

Organogénesis de la Rana Chilena
(*Caliptocephalella caudiverbera*)

(AMPHIBIA, LEPTODACTYLIDAE)

BORIS JORQUERA

EMILIO PUGIN

Publicación Ocasional N° 20

MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL

S A N T I A G O D E C H I L E

1975

Museo Nacional de Historia Natural
— CHILE —
BIBLIOTECA
CASILLA 787 - SANTIAGO

B M H N
C G
594.89
I 820
1945
C. l
BAC 4093

ORGANOGENESIS DE LA RANA CHILENA
(*CALIPTOCEPHALELLA CAUDIVERBERA*)¹

(AMPHIBIA, LEPTODACTYLIDAE)

BORIS JORQUERA²
EMILIO PUGIN

1. Introducción

Caliptocephalella caudiverbera (LINEO), conocida vulgarmente como rana chilena, es especie única del género *Calyptocephalella*, de la familia Leptodactylidae (CEI, 1962), vive en Chile desde la región central (provincia de Aconcagua) hasta Puerto Montt.

Es un batracio fácil de recolectar y de mantener en el laboratorio; que se presta por su facilidad de ovulación, fecundación artificial y tamaño de los embriones, como un material de gran valor para el trabajo experimental de laboratorio y la enseñanza de la embriología.

JORQUERA e IZQUIERDO (1964) elaboraron una Tabla de Desarrollo Normal a 18° C., en la cual el desarrollo larvario, hasta la formación del sifón, fue dividido en 14 estados. En esta división no se impuso un criterio arbitrario o convencional, sino que se reconocieron las etapas que se presentan naturalmente según la apreciación de caracteres externos.

Actualmente la falta de datos sobre la organogénesis e histogénesis normal de esta especie, y de casi todas las otras que se encuentran en nuestro territorio, obliga a recurrir a información de la literatura extranjera sobre anuros inexistentes en el país, la cual nos proporciona datos, que si bien son similares, no son exactamente aplicables a la especie que nos interesa y además están referidos a estados no comparables con aquellos de nuestra Tabla de Desarrollo.

En el presente trabajo se describe la morfogénesis inicial de las diferentes es-

tructuras, señalando los avances más importantes de la organogénesis, según su aparición cronológica correlativa a los 14 estados de la Tabla de JORQUERA e IZQUIERDO. (*op. cit.*).

2. Material y Método

Este trabajo fue realizado con ranas colectadas en la laguna del Parque SAVAL, en la Isla Teja de la ciudad de Valdivia, durante el período de reproducción (septiembre a noviembre).

Para el cultivo de los embriones se siguió el procedimiento descrito por RUGH (1948) y las indicaciones de JORQUERA e IZQUIERDO (1964) sobre densidad de población y recambio del medio en los cultivos.

La ovulación fue inducida por inyección intra peritoneal de una suspensión de hipófisis de *Calyptocephalella caudiverbera*. La fecundación de los oocitos expulsados se hizo con una suspensión fresca de espermios, preparada desmenuzando testículos en Holtfreter al 10%. El cultivo se realizó en solución Holtfreter al 10% a 18° C, con una densidad de 4 embriones por ml. y recambio del medio cada doce horas.

La fijación fue hecha con soluciones A y B de Smith y posteriormente los embriones se conservaron en formalina al 5%. Con el material así obtenido se trabajó de la siguiente manera:

¹ Trabajo patrocinado por Vicerrectoría de Investigaciones. Universidad Austral de Chile. Valdivia.

² Instituto de Embriología, Universidad Austral de Chile. Valdivia.

- a) Cortes microtómicos seriados de 7 micrones de espesor. Tinción hematoxilina-eosina.
- b) Cortes macroscópicos y disecciones (con material fresco y fijado).
- c) Para graficar las observaciones microscópicas y macroscópicas se efectuaron microfotografías, dibujos y modelos en yeso.

3. Observaciones

3.1 SEGMENTACION Y BLASTULACION

ESTADO 1. Oocito. 0 horas.
Los oocitos miden 2,7 a 3,1 mm.

ESTADO 2. Huevo fecundado indiviso. 0 a 5,15 horas.
Desde la fecundación, hasta la aparición del primer surco.

ESTADO 3. Segmentación inicial. 5,15 a 12,30 horas.
Desde la aparición del primer surco, hasta que se completa el cuarto: o sea, desde el huevo indiviso, hasta 16 blastómeras.

El primer surco se inicia en el polo animal y se extiende, bisectando al creciente gris, hacia el polo vegetativo, profundizando lentamente en la masa vitelina hasta completar la separación de las dos primeras blastómeras (poco antes de que en la superficie del huevo se complete el segundo surco). Entre las dos primeras blastómeras, una ligera hendidura fusiforme señala el comienzo de la cavidad de segmentación o blastocele (lámina 1, est. 3.). Posteriormente, en el estado de 16 blastómeras, las células adquieren forma de cuñas, con sus bases dirigidas hacia la superficie y sus cimas convergiendo hacia la cavidad, de tal manera que forman una pared simple e irregularmente hendida (lámina 1, est. 4₁). Las blastómeras del hemisferio vegetativo son voluminosas y más pequeñas las del hemisferio animal.

ESTADO 4. Blastulación. 12,30 a 60 horas.
Desde que se completa el cuarto surco, hasta la aparición del labio dorsal del blastoporo. Tamaño: 3,2 mm.

A medida que progresa la segmentación, el blastocele aumenta de volumen y tiende a su forma característica, presentando a nivel del plano supraecuatorial un piso convexo constituido por grandes células vitelinas y un techo cupuliforme formado por pequeñas células del hemisferio animal. Esta pared es delgada e integrada por dos a tres estratos celulares, de los cuales es más pigmentado el externo; pero al aproximarse hacia el ecuador engruesa aumentando a cuatro y cinco estratos para luego confundirse con las células del piso (lámina 1, est. 4₂).

3.2 GASTRULACION

ESTADO 5. Formación del blastoporo. 60 a 75 horas.
Desde la aparición del labio dorsal, hasta que se completa el blastoporo. Tamaño al término del estado: 3,2 a 3,3 mm.

La aparición del labio dorsal del blastoporo señala el término del período de segmentación y formación del blastocele. Se inicia ligeramente por debajo del ecuador, en el área endodérmica, estableciendo un límite superficial entre células vitelinas y formativas.

Mientras el labio dorsal ofrece externamente un aspecto ligeramente arqueado, se insinúa hacia el interior como una breve hendidura curva, esbozo del arquénteron (lámina 1, est. 4-5); y, cuando los extremos del labio han progresado superficialmente hasta formar una media luna, la hendidura profundiza en dirección al piso del blastocele, separando siempre células formativas y vitelinas entre sí (lámina 1, est. 5). Entre esta hendidura y la superficie, están las células formativas dispuestas en dos capas: una externa biestratificada, en continuidad con el techo del blastocele y otra interna, situada entre la precedente y la hendidura, constituida por células irregularmente dispuestas, que representan la involución inicial del material endodérmico y precordal. A medida que los extremos del blastoporo convergen para cerrar el círculo, la hendidura interna se dilata progresivamente en sentido dorso lateral, formando la cavidad del arquénteron. Una vez completado el blastoporo, el arquént-

teron invade aproximadamente la tercera parte del espacio ocupado primitivamente por el blastocele y queda separado de él por un delgado tabique, a veces discontínuo (lámina 1, est. 5-6).

ESTADO 6. Constricción del blastoporo. 75 a 117 horas.

Desde que se completa el blastoporo, hasta que aparece la placa neural. Tamaño al término del estado: 3,3 a 3,4 mm.

La cubierta externa biestratificada del hemisferio animal continúa plegándose sobre el margen del blastoporo que circunscribe al tapón vitelino, prosiguiendo la involución de las áreas notocordio mesodérmicas. Este proceso es activo sobre el borde dorsal del blastoporo y decrece en intensidad hacia el borde ventral.

El manto cordo mesodérmico forma el techo del arquénteron y está en continuidad con las paredes fronto laterales replegadas desde el endodermo. Las hojas mesodérmicas laterales se extienden, entre el ectodermo y el endodermo, en sentido ventro cefálico. Luego, un engrosamiento a lo largo del área notocordal, en el techo del arquénteron, esboza la cuerda dorsal (lámina 6, fig. 1).

Durante la reducción del blastocele se observa un movimiento de material endodérmico proveniente del piso y tabique divisorio, que tiende a envolver esta cavidad (lámina 1, est. 5-6).

Mientras ocurre la constricción del blastoporo, continúa la extensión del arquénteron y la reducción del blastocele, destacándose hacia el término del estado la hendidura proveniente del labio ventral del blastoporo (esbozo del divertículo ventral del intestino posterior) y la aparición del mesodermo gástrico (lámina 1, est. 6).

El revestimiento externo del embrión es una capa biestratificada constituida por un estrato externo pigmentado, denominado ectodermo epitelial, y otro interno, que es el ectodermo neural.

