

Departamento de Ciencias Morfológicas Facultad de Medicina

Universidad de Granada

TESIS DOCTORAL

"MORFOGENESIS Y HORARIO MORFOGENICO DEL ULTIMO CUERPO
BRANQUIAL Y SUS CELULAS COLONIZADORAS EN EMBRIONES DE POLLO
(GALLUS DOMESTICUS)".

Por

MARIA ANGUSTIAS PALOMAR GALLEGO

DIRECTORES

Dr Juan Antonio Mérida Velasco y Dr. Joaquín Espín
Ferra, Profesores Titulares de Universidad del Area de
CIENCIAS MORFOLOGICAS (Anatomía Humana).

UNIVERSIDAD DE GRANADA

ACTA DEL GRADO DE DOCTOR EN MEDECINA

Curso de 19 87 a 19 88

Folio 22 Vta.

Número 43

Reunido en el día de la fecha el Tribunal nombrado para el Grado de Doctor de D.^{ña} MARIA ANGUISTIAS PALOMAR GALLEGO, el aspirante leyó un discurso sobre el siguiente tema, que libremente habla elegido: "Morfogenesis y morfofisiología del sistema respiratorio y sus células estromatoriales en embriones de pollo (Gallus domesticus)"

Terminada la lectura y contestadas la objeciones formuladas por los Jueces del Tribunal, este le calificó de ARTO CUM LAUDE

Granada 17 de junio de 19 88

EL PRESIDENTE,

El Secretario del Tribunal.

Fdo.: Juan de Dios Pascual Pascual

Fdo.: Rafael J. Barranco Zafra

EL VOCAL,

EL VOCAL,

EL VOCAL,

Fdo.: Juan Sánchez Colado

Fdo.: Antonio Campos Luján

Fdo.: Jose V. Sanz Casado

FIRMA DEL GRADUANDO,

M^{ra}: Angustias Palomar



UNIVERSIDAD DE GRANADA
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS
MORFOLOGICAS

Teléf. 20 04 62
18012 - GRANADA

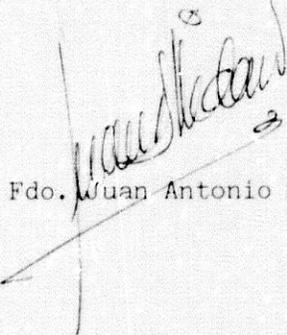
Don JUAN ANTONIO MERIDA VELASCO (A44EC4678) y Don JOAQUIN ESPIN FERRA (A44EC9269), Profesores Titulares de Universidad del Area de CIENCIAS MORFOLOGICAS (Anatomía Humana), adscritos al Departamento de Ciencias Morfológicas de la Universidad de Granada:

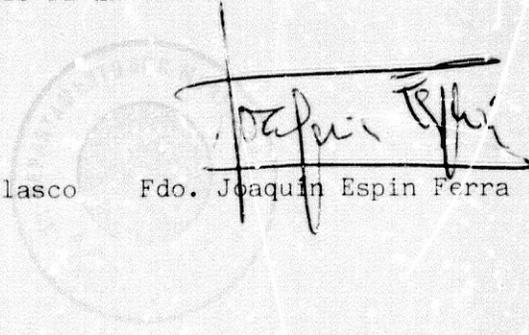
C E R T I F I C A N: Que todos los trabajos realizados en la presente Tesis Doctoral, de **Dña. MARIA ANGUSTIAS PALOMAR GALLEGO**, con el título: "**MORFOGENESIS Y HORARIO MORFOGENICO DEL ULTIMO CUERPO BRANQUIAL Y SUS CELULAS COLONIZADORAS EN EMBRIONES DE POLLO (GALLUS DOMESTICUS)**", han sido efectuados bajo nuestra dirección en el Departamento de Ciencias Morfológicas de la Universidad de Granada.

Con la debida antelación se ha puesto en conocimiento del Ilustrísimo Señor Decano de la Facultad de Medicina, que dichos trabajos se destinaban al fin señalado.

Y para que conste, firmamos la presente certificación en Granada a veintinueve de Abril de mil novecientos ochenta y ocho.

DIRECTORES DE LA TESIS


Fdo. Juan Antonio Mérida Velasco


Fdo. Joaquín Espin Ferrá

A mi hijo Rafael y a mí marido,
excepcional colaborador con quien
comparto ilusionadamente mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Es acostumbrado y correcto nombrar a las personas que han contribuido a la elaboración y preparación de un libro o artículo. En mi caso, la deuda se extiende a aquellas personas que con su apoyo y ayuda han hecho posible la elaboración de este trabajo de investigación.

De una forma más inmediata quiero expresar mi agradecimiento a mis profesores D. JUAN DE DIOS GARCIA GARCIA, D. JUAN ANTONIO MERIDA VELASCO y D. JOAQUIN ESPIN FERRA, por su interés y ayuda en la realización de esta Tesis Doctoral.

Expresar mi gratitud al profesor D. MIGUEL GUIRAO PEREZ, Director del Departamento de Ciencias Morfológicas (Anatomía Humana) de la Facultad de Medicina de la Universidad de Granada.

Un trabajo como éste, necesita de numerosos colaboradores y personas que continuamente me han apoyado para garantizar su finalización. A D. JOSE ANTONIO QUIJADA ROMERO por su ayuda prestada en las traducciones de textos. A ESPERANZA, por su trabajo en el laboratorio, a MARIETA, por su buena realización mecanográfica, y a SENSI, por su quehacer fotográfico.

Finalmente también deseo mostrar mi agradecimiento a mis padres, amigos y familiares, sin cuyo aliento y comprensión, habría sido imposible finalizar esta Tesis Doctoral.

INDICE

I N D I C E

	Pág.
INTRODUCCION Y JUSTIFICACION	1
MATERIAL Y METODOS	39
DESCRIPCION DE FIGURAS	52
PROTOCOLO 1	53
PROTOCOLO 2	63
PROTOCOLO 3	71
PROTOCOLO 4	81
PROTOCOLO 5	91
PROTOCOLO 6	101
PROTOCOLO 7	115
PROTOCOLO 8	124
PROTOCOLO 9	134
PROTOCOLO 10	146
PROTOCOLO 11	156
PROTOCOLO 12	166
PROTOCOLO 13	176
PROTOCOLO 14	186
PROTOCOLO 15	194
PROTOCOLO 16	204
PROTOCOLO 17	212
PROTOCOLO 18	222
PROTOCOLO 19	232
PROTOCOLO 20	240
PROTOCOLO 21	252
PROTOCOLO 22	258
OBSERVACIONES Y RESULTADOS	267
DISCUSION	353
CONCLUSIONES	374
BIBLIOGRAFIA	377

INTRODUCCION
Y
JUSTIFICACION

El estudio de los órganos branquiógenos viene siendo uno de los núcleos principales en los que viene trabajando el equipo de investigación del que formo parte, siendo esa la causa principal por la cual desde hace ya algún tiempo abordamos el estudio de la morfogénesis y horario morfogénico de uno de los integrantes del conjunto de órganos branquiógenos, cual es el último cuerpo branquial.

Nosotros nos inclinamos, por el estudio de éste, hasta no hace mucho tiempo, enigmático derivado branquiógeno, en embriones de pollo (*Gallus domesticus*) como consecuencia de los resultados obtenidos en trabajos previos, por nuestro equipo de investigación, los cuales llevaron a confirmar el origen placodial ectodérmico tanto en embriones humanos (**GARCIA, MERIDA, ESPIN y MERIDA, 1985**) como en embriones de pollo (**LINARES, 1987**) de las glándulas paratiroides, así como, el origen placodial ectodérmico de las células colonizadoras del último cuerpo branquial en embriones humanos, y la posterior integración del conjunto, como uno de los componentes apareados de la glándula tiroides (**BARRON, 1985**).

Los hechos arriba citados fueron los que nos indujeron a estudiar la morfogénesis y horario morfogénico, en embriones de pollo del complejo último cuerpo branquial, con objeto de confirmar, si ello fuera posible, y al igual que le ocurre a las glándulas paratiroides, la existencia de un paralelismo organogénico entre los embriones humanos y los de pollo, y destacar de ese modo la participación ectodérmica en su organización.

Todo ello siguiendo la línea de investigación del equipo del que formo parte, y como paso previo al estudio experimental en embriones de pollo de los citados derivados branquiógenos, es lo que viene a justificar el presente trabajo de investigación para optar al grado de Doctor.

Si de algún modo tuviéramos que situar en el tiempo el inicio del estudio de los derivados branquiógenos, deberíamos remontarnos para ello a los trabajos de **RATHKE (1826)** quien describió magistralmente el desarrollo de la faringe del cerdo. Si bien, un año más tarde, **VON BAER (1827)** hizo un análisis de las hendiduras branquiales en embriones humanos.

Los trabajos de **BORN (1883)** sobre los cuerpos últimobranquiales, vinieron sin embargo a añadir confusionismo al problema de su morfogénesis, ya que al observar este autor que acababan perdiéndose en la glándula tiroides en desarrollo, acuñó e introdujo el término de "primordios tiroideos laterales", cuyas implicaciones han producido una gran controversia desde entonces, como por otro lado, era lógico esperar.

Más tarde, **VAN BEMMELEN (1885)** en un estudio que realizó sobre los elasmobranquios, llamó a la última de las bolsas faríngeas cuerpo supra pericárdico, como consecuencia del análisis de su situación topográfica, término éste que lejos de aclarar, añadió aún más confusionismo a la morfogénesis de éste, considerado por entonces, enigmático órgano.

Pero es que además, **DE MEURON (1886)**, en estudios realizados sobre embriones de pollo: del timo, la glándula tiroides y sus integrantes, dio el nombre de tiroides accesorio al último cuerpo branquial, como anticipo, de su participación en la génesis

tiroidea; señalando además su origen como un divertículo de la superficie ventral de la faringe, situado medialmente a la cuarta bolsa faríngea, concepción ésta que también fué compartida por **TANDLER (1909)**.

Un año más tarde, **MALL (1887)** trabajando también en embriones de pollo, puso de manifiesto, que si bien, lo que él junto con **MAURER (1888)** llamaron cuerpos postbranquiales, en un primer momento se disponían formando vesículas epiteliales, más tarde, a partir de los 10 días iban degenerando paulatinamente, de modo que al final del periodo de incubación acababan formando unas masas de gránulos que rodeaban al cuarto arco aórtico.

Sin lugar a dudas, fue **GREIL (1950)** el que bautizó como cuerpo último branquial, al estudiar su desarrollo en los anfibios anuros, siendo este término el que finalmente ha acabado perdurando hasta nuestros días.

Autores como **KASTSCHENKO (1887)**, **VAN BEMMELEN (1889)**, **VERDUN (1898)** y **TERNI (1927)**, consideran al último cuerpo branquial, y así lo señalan en sus trabajos, como un rudimento de la quinta bolsa faríngea. Y a mayor abundamiento, **VERDUN (1898)** afirma que en embriones de pollo, aproximadamente al décimo día de incubación, los cuerpos último branquiales adquieren la característica estructura de los cuerpos postbranquiales y aparecen formando cordones y lóbulos epiteliales compactos y un número variable de vesículas globulosas con paredes de epitelio cúbico-cilíndrico. Estructuración por la que también se inclinan **JOHNSON (1918)** y **NAGY y SWARTZ (1966)**.

Sin embargo, **MERVIN y SUDLER (1902)** tras estudiar en embriones humanos entre 2,1 y 18 mm. la región faríngea,

curiosamente no mencionan para nada la existencia de la quinta bolsa faríngea.

Para **RABL (1907)**, **JOHNSON (1918 y 1921)**, **SICHER (1921)** y **DUDLEY (1942)** el último cuerpo branquial en diversos animales de investigación, se origina a partir del divertículo medial llamado por **GROSSER (1910)** complejo faringo caudal, que correspondería a una sexta bolsa faríngea rudimentaria.

GROSSER (1910), al igual que **ZUCKERKANDL (1903)**; **MOODY (1910)**; **BADERTSCHER (1918)**; **ROGERS (1927)**; **PLANCHER (1934)**; **GODWIN (1937)**; **MASSART (1940)** y **MC. ALPINE (1955)** sostiene la participación del último cuerpo branquial en la constitución del tejido tiroideo en la mayoría de los vertebrados, señalando además que en el hombre tiene su origen a partir de la quinta hendidura branquial, integrante del complejo faringo-caudal.

Sin embargo, **RABL (1922)**; **KINGSBURY (1935 a, y 1935 b)**; **KLAPPER (1951)** y **SUGIYAMA y Cols. (1959)** no aceptan la participación del cuerpo último branquial en algunos vertebrados, en la constitución de su tejido tiroideo.

HELGESSION (1913) encontró estudiando embriones de gorrión que el cuerpo último branquial del lado derecho se atrofiaba, hasta desaparecer por completo en embriones de 14 mm. de longitud. El cuerpo último branquial del lado izquierdo, sin embargo persistía, habiendo sido observado en individuos adultos. Además, tanto él como **HAMILTON (1913)** los consideran como derivados de la cuarta bolsa faríngea.

El destino del último cuerpo branquial, para **KINGSBURY (1915)** parece ser la degeneración dentro de la glándula tiroides,

aunque señala que tal afirmación aún no ha sido demostrada definitivamente.

Para **JOHNSON (1918)**, "los cuerpos postbranquiales aparecen como estructuras apareadas por detrás de las bolsas viscerales cuartas. Los cuerpos postbranquiales son considerados generalmente, como derivados de la quinta bolsa visceral en las aves".

Y sigue afirmando: "En los embriones de Colimbo, de aproximadamente seis días, el conducto entobranquial IV del lado izquierdo tiene lateralmente una vesícula esférica bien desarrollada o sea el cuerpo postbranquial. En el lado derecho este cuerpo es menos claramente diferenciado.

A los 6 días y medio los dos cuerpos postbranquiales están bien desarrollados y han adquirido una forma algo fusiforme con gruesas paredes y un canal estrecho, pero claramente definido. El cuerpo postbranquial derecho en esta etapa alcanza su desarrollo máximo.

En los embriones de aproximadamente seis días y tres cuartos, el cuerpo postbranquial permanece unido a la pared faríngea mediante un resto delgado del conducto entobranquial pero se encuentra más en sentido cefálico que en las etapas anteriores, situándose ahora enfrente del interespacio de los arcos aórticos III y IV en vez de los arcos IV y V.

Su porción terminal posterior, está en una posición tan estrecha con el extremo de la tercera bolsa que se orienta en sentido medial, que sólo es posible determinar que las dos estructuras realmente no son continuas mediante un examen

cuidadoso con un microscopio de gran aumento. El desplazamiento hacia delante del cuerpo postbranquial evidentemente se produce como resultado de la atracción ejercida por el tubo faríngeo en crecimiento. El cuerpo postbranquial derecho ha quedado reducido a un delgado hilo de células asociadas de forma muy suelta en algunas zonas, sin embargo se pueden discernir todavía huellas de la luz originaria.

En otro embrión de siete días, el cuerpo postbranquial ha perdido su conexión con la faringe, que ahora se ha convertido en una faringe cerrada de forma fusiforme con una luz muy obvia. Su posición sigue siendo medial con respecto al interespacio aórtico tercero y cuarto a nivel del esófago.

El cuerpo postbranquial en los embriones de 7, y 7,5 días, puede quedar parcial o completamente degenerado en una masa de células poco compacta que es poco diferenciada del mesénquima vecino.

En los embriones de 9 días la masa celular ha crecido bastante y se ha convertido en una estructura más compacta. Es de forma muy irregular y su posición ha cambiado de modo que ahora se sitúa justamente dorsal al conjunto tiroideo-paratiroideo, pero se extiende algo más allá de este conjunto en sentido posterior y rodea el cuarto arco aórtico en los aspectos medial, posterior y lateral. Una porción también ha crecido para meterse entre tiroides y paratiroides. A los doce días la disposición de la masa, en términos generales, es muy parecida a lo que era en el día nueve, y no se ha producido ningún incremento marcado en cuanto a tamaño, pero la masa en términos generales está más claramente delimitada. La mayor parte de la masa se sitúa en íntimo contacto con la superficie dorsal del tiroides sin ninguna

capa de tejido conectivo entre los dos. Tampoco se observan ramificaciones que entran en la glándula tiroidea, sin embargo lo mismo es para las paratiroides, pero estas dos ahora han quedado encerradas en una vaina común de tejido conectivo y no está en contacto directo con la masa postbranquial. La porción posterior rodea el tronco branquiocefálico, cerca del origen de la arteria subclavia. La glándula todavía no contiene ningún indicio de vesículas epiteliales.

Debido a sus relaciones físicas con otros órganos vamos a hacer mención de la glándula carótida. Esta glándula adquiere una estructura irreconocible en los embriones de colimbo de alrededor de 8 días y medio, en este momento la glándula carótida se sitúa en el aspecto dorsolateral de la arteria carótida justo cefálicamente a su unión con la arteria subclavia.

Su porción posterior está en estrecha proximidad con la pared arterial, pero en sentido anterior la glándula se extiende oblicua y lateralmente alejándose del vaso y se sitúa cerca de la superficie dorsolateral del tiroides, con el grupo paratiroideo limitándola lateralmente. En el lado izquierdo por la presencia del cuerpo postbranquial, la glándula carotídea está prácticamente rodeada en sentido medial y dorsal.

Más adelante continúa: "En los embriones de colimbo de 5 días. En la porción caudo-medial de la pared de la cuarta bolsa visceral, se observan dos divertículos bien definidos, uno medial y otro lateral. El divertículo medial es más grande y más profundo y se sitúa en la unión de la cuarta bolsa con la pared faríngea.

La zona que ocupan los dos divertículos juntos queda

claramente delimitada de la 4ª bolsa propiamente dicha y más claramente separada en el lado izquierdo, donde como ya hemos señalado el cuerpo postbranquial alcanza mayor desarrollo que en el lado derecho.

A la luz de lo que pasa en las etapas posteriores el más medial de los dos divertículos, da lugar al cuerpo postbranquial, mientras que el divertículo lateral representa la quinta bolsa".

V acaba señalando que: "De los cuerpos postbranquiales sólo persiste el del lado izquierdo ya que el del lado derecho desaparecerá alrededor del séptimo día. A los 12 días el cuerpo postbranquial que queda es una masa irregular relativamente grande que se sitúa en el aspecto dorsal tiroideo y su porción posterior rodea el tronco braquiocefálico. Las vesículas epiteliales todavía no han sido formadas.

De los dos divertículos en que se divide la llamada quinta bolsa visceral de las aves, el cuerpo postbranquial surge del más medial. De esos dos divertículos, el lateral, o sea la quinta bolsa, se incorpora completamente a la 4ª bolsa, o a su tallo conector. No encontramos ninguna evidencia de que la 4ª bolsa o la 5ª bolsa o el divertículo lateral participe o juegue ningún papel en la formación del cuerpo postbranquial".

Unos años más tarde, **SHANER (1921)** estudiando el desarrollo de la faringe en los embriones de tortuga afirma que: "El cuerpo último branquial en un primer momento se desarrolla igualmente bien en ambos lados del embrión. En el embrión de 9,5 mm. el órgano tiene el aspecto de un frasco hueco con un cuello muy estrecho. Cuando la cuarta bolsa pierde su conexión con el seno cervical y faringe, este cuerpo postbranquial es transportado

junto con aquellos dos. El cuerpo postbranquial derecho ahora degenera. Se pueden observar huellas de este cuerpo en los embriones más maduros y en el adulto. El cuerpo izquierdo aumenta rápidamente de tamaño y aparecen en él numerosas yemas epiteliales. En los embriones mayores, las yemas crecen a expensas del saco originario quedando en el embrión de 32 mm. (MEC 1127) reducido a un grupo de vesículas epiteliales aisladas.

El cuerpo postbranquial es representado en el cuerpo aórtico izquierdo por un gran grupo de vesículas esféricas rodeadas de una masa de células con núcleos oscuros. La mayoría de las vesículas son pequeñas y revestidas de un epitelio columnar bajo. Unas pocas de estas vesículas son bastante grandes y están compuestas de unas células cuboideas muy irregulares y de perfil bajo.

La cuarta bolsa y la quinta y el cuerpo postbranquial forman un complejo independiente de tres vesículas estrechamente asociadas, que mantienen su carácter epitelial en etapas posteriores.

Las tres vesículas que lo conforman son las excrecencias ventral y dorsal de la cuarta bolsa y el cuerpo postbranquial".

ANDERSON (1922) en su trabajo sobre los derivados faríngeos del becerro señala: "Brevemente la morfología del complejo faríngeo caudal tal y como aparece en las etapas sucesivas de los embriones de becerro de nuestra serie es la siguiente:

La cuarta bolsa como ya se mencionó no alcanza al ectodermo, sino que se sitúa en la región posterior de la faringe, caudal con respecto a la tercera bolsa y gracias a su desarrollo tardío

es más pequeña que la tercera bolsa. En el embrión de 8,5 mm. son evidentes dos divertículos, uno anterior corto y otro posterior largo; sobre el aspecto ventral del complejo posterior largo, se forma un cuarto arco aórtico en el aspecto lateral de esta bolsa. El divertículo anterior se alarga para formar el llamado timo IV con su eje dirigido hacia el troncus al igual que en el caso del timo III. El divertículo posterior forma el cuerpo último branquial y en el ángulo entre este cuerpo y el timo IV en el aspecto lateral de la bolsa, en la región que da hacia el cuarto arco aórtico, se encuentra la paratiroides IV.

En el embrión de 11 mm., el cuerpo último branquial y el timo IV, tiene una abertura común a la faringe pero su tamaño relativo cambia al poco tiempo, de manera que el timo IV (14,5 mm.) parece ser un apéndice del cuerpo último branquial; la paratiroides IV se sitúa entre aquellos dos, sobre el aspecto dorsolateral de la bolsa.

En el embrión de 14 mm., del complejo sólo permanece la paratiroides IV y el cuerpo último branquial. Se sitúan muy próximos al polo superior de los lóbulos laterales del tiroides, a medida que esta glándula se ha ido desarrollando. El cuerpo último branquial está en estrecho contacto con la superficie interna del lóbulo lateral pero está separado del tiroides por una clara vaina de tejido conectivo. Un cordón de células conecta la cara anterior del cuerpo último branquial con la paratiroides, y en la paratiroides, en la cabeza de este cordón, hay una cavidad, los restos de la cavidad de la cuarta bolsa.

Incluso a los 15 mm., el cuerpo último branquial muestra sobre su margen fenestrada una tendencia a producir yemas, lo que ha inducido a algunos autores a creer que éste, el tiroides

lateral, después de quedar incluido en el lóbulo lateral del tiroides se transforma en una porción de la glándula tiroides.

Mientras que el tamaño relativo y la posición de la paratiroides IV y el cuerpo último branquial varían en los embriones de 20 y 50 mm. de longitud, se siguen manteniendo las mismas relaciones generales.

El cuerpo último branquial está incluido más o menos íntimamente en el lóbulo lateral del tiroides, y muestra en las etapas primitivas una gruesa pared y una cavidad delgada en forma decreciente. En torno a esta cavidad se observa cordones del tiroides que tienden a ser delgados, y que están separados por tejido conectivo. Por debajo del nivel del cuerpo último branquial, el material del tiroides está más densamente "empaquetado". Paulatinamente la pared gruesa del cuerpo último branquial se va haciendo menos compacta, y envía yemas que se van moldeando en cordones estrechos de células que se entremezclan con las células del tiroides propiamente dicho. Aunque se parecen al material del tiroides, en términos histológicos estas células son bastante diferentes.

Los núcleos de las células del cuerpo último branquial por otro lado, son más pequeños, más redondos y de tamaños más iguales y están más densamente "empaquetados". Incluso en el embrión de 50 mm. donde las secciones son bastantes gruesas, el material de los cuerpos último branquiales es fácilmente distinguible en medio de la sustancia del tiroides, gracias a sus cavidades de tinción más oscuras.

A partir de esta etapa en adelante, con un marcado incremento en el tamaño del tiroides, el cuerpo último branquial

se hace relativamente cada vez más pequeño y se observa como unos cordones gruesos ramificados de unas células que se tiñen oscuramente, en el aspecto dorsal del lóbulo lateral del tiroides y en el hilio alrededor de la entrada de los vasos sanguíneos".

En la rata blanca, el último cuerpo branquial deriva de la porción caudal del tercer saco endodérmico (**ROGERS, 1927**). Sugiriendo además este autor, que las contribuciones branquiales laterales a partir de la bolsa IV y V, evolucionarían a folículos tiroideos mediante inducción del tiroides medio, si están íntimamente asociadas con él, y a tejido tímico (timo IV) si no lo están. Para **CRISAN (1935)**, en el ratón el cuerpo último branquial deriva del quinto saco endodérmico.

Sin embargo, para **TERNI (1927)** el parénquima de este órgano está formado en los pájaros, en parte por células epiteliales, mezcla de elementos epiteliales que tienen aspecto epiteloide, y que se disponen en un largo cordón compacto; concluyendo este autor al considerar este órgano desde el punto de vista funcional como una glándula de secreción interna. Precisión ésta compartida también por **WATZKA (1933)** y **DUDLEY (1942)**. Por su parte, **MASON (1931)** confirma en el gato la inclusión del último cuerpo branquial en el tiroides, pero a su juicio, no interviene en la formación del parénquima tiroideo. En un sentido análogo se pronuncia **DE WINIWARTER (1933)**, el cual, trabajando en conejos de Indias, se muestra partidario de la incorporación del último cuerpo branquial en el tiroides, pero insiste en su no participación en la génesis tiroidea, considerándolo un "órgano enigmático" y de función desconocida. Años más tarde **DE WINIWARTER (1935)** se pronuncia de un modo análogo trabajando sobre gatos.

El destino del último cuerpo branquial en mamíferos es para **WATZKA (1933)** variable, según esté o no incluido en los lóbulos laterales, en expansión, de la glándula tiroides. Así, "Cuando se localiza externamente, o en el hilus vásculo-estromal, da lugar a un quiste o quistes epiteliales, cuya forma es variable, a menudo extensa con diferentes tipos de epitelio, y con un contenido que exhibe una gran variedad de densidad y caracteres. Sin embargo, cuando el complejo está incluido en el tiroides, muestra hechos estructurales distintos, siendo difícil la determinación de su destino final, aunque rechaza la posibilidad de que origina parenquima tiroideo". Sin embargo, para **WELLER (1933)** "Hasta el 33% del tiroides se origina a partir de los cuerpos último branquiales"; y para **NORRIS (1937)** tal contribución es del 16%.

POLITZER y HAHN (1935) realizaron una revisión excelente del desarrollo de la faringe, utilizando especímenes humanos de 7,5 á 55 mm., concluyendo que "el cuerpo telobranquial (término equivalente al de cuerpo último branquial) se incorpora a los lóbulos laterales del tiroides"; señalando además su permanencia en el tiroides como una formación celular sólida.

KINGSBURY (1935 b), como resultado de sus estudios establece que el último cuerpo branquial surge de la cuarta bolsa faríngea como una subdesarrollada quinta bolsa, precisión con la que coincide **FISCHEL (1935)**. Pero además el primero, afirma que el cuerpo último branquial se desarrolla completamente de acuerdo, con las expectativas de desarrollo para la quinta bolsa branquial.

Sin embargo **NORRIS (1937)** señala "no haber visto nada que pueda hacer creer que la cuarta bolsa faríngea sea una estructura en la cual estén incluidas las representaciones ancestrales de la

quinta y sexta bolsas faríngeas".

Por otro lado, **GODWIN (1937)** encuentra en perros, paratiroides accesorias, asociadas frecuentemente con material último branquial, incluido o no en el tiroides, pero para él, no hay ninguna evidencia que indique que las paratiroides surjan como resultado de una transformación de material último branquial. Este material último branquial no transformado puede a veces tener un cierto parecido con el tejido paratiroideo, y es posible que esta similitud, según él, haya dado lugar en ocasiones a confusión. Por otro lado, confirma en embriones de gato y perros, la inclusión en el tiroides del cuerpo último branquial, que para él daría origen, tanto a células interfoliculares como a folículos tiroideos.

KINGSBURY (1939) insiste en la incorporación del cuerpo último branquial en el tiroides, y en su posterior desaparición, afirmando que: "Existe un bien desarrollado cuerpo último branquial en los embriones humanos entre 5 y 9 mm., el cual, a través de mecanismos de transformación llega a constituir la formación principal del Complejo IV, y su incorporación a los lóbulos laterales del tiroides es clara e íntima. Señala además algunas características del Complejo IV antes de su inclusión en el tiroides:

- Presencia de una cavidad que desaparece en embriones de 20 mm. aunque persiste en ocasiones hasta edades más avanzadas.
- Hiperchromia de sus células.
- Paredes gruesas.

- Tendencia a la diferenciación en tres zonas, de las cuales, la media sufre una pérdida de la reticulación característica en esta estructura".

VAN DYKE (1945) observa en ovejas recién nacidas, aparte de la inclusión del cuerpo último branquial en la glándula tiroides, una proliferación del mismo, sosteniendo que posteriormente se va a diferenciar a un parénquima, del todo similar al tiroideo.

En el libro de Embriología de **AREY (1950)** podemos leer que: "Durante la séptima semana, el cuerpo último branquial se pone en contacto con el primordio tiroideo principal y se une con él, realizando entonces su descenso. Estos cuerpos, pierden rápidamente su identidad original y se transforman en tejido tiroideo. "Y además, **RAMSAY (1950)** demostró mediante estudios "in vitro" sobre embriones de ratón que los cuerpos último branquiales no se convertían en tejido tiroideo en ausencia de tiroides medio.

PATTEN (1958) en su libro de Embriología Humana afirma: "En la cara caudal de las cuartas bolsas faríngeas se desarrollan pequeños divertículos, que son denominados de modo distinto, según las particulares interpretaciones de su significado. Algunos investigadores los consideran como quintas bolsas faríngeas o rudimentarias. Otros están tan firmemente convencidos de que estas pequeñas bolsas se unen al esbozo tiroideo medio, para formar el verdadero tejido tiroideo que prefieren llamarlos esbozos tiroideos laterales. Aunque la evidencia en favor de esta última opinión parece ser cada vez de mayor peso, al término menos comprometedor que designa a esta evaginación simplemente como cuerpo postbranquial, es tan útil como cualquier otro".

Trabajando sobre pollos recién nacidos, **MICHELUCCI (1961)** afirma que sus resultados le permitan probar: "Que al menos una parte de las vesículas del cuerpo último branquial toman su origen de componentes paratiroides, presentando una función endocrina indicativa de su estructura". Opinión, por la que también se inclinan **HURST y NEWCOMER (1969)** cuando confirman que el tejido paratiroideo en el cuerpo último branquial tiene el aspecto morfológico de un tejido funcionante, que después de una paratidectomía podría volver el nivel de calcio en sangre a niveles normales.

LILLIE (1965) por su parte, señala que: "Hay una pequeña bolsa faríngea, que surge alrededor de las 72 horas, entre la cuarta bolsa y el surco laringo-traqueal que se sitúa medialmente. Este pequeño divertículo faríngeo está separado al principio de la cuarta bolsa pero pronto se une a ella y aparece como un pequeño y redondeado fondo de saco, de su pared posterior. La vesícula así formada puede ser interpretada como una quinta bolsa rudimentaria. Esta última, tras surgir se subdivide parcialmente: la parte más lateral desaparece después del quinto día y la porción medial forma el cuerpo postbranquial".

Y más adelante sigue afirmando: "El cuerpo postbranquial o último cuerpo branquial, ha sido también llamado esbozo lateral del tiroides en diferenciación, sin embargo, no forma tejido tiroideo, sino dos clases de tejido epitelial, similar respectivamente al tejido del timo y de las paratiroides. El origen exacto del último cuerpo branquial no está claro. En algunos pájaros cada cuerpo surge justo medialmente a la quinta bolsa faríngea como un divertículo enteramente separado de la faringe. Sin embargo en el pollo, el divertículo postbranquial

parece ser confluyente al principio con la quinta bolsa, para separarse de ella más tarde. El cuerpo postbranquial derecho acaba degenerando, y el izquierdo forma una masa trabecular mal definida, situada a cierta distancia del tiroides.

SUGIYAMA (1969), divide el desarrollo del último cuerpo branquial en cuatro estadios:

1º) Estadio de bolsa branquial (3 á 12 mm.; 5 á 7 semanas).

2º) Estadio de separación (13 á 17 mm.; 7 á 8 semanas).

3º) Estadio de incorporación (18 á 27 mm.; 8 á 9 semanas).

4º) Estadio de disolución,

a) Inicio (28 á 35 mm.; 9 á 10 semanas).

b) Medio (35 á 90 mm.; 10 á 12 semanas).

c) Final (95 á 520 mm.; 13 á 40 semanas).

