

a.a. 2015-16

CORSO DI LAUREA IN INFERMIERISTICA

Dott.ssa Marilena Greco

Biologia applicata

# Mitosi e Meiosi

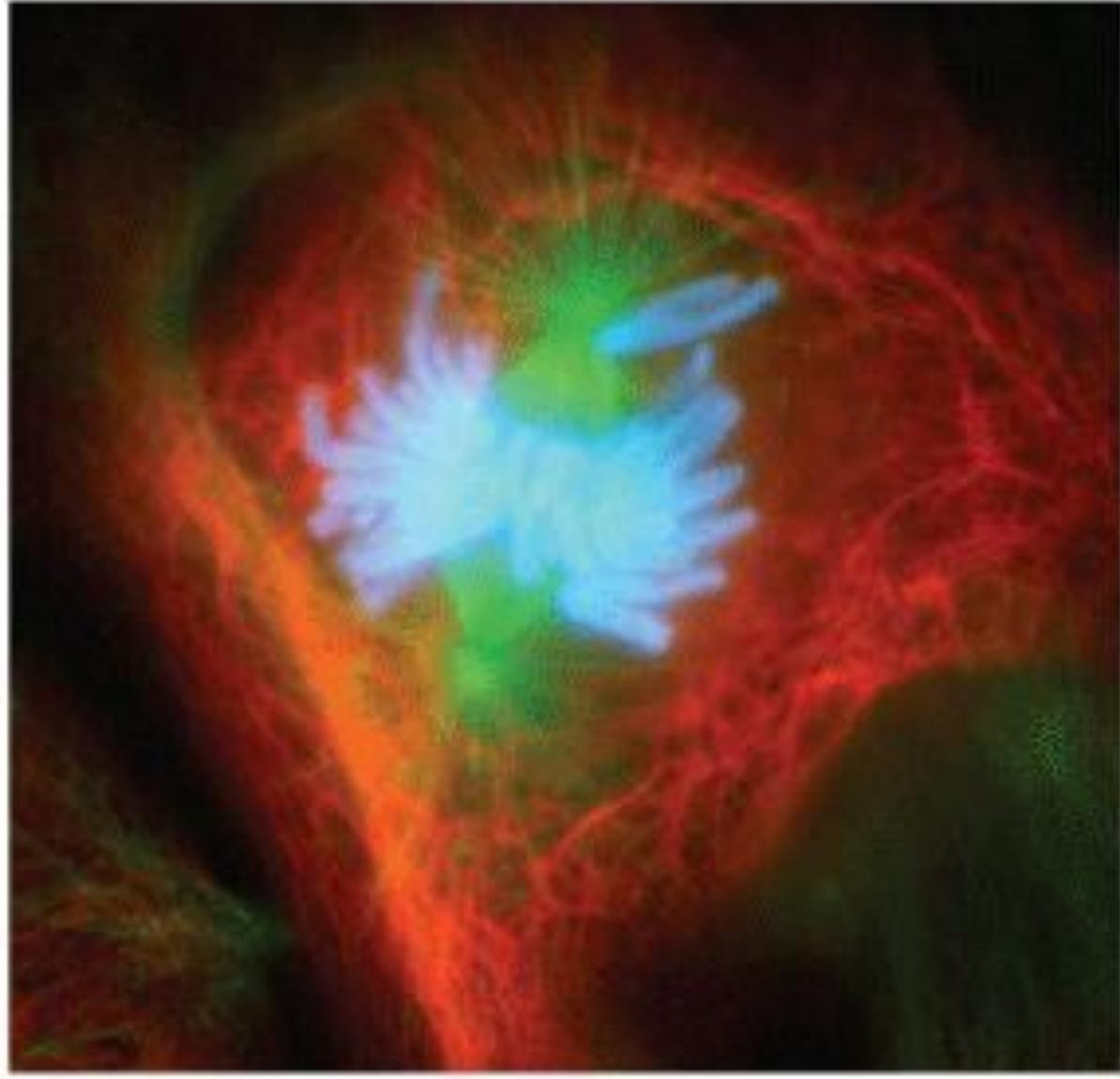
Quando le cellule raggiungono una certa dimensione devono arrestare l'accrescimento o dividersi.

La divisione cellulare eucariotica coinvolge due principali processi la **mitosi** e la **citocinesi**.

La MITOSI è un processo complesso che interessa il nucleo e assicura che ogni nuovo nucleo riceva lo stesso numero e gli stessi tipi di cromosomi che erano presenti nel nucleo di origine.

La CITOCINESI consiste nella divisione del citoplasma della cellula per formare due cellule figlie.

Tutte le cellule di un organismo pluricellulare derivano da un'unica cellula- lo zigote o cellula uovo fecondata. Successivamente la cellula si accresce e si divide a sua volta (*ciclo cellulare*). Le cellule figlie si specializzano a formare i vari tessuti dell'organismo (*differenziamento cellulare*)

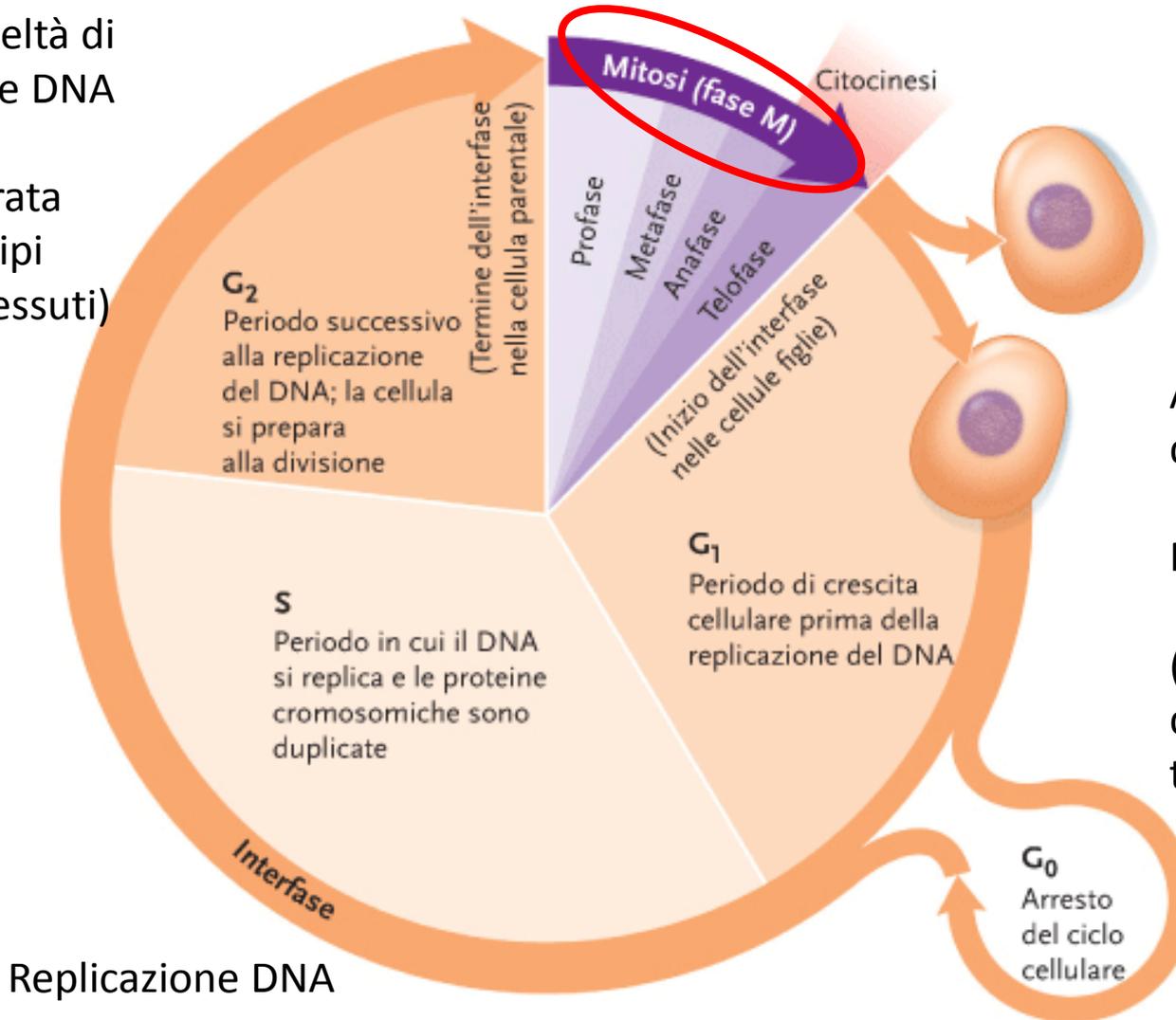


Conly Rieder

- il ciclo cellulare è un'alternanza di mitosi ed interfase

Verifica fedeltà di  
replicazione DNA

(diversa durata  
nei diversi tipi  
cellulari e tessuti)



Accrescimento di  
dimensioni

Fattori di crescita

(diversa durata nei  
diversi tipi cellulari e  
tessuti)

Replicazione DNA

# MITOSI

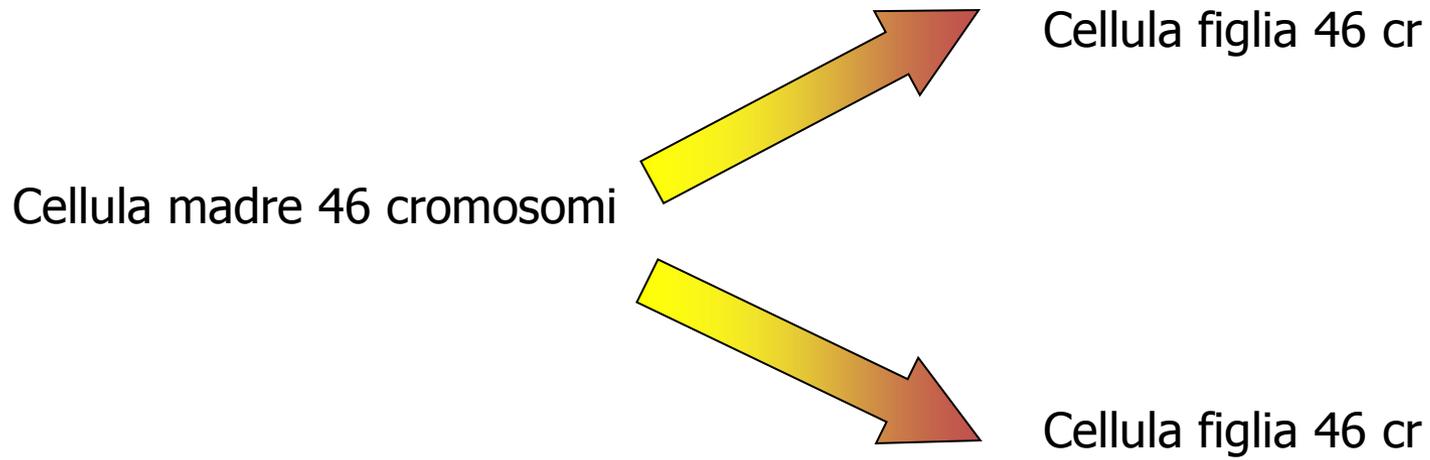
PROCESSO DI DIVISIONE CELLULARE CHE GARANTISCE LA CONSERVAZIONE E LA DISTRIBUZIONE DELLO STESSO NUMERO DI CROMOSOMI DA UNA CELLULA MADRE ALLE DUE CELLULE FIGLIE.

IL MATERIALE CROMOSOMICO SI RADDOPPIA **UNA** VOLTA E LA CELLULA SI DIVIDE **UNA** VOLTA.

La mitosi produce sempre due cellule geneticamente identiche alla cellula madre.  
ASSEGNAZIONE OMOGENEA DEI COMPONENTI CELLULARI.

Il patrimonio genetico delle cellule figlie è DIPLOIDE ( $2n$ ) :  $n$  coppie di cromosomi omologhi.

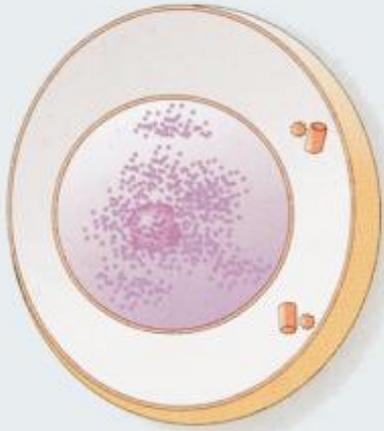
PLOIDIA = indica il numero delle serie di cromosomi delle cellule di un organismo



# Fasi della Mitosi:

1. Profase
2. Metafase
3. Anafase
4. Telofase

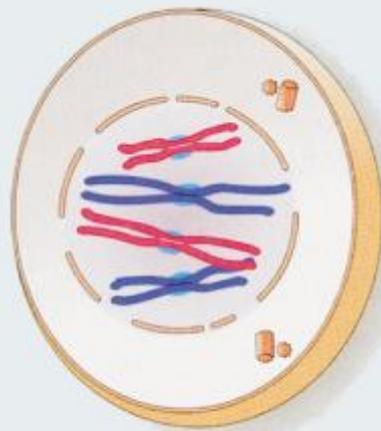
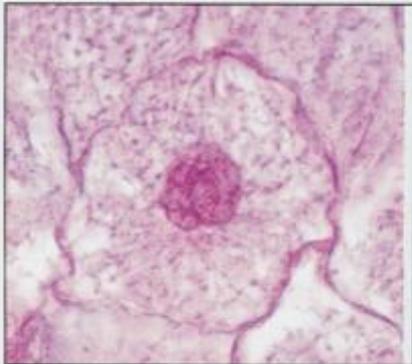
# Profase-Metafase



## INTERFASE

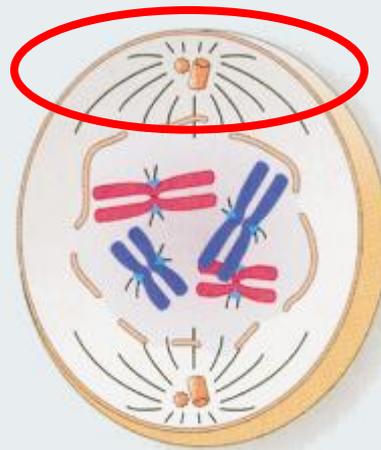
La cellula svolge le sue normali funzioni vitali. I cromosomi si duplicano.

### Animali



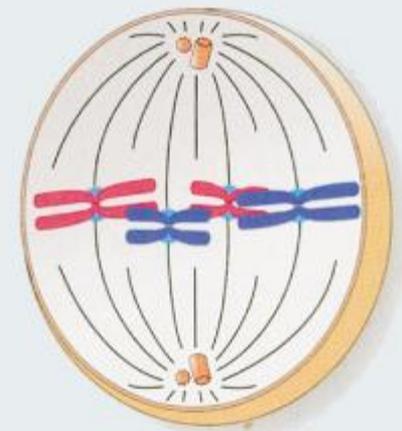
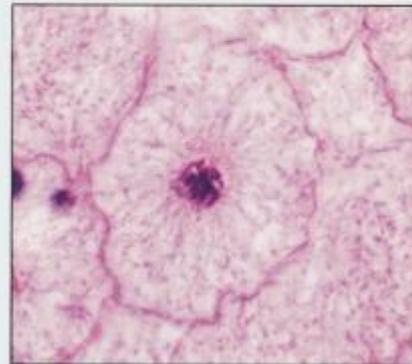
## PROFASE INIZIALE

L'involucro nucleare e il nucleolo scompaiono. Divengono evidenti lunghi filamenti di cromatina che cominciano a condensarsi in forma di cromosomi.



## TARDA PROFASE

I cromosomi continuano ad accorciarsi e ad ispessirsi. Si forma il fuso tra i centrioli che si sono portati ai poli della cellula.



## METAFASE

Le fibre del fuso si attaccano ai cinetocori dei cromosomi. I cromosomi si allineano lungo il piano equatoriale della cellula.



