

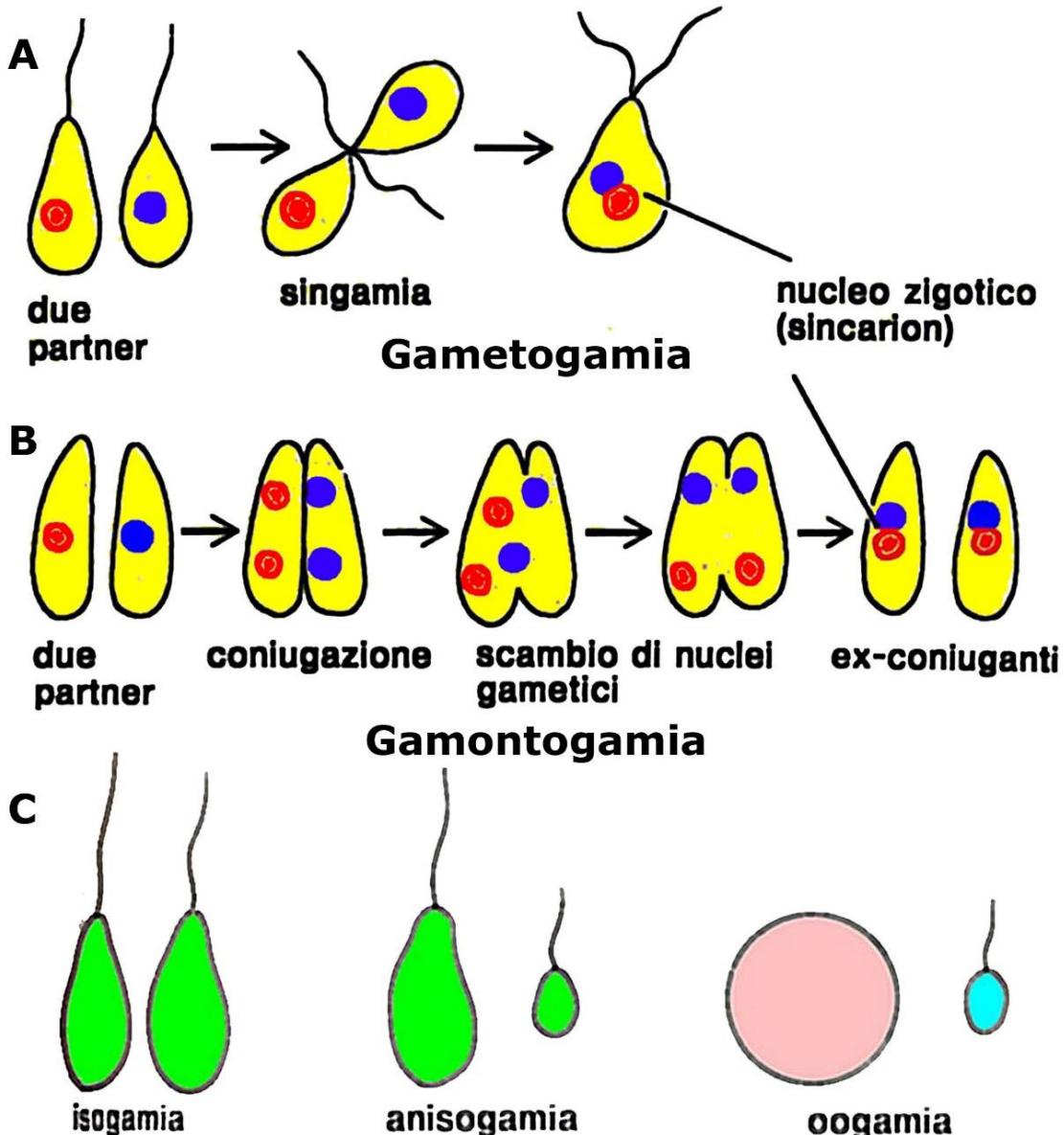


*Corso di Zoologia.*  
*(M-Z) 2021*

**9. Sviluppo**



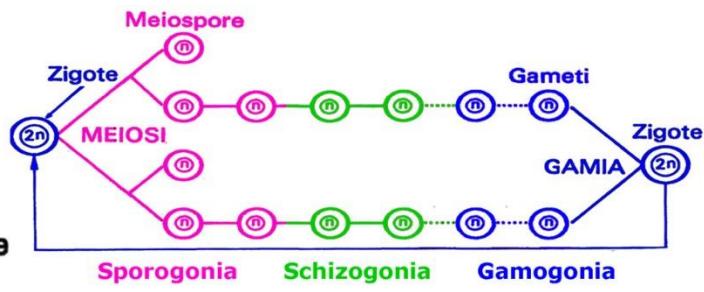
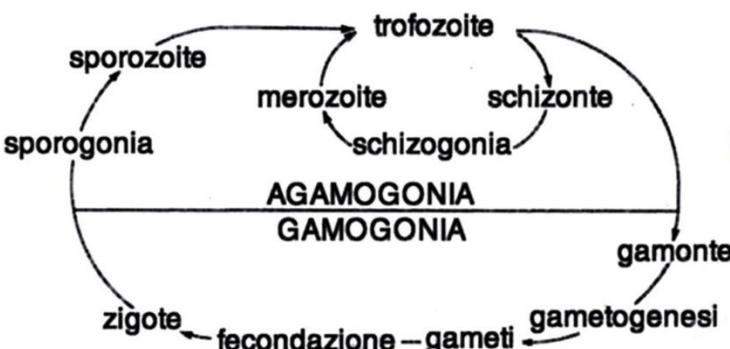
# Gamonti e gameti



**(A)** Nella **gametogamia** di due protisti si osserva la **singamia**, ovvero la fusione di due **gamenti**. **(B)** Nella **gamontogamia** possono intervenire gamenti, ma qui, nella **coniugazione** dei ciliati, si osserva lo scambio e la successiva fusione di due **nuclei gametici** aploidi. La **cellula gonotoconte** (o **meiocito**) è la cellula che va incontro a **meiosi**: può originare gameti oppure **meiospore**. Il **gamonte** (o **gametocito**) è la cellula che origina i gameti, attraverso un processo di meiosi, oppure in seguito a **mitosi**. **(C)** I gameti possono essere indistinguibili oppure morfologicamente differenziati. Nella maggior parte degli animali si trova l'**oogamia**: il **gambete femminile**, grande e immobile, è la **cellula uovo**, o anche **ovulo**, quello **maschile**, piccolo e mobile, è lo **spermatozoo**.



# Gonia e gamia



Ciclo generico di un apicomplesso

Il suffisso **-gonia** ha a che fare con la riproduzione in generale, il suffisso **-gamia** ha a che fare con la sola riproduzione sessuale.

1) La **gamogonia (gametogonia)** è un ciclo riproduttivo sessuale: si verifica la formazione di gameti che vanno incontro a **gametogamia**. La gamogonia si contrappone ai cicli riproduttivi **agamogonici**, quali: la **sporogonia**, una scissione multipla meiotica, durante la quale si osserva la formazione di meiospore a partire dallo zigote; la **schizogonia (merogonia)**, una scissione multipla mitotica. Tutte e tre i processi riproduttivi si basano su di un fenomeno di divisione cellulare multipla, anche se il numero di gameti, sporozoiti e merozoti può essere variabile (da 1 a centinaia).

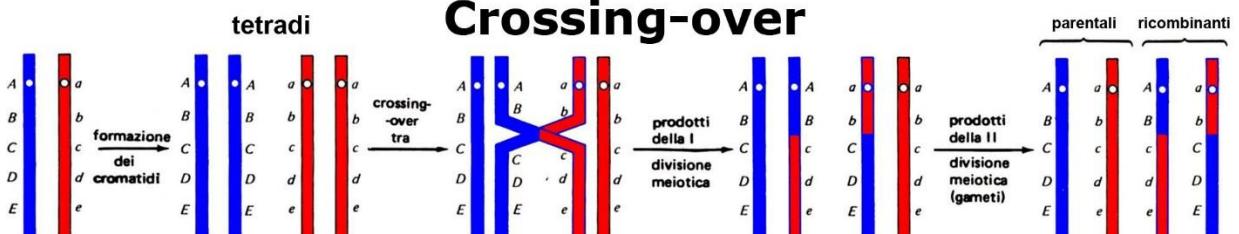
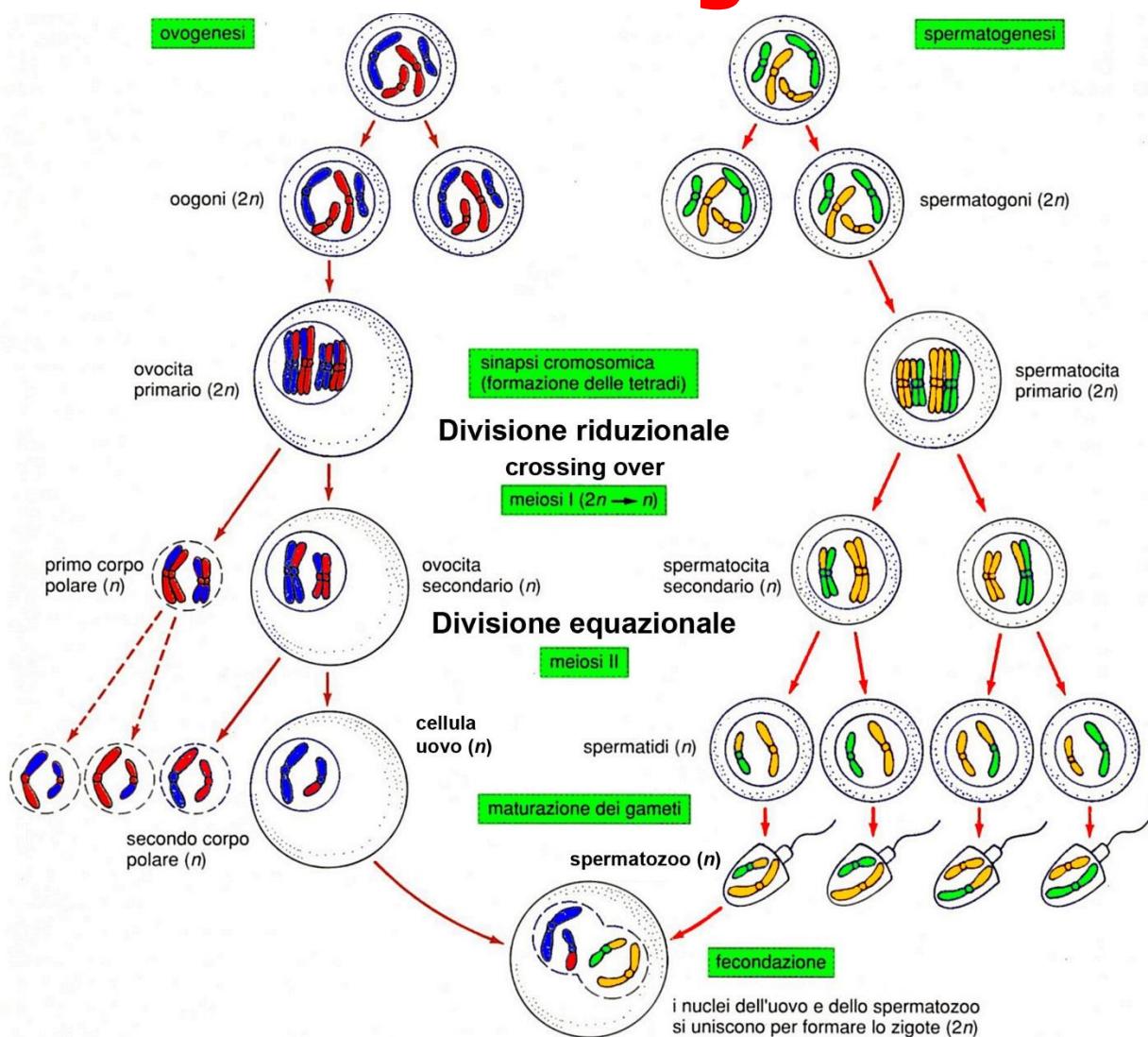
2) La **gametogamia (singamia)** è un processo che comporta la fusione dei gameti, di cui almeno uno mobile, flagellato o ameboide, che derivano da elementi detti **gamonti** o **gametociti**. Comprende i tre casi di **isogamia**, **anisogamia** e **oogamia**.

La **gamontogamia** comporta l'unione di **gamonti (gametociti)**. Questi producono **gameti** nei **foraminiferi** e negli **apicompleSSI**, dove la gamontogamia si definisce **sizigia**; producono **pronuclei gametici** nei **ciliati**, dove il processo si definisce **coniugazione**.

Nell'**autogamia** si fondono **gameti**, o **nuclei gametici**, prodotti da un solo individuo. Negli **eliozoi** è l'unico processo sessuale, nei **flagellati ipermastigini**, nei **foraminiferi** e nei **ciliati** si verifica sporadicamente.



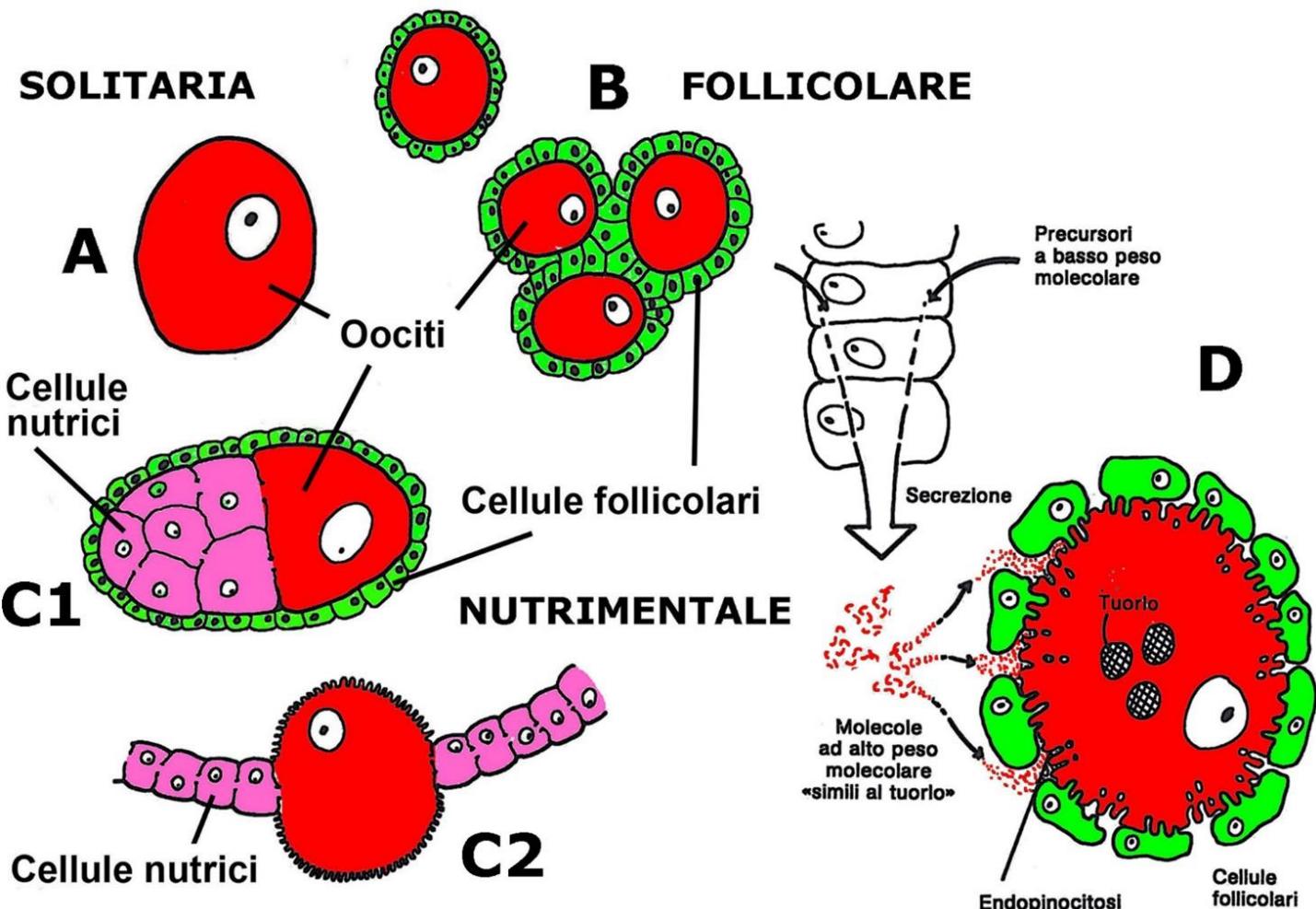
# Gamonti e gameti



I **gametociti** sono le cellule progenitrici dei **gameti** e quindi equivalenti ai **gamonti**! Quindi, in realtà, non sono i gameti che vanno incontro alla meiosi, bensì i gametociti o gamonti. La prima divisione meiotica è detta **riduzionale** (il DNA è doppio perché si è già duplicato, ma il gametocito secondario è già **aploide**), la seconda **equazionale**. L'**ovocita** (ovocito, oocita o oocita) è la cellula germinale da cui si origina il **gamete femminile**, ovvero la **cellula uovo** (ovulo), durante il processo di **gametogenesi**; può essere **diploide** (ovocita primario) o **aploide** (ovocita secondario). È importante notare che l'**ovogenesi** produce a partire dall'ovocita primario, una sola **cellula uovo**, insieme a corpi polari non funzionali, mentre la **spermatogenesi**, a partire dallo spermatocita primario, produce 4 **spermatozoi**.



