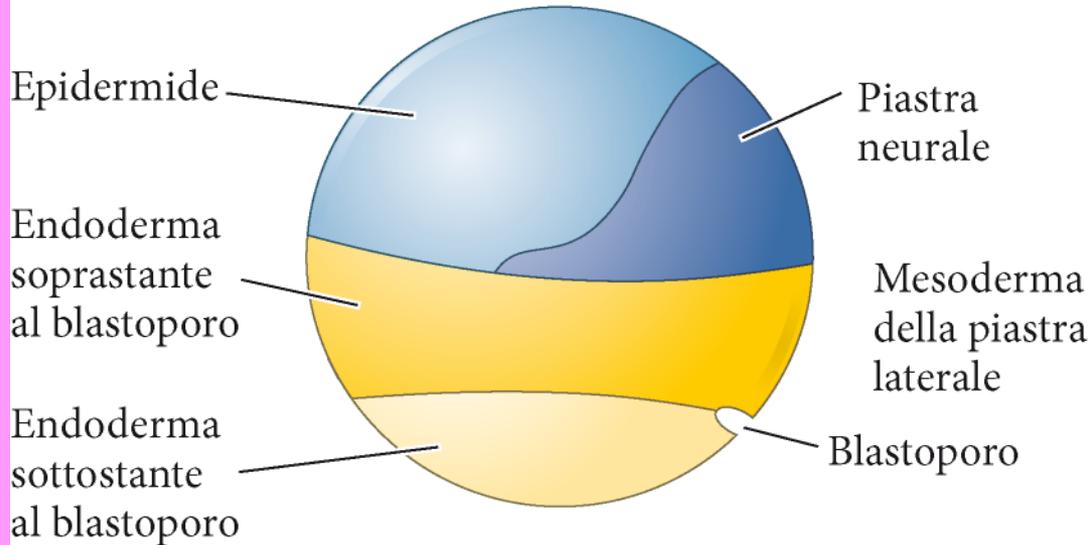
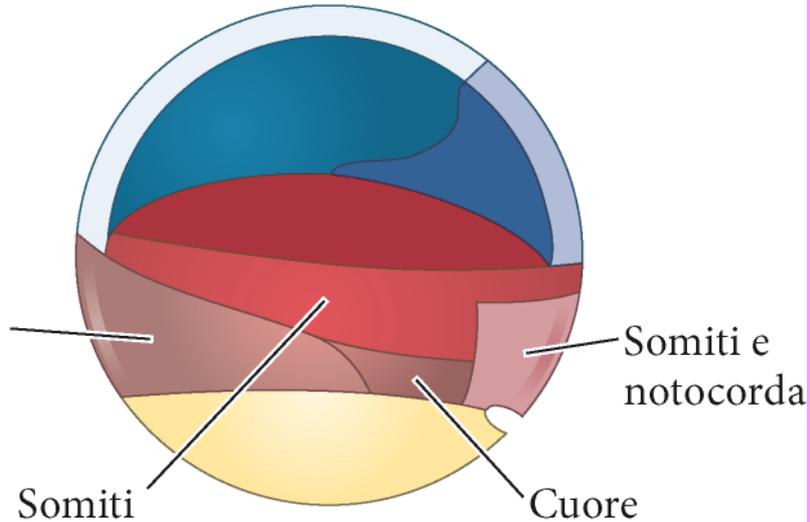


# Mappa dei territori presuntivi: anfibi

(A) Mappa esterna



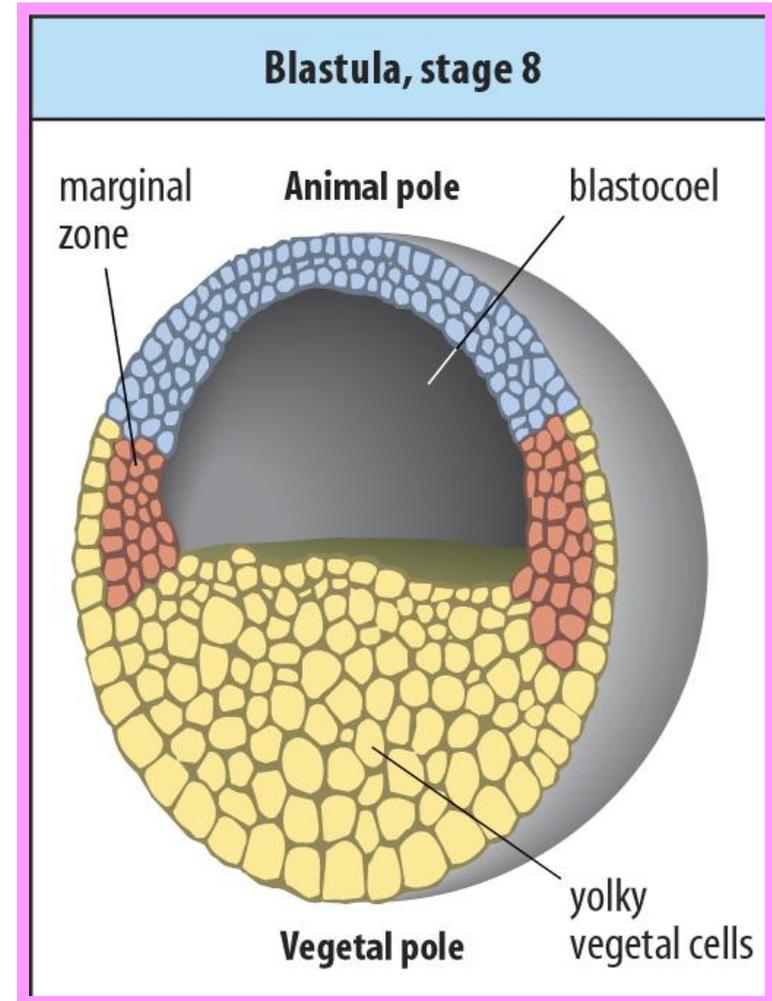
(B) Mappa interna



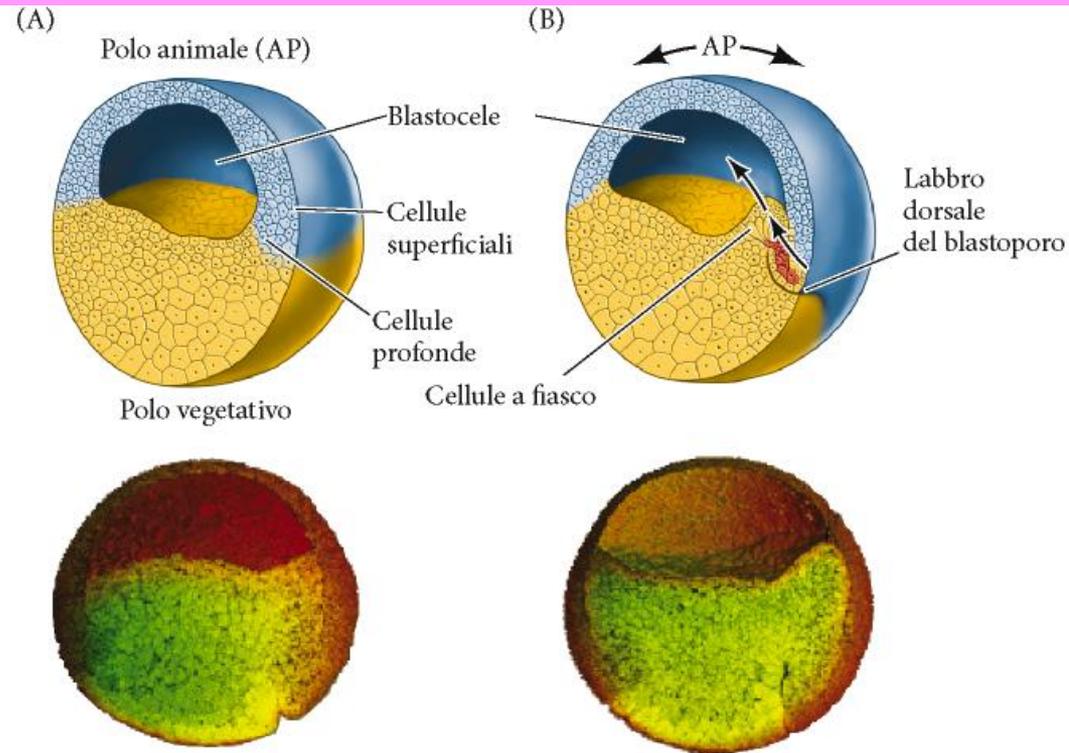
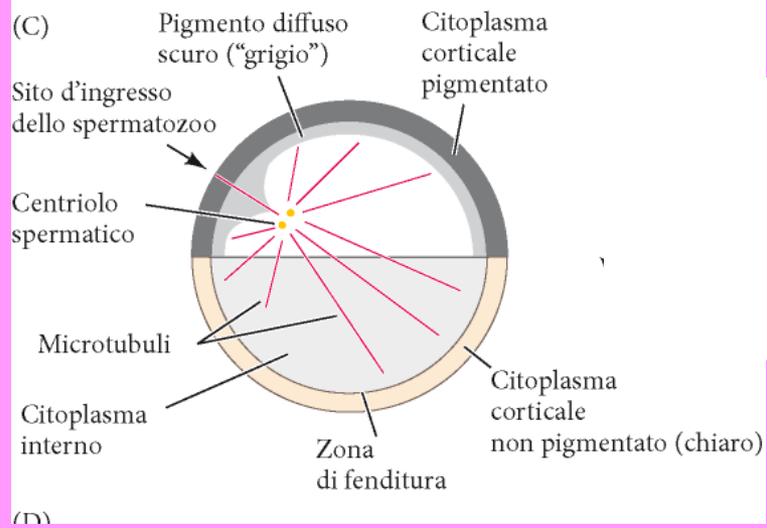
La costruzione di mappe presuntive ha dimostrato che le cellule della blastula di *Xenopus* hanno destino differente a seconda che siano situate negli strati profondi o in quelli superficiali dell'embrione. Con la gastrulazione, i **territori della blastula devono essere ridistribuiti** in modo tale da portare verso l'interno quelli che daranno origine alle strutture endodermiche e mesodermiche, mentre resterà all'esterno quello che formerà il rivestimento dell'organismo. **Il territorio a destino mesodermico, in particolare, andrà ad interpersi fra ectoderma e mesoderma.**

# Gastrulazione anfibi

La gastrulazione negli anfibi è molto complessa perché i **grossi macromeri del polo vegetativo**, ricchi di vitello, rappresentano **un impedimento all'invaginazione**. Per questo motivo la gastrulazione non inizia al polo vegetativo ma in una regione sottoequatoriale, sottostante la semiluna grigia, di transizione tra macromeri e micromeri.



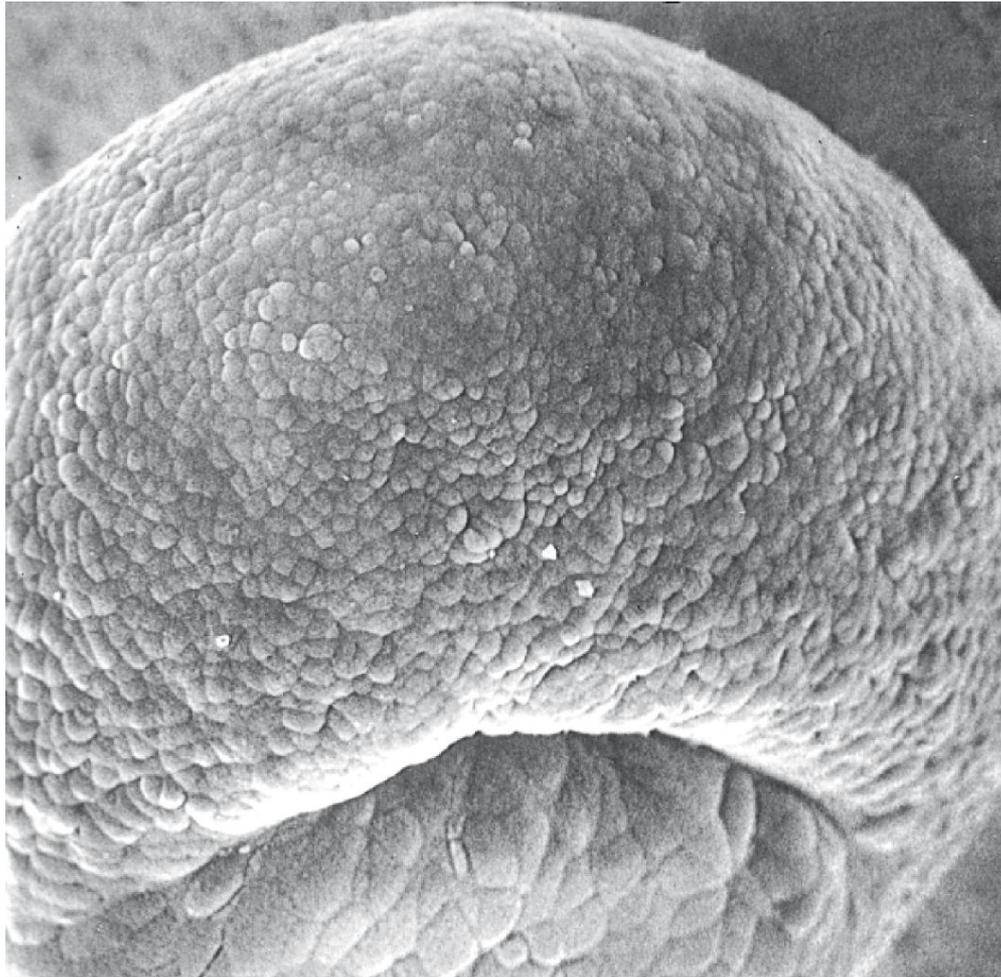
# Gastrulazione anfibi



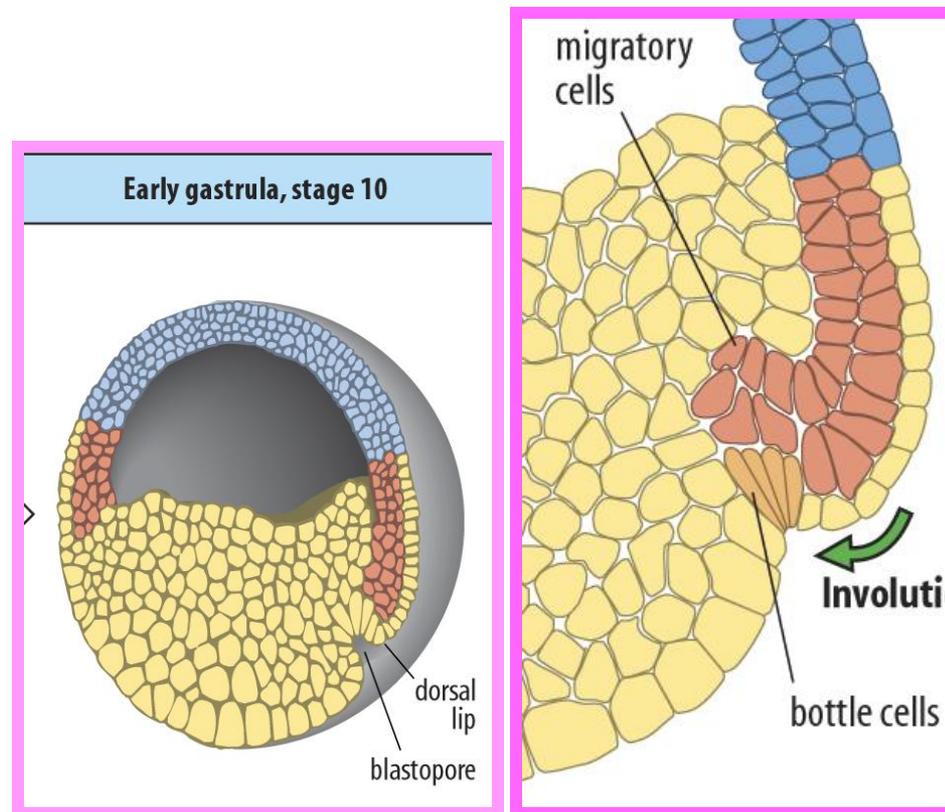
Nell'embrione di rana la gastrulazione posiziona il mesoderma tra l'ectoderma esterno e l'endoderma interno. Questi movimenti iniziano nel futuro lato dorsale dell'embrione, al di sotto dell'equatore, nella regione della semiluna grigia, **regione opposta al sito d'ingresso dello spermatozoo.**



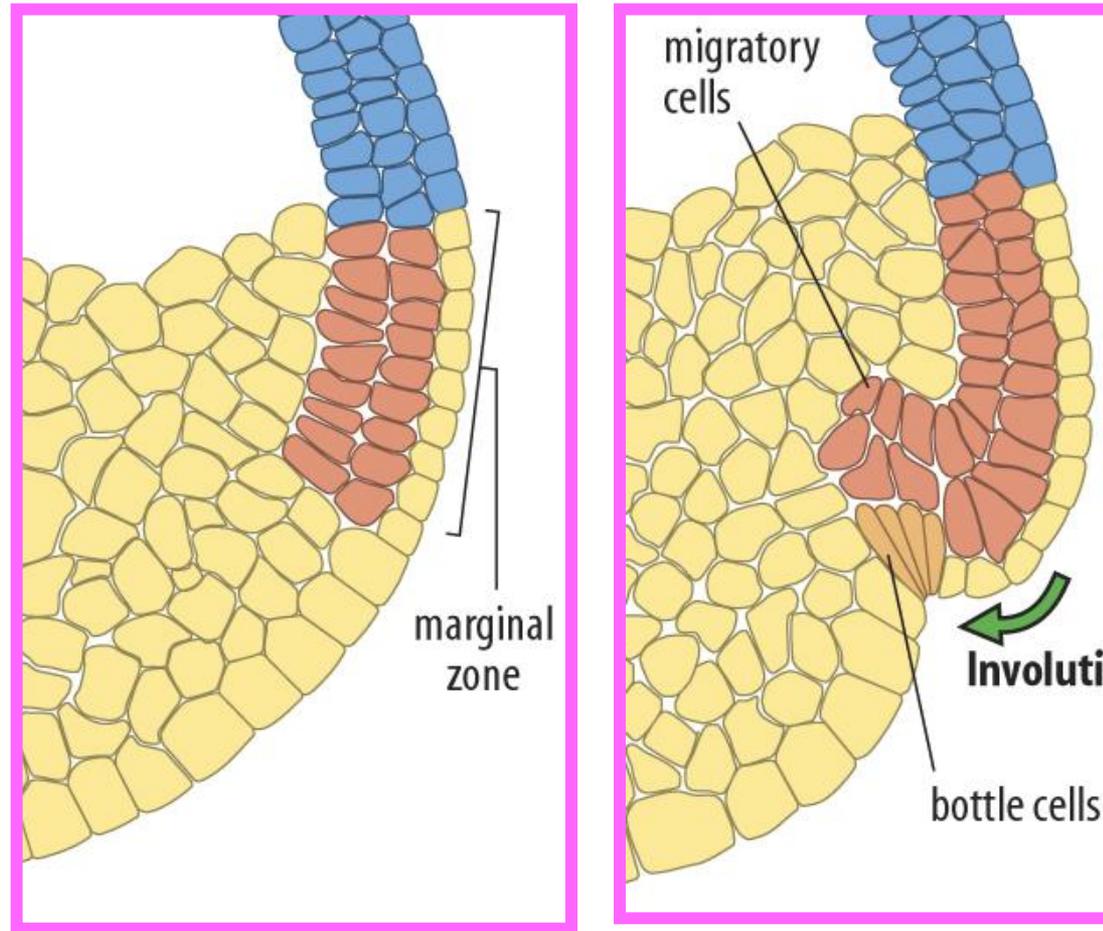
Le cellule si invaginano  
formando un blastoporo.



La gastrulazione di *Xenopus* inizia in un sito del lato dorsale della blastula spostato verso il polo vegetativo. Il **primo segno visibile** della gastrulazione è la **formazione di cellule a forma di bottiglia** da parte di alcune cellule dell'**endoderma presuntivo**. Come nel riccio di mare, il cambiamento di forma di queste cellule causa la formazione di un piccolo solco nella superficie della blastula, il **blastoporo** (che corrisponde all'**organizzatore di Spemann**).



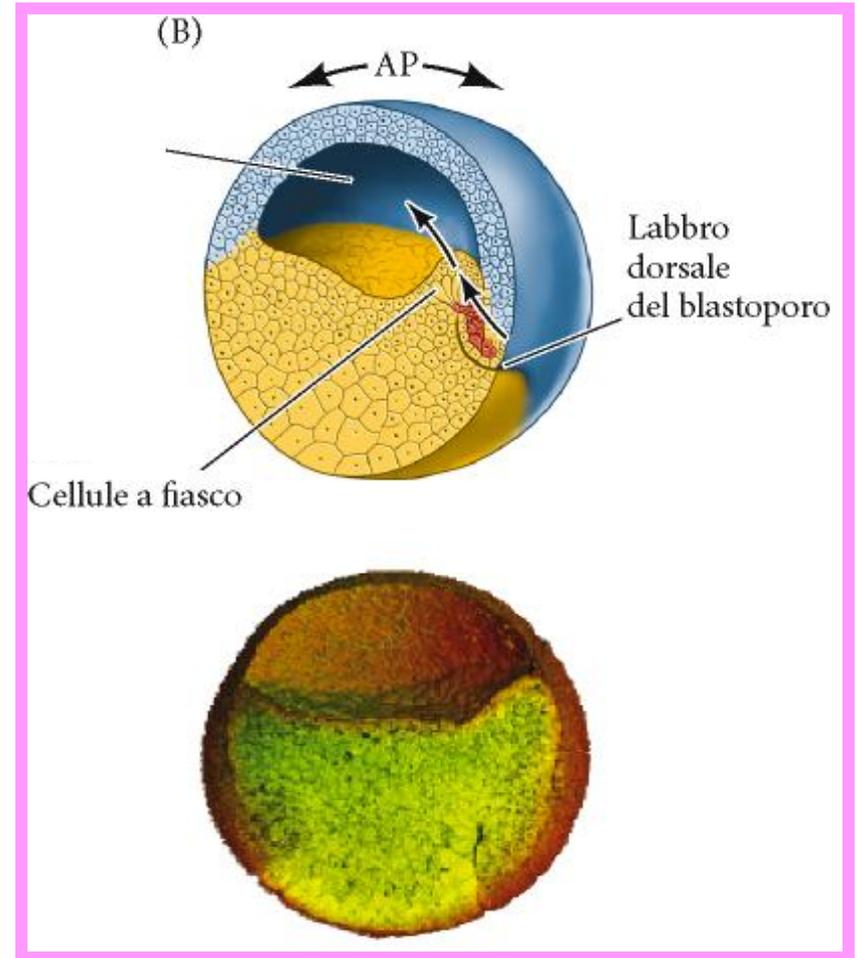
# La gastrulazione inizia nella zona marginale



Queste cellule modificano la loro forma: il corpo principale è spostato verso l'interno dell'embrione, mentre il lato opposto assume la forma di un collo sottile. Queste **cellule a fiasco** delimitano l'archenteron.

