

APPARATO CIRCOLATORIO:

Apparato che è diffuso in tutto il corpo dell'animale.

L'apparato circolatorio dei Vertebrati è costituito da un sistema cardiovascolare e da un sistema linfatico. Il ruolo dell'apparato circolatorio è quello di mettere in circolo, quindi trasportare vari tipi di elementi. Il sistema cardiovascolare è deputato al trasporto di gas respiratori, ossigeno e anidride carbonica, dai distretti delle respirazione a tutti i distretti corporei, al trasporto anche di nutrienti che vengono assorbiti a livello intestinale, di cataboliti, quindi di prodotti scarto che vengono prodotti nei vari organi e che devono essere poi eliminati attraverso il sistema escretore, ma anche al trasporto di vari tipi di sostanze prodotte a livello dell'individuo, come ormoni e cellule che raggiungono le varie parti dei distretti corporei dove c'è necessità (per esempio alla cellule legate all'immunità, all'infiammazione). Il sistema linfatico è deputato al drenaggio dei fluidi intestinali periferici, cioè a rimettere in circolo i fluidi interstiziali e al trasporto di lipidi dall'intestino. Il sistema linfatico è tributario del sistema cardiovascolare, quindi i vasi linfatici alla fine sfociano a livello dei vasi del sistema cardiovascolare.

→ Sistema cardiovascolare: trasporto di ossigeno, anidride carbonica, nutrienti, cataboliti, ormoni e cellule.

→ Sistema linfatico: trasporto di lipidi dall'intestino e drenaggio dei fluidi interstiziali.

L'evoluzione dell'apparato circolatorio è conseguente all'evoluzione degli altri apparati e delle altre strutture corporee, in particolar modo dell'apparato digerente, che è deputato all'assorbimento dei nutrienti che poi vanno portati in circolo e dell'apparato respiratorio, che invece è deputato dell'assorbimento dell'ossigeno che poi viene mandato in circolo e all'eliminazione dell'anidride carbonica.

Parlando di evoluzione non si deve pensare alla trasformazione di specie meno adattate, di specie che hanno un apparato più semplice e conseguentemente meno adeguato verso forme, invece, più "perfette". Si perde questa visione, ogni specie è adattata al meglio per l'ambiente che colonizza e per gli stili di vita che ha e quindi anche relativamente all'apparato circolatorio, gli apparati circolatori più semplici sono il meglio per le funzionalità dell'animale che li ha e quelli più complessi sono il meglio per l'animale che li ha fatti sviluppare. Di evoluzione si può parlare in modo progressivo soltanto dal punto di vista temporale: strutture che si sono evolute prima e strutture che si sono evolute per una trasformazione successiva, ma ogni struttura è sempre la migliore, è la più evoluta per l'animale che l'ha strutturata.

Sistema cardiovascolare →

È un sistema costituito da vasi sanguigni, suddivisi in arterie e vene, che confluiscono a livello del cuore e all'interno del sistema cardiovascolare la matrice che circola è il sangue.

Il CUORE è un organo contrattile, è una pompa, che permette la costituzione del flusso sanguigno, che fa partire un flusso intermittente.

Il flusso sanguigno è un flusso che viene prodotto da una pompa che ha due tipi di movimento: la sistole, cioè la contrazione che dà la spinta al cuore e la diastole, che è il rilassamento che aspira il sangue che deve essere pompato. Il sistema di vasi che partono da questa pompa e che arrivano a questa pompa prende il nome di arterie e vene.

N.B: il concetto che le arterie sono i vasi che portano il sangue ossigenato e che le vene sono i vasi che portano il sangue deossigenato non è sempre vero.

Per definizione:

ARTERIE: vasi sanguigni che portano il sangue dal cuore alla rete capillare

VELE: vasi sanguigni che portano il sangue dalla rete capillare al cuore

Il SANGUE è un tessuto liquido costituito da: plasma, la parte liquida e da elementi figurati, le cellule circolanti. In particolare modo le cellule circolanti che costituiscono il sangue sono: eritrociti (globuli rossi che trasportano l'ossigeno), leucociti (cellule per la difesa) e trombociti (che nei Mammiferi vanno a originare i frammenti, che sono le piastrine e che servono per la coagulazione).

N.B: solo gli eritrociti dei mammiferi sono anucleati; gli altri Vertebrati hanno globuli rossi con nucleo.

Formazione del sistema cardiovascolare nell'embrione di Vertebrato:

- Precocemente si vanno a formare delle isole sanguigne piene. A livello del mesoderma, del tessuto connettivale embrionale si hanno dei cordoni solidi in cui le cellule sono tutte stipate. In seguito alla formazione delle isole sanguigne, che generalmente si realizza in porzioni a livello del sacco vitellino per i Vertebrati che lo hanno e in porzioni ventrali, vicino al tubo digerente per gli Anfibi che non hanno il sacco vitellino, le cellule che si trovano sul confine delle isole sanguigne vanno a costituire un epitelio continuo, l'endotelio, e vanno a costituire tutte le tonache che caratterizzano i vasi sanguigni. I vasi sanguigni sono organi a tonache sovrapposte, in cui si ha l'endotelio rivolto verso la cavità e degli strati di connettivo e di cellule muscolari, più o meno spessi, a seconda delle dimensioni del vaso.

In seguito alla costituzione di un endotelio periferico le cellule centrali delle isole sanguigne iniziano a secernere abbondante liquido, che è il plasma, e quindi si liberano le une nei confronti delle altre e iniziano ad andare a costituire gli elementi figurati del sangue.

Il fenomeno che va a costruire i vasi sanguigni, inizialmente prende il nome di vasculogenesi. La vasculogenesi, quindi la formazione delle isole sanguigne, poi, dà avvio alla costituzione dei vasi cavi, secondo il processo di angiogenesi e alla costituzione degli elementi figurati del sangue tramite il processo di emopoiesi.

- I primitivi vasi sanguigni, poi, iniziano a costituire dei rami; l'angiogenesi prosegue durante lo sviluppo (può proseguire durante tutta la vita dell'individuo) e durante il processo angiogenetico si vanno a costituire degli alberi circolatori in cui si forma la rete capillare, cioè una rete di vasi sottili che sono in grado di scambiare elementi disciolti nel plasma con la matrice circostante, quindi con il connettivo circostante. Durante i fenomeni di formazione delle reti vascolari nell'embrione, molto precocemente ventralmente si vanno a formare due vasi molto grossi (per coloro che hanno il sacco vitellino si formano sulla periferia embrionale al confine con il sacco vitellino; sono quindi due vasi extraembrionali) che prendono il nome di tubi endocardici. I tubi endocardici sono vasi grossi ma soprattutto che iniziano ad avere una muscolatura in grado di contrarsi (muscolatura contrattile).
- I due vasi si ingrandiscono, si fondono sulla linea mediana e vanno a costituire un unico tubo endocardico impari sempre con caratteristiche contrattili. Questo è il cuore primitivo dell'embrione, il cuore che probabilmente avevano i nostri antenati.
- La formazione di un tubo endocardico impari con capacità contrattili porta poi a un ripiegamento del tubo stesso che si allunga e si ripiega su stesso andando a costituire una struttura ad S. Questo è il cuore più semplice che si trova in tutti gli embrioni e che si ritrova anche negli Ittiopsidi.

Il flusso sanguigno nel tubo endocardico va dalla porzione caudale alla porzione cefalica e le camere cardiache che si vanno a costituire vengono denominate, dalla porzione caudale, seno venoso, atrio, ventricolo e bulbo arterioso.

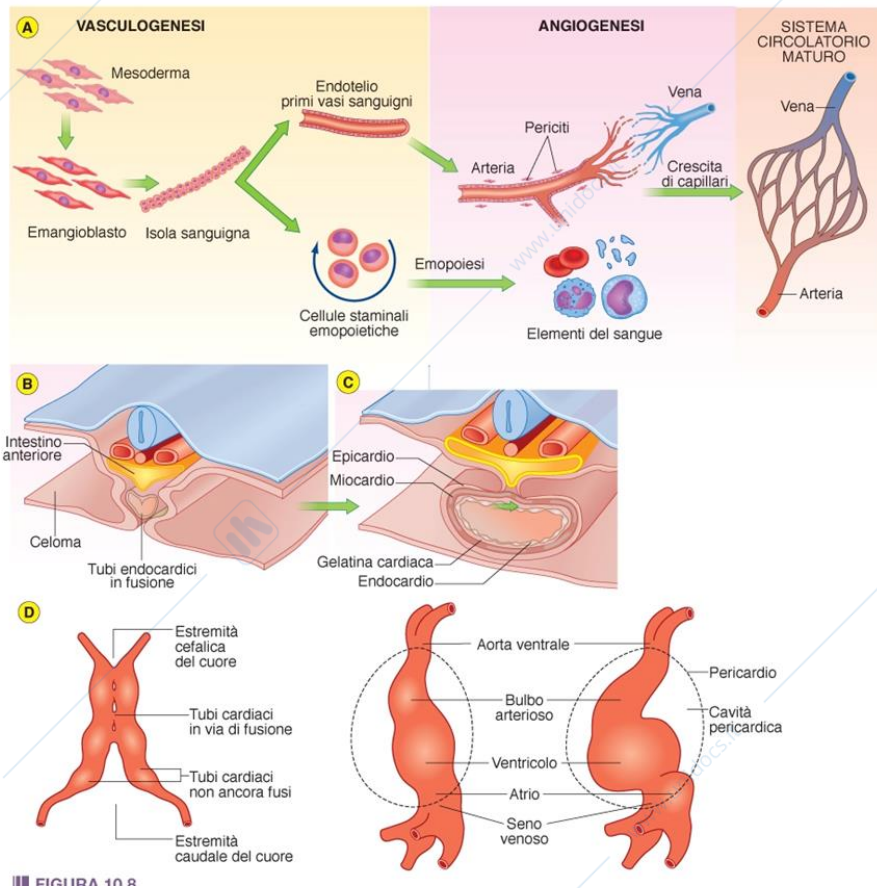
Il flusso del sangue va dal seno venoso al bulbo arterioso.

Durante la formazione del cuore ad S si ha un ripiegamento considerevole che porta l'atrio a livello dorsale e spinge il ventricolo a livello ventrale.

SCHEMA:

Formazione del sistema cardiovascolare nell'embrione:

- Formazione isole sanguigne per la formazione dei vasi (angiogenesi) e del sangue (emopoiesi)
- Formazione di sue vasi paralleli ventrali (tubi endocardici) con proprietà contrattili
- Fusione dei tubi endocardici a dare un unico tubo cardiaco nel quale si stabilizza un flusso di sangue che viene spinto dalla parte caudale a quella cefalica
- Ripiegamento dorso-ventrale a S ed identificazione di camere cardiache dalla parte caudale alla parte cefalica: seno venoso-atrion-ventricolo-bulbo arterioso



La funzione emopoietica non si esaurisce a livello embrionale, a livello delle isole sanguigne, perché il sangue è un tessuto classificabile secondo il Bizzozero come tessuto labile, quindi come tessuto ad alto tasso di rinnovamento. Gli elementi figurati hanno pertanto una vita limitata e devono essere da una parte rinnovati e dall'altra le cellule invecchiate devono essere eliminate.

Ci sono due sistemi in contrapposizione, il *sistema emopoietico* per la produzione degli elementi figurati e il *sistema emocateretico* per lo smaltimento delle cellule invecchiate.

Sistema emopoietico →

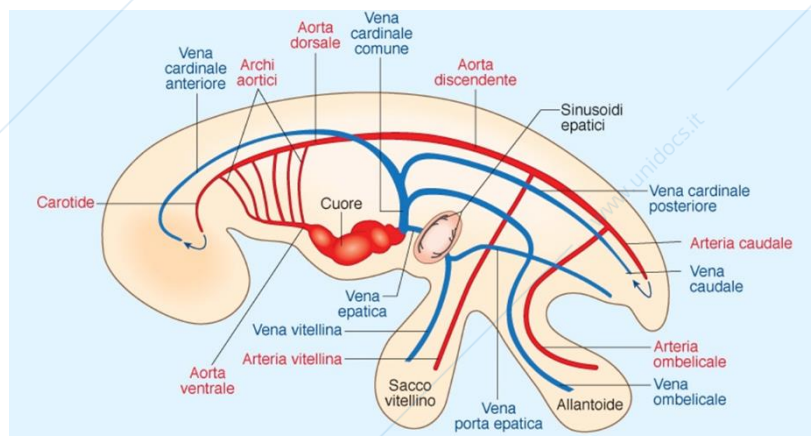
La prima sede del sistema emopoietico sono le *Isole sanguigne* a livello del sacco vitellino per gli embrioni che hanno il sacco vitellino e a livello della porzione ventrale per gli Anfibi.

In tutti i Vertebrati embrioni, il sistema emopoietico si sposta poi a livello del *fegato* e in una seconda fase a livello del *rene*. Gli organi emopoietici definitivi sono il fegato per gli Anamni, associato anche al rene negli

Ittiopsidi, il *midollo osseo* per gli Amnioti e per tutti i Vertebrati, ad eccezione dei Mammiferi, un ruolo emopoietico è svolto anche dalla *milza*, che è invece per tutti i vertebrati l'organo emocateretico.

Formazione della prima rete cardiovascolare nell'embrione: in seguito alla formazione delle isole sanguigne, dei vasi e del cuore, un sistema circolatorio embrionale è un sistema che accomuna tutti i Vertebrati allo stadio filotipico. C'è un cuore che è posto in posizione ventrale ed è un cuore ripiegato ad S; il flusso sanguigno nel cuore va dalla porzione caudale alla porzione cefalica. Alla parte caudale confluiscono le vene dei vari distretti del corpo (dal distretto cefalico, dal distretto caudale e confluiscono anche le strutture interconnesse agli annessi embrionali, le strutture venose degli annessi embrionali), poi c'è il cuore con le varie camere cardiache e dalla porzione cefalica del cuore fuoriesce la prima arteria, che prende il nome di aorta dorsale, che porta il sangue dal cuore verso la periferia e si spinge in posizione cefalica; in realtà trova la porzione faringea. A livello della porzione faringea ci sono gli archi branchiali, che sono formati nell'embrione allo stadio filotipico e a livello degli archi branchiali ci sono vari tipi di elementi, compreso un vaso sanguigno passante per ciascuno arco branchiale. Dall'aorta ventrale che è un organo impari centrale si dipartono archi branchiali sulla destra e sulla sinistra. (tanti archi branchiali quanti vasi). Negli Agnati si hanno dai 7 ai 15 archi, quindi si hanno dai 7 ai 15 vasi; negli Gnatostomi, invece, si abbozzano solo 6 archi branchiali e quindi si formano solo 6 vasi passanti.

I vasi passanti attraverso gli archi branchiali prendono il nome di archi aortici. Lo scopo dell'irrorazione degli archi branchiali è di creare un sistema funzionale alla respirazione branchiale. Tuttavia, anche gli embrioni che non strutturano branchie strutturano gli archi aortici. Gli archi aortici, poi, si riuniscono in due vasi dorsali paralleli: uno che recupera il sangue che arriva dagli archi aortici di destra e uno che recupera il sangue dagli archi aortici di sinistra. Queste sono le aorte dorsali, che procedono cefalicamente per portare il sangue alla testa attraverso un vaso, la carotide; mentre caudalmente le due aorte dorsali si uniscono in un'unica aorta discendente impari. Dall'aorta discendente si originano rami vascolari che vanno a tutti i distretti del corpo e per i Vertebrati che hanno gli annessi embrionali anche agli annessi embrionali.



Cuore: organo cavo contrattile che deriva dalla trasformazione del tubo endocardico e che da organo propulsore ha il compito di formare una pompa che spinga il sangue dalle porzioni più caudali alle porzioni cefaliche, attraverso un sistema contrattile in cui si alternano sistole e diastole.

Dal punto di vista istologico il cuore è un organo, come tutti i vasi, cavo in cui si ha verso la cavità un epitelio che prende il nome di endotelio, poi si ha del tessuto connettivale che va a costituire l'endocardio, la muscolatura cardiaca che è una muscolare striata in grado di produrre una contrazione vigorosa e lunga per sostenere la sistole e gli strati muscolari vanno a costituire il miocardio. Nella porzione esterna del cuore, essendo un vaso non a mutuo contatto con gli altri tessuti, ma è alloggiato all'interno di una cavità, la cavità

pericardica si ha un epitelio che va a costituire il pericardio viscerale. Il pericardio parietale, invece, è quello che delimita la cavità del cuore.

Cavità cardiaca unica grande cavità del corpo dell'individuo che poi viene suddivisa a costituire al minimo due cavità separate, quella che alloggia il cuore, la cavità cardiaca e quella che alloggia tutti gli altri visceri, la cavità generale del corpo. La cavità generale è poi suddivisa in due cavità diverse nei Loricati e nei Mammiferi quando si ha la costituzione di un diaframma che separa la cavità toracica dalla cavità addominale. Mentre per gli altri Vertebrati si ha sempre una cavità cardiaca, se sono Polmonati come Anfibi, Rettili non Loricati, Uccelli e una cavità pleuroperitoneale.

Il cuore è un organo contrattile in grado di creare delle sistole vigorose, grazie alla contrazione del miocardio. Questa è l'organizzazione strutturale generale del cuore (ci sono camere cardiache che hanno uno strato di muscolatura più spesso, come il ventricolo e camere che hanno una prevalenza di tessuto connettivale come il bulbo arterioso).

Sezione istologica di cuore di Pesce: ripiegatura ad S della struttura del cuore, che porta l'atrio ad essere dorsale e apparentemente più anteriore rispetto al ventricolo. Dalla porzione caudale: seno venoso-atrio-ventricolo-bulbo arterioso. Al momento della ripiegatura ad S del cuore si vanno a costituire anche delle valvole che separano le varie concamerazioni. Ci sono strutture, come il seno venoso, che hanno parete più sottile e strutture, come ventricolo, che hanno una parete più spessa.

Circolazione semplice nell'embrione e negli Ittiopsidi:

La circolazione degli Ittiopsidi è realizzata secondo uno schema come quello descritto negli embrioni. Negli Ittiopsidi c'è il cuore con le camere disposte linearmente anche se il cuore è ripiegato ad S, c'è l'arrivo al seno venoso di tutti i vasi, di tutte le vene che portano il sangue da tutte le regioni del corpo (dalla regione caudale, dalla regione cefalica e anche dal fegato dopo che ha svolto la funzione di filtro). Il sangue viene, poi, spinto cefalicamente, percorre l'aorta ventrale e si distribuisce negli archi branchiali; negli archi branchiali si distribuisce attraverso archi aortici che si sono modificati perché sono andati incontro a capillarizzazione (hanno dato origine a quei capillari che irrorano le lamelle secondarie). A livello delle branchie il sangue viene ossigenato (il sangue che è arrivato al cuore ricco di nutrienti e filtrato dal fegato) e una volta ossigenato ripercorre il tratto dei vasi branchiali che portano il sangue alle aorte dorsali. Le aorte dorsali procedono a livello cefalico a costituire la carotide e si riuniscono, invece, medialmente per dare origine all'unica aorta discendente impari. L'aorta discendente produce dei rami che vanno a capillarizzare e a irrorare tutti gli organi e queste sono le arterie che vanno a irrorare tutte le varie strutture.