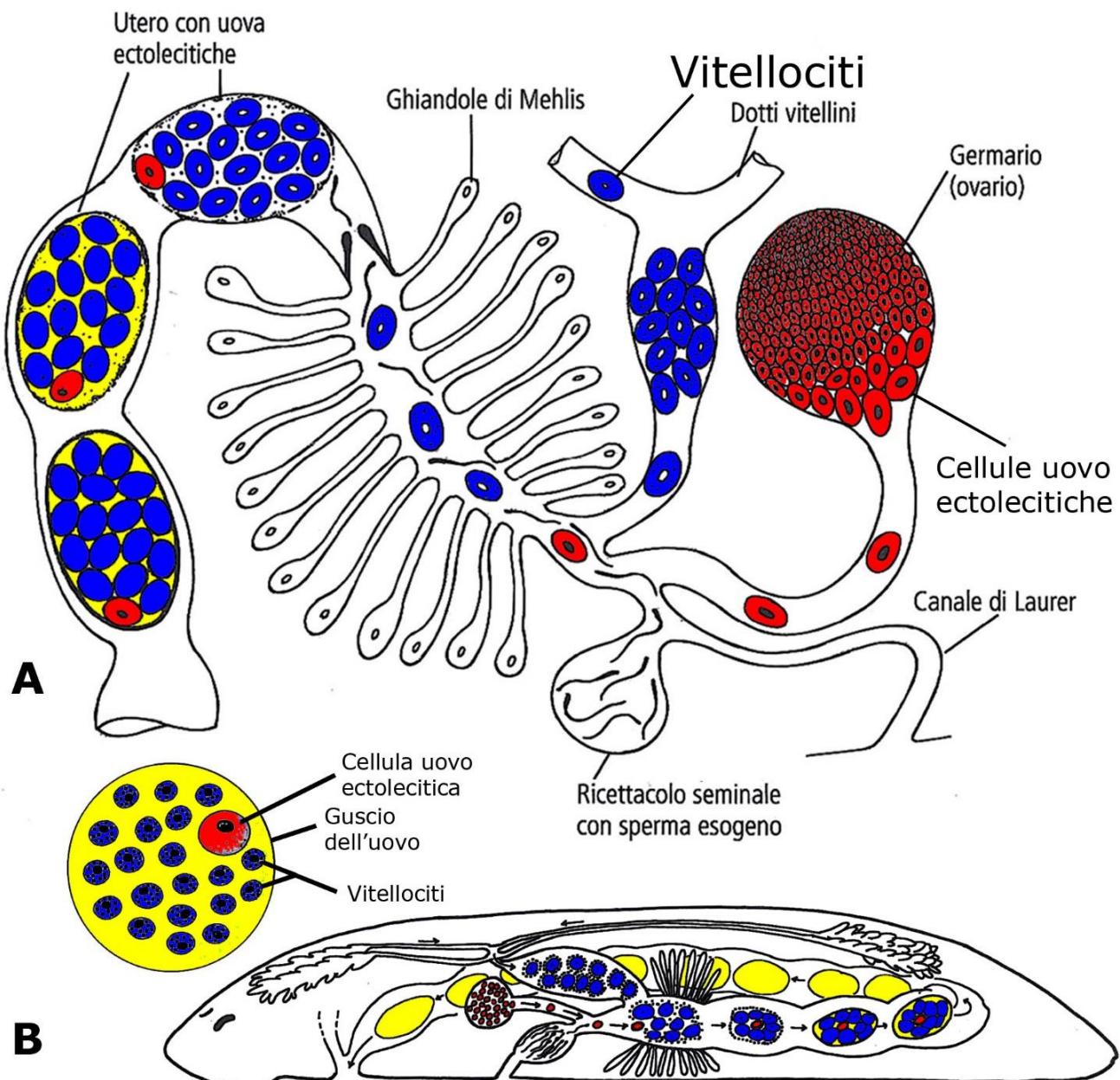
# Oogenesi



**(A)** Nella oogenesi **solitaria** gli oociti sono liberi nella cavità corporea e non sono associati a cellule accessorie. **(B)** In quella **follicolare** sono associati a cellule somatiche. **(C)** In quella **nutrimentale** sono associati a cellule sorelle, spesso in un sincizio. In quest'ultimo caso si può verificare una associazione con cellule somatiche. **(C1)** In *Drosophila* gli oociti sono associati a cellule follicolari, **(C2)** in *Diopatra* no. In questa categoria possiamo anche fare rientrare i vitellociti dei platelminti neoforoi. **(D)** Si ha **eterosintesi** se il vitello viene prodotto da cellule non germinali, che possono essere le **cellule follicolari**, ma anche organi come nel caso del fegato dei vertebrati che produce le **vitellogenine**. Precursori del vitello ad alto peso molecolare vengono formati da cellule somatiche, a partire da molecole a basso peso molecolare, e trasportate nei fluidi corporei. Si verifica **autosintesi del vitello** quando viene prodotto da cellule germinali. Autosintesi ed eterosintesi sono trasversali ai tre casi di sintesi descritti precedentemente, ma l'autosintesi è più frequente nella **oogenesi solitaria**, mentre l'eterosintesi in quella **follicolare**.



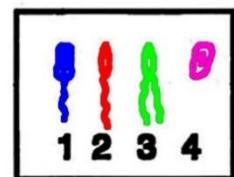
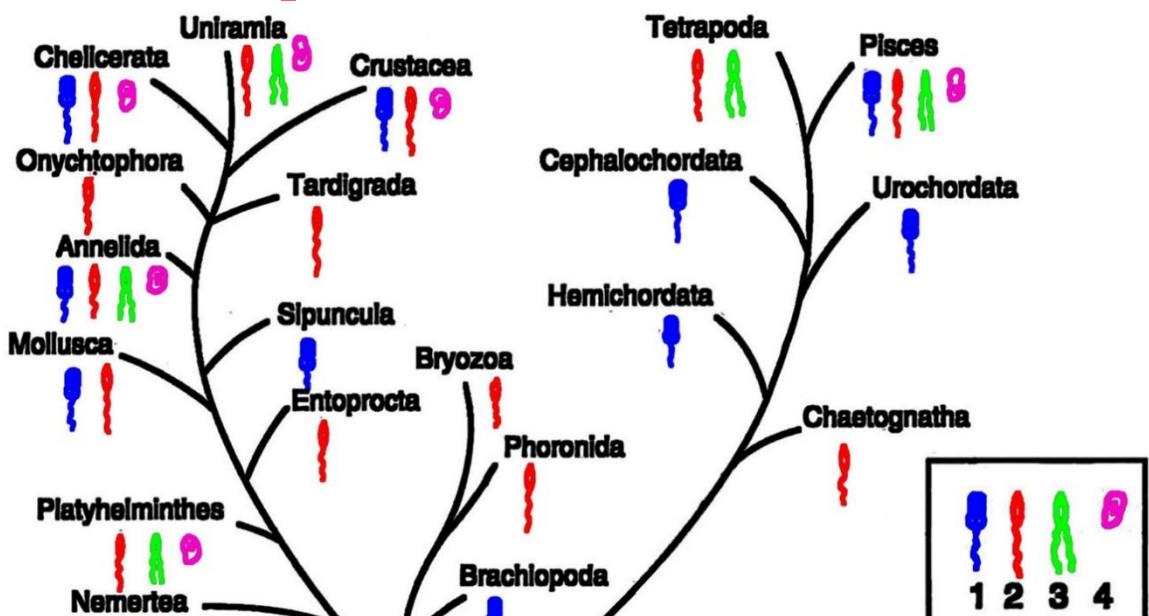
# Uovo ectolecitico



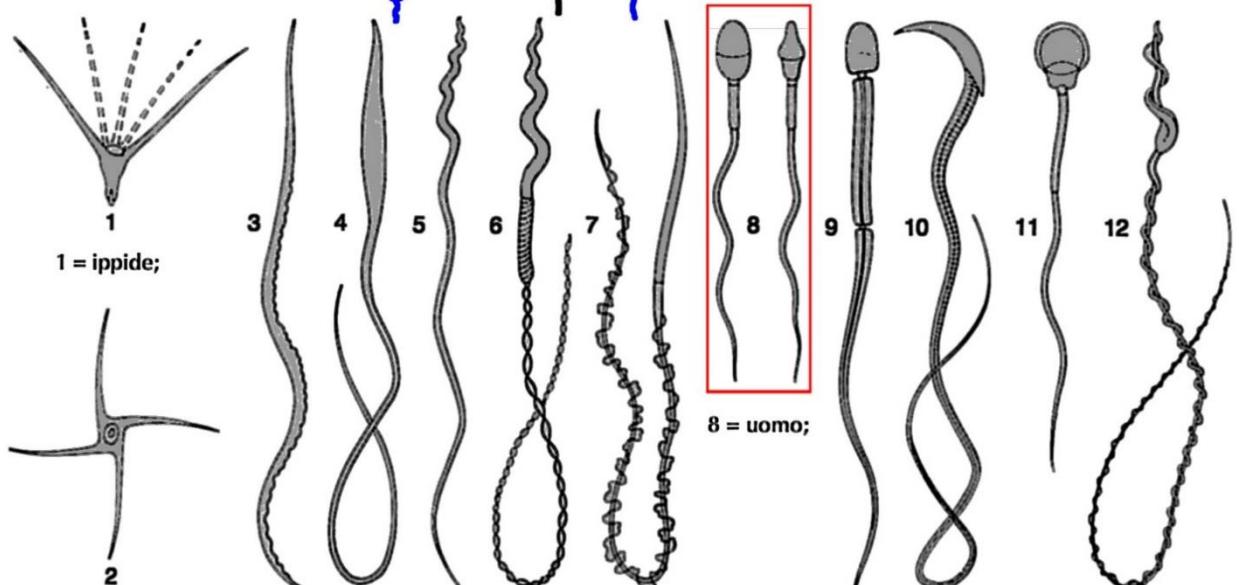
I platelminti **neoforri** producono **uova ectolecitiche**. Le cellule uovo sono prodotte dal **germario**, i vitelloctiti sono prodotti dal **vitellario**. **(A)** La camera di fecondazione (**ootipo**) dei Neodermata corrisponde alla regione del canale genitale femminile subito dopo lo sbocco dell'**ovidutto** nella porzione comune dei dotti vitellini. Qui sbocca anche un **ricettacolo seminale** che immagazzina sperma esogeno. Dopo la fecondazione questo viene racchiuso in un guscio proteico insieme a un numero specie-specifico di cellule extraovarie contenenti vitello, i **vitelloctiti**. La produzione del guscio è opera del secreto della ghiandola di Mehlis e di particolari vescicole del guscio degli stessi vitelloctiti. **(B)** Nella rappresentazione schematica di questo turbellario neoforo si vede il cammino dell'ovocito ectolecitico mentre transita nell'ovario, viene fecondato e viene incorporato nel complesso di proteine e vitelloctiti prima di essere deposto. Nella formazione delle uova **endolecitiche** le vescicole del guscio e quelle vitelline vengono accumulate nell'oocita stesso.



# Spermatozoi



- 1 Spermio marino classico  
2 S. uniflagellato modificato  
3 S. biflagellato  
4 S. non flagellato

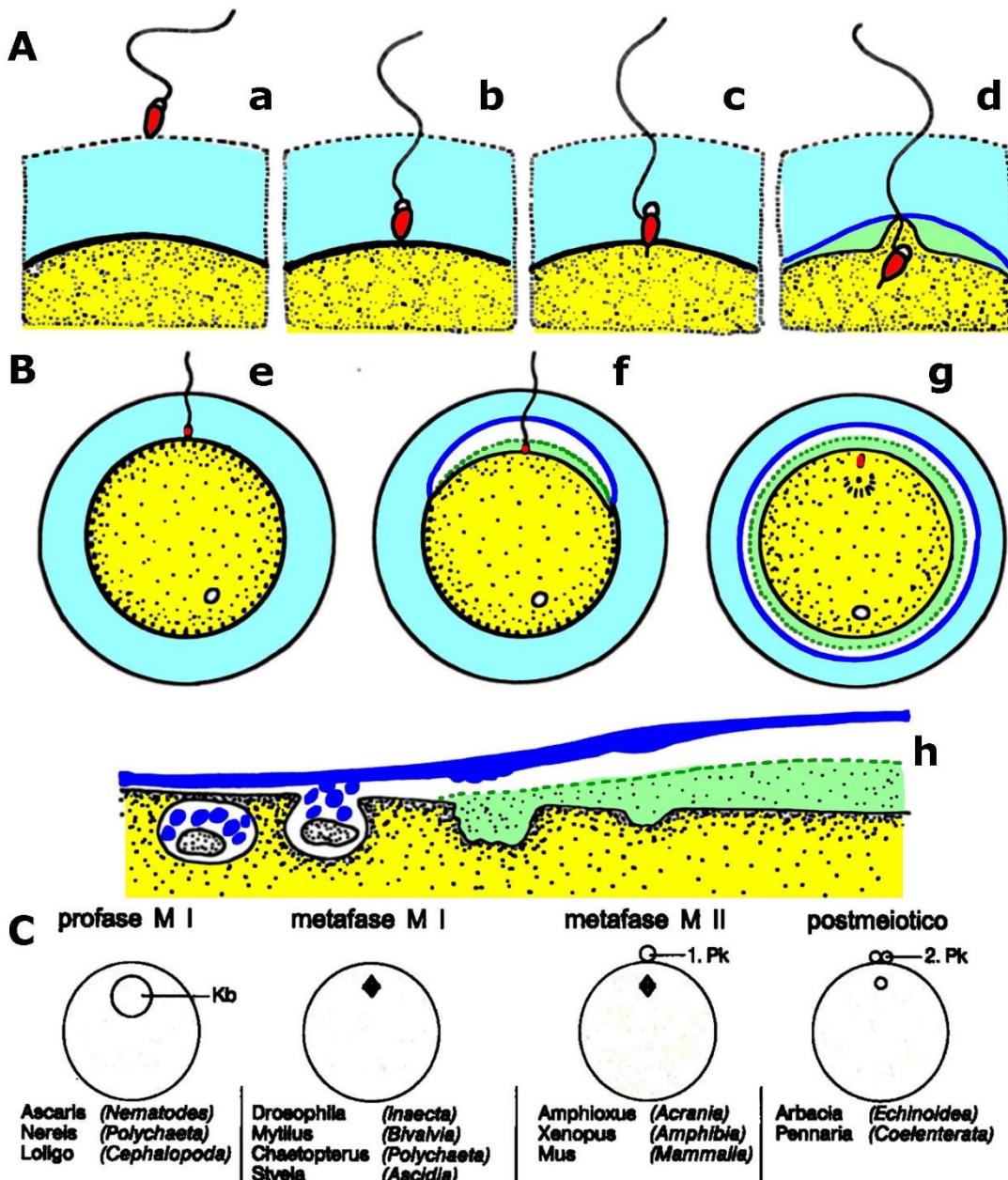


2 = gambero; 3 = coleottero; 4 = grillo; 5 = chiocciola; 6 = razza; 7 = urodelo; 9 = pipistrello; 10 = ratto; 11 = cervo; 12 = uccello.

La maggior parte degli spermatozoi si muove per mezzo di un **flagello**, ma alcuni sono ameboidi. Gli spermatozoi dei mammiferi sono in scala; per un confronto quello dell'uomo è lungo circa 65 µm.

