2.2. Embriología

Las diferencias mas particulares de los animales vertebrados como un todo, respecto a un cordado no-vertebrado, son el incremento en el tamaño corporal y el incremento en los niveles de actividad.

- Los primeros vertebrados generalmente tuvieron longitudes corporales de 10 cm o algo más, lo cual es un tamaño más grande que los cordados no-vertebrados.

Debido al tamaño relativamente grande, los vertebrados necesitan sistemas especializados para realizar procesos que son realizados en los cordados no-vertebrados por difusión o acción ciliar. Los vertebrados son también animales mas activos que los no-vertebrados y por eso necesitan sistemas orgánicos con los cuales puedan realizar procesos fisiológicos a una mayor tasa.

Los vertebrados están caracterizados por su movilidad y la habilidad de moverse requiere músculos y esqueleto.

- La movilidad les permite a los vertebrados entrar en contacto con una amplia gama de ambientes y recursos.
  - ✓ Entrar en contacto requiere una protección corporal, pero esta debe ser gruesa y flexible.
    - El hueso y otros tejidos mineralizados que se consideran características de los vertebrados, tuvieron su origen en el integumento protector.

Embriología

El estudio de los embriones puede indicar como los sistemas se desarrollan y como la forma del adulto esta relacionada a los limitantes funcionales e históricos durante el desarrollo. Los científicos modernos ya no se adhieren rígidamente a la ley biogenética de Haeckel: "**el embrión pasa fielmente a través de sus estados evolutivos ancestrales durante su desarrollo, es decir, *la ontogenia recapitula la filogenia***".

- Sin embargo, la embriología provee claves sobre la condición ancestral y sobre las homologías entre estructuras en diferentes grupos de animales.

El desarrollo de los vertebrados a partir de una única célula fertilizada (= cigoto) hasta la condición adulta muestra diversos cambios. Primero, se debe tener en cuenta que todos los animales con excepción de las esponjas, están formados por distintas capas de tejido o **capas germinales**, y el destino de ellas ha sido muy conservativo a través de la evolución de los vertebrados. Esto quiere decir que, en casi todos los vertebrados, el proceso de desarrollo de estructuras, órganos y otros componentes es de similar origen.

Tipos de tejidos en vertebrados

Existen cinco tipos de tejidos en vertebrados: 1) **epitelial**; 2) **conectivo**, 3) **vascular** (i.e., sanguíneo); 4) **muscular**; y 5) **nervioso**. Los tejidos animales son simple agregaciones de células que están organizadas y generalmente presentan el mismo origen y función. Ellos se encuentran en diferentes partes del cuerpo de un animal (Fig. 1). En algunos casos, especialmente en los tejidos conectivos, la agregación de células puede ser relativamente difusa y a veces, poco definida y amorfa. En el caso del tejido sanguíneo, un concepto de tejido como tal es algo difícil de comprender.

- Los tejidos están combinados para formar unidades más grandes llamadas órganos. Estos frecuentemente contienen la mayoría o todos los cinco tejidos básicos. Las funciones de la vida de los vertebrados están apoyadas por grupos de órganos unidos en sistemas orgánicos.

1) **Tejido epitelial**: es un agrupamiento regular y compacto de células en capas planas. Este tejido forma la superficie de la piel y tapiza varias cavidades y tubos del cuerpo. Existen cuatro tipos de epitelios, de los cuales tres están presentes en todos los metazoarios y un cuarto es exclusivo de vertebrados.

- Epitelio escamoso simple (en metazoarios): células aplanadas que recubren finamente los vasos sanguíneos, pulmones y otras superficies. Tienen alta capacidad de difusión de gases y fluidos (Fig. 2a).

