

# StuDocu.com

Anatomia Comparata - appunti di tutto il corso, inclusa la spiegazione delle esercitazioni con vetrini

Anatomia comparata (Università degli Studi di Milano)

## ANATOMIA COMPARATA

L'anatomia comparata dei vertebrati vuole confrontare forma e struttura di organi di specie differenti considerandone la funzione, e per fare ciò attinge da diverse discipline che convergono in essa. Non bisogna stupirsi se nell'analizzare un organo piuttosto che un altro di differenti specie si risalirà sia all'origine embrionale di questo organo, nelle varie specie, sia alla sua comparsa nella storia di vertebrati.

Quindi l'anatomia comparata confronta forma struttura e funzione, che sono dei concetti tra loro molto connessi: se ad esempio si confrontano gli arti anteriori di un uomo e di un delfino si osserva che fondamentalmente i pezzi che compongono i due arti sono gli stessi, ma essi hanno forma completamente diversa sulla base della funzione che hanno durante la vita dell'animale quindi per consentire all'animale di fare quello che è supposto fare.

DIFFERENZE e SIMILITUDINI degli arti dei vari animali → perché l'arto del piccione e del pinguino sono più simili tra di loro piuttosto che rispetto all'arto di un delfino o di un pipistrello, sebbene l'arto del piccione e del pinguino facciano cose completamente differenti?

- Tutto dipende dall'adattamento degli animali ai differenti tipi di locomozione: l'arto del delfino è costituito da una superficie rigida che applica una pressione sull'acqua e favorisce il nuoto

OMOLOGIA e ANALOGIA → due organi, tra due organismi differenti, si dicono omologhi se originano da un antenato comune e hanno subito una evoluzione probabilmente un'evoluzione divergente quindi pur essendo correlati sono diventati meno simili nella struttura e nella funzione a causa degli adattamenti, mentre con analoghi si intende che i due organi sono simili ma non hanno un antenato comune, hanno subito probabilmente un'evoluzione convergente quindi numerose modifiche e adattamenti che li hanno portati ad essere simili.

I vertebrati sono animali a simmetria bilaterale, ciò è dovuto fondamentalmente perché il piano sagittale divide l'organismo in due parti speculari (parte destra e parte sinistra), perpendicolare a questo piano ce ne sono altri due che si chiamano piano frontale (divide la parte superiore da quella inferiore dell'animale) e un piano trasversale (divide l'animale nella parte anteriore e in quella posteriore), ci sono poi una serie di piani parasagittali che sono dei piani paralleli al piano sagittale.

Ogni organismo poi ha una diversa organizzazione, per esempio quella che nel cane è considerata essere la parte ventrale in realtà nell'uomo corrisponderebbe alla sua parte anteriore, questo perché l'uomo si trova in posizione eretta.

In anatomia gli organi si definiscono:

- PARI → quelli che si presentano in coppia e solitamente sono posti in modo simmetrico, quindi un appartenente alla coppia si trova a sinistra e l'altro sulla destra

- IMPARI → quelli che si presentano in una sola copia ma non sempre sono disposti lungo il piano sagittale

È fondamentale sapere dove sono situati gli organi, ci sono infatti delle patologie, anche importanti, nell'uomo che vanno sotto il nome di SITUS INVERSUS o ETERTASSIA nelle quali si ha un alterazione della distribuzione simmetrica degli organi all'interno dell'organismo.

Un altro concetto fondamentali dell'anatomia comparata è la METAMERIA = ripetizione di strutture lungo l'asse antero-posteriore dell'organismo; la metameria si può distinguere in:

- ETERTASSIA (quando le parti sono diverse) → un esempio sono le vertebre che si susseguono in senso antero-posteriore della colonna vertebrale, sono strutture che a seconda del punto nel quale ci troviamo lungo l'asse antero-posteriore assumono delle caratteristiche molto peculiari (vertebre sacrali, lombari ...)
- OMONOMA (quando le parti sono simili) → un esempio è la muscolatura che è composta da una ripetizione di masse muscolari dette miomeri

Questa divisione si basa sul fatto che le parti ripetute, osservate in senso antero-posteriore, siano rispettivamente o diverse tra loro o molto simili tra loro.

I vertebrati sono nati sicuramente in mare, e probabilmente introno a 500 milioni di anni fa ma forse anche prima. Inizialmente nascono come organismi marini, poi riescono ad entrare nelle acque dolci e infine circa 400.000 anni fa riescono a conquistare le terre emerse.

Il subphylum dei vertebrati fa parte del phylum dei CORDATI, essi sono tutti caratterizzati da una struttura dorsale che si chiama NOTOCORDA, che ha una consistenza definita duro-elastica ed è quindi una struttura di sostegno costituita fondamentalmente da grosse cellule molto rigonfie che richiamano liquidi per osmosi, in quanto sono ricche di glicogeno. I cordati sono anche caratterizzati dall'aver una SIMMETRIA BILATERALE, quindi l'organismo cordato può essere diviso in due parti speculari; i cordati comprendono tre subphyla che sono:

- CEFALOCORDATI
- UROCORDATI o tunicati
- VERTEBRATI

Una particolarità è che un urocordato è identificabile come tale per la struttura della larva che presenta tutte le caratteristiche che hanno anche gli altri phyla, l'individuo adulto invece è completamente diverso ed è difficile immaginarlo imparentato con i vertebrati.

Qualsiasi cordato ha una caratteristica struttura che presenta una notocorda di sostegno:

- dorsalmente a questa è presente il SISTEMA NERVOSO, che è costituito fondamentalmente da un TUBO NEURALE
- ventralmente alla notocorda si ha il SISTEMA DIGERENTE, che è un tubo (inizia con la bocca) caratterizzato dall'aver una parte più ampia iniziale, il

**FARINGE BRANCHIALE**, che ha il compito di inalare l'acqua che poi viene espulsa attraverso le fessure branchiali cosicché l'animale possa filtrare il materiale contenuto all'interno dell'acqua, liberarsi dell'acqua e trattenere questo materiale per nutrirsi; il faringe branchiale è specializzato anche nella respirazione

Se si osserva il tronco di uno zebrafish, un piccolo pesciolino d'acqua dolce originario del Sud est asiatico, si riscontra la presenza della notocorda che è immediatamente sotto al tubo neurale, in questo caso precisamente al midollo spinale (la parte più ventrale del tubo neurale che forma una sorta di solco), e che è formata da una fila di cellule rigonfie.

I tre subphyla appartenenti al phylum dei cordati sono caratterizzati da una specifica localizzazione della notocorda, e dorsalmente ad essa è presente una struttura allungata in senso antero-posteriore che è il sistema nervoso:

- gli **UROCORDATI** sono caratterizzati dall'avere la notocorda soltanto nella parte caudale sotto al sistema nervoso, invece sotto alla parte più anteriore del sistema nervoso la notocorda non c'è
- nei **CEFALOCORDATI** invece tutto il tubo neurale ha sotto di sé la notocorda
- nei **VERTEBRATI** la notocorda si trova sotto tutta la parte del midollo spinale e sotto la parte più posteriore del cervello

I cordati sono animali:

- **TRIBLASTICO**: quando la cellula uovo viene fecondata e si ottiene lo zigote esso va incontro a una serie di divisioni piuttosto frenetiche, in pratica le prime fasi dello sviluppo mirano a suddividere il volume della cellula uovo in tante cellule sempre più piccole, i **BLASTOMERI**, questi poi andranno a costituire i vari organi, sistemi e tessuti. Importante è che il passaggio da blastomeri a tessuti, a organi e così via non è diretto ma passa attraverso una fase in cui il nostro embrione è caratterizzato dall'essere costituito da tre foglietti embrionali: ectoderma, mesoderma ed endoderma, che daranno origine ai vari organi di competenza (esempio: dall'ectoderma si origineranno il tessuto nervoso e il rivestimento che ci avvolge)
- **CELOMATI**: sono gli animali caratterizzati dall'avere una cavità, detta **CELOMA**, che è delimitata interamente da mesoderma
- **DEUTEROSTOMI**: durante lo sviluppo embrionale di un animale triblastico si formano i tre foglietti embrionali, il tutto in una fase cruciale dello sviluppo ormonale detta **GASTRULAZIONE**, durante questa fase si forma anche il **BLASTOPORO** che è una apertura che mette in comunicazione l'intestino primitivo, cioè l'archenteron, con il mondo esterno invece nei deuterostomi la bocca non deriva dal blastoporo ma è una struttura di nuova formazione

Il termine **VERTEBRATO** deriva dal fatto che questi animali sono caratterizzati da una particolare struttura che corre in senso antero-posteriore, posta dorsalmente e che sostituisce nella funzione di sostegno la notocorda che è la **COLONNA VERTEBRALE** costituita da **VERTEBRE**. La notocorda ad esempio nell'uomo permane nell'età adulta soltanto come un residuo tra una vertebra e l'altra, in particolare in

parte dalla notocorda derivano i DISCHI INTERVERTEBRALI, cioè i cuscinetti che sono posizionati tra una vertebra e l'altra e ammortizzano i colpi nella colonna vertebrale.

Le vertebre sono delle strutture chiaramente metameriche e sono caratterizzate dall'essere diverse l'una dall'altra, infatti esse nella parte più anteriore sono diverse per forma e dimensione da quelle che stanno più caudalmente; inoltre lo scheletro nella regione anteriore è presente ed è opportunamente modificato perché il cranio oltre a funzione di sostegno ha anche la funzione cruciale di protezione per gli organi di senso (es. vie alimentari e respiratorie)

I primi vertebrati possono essere, dal punto di vista della struttura generale, assimilati a quella del generico cordato quindi probabilmente i primi vertebrati erano individui filtratori con una bocca piccola o circolare o a fessura, e con un faringe caratterizzato dall'aver parecchie fessure branchiali, ed erano organismi sostenuti da uno scheletro.

Il primo grosso salto evolutivo operato dai vertebrati è l'acquisizione di una bocca nuova, differente dalla precedente che invece non era in grado di far alcun tipo di movimento particolare ed era soltanto un'apertura attraverso cui far passare l'acqua ricca di nutrienti. La nuova bocca consiste in una struttura caratterizzata da uno scheletro articolato con mascella e mandibola armate di denti, e quindi l'organismo può diventare anche un predatore.

Il vertebrato quindi hanno:

- le vertebre, strutture che si ripetono metamericamente a proteggere il midollo spinale
- il cranio che ha funzione di sostegno e deve proteggere anteriormente gli organi di senso
- il faringe, che tutti i vertebrati sviluppano in fase embrionale, esso dopo rimarrà anche nella fase adulta solo nelle specie che respirano in ambiente acquatico e quindi utilizzano le branchie
- un cuore, posto ventralmente rispetto al digerente
- un apparato circolatorio chiuso
- un sistema nervoso che è sostanzialmente un tubo e si forma durante lo sviluppo embrionale, nel momento della sua formazione compaiono anche nuove cellule (peculiarità dei vertebrati) che sono le cellule delle creste neurali, sono di origine nervosa e derivano dal tubo neurale, sono cellule con un'alta capacità migratoria e si spostano in vari distretti all'interno dell'organismo

I vertebrati sulla base della struttura della bocca si dividono in due superclassi:

- Gli AGNATI,
- Gli GNATOSTOMI

Tra gli agnati fossili si annoverano:

- i CONODONTI, che erano caratterizzati dall'aver la pelle completamente nuda
- gli OSTRACODERMI, che erano caratterizzate dall'aver un esoscheletro dermico costituito da piastre ossee che ricoprivano completamente il corpo, queste piastre erano più ampie nella regione cefalica e un po' più ridotte in dimensioni nella regione caudale per dare all'animale una maggiore libertà di movimento.

Attualmente ci sono solo due classi di agnati viventi:

i PETROMIZONTI → sono riusciti a conquistare l'ambiente di acqua dolce, ambiente dove si riproducono, si creano delle larve dette ammocete che rimangono per qualche tempo (anche anni) in acqua dolce, dopo subiscono una profonda metamorfosi e il neomorfosato adulto si risposta in acqua salata dove vive parassitando pesci e altri organismi, l'adulto poi ritornerà in acqua dolce per riprodursi dove poi muore.

Ci sono anche alcuni petromizonti che conquistata l'acqua dolce che non l'abbandoneranno mai.

- i MISSINIFORMI, questi poiché hanno una bocca di forma circolare sono anche detti **CICLOSTOMI** → le missine sono animali esclusivamente marini, con la loro bocca circolare attaccano la loro preda e con la loro pseudolingua piena di dentelli lacerano i tessuti e traggono nutrienti dai tessuti molli delle prede.

Hanno uno scheletro cartilagineo, non hanno una bocca articolata, non hanno pinne pari e non hanno un esoscheletro dermico.

Anche gli ostracodermi avevano uno scheletro cartilagineo, avevano una bocca priva di articolazione, non avevano pinne pari (ma esistono delle eccezioni) ed erano caratterizzati da un esoscheletro dermico con piastre grosse a livello cefalico e più piccole sul resto del corpo.

Dagli ostracodermi e in particolare dagli anaspidi si sarebbero evoluti gli gnatostomi.

Gli gnatostomi sono organismi che sviluppano l'articolazione della mascella e della mandibola, struttura che consente loro di mordere e afferrare con la bocca; gli gnatostomi producono due linee evolutive:

- I CONDROITTI, pesci cartilaginei il cui scheletro è costituito esclusivamente da cartilagine
- Gli OSTEITTI, pesci il cui scheletro era costituito esclusivamente o da osso o da ossa e cartilagine. Dai sarcopterigi, un sottogruppo degli osteitti, avranno origine i primi TETRAPODI.

Gli gnatostomi comprendono anche la linea più antica dei PLACODERMI, ormai estinti, che erano un gruppo molto variegato con individui molto piccoli fino a individui grandi metri e avevano un caratteristico scudo a livello cefalico che si articolava con un altro scudo a livello toracico, avevano mascella e mandibola articolate ma prive di denti (anche se in realtà l'osso dermico che costituiva la mascella e la mandibola era seghettato), avevano inoltre pinne pari pettorali e pelviche.

I pesci cartilaginei o **CONDROITTI** si dividono in due sottoclassi:

- Gli ELASMOBRANCHI
- Gli OLOCEFALI

Sono tutti individui caratterizzati dall'averne uno scheletro completamente cartilagineo che a volte può venire calcificato per aumentarne la consistenza, la corazza degli gnatostomi più antichi viene persa nei condroitti anche se questi ultimi mantengono comunque la capacità di formare ossa, inoltre hanno pinne pari. I primi condroitti a comparire sono di acqua dolce, ma poi si spingono fino in mare.

Gli elasmobranchi si dividono ulteriormente in:

- SQUALOIDEI o pleurotremi
- BATOIDEI o ipotremi

Una differenza sostanziale tra questi due gruppi è la posizione delle fessure branchiali che negli squali sono poste lateralmente e il loro secondo nome è dovuto a questo, mentre nelle razze le fessure sono poste ventralmente. Le fessure branchiali si aprono direttamente verso l'esterno e gli elasmobranchi sono privi di vescica natatoria.

Gli olofefali o chimere contano non molte specie che vivono nelle profondità marine, hanno uno scheletro cartilagineo e sono caratterizzate dall'averne delle fessure branchiali ricoperte da una plica cutanea, inoltre in quanto pesci cartilaginei sono privi di vescica natatoria.

Gli **OSTEITTI** sono i pesci con un endoscheletro che si ossifica del tutto o in parte, inoltre presentano una novità evolutiva importante: le fessure branchiali sono coperte da una struttura chiamata OPERCOLO, una lamella di osso dermico; in questo modo la respirazione che prima nei condroitti dipendeva dal movimento degli archi branchiali e dal flusso di acqua legato al movimento ora viene a dipendere dai movimenti opercolari e della bocca.

A differenza dei condroitti, che presentano una bocca ventrale, i pesci ossei hanno una bocca terminale, essa è una NEOBOCCA infatti l'arco orale viene profondamente modificato e si arricchisce di tutta una serie di ossa dermiche (nei condroitti l'arco orale è costituito solo da due cartilagini: la cartilagine del palato quadrata e la cartilagine di Meckel).

La caratteristica di parecchi pesci ossei è quella di avere un organo idrostatico, la VESCICA NATATORIA, che è una estroflessione dell'apparato digerente che inizialmente ha la funzione di supporto alla respirazione ma poi assume un ruolo importante nel consentire al pesce di spostarsi in altezza nella colonna d'acqua (questo organo era completamente assente nei condroitti).

Infine, gli osteitti sono caratterizzati dall'averne delle PINNE PARI nelle quali i LEPIDOTRICHII, i raggi che supportano la pinna stessa, sono di tipo osseo; è sulla base della struttura dello scheletro di queste pinne che vengono distinte le due sottoclassi degli osteitti:

- Gli ACTINOPTERIGI
- I SARCOPTERIGI

Gli ACTINOPTERIGI che compaiono nelle acque dolci, per poi andare a conquistare il mare, sono caratterizzati da lepidotrici molto sottili e disposti a ventaglio; questo sottogruppo contiene 3 infraclassi:

- **CONDROSTEI** → sono caratterizzati da uno scheletro in parte cartilagineo, si trovano in questa infraclasse poche specie tra cui gli **STORIONI** e i **POLIPTERIDI**, anche se questi ultimi non sempre sono considerati condrostei. I polipteridi devono il loro nome alla suddivisione della pinna dorsale in pinne, sono animali che vivono esclusivamente in acque dolci e poco ossigenate dell'Africa e sono animali definiti "a respirazione aerea obbligata", azione che conducono mediante polmone
- **OLOSTEI**
- **TELEOSTEI**

Olostei e teleostei formano insieme il gruppo dei **NEOPTERIGI**, in esso rispetto ai condrostei si assiste a una maggiore mobilità delle ossa dermiche dell'apparato boccale che muovendosi in concerto con l'opercolo consente ai pesci di alimentarsi per suzione.

Gli olostei, meno evoluti dei teleoste, sono rappresentati da soli due generi, mentre i teleoste rappresentano con le loro quasi 30000 specie la maggior parte dei pesci attualmente presenti, i teleoste sono infatti stati in grado di colonizzare sia il mare sia le acque interne a qualsiasi latitudine.

La **VESCICA NATATORIA** è di solito presente in tutti gli NEOPTERIGI, ma mentre nei teleoste ha sempre e solo funzione idrostatica in alcuni olostei, come l'amia calva, la vescica comunica con l'esterno e quindi è in grado di fungere anche da organo respiratorio accessorio.

Inoltre i **TELEOSTEI** sono stati caratterizzati da un aumento della mobilità dell'apparato boccale con conseguente ampliamento delle possibilità di alimentazione associate a cambiamenti morfologici che conferiscono ai pesci teleoste una maggiore abilità nel nuotare, ad esempio si è verificato l'alleggerimento dello scheletro dermico, compare inoltre la pinna caudale omocerca (pinna simmetrica caratterizzata dall'avere due lobi della medesima dimensione nei quali non si estendono le vertebre ma sono sostenuti da raggi ossei).

I SARCOPTERIGI sono caratterizzati dall'avere, internamente alle loro pinne pari, delle strutture ossee di sostegno che sono inoltre dotate di muscolatura, di conseguenza si ha una pinna carnosa che dà il nome alla sottoclasse. I sarcopterigi, comparsi circa 400 milioni di anni fa nelle acque dolci si distinguono in:

- **DIPNOI** → si distinguono solo in tre generi che sono esclusivamente di acqua dolce, vivono in Australia, Sud America e Africa in acque particolarmente povere di ossigeno, hanno una doppia respirazione, sia branchiale sia polmonare e sono a respirazione aerea obbligata; la coesistenza della doppia respirazione ha portato a profonde modificazioni degli arti branchiali stessi e del cuore, e quindi si è instaurata una circolazione doppia ed incompleta. Le **PINNE PARI** nelle specie australiane sono biseriatae, sono invece filiformi o molto ridotte nei generi degli altri due continenti.

