

Corso di Biologia cellulare

Lo sviluppo embrionale

***< Le cellule vanno incontro a differenziamento
progressivo >***

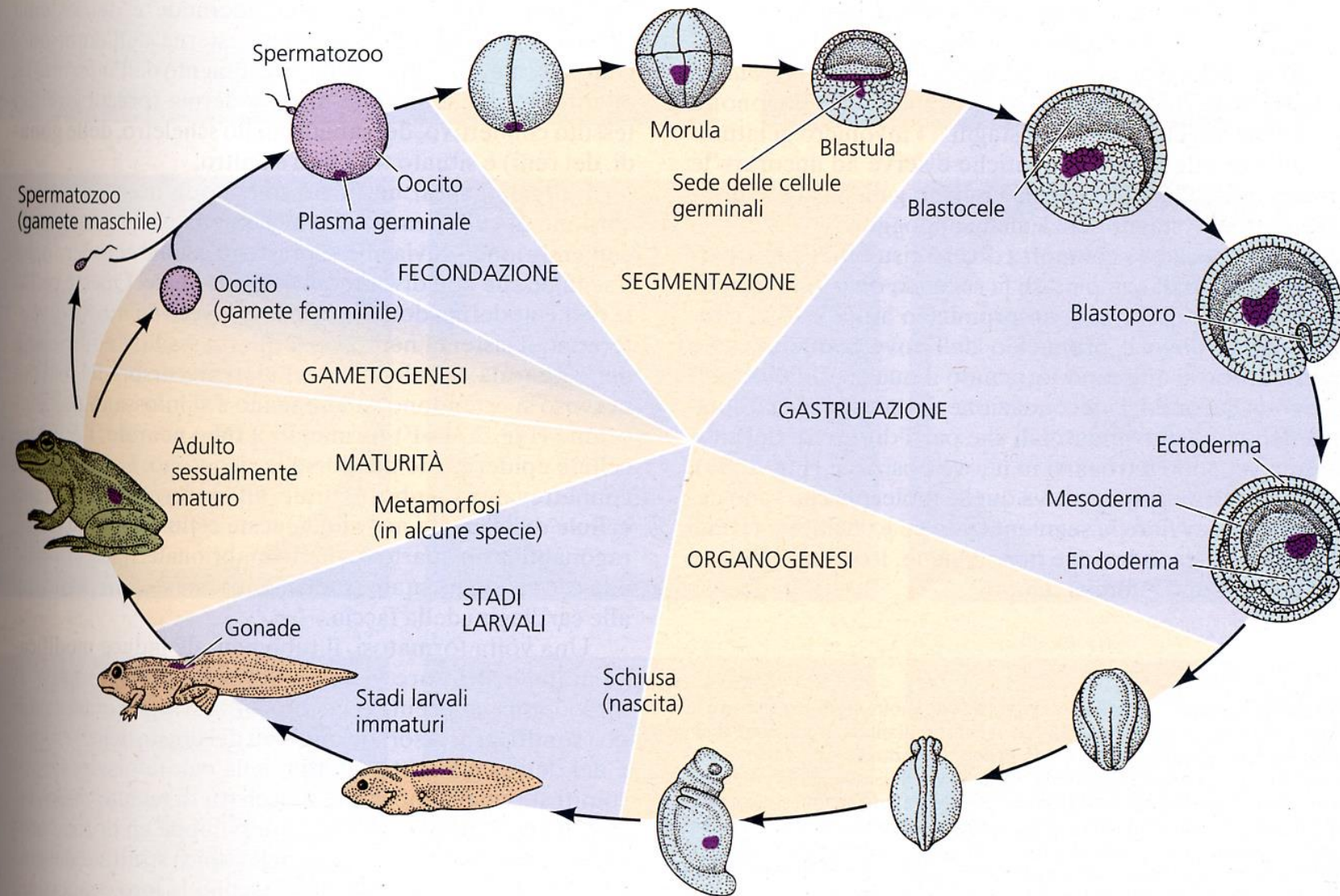


Figura 2.1
Ciclo vitale della rana leopardo, *Rana pipiens*.
Gli stadi compresi tra la fecondazione e la
schiusa (nascita) sono nell'insieme noti come
embriogenesi. La regione riservata alla pro-

duzione delle cellule germinali è indicata con
il colore violetto. La gametogenesi, che si
completa nell'adulto sessualmente maturo,
ha inizio in epoche diverse dello sviluppo, se-
condo la specie. (L'ampiezza dei settori varia-

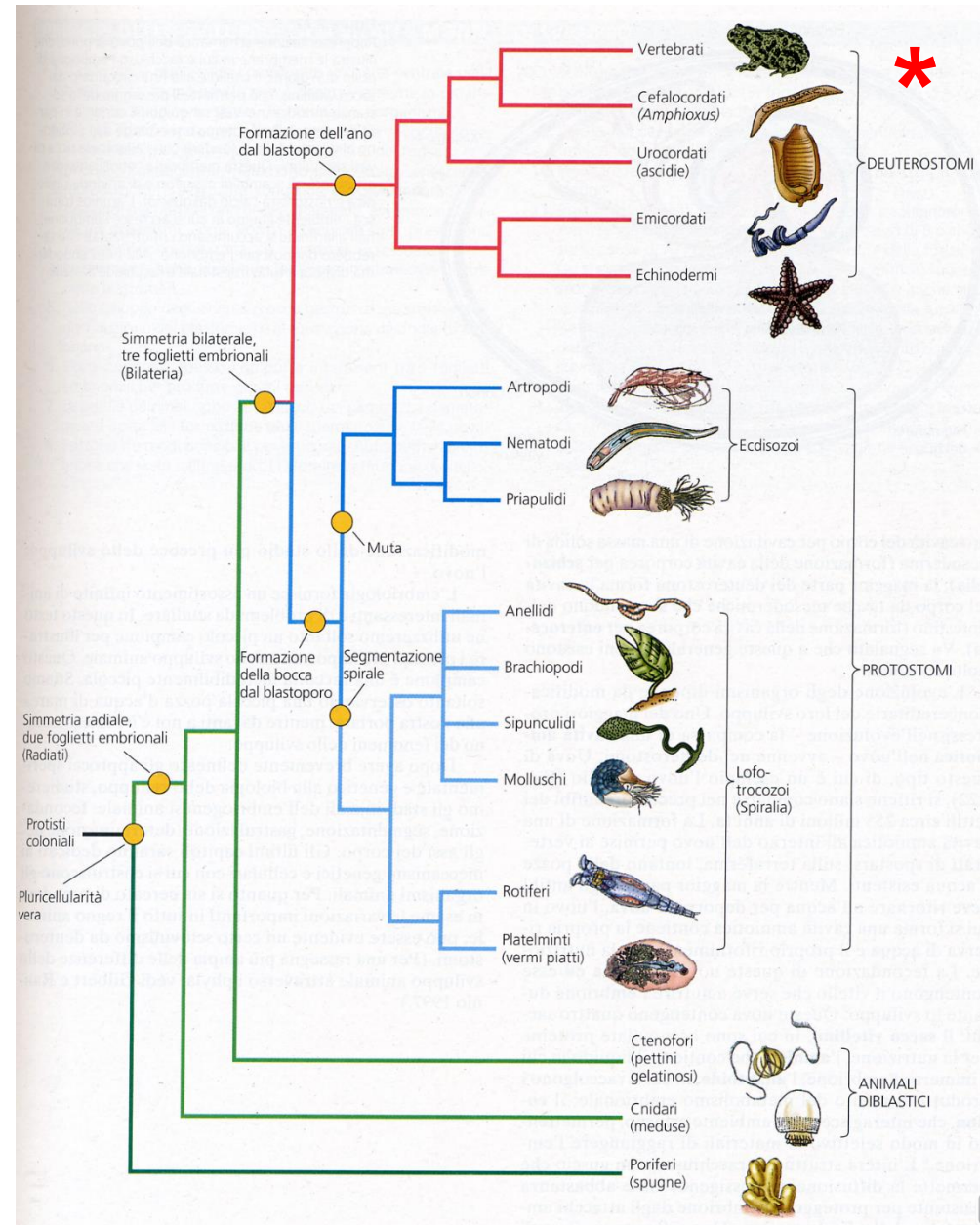
mente colorati di questa figura è arbitraria e
non corrisponde alla durata proporzionale di
ogni stadio nel ciclo vitale.)