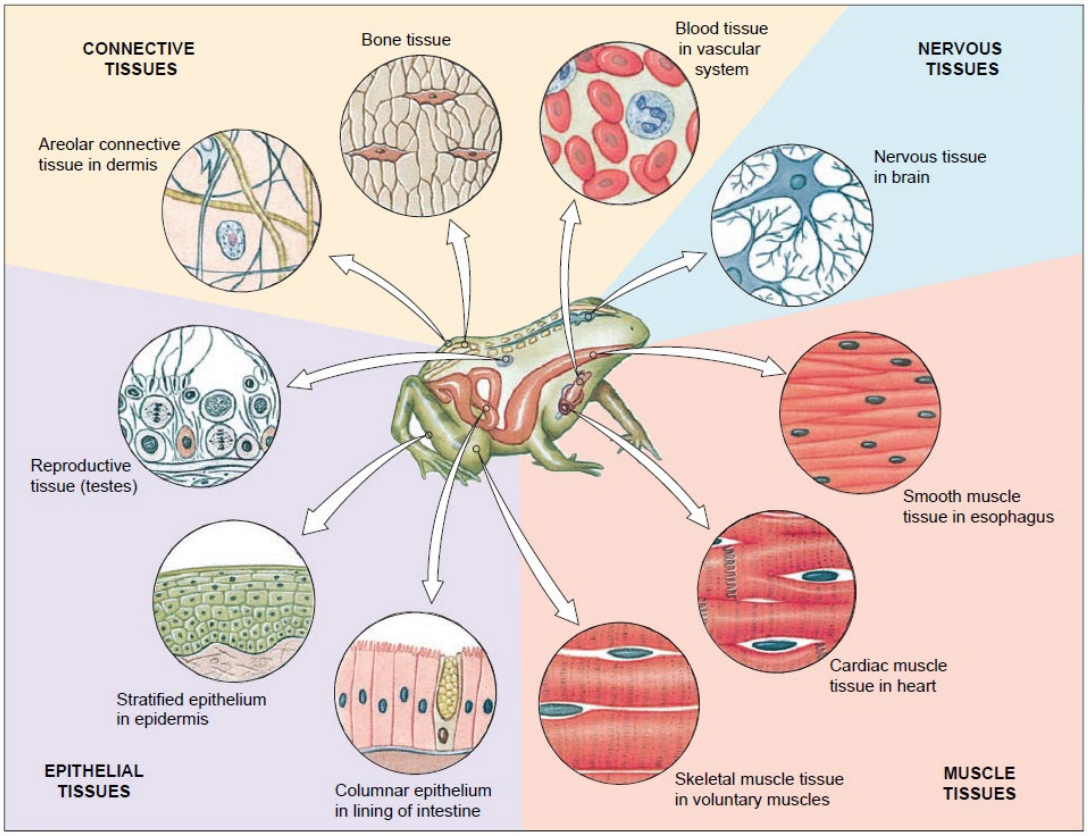

Figura 1. Tipos de tejidos en un vertebrado, mostrando ejemplos de la localización de algunos de ellos en el cuerpo de un anuro (Hickman *et al*. 2017).

- Epitelio cuboidal (en metazoarios): células de forma cuboide, las cuales generalmente tapizan los ductos. En algunos casos, estas células pueden tener actividad secretora o de absorción. En el caso de la actividad secretora, son células que tapizan las glándulas exocrinas y las endocrinas (Fig. 2b).

- Epitelio columnar (en metazoarios): células de forma rectangular, dispuestas verticalmente sobre el tejido conectivo y con núcleos alargados. Tapizan superficies con gran capacidad de absorción, como el tracto intestinal (Fig. 2c).

- Epitelio estratificado (exclusivo de vertebrados): cuando hay dos o mas capas de células se forma el epitelio estratificado (Fig. 2d). Es común encontrar este tipo de epitelio en zonas expuestas a la alta abrasión mecánica.

  - Células que sufren repetidas mitosis y las nuevas células producidas son desplazadas hacia la superficie para reemplazar las células desgastadas. Este epitelio se encuentra en la cavidad oral, el esófago, el canal intestinal (en particular herbívoros) y en la vagina de los mamíferos.

La función de los epitelios siempre refleja el hecho que ellos son límites entre masas de células y una cavidad o un espacio. Ejemplos:

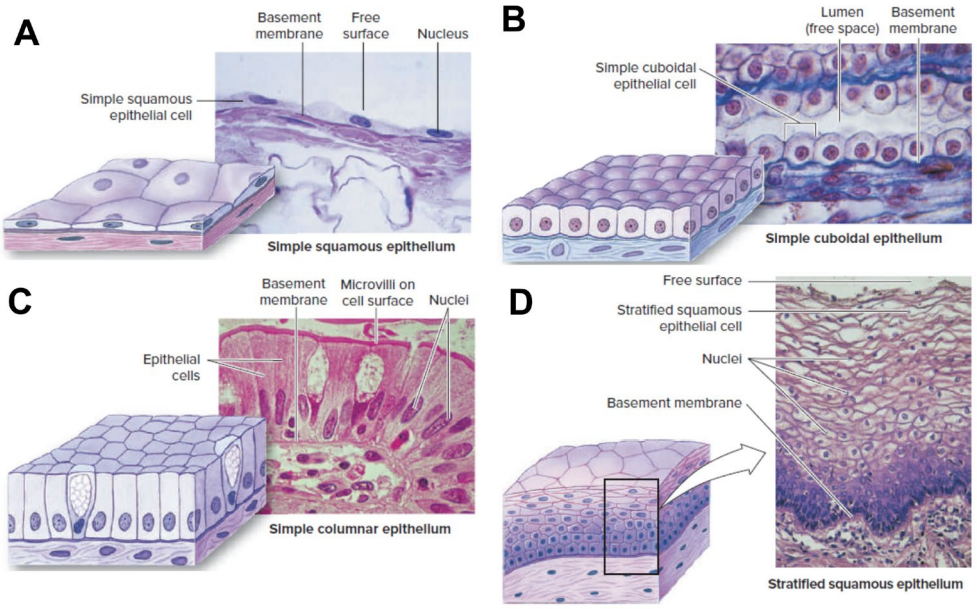

Figura 2. Tipos de tejido epitelial. A) Epitelio escamoso simple: células planas, formando una sola capa; B) epitelio cuboidal: una sola capa de células de forma cuboide; C) epitelio columnar: una única capa de células de forma rectangular, colocadas verticalmente; D) epitelio estratificado: varias capas de células planas; las capas mas internas son células jóvenes y las capas mas externas son células mas viejas y muertas, que son eliminadas a medida que migran las células mas nuevas desde lo profundo del epitelio. El proceso de eliminación de esas células muertas es lo que se conoce como descamación (Hickman *et al*. 2017).

- El epitelio de la piel protege los tejidos subyacentes del:

  ✓ Deterioro mecánico
  ✓ La luz ultravioleta
  ✓ La deshidratación
  ✓ Invasión de patógenos

- El epitelio columnar en el intestino:

  ✓ Secreta enzimas digestivas hacia el lumen (espacio) del intestino
  ✓ Absorbe productos de la digestión, desde el lumen, que se da en el intestino

- Un epitelio también tapiza los conductos aéreos y los alveolos de los pulmones. Este epitelio secreta un moco que mantiene hidratados los conductos y los alveolos, además atrapa partículas de mugre inhaladas. La mayoría de esas células tienen cilios en su superficie apical (la superficie expuesta al ambiente externo), con los cuales se lleva las partículas hacia afuera del cuerpo.

2) **Tejido conectivo**: casi todos los tejidos funcionalmente "activos" del cuerpo son de tipo epitelial. Pero si el cuerpo estuviera constituido por solo estos tejidos, el cuerpo no tendría forma seria una masa blanda.

- Por lo tanto, se necesitan sustancias que sostengan y refuercen el epitelio y sus derivados, para unirlos en un cuerpo compacto, para protegerlo y darle fuerza y sostén (sobre todo en los animales no-acuáticos porque ellos están sujetos a la acción de la presión atmosférica y entonces se aplastarían).

Entonces se desarrollan los tejidos conectivos, los cuales constituyen un diverso grupo de tejidos, con funciones de unión y soporte. Para estas funciones, las células de este tejido están embebidas en una gran cantidad de material extra-celular. Este material conforma una matriz que es secretada por las células mismas. Tal matriz consiste de fibras de proteína embebidas en una mezcla amorfa de proteínas y polisacáridos (proteoglicano).

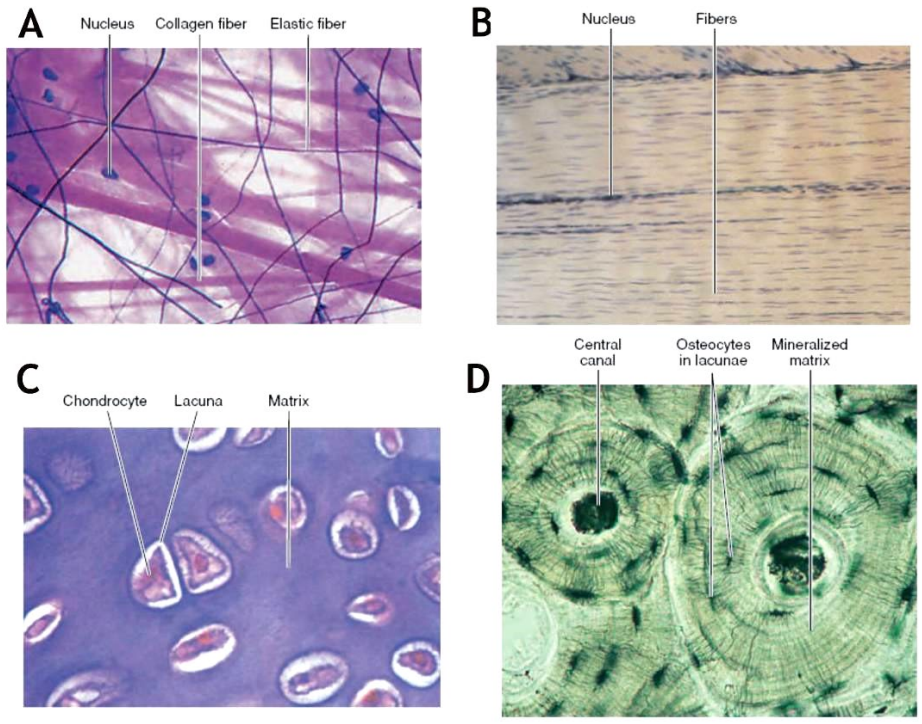

Figura 3. Tipos de tejidos conectivos. A) tejido conectivo laxo; B) tejido conectivo denso; C) cartílago; D) hueso (Hickman *et al*. 2017).