- CROSSOPTERIGI → si dividono in:

- ACTINISTI (gruppo principale = celacanti) → ritenuti fossili fino all'inizio del secolo scorso, a loro appartiene la latimeria che è un pesce con una pinna caudale simmetrica e trilobata, pinne pari carnose e un diverticolo del digerente che è probabilmente omologo al polmone dei dipnoi, questo diverticolo sembrerebbe essere una vescica gassosa che ha subito profonde modificazione ed è ora riempita di grasso
- RIPIDISTI → sono sicuramente tutti estinti e popolavano un ambiente molto simile a quello che ora abitano i DIPNOI, e sono il gruppo dal quale si staccano i tetrapodi circa 400 milioni di anni fa  
Oltre alle branchie avevano anche delle coane nasali, delle cavità che mettevano in comunicazione le narici interne con la bocca, e quindi con i polmoni (al contrario nei TELEOSTEI le narici sono delle cavità a fondo cieco con funzione prettamente olfattiva, che comunicano con il cervello tramite i nervi olfattivi), avevano inoltre dei denti che presentavano uno smalto conico pieghettato a formare delle invaginazioni dette LABIRINTODONTI, quest'ultima caratteristica, che si ritrova nei primi tetrapodi, dà il nome al gruppo degli anfibi che per primi conquistano la terra emersa: i labirintodonti.

La conquista delle terre emerse, il passaggio da ripidisti a tetrapodi primitivi e quindi ai labirintodonti, è il secondo salto evolutivo nella storia dei vertebrati dopo l'invenzione della bocca articolata.

L'imporsi nell'ambiente aereo è stato accompagnato da profonde modificazioni che sono funzionali alla nuova realtà, gli arti e anche la colonna vertebrale devono essere in grado di sostenere il peso del corpo sul terreno:

- gli arti si forniscono di dita
- le vertebre si articolano in modo più complesso tra loro in modo tale che la colonna vertebrale sia più solida e resistente alle sollecitazioni (che derivano sia dal dover sostenere il peso fuori dall'acqua sia dalla deambulazione)

Compare inoltre la regione cervicale, il collo, che rende indipendente la testa dagli arti anteriori impegnati nella deambulazione.

L'acantostega e l'ittiostega sono tra i tetrapodi più antichi, il primo era un pesce con le dita che molto probabilmente stava solo in acqua in particolare sul fondo, il secondo invece aveva arti più robusti e meglio adatti a deambulare sulla terra ferma per periodi lunghi.

In generale i tetrapodi primitivi avevano un numero di dita superiore a 5, delle branchie molto probabilmente funzionanti e un orecchio medio con un ruolo un po' più adatto ad un ruolo uditivo fuori dall'acqua.

I LABIRINTODONTI appartengono alla classe degli ANFIBI.

Dall'ordine degli ittiostega deriverebbero:

- gli attuali anfibi, detti anche LISSANFIBI
- gli ANTRACOSAURI, un ordine da cui si staccheranno i primi rettili

Sia labirintodonti, che lissanfibi che antracosauri fanno parte della classe degli anfibi, dunque dai primi si sviluppano gli altri due.

I LISSANFIBI comprendono tre gruppi molto diversi tra loro, soprattutto dal punto di vista morfologico, in quanto il loro aspetto è associato a stili di vita e di movimento differenti:

- URODELI (es. salamandre e tritoni) → gruppo caratterizzato dagli aspetti più primitivi, possiedono 4 arti di dimensioni molto simili tra loro, una lunga coda e un'andatura al suolo che procede per ondulazioni laterali del corpo e nuotano tutti ondeggiando (un po' come i pesci)
- ANURI (es. rane e rospi) → sono privi di coda e si muovono per salti, hanno una colonna vertebrale molto più compatta degli urodéli e delle zampe posteriori molto più lunghe
- Gimnofioni o APODI → sono privi di arti pari perché li hanno persi durante l'evoluzione, perché vivono la loro esistenza scavando nel terreno quindi conducono uno stile di vita che si dice fossorio

Con gli anfibi gli individui cominciano a strutturarsi in modo da poter vivere in ambiente aereo (es. muovere la testa rispetto al corpo, l'orecchio migliora al fine di captare meglio i suoni in ambiente aereo...), ma comunque gli anfibi non possono tralasciare l'ambiente acquatico per quanto riguarda la riproduzione infatti di solito da piccole uova, quasi sempre deposte in acqua, si sviluppano delle larve a vita acquatica che possono essere anche molto diverse dall'esemplare adulto, queste larve sono dotate di branchie che consentono la respirazione in acqua.

Tra le larve dei tre gruppi dei lissanfibi le più diverse rispetto ai propri genitori sono quelle degli anuri, infatti queste larve oltre ad essere dotate di branchie presentano anche una lunga coda che consente loro di nuotare in modo abbastanza spedito, la coda verrà poi persa durante la metamorfosi.

I GIRINI sono di solito erbivori ma comunque hanno una dieta varia mentre gli adulti sono carnivori, quindi la metamorfosi prevede numerosi cambiamenti quali il riassorbimento della coda, la riconsiderazione di tutto l'apparato digerente che deve passare da un'alimentazione varia ad una carnivora e altre modificazioni importanti. Tra le differenze spiccate tra larva e adulto, e quindi da una vita esclusivamente acquatica a una in ambiente aereo, vi è la perdita di acqua per evaporazione attraverso la pelle, l'epidermide ereditata dai pesci utile se si sta in acqua sulla terra ferma non ha più valore, la pelle quindi (per la prima volta negli anfibi) viene ricoperta da uno STRATO CORNEO che impedisce l'evaporazione dell'acqua. Un problema però è che lo strato corneo tende a limitare gli scambi gassosi, cosa che per gli anfibi sarebbe un dramma poiché il polmone che hanno ereditato dai crossopterigi ripidisti non è ottimo in quanto a efficienza e quindi è necessario che la pelle supporti il polmone nella sua funzione respiratoria: gli anfibi perciò hanno bisogno dello strato corneo per evitare l'evaporazione dell'acqua quando sono in ambiente aereo, ma questo strato non può essere troppo spesso perché non può evitare alla pelle di coadiuvare il polmone nella respirazione,

quindi gli anfibi proprio perché hanno uno strato corneo che però è sottile devono frequentare ambienti ricchi di acqua.

Le modificazioni che consentiranno il vero distacco dall'ambiente acquatico si vedranno nei rettili.

Con i rettili si riesce per la prima volta a svincolarsi completamente dall'acqua, un ruolo fondamentale per riuscire a liberarsi dall'acqua l'ha giocato lo strato corneo che riveste la cute, infatti nei rettili si ritrova un'imponente CORNEIFICAZIONE DELL'EPIDERMIDE che quindi non può più coadiuvare, come negli anfibi, il polmone nella respirazione; quindi è necessario dotarsi contemporaneamente allo strato corneo di un sistema di ventilazione polmonare molto più efficiente di quello degli anfibi.

La conquista della terra emersa è possibile anche grazie a delle modificazioni sostanziali dei processi di sviluppo, quindi di un UOVO di notevoli dimensioni che quindi può contenere parecchio materiale di riserva che consente all'embrione di avere il giusto apporto nutritivo; l'uovo è fornito di gusci protettivi e di annessi embrionali, una novità evolutiva, che consente all'embrione di non disidratarsi e allo stesso tempo di respirare fino alla schiusa.

Ad esempio l'embrione si sviluppa nell'AMNIO, un sacco colmo di liquido che impedisce all'embrione di perdere acqua in ambiente subaereo, sia uccelli che mammiferi presenteranno questa nuova struttura, l'amnios, che ereditano dai rettili; sulla base della presenza o assenza dell'amnios i VERTEBRATI sono divisi in:

- ANAMNI → senza amnios = pesci e anfibi
- AMNIOTI → con l'amnios = rettili, uccelli e mammiferi

I RETTILI, che derivano dagli ANFIBI ANTRACOSAURI, raggiungono il loro massimo splendore nel mesozoico, essi sono classificati in 4 diverse sottoclassi:

- ANAPSIDI → comprende solo l'ordine dei cheloni
- LEPIDOSAURI → gruppo a cui appartengono la maggior parte dei rettili attuali cioè l'ordine degli squamati (lucertole e serpenti) e l'ordine dei più primitivi rincocefali (presenta un'unica specie, lo sfenodon puntatus)
- ARCOSAURI → si annoverano i dinosauri, i rettili dominanti del mesozoico, ma anche i loricati (coccodrilli e alligatori); è una sottoclasse particolarmente importante perché da essa circa 200 milioni di anni fa si sono evoluti gli uccelli
- SINAPSIDI → sono tutti estinti, ma da questi più di 200 milioni di anni fa si sono sviluppati i mammiferi

Nonostante tutti gli adattamenti che i rettili hanno introdotto per adeguarsi alla vita aerea essi possono essere considerati come gli anamni dei vertebrati "A SANGUE FREDDO", mentre per vertebrati "A SANGUE CALDO" si intendono uccelli e mammiferi perché hanno la capacità di mantenere costante la temperatura corporea interna indipendentemente da ciò che accade all'esterno.

Uccelli e mammiferi sono anche detti OMEOTERMI, al contrario degli anamni e dei rettili che sono definiti anche ETEROTERMI poiché la loro temperatura corporea è molto legata a quella ambientale.

Si passa quindi dal BRADIMETABOLISMO al TACHIMETABOLISMO, e questo passaggio rappresenta il terzo grande salto evolutivo per i vertebrati.

Questo determina profonde modificazioni in parecchi apparati:

- nel digerente l'animale avrà un metabolismo più veloce e quindi avrà una maggiore necessità di assumere cibo
- nel respiratorio un aumentato del metabolismo sta a significare più reazioni di ossidazioni che quindi richiedono una maggiore quantità di ossigeno che dovrà anche essere trasportato con maggiore efficienza dal polmone al resto del corpo,
- l'apparato circolatorio deve essere in grado di supportare le nuove esigenze metaboliche e diventa quindi un circolatorio doppio completo

Il tachimetabolismo determina anche un aumento dei cataboliti quindi un maggiore lavoro per il rene, che deve essere opportunamente modificato per supportare questo maggiore lavoro di escrezione.

La capacità di essere omeotermi da parte di uccelli e mammiferi si deve anche al fatto che entrambi modificano il proprio rivestimento protettivo introducendo dei nuovi ANNESSI CUTANEI, piume e penne negli uccelli e peli nei mammiferi: questo determina un minore scambio di calore tra l'ambiente e l'organismo. Esistono comunque anche negli eterotermi dei comportamenti come quello di esporsi al sole o di cercare l'ombra utili ad attenuare un po' l'effetto dell'ambiente, oppure ci sono degli eterotermi che possono generare molto calore con il loro lavoro muscolare e quindi incrementare la propria temperatura corporea in questo modo, oppure alcuni rettili sono in grado di modificare il calore del corpo tramite dei meccanismi che sono in grado di regolare la circolazione sanguigna e che consentono così all'animale di trattenere piuttosto che dissipare il calore, oppure esistono degli omeotermi la cui temperatura non è sempre costante un caso sono gli animali ibernanti.

La reale differenza tra mammiferi e uccelli da una parte e rettili e anamni dall'altra quindi è che i primi sono in grado, in presenza di un abbassamento della temperatura ambientale, di accelerare il proprio metabolismo in modo tale da generare calore che verrà trattenuto dagli involucri per abbassarne drasticamente la dispersione, invece nei secondi un abbassamento della temperatura ambientale determina il rallentamento del metabolismo e quindi un conseguente abbassamento della temperatura corporea.

Negli UCCELLI ci sono penne e piume come annessi epidermici, esse sono strutture molto leggere e resistenti che possono fornire alle ali, degli arti anteriori profondamente modificati per consentire la funzione del volo, la loro superficie portante; i vari organi e apparati degli uccelli sono tutti modificati e specializzati in funzione del volo:

- le ossa sono cave per essere più leggere

- il sistema respiratorio è estremamente modificato tanto da essere specifico degli uccelli, infatti il volo richiede una quantità di ossigeno importante e quindi il sistema respiratorio degli uccelli si è dotato di sacchi aeriferi che consentono ai polmoni di ricevere costantemente un flusso unidirezionale di aria sempre ossigenata,

Inoltre è presente un pigostilo, una struttura che deriva dalla fusione delle ultime vertebre di una coda già molto corta, e anche un becco corneo detto ranfoteca.

Ad eccezione degli uccelli più antichi, come ad esempio l'archaeopteryx, che possedevano denti gli uccelli attuali non ne hanno.

I MAMMIFERI sono una classe di animali omeotermici e il loro nome deriva dalla presenza di ghiandole mammarie con il cui secreto nutrono la prole, hanno il corpo coperto da peli, utili per contenere gli scambi di calore, e rappresentano una novità evolutiva (non si sono sviluppati a seguito di modificazioni). I mammiferi possiedono:

- una circolazione doppia completa
- un polmone efficiente
- un efficiente apparato escretore

Tutto questo per supportare il loro tachimetabolismo.

Alla classe dei mammiferi appartengono tre sottoclassi:

- ALLOTTERI → ormai estinti
- PROTOTTERI → comprende un solo ordine, quello dei MONOTREMI, tra cui troviamo l'ornitorinco e l'echidna, che devono il loro nome al fatto che gonodotti, uretere e intestino sfociano tutti nella stessa cloaca che rappresenta l'unica apertura; sono mammiferi ovipari (i soli ad esserlo) poiché depongono uova molto simili a quelle che si trovano nei rettili, inoltre possiedono peli e ghiandole mammarie prive di capezzolo
- TERIA → in cui troviamo due infraclassi:
  - METATERI o marsupiali (canguro e opossum)
  - EUTERI, che comprendono la maggior parte dei mammiferi oggi esistenti

Tutte e due gli infraordini sono caratterizzati dall'aver una placenta, ma mentre quella dei marsupiali è una PLACENTA VITELLINA che consente di nutrire i piccoli fino a stadi precoci di sviluppo, quindi da sola non è sufficiente per portare avanti i processi di sviluppo e perciò i piccoli sono partoriti a stadi molto precoci e proseguono lo sviluppo all'interno del marsupio materno dove vengono ovviamente nutriti; invece la placenta COREONALLANTOIDEA degli euteri è molto più efficiente per gestire gli scambi tra la madre e l'embrione, quindi l'embrione può andare avanti e completare lo sviluppo fetale prima di essere partorito, i mammiferi comparsi come piccoli animali come l'eomaia hanno poi conquistato le terre emerse ma sono anche ritornati all'acqua come nel caso dei cetacei piuttosto che imparare a volare come i chiroteri.

L'ONTOGENESI è la ricapitolazione della filogenesi, questo affermava Hackel nella sua legge biogenetica fondamentale, con questa legge lo studioso voleva significare che un organismo durante il suo sviluppo embrionale ripercorre tutte le fasi della sua storia evolutiva, lo studioso basava il suo pensiero sull'evidente somiglianza tra gli embrioni di vertebrati di specie differenti che in un determinato momento dello sviluppo sono praticamente identici. Man mano che si procede nello sviluppo dell'embrione le differenze incominciano a manifestarsi e la possibilità di confondere l'embrione di una specie con quello di un'altra diventa sempre più remota, quindi più due specie sono filogeneticamente vicine più le somiglianze tra i loro embrioni si mantengono fino agli stadi più avanzati di sviluppo: la comprensione dello sviluppo embrionale consente di comprendere la storia evolutiva dei vertebrati e quindi l'evoluzione di organi e sistemi nelle diverse specie.

In realtà la legge biogenetica fondamentale nella sua forma originale è ormai superata, nel senso che non è vero che l'embrione di una specie ad un certo punto dello sviluppo sia uguale all'adulto della specie da cui discende.

Considerando le tasche branchiali: allo stadio filotipico gli embrioni di tutti i vertebrati possiedono queste strutture, questo si può spiegare solamente ammettendo che esista un antenato comune tra tutti i vertebrati il cui embrione possedeva le tasche branchiali, dobbiamo inoltre sottolineare come queste tasche durante lo sviluppo sia umano, che degli uccelli che dei rettili regrediscono, infatti attualmente questi individui non hanno le branchie; queste strutture però non si perdono ma al contrario si trasformano in strutture omologhe.

Allo stadio filotipico inoltre non solo gli embrioni delle diverse specie di un phylum sono morfologicamente molto simili tra loro ma lo sono anche dal punto di vista dei geni accessi e/o delle loro modalità di accensione; a tale stadio infatti sembrerebbero espressi in tutti gli embrioni i geni più antichi dal punto di vista filogenetico, mentre negli stadi precedenti e successivi allo stadio filotipico si accenderebbero o sarebbero espressi geni differenti tra i vari embrioni delle diverse specie.

HACKEL aveva appunto pensato che lo sviluppo dell'individuo ripercorre durante le varie fasi embrionali la storia evolutiva della specie alla quale appartiene, la legge così come l'aveva pensata lui ora non ha più valenza, comunque esiste un certo livello di corrispondenza tra lo sviluppo embrionale e la filogenesi.

Lo STADIO FILOTIPICO è il momento dello sviluppo in cui tutti gli embrioni di diversi vertebrati si assomigliano, e in particolare assumono la forma caratteristica del phylum di appartenenza, durante le prime fasi di sviluppo (base della clessidra evolutiva dove troviamo varie specie di vertebrati), cioè nel corso dell'iniziale segmentazione (suddivisione dell'embrione in tante cellule sempre più piccole dette blastomeri), si ha un alto livello di eterogeneità: gli embrioni sono molto diversi tra loro e ciò è dovuto alle caratteristiche della cellula uovo; anche la fase successiva dello sviluppo quindi la gastrulazione (evento chiave nella determinazione dei tre foglietti embrionali negli animali triblastici) può essere molto differente nei vari vertebrati. A un certo punto, allo stadio filotipico gli

embrioni dei vertebrati, solitamente quando formano il proprio sistema nervoso (neurola), si assomigliano un po' tutti, quindi per quanto riguarda i vertebrati lo stadio filotipico corrisponderebbe a quello di neurola, poi procedendo ulteriormente (si arriva alla parte superiore della clessidra) ogni embrione si differenzia e comincia ad assumere la morfologia caratteristica della specie, riducendo man mano le somiglianze.

Aspetti principali di come dallo zigote (singola cellula uovo fecondata dal gamete maschile, quindi un embrione allo stadio più precoce) si passa a organizzare un complesso insieme di organi, sistemi, apparati che costituiscono l'organismo adulto?

Lo spermatozoo ha un aspetto che varia con la specie che si tratta, ma nonostante ciò ha delle caratteristiche abbastanza comuni, esse sono legate al fatto che è lo spermatozoo che si deve muovere per raggiungere la cellula uovo, che invece è fissa perché ha altri compiti e quindi gli risulta difficile muoversi (soprattutto per una questione di dimensioni); quindi nello spermatozoo si cerca di ridurre le dimensioni della cellula perché il gamete maschile si deve muovere per portare il proprio materiale genetico all'uovo. Per portare il proprio pronucleo aploide all'uovo lo spermatozoo quindi deve essere piccolo, deve avere un citoplasma ridotto e per spostarsi utilizza la forza propulsiva di una coda o flagello, oltre al pronucleo nella testa dello spermatozoo è spesso presente una vescicola acrosomiale colma di enzimi litici che verranno liberati nel momento in cui lo spermatozoo interagirà con gli involucri che stanno intorno alla cellula uovo e servono appunto per crearsi una via attraverso le strutture (la zona pellucida) che avvolgono la cellula uovo, e arrivare finalmente alla membrana plasmatica (o plasmalemma) di quest'ultima e con essa fondersi. Lo spermatozoo è infinitamente più piccolo dell'oocita.

La zona pellucida, composta fondamentalmente da glicoproteine in grado di strutturare dei filamenti che avvolgono intrecciandosi tra di loro la cellula uovo del mammifero, svolge il ruolo primario nel riconoscimento specie - specifico dello spermatozoo, infatti su di essa troviamo dei recettori che sono specifici per lo spermatozoo della specie, inoltre è in grado di attivare la reazione acrosomiale dello spermatozoo (rilascio degli enzimi litici), una volta che il pronucleo aploide dello spermatozoo è entrato esso insieme al pronucleo aploide del gamete femminile ricostituirà il patrimonio diploide tipico della specie.

