

Indice

Introduzione

XIII

Parte I I CONCETTI DELL'EMBRIOLOGIA

Capitolo 1 • Generazione e sviluppo

2

- 1.1 La cellula e il microscopio 2
- 1.2 Le due versioni della teoria cellulare 3
- 1.3 Il problema della generazione 4
- 1.4 Il problema dello sviluppo 6
- 1.5 La determinazione (il differenziamento “invisibile”) 8
- 1.6 L'induzione 9
- 1.7 L'organizzatore primario 11
- 1.8 La regolazione 13
- 1.9 I processi della morfogenesi 15
- 1.10 La definizione di gene 16

Capitolo 2 • Ontogenesi e filogenesi

18

- 2.1 I piani corporei 18
- 2.2 La comparsa degli animali 21
- 2.3 Le fasi del ciclo vitale 22
- 2.4 Protostomi e deuterostomi 24
- 2.5 La novità degli amnioti 26
- 2.6 L'evoluzione dei mammiferi 28
- 2.7 Il ciclo vitale dei mammiferi 29
- 2.8 L'origine dell'uomo 31

Capitolo 3 • Embriologia molecolare

34

Marcello Barbieri

- 3.1 L'organizzazione spaziale 34
- 3.2 I geni *Hox* 36
- 3.3 I geni dello sviluppo embrionale 38
- 3.4 La scoperta dei geni omologhi 39
- 3.5 La classificazione degli animali 40
- 3.6 L'ontogenesi del sistema nervoso 41
- 3.7 I codici nello sviluppo embrionale 43
 - 3.7.1 I codici dell'adesione 43

3.7.2	I codici dell'apoptosi	44
3.7.3	I codici di trasduzione dei segnali	44
3.8	I codici degli istoni	45
3.9	I codici Hox	47
3.10	Codici organici e macroevoluzione	48

Parte II

LA RIPRODUZIONE

Capitolo 4 • Lo sviluppo sessuale		52
4.1	La determinazione sessuale	52
4.2	Il differenziamento del sesso	53
4.3	La dottrina di Jost	54
4.4	Gli ormoni mascolinizanti	55
4.5	La ricerca del fattore TDF	56
4.6	Gli abbozzi dell'apparato genitale	58
4.6.1	Gli abbozzi delle vie genitali	58
4.6.2	Gli abbozzi delle gonadi	59
4.6.3	Gli abbozzi dei genitali esterni	59
4.6.4	Le cellule germinali primordiali	60
4.7	Lo sviluppo delle gonadi	62
4.7.1	Il differenziamento delle gonadi maschili	63
4.7.2	Il differenziamento delle gonadi femminili	64
4.8	Lo sviluppo delle vie genitali	64
4.8.1	Il differenziamento delle vie genitali maschili	65
4.8.2	Il differenziamento delle vie genitali femminili	66
4.9	Lo sviluppo dei genitali esterni	66
4.9.1	Il differenziamento dei genitali esterni maschili	67
4.9.2	Il differenziamento dei genitali esterni femminili	68
4.10	La migrazione delle gonadi	69
4.10.1	La migrazione dei testicoli	69
4.10.2	La migrazione delle ovaie	70
4.11	La pubertà	70
4.12	Il controllo ormonale dello sviluppo sessuale	73
Capitolo 5 • Ovogenesi e cicli femminili		75
5.1	Le tappe dell'ovogenesi	75
5.2	La fase preantrale	79
5.3	La fase antrale	80
5.4	La fase preovulatoria	83
5.5	L'ovulazione	84
5.6	La fase luteinica	86
5.7	I meccanismi di controllo del ciclo ovarico	87
5.8	Sommario del ciclo ovarico	89
5.9	I cicli femminili	90
5.10	Il ciclo dell'utero (ciclo mestruale)	90
5.10.1	La prima fase del ciclo mestruale (fase proliferativa)	92
5.10.2	La seconda fase del ciclo mestruale (fase secretiva)	93
5.11	Il ciclo cervicale	94
5.12	I cambiamenti periodici degli ovidotti	95
5.13	I cambiamenti periodici della vagina	95
5.14	Altri effetti del ciclo ovarico	96

Capitolo 6 • La spermatogenesi	98
6.1 I cambiamenti puberali dei testicoli	98
6.2 I compartimenti del testicolo	98
6.3 La prima fase della spermatogenesi (la proliferazione)	100
6.4 La seconda fase della spermatogenesi (la meiosi)	102
6.5 La terza fase della spermatogenesi (la spermiogenesi)	103
6.6 Il ciclo spermatogenico (le associazioni cellulari)	106
6.7 Il ciclo dell'epitelio seminifero	107
6.8 L'onda dell'epitelio seminifero	109
6.9 Gli ormoni del testicolo	110
6.10 Il controllo ormonale della spermatogenesi	111

