

La biologia dello sviluppo

La maggior parte della Biologia studia la struttura e il funzionamento dell'organismo adulto. La Biologia dello sviluppo studia gli stadi transitori che conducono all'organismo adulto. E' la scienza del divenire e, mentre una macchina non è richiesta di funzionare finchè non è costruita, un organismo vivente deve funzionare mentre si sta costruendo: respirare prima di avere i polmoni, digerire prima di avere un intestino, costruire uno scheletro quando ancora è molle, formare ordinatamente schiere di neuroni prima di sapere come pensare...

WWW.FISIOKINESITERAPIA.BIZ

Le domande dell'Embriologia

- Sull'accrescimento:** come fanno le cellule a sapere quando devono smettere di dividersi?
- Sul differenziamento:** come fanno a diventare diverse cellule che hanno, salvo qualche eccezione, lo stesso set di geni?
- Sulla morfogenesi:** le cellule differenziate non sono distribuite a caso, ma si organizzano in strutture ordinate (tessuti ed organi), come possono le cellule sapere come disporsi per determinare una certa forma dell'organismo?
- Sulla riproduzione:** come vengono separate le cellule specializzate (uovo e spermatozoo) per formare un nuovo organismo da una generazione all'altra e quali istruzioni nel nucleo e nel citoplasma permettono loro di funzionare in questo modo?

PERCHE' LO STUDENTE DI MEDICINA deve studiare l'EMBRIOLOGIA

Perché non solo è il presupposto di base per la conoscenza delle strutture (Istologia e Anatomia) e delle funzioni (Fisiologia) che verranno studiate successivamente, ma anche perché permette di comprendere in modo unitario la patogenesi delle malformazioni congenite, nonché la patologia dei diversi organi e apparati.

L'Embriologia può essere affrontata con un criterio **descrittivo** (come si verifica lo sviluppo) e **sperimentale** (cioè **perché** avvengono certi fenomeni) .

L'Embriologia descrittiva riguarderà lo sviluppo dell'Uomo. Tuttavia saranno fatti cenni di Embriologia Comparata.

Perché quando si studiano e si confrontano le modalità dello sviluppo in diverse specie animali si ritrovano sorprendenti analogie, almeno per quel che riguarda i processi fondamentali, analogie che hanno portato a ritenere che l'*ontogenesi* ricapitola la *filogenesi* . Per questo è importante che chi si accinge allo studio dell'Embriologia umana conosca, almeno per grandi linee, le fasi fondamentali dello sviluppo di alcuni animali del phylum dei CORDATI. Tale conoscenza aiuta grandemente a comprendere il significato dei meccanismi che stanno alla base dell'ONTOGENESI umana e delle sue alterazioni.

Inoltre gli embrioni di alcune classi di Vertebrati sono stati ampiamente utilizzati per studi di Embriologia sperimentale e rappresentano modelli esemplificativi per lo sviluppo dell'uomo.

Embriologia

REGNO ANIMALE

REGNO VEGETALE

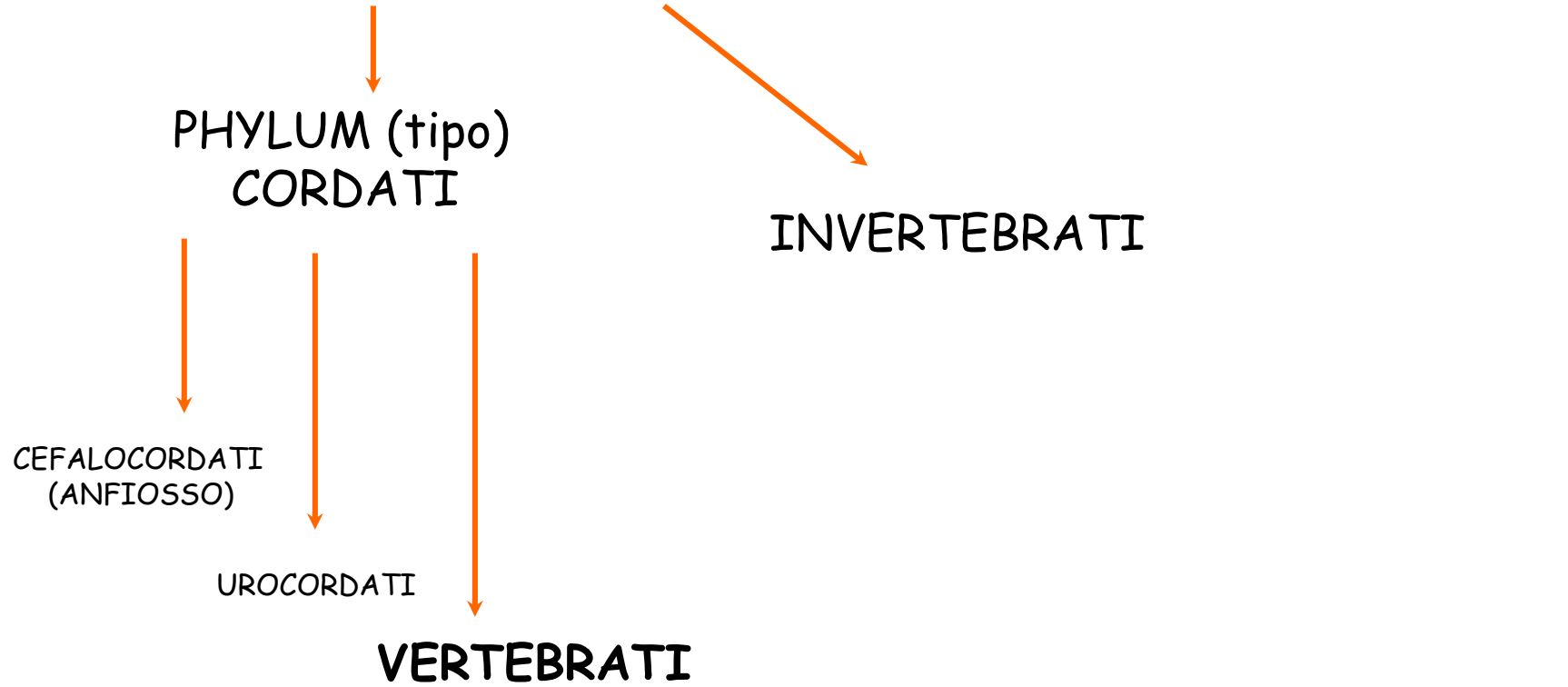
PHYLUM (tipo)
CORDATI

INVERTEBRATI

CEFALOCORDATI
(ANFIOSSO)

UROCORDATI

VERTEBRATI



Vertebrati

Classi:

- PESCI
 - ANFIBI (Embriologia sperimentale)
 - RETTILI
 - UCCELLI
- } Sauroposidi

MAMMIFERI

Ordini

- Roditori (Embriologia sperimentale)
- Ungulati
- Carnivori
-

- PRIMATI

Famiglie

-OMINIDI

-.....

-.....

Generi

HOMO

Specie:

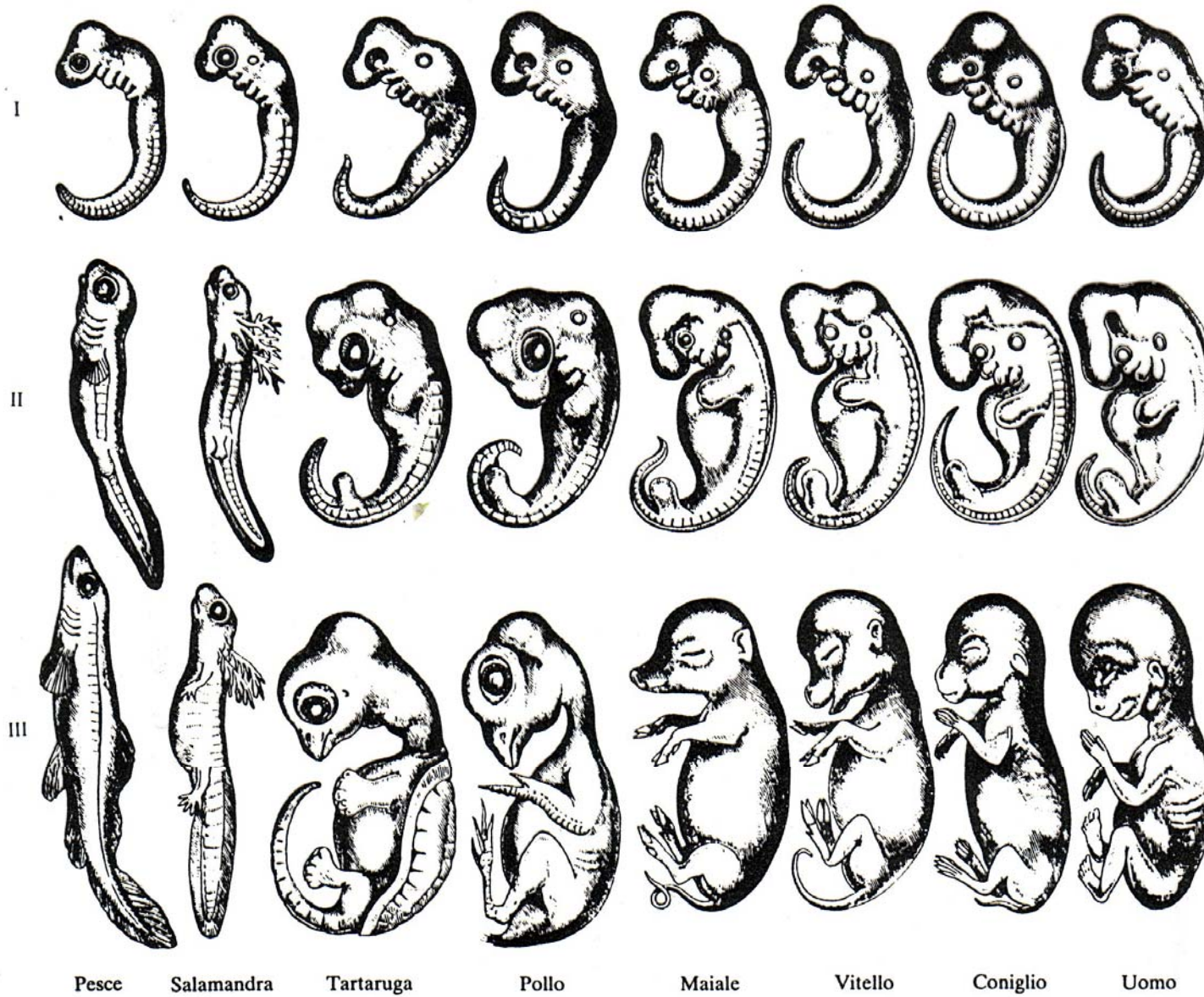
ERECTUS (estinta)

ABILIS (estinta)

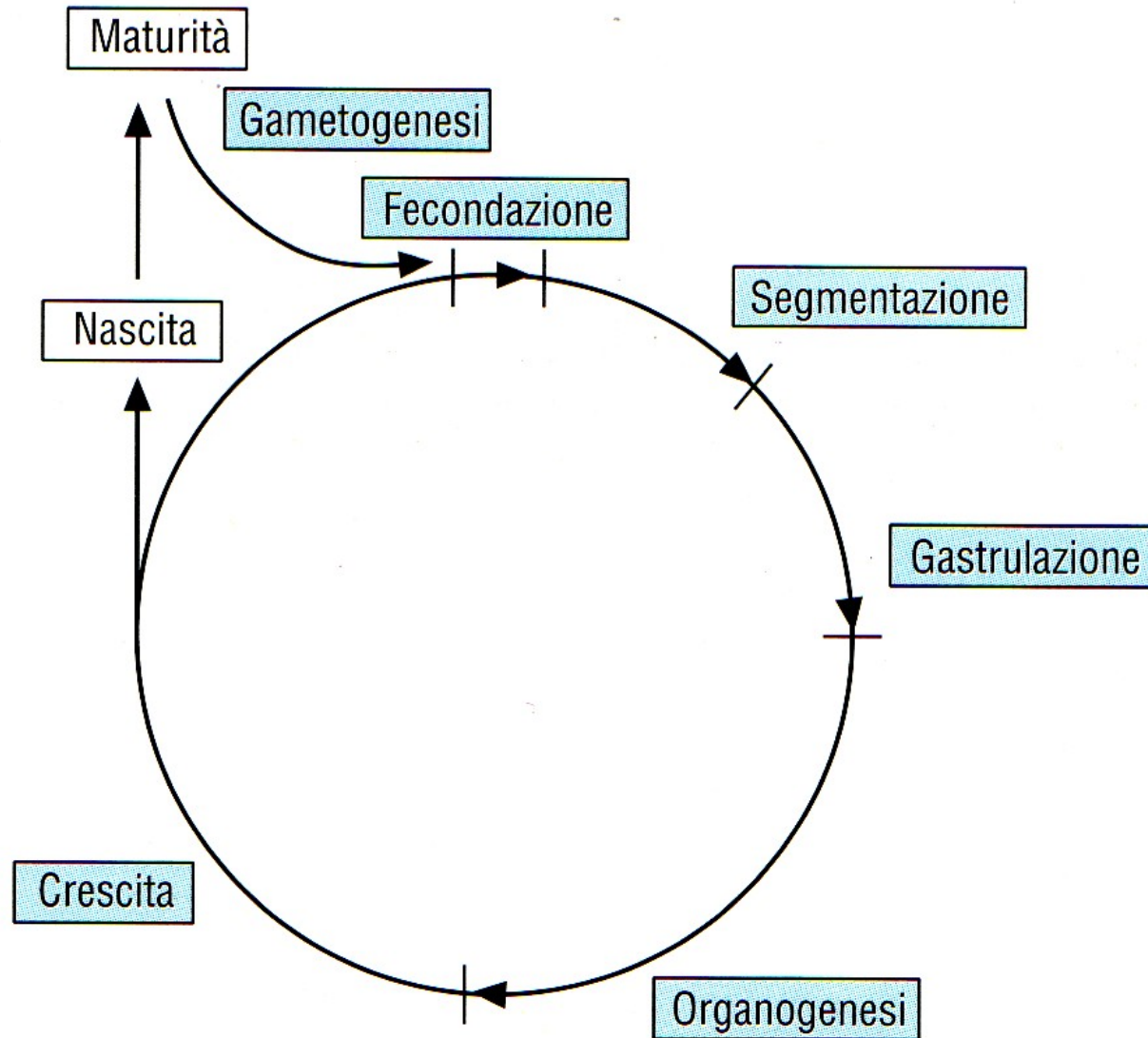
SAPIENS

SAPIENS SAPIENS

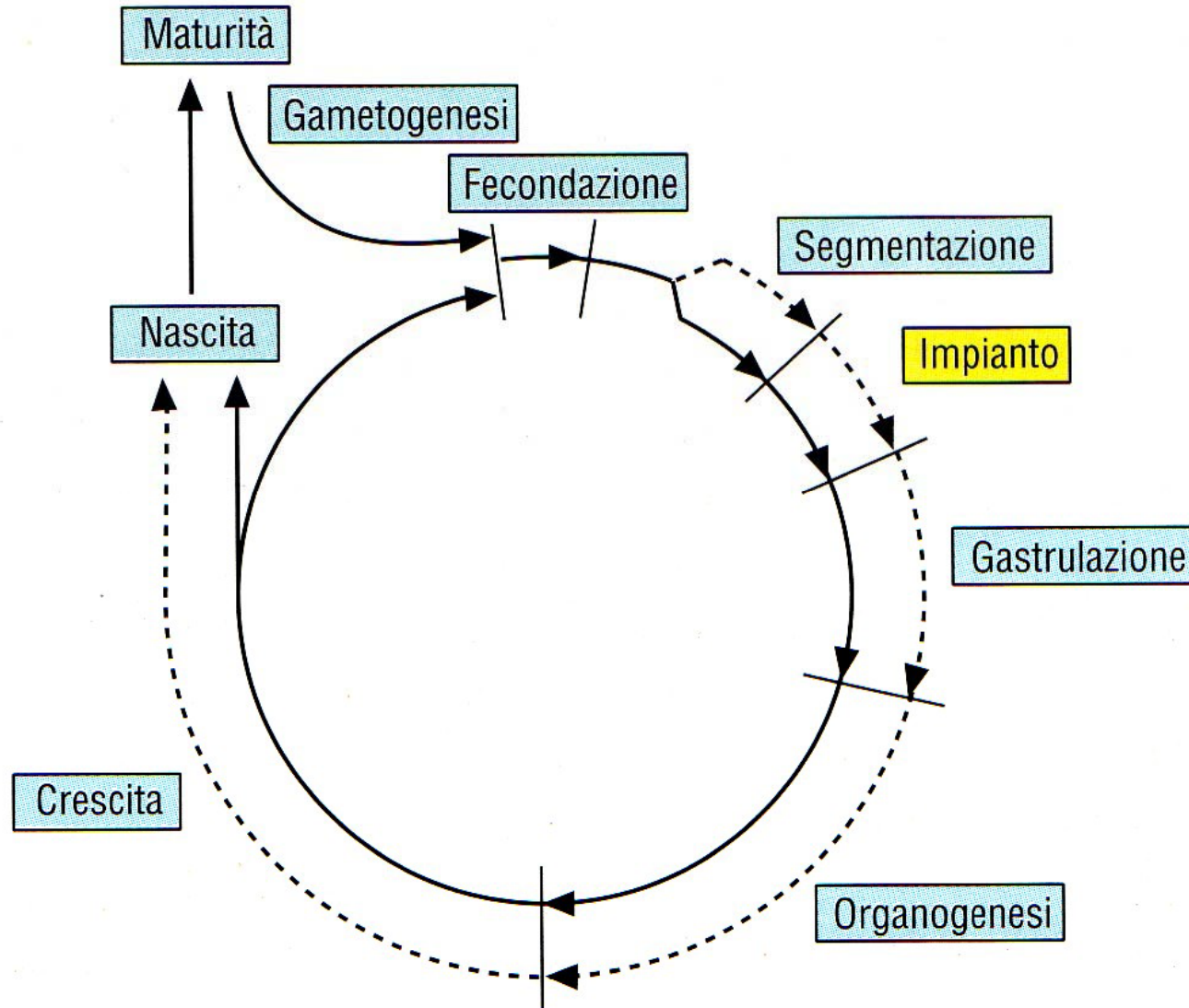
Stadi iniziali degli embrioni dei Vertebrati



Ciclo vitale dei metazoi



Ciclo vitale dei mammiferi



Segmentazione

Consta di una serie di mitosi non seguite da accrescimento di volume cellulare, che suddividono lo zigote in BLASTOMERI, dando origine a una blastula.

