesodermo esplácnico se adelgaza, sirve de envoltura al árbol bronquial y acaba formando la capa mesotélica de la pleura. El mesenquimo, de mallas lasas, sirve de base histogénica para la formación del estroma de los lóbulos pulmonares, de los anillos cartilagosos de los bronquios, de las fibras musculares lisas y del tejido conectivo que refuerza el revestimiento epitelial de los bronquios (fig. 56).

Generalmente cada bronquiolo terminal se divide en tres a seis conductos alveolares, cada uno de los cuales termina en una vesícula o *lobulillo* de epitelio cúbico o columnario, que durante el sexto mes se expande y dilata en numerosos *alveolos* o *celdillas* que se abren en el conducto común del lobulillo. A continuación, el epitelio cúbico que tapiza las vesículas pulmonares degenera, siendo sustituido por otro epitelio más delgado de células aplanadas, al cual acuden innumerables capilares rizados formando densas mallas que se extienden por la superficie interna de la nueva capa epitelial, no estando separados del «lumen» del alveolo más que por el simple y escaso espesor del

protoplasma de las células epiteliales y de sus propias y delgadas paredes. De este modo la sangre cambiará fácilmente sus gases con el aire de la celdilla pulmonar. Algunos histólogos han opinado que el epitelio alveolar llega a desaparecer, aflorando los capilares sanguíneos directamente en la luz de la celdilla, y quedando solamente el endotelio vascular como tenue barrera separatoria entre la sangre y el aire del alveolo. Lo importante de estos cambios histológicos es que quede dispuesto el mecanismo más eficaz para el intercambio de oxígeno y bióxido de carbono de la sangre y del aire.

No deja de ser interesante que hayan sido observados movimientos «respiratorios» del tórax en algunos fetos de avanzado desarrollo. Esto se ha explicado por un defecto del aporte placentario de oxígeno y el consiguiente acumulo de bióxido de carbono, que ha bastado a estimular el centro respiratorio bulbar iniciando el movimiento inspiratorio defensivo (aunque inútil en estos casos).

Los pulmones del feto permanecen inactivos hasta el momento del nacimiento, por lo cual no contienen aire y aparecen como una masa glandular, sin más sangre que la necesaria para la nutrición de su tejido, y de aquí la disposición de la segunda circulación fetal, que por medio del «agujero interauricular» y del «conducto arterioso» desvía la mayor parte de la sangre hacia la arteria aorta, por la imposibilidad y la falta de necesidad de ser oxigenada por el propio organismo del feto (lámina II).

Formación de las pleuras.—Se dijo en la segunda parte (pá-

gina 30) que el *celoma* o «cavidad del cuerpo» se iniciaba entre las dos hojas (somática y esplácnica) de la «blástula», como futura *cavidad pleuro-peritoneal*. Pudo verse (figs. 13 a 18) que avanzado el desarrollo, la cavidad celómica quedaba dividida en un *celoma verdadero* o *intraembriionario* y un *celoma extraembriionario*, debido al crecimiento del amnios y de la vesícula umbilical (último lugar este de su confluencia), quedando el celoma exterior virtualmente implicado en la estructura de las envolturas fetales.

Sabemos también que una parte del celoma del embrión forma la *fosilla cardíaca* o pericárdica donde el corazón se desarrolla (fig. 17), la cual, siendo de temprana formación, resulta así la primera porción del celoma intraembriionario que se separa del resto de la cavidad bilateral, aunque permanece un tiempo en comunicación con ésta. Esta separación está determinada por el *septum transversum*, membrana mesodérmica situada entre el corazón y el hígado desde la pared abdominal, y que fomará parte de la estructura del diafragma. El resto de la porción torácica del celoma forma los *canales pleurales* limitados exteriormente por los *pliegues pleuro-pericárdicos* al nivel del conducto venoso de Cuvier (fig. 55). Las dos membranas que limitan los canales pleurales se extienden hacia delante y hacia atrás, constituyendo las *pleuras* que envuelven a los pulmones y permiten la dilatación inspiratoria de éstos, resguardándoles del roce contra la pared torácica. En el *mediastino* o espacio interpulmonar, las pleuras se repliegan por delante y por detrás, envolviendo a los pulmones y llegando hasta el pedículo del «hilio pulmonar», al cual forman un manguito seroso.

7.º REGENERACIÓN.

El organismo no es una estructura estable ni aun habiendo alcanzado el estado adulto, sino que experimenta cambios; no solamente los cambios químicos referibles al proceso metabólico, sino cambios celulares y procesos de renovación y crecimiento que le dan un carácter dinámico que fue sintetizado en aquella frase que dice: «La vida es el mantenimiento de la forma a pesar del cambio de materia.»

Pensemos solamente en que la renovación de los glóbulos rojos se hace a razón de 80 millones por segundo; los espermatozoides (o «células germinales masculinas») se eliminan en una sola eyaculación en cantidad de 300 millones, y han de ser renovados en la glándula sexual; las células de la piel se descaman constantemente por millones; el epitelio del útero se cambia con la función menstrual; el fermento «adenosintrifosfato» se produce y se destruye en la cantidad fabulosa de 70 kilogramos (el peso medio del cuerpo humano) por día, etc.

El organismo se halla, pues, en un equilibrio dinámico que llega hasta el hecho sorprendente de que ciertos organismos cortados en dos partes se convierten en dos individuos distintos, por ejemplo, la «planaria» (gusano plano), mostrando un carácter embrionario que recuerda al de aquellos huevos que, partidos en dos, producen dos embriones completos. Otros animales son capaces de regenerar un miembro o parte que les ha sido arrancado o cortado, como sucede con la cola de las lagartijas, las pinzas de los cangrejos, las patas de las salamandras, etc. Algún «hidroide» cortado en trozos o segmentos regenera sus «ten-

táculos» y su «pie» precisamente en los extremos respectivos que correspondían a cada una de esas estructuras en el animal original y completo, lo cual prueba que hay una cierta «polaridad» que rige el desarrollo de los organismos. Todos estos hechos han tratado de ser explicados en vano por diferencias químicas cualitativas o por diferencias cuantitativas de una misma sustancia. Pero la tendencia final («teleológica») que a tales funciones impulsa es todavía una incógnita para nosotros (parece como si un impulso metafísico de una «entelequia» estuviera detrás de tales apariencias).

Las *células determinantes del proceso regenerativo* proceden del músculo, del hueso, del dermis y del tejido conjuntivo adyacente. Al emigrar pierden su carácter y forman una masa blanquecina de células indiferenciadas o *blastema*. De esta masa proceden las células que en un nuevo proceso de diferenciación forman los nuevos tejidos del órgano o miembro mutilado, arrancado o simplemente herido que ha de restituirse. Queda la duda de si en los diferentes tejidos restan «células de reserva» con carácter embrionario, o de si las células de un determinado tejido pueden transmutarse produciendo células de otro tipo. Esto último parece improbable, dada la persistencia del tipo que muestran las células en los cultivos de tejidos; pero no puede desecharse la posible transmutación por cambios químicos de la estructura citoplásmica. Prueba de esto es que por medio de variaciones en la concentración de oxígeno puede lograrse que el «pie» de un «hidroide» produzca tentáculos y la «cabeza» produzca un «pie»; es decir, que ocurra un cambio de polaridad regenerativa.

Mas debe advertirse que en este proceso de regeneración juega decisivo papel el impulso nervioso, porque si se corta el nervio que inerva la zona mutilada, la regeneración no se efectúa, lo cual sucede por la ausencia de formación de «blastema». Pero si se permite la formación de «blastema» y después se corta el nervio, la regeneración se efectúa por la sola potencia plástica del «blastema».

Otros estímulos pueden poner en marcha los procesos de formación original o regenerativa de órganos y tejidos. Es bien conocido el hecho del desarrollo de ciertos «óvulos», no por el contacto del espermatozoide, sino por estímulo de ciertos agentes químicos. También podemos recordar la posibilidad de regenerar un miembro amputado de una rana (hecho espontáneamente imposible) por medio de ciertas soluciones salinas que provocan la formación de un «blastema».

El problema de la regeneración y de la diferenciación está íntimamente ligado al del crecimiento, y en la realidad constituyen un solo proceso al cual ponen límite variadas circunstancias y contingencias de orden químico y biológico que pueden ser modificadas con resultados extraordinarios. Queda esto demostrado en todo ese conjunto de producciones *teratológicas* o monstruosas que suponen detenciones, desviaciones o incrementos anormales del crecimiento.

8." LAS HORMONAS EN EL CRECIMIENTO DE LOS MAMÍFEROS.

El embrión de los mamíferos unido por la placenta al útero de su madre intercambia gases y sustancias difusibles entre su sangre y la de ésta,

Este intercambio referido a las secreciones internas vertidas en la sangre materna por sus propias glándulas regulan el ritmo de los ciclos del desarrollo embrionario con sus estímulos e inhibiciones. El ovario, la placenta y la glándula hipófisis desempeñan los principales papeles en la evolución del embrión, la fisiología del feto y las contingencias del nacimiento.

El *ovario*, cuya secreción interna («ovarina») determina los caracteres femeninos, presenta un ciclo mensual («menstrual») en cuyo período de veintiocho días se madura y libera un óvulo («ovulación»), saliendo de su folículo y dejando en el interior de éste un conglomerado glandular de secreción interna que se denomina «cuerpo lúteo» o «amarillo», cuya hormona es la «luteína», que persiste poco tiempo, exceptó en caso de fecundación de su óvulo, en que persiste hasta después del nacimiento.

Inmediatamente después de la «ovulación» y relacionado con ella, el útero se prepara para la gestación con un engrosamiento y vascularización de la mucosa, que en caso de no realizarse la fecundación del óvulo cesa, expulsándose la mucosa sangui-nolenta por medio de la «función menstrual».

La actividad ovárica hállase regulada por la acción de la *hormona gonadotrópica*, progesterona o factor FSH del lóbulo anterior de la *hipófisis*, que actúa como estimulante de la maduración ovular, de la secreción interna del «cuerpo lúteo» y de la secreción de la leche después del parto. (También obra como estimulante de la función testicular en el varón.) Actualmente se han separado tres factores diferentes de la citada hormona: el FSH o estimulante del folículo; el LH (o ICSH), que estimula la formación del «cuerpo lúteo», y un tercer factor «lactogé-

nico» y «luteotrópico», que estimula las secreciones de la «luteína» y de la «leche».

Por su parte, el *ovario* actúa por medio de dos hormonas, la *estrona* y la *progesterona*, que determinan el ciclo uterino, provocando el engrosamiento de la pared de la matriz, su vascularización y espesamiento de su mucosa y la regresión del proceso si no se cumple la fecundación.

Vemos, pues, que las hormonas de la pituitaria regulan el ciclo ovárico, y las del ovario regulan el ciclo uterino.

Durante la *gestación* permanece la actividad del «cuerpo lúteo», sostenida por una «hormona corial», segregada, como su nombre indica, por el «corion». Finalmente, una «hormona estrogénica placentaria» de dos factores (también «progesterona» y «estrógeno»), segregada, como se colige, por la placenta, inhibe la ovulación durante los meses del desarrollo embrionario, mantiene la actividad del cuerpo lúteo y contribuye al estímulo de la secreción láctea en el momento del nacimiento. Tan importante es la acción endocrina de la placenta que hacia el segundo mes de la gestación sus secreciones internas sustituyen a las secreciones gonadotrópicas de la hipófisis (LH y FSH), que cesan. Y de este modo el embrión, con sus propios recursos endocrinos, se desarrolla con independencia de las hormonas maternas.

Remarquemos, finalmente, la importancia de la bromatohormona llamada *vitamina E* («tocoferyl» de fórmula bruta C₃₀H₆₄O₂), necesaria sobre todo en los primeros tiempos del

desarrollo embrionario, y cuya carencia puede dar lugar a la reabsorción del embrión, a su muerte o al aborto. Hállase esta vitamina en las verduras, los cereales, leguminosas, leche, mantquilla, queso, nueces, pan integral y abundantísima en la lechuga y el trigo germinado. La función viril puede ser también seriamente afectada por la carencia de vitamina E, que disminuye la capacidad fecundante del esperma y atrofia los testículos.

9.º BREVE EXPOSICIÓN DE LAS RELACIONES DE LONGITUD, EDAD Y NÚMERO DE PROTOVÉRTEBRAS O «SOMITES» DURANTE EL DESARROLLO EMBRIONARIO EN LA ESPECIE HUMANA.

Se han ensayado distintas fórmulas para la medición de los embriones, siendo la más aceptada la que se denomina C. R. (o «crown-rump» de los embriólogos de habla inglesa, que quiere decir «corona-rabadilla»), que consiste en tomar la medida rectilínea entre la parte más alta de la cabeza (coronilla o «vértex») y la rabadilla, tenida cuenta la exacta incurvación del embrión (como puede apreciarse en la fig. 58).

Otras fórmulas menos usadas son la A-R o distancia entre el extremo cefálico de la columna vertebral y la rabadilla, y la C-H (o «standing-height»), que es la primeramente citada, o C-R, más la longitud de la pierna.

Los datos que exponemos a continuación están computados según la primera de las fórmulas o C-R.

APARICIÓN DE LOS «SOMITES» O PROTOVERTEBRAS

Días	Somites	Días	Somites
17	1-3	25	24-26
18	3-5	26	27-28
19	6-8	27	29-30
20	9-11	28	30-31
21	12-14	29	32-33
22	15-17	30	34-35
23	18-20	31	36-37
24	21-23	32	38-39

CRECIMIENTO DEL EMBRIÓN POR SEMANAS

(Medido según la fórmula C-R)

Semanas	Longitud enmm.	Cuerpo
3	2-3	Máxima flexión del cuerpo
4	4-5	
5	7-8	
6	12-13	
7	19-20	
8	28-30	
9	39-41	
10	51-53	Se curva el cuerpo en arco parabólico
11	64-66	
12	77-79	

Semanas	Longitud en mm.	Cuerpo
13	91-93	
14	105-107	
15	119-121	
16	132-134	
17	+ 147	
18	160	
19	173	
20	185	
21	197	
22	208	
23	219	
24	230	
28	270	
32	310	
36	346	
38	362	

Se ha estimado que pasada la octava semana del desarrollo embrionario entra el nuevo ser en la «etapa fetal», y se ha propuesto la sustitución de la medición de la longitud por la del peso; pero esto es convencional, porque el incremento del peso de un feto depende de muy variadas circunstancias, que le dan un carácter inestable. En realidad no existe, ni quizá puede existir, un procedimiento infalible (digamos matemático) para llevar a cabo todos estos cálculos, porque la naturaleza no es matemática más que por aproximación

ATLAS DE EMBRIOLOGÍA

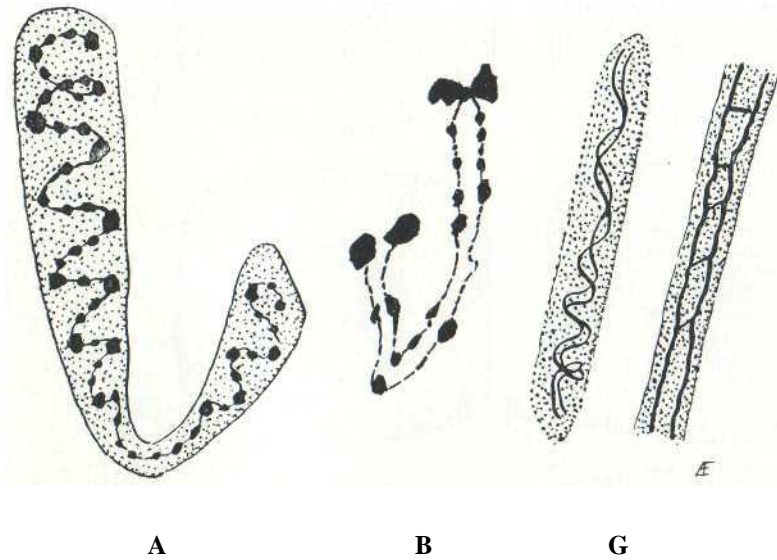


FIG. 1.—*Cromosomas*.—A: Cromosoma en forma de V, en cuyo «soma» o «matriz» puede verse el «cromonema» o filamento en espiral con sus engrosamientos o «cromómeros».

B: Cromonema de la célula germinal del saltamontes macho, hendido longitudinalmente en dos «cromatidios».

C: Cromosomas mostrando su respectivo «cromcnema» dividido en dos «cromatidios».

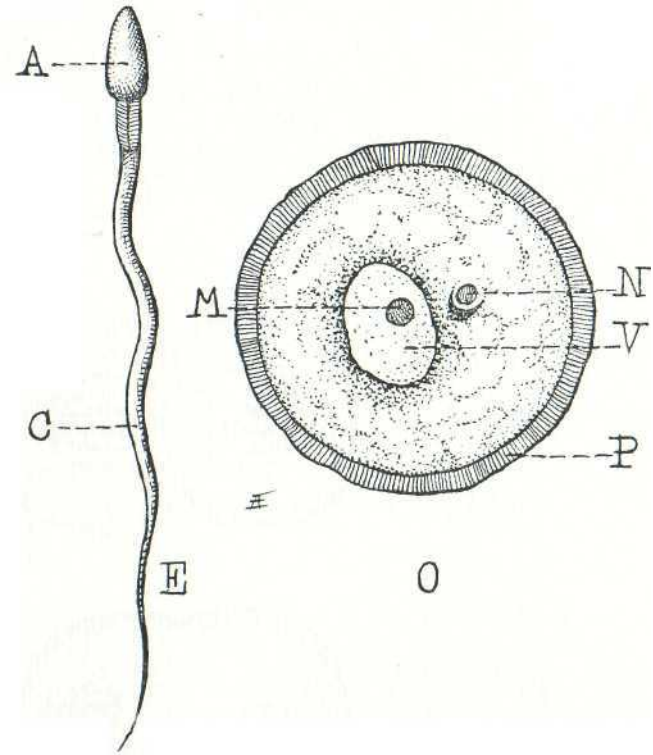


FIG. 3.—*Células germinales de la especie humana* (masculina y femenina).

E. *Espermatozoide*.—A: Cabeza o núcleo.—C: Cola.

O. *Ovulo*.—M: Mancha germinativa.—N: Núcleo vitelino de Balbiani. P: Membrana pelúcida.—V: Vesícula germinativa.

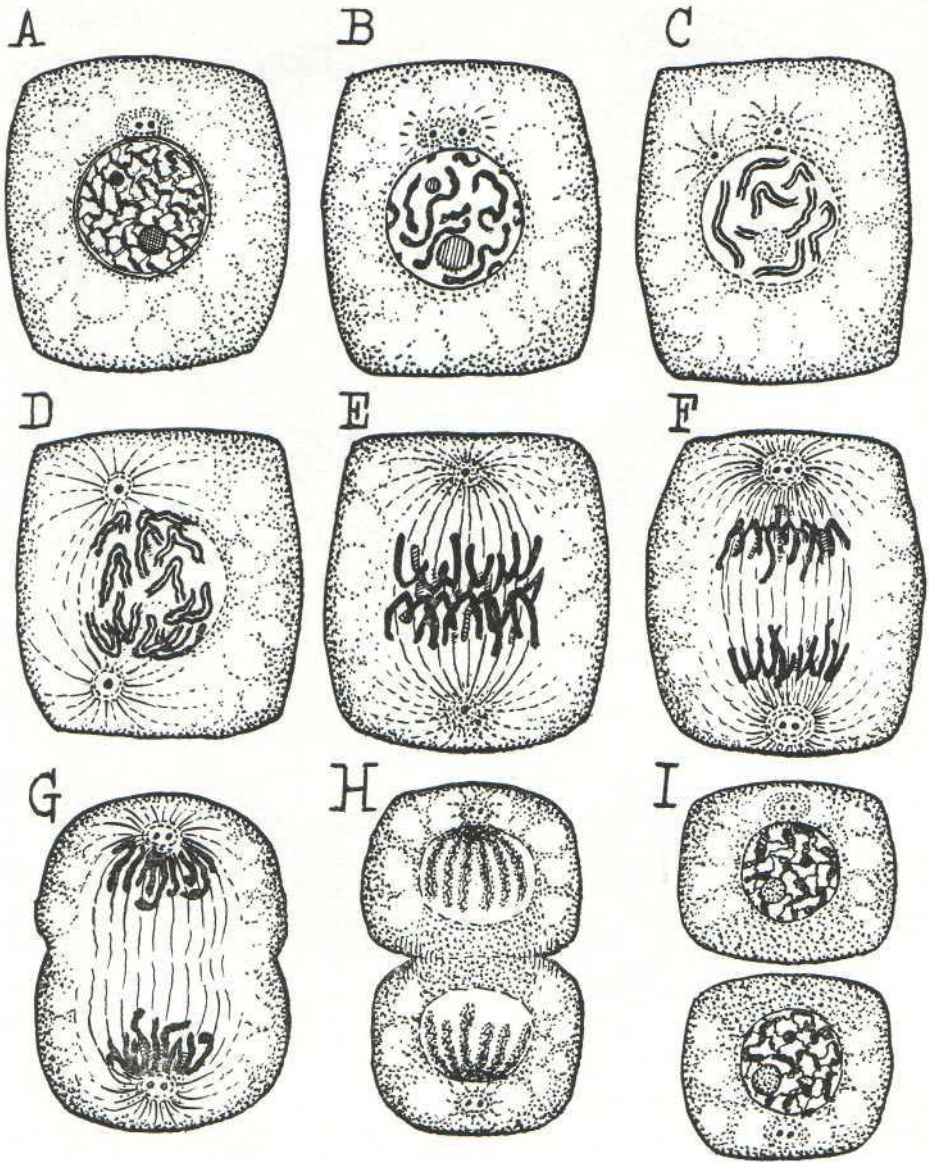


FIG. 2.—Cariocinesis o división mitótica de una célula.