3.3 NEURULACION Y ESBOZOS DE ORGANOS

ESTADO 7. Placa neural 117 a 125 horas.

Desde que aparece la placa neural, hasta que se inician los pliegues neurales. Tamaño al término del estado: 3,3 a 3,5 mm.

La placa neural se forma por proliferación del ectodermo neural y, observada superficialmente, tiene forma de raqueta ensanchada en su extremo cefálico y estrechada en dirección al blastoporo (lámina 2, est. 7₁ y 7₂).

Al iniciarse la formación de la placa neural, se empieza a individualizar la notocorda desde el extremo anterior del eje medio dorsal, separándose del mesodermo para axil en sentido antero caudal (lámina 6, fig. 2). Simultáneamente, el endodermo pierde su íntima relación con el manto cordo mesodérmico, observándose como una hoja cada vez más independiente, apenas unida a la notocorda. Sin embargo, esta relación se mantiene estrecha en la región caudal, donde aún no se separan las estructuras axiles.

La cavidad del arquénteron se refleja anularmente alrededor del pedículo del tapón vitelino, formando el divertículo ventral del intestino posterior (lámina 2, est. 7₁). El reducido tapón vitelino se recoge al interior, dejando finalmente el blastoporo representado por una abertura umbiliforme; entrada del canal blastoporal (lámina 2, est. 7₂). El piso del arquénteron se hunde en su tercio cefálico para esbozar el intestino anterior y el divertículo hepático.

En la segunda mitad del estado, la placa neural se alarga y estrecha, apareciendo en su contorno un relieve marginal, esbozo de los pliegues neurales.

La presencia del canal blastoporal y la desaparición del blastocele, indican el término del estado.

ESTADO 8. Pliegues neurales. 125 a 145 horas.

Desde que se inician los pliegues, hasta que se adosan en toda su longitud. Tamaño al término del estado: 3,5 mm.

Durante este estado el embrión adquiere forma elíptica. Los pliegues neurales se elevan y engruesan por proliferación del

ectodermo neural, comprendiendo entre ellos, el surco neural.

A nivel de la pared externa de los pliegues neurales, el grueso estrato del ectodermo neural está claramente diferenciado del estrato epitelial, pero desde el borde libre hasta el fondo del surco neural, ambos estratos se confunden.

Nuevos engrosamientos laterales del ectodermo neural dan origen a las placas sensoriales y branquiales. Las placas sensoriales se forman en la región anteroventral y confluyen en la línea media; ellas generan los esbozos de las fositas olfativas, cristalino, ventosa y arco mandibular (primer arco visceral). Dorsalmente y por detrás de las placas sensoriales, se forman las placas branquiales.

A medida que los pliegues neurales se levantan y aproximan entre sí a nivel del tercio medio y posterior, desde su superficie interna proliferan en sentido céfalo-caudal las crestas neurales y, en el extremo cefálico se esbozan, en sus paredes anterolaterales, las evaginaciones ópticas.

Modificaciones del piso endodérmico del arquénteron, subdividen a éste en intestino anterior, medio y posterior (lámina 2, est. 8). En la región cefálica se delimita el intestino anterior, en el piso del cual se acentúa la depresión del divertículo hepático y por delante de éste se insinúa la evaginación oral. Por otra parte, un solevantamiento de la masa vitelina a nivel de los dos tercios posteriores produce el progresivo estrechamiento dorso ventral del arquénteron para constituir el intestino medio y posterior, no claramente delimitados entre sí. El intestino medio es un estrecho pasaje de piso convexo y techo cóncavo, en sentido transversal. El intestino posterior es más corto y presenta un divertículo ventral y otro caudal más pequeño; este último, remanente del estrechamiento del canal blastoporal.

Se continúa y completa la separación entre la cuerda dorsal y el mesodermo para axil; adquiriendo aquella la forma de un tallo cilíndrico independiente en

el extremo anterior (lámina 6, fig. 3) y, de aspecto rectangular e intimamente unida al endodermo a nivel del intestino medio y posterior (lámina 6, figs. 4 y 5).

Hacia el término del estado, cuando los pliegues neurales se adosan en toda su longitud, se observa una mayor separación de la cuerda dorsal, la cual se presenta parcialmente hueca y bajo ella el techo del intestino medio, ya separado, forma la cresta hipocordal.

Se inicia también la diferenciación de los primeros somitos, los cuales presentan temporalmente una pequeña cavidad. Ventralmente, las placas mesodérmicas laterales se disagregan en células que se reúnen con las del lado opuesto.

ESTADO 9. Tubo neural. 145 a 175 horas.

Desde que se inicia la fusión de los pliegues, hasta que aparece la respuesta muscular. Tamaño al término del estado: 4,1 a 4,2 mm.

La fusión de los pliegues neurales se inicia cefálicamente por detrás del neuroporo anterior, estableciéndose en la línea media la continuidad del epitelio ectodérmico. Esta fusión pronto compromete al neuroporo anterior y al canal blastoporal, dando lugar sobre este último a la formación del canal neuroentérico, que comunica el tubo neural con el intestino posterior.

Completada la tubulación epidermal y neural, el embrión queda envuelto por una cubierta epidérmica biestratificada constituida por los estratos primitivamente denominados epitelial y neural. El estrato epitelial, cúbico y pigmentado, pasa a constituir el peridermo; y el estrato neural, plano, constituye el estrato germinativo. El tubo neural con sus paredes laterales más gruesas que las placas dorsal y ventral, presenta un lumen amplio y elíptico (lámina 2, est. 9).

El extremo cefálico del embrión se extiende y sobre él, por delante de la cuerda dorsal, el tubo neural se prolonga y arquea constituyendo la flexión cefálica. A nivel de este ángulo, la pared ventral del

tubo origina el tubérculo posterior y frente a él aparecen sucesivamente dos relieves transversos: el primero, anterior; y el segundo, dorsal. Estos relieves, unidos con el tubérculo posterior mediante planos imaginarios, sirven de referencia para indicar los límites de las tres vesículas encefálicas primarias: el prosencéfalo, por debajo del plano anterior; el mesencéfalo, entre ambos planos; y el romboencéfalo, por detrás del plano posterior, confundiéndose caudalmente con la médula espinal (lámina 2, est. 9₁ y 9₂).

El lumen de las evaginaciones ópticas tiende a separarse de la cavidad del prosencéfalo por un estrechamiento sobre su punto de origen (lámina 6, fig. 7).

Las placas auditivas se hacen presentes como leves engrosamientos de la epidermis, a cargo del ectodermio neural, en posición para medio dorsal, a nivel del área romboencefálica.

El intestino anterior se delimita como un compartimiento que corresponde casi en su totalidad al área faríngea y cuya evaginación oral avanza en sentido antero ventral, aproximándose discretamente a la depresión del estomodeo. En sus paredes dorso laterales se forman los surcos correspondientes a la primera, segunda y tercera bolsa faríngea. Dorsalmente se evagina un breve intestino cefálico (lámina 2, est. 9₁ y 9₂). El intestino posterior presenta, además de los divertículos ventral y caudal, un divertículo dorsal que comunica con el canal neuroentérico. A nivel del divertículo ventral o cloacal se opone exteriormente, por debajo del blastoporo, la depresión del proctodeo (lámina 2, est. 9₁ y 9₂).

La cuerda dorsal, maciza y cilíndrica, se separa del techo del intestino medio (lámina 6, fig. 6), pero aún permanece unida a las paredes laterales del intestino posterior. A nivel del intestino medio se destaca la cresta hipocordal.

Se evidencian perfectamente los somitos, y, en las hojas mesodérmicas laterales, que alcanzan continuidad en la línea medio ventral, se observa la aparición del celoma.

Bajo el piso de la faringe, dos estrechas hendiduras laterales confluyen para formar el celoma pericárdico, sobre el cual aparecen los esbozos endocárdicos (lámina 2, est. 9₁).

A medida que aumenta la extensióncefálica, la región dorsal del embrión se eleva y aplasta lateralmente, terminando atrás en un pequeño brote caudal. Consecuentemente el tubo neural también se aplasta y estrecha su lumen en este mismo sentido (lámina 2, est. 9₂).

Hacia el término del estado (lámina 2, est. 9₃), la flexión cefálica es pronunciada y se presenta un rudimento de infundíbulo. La pared del prosencéfalo es delgada en su extremo anterior y más gruesa en sus partes laterales. En el piso hay un pequeño engrosamiento, que al finalizar el estado aparece subdividido por el recesso óptico, en quiasma óptico y torus transversus. El mesencéfalo presenta paredes laterales gruesas y un techo delgado. El notable engrosamiento de las placas basales del romboencéfalo determina entre ellas un estrecho surco ventral en el conducto medular. Las placas del suelo y del techo, son en cambio sumamente delgadas. Aún no existe demarcación precisa entre el cerebro posterior y la médula espinal.

