



Segmentación o clivaje

(a)



(b)



Primera división mitótica del embrión:
embriogénesis

Inmediatamente se da la fusión nuclear se inicia la primera división mitótica → embriogénesis → inicia el DESARROLLO de un nuevo individuo.



El desarrollo embrionario:

*SEGMENTACIÓN	}	nivel
*ORGANOGENÉESIS		embrionario
*CRECIMIENTO		feto

Activación del huevo → mitosis → multicelularidad.


Las primeras divisiones mitóticas del embrión → segmentación o clivaje.

El producto de la segmentación → BLÁSTULA



El clivaje se caracteriza por:

- * cigoto = una célula, blástula = muchas células, por el proceso mitótico.
- * No hay crecimiento → con cada división los blastomeros son cada vez más pequeños.
- * No hay cambio general en la forma del embrión.
- * Los cambios cualitativos en la composición química del huevo son limitados.
- * Las partes constitutivas del citoplasma original no son desplazadas de sus posiciones
- * La proporción núcleo/citoplasma en el cigoto es bajísima, cuando se alcanza la blástula, se alcanza el nivel de cualquier célula promedio.



★ El cambio más obvio → incremento del material nuclear a expensas del citoplasma → incremento en síntesis de DNA a expensas de materiales citoplasmáticos.

★ No se requiere síntesis de RNA en las primeras segmentaciones → abastecimiento preformado de RNA en los ovocitos → los RNA de origen materno dirigen la síntesis proteica (histonas, DNA polimerasas).

★ El inicio de la síntesis de los RNAm, RNAt embrionarios es tardía en vertebrados (en anfibios en blástula, en mamíferos durante los primeros clivajes → se almacenan menos macromoléculas en la ovogénesis).

★ La duración de la segmentación varía entre especies y dentro de una misma especie depende de la temperatura.

TIPOS DE CLIVAJE

Hay diferentes tipos de clivaje, dos básicos y uno intermedio:

HOLOBLÁSTICO → El clivaje bisecta todo el huevo

MEROBLÁSTICO → Sólo un disco en el polo animal del huevo se segmenta

TRANSICIONAL → Clivaje incompleto pero no discoidal; clivaje completo, no discoidal, desigual.



La yema ejerce un efecto sobre la segmentación, los gránulos de yema son pasivos y tienden a retardar o inhibir el clivaje.

* Los huevos sin yema **ANISOLECITOS**, con poca yema **OLIGOLECITOS**, con muy poca yema distribuida uniformemente **ISOLECITOS** → segmentación HOLOBLÁSTICA

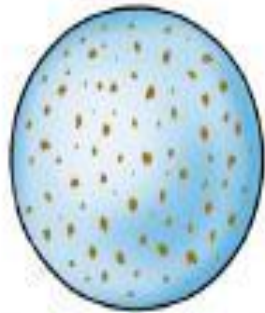
* Los huevos con moderada cantidad de yema son **MESOLECITOS** → HOLOBLÁSTICA TRANSICIONAL O MEROBLÁSTICA TRANSICIONAL

* Los huevos con mucha yema **TELOLECITOS**, si la yema es central **CENTROLECITOS** → MEROBLÁSTICA

Complete cleavage

FERTILIZED EGG

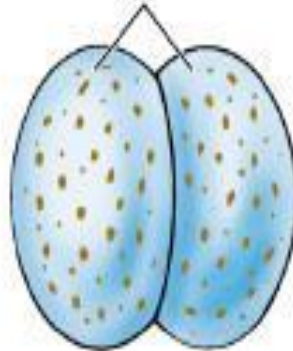
(a) Sea urchin



← 0.15 mm →

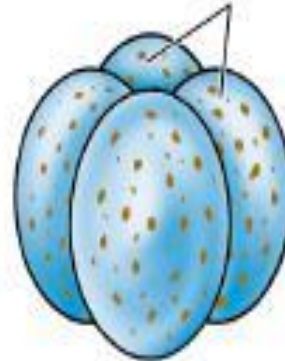
2-CELL STAGE

Blastomeres

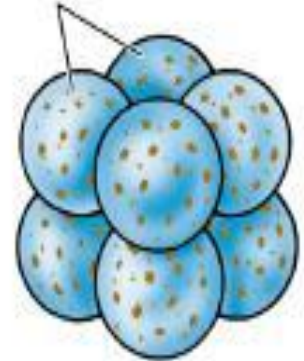


4-CELL STAGE

Blastomeres



8-CELL STAGE



(b) Frog

Animal pole



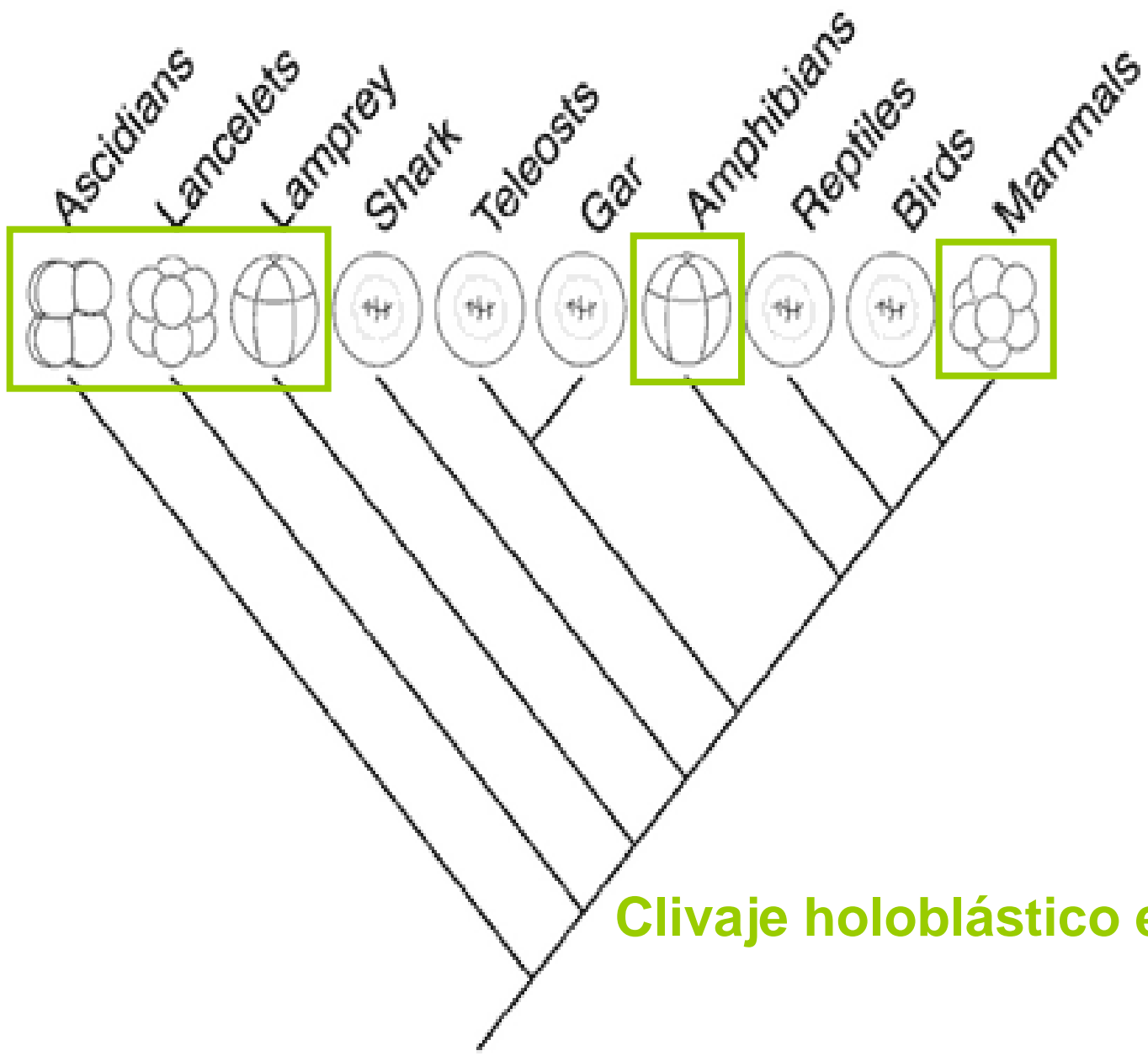
Gray crescent

Vegetal pole

← 0.5-1 mm →



Holoblástico trancisional



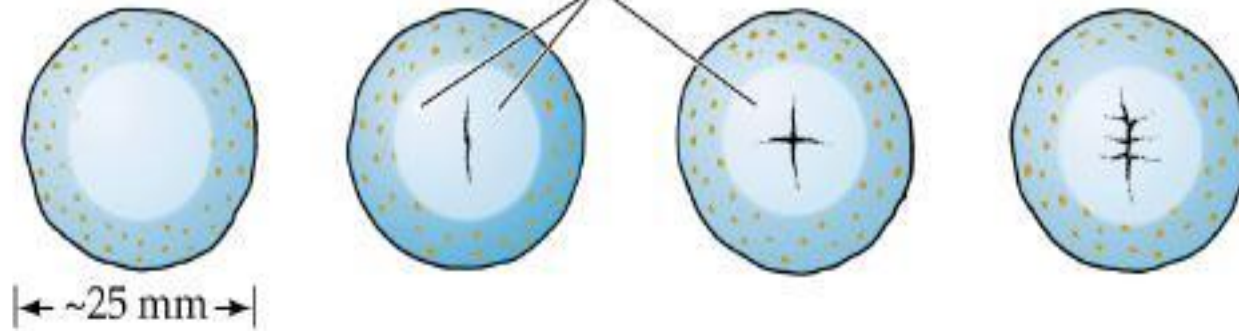
Clivaje holoblástico en cordados

Clivaje meroblástico

FERTILIZED EGG 2-CELL STAGE 4-CELL STAGE 8-CELL STAGE

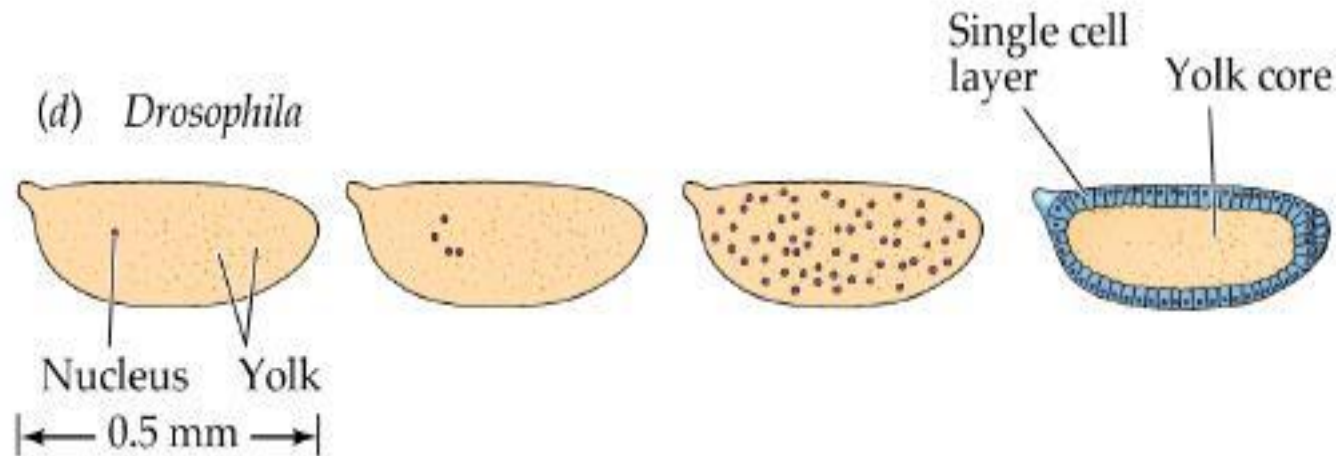
Incomplete cleavage

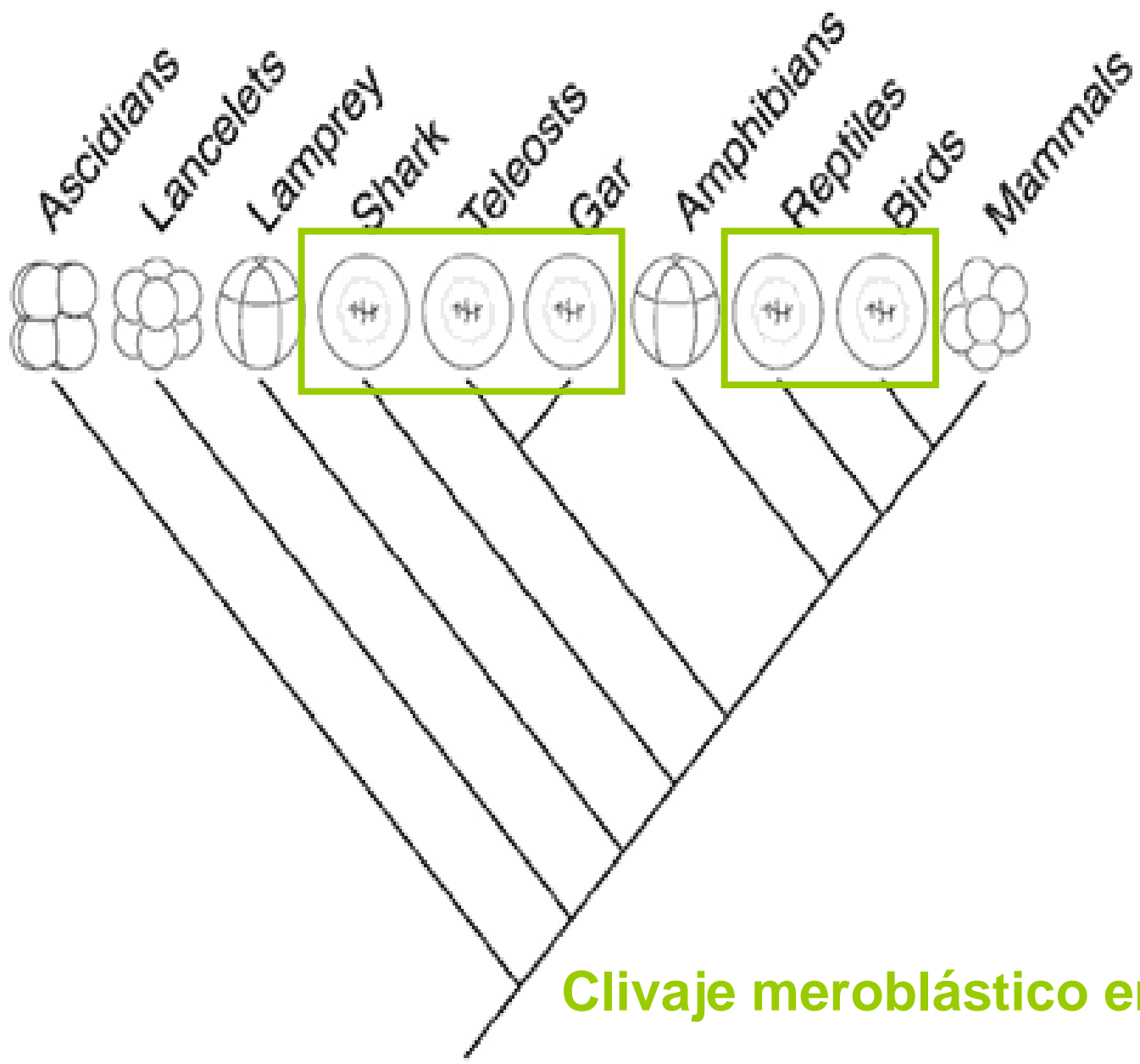
(c) Chick



(d) *Drosophila*

Superficial cleavage

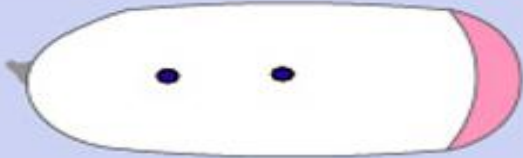




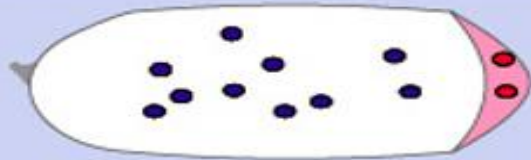
Clivaje meroblástico en cordados

Cytoplasm is shared until blastoderm

Fertilized egg
has two nuclei



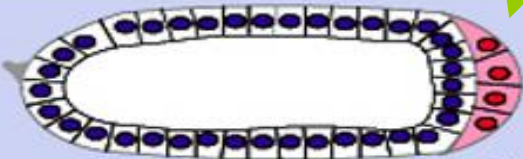
Divisions 1-8 (90 min)
Nuclei divide in common cytoplasm (syncytium). Nuclei in polar plasm (pink) become germ cell precursors.



Syncytial blastoderm (150 min)
Nuclei migrate to periphery and divide; 4 further divisions occur (in close but not perfect synchrony).



Cellular blastoderm (195 min)
Membranes surround nuclei to form monolayer of ~6000 somatic cells.



En insectos hay los huevos **CENTROLECITOS** → núcleo central, poco citoplasma activo periférico, las primeras divisiones son mitóticas sin citoquinesis, los núcleos migran a la superficie del huevo → **MEROBLÁSTICA SUPERFICIAL** por clivaje superficial.

MÓRULA Y BLÁSTULA

* Los primeros clivajes → embrión de forma esférica →

MÓRULA

* Inicialmente todas las mórulas son macizas


* Posteriormente en algunos grupos se forma una cavidad → *blastocèle* → el embrión es entonces una

BLÁSTULA

* La capa de células que lo conforman →

blastodermo

* Las células en mórula y blástula → *blastómeros*



La formación del blastocele se da por un proceso similar en organismos de desarrollo intraoviductal o externo.

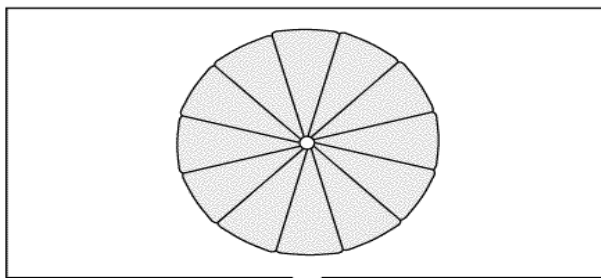
- * Resultado de la acumulación de líquido intercelular

- * Regulada por transporte iónico

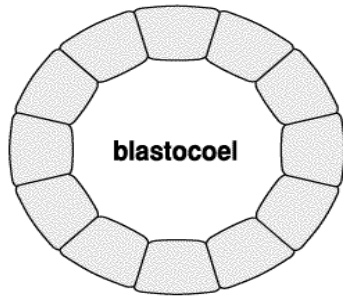
- * Los iones son bombeados al interior del embrión

- * El agua ingresa por ósmosis.

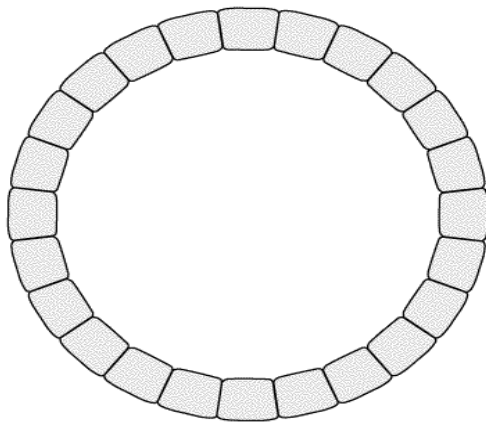
- * Uniones estrechas en la región apical celular permiten esta formación.



Same number and total cell volume, different cell shape, larger blastocoel volume



Radial cleavage produces more cells, with the same total cell volume but larger blastocoel volume

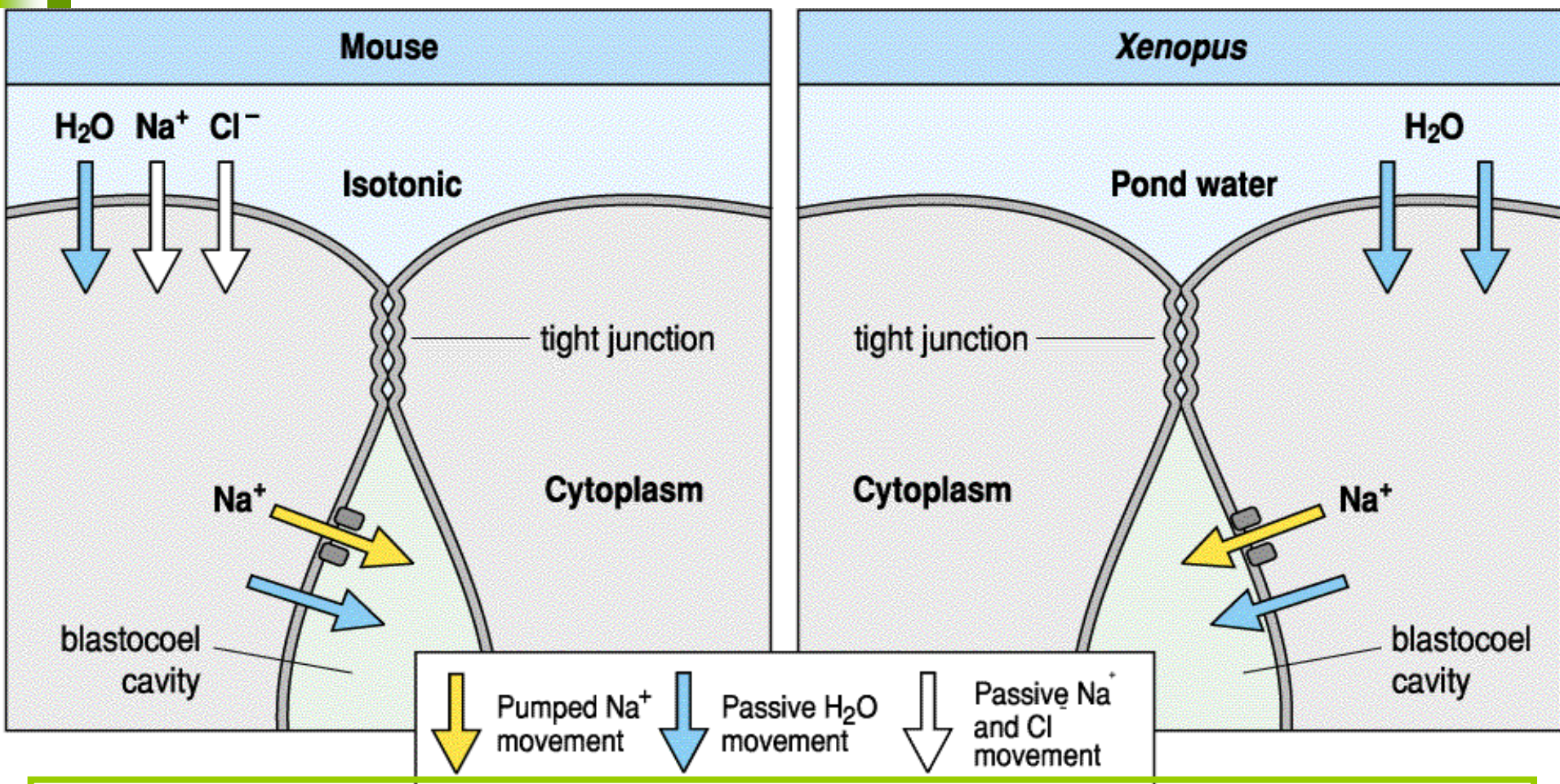


Formación del blastocele

Inicialmente el embrión es compacto y tiene el mismo volumen que el volumen del cigoto original.