A: Estado normal o «de reposo».—B, C y D: *Profase*, en cuyas etapas se observa la progresiva disgregación del núcleo, la aparición de los «áster» y la división del «espirama» en «cromosomas».—E: *Metáfase*, «monaster», fase de «placa ecuatorial» o de «estrella madre».—F y G: *Anáfase* o fase de «estrellas hijas».—H e I: *Telefase* o reconstitución de los «núcleos hijos» y división del protoplasma en dos células.

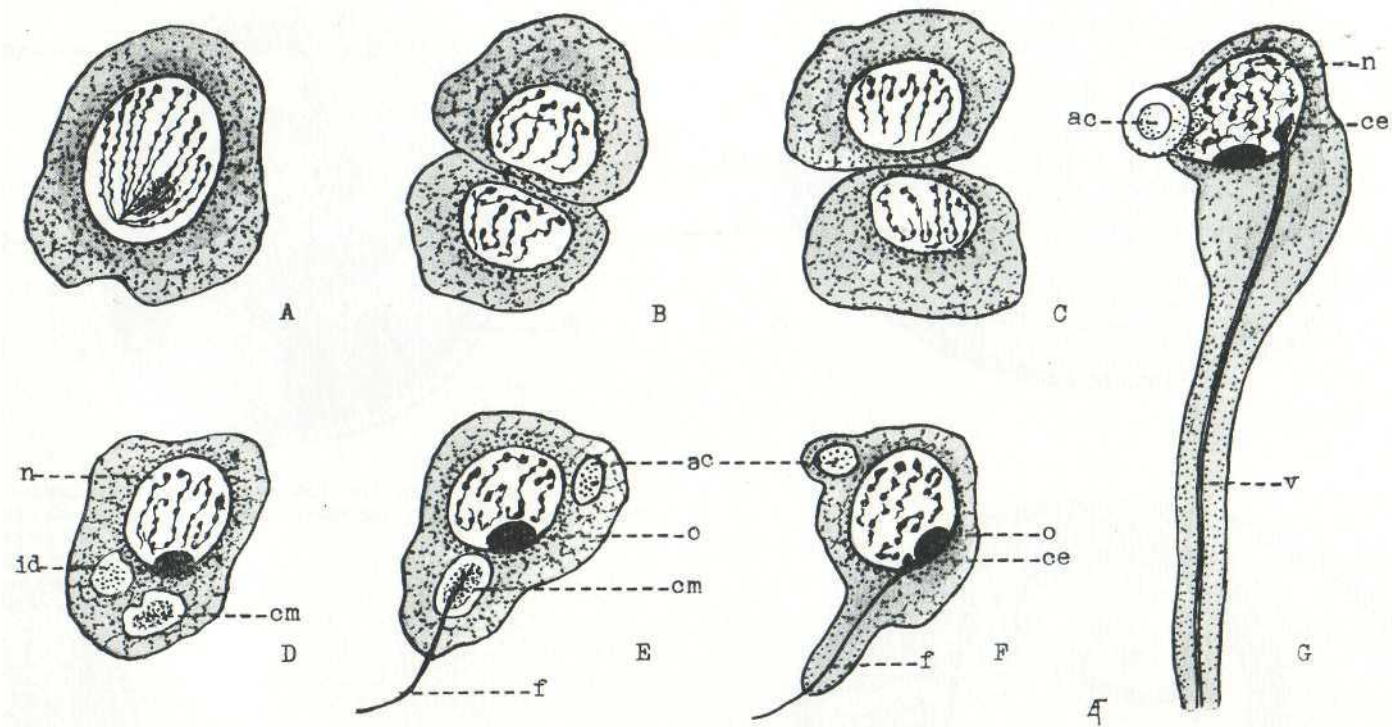


FIG. 4.—*Espermatogénesis.*

A. *Espermatocito primario* en fase de ramillete. (Número haploide = n. Cromosomas bivalentes.)

B. *División en dos espermatocitos secundarios.* (Mitosis heterotípica. Número haploide = n.)

C. *División de un espermatocito secundario en dos espermátides.* (Mitosis homeotípica. Número haploide = n.)

D, E, F y G. *Transformación del espermátide en espermatozoide.*

n: Núcleo.—o: Nucléolo.—ce: Centrosoma.—id: Tdiosoma, que pasa a ser «acrosoma».—ac: Acrosoma (perforador del óvulo).—cm: Cuerpo mitocondrial.—o: «Aparato de Golgi».—f: Filamento axial.—v: Vaina citoplásmica del filamento o «cola» del espermatozoide.

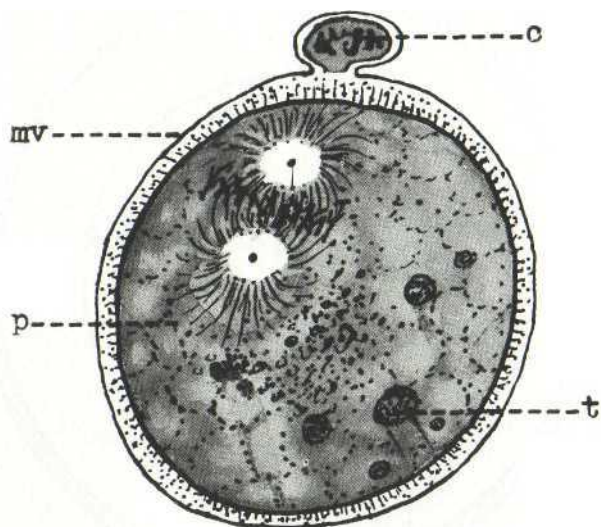
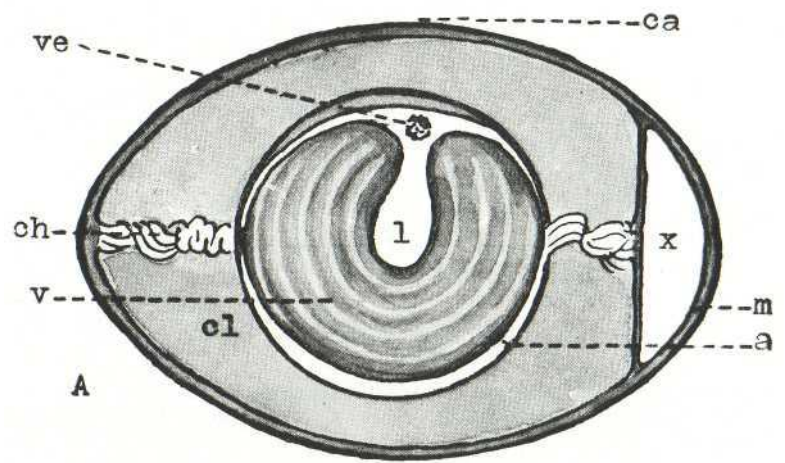
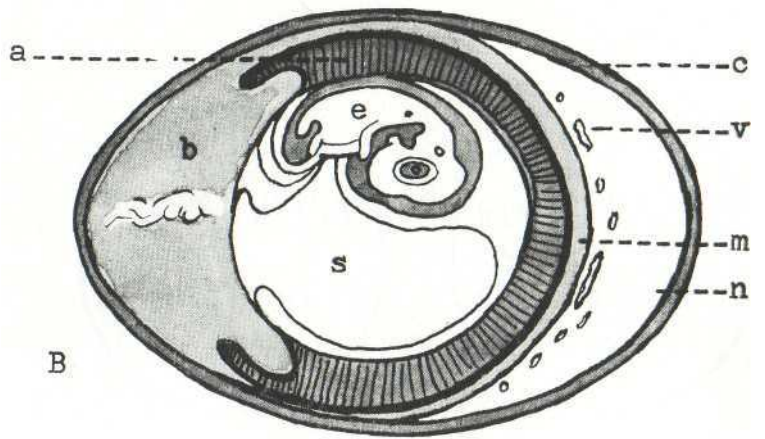


FIG. 5.—Óvulo presentando la segunda mitosis polar (horaetópica), en el transcurso de la cual ha sido completamente eliminado el primer «corpúsculo polar» (c).

mv: Membrana vitelina.
 p: Protoplasma o vitelo,
 t: Núcleos vitelinos.



A



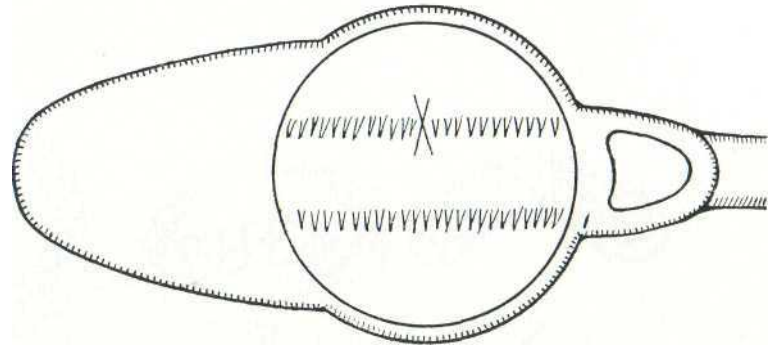
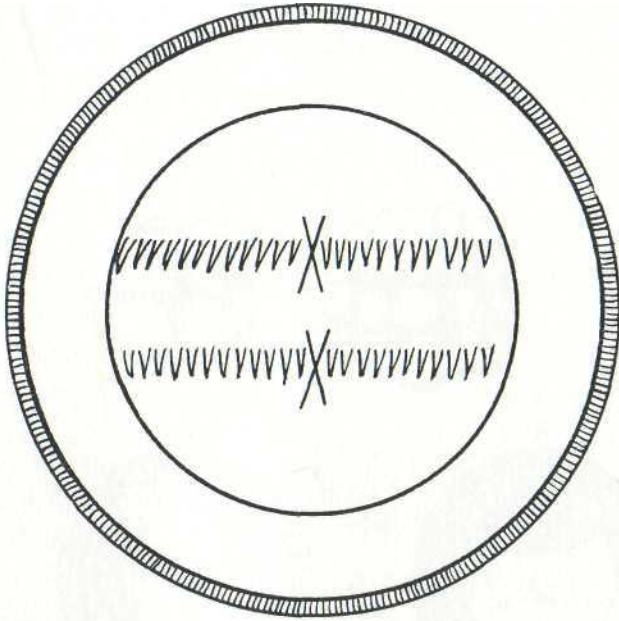
B

FIG. 6.—Huevos de gallina. (Esquemas.)

A. *Huevo sin fecundar.*—a: Albúmina líquida.—ca: Cascara caliza.—ch: Chalaza.—el: Clara o albúmina espesa.—l: Latebra.—m: Membrana vitelina.—v: Vitelo amarillo o «yema» entreverado de vitelo blanco en capas.—ve: Vesícula germinativa.

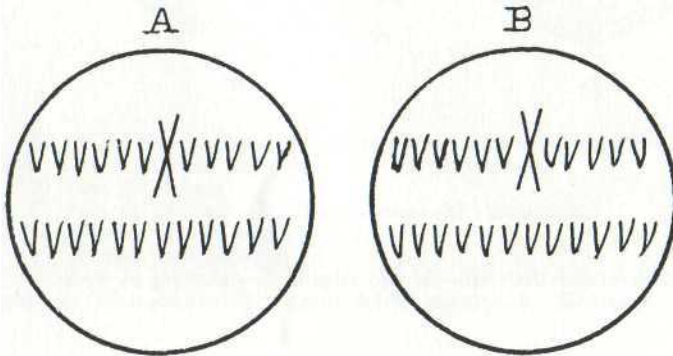
B. *Huevo fecundado en desarrollo.*—a: Alantoides.—b: Albumen.—c: Cascara.—e: Embrión.—m: Membrana vitelina.—n: Corion.—s: Saco vitelino.—v: Vasos sanguíneos.

FIGURA 7

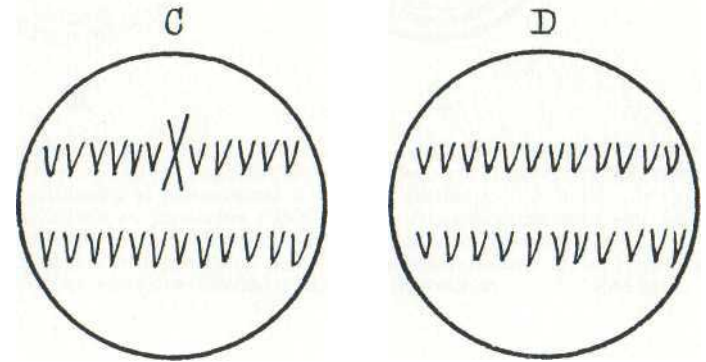


Espermatozoide o célula masculina, con sus dos lotes de cromosomas, y el cromosoma X solamente en uno de ellos (47 cromosomas).

Óvulo o célula femenina con sus dos lotes de cromosomas, y el cromosoma X o «heterocromosoma», doble (48 cromosomas)



Dos gametos femeninos iguales



Dos gametos masculinos desiguales (uno de ellos carente del cromosoma X)

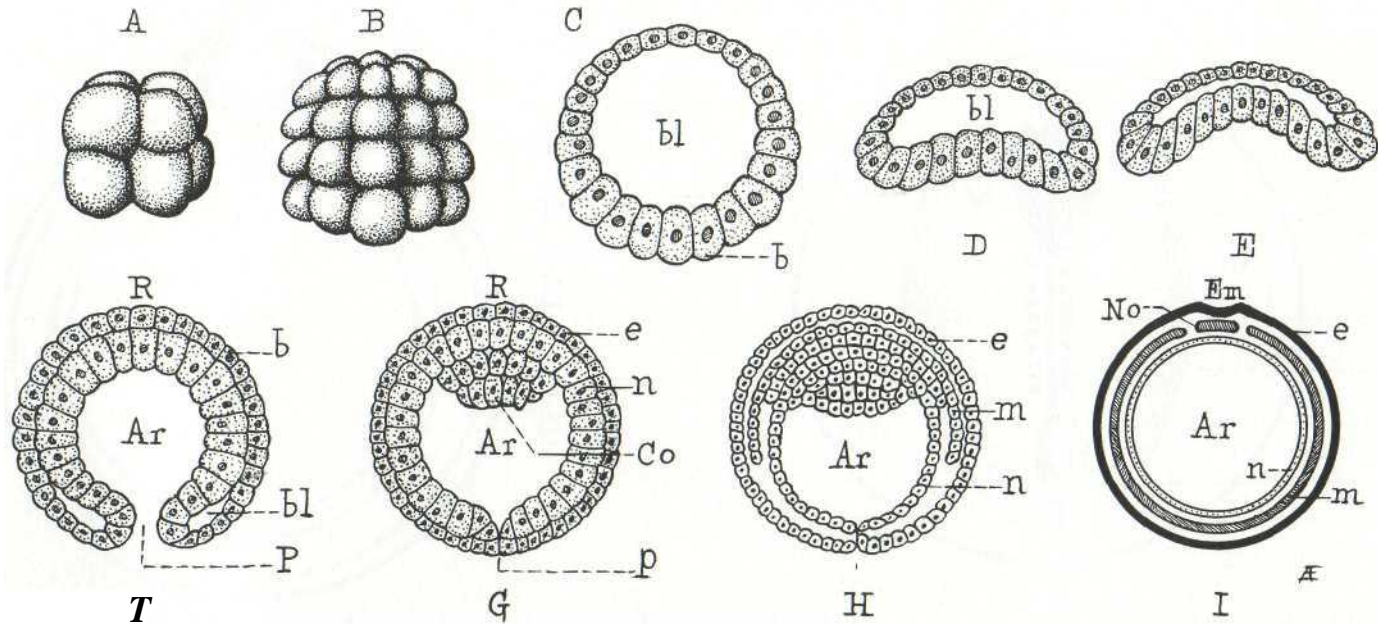


FIG. 8.—Primeras fases del desarrollo del huevo. (Esquemas.)

A: Tercera división del óvulo en ocho blastomeras.

B: Fase de *mórula*.

C: Fase de *blástula*.—b: Blastodermo.—bl: Blastocelo.

D: *Blástula* en depresión.

E: *blástula* invaginándose.

F: Fase de *gástrula*.—R: Región dorsal.—Ar: «Archenteron» o gastrocele.—b: Blastodermo.—bl: Resto del blastocelo.—P: Blastoporo.

G: *Gástrula*.—R: Región dorsal.—Ar: «Archenteron».—e: Ectodermo. n: Endodermo.—Co: Conglomerado de residuo.—p: Blastoporo obliterado. (El ectodermo es el blastodermo o capa de Rauber.)

H: *Gástrula en formación triploblástica*.—Ar: «Archenteron».—e: Ectodermo verdadero.—m: Mesodermo.—n: Entodermo verdadero.

I: *Embrión triploblástico*.—Ar: «Archenteron».—Em: Área embrionaria.—e: Ectodermo.—n: Endodermo.—m: Mesodermo.—No: Notocorda.

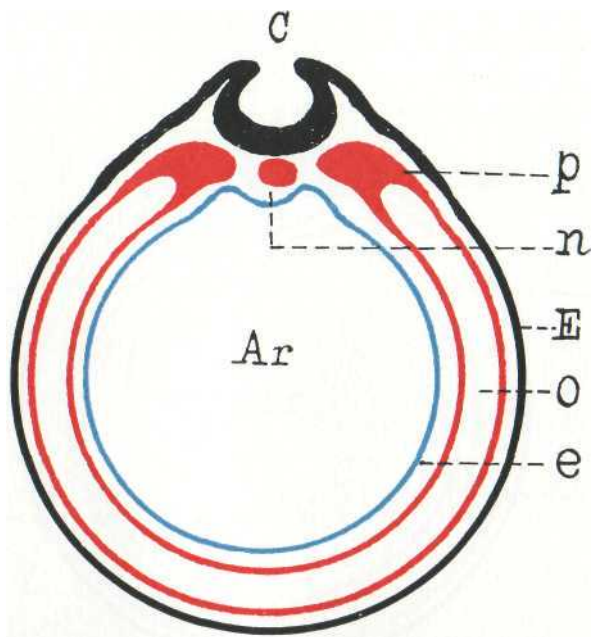


FIG. 9.—*Desarrollo embrionario.*—C: Canal medular.—E: Ectodermo.—e: Endodermo.—n: Notocorda.—O: Celoma o cavidad mesodérmica.—p: Rudimento mesodérmico de las protovértebras. (En todas estas figuras se representan el ectodermo en negro, el mesodermo en rojo y el endodermo en azul.)

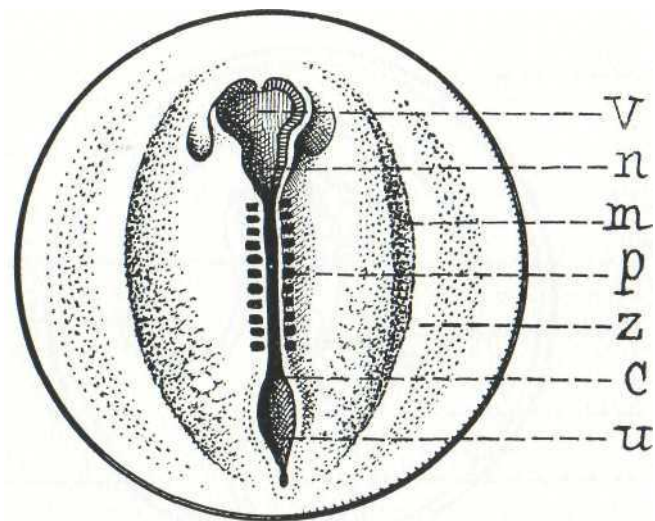


FIG. 10.—*El área embrionaria vista de frente* (momento ligeramente posterior al representado en la figura anterior).—C: Canal medular.—m: Surco marginal.—n: Neuroporo anterior.—p: Protovértebras.—u: Neuroporo posterior.—V: Vesículas cerebrales.—Z: Zona o área pelúcida.