Un componente fundamental de la mayoría de los tejidos conectivos en los vertebrados es la proteína fibrosa llamada colágeno, la cual tiene un origen mesodérmico. Además de constituir los tejidos más suaves de los órganos, también forma la matriz orgánica del hueso y el tejido duro de los tendones y los ligamentos.

- Los vertebrados tienen un único tipo de colágeno fibrilar que puede ser responsable de la formación de un esqueleto interno. El colágeno es rígido y no se estira fácilmente. En algunos tejidos, el colágeno está combinado con la proteína elastina, la cual si se puede estirar y encoger.

Otra proteína fibrosa vista solamente en los vertebrados es la queratina. Mientras el colágeno forma estructuras dentro del mesodermo, la queratina es primariamente una proteína de origen ectodérmico. La queratina se encuentra principalmente en la epidermis de los tetrápodos, constituyendo parte de estructuras como el pelo, escamas, plumas, garras, cuernos, picos, entre otras. Pero, también constituye las estructuras en forma de diente corneo de los Agnatos actuales, como las lampreas.

Hay cuatro tipos de tejidos conectivos: a) tejido conectivo laxo; b) tejido conectivo denso; c) tejido graso; y d) tejidos esqueléticos o mineralizados.

a) Tejido conectivo laxo: es la forma más simple y esta constituido por una red de pequeñas fibras reticulares ramificadas y fibras largas y delgadas de colágeno, que son flexibles, pero no elásticas. El tejido laxo se encarga de fijar vasos sanguíneos, nervios y órganos (Fig. 3a).

b) Tejido conectivo denso: constituye los tendones, ligamentos y facias (aponeurosis) de los músculos. En el conectivo denso, las células están acompañadas de fibras largas de colágeno, y muy apretadas entre si (Fig. 3b).

c) Tejido graso: es un tipo de tejido conectivo modificado, capaz de almacenar grasa. Se encuentra generalmente bajo la piel o entre los órganos abdominales.

d) Tejidos esqueléticos o mineralizados: desde el punto de vista fisiológico, el esqueleto se considera a veces (aunque erróneamente) como un sistema relativamente inerte. Pero desde el punto de vista funcional, el esqueleto es muy importante. Estas estructuras son de importancia vital porque unen y protegen a los órganos blandos y permiten sostener el cuerpo y darle forma.

- Los vertebrados tienen un tipo único de material llamado hidroxiapátita, un compuesto complejo de calcio y fosforo. Este material es mas resistente al acido que la calcita (= carbonato de calcio; $CaCO_3$) que forma el caparazón de los moluscos (recordar el comercial de la crema dental Colgate)

  ✓ La resistencia al acido de la hidroxiapátita puede ser importante cuando los vertebrados tienen una alta actividad muscular, ya que se libera gran cantidad de acido láctico en la sangre, y éste podría dañar las estructuras esqueléticas.

Seis tipos de tejidos pueden volverse mineralizados en los vertebrados, cada uno formado a partir de un linaje celular durante el desarrollo. Tres de estos tejidos, el esmalte, la dentina y el hueso, sólo son mineralizados en la condición adulta de los organismos.

- El esmalte y la dentina son los tejidos mas mineralizados, constituidos por un 99% y un 90% de mineral, respectivamente. Se encuentran en los dientes de los vertebrados mandibulados vivientes y en el esqueleto dérmico de peces primitivos.

  ✓ Este alto grado de mineralización explica porque los dientes tienen mas probabilidad de fosilizarse que los huesos, mineralizados solo en un 50%.

Un cuarto tipo de tejido esquelético es el cartílago, el cual no esta mineralizado en la mayoría de vertebrados, excepto en tiburones y parientes. El cartílago es un tejido traslucido y vítreo que contiene células llamadas condrocitos, alojadas en pequeños huecos llamados lagunas y **no hay vasos sanguíneos** (Fig. 3c). Hay tres tipos de cartílagos:

a. Cartílago calcificado, con sales de calcio en la matriz de colágeno. Típico de peces cartilaginosos.
b. Cartílago elástico, más flexible y constituye el pabellón de la oreja o la nariz en mamíferos.
c. Fibrocartílago, que se encuentra en las articulaciones (e.g., meniscos, discos intervertebrales) y en las inserciones de músculos y tendones.

El cartílago es esencialmente una sustancia esquelética interna, profunda que rara vez se encuentra cerca de la superficie corporal. Es muy abundante en el embrión e individuos jóvenes. El hueso puede reemplazar al cartílago durante el desarrollo, pero el hueso no es un cartílago al cual simplemente se le adicionaron los minerales.

