

EMBRIOLOGIA

LE GONADI

Gli organi deputati alla produzione dei gameti sono le gonadi: femminili o **ovari** e maschili o **testicoli**

Le gonadi nei vertebrati compaiono in uno stadio di sviluppo embrionale piuttosto avanzato. I primordi dei tessuti gonadici: **le creste genitali**

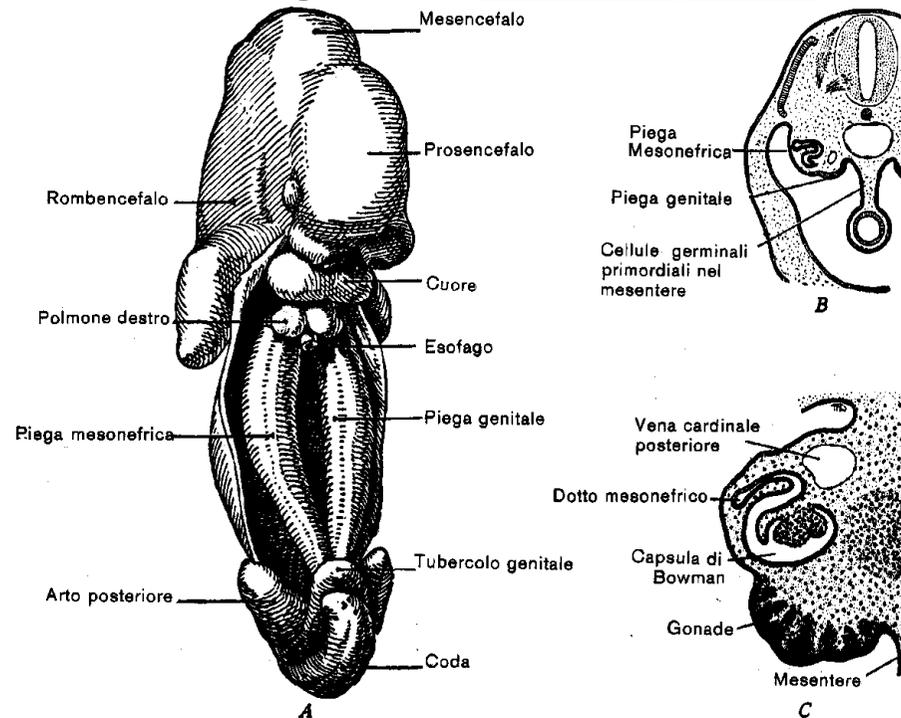


Figura 284. A, Embrione umano di 9 mm di cui è stata asportata la parete ventrale con l'apparato digerente, per mostrare le pieghe genitali e il rene (pieghe mesonefriche) che sporgono nella cavità celomatica (aperta). B, Sezione trasversale di un embrione di uno stadio precedente (7 mm); in C, sezione di uno stadio leggermente più avanzato (10 mm). In quest'ultimo i cordoni sessuali primari si stanno formando nella gonade indifferenziata; nei tubuli renali si vanno differenziando capsule e glomeruli. (Da Arey).

L'epitelio germinativo, l'elemento strutturale più importante della gonade.
 Il mesenchima sottostante darà origine al tessuto interstiziale della gonade.
 Prima della fine del periodo indifferenziato le gonadi diventano strutture compatte.

Le cellule germinali hanno origine extragonadica, derivano da tessuti endodermici (parete intestinale).
 Giungono all'epitelio celomatico che riveste le gonadi o attraverso movimenti ameboidi o attraverso il circolo sanguigno

Dall'epitelio germinativo che copre la superficie si formano come digitazioni: i cordoni sessuali primari che contengono le cellule germinali

Nella femmina degenerano i cordoni sessuali I, si formano i II dai quali si sviluppano le uova

Nei maschi i cordoni sessuali I si suddividono in numerose strutture cave

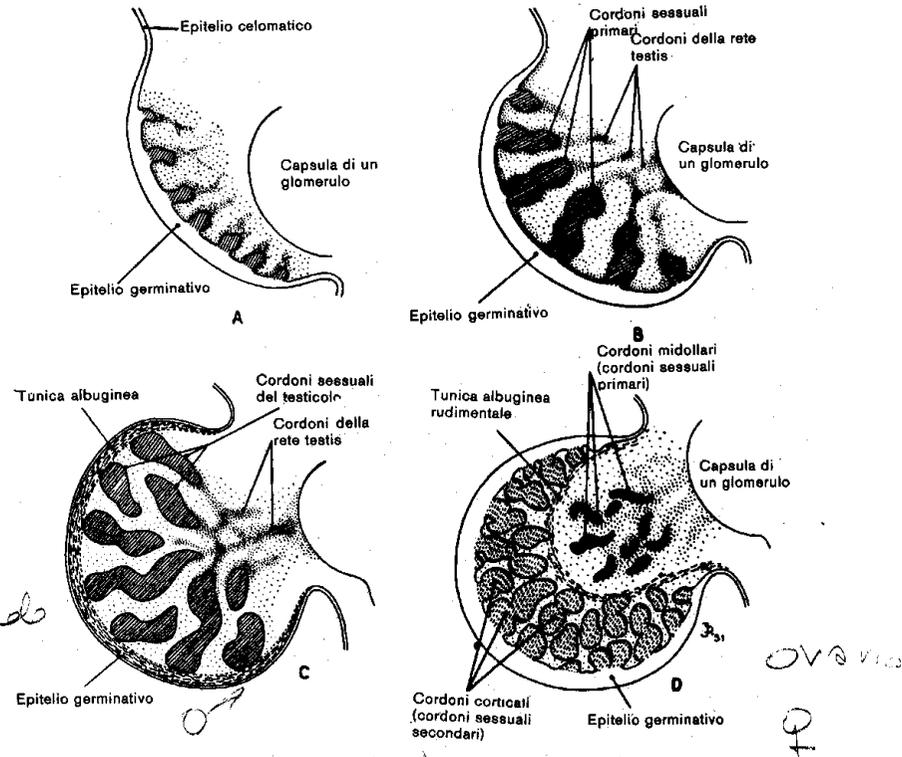
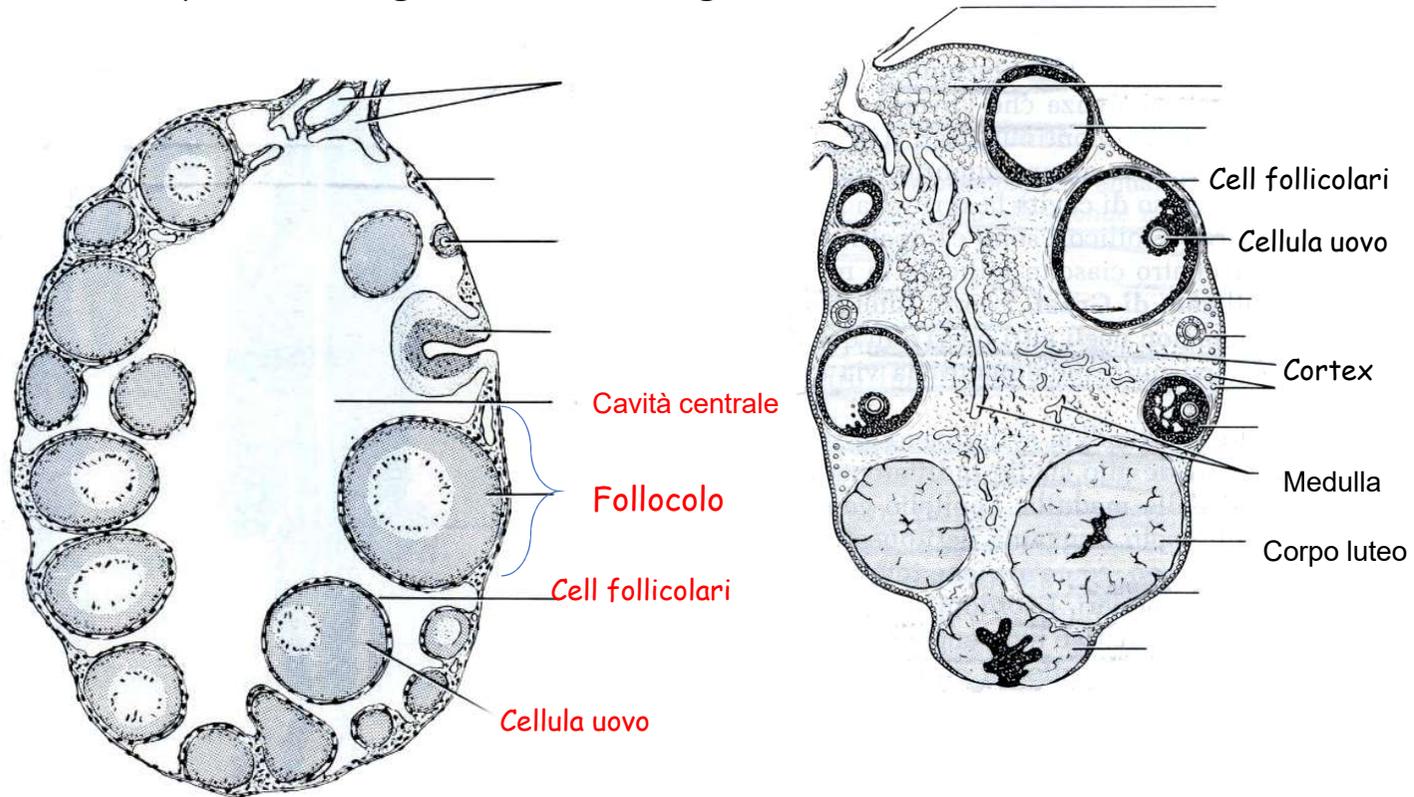


Figura 286. Sviluppo dell'ovario e del testicolo in un mammifero. A, Piega genitale, con i cordoni sessuali primari che iniziano ad accrescersi dall'epitelio germinativo verso l'interno; lo stadio è leggermente precedente a quello della Fig. 285. B, B, Gonade ancora nello stadio indifferenziato; i cordoni sessuali primari sono ben sviluppati e si stanno formando dei cordoni che daranno origine alla rete testis nel caso del differenziamento in testicolo. C, Sviluppo del testicolo; l'epitelio germinativo degenera ed è sostituito da una lamina che circonda il testicolo (albuginea); i tubuli testicolari e la rete si accrescono ulteriormente. D, Sviluppo dell'ovario, caratterizzato dalla riduzione dei cordoni sessuali primari e dei rudimenti della rete da un lato, e dall'altro dal grande accrescimento dei cordoni sessuali secondari nei quali si sviluppano le uova. (Da Burns, in Willier, Weiss e Hamburger, Analysis of Development).

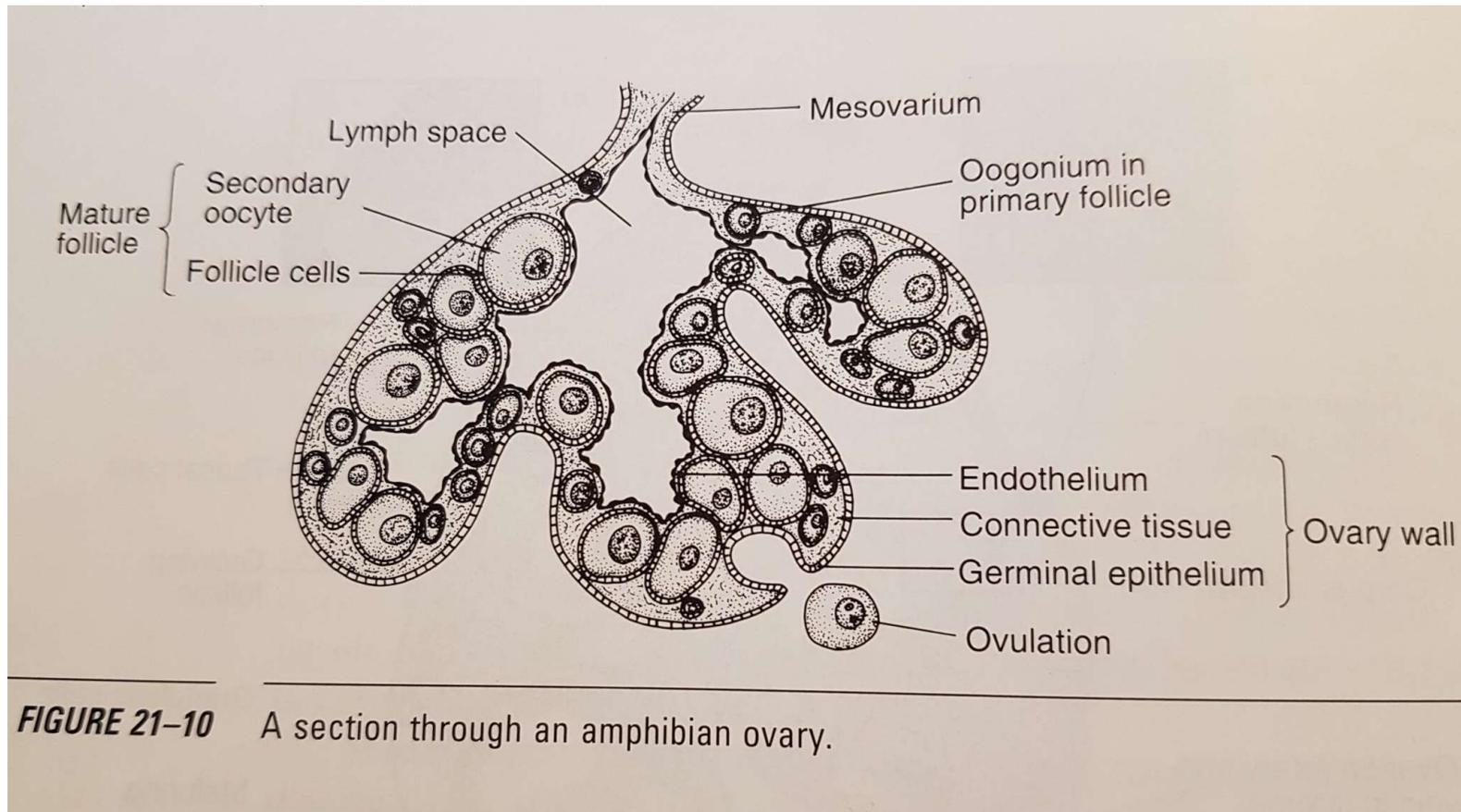
La gonade femminile: l'ovario

Le cellule principali contenute: **cellule uovo** prodotte attraverso l'ovogenesi e le **cellule follicolari** derivate dai cordoni sessuali primari. Cellula uovo circondata dalle cell. follicolari costituisce il **follicolo**. Cell. foll. forniscono nutrimento e producono gli ormoni estrogeni



Ovario cavo: con parete sottile e una cavità centrale ripiena di linfa (anfibi e rettili)

Ovario pieno: la parte centrale (la medulla) costituita da tessuto connettivo. Cellule uovo e follicoli costituiscono la corteccia



Follicolo di Graaf in mammiferi. È il follicolo maturo che scoppia e libera la cellula uovo (ovulazione). Nei mammiferi il follicolo persiste dopo l'espulsione (corpo luteo) e produce progesterone (prepara la mucosa uterina ad accogliere l'uovo)

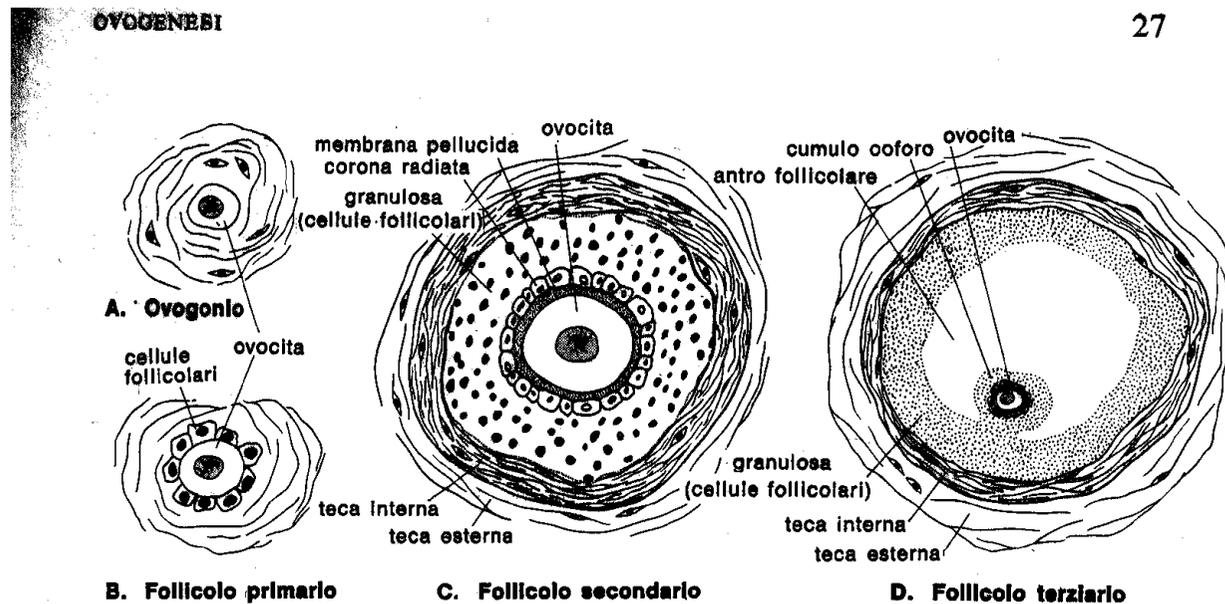
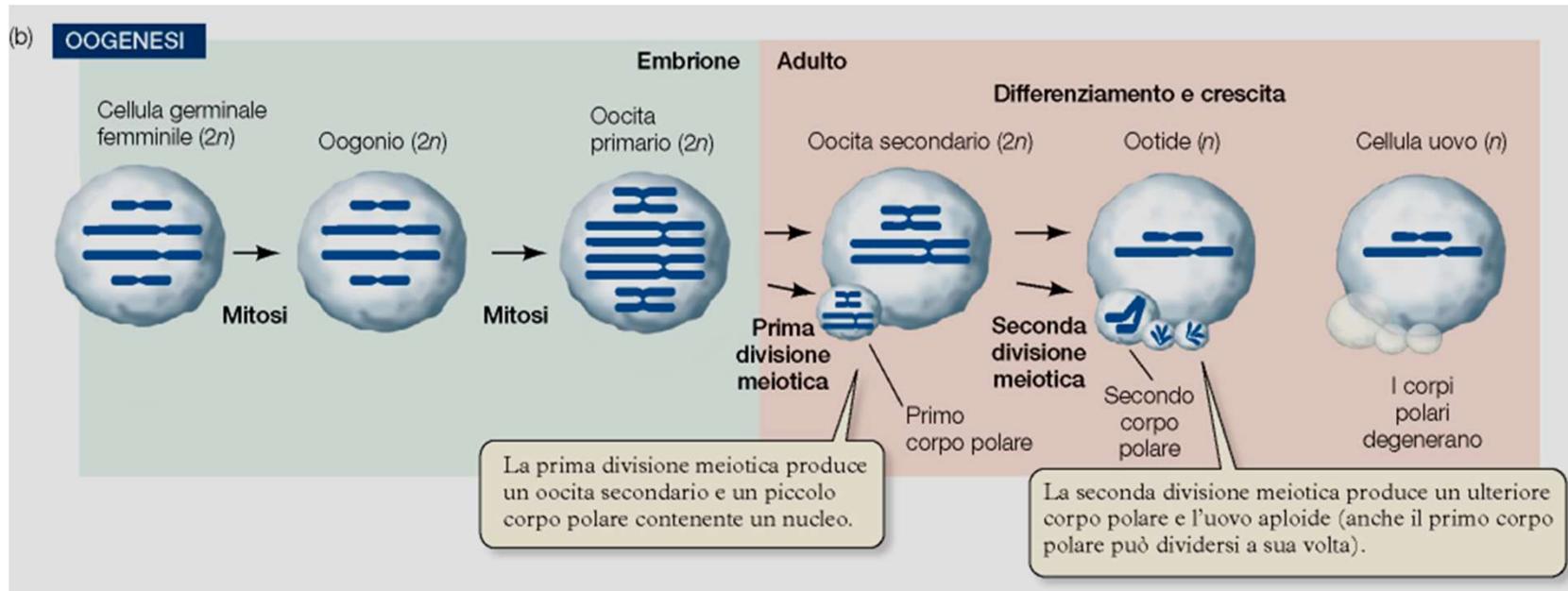


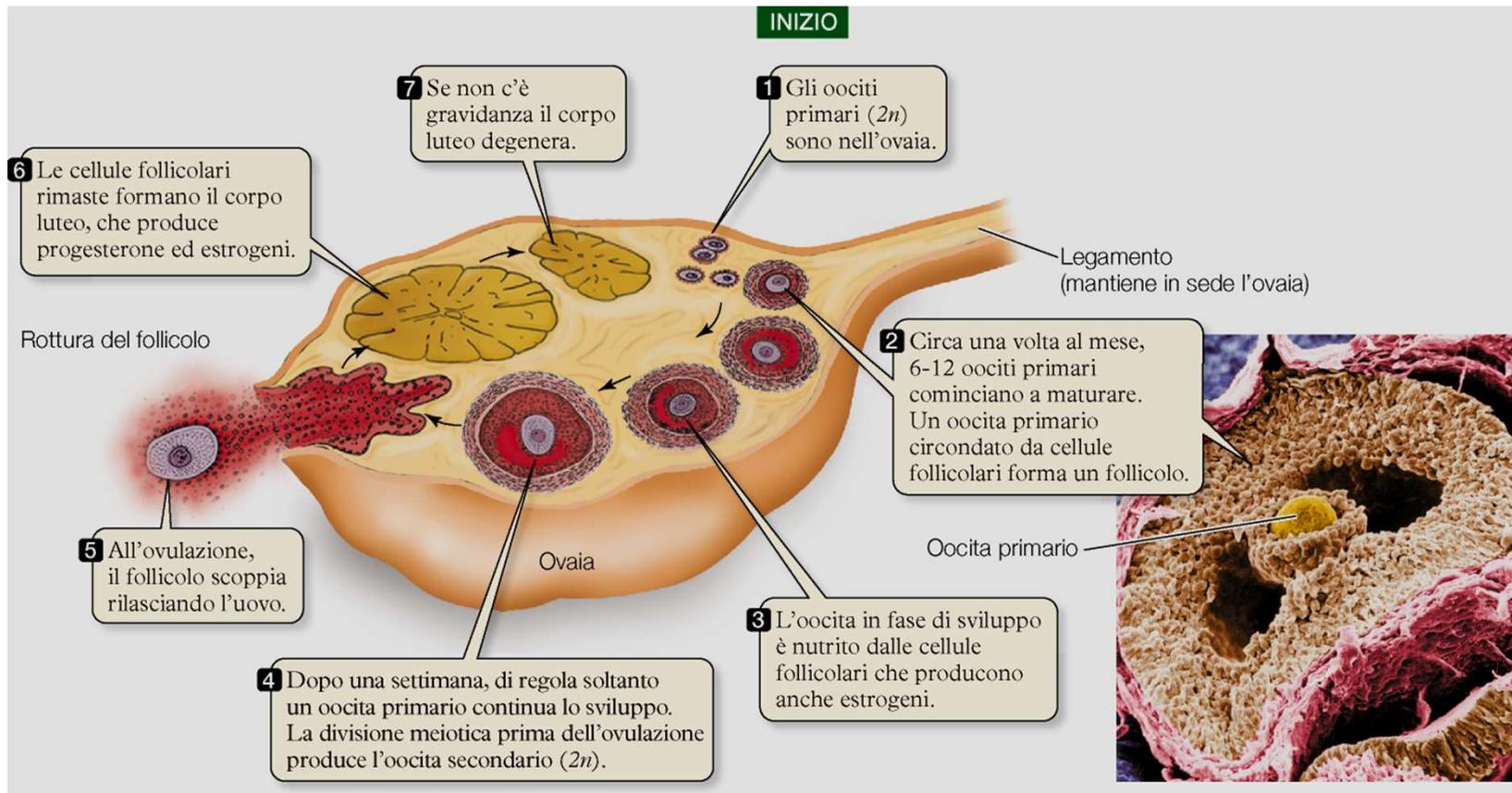
Fig. 15
Sviluppo del follicolo di Graaf. A, ovogonio incluso nel tessuto connettivo ovarico. B, follicolo primario: l'ovogonio è circondato da uno strato di cellule follicolari. C, follicolo secondario: formazione della granulosa (ad opera delle cellule follicolari) e delle teche (di origine connettivale). D, follicolo terziario: formazione della cavità follicolare.