Capitolo 7 • La fecondazione	113
7.1 Riproduzione e sessualità	113
7.2 Il trasporto nelle vie spermatiche	114
7.3 Il seme	115
7.4 Il trasporto nelle vie femminili	116
7.5 La capacitazione	118
7.6 L'attivazione degli spermatozoi	119
7.7 La penetrazione dello spermatozoo nell'uovo	120
7.8 Le reazioni dell'uovo	121
7.9 L'unione dei cromosomi	123
7.10 La non-equivalenza dei genomi	124
7.11 La fecondazione <i>in vitro</i>	126

Parte III LO SVILUPPO

Capitolo 8 • La prima settimana	130
8.1 Gli eventi della prima settimana	130
8.2 Determinazione e totipotenza dei blastomeri	134
8.3 I meccanismi delle prime determinazioni	137
8.4 Impianti ectopici e teratocarcinomi	140
8.5 Blastomeri e animali transgenici	142
8.6 La biopsia dei blastomeri	143

Capitolo 9 • La seconda settimana	144
9.1 Gli eventi della seconda settimana	144
9.2 Gli eventi dell'8° e del 9° giorno (il disco embrionale)	145
9.3 Gli eventi del 10° e dell'11° giorno (il mesoderma extraembrionale)	146
9.4 Gli eventi del 12° giorno (la prima circolazione)	147
9.5 Gli eventi del 13° giorno (il corion)	148
9.6 Gli eventi del 14° giorno (il sacco vitellino secondario)	149
9.7 La reazione deciduale	150
9.8 Il mantenimento della gravidanza	151
9.9 La protezione immunologica dell'embrione	153

Capitolo 10 • La terza settimana	155
10.1 La formazione dei tre foglietti	155
10.2 La formazione della notocorda	158
10.3 L'induzione del sistema nervoso	161

10.4	La suddivisione del mesoderma	164
10.5	La circolazione primitiva	168
	10.5.1 La formazione delle cellule sanguigne (eritropoiesi)	169
	10.5.2 La formazione dei vasi sanguigni (angiogenesi)	169
	10.5.3 Gli abbozzi del cuore	171
10.6	Adesione e migrazione delle cellule embrionali	172
Capitolo 11 • La quarta settimana		174
11.1	Lo stadio filotipico	174
11.2	Le pieghe longitudinali	175
	11.2.1 Le pieghe cefaliche	176
	11.2.2 Le pieghe caudali	177
11.3	Le pieghe laterali e l'intestino primitivo	177
11.4	Lo sviluppo dell'ectoderma	179
11.5	Lo sviluppo del mesoderma	181
	11.5.1 Lo sviluppo dei somiti	183
	11.5.2 Lo sviluppo del mesoderma intermedio	183
	11.5.3 Lo sviluppo del mesoderma laterale	184
11.6	Lo sviluppo dell'endoderma	186
	11.6.1 Lo sviluppo dell'intestino anteriore	186
	11.6.2 Lo sviluppo dell'intestino medio	187
	11.6.3 Lo sviluppo dell'intestino posteriore	187
11.7	Lo studio delle discendenze cellulari	188
Capitolo 12 • La placenta		190
12.1	La placenta primitiva	190
12.2	La placenta definitiva	193
12.3	La crescita della placenta	194
12.4	Il cordone ombelicale	196
12.5	La circolazione placentare	197
	12.5.1 La circolazione materna	197
	12.5.2 La circolazione fetale	199
	12.5.3 La membrana placentare	199
12.6	Le funzioni della placenta	201
	12.6.1 Il trasporto dei gas	201
	12.6.2 Il trasporto dell'acqua	201
	12.6.3 Il trasporto dei minerali	202
	12.6.4 Il trasporto delle sostanze nutritive	202
	12.6.5 Il trasporto degli ormoni	202
	12.6.6 Farmaci, virus e microrganismi	203
	12.6.7 Altre funzioni	203
Capitolo 13 • Rassegna dello sviluppo umano		204
13.1	I tre periodi dello sviluppo	204
13.2	Riassunto del primo mese	205
	13.2.1 La prima settimana	205
	13.2.2 La seconda settimana	205
	13.2.3 La terza settimana	205
	13.2.4 La quarta settimana	206
13.3	Riassunto del secondo mese	206
13.4	Riassunto del periodo fetale	208
	13.4.1 Il terzo mese	208
	13.4.2 Il secondo trimestre	208

13.4.3	Il terzo trimestre	209
13.5	Le malformazioni congenite	210
13.6	I metodi della diagnosi prenatale	214
13.6.1	L'analisi agli ultrasuoni	214
13.6.2	L'amniocentesi	215
13.6.3	La biopsia dei villi coriali	216
13.6.4	Altri metodi	217