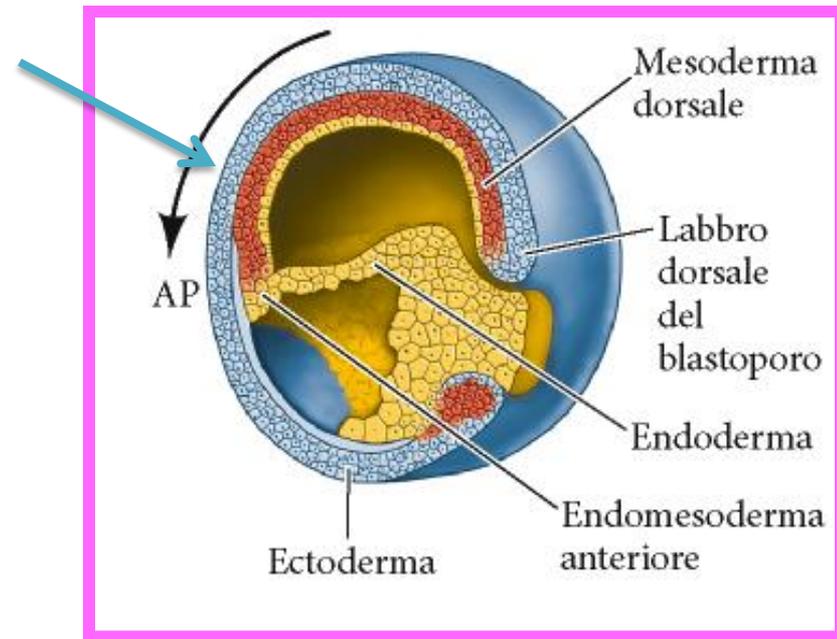
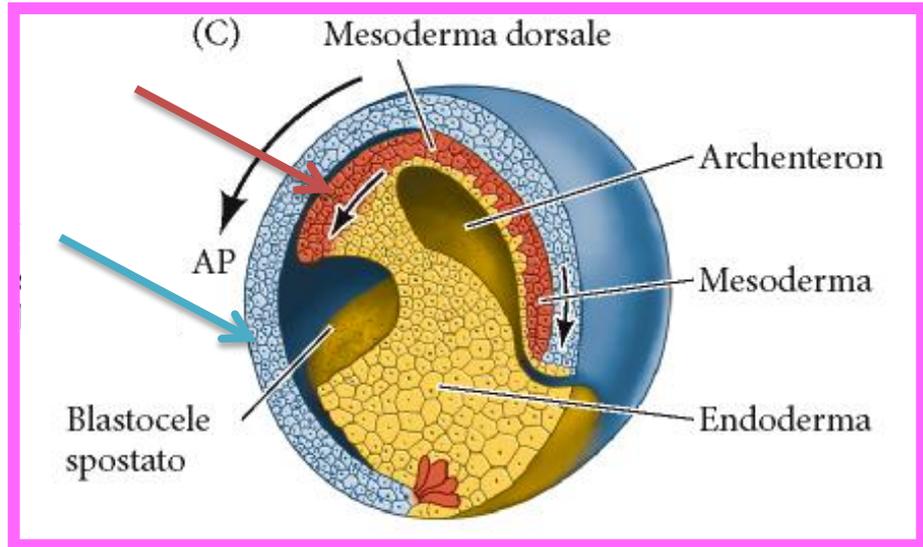
# La gastrulazione inizia nella zona marginale

Come nel riccio un'invaginazione cellulare dà inizio alla formazione dell'archenteron. Nella rana però la gastrulazione non comincia nella regione vegetativa ma nella **zona marginale** dove si incontrano l'emisfero animale e quello vegetativo. In questa regione le cellule non sono né molto grandi né molto ricche di tuorlo come i restanti blastomeri vegetativi.

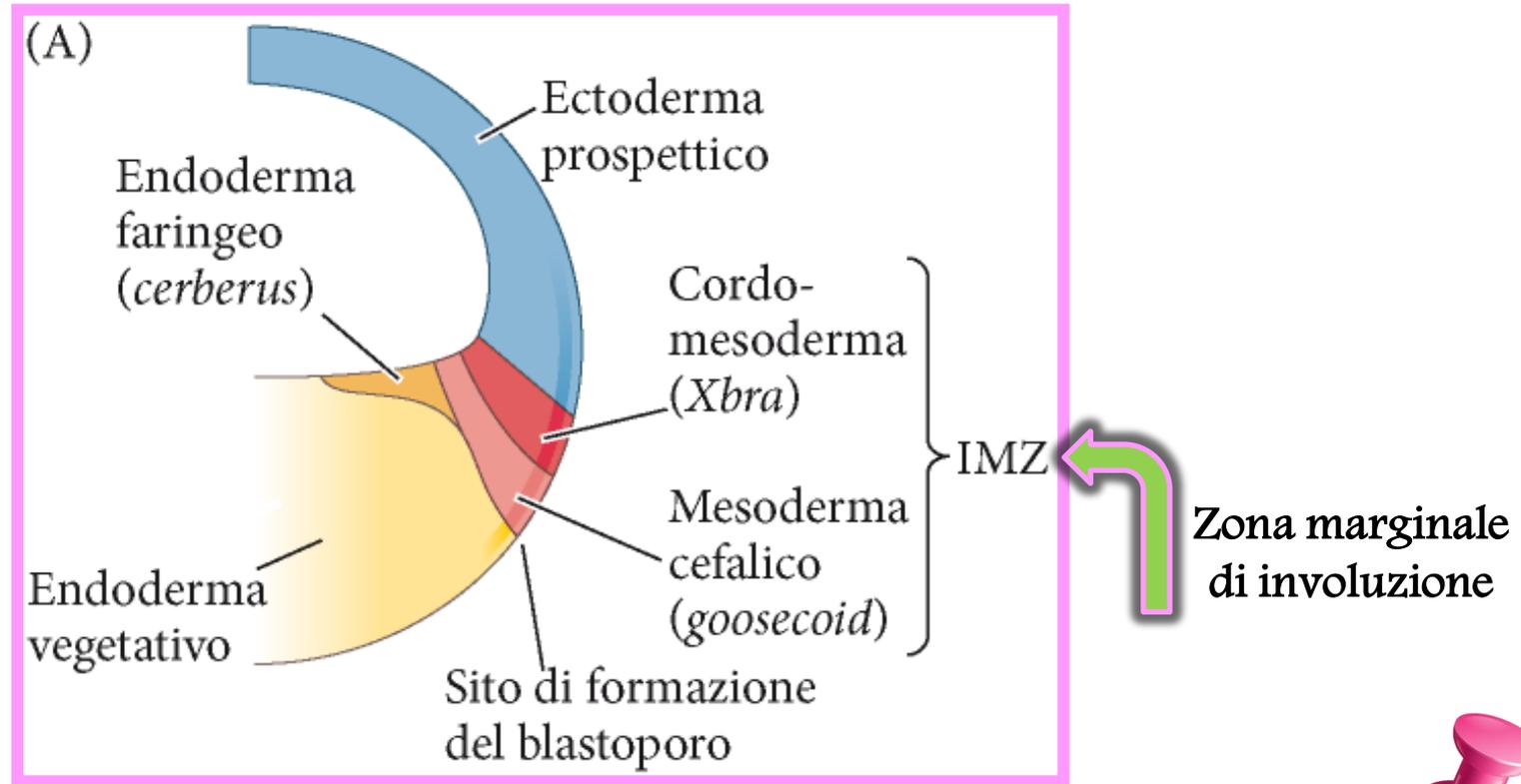


# La gastrulazione inizia nella zona marginale

Successivamente le cellule della zona marginale vanno incontro a involuzione (o embolia) mentre le cellule del polo animale vanno incontro a epibolia e convergono nel blastoporo.

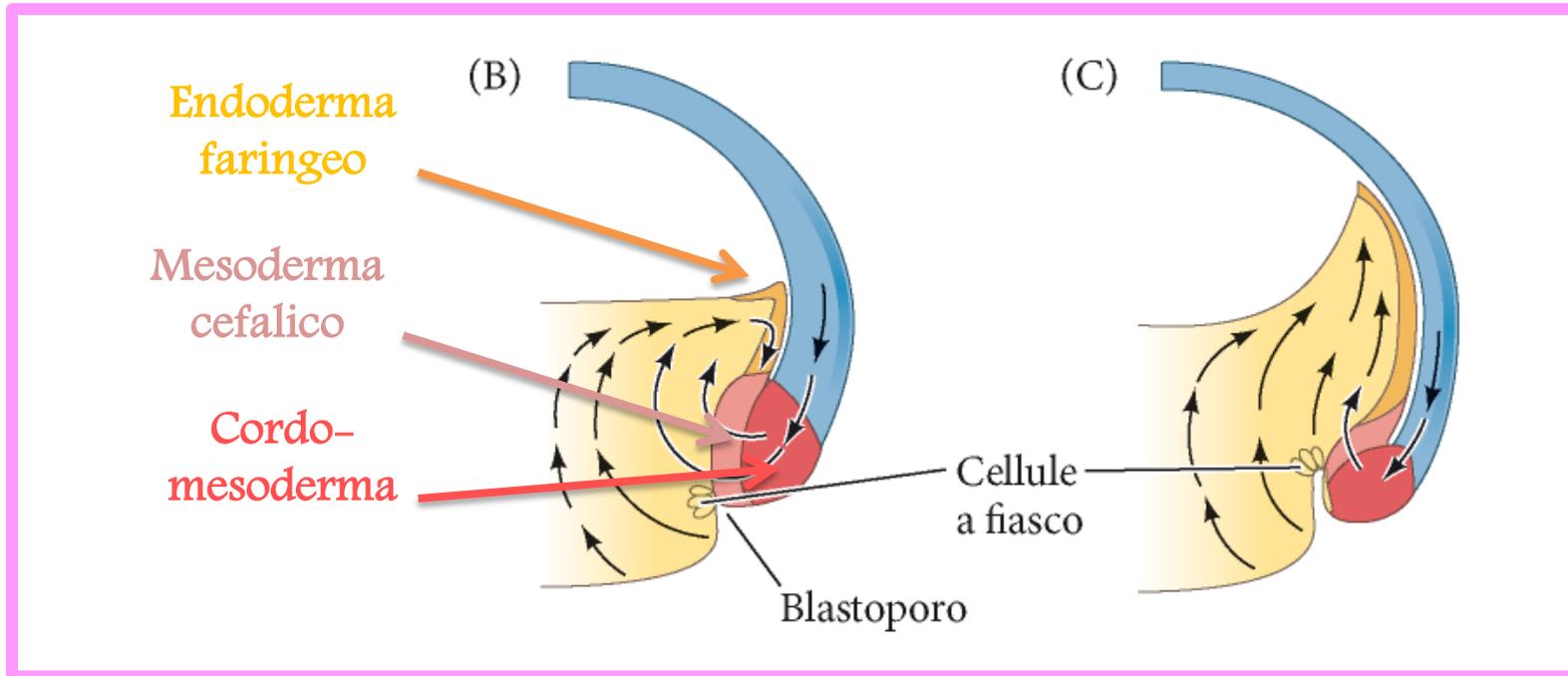


# Embolia attraverso il labbro dorsale



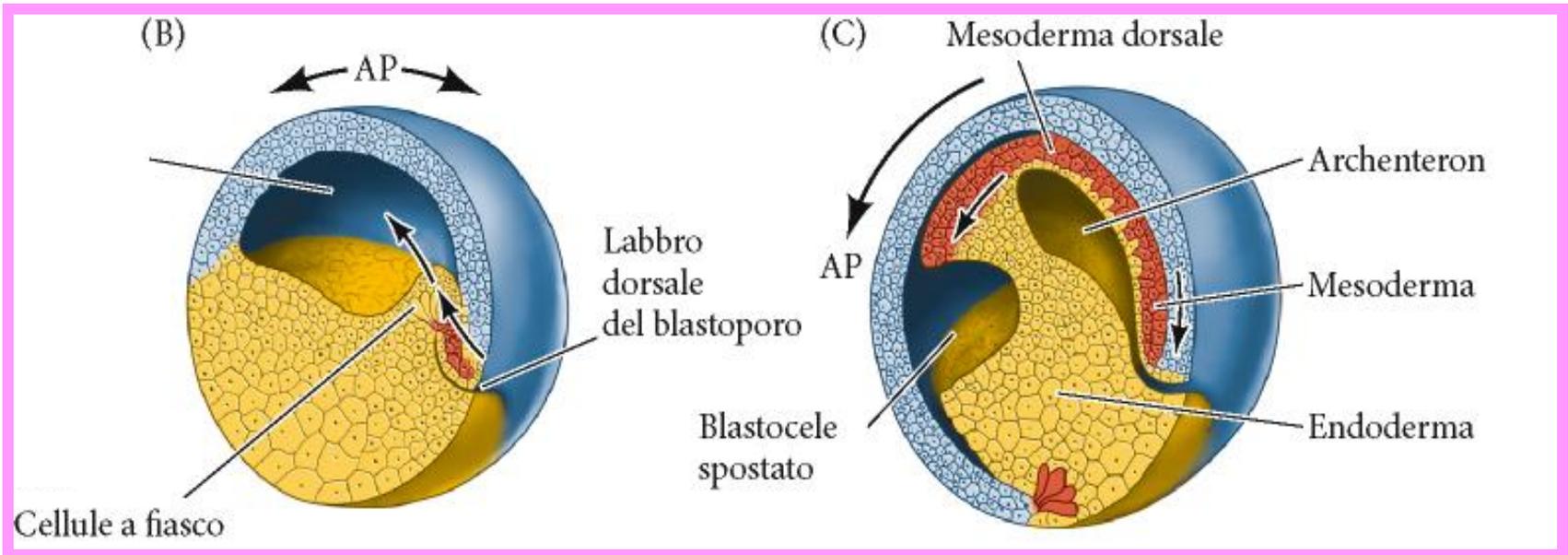
Le cellule che costituiscono il labbro dorsale del blastoporo cambiano continuamente, le cellule iniziali migrano all'interno dell'embrione e vengono sostituite da cellule che migrano verso il basso. Le prime cellule ad entrare attraverso il blastoporo sono quelle dell'endoderma faringeo.

# Embolia attraverso il labbro dorsale



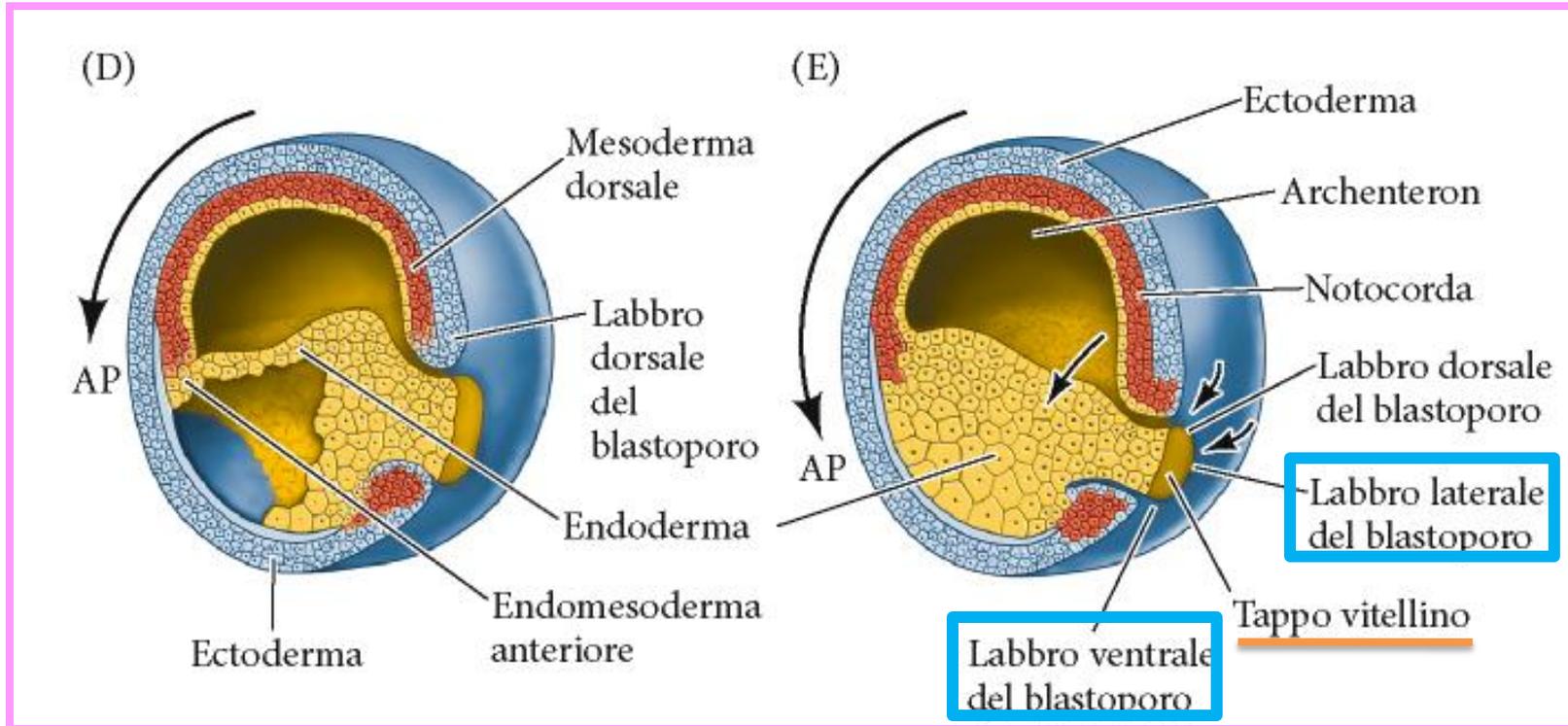
Il labbro dorsale sarà a questo punto costituito da cellule che involgono nell'embrione per diventare **placca precordale** (mesoderma cefalico). Le cellule che attuano successivamente l'embolia sono le cellule del **cordomesoderma** che formeranno la notocorda.

# Embolia attraverso il labbro dorsale



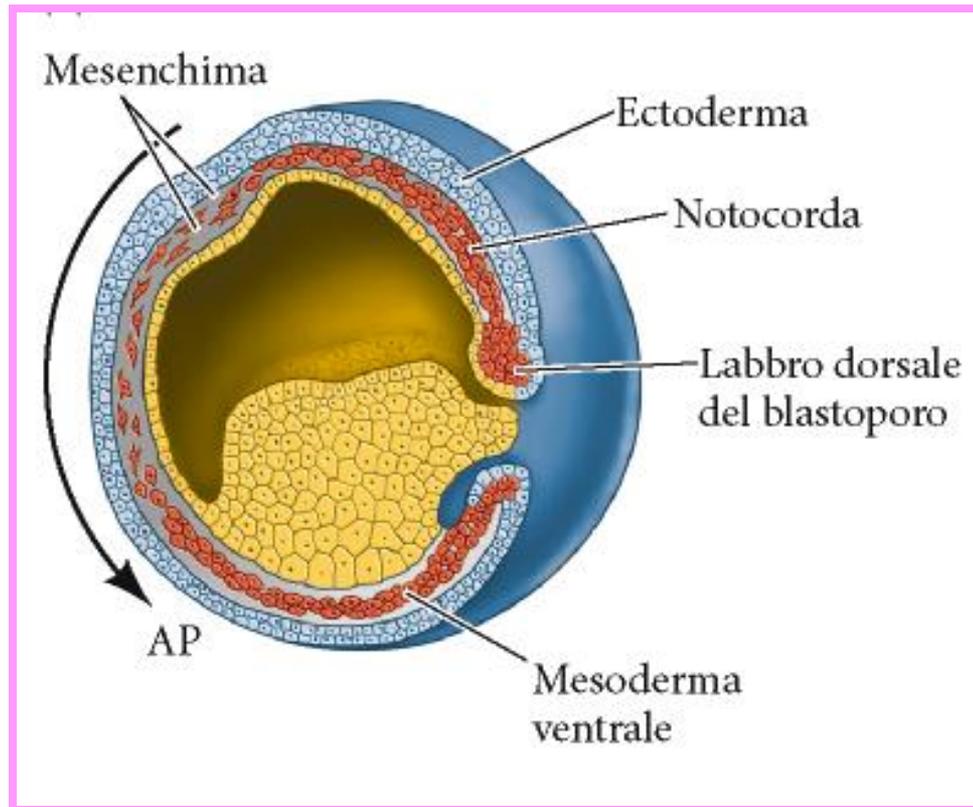
Il blastocele viene spostato sul lato opposto al labbro dorsale del blastoporo

# Embolia attraverso il labbro dorsale



Il labbro dorsale si **estende** lateralmente e ventralmente formando delle **labbra laterali** e un **labbro ventrale**. Con la formazione del labbro ventrale, il blastoporo ha formato un solco anulare attorno alle voluminose cellule endodermiche chiamate tappo vitellino.