GAMETOGENESI

Le cellule germinali maschili e femminili proliferano per mitosi e producono rispettivamente spermatogoni e oogoni diploidi. Questi si trasformano in spermatoцитi e ovociti primari prima di iniziare la meiosi

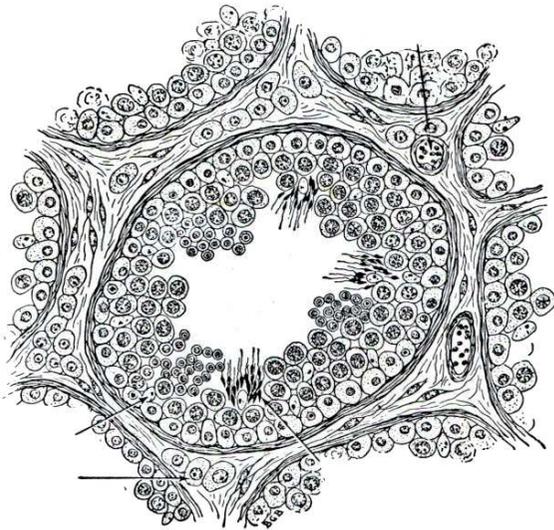


Nei mammiferi gli oogoni cessano di moltiplicarsi già nella fase embrionale e gli oociti primari che si formano restano bloccati nella profase della prima divisione meiotica fino al momento dell'ovulazione e fecondazione. Ogni oocita produce uno solo ootide che matura trasformandosi in cellula uovo

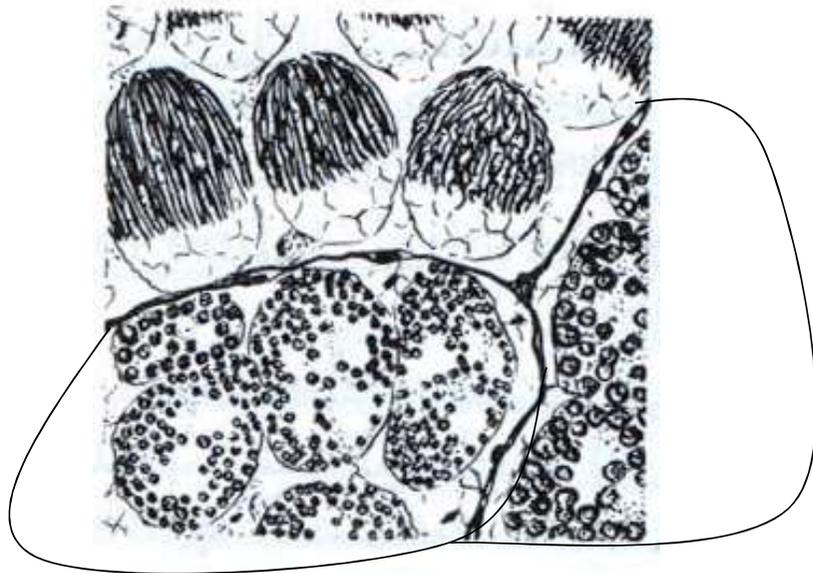


Le gonadi maschili: i testicoli

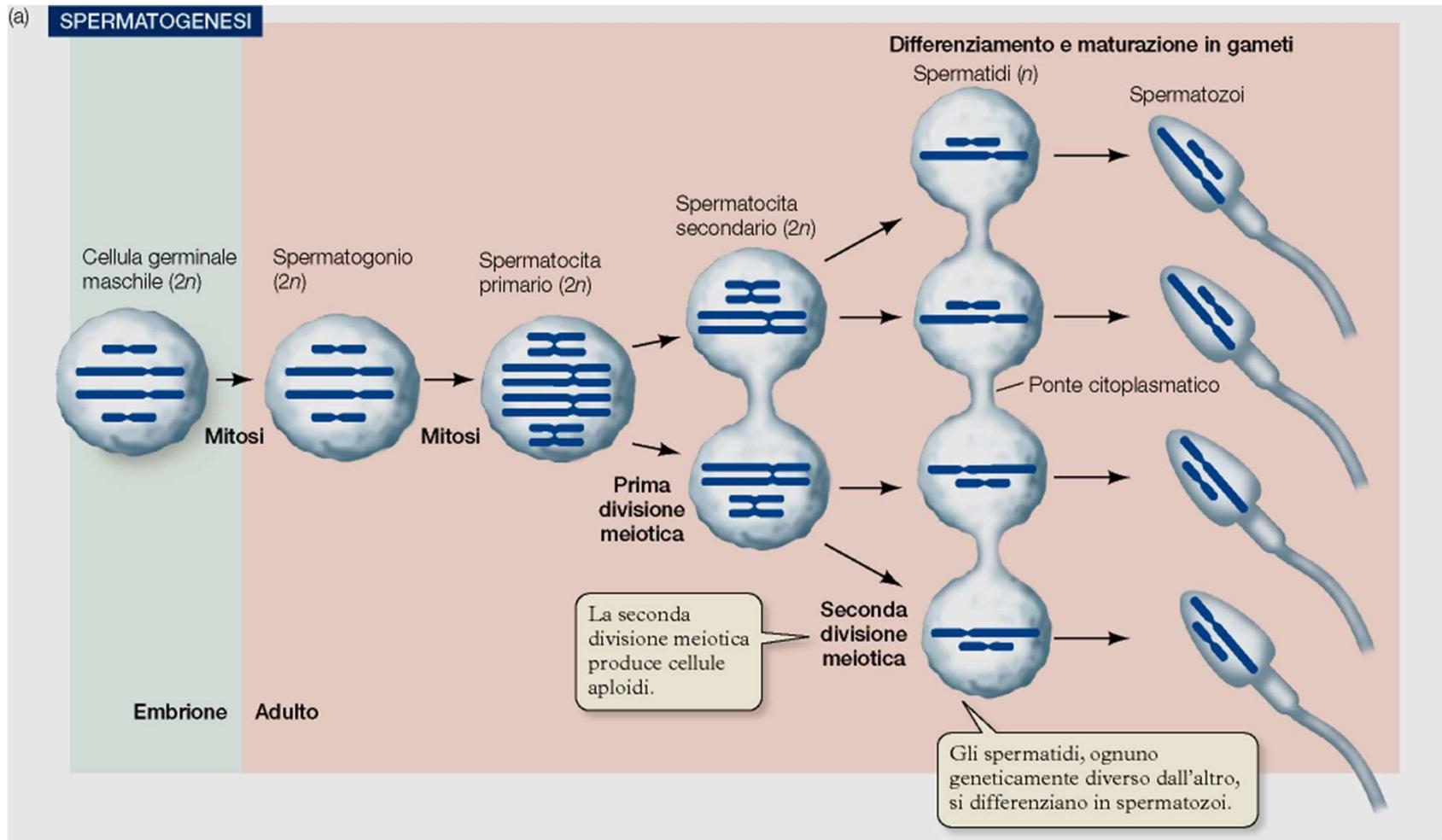
Sono compatte costituite da **strutture cave** circondate da tessuto connettivo e cellule interstiziali produttrici di ormoni (testosterone), le **cell di Leydig**. Le **ampolle** (o cisti) e i **tubuli** sono delimitati da epitelio formato sia da cellule che danno origine agli spermatozoi sia alle cellule di sostegno: le **cellule di Sertoli**



In amnioti si organizzano in tubuli seminiferi. All'interno avviene la spermatogenesi. La maturazione è di tipo centripeto

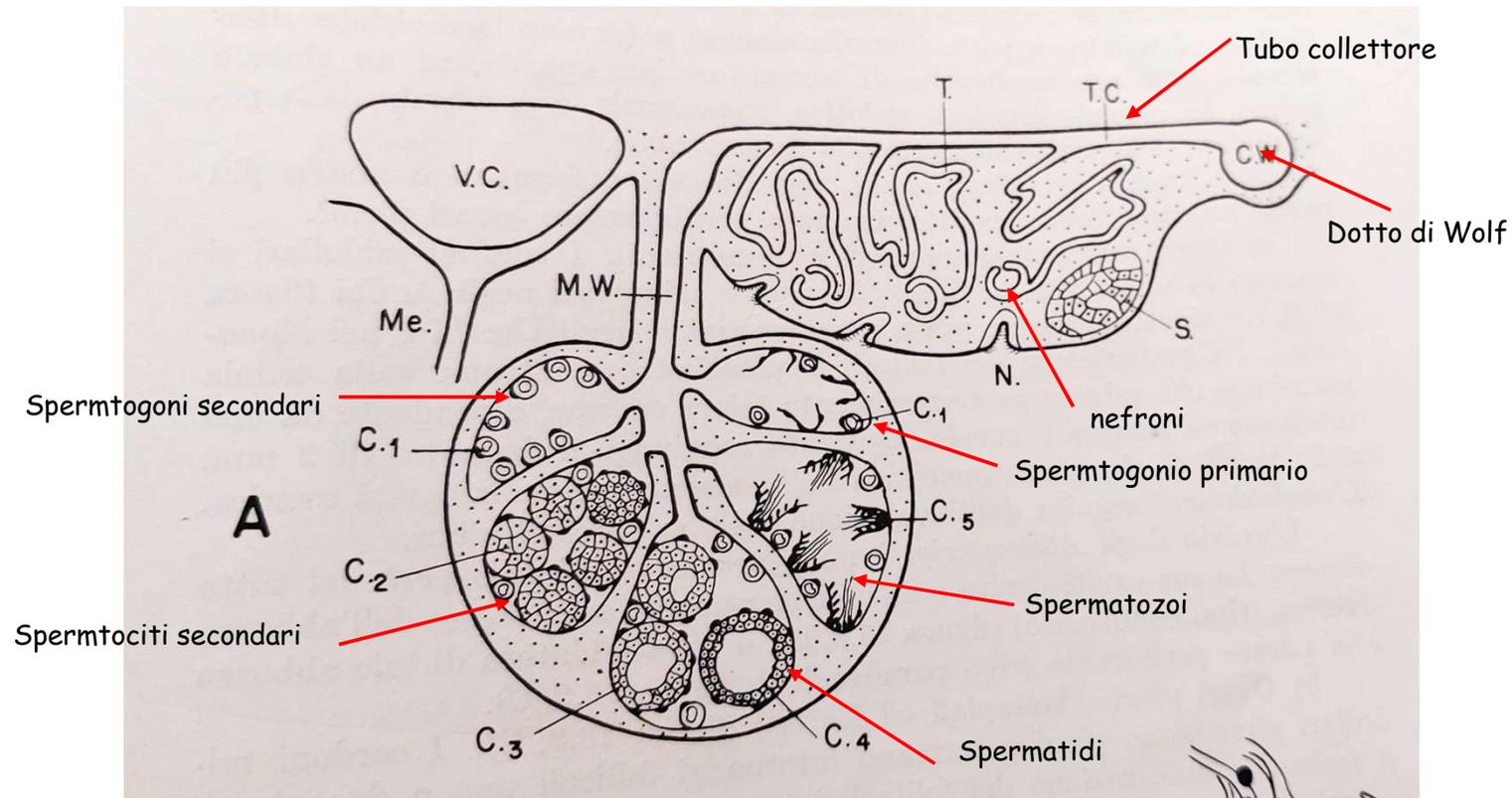


Nei pesci e anfibi costituiscono le ampolle spermatiche più o meno sferiche. Ogni ampolla contiene uno stadio diverso della spermatogenesi

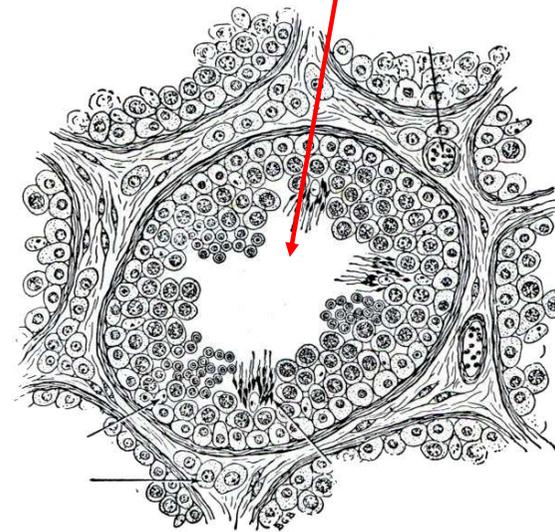
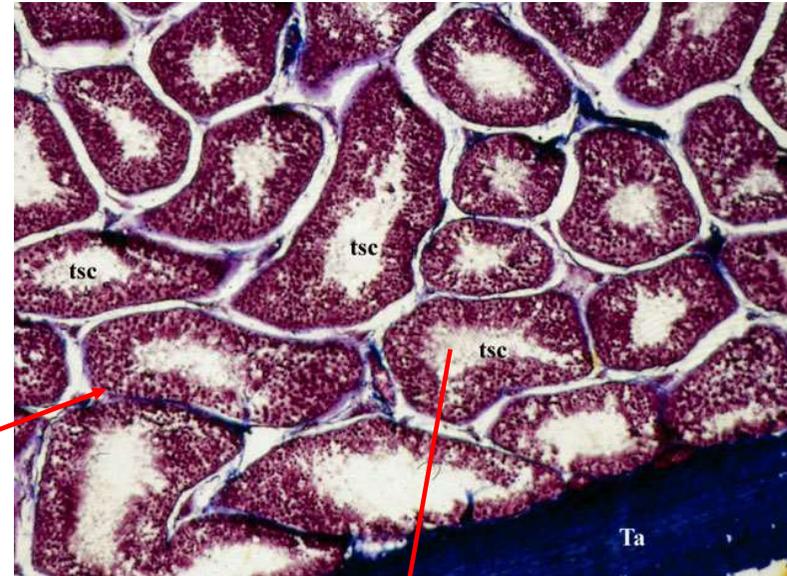
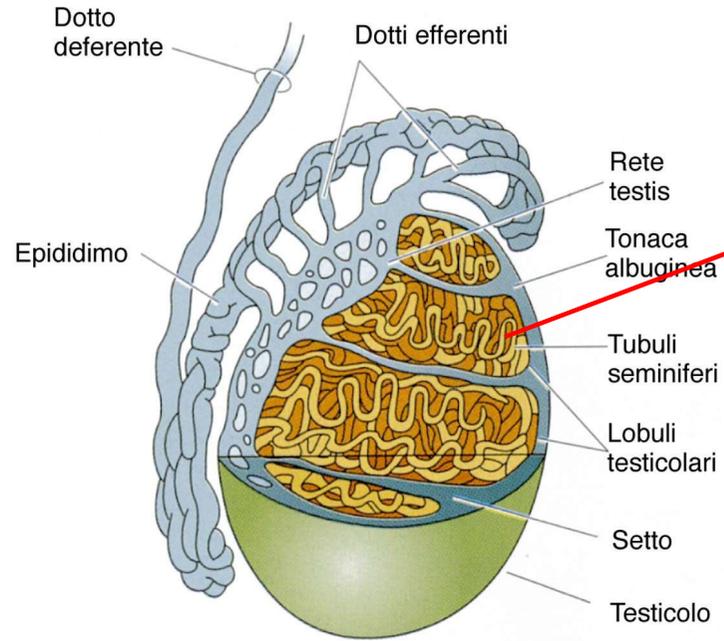


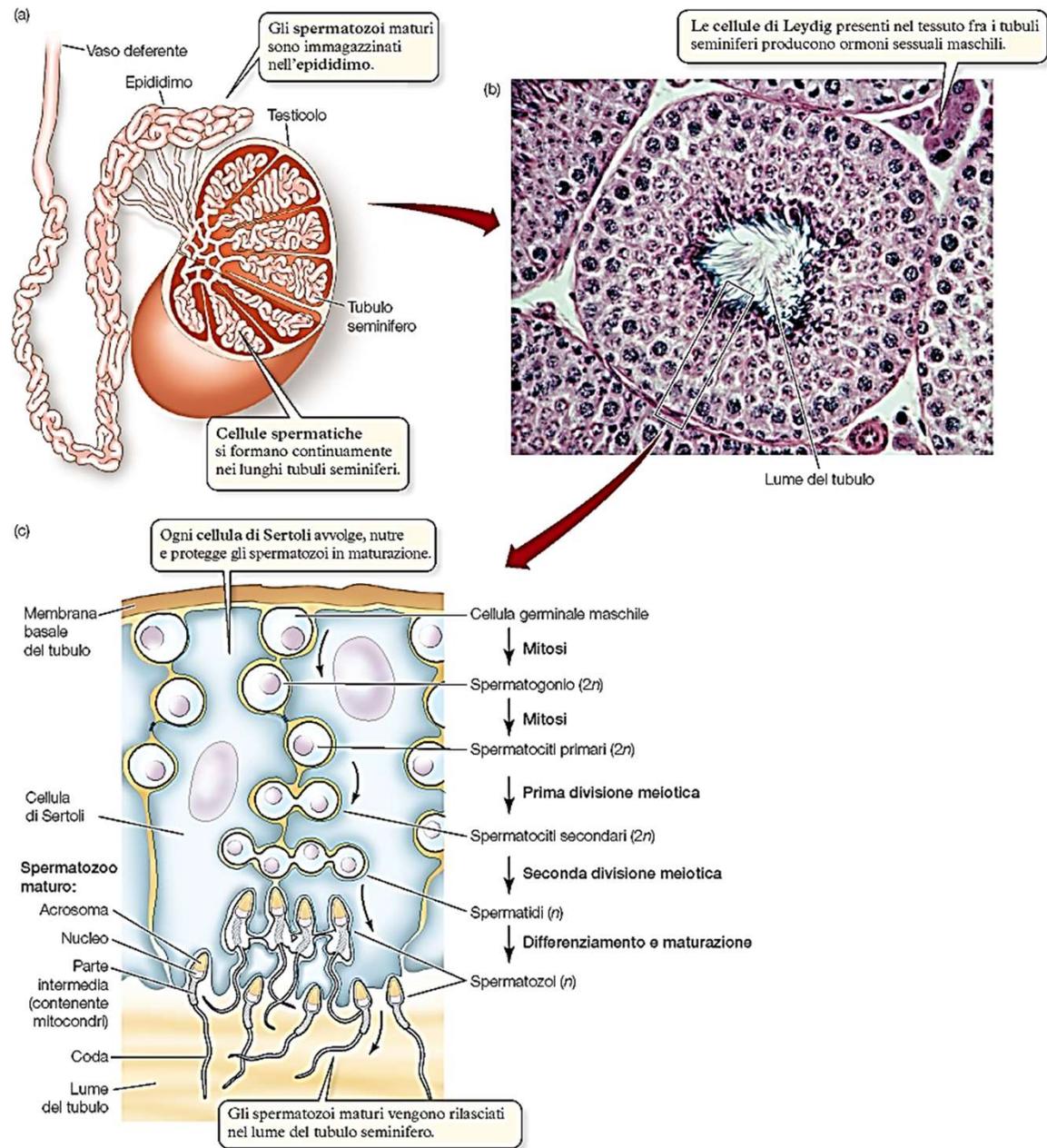
Gli spermatogoni continuano a moltiplicarsi per mitosi anche nell'adulto, producendo una costante riserva di spermatociti che per meiosi danno origine a spermatidi aploidi, dai quali si formano spermatozoi maturi

Testicolo cistico di vertebrati anamni: in ogni cisti sono presenti gametociti allo stesso stadio di sviluppo. Il testicolo sbocca nella regione anteriore dell'opisthonefro (rene sessuale) che convoglia gli spermatozoi verso il dotto di Wolf (uretere primario)