Un sistema circolatorio, come quello degli Ittiopsidi, prevede gli organi chiave per la funzionalità del sistema circolatorio in serie: intestino per assorbimento dei vari nutrienti-filtrazione del fegato-arrivo del sangue carico di nutrienti a livello del cuore- cuore spinge cefalicamente il sangue che percorre l'aorta ventrale e percorrendo gli archi aortici va incontro a ossigenazione a livello delle lamelle branchiali e arriva come sangue ossigenato e carico di nutrienti alle aorte dorsali e viene spinto poi a livello cefalico dalla carotide e verso la parte generale del corpo attraverso l'aorta discendente.

L'organizzazione in serie degli organi chiave per la funzionalità del sistema cardiovascolare porta alla cosiddetta circolazione semplice del sangue (partendo dall'intestino assorbimento dei nutrienti, vena porta epatica che confluisce a livello del fegato, filtro, fuoriuscita dal fegato della vena epatica, che confluisce insieme ad altre vene a livello del cuore, in particolar modo a livello del seno venoso, seno venoso, atrio, ventricolo, bulbo arterioso, irrorazione branchiale, distribuzione attraverso le arterie in tutte le regioni cefaliche e caudali del corpo).

La circolazione semplice è supportata dagli organi chiave disposti in serie. Il cuore raccoglie il sistema venoso e da esso parte il sistema arterioso, che fa come primo passaggio il passaggio branchiale per l'ossigenazione.

Il cuore degli Ittiopsidi è un cuore molto semplice in cui le camere cardiache sono disposte secondo un'organizzazione ad S, che ripiega una struttura lineare. Dalla parte caudale c'è il seno venoso, l'atrio, il ventricolo, che è la porzione che sviluppa la più possente muscolatura e poi il bulbo arterioso. Per quanto riguarda la parete di queste camere, la parte muscolare più consistente si trova a livello del ventricolo; mentre la porzione in uscita del cuore, il cosiddetto bulbo arterioso, ha una struttura in cui è preponderante il connettivo, in particolar modo la porzione elastica del connettivo. La funzione del bulbo arterioso è di trasformare un getto intermittente dato da sistole e diastole in un flusso continuo. La parte elastica del bulbo arterioso si dilata al momento della sistole e invece permette l'adeguamento del calibro del bulbo arterioso durante la diastole. In questo modo si ha il mantenimento di una pressione costante in uscita e la trasformazione di un flusso discontinuo in un flusso continuo. La struttura del bulbo arterioso è molto simile a quella delle grosse arterie, tra cui anche l'aorta ventrale. Le grosse arterie hanno una struttura elastica predominante rispetto alle altre porzioni delle tonache.

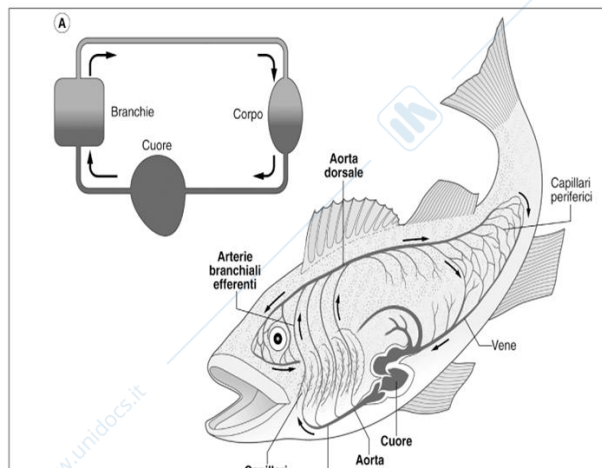
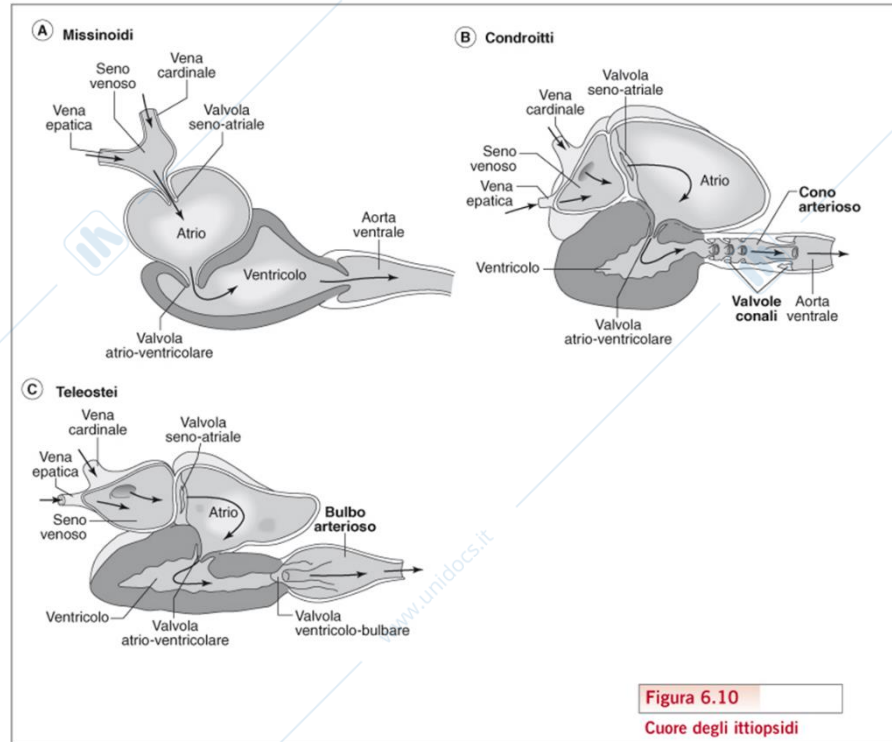
Negli Agnati il bulbo arterioso può apparire come assente perché c'è una struttura emergente che ha tutte le caratteristiche dell'aorta ventrale (un bulbo arterioso che si confonde con l'aorta ventrale). Negli Osteitti e in particolar modo negli Actinopterygii e quindi nei Teleostei, c'è un bulbo arterioso consistente che è in grado di svolgere la funzione elastica. Nei Condroitti, la struttura del bulbo si complica perché vengono costituite delle valvole a livello del bulbo arterioso, che prende il nome, a questo punto, di cono arterioso. Non c'è una struttura elastica semplice, quindi un'arteria con ispessimento del connettivo elastico, ma una struttura più rigida meno dilatabile provvista di valvole, che prendono il nome di valvole conali. Queste valvole riescono a mantenere la pressione sanguigna, impedendo il ritorno del sangue verso il ventricolo. Tra tutte le camere ci sono valvole che regolano il passaggio unidirezionale del sangue ed evitano il ritorno quando la camera va in diastole. Nel cono arterioso non c'è un'unica valvola, ma ci sono valvole in serie che consentono a una struttura piuttosto rigida di far fronte alla funzione di mantenere una pressione costante, evitando anche il ritorno sanguigno verso il ventricolo.

L'Organizzazione degli archi aortici negli embrioni, quindi dei vasi che passano negli archi branchiali segue l'organizzazione delle branchie sugli archi branchiali. Negli agnati ci sono dai 7 ai 15 archi branchiali tutti provvisti di branchie e quindi si hanno dai 7 ai 15 archi branchiali, a seconda delle specie, che vanno tutti a capillarizzare, che vanno tutti al servizio delle branchie.

Negli Gnatostomi, invece, la struttura branchiale cambia e il primo arco branchiale che si forma nell'embrione non porta branchie perché va a formare la bocca articolata e quindi il primo arco aortico regredisce in tutti gli Gnatostomi. Nell'embrione si strutturano sei archi branchiali e sei archi aortici, ma il primo aortico in tutti gli Gnatostomi regredisce perché non si formano mai branchie. Il secondo arco branchiale, a seconda degli Ittiopsidi, può portare o meno branchie, ad esempio nei Condroitti c'è la formazione dell'emibranchia; quindi conseguentemente neanche l'arco aortico va a regredire, ma va a irrorare le branchie andando a capillarizzare.

N.B: archi aortici-> archi che passano negli archi branchiali e che dovrebbero essere strutturati al servizio della capillarizzazione delle lamelle branchiali. La loro funzione cambia con l'evoluzione del faringe branchiale nei Tetrapodi, ma si parla sempre di archi passanti per andare a capillarizzare al servizio delle branchie. Tutti i tessuti degli archi branchiali sono anche nutriti da una rete vascolare, ma quelli sono rami che arrivano alle strutture degli archi branchiali dalla rete di circolazione normale, costituita da arterie, vene. Quindi quando si parla di archi aortici si parla soltanto dei vasi che in teoria sono funzionali alla sola irrorazione delle branchie.

Il secondo arco aortico viene mantenuto nei Condroitti perché si viene a formare l'emibranchia e anche in alcuni Osteitti. Nei Teleostei il secondo arco branchiale è completamente modificato, va a costituire l'opercolo e pertanto perde completamente la funzione respiratoria. Quindi, nei Teleostei anche il secondo arco aortico viene perso, va incontro a regressione (nell'embrione si abbozza ma poi regredisce). Permangono, invece, gli archi aortici III, IV, V e VI perché questi archi branchiali formano olobranchie.



L'apparato circolatorio è un apparato che si evolve strettamente assieme all'evoluzione dell'apparato digerente da una parte e in particolar modo insieme all'evoluzione dell'apparato respiratorio, perché tra le varie funzioni dell'apparato circolatorio c'è quella di mettere in circolazione i nutrienti assorbiti dall'apparato digerente e di provvedere alla distribuzione di ossigeno e al ricircolo dell'anidride carbonica, che viene poi eliminata a livello delle branchie o dei polmoni.

Nell'embrione il sistema cardiovascolare è piuttosto semplice, precocemente si va a costituire una struttura in grado di compiere sistole e diastole, il cuore, diviso in 4 camere cardiache. All'emergenza del bulbo arterioso c'è la fuoriuscita dell'aorta ventrale; dall'aorta ventrale in maniera simmetrica si dipartono gli archi aortici, che poi si ricongiungono dorsalmente nell'aorta dorsale di destra e di sinistra. Anteriormente l'aorta dorsale prosegue con la carotide, un'arteria che va verso la regione cefalica; mentre caudalmente le due aorte dorsali si congiungono nell'aorta discendente. Dall'aorta discendente si diramano vari rami arteriosi verso i vari organi e per coloro che hanno annessi embrionali anche verso gli annessi embrionali e a livello della periferia, livello di tutte le strutture che costituiscono i tessuti embrionali, arterie sempre più piccole vanno a risolversi in capillari sanguigni. Dal letto capillare si ricostituiscono le vene, che si dirigono verso vene

sempre più grandi. Nell'embrione ci sono grosse vene che raggiungono il seno venoso ricostituendo quindi il circolo. Nell'embrione la circolazione è impostata come circolazione semplice = circolazione che prevede un unico passaggio del sangue dal cuore, dalla parte caudale verso la parte cefalica.

Il cuore già nell'embrione si ripiega ad S in modo tale da avere delle porzioni dorsali, l'atrio e delle porzioni marcatamente ventrali, il ventricolo. La S è così spinta che l'atrio si porta in posizione più anteriore rispetto al ventricolo stesso, pur mantenendo una direzionalità di flusso, dal seno venoso, all'atrio, al ventricolo e al bulbo arterioso. Questa disposizione è funzionale perché portare dorsalmente seno venoso ed atrio facilita la progressione del sangue verso la cavità del ventricolo e del bulbo arterioso; perché per gravità per un animale come un Ittiopside che non sta in posizione eretta ma in posizione distesa con il ventre verso il basso, la gravità facilita la contrazione delle varie camere cardiache.

Negli Ittiopsidi c'è una circolazione semplice molto simile a quella dell'embrione; si ha la capillarizzazione a livello degli archi branchiali dove si vanno a sviluppare le lamelle branchiali respiratorie.

Circolazione semplice con un'evoluzione che riguarda la trasformazione degli archi branchiali.

Negli Agnati si ha la formazione di 7-15 archi branchiali, tutti portatori di branchie; quindi ci sono dai 7 ai 15 archi aortici, tutti capillarizzati.

Nei Condroitti, invece, il primo arco branchiale ormai diventato arco orale non porta branchie perché ormai dedito alla formazione della bocca articolata. Il secondo arco, detto ioideo, è in parte modificato per supportare l'articolazione boccale, ma presenta un'emibranchia.

Nei Teleostei gli archi branchiali in cui si ha la formazione delle lamelle branchiali e quindi la capillarizzazione degli archi aortici sono solo 4 (dal III al VI), mentre sia il primo arco branchiale, quello orale, sia il secondo, quello ioideo sono modificati e quindi non mostrano branchie. Laddove non ci sono lamelle branchiali, gli archi aortici si formano nell'embrione ma poi regrediscono.

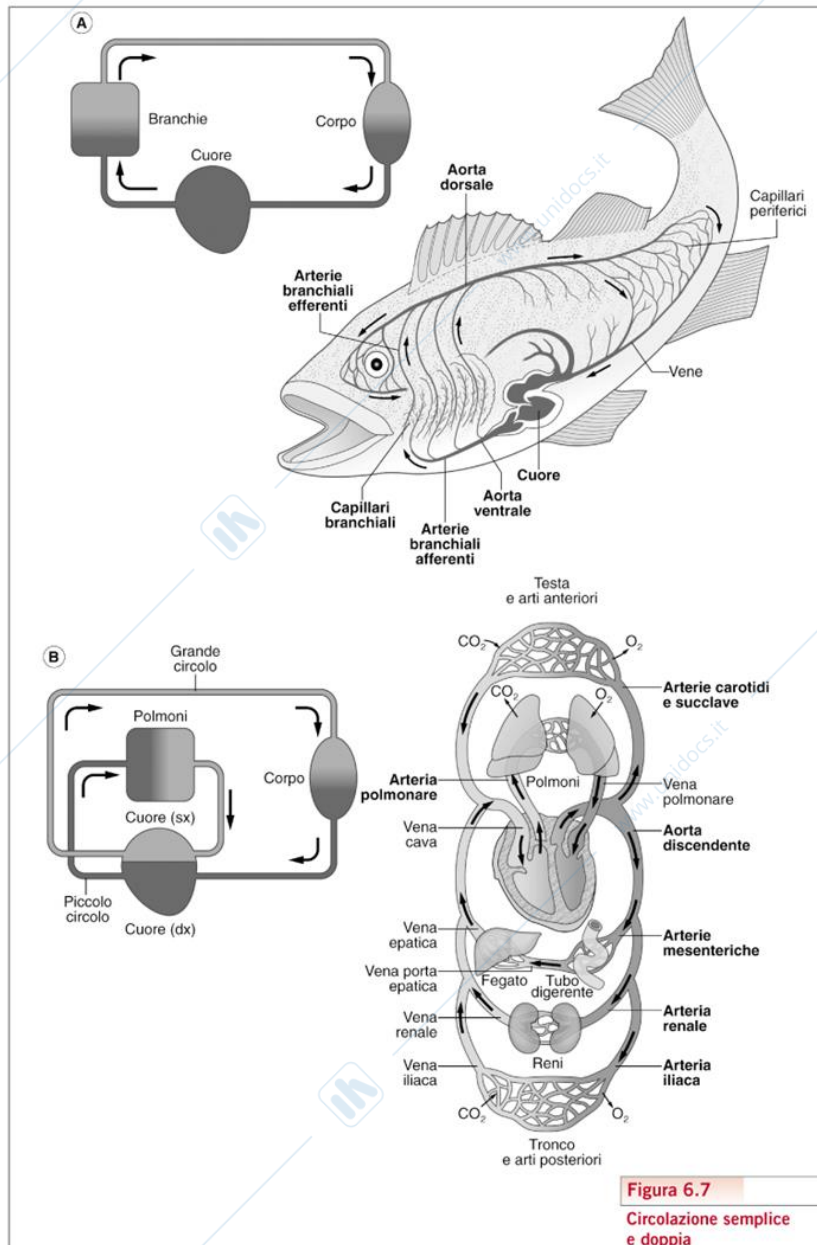
Circolazione in pesci con respirazione polmonare, attualmente i Dipnoi: per i pesci polmonati si assiste all'evoluzione di un organo respiratorio accessorio rispetto alle branchie, il polmone. Il polmone si forma grazie all'evaginazione ventrale di un diverticolo del faringe. Il polmone entra in uso quando il pesce si trova in acque poco ossigenate o in scarsità di acqua, in zone limacciose o dove si è assistito a un disseccamento. Il polmone, quindi, è un organo accessorio che entra in funzione in caso di scarsità di acque ossigenate o di acqua, mentre di norma il pesce polmonato respira attraverso le branchie.

Strutturazione degli archi branchiali nei Dipnoi: l'organizzazione degli archi branchiali dei Dipnoi è più simile a quella dei Condroitti rispetto a quella descritta nei Teleostei. Il primo arco branchiale, l'arco orale è completamente modificato per la formazione della bocca articolata, il secondo arco branchiale è solo parzialmente modificato per supportare l'articolazione, ma presenta un'emibranchia e poi ci sono gli archi branchiali III, IV, V e VI. Nei Dipnoi, le lamelle branchiali si formano solo sul II, sul V e sul VI arco branchiale; pertanto si hanno archi aortici vascolarizzati soltanto a livello del II, V e VI arco aortico. Il III e il IV arco aortico, si formano, permangono, ma non capillarizzano e si dicono pertanto archi aortici passanti.

Circolazione semplice e circolazione doppia: La respirazione polmonare porta a una grande complicazione nell'assetto dell'apparato circolatorio. Si è vista una circolazione semplice, supportata da una contrazione del cuore che produce una spinta del sangue verso prima le branchie e poi la periferia, sostenuta da una pressione che rimane sufficiente, che non diminuisce mai troppo neanche quando si passa attraverso i capillari respiratori branchiali. Con la circolazione che deve supportare il polmone c'è una complicazione: il letto capillare polmonare porta ad un abbassamento della pressione sanguigna e quindi la pressione in uscita dal polmone non risulta più sufficiente per poter raggiungere tutti i distretti periferici; per questo motivo quando il sangue raggiunge il polmone, avendo per conseguenza registrato una diminuzione della pressione sanguigna, deve ritornare al cuore per ricevere un'altra spinta. Si hanno due circoli interconnessi: il grande

circolo, che vede la circolazione dal cuore alla periferia e poi di nuovo al cuore e il piccolo circolo, che porta il sangue dal cuore ai polmoni e dai polmoni al cuore.