Parte IV

L'ORGANOGENESI

Capitolo 14 • Lo sviluppo della faccia

14.1	I processi facciali	220
14.2	La bocca primitiva	222
14.3	La formazione del palato	223
14.4	Le cavità nasali	224
14.5	Lo sviluppo dei denti	226
14.6	Malformazioni congenite della faccia	229

Capitolo 15 • L'apparato branchiale

15.1	L'apparato branchiale primitivo	231
15.2	Gli archi branchiali	233
15.3	I solchi branchiali	233
15.4	Le tasche branchiali	235
15.5	La tiroide	237
15.6	La lingua	238
15.7	Le ghiandole salivari	239
15.8	La faringe	239
15.9	Malformazioni congenite dell'apparato branchiale	239

Capitolo 16 • L'apparato respiratorio

16.1	Gli abbozzi dell'albero respiratorio	241
16.2	La laringe	241
16.3	La trachea	243
16.4	Lo sviluppo dei bronchi	243
16.5	Lo sviluppo dei polmoni	245
16.6	Il surfattante	247
16.7	Le cavità del celoma	247
16.8	Il diaframma	249
16.9	Malformazioni dell'apparato respiratorio e del diaframma	250
16.9.1	Fistole esofago-tracheali e atresia dell'esofago	250
16.9.2	Sindrome da insufficienza respiratoria	251
16.9.3	Agenesia dei polmoni	252
16.9.4	Ipoplasia dei polmoni ed ernia congenita del diaframma	252

Capitolo 17 • L'apparato digerente

17.1	L'intestino primitivo	254
17.2	I mesenterici	256
17.3	L'esofago	258
17.4	Lo stomaco	258
17.5	Il duodeno	259

17.6	Il fegato e la cistifellea	260
17.7	Le tuniche e i legamenti del fegato	261
17.8	Il pancreas	262
17.9	La milza	263
17.10	L'intestino medio	264
17.11	L'intestino posteriore	265
17.12	Occlusione e ricanalizzazione del tubo intestinale	267
17.13	Malformazioni congenite dell'intestino anteriore	268
	17.13.1 Atresia dell'esofago	268
	17.13.2 Atresia e stenosi del duodeno	268
	17.13.3 Stenosi del piloro	269
	17.13.4 Pancreas anulare	269
17.14	Malformazioni congenite dell'intestino medio	269
	17.14.1 Residui del dotto vitellino (diverticolo di Meckel)	269
	17.14.2 Onfalocele	269
	17.14.3 Ernia ombelicale congenita e gastroschisi	270
	17.14.4 Difetti di rotazione	270
	17.14.5 Volvolo dell'intestino medio	271
17.15	Malformazioni congenite dell'intestino posteriore	271
	17.15.1 Megacolon congenito (Morbo di Hirschsprung)	271
	17.15.2 Ano imperforato (agenesia anale)	271
	17.15.3 Fistole dell'intestino posteriore	272
Capitolo 18 • L'apparato scheletrico		273
18.1	Scheletro assile e scheletro appendicolare	273
18.2	Somitomeri e somiti	273
18.3	La colonna vertebrale	274
18.4	Coste e sterno	276
18.5	Il neurocranio	276
18.6	Lo splancnocranio	278
18.7	Lo sviluppo degli arti	279
18.8	Le articolazioni	281
18.9	Malformazioni congenite dell'apparato scheletrico	282
	18.9.1 Malformazioni congenite del cranio	282
	18.9.2 Malformazioni congenite della gabbia toracica (scheletro assile)	282
	18.9.3 Malformazioni congenite degli arti	282
	18.9.4 Malformazioni generali dello scheletro	283
Capitolo 19 • L'apparato muscolare		284
19.1	L'origine embrionale dei muscoli	284
19.2	I muscoli della testa	284
19.3	I muscoli del tronco	284
19.4	I muscoli degli arti	285
19.5	I muscoli del cuore	286
19.6	I muscoli lisci	287
19.7	Malformazioni congenite dell'apparato muscolare	287
	19.7.1 La distrofia muscolare	288
Capitolo 20 • L'apparato urinario		289
20.1	I reni e le vie urinarie	289
20.2	Il pronefro	289
20.3	Il mesonefro	290
20.4	Il metanefro	292

