

Tema 31. La reproducción asexual y la reproducción sexual. Genética del sexo. Gametogénesis. Fecundación y desarrollo embrionario en metazoos. Ciclos biológicos.

SUMARIO

31.1. Concepto de reproducción.

31.2. Reproducción asexual o vegetativa

31.2.1. Bipartición.

31.2.2. Gemación.

31.2.3. Escisión.

31.2.4. Poliembrionía.

31.2.5. Fragmentación.

31.2.6. Esporulación.

31.3. Reproducción sexual:

31.3.1. Importancia biológica desde el punto de vista evolutivo.

31.3.2. Individuos Unisexuales y Hermafroditas.

31.3.3. Reproducción cariogámica: Conjugación y Autogamia. (OPCIONAL) Tema 34.

31.3.4. Reproducción somatogámica. Basidiomicetos.(OPCIONAL). TEMA 35

31.3.5. Reproducción Gametángica. Zigo y Ascomicetos.(OPCIONAL) Tema 35

31.4. Determinación genética del sexo

31.4.1. Determinación del sexo por cromosomas sexuales

31.5. Reproducción gamética:

31.5.1. La reproducción en los animales (Merogamia).

a) Estructura del espermatozoide.

b) Estructura del óvulo:

c) Gametogénesis animal:

c.1) Espermatogénesis. Consta de las siguientes fase:

c.2) Ovogénesis. En ellas se pueden distinguir las siguientes fases:

31.5.2. Fecundación.

31.5.3. Fertilización y anfimixis.

31.5.4. La reproducción en Espermáfitas. (Opcional Tema 38).

31.6. El desarrollo embrionario de los Metazoos.

31.6.1. Tipos de huevos según la cantidad y distribución del vitelo.

31.6.2. Segmentación:

31.6.3. Gastrulación:

31.6.4. Organogénesis.

31.6.5. Anexos embrionarios:

31.6.6. El desarrollo postembrionario. Metamorfosis (OPCIONAL Tema 41)

31.7. Los ciclos biológicos

31.7.1. Ciclo biológico diplonte: meiosis gametogénica

31.7.2. Ciclo biológico haplonte: meiosis zigótica

31.7.3. Ciclo biológico diplohaplonte: meiosis esporogénica

31.1. Concepto de reproducción.

La reproducción o la capacidad de reproducción es el fenómeno mediante el cual los individuos existentes engendran o pueden engendrar nuevos individuos. Es una característica común a todos los seres vivos y tiene como objeto la perpetuación de la especie. Aunque el proceso de reproducción puede llevarse a cabo de varias formas, todas ellas poseen un hecho común: del organismo progenitor se separa una información específica, que controla el desarrollo del nuevo individuo. Los mecanismos de copia del ADN y los procesos que permiten la construcción de nuevos individuos a partir del ADN, constituyen los procesos básicos de la reproducción.

En la naturaleza existen mecanismos reproductores que van desde el simple proceso que puede observarse en los virus, hasta los complicados ciclos biológicos que se dan en muchos tipos de animales y plantas. Pese a ello, fundamentalmente, existen dos tipos de reproducción: la sexual y la asexual. En la asexual, un único organismo produce copias de sí mismo, mientras que en la sexual son dos los organismos que aportan características a los descendientes, de modo que estos pueden presentar combinaciones de caracteres nuevos y únicos.

La sexualidad y la reproducción son dos procesos con objetivos diferentes. La reproducción tiene por objeto producir descendientes que sean copias genéticas de los progenitores, mientras que los procesos sexuales tienen como fin el intercambio de material genético entre dos individuos.

31.2. Reproducción asexual o vegetativa

Se realiza sin gametos (células haploides que se forman mediante meiosis). En este tipo de procesos sólo intervienen procesos mitóticos. Los nuevos individuos son idénticos al progenitor y pueden surgir a partir de un fragmento de él o a partir de una sola célula.

Las ventajas adaptativas de estos procesos radica en que, en condiciones favorables, tan sólo se necesita un individuo para producir una gran cantidad de descendientes, en los que se mantienen fielmente las características del progenitor. Además, salvo en algún caso, no son necesarios procesos especialmente complejos para formar unidades reproductoras, a diferencia de lo que ocurre en la reproducción sexual.

Está muy extendida entre los diferentes seres vivos, independientemente de que, estos, puedan reproducirse sexualmente. Es un buen medio de dispersión, en cuanto que basta un solo organismo, capaz de formar, por ejemplo, miles de esporas sin precisar complicados procesos de apareamiento. Todo esto representa una gran ventaja para los organismos sedentarios (algunos Moneras, Protoctistas de vida fija, Metáfitas y algunos Metazoos poco evolucionados).

Existen varias modalidades de reproducción asexual, entre las que cabe citar las siguientes:

31.2.1. Bipartición.

Muy frecuente en los Protistas (Protoctistas). La unidad reproductora está constituida por la célula completa y la reproducción se lleva a cabo por división celular.

La **Pluripartición** también mediante divisiones sucesivas de la célula madre se originan múltiples células. Un ejemplo es el Plasmodium.

31.2.2. Gemación.

Se da en organismos unicelulares (levaduras) y pluricelulares (Poríferos y Celentéreos). Los nuevos individuos se forman a partir de **yemas** pluricelulares o las constituidas por una porción del protoplasma celular (las dos células hijas difieren notablemente de tamaño) que se originan en el cuerpo del progenitor. Las yemas pueden separarse o no de cuerpo del progenitor, en este segundo caso forman colonias. Un ejemplo es la estolonización de los Celentéreos.

31.2.3. Escisión.

Consiste en la división longitudinal o transversal de un organismo en dos o más fragmentos, que se transformarán en nuevos individuos. En Los Escifoos, la escisión (**estrobilación**) es múltiple, dando lugar a **éfiras** (fragmentos), que se convierten en medusas. Cuando previamente a la escisión se forman órganos del futuro individuo mediante un proceso de regeneración, se habla de **paratomía**. Cuando esta regeneración se produce después de la escisión, se habla de **arquitomía**. Estos procesos se dan en Poliquetos como el Nereis. También se dan en muchas algas filamentosas, algunas Briófitas, celentéreos (anémona de mar), equinodermos, etc.

Para algunos autores se puede hablar de **reproducción regenerativa o regeneración** cuando la escisión no es espontánea, sino por lesión (trozos de lombriz o de estrella de mar regeneran un animal completo). Los organismos progenitores también son capaces de reponer las partes perdidas.

31.2.4. Poliembrionía.

En realidad se trata de una modalidad especial de la escisión, se produce en muchos insectos y aún en mamíferos (armandillo) y que consiste en que los embriones durante las primeras fases de su desarrollo se fragmentan en varias porciones, cada una de las cuales originará un individuo completo.

31.2.5. Fragmentación.

Representa en los vegetales lo que la escisión en los animales (algunos autores la incluyen dentro de la escisión). Existen las siguientes modalidades:

- **Estolones:** Son ramas laterales, alguna de cuyas yemas echan raíces y originan al desarrollarse, un individuo independiente. Ej. las fresas.
- **Rizomas:** Son tallos subterráneos, cuyas yemas (situadas en las axilas de las hojas transformadas en forma de escamas), se convierten en tallos aéreos que echan raíces por su cuenta. Ej. Lirio, gramíneas.
- **Tubérculos:** Son porciones de rizoma, abultadas, llenas de sustancias de reserva, que se hacen independientes cuando la planta madre muere. Posee yemas ("ojos"). que se desarrollarán y darán una nueva planta. Ej. patata, chufa, etc.
- **Bulbos:** Son yemas subterráneas de gran volumen, al desarrollarse mucho sus hojas que almacenan sustancias de reserva. Ej. Cebolla, ajo, tulipán, etc.

31.2.6. Esporulación.

Se realiza mediante una sola célula producida por mitosis sucesivas del núcleo de una célula materna; posteriormente, cada núcleo hijo se rodea de una pequeña porción de citoplasma y se aísla mediante una membrana en el interior de la célula madre que puede liberarlas al exterior al romperse su membrana. Esta célula se llama **agámica**, o **mitospora**, para distinguirla de las esporas sexuales, es decir, producidas por meiosis. Se da por ejemplo en micobacterias (esporas endógenas), en hongos como el *Penicillium*, capaz de producir conidiosporas, en algas como los crisófitos, que originan esporas endógenas, en los protozoos del tipo esporozoos, etc.

Las esporas constituyen un excelente medio de dispersión geográfica. Pueden ser transportadas fácilmente por el viento y en el agua algunas esporas (zoosporas), pueden desplazarse mediante flagelos. Algunos microorganismos (ciertas bacterias y levaduras) forman esporas de resistencia ante condiciones ambientales desfavorables.