Con l'avvento della circolazione polmonare è necessario instaurare un doppio circolo: il grande circolo dal cuore alla periferia e poi di nuovo al cuore e il piccolo circolo dal cuore ai polmoni e poi di nuovo al cuore. Ad ogni passaggio dal cuore il sangue riceve una spinta propulsiva che aumenta la pressione. Dal cuore fuoriescono arterie; per quanto riguarda il grande il circolo si tratta di un'arteria carica di ossigeno che raggiunge la periferia, mentre per quanto riguarda il piccolo circolo l'arteria che fuoriesce dal cuore è



un'arteria in cui scorre un sangue poco ossigenato, che va ai polmoni per ossigenare. Il doppio passaggio dal cuore implica necessariamente l'esigenza di mantenere i due circoli separati, quindi implica l'esigenza di costruire delle settazioni cardiache. Il grande circolo vede l'arrivo nel seno venoso di vene dalla periferia del corpo e vede la fuoriuscita di arterie che portano il sangue alla periferia del corpo, dopo essere passato dal polmone, dopo che il sangue è stato ossigenato, quindi dopo che si è realizzato il piccolo circolo. In senso

generale si possono identificare due regioni del cuore: la regione a destra, che riceve sangue non ossigenato e trasferisce il sangue non ossigenato al polmone e la regione a sinistra, che vede l'arrivo di sangue ossigenato dal polmone e la fuoriuscita di arterie che portano sangue ossigenato alla periferia.

Rispetto al cuore degli altri Ittiopsidi, il cuore dei Dipnoi si complica perché si vanno a strutturare setti cardiaci. In realtà si tratta di setti cardiaci incompleti: un setto interatriale parziale, che divide la parte destra dalla parte sinistra (che divide una camera destra che riceve il sangue dal seno venoso da una camera atriale sinistra che riceve il sangue refluo dal polmone) e un setto interventricolare parziale, che divide una parte destra e una parte sinistra del ventricolo, pur non essendo un setto che separa completamente queste due parti. Per quanto riguarda l'emergenza dell'ultima camera cardiaca, si hanno delle similitudini tra i Dipnoi e i Condroitti; non si ha un bulbo arterioso ma un cono arterioso con le valvole conali. Nei Dipnoi le valvole conali vanno a strutturare un'unica valvola spirale. La valvola spirale consente la direzionalità dei flussi, che arrivano da dx e da sx, in archi aortici differenti.

Per capire la circolazione dei Dipnoi bisogna tener presente sia com'è strutturato il cuore, con i due setti parziali che dividono una camera dx e una camera sx nell'atrio e una camera dx e una sx nel ventricolo, la formazione della valvola spirale a carico delle valvole conali, sia la strutturazione degli archi aortici.

Circolazione quando sono in funzione le branchie: circolazione semplice, quindi un unico passaggio del sangue dal cuore; il sangue arriva a livello del seno venoso, entra a livello della parte dx dell'atrio, invade anche la parte sx e raggiunge il ventricolo, sia nella parte destra che sinistra. Questo è reso possibile perché i setti, sia quello interventricolare sia quello interatriale sono parziali, quindi le camere cardiache si riempiono dell'unico sangue che raggiunge il cuore, il sangue non ossigenato refluo del corpo e raggiungono il cono arterioso. La sistole spinge il sangue nelle porzioni degli archi branchiali che in quel momento sono attive; il sangue non ossigenato quindi prende la via del II, del V e del VI arco aortico. A livello di queste branchie il sangue viene ossigenato e poi confluisce a livello delle aorte dorsali.

Nel caso in cui il pesce non possa respirare attraverso gli archi branchiali capillarizzati, si ha l'inizio del funzionamento del polmone. Il polmone funzionante richiama sangue dal circolo sanguigno e si attiva il piccolo circolo. Il sangue ossigenato arriva dal polmone a livello dell'atrio nella porzione di sinistra e il sangue non ossigenato refluo dal corpo arriva al seno venoso e poi all'atrio di destra. Il sangue che raggiunge il cuore dai polmoni ha avuto una caduta pressoria minore rispetto a quello refluo dal corpo; quindi alla camera atriale di sinistra arriva un flusso sanguigno con una pressione maggiore. Dalla fisica: due flussi di liquidi, con pressione differente, con velocità differente non si mischiano se non minimamente. Quindi si ha un flusso che percorre la parte sinistra del corpo con una pressione più alta, che non si mischia, se non in minima misura, con il flusso che percorre la parte destra del corpo; nonostante i setti siano incompleti (nonostante ci siano dei punti aperti sia a livello dell'atrio che del ventricolo). Questi due flussi raggiungono la valvola spirale in porzioni diverse e la valvola spirale, è una sorta di scala a chiocciola, che divide due rampe: una dalla parte sinistra del cuore e una dalla parte destra del cuore. La rampa che porta il sangue ossigenato dirige il flusso sanguigno negli archi aortici passanti, il III e il IV arco aortico; mentre la rampa che porta il sangue che è transitato nel cuore da destra, porta questo sangue con una pressione minore all'emergenza del VI arco aortico. Il VI arco aortico ha anche una funzione nella respirazione branchiale, ma quando è in funzione il polmone risulta attivo un suo ramo che va a strutturare l'arteria polmonare. L'arteria polmonare si forma come neo-formazione, come un ramo dell'arco aortico più posteriore. Quando il polmone è in funzione, l'arteria polmonare è in funzione perché il polmone richiama il sangue.

Costituzione di un grande circolo, supportato a livello degli archi aortici passanti, III e IV arco aortico, e un piccolo circolo, supportato dal punto di vista arterioso dal ramo del VI arco aortico, l'arteria polmonare.

Sia la strutturazione di setti incompleti, sia la strutturazione di archi aortici non capillarizzati sono un'evoluzione spinta per permettere il passaggio da circolazione semplice branchiale a circolazione doppia quando è in funzione il polmone, a seconda delle condizioni ambientali.

Tetrapodi

Tutti i Tetrapodi adulti sono polmonati; tuttavia soltanto quelli omeotermi, cioè quelli tachimetabolici, Uccelli e Mammiferi, hanno respirazione costante. Per gli altri Tetrapodi, gli Anfibi e i Rettili, la respirazione è facoltativa, alternano momenti in cui il polmone è attivo a lunghi momenti di apnea (momenti in cui il polmone non è funzionante e la respirazione non è funzionante, indipendentemente dal fatto che l'animale vada sott'acqua o meno). Nei momenti di inattività per Anfibi e Rettili sarebbe più dispendioso far funzionare il polmone rispetto ai vantaggi che la respirazione può dare, sia in termini di energia dissipata per la respirazione polmonare ma anche in termini di perdita di acqua, perché ogni volta che il polmone funziona viene persa acqua attraverso l'emissione di vapore acqueo. Anfibi e Rettili hanno quindi la necessità di far funzionare sia il polmone che il piccolo circolo, ma nei momenti di apnea hanno la necessità di shiftare la circolazione nella modalità di circolazione semplice. In Anfibi e Rettili si vanno ad instaurare dei deviatori cardiaci; il deviatore cardiaco nei Dipnoi è la presenza di setti incompleti sia a livello dell'atrio che del ventricolo perché permettono di spostare la circolazione da doppia a semplice a seconda della necessità. La presenza di deviatori cardiaci è un guadagno dal punto di vista evolutivo.

Cuore negli Anfibi: ha una settazione completa a livello dell'atrio, un atrio destro che riceve il sangue refluo dal corpo attraverso il seno venoso completamente separato dall'atrio sinistro, che invece riceve il sangue dal piccolo circolo, quindi dalla vena polmonare. Si ha invece un'unica cavità ventricolare, un unico ventricolo comune. In realtà a livello del ventricolo ci sono delle anfrattuosità, dei ripiegamenti della parete ventricolare che vanno a costituire delle sorte di bacini di contenimento del sangue, quello che arriva da destra nella porzione dx del ventricolo e quello che arriva da sinistra nella porzione sx.

In presenza di respirazione polmonare si ha una settazione completa nell'atrio e nel ventricolo c'è una commistione minima tra sangue ossigenato e sangue non ossigenato. A livello dell'emergenza del cuore c'è una valvola spirale, che caratterizza un cono arterioso che ingloba anche una corta aorta ventrale a dare il tronco arterioso. In questo modo si ha direttamente l'emergenza degli archi aortici partendo dal tronco arterioso. (cono arterioso + corta aorta settata porta direttamente all'emergenza degli archi aortici).

Strutturazione del cuore negli Anfibi: 2 atri completamente separati, il destro che riceve il sangue dal seno venoso e il sinistro che riceve il sangue dalla vena polmonare, che porta sangue ossigenato, c'è un unico ventricolo ma con anfrattuosità, trabecole che mantengono una sorta di bacino sotto l'atrio dx per il sangue ossigenato e sotto l'atrio sx per il sangue non ossigenato.

La funzione intermittente non sincrona dell'atrio dx e dell'atrio sx consente la minore commistione di sangue. Dall'unico ventricolo parte il tronco arterioso, dato dalla fusione del cono arterioso in cui si vede la valvola spirale e da una corta aorta ventrale, anch'essa settata in un'unica valvola spirale che continua. La formazione embriologica della valvola spirale degli Anfibi è diversa rispetto a quella dei Dipnoi, quindi sono funzionalmente simili ma strutturalmente e per derivazione embriologica diverse.

Quando il polmone è in funzione, quindi quando l'animale respira i 2 flussi sanguigni che vengono mantenuti separati prendono le due rampe diverse dalla valvola spirale; il sangue ossigenato, che corre nella porzione sinistra del cuore, prende la via degli archi aortici anteriori; invece il sangue non ossigenato che scorre nella porzione destra del cuore, prende la via del VI arco aortico. Per quanto riguarda gli archi aortici anteriori ci sono due possibilità modalità: presenza di III, IV e V archi aortici tutti passanti negli Urodela; mentre negli Anuri scomparsa del V arco aortico e la permanenza dei soli archi aortici III e IV. Negli Anfibi si assiste anche al riassorbimento del tratto di aorta dorsale che congiunge l'arco aortico III con l'arco aortico IV. Non avendo più questo collegamento dorsale, il III arco aortico si connette direttamente alle carotidi e infatti prende il

nome di arco aortico carotideo, mentre il IV arco aortico si unisce all'aorta dorsale e poi all'aorta discendente, andando ad assumere la funzione di arco aortico sistemico.

III arco aortico-> arco aortico carotideo

IV arco aortico -> arco aortico sistemico

Negli Urodeli anche il V arco aortico ha un ruolo di arco sistemico.

Il VI arco aortico ha valenza nel supportare la respirazione polmonare, va a costituire l'arteria polmonare; ma dal momento che negli Anfibi ha anche una funzione la pelle nella respirazione, soprattutto per l'eliminazione dell'anidride carbonica; dal VI arco aortico ci sono anche dei rami che raggiungono la pelle a scopo respiratorio e si parla di arteria pulmo-cutanea.

Il deviatore cardiaco degli Anfibi è rappresentato dall'unico ventricolo, che è in grado di supportare una circolazione doppia grazie alle trabecole, grazie al fatto che i flussi hanno pressioni diverse e grazie al fatto che gli atri hanno delle sistole sfasate tra di loro oppure è in grado di supportare la circolazione semplice, accogliendo il sangue che proviene dalla parte destra dell'atrio.

Anche i Rettili hanno bisogno di strutturare dei deviatori cardiaci, che sono diversi nei Cheloni e negli Squamati rispetto ai Loricati.

I Cheloni e gli Squamati hanno una strutturazione piuttosto complessa, in cui si hanno 2 atri divisi da un setto interatriale completo e un unico ventricolo, suddiviso in 3 cavità, dette anche cavi o cava, suddivise da 2 setti perpendicolari tra di loro incompleti.

Un unico ventricolo diviso in una parte ventrale rispetto a una parte dorsale. La parte ventrale va a costituire il cavo polmonare, è un cavo isolato dagli atri, ma a livello del cavo polmonare parte l'emergenza dell'arteria polmonare. Dorsalmente, invece, c'è la parte del ventricolo che riceve il sangue dagli atri; una parte sinistra che prende il nome di cavo arterioso e che prende il sangue dall'atrio sx e una parte destra che prende il nome di cavo venoso e che prende il sangue dall'atrio dx. Il cavo venoso riceve il sangue refluo dal corpo, non ossigenato, mentre il cavo arterioso riceve il sangue qualora funzioni il polmone dall'atrio sinistro e quindi dalla vena polmonare.

Strutturazione dei setti che vanno a identificare i tre spazi della cavità del ventricolo: entrambi i setti, quello che divide la parte ventrale dalla parte dorsale, quindi il cavo polmonare dai cavi dorsali e il setto che divide il cavo di destra dorsale dal cavo di sinistra dorsale, sono setti incompleti. Il cavo arterioso è diviso completamente dal cavo polmonare, quindi non è possibile al sangue ossigenato raggiungere il cavo polmonare, mentre è diviso parzialmente dal cavo venoso, quindi il sangue ossigenato può passare alla parte dx del ventricolo dorsale. Il cavo venoso e il cavo polmonare sono interconnessi tra loro perché il setto di questa porzione è un setto incompleto.

Vie d'uscita dalle camere cardiache: ci sono 2 possibilità, in collegamento con il cavo venoso c'è l'emergenza dei cavi aortici sistemici, mentre dal cavo polmonare si ha l'emergenza della porzione tronco-arterioso che porta alle arterie polmonari, che sono i rami del VI arco aortico. Non ci sono emergenze in collegamento diretto con il cavo arterioso.

Quando l'animale respira il sangue che arriva dalla vena polmonare all'atrio sinistro giunge al cavo arterioso, non ci sono vie d'uscita dal cavo arterioso, per cui dal momento in cui si apre la valvola che divide il cavo arterioso dal cavo venoso, il sangue passa direttamente da cavo arterioso a cavo venoso, e dal cavo venoso prende le emergenze delle aorte sistemiche; quindi del IV arco aortico e tronco arterioso. Il sangue refluo dal corpo invece arriva al senso venoso, all'atrio dx, passa al cavo venoso ma viene subito richiamato dal cavo polmonare perché essendo il cuore e il polmone in funzione, l'arteria polmonare richiama il sangue verso il

polmone stesso. Nel momento in cui, invece, si ha apnea il polmone non funziona, l'arteria polmonare rimane coartata, quindi non richiama sangue, non arriva sangue all'atrio sx e l'unico sangue che arriva al cuore è quello refluo dal corpo che raggiunge l'atrio dx, il cavo venoso e subito prende la via degli archi aortici sistemici.

La funzionalità o meno del polmone rende funzionale la parte del piccolo circolo di collegamento del cuore al polmone e viceversa.

Si ha come deviatore cardiaco la presenza di un ventricolo tricamerato, in cui ci sono tre cava che sono in collegamento tra di loro e che spingono il passaggio del sangue da una camera all'altra a seconda del fatto che il polmone sia funzionante o meno.

Per i Loricati si ha una totale settazione del ventricolo in due cavità: ventricolo dx, che riceve sangue refluo dal corpo attraverso seno venoso e atrio destro e ventricolo sx, che riceve sangue ossigenato dall'atrio sinistro.

Le aorte dorsali si trovano una in emergenza dal ventricolo destro e l'altra dal ventricolo sinistro, ma si incrociano. L'arco aortico sistemico, che deriva dal IV arco branchiale che parte da sinistra piega poi verso destra e viceversa l'arco aortico che parte dal ventricolo di destra piega poi a sinistra. Nel punto di incrocio si forma un foro, un forame, detto forame di Panizza, che è il deviatore cardiaco che entra in funzione quando l'animale è in apnea e quando l'animale respira con i polmoni, funzionando in modo diverso. Quando l'animale respira con i polmoni la pressione sanguigna che arriva a livello dell'atrio sx è più alta rispetto a quella che arriva all'atrio dx. La pressione che c'è nel ventricolo sx è più alta di quella che c'è nel ventricolo dx, per cui il sangue che parte dal ventricolo di sinistra con pressione ulteriormente potenziata va a invadere sia l'arco aortico che parte dal ventricolo di sinistra e poi piega a destra, sia attraverso il forame di Panizza l'arco aortico che parte dal ventricolo di destra. Il sangue non ossigenato si trova una via d'uscita alternativa dal ventricolo di destra rappresentata dall'emergenza dell'arteria polmonare. Viceversa, quando non c'è circolazione nel piccolo circolo si ha che il sangue refluo dal corpo arriva nella porzione di destra, ventricolo e atrio destro, l'arteria polmonare non è funzionante perché coartata e quindi il sangue prende la via degli archi aortici passando sempre per il forame di Panizza.

La circolazione è resa possibile nei rettili, come negli Anfibi, dalla presenza di un tronco arterioso corto e dall'emergenza diretta dei vari vasi partendo dalle camere cardiache.

L'evoluzione negli omeotermi porta all'impossibilità di stare a lungo in apnea, quindi porta alla necessità di un polmone sempre funzionante. L'evoluzione ha portato alla settazione completa nel cuore degli Uccelli e dei Mammiferi: 2 atri e 2 ventricoli completamente separati e assenza di deviatori cardiaci, almeno negli adulti. Permane solo l'arco aortico sistemico che fuoriesce dal ventricolo di sinistra; mentre dal ventricolo di destra prende l'uscita del cuore verso i polmoni e quindi si ha l'uscita dell'arteria polmonare. La caratteristica degli Uccelli è che l'arco aortico sistemico parte da sinistra e piega a destra, come negli altri Rettili (Loricati e quelli attuali), mentre nei Mammiferi l'arco aortico che parte da sinistra piega a sinistra, come negli Anfibi. Ulteriore prova della similitudine evolutiva tra Rettili attuali e Uccelli, mentre i Mammiferi si originano presumibilmente da Rettili più antichi.

La settazione del cuore completa nei Mammiferi e negli Uccelli può essere considerata una convergenza evolutiva, soprattutto se si guarda com'è strutturato il cuore negli embrioni. Nell'embrione si ha una settazione diversa, si ha un deviatore cardiaco: negli Uccelli, prima della schiusa, il deviatore cardiaco è rappresentato da un setto interventricolare incompleto, mentre nei Mammiferi c'è un forame a livello della settazione dell'atrio, quindi c'è una sorte di settazione incompleta a livello dell'atrio.