Tutte le uova degli animali sono avvolte da involucri, nei PESCI TELEOSTEI ad esempio è presente il CORION che presenta sotto di sé il vitello, il materiale di riserva che è necessario all'embrione per sostentarsi nelle prime fasi dello sviluppo. La quantità di sviluppo è differente a seconda delle esigenze di un embrione:

- se esso si deve sviluppare esternamente al corpo della madre fin dal giorno 0 (fin dalla fecondazione) allora esso dovrà fare affidamento solo al vitello contenuto nell'uovo per sostentarsi (es. pesci, uccelli, rettili) e quindi la sua quantità sarà consistente

- se l'embrione instaura fin da subito una relazione con il corpo materno che si occupa quindi di trasferire i nutrienti all'organismo che si sta sviluppando (es. mammiferi) la necessità di una riserva energetica non è più così importante e quindi non sarà necessario accumulare vitello.

La percentuale del volume della cellula uovo occupata dal vitello influisce pesantemente sulla morfologia e sulle modalità delle prime fasi di sviluppo degli embrioni.

La membrana plasmatica avvolge il vitello e si trova sotto il corion che ricopre la cellula uovo.

Nei pesci teleostei la VESICOLA ACROSOMIALE è completamente assente e infatti gli spermatozoi hanno una testa tonda e non allungata: l'uovo dei pesci teleostei è racchiuso nella membrana plasmatica al di fuori della quale troviamo uno spazio perivitellino, che separa la membrana dal corion, l'involucro coriaceo e fortemente resistente e lo diventerà ancora di più dopo la fecondazione in quanto dovrà fornire all'embrione un riparo dall'ambiente esterno. Il CORION però in questo caso non è una struttura totalmente continua ma al contrario offre un canale passante (presente solo prima della fecondazione), detto MICROPILO, che mette in comunicazione la membrana plasmatica con l'ambiente esterno, ed è attraverso questa apertura che entra lo spermatozoo che quindi riesce a fondersi con l'uovo stesso senza alcuna necessità di aprirsi alcun varco, per questo non gli servono gli enzimi litici.

Per quanto riguarda gli involucri delle uova di tutti i vertebrati, che hanno caratteristiche tutte specifiche a seconda dell'individuo che consideriamo, un aspetto interessante è che le glicoproteine che li compongono e che formano i filamenti hanno una sequenza amminoacidica che indica chiaramente una origine evolutiva comune, quindi si pensa che l'ancestore comune possedeva un uovo circondato da un involucro costituito da glicoproteine con caratteristiche simili.

Le uova si possono categorizzare sulla base della quantità di materiale nutritivo che si accumula nel loro citoplasma, questo materiale di riserva è detto VITELLO o DEUTOPLASMA, le uova sono così distinte in:

- OLIGOLECITICHE, o isolecitiche, o alecitiche → poco o scarsissimo vitello
- TELOLECITICHE → elevate quantità di materiale di riserva, in pratica occupa tutto il volume della cellula
- MESOLECITICHE → il loro materiale di riserva è una via di mezzo tra le telo e le oligolecitiche

Ogni tipologia di uovo è più o meno associata a specie diverse, le varie tipologie influenzano la morfologia dello zigote e anche la segmentazione, durante la quale non si ha un accrescimento della massa dell'embrione ma piuttosto una suddivisione sequenziale della massa totale dell'uovo in tante cellule sempre più piccole, questa attività di divisione procede esclusivamente grazie alle informazioni che sono state accumulate all'interno della cellula uovo, durante le diverse fasi della sua maturazione, sotto forma di RNA e proteine.

Il vitello rappresenta un ingombro per la divisione cellulare, quindi la difficoltà nell'intraprendere una mitosi è direttamente proporzionale alla quantità di vitello

presente nell'uovo. Sia nelle uova isolecitiche, tipiche di mammiferi e tunicati, sia in quelle mesolecitiche, tipiche degli anfibi, si va incontro a cicli di divisione che interessano l'intero embrione e si parla dunque di segmentazione OLOBLASTICA, quindi uno zigote che comincia e continua a dividersi completamente grazie al solco di segmentazione che divide lo zigote in due blastomeri e due blastomeri in 4 blastomeri, e il solco procede per tutta la lunghezza dell'embrione.

Negli anfibi il vitello è distribuito in modo asimmetrico infatti il polo vegetativo è più ricco di quello animale, quindi sebbene si abbia in questi organismi una segmentazione di tipo oloblastico (cioè completa) la velocità di divisione al polo animale sarà maggiore rispetto a quella che si registrerà al polo vegetativo che infatti è molto più ricco di vitello (quindi fa più fatica a dividersi).

Le uova telolecitiche, ad esempio nei pesci, rettili e uccelli, hanno una quantità di materiale di riserva tale da impedire al solco di segmentazione di procedere per tutta la dimensione dell'embrione, quindi in questi animali si verifica una divisione MEROBLASTICA, cioè incompleta, e la segmentazione in blastomeri si verifica solo in corrispondenza del citoplasma, detto CITOPLASMA FORMATIVO, cioè della piccola regione al polo animale dell'uovo che è scevra di vitello.

L'uovo solitamente non è simmetrico, ha due regioni che si dicono polo animale e polo vegetativo.

La costruzione dei nuovi organi passa necessariamente dalla redistribuzione delle cellule dell'embrione generate durante la segmentazione, le cellule sono difatti organizzate in tre foglietti embrionali:

- ECTODERMA
- ENDODERMA
- MESODERMA

Questo processo organizzativo è detto gastrulazione, molto rilevante, ed è definita da Wolpert come il momento più importante dell'intera esistenza di un individuo.

La gastrulazione è un processo estremamente articolato e implica il verificarsi di imponenti movimenti morfogenetici a carico dei blastomeri generati nella fase di segmentazione (i blastomeri comunque continuano a replicarsi anche durante la gastrulazione) e fanno in modo che:

- l'ectoderma rimanga all'esterno a circondare completamente la gastrula, esso darà origine sia all'epidermide sia al sistema nervoso che alle cellule delle creste neurali (la formazione del tubo neurale segna il passaggio dalla gastrulazione alla fase di neurola)
- l'endoderma rimanga completamente all'interno dell'embrione, questo foglietto delimiterà l'archenteron, cioè l'intestino primitivo
- il mesoderma si interponga tra endoderma ed ectoderma, e il suo destino è quello di dare origine alla notocorda, al mesoderma laterale, a quello parassiale e a quello intermedio

Nell'embrione i blastomeri si organizzano nei tre foglietti che si sono posizionati nell'embrione:

- l'ectoderma presenta una regione più ispessita che si piegherà e darà il tubo neurale che si invaginerà all'interno dell'embrione
- le cellule dell'endoderma, chiudendosi, formano anche loro un tubo che è il tubo digerente, e queste cellule sono quelle situate al polo vegetativo e quindi più ricche di vitello che quindi ora è situato nelle cellule del tubo digerente. Il materiale di nutrimento però è necessario a tutto l'embrione e quindi il vitello è portato al resto delle parti grazie all'instaurarsi della circolazione che succede alla formazione dei vasi sanguigni
- il mesoderma invece si spinge più ventralmente e forma la notocorda e due fasce mesodermiche continue ai suoi lati, queste due fasce sono caratterizzate da tre distinte regioni che sono:
  - l'epimero
  - il mesomero

che sono posti più dorsalmente e corrono lateralmente al tubo neurale e alla notocorda

- l'ipomero → che è in posizione più ventrale e corre parallelamente all'archenteron

Successivamente l'epimero e il mesomero perdono la loro continuità e si spezzano in tante subunità metameriche che si susseguono in senso anteroposteriore, l'epimero di ogni frammento darà origine al SOMITE, la cui cavità interna è detta SOMITOCELE, mentre il mesomero del frammento originerà invece il PEDUNCOLO DEL SOMITE; la parte più ventrale l'ipomero, detto anche lamina laterale, invece rimane insegmentato e darà origine per delaminazione alla SPLANCNOPLEURA, più interna, e alla SOMATOPLEURA, più esterna: questi sono i due foglietti che aderiranno rispettivamente all'endoderma e all'ectoderma, la cavità compresa tra splancno e somatopleura si chiama CELOMA ed è inizialmente in continuità con il somatocele grazie al peduncolo del somite.

### Biologia dello sviluppo (ES. anfibio):

**ZIGOTE** (lo spermatozoo feconda la cellula uovo) → **BLASTULA** (si ottengono un certo numero di cellule per suddivisioni successive dello zigote) → **GASTRULA** (presenta una cavità detta blastocele, essa offre lo spazio alle cellule per organizzarsi durante i movimenti della gastrulazione) → la gastrulazione permette la formazione dei tre foglietti embrionali, ognuno dei quali originerà altre strutture:

- **ECTODERMA**: superficie esterna (cellule epidermiche della cute), sistema nervoso centrale (neurone cerebrale), cresta neurale (cellula pigmentata - melanocita)
- **MESODERMA**: dorsale (notocorda), parassiale (tessuto osseo), intermedio (cellula del tubulo renale), laterale (eritrociti), testa (muscolo facciale)
- **ENDODERMA**: tubo digerente (cellula dello stomaco), faringe (cellula della tiroide), tubo respiratorio (cellula polmonare - cellula alveolare)

Si originano anche:

- **CELLULE GERMINALI**: spermatozoi e cellule uovo

Allo stadio filotipico gli embrioni delle diverse specie si assomigliano un po' tutti, se invece ci si discosta da tale momento le differenze sono molto più marcate; le

prime fasi di sviluppo sono fortemente influenzate dalle caratteristiche della cellula uovo.

Nei pesci, che hanno un uovo telolecitico, si va incontro a una SEGMENTAZIONE MEROBLASTICA DISCOIDALE, cioè INCOMPLETA, e che avviene solo a livello del citoplasma formativo (zona senza vitello).

Le differenze che ci sono tra i diversi sviluppi embrionali di diversi individui sono dettate dall'eterogeneità delle uova, ciò porta in alcuni casi a dover dipendere da strutture extraembrionali che vengono organizzate per una serie di necessità dell'embrione come il nutrimento o la respirazione, queste strutture sono definite annessi embrionali.

Se per gli anfibi non è necessario nessun annesso embrionale per gli animali che vanno incontro a segmentazione meroblastica discoidale (es. pesci e sauropsidi), con un embrione che si sviluppa sopra una grossa massa di vitello, c'è invece necessità di costruirsi quello che viene definito sacco vitellino o sacco del tuorlo. A differenza dell'embrione di anfibio dove l'archenteron è delimitato dall'endoderma, in questo caso l'endoderma rappresenta la parte anteriore dell'archenteron stesso mentre la parte inferiore è costituita dal vitello quindi fino a un certo momento dello sviluppo l'embrione avrà l'intestino in comunicazione con il vitello: accade che dal disco germinativo si allungano ecto e mesoderma.

I tre foglietti embrionali che si allungano intorno al vitello rimangono in continuità con ecto, meso ed endoderma dell'embrione, il vitello quindi alla fine di questo processo si ritroverà avvolto da un SACCO TRILAMINARE; man mano che lo sviluppo procede l'intestino si chiude a tubo per dividersi dal vitello e si forma una zona più ristretta detta PEDUNCOLO OMBELICALE, poi dal mesoderma del sacco del tuorlo si svilupperanno i primi vasi sanguigni grazie ai quali il nutrimento del vitello che viene assorbito dalle cellule endodermiche viene convogliato al resto dell'embrione.

Con rettili e uccelli (= sauropsidi), a differenza degli anfibi, si completa la conquista della terra emersa quindi diviene necessario fornirsi di uova che abbiano tutte una serie di comodità per garantire il massimo del comfort; l'uovo dunque diventa grande con tanto vitello e con una serie di rivestimenti come guscio e albume per proteggersi sia da insulti meccanici che biologici, ma questi rivestimenti devono allo stesso tempo garantire gli scambi gassosi con l'esterno.

Nei rettili il guscio dell'uovo è permeabile all'acqua e quindi consente il passaggio del liquido dall'esterno all'interno (a volte per osmolarità l'acqua viene richiamata attivamente all'interno dell'uovo), quindi l'acqua che serve per lo sviluppo dei rettili viene ottenuta dall'esterno; nell'uovo degli uccelli durante lo sviluppo embrionale si forma anche una camera d'aria: il guscio è impermeabile all'acqua e quindi l'acqua necessaria allo sviluppo viene ottenuta dal vitello, l'acqua che viene man mano persa viene sostituita dall'aria.

Anche nei sauropsidi si forma il sacco vitellino ma esso non è l'unico annesso embrionale.

Nei SAUROPSIDI fanno la loro comparsa l'AMNIOS, il CORION (detto anche sierosa) e l'ALLANTOIDE.

L'amnios e il corion si formano in seguito alla comparsa di pieghe, una anteriore all'embrione, una posteriore e due laterali, queste pieghe sono dovute all'allungamento dell'ectoderma seguito dalla somatopleura (lamina mesodermica addossata all'ectoderma) ed esse si avvicinano sempre di più fino ad andare a fondersi dorsalmente all'embrione. L'embrione così è avvolto dalla cavità amniotica rivestita da ectoderma, mentre appena fuori dalla parete dell'amnios si trova il CELOMA EXTRAEMBRIONALE che è delimitato dalla somatopleura della parete dell'amnios e dalla somatopleura del corion, che si trova più all'esterno, l'embrione rimane così accolto dalla cavità amniotica che è ripiena di liquido amniotico che protegge da insulti meccanici e da perdita d'acqua, inoltre le pareti di amnios e corion non sono vascolarizzate in quanto sono costituite da ectoderma e da somatopleura.

C'è poi una struttura detta allantoide che è una estroflessione intestinale che compare a livello posteriore ed è costituita da endoderma e da splanchnopleura, e quindi sarà vascolarizzata, infatti come il sacco vitellino il mesenchima splanchnico è in grado di originare vasi, col procedere dello sviluppo l'allantoide aumenterà di volume e andrà ad addossarsi al corion e ciò porta alla formazione di una nuova struttura molto vascolarizzata che assume funzione respiratoria e che è detta membrana corion-allantoidea.

Le uova di mammiferi cambiano a seconda delle sottoclassi:

- nei PROTOTERI (es. ornitorinco ed echidna) → uova telolecitiche in quanto gli appartenenti all'ordine dei monotremi depongono delle uova con guscio nell'ambiente esterno (come i sauropsidi), quindi queste uova devono per forza contenere cospicue quantità di vitello che serviranno all'embrione per il suo corretto sviluppo, che è indipendente dal corpo materno; si assiste quindi come nei pesci e nei sauropsidi a una segmentazione meroblastica di tipo discoidale
- nei TERIA, sia nei metateri che negli euteri → c'è segmentazione totale in entrambi i casi sebbene le uova degli euteri siano prive di vitello mentre quelle dei metateri ne presentano ancora una certa quota; discrepanza: la segmentazione è uguale ma la quantità di vitello è diversa, ma questa diversità viene presto azzerata poiché nei metateri dopo le prime divisioni il poco vitello presente viene espulso.

La segmentazione nei mammiferi TERIA porta alla formazione di una MORULA, cioè una massa compatta di cellule che a un certo punto presenta una piccola cavità detta BLASTOCELE, poi nello stadio ancora successivo si può notare un epitelio monostratificato detto trofoectoderma o TROFOBLASTO e la massa cellulare interna dalle cui cellule per delaminazione si forma uno strato di cellule che riveste internamente il trofoblasto, queste cellule sono l'endoderma del sacco vitellino (anche se in questo caso di vitello non ce ne). Si forma poi l'AMNIO, sempre a partire dalle cellule della massa cellulare interna, come una cavità rivestita da cellule ectodermiche, tra trofoblasto ed endoderma del sacco vitellino si interpone il MESODERMA che si delamina e forma la SOMATOPLEURA (che va a ridosso dell'ectoderma del trofoblasto) che con il trofoblasto forma il CORION; l'altra

lamina del mesoderma, la SPLANCNOPLEURA, si addossa al sacco vitellino endodermico.

Come succede nei sauropsidi, un diverticolo della parete ventrale dell'intestino posteriore formerà l'allantoide, una struttura vascolarizzata che insieme al corion origina la membrana corion-allantoidea, che a sua volta insieme alla mucosa dell'utero della madre formerà una struttura con funzione respiratoria e nutritizia, cioè la PLACENTA.

## APPARATO TEGUMENTARIO

È un involucro molto resistente ma anche elastico, riveste l'intero organismo in modo continuo tranne che per gli orifizi del corpo in corrispondenza dei quali il tegumento continua con le mucose che rivestono il lume degli organi cavi; questo apparato rappresenta l'ultima "stazione" prima dell'ambiente esterno quindi non si limita all'azione di involucro ma si presta a molteplici funzioni. Tali funzioni sono:

- Protezione (dei tessuti sottostanti) nei confronti di sollecitazioni meccaniche
- Protezione contro insulti di tipo chimico o fisico, ad esempio i raggi del sole [anche se nell'uomo è proprio con il sole (nella giusta dose) che il tegumento collabora per produrre la vitamina D (aiuta a fissare il calcio nelle ossa, funziona come ormone in grado di regolare diversi organi e sistemi, modula l'infiammazione e il sistema immunitario) della quale altrimenti si sarebbe carenti]
- Captare stimoli esterni di varia natura (pressione, calore, dolore e quindi consentire il tatto) perché il tegumento è ricco di terminazioni e di organi sensoriali
- Termoregolazione, ad esempio tramite l'escrezione delle ghiandole sudoripare che secernono il sudore sono in grado di estrarre energia termica dai tessuti sottostanti, la sudorazione infatti è un metodo efficiente per togliere calore al corpo, oppure tramite la modificazione del flusso sanguigno a livello del derma o tramite la piloerezione
- Coinvolgimento negli scambi osmotici, per esempio nei pesci deve mantenere costante la composizione in acqua ed elettroliti dei liquidi organici e deve regolare la perdita d'acqua per evaporazione che si verifica nei tetrapodi in ambiente aereo
- In alcune casi è cruciale nella nutrizione della prole, un esempio sono i mammiferi,
- La respirazione, in modo particolare negli anfibi dove gli individui hanno una pelle sottile e solo un accenno di cheratinizzazione, sono inoltre assenti peli, scaglie, squame, piume o altri annessi cutanei che potrebbero in qualche modo interferire con gli scambi di ossigeno e di anidride carbonica, comunque la respirazione cutanea è presente anche nei pesci e nei rettili oltre che in uccelli e mammiferi anche se in questi ultimi dà il suo massimo contributo durante lo sviluppo e meno nell'animale adulto
- Influenzare la locomozione dei vertebrati e un esempio è il piumaggio negli uccelli che consente loro di volare, infatti l'azione portante dell'ala è conferita soprattutto dagli uccelli, oppure il patagio (nei pipistrelli) nei mammiferi e nei rettili, infatti questa struttura che è una specializzazione

dell'apparato tegumentario consente sia il volo planato che il volo attivo; per quanto riguarda i pesci invece le scaglie sono disposte in modo embricato così da conferire idrodinamicità all'animale. Nella parte distale degli arti spesso si trovano delle modificazioni della cute, ad esempio le unghie o i cuscinetti, tali da consentire una più efficiente locomozione

- Compiti di offesa e difesa tramite specializzazioni del tegumento, ad esempio artigli o mimetizzazione
- Richiamo sessuale, ad esempio tramite la pigmentazione come nel caso del pavone; la colorazione della pelle viene in parte determinata dall'azione dei cromatofori, cellule deputate alla produzione di pigmento che si trovano nel derma, che originano dai cromatoblasti, cioè da cellule che durante lo sviluppo embrionale si staccano dalle creste neurali.

**SPECIALIZZAZIONE DEL TEGUMENTO:** peli, squame, scudi ossei (nelle tartarughe), scaglie, penne, unghie, fanoni (nelle balene), artigli (nei gufi), corna...

Nonostante enormi differenze, di solito legate alle funzioni che l'apparato deve svolgere e quindi al tipo di vita dell'animale, che caratterizzano gli apparati tegumentari dei diversi vertebrati la struttura di base rimane conservata, in tutti i vertebrati infatti, procedendo dall'esterno verso l'interno, troviamo:

- la CUTE o pelle, che include due frazioni:
  - l'EPIDERMIDE → tessuto epiteliale più esterno che può formare strutture cornee, ghiandole... e che origina dal foglietto embrionale ectodermico
  - il DERMA → tessuto connettivale più profondo che può essere caratterizzato da cumuli adiposi e formazioni ossee e che origina dal mesoderma, essendo di tipo connettivale presenta molte terminazioni nervose
- l'IPODERMA o tela sottocutanea

**L'EPIDERMIDE** è fondamentalmente un epitelio pavimentoso pluristratificato le cui cellule, i cheratinociti, possiedono un citoscheletro molto ricco in cheratina, una proteina che forma strutture filamentose altamente flessibili ed elastiche, i filamenti che la costituiscono sono detti TONOFILAMENTI e convergono in fasci verso i numerosi DESMOSOMI che tengono strettamente unite le cellule epidermiche l'una vicino all'altra.