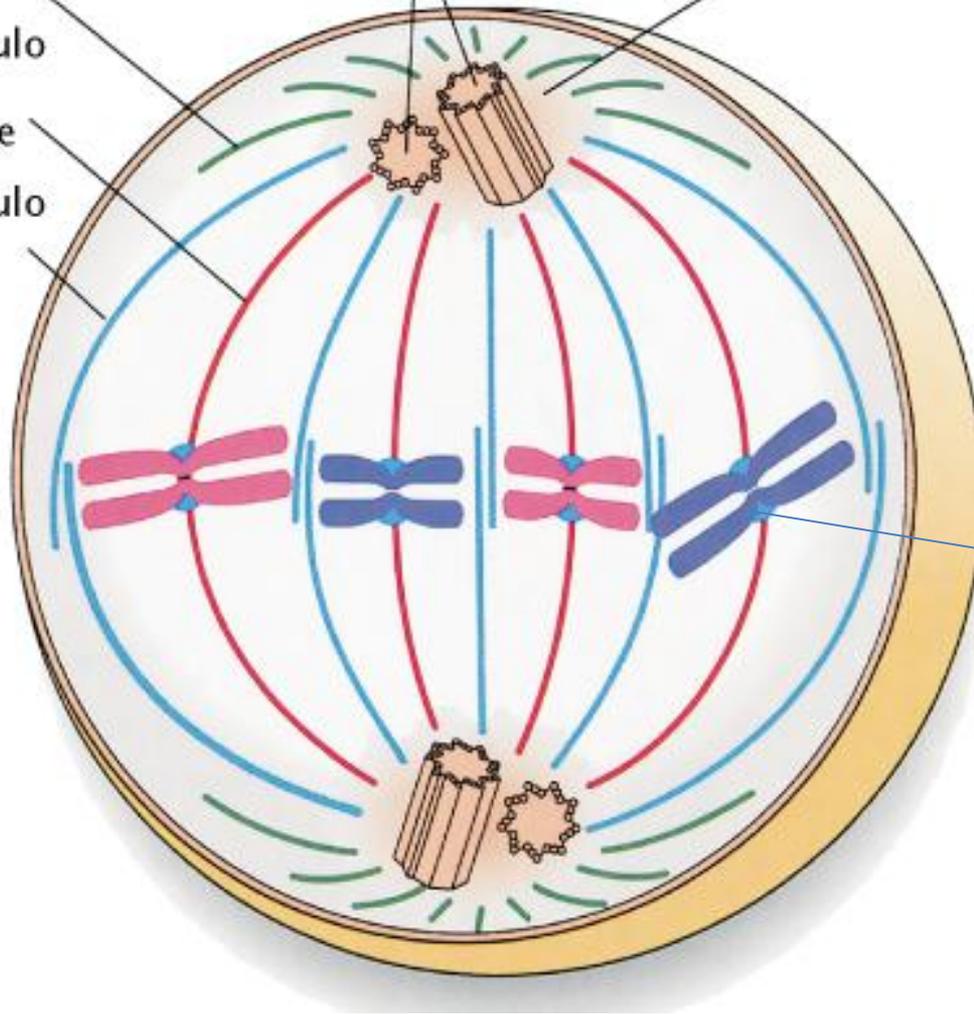
Microtubulo  
astrale

Centrioli

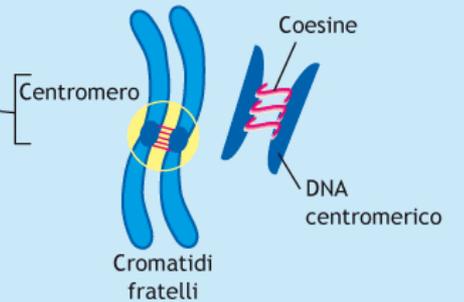
Materiale  
pericentriolare

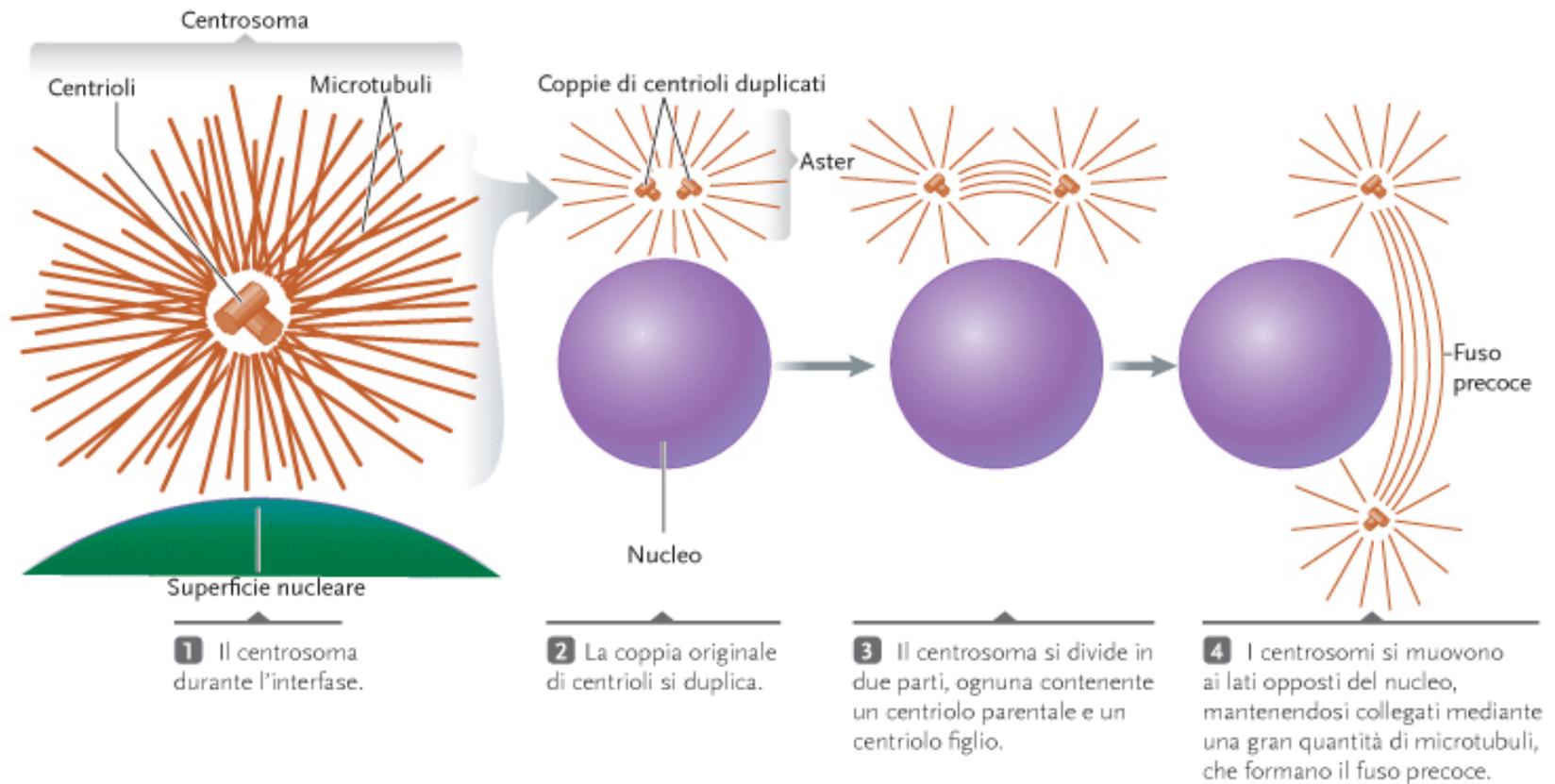
Microtubulo  
del  
cinetocore

Microtubulo  
polare



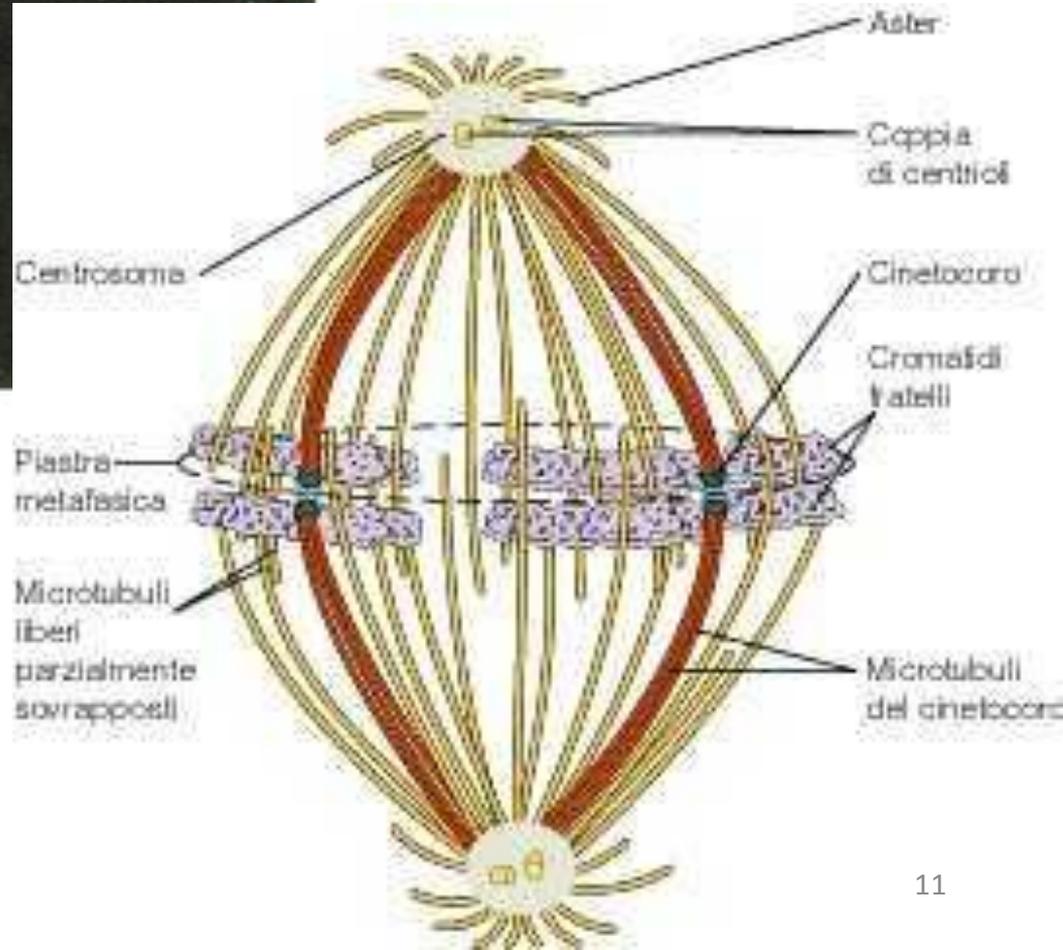
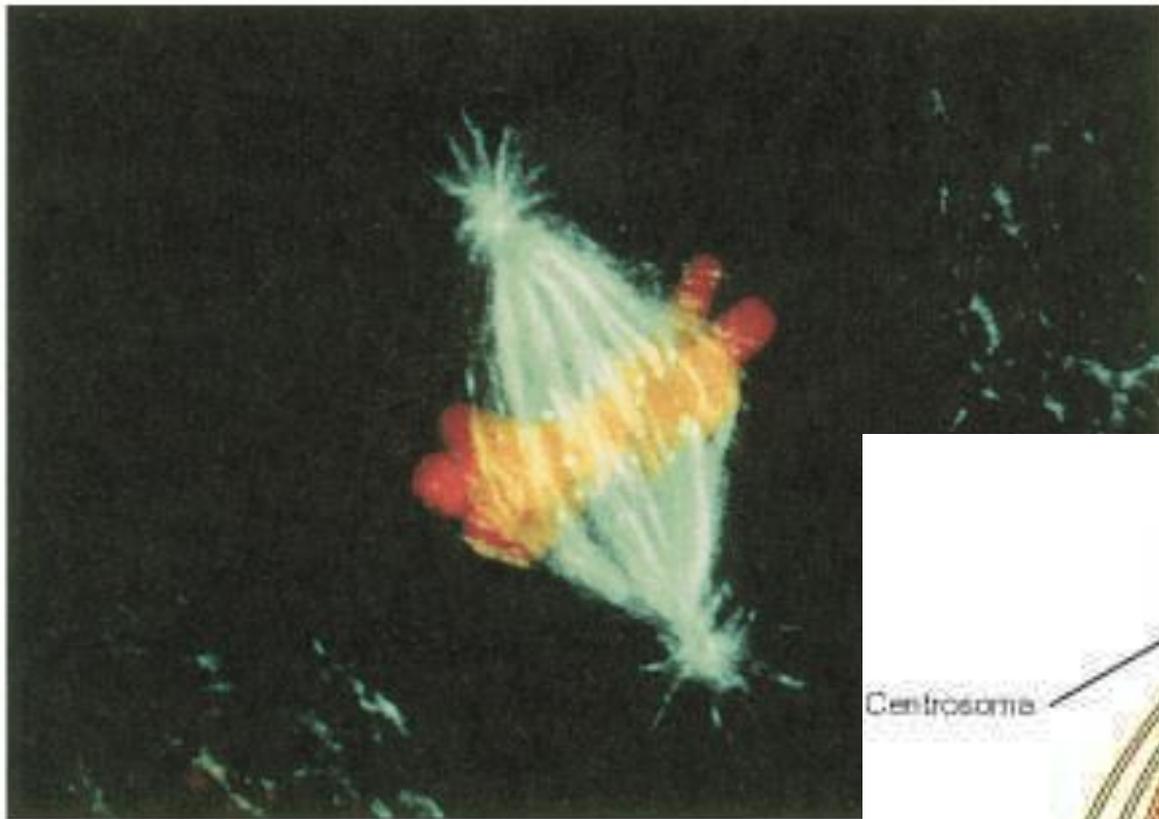
PROFASE



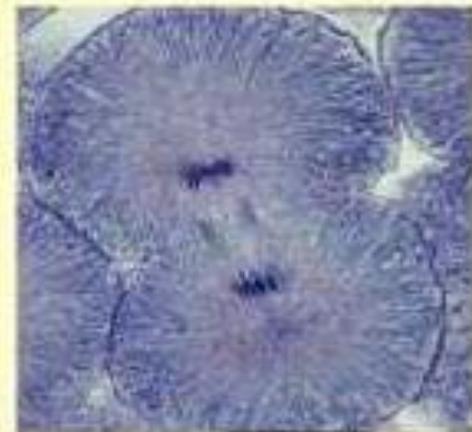
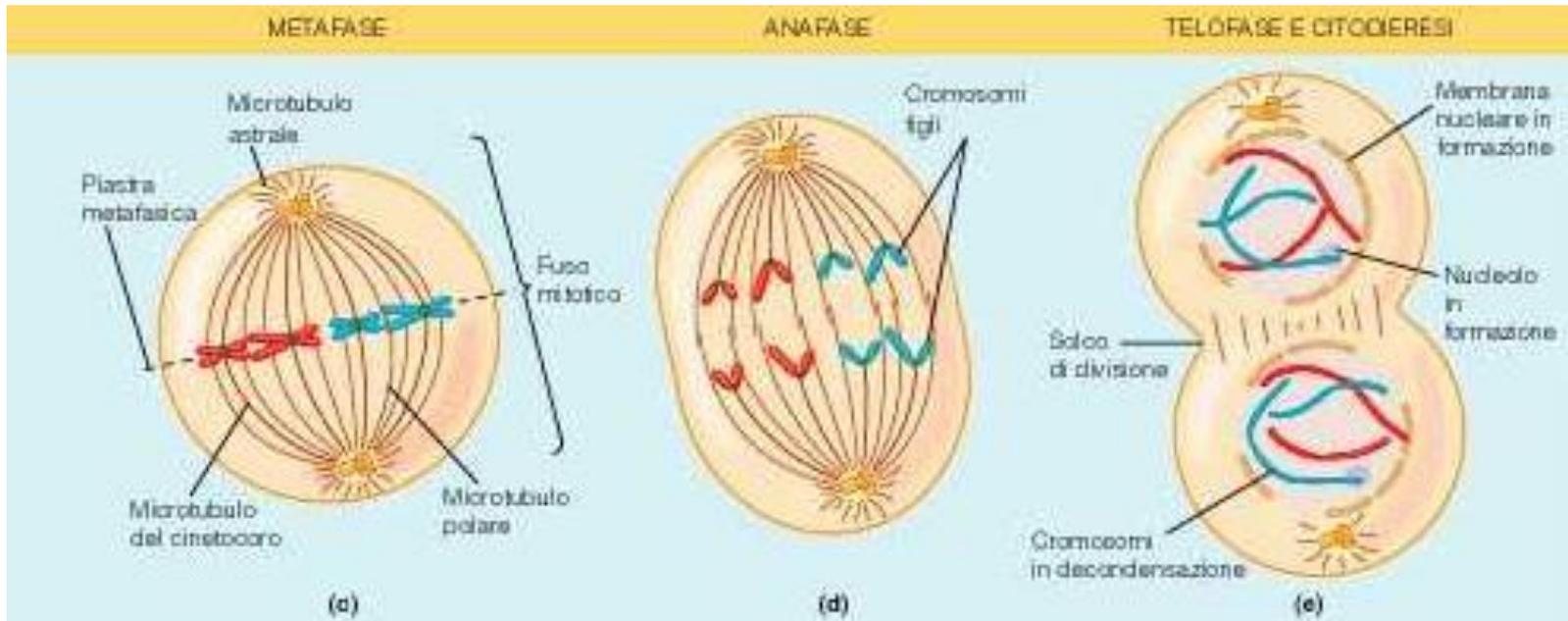


**Figura 10.10**

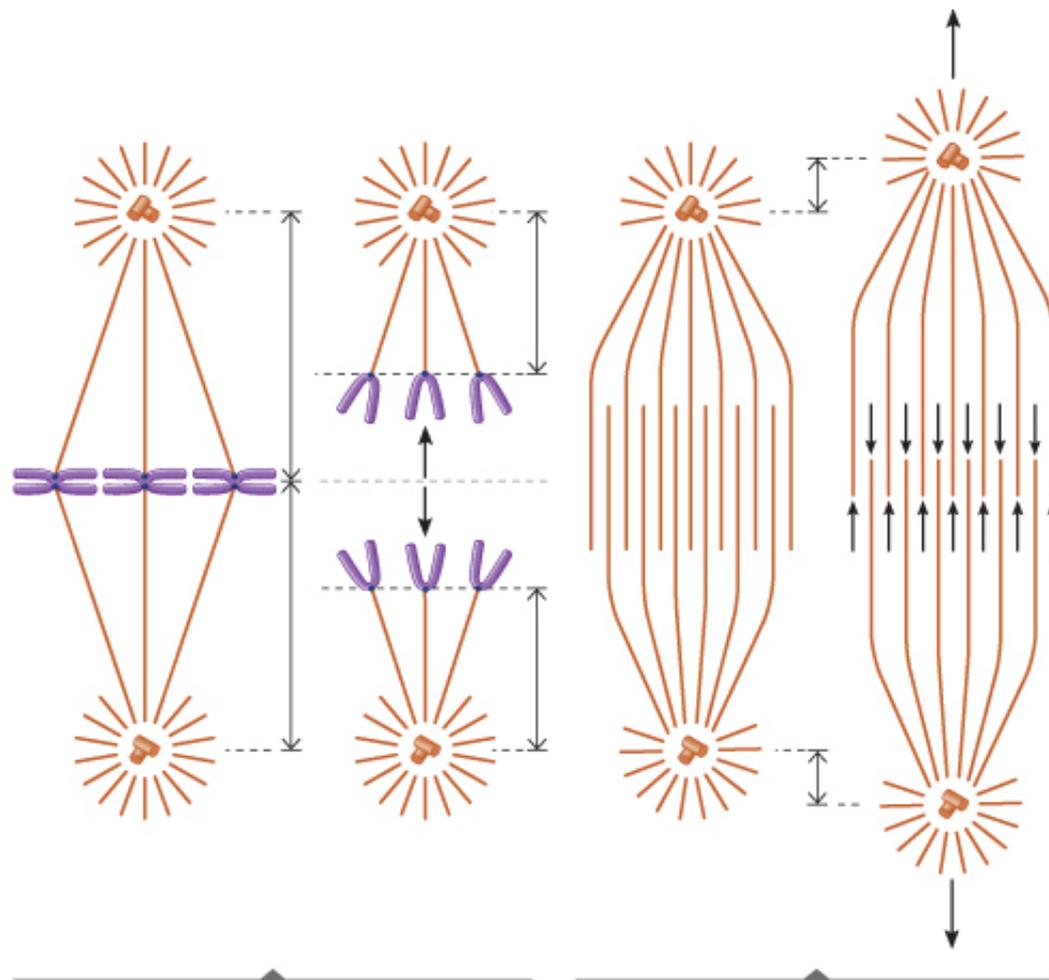
Il centrosoma e il suo ruolo nella formazione del fuso.



# Metafase-Anafase-Telofase



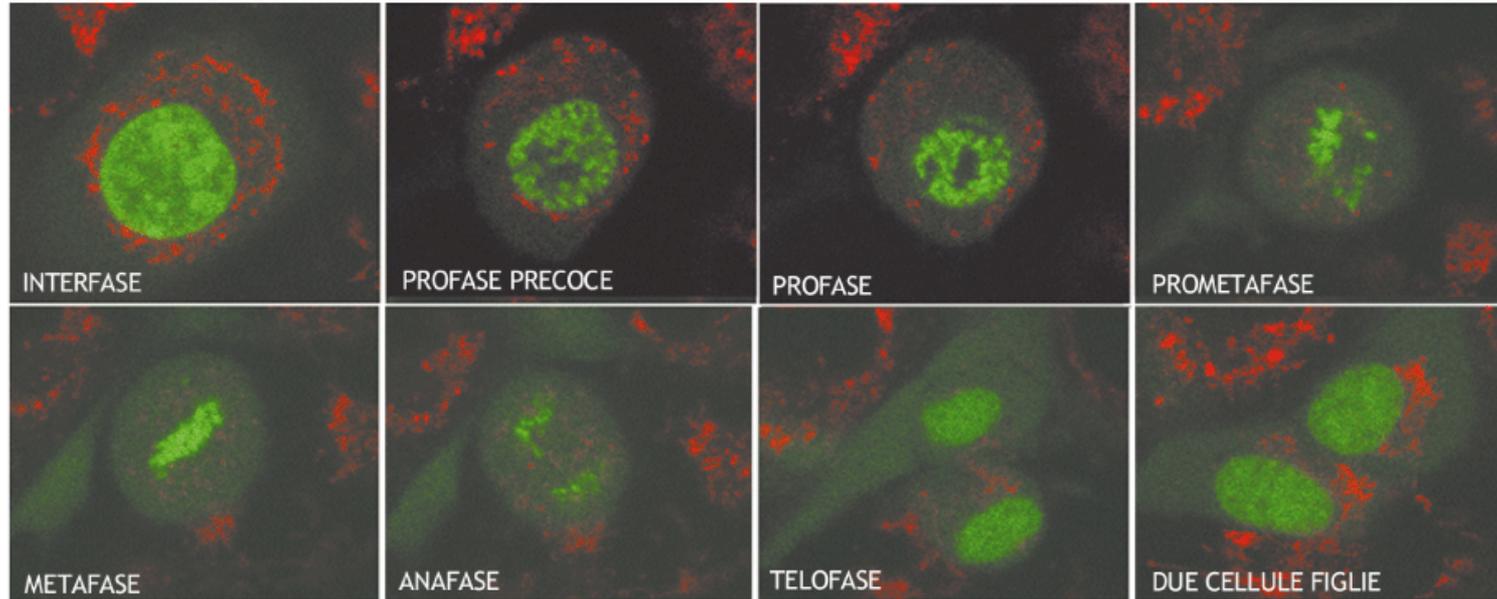
25  $\mu$ m



**a.** I microtubuli del cinetocore, collegati ai cinetocori dei cromosomi, diventano più corti riducendo la distanza tra i cromosomi e i poli.

