

MASSIMO DE FELICI

EMBRIOLOGIA UMANA ESSENZIALE

Per corsi di laurea in "Professioni sanitarie"
e per il corso di laurea in "Odontoiatria e protesi dentaria"

II edizione
DVD in abbinamento editoriale



Copyright © MMIX
ARACNE editrice S.r.l.

www.aracneeditrice.it
info@aracneeditrice.it

via Raffaele Garofalo, 133 A/B
00173 Roma
(06) 93781065

ISBN 978-88-548-1861-3

*I diritti di traduzione, di memorizzazione elettronica,
di riproduzione e di adattamento anche parziale,
con qualsiasi mezzo, sono riservati per tutti i Paesi.*

*Non sono assolutamente consentite le fotocopie
senza il permesso scritto dell'Editore.*

I edizione: marzo 2003
II edizione: marzo 2009

Indice

15 *Prefazione alla II edizione*

17 *Introduzione*

Importanza dell'embriologia nella preparazione dello studente di materie biomediche, 18 – Un po' di terminologia e di unità di misura, 19

21 Parte Prima
EMBRIOLOGIA GENERALE

23 Capitolo 1
L'ovocita e lo spermatozoo

24 *L'ovocita*

26 *Lo spermatozoo*

APPROFONDIMENTI: La zona pellucida, 28 – Il flagello dello spermatozoo, 29

31 Capitolo 2
La gametogenesi nel periodo embrio-fetale

31 *Le cellule germinali primordiali*

32 *La formazione delle gonadi*

33 *Il differenziamento dei testicoli*

35 *Il differenziamento delle ovaie*

APPROFONDIMENTI: La formazione delle cellule germinali primordiali, 38 – Formazione delle vie genitali maschili, 39 – Formazione delle vie genitali femminili, 39 – La determinazione del sesso, 40 – Ovogenesi dopo la nascita?, 41

43 **Capitolo 3**
La meiosi

44 *Gli stadi della meiosi*

La profase I, 44 – La metafase I, l'anafase I e la telofase I, 46 – La profase II, la metafase II, l'anafase II e la telofase II, 47

48 *Perché la meiosi?*

APPROFONDIMENTI: Somiglianze e differenze della meiosi nell'ovogenesi e nella spermatogenesi, 50 – Il *crossing over* e il complesso sinaptonemale, 51 – Errori nella disgiunzione dei cromosomi, 52

53 **Capitolo 4**
Cenni sulla struttura anatomo-istologica dell'ovaio e dell'utero di una donna in età fertile

55 *L'ovogenesi*

Ovogenesi embrio-fetale, 55 – Ovogenesi nascita-pubertà, 56 – Ovogenesi nell'età adulta, 57 – Fase follicolare del ciclo ovarico, 61 – Fase luteinica del ciclo ovarico, 61 – L'ovulazione, 62

64 *Il ciclo uterino*

APPROFONDIMENTI: Il controllo ormonale del ciclo ovarico e uterino, 66 – L'ovocita direttore d'orchestra, 67 – La ripresa della meiosi nell'ovocita primario, 68 – La superovulazione, 68 – La pillola contraccettiva e il metodo Ogino-Knauss, 69

71 **Capitolo 5**
Cenni sulla struttura anatomo-istologica del testicolo

72 *La spermatogenesi*

Spermatogenesi embrio-fetale, 72 – Spermatogenesi nascita-pubertà, 73 – Spermatogenesi nell'adulto, 73

74 *Il controllo della spermatogenesi*

76 *Dallo spermatogonio allo spermatozoo*

APPROFONDIMENTI: Le cellule del Sertoli, 78 – Gli spermatogoni, 79 – Il ciclo e l'onda dell'epitelio seminifero, 79 – L'imprinting, 80

83 Capitolo 6

La fecondazione83 *Transito degli spermatozoi nelle vie genitali maschili (maturazione degli spermatozoi)*84 *Transito degli spermatozoi nelle vie genitali femminili (capacitazione degli spermatozoi)*86 *Interazioni ravvicinate spermatozoo/ovocita*88 *L'attivazione dell'ovocita*

APPROFONDIMENTI: La fusione spermatozoo-ovocita, 90 – L'attivazione dell'ovocita, 90 – La partenogenesi e la nascita di Kaguya, 90 – Le tecniche di fecondazione assistita, 91 – Possibilità di decidere il sesso di un embrione, 91 – I gemelli, 92 – La clonazione, 93

95 Capitolo 7

Generalità sullo sviluppo embrionale

APPROFONDIMENTI: Il calcolo dell'età di un embrione, 97

99 Capitolo 8

La prima settimana di sviluppo99 *Discesa verso l'utero e segmentazione*101 *L'impianto o annidamento*

