

3 SVILUPPO DELL'ANFIOSSO

L'uovo di Anfiosso è oligolecitico, con grosso nucleo vescicolare alquanto spostato verso il polo animale; il vitello è scarso, quasi tutto raccolto nel polo vitellino; la segmentazione è totale subeguale (fig. 3.1).

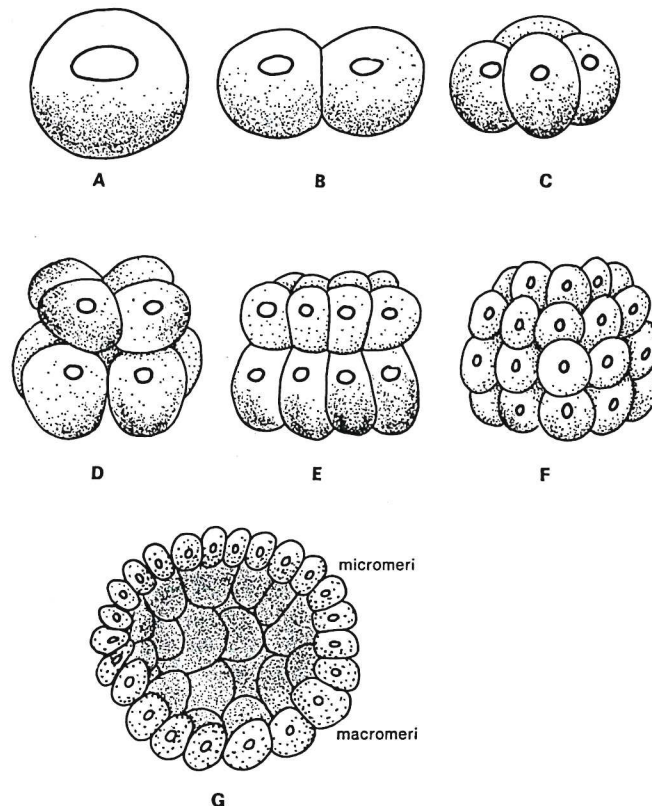


FIG. 3.1

Segmentazione dell'uovo di Anfiosso. A, uovo insegmentato. B, stadio a due blastomeri. C, stadio a 4 blastomeri. D, stadio a 8 blastomeri. E, stadio a 16 blastomeri. F, stadio a 32 blastomeri. G, sezione di blastula.

Segmentazione: blastula

Il primo piano di segmentazione è meridiano, cioè diretto dal polo animale al polo vitellino, compare dopo 60 ÷ 90 minuti primi dalla fecondazione e divide l'uovo in due blastomeri eguali, che corrispondono di norma alle due metà destra e sinistra dell'embrione. Il secondo piano, anch'esso meridiano, è normale al primo e dà quattro blastomeri ancora eguali fra loro; il terzo compare su di un piano latitudinale, poco sopra-equatoriale, e separa quattro blastomeri animali un po' più piccoli (micromeri) da quattro blastomeri vegetativi un po' più grossi (macromeri) in cui è raccolto il poco vitello contenuto nell'uovo. Il quarto e quinto piano di segmentazione passano per due meridiani e dividono simultaneamente i quattro blastomeri superiori e i quattro blastomeri inferiori rispettivamente in otto cellule. Per ulteriori divisioni si passa quindi allo stadio di 32 blastomeri; la cavità blastocelica comincia a formarsi a questo stadio e sarà completa, ampia, con pareti ben conformate allo stadio di 64 blastomeri (stadio di blastula). Le cellule della parete blastulare, disposte in un unico strato, sono di mole gradatamente crescente dal polo animale al polo vitellino, ma con differenza non grande fra i blastomeri estremi.

Da questo stadio la segmentazione procede senza seguire più quel sincronismo caratteristico fin qui riscontrato.

Territori presuntivi

La mappa di prelocalizzazione dei territori presuntivi della blastula di Anfiosso (fig. 3.2) mostra l'area del mesoblasto che si estende a fascia attorno all'equatore e confina con una zona circoscritta che dà origine alla notocorda; al di sopra di quest'ultima vi è un'area a forma di semiluna che darà il neuroblasto. Il materiale epi- e ipoblastico sarà rispettivamente nella regione del polo animale e del polo vitellino. Tale distribuzione delle aree presuntive è simile a quella degli Anfibi.