Evoluzione, che è molto simile nei Rettili attuali e negli Uccelli, con un arco aortico che parte da sinistra e piega verso destra; mentre nei Mammiferi l'arco aortico sistemico parte da sinistra e piega verso sinistra.

Per quanto riguarda l'evoluzione degli aortici si ha un sistema estremamente plastico che va ad evolversi in base alle funzioni degli archi branchiali nei Pesci, ma in base anche alle funzioni respiratorie nei Tetrapodi. Gli archi branchiali non hanno più una valenza respiratoria, ma permangono archi aortici che vanno al servizio della circolazione generale e della circolazione polmonare.

Circolazione doppia e formazione di setti cardiaci:

Per quanto riguarda la circolazione doppia si sono formati dei setti cardiaci più o meno completi nei vari animali e ciascun Vertebrato raggiunge il grado di settazione migliore per svolgere le funzioni che deve svolgere; cioè sostenere una respirazione costante oppure alternare periodi di apnea con periodi di respirazione.

Da dove derivano i setti cardiaci, come vanno a strutturarsi i setti che dividono le varie rampe del tronco arterioso?

Le cellule che costituiscono buona parte dei setti cardiaci e anche il setto che va a strutturare le varie rampe del tronco arterioso derivano da cellule delle creste neurali (proprietà unica dei Vertebrati). C'è una regione delle creste neurali, quella che si dirige verso gli archi branchiali posteriori, III e IV e VI, in cui le creste neurali invadono il cuore in formazione e vanno a strutturare setti cardiaci, ma anche il setto che identifica le varie rampe nel tronco arterioso.

Le cellule delle creste neurali vanno a costituire anche una matrice importante per l'innervazione del cuore e altri elementi di derivazione dagli archi branchiali, che nei Tetrapodi, non hanno più un ruolo nella formazione di branchie, ma comunque di abbozzano e contribuiscono allo sviluppo finale.

Dunque, le cellule della cresta neurale cardiaca vanno ad infiltrare gli archi branchiali 3,4 e 6 dove modificano gli archi aortici e si spingono a livello cardiaco, dove contribuiscono alla settazione del cuore e anche a dare:

- Innervazione del SNA cardiaco
- Componenti delle carotidi, degli archi aortici sistemici, delle arterie polmonari
- Componenti del tronco arterioso
- Il septum trunci
- Stroma di elementi derivati dalle regioni faringee (tiroide, paratiroidi, timo)
- Elementi endocrini (paratiroidi)

Sistema linfatico → è un sistema che ha organi propulsori propri, i cosiddetti cuori linfatici, solo in alcuni Vertebrati: Teleostei, Anfibi, Rettili; mentre è tributario del sistema cardiovascolare e giovando anche del sistema di propulsione dato dal cuore è in tutti gli altri vertebrati. Il sistema linfatico ha più valenze: la possibilità di rimettere in circolo i fluidi interstiziali che si accumulano in periferia a causa del letto capillare, la possibilità di rimettere in circolo i grassi assorbiti a livello intestinale e la possibilità di rimettere in circolo qualche elemento figurato particolare; in particolar modo i linfociti, nei Mammiferi più abbondanti che in altri animali.

Sistema emo-linfopoietico → esistono due organi linfopoietici:

- **Organi linfopoietici primari (differenziamento)** → deputati alla produzione dei linfociti e quindi al loro differenziamento
 - Timo
 - Borsa di Fabrizio (Uccelli)
 - Organi borsa-equivalenti (vari organi, Mammiferi midollo osseo)
- **Organi linfopoietici secondari (maturazione per risposta specifica)** → maturazione dei linfociti, che vengono capacitati per rispondere in modo specifico a un determinato antigene, per dare origine a una risposta specifica

Milza
Linfonodi (Mammiferi)

Ci sono due tipi di linfociti: i linfociti T, che vengono prodotti e quindi differenziati a livello del timo in tutti i Vertebrati e i linfociti B, che nei Mammiferi l'organo che li produce è il midollo osseo, hanno sedi diverse di produzione, vari organi; ad esempio negli Uccelli c'è la borsa di Fabrizio. In anatomia comparata, dunque, si dice che i linfociti B vengono prodotti e differenziati a livello della borsa di Fabrizio negli Uccelli e a livello di altri organi borsa equivalenti negli altri vertebrati. Laddove vanno a maturare questi linfociti prodotti si parla di organi linfopoietici secondari. Per tutti i Vertebrati l'organo linfopoietico è la milza, per i mammiferi si hanno anche organi aggiuntivi, i linfonodi.

Timo → organo linfopoietico primario per il differenziamento dei linfociti T

Borsa di Fabrizio, modello e organi borsa equivalenti → organi linfopoietici primari per il differenziamento dei linfociti B

Milza → organo con ruolo emopoietico ed emocateretico ha anche un ruolo come organo linfopoietico secondario.

APPARATO ESCRETORE:

Apparato strettamente connesso dal punto di vista morfo-funzionale all'apparato circolatorio.

È l'apparato deputato all'escrezione, cioè all'eliminazione all'esterno del corpo dell'animale di scorie metaboliche e xenobiotici e di acqua corporea in eccesso.

N.B: escrezione ↔ filtrazione dei liquidi corporei per: eliminazione scorie metaboliche e xenobiotici, eliminazione acqua corporea in eccesso.

Nonostante molti organi siano coinvolti nell'escrezione: pelle, apparato respiratorio, fegato; per apparato escretore si intende quello costituito da: reni, vescica, uretra e ureteri (via urinarie).

Scorie metaboliche: l'anidride carbonica prodotta dal metabolismo mitocondriale viene eliminata attraverso l'apparato respiratorio; altri tipi di scorie metaboliche, come quelle azotate, prodotte dal metabolismo proteico vengono eliminate in vari modi in particolar modo a carico dell'apparato escretore.

Metabolismo carboidrati e grassi: anidride carbonica

Metabolismo proteine: scorie azotate → si hanno vari tipi di molecole che vengono prodotte come molecola terminale del catabolismo proteico: ammoniaca, acido urico e urea. Sono sostanze tossiche per l'organismo, quindi devono essere eliminate. La loro tossicità è maggiore, maggiore è la solubilità. La sostanza più solubile e più tossica è l'ammoniaca, molecola semplice che può diffondere liberamente dai tessuti verso l'ambiente acquatico esterno. L'ammoniaca viene scelta come prodotto terminale del catabolismo proteico dai pesci in generale, ad eccezione ad esempio dei Condroitti. Producono ammoniaca anche le larve acquatiche degli Anfibi.

L'urea è una molecola intermedia sia dal punto di vista della solubilità che della tossicità, non è soltanto un catabolita abbastanza tossico, ma anche un osmolita, cioè è in grado di aumentare la pressione osmotica dei fluidi. Questa proprietà è strategica e coloro che hanno scelto di utilizzare urea, la utilizzano soprattutto per questa proprietà. Producono urea dal metabolismo proteico i Condroitti e i Mammiferi.

L'acido urico è una molecola poco solubile, che infatti cristallizza (ed essendo un solido è una molecola poco tossica). L'acido urico è una scelta evolutiva importante per tutti quei Vertebrati che riescono a deporre uova in gusci chiuse (uova cleidoiche); questi sono i Rettili e gli Uccelli. Questi vertebrati depongono uova in gusci chiusi, dove si sviluppa l'embrione. Per l'embrione è impossibile rilasciare sostanze all'esterno, se non per sostanze gassose e quindi necessita di approntare un annesso embrionale per il contenimento delle scorie azotate, allantoide e la scoria azotata che viene trattenuta sono cristalli di acido urico.

Metabolismo xenobiotici: prodotti vari

La scelta del catabolismo azotato è diversa in Vertebrati diversi in modo strategico:

Pesci, Agnati e in genere Osteitti e Anfibi larvali producono ammoniaca (molecola molto diffusibile, solubile, che può essere rilasciata sia a carico dell'apparato escretore, ma anche a carico della pelle nel mezzo acquatico).

Poi ci sono animali che devono sviluppare una strategia per non intossicare l'embrione, che si sviluppa in uova chiuse: Rettili e Uccelli hanno come molecola del catabolismo azotato acido urico, che si deposita nell'embrione sottoforma di cristalli. Anche l'adulto mantiene questo catabolismo.

Infine, I mammiferi, che non hanno problemi di eliminazione delle scorie azotate perché dal circolo embrio-fetale passano al circolo materno e poi la madre attraverso i suoi reni le eliminerà all'esterno. La scelta per i Mammiferi, ma anche dei Condrotti, di utilizzare urea come molecola terminale del catabolismo delle proteine è una scelta strategica, considerando che l'urea è anche un osmolita, in grado di innalzare la pressione osmotica dei fluidi circolanti avendo una tossicità intermedia.

L'apparato escretore non è deputato soltanto per le eliminazione di scorie metaboliche o di molecole xenobiotici che sono stati assorbiti dall'individuo per vie intestinali o dermiche, ma anche apparato escretore per la gestione dell'acqua corporea, dei fluidi corporei. Gestire l'acqua corporea permette la gestione della concentrazione dei soluti nell'acqua, quindi la pressione osmotica dell'acqua e il volume del plasma circolante dei fluidi corporei, quindi permette la gestione sia dal punto di vista osmotico, sia dal punto di vista dei volumi dei fluidi corporei.

Dal punto di vista osmotico, animali che vivono in acqua hanno due problemi opposti: i pesci d'acqua dolce tendono ad assorbire acqua perché i loro fluidi corporei risultano iperosmotici, quindi più ricchi di sale rispetto all'acqua in cui vivono e di conseguenza per differenza di osmolarità è l'acqua che si muove e i pesci che, invece, vivono in acqua salata che tendono a perdere acqua perché la matrice in cui vivono è iperosmotica rispetto ai fluidi corporei.

Per quanto riguarda i Tetrapodi, gli animali che vivono in ambiente subaereo c'è un problema generale della disidratazione, che soltanto in parte è compensata dall'assunzione di acqua e dalla strategia di avere un'epidermide a stratificazione funzionale che contiene l'evaporazione dell'acqua. Gli Anfibi, quando stanno in ambiente subaereo hanno le problematiche della disidratazione, tipiche dei tetrapodi, ma quando l'animale soggiorna in acqua ha tutte le problematiche tipiche dei pesci d'acqua dolce.

Dal punto di vista embriologico, si vede una progressione nello sviluppo dell'apparato escretore che dà indicazioni sull'evoluzione.

Origine embrionale: formazione creste uro-genitali:

A livello embrionale allo stadio filotipico si nota la formazione di creste, denominate creste uro-genitali, ammassi di tessuti che si sviluppano ai lati dell'aorta dorsale e che sporgono, aggettano a livello della cavità corporea. Masse di tessuti che dalla parte più cefalica alla parte più caudale si ingrossano, sporgendo nella cavità generale del corpo, la cavità celomatica. Si parla di creste uro-genitali, in cui si hanno degli ammassi

più mediani, quelli che si trovano più centralmente ai lati dell'aorta e rappresentano le creste genitali; mentre le creste urinarie si trovano posizionate più lateralmente. Allo stadio filotipico, a livello delle creste urinarie si vede un tubulo, una struttura tubulare circondata da epitelio cubico che percorre tutta la cresta, che prende il nome di dotto di Wolff. Questo viene anche denominato uretere primario.

Nell'embrione il dotto di Wolff che si organizza lungo tutta la cresta induce, stimola la formazione di tubuli laterali che vanno a svilupparsi dalla parte cefalica fino alla parte più caudale.

Si ritiene che il rene più ancestrale dovesse assomigliare a questo rene embrionale: nell'embrione c'è solo una cavità, la cavità celomatica e si hanno aggettanti, sporgenti degli ammassi dorsali pari a dx e a sx dell'aorta, che organizzano un dotto che percorre tutta la cresta, il dotto di Wolff. Il dotto stimola la formazione di tubuli che si dispongono ordinatamente, metamericamente come rami del dotto di Wolff. Questa è la struttura dell'embrione e si ritiene che il rene ancestrale dovesse essere molto simile; a parte il fatto che dal celoma si ritiene che si separasse una cavità pericardica, per contenere il cuore, separata da una cavità più generale, pleuro-peritoneale, dove sono presenti i visceri. Non si hanno tracce di questi tessuti molli, ma questo ipotetico rene ancestrale che è stato sviluppato osservando lo sviluppo embrionale prende il nome di olonefro, (nefro=rene e olo=tutto) cioè un rene originato da tutta la cresta urinaria.

Nessun vertebrato attuale sviluppa in modo definitivo un olonefro. La parte anteriore della cresta urinaria, pronefro, degenera/regredisce in tutti i vertebrati, ha un ruolo di rene provvisorio soltanto in stadi piuttosto precoci degli Anamni. In tutti i vertebrati, durante lo sviluppo, il pronefro perde le capacità filtranti, perde la funzione di rene e soltanto la parte posteriore della cresta urinaria si sviluppa come rene; questo viene denominato opistonefro.

Si hanno due tipi di opistonefro: opistonefro in cui i tubuli mantengono un'organizzazione metamERICA in riferimento al dotto di Wolff, opistonefro primitivo, tipico degli Agnati oppure un opistonefro evoluto che si trova in tutti i Vertebrati Gnatostomi Anamni, quindi negli Ittiopsidi e negli Anfibi. L'opistonefro evoluto nella porzione più caudale presenta tubuli che iniziano ad avere una forma non più ordinata, ma ramificata. Si hanno quindi dei grossi rami di questi tubuli che vanno poi a sfociare nel dotto di Wolff.

Sviluppo della cresta urinaria nei Vertebrati Amnioti (Rettili, Uccelli e Mammiferi): la prima parte dell'opistonefro, che in questo caso viene chiamato mesonefro, perde capacità filtranti, mentre un ramo del dotto di Wolff, che prende il nome di uretere secondario induce lo sviluppo di una rete ad albero di tubuli. Da questo ramo si ha lo sviluppo di tubuli che si organizzano ad albero e formano una grossa massa, che è la massa filtrante del rene degli Amnioti. Questa parte finale della cresta urinaria prende il nome di metanefro ed è il rene definitivo degli Amnioti.

Negli Amnioti adulti permane la parte di pronefro che non sviluppa mai neanche nell'embrione un ruolo renale, quindi filtrante, ma che può andare a costituire una regione interessante per l'apparato genitale maschile. La parte intermedia, il mesonefro degenera e la parte caudale della cresta urinaria, il metanefro, ha uno sviluppo straordinario (entrano in gioco numerose molecole segnale che vanno a produrre lo sviluppo di un'enorme massa di tubuli connessi all'uretere secondario, che a sua volta è un ramo del dotto di Wolff).

Se si vuole riassumere l'evoluzione del rene bisogna partire dalle considerazioni embriologiche per ipotizzare l'olonefro, un rene ipotetico che si sviluppava a carico di tutta la cresta urinaria e che aveva un ruolo nella filtrazione dei fluidi corporei e in particolar modo dei fluidi accumulati nella cavità celomatica. Nessun adulto di vertebrato attuale ha un olonefro; la porzione anteriore della cresta urinaria, pronefro, svolge un ruolo di rene transitorio soltanto in stadi embrionali precoci negli anamni, quindi nei pesci e negli anfibi. Nell'adulto è soltanto la parte posteriore al pronefro, opistonefro, che svolge un ruolo filtrante. Il pronefro nell'adulto può svolgere un ruolo nell'apparato genitale maschile. Si hanno due tipi di opistonefro: l'opistonefro primitivo da cui si dipartono dal dotto di Wolff tubuli disposti metamericamente, tipico degli Agnati. Invece tipico degli Gnatostomi anamni, quindi pesci e anfibi è l'opistonefro evoluto in cui la parte più caudale

sviluppa tubuli che si dipartono dal dotto di Wolff non più disposti metamericamente perché vanno a sviluppare rami secondari. Infine, si ha la strutturazione del rene degli Amnioti, quindi rettili, uccelli e mammiferi, in cui solo la parte più posteriore della cresta urinaria, il metanefro, sviluppa una matrice renale. Questa si sviluppa grazie alla stimolazione di un ramo del dotto di Wolff che prende il nome di uretere secondario, che induce la proliferazione di tubuli che sviluppano una grossa struttura ad albero. La parte anteriore della cresta urinaria può svolgere un ruolo per l'apparato genitale maschile, mentre la parte intermedia, il mesonefro, regredisce mantenendo strutturato il dotto di Wolff, qualora questo sia necessario nell'apparato genitale maschile. Diversamente nelle femmine dei vertebrati attuali il pronefro regredisce e nelle femmine degli Amnioti regredisce anche il mesonefro.

Sezione istologica di rene di Vertebrato: organo parenchimoso, quindi pieno in cui si riconosce una capsula esterna epiteliale, uno stroma connettivale nel quale sono soggiornate le strutture che caratterizzano l'organo, quindi tubuli. Tra i tubuli si possono riconoscere anche dei glomeruli vascolari, gomitolini di capillari organizzati tra un'arteria e un'arteria.

A livello del rene di tutti i Vertebrati ci sono questi glomeruli vascolari, gomitolini di capillari che si organizzano tra un'arteriola afferente, che porta il sangue al glomerulo e un'arteriola efferente, che invece fuoriesce dal glomerulo. Il glomerulo vascolare è in stretta connessione con un tubulo a fondo cieco e questo permette la funzionalità principale del rene, che è la filtrazione. Il tubulo a fondo cieco può essere più o meno lungo, di solito raggomitolato su se stesso e il tubulo va a sfociare in canali, in dotti che a seconda dell'organizzazione vanno direttamente nel dotto di Wolff, qualora ci sia un'organizzazione metamerica, oppure vanno in dotti sempre più grandi che vanno a sfociare nel dotto di Wolff nell'embrione, ma che nell'adulto prende il nome di uretere.

Glomerulo vascolare: indica proprio la parte vascolare, il gomitolino di capillari che si trovano tra l'arteriola afferente e l'arteriola efferente.

Il tubulo a fondo cieco prende il nome di nefrone e può essere a sua volta suddiviso in più tratti: il tratto a fondo cieco che prende la connessione con il glomerulo vascolare prende il nome di capsula di Bowman, poi c'è una parte del tubulo che viene detta prossimale che è quella più vicina al glomerulo, una parte intermedia e una parte di tubulo che viene detto distale, che è quella più lontana dal glomerulo. La parte distale del tubulo può sfociare direttamente nell'uretere derivato direttamente dal dotto di Wolff, ma solo negli Agnati oppure può sfociare in dotti, che prendono il nome di dotti collettori. I dotti collettori sono canali che sfociano in dotti collettori via via sempre più grossi fino a sfociare nell'uretere. Nella struttura istologica del rene si vede che tra un tubulo e l'altro c'è del connettivo con una fitta rete di capillari.

