

ANATOMIA COMPARATA

Gameti e fecondazione

Le cellule riproduttive prendono il nome di gameti e nello specifico sono spermatozoi maschili e cellule uovo femminili. I primi si sviluppano nei tubuli seminiferi mentre le seconde nei follicoli dell'ovario. Il processo che porta alla formazione di queste cellule è detto gametogenesi e si divide in due parti: meiosi e specializzazione cellulare. Nello specifico i due processi di spermatogenesi e oogenesi presentano due divisioni meiotiche (meiosi I e II) in modo tale da generare gameti aploidi (si parte da una cellula diploide che duplica ma non diventa tetraploide in quanto abbiamo 46 cromatidi fratelli).

Per quanto riguarda la spermatogenesi il precursore è un singolo spermatogonio che, una volta duplicato il corredo, diventa spermatocita primario. Si completa ora la meiosi I dando origine a due spermatociti secondari che, una volta subita la meiosi II (in cui non vi è duplicazione di DNA) portano alla formazione di quattro spermatidi. In seguito mediante il processo di spermiogenesi quest'ultimi si specializzano fino a diventare spermatozoi maturi.

Nella oogenesi il processo è leggermente diverso. Si parte da un oogonio che, duplicando il corredo cromosomico diventa oocita primario. Una volta conclusa la meiosi I otterremo due cellule diverse in quanto gran parte del citoplasma confluisce in una cellula: l'oocita secondario. L'altra cellula generata è il primo corpuscolo polare che potrebbe anch'esso fare meiosi II generando altri due corpuscoli polari, detti terzi, che però andranno incontro a degenerazione. Dall'oocita secondario invece otterremo il secondo corpuscolo polare ma otterremo anche l'uovo maturo.

Spermatozoi

Queste cellule una volta mature, saranno molto piccole in quanto avranno perso la maggior parte del citoplasma. Ogni spermatozoo è formato da testa, collo e coda.

La testa contiene il nucleo (altamente condensato) e l'acrosoma, posto a coprire il nucleo, che è una vescicola contenente gli enzimi necessari per penetrare all'interno della cellula uovo. Nel collo invece possiamo trovare i mitocondri disposti a spirale che contengono enzimi per il rilascio di energia necessaria al flagello per muoversi. Quest'ultimo è invece composto da microtubuli e aziona il suo movimento quando vi è una variazione di pH.

Cellule uovo

Le cellule uovo, rispetto agli spermatozoi, sono molto più grandi e hanno una forma sferica. Questo è dovuto al fatto che contiene citoplasma, riserve energetiche e altri materiali necessari per lo sviluppo embrionale. Quest'ultime si sviluppano dai follicoli dell'ovario e presentano due membrane, una plasmatica e una ovulare primaria che nella maggior parte degli organismi è chiamata membrana vitellina e nei mammiferi invece è detta pellucida. Quest'ultima è in gran parte proteica ed è secreta dalla cellula uovo stessa o dalle cellule follicolari che la circondano.

Queste cellule vengono classificate in base alla quantità di tuorlo che presentano, possiamo quindi distinguere uova:

- **Alecitiche** in cui vi è assenza totale di tuorlo;
- **Oligolecitiche** in cui vi è poco tuorlo;
- **Mesolecitiche** in cui vi è una media quantità di tuorlo;
- **Telolecitiche** in cui vi è tuorlo abbondante.

Il tuorlo non è disposto casualmente nelle uova, in quelle in cui ve ne è poco è sparso uniformemente mentre, in quelle ricche di tuorlo, è più concentrato verso il *polo vegetativo* (PV).

Vi sono anche organismi che per protezione presentano più membrane. Ne sono esempio gli anfibi che possiedono una membrana secondaria, detta gelatinosa. Altro esempio è quello di alcuni vertebrati, come gli uccelli, che prima di portare l'uovo all'esterno, producono nel gonodotto una membrana terziaria. Nelle uova telolecitiche degli uccelli avremo quindi il tuorlo ricoperto da membrana plasmatica e circondato da albume, membrana testacea e guscio calcareo, tre membrane terziarie.