APPROFONDIMENTI: Quanti embrioni si sviluppano e impiantano con successo?, 103 – La pillola del giorno dopo, 103 – Le cellule staminali embrionali, 103

105 Capitolo 9

La seconda settimana105 *Il differenziamento del trofoblasto e della massa cellulare interna*107 *La reazione deciduale*107 *Formazione dell'amnios e del sacco vitellino*108 *L'embrione alla fine della seconda settimana*

APPROFONDIMENTI: Formazione del celoma e del mesoderma extraembrionale, 110 – Formazione del sacco vitellino secondario, 110

111 **Capitolo 10**
La terza settimana e la formazione dei tre foglietti embrionali

112 *La gastrulazione*

115 *Derivati dei tre foglietti embrionali*

APPROFONDIMENTI: L'origine dell'endoderma definitivo, 118 – La notocorda e l'induzione embrionale, 118

121 **Capitolo 11**
La quarta settimana e la delimitazione della forma dell'embrione

125 **Capitolo 12**
La placenta

126 *La placenta primitiva*

127 *La placenta definitiva*

APPROFONDIMENTI: La circolazione placentare, 129 – Le tre decidue, 130 – L'amnios, 130 – La diagnosi prenatale (villocentesi e amniocentesi), 131 – Il cordone ombelicale: una riserva di cellule staminali, 131

133 **Parte Seconda**
EMBRIOLOGIA SPECIALE (ORGANOGENESI)

135 **Capitolo 1**
Cenni sullo sviluppo degli abbozzi dei principali apparati (o sistemi)

135 *L'abbozzo del sistema nervoso*

APPROFONDIMENTI: Evoluzione del tubo neurale, 138 – Le cellule delle creste neurali, 139

140 *Lo sviluppo del sistema escretore: i tre sistemi renali dell'embrione*

APPROFONDIMENTI: Rapporti tra sistema escretore e apparato riproduttore, 143

- 144 *Lo sviluppo iniziale del sistema cardiovascolare*
 Formazione dei primi vasi sanguigni e abbozzo del cuore, 145
 APPROFONDIMENTI: L'emopoiesi embrio-fetale, 147 – Cambiamenti di posizione dei tubi cardiaci ed evoluzione dell'abbozzo del cuore, 147 – Il sistema circolatorio dell'embrione alla fine del 1° mese, 148
- 151 *L'abbozzo dell'apparato digerente*
 APPROFONDIMENTI: Lo sviluppo dell'intestino medio, 153 – Lo sviluppo della cloaca, 154
- 155 *L'abbozzo dell'apparato respiratorio*
- 156 *Cenni sullo sviluppo dell'apparato muscolare*
- 159 *Cenni sullo sviluppo dell'apparato scheletrico*
 APPROFONDIMENTI: Le cellule mesenchimali, 163 – Le ossa del cranio e della faccia, 163
- 165 **Capitolo 2**
Lo sviluppo della bocca e dei denti
- 165 *Cenni sull'anatomia della bocca*
- 166 *Cenni sull'istologia del dente*
- 170 *Lo sviluppo dei denti*
- 173 *Gli stadi di sviluppo dei denti*
 APPROFONDIMENTI: Sviluppo del vestibolo della bocca, 179 – Sviluppo delle arcate dentali, 180 – Sviluppo del palato, 180 – Sviluppo della lingua, 181 – Sviluppo della faccia, 183 – Sviluppo dell'apparato branchiale, 185
- 189 **Capitolo 3**
Lo sviluppo dell'occhio
- 189 *Cenni di anatomo-istologia dell'occhio*
- 195 *Solchi, vescicole e calici ottici: lo sviluppo della retina*
- 198 *I vasi sanguigni e il nervo ottico*
- 199 *Lo sviluppo del cristallino*
- 201 *Iride e apparato ciliare*
- 203 *La sclera e la coroide*

203	<i>Le camere dell'occhio e la cornea</i>
204	<i>Il corpo vitreo</i>
204	<i>Le palpebre e l'apparato lacrimale</i>

207 **Capitolo 4**

Lo sviluppo dell'orecchio

207	<i>Cenni di anatomo-istologia dell'orecchio</i>
209	<i>Sviluppo embrionale</i>

Prefazione alla II edizione

Quando incominciai a studiare l'embriologia, fui colpito dalla lettura di alcune frasi della prefazione a un compendio di embriologia, che recitavano pressappoco così: "Se disponiamo nel tempo 200 nostri antenati, essi bastano a portarci all'età della pietra... mentre eravamo nel grembo materno tutti gli avi e i proavi c'erano intorno e ognuno portava qualcosa di se...".