Posteriormente se forma el blastocele por liberación osmótica de agua entre los espacios intercelulares.

Con el desarrollo del blastocele el volumen del embrión aumenta



Una bomba de Na en las membranas intercelulares permite aumentar la concentración en los espacios intercelulares y por ende una entrada masiva de agua, permitiendo la formación de el espacio que finalmente será el blastocele. Esto ocurre tanto en los embriones que se desarrollan en el oviducto (en medios isotónicos) como en los embriones que se desarrollan en el agua (hipotónicos).

Se habla de **PATRONES DE CLIVAJE** para huevos holoblásticos - isolecíticos

Los primeros clivajes son usualmente similares:

1. Vertical
2. Vertical en ángulo recto respecto al primero.
3. Horizontal

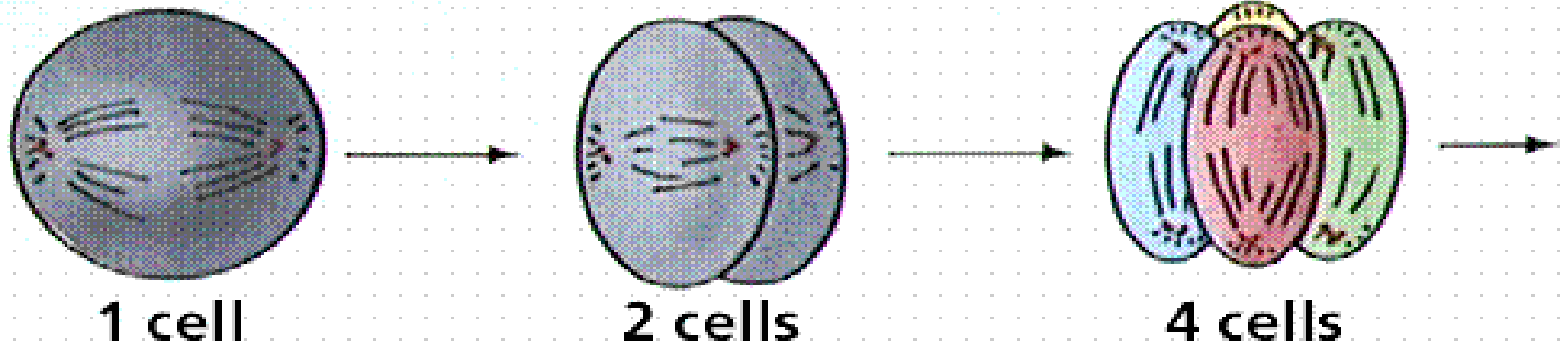
A partir de la tercera segmentación dos tipos básicos de clivaje:

CLIVAJE RADIAL

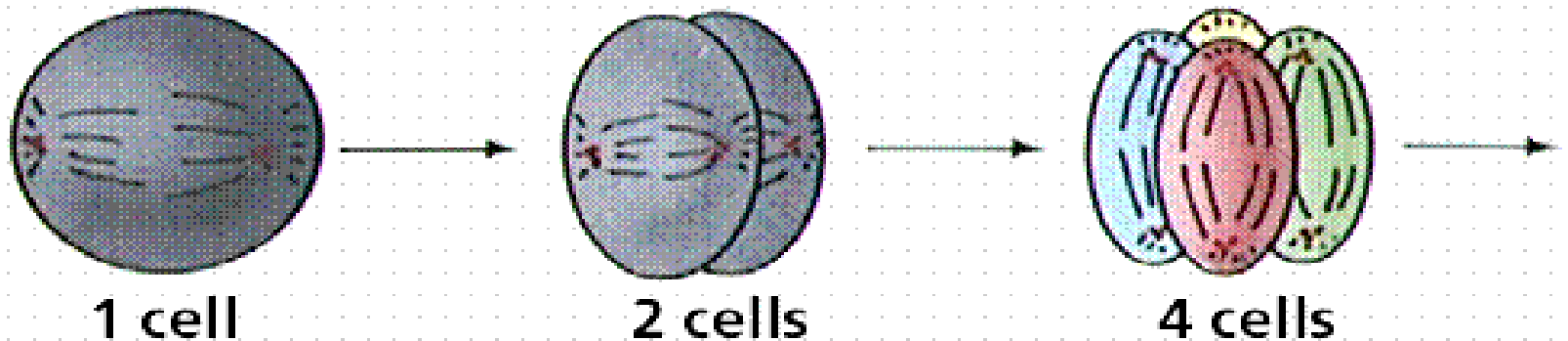
- * Radial-radial o radial-bilateral
- * Los husos mitóticos en ángulos rectos
- * Los surcos de segmentación van paralelos / perpendiculares al eje animal-vegetal del huevo
- * Es el tipo más simple
- * En equinodermus, amphioxus, sapos y salamandras (**deuterostomados**)
- * Puede ser sincrónico e igual, p.ej. cohombro de mar o asincrónico con blastómeros de diferentes tamaños, p.ej. en ranas.
- * Produce blástulas huecas (con blastocele).

Clivaje radial, la orientación del huso mitótico se organiza desde la primera división celular.

Radial cleavage (Deuterostomes)



Spiral cleavage (Protostomes)



Inicialmente las divisiones celulares parecen similares

El clivaje radial BILATERAL puede ser:

Radial igual

- ★ En ascidias (tunicados)
- ★ El primer plano de clivaje establece el plano de simetría bilateral del embrión
- ★ Cada división sucesiva está orientada siempre en este plano.

Radial rotacional

- ★ El primer clivaje es meridional
- ★ El segundo clivaje, un blastómero es meridional, el otro es ecuatorial
- ★ Hay asincronía en la división
- ★ No hay estados de 2-4-8 células sino pueden encontrarse números impares
- ★ Hay COMPACTACION → las células se compactan entre si al máximo por uniones estrechas → esfera sellada
- ★ La mórula es de 16 células con 1-2 células internas (botón embrionario).

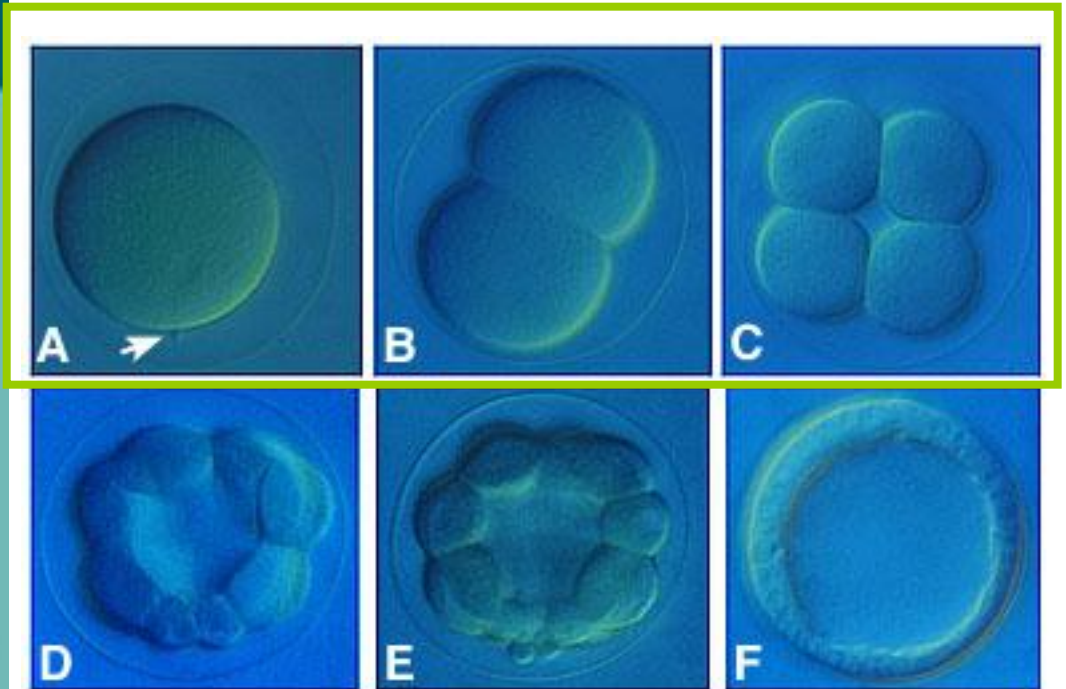
**Deuterostomes
(echinoderms, chordates)**

Eight-cell stage



Radial and indeterminate

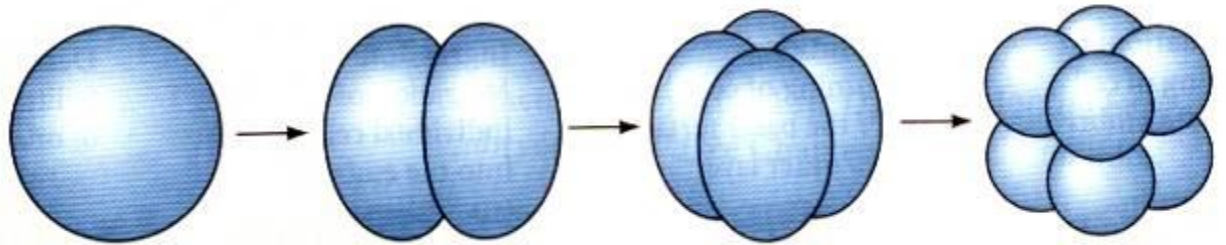
Clivaje holoblástico radial



HOLOBLASTIC (COMPLETE) CLEAVAGE

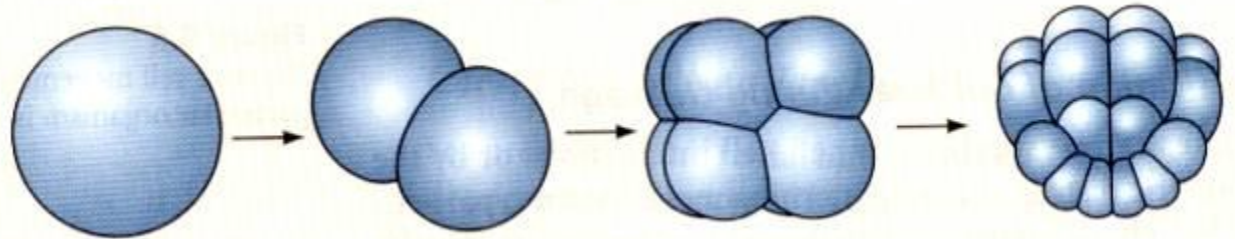
A. Isolecithal (Sparse, evenly distributed yolk)

- 1. Radial cleavage
Echinoderms, amphioxus

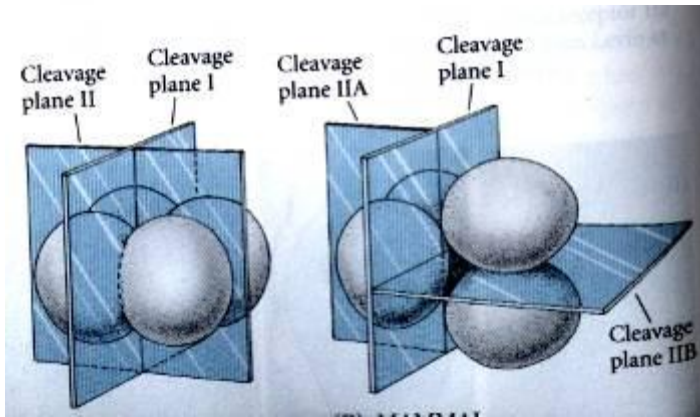
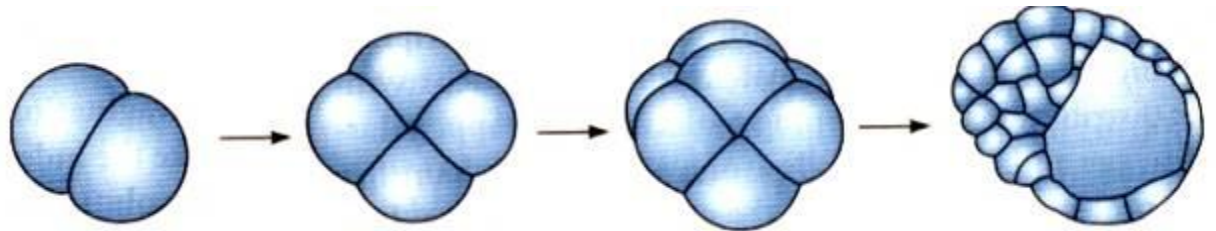


Radial equal

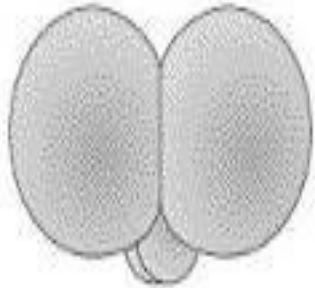
- 3. Bilateral cleavage
Tunicates



- 4. Rotational cleavage
Mammals, nematodes

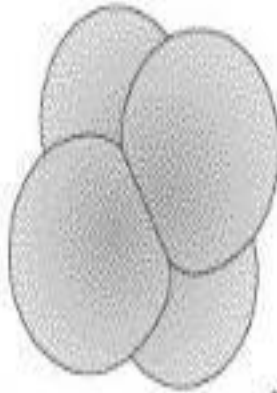


**Two cells
(plus polar bodies)**



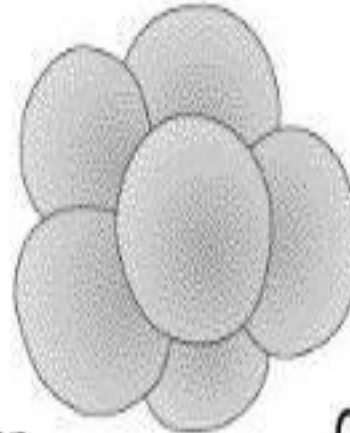
Cell division

Four cells



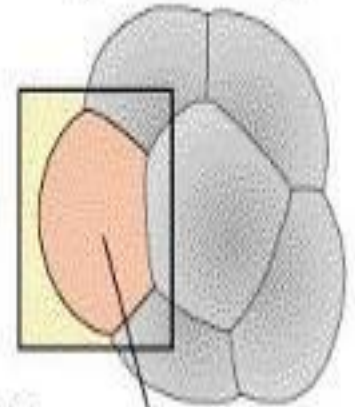
Cell division

Eight cells



Compaction
and polarization

**Eight cells
(compacted)**

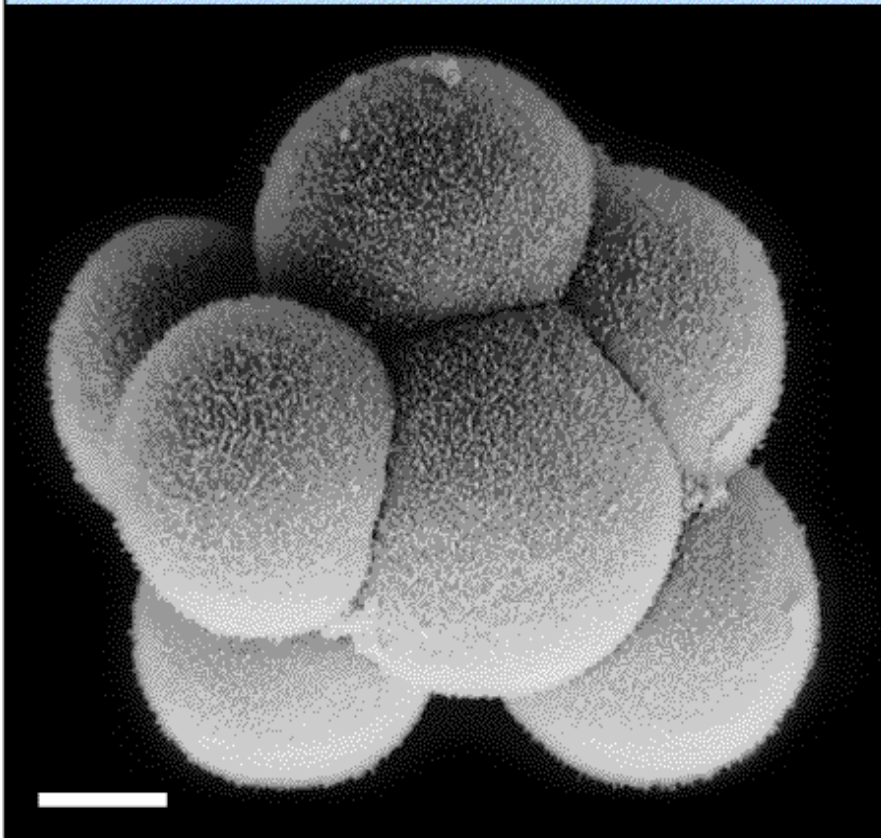


polarized cell

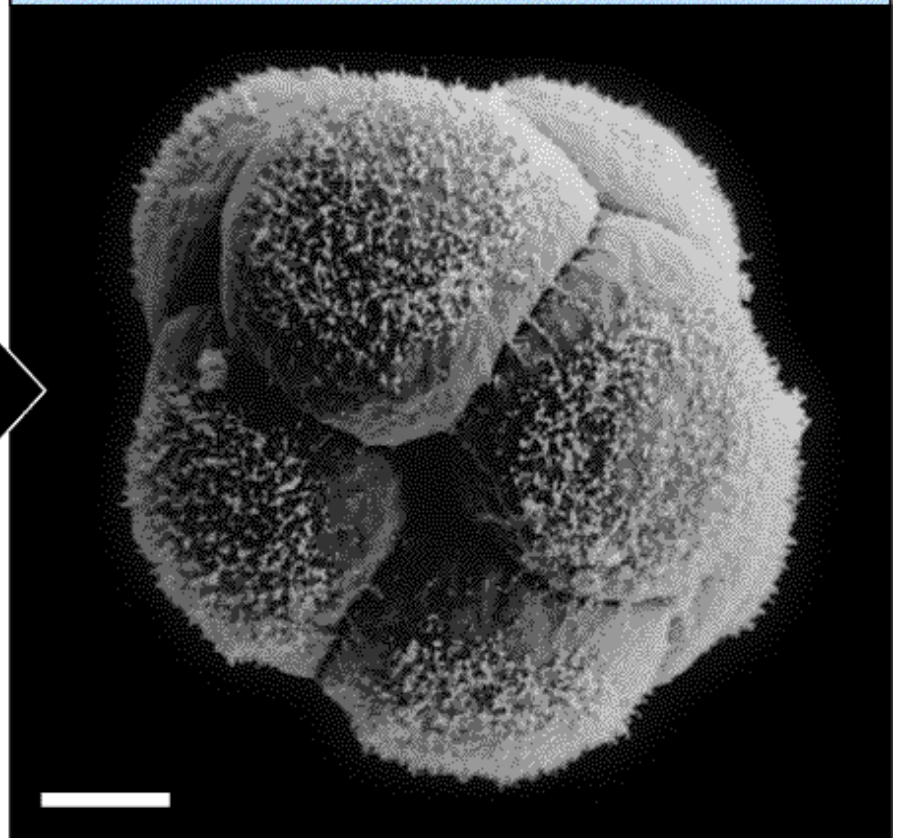
Clivaje radial rotacional de mamíferos

Hay compactación de las células en estado de 8 células

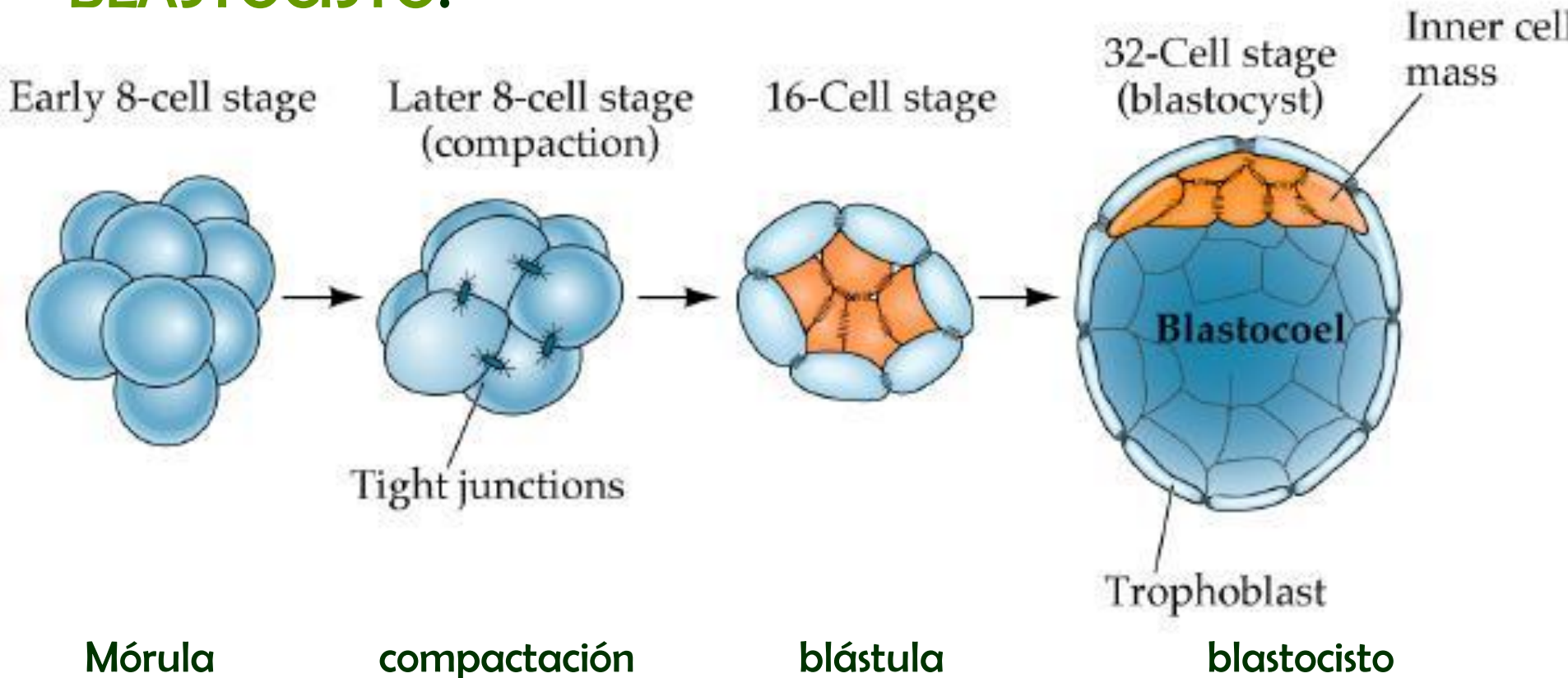
Eight-cell stage



Compaction



Una vez se da la implantación se siguen las divisiones mitóticas y se forma el blastocelo, dejando el botón embrionario y el trofoblasto. La blástula de los mamíferos eutherios se llama **BLASTOCISTO**.