L'epidermide è pluristratificata perché essa va incontro a continue abrasioni a seguito di vari attriti e quindi gli strati più esterni tendono ad esfoliarsi, esiste perciò uno STRATO GERMINATIVO, che è quello che poggia direttamente su una lamina basale e che è costituito da cellule in attiva proliferazione che rappresentano la sorgente delle cellule dell'epidermide, successivamente le cellule prodotte dallo strato germinativo si spostano più superficialmente man mano che si differenziano. Dalle frequenti mitosi delle cellule dello strato germinativo emergono sia le cellule che intraprendono un destino differenziativo e che si portano via via verso la superficie, ma anche le cellule che rimangono nello strato

germinativo mantenendo delle caratteristiche di staminalità in modo da garantire una riserva di cellule.

Le cellule che si differenziano si muovono con un andamento centrifugo (vanno verso l'esterno) e nel mentre cambiano anche la proprio forma appiattendosi, infatti se le cellule dello strato germinativo sono colonnari, quelle degli strati intermedi sono inizialmente cellule poliedriche per poi diventare completamente piatte in superficie. In alcune specie si trova un ulteriore strato, il più esterno di tutti, che può essere più o meno spesso ed è detto STRATO CORNEO, esso è costituito da cellule morte.

Dall'epidermide originano inoltre vari tipi di ghiandole, inoltre questo tessuto non è vascolarizzato e quindi riceve sia l'ossigeno che i nutrienti dalla rete vascolare del derma immediatamente sottostante.

Le cellule dello strato germinativo, un cui esempio può essere un cheratinocita, poggiano direttamente sulla membrana basale alla quale riescono ad ancorarsi tramite emidesmosomi verso i quali, dal versante cellulare, convergono i filamenti di cheratina; per quanto riguarda invece l'adesione di un cheratinocita di un qualsiasi altro strato con la cellula ad esso adiacente bisogna parlare di desmosomi, anch'essi basati su abbondanti filamenti di cheratina, inoltre le cellule epidermiche comunicano tra loro anche mediante giunzioni comunicanti che consentono il passaggio di piccole molecole e ioni. Nelle cellule epidermiche si possono trovare anche i MELANOSOMI, granuli di pigmento (la melanina), che sono localizzati all'interno del citoplasma delle cellule, essi in realtà sono prodotti dai melanociti, cellule con forma stellata con prolungamenti con cui si insinuano tra le cellule epidermiche e trasferiscono loro il pigmento, sostanza che inizialmente viene sintetizzata nel corpo cellulare e poi viene indirizzata nei prolungamenti.

Un singolo melanocita centrale e i cheratinociti che lo circondano costituiscono nel loro insieme un'unità epidermico-melanica; il pigmento ha la funzione di regolare il passaggio dei raggi UV al derma, e poi, soprattutto nei tetrapodi, il pigmento nei cheratinociti si dispone in modo da formare una sorta di ombrello sopra il nucleo della cellula, in modo da evitare eventuali danni al DNA.

Il TESSUTO CONNETTIVO è sostanzialmente costituito da cellule e da matrice extracellulare, dove le cellule si trovano immerse; la matrice è costituita dalla sostanza fondamentale o SOSTANZA AMORFA che è molto resistente alla compressione poiché essa è costituita da proteoglicani e proteine che per loro natura sono in grado di legare numerose molecole d'acqua, questo legame consente di formare dei gel che appunto sono resistenti alla compressione. La resistenza alla trazione, come quella alla torsione, invece è conferita ai connettivi dalla presenza di fibre collagene, fibre reticolari e fibre elastiche:

- le prime sono formate da collagene organizzato in fascetti
- le seconde sono fibre collagene isolate che tendono a formare dei sottili reticoli
- le ultime sono formate dalle proteine elastina e fibrillina

Sotto all'epidermide si trova il DERMA, appunto uno strato connettivale, di solito è uno strato più spesso ed è costituito da due strati:

- STRATO SPONGIOSO → quello più vicino all'epidermide, è di tipo lasso ed è costituito da abbondante sostanza fondamentale nella quale sono immersi fasci di fibre non particolarmente ordinati; rappresenta la prima barriera contro la penetrazione di agenti nocivi, come ad esempio microorganismi, quindi di conseguenza è ricco in cellule con funzione difensiva e anche di fibroblasti che hanno funzione riparativa. È provvisto di una densa rete di capillari sanguigni che consentono scambi gassosi, termici e osmotici intrattenuti sia per i bisogni metabolici del derma stesso sia per quelli dell'epidermide; infine il derma è ricco di vasi linfatici che servono al drenaggio dei liquidi interstiziali della sostanza fondamentale
- STRATO COMPATTO o reticolare → quello più profondo, è di tipo denso costituito da grossi fasci di fibre collagene ed elastiche disposte in prevalenza in modo parallelo alla superficie (questa distribuzione è più ordinata nei pesci rispetto che nei tetrapodi)

I due strati sono strutturalmente diversi poiché svolgono funzioni differenti.

Infine l'ultimo strato dell'apparato tegumentario è l'IPODERMA o tela sottocutanea, è un tessuto connettivo lasso ricco di fibre elastiche e la sua origine embrionale è di tipo mesodermico, questo tessuto connette il derma con i tessuti sottostanti, che possono essere fasce di rivestimento di muscoli piuttosto che il periostio delle ossa, che consente lo scivolamento della pelle e il suo sollevamento in pieghe. Nei mammiferi è sede della muscolatura cutanea che consente ad esempio la produzione delle espressioni facciali o che rende alcuni mammiferi in grado di scrollarsi di dosso gli insetti producendo delle onde di contrazione, soprattutto nell'ipoderma dei mammiferi e degli uccelli si accumula il grasso sottocutaneo la cui presenza nel derma è invece scarsa o addirittura assente.

L'ipoderma quindi isola, ammortizza e funge da riserva di energia, di solito questo tessuto è meno sviluppato negli eterotermi che quindi hanno una cute che scorre meno sui tessuti sottostanti rispetto che negli omeotermi.

### ITTIOPSIDI

Negli ittiopsidi il tipo e la concentrazione degli osmoliti dentro e fuori l'organismo è molto differente, per questo motivo la pelle di questi animali è caratterizzata dal passaggio di acqua ed elettroliti in modo tale da mantenere la corretta funzionalità delle cellule che altrimenti non sarebbe garantita se ci dovesse essere troppo o troppo poco sale all'interno dell'organismo.

Lo strato più esterno dell'epidermide è ricoperto da una CUTICOLA MUCOSA le cui funzioni sono molteplici:

- protegge dalla penetrazione di agenti infettivi
- protegge dalle sollecitazioni meccaniche come lo sfregamento
- il muco presente sulla cuticola rende il pesce scivoloso e quindi meno facile da predare; il muco può inoltre contenere sostanze tossiche o repellenti destinate ai predatori, piuttosto che sostanze allarme per avvisare i conspecifici. In alcune specie di teleostei il muco prodotto dall'epidermide

della femmina può fungere da nutrimento per la prole, invece i dipnoici con il muco si costruiscono una capsula nella quale affrontare i periodi di siccità. Essendo rivestita dal muco l'epidermide dei pesci, a differenza di quella di tutti gli altri vertebrati, è caratterizzata dall'assenza di uno strato superficiale cheratinizzato.

L'epidermide si compone di 5, 10 o più strati di cellule che sono tutte vive, in alcuni rari casi si può assistere a processi di cheratinizzazione che si potrebbero definire come mirati, poiché si verificano in specifiche regioni come ad esempio in quelle zone prossime all'apertura orale o per quanto riguarda i tubercoli nuziali.

Nello spessore dell'epidermide si trovano i cheratinociti con una funzione strutturale, infatti proteggono l'organismo, in più oltre a queste cellule troviamo tutta una serie di tipi cellulari che hanno svariate funzioni. Nell'epitelio troviamo le ghiandole unicellulari, cellule che vengono distinte in base alla loro morfologia e quindi troviamo:

- GHIANDOLE CLAVATE → apparentemente sembrano non aprirsi verso l'esterno, hanno il compito di immagazzinare i feromoni per la reazione di allarme
- CELLULE GRANULARI
- CELLULE CALICIFORMI → si aprono sulla superficie dell'epidermide e contribuiscono in larga parte alla secrezione del muco presente sulla cuticola
- CELLULE SACCIFORMI → secernono a seconda della specie sostanze di varia natura che possono andare dalla serotonina ad antibiotici, ad antimicotici

Il muco prodotto dalle ghiandole unicellulari viene rilasciato in superficie dove l'ultimo strato di cheratinociti, quello più esterno, ha la membrana apicale che è provvista di fossette o di piccole creste che hanno il compito di aumentare la superficie della membrana riuscendo così ad aumentare la capacità di trattenere a sé il muco.

Nell'epidermide dei pesci troviamo anche altri tipi cellulari, uno di questi e molto importante è quello degli IONOCITI o CELLULE A CLORURI, queste cellule sono particolarmente fitte a livello delle branchie e la loro funzione è quella di trasferire i sali, in particolare il cloruro di sodio; un pesce marino infatti si deve necessariamente liberare del sale in eccesso e questo lo fa in opposizione al gradiente di concentrazione e quindi questo richiede un lavoro attivo ed energia, è per questo che gli ionociti sono particolarmente ricchi di mitocondri (la centrale elettrica delle cellule).

Il derma si trova sotto l'epidermide, in particolare lo strato spongioso è ricco di vasi sanguigni e lo è ancora di più quando è maggiore la respirazione epidermica, quindi se il pesce respira attraverso la cute sarà maggiore la presenza di vasi. Nel derma, anche se raramente, possiamo trovare delle ghiandole pluricellulari che sono solitamente o ghiandole del veleno, quindi associate a delle strutture come gli aculei e quindi servono per difesa o offesa, oppure gli organi luminosi (nei pesci che vivono a notevoli profondità), che sono costituiti da una componente epiteliale

in cui avvengono le reazioni fotochimiche e da una componente dermica di supporto.

Un'altra caratteristica del derma dei pesci è quella di alloggiare le scaglie: inizialmente i pesci più antichi erano rivestiti da una corazza di natura mesodermica posta nel derma subito sotto all'epidermide, questa armatura o dermascheletro era composta da grosse piastre ossee localizzate a livello cefalico e da scaglie più piccole che ricoprivano il resto del corpo, col tempo il dermascheletro è stato riarrangiato e infatti sia nei condroitti sia negli osteitti la regione cefalica del derma scheletro è stata integrata nello scheletro del cranio andando a costituire il dermatocranio mentre la parte del derma scheletro che corazzava il resto del corpo si è ridotta in scaglie più piccole o è addirittura scomparsa come nei ciclostomi moderni.

Le OSSA DERMICHE erano composte:

- da uno strato più profondo lamellare, quindi un OSSO LAMELLARE
- da uno strato intermedio di OSSO SPUGNOSO (appoggiato sul lamellare) ricco di vasi sanguigni
- da un terzo strato, il più esterno e superficiale, era costituito da OSSO COMPATTO

Da quest'ultimo strato si sollevavano dei tubercoli il cui strato interno era formato da DENTINA che rivestiva un volume di connettivo detto CAVITÀ DELLA POLPA, all'esterno della dentina si localizzava uno strato di origine ectodermica di materiale mineralizzato, il SIMILSMALTO. I tubercoli potevano avere morfologie diverse, poteva essere presente un'unica cavità della polpa oppure una cavità divisa in diversi canali vascolari.

Dall'osso dermico si sarebbero evolute, secondo due diverse linee filetiche, 4 differenti scaglie dermiche:

- PLACOIDI → tipica dei condroitti; la scaglia è un dentello che poggia su una piastra basale di tessuto osseo compatto privo di cellule ed è situata nel derma lasso, è costituita da una papilla dermica rivestita da dentina che a sua volta è ricoperta da uno strato di similsmalto. Le scaglie non sono sempre presenti nei condroitti ma possono essere completamente assenti come nella chimera oppure poche e sparse come nei batoidei.

A differenza di quanto succede nei pesci ossei dove la scaglia cresce accompagnando la crescita dell'animale, le scaglie placoidi dei condroitti non aumentano di misura ma vengono continuamente rimpiazzate anche nell'animale adulto, esse inoltre originano nel derma ma si allungano verso l'esterno fino a perforare l'epidermide, il suo sviluppo perciò può essere paragonato allo sviluppo del dente dei vertebrati gnatostomi. La scaglia placoidide compare inizialmente sottoforma di una gemma epiteliale detta organo dello smalto e che assume una forma a coppa rovesciata, si approfonda nel derma lasso sottostante e accoglie così grazie alla sua forma a coppa una struttura detta papilla dermica, a questo punto le cellule epiteliali che si trovano a suo diretto contatto si differenziano in:

- ADAMANTOBLASTI
- AMELOBLASTI

mentre le cellule dermiche della papilla, dette ODONTOBLASTI, si portano a contatto con gli adamantoblasti formando uno strato continuo a ridosso di questi ultimi. Poi adamantoblasti e odontoblasti cominciano rispettivamente a produrre smalto e dentina e l'accumulo di questi due materiali che si interpone tra adamantoblasti ed odontoblasti separa le due popolazioni cellulari e in questo modo si forma un dentello che si allunga e così facendo perfora l'epidermide, l'organo dello smalto quindi regredisce, gli odontoblasti vengono alloggiati nella cavità del dentello detta della polpa (paragonabile alla polpa dei nostri denti), e qui gli odontoblasti rimangono vitali grazie alla rilevante presenza di vasi sanguigni

- COSMOIDI → sono poco differenti dalle piastre e dalle scaglie ossee degli ostracodermi e dei placodermi; la scaglia cosmoide è costituita da 4 strati sovrapposti:

- osso lamellare
- osso spugnoso attraversato da una rete di cavità vascolari
- dentina
- similsmalto

Lo strato di dentina assume però una struttura particolare detta COSMINA in quanto molto mineralizzata e costituita da tubercoli separati da camere vascolari che si aprono sulla superficie della scaglia, nei tubercoli inoltre sono scavate cavità polpari da cui si irradiano numerosi tubuli sottilissimi all'interno dei quali si trovano i prolungamenti citoplasmatici degli odontoblasti.

Le scaglie cosmoidi si accrescono sia per sovrapposizione di nuovi strati allo strato osseo lamellare sia per la formazione di nuovi tubercoli, queste scaglie che caratterizzavano dipnoi e crossopterigi del paleozoico non sono presente sugli osteitti attuali

- GANOIDI → erano presente negli actinopterigi del paleozoico tardivo e del primo mesozoico, era una scaglia di tipo paleoniscoide costituita da uno spesso strato di osso lamellare su cui si trovava la dentina ricoperta a sua volta da vari strati di similsmalto, questi strati molto duri e di origine ectodermica nel loro insieme sono detti GANOINA. Attualmente la scaglia ganoide paleoniscoide è presente in pochissime specie.

Negli actinopterigi del mesozoico compare invece la scaglia ganoide lepidosteoidi, più semplice della paleoniscoide in quanto perde lo strato di dentina risultando quindi composta da osso compatto sormontato da ganoina, attualmente è presente solo nel lepidosteus

- ELASMOIDI o moderne → tipiche dei teleostei, sono costituite essenzialmente da osso che può essere cellularizzato oppure no; l'osso poggia su una pila di lamine connettivali, quindi la scaglia elasmoidi risulta molto sottile, flessibile e trasparente ed è ricoperta da un sottile strato epidermico, esistono due tipi di scaglia elasmoidi:
  - la CTENOIDE, ha il margine posteriore ricco di dentelli → è tipica dei teleostei più evoluti
  - la CICLOIDE, che è caratterizzata dalla mancanza di dentelli nel campo posteriore che quindi risulta liscio

Le scaglie elasmoidi sono parzialmente sovrapposte e si dispongono sulla superficie dell'animale sempre in senso anteroposteriore. Questa scaglia è accolta in una speciale tasca, detta TASCIA DELLA SCAGLIA, che si forma al confine tra il derma lasso più superficiale e quello compatto più profondo e queste tasche sono delimitate da uno strato continuo di fibroblasti; ai bordi della scaglia inoltre troviamo degli osteoblasti che sono responsabili dell'accrescimento della scaglia stessa.

La prima delle due linee filetiche originerà le scaglie placoidi, la seconda invece le elasmoidi passando prima dalla scaglia cosmoide e successivamente da quella ganoide.

L'ipoderma dei pesci è costituito da connettivo lasso e fibre elastiche ed è spesso scarso o addirittura assente, se è presente però può essere abbondante e anche ricco di cellule adipose, nei pesci però il grasso viene accumulato in preferenza nel fegato e nei muscoli, e raramente a livello sottocutaneo.

### TETRAPODI

In questi animali si assiste a mutazioni sostanziali del tegumento a seguito della conquista dell'ambiente aereo.

Nei pesci gli strati di epidermide, sebbene costituiti da tipi cellulari diversi, sono fondamentalmente tutti uguali si parla quindi di STRATIFICAZIONE MECCANICA, nei tetrapodi invece si assiste a una diversificazione sostanziale dei vari strati dell'epidermide, si parla quindi di STRATIFICAZIONE FUNZIONALE.

Nel passaggio da ambiente acquatico ad aereo diventa primaria l'esigenza di ridurre al minimo possibile la perdita d'acqua, affinché ciò si verifichi le cellule dei vari strati sono caratterizzate da un progressivo accumulo di cheratina, e ciò accade finché la cheratina accumulata non sarà talmente tanta e organizzata che si ha la comparsa di uno strato corneo superficiale che è in pratica costituito da cellule morte ormai prive degli organuli cellulari, addirittura le cellule dello strato corneo degli amnioti sono anche prive del nucleo.

L'organizzazione della cheratina nelle cellule dello strato corneo le rende resistenti agli insulti dall'ambiente esterno, ma anche elastiche e flessibili, e anche resistenti, quindi grazie alle dimensioni dello strato corneo si ottiene la protezione contro la disidratazione e l'essiccamento che era necessaria per poter affrontare la vita sulla terraferma.

### ANFIBI

Gli anfibi, sebbene siano i primi conquistatori dell'ambiente subaereo, sono ancora dipendenti dall'ambiente acquatico, infatti l'epidermide della larva degli anfibi è paragonabile a quella dei pesci e come in essi, anche in questo caso, si possono trovare cellule ghiandolari nello spessore dell'epidermide.

I TETRAPODI si armano di una barriera contro la perdita d'acqua e sebbene lo strato corneo sia perfetto per svolgere questa funzione esso diventa un po' ingombrante nel momento in cui il tegumento deve svolgere ancora un ruolo chiave negli scambi gassosi e questo è il caso degli anfibi, essi sono dotati di un polmone sacculare non sepiementato e di un sistema di ventilazione del polmone

per nulla efficiente, quindi alla necessità di uno strato corneo spesso per non perdere acqua si aggiunge la necessità che tale strato sia invece sottile per poter ancora consentire gli scambi gassosi di ossigeno e anidride carbonica che all'organismo servono per respirare.

L'epidermide degli anfibii è quindi sottile e scarsamente corneificata, si hanno infatti due o tre strati di cellule morte ancora nucleate e ricche in cheratina, questo per poter conciliare la capacità di contenere la perdita d'acqua e riparare da insulti meccanici con la necessità di supportare l'ancor poco efficiente respirazione polmonare non riducendo gli scambi gassosi attraverso l'epidermide stessa.

Le cellule degli strati più profondi dell'epidermide mantengono la capacità di produrre muco, inoltre l'epidermide degli anfibii può presentare ispessimenti in relazione al periodo riproduttivo, come ad esempio lo spesso strato corneo che si trova in alcune specie a protezione dell'apice delle dita (rappresenta il primo accenno di unghie che si affermerà successivamente negli amnioti). Il sottile strato corneo può venire cambiato simultaneamente durante la muta e alcune specie dermatofaghe lo riciclano come nutrimento per la prole.