Fecondazione

La fecondazione in generale è il processo tramite il quale un gamete maschile entra in contatto con un gamete femminile che porterà poi alla formazione di un nuovo individuo. Riconosciamo quattro tappe fondamentali:

1. Contatto e riconoscimento tra i due gameti;
2. Lo spermatozoo, grazie agli enzimi presenti nell'acrosoma, riesce a penetrare all'interno della membrana ovulare primaria dell'uovo. Tali enzimi innescano una reazione corticale che fa sollevare la membrana esterna per prevenire l'entrata di altri spermatozoi. (L'uovo che viene fecondato è ancora oocita secondario che fa meiosi II quando entra in contatto con uno spermatozoo.)
3. Una volta all'interno, i due nuclei dei gameti si fondono portando lo zigote ad un assetto diploide.

4. Si ha una redistribuzione dei materiali nel citoplasma e si attivano i processi che portano alla formazione e sviluppo del nuovo organismo.

Cosa succede all'uovo dopo a fecondazione

Negli anfibi il polo animale (privo di tuorlo), contrapposto al vegetativo, presenta una porzione corticale pigmentata. Quando l'uovo viene fecondato avviene una redistribuzione del materiale citoplasmatico che porta ad una rotazione del citoplasma (di circa 30°) che forma la semiluna grigia (sarà la parte dorsale posteriore). Tale processo serve per poter stabilire un piano di simmetria bilaterale (non avviene in tutti gli organismi in quanto tale piano potrebbe già essere prestabilito).

Segmentazione

La fase che segue la fecondazione prende il nome di segmentazione in quanto si tratta di una serie di rapide divisioni cellulari che permette allo zigote di passare da struttura unicellulare ad embrione multicellulare, detto blastula. In questa fase, a differenza di quello che accade normalmente in una mitosi, non vi è accrescimento citoplasmatico perciò i blastomeri ridurranno via via le loro dimensioni.

La tipologia di segmentazione varia a seconda della quantità dell'uovo:

- > **Oloblastica totale:** tipica delle uova alecittiche e oligolecittiche, in cui i blastomeri vengono segmentati nella loro totalità e in egual modo. I piani di segmentazione sono: PA-PV (definiscono destra e sinistra), uno perpendicolare al primo e uno equatoriale;
- > **Oloblastica diseguale:** tipica degli anfibi, le segmentazioni procedono come nella totale ma essendo uova mesolecittiche esse saranno spostate verso il polo animale. Alla conclusione si originano cellule che non sono perfettamente uguali ma presentano differenze dimensionali. I blastomeri del polo animale sono più piccoli e si dicono micromeri mentre quelli del vegetativo si dicono macromeri.
- > **Meroblastica:** tipica delle uova telolecittiche (uccelli e rettili), si dice anche parziale (o discoidale) in quanto i blastomeri vengono divisi di una zona citoplasmatica decisamente ridotta andando poi di a formare una discoblastula posta al polo animale e sottesa da una grande quantità di tuorlo.

In generale la struttura che si viene a creare dalle segmentazioni è la blastula che risulta essere sferica e cava, tale cavità prende il nome di *blastocoele*.

Nei mammiferi euteri incontriamo una segmentazione oblastica che risulta essere *rotazionale*, la quale al termine da origine ad una blastula ma la suo interno vi è una massa cellulare interna composta da 32 cellule multipotenti.

Gastrulazione

La fase che segue la segmentazione prende il nome di gastrulazione ed ha lo scopo di riposizionare le cellule, mediante movimenti morfogenetici, per un successiva differenziazione. La struttura che avremo alla fine di questo processo sarà la gastrula nella quale saranno visibili i tre foglietti embrionali: *ectoderma* (fuori), *mesoderma* (centrale) ed *endoderma* (interno).