En mamíferos clivaje radial rotacional holoblástico, blástula: blastocisto.

CLIVAJE ESPIRAL

★ Dextral o sinistral

★ Anelidos, turberlarios, nemertinos, todos los moluscos (menos cefalópodos). **Protostomados**

★ Los huevos no se dividen en orientaciones paralelas/perpendiculares al eje animal-vegetal.

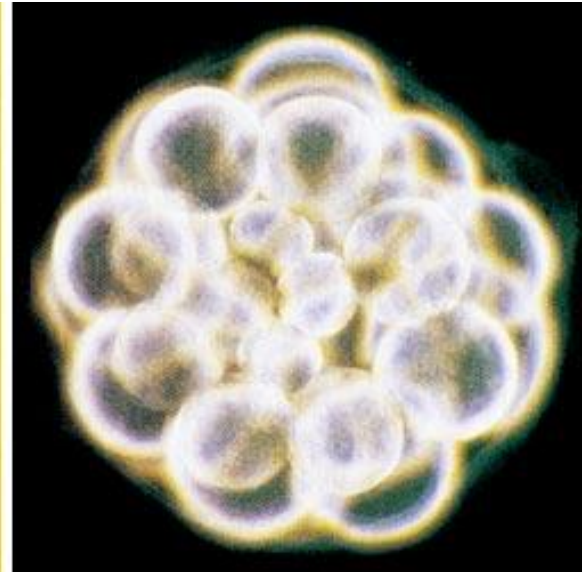
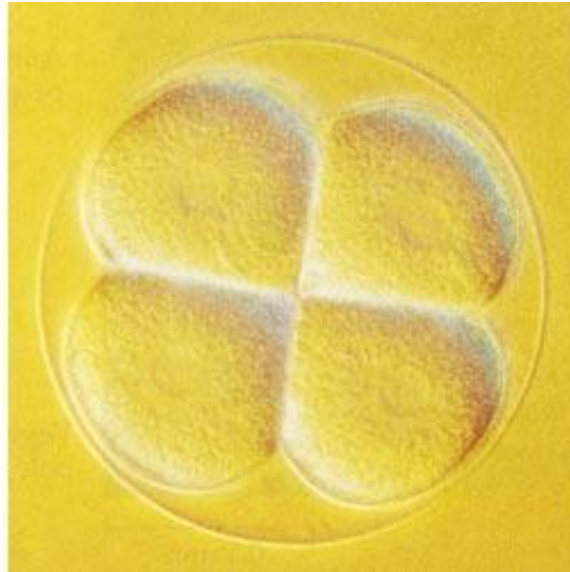
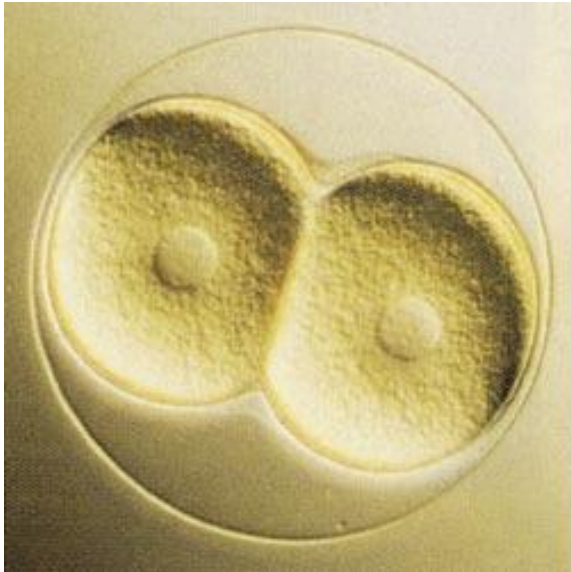
★ El clivaje es en ángulos oblicuos dando un arreglo espiral.

★ Las células se organizan como burbujas de jabón.

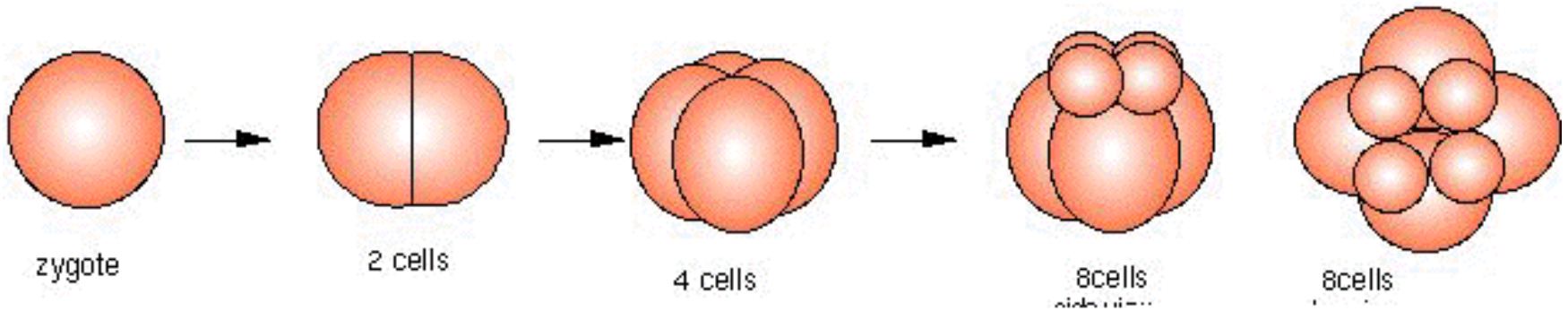
★ Los embriones sufren menos divisiones antes de entrar en gastrulación

★ La blástula **no desarrolla blastocele** → **ESTEREOBLÁSTULA**

★ Los blastómeros son de diferentes tamaños, en cada clivaje cada blastómero produce un macrómero y un micrómero que se desplazan a la derecha o izquierda del macrómero hermano.



Clivaje holoblástico espiral

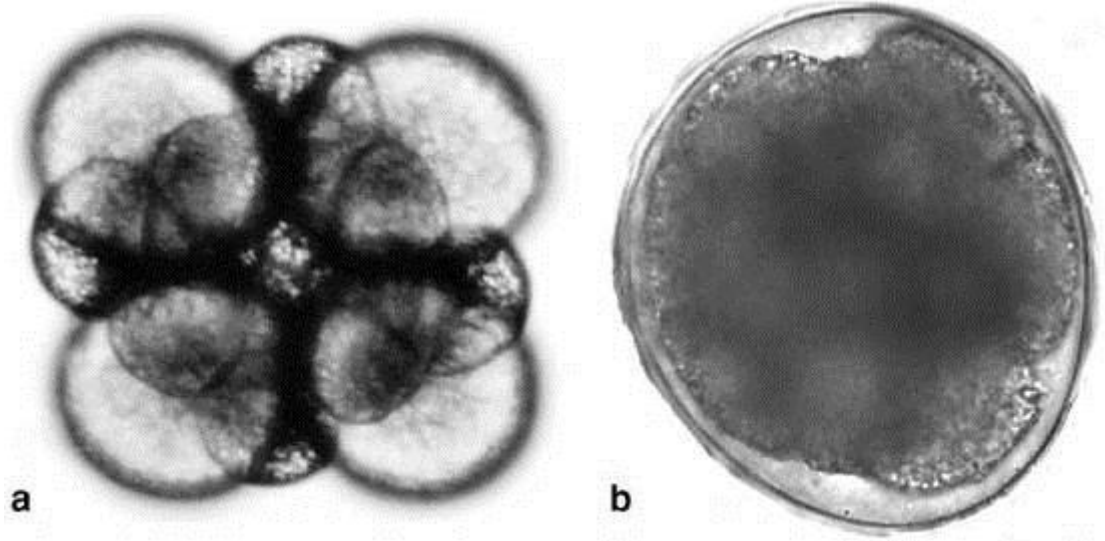


Protostomes
(mollusks, annelids,
arthropods)

Eight-cell stage

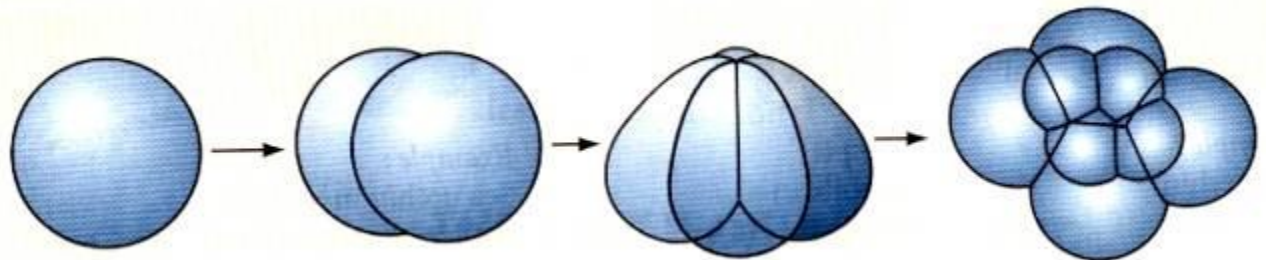


Spiral and determinate

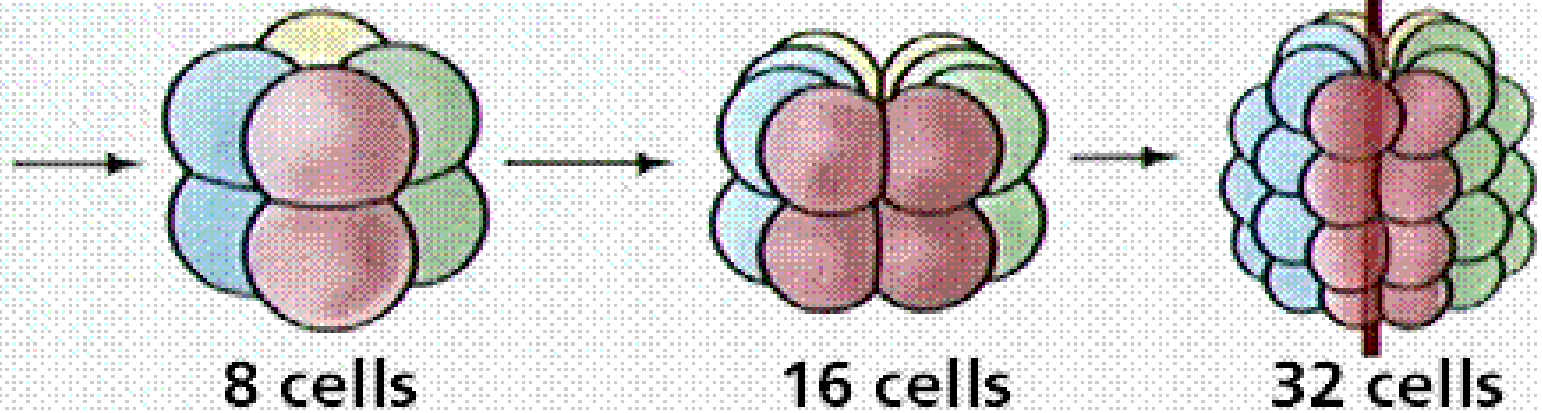


Segmentación en platelmintos

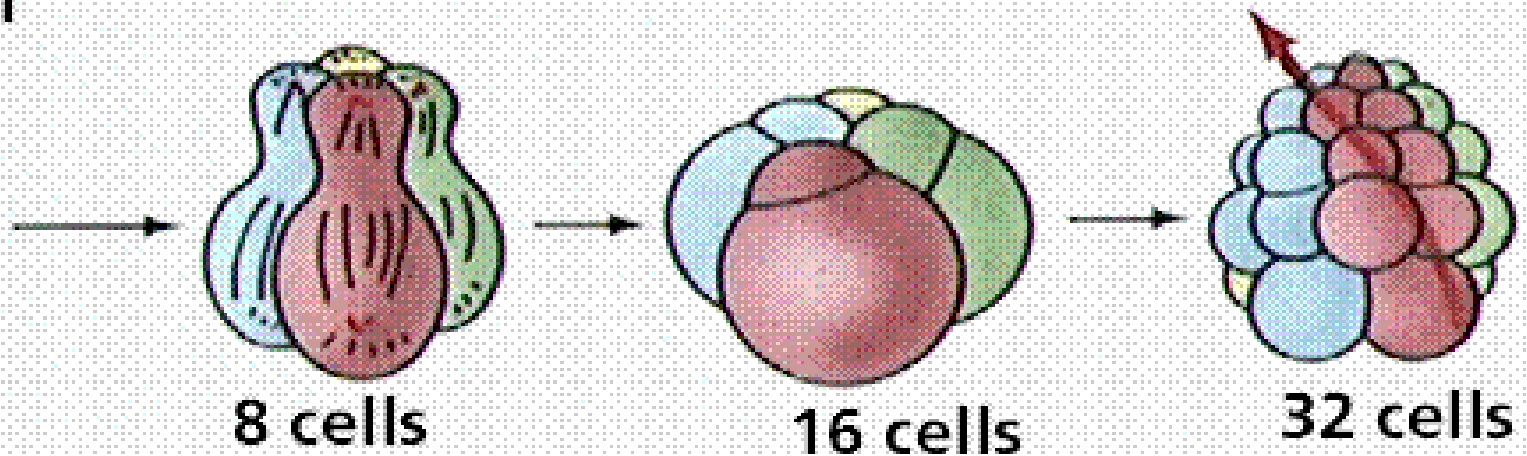
2. Spiral cleavage
Annelids, molluscs,
flatworms



Radial



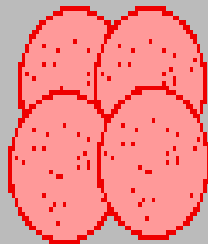
Spiral



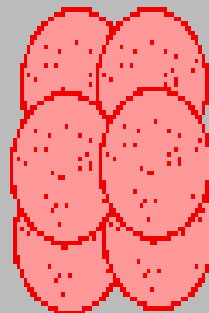
Posteriormente se manifiesta el patrón de clivaje

Radial Cleavage

Four-cell embryo



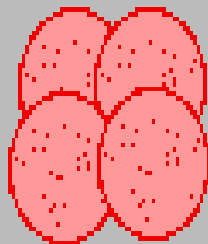
8-cell embryo (2 cells,
hidden behind, can't be seen)



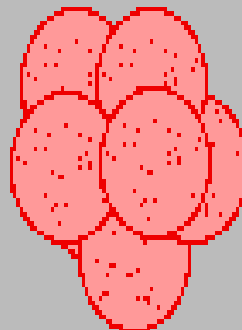
Cell division has occurred so that
the cells are aligned directly over
each other

Spiral Cleavage

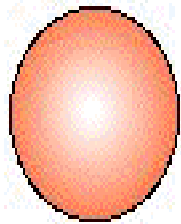
Four-cell embryo



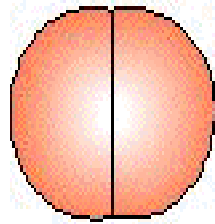
8-cell embryo (2 cells,
hidden behind, can't be seen)



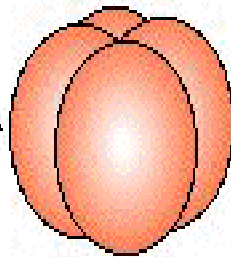
Cell division has occurred so that
the cells are NOT aligned directly
over each other, but rather are
aligned at an angle.



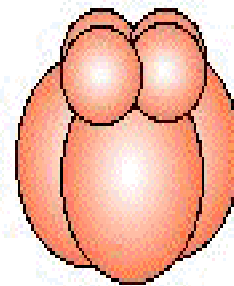
zygote



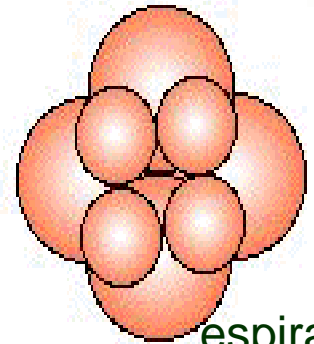
2 cells



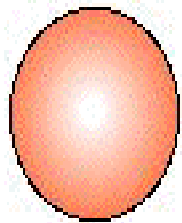
4 cells



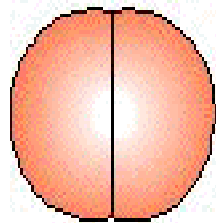
8 cells
side view



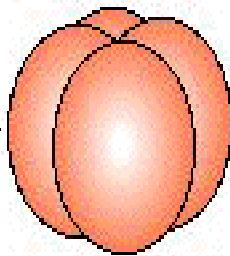
8 cells
spiral



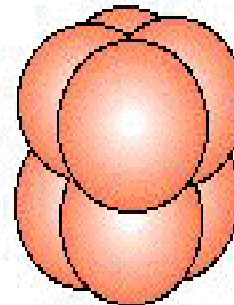
zygote



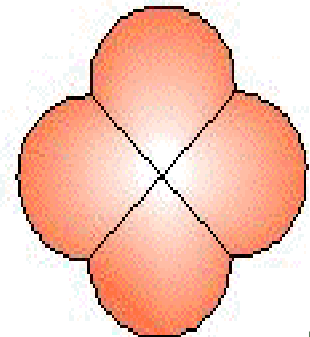
2 cells



4 cells

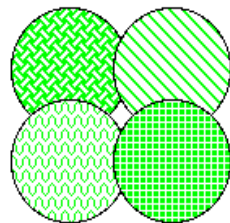


8 cells
side view

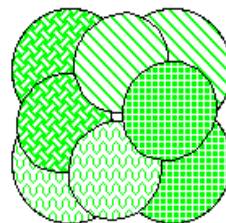


8 cells
radial

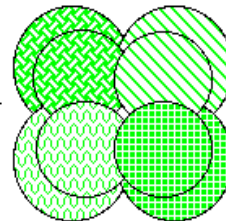
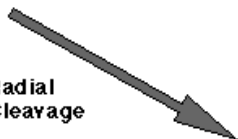
8 cells
top view