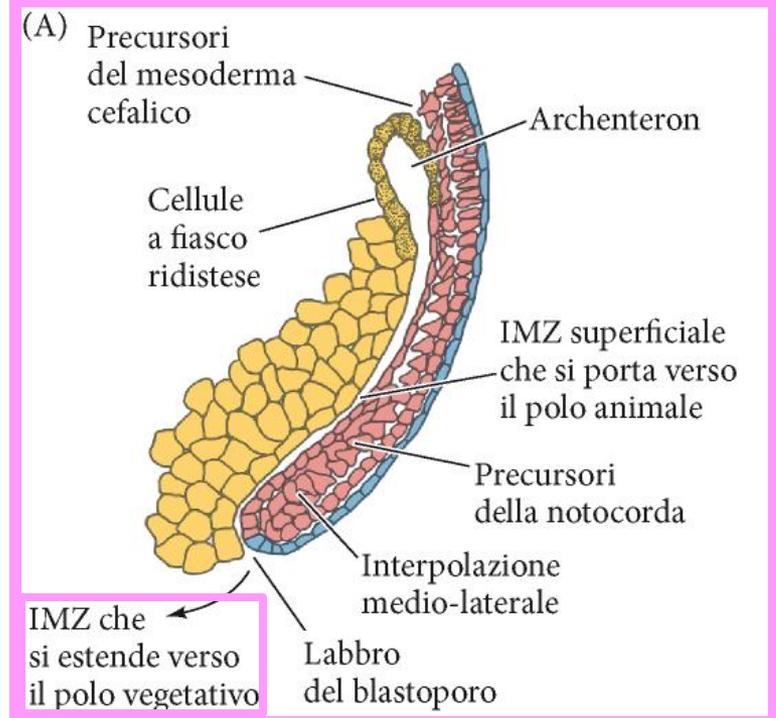
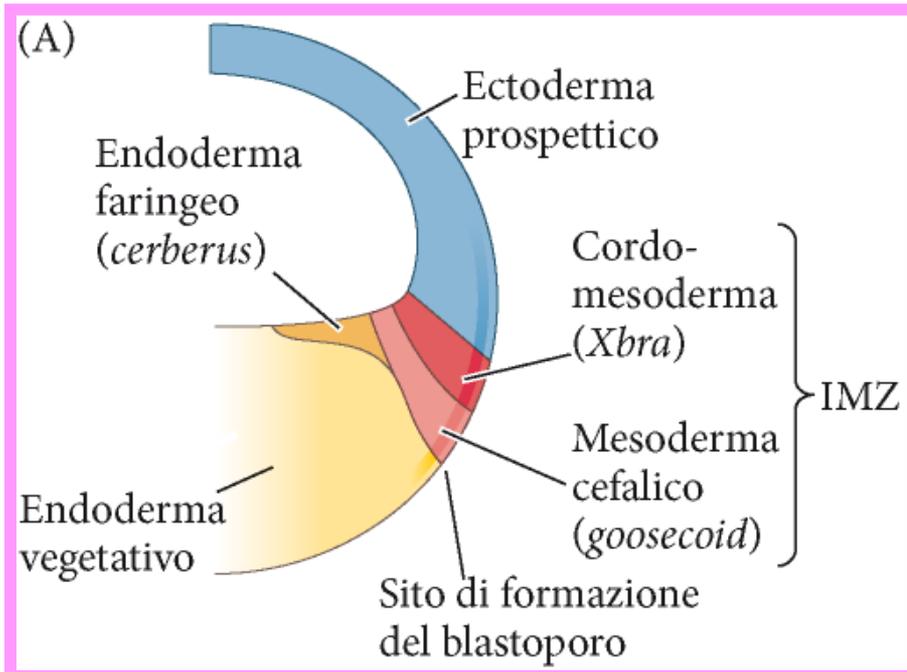
# Embolia attraverso il labbro dorsale



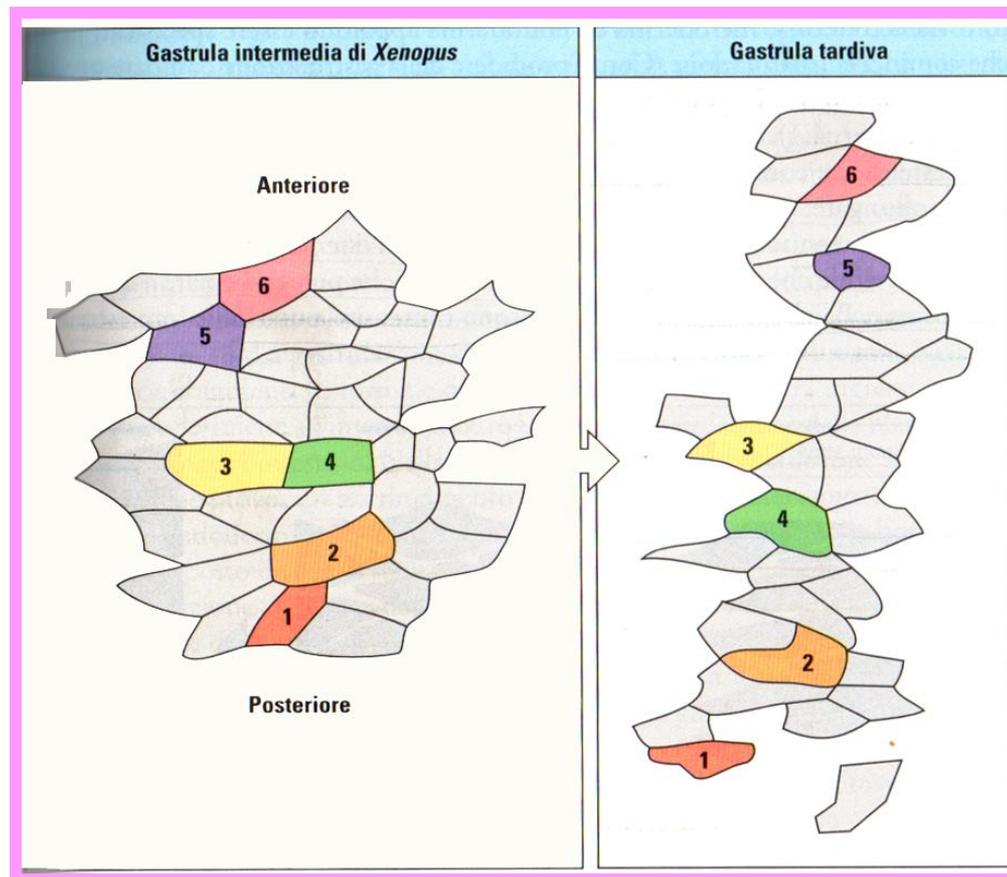
L'endoderma è stato portato all'interno dell'embrione, l'ectoderma ha rivestito la superficie e il mesoderma è collocato tra i due foglietti

# Estensione convergente del mesoderma

La zona marginale di involuzione (IMZ) è inizialmente formata da strati multipli di cellule. Prima di scorrere all'interno **gli strati di cellule della IMZ si intercalano formando uno strato sottile**. Questa **interpolazione** estende ulteriormente la IMZ verso il polo vegetativo.



**L'estensione convergente** è causata da **intercalazione cellulare**.  
L'intercalazione cellulare è il movimento di cellule che si inseriscono tra cellule adiacenti convergendo verso la linea mediana del tessuto, causando il restringimento del tessuto e il suo allungamento in senso antero-posteriore.



# Estensione convergente del mesoderma

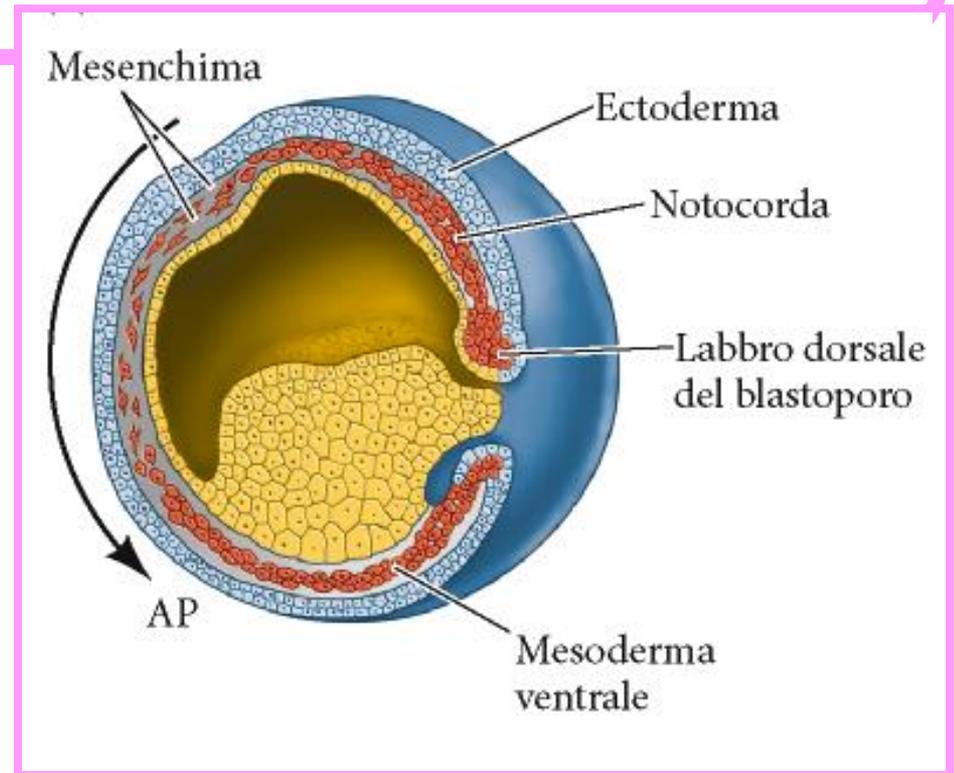
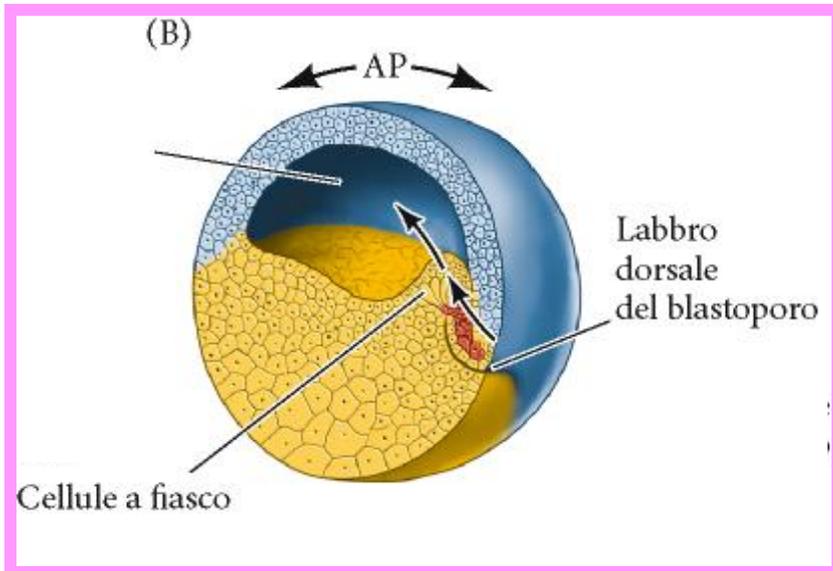


Diverse forze guidano l'estensione convergente:

1. **Coazione cellulare polarizzata:** in cui le cellule mesodermiche involute emettono protusioni per entrare in contatto l'una con l'altra.
2. **Coazione differenziale:** durante la gastrulazione i geni codificanti le proteine di adesione protocaderina parassiale e protocaderina assiale vengono espressi rispettivamente nel mesoderma parassiale e nella notocorda.
3. Il **flusso di calcio** rilasciato dai depositi intracellulari.

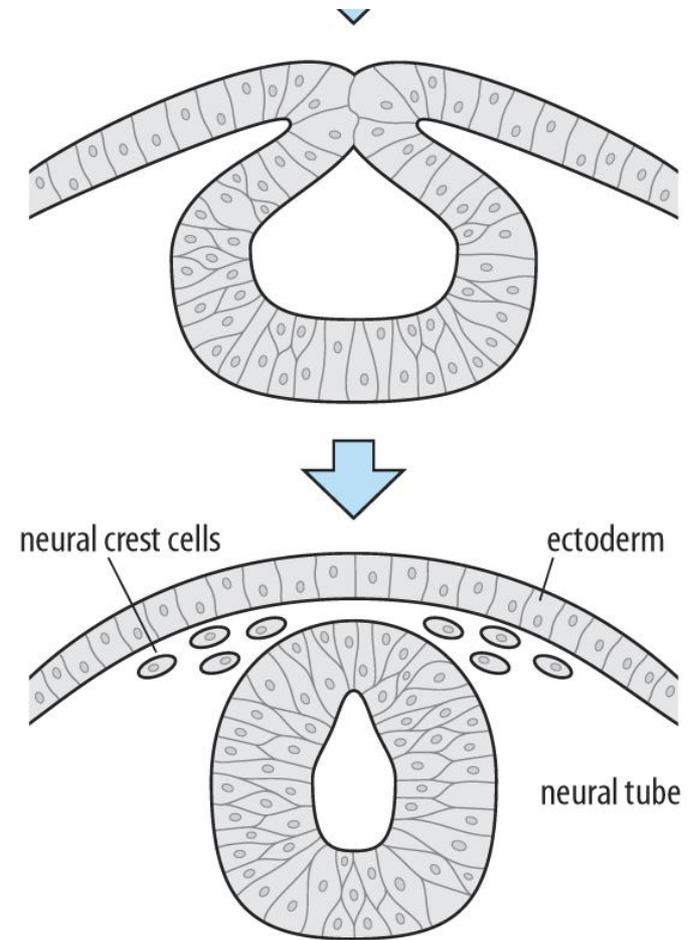
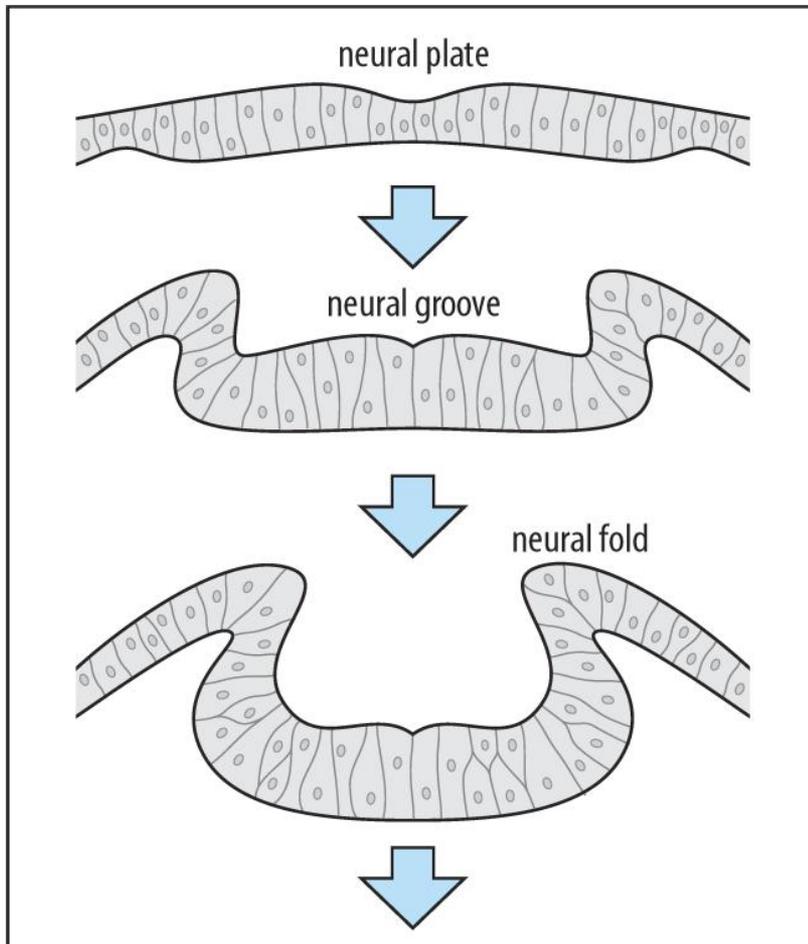
# Epibolia dell'ectoderma

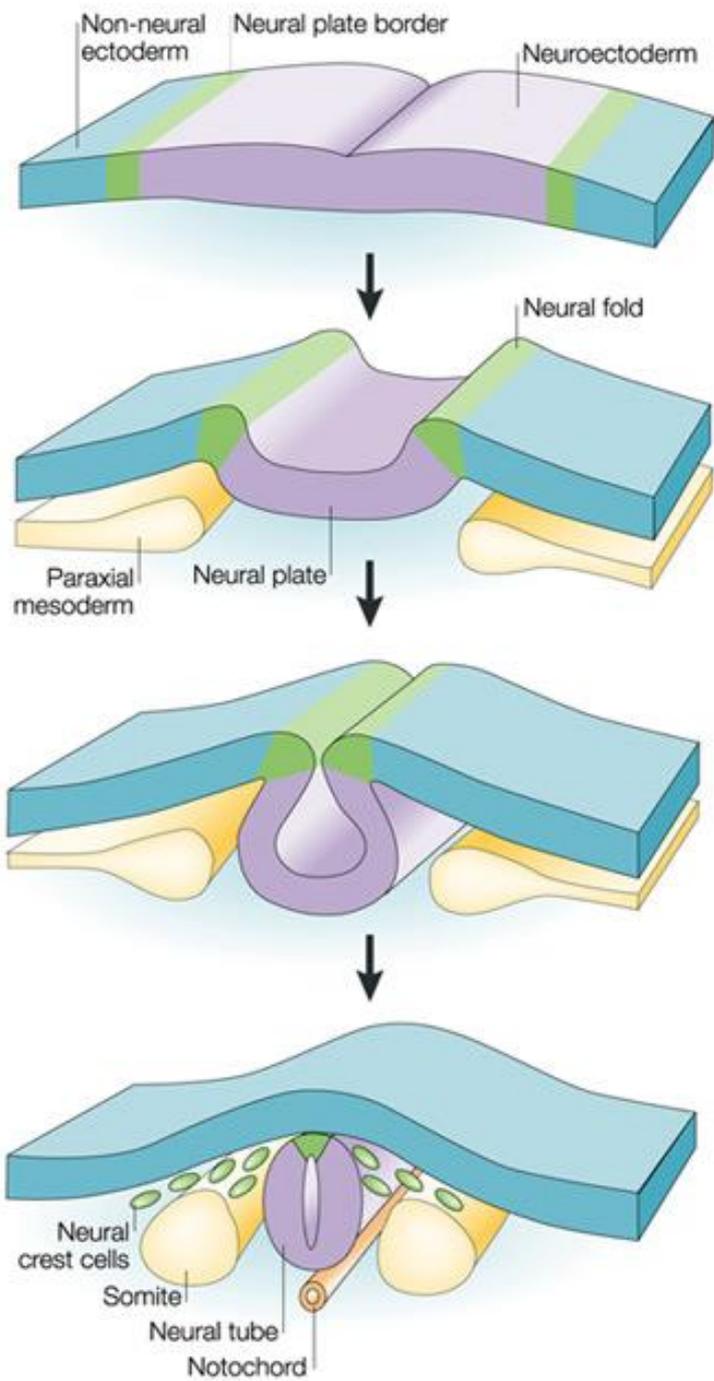
Durante la gastrulazione la calotta animale e le cellule della zona marginale che non attuano l'embolia si espandono per **epibolia** e andranno a ricoprire l'embrione. Alla base dell'epibolia c'è l'**aumento del numero** di cellule e la formazione di **fibronectina fibrillare** che consente la migrazione in direzione vegetativa delle cellule della regione animale.



# Neurulation in *Xenopus*

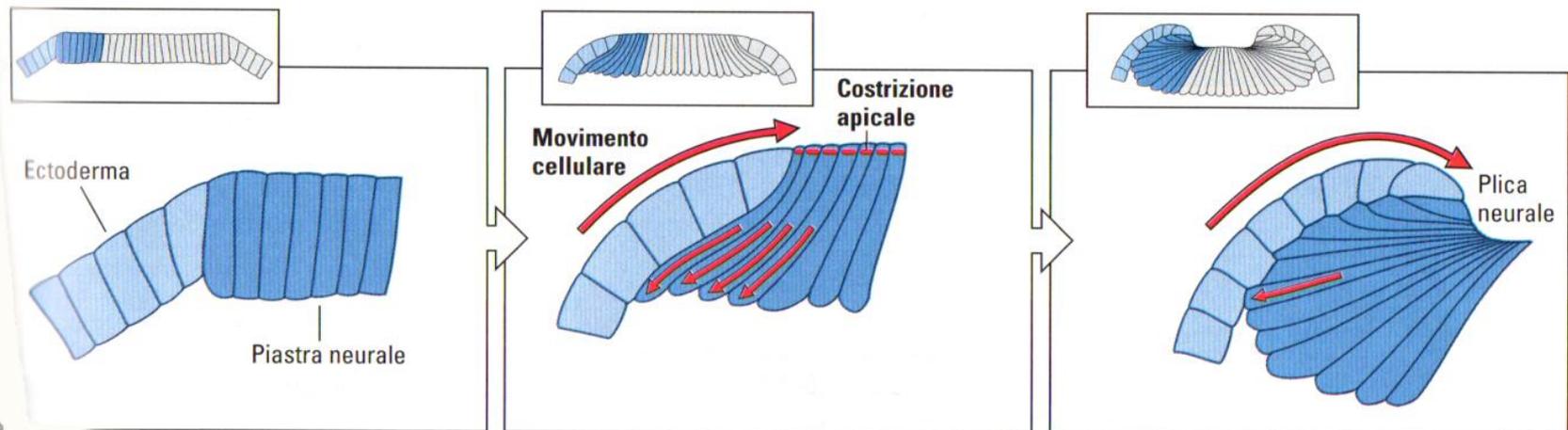
In *Xenopus* la neurulazione inizia con la comparsa del solco neurale lungo la **linea dorsale mediana**.