Gastrulazione

La gastrulazione, nei Cefalocordati, avviene per tipica embolia, vale a dire per invaginazione nella cavità blastocelica, secondo la direzione polo vitellino-polo animale, della calotta dei blastomeri vegetativi nonché di alcune file di cellule della zona di transizione tra micromeri e macromeri (fig. 3.2).

Il movimento di invaginazione è attivamente coadiuvato da una spinta verso l'interno che subiscono i macromeri, che si determina per l'attività mitotica più marcata nell'emisfero animale e soprattutto nella zona di transizione che in parte si invagina. Il movimento di introflessione è favorito dal graduale riassorbimento, da parte delle cellule che si spingono nel blastocele, del liquido che lo riempie.

Quando l'invaginazione è terminata, lo strato dei blastomeri vegetativi si trova adagiato contro lo strato dei blastomeri animali e la cavità del blastocele diventa virtuale. Si giunge così a una tipica gastrula didermica, il cui foglietto esterno è fornito di ciglia che consentono al germe di ruotare nell'interno degli involucri ovariali e che persistono nella giovane larva permettendole di muoversi.

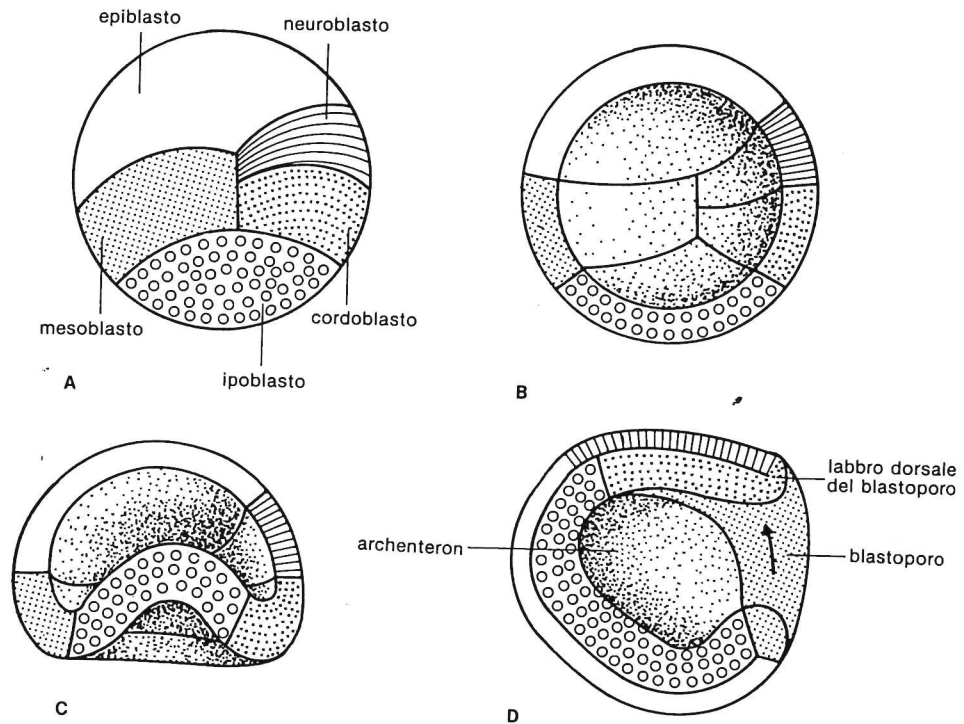


FIG. 3.2

Schema della gastrulazione in Anfiosso. A: blastula con territori presuntivi. B: blastula in sezione; visibile il blastocele. C e D: la progressiva invaginazione del polo vitellino porta alla inflessione dei territori ipoblastico, cordoblastico e mesoblastico e alla formazione dell'archenteron, comunicante con l'esterno a mezzo del blastoporo. La freccia indica il movimento del mesoblasto che scivola verso la regione dorsale, ponendosi sulla volta dell'archenteron, ai lati del cordoblasto.

