

Primi stadi di sviluppo embrionale e organogenesi

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

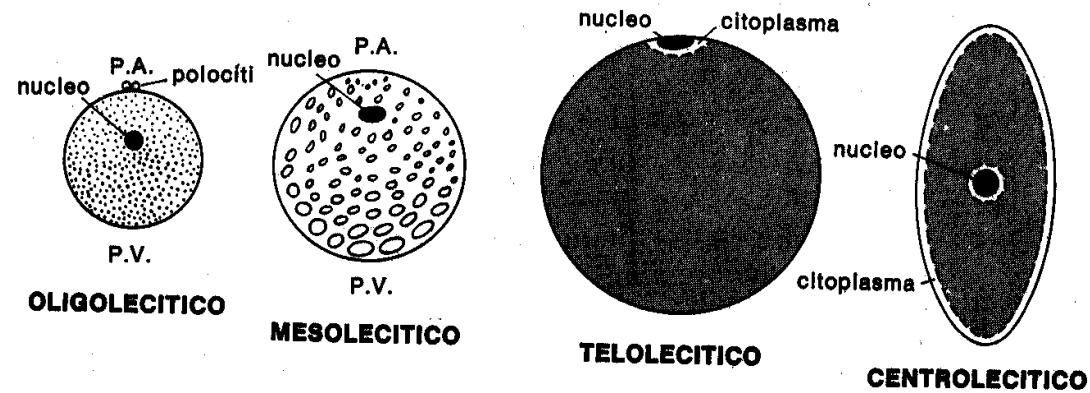
Mesolecitiche: anfibii

Telolecitiche: pesci, rettili, uccelli

Centrolecittiche: artropodi (insetti, ...)

OVOGENESI

35

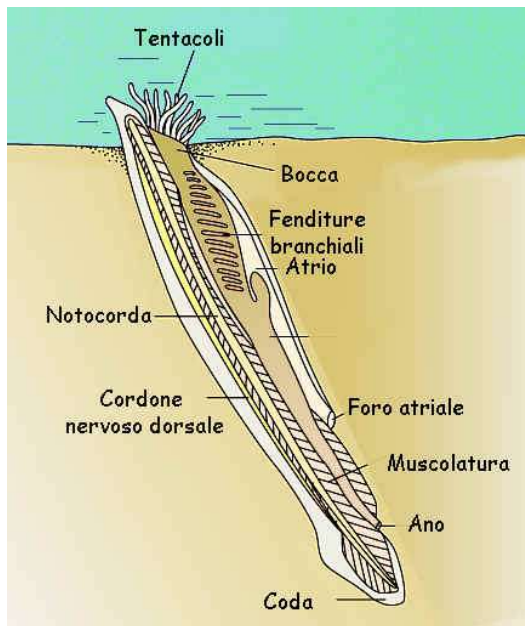


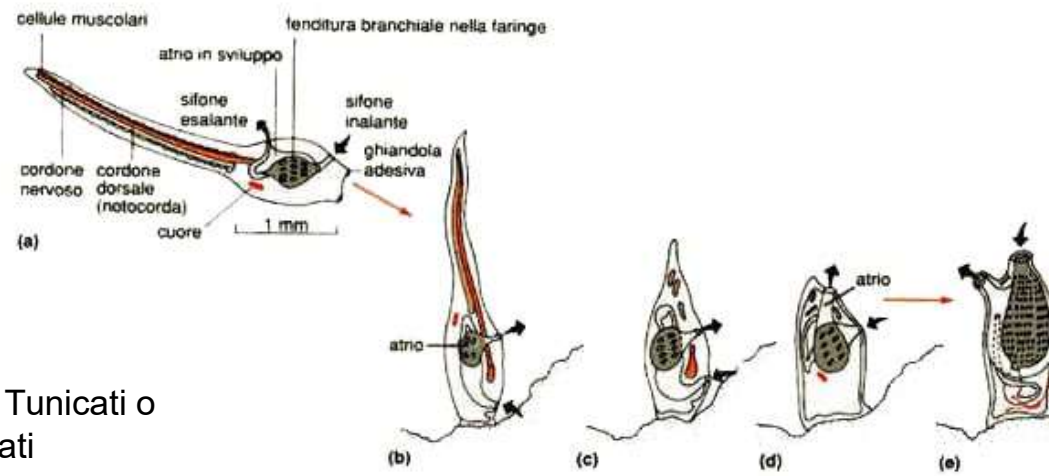
Schema dei principali tipi di uovo.

Fig.

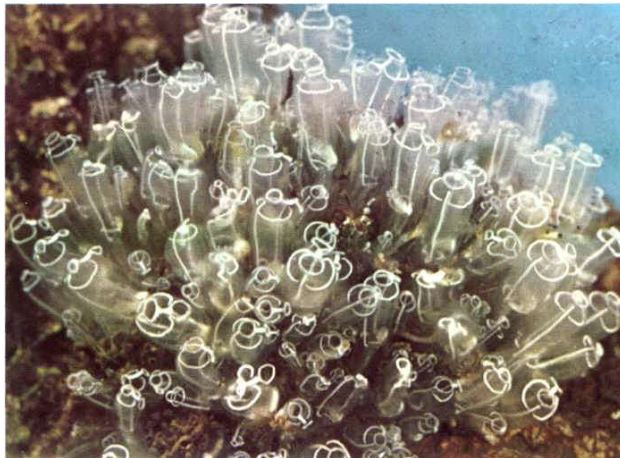


L'anfiosso: Cefalocordati

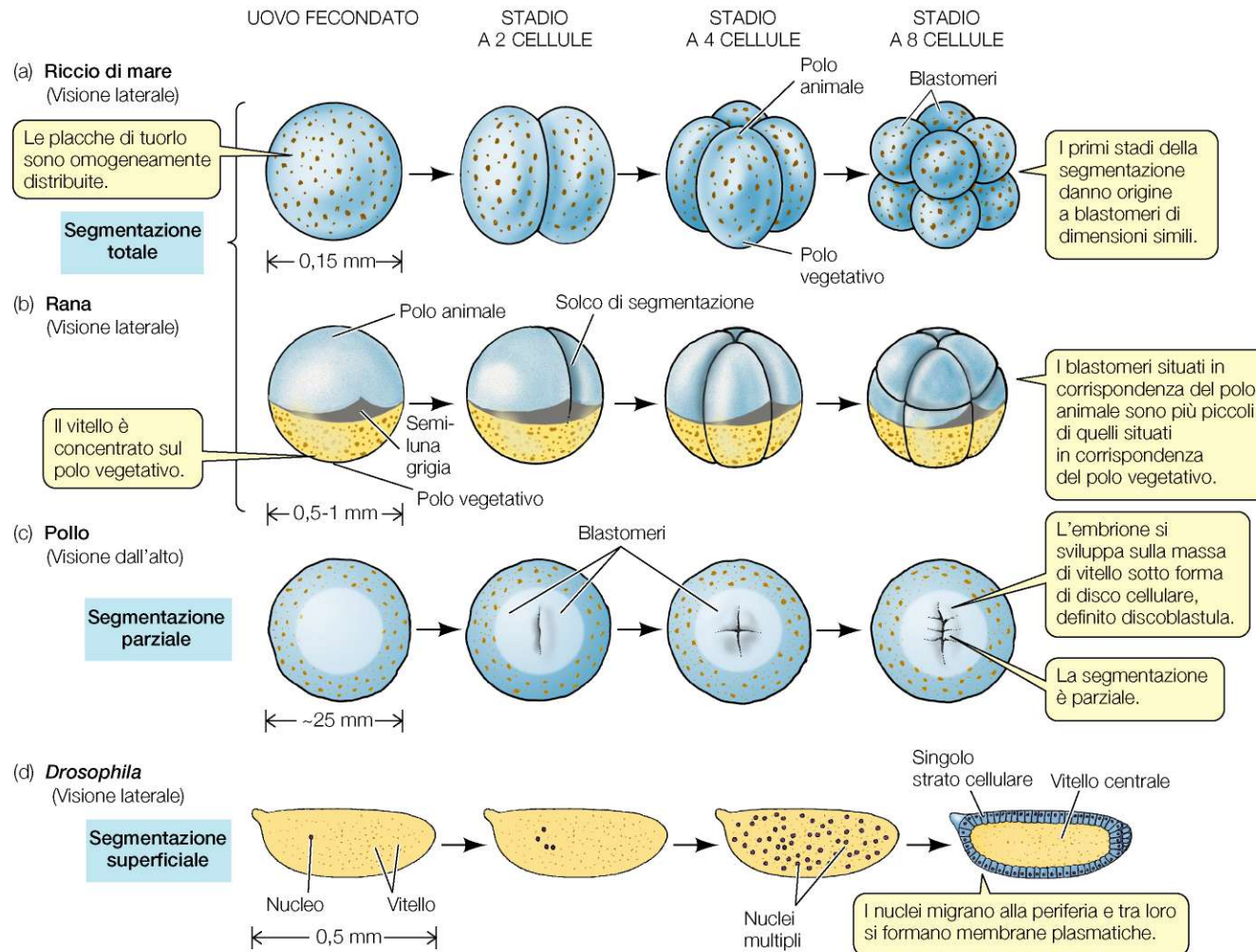




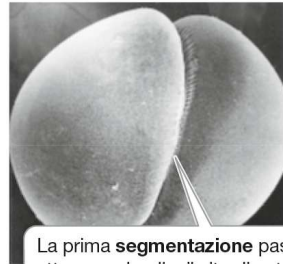
Ascidie: Tunicati o Urocordati



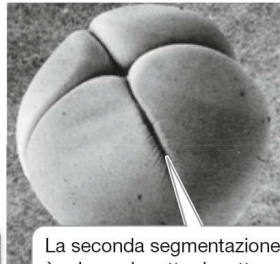
Le modalità di sviluppo embrionale nei vari tipi di uova



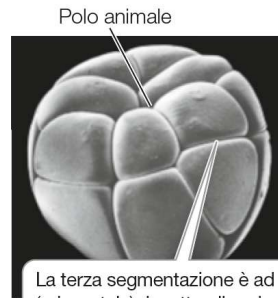
(A) Segmentazione totale (rana)



La prima **segmentazione** passa attraverso i poli e il sito di entrata dello spermatozoo e divide in due la semiluna grigia.



La seconda segmentazione è ad angolo retto rispetto alla prima.



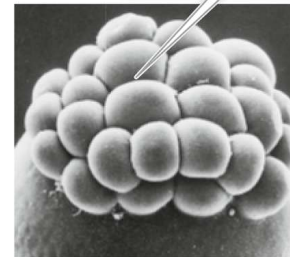
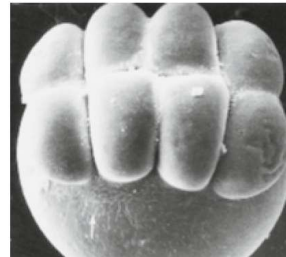
La terza segmentazione è ad angolo retto (orizzontale) rispetto alle prime due e divide gli emisferi animale e vegetale. Le cellule dell'emisfero vegetale sono più grandi.

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

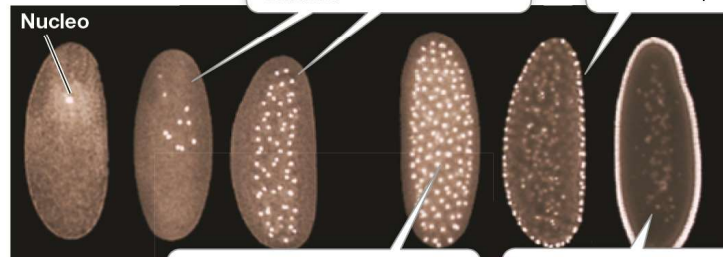
(B) Segmentazione parziale (pesce zebra)



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



(C) Segmentazione superficiale (*Drosophila*)



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

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

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

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

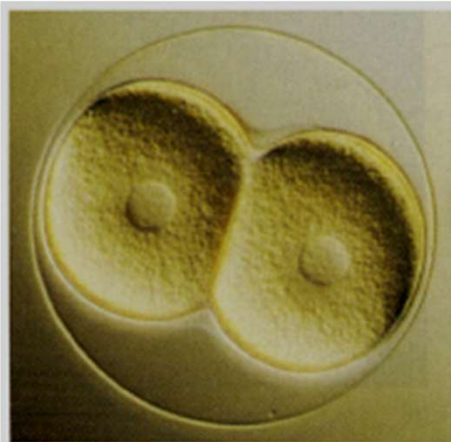
Figura 43.3 Alcuni tipi di segmentazione

Le differenze nelle modalità dello sviluppo embrionale precoce riflettono differenze nell'organizzazione del citoplasma della cellula uovo. (A) La rana funge da organismo modello caratterizzato da segmentazione totale (microfotografie elettroniche a scansione [SEM]). (B) Le immagini SEM dell'embrione di pesce zebra illustrano la segmentazione parziale, in cui una voluminosa massa di tuorlo limita i piani di divisione cellulare. (C) La colorazione dei nuclei rivela l'organizzazione sinciziale caratteristica dell'embrione precoce del moscerino della frutta (*Drosophila*). I nuclei migrano verso la periferia e i solchi di segmentazione ripartiscono successivamente i nuclei in singole cellule, formando il blastoderma.

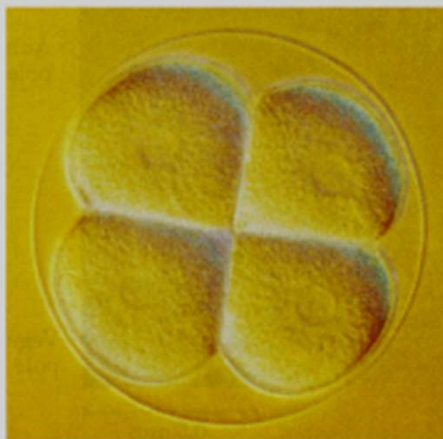
Il primo stadio di sviluppo embrionale: la segmentazione

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

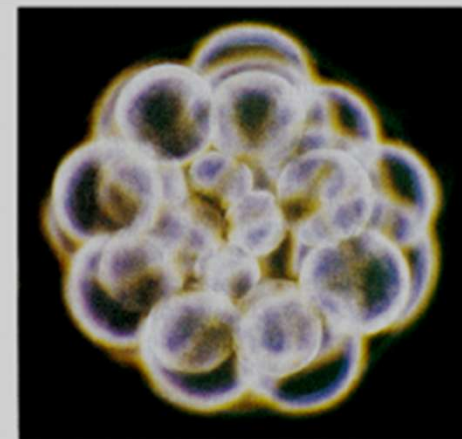
La 3 segmentazione è perpendicolare alle prime 2 ed è **latitudinale**



(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 anfirosso e riccio di mare: totale ed eguale

La segmentazione negli anfibii

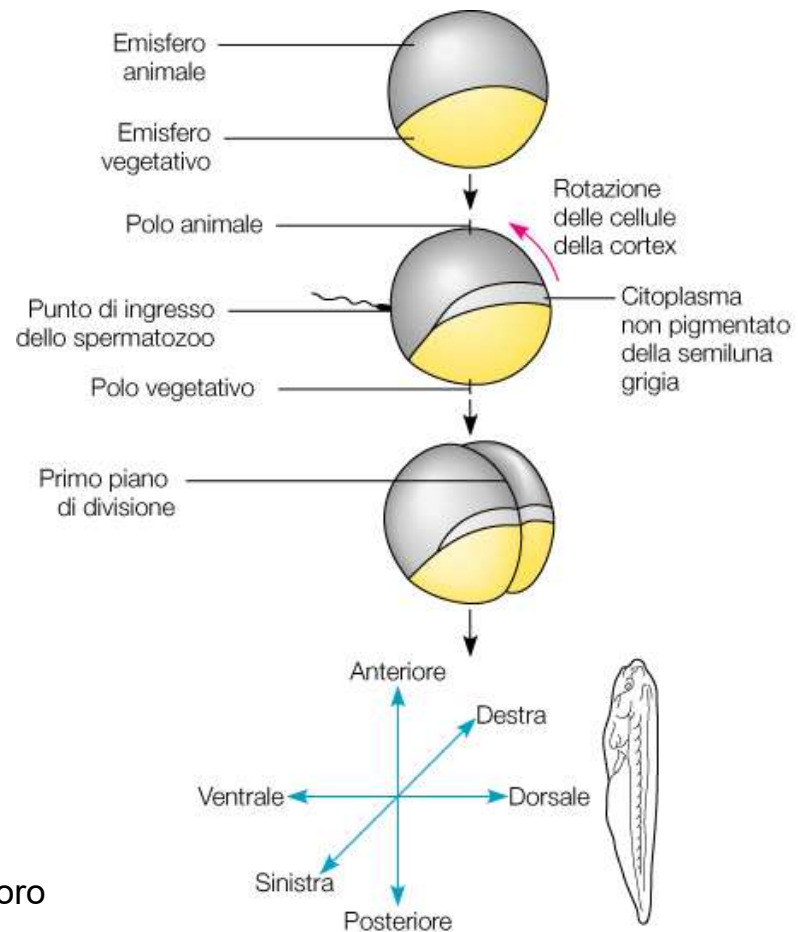
La determinazione degli assi embrionali e del primo piano di segmentazione in un anfibio