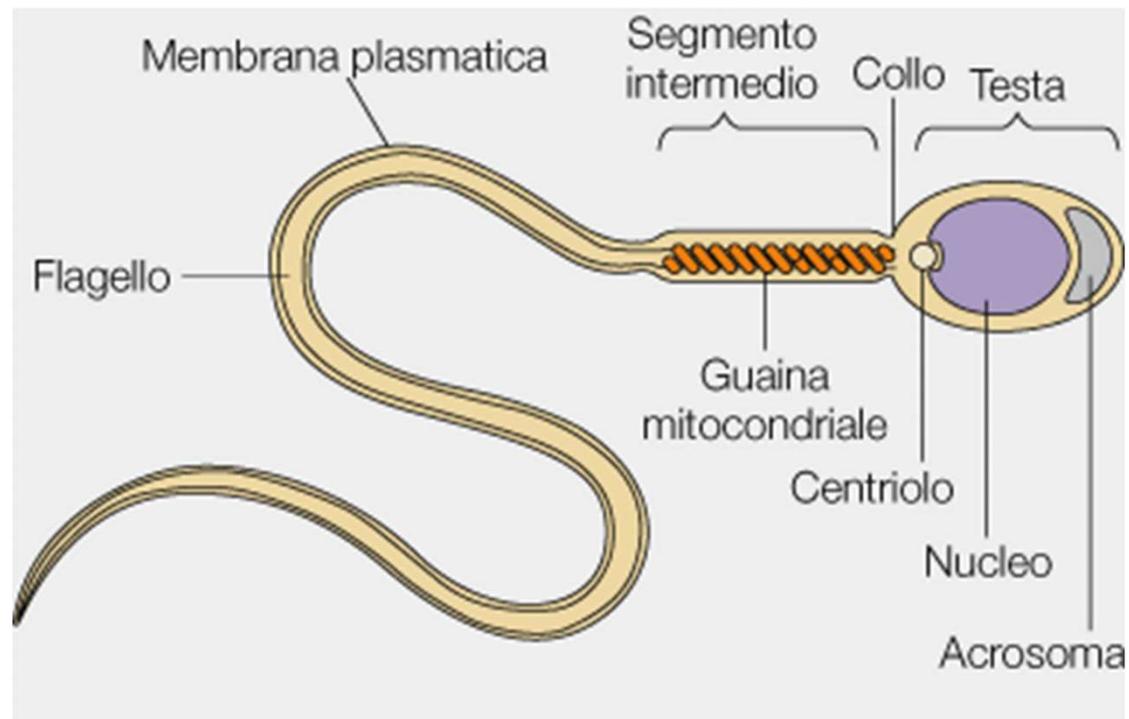


Testicolo tubulare





Lo spermatozoo



La spermiogenesi

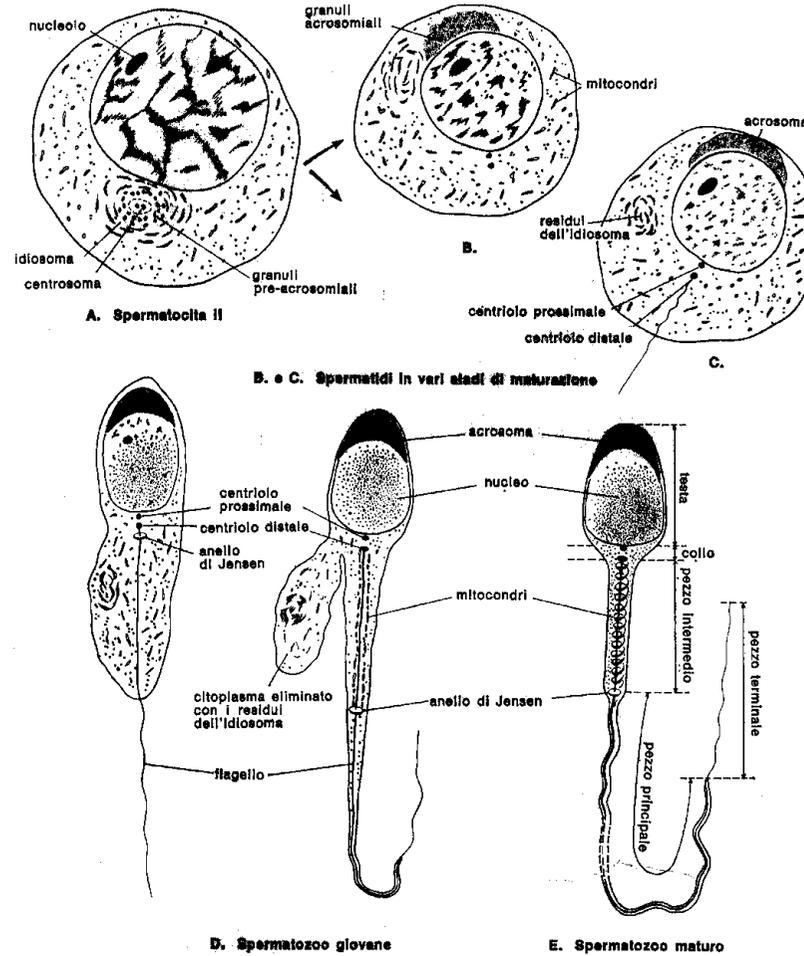
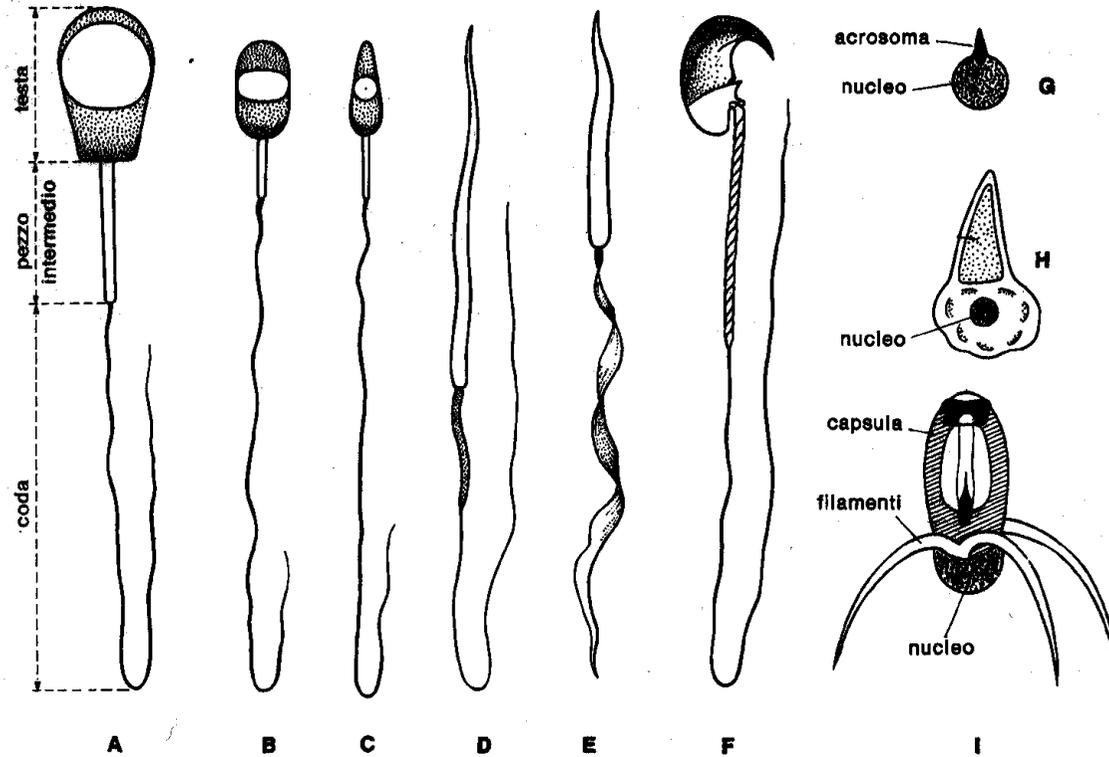


Fig. 11 Schema della spermiogenesi in un Mammifero. A, spermatocita II con voluminoso idiosoma. B, uno dei due spermatidi derivati dallo spermatocita II. C, spermatide nel quale inizia la formazione del flagello. D, due tappe della spermiogenesi: il citoplasma si raccoglie alla base del flagello e viene successivamente eliminato. E, schema di spermatozoo maturo.

I vari tipi di spermatozoi in specie diverse



Disegno schematico di vari spermatozoi. A, toro (testa: lunghezza 8 μ ; larghezza 4 μ ; spessore 1 μ . Pezzo intermedio: lunghezza 10 μ ; diametro 1,5 μ . Coda: lunghezza 5 μ ; diametro 0,8 μ). B e C, uomo (visto di faccia e di fianco). D, rana. E, rospe. F, topo. G, termite. H, Ascaris. I, Homarus (Crosteo decapode).

Fig. 13

I primi stadi di sviluppo embrionale dipendono dal tipo di uova: le uova differiscono per la quantità e distribuzione del tuorlo:

Oligolecitiche o alecittiche: anfiosso, riccio di mare, mammiferi placentati

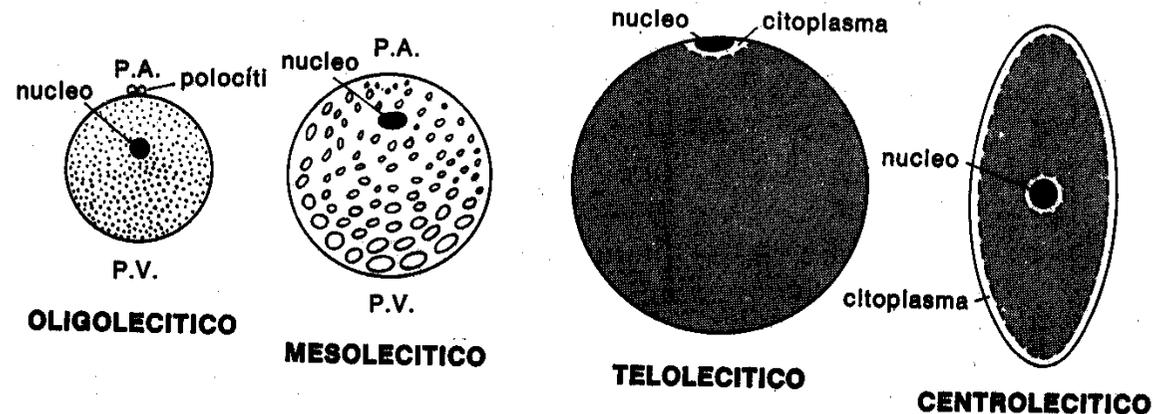
Mesolecitiche: anfibi

Telolecitiche: pesci, rettili, uccelli

Centrolecittiche: artropodi (insetti, ...)

OVOGENESI

35

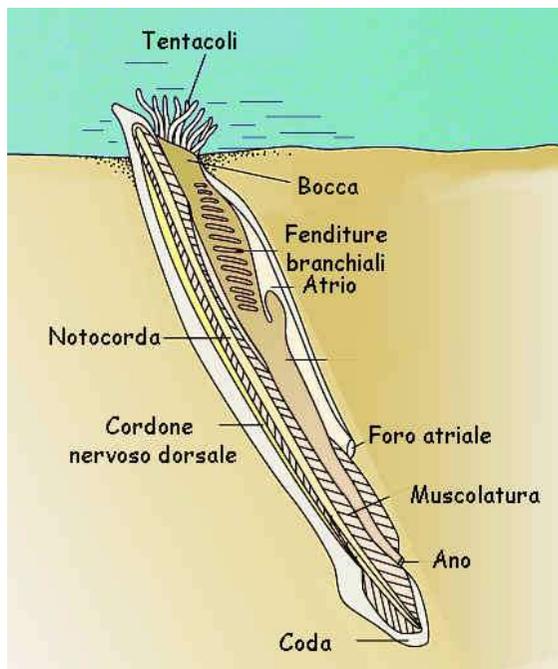


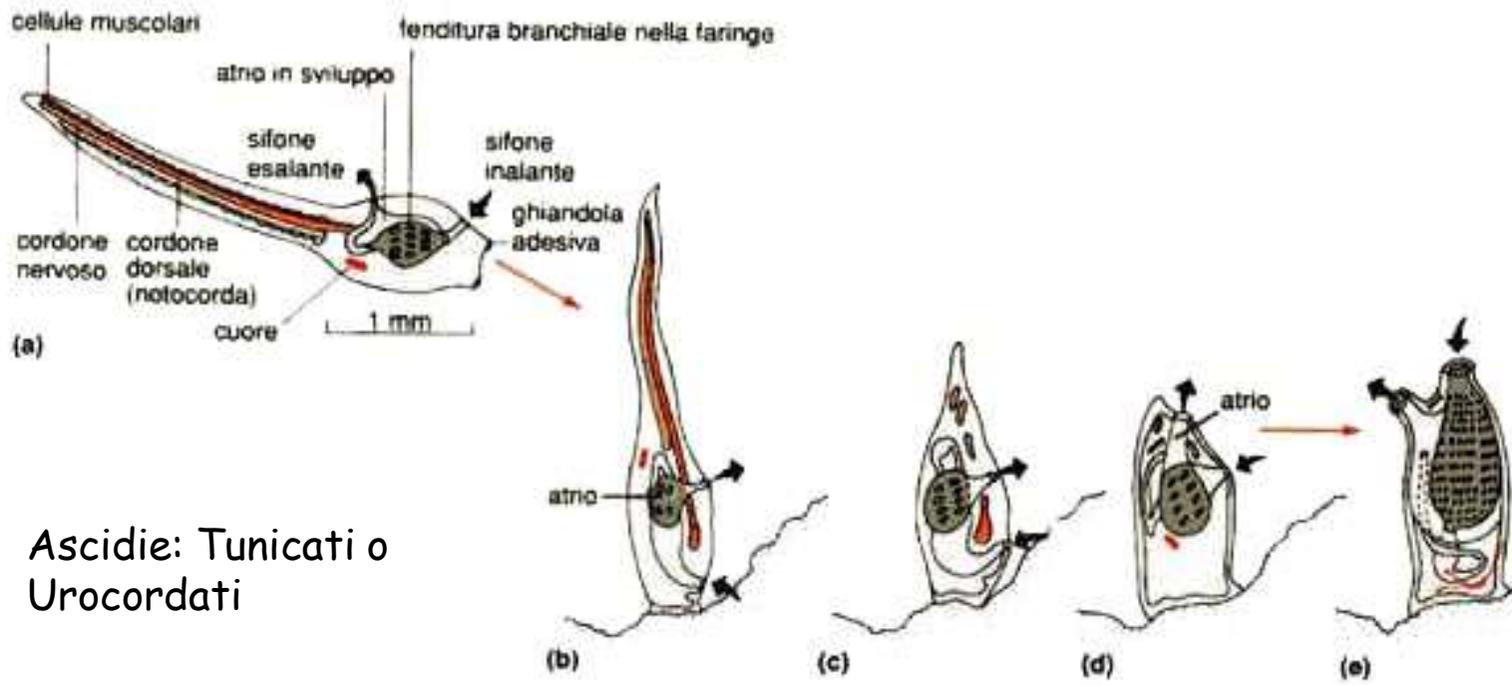
Schema dei principali tipi di uovo.

Fig.



L'anfiosso: Cefalocordati

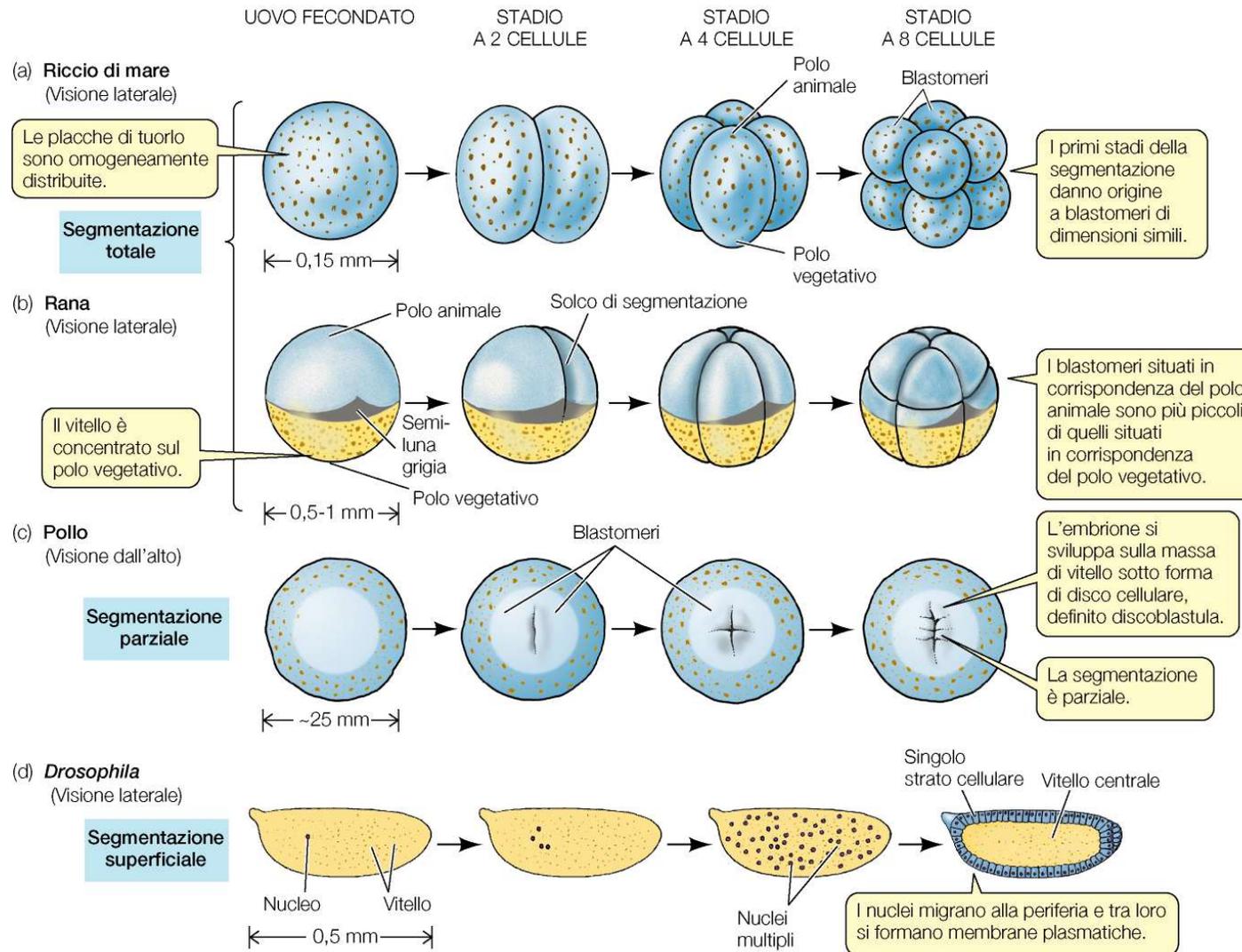




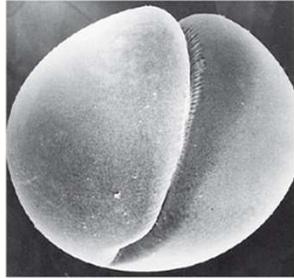
Ascidie: Tunicati o Urocordati



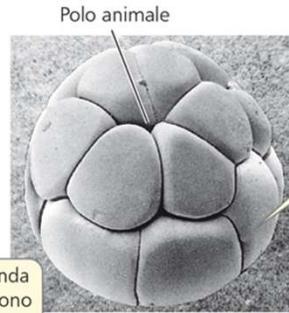
Le modalità di sviluppo embrionale nei vari tipi di uova



A Segmentazione totale (rana)

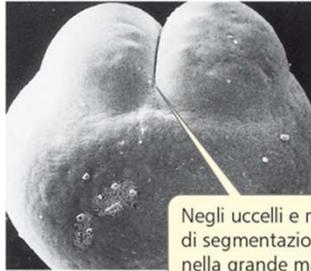


I piani di divisione della seconda divisione di segmentazione sono solo lievemente dislocati a causa della presenza di tuorlo nel citoplasma.

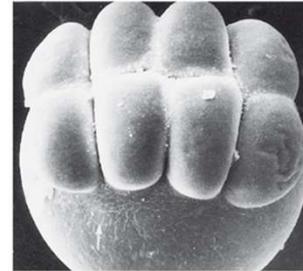


Nell'embrione allo stadio di 16 cellule, le cellule del polo vegetativo hanno incorporato tuorlo e sono pertanto più grandi delle cellule del polo animale.

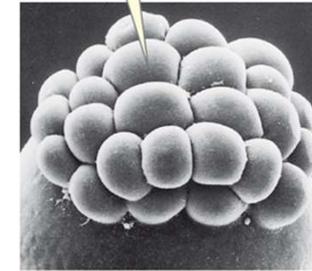
B Segmentazione parziale (pesce zebra)



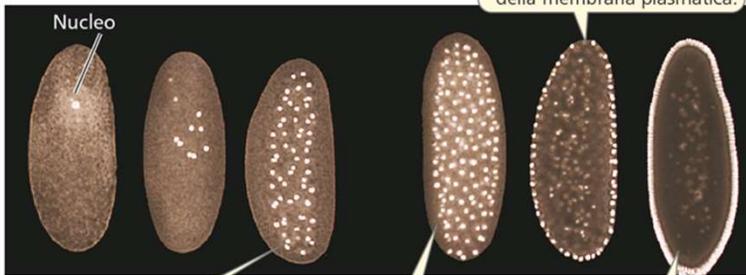
Negli uccelli e nei pesci, i solchi di segmentazione non penetrano nella grande massa di tuorlo.



L'embrione si forma come blastodisco sulla superficie della massa di tuorlo.



C Segmentazione superficiale (*Drosophila*)



1 La mitosi (divisione nucleare) non è seguita dalla divisione cellulare.

2 Si forma un sincizio, una singola cellula contenente molti nuclei.

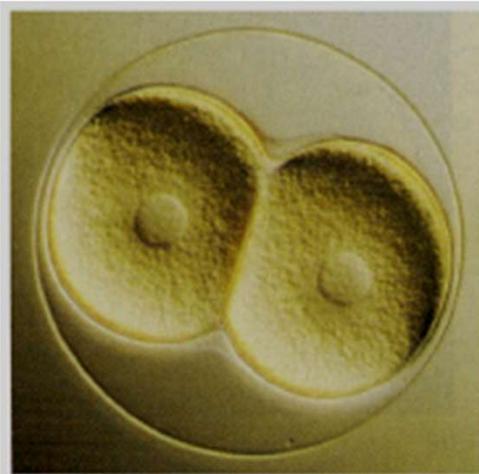
3 I nuclei migrano verso il versante interno della membrana plasmatica.

4 Si realizza la cellularizzazione, che dà origine a un blastoderma.

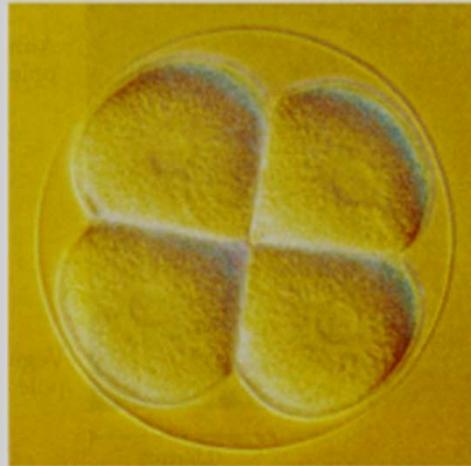
Il primo stadio di sviluppo embrionale: la segmentazione

I primi 2 piani di divisione sono detti **meridionali** o meridiani perché si formano lungo i meridiani passanti per i 2 poli.

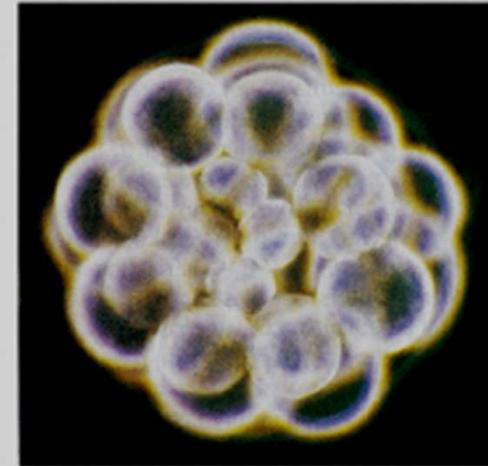
La 3 segmentazione è perpendicolare alle prime 2 ed è **latitudinale**



(a) Lo stadio a due cellule, che segue alla prima divisione di segmentazione, viene conseguito circa 45-90 minuti dopo l'ingresso del nucleo spermatico nell'uovo. Si noti che è ancora presente la membrana di fecondazione.



(b) Si osservi lo stadio a quattro cellule, che segue alla seconda divisione della segmentazione.



(c) Dopo alcune ore, le ripetute divisioni mitotiche hanno trasformato lo zigote in un ammasso pluricellulare di forma rotondeggiante. L'embrione è ancora circondato dalla membrana di fecondazione, della quale la larva, in grado di muoversi autonomamente, si libererà a sviluppo embrionale terminato.