- El **hueso** está compuesto de una compleja matriz de fibras de colágeno, con células que secretan una matriz proteínica y cristales de hidroxiapátita. Las células son los **osteócitos** y los **osteoblastos** (Fig. 3d). Los cristales de hidroxiapátita están alineados sobre la matriz de fibras de colágeno en capas con direcciones alternadas, muy parecido a la estructura de la madera aglomerada. Esta combinación de células, fibras y minerales le dan al hueso su compleja apariencia de rejillas, combinando solidez y fuerza con una relativa liviandad que ayuda a prevenir rompimientos.

El hueso se mantiene vascularizado, aun cuando éste sea muy mineralizado (osificado). La naturaleza vascular del hueso le permite remodelarse así mismo. El hueso viejo es consumido por células sanguíneas especializadas llamadas **osteoclastos** (*Gr.*, *clast* = rompimiento), que se derivan de las mismas líneas celulares de los macrófagos (células sanguíneas blancas) que protegen el cuerpo de patógenos.

- Los osteoclastos van consumiendo el hueso viejo y los osteoblastos van atrás depositando nuevo tejido óseo. De esta forma, un hueso roto puede repararse a si mismo y puede cambiar su forma para adecuarse a las presiones mecánicas impuestas al animal.

  ✓ También explica porque el ejercicio construye hueso y porque los astronautas pierden masa ósea en la gravedad cero del espacio exterior.

  ✓ El cartílago calcificado que se ve en los peces condríctios es incapaz de remodelarse a si mismo, debido a que no contiene vasos sanguíneos.

Un quinto tipo de tejido duro en los vertebrados es el **enameloide**, un tejido parecido al esmalte y es primitivo en los vertebrados; se observa en la mayoría de los peces.

- El esmalte verdadero es visto solo en los tetrápodos y sus ancestros peces de aletas lobuladas. El esmalte se forma a partir de células ectodérmicas, mientras que el enameloide se origina a partir de células mesodérmicas, al igual que la dentina.

El último tipo de tejido conectivo mineralizado es el **cemento**, una sustancia parecida al hueso que se encarga de asegurar los dientes a los alveolos presentes en los huesos mandibulares.

En cuanto al hueso, hay dos tipos en vertebrados: a) hueso dérmico; y b) hueso endocondral. El primero se forma a partir de la piel, sin que haya un precursor cartilaginoso, mientras que el hueso endocondral se forma en el interior del cartílago (*endo* = dentro, en el interior; *condro* = cartílago). El hueso endocondral es una osificación del cartílago a través de la aparición de células óseas y minerales (Fig. 4).

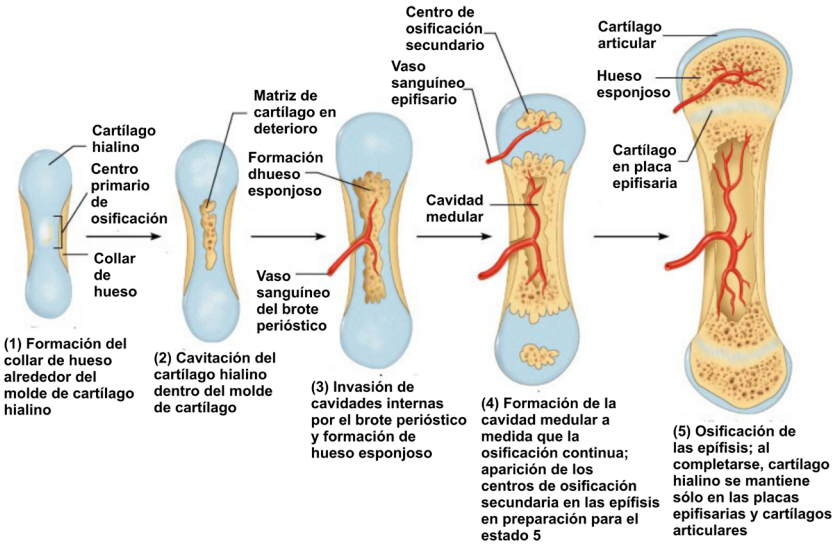

Figura 4. Osificación y crecimiento de un hueso largo en un mamífero.

- El hueso dérmico es el tipo primitivo de hueso en los vertebrados y presente en agnatos fósiles llamados ostracodermos

- Sólo en peces óseos y tetrápodos, el endoesqueleto está compuesto primariamente de hueso. En estos vertebrados, el endoesqueleto es inicialmente producido dentro del cartílago y es reemplazado posteriormente por hueso durante el desarrollo.

El hueso dérmico originalmente estaba formado alrededor del cuerpo y externamente como una especie de armadura (ostracódermo significa piel con armadura) o un exoesqueleto (Fig. 5).