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

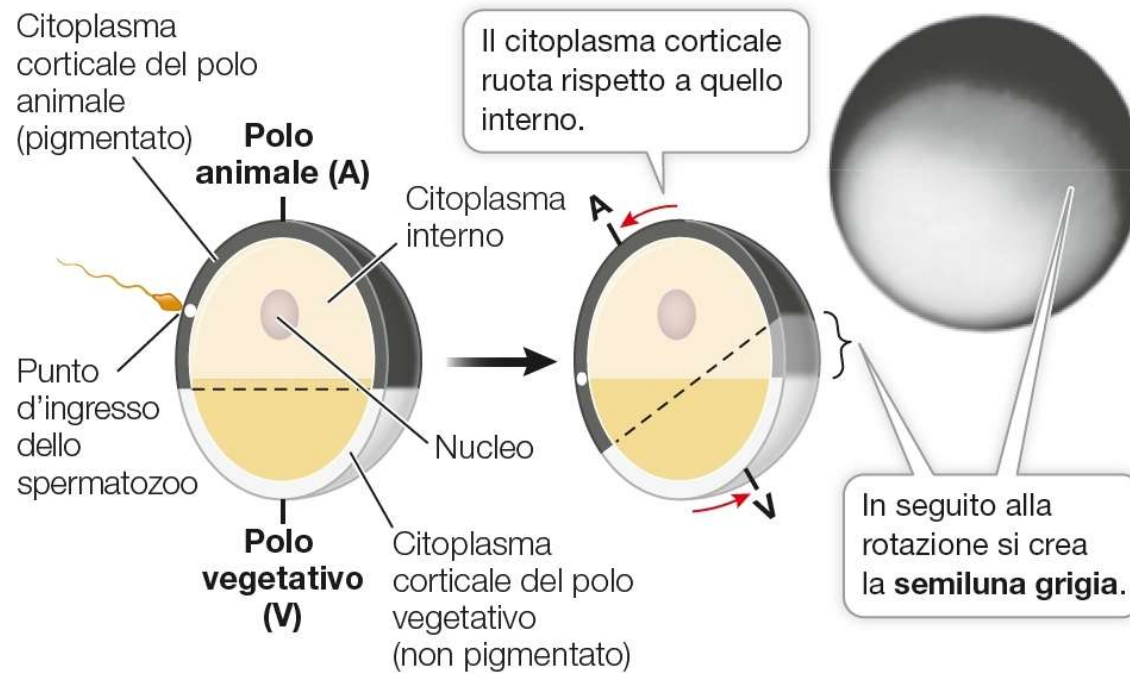
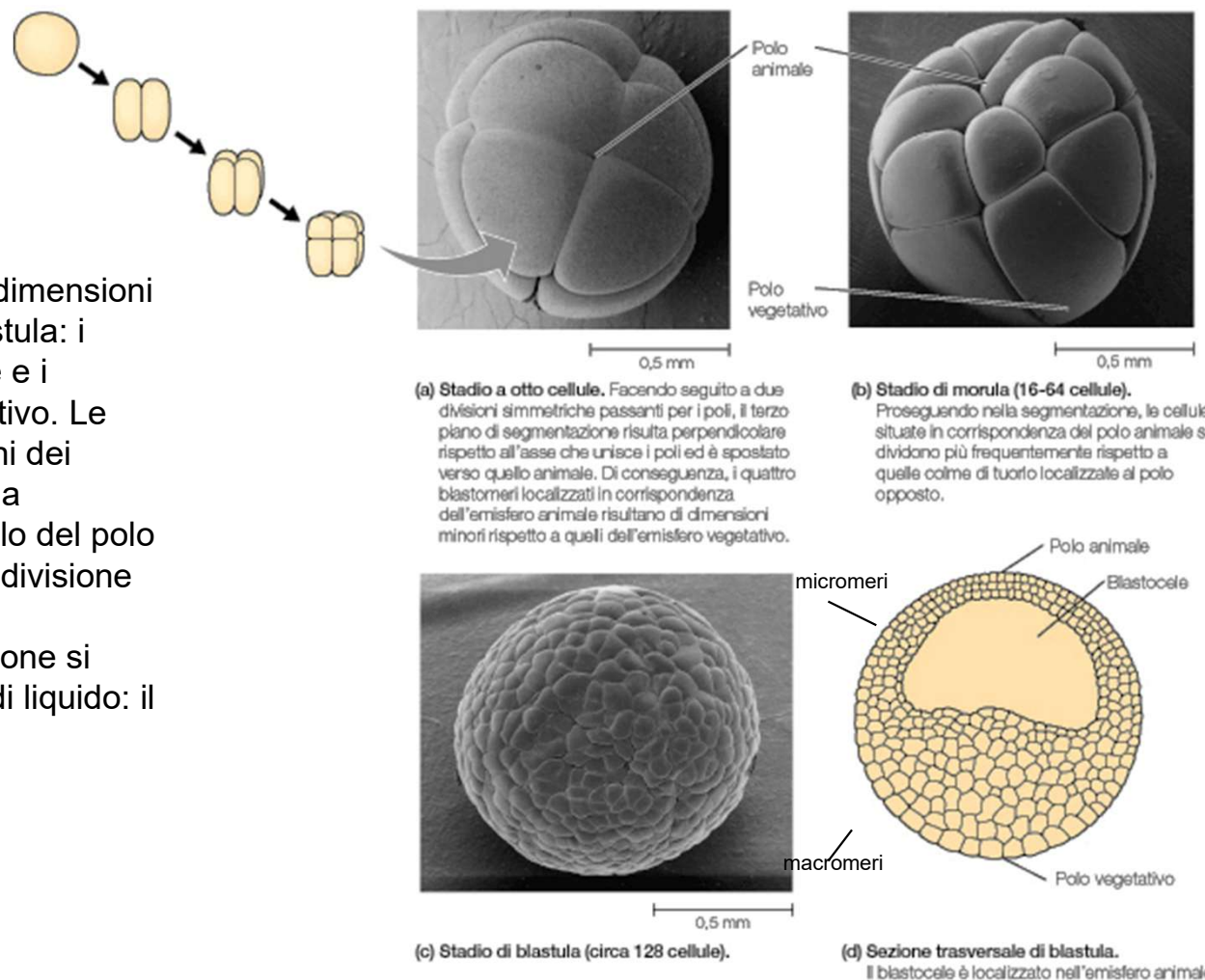


Figura 43.1 La semiluna grigia Nell'uovo di anfibio, la rotazione corticale e la riorganizzazione del citoplasma dopo la fecondazione danno origine alla semiluna grigia sul versante opposto rispetto al punto di ingresso dello spermatozoo. Questi eventi sono importanti ai fini della definizione degli assi corporei e di altri processi essenziali che si svolgono in stadi di sviluppo successivi.

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 blastocoele



(a) Stadio a otto cellule. Facendo seguito a due divisioni simmetriche passanti per i poli, il terzo piano di segmentazione risulta perpendicolare rispetto all'asse che unisce i poli ed è spostato verso quello animale. Di conseguenza, i quattro blastomeri localizzati in corrispondenza dell'emisfero animale risultano di dimensioni minori rispetto a quelli dell'emisfero vegetativo.

(b) Stadio di morula (16-64 cellule). Proseguendo nella segmentazione, le cellule situate in corrispondenza del polo animale si dividono più frequentemente rispetto a quelle colme di tuorlo localizzate al polo opposto.

(c) Stadio di blastula (circa 128 cellule).

(d) Sezione trasversale di blastula. Il blastocoele è localizzato nell'emisfero animale.

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

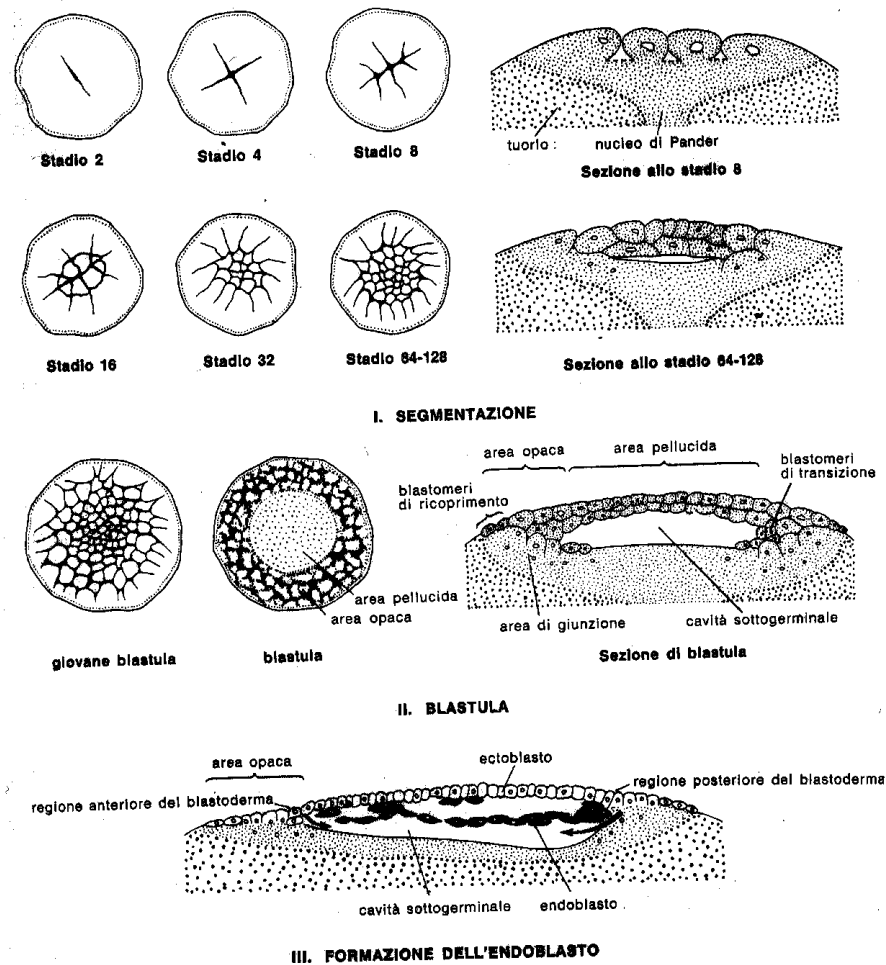
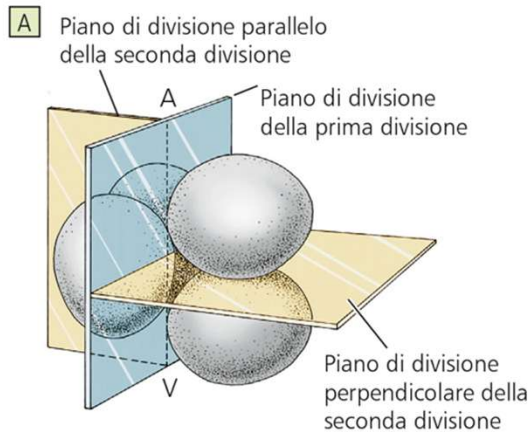


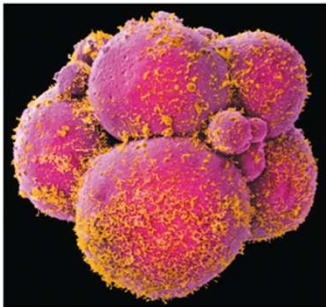
Fig. 92
Sviluppo dell'uovo di pollo. I - Segmentazione; la regione della cicatrice è rappresentata in visione dall'alto e in sezione. II - Blastula; compare la differenza fra area opaca e area pellucida. III - Sezione al momento della ovideposizione; le frecce indicano il movimento delle cellule che vanno a costituire lo strato endoblastico.

La segmentazione nei mammiferi



B

Stadio di 8 cellule



Stadio di 16 cellule



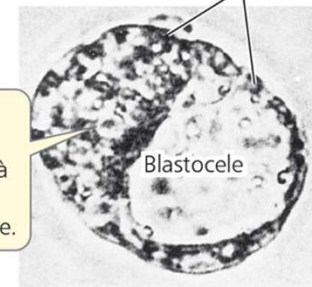
Cellule compattate



C

Blastocisti
(sezione
trasversale)

Trofoblasto
(cellule esterne)



La massa
cellulare
interna darà
origine
all'embrione.

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 blastocoele circondato dal trofoblasto

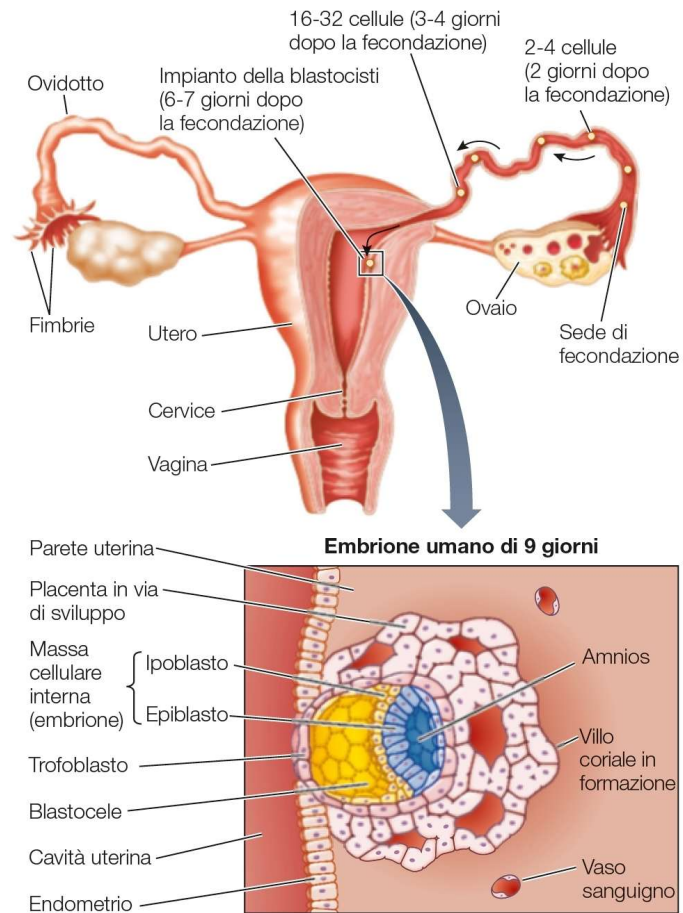


Figura 43.5 La blastocisti umana durante l'impianto Molecole di adesione ed enzimi proteolitici secreti dalle cellule trofoblastiche permettono alla blastocisti di penetrare nell'endometrio. Dopo l'impianto nella parete uterina, le cellule del trofoblasto emanano numerose proiezioni cellulari – i villi coriali – che aumentano la superficie di contatto tra embrione e circolazione materna. La massa cellulare interna si suddivide in due tessuti embrionali, l'ipoblasto e l'epiblasto. L'epiblasto dà origine alla cavità amniotica.

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**

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.

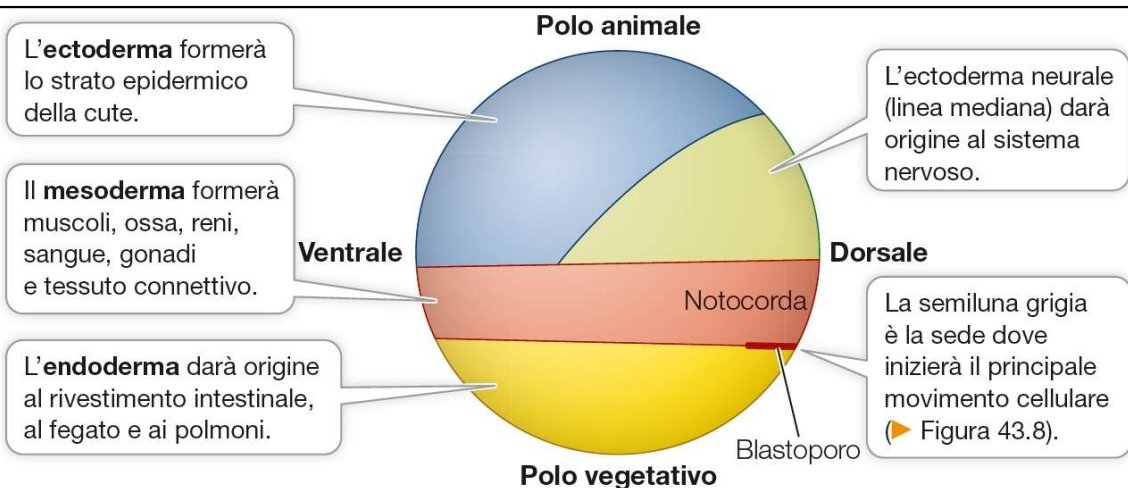
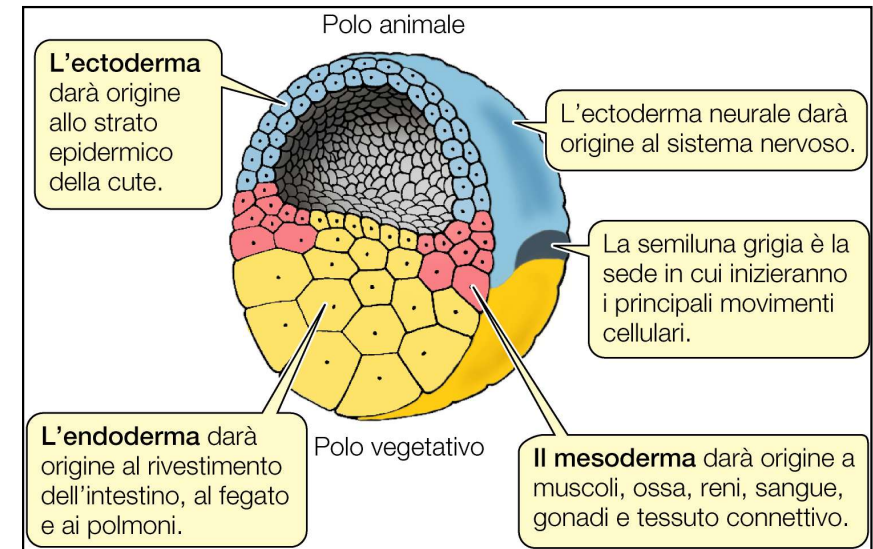


Figura 43.6 Mappa prospettica della tipica blastula di un anfibio I colori indicano le aree della blastula che si trasformeranno nei tre foglietti embrionali e, successivamente, nei tessuti e negli organi dell'adulto.