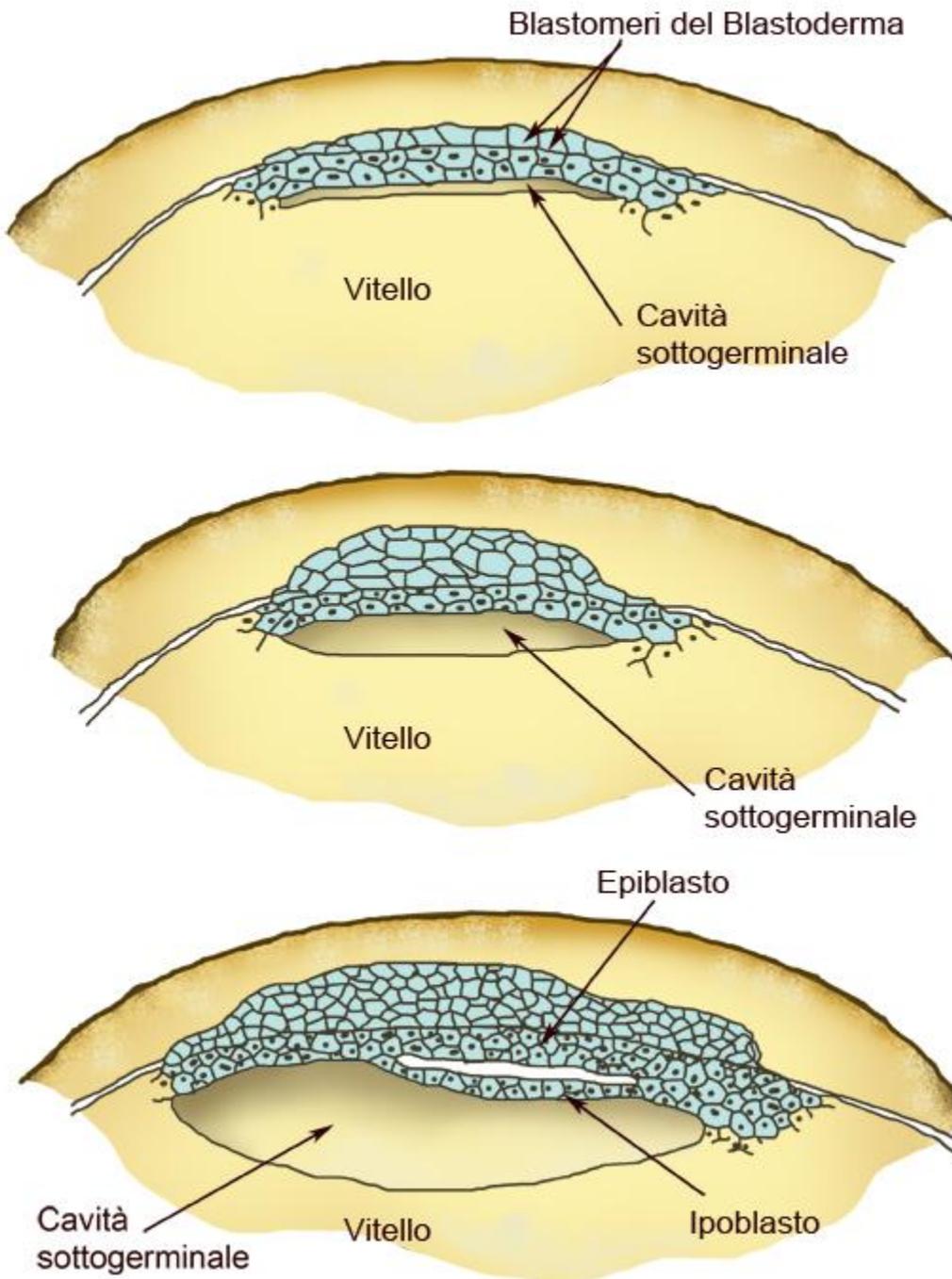
La curvatura della piastra neurale e il sollevamento delle pliche neurali sono associati a **cambiamenti di forma delle cellule**. Durante la gastrulazione le cellule della piastra neurale diventano **più alte e più strette** delle cellule dell'ectoderma adiacente.

All'inizio della neurulazione quando la piastra comincia ad incurvarsi le cellule poste al confine della piastra (lungo le linee di curvatura) si **restringono** in corrispondenza della loro **superficie esterna**, assumendo una forma a cuneo. Teoricamente questo cambiamento di forma delle cellule potrebbe far sollevare i bordi della piastra neurale nelle corrispondenti pliche.



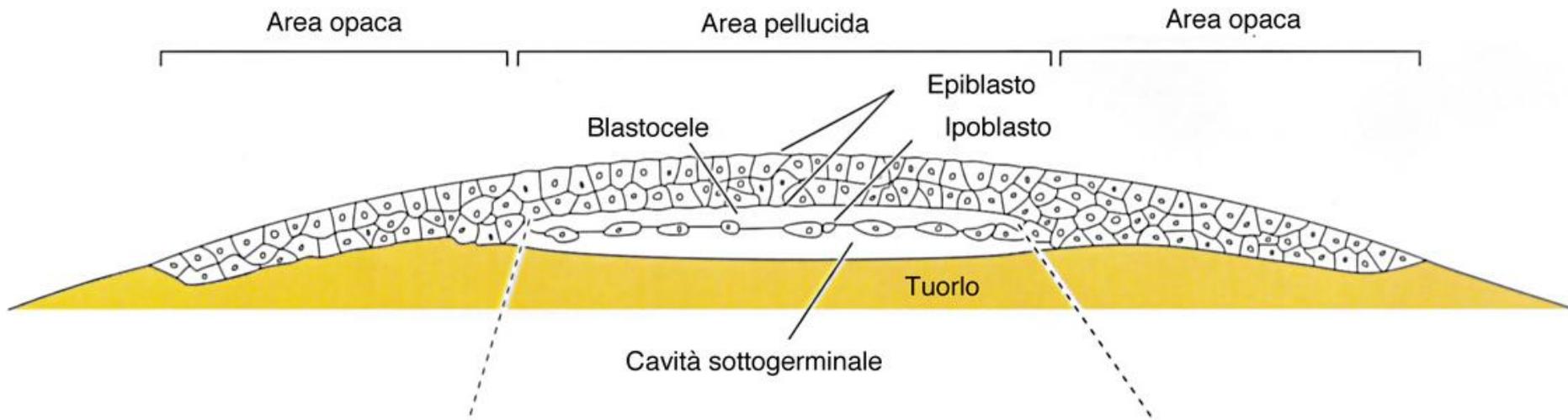
# Uccelli

Quando l'uovo viene deposto la segmentazione ha suddiviso la piccola area di citoplasma priva di vitello in un blastoderma cellulare a forma di disco. L'**ipoblasto** si forma come uno strato di cellule a contatto con il vitello e darà origine a strutture extraembrionali mentre l'**epiblasto** darà origine all'embrione vero e proprio.



# Gastrulazione uccelli

Nell'uovo appena depresso il blastoderma è costituito da uno strato superficiale di cellule, l'**epiblasto** e da uno strato profondo, l'**ipoblasto** tra i quali è presente una cavità indicata come **blastocele**.



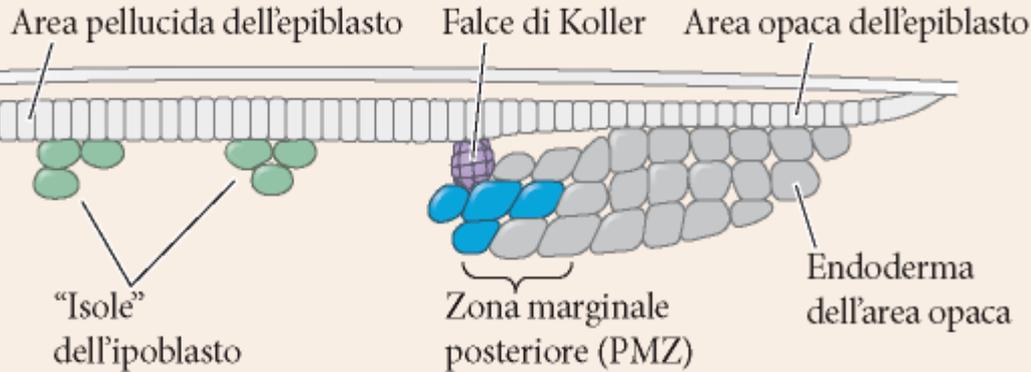
SAGITTALE MEDIALE

Anteriore ← → Posteriore

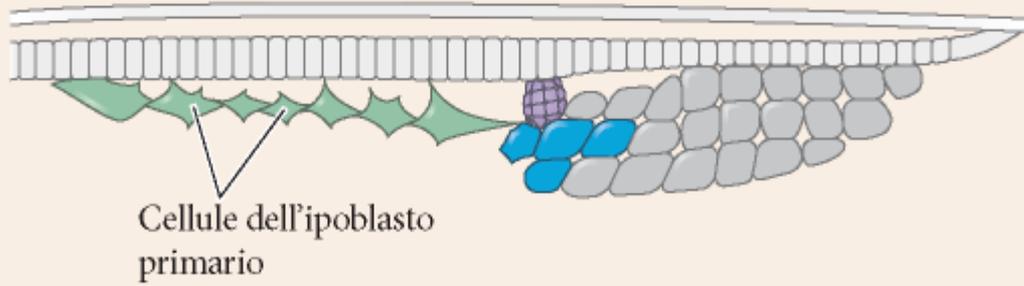
(A) Stadio X

↑  
Dorsale

↓  
Ventrare

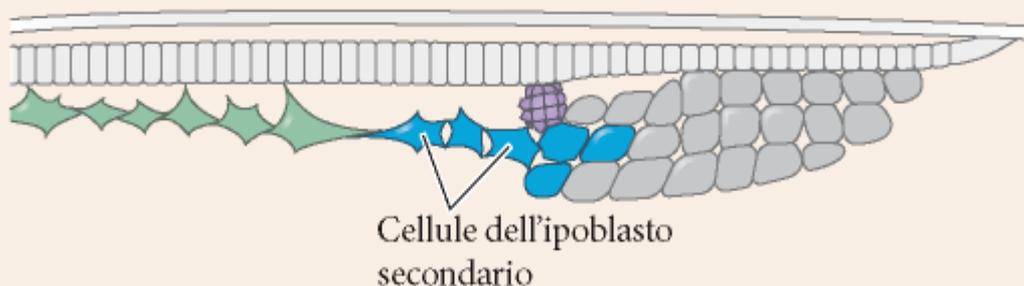


(B) Stadio XII



Cellule dell'ipoblasto primario

(C) Stadio XIII



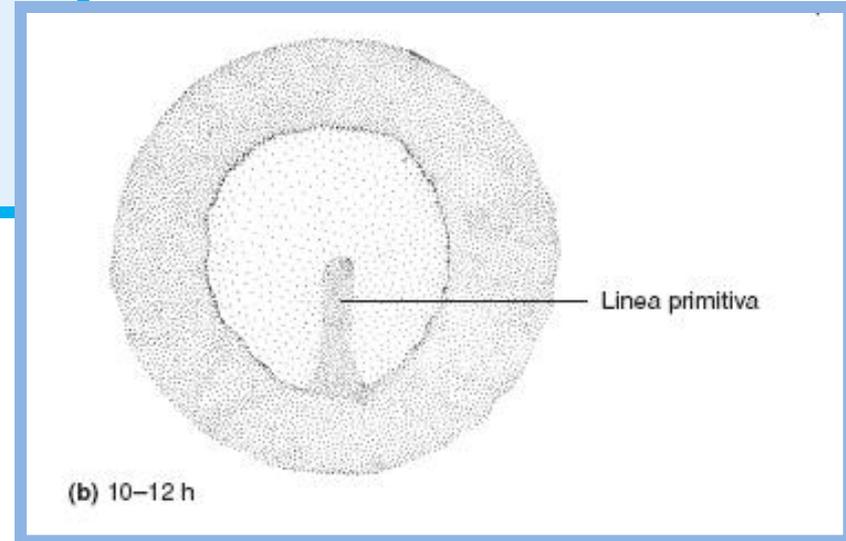
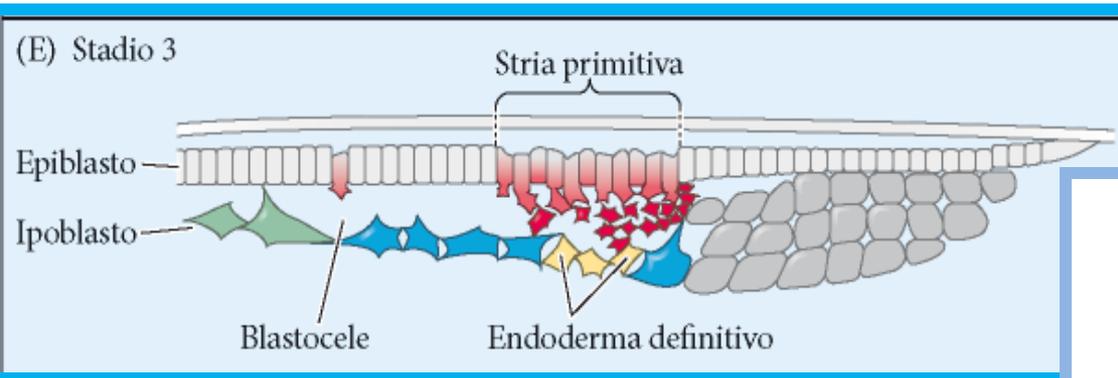
Cellule dell'ipoblasto secondario

Alcune cellule dell'area pellucida vanno incontro a **delaminazione** e migrano nella cavità subgerminale dove formano piccoli gruppi di cellule detti **isole di poliinvaginazione** o anche **ipoblasto primario**

Altre cellule invece si staccano dal margine posteriore del blastoderma ispessito, la **falce di Koller**, e spingono in avanti le isole dell'ipoblasto, formando così **l'ipoblasto secondario**.

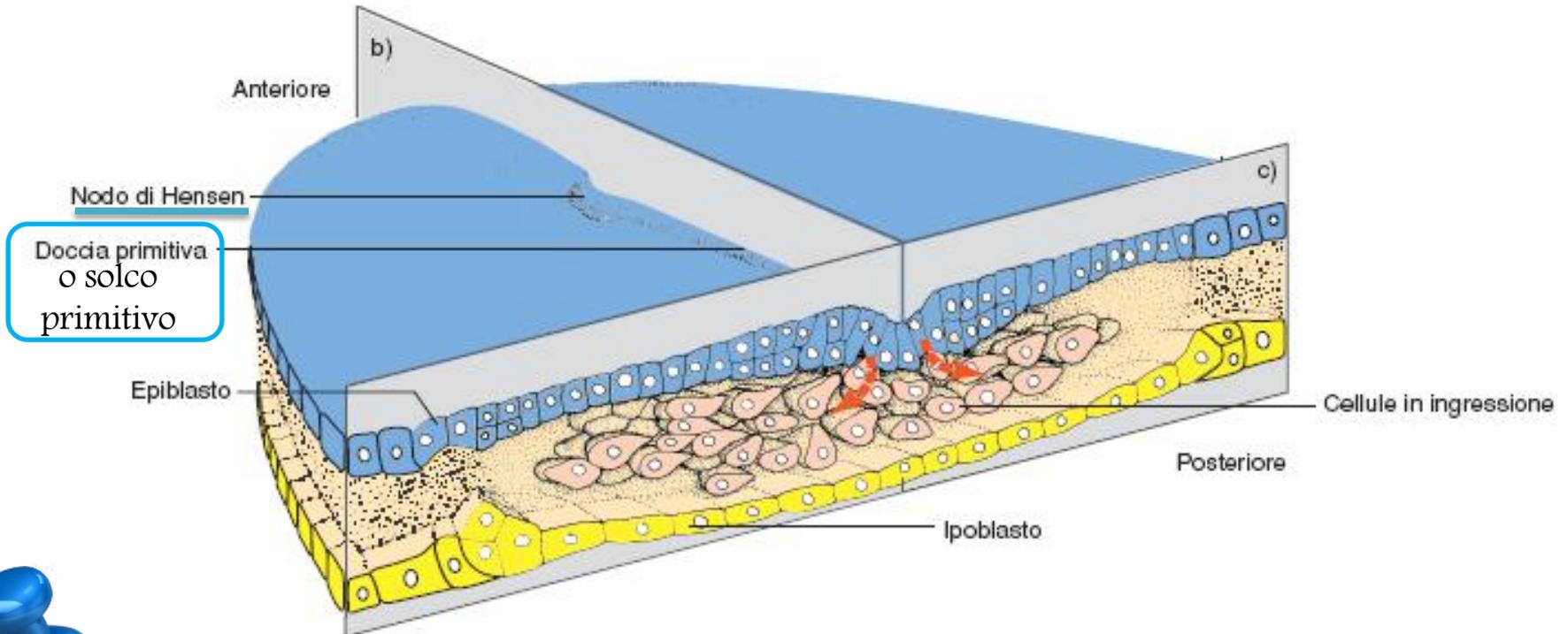


# Gastrulazione uccelli: la stria primitiva



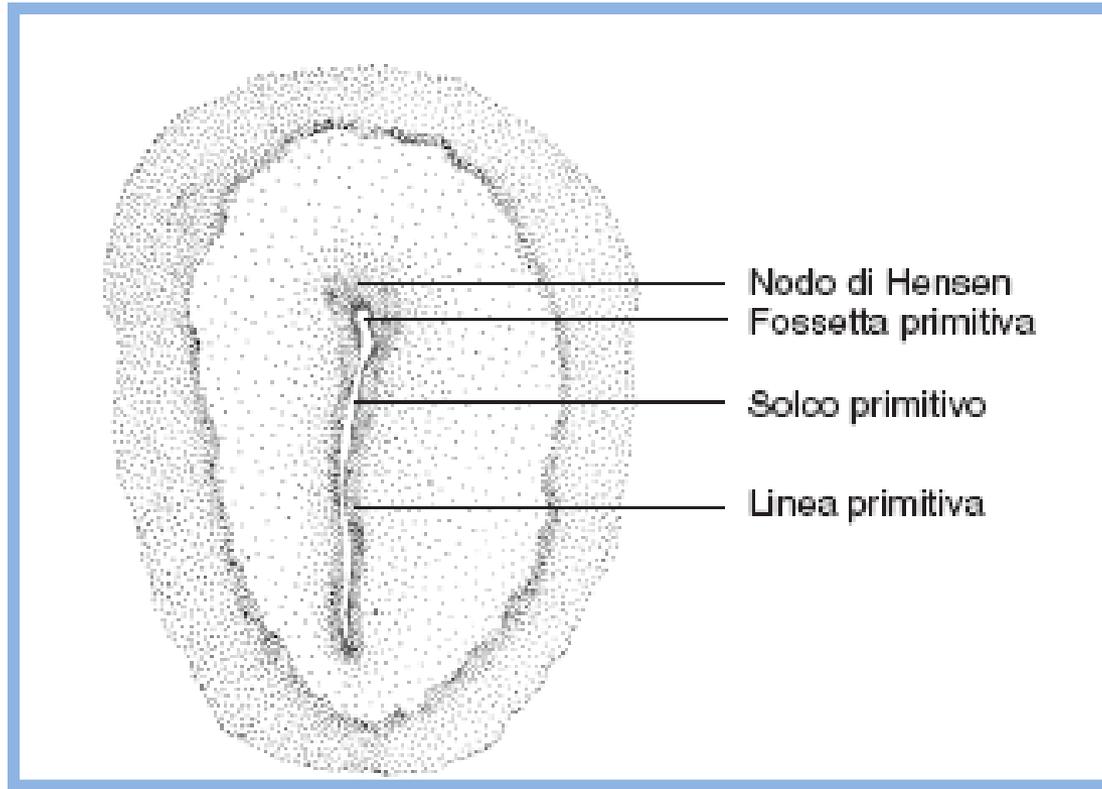
La stria primitiva è la caratteristica strutturale della gastrulazione di uccelli, rettili e mammiferi, l'analogo funzionale del labbro dorsale del blastoporo. Si forma da un **ispessimento locale dell'epiblasto** al margine posteriore dell'area pellucida, la di Koller.

# Gastrulazione uccelli: la stria primitiva



La stria primitiva successivamente si allunga in senso **caudo-cefalico** non superando la regione centrale dell'area pellucida. Quando le cellule passano nel blastocele attraverso la stria primitiva, si forma una depressione, la **doccia primitiva** o il **solco primitivo**. La linea primitiva termina anteriormente con il **nodo di Hensen** che presenta una depressione chiamata **fossetta primitiva**

# Gastrulazione uccelli: la stria primitiva



Quando le cellule convergono per formare la stria primitiva, in questa si forma una depressione, il **solco primitivo**, che fa da apertura attraverso la quale le cellule migranti passano negli strati profondi dell'embrione.