- Se considera casi siempre que los vertebrados actuales solo poseen endoesqueleto, pero la mayoría de los huesos craneales son de origen dérmico (dermatocráneo) y están en una posición externa formando una armadura alrededor del cerebro. La estructura endoesquelética de los vertebrados inicialmente consistió sólo de la caja cerebral y era originalmente sólo cartílago. Por lo tanto, la condición en muchos de los primeros vertebrados fue un exoesqueleto óseo y un endoesqueleto cartilaginoso (Fig. 5).

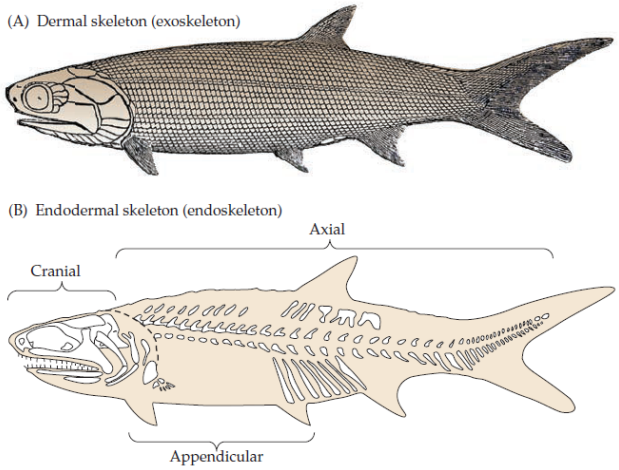

Figura 5. Esqueletos de vertebrados, contrastando el exoesqueleto óseo original con el endoesqueleto cartilaginoso original (Pough & Janis 2019).

3) **Tejido vascular**: es el mismo tejido sanguíneo y es naturaleza liquida. Este tejido está compuesto por siete tipos de células que están suspendidas en un plasma acuoso (material que contiene agua, proteínas, sales, lípidos y glucosa). Los siete tipos de células son: a) eritrocitos (glóbulos sanguíneos rojos); b) trombocitos o plaquetas; y c) leucocitos (glóbulos sanguíneos blancos), los cuales se clasifican en neutrófilos, eosinófilos, basófilos, linfócitos y monócitos. La sangre es un **tipo modificado de tejido conectivo** y tiene funciones principalmente de transporte de materiales y de defensa.

   a. Transporte de materiales a través del cuerpo: oxígeno y dióxido de carbono; moléculas alimenticias (glucosa, lípidos, aminoácidos); iones (Na^+, Ca^{+2}, HCO_3^-); desechos (urea), hormonas; calor.

   b. Defensa del cuerpo contra infecciones y otros materiales extraños. Aquí participan todos los tipos celulares blancas sanguíneas.

4) **Tejido muscular**: es el tejido más común en el cuerpo de la mayoría de los vertebrados. En estos animales puede representar entre un tercio y la mitad de la masa corporal.

   Desde el punto de vista funcional, los músculos son importantes porque son vitales en las actividades locomotora y circulatoria. Este tejido esta formado por células alargadas o fibras especializadas en la contracción. Generalmente, los músculos se forman a partir del mesodermo embrionario. Las fibras musculares pueden ser lisas o estriadas. Hay tres tipos de tejidos musculares:

   a. Músculo esquelético o estriado: es el musculo adherido a las estructuras esqueléticas y esta constituido por fibras estriadas, que son bandas transversales (Fig. 6a). La acción de estos músculos es voluntaria y permite el movimiento del cuerpo y las estructuras apendiculares en el espacio.

   b. Musculo cardiaco: constituye la pared del corazón. A través de la vida éste se contrae 70 veces por minuto bombeando casi cinco litros de sangre cada minuto. El musculo cardiaco se parece al musculo esquelético o estriado en algunas cosas: el musculo cardiaco es un musculo estriado y cada célula contiene sarcómeros con filamentos deslizantes de actina y miosina.

      - Sin embargo, el musculo cardiaco tiene un amplio número de características propias, que reflejan su función como bomba sanguínea.

        ✓ Las miofibrillas de cada célula muscular están ramificadas (Fig. 6b-c).
        ✓ Las ramificaciones están interconectadas con aquellas fibras de adhesión (discos intercalares). Estas uniones fuertes capacitan al corazón para contraerse forzadamente sin que las fibras se rasguen.

c. Musculo liso: es el tipo más sencillo de tejido muscular y el menos abundante en el cuerpo. Se encuentra en las paredes de todos los órganos huecos (excepto el corazón; Fig. 6d). Su contracción es de acción involuntaria y reduce el tamaño de estas estructuras. Por lo tanto, algunas de las acciones del musculo liso son:

- Regular el flujo de sangre en las arterias.
- Mover el bolo alimenticio a través del tracto gastrointestinal.
- Expeler la orina desde la vejiga urinaria.
- Hacer que el neonato salga al exterior desde el útero.
- Regular el flujo de aire a través de los pulmones.