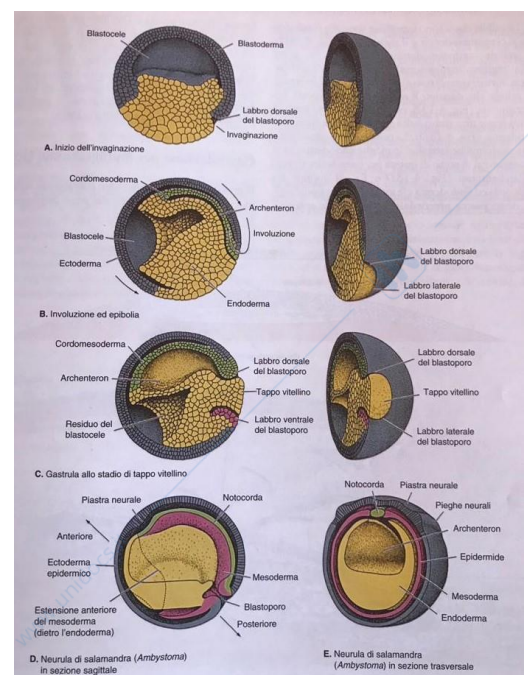
Questa fase varia al variare di specie, ordine, classe, etc., però possiamo individuare movimenti morfogenetici comuni:

- Embolia:** lo strato esterno di cellule (ectoblasti) si introflette nel blastocele andando a creare un'invaginazione che si aprirà verso l'esterno solo col blastoporo. Quest'ultimo nei deuterostomi diverrà l'ano mentre nei protostomi la bocca.
- Immigrazione:** è l'equivalente del processo di embolia solo che invece di coinvolgere un intero strato di cellule, si spostano solo pochi blastodermi.
- Epibolia:** in questo processo le cellule dell'ectoderma scivolano e ruotano su quelle che si erano organizzate all'interno della cellula.
- Delaminazione:** da una struttura multicellulare con più strati di cellule si arriva ad una loro separazione in due strati chiamati lamine.

Gastrulazione negli anfi

Partiamo con la premessa che le uova degli anfi sono mesolecitiche perciò avremo una blastula di partenza che presenta micromeri, macromeri e un blastocele mediamente ridotto. Le tappe sono:

- Alcune cellule sul margine della semiluna grigia si invaginano e vanno a formare il labbro dorsale del blastoporo.
- Embolia: i macromeri iniziano a spostarsi verso l'interno della cellula obliterando man mano il blastocele fino a che scompare del tutto.
- Epibolia: i micromeri migrano dalla zona dorsale del blastoporo verso l'interno della cellula scorrendo sui macromeri. A questo



punto dal blastoporo si possono vedere solo macromeri e siamo allo stadio di tappo vitellino.

4. Embolia: i macromeri entreranno a livello del labbro dorsale ventrale.

Giunti a questo stadio avremo una gastrula in cui saranno ben visibili:

- *Archenteron*: cavità interna che sarà poi l'intestino primitivo;
- *Ectoderma*: foglietto embrionale esterno costituito da micromeri;
- *Mesoderma*: foglietto embrionale mediano costituito da micromeri;
 - o *Cordomesoderma*: piccola porzione del mesoderma che andrà a formare la notocorda.
- *Endoderma*: foglietto embrionale interno costituito da macromeri.

Gastrulazione di rettili e uccelli

Partiamo con la premessa che le uova di rettili e uccelli sono telolectiche, faranno perciò segmentazione meroblastica e avremo una discoblastula al polo animale di partenza. Le fasi che individuiamo sono:

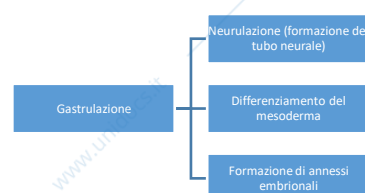
1. Delaminazione: le cellule del blastodisco si separano e vanno a formare due lamine, la lamina esterna detta epiblasto e quella interna detta ipoblasto.
2. Immigrazione: le cellule migrano verso l'interno della struttura andando così a creare una zona primitiva e una zona schiacciata. Le cellule che andranno a ridosso dell'ipoblasto formeranno l'endoderma, quelle che obliterano il blastocele formeranno il mesoderma, mentre quelle che rimangono in superficie genereranno l'ectoderma.