20.5	Lo sviluppo del sistema collettore	293
20.6	Lo sviluppo dei nefroni	293
20.7	Il rene fetale	296
20.8	L'ascesa dei reni	296
20.9	Il seno urogenitale	297
20.10	Lo sviluppo della vescica	298
20.11	Malformazioni congenite dell'apparato urinario	299
	20.11.1 Agenesia renale	299
	20.11.2 Ipoplasia e displasia renale	300
	20.11.3 Rene policistico	300
	20.11.4 Duplicazioni renali	300
	20.11.5 Rene pelvico e rene a ferro di cavallo	300
	20.11.6 Cisti, seni e fistole dell'uraco	301
	20.11.7 Estrofia della vescica	302
Capitolo 21 • L'apparato cardiovascolare		303
21.1	I tre apparati dello sviluppo umano	303
21.2	L'apparato primitivo	303
21.3	Il ripiegamento del tubo cardiaco	306
21.4	L'evoluzione del seno venoso	309
21.5	L'evoluzione dell'atrio primitivo	310
21.6	La sepimentazione del canale atrioventricolare	312
21.7	La sepimentazione degli atri	314
21.8	La sepimentazione dei ventricoli	315
21.9	La sepimentazione del tronco arterioso	316
21.10	Lo sviluppo delle valvole cardiache	317
21.11	Lo sviluppo del sistema di conduzione	318
21.12	Gli archi aortici	319
21.13	Lo sviluppo delle arterie	321
21.14	Le vene vitelline	322
21.15	Le vene ombelicali	323
21.16	Le vene cardinali	324
	21.16.1 Le vene cardinali anteriori	324
	21.16.2 Le vene cardinali posteriori	324
	21.16.3 Vena cava inferiore	326
21.17	La circolazione fetale	326
21.18	I cambiamenti della circolazione alla nascita	328
21.19	Malformazioni congenite del cuore	330
	21.19.1 Anomalie del setto atriale	330
	21.19.2 Anomalie del setto intermedio	332
	21.19.3 Anomalie del setto ventricolare	332
	21.19.4 Anomalie del setto troncoconico	333
	21.19.5 La tetralogia di Fallot	334
Capitolo 22 • Il sistema nervoso		335
22.1	Le suddivisioni primarie del sistema nervoso	335
22.2	Lo sviluppo dell'encefalo	337
22.3	I ventricoli	338
22.4	Meningi e liquido cerebrospinale	339
22.5	Le cellule del sistema nervoso centrale	341
22.6	Le cellule del sistema nervoso periferico	343
22.7	Il midollo spinale	344
22.8	L'ascesa del midollo spinale	346
22.9	I nervi spinali	347

22.10	I nervi cranici	349
22.10.1	In nervi esclusivamente sensitivi (I, II, VIII)	349
22.10.2	In nervi esclusivamente motori (III, IV, VI e XII)	350
22.10.3	In nervi misti (V, VII, IX, X e XI)	350
22.11	Il tronco cerebrale	350
22.12	Il cervelletto	353
22.13	Il diencefalo	354
22.14	Il telencefalo	356
22.15	Le commessure	358
22.16	Lo sviluppo fetale degli emisferi	359
22.17	Malformazioni congenite del sistema nervoso	361
22.17.1	Spina bifida (schisi delle vertebre)	362
22.17.2	Cranio bifido (schisi delle ossa craniche)	362
22.17.3	Cranioschisi e mieloschisi	363
22.17.4	Idrocefalo	364

Capitolo 23 • L'occhio 366

23.1	Il calice ottico e il cristallino	366
23.2	I vasi sanguigni e il nervo ottico	368
23.3	Lo sviluppo del cristallino	369
23.4	Lo sviluppo della retina	371
23.5	La sclera e la coroide	373
23.6	Le camere dell'occhio e la cornea	375
23.7	L'iride e il corpo ciliare	376
23.8	Gli annessi dell'occhio	377
23.9	Malformazioni congenite dell'occhio	378
23.9.1	Coloboma dell'iride	378
23.9.2	Cataratta congenita	378
23.9.3	Glaucoma congenito	378
23.9.4	Anoftalmia e microftalmia	378

Capitolo 24 • L'orecchio 379

24.1	Composizione e origine embrionale	379
24.2	Il labirinto membranoso	379
24.3	Il labirinto osseo	382
24.4	Lo sviluppo dell'orecchio medio	383
24.5	Lo sviluppo dell'orecchio esterno	386
24.6	Malformazioni congenite dell'orecchio	386

Capitolo 25 • L'apparato tegumentario 388

25.1	La pelle e gli annessi cutanei	388
25.2	Lo sviluppo dell'epidermide	389
25.3	Le cellule dell'epidermide	390
25.4	Lo sviluppo del derma	391
25.5	Le interazioni fra epidermide e derma	393
25.6	I peli e le ghiandole sebacee	394
25.7	Le ghiandole sudoripare (merocrine e apocrine)	396
25.8	Le ghiandole mammarie	397
25.9	Malformazioni congenite della pelle	399

Bibliografia 400

Indice analitico 405