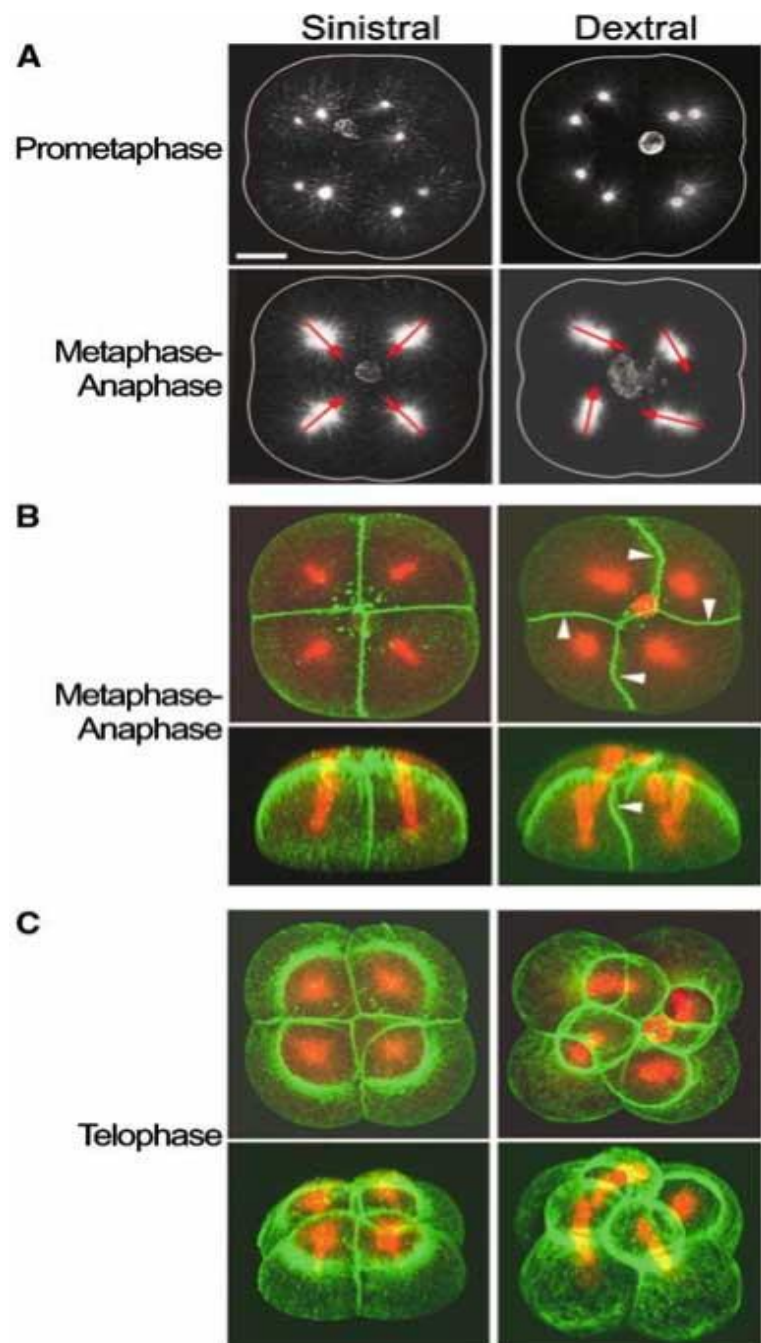
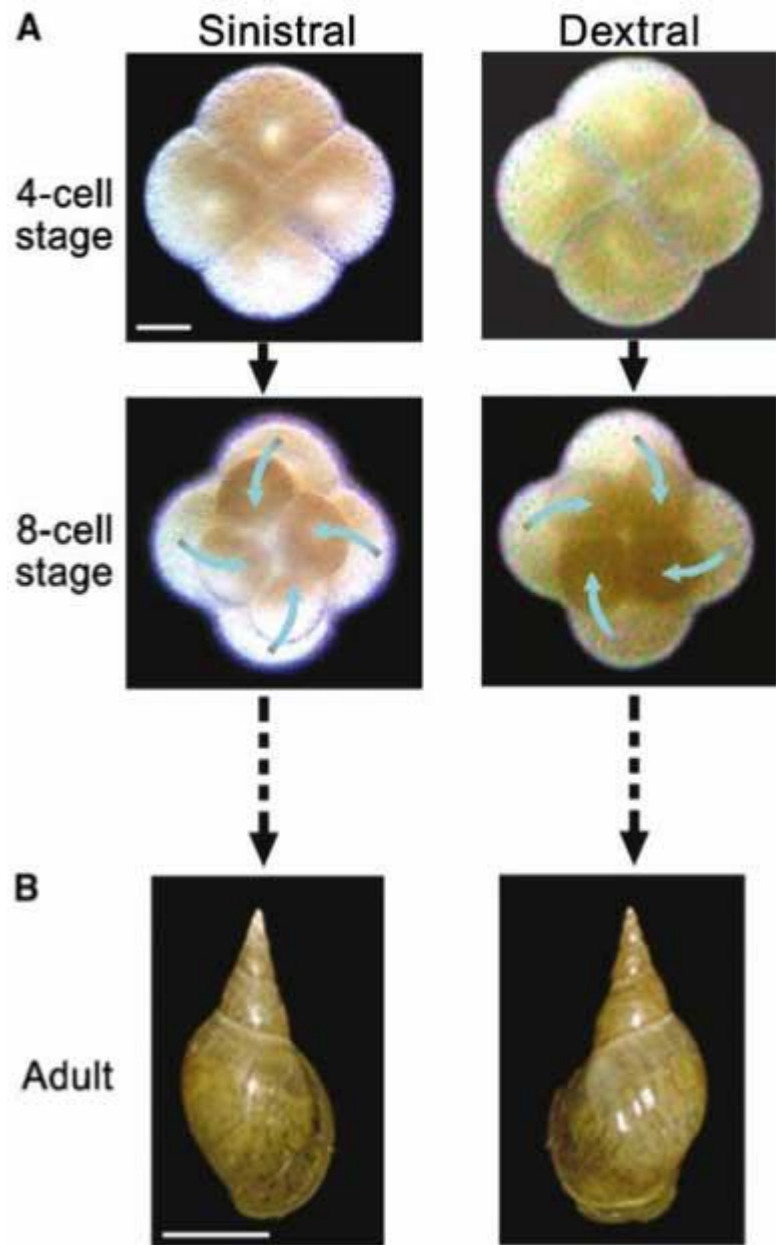


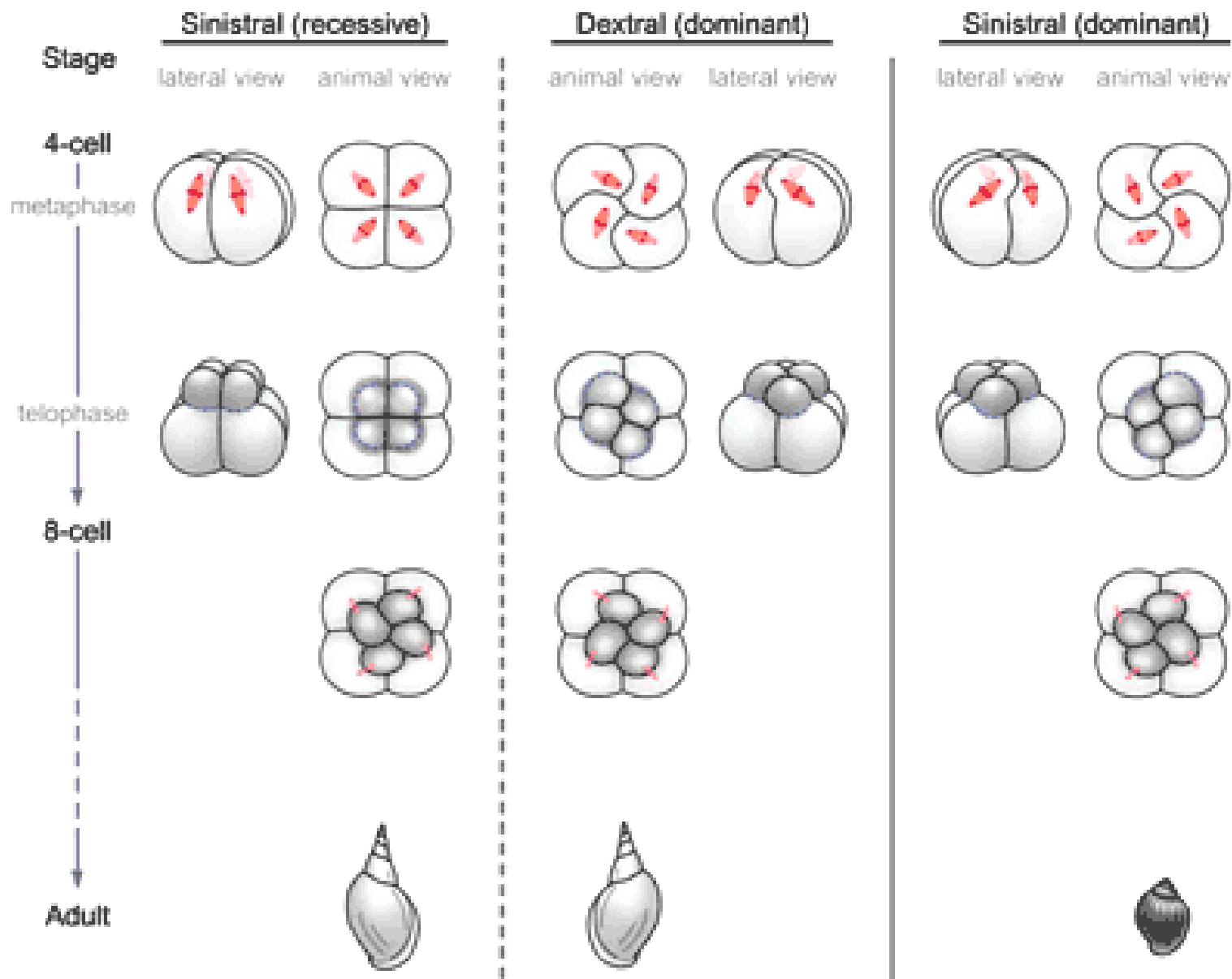
Spiral
Cleavage



Radial
Cleavage

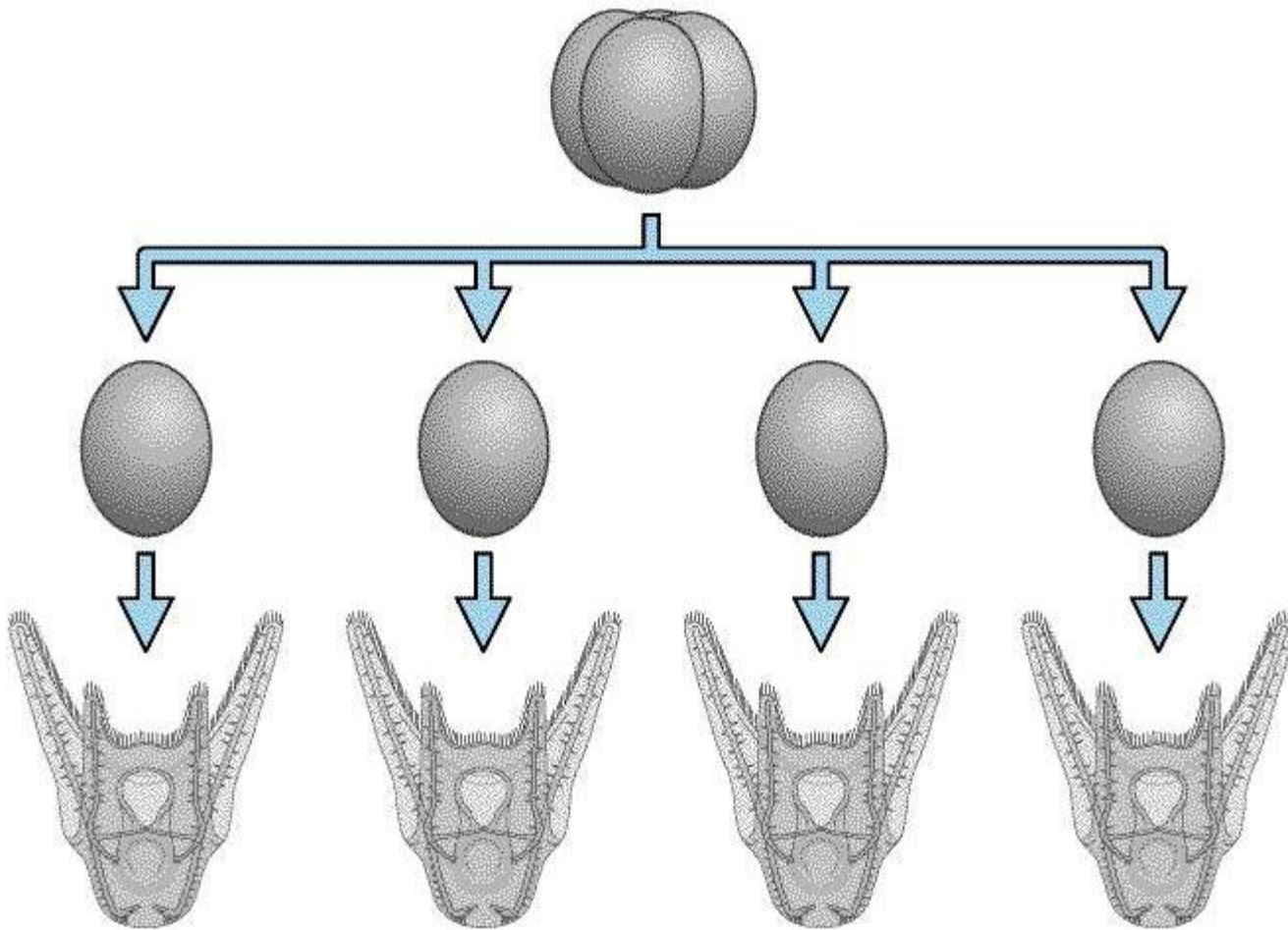






mirror-image snails within a species

Isolation at four-cell stage gives four small larvae



Clivaje indeterminado: cada una de las cuatro células iniciales puede producir un individuo completo.

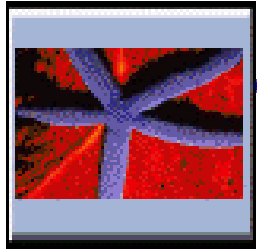
Clivaje radial y espiral

A

Indeterminate
Radial
Deuterostomatous
Enterocoelous

Determinate
Spiral
Protostomatous
Schizocoelous

Chordata



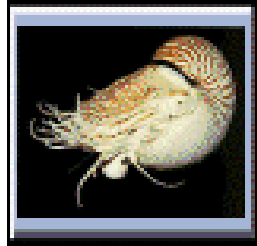
Echinodermata

Determinate
Spiral
Protostomatous
Schizocoelous

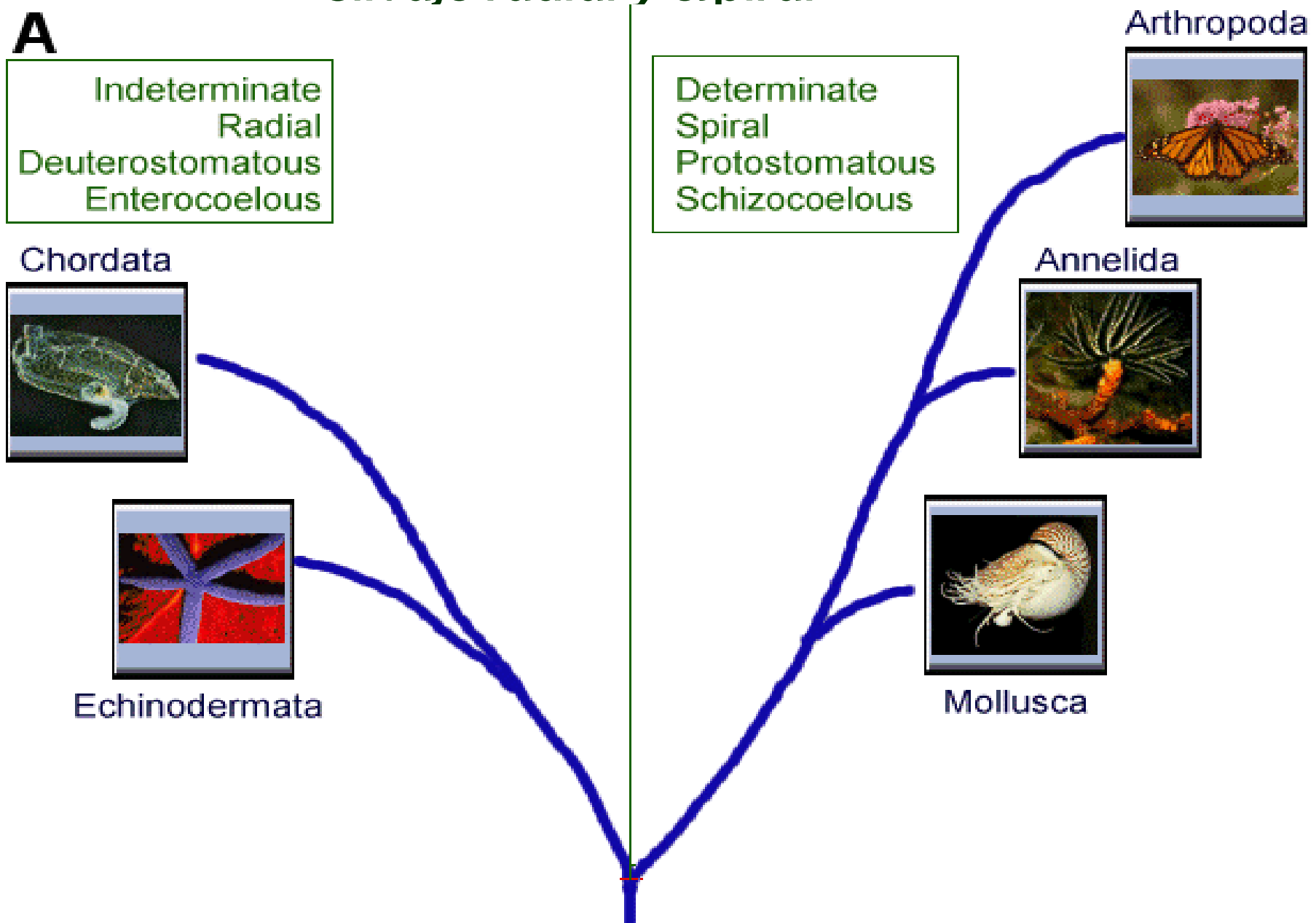
Arthropoda



Annelida



Mollusca



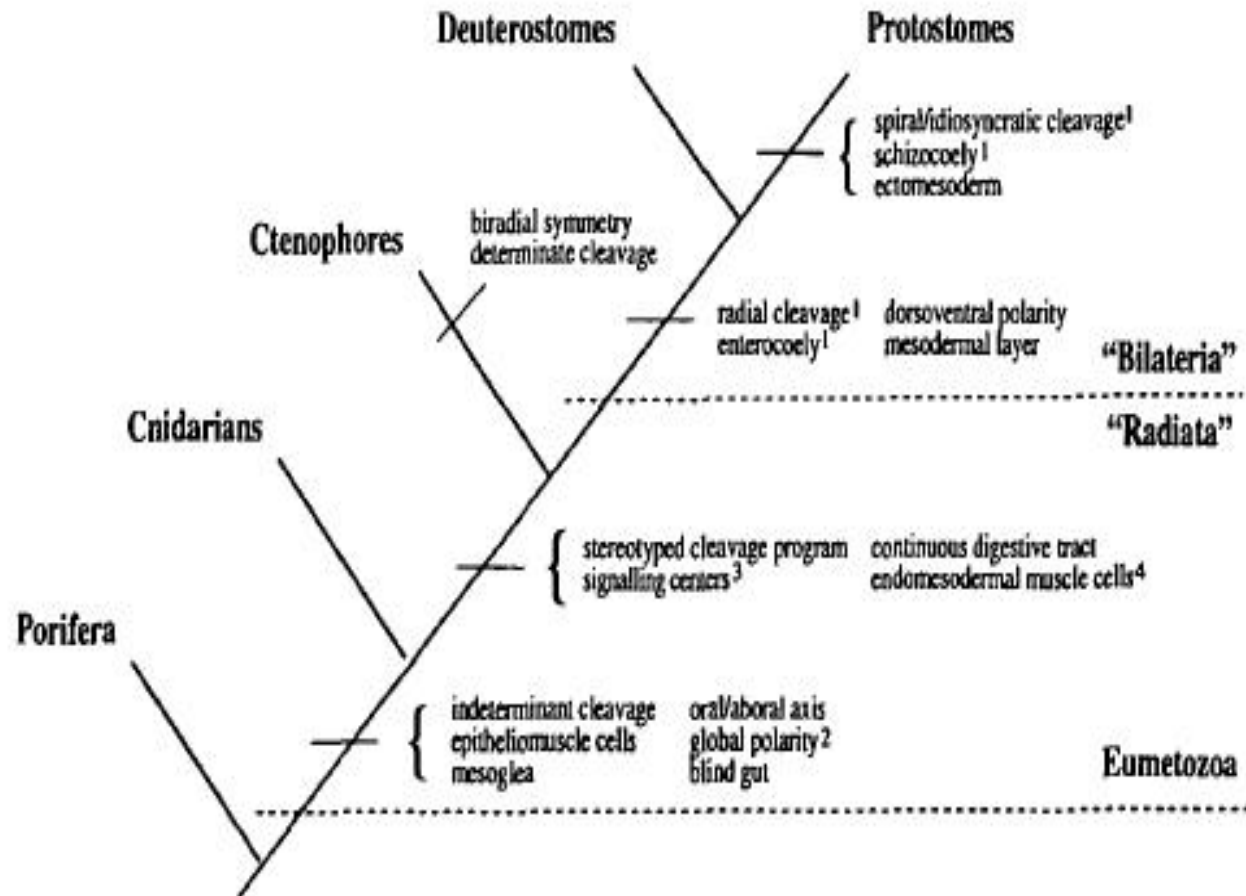
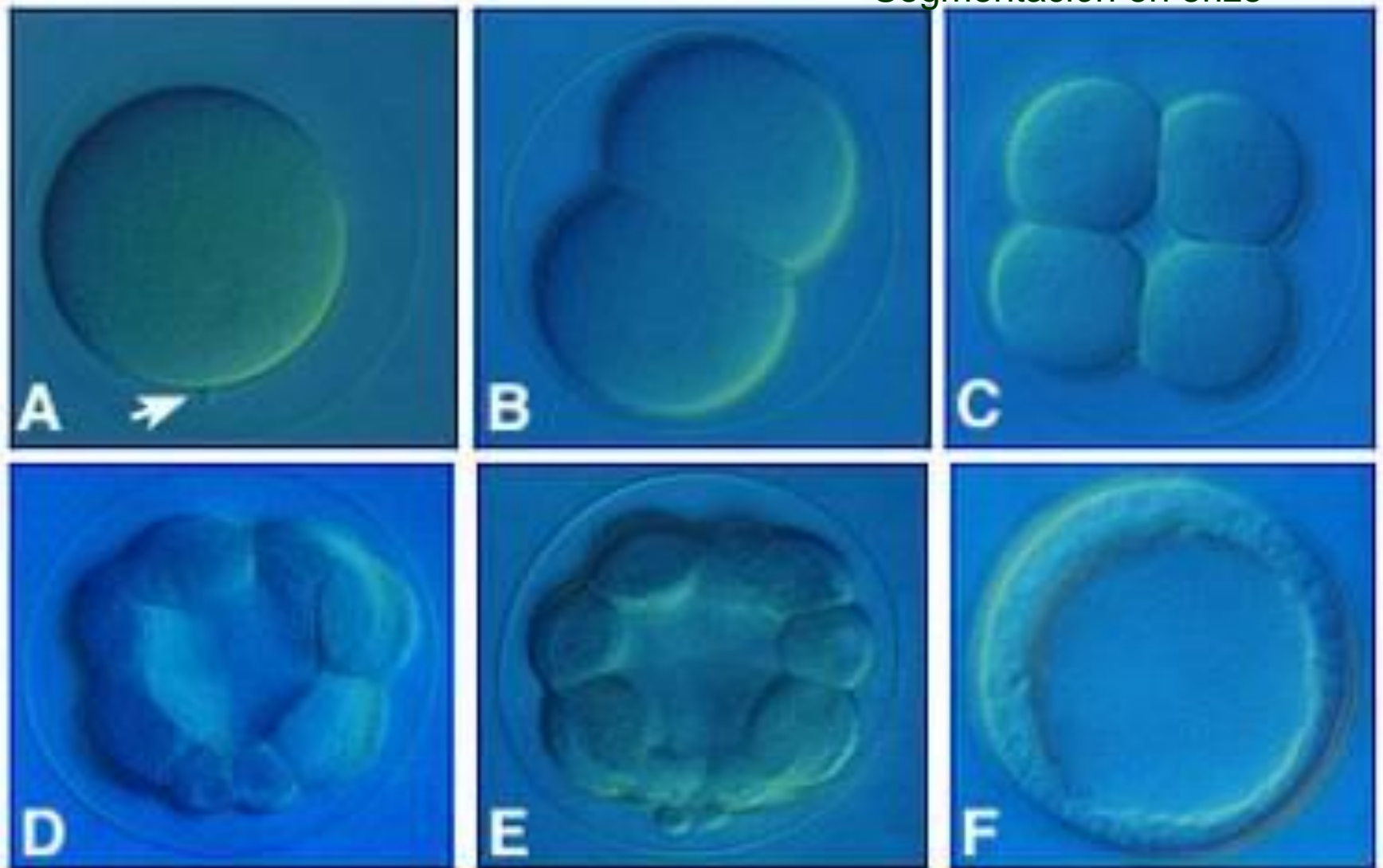


FIG. 2. Diagram indicating one likely relationship between "radially" and bilaterally symmetrical metazoans. Recent work suggests that the ancestral bilaterians displayed radial, indeterminate cleavage and enterocoely. Several key features of early development are mapped onto this presumed phylogeny. (¹Valentine, 1997, ²Goldstein and Freeman, ³Martindale and Henry, 1997b, ⁴Martindale and Henry, 1995; in preparation.).