Además, este autor se muestra partidario de la incorporación del último cuerpo branquial en el tiroides, y considera que "tras su disolución, puede seguir observándose frecuentemente bajo dos formas: bien como quistes epiteliales estratificados con o sin cordones epiteliales añadidos; o bien como vesículas de una sóla capa de células, no siendo raro encontrarlo combinándose con la paratiroides IV o con el timo"

Para **GENIS (1970)**: "Llegado el Horizonte XXII (47_± 1 día; 28-30 mm.) el tiroides entra en contacto a ambos lados con los cuerpos últimos branquiales, originados a partir de la quinta bolsa faríngea". Para él, "la contribución de los cuerpos último branquiales a la formación del tiroides es muy discutida, y no

existe un consenso general sobre el resultado de las mutuas relaciones que ambos esbozos establecen.

El cuerpo último branquial de las aves, para **LE DOUARIN** y **LE LIEVRE (1971)**, deriva de la quinta bolsa branquial". En los embriones de pollo, el esbozo último branquial se aísla de la faringe el quinto día de incubación y constituye una pequeña vesícula con luz, de paredes engrosadas, situada caudalmente y lateral al esbozo tiroideo. En el curso del 8º día, la basal epitelial se torna discontinua y se disgrega, bajo el empuje de células mesenquimatosas vecinas que invaden el epitelio. El último cuerpo branquial es asiento de fenómenos necróticos en su región apical y se torna desorganizado en su parte basal por la llegada de células mesenquimales".

LEMEZ JEDLICKA y **GRAFNETTEROVA (1972)** señalan en su trabajo que "el hallazgo de tejido paratiroideo en el cuerpo último branquial, no sólo da interés a una observación morfológica sorprendente, sino que además puede tener unas implicaciones prácticas importantes". Y en este sentido **GRAY** y **SKANDALAKIS (1975)** señalan que "es interesante tener en cuenta que los cuerpos últimos branquiales, que son probablemente homólogos consecutivos de la glándula paratiroides, ejercen un efecto antagonista sobre el equilibrio del calcio sangre-hueso".

HAMILTON y **MOSSMAN (1975)** en su libro de Embriología Humana escriben: "el destino de la parte no paratiroidea de la cuarta bolsa, subsiguiente a la fusión con el tiroides es incierto, y sin duda hay variaciones individuales y entre las especies. Entre las distintas posibilidades destaca la inclusión de las células derivadas de un elemento especial en la glándula tiroides (células parafoliculares)".

Además, **GRAY** y **SKANDALAKIS** (1975) dicen en su libro de Anomalías Congénitas que "en la mayoría de los mamíferos la bolsa V no posee porción dorsal, y está representada por un divertículo procedente de la cara caudal de la porción ventral de la bolsa IV. Los cuerpos epiteliales pueden ser formados, bien por la bolsa IV, por su divertículo, o bien por ambas estructuras. Debe notarse que en ratas y cobayas, la bolsa IV parece estar suprimida mientras que la bolsa V está conservada". Afirmación esta última, compartida en parte por **CORDIER** y **HAUMONT** (1980) que trabajando sobre ratones afirman que el único derivado, de la cuarta bolsa endodérmica es el cuerpo último branquial, cuyos elementos se diferencian posteriormente en células parafoliculares o células "C". Admiten la posible procedencia crestoneural de las células "C" a partir del neuroectodermo romboencefálico, pero según ellos, la emigración al último cuerpo branquial de este material debe ser precoz.

GIROD (1980) afirma que "está actualmente establecido que elementos procedentes de las bolsas branquiales participan en la constitución del tiroides embrionario.

Estos elementos derivan a la vez:

a) De las cuartas bolsas entoblásticas correspondientes al complejo branquial IV.

b) De las poco marcadas en el embrión humano, quintas bolsas entoblásticas, y más o menos anexas a las precedentes, que componen el último cuerpo branquial.

La unión de unas y otras se designa habitualmente como glándulas último branquial".

En contraste con él, **SANZ (1983)** afirma que: "los últimos cuerpos branquiales derivan de las respectivas bolsas faríngeas quintas, manteniendo su total personalidad e independencia hasta su adosamiento e integración en el tiroides medio durante los estadios 18 y 19 de O'Rahilly, por lo que no podemos admitir que los últimos cuerpos branquiales formen parte de la porción no paratiroidea de las cuartas bolsas faríngeas para dar lugar al complejo faringo caudal". Precisiones estas últimas ratificadas un año más tarde **RODRIGUEZ (1984)**.

GORBMAN (1983) se inclina por el hecho de que "en los mamíferos, el tejido último branquial se integra en el anlage del tiroides medio. En el ratón he observado que incluso ocasionalmente persiste el conducto que originariamente unía el último cuerpo branquial a la última bolsa faríngea, así pues en el adulto, hay una conexión tubular desde el tiroides hasta la porción lateral de la faringe. Este último cuerpo branquial, además, según él ha comprobado, no metaboliza el yodo". Además, estudiando embriones de peces, reptiles y anfibios, continúa afirmando que "el tejido último branquial deriva de la última de las bolsas faríngeas, y emigra hacia abajo hasta ocupar una posición sobre el pericardio".

JIMENEZ, SOBRADO, y DIAZ (1984) señalan que: "el último cuerpo branquial se forma en embriones humanos de 6 mm. (estadio 14 de O'Rahilly) del epitelio de la quinta bolsa faríngea, divertículo accesorio y rudimentario de la IV bolsa, con lo que formará el complejo branquial IV, y del cual deriva también la paratiroides IV". Además estos autores afirman que: "han comprobado que en embriones humanos de 9 mm. (estadios 15 y 16 de O'Rahilly) el complejo branquial IV rápidamente se une a la cara dorsal de los lóbulos tiroideos en su porción craneal,

manteniendo al principio su conexión con la pared faríngea a través de un pedículo con luz, el conducto tirofaríngeo, el cual según ellos, se oblitera y desaparece en embriones de 10-11 mm.

TAKAGI y YAMADA (1984) admiten que el cuerpo último branquial en los mamíferos es sólo patente durante el periodo fetal, integrándose posteriormente en la glándula tiroides. Justo a continuación aparecen las células parafoliculares en el área donde antes se encontraba esta estructura.

En la Tesis doctoral que sobre el desarrollo del último cuerpo branquial y su colonización celular en embriones humanos, realizó **BARRON (1985)** podemos leer como concluye afirmando que: "El último cuerpo branquial o quinta bolsa entoblástica faríngea es una realidad morfogénica con características propias e individualizadas, en todo momento del desarrollo, de la cuarta bolsa entoblástica faríngea, por lo que no podemos admitir la denominación de complejo faringo-caudal.

Desde los primeros momentos de la embriogénesis la quinta bolsa entoblástica faríngea alcanza su posición absoluta referida al anlage laringo-traqueal, posición que se mantendrá, a lo largo del desarrollo, hasta su incorporación a la glándula tiroides. Lógicamente variará la posición relativa con relación al sistema arterial y a la glándula tiroides, habida cuenta de la resolución de los arcos arteriales aórticos branquiales y la migración de los esbozos tiroideos impar y medio y tiroides laterales".

Sabemos por otro lado, que durante el desarrollo, y tras el descubrimiento por **BABER (1876)** en el tiroides del perro, de las células que llevan su nombre, el último cuerpo branquial, previo a su integración en el tiroides es colonizado por un material

celular, que desde los trabajos de **NONIDEZ (1932)** en el perro es conocido como células parafoliculares.

GODWIN (1937) afirma, trabajando en perros que las llamadas células parafoliculares derivan del endodermo del último cuerpo branquial.

Por otro lado, **FOSTER, MACINTRYE y PEARSE (1964)**, **ISHIKAWA (1965)**, **PEARSE y CARVALHEIRA (1967)**, **CARVALHEIRA y PEARSE (1967)** y **STOECKEL y PORTE (1970)** identifican células parafoliculares o células "C" en el interior del último cuerpo branquial, atribuyéndole a éste el origen de dichas células.

Para **KAMEDA (1971)** el hecho de la "distribución de las células parafoliculares en el timo IV y paratiroides IV que como se sabe, están en íntima relación con el último cuerpo branquial durante el desarrollo, y la ausencia de las mismas en las paratiroides III y timo III favorece la hipótesis de que las células parafoliculares son derivadas del último cuerpo branquial". Pero además, para **FOSTER, MACINTRYE y PEARSE (1964)** hay una fuerte evidencia circunstancial de que las células "C" del tiroides de los mamíferos sean las responsables de la producción de calcitonina.

Este último hecho es apoyado por **MATSUZAWA (1966)**; **BUSSOLATI y PEARSE (1967)**; **ERICSON (1968)** y **KAMEDA (1971)** que tras estudios experimentales e histoquímicos defienden también la idea de que las células parafoliculares representan la fuente de la calcitonina.

PEARSE (1966) mediante inmuno-fluorescencia obtiene una evidencia directa de la producción en cerdos y perros de

calcitonina por las células "C" del tiroides. Sin embargo, **HARGIS** y **Cols.** (1960) también mediante inmuno-fluorescencia obtienen resultados contrarios.

Por su parte, **COPP; COCKCROFT y KUEH (1967) y ROBERTSON (1968)** también han puesto de manifiesto que los cuerpos último branquiales son responsables de la producción de la hormona reguladora del calcio: la calcitonina.

CARVALHEIRA y PEARSE (1967) detectaron la presencia de colinesterasa (**ChE**) en las células "C" del tiroides y además en el perro y en el conejo, células ricas en **ChE** fueron localizadas en las paratiroides internas. Tras sus hallazgos, estos autores sugieren que en algunas especies la calcitonina, es producida por el complejo tiroides-paratiroides, si bien señalan que esta hipótesis debe de ser confirmada.

SUGIYAMA (1969) entiende que "precursores de las células parafoliculares se desarrollan en quistes epiteliales estratificados y cuerdas celulares al final, de lo que él denominó estadio de disolución del último cuerpo branquial".

LE DOUARIN y LE LIEVRE (1970) y LE DOUARIN, FONTAINE y LE LIEVRE (1974) consideran que células de la cresta neural emigran al último cuerpo branquial y lo colonizan, incorporándose con él a la glándula tiroides. Esta sugestiva teoría está basada en experiencias con injertos hetero-específicos de tubo neural (**LE DOUARIN, 1969**) realizados entre embriones de codorniz y pollo, ante la existencia de un voluminoso nucleolo en las células somáticas de codorniz, y aprovechando su ausencia en las de pollo. Estos autores extraen un fragmento de tubo neural en embriones de codorniz de 7-10 somitos, lo injertan en embriones

de pollo de 9-12 somitos observando una migración de células neurocrestales del donante hacia el esbozo del último cuerpo branquial del huésped. Posteriormente, esta mezcla de células neuroectodérmicas y endodérmicas, se incorporan al esbozo del tiroides medio y participan en la génesis de la glándula.

Igualmente **PCLAK y Cols. (1974)** afirman que en embriones de pollo, las células que contienen calcitonina en el último cuerpo branquial derivan de la cresta neural.

Además, **LE DOUARIN, y LE LIEVRE (1971)** señalan en las conclusiones de su trabajo lo siguiente "Nuestras experiencias, basadas en la utilización de un marcador celular estable, representado por las células de la codorniz japonesa, muestran que las células "C" del cuerpo último branquial, de los pájaros derivan del esbozo neural primitivo romboencefálico. Los elementos originarios verosimilmente de las crestas neurales, emigran en dirección ventral y anteroposterior y colonizan el esbozo epitelial derivado de la quinta bolsa branquial. Allí se multiplican y se diferencian en células de calcitonina que constituyen los cordones glandulares del cuerpo último branquial diferenciado. El esbozo epitelial primitivo constituye simplemente una zona de atracción para las células neurales en vías de emigración, y en su devenir parecen constituir esencialmente, la trama de la glándula, representada por las células que la rodean.

La escisión total de las crestas neurales romboencefálicas en un estadio suficientemente precoz acarrea la formación de cuerpos último branquiales desprovistos de células "C". Los fenómenos más o menos intensos de leucoplasia pueden existir en el embrión en el cuerpo último branquial, sobre todo a lo largo

de la vida de las células "C". En el estadio de 12 somitos (40 horas de incubación) en el embrión de gallina, los elementos destinados a ser diferenciados en células de calcitonina están ya separados del territorio de las crestas neurales y están pues en fase de emigración.

La importante contribución de las células de la cresta neural cefálica en la génesis del mesénquima de la cabeza y de los arcos branquiales, ha sido puesta de manifiesto por numerosos autores en anfibios y en aves, así como la múltiple potencialidad de las células situadas en las crestas neurales (STONE, 1926; HORSTADIUS y SELLMANN, 1946; HAMMOND e YNTEMA, 1964; CHIBON, 1966; JOHNSTON, 1966; LE LIEVRE, 1971).

PEARSE y POLAK (1971) y PEARSE, POLAK y VAN NOORDEN (1972) demuestran en mamíferos el origen neuroectoblástico de ciertos elementos del cuerpo último branquial. Para ello, marcan con L-dopa células del tubo neural con potencialidad migratoria y siguen su evolución mediante microscopía de fluorescencia. La experiencia realizada en embriones de ratón condujo a los siguientes resultados: En el estadio de 7 somitos, se marcaron con L-dopa células de la cresta neural, éstas emigran en dirección dorso-ventral y en los estadios de 10-12 somitos se las encuentra en la vecindad de las células entoblásticas del esbozo del cuerpo último branquial. Posteriormente, en los estadios de 12-14 somitos, los neuroectoblastos han colonizado el esbozo entoblástico, reagrupándose muy específicamente en el labio ventral de la cuarta bolsa y dejando libre el labio dorsal de la misma, de donde surgirá la glándula paratiroides. Comprueban así mismo, que las células "C" del último cuerpo branquial derivan de la cresta neural.

JORDAN, McFARLANE y SCOTHORNE (1973) estudian bajo microscopio electrónico las células "C" en el ternero y sugieren que los primeros precursores reconocibles de las células "C" son "células oscuras", localizadas en el cuerpo último branquial de embriones de 11 mm. de longitud (25 días de gestación). Más tarde, en embriones de 16 mm. de longitud (30 días de gestación), reconocen en esta misma formación, células "C" maduras con un contenido granular específico electrodenso de 100-200 mm. de diámetro, y rodeado por una sola membrana. Posteriormente, y tras la incorporación del último cuerpo branquial a los lóbulos laterales del tiroides, hecho que acontece en embriones de 22 mm. de longitud (33 días de gestación), esas células se dispersan y originan células "C" tiroideas típicas.

POIRIER (1974) asigna sin embargo al primordio tiroideo medio el origen únicamente de las células foliculares tiroideas, responsabilizando a la cuarta bolsa branquial de la formación de las células "C" del tiroides.

HOKFELT, y Cols. (1975) y PARSON y Cols. (1976) encontraron en el tiroides de la rata un número de aparentes células "C" que contenían somatostatina. Hecho que fue corroborado posteriormente por **YAMADA y Cols. (1977)** y **VAN NOORDEN, POLAK y PEARSE (1977)** al establecer la presencia de calcitonina y somatostatina inmunoreactiva en las células "C" del tiroides de diversos mamíferos incluido el hombre, si bien, según afirman **KAMEDA y Cols. (1982)** la concentración de somatostatina en las células varía de especie a especie.

Para **HAMILTON y MOSSMAN (1975)** es probable que la parte no paratiroidea de la cuarta bolsa, luego de su fusión con el tiroides sea la responsable de la producción de la hormona

tirocalcitonina.

PEARSE y **TAKOR (1976)** establecen el origen neurocrestal de las células del sistema APUD. Y además, un año más tarde, **PEARSE (1977)** desarrolla el concepto unificador de las células de la serie APUD, en el cual se incluyen entre otras las células "C" teniendo varios hechos citoquímicos y ultraestructurales semejantes, similitudes que pueden ser explicadas por un origen común a partir de la cresta neural. Afirma este autor que se sugería inicialmente que la producción de péptidos comunes debería explicarse sobre las bases del origen de las células a partir de un ancestro común. Ahora se postula, que siendo derivadas en diferentes periodos de tiempo del epiblasto -o mejor ectoblasto- participan en un programa neuroendocrino común, cuya expresión final está determinada por las circunstancias microambientales.

Unos años más tarde, en **1980**, **FUJITA** al establecer su concepción del sistema de las paraneuronas, incluye a las células parafoliculares del tiroides en el citado sistema, dentro del llamado grupo de paraneuronas poliédricas. La concepción del sistema de las paraneuronas la hace bajo los siguientes criterios:

- 1.- Una paraneurona es una célula que posee capacidad neurosecretoria y/o gránulos como vesículas sinápticas.
- 2.- Una paraneurona es una célula que puede producir sustancias idénticas o parecidas a neurosecretores o neurotransmisores.
- 3.- Una paraneurona recibe un estímulo adecuado y produce

sus sustancias secretorias en respuesta a él. Es pues funcionalmente receptosecretora.

Aunque este autor se inclina inicialmente por el origen neuroectodérmico de las paraneuronas, posteriormente cambia su punto de vista por considerarlo inapropiado, ya que afirma que las paraneuronas no necesariamente derivan del neuroectodermo.

WOLLMAN e HILFER (1977), en sus trabajos, utilizan fetos de ratas Fisher con 14 días de edad a los que les extraen el último cuerpo branquial y la porción ventral de la cuarta bolsa faríngea antes de su fusión. Las estructuras aisladas, las implantan en la cápsula de riñones pertenecientes a ratas Fisher adultas. Transcurrido un periodo mínimo de un mes tras el injerto, y tras su sacrificio examinan el material trasplantado con microscopio electrónico. De sus observaciones deducen que del último cuerpo branquial se originan dos folículos de diferentes caracteres. Uno de ellos está formado por tres tipos de células: células ciliadas, células con vesículas secretoras grandes o pequeñas y lo que ellos llaman células U. Las células con vesículas secretoras y las ciliadas están en contacto directo con la luz del folículo, mientras que las células U se adhieren a la membrana basal, sin llegar nunca su polo apical a alcanzar dicha luz. A este primer folículo lo llamaron "folículo último-branquial" siguiendo en ello la nomenclatura de **CALVERT, ISLER y NEVE (1970)**. Los otros folículos contienen células "C" separadas de la luz folicular por células planas con citoplasma fibroso.

Para ellos, por tanto, las células "C" de la glándula tiroidea adulta en la rata, proceden del último cuerpo branquial, mientras que el parénquima tiroideo típico deriva de la porción

ventral de la cuarta bolsa.

Por otro lado, **SCHMECHEL MARANGOS** y **BRIGHTMAN (1978)** afirman que células enolasa neuro-específica positiva (NSE) halladas en el tiroides, son compatibles en posición y número con las células parafoliculares productoras de calcitonina (CT). La NSE es una proteína soluble mayor constitutiva del cerebro, pudiendo reflejar alternativamente la NSE el origen neurocrestal o neuroectodérmico de estas células durante el desarrollo.

En las experiencias realizadas por **FONTAINE (1979)** sobre ratones, se demuestra que las células precursoras de las células "C" están primero presentes en los componentes mesenquimales del cuarto arco branquial hasta el estadio de 28 somitos, después del cual, empiezan a invadir el endodermo de la bolsa. Este componente mesenquimal se sabe tras un trabajo de **JOHNSTON (1966)** que es de origen mesectodérmico.

JANZER, WEBER y **HEDINGER (1979)** en el tejido tiroideo de 300 autopsias rutinarias encuentran nidos de células sólidas (SCN) en un 7% de los casos, próximos a los cuales aumenta el número de células "C", pensando que los SCN son vestigios del cuerpo último-branquial y deben ser interpretados como tales.

Para **GIROD (1980)** las células neurocrestales, tras su emigración, colonizan al último cuerpo-branquial y con él se incorporan a la glándula tiroides. Estas células tras su diferenciación, originan las células parafoliculares o células "C" que, en su día, serán las responsables de la síntesis de calcitonina.

Trabajando sobre embriones de murciélago de 8-10 mm. de

longitud **NUNEZ y GERSHON (1980)** reconocen células parafoliculares en su esbozo tiroideo. Dichas células presuntamente emigradas de la cresta neural, muestran signos evidentes de rápido crecimiento y manifiestas mitosis, por lo que sugieren: "que el incremento en el número relativo de estas células se debe a la proliferación de las ya existentes, más que a la diferenciación de nuevos precursores".

En trabajos recientes, **COHN y ELTING (1983)** encuentran una proteína: SP-1, análoga, sino idéntica a la cromogranina-A de la medular de las suprarrenales, en paratiroides de tejidos bovinos, afirmando que una pequeña cantidad de la citada proteína (0,003 gr./mg. de proteína) se encuentra también en la glándula tiroides.

Para estos autores, sus observaciones sugieren que esta familia de proteínas está ampliamente distribuida pero de forma restringida en un gran número de células endocrinas productoras de péptidos. Muchas de estas células pertenecen al sistema llamado APUD, por lo que estas proteínas podrían ser un marcador específico de este sistema.

KIRBY y BOCKMAN (1984) afirman que las células crestoneurales desde la mitad de la placoda ótica hasta el tercer somito, colonizan y emigran a las áreas del tercer, cuarto y sexto arcos. Las células crestoneurales en estos arcos forman según **LE LIEVRE y LE DOUARIN (1975)** las células "C" de la glándula tiroides.

KAMEDA (1984 b) comprueba en el conejo de India que las células "C" del tiroides, que son inmunoreactivas al antisuero de calcitonina, están abundantemente distribuidas, especialmente en

deredor de la paratiroides IV. Casi todas las células calcitonina-positiva son además intensamente inmunoreactivas al antisuero de somatostatina.

También **KAMEDA** (1982 y 1984 a) realiza numerosas investigaciones dedicadas al estudio del desarrollo, significado y destino de los cuerpos ultimobranquiales en diferentes especies, para lo que utiliza fundamentalmente técnicas de inmunohistoquímica. A través de estos trabajos, realiza las siguientes aseveraciones:

- 1.- En mamíferos, los cuerpos ultimobranquiales se dispersan por la glándula tiroidea para dar lugar a células "C" productoras de calcitonina. El momento de aparición de esta hormona es muy variable entre especies, pero en humanos y perros, comienza a aparecer antes de la formación de folículos tiroideos. Así mismo, en los mamíferos, estas células parafoliculares muestran inmunorreactividad para somatostatina, aunque su contenido en esta hormona es también muy variable entre especies.
- 2.- En los vertebrados inferiores, incluidas las aves, el primordio ultimobranquial, permanece separado del tiroideo para convertirse en la glándula ultimobranquial, responsable de la formación de calcitonina. Las células de estas glándulas, no contienen somatostatina, ni ningún componente iodado que indique similitud funcional con el tejido tiroideo.
- 3.- En el perro, se observan unas formaciones específicas, llamadas complejos de células "C", que son los

remanentes de los cuerpos ultimobranquiales del período embrionario, y que permanecen independientes del tiroides. Estos complejos, incluyen además células foliculares en varios estadios de diferenciación, capaces de captar radioiodo y de teñirse con suero antitireoglobulina. Por tanto, y generalizando, en los mamíferos, los cuerpos ultimobranquiales son capaces de generar folículos tiroideos funcionantes.

4.- Se puede concluir que los cuerpos ultimobranquiales tienen diferente potencialidad en mamíferos y vertebrados inferiores.

5.- En muchos mamíferos, las células "C" se distribuyen no sólo en el tiroides, sino también en paratiroides IV y timo IV. En algunas aves se distribuyen en las regiones periféricas de tiroides, paratiroides y timo además de en las glándulas ultimobranquiales. Igualmente, encuentra indicios de somatostatina en células de la porción medular del timo cercana al tiroides, paratiroides III y IV.

Los trabajos de **GARCIA, y Cols. (1984 a y b)** confirman la participación de esbozos laterales del tiroides y último cuerpo branquial en la génesis de la glándula tiroides humana. Para ellos, los últimos cuerpos branquiales, derivados de las quintas bolsas faríngeas, son colonizados en el estadio 11 de O'Rahilly por células procedentes del epiblasto del seno cervical vecino. Las células ectodérmicas incorporadas al último cuerpo branquial son, según estos autores, las precursoras de las células "C" o parafoliculares.

Recientemente en la Tesis Doctoral de **MARCO (1987)** sobre el desarrollo de la glándula tiroides en especímenes humanos podemos leer: "Para nosotros, tal y como observamos en los embriones PT-13 de 4,8 mm., CN de 5 mm. y JD-2 de 5 mm., el último cuerpo branquial procede de la quinta bolsa entoblástica faríngea, surgida como evaginación de las paredes del intestino faríngeo, caudal a la cuarta bolsa. Interpretamos, a la vista de nuestros resultados, que el último cuerpo branquial es una estructura absolutamente independiente en su origen del tiroides lateral surgido de la cuarta bolsa, existiendo a uno y otro lado los conductos faringo-branquiales cuarto y quinto.

Hemos observado la primera manifestación del último cuerpo branquial en el estadio 13 de O'Rahilly.

Inicialmente, tal y como podemos contemplar en el embrión PT-13 de 4,8 mm. de longitud, el último cuerpo branquial crece latero-ventro-caudalmente, no contactando en este espécimen con el ectodermo de superficie. En el embrión CN de 5 mm. de longitud, el último cuerpo branquial, situado caudal a la cuarta bolsa faríngea y subyacente al cuarto arco aórtico-branquial, ha llegado ya a establecer contacto con el ectodermo engrosado de la porción más caudal de la cuarta hendidura branquial. La porción inferior del último cuerpo branquial se aleja de la superficie embrionaria, estableciendo relaciones por su cara posterior con el sexto arco aórtico-branquial, hecho que opinamos refleja claramente un componente de crecimiento caudo-medial.

Durante los estadios 14 y 15 de O'Rahilly observamos un hecho muy llamativo a nivel de la porción más caudal del último cuerpo branquial. A esta altura, la faceta lateral de la citada estructura se encuentra unida al ectodermo engrosado del fondo y

porción inferior de la cuarta hendidura branquial por un cordón epitelial que, más o menos ensanchados, se extiende entre ambas formaciones.

En cuanto a las relaciones topográficas que mantiene en estos estadios el último cuerpo branquial con los esbozos laterales e impar y medio del tiroides, hemos de señalar su situación subyacente a ambos, existiendo total independencia entre los derivados de la cuarta y quinta bolsa, tiroides lateral y último cuerpo branquial respectivamente.

En el estadio 16 de O'Rahilly el último cuerpo branquial se ha desconectado ya del ectodermo de superficie aunque continúa unido a la faringe por su conducto faringo-branquial quinto. Tanto último cuerpo branquial como conducto faringo-branquial quinto se sitúan dorsal y medialmente con relación al esbozo lateral del tiroides y a su conducto faringo-branquial correspondiente, hechos que quedan perfectamente demostrados en el embrión GH de 10 mm. de longitud.

Resaltamos la diferente composición observada en la pared externa del último cuerpo branquial, formada por células laxamente agrupadas y de citoplasma amplio. Comparando pared externa de último cuerpo branquial con lo observado en la porción craneal y externa del esbozo lateral del tiroides en este mismo estadio, pensamos existe una similitud citoestructural entre ambas regiones, circunstancia que atribuimos al contacto que, tanto esbozo lateral tiroideo como último cuerpo branquial, mantienen con el ectodermo engrosado del fondo de la cuarta hendidura branquial.

A lo largo de los estadios 14, 15 y 16 de O'Rahilly el

último cuerpo branquial constituye una estructura absolutamente independiente del derivado de la cuarta bolsa faríngea, esbozo lateral tiroideo. En los estadios 14 y 15 se pone de manifiesto en nuestras observaciones cómo el último cuerpo branquial, desde su origen, es subyacente y medial al esbozo lateral tiroideo. En el estadio 16 de O'Rahilly los extremos inferiores de los esbozos laterales e impar y medio tiroideos, llegan a alcanzar en algunos embriones, como el PH, la porción superior del último cuerpo branquial. Pese a ello, ambas estructuras siguen siendo totalmente independientes pues el cuarto arco aórtico-branquial se interpone e impide su contacto.

Durante los estadios 17 a 21 de O'Rahilly no hemos observado el último cuerpo branquial en ninguno de los especímenes estudiados, lo que nos lleva a rechazar su participación en la génesis tiroidea, circunstancia por la que estamos en desacuerdo con todos los autores que lo incorporan a los lóbulos tiroideos y más aún con aquellos otros que le atribuyen a él o a sus elementos colonizadores el origen de las células "C".

Y más adelante sigue afirmando: "En nuestras observaciones, se pone de manifiesto en los embriones del estadio 16 de O'Rahilly la diferente constitución de las paredes del esbozo lateral del tiroides en su porción craneal. En efecto, contemplamos como la porción medial presenta un aspecto semejante al endodermo faríngeo. Sin embargo, la porción ventro-lateral de la pared muestra un aspecto citoestructural distinto, estando integrada por células de citoplasma abundante y claro, laxamente agrupadas y más débilmente teñidas con nematoxilina de HARRIS-eosina y BIELCHOWSKY.

Por otra parte y también durante el estadio 16 de O'Rahilly

se pone de manifiesto la continuidad existente entre la pared externa del esbozo lateral del tiroides, con características citológicas ya comentadas y el ectodermo del fondo de la hendidura branquial cuarta.

Así mismo, el último cuerpo branquial, presente en los embriones durante el estadio 16 de O'Rahilly, ofrece igualmente una doble composición de los elementos que integran sus paredes, siendo la citoestructura de la faceta lateral del último cuerpo branquial en su porción cefálica, similar a la observada en el esbozo lateral tiroideo.

En el estadio 16 de O'Rahilly el último cuerpo branquial, a diferencia de lo que sucede con la cuarta bolsa faríngea, ha perdido su contacto con el ectodermo de superficie, situándose en posición dorso-caudo-medial con relación a los esbozos laterales del tiroides, hecho este que queda claramente demostrado en el embrión GH de 10 mm. de longitud.

Nosotros, interpretamos que el origen de las células de la pared externa del último cuerpo branquial, se sitúa en el ectodermo placodial de la vertiente posterior del cuarto surco branquial en su porción caudal.

La similitud citoestructural entre pared externa del último cuerpo branquial y pared ventro-lateral de la porción craneal del esbozo lateral del tiroides, así como la continuidad de esta última con el ectodermo del fondo de la cuarta hendidura branquial, pensamos justifica también un origen ectodérmico para este componente citológico del tiroides lateral.

A la vista de nuestros resultados, tal y como hemos

discutido en el apartado previo, el último cuerpo branquial no se incorpora al esbozo impar y medio del tiroides, por lo que no estamos de acuerdo con aquellos autores que atribuyen el origen de las células "C" tiroideas, bien al último cuerpo branquial bien a elementos crestoneurales que lo colonizan o a elementos ectodérmicos que secundariamente invaden su pared.

Nosotros pensamos que los precursores de las células "C" o parafoliculares son los elementos que integran las paredes ventro-laterales de la porción craneal del esbozo lateral del tiroides, atribuyendo por tanto su origen al esbozo del fondo de la hendidura branquial cuarta.

De los trabajos consultados por nosotros, y expuestos en las páginas precedentes, se deduce que hay diversas concepciones sobre el origen, evolución y destino del último cuerpo branquial y las células que lo colonizan. Ante estos hechos, trataremos nosotros en este trabajo de establecer el origen y detallar el horario morfogénico del último cuerpo branquial y las células que lo colonizan, en embriones de pollo (*Gallus domesticus*).

MATERIAL
Y
METODOS

Para la realización de la presente Tesis Doctoral, el material utilizado ha sido el embrión de pollo (*Gallus domesticus*) de la raza Leghom Blanca, denominación comercial SHAVER STAR CROSS nº 288, ya que esta raza raramente presenta malformaciones congénitas.

Hemos utilizado un total de 765 huevos, 115 de los cuales o no estaban fecundados, o eran abortivos o presentaban malformaciones, por lo cual fueron rechazados, restando un total de 650 huevos fértiles y sin malformaciones, para su estudio en sus diferentes estadios.

Estos huevos fueron incubados a 37'8° C en incubadora con regulación de temperatura automática marca P-SELECTA modelo 207.

Una vez realizada su incubación se fueron obteniendo progresivamente los embriones, utilizándose las referencias de **HAMBURGER** y **HAMILTON (1951)** y **LILLIE (1965)** y para establecer el estadio del desarrollo de cada uno de ellos, obteniendo finalmente un total de 25 embriones de cada uno de los 26 estadios estudiados por nosotros.

Tras extraer los embriones se fijaron inmediatamente con formol neutro al 10% durante 3-7 días (dependiendo del volumen) del embrión y posteriormente se deshidrataron con etanol de concentraciones crecientes, aclarando con benzoato de metilo y benzol, para más tarde hacer su inclusión en parafina de P.F. de 58° C a 60° C.

Una vez obtenidos los bloques se realizaron cortes transverso-horizontales de 8-10 micras de espesor con un microtomo de rotación LEITZ modelo 1512. Seguidamente se comenzó el desparafinado previo a la tinción tras haber puesto los cortes en estufa durante 48 horas.

