

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**

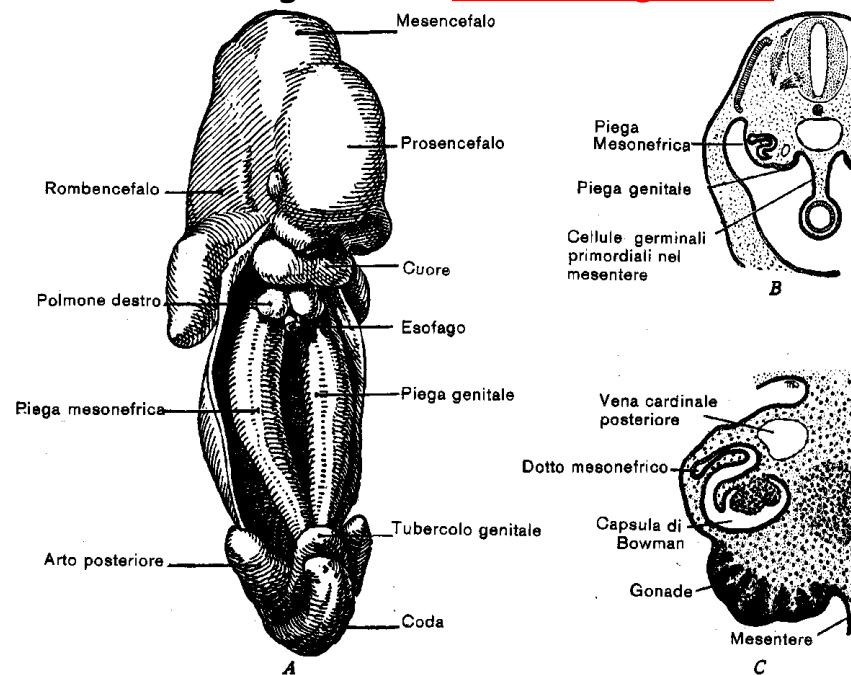


Figura 284. A, Embrione umano di 9 mm di cui è stata asportata la parete ventrale con l'apparato digerente, per mostrare le pieghe genitali e il rene (pieghe mesonefriche) che sporgono nella cavità celomatica (aperta). B, Sezione trasversale di un embrione di uno stadio precedente (7 mm); in C, sezione 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

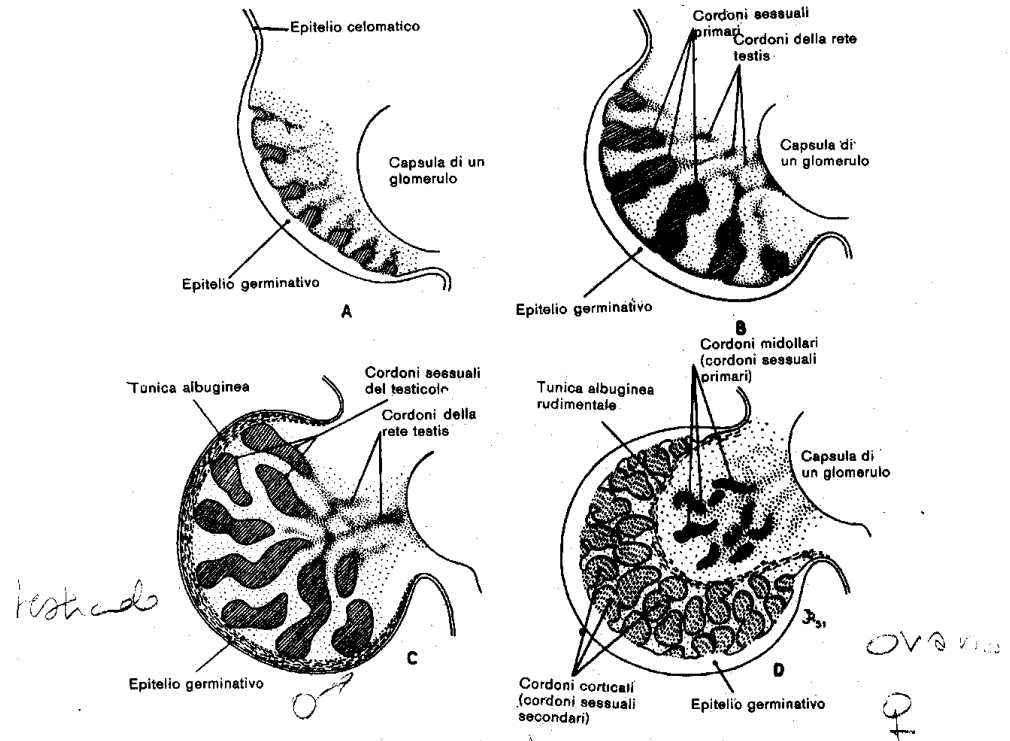
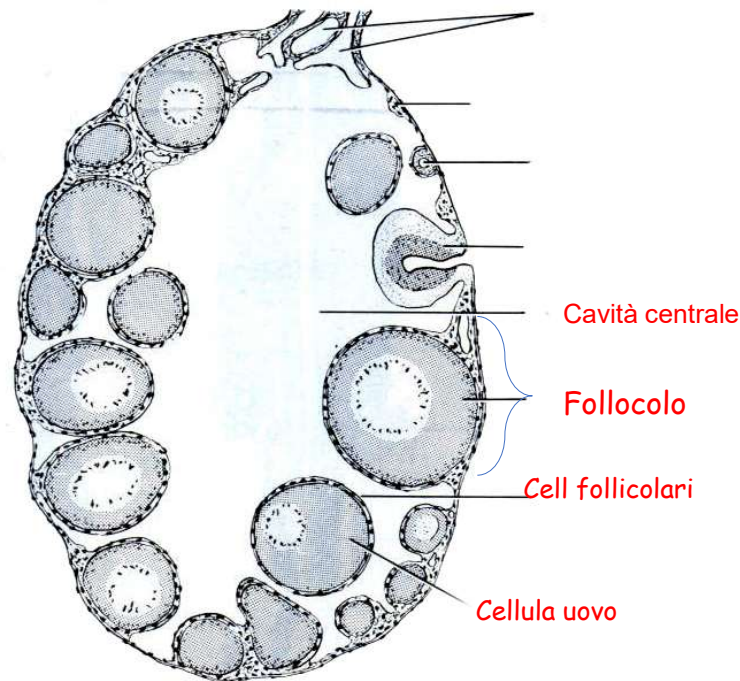


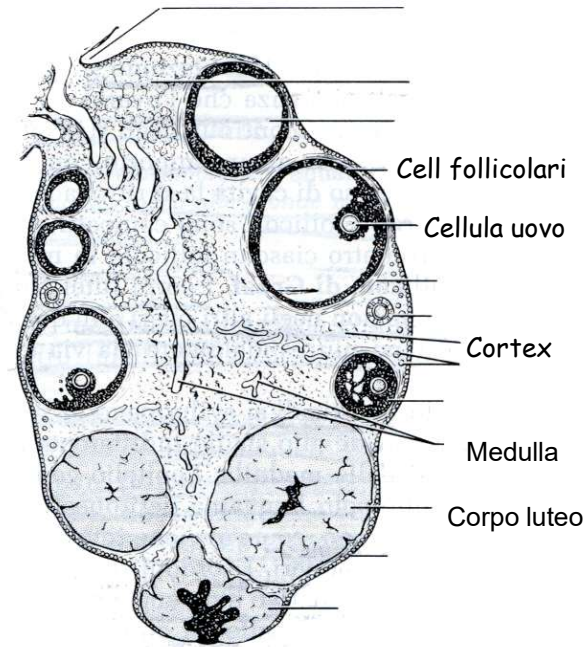
Figura 286. Sviluppo dell'ovario e del testicolo in un mammifero. A, Piegua genitale, con i cordoni sessuali primari che iniziano ad accrescersi dall'epitelio germinativo verso l'interno; lo stadio è leggermente precedente a quello della Fig. 285. B, B, Gonade ancora nello stadio indifferenziato; i cordoni 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 (non mammiferi e monotremi)



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

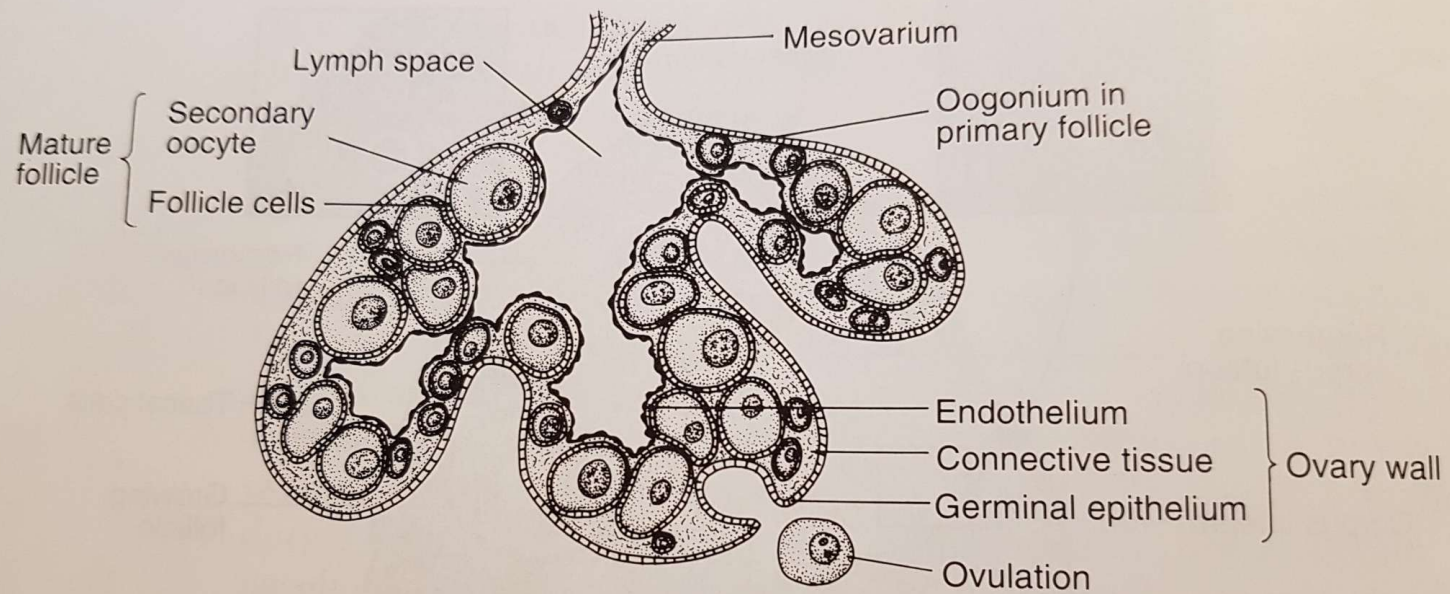
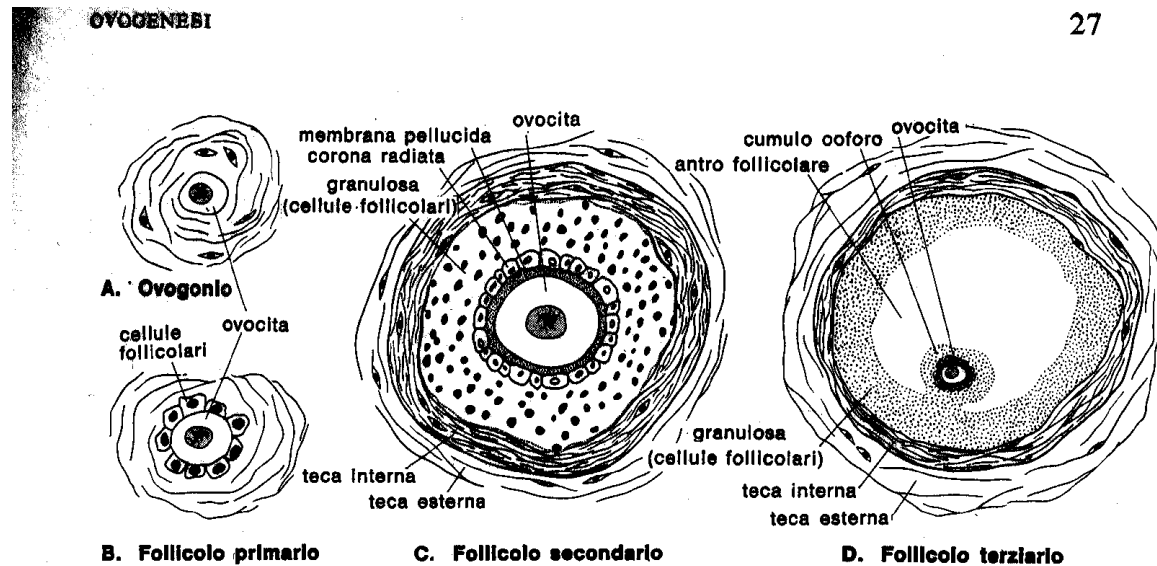


FIGURE 21-10 A section through an amphibian ovary.

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)

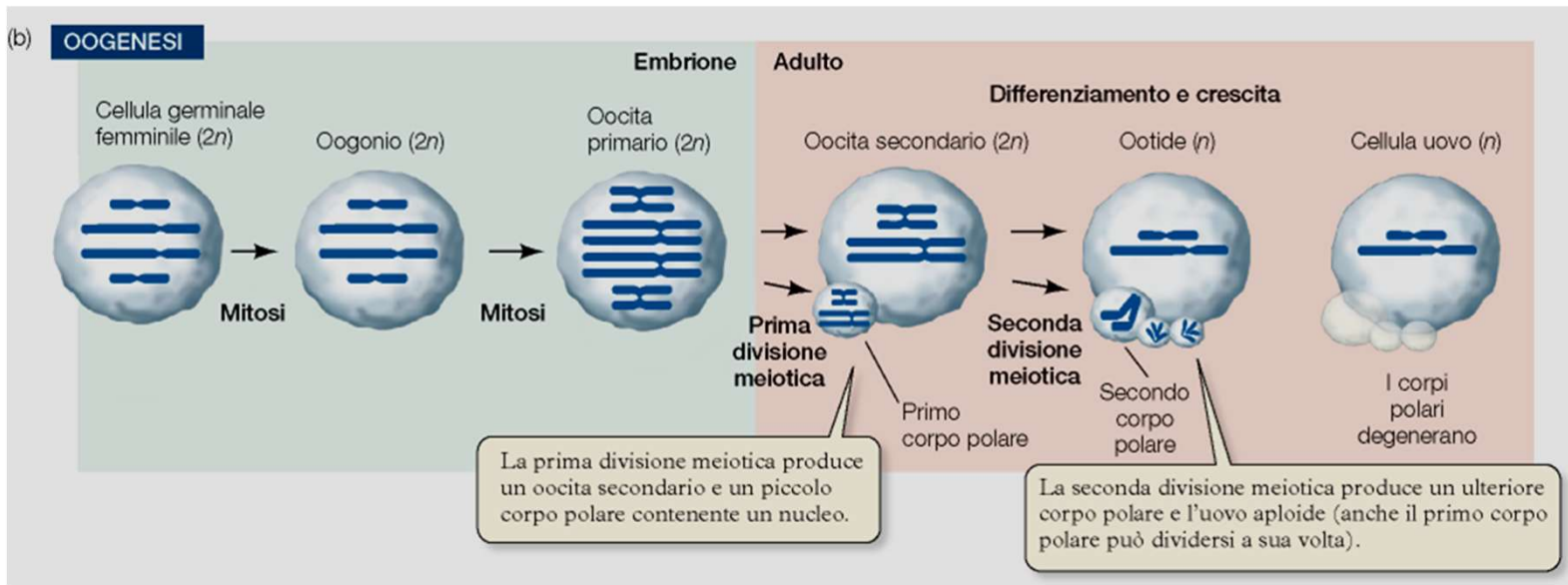


Sviluppo del follicolo di Graaf. A, ovogonio incluso nel tessuto connettivo ovarico. B, follicolo primario: l'ovogonio è circondato da uno strato di cellule follicolari. C, follicolo secondario: formazione della granulosa (ad opera delle cellule follicolari) e delle teca (di origine connettivale). D,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

Fig. 15

GAMETOGENESI

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

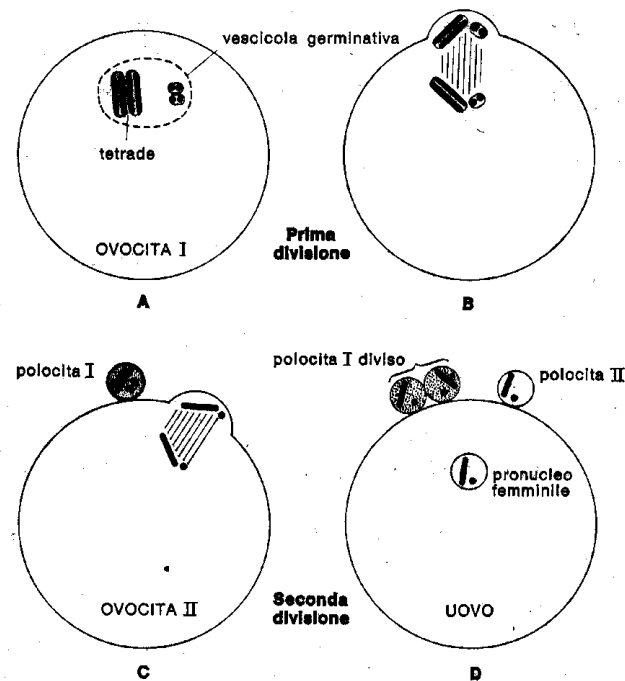


In molte specie uomo compreso gli oogoni cessano di moltiplicarsi già nella fase embrionale e gli oociti primari che si formano restano bloccati nella profase della prima divisione meiotica fino al momento dell'ovulazione e fecondazione. Ogni oocita produce uno solo ootide che matura trasformandosi in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

Nel corso dell'ovogenesi, la meiosi comporta processi di citodieresi ineguali che distribuiscono la quasi totalità del citoplasma in un'unica cellula uovo

OVOGENESI

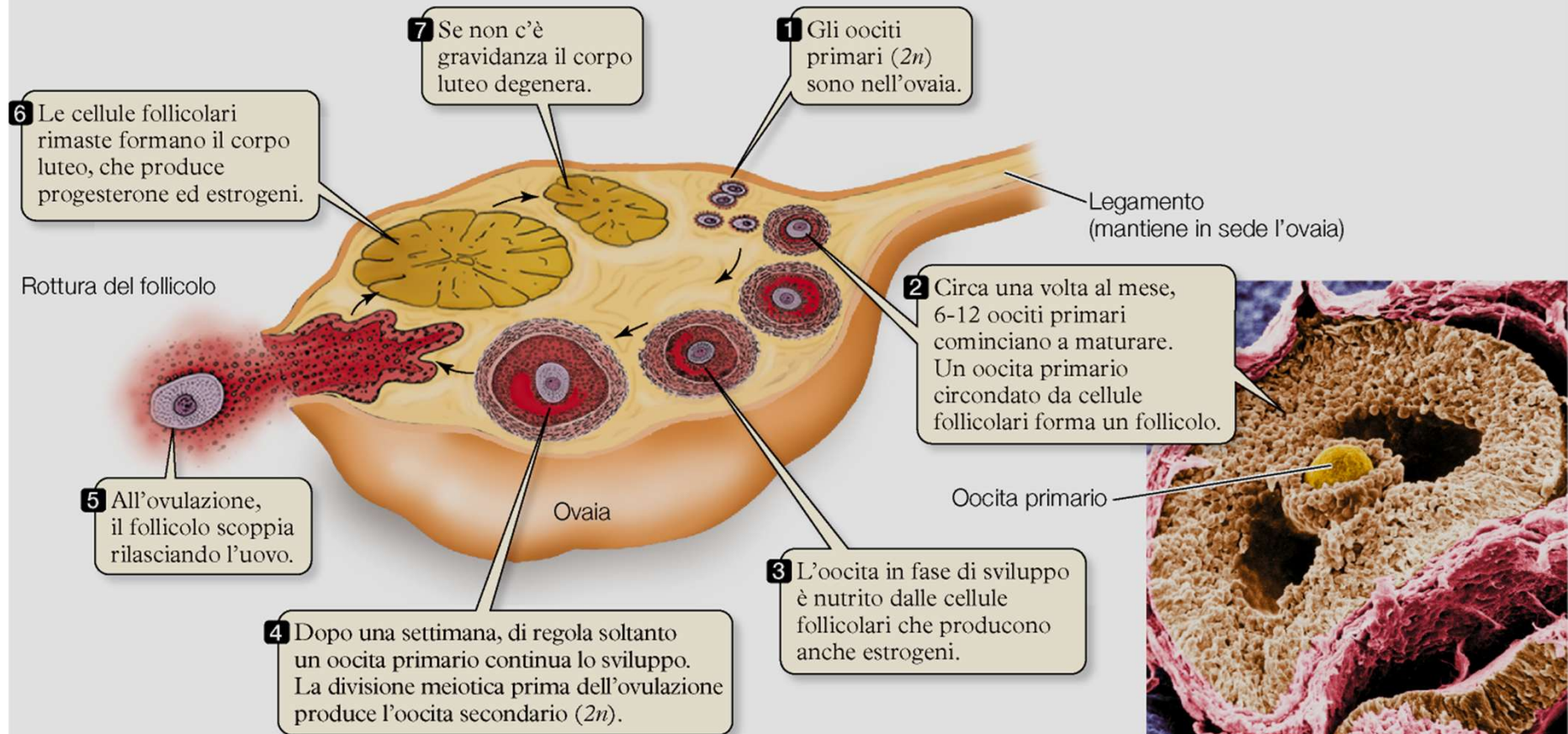
33



Schema di maturazione di gamete femminile ($n = 2$). A, diacinesi, con le due tetradi nella vescicola germinativa. B, anafase ed emissione del primo globulo polare. C, emissione del secondo globulo polare. D, fine della maturazione; il secondo polocita è stato emesso mentre il primo si è diviso in due.