Si svolge con modalità che dipendono dalla quantità e distribuzione del materiale di riserva (*deutoplasma o vitello o lecite*), le quali a loro volta dipendono dal tipo di sviluppo (se al di fuori o in rapporto con l'organismo materno).

Per la quantità e distribuzione del vitello furono definite:

OLIGOLECITICHE (e OMOLECITICHE) a segmentazione totale (oloblastiche), come ad es. Anfiosso (totale adeguale) o Mammiferi;

MESOLECITICHE a segmentazione totale diseguale (es. Anfibi);

POLILECITICHE a segmentazione parziale (meroblastiche es. Rettili e Uccelli).

Tipi di segmentazione

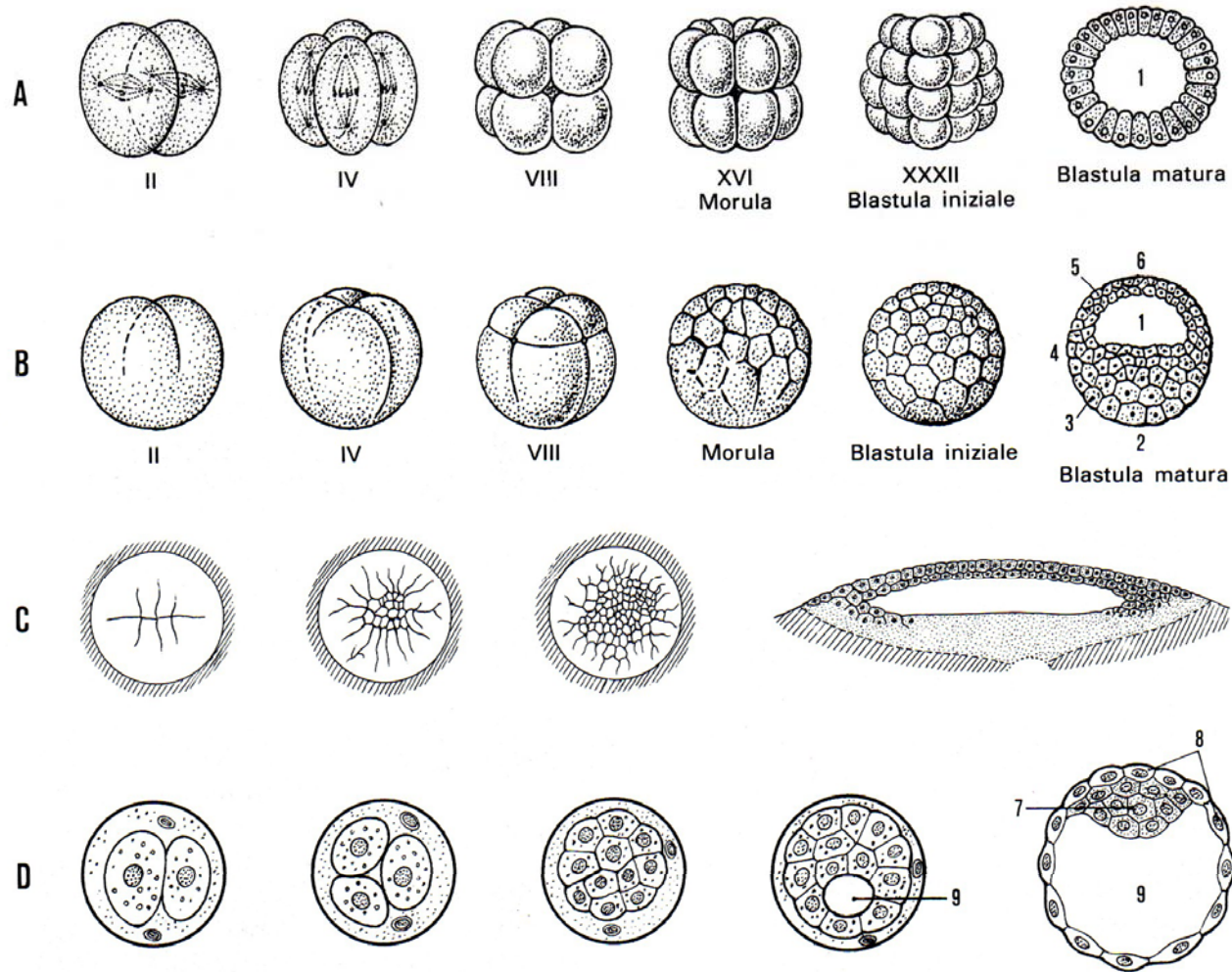
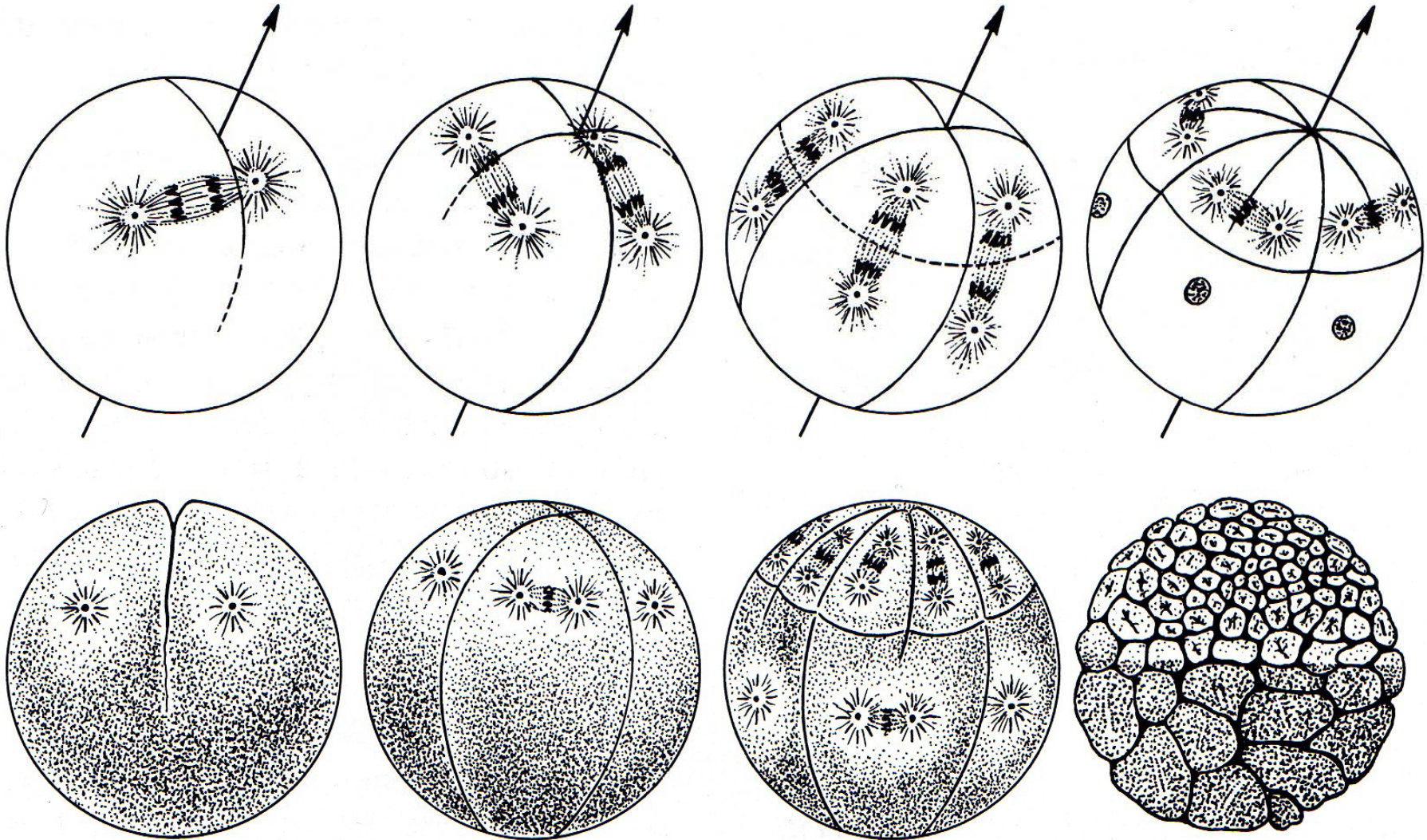
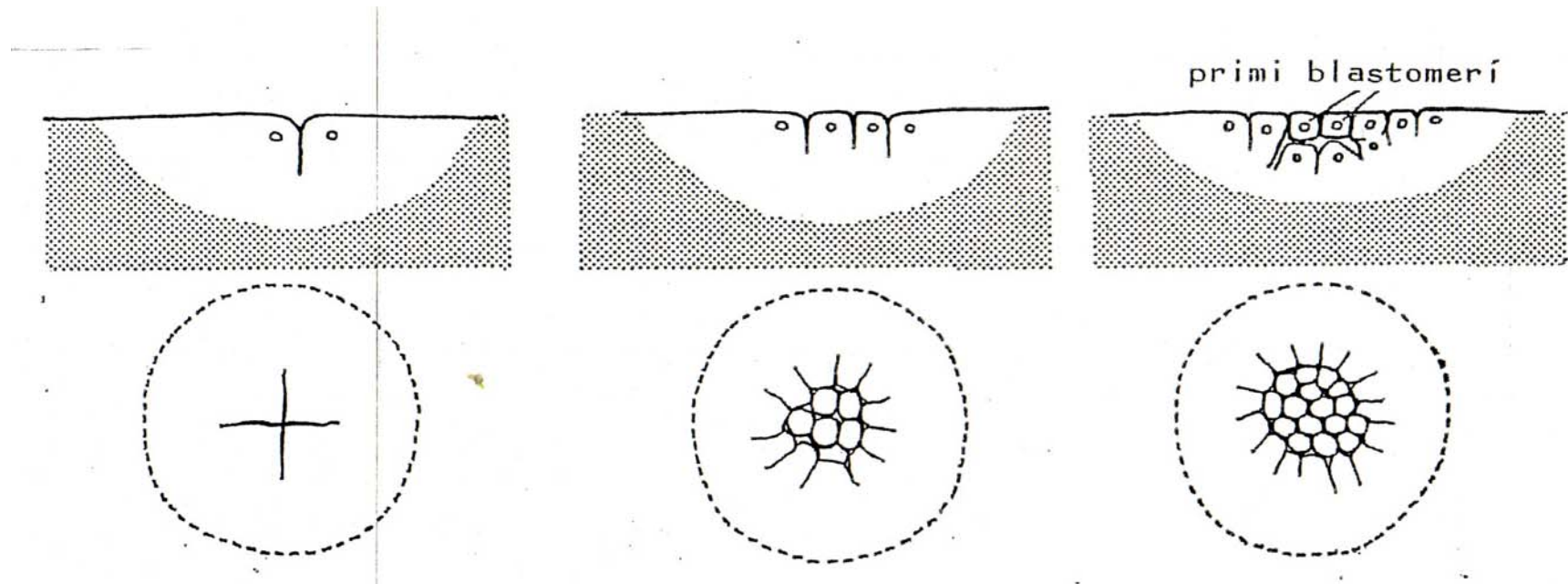


Fig. 2.3 Confronto tra i vari stadi della segmentazione nell'Anfiosso (A), negli Anfibi (rana) (B), negli Uccelli (pollo) (C) e nei Mammiferi (Uomo) (D). 1, blastocele; 2, polo vegetativo; 3, macromeri; 4, zona marginale; 5, micromeri; 6, polo animale; 7, nodo embrionale; 8, trofoblasto; 9, cavità blastocelica. (Da Dollander, ridisegnato).

Segmentazione Anfibi



Schema segmentazione parziale discoidale delle uova polilecitiche



Significato della segmentazione

- Nei **NON MAMMIFERI** ha il significato di suddividere lo zigote in cellule più piccole, ma il destino dei blastomeri è stato stabilito al momento della fecondazione, quando la penetrazione dello spermatozoo ha determinato una ridistribuzione del materiale citoplasmatico, in particolare degli mRNA sintetizzati e accumulati durante l'ovogenesi sullo stampo dei geni materni.

In questi animali lo sviluppo fu definito a ***mosaico*** (e la determinazione *immediata*), in quanto la perdita di un blastomero provoca nell'embrione la mancanza delle parti che sarebbero originate dal blastomero stesso.

- Nei **MAMMIFERI** invece il destino dei blastomeri dipende largamente dalla loro posizione e viene determinato progressivamente dagli stimoli che i blastomeri via via ricevono dall'ambiente che li circonda. La determinazione, che è stabile ed ereditaria, viene perciò detta ***progressiva*** e lo sviluppo definito ***regolativo***.

Nei mammiferi alla fine della segmentazione i blastomeri sono ancora **TOTIPOTENTI**, tanto che se vengono separati possono dare origine ad un embrione completo, come avviene per i gemelli monozigoti.

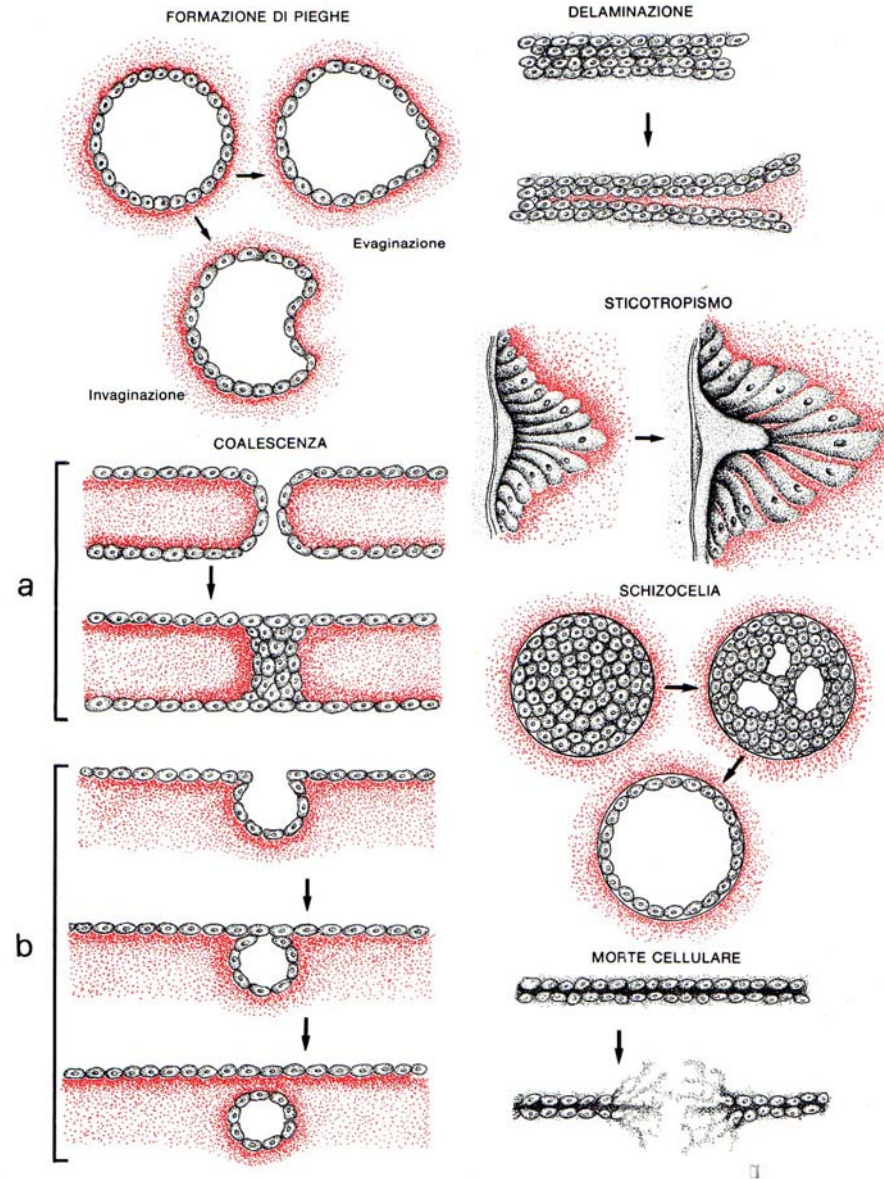
Gastrulazione

E' il processo che segue la segmentazione e si realizza per mezzo di MOVIMENTI MORFOGENETICI che determinano la messa in posto delle aree organoformative e la costituzione dei tre foglietti embrionali: ectoderma, mesoderma e entoderma dai quali deriveranno tutti i tessuti e gli organi dell'embrione.