Ci sono capillari che hanno il loro percorso molto in vicinanza rispetto al percorso del tubulo, che si trovano tra arterie e vene.

Una rete capillare che si trova tra arteria e arteria, come quella del glomerulo vascolare, prende il nome di rete mirabile.

Parti funzionali di questa unità (=nefrone =unità funzionale) che si ripete nel rene di tutti i Vertebrati:

unità filtrante: associazione tra glomerulo vascolare e la parte terminale del tubulo a fondo cieco. Questa associazione prende il nome di corpuscolo del Malpighi.

Il tubulo si suddivide in un tratto prossimale, una parte intermedia e una parte distale. In queste regioni del tubulo avviene la rielaborazione dell'ultrafiltrato, quindi il riassorbimento di acqua per animali che devono risparmiare acqua, il riassorbimento di sostanze importanti e interessanti per l'organismo, come sali a seconda delle esigenze dell'animale e anche a carico del tubulo stesso, di un processo attivo lungo le cellule del tubulo l'escrezione di materiale che non passa attraverso la filtrazione glomerulare, attraverso la filtrazione del corpuscolo del Malpighi e quindi di materiale che deve essere immesso attivamente nei fluidi

in uscita. Il ruolo dei dotti collettori è quello di veicolare questa urina, che è stata ottenuta dalla rielaborazione dell'ultrafiltrato, in dotti sempre più grossi fino al raggiungimento degli ureteri.

Anatomia del corpuscolo del Malpighi: la parte terminale del tubulo a fondo cieco prende il nome di capsula di Bowman. C'è una regione della capsula di Bowman a mutuo contatto con il glomerulo vascolare e una regione capsulare, quella più esterna (una parete esterna di contenimento della capsula stessa). Rete mirabile che costituisce il glomerulo vascolare (le caratteristiche di questi capillari sono caratteristiche di strutture che devono far passare il più possibile i fluidi; sono capillari fenestrati). La parte della capsula di Bowman che prende mutuo contatto con i capillari fenestrati è chiamata parte viscerale della capsula di Bowman ed è costituita da un epitelio discontinuo, da un epitelio le cui cellule hanno la classica forma di podociti (podociti perché assomigliano a delle manine con una parte centrale che corrisponde al palmo e delle espansioni laterali). L'associazione di più podociti va a costituire un epitelio che contiene delle fessurazioni: al capillare fenestrato si associa un epitelio che va a costituire una rete, data dall'associazione di podociti. Tra il capillare e i podociti, quindi la parte viscerale della capsula si ha uno strato sottile di connettivo in cui si riconoscono singole cellule connettivali, che sono le cellule del mesangio. La parte capsulare della capsula di Bowman, invece, è costituita da un epitelio piatto unito da giunzioni. Questa parte ha un ruolo di contenimento, contiene l'ultrafiltrato, che viene spinto e può prendere come via d'uscita quella del tubulo, mentre i podociti con i capillari fenestrati consentono l'ultrafiltrazione. L'ultrafiltrazione consiste nel passaggio libero dell'acqua e dei soluti attraverso le fenestrature e gli spazi che ci sono tra i podociti. È una filtrazione basata sulla dimensione, come quella di un colino; non passano grosse molecole ma soltanto i soluti e le piccole molecole. Un parametro, un indice di buon funzionamento renale che indica che la struttura del corpuscolo del Malpighi è integra è la valutazione dell'assenza di grosse molecole, come l'albumina a livello dell'urina. La velocità di filtrazione è direttamente relazionata alla pressione del sangue in arrivo, quindi alla pressione arteriosa a livello dell'arteria afferente. Regolare l'afflusso di sangue al glomerulo porta alla regolazione della quantità di ultrafiltrato prodotto e della velocità con cui l'ultrafiltrato viene prodotto. Il corpuscolo del Malpighi ha quindi un ruolo passivo, l'ultrafiltrato non si forma per un lavoro attivo delle cellule, ma si forma per il passaggio di acqua e di sostanze disciolte nel plasma attraverso la fenestratura dei capillari fenestrati e attraverso gli spazi lasciati tra i podociti.

Una volta che si è formato l'ultrafiltrato a livello del corpuscolo del Malpighi, questo prende la via del tubulo perché la parete capsulare della capsula di Bowman, che ha una funzione di contenimento non permette la diffusione dei liquidi verso l'esterno. Le parti del tubulo sono per tutti i Vertebrati una parte prossimale, un tratto intermedio e una parte distale. Ci può essere una regione di raccordo tra la capsula di Bowman e la parte prossimale che prende il nome di colletto, in animali che devono tenere alta la velocità di flusso a livello del tubulo. Il colletto è tipicamente ciliato e il movimento delle ciglia spinge l'ultrafiltrato a transitare nel tubulo. Questa struttura è tipica di animali che accumulano molta acqua all'interno, come animali che vivono in acqua dolce e che quindi devono eliminare grandi quantitativi di acqua. La dimensione del corpuscolo del Malpighi e la velocità di flusso sono direttamente proporzionali alla necessità di eliminazione di acqua o di scorie metaboliche. Ad esempio, i pesci d'acqua dolce hanno grossi corpuscoli del Malpighi e hanno un colletto ciliato per aumentare la velocità dei flussi. A livello dei vari tratti del tubulo ci sono cellule che hanno un ruolo attivo nella rielaborazione dell'ultrafiltrato. L'ultrafiltrato viene rielaborato e alla fine del transito lungo il tubulo si ha l'urina, che è una rielaborazione sia del quantitativo di acqua che del quantitativo di soluti. Le parti più attive dal punto di vista della rielaborazione sono le parti del tubulo prossimale e del tubulo distale; in questi due tratti ci sono cellule molto alte, ricche di mitocondri perché sono cellule estremamente attive. All'ultrastruttura del microscopio elettronico a trasmissione si nota come i mitocondri siano stipati alla base delle cellule che costituiscono questi tratti del tubulo ed è per questo che l'epitelio è stato denominato bacillare, poiché i mitocondri sono disposti in ordine come i piselli in un baccello. L'epitelio è sempre monostratificato sia a livello del nefrone che dei dotti collettori; si ha un epitelio monostratificato estremamente alto a livello del tubulo prossimale dove si possono osservare anche microvilli, quindi una

struttura che ha l'orletto a spazzola tipico degli epitelii assorbenti. Il tratto intermedio è un tratto variabile, in alcuni animali può essere ciliato per aumentare la velocità del flusso, invece, ha un ruolo chiave, nei Mammiferi e negli Uccelli dove si modifica e costituisce l'ansa di Henle.

Funzioni delle varie parti del tubulo:

Il tubulo convoluto/contorto prossimale è costituito da un epitelio bacillare in cui le cellule sono alte e dotate di un orletto a spazzola. A livello del tubulo si ha il riassorbimento attivo di sali e di altre molecole, come molecole di glucosio che passano assieme all'ultrafiltrato, ma devono essere riassorbite nel circolo sanguigno. Il riassorbimento di sali avviene anche a livello del convoluto distale, quindi nel tratto anch'esso costituito da un epitelio bacillare anche se le cellule sono un po' meno alte e non provviste di microvilli. A livello del tubulo convoluto prossimale al riassorbimento dei sali segue il passaggio di acqua. Negli epitelii l'acqua non viene riassorbita attivamente ma passa secondo un gradiente di concentrazione dei sali, passando tra gli spazi di una cellula e l'altra. Il riassorbimento di acqua è possibile a livello del tratto convoluto prossimale, del tratto intermedio ma non è possibile a livello del tratto distale, perché le cellule epiteliali del tubulo convoluto distale sono legate tra di loro attraverso giunzioni occludenti, che impediscono il passaggio dell'acqua tra gli spazi interstiziali di due cellule vicine.

Semplicemente modulando la lunghezza dei vari tratti del tubulo e la dimensione del corpuscolo del Malpighi è possibile per i vari animali far svolgere ai propri nefroni un'azione più o meno marcata per quanto riguarda l'eliminazione dell'acqua o il riassorbimento dell'acqua. Ad esempio, vertebrati che devono riassorbire tanta acqua hanno piccoli corpuscoli del Malpighi, quindi la formazione di minor quantità di ultrafiltrato lungo: i tubuli prossimali, lunghi tratti intermedi e corti tratti distali. Viceversa, animali che devono eliminare tanta acqua hanno grossi corpuscoli del Malpighi, la presenza di un colletto ciliato per aumentare i flussi e lunghi tubuli distali. La proprietà che porta il tubulo distale a non riassorbire acqua è data dalla presenza di giunzioni occludenti tra le cellule epiteliali e porta il tubulo distale a svolgere il ruolo di tratto diluente, cioè tratto in cui il riassorbimento del sale porta alla diminuzione della concentrazione dei sali nell'urina e conseguentemente ad un'urina più diluita.

L'apparato escretore è l'apparato che è deputato all'escrezione, evento non esclusivo dell'apparato escretore; la funzione escretrice viene svolta anche da altri organi come la pelle, le branchie, il fegato. L'escrezione è l'eliminazione di scorie metaboliche e di xenobiotici e l'eliminazione di acqua corporea in eccesso per facilitare l'omeostasi idrico-salina. Qualora ci sia un'abbondanza di sali corporei l'apparato escretore è deputato anche all'eliminazione dei sali per il risparmio dell'acqua.

L'apparato escretore è costituito da reni, deputati alla filtrazione e alla rielaborazione dell'ultrafiltrato e vie urinarie, quindi ureteri, vescica e uretra.

Rene → Organo parenchimoso organizzato a tubuli. L'unità funzionale tubulare è il nefrone. Il nefrone è una struttura tubulare a fondo cieco connessa a un glomerulo vascolare, che è una rete mirabile tra l'arteriola efferente e l'arteriola afferente ed è costituito da un endotelio fenestrato. Il nefrone attuale di tutti i Vertebrati è costituito da una struttura a fondo cieco, chiamata capsula di Bowman. Capsula di Bowman e glomerulo vascolare sono in intima connessione al punto tale che sono stati identificati come unica struttura, detta corpuscolo del Malpighi. La capsula di Bowman è costituita da un epitelio monostratificato piatto continuo nella porzione capsulare più esterna, mentre è costituito da podociti nella porzione viscerale, che è in prossimità del glomerulo vascolare. C'è, poi, un tubulo lungo e raggomitolato su se stesso, costituito da vari tratti: un colletto ciliato solo in alcuni animali, tubulo convoluto prossimale (costituito da un epitelio bacillare alto in cui sono presenti i microvilli a costituire l'orletto a spazzola), tratto intermedio con funzioni e lunghezza variabili a seconda del vertebrato e un convoluto distale, che è definito tratto diluente ed è costituito da un epitelio monostratificato cilindrico, meno alto rispetto a quello prossimale e sprovvisto di orletto a spazzola. L'orletto a spazzola, quindi, è presente a livello del convoluto prossimale ma non a livello

del tubulo distale. Il tubulo distale viene definito tratto diluente perché l'epitelio è unito da giunzioni occludenti che impediscono il riassorbimento dell'acqua. Questi tubuli si raccordano a dotti, che prendono il nome di dotti collettori, che a loro volta si raccordano con altri dotti collettori fino ad andare a sfociare nel dotto di Wolff. Questo avviene quando non c'è un'organizzazione metamerica, in cui a differenza il nefrone va a sfociare direttamente a livello dell'uretere, che nell'embrione viene chiamato dotto di Wolff.

Struttura del corpuscolo del Malpighi: il corpuscolo del Malpighi è l'associazione tra il glomerulo vascolare, dotato di endotelio fenestrato e la capsula di Bowman. Nella capsula di Bowman lo strato viscerale è organizzato con podociti. Le associazioni tra le fenestrature della porzione endoteliale del corpuscolo del Malpighi e gli spazi organizzati dai podociti della parte viscerale della capsula di Bowman permettono l'ultrafiltrazione: il passaggio di plasma e il passaggio di molecole sufficientemente piccole da poter passare in questi spazi di filtrazione. Alla capsula di Bowman segue il tubulo.

I vari tratti del tubulo: colletto-convoluto prossimale-tratto intermedio-convoluto distale, hanno una funzionalità diversa. La lunghezza dei vari tratti del tubulo varia a seconda delle esigenze dei vari Vertebrati. Il colletto è presente qualora si voglia accelerare il flusso ultrafiltrato attraverso il tubulo renale. Il tubulo prossimale costituito da un epitelio alto, bacillare, provvisto di orletto a spazzola. Il riassorbimento attivo coinvolge il riassorbimento di sali ma anche di altre sostanze di interesse, come il glucosio. Al riassorbimento dei sali fa seguito il riassorbimento dell'acqua. Il riassorbimento dei sali è operato attivamente anche dal tubulo distale, ma grazie alle giunzioni occludenti tra le cellule epiteliali non è possibile il riassorbimento di acqua concomitante. Animali che vogliono risparmiare acqua hanno un tubulo prossimale propriamente lungo, mentre animali che vogliono eliminare acqua e riassorbire soltanto sali o sostanze di interesse hanno un tubulo distale particolarmente lungo. Il tratto medio può essere ciliato e che quindi facilita il flusso lungo il tubulo o può diventare di particolare interesse per il riassorbimento dell'acqua allungandosi notevolmente in Uccelli e Mammiferi, dove a costituire l'ansa di Henle.

L'apparato filtrante è in stretta associazione con una ricca vascolarizzazione. Attorno al tubulo c'è una ricca rete di capillari che serve per ricevere quanto riassorbito dal tubulo e che è utilizzata anche per rilasciare al tubulo delle sostanze che devono essere eliminate in modo attivo. Il tubulo è anche in grado di aggiungere all'ultrafiltrato in transito degli elementi da eliminare.

L'apparato escretore ha pertanto due funzioni principali: eliminazione scorie metaboliche e controllo equilibrio idrico-salino. Le scorie metaboliche terminali del metabolismo delle proteine sono differenziate nei vari animali: ammoniaca negli Ittiopsidi, ma non nei Condroitti e in altri pesci come i Celacantidi, e nelle larve degli anfibi; urea utilizzata negli anfibi adulti, nei mammiferi, nei condroitti; acido urico, che si deposita sotto forma di cristalli, utilizzato da rettili e uccelli. Evolutivamente di grande interesse questa scoria metabolica perché si deposita, formando un deposito cristallino e importante per rettili e uccelli che si sviluppano in uova chiuse, cleidoiche (dove se non ci fosse questo deposito solido, ci sarebbe un'intossicazione da parte delle stesse scorie prodotte dall'embrione in via di sviluppo).

Il tipo di struttura del nefrone varia a seconda dell'ambiente in cui l'animale vive. Schematicamente: pesci d'acqua dolce, pesci d'acqua salata e tetrapodi (che hanno sviluppato un rene adattato alla vita subaerea).

Per i pesci d'acqua dolce e di mare bisogna visualizzare com'è la soluzione d'acqua in cui vivono rispetto ai fluidi corporei, cioè se si trovano in un fluido iperosmotico, come l'acqua di mare per i pesci, o iposmotico, come l'acqua dolce per le larve di anfibio e per altri pesci.

Problemi osmotici:

Due tipi di esigenze osmotiche: i pesci d'acqua dolce, Agnati e Osteitti, che hanno come prodotto terminale del metabolismo delle proteine l'ammoniaca, si trovano a vivere in un ambiente iposmotico. I pesci che vivono in acqua dolce tendono ad assorbire acqua, e quindi hanno bisogno, grazie all'apparato escretore di

eliminare un grande quantitativo di acqua. Invece, Agnati e Osteitti che vivono in un ambiente marino hanno il problema opposto perché l'acqua di mare è iperosmotica rispetto ai fluidi corporei e quindi tenderebbero a perdere progressivamente acqua corporea.

L'evoluzione del nefrone segue questa logica per gli Osteitti: grossi glomeruli, un lungo tratto distale e un corto tratto prossimale; cioè una grande quantità di ultrafiltrato prodotto e il riassorbimento attivo di sali senza riassorbimento di acqua, è quello che avviene a livello del tratto distale; mentre a livello del corto, ma evidente tratto prossimale si ha anche il riassorbimento di altre sostanze, come glucosio.

Per gli Osteitti marini, invece, si ha una logica opposta: piccoli glomeruli o anche reni aglomerulari, dove non c'è un vero e proprio glomerulo vascolare, e un nefrone in cui è presente praticamente solo un lungo tratto prossimale, che provvede sia al riassorbimento dell'acqua che dei sali.

Nei Condroitti la differenza sta nel prodotto terminale del metabolismo proteico, non si ha più ammoniaca ma urea. L'urea un osmolita: alza la pressione osmotica dei liquidi indipendentemente dalla quantità di sali presenti. I Condroitti ma anche i Celacantidi accumulano urea, che è meno tossica dell'ammoniaca, nei fluidi corporei e questo porta i loro fluidi corporei ad essere iperosmotici rispetto anche all'acqua di mare. Pertanto, in qualsiasi ambiente i Condroitti vivono hanno i fluidi corporei iperosmotici rispetto all'ambiente esterno, grazie all'accumulo di urea. Il nefrone è quindi strutturato in modo simile a quello degli Osteitti marini. C'è un nefrone di medie dimensioni, un lungo tratto prossimale, un lungo tratto intermedio che serve come raccordo e un corto tratto distale. Anche Condroitti che vivono in mare mostrano una struttura più simile a quella degli Osteitti di acqua dolce grazie all'accumulo di urea, che alza la pressione osmotica dei fluidi circolanti.

Nei Tetrapodi, nonostante ci siano, ad esempio a livello della pelle, strategie per evitare l'evaporazione, il problema è la perdita di acqua. Il problema opposto lo hanno gli anfibi nel momento in cui soggiornano in ambiente acquatico: gli anfibi soggiornano in acqua dolce e quindi hanno i fluidi corporei iperosmotici rispetto all'ambiente e di conseguenza tendono ad assorbire acqua. In genere, tutti i Tetrapodi sviluppano un rene atto al risparmio di acqua, ad eccezione degli Anfibi che utilizzano una strategia mista.

Evoluzione nel nefrone in Anfibi e Rettili: gli Anfibi hanno un rene strutturato come gli Osteitti d'acqua dolce (glomeruli grossi, colletto, un corto convoluto prossimale e un lungo convoluto distale).