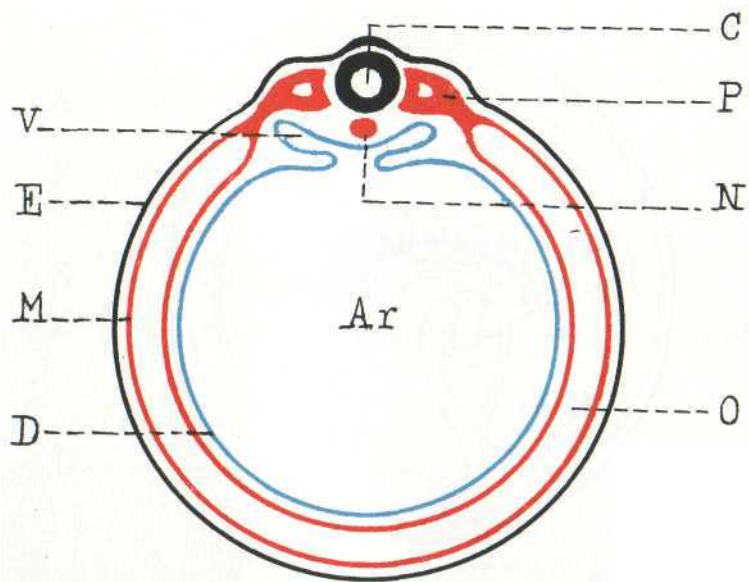
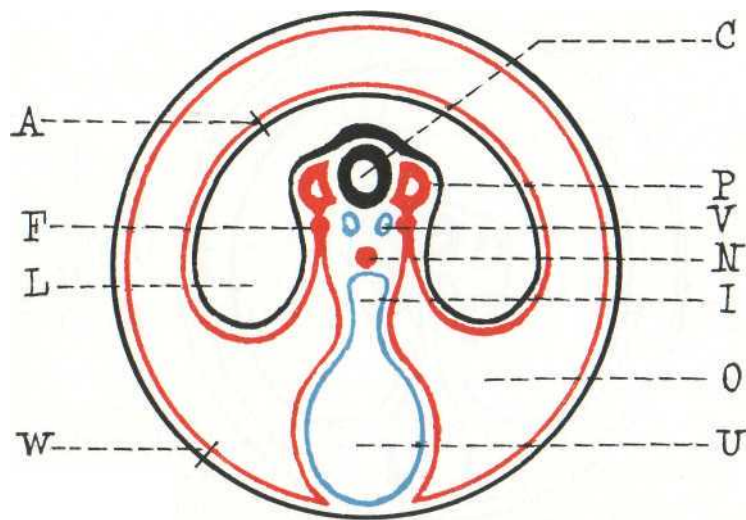
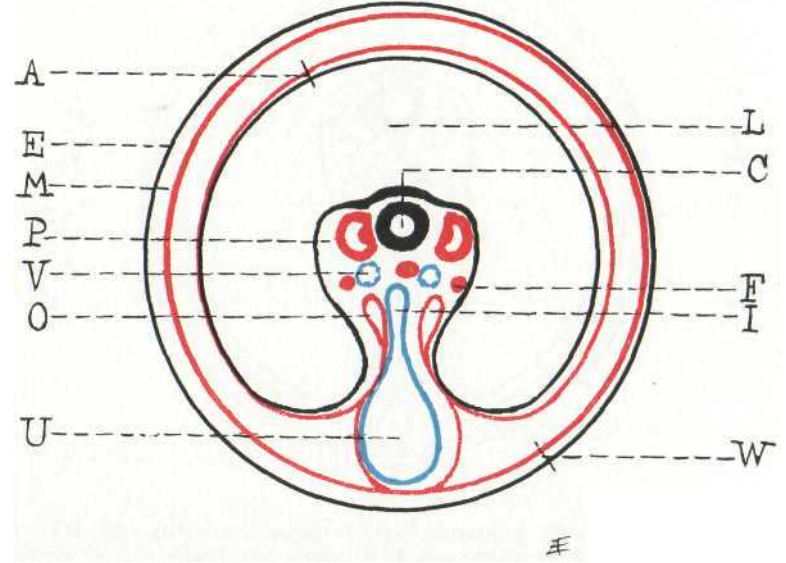
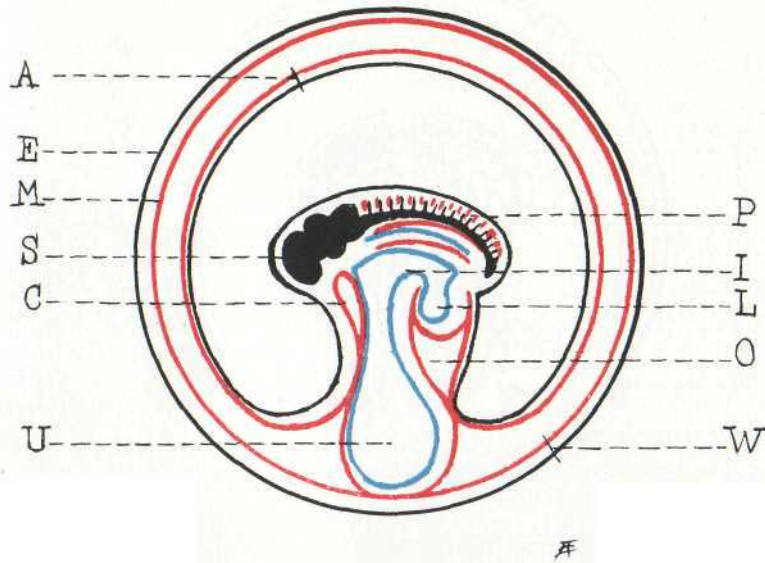


FIG. 11.—*Embrión evolucionando.*—Ar: «Arquenteron» e intestino primitivo.—C: Conducto medular.—D: Endodermo.—E: Ectodermo.—M: Mesodermo.—N: Notocorda.—O: Celoma (futura cavidad pleuro-peritoneal).—P: Protovértebras.—V: Invaginaciones del endodermo que producirán los grandes vasos.



£

FIG. 12.—*Formación de las envolturas embrionarias.*—A: Amnios o envoltura inmediata del embrión formada por el ectodermo y el mesodermo.—C: Conducto medular.—F: Nefrotoma o rudimento del aparato urinario.—I: Intestino en formación.—L: Líquido amniótico que llena la cavidad del amnios.—N: Notocorda.—O: Celoma.—P: Protovértebras.—U: Vesícula umbilical o «saco embrionario».—V: Grandes vasos, desprendidos del endodermo.—W: Corion o envoltura general del embrión formada por el ectodermo y el mesodermo.



(Estas dos figuras representan el mismo momento del desarrollo embrionario en cortes sagital y transversal, respectivamente.)

FIG. 13.—A: Amnios.—C: Fosilla cardíaca.—E: Ectodermo.—I: Intestino.—L: Vesícula alantoides.—M: Mesodermo.—O: Celoma (cavidad peritoneal).—P: Protovértebras.—S: Vesículas cerebrales.—CJ: Vesícula umbilical.—W: Corion.

FIG. 14.—A: Amnios.—C: Conducto medular.—E: Ectodermo.—F: Neurofrotoma.—I: Intestino.—L: Líquido amniótico.—M: Mesodermo.—O: Celoma.—P: Protovértebras.—U: Vesícula umbilical.—W: Corion.

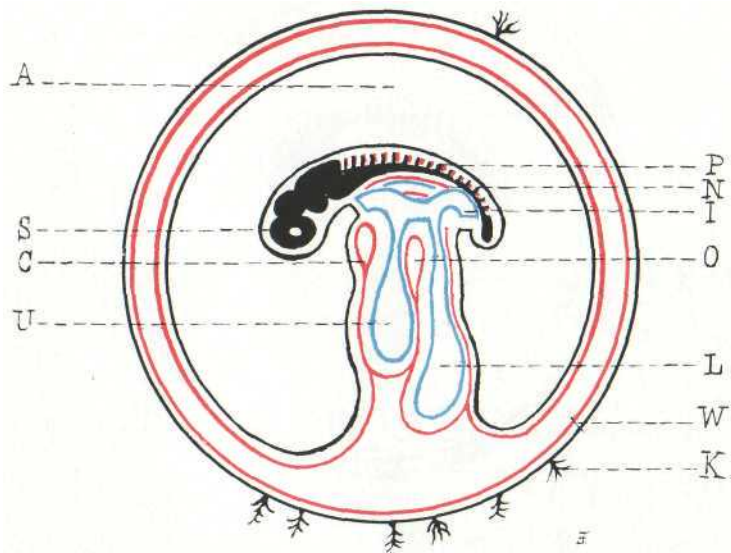


FIG. 15.—A: Cavidad del «amnios».—C: Fosilla cardíaca.—I: Intestino. K: Vellosidades coriales.—L: Vesícula alantoides en crecimiento.—N: Notocorda.—O: Celoma (peritoneo).—P: Protovértebras.—S: Vesículas cerebrales.—U: Vesícula umbilical en regresión.—W: Corion.

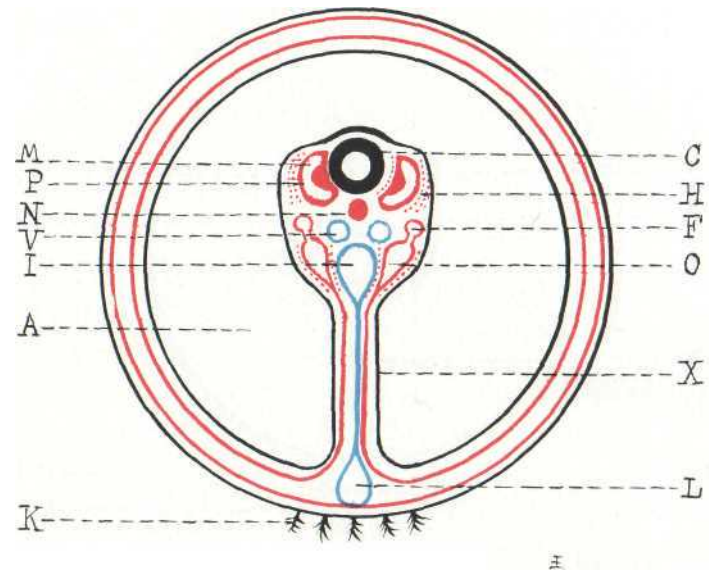


FIG. 16.—(Obsérvese cómo el corte transversal del cuerpo del embrión ofrece ya una disposición similar a la que tendrá el cuerpo del individuo adulto.)

A: Cavidad del «amnios» llena del «líquido amniótico».—C: Medula espinal.—F: Nefrotoma.—H: Lámina cutánea.—I: Intestino.—K: Vellosidades coriales limitadas a la superficie de inserción placentaria.—L: Vesícula alantoides en contacto con el corion.—M: Esclerotoma.—N: Notocorda. O: Celoma (peritoneo).—P: Lámina muscular de las protovértebras.—V: Grandes vasos.—X: Cordón umbilical en formación.

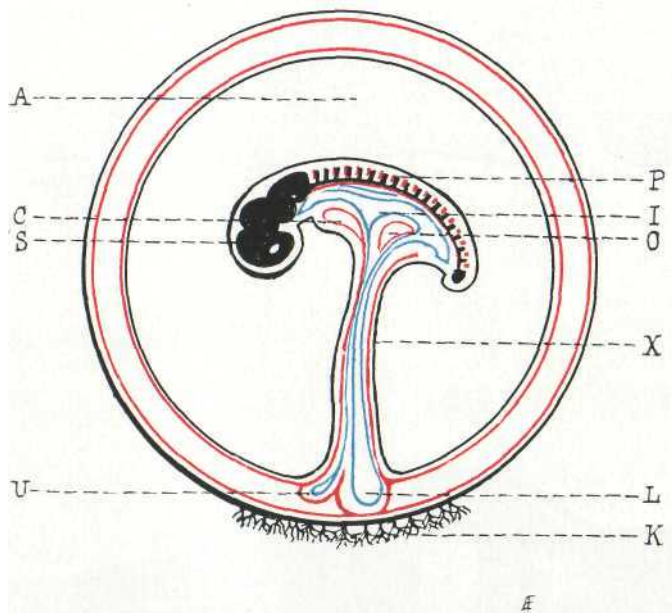


FIG. 17.—A: Amnios (cavidad del).—C: Fosilla cardíaca mesodérmica. I: Tubo digestivo (intestino). Obsérvese que en su parte superior, donde se pone en contacto con el ectodermo («stomodoeum»), se perforará la entrada de la boca, y en su parte inferior («proctodoeum») se perforará el ano. K: Vellosidades coriales.—L: Vesícula alantoides en contacto con la zona placentaria.—O: Celoma (peritoneo).—P: Vértebras.—S: Cerebro, en el que puede verse la vesícula óptica (ojo).—U: Restos de la vesícula umbilical.—X: Cordón umbilical ecto-mesodérmico, incluyendo los restos de la vesícula umbilical y la vesícula alantoides, que unirá la placenta con el cuerpo del embrión por el ombligo.

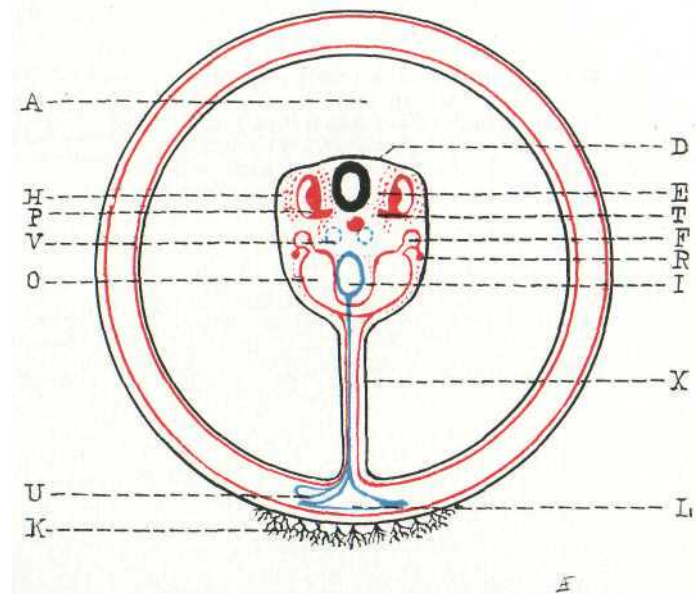


FIG. 18.—Fase del desarrollo embrionario un poco más avanzada que la representada en la figura anterior.—A: Amnios.—D: Médula.—E: Mesenquimo (masa celular que origina el esclerotoma y la lámina cutánea o dermatoma).—F: Nefrotoma o «mesómero» comunicando con el «celoma» por el canal del «Cuerpo de Wolff».—H: Lámina cutánea (dermis de la piel).—I: Intestino.—K: Vellosidades coriales en la zona placentaria.—L: Vesícula alantoides formando la placenta al unirse con el corion.—O: Cavidad peritoneal (celoma inferior), en cuyas láminas fibro-cutánea y fibro-intestinal nace tejido mesenquimatoso.—P: Lámina muscular de las protovértebras.—R: Conducto de Müller que producirá el aparato sexual.—T: Esclerotoma (huesos).—U: Restos de la vesícula umbilical atrofiada.—V: Grandes vasos. X: Cordón umbilical.

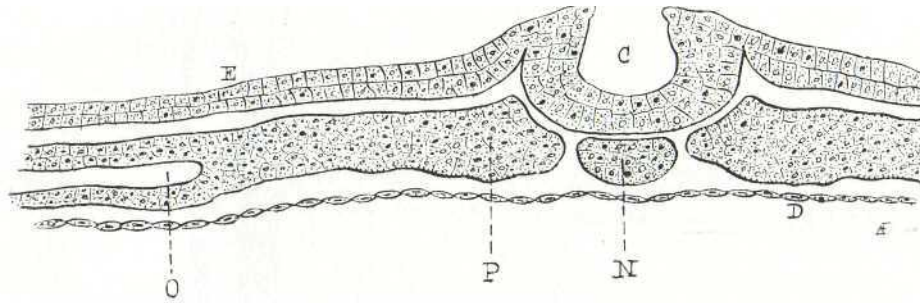


FIG. 19.—*Embrión de pollo a las treinta y tres horas.* (Tomado del natural.)

C: Canal medular.—D: Endodermo.—E: Ectodermo.—N: Notocorda.—O: Celoma (entre las dos hojas del mesodermo).—P: Masa celular originaria de las protovértebras.

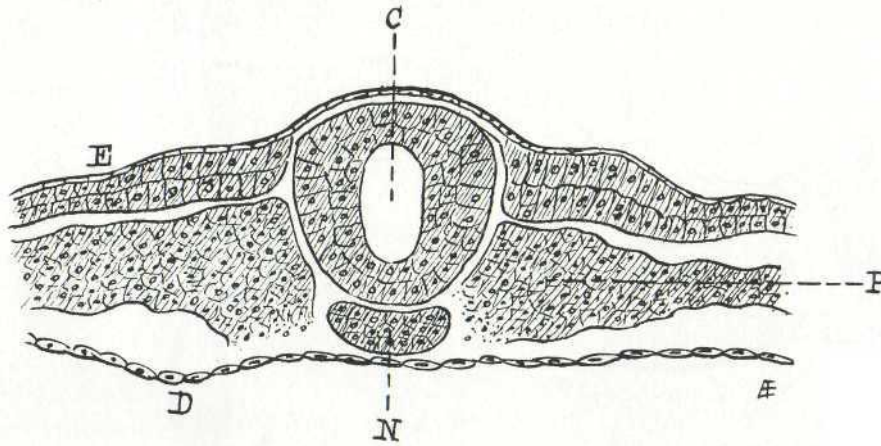


FIG. 20.—*Embrión de pollo a las cuarenta horas.* (Tomado del natural.)

C: Conducto medular.—D: Endodermo.—E: Ectodermo.—N: Notocorda.—P: Masa celular mesodérmica de las «protovértebras».

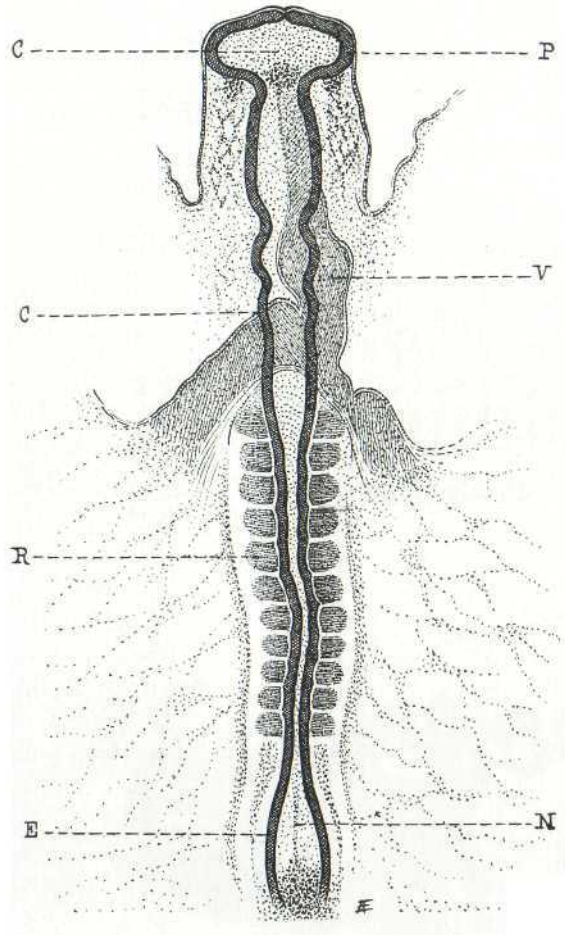


FIG. 21.—*Embrión de pollo a las treinta y tres horas.* (Tomado del natural.)
 C: Vesículas cerebrales.—E: Pliegue neural.—N: Noto corda.—P: Vesícula óptica.—
 R: Protovértebras.—V: Vena vitelina. (Esta figura representa un estado evolutivo algo
 más avanzado que el representado en la fig. 18.)

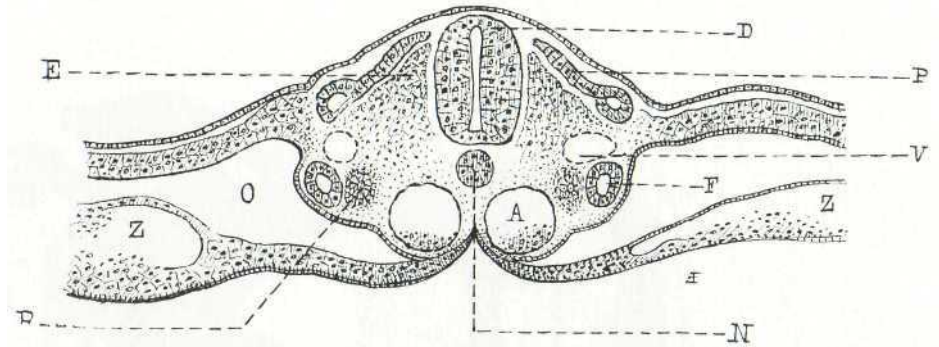


FIG. 22. *Embrión de pollo a las setenta y dos horas.* (Tomado del natural.)
 A: Aorta.—D: Conducto medular.—E: Mesénquimo (masa celular mesodérmica de la
 cual proceden el «esclerénquima» y el «dermatoma»).—F: Nefrotoma.—N: Noto corda.—
 O: Celoma extraembrionario.—P: Protovértebras.—R: Conducto genital.—V: Grandes
 vasos (venas cardinales posteriores).—Z: Vena vitelina.