Desparafinado (Hidratación)

- Xilol..... 30 minutos.
- Xilol 30 minutos.
- Alcohol absoluto 5 minutos.
- Alcohol 96% 5 minutos.
- Alcohol 90% 5 minutos.
- Agua destilada 5 minutos.

Método de tinción de Hematoxilina de Harris y Eosina

Hematoxilina: Se utilizaron 2 soluciones:

Solución A: Hematoxilina en polvo 5 Gr.
Alcohol absoluto 50 cc.

Solución B: Alumbre potásico (sulfato
alumínico potásico) 100 Gr.
Agua destilada 800 cc.

El alumbre se disuelve en caliente y a las 24 horas se mezclan las soluciones A y B y se agrega 2'50 gr. de óxido rojo de mercurio. Se pone a hervir durante 20-30 minutos, tras lo cual se aparta y se mete el matraz en agua fría destapado.

Eosina:

Eosina 500 mg.
Agua destilada 100 cc.

A la solución de le añade 1-2 gotas de ácido acético para fijarla.

Una vez preparadas la Hematoxilina y la Eosina, sometimos los cortes desparafinados al siguiente proceso:

- Hematoxilina (filtrada): 1-5 minutos.
- Agua corriente: dos cambios.
- Agua corriente: 10 minutos.
- Eosina 1-3 minutos.
- Lavado rápido con agua destilada.
- Lavado rápido con alcohol 90%.
- Lavado rápido con alcohol 96%.
- Alcohol absoluto 5 minutos.
- Carboxilol 5 minutos.
- Xilol 5 minutos.
- Xilol 24 horas.

Seguidamente se montaron las preparaciones utilizando bálsamo del Canada, y se dejaron secar durante 5-7 días.

A continuación hicimos un estudio morfodescriptivo de cada uno de los planos de sección de los diferentes embriones con un microscopio Orthoplan con cámara fotográfica modelo Vario-Orthomat 2.

Elegimos de la seriación completa aquellos planos de sección

del embrión, más representativos de cada estadio del desarrollo y que consideramos de mayor utilidad para cumplir el objetivo de nuestro trabajo de investigación.

Los embriones que presentamos tiene las siguientes características:

PROTOCOLO -1-

- **Embrión:** 21 B.
- **Estadio:** 21 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 3 días y 12 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -2-

- **Embrión:** 22 G.
- **Estadio:** 22 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 3 días y 18 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -3-

- **Embrión:** 23 A.
- **Estadio:** 23 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 4 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -4-

- **Embrión:** 24 E.
- **Estadio:** 24 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 4 días y 12 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -5-

- **Embrión:** 25 D.
- **Estadio:** 25 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 4 días y 18 horas.
- **Cortes:** Frontales de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y

Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -6-

- **Embrión:** 26 B.
- **Estadio:** 26 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 5 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -7-

- **Embrión:** 27 A.
- **Estadio:** 27 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 5 días y 12 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -8-

- **Embrión:** 28 C.
- **Estadio:** 28 de Hamburger-Hamilton.

- **Edad:** 6 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -9-

- **Embrión:** 29 A.
- **Estadio:** 29 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 6 días y 8 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -10-

- **Embrión:** 30 A.
- **Estadio:** 30 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 6 días y 16 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -11-

- **Embrión:** 31 C.
- **Estadío:** 31 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 7 días y 8 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizantal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -12-

- **Embrión:** 32 A.
- **Estadío:** 32 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 7 días y 12 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizontales de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -13-

- **Embrión:** 33 A.
- **Estadío:** 33 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 7 días y 18 horas.
- **Cortes:** Transverso-horizantal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y

Experimental (prof. García García). Departamento de Ciencias morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -14-

- Embrión: 34 T.
- Estadío: 34 de Hamburger-Hamilton.
- Edad: 8 días.
- Cortes: Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- Tinción: Hematoxilina de Harris y Eosina.
- Procedencia: Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -15-

- Embrión: 35 X.
- Estadío: 35 de Hamburger-Hamilton.
- Edad: 9 días.
- Cortes: Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- Tinción: Hematoxilina de Harris y Eosina.
- Procedencia: Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -16

- Embrión: 36 C
- Estadío: 36 de Hamburger-Hamilton.

- **Edad:** 10 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -17-

- **Embrión:** 37 B.
- **Estadio:** 37 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 11 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 8 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROTOCOLO -18-

- **Embrión:** 38 F.
- **Estadio:** 38 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 12 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 10 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -19

- **Embrión:** 39 P.
- **Estadío:** 39 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 13 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 10 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -20-

- **Embrión:** 40 L.
- **Estadío:** 40 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 14 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 10 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -21-

- **Embrión:** 43 K.
- **Estadío:** 43 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 17 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 13 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

PROCOLO -22-

- **Embrión:** 46 I.
- **Estadio:** 46 de Hamburger-Hamilton.
- **Edad:** 20 días.
- **Cortes:** Transverso-horizontal de 13 micras de espesor.
- **Tinción:** Hematoxilina de Harris y Eosina.
- **Procedencia:** Embrioteca Servicio de Embriología Humana y Experimental (Prof. García García). Departamento de Ciencias Morfológicas. Universidad de Granada.

DESCRIPCION
DE
FIGURAS

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -1-

Figura 1-1

Embrión: 21 B.

Corte: 8-II-9.

F: Faringe.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 1-2

Embrión: 21 B.

Corte: 8-I-9.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

Figura 1-3

Embrión: 21 B.

Corte: 8-I-8.

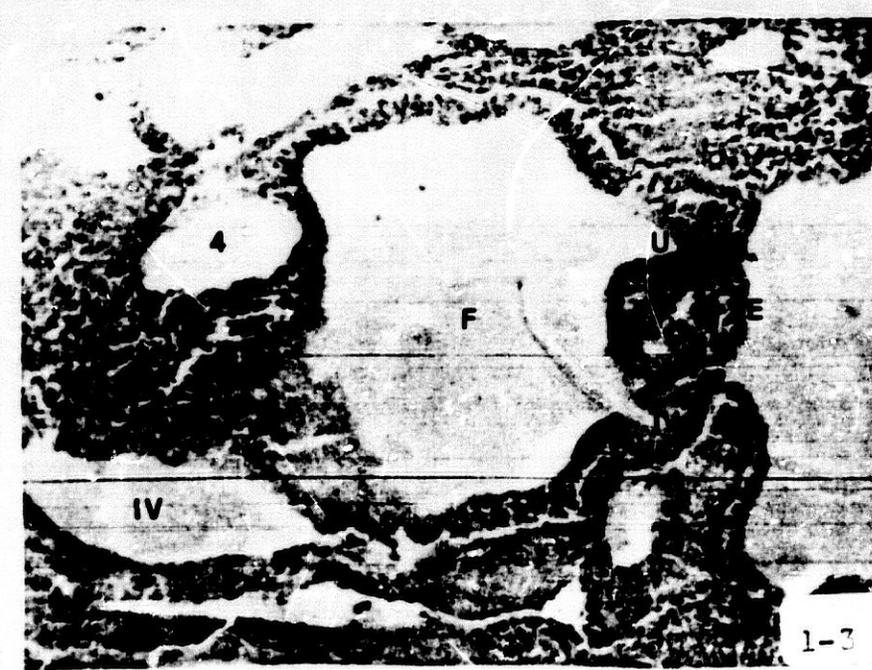
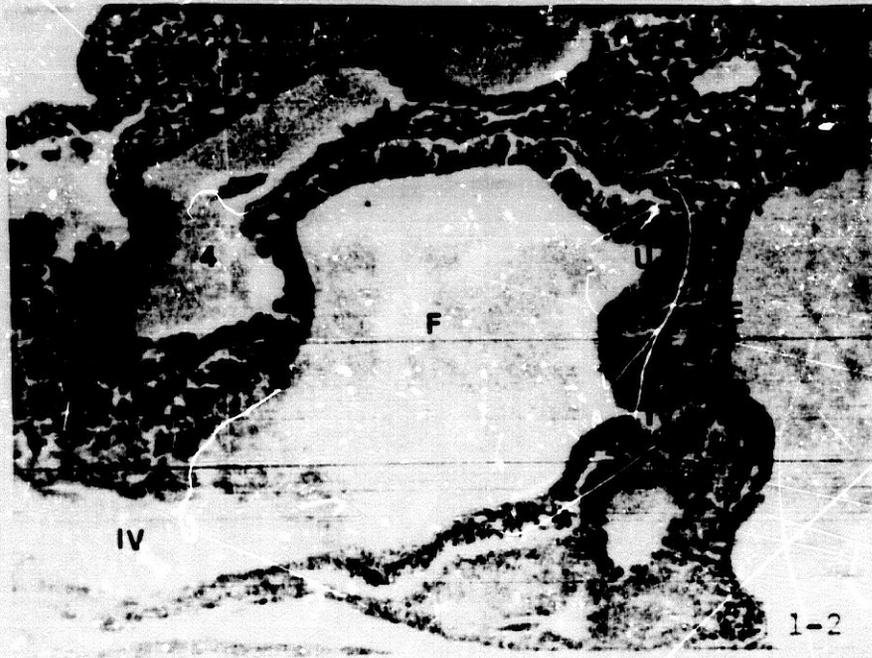
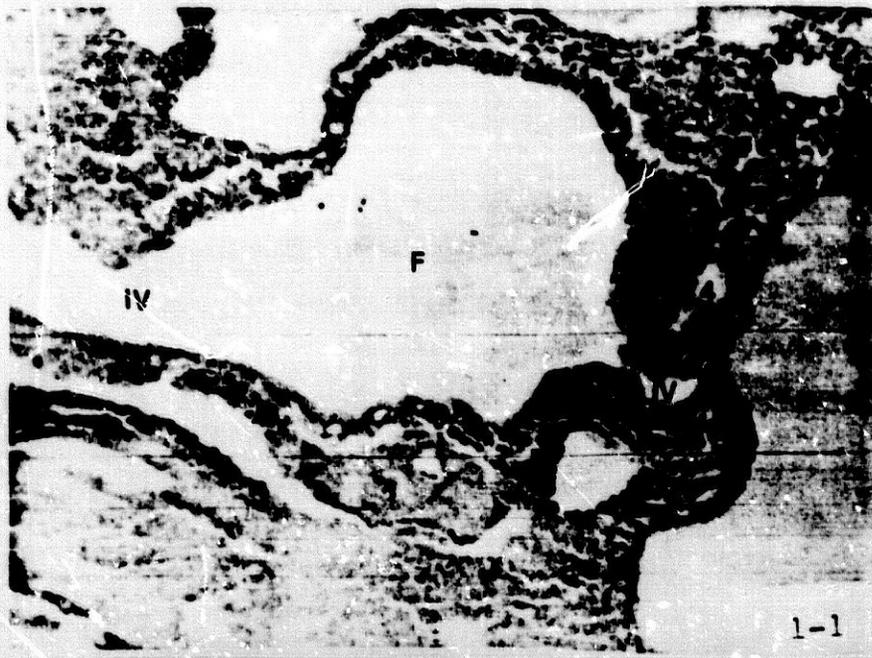
F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.



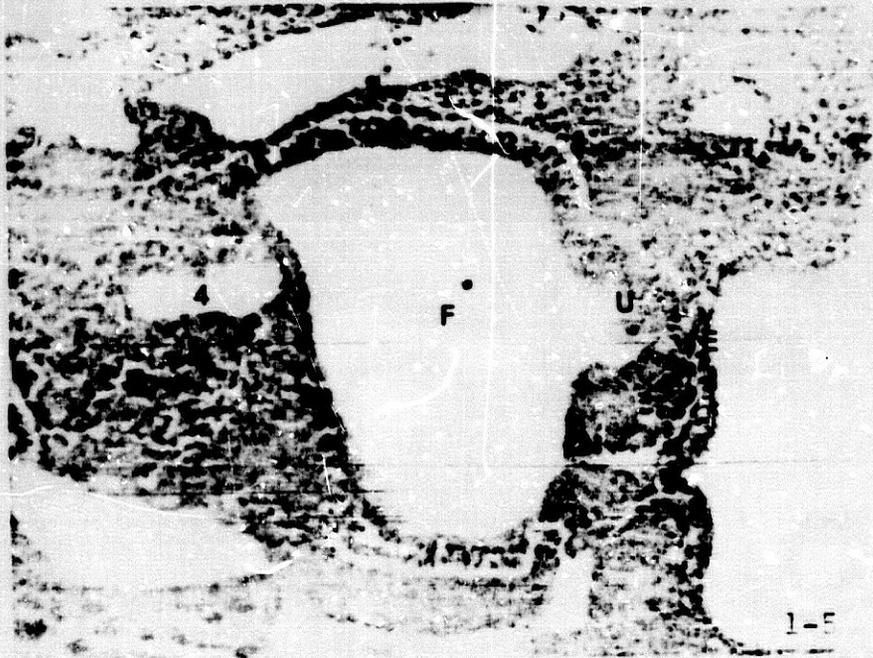
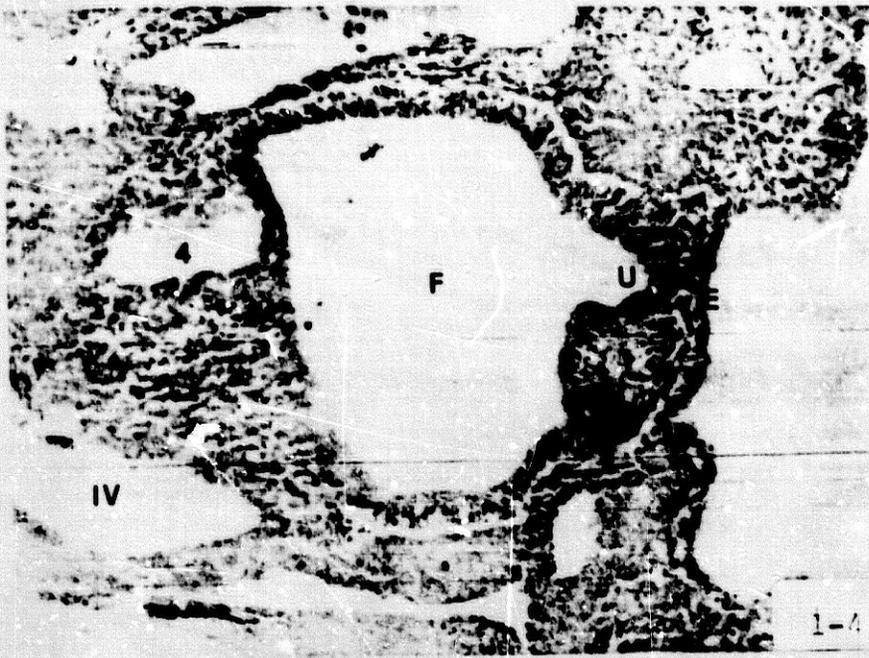


Figura 1-4

Embrión: 21 B.

Corte: 8-I-7.

F: Faringe.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 1-5

Embrión: 21 B.

Corte: 8-I-6.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 1-6

Embrión: 21 B.

Corte: 8-I-4.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 1-7

Embrión: 21 B.

Corte: 8-I-2.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 1-8

Embrión: 21 B.

Corte: 9-II-6.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

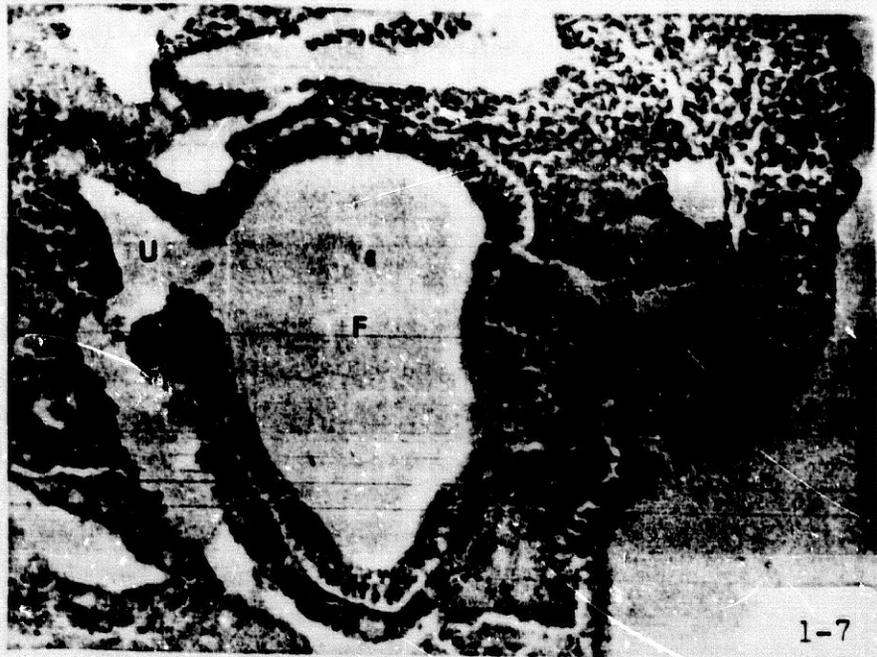
Figura 1-9

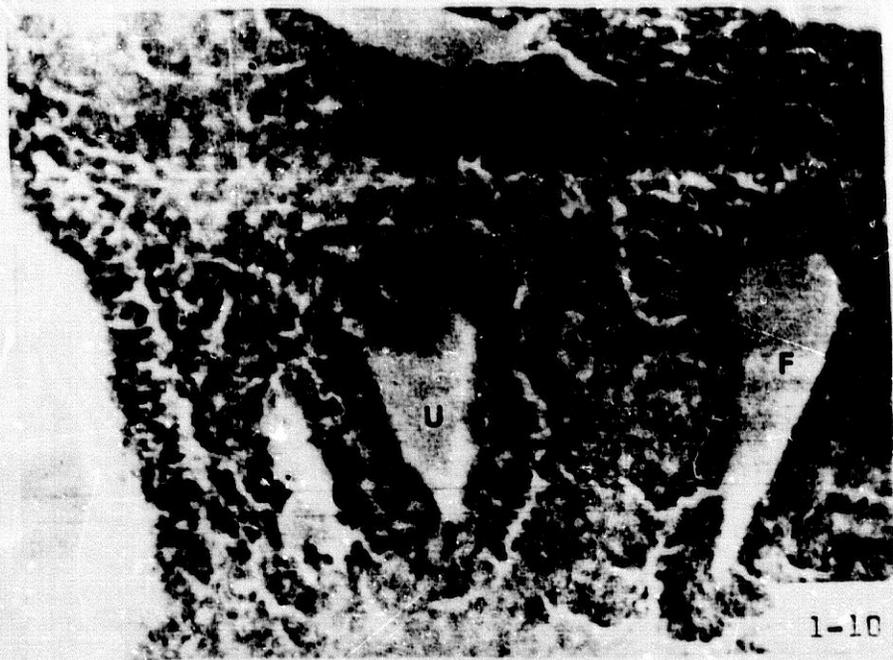
Embrión: 21 B.

Corte: 9-II-6.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.





1-10



1-11

Figura 1-10

Embrión: 21 B.

Corte: 9-II-2.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial e cardíaca.

Figura 1-11

Embrión: 21 B.

Corte: 9-II-9.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -2-

Figura 2-1

Embrión: 22 G.

Corte: 7-II-4.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 2-2

Embrión: 22 G.

Corte: 7-II-2.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 2-3

Embrión: 22 G.

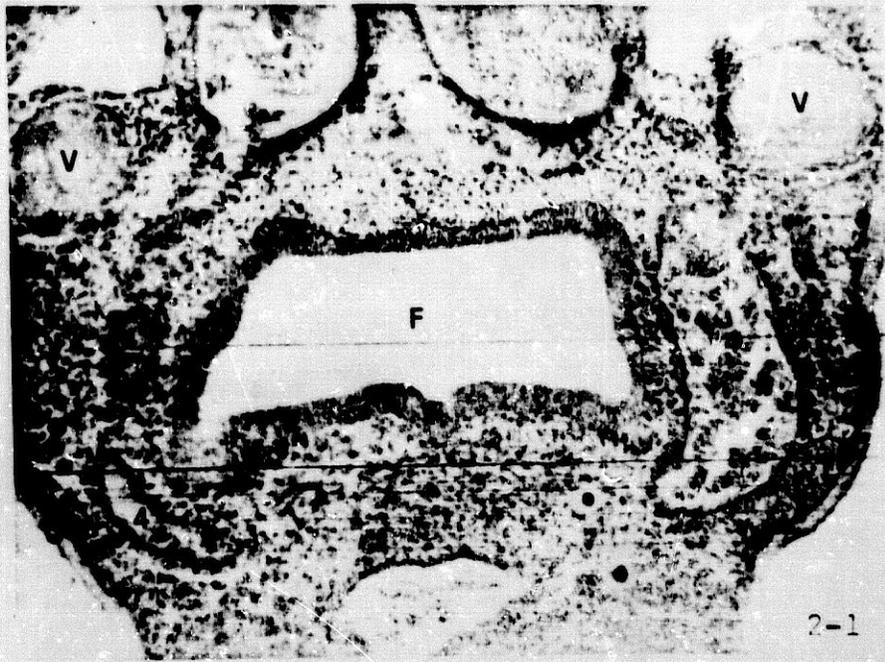
Corte: 7-I-9.

F: Faringe.

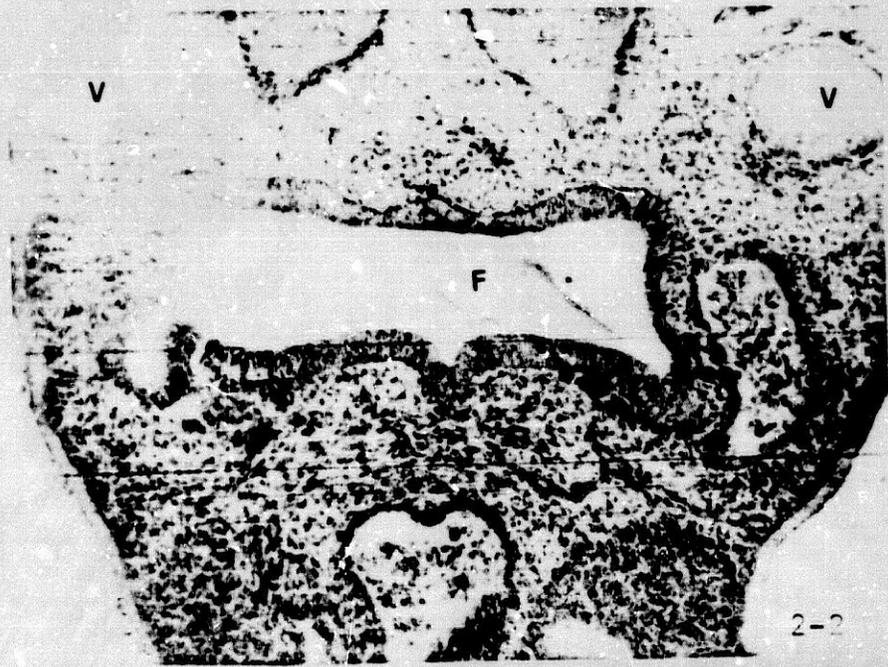
U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

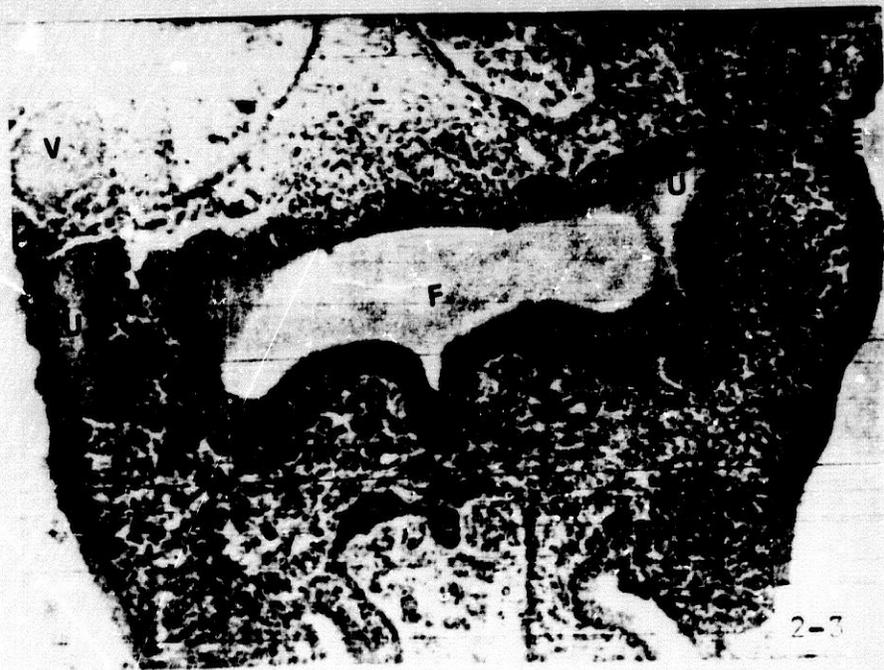
E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.



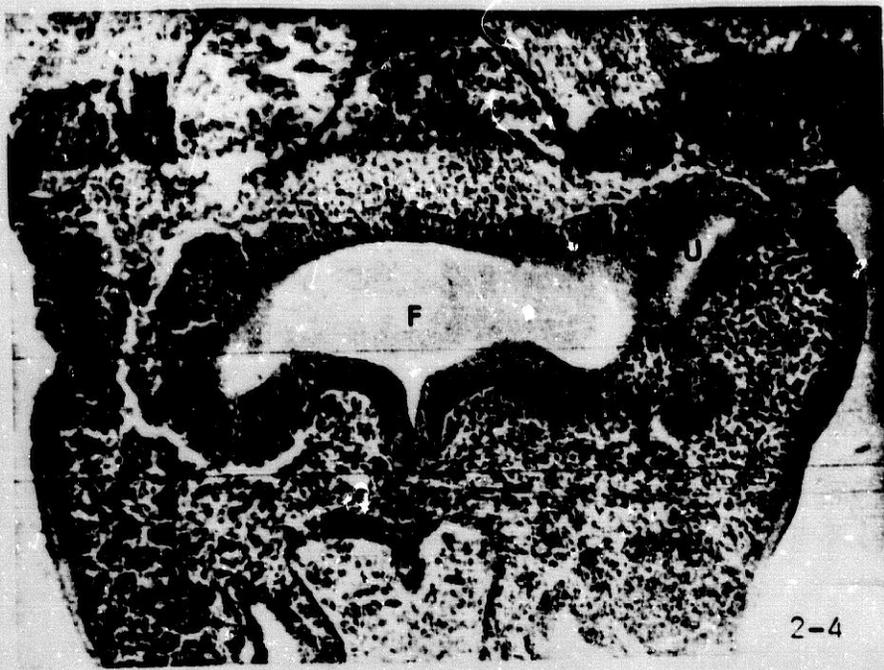
2-1



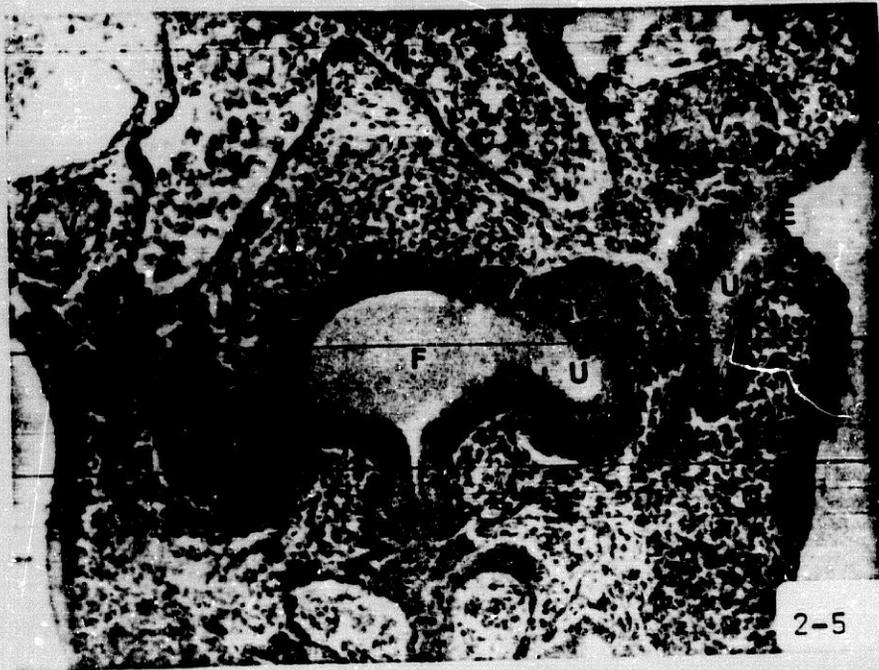
2-2



2-3



2-4



2-5



2-6

Figura 2-4

Embrión: 22 G.

Corte: 7-I-8.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 2-5

Embrión: 22 G.

Corte: 7-I-6.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 2-6

Embrión: 22 G.

Corte: 7-I-5.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 2-7

Embrión: 22 G.

Corte: 7-I-4.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 2-8

Embrión: 22 G.

Corte: 7-I-3.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 2-9

Embrión: 22 G.

Corte: 7-I-2.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -3-

Figura 3-1

Embrión: 23 A.

Corte: 14-II-6.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

Figura 3-2

Embrión: 23 A.

Corte: 14-II-4.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

Figura 3-3

Embrión: 23 A.

Corte: 14-I-7.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.



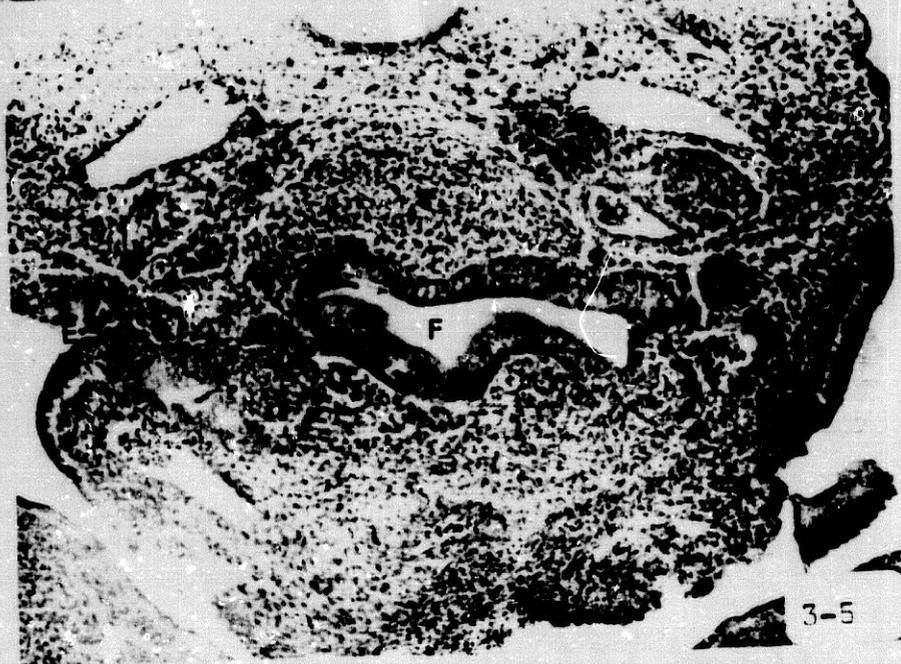


Figura 3-4

Embrión: 23 A.

Corte: 14-I-4.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 3-5

Embrión: 23 A.

Corte: 14-I-6.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 3-6

Embrión: 23 A.

Corte: 14-I-5.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 3-7

Embrión: 23 A.

Corte: 14-I-3.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 3-8

Embrión: 23 A.

Corte: 14-I-2.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 3-9

Embrión: 23 A.

Corte: 14-I-1.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

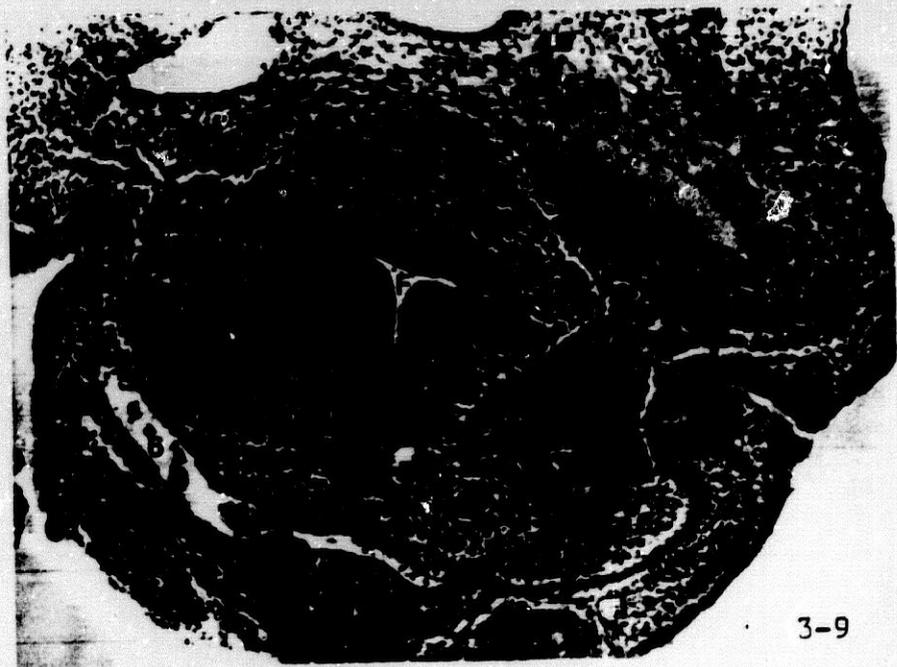
6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



3-7



3-8



3-9



3-10



3-11



3-12

Figura 3-10

Embrión: 23 A.