SEGMENTACION EN ERIZO

- ✓ Huevo oligolecito, simétrico radialmente
- ✓ Segmentación holoblástica radial
- ✓ Mórula → 16 células, citoquinesis desigual
- ✓ 8 células superiores o MESÓMEROS
- ✓ 8 inferiores, 4 MACRÓMEROS y 4 MICRÓMEROS
- ✓ Blastocela intragerminal, central
- ✓ En blástula temprana hay el recubrimiento por la membrana de fertilización, forma esférica
- ✓ En blástula tardía → elongación, formación de cilios
- ✓ Secreción de enzimas que degradan la membrana de fertilización, blástula de nado libre en el mar.

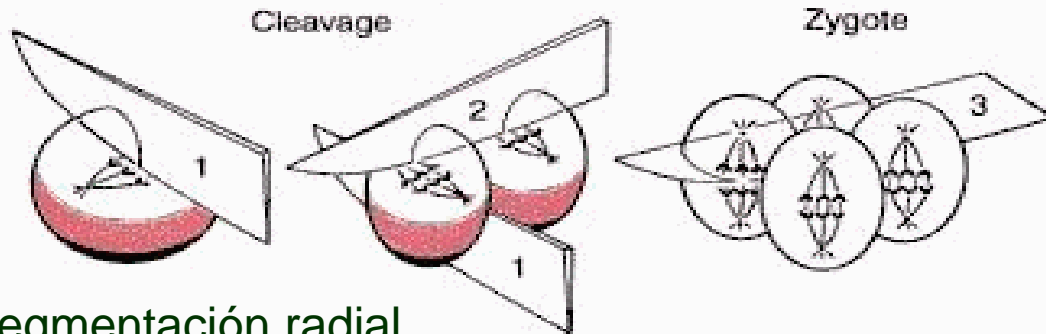
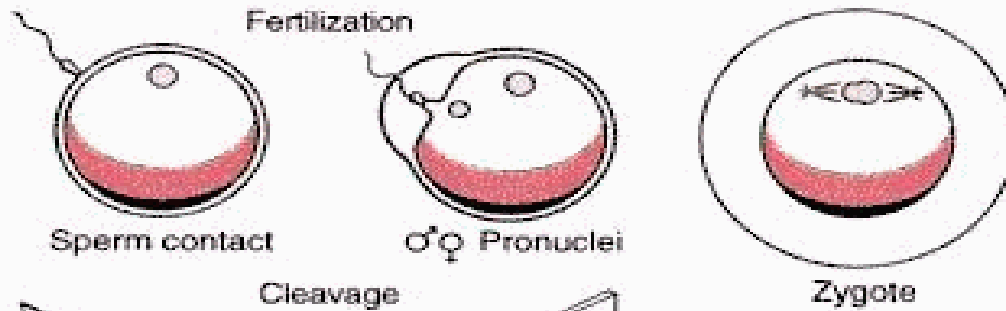
Segmentación en erizo



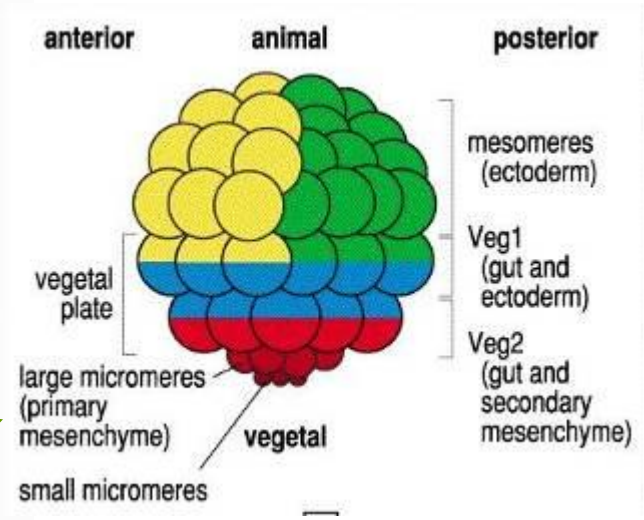
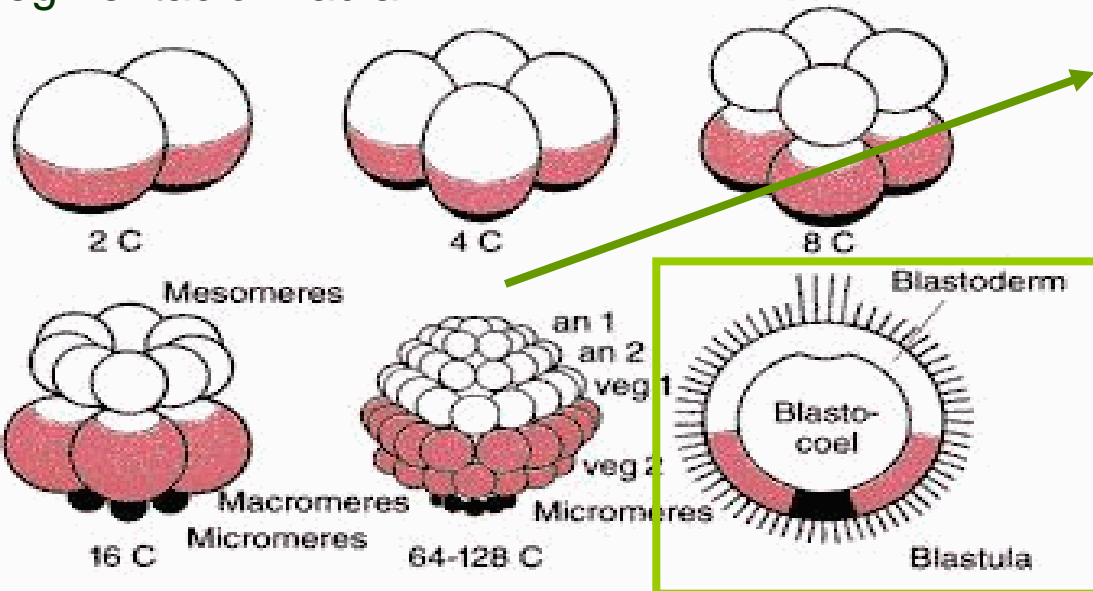
A. la flecha señala el lugar de entrada del espermatozoide

B. dos, C. cuatro células, D. formación del blastocele, E. micrómeros, F. blástula

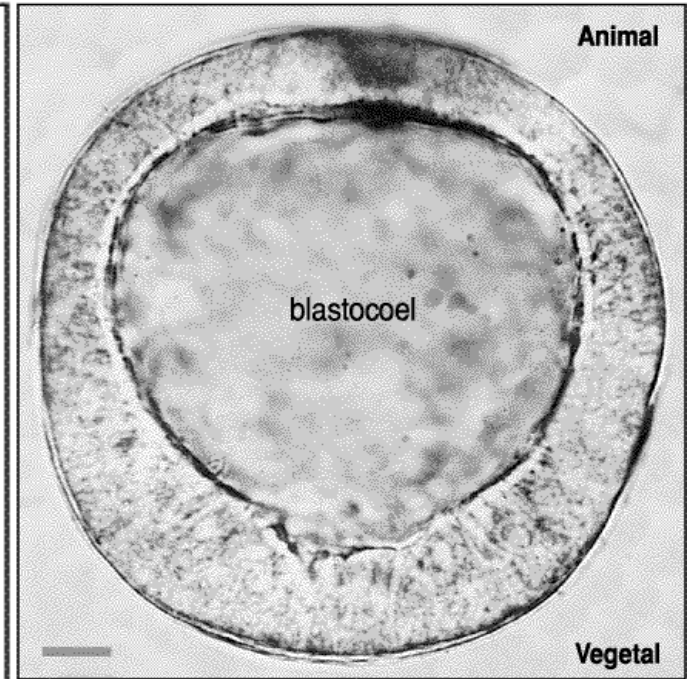
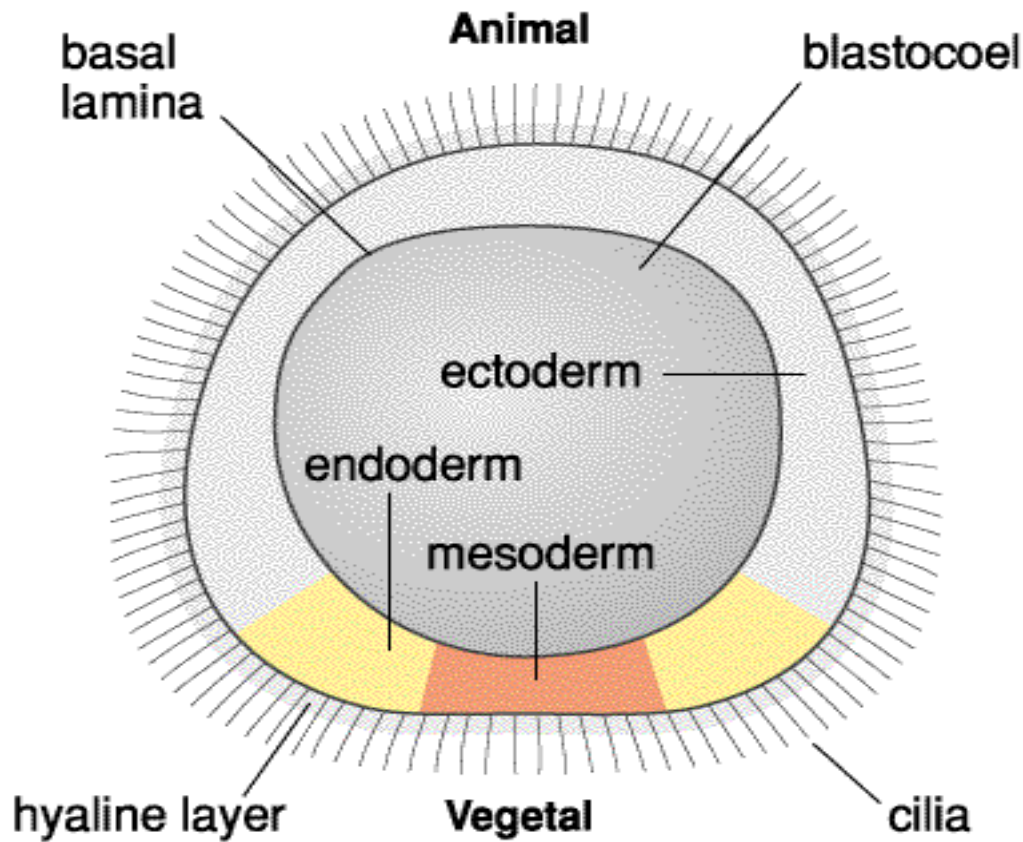
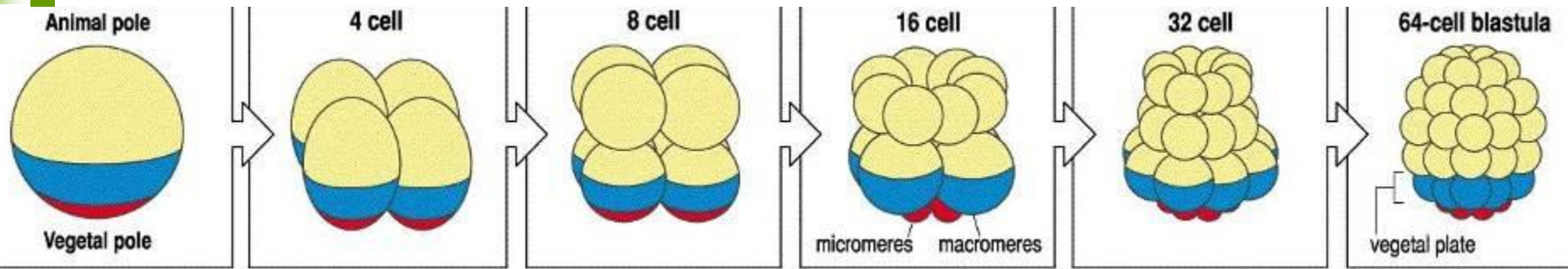
Segmentación en erizo



Segmentación radial



Blástula desarrolla cilios
constituye una larva de
vida libre

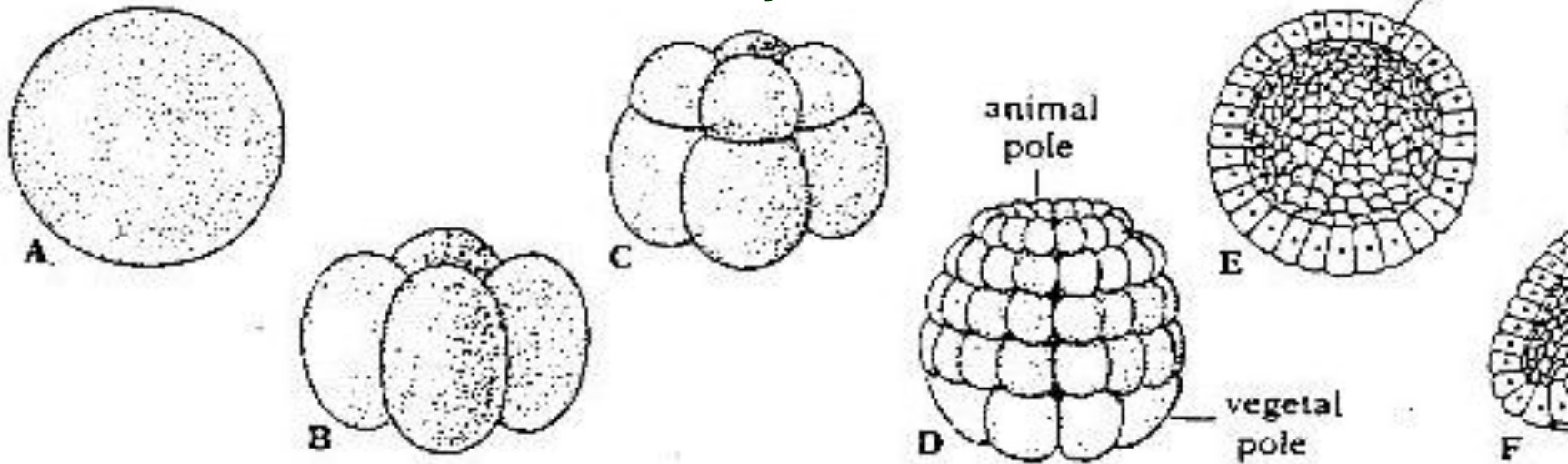


Blástula en erizo con territorios presuntivos, los cilios pueden estar polarizados en el polo animal o estar alrededor de toda la blástula. Este es un tipo de larva de vida libre en este grupo.

EN AMPHIOXUS



- ✓ Segmentación holoblástica, radial, sincrónica, ligeramente desigual
- ✓ El tercer plano de clivaje es subecuatorial → 4 blastómeros del polo animal MICRÓMEROS y los 4 de polo vegetal MACRÓMEROS
- ✓ Mórula de 32 células
- ✓ Blástula con blastocele intragerminal y central.

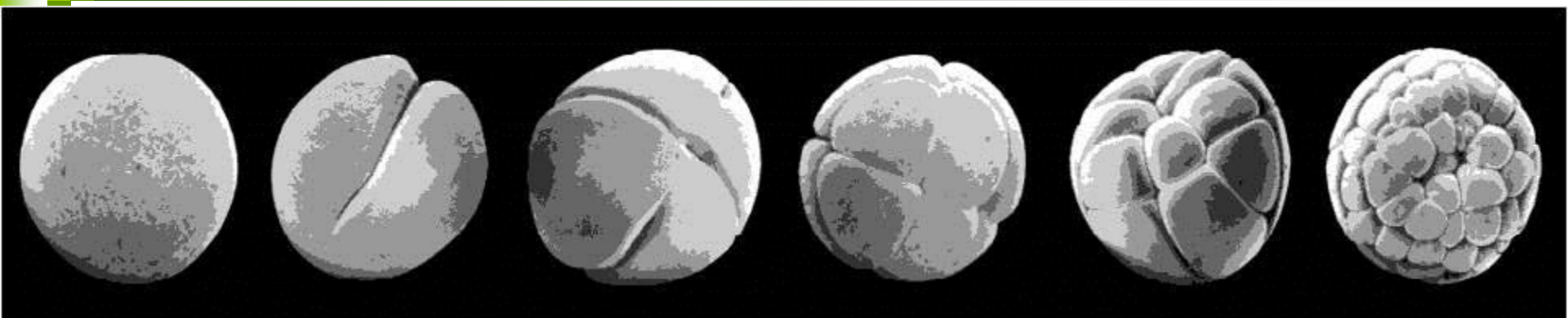


Holoblástica, sincrónica, ligeramente desigual
Blástula con blastocele intragerminal y central

En ANFIBIOS

Huevo polo animal punto de fusión **MEDIA LUNA GRIS**
polo vegetal

- ✓ Corresponde al punto opuesto al punto de entrada del espermatozoide → ***DETERMINA EL PLANO DE SIMETRIA DORSOVENTRAL***
- ✓ Primer plano de segmentación → ***PLANO DE SIMETRIA BILATERAL***
- ✓ la tercera segmentación es desigual → cuatro MICROMEROS en el polo animal y cuatro MACROMEROS en el polo vegetal
- ✓ Las siguientes divisiones son asincrónicas → rápidas en el polo animal, lentas en el vegetal.
- ✓ Segmentación holoblástica, desigual, asincrónica
- ✓ Mórula de 64 células
- ✓ Blástula con blastocele intragerminal ocupando el hemisferio animal
- ✓ La bóveda del blastocele → micrómeros, El piso del blastocele → macrómeros que corresponden marginalmente a la media luna gris
- ✓ de 128 a 15000 células.



FERTILIZED EGG

(a) Sea urchin

2-CELL STAGE

Blastomeres

4-CELL STAGE

Blastomeres

8-CELL STAGE

Yolk platelets are evenly distributed.

0.15 mm

Early cleavage results in cells of similar size.

Complete Cleavage

(b) Frog Animal pole

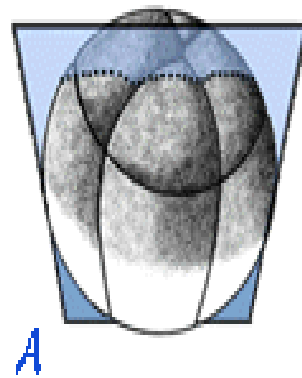
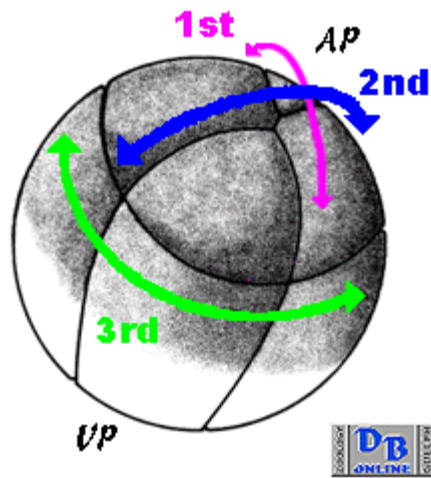
Yolk is concentrated at the vegetal pole.