La pared faríngea se dilata lateralmente evidenciándose al exterior las placas branquiales. En su superficie interna, cinco surcos de profundidad decreciente en sentido caudal, corresponden a las cinco bolsas faríngeas; en tanto que al exterior dos ligeras huellas lineales se oponen a la segunda y tercera bolsa faríngea, subdividiendo la placa branquial en tres pliegues paralelos que representan el relieve del segundo, tercero y cuarto arco visceral. Por delante de la placa branquial, notablemente desarrollado, está el primer arco visceral y por detrás de ella, muy poco aparente, el quinto arco visceral. De esta manera al término del estado están presentes los cinco arcos viscerales: el primero, mandibular; el segundo, hioideo; el tercero, branquial I; el cuarto, branquial II y el quinto, branquial III (cuadro 1).

Cuadro 1
DERIVADOS FARÍNGEOS

BOLSAS	ARCOS	HENDIDURAS	BRANQUIAS
	1er. arco visceral (mandibular)		
1º Bolsa faríngea	2º Arco visceral (hioídeo)	Pliegue opercular	
2º Bolsa faríngea	3º Arco visceral (arco branquial I)	1º Hendidura branquial	1º Brote branquial
3º Bolsa faríngea	4º Arco visceral (arco branquial II)	2º Hendidura branquial	2º Brote branquial
4º Bolsa faríngea	5º Arco visceral (arco branquial III)	3º Hendidura branquial	3º Brote branquial
5º Bolsa faríngea		4º Hendidura branquial	
			6º Arco visceral (rudimentario)

Dorsal al estomodeo una proliferación del ectodermo neural se insinúa entre la faringe y el prosencéfalo, constituyendo el primordio de la adenohipófisis. El intestino medio se alarga y estrecha aún más. En el intestino posterior se cierra por completo el canal blastoporal, desapareciendo el divertículo caudal y persistiendo la comunicación neuroentérica. El divertículo ventral se adosa al proctodeo y se forma la membrana cloacal. Esta se rompe al término del estado, estableciéndose la comunicación anal (lámina 2, est. 9_s).

La cuerda dorsal, de estructura espontánea, termina por separarse caudalmente del endodermo subyacente, completándose así el techo del intestino posterior. La cinta hipocordal se separa bajo el endodermo a nivel de la parte anterior del intestino medio. Continúa la delimitación del mesodermo lateral en hojas visceral y parietal.

Hacia el término del estado los esbozos endocárdicos se fusionan para constituir un tubo único, que se presenta ligeramente acodado a la derecha y alrededor del cual se refleja la esplacnopleura del celoma pericárdico.

La pared externa de las vesículas ópticas, que adquiere mayor grosor, toma contacto con el ectodermo adyacente e induce la placoda del cristalino (lámina 5, est. 9; lámina 6, fig. 7).

En las placodas auditivas, una notable proliferación y movimiento celular del ectodermo neural, conducen a una rápida invaginación que origina las vesículas ópticas. Estas se presentan algo aplastadas lateralmente y alargadas en sentido dorso ventral. Su comunicación con el exterior se cierra durante este mismo estado, pero su pared externa mantiene contacto con el ectodermo hasta el fin del estado (lámina 5, est. 9).

Las placodas olfativas se localizan como engrosamientos pigmentados en posición lateral dorsal al prosencéfalo.

Una vez completada la fusión del canal

neural, aparece el esbozo pronéfrico como un ligero engrosamiento de la hoja somática de la región nefrotómica, a nivel del segundo, tercero y cuarto somito. En el interior de estas masas nefrotómicas aparecen cavidades que reunidas originan el conducto de Wolff y luego esbozan tres pares de túbulos pronéfricos a nivel de cada uno de los segmentos somáticos señalados.

3.4 ORGANOGENESIS EN PARTICULAR

ESTADO 10. Respuesta muscular. 175 a 220 horas.

Desde que aparece la respuesta muscular, hasta que se aprecia latido cardíaco. Tamaño al término del estado: 6 mm. (0,8 mm. de cola).

A las 175 horas aparece la respuesta muscular. Más tarde, durante el desove, la placa branquial se hace más prominente y se destacan claramente al exterior los arcos viscerales.

Tubo Digestivo

En el intestino anterior, la faringe se aplasta en sentido dorso ventral y céfalo caudal, a causa del desarrollo del prosencéfalo sobre el techo y el del corazón bajo el piso (lámina 2, est. 10). El corazón rechaza también el divertículo hepático, estrechando su comunicación con la faringe. Las cinco bolsas faríngeas que surcan las paredes laterales se reúnen con las del lado opuesto sobre el piso faríngeo. En la base del segundo par de arcos viscerales se evagina el esbozo tiroideo. La evaginación oral toma contacto con el ectodermo y se constituye la membrana buco faríngea. El primordio hipofisiario permanece unido al ectodermo faríngeo por un puente celular.

Por detrás de la faringe, el intestino anterior es breve y presenta, por delante del divertículo hepático, la evaginación del divertículo respiratorio. El intestino medio es estrecho y sobre él se observa la hipocorda. En el intestino posterior el divertículo dorsal pierde su comunicación neuroentérica y pasa a constituir el intestino caudal, quedando de esta manera sólo comunicado al exterior por la abertura anal.

Encéfalo

El prosencéfalo, inclinado aproximadamente en un ángulo de 90°, se proyecta por debajo del extremo anterior de la cuerda dorsal, destacándose el infundíbulo y su repliegue retro infundibular. Inmediatamente por delante del límite posterior del prosencéfalo, se inicia la evaginación epifisiaria.

El mesencéfalo está siempre claramente delimitado entre las referencias mencionadas en el estado 9, pero se observa un pronunciamiento del tubérculo posterior, a la vez que el engrosamiento dorsal retrocede distanciándose del engrosamiento anterior.

Durante la segunda mitad del estado se establece el límite entre el romboencéfalo y la médula espinal, debido a un ostensible estrechamiento en el extremo caudal de aquél y a la notable diferencia de espesor de la lámina del techo del romboencéfalo (lámina 2, est. 10-11).

Corazón

Alrededor del tubo endocárdico la epiteliopleura engruesa constituyendo la hoja epimiocárdica del corazón, en tanto que la somatopleura constituye la hoja externa de la cavidad pericardíaca. Desaparece el mesocardio dorsal, quedando el tubo cardíaco suspendido por sus extremos. A medida que el tubo cardíaco se elonga, se producen modificaciones en su dirección: se acentúa la acodadura derecha a nivel de la dilatación ventricular y ésta se desplaza en sentido ventral, rotando simultáneamente hasta constituir un asa ventricular en posición transversa. La rama izquierda del asa continúa caudalmente con el atrio y la rama derecha continúa cefálicamente con el bulbo.

Al término del estado se diferencian las primeras fibras del miocardio en la pared ventricular.

Órganos de los Sentidos

Desde la iniciación del estado, se produce la invaginación de las vesículas ópticas, originándose la cúpula de doble pared en cuya abertura se invagina a su vez la placoda del cristalino (lámina 5, est. 10).

La vesícula auditiva, de gruesa pared epitelial, presenta forma ovoídea con su extremo dorsal más agudo. Este se separa del ectodermo adyacente (lámina 5, est. 10).

En las placodas olfativas se inicia un movimiento de invaginación.

Sistema Excretor

Los túbulos pronéfricos se contornean y hacia el término del estado aparecen el nefrostomo y el glomérulo externo.

ESTADO 11. Circulación. 220 a 265 horas.

Desde que se aprecia el latido cardíaco, hasta que se observa la circulación caudal. Tamaño al término del estado: 9 a 9,5 mm. (4,3 mm. de cola).

La iniciación del latido cardíaco coincide con la aparición del primer brote branquial sobre el arco branquial I y la abertura al exterior de la segunda y tercera bolsa faríngea, a través de la primera y segunda hendidura branquial (lámina 2, est. 10-11). Pronto aparece el segundo brote branquial sobre el arco branquial II y se abre la tercera hendidura branquial. A las 235 horas se inicia la circulación en el primer brote; simultáneamente se esboza el tercer brote y se abre la cuarta hendidura branquial (cuadro 1).

Tubo Digestivo

Cuando los embriones miden 6 a 6,5 mm de longitud, el piso de la faringe se hace más alto, acentuándose su aplastamiento dorso ventral y el intestino cefálico pierde de notoriedad. La membrana buco faríngea es delgada y la tiroídes persiste unida al piso faríngeo por el conducto tiroglosa. En el piso de la faringe aparece un surco anterior lateral que margina el esbozo de la lengua.

En embriones de 7 a 8 mm., dos esbozos pulmonares macizos proliferan en la pared del divertículo respiratorio y la amplia comunicación de éste con el intestino anterior se estrecha por la formación de un repliegue tráqueo esofágico, originando la glotis.

El intestino posterior cambia de dirección, dirigiéndose en sentido ventro caudal y, desde el vértice de la acodadura se proyecta, cada vez más reducido, el intestino caudal.