EVOLUZIONE DEGLI ANIMALI ATTUALI

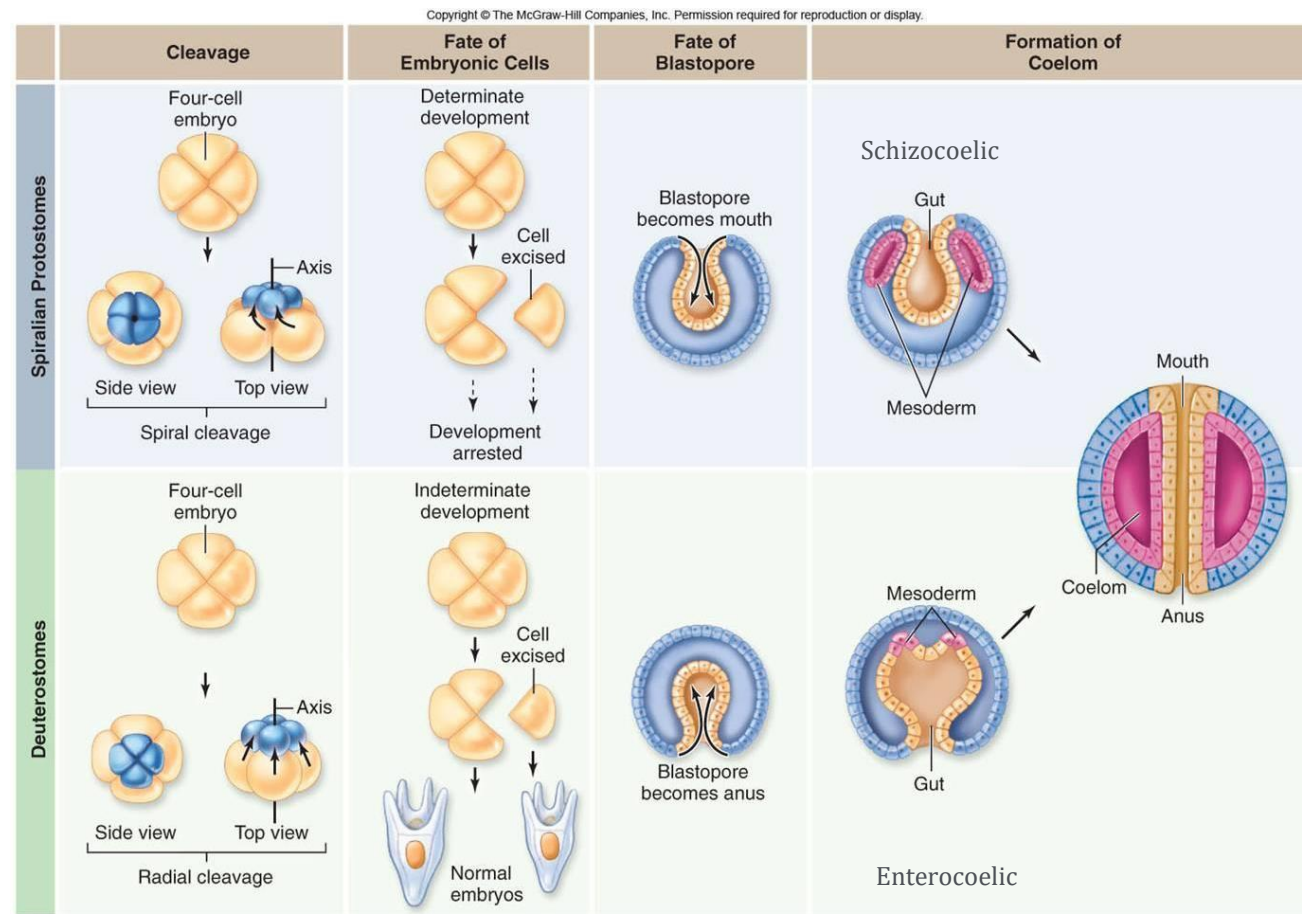
Questo modello di classificazione si basa su criteri embrionali, morfologici e molecolari.
Sono possibili altri modelli di rapporti evolutivi fra i *phyla*.
Il *phylum* (Haeckel, 1866) comprende tutte le specie che condividono lo stesso piano corporeo (*bauplan*).



L'attuale filogenesi molecolare indica negli Urocodati il *sister group* dei Vertebrati.



NEGLI ANIMALI TRIBLASTICI, E' MOLTO IMPORTANTE LA DIVERSIFICAZIONE DI PROTOSTOMI E DEUTEROSTOMI



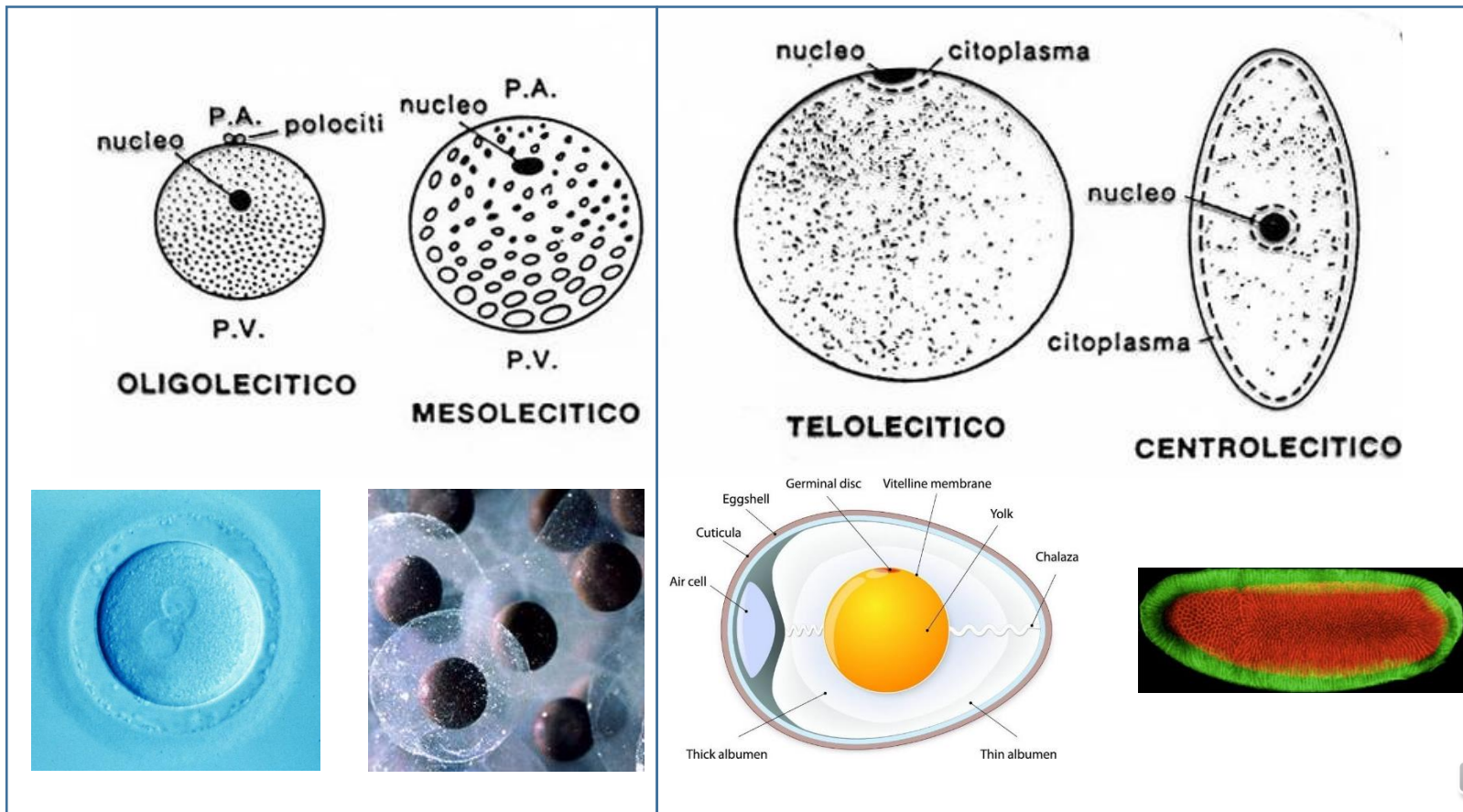
Sono indicate le principali differenze (segmentazione, specificazione, destino del blastoporo, formazione del celoma). Ci sono comunque eccezioni, che si sono evolute secondariamente in alcuni membri di ciascun gruppo. Mammiferi e uccelli, per esempio, non hanno una cavità corporea strettamente enterocelica.



DIFFERENTI TIPI DI SEGMENTAZIONE EMBRIONALE

Le caratteristiche della segmentazione sono dipendenti da:

- Abbondanza relativa di tuorlo nelle uova (*micro-, meso- e macro-lecitiche*) che determina la segmentazione completa o incompleta dello zigote;



SEGMENTAZIONE PARZIALE (*mero-blastica*)

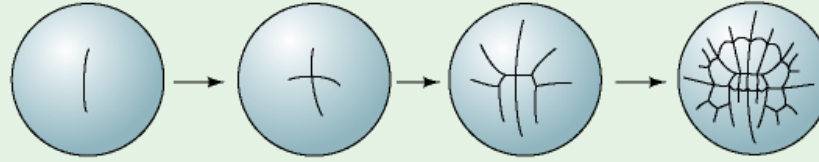
in uova con tuorlo abbondante (*macro-lecitiche*)

II. SEGMENTAZIONE MEROBLASTICA (PARZIALE)

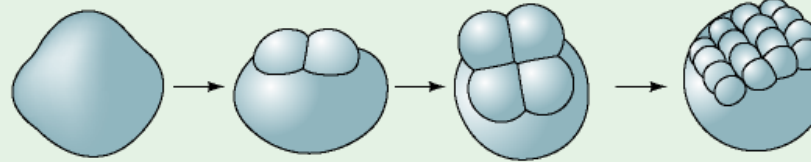
A. Uova telolecitiche

(vitello abbondante che occupa quasi tutta la cellula)