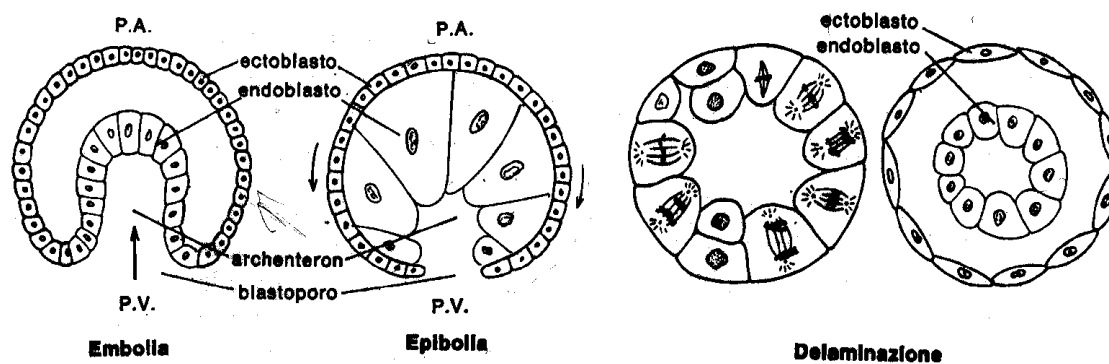


Fig. 48 Modalità della gastrulazione.

- ¹ Dal gr. *embálllein*, mettere, gettar dentro.
² Dal gr. *epiballein*, gattare o mettere sopra.
³ Dal gr. *archaios*, primitivo, e *énteron*, 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

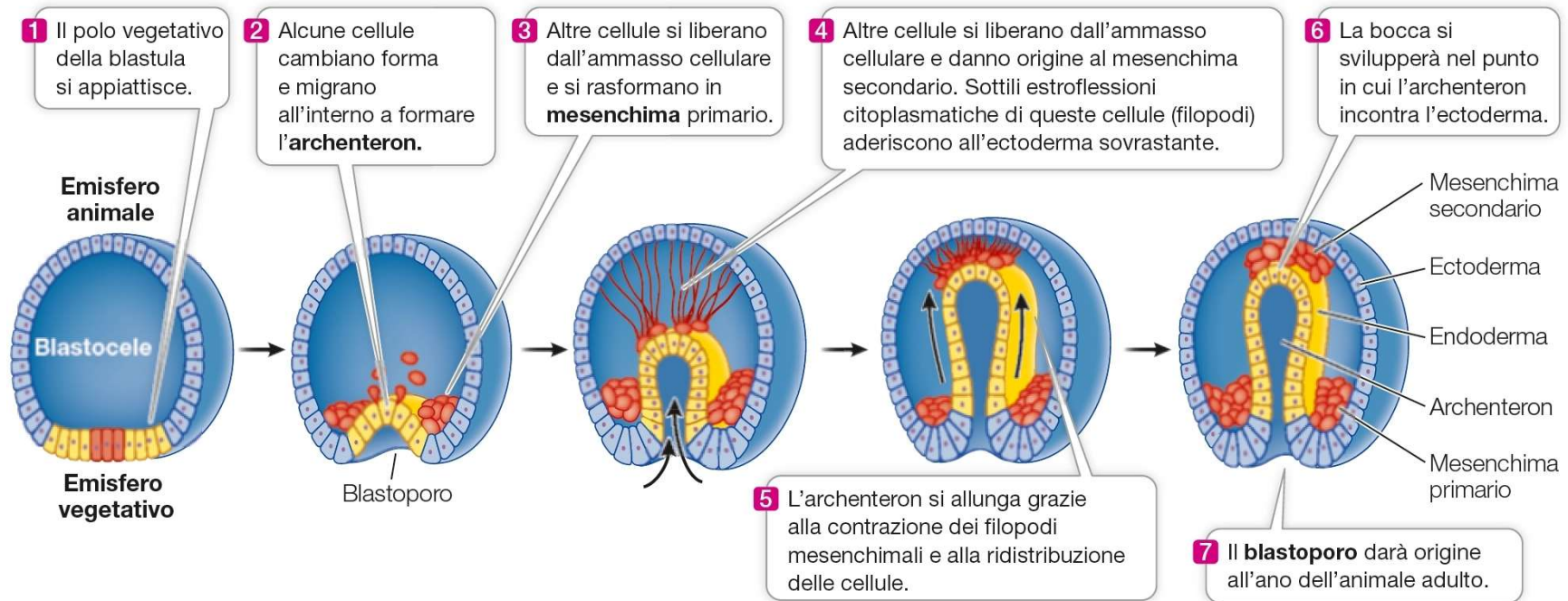


Figura 43.7 La gastrulazione nel riccio di mare Durante la gastrulazione le cellule migrano verso nuove posizioni e formano i tre foglietti embrionali, che daranno origine ai tessuti differenziati.

? Come fanno le cellule sulla superficie del polo vegetativo a diventare le cellule che rivestono l'intestino?

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

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

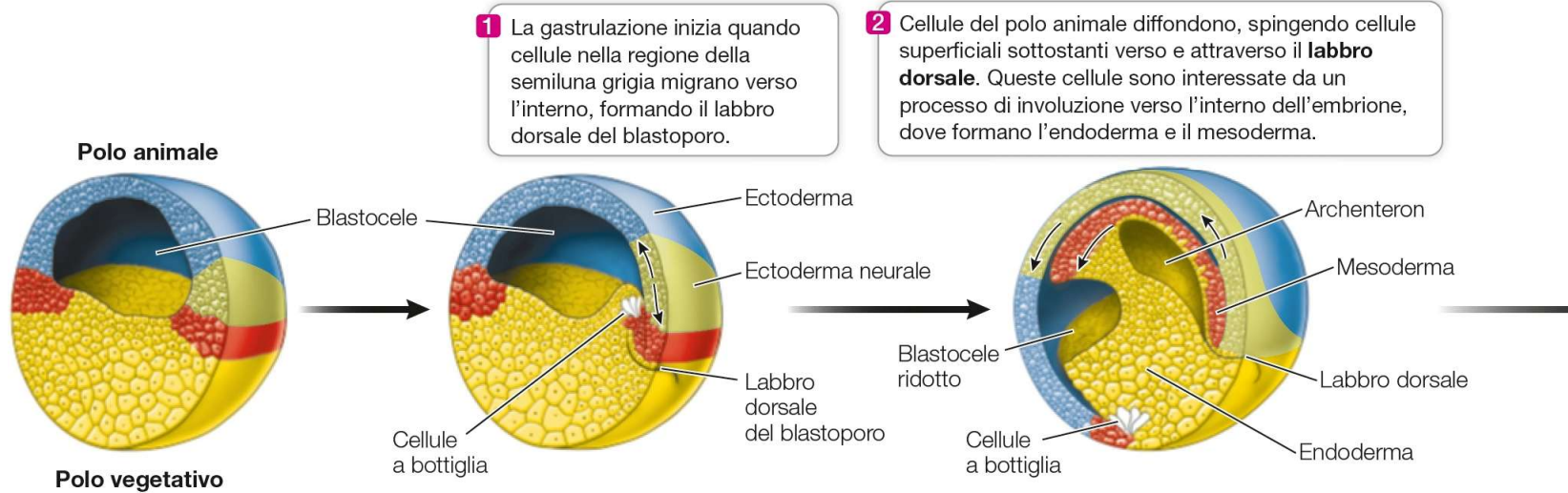
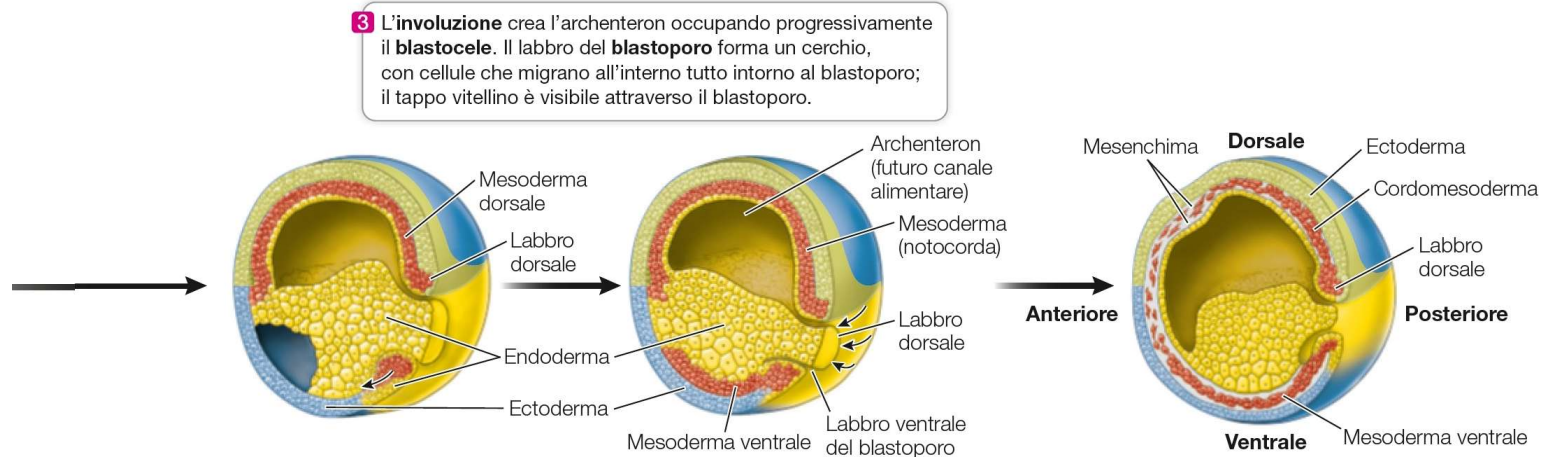


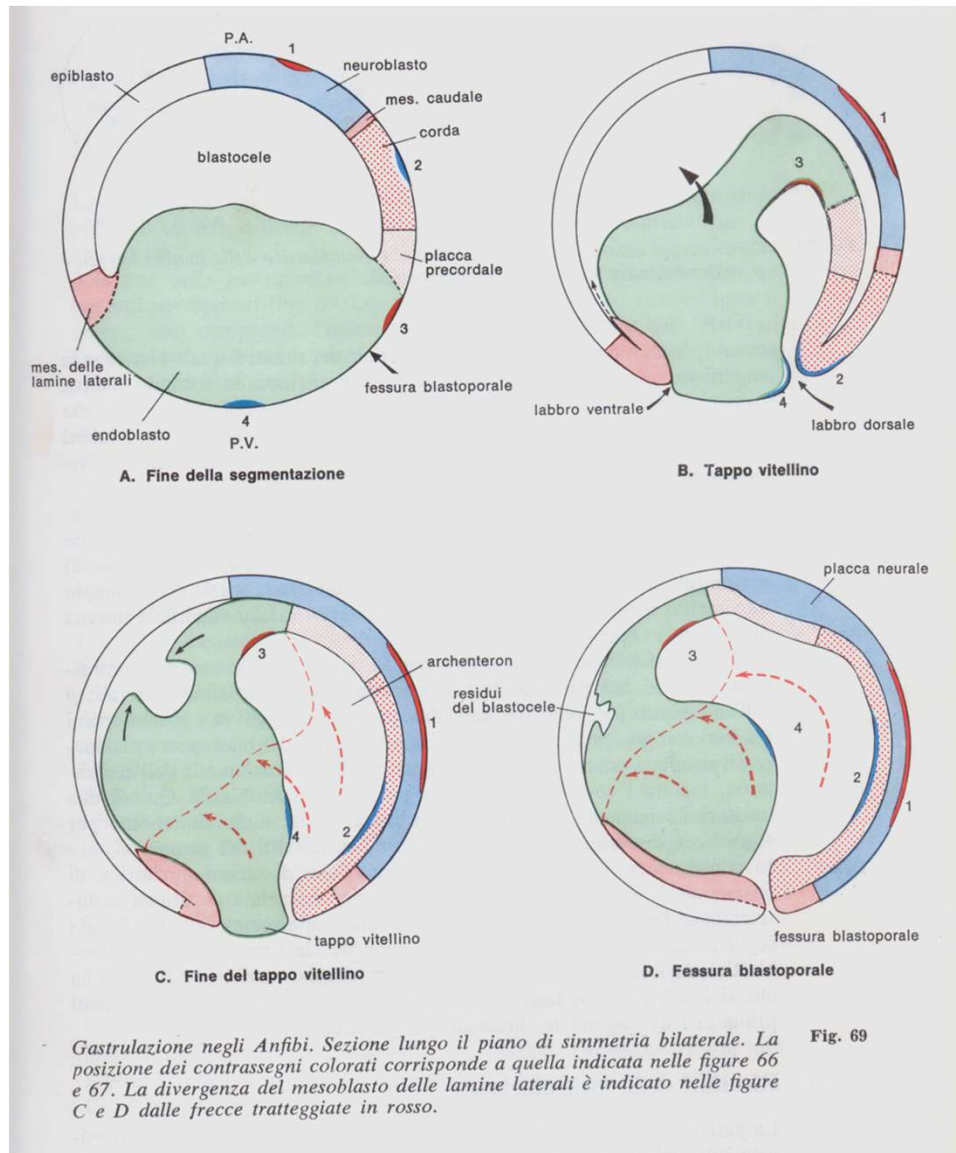
Figura 43.8 La gastrulazione nell'embrione di rana In questa rappresentazione schematica i colori giallo, blu e rosso corrispondono a quelli della mappa prospettica della ► Figura 43.6.



? Quali tessuti della rana adulta hanno origine dall'epibolia?

Media Clip 43.1 La gastrulazione della rana in time-lapse
Frog Gastrulation Time-Lapse