31.3. Reproducción sexual:

Entendemos por **sexualidad** la facultad que presentan los seres vivos para intercambiar material genético. Todos los individuos que presentan reproducción sexual la presentan. Es, por tanto, la causa de la variabilidad genética.

La reproducción sexual se realiza a partir de gametos. Dado que estas células se originan por meiosis, la reproducción sexual está directamente relacionada con dicho proceso ya que los gametos poseen una dotación cromosómica en la que se ha producido el intercambio de material genético (la recombinación genética), de forma que los gametos resultantes tendrán normalmente una información biológica distinta, tanto entre sí como respecto a la célula progenitora. Esto implica que el cigoto y, por tanto, el individuo adulto, presenta caracteres paternos y maternos. La reproducción sexual comprende varios procesos:

1. **Formación de los gametos**, que son los elementos sexuales que aportan la información genética del individuo que se reproduce. En los organismos unicelulares, los gametos se identifican con el mismo organismo más o menos modificado. En los pluricelulares, los gametos son células que se forman en los **gametangios** (plantas) o en las **gónadas** (animales). En las plantas, los gametangios masculinos (**anteridios**) y femeninos (**arquegonios**) forman, respectivamente, anterozoides y oosferas. En los animales, las gónadas masculinas (**testículos**) y femeninas (**ovarios**) proporcionan, respectivamente, espermatozoides y óvulos.
2. **Unión** de las informaciones genéticas mediante la fusión de los elementos sexuales (**fecundación**), formándose el **zigoto**.
3. **Desarrollo del cigoto** mediante **segmentación o germinación**, para dar lugar finalmente a un nuevo individuo adulto.

Existen diversos tipos de reproducción sexual: cariogamia, somatogamia, gametangiogamia y gametogamia.

31.3.1. Importancia biológica desde el punto de vista evolutivo.

Los procesos sexuales fueron, posiblemente, una respuesta adaptativa, de acuerdo con el principio "*dos mejor que uno*". En efecto, organismos genéticamente adaptados a dos ambientes podrían, por fusión genética, dar origen a un organismo capaz de sobrevivir en ambos ambientes. Buen ejemplo de ello son los procesos de conjugación sexual en los organismos inferiores, Moneras y Protoctistas.

La sexualidad se incorporó a la reproducción a partir de procesos más primitivos de reproducción asexual. En muchos organismos inferiores, como ciertas algas y Protoctistas, los gametos son las propias células haploides, que constituyen el organismo. Tras su fusión se produce un cigoto diploide y tiene lugar la meiosis para mantener el número de cromosomas. Todo parece indicar que este ciclo biológico representa la forma más primitiva de reproducción.

La evolución ha producido el desarrollo de una fase diploide cada vez más larga, debido, probablemente, al retraso de la meiosis en el ciclo biológico. La dotación cromosómica diploide representa, sin duda, una notable ventaja adaptativa, al estar cada carácter de la célula regido por dos genes. También aumenta la estabilidad genética, puesto que si uno de los genes se altera por mutación o cualquier otra causa, el segundo puede mantener su función original.

Esta tendencia evolutiva se aprecia claramente en los ciclos biológicos haplodiplontes de algunos vegetales. En ellos se observa una progresiva regresión de la fase gametofítica haploide, dominantes en las Briófitas, que prácticamente llega a desaparecer en las Espermátfitas en beneficio de fase diploide.

En los ciclos biológicos diplontes, el retraso meiótico se prolonga hasta que se forman los gametos. La fase haploide se ve reducida, pues, al estadio de gametos.

La reproducción sexual presenta **ventajas evolutivas** evidentes sobre la reproducción asexual. El que los organismos superiores, más complejos y avanzados en sentido evolutivo, se reproduzcan sexualmente, parece confirmar esta hipótesis. La sexualidad es una fuente de **variabilidad genética**, ya que en los

descendientes se producen diversas combinaciones genéticas, que dan como resultado una rica variedad de individuos sobre los que podrá optar la naturaleza (nacen nuevos individuos semejantes pero no idénticos). Esta propiedad reside en último término en el fenómeno de la **recombinación génica** que se produce durante la meiosis. De acuerdo con las condiciones ambientales, la selección natural podrá escoger de entre diversos individuos aquellos que mejor se adaptan al medio gracias a la "plasticidad" que les da la variabilidad genética. La reproducción sexual es un seguro para la supervivencia de la especie aunque cambien las condiciones medioambientales.

En algunos aspectos la reproducción sexual representa una clara desventaja frente a la asexual. La velocidad de dispersión de los seres vivos es menor, ya que esta forma de reproducción depende de que los gametos se encuentren o no, y a menudo no lo hacen. Además, los gametos necesitan medio acuático para desplazarse. En el aire se secarían, y tampoco podrían recubrirse de cubierta protectora, porque entonces no se podría producir la fusión entre ellos para formar el cigoto. Distintas adaptaciones de los individuos terrestres resuelven estos problemas.

31.3.2. Individuos Unisexuales y Hermafroditas.

La reproducción sexual es muy común entre los seres vivos, desde los mas sencillos a los más complejos. Gran parte de la actividad que realizan y de la energía que consumen los organismos está dedicada a los procesos sexuales, desde la formación de los gametos a la búsqueda de pareja.

Puede suceder que a partir de un gameto surja un nuevo individuo adulto (espora gámica o sexual), como ocurre en los seres de ciclo haplonte (algas inferiores) o en la fase haploide de los diplo-haplontes (algas superiores, musgo, helechos,...), o bien que se precise la fusión de dos gametos que forman una célula diploide (cigoto), a partir de la cual surja un nuevo individuo, como sucede en los seres más evolucionados. En este último caso, la variabilidad genética de los descendientes es mucho mayor.

Cuando son dos los individuos que intervienen en la reproducción sexual éstos suelen ser morfológicamente diferentes, hablándose de sexo masculino o femenino para referirse a ellos. Cuando los sexos están separados en individuos distintos, se les llama individuos gonocóricos, mientras que si los dos sexos se presentan en el mismo individuo se dice que este es **hermafrodita**.

Los seres hermafroditas originan gametos de los dos tipos: si se forman a la vez, se habla de **hermafroditas andróginos**, con lo que puede realizarse la autofecundación; si se forman antes los gametos masculinos, se habla de **hermafroditas protándricos**; y **protogínos** si son los femeninos los que se originan antes. En estos dos casos últimos se necesita fecundación cruzada.

En los vegetales superiores son especies **dioicas** las que presentan órganos masculinos en unos individuos y femeninos en otros; las especies son **monoicas** cuando ambos órganos se encuentran en el mismo individuo y son hermafroditas las que poseen flores **hermafroditas** (con androceo y gineceo).

El hermafroditismo se considera una forma de reproducción más primitiva que la reproducción unisexual, como lo demuestra el hecho de que se dé fundamentalmente entre organismos inferiores. La separación de sexos evolucionó a partir de formas hermafroditas, por supresión del potencial masculino o femenino o en los individuos. La unisexualidad impide la autofecundación y favorece el intercambio genético, objeto fundamental de la reproducción sexual. 31.3.3. Reproducción cariogámica: Conjugación y Autogamia. (OPCIONAL) Tema 34.

31.3.4. Reproducción somatogámica. Basidiomicetos.(OPCIONAL). TEMA 35

31.3.5. Reproducción Gametángica. Zigo y Ascomicetos.(OPCIONAL) Tema 35

31.4. Determinación genética del sexo

Se entiende por **sexualidad** la facultad que presentan los organismos de poder intercambiar material genético; junto con las mutaciones, es ésta una de las causas del aumento de la variabilidad genética de las poblaciones. En casi todos los organismos el intercambio de material genético está estrechamente relacionado con la reproducción sexual; aunque existen protozoos y bacterias que realizan directamente el intercambio génico de célula a célula (conjugación), independientemente del momento en que tienen lugar su reproducción (casi siempre bipartición).

Los individuos sexualmente diferenciados (macho y hembra), manifiestan externamente un conjunto de caracteres sexuales primarios (tipo de gónadas y órganos copuladores, etc.) y secundarios (vellosidad, tamaño, pigmentación, etc.) que constituyen su expresión **fenotípica** característica.

El **sexo** es un carácter complejo, es decir, una expresión fenotípica que representa un claro ejemplo de las interrelaciones entre diferentes grupos de **genes** y entre éstos y el **medio ambiente**. En la determinación del sexo intervienen factores génicos y ambientales:

Los **factores génicos** son el conjunto de genes responsables de la diferenciación sexual; dichos genes poseen la información necesaria para que se formen las gónadas, se desarrollen los tractos genitales masculino y femenino y se segreguen las hormonas sexuales responsables de la aparición de los caracteres sexuales secundarios.