1. Segmentazione bilaterale
Molluschi cefalopodi



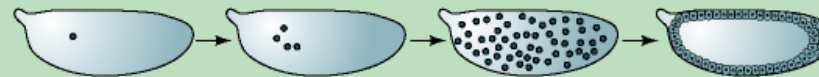
2. Segmentazione discoidale
Pesci, rettili, uccelli



B. Uova centrolecitiche

(vitello al centro dell'uovo)

Segmentazione superficiale
Maggior parte degli insetti



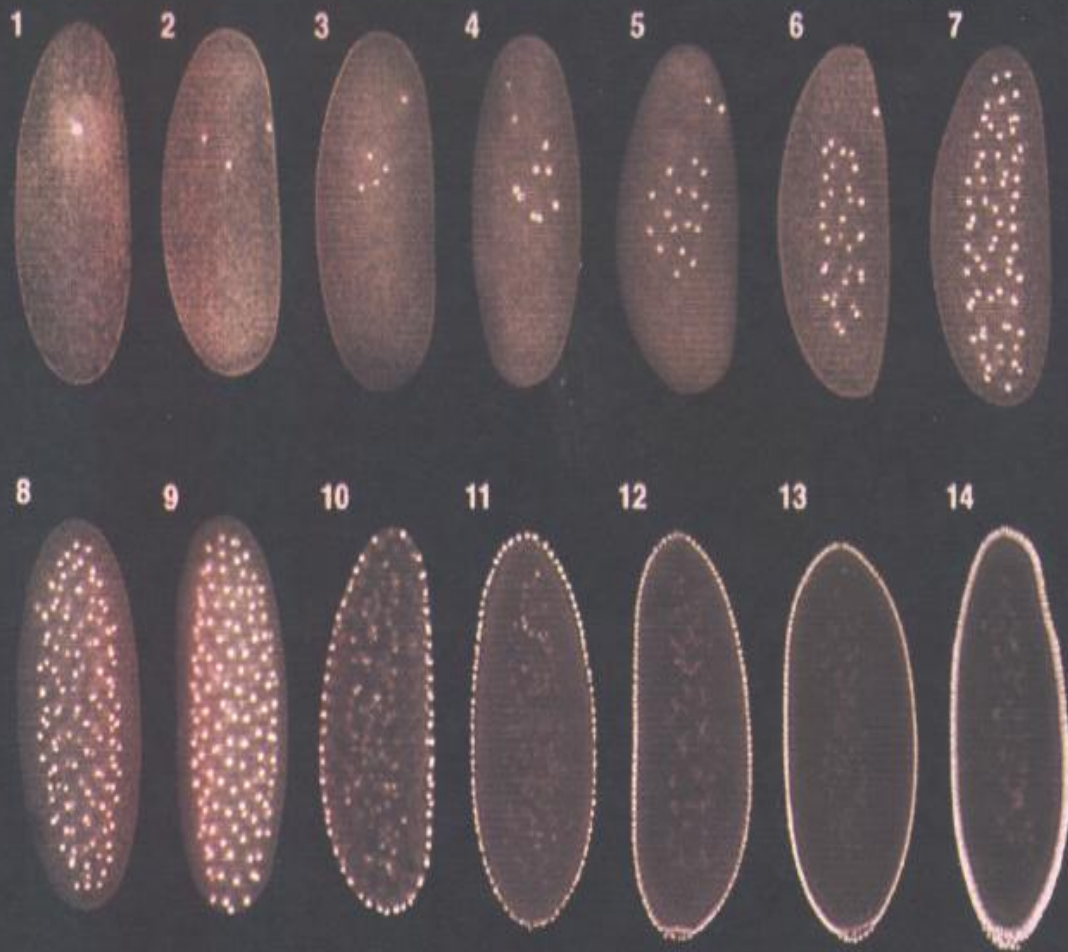
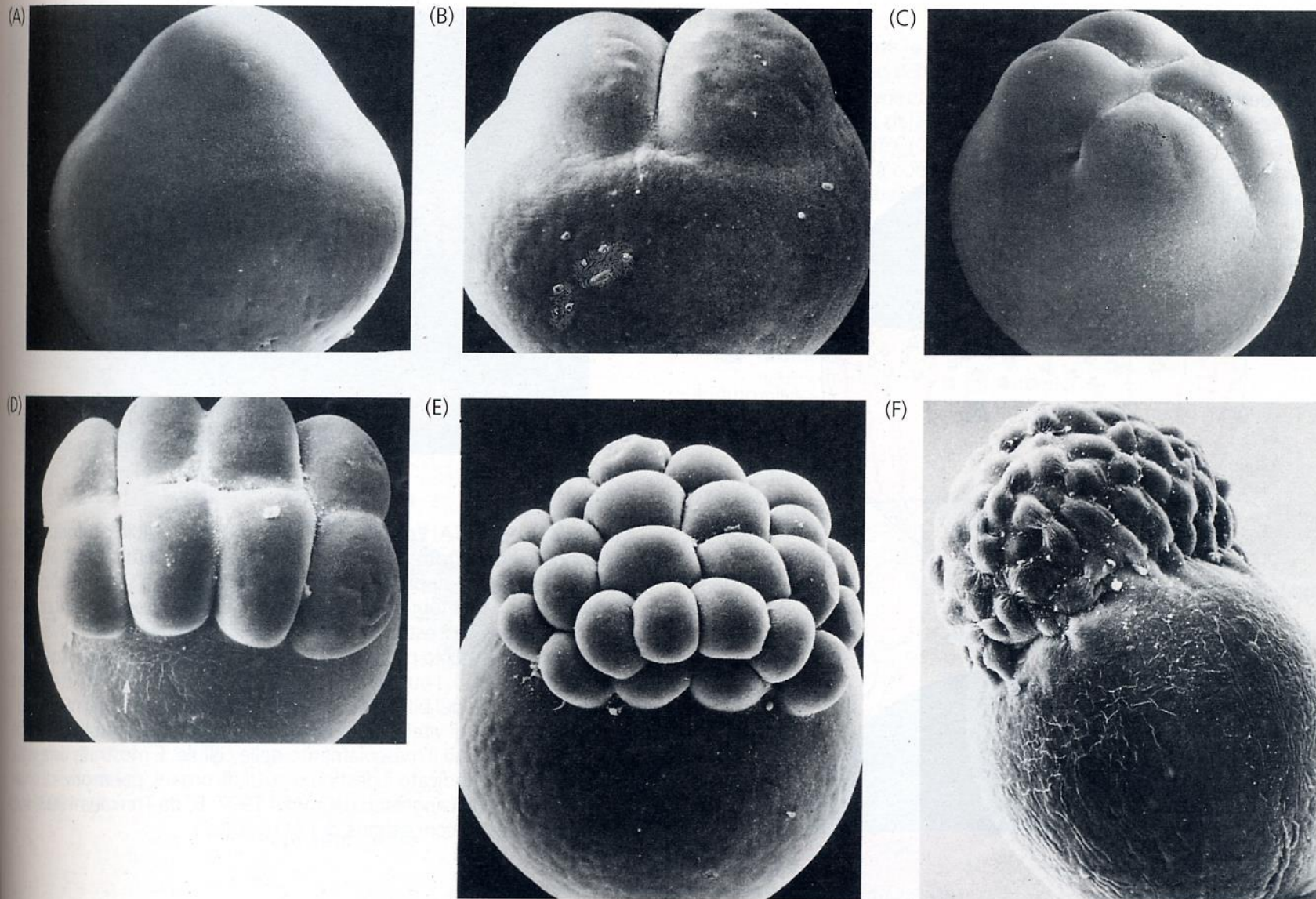


Figura 9.1

Immagini al microscopio confocale, dopo colorazione della cromatina, che illustrano la segmentazione superficiale in un embrione di *Drosophila*. Le prime divisioni nucleari avvengono al centro. I numeri indicano il ciclo di divisione cellulare. Al ciclo 10 (stadio a 512 nuclei, 2 ore dopo la fecondazione), nella parte posteriore si formano le cellule polari, e i nuclei con le loro isole di citoplasma (energidi) migrano alla periferia della cellula. Si forma così il blastoderma sinciziale. Dopo il ciclo 13, la membrana dell'oocito si approfonda tra i nuclei a costituire il blastoderma cellulare. (Fotografie per gentile concessione di W. Baker e G. Schubiger.)

a) Segmentazione *superficiale* (es. Insetti)