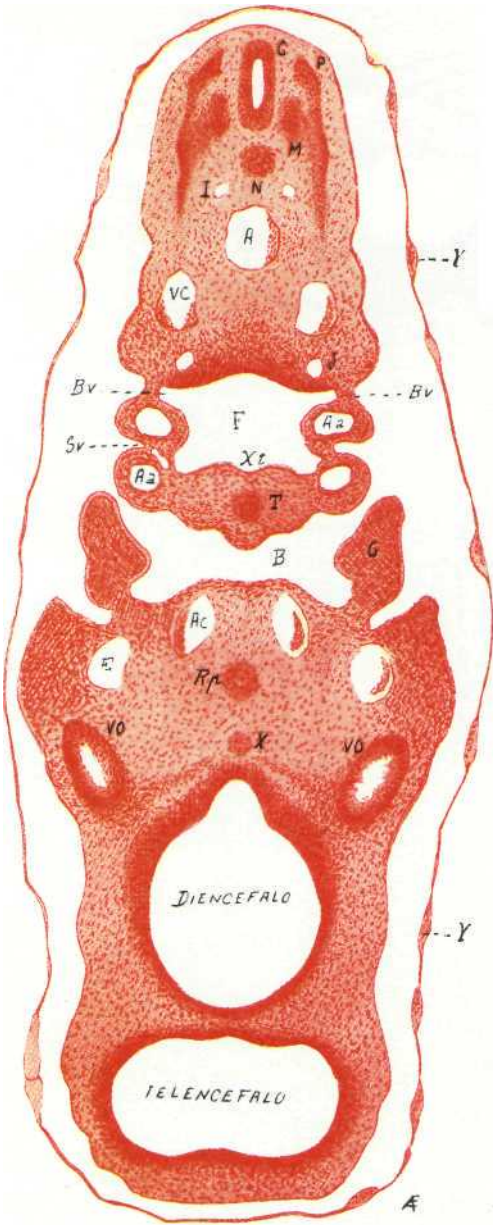


FIG. 23.—Corte de un embrión de pollo a nivel del sector marcado por la línea roja a b de la fig. 23^{2.ª}

A: Arteria aorta.—B: Boca.—C: Médula espinal.—D: Diencéfalo.—E: Vena cardinal.—t. Faringe.—G: Mandíbla.—I: Art. vertebral.—J: 4.º arco aórtico.—K: Corazón.—M: Miotoma.—N: Notocorda.—P: Protovértebras.—T: Tiroides.—X: Infundíbulo.—Y: Vasos sang.

Aa: Arco aórtico.
Ac: Arteria carótida.
Av: Arteria vitelina.
Au: Arteria umbilical.
Bv: Bolsa visceral.
Rp: Bolsa de Rathke. (Hipófisis.)
Sv: Surco visceral.
Ve: Vena cardinal anterior.
Vcp: Vena cardinal posterior.
Vo: Vesícula óptica.
Vu: Vena umbilical.
Vv: Vena vitelina.
Xt: Surco laríngeo-traqueal.

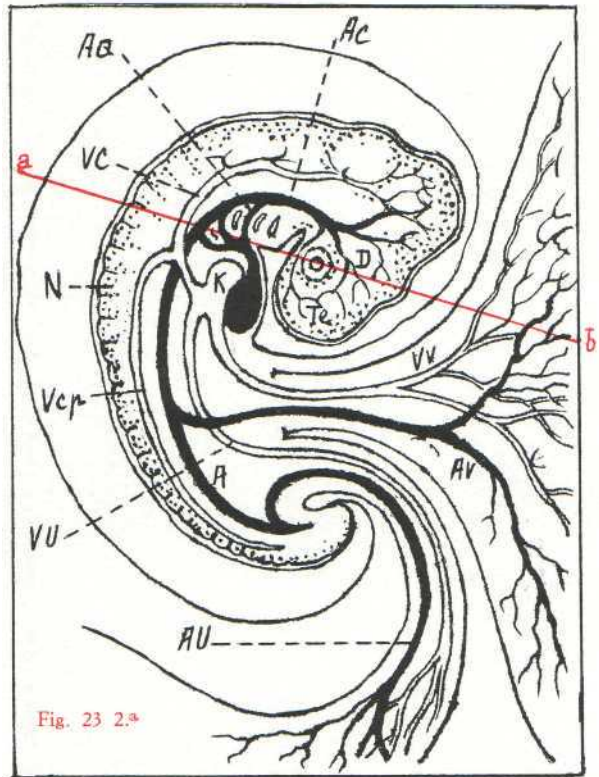


Fig. 23 2.^a

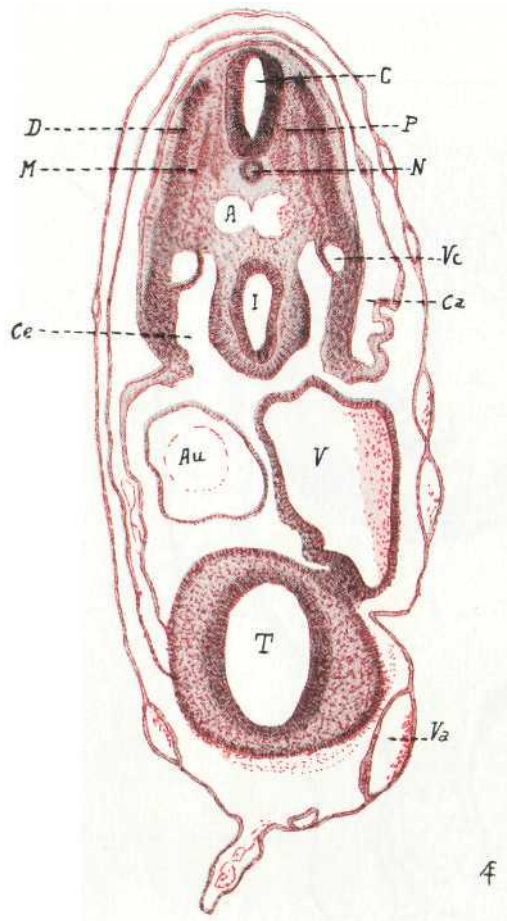


FIG. 24.—Corte de un embrión de pollo de setenta y dos horas, hecho a nivel del telencéfalo del corazón. (Tomado del natural.)

- A: Arteria aorta.
- Au: Aurícula del corazón.
- C: Médula espinal.
- Ca: Cavidad amniótica.
- Ce: Celoma.
- I: Intestino.
- D: Dermatoma.
- M: Miotoma.
- N: Notocorda.
- P: Protovértebra o esclerotoma.
- T: Telencéfalo.
- V: Ventrículo del corazón.
- Va: Vaso sanguíneo del córion.
- Ve: Vena cardinal posterior.

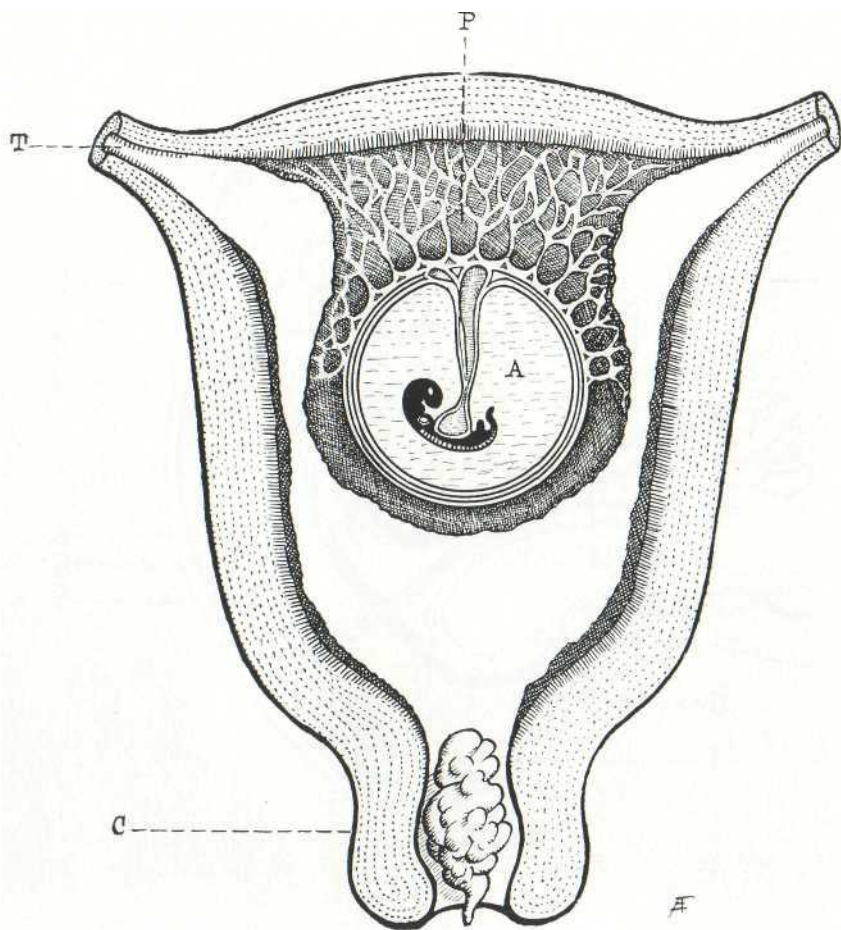


FIG. 25.—*El embrión humano arraigado en la matriz al final del segundo mes de la gestación. (Esquemática.)*

Dentro de la cavidad del útero, y en fase ligeramente más avanzada que la representada en la fig. 25, obsérvese el embrión adherido por los mamelones placentarios a la pared de la matriz, cuya membrana mucosa (interna) tumefacta y fuertemente vascularizada rodea al embrión. El líquido amniótico (A) le rodea, protege y proporciona el medio salino óptimo para los intensos procesos celulares del cuerpo en formación.

T: Trompa de Falopio cortada.

C: Cuello de la matriz obturado por las secreciones mucosas.

P: Placenta.

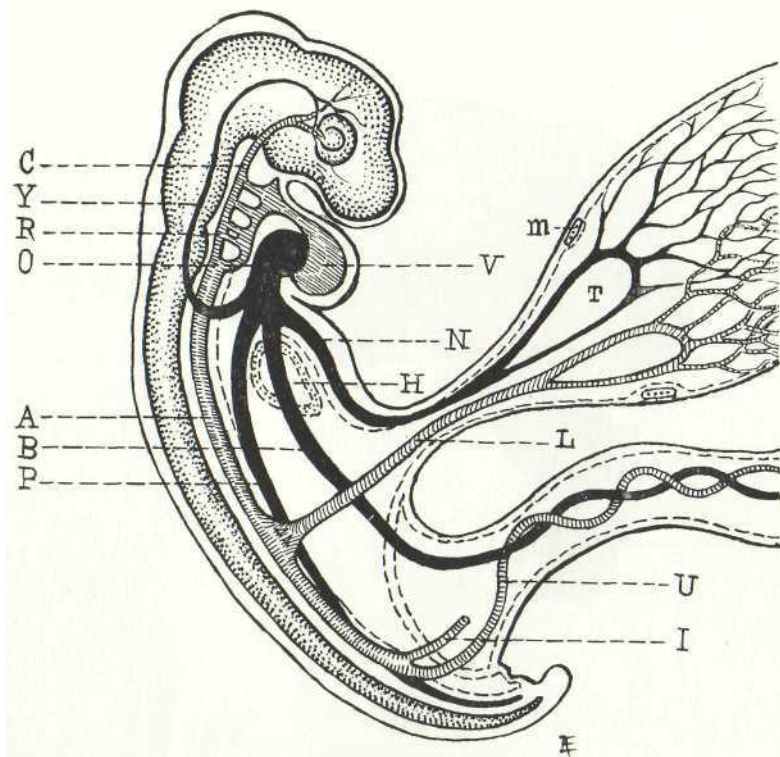


FIG. 26.—*Circulación primordial del embrión (1).* (Semiesquema.)

- A: Aorta.
- B: Vena umbilical.
- C: Arteria carótida.
- H: Hígado.
- I: Arteria ilíaca externa izquierda.
- L: Arteria vitelina.
- N: Vena vitelina.
- O: Aurícula del corazón.
- P: Vena cava.
- R: Arcos aórticos.
- T: Vesícula umbilical.
- U: Arteria umbilical.
- V: Ventrículo del corazón.

Nota.—Los arcos aórticos son una reminiscencia de otros tipos circulatorios, como el que se observa en las agallas de los peces. Pero en el embrión humano, los dos primeros de estos «seis pares» de arcos degeneran rápidamente, y el quinto par nunca se desarrolla. Los arcos remanentes se transforman en importantes vasos, formando las arterias que conducen la sangre a la cabeza (carótida), a los pulmones, a los hombros, y el «cayado de la aorta».

Las «manchas» o «islotos sanguíneos» son formaciones mesodérmicas que aparecen entre esta membrana y el endodermo, alrededor de la vesícula umbilical (m). Los primeros glóbulos rojos que se forman son nucleados y hallanse dispuestos para la circulación hacia la tercera semana.

Los grandes vasos se forman del endodermo y de las células mesodérmicas del «mesenquimo», las cuales emigran también a distancia para constituir nuevas formaciones vasculares.

(1) Entre la tercera y quinta semana del desarrollo, en la especie humana.

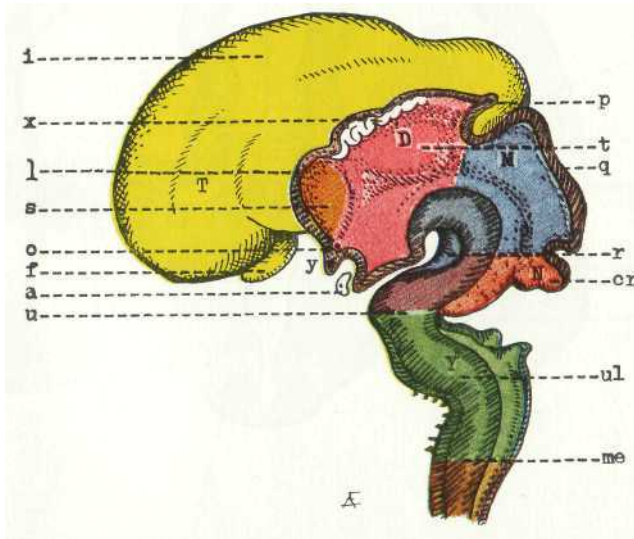


FIG. 27.—*Las cinco vesículas cerebrales* (en el embrión humano de tres meses, cortadas sagitalmente y mostrando el hemisferio cerebral derecho).

- T: Telencéfalo.
- D: Diencéfalo.
- M: Mesencéfalo.
- N: Metencéfalo.
- Y: Mielencéfalo.
- a: Adenohipófisis.
- cr: Cerebelo.
- f: Lóbulo olfatorio.
- i: Palio.
- l: Lámina terminal.
- o: Receso óptico.
- p: Glándula pineal.
- me: Medula espinal.
- q: Lámina de los tubérculos cuadrigéminos.
- r: Pedúnculo cerebral.
- s: Cuerpo estriado.
- u: Puente.
- ul: Bulbo.
- x: Plexo coroideo del ventrículo central.
- y: Infundíbulo.

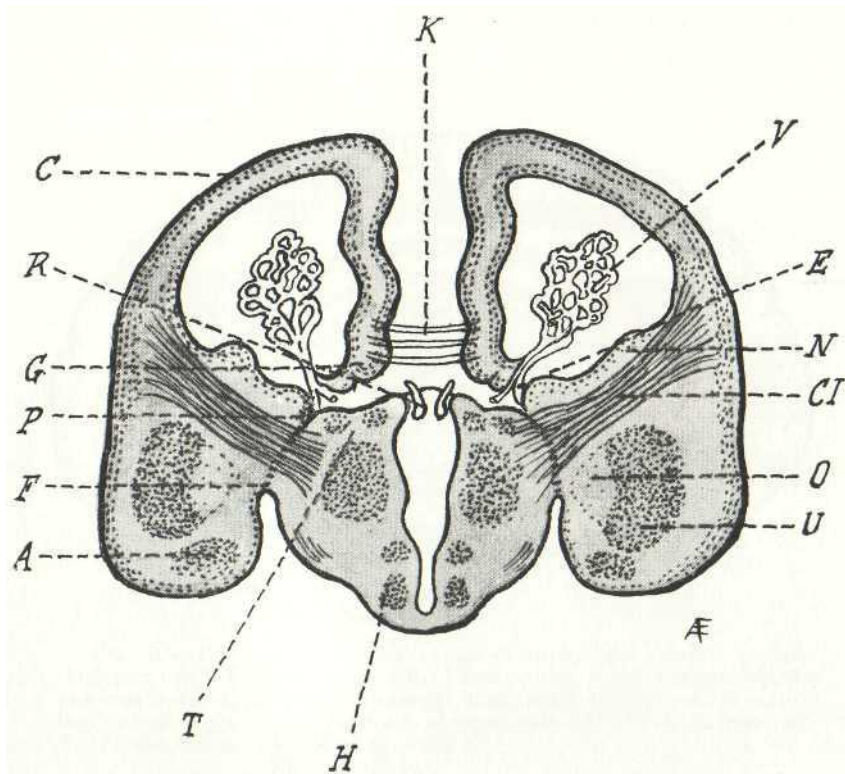


FIG. 28.—*Desarrollo de los hemisferios cerebrales.* (Esquema.)

A: Amígdala.—CI: Fibras de la «cápsula interna».—E: Estria terminal.
 F: Límite entre el diencefalo y el telencefalo.—G: Giro dentado del hipocampo.—H: Hipotálamo.—K: Cuerpo calloso.—N: Núcleo caudal.—O: Globo pálido del núcleo lenticiforme.—P: Lámina terminal.—R: Vasos coroides del tercer ventrículo.—T: Tálamo óptico.—U: Putamen del núcleo lenticiforme.—V: Plexo corioideo del ventrículo lateral.

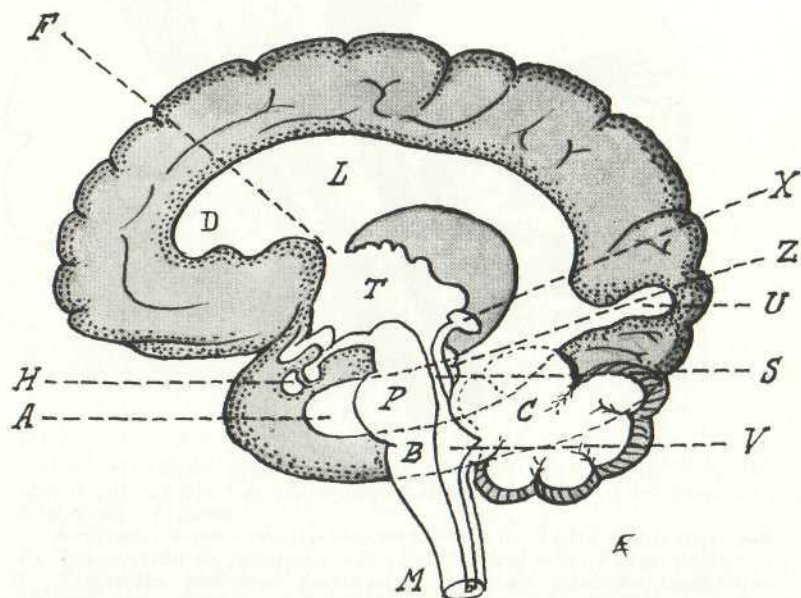


FIG. 29.—*Desarrollo de los ventrículos cerebrales.* Disposición de término. (Esquema.)

A: Asta inferior del ventrículo lateral.—B: Bulbo raquídeo.—C: Cerebelo.—D: Asta antero-superior del ventrículo lateral.—F: Agujero o foramen de Monro.—H: Glándula hipófisis.—L: Ventrículo lateral.—P: Puente. S: Acueducto de Silvio.—T: Tercer ventrículo, o medio.—U: Asta posterior del ventrículo lateral.—V: Cuarto ventrículo.—X: Glándula pineal.—Z: Tubérculos cuadrigéminos.

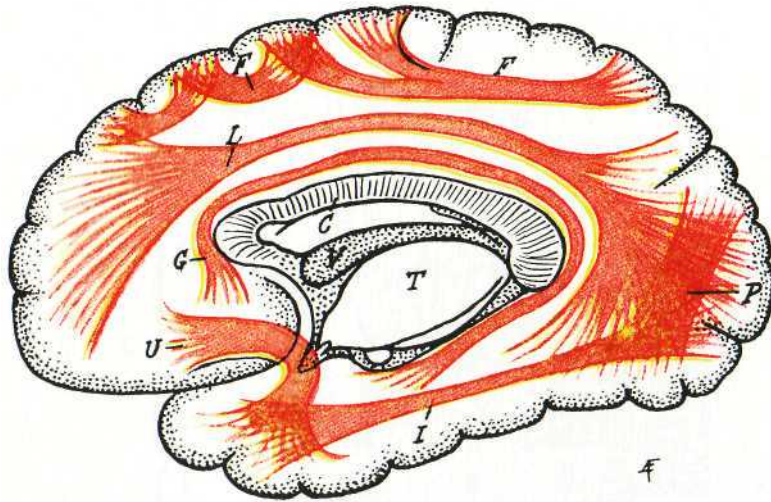


Fig. 30.—Fibras de asociación en un hemisferio del cerebro humano. (Esquema).—C: Cuerpo calloso.—F: Fibras cortas (entre circunvoluciones próximas).—G: Cíngulo.—I: Fascículo longitudinal inferior.—L: Fascículo longitudinal superior.—P: Fascículo perpendicular.—U: Fascículo uncinado. T: Tálamo óptico.—V: Núcleo caudal.