Segmentazione in anfiosso e riccio di mare: totale ed eguale

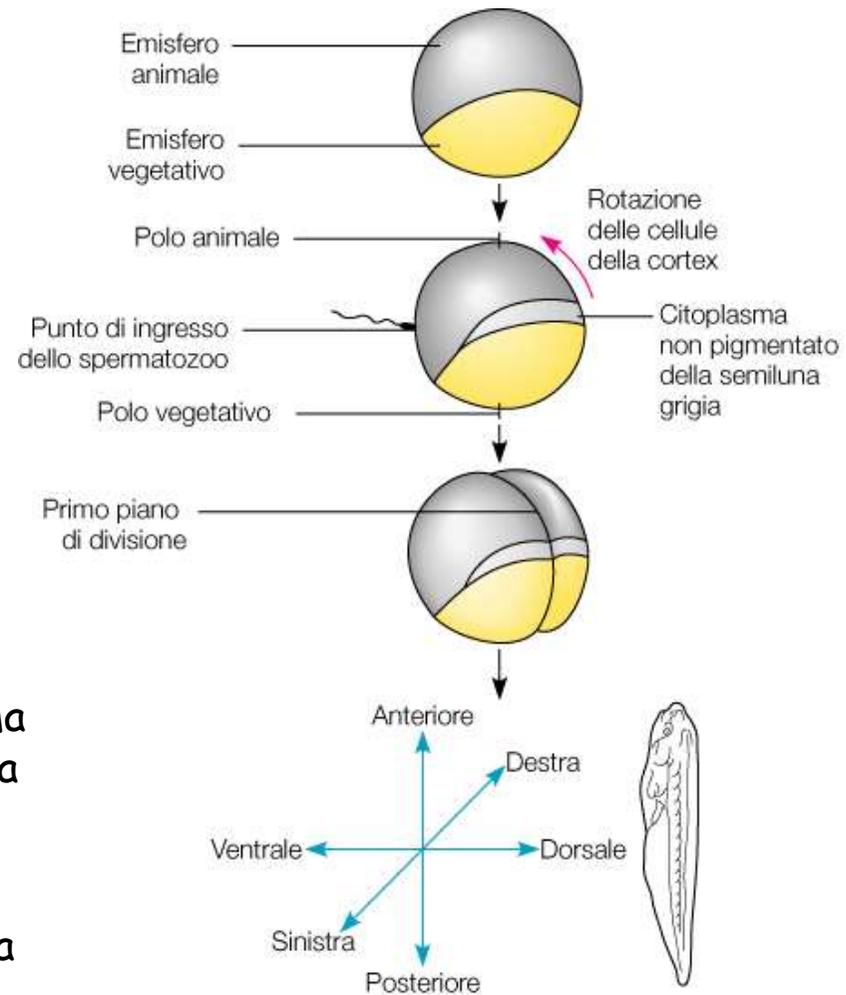
La segmentazione negli anfibi

La determinazione degli assi embrionali e del primo piano di segmentazione in un anfibio: l'emisfero animale, che diverrà la parte anteriore, è di colore grigio scuro (melanina) nel citoplasma periferico (cortex).

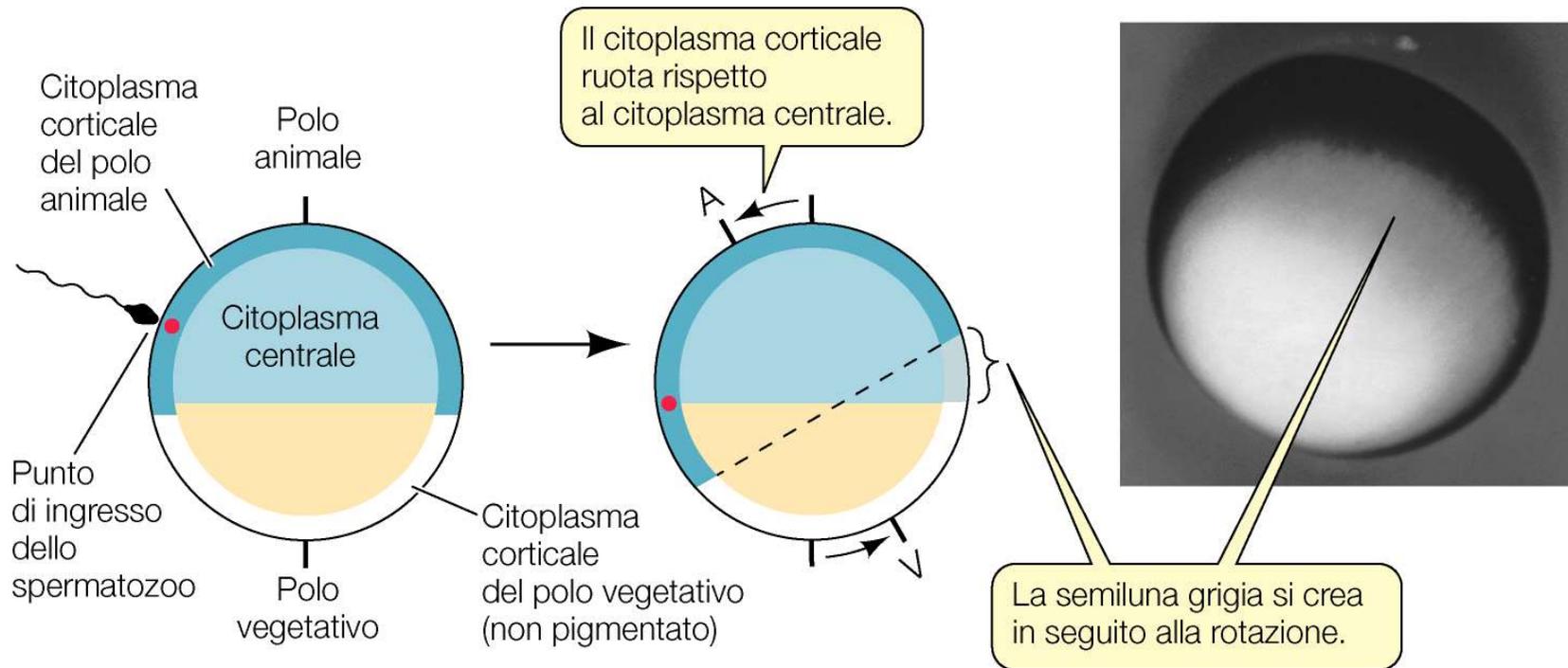
L'emisfero vegetativo è giallo (tuorlo). Al momento della fecondazione, la cortex scivola sul citoplasma sottostante, verso il punto di ingresso dello spermatozoo.

In questo modo viene esposto il citoplasma sottostante di colore più chiaro. Tale zona (semiluna grigia) è opposta al punto di penetrazione dello spermatozoo.

La prima divisione divide la semiluna grigia in 2 parti simmetriche: in seguito a livello della semiluna si formerà il labbro dorsale del blastoporo

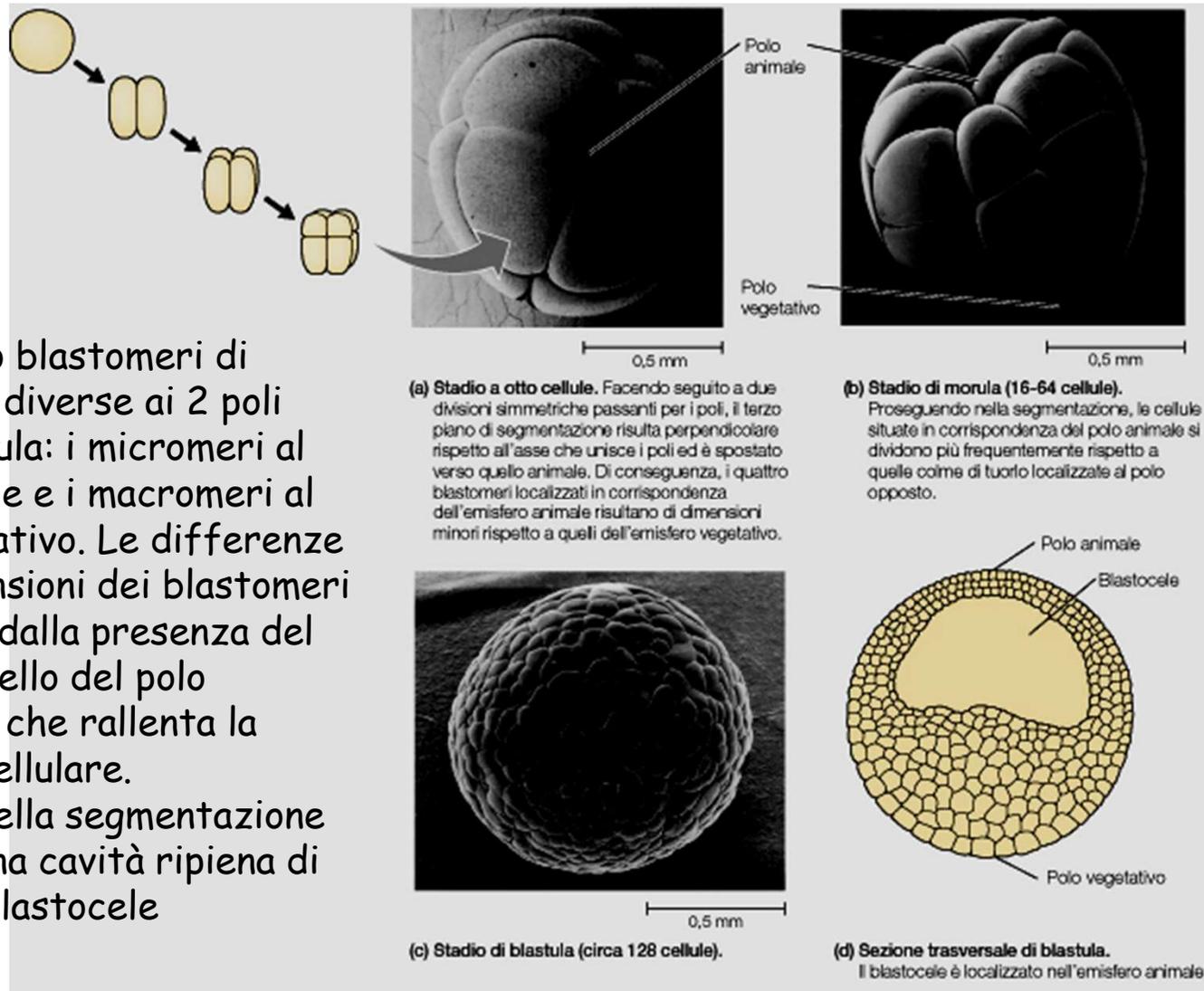


La redistribuzione del citoplasma nell'uovo di rana dopo la fecondazione dà origine alla semiluna grigia

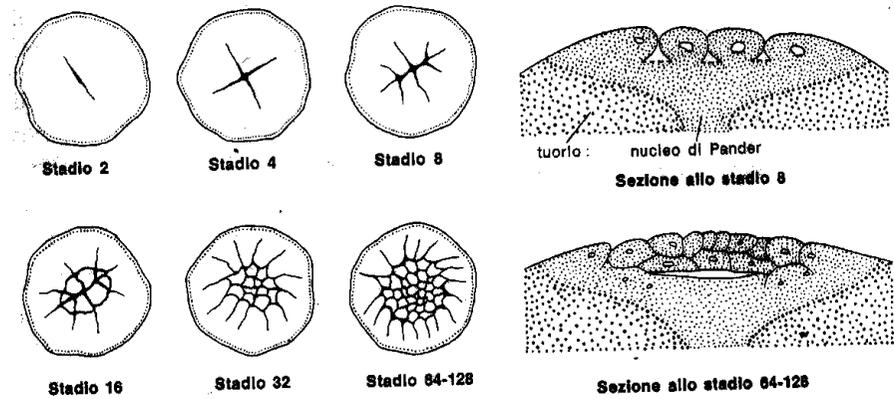


La segmentazione in un uovo di anfibio: totale e diseguale

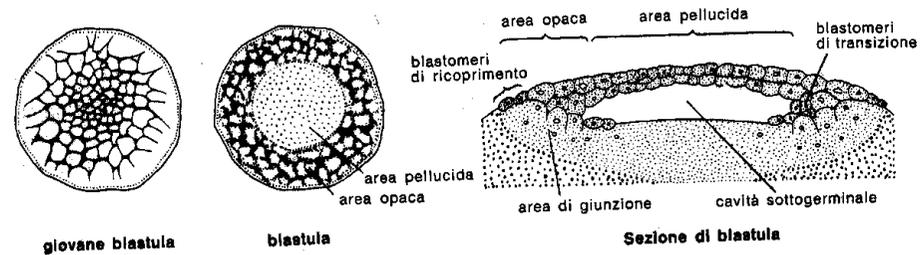
Si formano blastomeri di dimensioni diverse ai 2 poli della blastula: i micromeri al polo animale e i macromeri al polo vegetativo. Le differenze nelle dimensioni dei blastomeri dipendono dalla presenza del tuorlo a livello del polo vegetativo che rallenta la divisione cellulare. Alla fine della segmentazione si forma una cavità ripiena di liquido: il blastocele



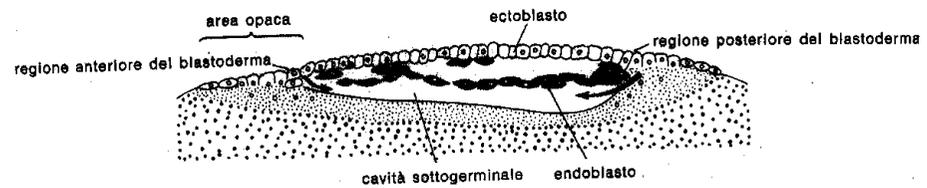
La segmentazione in uova di pesci, uccelli, rettili, mammiferi monotremi, è discoidale e interessa un'isola del citoplasma detta discoblastula al polo animale.



I. SEGMENTAZIONE



II. BLASTULA



III. FORMAZIONE DELL'ENDOBLASTO

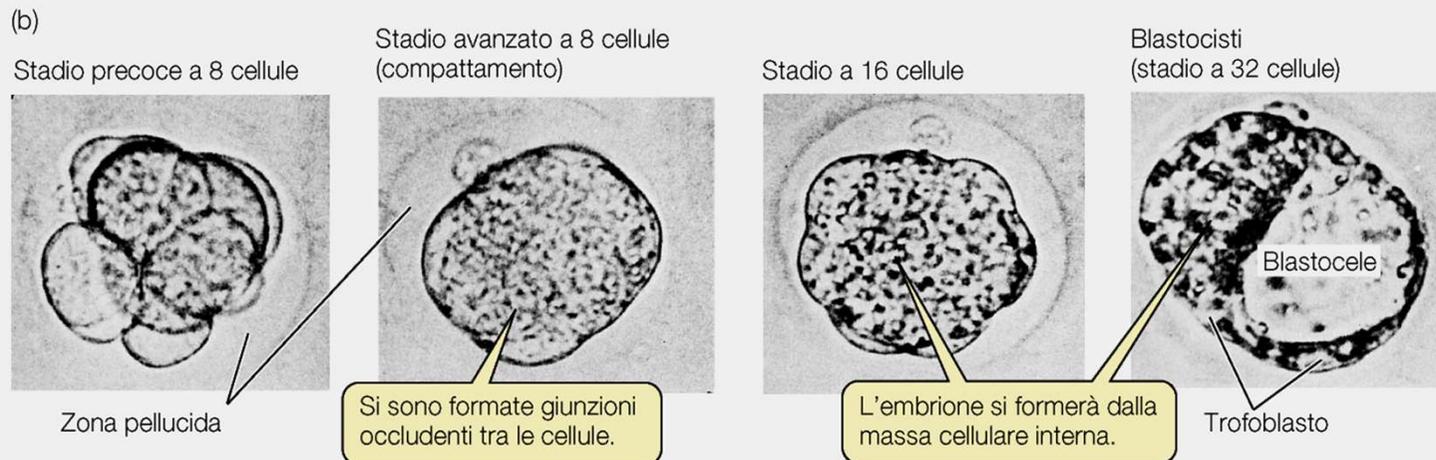
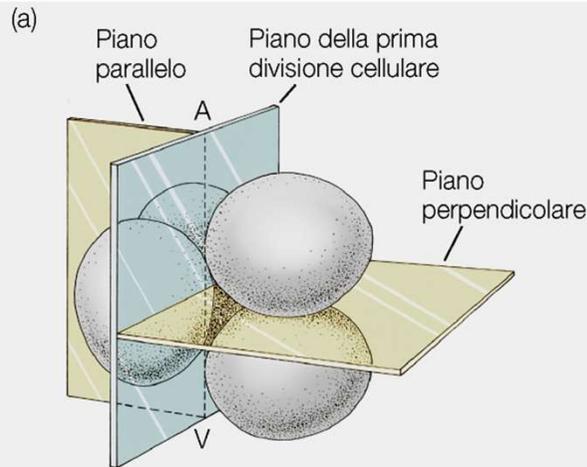
Sviluppo dell'uovo di pollo. I - Segmentazione; la regione della cicatrice è rappresentata in visione dall'alto e in sezione. II - Blastula; compare la differenza fra area opaca e area pellucida. III - Sezione al momento della ovideposizione; le frecce indicano il movimento delle cellule che vanno a costituire lo strato endoblastico.

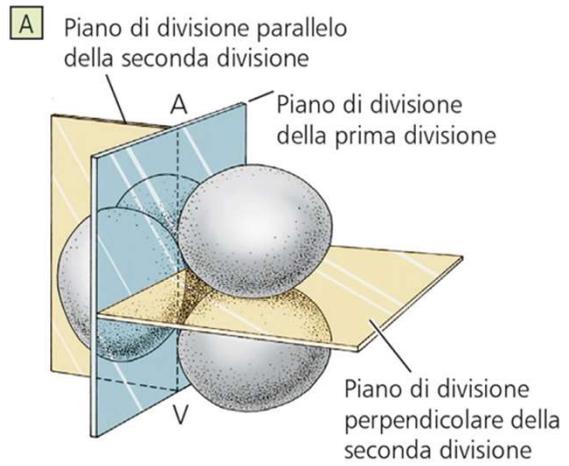
Fig. 92

La segmentazione nei mammiferi

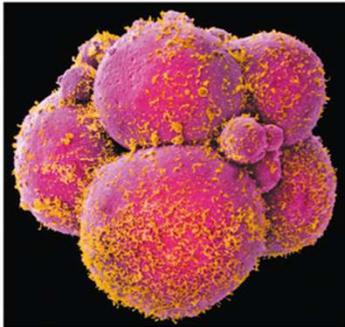
I mammiferi caratterizzati da una segmentazione rotazionale in cui il piano della prima divisione di segmentazione è parallelo all'asse polo animale-polo vegetativo. I piani della seconda divisione sono perpendicolari l'uno rispetto all'altro.

Alla fine dello stadio di 8 cell. l'embrione subisce un compattamento cell. che dà origine a una blastocisti, massa di cell all'apice del blastocele circondato dal trofoblasto

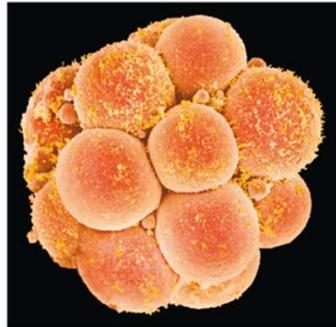




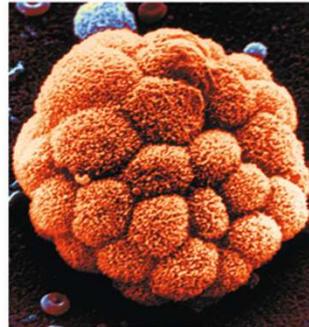
B Stadio di 8 cellule



Stadio di 16 cellule

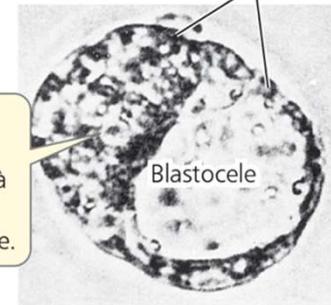


Cellule compattate



C Blastocisti (sezione trasversale)

Trofoblasto (cellule esterne)

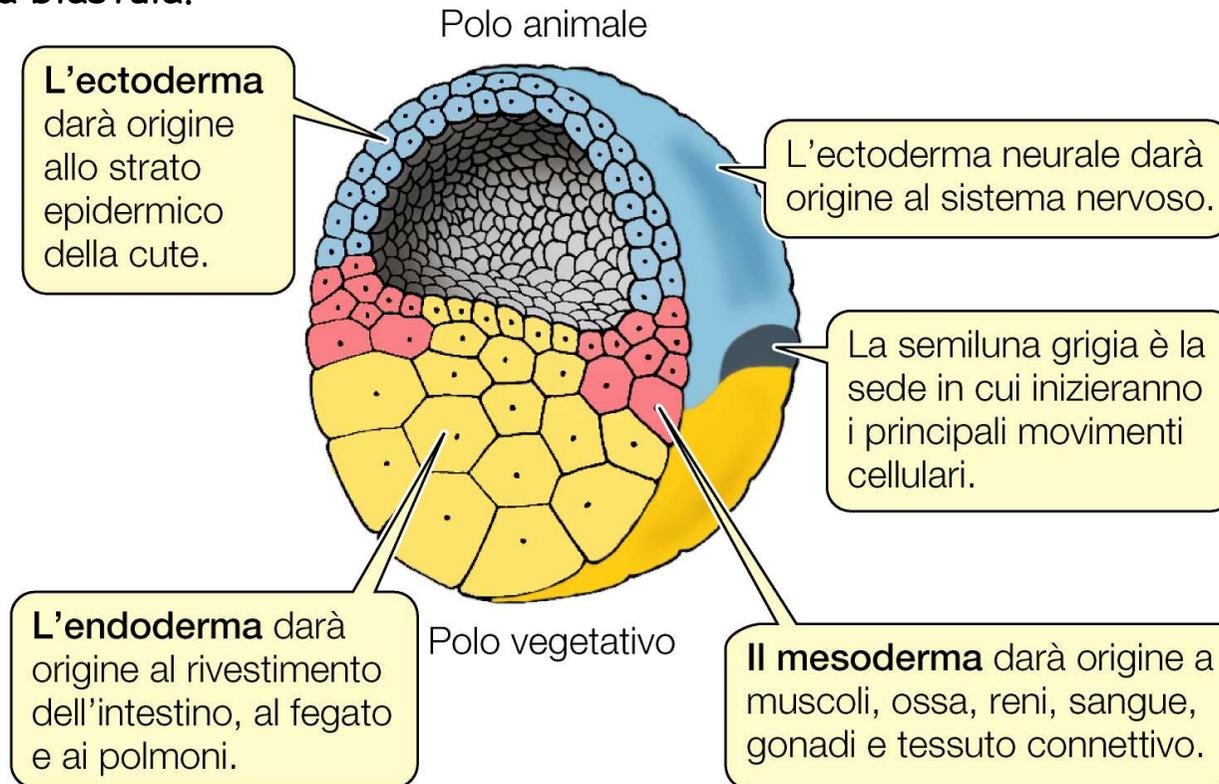


La massa cellulare interna darà origine all'embrione.

La fase di sviluppo che segue la segmentazione è la **gastrulazione**. Durante questa fase e quelle successive le cellule cominciano a spostarsi e formano nuove associazioni reciproche, scambiandosi informazioni e incominciando a differenziarsi.

In molti animali i movimenti di blastomeri regolari, così è possibile marciare i blastomeri con un colorante e identificare dopo la gastrulazione i tessuti e gli organi che ne derivano. Tali marcatori permettono di tracciare delle **mappe prospettiche** della blastula.

La mappa prospettica di una blastula di **rana**: i colori indicano le regioni della blastula che daranno origine ai 3 foglietti germinativi e successivamente ai tessuti e agli organi dell'animale



La morfogenesi inizia con la **gastrulazione, cioè la produzione, ad opera di massicci movimenti cellulari e differenziamento, di un embrione pluristratificato, detto gastrula**. I rapporti spaziali reciproci tra tessuti rendono possibili interazioni a effetto induttivo, che a loro volta portano al differenziamento e formazione di organi e tessuti.