# Gastrulazione uccelli: il nodo di Hensen

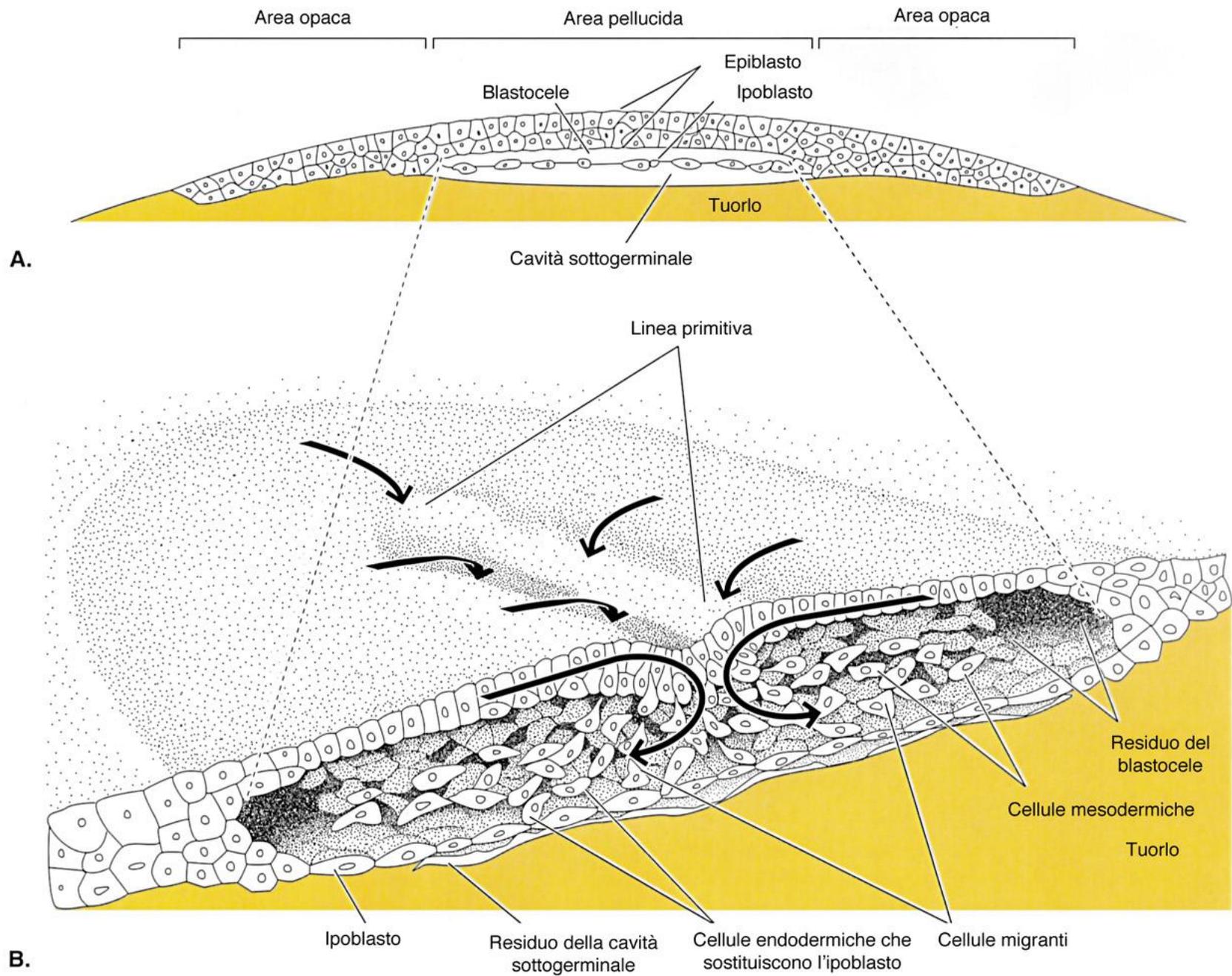


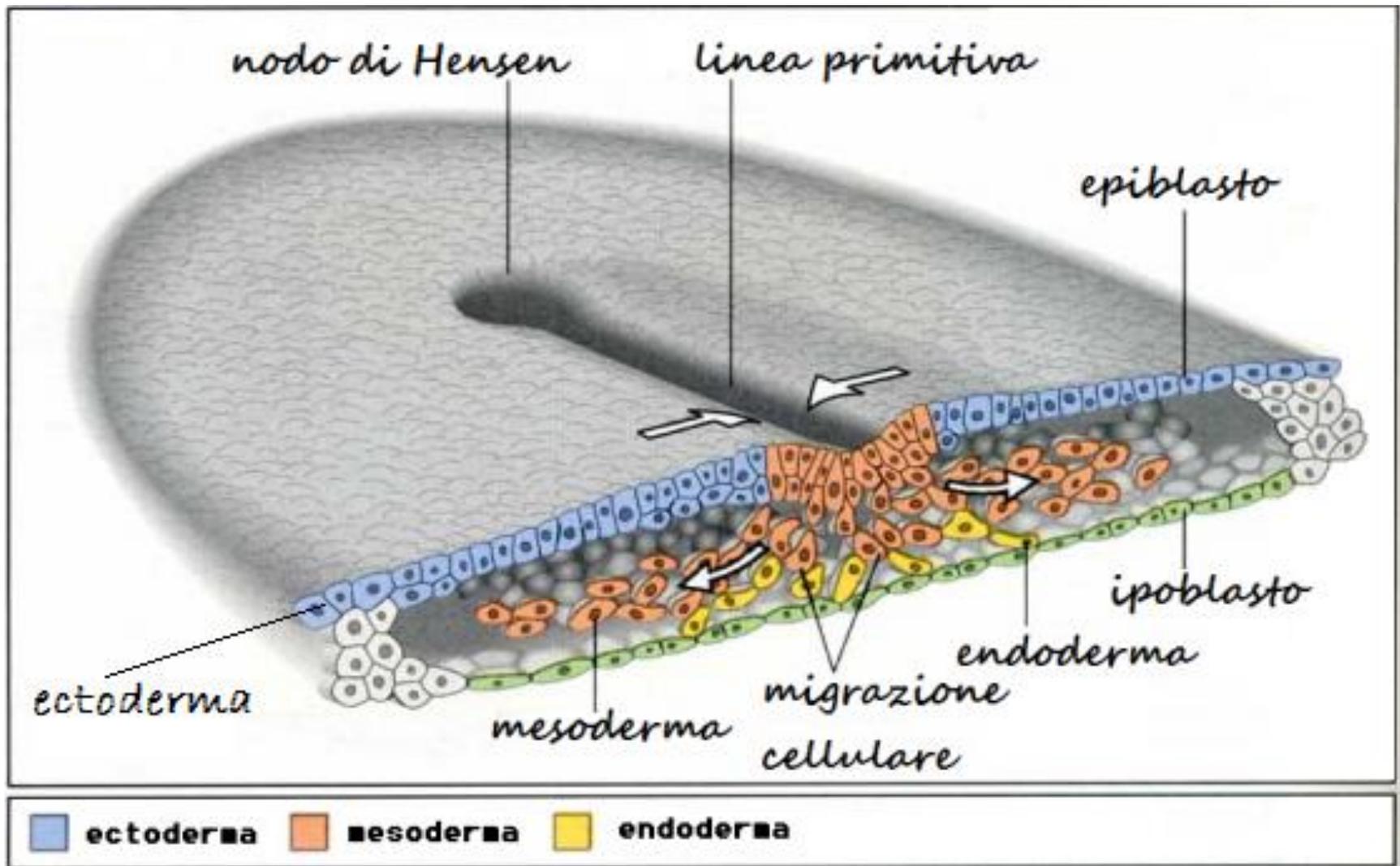
All'estremo **anteriore** della stria primitiva si trova un ispessimento di cellule, il **nodo di Hensen** o nodo primitivo. Al centro del nodo si trova una **depressione imbutiforme** attraverso al quale le cellule possono entrare nell'embrione per formare la **notocorda** e la **placca precordale**.

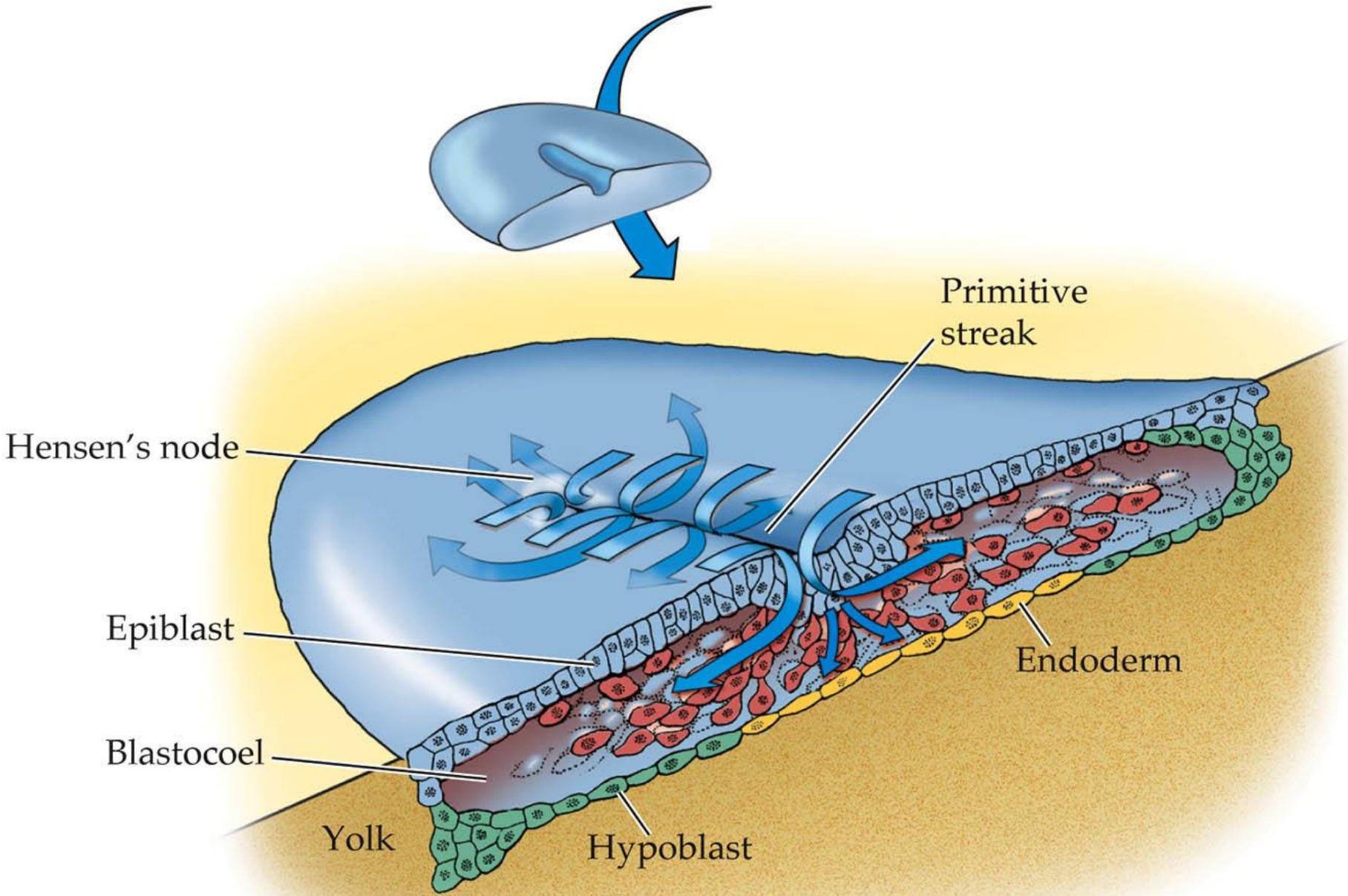
# Mappa presuntiva



La stria primitiva definisce gli assi embrionali degli uccelli.







Hensen's node

Primitive streak

Epiblast

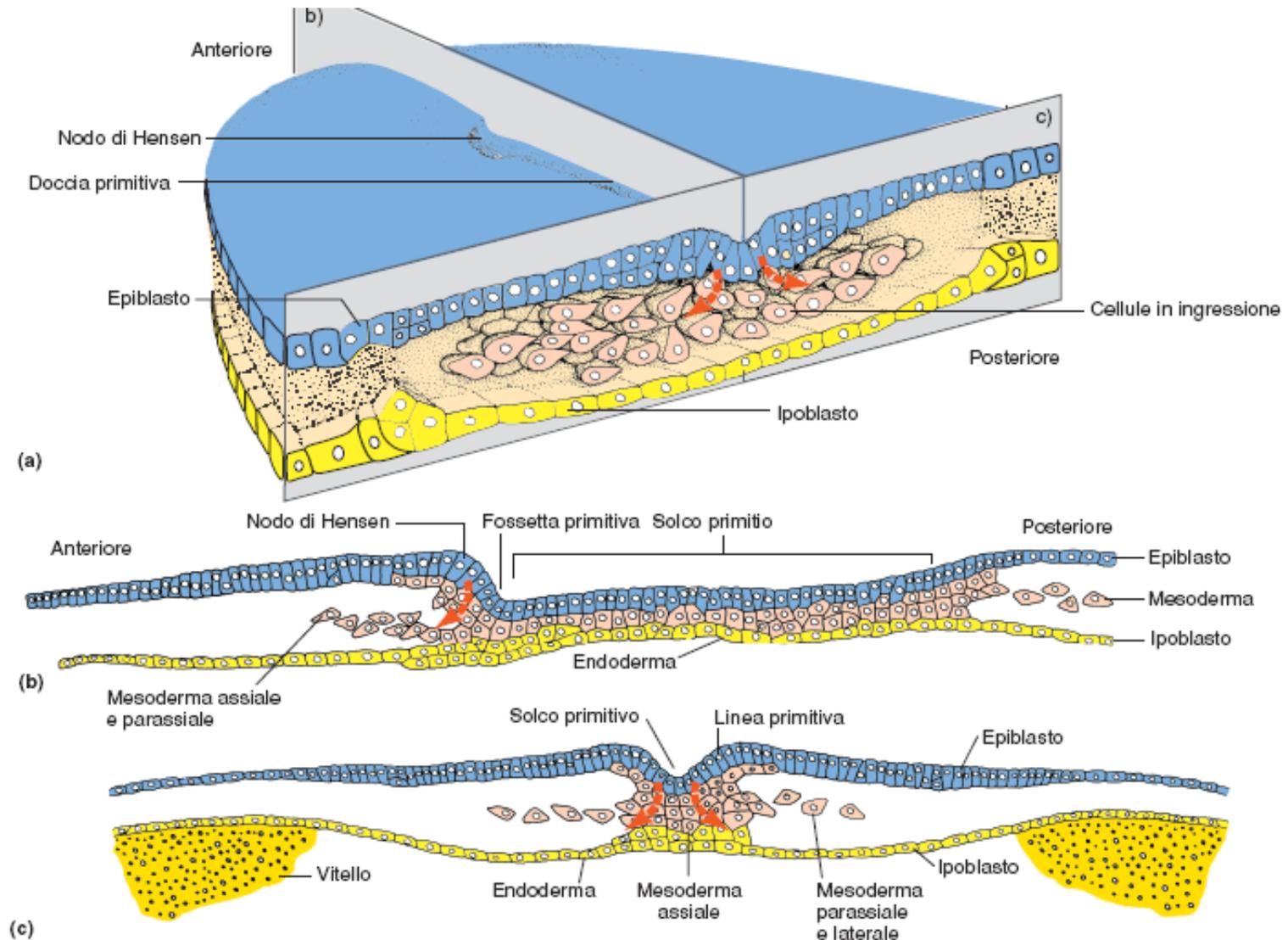
Endoderm

Blastocoel

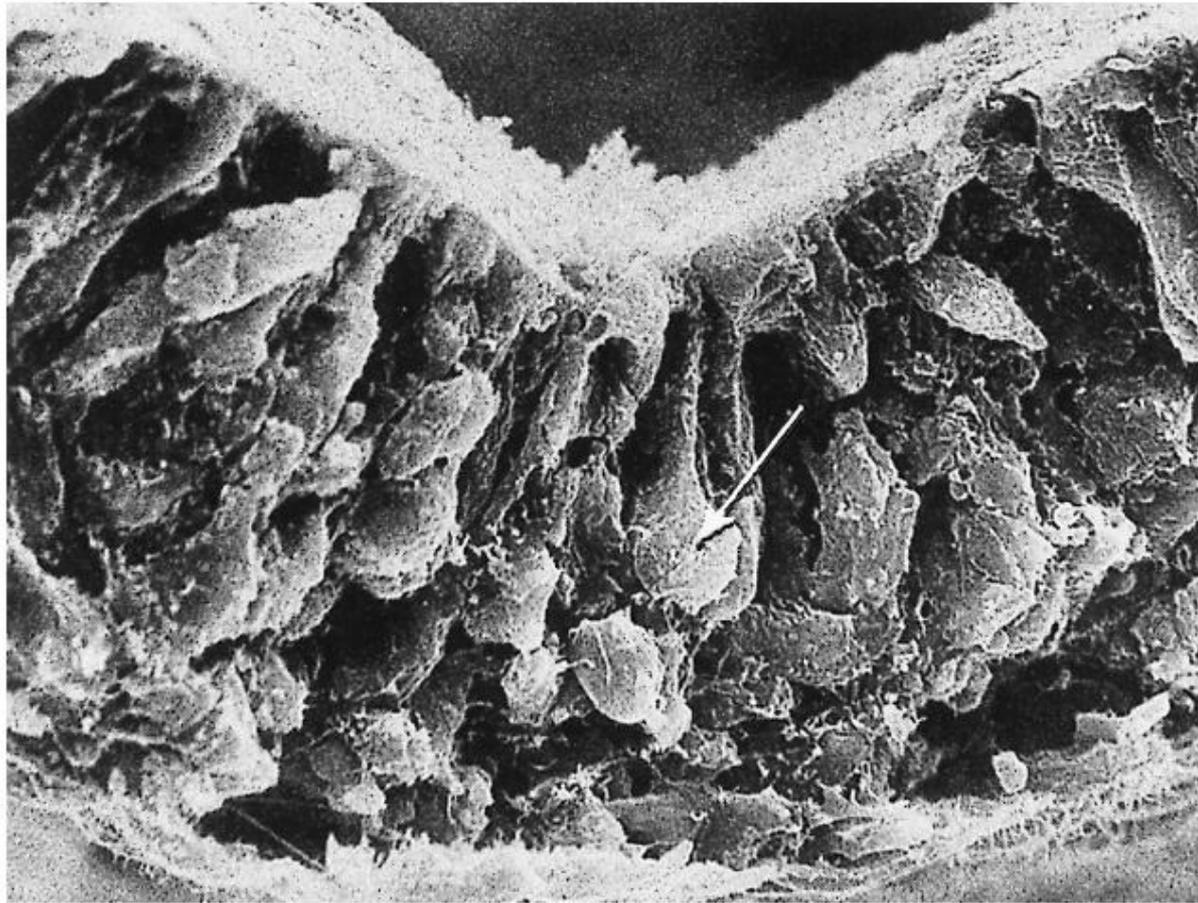
Yolk

Hypoblast

**Cross section through chick embryo**

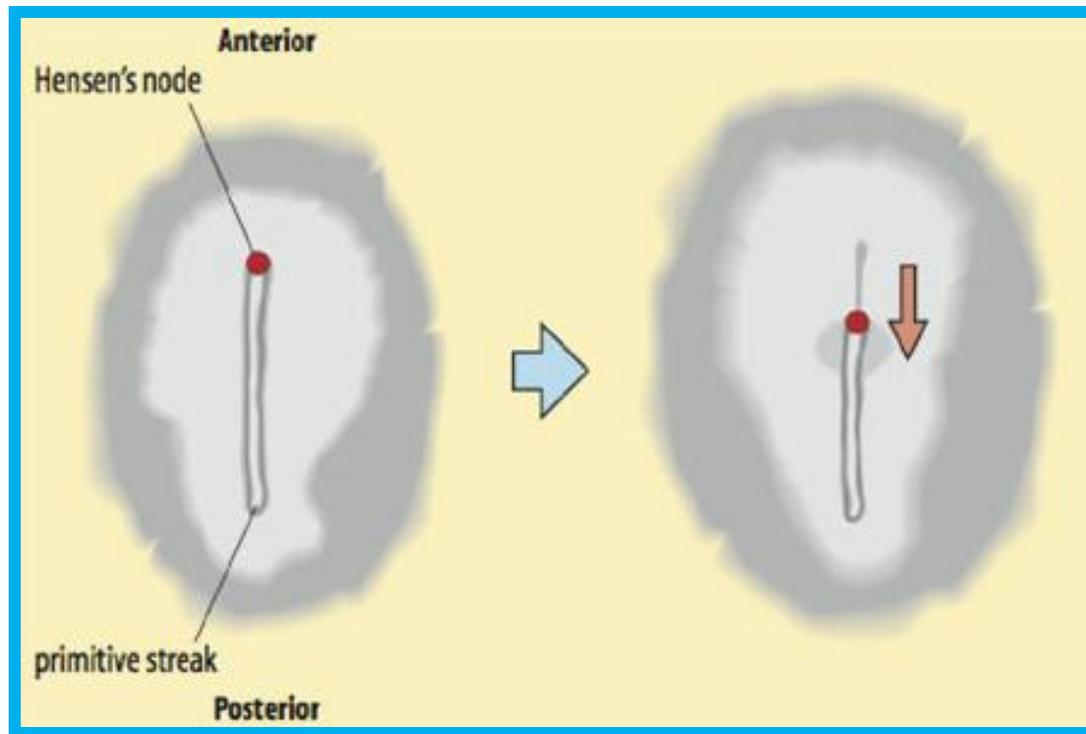


**Figura 10.27** Movimento di ingressione delle cellule dell'endoderma e del mesoderma attraverso la fossetta primitiva e il solco primitivo in un embrione di uccello. **(a)** Visione tridimensionale. Le prime cellule dell'endoderma che entrano sostituiscono le cellule dell'ipoblasto. **(b)** Sezione sagittale. Le cellule che entrano attraverso la fossetta primitiva formano il mesoderma assiale (notocorda) e il mesoderma parassiale (somiti). **(c)** Sezione trasversale. Le cellule che entrano attraverso la doccia primitiva formano il mesoderma assiale, parassiale, intermedio e laterale.