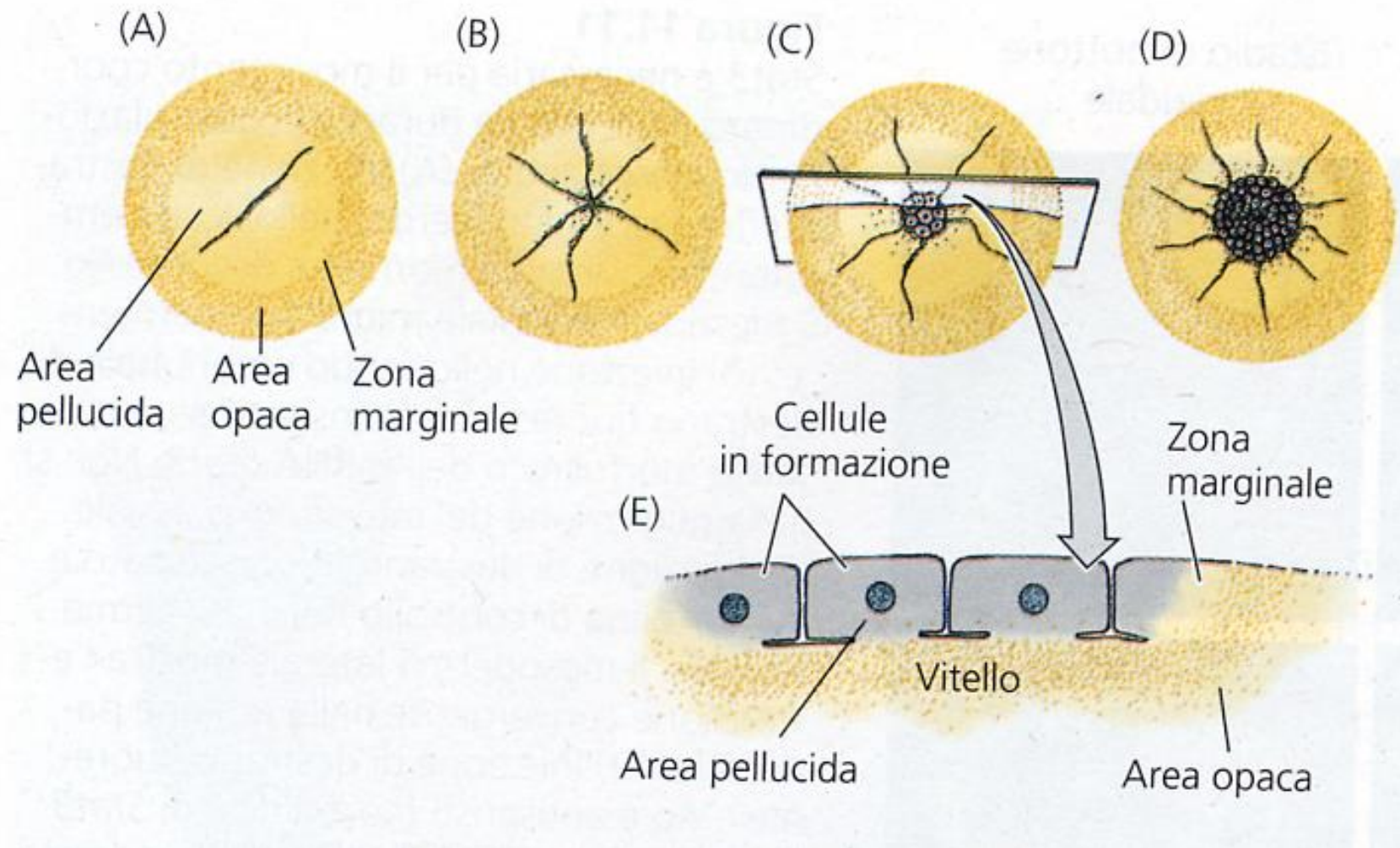
b1)

Segmentazione *discoidale* (es. Pesci)

Figura 11.4
Segmentazione meroblastica discoidale nell'uovo di pesce zebra. (A) Embrione allo stadio di una cellula. La sporgenza globosa in cima al citoplasma è il blastodisco. (B) Em-

brione allo stadio di due cellule. (C) Embrione allo stadio di 4 cellule. (D) Embrione allo stadio di 8 cellule, nel quale si sono formate due file di 4 cellule ciascuna. (E) Embrione allo stadio di 32 cellule. (F) Embrione allo

stadio di 64 cellule, in cui si può osservare il blastodisco sopra alla cellula del vitello. (Da Beams e Kessel 1976; fotografie per gentile concessione degli autori.)



b2)
Segmentazione
discoidale
(es. Sauropsidi)

Figura 11.12

Segmentazione meroblastica discoidale dell'uovo di pollo. (A-D) Quattro stadi visti dal polo animale (il futuro lato dorsale dell'embrione). (E) Embrione all'inizio della segmentazione, visto di lato. (Da Bellairs et al. 1978.)

Le caratteristiche della segmentazione sono dipendenti da:

- Fattori citoplasmatici (presenti nell'oocita) che governano la formazione dei fusi mitotici, portando, anche in presenza di tuorlo ridotto o omogeneamente distribuito, alla realizzazione di differenti forme di simmetria:
- *spirale* (molti protostomi = *Spiralia*),
- *bilaterale* (Molluschi Cefalopodi e Urocordati),
- *radiale* (Echinodermi, Anfiosso),
- *rotazionale* (Mammiferi, Nematodi).

SEGMENTAZIONE TOTALE (*olo-blastica*)

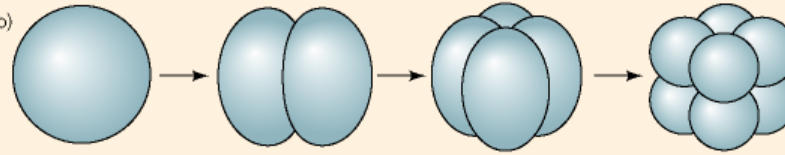
in uova con poco tuorlo (*micro-lecitiche*) o
con tuorlo a distribuzione omogenea (*iso-lecitiche*)

I. SEGMENTAZIONE OLOBLASTICA (TOTALE)

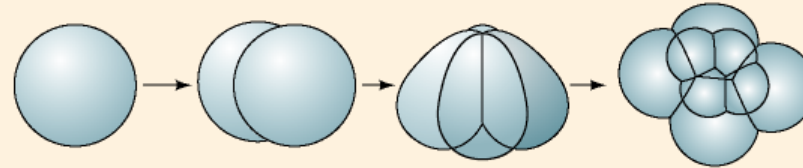
A. Uova isolecitiche

(Vitello scarso, uniformemente distribuito)

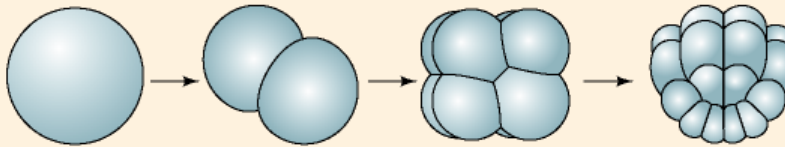
1. Segmentazione radiale
Echinodermi, anfiosso



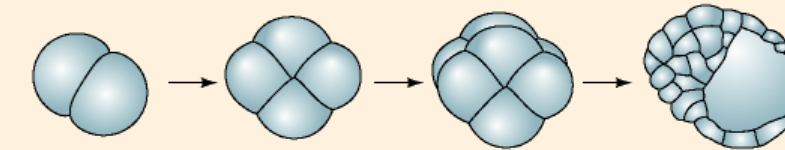
2. Segmentazione spirale
Anellidi, molluschi,
platelminti



3. Segmentazione bilaterale
Tunicati



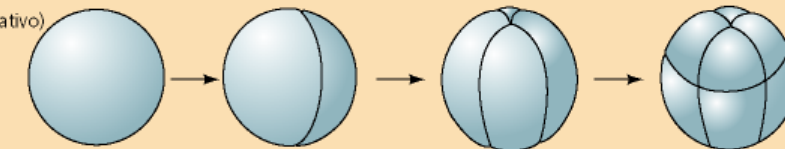
4. Segmentazione rotazionale
Mammiferi, nematodi



B. Uova mesolecitiche

(quantità modesta di vitello al polo vegetativo)

- Segmentazione radiale ineguale
Anfibi



a) Segmentazione *spirale* (es. Molluschi)