Sotto il sottile strato epidermico troviamo un consistente derma lasso ricco in ghiandole sierose e mucose, e anche in capillari sanguigni, questi ultimi assumono grande importanza per il fatto che la respirazione cutanea è vitale per gli anfibii; addirittura in alcuni anfibii la respirazione è tutta a carico della pelle e infatti il polmone può essere assente o presente ma deputato esclusivamente a funzione idrostatica, per questo motivo la pelle si arricchisce in pieghe cutanee con un derma estremamente vascolarizzato. A causa del flusso osmotico di acqua attraverso la pelle il derma degli anfibii è anche dotato di numerosi VASI LINFATICI che convogliano il liquido interstiziale nel cosiddetto sistema linfatico sottocutaneo, quindi significa che le sacche sono localizzate a livello dell'ipoderma. Negli anfibii quindi le sacche linfatiche sequestrano i liquidi interstiziali quando l'animale è in ambiente acquoso per evitare una pericolosa diluizione del sangue, inoltre queste sacche garantiscono anche una certa riserva idrica: l'azione sinergica della cheratina, che produce una copertura contro la perdita di liquidi, e delle sacche linfatiche consente agli anuri adulti, ad esempio i rospi dove il sistema di sacche è molto accentuato, di allontanarsi dalle fonti di acqua più di ogni altro anfibio.

Nel derma trovano spazio i cromatofori dermici che, sotto controllo ormonale, sono i primi responsabili delle variazioni di colore della livrea; nell'epidermide invece troviamo i melanociti epidermici che sono tipici delle specie che non mutano il colore della pelle.

Il derma degli anfibii ospita numerose ghiandole alveolari semplici e in particolare troviamo quelle:

- A SECREZIONE MUCOSA MEROCRINA → sono circondate da cellule mioepiteliali che tramite contrazioni toniche aiutano il rilascio continuo di muco, che oltre ad avere la stessa funzione che nei pesci favorisce anche gli scambi gassosi
- A SECREZIONE SIEROSA OLOCRINA → sono circondate da cellule mioepiteliali che tramite contrazioni fasciche aiutano il rilascio di sostanze

che variano da specie a specie, ma sono perlopiù secreti tossici, a funzione difensiva e antibatterica, ma anche serotonina e catecolamine

[Ghiandola:

- Merocrina = il secreto della ghiandola è rilasciato per esocitosi, permettendo così che la cellula rimanga integra, dalle vescicole secretorie che si aprono nel lume dell'adenomero per finire in uno o più dotti escretori; a tre possibili tipi di secrezione:
  - mucosa → il secreto è un materiale denso detto mucina e che poi diventa muco
  - sierosa → il secreto è acquoso di natura proteica
  - mista
- Olocrina = produce un secreto nel citoplasma della cellula ed esso è rilasciato tramite la rottura della membrana cellulare, in pratica il secreto è la cellula stessa che si degrada; è il tipo di secrezione che comporta più danni alla cellula

L'ipoderma è lasso, disposto intorno a sacche linfatiche che possono fungere anche da riserva di liquido e infine negli anfibi il grasso sottocutaneo è scarso o assente.

## RETTILI

Con i rettili si incomincia a essere completamente indipendenti dall'ambiente acquatico, quindi il tegumento deve evolvere ulteriormente le caratteristiche che lo rendono una struttura in grado di contenere in modo estremamente efficace la perdita d'acqua cui l'organismo in ambiente subaereo va necessariamente incontro. Il prerequisito essenziale per potersi dotare di uno spesso strato corneo per contenere la perdita d'acqua è che si possa prescindere dalla cute per quanto concerne la respirazione, perciò se si vuole ispessire la pelle per non perdere acqua bisogna poter respirare in un altro modo che non sia quello cutaneo, perché lo spesso strato corneo che impedisce la disidratazione non consente neanche più gli scambi gassosi, quindi insieme ai drastici cambiamenti del tegumento è necessaria un'augmentata efficienza della ventilazione polmonare.

Lo spesso strato corneo nei rettili è costituito da cheratinociti morti che a differenza di quelli degli anfibi sono quindi privi di nucleo, questo strato corneo però non è continuo ma alle SQUAME CORNEE, che sono le zone ipercheratinizzate, si alternano le cosiddette CERNIERE, che sono meno soggette a cheratinizzazione delle squame, questa struttura è tale da consentire flessibilità al tegumento che altrimenti sarebbe troppo rigido e quindi penalizzante per quanto riguarda il movimento.

Le squame sono costituite da una zona ipercheratinizzata che poggia su di un cuscinetto dermico ed è proprio la forma di quest'ultimo a dettare la morfologia della squama. La forma della squama non cambia solo tra specie e specie ma anche tra le varie parti del corpo di uno stesso animale, infatti se si osserva un serpente si può notare che le squame epidermiche differiscono a seconda della posizione che occupano sul corpo dell'animale, in alcuni casi le squame possono essere addirittura corazzate da lamine ossee e dermiche. Inoltre le squame e le

cerniere in alcune specie si possono specializzare al punto da essere in grado di catturare l'acqua piovana e convogliarla direttamente alla bocca.

Le squame sulla base della loro forma si possono classificare:

- squame TUBERCOLIFORMI → con un cuscinetto a forma di dosso
- squame SCUDATE → con un cuscinetto dermico che è estremamente appiattito
- squame EMBRICATE → le squame sono un po' sovrapposte le une alle altre quindi la parte posteriore della squama più anteriore copre la parte più anteriore della squama localizzata subito posteriormente
- squame CORAZZATE → il cuscinetto dermico è rinforzato da una lamina ossea detta osteoderma

L'epidermide dei rettili è costituita da tre strati:

- CORNEO, è il più esterno, in esso si possono trovare i due diversi tipi di cheratinociti:
  - quelli che producono la forma  $\alpha$  → qui i filamenti di cheratina sono inglobati in una matrice citoplasmatica amorfa, mentre la membrana plasmatica viene irrobustita dall'interazione con un complesso di proteine citoplasmatiche che costituiscono lo strato marginale. L' $\alpha$  cheratina che ritroviamo in tutti i vertebrati conferisce all'epidermide flessibilità, quindi i cheratinociti che producono questa cheratina sono anche caratterizzati dall'essere ancora in grado di produrre muco che viene scaricato fuori dalla cellula oppure viene trattenuto all'interno per formare la matrice amorfa che avvolge i tonofilamenti, queste cellule sono in grado di produrre dei lipidi complessi che vengono scaricati all'esterno della cellula e vanno a riempire gli spazi intercellulari in modo da rendere il tegumento estremamente impermeabile.
  - I cheratinociti completamente corneificati dello strato corneo dei rettili sono privi di nucleo e degli organuli citoplasmatici.
  - quelli che producono la forma  $\beta$  → sono caratterizzati dalla mancanza dello strato marginale (struttura che caratterizza i cheratinociti di tutti i tetrapodi), ma anche della possibilità di produrre muco e lipidi per impermeabilizzare il tegumento

Man a mano che il processo di corneificazione procede i filamenti di  $\alpha$  cheratina vengono completamente sostituiti da filamenti di  $\beta$  cheratina, che nelle cellule corneificate occupano praticamente tutto il citoplasma; la  $\beta$  cheratina è particolarmente dura e conferisce quindi una notevole resistenza agli insulti meccanici

- GRANULOSO, quello intermedio
- GERMINATIVO, esso è particolarmente ricco in filamenti di cheratina  $\alpha$ , ed è a sua volta suddiviso in:
  - uno strato di cellule basali
  - pochi strati più sopra di cellule spinose → queste cellule sono caratterizzate dall'abbondante presenza di ribosomi ma soprattutto

dalla presenza di una nuova proteina, la  $\beta$  - cheratina che è una novità introdotta dai cheratinociti rettiliani.

Le CHERATINE nell'epidermide dei rettili si distribuiscono in modo differente a seconda del diverso ordine, ci sono due tipi di distribuzione:

- ORIZZONTALE o laterale → quando la cheratina  $\beta$  si trova a livello delle squame e la cheratina  $\alpha$  a livello delle regioni interposte tra le squame
- VERTICALE → quando ci sono strati di  $\alpha$  e  $\beta$  cheratina alternati in un senso verticale a coprire sia la squama che le regioni tra di esse

Nei cheloni ad esempio si può avere una situazione in cui sia nella corazza che nelle restanti regioni del corpo è presente solo la cheratina  $\alpha$  ed è il caso delle testuggini dal guscio molle, in altri cheloni invece la corazza è formata da squame molto dure e resistenti e tale resistenza è conferita dalla cheratina  $\beta$  e invece nel resto del corpo di questi animali troviamo soltanto la  $\alpha$ ; infine un terzo caso può essere quello in cui la  $\beta$  cheratina rinforza la corazza mentre l'epidermide sul resto del corpo alterna, secondo un pattern orizzontale, cheratina  $\alpha$  e  $\beta$ .

Tipica dei LORICATI, nei quali si possono trovare anche degli osteodermi che fungeranno da rinforzo e si trovano soprattutto nelle regioni dorsali del corpo, è la distribuzione orizzontale; i lepidosauri sono invece caratterizzati dall'aver le cheratine distribuite secondo una distribuzione verticale con la cheratina  $\alpha$  responsabile del contenimento della disidratazione e la  $\beta$  in grado di assorbire le sollecitazioni meccaniche infatti l'epidermide dei lepidosauri perde periodicamente gli strati cornei superficiali sotto forma di lembi o addirittura dell'intero astuccio corneo definito ESUVIA (fenomeno dell'esuviazione: perdita degli strati cornei più esterni, si verifica nei rettili che hanno una distribuzione verticale delle cheratine). Dopo la perdita dello strato corneo l'epidermide è costituita dallo strato germinativo su cui poggiano un sottilissimo strato di cheratinociti  $\alpha$  a loro volta ricoperti da uno strato di cheratinociti  $\beta$ , tra lo strato germinativo e gli strati cornei si interpongono man mano che si differenziano un nuovo strato di cheratinociti con cheratina  $\alpha$  e un nuovo strato di cheratinociti con cheratina  $\beta$  sopra al precedente, nel loro insieme questi due nuovi strati costituiscono la generazione interna che si localizza sotto i due strati più vecchi, che costituiscono la generazione esterna dell'epidermide e che finirà per staccarsi quando i due strati della generazione interna avranno terminato il processo di corneificazione. La generazione interna a seguito dell'esuviazione diventerà la generazione esterna, e sotto di essa comincerà a formarsi una nuova generazione interna e così via.

I corpi lamellari che sono presenti negli organuli citoplasmatici caratteristici dei cheratinociti  $\alpha$  degli amnioti risultano ricchi di lipidi complessi che vengono rilasciati negli spazi intercellulari dove formano delle lamine lipidiche che rendono impermeabile l'epidermide.

Nei rettili si può trovare uno strato profondo di connettivo denso e uno più superficiale di connettivo lasso che risulta riccamente vascolarizzato, questo fornisce un importante contributo alla termoregolazione infatti il raffreddamento

del corpo comporta una vasocostrizione per trattenere calore mentre il riscaldamento del corpo provoca una vasodilatazione con conseguente aumento della dispersione del calore in eccesso. In certi rettili come alcuni serpenti di mare o alcuni cheloni la pelle consente ancora scambi gassosi, anche rilevanti, sia di CO<sub>2</sub> che di O<sub>2</sub>.

A volte nel derma compatto, e a volte anche nel ipoderma, si trovano delle ghiandole alveolari semplici o ramificate, queste ghiandole alveolari sono di tipo esocrino quindi derivate da gemme epiteliali che vanno a localizzarsi nel derma sottostante ma scaricano comunque il loro secreto direttamente all'esterno o in cavità che comunque ci comunicano, le ghiandole sono classificate sulla base della forma del loro adenomero e sulle ramificazioni del loro dotto escretore, a differenza delle ghiandole tubulari, dove l'adenomero è allungato e con un lume piuttosto evidente, quelle alveolari hanno adenomero rotondeggianti con un lume ampio.

Nel derma e ipoderma dei rettili si possono quindi trovare delle ghiandole alveolari semplici o ramificate a secrezione olocrina con cellule ghiandolari disposte a più strati, in questo modo le cellule dello strato basale replicano attivamente, una volta che una cellula di questo strato smette di replicare si sposta man mano verso la superficie, cioè verso il lume dell'adenomero, e accumula così sempre più lipidi, fino ad arrivare a costituire essa stessa lo strato al confine con il lume, quindi l'ultimo strato, qui si disgrega e rilascia un secreto che è composto da lipidi accumulati e anche dalle proteine stesse che costituivano la cellula. Le ghiandole dei rettili sono di solito organizzate in specifiche aree, ascellare piuttosto che inguinale piuttosto che altre aree dove è necessaria la produzione di questo secreto, e sono fundamentalmente deputate a produrre feromoni; queste ghiandole non producono mai muco, esso viene eventualmente prodotto da ghiandole che sono confinate esclusivamente nelle zone al limite tra le mucose e la cute.

Infine, nei rettili si possono trovare delle piastre ossee di origine dermica, gli OSTEODERMI, che si formano per ossificazione diretta del connettivo e sono molto frequenti nei rettili fossili, ciò nonostante si trovano ancora in alcuni loricati e nei cheloni dove il dermascheletro risulta piuttosto vistoso, con uno scudo o carapace che è posto dorsalmente e un piastrone più piatto ventralmente.

L'UNGHIA è la struttura cornea tipica di tutti gli amnioti che protegge la parte più distale delle dita, si compone da una parte dorsale detta lamina ungueale o unghia propriamente detta che è la parte più dura e resistente e lo è grazie alla presenza della cheratina di tipo  $\beta$ ; la periferia della lamina ungueale si incurva ventralmente sia in senso antero-posteriore sia secondo l'asse sinistro-destro, ventralmente alla lamina ungueale troviamo la SOLEA che è meno piegata e meno coriacea rispetto alla lamina ungueale stessa, infine il tipo d'unghia tipico dei rettili è definito come unghia falcata o ARTIGLIO.

In alcuni rettili fossili e nei cheloni si può trovare anche un becco corneo anche esso reso duro e resistente grazie alla presenza della cheratina  $\beta$ , il becco corneo riveste le arcate mascellari; in queste aree inoltre il derma aderisce direttamente

al periostio cioè alla guaina connettivale densa che ricopre l'osso sottostante senza che sia presente una tela sottocutanea.

Come negli anfibi, anche nei rettili la cute è popolata da cromatofori che possono anche, ma non necessariamente, essere organizzati in unità pigmentate, e come negli anfibi la quota di melanociti epidermici varia al variare della quantità di cellule pigmentate che sono invece presenti a livello dermico. Le cellule pigmentate funzionano anche in fase di termoregolazione infatti un tegumento più scuro rispetto a uno più chiaro favorisce l'assorbimento di una maggiore quantità di energia radiante dando così la possibilità all'animale di essere più attivo, i cambiamenti di colore sono solitamente sotto controllo ormonale e più raramente sotto controllo nervoso, come ad esempio nel camaleonte che presenta vari pigmenti e cristalli che accumulati nelle varie popolazioni di cromatofori conferiscono le diverse colorazioni possibili.

## UCCELLI

Con gli uccelli si assiste all'invenzione della penna, che rappresenta un'ulteriore modificazione dell'apparato tegumentario. La penna è una struttura cornea che forma un rivestimento fibroso pressoché continuo nel quale rimane intrappolata aria che funge da coibente termico, inoltre questo rivestimento viene impermeabilizzato grazie al grasso secreto dalla ghiandola dell'UROPIGIO, esso è detto anche codrione ed è la parte caudale-dorsale dell'animale, grazie a questo strato di grasso vengono ulteriormente limitati i passaggi d'acqua sia in ingresso che in uscita. La penna è inoltre in grado di proteggere sia dagli insulti meccanici che dalle radiazioni UV, ed è anche in grado di fungere da organo locomotore; negli uccelli le ghiandole cutanee sono rare e la loro localizzazione è limitata ad aree specifiche, inoltre si trovano ancora strutture cornee che erano già presenti nei rettili e che sono le squame, il becco e le unghie.

Gli uccelli ereditano dai rettili entrambe le forme di cheratina, l' $\alpha$  nell'epidermide e la  $\beta$  nelle penne, entrambe le cheratine sono distribuite orizzontalmente, come nei loricati: è come se la squama cornea degli antichi arcosauri (rettili) piena di cheratina  $\beta$  si fosse allungata estroflettendosi grandemente dal profilo del tegumento e si fosse quindi fissurata a generare i filamenti cornei delle penne (possibile metodo di passaggio da squama a penna: avendo una squama si immagina di tirare lo strato superiore verso l'alto allungandolo in senso verticale, poi si compiono degli intarsi a generare delle piccole fessure e si ottengono dei piccoli filamenti = la penna), infatti le prime fasi di sviluppo delle penne e delle squame sono assolutamente paragonabili.

L'epidermide degli uccelli viene suddiviso in tre strati che partendo dall'esterno sono:

- CORNEO
- DI TRANSIZIONE
- GERMINATIVO, in questo si riconoscono altri due strati che procedendo sempre in direzione centripeta si dicono:

- SPINOSO o intermedio → qui si trovano i corpi multigranulari (i corpi lamellari nei rettili) che sono vescicole contenenti dei granuli ovoidali di varia dimensione che possiedono una struttura lamellare, i granuli sono costituiti da lipidi polari (prodotti dalle cellule a cheratina  $\alpha$  degli amnioti) ed essi vengono in parte scaricati tra le cellule dello strato corneo. Inoltre nello strato spinoso si trovano delle gocce di grassi neutri le quali aumentano di dimensione e numero man mano che si procede in direzione dello strato di transizione, questi lipidi formano il CORE LIPIDICO dello strato corneo, fondamentale strumento di termoregolazione in ipertermia, infatti i lipidi vengono trattenuti all'interno delle cellule in modo da non impermeabilizzare la superficie corporea, consentire l'evaporazione dell'acqua e quindi permettere il raffreddamento del corpo, se invece l'ipertermia è associata anche a disidratazione, cosa non gradita, i lipidi vengono scaricati tra le cellule, il tegumento si impermeabilizza e l'evaporazione viene impedita in modo da non perdere ulteriormente liquidi, in questo caso non potendo più perdere calore per via tegumentaria la dispersione termica viene attuata aumentando la ventilazione polmonare
- BASALE

Le penne sono strutture di derivazione ectodermica costituite da cellule completamente corneificate contenenti  $\beta$  cheratina, sono 3 i tipi di penne:

- le PENNE PROPRIAMENTE DETTE, o penne di contorno → sono strutture grosse disposte sul contorno e che quindi definiscono il contorno dell'animale, queste penne si distinguono in:
  - REMIGANTI: sono le penne del volo che quindi conferiscono all'ala le sue proprietà portanti e sono infatti inserite sull'avambraccio e sulla mano
  - TIMONIERE o retrici: sono quelle inserite sul codrione o uropigio e sono le penne utilizzate per compiere manovre durante il volo e possono svilupparsi molto ed assumere funzione ornamentale come ad esempio nella coda del maschio del pavone

La penna è costituita da un asse che è un cilindro corneo cavo in cui si distinguono due regioni, il CALAMO e il RACHIDE, che nel loro insieme formano lo SCAPO:

- il calamo è la parte che rimane infissa nella pelle, esso viene accolto nel follicolo della penna a livello del quale tramite l'ombelico inferiore penetra la papilla dermica che è ricca in vasi sanguigni, inoltre al follicolo della penna è associata la muscolatura liscia e striata della penna che consente di modificare l'inclinazione e permette la rotazione
- il rachide è la regione della penna che sporge all'esterno dell'epidermide e che si unisce al calamo mediante l'ombelico superiore, associato al rachide troviamo il vessillo che è formato da due serie di barbe, una da una parte del rachide l'altra dall'altra parte, da ogni barba poi, in modo analogo, si dipartono due serie di barbule, una orientata verso la base della penna e sono dette prossimali e sono prive di uncini; l'altra serie è orientata verso la punta della penna ed è composta di barbule dette distali che sono munite di

uncini detti anche amuli grazie ai quali si agganciano alle barbule prossimali della barba più anteriore e questa trama di barbule rende il vessillo della penna rigido e compatto

- le PIUME → sono caratterizzate dalla mancanza del rachide, hanno barbe che si inseriscono direttamente a livello dell'ombelico superiore del calamo e sono le prime penne a svilupparsi nel pulcino, si possono ritrovare nell'adulto frammiste alle penne di contorno
- le FILOPIUME → sono caratterizzate dall'avere barbe solo all'estremità del rachide, queste si possono trovare anche nell'adulto ma frammiste alle penne di contorno

Lo sviluppo embrionale della penna inizia con un ispessimento epidermico sotto il quale si addensano delle cellule mesenchimali che in un secondo tempo andranno a costituire la papilla dermica della penna, che grazie a una ricca vascolarizzazione potrà provvedere al nutrimento della penna che va via via sviluppandosi. L'addensamento delle cellule mesenchimali costituisce fondamentalmente la differenza rispetto allo sviluppo della squama rettiliana in quanto in quest'ultima si ha la formazione di un cuscinetto dermico immediatamente sotto l'epidermide, l'insieme dell'ispessimento epidermico e dell'addensamento di cellule mesenchimali costituiscono il germe della penna. Man a mano che il germe della penna si allunga tende a flettersi in direzione caudale (ricordando le squame embricate dei rettili) e questo allungamento ulteriore determina la formazione di un follicolo, cioè di una piccola cavità sacciforme, nella quale la penna va ad approfondarsi: questo follicolo è detto FOLLICOLO DELLA PENNA.