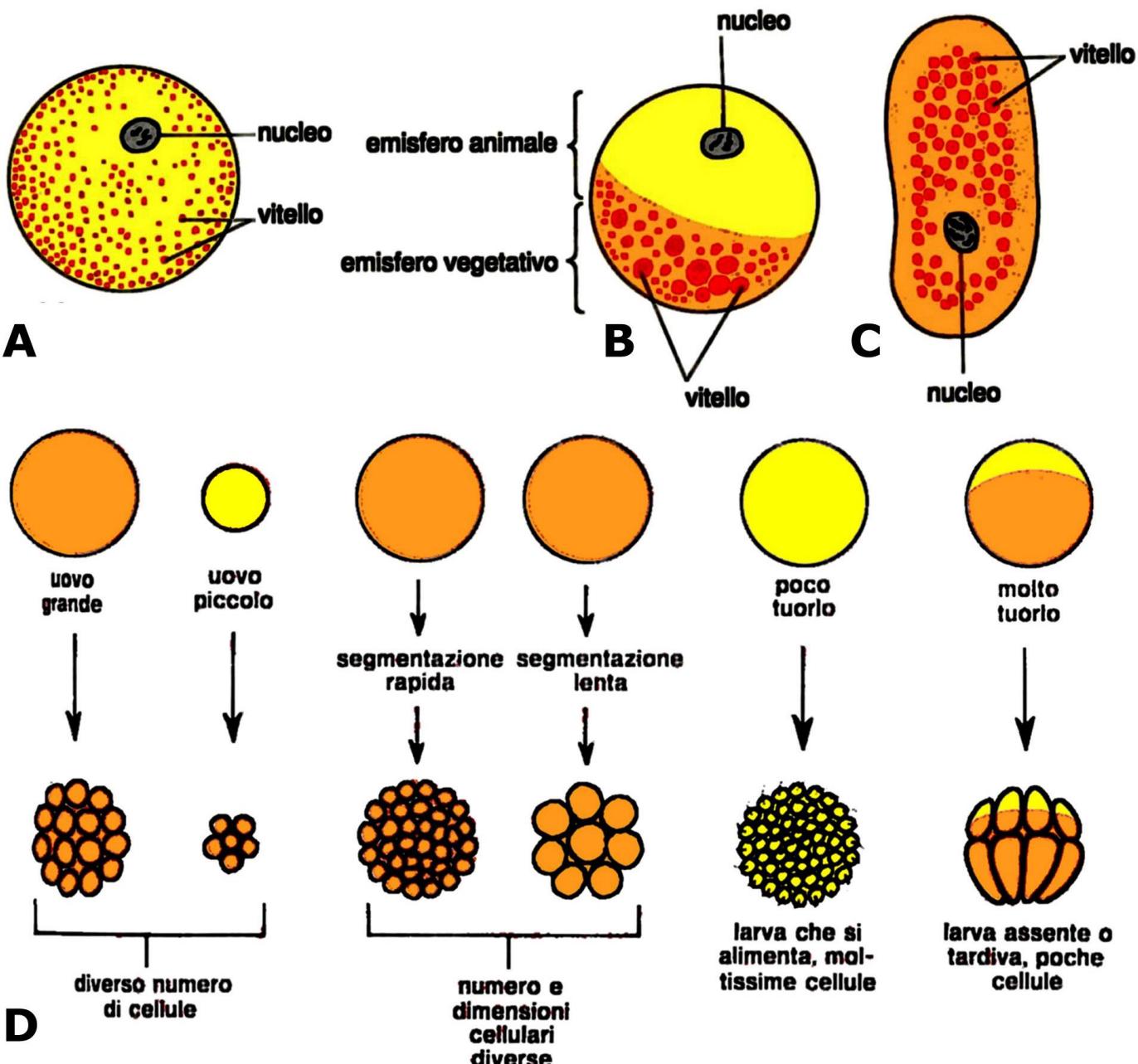


# Fecondazione



**(A) Fecondazione in Arbacia.** (a) Lo spermatozoo si avvicina al rivestimento gelatinoso, (b) lo attraversa e (c) la sua testa entra in contatto con la membrana vitellina. (d) Avviene la reazione di fecondazione e il nucleo dello spermatozoo viene inglobato. **(B) Reazione di fecondazione.** (e) Quando lo spermio entra in contatto con la membrana vitellina i granuli corticali sono intatti. (f) I granuli si dissolvono e si forma la **membrana di fecondazione** a partire dal punto di contatto. (g) Si noti il rivestimento gelatinoso presente prima della fecondazione. **(h)** Catena degli eventi schematicamente osservati al microscopio elettronico. **(C)** Nello schema si vede a quale stadio della meiosi avviene la **fecondazione** in diversi animali. Nell'uomo, come nel topo, la fecondazione avviene in metafase II, quindi la produzione del secondo corpo polare (2.Pk), avviene solo dopo di essa.

# Vitello

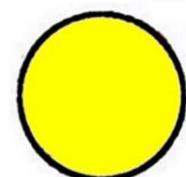


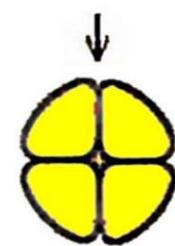
**(A)** Un **uovo isolecitico** presenta poco **vitello** (detto anche deutoplasma, lecite o **tuorlo**) e distribuito omogeneamente nel citoplasma. **(B)** Un uovo moderatamente **telolecítico (mesolecítico)** ne presenta una quantità moderata concentrata nell'**emisfero vegetativo**. **(C)** Un uovo **centrolecítico** ne presenta molto, mentre il nucleo è circondato da un'isola di citoplasma. Durante lo sviluppo il vitello verrà circondato dalle cellule in divisione. **(D)** Le dimensioni dell'uovo, la velocità con cui avviene la **segmentazione** e la quantità di vitello, sono determinanti per lo sviluppo dell'**embrione**.

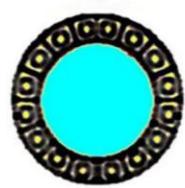


# Segmentazione

## Oloblastica

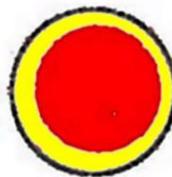
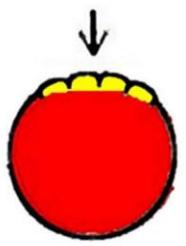
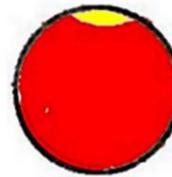
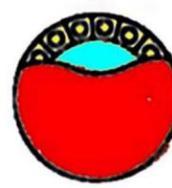

**isolecitico**

**mesolecitico**

**uguale**

**ineguale**

**celoblastule**

## Cellula uovo

## Meroblastica


**centrolecitico telolecitico**

**superficiale**

**discoidale**

## Segmentazione

## Blastula

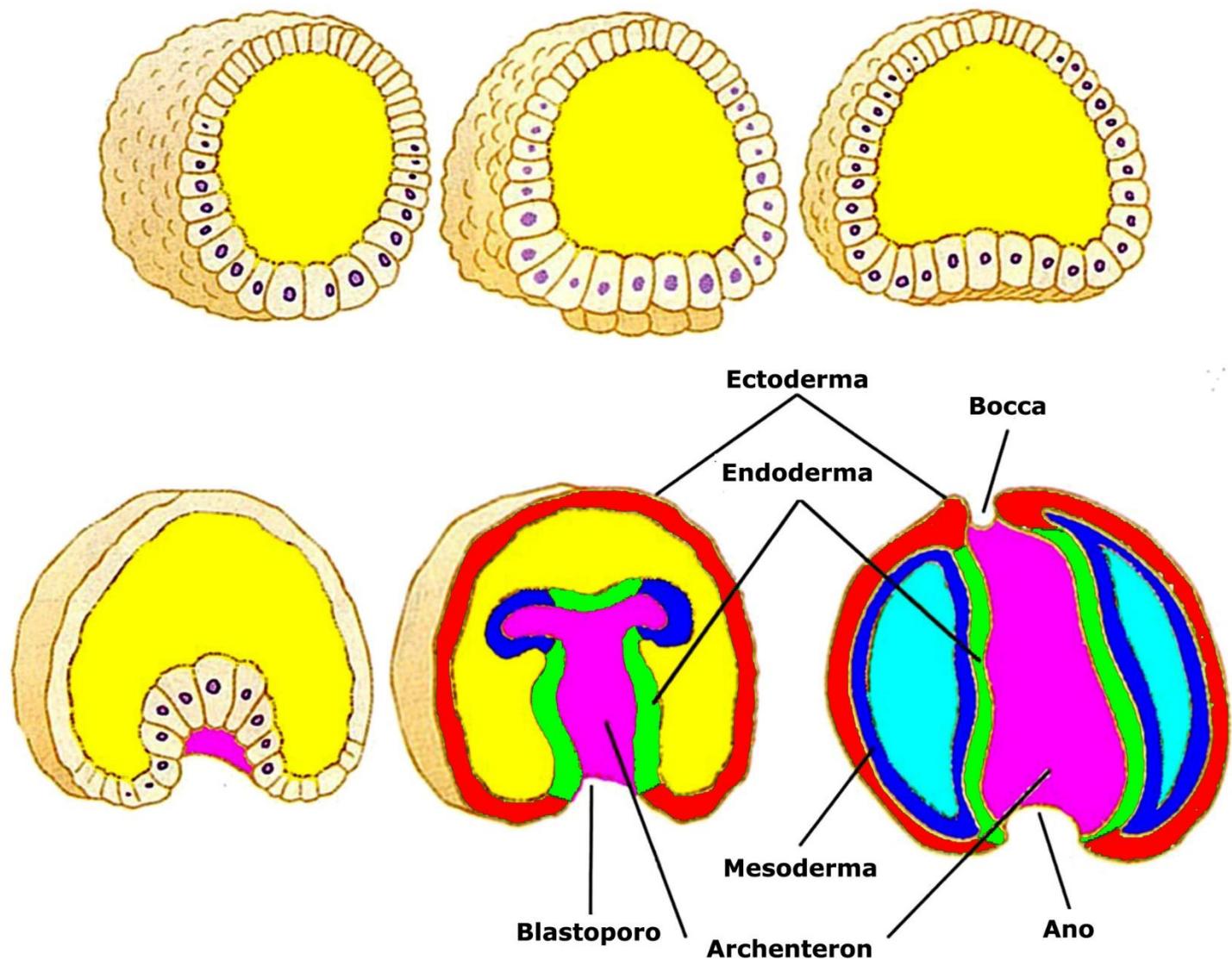
**periblastula discoblastula stereoblastula**

<i>Modalità di segmentazione fondamentale</i>	<i>Tipo di uovo</i>	<i>Tipo particolare di segmentazione</i>	<i>Gruppo animale</i>
oloblastica (si divide l'intero uovo)	isolecitico (vitello scarso, distribuito uniformemente)	radiale spirale	poriferi, cnidari, echinodermi, anfiossi platelminti (molti), rotiferi, molluschi (la maggior parte), anellidi (molti)
	telolecitico (mesolecitico; vitello in quantità moderata, concentrato nell'emisfero vegetativo)	bilaterale rotazionale radiale bilaterale	tunicati mammiferi placentali anfibi molluschi (calamari, polpi)
meroblastica (si divide soltanto una parte dell'uovo)	telolecitico (molto vitello nell'emisfero vegetativo)	discoidale	pesci, rettili, uccelli
	centrolecitico (vitello nel centro dell'uovo)	superficiale	artropodi (la maggior parte)

La segmentazione nei nematodi somiglia alla modalità spirale.

La quantità e la distribuzione del **vitello** nella **cellula uovo**, influenzano le fasi precoci della formazione della **blastula**.

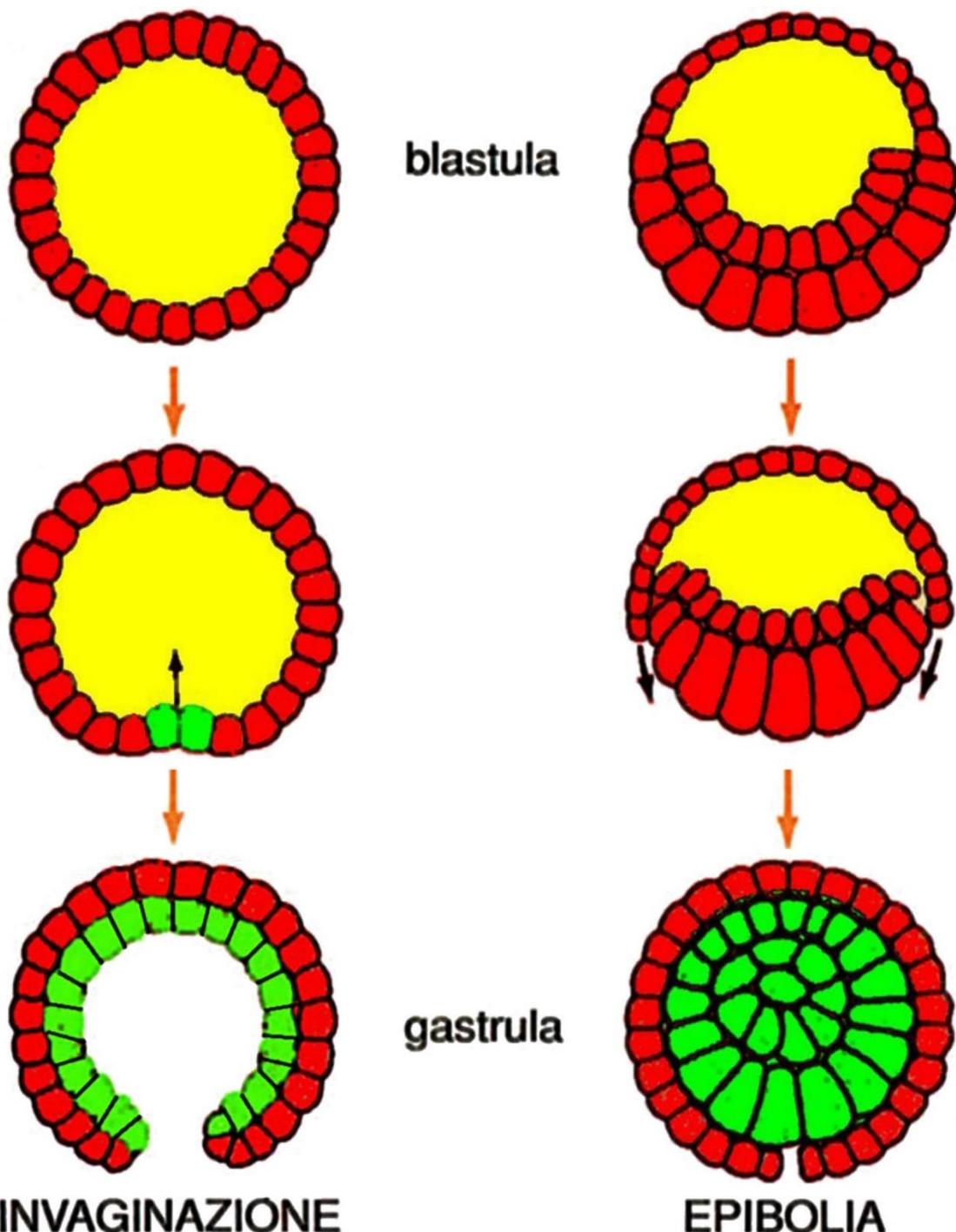
# Gastrulazione



In seguito alla **segmentazione** lo zigote si divide nei **blastomeri** originando la **blastula**. L'epitelio della **blastula**, che ne riveste la cavità detta **blastocoele**, viene definito **blastoderma**. Lo stadio successivo dello sviluppo embrionale è la **gastrula**. A questo stadio nei **diblastici** compaiono i foglietti embrionali primari, **ectoderma** ed **endoderma**. Dal secondo, nei **triblastici**, prenderà origine il **mesoderma**. Durante la **gastrulazione** si forma anche il futuro digerente, l'**archenteron** che si apre all'esterno con il **blastoporo**. I blastomericì possono essere piccoli, **micromeri**, o grandi, **macromeri**.



# Gastrulazione

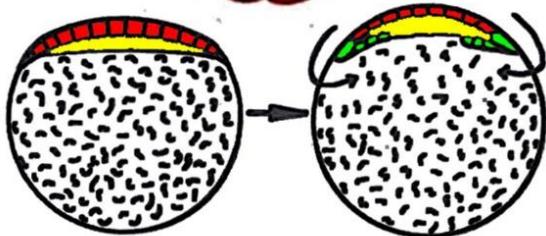


Tra le diverse modalità di gastrulazione l'**invaginazione** è tipica delle **celoblastule** che derivano da **uova isolecitiche**. Viene definita anche embolia, o endobolia, e consiste nello sprofondamento dei blastomeroi posti, solitamente, a livello del **polo vegetativo**. Nelle celoblastule che derivano da **uova mesolecitiche**, invece, i **macromeri** del polo vegetativo rendono l'invaginazione complessa e si verifica l'**epibolia**.