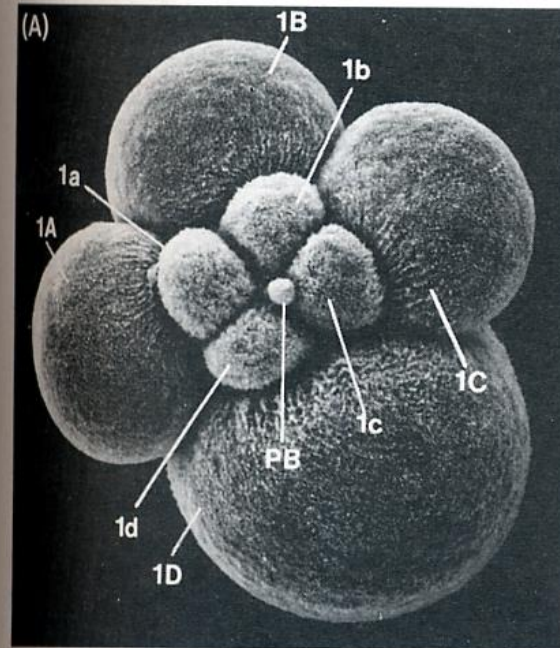
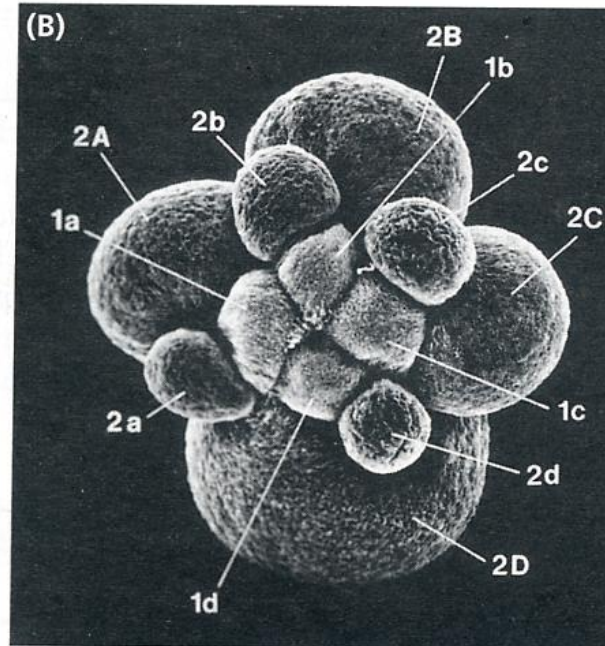
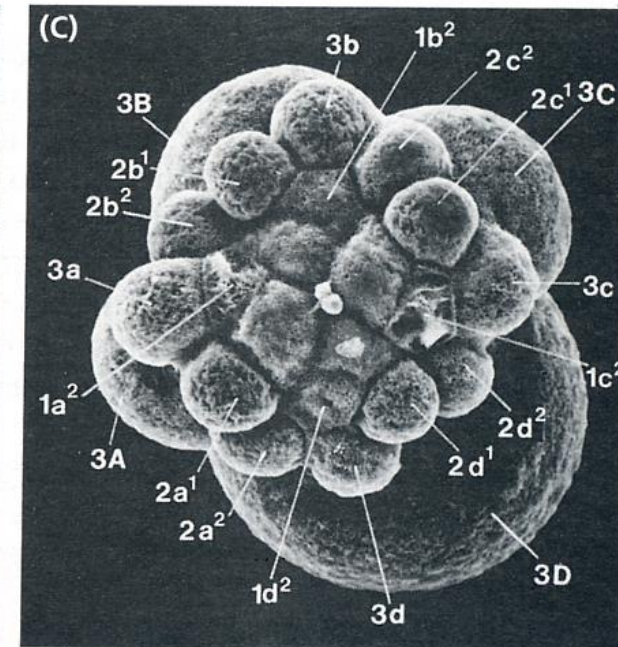


Figura 8.26

Segmentazione spirale della chiocciola *Ilyanassa*. Il blastomero D è più grande degli altri, consentendo il riconoscimento di ogni cellula. La



segmentazione è destrorsa. (A) Stadio a 8 blastomeri. PB, globulo polare. (B) A metà della quarta divisione (embrione a 12 blastomeri) i macromeri si sono già divisi in cellule grandi e



piccole orientate in modo spirale; le cellule 1a-d non si sono ancora divise. (C) Embrione a 32 blastomeri. (Da Craig e Morrill 1986; fotografie per gentile concessione degli autori.)

b) Segmentazione *radiale* (es. Echinodermi)

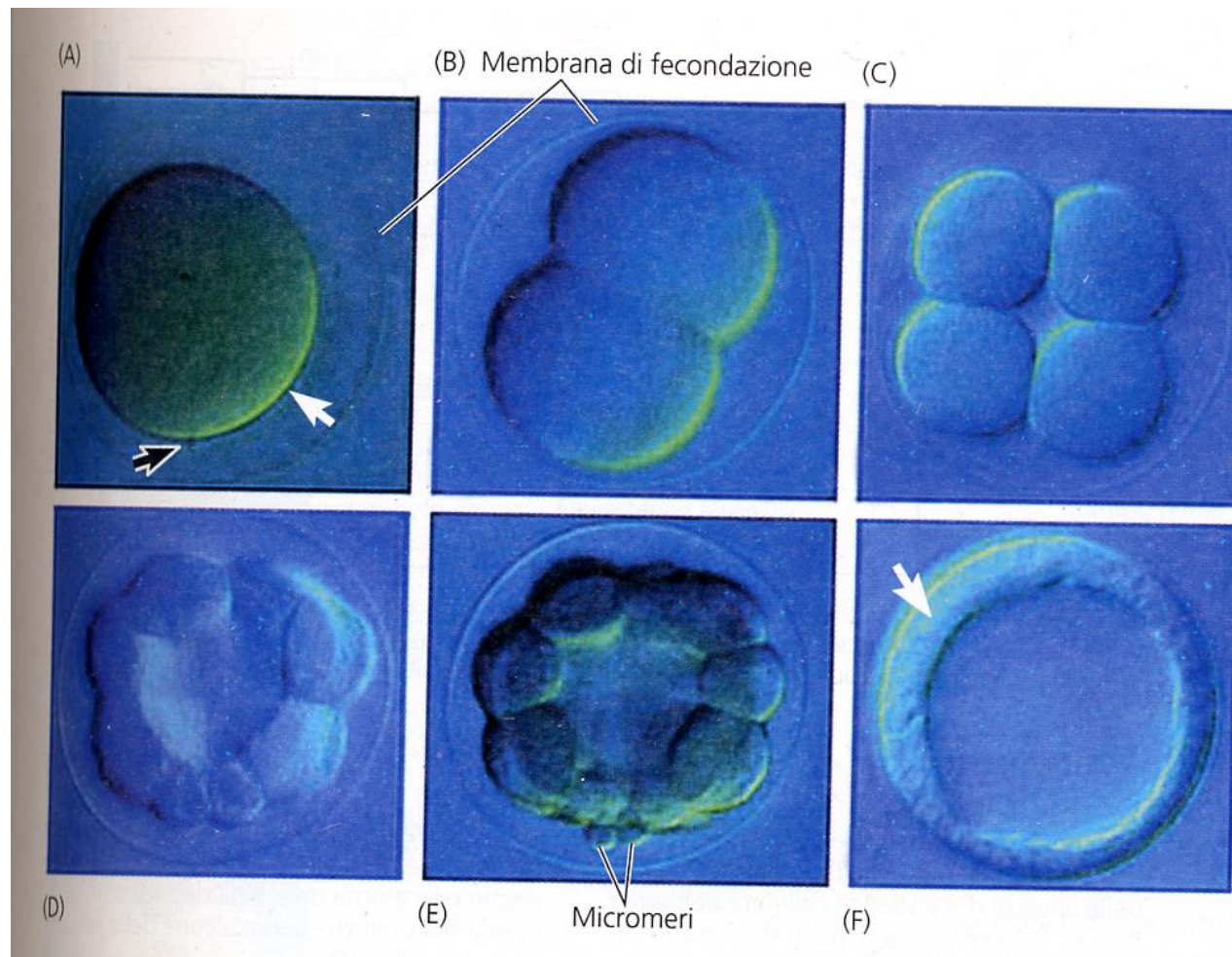


Figura 8.8

Microfotografie della segmentazione in embrioni viventi del riccio di mare *Lytechinus variegatus*, visti di lato. (A) Embrione allo stadio di una cellula (zigote). Il punto di ingresso dello spermatozoo è indicato da una freccia nera, mentre una freccia bianca indica il polo vegetativo. È chiaramente visibile la membrana di fecondazione che circonda l'embrione. (B) Stadio a 2 blastomeri. (C) Stadio a 8 blastomeri. (D) Stadio a 16 blastomeri. (E) Stadio a 32 blastomeri. Al polo vegetativo si sono formati i micromeri. (F) La blastula non è più racchiusa dalla membrana di fecondazione. La futura piastra vegetativa (freccia) comincia a ispessirsi. (Fotografie per gentile concessione di J. Hardin.)

c) Segmentazione *bilaterale* (es. Tunicati)

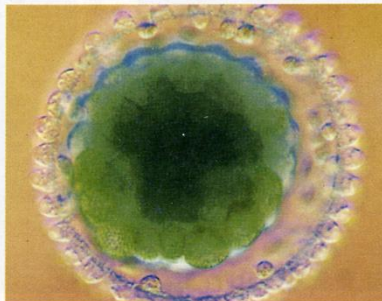
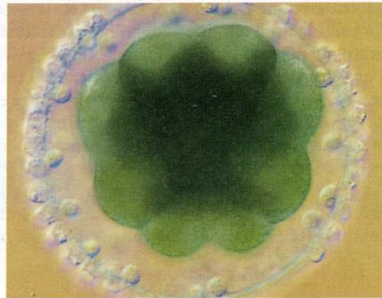
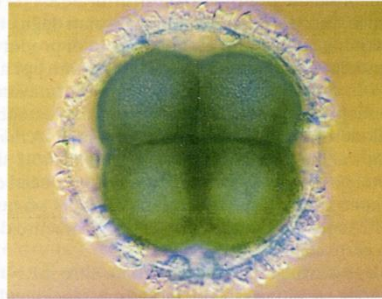
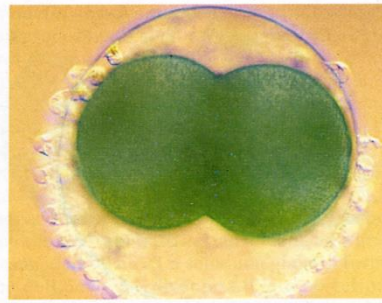


Figura 8.38

Segregazione del citoplasma nell'uovo di *Styela partita*. La semiluna gialla, inizialmente visibile nel polo vegetativo, viene segregata nella coppia di blastomeri B4.1 e di qui nelle cellule muscolari. (Fotografie per gentile concessione di J.R. Whittaker.)

d) Segmentazione *rotazionale* (es. Mammiferi)