Corte: 15-II-6.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 3-11

Embrión: 23 A.

Corte: 15-II-4.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 3-12

Embrión: 23 A.

Corte: 15-II-4

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -4-

Figura 4-1

Embrión: 24 E.

Corte: 8-I-4.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 4-2

Embrión: 24 E.

Corte: 8-I-3.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 4-3

Embrión: 24 E.

Corte: 8-I-2.

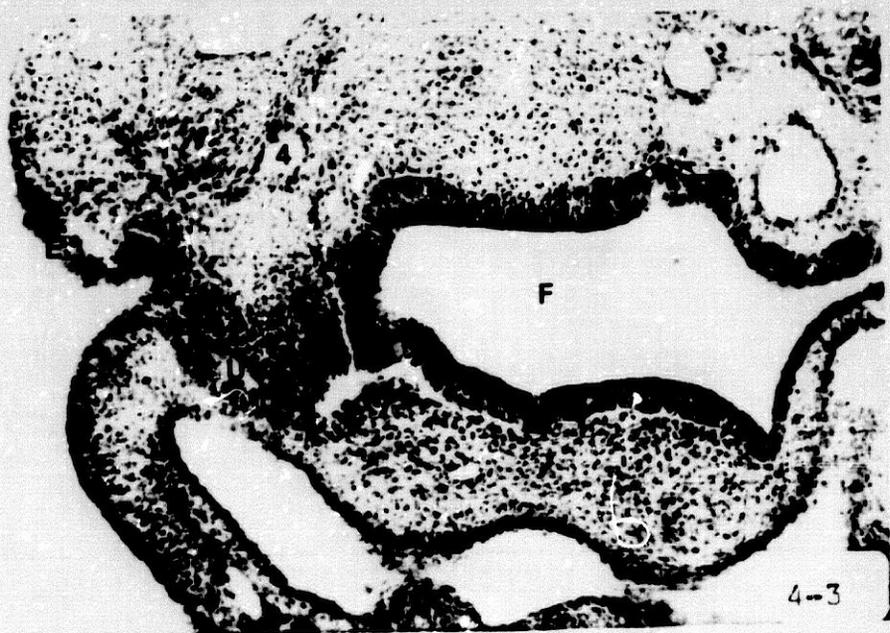
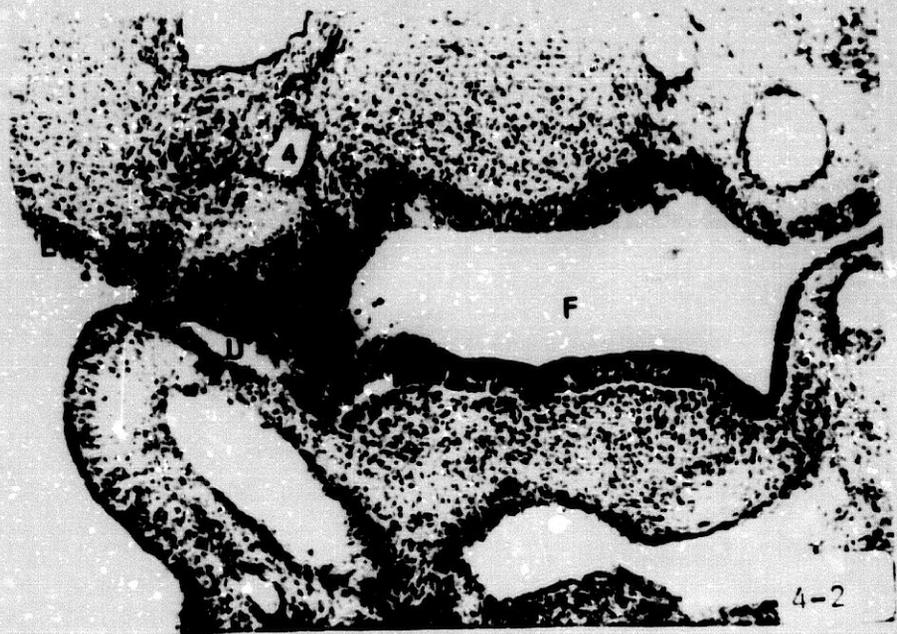
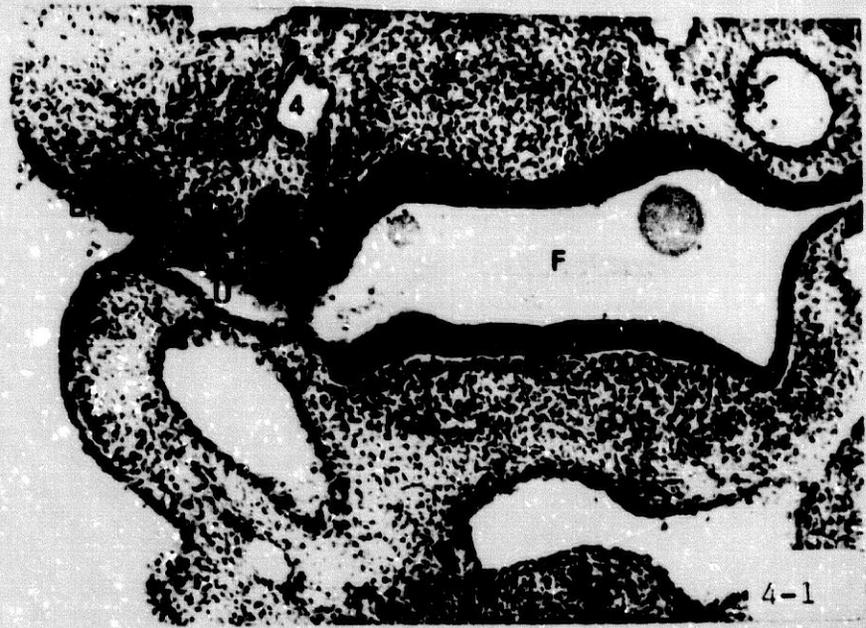
F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.



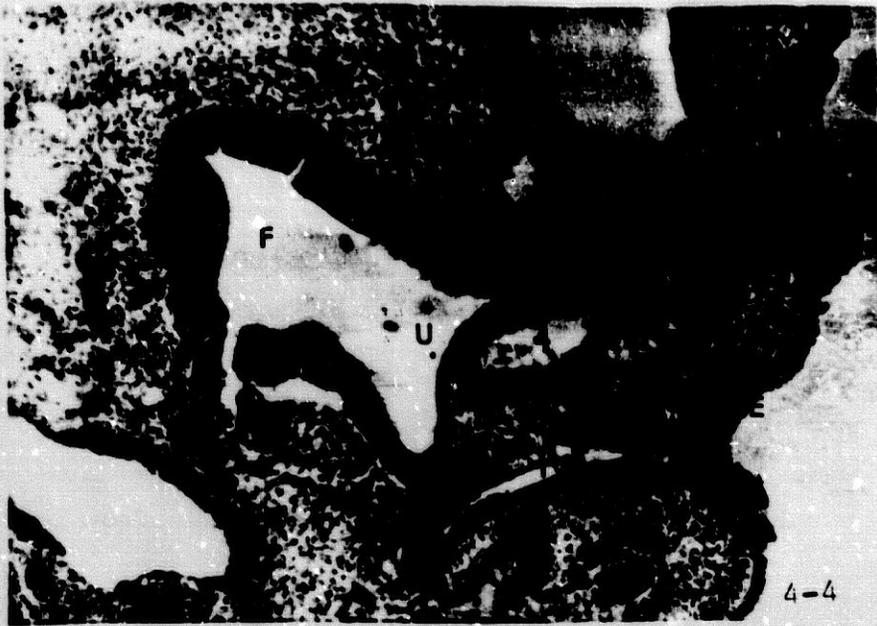


Figura 4-4

Embrión: 24 E.

Corte: 9-II-6.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 4-5

Embrión: 24 E.

Corte: 9-II-5.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 4-6

Embrión: 24 E.

Corte: 9-JI-4.

F: Faringe.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 4-7

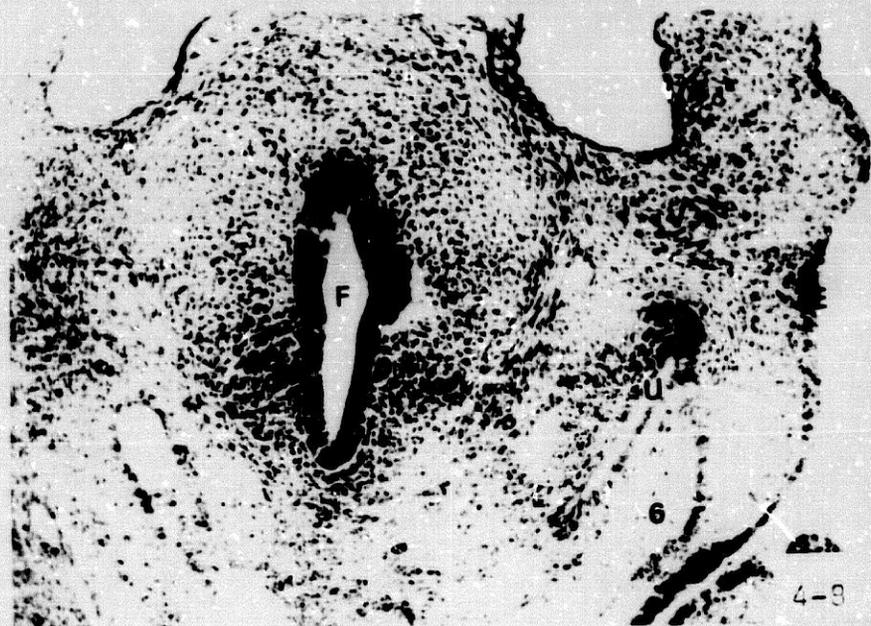
Embrión: 24 E.
Corte: 9-II-1.
F: Faringe.
V: Preganglión del vago.
U: Cuerpo último branquial.
E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.
6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

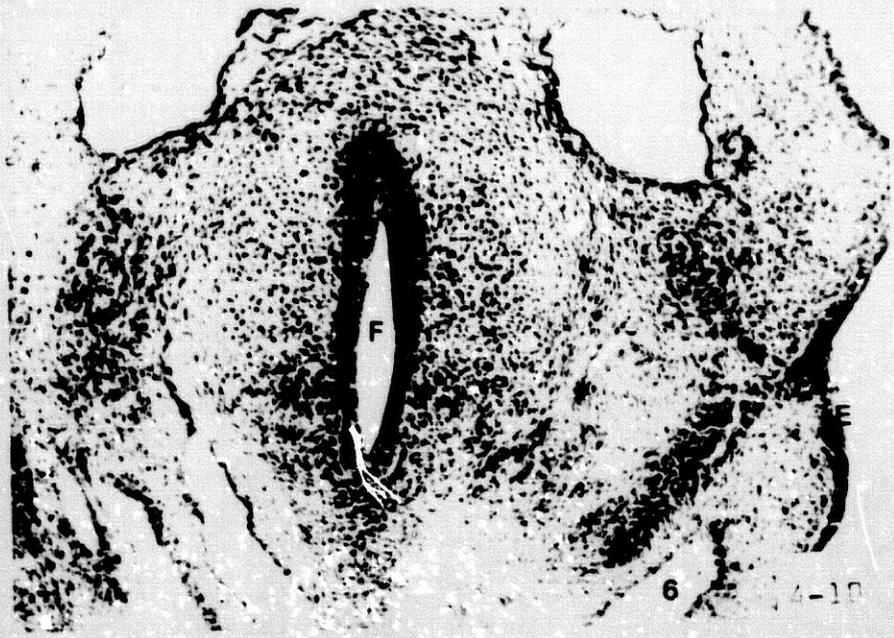
Figura 4-8

Embrión: 24 E.
Corte: 9-I-8.
F: Faringe.
V: Preganglión del vago.
U: Cuerpo último branquial.
E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.
6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

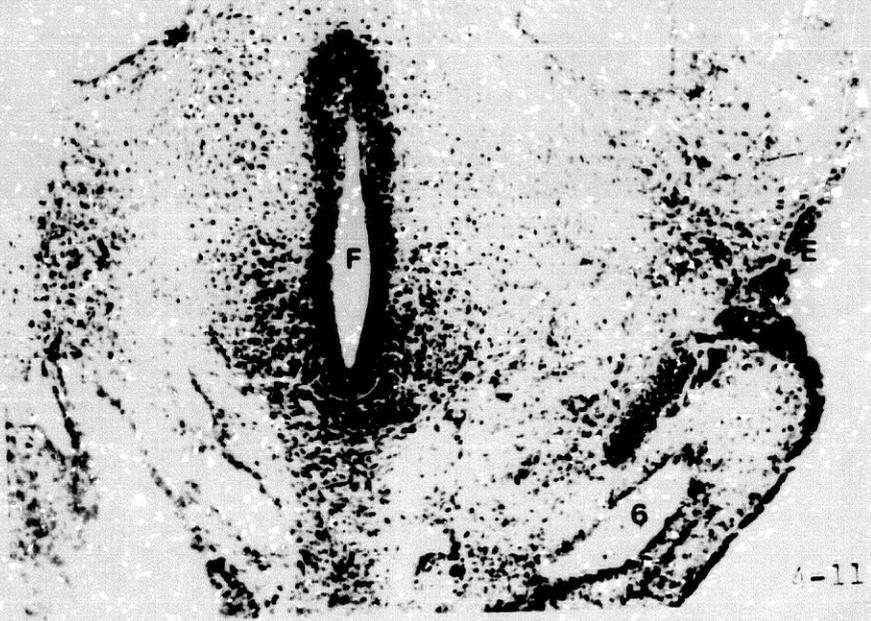
Figura 4-9

Embrión: 24 E.
Corte: 9-I-7.
F: Faringe.
V: Preganglión de vago.
U: Cuerpo último branquial.
E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.
6: Sexto arco arterial aórtico branquial.





6 4-10



6-11

Figura 4-10

Embrión: 24 E.

Corte: 9-I-5.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 4-11

Embrión: 24 E.

Corte: 9-I-4.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -5-

Figura 5-1

Embrión: 25 D.

Corte: 4-I-6.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 5-2

Embrión: 25 D.

Corte: 4-I-5.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 5-3

Embrión: 25 D.

Corte: 4-I-3.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

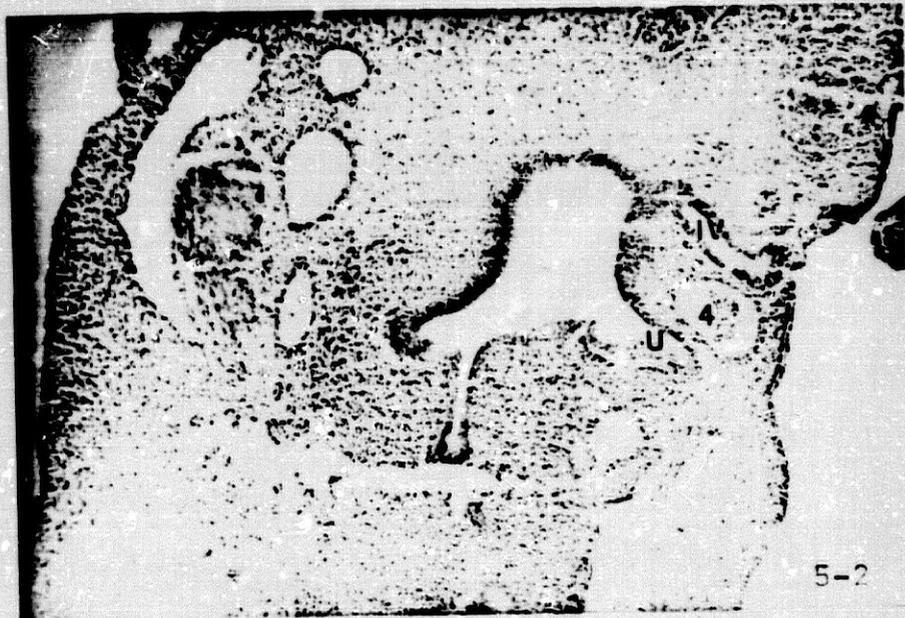
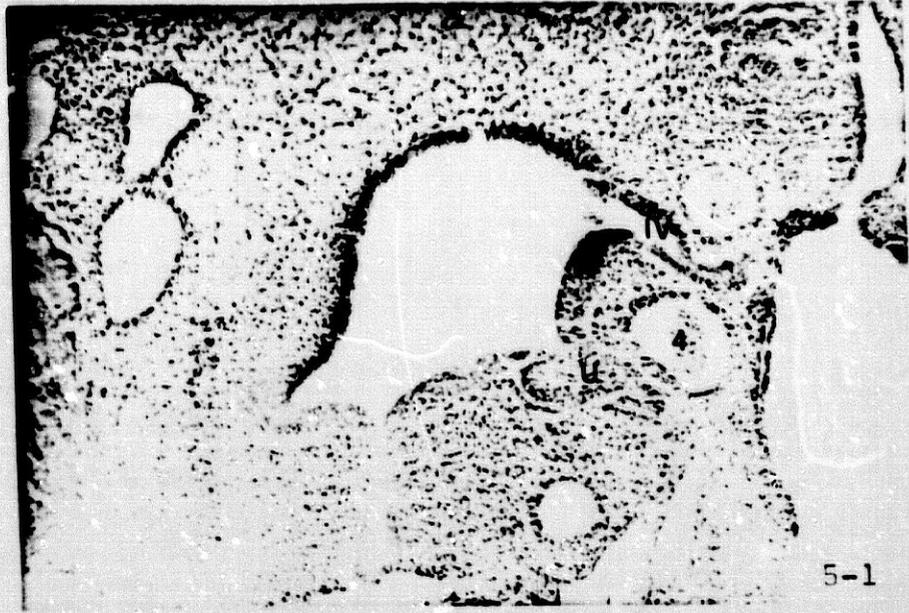




Figura 5-4

Embrión: 25 D.

Corte: 5-II-7.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 5-5

Embrión: 25 D.

Corte: 5-II-4.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 5-6

Embrión: 25 D.

Corte: 5-II-1.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 5-7

Embrión: 25 D.

Corte: 5-I-7.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

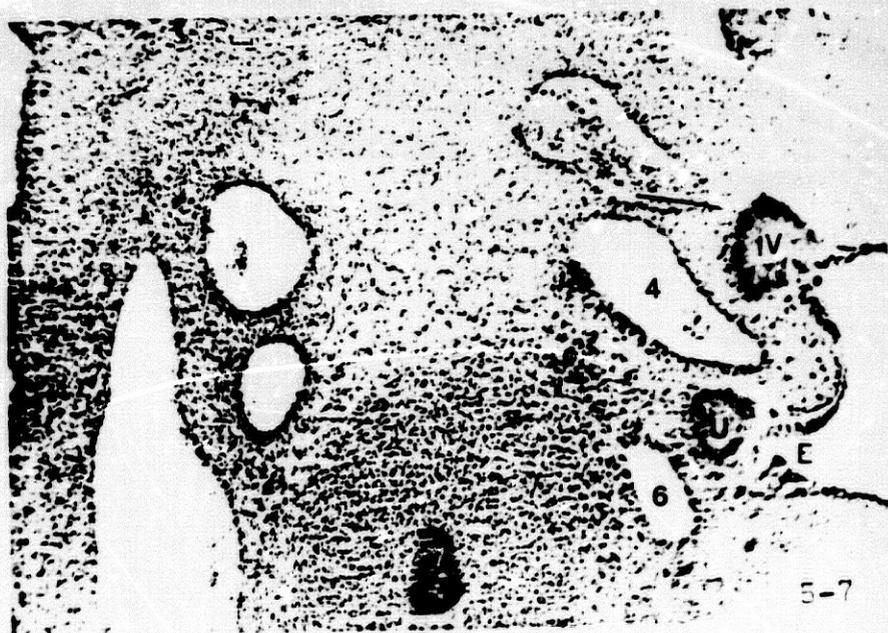




Figura 5-8

Embrión: 25 D.

Corte: 5-I-7.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 5-9

Embrión: 25 D.

Corte: 6-II-3.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 5-10

Embrión: 25 D.

Corte: 6-I-7.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

IV: Cuarta bolsa entoblástica faríngea.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -6-

Figura 6-1

Embrión: 26 B.

Corte: 12-II-5.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Pregarglión del vago.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-2

Embrión: 26 B.

Corte: 12-II-3.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-3

Embrión: 26 B.

Corte: 12-II-2.

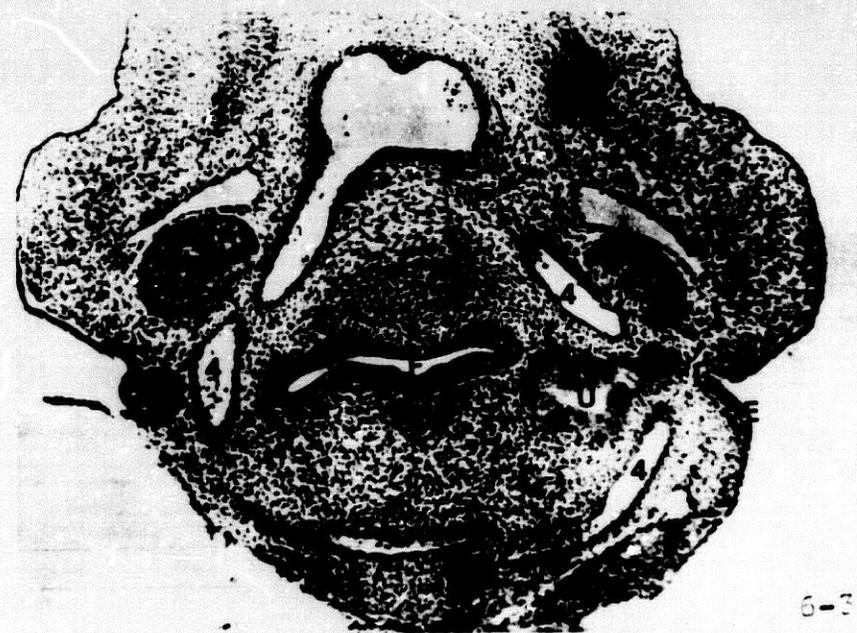
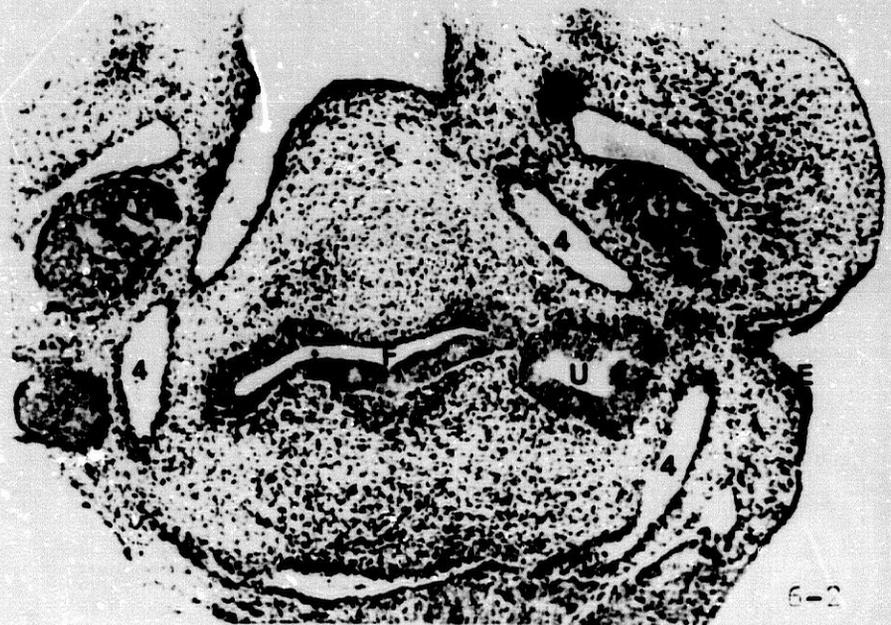
F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

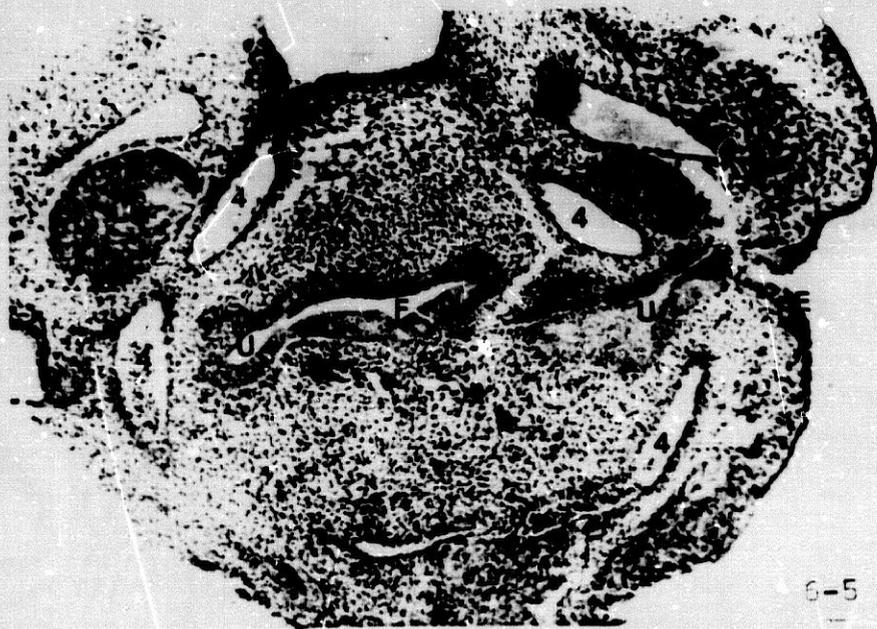
E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.





6-4



6-5



6-6

Figura 6-4

Embrión: 26 B.

Corte: 12-II-1.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-5

Embrión: 26 B.

Corte: 12-I-8

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-6

Embrión: 26 B.

Corte: 12-I-7.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

F: Faringe.

Figura 6-7

Embrión: 26 B.

Corte: 12-I-6.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

V: Preganglión del vago.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-8

Embrión: 26 B.

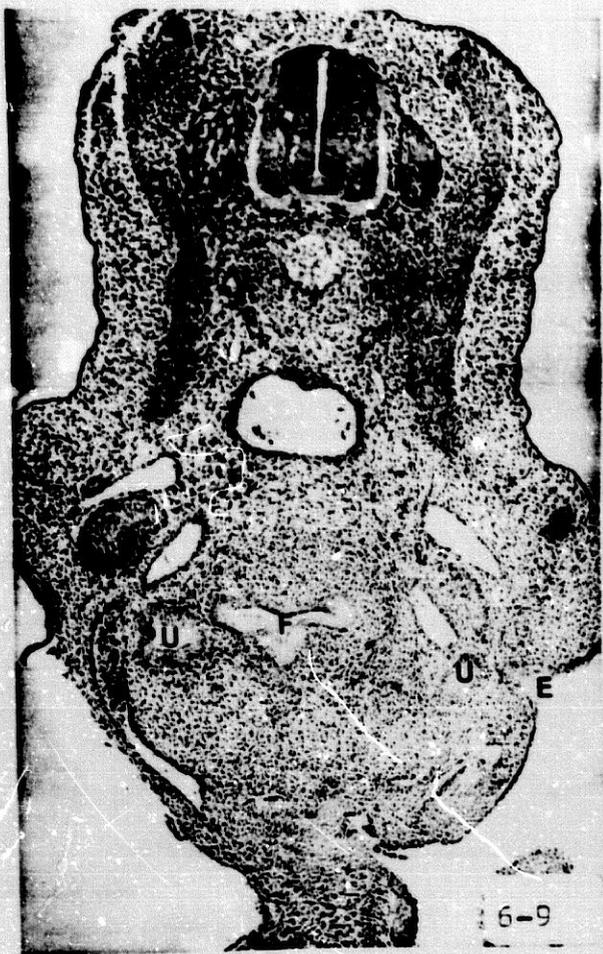
Corte: 12-I-5.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.





6-9



6-10

Figura 6-9

Embrión: 26 B.

Corte: 12-I-4.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 6-10

Embrión: 26 B.

Corte: 12-I-3.

F: Faringe.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

Figura 6-11

Embrión: 26 B.

Corte: 12-I-1.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-12

Embrión: 26 B.

Corte: 13-II-8

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-13

Embrión: 26 B.

Corte: 13-II-5.

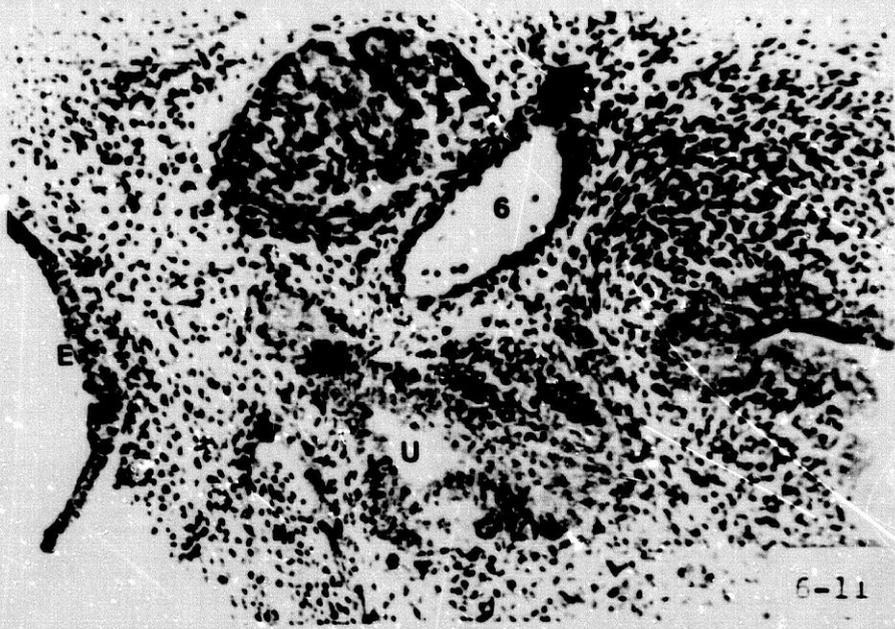
V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

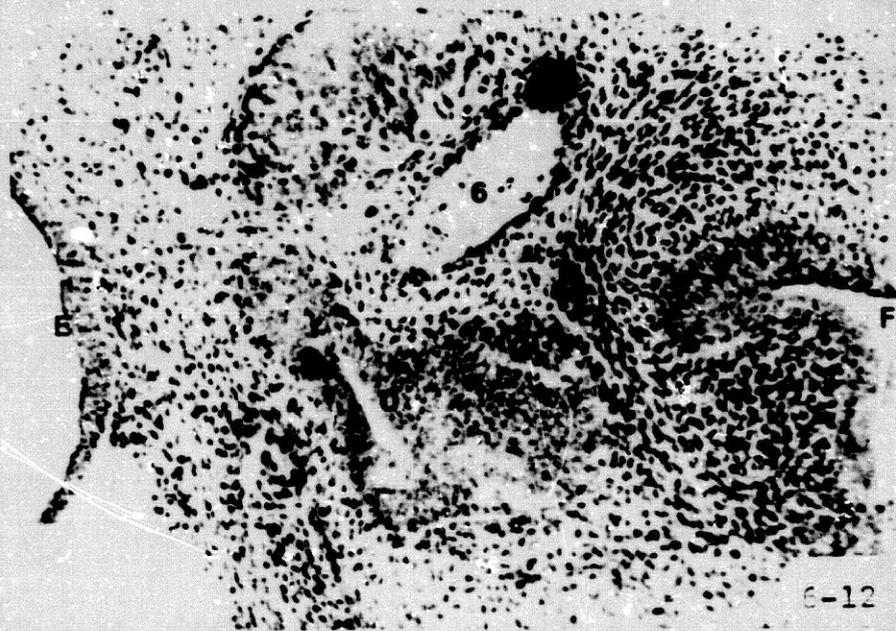
E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



6-11



6-12



6-13



Figura 6-14

Embrión: 26 B.