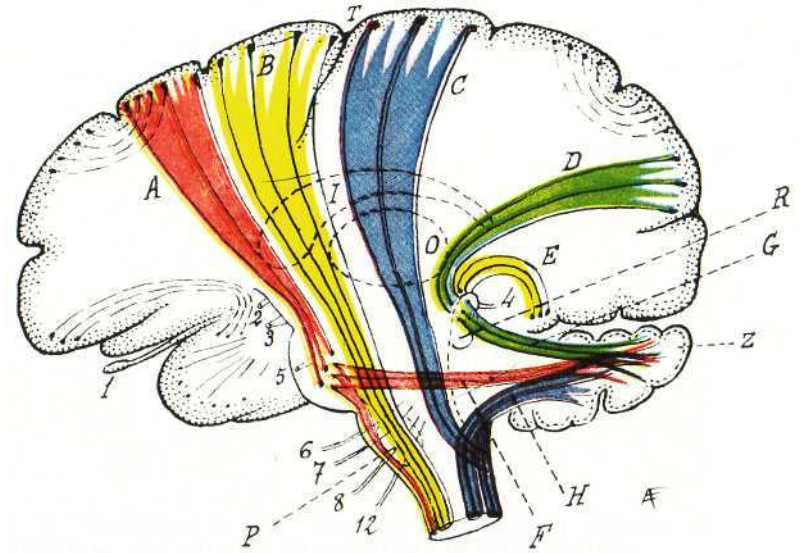


FIG. 31.—Corte sagital del cerebro mostrando lateralmente la cápsula interna con sus fibras de proyección de la corteza cerebral, y los pedúnculos cerebelosos. (Esquema.)

A: Tracto motor córtico-ponto-cerebeloso.—B: Tracto motor piramidal. C: Tracto sensitivo (lemnisco).—D: Tracto visual.—E: Tracto auditivo.—F: Pedúnculo cerebeloso medio.—G: Pedúnculo cerebeloso superior.—H: Pedúnculo cerebeloso inferior.—I: Núcleo caudal.—O: Tálamo óptico. P. Oliva bulbar.—R: Tubérculos cuadrigéminos.—T: Cisura de Rolando. (Algunos de los nervios craneales han sido señalados con su número. El bulbo olfatorio, señalado con el número 1, véase asomando por la «cisura de Silvio»).—Z: Cerebelo.

Obsérvese que las «fibras motoras» pasan a los cordones anteriores de la medula, y las «fibras sensitivas» llegan desde los cordones posteriores de la medula. El cerebelo recibe y manda toda clase de fibras a lo largo de sus pedúnculos para coordinar las sensaciones con los movimientos consientes.

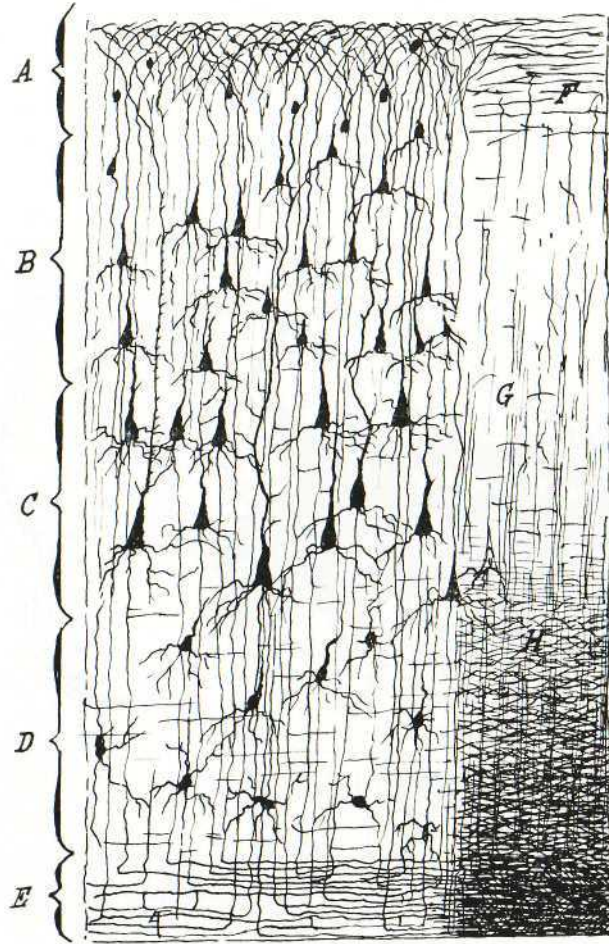


FIG. 32.—*Sección de la corteza cerebral*, según Santiago Ramón y Cajal. (De su obra «Textura del sistema nervioso de los vertebrados».)

Parte izquierda teñida por el método de Golgi:

- A: Capa molecular.
- B: Capa de pequeñas pirámides.
- C: Capa de grandes pirámides.
- D- Capa de células polimorfas.
- E: Sustancia blanca (fibras).

Parte derecha, teñida por el método de Weigert-

- F" Fibras meduladas de la capa molecular.
- G: Haces de cilindro-ejes.
- H: Plexos colaterales.

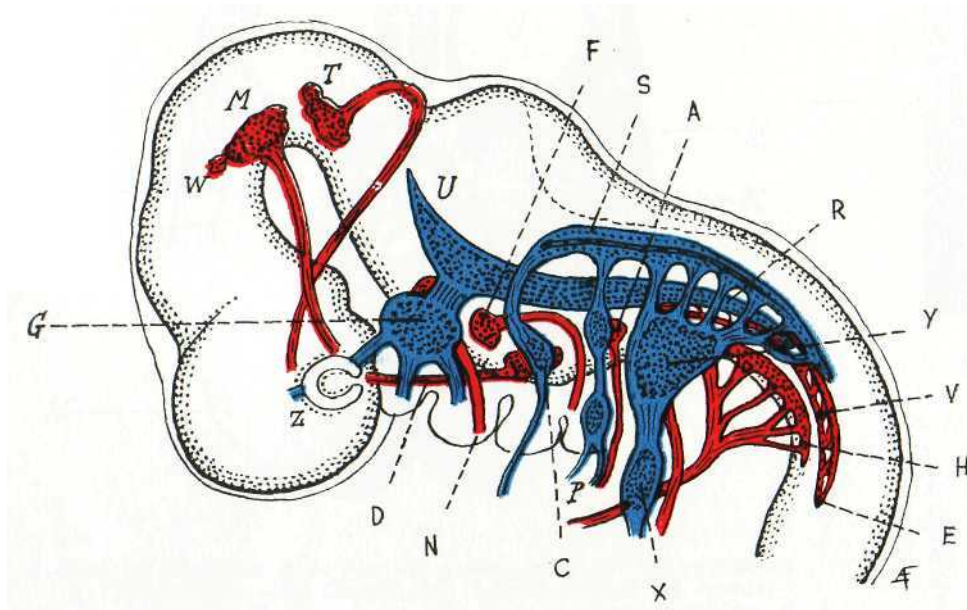


FIG. 33.—Desarrollo de los nervios craneales en un embrión humano de seis semanas. (Esquema.)

A: Núcleo «ambiguo», motor del glossofaríngeo (IX).—C: Ganglio geniculado del facial (VII).—D: Nervio abducente (VI) con su núcleo bulbar.—E: Núcleo motor («ambiguo») del espinal (XI).—F: Núcleo motor del facial (VII).—G: Ganglio de Gasser, del trigémino (V).—H: Núcleo motor del hipogloso (XII).—M: Núcleo del motor ocular común (III).—N: Nervio masticador (3.ª rama del trigémino, junta con sus fibras sensitivas).—P: Nervio glossofaríngeo (IX) con sus dos ganglios, superior e inferior o «petroso».—R: Raíz descendente del núcleo del trigémino (V).—S: Núcleo «solitario» sensorial de los nervios facial (VII), glossofaríngeo (IX) y vago (X).—T: Núcleo del troclear (IV).—U: Núcleo sensorio principal del trigémino (V).—V: Núcleo «ambiguo», motor del vago (X).—W: Núcleo de Edinger-Westphal.—X: Ganglio «nodoso» del vago (X).—Y: Ganglio «yugular» del vago (X).—Z: Copa óptica. (Los nervios motores están representados en rojo, y los sensitivos, en azul.)

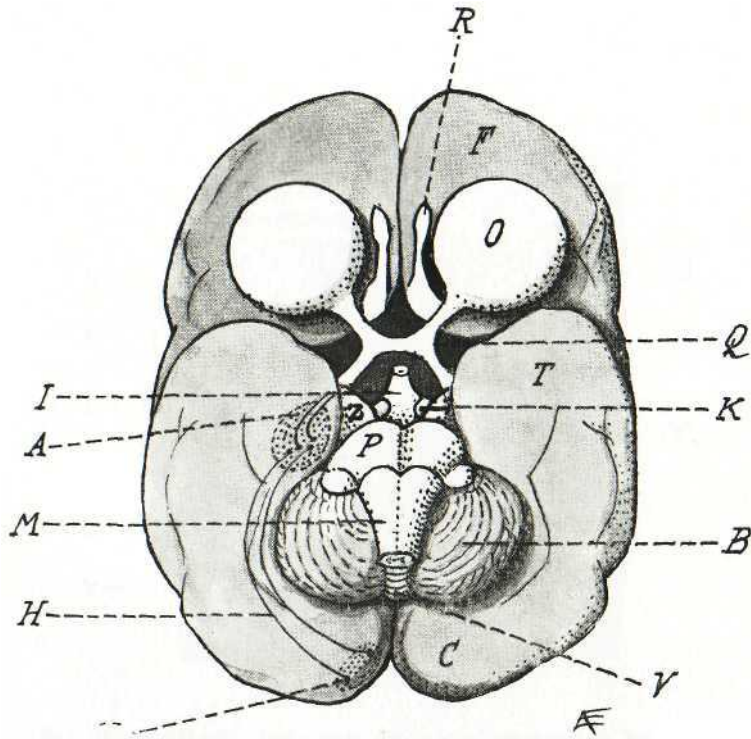


FIG. 34.—Diagrama de la base del cerebro de un feto de ocho meses.
 A: Tálamo óptico.—B: Cerebelo.—C: Lóbulo occipital del cerebro.—
 F: Lóbulo frontal.—H: Vías ópticas que desde el tálamo óptico van al
 área visual del lóbulo occipital.—I: Infundíbulum.—X: Cuerpos mami-
 lares.—M: Médula.—O: Globo del ojo.—P: Puente.—Q: Quiasma óptico,
 donde se entrecruzan las fibras de los nervios ópticos dirigiéndose hacia
 los núcleos del tálamo óptico.—R: Bulbo olfatorio.—T: Lóbulo temporal.
 U: Cúneus y área visual del lóbulo occipital.—V: Vermis del cerebelo.—
 Z: Pedúnculo cerebral.

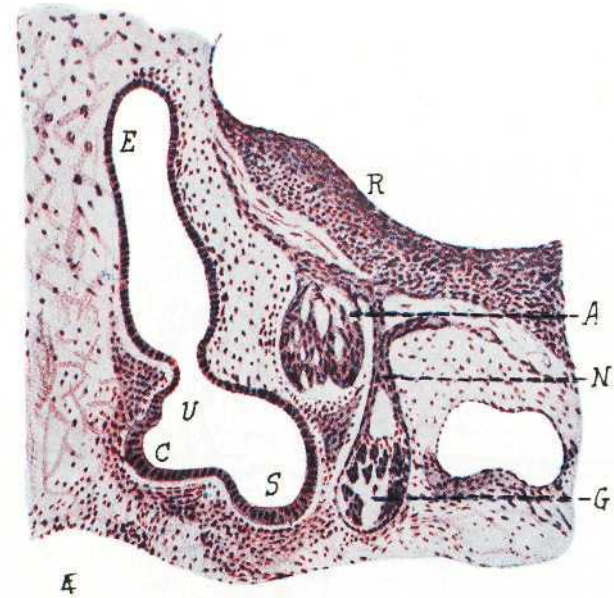


FIG. 35.—Corte microscópico en un momento de la formación del oído
 interno.

- A: Ganglio acústico de Scarpa.
- C: Rudimento del conducto semicircular lateral.
- E: Conducto endolinfático.
- G: Ganglio geniculado.
- N: Nervio interganglionar.
- R: Pared del rombencéfalo.
- S: Fondo del sáculo.
- U: Cavidad incipiente del utrículo.

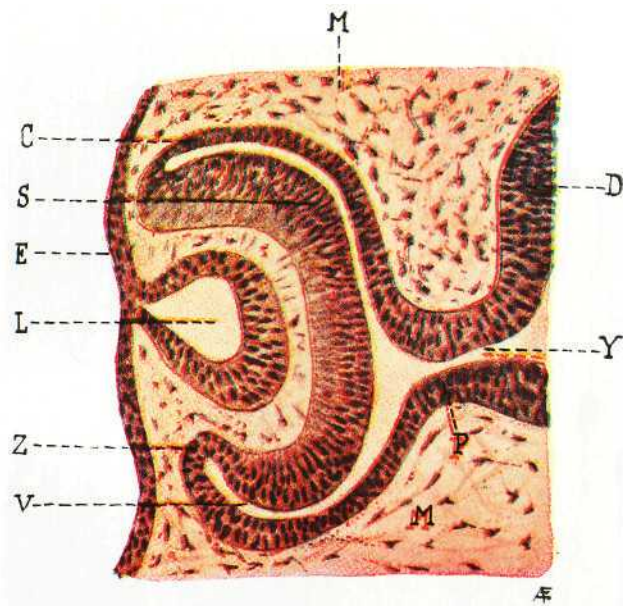


FIG. 36.—Desarrollo de la copa óptica y el cristalino. (Ojo en un embrión de tres semanas.)

- C: Capa pigmentaria.
- D: Pared del diencefalo.
- E: Epitelio de la córnea (ectodermo).
- L: Cristalino.
- M: Tejido conjuntivo (mesodermo), esbozo de la coroides y la esclerótica.
- P: Pedículo óptico.
- S: Membrana sensorial (futura retina).
- V: Ventriculo óptico.
- Y: Conducto óptico (futuro trayecto del nervio óptico).
- Z: Borde pupilar.

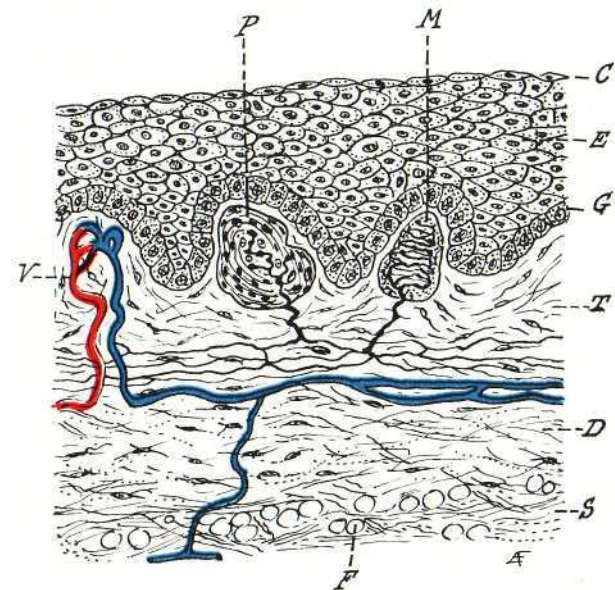


FIG. 38.—Corte semiesquemático de la piel en un embrión humano de 125 mm. (18.^a semana).

- C: Estrato córneo.
- D: Dermis o corion.
- E: Epidermis.
- F: Gotas de grasa de la capa elástica subdérmica.
- G: Estrato germinal o células de Malpighio con pigmento melánico.
- M: Corpúsculo táctil de Meissner.
- P: Corpúsculo senso-presivo de Pacini.
- S: Capa subdérmica.
- V: Papila vascular con una arteria y una vena de la red vascular del dermis.

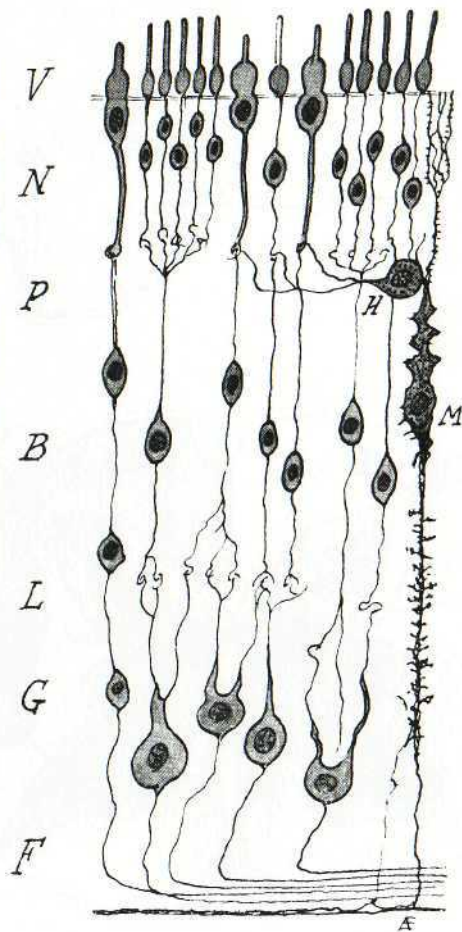
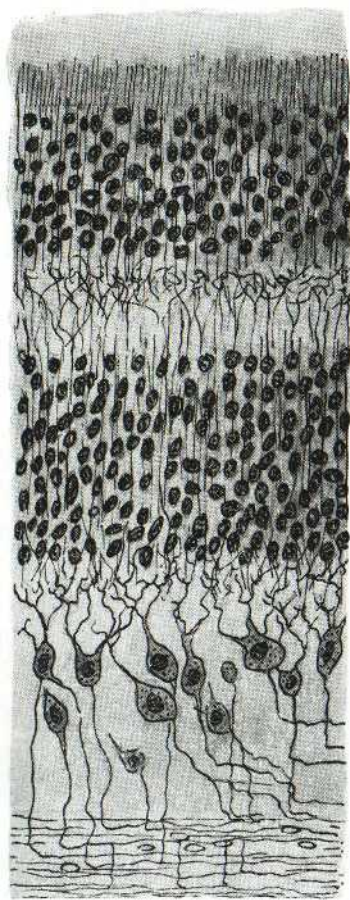


FIG. 37.—Desarrollo de la retina de un jeto de veintisiete semanas (250 mm.) y esquema que aclara las relaciones de sus células.

V: Capa de células sensoriales (conos y bastones) en la membrana limitante externa.

N: Capa nuclear con los núcleos de los conos y bastones.

P: Capa plexiforme externa.

B: Capa nuclear interna de células bipolares.

L: Capa plexiforme interna.

G: Capa de células ganglionares.

F: Capa de fibras nerviosas sobre la membrana limitante interna.

H: Célula horizontal.

M: Célula de Müller (imitado de Patten).

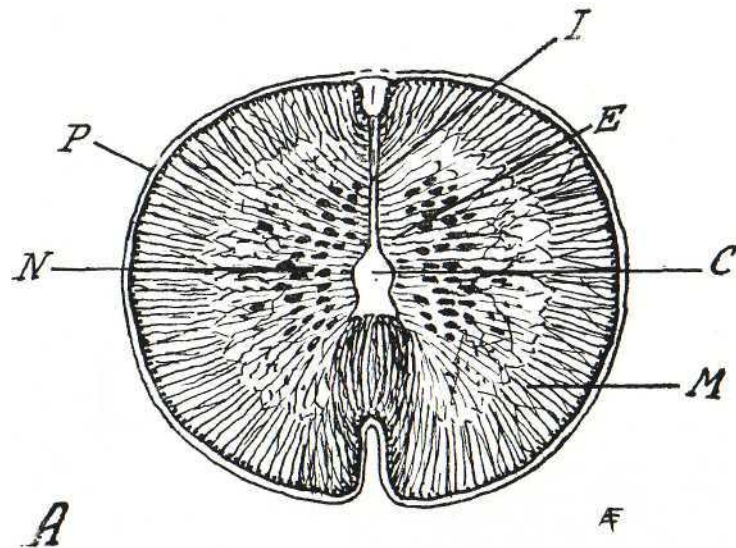
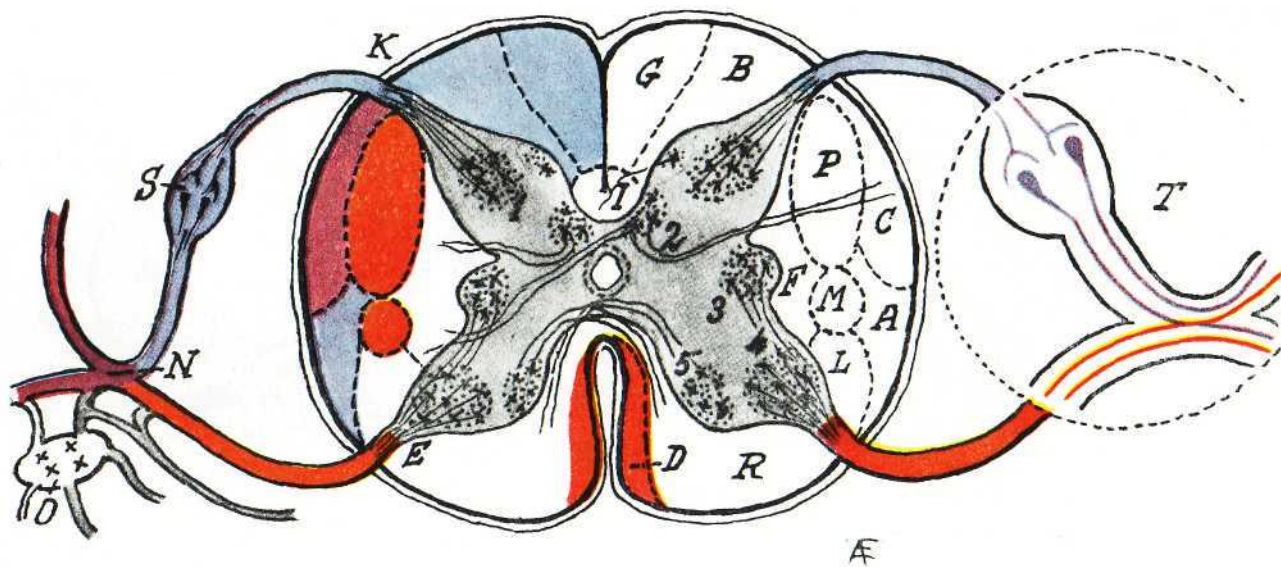


FIG. 39.—Desarrollo de la médula espinal.
A: Médula de un embrión humano de 44 mm.