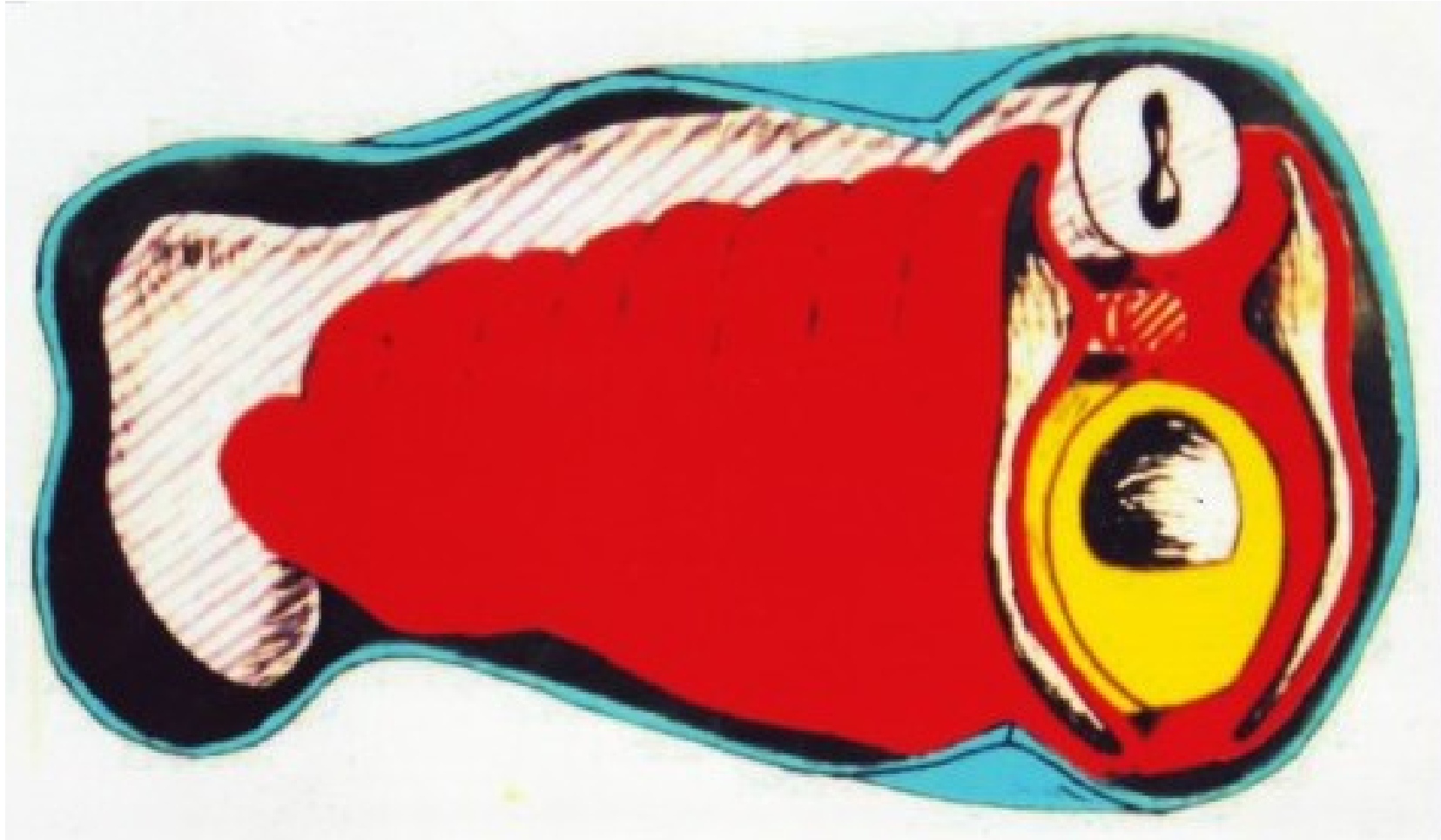
I principali movimenti morfogenetici sono di EMBOLIA (invaginazione), EPIBOLIA (scorrimento), DELAMINAZIONE (sdoppiamento), SCHIZOCELIA o DEISCENZA (formazione di cavità), CONVERGENZA, DIVERGENZA... e coinvolgono cambiamenti nella forma delle cellule, nello stato del citoscheletro e nell'adesione reciproca.

Con la gastrulazione inizia il differenziamento, cioè il restringimento delle potenzialità dei blastomeri.

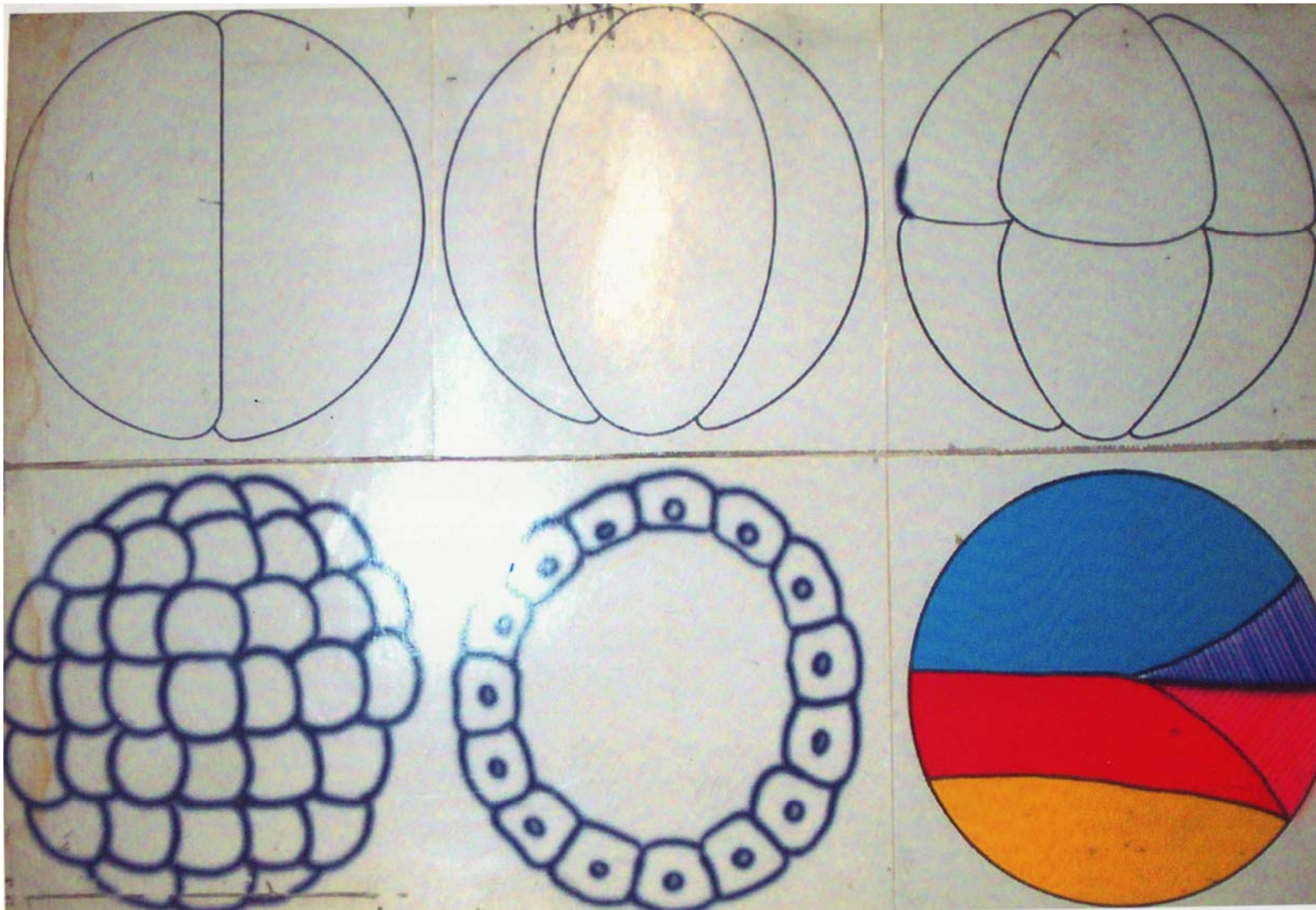
Schema dei processi morfogenetici elementari