Strategia degli Anfibi: strategia atta alla sopravvivenza in ambiente acquatico. Quando l'anfibio è in ambiente subaereo opera una vaso-costrizione dell'arteriola afferente (è come se bloccasse la filtrazione). Questo è possibile in quanto il problema principale dell'anfibio è la regolazione dell'acqua corporea, mentre le scorie metaboliche sono modeste.

I Rettili che, invece, soggiornano solo in ambiente subaereo hanno un organizzazione del nefrone molto simile a quella degli Osteitti marini (quindi piccoli glomeruli, colletto, lungo convoluto prossimale e corto convoluto distale).

Gli Uccelli e i Mammiferi, che sono animali tachimetabolici e che quindi hanno un metabolismo molto alto per poter supportare l'omeotermia, hanno sì la problematica della gestione dell'osmolarità dei fluidi corporei ma hanno anche un grosso carico di scorie azotate da smaltire. Quindi hanno la necessità di risparmiare tanta acqua ma anche di eliminare una grossa quantità di scorie. Hanno la necessità, pertanto, di avere un'abbondante ultrafiltrazione. Per venire incontro a questa problematica nei reni degli uccelli e dei mammiferi si va a strutturare un numero alto di nefroni, tutti con una componente glomerulare di medie-grosse dimensioni. Si ha poi la presenza di tratti del nefrone specializzati al riassorbimento dell'acqua.

N.B: tachimetabolismo → necessità di filtrare molto ma anche di riassorbire tanto.

I tratti specializzati al riassorbimento dell'acqua sono i tratti intermedi, che si allungano a costituire l'ansa di Henle. A livello dell'ansa di Henle c'è un epitelio piatto permeabile all'acqua, attraverso cui l'acqua può passare ai tessuti corporei e quindi ai fluidi circolanti nei capillari.

Strategia del riassorbimento dell'acqua a livello dell'ansa di Henle: l'acqua può passare solo passivamente e questo è reso possibile perché sia gli uccelli che i mammiferi organizzano un rene in due porzioni: una parte corticale, più superficiale in cui sono messi in posizione i corpuscoli del Malpighi, i tratti convoluti prossimali e distali e una parte profonda, detta anche zona midollare del rene, dove si vanno a strutturare le anse di Henle che hanno una forma ad U perché servono a riportare in zona corticale i tratti distali. A livello della zona midollare, con strategie parzialmente diverse in uccelli e mammiferi, si ha l'accumulo nei liquidi interstiziali di sali o di osmoliti; in modo tale che quando l'ultrafiltrato transiti nell'ansa di Henle e quindi nella zona midollare trovi un ambiente iperosmotico e quindi l'acqua venga estratta. L'ultrafiltrato si impoverisce di acqua e arriva al tratto distale completamente rielaborata.

Sguardo sinottico all'evoluzione dei reni: le varie parti del nefrone non cambiano strutturazione, cambia soltanto la lunghezza di un tratto e dell'altro a seconda delle esigenze osmotiche.

In sintesi, la strategia adottata dai vari Vertebrati:

Negli Osteitti d'acqua dolce e nei Condroitti, i fluidi circolanti risultano essere iperosmotici rispetto all'ambiente e si hanno nefroni che evolvono in questo senso:

- Glomeruli grossi e numerosi
- Colletto ciliato
- Convoluto prossimale corto finalizzato al riassorbimento di sali, acqua ma anche di altre molecole di interesse
- Tratto intermedio che serve ad aumentare i flussi
- Convoluto distale lungo, quindi un lungo tratto diluente

Negli Osteitti d'acqua dolce e nei Condroitti si ha un massiccio riassorbimento di sali soprattutto lungo il convoluto distale e uno scarso riassorbimento di acqua a livello del corto convoluto prossimale.

Strategia opposta negli Osteitti marini, che si ritrovano in un ambiente iperosmotico rispetto ai fluidi corporei. Il nefrone è connesso a piccoli glomeruli, che hanno scarso apporto di sangue dall'arteriola afferente o addirittura si hanno reni aglomerulari.

- Glomeruli piccoli e poco funzionali o aglomerulari
- Colletto
- Prossimale lungo
- Intermedio corto
- Distale corto o assente

Si ha il riassorbimento massiccio di sali e di acqua a livello del convoluto prossimale. Nei nefroni aglomerulari si ha un riassorbimento dei tessuti interstiziali renali.

Negli Anfibi adulti il rene è strutturato come se l'animale soggiornasse permanentemente in acqua e quindi ha una strutturazione simile a quella degli Osteitti di acqua dolce:

- Glomeruli grossi e numerosi
- Colletto ciliato
- Prossimale corto
- Intermedio
- Distale lungo

Si ha un riassorbimento di sali sia a livello del convoluto prossimale che del convoluto distale e di poca acqua limitatamente al corto convoluto prossimale. Quando si ha un passaggio nella vita subaerea, cioè quando l'animale esce dall'acqua, si ha una sorta di blocco della filtrazione con un'intensa vasocostrizione a livello dell'arteriola afferente e quindi si ha una riduzione della produzione di ultrafiltrato con un risparmio di acqua. Anche la rielaborazione/eliminazione delle scorie azotate diminuisce, ma gli anfibi se lo possono permettere perché hanno un metabolismo piuttosto basso.

Nei rettili si ha la produzione di acido urico, che tende a cristallizzare. La strutturazione assomiglia a quella degli osteitti di mare, quindi:

- Glomeruli piccoli e poco funzionali (scarsa filtrazione)
- Colletto (no negli squamati)
- Prossimale lungo
- Intermedio lungo
- Distale lungo

Si ha un intenso riassorbimento di sali a livello del convoluto prossimale e anche a livello del distale e un intenso riassorbimento di acqua a livello del convoluto prossimale. In più si ha l'eliminazione di sali grazie alla presenza di ghiandole del sale che si trovano a livello della testa, ghiandole salivari, nasali e lacrimali eliminano verso l'esterno i sali in eccesso per mantenere l'osmolarità costante.

Nell'evoluzione del nefrone degli Uccelli e dei Mammiferi si va a organizzare un'ansa di Henle, localizzata in una zona midollare. Questo è molto efficiente per il riassorbimento di acqua. L'ansa di Henle è costituita da un epitelio basso, in cui non sono presenti giunzioni strette/occludenti e quindi in cui c'è la possibilità di un passaggio libero di acqua nei tessuti interstiziali. Questo avviene grazie alla formazione di una zona midollare iperosmotica.

Due tipi di nefroni:

Nefroni ad ansa corta, in cui si ha un tratto sottile discendente con un epitelio permeabile all'acqua, un epitelio basso senza la presenza di giunzioni strette e un tratto ascendente in cui si ha un epitelio cubico che provvede alla secrezione attiva di sali che vengono accumulati nella zona midollare.

Il transito dell'ultrafiltrato nella zona midollare porta al riassorbimento attivo di acqua, che subito viene convogliata a livello dei capillari sanguigni. Questo avviene a livello dei tratti sottili, in cui l'epitelio è basso.

Nei mammiferi si ha anche un tratto sottile ascendente. È un'evoluzione particolare, resa possibile grazie alla scelta dell'urea come prodotto finale del metabolismo proteico.

Nei mammiferi c'è una zona midollare profonda che risulta essere iperosmotica non per la secrezione attiva di sali da parte dell'ansa ascendente ma per l'accumulo di urea.

Rene di Uccello → è strutturato in unità che si ripetono. Ogni unità è costituita da un cono midollare, cui sono associati più lobuli corticali. A livello dei lobuli corticali si ha la presenza dei tratti convoluti prossimali e distali, dei glomeruli ma anche di alcuni reni di tipo rettiliano, quindi di reni sprovvisti di ansa di Henle. A livello dei coni midollari si ha la presenza delle anse di Henle. Le anse di Henle mostrano un tratto discendente sottile permeabile all'acqua e un tratto ascendente o definito spesso, costituito da cellule cubiche in grado di operare una secrezione attiva di sali a livello dei liquidi interstiziali.

Il nefrone provvisto di anse di Henle, tipico degli Uccelli ha glomeruli voluminosi e nefroni numerosi per il tachimetabolismo, un tratto convoluto prossimale che si trova nella zona corticale in cui avviene il riassorbimento di sali seguito dal riassorbimento di acqua. Poi c'è l'ansa di Henle con il tratto sottile discendente permeabile all'acqua ed essendo in una zona iperosmotica si ha il passaggio passivo di acqua,

che viene poi accumulata nei fluidi circolanti grazie alla presenza di numerosi capillari sanguigni, il tratto spesso ascendente che è attivo e secerne nei fluidi interstiziali cloruro di sodio. Infine, nella zona corticale c'è il convoluto distale in cui avviene il riassorbimento di sali e non si acquista acqua, che è diventata scarsa. Solo in alcuni uccelli marini si ha la presenza di ghiandole nasali del sale.

In linea generale, nel rene di un Uccello si ha una zona corticale in cui sono presenti i corpuscoli del Malpighi e i convoluti prossimali e distali e una zona midollare in cui sono presenti le anse di Henle. Gli Uccelli mostrano sia nefroni di tipo rettiliano, quindi senza ansa di Henle, che si trovano solo a livello della zona corticale, sia nefroni con l'ansa di Henle che hanno una porzione localizzata nella zona corticale e una porzione localizzata nella zona midollare. La zona midollare risulta iperosmotica grazie alla secrezione attiva di cloruro di sodio nei liquidi interstiziali da parte del tratto spesso dell'ansa di Henle. Nei nefroni di tipo rettiliano si ha il riassorbimento di sali e di acqua, soprattutto a carico del lungo convoluto prossimale.

Nei Mammiferi, così come nei Condroitti e nei Celacantidi, il prodotto finale del metabolismo proteico è urea. Nei Mammiferi, questo è reso possibile perché non si sviluppano più in uova chiuse o quanto meno i mammiferi uteri e possono utilizzare il comparto materno come comparto di eliminazione delle scorie, che passano al circolo sanguigno materno e vengono poi rimosse tramite il rene materno.

Strutturazione del rene dei Mammiferi → struttura a fagiolo, in cui si riconosce una zona superficiale corticale e una o più zone midollari a piramide. Le piramidi midollari aggettano, quindi sporgono all'interno di una cavità, il bacinetto renale, che poi si continua con gli ureteri. Il bacinetto renale così come gli ureteri sono pieni di urina, che è carica di urea e quindi le zone delle punte delle piramidi midollari si trovano in una porzione carica di urea, che è l'osmolita.

Nel rene dei Mammiferi: una zona corticale in cui sono presenti i corpuscoli del Malpighi, i convoluti prossimali e distali e dove partono i dotti collettori, una zona midollare intermedia in cui sono presenti nefroni simili a quelli degli Uccelli, quindi anse di Henle corte con un tratto sottile discendente e un tratto spesso ascendente. In questa zona i tratti spessi ascendenti operano secrezione di cloruro di sodio, rendendo così la zona iperosmotica. Poi ci sono le punte delle piramidi midollari, in cui sono presenti i nefroni ad ansa lunga, che sono caratteristici solo i Mammiferi; si ha un allungamento del tratto sottile che si approfonda in questa zona e va a costituire un'ulteriore porzione del tratto sottile discendente e un tratto sottile ascendente. In questa zona c'è un ambiente iperosmotico, non dovuto all'accumulo di sali, ma dovuto all'accumulo di urea, che si trova nel bacinetto renale e che permea anche nei tessuti interstiziali e di urea che viene accumulata durante il transito nella parte terminale dei dotti collettori. C'è l'assenza totale di nefroni di tipo rettiliano; nei Mammiferi tutti i nefroni hanno ansa di Henle: alcuni nefroni hanno ansa corta e funzionamento simile a quello degli Uccelli, mentre la maggior parte ha ansa lunga.

Nefroni ad ansa lunga:

nella zona midollare due fasce: una fascia in cui sono presenti parte dei tratti sottili discendenti e tratti spessi ascendenti e una parte più profonda, in cui sono presenti i tratti sottili discendenti più profondi e i nuovi tratti sottili ascendenti. Il glomerulo è discretamente grosso e attivo per quanto riguarda la filtrazione. A livello del convoluto prossimale si ha il riassorbimento di sali, seguito dal riassorbimento di acqua e di altre sostanze di interesse. Nella zona midollare si ha il riassorbimento di acqua a livello della prima fascia, reso possibile grazie alla secrezione di cloruro di sodio attiva da parte delle cellule cubiche del tratto spesso ascendente; mentre nella porzione più profonda c'è una zona carica di fluidi ipertonici, grazie all'accumulo di urea. L'urea è accumulata nella matrice interstiziale sia perché questa parte dei coni midollari è aggettante nei bacinetti renali, sia grazie al libero passaggio di urea da parte dei dotti collettori. Sia nel tratto sottile discendente più profondo che nel tratto sottile ascendente si ha il riassorbimento massiccio di acqua e infine il tratto distale con un riassorbimento dei sali.

Schema: istologia dei vari tratti in un nefrone ad ansa lunga dei mammiferi (corpuscolo del Malpighi-convoluto prossimale costituito da un epitelio alto bacillare con orletto a spazzola-tratto sottile del ansa di Henle sia quello ascendente che discendente in cui l'epitelio è basso-tratto spesso dell'ansa di Henle in cui l'epitelio è cubico-convoluto distale in cui l'epitelio è cilindrico, ma più basso rispetto a quello prossimale, bacillare ma sprovvisto di microvilli-dotti collettori, costituiti da un epitelio cubico).

È stata descritta l'evoluzione dei nefroni nei vari reni, ma com'è strutturato il rene dei vari Vertebrati?

Aumentando le esigenze metaboliche aumenta il numero di nefroni nei reni e quindi aumenta l'attività renale. L'organizzazione del rene cambia negli omeotermi, Uccelli e Mammiferi, dove si struttura una zona corticale e una zona midollare; mentre si ha una distribuzione omogenea dei vari tratti del nefrone negli altri tipi di rene. Negli Ittiopsidi c'è una grande differenza a seconda che l'Osteitta viva in acqua dolce o in acqua di mare; quindi si hanno glomeruli più o meno grossi e si ha rappresentato più il convoluto distale o più il convoluto prossimale a seconda dell'ambiente. Negli Ittiopsidi il rene continua a svolgere una funzione, che normalmente svolge solo a livello embrionale, cioè la funzione emopoietica. Parte del parenchima quindi non ha funzione di filtrazione, ma ha funzione nell'emopoiesi. Il tessuto interstiziale tra i tubuli vede un grosso infiltrato emopoietico perché le cellule del sangue in maturazione si presentano tondeggianti, con poco citoplasma.

Il rene dei Condroitti è particolare dal punto di vista istologico perché si divide in zone morfo-funzionali.

Il rene degli Anfibi è strutturato come il rene di un animale che vive in ambiente acquatico: glomeruli grossi e nefroni organizzati con un lungo tratto convoluto prossimale. Alcuni nefroni, quelli che si trovano più nella regione periferica del rene, mostrano la presenza di un diverticolo laterale che si apre all'esterno, quindi nella porzione della capsula del rene, con un imbuto ciliato, il nefrostoma. È un'apertura, aperta all'esterno del rene e quindi aperta a livello della cavità corporea. Questo imbuto ciliato è attivo nel riassorbire i fluidi che si accumulano anche nella cavità corporea: con il movimento delle ciglia recupera i fluidi che si sono accumulati in eccesso nella cavità corporea e che devono essere smaltiti. Alcuni nefroni periferici quindi sono dotati di un tubulo collaterale, chiamato tubulo nefrostomiale che si apre sulla cavità corporea con il nefrostoma ciliato. È di grande interesse per capire come si sia evoluto il rene dei Vertebrati attuali.

Nei rettili e negli Uccelli, i dotti collettori si modificano a causa della scelta di questi vertebrati di utilizzare acido urico come prodotto finale del metabolismo proteico. L'acido urico è poco tossico perché è in grado di cristallizzare. I cristalli di acido urico vengono accumulati in un annesso embrionale, l'allantoide che funziona per l'embrione che si sviluppa nelle uova chiuse come pattumiera privata per raccogliere questi depositi. Questo tipo di metabolismo viene mantenuto anche dall'adulto, che però si trova in difficoltà teorica perché cristallizzando acido urico andrebbe a causare dei calcoli renali in continua formazione. Per ovviare a questa problematica i dotti collettori si modificano: mantengono un epitelio monostratificato ma le cellule vanno a differenziarsi come cellule in grado di produrre muco. Quindi c'è un epitelio monostratificato in cui tutte le cellule del dotto collettore producono muco. Il muco tiene in sospensione i cristalli di acido urico, evitando che questi si cristallizzino. I dotti collettori più grossi hanno uno spessore dell'epitelio del tubulo maggiore con una maggiore produzione di muco. Nel rene dei rettili si ha una distribuzione omogenea in cui si ha la presenza dei vari tratti del nefrone e la presenza dei vari dotti collettori.

Un'organizzazione in zona corticale e zona midollare è presente anche negli Uccelli, in cui si ha la presenza anche di dotti collettori a secrezione mucosa. I dotti collettori, particolarmente visibili, sono costituiti da cellule tutte differenziate per produrre muco. Nella sezione di un rene di Uccello: coni midollari in cui sono presenti le anse di Henle e anche i dotti collettori e lobuli corticali in cui sono organizzati i corpuscoli del Malpighi e i convoluti prossimali e distali.

Nel rene di un Mammifero, che è a forma di fagiolo si ha una parte corticale continua e una o più zone midollari organizzate a piramidi. Le piramidi midollari sporgono a livello del bacinetto renale, zona cava di

raccolta dell'urina che poi viene convogliata agli ureteri. Nei Mammiferi ci sono due zone midollari: una zona in cui si accumula cloruro di sodio ad opera dei tratti spessi ascendenti dell'ansa e una zona in cui sono presenti solo tratti sottili dell'ansa, sia discendenti che ascendenti; perché la regione è iperosmotica grazie all'accumulo interstiziale di urea.

I Mammiferi, come in realtà tutti i Vertebrati, ad esempio gli anfibi, sono in grado di determinare la pressione sanguigna a livello dell'arteriola efferente e sono in grado di variarla a seconda delle esigenze di filtrazione. Questa è una caratteristica tipica di tutti i Vertebrati: poter aprire o chiudere di più i rubinetti dell'arteriola afferente, in modo tale da avere una filtrazione più massiccia o più scarsa. Come già detto per gli Anfibi, la vasocostrizione dell'arteriola afferente è importante quando l'animale passa dall'ambiente acquatico all'ambiente subaereo.