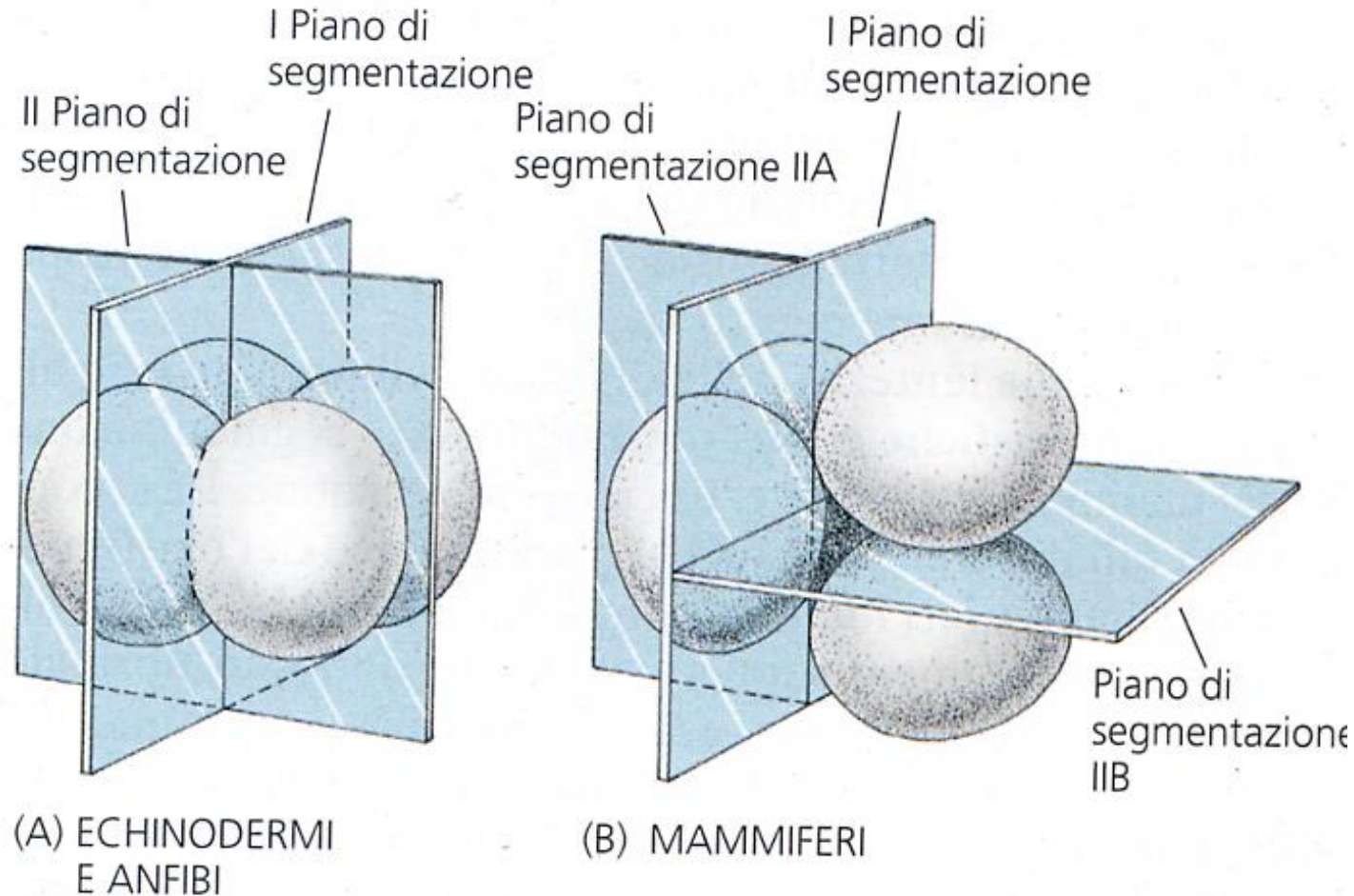
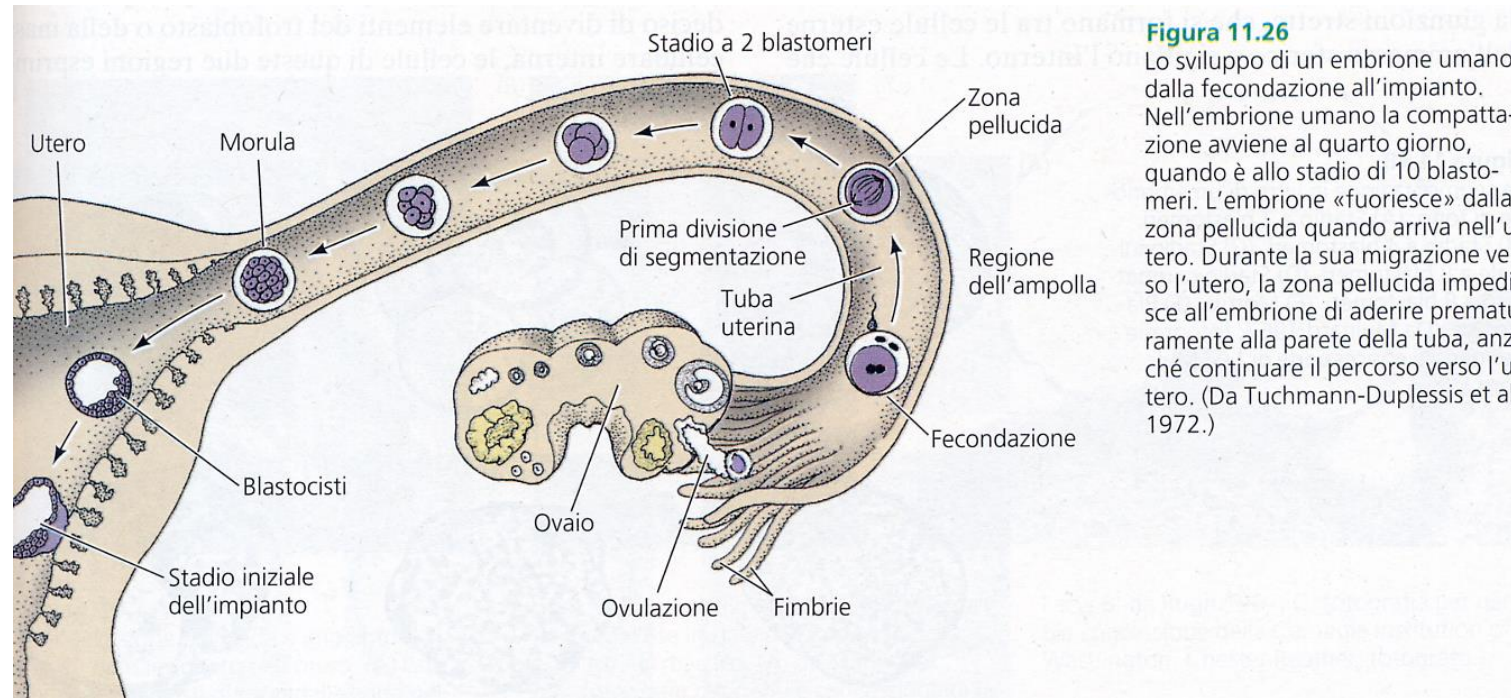


Figura 11.27

Confronto tra le fasi iniziali della segmentazione (A) negli echinodermi e negli anfibi (segmentazione radiale) e (B) nei mammiferi (segmentazione rotazionale). Anche i nematodi hanno una forma rotazionale di segmentazione, ma non formano la struttura della blastocisti caratteristica dei mammiferi. (Da Gulyas 1975.)

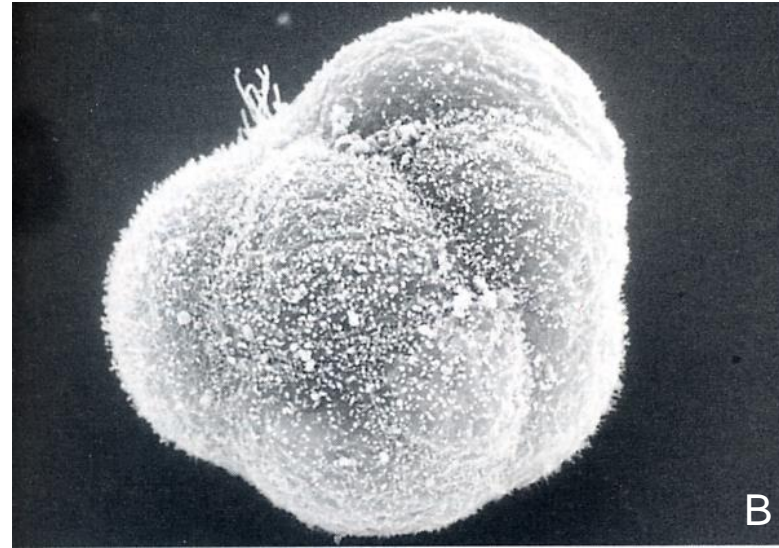
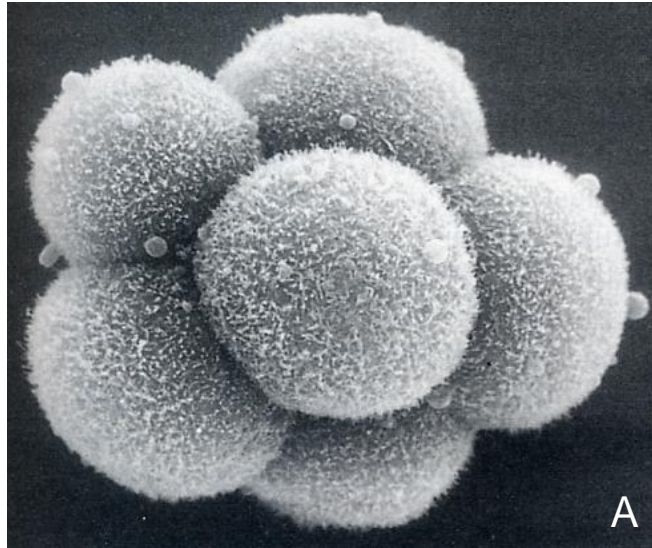
I blastomeri dei mammiferi (es. *Homo sapiens*) si dividono lentamente (12-24 h per ciascuna divisione), non sincronizzati