El divertículo hepático se hace sacular y se abre por un cuello estrecho a nivel del borde ventral de la comunicación entre el intestino anterior y medio. La pared anterior de este saco engruesa y luego muestra la formación de numerosos pliegues, esbozos de las trabéculas hepáticas.

En embriones de 8,5 a 9,5 mm., la faringe, cada vez más aplastada, se abre al exterior por la ruptura del estomodeo y caudalmente se estrecha a nivel de su comunicación con la glotis, continuando hacia el intestino medio a través de un breve conducto cuyo lumen empieza a obturarse por el tapón esofágico. Este breve conducto caudal del intestino anterior —precursor de esófago, estómago y porción hepática pilórica del duodeno— se alarga y desvía progresivamente hacia el lado izquierdo. El conducto tirogloso se separa del piso faríngeo.

Las placas vitelinas que circundan el lumen del intestino medio se reúnen cerrándolo sin dejar huellas de su primitiva posición. El intestino posterior permanece con su lumen abierto.

En el rudimento hepático, la proliferación de los pliegues internos de su pared anterior tiende a la oclusión de la cavidad hepática primaria, esbozando el sistema biliar y, por otra parte, se insinúa entre las trabéculas del parénquima la circulación vitelina, primordio del sistema sinusoidal.

Encéfalo

El prosencéfalo se elonga progresivamente en sentido posterior y, sobre el techo, la epífisis se desplaza a una posición más anterior y luego cierra su abertura de evaginación.

El mesencéfalo y romboencéfalo, fuera de un aumento de volumen, no ofrecen modificaciones apreciables. En la superficie ventro lateral del encéfalo y médula

espinal, comienza a diferenciarse la substancia blanca.

Corazón

El asa ventricular forma una gran cavidad ventricular que se desvía ligeramente hacia la izquierda y hacia atrás, hasta apoyarse contra el hígado. Al mismo tiempo el bulbo se flexa por delante y por encima del ventrículo, formándose el asa bulbo ventricular derecha. La aurícula se adelanta por encima del ventrículo, arrastrando al seno venoso, cuya presencia es ahora evidente, y se coloca por detrás y encima del bulbo.

Organos de los Sentidos

Se completa la invaginación de las vesículas ópticas, en cuya hoja interna o retiniana se inicia la diferenciación de las células fotoreceptoras. Esta hoja llega a tomar amplio contacto con la hoja externa pigmentada, quedando el espacio intra-retiniano reducido a la pelvis del pedículo óptico. La invaginación se pronuncia sobre el borde ventral de la cúpula y se extiende por la cara inferior del pedículo, formando la fisura coroídea. La vesícula del cristalino, totalmente separada de la epidermis, se sitúa en la boca de la cúpula óptica y presenta una pared epitelial simple de grosor uniforme. Las células del mesénquima se interponen entre el cristalino y el ectodermo para constituir la córnea (lámina 5, est. 11; lámina 6, fig. 8).

La vesícula auditiva aumenta de tamaño y entre sus delgadas paredes laterales se disponen dos engrosamientos: uno craneo lateral y el otro ventro medio caudal, en los cuales se diferenciará el epitelio sensorial del oído interno (lámina 6, fig. 11). En la porción dorso medial de la vesícula, se esboza el conducto endolinfático (lámina 5, est. 11; lámina 6, fig. 10).

Sistema Excretor

Los túbulos pronéfricos son sinuosos y poseen lumen amplio. El conducto de Wolff se abre en el divertículo rectal.

Al concluir el estado los embriones miden 9 a 9,5 mm. y aparecen los pliegues operculares a nivel del segundo arco visceral.

ESTADO 12. Pliegue opercular. 265 a 320 horas.

Desde que se inicia la circulación caudal, hasta que los pliegues operculares se reúnen ventralmente. Tamaño al término del estado: 10,5 a 11 mm. (5,7 mm. de cola).

Durante todo este estado los pliegues operculares avanzan terminando dorsalmente por delante del pronefros y los extremos ventrales se aproximan entre sí por detrás de la ventosa, hasta formar un pliegue ventral único.

Tubo Digestivo

Alrededor de la abertura bucal un relieve marginal que describe una elipse de extremos angulares, representa el esbozo de los labios; más hacia adentro la cavidad oral se estrecha por la aparición de un proceso dorsal y dos procesos ventro laterales.

El tapón esofágico reduce el lumen de la región más posterior de la faringe y toda la región esofágica, separando así, mediante una estrecha hendidura, la cavidad oro faríngea del lumen del segmento gastro duodenal.

El tracto intestinal, situado a continuación del tapón esofágico, experimenta alargamiento y progresivos cambios de posición a medida que el material vitelino se reabsorbe y se desplaza. Dos son los principales movimientos que caracterizan a este estado: el primer movimiento compromete al segmento del intestino anterior situado detrás del tapón esofágico; y consiste en una traslación, en el sentido de los punteros del reloj, que le hace describir una curva hacia la izquierda alrededor del hígado, llevando su extremo caudal desde su primitiva posición dorsal a una posición medio ventral (para facilitar la posterior descripción, denominaremos a este segmento "asa gastro duodenal"). Un segundo movimiento, precursor del proceso de espiralización del intestino, participa en la morfogénesis de los intestinos medio y posterior. Este movimiento consiste en un surco que se inicia en la línea medio dorsal, desciende en dirección caudal por el costado derecho y se desvíá ventralmente hacia la izquierda (lámina 4, est. 12).

Al término del estado, el estrecho lumen del esófago se presenta como una hendidura transversal, por encima del divertículo bronquial; triangular por detrás de éste; y luego, nuevamente transverso en la posición gastro duodenal, debido al mayor grosor que adquieren las paredes anterior y posterior a este nivel. Este último segmento se abre en el intestino medio, el cual ofrece una amplia cavidad al costado izquierdo; esta cavidad se eleva caudalmente a una posición dorso medial, para continuar en el intestino posterior con un lumen cada vez más pequeño. La cavidad definitiva del tracto intestinal correspondiente al intestino medio, luego de su cierre en el estado anterior, se forma nuevamente por hendiduras producidas entre las células vitelinas que previamente ocupaban el piso del intestino medio primitivo.

Hígado

Las trabéculas del parénquima, invaden toda la cavidad dejando entre ellas la red de capilares sinusoides que se abre en el seno venoso del corazón. Como permanente de la cavidad primaria, quedan un sistema de canalículos biliares y la vesícula biliar. La vesícula biliar se forma ventralmente en la superficie posterior del hígado, como un saco de epitelio columnar. Este se continúa por un conducto que recibe los canalículos biliares y se abre en el duodeno al costado derecho del punto donde éste se inserta en la masa vitelina del intestino.

Páncreas

Al comienzo del estado, se esboza el páncreas dorsal a expensas de la pared posterior del duodeno, por encima y hacia adentro del punto donde éste se continúa con el intestino medio. Más tarde, este rudimento pancreático se separa de la pared duodenal sin presentar conducto propio y se alarga ventralmente. Mientras tanto otros dos esbozos pancreáticos aparecen en el punto de unión entre el hígado y el duodeno y casi de inmediato se fusionan en un páncreas ventral único. Hacia el término del estado el páncreas dorsal se reúne con este último por

su prolongación ventral, utilizando de este modo, en común, el conducto excretor del páncreas ventral.

Pulmones

Los brotes pulmonares crecen caudalmente y se hacen saculares. El saco izquierdo se coloca por encima del asa gástrico duodenal, sin sobrepasarla.

Encéfalo

En el techo del prosencéfalo, bajo la actual posición de la epífisis, se origina un ligero relieve. Un plano situado entre este relieve y el borde posterior del torus transversus, puede servir como referencia precoz para delimitar el telencéfalo del diencéfalo (lámina 3, est. 12); pero una referencia más precisa sólo es posible establecerla en el estado siguiente, con el esbozo del plexo coroideo.

El mesencéfalo, notablemente engrosado en sus paredes dorso laterales, está dividido por un surco mediano que indica la futura separación de los lóbulos ópticos.

Corazón

La pared posterior del ventrículo se aplasta contra la superficie hepática y el asa bulbo ventricular se cierra cada vez más. Por encima del bulbo, la aurícula se dilata en sentido lateral y dorsalmente se inicia el septum inter auricular, exteriorizado por un leve surco ántero dorsal. Se hace notable el tronco arterioso.

Organos de los Sentidos

En la cúpula óptica, la hoja externa pigmentada continúa separada de la pared retiniana a nivel de la pelvis del pedículo óptico. En el pedículo, cuyo diámetro ha disminuido, se aproximan y cierran los bordes de la fisura, pero ella persiste en el borde ventral de la cúpula óptica. El cristalino se introduce en la cúpula óptica y el borde de ésta converge ligeramente por delante de aquél, limitando la abertura pupilar. Las células de la pared interna del cristalino proliferan reduciendo el lumen de la vesícula a una hendidura semilunar; en tanto que las células de su pared externa permanecen como epitelio cúbico

simple. Alrededor de la cúpula óptica y el cristalino comienzan a organizarse células mesenquimáticas, algunas de las cuales también se encuentran en el interior de la cúpula óptica (lámina 5, est. 12).