Corte: 13-II-4.

F: Faringe.

V: Prenganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 6-15

Embrión: 26 B.

Corte: 13-I-7.

E: Placoda epiblastica branquial epicárdica.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -7-

Figura 7-1

Embrión: 27 A.

Corte: 18-I-4.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P3: Paratiroides III.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 7-2

Embrión: 27 A.

Corte: 19-II-5.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 7-3

Embrión: 27 A.

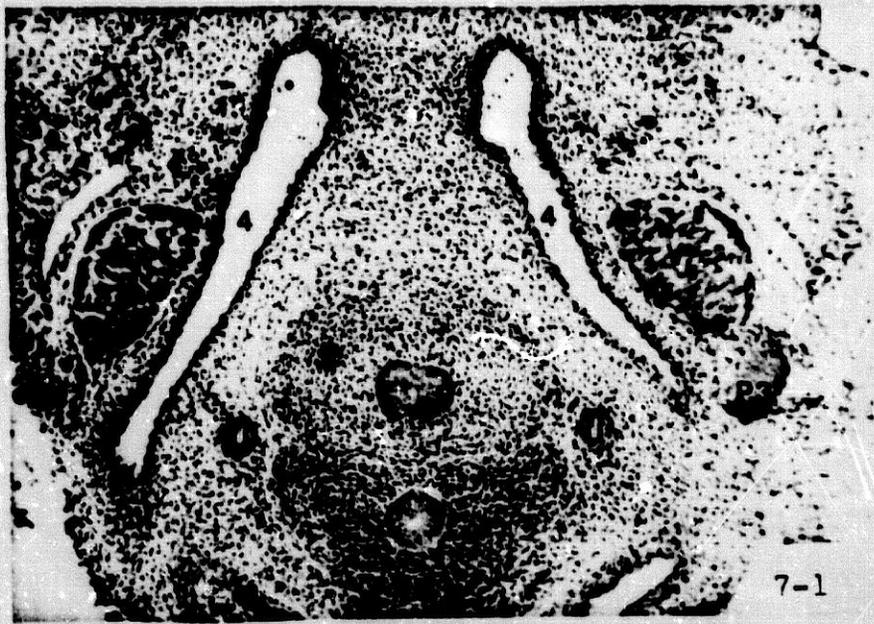
Corte: 19-II-2.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

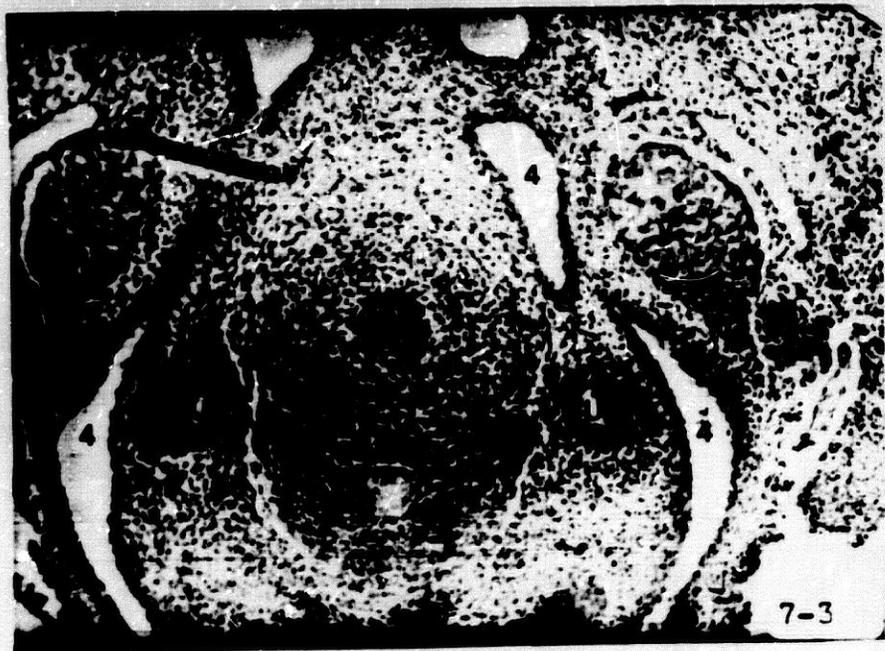
4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.



7-1



7-2



7-3

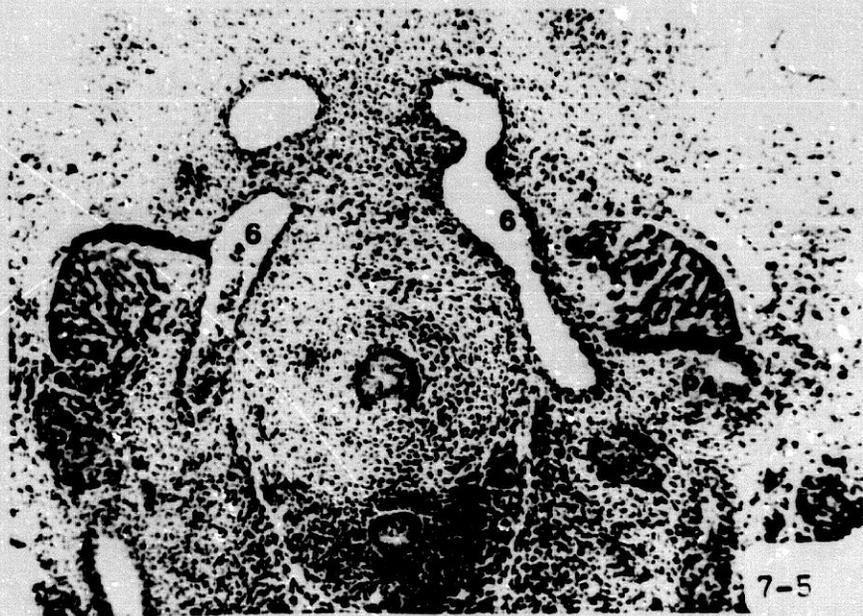


Figura 7-4

Embrión: 27 A.

Corte: 19-I-6.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 7-5

Embrión: 27 A.

Corte: 19-I-2.

V: Preganglión del vago.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 7-6

Embrión: 27 A.

Corte: 19-I-1.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 7-7

Embrión: 27 A.

Corte: 20-II-6.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 7-8

Embrión: 27 A.

Corte: 20-II-5.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 7-9

Embrión: 27 A.

Corte: 20-II-4.

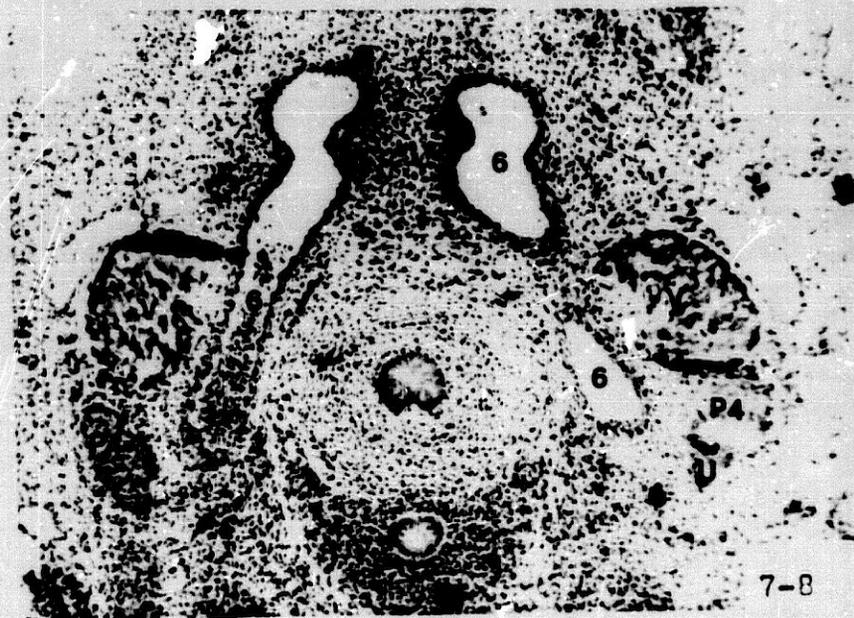
V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



7-7



7-8



7-9

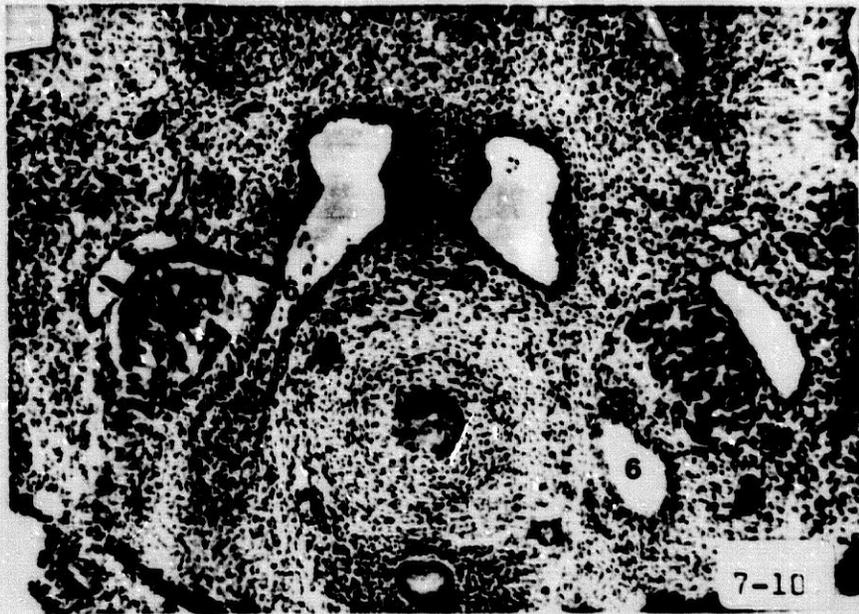


Figura 7-10

Embrión: 27 A.

Corte: 20-II-2.

V: Prenganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -8-

Figura 8-1

Embrión: 28 A.

Corte: 17-I-6.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P3: Paratiroides III.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-2

Embrión: 28 A.

Corte: 17-I-5.

P3: Paratiroides III.

U: Cuerpo último branquial.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-3

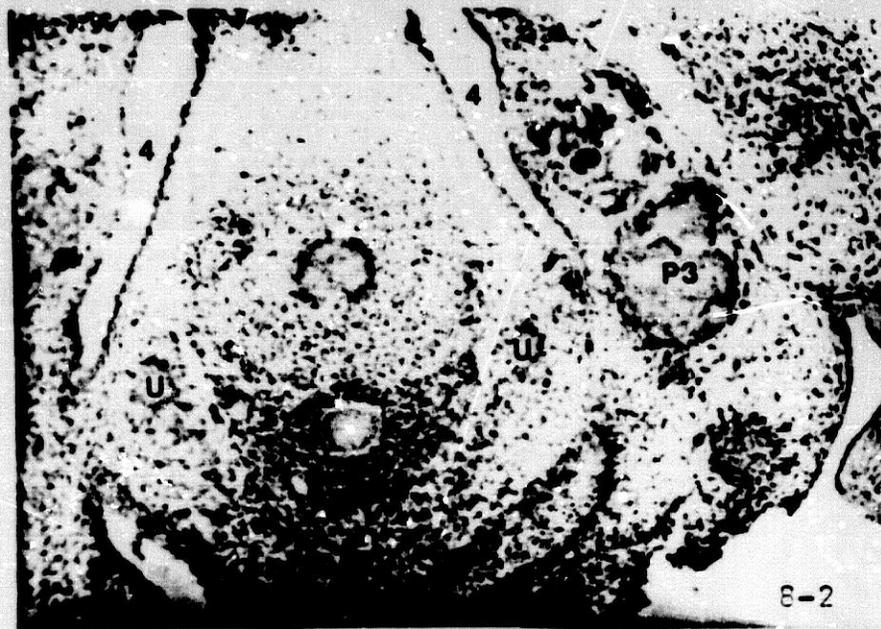
Embrión: 28 A.

Corte: 17-I-4.

U: Cuerpo último branquial.

P3: Paratiroides III.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.





Figuras 8-4

Embrión: 28 A.

Corte: 17-I-3.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P3: Paratirocides III.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-5

Embrión: 28 A.

Corte: 17-1-2.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P3: Paratiroides III.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-6

Embrión: 28 A.

Corte: 17-I-1.

V: Preganglión del vago.

U: Cuerpo último branquial.

P3: Paratiroides III.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-7

Embrión: 28 A.

Corte: 18-II-8.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

4: Cuarto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-8

Embrión: 28 A.

Corte: 18-I-8.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-9

Embrión: 28 A.

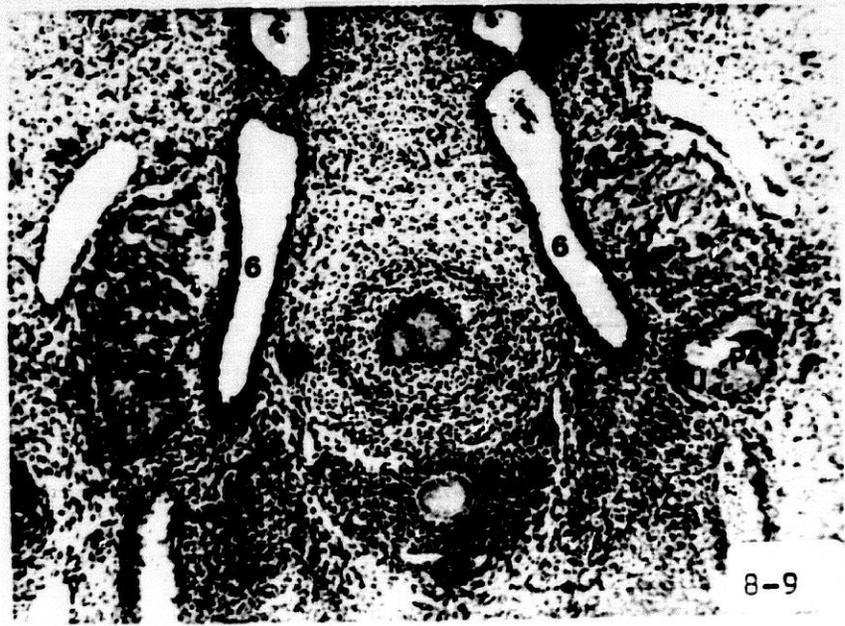
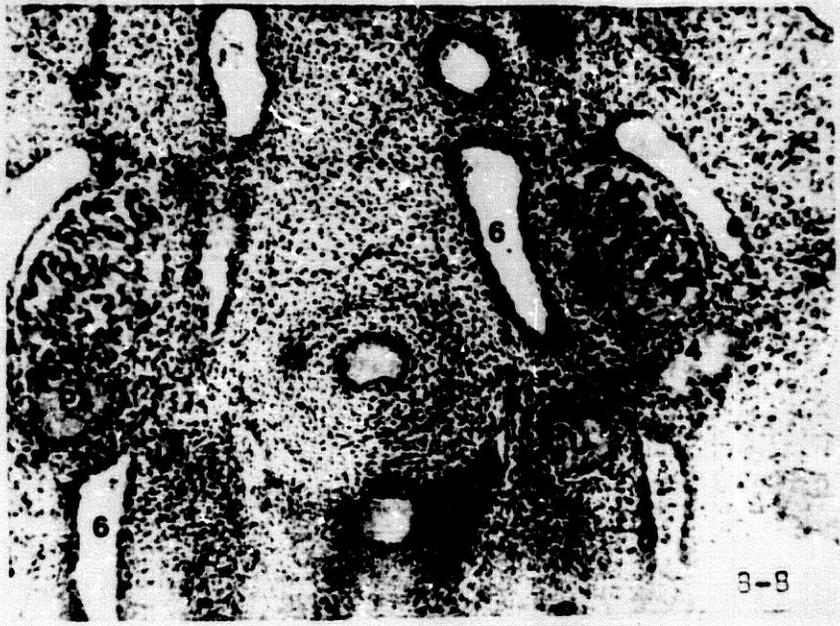
Corte: 18-I-3.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

V: Preganglión del vago.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



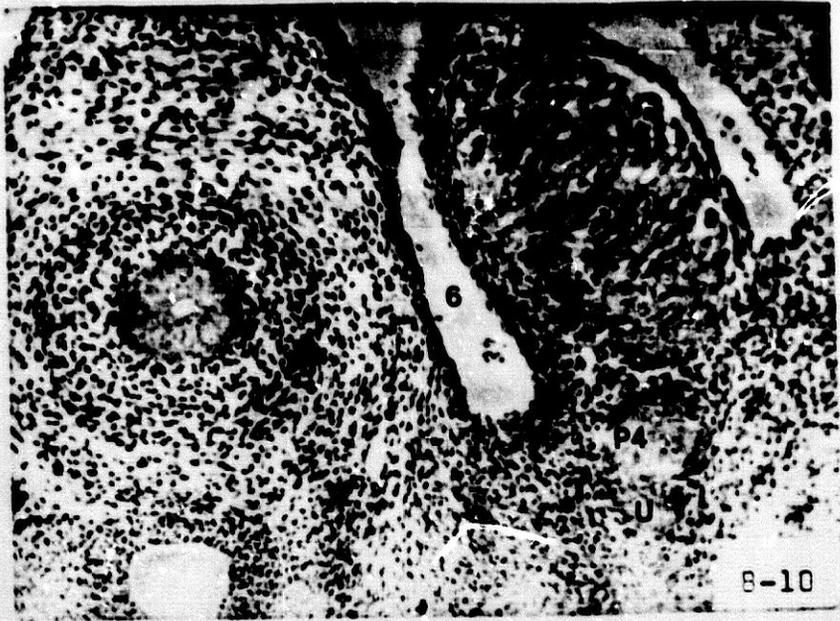


Figura 8-10

Embrión: 28 A.

Corte: 19-II-8.

U: Cuerpo último branquial.

V: Preganglión del vago.

P4: Paratiroides IV.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 8-11

Embrión: 28 A.

Corte: 19-II-7.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -9-

Figura 9-1

Embrión: 29 A.

Corte: 31-II-8.

CI: Arteria carótida común izquierda.

CD: Arteria carótida común derecha.

P4: Paratiroides IV.

P3: Paratiroides III.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 9-2

Embrión: 29 A.

Corte: 31-II-6.

CI: Arteria carótida común izquierda.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

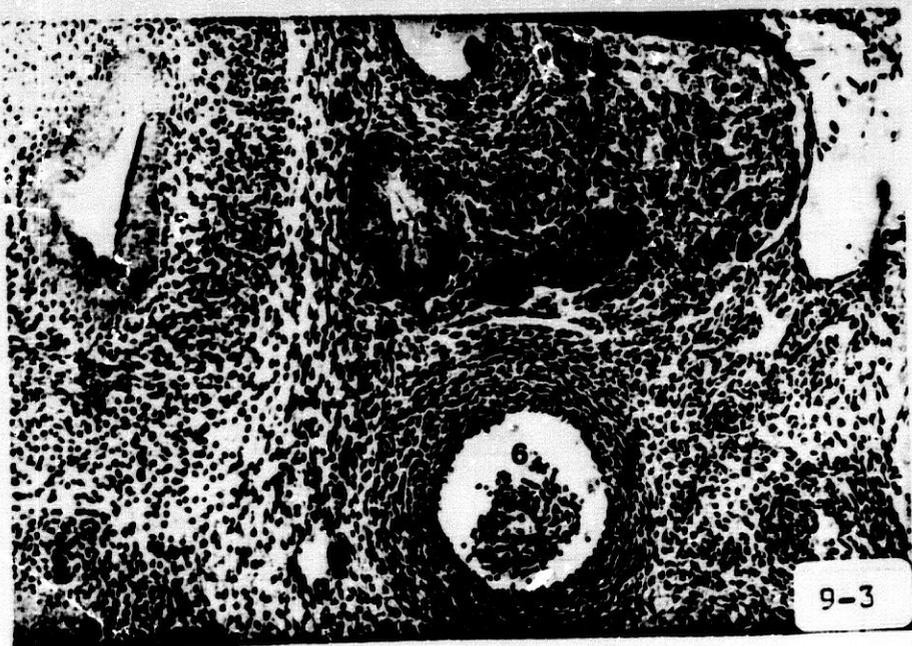
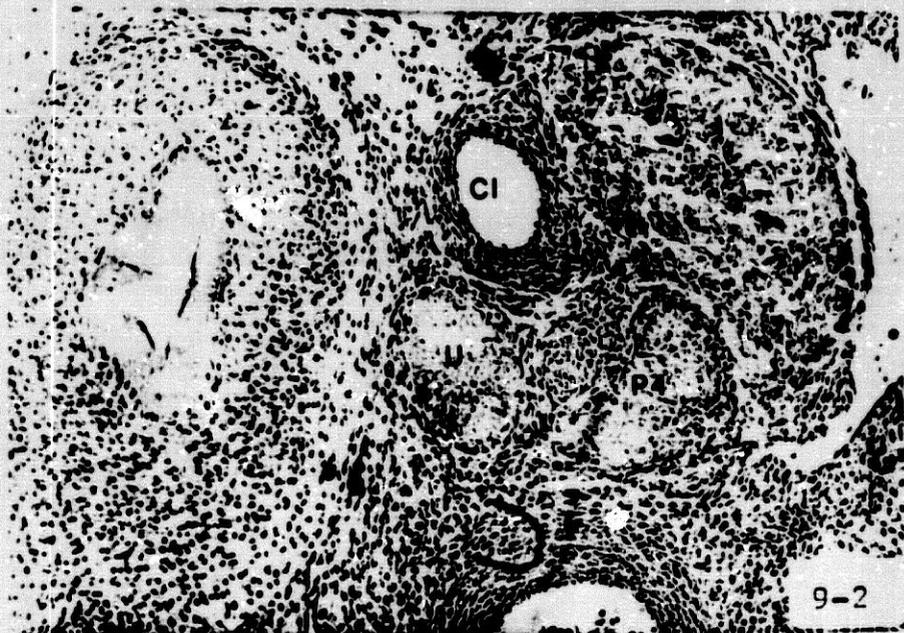
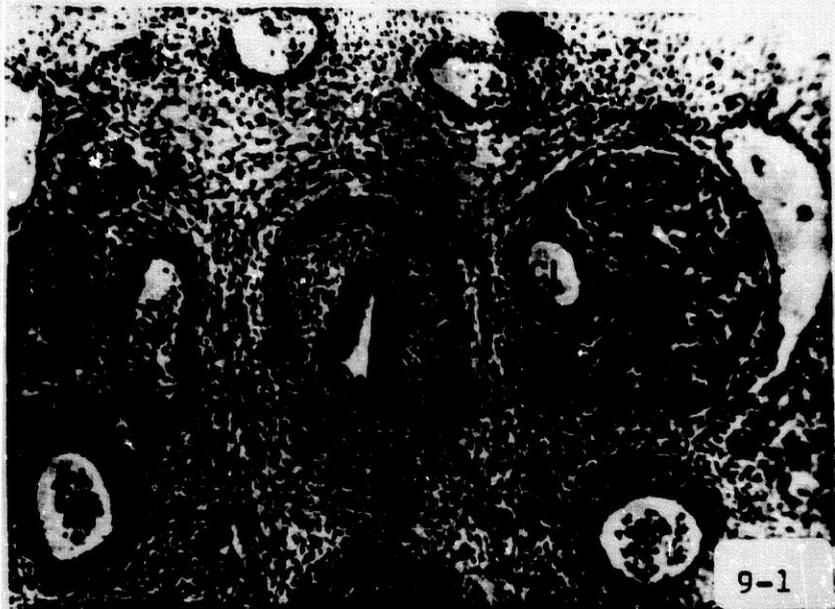
Figura 9-3

Embrión: 29 A.

Corte: 31-II-4.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.



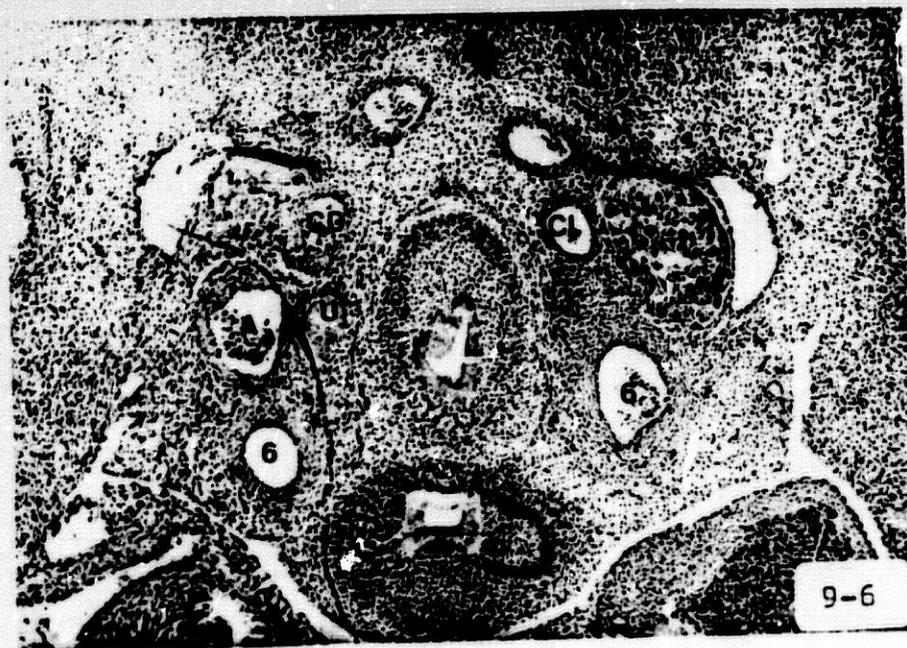
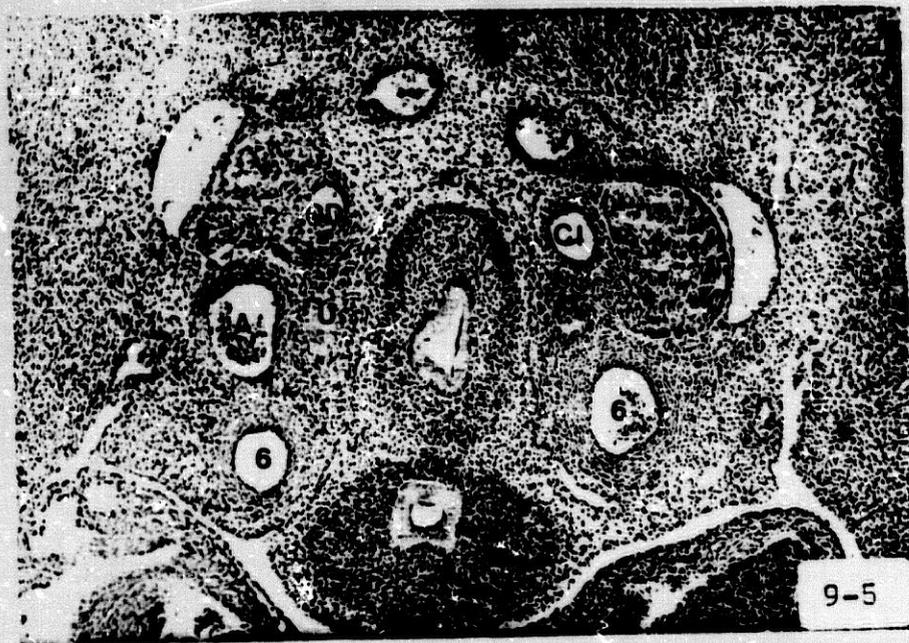
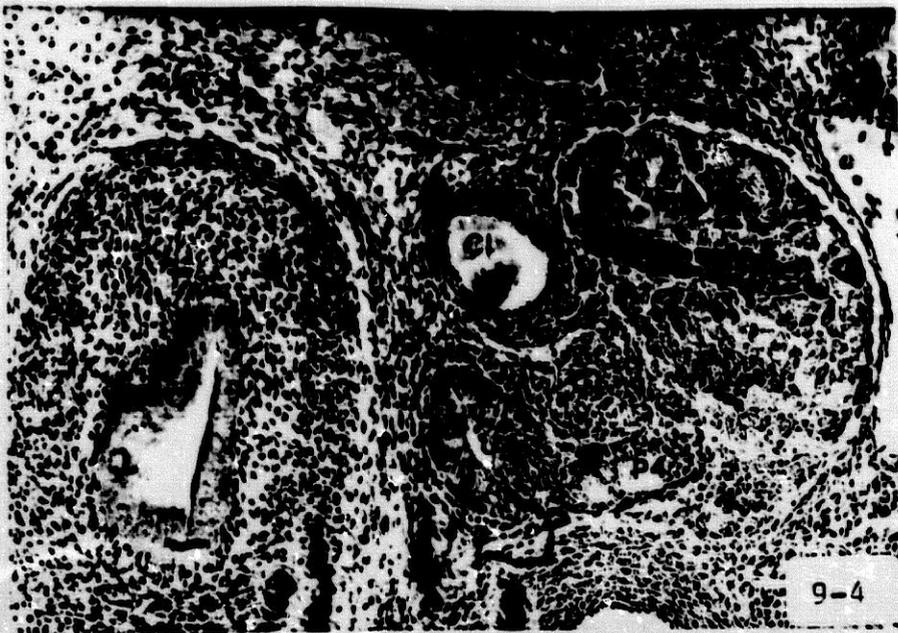


Figura 9-4

Embrión: 29 A.

Corte: 31-II-3.

CI: Arteria carótida común izquierda.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 9-5

Embrión: 29 A.

Corte: 31-I-8.

CI: Arteria carótida común izquierda.

CD: Arteria carótida común derecha.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 9-6

Embrión: 29 A.

Corte: 31-I-6.

CI: Arteria carótida común izquierda.

CD: Arteria carótida común derecha.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 9-7

Embrión: 29 A.

Corte: 31-I-5.

CI: Arteria carótida común izquierda.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 9-8

Embrión: 29 A.

Corte: 31-I-2.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 9-9

Embrión: 29 A.

Corte: 31-I-2.