Los **factores ambientales** incluyen el resto de genes, el ambiente citoplasmático y el medio externo en que se desarrolla el organismo. Estos factores sólo son capaces de determinar el sexo en aquellos casos en que los efectos de los **genes masculinizantes y feminizantes** se equilibran.

31.4.1. Determinación del sexo por cromosomas sexuales

En la mayoría de los casos los genes masculinos y femeninos no se equilibran y esto hace que el sexo quede determinado genéticamente desde los primeros momentos de la existencia. Aunque hay organismos cuyas características sexuales están controladas por un único par de genes (el pequeño parásito *Bracon hebetor*), en casi todas las especies animales y vegetales la **determinación primaria del sexo** está regulada por **cromosomas especiales** (heterocromosomas o cromosomas sexuales).

A los cromosomas sexuales se les llama también **heterocromosomas** por que son diferentes morfológicamente y poseen un contenido génico distinto. El **sexo homogamético** (todos sus gametos son idénticos) es el que contienen el par de cromosomas XX, y el **heterogamético**, el que presenta el par XY.

En la especie humana, mamíferos, equinodermos, moluscos y gran número de artrópodos, el sexo heterogamético corresponde al macho, y el homogamético (XX) a la hembra. En todos estos casos, tras la meiosis, los óvulos portan siempre un cromosoma X, mientras que los espermatozoides llevan el cromosoma X en un 50 % y el otro 50 % el cromosoma Y. De esta manera, al formarse los cigotos tras la fecundación, el 50 % serán hembras (XX) y el otro 50 % machos (XY).

Una oscura mota de cromatina (**corpúsculo de Barr**) aparece en el borde externo del núcleo en interfase de las células de las hembras de los mamíferos. Según la hipótesis de la investigadora Mary Lyon, esta mota oscura es un cromosoma X inactivado. Según Lyon, al comienzo de la vida embrionaria esta inactivación ocurre en cualquiera de los dos cromosomas X de cada célula del mamífero hembra (excepto en las células que habrán de formar óvulos), de modo que todas las células somáticas de las hembras de mamífero no son idénticas, sino que pertenecen a uno de los dos tipos, según el cromosoma X que se halle en actividad.

En cambio en otros animales, como aves, anfibios, reptiles, peces y mariposas, el sexo homogamético pertenece al macho.

La importancia y la necesidad de estabilizar las combinaciones génicas que perpetúan la bisexualidad, surgidas tras millones de años de evolución orgánica, han llevado a la reducción progresiva de la **homología** existente en un principio entre los cromosomas X e Y, de forma que ambos cromosomas sexuales no experimentan la sinapsis ni el sobrecruzamiento durante la meiosis. Esto asegura casi por completo la imposibilidad de recombinaciones entre los genes responsables de la determinación primaria del sexo.

No siempre el sexo queda determinado por la pareja de cromosomas sexuales. Así, por ejemplo, en las abejas el mecanismo regulador actúa por **haplodiploidía**; la reina es diploide y desarrolla óvulos que serán fecundados y darán individuos (obreras) diploides, y otros óvulos quedarán sin fecundar y originarán a los machos (zánganos).

En la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*) el macho es XY y la hembra XX, pero la determinación del sexo, más que a la presencia de los cromosomas X e Y, se debe al **equilibrio génico** entre los autosomas (A) y los cromosomas sexuales; es decir, depende de la relación X/A, entre el nº de cromosomas X y el de **autosomas**: si $X/A = 1$, los individuos son hembras; si es 0,5 se trata de machos.

31.5. Reproducción gamética:

Según el tipo de gametos, los tipos de individuos sexuales o el proceso de fecundación, podemos distinguir diversas modalidades de reproducción sexual:

- **Reproducción isogámica o isogamia** se da en muchos Protistas. En este caso, los dos gametos son estructuralmente iguales.
- **Reproducción anisogámica o anisogamia**, que presentan otros Protistas y vegetales, se aprecian dos tipos de gametos de tamaño diferentes. Un tipo especial de anisogamia es la **oogamia**, que se da en numerosos vegetales y en la mayor parte de los animales. En este caso un gameto es inmóvil y de gran tamaño y se denomina óvulo en los animales y oosfera en los vegetales. El otro gameto es móvil y se denomina espermatozoide en los animales y anterozoide en los vegetales.

En los casos de isogamia y anisogamia en los que los gametos son estructuralmente iguales, no puede hablarse de gametos masculinos o femeninos. En su lugar, los dos tipos de gametos o cepas de apareamiento se identifican con los signos + y -.

Normalmente, los gametos que no encuentran una pareja compatible para la fecundación, mueren o son destruidos. Pero, excepcionalmente, óvulos sin desarrollar pueden desarrollarse dando adultos normales, este fenómeno se denomina **Partenogénesis**, o sea, "*desarrollo virginal*" de un gameto sin fecundación. En ciertas especies isógamas y anisógamas ambos tipos de gametos pueden, a veces, desarrollarse partenogenéticamente.

En las especies oógamas sólo se sabe de algunos casos de partenogénesis. En estos casos siempre ocurre que el espermatozoide se destruye si no encuentra al óvulo; mientras que éste puede dar lugar a individuos adultos. Ej. las abejas.

La partenogénesis estrictamente no supone proceso de reproducción sexual, por cuánto sólo participa una célula; aunque por otra parte se trata de una célula sexual especializada: por ejemplo el óvulo.

La partenogénesis puede ser accidental (se presenta esporádicamente) o habitual. Atendiendo a la sexualidad de los individuos nacidos la partenogénesis es arrenotoca, cuando se originan machos exclusivamente (abejas); telitoca, cuando se originan sólo hembras (poco frecuente, se da en algunos insectos y nemátodos parásitos), por último, anfitoca, cuando se dan ambos tipos de individuos (rotíferos).

Por la dotación cromosómica del huevo, la partenogénesis puede ser haploide o gamofásica (produce siempre machos, ej. abejas), y la diploide o cigofásica (casi siempre telitoca) puede dar lugar a machos y hembras.

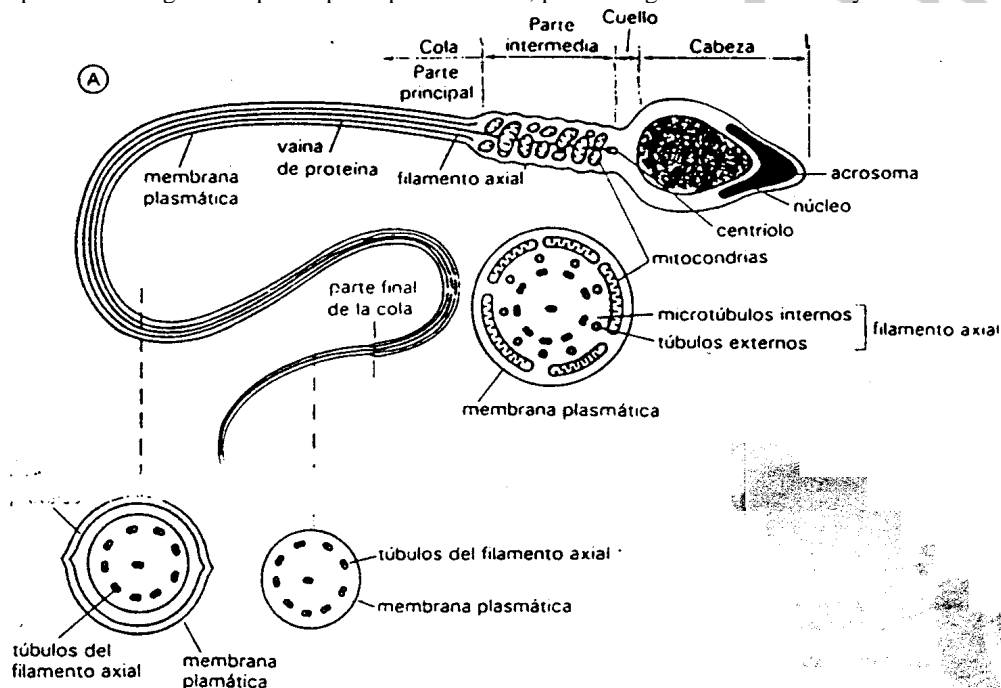
En oposición a la partenogénesis está la reproducción sexual típica, con fecundación; se denomina **Gamogénesis o Anfignia**. Puede ser de dos tipos:

- En la **Hologamia**, los gametos se identifican con los individuos, por tratarse de organismos unicelulares. Son, pues, los propios individuos los que realizan la función de gameto. (Ej. Alga *Spyrogira*). En ella, dos filamentos de distinto sexo se sitúan juntos y se comunican por un puente citoplasmático a través del cual pasa el protoplasma de una célula masculina a una femenina; luego se fusionan los núcleos, formándose el cigoto.
- La **Merogamia** se basa en la fusión de gametos diferenciados y producidos por los progenitores en los órganos sexuales. Se da en algunos hongos, algas, briófitos, pteridófitos, espermatófitos y metazoos, es decir, en todos los seres superiores.