La vesícula auditiva continúa aumentando de tamaño, especialmente en sentido céfalo caudal; el conducto endolinfático se elonga y su extremo proximal se desplaza para abrirse en la pared medial de la vesícula. Los engrosamientos craneo lateral y ventro medio caudal han aumentado y están claramente delimitados entre las delgadas paredes laterales de la vesícula.

Al término del estado se inicia la evaginación de la pared externa de la vesícula, que dará origen al canal semicircular lateral (lámina 5, est. 12).

Las fositas olfativas profundizan en dirección a la faringe y desde su grueso ectodermo neural se originan fibras nerviosas que comunican con el telencéfalo.

Sistema Excretor

Los túbulos pronéfricos son muy desarrollados y hacia el término del estado se abren al celoma mediante un nefrostomo común.

ESTADO 13. Cierre del opérculo derecho. 320 a 406 horas.

Desde la formación del pliegue opercular ventral, hasta su cierre en el lado derecho. Tamaño al término del estado: 11,5 a 12 mm. (6,5 mm. de cola).

Frente al pliegue opercular ventral se levanta otro pliegue paralelo, quedando limitada entre ambos una hendidura. Los pliegues se suturan al costado derecho en sentido dorso ventral, desplazando y finalmente cubriendo las branquias de ese lado, hasta alcanzar la línea medio ventral.

Tubo Digestivo

En la cavidad oral se forma el surco gíngivo labial y aparece sobre los procesos dorsal y ventral una fila de dientecillos cónicos. Al concluir este estado los labios son gruesos y papilares y aparece una nueva fila de dientecillos inferiores.

La faringe, obturada en su extremo caudal por el tapón esofágico, presenta sobre su piso el surco marginal de la lengua más acentuado y en el techo dos prominencias que corresponden a la abertura de las coanas (lámina 3, est. 13).

El extremo distal del "asa gastro duodenal" alcanza ventralmente el lado derecho y, al mismo tiempo, el asa experimenta un movimiento general de traslación al plano medio al cual alcanza y luego sobrepasa quedando por último en posición para medial derecha. De esta manera los distintos segmentos del asa logran las siguientes posiciones: el esófago (segmento dorsal del asa), horizontal en el plano medio; el estómago (segmento vertical del asa), en el plano para medial derecho; y la primera porción del duodeno (segmento ventral del asa) se curva ligeramente en dirección hacia adelante, arriba y a la derecha, para continuar dorsalmente mediante una pronunciada flexión, la "acodadura cefálica derecha", con el intestino medio (lámina 4, est. 13).

La pared del esófago es gruesa y su lumen hacia adelante es hendido transversalmente; luego en dirección caudal adquiere forma triangular y finalmente comunica con el lumen más amplio del estómago. La pared gástrica presenta ya un aspecto celular más diferenciado, con una mucosa de superficie ondulada que muestra el esbozo de las glándulas gástricas. El lumen duodenal es pequeño y se hace más estrecho poco antes de comunicar con el amplio lumen de neoformación del intestino medio.

A nivel de los intestinos medio y posterior, el surco señalado en el estado anterior, profundiza transformándose en una hendidura que avanza en sentido cefálico, separando al intestino medio del intestino posterior. Esto conduce a la formación de un "segmento dorsal", cuya porción caudal corresponde al intestino posterior y su porción cefálica al extremo distal del intestino medio, el cual, a través de una profunda flexión, la "acodadura cefálica izquierda", continúa ventralmente con la masa del intestino medio (lámina 4, est. 13).

El lumen del "segmento dorsal" es estrecho a nivel del intestino medio y circular a nivel del intestino posterior, donde recibe dorsalmente a los conductos protónéfricos.

El grueso segmento del intestino medio, comprendido entre ambas "acodaduras cefálicas" forma una voluminosa asa ventral; más gruesa en su parte media y progresivamente estrechada hacia sus extremos. En la primera mitad del estado, la pequeña curvatura del asa del intestino medio contiene hacia la izquierda el "asa gastro duodenal". Posteriormente el intestino medio se aplasta en sentido dorso ventral y el "asa gastro duodenal" pasa a situarse al lado derecho. La "acodadura cefálica izquierda" inicia como punta del hélix, el proceso de espiralización del intestino medio, inclinándose fuertemente en sentido ventro caudal (lámina 4, est. 13-14).

Hígado

El hígado queda situado en posición medio ventral con respecto al asa gastro duodenal, con la vesícula biliar hacia el lado derecho.

Páncreas

Queda comprendido entre el "asa gastro duodenal" y el extremo derecho de la pequeña curvatura del intestino medio.

El conducto cístico se alarga y recibe los conductos hepáticos, continuando como conducto biliar para abrirse junto con el conducto pancreático en el duodeno. Más tarde, distal a la desembocadura común de los conductos biliar y pancreático, un conducto único se alarga y desemboca en la porción ventral ascendente del "asa gastro duodenal", como conducto hépato pancreático.

Pulmones

El lumen de los sacos pulmonares es más amplio y sobre su pared, ahora más delgada, aparecen capilares sanguíneos. Ambos sacos tienen relación ventro medial con el esófago y lateralmente con las respectivas acodaduras cefálicas del intestino medio.

Encéfalo

Desde el comienzo del estado, el prosencéfalo se aplasta en sentido dorso ventral y se aprecia un notable engrosamiento de sus paredes ventro laterales. Más tarde un relieve que se inicia ventralmente desde el torus transversus, empieza a señalar en forma evidente la subdivisión del prosencéfalo en telencéfalo y diencéfalo. Simultáneamente, el crecimiento de la lámina terminalis en la pared ántero dorsal del telencéfalo, va subdividiendo esta cavidad, hasta separar al término del estado, los ventrículos laterales (lámina 3, est. 13).

Durante la segunda mitad del estado, en la pared dorsal del diencéfalo aparece el rudimento del plexo coroideo anterior. El relieve que desde el torus transversus empezó a separar el telencéfalo y el diencéfalo, alcanza dorsalmente un punto situado por delante del esbozo del plexo coroideo y de esta manera se establece claramente la subdivisión entre ambas porciones del prosencéfalo (lámina 3, est. 13-14).

En el mesencéfalo se esbozan lateralmente los lóbulos ópticos, y el relieve que lo separa del romboencéfalo se acentúa. Al término del estado se observa la formación del plexo coroideo posterior en el techo del romboencéfalo.

Corazón

El tronco arterioso, ubicado en el plano sagital forma ángulo recto con el bulbo y ambas ramas aórticas ventrales. Las aurículas cabalgan sobre el tronco arterioso y el surco inter auricular es evidente. El seno venoso desemboca en la pared posterior de la aurícula derecha sobre un pliegue ventral.

Órganos de los Sentidos

La retina se divide en la porción ciega marginal (correspondiente al iris y cuerpo ciliar) y la porción óptica. En la retina óptica se inicia la diferenciación histológica, siendo posible observar de afuera hacia adentro los siguientes estratos primitivos: una capa de células alargadas, los conos y bastones; dos capas nucleares sepa-

radas por una estrecha banda clara de aspecto fibrilar, la plexiforme externa; y, una capa de células ganglionares, separada de la capa nuclear interna por una plexiforme interna (lámina 6, fig. 9).

El cristalino aumenta de tamaño y las células de la gruesa pared interna, al alargarse, obliteran totalmente la hendidura, comenzando a perder sus núcleos y transformándose en fibras lenticulares. La delgada pared externa conserva su epitelio cúbico simple, constituyendo el epitelio del cristalino.

Las células del mesénquima que rodean la cúpula óptica, diferencian la esclerótica, que se continúa por delante del cristalino, constituyendo la córnea transparente. Por dentro de la esclerótica, se observan células alargadas que esbozan la coroides. Se diferencian además las fibras de los músculos extrínsecos del ojo.

En la vesícula auditiva, se producen los procesos morfogenéticos que dan origen a los canales semicirculares sobre sus paredes lateral y dorsal (lámina 5, est. 13): se acentúa la saculación de la pared externa de la vesícula y luego, por fusión y absorción de las paredes del saco en su parte media, se origina el canal semicircular lateral, cuyo extremo caudal describe una pronunciada curvatura hacia adelante antes de desembocar en la cavidad vesicular. Casi simultáneamente se produce otra saculación a lo largo del borde dorsal de la vesícula auditiva, que luego, mediante un estrechamiento se subdivide en dos dilataciones, una anterior y otra posterior. En el centro de cada una de ellas se aproximan y fusionan las paredes laterales formándose los canales semicirculares anterior y posterior, los cuales convergen en su parte media hacia un amplio seno superior común que se abre dorsalmente en la cavidad vesicular. El extremo cefálico del canal semicircular anterior desemboca por encima de la abertura del extremo cefálico del canal semicircular lateral. El extremo caudal del canal semicircular posterior describe una curva que sobrepasa hacia atrás la vesícula óptica y se abre hacia adentro del extremo caudal del canal semicircular lateral. Al finalizar el estado, con la absor-

ción de la doble hoja epitelial de los canales semicirculares anterior y posterior se completa su morfogénesis.