La gastrulazione negli anfib



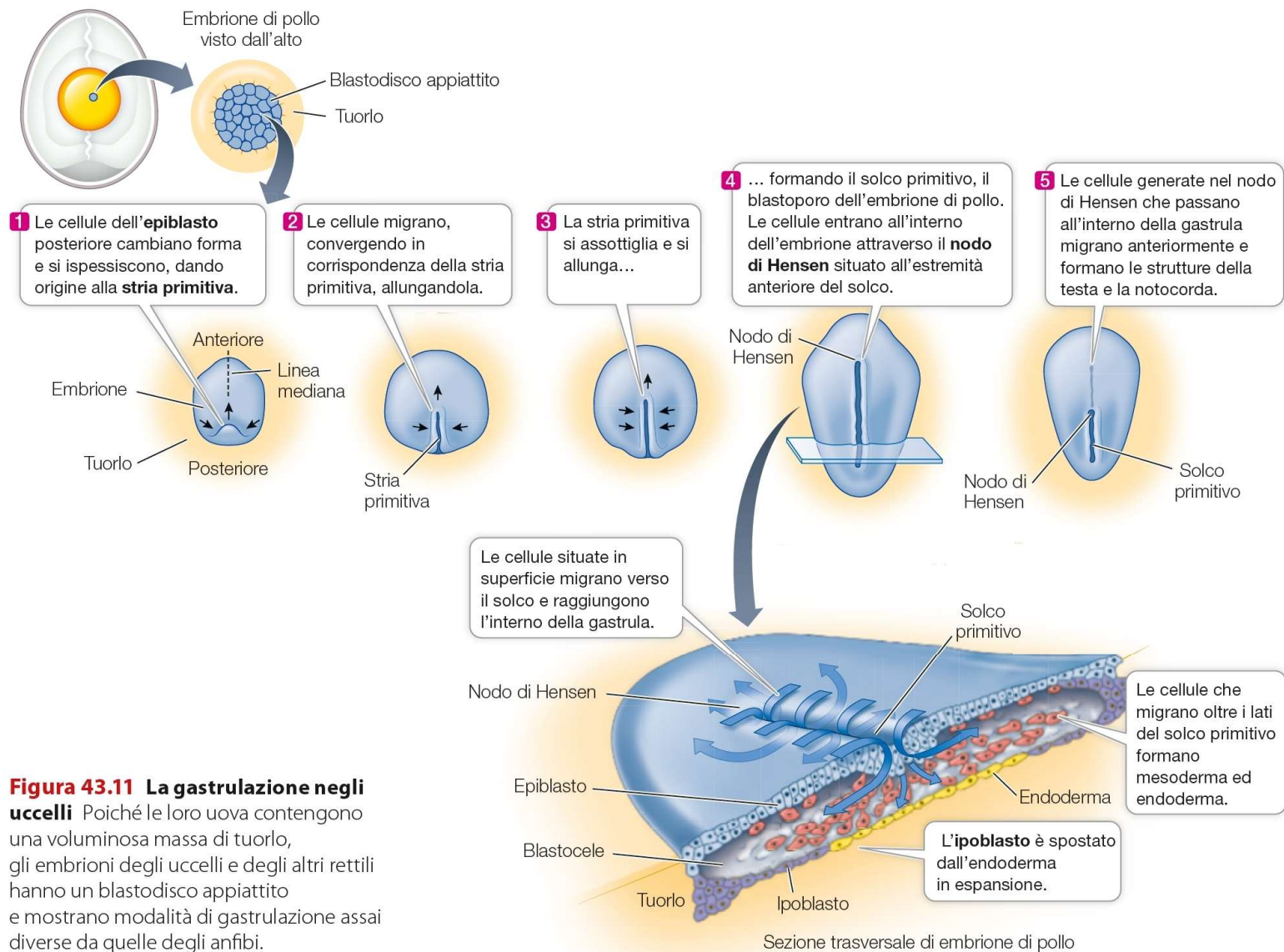
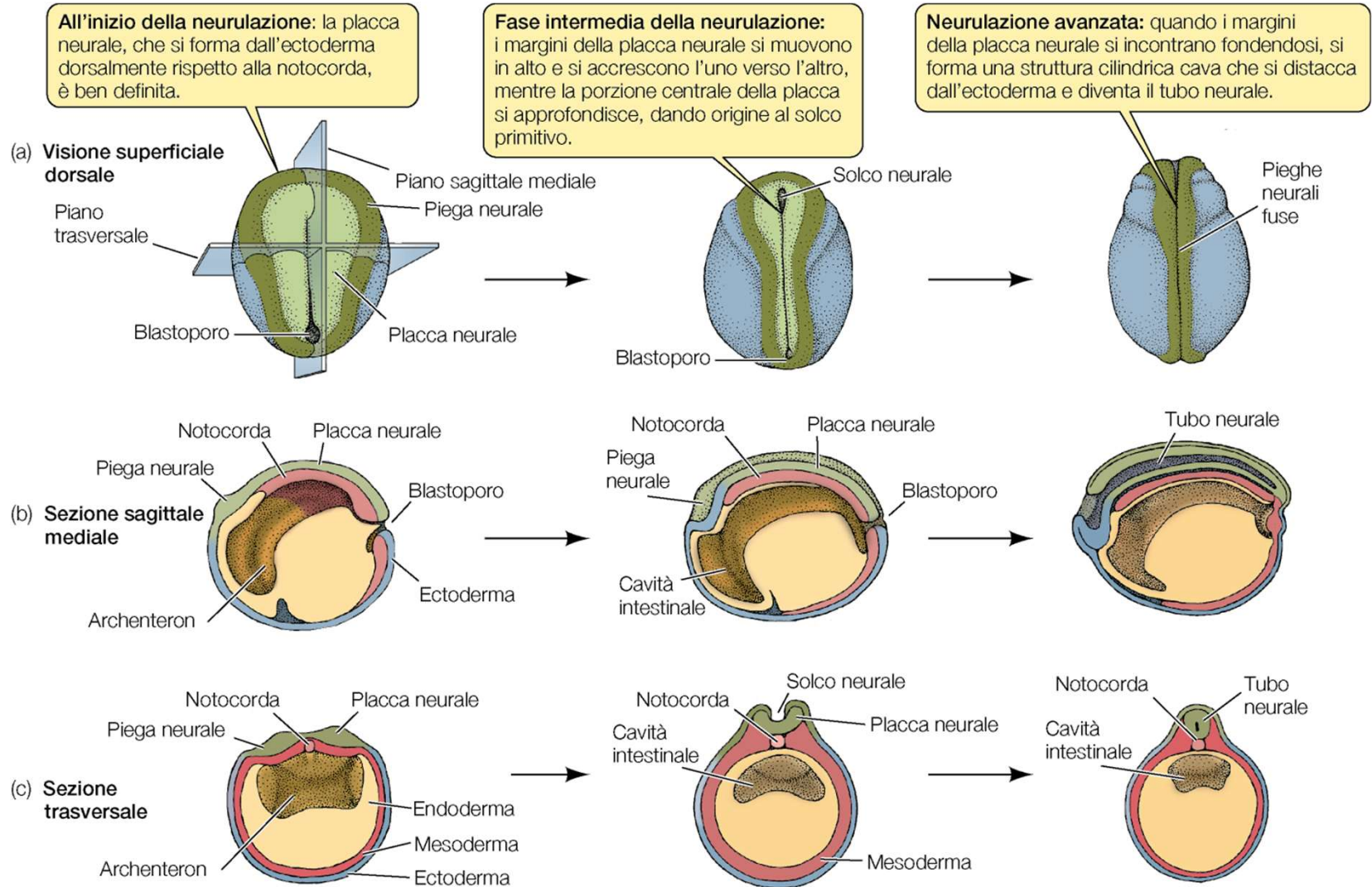
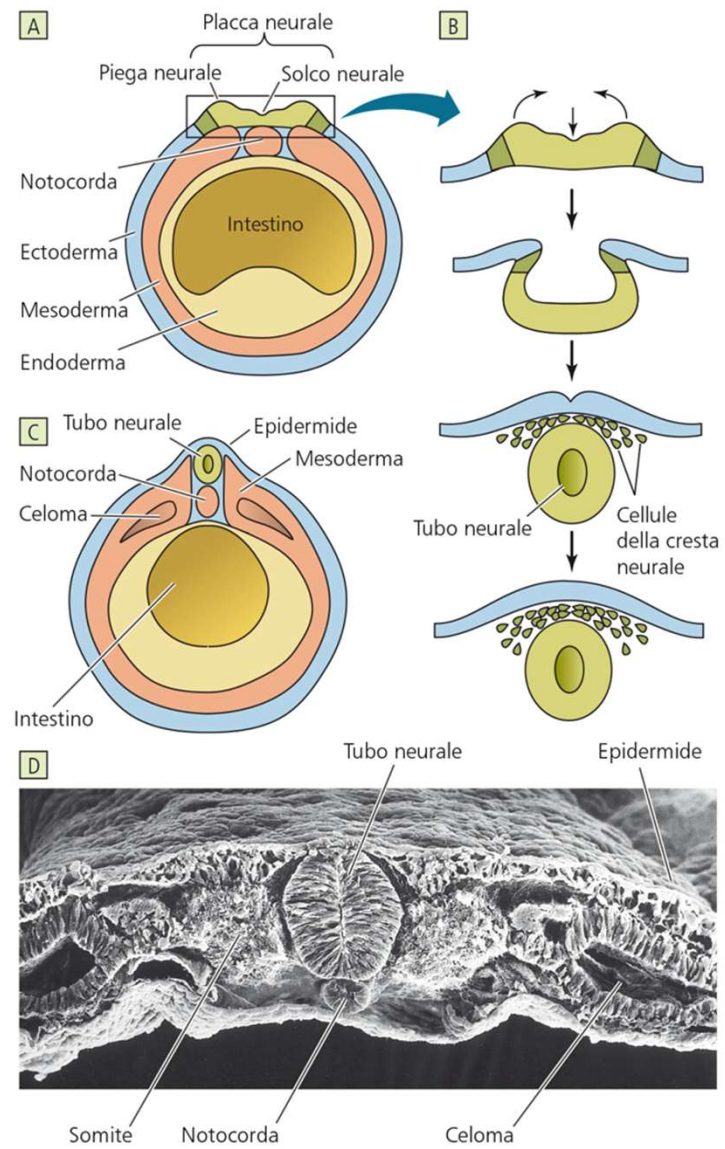


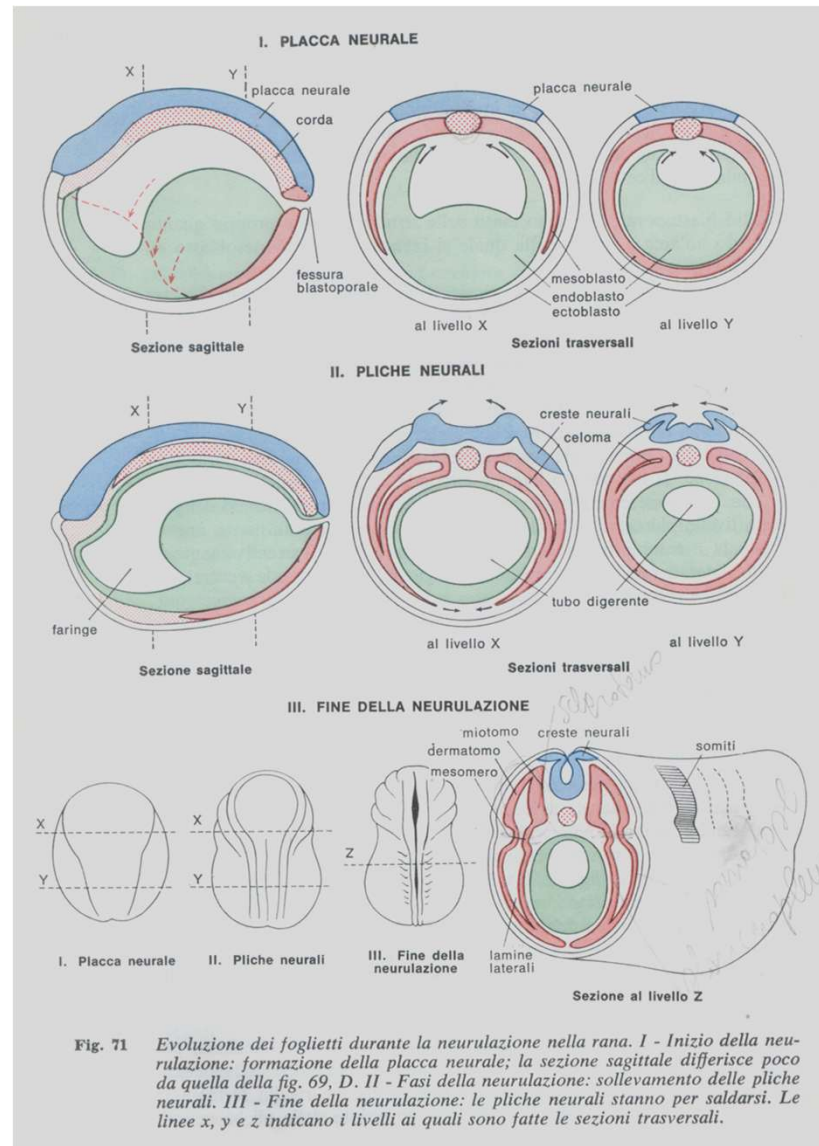
Figura 43.11 La gastrulazione negli uccelli Poiché le loro uova contengono una voluminosa massa di tuorlo, gli embrioni degli uccelli e degli altri rettili hanno un blastodisco appiattito e mostrano modalità di gastrulazione assai diverse da quelle degli anfibi.

Neurulazione nell'embrione di rana

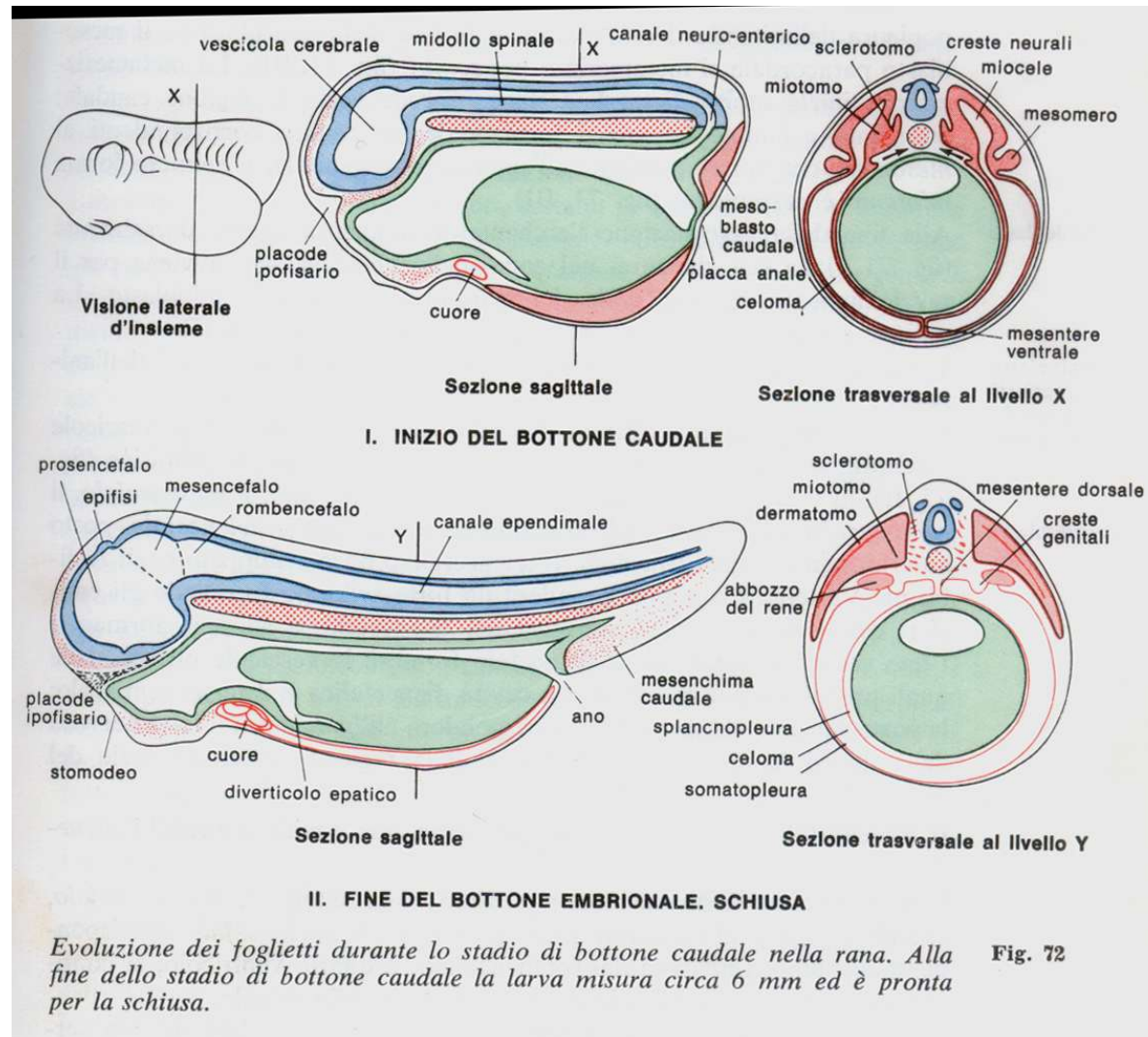




La neurulazione negli anfi



L'organogenesi negli anfib



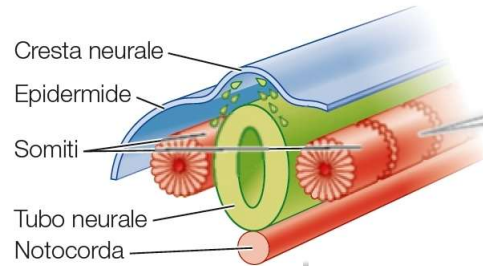
Dermatomo (2)

Miotomo (3)

Sclerotomo (4)

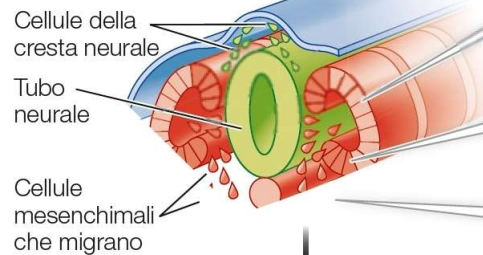
(A)

Embrione di pollo di 2 giorni



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

Embrione di pollo di 4 giorni

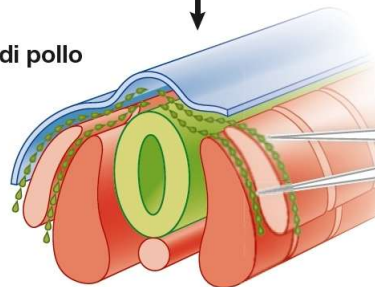


2 Ogni somite si divide in tre strati di cellule. Lo strato superiore contribuirà alla cute...

3 ... quello intermedio ai muscoli...

4 ... e il mesenchima inferiore formerà la cartilagine delle vertebre e delle coste.