Gray crescent

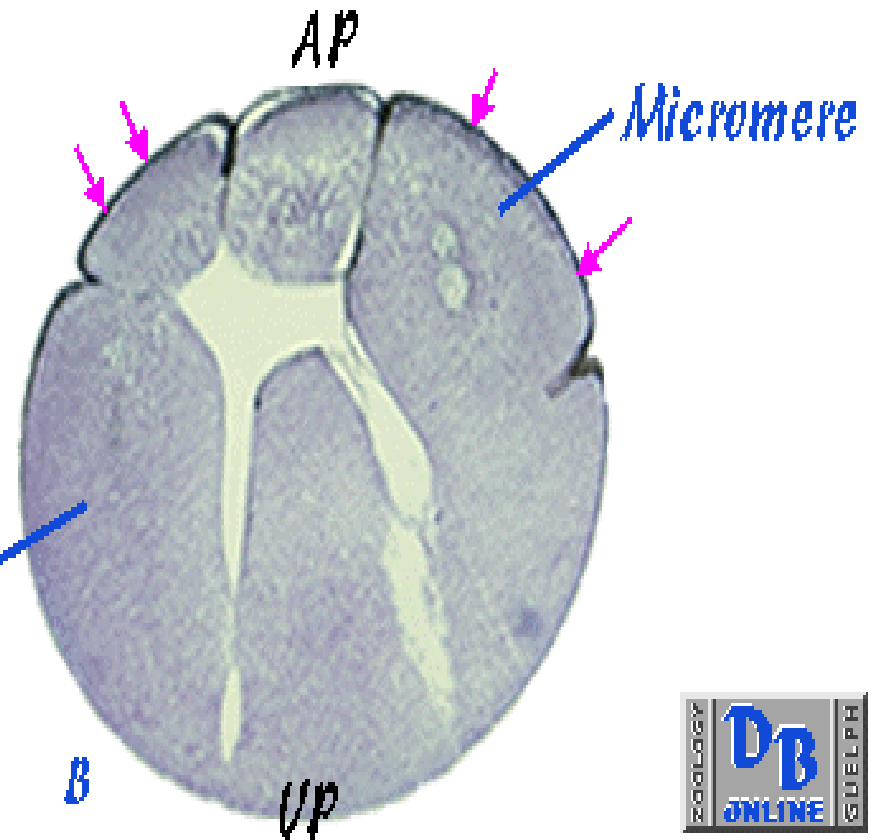
Vegetal pole

0.5-1 mm

Cells at the animal pole are smaller, and those at the vegetal pole are larger.

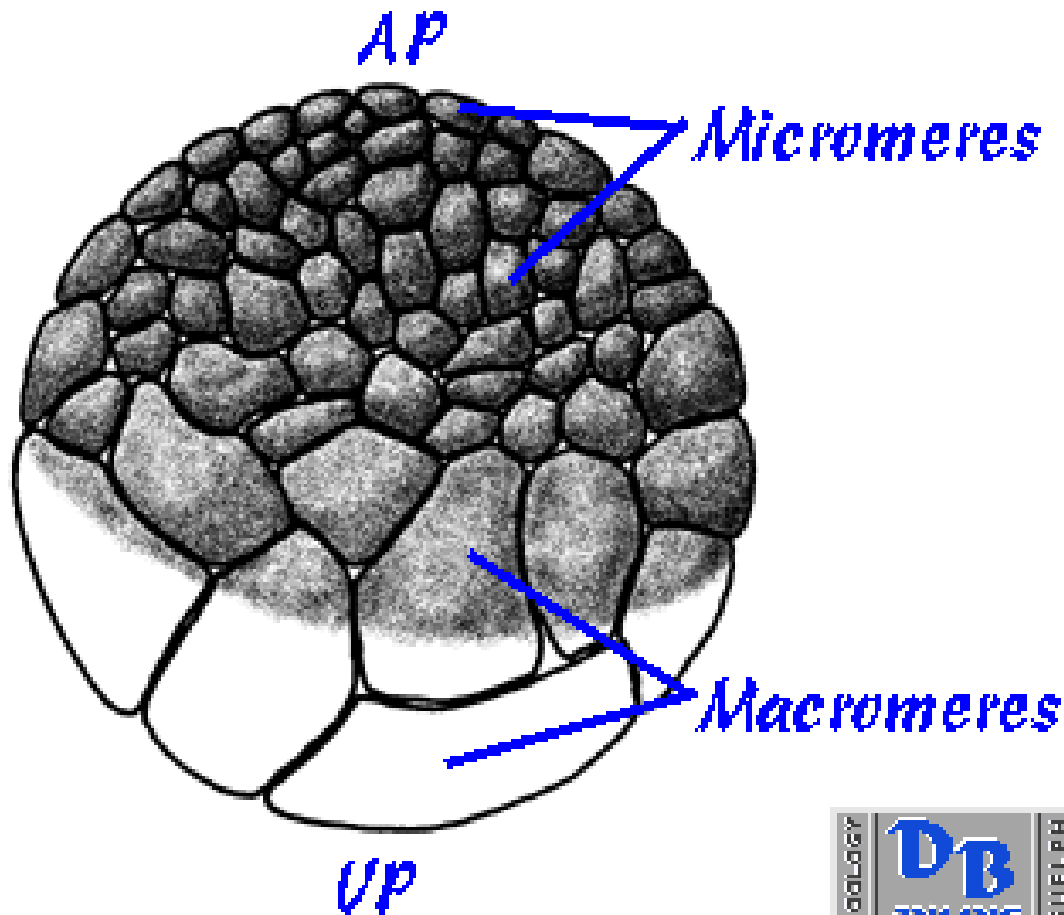


Macromere

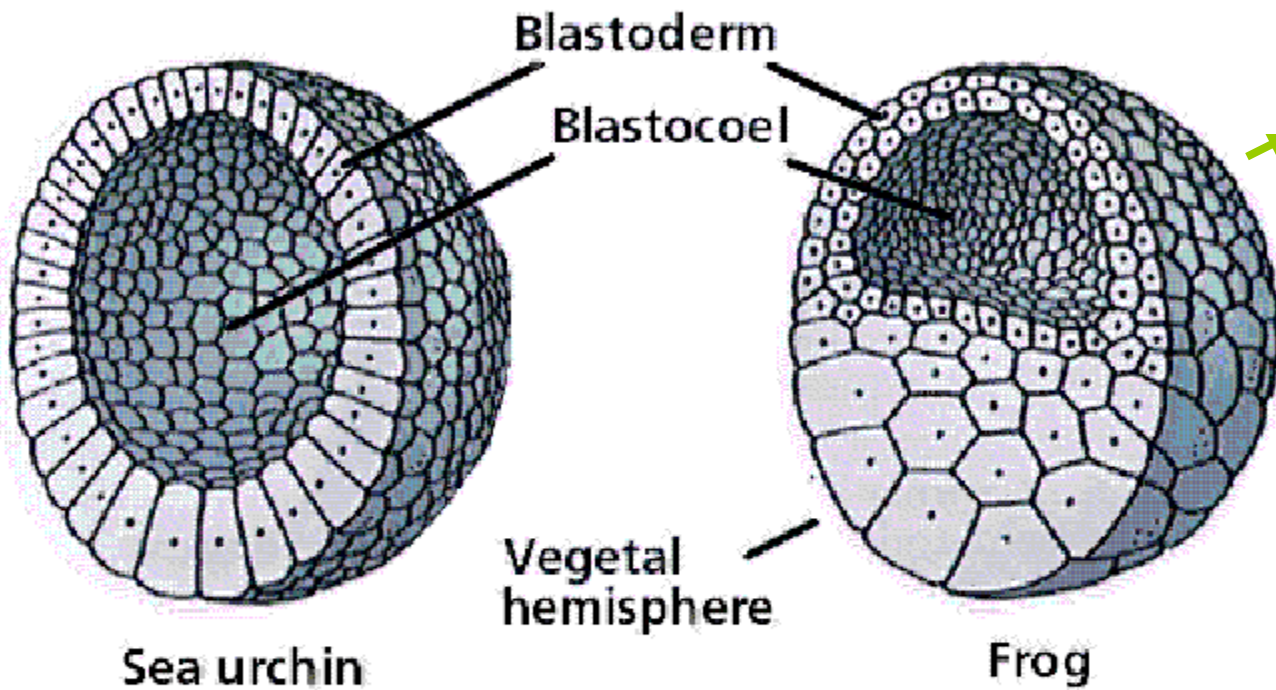


Ocho células, el primer plano de segmentación (rosado) es longitudinal al igual que el segundo, el tercer plano es supraecuatorial por el efecto de la cantidad de yema.

En corte se observan los cuatro micrómeros y los macrómeros que aún no han terminado de hacer la citoquinesis.



En huevos pigmentados las células del hemisferio animal o micrómeros tienen el pigmento, mientras que los macrómeros son claros.



El blastocele está desplazado al hemisferio animal, entre los micrómeros

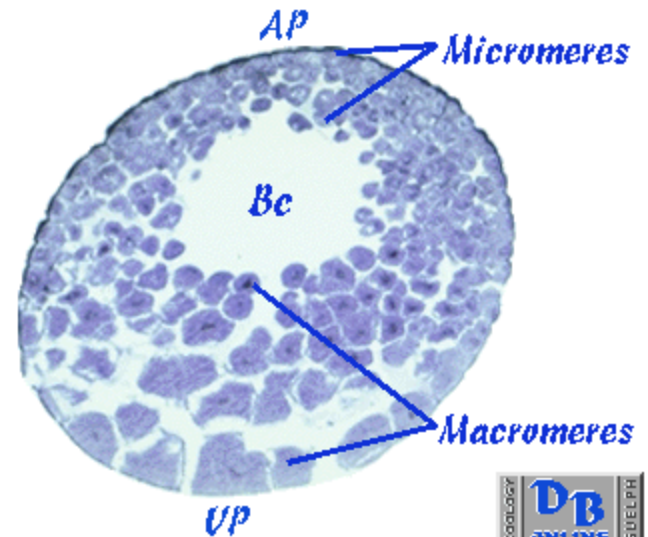
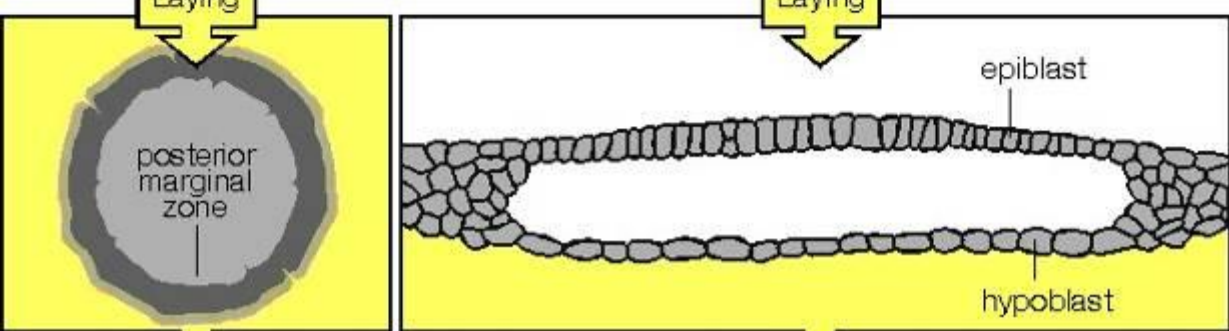
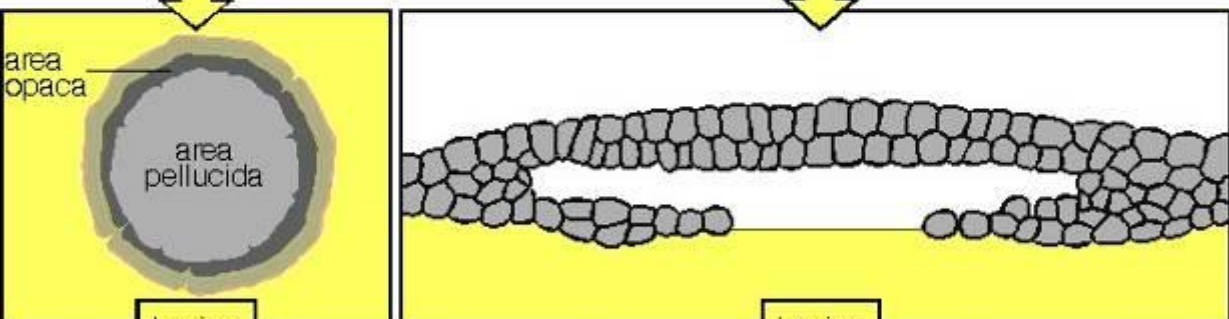
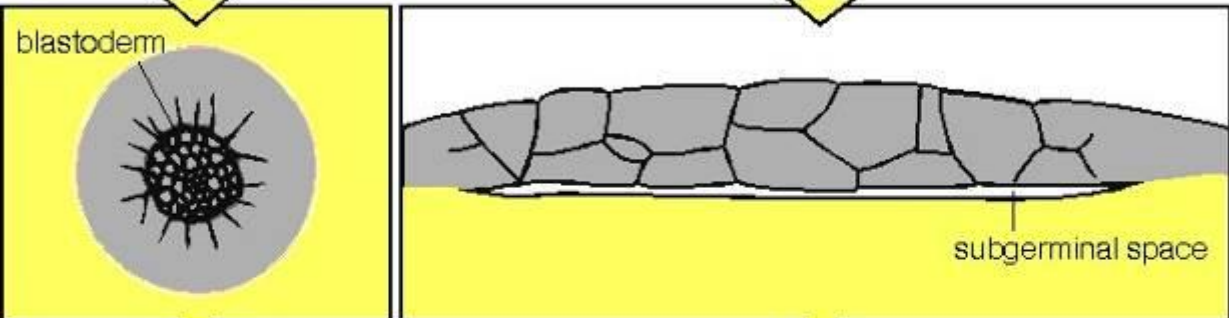
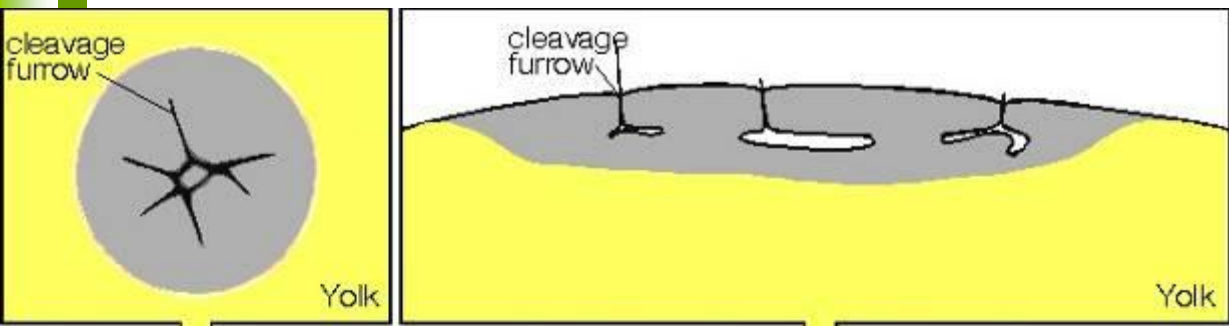


Figure 17.4(1)

EN TELEOSTEOS, REPTILES (incluyendo aves)

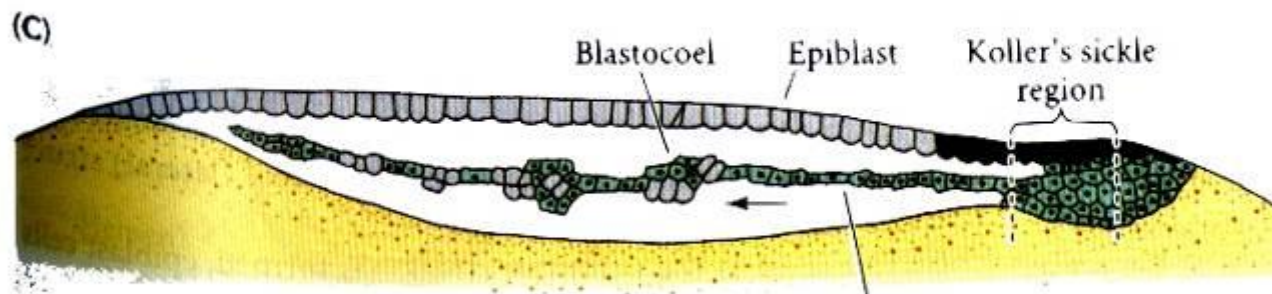
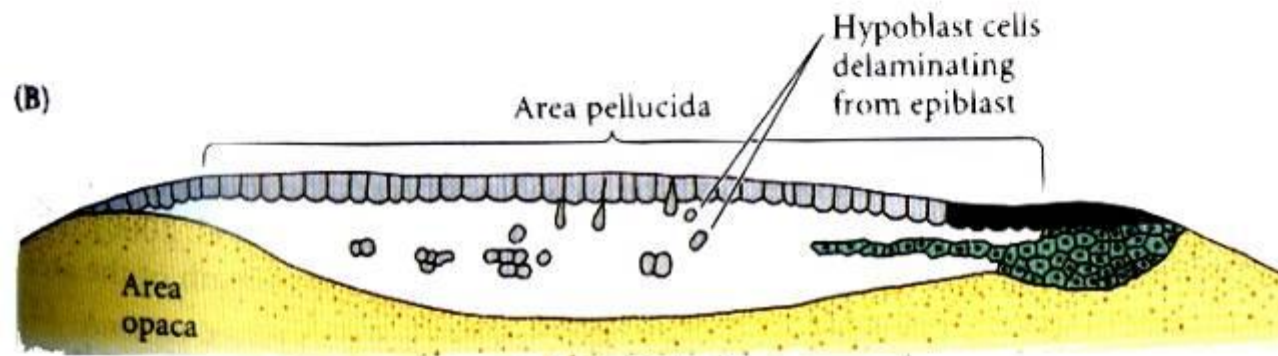
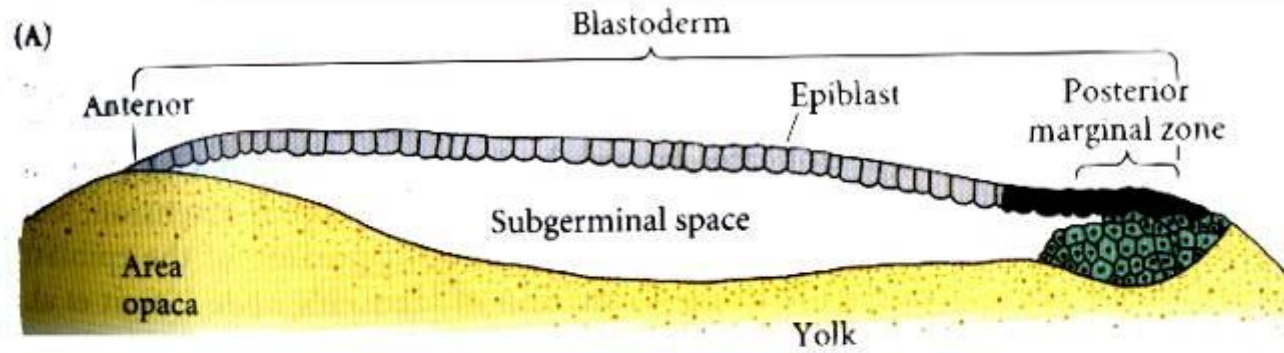
- ✓ Segmentación limitada al disco germinativo –plano o cóncavo-
- ✓ Primeros planos de segmentación verticales –primero, segundo-
- ✓ Posteriormente pocos horizontales → se produce una lámina celular con pocas células de espesor → **blastodermo**
- ✓ Segmentación meroblástica, desigual, asincrónica
- ✓ Los blastómeros se separan del vitelo subyacente dejando una **cavidad subgerminal** que se forma por licuefacción del citoplasma subyacente al blastodermo de manera progresiva en dirección postero/anterior → determinación de la **SIMETRÍA CAUDAL/CEFÁLICA**
- ✓ El disco embrionario desde arriba presenta dos zonas:
 - **ÁREA LÚCIDA.** Zona central clara en cuya parte inferior está la cavidad subgerminal. Sus células formarán el embrión
 - **ÁREA OPACA** Zona periférica formada por células de los límites del disco embrionario, los blastómeros colindan con la yema → intervienen en la degradación del vitelo.



Inicio del clivaje en el disco geminativo, los surcos son verticales y la citoquinesis incompleta. Se inicia la licuefacción de la yema por debajo de los blastómeros. Los surcos son también horizontales y se forma el blastodermo

Se forma el área clara y el área opaca: el borde es el área opaca –células que contactan la yema- y clara –células sobre la cavidad-

Posteriormente hay un descenso de las células para formar una nueva cavidad que es el blastocele, se forma epiblasto e hipoblasto

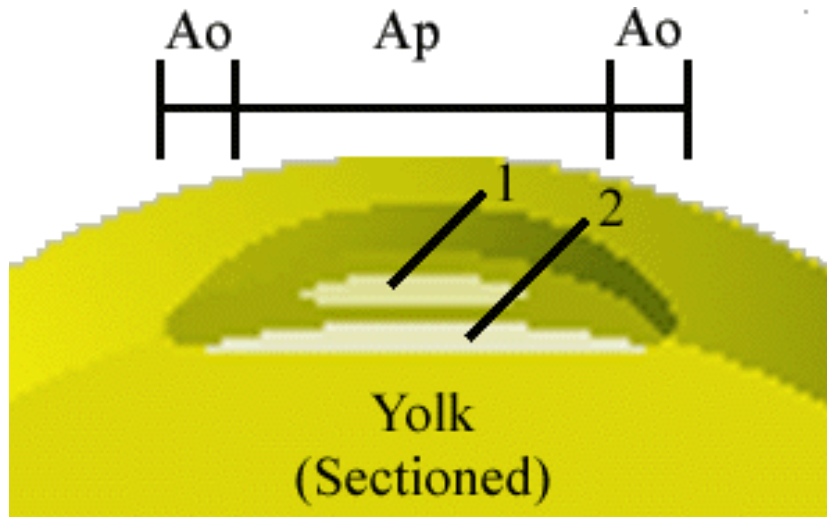
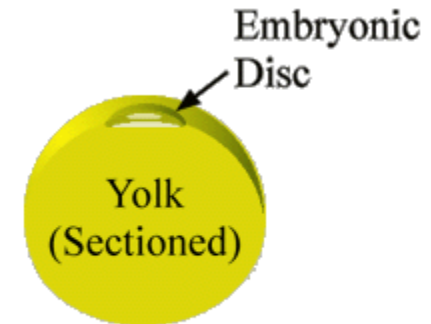
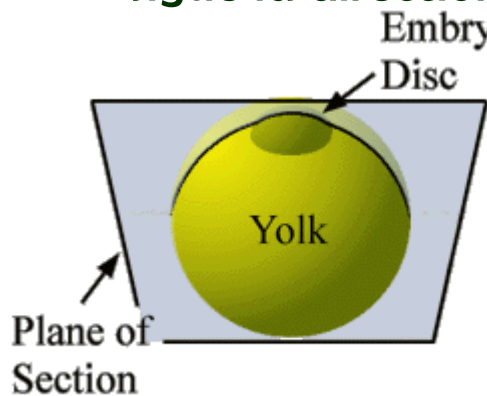


✓ Mórula plana o discoidal (en peces)

✓ Blástula, el blastocele se forma:

- El área lúcida tiene dos capas celulares, superior o **EPIBLASTO** e inferior o **HIPOBLASTO PRIMARIO**.