Durante la formación de los canales semicirculares, la vesícula auditiva se subdivide en una porción dorsal, el utrículo, que recibe a estos canales, y otra porción ventral, el sáculo, separada de la anterior por un estrechamiento a nivel del punto de origen del conducto endolinfático. El epitelio sensorial craneo lateral se subdivide, quedando su porción craneal incorporada al extremo cefálico del canal semicircular anterior, y su porción lateral, incorporada al extremo cefálico del canal semicircular lateral. Desde el epitelio sensorial ventro medio caudal, se separa una pequeña porción medial que queda incluida en el extremo caudal del canal semicircular posterior, permaneciendo el resto del epitelio en la pared del utrículo y sáculo para constituir la mácula.

El tejido mesenquimático que rodea a la vesícula auditiva se diferencia en tejido cartilaginoso.

Las fositas olfativas se abren en el techo de la faringe, dando origen a las coanas o aberturas internas de las fosas nasales. Se insinúa el apéndice lateral.

Sistema Excretor

Por detrás del pronefros, desde el nivel del séptimo somito, entre el conducto de Wolff y la vena cardinal posterior medial, aparecen los primeros pares de yemas mesonéfricas. Durante el curso del estado, estas yemas se transforman en vesículas mesonéfricas.

ESTADO 14. Cierre del opérculo izquierdo. 406 a 480 horas.

Desde que la sutura alcanza la línea media, hasta que se forma el sifón en el lado izquierdo. Tamaño al término del estado 13,5 mm. (7,5 mm. de cola).

La sutura del opérculo sobrepasa la línea medio ventral y va estrechando progresivamente el espacio por donde asoman las branquias del lado izquierdo, hasta que al final del estado éstas no se observan y el espacio se ha transformado en un orificio, el sifón.

Tubo Digestivo

En la cavidad oral continúa la formación de dientecillos córneos y las papillas se desarrollan especialmente en el borde ventro lateral.

En el piso faríngeo se observan numerosas formaciones papilares. El lumen de la faringe está en continuidad con el esófago pues desaparece el tapón esofágico y el alimento pasa por primera vez al intestino (lámina 3, est. 14.). Además en este estado todo el tracto intestinal pierde el vitelo y adquiere aspecto tubular, produciéndose la espiralización y un notable alargamiento del intestino.

El "asa gastro duodenal" se desplaza cada vez más a la derecha y su extremo distal se extiende dorsalmente hacia atrás, llevando al conducto colédoco y a la "acodadura cefálica derecha" a una posición más caudal, donde esta última se curva a la izquierda continuando con un segmento que cruza ventralmente al intestino posterior (lámina 4, est. 14). En la mucosa gástrica se observan numerosas criptas glandulares saculares, de boca estrecha y ligeramente ramificadas.

La espiralización del intestino medio se lleva a efecto por el giro de la "acodadura cefálica izquierda" en sentido contrario a los punteros del reloj, hasta formar al término del estado una doble espiral (externa e interna) de dos vueltas y media, que progresivamente se transporta desde el costado izquierdo a una posición ventro lateral. La espiral externa corresponde a la parte proximal del intestino medio y la interna representa la parte distal del mismo. Esta, luego de la última vuelta, se continúa dorsalmente y en dirección caudal con el colon, que conduce finalmente al recto (lámina 4, est. 14).

Hígado

En el hígado, debido al mayor desplazamiento hacia la derecha del "asa gastro duodenal", pierde su íntima relación con ella y se adelanta por debajo del esófago; la vesícula biliar queda en posición ventro lateral derecha y se relaciona hacia adelante con el pericardio. El conducto

biliar, luego de recibir al conducto pancreatico, se dirige caudalmente como conducto hepato pancreatico y desemboca en el duodeno.

Páncreas

El páncreas se desvía a la derecha relacionándose con el estómago y primera porción del duodeno.

Pulmones

Junto al mayor crecimiento de los sacos pulmonares, se observa un aplastamiento dorso ventral que colapsa el lumen de ellos. Hacia adelante, en el divertículo de origen, su posición es ventral al esófago y, hacia atrás se desplazan a una situación latero dorsal con respecto de éste. Dorsalmente se relacionan con el sistema bronquio-vascular.

Encéfalo

Completada la tabicación del telencéfalo, los ventrículos laterales son progresivamente comprimidos por el desarrollo de la corteza cerebral. La cavidad del diencéfalo también disminuye por el engrosamiento de sus paredes y va a constituir la mayor parte del tercer ventrículo. El tercer ventrículo está comunicado hacia adelante con los ventrículos laterales; ventralmente con el receso óptico; en sentido ventro caudal con el infundíbulo; y en sentido dorso caudal con el mesocele. El plexo coroideo anterior presenta aspecto replegado (lámina 3, est. 14₂).

En el mesencéfalo es mayor el desarrollo de los lóbulos ópticos.

En el techo del romboencéfalo los pliegues del plexo coroideo posterior están menos desarrollados que los del plexo coroideo anterior.

Corazón

La cavidad ventricular presenta aspecto trabecular.

Órganos de los Sentidos

En el ojo se cierra la fisura coroidea y se completa la diferenciación histológica de la retina (lámina 5, est. 14).

En el oído, los canales semicirculares adquieren mayor diámetro. La cápsula cartilaginosa está bien organizada desde el comienzo del estadio y se inicia la formación del espacio perilynfitico alrededor del saculo. El extremo distal del conducto endolinfitico, adosado a la pared lateral del romboencéfalo, presenta la dilatación del saco endolinfitico (lámina 5, est. 14).

En las fositas olfativas el apéndice lateral es más pronunciado.

Sistema Excretor

Las vesículas mesonéfricas aumentan de volumen y en ellas se esboza el túbulo interno y el túbulo externo, los cuales, al término del estadio se abren en el conducto de Wolff y en el celoma, respectivamente. Se inicia la regresión del pronefros.

B i b l i o g r a f í a

CEI, J. M.

1962. Batracios de Chile. Edit. Universidad de Chile. Santiago.

BALLARD, W. W.

1970. Archenteric origin of the midgut lumen in Amphibia. Developmental Biology. 21 (3).

HOLMES, S. J.

1962. The Biology of the Frog. The Macmillan Co. New York.

HUETTNER, A. F.

1964. Fundamentals of Comparative Embryology of the Vertebrates. The Macmillan Co. New York.

JORQUERA, B. y L. IZQUIERDO

1964. Tabla de Desarrollo Normal de *Calyptocephalella gayi* (rana chilena). Biol. 36 :43-53.

MC EWEN, R. S.

1957. Vertebrate Embryology. Holt, Rinehart and Winston, Inc. New York, Chicago.

MYERS, G. S.

1962. The American leptodactylid frog genera *Eleutherodactylus*, *Hyloides* (= *Elo-*

sia), and *Caudiverbera* (= *Calyptocephalus*). *Copeia* (1): 195-202.

NAKAMURA, O. e Y. TAHARA

1953. Formation of the stomach in Anura. Memoir of the Osaka University of the Liberal Arts and Education. B. Natural Science 2.
1954. Formation of in the intestine in Anura. Memoirs of the Osaka University of Liberal Arts and Education. B. Natural Science 3.

NELSEN, O. E.

1953. Comparative Embryology of the Vertebrates. McGraw-Hill Book Co., Inc. New York.

NIEUWKOOP, P. D. y J. FABER

1956. Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin). North-Holland Pu. Co. Amsterdam.

NOBLE, G. K.

1954. The Biology of the Amphibia. Dover Pu., Inc. New York.

POLLISTER, A. W. y J. A. MOORE

1937. Development of *Rana sylvatica*. *Anat. Rec.*, 68:480-496.

REIG, O. A.

1960. Las Relaciones Genéricas del Anuro Chileno *Calyptocephalella gayi*. (D. y B.). *Actas Primer Congreso Latinoamericano de Zoología*.

RUGH, R.

1948. Experimental Embryology, Burgess Pu. Co. Minneapolis.

RUGH, R.