Gastrulazione dei mammiferi placentati

Nei mammiferi euteri partiamo da una blastocisti caratterizzata dall'aver una massa di 32 cellule multipotenti interna al blastocele. In questo caso il trofoblasto (strato di cellule che compone l'esterno della blastula) non andrà a costituire nessuna parte dell'embrione ma sarà fondamentale per l'impianto dell'uovo nella cavità uterina e per la formazione degli annessi embrionali. Le cellule che andranno a costituire tutti i foglietti embrionali sono contenute nella massa interna. Avremo quindi:

1. Separazione delle cellule dell'endoderma che vanno a ricoprire internamente tutto il blastocele da cui di originerà il sacco del tuorlo.
2. Le cellule rimanenti formeranno il disco embrionale da cui deriveranno tutti gli altri foglietti embrionali.

Cosa succede dopo la gastrulazione? →



Neurulazione

La neurulazione è formazione del tubo neurale cioè di una struttura cava tipica dei vertebrati che è posta nella sezione dorsale dell'embrione e dell'individuo. Esistono due meccanismi per cui questo processo può avvenire:

- a. Per pieghe neurali: l'ectoderma posto al di sopra della notocorda si inspessisce e appiattisce a formare la placca neurale. Lungo questi margini si sollevano due pieghe neurali tra le quali si forma un'invaginazione detta doccia neurale. Durante lo sviluppo le pieghe si avvicinano sempre più fino ad unirsi e a creare internamente un tubo cavo detto tubo neurale da cui originerà il sistema nervoso centrale. Quando le pieghe si uniscono, alcune cellule delle creste neurali si staccano e migrano altrove. Queste saranno poi fondamentali per la formazione di sistema nervoso periferico, pelle, ghiandole surrenali, scheletro del cuore, ecc.
- b. Per cavitazione (ciclostomi e teleostei): vi è una gran proliferazione delle cellule che costituiscono l'ectoderma, si va così a formare il cordone neurale compatto. Pian piano questo inizierà a cavitarsi con conseguente migrazione di cellule delle creste neurali, fino a diventare cavo e a formare il vero e proprio tubo neurale.

Differenziazione del mesoderma

Uno dei processi che avviene contemporaneamente alla neurulazione è la differenziazione del mesoderma. Quando il tubo neurale ha terminato lo sviluppo, sono distinguibili tre diverse regioni nel mesoderma poste ai lati dell'embrione.

- Il mesoderma dorsale (o epimero) dà origine ai somiti che, posti lateralmente al tubo neurale e notocorda, andranno a formare cellule di vertebre e coste, il derma cutaneo del dorso, i muscoli scheletrici della parete del corpo e degli arti;
- Il mesoderma intermedio andrà a formare il peduncolo dei somiti da cui si formeranno reni e gonadi;
- Il mesoderma ventrale va incontro a delaminazione e genera:
 - Somatopleura: si appoggia all'ectoderma
 - Splancnopleura: si appoggia all'endoderma attorno all'archenteron.

N.B. tra le due pleure si genera una nuova cavità che verrà chiamata celoma.

Gli annessi embrionali

Gli annessi embrionali sono strutture che si formano durante lo sviluppo embrionale ma che non vanno a costituire alcuna parte del nuovo individuo in quanto sono solo

strutture transitorie che permettono lo sviluppo e la crescita. Tali annessi verranno persi alla nascita del nuovo individuo o alla schiusa delle uova. Tra essi troviamo il sacco del tuorlo, presente in tutti i vertebrati mentre amnios, corion e allantoide presenti solo negli amnioti.

Negli anamni il sacco del tuorlo è una struttura trilaminare in quanto composta da tutti e tre i foglietti embrionali. Negli amnioti risulta essere bilaminare in quanto composta solo da endoderma e mesoderma.

Nelle uova telolecitiche degli amnioti gli annessi embrionali si formano per pliche. Si sollevano infatti ai lati della parte dorsale dell'uovo due pliche che comprendono ectoderma e somatopleura. Queste pieghe continuano a sollevarsi finché non si uniscono andando a formare una cavità dorsale rispetto all'embrione. Tale cavità prende il nome di Amnios, ricca di liquido amniotico, sarà costituita da ectoderma e rivestita dorsalmente da somatopleura. A proteggere tutto l'uovo vi sarà il corio costituito anch'esso da ectoderma ma anche da somatopleura.