La gastrula che si viene a formare è costituita da uno strato esterno di cellule detto **ectoderma**, da uno strato interno detto **endoderma** e da uno strato intermedio detto **mesoderma**

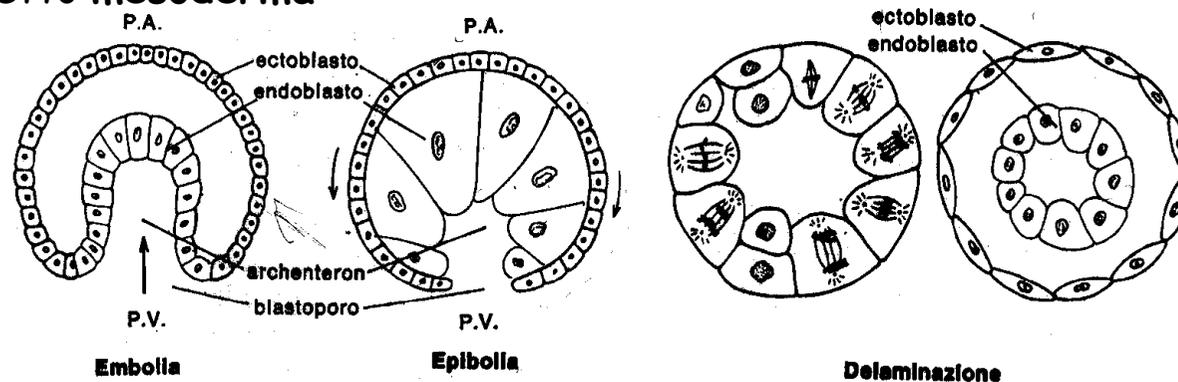
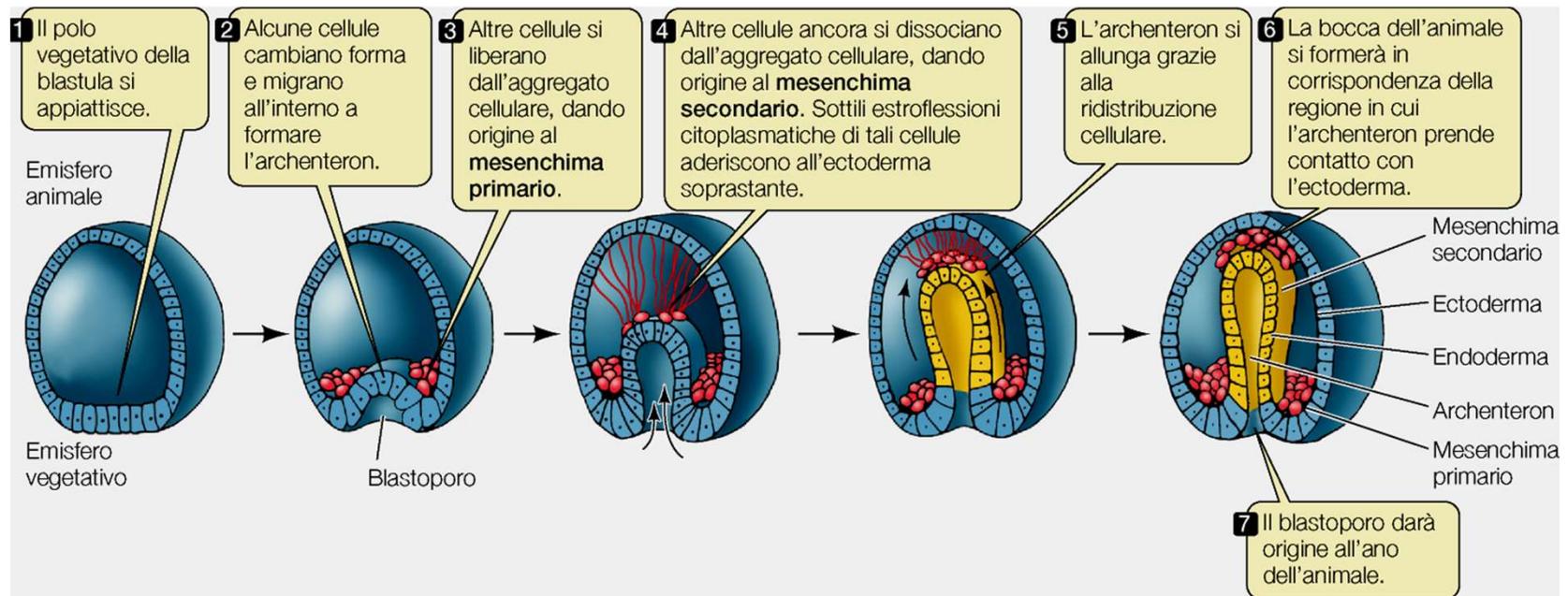


Fig. 48 Modalità della gastrulazione.

- ¹ Dal gr. *emballein*, mettere, gettar dentro.
- ² Dal gr. *epiballein*, gettare o mettere sopra.
- ³ Dal gr. *archaios*, primitivo, e *enteron*, intestino.

La gastrulazione si realizza secondo 5 movimenti fondamentali, anche se più di uno di essi può avvenire simultaneamente: **invaginazione** o involuzione o embolia, **ricoprimento** o epibolia, **delaminazione**, **immigrazione** o ingressione, **proliferazione polare**

La gastrulazione in un riccio di mare

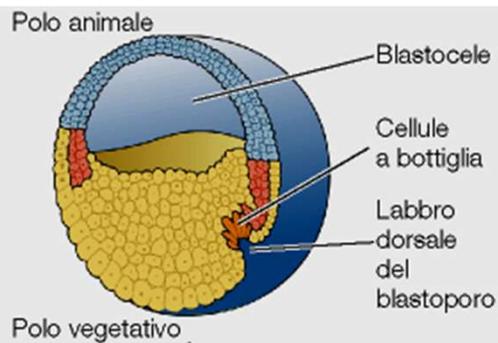


Protostomi: il blastoporo diventa bocca (anellidi, artropodi, molluschi)

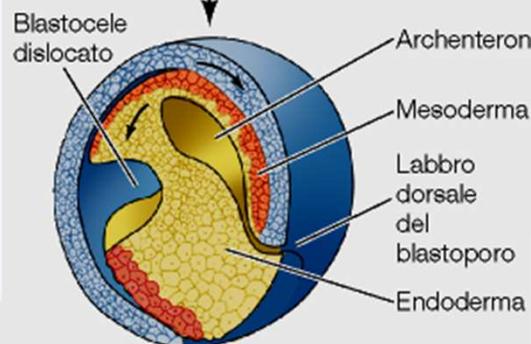
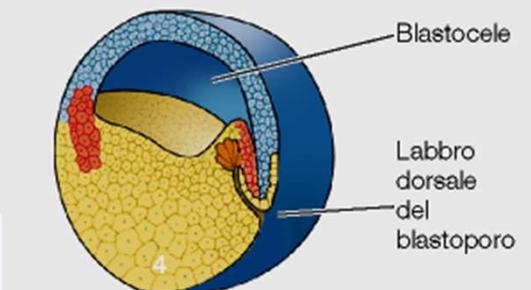
Deuterostomi: il blastoporo diventa apertura anale. La bocca è l'apertura secondaria (echinodermi, cordati)

Gastrulazione nell'embrione di rana

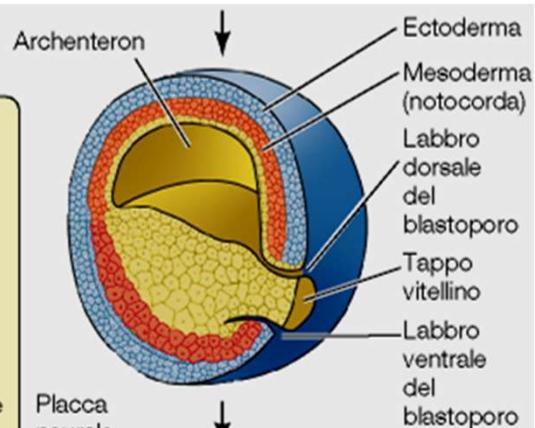
1 La gastrulazione inizia quando le cellule situate appena al di sotto del centro della semiluna grigia migrano all'interno e formano il labbro dorsale del futuro blastoporo.



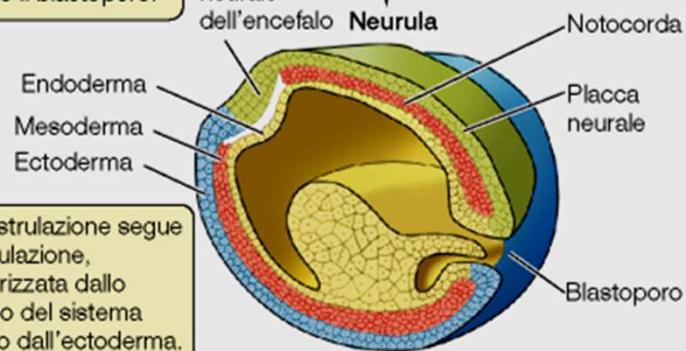
2 Le cellule situate in corrispondenza del polo animale iniziano a migrare, spingendo le cellule situate in superficie verso e attraverso il labbro dorsale. Queste cellule attuano l'ingresso per raggiungere la porzione interna dell'embrione, dove formano l'endoderma e il mesoderma.



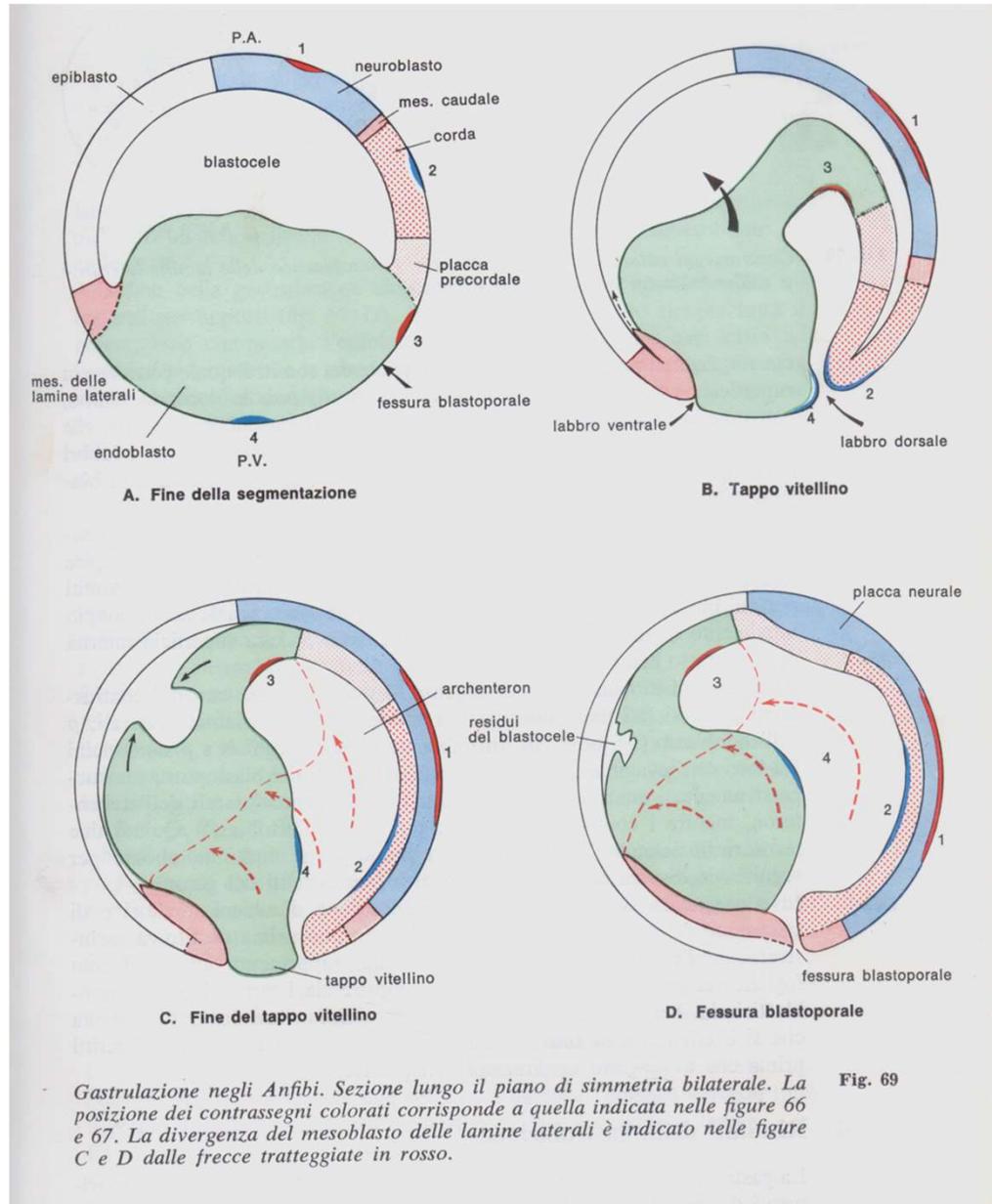
3 L'involuzione dà origine all'archenteron e restringe il blastocele fino farlo scomparire. Il labbro dorsale del blastoporo forma una struttura circolare, con le cellule che migrano all'interno passando attorno al blastoporo. Il tappo vitellino è visibile attraverso il blastoporo.



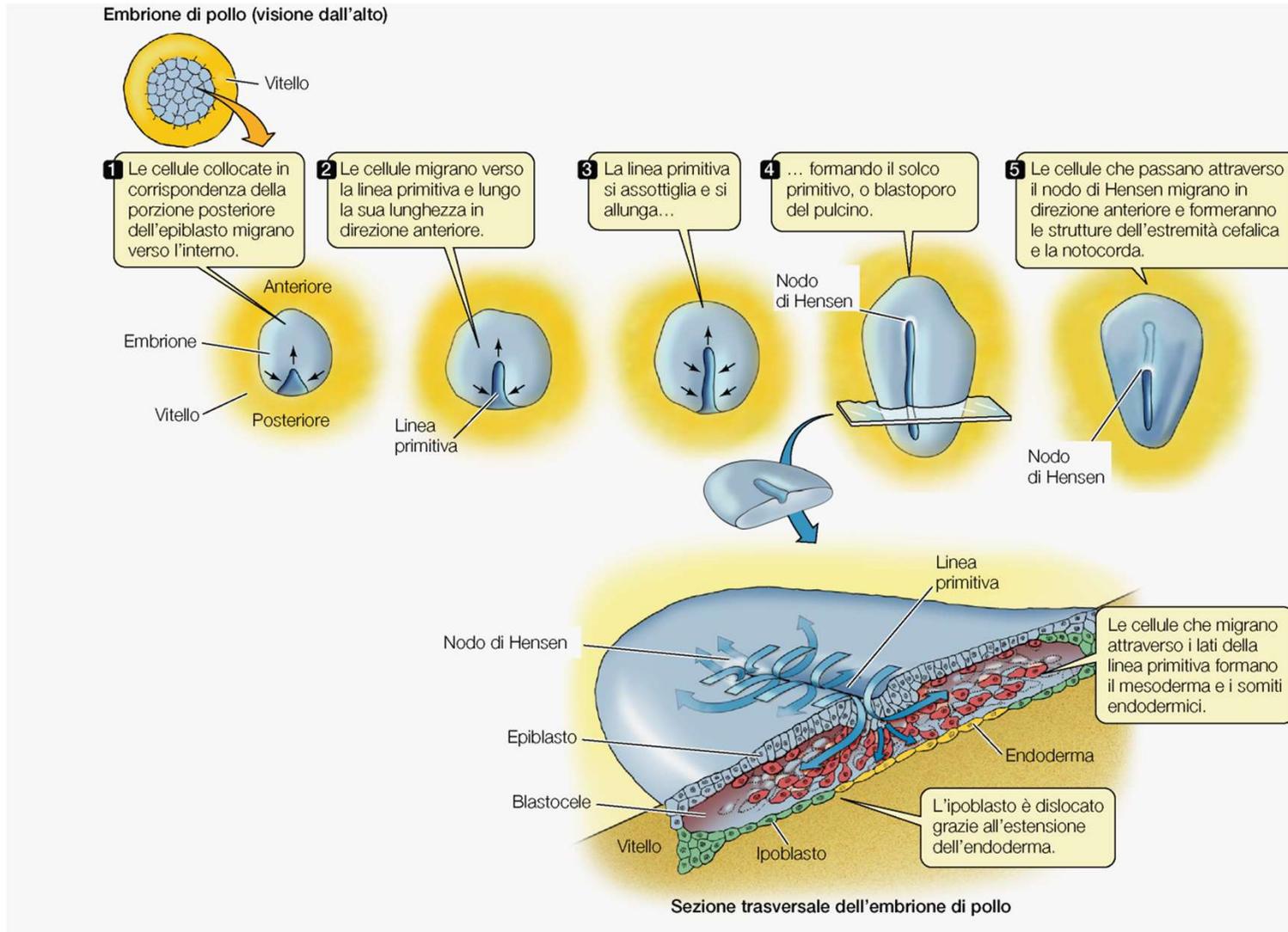
4 Alla gastrulazione segue la neurulazione, caratterizzata dallo sviluppo del sistema nervoso dall'ectoderma.



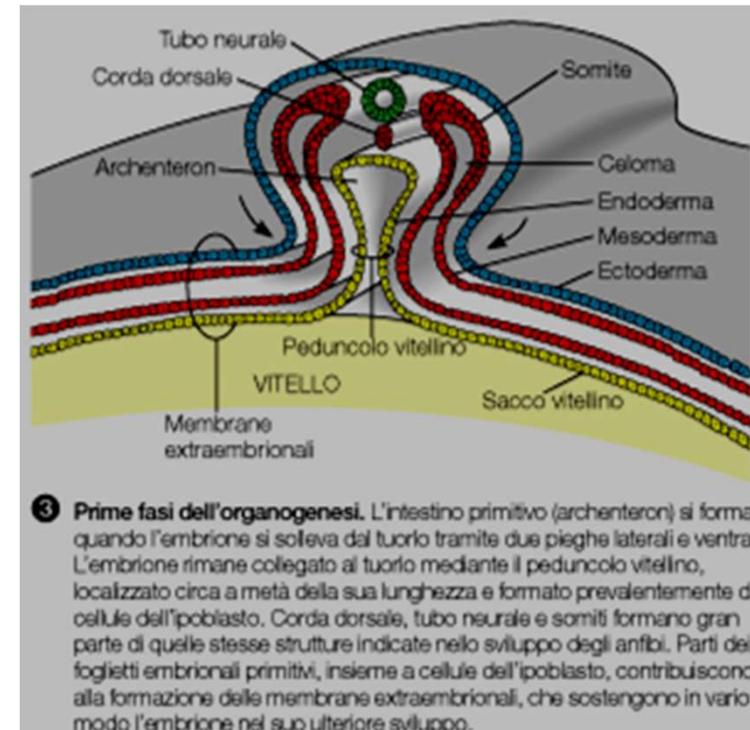
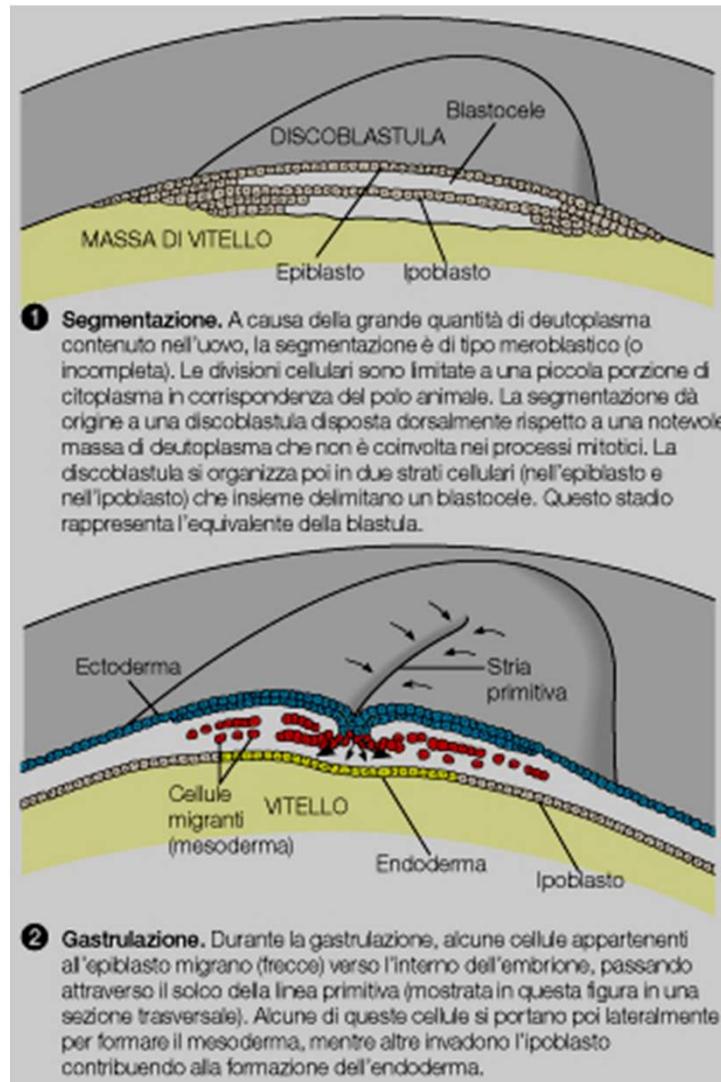
La gastrulazione negli anfi