1951. The frog. Reproduction and Development. The Blakiston Co. Philadelphia.

1957. Laboratory Manual of Vertebrates Embryology. Burgess Pu. Co. Minnesota.

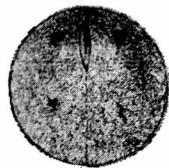
TAHARA, Y. y O. NAKAMURA

1961. Topography of the presumptive rudiments in the endoderm of the Anuran neurula. *J. Embryol. exp. Morph.* 9

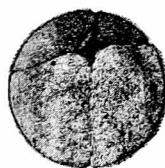
lamina 1

SEGMENTACION Y BLASTULACION

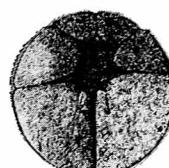
2 mm



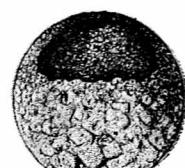
Estado 3₁



Estado 3₂

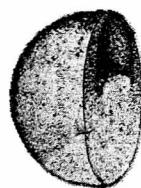


Estado 4₁

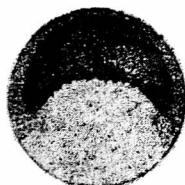


Estado 4₂

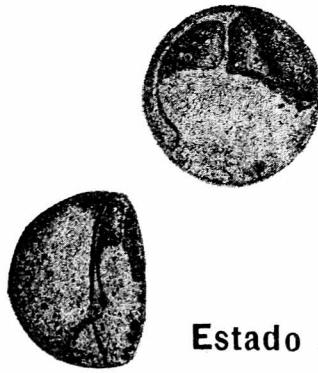
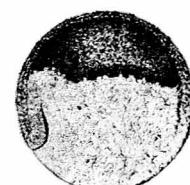
GASTRULACION



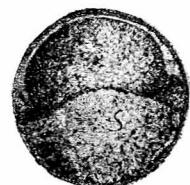
Estado 4-5



Estado 5



Estado 5-6



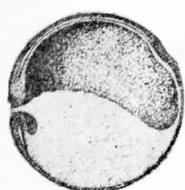
Estado 6



lamina 2

NEURULACION Y ESBOZOS DE ORGANOS

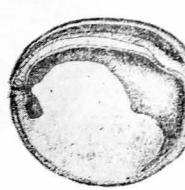
2 mm



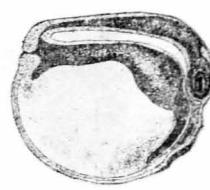
Estado 7₁



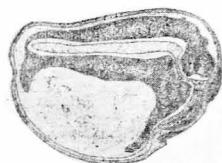
Estado 7₂



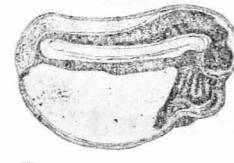
Estado 8



Estado 9₁

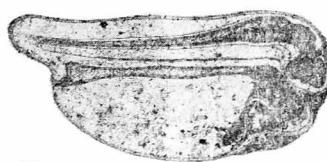


Estado 9₂

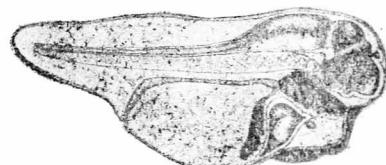


Estado 9₃

ORGANOGENESIS EN PARTICULAR



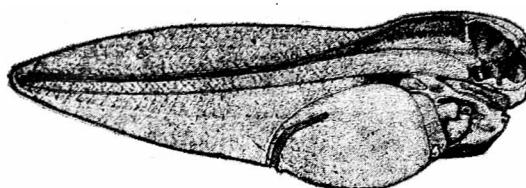
Estado 10



Estado 10-11

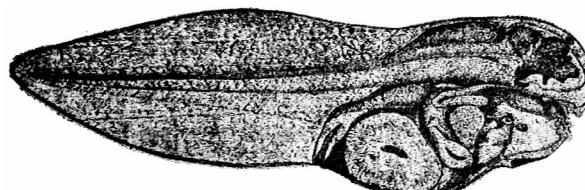
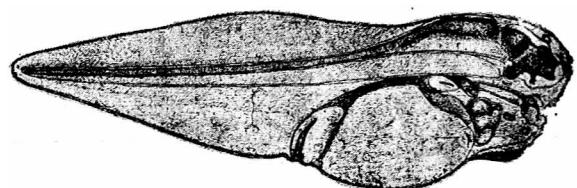
lamina 3 ORGANOGENESIS EN PARTICULAR

2 mm



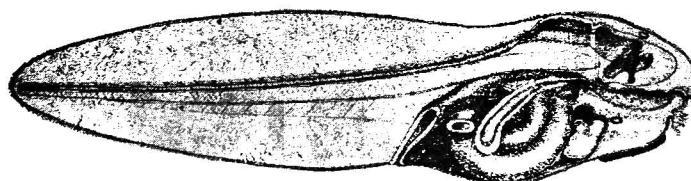
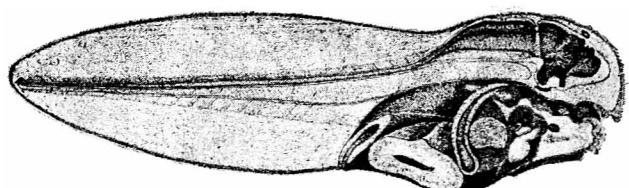
Estado 12

Estado 12-13



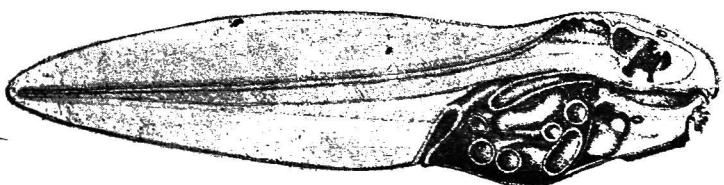
Estado 13

Estado 13-14



Estado 14 1

Estado 14 2



Desarrollo del tubo digestivo

ESTADO 12

AGD, asa gastro-duodenal; H, hígado; PD, páncreas dorsal; PV, páncreas ventral.

ESTADO 13

ACD, acodadura cefálica derecha; ACI, acodadura cefálica izquierda; AGD, asa gastro-duodenal; E, esófago; H, hígado; IM, intestino medio;

dio; P, páncreas; SD, segmento dorsal; SP, saco pulmonar.

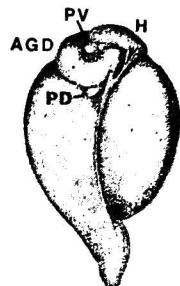
ESTADO 13-14 Y 14

ACD, acodadura cefálica derecha; ACI, acodadura cefálica izquierda; C, colédoco; D, duodeno; E, esófago; Est, estómago; H, hígado; IM, intestino medio; IP, intestino posterior; P, páncreas; SD, segmento dorsal; SP, saco pulmonar; VB, vesícula biliar.

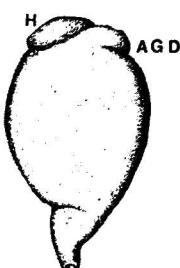
lamina 4 DESARROLLO DEL TÚBO DIGESTIVO

1 mm

DORSAL



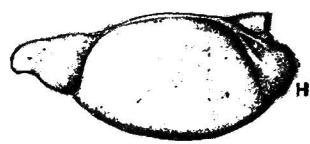
VENTRAL



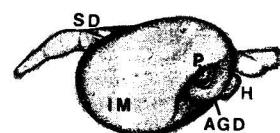
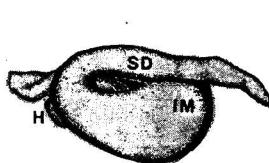
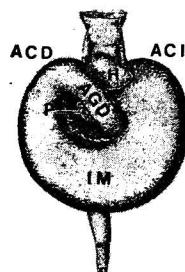
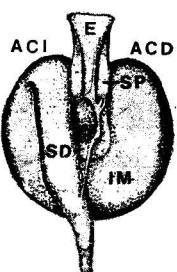
IZQUIERDA



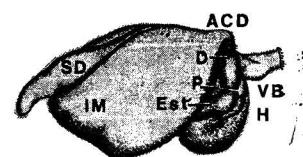
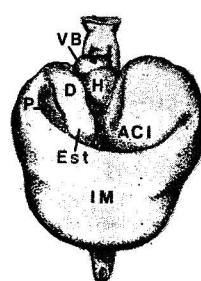
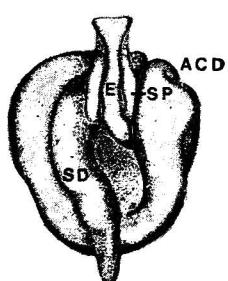
DERECHA



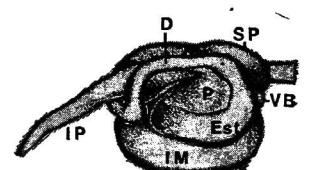
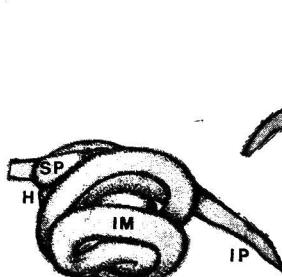
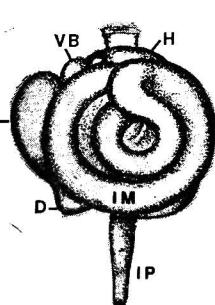
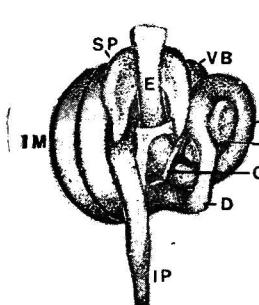
Estado 12