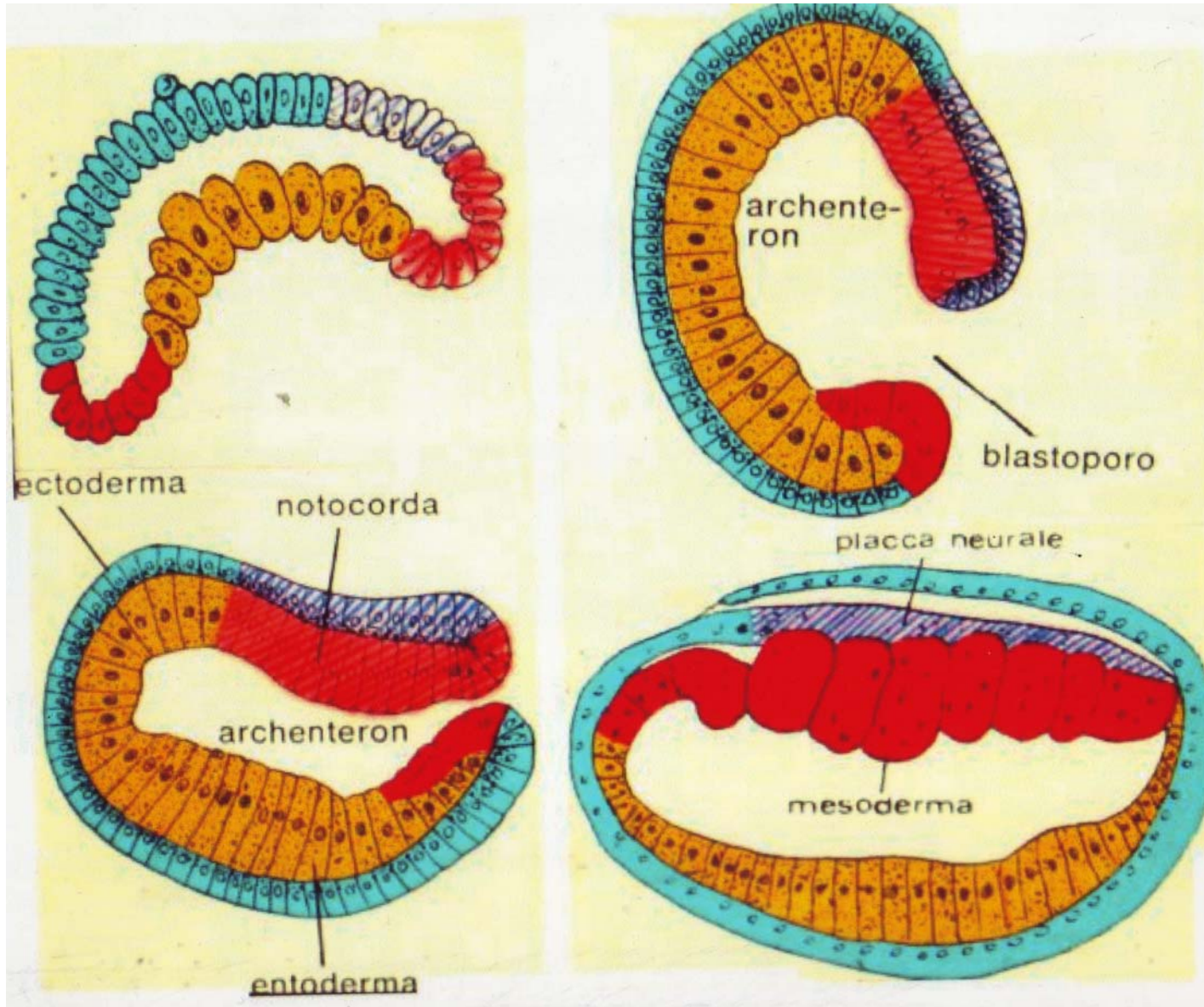
Schema cordato



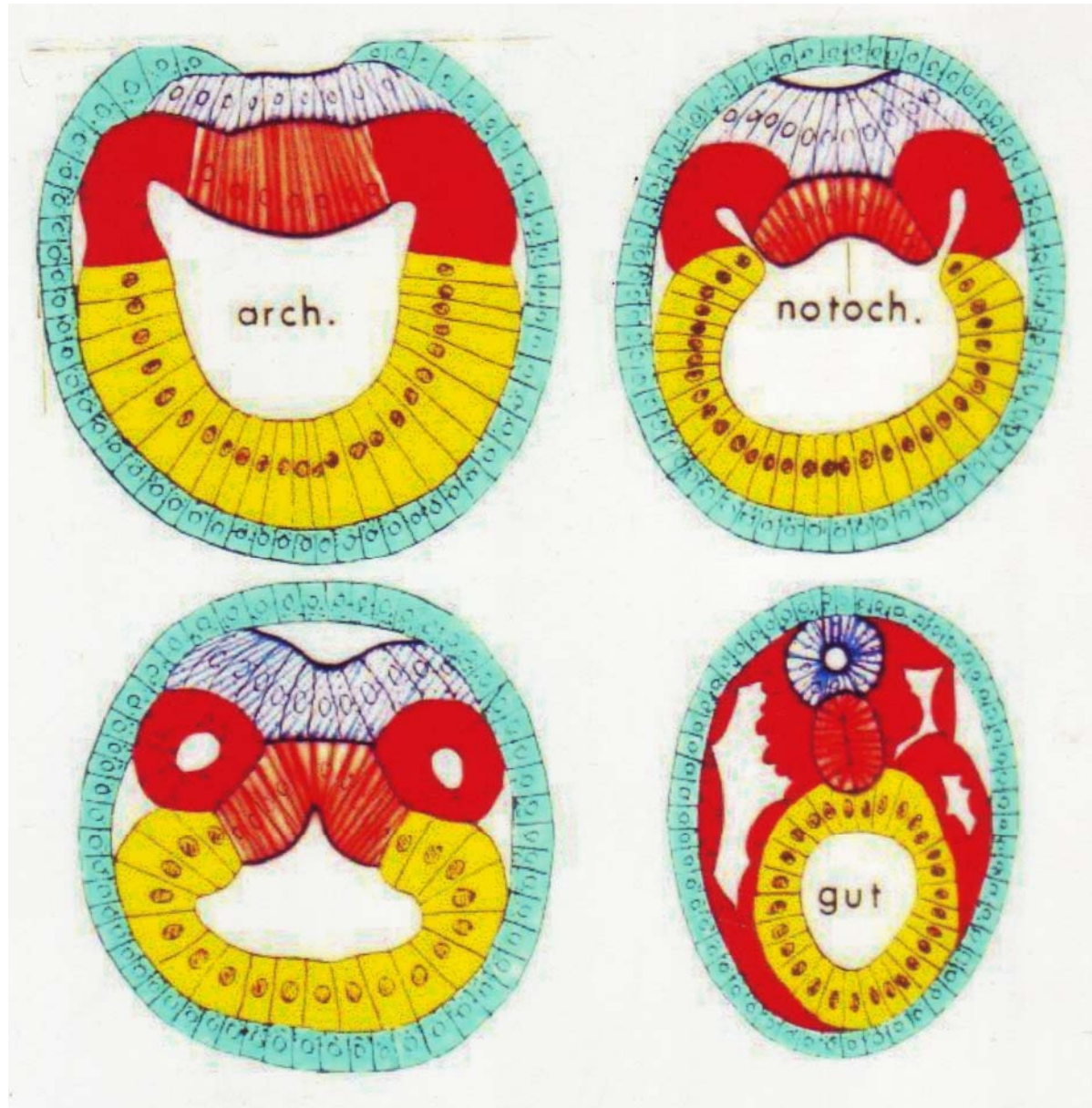
Gastrulazione Anfiosso -1-



Gastrulazione Anfiosso -2-



Gastrulazione Anfiosso -3-



Gastrulazione Anfiosso

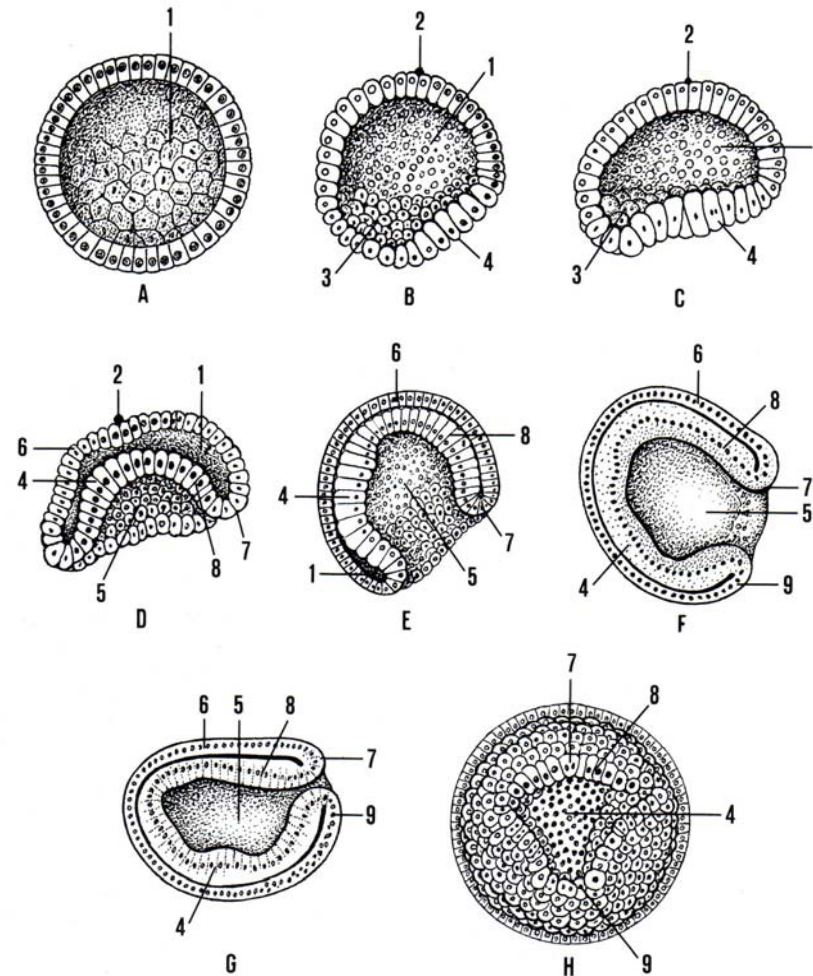


Fig. 4.1 Schema della gastrulazione in Anfiosso. **A**, blastula; **B** e **C**, inizio dell'invaginazione con riduzione del blastocele; **D**, comparsa della cavità archenterica; **E** ed **F**, restringimento del blastoporo e scomparsa del blastocele a spese dell'archenteron; **G**, gastrula vista in sezione mediana; **H**, gastrula vista dal blastoporo; **1**, blastocele; **2**, globulo polare; **3**, semiluna mesodermica; **4**, endoderma; **5**, archenteron; **6**, ectoderma; **7**, labbro dorsale del blastoporo; **8**, notocorda; **9**, labbro ventrale del blastoporo. (Da Conklin, ridisegnato).

Gastrulazione Anfiosso

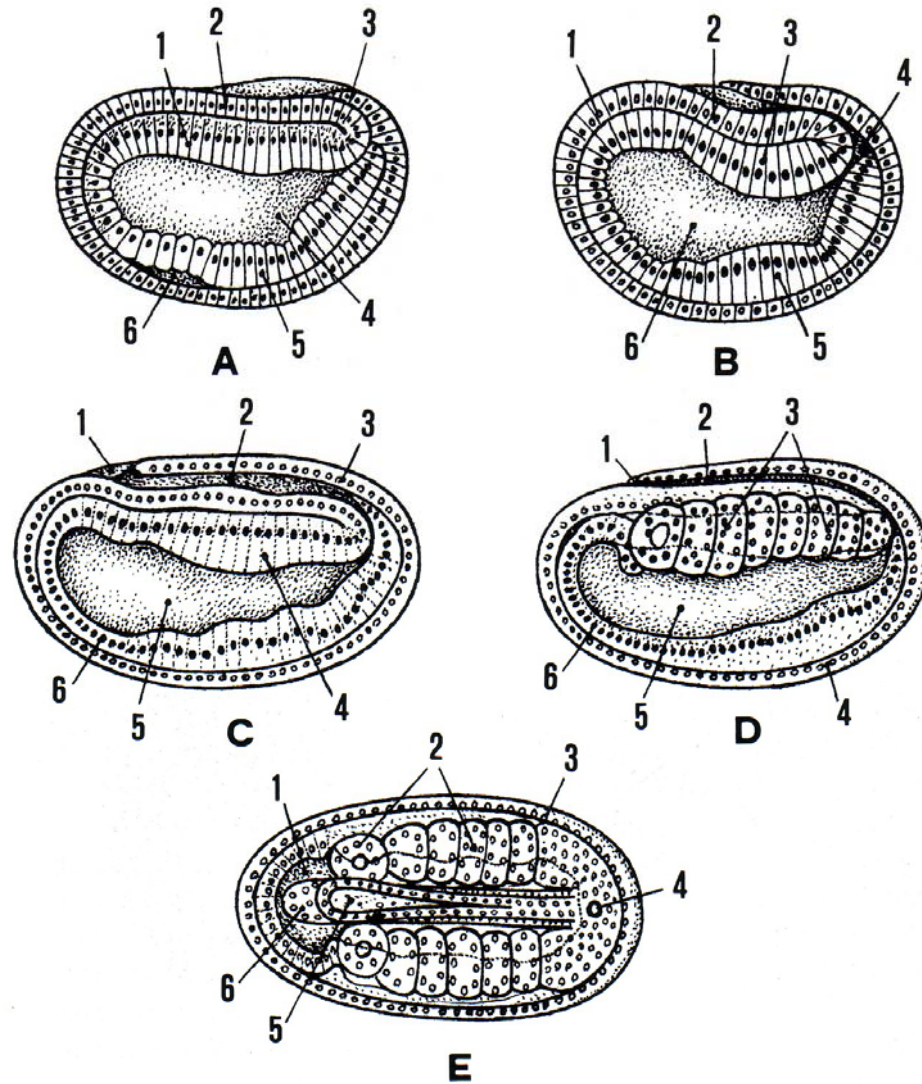


Fig. 4.3 Schema dello sviluppo dei foglietti embrionali in Anfiosso. **A, B, C**, sezioni mediane; **D**, sezione paramediana; **E**, visione dorsale per trasparenza. **A**, neurula precoce; 1, notocorda; 2, placca neurale; 3, epidermide; 4, archenteron; 5, endoderma; 6, blastocele. **B**, neurula avanzata; 1, epidermide; 2, placca neurale; 3, notocorda; 4, canale neuroenterico; 5, endoderma; 6, archenteron. **C**, neurula completa; 1, neuroporo; 2, tubo neurale; 3, epidermide; 4, notocorda; 5, archenteron; 6, endoderma. **D**, neurula avanzata; 1, neuroporo; 2, tubo neurale; 3, metamero mesodermico; 4, epidermide; 5, cavità dell'intestino primitivo; 6, endoderma. **E**: 1, cavità dell'intestino primitivo; 2, metamero mesodermico; 3, epidermide; 4, canale neuroenterico; 5, tubo neurale; 6, notocorda. (Da Conklin, ridisegnato).

Gastrulazione Anfiosso

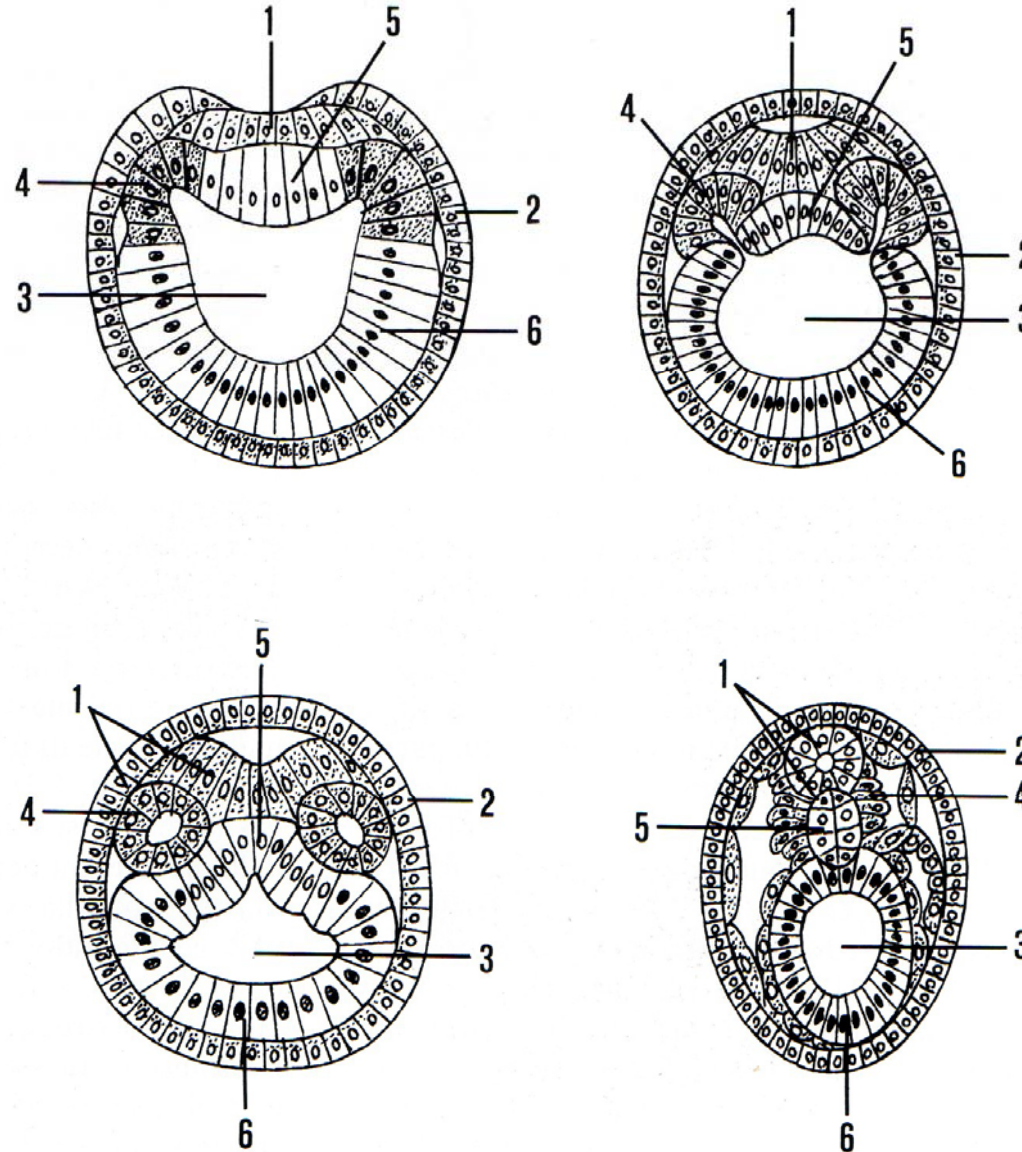


Fig. 4.4 Schemi di sezioni trasversali di neurule di Anfiosso in cui si osserva la formazione degli abbozzi primari degli organi. 1, placca neurale e tubo neurale; 2, epidermide; 3, cavità dell'intestino primitivo; 4, metamero mesodermico; 5, notocorda; 6, endoderma. (Da Hatched e Korschelt, ridisegnato).

Gastrulazione dell'Anfiosso

La blastula è una pallina cava, monostratificata. La gastrulazione inizia al polo vegetativo, che si introflette progressivamente fino a formare una coppa bistratificata i cui due strati delimitano una cavità detta *archenteron* o intestino primitivo, che comunica con l'esterno per mezzo del *blastoporo*.

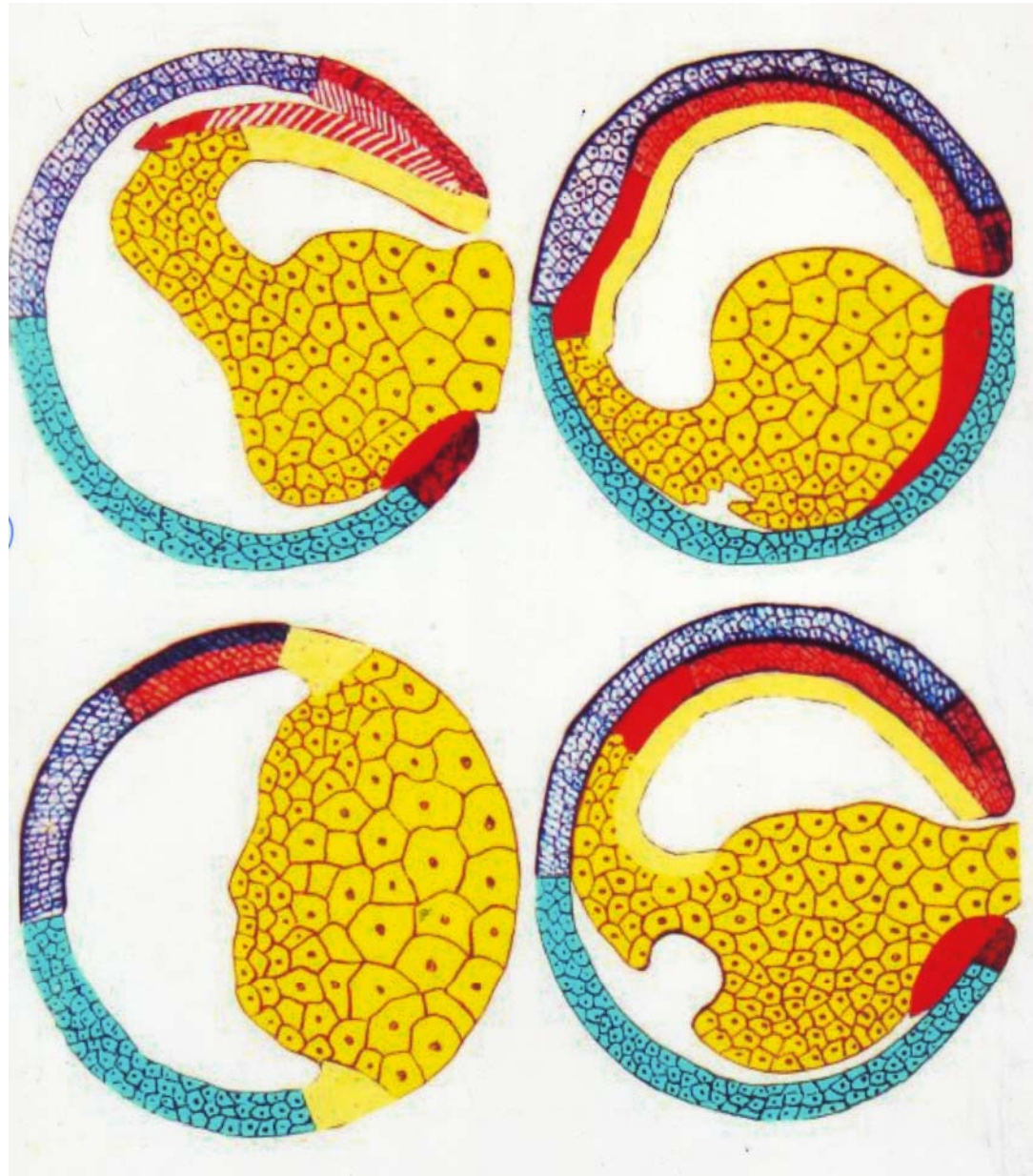
Attraverso il labbro dorsale del blastoporo penetrano all'interno le cellule a destino cordomesodermico, attraverso i labbri laterali quelle a destino mesodermico e attraverso il labbro ventrale quelle a destino endodermico. La notocorda e il mesoderma formano quindi il tetto dell'*archenteron*, in continuità con le cellule a destino endodermico che ne formano le pareti laterali e il pavimento.

In seguito l'endoderma, proliferando in senso ventro-dorsale, si richiude, delimitando l'intestino definitivo e respingendo dorsalmente il cordomesoderma.