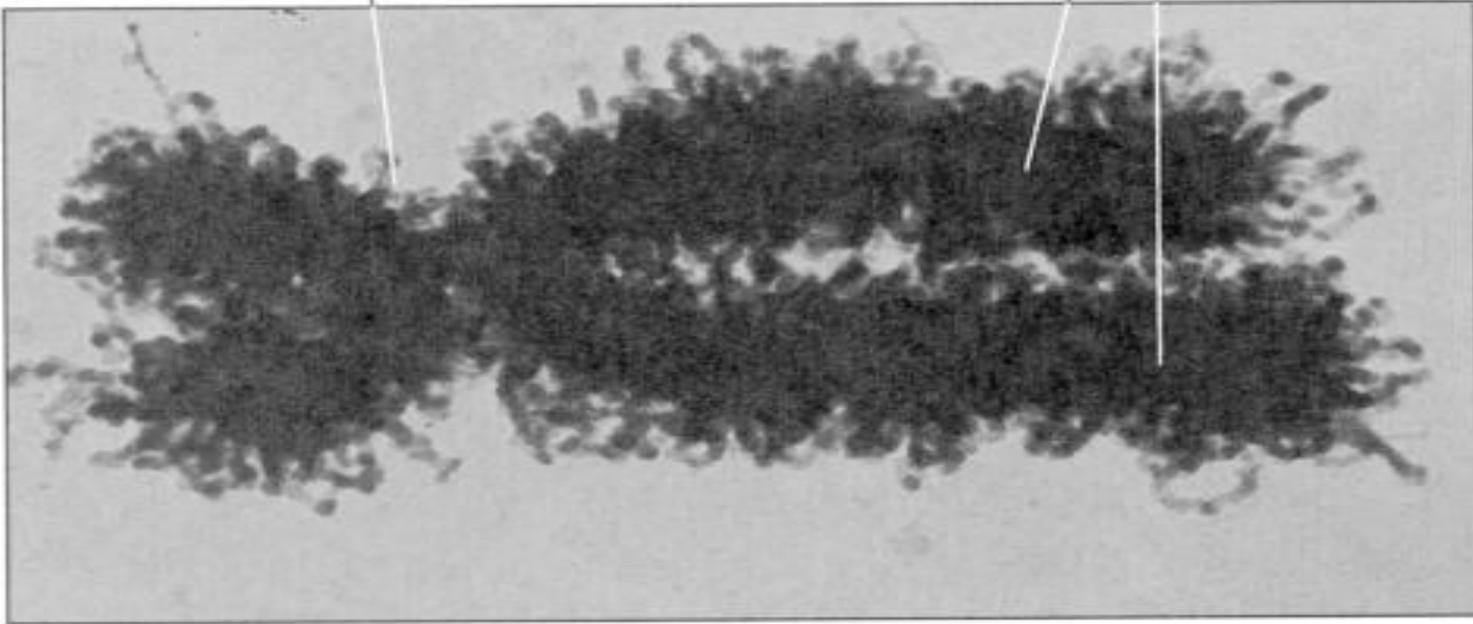
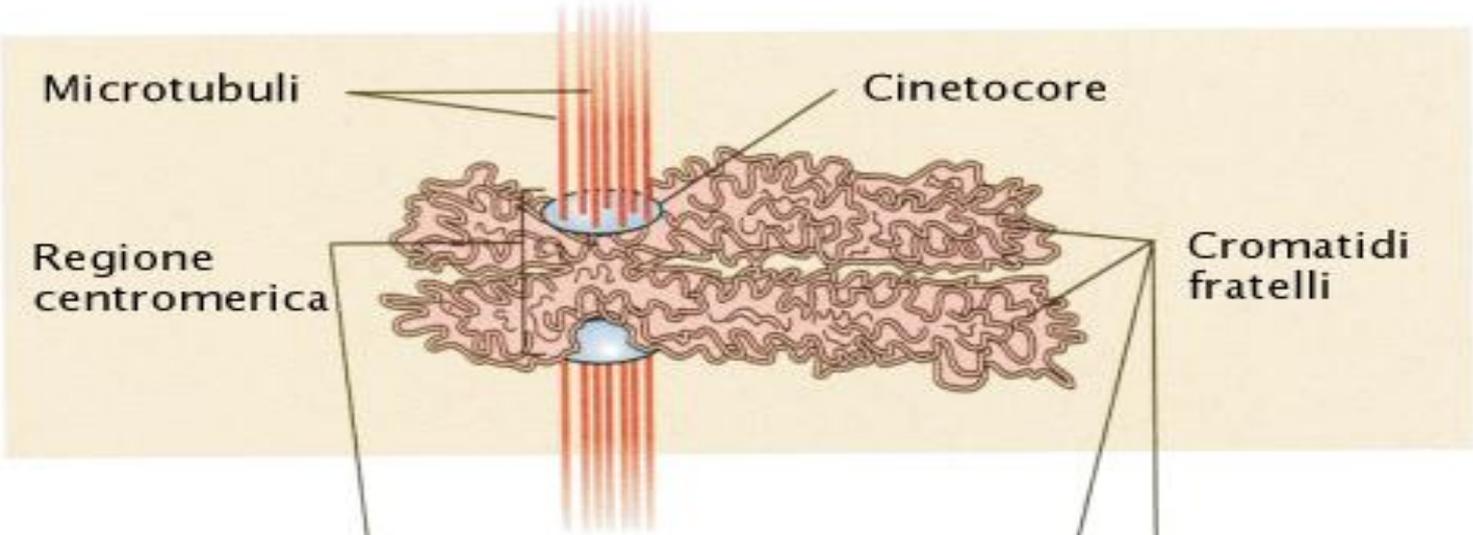
**b.** Lo scivolamento dei microtubuli non associati al cinetocore nella regione di sovrapposizione nella porzione mediana del fuso spinge i poli ad allontanarsi ulteriormente e aumenta la lunghezza totale del fuso.

# Fasi mitotiche – microscopia confocale a fluorescenza



IN VERDE : nucleo della cellula evidenziato dalla proteina istonica H1 fusa alla Green Fluorescent Protein GFP che si lega al DNA

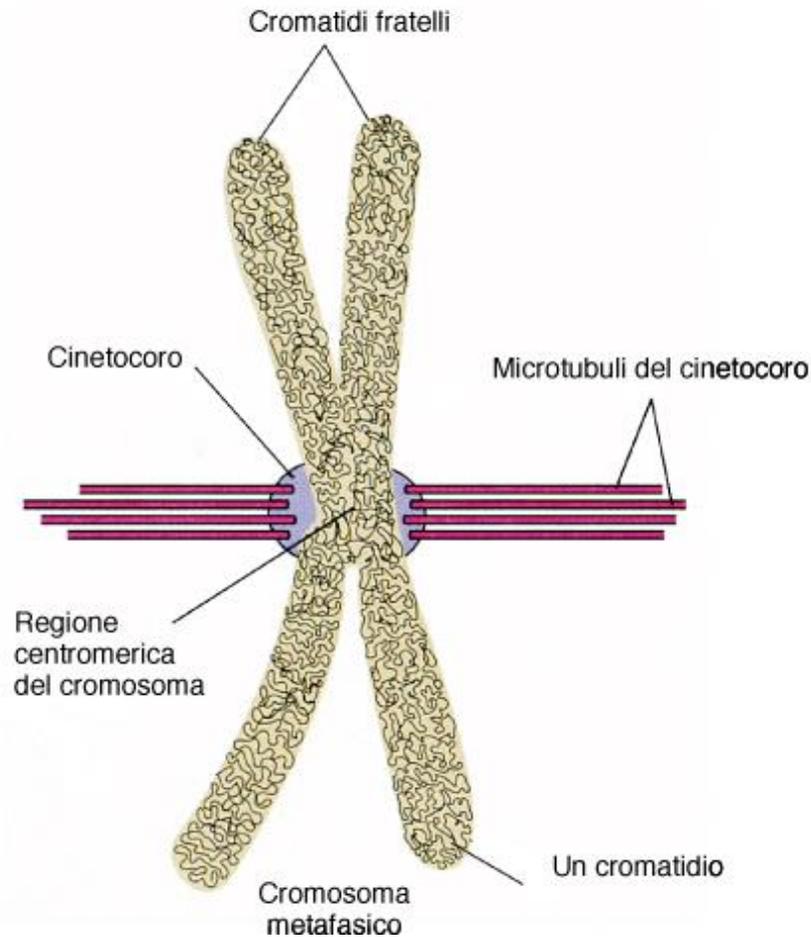
IN ROSSO: la tetra metil rodamina TMRM evidenzia i mitocondri nel citoplasma cellulare.



una

## Metafase:

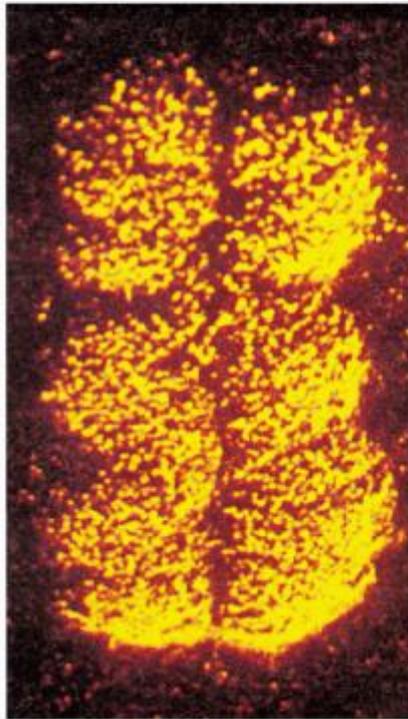
i cromosomi sono allineati lungo il piano equatoriale della cellula (piastra metafasica) e prendono contatto con i microtubuli.



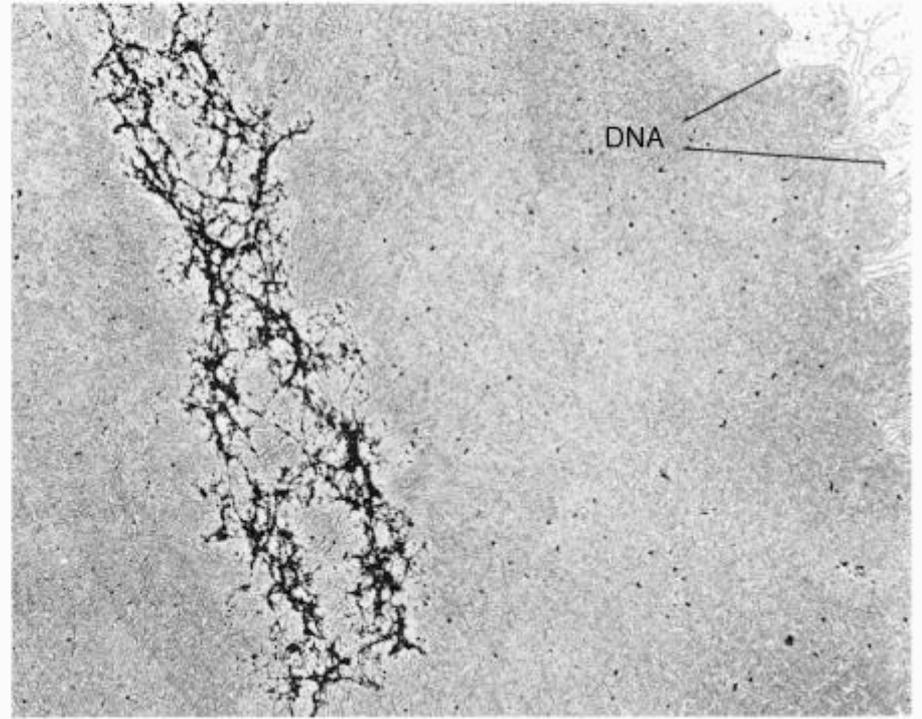
**Cromosoma umano metafasico.** (a) Fotografia al microscopio elettronico a trasmissione di un cromosoma intatto. (b) Fotografia colorata al microscopio elettronico a scansione di un cromosoma intatto. (c) Fotografia al microscopio elettronico a trasmissione di un cromosoma privato della maggior parte delle proteine; i filamenti di DNA si sono svolti.



a)



b)



c)

**Anafase:**

ha inizio quando le forze che tengono uniti i cromatidi fratelli in corrispondenza dei loro centromeri si allentano. Ogni **cromatide** è ora considerato come un cromosoma indipendente.

I cromosomi disgiunti migrano lentamente ai poli opposti grazie ai cinetocori, ancora uniti ai microtubuli del fuso, che ne guidano il cammino.

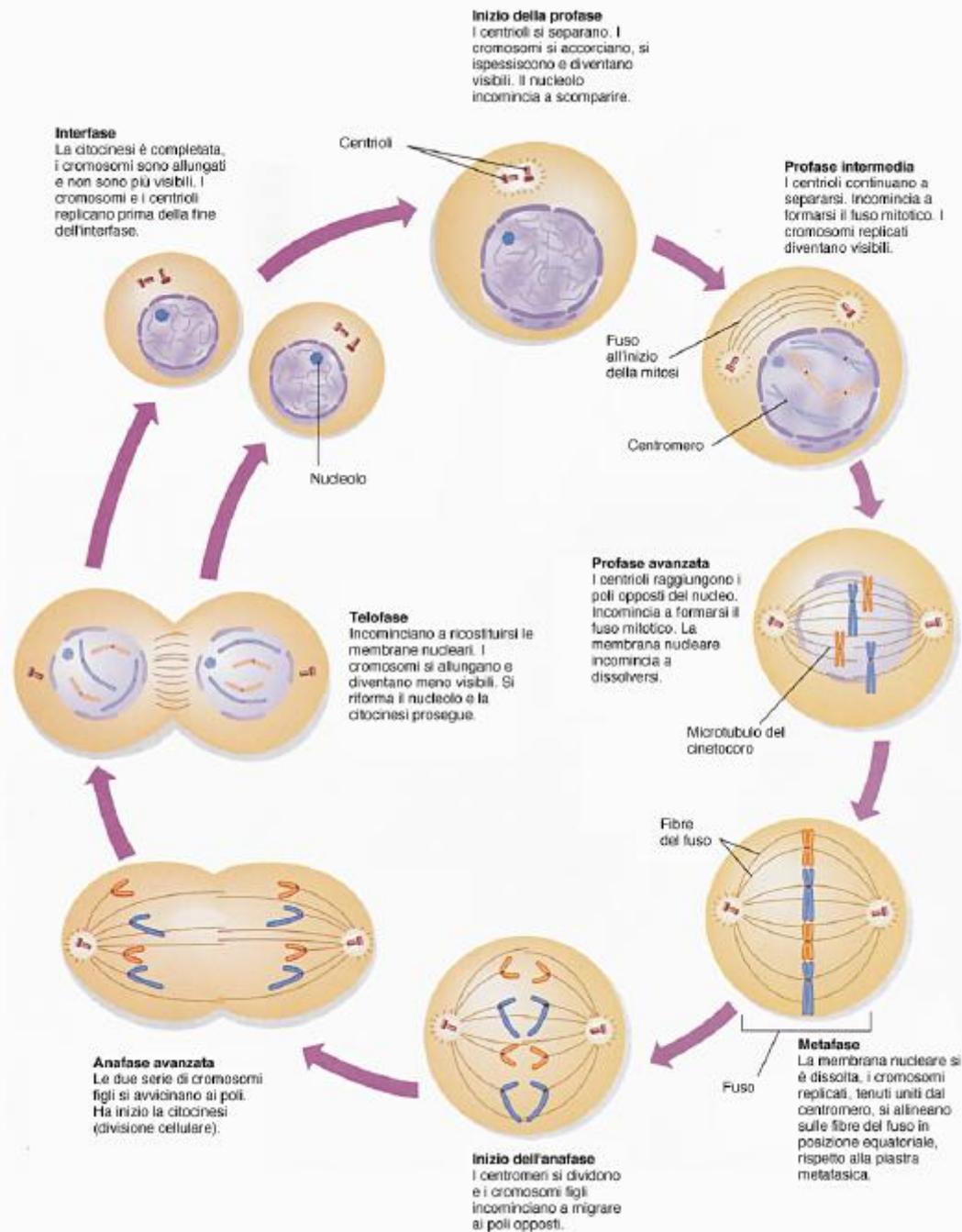
L'anafase termina quando tutti i cromosomi hanno raggiunto i poli.

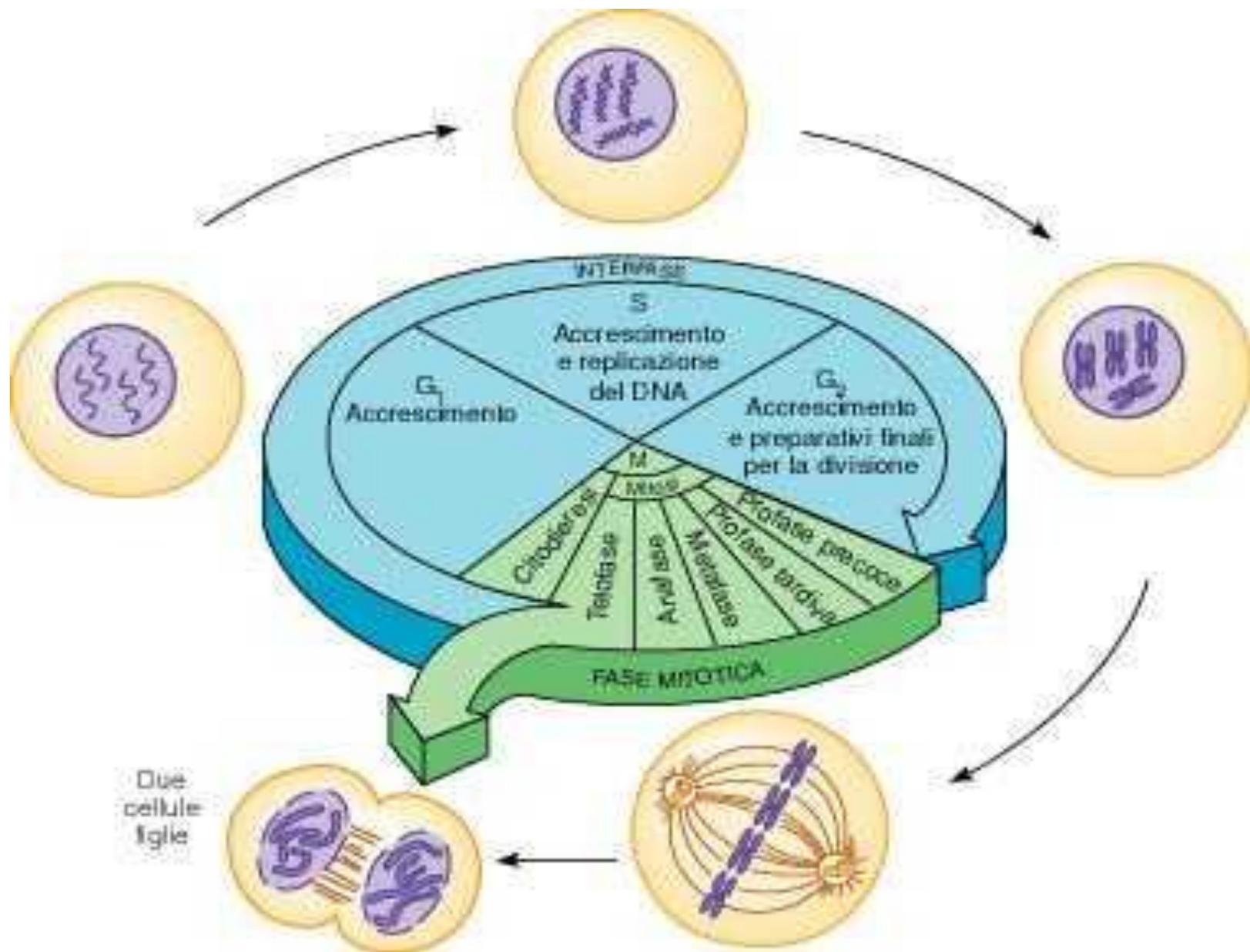
**Telofase:**

è lo stadio finale della mitosi, caratterizzato dal ritorno ad una condizione simile a quella di interfase.

I cromosomi si decondensano srotolandosi.