Con l'invaginazione dei blastomeri vegetativi si è formata un'altra cavità, l'archenteron, che non è una vera cavità del corpo ma è da considerare come un'insenatura del mondo esterno nel corpo; la sua apertura è il blastoporo.

A questo stadio lo strato esterno è costituito da ectoblasto (epiblasto più neuroblasto) e lo strato interno da un foglietto endoblastico che contiene il materiale ipoblastico, cordoblastico e mesoblastico che si è invaginato con i movimenti gastrulari.

Durante i movimenti di invaginazione avvengono profonde modificazioni dei rapporti fra territorio cordale e territorio mesoblastico i quali nella blastula si trovano in posizione opposta (fig. 3.2). Mentre il cordoblasto si invagina ruotando sul labbro dorsale del blastoporo e va a disporsi al centro della volta archenterica, il territorio mesoblastico scivola sui labbri ventrale e laterali, si raccoglie in primo momento sui margini dell'archenteron e successivamente converge dorsalmente ponendosi ai lati del cordoblasto.

o dal polo anima-
lla fecondazione
no di norma alle
o, anch'esso me-
a eguali fra loro;
equatoriale, e se-
meri) da quattro
è raccolto il po-
li segmentazione
i quattro blasto-
nte in otto cellu-
2 blastomeri; la
e sarà completa,
omeri (stadio di
unico strato, so-
lo vitellino, ma

ire più quel sin-

a blastula di An-
le a fascia attor-
origine alla no-
di semiluna che
ettivamente nel-
uzione delle aree

olia, vale a dire
direzione polo
ivi nonché di al-
ri e macromeri

o da una spinta
na per l'attività
lla zona di tran-
sione è favorito
ingono nel bla-

omeri vegetativi
a cavità del bla-
la didermica, il
erme di ruotare
ovane larva per-