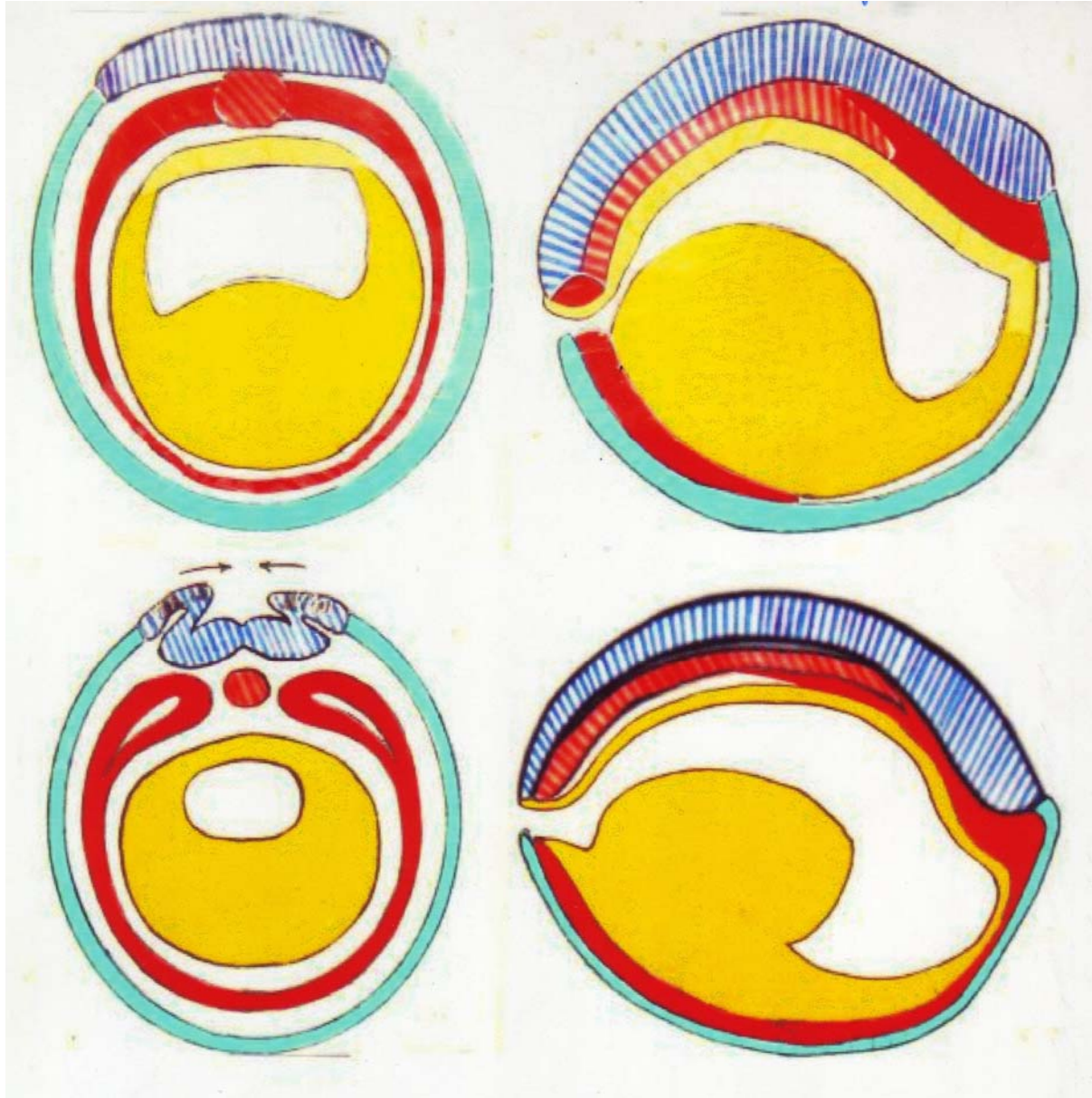
Il mesoderma parassiale che è posto ai lati della notocorda si segmenta in senso antero-posteriore formando i *somiti*, mentre le pagine laterali, insegmentate, si delaminano in un foglietto parietale aderente all'ectoderma (*somatopleura*) e in uno viscerale aderente all'endoderma (*splanchnopleura*).

La cavità fra i due foglietti è il *celoma*. L'ectoderma che si trova sopra la corda forma la placca, poi doccia, poi tubo neurale, mentre l'ectoderma a destino epidermico per epibolia finisce per ricoprire tutta la gastrula.

Gastrulazione Anfibi -1-



Gastrulazione Anfibi -2-

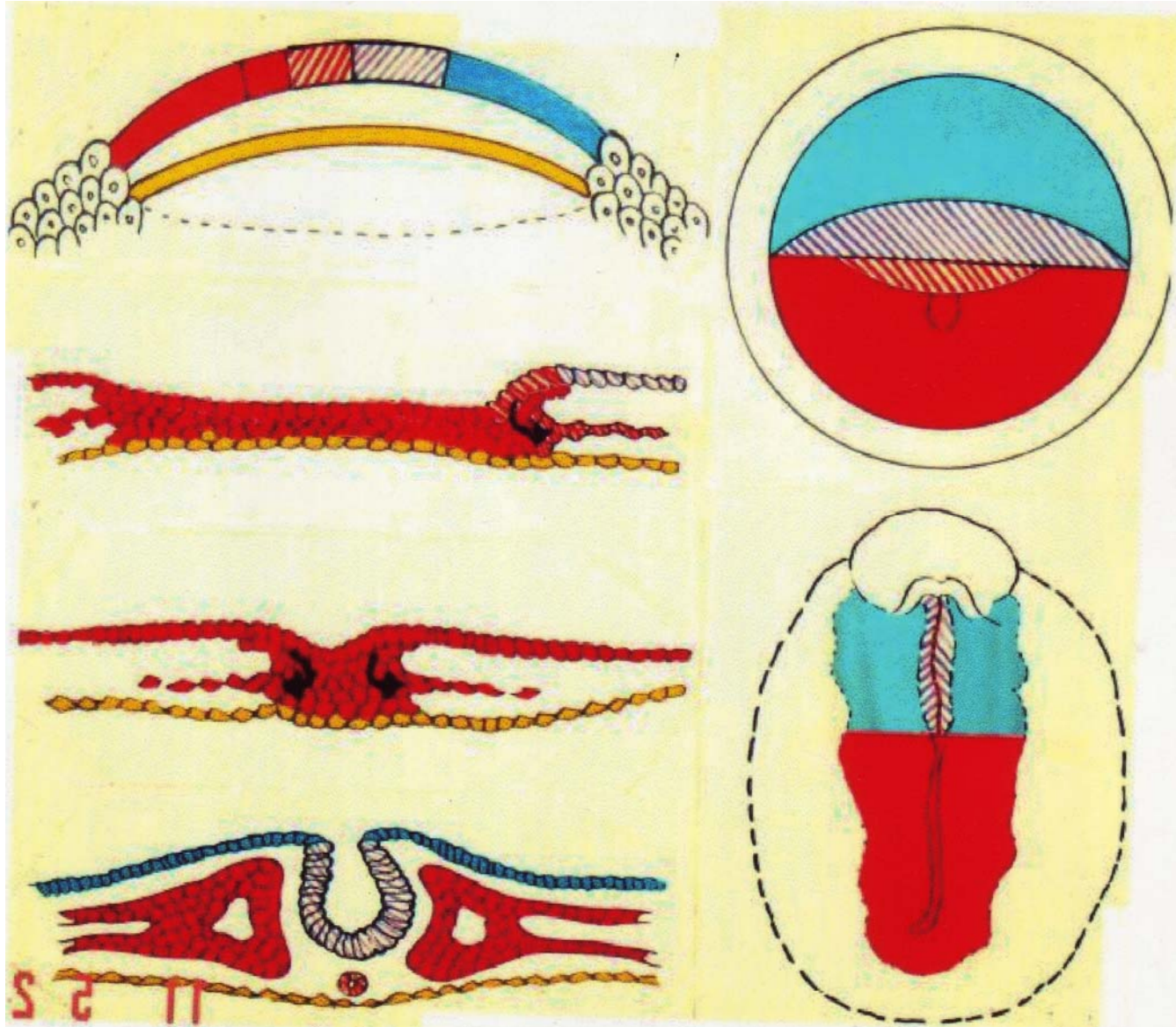


Gastrulazione Anfibi

In questi animali la blastula è pluristratificata e il blastocele è spostato verso il polo animale, dove le cellule sono piccole e numerose (micromeri), mentre al polo vegetativo sono poche e infarcite di vitello (macromeri).

La gastrulazione inizia a livello della semiluna grigia che si forma nel punto diametralmente opposto all'entrata dello spermatozoo e indica la futura parte dorsale dell'embrione. Il blastoporo è a forma di falce e l'archenteron è una stretta fessura che si forma quando le cellule a destino cordale si invaginano costituendone la volta. Il pavimento è invece formato dai macromeri che, essendo inerti, faticano ad invaginarsi e restano per un certo tempo sporgenti come un tappo (tappo vitellino) dal blastoporo. Il resto procede come nell'anfiosso.

Gastrulazione Uccelli



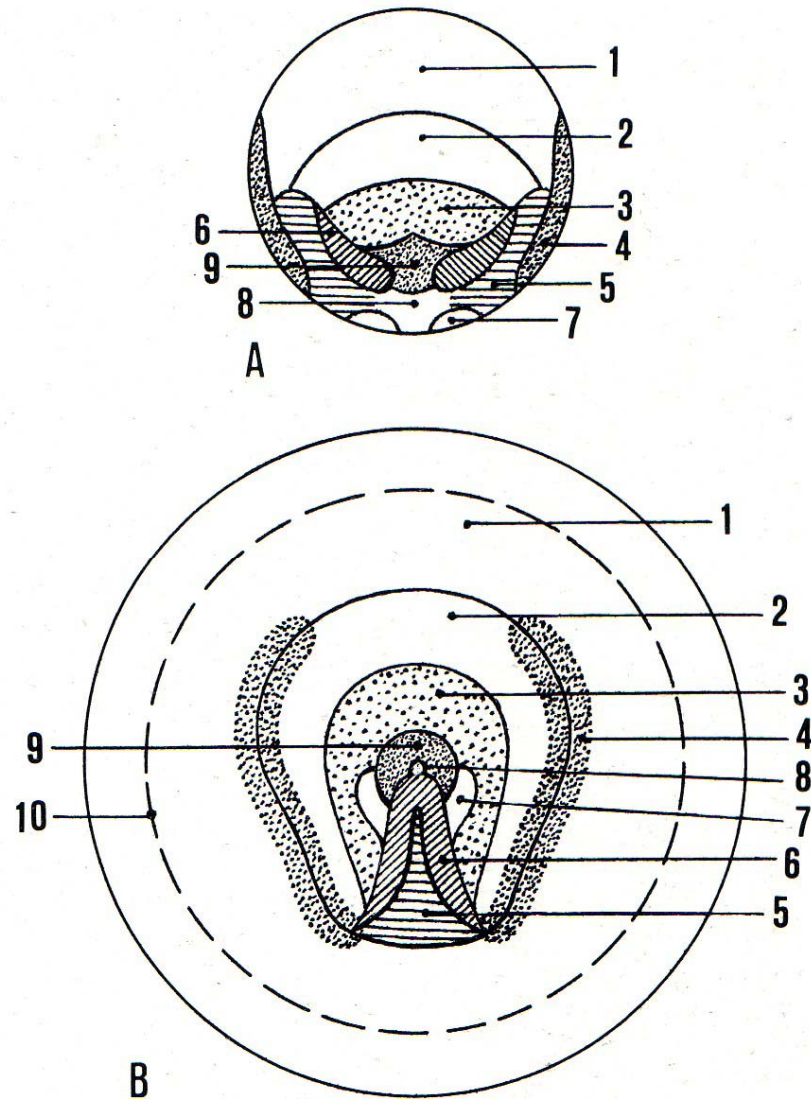


Fig. 11.23 *Schema dei territori presuntivi nel blastoderma degli Uccelli. A, uovo appena deposto; B, dopo 10 ore di incubazione. 1, ectoderma extraembrionale; 2, ectoderma embrionale; 3, neuroectoderma; 4, angioblasti; 5, mesoderma laterale; 6, mesoderma somitico; 7, blastema endoteliale; 8, piastra precordale; 9, notocorda; 10, limite dell'endoderma. (Da Witschi, ridisegnato).*

Gastrulazione Uccelli

Fig. 4.14 Schematizzazione della migrazione di cellule mesodermiche attraverso la linea primitiva durante la gastrulazione nel pollo. **1**, nodo di Hensen; **2**, linea primitiva; **3**, margine dell'epiblasto; **4**, cellule mesodermiche migranti per sticotropismo. (Da Balinsky, ridisegnato).

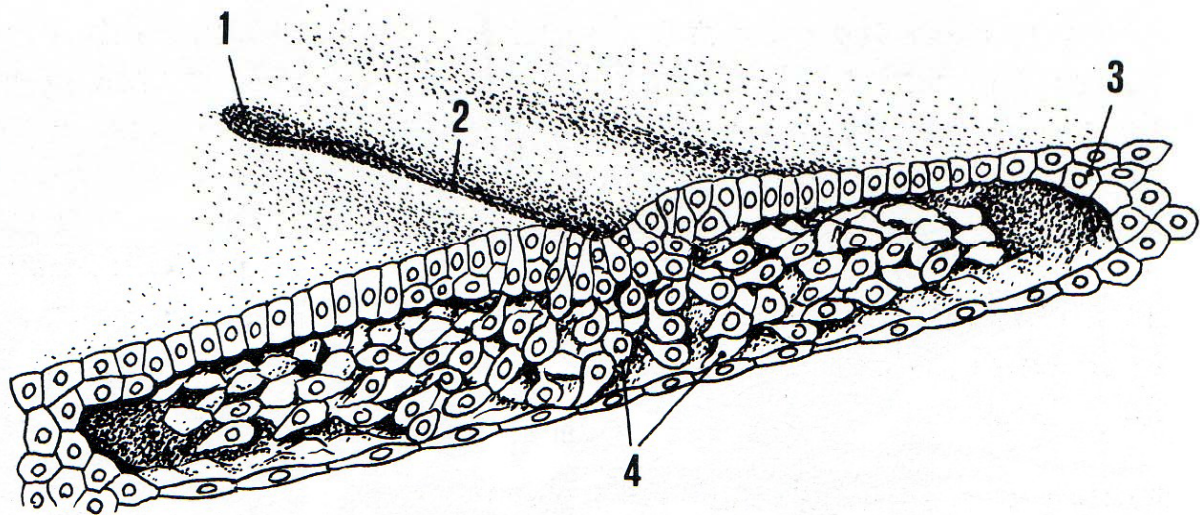
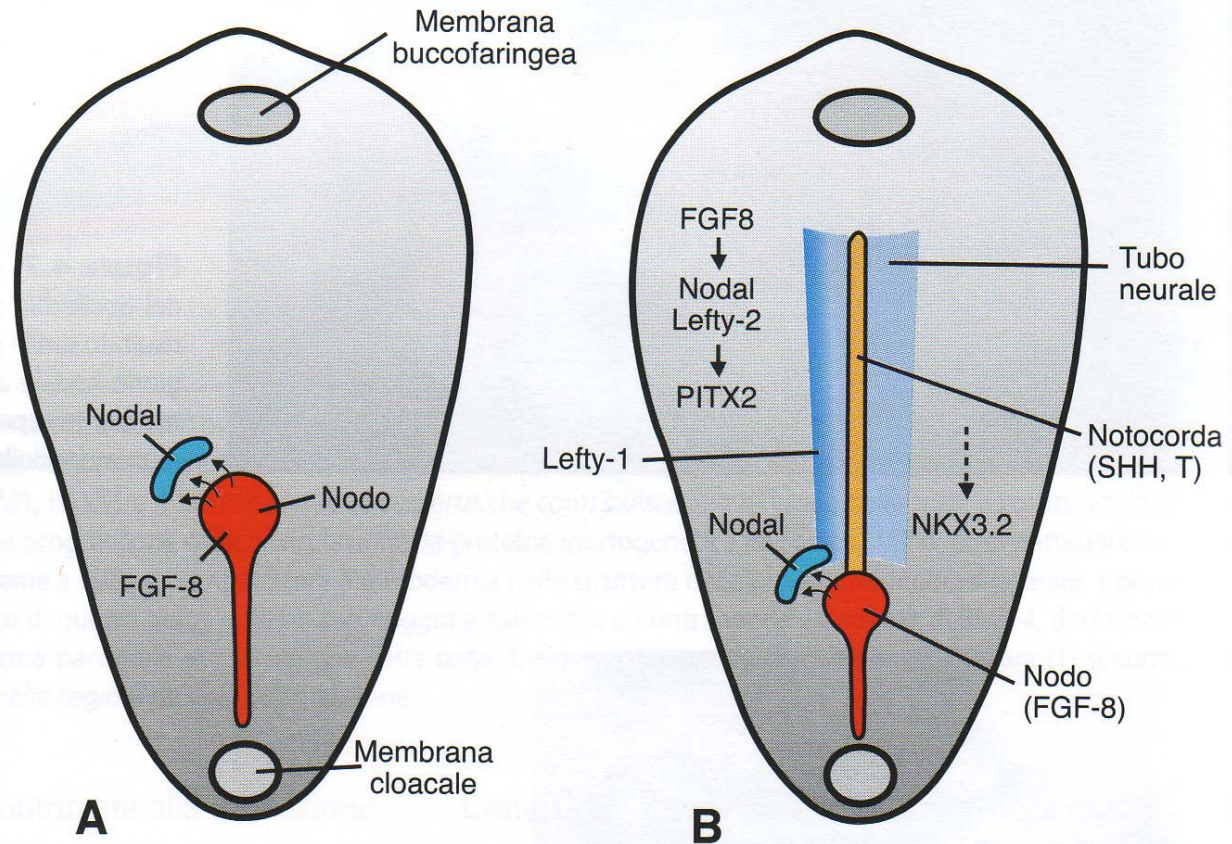


Figura 4.9 Veduta dorsale del disco germinativo che mostra gli schemi di espressione dei geni che regolano la stabilizzazione del corpo assiale sinistro-destro. **A.** Il fattore di crescita fibroblastico 8 (FGF-8), secreto dalle cellule del nodo e del solco primitivo, induce l'espressione di *Nodal*, un membro della famiglia del fattore di crescita trasformante β (TGF- β), sul lato sinistro vicino al nodo. **B.** In seguito, quando avviene l'induzione della placca neurale, FGF-8 induce l'espressione di *Nodal* e *Lefty-2* nella placca mesodermica laterale, mentre *Lefty-1* viene espresso sul lato sinistro della placca del tubo neurale. Anche i prodotti del gene *Brachyury* (*T*), secreto dalla notocorda, partecipano alla induzione di questi tre geni. L'espressione di *Nodal* e *Lefty-2* regolano l'espressione del fattore di trascrizione *PITX2* il quale stabilizza la lateralità sinistra. *Sonic hedgehog* (*SHH*), espresso nella notocorda, può agire come barriera e come repressore sul versante destro dell'espressione dei geni di lateralità sinistra. *NKX3.2* regola i geni effettori responsabili dello stabilirsi della lateralità destra.