I nostri antenati continuano dunque a vivere dentro di noi grazie a una piccola frazione dei loro caratteri contenuti nei geni che formano il genoma delle nostre cellule. Oggi cominciamo a comprendere nei dettagli i meccanismi molecolari che consentono la trasmissione di questa straordinaria eredità molecolare. Abbiamo addirittura imparato a modificare il programma di espressione dei geni in modo da modificare alcuni caratteri di un nuovo individuo. Il fascino dell'embriologia è in continua crescita e c'è da scommettere che essa diventerà sempre più centrale tra le discipline della scienza della vita.

Nella seconda edizione di questo compendio, ho sostituito numerose figure e aggiornato o aggiunto alcuni concetti più recenti dell'embriologia. Al fine di snellire la parte generale, l'organizzazione di alcuni capitoli è stata modificata, trasferendo negli Approfondimenti alcune nozioni. Nella sezione dell'Embriologia speciale, ho aggiunto alcune informazioni elementari sull'organizzazione anatomica di alcuni sistemi per ovviare alla carenze riscontrate spesso nei miei studenti.

Il CD è stato sostituito da un DVD che oltre alla gametogenesi, alla fecondazione e alla I settimana di sviluppo (completamente riviste),

ora comprende lo sviluppo embrionale fino alla IV settimana e lo sviluppo della faccia e dei denti, per il corso di Odontoiatria.

Desidero ringraziare la dott.sa Donatella Farini per la pazienza nel rivedere il testo e per i preziosi consigli che hanno reso, spero più comprensibili, alcuni dei concetti esposti nel testo.

Introduzione

Un nuovo essere vivente si forma attraverso un complicato processo oggetto di studio da parte di una disciplina delle scienze biomediche chiamata **Embriologia**. In senso letterale Embriologia significa lo studio di un embrione. Tuttavia questa disciplina studia l'intero sviluppo prenatale di un individuo che comprende il preembrione (1–15 giorni), l'embrione (III–VIII settimana) e il feto (IX settimana–nascita).

L'Embriologia può essere suddivisa in **Embriologia descrittiva** ed **Embriologia sperimentale**. La prima è classicamente divisa in **Embriologia generale** (che descrive la formazione delle cellule germinali o gameti, la fecondazione, lo sviluppo del preembrione e dell'embrione dalla I all'VIII settimana) ed **Embriologia speciale o organogenesi**, che descrive lo sviluppo e il differenziamento degli organi e degli apparati. L'**Embriologia sperimentale**, oggi praticamente integrata nella **biologia dello sviluppo**, utilizza diverse metodologie sperimentali e modelli animali per studiare i meccanismi cellulari e molecolari che guidano lo sviluppo dell'embrione. Nell'ambito dell'Embriologia sperimentale ha avuto un rapido sviluppo l'**Embriologia molecolare** che si dedica principalmente allo studio dei geni che regolano lo sviluppo dell'embrione.

Ho pensato di organizzare questo compendio che non ha le pretese di un trattato di Embriologia, in modo che nei vari capitoli gli studenti possano trovare alcune nozioni generali sufficienti per i corsi di laurea triennale e negli **Approfondimenti** informazioni più dettagliate che, quando richiesto nei corsi di laurea specialistica, in particolare di quello

di Odontoiatria in cui insegno, o per soddisfare le curiosità personali, possono servire ad approfondire la conoscenza degli argomenti trattati.

Importanza dell'Embriologia nella preparazione dello studente di materie biomediche