C: Conducto del epéndimo.
E: Capa ependimal.
I: Membrana limitante interna.
M: Capa marginal.
N: Capa nuclear.
P: Membrana limitante externa.

B. Médula de un feto de término. (Esquema.)

A: Haz ascendente de Gowers (sensitivo cruzado).—B: Haz de Burdach (sensitivo).—C: Haz cerebeloso directo (sensitivo).—D: Haz piramidal motor directo.—E: Raíz anterior, motora, de la médula.—F: Haz lateral profundo (fibras comisurales de trayecto corto).—G: Haz de Goll (sensitivo directo).—í: Haz central del cordón posterior (comisurales largas).—K: Raíz posterior (sensitiva).—L: Haz restante del cordón lateral (comisurales longitudinales de trayecto corto).—M: Haz rubroespinal de Monakov (motor subconsciente).—N: Nervio espinal (formado por fibras de las dos astas).—O: Ganglio simpático catenarario (con sus «ramos comunicantes» blancos y grises).—P: Haz piramidal (motor cruzado).—R: Haz restante del cordón anterior (comisurales longitudinales de trayecto corto, para reflejos unilaterales).—S: Ganglio espinal.
T: Círculo en el que se representa aumentado el nervio espinal, para ver sus



fibras directas y cruzadas.
1: Columna gelatinosa de Rolando (células cordonales del cordón posterior-latctal).—2: Columna de Clarke (células cordonales; al haz cerebeloso directo).—3: Núcleo lateral (motoras y radiculares para el simpático. Solamente en la médula dorsal).—4: Núcleo antero-externo (células motoras).—5: Núcleo antero-interno (células radiculares motoras y comisurales).

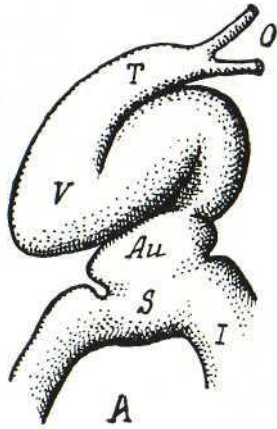
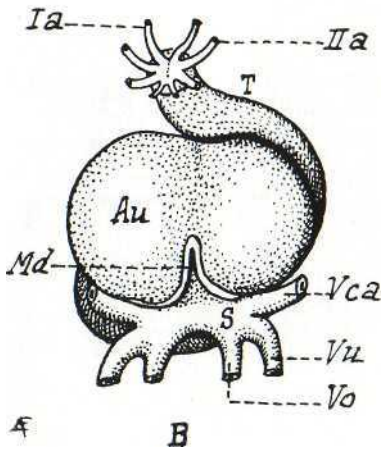


Fig. 40.—Desarrollo del corazón.

A: Doblez hacia arriba y atrás del tubo arterial para formar el ventrículo y dando lugar a la punta del corazón. (Embrión de dos semanas y 12 protovértebras.)

Au: Aurícula.—I: Vena vitelina. O: Aorta ventral.—S: Seno venoso.—T: Tronco arterioso.—V: Ventrículo.



B: Corazón de tres semanas y media (y 18 protovértebras).

Au: Aurícula.—Ia: Primer arco aórtico.—IIa: Segundo arco aórtico.—Md: Mesocardio dorsal.—S: Seno venoso.—Vca: Vena cardinal anterior.—Vo: Vena onfalomesentérica.—Vu: Vena umbilical. (La arteria pulmonar, invisible en esta figura, deriva del 6.º arco aórtico.)

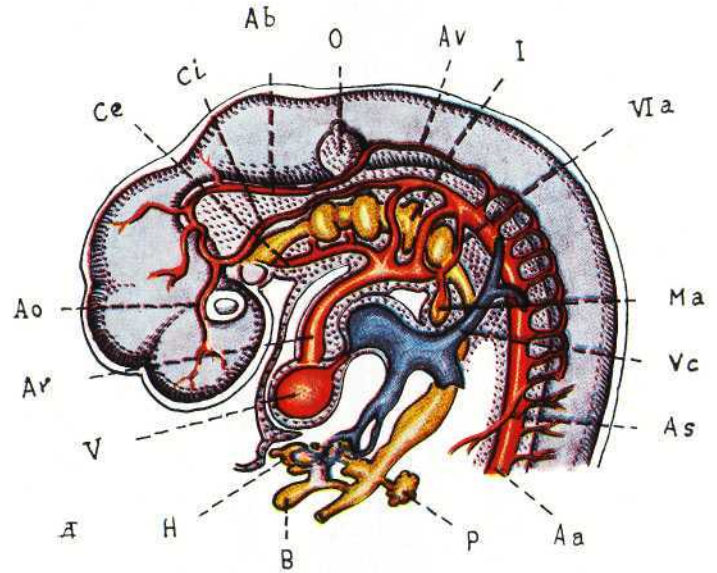


FIG. 41.—Momento del desarrollo de la aorta y de los arcos aórticos en un embrión humano de 6 mm. (aumentado 33 veces).

Aa: Aorta dorsal.
 Ab: Arteria basilar.
 Ao: Arteria oftálmica.
 Ar: Aorta ventral.
 As: Arteria subclavia.
 Av: Arteria vertebral.
 R: Vesícula biliar.
 Ce: Arteria carótida externa.
 Ci: Arteria carótida interna.
 H: Hígado.
 I: Tubo digestivo.
 Ma: Mamelón pulmonar con la arteria pulmonar incipiente.
 O: Vesícula acústica.
 P: Páncreas.
 V: Ventrículo cardíaco.
 Ve: Vena cardinal común.
 VIa: Sexto arco aórtico.

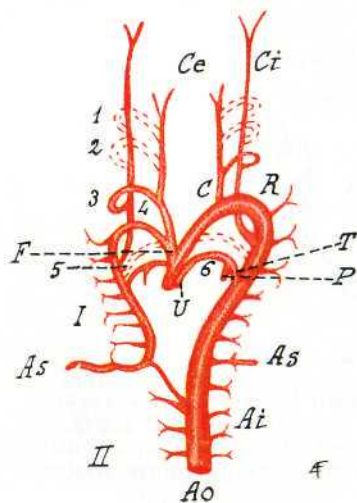
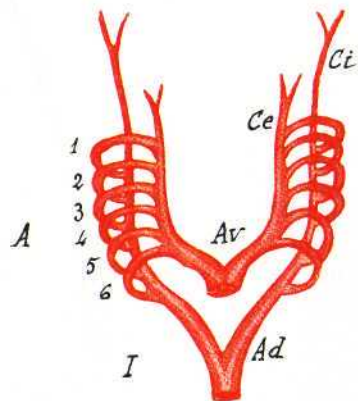


FIG. 42.—Desarrollo de los arcos aórticos en embriones de mamíferos. (Esquemas.)

X. A: Arcos aórticos (numerados).—Ad: Aorta dorsal.—Av: Aorta ventral.—Ce: Arteria carótida externa.—Ci: Arteria carótida interna.

II. (Los arcos aórticos se encuentran numerados como en la anterior.)—Ai: Arterias intercostales.—Ao: Aorta dorsal.—As: Arterias subclavias (der. e izq.).—C: Arteria carótida primitiva.—Ce: Arteria carótida externa.—Ci: Arteria carótida interna.—F: Tronco braquiocefálico.—I: Arterias intervertebrales cervicales.—P: Rama pulmonar del 6.º arco.—R: Cayado de la aorta.—T: Conducto arterioso (entre las arterias aorta y pulmonar).—U: Arteria pulmonar. (Los arcos aórticos 1.º, 2.º y 5.º quedan inutilizados y se atrófian.)

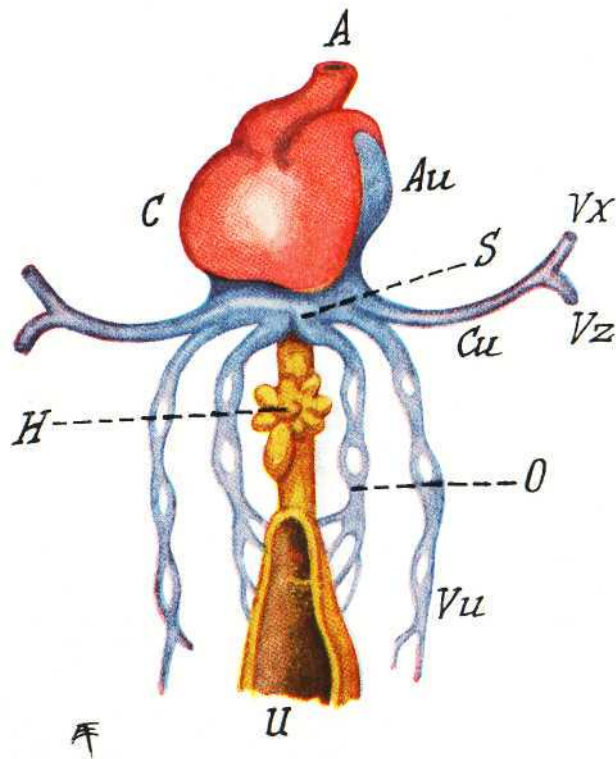


FIG. 43.—Sistema venoso primitivo en un embrión de cuatro semanas. (Esquema.)

A: Aorta.—Au: Aurícula.—C: Corazón.—Cu: Conducto de Cuvier.—H: Hígado.—O: Vena onfalomesentérica.—U: Vesícula umbilical.—Vu: Vena umbilical.—Vx: Vena cardinal anterior.—Vz: Vena catdinal posterior. (Obsérvese cómo las venas onfalomesentéricas tienden a establecer la circulación portal del hígado; y también véase la misma disposición venosa de perfil [y en azul] en la fig. 41).

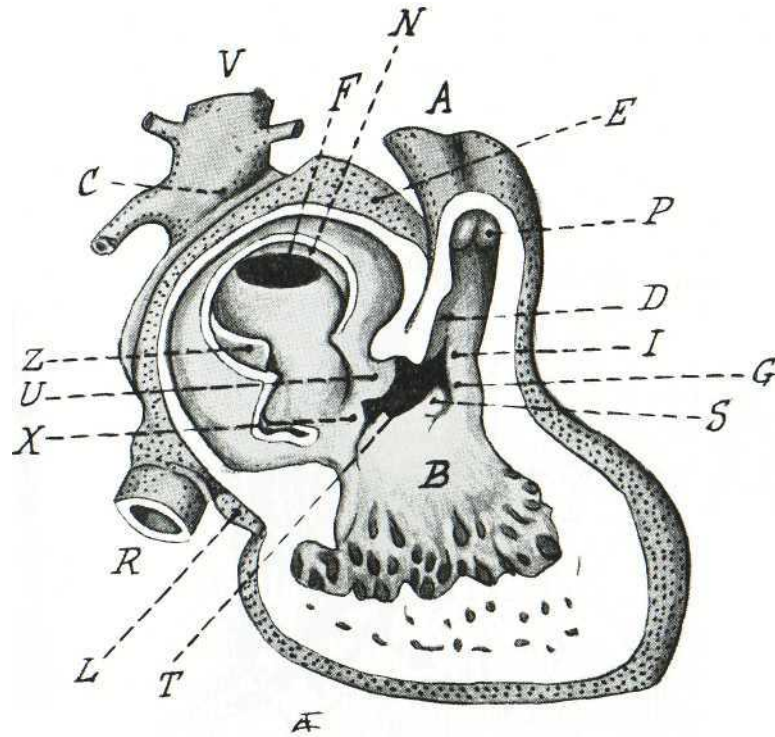


FIG. 44.—Desarrollo de los tabiques de las cavidades del corazón en un embrión de tres meses. (Corte descubriendo el ventrículo derecho.) (Kramer-Patten-Alfonso.)

A: Tronco arterioso, separándose la aorta (a la izquierda en el dibujo) y la pulmonar (a la derecha).—B: Ventrículo derecho.—C: Conducto derecho de Cuvier (vena cava superior).—D: Septo o tabique dextrodorsal del cono arterioso.—E: Aurícula derecha.—F: Segundo foramen interatrial en el «septum primo».—G: Surco siniestro-ventral del cono arterial.—I: Surco del cono del ventrículo izquierdo (se le ve haciendo bulto en el ventrículo derecho y dirigido hacia la aorta).—L: Conducto izquierdo de Cuvier en el surco atrio-ventricular.—N: Segundo tabique interauricular.—P: Válvulas pulmonares.—R: Vena cava inferior.—S: Tabique o septo interventricular.—T: Foramen interventricular.—U: Tubérculo del cojinete ventral atrio-ventricular.—V: Vena cardinal anterior.—X: Tubérculo del cojinete dorsal atrio-ventricular.—Z: Válvula venosa.

Surco siniestro-ventral del cono arterial.—I: Surco del cono del ventrículo izquierdo (se le ve haciendo bulto en el ventrículo derecho y dirigido hacia la aorta).—L: Conducto izquierdo de Cuvier en el surco atrio-ventricular.—N: Segundo tabique interauricular.—P: Válvulas pulmonares.—R: Vena cava inferior.—S: Tabique o septo interventricular.—T: Foramen interventricular.—U: Tubérculo del cojinete ventral atrio-ventricular.—V: Vena cardinal anterior.—X: Tubérculo del cojinete dorsal atrio-ventricular.—Z: Válvula venosa.

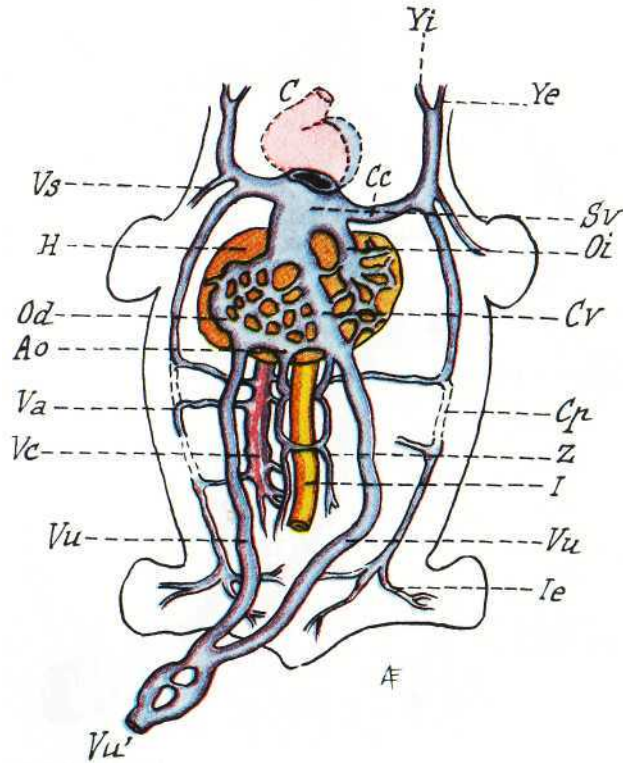


FIG. 45.—Evolución embrionaria del sistema de la vena cava inferior en un embrión de cerdo de 9 mm., que se corresponde con un embrión humano del comienzo de la sexta semana. (Esquema.)

- Ao: Anastomosis de las venas onfálicas.
 C: Corazón.
 Ce: Conducto venoso de Cuvier.
 Cp: Vena cardinal posterior en degeneración.
 Cv: Conducto venoso.
 H: Hígado.
 I: Tubo digestivo.
 Ie: Vena iliaca.
 Od: Vena onfalomesentérica derecha.
 Oi: Vena onfalomesentérica izquierda.
 Sv: Seno venoso.
 Va: Vena anastomótica subcardinal.
 Ve: Vena cava inferior.
 Vs: Vena subclavia.
 Vu: Venas umbilicales.
 Vu': Vena umbilical (sináptica).
 Ye: Vena yugular externa.
 Yi: Vena yugular interna.
 Z: Vena ázigos.

(La vena cava inferior, que reemplaza a las venas cardinales posteriores, es un vaso compuesto que toma forma gradualmente por el ensanche y alargamiento de los canales anastomóticos subcardinales de las primitivas venas cardinales en degeneración, que forma un *seno subcardinal* que más tarde origina la *vena cava inferior*, previa la unión de una dilatación *mesentérica*, otra *hepática* y otra *pos trena!*.)

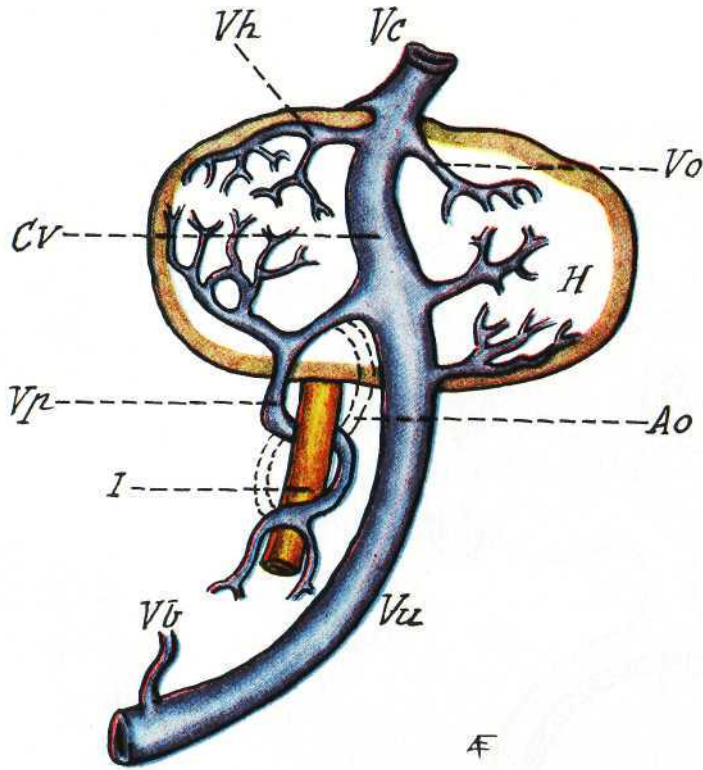


FIG. 46.—Desarrollo de la circulación portal hepática (en un embrión humano de siete semanas). (Esquema.)

Ao: Tronco original onfálico atrofiado.

Cv: Conducto venoso.

H: Hígado.

I: Tubo intestinal.

Vb: Vena umbilical derecha.

Ve: Vena cava inferior (o posterior).

Vh: Vena onfálica (hepática) derecha.

Ve: Vena onfálica (hepática) izquierda.

Vp: Vena porta.

Vu: Vena umbilical izquierda.

(La primitiva circulación venosa—de retorno—del circuito de la arteria vitelina (fig. 27) se hace por la vena vitelina de la vesícula umbilical, la cual se convierte en la vena principal y pareada onfalomesentérica, entrando en la parte posterior del seno venoso, bordeando el intestino y descansando sobre el hígado en formación. Las trabéculas del tejido hepático desgajan el tracto proximal de las onfalomesentéricas en una red venosa en el seno de la masa hepática. Al desaparecer la vesícula umbilical y crecer los intestinos,

desaparece necesariamente la porción onfálica de esas venas, pero los tractos mesentéricos persisten y se hacen más extensos. Los troncos originales onfalomesentéricos se transforman en -a vena porta impar, al formarse anastomosis transversas y abandonar uno de sus conductos originales. Las mutuas relaciones entre el intestino y la «vena porta» resultan de la inutilización del conducto cefálico izquierdo sustituido por la anastomosis medial y la unión del conducto caudal derecho a esta vena anastomótica.)