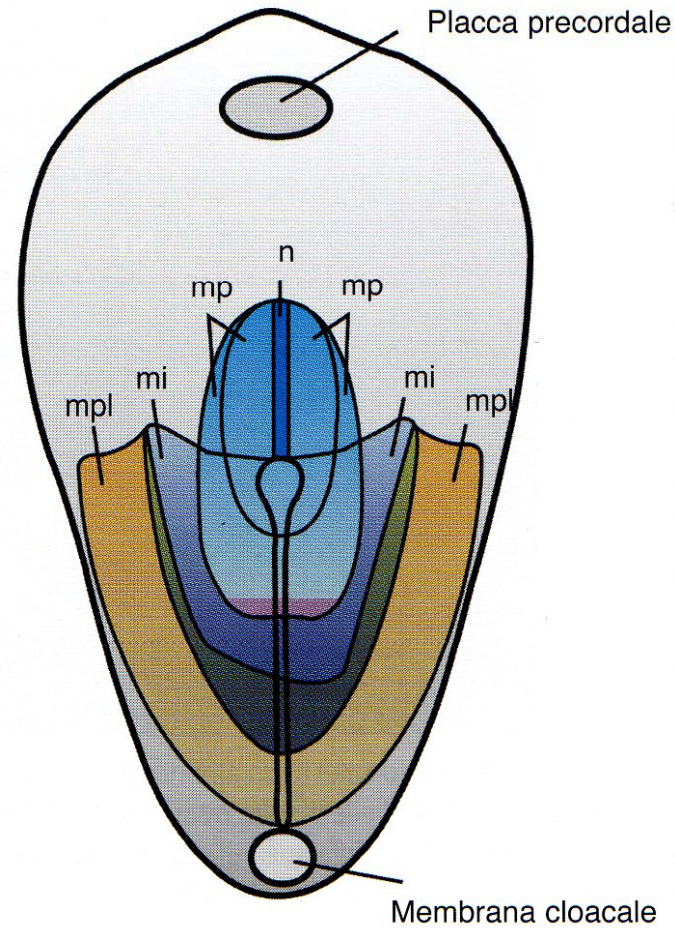


Figura 4.11 Veduta dorsale del disco germinativo che mostra il solco primitivo e una mappa del destino delle cellule dell'epiblasto. Regioni specifiche dell'epiblasto migrano attraverso regioni specifiche del nodo e del solco per formare mesoderma. Le cellule che migrano verso la parte più craniale del nodo formeranno la notocorda (n); quelle che migrano più posteriormente attraverso il nodo e la superficie più craniale del solco formeranno il mesoderma parassiale (mp; somitomeri e somiti); quelle che migrano attraverso la parte più caudale del solco formeranno la placca laterale del mesoderma (LPM; parete corporea); quelle che migrano attraverso la parte più caudale contribuiranno al mesoderma extraembrionale (EEM; corion).

Gastrulazione Uccelli

Gli Uccelli hanno uova polilecittiche a segmentazione parziale discoidale e l'embrione deriva dalle cellule della discoblastula, mentre il vitello rimane insegmentato. L'area embrionale è costituita da due foglietti: epiblasto ed ipoblasto. Sull'epiblasto si forma un ispessimento dovuto alla convergenza sulla linea mediana delle cellule a destino endodermico e cordomesodermico, detto LINEA PRIMITIVA che termina in avanti con il NODO di HENSEN. Dal nodo le cellule a destino cordale migrano cefalicamente formando il prolungamento cefalico del nodo di Hensen, che darà origine alla notocorda. Le cellule a destino mesodermico migrano attraverso la linea primitiva e si pongono fra epiblasto ed ipoblasto ai lati della notocorda dove, spingendosi in senso antero-laterale, daranno origine al mesoderma parassiale (somiti) e laterale (somato e splancopleura separate dal celoma).

Le cellule a destino endodermico migrano anch'esse sotto all'epiblasto, ponendosi in mezzo alle cellule dell'ipoblasto e finendo poi per costituire l'endoderma embrionale.

La linea primitiva scompare quando tutte le cellule a destino endodermico e cordomesodermico sono passate all'interno e il nodo di Hensen diventa l'estremo caudale dell'embrione.

Gastrulazione Uccelli

Le cellule a destino neurale restano all'esterno e proliferando in senso cefalo-caudale, formano la placca, poi doccia, poi tubo neurale, che viene così a trovarsi sopra la notocorda.

I quattro foglietti che si formano durante la gastrulazione (ectoderma, somatopleura, splancnopleura, endoderma) si estendono anche al di fuori dell'area embrionale, nei Sauropsidi a ricoprire il vitello, nei Mammiferi a circondare la cavità della blastocisti, e daranno origine agli annessi embrionali.

La proliferazione dell'ectoderma fra la regione embrionale e quella extraembrionale dà origine alle pieghe del corpo che delimitano l'embrione sollevandolo sul vitello e avvicinandosi ventralmente sulla linea mediana.

Annessi embrionali nei Selaci

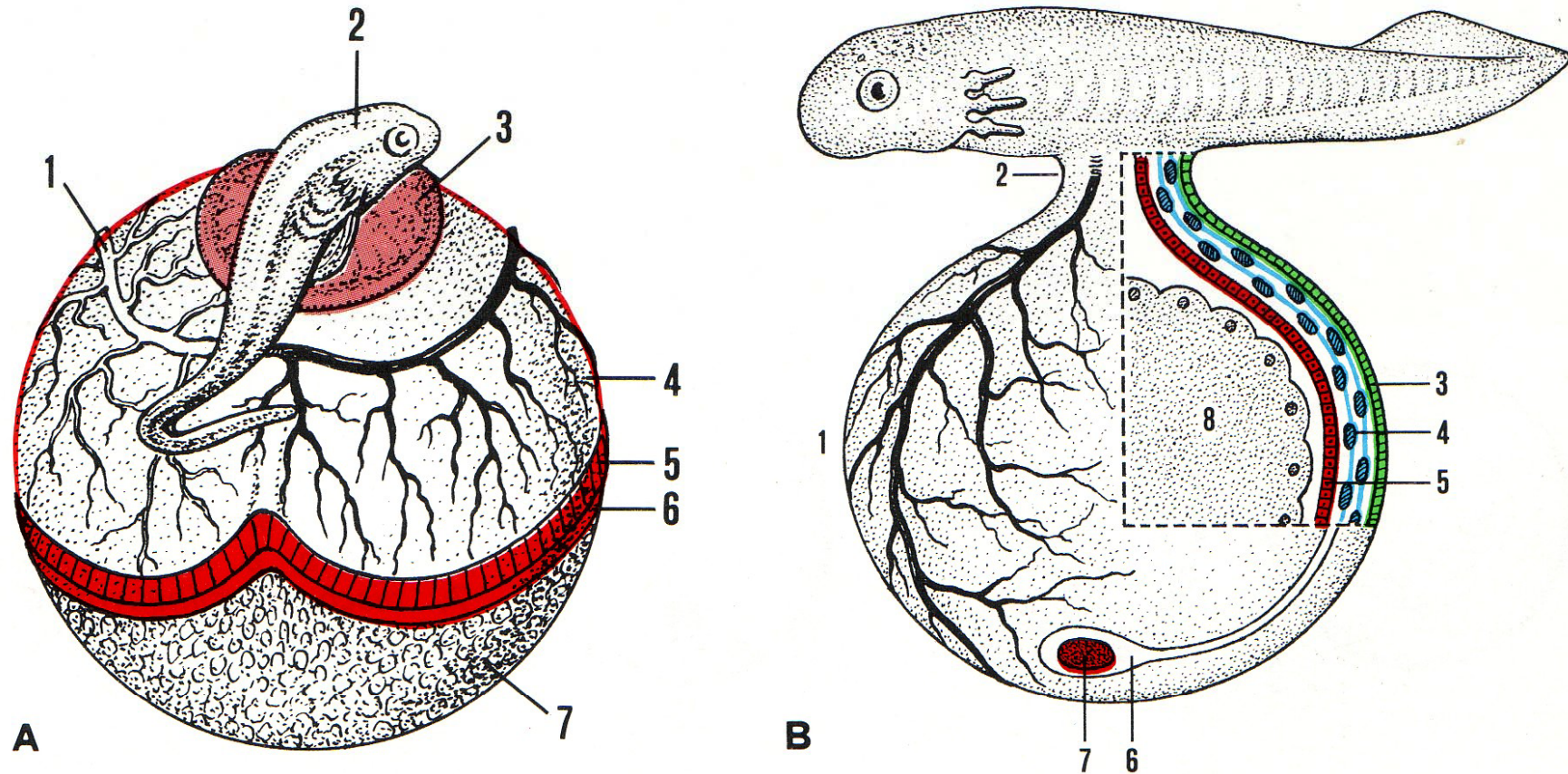
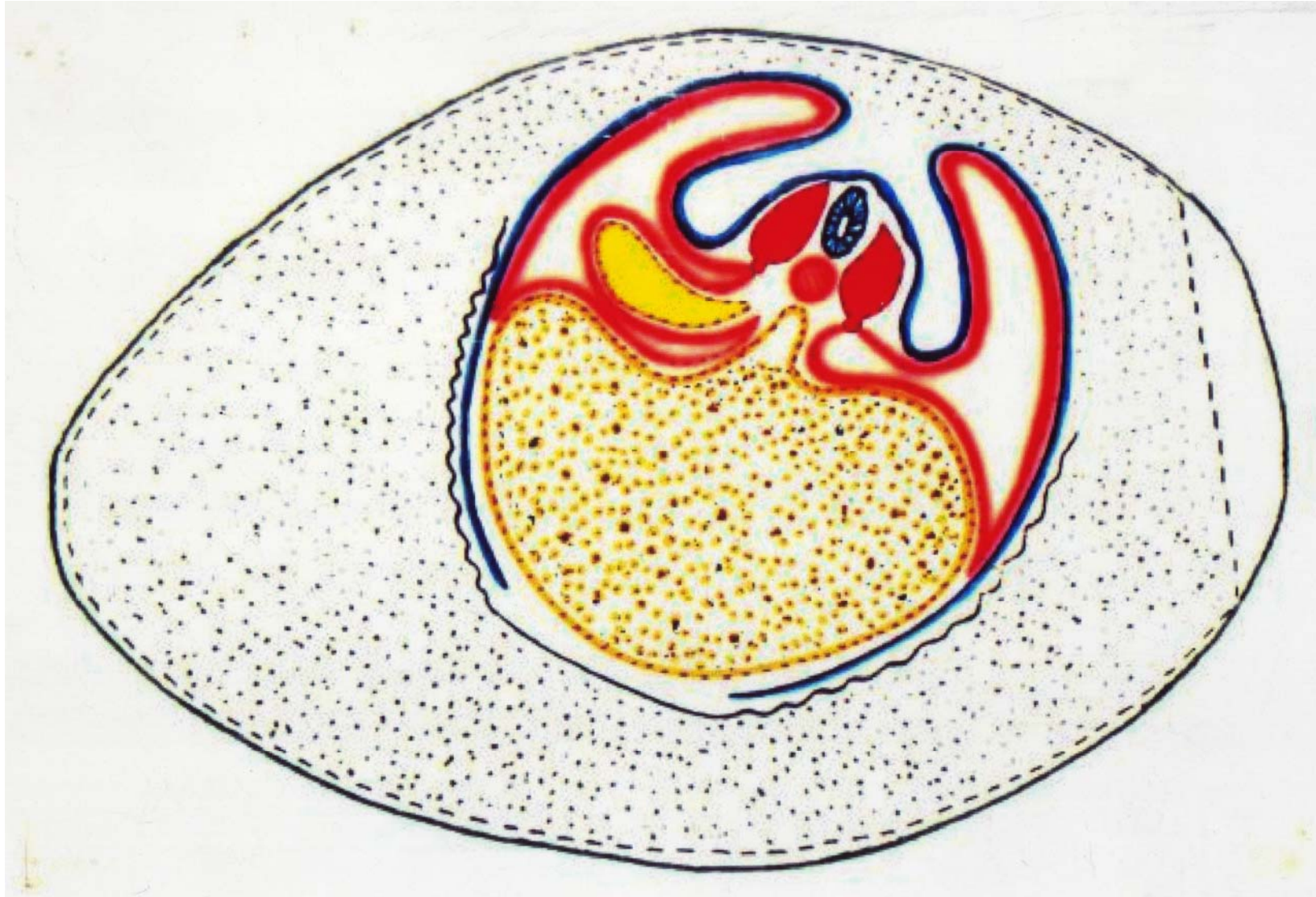
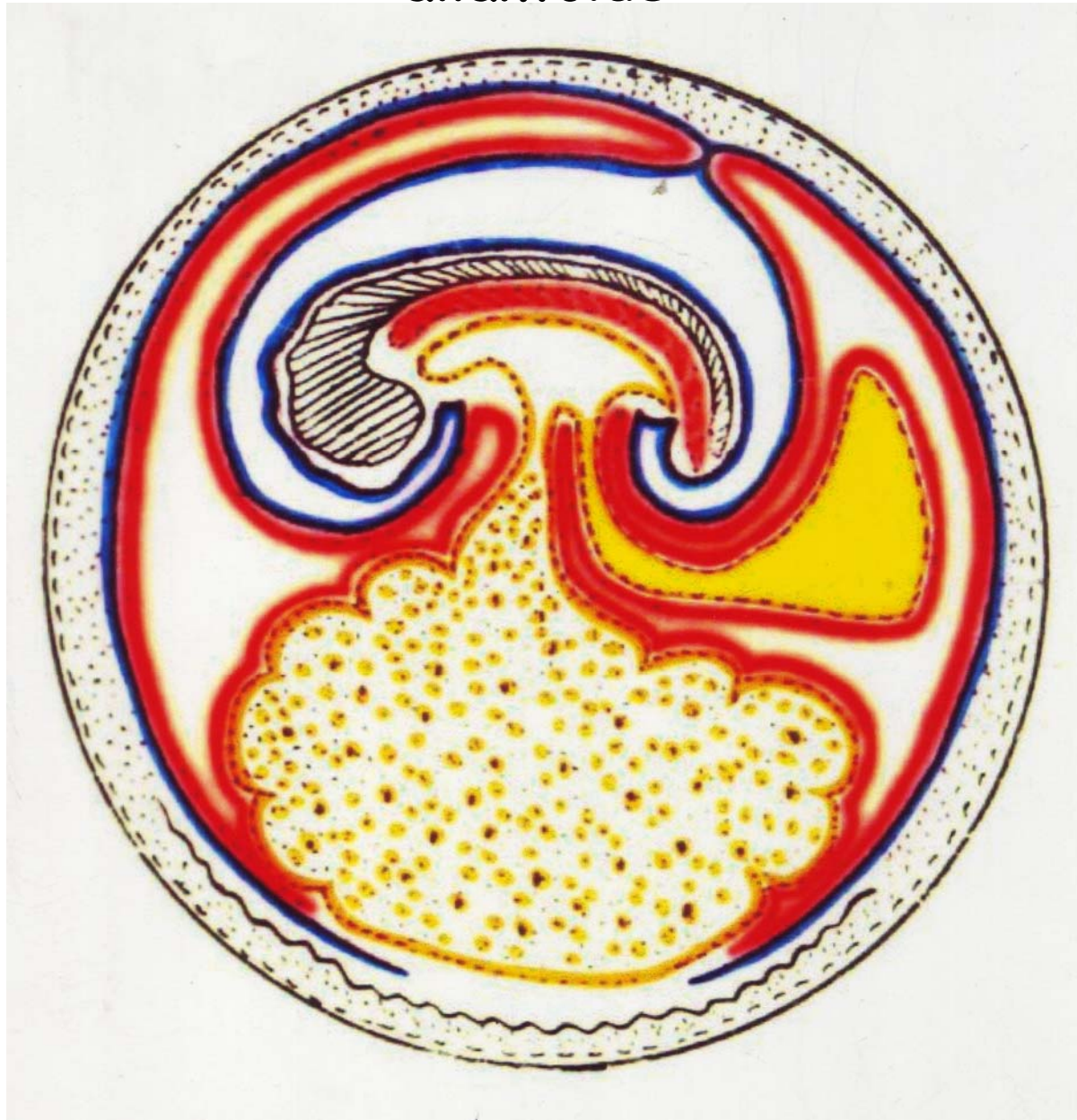