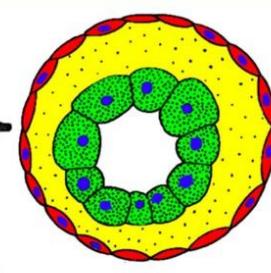
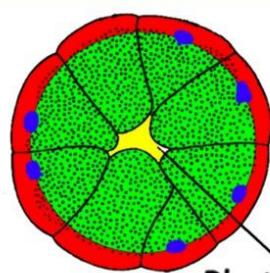
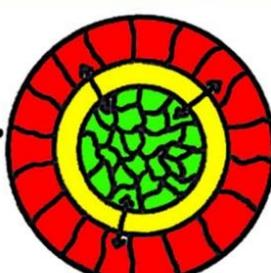
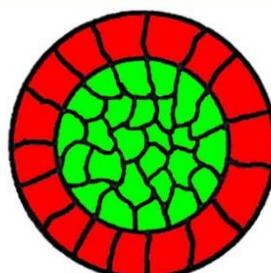
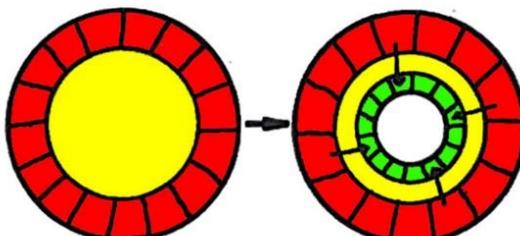
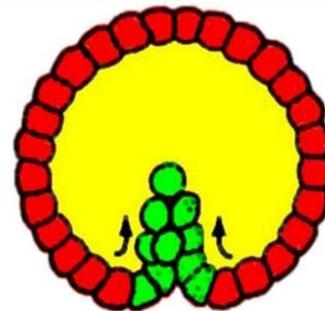


# Gastrulazione

**INVOLUZIONE**



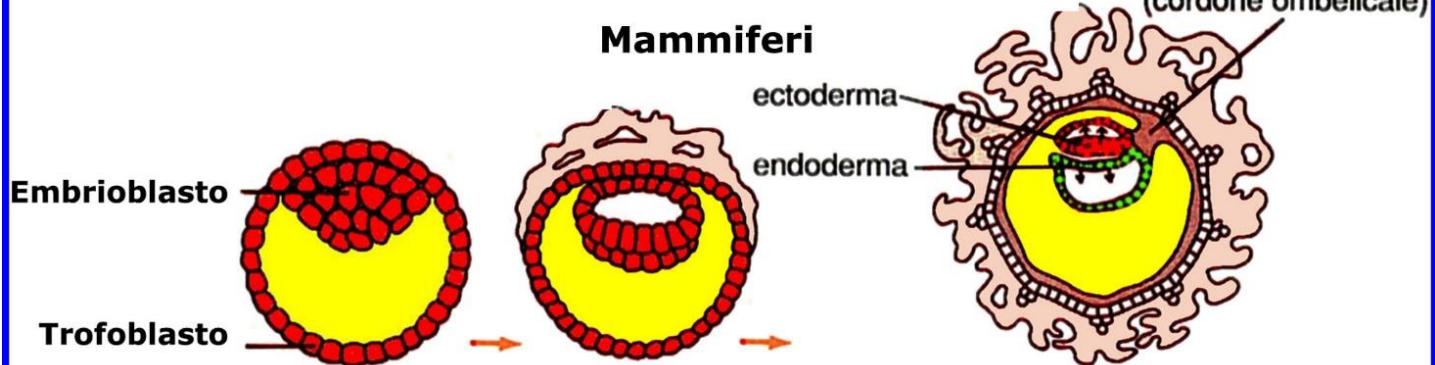
**IMMIGRAZIONE**



Blastocoele

**DELAMINAZIONE**

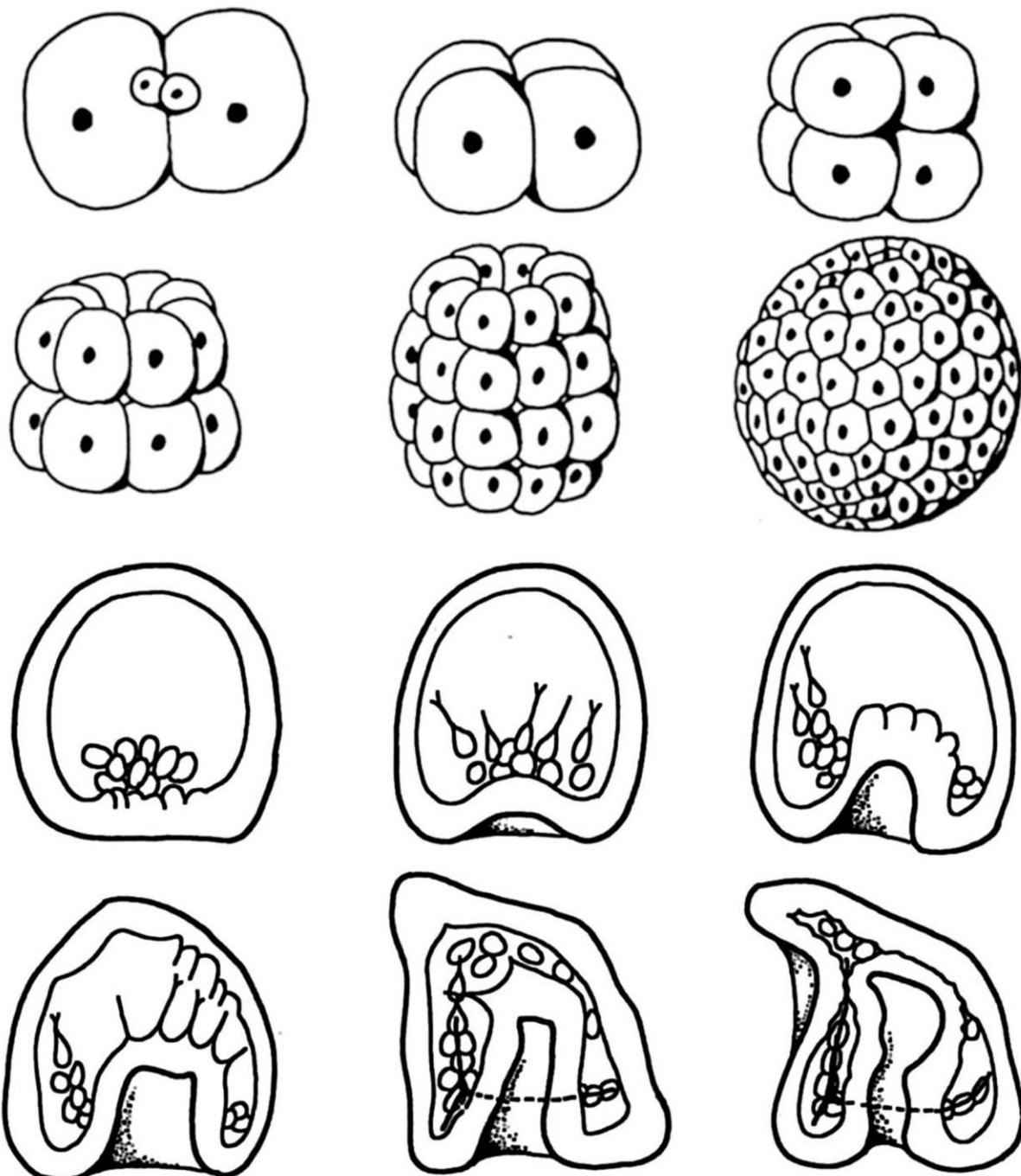
**Mammiferi**



Le **meroblastule** telolecitiche, sia stereoblastule che discoblastule, gastrulano per **involuzione**. Le **celoblastule** dei metazoi basali, poriferi e cnidari, non presentano tracce di invaginazione, e gastrulano per **immigrazione**. Alcune **stereoblastule** gastrulano per **delaminazione**. La modalità dei mammiferi deriva da quella dei rettili da cui derivano che presentavano uova telolecitiche. Infatti, anche se il trofoblasto è cavo, l'**embrioblasto** è una stereoblastula.

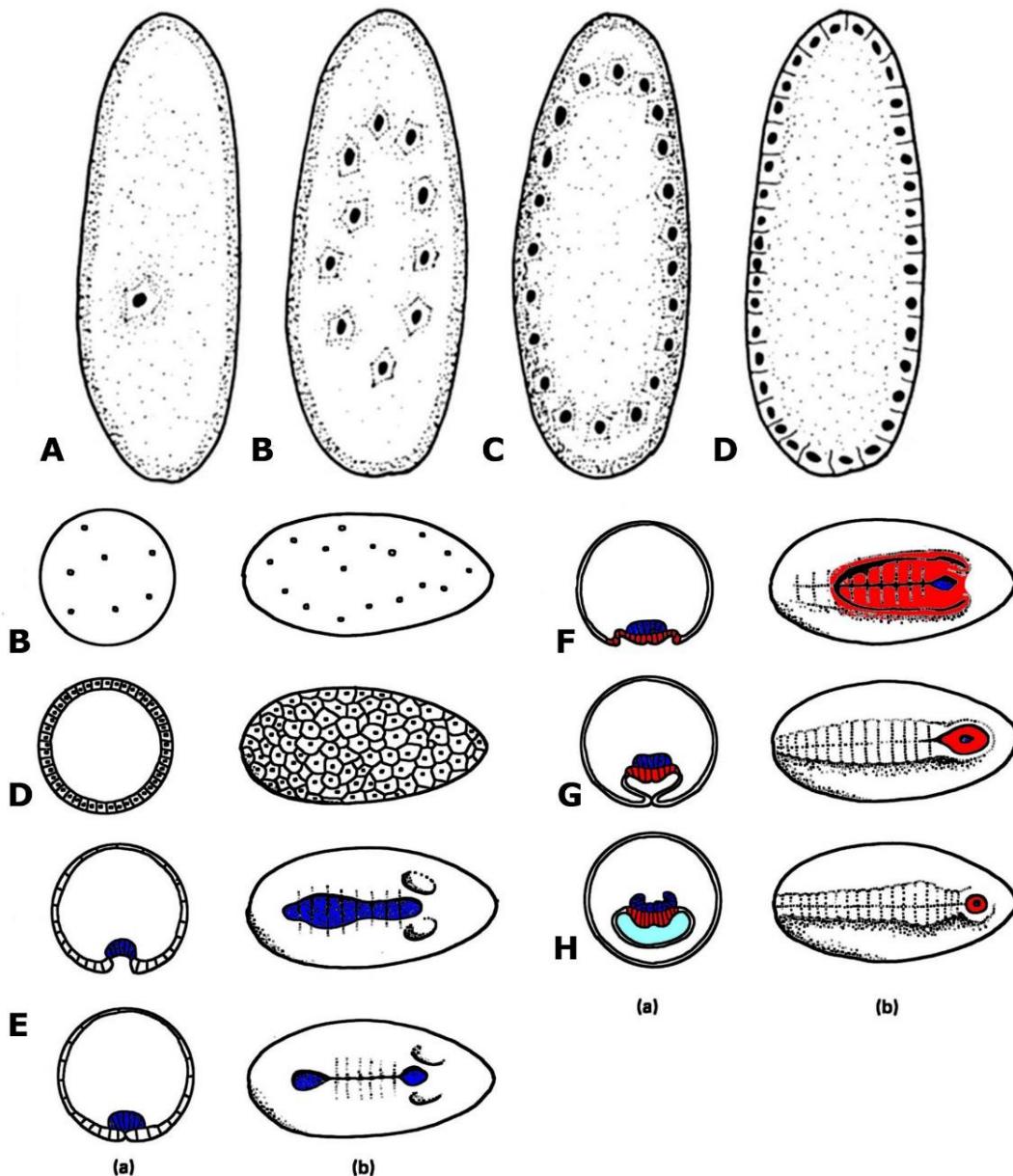


# Segmentazione radiale



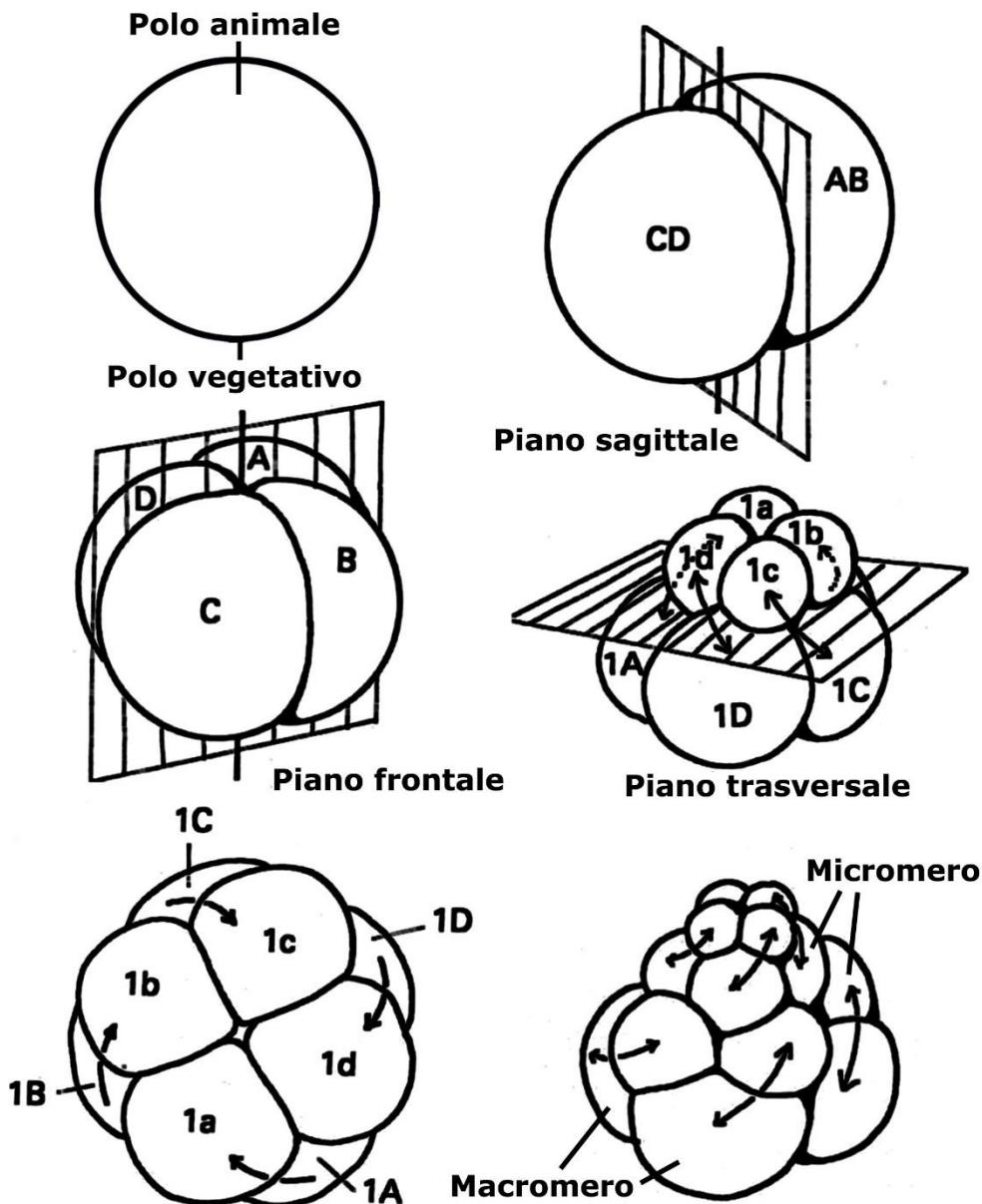
Gli echinodermi costituiscono un buon modello dello sviluppo dei deuterostomi. Nella **segmentazione radiale** i piani di divisione cellulare sono ortogonali tra di loro per cui i blastomeri si orientano in file e colonne perpendicolari. Si tratta di una disposizione instabile, in quanto i contatti tra le cellule sono ridotti e quindi è una segmentazione più comune nelle uova dotate di involucri. La **gastrulazione** avviene per **invaginazione**. Il **blastoporo**, che in questo caso originerà l'ano, si trova quindi già, come previsto, nei pressi della regione posteriore dell'embrione che corrisponde al **polo vegetativo** della **blastula**.