31.5.1. La reproducción en los animales (Merogamia).

d) Estructura del espermatozoide.

En él se pueden distinguir tres partes principales: cabeza, pieza o segmento intermedio y cola.



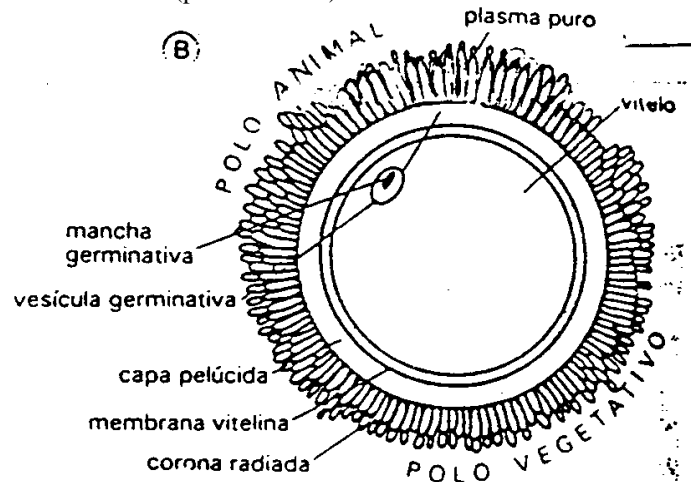
La **cabeza** es la parte más ancha; en ella se encuentra un núcleo central y en la parte anterior está el acrosoma, a partir del cual se forma el aparato de Golgi.

La **pieza intermedia** se une a la cabeza a través del cuello, en el que aparecen dos centriolos (en aves y mamíferos solo uno, quedando restos del otro). Uno de ellos origina el filamento axial, que recorre al espermatozoide desde la pieza intermedia hasta el final de la cola. Contienen mitocondrias, encargadas de producir la energía necesaria para dar movilidad al espermatozoide.

La **cola** está formada por el filamento axial, rodeado por una vaina de citoplasma que se va reduciendo progresivamente hasta desaparecer antes del final del filamento. Este filamento constituye el flagelo del espermatozoide. La estructura y el tamaño del espermatozoide están íntimamente relacionados con su movilidad.

e) Estructura del óvulo:

El óvulo tiene forma esférica y, como cualquier célula eucariótica, posee membrana, citoplasma y núcleo. En el citoplasma se encuentra el **vitelo**, constituido por sustancias nutritivas (vitelina, colesterol, lecitina,...), útiles para el futuro embrión, se le llama también deuteroplasma). El citoplasma situado alrededor del núcleo carece de vitelo (plasma activo).



El núcleo, esférico y claro, recibe el nombre de **vesícula germinativa**. El nucleolo aparece más oscuro (mancha germinativa). Generalmente el núcleo, junto al plasma activo, se desplaza hacia un extremo del óvulo dando lugar al polo animal, que será el que origine el embrión. El deuteroplasma tiende a ocupar la región opuesta al núcleo, dando lugar al polo vegetativo.

Los óvulos están protegidos por una serie de envolturas: una envoltura primaria o **membrana vitelina** (membrana plasmática de la célula), que está rodeada por una envoltura secundaria, constituida por células foliculares, en la que se distinguen dos capas: **zona pelúcida** y **corona radiada**. La envoltura terciaria está formada por secreciones de los oviductos, útero o de glándulas especiales. Estas membranas se aprecian bien en los huevos de aves y reptiles (clara o albúmina, fálfaras o membrana y cáscara).

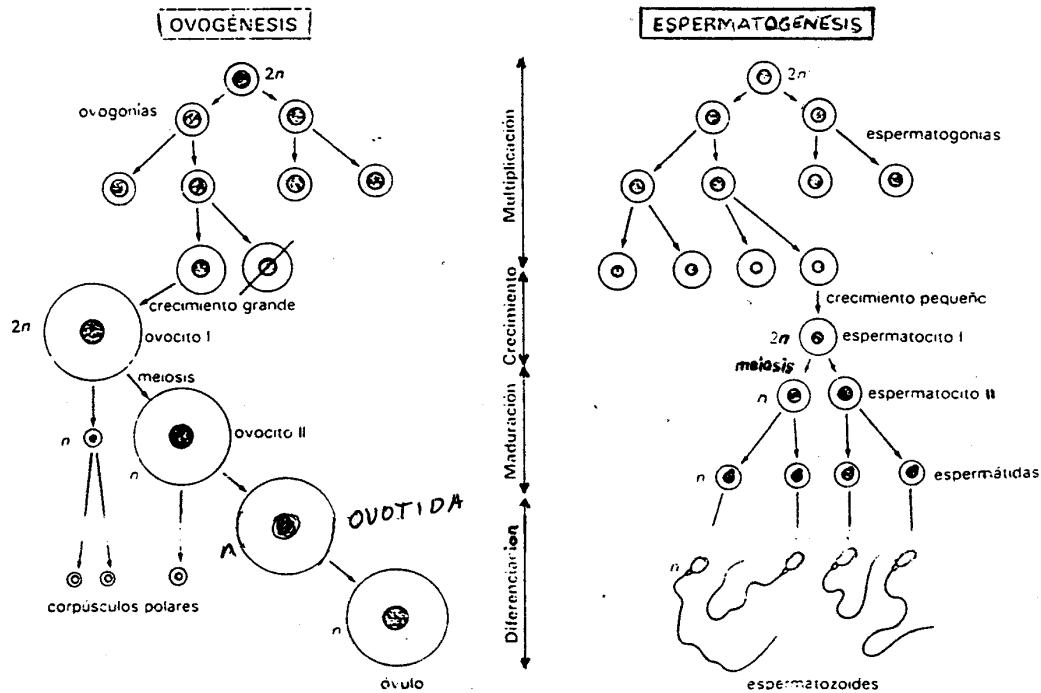
f) Gametogénesis animal:

Con este nombre se denomina al proceso de formación de los gametos (células sexuales haploides) a partir de células germinativas (células diploides) mediante procesos meióticos que se llevan a cabo en las gónadas (testículos en los machos y ovarios en las hembras y ovotestes en los hermafroditas). La gametogénesis masculina o Espermatogénesis da lugar a la formación de espermatozoides o gametos masculinos y la gametogénesis femenina u Ovogénesis da lugar a la formación de óvulos.

c.1) Espermatogénesis. Consta de las siguientes fase:

- I. **Fase de proliferación o multiplicación.** Cuando el individuo alcanza la madurez sexual, las células germinativas ($2n$) se multiplican activamente por mitosis y forman espermatogonias (diploides). En el hombre esta fase tiene lugar durante su etapa fértil.
- II. **Fase de crecimiento.** Las espermatogonias aumentan de tamaño y se transforman en células más grandes, llamadas espermatocitos de primer orden (diploides).
- III. **Fase de maduración.** Cada espermatocito de primer orden, mediante división reduccional (primera división meiótica), da lugar a dos espermatocitos de segundo orden (haploides). Cada uno de estos mediante división ecuacional (segunda división meiótica), origina dos espermátidas (haploides).

IV. **Fase de espermiogénesis.** Las espermatidas se transforman en espermatozoides mediante el siguiente proceso de diferenciación. El núcleo se desplaza hacia uno de los polos celulares. El centrosoma se divide en dos centriolos: uno, al lado del núcleo, constituye la placa basal; y otro, más distante, origina el filamento axial. En las aves y mamíferos, este último centriolo no existe o sólo quedan de él algunos restos. El aparato de Golgi forma el acrosoma y las mitocondrias se sitúan entre el núcleo y el filamento axial.



c.2) Ovogénesis. En ellas se pueden distinguir las siguientes fases:

- I. **Fase de proliferación o multiplicación.** Las células germinativas, al llegar a la madurez sexual, mediante mitosis sucesivas originan los oogonios (diploides).
- II. **Fase de crecimiento.** Algunos oogonios aumentan de tamaño debido a la acumulación de vitelo en el Retículo y se transforman en ovocitos de primer orden (diploides). En la mujer la primera y segunda etapa tienen lugar durante el desarrollo embrionario.
- III. **Fase de maduración.** Cada ovocito de primer orden, mediante la primera división meiótica, origina un ovocito de segundo orden (haploide, grande y rico en vitelo) y el primer corpúsculo polar (haploide, pequeño y adosado al ovocito de segundo orden). Mediante la segunda división meiótica, el ovocito de segundo orden, se transforma en la ovótida (haploide) y el en segundo corpúsculo polar. El primer corpúsculo polar da lugar a dos corpúsculos polares, la ovótida da lugar al óvulo y los tres corpúsculos polares degeneran. Una mujer posee al nacer unos 700.000 folículos, número que va decreciendo con la edad (atresia folicular).