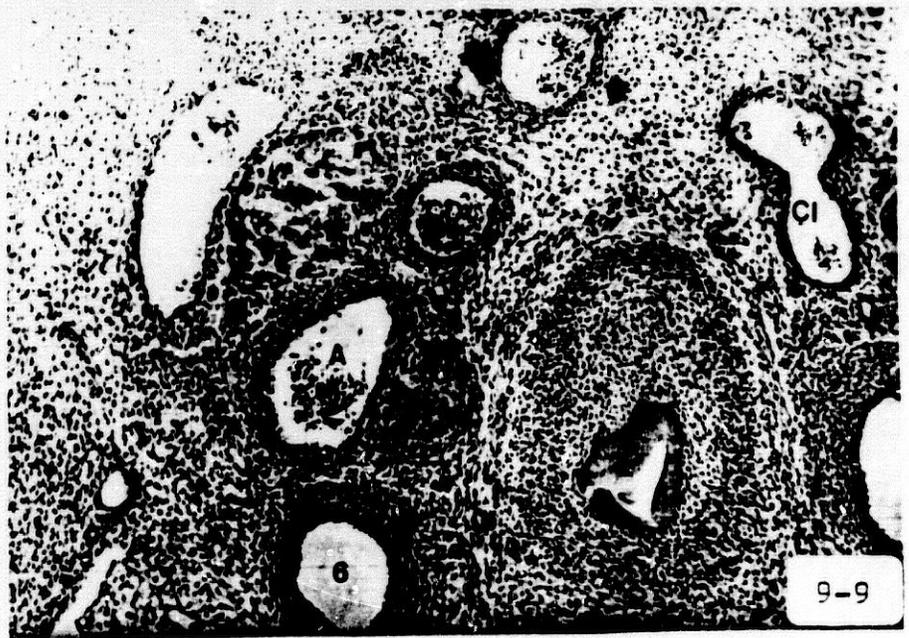
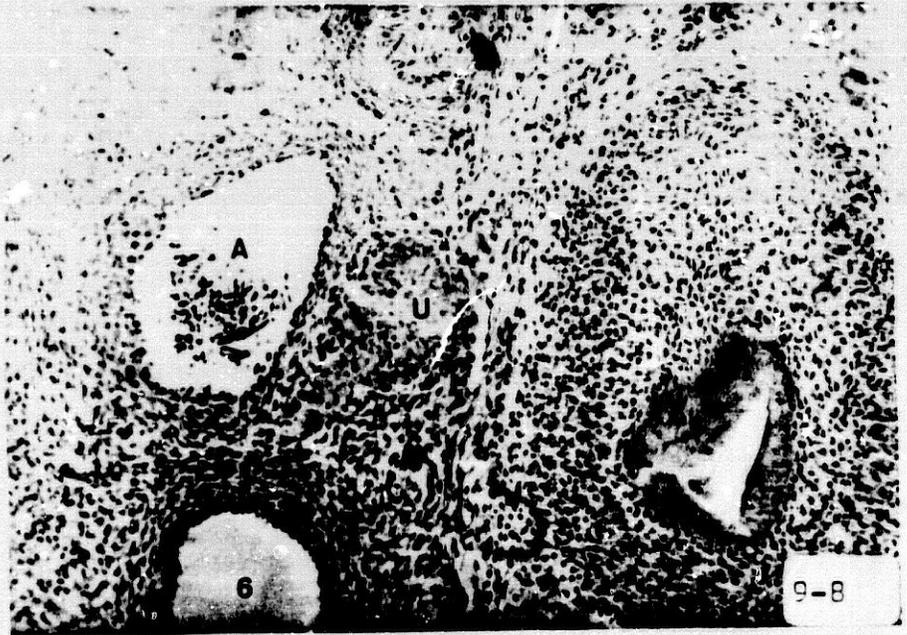
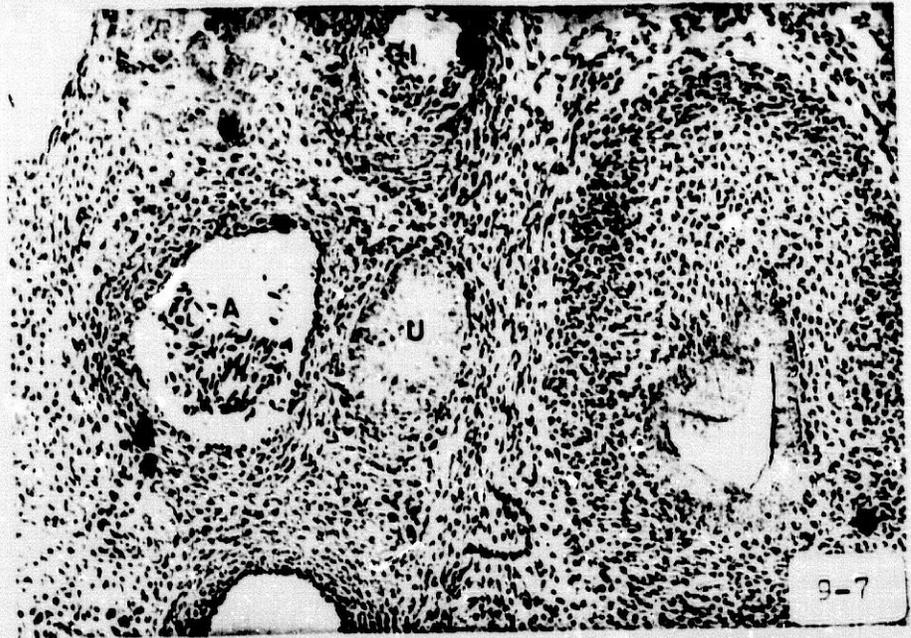
CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



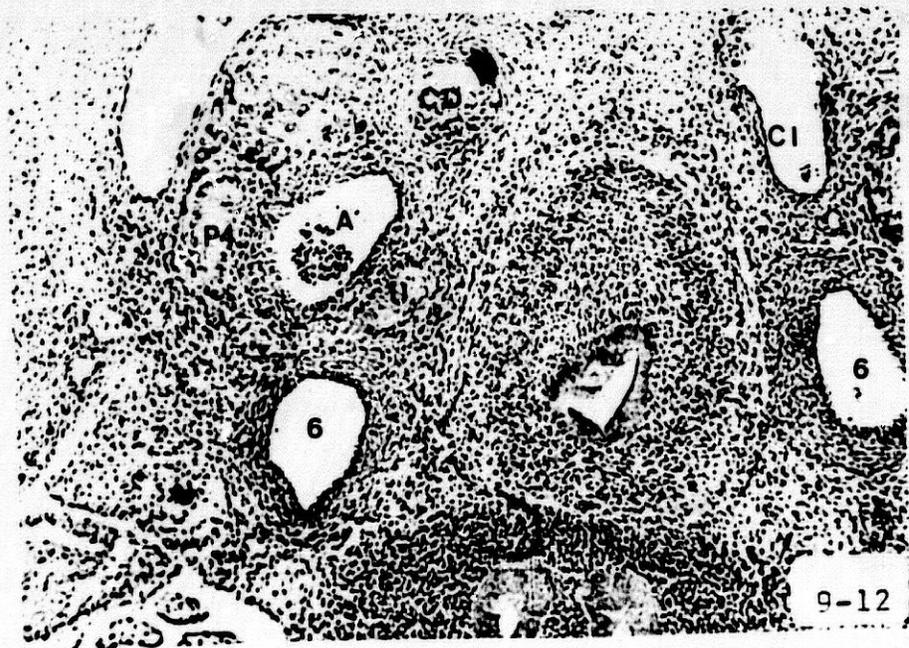
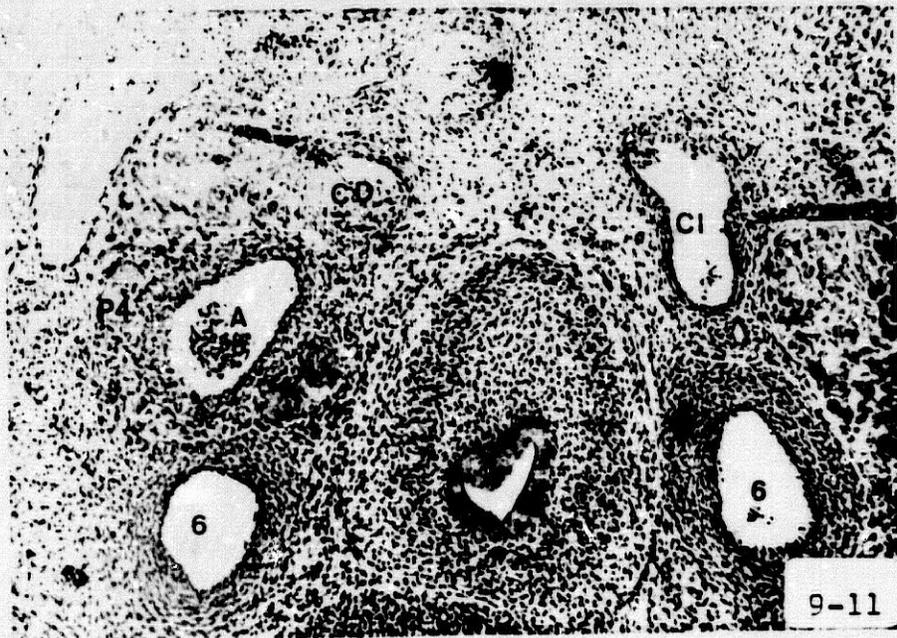
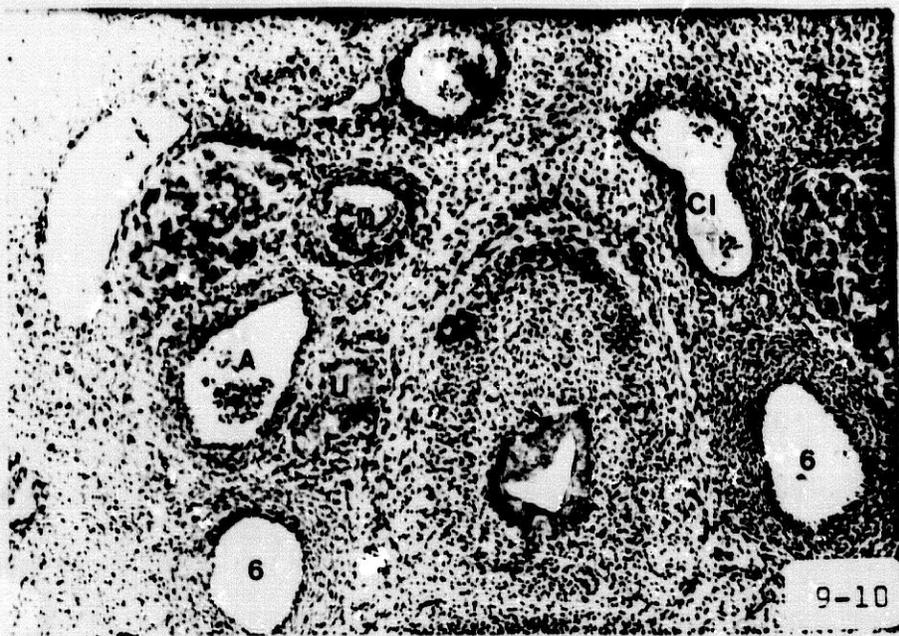


Figura 9-10

Embrión: 29 A.

Corte: 31-I-1.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 9-11

Embrión: 29 A.

Corte: 32-II-8

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

P4: Paratiroides IV.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 9-12

Embrión: 29 A.

Corte: 32-II-7.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

P4: Paratiroides IV.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 9-13

Embrión: 29 A.

Corte: 32-II-4.

CD: Arteria carótida común derecha.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

P: Arteria pulmonar derecha.

Figura 9-14

Embrión: 29 A.

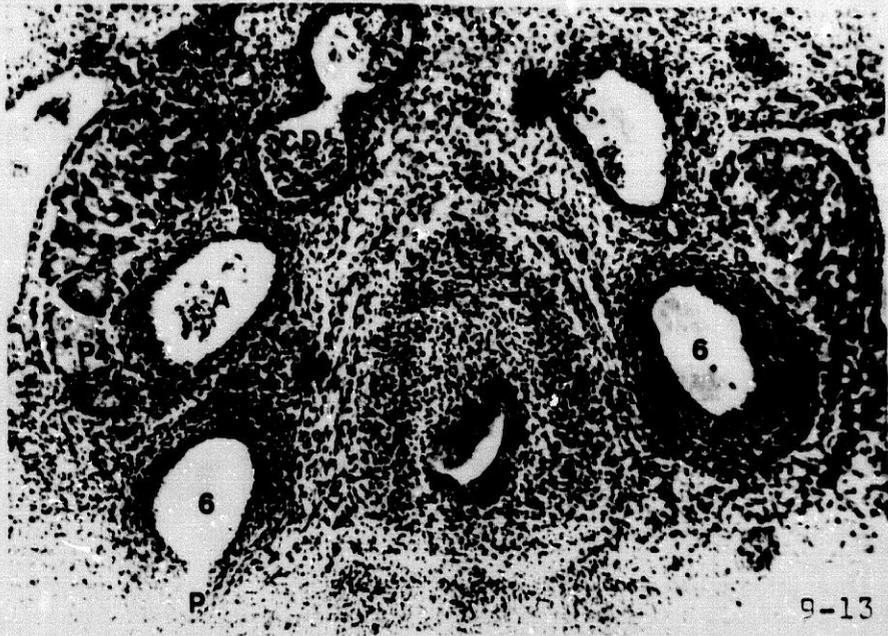
Corte: 32-II-4.

CD: Arteria carótida común derecha.

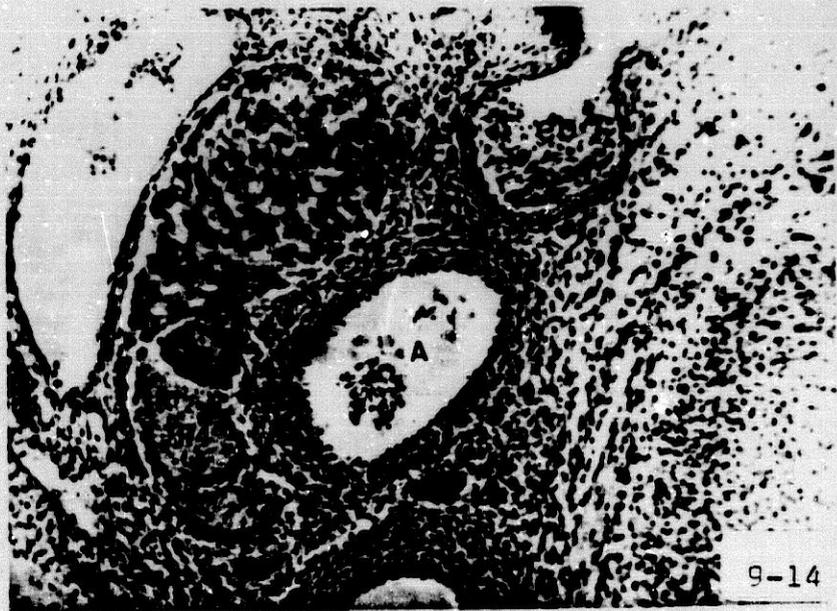
P4: Paratiroides IV.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.



9-13



9-14

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -10-

Figura 10-1

Embrión: 30 A.

Corte: 29-II-1.

CI: Arteria carótida común izquierda.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-2

Embrión: 30 A.

Corte: 29-I-7.

T: Glándula tiroides.

CI: Arteria carótida común izquierda.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

P: Arteria pulmonar Izquierda.

Figura 10-3

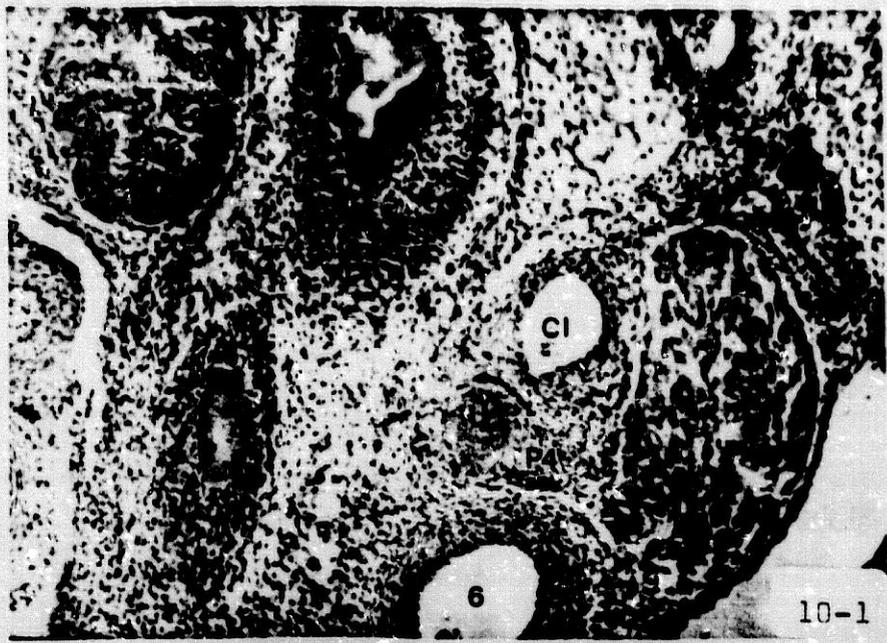
Embrión: 30 A.

Corte: 29-I-5.

CI: Arteria carótida común izquierda.

U: Cuerpo último branquial.

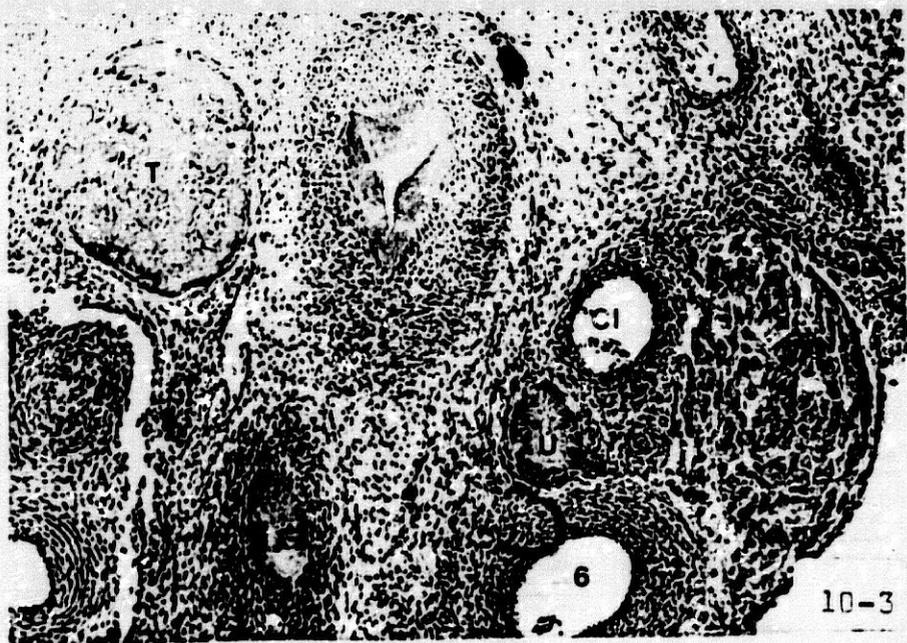
6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



10-1



10-2



10-3

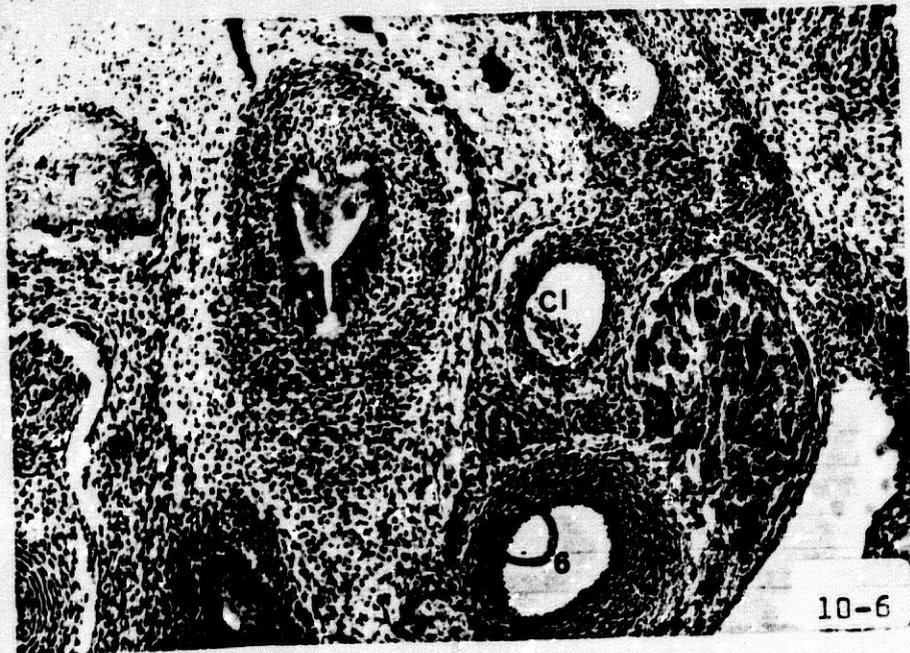
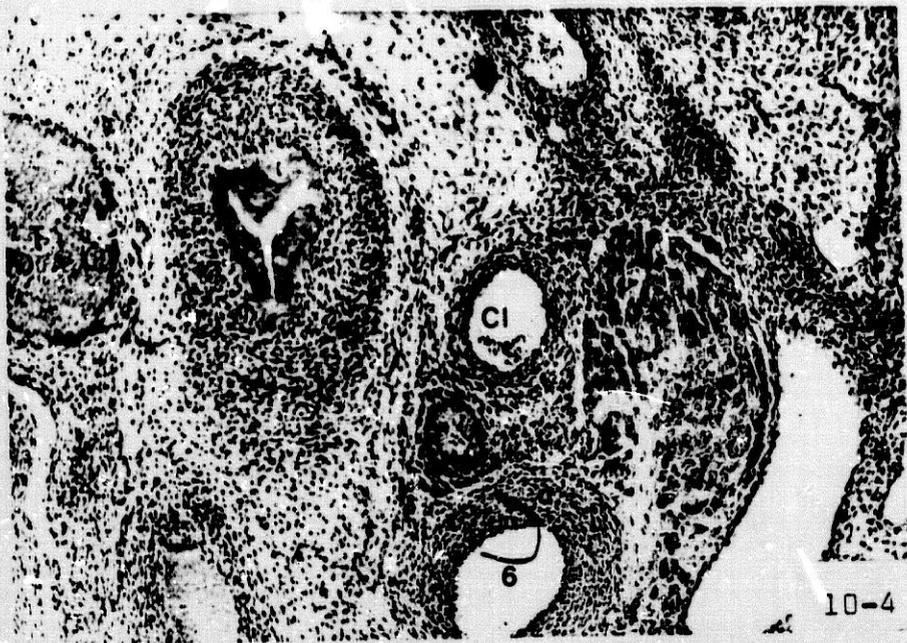


Figura 10-4

Embrión: 30 A.

Corte: 29-I-3.

CI: Arteria carótida común izquierda.

T: Glándula tiroides.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-5

Embrión: 30 A.

Corte: 29-I-2.

CI: Arteria carótida común izquierda.

U: Cuerpo último branquial.

T: Glándula tiroides.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-6

Embrión: 30 A.

Corte: 30-II-7.

CI: Arteria carótida común izquierda.

T: Glándula tiroides.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-7

Embrión: 30 A.

Corte: 31-I-4.

P3: Paratiroides III.

CD: Arteria carótida común derecha.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-8

Embrión: 30 A.

Corte: 31-I-3.

P3: Paratiroides III.

CD: Arteria carótida común derecha.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-9

Embrión: 30 A.

Corte: 31-I-1.

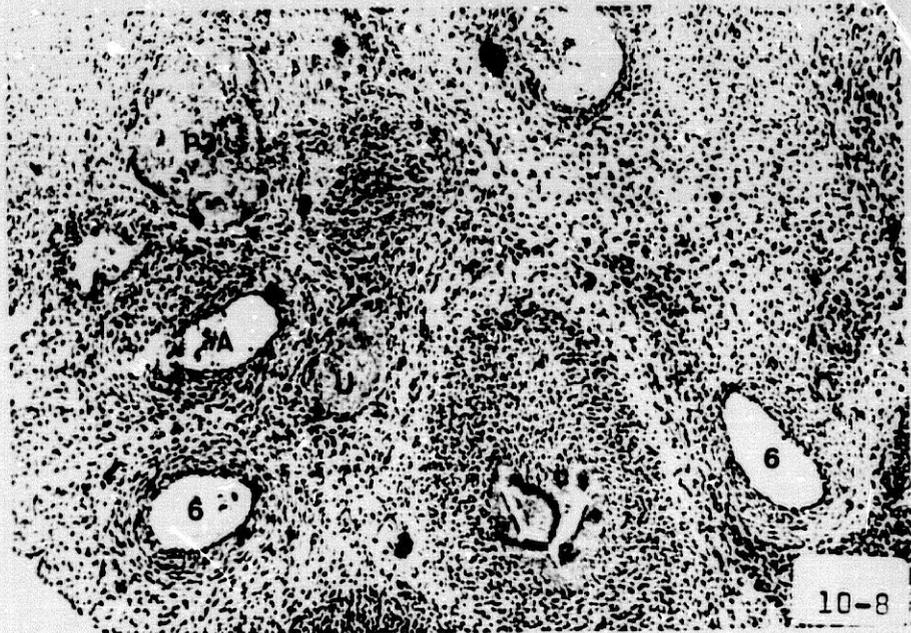
P3: Paratiroides III.

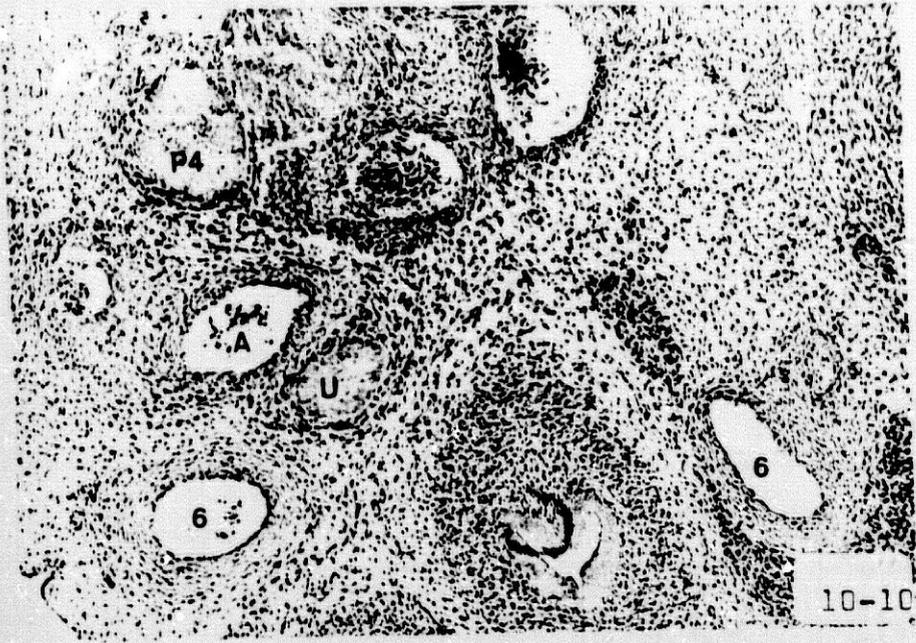
CD: Arteria carótida común derecha.

A: Arco aórtico.

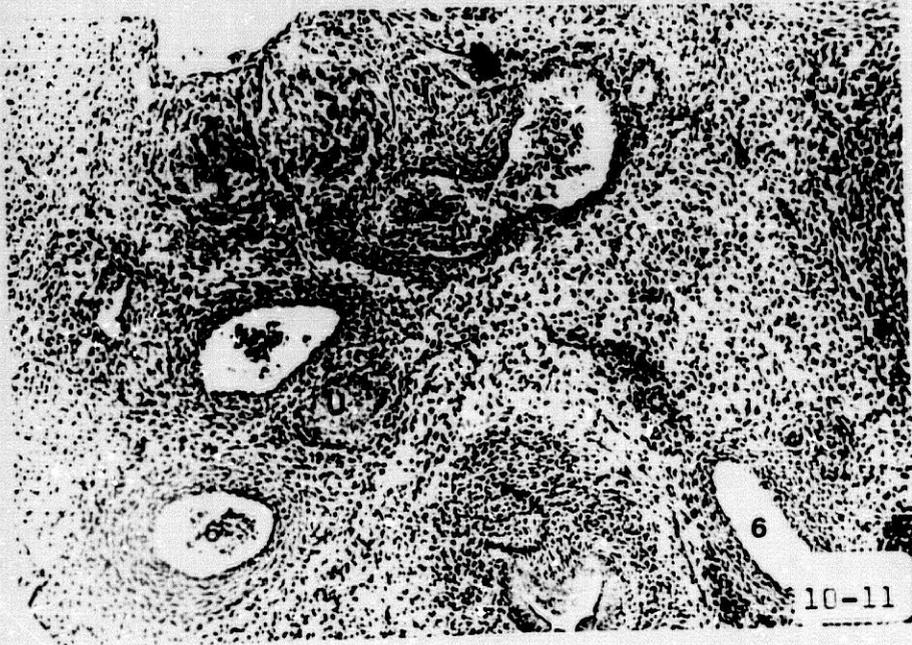
U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

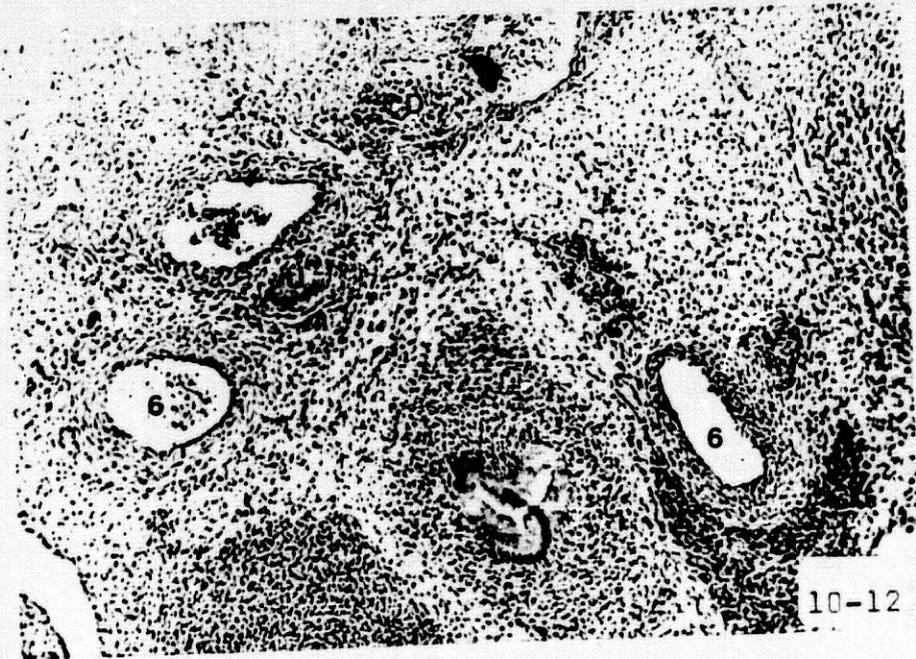




10-10



10-11



10-12

Figura 10-10

Embrión: 30 A.

Corte: 32-II-6

CD: Arteria carótida común derecha.

P4: Paratiroides IV.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-11

Embrión: 30 A.

Corte: 32-II-4.

CD: Arteria carótida común derecha.

P4: Paratiroides IV.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 10-12

Embrión: 30 A.

Corte: 32-II-3.

CD: Arteria carótida común derecha.

A: Arco aórtico.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -11-

Figura 11-1

Embrión: 31 C.

Corte: 37-I-4.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

P3: Paratiroides III.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 11-2

Embrión: 31 C.

Corte: 38-II-7.

CD: Arteria carótida común derecha.

P3: Paratiroides III.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 11-3

Embrión: 31 C.

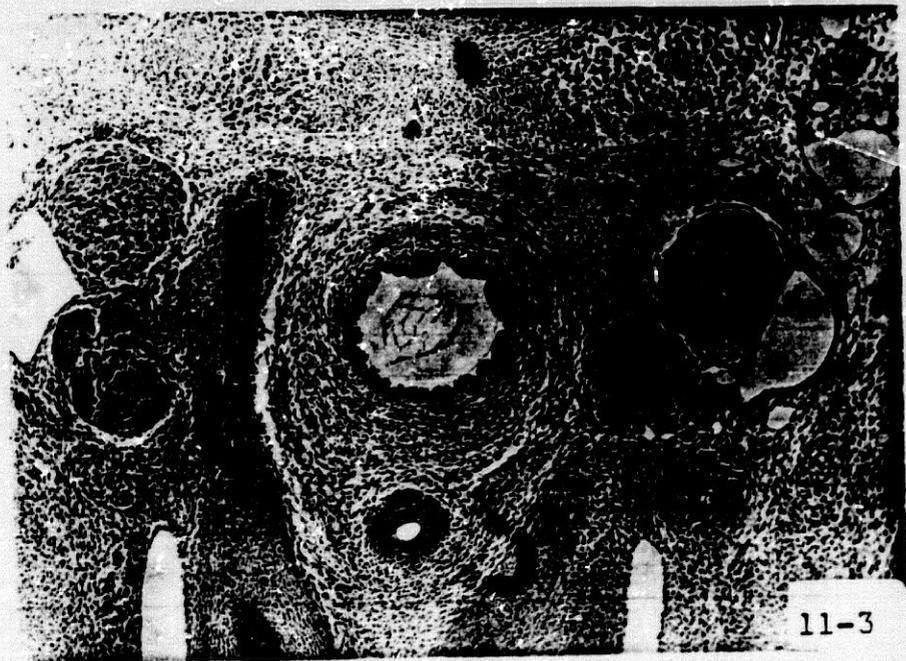
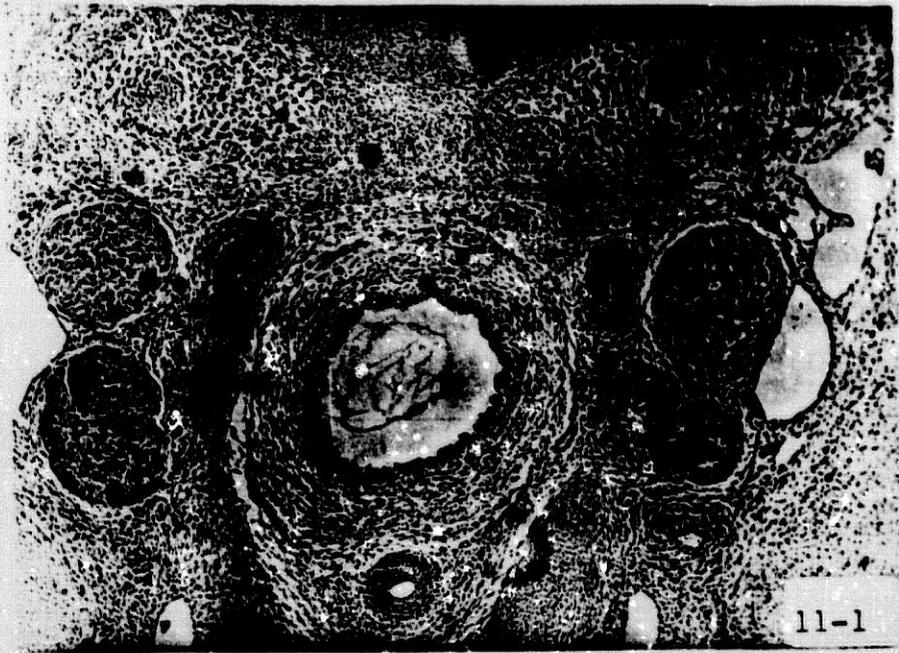
Corte: 38-II-6.