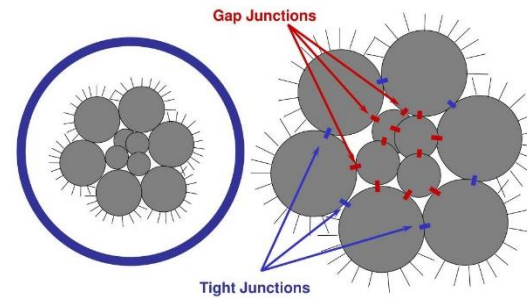
L'impianto della blastocisti (circa 180 cellule) nell'utero inizia 6-7 giorni dopo il concepimento



Immagini SEM di embrioni di topo allo stadio di 8 blastomeri: (A) non compattato; (B) compattato.



La compattazione di fatto definisce
2 *lineages* distinti:
cellule esterne e interne



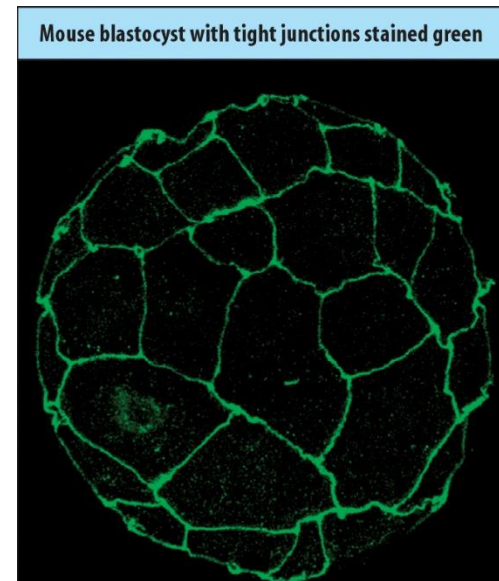
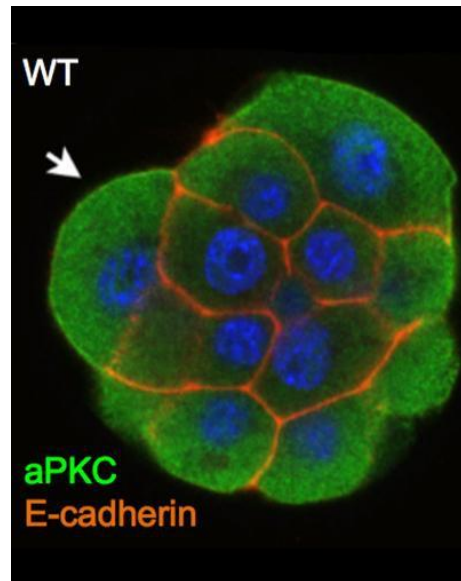
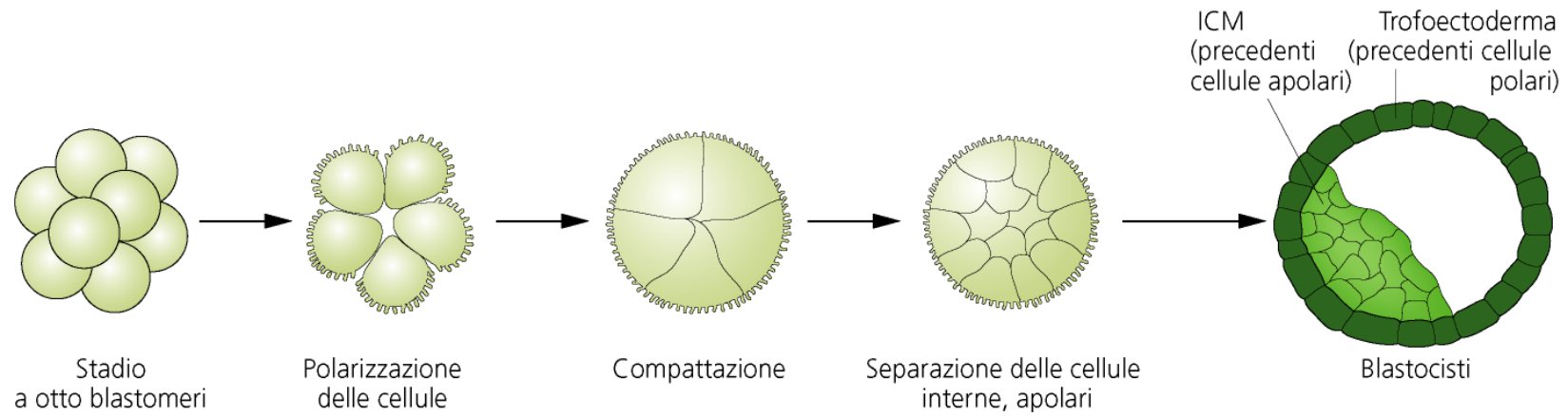
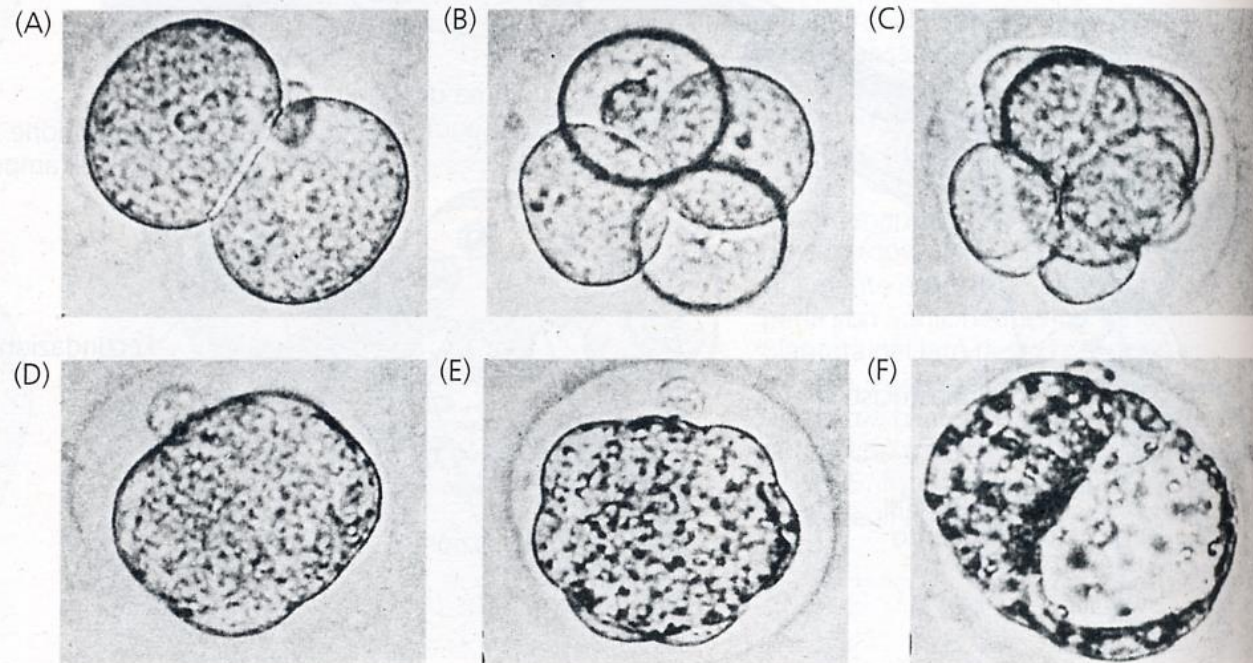


Figura 11.28

La segmentazione in vitro di un embrione di topo. (A) Stadio a 2 blastomeri. (B) Stadio a 4 blastomeri. (C) Stadio iniziale a 8 blastomeri. (D) Stadio compatto a 8 blastomeri. (E) Morula. (F) Blastocisti. (Da Mulnard 1967; fotografie per gentile concessione di J.G. Mulnard.)