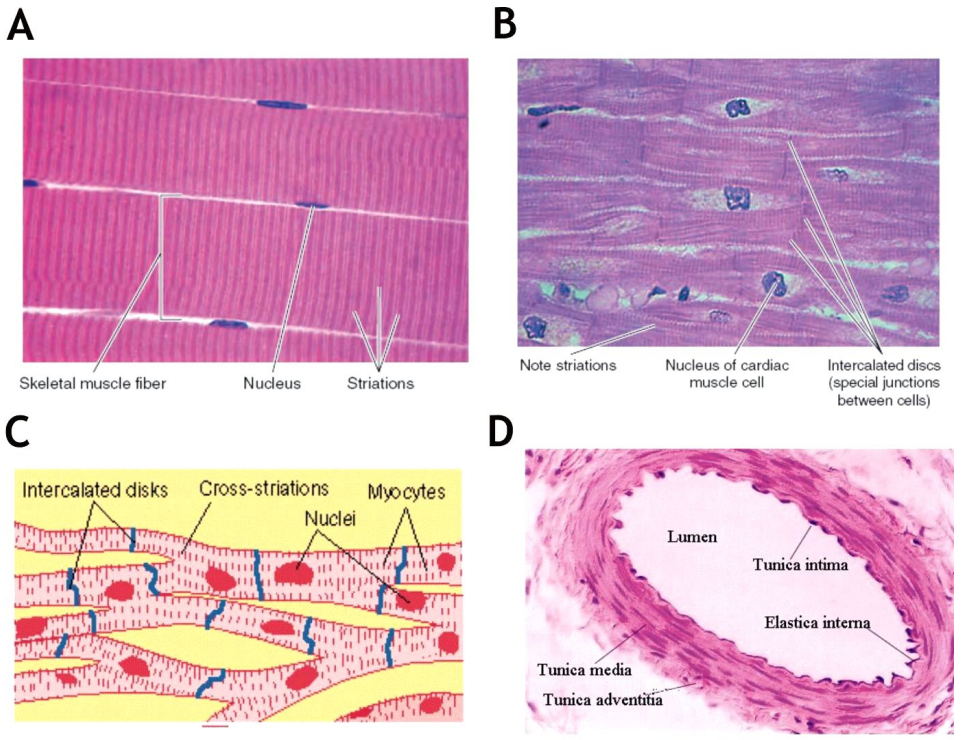

Figura 6. Tipos de tejido muscular. A) Corte transversal de tejido estriado; B) corte transversal de tejido cardiaco; C) representación gráfica del tejido muscular; D) sección transversal de una arteria, mostrando la pared de tejido liso rodeando la arteria (Hickman *et al*. 2017).

5) **Tejido nervioso**: es el tejido especializado en la recepción de estímulos y en la conducción de impulsos de una parte del cuerpo a otra. Los dos tipos celulares básicos del tejido nervioso son las neuronas (actividad nerviosa) y la neuroglia, que se encarga de aislar las membranas neuronales y no presenta actividad nerviosa. Una neurona es la célula especializada para conducir impulsos electroquímicos llamados impulsos nerviosos o potenciales de acción.

Todas las neuronas fuera del sistema nervioso central (y muchas dentro de éste) conducen impulsos a lo largo de extensiones citoplasmáticas en forma de cabello llamadas **fibras nerviosas** o **axones** (Fig. 7). El axón conecta el cordón espinal a los músculos del cuerpo. Ellos crecen fuera del cuerpo celular, el contiene el núcleo. La longitud de algunos axones es tan grande que es notable que el cuerpo celular controle efectos muy lejos de éste.

En muchas neuronas, los impulsos nerviosos son generados en fibras ramificadas y cortas llamadas **dendritas**, que se prolongan desde el cuerpo celular. Los impulsos son luego conducidos a lo largo del axón que se ramifica varias veces en su extremo posterior. Este extremo es el que se conecta con las dendritas de la otra neurona, en una conexión denominada sinapsis.

Los axones están cubiertos con una capa grasosa llamada mielina. A lo largo del axón están las células de Schwann, que cubren al axón y lo aíslan de corrientes eléctricas. En los sectores donde dos de estas células de se encuentran hay un espacio en el axón que no esta protegido por mielina que se denomina nodo de Ranvier; este espacio juega un papel importante en la propagación del impulso nervioso. Existen tres tipos de neuronas:

a. Neuronas sensitivas: son las neuronas que transportan los estímulos desde el órgano receptor del estimulo hasta la medula espinal. El cuerpo celular se encuentra inmerso en la medula. Los receptores desde donde corren este tipo de neuronas son la piel, el olfato, el gusto, el oído y los ojos. El axón de estas células usualmente termina en una interneurona (Fig. 7).

b. Neuronas motoras: son las células nerviosas que se encargan de transportar las respuestas nerviosas provocadas en el cerebro o en la medula espinal por el estimulo recibido previamente. Esa respuesta es llevada hasta el órgano efector (músculos o glándulas).

c. Interneuronas: son células nerviosas encontradas exclusivamente dentro de la medula espinal y en el cerebro. Ellas son estimuladas por señales eléctricas que llegan desde las células sensitivas, otras interneuronas o desde ambos tipos.