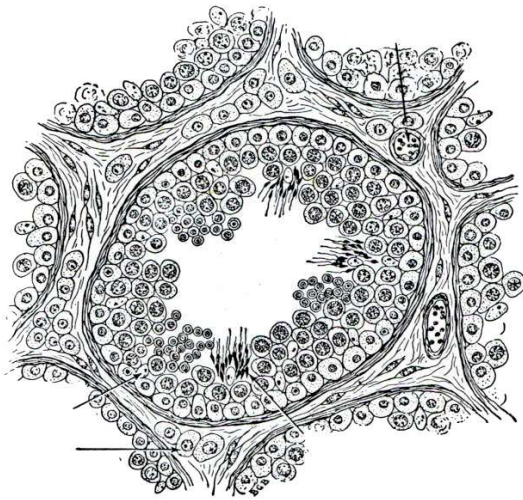
Fig. 19

INIZIO

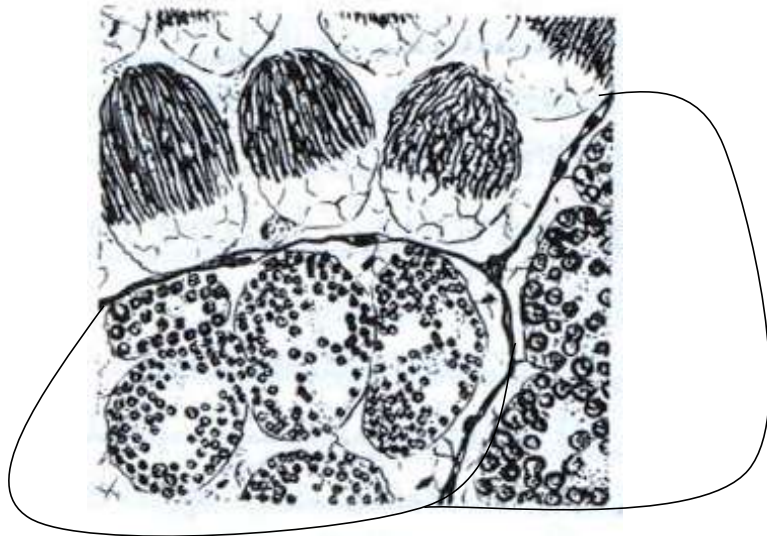


Le gonadi maschili: i testicoli

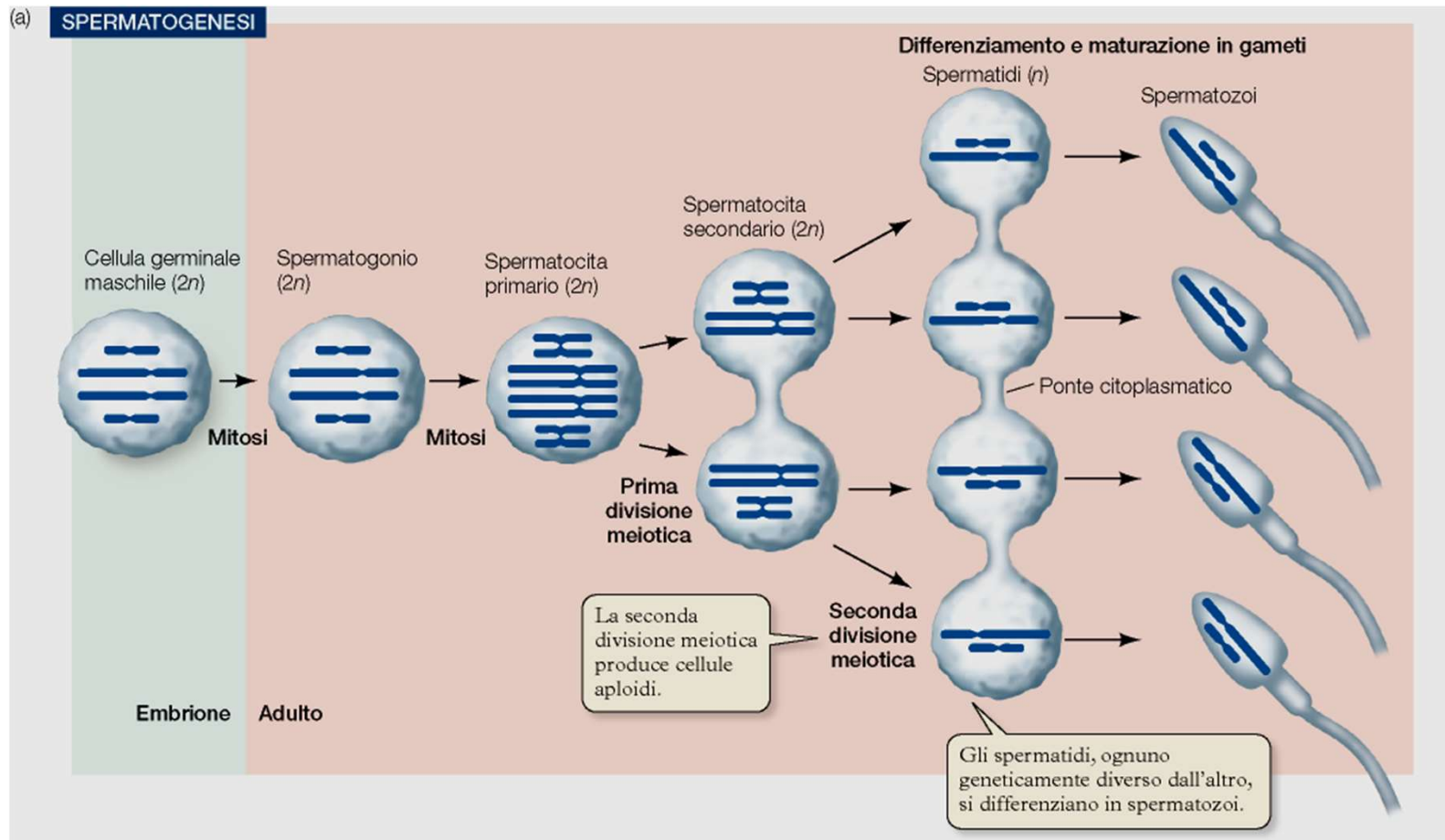
Sono compatte, costituite da **strutture cave** circondate da tessuto connettivo e cellule interstiziali produttrici di ormoni (testosterone), le **cell di Leydig**. Le **ampolle** (o cisti) e i **tubuli** sono delimitati da epitelio formato sia da cellule che danno origine agli spermatozoi sia alle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

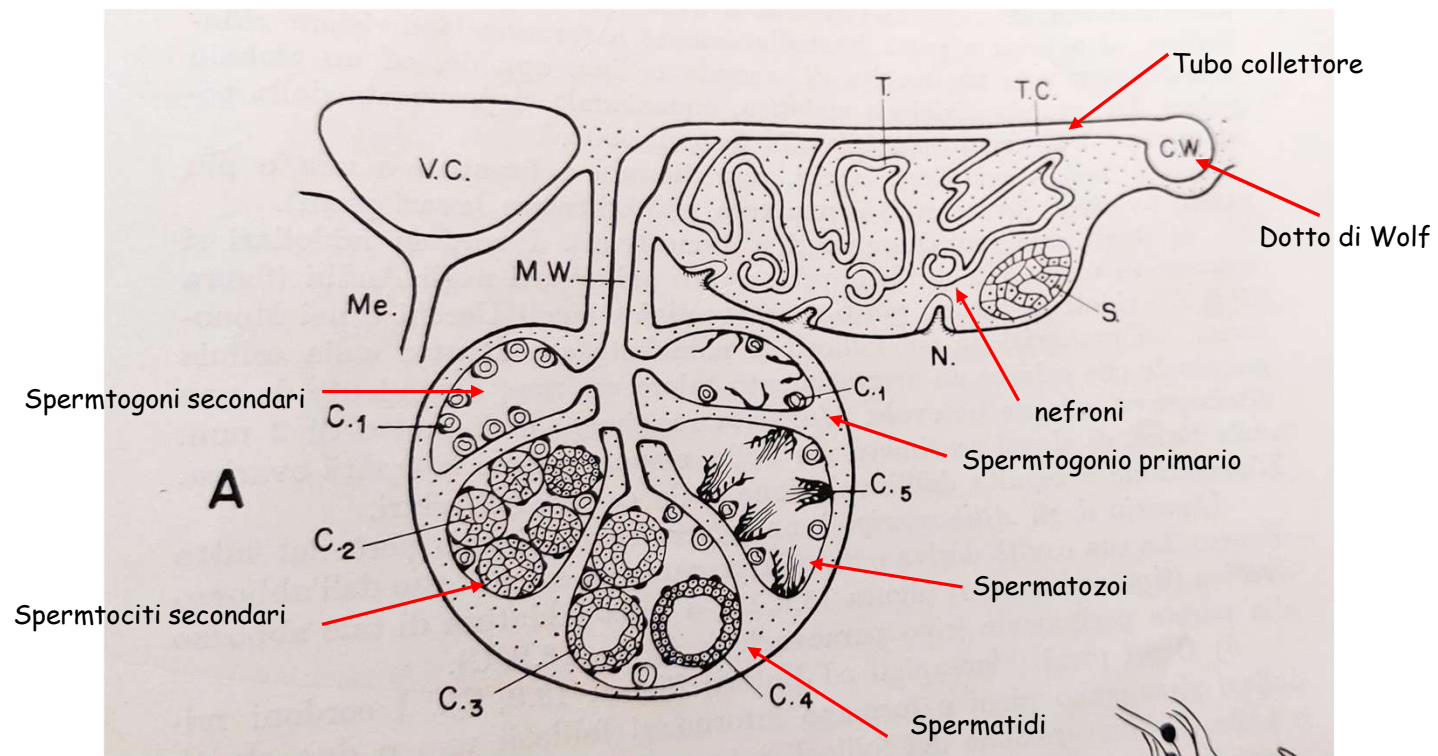


Nei pesci e anfibi costituiscono le ampole spermatiche più o meno sferiche. Ogni ampolla contiene uno stadio diverso della spermatogenesi

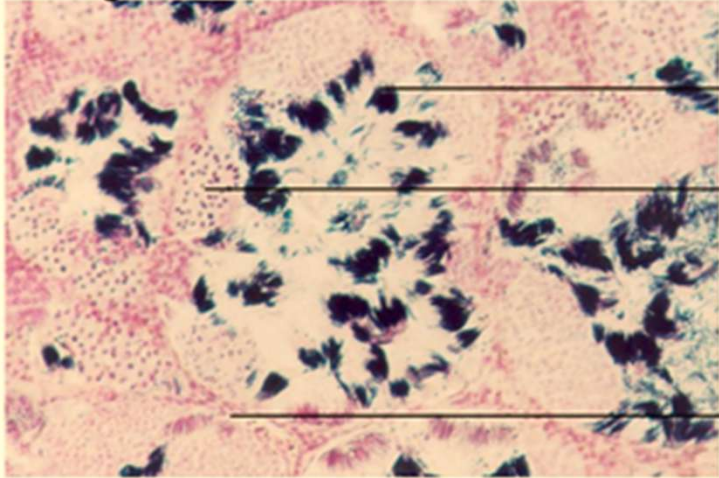


Gli spermatogoni continuano a moltiplicarsi per mitosi anche nell'adulto, producendo una costante riserva di spermatociti che per meiosi danno origine a spermatidi aploidi, dai quali si formano spermatozoi maturi

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)



B. Frog's Testis



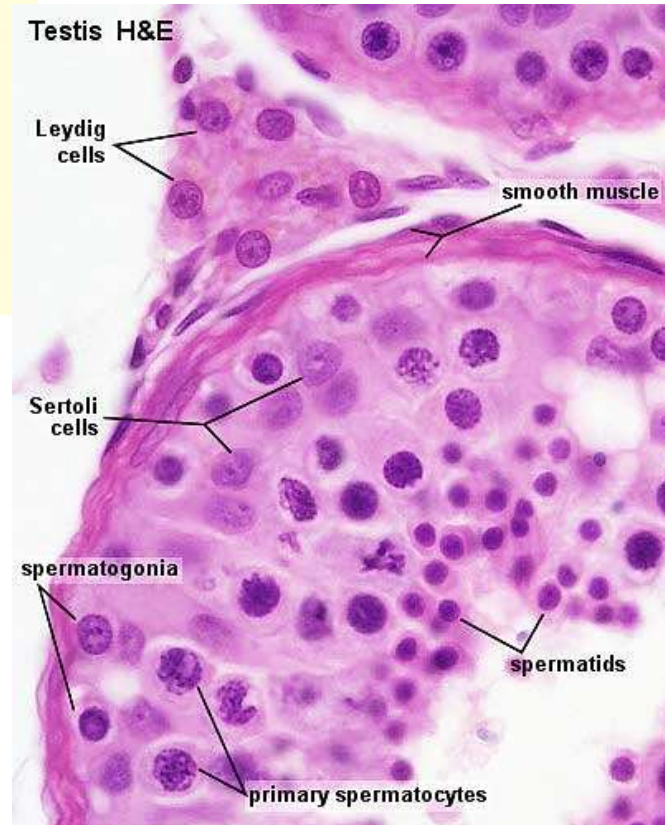
spermatozoa

germinal epithelia

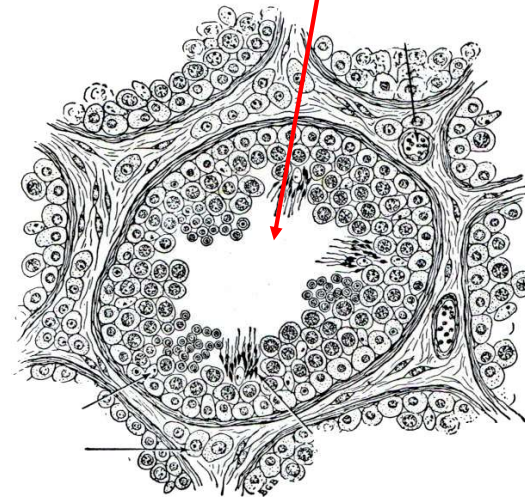
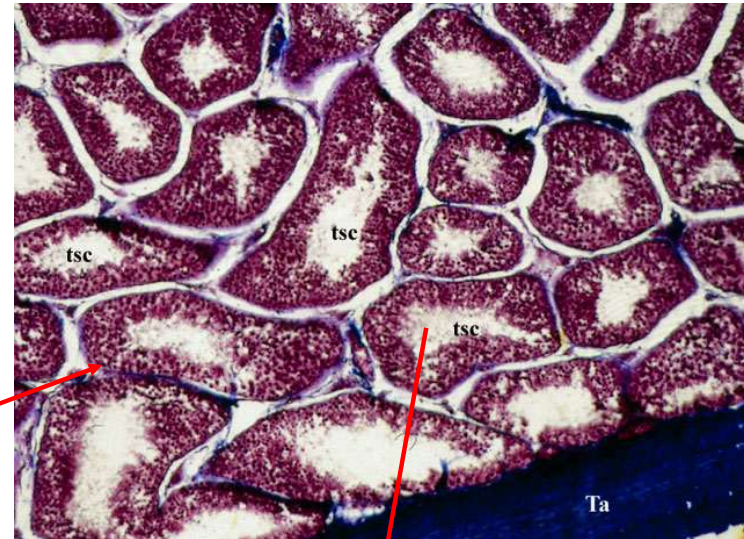
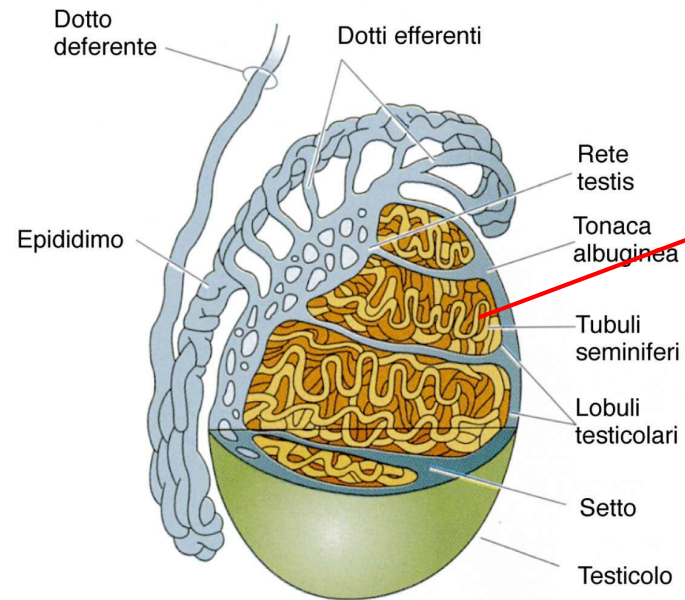
Testicolo cistico di rana