Embrione di pollo di 7 giorni



5 Le **cellule delle creste neurali** migrano tra gli strati e produrranno nervi e altri tessuti.

(B)

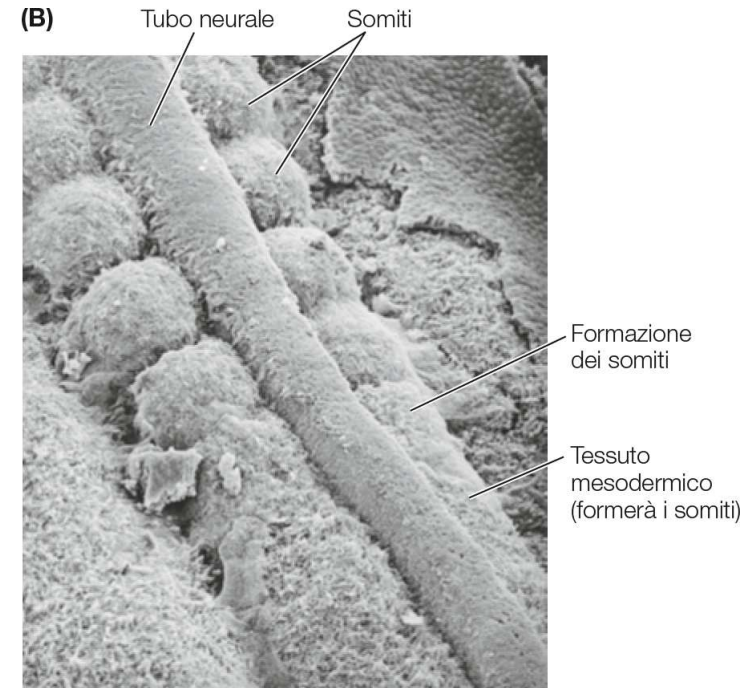
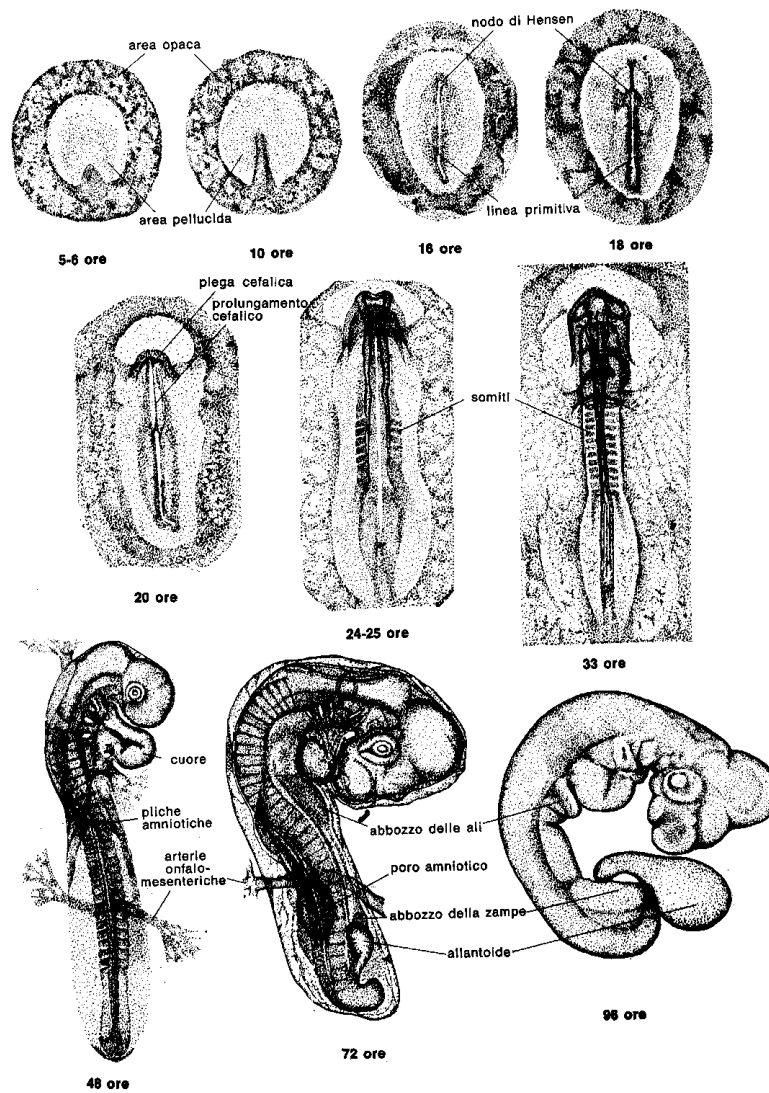
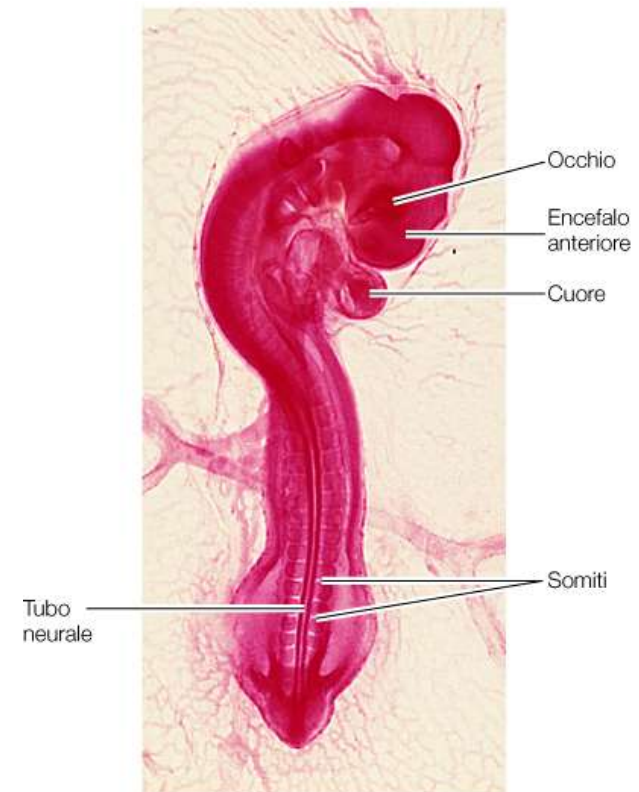


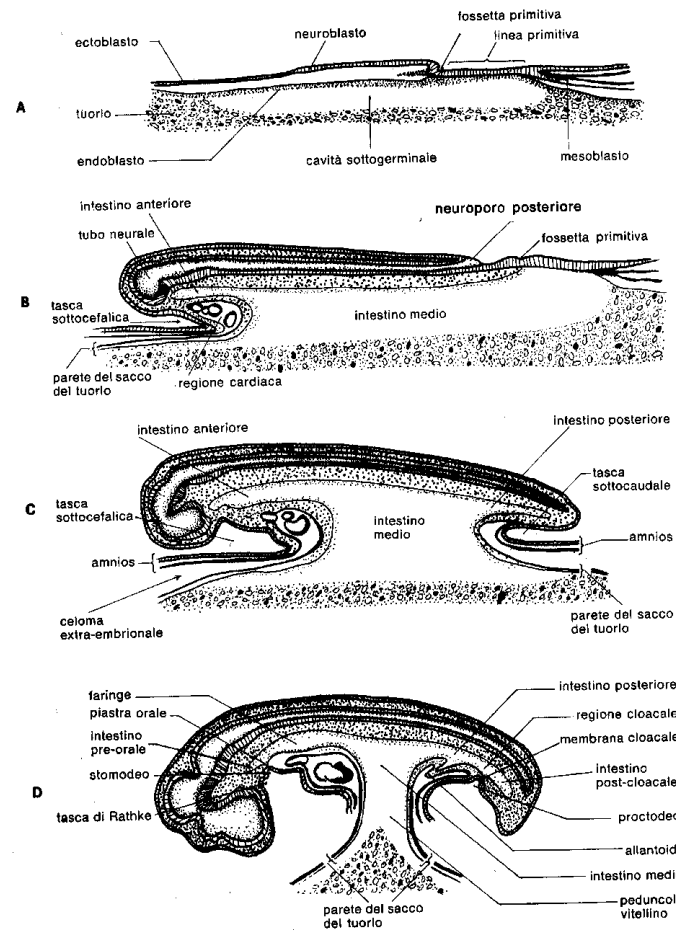
Figura 43.13 Lo sviluppo della segmentazione metamERICA del corpo (A) Sui due lati del tubo neurale si formano unità ripetitive di tessuto denominato somiti. I somiti danno origine ai muscoli, alla cartilagine, al tessuto osseo e allo strato interno dell'apparato cutaneo. (B) In questa microfotografia ottenuta al microscopio elettronico a scansione dei somiti in via di sviluppo di un embrione di pollo, l'ectoderma sovrastante è stato rimosso per rendere visibile il tubo neurale e i somiti.



L'organogenesi in pollo

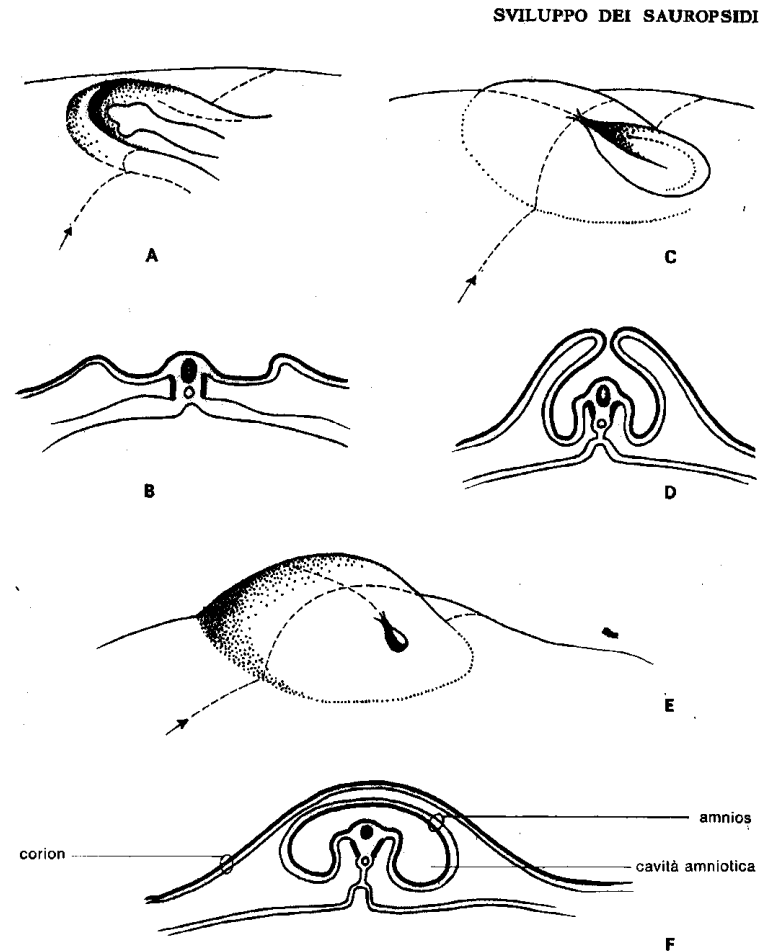


Il sollevamento dell'embrione dal tuorlo e la formazione dell'intestino



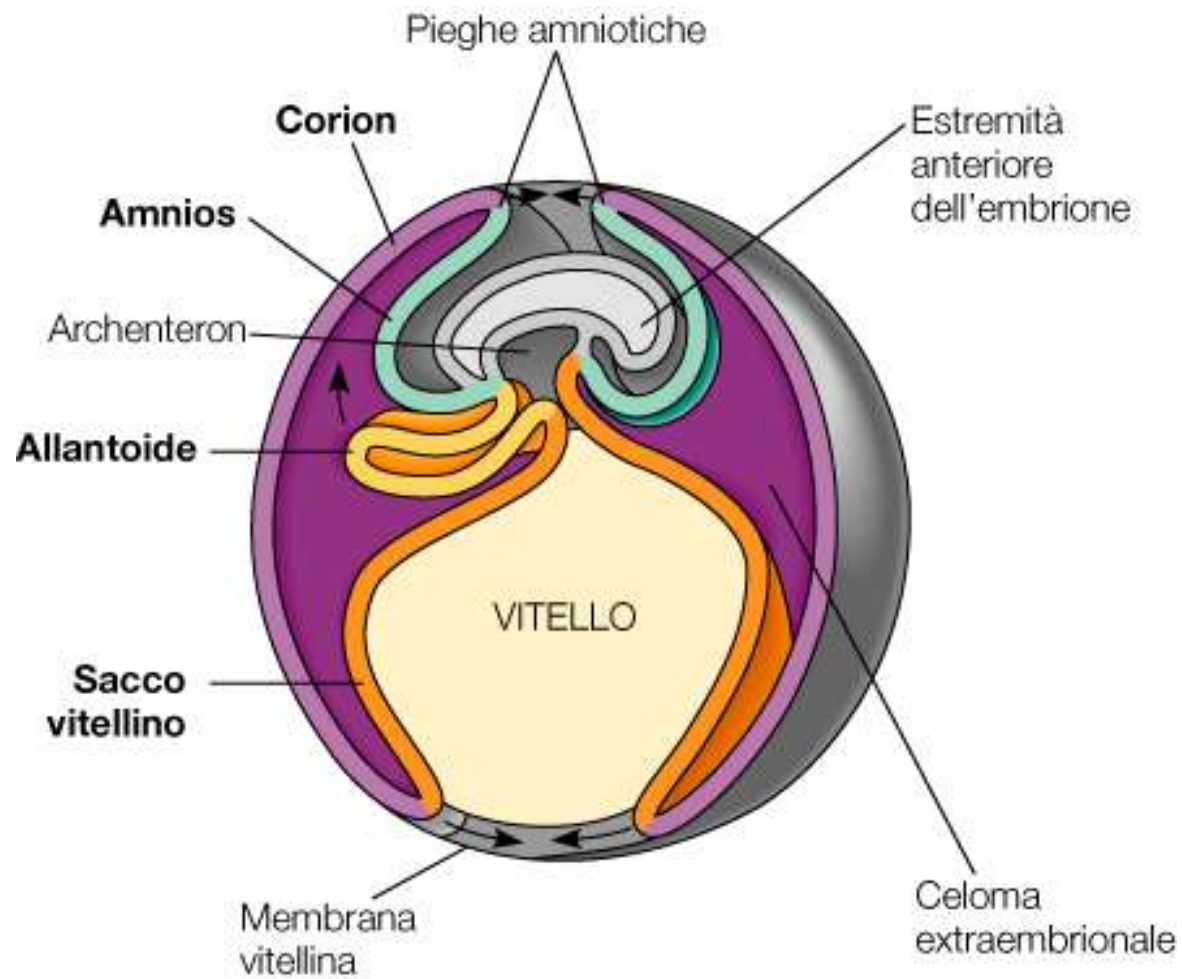
Schema di sezioni longitudinali che mostra il sollevamento dell'embrione di pollo e la formazione dell'intestino. Non è rappresentata la torsione dell'embrione. A, embrione alla fine del primo giorno di incubazione. B, fine del secondo giorno: si è formato l'intestino anteriore. C, embrione a circa 2 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)



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



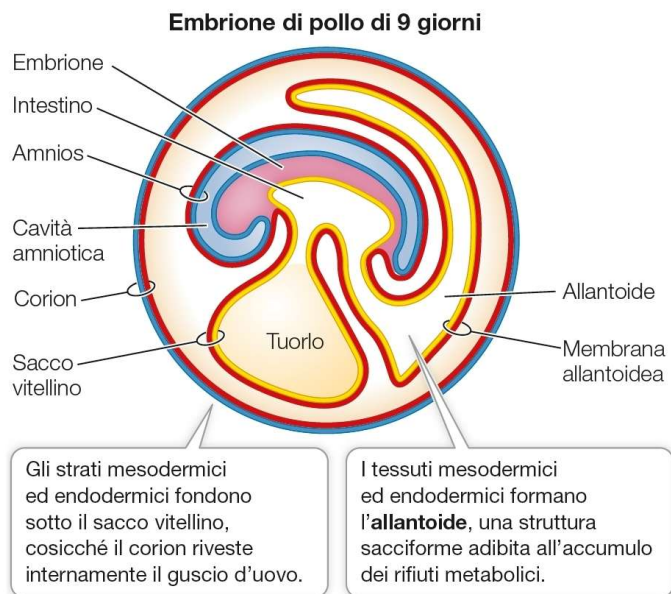
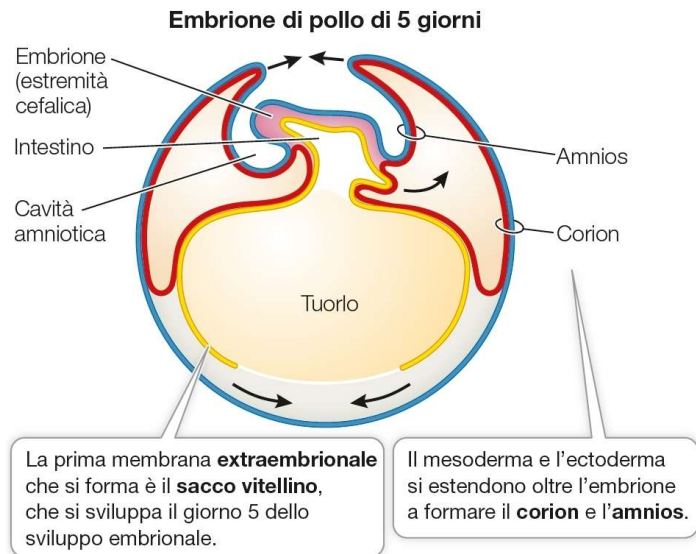
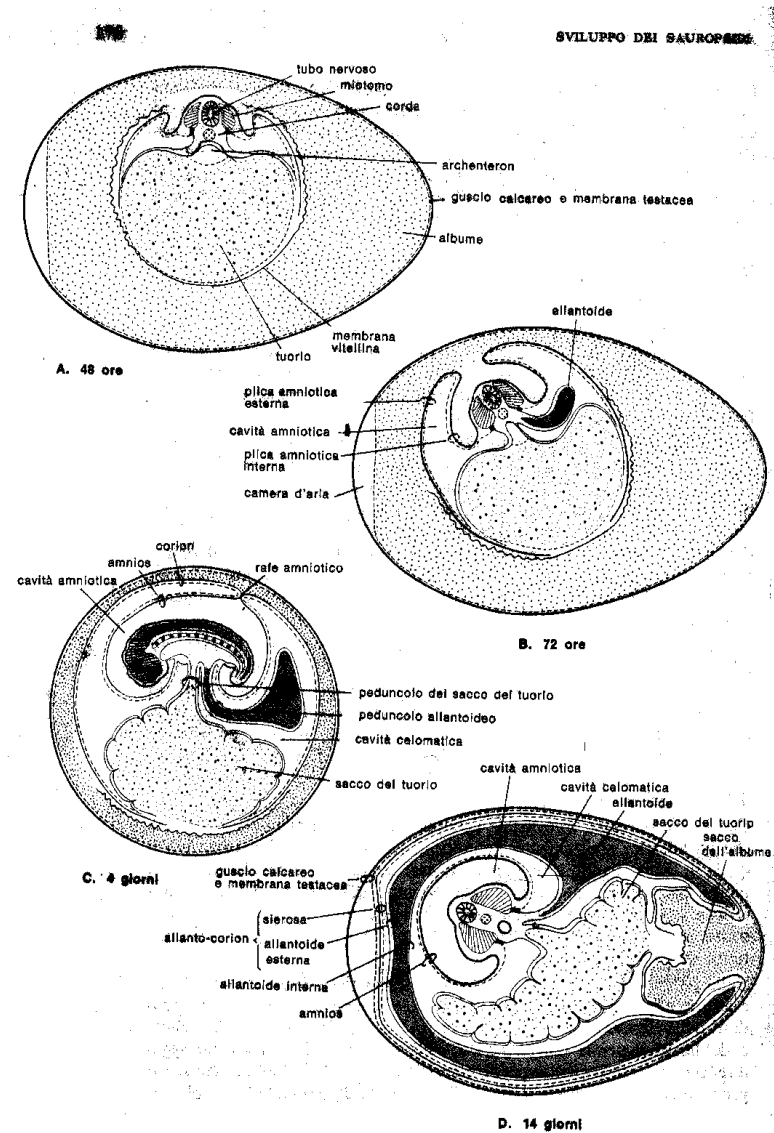