# Segmentazione superficiale



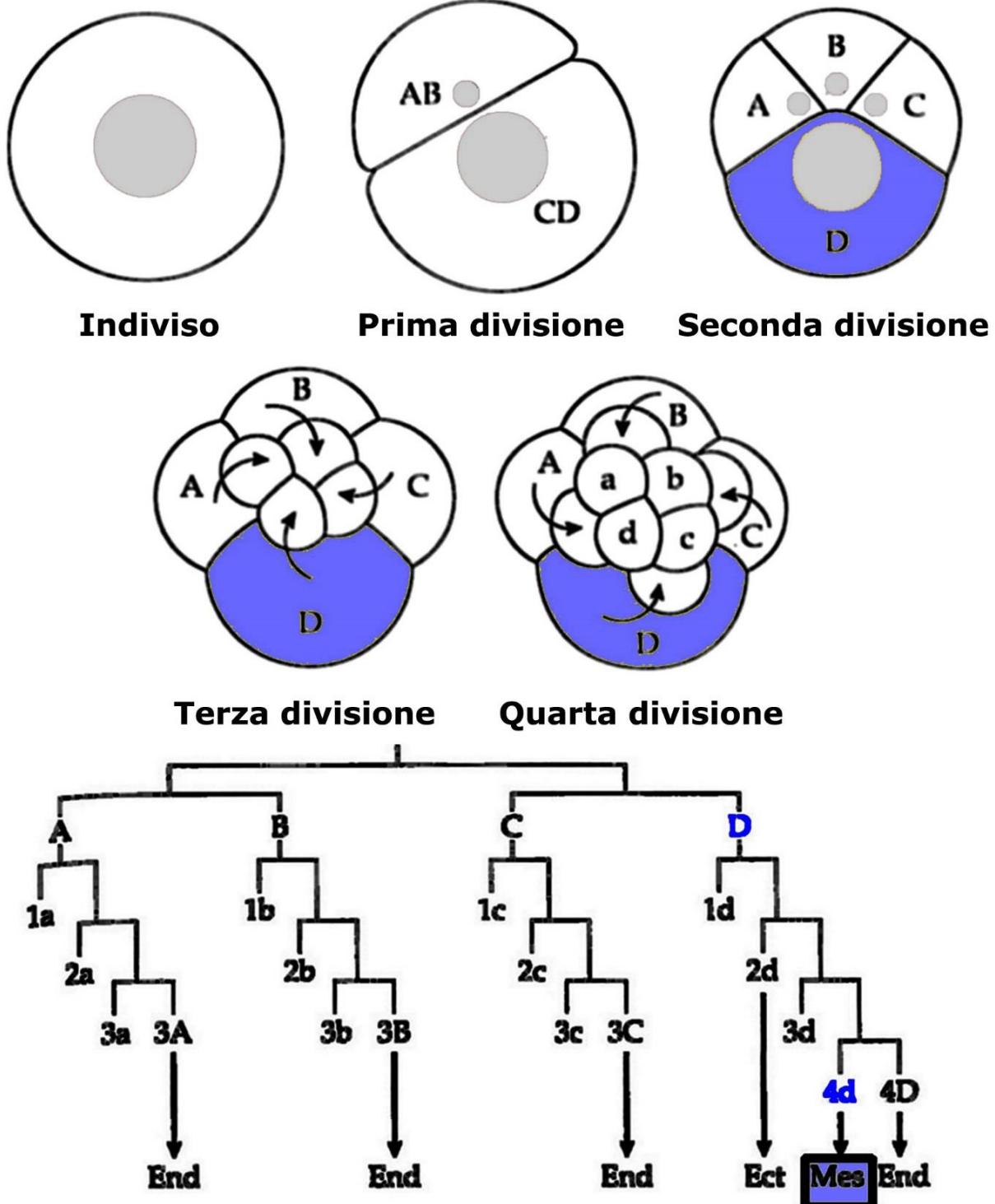
Gli artropodi presentano una **segmentazione superficiale**. **(A)** In un insetto il nucleo si trova nella parte centrale, ricca di vitello, dell'uovo. **(B)** Si formano diversi nuclei, ma non i confini cellulari. **(C)** I nuclei si spostano verso la periferia, relativamente libera di vitello, e **(D)** tra i nuclei appaiono pareti cellulari. La **gastrulazione** viene mostrata in sezione trasversale **(a)** e in visione ventrale **(b)**. **(E)** Il **mesoderma** (in blu) si invagina. **(F)** Il **neuroectoderma** (in rosso) si segmenta e **(G)** si formano le membrane extra-embrionali; la **sierosa** origina l'**amnios**. **(H)** Nella gastrula completa, la **cavità amniotica** (in celeste) avvolge l'embrione, analogamente a quanto si osserva nei vertebrati amnioti.

# Segmentazione spirale



Anche se la regola non viene sempre rispettata, la prima divisione individua il **piano sagittale** dell'embrione, la seconda il **piano frontale**, la terza, in tutti i casi, il **piano trasversale**. Il polo animale corrisponde sempre alla futura regione anteriore, quello vegetativo a quella posteriore. Tutte le successive divisioni sono trasversali e i piani di divisione sono inclinati di 45° rispetto all'asse dell'embrione. I **micromeri** danno origine solo a micromeri, i **macromeri** a un micromero e a un macromero, con una alternanza di rotazioni orarie e antiorarie. Dopo la sesta le divisioni si desincronizzano.

# Cellula 4d o mesentoblasto

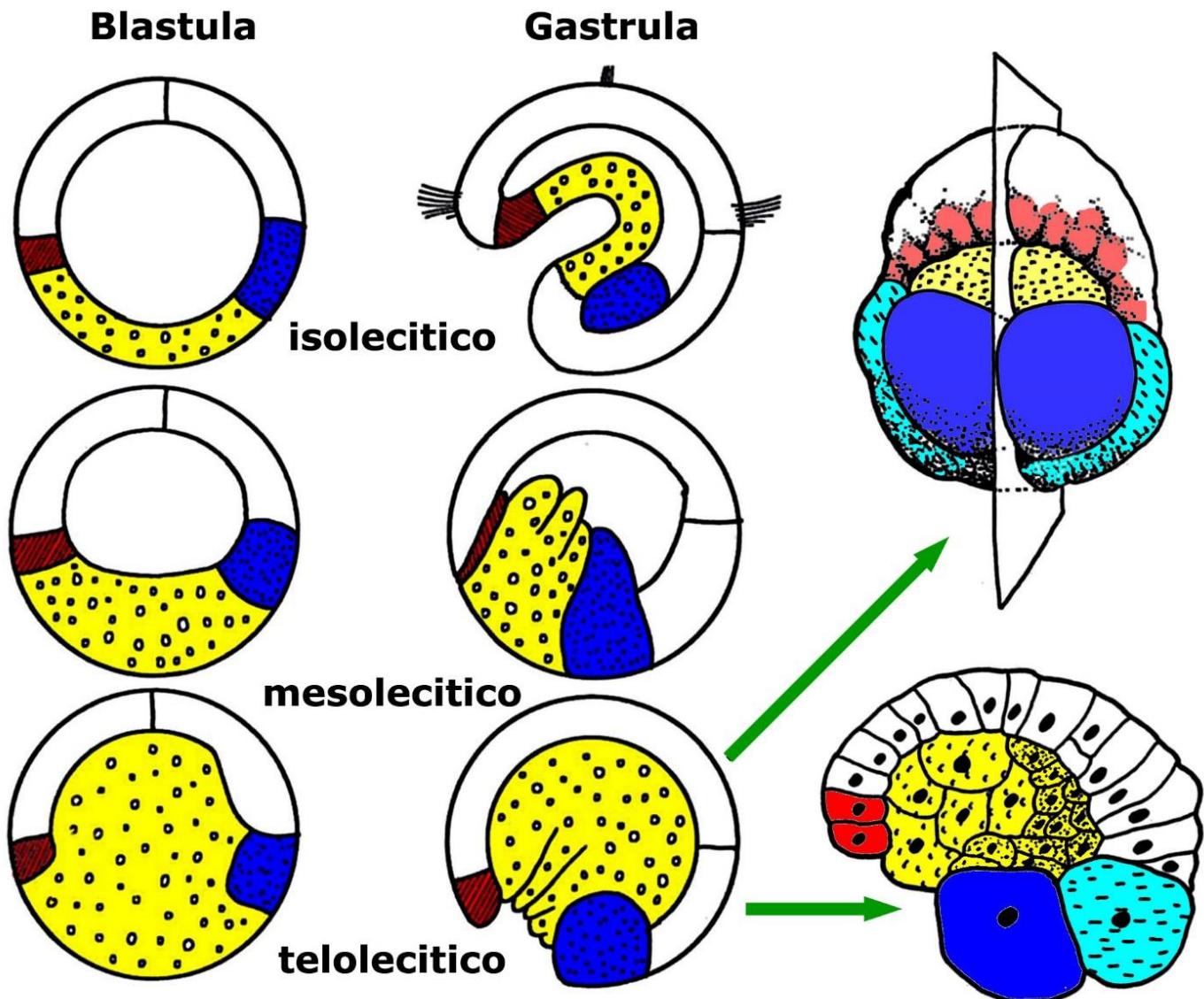


## Destino cellulare nell'embrione dell'anellide *Nereis limbata*

La **cellula 4d** che compare alla sesta divisione (stadio di 64 cellule) è detta **mesentoblasto** perché, nei **protostomi**, da questa cellula, deriverà il **mesoderma**. Anche la cellula 2d avrà un destino particolare.



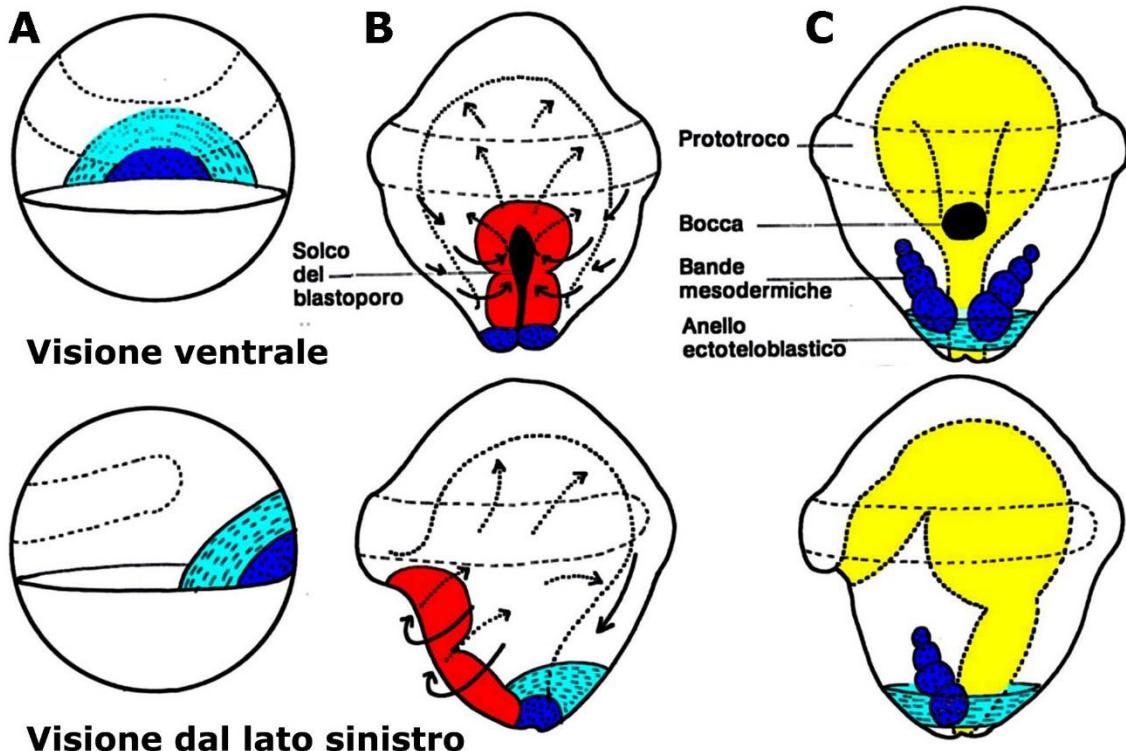
# Gastrulazione nei protostomi



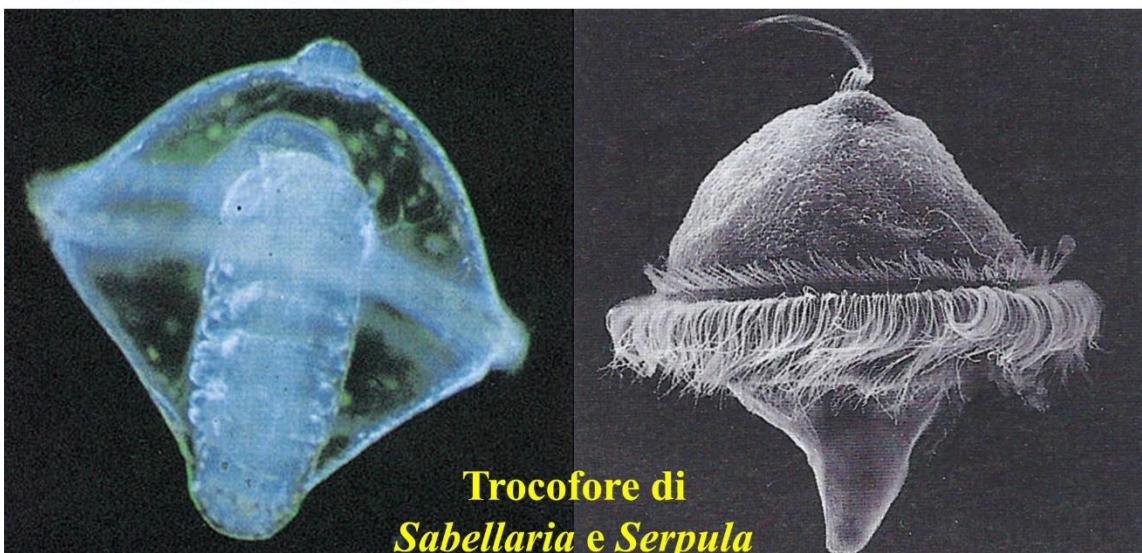
La gastrulazione dei policheti costituisce un buon esempio di quella generale dei protostomi. Le cellule morfologicamente importanti derivate dalla **cellula 4d** che formano il mesoderma dell'adulto sono in blu, quelle derivate dalla **cellula 2d** che formano l'anello ectoteloblastico sono in celeste, quelle che formeranno la bocca sono in rosso e le cellule del digerente sono in giallo. Un esempio realistico di gastrulazione di un uovo telolecitico è quello di una sanguisuga: a destra in alto, visione stereoscopica della gastrula, osservata dal polo vegetativo, in cui è indicato il piano della sezione corrispondente mostrata in basso. Mentre nei **deuterostomi** la derivazione della regione posteriore del corpo dal polo vegetativo è chiara, il blastoporo diviene l'ano, nei protostomi è meno evidente. In realtà il blastoporo nei protostomi è «ventrale» e, a livello del polo vegetativo, si aprirà, successivamente, l'ano.



# Gastrulazione nei protostomi



Visione dal lato sinistro



Trocofore di  
*Sabellaria e Serpula*

**(A)** Mappa presuntiva. **(B)** Le linee marcate mostrano il percorso delle cellule verso il **blastoporo**, quelle tratteggiate la migrazione delle cellule invaginate. Lo **stomodeo** si crea per invaginazione di cellule ectodermiche attraverso la parte anteriore del blastoporo; le bande mesodermiche (blu), che derivano dalla cellula 4d, migrano attraverso il margine posteriore del blastoporo. **(C)** **Larva trocifora.** Le bande mesodermiche, da cellule mesentoblastiche, sono appaiate all'anello ectoteloblastico che deriva dalla cellula 2d. Gli ectoteloblasti origineranno, in particolare, i gangli del sistema nervoso centrale, mentre i mesoteloblasti, negli organismi metamerici, le **cavità celomatiche pari**.

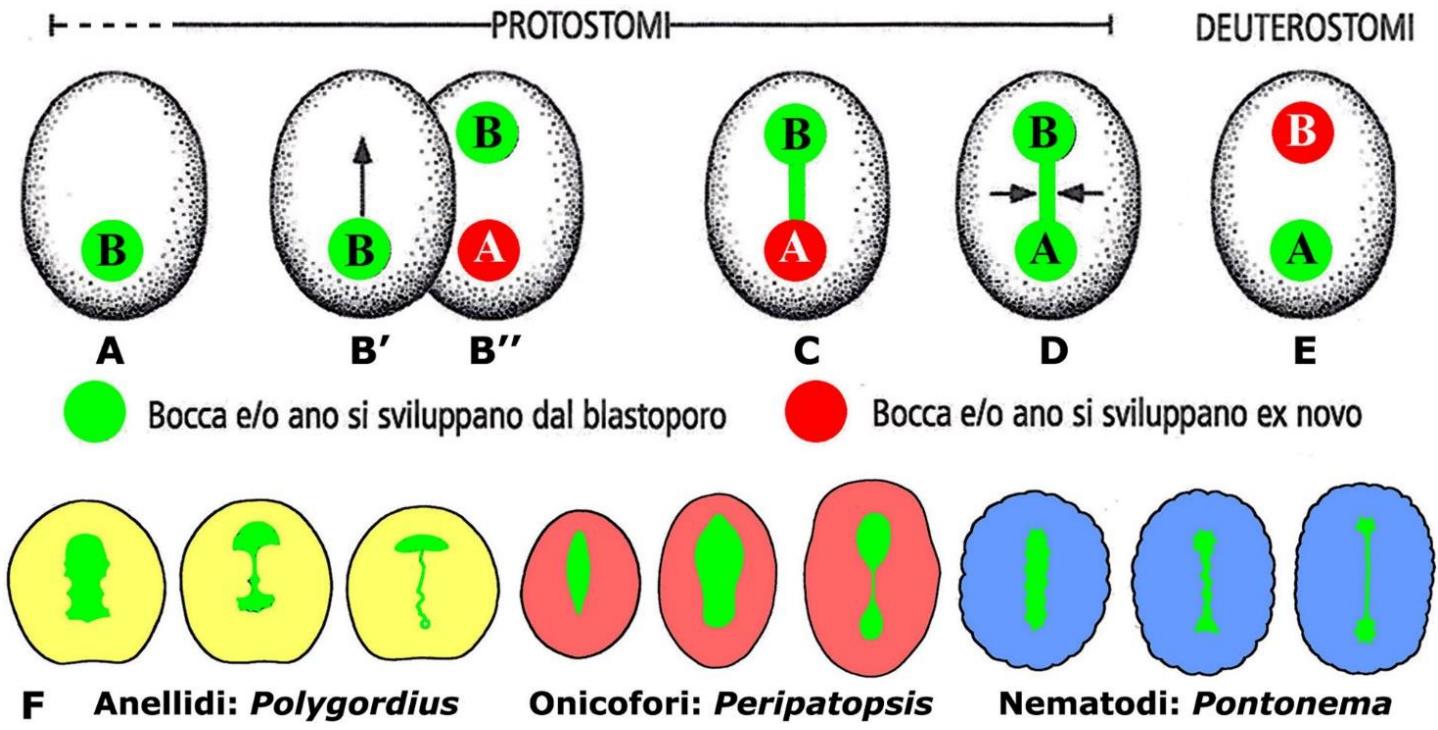


# Protostomi e deuterostomi

	<b>Protostomi</b>	<b>Deuterostomi</b>
Comparsa della bocca e dell'ano nell'embrione.		
Segmentazione embrionale	<b>SEGMENTAZIONE SPIRALE</b> 	<b>SEGMENTAZIONE RADIALE</b> 
Separazione sperimentale dei primi 4 blastomeri embrionali e loro destino.	<b>SEGMENTAZIONE DETERMINATIVA</b> <p>quattro larve incomplete</p>	<b>SEGMENTAZIONE INDETERMINATA</b> <p>quattro larve normali</p>
Formazione del celoma.	<p>SCHIZOCELIA</p>	<p>ENTEROCELIA</p>

Una divisione fondamentale nell'albero filogenetico animale è quella tra protostomi e deuterostomi. Anche se molte delle differenze qui elencate si sono rivelate molto più sfumate di quanto si ritenesse un tempo, vale comunque la pena di ricordarle.