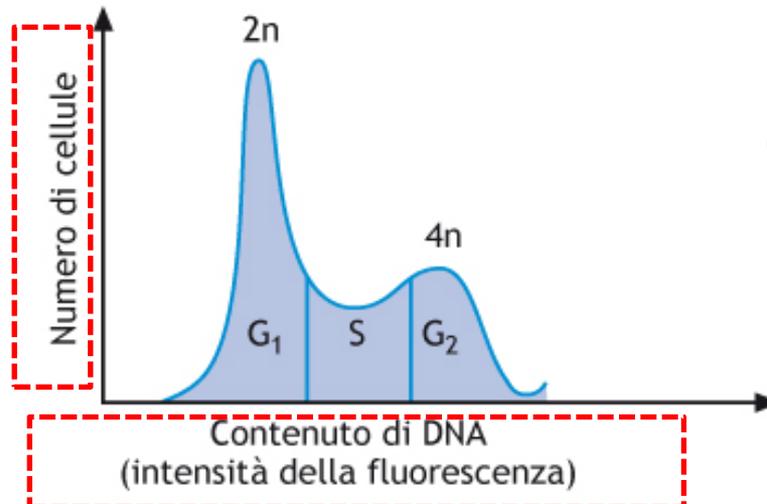
Attorno ad ogni serie di cromosomi si sviluppa un involucro nucleare.





Le cellule attraversano una serie di stadi chiamati fasi G1, S, G2 e M. La cellula diploide di partenza aveva due coppie di cromosomi, per un totale di 4 cromosomi. Durante la fase S questi si sono replicati per dare 8 cromatidi fratelli. Al termine della mitosi vi sono 2 cellule figlie, ciascuna delle quali contiene 4 cromosomi.

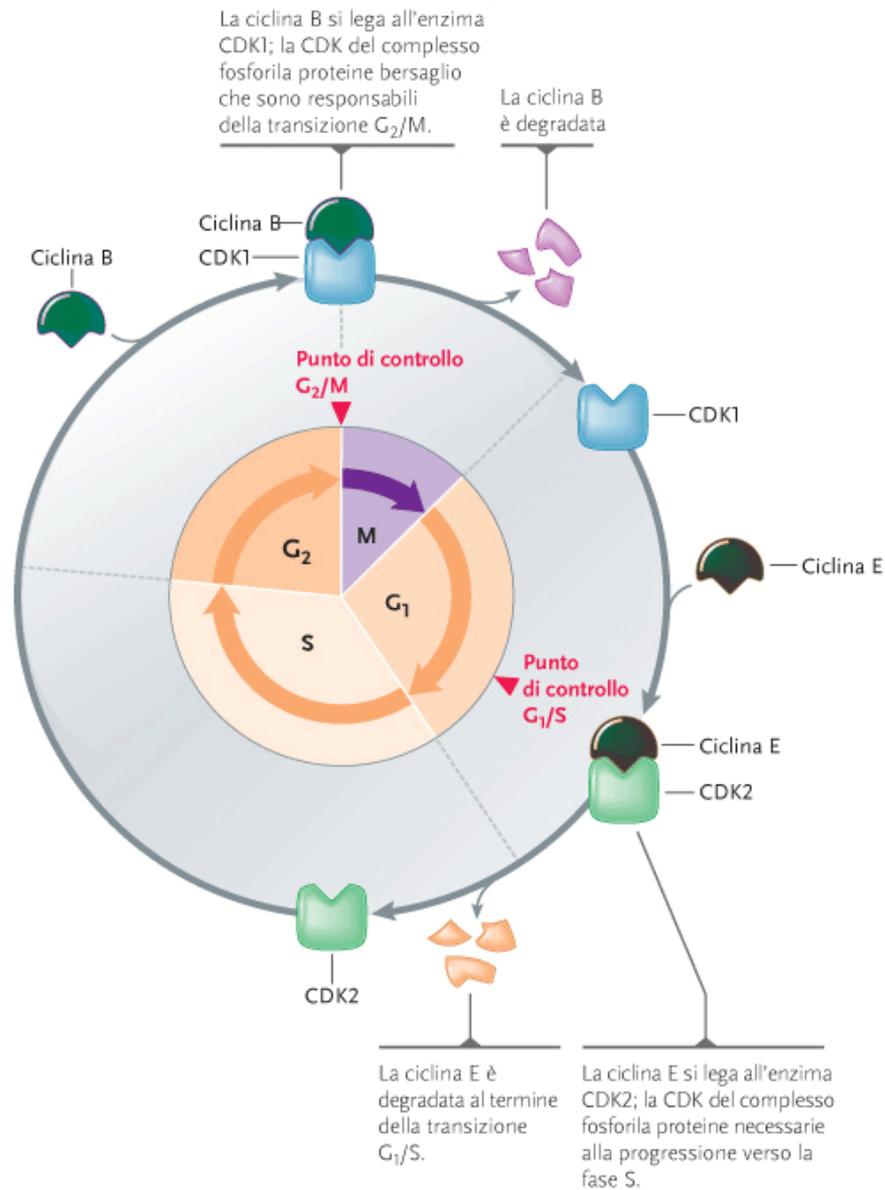
# Metodiche per l'analisi del ciclo cellulare: Citofluorimetria



nella fase G<sub>1</sub> le cellule sono diploidi (2n), nella fase S si ha una situazione eterogenea, nella fase G<sub>2</sub> il contenuto di DNA è raddoppiato (4n)

**Figura 7.6** Analisi della quantità ( $n$ ) di DNA in una popolazione cellulare mediante citofluorimetria dopo colorazione con ioduro di propidio. In ascissa è rappresentato il contenuto di DNA, mentre in ordinata il numero di cellule. Nella fase G<sub>1</sub> la quantità di DNA è pari a 2n, in G<sub>2</sub> è pari a 4n, mentre in S è eterogenea variando da 2n a 4n.

**Figura 10.15**  
 Il controllo ciclina/CDK  
 delle transizioni  $G_1/S$  e  
 $G_2/M$  del ciclo cellulare.



# MEIOSI

Gli organismi superiori si riproducono mediante l'unione di due cellule sessuali specializzate, i **gameti** (aploidi) che si uniscono a formare un'unica cellula chiamata **zigote** (diploide).

I gameti sono prodotti nelle gonadi (testicolo e ovaio) a partire dalle **cellule germinali**

Se i gameti (cellule uovo e spermatozoi) avessero lo stesso numero di cromosomi delle cellule del genitore che lo produce, allora lo zigote avrebbe un n° doppio di cromosomi e questo raddoppiamento si verificherebbe ad ogni generazione.

Il mantenimento di un numero costante di cromosomi è assicurato mediante un tipo particolare di divisione cellulare "riduzionale" chiamato **meiosi**.

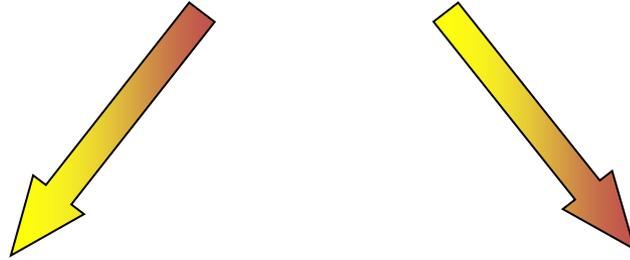
# MEIOSI

PROCESSO DI DIVISIONE CELLULARE CHE PORTA ALLA PRODUZIONE DI CELLULE **APLOIDI**.

IL MATERIALE CROMOSOMICO SI RADDOPPIA **UNA** VOLTA E LA CELLULA SI DIVIDE **DUE** VOLTE.

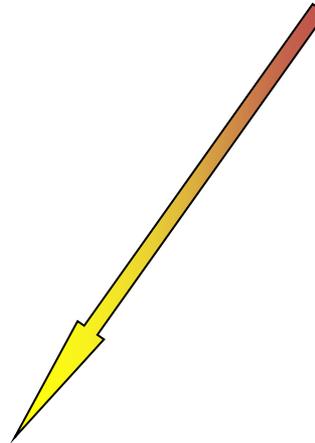
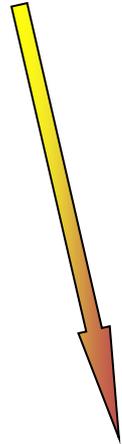
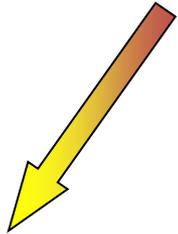
E' UN PROCESSO FONDAMENTALE PER GARANTIRE LA CONSERVAZIONE DELLO STESSO NUMERO DI CROMOSOMI ALL'INTERNO DI OGNI SPECIE.

Cellula madre 46 cromosomi



Cellula figlia 46 cromosomi

Cellula figlia 46 cromosomi

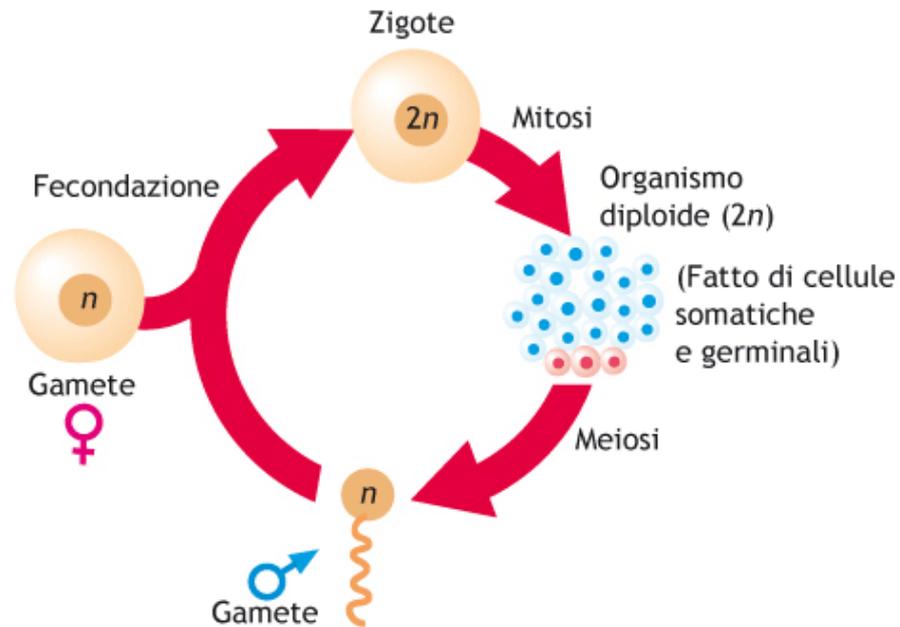


**Cellula figlia 23 cromosomi**

**Cellula figlia 23 cromosomi**

**Cellula figlia 23 cromosomi**

**Cellula figlia 23 cromosomi**



**Figura 7.33** La meiosi negli organismi pluricellulari svolge il suo ruolo alla fine del differenziamento delle cellule germinali per produrre i gameti (maschili o femminili) caratterizzati da un genoma aploide ( $n$ ). Con la fecondazione, l'unione del gamete maschile con il gamete femminile ristabilisce una cellula (lo zigote) con un genoma diploide ( $2n$ ). Scopo della meiosi è dimezzare il corredo cromosomico e generare variabilità genetica. Le cellule somatiche, invece, mantengono sempre un genoma diploide e si dividono per mitosi.

Il termine *meiosi* significa infatti “rendere più piccolo”, in riferimento al fatto che il numero dei cromosomi viene dimezzato.

Durante la meiosi una cellula **diploide** va incontro a 2 divisioni cellulari, producendo potenzialmente 4 cellule **aploidi**.

La meiosi consiste di due divisioni nucleari e citoplasmatiche denominate prima e seconda divisione meiotica.

**Meiosi 1:** i membri di ogni coppia di cromosomi omologhi prima si uniscono, poi si separano e vengono distribuiti in nuclei distinti.

**Meiosi 2:** i cromatidi che costituiscono ciascun cromosoma omologo si separano e vengono distribuiti ai nuclei delle cellule figlie

# Fasi della Meiosi

## *DIVISIONE RIDUTTIVA*

### PROFASE I

1. leptotene
2. zigotene (sinapsi)
3. pachitene (crossing-over; tetrad)
4. diplotene (chiasmi)
5. diacinesi

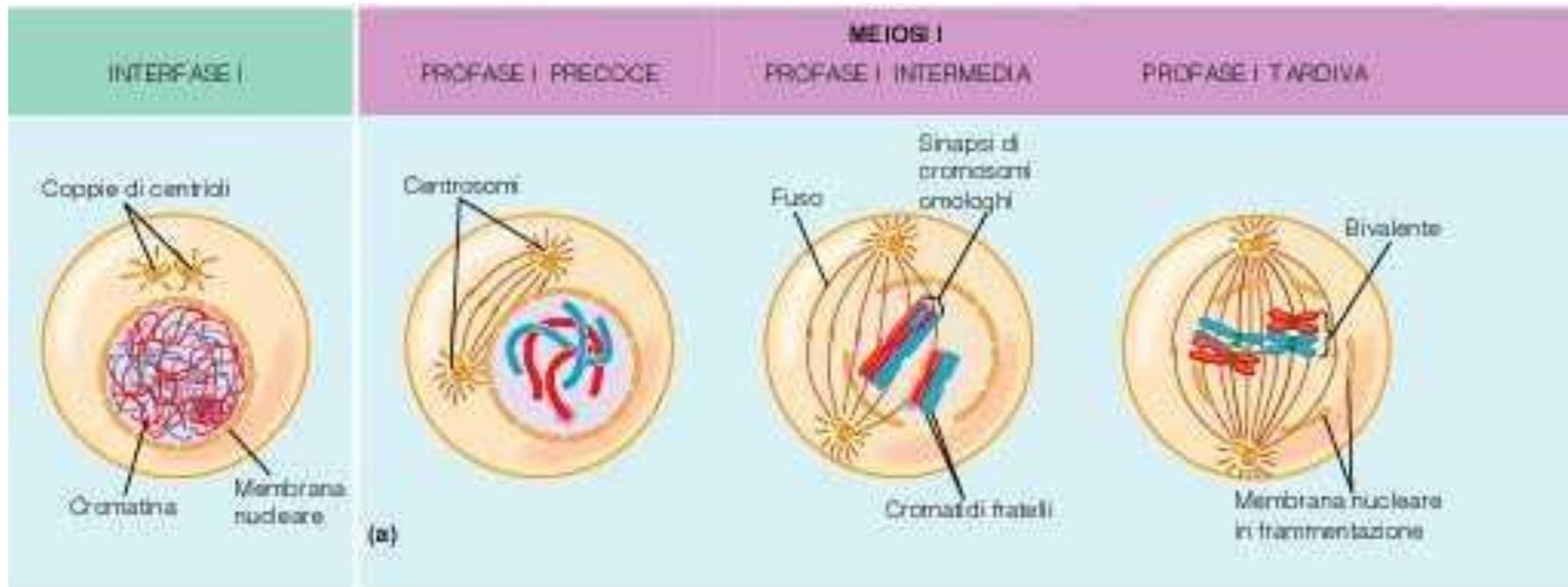
- **METAFASE I**

- **ANAFASE I:** i componenti di una coppia di cromosomi omologhi si dirigono verso i poli opposti; i centromeri non si sono divisi quindi i cromosomi sono composti da due cromatidi e sono detti diade

- **TELOFASE I:** 2 cellule figlie con meta' dei cromosomi formati ciascuno da due cromatidi

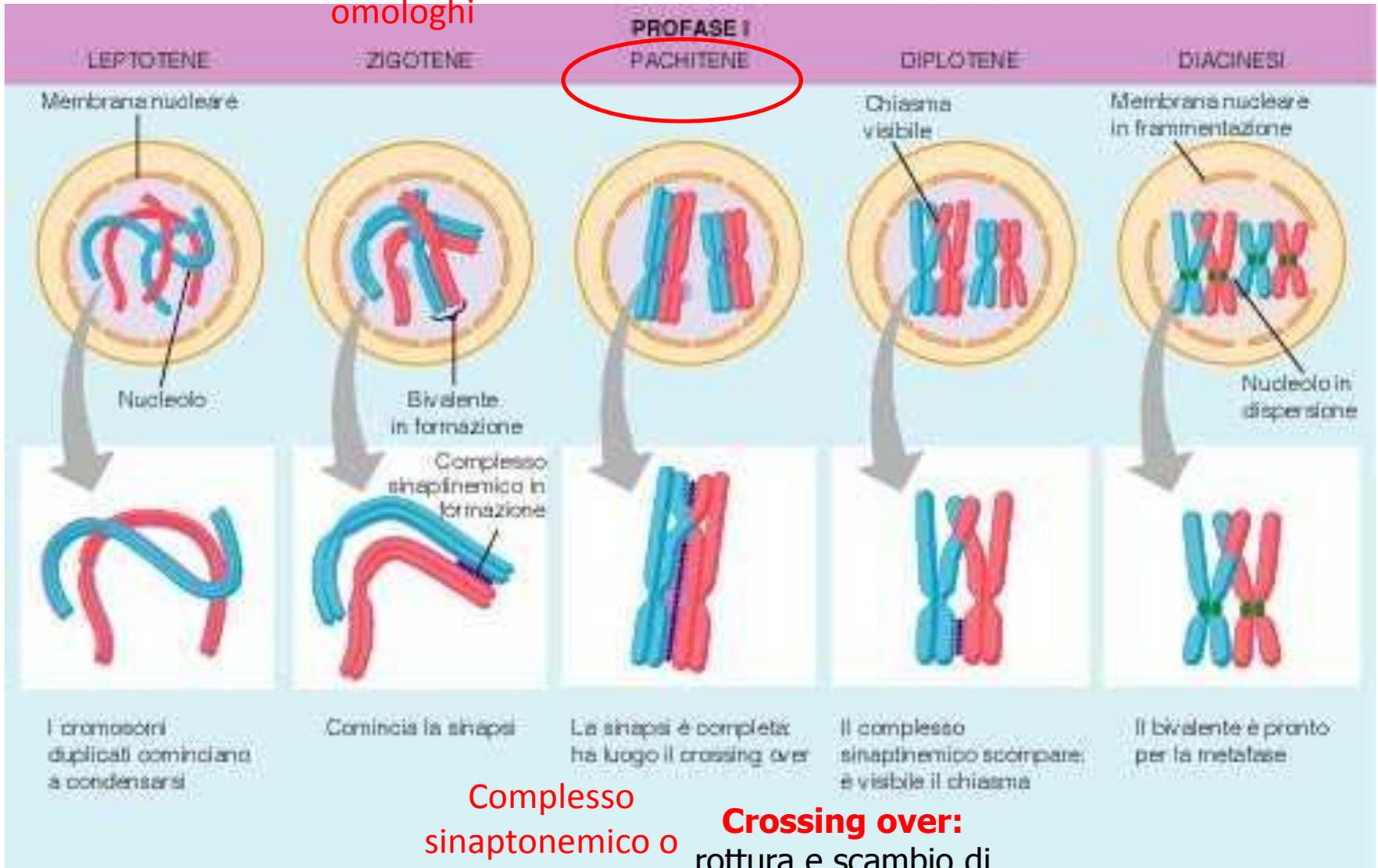
# ***DIVISIONE MEIOTICA***

- PROFASE II
- METAFASE II
- ANAFASE II: si dividono i cromatidi di ciascun cromosoma
- TELOFASE II: citocinesi → 4 cellule con metà numero dei cromosomi formati ciascuno da un cromatide