31.5.2. Fecundación.

Es el proceso de fusión de los gametos para formar el cigoto.

Modalidades y adaptación.

Al igual que en los vegetales, la fusión de los gametos masculino y femenino debe efectuarse en un ambiente acuoso. Según el lugar donde ocurra, se distinguen dos tipos de fecundación:

- a) **Fecundación externa**, que se da en muchos animales acuáticos (con la notable excepción del pulpo, algunos peces vivíparos y los mamíferos acuáticos), los óvulos son fecundados tras su puesta. Los individuos que van a aparearse viven cerca o bien se acercan para expulsar juntos sus gametos. Es en el medio acuoso exterior donde tiene lugar la fecundación.
Debido a que la fecundación se produce al azar, ya que depende de que se encuentren dos gametos de distinto sexo, en este tipo de fecundación es imprescindible la producción de enormes cantidades de óvulos y espermatozoides.
- b) **Fecundación interna**, característica de los animales terrestres, el apareamiento tiene lugar por contacto físico entre dos individuos. El macho transfiere los espermatozoides al aparato reproductor femenino, en cuyo interior tiene lugar la fecundación. Las vías genitales femeninas proporcionan la humedad necesaria a las células reproductoras. Este tipo de fecundación está ligado evolutivamente a la conquista del medio terrestre por parte de los animales.
Muchos insectos, algunos otros invertebrados, así como ciertos reptiles y aves y todos los mamíferos poseen un órgano copulador para introducir los espermatozoides en las vías genitales femeninas. Los organismos que carecen de este órgano se aparean poniendo en contacto sus orificios reproductores. Otras especies liberan paquetes de espermatozoides (espermátóforos) que son transferidos a las hembras. Algunos anfibios, como las salamandras, introducen esos paquetes en la cloaca de las hembras, donde se produce su rotura y se liberan los espermatozoides.
- c) La **autofecundación**, que se da en los hermafroditas suficientes, tiene lugar entre gametos de distinto sexo originados en el mismo individuo. En los hermafroditas insuficientes la fecundación ha de ser cruzada (entre dos individuos distintos).

31.5.3. Fertilización y anfimixis.

La fertilización consiste en la aproximación de los gametos y en la penetración del espermatozoide en el óvulo. Este segrega una sustancia de tipo mucopéptidico (**fertilisina**), que se combina con otra segregada por el espermatozoide (**antifertilisina**), provocándose una adherencia de las dos células. Algunos autores piensan que el óvulo y el espermatozoides se juntan por un proceso de quimiotaxis.

En el lugar en que el acrosoma del espermatozoide se pone en contacto con la membrana del óvulo se produce una prominencia de ésta (cono de fertilización), en la que son englobadas la cabeza y la pieza intermedia del espermatozoide. La perforación de la membrana del óvulo la realiza la acción del enzima hialuronidasa que segrega el espermatozoide.

Tan pronto como la cabeza y pieza intermedia han penetrado en el óvulo, este forma en su superficie una gruesa cubierta (**membrana de fecundación**), que tiene como misión evitar la poliespermia, es decir, la penetración de varios espermatozoides en un óvulo.

En algunas especies animales (insectos, selacios,...), varios espermatozoides penetran en el óvulo, dando lugar a la poliespermia fisiológica; pero solo uno de ellos realiza la fecundación, mientras los demás degeneran. La membrana de fecundación se forma sobre toda la superficie del óvulo, empezando en la zona de penetración, debido a que los gránulos corticales se rompen y liberan gran cantidad de enzimas.

La **anfimixis**. El núcleo espermático (pronúcleo masculino) y el centriolo espermático se dirigen hacia el centro del óvulo y se aproximan a su núcleo (pronúcleo femenino), donde se realiza la cariogamia (unión de los pronúcleos). Al reabsorberse las membranas de ambos, se forma un solo núcleo (sincarión), en el que se reúnen los cromosomas paternos y maternos, dando lugar al cigoto diploide. El centriolo del espermatozoide se duplica y se desarrolla una esfera atractiva, iniciándose la primera división del cigoto.

La fusión con el espermatozoide produce la activación del óvulo. En muchas especies la fecundación tiene lugar antes de que finalice el proceso meiótico, activando ésta al óvulo, que libera el segundo corpúsculo polar. En otros casos el espermatozoide, en el interior del cuerpo de la hembra, experimenta una serie de cambios estructurales y funcionales por acción del medio, que le capacitan para perforar el óvulo.

31.5.4. La reproducción en Espermáfitas. (Opcional Tema 38).

31.6. El desarrollo embrionario de los Metazoos.

Casi todos los animales, vertebrados e invertebrados se originan a partir de un óvulo fecundado. Por tanto, en todos ellos tiene lugar un proceso de desarrollo embrionario. Como en los vegetales, este desarrollo está bajo control genético; los genes rigen la transformación de la célula-huevo en un embrión y posteriormente en un individuo adulto.

La ciencia que estudia el desarrollo embrionario de los animales se denomina **Embriología**. Normalmente esta ciencia extiende también su campo de acción al conocimiento de los fenómenos postembrionarios, en especial cuando estos suponen la existencia de metamorfosis (estados larvarios). Por esta razón es correcto considerar que la Embriología es la ciencia dedicada al estudio del desarrollo total del individuo, es decir, de la ontogenia. El interés de los estudios embriológicos va más allá del simple conocimiento de cómo se forma un organismo, sino también porque constituyen uno de los pilares básicos para el estudio de la evolución de los seres vivos.

La constatación de que animales muy diferentes en su forma adulta presentan embriones de aspecto y estructura semejante, y de que los embriones de los vertebrados superiores poseen rasgos semejantes a los que presentan los adultos de los vertebrados inferiores, llevó a **Haeckel** (1868) a enunciar la **ley biogenética**. Según éste, " *la ontogenia es una recapitulación de la filogenia*", es decir durante el desarrollo embrionario (ontogenia), cada animal recorre las etapas de su historia evolutiva (filogenia). Esta ley fue durante mucho tiempo importante estímulo en la investigación embriológica, sobre todo en el estudio de las homologías. Hoy día se rechaza su planteamiento. Tanto el desarrollo embrionario como el larvario son fenómenos adaptativos y, por tanto, pueden presentar características distintas a las que poseyera su predecesor adulto.

El desarrollo embrionario puede comenzar inmediatamente después de la fecundación (mamíferos) y, en este caso dentro del cuerpo de la madre que le proporciona además alimento (**vivíparos**), o cuando las condiciones ambientales son favorables (aves), por supuesto fuera del cuerpo de la madre (**ovíparos**). En los animales **ovíparos** cuyo desarrollo tiene lugar en el agua, los cigotos poseen a menudo una cubierta gelatinosa (rana, muchos peces), que le confiere una cierta protección. Los cigotos que se desarrollan en el suelo requieren más protección que impida su desecación, como cápsulas (lombriz, saltamontes, arañas,...) o cáscaras (otros insectos, aves y reptiles).

En algunos animales con fecundación interna, sus cigotos permanecen dentro del cuerpo de la hembra y, sin embargo, excepto la protección que les proporciona, la hembra no contribuye al desarrollo del cigoto, que lo hace a expensas de su vitelo. Se trata de animales **ovovivíparos** como algunos anfibios, el tiburón y cierto tipo de insectos.

En el desarrollo embrionario de los animales se pueden distinguir diferentes pormenores en las diversas especies animales, sobre todo si están muy alejadas evolutivamente unas de otras. Aunque el esquema general viene a ser el mismo y en él se pueden distinguir tres etapas: la **segmentación**, primeras divisiones de la célula huevo; la **gastrulación** y formación de las hojas embrionarias y la **diferenciación celular** y **morfogénesis** (especialización) y la de **crecimiento** (casi siempre después del nacimiento).

31.6.1. Tipos de huevos según la cantidad y distribución del vitelo.

Los cigotos o células huevo se clasifican según la cantidad y distribución del vitelo. Estos factores determinan el tipo de segmentación que seguirá el cigoto.

Según la **cantidad de vitelo**, los cigotos se clasifican en oligolecitos o alecitos, con muy poco vitelo (celenterados, equinodermos, mamíferos); mesolecitos, con bastante cantidad (anfibios); polilecitos, con mucha cantidad (aves, peces, reptiles, artrópodos).