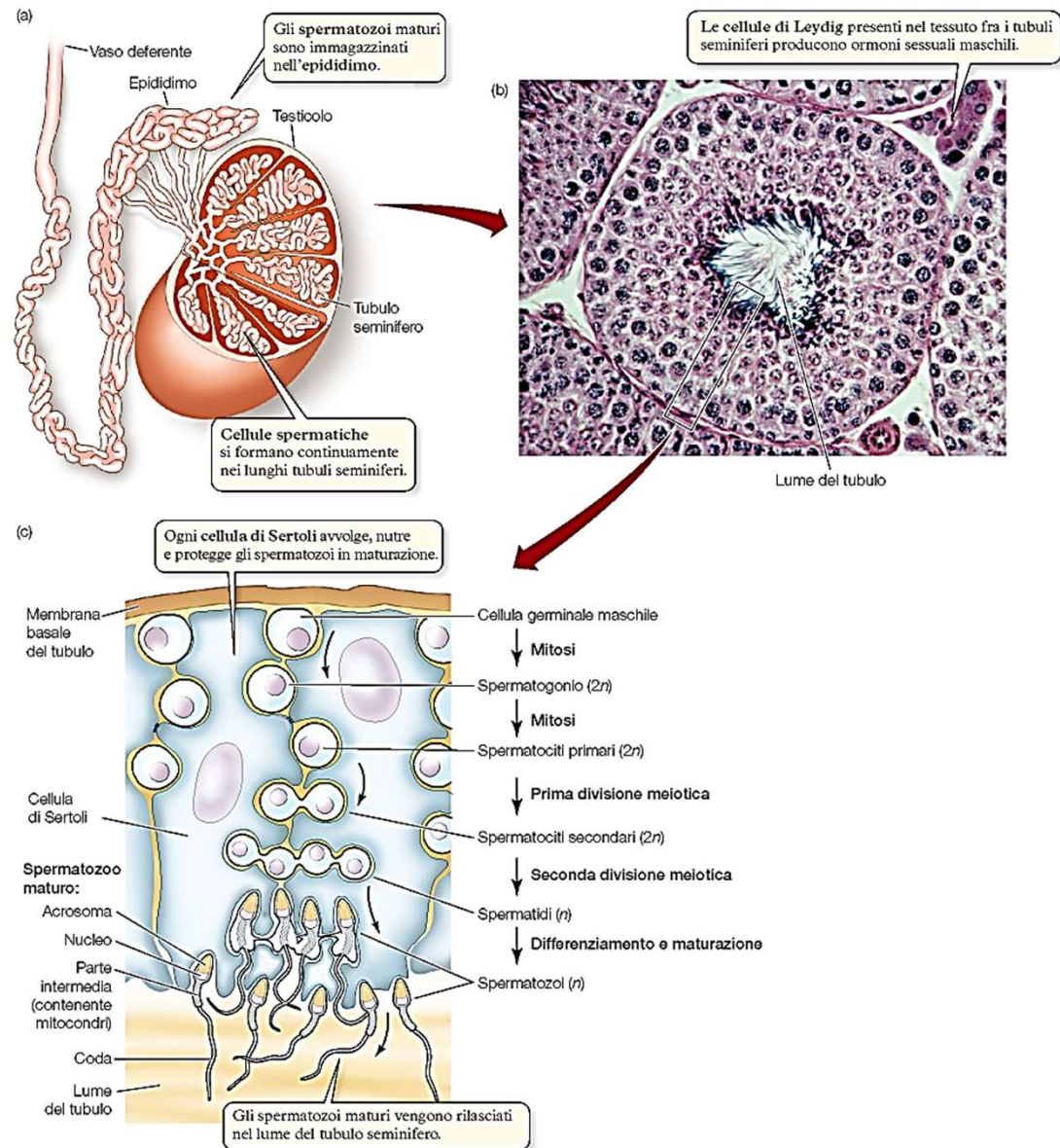
Sezione di Testicolo tubulare

Testis H&E

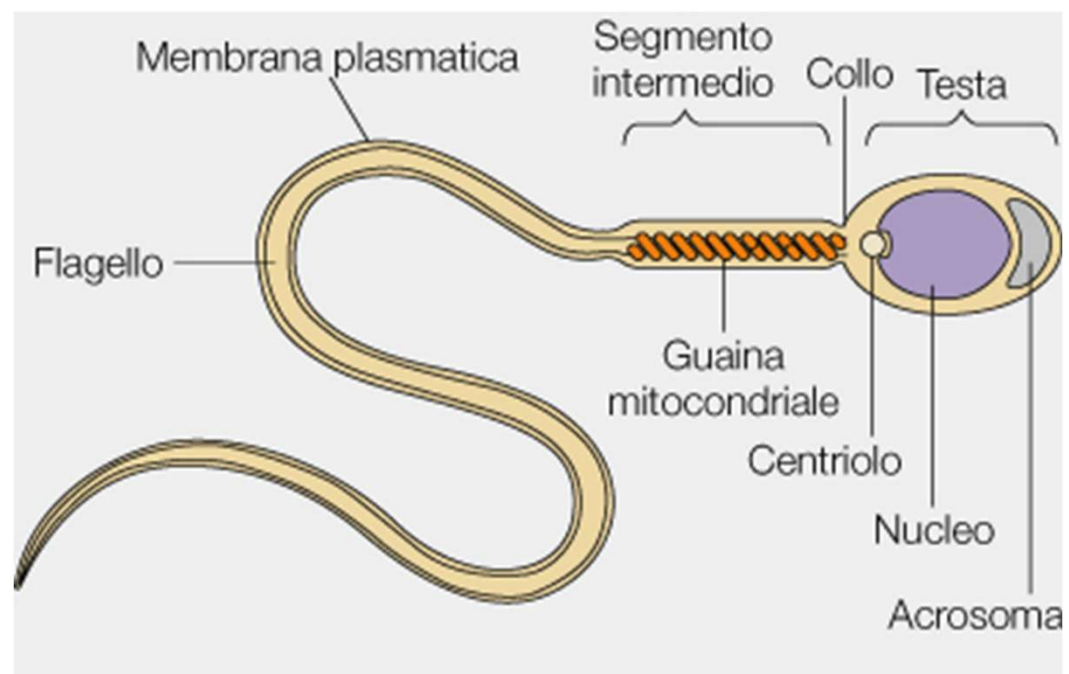


Testicolo tubulare





Lo spermatozoo



La spermiogenesi

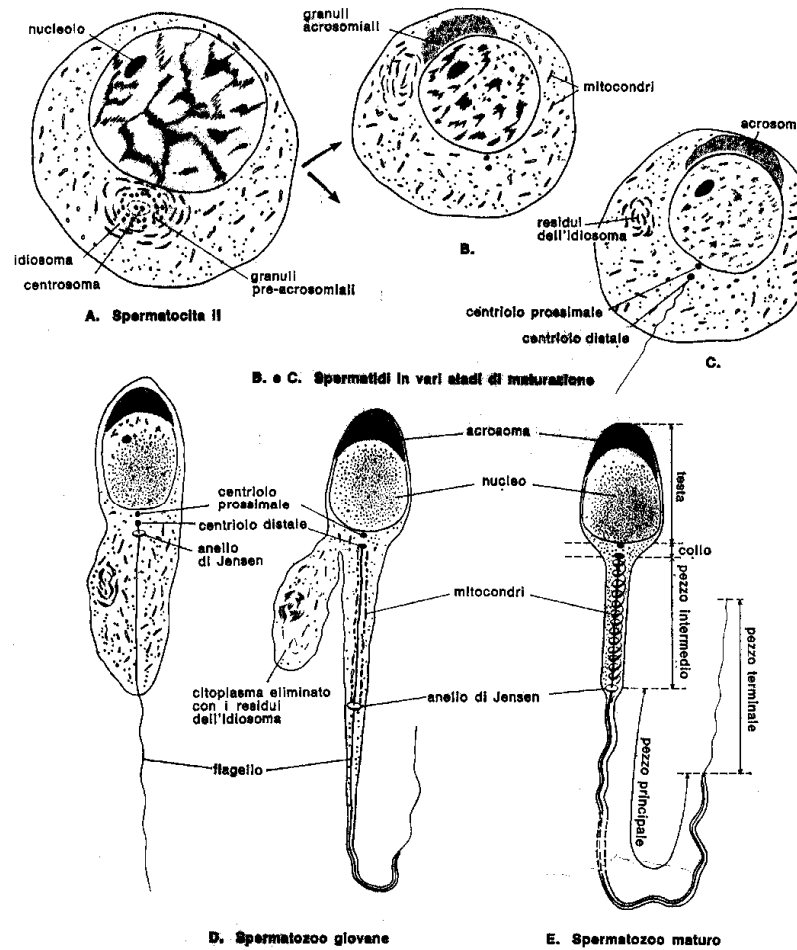
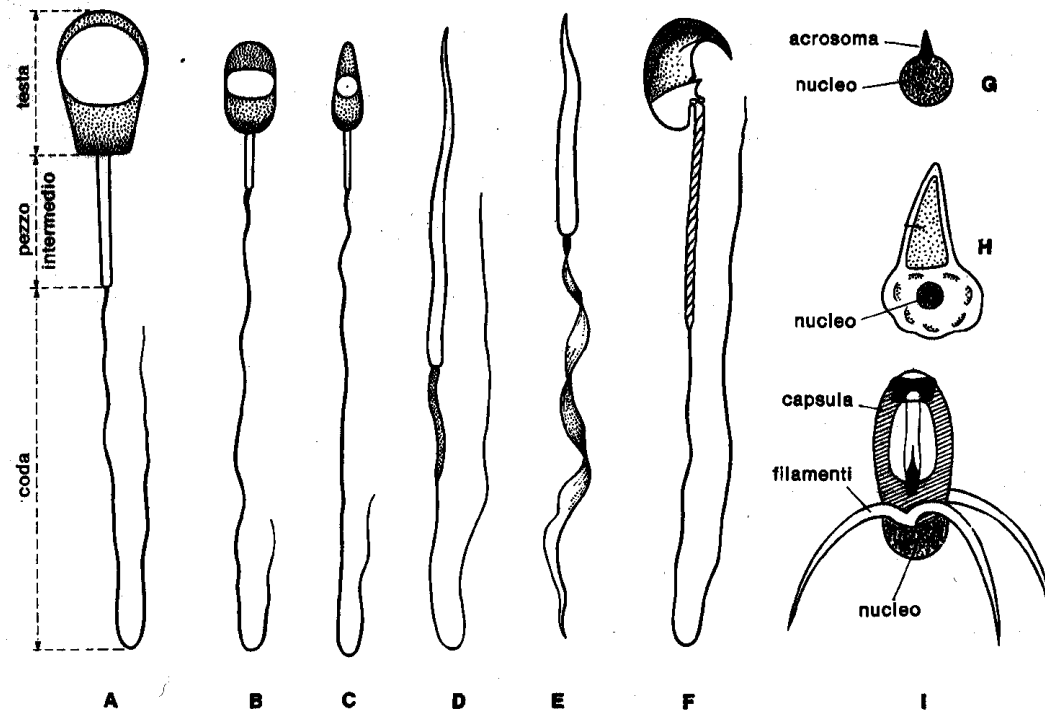


Fig. 11 Schema della spermiogenesi in un Mammifero. A, spermatocita II con voluminoso idiosoma. B, uno dei due spermatidi derivati dallo spermatocita II. C, spermatide nel quale inizia la formazione del flagello. D, due tappe della spermiogenesi: il citoplasma si raccoglie alla base del flagello e viene 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, rospo. F, topo. G, termite. H, Ascaris. I, Homarus (Crustaceo 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 alecitiche: anfiosso, riccio di mare, mammiferi placentati

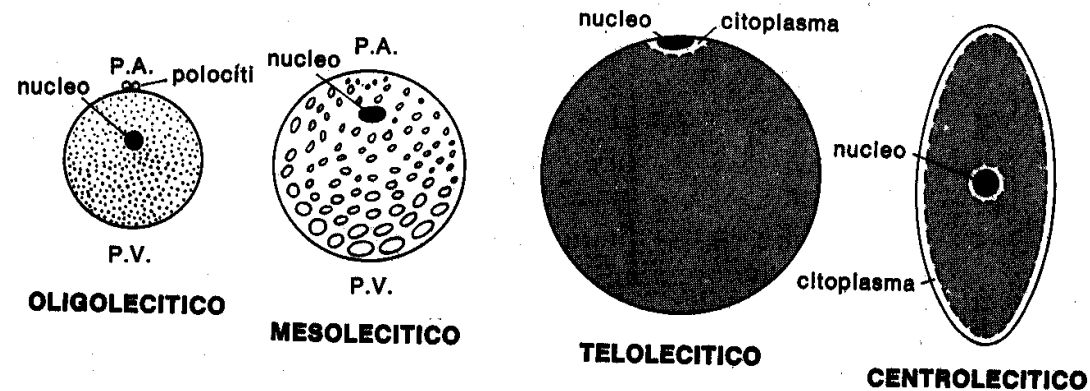
Mesolecitiche: anfibi

Telolecitiche: pesci, rettili, uccelli

Centrolecitiche: artropodi (insetti, ...)

OVOGENESI

35

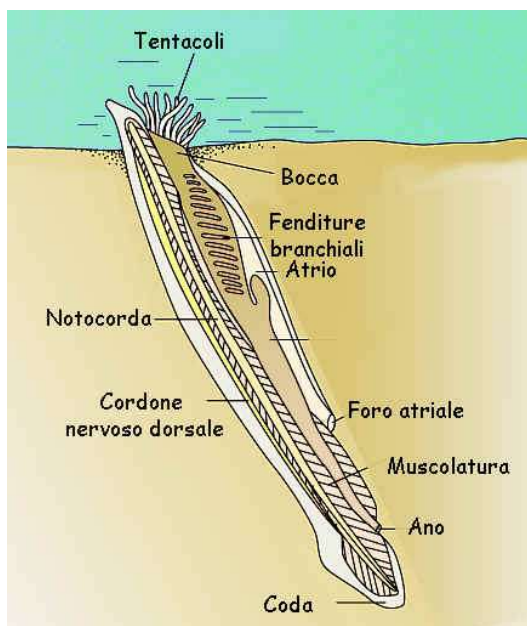


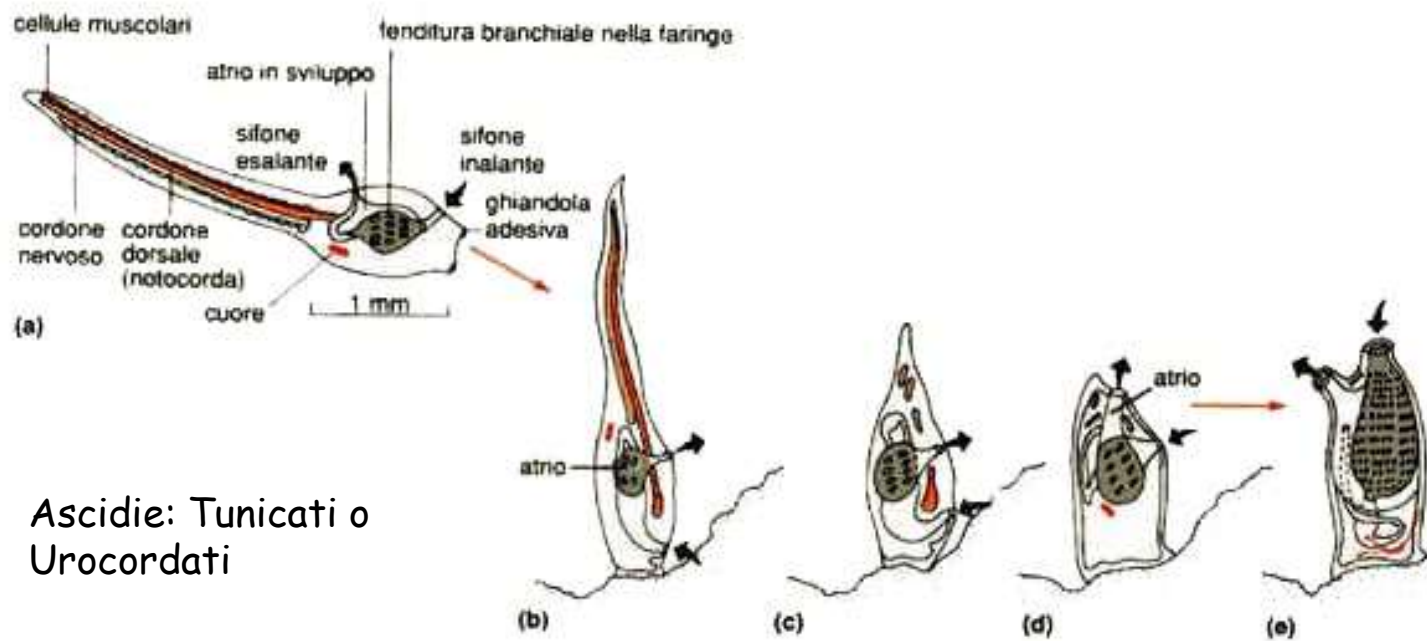
Schema dei principali tipi di uovo.

Fig.

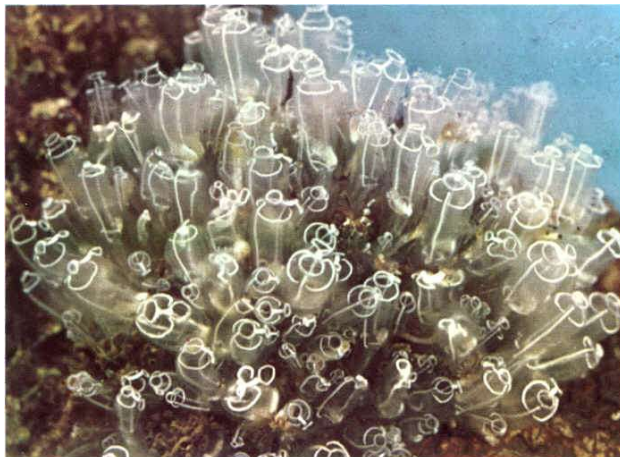


L'anfiosso: Cefalocordati

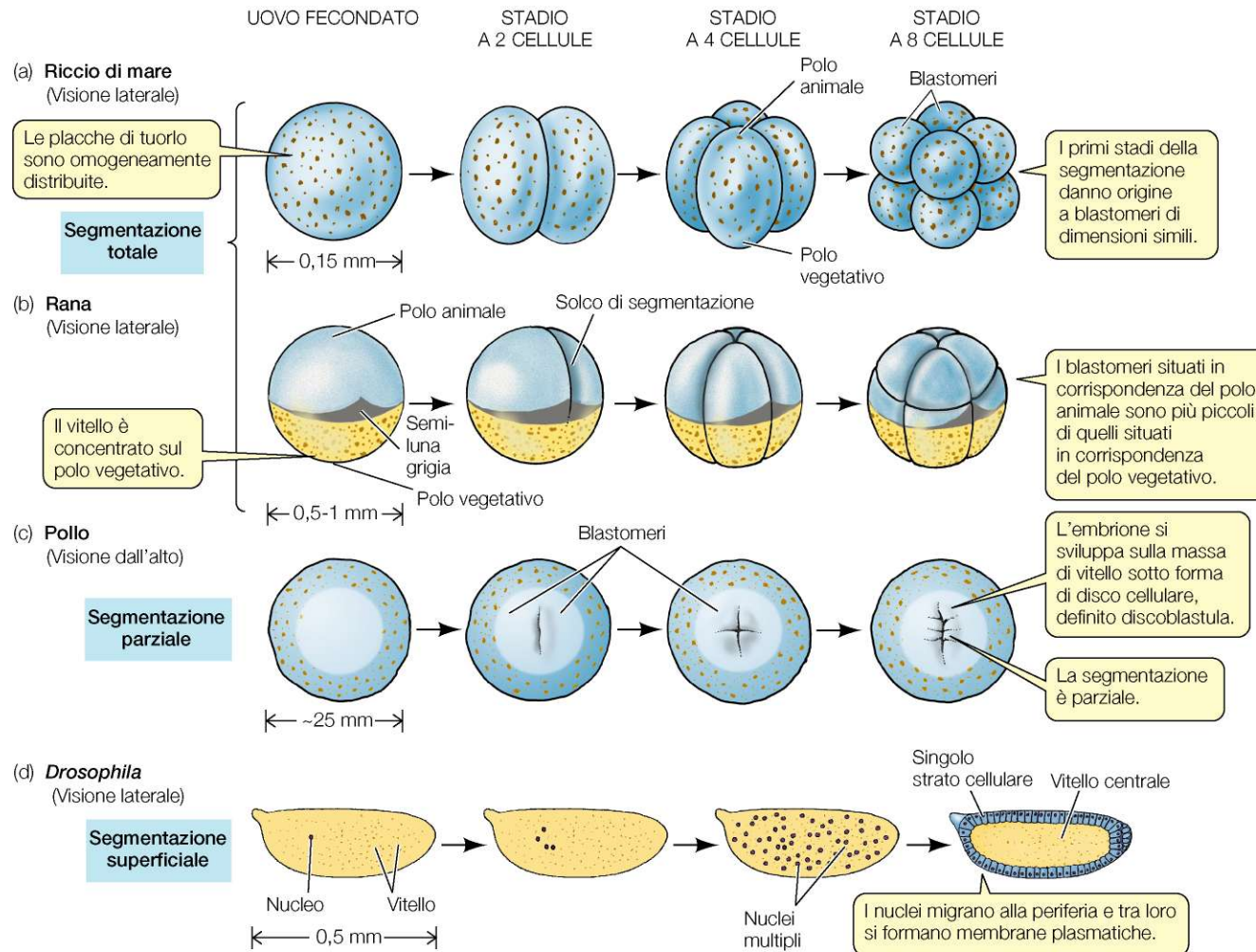




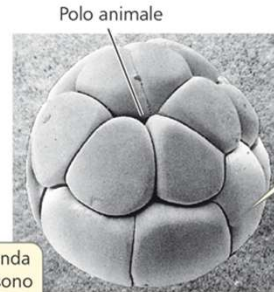
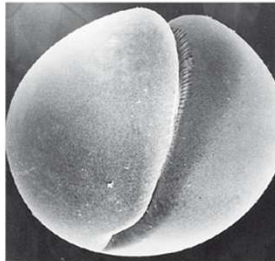
Ascidie: Tunicati o Urocordati



Le modalità di sviluppo embrionale nei vari tipi di uova



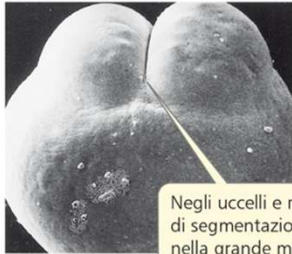
A Segmentazione totale (rana)



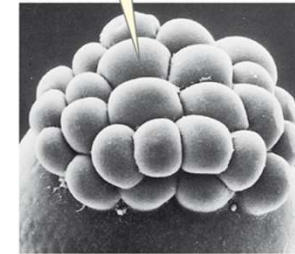
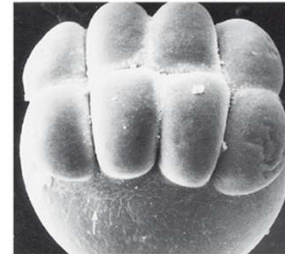
I piani di divisione della seconda divisione di segmentazione sono solo lievemente dislocati a causa della presenza di tuorlo nel citoplasma.

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)

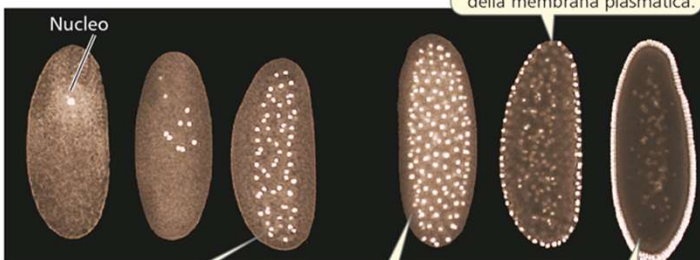


Negli uccelli e nei pesci, i solchi di segmentazione non penetrano nella grande massa di tuorlo.



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.

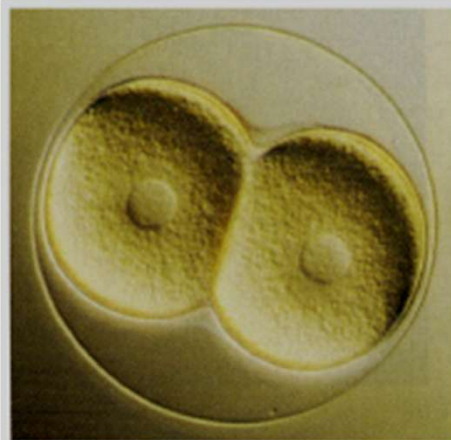
3 I nuclei migrano verso il versante interno della membrana plasmatica.

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

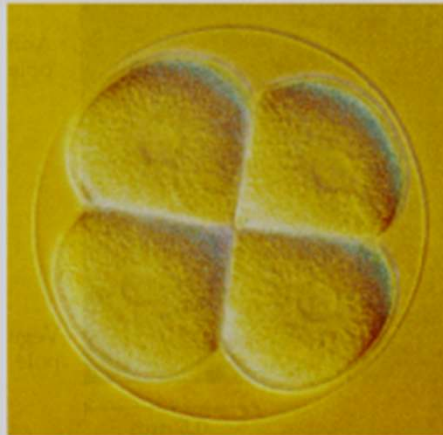
Il primo processo di sviluppo embrionale: la segmentazione

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

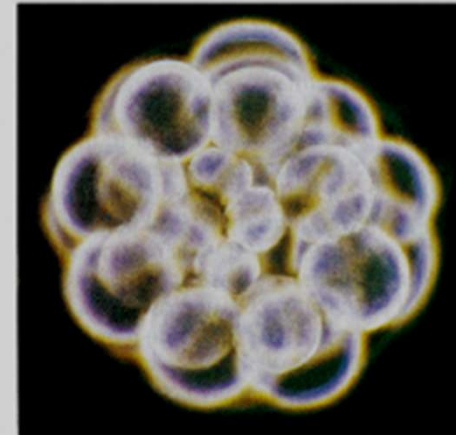
La 3 segmentazione è perpendicolare alle prime 2 ed è **latitudinale**



(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.

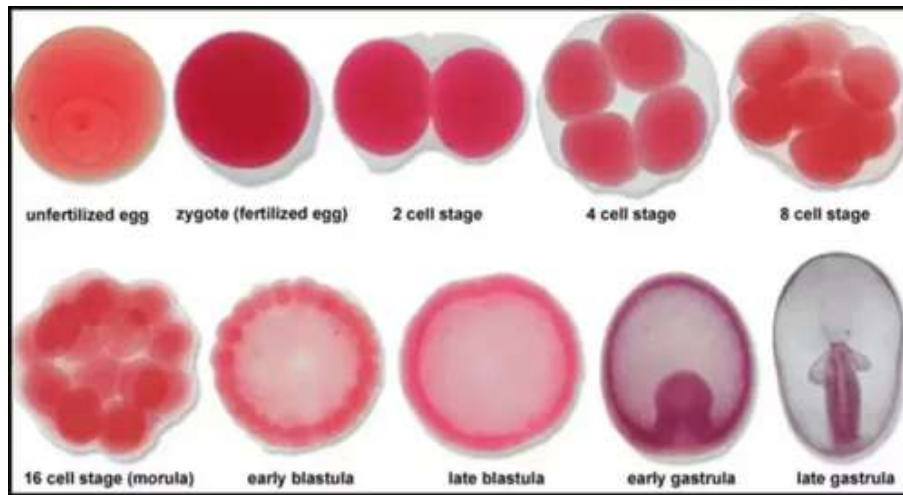


(b) Si osservi lo stadio a quattro cellule, che segue alla seconda divisione della segmentazione.