# Destino del blastoporo

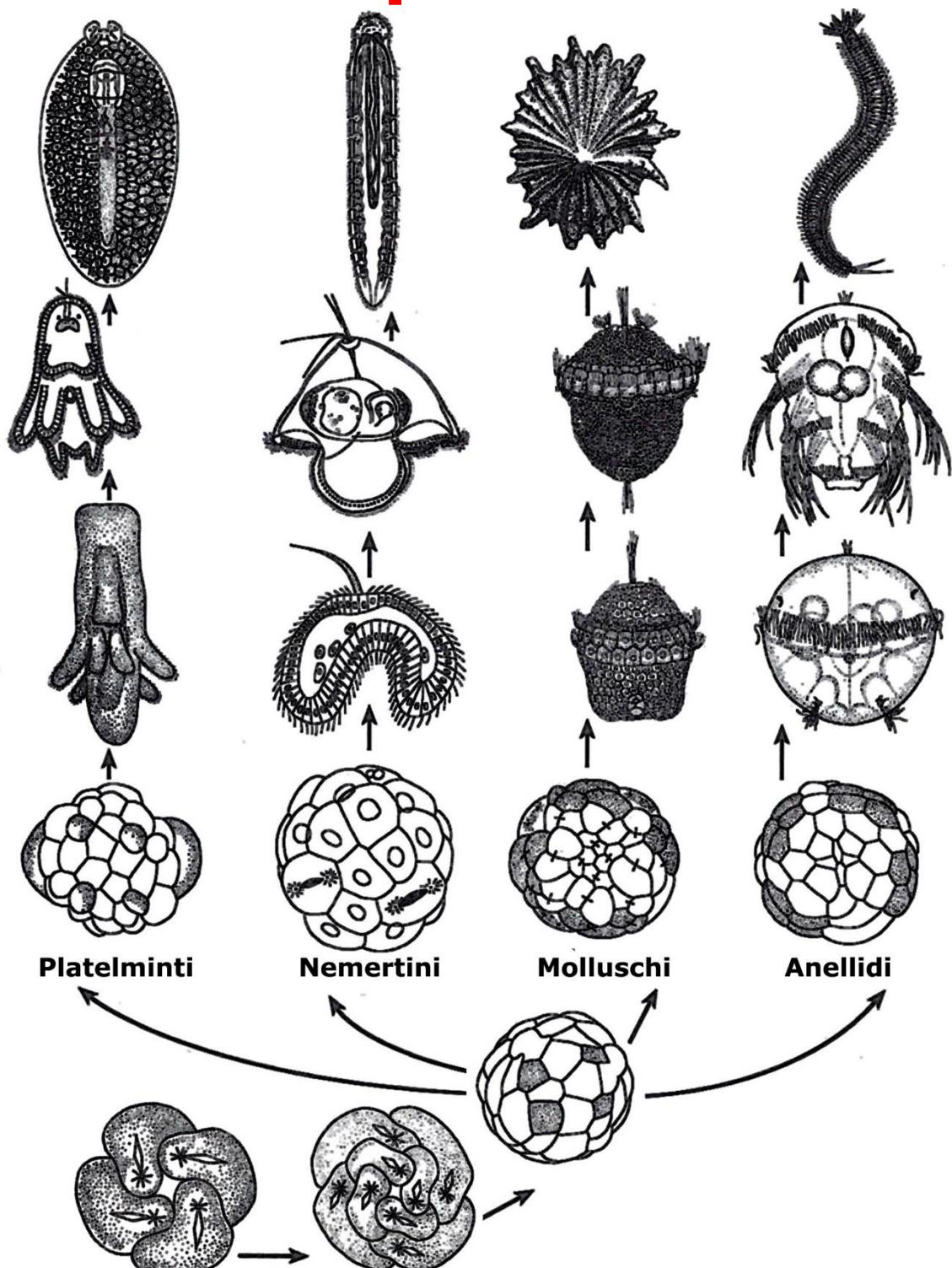


Il destino a cui va incontro il blastoporo è il carattere che ha dato il nome ai due grandi raggruppamenti a cui appartengono la gran parte dei metazoi.

**(A)** Il **blastoporo** origina la bocca e l'ano non si sviluppa. Negli cnidari non è chiaro se il blastoporo si apra in corrispondenza del polo vegetativo, oppure no. **(B')** Il blastoporo si sposta lungo la linea mediana ventrale. Origina la bocca e l'ano non si sviluppa (platelminti), **(B'')** oppure origina la bocca e l'ano si sviluppa in seguito (nemertini). **(C)** Il blastoporo forma una fessura ventrale: la parte anteriore origina la bocca; l'ano si sviluppa in seguito (diversi protostomi). **(D)** Il blastoporo forma una fessura ventrale: la parte anteriore origina la bocca e quella posteriore l'ano (diversi protostomi). **(E)** Il blastoporo in posizione posteriore origina l'ano. La bocca si sviluppa in seguito in posizione ventrale anteriore (deuterostomi). In sintesi, se si ha **invaginazione** questa avviene al **polo vegetativo**. L'**organo apicale**, che definisce il capo, si trova al **polo animale** quindi il blastoporo, di norma, dovrebbe originare l'ano. Se si ha **epibolia** si forma una fessura che può chiudersi a una estremità qualsiasi, o dividersi, dando origine alla bocca e/o all'ano. **(F)** Il caso (D), definito **anfistomia**, si presenta in diversi protostomi.

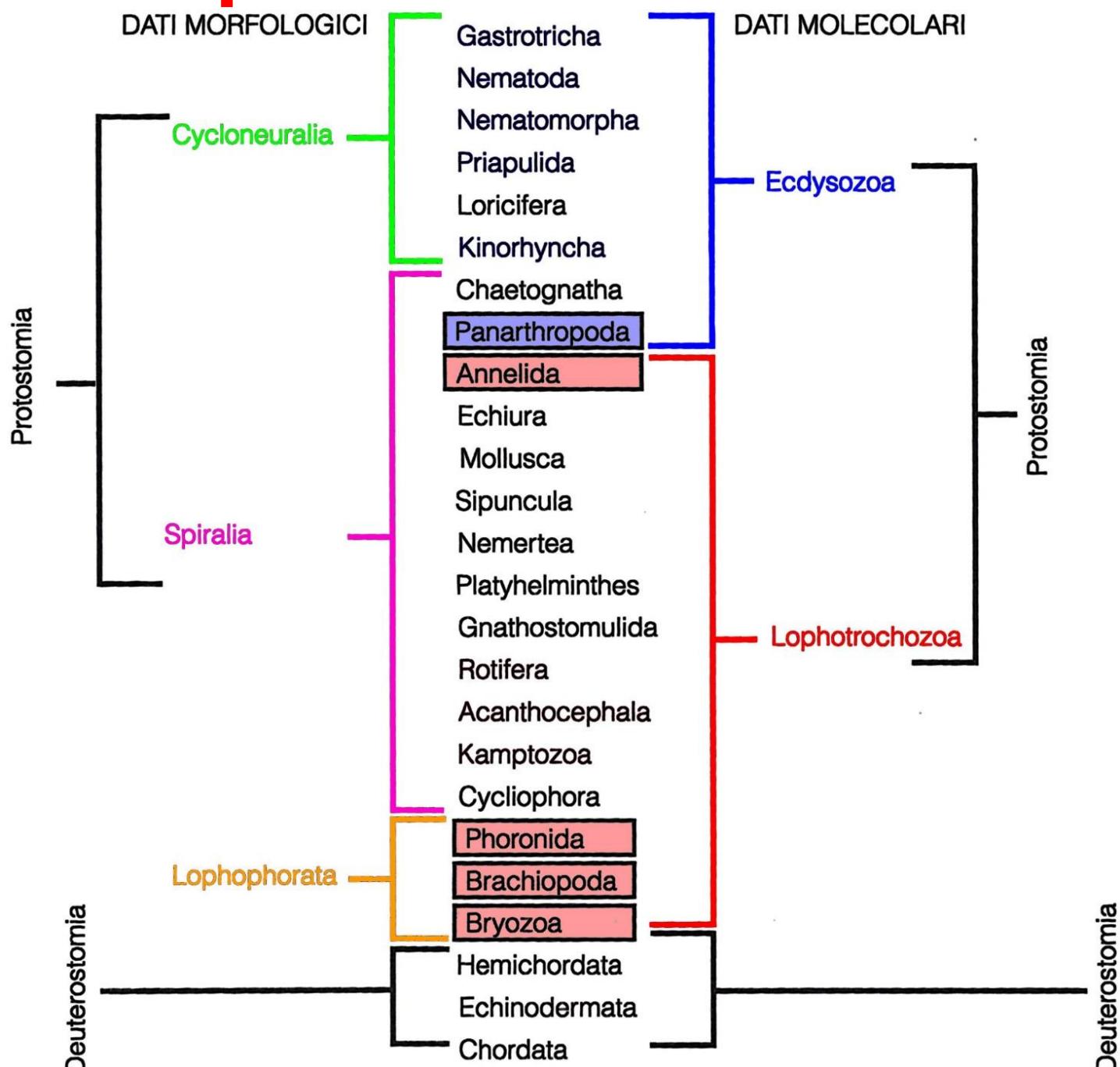


# Spiralia



Gli Spiralia sono i taxa animali il cui sviluppo precoce prevede la **segmentazione spirale**. Comprendono una parte dei protostomi. Non includono mai i lioforati, ma possono comprendere o meno gli artropodi, anche se questi non presentano segmentazione spirale.

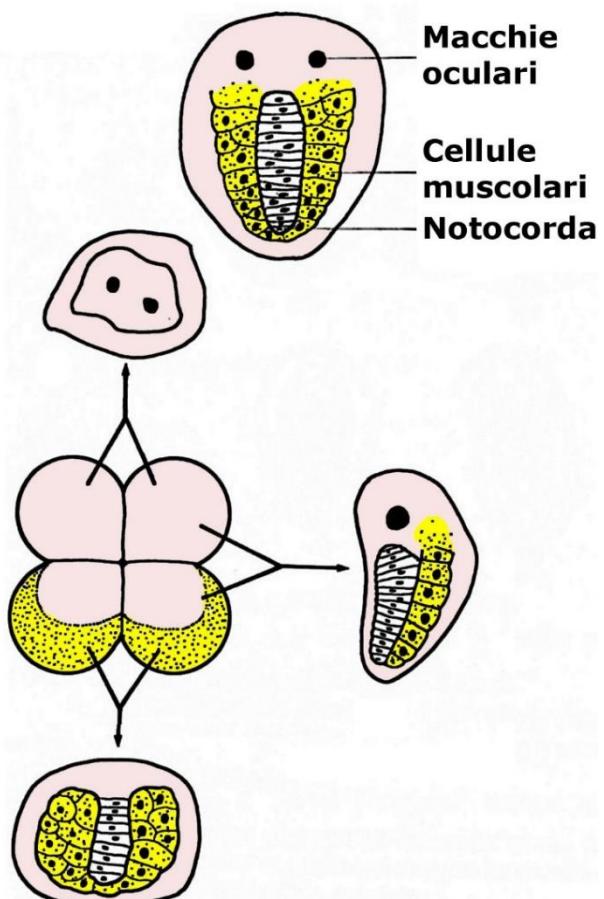
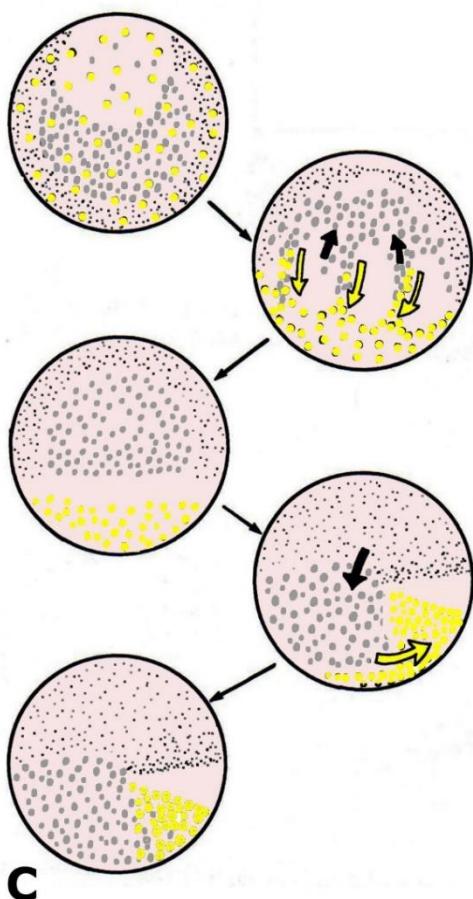
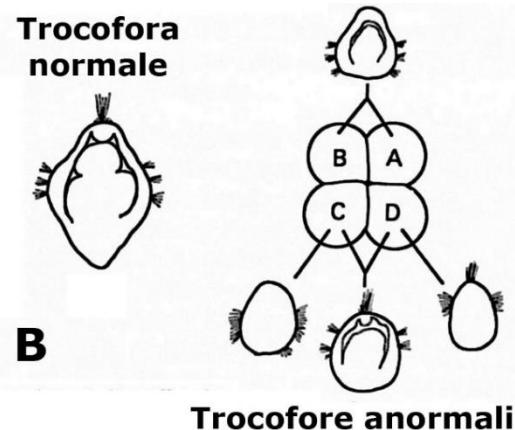
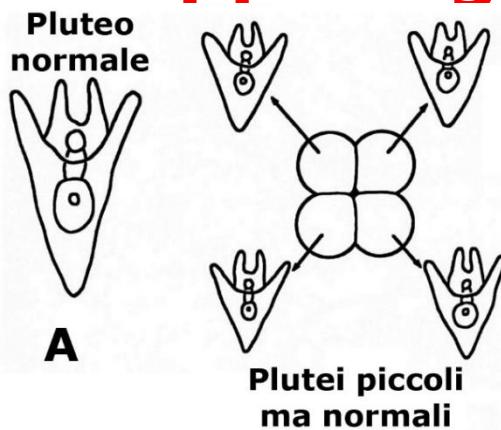
# Spiralia o ecdisozoa?



Cercando di riassumere le principali questioni tuttora controverse nella filogenesi animale possiamo dire che: 1) il fatto che rotiferi e nematodi siano filogeneticamente distanti è ormai accettato da tutti, così come il fatto che il taxon degli **pseudocelomati** sia un grado e non un clade; 2) due grossi dubbi riguardano la posizione dei **loforati**, che la maggior parte degli zoologi considera oggi protostomi sulla base di dati molecolari, e l'affinità tra anellidi e artropodi. Se si accettano gli **ecdizozoi** gli artropodi non fanno parte degli **Spiralia**. In realtà nel loro sviluppo la segmentazione spirale non si osserva.