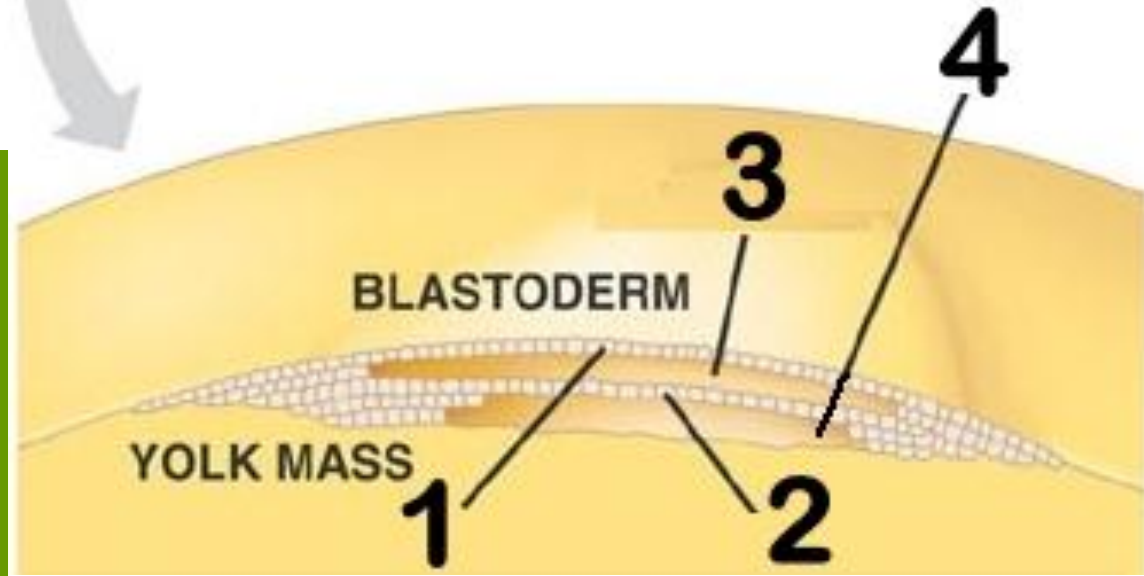
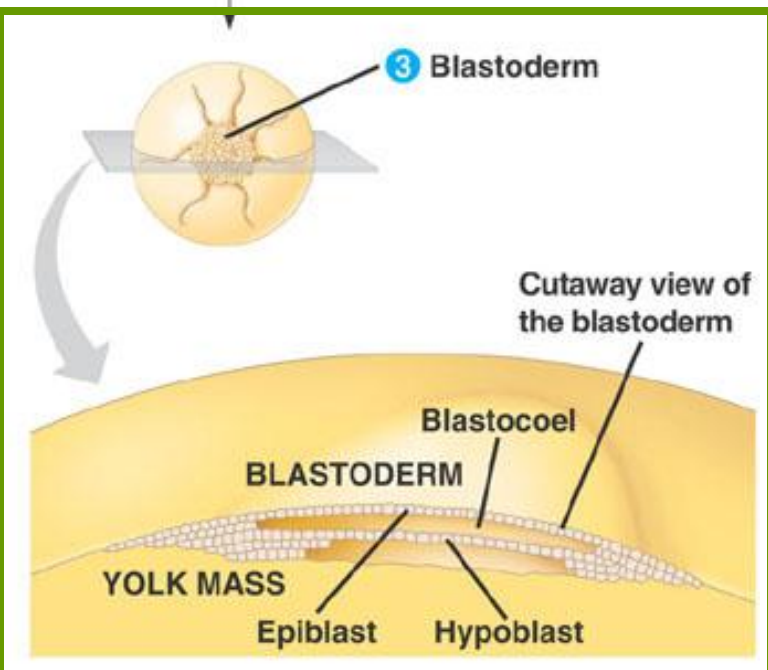
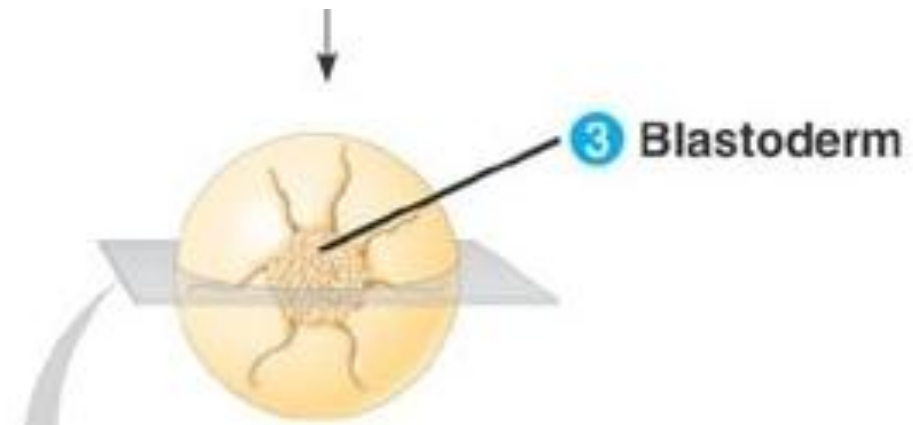
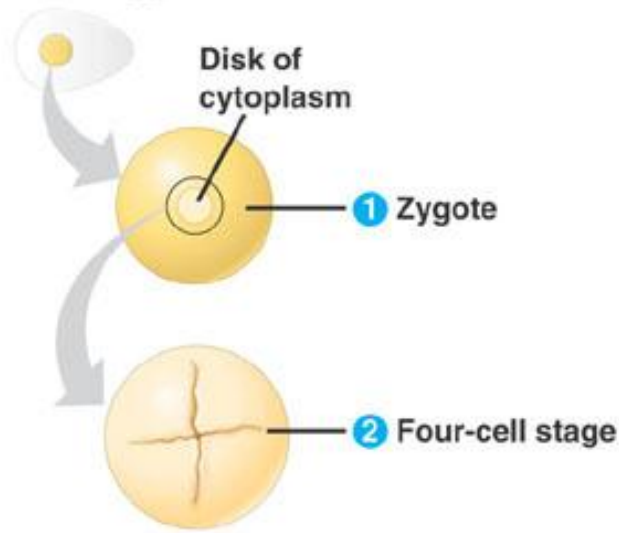
- El epiblasto se separa del hipoblasto primario por **DELAMINACIÓN** y sigue la dirección postero/anterior.



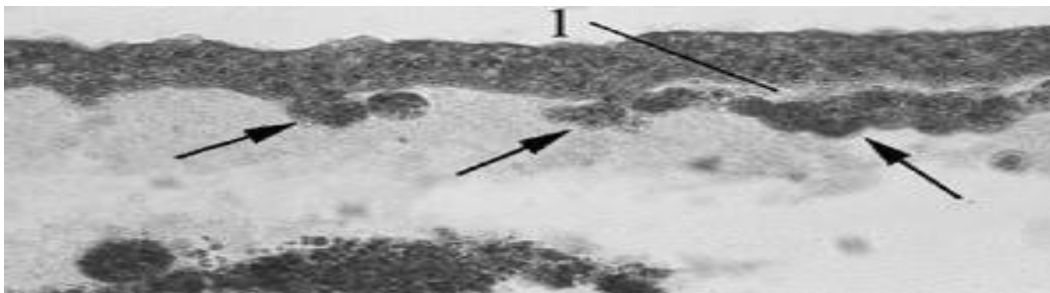
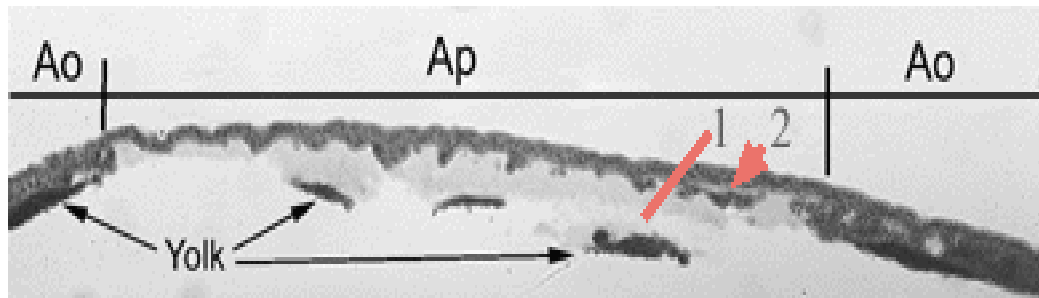
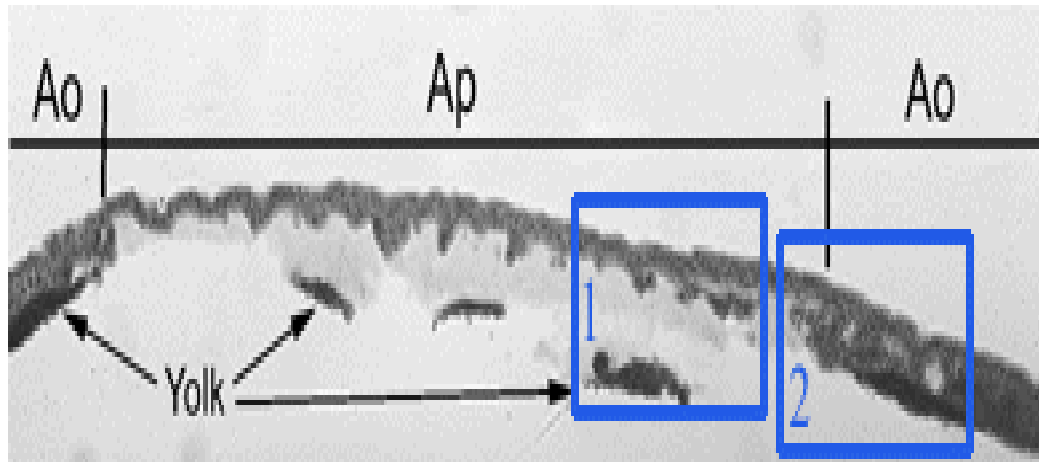
Ao, área opaca, células del límite con la yema.

Ap, área clara o pelúcida que está sobre 1. Blastocele y 2. Cavity subgerminal.

Fertilized egg



Clivaje en reptiles (Archosauria, Chelonia y Squamata)

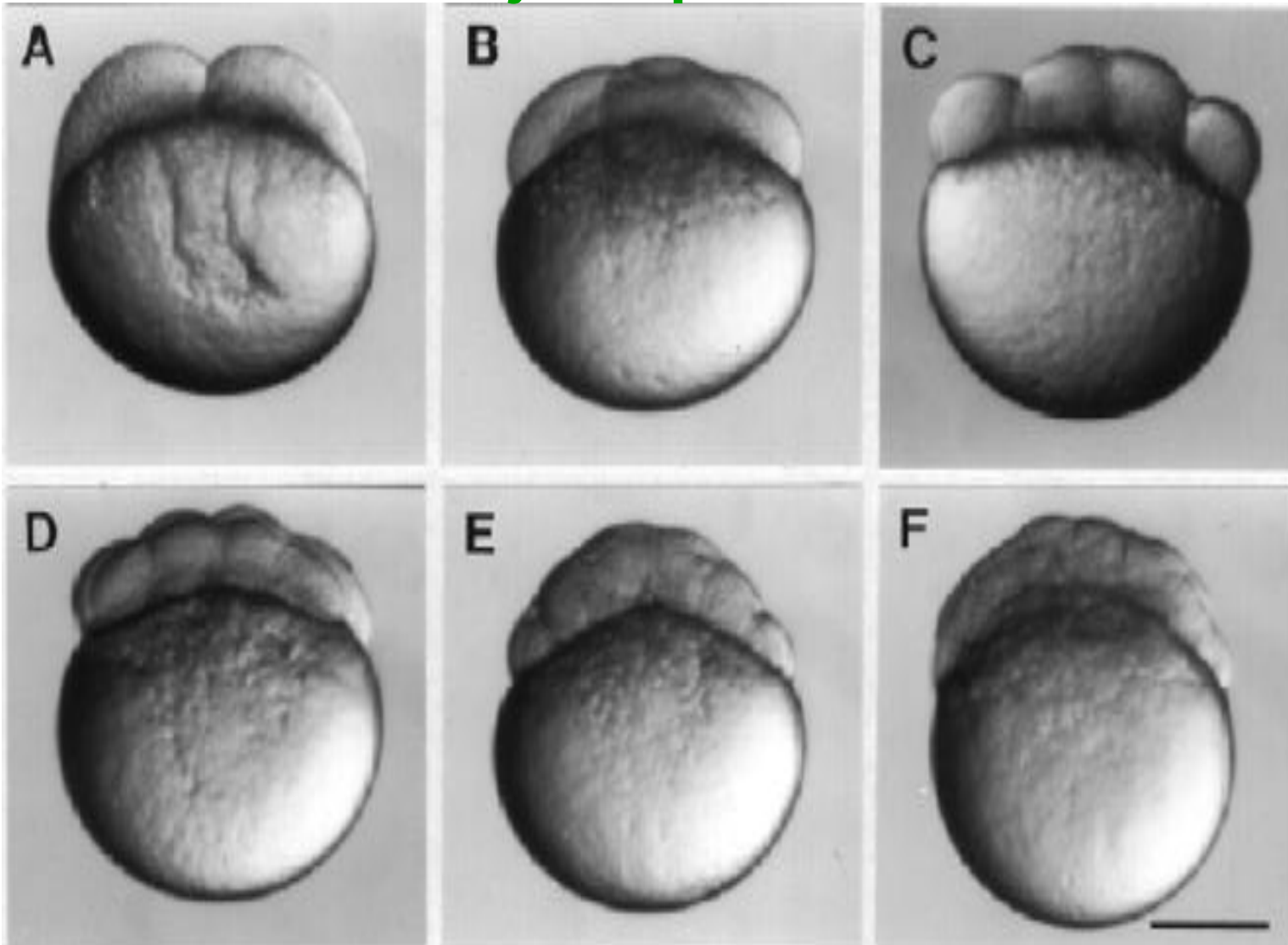


El área opaca contacta con la yema, el área pelúcida está por encima de la cavidad subgerminal

Las células del hipoblasto comienzan a desprenderse, la capa superior corresponderá al epiblasto y la inferior al hipoblasto. La cavidad entre ambas será el blastocele verdadero que es intragerminal

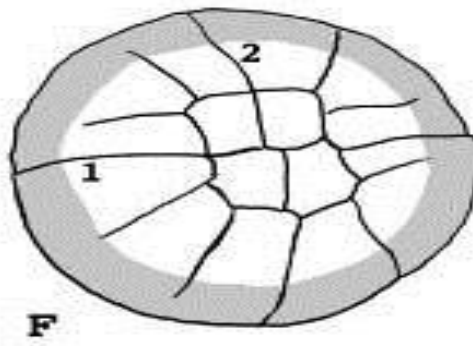
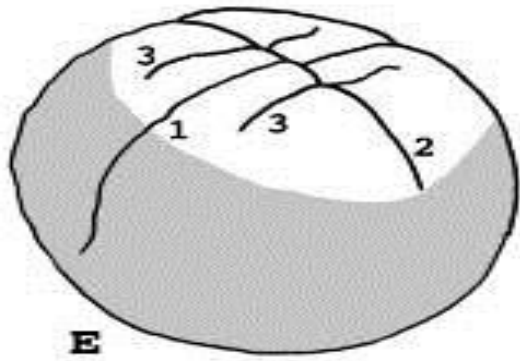
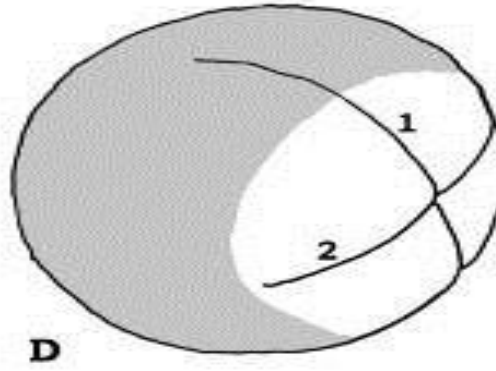
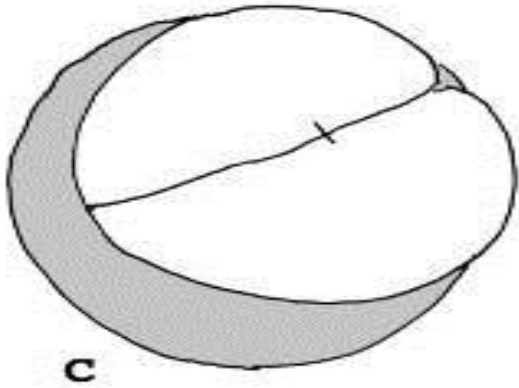
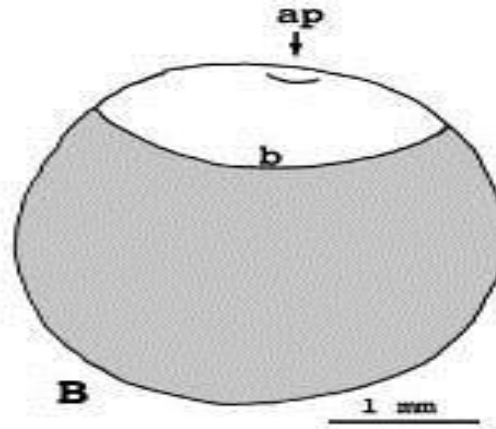
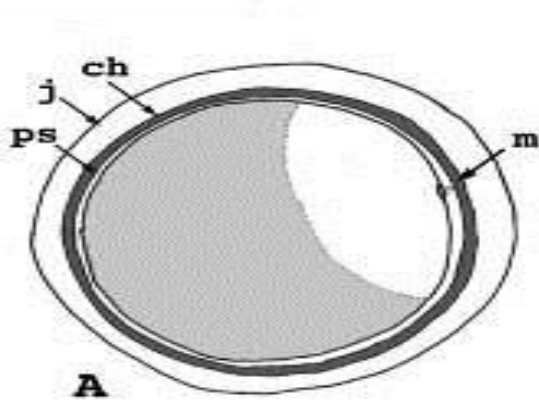
Bajo el área pelúcida se forma la cavidad subgerminal por licuefacción de la yema y entre hipoblasto y epiblasto el verdadero blastocele.

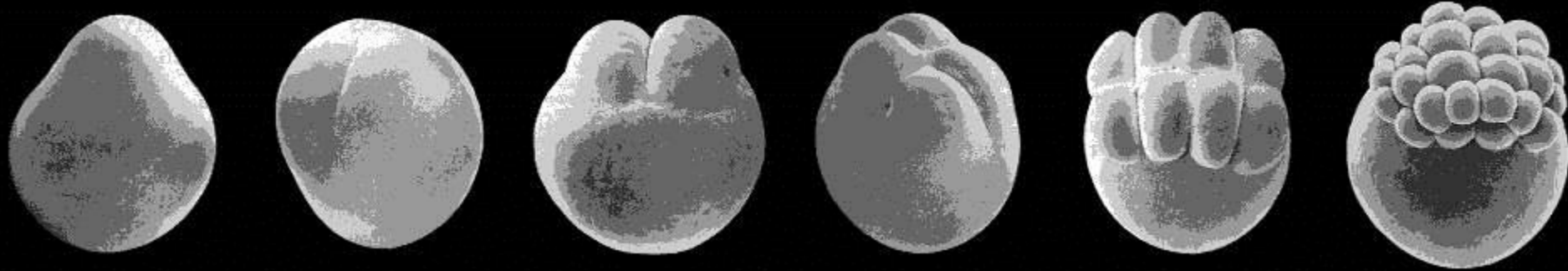
Clivaje en peces



En peces óseos, meroblástico transicional

Lepisosteus



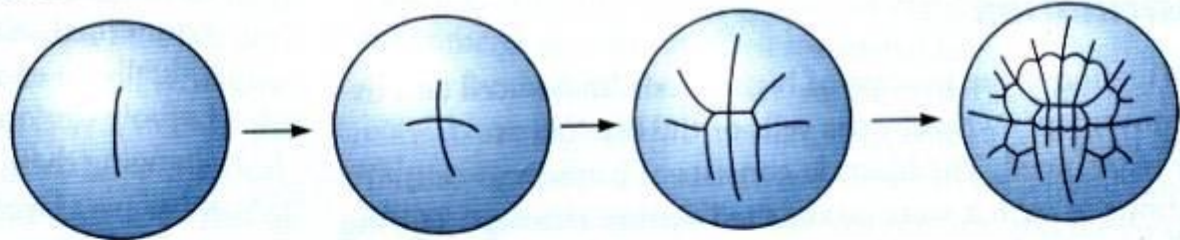


II. MEROBLASTIC (INCOMPLETE) CLEAVAGE

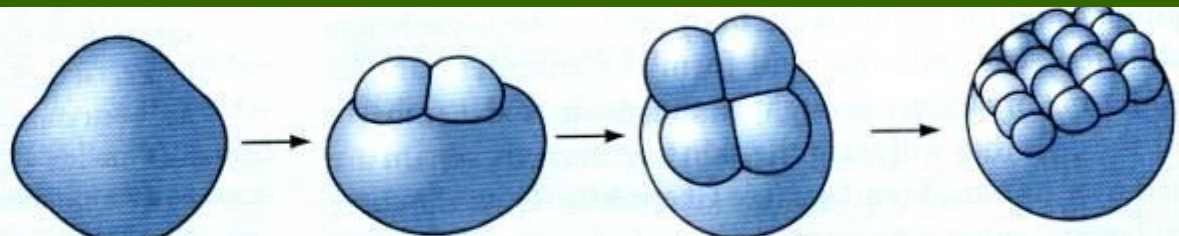
A. Telolecithal

(Dense yolk throughout most of cell)