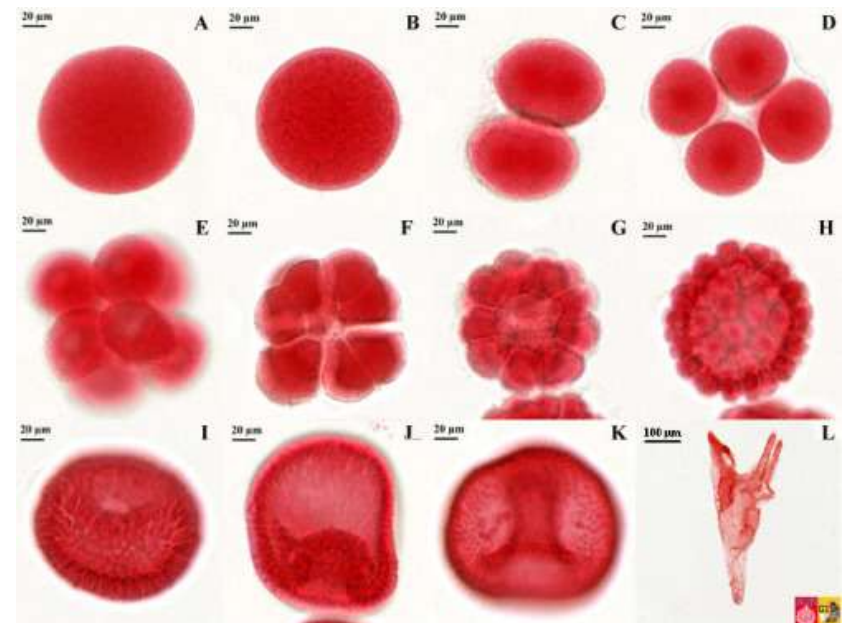


(c) Dopo alcune ore, le ripetute divisioni mitotiche hanno trasformato lo zigote in un ammasso pluricellulare di forma rotondeggiante. L'embrione è ancora circondato dalla membrana di fecondazione, della quale la larva, in grado di muoversi autonomamente, si libererà a sviluppo embrionale terminato.

Segmentazione in anfiosso e riccio di mare: totale ed eguale



Sviluppo embrionale in riccio di mare



La segmentazione negli anfibii

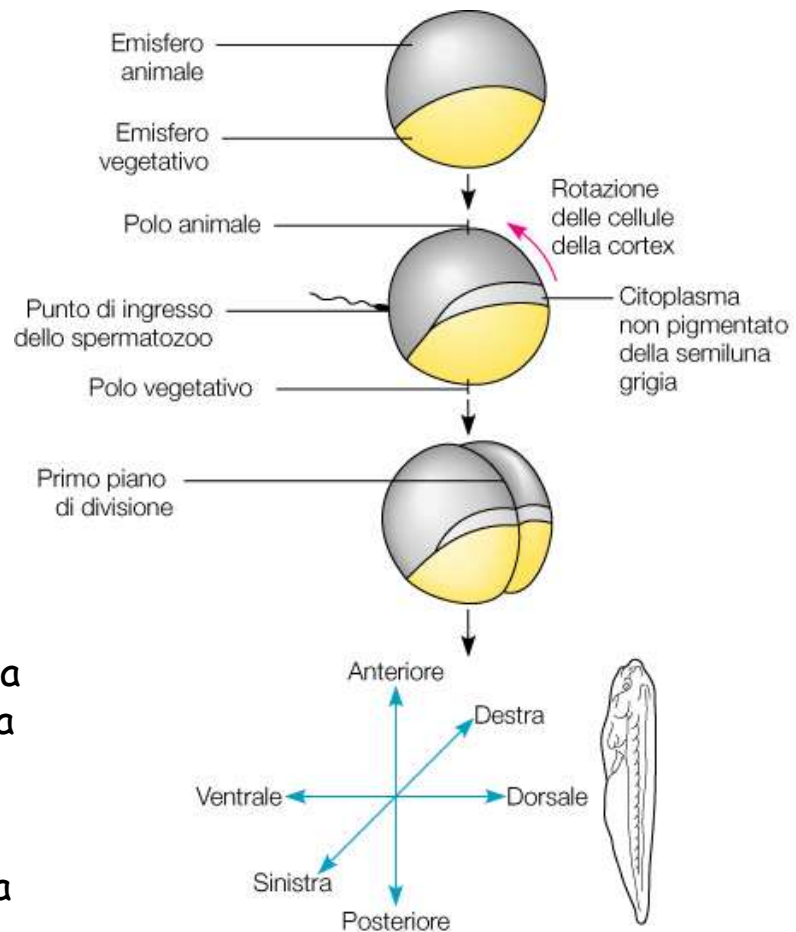
La determinazione degli assi embrionali e del primo piano di segmentazione in un anfibio:

l'emisfero animale, che diverrà la parte anteriore, è di colore grigio scuro (melanina) nel citoplasma periferico (cortex).

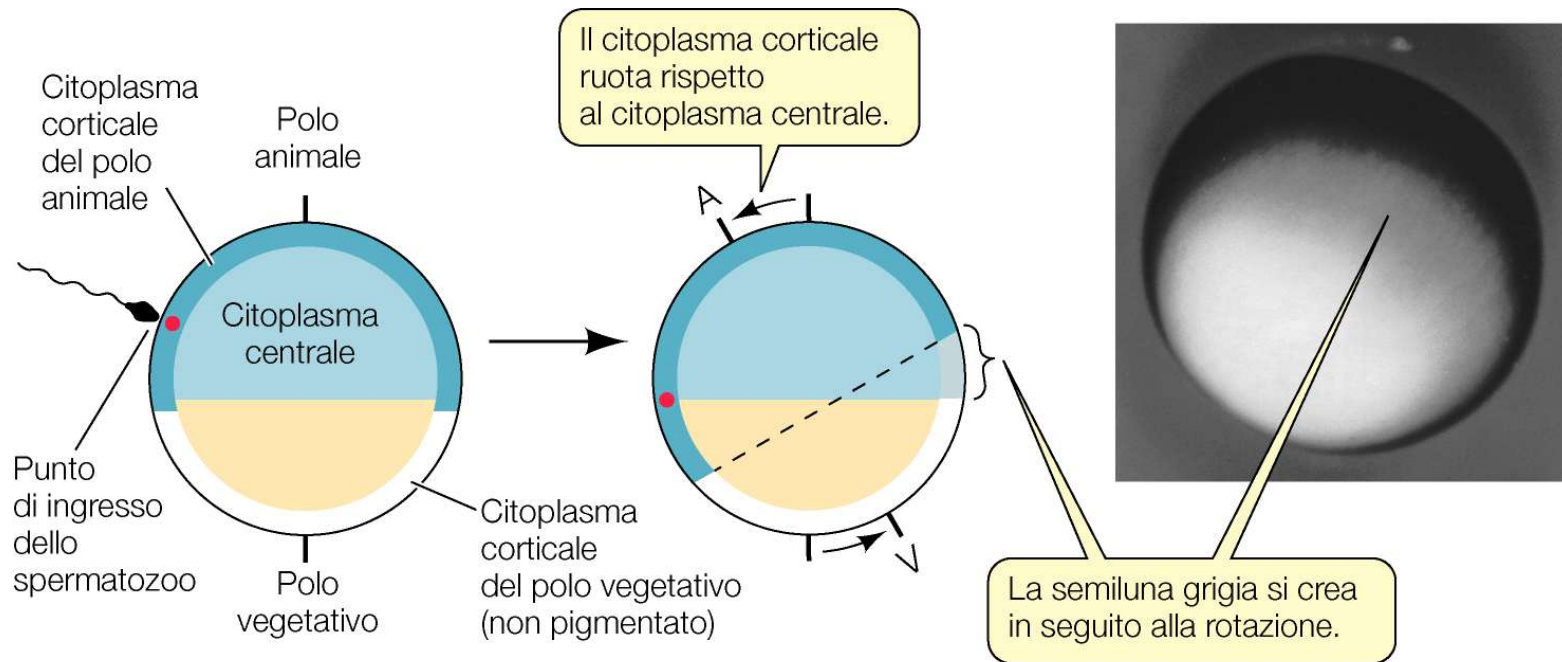
L'emisfero vegetativo è giallo(tuorlo). Al momento della fecondazione, la cortex scivola sul citoplasma sottostante, verso il punto di ingresso dello spermatozoo.

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

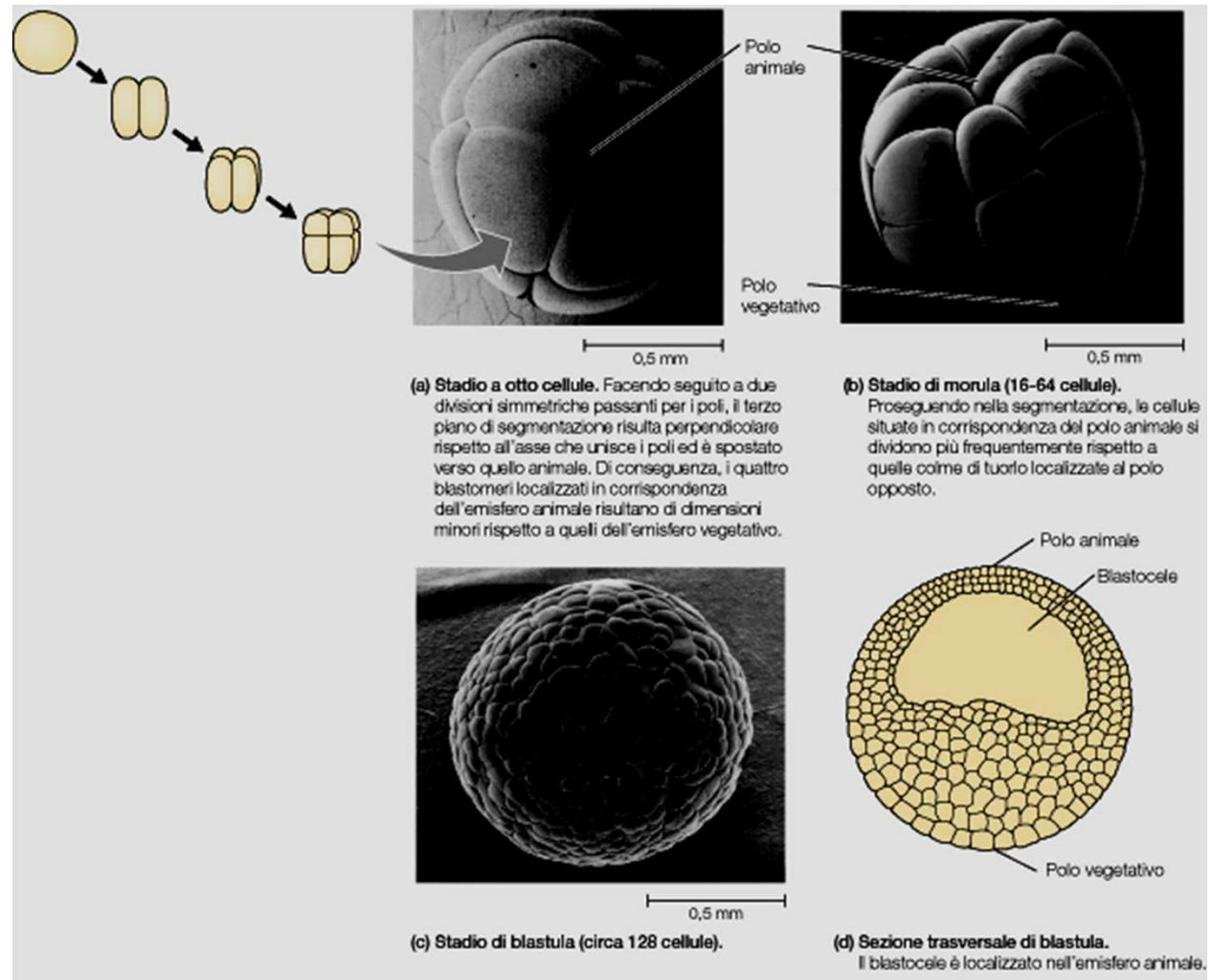


La ridistribuzione del citoplasma nell'uovo di rana dopo la fecondazione dà origine alla semiluna grigia

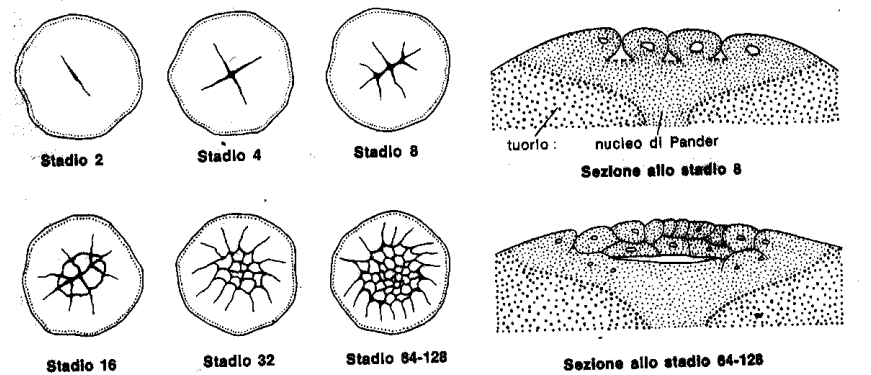


La segmentazione in un uovo di anfibio: totale e diseguale

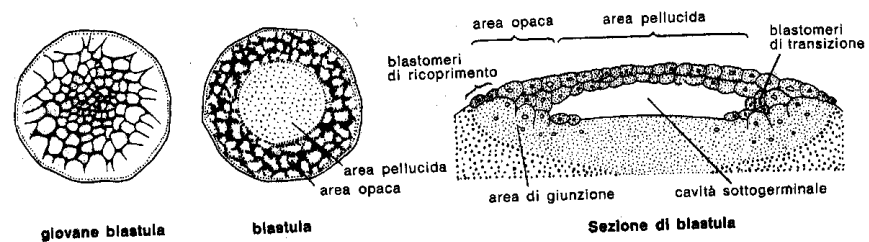
Si formano blastomeri di dimensioni diverse ai 2 poli della blastula: **i micromeri al polo animale e i macromeri al polo vegetativo**. Le differenze nelle dimensioni dei blastomeri dipendono dalla presenza del tuorlo a livello del polo vegetativo che rallenta la divisione cellulare. Alla fine della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



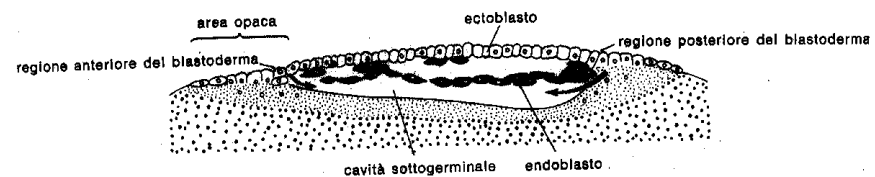
La segmentazione in uova di pesci, uccelli, rettili, mammiferi monotremi, è discoidale e interessa un'isola del citoplasma detta **discoblastula al polo animale**.



I. SEGMENTAZIONE



II. BLASTULA

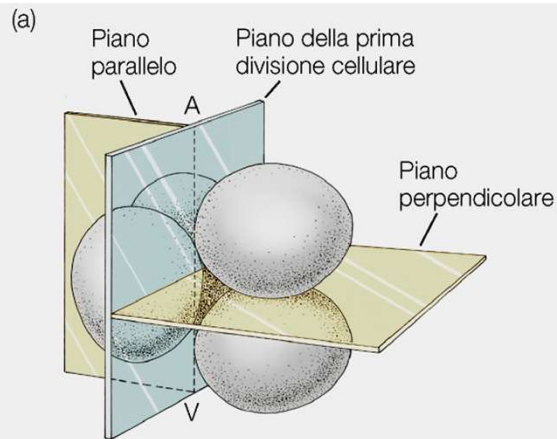


III. FORMAZIONE DELL'ENDOBlasto

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.

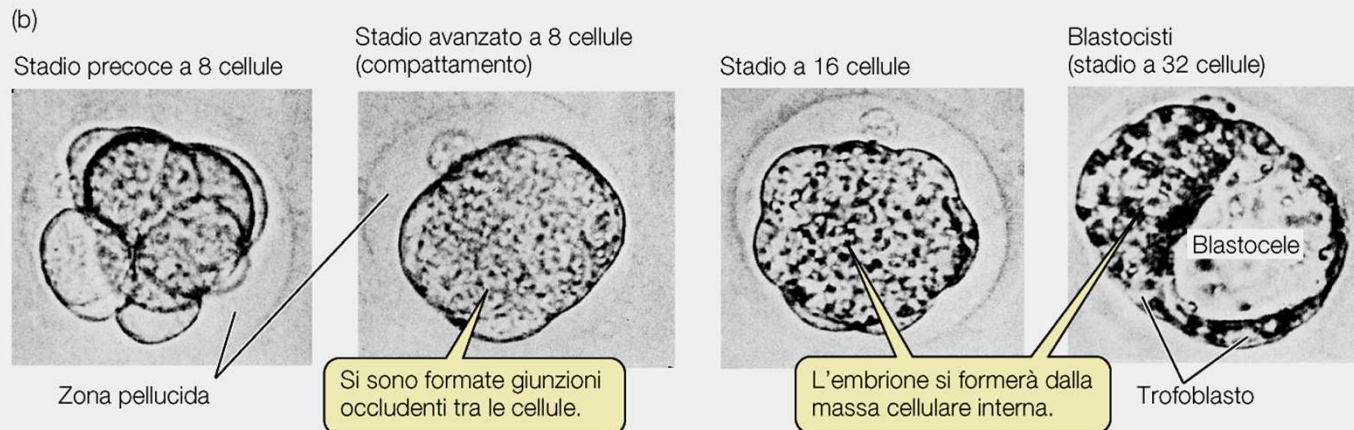
Fig. 92

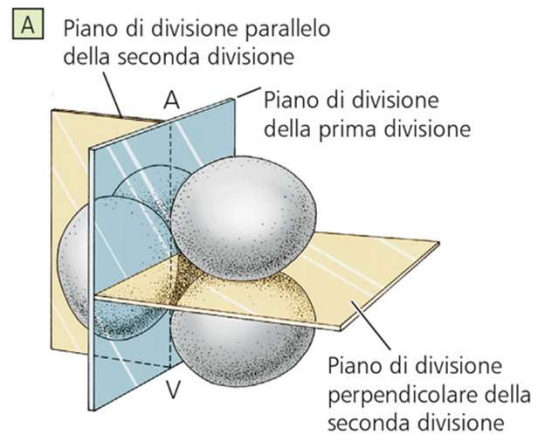
La segmentazione nei mammiferi



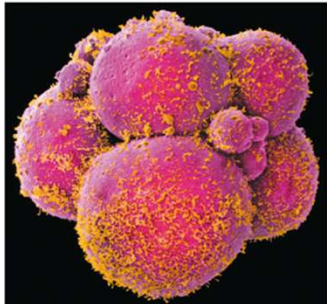
I mammiferi caratterizzati da una segmentazione rotazionale in cui il piano della prima divisione di segmentazione è parallelo all'asse polo animale-polo vegetativo. I piani della seconda divisione sono perpendicolari l'uno rispetto all'altro.

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

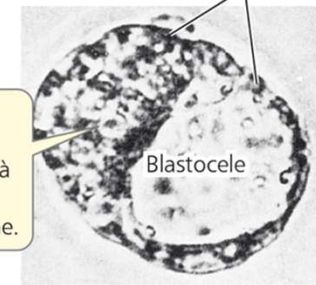


Cellule compattate



C Blastocisti (sezione trasversale)

Trofoblasto (cellule esterne)



La massa cellulare interna darà origine all'embrione.

Blastocèle

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.

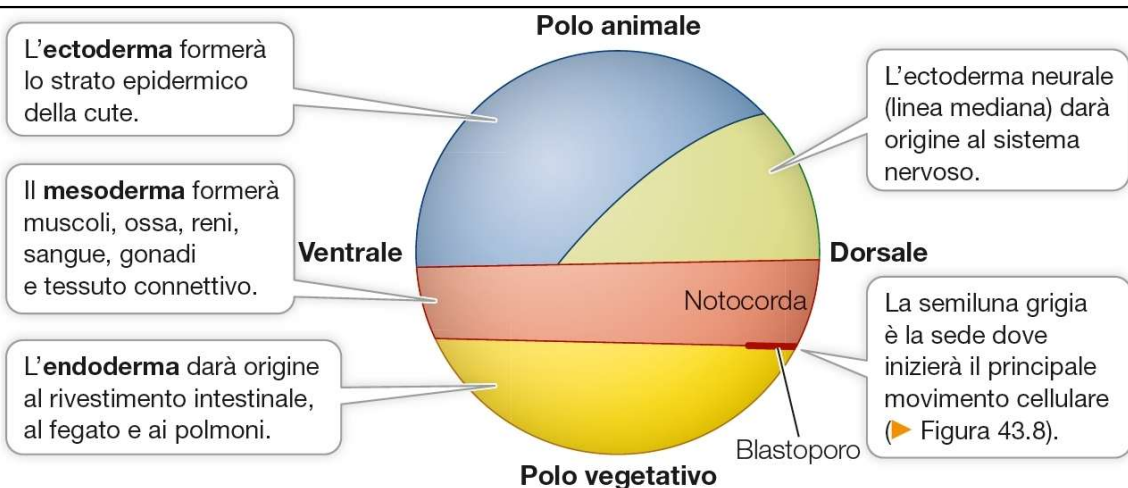
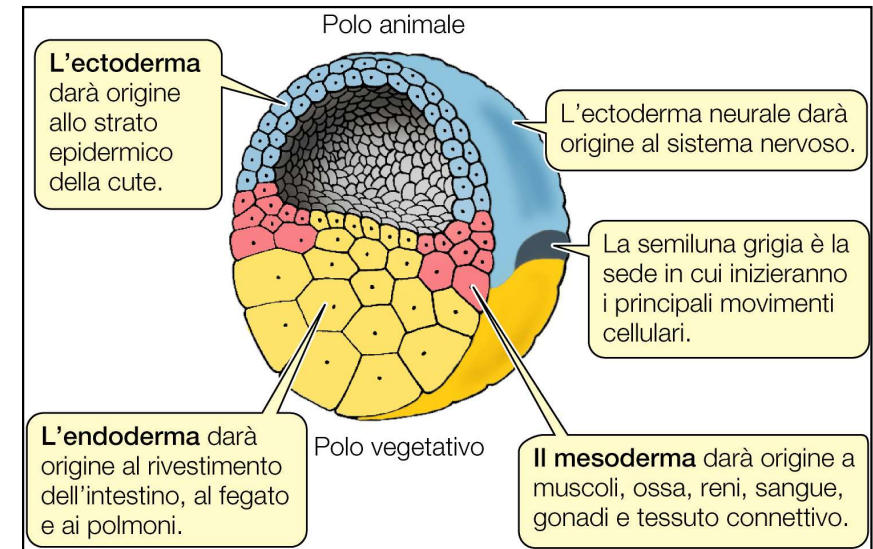


Figura 43.6 Mappa prospettica della tipica blastula di un anfibio. I colori indicano le aree della blastula che si trasformeranno nei tre foglietti embrionali e, successivamente, nei tessuti e negli organi dell'adulto.