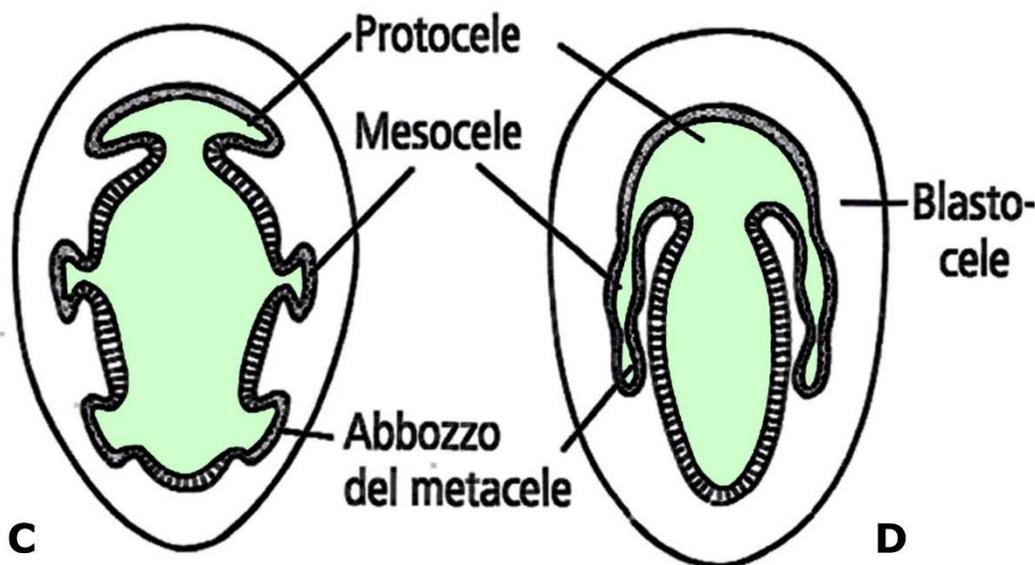
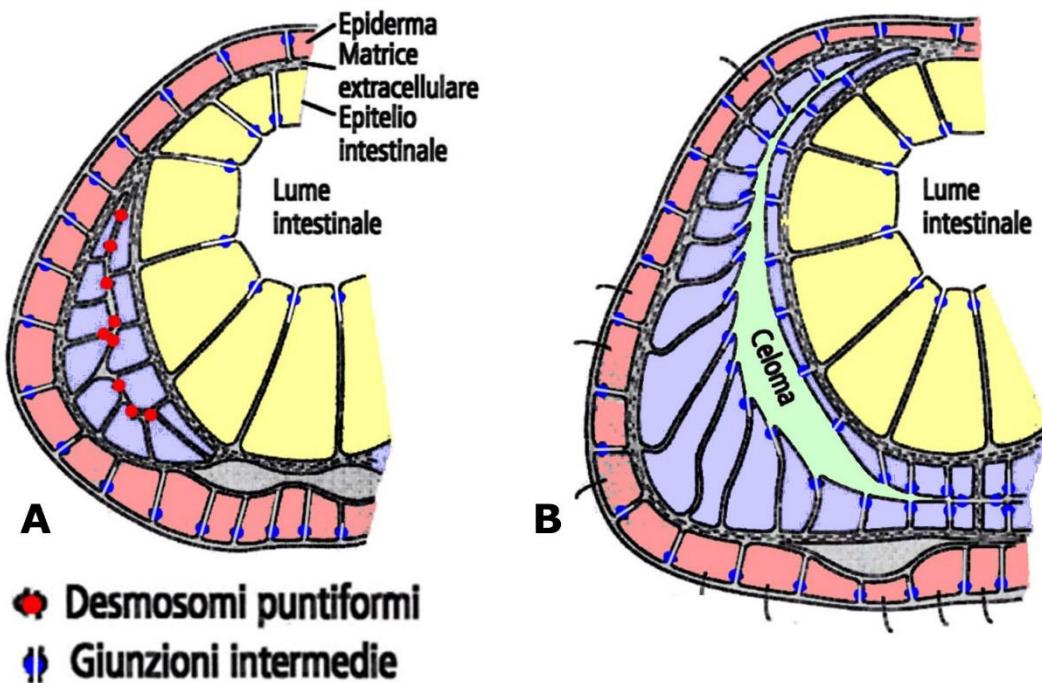
# Sviluppo regolativo e a mosaico



Lo **sviluppo regolativo**, o **indeterminato**, si presenta nella **segmentazione radiale** di cnidari, lofoforati ed echinodermi, mentre lo **sviluppo a mosaico**, o **determinativo**, è caratteristico della **segmentazione a spirale** dei protostomi. **(A)** Negli echinodermi, che presentano sviluppo regolativo, l'isolamento delle cellule porta a larve (plutei) di dimensioni ridotte, ma normali. **(B)** Nei molluschi, che presentano sviluppo a mosaico, l'isolamento delle cellule porta a larve (trocofore) anormali. Si noti che le cellule A e B non corrispondono al polo animale, perché allo stadio di 4 cellule non si è ancora stabilito il piano trasversale dell'embrione. Si parla di larva **animalizzata** se presenta un organo apicale ipersviluppato e **vegetalizzata** se presenta un intestino ipersviluppato. **(C)** Pur essendo deuterostomi, le ascidie presentano uno sviluppo a mosaico. Il citoplasma dell'uovo presenta regioni visibilmente differenti. L'uovo non fecondato mostra una **simmetria radiale**, ma dopo la fecondazione il citoplasma giallo, che darà origine ai muscoli, migra al polo vegetativo, quello grigio al centro e quello chiaro di lato. Ulteriori migrazioni conferiranno all'uovo una marcata **simmetria bilaterale**. Isolando coppie di cellule allo stadio di 4 cellule si otterranno embrioni che presentano solo una metà delle strutture.



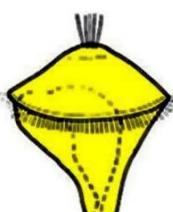
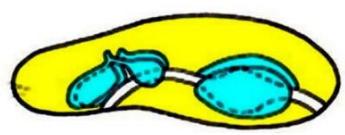
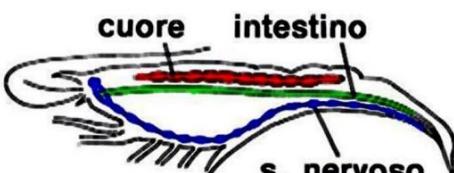
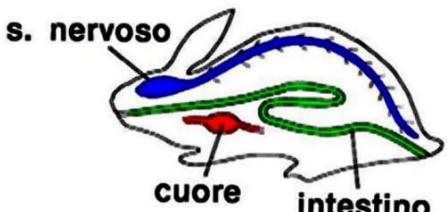
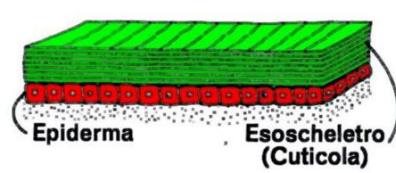
# Schizocelia ed enterocelia



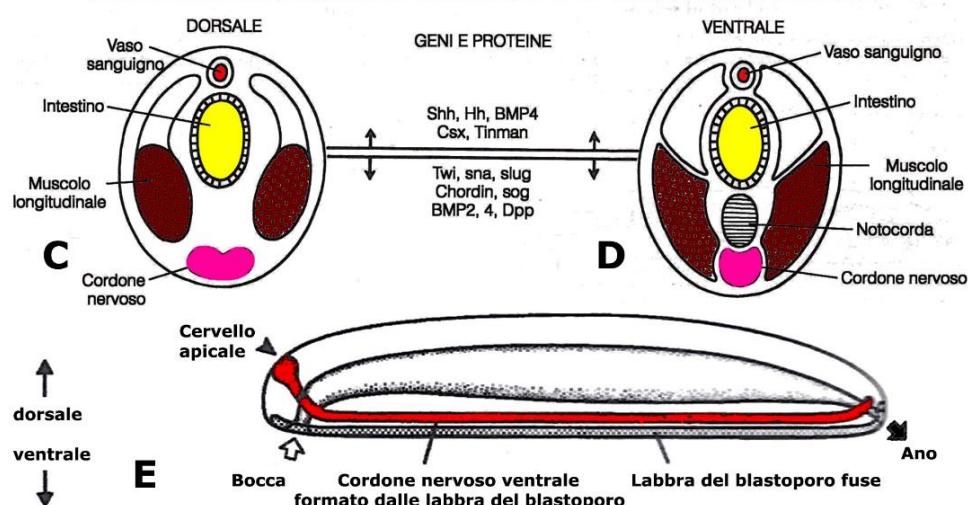
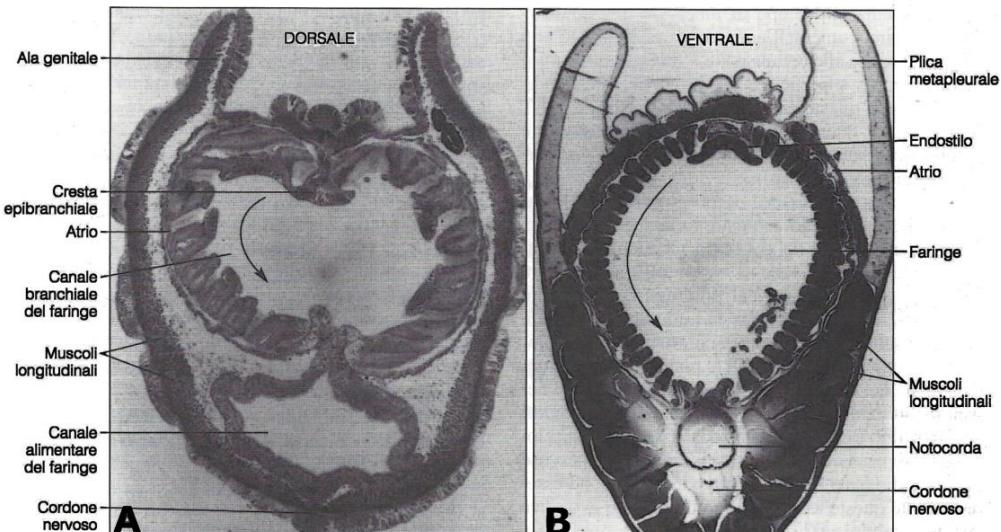
**(A-B) Schizocelia** (aneliddi). **(A)** A uno stadio precoce le cellule destinate a formare le cavità celomatiche si presentano come masse compatte laterali. **(B)** Durante sviluppo queste masse si estendono ventralmente. I **desmosomi puntiformi** si dissolvono e, al loro posto, si formano **giunzioni intermedie apicali** che connettono tra di loro le cellule dell'epitelio celomatico. Si forma una cavità ripiena di linfa. **(C-D) Enterocelia** (emicordati). L'endoderma viene rappresentato cellularizzato. Stadi dello sviluppo diretto di due specie di enteropneusti **(C) Saccoglossus kowalevskii** e **(D) Saccoglossus pusillus**.



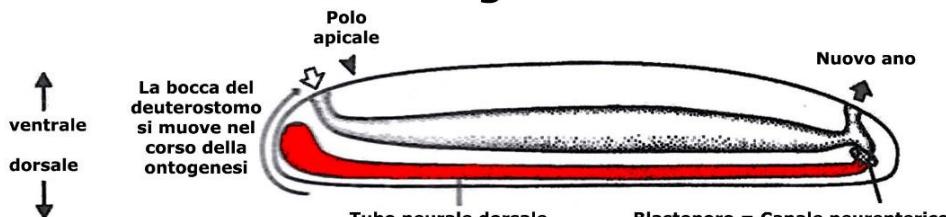
# Protostomi e deuterostomi

	Protostomi	Deuterostomi
Tipo di larva.	 <p>TROCOFORA E SIMILI</p>	 <p>ALTRÉ LARVE</p>
Disposizione degli apparati.	 <p>cuore      intestino s. nervoso</p>	 <p>s. nervoso cuore      intestino</p>
Presenza della chitina.	 <p>CHITINA</p>	<p>MAI CHITINA.</p>
Tipo di scheletro.	<p>ESOSCHELETO</p>  <p>Epiderma      Esoscheletro (Cuticola)</p>	<p>DERMASCHELETO</p>  <p>Epiderma      Derma      Piatra calcarea</p>

# Inversione dell'asse dorsoventrale nei cordati



## Protostomo generalizzato

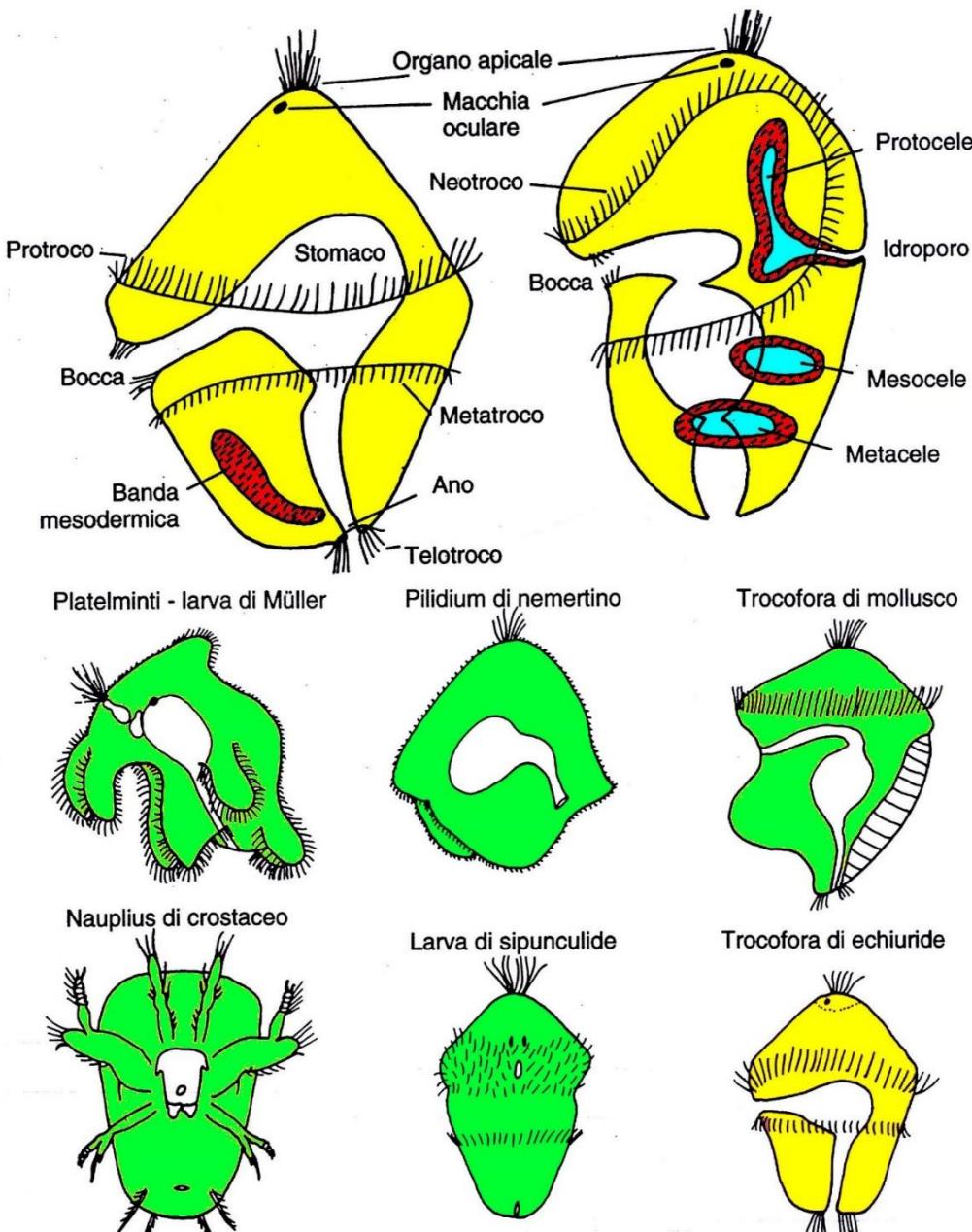


## F Deuterostomo generalizzato

Inversione dell'asse dorsoventrale nei cordati. Si confrontino l'enteropneusto *Balanoglossus auranticus* (**A**) e il cefalocordato *Branchiostoma virginiae* (**B**), rappresentato rovesciato. Si confrontino anche le diverse corrispondenze nell'espressione di vari geni e proteine in un artropode (**C**) e in un cordato (**D**), rappresentato ancora rovesciato. Le biomolecole espresse ventralmente nell'artropode sono espresse dorsalmente nel cefalocordato e viceversa. I cordati (**F**), più che i deuterostomi, risulterebbero quindi invertiti rispetto ai non cordati (**E**).



# Trocofora e diplofura



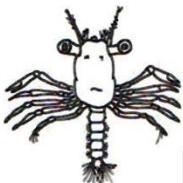
La **trocofora (A)** viene considerata la larva caratteristica dei **protostomi**, mentre la **diplofura (B)** è considerata la larva ancestrale dei **deuterostomi**. In realtà una vera trocofora la troviamo solo negli anellidi policheti e negli echiuridi, che molti considerano policheti, mentre la diplofura assomiglia alla auricolaria degli echinodermi e alla tornaria degli emicordati. Le differenze principali tra i due modelli di larva sono: la trocofora presenta tre bande ciliate (**protroco, metatroco e telotroco**), la diplofura una sola, il **neotroco**; la trocofora è compatta, la diplofura presenta 3 coppie di vescicole celomatiche; l'**organo apicale** della trocofora ha un rapporto molto stretto con il cervello dell'adulto, quello della diplofura non ha nessun rapporto con il cervello adulto.