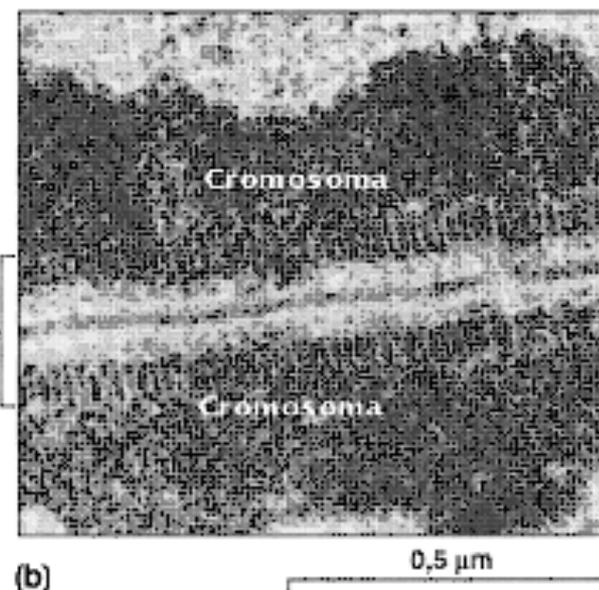
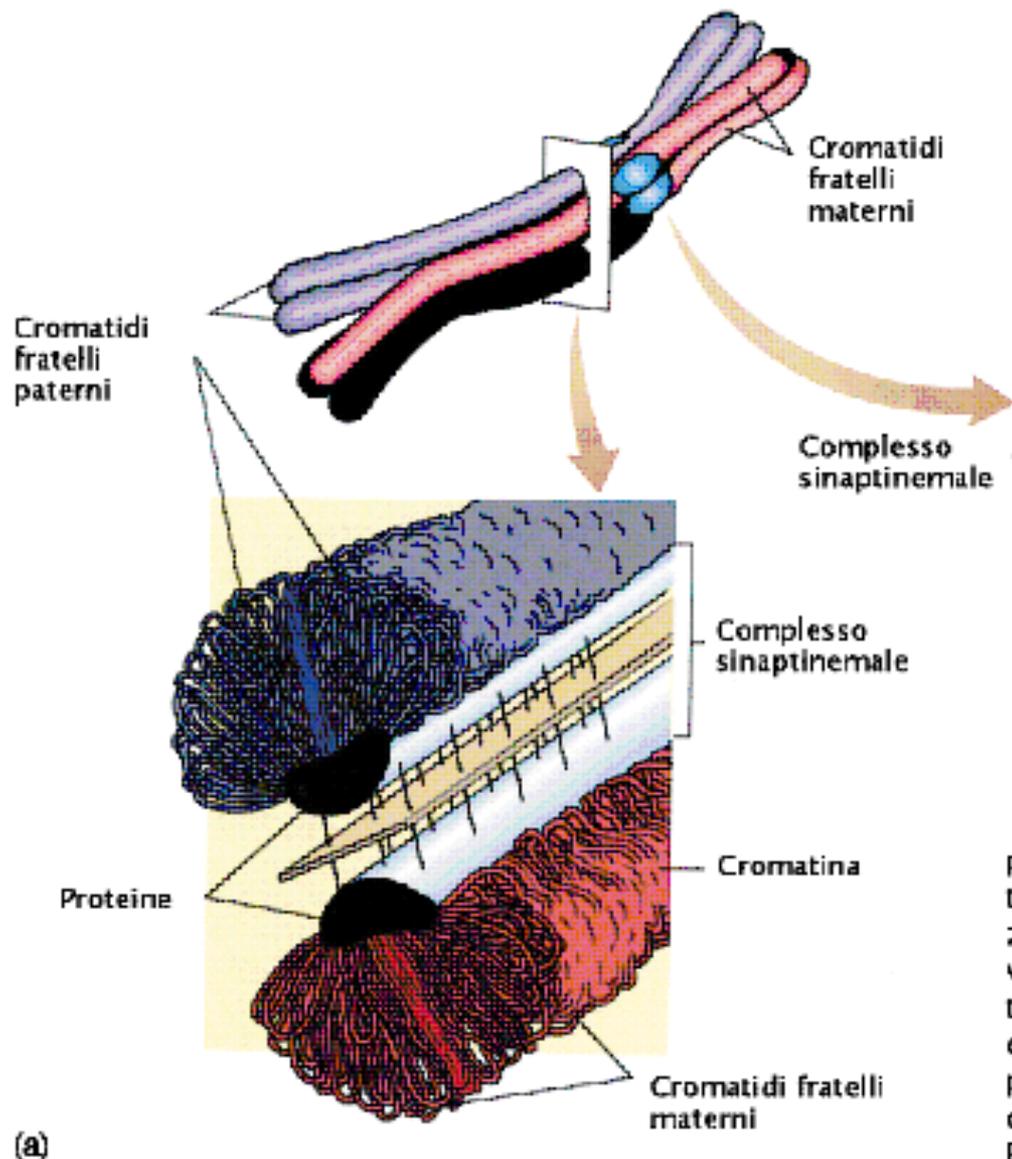
TETRADI  
cromosomi  
omologhi

chiasmi



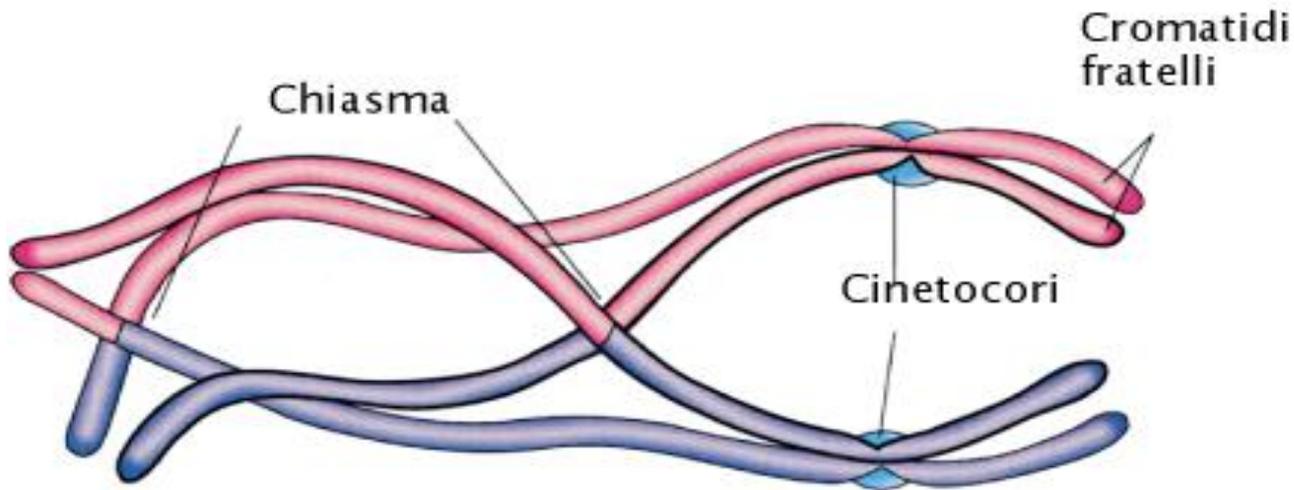
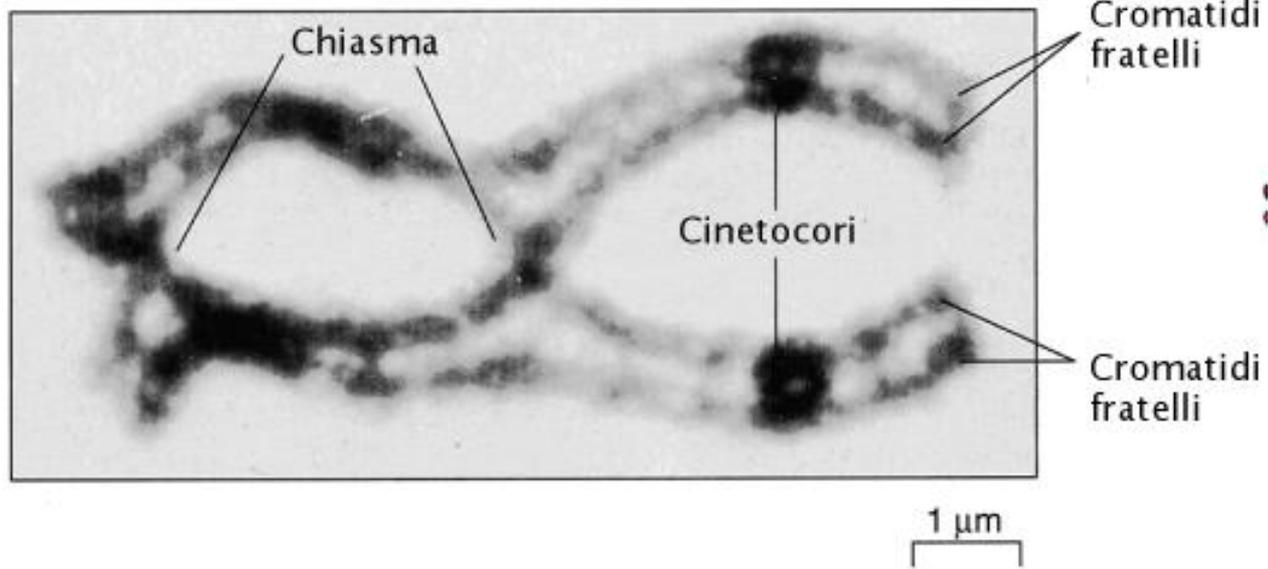
Complesso  
sinaptonemico o  
sinaptonemiale  
tra cromosomi  
omologhi

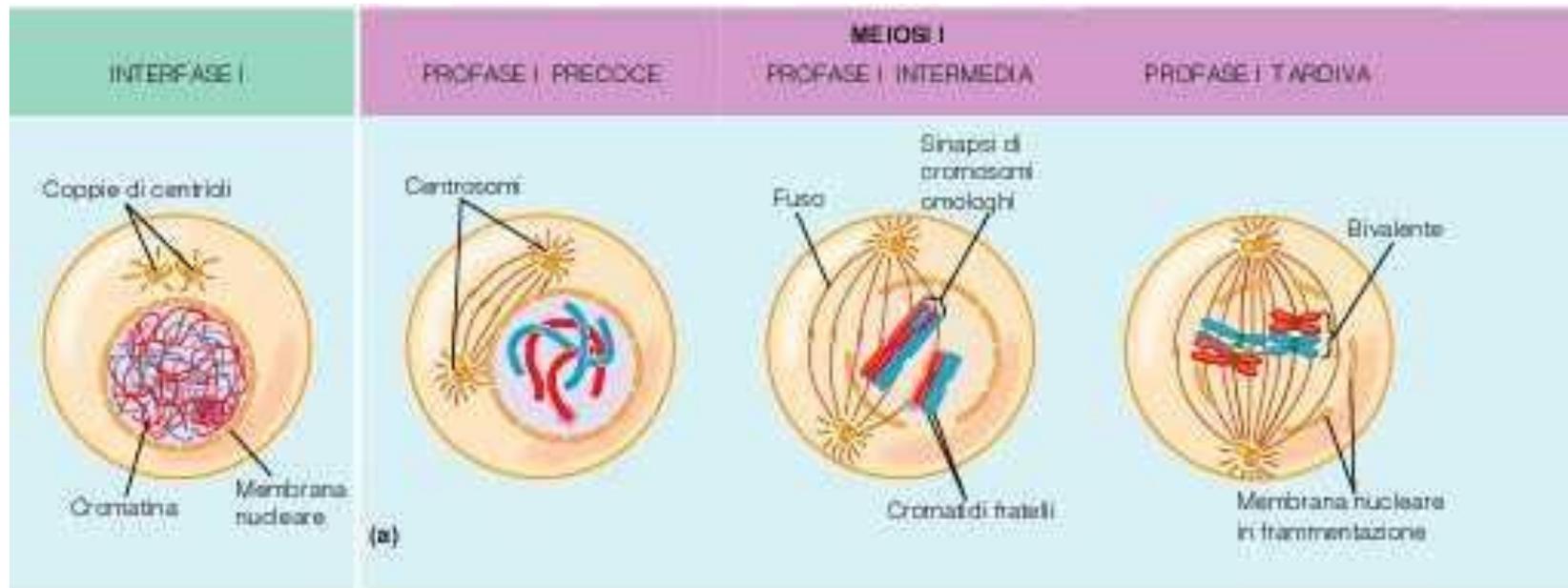
**Crossing over:**  
rottura e scambio di  
parti di cromatidi e  
loro successiva  
ricongiunzione.



**Complesso sinaptonemiale.** Nella profase meiotica I, questi cromosomi in sinapsi sono tenuti insieme da un complesso sinaptonemiale, essenzialmente costituito da proteine. Oltre ad essere coinvolti nel crossing-over, i complessi sinaptonemali potrebbero svolgere anche altre funzioni. (a) Modello tridimensionale di tetrade una volta completato il complesso sinaptonemiale. (b) Microfotografia elettronica di un complesso sinaptonemiale.. (b, *D. Von Wettstein, Proceedings of National Academy of Science, Vol. 68, 1971, pp. 851-855*)

# TETRADE



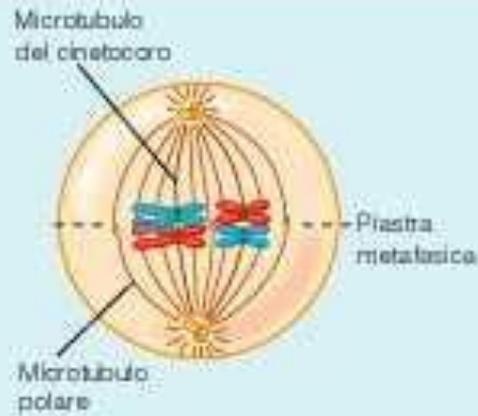


I cromosomi omologhi rimangono uniti attraverso i chiasmi, basilari per il successivo allineamento dei cr. Omologhi in metafase

Solo un centromero per ogni cromatidio fratello lega le fibre del cinetocore, diversamente dalla mitosi

Le coesine che tengono uniti i cromatidi fratelli non vengono degradate

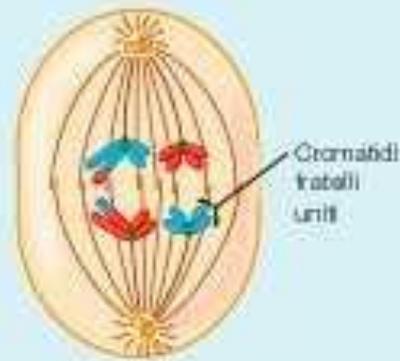
METAFASE I



(b)

MEIOSI I (continuazione)

ANAFASE I



(c)

TELOFASE I E CITODIERESI



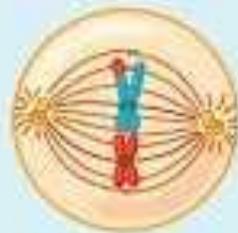
(d)

PROFASE II



(e)

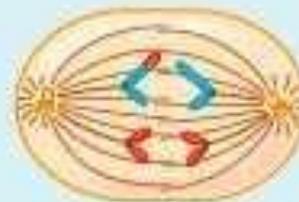
METAFASE II



(f)

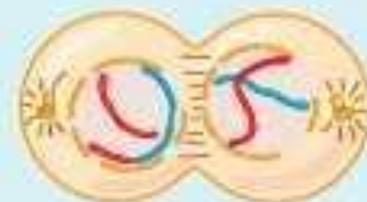
MEIOSI II

ANAFASE II



(g)

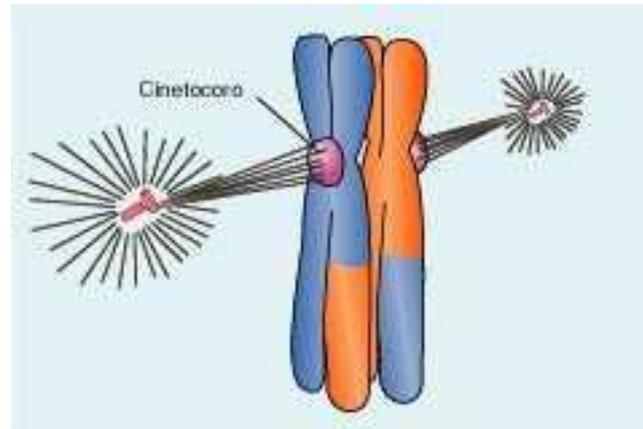
TELOFASE II E CITODIERESI

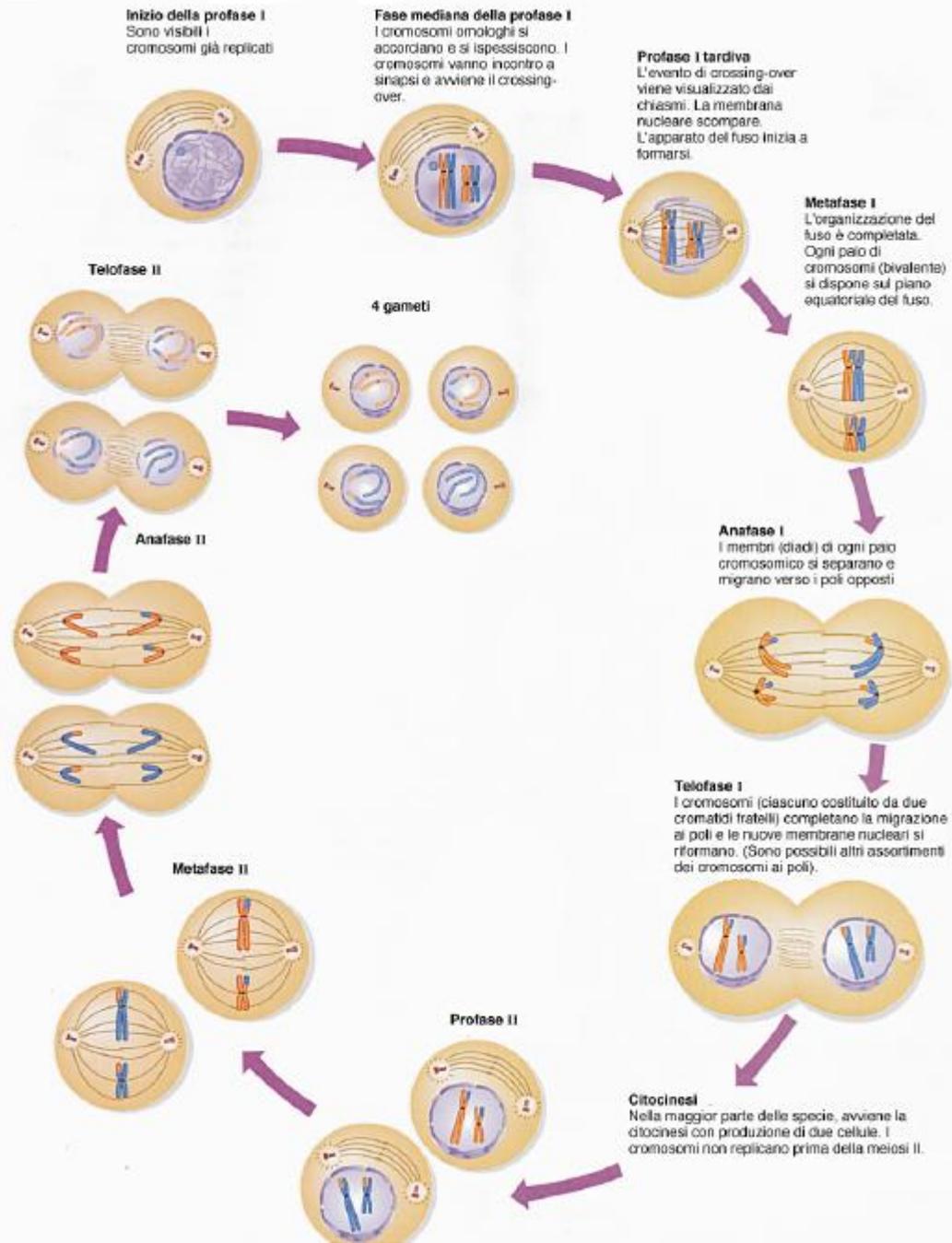


Cellule figlie aploidi

(h)

Come nella Mitosi si può osservare la connessione dei microtubuli del cinetocoro ai cromosomi replicati durante la meiosi.