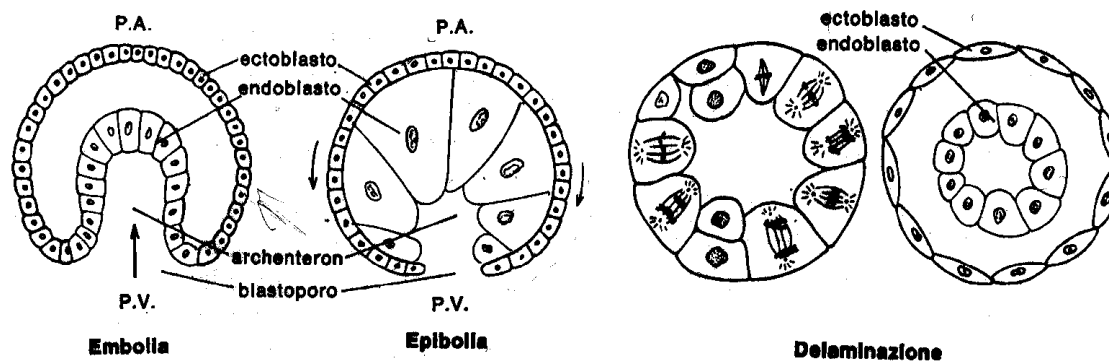


Fig. 48 Modalità della gastrulazione.

- 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

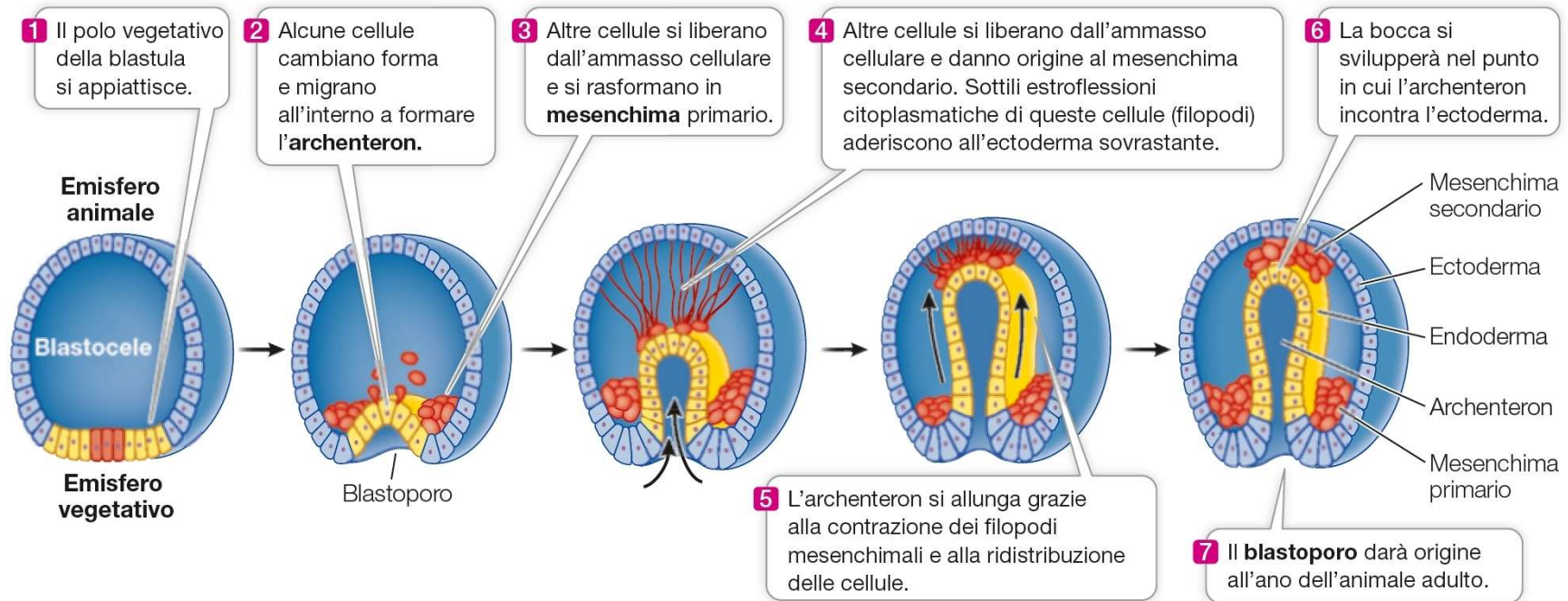


Figura 43.7 La gastrulazione nel riccio di mare Durante la gastrulazione le cellule migrano verso nuove posizioni e formano i tre foglietti embrionali, che daranno origine ai tessuti differenziati. .

? 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)

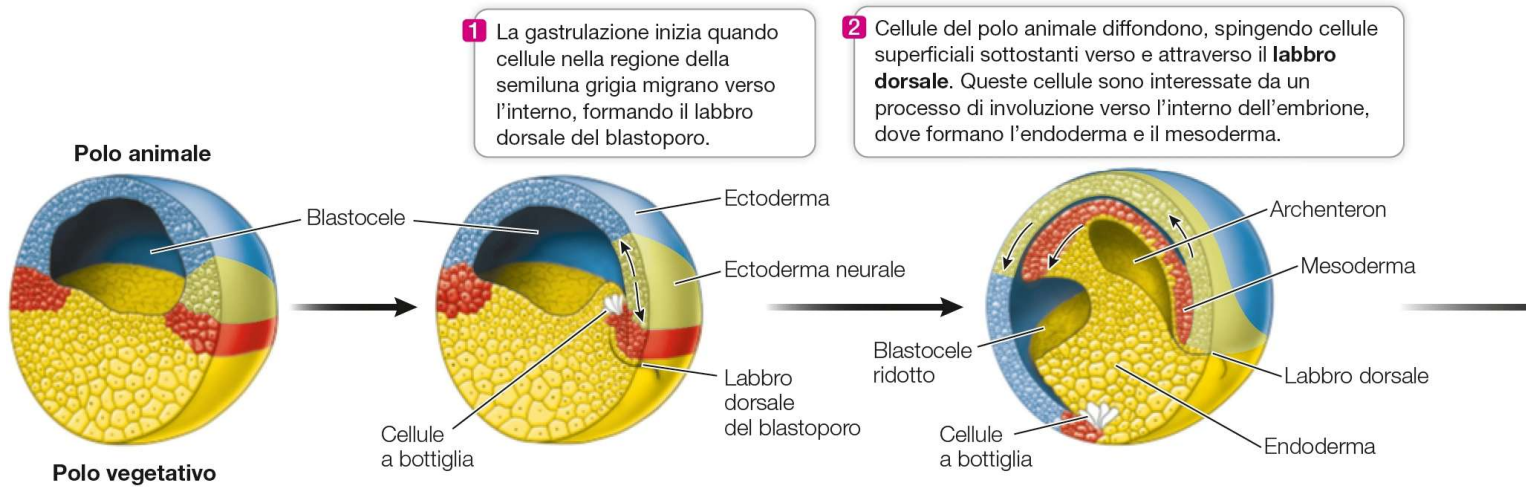
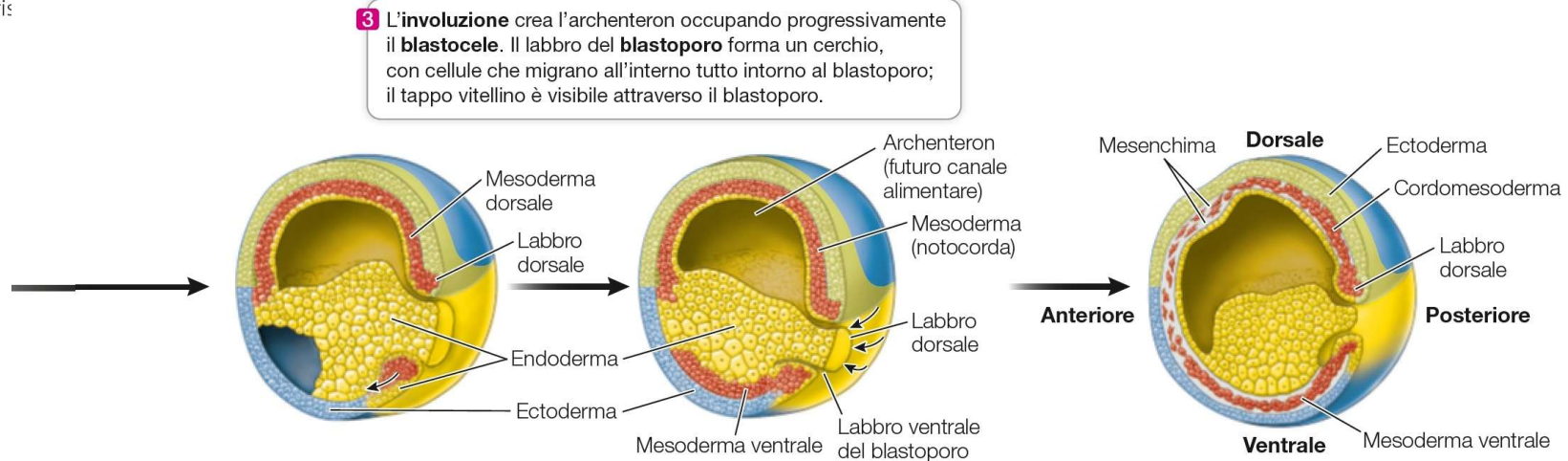


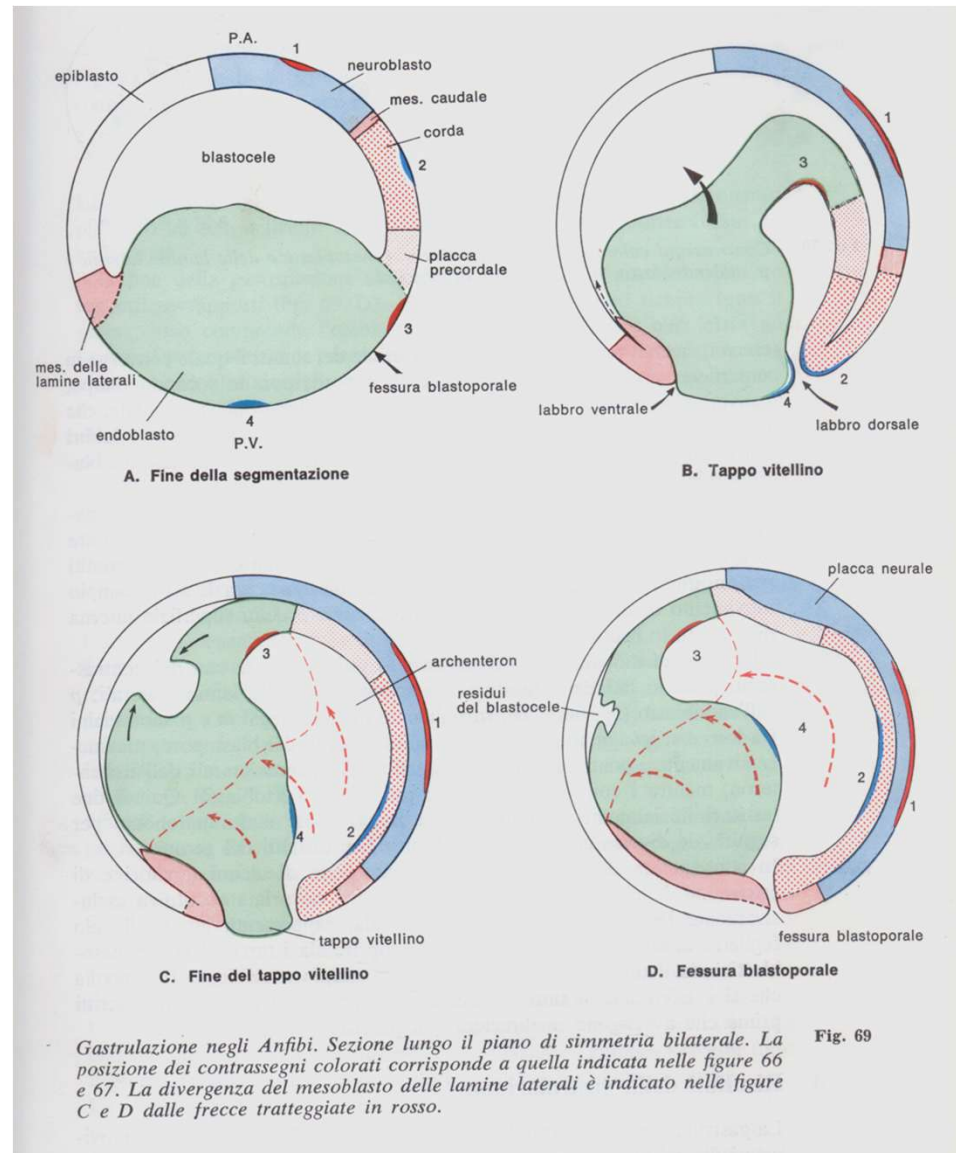
Figura 43.8 La gastrulazione nell'embrione di rana In questa rappresentazione schematica i colori giallo, blu e rosso corris



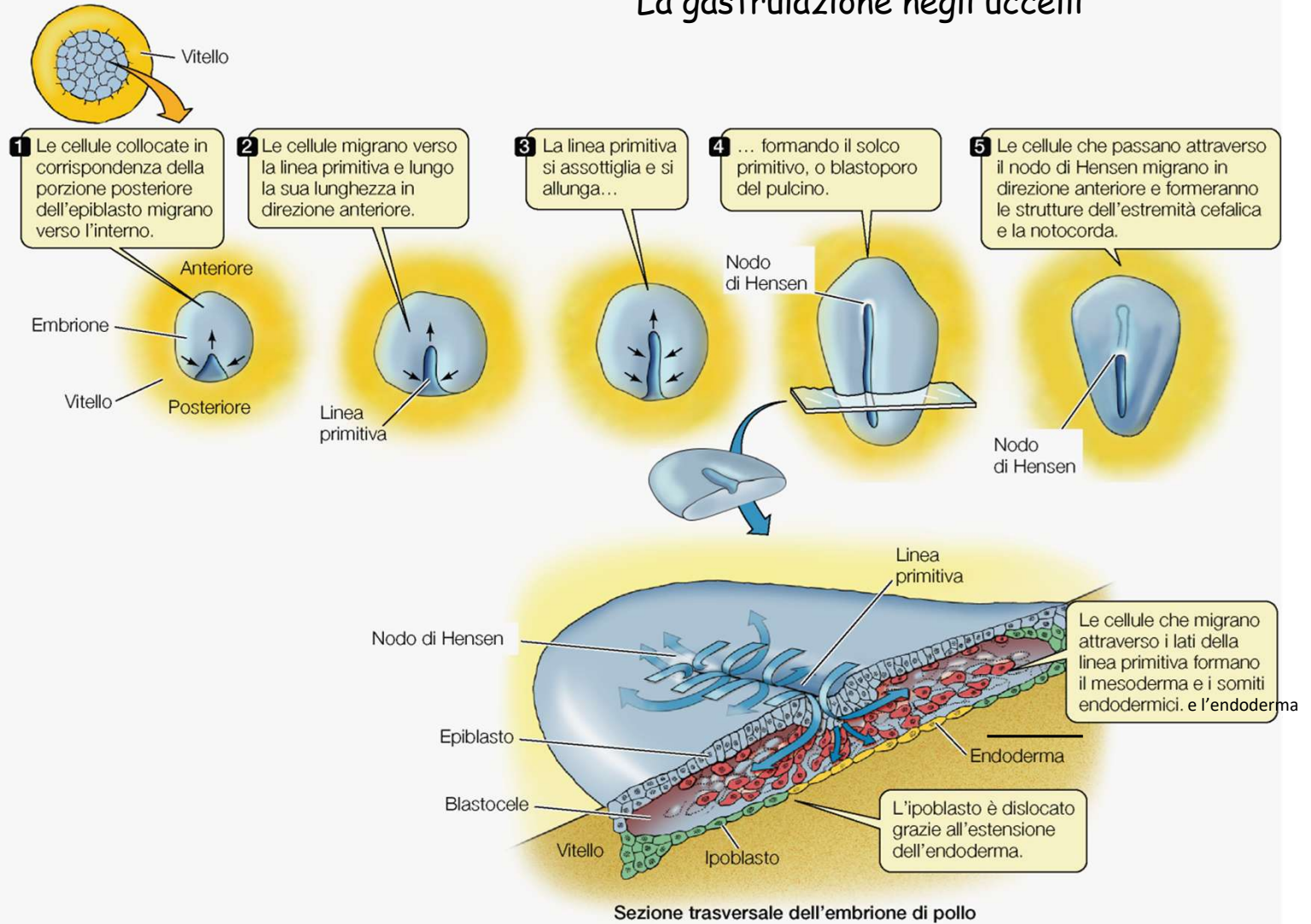
? Quali tessuti della rana adulta hanno origine dall'epibolia?

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

La gastrulazione negli anfibii

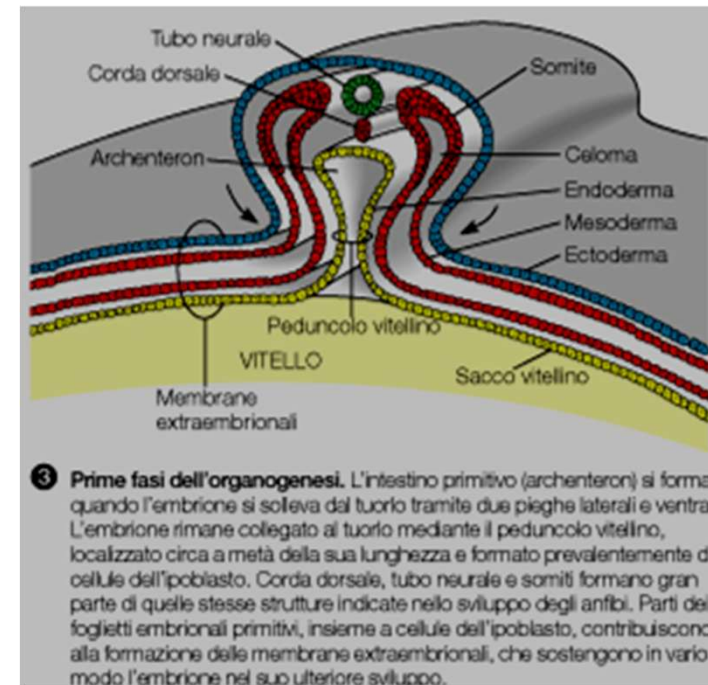
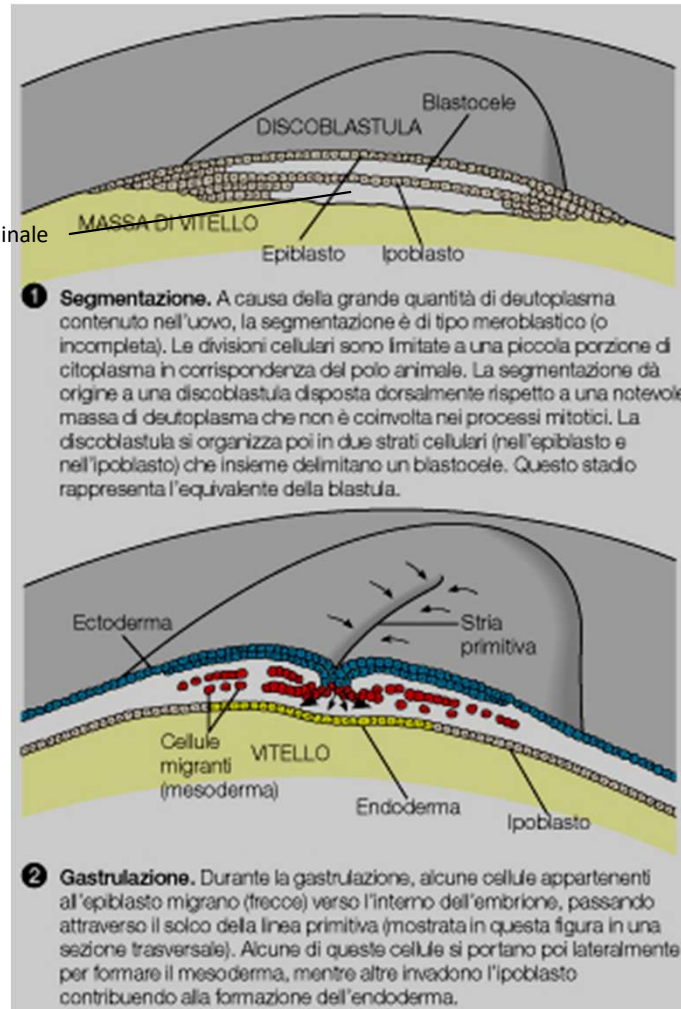


Embrione di pollo (visione dall'alto)



Segmentazione, gastrulazione e prime fasi dell'organogenesi in pollo

Cavità sottogerminale



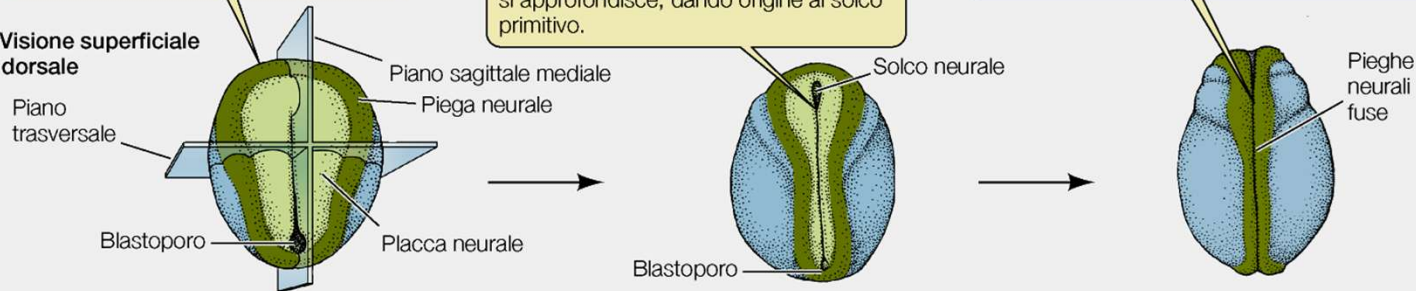
Neurulazione nell'embrione di rana

All'inizio della neurulazione: la placca neurale, che si forma dall'ectoderma dorsalmente rispetto alla notocorda, è ben definita.