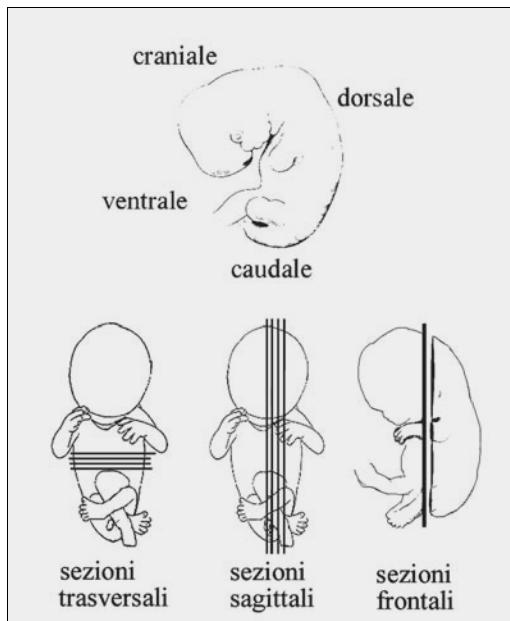
All'inizio d'ogni nuovo anno di corso, cerco di convincere i miei studenti, in verità spesso con scarso successo, dell'importanza e dello straordinario fascino dello studio dell'Embriologia. L'Embriologia deve far parte del curriculum dello studente di materie mediche e biomediche per diverse ragioni. Innanzitutto lo studente deve conoscere i meccanismi mediante i quali si stabilisce l'organizzazione strutturale del corpo umano e degli organi che formano i diversi sistemi. Questo è di grande aiuto per comprendere le strutture anatomiche. Lo studio dei meccanismi dello sviluppo è fondamentale per capire le cause di anomalie congenite che possono interessare l'intero organismo o uno o più dei suoi organi. L'importanza dell'Embriologia è evidente per i ginecologi e gli ostetrici che devono conoscere i meccanismi di formazione degli ovociti, degli spermatozoi, l'ovulazione, la fecondazione e tutti quei processi che portano al concepimento di un nuovo individuo e al suo completo sviluppo. Analogamente è chiara l'importanza dell'Embriologia per i pediatri che spesso hanno in cura pazienti con anomalie causate da difetti dello sviluppo. I grandi progressi della genetica rendono oggi possibile la diagnosi di numerose malattie ereditarie durante lo sviluppo dell'embrione. È evidente quindi l'importanza per i genetisti di conoscere i processi dello sviluppo embrionale. Si sta oggi sviluppando la chirurgia dell'embrione o del feto e la chirurgia pediatrica che permettono di intervenire per correggere anomalie di alcuni organi nello sviluppo prenatale o subito dopo la nascita. La terapia genica sull'embrione, ovvero la possibilità di introdurre geni nel genoma delle cellule embrionali per correggere geni difettosi, è ormai alle porte. Oltre a questi aspetti bisogna considerare i problemi etici e morali connessi allo sviluppo delle moderne tecniche di fecondazione assistita, la contraccezione, l'aborto, la clonazione e la produzione di cellule staminali embrionali. Tutti questi aspetti della biomedicina, di notevole attualità, presuppongono una solida conoscenza dello sviluppo embrionale.

Un po' di terminologia e di unità di misura

È importante conoscere il significato dei termini che sono usati per descrivere la formazione e la posizione di organi e strutture nell'embrione o per posizionare correttamente nello spazio le sezioni istologiche che vengono allestite per studiare l'organizzazione anatomica dell'embrione.

Nella figura è mostrata la terminologia più utilizzata per descrivere le varie parti dell'embrione (craniale, caudale, dorsale e ventrale) e i piani di sezione che possono attraversare il corpo dell'embrione (sagittale, trasversale, frontale).

Un altro aspetto importante da tenere presente nello studio dell'Embriologia è quello delle dimensioni delle strutture che si vanno a studiare. Com'è noto, le dimensioni delle cellule si misurano in micron ($1 \mu = 0,001 \text{ mm}$) e quelle degli organelli cellulari in nanometri ($1 \text{ nm} = 0,001 \mu$). Fino al secondo mese di sviluppo le dimensioni di un embrione sono dell'ordine di millimetri (all'VIII settimana è lungo circa 30 mm) e di conseguenza anche quelle degli organi che iniziano ad abbozzarsi sono di pochi millimetri.

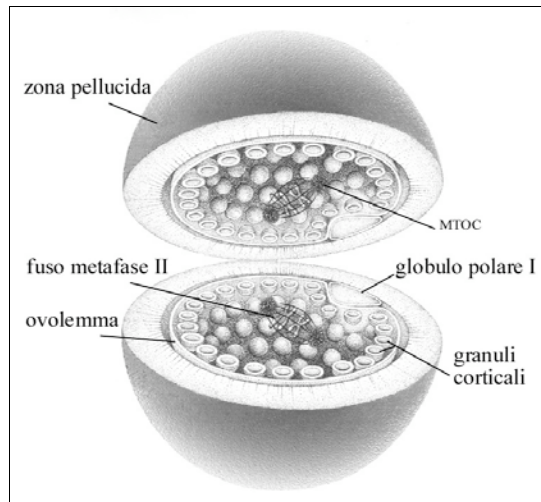
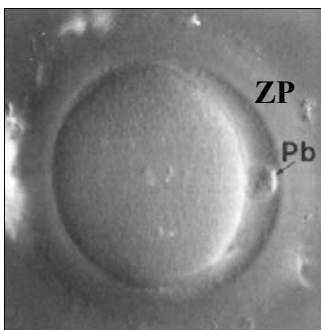


PARTE PRIMA
EMBRIOLOGIA GENERALE

Capitolo 1

L'ovocita e lo spermatozoo

Inizieremo lo studio dell'embriologia umana con la descrizione di due cellule molto speciali che, interagendo in un processo chiamato **fecondazione**, danno inizio allo sviluppo dell'embrione umano. Queste cellule chiamate **gameti** sono l'**ovocita** prodotto dalla donna e lo **spermatozoo** prodotto dal maschio.