CD: Arteria carótida común derecha.

P3: Paratiroides III.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.



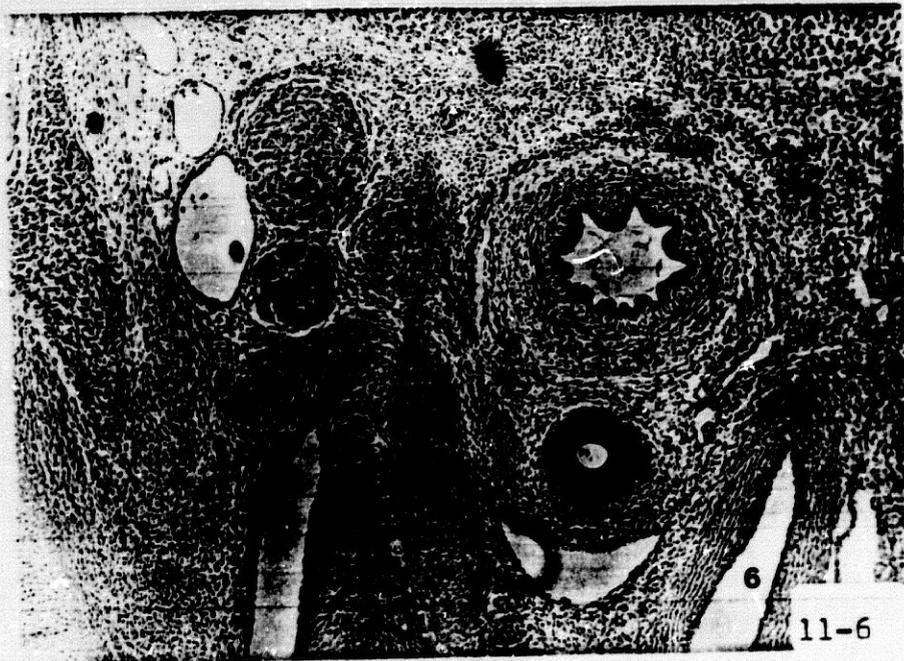
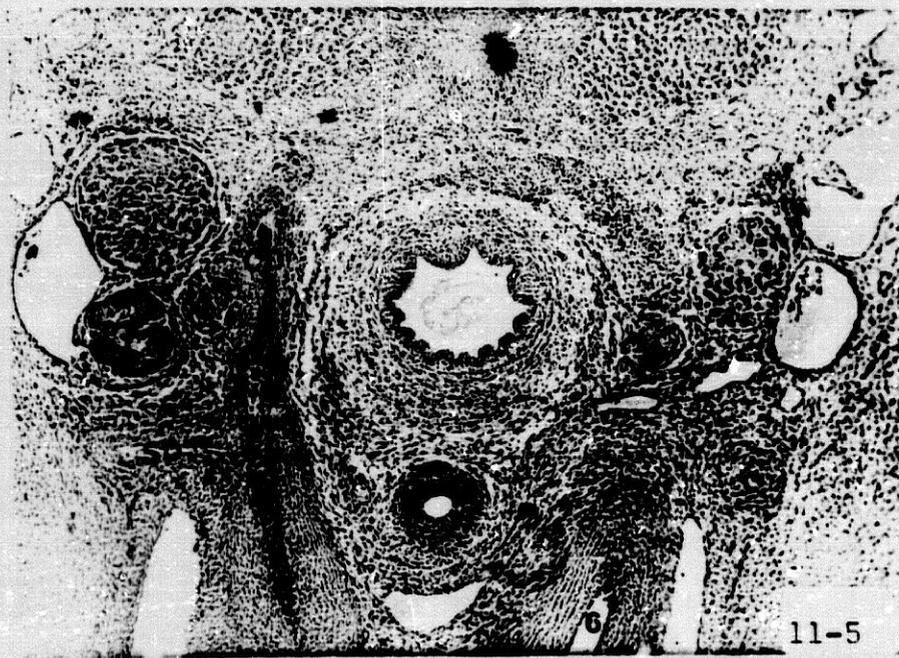
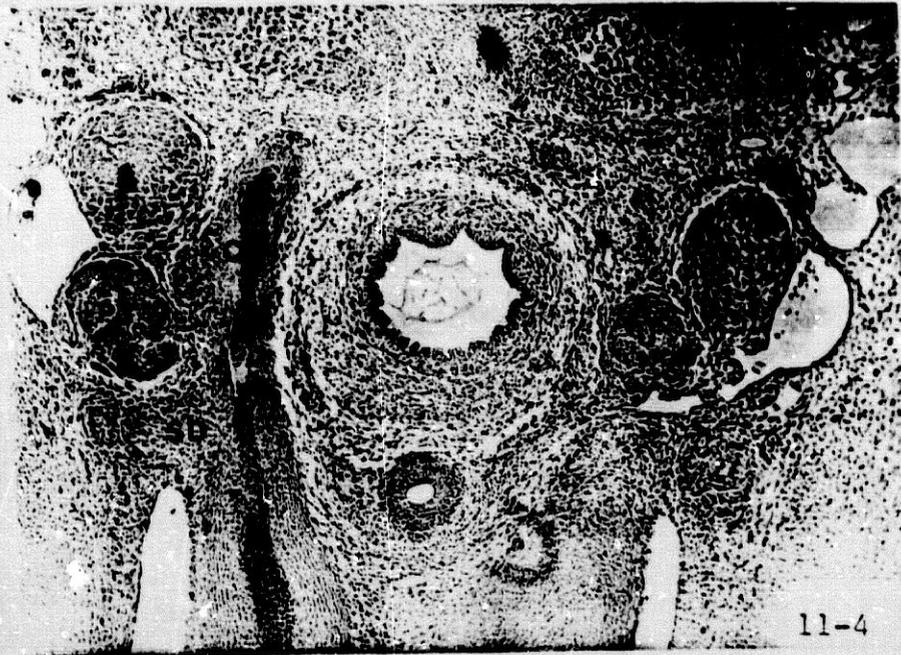


Figura 11-4

Embrión: 31 C.

Corte: 38-II-4.

CD: Arteria carótida común derecha.

SD: Arteria subclavia derecha.

P3: Paratiroides III.

U: Cuerpo último branquial.

Figura 11-5

Embrión: 31 C.

Corte: 38-I-7.

CD: Arteria carótida común derecha.

SD: Arteria subclavia derecha.

P3: Paratiroides III.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 11-6

Embrión: 31 C.

Corte: 38-I-1.

CD: Arteria carótida común derecha.

P4: Paratiroides IV.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 11-7

Embrión: 31 C.

Corte: 39-II-7.

CD: Arteria carótida común derecha.

P4: Paratiroides IV.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 11-8

Embrión: 31 C.

Corte: 39-II-2.

P4: Paratiroides IV.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 11-9

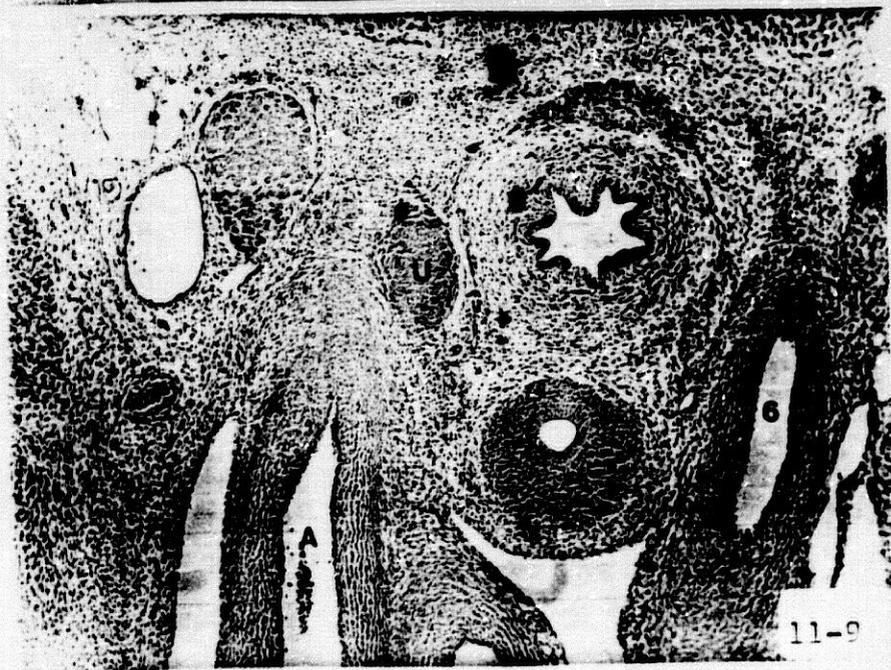
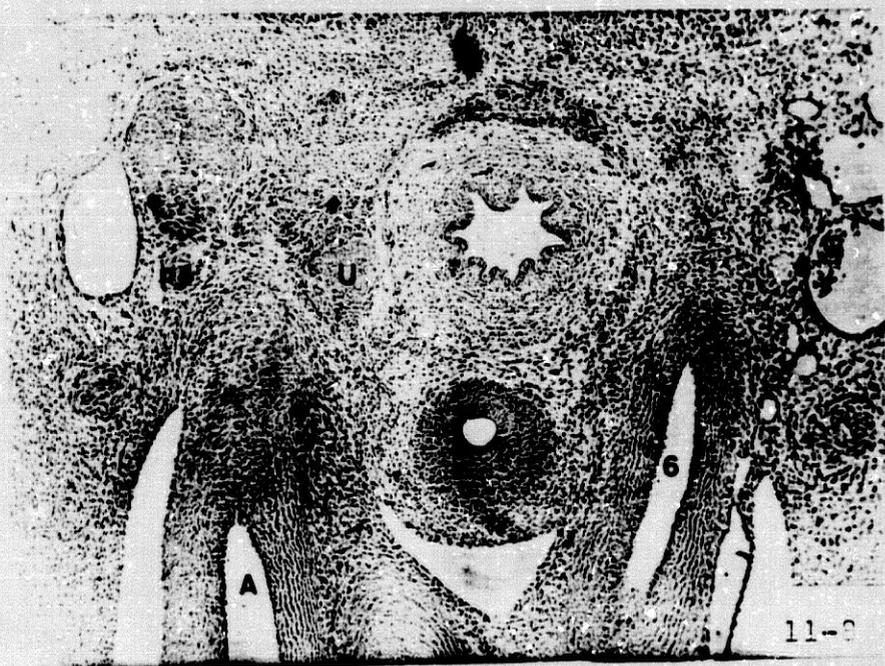
Embrión: 31 C.

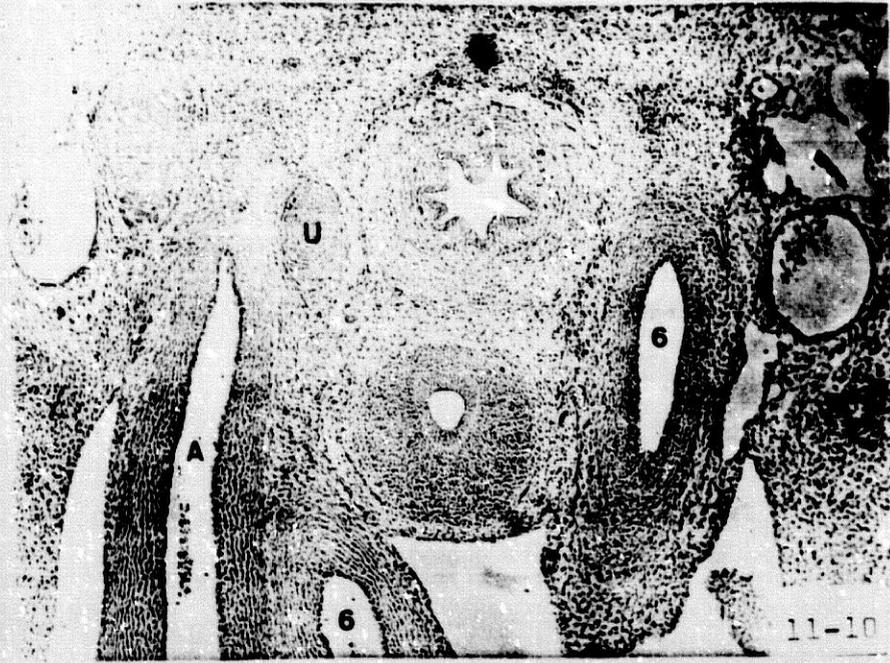
Corte: 39-I-5.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

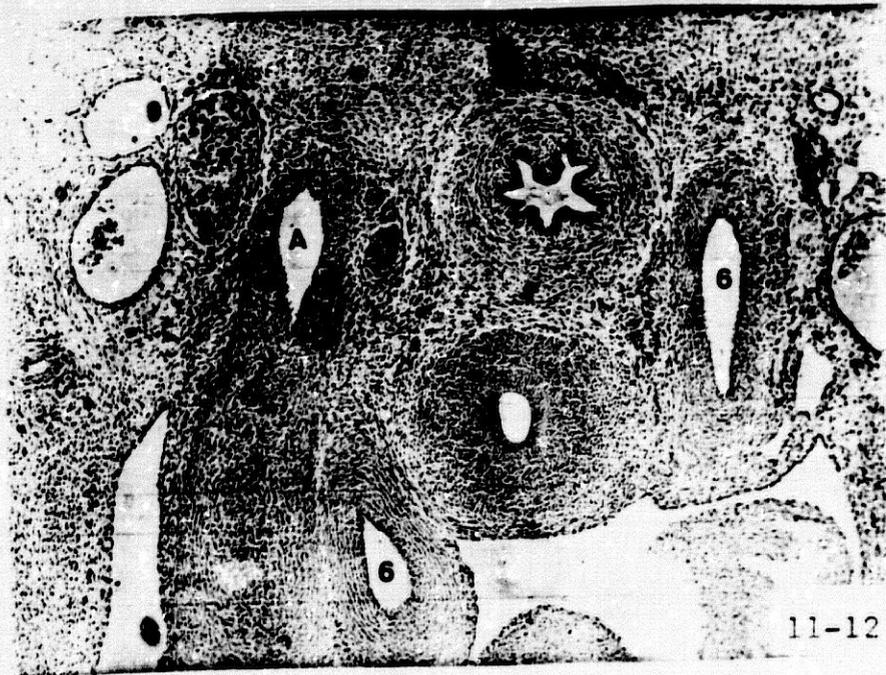




11-10



11-11



11-12

Figura 11-10

Embrión: 31 C.

Corte: 40-II-7.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 11-11

Embrión: 31 C.

Corte: 40-II-5.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 11-12

Embrión: 31 C.

Corte: 40-II-2.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -12-

Figura 12-1

Embrión: 32 A.

Corte: 41-II-6.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 12-2

Embrión: 32 A.

Corte: 41-II-4.

U: Cuerpo último branquial.

CI: Arteria carótida común izquierda.

CD: Arteria carótida común derecha.

P4: Paratiroides IV.

Figura 12-3

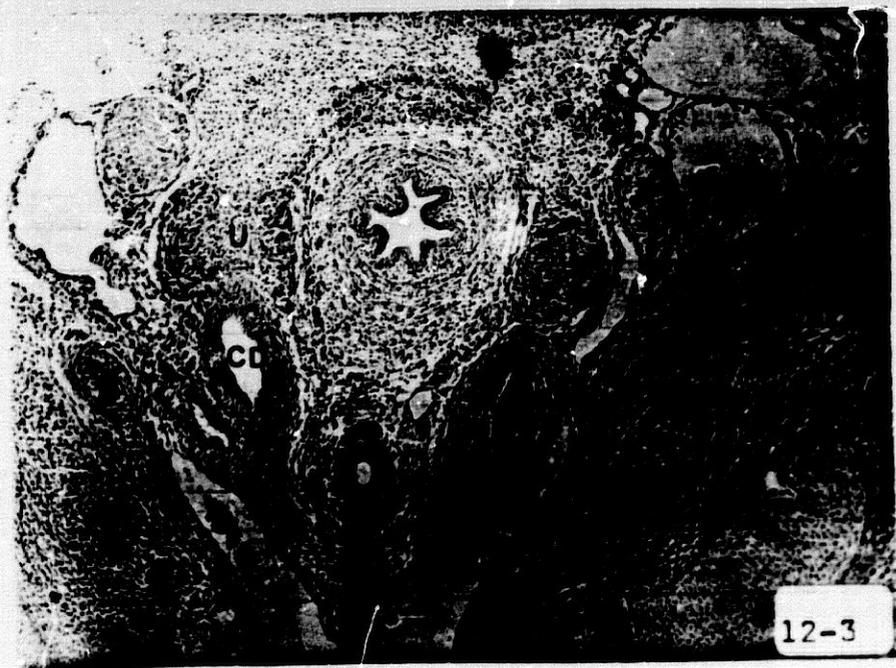
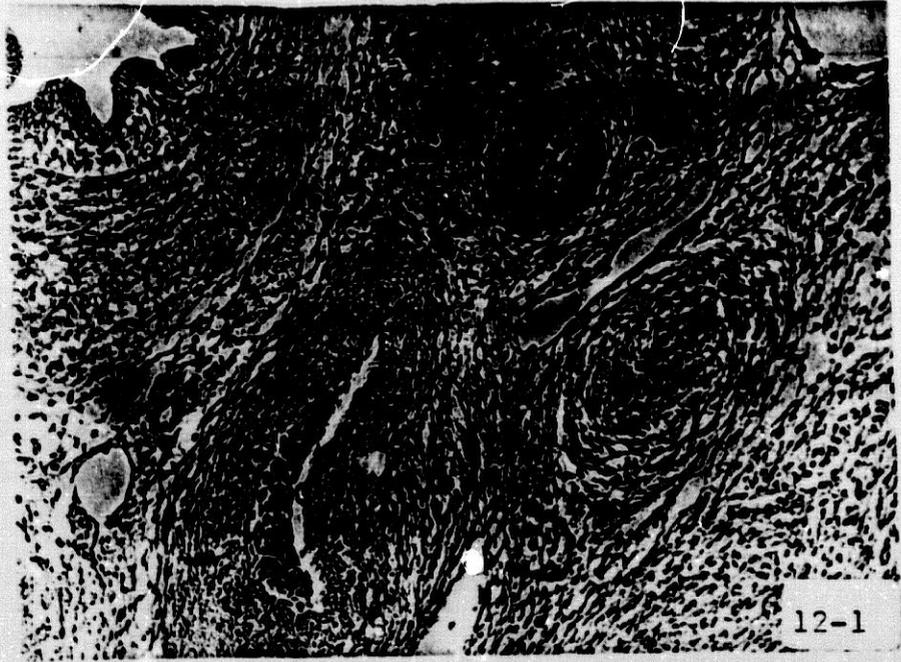
Embrión: 32 A.

Corte: 41-II-3.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.



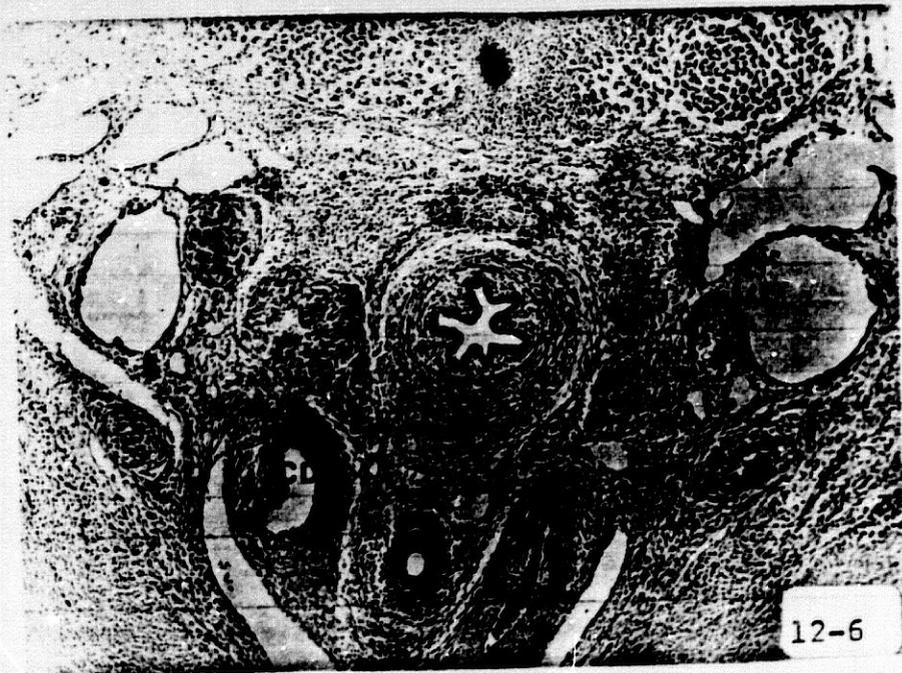
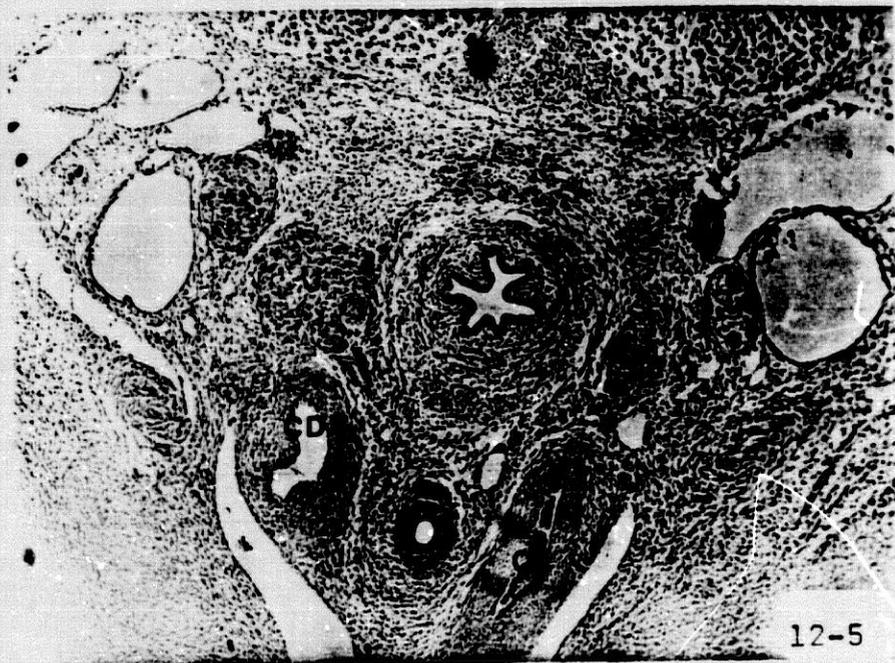


Figura 12-4

Embrión: 32 A.

Corte: 41-I-6.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

SD: Arteria suoclavia derecha.

Figura 12-5

Embrión: 32 A.

Corte: 41-I-4.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 12-6

Embrión: 32 A.

Corte: 41-I-3.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 12-7

Embrión: 32 A.

Corte: 41-1-2.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 12-8

Embrión: 32 A.

Corte: 42-II-5.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 12-9

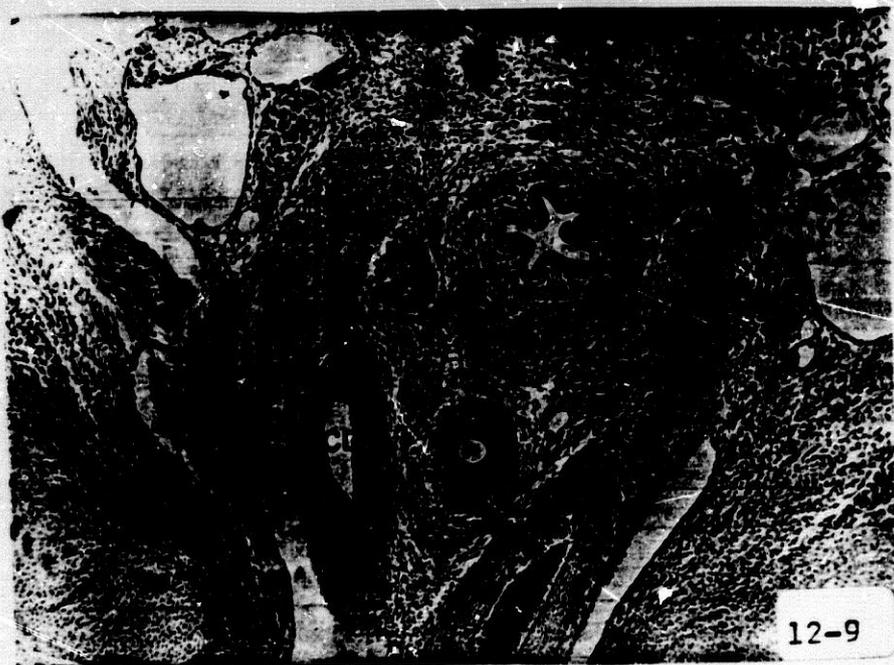
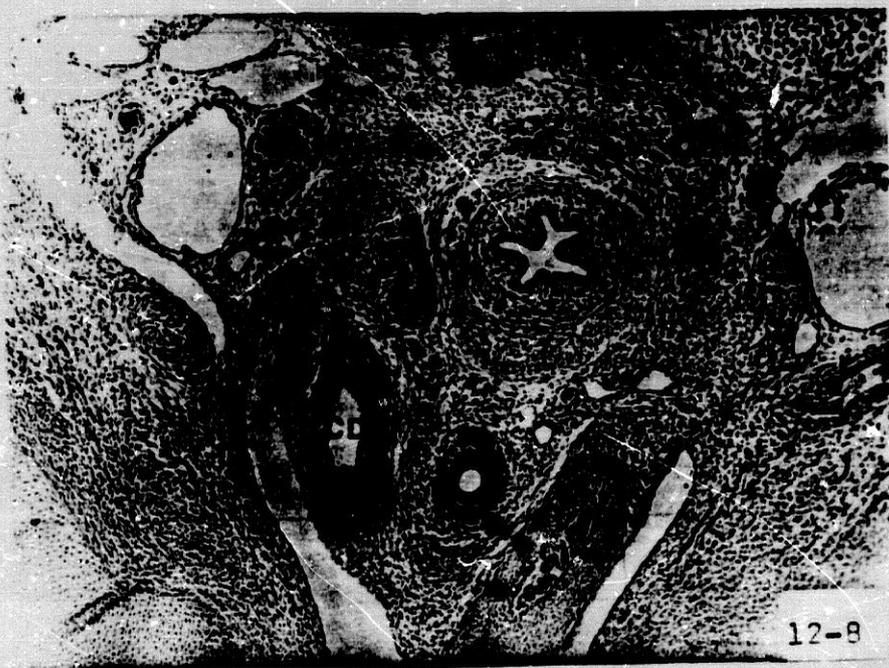
Embrión: 32 A.

Corte: 42-I-5.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.





12-10



12-11

Figura 12-10

Embrión: 32 A.

Corte: 42-I-3.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 12-11

Embrión: 32 A.

Corte: 42-I-1.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -13-

Figura 13-1

Embrión: 33 A.

Corte: 39-II-3.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

P3: Paratiroides III.

P4: Paratiroides IV.

Figura 13-2

Embrión: 33 A.

Corte: 39-I-5.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

P4: Paratiroides IV.

Figura 13-3

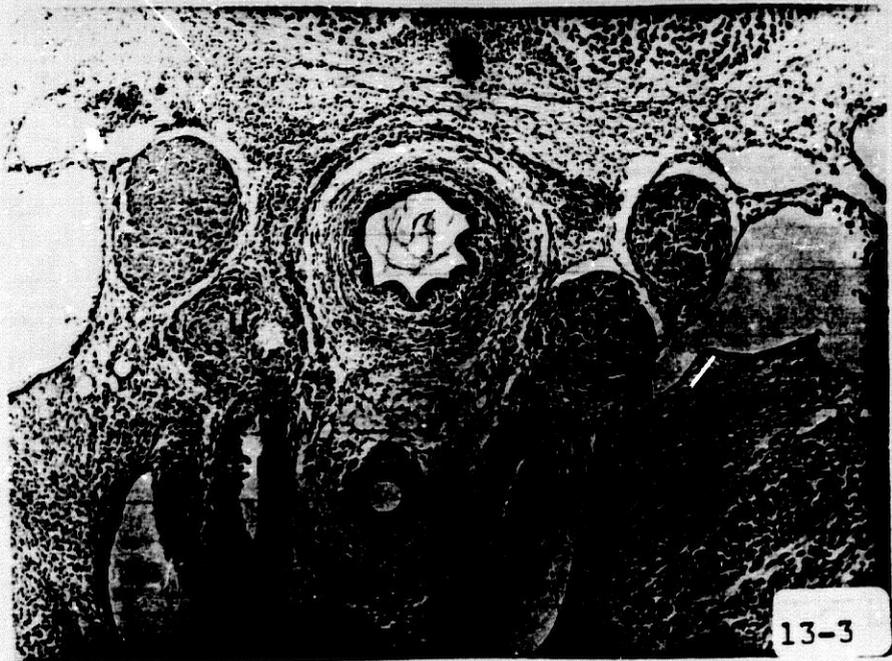
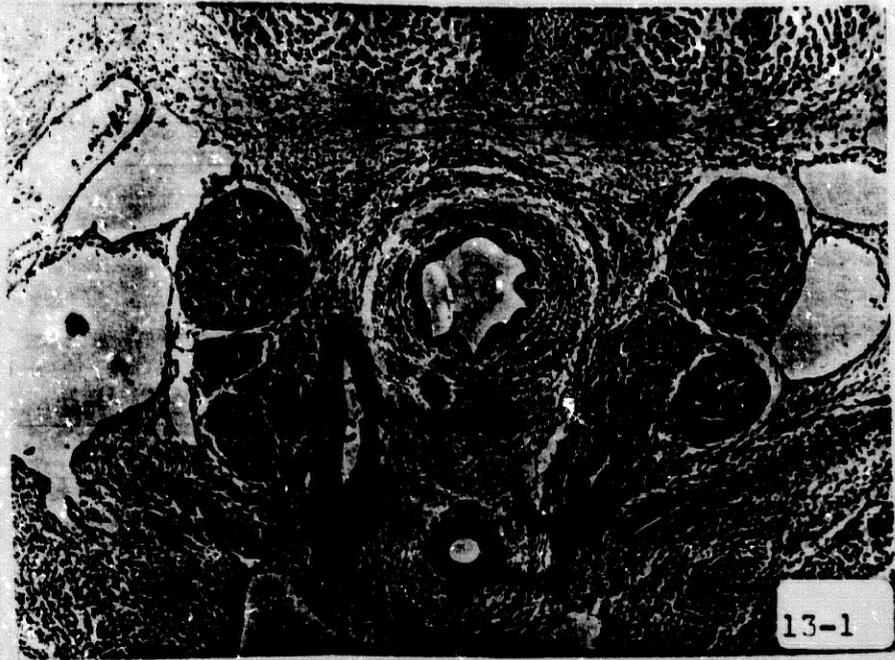
Embrión: 33 A.

Corte: 39-I-1.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.