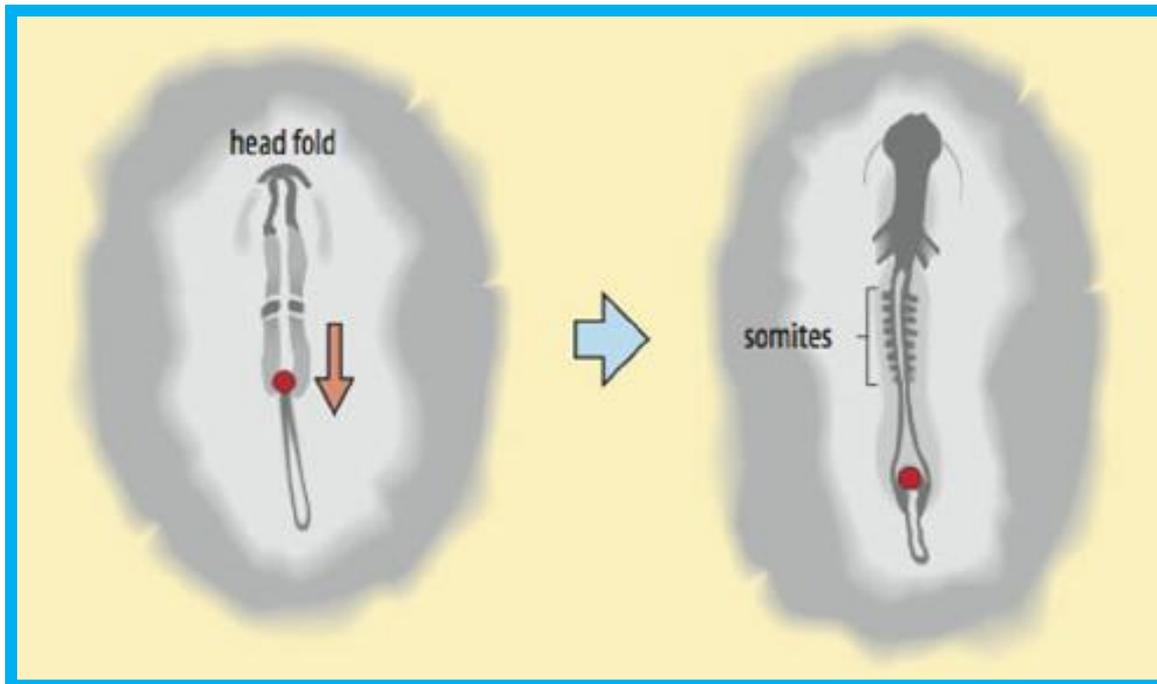
**Figura 10.28** Immagine al microscopio elettronico a scansione della linea primitiva di un embrione di uccello in sezione trasversale. Le cellule che entrano nel blastocele attraverso il solco primitivo assumono una forma a bottiglia (freccia).

Dopo che la maggior parte del mesoderma e dell'endoderma si sono internalizzati, la stria primitiva comincia a regredire e il nodo di Hensen si sposta verso l'estremità posteriore dell'embrione.

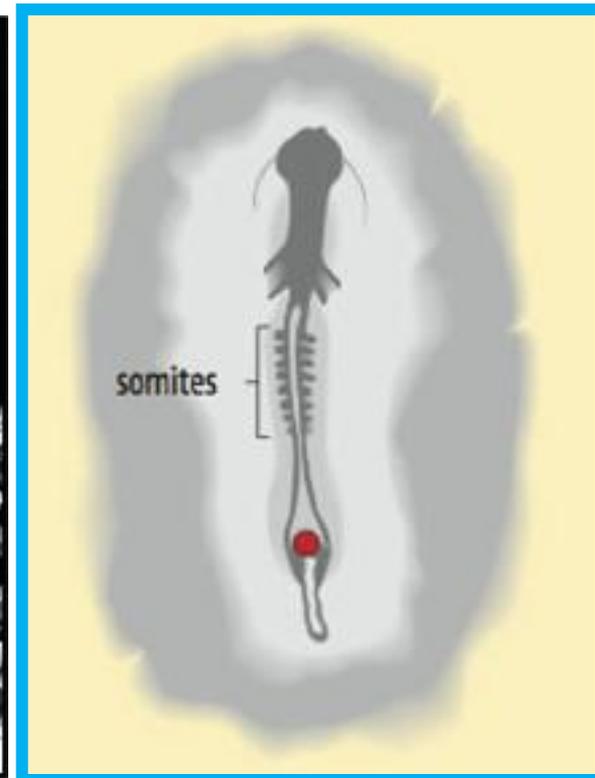


Anteriormente al nodo la regione della testa dell'embrione è contrassegnata dalla **plica cefalica**, un **ripiegamento del blastoderma** costituito sia da **ectoderma** che da **endoderma**.

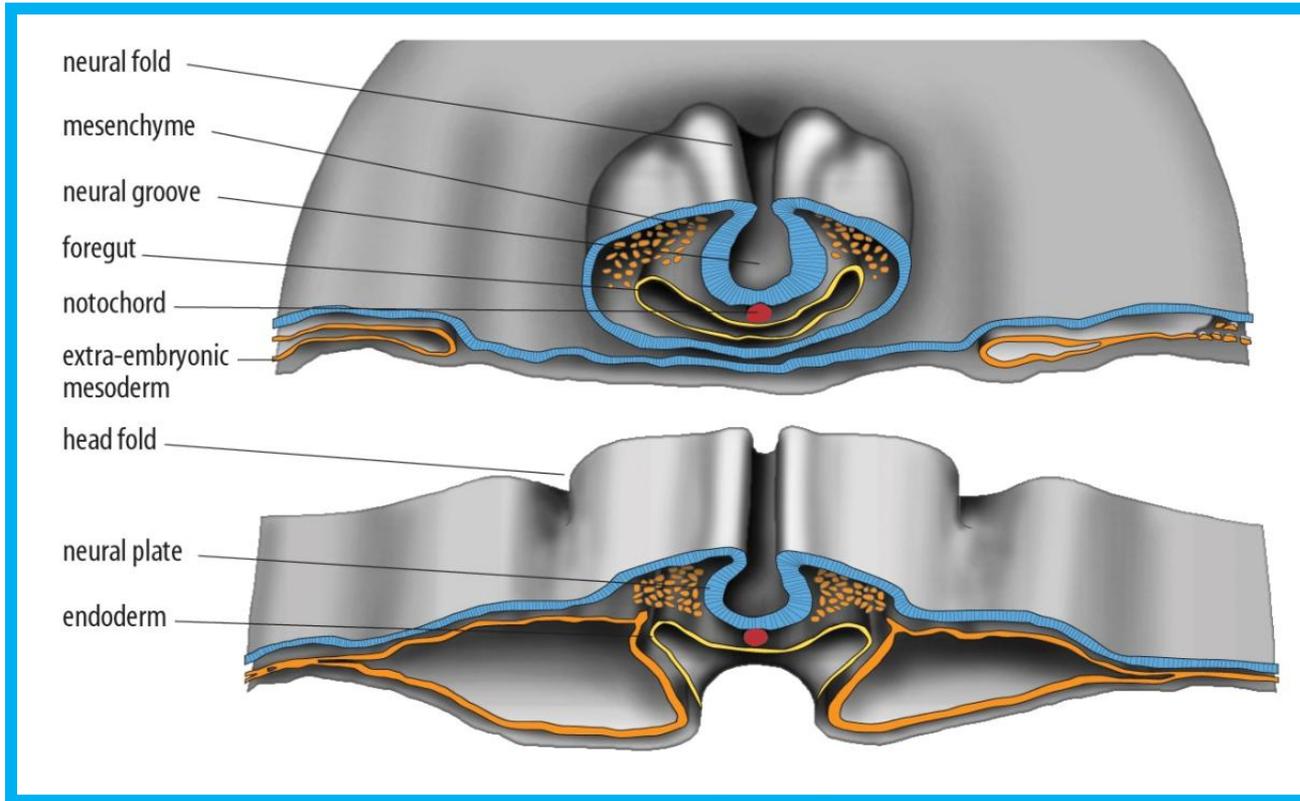
Le cellule rilasciate dal **nodo di Hensen** durante la sua regressione danno origine alla **notocorda** e **parte dei somiti**.



Man mano che il nodo si sposta in direzione posteriore, la **notocorda** e i **somiti** si formano **subito anteriormente**. La formazione dei somiti prosegue in direzione posteriore al ritmo di circa un paio per ora; ciò avviene nella parte anteriore del mesoderma presomitico che giace tra il nodo di Hensen e l'ultimo somite che si è formato



# Neurulazione uccelli

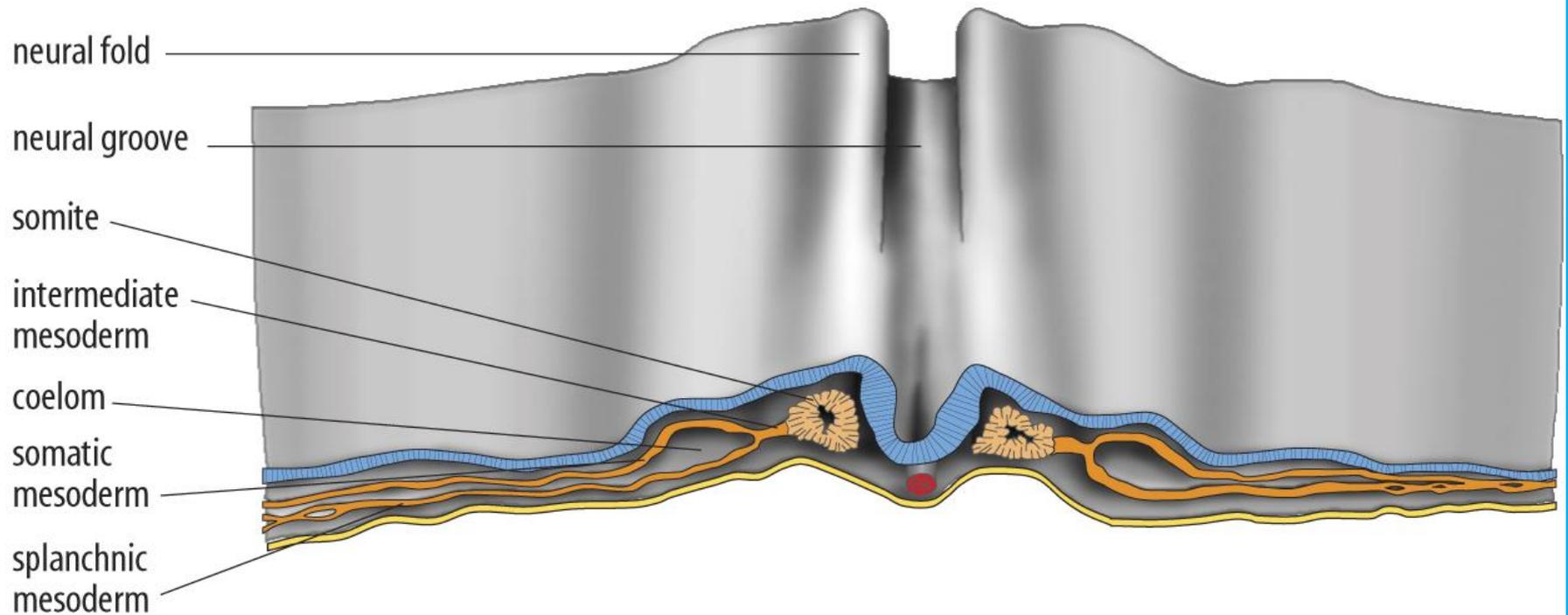


Mentre la notocorda ha origine, comincia a formarsi anche il tubo neurale con il sollevamento di un paio di **pieghe simmetriche rispetto alla linea mediana della piastra neurale, sovrastante la notocorda.**

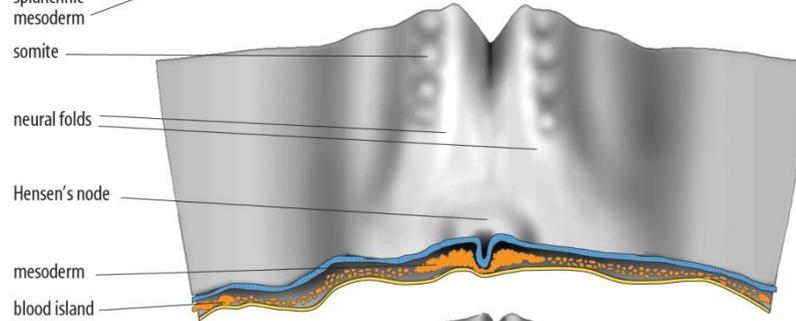
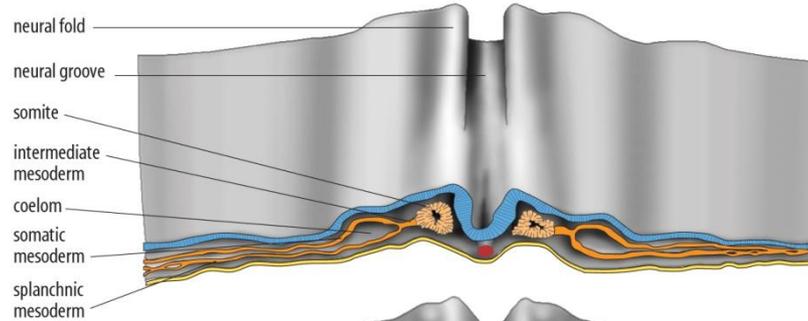
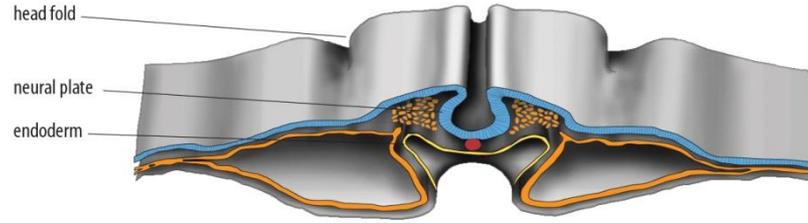
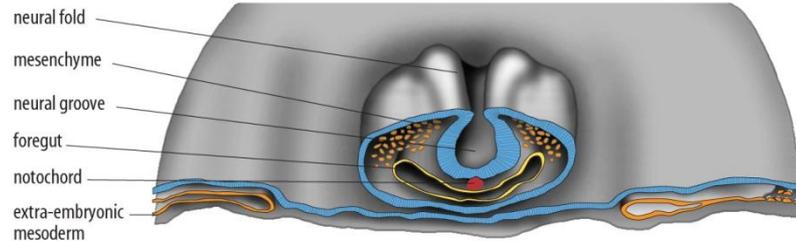


A differenza di *Xenopus* in cui il tubo neurale si forma contemporaneamente lungo l'intera lunghezza della linea mediana, il sollevamento e la chiusura del tubo neurale dell'embrione di pollo **inizia all'estremità anteriore e procede in direzione posteriore**. Inoltre accompagnando i movimenti della neurulazione e della formazione della plica cefalica, l'embrione forma anche pliche ventrali dando origine all'**intestino**.

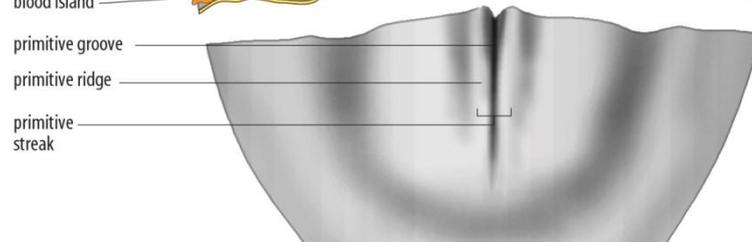
I **somiti** daranno poi origine alle vertebre, ai muscoli del tronco e degli arti e del derma.