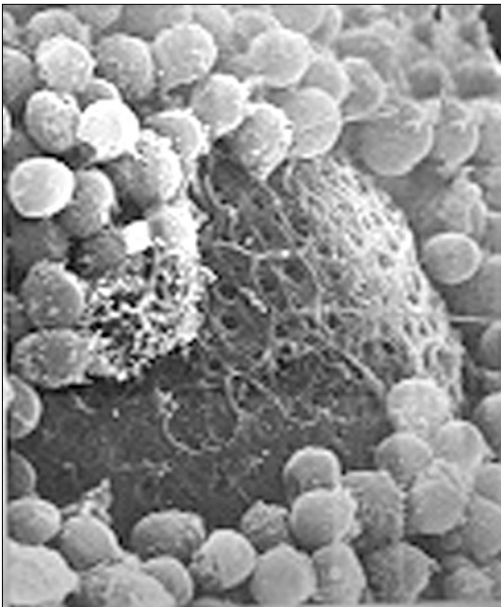


Fotografia al microscopio ottico di un ovocita umano maturo per la fecondazione; Pb = globulo polare I; ZP = zona pellucida; a destra disegno schematico dell'ovocita con alcuni organelli.

L'ovocita

L'ovocita maturo per la fecondazione, lascia l'ovaio, dove è stato prodotto, a seguito di un processo chiamato **ovulazione** e si porta in una regione di uno dei due ovidutti, chiamata **ampolla**. Come si vedrà più avanti, gli ovidutti sono stretti canali in continuità con l'utero che si trovano in prossimità delle ovaie.

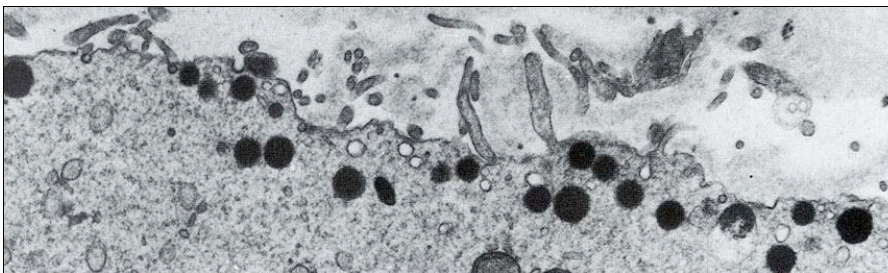
L'ovocita maturo è una cellula straordinaria, l'unica del nostro corpo potenzialmente in grado, di dare origine a un nuovo individuo. Ha una forma sferica e notevoli dimensioni (diametro circa 0,15 mm = 150 μ m, più di dieci volte il diametro della maggior parte delle cellule del corpo umano). La membrana cellulare o **ovolemma** presenta brevi estroflessioni chiamate **microvilli**. Nel citoplasma si trovano numerosi organelli comuni a tutte le cellule (mitocondri, reticolo endoplasmatico, lisosomi, apparato del Golgi, ribosomi e filamenti citoscheletrici). Curiosamente l'ovocita non possiede centrioli. Di sotto l'ovolemma, nella regione periferica del citoplasma, chiamata regione corticale, sono presenti numerose vescicole rivestite da membrana, i **granuli corticali**, che svolgono un ruolo importante alla fecondazione.



Fotografia al microscopio elettronico a scansione (SEM) di un ovocita che sporge all'interno delle cellule follicolari che lo circondano per gran parte della sua vita. Dell'ovocita è visibile la superficie della zona pellucida che presenta una struttura spugnosa.

L'involucro o membrana nucleare non è presente in quanto l'ovocita maturo per la fecondazione si trova in uno stadio della divisione meiotica, la **metafase II**, durante il quale sono visibili i cromosomi ed è assente l'involucro nucleare. I cromosomi ($n = 23$, ciascuno formato da due cromatidi, vedi Approfondimenti) sono allineati nella regione equatoriale del fuso, formato da microtubuli e localizzato eccentricamente al di sotto del globulo polare.