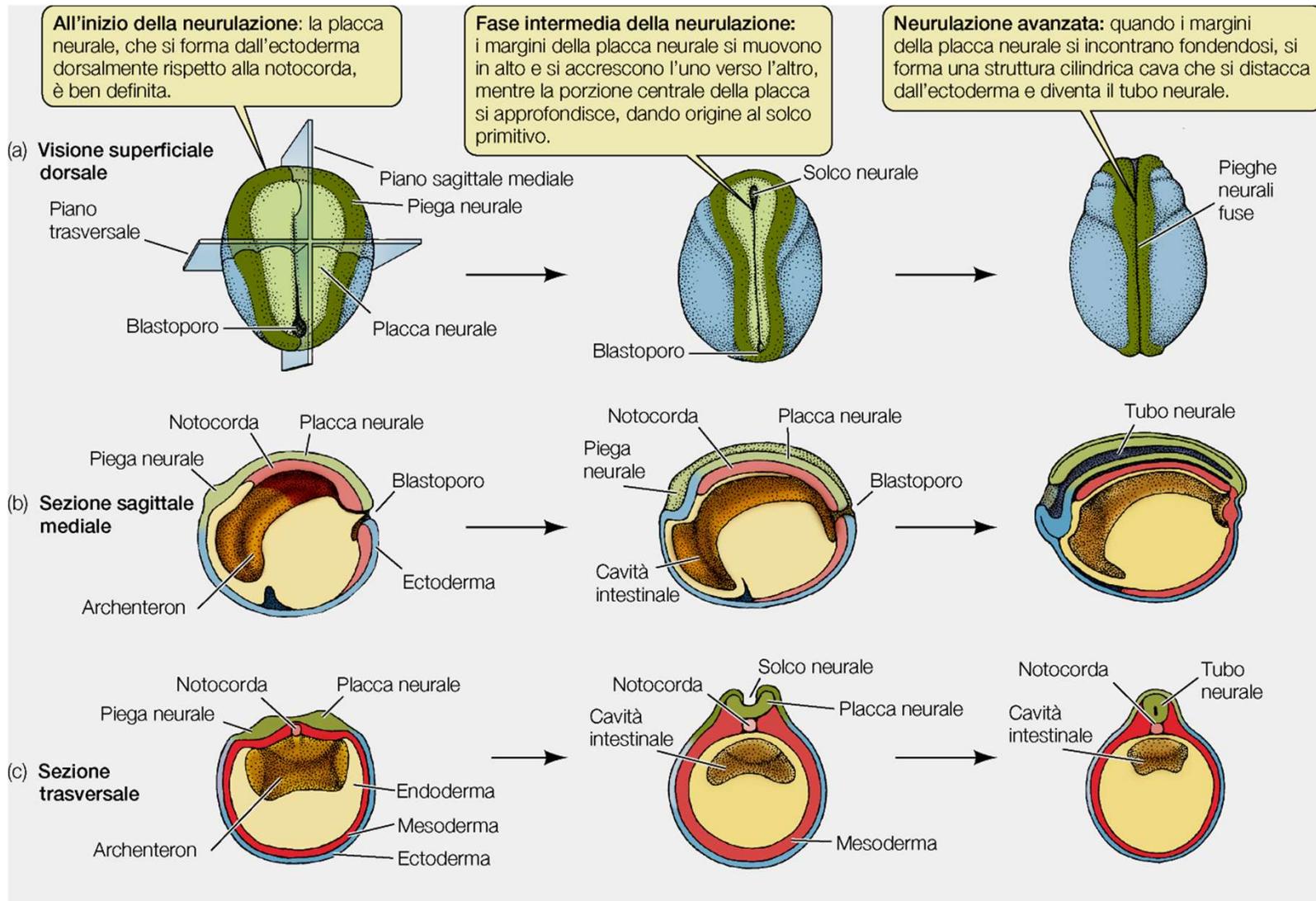
La gastrulazione negli uccelli

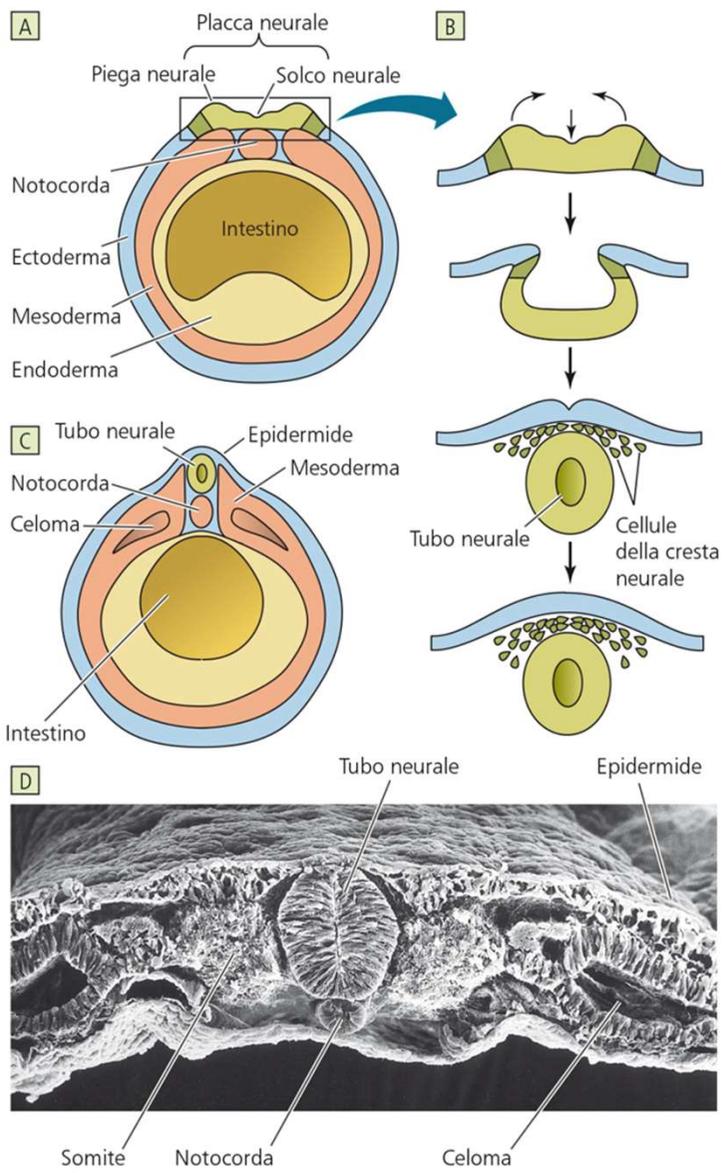


Segmentazione, gastrulazione e prime fasi dell'organogenesi in pollo



Neurulazione nell'embrione di rana





La neurulazione negli anfibi

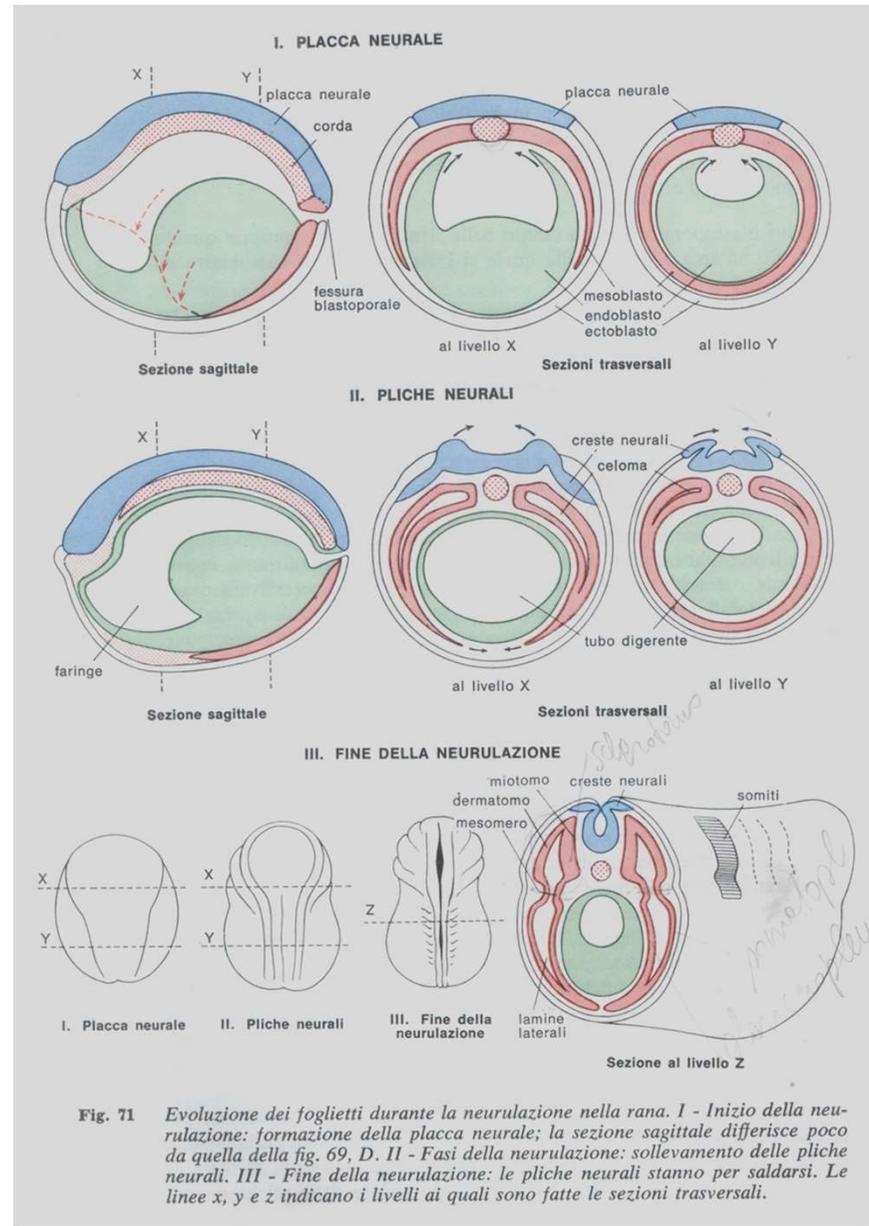
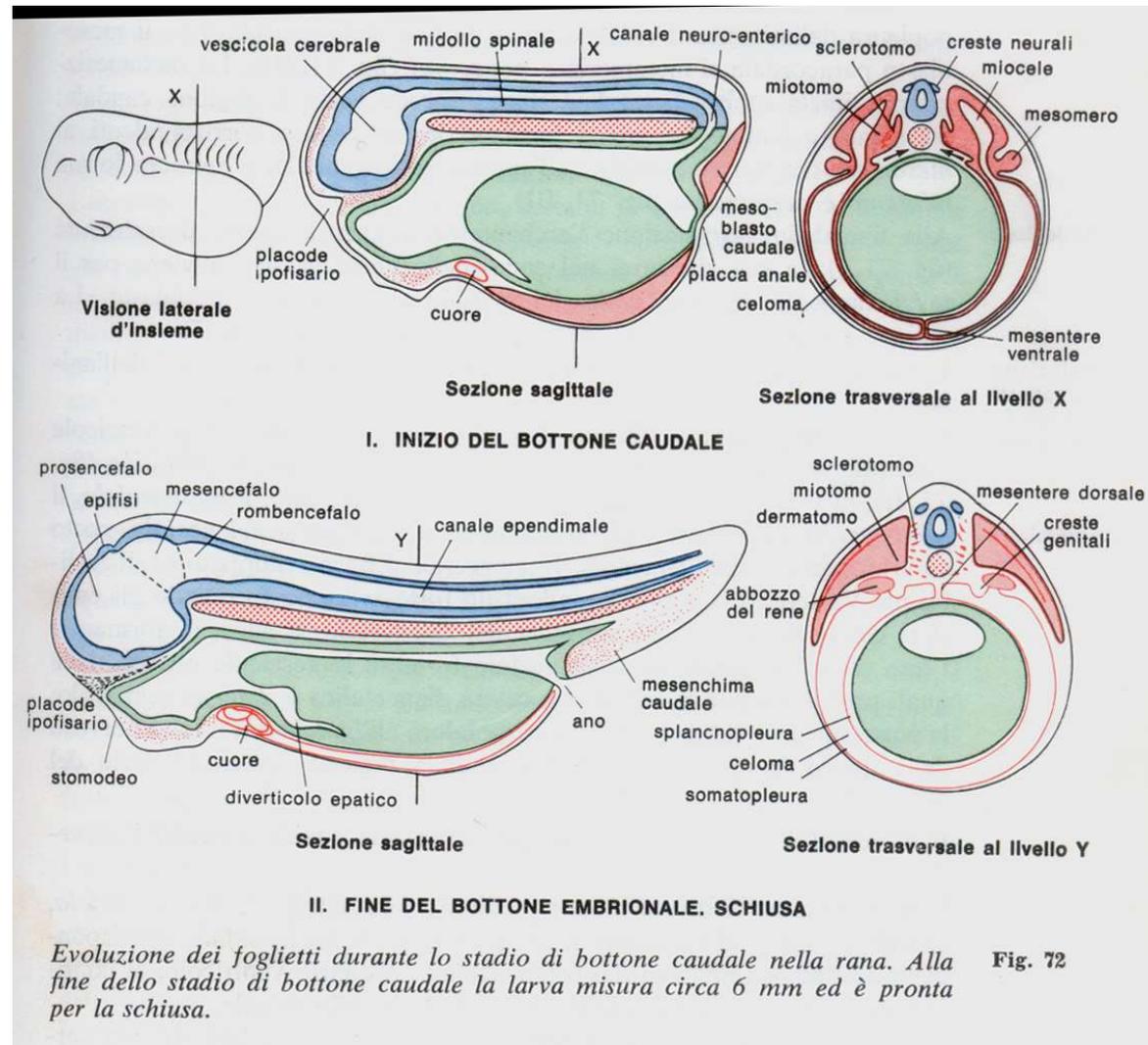


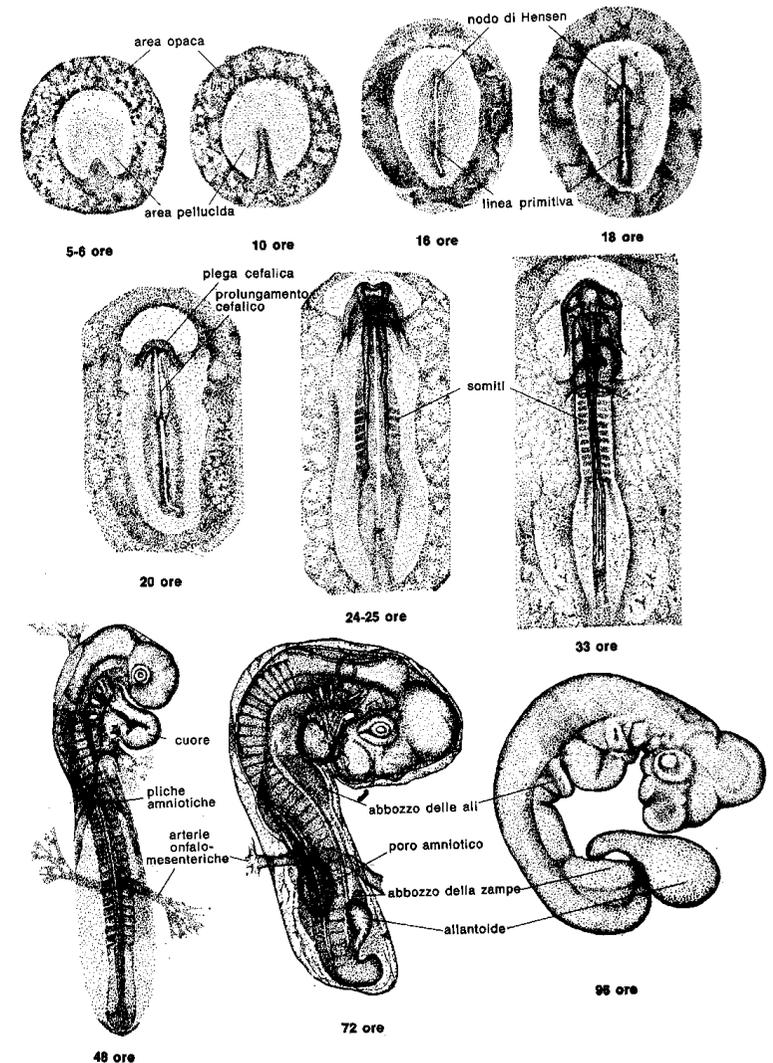
Fig. 71 Evoluzione dei foglietti durante la neurulazione nella rana. I - Inizio della neurulazione: formazione della placca neurale; la sezione sagittale differisce poco da quella della fig. 69, D. II - Fasi della neurulazione: sollevamento delle pliche neurali. III - Fine della neurulazione: le pliche neurali stanno per saldarsi. Le linee x, y e z indicano i livelli ai quali sono fatte le sezioni trasversali.

L'organogenesi negli anfibi

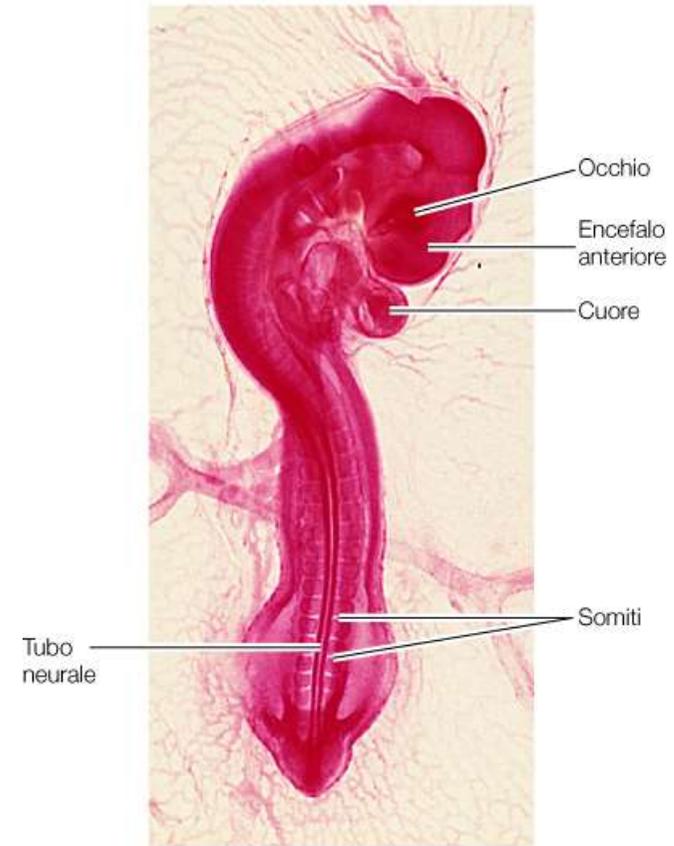
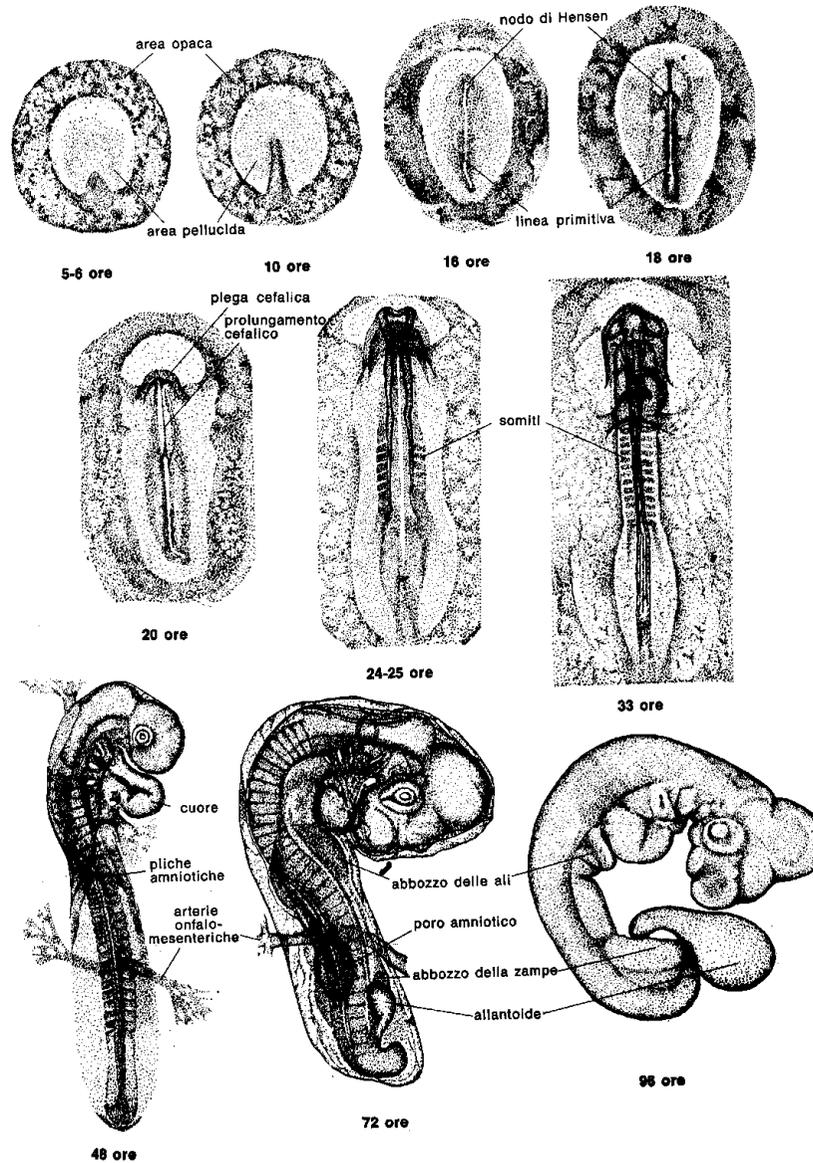


Ordine di comparsa dei principali caratteri morfologici nell'embrione di pollo

Deposizione	fine della segmentazione dell'uovo.
18 ore	linea primitiva completa; prolungamento cefalico.
20 ore	piega cefalica.
24 ore	4 paia di somiti; pliche neurali sollevate.
26 ore	inizio della fusione delle pliche neurali.
33 ore	12-13 paia di somiti; vescicole cerebrali complete; piega amniotica cefalica; cuore differenziato.
37 ore	movimenti cardiaci; inizio della torsione.
48 ore	24-26 paia di somiti; scomparsa della linea primitiva; piega amniotica posteriore.
56 ore	comparsa dell'abbozzo degli arti.
60 ore	inizio di formazione dell'allantoide.
72 ore	37-39 paia di somiti; allantoide visibile nel celoma extra-embriale.
96 ore	amnios completo; embrione coricato sul fianco sinistro; somiti completi



L'organogenesi in pollo



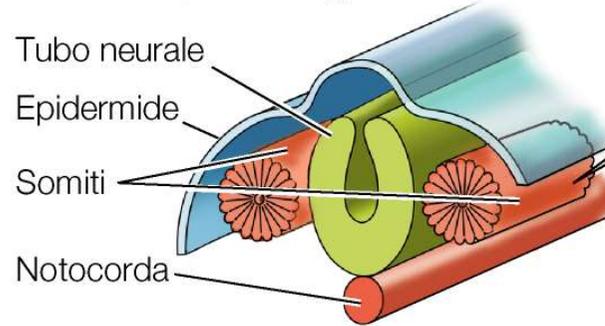
Lo sviluppo della segmentazione corporea

Dermatomo (2)

Miotomo (3)

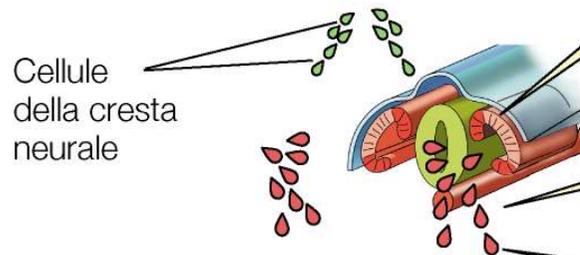
Sclerotomo (4)

Embrione di pollo di 2 giorni



1 Blocchi ripetitivi di tessuto, i **somiti**, si formano su entrambi i lati del tubo neurale.

Embrione di pollo di 4 giorni

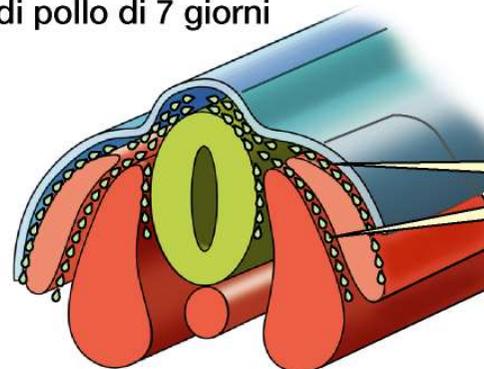


2 Ogni somite si divide in tre strati di cellule. Lo strato superiore contribuirà alla formazione della cute...

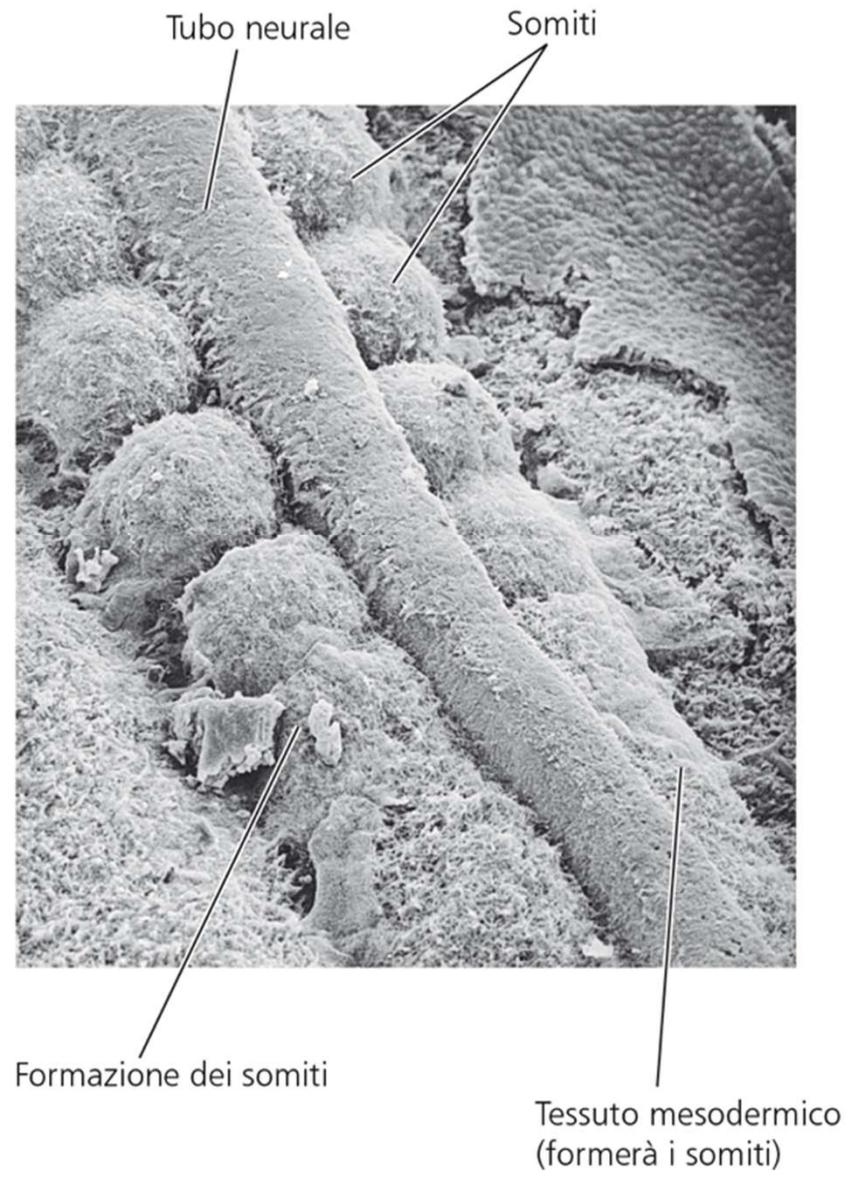
3 ... quello intermedio a quella del tessuto muscolare...