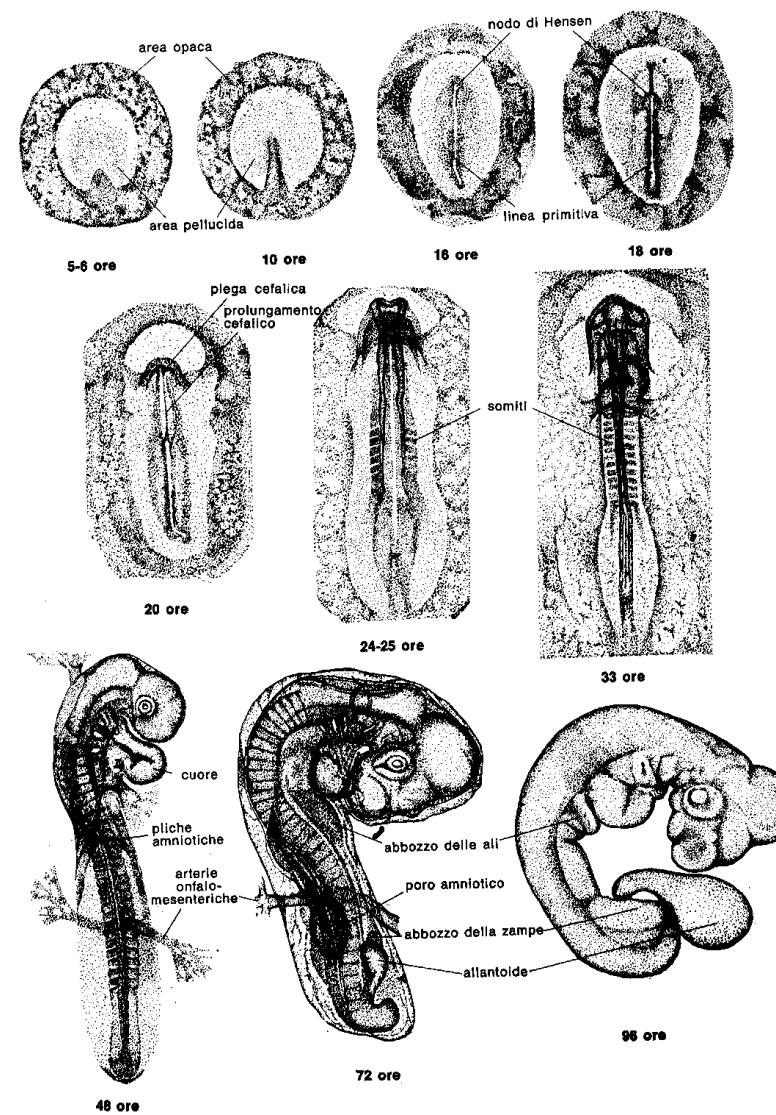
Figura 43.15 Le membrane extraembrionali Negli uccelli (e gli altri rettili) e nei mammiferi l'embrione sviluppa quattro membrane extraembrionali. Negli uccelli il sacco vitellino racchiude il tuorlo, mentre l'amnios e il corion racchiudono l'embrione. I liquidi secreti dall'amnios occupano la cavità amniotica, fornendo all'embrione un ambiente acquoso. Il corion, insieme alla membrana allantoidea, media gli scambi gassosi tra embrione e ambiente circostante. L'allantoide immagazzina i prodotti di rifiuto dell'embrione

Formazione degli annessi embrionali in pollo



Ordine di comparsa dei principali caratteri morfologici nell'embrione

Deposizione	fine della segmentazione dell'uovo.
18 ore	linea primitiva completa; prolungamento cefalico o notocordale
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-embryonale.
96 ore	amnios completo; embrione coricato sul fianco sinistro; somiti completi

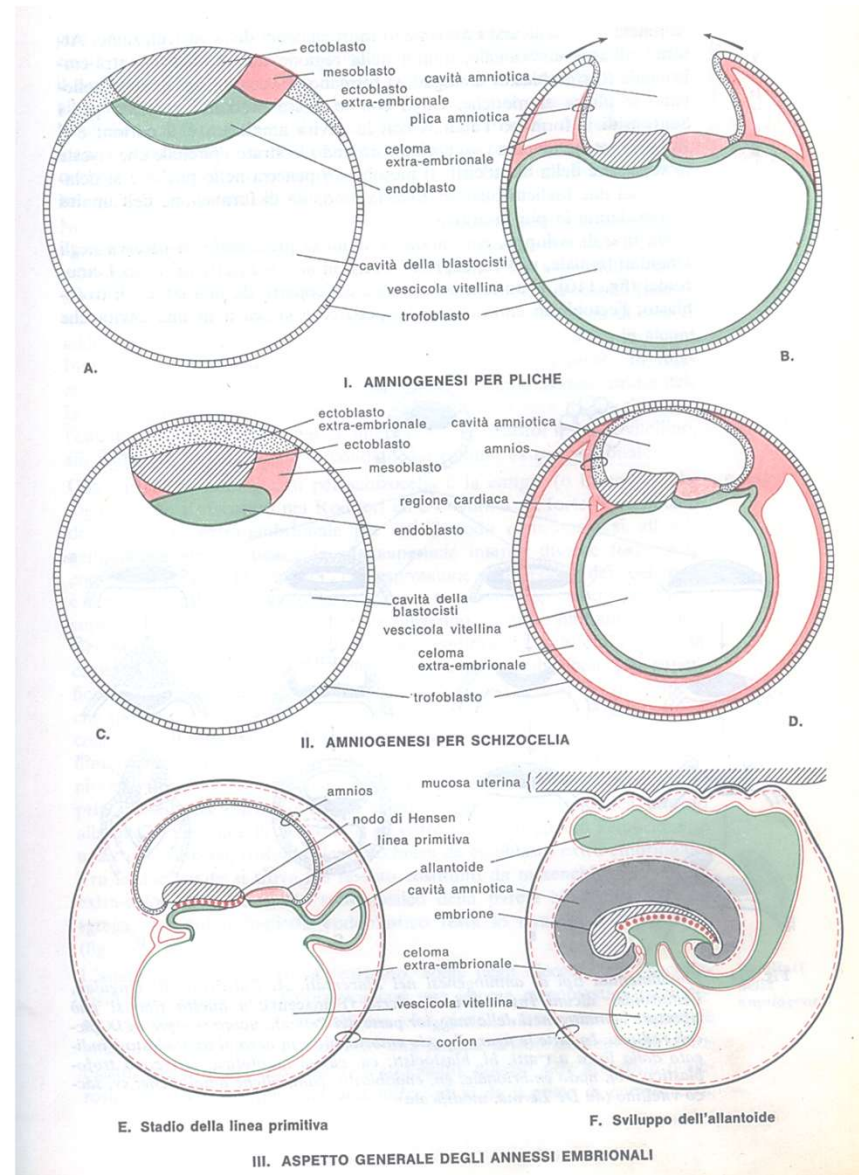


Amniogenesi in mammiferi

Amniogenesi per pliche (carnivori, qualche insettivoro e coniglio) il disco embrionale si affonda e si apiattisce e iniziano i movimenti morfogenetici della gastrulazione; dall'ectoblasto extraembrionale (trofoblasto) si sollevano le pliche amniotiche

e

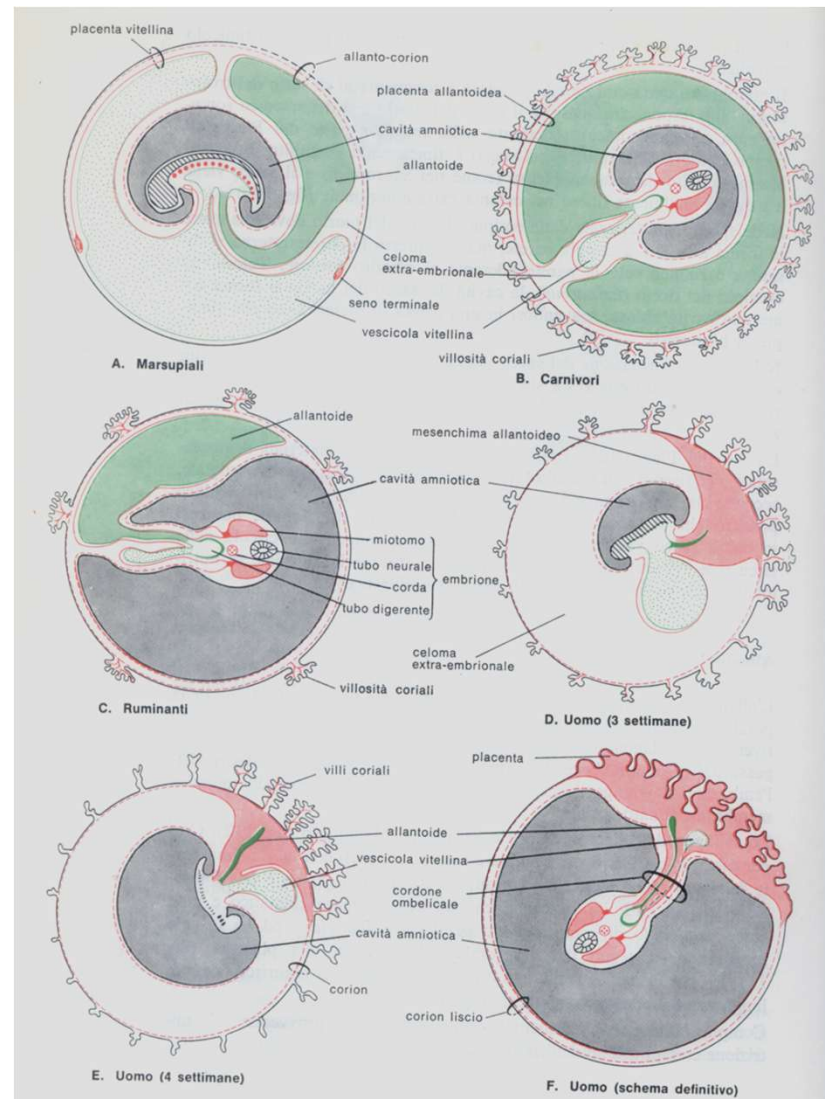
Amniogenesi per schizocelia (qualche insettivoro, maggior parte dei primati, uomo compreso): si forma una cavità amniotica primitiva nello spessore dello strato ectoblastico extraembrionale del nodo embrionale che è ricoperto da uno strato trofoblastico



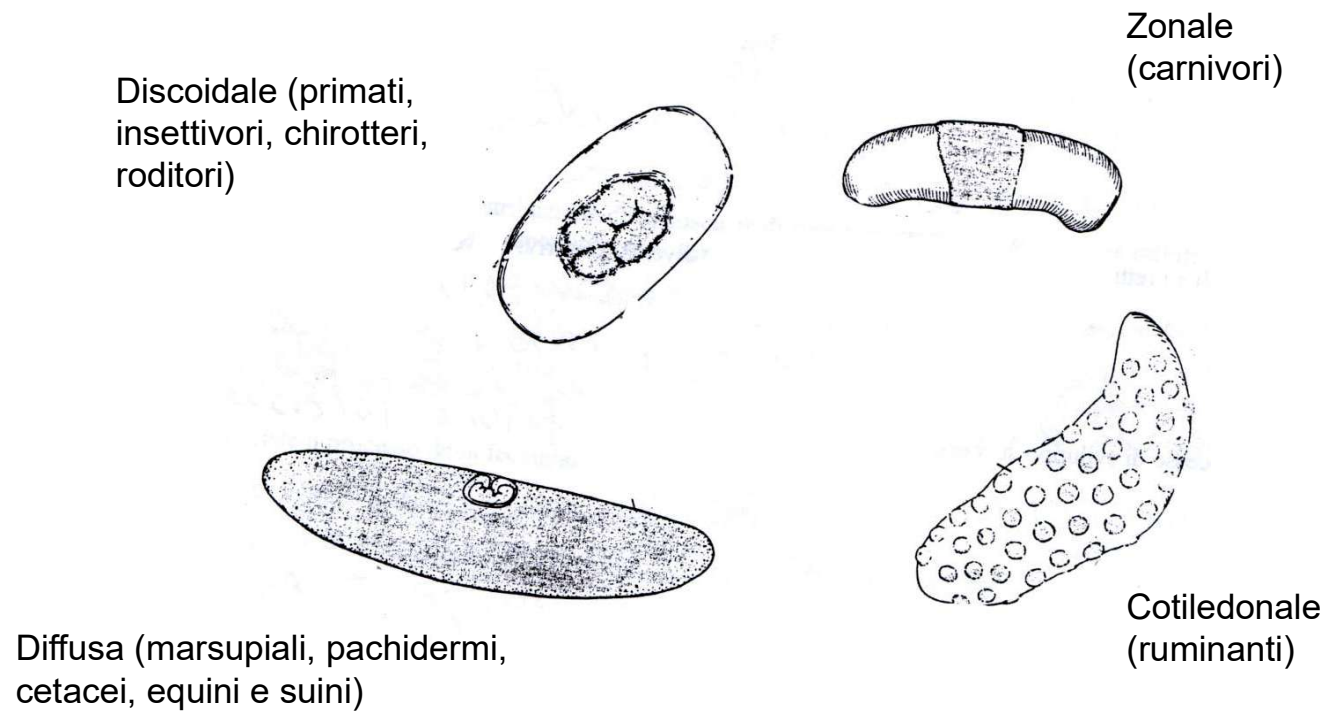
La placenta si sviluppa in larga parte dai tessuti extra-embryonali (corion, allantoide, sacco del tuorlo) ma la mucosa uterina contribuisce alla sua formazione (placenta materna)

Il corion, la membrana extraembrionale più esterna, è ricoperto da caratteristiche villosità, i villi coriali; esso si addossa alla mucosa uterina e contribuisce alla formazione della placenta

A seconda delle modalità di vascolarizzazione della placenta fetale si possono distinguere le placente in **allantoidea** se i vasi giungono al corion tramite l'allantoide (carnivori), in **vitellina** se i vasi giungono al corion tramite il sacco vitellino (marsupiali), in **anallantoidea** (nei Primati) i vasi coriali si sviluppano indipendentemente dall'allantoide



Vari tipi di placenta: nei diversi gruppi di placentati, i **villi coriali** possono essere diversamente distribuiti sulla superficie del corion



Placenta adeguate (o semiplacenta): più primitive, i villi si staccano lasciando integra la mucosa uterina