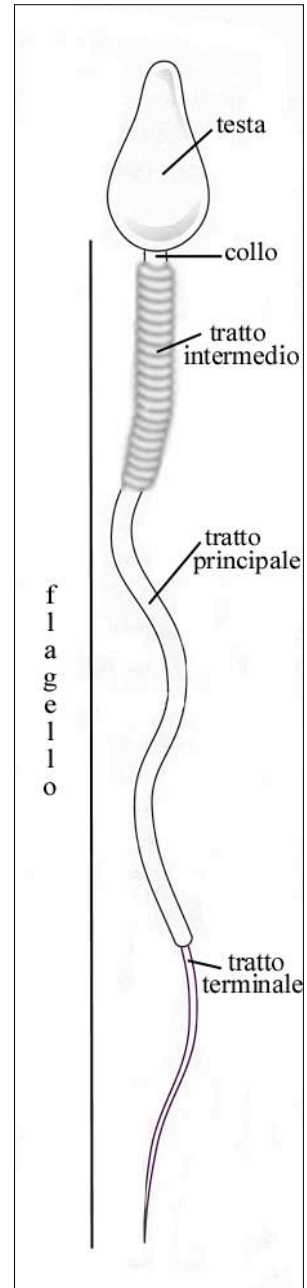
Come sopra ricordato, il fuso meiotico dell'ovocita (ovvero l'insieme dei microtubuli che servono per i movimenti dei cromosomi) è privo di centrioli ed è organizzato dai centri di organizzazione dei microtubuli (MTOC) situati ai poli del fuso. Infine, bisogna ricordare che l'ovocita è circondato da una glicocalice (rivestimento glicoproteico) trasparente chiamato **zona pellucida**, spessa circa $25\mu\text{m}$. La zona pellucida (ZP) è separata dall'ovolemme dallo spazio perivitellino. In questo è presente il **primo globulo polare**, una piccola cellula contenente scarso citoplasma e 23 cromosomi eliminati dall'ovocita al termine della prima divisione meiotica. All'esterno della ZP, l'ovocita è circondato da alcune migliaia di cellule chiamate **cellule del cumulo ooforo** immerse in una matrice extracellulare appiccicosa ed elastica per la presenza di acido ialuronico (una macromolecola che fa parte di una famiglia di polisaccaridi chiamati glicosoamminoglicani).



Fotografia al microscopio elettronico a trasmissione (TEM) della regione corticale del citoplasma di un ovocita di topo in cui sono visibili i granuli corticali (le vescicole nere).

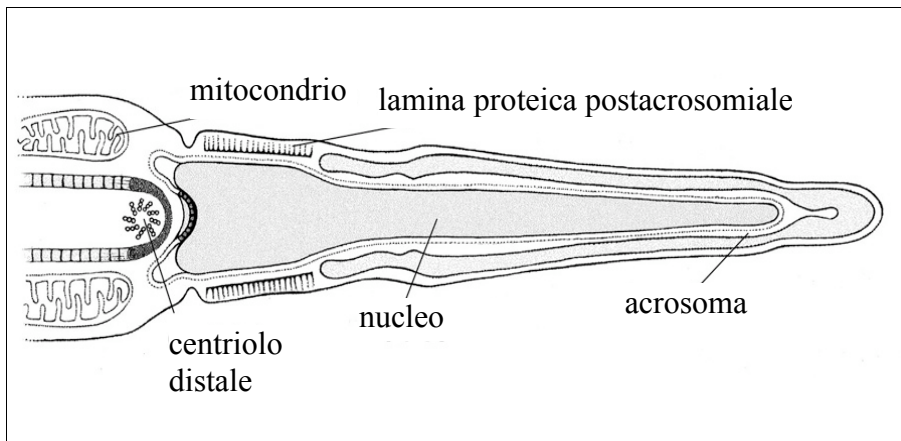
Lo spermatozoo

Lo spermatozoo pronto per la fecondazione è una cellula mobile specializzata per trasferire i suoi 23 cromosomi all'interno dell'ovocita e attivarlo chimicamente in modo da iniziare lo sviluppo di un embrione. Lo spermatozoo ha una forma caratteristica e dimensioni più piccole rispetto all'ovocita. È formato da due parti: la **testa** (lunghezza circa 4–5 μm , larghezza 2,5 μm e spessore 1,5 μm), e la **coda o flagello** (lunghezza, circa 55 μm , larghezza e spessore variabile secondo il tratto del flagello, vedi Approfondimenti). Rivestito per tutta la sua lunghezza dalla membrana plasmatica, lo spermatozoo contiene scarso citoplasma e pochi organelli. La testa a forma di pera contiene il **nucleo** (rivestito da una membrana senza pori) e l'**acrosoma**. Nel nucleo si trovano 23 cromosomi (22 autosomi e un cromosoma X o Y) che non sono visibili perché sotto forma di cromatina. Questa è molto condensata (quindi non funzionale) per la presenza di speciali proteine chiamate **protamine**. Ogni cromosoma dello spermatozoo è formato da un solo cromatide (DNA = n) in quanto, a differenza dell'ovocita ovulato, nello spermatozoo la meiosi è terminata. L'acrosoma è una vescicola di membrana che ricopre circa i 2/3 anteriori del nucleo. La regione della membrana dell'acrosoma rivolta verso il nucleo è chiamata **membrana acrosomiale interna**, quella verso la membrana plasmatica è chiamata **membrana acrosomiale esterna**. L'acrosoma contiene enzimi in soluzione e legati alle membrane acrosomiali che, come si vedrà, sono importanti per la penetrazione dello