Contemporaneamente va a generarsi un'estroflessione caudale del tubo digerente portandosi con sé anche splancopleura. Tale evaginazione prende il nome di allantoide (può essere poco sviluppato o molto tanto da toccare il corion e generare la membrana corion-allantoidea).

N.B. gli anfibi non presentano annessi embrionali.

Nei mammiferi placentati

Nelle uova alecittiche dei mammiferi placentati l'amnios non si forma per sollevamento di pliche ma genera dalla massa cellulare interna. Da lì infatti, prima che termini la gastrulazione si forma una cavità interna alla massa che sarà l'amnios. In seguito altre cellule della massa andranno a formare una seconda cavità, il sacco vitellino, che si addosserà alla splancopleura ed ai relativi vasi sanguigni (vasculogenesi). Così facendo si andrà a formare un germe bilaminare che comprende di amnios e sacco vitellino, da cui avverrà la gastrulazione.

N.B. l'embrione non cresce direttamente nel tuorlo ma riesce a ricavarne le sostanze nutritive mediante i vasi sanguigni della splancopleura che le portano all'embrione.

Placenta

La placenta è una struttura costituita da tessuti embrionali che, come gli annessi (attenzione lei non è annesso embrionale!), non andrà a formare parte dell'embrione ma servirà solo per permettere il suo sviluppo. Questa struttura è tipica dei mammiferi

placentati anche se essi non sono gli unici ad "esserne dotati". Negli anamni, come gli ovovivipari selaci, infatti è presente la placenta vitellina, o onfaloplacenta, necessaria per scambi gassosi e protezione (l'embrione ha tutto ciò che gli serve per nutrimento nell'uovo).

Tornando agli amnioti invece individuamo due tipologie di placenta:

- > Corion-vitellina (C-V) costituita da sacco del tuorlo e corion. Avremo questo tipo di placenta se l'endometrio (mucosa uterina) prende contatto solo nella zona del sacco del tuorlo.
- > Corion-allantoidea (C-A) costituita da corion e allantoide. Avremo questo tipo di placenta se l'endometrio (mucosa uterina) è in contatto con l'allantoide.

In rettili, mammiferi euteri e alcuni marsupiali, la placenta è inizialmente corion-vitellina ma viene poi sostituita da una corion-allantoidea. Nei marsupiali è presente solo la corion-vitellina mentre nei primati (come nell'uomo) si ha solo la corion-allantoidea.

Nella cellula uovo, attorno al corion, sono presenti dei villi coriali che sono in grado di entrare in contatto con l'endometrio per poi legarsi. Distinguiamo quindi:

- Placente a decidue, ovvero non causano emorragie una volta perse alla nascita:
 - Placenta epitelio-coriale: i villi entrano in contatto solo con l'epitelio dell'endometrio;
 - Placenta connettivo-coriale i villi entrano in contatto con il tessuto connettivo dell'endometrio;
- Placente decidue, ovvero causano emorragie una volta perse alla nascita:
 - Placenta endo-coriale i villi entrano in contatto con l'endotelio (epitelio che riveste i vasi sanguigni della madre)
 - Placenta emo-coriale i villi attraversano l'endotelio e giungono fino all'interno delle lacune sanguigne (=vasi).

Possiamo classificare una placenta anche dalla disposizione dei villi coriali, tant'è che avremo placente:

- a. Diffuse, tipiche di suini ed equini, se i villi si trovano uniformemente su tutta la superficie (è a decidue);
- b. Cotiledonari, tipiche dei ruminanti, sono chiamate così se i villi sono raggruppati in ciuffetti detti cotiledoni (è a decidue);
- c. Zonali, tipiche dei carnivori, se i villi sono confinati in una zona (è decidua);
- d. Discoidali, tipiche dei roditori e dei primati, se i villi sono confinati in una zona circolare (è decidua).