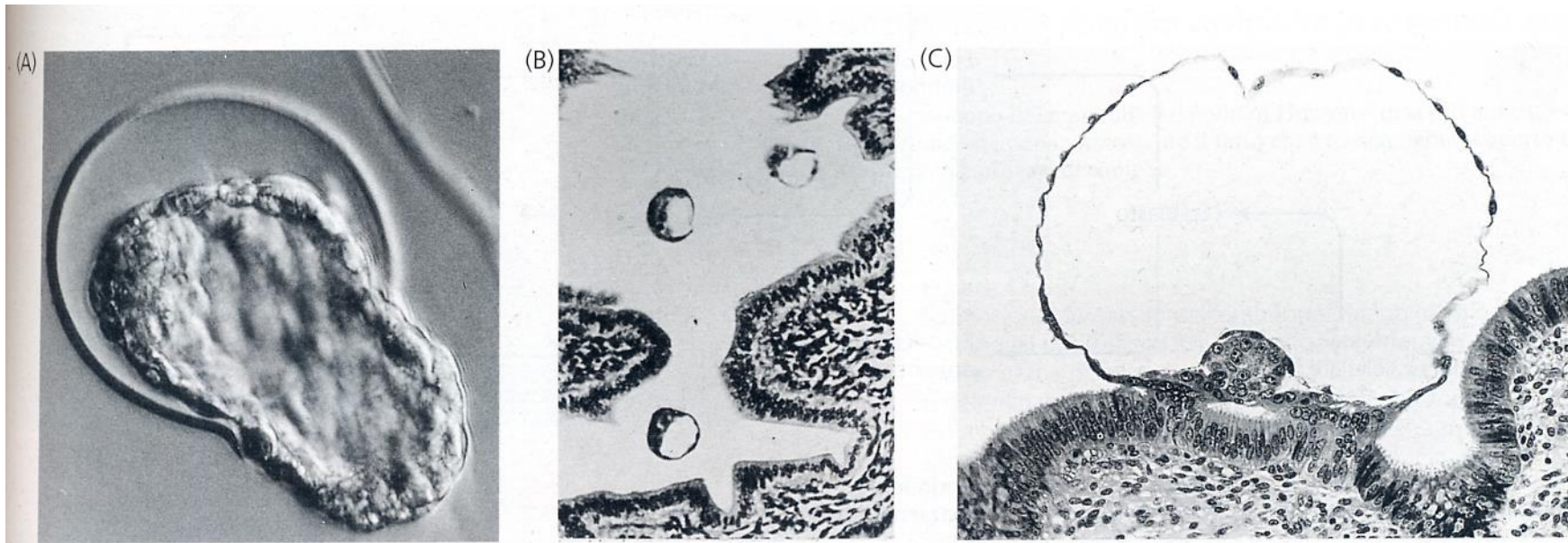


Figura 11.30

Schiusa della zona pellucida e impianto della blastocisti di mammifero nell'utero. (A) Estrusione della blastocisti di topo dalla zona pel-

lucida. (B) Blastocisti di topo che entrano nell'utero. (C) Fase iniziale dell'impianto della blastocisti nel macaco. (A, da Mark et al. 1985, fotografia per gentile concessione di E.

Lacy; B, da Rugh 1967; C, fotografia per gentile concessione della Carnegie Institution of Washington, Chester Reather, fotografo.)

Le cellule del trofoblasto secernono proteasi di membrana (es. tripsina) ed esprimono integrine che si legano a componenti della matrice extracellulare della mucosa uterina (es. collagene, fibronectina e laminina). La digestione della EM consente l'annidamento della blastocisti nella parete dell'utero.



SEGMENTAZIONE TOTALE DISEGUALE

in uova con tuorlo accumulato al
polo vegetativo (*meso-lecitiche*)

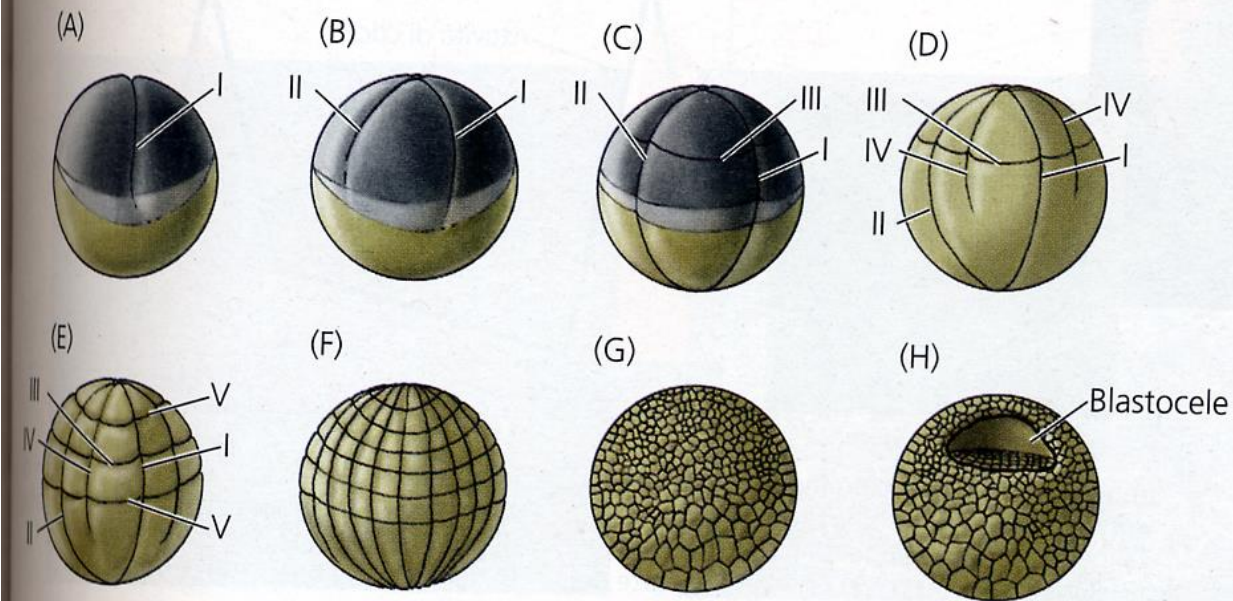


Figura 10.1

Segmentazione dell'uovo di rana. I solchi di segmentazione, indicati con cifre romane, sono numerati secondo l'ordine di comparsa. (A, B) Poiché nell'emisfero vegetativo il vitello ostacola la segmentazione, la seconda divisione inizia nella regione animale dell'uovo prima che il primo solco di segmentazione abbia terminato di dividere il citoplasma nell'emisfero vegetativo. (C) Il terzo piano di divisione è spostato verso il polo animale. (D-H) Alla fine l'emisfero vegetativo contiene blastomeri più grandi e in numero minore rispetto all'emisfero animale. H rappresenta una sezione trasversale dell'embrione allo stadio di blastula intermedia. (Da Carlson 1981.)

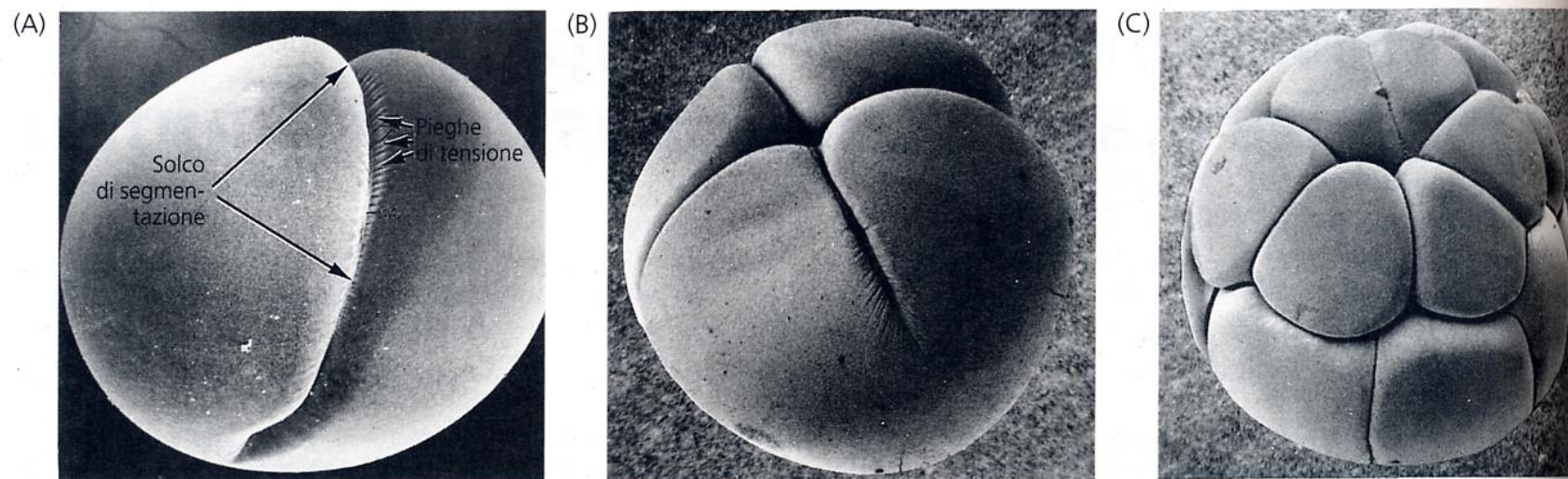


Figura 10.2

Immagini al microscopio elettronico a scansione della segmentazione dell'uovo di rana. (A) Prima divisione di segmentazione. (B) Se-

conda divisione (4 cellule). (C) Quarta divisione di segmentazione (16 cellule), che mostra la differenza di grandezza tra le cellule animali e quelle vegetative, comparsa alla terza

divisione. (A, da Beams e Kessel 1976, fotografia per gentile concessione degli autori; B e C, fotografie per gentile concessione di L. Biedler.)