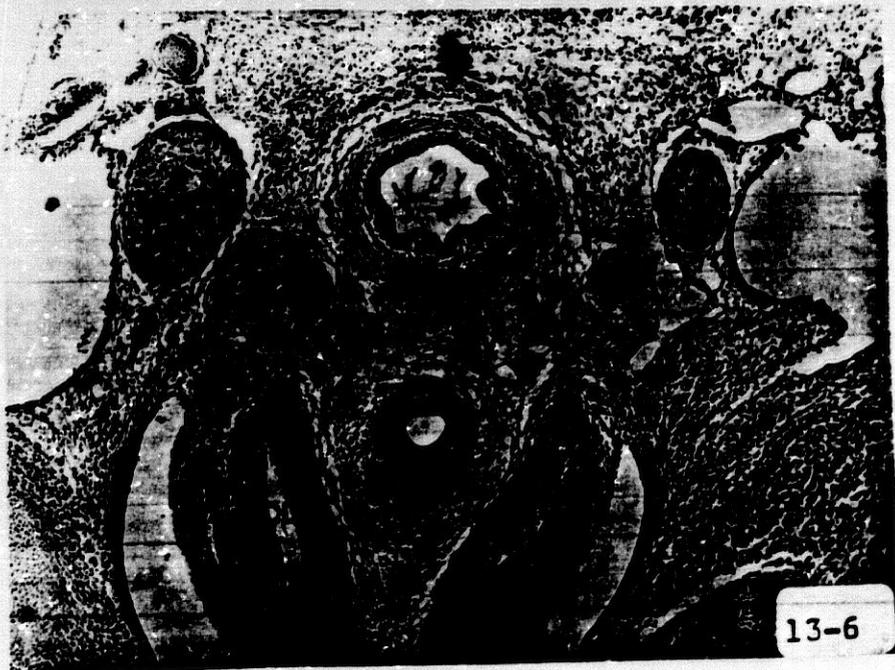
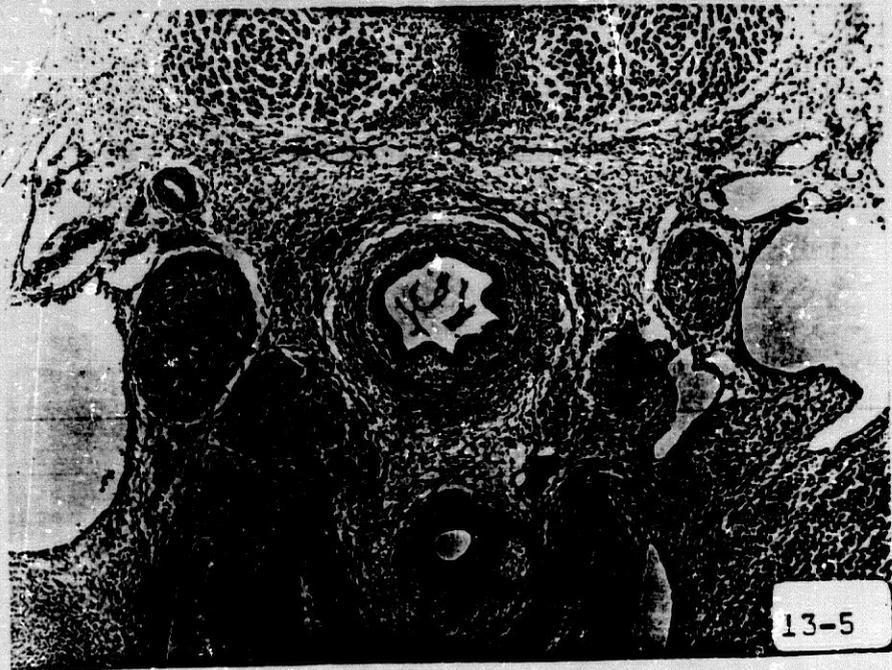
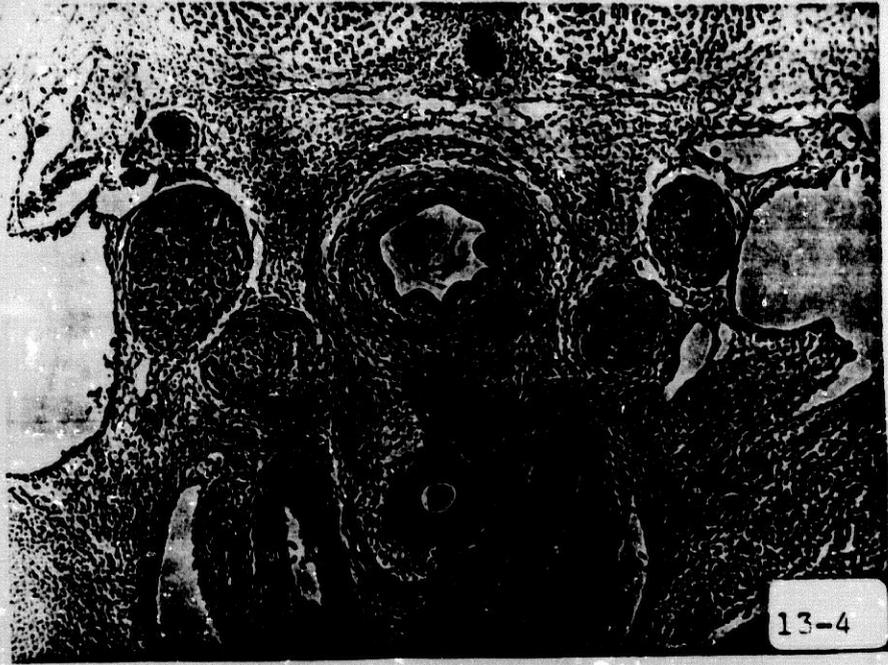


Figura 13-4

Embrión: 33 A.

Corte: 40-II-3.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 13-5

Embrión: 33 A.

Corte: 40-II-1.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 13-6

Embrión: 33 A.

Corte: 40-I-6.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 13-7

Embrión: 33 A.

Corte: 40-I-1.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

CI: Arteria carótida común izquierda.

Figura 13-8

Embrión: 33 A.

Corte: 41-II-5.

U: Cuerpo último branquial.

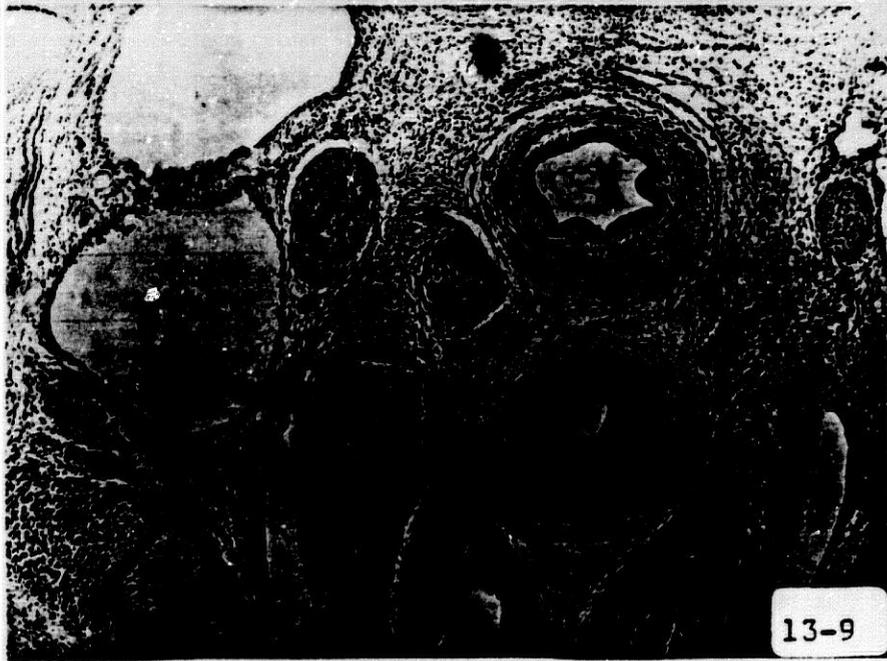
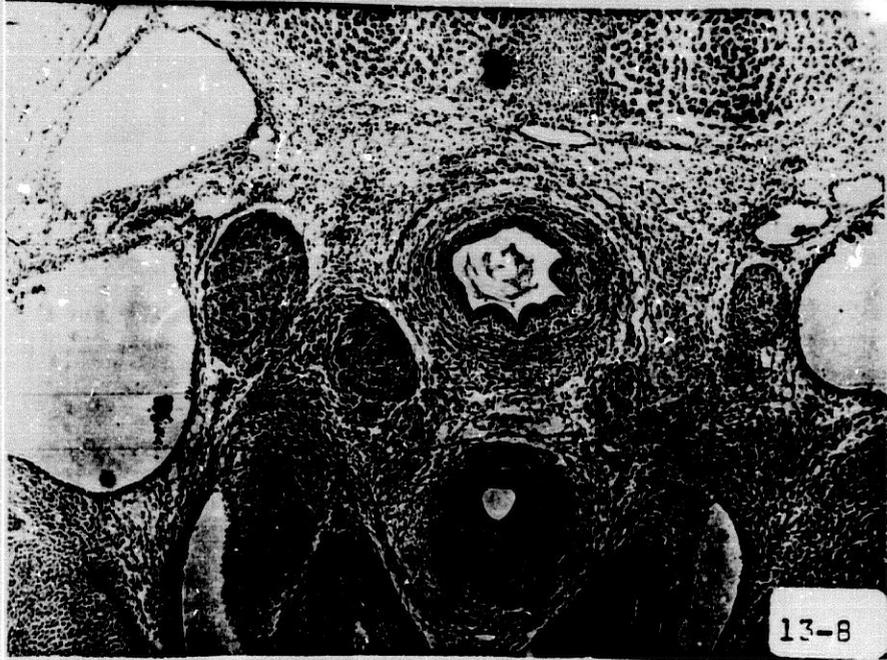
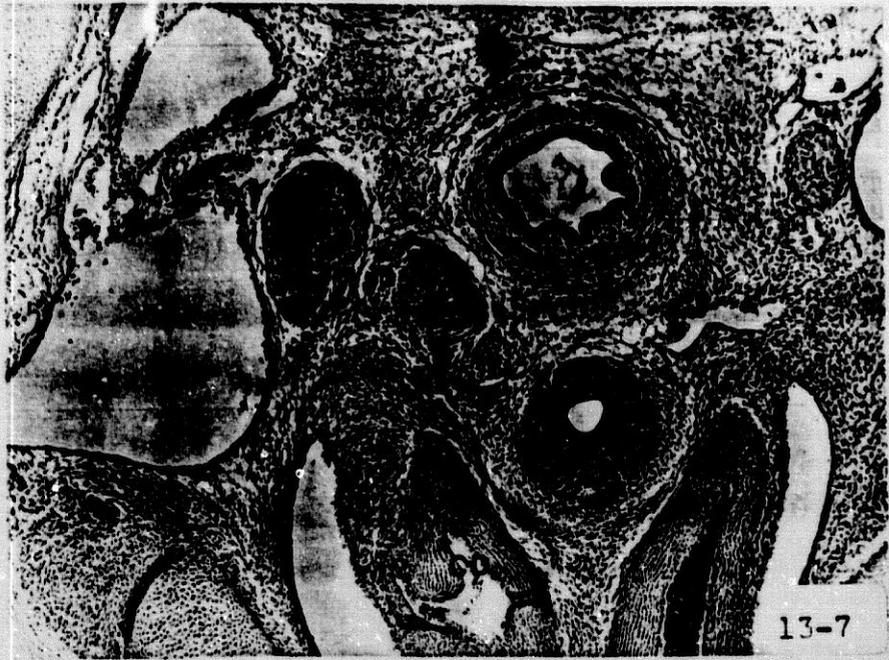
Figura 13-9

Embrión: 33 A.

Corte: 41-II-1.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.



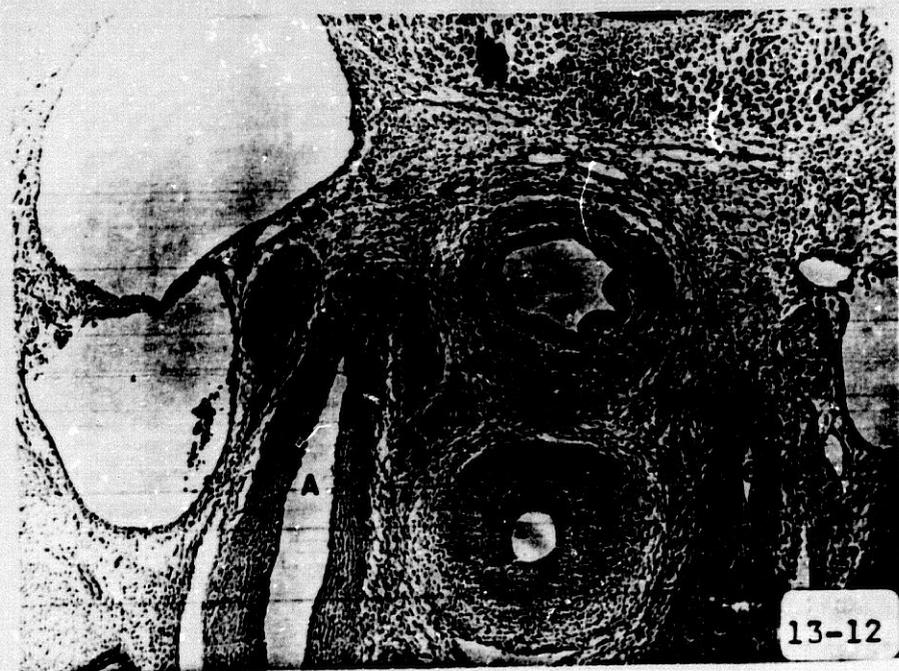
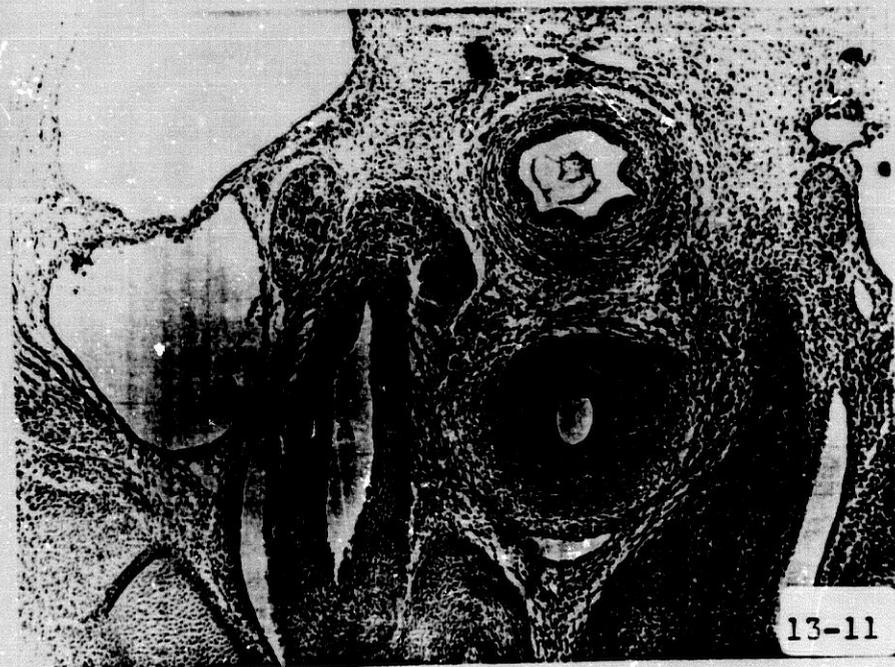
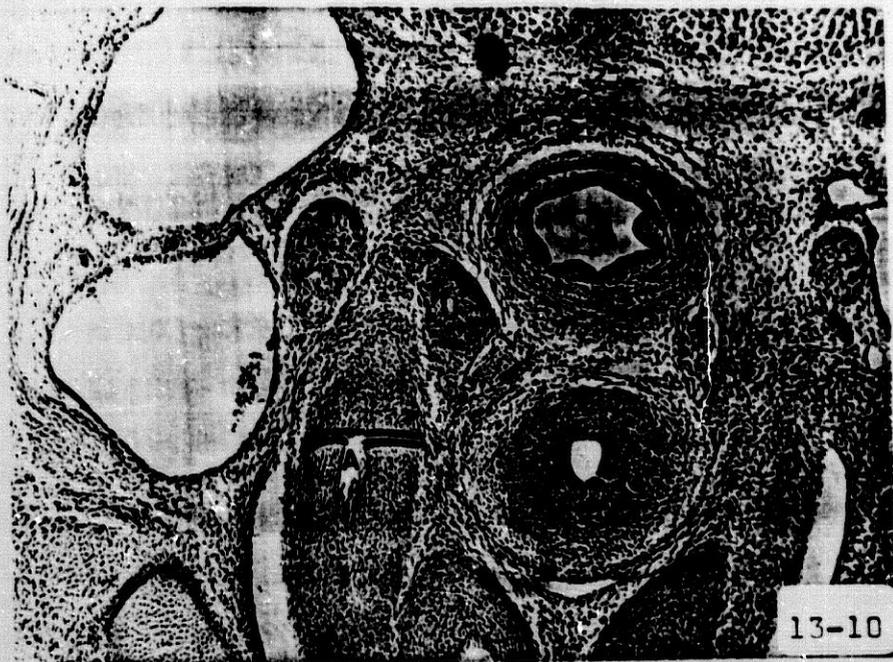


Figura 13-10

Embrión: 33 A.

Corte: 41-I-5.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

Figura 13-11

Embrión: 33 A.

Corte: 41-I-2.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 13-12

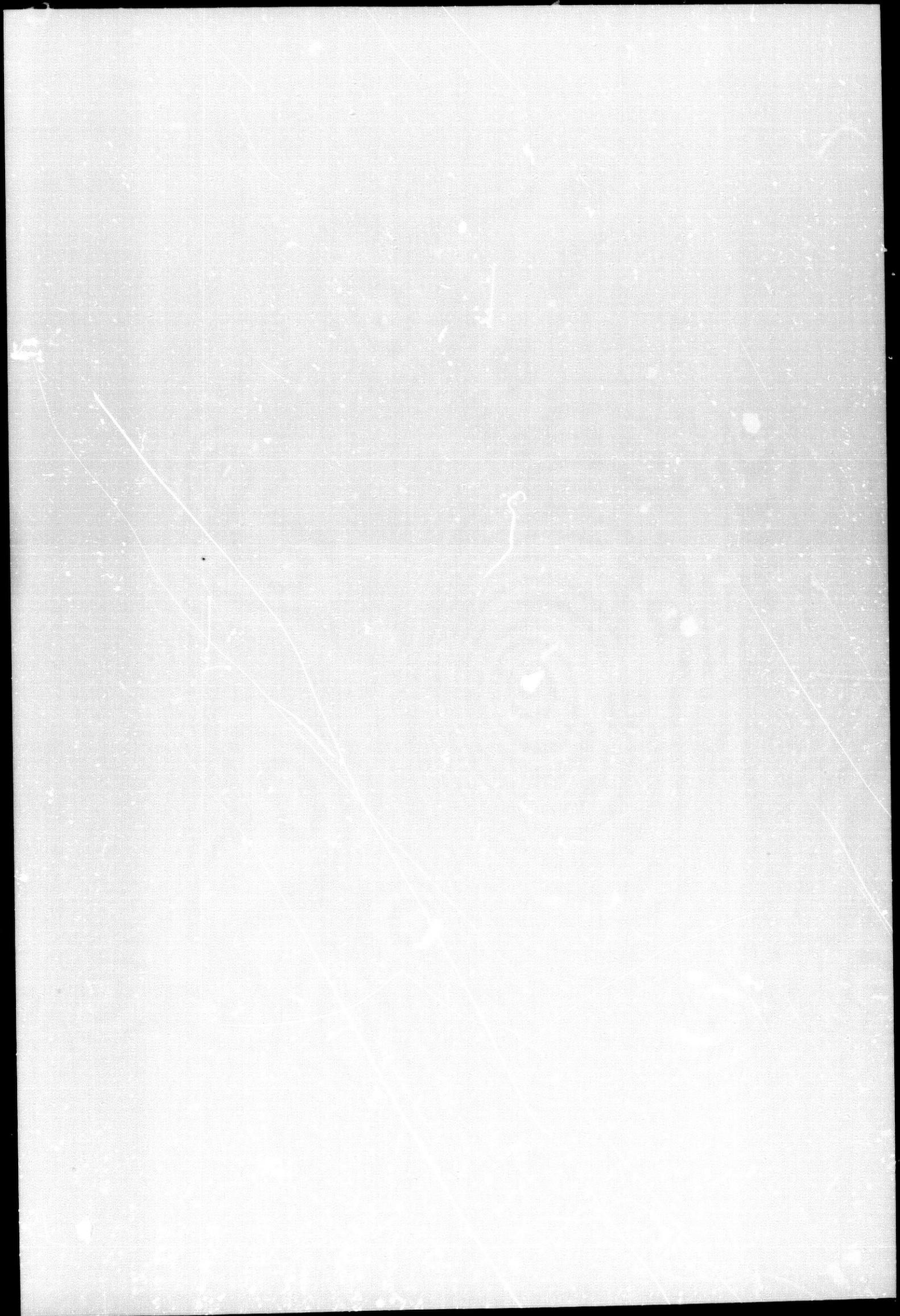
Embrión: 33 A.

Corte: 42-II-6.

U: Cuerpo último branquial.

A: Arco aórtico.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.



DESCRIPCION DE FIGURAS PROTOCOLO -14-

Figura 14-1

Embrión: 34 T.

Corte: 17-I-7.

T: Glándula tiroides.

CD: Arteria carótida común derecha.

U: Cuerpo último branquial.

P3: Paratiroides III.

P4: Paratiroides IV.

Figura 14-2

Embrión: 34 T.

Corte: 19-I-5.

T: Glándula tiroides.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

SD: Arteria subclavia derecha.

P4: Paratiroides IV.

Figura 14-3

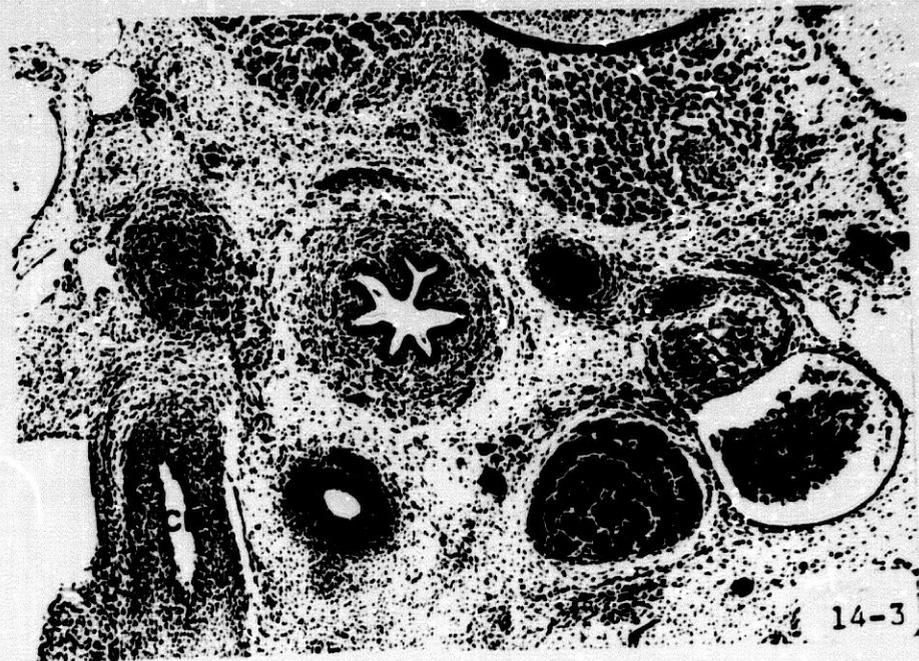
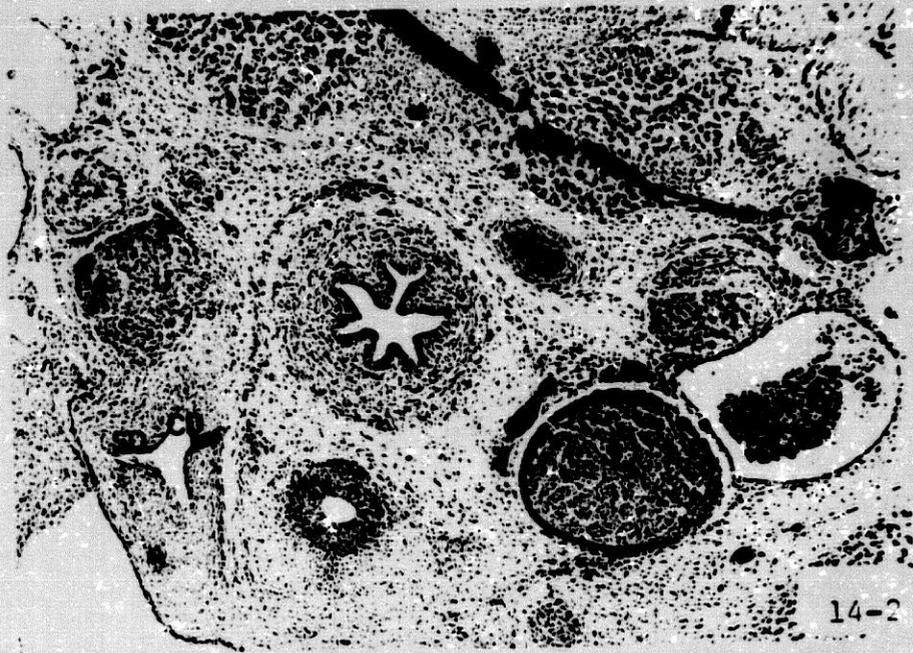
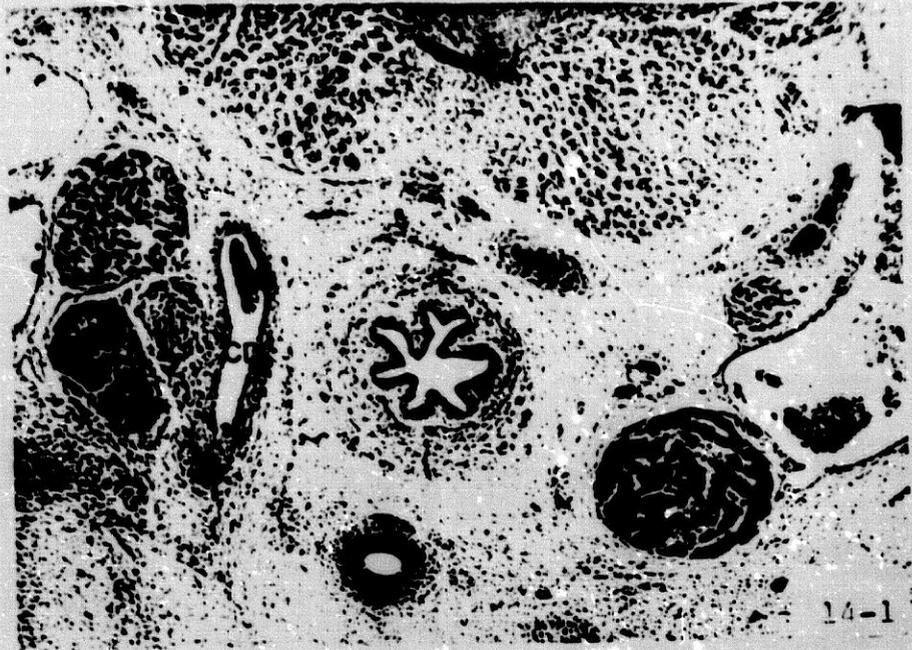
Embrión: 34 T.

Corte: 20-I-1.

T: Glándula tiroides.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.



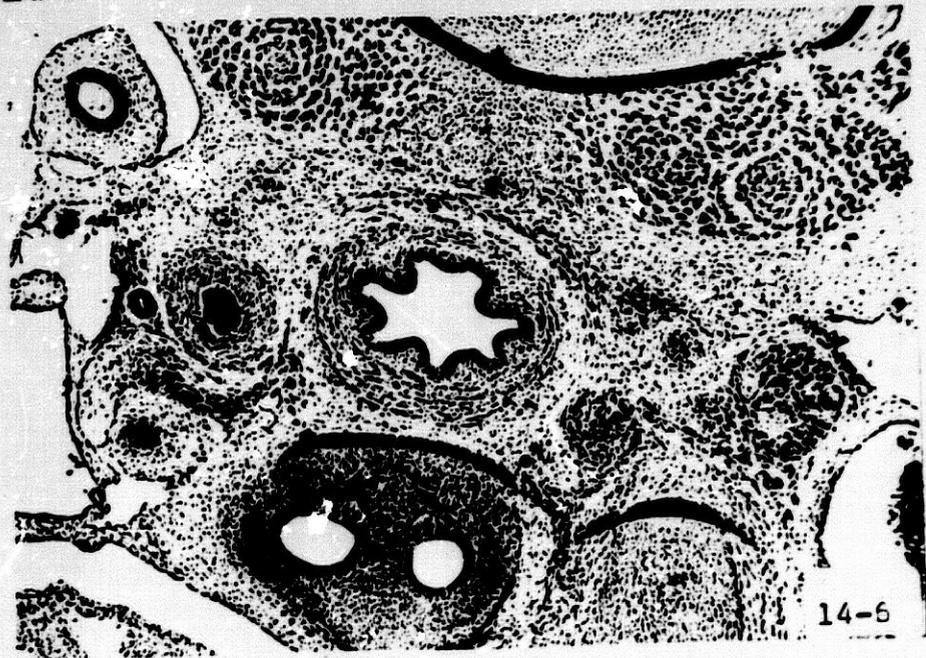
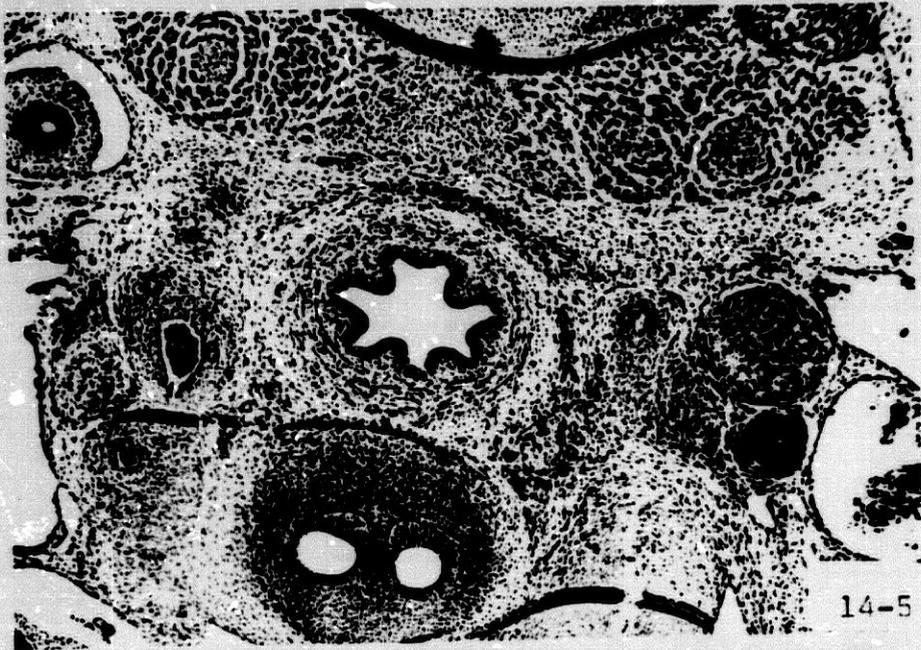
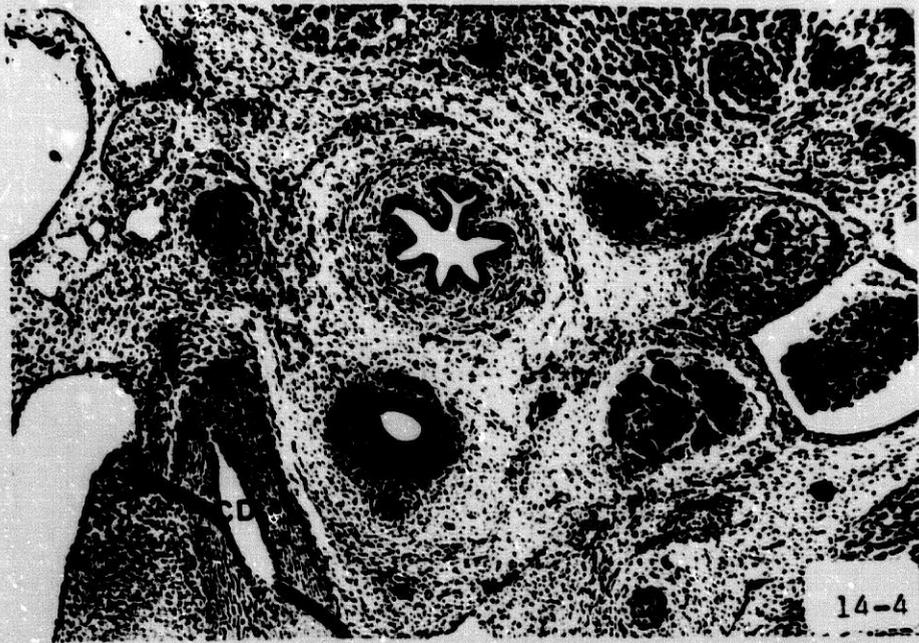


Figura 14-4

Embrión: 34 T.

Corte: 20-I-5.

U: Cuerpo último branquial.

CD: Arteria carótida común derecha.

P3: Paratiroides III.

Figura 14-5

Embrión: 34 T.

Corte: 26-I-1.

U: Cuerpo último branquial.

P4: Paratiroides IV.

P: Arteria pulmonar derecha.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 14-6

Embrión: 34 T.

Corte: 27-I-2.

U: Cuerpo último branquial.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 14-7

Embrión: 34 T.

Corte: 28-I-4.

U: Cuerpo último branquial.

CI: Arteria carótida común izquierda.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 14-8

Embrión: 34 T.

Corte: 29-I-4.

U: Cuerpo último branquial.

CI: Arteria carótida común izquierda.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

Figura 14-9

Embrión: 34 T.

Corte: 29-I-7.

U: Cuerpo último branquial.

CI: Arteria carótida común izquierda.

6: Sexto arco arterial aórtico branquial.