Fig. 14.4 *A, Formazione degli annessi embrionali nei Selaci: si genera il sacco vitellino e, più tardi, il cordone ombelicale. 1, vasi vitellini; 2, embrione; 3, ectoderma; 4, mesoderma; 5, endoderma; 6, lecitoporo; 7, tuorlo. B, Struttura trilaminare del sacco vitellino dei Selaci. 1, sacco vitellino; 2, funicolo; 3, ectoderma; 4, mesoderma; 5, endoderma; 6, seno terminale; 7, lecitoporo; 8, tuorlo.*

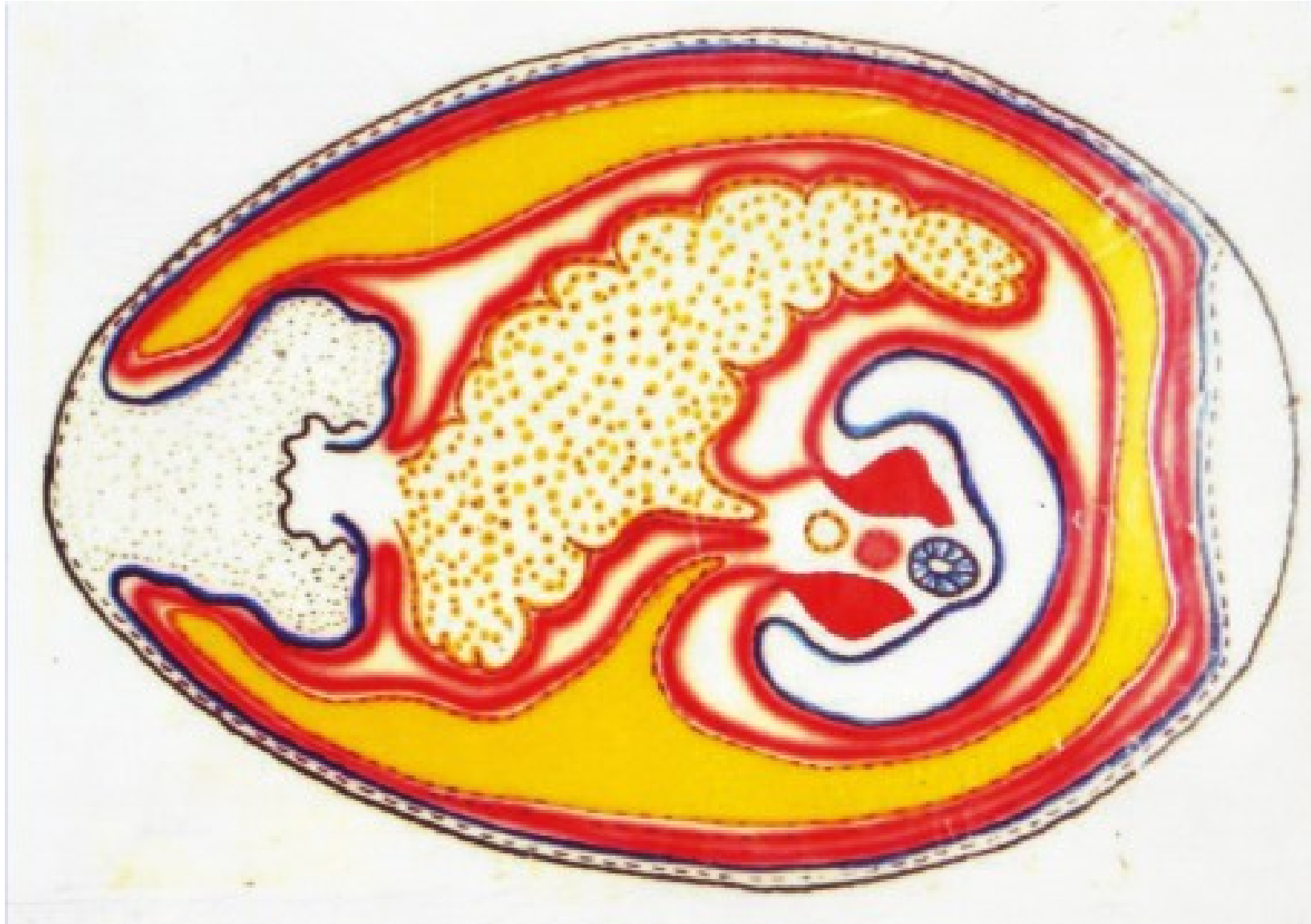
Annassi embrionali Sauropsidi -AMNIOS e CORION-



Annessi embrionali Sauropsidi -Sacco vitellino e allantoide-



Annessi embrionali Sauropsidi -Membrana corionallantoidea-



Annessi embrionali 1

Sono organi temporanei che cessano la loro funzione al termine dello sviluppo. Compaiono negli animali che hanno uova polilecittiche e il primo a comparire nella filogenesi, ma anche nell'ontogenesi, è il **SACCO VITELLINO**, che nei Pesci è l'unico annesso e permette di riassorbire il vitello per nutrire l'embrione. Nei SAUROPSIDI è formato da endoderma e splancopleura extraembrionali e, benché resti in contatto con l'intestino embrionale per mezzo di un dotto vitellino, le sostanze nutritive del vitello vengono riassorbite dai vasi sanguigni che si formano sulla sua parete. Nei MAMMIFERI PLACENTATI non ha significato nutritivo, ma solo emopoietico e resta come residuo nel cordone ombelicale.

Annessi embrionali 2

Quando comparvero i Rettili, i cui embrioni si sviluppano fuori dall'acqua, le uova si dotarono di membrane (albume, membrana testacea, guscio calcareo). Per risolvere il problema della disidratazione negli animali a sviluppo terrestre comparve un altro annesso, l'**AMNIO**, che è un sacco completamente chiuso e pieno di liquido in cui l'embrione galleggia e che ammortizza gli urti. Nei SAUROPSIDI l'amnios si forma per sollevamento di pieghe che interessano l'ectoderma e la somatopleura extraembrionali, pieghe che si saldano dorsalmente all'embrione formando contemporaneamente un altro sacco all'esterno di quello amniotico, che è il **CORION**.

Annessi embrionali 3

Nei diversi ordini di Mammiferi l'amnios si forma con varie modalità; nei PRIMATI (ad es. nell'Uomo) l'amnios si forma precocemente, poco dopo la formazione della blastocisti, per schizocelia nello spessore del nodo embrionale.

Nei SAUROPSIDI l'embrione, chiuso nel sacco amniotico, ha il problema della respirazione e dell'eliminazione dei rifiuti. Allora dall'intestino posteriore si forma una estroflessione che interessa endoderma e splancopleura, cioè l'**ALLANTOIDE**, che contiene le scorie azotate sotto forma di cristalli insolubili di acido urico.

Questa vescicola, espandendosi (con l'aumentare delle scorie) nel celoma extraembrionale, finisce per accollarsi al corion, formando con esso la membrana corionallantoidea, riccamente vascolarizzata che assorbe e passa all'embrione l'ossigeno che filtra dai pori del guscio calcareo.

Annessi embrionali Mammiferi

Nei Mammiferi placentati, in cui il nutrimento, l'ossigeno e l'eliminazione dei rifiuti sono forniti dal sangue materno, l'allantoide si forma sempre come un diverticolo dell'intestino posteriore, ma non avendo più funzione respiratoria, non si espande, restando come residuo nel cordone ombelicale.

Nei SAUROPSIDI (animali ovipari) il corion che è il sacco più esterno e contiene gli altri annessi, è liscio.

Nei MAMMIFERI (vivipari) il corion interagisce con la mucosa uterina e diventa villosa. In questi animali compare quindi un altro annesso, la **PLACENTA**, che è costituita dal corion frondoso e dalla parte di mucosa uterina (DECIDUA BASALE) a cui il corion è attaccato e l'embrione si sviluppa nutrito e ossigenato dalla madre, che provvede anche ad allontanarne le scorie.

Nei MAMMIFERI PLACENTATI, a seconda del rapporto che il corion contrae con la mucosa uterina, si possono osservare diversi tipi di placenta:

- epitelio-coriale (non è una vera placenta);
- sindesmo-coriale;
- endotelio-coriale; EMOCORIALE (Uomo).

Tipi di placenta in base al rapporto materno-fetale

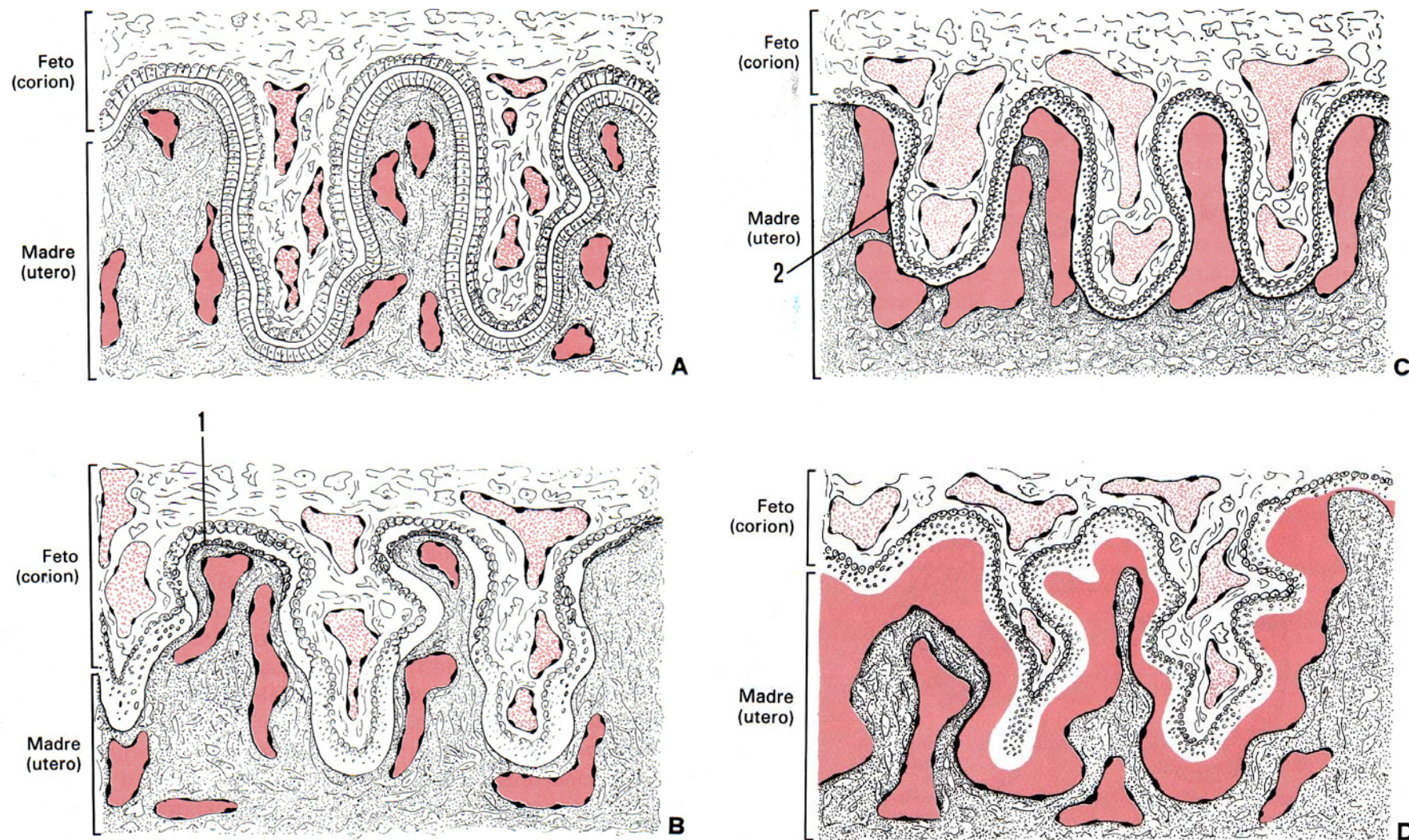


Fig. 5.15 Tipi di placenta definiti in base ai rapporti fra i villi coriali e la mucosa uterina; **A**, placenta epitelio-choriale; **B**, sindesmo-choriale; **C**, endotelio-choriale; **D**, emo-choriale. **1**, residui di epitelio uterino; **2**, endotelio.

Tipi di placenta nei Placentali

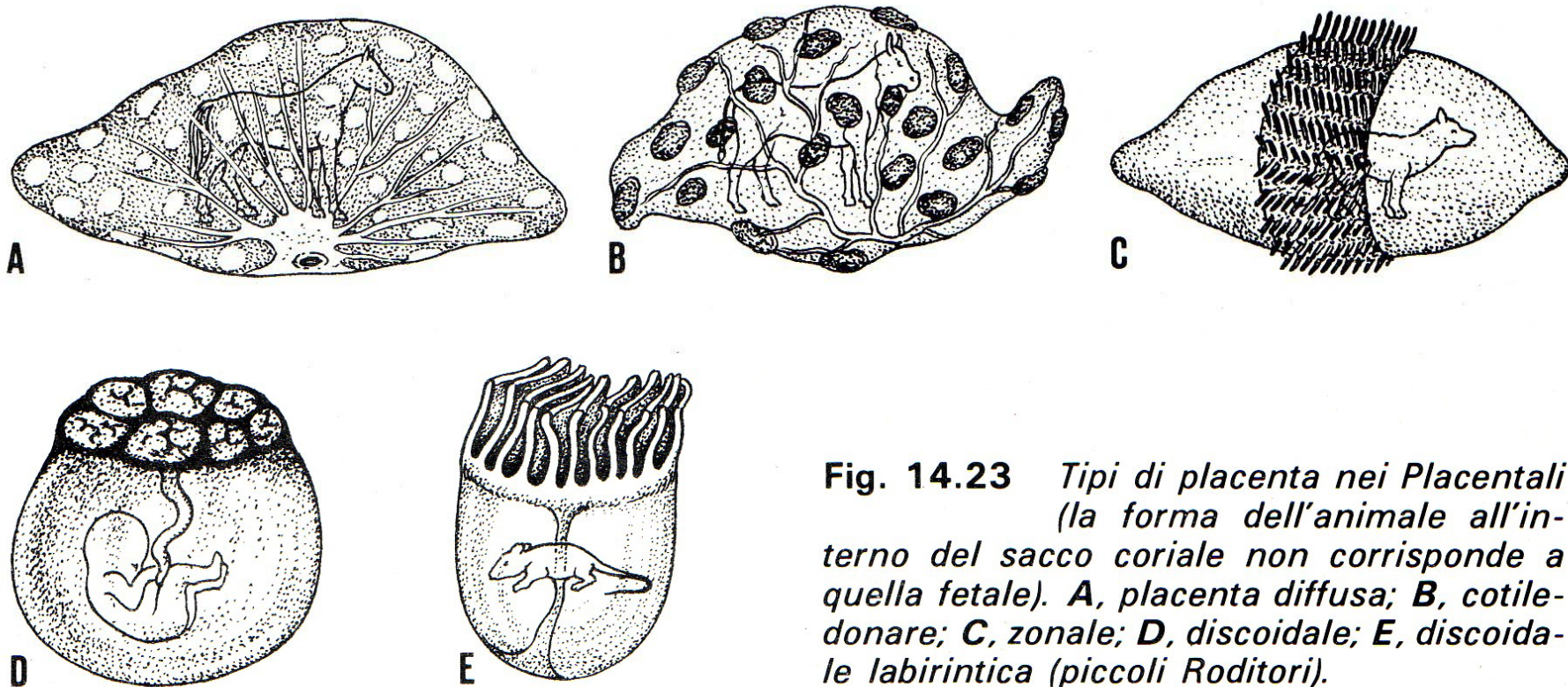


Fig. 14.23 *Tipi di placenta nei Placentali (la forma dell'animale all'interno del sacco coriale non corrisponde a quella fetale). A, placenta diffusa; B, cotiledonare; C, zonale; D, discoidale; E, discoidale labirintica (piccoli Roditori).*

Embriologia sperimentale

Gli embriologi sperimentali cercano, intervenendo in vari modi sugli embrioni, di capire quando e come viene determinato e attraverso quali meccanismi si realizza, il destino delle cellule che si originano dallo zigote durante e dopo la segmentazione. La DETERMINAZIONE precede il differenziamento, anche se nello stabilire il quando molto dipende dal livello di approfondimento a cui arrivano le tecniche usate per rilevarla. La determinazione può essere

- immediata(prevalente negli Invertebrati)
- progressiva (prevalente nei Mammiferi).

Embriologia sperimentale

La determinazione immediata dà luogo a uno **SVILIPPO A MOSAICO** in cui il destino dei blastomeri è stabilito al momento della fecondazione, quando la penetrazione dello spermatozoo determina una redistribuzione dei materiali citoplasmatici (RNA, proteine...) accumulatisi nell'uovo durante l'ovogenesi, i quali con la segmentazione si segregano nei diversi blastomeri.