spermatozoo attraverso i rivestimenti dell'ovocita. La coda può essere suddivisa in quattro parti: il **collo**, il **tratto intermedio**, il **tratto principale** e il **tratto terminale**. Il flagello consente allo spermatozoo di muoversi con una velocità di circa 1,5–3 mm/min.

Prima di studiare i fenomeni della fecondazione, nel prossimo capitolo vedremo come l'ovocita e lo spermatozoo si formano attraverso un lungo processo che inizia durante le prime settimane di sviluppo dell'embrione e che prende il nome di **gametogenesi**.



Disegno della sezione della testa di uno spermatozoo con i principali organelli come appare al TEM; nello scarso citoplasma tra la regione posteriore del nucleo non rivestito dall'acrosoma e la membrana plasmatica si trova uno spesso strato proteico chiamato lamina postacrosomiale (modificato da C.R. Austin and R.V. Short, 1982).

Approfondimenti

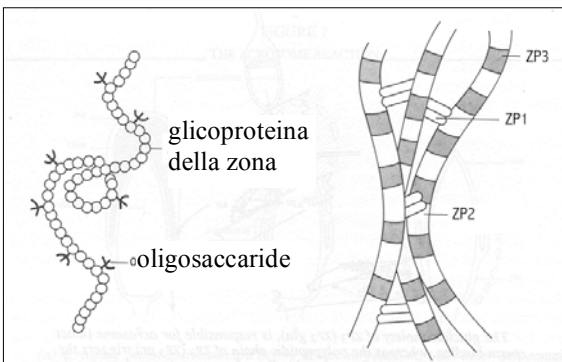
La zona pellucida

La zona pellucida è una matrice acellulare trasparente, paragonabile al glicocalice presente in altri tipi cellulari, che circonda l'ovocita. Essa ha uno spessore di circa 25 μm ed è formata in gran parte da tre glicoproteine filamentose chiamate nel topo ZP1 (peso molecolare 90.000–110.000), ZP2 (64.000–78.000) e ZP3 (53.000–73.000). Le tre ZP si associano a formare una rete tridimensionale, a maglie relativamente larghe nella regione più esterna e più strette nella regione più interna. Le tre ZP vengono in gran parte sintetizzate e secrete dall'ovocita stesso durante la fase d'accrescimento.

La ZP3 e la ZP2 contengono alcune sequenze oligosaccaridiche (zuccheri) specifiche che servono da recettori per gli spermatozoi e probabilmente causano la reazione acrosomiale nello spermatozoo. Alla zona pellucida è attribuito anche un ruolo di protezione meccanica dell'ovocita. Inoltre alla fecondazione essa subisce delle modificazioni chimiche e strutturali, causate dall'azione di enzimi rilasciati per esocitosi dai granuli corticali, importanti nell'impedire la penetrazione nell'ovocita di più di uno spermatozoo (fenomeno chiamato della **polispermia**). Nei primi stadi