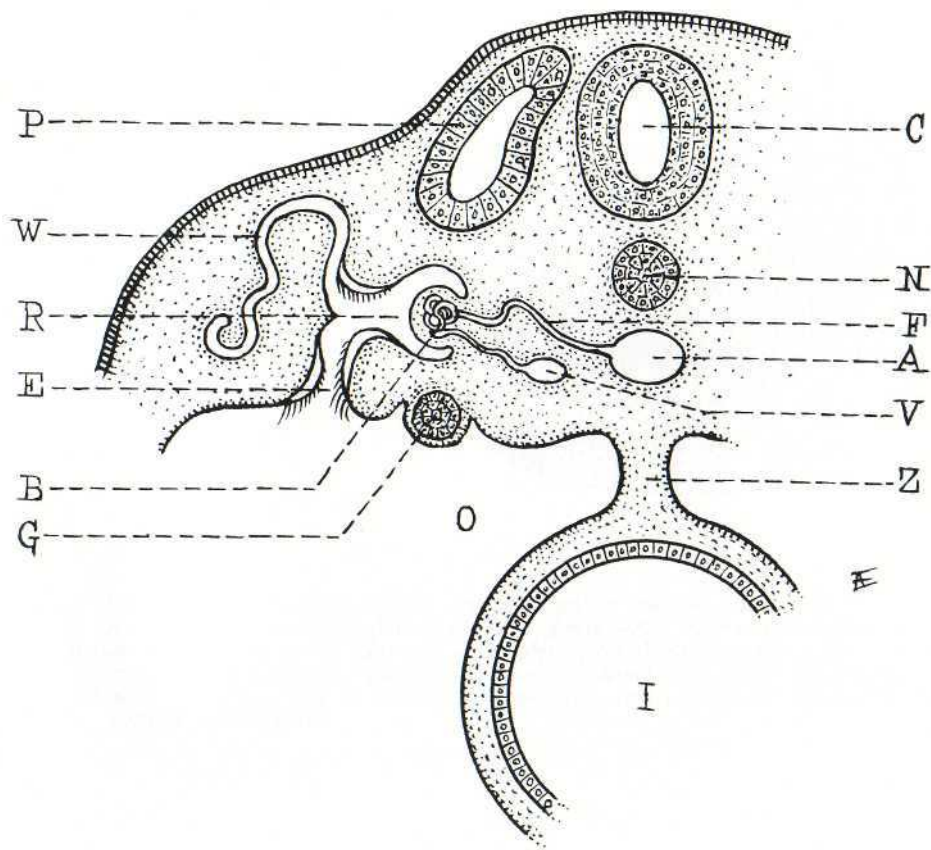


FIG. 47.—*Desarrollo embrionario del sistema uro-genital.* (Semiesquemático.)

A: Arteria aorta.—B: Glomérulo renal.—C: Conducto neural.—E: Embudo peritoneal que comunica con el nefrotoma.—G: Gónada.—I: Intestino.—N: Notocorda.—O: Celoma intraembrionario.—P: Protovértebra.—R: Capsula de Bowman del riñón.—F: Arteria renal que va de la aorta al glomérulo.—V: Vena renal.—W: Conducto de Wolff.—Z: Mesenterio dorsal.

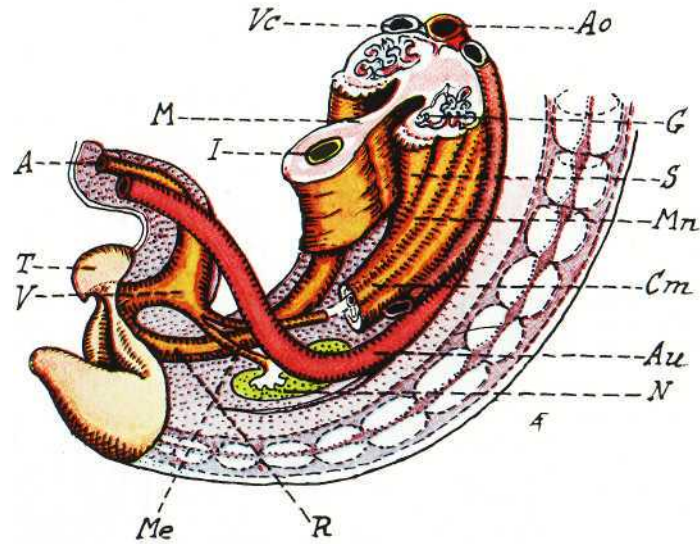


Fig. 48.—Evolución del aparato uro-genital en un embrión humano de 13 mm. o seis semanas. (Esquema.)

A: Pedículo y conducto alantoideo.—Ao: Aorta.—Au: Arteria umbilical.—Cm: Conducto mesonéfrico.—G: Glomérulos y tubos urinarios del mesonefros.—I: Intestino.—M: Mesenterio dorsal primario.—Me: Conducto metanéfrico (uréter).—Mn: Mesonefros.—N: Metanefros o tejido renal.—R: Intestino recto.—S: Glándula sexual.—T: Tubérculo genital.—V: Vejiga (confluyendo con el recto en la «cloaca»). (El «pronefros» de estructura transitoria y nunca activo en los mamíferos, no ha sido representado en la parte superior de la columna nefrostómica.)

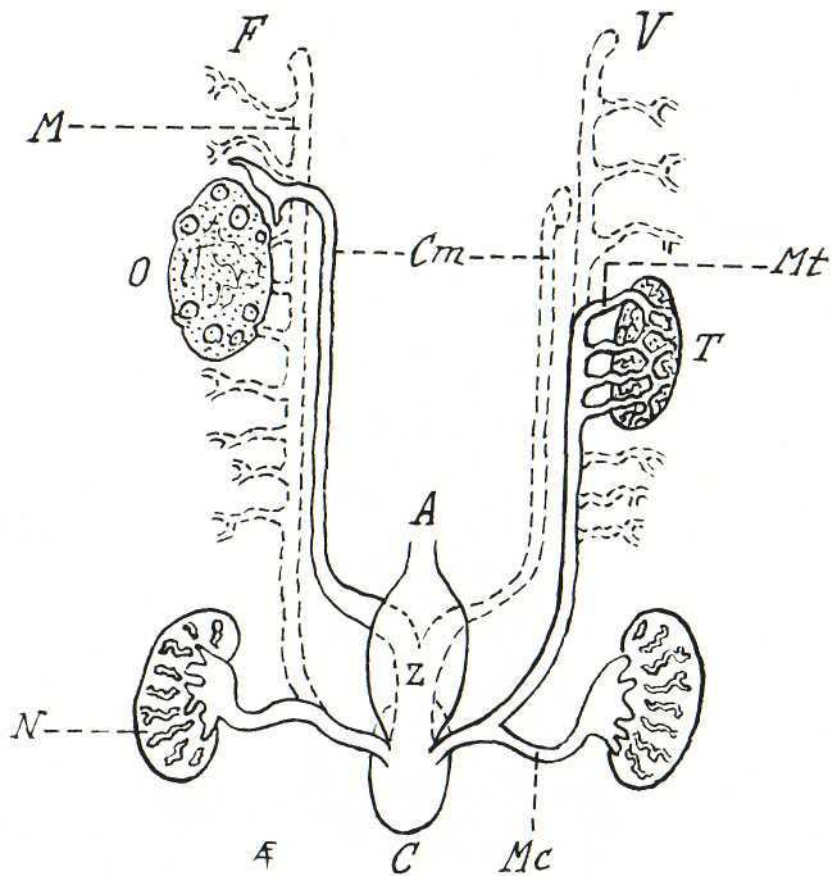


FIG. 49.—*Desarrollo de los órganos genito-uritarios* en un embrión de siete semanas (imitado de Patten). (Esquema.)

- A: Vesícula alantoides.
- C: Cloaca.
- Cm: Conducto de Müller.
- F: Disposición femenina.
- M: Conducto y túbulos mesonéfricos en degeneración.
- Me: Conducto metanéfrico (uréter).
- Mt: Túbulos mesonéfricos.
- N: Túbulos metanéfricos.
- O: Ovario.
- T: Testículo.
- V: Disposición masculina.
- Z: Tubo uterino y vaginal.

(Al establecerse el «metanefros» o «riñon permanente», el mesonefros empieza a degenerar, excepto aquella parte que se apropia el testículo como sistema conductor y excretor.)

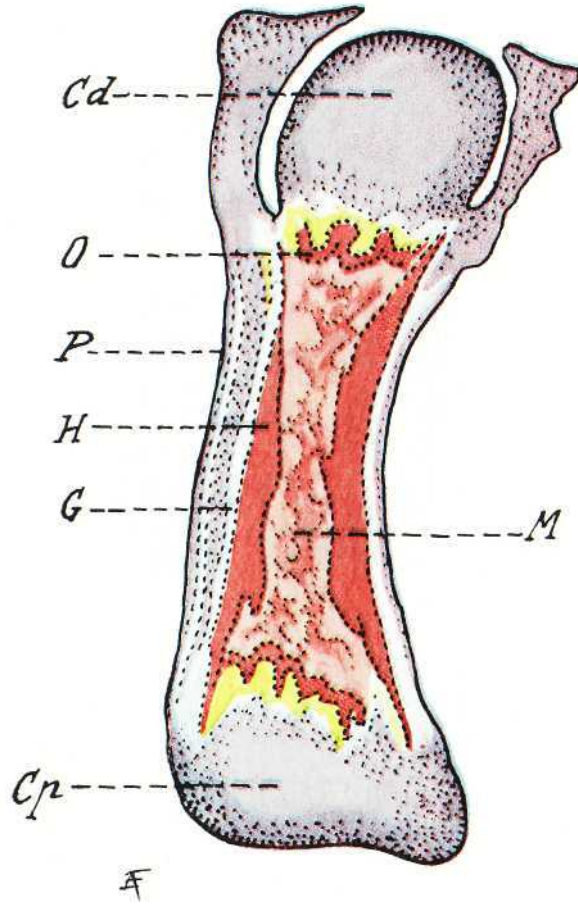


FIG. 50.—Falange proximal de un icio humano de anco meses (imitado de Rauber-Kopsch).

- Cd: Cartílago epifisario distal.
- Cp: Cartílago epifisario proximal.
- G: Capa osteogénica.
- H; Hueso subperióstico.
- M: Medula ósea primitiva.
- O: Zona osteogénica epifisaria.
- P: Periosteo.

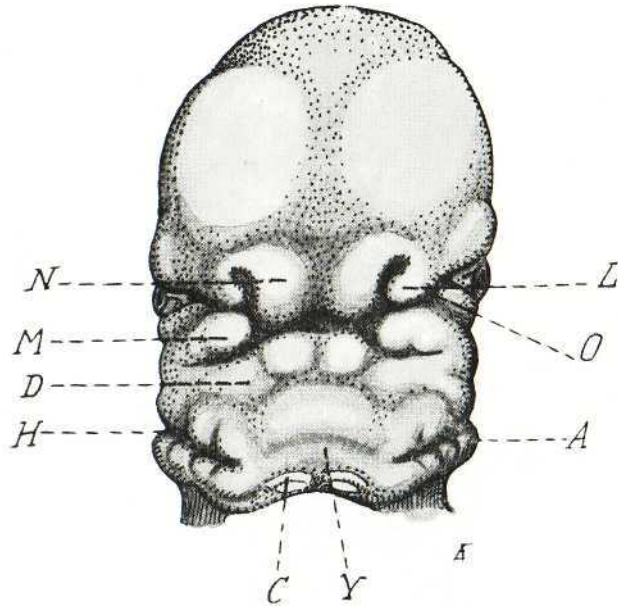


FIG. 51.—Cabeza y cara del embrión humano de seis semanas (12 tasa).

- A: Mamelón del oído externo.
- C: Cartílagos laríngeos.
- D: Mandíbula.
- H: Hendidura hiomandibular.
- L: Mamelón nasal lateral.
- M: Proceso maxilar.
- N: Mamelón nasal medio.
- O: Surco óptico-nasal.
- Y: Hueso hioides .

La cara se forma por mamelones y estructuras que brotan alrededor del «estomodeum» o boca primitiva, en la cuarta semana. En su zona frontal aparecen la prominencia frontal, los mamelones nasales y los maxilares, que dan lugar a la nariz, el maxilar y el labio superiores. En su zona caudal se desarrollan el arco de la mandíbula, que dan lugar a las estructuras correspondientes.

originalmente duplo, y el arco hioideo (encima del tercer arco branquial), que dan lugar a las estructuras correspondientes. En la sexta semana, la formación de la cabeza, cara y cuello presentan el aspecto que muestra la figura. En la octava semana (28 mm.) los mamelones faciales hállanse ya soldados, los ojos han tomado la posición frontal y la oreja se ha desarrollado en posición inferior, entre las mandíbulas y el cuello.

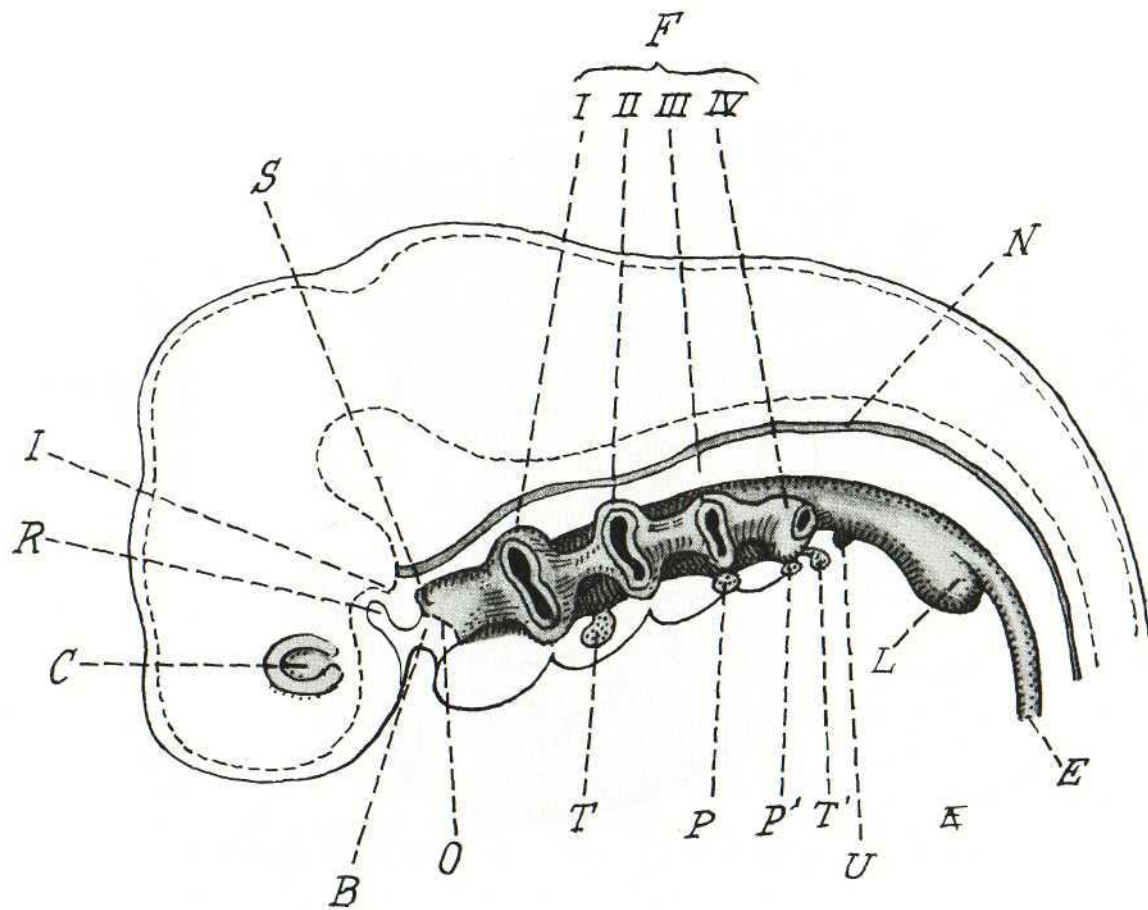
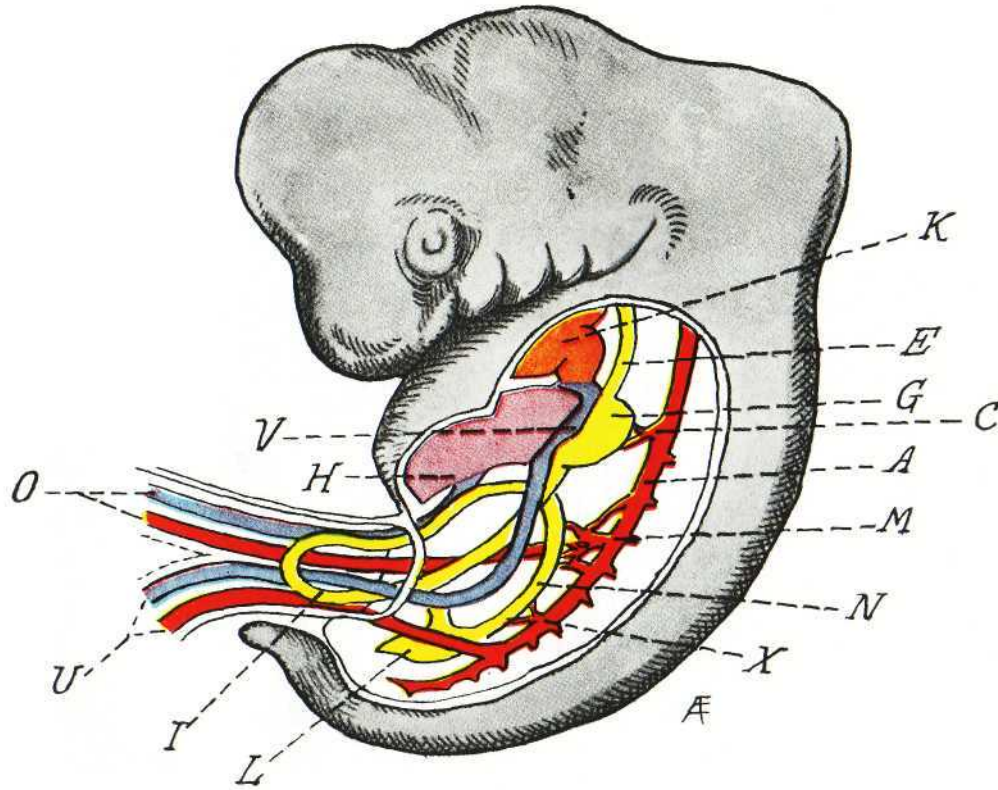


FIG. 52.—Bolsas faríngeas de un embrión humano de cuatro semanas (4 mm.) (Esquema.)

B: Estomodeum o «boca primitiva».—C: Copa óptica.—E: Esófago.—F: Bolsas faríngeas.—I: Proceso del «infundibulum».—L: Mamelón laringo-traqueal.—N: Noto corda.—O: Membrana oral.—P: Mamelón paratiroideo de la tercera bolsa.—P' Mamelón paratiroideo de la IV bolsa.—R: Bolsa de Rathke (hipófisis). (Ver lámina III.)—S: Bolsa de Seessel.—T: Mamelón tiroideo principal.—T' Mamelón túnico.—U: Corpúsculo post-branquial.



Fu., 53.—*Desarrollo del tubo digestivo en un embrión humano de 10 mm.. (Esquema.)*

A: Aorta.—C: Tronco celiaco.
 E: Esófago.—G: Estómago.—H: Hígado.—I: Intestino (Asa intestinal que hace «hernia» en el celoma extraembrionario de la vesícula umbilical). — K: Corazón. — L: Cloaca.—M: Arteria mesentérica superior.—N: Tubo intestinal.—O: Vasos onfálicos.—U: Vasos umbilicales.—V: Seno venoso.—X: Arteria mesentérica inferior. (Complétese la idea que suscita esta figura con la observación de la figura 26.)

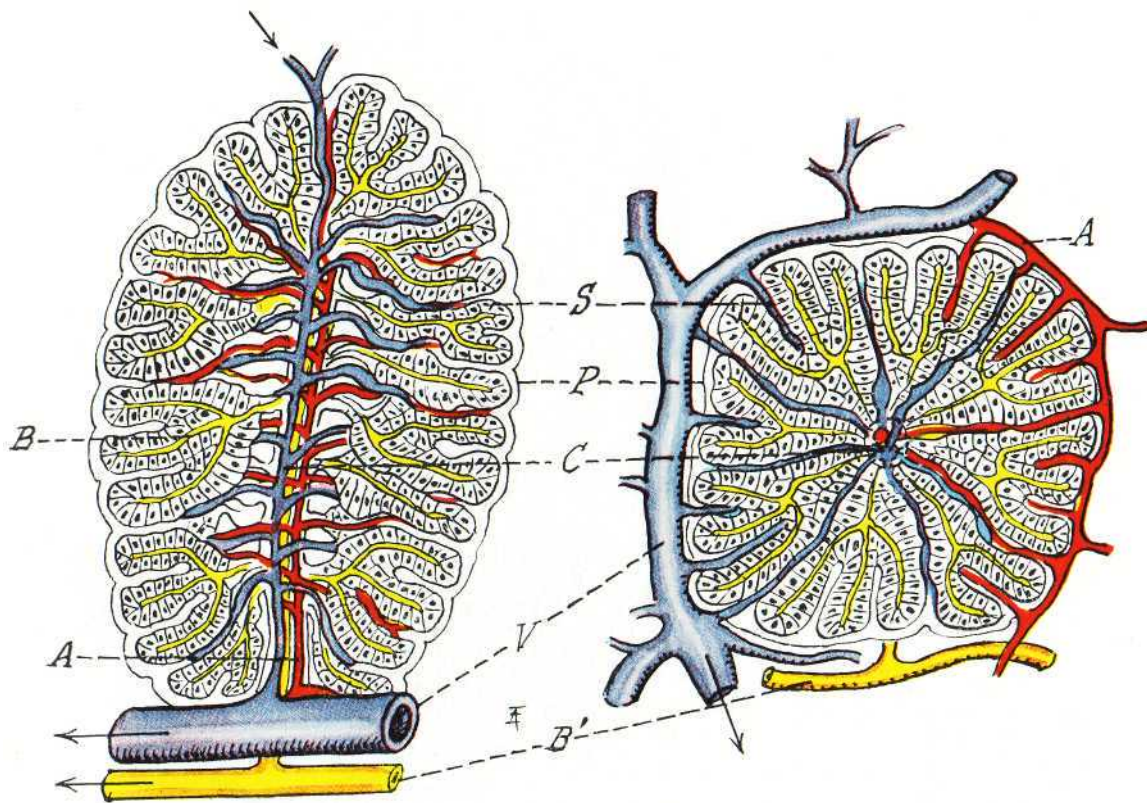


FIG. 54.—Cortes sagital y transversal de un lobulillo hepático glandular. (Semiesquemático.)