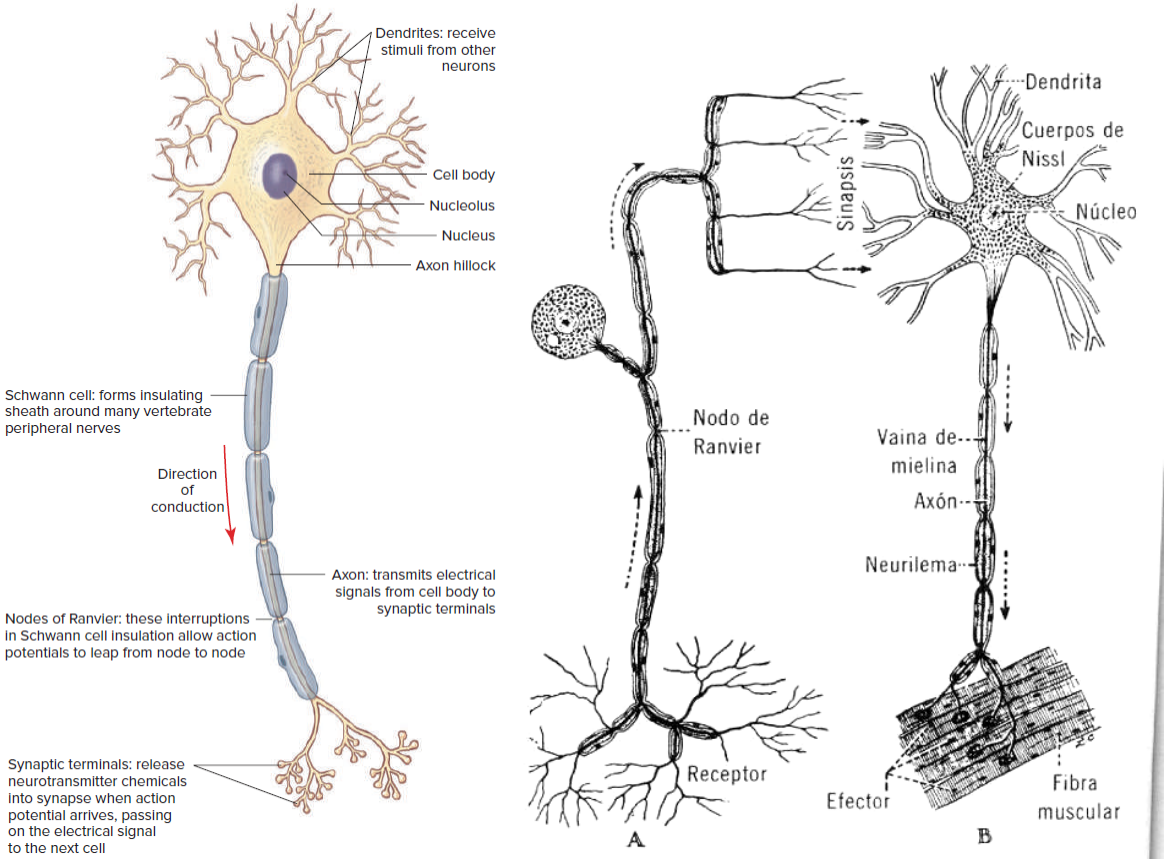

Figura 7. Esquema generalizado de una neurona. Izquierda, neurona típica, donde se indica las partes; derecha, dos tipos de neuronas, una sensitiva que recoge el estimulo desde el órgano de recepción y lleva la información hasta la medula espinal o el cerebro y una neurona motora que lleva la respuesta desde el sistema nervioso central hasta el órgano efector de la respuesta (Hickman *et al*. 2017; Romer & Parsons 1981).

Bibliografía

- Hickman, C.P., Jr., Roberts, L.S., Larson, A. & I´Anson, H. 2004. Integrated Principles of Zoology. McGraw Hill, New York. 872 pp.
- Hickman, C.P., Jr., Keen, S.L., Eisenhour, D.J., Larson, A. & I´Anson, H. 2017. Integrated principles of zoology. Seventeenth edition. McGraw Hill, New York. 834 pp.
- Pough, F.H. & Janis, C.M. 2019. Vertebrate life. Tenth edition. Oxford University Press, New Jersey. 552 pp. + appendages.
- Romer, A.S. & Parsons, T.S. 1981. Anatomía comparada. Quinta edición. Nueva Editorial Interamericana. México D.F. 428 pp.