Según la **distribución**, se clasifican en isolecitos, con el vitelo repartido uniformemente (se corresponde con los oligolecitos); anisolecitos o heterolecitos, que no presentan el vitelo uniformemente repartido y pueden ser a la vez telolecitos, con polaridad en la disposición del vitelo, denominándose polo vegetativo al lugar donde se sitúa dicho vitelo y polo animal al lugar donde se sitúa el núcleo (peces, anfibios, reptiles, aves), y centrolecitos, con el núcleo central rodeado de vitelo (artrópodos)

31.6.2. Segmentación:

La segmentación del huevo se inicia con la división mitótica del núcleo del cigoto, sin que se modifique su volumen. Las células hijas se denominan **blastómeros**, tras las sucesivas divisiones su tamaño disminuye. Tras la división de los blastómeros no existe una fase de crecimiento celular. El aumento de tamaño del embrión será consecuencia del aumento del número de células y del crecimiento individual de éstas durante la fase de diferenciación.

Las divisiones que se producen durante la segmentación dan como resultado un embrión, formado por una masa de células esféricas y compactas con aspecto de mora, debido a lo cual se denomina **mórula**.

A medida que progresa la segmentación, los blastómeros se disponen formando una capa en la superficie externa del embrión. Se forma entonces una cavidad interior, en principio una simple grieta que va agrandándose hasta formar una cavidad, mayor o menor, según el tipo de huevo, denominada blastocele. Es estado embrionario recibe el nombre de **blástula**. La capa de células (**blastómeros**) que rodea al **blastocele** se denomina blastodermo.

Tipos de segmentación:

- a) **Segmentación Total (holoblástica)** e igual. En huevos oligolecíticos y en la división inicial de los anfibios. Comienza con la división del cigoto, según un plano meridional, con dos blastómeros, los cuales se dividen, a su vez, según el plano ecuatorial, perpendicular al anterior, produciendo cuatro blastómeros. Éstos se dividen según planos transversales y meridionales en alternancia, dando lugar a una **mórula** constituida por numerosos blastómeros de igual tamaño. Aparece el blastocele y se forma la blástula.
- b) **Segmentación total (holoblástica) y desigual**. Se da en huevos anisolecíticos. Comprende dos variedades:
 - **Bilateral** (anfibios), en la que se produce una división más activa en el polo animal que en el vegetativo, lo que origina un mayor número de blastómeros (de menor tamaño) en aquel polo, los micrómeros que los del polo vegetativo (macrómeros). El blastocele aparece situado excéntricamente en el polo animal.
 - **Espiral** (anélidos y moluscos): se produce cuando los husos acromáticos de las primeras células se disponen oblicuamente de forma que los blastómeros sufren una rotación de unos 45° hacia la derecha y hacia la izquierda alternativamente.
- c) **Segmentación parcial o Meroblástica**. Se da en los huevos polilecíticos. Hay dos tipos:
 - **Discoidal**: (reptiles, aves, teleosteos, cefalópodos), en la que solamente se divide el polo germinativo.

- **Superficial** (insectos): En la que el núcleo se divide varias veces; los núcleos formados emigran a la superficie, en donde se divide el citoplasma y se origina la capa blastodérmica.

TIPOS DE BLÁSTULA

Blástulas	Formación y características	Organismos
Celoblástula	Poco vitelo. Blastocoele	Celéntereos, Equinodermos, Espongiarios
Esteroblástula	Bastante vitelo. Blastocoele	Anfibios
Discoblástula	Segm. discoidal. Sin blastocoele	Teleósteos, Reptiles, Aves
Periblástula	Segm. superf. Sin blastocoele	Artrópodos
Noduloblástula	Blastocoele excéntrico y Nódulo embrionario que dará lugar al embrión	Mamíferos

31.6.3. Gastrulación:

Una vez formada la blástula, se producen unos movimientos de reacomodación de células, con plegamiento de parte del embrión. A este proceso se le llama gastrulación. El resultado es la gástrula, se trata de un embrión con dos hojas embrionarias: el **ectodermo** hacia el exterior y el **endodermo** hacia el interior. Estas hojas darán origen a las dos paredes que poseen los animales diblásticos (esponjas y celentéreos o Cnidarios).

El **endodermo** delimita una cavidad, el **arquenterón** (intestino primitivo), que comunica con el exterior por un orificio o **blastoporo**. El blastoporo en los animales que forman el gran grupo de los **Protóstomos** (Moluscos, Anélidos, Artrópodos, etc.) dará origen a la boca definitiva; pero en el grupo de los **Deuteróstomos** (Equinodermos y vertebrados entre otros), el blastoporo se cierra y la boca definitiva se forma en otro lugar del embrión, generalmente en el lado opuesto al blastoporo.

La gastrulación se puede originar por diferentes procedimientos:

1. **Embolia**. En ciertos huevos isolecitos, como los de la estrella de mar y amphioxus, el proceso de gastrulación tiene lugar por una invaginación hacia el interior del polo vegetativo de la blástula, hasta llegar a la pared opuesta. El primitivo blastocoele desaparece y la gástrula adquiere la forma de una copa de doble pared, con el ectodermo hacia el exterior y el endodermo delimitando internamente la pared del arquenterón.
2. **Epibolia**. En la rana. Inicialmente se forma un surco o depresión, donde se localizará el blastoporo. En el borde de este surco se produce una rápida proliferación celular, la cual, al progresar, se pliega sobre sí misma, dando lugar al arquenterón. Así la región vegetativa y el vitelo desaparecen completamente en el interior del embrión ya que los micrómeros se multiplican rápidamente y se sitúan rodeando a los macrómeros. Mientras que el blastoporo sufre una contracción, que prácticamente lo cierra, dejando un estrecho conducto hacia el interior.
3. **Delaminación**. Los reptiles y las aves. Se separa tangencialmente una capa profunda de la superficie inferior de la discoblástula, para dar lugar al endodermo, mediante la división de los blastómeros cuyos husos mitóticos son perpendiculares a la superficie.
4. **Inmigración**. Tiene lugar cuando algunas células emigran al blastocoele situándose bajo la capa externa.

Formación del Mesodermo y del celoma

Los animales diblásticos terminan su proceso embrionario en la fase de gástrula con las dos hojas embrionarias. En los animales triblásticos aparece una tercera hoja embrionaria (mesodermo) entre el ectodermo y el endodermo en cuyo seno se puede originar la cavidad general del organismo de estos animales, el celoma. Los animales triblásticos en los que no se forma celoma se denominan acelomados (platelmintos, nematelmintos, nemertinos, rotíferos). Son celomados los anélidos, moluscos, artrópodos, equinodermos y cordados.

En el proceso de formación del mesodermo podemos distinguir tres tipos fundamentales:

1. **Enterocelia.** En equinodermos y cordados inferiores (amphioxus) se forman, por evaginación a partir del endodermo (región dorsal, opuesta al blastoporo), unas bolsas a ambos lados y a lo largo del arquenterón, que acaban por independizarse de éste. El mesodermo así formado está constituido por dos hojas: una de ellas, la hoja parietal o somática, se suelda al ectodermo, la otra, la hoja visceral o esplácnica, se adhiere al endodermo. Entre ambas hojas queda la cavidad celómica.
2. **Esquizocelia.** En anélidos y artrópodos. En este proceso, el celoma se excava entre una masa de células que rellenan el primitivo blastocele procedentes de la proliferación de blastómeros próximos al blastoporo. Dan lugar a dos cordones mesodérmicos a ambos lados del arquenterón. En su interior se forman las cavidades celómicas. Los cordones sufren segmentación transversal dando sacos celómicos.
3. **Inmigración.** En las gástrulas formadas por delaminación y en el embrión de los mamíferos. El blastoporo es una estructura muy modificada, denominada línea primitiva, formada por dos crestas longitudinales separadas por un surco y con una pequeña fosa en el extremo frontal. En la cara superficial del embrión se produce una migración de células hacia la línea primitiva, que penetran en ésta. En las paredes del surco, las células se dirigen hacia abajo para luego extenderse entre ectodermo y endodermo y dar lugar al mesodermo.

El **celoma** es una cavidad llena de líquido que está dentro del mesodermo. Dentro del celoma se encuentran gran cantidad de órganos, suspendidos por los mesenterios, que pueden doblarse, retorcerse y plegarse sobre sí mismos, aumentando así superficie funcional, y llenarse, vaciarse y deslizarse los unos sobre los otros, rodeados por el líquido celomático lubricante. Además es un esqueleto hidrostático que imparte firmeza al cuerpo, de la misma forma que la presión hidráulica endurece y distiende una tubería de agua.

31.6.4. Organogénesis.

Mientras se forman las membranas extraembrionarias, el embrión propiamente dicho continúa desarrollándose. Estos estadios ulteriores del desarrollo que siguen a la segmentación y gastrulación se suelen conocer como organogénesis, es decir, la formación de los sistemas de órganos. Comienza con la interacción inductiva entre el ectodermo y el mesodermo subyacente. Cada una de las tres hojas embrionarias formadas durante la gastrulación, ahora experimenta un proceso de crecimiento, diferenciación y morfogénesis. En esencia, este proceso es el mismo en todos los vertebrados.