La determinazione progressiva dà luogo a uno **SVILUPPO REGOLATIVO**, nel quale il destino dei blastomeri viene determinato progressivamente a seconda della loro posizione, con una restrizione progressiva delle potenzialità, dipendente da influenze esterne alle cellule stesse.

Embriologia Sperimentale

Questi termini furono conosciuti dai primi embriologi sperimentali. Quando Roux uccise con un ago rovente uno dei primi due blastomeri di rana e vide che dal blastomero vivo si sviluppava mezzo embrione, pensò che l'embrione fosse un mosaico di parti indipendenti e che, eliminandone qualcuna, si ottenesse un animale mancante delle parti che sarebbero normalmente derivate dalle cellule distrutte.

Tuttavia Driesch, isolando i blastomeri (e non distruggendoli e lasciandoli in situ), dimostrò nel Riccio di mare che fino allo stadio di 8 blastomeri, essi sono ancora totipotenti e, facendo scivolare i nuclei dei blastomeri vegetativi in quelli animali e viceversa, dimostrò che il destino dei blastomeri non dipende dal nucleo, ma dal citoplasma in cui il nucleo si trova, intuizione sconvolgente (per le conoscenze di allora) della interazione nucleo-citoplasmatica, di cui oggi conosciamo bene le basi.

In seguito Hans Spemann, con una serie di brillanti esperimenti che gli fruttarono il premio Nobel nel 1935, dimostrò che il labbro dorsale del blastoporo negli Anfibi, attraverso cui si invaginano le cellule a destino cordale, induce le cellule dell'ectoderma soprastante a diventare placca e poi tubo neurale e lo chiamò **organizzatore primario**.

In seguito si dimostrò che anche nei Sauropsidi la linea primitiva e il nodo di Hensen, e in generale le cellule a destino cordomesodermico, si comportano come il labbro dorsale del blastoporo studiato da Spemann.

Oggi sappiamo che anche le cellule del cosiddetto induttore primario vengono a loro volta indotte a diventare cordomesoderma da segnali provenienti dai blastomeri vegetativi negli Anfibi e da quelli dell'ipoblasto nei Sauropsidi e nei Mammiferi.

Lo sviluppo può dunque essere visto come una SEQUENZA DI INDUZIONI (primaria, secondaria, terziaria...). La sequenza delle induzioni non basta però a spiegare l'organizzazione spaziale delle diverse parti che realizza la morfogenesi: si pensa che debbano esistere anche informazioni spaziali o *geni del pattern* che determinano la posizione delle cellule: destra o sinistra, dorsale o ventrale, prossimale o distale..... *geni omeotici*

Esperimento di Spemann sulla equivalenza dei nuclei nella segmentazione di Anfibi

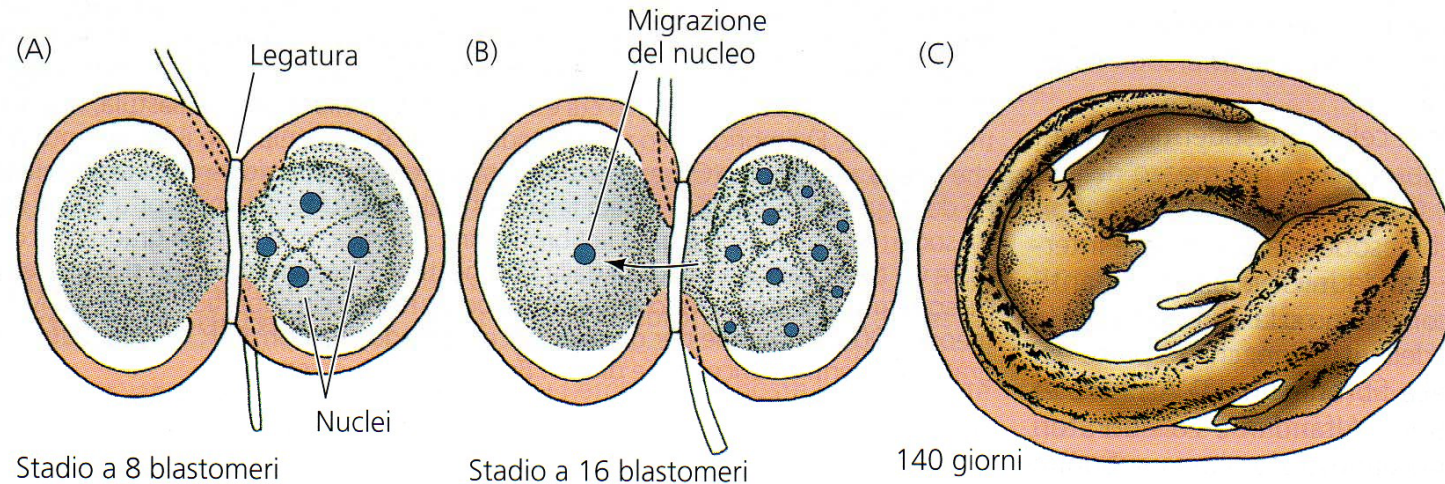


Figura 10.18

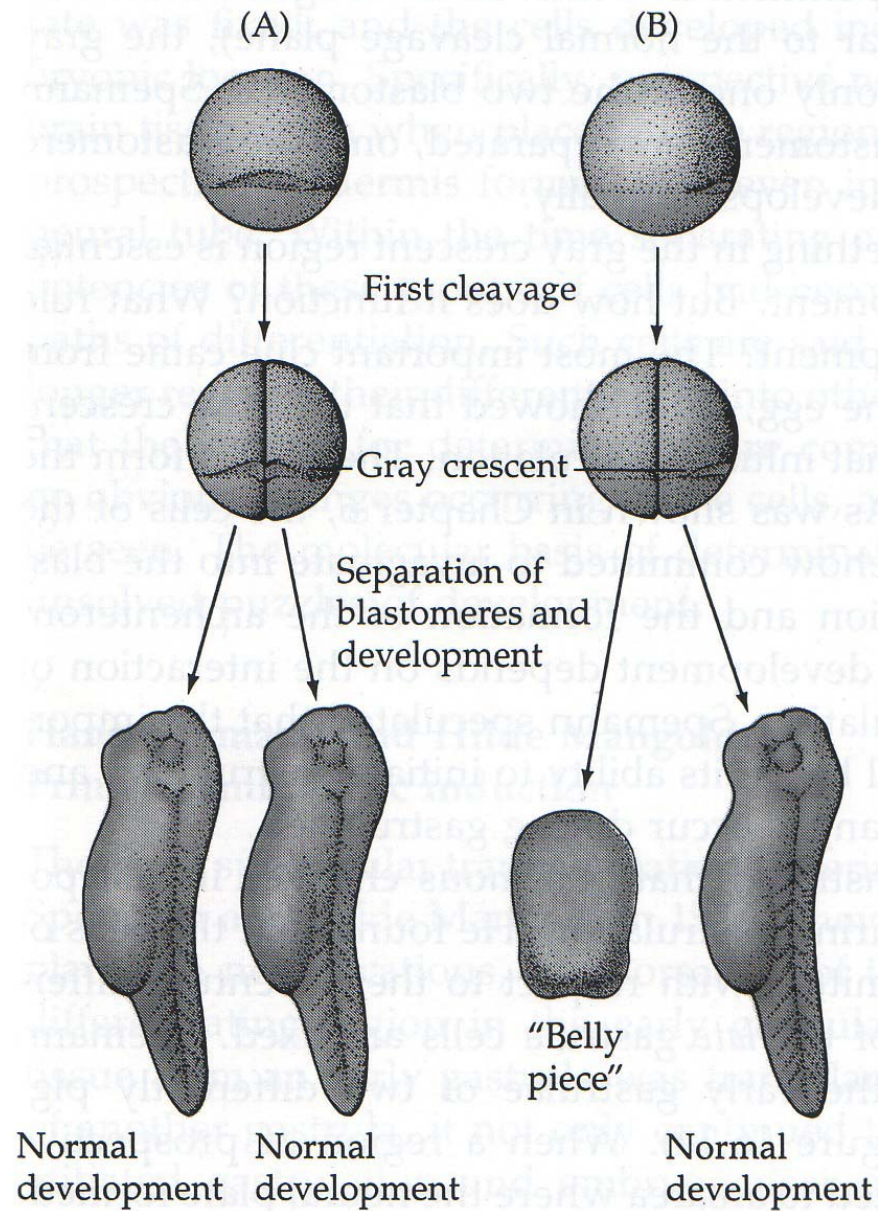
Dimostrazione di Spemann della equivalenza dei nuclei nella segmentazione di tritone.

(A) Quando si strozzava con una legatura l'uovo fecondato di *Triturus taeniatus*, il nucleo re-

stava confinato in una metà dell'embrione. In questo lato dell'embrione la segmentazione raggiungeva lo stadio di 8 blastomeri, mentre l'altro lato restava indiviso. (B) Allo stadio di 16 blastomeri un nucleo entrava nella metà fino a

quel momento indivisa, e il laccio veniva ulteriormente stretto fino a completare la separazione delle due metà. (C) Dopo 140 giorni ciascuno dei due lati si era sviluppato in un embrione normale. (Da Spemann 1938.)

Asimmetria nell'uovo di Anfibia



Determinazione dell'ectoderma nella gastrulazione di Anfibio

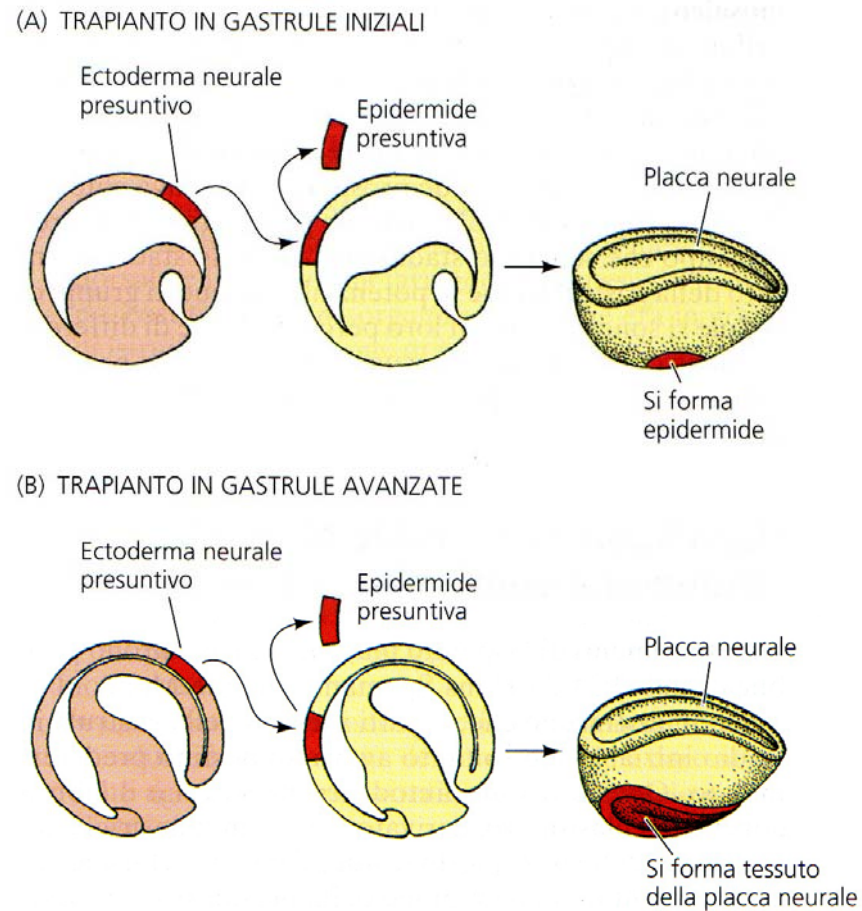
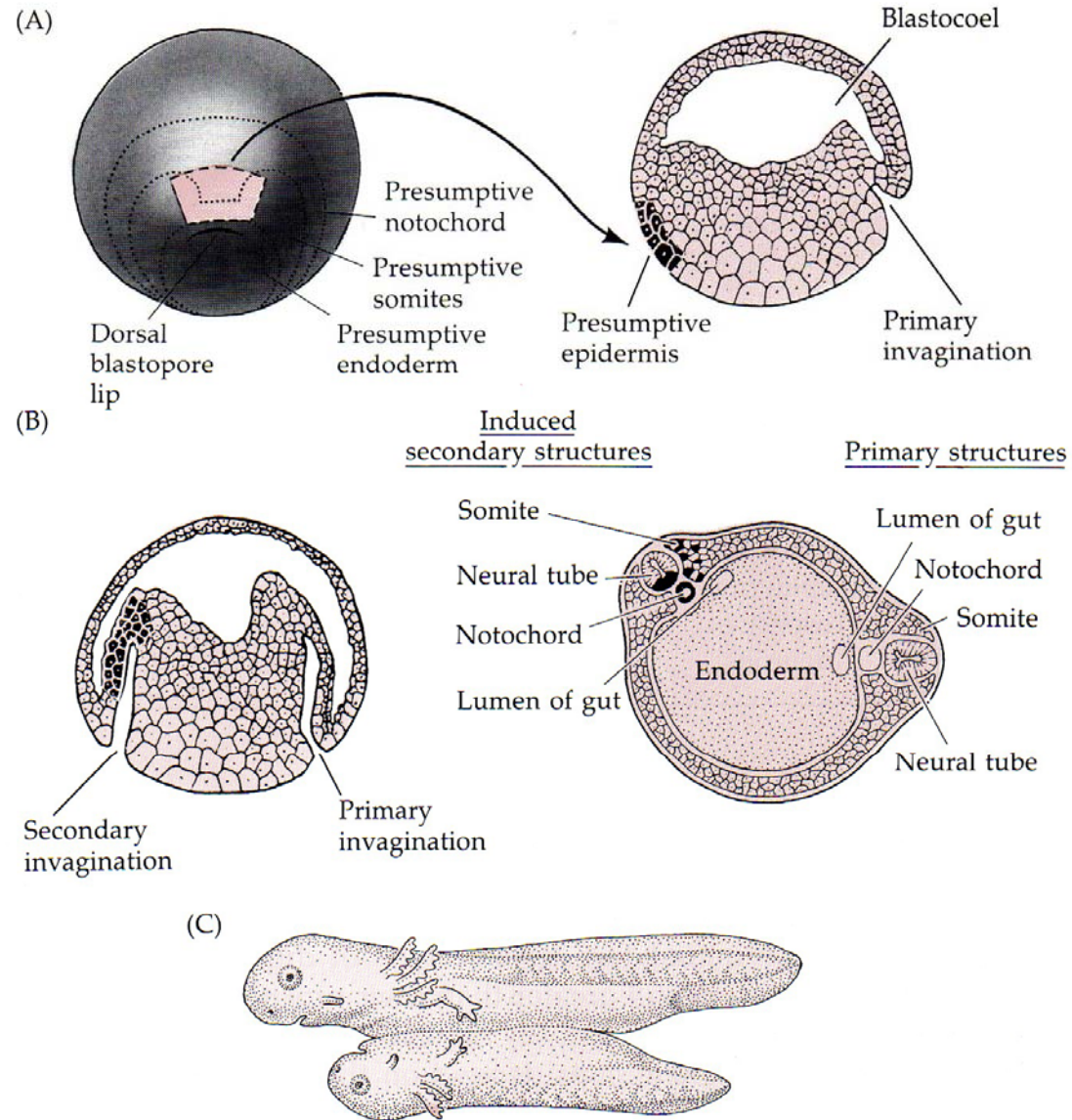


Figura 10.20

Determinazione dell'ectoderma nella gastrulazione di tritone. L'ectoderma neurale presuntivo di un embrione di tritone viene trapiantato in un altro embrione, in una regione che normalmente diventa epidermide. (A) Quando i trapianti di tessuto avvengono in gastrule allo stadio iniziale, il tessuto neurale presuntivo si sviluppa in epidermide, e si osserva una sola placca neurale. (B) Quando lo stesso esperimento viene condotto su gastrule in stadio avanzato, le cellule neurali presuntive formano tessuto neurale, provocando così nell'ospite la formazione di due placche neurali. (Da Saxén e Toivonen 1962.)

Organizzazione di un asse secondario da parte del labbro dorsale del Blastoporo



Risultati dei trapianti di tessuti negli stadi iniziale e avanzato della gastrula di Tritone

Tabella 10.1 Risultati dei trapianti di tessuti negli stadi iniziale e avanzato della gastrula di tritone

Regione donatrice	Regione ricevente	Differenziamento del tessuto trapiantato	Conclusione
GASTRULA IN STADIO INIZIALE			
Neuroni prospettici	Epidermide prospettica	Epidermide	Sviluppo dipendente (condizionato)
Epidermide prospettica	Neuroni prospettici	Neuroni	Sviluppo dipendente (condizionato)
GASTRULA IN STADIO AVANZATO			
Neuroni prospettici	Epidermide prospettica	Neuroni	Sviluppo indipendente (autonomo) (determinato)
Epidermide prospettica	Neuroni prospettici	Epidermide	Sviluppo indipendente (autonomo) (determinato)