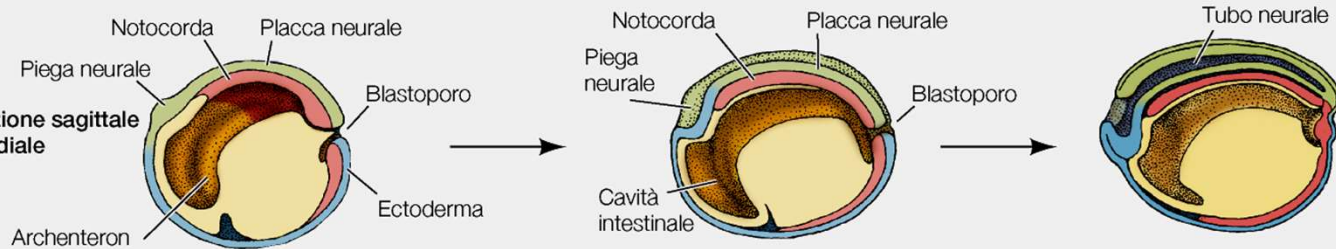
Fase intermedia della neurulazione: i margini della placca neurale si muovono in alto e si accrescono l'uno verso l'altro, mentre la porzione centrale della placca si approfondisce, dando origine al solco primitivo.

Neurulazione avanzata: quando i margini della placca neurale si incontrano fondendosi, si forma una struttura cilindrica cava che si distacca dall'ectoderma e diventa il tubo neurale.

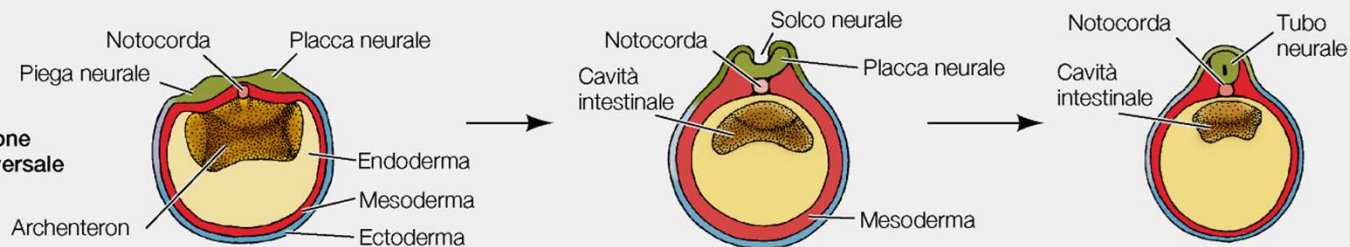
(a) **Visione superficiale dorsale**

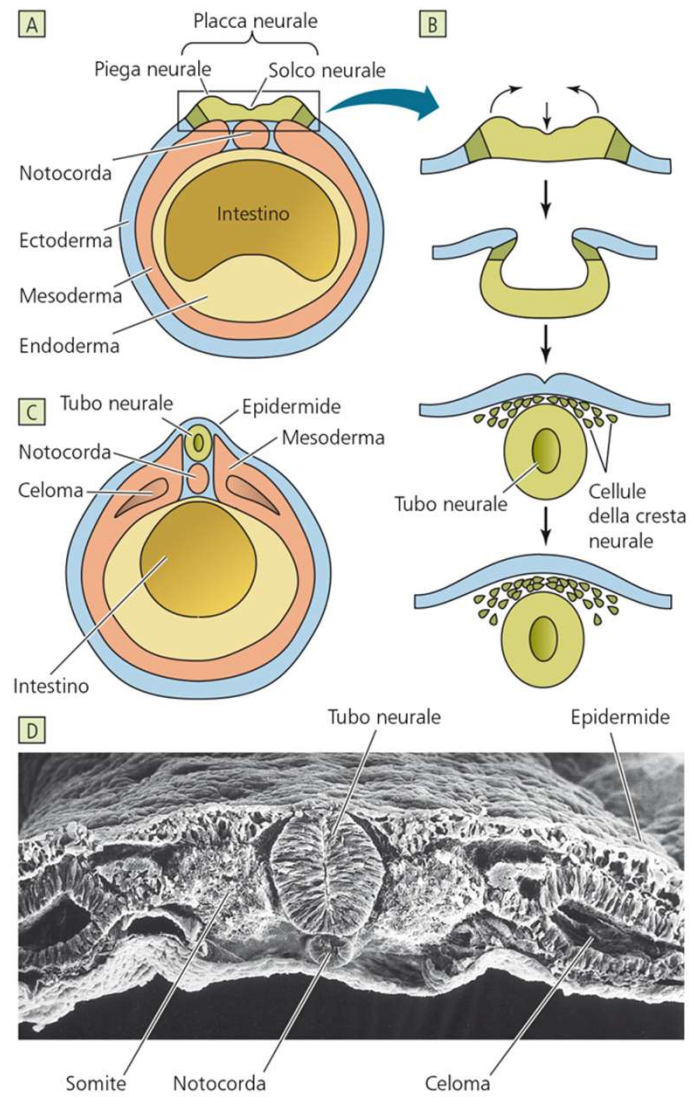


(b) **Sezione sagittale mediale**

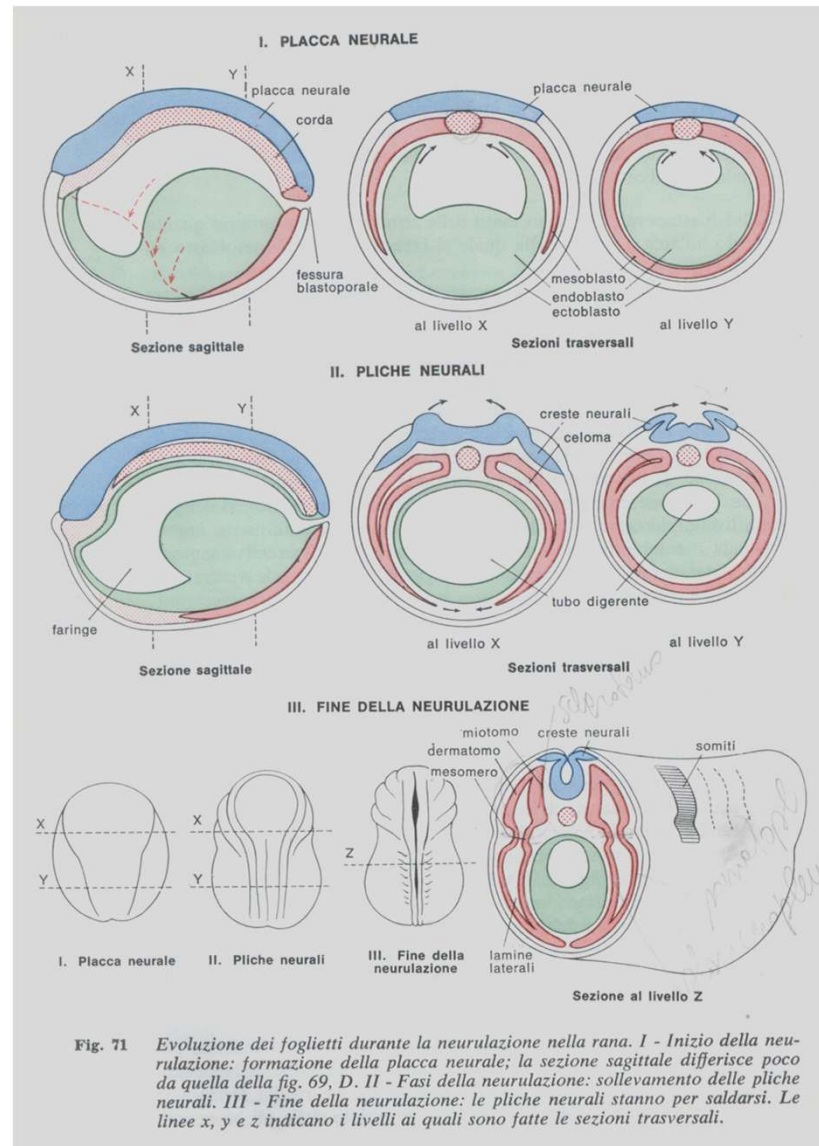


(c) **Sezione trasversale**

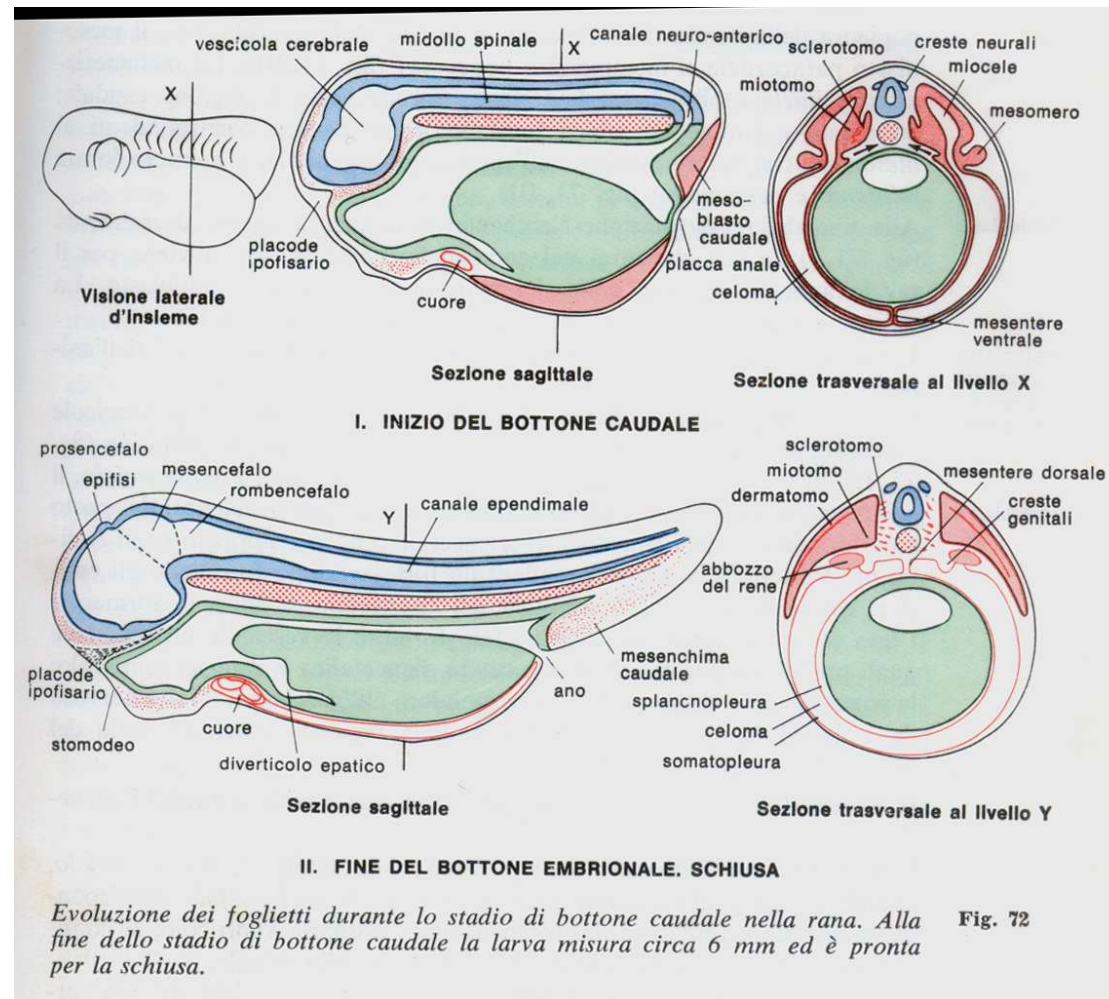




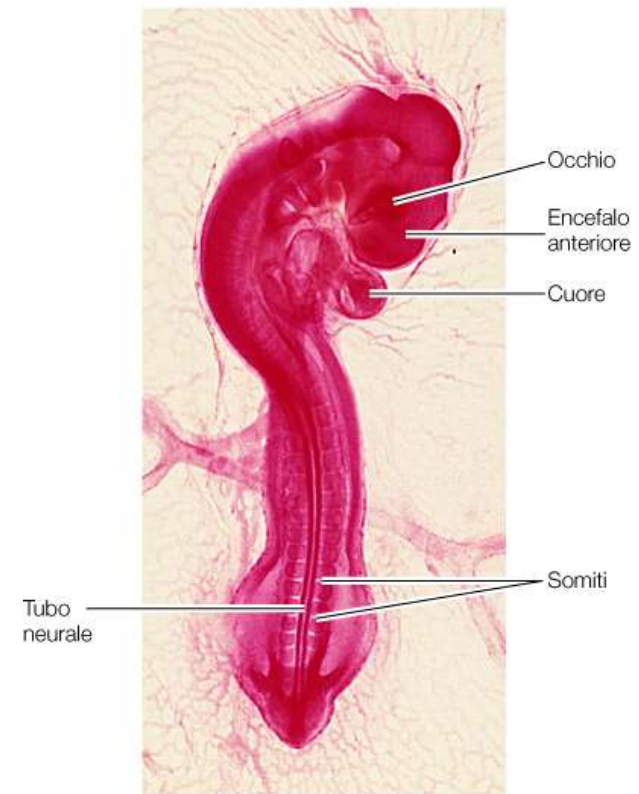
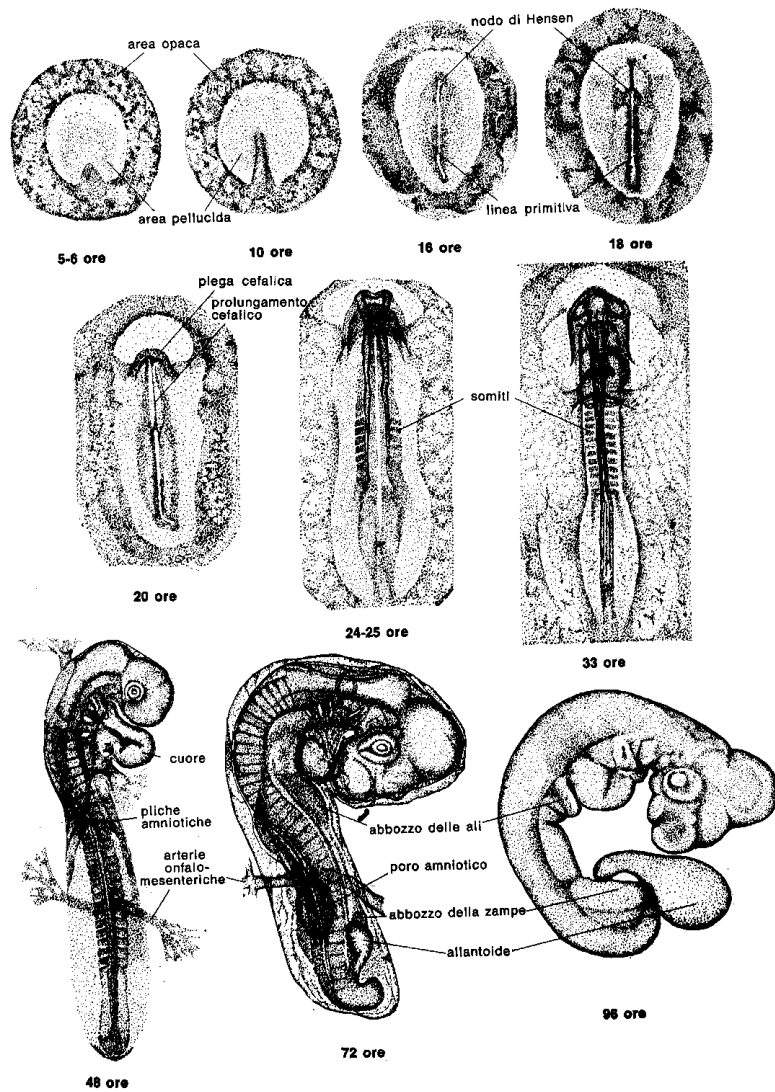
La neurulazione negli anfibi



L'organogenesi negli anfibii

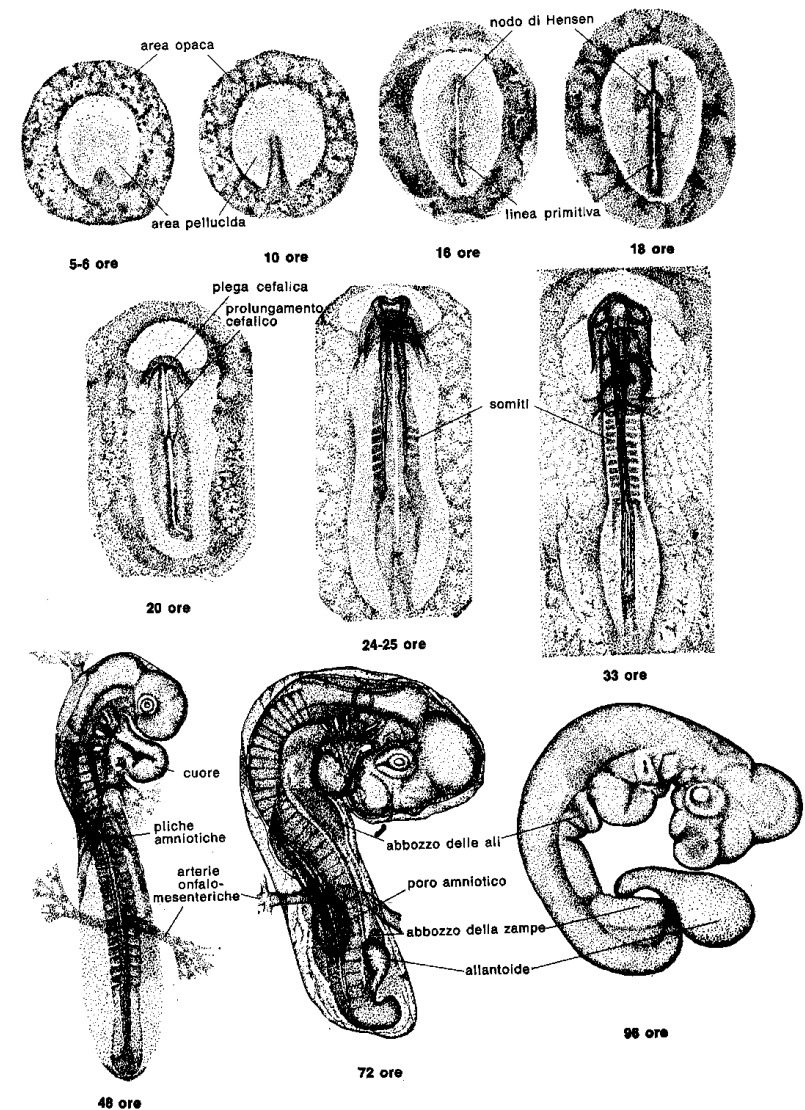


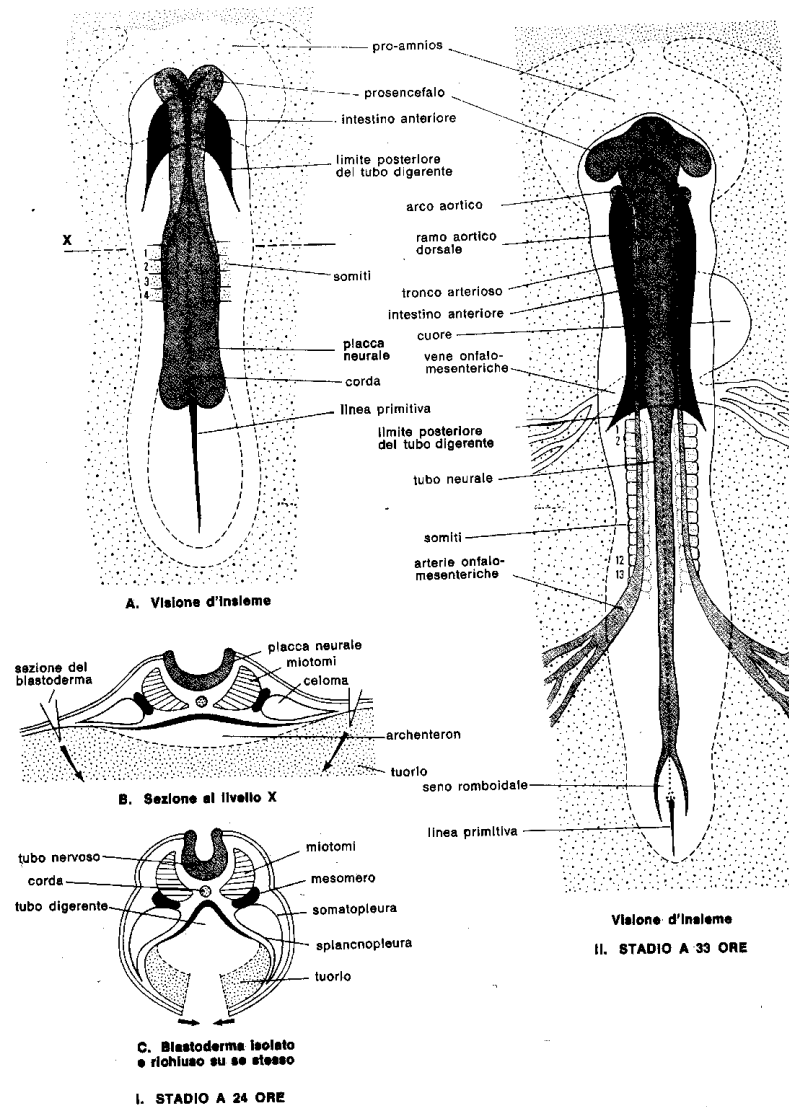
Gastrulazione, neurulazione e organogenesi in pollo



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-embryonale.
96 ore	amnios completo; embrione coricato sul fianco sinistro; somiti completi





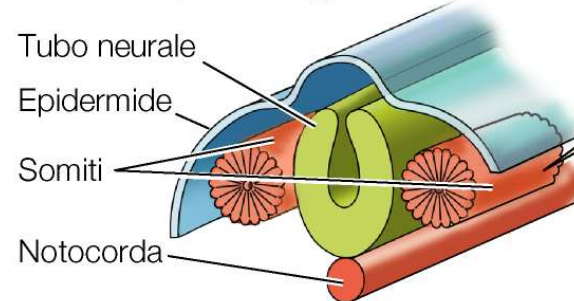
Lo sviluppo della segmentazione corporea