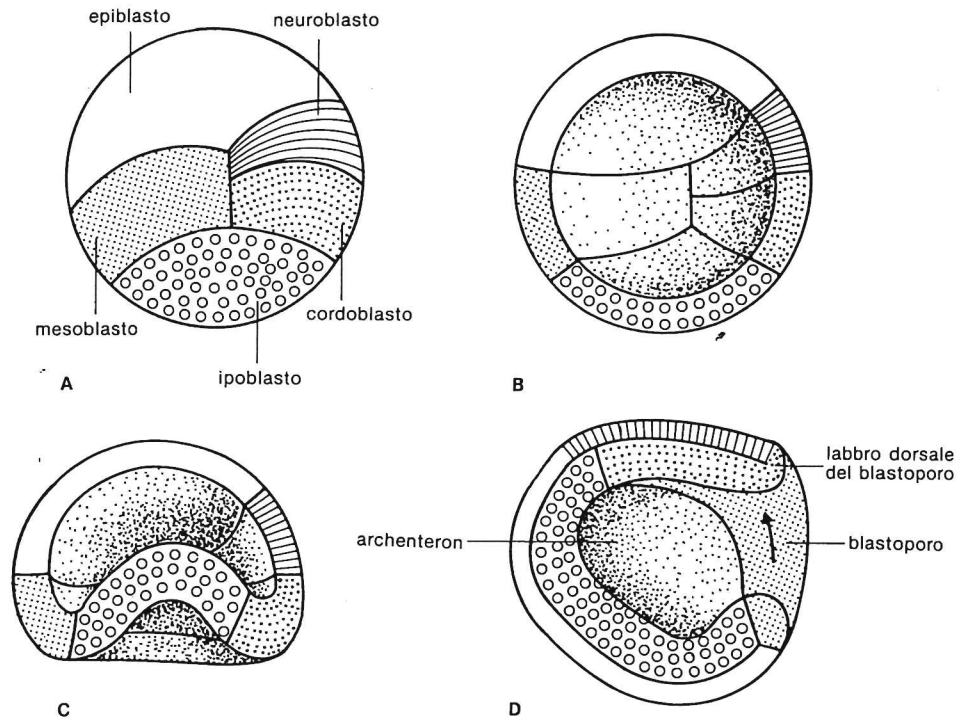


FIG. 3.2

Schema della gastrulazione in Anfirosso. A: blastula con territori presuntivi. B: blastula in sezione; visibile il blastocele. C e D: la progressiva invaginazione del polo vitellino porta alla inflessione dei territori ipoblastico, cordoblastico e mesoblastico e alla formazione dell'archenteron, comunicante con l'esterno a mezzo del blastoporo. La freccia indica il movimento del mesoblasto che scivola verso la regione dorsale, ponendosi sulla volta dell'archenteron, ai lati del cordoblasto.

Con l'invaginazione dei blastomeri vegetativi si è formata un'altra cavità, l'archenteron, che non è una vera cavità del corpo ma è da considerare come un'insenatura del mondo esterno nel corpo; la sua apertura è il blastoporo.

A questo stadio lo strato esterno è costituito da ectoblasto (epiblasto più neuroblasto) e lo strato interno da un foglietto endoblastico che contiene il materiale ipoblastico, cordoblastico e mesoblastico che si è invaginato con i movimenti gastrulari.

Durante i movimenti di invaginazione avvengono profonde modificazioni dei rapporti fra territorio cordale e territorio mesoblastico i quali nella blastula si trovano in posizione opposta (fig. 3.2). Mentre il cordoblasto si invagina ruotando sul labbro dorsale del blastoporo e va a disporsi al centro della volta archenterica, il territorio mesoblastico scivola sui labbri ventrale e laterali, si raccoglie in primo momento sui margini dell'archenteron e successivamente converge dorsalmente ponendosi ai lati del cordoblasto.

o dal polo anima-
alla fecondazione
ono di norma alle
10, anch'esso mer-
ra eguali fra loro;
-equatoriale, e se-
omeri) da quattro
ti è raccolto il po-
di segmentazione
i quattro blasto-
ente in otto cellu-
32 blastomeri; la
e sarà completa,
stomeri (stadio di
1 unico strato, so-
polo vitellino, ma

quire più quel sin-

la blastula di An-
ide a fascia attor-
l'origine alla no-
di semiluna che
pettivamente nel-
buzione delle aree

nbolia, vale a dire
a direzione polo
ativi nonché di al-
neri e macromeri

ato da una spinta
nina per l'attività
nella zona di tran-
essione è favorito
spingono nel bla-

stomeri vegetativi
e la cavità del bla-
rula didermica, il
germe di ruotare
giovane larva per-

Il corpo della gastrula comincia ad allungarsi in senso antero-posteriore e si accentua la sua simmetria bilaterale per l'appiattimento della superficie dorsale mentre la ventrale si incurva sia in senso longitudinale sia in senso trasversale. Contemporaneamente il blastoporo si restringe e si va spostando verso la parte posteriore della gastrula (ad esso corrisponderà, nei Cordati, l'apertura anale definitiva).

Neurulazione

Mentre si osservano le descritte modificazioni della forma esterna dell'embrione, si evidenziano gli abbozzi del sistema nervoso (placca neurale), della corda dorsale e del mesoblasto.