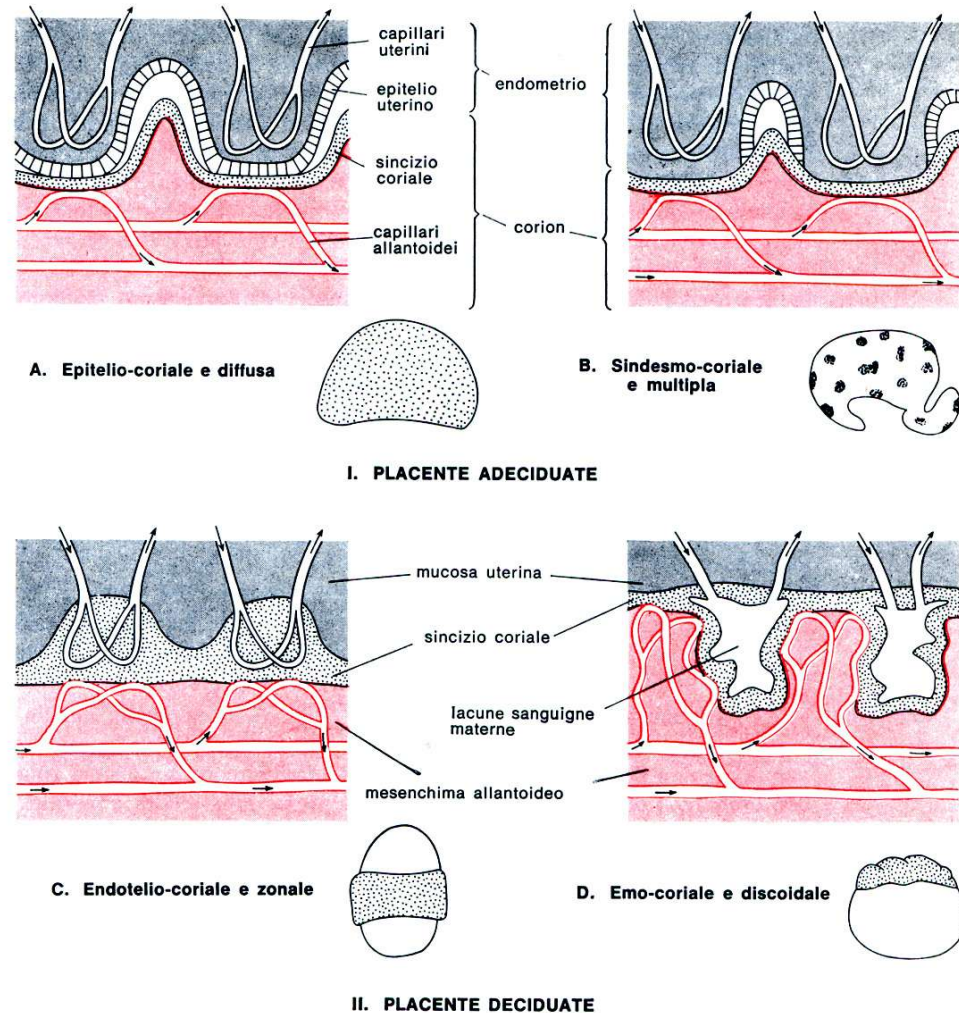
Epitelio-coriale: villi coriali non intaccano l'epitelio uterino. Tra villi e epitelio uterino si accumula una secrezione delle ghiandole uterine detta latte uterino (Marsupiali, Pachidermi, Cetacei, Equini, Suini)

Sindesmo-coriale: epitelio uterino si distrugge a livello dei villi coriali. Scambi metabolici facilitati (Ruminanti, centinaio di cotiledoni nella vacca, una decina nella cerva)

Placenta deciduate: con il secondamento espulsione della placenta con abbondante emorragia

Endotelio coriale: epitelio uterino e connettivo sottostante distrutti, i capillari integri ma inglobati nel sincizio molto inspessito (Carnivori)

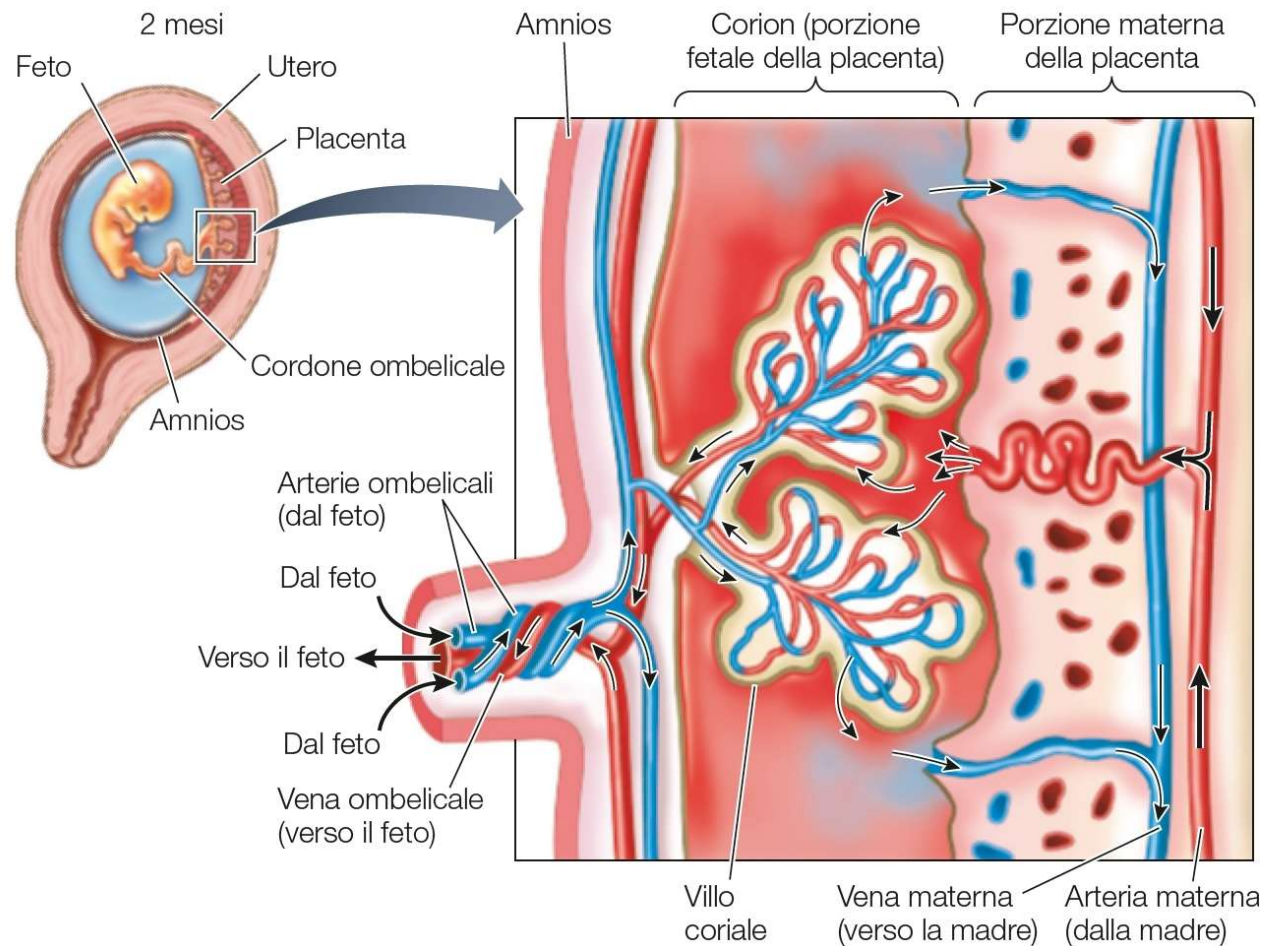
Emo-coriale: il sincizio si sviluppa ancora e distrugge anche l'endotelio dei capillari. I vasi materni dilatati a formare lacune. Non c'è continuità tra sangue circolante nelle lacune e sangue fetale (Primati, Insettivori, Chiroteri, Roditori)

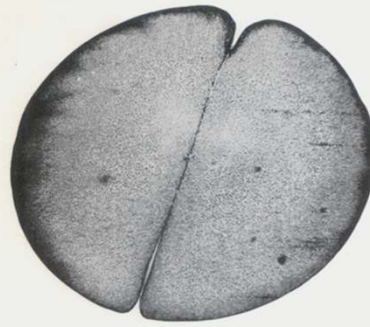


Tipi di placenta. I - Placenta adeguate. A, placenta diffusa epitelio-coriale. B, cotiledonare (o multipla) sindesmo-coriale. II - Placenta deciduate. C, zonale endotelio-coriale. D, discoidale emo-coriale. **Fig. 114**

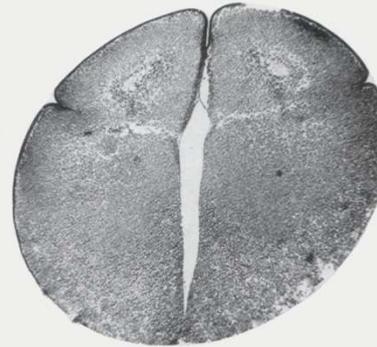
Figura 43.16 La placenta dei mammiferi

Nell'essere umano e nella maggior parte degli altri mammiferi, lo scambio dei nutrienti e degli scarti metabolici tra il sangue materno e quello fetale avviene a livello della placenta, che si forma dal corion e da tessuti della parete uterina. L'embrione è collegato alla placenta per mezzo del cordone ombelicale. I vasi sanguigni dell'embrione invadono il tessuto placentale e formano villi coriali digitiformi. Il sangue materno fluisce negli spazi che circondano i villi, mentre il sangue placentale passa attraverso i villi, cosicché tra il sangue materno e quello fetale possono essere scambiati i nutrienti e i gas respiratori.

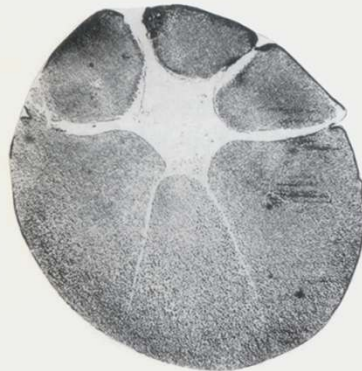




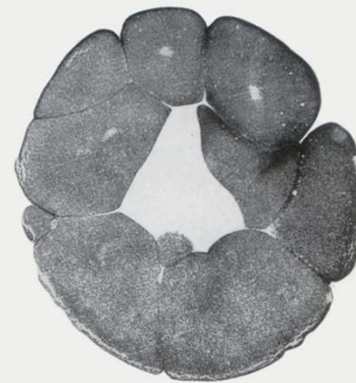
1. **Frog:** cleavage, 2-cell stage, V.S. mag. 50×



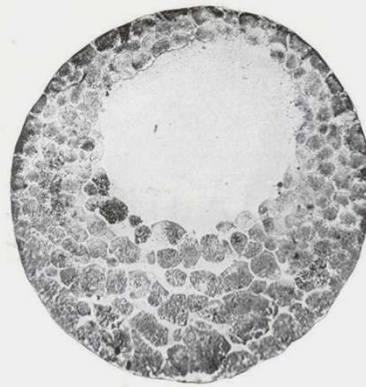
2. **Frog:** cleavage furrows, V.S. mag. 50×



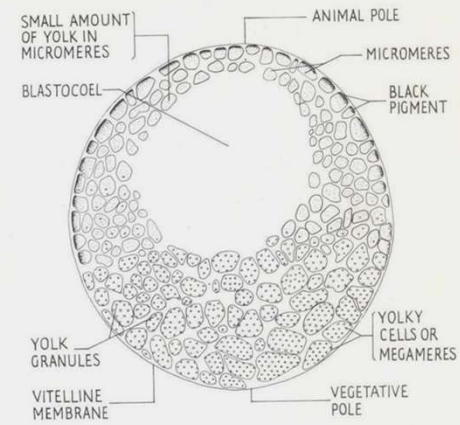
3. **Frog:** cleavage, 16-cell stage, V.S. mag. 50×



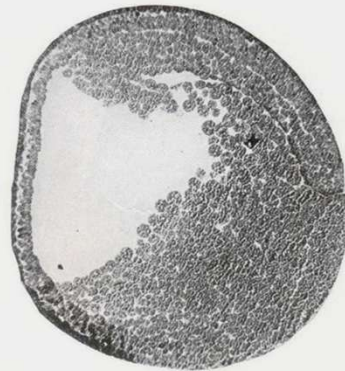
4. **Frog:** cleavage, 24-cell stage, V.S. mag. 50×



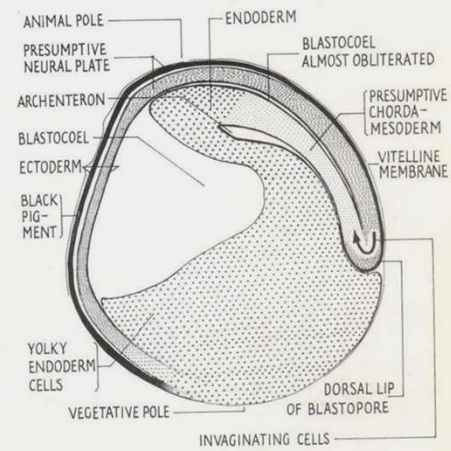
5. Frog: cleavage, blastula, V.S. mag. 45 ×



Drawing of specimen 5

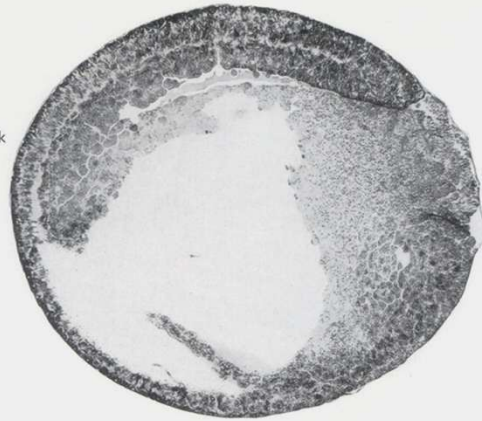


6. Frog: early gastrula (dorsal lip), V.S. mag. 40 ×

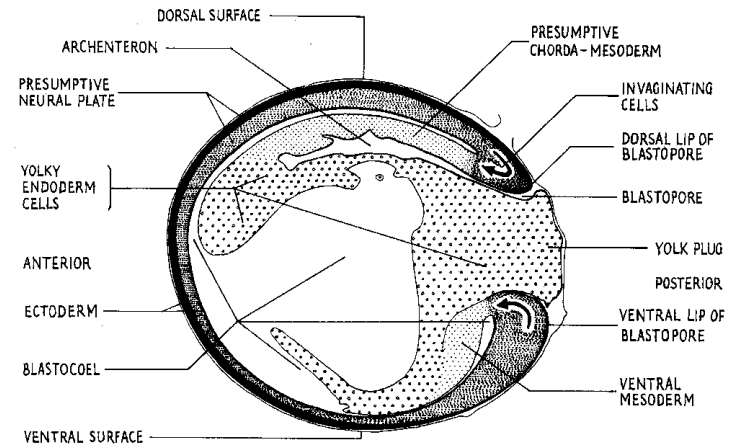
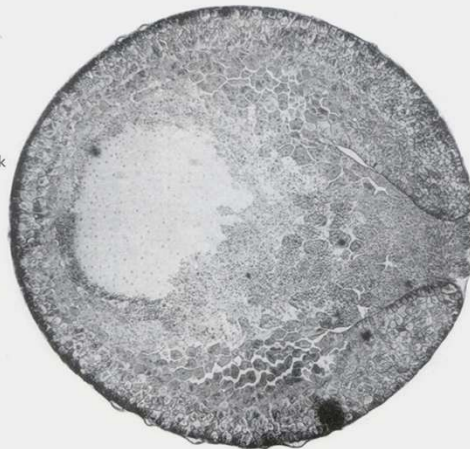


Drawing of specimen 6

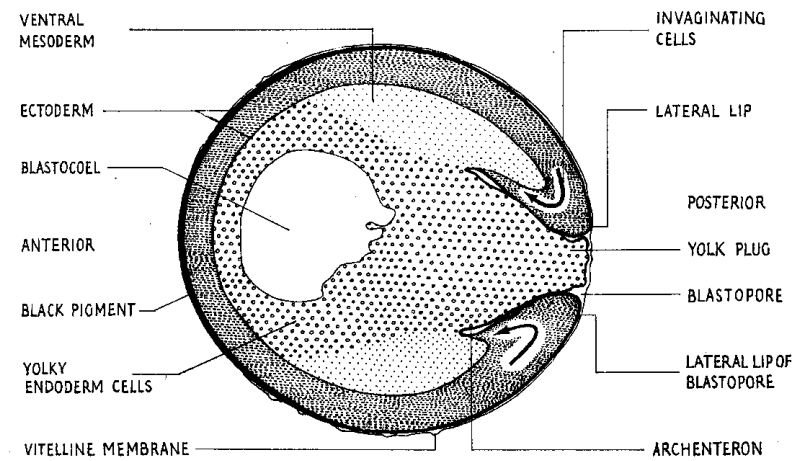
7. Frog: later gastrula (yolk plug), V.S. mag. 60×