Dermatomo (2)

Miotomo (3)

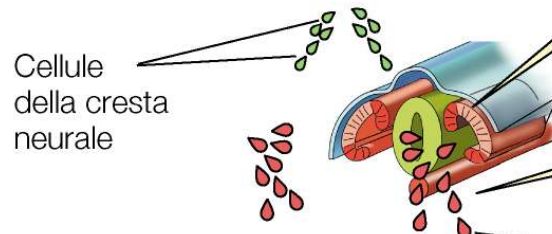
Sclerotomo (4)

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

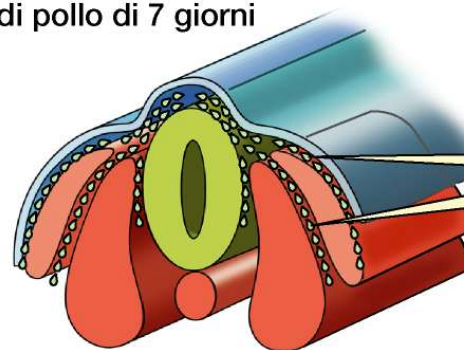


2 Ogni somite si divide in tre strati di cellule. Lo strato superiore contribuirà alla formazione della cute...

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

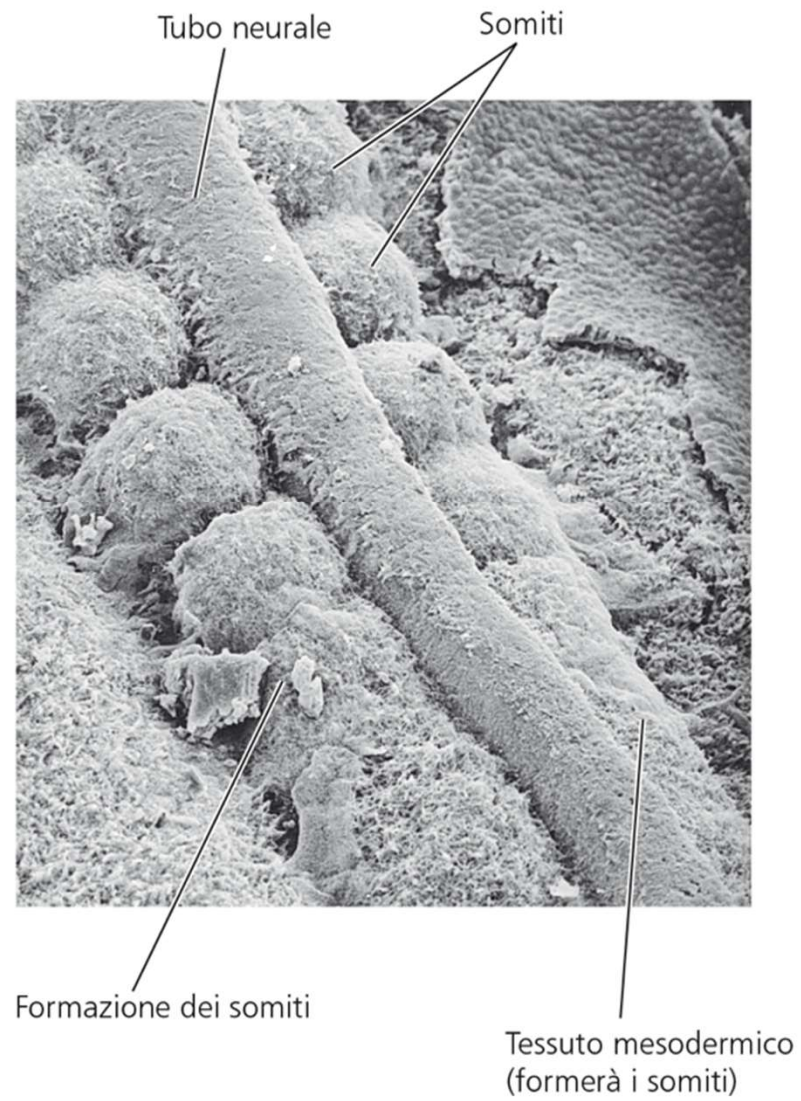
4 ... e quello inferiore alla formazione della cartilagine delle vertebre e delle coste.

Embrione di pollo di 7 giorni

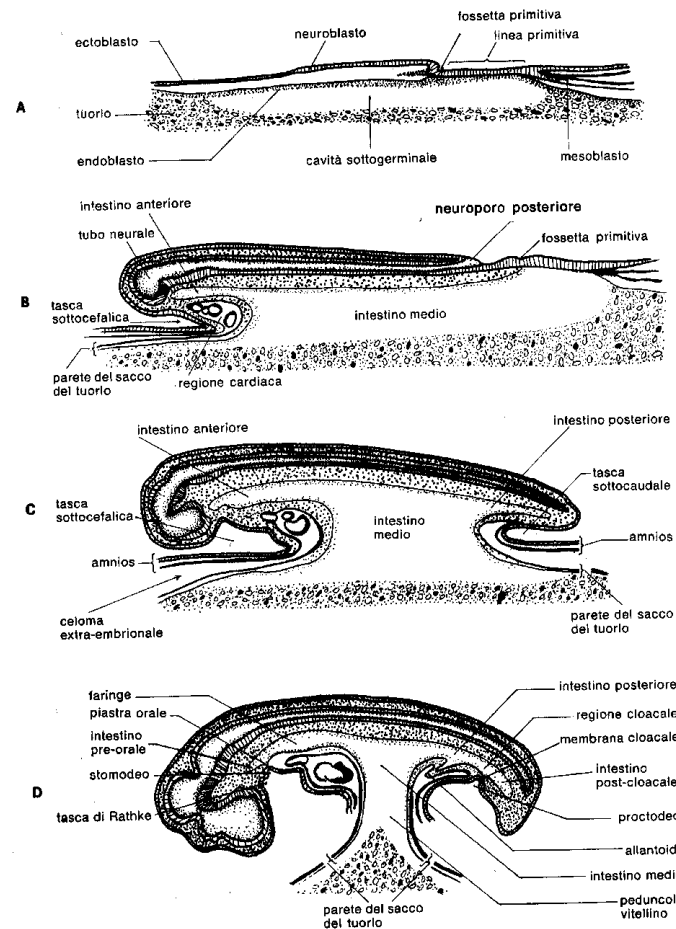


5 Le cellule della cresta neurale migrano tra questi tre strati e daranno origine a nervi e ad altri tessuti.

B

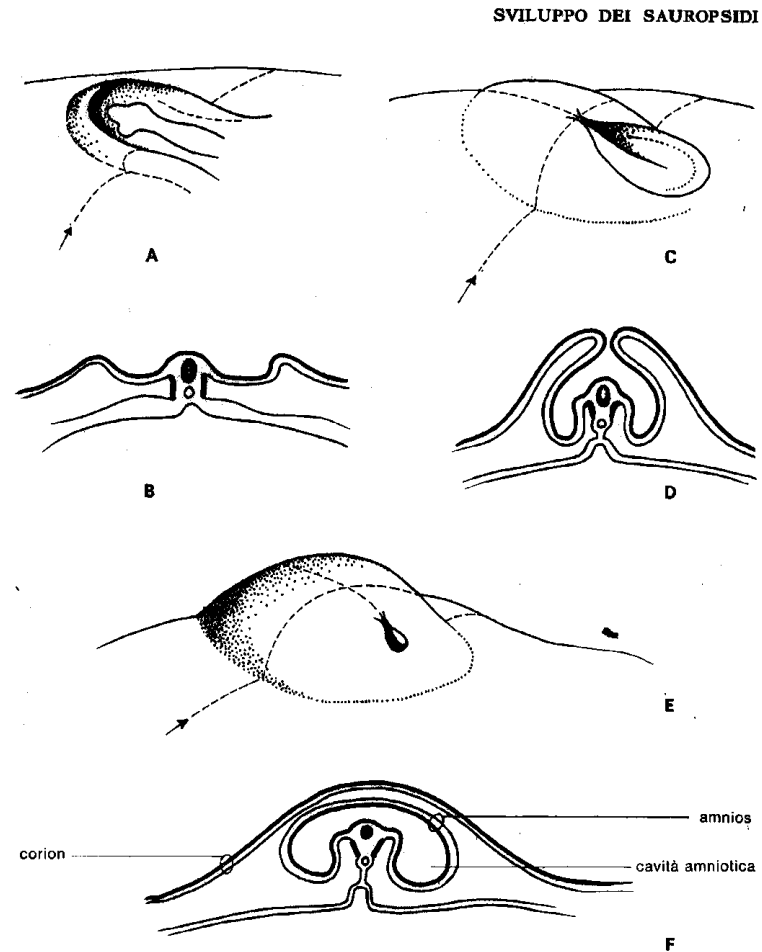


Il sollevamento dell'embrione dal tuorlo e la formazione dell'intestino



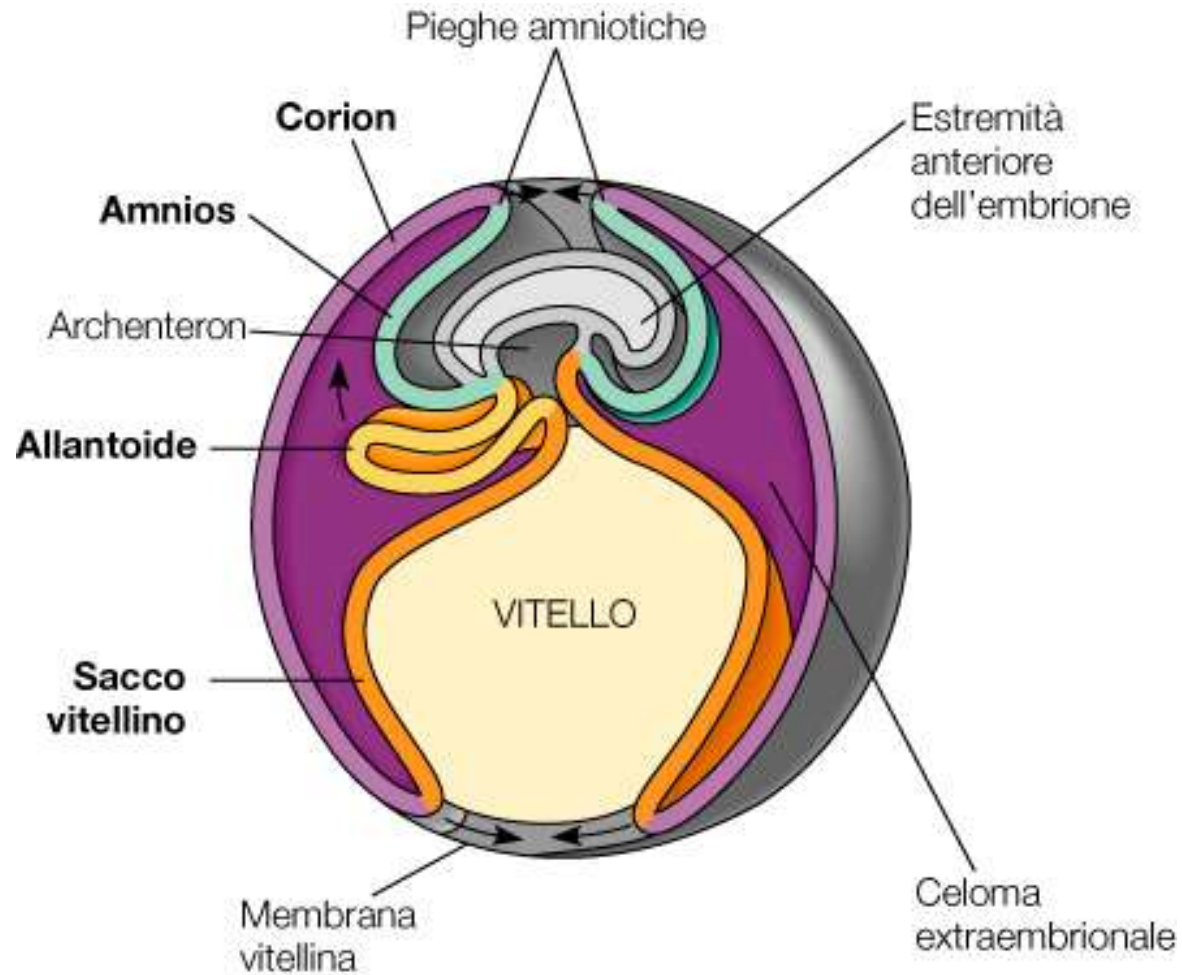
Schema di sezioni longitudinali che mostra il sollevamento dell'embrione di pollo e la formazione dell'intestino. Non è rappresentata la torsione dell'embrione. A, embrione alla fine del primo giorno di incubazione. B, fine del secondo giorno: si è formato l'intestino anteriore. C, embrione a circa 2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

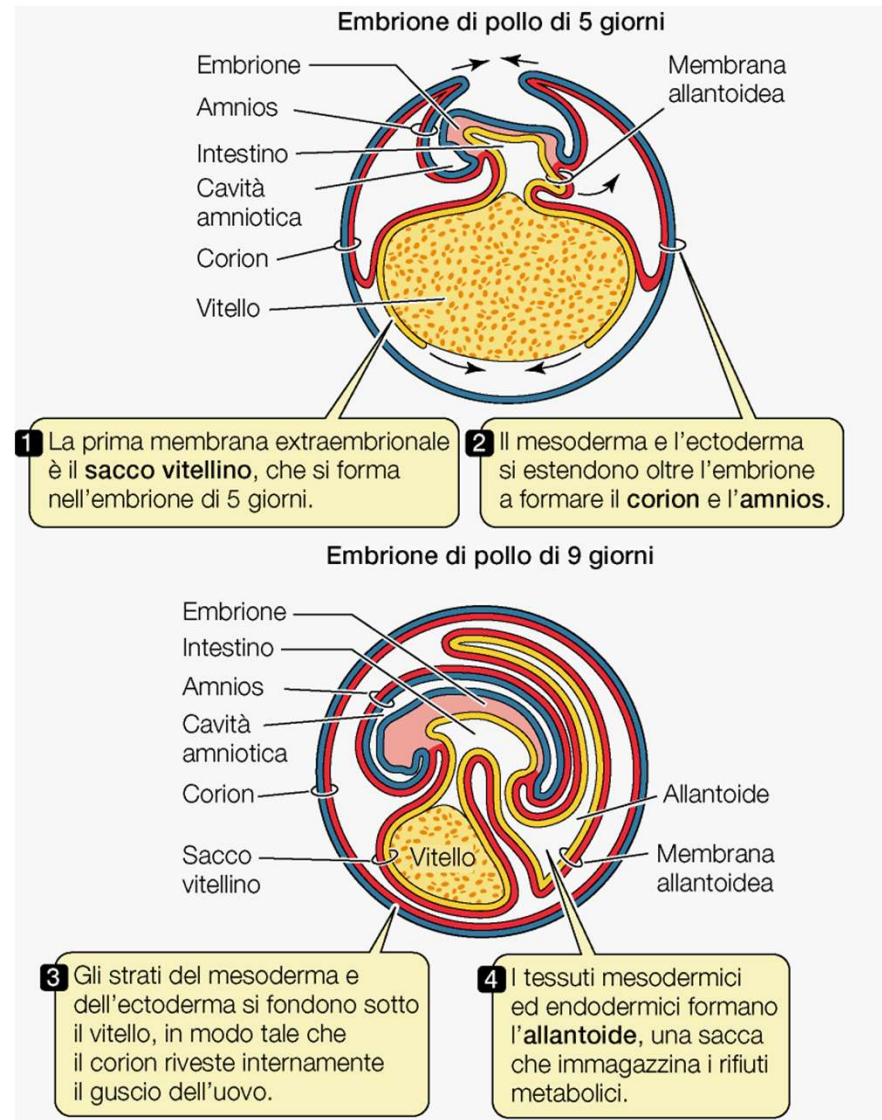


Formazione dell'amnios nei Sauropsidi. La linea tratteggiata indicata dalle frecce corrisponde al piano delle sezioni trasverse. A e B, sollevamento delle pliche amniotiche. C e D, chiusura delle pliche. E ed F, l'amnios delimita la cavità amniotica (da Stefanelli).

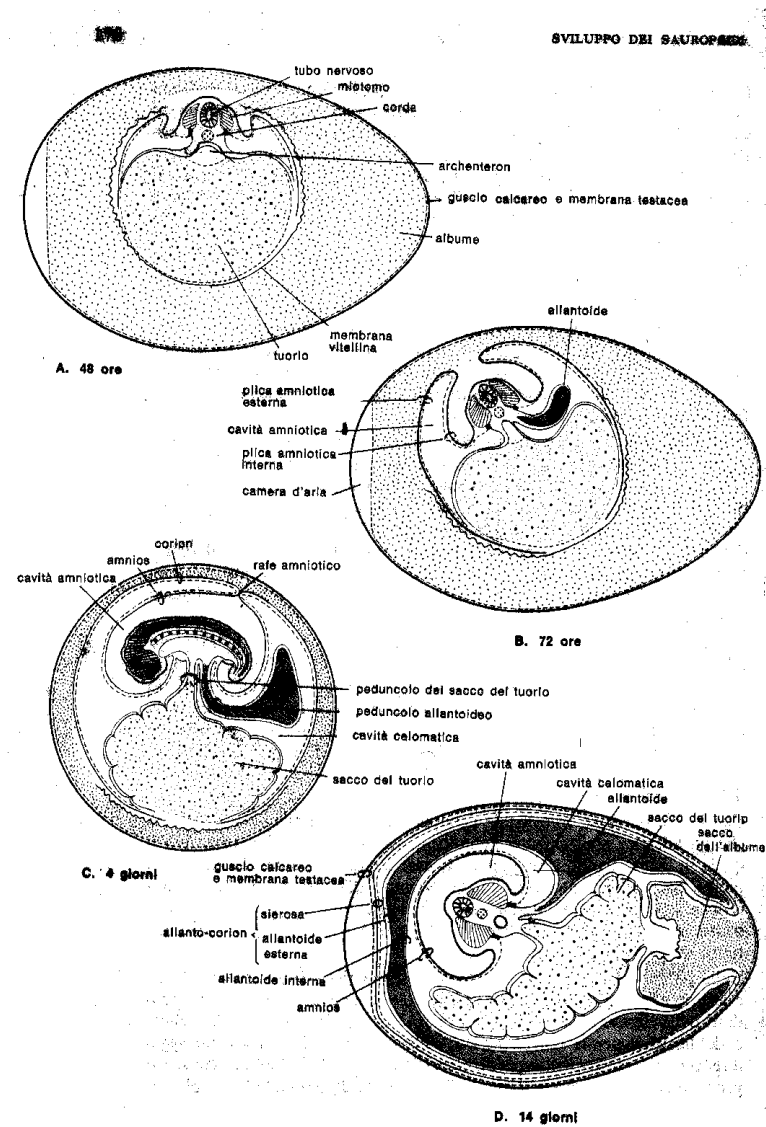
Lo sviluppo degli annessi embrionali in un embrione di pollo

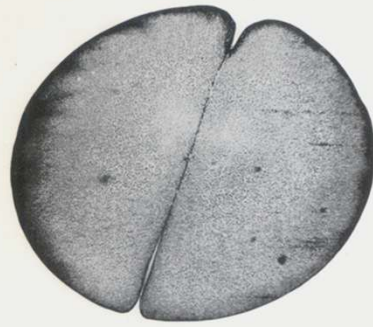


Le membrane extraembrionali

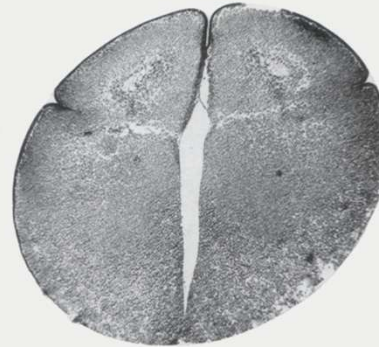


Formazione degli annessi embrionali in pollo

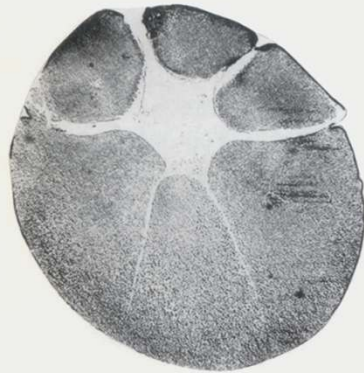




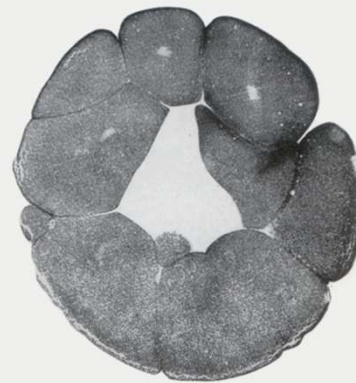
1. **Frog:** cleavage, 2-cell stage, V.S. mag. 50×



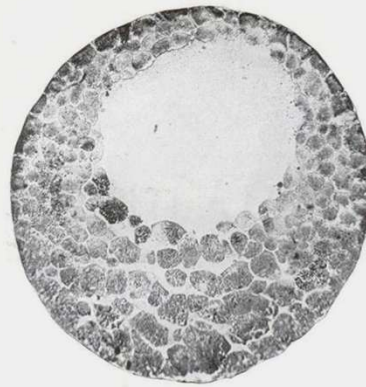
2. **Frog:** cleavage furrows, V.S. mag. 50×



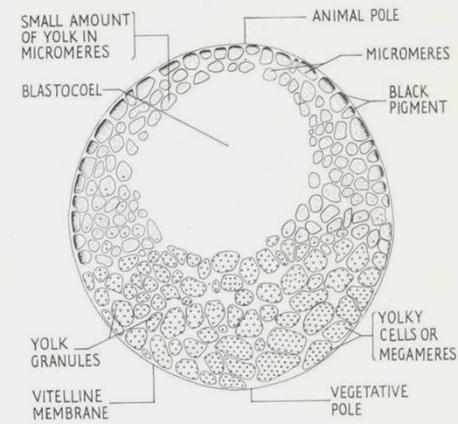
3. **Frog:** cleavage, 16-cell stage, V.S. mag. 50×