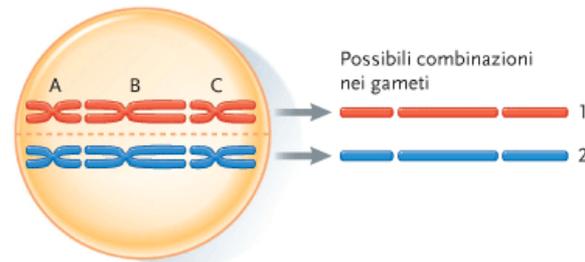
## PUNTI IMPORTANTI NELLA MEIOSI:

1. Produzione di cellule aploidi
2. CROSSING-OVER: nella profase I durante l'appaiamento tra i cromosomi omologhi (tetradi) può avvenire uno scambio reciproco di parti tra cromosomi omologhi
3. ASSORTIMENTO CASUALE dei cromosomi omologhi (I divisione) e dei cromatidi fratelli (II divisione) con formazione di nuove combinazioni. All'anafase I gli omologhi si disgiungono e migrano ai due poli della cellula in modo indipendente per ogni paio, allo stesso modo si comportano i cromatidi fratelli all'anafase II

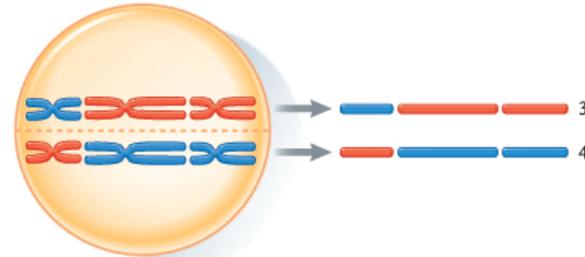
1+2 → RIMESCOLAMENTO DEL PATRIMONIO GENETICO

**LA MEIOSI GENERA LE DIVERSITA'**

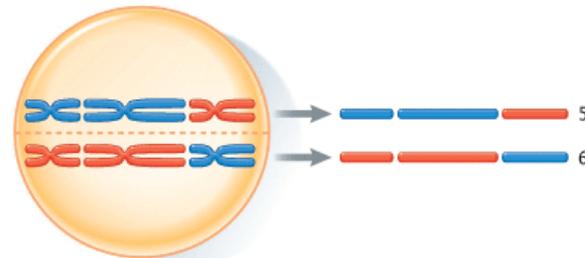
**LA MITOSI E' UN PROCESSO CONSERVATIVO**



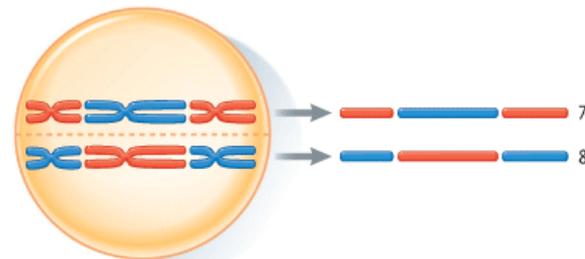
o



o

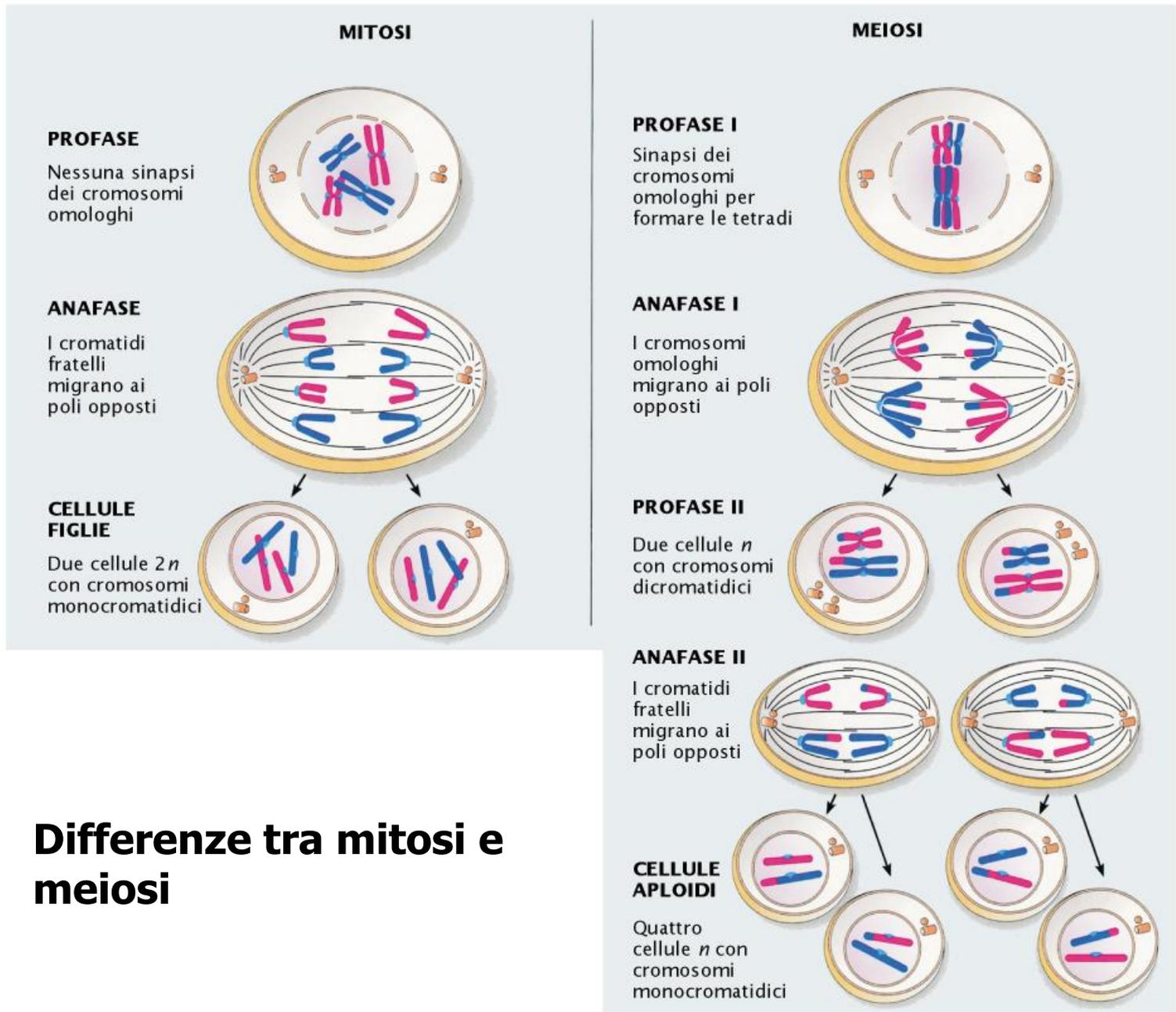


o



Attacco casuale alle fibre del fuso e separazione nei gameti :

8 diverse combinazioni



## Differenze tra mitosi e meiosi

I processi di base della meiosi sono simili a quelli della mitosi, ma presentano 4 importanti **differenze**:

1. La meiosi comporta 2 successive divisioni nucleari e citoplasmatiche con potenziale produzione di 4 cellule.
2. Nonostante le due divisioni, il DNA subisce una sola duplicazione durante l'interfase che precede la div. meiotica
3. Ognuna delle 4 cellule prodotte contiene un n° aploide di cromosomi, cioè solo un esemplare di ogni coppia di omologhi.
4. Durante la meiosi l'informazione genetica che proviene da entrambi i genitori viene mescolata, così che ogni cellula possiede una combinazione di geni potenzialmente unica.

## Breviario:

IL NUMERO DEI CROMOSOMI E' CARATTERISTICO DI CIASCUNA SPECIE. **NELL'UOMO 46 CROMOSOMI** DIVISI IN COPPIE DI OMOLOGHI : **CORREDO CROMOSOMICO DIPLOIDE**

OGNI COPPIA DI CROMOSOMI CONTIENE UN CROMOSOMA DI ORIGINE PATERNA E UN CROMOSOMA DI ORIGINE MATERNA

PRODUZIONE DI CELLULE APLOIDI → **GAMETI** (SPERMATOZOI E CELLULE UOVO)

LA FUSIONE DI 2 GAMETI (APLOIDI) DURANTE LA FECONDAZIONE PORTA ALLA FORMAZIONE DI UN NUOVO INDIVIDUO (DIPLOIDE) DETTO **ZIGOTE**

I GAMETI SONO PRODOTTI NELLE GONADI (TESTICOLO, OVAIO) A PARTIRE DALLE **CELLULE GERMINALI** TRAMITE UNA DIVISIONE CELLULARE RIDUZIONALE: **MEIOSI**

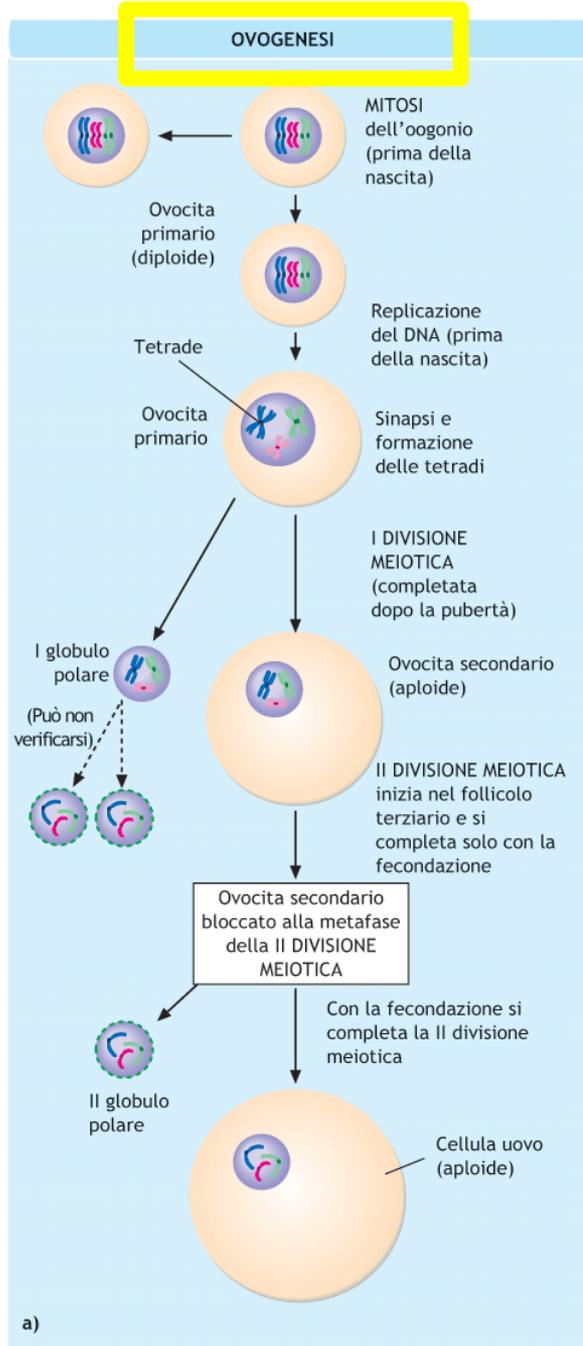
TUTTE LE ALTRE CELLULE DELL'ORGANISMO SONO DETTE **CELLULE SOMATICHE**, SONO DIPLOIDI E SI DIVIDONO TRAMITE UNA DIVISIONE CELLULARE: **MITOSI**

# Gameti e Fecondazione

## biologia dello sviluppo

- **Riproduzione sessuata**

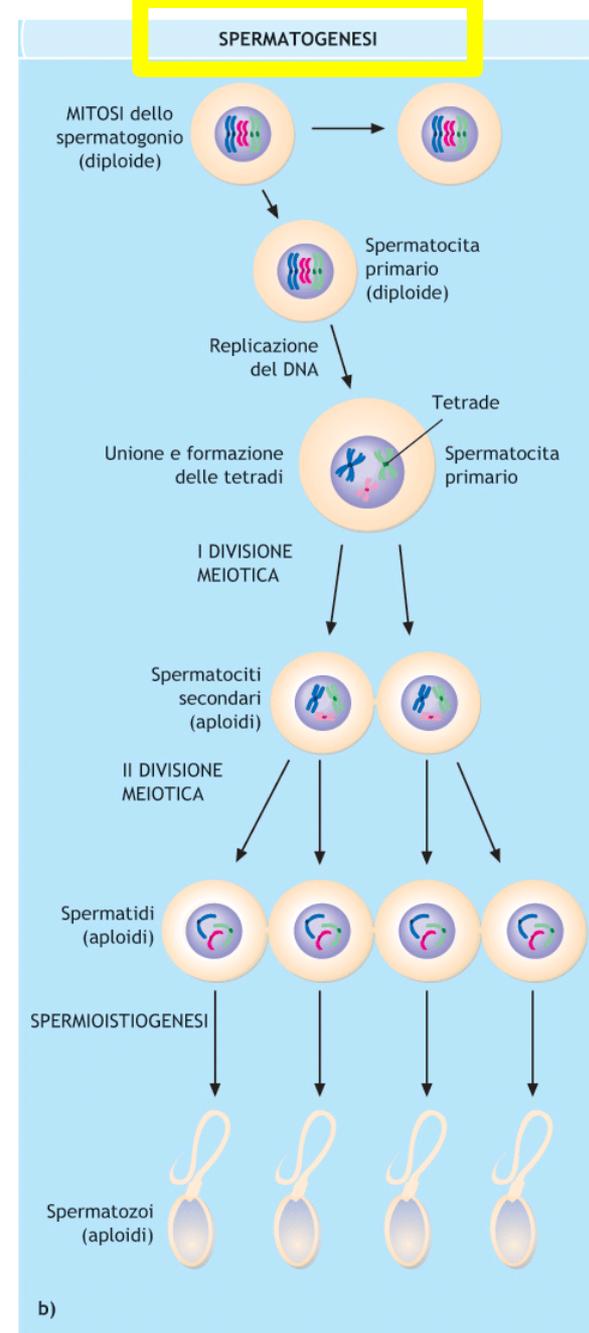
- Fusione di due cellule speciali, i **gameti**, uno di origine maschile e uno di origine femminile.
- Prodotti da individui diversi: specie *gonocoriche*
- Prodotti dallo stesso individuo: specie *ermafrodite*
- Gametogenesi: insieme dei processi che portano alla formazione dei gameti (**spermatogenesi**, **ovogenesi**)



diploide ( $2n$ )

Riduzione del contenuto cromosomico

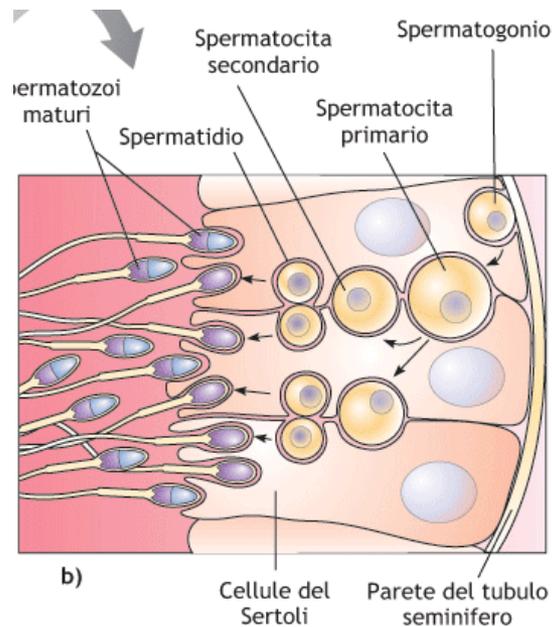
APLOIDE ( $n$ )

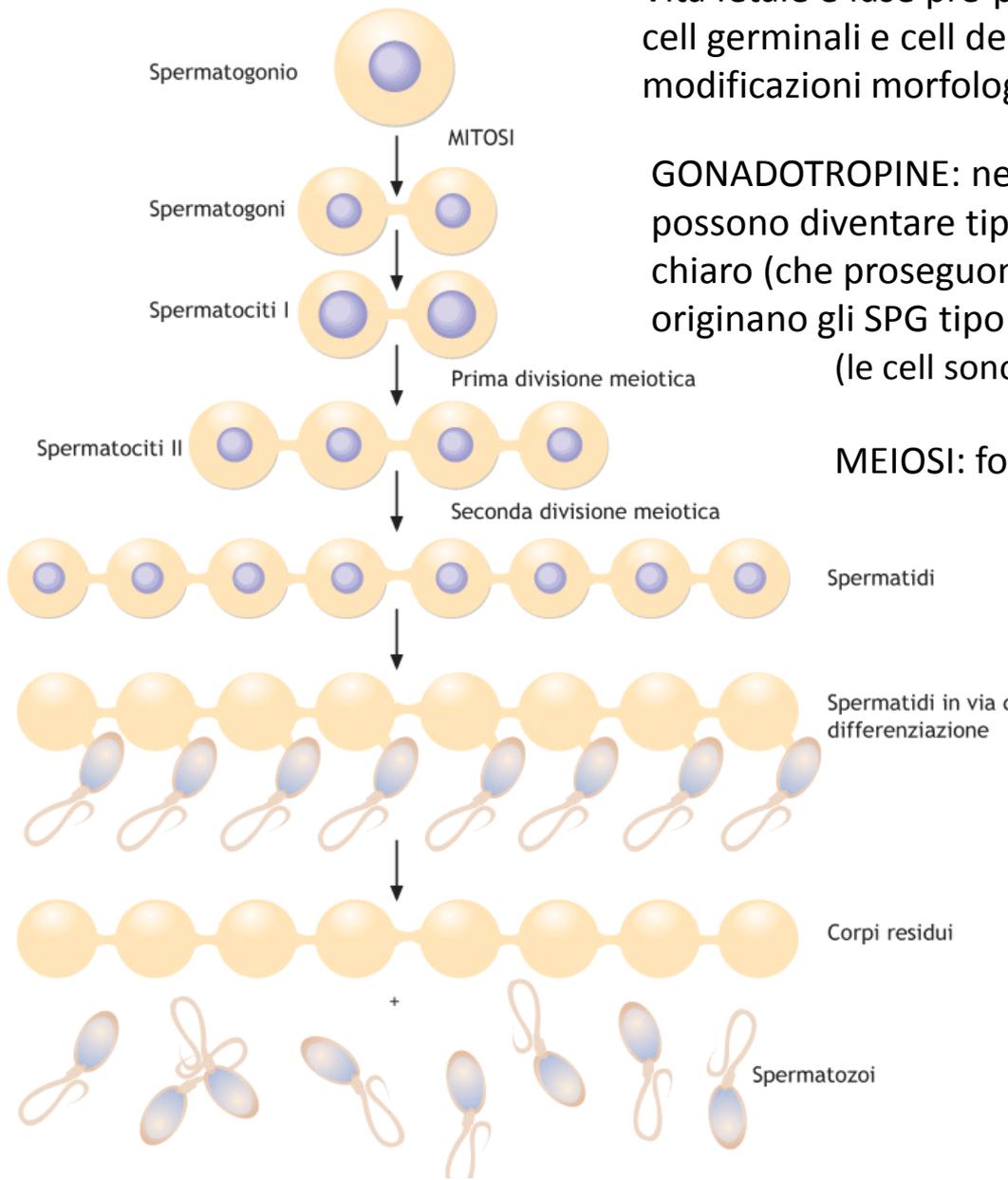




# • Spermatoogenesi

- Avviene nel testicolo
- Tubuli seminiferi
- Le cellule germinali che tappezzano la parete del tubulo progrediscono verso il lume (spermatogoni, spermatociti, spermatidi, spermatozoi)





Vita fetale e fase pre-puberale: moltiplicazione attiva delle cell germinali e cell del Sertoli, successivamente una serie di modificazioni morfologiche produco gli SPERMATOGONI

GONADOTROPINE: nella pubertà gli spermatogoni tipo A1 possono diventare tipo A2 nucleo scuro (cell staminali) o chiaro (che proseguono la spermatogenesi), da questi si originano gli SPG tipo B . AUXOCITOSI: SPERMATOCITI I

(le cell sono unite tra loro da ponti citoplasmatici)

MEIOSI: formazione degli SPERMATOCITI II

2 MEIOSI : SPERMATIDI (aploidi)  
citotcinesi incompleta: sincizio.

LE CELL SI ALLONTANANO DALLA MEMBRANA BASALE FINO AD ESSERE RILASCIATI NEL TUBULO COME SPERMATOZOI MATURI

SPERMIOISTIOGENESI:  
formazione acrosoma  
condensazione nucleo  
formazione flagello