ECTODERMO.

El tubo neural se angosta a lo largo de la superficie dorsal y al hacerlo se alarga y adelgaza a medida que el embrión aumenta de tamaño. Al principio todas las células del tubo neural parecen iguales, pero algunas, las futuras neuronas motoras, emiten unas largas prolongaciones que crecen más allá del tubo neural e invaden los órganos y tejidos periféricos.

Ciertas células ectodérmicas situadas en la cresta de los pliegues neurales no son incluidas en el tubo neural y quedan en el tejido circundante. Algunas de estas células migran ahora desde la cresta a posiciones en torno al tubo neural y conectan la parte dorsal del tubo y los tejidos circundantes. Mientras

tanto las células mesodérmicas migran hacia el tubo neural y notocordio subyacente para agruparse en torno a ellos. Se diferencian en cartílagos y dan origen a la columna vertebral, que es hueca.

El cerebro aparece en forma de tres prominencias en la parte más anterior del tubo neural y casi inmediatamente surgen a ambos lados dos protuberancias en forma de saco (vesículas ópticas). Al agrandarse toman contacto con la epidermis, pero mantienen conexión con el tubo neural mediante el pedúnculo óptico, que se va estrechando. Dentro del pedúnculo se desarrollará el nervio óptico. Otras invaginaciones y diferenciaciones del ectodermo cefálico asociadas con la presencia del cerebro embrionario, conducen a la elaboración de los órganos de la olfacción y audición.

MESODERMO.

La serie de somitas que tras la gastrulación vinieron a ubicarse a cada lado de la notocorda, se diferencian en tres tipos de células:

- 1) Células del esclerotoma, que más tarde formarán los elementos del esqueleto;
- 2) Células del dermatoma, que formaran parte de la piel en desarrollo, y
- 3) Células del miotoma, que constituirán la mayor parte de la musculatura. El tipo de locomoción modificará sustancialmente esta segmentación inicial.

El mesodermo lateral o los somitas forma los riñones, las gónadas y los conductos de los sistemas reproductor y excretor. El mesodermo ventral se desdobra en dos hojas (pleuras). Una lámina de mesodermo reviste las cavidades torácica y abdominal y otra se convierte en la capa externa de los órganos internos. El espacio comprendido entre las dos láminas es el celoma.

ENDODERMO.

Forma por diferenciación los tejidos de los conductos respiratorio y digestivo y numerosos órganos accesorios. Al principio se forman bolsas endodérmicas en el extremo anterior del tubo endodérmico (digestivo) y estas bolsas se abren paso hacia afuera hasta que encuentran el ectodermo, que se pliega hacia dentro recubriéndolo, produciéndose una serie de surcos en la superficie del embrión. En los vertebrados inferiores, el endodermo y el ectodermo se fusionan y se forma una perforación en torno de la cual se desarrollan los filamentos branquiales. En los vertebrados terrestres, incluido el ser humano, unas porciones de estas bolsas endodérmicas se convierten en trompas auditivas (comunican la faringe con el oído medio), amígdalas, glándulas paratiroides y timo. Detrás de la región branquial aparecen los pulmones como unas evaginaciones similares que se ramifican en dos sacos; detrás nuevas evaginaciones del intestino primitivo se diferencian en hígado, vesícula biliar y páncreas.

ECTODERMO	Epidermis y anejos SNC y SNP Epitelio
MESODERMO	Elementos excretores y reproductores Somitas: Músculo, Esqueleto y Dermis Cubierta externa de los órganos internos Revestimiento de las cavidades torácica y abdominal Circulatorio (incluido corazón)
ENDODERMO	Revest.interno digestivo Glándulas e incluso hígado y páncreas Revest. Interno respiratorio

Ningún sistema de órganos deriva de un sólo tipo de tejidos. Por ejemplo, el revestimiento del intestino es de origen endodérmico; estas células epiteliales segregan los enzimas digestivos y absorben los materiales digeridos. Sin embargo, la estructura funcional del intestino también comprende músculos, tejido conjuntivo, vasos sanguíneos, nervios y una envoltura exterior, constituidos por tejidos derivados del mesodermo y ectodermo.

La diferenciación celular es uno de los temas frontera del conocimiento biológico. Establecer las causas por las que células dotadas de la misma información genética se transforman en células tan diferentes como una neurona o un glóbulo rojo constituye un enigma, cuya resolución se ha convertido en una de las principales inquietudes de la embriología moderna.

En los primeros estados de los procesos embrionarios, las células son **totipotentes**, es decir, que tienen capacidad para originar cualquier estirpe celular de este organismo.

El seguimiento de los cambios que van ocurriendo en el cigoto hasta que el nuevo individuo nace, se realiza por medio de diversas técnicas que manipulan embriones y modifican su curso normal. De ello se pueden deducir conclusiones acerca de los mecanismos implicados. Las técnicas empleadas son:

- destrucción de un trozo de embrión;
- trasplante de una porción de una zona a otra;
- explante o cultivo, en el laboratorio, de partes del embrión;
- tinción de un territorio y observación de su evolución;
- investigación de la acción de la t^a , las radiaciones, las hormonas y diversos productos químicos sobre el embrión;
- estudio de mutaciones homeóticas (ciertas mutaciones que afectan al desarrollo del embrión).

De estas investigaciones se ha averiguado que, en algunos animales (anélidos, moluscos e insectos) cada célula tiene marcado su destino precozmente en el conjunto del organismo, independientemente de los demás.

Hace tiempo se pensaba que cada hoja embrionaria originaba siempre el mismo tipo de tejido u órgano. Sin embargo, estudios más recientes demuestran que pueden ocurrir muchas alteraciones en el destino de las células de una capa embrionaria. Las células ectodérmicas de la rana (destinadas a dar el tubo neural), si son trasplantadas a un medio de cultivo idóneo en los primeros estadios de gastrulación, no se diferencian en tubo neural. Si repite la experiencia al final de la gastrulación, sí lo producirá. Asimismo, si un tejido embrionario encefálico, destinado a formar las capas oculares en el embrión de anfibios, se trasplanta a una región distinta de otro embrión, puede desarrollarse en ese lugar un ojo estructuralmente perfecto.

Otras experiencias llevadas a cabo por Spemann en vertebrados, nos permiten concluir que la diferenciación en las células ectodérmicas es estimulada por ciertas células vecinas (**organizadores embrionarios**) del embrión; o sea, un tejido embrionario interacciona con otro adyacente e induce a este a diferenciarse; éste, a su vez, estimula al siguiente y así sucesivamente. El trasplante de un organizador primario, de un embrión a otro, produce el desarrollo de dos individuos unidos.

En 1920, Spemann y sus colaboradores lograron demostrar que la región mesodérmica del labio dorsal de la gástrula es la responsable, en el embrión de rana, de la inducción de las células superiores ectodérmicas para formar el tubo neural. A esta estructura la denominaron organizador primario.

La naturaleza del estímulo inductor y su mecanismo de acción todavía no se conocen. Las pruebas experimentales apuntan hacia un **inductor químico**. Sustancias tan diversas como iones inorgánicos, esteroides, proteínas y nucleoproteínas, producidos por los tejidos embrionarios, inducen la diferenciación incluso en tejidos de distintas especies. Una hipótesis acerca del mecanismo de acción sugiere que estos inductores activarían bloques de genes en las células inducidas, provocando en éstas una respuesta ya programada.

Resulta evidente que existe un **bloqueo de algunos genes**, mientras otros permanecen activados. Los diferentes tipos de células tienen diferentes genes bloqueados y activados. Las histonas parecen desempeñar un destacado papel en ésta regulación génica.

Un grupo de genes homeóticos, presentan secuencias de ADN similares que se denominan **secuencias conservadas** u **homeobox**, por lo que estos genes son llamados genes con homeobox. Codifican proteínas que presentan una región característica, de 60 aa, llamada homeodominio¹. Estas proteínas actúan como interruptores de los genes que controlan el desarrollo, uniéndose al ADN por la parte del homeodominio. Estas secuencias son tan similares, incluso en animales muy diferentes, que se cree que pudieron evolucionar a partir de moléculas similares existentes hace más de 600 m. a. (Algunos hablan de 1000 m. a.) cuando se originan los organismos multicelulares, lo cual apoyaría la idea de un origen común para todos los organismos pluricelulares.

Algunos genes con homeobox están agrupados en el ADN en el mismo orden que las partes del cuerpo cuyo desarrollo dirigen, como el caso de los genes que controlan las estructuras del metencéfalo de los vertebrados, fundamentales para el desarrollo de la cabeza, el cuello y los nervios correspondientes.