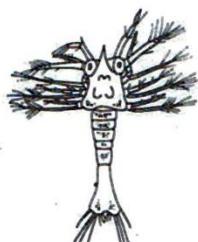
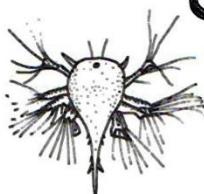
# Significato della larva

habitat marini

fase di dispersione



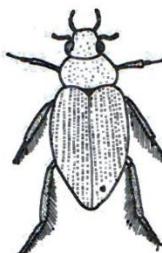
larve



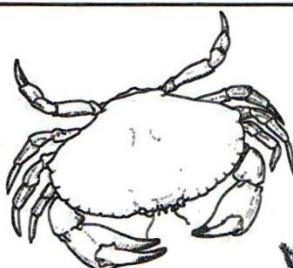
habitat di acqua dolce



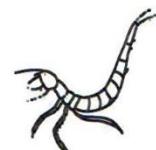
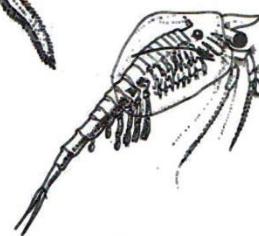
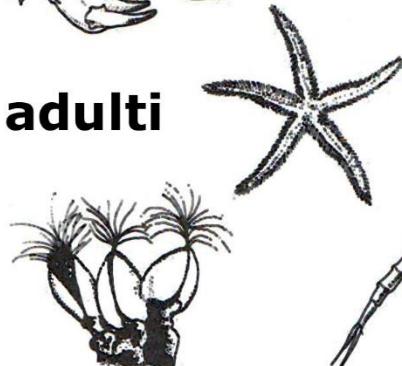
adulti



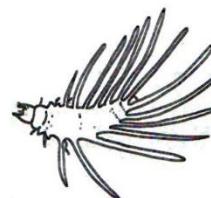
principale fase di alimentazione e accrescimento



adulti



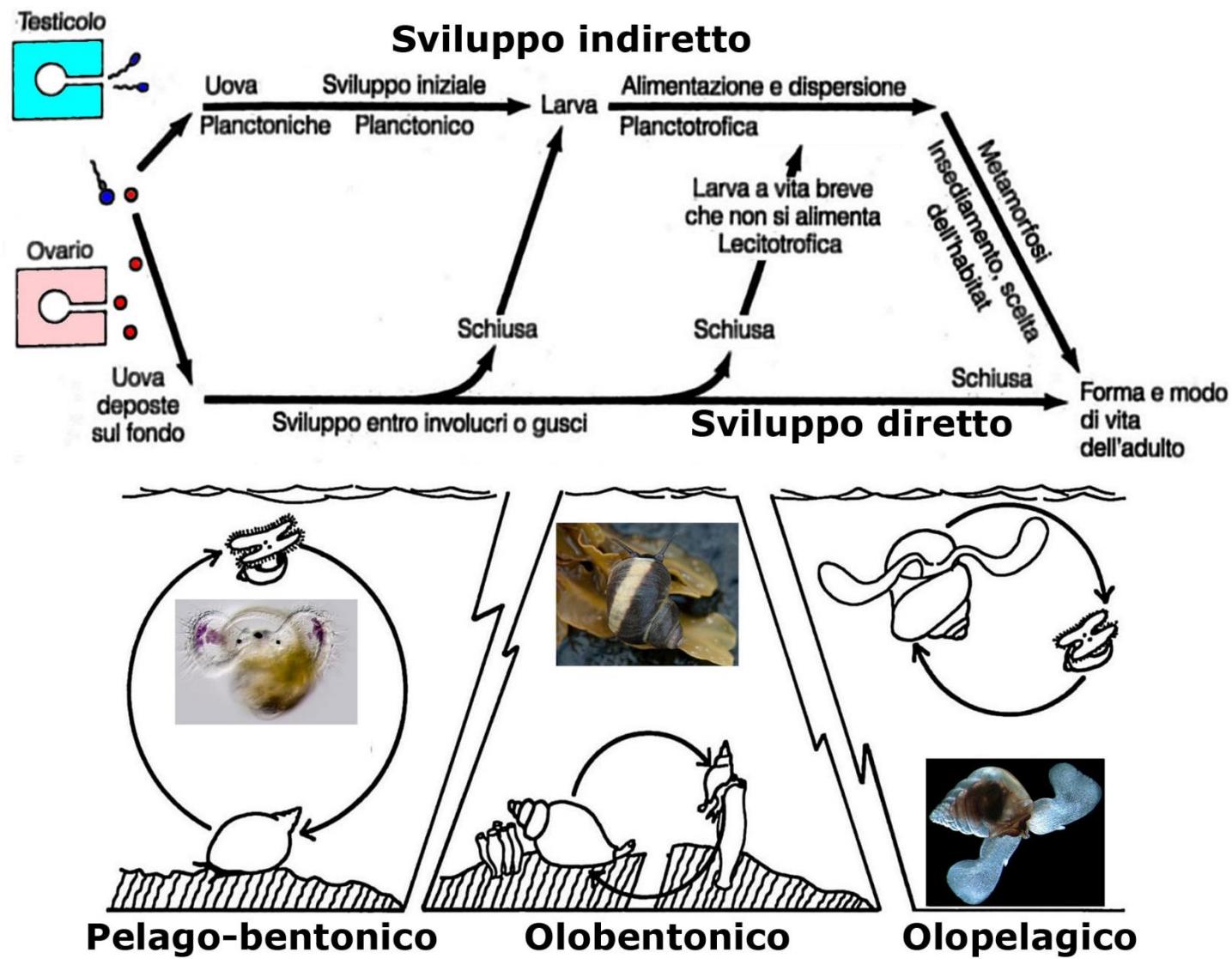
larve



Una **larva** è piccola e quindi presenta esigenze meccaniche e fisiologiche molto diverse dall'**adulto**. Questo spiega le profonde differenze tra la larva e l'adulto e la necessità di una **metamorfosi**. Spesso adoperano ciglia per la locomozione e, anche nei taxa regolatori, le larve sono conformi. Per questo negli ambienti di acqua dolce con acque correnti mancano le larve ciliate (ma anche il plancton) e si trovano solo larve di insetti, molto più grandi e complesse, in grado di non farsi trascinare lontano e di osmoregolare. Le larve consentono una efficace **ripartizione delle risorse** con l'adulto. Le piccole larve ciliate marine in genere consentono la dispersione di specie i cui adulti sono poco mobili, mentre le grandi larve non ciliate terrestri hanno una funzione trofica per adulti mobili, e a vita breve.



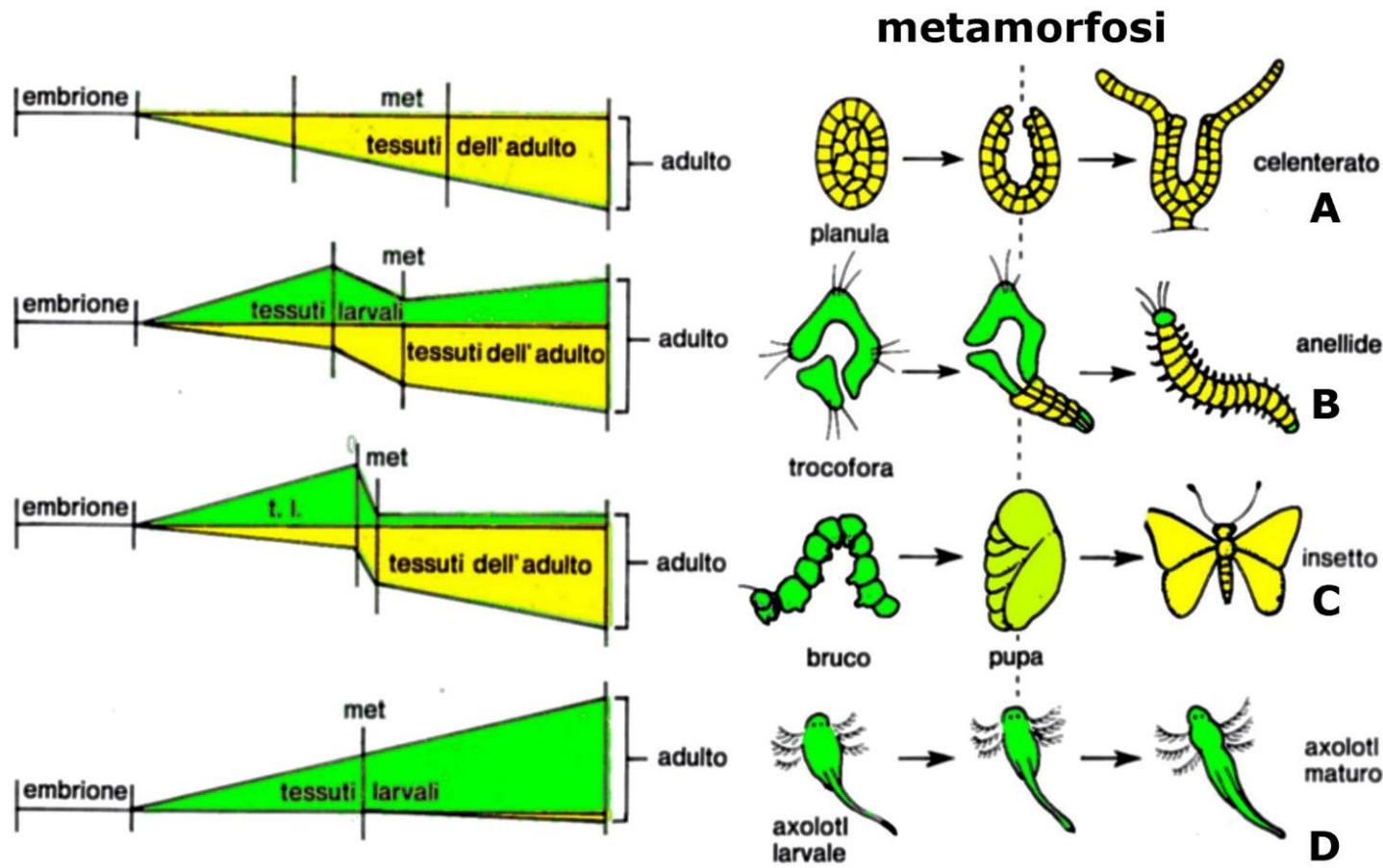
# Modelli di sviluppo



Nello schema in alto vengono mostrati diversi tipi di **sviluppo indiretto** e lo **sviluppo diretto**. In ambiente marino il ciclo vitale più comune è quello **pelago-bentonico** che presenta una larva pelagica e un adulto bentonico. Nel ciclo **olobentonico**, caratteristico di ambienti profondi o ostili, si perde lo stadio larvale pelagico. Esempi sono *Asterina gibbosa*, *Asterina mulleri* e *Littorina obtusata*. Infine nel **ciclo olopelagico**, caratteristico della provincia oceanica, anche l'adulto è pelagico come in *Tomopteris helgolandica*. Le larve ciliate sono pelagiche anche per motivi trofici, perché in superficie trovano, a seconda delle stagioni, più cibo di piccole dimensioni. In molti taxa possiamo trovare tutti e 3 gli schemi. Le immagini rappresentano 3 specie di gasteropodi, da sinistra a destra *Littorina littorea*, *Littorina saxatilis* e *Limacina retroversa*.

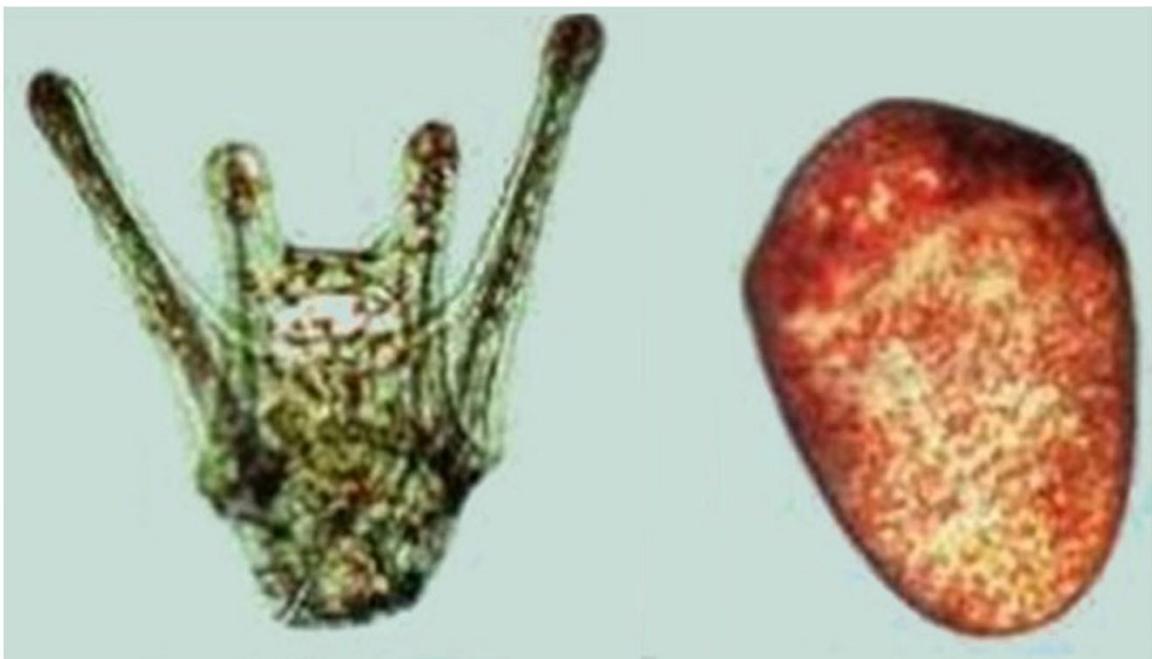
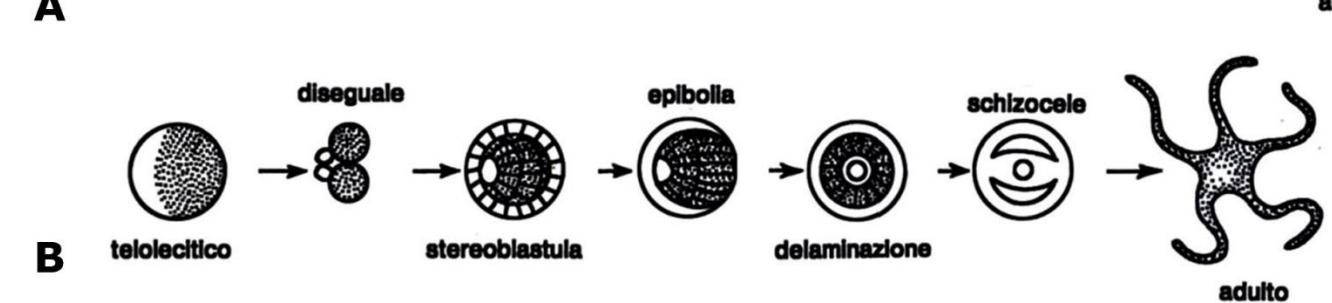
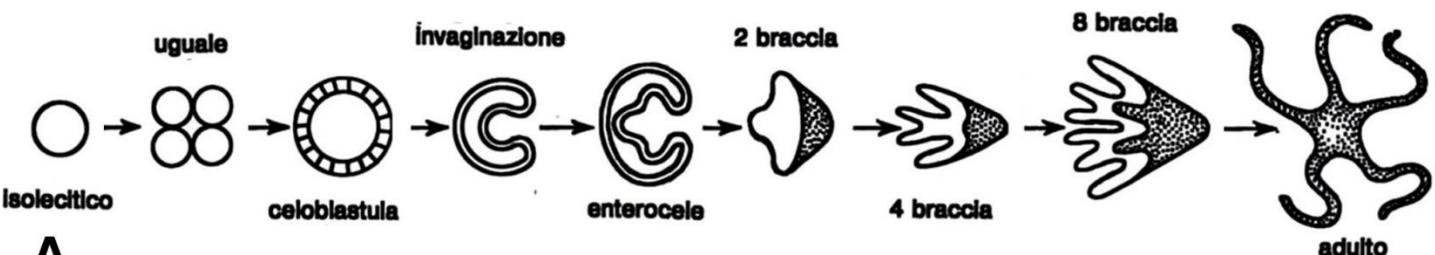


# Metamorfosi



A sinistra sono rappresentati in maniera schematica le quantità relative di **tessuti larvali transitori** (in giallo) e di **tessuti prospettici dell'adulto** (in verde). **(A)** Se i tessuti della larva costituiranno una importante parte dell'adulto la **metamorfosi** sarà graduale e poco evidente (cnidari). **(B)** Se la larva è costituita essenzialmente da tessuti larvali e da pochi futuri tessuti adulti la metamorfosi sarà meno graduale e mentre i tessuti larvali verranno riassorbiti quelli dell'adulto prolifereranno (policheti). **(C)** Se la larva è costituita quasi esclusivamente da tessuti larvali, mentre i futuri tessuti dell'adulto sono limitati a piccoli gruppi di cellule silenti (dischi imaginari) la metamorfosi sarà drastica (Insetti, echinodermi). **(D)** Se la larva manca di tessuti prospettici dell'adulto si avrà una larva permanente (forma neotenica) caratterizzata dallo sviluppo dell'apparato riproduttivo.

# Modalità di sviluppo



Anche in specie molto affini è possibile osservare modalità di sviluppo differenti. Nel caso delle ofiure (**A**) lo sviluppo a partire da uova povere di vitello mostra le caratteristiche tipiche dei deuterostomi e passa attraverso gli stadi larvali tipici del gruppo. (**B**) Lo sviluppo a partire da uova ricche di vitello comporta la perdita delle caratteristiche tipiche, per esempio l'assenza di stadi larvali. (**C**) Nel caso di due congeneri di riccio di mare *Heliocidaris tuberculata*, a sinistra, presenta il classico sviluppo indiretto attraverso uno stadio di pluteo, mentre *Heliocidaris erythrogramma*, a destra, presenta un caso di sviluppo con "salto della larva".