Nel rene dei Mammiferi c'è l'apparato juxta-glomerulare, una regione che si trova in prossimità del glomerulo, dove viene secreta renina per la modulazione diretta della pressione in arrivo all'arteriola afferente, quindi indirettamente per controllare la velocità di filtrazione. L'apparato juxta-glomerulare è regolato a sua volta grazie alla valutazione dei fluidi in transito a livello del tubulo convoluto distale. Quindi la valutazione della concentrazione osmotica a livello del tubulo convoluto distale porta alla regolazione della filtrazione renale grazie all'intervento della secrezione di renina da parte dell'apparato juxta-glomerulare.

(Finora, note sull'evoluzione del rene focalizzate su come si sarebbe evoluto il materiale, che dall'embrione va a costituire la massa renale, partendo da una cresta uro-genitale continua. Dove dalla cresta urinaria si sarebbe sviluppato un rene che coinvolge tutte le parti della cresta, chiamato olonefro, che è il rene ipotetico o il rene definitivo degli Anamni, che è un opistonefro in cui la parte anteriore perde le capacità filtranti che permangono soltanto in stadi precoci nell'embrione oppure, come avviene negli amnioti soltanto la parte terminale della cresta, il metanefro, va a sviluppare un massiccio rene su stimolazione dell'uretere secondario). È stato visto come si sarebbe evoluto il rene a seconda delle parti della cresta urinaria che vengono coinvolte.

Ma come si sono evoluti i nefroni che sono ormai costanti in tutti i Vertebrati per la loro strutturazione? Come si sono originati e come erano strutturati nei Vertebrati ancestrali? Questo non si è ricavato dai resti fossili perché il rene non è un organo che rimane nei fossili, si possono soltanto fare delle congetture andando a vedere come sono strutturati i nefroni nei Vertebrati attuali.

Nei Vertebrati attuali ci sono nefroni che sono strutturati in modo molto costante: con un tubulo a fondo cieco in prossimità di un glomerulo vascolare, a costituire il corpuscolo del Malpighi, e poi i vari tratti del nefrone che vanno a costituire il tratto prossimale, intermedio e distale. Soltanto negli Anfibi si vedono dei tubuli un po' modificati nella porzione capsulare dell'organo, dove c'è un tubulo nefrostomiale che si apre nella cavità corporea con il nefrostoma. Nell'embrione questo nefrostoma, l'imbuto ciliato, è aperto nel celoma.

Ipotetico nefrone ancestrale:

Ipotesi dell'evoluzione del nefrone nei Vertebrati ancestrali: presenza di tubuli tutti aperti a livello del celoma con un imbuto ciliato, quindi tubuli che non finiscono con il fondo cieco. Si sarebbero poi evoluti degli addensamenti vascolari, dei glomeruli anch'essi sporgenti a livello celomatico, in modo tale che la filtrazione potesse avvenire a livello dei glomeruli, l'ultrafiltrato passasse a livello dei fluidi celomatici e quest'ultimi venissero elaborati da un nefrone che non mostrasse il fondo cieco ma sempre un'apertura con l'imbuto ciliato.

Il rene ancestrale per queste caratteristiche non solo è un olonefro, cioè non solo va strutturare porzioni filtranti da tutte le parti della cresta urinaria, ma si connota anche come archinefro, per il tipo di nefroni primitivi.

In un secondo tempo, l'evoluzione del nefrone avrebbe portato la internalizzazione del glomerulo vascolare nella massa del parenchima renale e la formazione di un diverticolo a fondo cieco del nefrone che andasse direttamente a ricevere l'ultrafiltrato, prodotto a livello dei glomeruli. Infine, la perdita delle funzioni del nefrostoma, la perdita di rilevanza della filtrazione dei fluidi contenuti nelle cavità corporee, fino a stabilire la formazione del nefrone così com'è in tutti i vertebrati attuali. Sono solo ipotesi evolutive del nefrone, perché non si ha materiale fossile, suggerite dall'osservazione dei nefroni che si aprono con un ramo collaterale nella cavità corporea degli Anfibi. Questi nefroni particolari degli Anfibi potrebbero, invece, essersi evoluti secondariamente secondo una linea propria.

APPARATO GENITALE:

L'Apparato uro-genitale è un apparato complesso con due porzioni principali: l'apparato escretore costituito da reni e vie urinarie e l'apparato riproduttore costituito dalle gonadi e dai dotti genitali. I due apparati vengono trattati nell'unico apparato uro-genitale sia per la comunione relativa all'origine embrionale; entrambi derivano dalla cresta urogenitale, sia per i rapporti stretti che ci sono tra le vie urinarie e i dotti genitali.

L'apparato riproduttore è l'apparato adibito alla riproduzione e quindi alla maturazione e al differenziamento dei gameti. I gameti si differenziano partendo da cellule indifferenziate, chiamate goni. Il differenziamento è a carico di cellule definite come cellule nutrici. Esistono due tipi di gonadi: gonadi maschili, il testicolo, che provvede alla maturazione e alla differenziazione dei gameti maschili, gli spermatozoi e le gonadi femminili, l'ovaio che provvede al differenziamento dei gameti femminili, le cellule uova.

Il testicolo provvede al differenziamento degli spermatozoi, partendo da goni maschili, gli spermatogoni. Le cellule nutrici sono le cosiddette cellule del sertoli. L'organizzazione degli spermatogoni, delle cellule in differenziamento e delle cellule del sertoli varia a seconda del Vertebrato.

Per l'ovaio, la gonade femminile, le cellule nutrici si organizzano a costituire cellule follicolari, che provvedono alla maturazione di uova partendo da oogoni.

Origine embrionale: creste urogenitali. Le creste urogenitali sono strutture pari che si trovano ai lati dell'aorta e che aggettano, cioè sporgono a livello del celoma. La cresta urogenitale si organizza con una porzione laterale, cresta urinaria e una porzione mediale, che rappresenta la cresta genitale. La cresta genitale ha una posizione mediale e non si allunga fino alla parte caudale, ma coinvolge soltanto la parte più anteriore della cresta urogenitale. Molto precocemente, all'interno della cresta urinaria si organizza il dotto di Wolff. Il dotto di Wolff è un dotto molto attivo dal punto di vista embriologico, stimola la produzione e il differenziamento di tubuli e il differenziamento delle porzioni urinarie della cresta. A livello dell'epitelio superficiale della cresta urinaria il dotto di Wolff stimola la formazione di un dotto parallelo, il dotto di Muller. Il dotto di Muller si forma a causa di una stimolazione molecolare del dotto di Wolff che induce il ripiegamento della superficie dell'epitelio della cresta urinaria ad andare a costituire un tubulo delimitato da epitelio monostratificato che si organizza parallelamente rispetto al dotto che lo ha indotto. Allo stadio filotipico si evidenzia la cresta urogenitale con le porzioni: la porzione genitale e la porzione urinaria e a livello della porzione urinaria la presenza sia del dotto di Wolff che del dotto di Muller. A questo stadio la cresta urogenitale è indifferenziata, non ci sono differenze nei maschi e nelle femmine e nella cresta urogenitale non sono ancora presenti i goni, cioè le cellule che daranno origine ai gameti.

I goni primordiali sono cellule che si differenziano e che si evidenziano molto precocemente durante lo sviluppo embrionale in regioni esterne alla cresta genitale. Si identificano dal punto di vista molecolare e anche dal punto di vista morfologico in momenti molto precoci dell'embrione; quando la cresta genitale non

è ancora formata. Si identificano in regioni di solito endodermiche (si pensa che i goni rappresentino un quarto foglietto embrionale). Per molti animali sono le prime cellule che possono essere caratterizzate sia dal punto di vista morfologico che molecolare. Per i vertebrati dotati di sacco vitellino, i goni si differenziano a livello del sacco vitellino, a livello di un annesso embrionale (ma si ritiene che dal punto di vista molecolare fossero già determinati ben prima della formazione del sacco vitellino stesso). Una volta formata la cresta genitale, si assiste nell'embrione alla migrazione attiva di queste cellule dalla sede della loro prima identificazione, per coloro che lo hanno appunto il sacco vitellino. La migrazione segue percorsi definiti in parte facendosi spazio tra la matrice extracellulare e in parte percorrendo anche il circolo sanguigno. Alla cresta genitale i goni arrivano anche navigando attraverso il mesentere e attraverso l'aorta. Goni indifferenziati non predeterminati ad un differenziamento in senso maschile e femminile. Allo stadio filotipico si hanno creste genitali e goni indifferenziati, identici nei maschi e nelle femmine. I goni migranti raggiungono la cresta genitale e stimolano l'ispessimento dell'epitelio superficiale.

Organizzazione cresta urinaria: la cresta urinaria nei Vertebrati attuali organizza un pronefro che non rappresenta mai una porzione di rene definitivo nell'adulto e rappresenta una porzione filtrante solo negli embrioni degli Anamni, quindi negli Ittiopsidi e negli Anfibi. Il pronefro si organizza come tubuli metamerici aperti nel celoma grazie ai nefrostomi e ha un ruolo come rene provvisorio soltanto a livello degli Anamni. Il resto della cresta urinaria va a costituire l'opistonefro per gli Anamni e due porzioni: il mesonefro che è destinato a non svolgere funzione filtrante e il metanefro, che è la porzione che dà origine al rene definitivo negli Amnioti. Il dotto di Wolff percorre tutta la cresta urinaria.

Cresta genitale: arrivo dei goni indifferenziati che stimolano l'ispessimento della cresta genitale. Quando si ha la maturazione dei gameti, questi devono essere rilasciati all'esterno, non possono rimanere all'interno della massa di tessuto o del corpo dell'animale. Ci sono due possibilità di rilascio dei gameti: o i gameti vengono rilasciati nel celoma, quindi nella cavità su cui sporge la cresta urogenitale oppure raggiungono i tubuli e prendono la via del dotto di Wolff. Questa seconda ipotesi è quella seguita nella maggior parte dei casi dai maschi. Quindi lo scopo del differenziamento della cresta genitale in individui maschili è di costruire delle connessioni tra la porzione in cui si trovano i gameti nella cresta indifferenziata e le porzioni che danno l'accesso al dotto di Wolff. (rilascio dei gameti)

Se l'embrione è maschio, a livello della cresta genitale si differenziano particolari cellule endocrine che producono ormoni, in particolar modo testosterone. Queste cellule, cellule di Leydig, rilasciando testosterone stimolano la proliferazione dell'epitelio ispessito a dare cordoni allungati che si allungano verso i tubuli e quindi vanno a costituire delle connessioni uro-genitali. Il testosterone stimola il riassorbimento, quindi la regressione del dotto di Muller. Dal punto di vista della strutturazione della gonade, si ha la formazione di cordoni testicolari che vanno a circondare i goni, migrati nella cresta genitale, e che si allungano verso strutture di tubuli, che poi permettono la connessione con il dotto di Wolff.

A prescindere di com'è organizzato il testicolo nei vari animali, questo processo avviene in tutti gli embrioni di Vertebrati maschili: allungamento dei cordoni testicolari verso alcuni tubuli che vengono utilizzati come via d'uscita per i goni, una volta differenziati, e che prendono poi la via del dotto di Wolff. Questi tubuli della cresta urinaria vanno a costituire quelli che poi nel testicolo differenziato prendono il nome di dotti efferenti.; mentre la porzione o il dotto di Wolff che veicola i gameti rappresenta il deferente testicolare.

Destino della cresta uro-genitale nel suo complesso: il pronefro rappresenta il rene provvisorio solo negli anamni, mentre negli amnioti non svolge mai questa funzione, ha soltanto lo scopo embriologico di andare ad organizzare il dotto di Wolff che poi si allunga lungo tutta la cresta fino ad arrivare alla porzione più caudale. I tubuli che vengono utilizzati per le connessioni uro-genitali, quelli che vanno a costituire i dotti efferenti, sono i tubuli più cefalici dell'opistonefro negli Anamni o mesonefro negli Amnioti. Questi tubuli si mettono a completa disposizione per le connessioni uro-genitali e vanno a differenziare i dotti efferenti. La prima parte del dotto di Wolff, in connessione con i dotti efferenti, rappresenta una porzione di interesse per

il testicolo, è una specie di serbatoio dei goni differenziati che poi si allunga e prende il nome di epididimo (proprio perché si trova appoggiato sopra il testicolo). La porzione più caudale del dotto di Wolff negli Anamni svolge una doppia funzione: sia di uretere che di deferente testicolare. Quindi svolge la funzione sia di veicolo per quanto riguarda le connessioni uro-genitali, sia di canale urinario. Negli amnioti l'uretere si va a costituire grazie a un diverticolo caudale del dotto di Wolff, uretere secondario, che stimola la formazione di un metanefro, organizzato in tubuli. Il dotto di Wolff nella porzione anteriore a questo diverticolo svolge soltanto la funzione di deferente testicolare, mentre nella porzione caudale alla formazione dell'uretere secondario svolge una funzione mista, andando a costituire l'uretra.

Nella norma il destino dei tubuli che si sono formati nella cresta urogenitale indifferenziata, dotto di Wolff e dotto di Muller, nei maschi dei Vertebrati è: il dotto di Muller regredisce su stimolazione del testosterone, mentre il dotto di Wolff va a costituire sia l'uretere che il deferente testicolare, quindi è un unico canale che svolge entrambe le funzioni negli anamni oppure va a determinare la formazione del deferente testicolare con una funzione disgiunta rispetto all'uretere, che si costituisce a carico dell'uretere secondario. Soltanto la parte più caudale, l'uretra, svolge una funzione mista.

Le eccezioni negli Anamni sono dovute al lungo percorso evolutivo che hanno avuto questi animali. Gli Agnati hanno un'organizzazione molto primitiva, in cui non si identifica un deferente testicolare, gli spermatozoi vengono rilasciati nella cavità celomatica e fuoriescono all'esterno del corpo tramite pori addominali. Diversa è invece l'organizzazione delle vie uro-genitali nei Condroitti e nei Teleostei, limitatamente agli Osteitti che hanno avuto una storia evolutiva molto lunga e distante dal ramo principale. I condroitti sviluppano un dotto urinario accessorio, quindi utilizzano il dotto di Wolff solo come deferente testicolare; mentre la maggior parte dei Teleostei organizza un dotto spermatico accessorio, utilizzando il dotto di Wolff soltanto come connessione urinaria / come uretere.

Schema delle connessioni uro-genitali nei vari Vertebrati.

Se a livello della cresta genitale non si differenziano le cellule che producono testosterone, quindi cellule di Leydig, il destino della gonade è un destino verso la via femminile; dovrà andare a organizzare un ovaio.

Per quanto riguarda l'ovaio, è impensabile che le uova possano fuoriuscire all'esterno utilizzando la via del dotto di Wolff perché le cellule uovo sono cellule molto grosse, spesso enormi dato l'accumulo di materiale di riserva, chiamato tuorlo. La via di emissione delle cellule uovo è il rilascio dell'uovo nella cavità celomatica.

Per quanto riguarda lo sviluppo della cresta, l'assenza di testosterone fa regredire i tubuli/i cordoni testicolari primari; e una volta regrediti, si vanno a sviluppare cordoni sessuali secondari. Questi cordoni non si allungano fino ai tubuli ma rimangono nella zona corticale, quindi nella zona più esterna della cresta genitale, dove circondano i goni indifferenziati e costituiscono i cosiddetti cordoni sessuali secondari o cordoni ovarici.

Per quanto riguarda il dotto di Wolff e i tubuli che si trovano nella parte anteriore dell'opistonefro o del mesonefro si ha una totale regressione, o almeno nel primo tratto mesonefrico. Viene invece stabilizzato il dotto di Muller, che va a sviluppare la via di uscita delle cellule uovo, l'ovidutto.

In ovaio differenziato, i goni maturi vengono rilasciati nel celoma e vengono recuperati dal celoma da una parte ad imbuto del dotto di Muller, così chiamato nell'embrione e che nell'adulto rappresenta l'ovidotto. L'ovidotto è un organo particolare perché, non soltanto è la via d'uscita delle cellule uovo, ma è anche in grado di provvedere alla costruzione di membrane accessorie alla cellula, membrane secondarie (e possono esserci anche membrane terziarie). Ad esempio, l'uovo che viene deposto dagli Uccelli è un uovo chiuso, cleidoico in cui la cellula uovo è il "tuorlo, il rosso". Come viene ovulata, cioè come viene rilasciata dalla gonade: una volta caduta a livello dell'ovidotto, quest'ultimo provvede alla formazione dell'albume, delle membrane esterne e anche alla formazione del guscio. Durante il transito nell'ovidotto, in tutti i Vertebrati,

l'uovo viene arricchito di membrane e quindi alla deposizione ha un aspetto e una funzionalità diversa rispetto al momento dell'ovulazione.

Pertanto, nella femmina il dotto di Muller si differenzia a costituire l'ovidutto e il dotto di Wolff può regredire solo nella porzione più anteriore, quella parte dell'opistonefro che entra in gioco nella formazione delle connessioni uro-genitali nel maschio a costituire l'uretere, se si parla di Anamni, oppure il dotto di Wolff regredisce quasi completamente negli Amnioti, dove la funzione di uretere è svolta dall'uretere secondario. Nelle femmine degli Amnioti permane soltanto il tratto del dotto di Wolff più caudale rispetto al diverticolo dell'uretere secondario, che va a costituire l'uretra.

L'ovidutto non è soltanto una via per la fuoriuscita delle uova ma è un organo attivo nell'aggiungere membrane secondarie e terziarie attorno alla cellula uovo ovulata. Pertanto, è una porzione di intensa attività dal punto di vista metabolico durante il momento dell'ovulazione. Dal punto di vista morfologico, a seconda dei ruoli svolti dall'ovidutto, quindi a seconda del tipo di membrane che vengono organizzate attorno all'uovo e a seconda del tipo di uovo che viene deposto, si riconoscono tipi di ovidutto diversi. Ad esempio, l'ovidutto degli Uccelli e dei Rettili è molto complesso perché vanno ad organizzare membrane complesse compreso il guscio esterno. Ci sono regioni differenziate che via via strutturano le varie porzioni, albume, membrane testacee, guscio, in modo concentrico attorno alla cellula uovo.

Nei mammiferi, la trasformazione dei dotti di Muller è una trasformazione eccezionale.