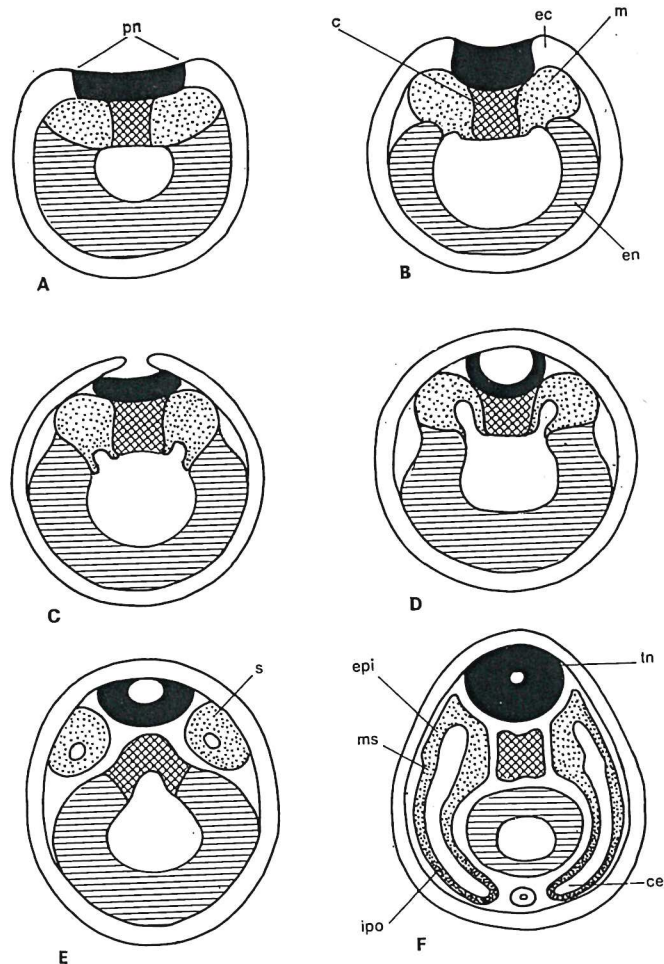
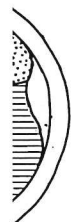


FIG. 3.3

Sezioni trasversali di embrione di Anfiosso a diversi stadi. A, fine della invaginazione e formazione della placca neurale (pn). B, C e D, varie fasi della neurulazione. E, formazione dei somiti. F, fine della neurulazione. c, corda; ce, celoma secondario; ec, ectoblasto; en, endoblasto; epi, epimero; ipo, ipomero; m, mesoblasto; ms, mesomero; s, somiti; tn, tubo neurale.

ntero-posteriore
to della superfi-
gitudinale sia in
restringe e si va
corrisponderà,

esterna dell'em-
a neurale), della



e
ormazione
to;
niti;

La neurulazione dell'Anfiosso decorre con modalità particolari, diverse da quelle che in genere possiamo trovare nei Vertebrati. La placca neurale appare come una depressione medio-longitudinale sulla superficie dorsale della gastrula (fig. 3.3). Al di sotto e lateralmente al labbro ventrale del blastoporo, si sollevano quindi due cercini che si vanno prolungando ai lati della placca; mentre la placca si distacca, sprofonda e si inflette longitudinalmente a doccia, i due cercini ectoblastici confluiscono e si saldano lungo la linea mediana, in senso caudo-cefalico, opercolando il blastoporo e ricoprendo la placca neurale; viene così ricostituita la continuità dell'epiblasto della neurula. La doccia neurale resta posteriormente in comunicazione con l'archenteron attraverso un canale neuro-enterico (fig. 3.4) e si apre cefalicamente con un neuroporo.

Successivamente i margini della doccia neurale si saldano, si oblitera il canale neuro-enterico e si forma così il tubo neurale alla cui estremità cefalica, nelle fasi larvali più avanzate e dopo la chiusura del neuroporo, si forma una fossetta che si ritiene di natura olfattoria.

La modalità della neurulazione sono del tutto peculiari nell'Anfiosso; nei Vertebrati vedremo che la doccia neurale si forma per sollevamento di pieghe che successivamente si saldano costituendo il tubo neurale.

Quasi contemporaneamente gli abbozzi della corda e del mesoblasto cominciano a rendersi indipendenti dall'ipoblasto con il quale si sono invaginati. Tutto il materiale cordo-mesoblastico, per un movimento di convergenza che segue la sua invaginazione, si è raccolto sulla volta dell'archen-