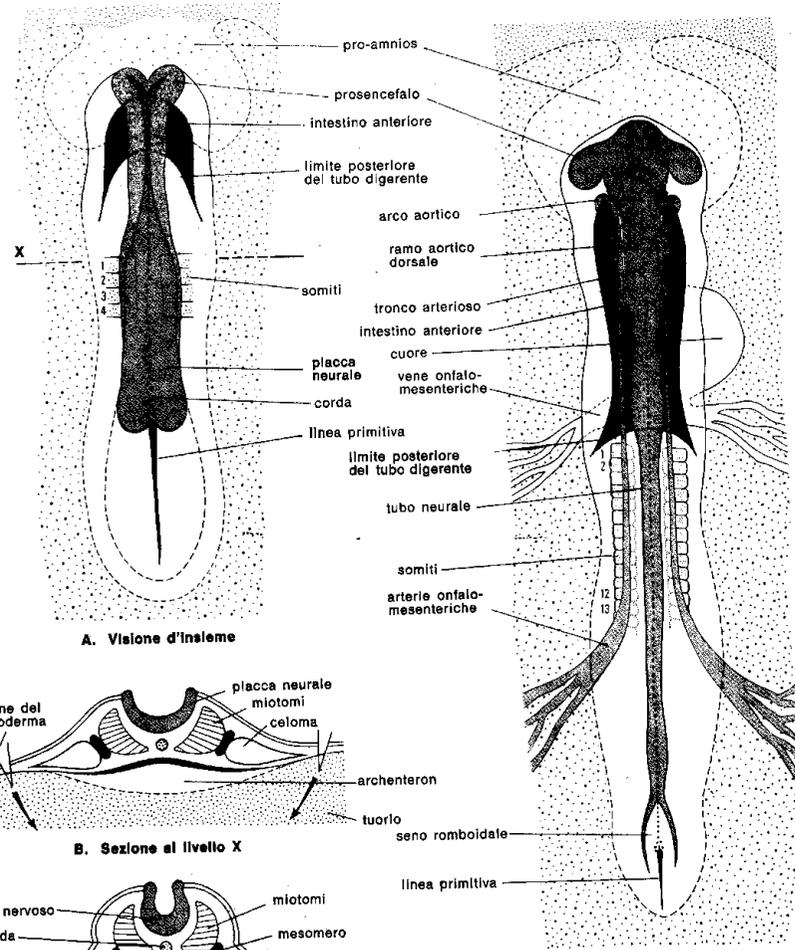
4 ... e quello inferiore alla formazione della cartilagine delle vertebre e delle coste.

Embrione di pollo di 7 giorni



B





A. Visione d'insieme

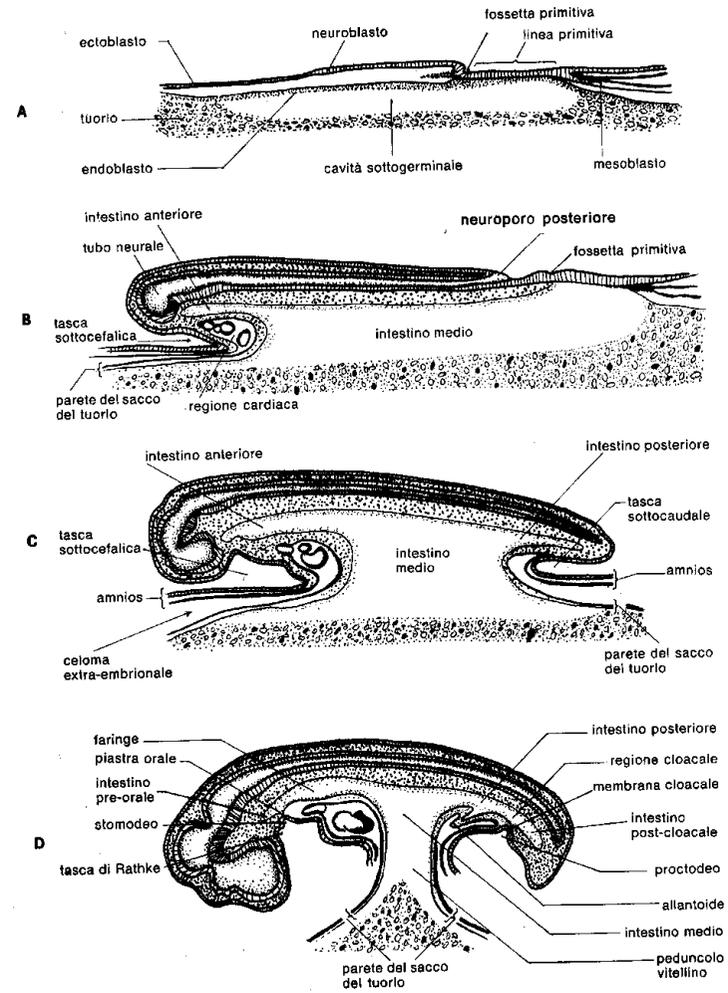
B. Sezione al livello X

C. Blastoderma isolato e richiuso su se stesso

I. STADIO A 24 ORE

II. STADIO A 33 ORE

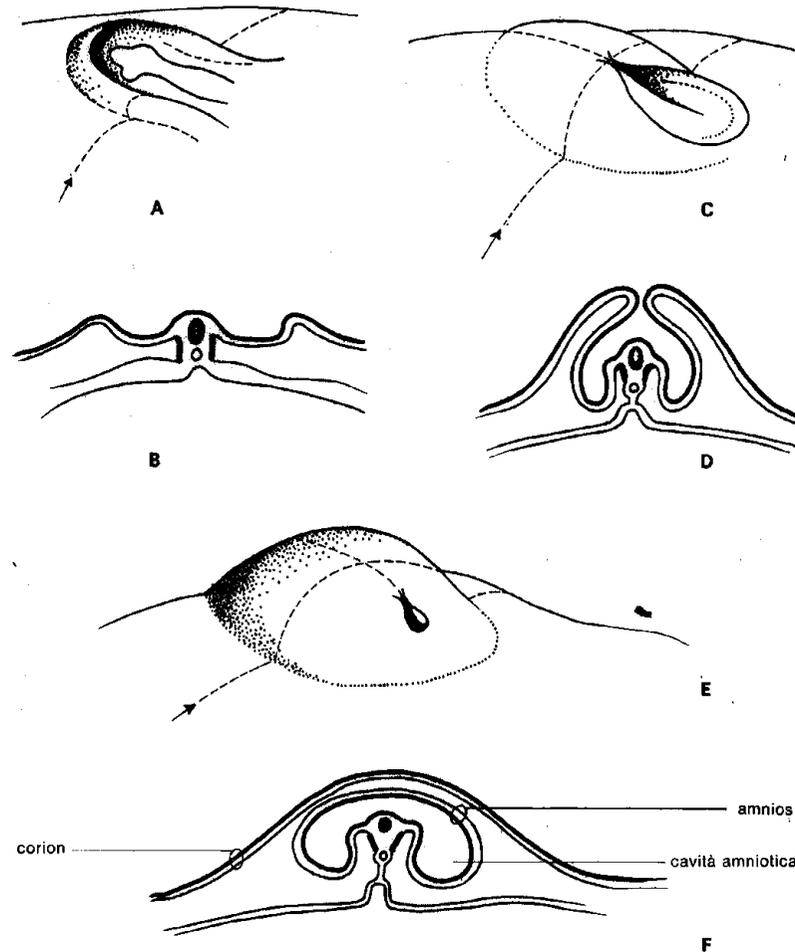
Il sollevamento dell'embrione dal tuorlo e la formazione dell'intestino



Schema di sezioni longitudinali che mostra il sollevamento dell'embrione di pollo e la formazione dell'intestino. Non è rappresentata la torsione dell'embrione. A, embrione alla fine del primo giorno di incubazione. B, fine del secondo giorno: si è formato l'intestino anteriore. C, embrione a circa 2 giorni e mezzo: è riconoscibile l'intestino anteriore, l'intestino medio e l'intestino posteriore. D, embrione a circa 3 giorni e mezzo: il progressivo sollevamento dell'embrione ha portato alla formazione del peduncolo vitellino (da Patten).

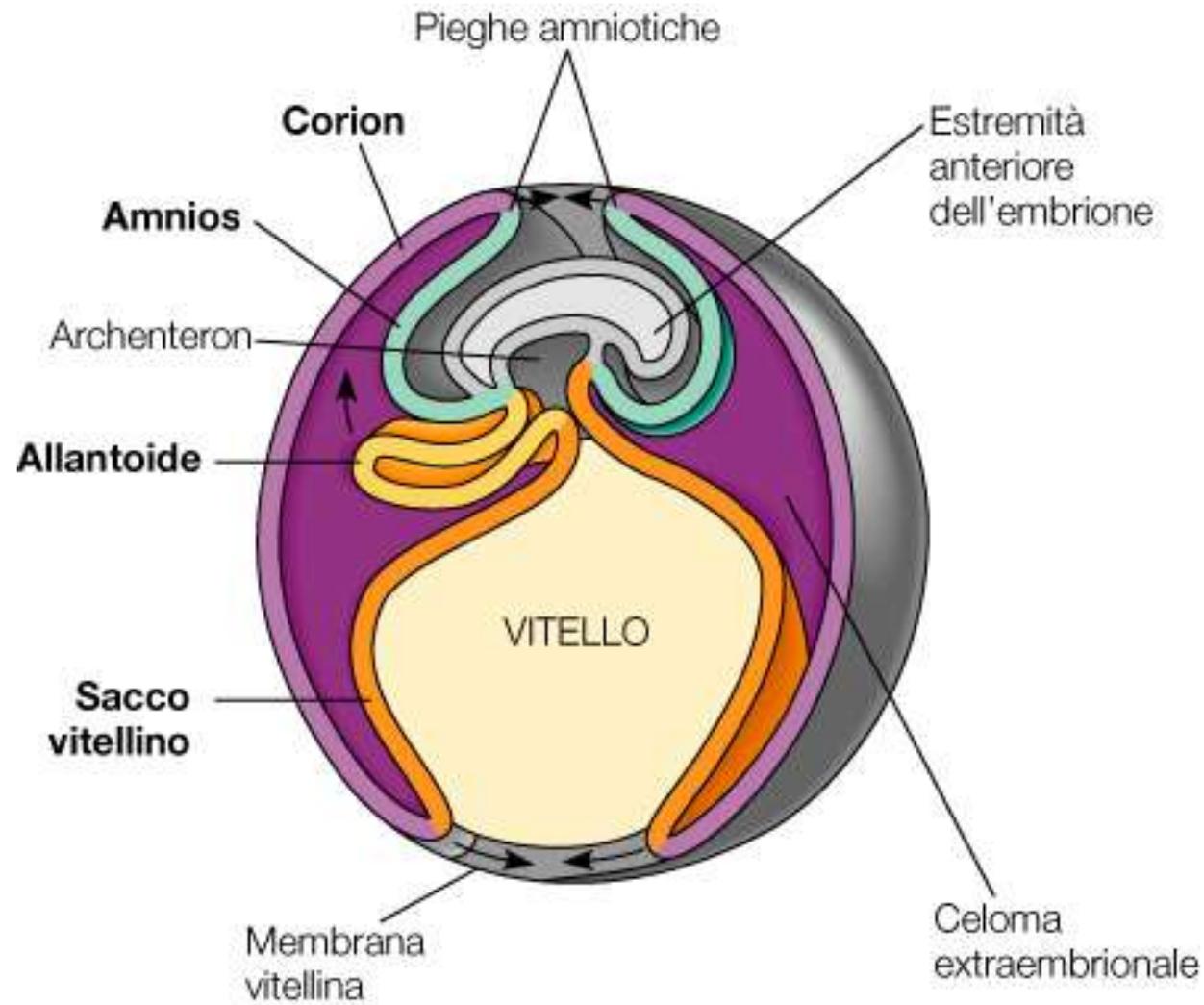
La formazione dell'amnios in rettili e uccelli (sauropsidi)

SVILUPPO DEI SAUROPSIDI

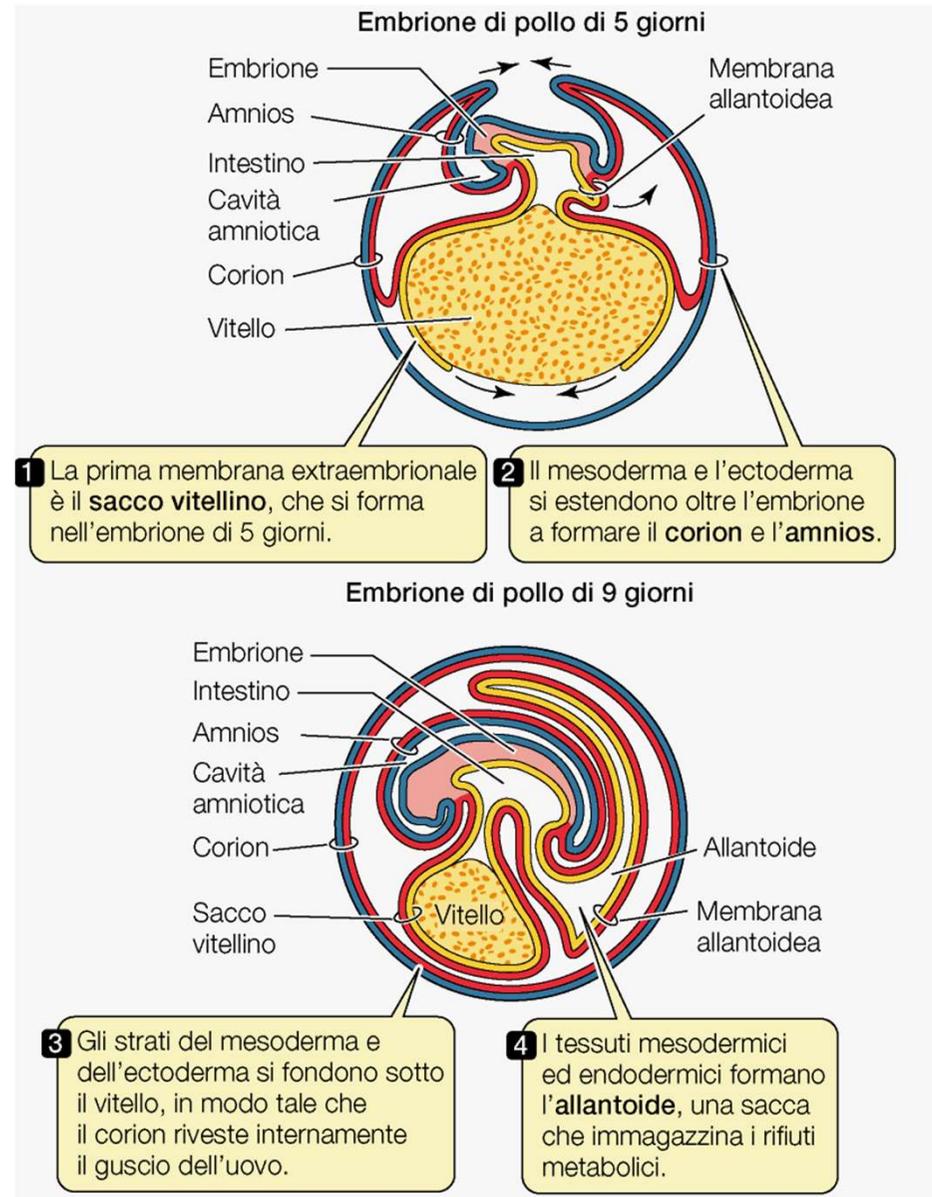


Formazione dell'amnios nei Sauropsidi. La linea tratteggiata indicata dalle frecce corrisponde al piano delle sezioni trasverse. A e B, sollevamento delle pliche amniotiche. C e D, chiusura delle pliche. E ed F, l'amnios delimita la cavità amniotica (da Stefanelli).

Lo sviluppo degli annessi embrionali in un embrione di pollo

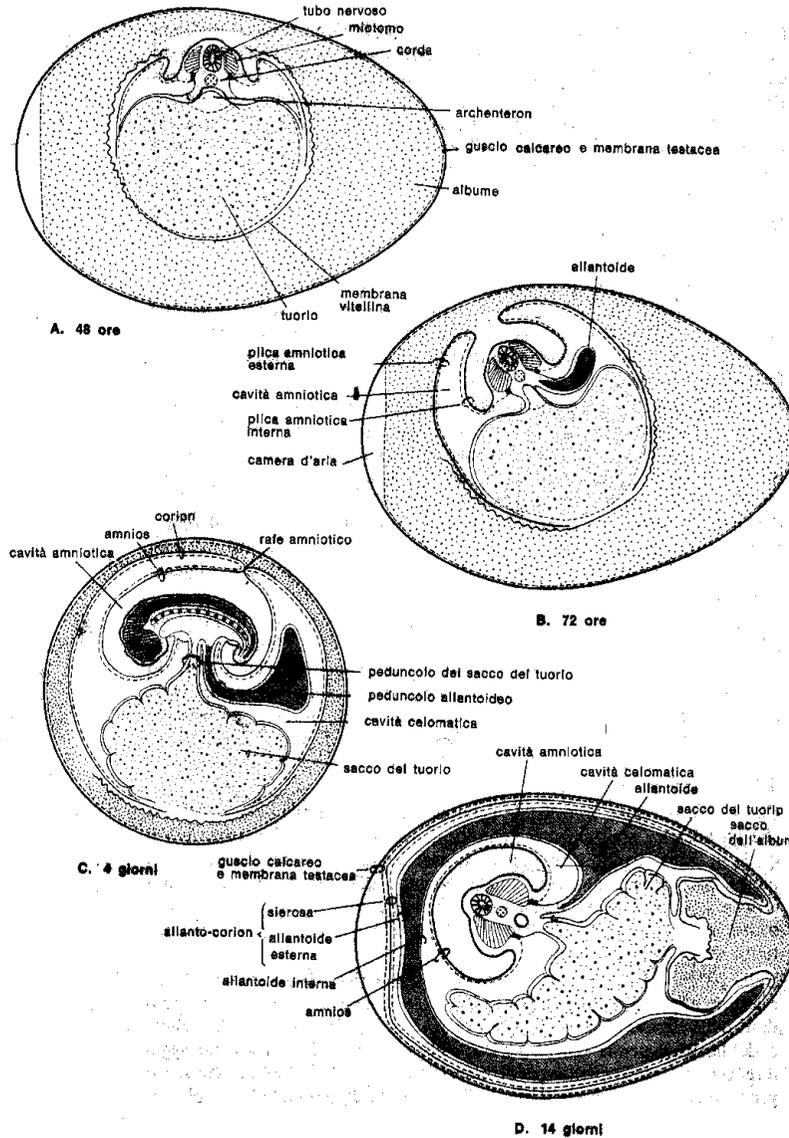


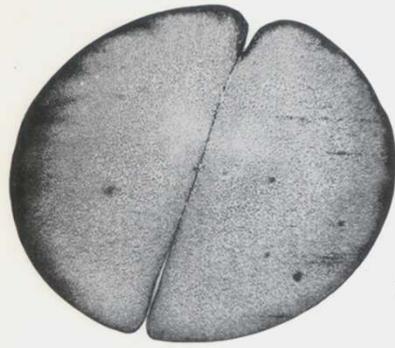
Le membrane extraembrionali



Formazione degli annessi embrionali in pollo

SVILUPPO DEI SAUROPODI.