# Spermatozoo maturo

## Acrosoma

*Contiene gli enzimi litici che servono a superare le barriere della cell uovo*

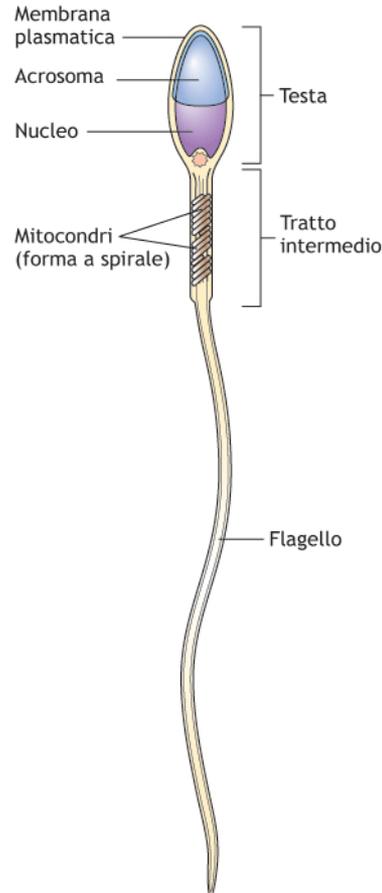
## Nucleo

*Aploide, contiene proteine più basiche degli istoni (protammine)*

**Coppia di cenrioli** (prossimale e distale)

**Flagello** (tubulina e dineina)

**Mitocondri**



## SPERMIOISTIOGENESI:

formazione acrosoma  
condensazione nucleo

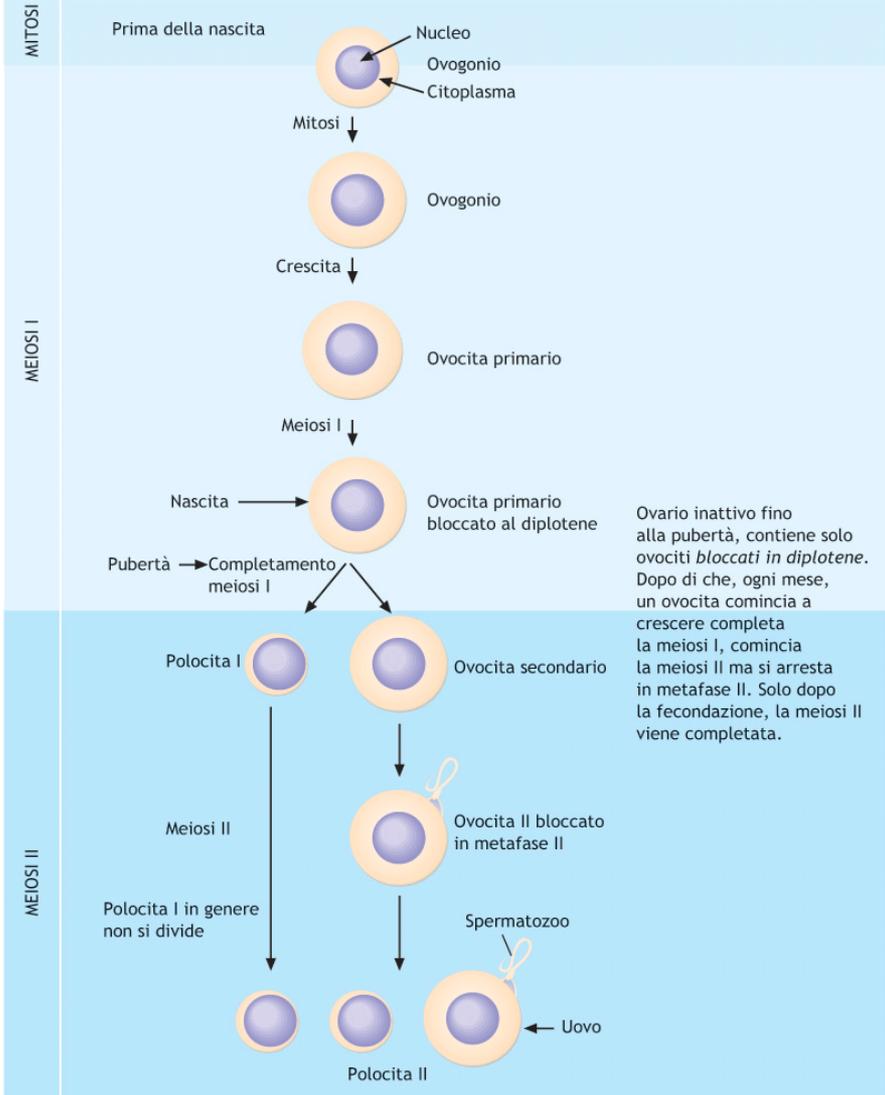
formazione flagello

progressiva eliminazione del  
citoplasma

- **Ovogenesi**

- Avviene nel ovaio
- Produzione di un gamete maturo aploide con tutto il materiale necessario allo sviluppo dell'uovo fecondato

SCHEMA DELL'OVOGENESI



Vita embrionale: produzione di milioni di ovogoni

AUXOCITOSI: ovociti I

Iniziano la meiosi, si bloccano nella fase di diplotene della profase I (DITTIATO)

NASCITA: circa 200-400mila ovociti bloccati al diplotene, di cui circa 400 sono destinati a maturare e gli altri (atresia)

Crescita citoplasmatica- cromosomi a spazzola, intensa trascrizione e produzione di rRNA e tRNA

Ormoni: un ovocita I si riattiva, comincia la 2 meiosi che si blocca nella metafase II (divisione ineguale: ovocita II + globulo polare)

Meiosi 2: si completa con la fecondazione (OOTIDIO + secondo globulo polare)

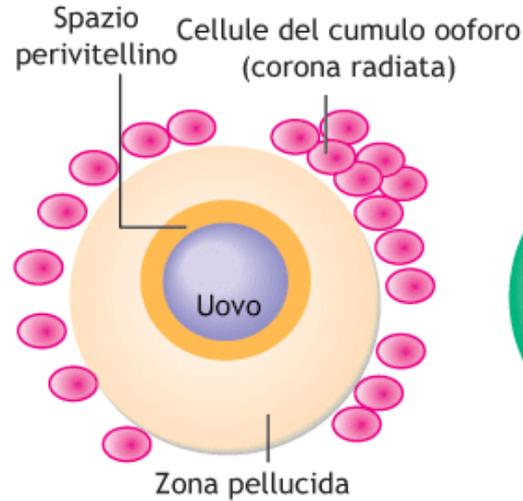
- **Fecondazione**

- Due gameti aploidi si fondono ad un nuovo individuo con assetto cromosomico diploide

## Uovo di mammifero

L'ovocita è circondato dalla zona pellucida (matrice extracellulare) e uno strato di cellule del cumulo ooforo (cellule follicolari che nutrono l'ovocita fino al rilascio dall'ovario)

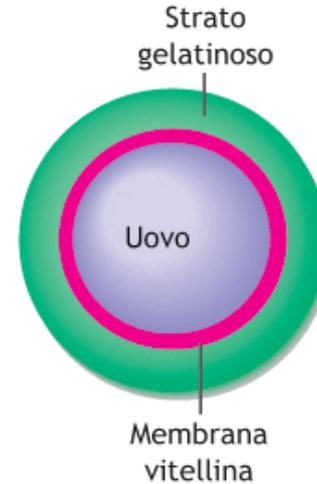
Sotto la membrana plasmatica c'è lo strato corticale e i granuli corticali (blocco lento polispermia)



a)

## uovo di riccio di mare

L'ovocita è circondato dalla membrana vitellina e uno strato gelatinoso (*fecondazione esterna*)



b)

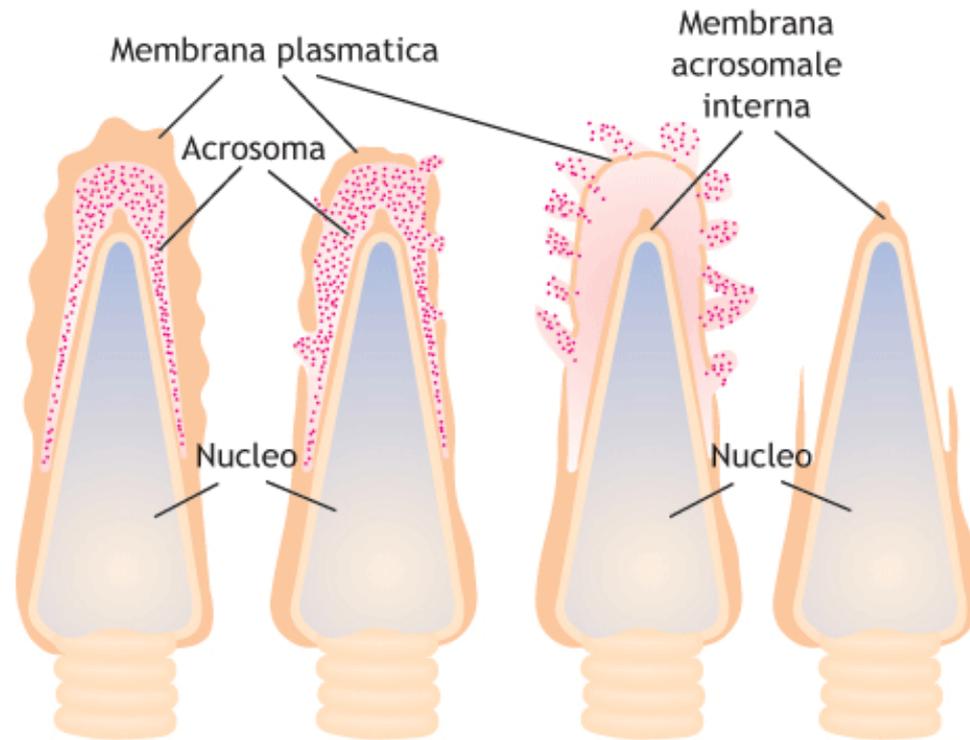
# • Fasi della Fecondazione

- Attacco degli SPZ ai rivestimenti dell'ovocita (REAZIONE ACROSOMALE )
- Contatto e riconoscimento tra SPZ e ovocita
- Fusione membrane plasmatiche – liberazione del nucleo spz nel citoplasma
- Attivazione citoplasma, blocco polispermia
- Pronucleo maschile, pronucleo femminile sblocco della meiosi
- Fusione pronuclei-inizio sviluppo

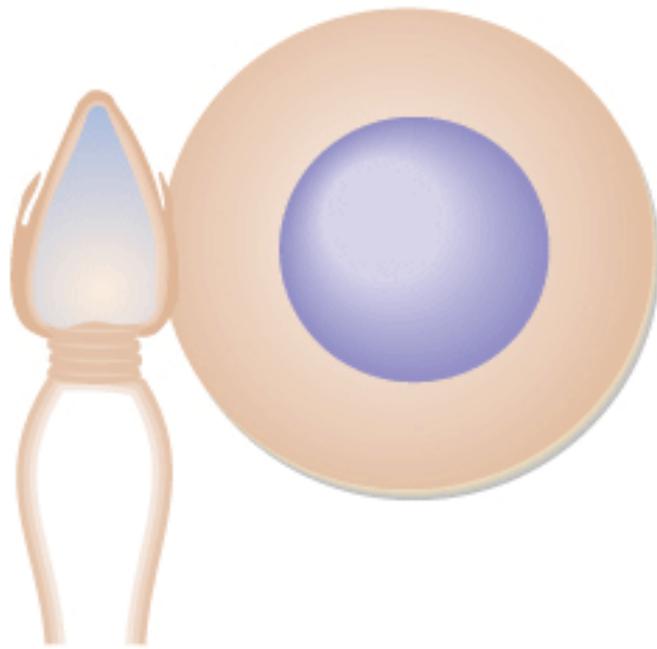
## **Capacitazione degli SPZ:**

acquisizione della capacità fecondante durante il passaggio nelle vie genitali femminili

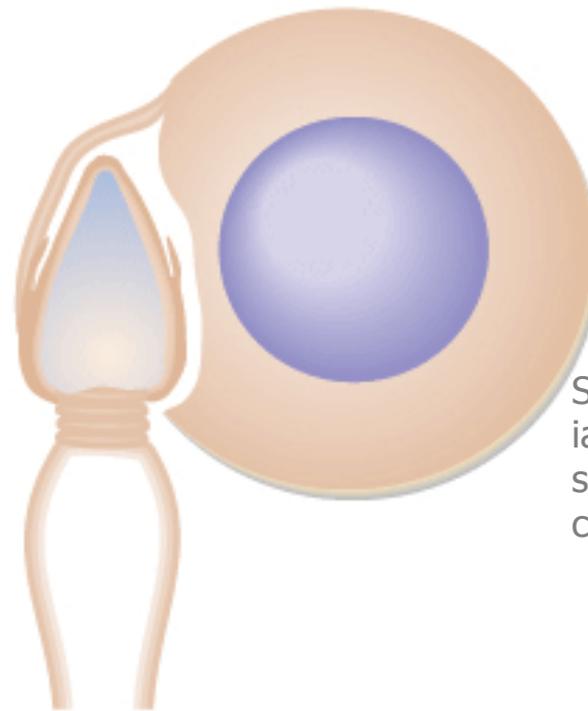
- Modificazione della fluidità della membrana (diminuisce il colesterolo)
- Perdita di proteine e carboidrati di superficie
- Fosforilazione di proteine per la reazione acrosomale



■ **FIGURA 8.22** La reazione acrosomale in un mammifero. In seguito alla fusione della membrana plasmatica dello spermatozoo con la membrana acrosomale esterna vengono liberati gli enzimi acrosomali, che hanno il compito di digerire la zona pellucida permettendo allo spermatozoo di raggiungere e oltrepassare la membrana plasmatica dell'ovocita.



a)



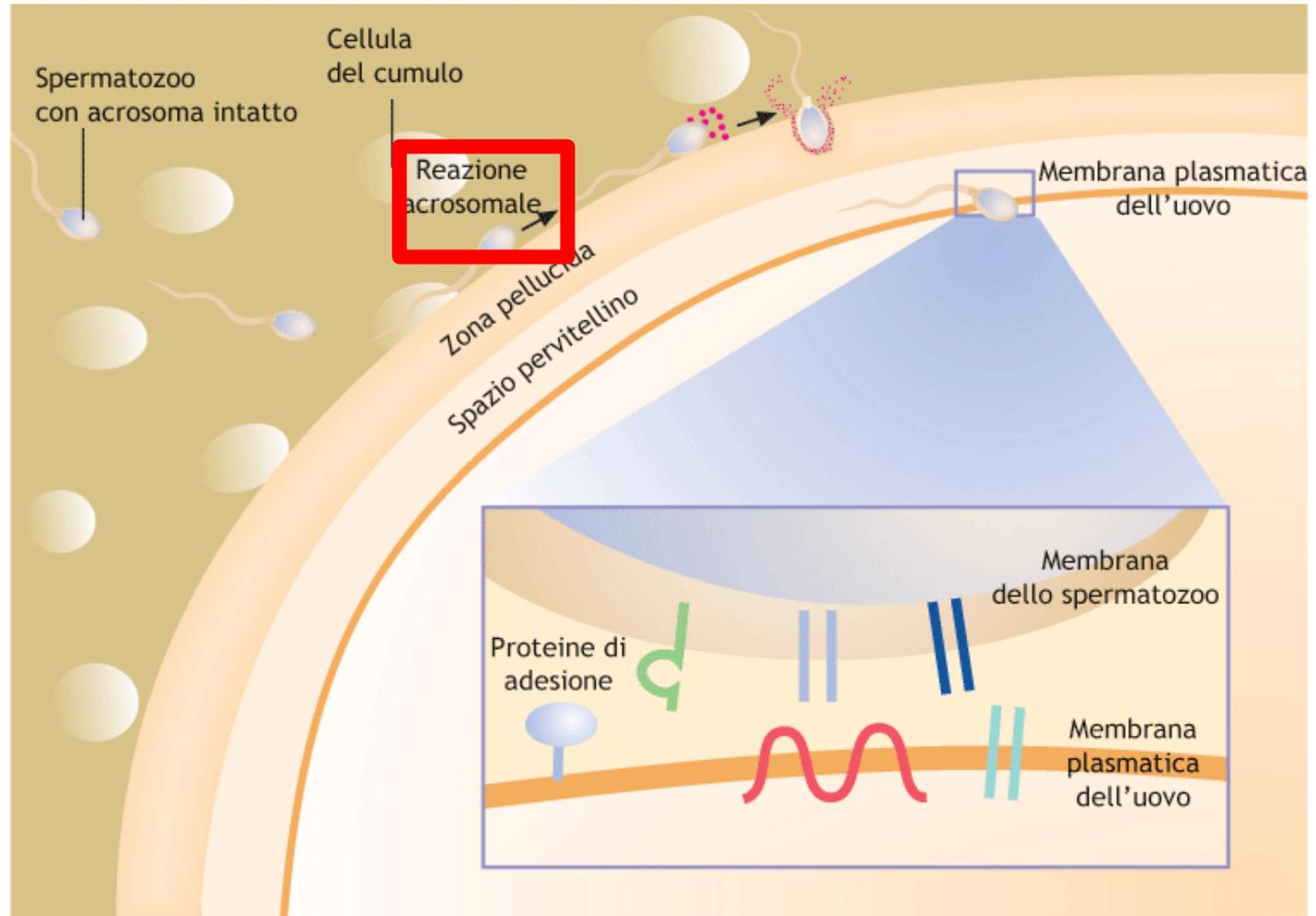
b)

SPZ : rilascio ialuronidasi, scollamento cellule corona radiata.

**FIGURA 8.23** Schema dell'interazione SPZ-uovo nell'uomo. Lo spermatozoo arriva tangenzialmente sull'ovocita. Inizialmente **(a)** la membrana acrosomale si fonde con la membrana plasmatica, poi **(b)** tutta la testa si fonde con la membrana dell'uovo.

SPZ:  
Riconoscimento  
delle proteine della  
zona pellucida ZP1  
ZP2 ZP3.