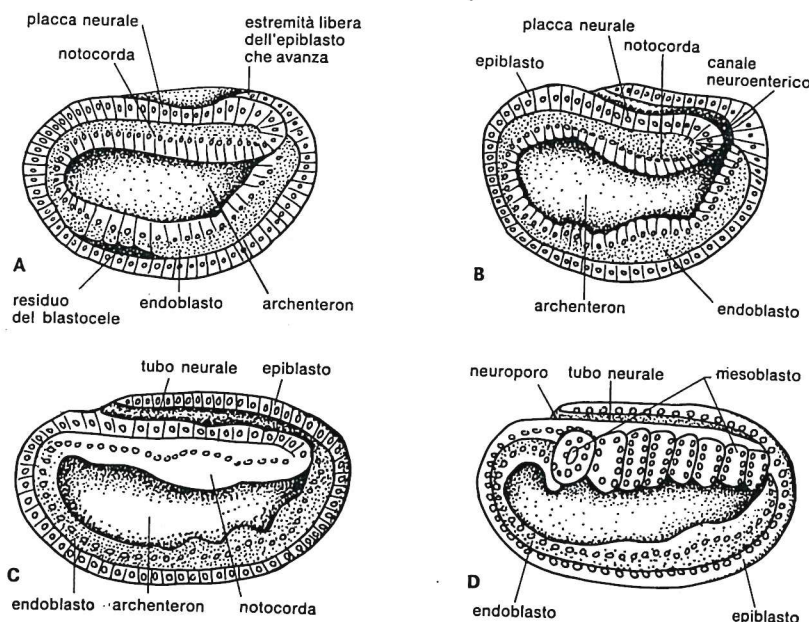


FIG. 3.4

Neurulazione in Anfiosso (sez. longitudinale). A, neurula precoce. B., formazione del canale neuroenterico. C, neurula avanzata. D, è iniziata la metamerizzazione del mesoblasto (da De Lerma, secondo Conklin).

teron; lungo la linea sagittale mediana si delinea una doccia, la doccia cordale, le cui cellule si distaccano dall'ipoblasto e formano un cordone compatto che evolve successivamente in corda dorsale. Nei Cefalocordati adulti la corda si estende da un estremo all'altro del corpo come un asse rigido ed elastico al tempo stesso che costituisce una struttura di sostegno.

Da un lato all'altro dell'abbozzo cordale, sempre sulla volta dell'archenteron, si trova l'abbozzo del mesoblasto sotto forma di due strisce di tessuto fra loro parallele (fig. 3.5). Queste due bande mesoblastiche si estroflettono da un lato e dall'altro del cordoblasto formando due pliche longi-

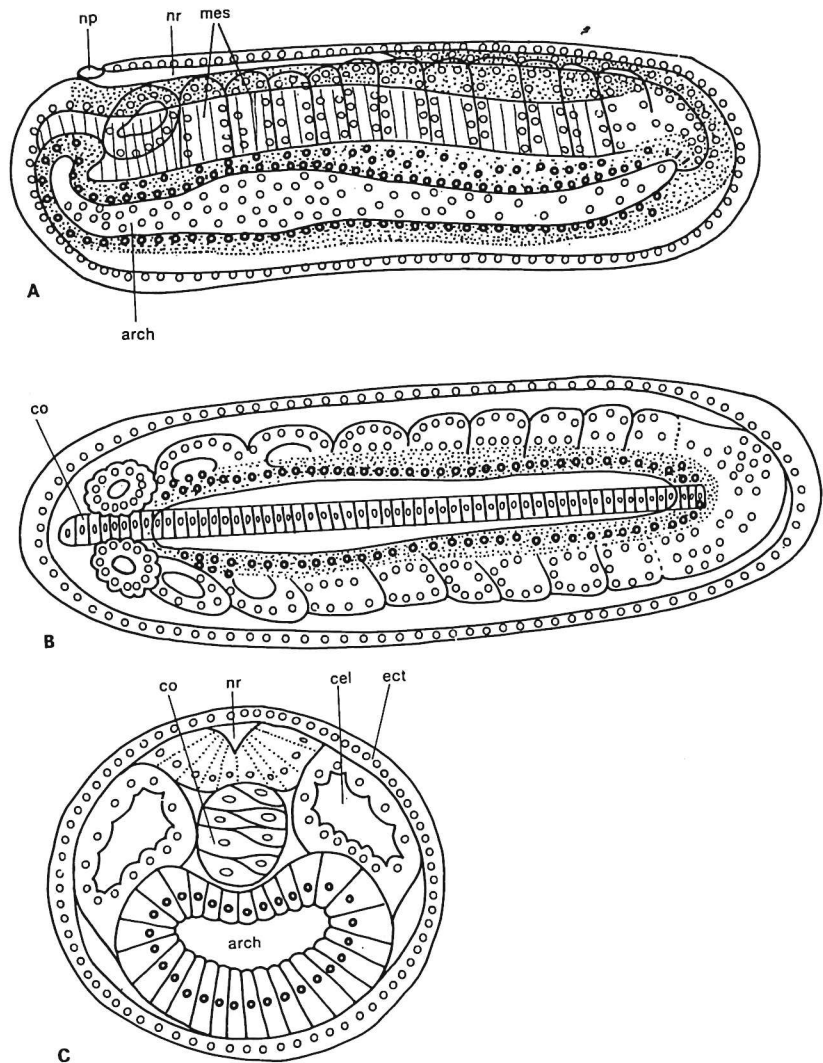
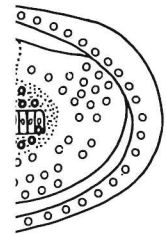