Nei mammiferi, il dotto di Muller organizza i tre tratti delle vie genitali femminili: le tube uterine, l'utero e la vagina. Le tube uterine sono la porzione dell'ovidutto più vicina all'ovaio, quella che recupera la cellula uovo che viene ovulata e quindi emessa verso la cavità e convoglia la cellula uovo verso le porzioni caudali. A livello delle tube uterine avviene la fecondazione, che è obbligatoriamente interna nei Mammiferi e in animali che depongono uova cleidoiche, quindi nei Rettili e negli Uccelli; mentre per gli altri vertebrati può essere interna o esterna a seconda delle specie. Nel terzo superiore delle tube uterine avviene la fecondazione e inizia lo sviluppo embrionale. Le tube uterine sono caratterizzate da un epitelio ciliato che consente la traslazione dell'uovo fecondato verso la porzione intermedia dell'ovidutto, che va a differenziare l'utero. L'utero è la porzione ricettiva, che consente la formazione di una placenta, organo misto in parte prodotto a carico di tessuti embrionali e in parte a carico dei tessuti materni. Soltanto nei Mammiferi si realizza la formazione di una vera placenta perché soltanto nei Mammiferi per provvedere alla nutrizione dell'embrione si ha la compartecipazione di tessuti di origine diversa (materna ed embrionale). Altri animali mostrano uno sviluppo interno, in cui parte degli annessi embrionali sviluppa delle porzioni che hanno un ruolo nel nutrimento dell'embrione, ma le porzioni materne non entrano in gioco nella formazione dell'organo; quindi non si forma una placenta vera e propria. L'utero può avere forme differenti: i primati mostrano un utero impari, cioè i due tratti del dotto di Muller si fondono tra di loro a costituire una struttura unica; in altri animali questa fusione è soltanto nella parte più caudale dell'utero oppure non avviene affatto. Si possono avere: uteri duplici quando non si ha fusione delle porzioni uterine, uteri bipartiti o bicorni oppure uteri semplici, tipici dell'uomo e dei primati. Non esiste un significato evolutivo portato al miglioramento dall'utero duplice all'utero semplice; il tipo di utero dipende dal tipo di cucciolate. Per i primati che partoriscono uno o al massimo due piccoli è funzionale avere un'unica cavità uterina; in animali che hanno cucciolate numerose è fondamentale avere due porzioni uterine separate dove i vari impianti si organizzano in modo ordinato, senza rischiare la fusione tra placente, che si rischierebbe se si avesse un'unica camera uterina. Nei Mammiferi uteri è sempre fusa la parte terminale del dotto di Muller, che si fondono a costituire una vagina impari.

Come sono organizzate le gonadi nei vari Vertebrati: testicolo per i maschi e ovaio per le femmine. Il differenziamento verso la forma maschile, il testicolo o verso la forma femminile, cioè l'ovaio è dato da una stimolazione ormonale da parte di cellule endocrine, le cellule del Leydig, che si differenziano nella cresta genitale in soggetti di sesso maschile. Ma un differenziamento in senso testicolare lo si può avere, sperimentalmente, fornendo embrioni maschili, quindi fornendo testosterone all'embrione o nei casi di

patologie materne o nel caso di assunzione di farmaci a base ormonale di testosterone. La forma /il differenziamento dell'ovaio, invece, si realizza fisiologicamente qualora non si siano differenziate cellule di Leydig, quindi non ci sia stata la stimolazione da parte del testosterone.

Dal punto di vista strutturale generale ci sono due tipi di testicolo nei Vertebrati: negli Anamni il testicolo definito cistico e negli Amnioti il testicolo a tubuli seminiferi.

Testicolo cistico o ampollare → organo parenchimatoso costituito da una capsula esterna e da uno stroma interno in cui sono alloggiate le cisti. L'organizzazione macroscopica di questo testicolo può essere semplice, con una capsula che non dirama dei setti oppure a logge in cui la capsula dirama dei setti in cui sono alloggiate le cisti.

Cisti: struttura sferica circondata da una cellula nutrice; quindi un'unica cellula del Sertoli va a costituire la parte esterna della cisti e va a nutrire un clone di goni. Al momento dell'organizzazione della cresta genitale, i cordoni sessuali testicolari vanno a differenziare queste cellule nutrici, chiamate cellule del Sertoli. Ogni cellula del Sertoli circonda un gone, che era migrato nella cresta indifferenziata. Il gone prolifera a dare un clone di cellule che verranno nutrite e andranno incontro a maturazione progressiva.

Stato differenziativo dei goni all'interno delle diverse cisti: cisti diverse mostrano stadi maturativi diversi, ma all'interno della stessa cisti ci sono goni tutti allo stesso stadio maturativo. La progressione della maturazione dei goni avviene in seguito alla maturità sessuale in modo ciclico. Spermatogoni iniziano a differenziarsi, costituendo spermatociti, poi spermatidi e infine differenziando gli spermatozoi. Gli spermatozoi sono cellule particolari che non solo hanno raggiunto lo stato aploide dal punto di vista genetico, ma che si sono anche differenziati in senso strutturale andando a costituire la tipica cellula flagellata. Ogni cisti è circondata da un'unica cellula nutrice, la cellula del Sertoli e contiene un clone di goni, che vanno incontro a una progressione simultanea nel differenziamento. Una volta completato il differenziamento dei goni, quindi una volta in cui le cellule all'interno della cisti hanno raggiunto lo stato di spermatozoi, la cisti si lacera e gli spermatozoi vengono rilasciati nelle connessioni uro-genitali e prendono la via dei dotti efferenti, dell'epididimo e del deferente testicolare.

Sezione istologica: testicolo cistico mostra varie logge contenenti le cisti. La parete delle cisti è sottile perché costituita dall'unica cellula del Sertoli. All'interno di cisti diverse si notano stadi maturativi diversi, dove gli spermatozoi sono le tipiche cellule differenziate flagellate.

Negli Amnioti il testicolo va a differenziare il testicolo a tubuli seminiferi. Nel testicolo a tubuli seminiferi i cordoni sessuali primari, quelli testicolari, organizzano dei veri e propri tubuli che si mettono in connessione con i dotti efferenti. All'interno dei tubuli c'è una parete costituita dalle cellule del Sertoli (cellule cilindriche), che sono quelle che derivano dai tubuli primari che si organizzano nella cresta genitale. È un epitelio monostratificato di cellule del Sertoli, che accolgono tra l'una e l'altra goni. Al momento del differenziamento di questi goni si ha che progressivamente il gone indifferenziato prima si divide, quindi compie una mitosi e poi va a differenziarsi per dare: spermatogoni-spermatociti-spermatidi-spermatozoi. Durante il differenziamento il gone che si differenzia progredisce dalla base del tubulo fino alla cavità del tubulo stesso.

A livello del testicolo maturo i goni si dividono e originano goni che poi vanno incontro a differenziamento. In un testicolo a tubuli seminiferi non si sono formati dei cloni, che poi vanno a differenziare, ma si ha uno strato di goni indifferenziati che va a costituire una sorta di strato germinativo di un epitelio pluristratificato. In pratica nel tubulo si ha un epitelio monostratificato, rappresentato dalle cellule del Sertoli e un epitelio pluristratificato, rappresentato dallo strato germinativo dei goni indifferenziati e progredendo verso il lume del tubulo dai vari stadi differenziati che portano poi alla formazione degli spermatozoi. Una volta che gli spermatozoi si sono differenziati come cellule flagellate, si staccano dall'epitelio e prendono le vie uro-genitali: percorrono il tubulo, i dotti efferenti, l'epididimo e il deferente testicolare.

Sezione istologica di un testicolo a tubuli seminiferi: presenza di diversi tubuli in cui l'aspetto macroscopico di un testicolo attivo è rappresentato da un epitelio pluristratificato dei gameti in via di maturazione, quindi dallo strato germinativo dei goni fino agli spermatozoi. In realtà in queste pile di gameti in via di differenziamento si ha la presenza di un monostrato di cellule nutrici, le cellule del Sertoli.

Tra le varie cisti e i vari tubuli permane la presenza di cellule di Leydig, le cellule endocrine che producono testosterone. Le cellule di Leydig si trovano in prossimità di capillari sanguigni, dove il testosterone viene rilasciato e portato in circolo.

Per quanto riguarda la gonade femminile, l'ovaio, si hanno due tipi di organizzazione: un ovaio tipico di tutti i Vertebrati, ad eccezione dei Mammiferi in cui la struttura può essere quella di un organo sacciforme non particolarmente pieno o un organo parenchimoso omogeneo. Diversamente i mammiferi mostrano un'organizzazione molto particolare, in cui si riconosce un organo parenchimoso con una regione corticale in cui si trovano le strutture che differenziano le uova e con una regione midollare, molto vascolarizzata che ha il compito di accogliere ormoni che vengono sempre prodotti a livello della gonade ma che vengono massicciamente prodotti a livello della gonade del Mammifero. Anche l'ovaio degli altri Vertebrati è vascolarizzato e porta in circolo gli ormoni prodotti dalla gonade stessa, ma nell'ormone del Mammifero dopo l'ovulazione si vanno a costituire dei corpi endocrini, corpi lutei, molto voluminosi ed è necessaria la messa in circolo degli ormoni prodotti dai corpi lutei in tempi rapidi e con efficienza.

Gonade dei Vertebrati non Mammiferi: organo sacciforme se si identifica una sorta di lume centrale. Questo lume non ha quasi mai lo scopo di accogliere le uova ovulate; vengono rilasciate nel lume dell'ovaio sacciforme soltanto nei Teleostei. In tutti gli altri le uova vengono rilasciate all'interno del celoma. Invece, per quanto riguarda la struttura parenchimososa non si riconosce il lume, ma si riconosce un organo pieno in cui il connettivo accoglie strutture deputate alla maturazione dei goni. Queste strutture derivano dai cordoni sessuali secondari della gonade in via di sviluppo e rappresentano le cellule nutrici. Nell'ovaio le cellule nutrici si organizzano a dare un follicolo, cioè una sfera, costituita da un epitelio (più cellule follicolari circondano singoli goni e hanno lo scopo di nutrire questi goni durante il differenziamento).

Immagini

Schema di un ovaio sacciforme: epitelio che circonda l'organo, uno stroma connettivale piuttosto lasso e molto vascolarizzato, presenza di follicoli. I follicoli sono costituiti da uno o pochi strati di cellule nutrici, che prendono il nome di cellule follicolari e che hanno lo scopo di provvedere al differenziamento degli oogoni a dare la maturazione delle cellule uovo. Nella maturazione delle cellule uovo di tutti i Vertebrati, tranne dei Mammiferi, è compreso anche l'accumulo di materiale di riserva o tuorlo, che serve durante le fasi dello sviluppo embrionale. Si ha un'organizzazione di follicoli, che attivamente spingono alla maturazione progressiva degli oogoni in oociti e poi alla costituzione delle cellule uovo, e che comprende sia una maturazione molecolare generale della cellula uovo, sia l'accumulo di materiale di riserva sottoforma di tuorlo.

Strato di cellule follicolari. All'interno si vede la cellula uovo, in cui la parte più scura è il vitello e la parte più chiara è il nucleo. Attorno al nucleo ci sono numerosi nucleoli. Le cellule follicolari producono anche ormoni, gli estrogeni, che vengono messi in circolo da vasi che si trovano a livello del connettivo.

Nei Mammiferi c'è un ovaio parenchimoso con un'organizzazione complessa, in cui si riconosce una parte esterna, la parte corticale in cui sono presenti gli elementi deputati alla maturazione degli oogoni (i follicoli ovarici che vanno a portare a maturazione gli oogoni). Dopo l'ovulazione il follicolo non va incontro a regressione, ma inizia a proliferare: le cellule follicolari cominciano a proliferare attivamente e coinvolgono anche delle cellule connettivali con le quali vanno a costituire un corpo endocrino transitorio, il corpo luteo.

Ovaio di Mammifero: a livello della zona midollare c'è una ricca vascolarizzazione, mentre a livello della zona corticale c'è la struttura dei follicoli, che provvedono alla maturazione degli oogoni a dare poi le cellule uovo che vengono ovulate. Dopo l'ovulazione, il follicolo post-ovulatorio che assieme a cellule connettivali vanno incontro ad un'attiva proliferazione fino a costituire corpi endocrini transitori, corpi lutei. Il corpo luteo è una struttura che produce ormoni finalizzati alla gravidanza; l'ormone prodotto dal corpo luteo è il progesterone. I bersagli degli ormoni prodotti dal corpo luteo sono molteplici, ma il bersaglio principale è l'utero. Il progesterone prepara l'utero a un impianto dell'embrione e lo rende disponibile per l'impianto e la formazione di una placenta (che è un organo complesso in parte formato da tessuti embrionali e in parte formato da tessuti materni, in particolar modo da tessuti uterini).

Schema: sorta di ciclo ovarico: oogoni indifferenziati che vengono circondati a livello embrionale da cordoni sessuali secondari e si va a costituire un monostrato di cellule follicolari- quando inizia, su stimolazione ormonale, la maturazione degli oogoni le cellule follicolari iniziano a proliferare. Proliferando aumenta il numero di strati attorno all'oocita (perché di fatto l'oocita del Mammifero Uterino non si ingrandisce, non si arricchisce di materiale di riserva, a dispetto degli altri Vertebrati in cui la proliferazione delle cellule follicolari porta ad un ingrossamento del follicolo che si adatta all'aumento del dimensioni della cellula uovo (nei Mammiferi la proliferazione delle cellule follicolari va a costituire un pluri-strato. Il pluri-strato circonda l'oocita in via di differenziamento e inizia a produrre il liquido follicolare. L'accumulo di liquido follicolare scava una cavità, che diventa sempre più grossa e anche il follicolo diventa sempre più grosso, pur mantenendo l'oocita la stessa dimensione.) A follicolo maturo la pressione del liquido follicolare permette la lacerazione delle cellule follicolari esterne e permette l'ovulazione. In generale, negli altri Vertebrati la lacerazione della parete del follicolo è ottenuta grazie all'ingrossamento della cellula uovo, grazie all'accumulo di vitello. A secondo del Mammifero, si ha l'ovulazione o di uova completamente differenziate o di oociti secondari, che devono completare ancora la maturazione come negli uomini e che completeranno il differenziamento solo in seguito alla fecondazione. Il follicolo è una struttura che si ingrandisce durante l'ovulazione dell'oocita e il pluri-strato di cellule follicolari produce liquido follicolare, che si accumula e che va a costituire il liquor follicoli. Dal punto di vista anatomico la regione che si scava per l'accumulo di liquido prende il nome di antro.

Le nostre cellule follicolari, così come quelle degli altri Vertebrati, producono ormoni, estrogeni. Gli estrogeni rilasciati nel circolo sanguigno hanno vari bersagli, target cellulari, tra cui tutta la porzione degli ovidotti modificati, quindi dell'utero e della vagina. Dopo l'ovulazione l'oocita/cellula uovo viene accolta a livello delle tube uterine, dopo può avvenire la fecondazione e inizia la discesa uovo fecondato, se è stato fecondato, verso l'utero. È fondamentale che nel Mammifero si sia evoluta questa strategia: il follicolo post-ovulatorio non degenera ma va incontro a intensa proliferazione che coinvolge anche cellule connettivali a costituire il corpo luteo. Il corpo luteo produce progesterone che prepara l'utero all'impianto, quindi alla costruzione di una placenta costituita in parte grazie ai tessuti embrionali e in parte grazie ai tessuti uterini. Il corpo luteo va incontro a regressione nel caso in cui non ci sia stata fecondazione e quindi nel caso in cui non sia iniziata una gravidanza; invece il corpo luteo viene stabilizzato da ormoni prodotti dall'embrione, gonadotropina corionica nel caso in cui ci sia stata fecondazione.

Sezione istologica di un ovaio di mammifero: grosse masse scure sono corpi lutei. In questo caso sono state ovulate molte uova e quindi si sono formati molti corpi lutei nello stesso ovaio. Si vedono sezioni della parte anteriore dell'ovidutto che nel Mammifero vanno a costituire le tube uterine. (dal punto di vista femminile umano, la norma vuole che venga ovulato un oocita per volta e che quindi si venga a formare un corpo luteo per volta)

Vari tipi di follicoli: nel Mammifero si riconoscono follicoli diversi morfologicamente a seconda dello stadio follicolare, quindi a seconda dello stadio di maturazione della cellula uovo. L'oocita in via di differenziamento rimane sempre della stessa dimensione, mentre cambia la struttura follicolare.

Con la maturazione inizia a esserci una proliferazione delle cellule follicolari e un'organizzazione anche del connettivo esterno, che va a dare la teca follicolare.

Durante la maturazione aumenta il numero di strati di cellule follicolari e aumenta l'organizzazione della teca follicolare e le cellule follicolari iniziano a produrre liquor follicoli, che va a dare lacune di liquido sparso tra le cellule. Man mano che questo liquido si accumula si va a costituire l'antro. L'ovocita rimane sospeso all'interno dell'antro, circondato da cellule follicolari, che rappresentano il cumulo ooforo; mentre rimangono cellule follicolari esterne che circondano l'antro stesso. Quando il liquido follicolare si accumula a sufficienza e raggiunge una pressione elevata, le membrane esterne del follicolo si lacerano e si ha l'ovulazione dell'ovocita circondato ancora dal cumulo ooforo. (Le cellule del cumulo ooforo hanno un ruolo anche durante la fecondazione)

Produzione di ormoni nei vari tipi di ovaio: In tutti i tipi di ovaio si ha la produzione di estrogeni da parte delle cellule follicolari, mentre nell'ovaio del Mammifero si ha la costruzione di corpi endocrini transitori che perdurano per tutta la durata della gravidanza, stabilizzati dalla gonadotropina corionica prodotta dall'embrione oppure degenerano più velocemente se non avviene la gravidanza, se non c'è stata fecondazione. Il corpo luteo produce progesterone, un ormone che si è evoluto per consentire il rapporto unico (perché la placenta viene formata in modo misto, sia a carico dei tessuti uterini che dei tessuti embrionali), che si è evoluto nei Mammiferi, tra la madre e l'embrione in via di sviluppo.

Come vengono emessi i gameti nei due sessi: I gameti vengono emessi, di norma, all'esterno grazie alle connessioni uro-genitali nel maschio, grazie quindi ai dotti efferenti, all'epididimo e al deferente testicolare.

Mentre nelle femmine, i gameti vengono rilasciati nel celoma ad eccezione dei Teleostei che rilasciano i gameti nella cavità, nel lume dell'ovaio cistico e poi vengono convogliati all'esterno grazie agli ovidotti. Gli ovidotti hanno un ruolo estremamente importante in tutti i Vertebrati per la costruzione di membrane secondarie, terziarie dell'uovo e nei Mammiferi, gli ovidotti che derivano dal dotto di Muller organizzano le tube uterine, l'utero e la vagina.

Gli sbocchi esterni sono di vario tipo. Si hanno più possibilità nei vari Vertebrati: o la formazione di un'unica cloaca, di un'unica regione/anticamera dove sboccano poro genitale, poro urinario e ano, o lo sbocco esterno di queste strutture indipendentemente oppure nelle femmine dei Mammiferi c'è la presenza del seno urogenitale, ragione in cui sfociano il poro urinario e la vagina, separati dall'ano.