# A

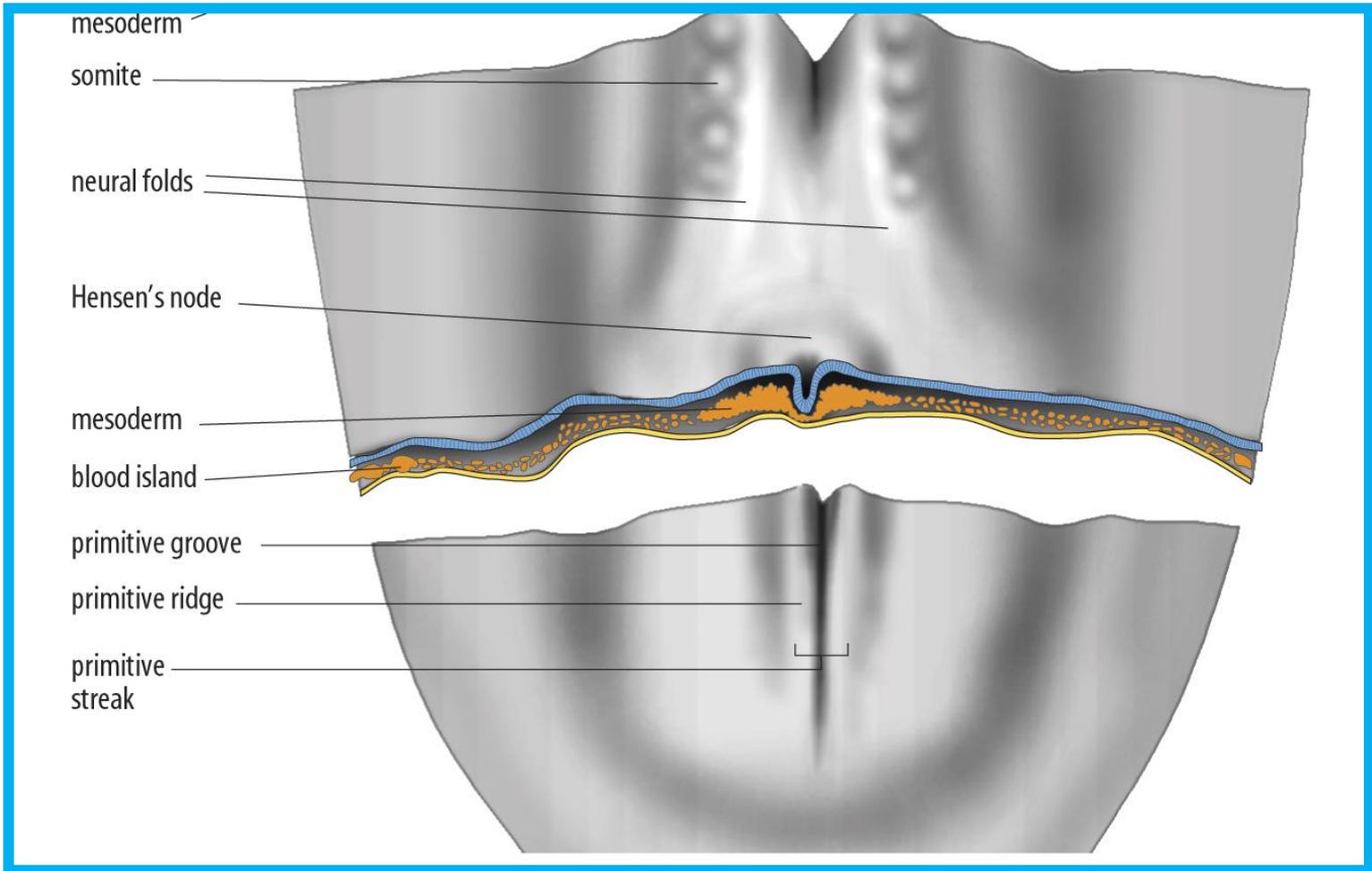


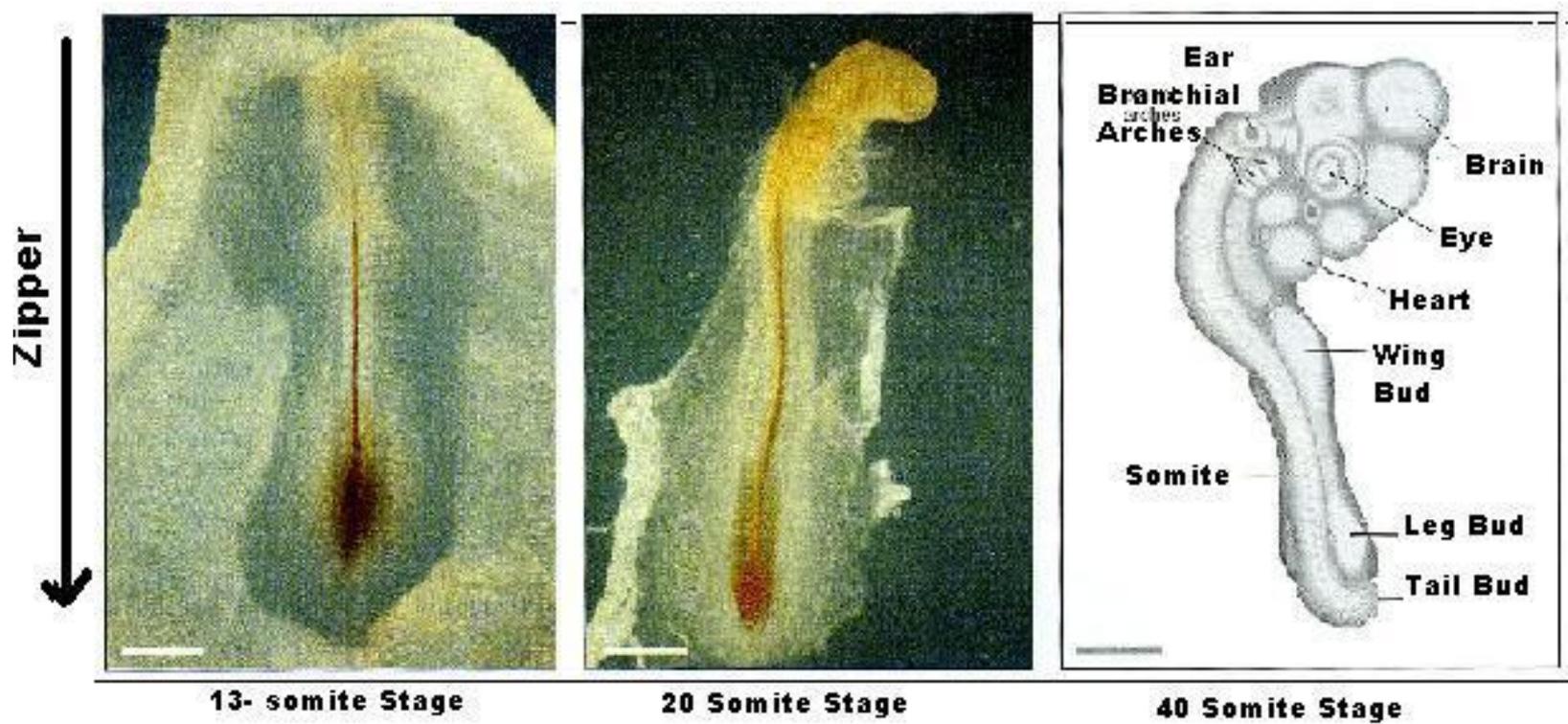
# P



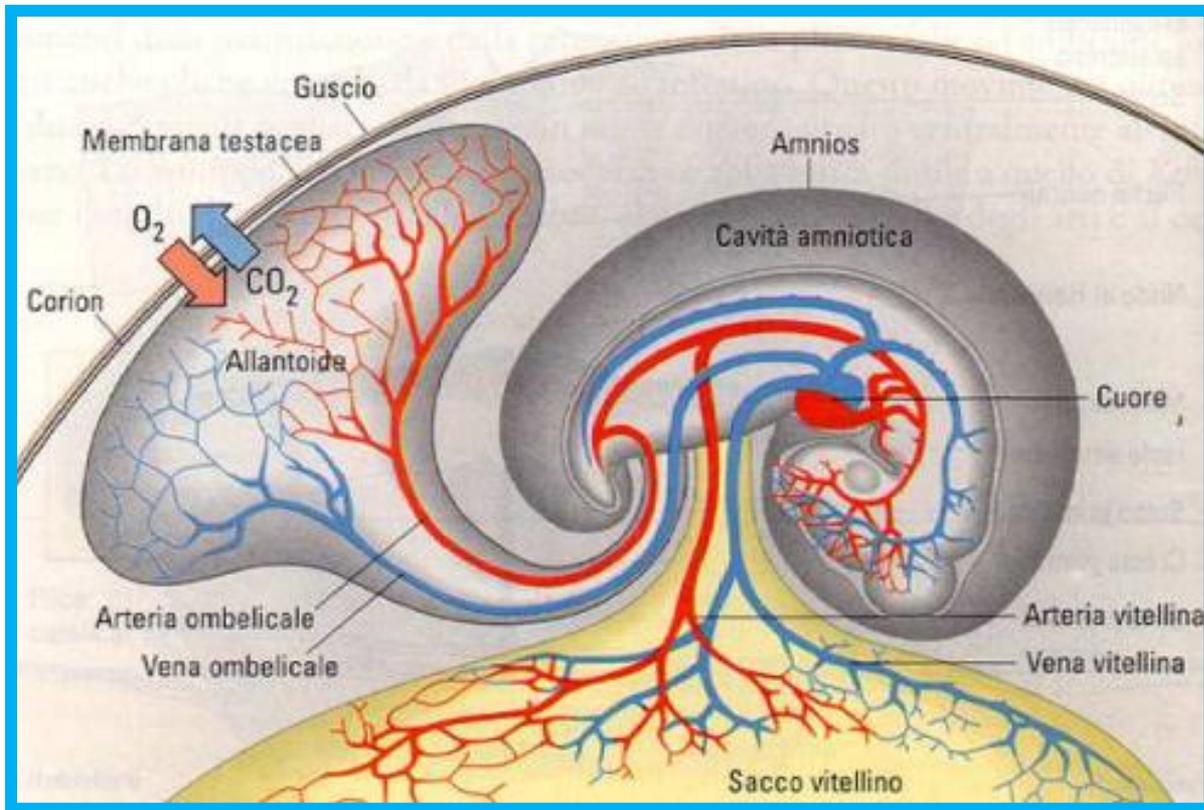


All'estremità posteriore, **dietro il nodo di Hensen**, la neurulazione non è ancora avvenuta e la notocorda e i somiti e non sono ancora formati.



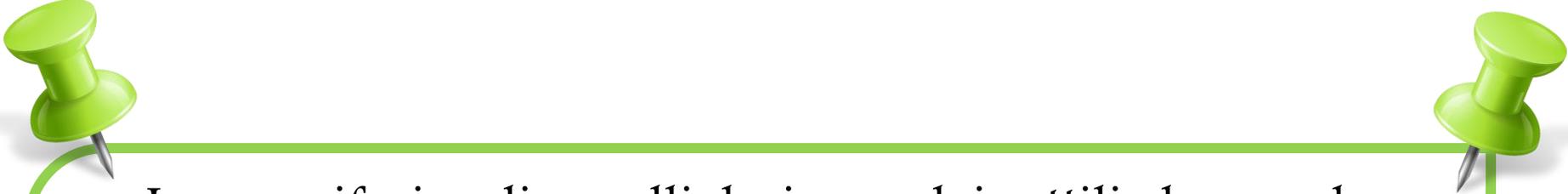


A 40 giorni dalla deposizione sono comparsi 40 somiti, la testa è ben delineata, si originano il cuore e cominciano a formarsi gli arti. Nei tessuti extraembrionali sono comparse isole ematiche dove avviene l'emopoiesi e vasi sanguigni che si connettono con i vasi embrionali dando così luogo a una circolazione diretta dal battito cardiaco. L'embrione si gira in un lato e la testa è fortemente ripiegata.



L'embrione si nutre grazie alle sue membrane extraembrionali. Il **sacco amniotico**, ripieno di fluido, assicura una protezione meccanica; il **corion** giace sotto al guscio e circonda l'embrione; l'**allantoide** riceve i prodotti di escrezione ed è il luogo degli scambi di ossigeno e anidride carbonica; il **sacco vitellino** avvolge il deutoplasma.

# Gastrulazione mammiferi

Two green pushpins are positioned at the top corners of the text box, one on the left and one on the right, appearing to hold the text in place.

I mammiferi e gli uccelli derivano dai rettili, dunque lo **sviluppo dei mammiferi è paragonabile a quello di uccelli e rettili**. La cosa sorprendente è che i movimenti di gastrulazione peculiari in rettili e uccelli, evolutisi a causa dell'abbondante quantità di tuorlo, sono conservati anche nei mammiferi.

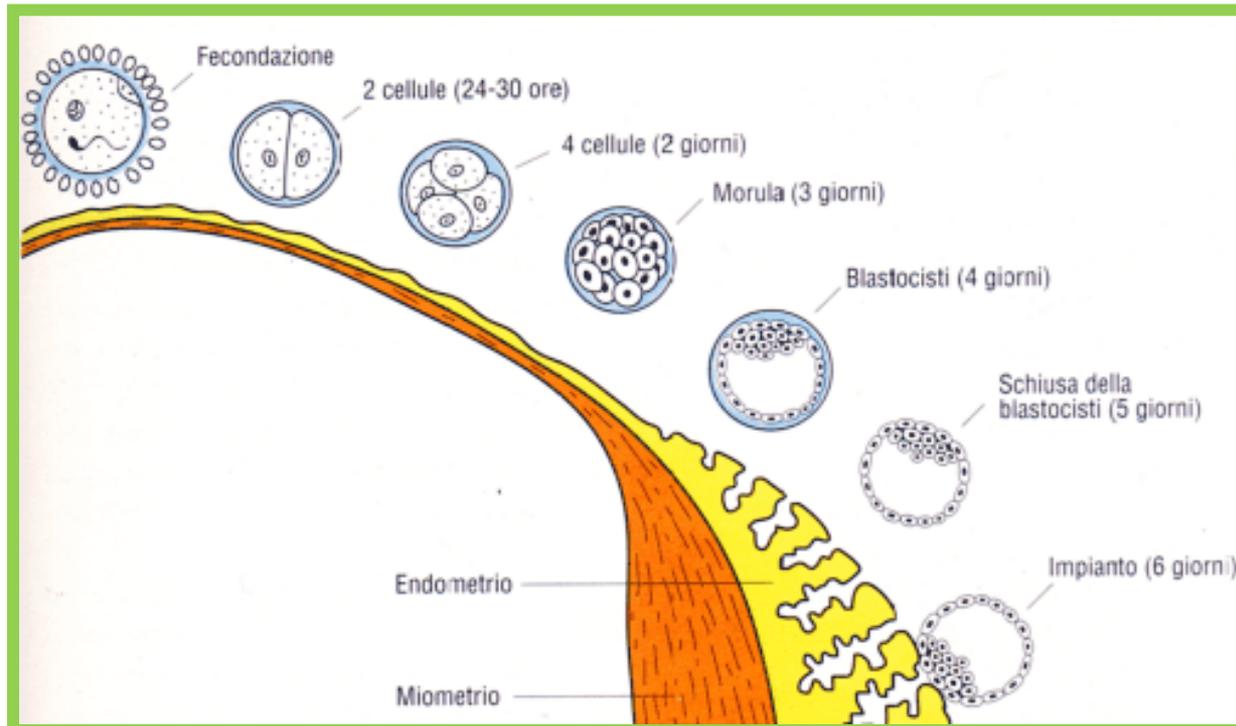
# Gastrulazione mammiferi



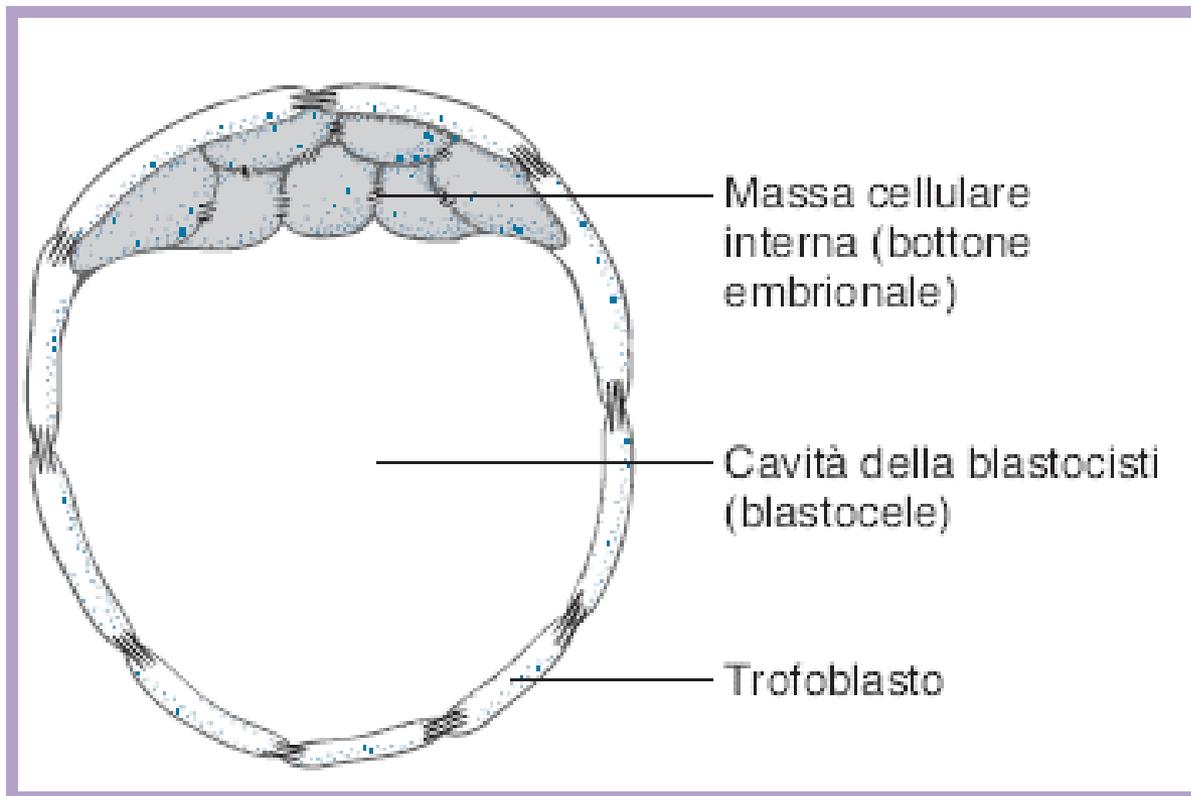
L'embrione dei mammiferi riceve nutrimento direttamente dalla madre quindi si sono dovuti evolvere particolari accorgimenti che ne permettono la sopravvivenza.

1. “**Ristrutturazione**” delle vie genitali femminili (utero..)
2. Sviluppo del **corion**, un organo fetale in grado di assumere le sostanze nutritive dalla madre

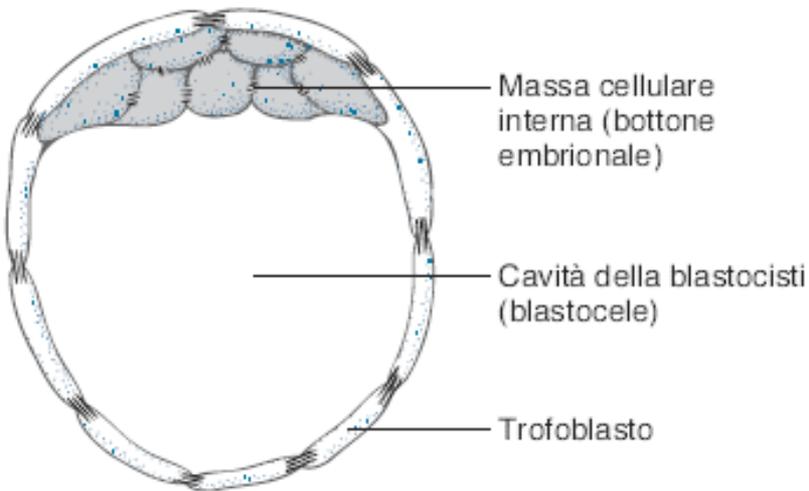
Durante la prima settimana, l'uovo fecondato si trasforma in **morula** (una massa compatta di cellule circondata dalla zona pellucida) e poi in **blastocisti**, una struttura formata da **TROFOBLASTO** e **MASSA CELLULARE INTERNA** circondanti una cavità centrale. Al quinto giorno la blastocisti si schiude dalla zona pellucida e al sesto si **attacca** alla parete dell'endometrio dando inizio all'impianto. Quando l'embrione si impianta si formano le **membrane extraembrionali**, la **placenta** diviene una struttura stabile e l'embrione prosegue nel suo sviluppo.

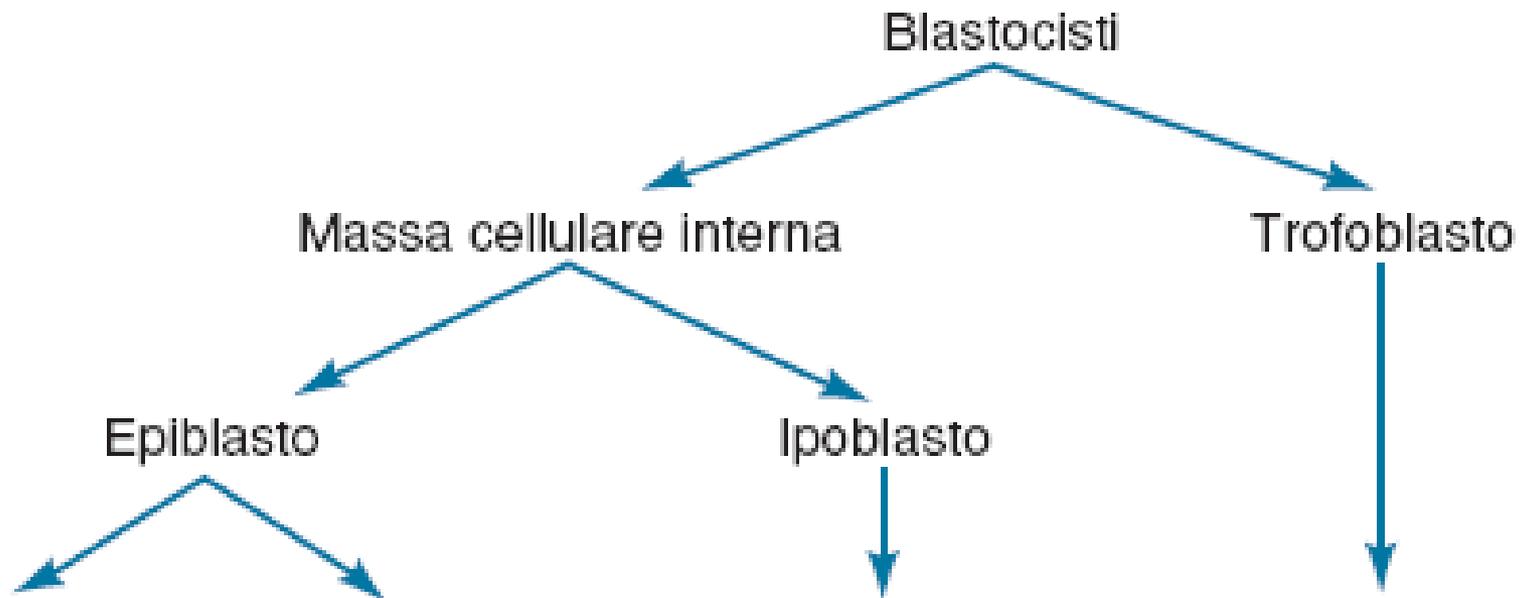


Allo stadio di blastocisti l'embrione è formato da **trofoblasto** che delimita il blastocele, detto anche cavità della blastocisti, e dalla **massa cellulare interna** detta anche nodo o bottone embrionale.



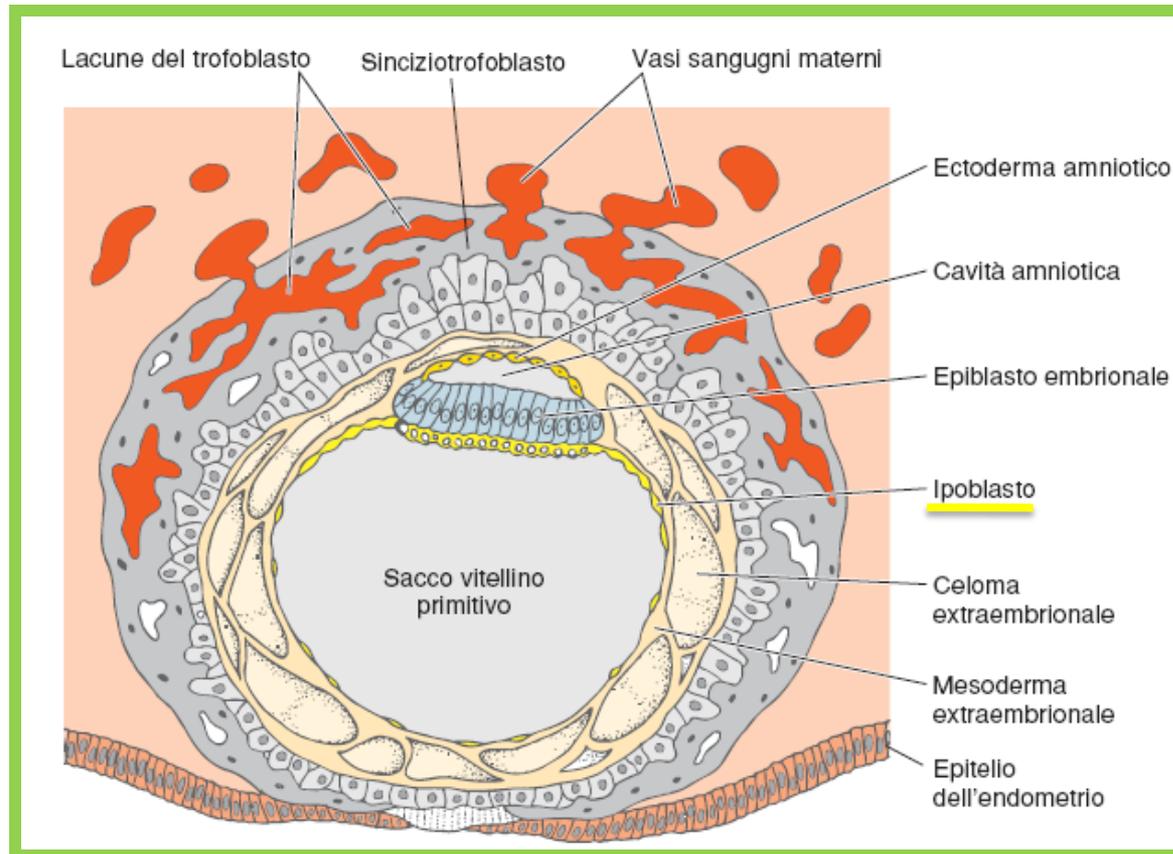
Dalla **massa cellulare interna** della blastocisti si delamina un sottile strato cellulare che costituisce l'**ipoblasto** (o endoderma primitivo) e la rimanente parte della massa cellulare interna corrisponde all'**epiblasto**.