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



Drawing of specimen 7



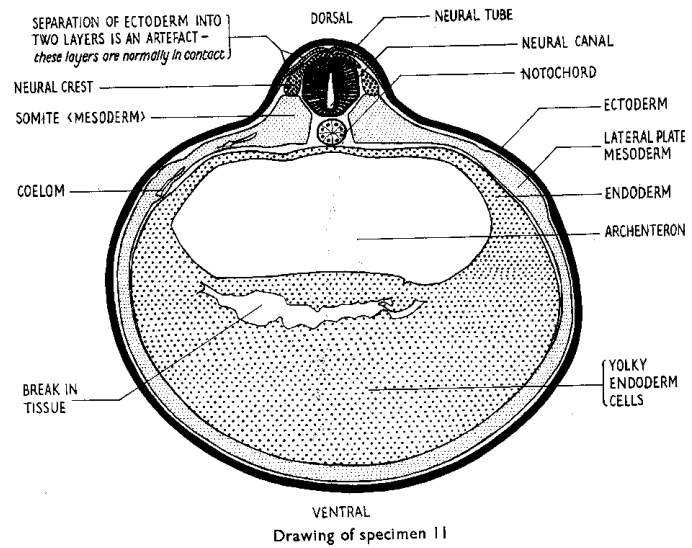
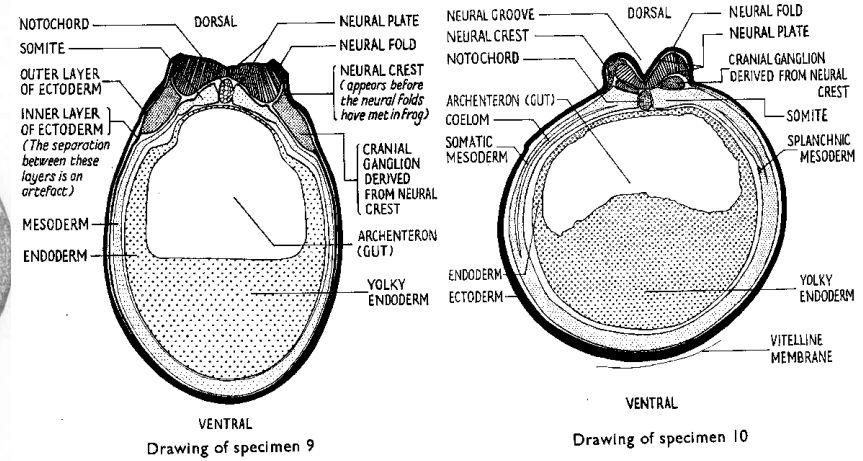
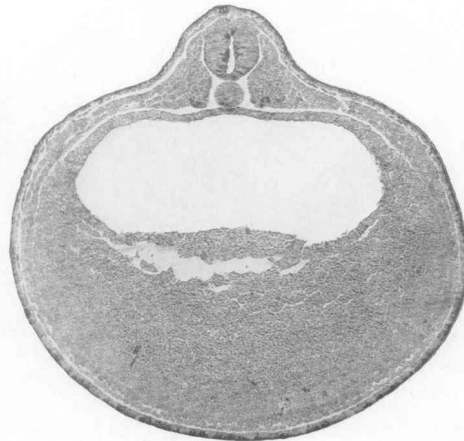
Drawing of specimen 8

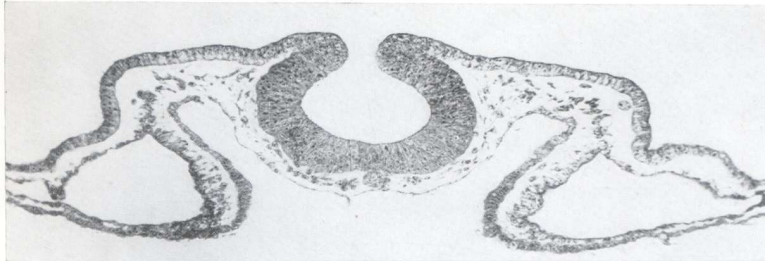


9. Frog: neural plate stage, T.S. mag. 35×

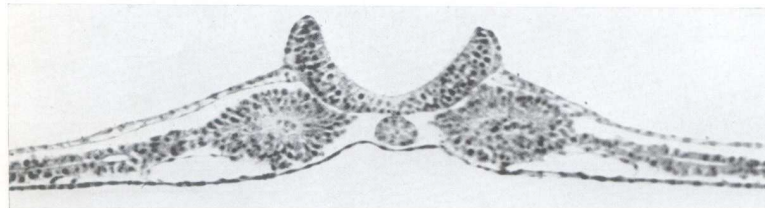
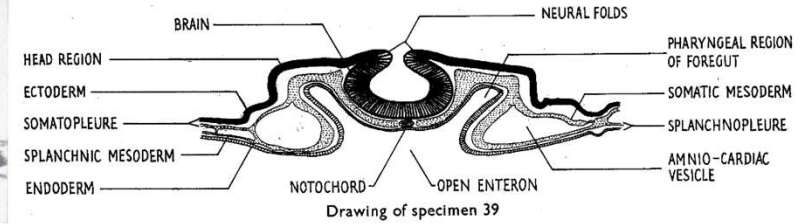
10. Frog: neural fold stage, T.S. mag. 35×

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

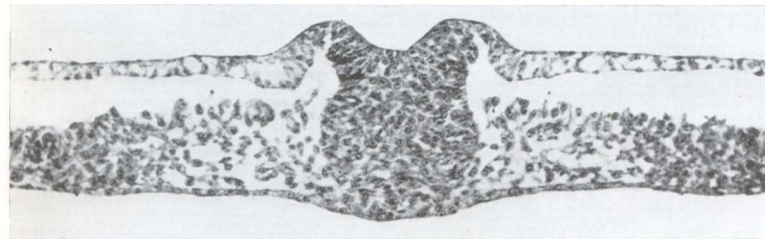
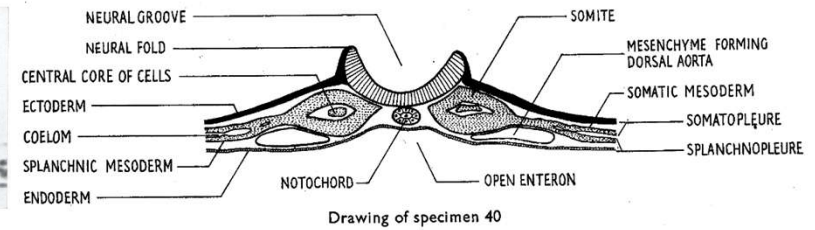




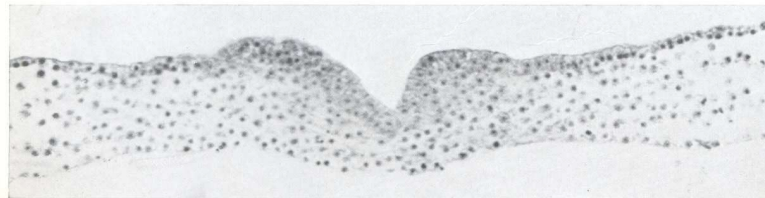
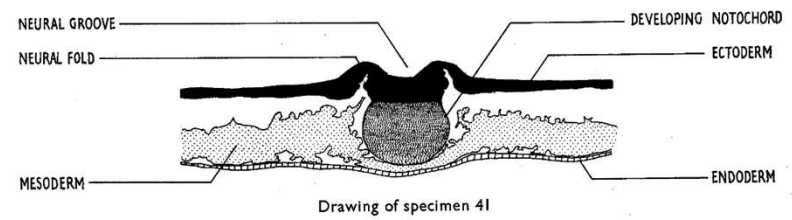
39. Chick: 6-somite stage, head region, T.S. mag. 140×



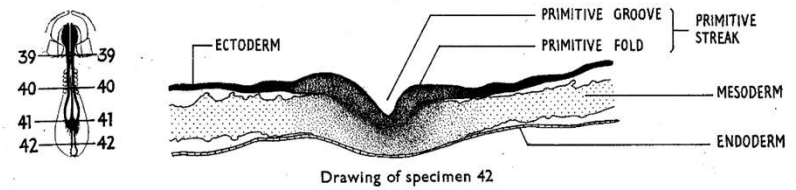
40. Chick: 6-somite stage, somitic region, T.S. mag. 200×

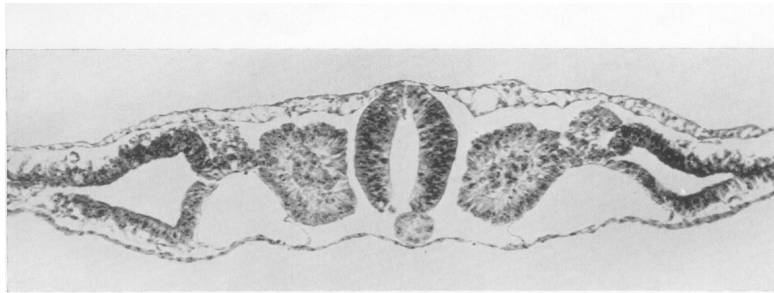


41. Chick: 6-somite stage, notochord, T.S. mag. 225×

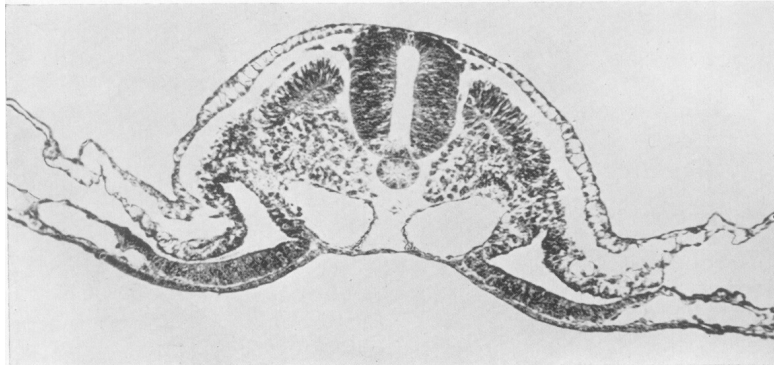


42. Chick: 6-somite stage, primitive streak, T.S. mag. 200×

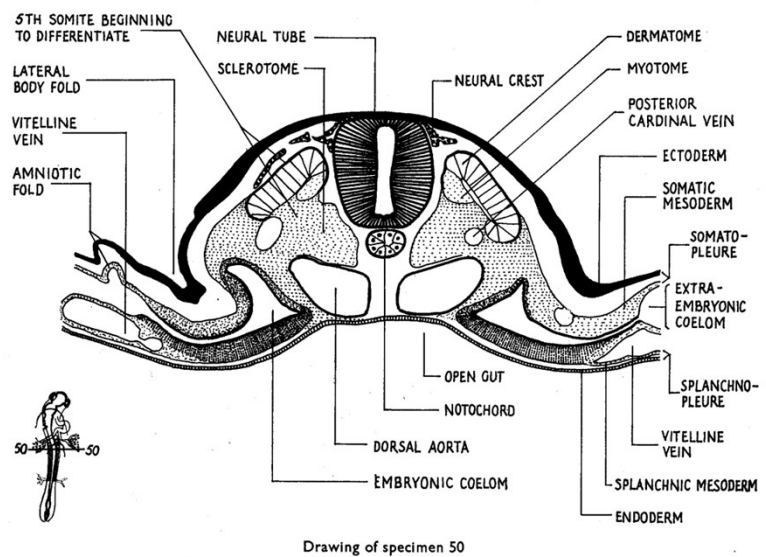
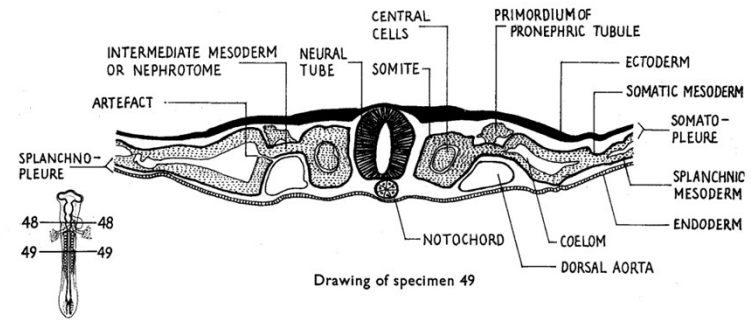


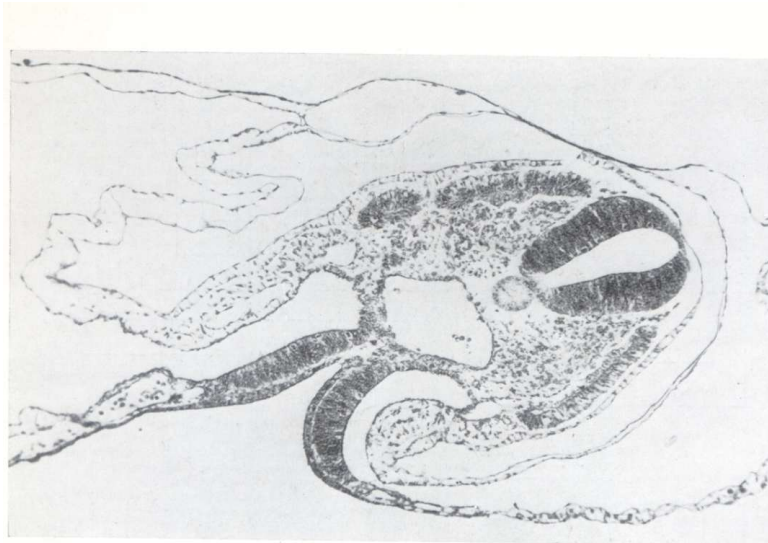


49. Chick: 13-somite stage, posterior trunk region, T.S. mag. 175×

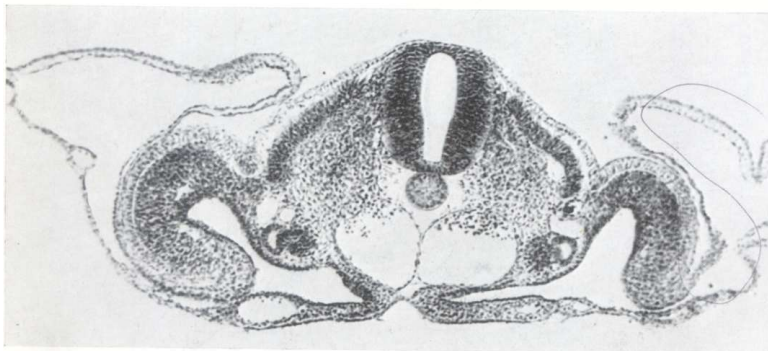


50. Chick: 17-somite stage, trunk region, T.S. mag. 150×

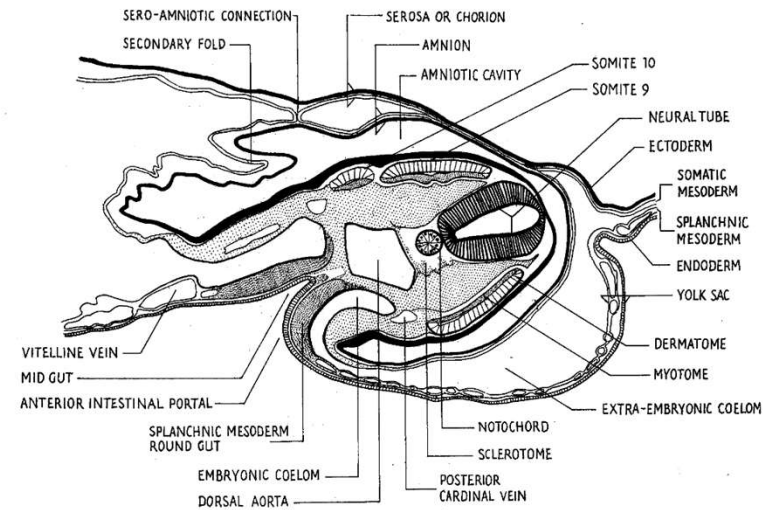




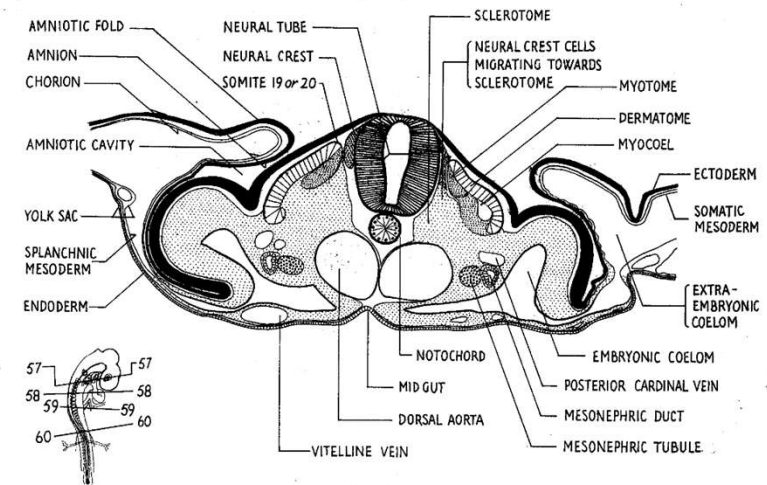
59. Chick: 30-somite stage, anterior trunk region, T.S. mag. 125×



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



Drawing of specimen 59



Drawing of specimen 60

Immagini tratte da: Purves et al.- Biologia: la biologia dello sviluppo e i processi evolutivi. Zanichelli ed., Campbell et al. Biologia: la forma e la funzione negli animali. Zanichelli ed., C. Houillon – Embriologia dei vertebrati. Casa ed. ambrosiana., Romer – Anatomia comparata dei vertebrati., Piccin ed. Freeman & Bracegirdle An atlas of embryology. Heinemann ed.