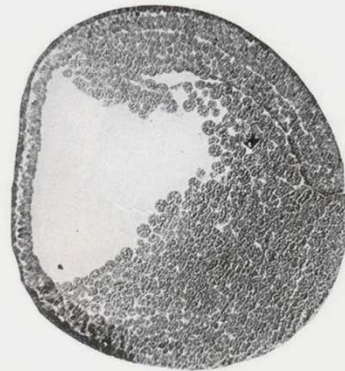
4. **Frog:** cleavage, 24-cell stage, V.S. mag. 50×



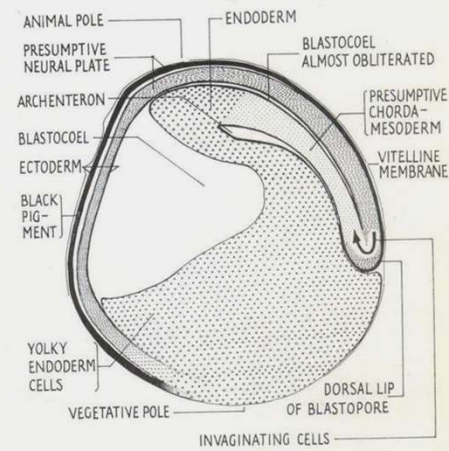
5. Frog: cleavage, blastula, V.S. mag. 45 ×



Drawing of specimen 5

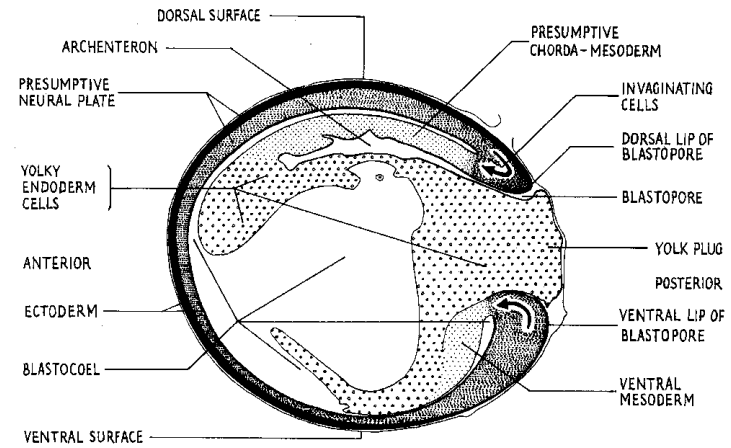
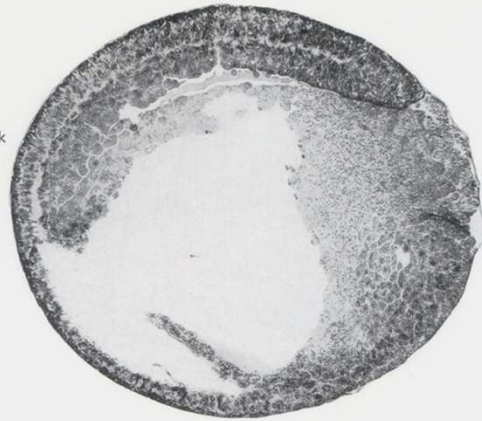


6. Frog: early gastrula (dorsal lip), V.S. mag. 40 ×



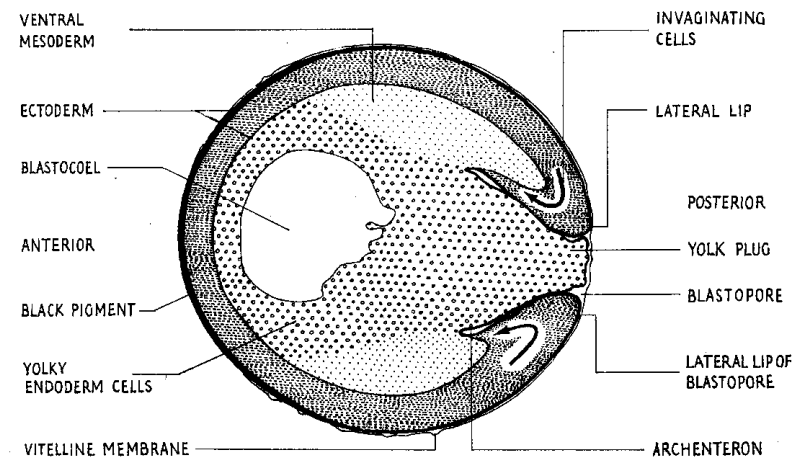
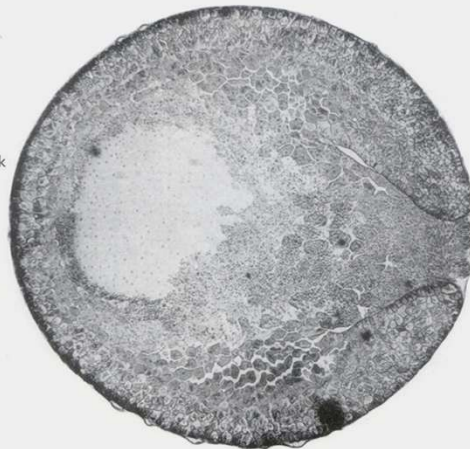
Drawing of specimen 6

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



Drawing of specimen 7

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



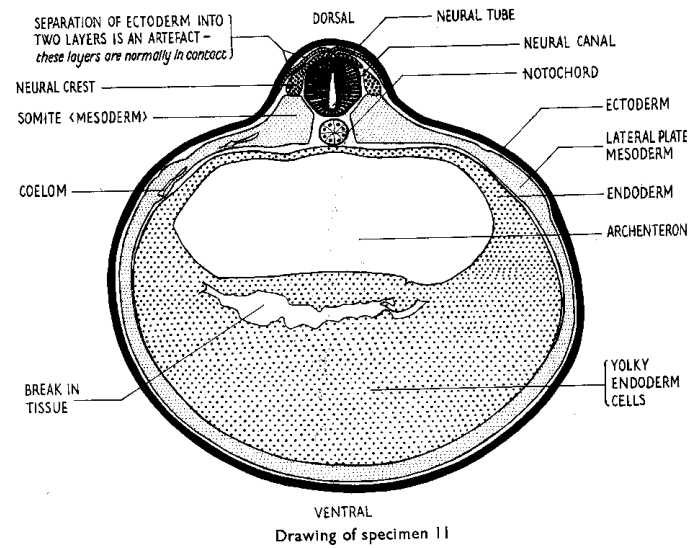
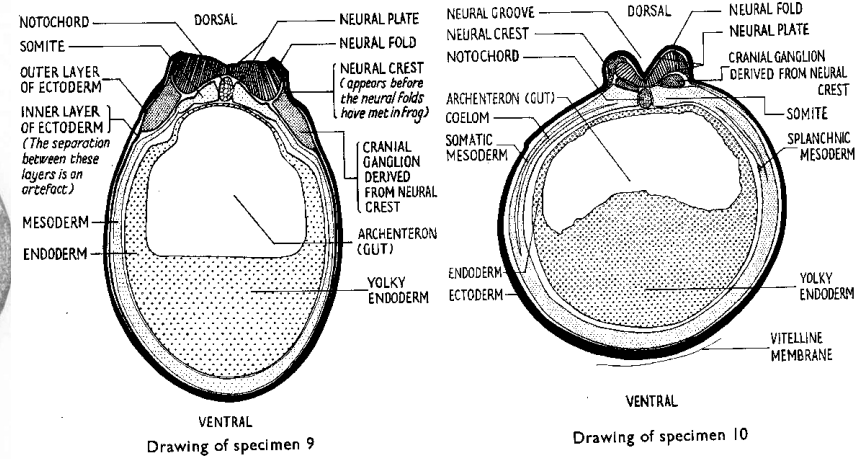
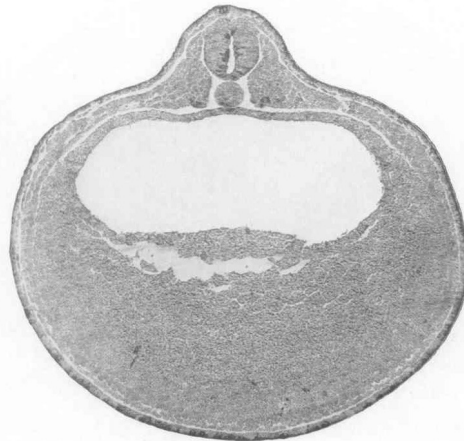
Drawing of specimen 8

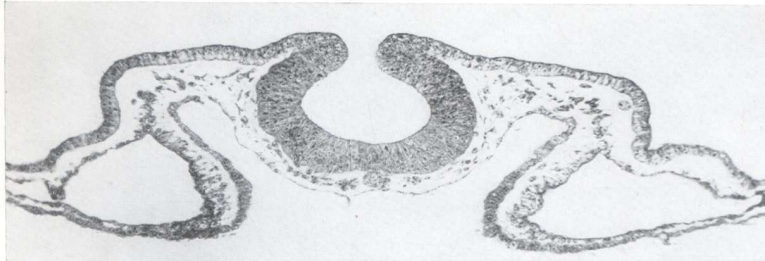


9. Frog: neural plate stage, T.S. mag. 35×

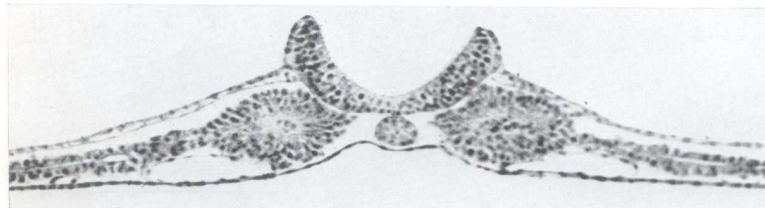
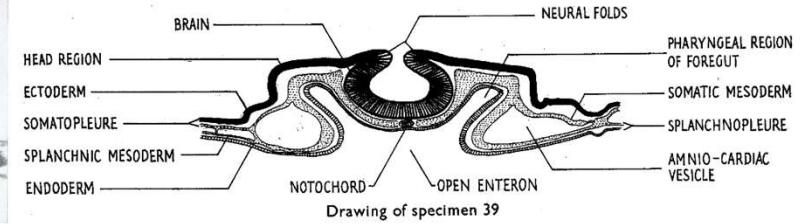
10. Frog: neural fold stage, T.S. mag. 35×

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

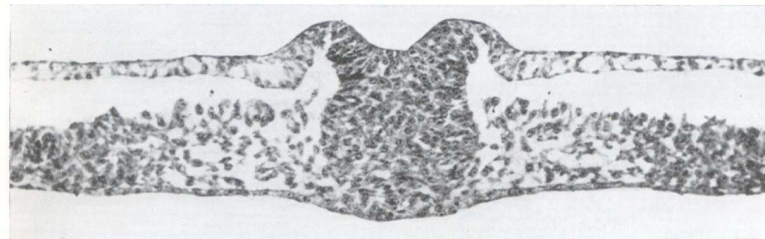
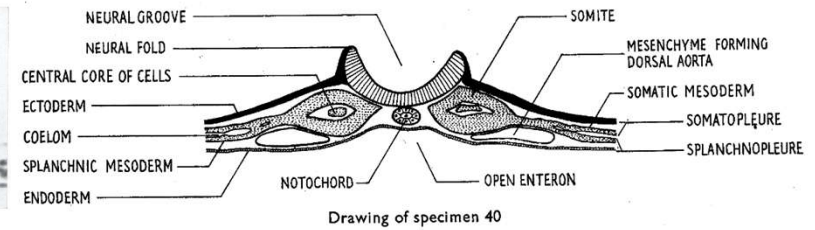




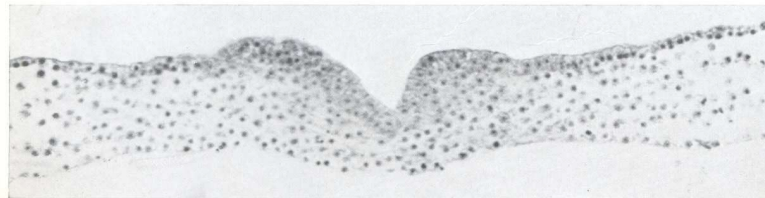
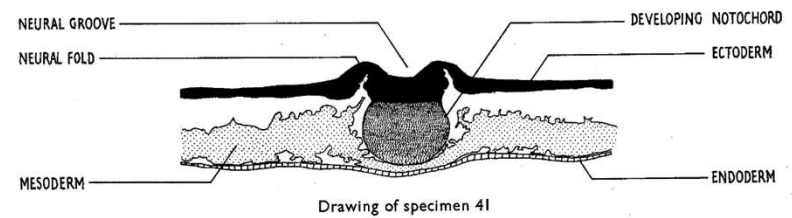
39. Chick: 6-somite stage, head region, T.S. mag. 140×



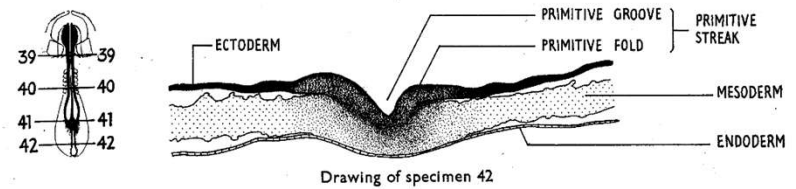
40. Chick: 6-somite stage, somitic region, T.S. mag. 200×

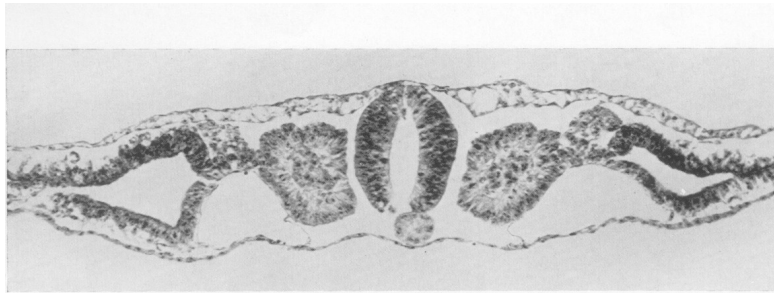


41. Chick: 6-somite stage, notochord, T.S. mag. 225×

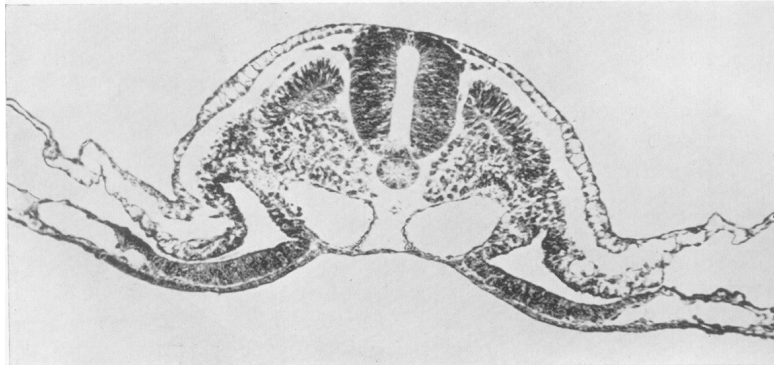


42. Chick: 6-somite stage, primitive streak, T.S. mag. 200×

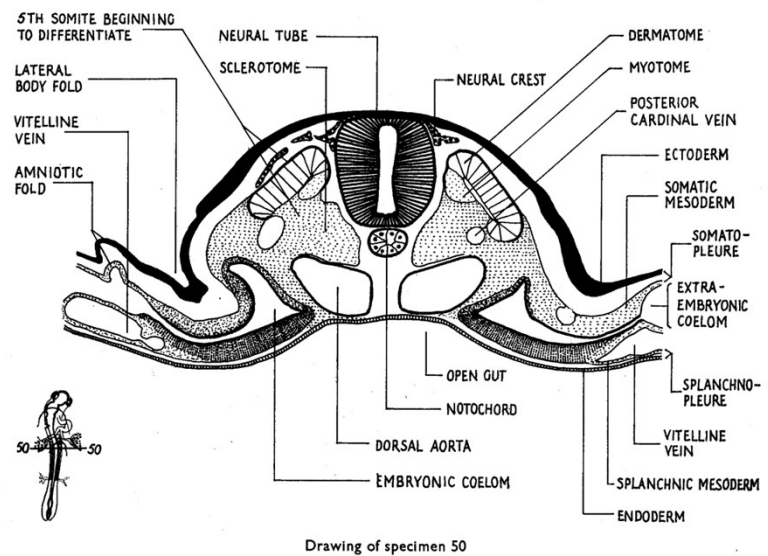
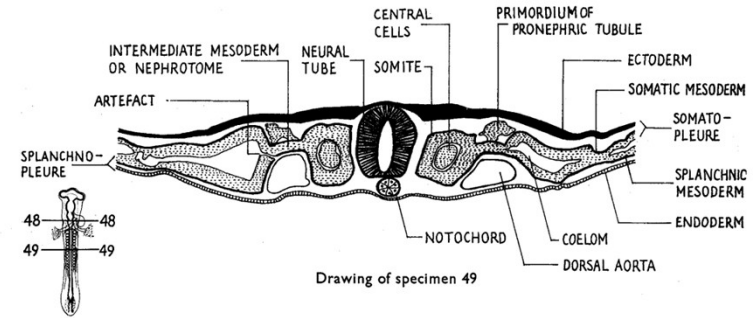


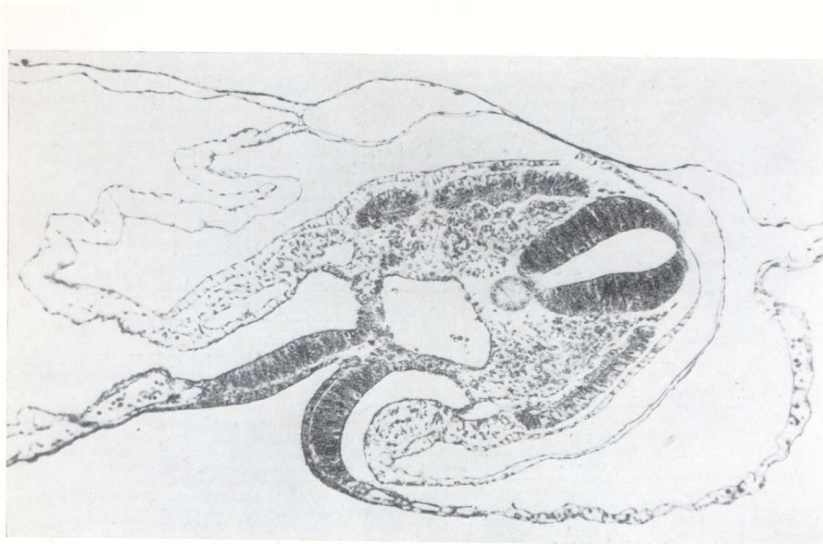


49. Chick: 13-somite stage, posterior trunk region, T.S. mag. 175×

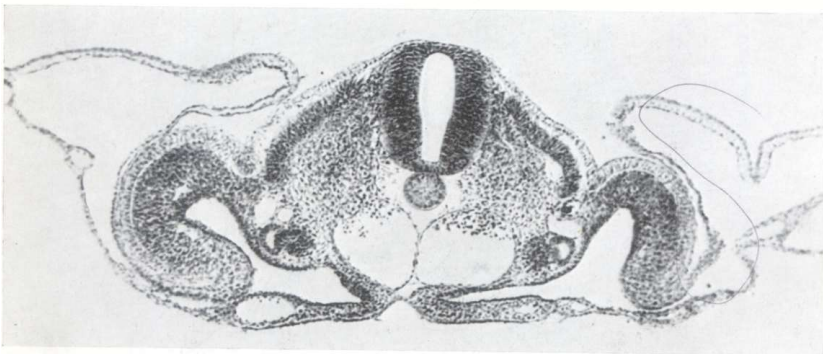


50. Chick: 17-somite stage, trunk region, T.S. mag. 150×

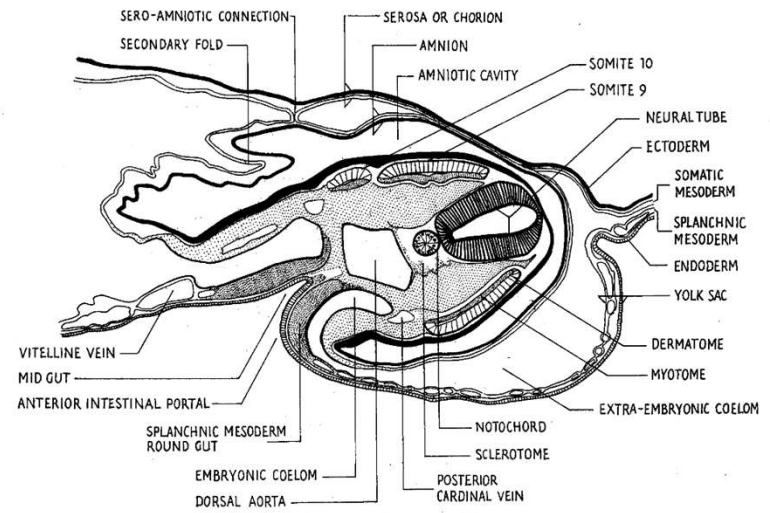




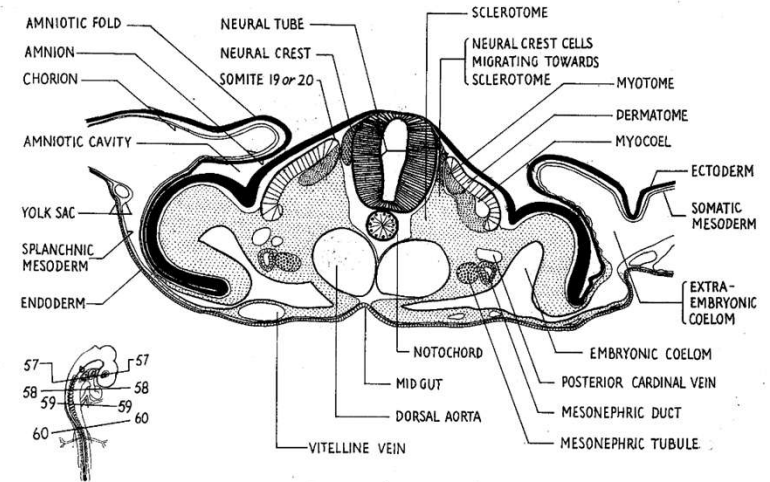
59. Chick: 30-somite stage, anterior trunk region, T.S. mag. 125×



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



Drawing of specimen 59



Drawing of specimen 60