1. Bilateral cleavage
Cephalopod molluscs



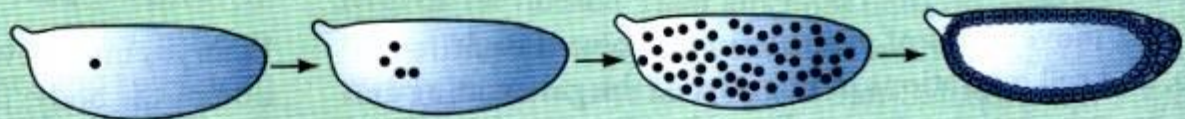
2. Discoidal cleavage
Fish, reptiles, birds



B. Centrolecithal

(Yolk in center of egg)

- Superficial cleavage
Most insects



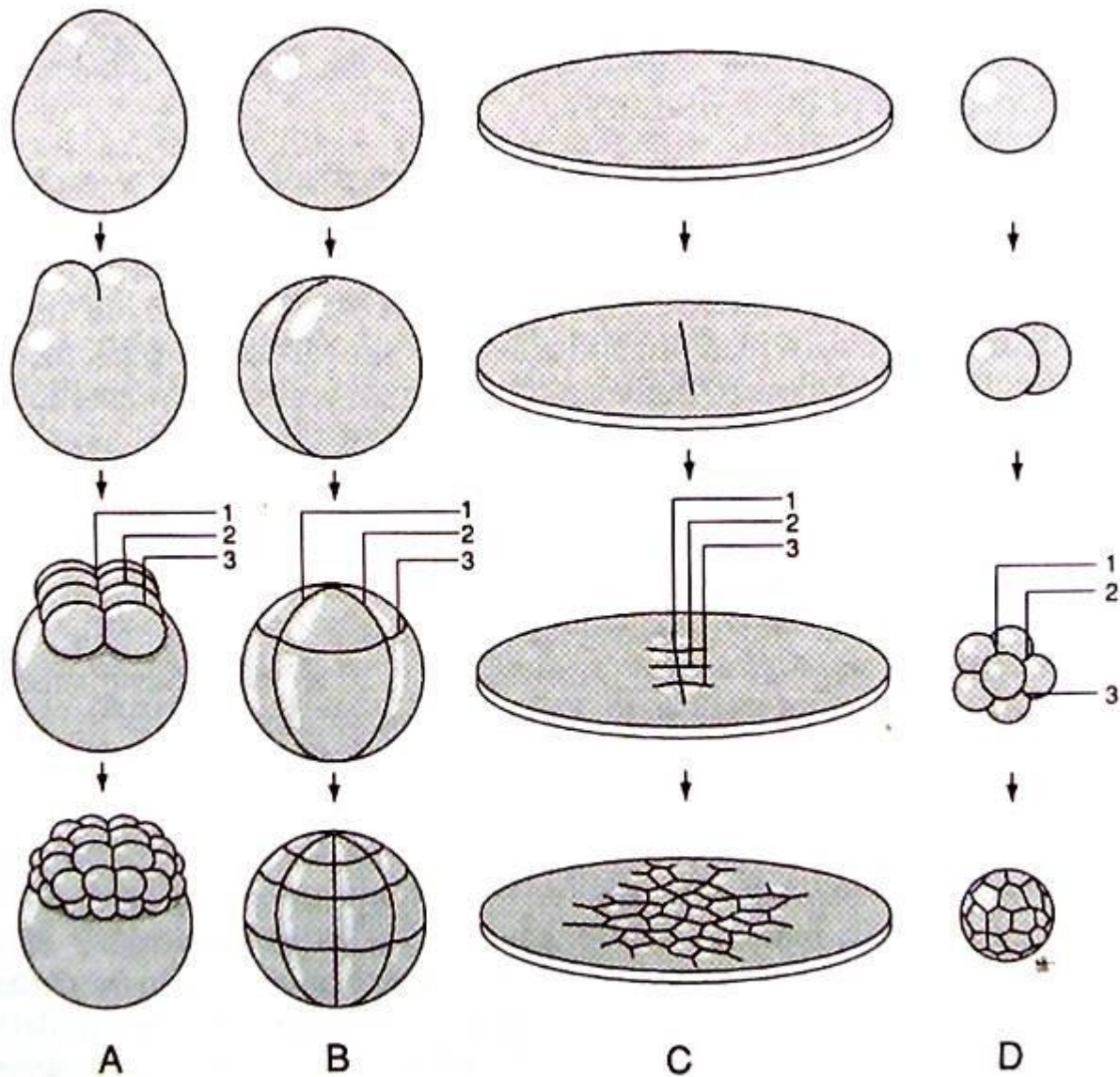


Figure 7.7 Comparison of early cleavage patterns among selected vertebrates. A, teleost (*Brachidanio rerio*). B, amphibian (*Rana*). C, bird (*Gallus*). D, eutherian mammal (*Mus*).

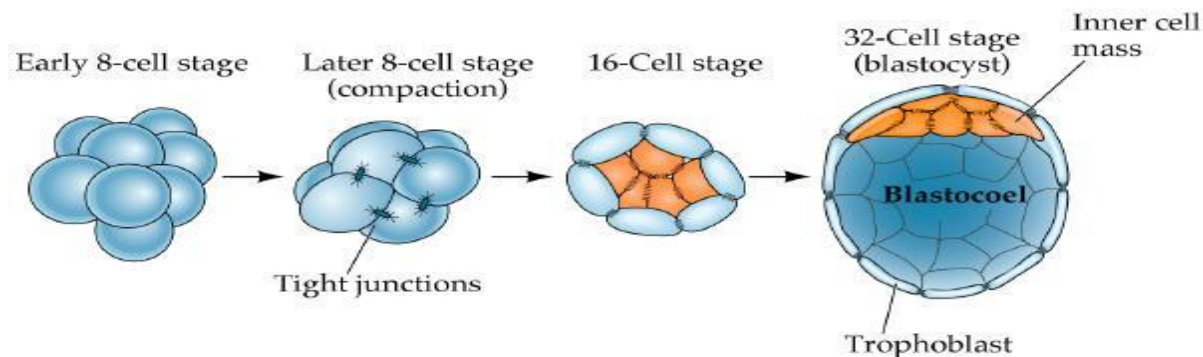
EN MAMÍFEROS EUTHERIOS

Huevo sin yema, segmentación holoblástica, subigual, sincrónica

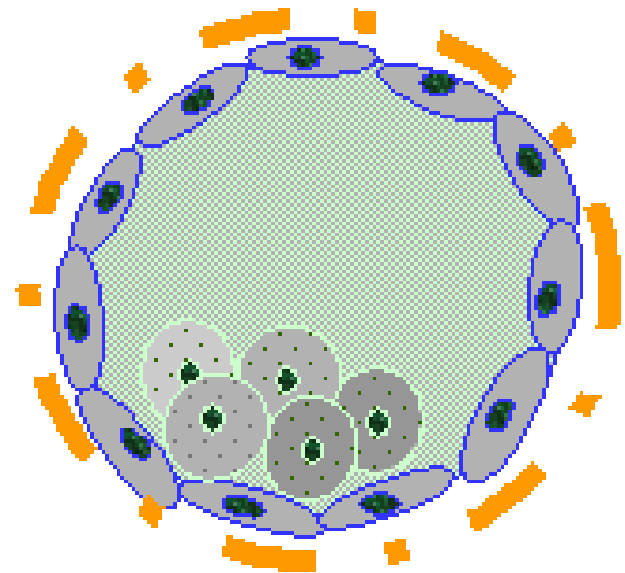
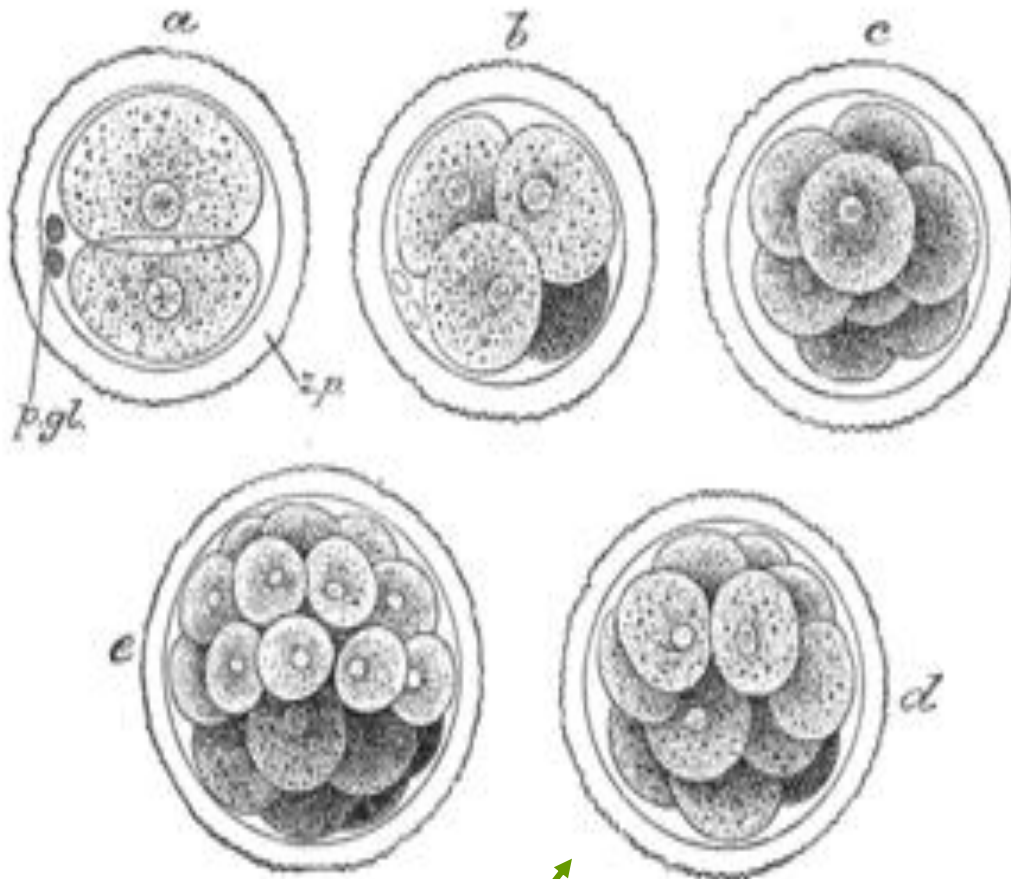
Mórula de 32/64 células

Blástula, el blastocele se forma por bombeo de sodio seguido de agua, es intragerminal

Se distinguen la zona pelúcida, el botón embrionario y el blastodermo o TROFOBLASTO.



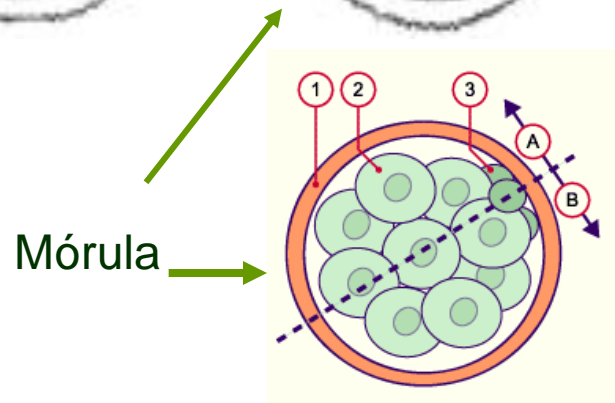
Segmentación en mamíferos eutherios



blastocisto



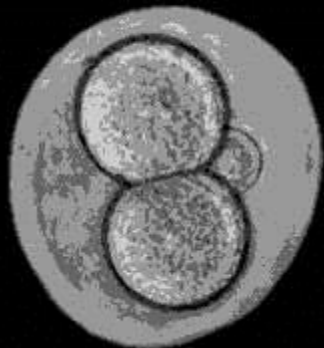
blastocisto



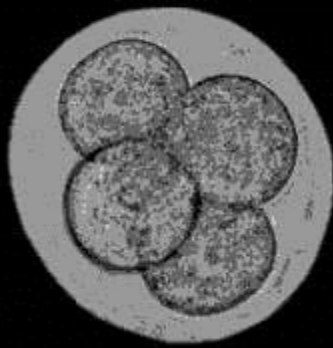
Semana 3

En humanos semana 3 de gestación

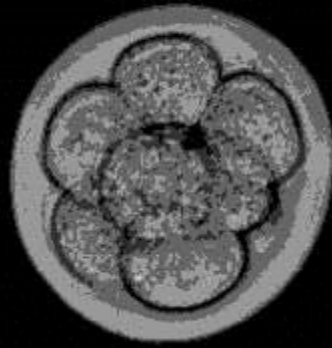
Two-cell



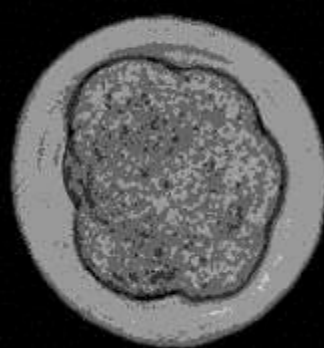
Four-cell



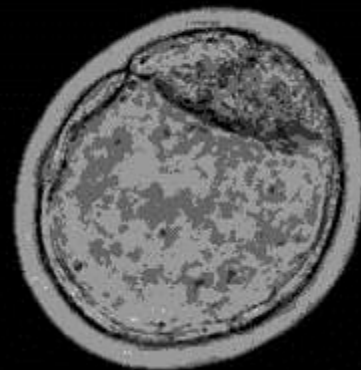
Eight-cell

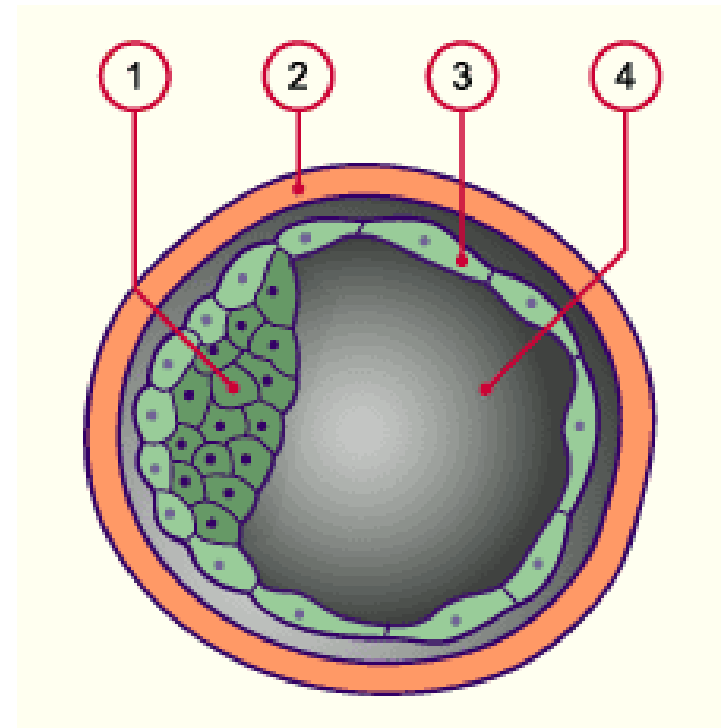
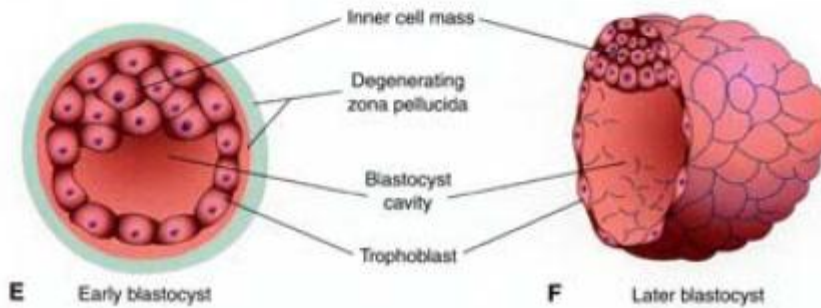
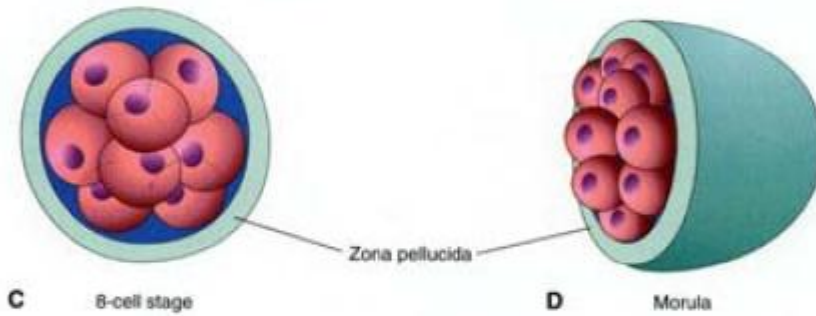
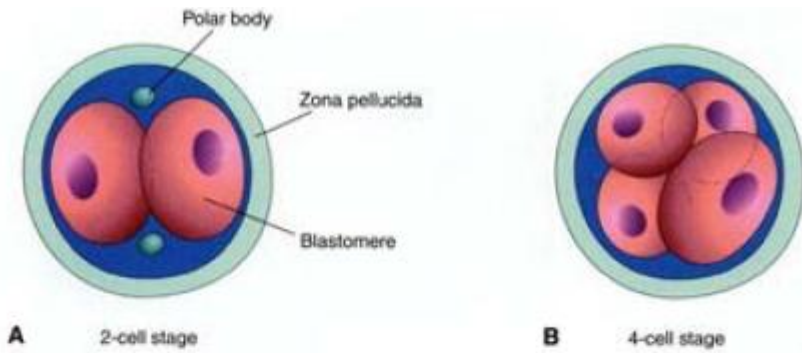


Compacted morula



Blastocyst





Blástula de mamífero: blastocisto

1. Botón germinal

2. Zona pélúcida

3. Trofoblasto

4. Blastocelo primario

Clivaje en cordados

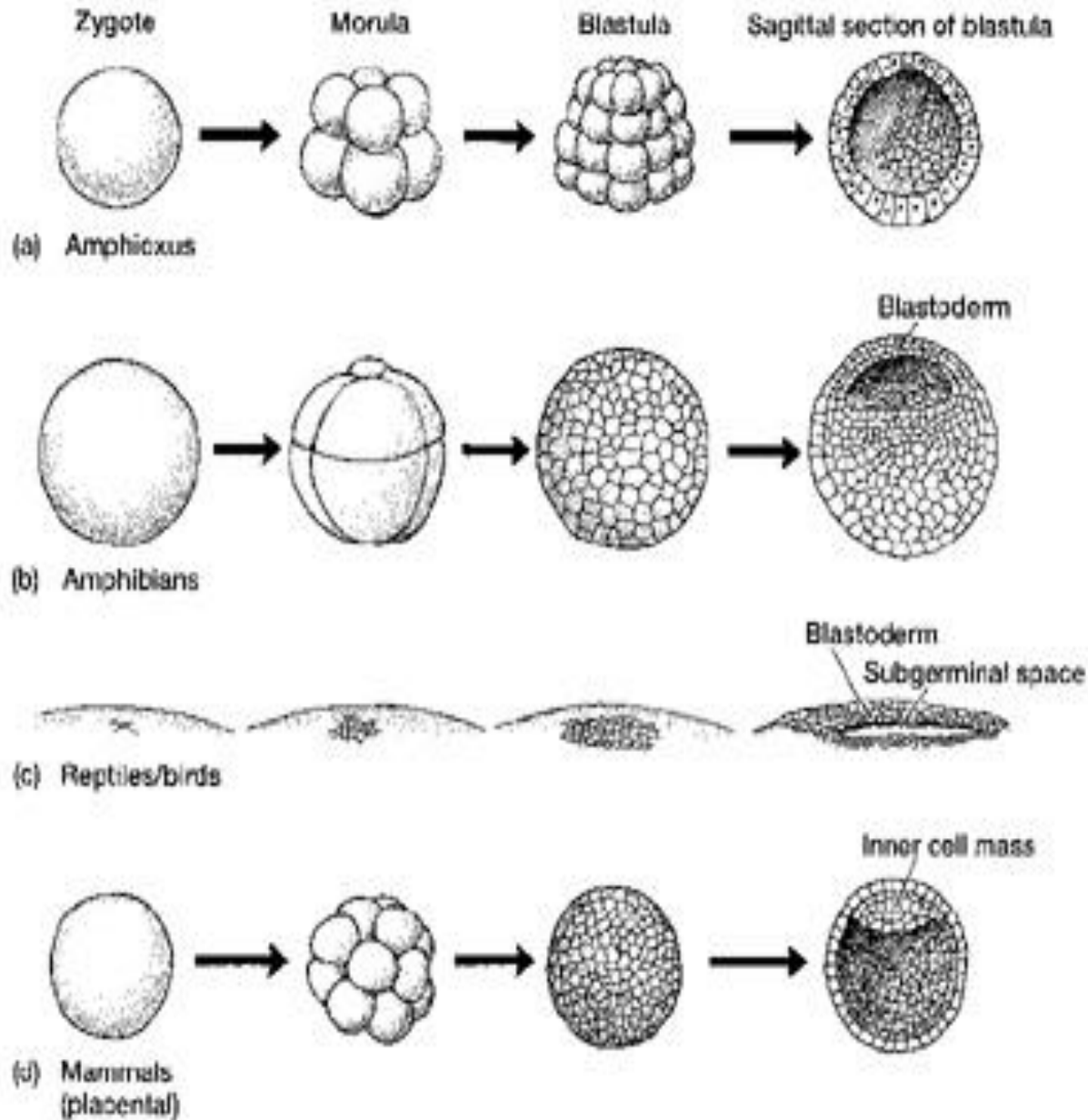


FIGURE 5.2 Cleavage stages in five chordate groups. Relative sizes are not to scale. (a) Amphioxus. (b) Amphibian. (c) Reptiles and birds. (d) Placental mammal.