Estado 13



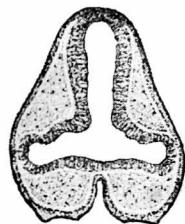
Estado 13-14



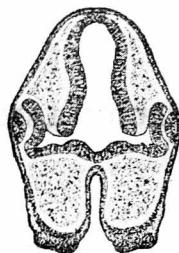
Estado 14

lamina 5

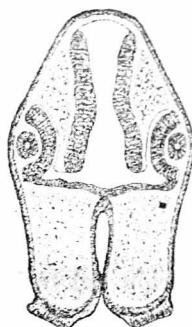
DESARROLLO DEL OJO



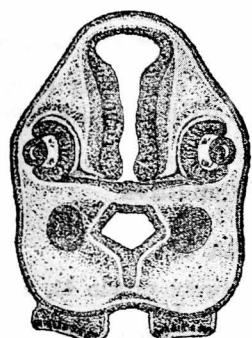
Estado 9



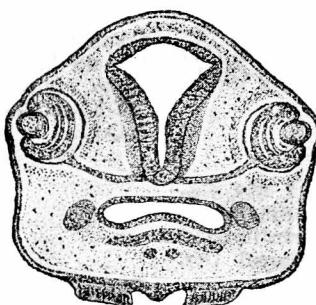
Estado 10



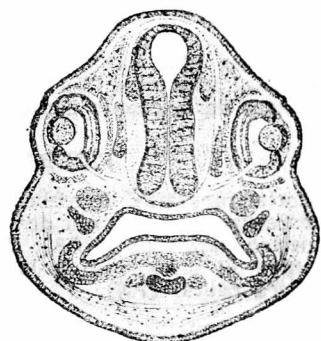
Estado 11



Estado 12

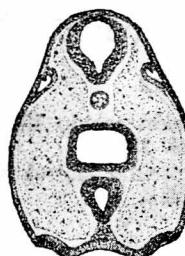


Estado 13

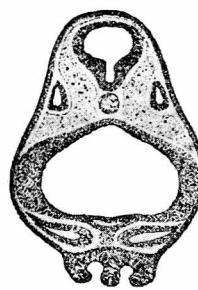


Estado 14

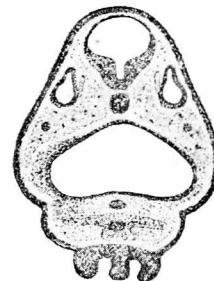
DESARROLLO DEL OIDO



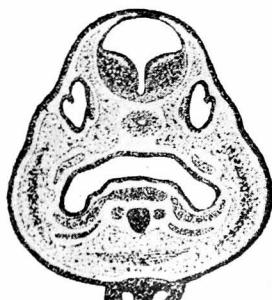
Estado 9



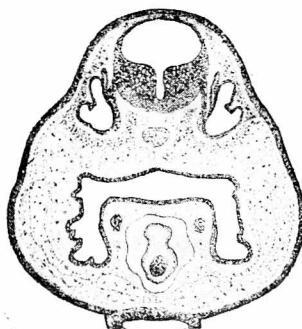
Estado 10



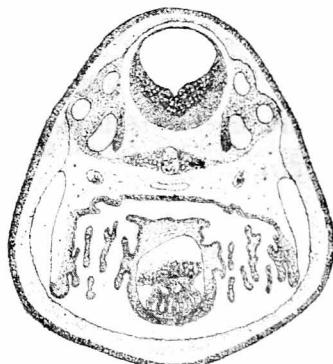
Estado 11



Estado 12



Estado 13



Estado 14

EXPLICACION LAMINA 6

Formación del techo del arquéteron

FIGURA 1

Corte transversal de embrión estado 6. 35 x. Zona de continuidad entre el manto cordo mesodérmico y las paredes fronto laterales endodérmicas (*). Extensión del mesodermo (M) entre el ectodermo (Ect) y el endodermo (End). Esbozo de la cuerda dorsal (CD).

FIGURA 2

Corte transversal de embrión estado 7. 35x. Separación de la cuerda dorsal (CD) del mesodermo para axil (MPA). Zona de continuidad entre el endodermo y la cuerda dorsal (*). Placa neural (PN).

Capa pigmentada (CP). Retina óptica (RO). Células mesenquimáticas, que constituirán la córnea (*)

FIGURAS 3, 4 y 5

Corte transversal de embrión estado 8, a nivel del intestino anterior, medio y posterior, respectivamente. 35x.

Cuerda dorsal, separada del techo endodérmico del arquéteron a nivel del intestino anterior (IA). Cuerda dorsal en continuidad con el techo endodérmico del arquéteron a nivel del intestino medio (IM) y posterior (IP).

FIGURA 6

Corte transversal de embrión estado 9, a nivel del intestino anterior. 35x. Tubo neural (TN). Somito (S).

Cúpula óptica

FIGURA 7

Corte transversal de embrión estado 9, a nivel de la vesícula óptica. 220 x. Vesícula óptica (VO).

FIGURA 8

Corte transversal de embrión estado 11, a nivel de la cúpula óptica. 220 x.

FIGURA 9

Corte transversal de embrión estado 13, a nivel de la cúpula óptica. 250 x. Capa pigmentada. (CP). Granulosa externa (GE). Granulosa interna (GI). Capa ganglionar (CG).

Vesícula auditiva

FIGURA 10

Corte transversal de embrión estado 11, a nivel de la vesícula auditiva. 140 x. Esbozo del conducto endolinfático (CE).

FIGURA 11

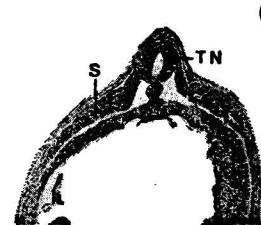
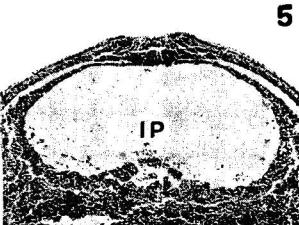
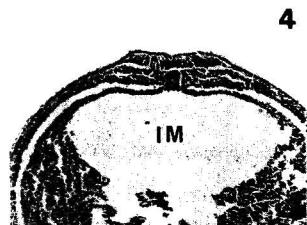
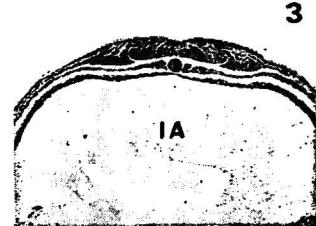
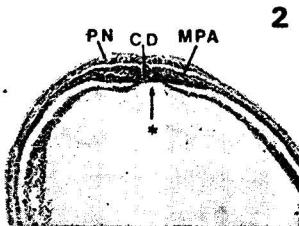
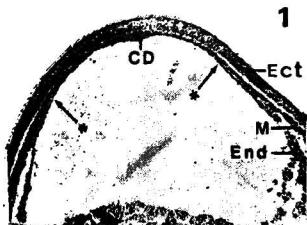
Corte frontal de embrión estado 11, a nivel de la vesícula auditiva. 220 x. Engrosamiento cráneo lateral (CL) y engrosamiento ventro medio caudal (VMC).

FIGURA 12

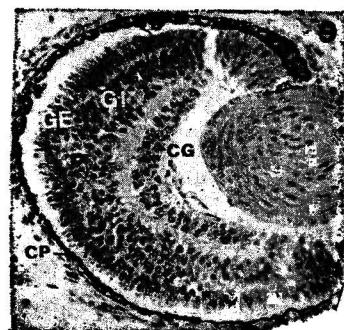
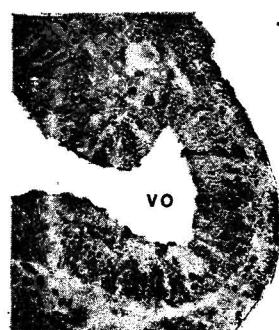
Corte transversal de embrión estado 13, a nivel de la vesícula auditiva. 220 x. Formación del canal semicircular lateral (CSL). Conducto endolinfático (CE).

lamina 6

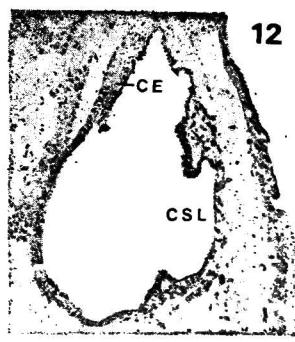
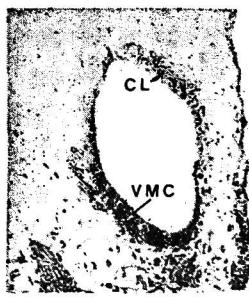
FORMACION DEL TECHO DEL ARQUENTERON



CUPULA OPTICA



VESICULA AUDITIVA



IMPRESO - IMPRENTA
MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL
CASILLA 787 — SANTIAGO (CHILE)