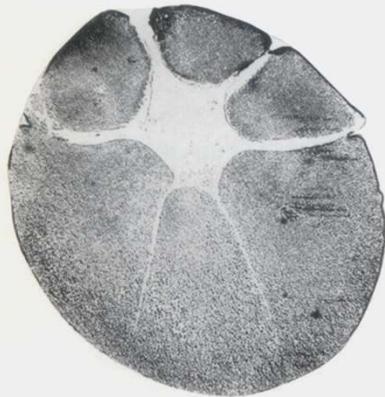




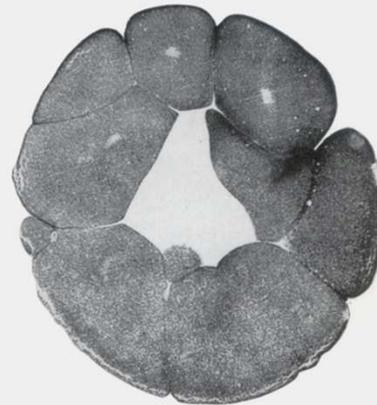
1. Frog: cleavage, 2-cell stage, V.S. mag. 50×



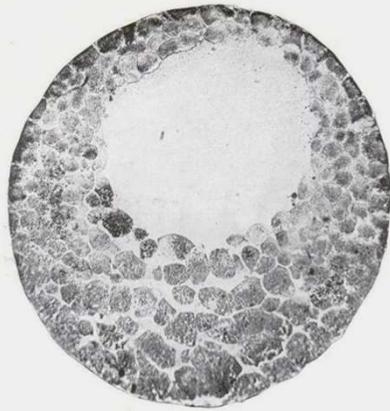
2. Frog: cleavage furrows, V.S. mag. 50×



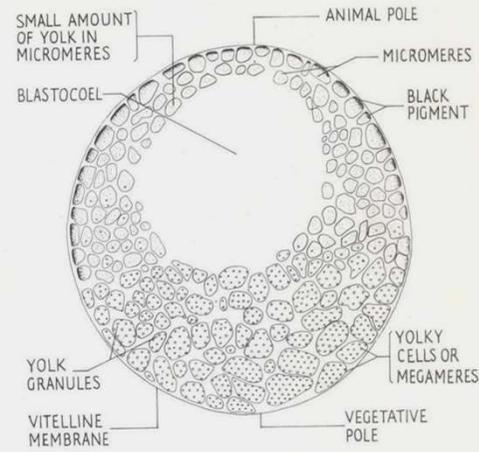
3. Frog: cleavage, 16-cell stage, V.S. mag. 50×



4. Frog: cleavage, 24-cell stage, V.S. mag. 50×



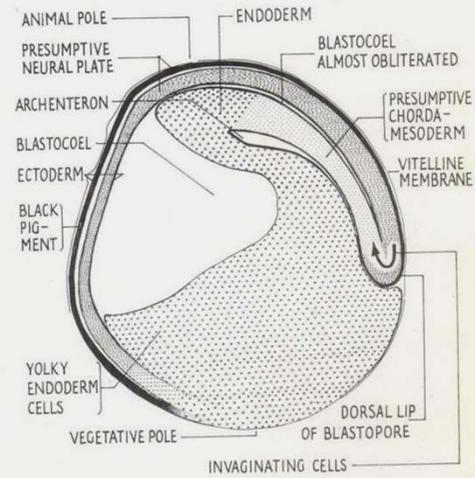
5. Frog: cleavage, blastula, V.S. mag. 45 ×



Drawing of specimen 5

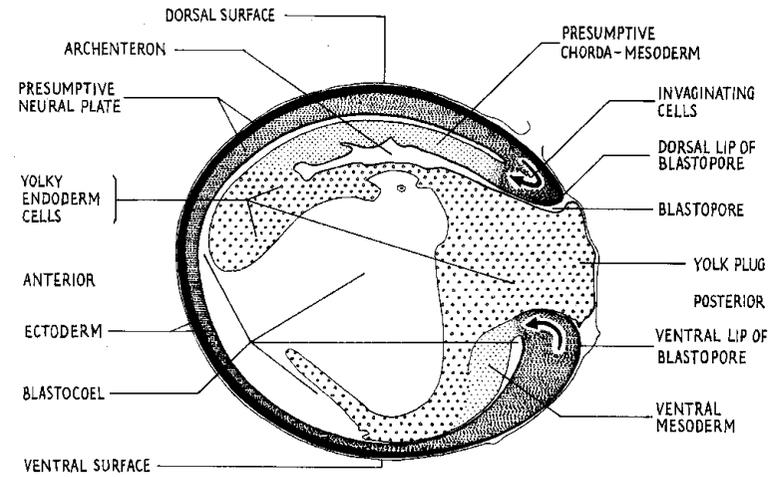


6. Frog: early gastrula (dorsal lip), V.S. mag. 40 ×

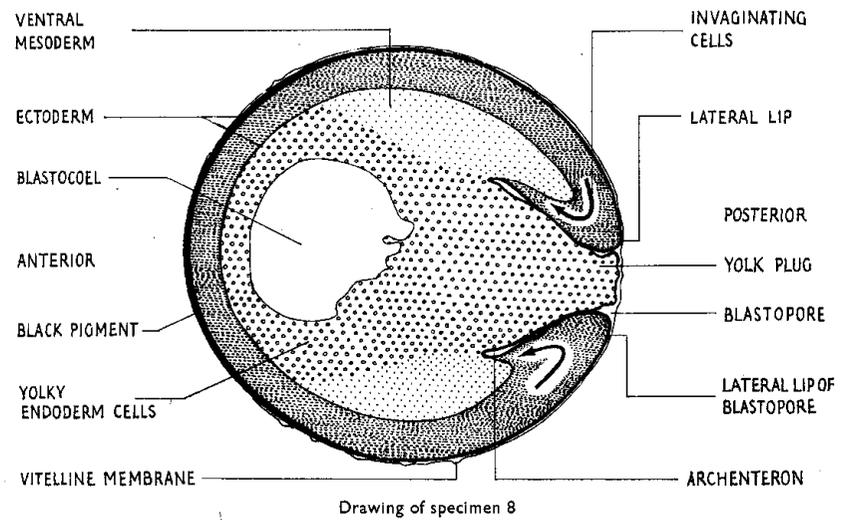


Drawing of specimen 6

7. Frog: later gastrula (yolk plug), V.S. mag. 60x



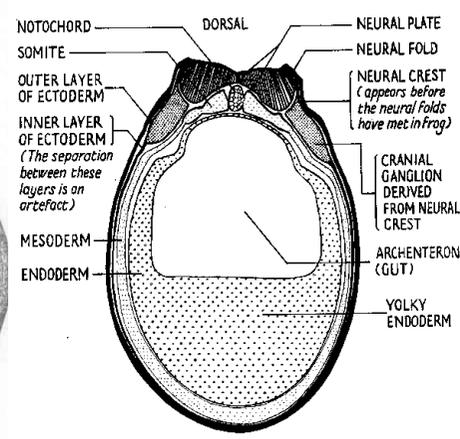
8. Frog: later gastrula (yolk plug), H.S. mag. 60x



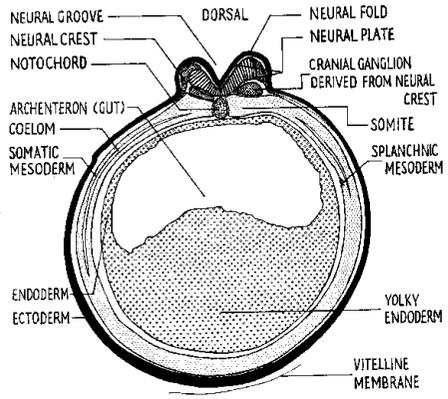


9. Frog: neural plate stage, T.S. mag. 35x

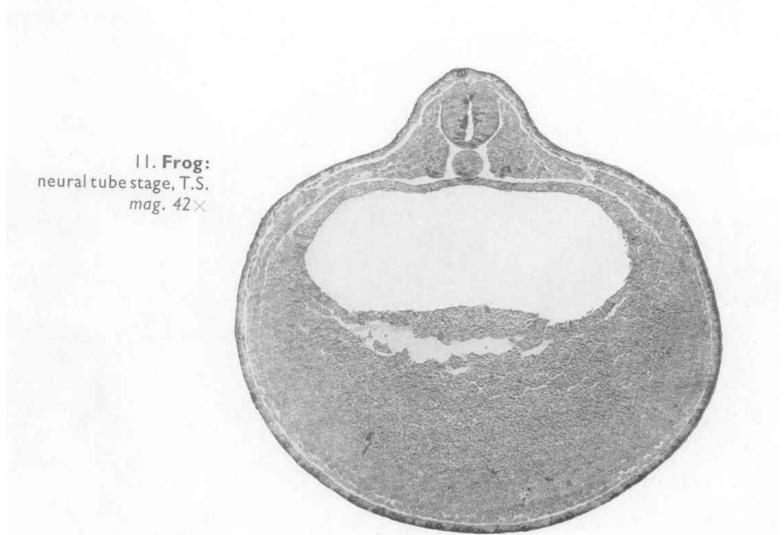
10. Frog: neural fold stage, T.S. mag. 35x



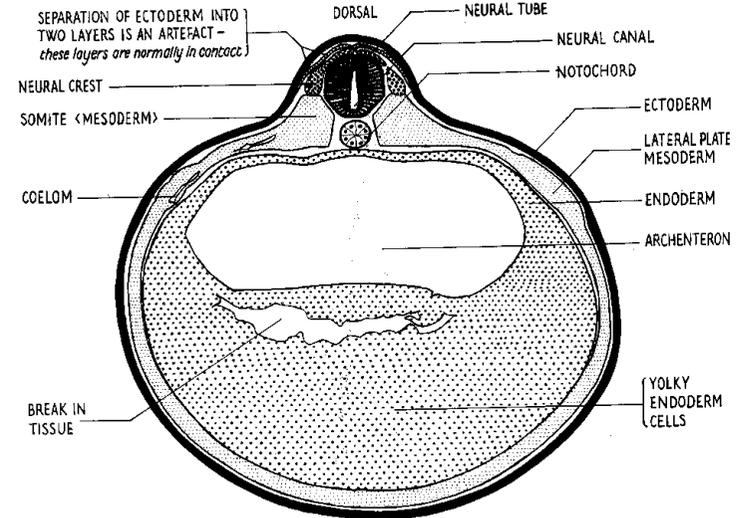
VENTRAL
Drawing of specimen 9



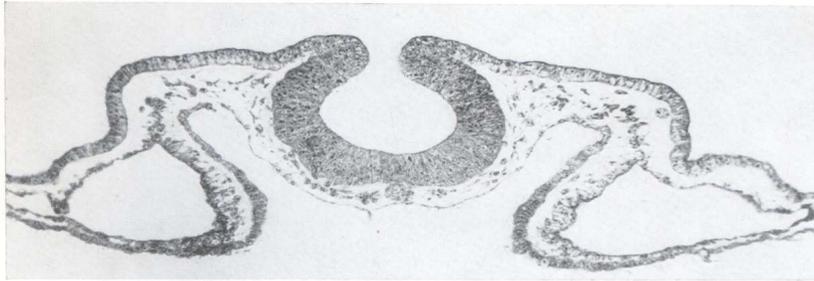
VENTRAL
Drawing of specimen 10



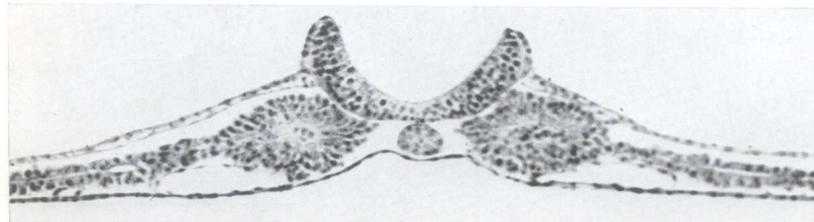
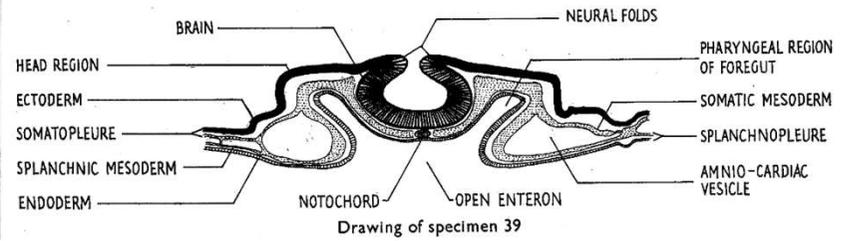
11. Frog: neural tube stage, T.S. mag. 42x



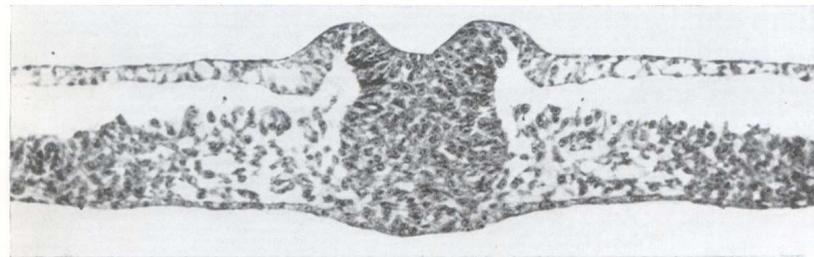
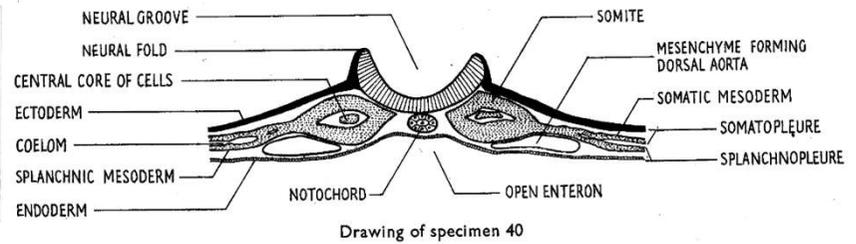
VENTRAL
Drawing of specimen 11



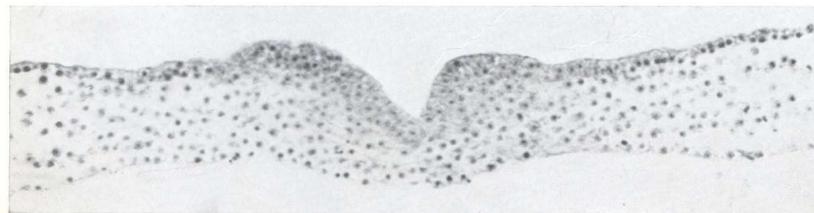
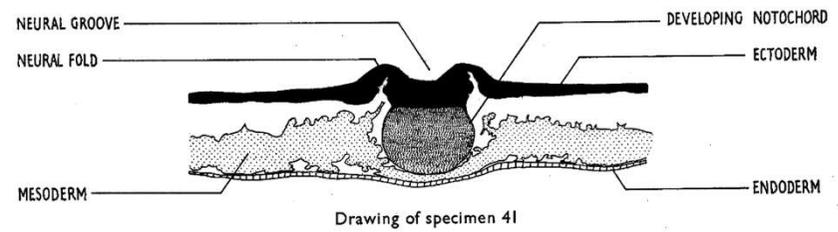
39. Chick: 6-somite stage, head region, T.S. mag. 140x



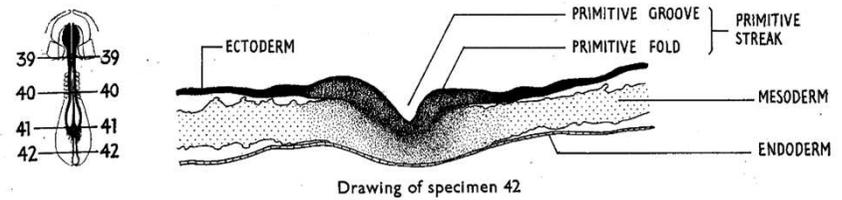
40. Chick: 6-somite stage, somitic region, T.S. mag. 200x

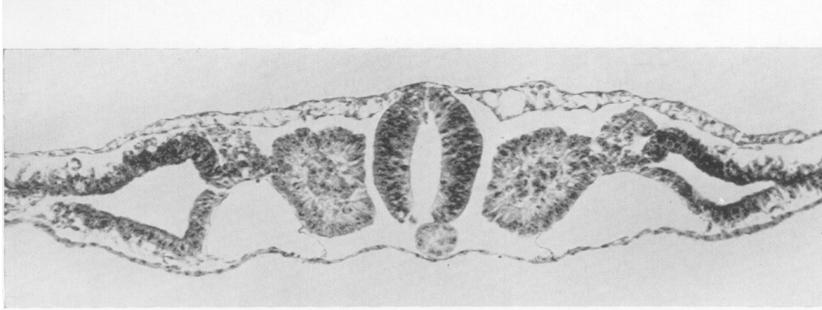


41. Chick: 6-somite stage, notochord, T.S. mag. 225x

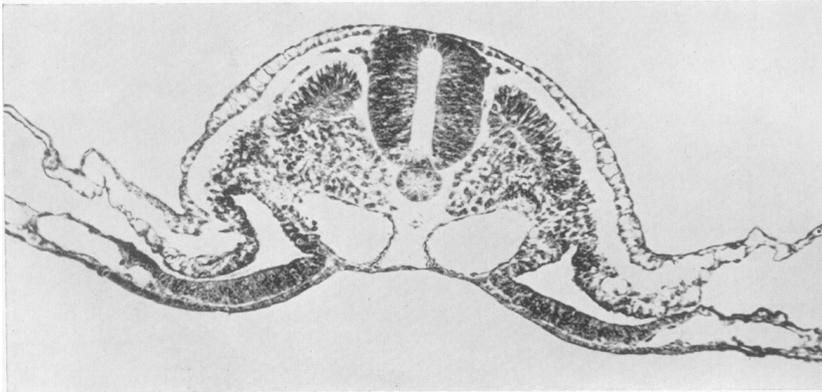
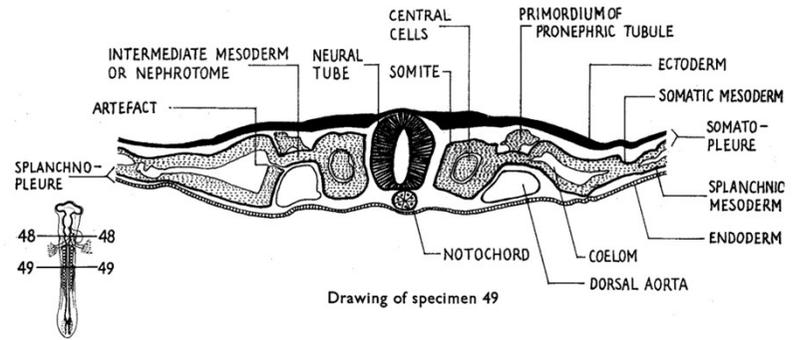


42. Chick: 6-somite stage, primitive streak, T.S. mag. 200x

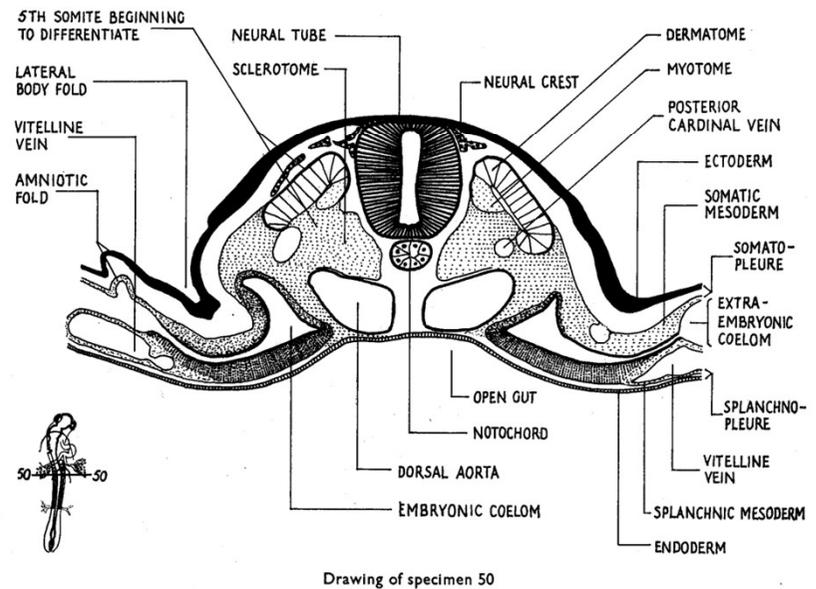


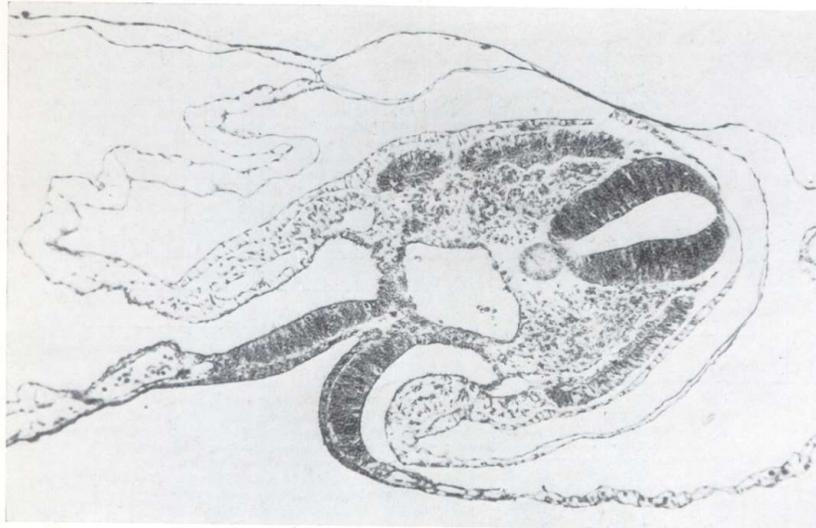


49. Chick: 13-somite stage, posterior trunk region, T.S. mag. 175×

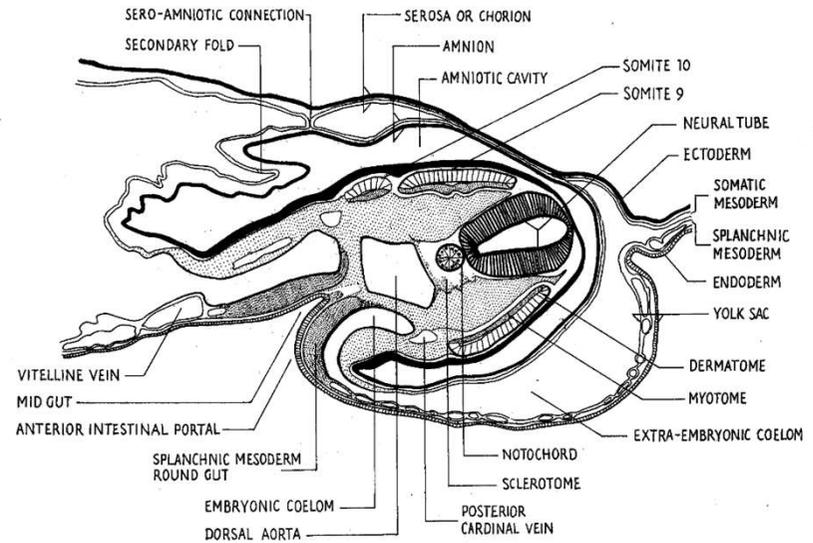


50. Chick: 17-somite stage, trunk region, T.S. mag. 150×

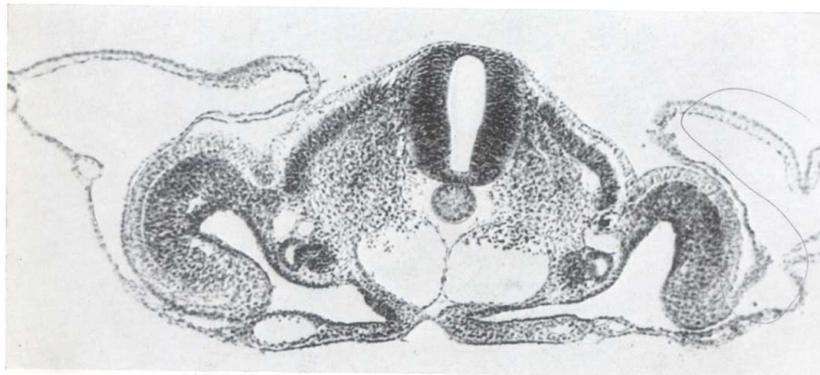




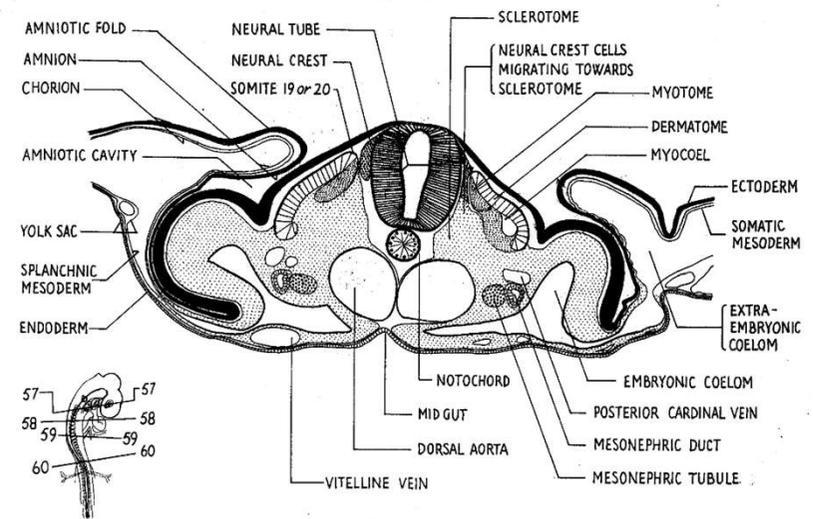
59. Chick: 30-somite stage, anterior trunk region, T.S. mag. 125x



Drawing of specimen 59



60. Chick: 30-somite stage, posterior trunk region, T.S. mag. 85x



Drawing of specimen 60