L'epitelio del follicolo continua sia con l'epidermide sia con l'epitelio della gemma, mentre in corrispondenza del confine tra gemma e follicolo, regione conosciuta come COLLETTO o collare, l'epitelio mantiene le caratteristiche proprie di un epitelio germinativo le cui cellule proliferando determinano l'allungamento dell'abbozzo della penna; l'epitelio delammina in senso apico-prossimale a formare la guaina esterna, cioè il PERIDERMA, e un EPITELIO MULTICOLONNARE i cui strati aumentano man mano e corneificano, si isolano gli uni dagli altri e vanno a formare le barbe della penna, gli strati di cellule aumentano man mano e vanno a corneificare.

L'epitelio del tratto prossimale del germe corneifica a formare il calamo, mentre la papilla dermica si ritrae, questo genererà uno spazio nel calamo che quindi risulterà cavo; l'epitelio del collare rimane ad avvolgere la papilla dermica alla base del calamo quindi all'altezza dell'ombelico inferiore e si continuerà poi con la parete del calamo stesso. La proliferazione delle cellule del colletto legata all'attività delle cellule del follicolo determina la sostituzione della singola penna persa accidentalmente, ma anche il cambio dell'intero piumaggio durante la muta.

Negli uccelli la pigmentazione dovuta ai cromatofori dermici, che sono in grado di modificare la colorazione dell'animale, perde importanza a seguito dello sviluppo del sovrastante involucro costituito da piumaggio; quindi negli uccelli la colorazione passa necessariamente e interamente dai melanociti che rimangono in

parte nel derma, ma vanno anche a popolare lo strato basale dell'epidermide, e anche il germe della penna, negli uccelli, come nei mammiferi, la colorazione può cambiare soltanto dopo il rinnovamento della struttura cornea: è una condizione piuttosto diversa da quella dei rettili.

Come nei rettili dove non ci sono ghiandole cutanee diffuse, negli uccelli si trovano solo le ghiandole auricolari del condotto uditivo e la ghiandola dell'uropigio, negli uccelli marini in realtà si trova anche la ghiandola del sale per sbarazzarsi dell'eccesso di sale che necessariamente viene ad essere assunto con la dieta.

La ghiandola dell'uropigio è alveolare ramificata olocrina e nel suo lume si accumula un secreto di lipidi, proteine e sali minerali, la ghiandola si apre dorsalmente a livello del pigostilo, un osso dell'uropigio derivato dalla fusione delle ultime vertebre caudali e il secreto viene spalmato con il becco sul piumaggio rendendolo impermeabile e resistente alla crescita di muffe e batteri.

Il becco è un annesso cutaneo tipico, sebbene non esclusivo degli uccelli, si tratta di epidermide molto ricca in  $\beta$  cheratina che riveste la mascella e la mandibola che subisce una forte corneificazione, il becco compare negli odontognati, animali che avevano la mandibola e la mascella provviste di denti, e il cui becco consisteva sostanzialmente in un astuccio apicale che rivestiva il solo spazio edentulo della mascella. Di  $\beta$  cheratina sono ricche anche le unghie presenti solo sugli arti posteriori e, in alcune specie, anche sugli arti anteriori dei piccoli e che le perdono però prima di lasciare il nido, anche l'*Archaeopteryx* aveva artigli nell'arto anteriore.

## MAMMIFERI

Anche i mammiferi, come gli uccelli, devono fare i conti con la termoregolazione e a questo scopo inventano un nuovo annesso cutaneo di origine ectodermica cioè il pelo, costituito da cellule che vanno incontro a una completa corneificazione, il manto costituito da peli che intrappolano l'aria rappresenta un ottimo sistema per evitare la perdita d'acqua per evaporazione e anche per consentire all'animale di essere termicamente isolato; inoltre i mammiferi sono dotati di uno speciale tipo di ghiandola cutanea, la ghiandola mammaria, deputata all'elaborazione di un secreto atto a nutrire la prole.

La cute è inoltre dotata di parecchi altri annessi cutanei dalle più svariate funzioni, come quella locomotoria, di difesa, di offesa..., nei mammiferi sia l'epidermide sia tutte le strutture cornee contengono esclusivamente cheratina di tipo  $\alpha$ .

Nei mammiferi appoggiato alla membrana basale si trova:

- STATO GERMINATIVO → suddiviso in:
  - STRATO BASALE, più profondo, è detto anche malpighiano. Si approfonda nel derma sottostante assumendo una morfologia a creste, è costituito essenzialmente da cellule staminali che producono la popolazione dei cheratinociti
  - STRATO SPINOSO, superiormente. Il nome deriva dall'aspetto a spina tipico dei desmosomi che uniscono le cellule poliedriche di questo strato, nel citoplasma di queste cellule compaiono i cheratinosomi o corpi lamellari o corpi di Odland, degli organuli cellulari circondati da

membrana, essi contengono sia lamelle lipidiche sia proteine, come l'involucrina ad esempio che è caratteristica della banda o strato marginale. Inoltre, i cheratinosomi marcano il momento dell'inizio del differenziamento delle cellule che vanno così a diventare cheratinociti; le cellule di questo strato contengono anche i melanosomi che vengono prodotti e qui portati dai melanociti

- STRATO GRANULOSO → le cellule di questo strato vanno incontro a pochi cicli replicativi, a differenza di quelle dello strato basale, e dopo si dedicano al differenziamento. Lo strato è così definito per la presenza di grani fortemente basofili costituiti da cheratoialina, le cellule di questo strato producono anche proteine come la filaggrina e la loricrina, la prima collabora con la cheratoialina per formare la matrice amorfa che si dispone intorno ai tonofilamenti, mentre la seconda va a contribuire alla costruzione della banda marginale, comunque tutte le cellule di questo strato cominciano ad assumere una forma più appiattita e quelle più vicine alla superficie riversano il contenuto dei cheratinosomi negli spazi intercellulari
- STRATO LUCIDO → non è necessariamente sempre presente ma è caratteristico di alcune regioni il cui strato corneo è particolarmente spesso, come ad esempio a livello delle piante dei piedi dell'uomo; questo strato è composto da cellule piccole e appiattite con il nucleo poco visibile e a volte addirittura assente
- STRATO CORNEO → si trova al confine con l'ambiente esterno, è costituito da cellule anucleate, piatte e ricche in  $\alpha$  cheratina e fundamentalmente prive di organuli, queste cellule formano uno strato compatto più profondo che è costituito da lamine impermeabilizzate formate dai lipidi rilasciati dai cheratinosomi dello strato granuloso e da cellule corneificate che unite formano delle laminette. Man mano che le cellule procedono verso l'esterno le laminette cornee si sfaldano a causa di una diminuzione sia nel numero di desmosomi che uniscono le cellule, sia per modificazioni strutturali dei desmosomi stessi; si origina quindi un secondo sotto strato corneo, detto STRATO DISGIUNTO, perché le laminette cornee si disgregano

Lo spessore di questi strati varia a seconda delle dimensioni dell'animale, e di quelle che sono le esigenze dettate dall'ambiente esterno (presenza o assenza di peli, insulti meccanici...), le cellule hanno caratteristiche diverse a seconda dello strato in cui si trovano.

L'epidermide dei mammiferi è resa impermeabile dalla presenza dei lipidi polari che riescono ad impedire sia l'ingresso dell'acqua che l'uscita della stessa, anche se un minimo di perdita indipendente dalla sudorazione si ha comunque, lo spessore dello strato epidermico è inversamente proporzionale all'importanza del mantello di pelo che riveste l'animale, nel senso che più è folto il mantello più quest'ultimo può addossarsi l'onere di resistere agli insulti meccanici e alle radiazioni solari e consentire all'epidermide di divenire più sottile.

Nell'epidermide si trovano poi altri tipi cellulari, ad esempio ci sono

- i DENDROCITI o CELLULE DI LANGERHANS → queste cellule giungono all'epidermide dal midollo osseo e hanno funzione difensiva, sono situate a

vari livelli all'interno dell'epidermide ma si ritrovano soprattutto nello strato spinoso, compiono una sorveglianza immunologica stabilendo contatti con i linfociti T della pelle, hanno una forma stellata, un nucleo irregolare e nel loro citoplasma chiaro sono presenti organuli a forma di bastoncino detti granuli di Birbeck o vescicole lageniformi striate

- le CELLULE DI MERKEL → hanno forma ovale e sono localizzate nello strato basale dove prendono contatto con la membrana basale stessa tramite gli emidesmosomi e con i cheratinociti adiacenti via desmosomi; sono fondamentalmente delle cellule recettoriali per la sensibilità tattile e sono associate a terminazioni nervose sensitive
- i MELANOCITI → sono localizzati sia nello strato basale dell'epidermide che nel derma, come negli uccelli sono le uniche cellule pigmentate presenti; queste cellule derivano dalle creste neurali e nel loro citoplasma ospitano i melanosomi, organuli deputati alla sintesi e all'accumulo di pigmenti. L'attività dei melanociti è regolata dall'ormone melanotropo (MSH) prodotto dall'ipofisi, a sua volta controllata dall'ipotalamo e dall'epifisi, questo network di regolazione in base ai cicli luce-buio determina livelli differenti di ormone MSH circolante in modo da riattivare o meno l'attività sintetica dei melanociti. Melanociti e cheratinociti sono organizzati in unità melaniche, che nell'uomo vanno da 900 a 1500 per m<sup>2</sup> di epidermide a seconda della regione del corpo considerata, ogni unità melanica è costituita da 36 cheratinociti e un melanocita, la differente colorazione della pelle nell'uomo non è dovuta a un diverso numero di unità melaniche ma piuttosto al diverso numero e dimensioni dei melanosomi, che negli individui più chiari oltre ad essere più piccoli vengono anche degradati più rapidamente.

Il derma dei mammiferi si compone essenzialmente di due strati:

- il primo è lasso e più superficiale, è il DERMA PAPILLARE → presenta delle estroflessioni piramidali, le papille dermiche, che si interdigitano con le creste dell'epidermide, questo derma è ricco di terminazioni nervose, vasi linfatici che veicolano la linfa ai linfonodi superficiali e anche di vasi sanguigni, questi ultimi ricoprono un ruolo importante nella termoregolazione, infatti la vasocostrizione è associata alla diminuzione della perdita di calore mentre la vasodilatazione sortisce l'effetto opposto
- lo strato sottostante è quello del DERMA RETICOLARE → è costituito da connettivo denso di fibre a disposizione regolare che si connettono con il sottostante ipoderma

In alcuni casi il derma dei mammiferi produce ossa dermiche che contribuiscono alla struttura dello scheletro del cranio e che derivano dai grandi piastroni dermici che si trovavano un tempo a protezione del capo dei placodermi, nell'armadillo ad esempio si trovano placche ossee dermiche che rinforzano le squame cornee superficiali, mentre in alcuni cetacei attuali si trovano delle piccole placchette ossee dermiche.

L'ipoderma dei mammiferi può accumulare grassi dando origine al PANNICOLO ADIPOSO SOTTOCUTANEO, molto variabile in dimensioni a seconda delle diverse

situazioni (sesso, età e stato di nutrizione); il pannicolo adiposo funge da isolante contro la dispersione del calore, da riserva energetica o da cuscinetto "stabile" perché non è mai oggetto di consumo nemmeno in caso di grave malnutrizione poiché viene accumulato nelle regioni dove è necessario ammortizzare la relazione tra cute ed endoscheletro, ad esempio le piante dei piedi. L'ipoderma dei mammiferi si distingue in due strati:

- STRATO AREOLARE → caratterizzato da spazi irregolari delimitati da fibre collagene detti RETINACOLI, in cui vengono ospitati gli adipociti; i retinacoli si spingono fino allo strato dermico superiore, cioè nel derma reticolare, sia in quello sottostante
- STRATO IPODERMICO LAMELLARE → costituito da fasci di collagene che corrono paralleli alla superficie

I mammiferi presentano una novità notevole per quanto concerne l'apparato tegumentario, si sono infatti muniti di un caratteristico annesso cutaneo, il pelo.

I PELI sono filamenti cornei, flessibili, elastici ed estremamente resistenti alla trazione e sono costituiti da  $\alpha$  cheratina, questi nuovi annessi cutanei sono sottili filamenti formati da pile di cheratinociti morti e pigiati l'uno contro l'altro, sono caratterizzati dal possedere un fusto obliquo sporgente verso l'esterno e da una radice accolta nel follicolo pilifero, cioè un'introflessione epidermica, la radice si spinge fino nel derma profondo e all'interno del follicolo si inserisce una papilla dermica nella quale si trovano sia terminazioni nervose sia vasi; la papilla dermica è direttamente avvolta da quella che si definisce matrice del pelo cioè da precursori cellulari in attiva proliferazione dai quali origineranno i cheratinociti, questi ultimi una volta morti e impilati nel canale del pelo andranno a formare il fusto.

Il pelo è una macchina eccezionale per quanto riguarda la termoregolazione, tra il pelo e l'epidermide infatti rimane intrappolato un velo d'aria che funziona da isolante e limita il passaggio del calore verso l'ambiente esterno.

La capacità isolante dello strato d'aria dipende direttamente dallo spessore dello strato stesso: cambiare la distanza tra epidermide e pelo, quindi cambiare l'angolo tra epidermide e pelo, significa cambiare spessore allo strato d'aria e di conseguenza variare la capacità isolante del sistema, per questo serve la muscolatura del pelo che consiste di un muscolo liscio involontario detto orripilatore (es. pelle d'oca).

I peli presentano un'altissima eterogeneità basata molto sulle proprietà delle catene di  $\alpha$  cheratina che formano i filamenti del pelo, questi infatti possono essere lisci, ondulati, a sezione circolare, ellittica, a crescita continua o limitata, molto sottili (es. nei cuccioli) o di calibro notevole quindi molto rigidi (es. nei ricci o nelle echidne). Associato al pelo, in particolare al follicolo c'è sempre la ghiandola sebacea, una ghiandola alveolare semplice a secrezione olocrina, che si trova sempre nell'angolo tra il muscolo orripilatore ed il follicolo, inoltre il dotto escretore è in diretto contatto con il canale del pelo in modo tale che il secreto lipidico venga subito versato nel canale, anche grazie alle contrazioni del muscolo, e va così ad impermeabilizzarlo.

NON tutti i mammiferi comunque sono dotati di pelo, ne sono sicuramente privi i mammiferi a vita acquatica come i cetacei e sirenidi e ne hanno molto poco i grossi mammiferi terrestri, soprattutto se appartengono ad un habitat caldo; l'unico mammifero di piccola taglia privo di pelo è l'eterocefalo glabro che vive sottoterra.

Lo sviluppo embrionale del pelo comincia con la comparsa del germe del pelo, che è un ispessimento ectodermico sotto cui si trova un addensamento di cellule mesenchimali dermiche che va a costituire la papilla del pelo, successivamente la cellula epiteliale cresce in profondità mentre le cellule mesenchimali spingono il germe del pelo verso la superficie determinandone l'acquisizione della forma a coppa rovesciata. Le cellule mesenchimali della papilla del pelo che si ritrovano alloggiate nella coppa vanno a costituire la papilla dermica vascolarizzata che ha una fondamentale funzione nutritiva, le cellule ectodermiche del follicolo a più stretto contatto con la papilla realizzano la matrice del pelo, mentre le cellule epidermiche al centro della gemma degenerano lasciando così una cavità, il canale del pelo, che è racchiusa da un epitelio pluristratificato detto epitelio del follicolo, quest'ultimo è in continuità con l'epidermide in superficie. La matrice del pelo si circonda di un epitelio detto guaina radicolare interna con cui si ottiene una struttura a forma di cono rovesciato, il cono del pelo appunto, costituito da una parte apicale che corneifica che viene spinta verso la superficie delle cellule dalla parte più profonda che sta proliferando, il pelo quindi cresce fino a rompere le estremità apicali della guaina interna ed esce dall'epidermide; il pigmento del pelo invece viene passato ai cheratinociti da melanociti che sono migrati all'interno della zona cheratogena, cioè la zona dove si ha attività proliferativa dei cheratinociti.

Già prima che si formi il canale del pelo fanno la loro comparsa due gemme solide che rappresentano gli abbozzi della ghiandola sebacea e della ghiandola sudoripara apocrina, che è solo uno dei due tipi di ghiandola sudoripara che si ritrovano nei mammiferi; entrambi i tipi di ghiandola sudoripara sono fondamentali nella termoregolazione, insieme allo strato d'aria intrappolato sotto il pelo e la vasodilatazione e vasocostrizione dei capillari cutanei.

La GHIANDOLA SUDORIPARA APOCRINA si apre nel canale del pelo dove rilascia un liquido denso e ricco in proteine, il rilascio del secreto è regolato da cellule mioepiteliali poste tutto intorno all'adenomero, viceversa le GHIANDOLE SUDORIPARE ECCRINE sono indipendenti dal pelo e producono un secreto acquoso contenente sali, acido lattico, urea e anche anticorpi che viene rilasciato direttamente sulla superficie epidermica.

La distribuzione dei due tipi di ghiandole sudoripare varia a seconda della specie, sicuramente le apocrine sono meno presenti nei mammiferi privi o con poco pelo, mentre sono molto numerose nei mammiferi con pelo; nell'uomo le ghiandole apocrine sono presenti solo a livello ascellare e perianale, mentre numerose ghiandole sudoripare eccrine sono distribuite su tutto il resto del corpo e svolgono un'importante funzione termoregolatrice, cosa che non fanno invece in quasi tutte le altre specie di mammifero. Sebbene la funzione termoregolatrice delle ghiandole dei mammiferi sia acclarata si ritiene che la loro comparsa sia legata al compito al

compito di coadiuvare il rene dell'osmoregolazione nel rilascio di composti azotati, nel difendere l'organismo da attacchi di microrganismi e nel trasporto delle immunoglobuline, che sono ad esempio presenti nel secreto delle ghiandole eccrine.

Una importante GHIANDOLA dei mammiferi è quella MAMMARIA, essa è localizzata a livello della pelle ventrale del tronco ed è un organo pari e simmetrico il cui numero varia con la specie a seconda di quanto la prole è numerosa; questa ghiandola è deputata alla produzione del latte, un secreto peculiare della classe dei mammiferi con quale viene nutrita la prole. La ghiandola è tubulare composta o tubulo alveolare composta a secrezione apocrina che evolve primitivamente associata al pelo, nei monotremi infatti lo sviluppo della ghiandola mammaria è associata a quella del follicolo, il dotto escretore della ghiandola mammaria, detto galattoforo, si apre nel canale del pelo, il latte cola lungo i peli e viene raccolto dalla prole, per questo motivo le ghiandole mammarie sono filogeneticamente da considerarsi delle ghiandole sudoripare che confluiscono e formano veri e propri corpi ghiandolari. Nei metateri e negli euteri la ghiandola non ha più rapporti con il pelo: si forma una grossa papilla cutanea detta capezzolo, in particolare negli euteri le ghiandole mammarie si sviluppano seguendo una linea di ectoderma ispessito che si estende sui due lati della regione ventrale dell'animale dall'ascella fino all'inguine e questa linea è nota come cresta o linea mammaria o del latte, da qui protrudono degli zaffi epiteliali che si approfondano nel derma sottostante, la crescita successiva della ghiandola mammaria è sotto stretto controllo ormonale.