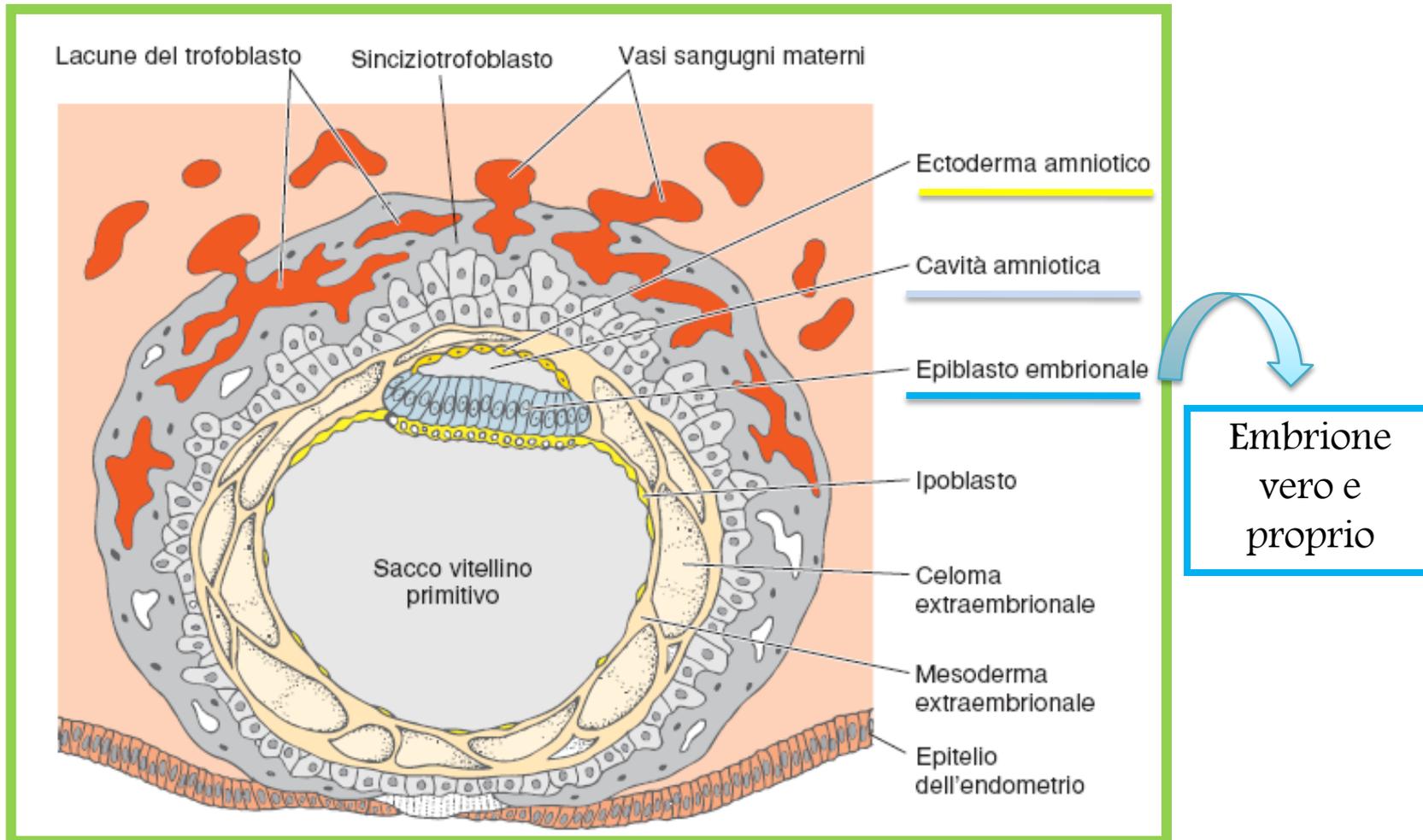
All'interno della **massa cellulare interna** le cellule segregano in due strati: uno strato inferiore, l'**ipoblasto**, ed uno strato superiore l'**epiblasto**. Insieme costituiscono il **disco germinativo bilaminare**.

# L'ipoblasto



Le cellule dell'**ipoblasto** si delaminano dalla ICM andando a rivestire la cavità della blastocisti formando l'endoderma extraembrionale che forma il sacco del tuorlo che come negli uccelli non forma alcuna parte dell'embrione.

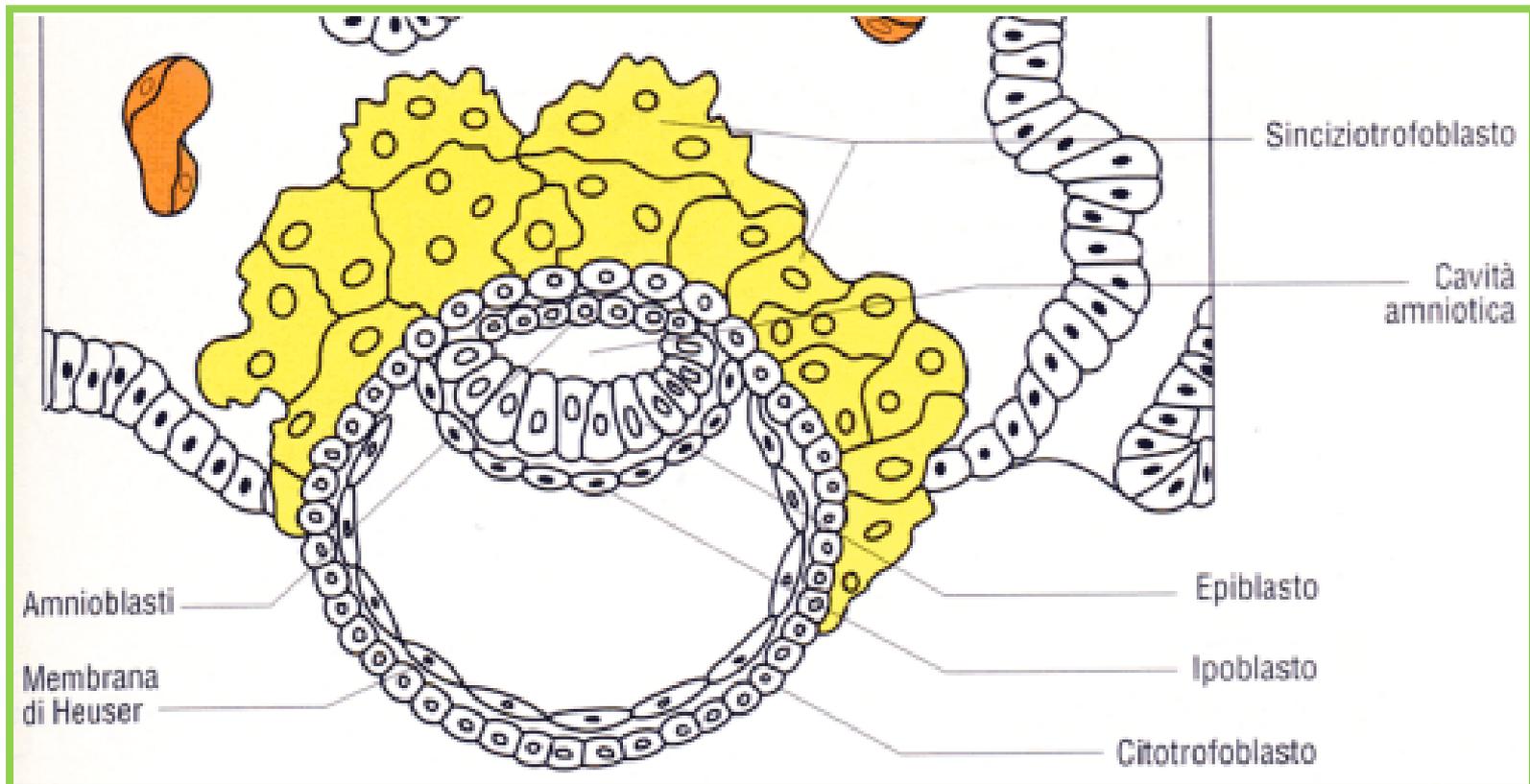
# Gastrulazione mammiferi: l'epiblasto



Dall'epiblasto si delamina uno strato che forma l'ectoderma amniotico. La restante parte dell'epiblasto forma l'**epiblasto embrionale**. La cavità compresa tra queste due zone è la **cavità amniotica**.

# ...e il trofoblasto????

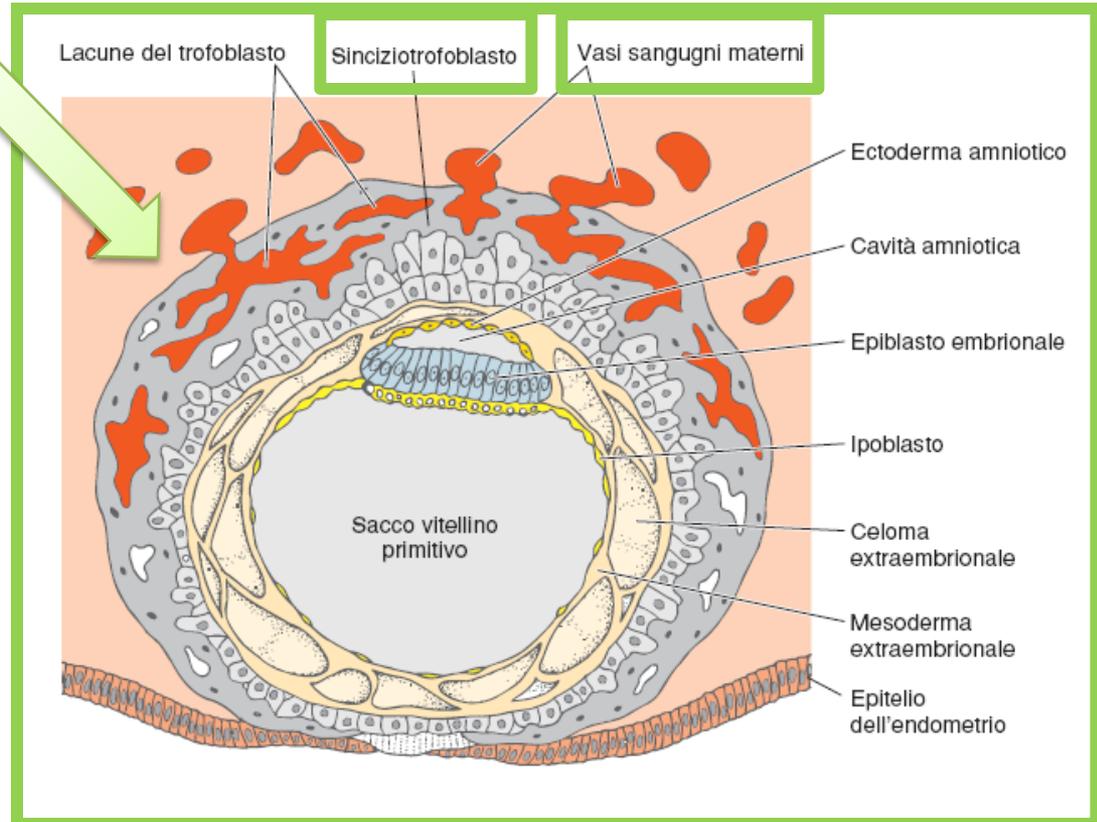
Il trofoblasto, a contatto con l'endometrio materno, o parete uterina, si trasforma in **sinciziotrofoblasto**. Quest'ultimo è formato da cellule polinucleate che si insinuano nell'endometrio disintegrando le cellule materne e accumulando sostanze nutritive per il sostentamento dell'embrione.



# ...e il trofoblasto????

Polo embrionale

Il sinciziotrofoblasto

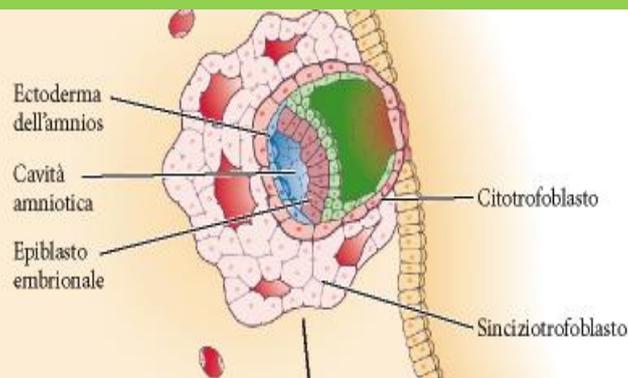
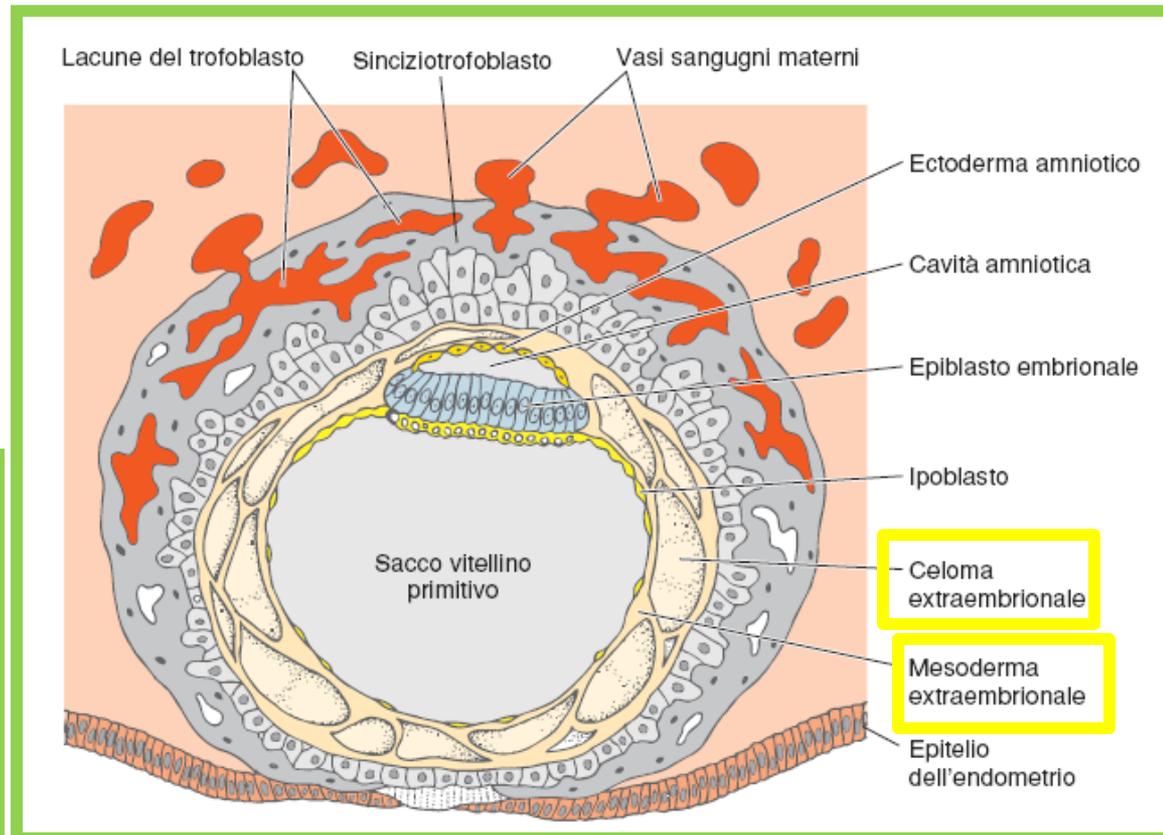


Il trofoblasto va incontro a marcati cambiamenti. Nel **sinciziotrofoblasto** si formano degli spazi chiamati **lacune** dove si aprono i vasi sanguigni dell'utero: al **polo embrionale** il sangue materno inizia a riempire le lacune e a nutrire l'embrione per diffusione.

# ...e il trofoblasto????

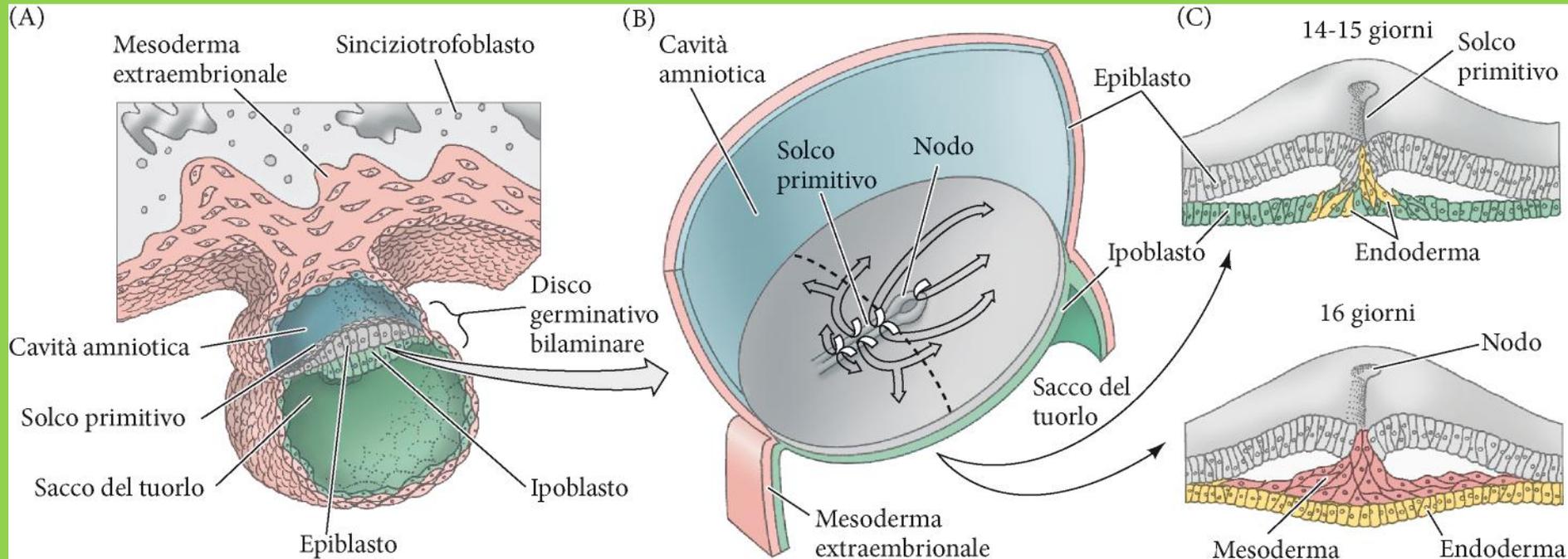
Dal **citotrofoblasto**, si stacca verso il sacco vitellino una popolazione cellulare che si disporrà in una sorta di rete a larga trama, il **mesoderma extraembrionale** dove si formeranno spazi che andranno a confluire tra loro a formare il **celoma extraembrionale** che estendendosi avvolge il sacco vitellino, la cavità amniotica e il disco germinale bilaminare.

## Il citotrofoblasto



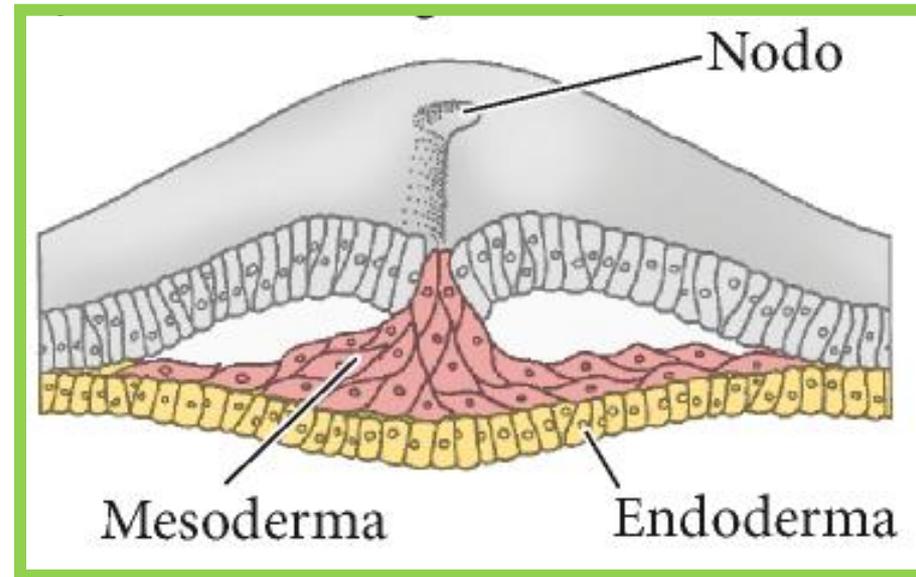
# Gastrulazione mammiferi

La gastrulazione ha inizio all'estremità posteriore dell'embrione dove si forma il **nodo primitivo**. Il mesoderma e l'endoderma migrano attraverso la stria primitiva. Le cellule che migrano dall'epiblasto perdono l'**E-caderina**, si staccano dalle cellule vicine e migrano attraverso la stria primitiva come elementi singoli. Le cellule che migrano attraverso il nodo danno origine alla **notocorda**.



# Gastrulazione mammiferi

Al termine della gastrulazione l'**epiblasto** è costituito da sole cellule ectodermiche, l'**ipoblasto** è stato sostituito da cellule endodermiche e il mesoderma embrionale si è localizzato tra ectoderma e endoderma. Nell'embrione umano questo stadio è raggiunto verso la fine della **terza settimana** di gestazione.



# La migrazione e la specificazione delle cellule sono determinati da fattori di crescita dei fibroblasti (FGF).

Stria primitiva

*Sintetizza e risponde*

FGF

Omozigosi per delezione *fgf8*

X

NO migrazione cellulare attraverso la stria  
NO mesoderma  
NO endoderma

L'FGF regola probabilmente il movimento delle cellule nella stria primitiva **reprimendo** la produzione di E-caderina che tiene unite le cellule dell'epiblasto.