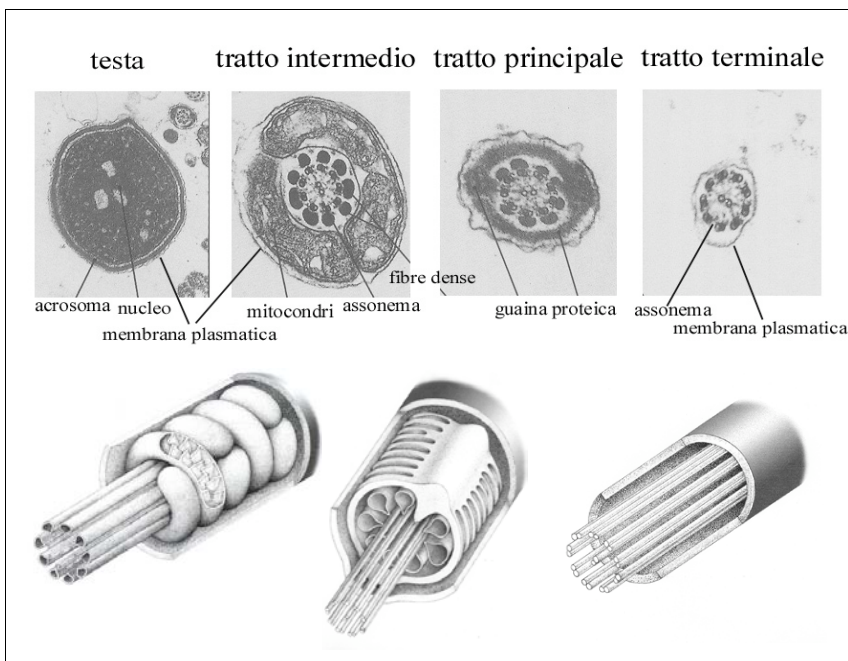
Ovociti di topo osservati al microscopio ottico interferenziale; osservare il rivestimento esterno trasparente costituito dalla zona pellucida; a destra in alto due zone isolate, in basso un particolare di una zona osservata al SEM; sotto, disegno di una glicoproteina della zona e dei rapporti della tre proteine della ZP.



dello sviluppo embrionale, quando l'embrione si divide rapidamente e discende lungo l'ovidutto, la zona svolge un ruolo di protezione meccanica delle cellule embrionali, i blastomeri, favorendone l'adesione tra loro e, allo stesso tempo, impedendo che l'embrione aderisca ai tessuti circostanti prima di aver raggiunto l'utero. La zona permane fino allo stadio di blastocisti. Prima dell'impianto nella mucosa dell'utero, la blastocisti esce dalla zona attraverso un'apertura prodotta dall'azione litica di enzimi secreti dallo stesso embrione e dalle cellule circostanti.

Il flagello dello spermatozoo

Il flagello o coda dello spermatozoo è formato da quattro parti: il **collo**, il **tratto intermedio**, il **tratto principale** e il **tratto terminale**. Il collo contiene una struttura che serve ad articolare la coda alla testa (**il capitello + 9 colonne proteiche**), un **centriolo** (chiamato centriolo distale) e un paio di mitocondri. Il capitello è unito all'involucro nucleare da sottili filamenti proteici, mentre le nove colonne proteiche



Sezioni trasversali della testa e dei tratti del flagello dello spermatozoo osservati al TEM (da A. Stevens and J.Lowe, 1993); i disegni in basso ricostruiscono tridimensionalmente da sinistra a destra il tratto intermedio, principale e terminale (modificato da C.R. Austin and R. V. Short, 1972).

si continuano con le nove fibre dense del tratto intermedio. Il tratto intermedio contiene centralmente l'**assonema** costituito da 9 + 2 coppie di microtubuli, nove colonne proteiche chiamate **fibre dense** che decorrono parallelamente a ciascuna coppia esterna dei microtubuli dell'assonema e quindici mitocondri allineati e attorcigliati intorno alle fibre dense (**lamina mitocondriale**). L'assonema è l'elemento strutturale e funzionale più importante del flagello in grado di generare il suo movimento necessario alla progressione dello spermatozoo. Le fibre dense sono elementi strutturali che conferiscono al flagello la rigidità necessaria al movimento, mentre i mitocondri forniscono l'energia (sottoforma di molecole di ATP) utilizzata per generare il movimento. La presenza di un anello di materiale proteico denso, l'**annulus**, segna il confine tra il tratto intermedio e il tratto principale. Il tratto principale contiene la continuazione dell'assonema e delle fibre dense del tratto intermedio e una nuova **guaina proteica**. Questa è formata da **due colonne longitudinali**, una dorsale e una longitudinale, unite da anelli chiamati **coste**. Nella regione d'origine le due colonne longitudinali sono fuse con le fibre dense numero 3 e 8 che terminano poco dopo. Per la maggior parte del tratto principale le fibre dense sono quindi ridotte a sette e distribuite asimmetricamente (tre da un lato e quattro da un altro). Tali cambiamenti strutturali delle guaine proteiche conferiscono una maggiore rigidità a questo tratto del flagello che probabilmente aumenta l'efficienza del battito. Il tratto terminale è formato solo dall'assonema rivestito dalla membrana plasmatica. Da ricordare che la membrana plasmatica riveste tutta la coda e che tutte le strutture sopra descritte sono immerse in uno scarso citoplasma. Tutti gli elementi strutturali sopra descritti servono ad assicurare la generazione di un efficace movimento flagellare. Questo si origina per interazioni molecolari che avvengono a livello delle braccia laterali dei microtubuli dell'assonema (braccia di dineina) e richiede l'apporto di molecole di ATP (energia) da parte dei mitocondri.