Conocer los mecanismos que rigen el crecimiento, multiplicación y diferenciación de los cigotos se está convirtiendo, actualmente, en un verdadero campo de batalla para la biología molecular y la medicina. Hasta la fecha se han logrado identificar varios genes que determinan la diferenciación celular. Por ejemplo, los que dirigen en el estado embrionario la formación del tubo digestivo o la segmentación de un organismo en su eje de cabeza a cola², etc. Queda por ver cómo interaccionan estos genes con otros para que se unan para que se unan los distintos tejidos y formen un órgano.

El cultivo de células pluripotenciales humanas, anunciado en Noviembre de 1998, por la revista Science³, ha tenido gran repercusión cara a la creación de “bancos de tejidos” para trasplantes.

Tras la fecundación de un óvulo humano en el laboratorio, éste crece y alcanza la fase de blástula, donde hay dos tipos de células: las más externas, que formarán la placenta, y las internas que formarán el embrión. Se extraen células de la masa interna destinada a formar el embrión y se cultivan (pueden mantenerse por tiempo indefinido). Posteriormente las células se injertan en el músculo de la pata trasera de un ratón, con los que las células se diferencian y toman características humanas dando distintos tipos de tejidos. La obtención de los embriones, como siempre, plantea un fuerte debate ético. En los dos experimentos desarrollados hasta ahora proceden de embriones obtenidos por fecundación “in vitro” y de embriones abortados tras cinco o nueve semanas de gestación.

Se abre el camino a terapias de trasplante radicalmente nuevas; no obstante, han de resolverse dos problemas: dirigir la diferenciación de las células madres hacia la obtención de determinados tejidos y resolver el problema del rechazo (posibilidad de generar una especie de biblioteca de cultivos celulares que cubra todas las necesidades).

31.6.5. Anexos embrionarios:

- Aves y Reptiles: Cáscara, corión, Amnios, Saco vitelino, alantoides) Temas 45.
- Mamíferos: Placenta, Amnios, Saco vitelino, alantoides, corion y cordón umbilical. Tema 45

31.6.6. El desarrollo postembrionario. Metamorfosis (OPCIONAL Tema 41)

El desarrollo postembrionario de los animales comienza en el momento del parto o de la eclosión y acaba cuando dichos animales han llegado a la fase adulta o reproductora. Se pueden distinguir dos tipos de desarrollo postembrionario:

¹El homeodominio consta de cuatro α -hélices de aa, una de las cuales reconoce y se une a una secuencia específica del ADN en los genes diana.

² genes Hox y ParaHox, descubiertos por J. Gª Fdez. En la Universidad de Barcelona.

³James Thomson, en la universidad de Wisconsin (Madison, EE UU)

- El **desarrollo directo** se trata de un simple proceso de crecimiento, ya que el ser que nace o eclosiona es muy semejante al adulto. Se da en animales ovíparos con un gran contenido de vitelo en el huevo (reptiles, aves, algunos insectos como los apterigógenos) y también en los mamíferos vivíparos.

- **El desarrollo indirecto:**

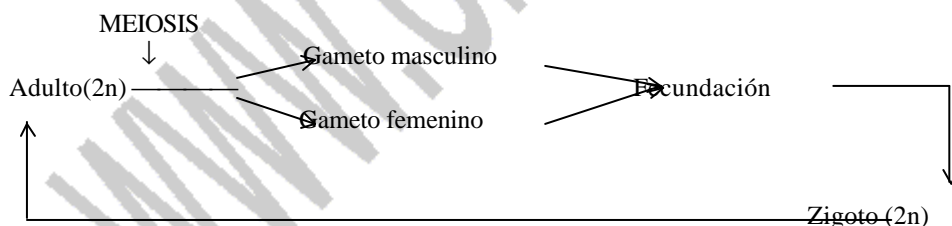
Se da cuando el huevo posee poco vitelo, el individuo nace en una fase temprana de su desarrollo (larva). A partir de este momento, el individuo debe sufrir una serie de transformaciones estructurales y fisiológicas hasta adquirir la conformación de adulto, denominado **imago** en los insectos. Este conjunto de transformaciones recibe el nombre de **metamorfosis**. Se le califica de **progresiva** cuando la larva va adquiriendo complejidad estructural sucesivamente hasta llegar al estado de adulto; y de **regresiva** cuando, por el contrario, la larva es de mayor complejidad que el adulto (parásitos cuyas larvas son de vida libre).

- **Metamorfosis Sencilla o Hemimetabolia.** La larva se desarrolla sin interrumpir su alimentación y sin pasar por períodos de inactividad, siendo por lo demás parecida al adulto (moluscos, anélidos, crustáceos, algunos órdenes de insectos, equinodermos y anfibios).
- **Metamorfosis Compleja o Holometabolia.** En muchos insectos (coleópteros, dípteros, himenópteros, lepidópteros), el individuo pasa por la llamada fase de pupa, entre la de larva e imago, durante la cual sufre una cierta inmovilidad, no se alimenta y atraviesa un proceso de histólisis, por lo que pierde algunos tejidos larvarios, seguido de un proceso de histogénesis durante el cual se forman nuevos tejidos.

31.7. Los ciclos biológicos

Se entiende por ciclo biológico de un organismo el conjunto de etapas por las que transcurre desde que se forma el cigoto, por fecundación de los gametos, hasta que alcanza la edad adulta y vuelve de nuevo a producir gametos, hasta que alcanza la edad adulta y vuelve de nuevo a producir gametos que darán lugar a otro cigoto. A lo largo del ciclo se pasa por una etapa diploide ($2n$) y otra haploide (n), que es distinta en los diferentes organismos, según el lugar en el que sucede la meiosis, distinguimos tres tipos de ciclos.

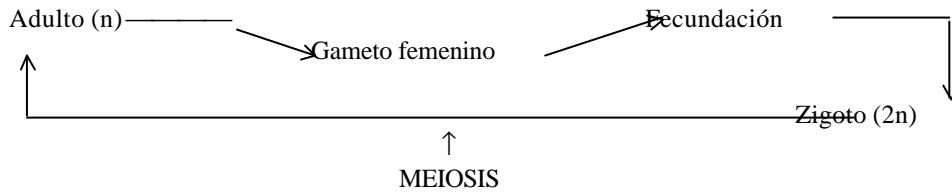
31.7.1. Ciclo biológico diplonte: meiosis gametogénica



Se da en los metazoos y en algunas protocistas. La meiosis tienen lugar en el proceso de formación de los gametos. Tras la fecundación, el cigoto diploide. En las gónadas o gametangios del individuo adulto, sus células diploides sufren la división meiótica, originando los gametos haploides. Este ciclo, en el que las células adultas son diploides y sólo los gametos maduros poseen la dotación haploide se le llama, por eso, diplonte.

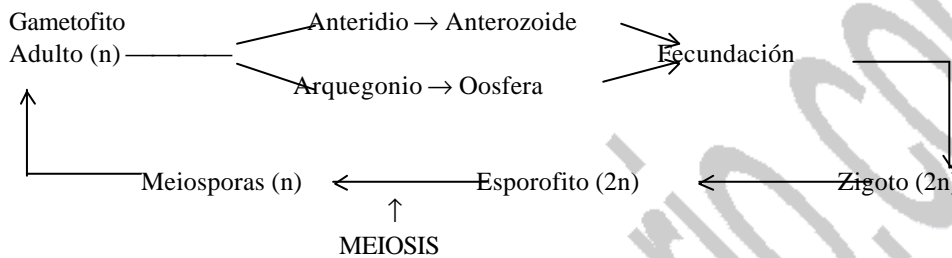
31.7.2. Ciclo biológico haplonte: meiosis zigótica





Lo presentan determinadas algas unicelulares (*Chlamydomonas*), que normalmente se reproducen asexualmente por bipartición; pero cuando las condiciones ambientales son desfavorables, dos individuos adultos haploides se transforman en gametos y, tras la fecundación, se origina un cigoto diploide, que se encapsula y forma esporas de resistencia. Cuando las condiciones vuelven a ser favorables, el cigoto experimenta la meiosis y da lugar a cuatro individuos adultos haploides.

31.7.3. Ciclo biológico diplohaplonte: meiosis esporogénica



Es característico de las Metáfitas y de ciertas algas y hongos. La meiosis tiene lugar en la fase de formación de esporas, mediante un proceso de esporogénesis que tiene lugar en los esporangios localizados en el adulto diploide, llamado esporofito (se observa con nitidez en musgos y helechos). Las meiosporas haploides germinan originando un individuo adulto haploide (gametofito), porque en él se diferencian las estructuras que darán lugar a los gametos, también haploides. La fecundación del gameto femenino (oosfera) por el masculino (anterozoide) da lugar a un cigoto diploide, a partir del cual se forma de nuevo el esporofito.