Legame a ZP3  
ATTRAVERSO 3  
RECETTORI , SITO  
INTRACELL CON  
ATTIVITA' TIROSIN-  
CHINASICA  
RILASCIO ENZIMI  
LITICI (acrosina):  
REAZIONE  
ACROSOMALE



# BLOCCO POLISPERMIA

RAPIDO: ingresso ioni  $\text{Na}^+$ , depolarizzazione

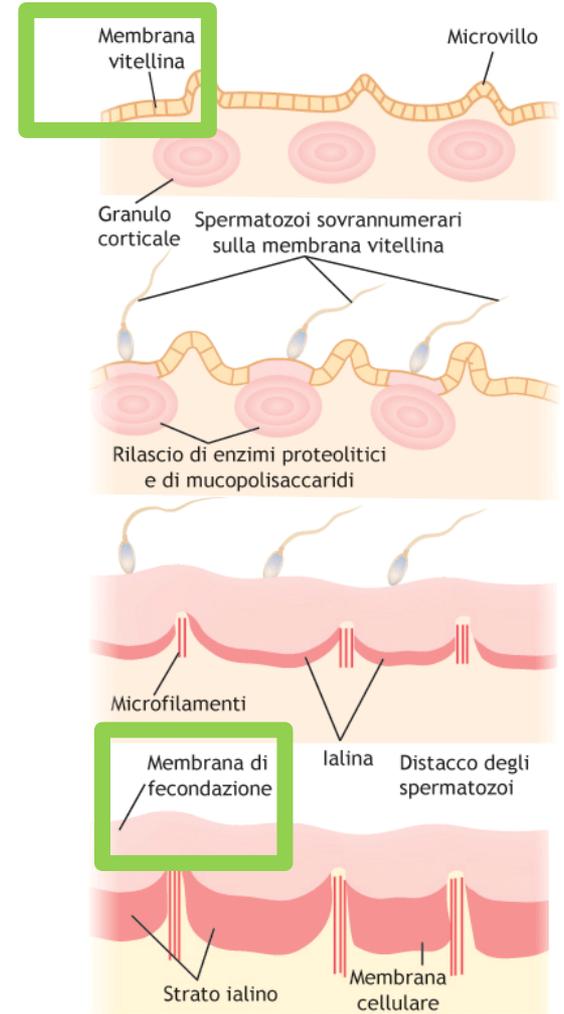
LENTO : esocitosi granuli corticali

## Blocco rapido della polispermia

Blocco rapido della polispermia in uova di riccio di mare

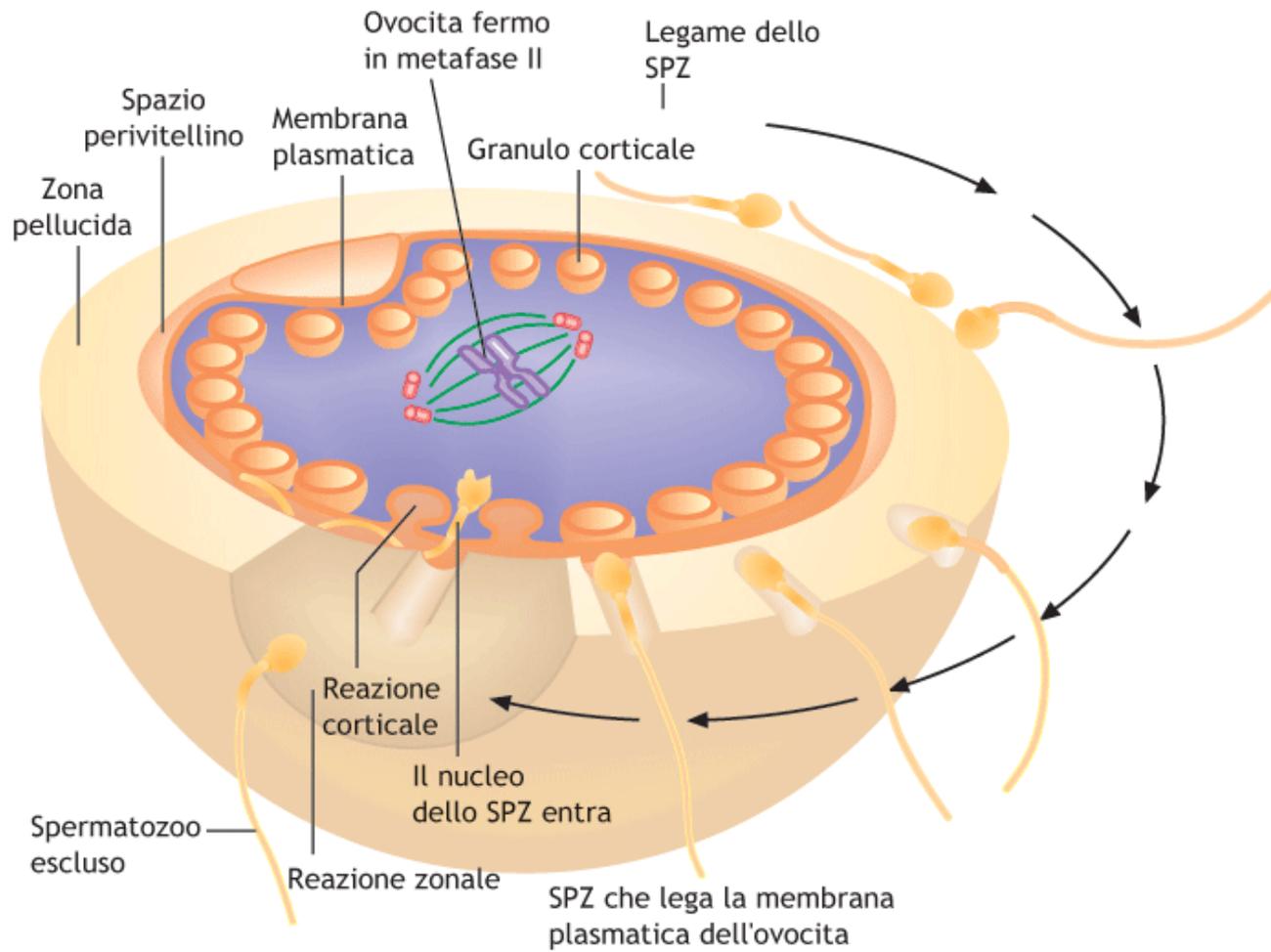


**FIGURA 8.26 Blocco rapido della polispermia.** Il contatto tra oocita e spermatozoo induce una rapida depolarizzazione della membrana dell'ovocita la cui differenza di potenziale passa da -70 mV a +20 mV. Ciò determina il distacco degli spermatozoi legati alla sua superficie.



- **Reazione corticale**

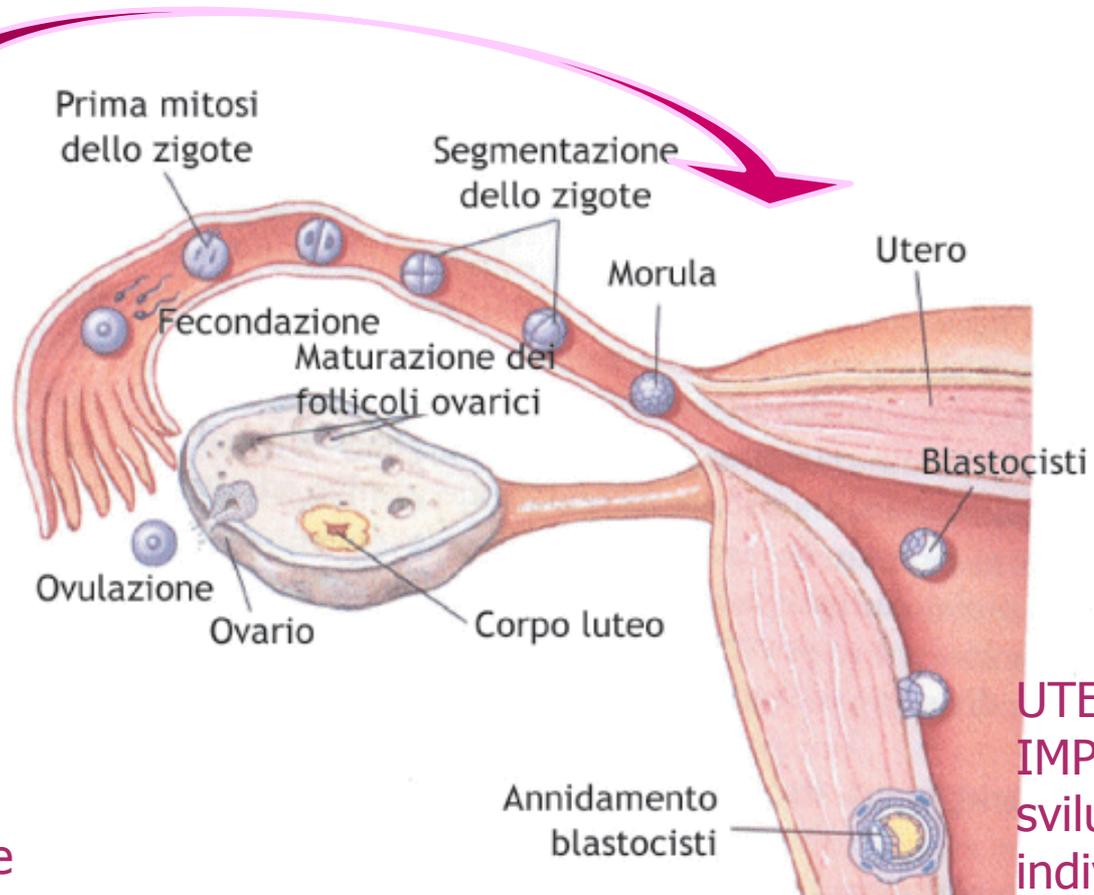
- I granuli corticali si liberano tra la membrana plasmatica e quella vitellina, aumento  $Ca^{++}$  citoplasmatico
- Indurimento della membrana vitellina (m.di fecondazione), gliSPZ non possono più legarsi
- Rimozione recettori per le proteine che legano la membrana plasmatica a quella vitellina
- Dopo il rilascio dei granuli viene richiamata acqua tra le due membrane.



- **Spermatozoo:**
  - Rilascio del nucleo dello SPZ nel citoplasma dell'ovocita, esso perse il suo involucro la cromatina si decondensa, le protammine sono sostituite dagli istoni di orig materna
  - Mitocondri e flagello vengono degradati
- **Cell. Uovo:**
  - Aumento  $Ca^{++}$ , sblocco del CytoStatic Factor (CSF) che inibiva il Maturation Promoting Factor (MPF)
  - La meiosi II viene completata
  - Fusione dei due pronuclei -> ZIGOTE

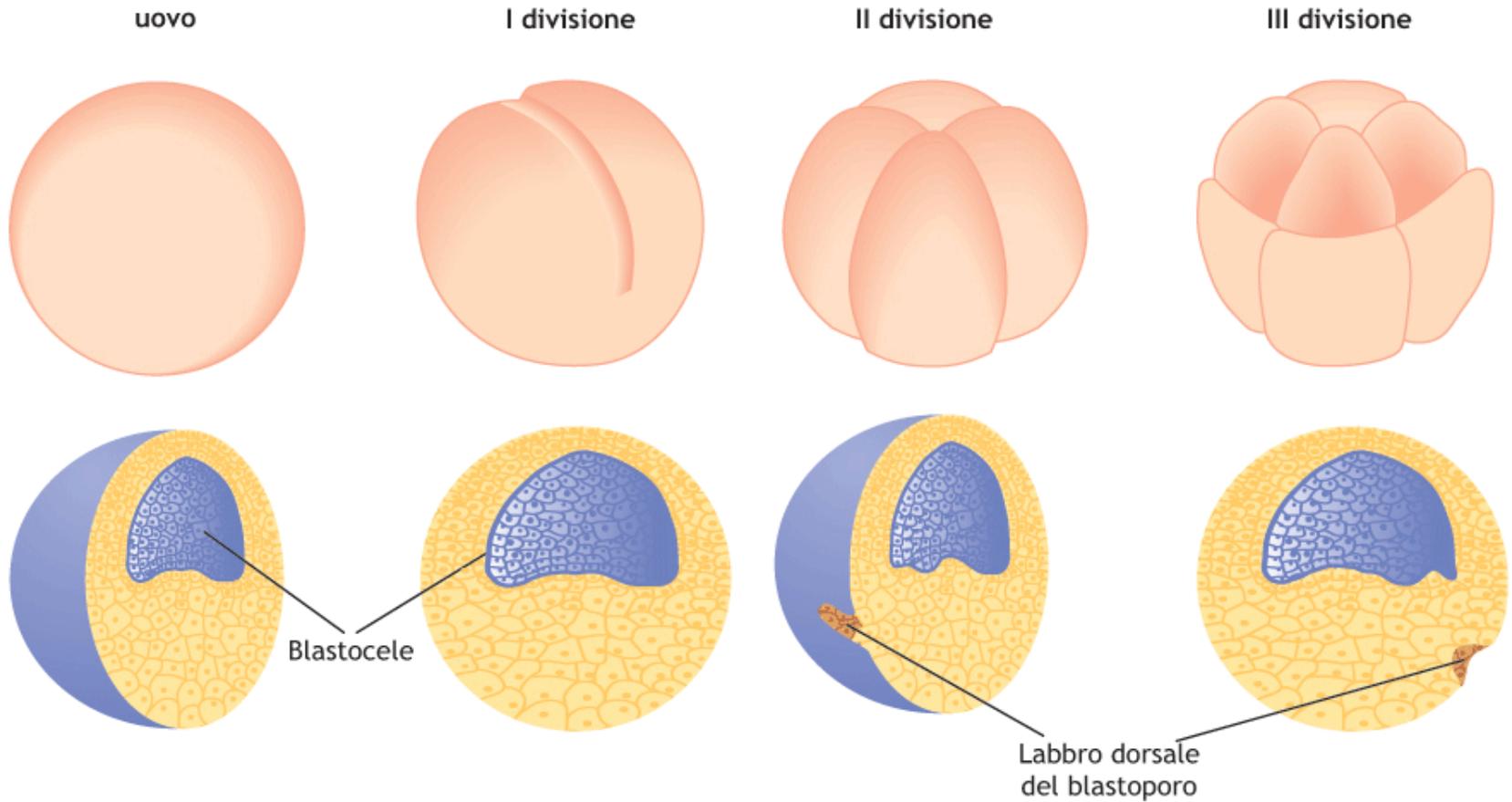
TUBA DI FALLOPPIO: fecondazione

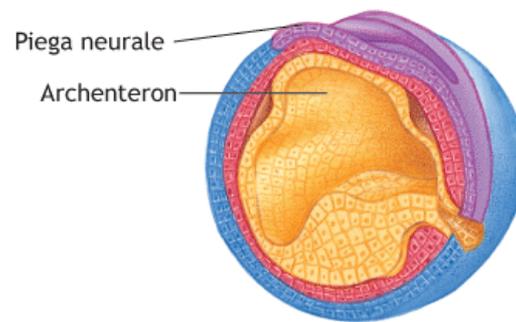
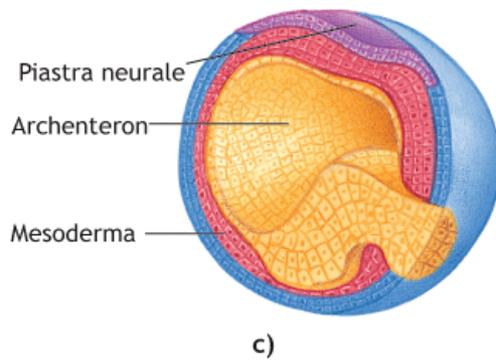
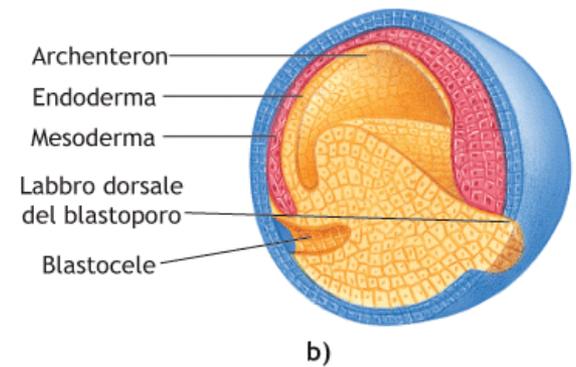
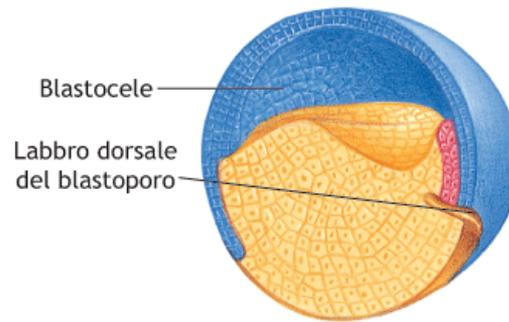
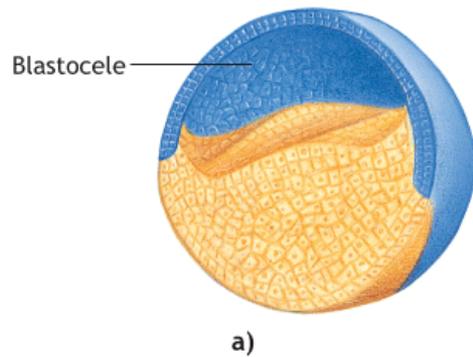
OVARIO: sviluppo gamete femminile



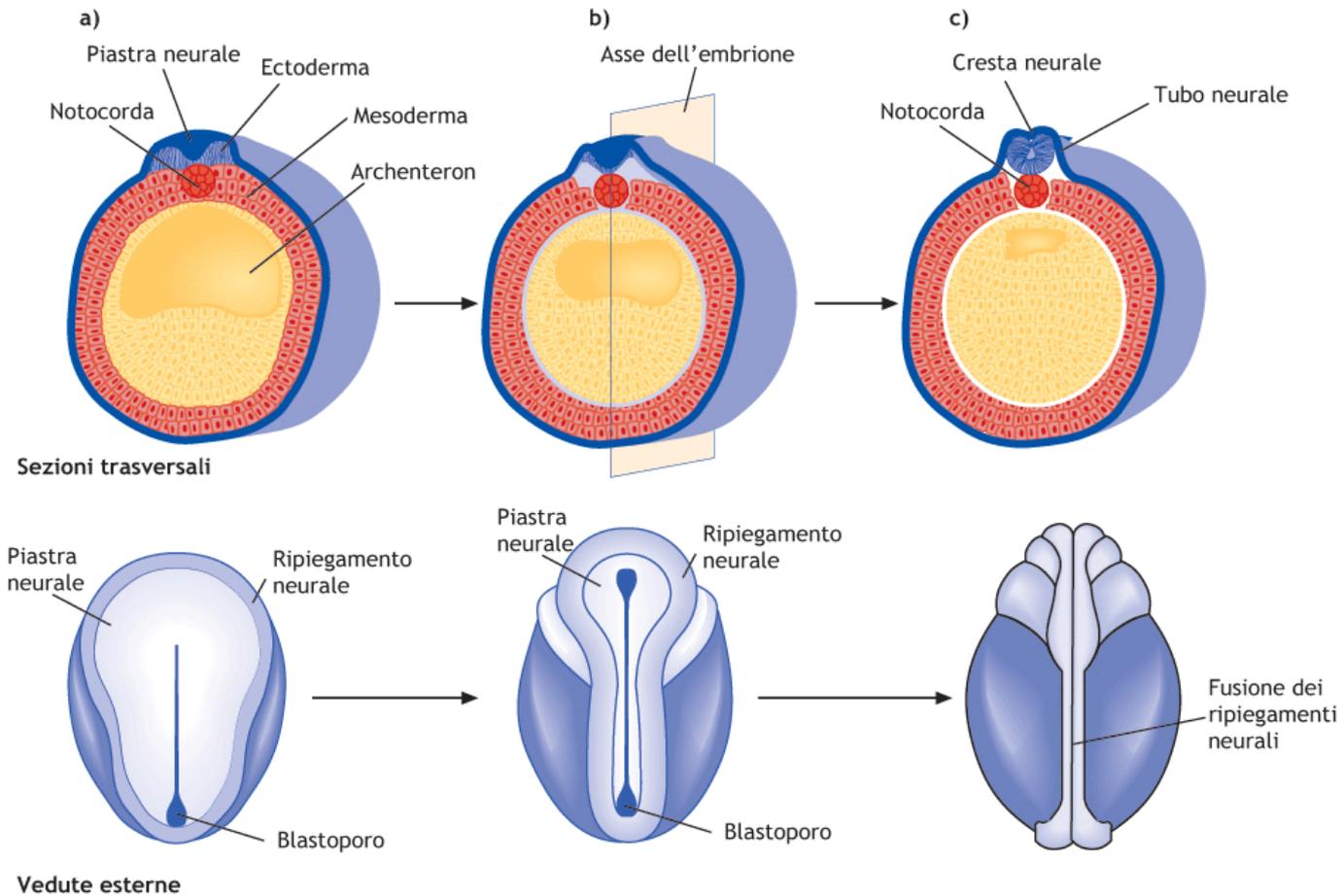
UTERO: IMPIANTO (3-4gg) sviluppo nuovo individuo

# ..dallo zigote all'embrione





**FIGURA 9.4 La gastrulazione negli anfi.** Le immagini si riferiscono a spaccati di embrioni visti lateralmente e dall'esterno. **(a)** Gastrula iniziale: invaginazioni della notocorda a livello del labbro dorsale del blastoporo; **(b)** gastrula intermedia: invaginazione del mesoderma; **(c)** gastrula avanzata: chiusura dell'anello blastoporale con la formazione del labbro ventrale in cui si invagina l'endoderma. Il blastoderma si riduce e al suo posto si forma l'archenteron.



**FIGURA 9.6 La neurulazione negli anfibii.** Questo stadio è caratterizzato dal sollevamento dei bordi della piastra neurale, detti pieghe o creste neurali, **(a)** che successivamente si fondono **(b)** e si chiudono formando il tubo neurale **(c)**.



**Tabella 9.1**

**I principali derivati dei tre foglietti embrionali**

<b>Ectoderma</b>	Sistema nervoso ed organi di senso Cute (epidermide) e strutture annesse (capelli, unghie...) Ipofisi
<b>Mesoderma</b>	Tessuto muscolare Strutture scheletriche Sistema riproduttore/Sistema escretore/ Sistema circolatorio Derma Parte esterna del tubo digerente e delle strutture che da essa originano (apparato respiratorio)
<b>Endoderma</b>	Parte interna del tubo digerente e delle strutture che da essa originano (apparato respiratorio)