Per quanto riguarda le unghie, strutture corneificate, sebbene siano estremamente diversificate come forma, dimensione e funzione esse rappresentano un annesso cutaneo con una struttura di base riconducibile all'unghia falcata o artiglio dei rettili, le unghie falcate si ritrovano in quasi tutti gli ordini dei mammiferi. L'unghia in generale presenta:

- un margine libero, quello posto in posizione più distale
- due margini laterali, che vanno ad inserirsi nelle pieghe cutanee
- un margine prossimale, che si inserisce nella cute, detto matrice dell'unghia o zona onicogenica che rappresenta la zona di formazione dell'unghia ed è costituita da cellule che proliferano in modo continuo e consentono l'accrescimento dell'annesso.

Le parti dorsale e ventrale dell'unghia, differenti per quanto riguarda il grado di corneificazione, sono dette rispettivamente LAMINA UNGUEALE e SOLEA; oltre all'artiglio si può avere l'unghia laminare, propria dei primati, che consiste in una lamina quadrangolare che ricopre l'ultima falange di ogni dito. Infine, esiste anche lo zoccolo, proprio degli ungulati, per quanto riguarda i perissodattili l'asse del piede cade sul terzo dito quindi lo zoccolo è in pratica un enorme unghia del terzo dito; negli artiodattili invece l'asse del piede cade tra il terzo e il quarto dito le cui unghie vanno perciò a costituire lo zoccolo.

Un altro annesso embrionale dei mammiferi sono le CORNA, queste sono delle protuberanze più o meno appuntite portate sul capo dai mammiferi ungulati.

Tra i perissodattili invece l'unico ad essere munito di corna è il rinoceronte che ne porta uno o due sul naso in posizione mediana ed esse consistono in strutture permanenti e piene, di origine esclusivamente ectodermica, formate dallo strato corneo dell'epidermide dove fibre di cheratina, detta cheratina tubulare per via della sua organizzazione, si agganciano l'una all'altra mentre poi il derma sottostante incolla il corno direttamente al periostio.

Negli artiodattili invece si trovano le vere corna, quelle ad esempio dei bovidi, che sono strutture permanenti formate da un astuccio cheratinizzato di notevole spessore che si sviluppa intorno a due estroflessioni dell'osso frontale dette aste ossee, infine le vere corna sono prive di peli; negli artiodattili si possono trovare anche i palchi o false corna che sono strutture che ad esempio si riscontrano nei cervidi:

- i palchi, che in realtà indicano le varie ramificazioni, sono corna piene che raggiungono il massimo dello sviluppo nel periodo dell'accoppiamento, ma sono poi destinate a cadere per essere rimpiazzate dalla generazione successiva, essi si sviluppano per fusione di un nodulo intradermico con una estroflessione dell'osso frontale e questo porta alla formazione di un'asta ossea che è inizialmente rivestita da un corto pelo detto velluto, la pelle però è destinata a necrotizzare a causa dell'occlusione dei vasi sanguigni, e quindi a cadere lasciando l'osso scoperto.

Infine, anche le corna cadono ad opera degli osteoclasti che stanno alla base del corno, l'epidermide si rimargina e il ciclo ricomincia, corna molto simili a quelle dei cervidi si possono trovare nei giraffidi dove però sono corna permanenti e ricoperte di pelo.

## **APPARATO DIGERENTE**

Il digerente è necessario perché attraverso le sue funzioni permette di assumere gli alimenti, di introdurli quindi nell'organismo, e di assimilarli, convertirli quindi in quelle molecole semplici che mandate in circolo possono essere utilizzate dalle cellule per poter sopravvivere; perché ciò possa avvenire gli alimenti prima devono essere introdotti e digeriti sia per via meccanica, quindi tramite masticazione, sia per via chimica, grazie agli enzimi rilasciati dalle ghiandole annesse all'apparato, e al termine della digestione l'alimento deve essere assorbito dalle pareti del digerente per poi alla fine essere mandato in circolo e raggiungere così tutti i distretti dell'organismo.

inoltre l'apparato digerente è anche fondamentale per l'assunzione di acqua e sali minerali e partecipa dunque all'omeostasi idricosalina, è inoltre fondamentale per l'assunzione di oligoelementi, vitamine e tante altre sostanze che l'organismo non è in grado di produrre autonomamente, in alcune specie addirittura può contribuire alla respirazione e alle cure parentali.

L'apparato digerente è fundamentalmente strutturato in una successione in senso testa-coda di organi cavi che formano un tubo, nel lume del tubo vengono riversati i prodotti di secrezione e sintetizzati da organi parenchimatosi specializzati.

I tratti importanti dell'apparato digerente del subphylum dei vertebrati (es. rettili) procedendo in senso cefalo-caudale si incontra:

- l'intestino CEFALICO → formato da bocca e faringe
- l'intestino ANTERIORE → di solito suddiviso in esofago e stomaco
- l'intestino POSTERIORE → diviso ulteriormente in:
  - intestino MEDIO, è quella parte del digerente che nell'embrione rimane in comunicazione con il sacco del tuorlo o che negli embrioni derivati da uova mesolecitiche contiene il vitello di riserva
  - intestino POSTERIORE PROPRIAMENTE DETTO che si apre direttamente verso l'esterno oppure sbocca nella CLOACA, una cavità nella quale convergono anche i gonodotti e ureteri

Nei differenti vertebrati gli apparati digerenti variano notevolmente, comunque in tutti i casi sono mantenute le caratteristiche comuni nella divisione generale.

Le fasi di sviluppo degli anfibi per quanto concerne la gastrulazione (= momento in cui le cellule che compongono l'embrione vanno a definire i tre foglietti embrionali che poi si dovranno localizzare in modo specifico gli uni rispetto agli altri e andranno a formare ectoderma all'esterno e mesoderma ed endoderma all'interno) richiedono un apertura che si chiama blastoporo da cui cominciano ad essere internalizzate le cellule mesodermiche ed endodermiche, questa internalizzazione determina lo spostamento della cavità blastocelica e la formazione di una nuova cavità, L'ARCHENTERON, che rappresenta L'INTESTINO PRIMITIVO. Essa è una struttura cava che corre antero-posteriormente ed è a fondo cieco ad entrambe le estremità, tale cavità è delimitata dall'interno verso l'esterno da endoderma, quindi dal mesoderma della splagnopleura, successivamente l'archenteron prende contatto con due introflessioni dell'ectoderma, lo STOMODEO anteriormente e il PROCTODEO posteriormente, con le quali si fonde a formare le aperture che porteranno ad ottenere un vero e proprio tubo, il tubo digerente. Le pareti di questo tubo sono interamente costituite da un epitelio di origine endodermica, eccetto per un contributo ectodermico in corrispondenza delle due aperture, la BOCCALE ANTERIORE e la PROCTODEALE POSTERIORE; oltre al rivestimento del tubo digerente l'endoderma origina anche alle ghiandole parietali ed extraparietali.

La struttura dell'apparato digerente è quella tipica di tutti gli organi cavi, cioè una serie di membrane concentriche connettivali e muscolari dette TUNICHE che rivestono la cavità detta lume; procedendo dal lume verso l'esterno si incontra la tonaca mucosa, costituita da un epitelio le cui caratteristiche variano molto a seconda del tratto del tubo digerente, essa comprende:

- un connettivo lasso, cioè la LAMINA PROPRIA → su cui poggia l'epitelio, essa è spesso popolata da cellule del sistema immunitario che arrivano fino alla superficie dell'epitelio dove svolgono un'azione di difesa
- la TONACA SOTTOMUCOSA → costituita da connettivo lasso e che può essere rivestita da un sottile strato di muscolatura liscia, le MUSCOLARIS MUCOSAE, spesso distinte in uno stato interno circolare e uno esterno longitudinale proseguendo verso l'esterno è presente:
- la TUNICA MUSCOLARE → responsabile dei movimenti intestinali come ad esempio la peristalsi che è il movimento che consente al cibo di transitare lungo il tubo digerente, la muscolatura di questo strato è costituita da fibre

striata nel tratto cefalico, in parte nel tratto anteriore e in quello terminale, invece nelle restanti porzioni dell'intestino la muscolatura della tonaca muscolare è di tipo liscio, e questa muscolatura è disposta in due strati, uno più interno circolare e uno più esterno longitudinale

- la TONACA SIEROSA o avventizia → sottile strato connettivo rivestito da epitelio pavimentoso semplice nel tratto che riveste il tubo digerente sospeso da mesentere alla cavità addominale, nelle porzioni del tubo non sospese in cavità la sierosa si compone di un tessuto connettivo alveolare in continuità con il connettivo degli organi adiacenti.

A livello di tutto il tubo digerente si trovano i gangli del sistema nervoso vegetativo, organizzati in due plessi:

- il PLESSO DI MEISSNER → che si trova tra la sottomucosa e la muscolatura liscia circolare
- il PLESSO DI AUERBACH → localizzato tra la muscolatura liscia circolare e quella longitudinale

L'intero canale alimentare è costellato di ghiandole parietali, localizzate cioè nella parete del tubo digerente presenti sia nella muscosa, sia a volte anche nella sottomucosa, si trovano poi grosse ghiandole dette extraparietali, cioè localizzate esternamente al corpo del tubo digerente ma con i dotti escretori che riversano i secreti all'interno del lume, si tratta di organi parenchimatosi, costituiti quindi da tessuto connettivale, lo STROMA, che avvolge il tessuto funzionale cioè il parenchima. Queste grosse ghiandole, pancreas e fegato, sono annesse all'intestino medio di tutti i vertebrati, solo nei ciclostomi il pancreas è compreso nello spessore della parete intestinale; tetrapodi e petromizanti sviluppano inoltre delle ghiandole orali, le ghiandole salivari, in relazione con l'intestino cefalico.

L'intestino cefalico comprende:

- BOCCA
- FARINGE

È il tratto che sicuramente nel corso dell'evoluzione va incontro a molte vistose modificazioni a seconda della specie, ad esempio nei vertebrati si può distinguere in bocca non articolata o bocca articolata, inoltre il tratto dell'intestino cefalico è quello che più si discosta dallo schema organizzativo tipico degli organi cavi tipico del resto del digerente.

La bocca, che deriva dall'incontro tra l'endoderma più anteriore dell'intestino primitivo e l'inflessione ectodermica stomodeale va dal rima buccale, cioè dal confine tra il digerente e l'ambiente esterno, alla faringe. La bocca è la porzione dedicata all'assunzione del cibo e spesso anche alla sua frammentazione, è specializzata a seconda dell'organismo, infatti l'epitelio di rivestimento della mucosa varia in rapporto alla dieta e può essere cilindrico semplice, cigliato, pavimentoso stratificato o anche fortemente corneificato se la dieta è in grado di rappresentare un insulto meccanico dal quale è necessario difendersi. Una particolarità è che in questa porzione del digerente la muscolaris mucosae manca e la tonaca mucosa può trovarsi a diretto contatto con il peristio sottostante, o con i muscoli delle pareti boccali, senza quindi una tunica sottomucosa.

Negli AGNATI si ha una rima della bocca circolare, non articolata, sempre aperta, sorretta da un arco cartilagineo. Nei MISSINOIDI la regione cefalica è caratterizzata dalla presenza di una narice impari, posta dorsalmente rispetto al canale digerente e che si connette appunto con il canale grazie alla presenza del canale nasofaringeo che mette in continuità la narice con il faringe, si possono trovare inoltre cirri nasali che circondano la narice; più ventralmente è presente un vestibolo preorale con due paia di tentacoli detti orali e labiali, che non è sostenuto da una struttura cartilaginea, questo vestibolo precede la rima boccale, dalla quale sporge una pseudo lingua coperta di dentelli che l'animale muove per raschiare dalle prede parti di tessuto che introduce poi nella bocca.

Come nei missinoidi i PETROMIZONTI presentano un'apertura orale tonda delimitata da un disco boccale munito di labbro circolare, sostenuto da una cartilagine e munito di cirri e papille che conferiscono alla bocca la capacità di aderire come una ventosa al corpo della preda; anche nei petromizonti si trova una pseudo lingua dentellata.

Subito dopo la cavità orale è presente il faringe che si distingue in:

- porzione respiratoria, il FARINGE RESPIRATORIO
- ESOFAGO, in posizione dorsale rispetto al faringe respiratorio

Negli GNATOSTOMI è presente invece una bocca articolata in cui la componente scheletrica è mossa da una potente muscolatura ed è quasi sempre provvista di denti (sia i cheloni che gli attuali uccelli ne sono privi). Negli ITTIOPSIDI si trova un'unica cavità orofaringea, costituita dalla cavità orale e dal faringe respiratorio, segue poi un corto esofago: questi organismi sono forniti di una LINGUA, detta PRIMARIA, che in sostanza è il pavimento della bocca sostenuto da uno scheletro e che consente dunque la deglutizione, che comunque non è particolarmente difficoltosa visto che il cibo viene introdotto con l'acqua.

Se si passa in ambiente aereo invece sorge il problema della lubrificazione del cibo in quanto l'acqua non è più presente, compaiono perciò le ghiandole salivari pluricellulari che sono sia di tipo intra che extraparietale, esse sono in grado di produrre un importante secreto acquoso che negli AMNIOTI e in particolare nei MAMMIFERI contiene anche enzimi come la ptialina, un'amilasi in grado di operare un primo step di demolizione del cibo introdotto, ad esempio nei TETRAPODI NON MAMMIFERI la bocca mette direttamente in relazione l'ambiente esterno con la cavità orofaringea e questo avviene tramite la rima boccale, che è la fessura interposta tra le arcate mascellare e mandibolare. La rima boccale è delimitata da un labbro membranoso o una ranfoteca cornea (il becco), a differenza degli agnati dove è evidente la presenza di una pseudo lingua e dei pesci dove si trova la lingua primaria, nei TETRAPODI si incontra la LINGUA SECONDARIA, una struttura dotata di una muscolatura forte che interviene sia nella deglutizione che nella presa del cibo.

Un'altra particolarità, già presente nei dipnoi e nei crossopterigi, è la comparsa delle COANE, delle narici interne in grado di convogliare l'aria direttamente alla cavità orale aprendosi poi nel palato, anch'esso detto di tipo secondario, in esso è presente una divisione orizzontale che separa le cavità nasali dalla cavità boccale,

la quale si trova sotto le prime; in questo modo l'aria inspirata viene convogliata nella parte più posteriore della cavità orale lasciando la parte anteriore libera di gestire il cibo senza che sia d'intralcio alla funzione respiratoria.

Le narici dei pesci, prima di dipnoi e crossopterigi, infatti sono semplicemente delle fossette cieche che si aprono solo verso l'esterno, in assenza di coane la cavità buccale è deputata solo alla funzione alimentare; subito dopo la cavità orofaringea è presente la faringe, posta ventralmente, e l'esofago, più dorsale.

Nei mammiferi L'INTESTINO CEFALICO si modifica ulteriormente, si trova:

- una cavità orale propriamente detta
- il vestibolo della bocca (tra le guance e le gengive)

Quando la prole dei mammiferi si deve nutrire per suzione si sviluppano labbra carnose e guance con una muscolatura forte che conferiscono al piccolo la capacità di succhiare, ma anche all'adulto la possibilità, del tutto nuova, di masticare, questo processo di masticazione è reso più efficiente da una dentatura di tipo eterodonte.

Quindi l'apparato boccale dei mammiferi si specializza in relazione al passaggio al tachimetabolismo, l'apparato boccale è infatti tale da consentire la contemporanea masticazione del cibo e la respirazione: la prima fondamentale per garantire un massiccio apporto energetico, e la seconda che riveste un ruolo cruciale nell'approvvigionamento di ossigeno necessario per ossidare i nutrienti assunti.

La cavità orale è caratterizzata da un epitelio di rivestimento fortemente eterogeneo a seconda delle abitudini alimentari.

Nei pesci la mucosa che riveste la cavità orale è costituita dalla lamina propria su cui poggia un epitelio pavimentoso stratificato molto sottile, cellule mucipare caliciformi producono il muco che riveste l'epitelio, la tonaca mucosa si solleva in creste che ospitano i recettori periferici del gusto e in papille che rendono ruvida la superficie della tonaca.

Negli anfibi invece la tonaca mucosa è rappresentata da un epitelio cubico ciliato che riveste la cavità orofaringea, trova spazio una ricca vascolarizzazione che è importante per la respirazione orofaringea, l'epitelio è anche sede di cellule mucipare caliciformi.

Nei rettili invece l'epitelio può assumere organizzazioni molto diverse ed è facile individuare delle papille gustative, inoltre compaiono per la prima volta le ghiandole salivari.

Negli uccelli l'epitelio della mucosa è sempre stratificato pavimentoso ed è spesso cheratinizzato.

Nei mammiferi l'epitelio è stratificato e squamoso, può essere inoltre cheratinizzato in accordo alla dieta, questo si organizza in pieghe che facilitano la formazione e la gestione del bolo alimentare, nei cetacei misticeti queste pieghe sono molto grosse e cheratinizzate e vanno a formare i fanoni; i cetacei perdono le ghiandole salivari.

Per quanto riguarda le ghiandole salivari pluricellulari, esse sono quasi esclusivamente presenti nei TETRAPODI, dove possono essere anche

profondamente modificate a dare ghiandole del sale, piuttosto che ghiandole del veleno nei rettili. Anche nei PETROMIZONTI si possono trovare ghiandole salivari sierose pluricellulari e queste ghiandole sono deputate alla produzione di un secreto con proprietà anticoagulanti che consente all'animale di parassitare le sue vittime.

Nei MAMMIFERI le ghiandole che producono la saliva nell'uomo sono:

- le GHIANDOLE PAROTIDI → di tipo acinoso a secrezione mucosa con il dotto escretore detto dotto parotideo che si apre in corrispondenza dei molari superiori
- le GHIANDOLE SOTTOMANDIBOLARI → di tipo misto a secrezione sieromucosa con il dotto escretore (il dotto sottomandibolare) che si apre dietro gli incisivi inferiori
- le GHIANDOLE SOTTOLINGUALI → ghiandole mucosierose con numerosi dotti che si aprono, tra la lingua e il margine mandibolare, sul pavimento della cavità orale

Nella cavità boccale trova spazio la lingua già a partire dai ciclostomi, è una struttura munita di dentelli cornei che si muove a mo' di pistone lacerando i tessuti della preda che possono così venire aspirati; è una struttura analoga e non omologa alla lingua vera dei tetrapodi.

Nei pesci, come nelle forme larvali degli anfibi, non è presente una lingua con muscolo ma piuttosto si ha il sollevamento del pavimento della bocca che è sostenuto dalle cartilagini basale e ceratoiale, questa lingua si muove limitatamente grazie ai movimenti della muscolatura ipobranchiale, è una lingua che viene definita primaria.

Nei tetrapodi si ritrova una lingua spesso molto mobile, caratterizzata da muscolatura estrinseca ed intrinseca che deriva fondamentalmente dai muscoli ipobranchiali, la base della lingua è, in questi casi, connessa all'osso ioide ed è detta lingua secondaria; oltre a coadiuvare la formazione del bolo alimentare, la masticazione e la deglutizione ha delle altre funzioni quali ad esempio la cattura della preda e la fonazione.

A differenza delle loro forme larvali la lingua degli anfibi, come rane e rospi, è molto mobile e ricoperta di muco per risultare vischiosa e utile quindi per la cattura della preda, la motilità è dovuta sia alla muscolatura sia all'attività dei sacchi linfatici che si trovano in corrispondenza della sua base che la tiene fissata anteriormente alla mandibola, posteriormente invece la lingua degli anfibi è libera.