A: Rama de la arteria hepática (aférente).—B: Conductillo biliar secretor.—B' Conducto colector de la bilis y conductor de ésta hacia la vesícula biliar.—C. Ramo venoso central (aférente, de la vena porta). P: Cápsula conjuntiva del lobulillo.—S: Venilla sinusoide (ramificación intralobular de la porta).—V: Vena sublobular eferente, colectora de las venas sinusoides, que confluye en las venas hepáticas que, a su vez, desaguan en la vena cava inferior.

En el conducto central del lobulillo, como puede observarse, se alojan el ramo de la arteria hepática (que nutre las células secretoras); el ramo de la vena porta (que aporta las sustancias nutritivas procedentes del intestino) y el conducto secretor de la bilis que desemboca en el conducto biliar interlobular.

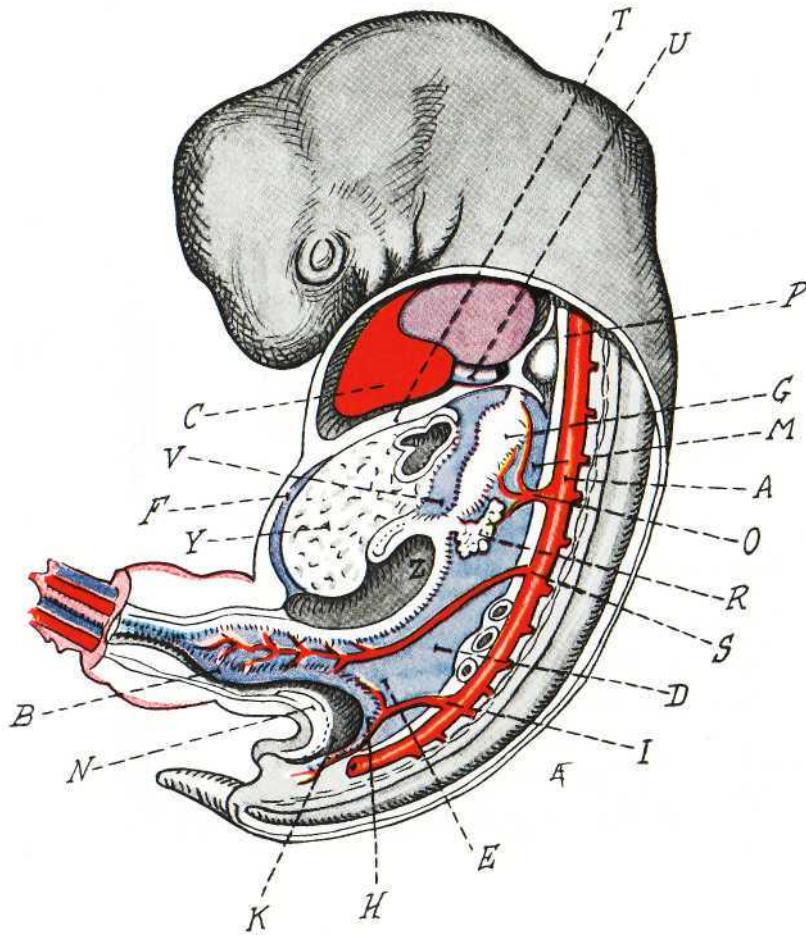


FIG. 55.—*Disposición de los mesenterios en un embrión de seis semanas.* (Dibujo de Patten modificado.) (Esquema.)

A: Arteria aorta.—B: Intestino ciego.—C: Corazón.—D: Mesenterio dorsal.—E: Mesocolon.—F: Ligamento falciforme. G: Estómago.—H: Colon.—I: Arteria mesentérica inferior. K: Cloaca.—M: Mesogastrio dorsal.—N: Alantoides.—O: Tronco celiaco.—P: Pliège pleuro-pericárdico.—R: Páncreas. S: Arteria mesentérica superior.—T: Septo transversal.—U: Conducto izquierdo de Cuvier.—V: Mesogastrio ventral.—Y: Hígado.—Z: Gran omento. (Las membranas mesentéricas han sido teñidas en azul y los vasos arteriales en rojo.) (Como en la fig. 53, el intestino hace «hernia» en la vesícula umbilical, entre los vasos onfálicos y umbilicales.)

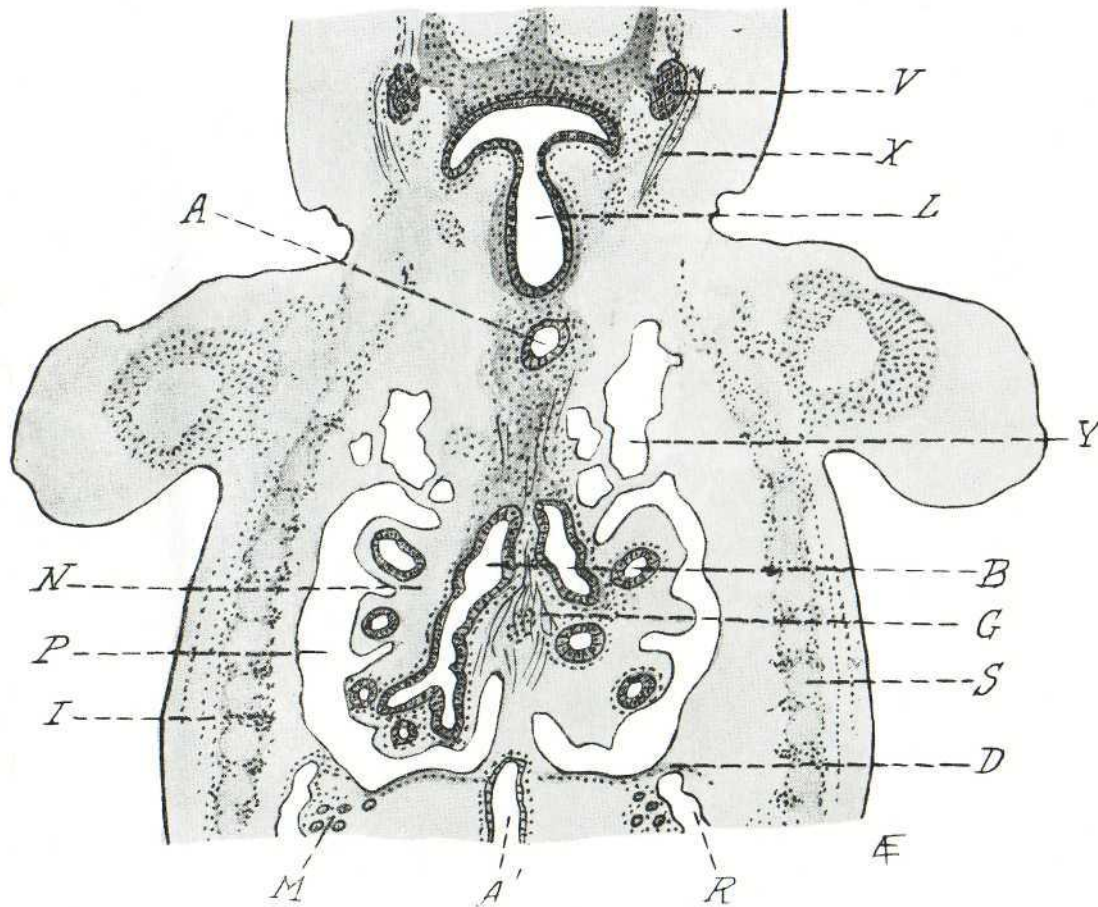


FIG. 56.—Corte sagital postero-lateral mostrando el desarrollo del aparato respiratorio en un embrión humano de 14 mm. (Semi-esquemático.)

A: Aorta.—A': Aorta dorsal.—B: Bronquios.—D: Diafragma.—G: Plexo esofágico del nervio «vago».—I: Nervio intercostal.—L: Cavidad laringo-traqueal.—M: Túbulos del mesonefros.—N: Pulmón incipiente.—P: Cavidad &. la pleura.—R: Cavidad peritoneal.—S: Costilla.—V: Ganglio nudoso del nervio pneumogástrico.—X: Fibras viscerales del pneumogástrico o «vago».—Y: Vena yugular interna. (De Anderson-Patten, modificado.)

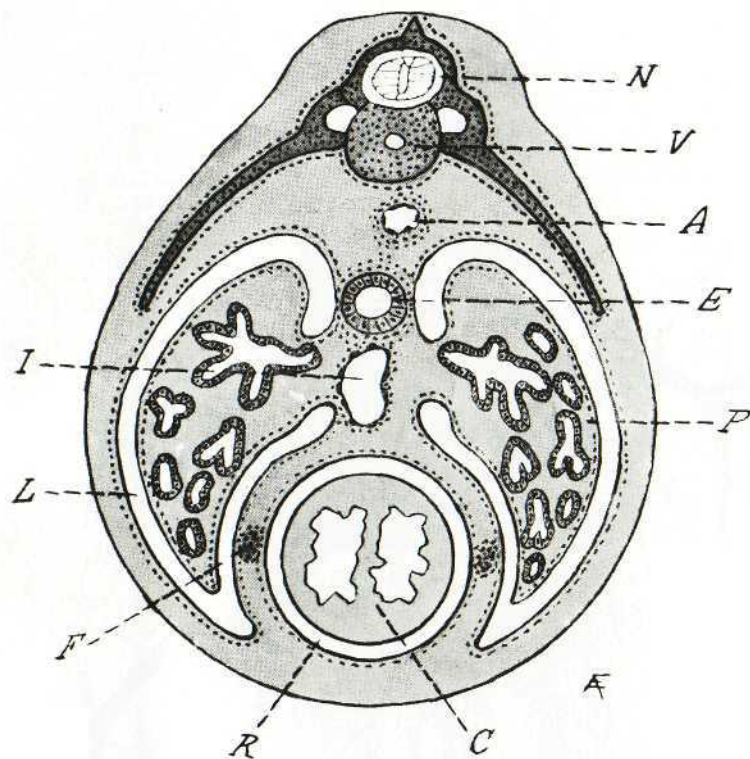


FIG. 57.—Desarrollo de las pleuras en un embrión humano de nueve semanas (40 mm.). (Esquema.)

(Repásense las figuras 14, 16 y 18 para recordar las primeras fases de la aparición del celoma y la cavidad pleuroperitoneal.)

A: Aorta.—C: Corazón.—E: Esófago.—F: Nervio frénico (o del diafragma).—I: Vena cava inferior.—L: Cavidad de la pleura.—N: Tubo neural. P: Pulmón con sus bronquios en formación.—R: Cavidad pericárdica (separada ya de la pleural, con la que estuvo unida).—V: Vértebra con sus costillas cartilaginosas, en crecimiento y osificación.

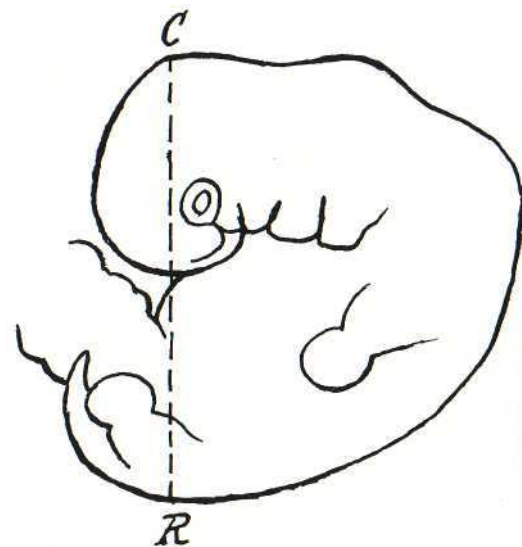


FIG. 58.—"Diagrama que muestra la medida del embrión por la fórmula C-R (coronilla-rabadilla).

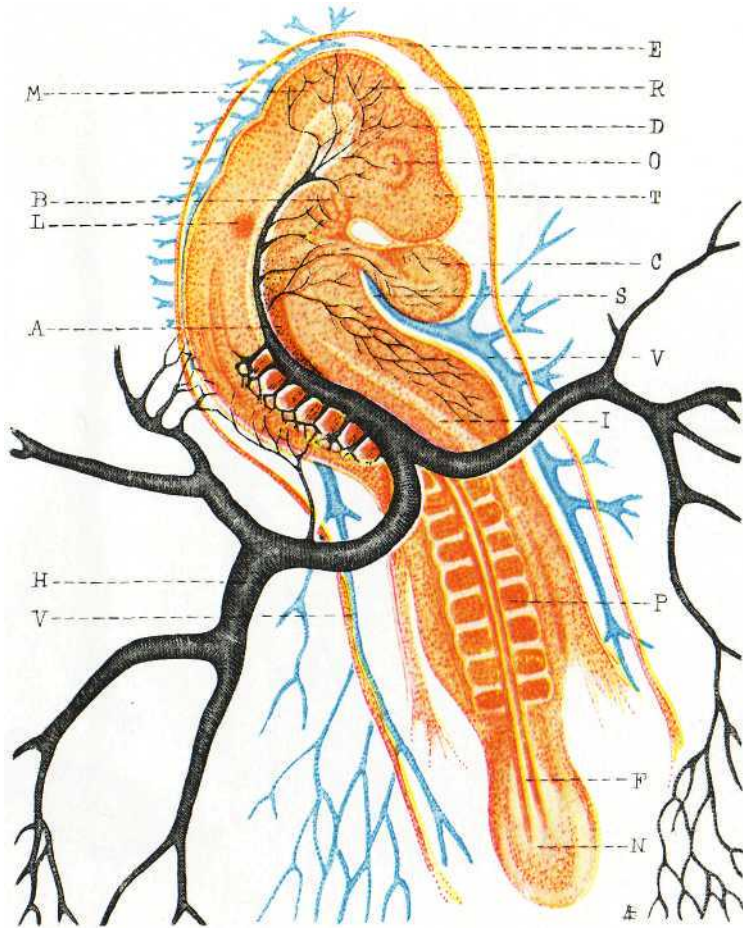


LÁMINA I.—Circulación sanguínea del embrión de pollo de 48 horas tomada del natural.—(Los vasos sanguíneos han sido inyectados para que puedan destacarse. El embrión ha sido teñido con eosina. El dibujo se ha interpretado a tres tintas, representando cortadas las ramificaciones arteriales y venosas para evitar confusión.)

- A: Arteria aorta.
- B: Hendiduras branquiales.
- C: Corazón (ventrículo).
- D: Diencéfalo.
- E: Ectodermo.
- F: Conducto neural.
- I: Arteria vitelina (que nace de la aorta).
- I: Canal digestivo.
- L: Mancha auditiva (oído).
- M: Metencéfalo.
- N- Neuroporo inferior.
- O: Vesícula óptica (ojo).
- P: Vértebras.
- R: Mesencéfalo.
- S: Seno venoso (aurícula del corazón).
- T: Telencéfalo (hemisferios cerebrales).
- V: Vena vitelina (que desemboca en la aurícula del corazón!).

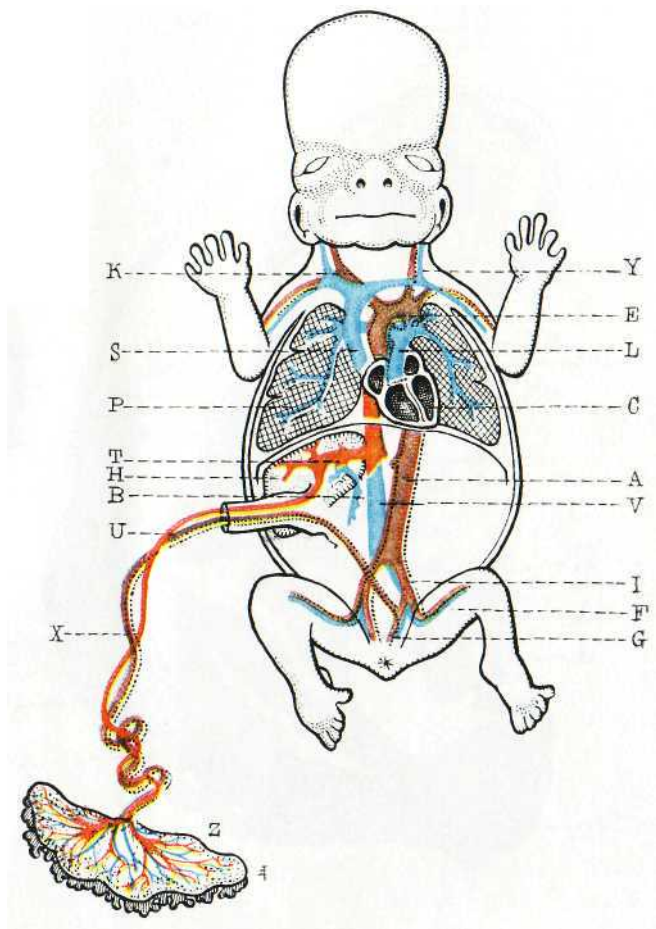


LÁMINA II.—*Circulación secundaria del feto humano de ocho semanas.* (Scmiesquemática.)

A; Arteria aorta abdominal.

B: Vena porta, cortada.

C: Corazón.

E' Cayado de la aorta (nótese su comunicación con la arteria pulmonar por el «conducto arterioso»).

F: Arteria y vena femorales.

C: Arteria hipogástrica (de la cual parte la arteria umbilical).

H: Hígado.

J: Arteria iliaca izquierda.

K: Arteria carótida primitiva.

L: Arteria pulmonar.

P: Pulmón.

S: Vena cava superior.

T: Venas hepáticas.

U: Vena umbilical.

V: Vena cava inferior.

X: Arteria umbilical (que nace en la arteria hipogástrica o «ilíaca interna»).

Y: Vena yugular izquierda.

Z: Placenta.

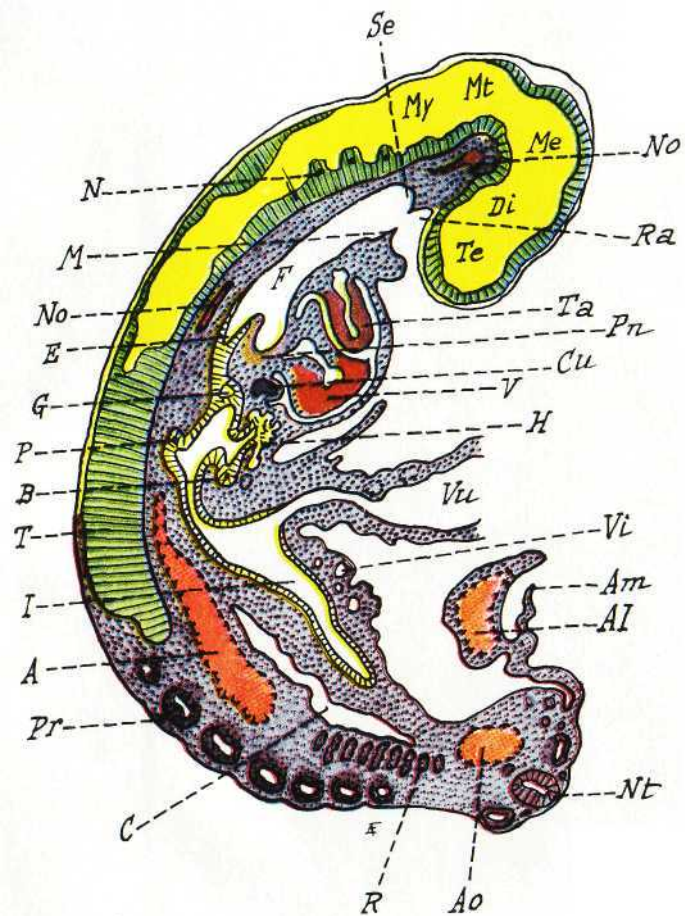


LÁMINA III.—Mapa embrionario sobre un embrión de mamífero de cinco milímetros y medio, como resumen de las principales estructuras y su localización. (Esquema.)

- Ao: Aorta dorsal.—Al: Arteria alantoidea.—Am: Amnios seccionado.
 - B: Vesícula biliar.
 - C: Celoma.—Cu: Conductos de Cuvier (vena cardinal común).
 - Di: Diencefalo.
 - E: Esófago.
 - F: Faringe.
 - G: Estómago.
 - H: Hígado.
 - I: Intestino.
 - M: Membrana oral rota.—Me: Mesencéfalo.—Mt: Metencéfalo.—My: Mielencéfalo.
 - N: Neurómeros del mielencéfalo.—No: Notocorda.—Nt: Tubo neural.
 - P: Páncreas.—Pn: Mamelón pulmonar.—Pr: Protovértebras.
 - R: Mesonefros.—Ra: Bolsa de Rathke (hipófisis).
 - Se: Bolsa de Seessel (divertículo bucal posterior sin importancia estructural).
 - T: Tubo neural.—Ta: Tronco arterioso.
 - V: Ventrículo del corazón.—Vi: Vasos vitelinos.—Vu: Vesícula umbilical.
- (La incurvación de la cola del embrión presenta en plano frontal la aorta, las últimas protovértebras y el tubo neural, a pesar de tratarse de un corte sagital del organismo incipiente.)