FIG. 3.5

Formazione del mesoblasto in Anfirosso. A, sezione sagittale; B, sezione orizzontale; C, sezione trasversale. arch, archenteron; cel, celoma secondario; co, corda; ect., ectoblasto; mes, mesoblasto; nr, tubo neurale; np, neuroporo (da Siewing, secondo Conklin).

a, la doccia cor-
n cordone com-
locordati adulti
e un asse rigido
di sostegno.

olta dell'archen-
ue strisce di tes-
lastiche si estro-
lue pliche longi-



le;
., ectoblasto;

tudinali che risultano allagate nello spazio (residuo dell'originale blastocelle) compreso fra l'epiblasto dorsale, la doccia neurale e il cordoblasto, i quali vanno evolvendo di pari passo in tubo neurale e corda dorsale.

A cominciare poi dall'estremo cefalico, ciascuna striscia di tessuto mesoblastico si va segmentando in una successione di somiti cavi che restano per qualche tempo in comunicazione con l'archenteron. Il distacco dall'archenteron avviene in senso cefalo-caudale; le vescicole, man mano che si rendono indipendenti, si accrescono estendendosi principalmente in direzione ventrale e, per il prodursi di una strozzatura, si ha la divisione di ciascuna vescicola in una parte superiore (epimero) ed una inferiore (ipomero) riunite da un penducolo (mesomero). Quando tutte le vescicole sono così conformate, le loro parti ventrali si fondono insieme e si formano due cavità celomatiche uniche, una per lato, comunicanti, attraverso i penducoli mesomerici con le cavità metameriche dei somiti (mioceli). Il celoma e le cavità con esso comunicanti costituiscono la cavità secondaria del corpo (fig. 2.17).

Il somite ha una parte mediale (miotomo) e una parte laterale (dermatomo). I due sacchi celomatici ventrali sono delimitati da due foglietti: la somatopleura aderente all'epiblasto e la splancnopleura aderente all'ipoblasto. Dal margine medio-ventrale di ciascun miotomo prolifera lo sclerotomo che si estende e si dispone attorno agli organi assiali (tubo neurale e corda); mancando l'Anfiosso di scheletro vertebrale, il tessuto derivato dallo sclerotomo darà luogo a un connettivo che avvolge corda e tubo neurale.

Con il costituirsi dei segmenti mesoblastici epimerali (somiti) si ha il primo accenno alla disposizione segmentaria (metamerica) delle strutture embrionali.

Da questa esposizione di carattere fondamentale descrittivo, si può riportare l'impressione che il tubo neurale si origini dall'ectoblasto della gastrula e che corda e mesoblasto derivino a loro volta dall'endoblasto. In realtà ciò è vero solo topograficamente; come ho già detto prima, il materiale del sistema nervoso, della corda e del mesoblasto hanno origine più precoce e sono già sicuramente identificabili come territori presuntivi nella blastula.

Tale considerazione è valida per lo sviluppo embriogenetico di tutti i Cordati.