Nei rettili può avere funzione legata alla cattura della preda, come ad esempio nel camaleonte, in questi animali si hanno due gruppi di muscoli che consentono la proiezione della lingua, molto vischiosa, e la successiva ritrazione, oppure la lingua può esercitare una funzione sensoriale, negli squamati ad esempio la lingua biforcuta veicola quello che trova saettando nell'ambiente circostante e lo porta all'organo di Jacobson.

Anche gli uccelli hanno una lingua dalla foggia molto varia a seconda delle abitudini alimentari, uccelli che si nutrono di insetti che devono andare a scovare nelle cavità dei tronchi hanno una lingua dotata di SPICOLE, cioè di piccole punte

usate per trafiggere gli insetti estroflettendo la lingua e per portarle alla bocca ritraendola; altri uccelli si nutrono di nettare e quindi hanno la punta della lingua dotata di sottili filamenti che raccolgono il nettare per capillarità.

Anche la lingua dei mammiferi ha morfologie estremamente varie in relazione al modo in cui le specie si alimentano, e anche nei mammiferi si ritrova sia una muscolatura intrinseca, la cui attività detta la forma alla lingua, sia la muscolatura estrinseca, che modula la posizione dell'organo.

La lingua dei mammiferi è ricoperta da un epitelio che nella parte dorsale può essere anche cheratinizzato, l'epitelio di rivestimento della lingua può sollevarsi in papille di varia forma e nei mammiferi se ne trovano quattro tipi, sempre posizionati dorsalmente:

- FILIFORMI
- FUNGIFORMI
- FOGLIATE
- VALLATE

La bocca è anche sede di importanti organi di senso, i recettori gustativi, essi sono detti bottoni o calici gustativi e sono localizzati nello spessore dell'epitelio di rivestimento della mucosa, e sono gruppi di 15-20 cellule chemiorecetttrici la cui membrana apicale è ricca in microvilli, e sono coadiuvate da cellule di sostegno; le cellule di senso sono connesse ad una fibra nervosa sensitiva afferente che riceve lo stimolo.

Nei pesci sono localizzati anche nel faringe ed esternamente, intorno alla bocca: ad esempio sulle pendici cutanee del pescegatto, i cosiddetti baffi, se ne contano fino a 100 mila, in alcune specie l'intera superficie del corpo ne è ricca, nei tetrapodi comunque sono localizzati prevalentemente sulla lingua.

Le sensazioni gustative captate sono:

- il dolce
- il salato
- l'acido
- l'amaro

I pesci grazie ai loro bottoni gustativi percepiscono anche gli amminoacidi.

La captazione dei 4 gusti fondamentali comunque è conservata anche quando, ad esempio a causa di un raffreddore, non si riescono a percepire i sapori, quindi mentre la percezione dei sapori passa necessariamente dall'olfatto quella dei 4 gusti principali ne è chiaramente indipendente.

Nell'intestino cefalico si possono trovare i DENTI, delle strutture molto dure ed estremamente resistenti costituite in prevalenza, ma non solo, da dentina, essa è una sostanza prodotta dagli odontoblasti, cellule di origine mesodermica che mandano prolungamenti protoplasmatici all'interno della dentina stessa e che decorrono in canalicoli paralleli. Il dente è un tipo d'osso ricco in fosfato di calcio, esso è composto da:

- una corona, la parte che sporge esternamente → la sua dentina è rivestita da uno smalto che è una sostanza prodotta dagli adamantoblasti che sono cellule di origine ectodermica, lo smalto è costituito da prismi di fosfato di

calcio, che è idrossiapatite, ed è il materiale più duro che si trova nei vertebrati e contiene solo il 3% di sostanza organica

- dalla regione sottostante, la radice → è ancorata all'osso o alla cartilagine sottostante via collagene o via cemento, che è un osso acellulare particolare prodotto dai cementoblasti, una volta che il cemento è stato deposto i cementoblasti degenerano, ed è per questo che il cemento è acellulare.

Le SCAGLIE PLACOIDI, tipiche dei condroitti, sarebbero strutture omologhe dei denti, secondo la concezione classica i denti sono considerati una derivazione della corazzata ossa che proteggeva la testa dei placodermi e ostracodermi, tale concezione però non trova l'appoggio di tutto il mondo scientifico.

Interessante è il fatto che nei condroitti attuali si può apprezzare una reale transizione da scaglia placoide a veri e propri denti man mano che ci si avvicina ai margini delle arcate mascellari.

Lo sviluppo embrionale del dente, che è omologo alla scaglia placoide, è molto simile a quello della scaglia dei condroitti: si ha innanzitutto la formazione di una lamina dentaria o dentale sia per l'arcata mandibolare sia per quella mascellare, la lamina dentale è una cresta epiteliale continua a forma di ferro di cavallo che segue il profilo delle ossa mascellari e mandibolari, è solitamente lunga quanto tutte le arcate mascellari e si approfonda verso il derma sottostante dal quale ad un certo punto finirà addirittura per staccarsi. La formazione della lamina sarebbe indotta da cellule mesenchimali provenienti dalle creste neurali emigrate nelle regioni di mascella e mandibola, poi dalle lamine si originano le gemme dei singoli denti per proliferazione e attorno alle gemme si addensano le cellule mesenchimali. La gemma epiteliale assume una forma a coppa rovesciata che accoglie la papilla dermica, cioè l'addensamento delle cellule mesenchimali, ed essa è ancora connessa alla superficie da un cordone di lamina dentale; curiosità è che secondo alcuni le cellule mesenchimali sarebbero di origine mesodermica mentre secondo altri le papille dermiche sarebbero costituite dall'addensamento di cellule mesenchimali migrate dalle creste neurali, in quest'ultimo caso si tratterebbe di cellule mesenchimali di origine neuroectodermica e il dente non sarebbe di conseguenza una struttura ecto-mesodermica, come nella prima ipotesi, bensì una struttura ectodermica.

Le cellule epiteliali dello strato più profondo, quello a contatto con la papilla dentale, differenziano in adamantoblasti, deputati alla sintesi e alla deposizione dello smalto, queste cellule costituiscono l'organo dello smalto.

Le cellule della papilla, a contatto con gli adamantoblasti, differenziano invece in odontoblasti, deputati alla sintesi della predentina, poi convertita in dentina. La predentina stimola gli adamantoblasti a produrre lo smalto e le papille marciano la posizione dei futuri denti; l'organo dello smalto che determina la forma del dente inizialmente poi degenera, odontoblasti e papilla dermica rimangono invece vitali e formano la polpa della cavità del dente dove convergono vasi e nervi.

Nello stadio detto a campana o organo dello smalto l'epitelio si differenzia in diversi strati, l'epitelio esterno, il reticolo stellato e l'epitelio interno.

Nei mammiferi i denti si trovano esclusivamente a carico delle due arcate mascellari, in altre classi di vertebrati invece, a cominciare dai pesci, i denti si localizzano anche a livello del palato, della lingua e degli archi branchiali del faringe, infatti pare che anche i fossili di alcuni AGNATI avessero denti sul faringe così come pare che i primi denti degli GNATOSTOMI siano comparsi appunto nel faringe prima che in bocca, e ciò starebbe a significare che il potenziale di sviluppare le gemme dell'organo dello smalto non sia solo ectodermico ma addirittura, e forse anche più antico, sia una capacità anche endodermica.

Nei vertebrati il numero della dentizione varia considerevolmente:

- nei MONOFIODONTI → c'è un'unica generazione di gemme epiteliali dalla lamina dentaria e di conseguenza una sola dentizione
- nei DIFIODONTI e nei POLIFIODONTI → ci sono rispettivamente due o più generazioni di gemme epiteliali della lamina dentaria, quindi due o più dentizioni

La disposizione dei denti, intesa come modalità di impianto a livello delle arcate, può variare:

- condizione acrodonte → situazione nella quale i denti risultano fissati sulla superficie delle arcate mascellari, questa condizione è tipica della maggior parte dei pesci teleostei
- condizione pleurodonte → quando i denti sono fissati sulla superficie interna delle arcate mascellari, questa condizione è tipica di anfibi e molti rettili squamati
- condizione tecodonte → quando i denti sono accorti in alveoli, cioè delle cavità ossee scavate nelle arcate mascellari, questa situazione è caratteristica di tutti i mammiferi, dei rettili loricati, di alcuni osteitti e degli uccelli odontognati (cioè muniti di denti), tutti ormai estinti

La forma dei denti dei vertebrati è molto variegata in quanto molteplici e diverse sono le modalità di alimentazione, quindi si potrebbe pensare che il tipo di alimentazione detta la forma dei denti; la dentatura:

- può essere costituita da denti della medesima forma → OMODONTIA e dentatura omodonte, questa dentatura è una caratteristica tipica dei vertebrati non mammiferi; negli ittiopsidi si trovano dei denti conici o triangolari adatti alla predazione, ma anche in quelle specie di squali e dipnoi dedite al consumo di molluschi con guscio troviamo delle placche masticatrici.
- in quasi tutti i mammiferi denti di forma differente → ETERODONTIA e dentatura eterodonte, il dente primitivo dei vertebrati è conico e adatto alla predazione, ma in tutti i taxa troviamo anche placche dentarie derivate dalla fusione di denti conici, e queste placche sono appositamente strutturate per triturare il cibo; nei crossopterigi il dente conico è caratterizzato da numerose ripiegature di smalto e dentina che formano dei veri e propri solchi longitudinali e che vengono ereditati dai primi anfibi, che derivano appunto dai crossopterigi, inoltre queste pieghe molto complesse si chiamano labirintodonti ed è per questo che i primi anfibi con questi denti così elaborati vengono classificati come labirintodonti.

Negli anfibi attuali ci sono denti conici lisci, ma in molti di essi mancano i denti marginali e quindi le prede catturate con la lingua vengono trattenute nella bocca da denti palatini.

I primi rettili anapsidi avevano la dentatura omodonte formata da denti labirintodonti, in alcune lucertole, nei dinosauri erbivori e in altre specie estinte troviamo denti appiattiti adatti alla masticazione, ma nella maggior parte dei rettili si trovano denti conici lisci.

Nei serpenti si trovano dei denti conici semplici o con scanalature che a seconda della posizione determinano il tipo di dente, i denti con scanalatura sono associati alle ghiandole del veleno nelle specie velenose, oltre a questi denti marginali possono essere presenti i denti palatini; infine i cheloni hanno sviluppato un becco e non hanno quindi denti.

Nei rettili terapsidi, da cui deriveranno i mammiferi, è presente una dentatura eterodonte che prelude a quella appunto dei mammiferi; negli uccelli attuali non troviamo denti ma un becco, negli uccelli antichi invece come negli enantiorniti e negli archaeopteryx ci sono invece dei denti.

I mammiferi sono di solito difiodonti, a volte monofiodonti come ad esempio i cetacei misticeti nei quali i denti si abbozzano soltanto in età embrionale e poi degenerano per poter essere rimpiazzati dai fanoni, che sono lamine di derivazione epidermica; nei mammiferi troviamo solo denti marginali, quindi solo a livello delle arcate e a seconda della dieta i denti possono essere di foggia e numero diversi, i denti dei mammiferi si distinguono in:

- INCISIVI → con forma conica o scalpello
- CANINI → con una forma a lancia, essi si adattano a lacerare le carni della presa soprattutto per quanto riguarda le specie carnivore
- PREMOLARI e MOLARI → la corona di questi è caratterizzata da cuspidi, cioè rilievi conici e taglienti, che fanno sì che quando la bocca si chiude l'occlusione sia completa, ciò rende molari e premolari perfetti per tritare il cibo e quindi per masticare

Il numero e il tipo di dente presenti in ciascuna arcata vengono individuati dalla FORMULA DENTARIA o dentale, questa formula indica il tipo di dente: I per incisivo, C per canino, P per premolare e M per molare, e a questo segue una frazione dove al numeratore troviamo il numero di denti per ciascun lato della mascella mentre al denominatore troviamo il numero per ciascun lato della mandibola, un numero alto di denti è segno di primitività.

La dentatura dei mammiferi è estremamente specializzata a seconda dell'alimentazione, ad esempio in un carnivoro si trovano incisivi aguzzi e taglienti, canini molto sviluppati che servono ad afferrare uccidere la preda, e premolari e molari con margini affilati, ad esempio il quarto premolare superiore ed il primo molare inferiore, detti denti ferini, scorrono l'uno sull'altro come fossero cesoie e sono quindi perfetti per lacerare le carni delle prede.

La FARINGE segue immediatamente la bocca, nei pesci si tratta di una parte fondamentale del sistema respiratorio, mentre nei tetrapodi è essenzialmente un corto dotto che consente il passaggio del cibo. La faringe quindi è una struttura

cilindrica che funge inizialmente alla raccolta del cibo, l'evolversi però di un tegumento più o meno impermeabile (scaglie ossee) e l'aumento delle dimensioni corporee rendono la respirazione cutanea insufficiente: la faringe quindi si fa anche carico della funzione respiratoria dotandosi di branchie.

La faringe quindi fa parte sia dell'apparato digerente sia di quello respiratorio.

Compaiono quindi le branchie che permangono negli ITTIOPSIDI dove il faringe mantiene la funzione respiratoria, il faringe branchiale quindi è caratterizzato da una serie di fessure, le FESSURE BRANCHIALI, che lo mettono direttamente in comunicazione con l'esterno; durante lo sviluppo embrionale di tutti i vertebrati compaiono nella parete del faringe delle evaginazioni endodermiche, le TASCHE DEL FARINGE o tasche branchiali, che si approfondano nel mesenchima sottostante e arrivano in prossimità dei SOLCHI DEL FARINGE o solchi branchiali che sono invece delle invaginazioni ectodermiche che compaiono sulla superficie del faringe. Solchi e tasche non si incontrano perché tra loro rimane uno strato sottile di mesoderma, questa struttura triblastica prende il nome di MEMBRANA DEL FARINGE. Alternate alle coppie costituite dal solco e dalla tasca si trovano gli abbozzi degli archi faringei o viscerali, nei pesci l'incontro e la fusione delle tasche e dei solchi porta alla formazione delle fessure che mettono in comunicazione il faringe con l'esterno; tra una fessura e quella adiacente rimane intrappolato del mesoderma che è rivestito da ectoderma verso l'esterno e da endoderma verso l'interno, queste arcate mesodermiche rivestite rappresentano gli archi faringei o viscerali.

Inizialmente l'intestino primitivo a fondo cieco si fonde, grazie a fenomeni di apoptosi, alla parete ectodermica introflessa (lo stomodeo) dopodiché incominciano a formarsi tasche e solchi del faringe, questo accade in tutti i vertebrati ma solo nei pesci si formano le fessure faringee.

Nei TETRAPODI invece sono presenti degli abbozzi di tasche e solco che però non porteranno mai alla formazione di una fessura, o se la formeranno sarà solo transitoria; dal punto di vista morfogenetico il faringe dei vertebrati con le sue tasche, solchi ed archi è di cruciale importanza perché è in grado di dare origine a diverse strutture.

Il faringe degli anfibi, qualora non presentino branchie come le forme larvali o come qualche forma adulta, e il faringe dei tetrapodi è un breve canale che mette in comunicazione la bocca con l'esofago.

Nei tetrapodi, quando si afferma un palato secondario, la faringe si complica e si definiscono tre segmenti:

- Il RINOFARINGE → più superiormente, qui si aprono le coane e le tube uditive o di Eustachio
- L'OROFARINGE → in posizione mediale, essa è in comunicazione con la cavità orale
- Il LARINGOFARINGE → il segmento inferiore, detto anche ipofaringe nell'uomo; è in comunicazione con epiglottide e laringe

Il palato duro che divide la cavità orale e nasali prosegue con il palato molle che è una lamina muscolare rivestita da mucosa che segna il confine tra rinofaringe orofaringe; il palato molle quindi durante la deglutizione si solleva e separa le 2 porzioni faringee mentre il bolo alimentare passa nell'orofaringe. La LARINGE,

cioè il tratto che unisce faringe e trachea, viene chiusa dall' epiglottide che si abbassa durante la deglutizione e indirizza il bolo nell'esofago, cioè il tratto successivo del digerente.

In assenza del bolo alimentare l'epiglottide si solleva e lascia passare l'aria.

L'ingresso di eventuali patogeni nel digerente e nel respiratore attraverso la bocca viene tamponato dalla presenza, a livello del faringe, di abbondante tessuto linfoide con funzione di difesa, le varie tonsille sono organizzate in una struttura ad anello detta anello linfatico di Waldeyer.

Per quanto riguarda l'aspetto microscopico del faringe la TONACA MUCOSA che riveste il faringe dei pesci è delimitata da un epitelio stratificato che è coperto da un abbondante muco, prodotto da ghiandole mucose, il suo scopo è quello di favorire insieme all'acqua la deglutizione del cibo anche in assenza di una lingua secondaria; il faringe dei pesci può essere sede di denti detti denti faringei.

La tonaca mucosa che riveste il faringe degli anfibi è invece caratterizzata da un epitelio stratificato cubico e sottile, solitamente composta da 4 o 5 strati, e privo di cheratinizzazione; lo strato sottile e non cheratinizzato favorisce la respirazione operata dalla tonaca, facilitando così gli scambi gassosi, anche grazie all'abbondante vascolarizzazione. Lo strato più esterno dell'epitelio è costituito da cellule ciliate che con il loro battito sarebbero deputate ad evitare l'accumulo di muco e anche di altri materiali che potrebbero andare ad inficiare l'attività respiratoria della mucosa, infatti nel caso degli anfibi, che siano forme larvali o adulti che presentano ancora branchie, le cellule ciliate risultano assenti.

Nei rettili e negli uccelli l'epitelio è stratificato e va incontro a vari livelli di cheratinizzazione, soprattutto a carico della volta; infine nei mammiferi è presente un epitelio differenziato a seconda della regione faringea, nel rinofaringe si trova un epitelio pseudostratificato ciliato con cellule mucose caliciformi, mentre sia nell'orofaringe che nel laringofaringe l'epitelio è stratificato.

L'INTESTINO ANTERIORE esordisce con L'ESOFAGO, esso è un canale che unisce faringe e stomaco ed è deputato principalmente al passaggio del cibo, nel caso in cui manchi un vero e proprio stomaco differenziato, come nei ciclostomi, l'esofago collega direttamente il faringe con l'intestino ed è in quest'ultimo caso mediamente più lungo; l'esofago infatti varia sulla base di diversi elementi: la presenza o assenza di uno stomaco, la lunghezza del collo, la presenza o assenza di una cassa toracica e così via.

La funzione principale dell'esofago è il passaggio del cibo, ma può svolgere anche altre funzioni altrettanto importanti:

- l'ematopoiesi in alcuni condroitti
- la regolazione dell'equilibrio salino in cooperazione con il rene nei pesci teleostei che devono sopportare ampie variazioni di salinità nell'ambiente in cui vivono
- in alcuni pesci come ad esempio ciprinidi è in comunicazione con la vescica natatoria
- nei polmonati può essere in comunicazione con il polmone, fungendo quindi anche da via aerea

Nell'esofago di tutti i vertebrati sono sempre presenti ghiandole uni o pluricellulari che producono muco allo scopo di lubrificare il cibo e facilitarne quindi lo scorrimento, ma anche con funzione di protezione contro i microrganismi ed agenti chimici; a volte può essere presente uno strato corneo.

Nei ciclostomi, come per esempio nella lampreda, l'esofago non si distingue dallo stomaco, infatti è un semplice canale rettilineo posto dorsalmente rispetto al respiratorio e composto da sacche muscolose che racchiudono le branchie e che contraendosi e rilasciandosi generano un flusso di acqua proveniente dalla bocca che ossigena le branchie.

Nei pesci l'esofago è una struttura fortemente estensibile che consente all'animale di ingoiare prede intere anche di taglia rilevante, durante le fasi della respirazione blocca il passaggio allo stomaco quando l'acqua viene forzata attraverso le fessure branchiali. Nei pesci privi di uno stomaco vero proprio è presente un esofago mediamente più lungo rispetto a quello presente nei pesci dotati di stomaco, inoltre l'epitelio di rivestimento della parete esofagea varia molto in relazione al tipo di alimentazione e al rischio di abrasioni ed è pluristratificato, spesso ciliato e con cellule cubiche o cilindriche, presenta calici gustativi e cellule caliciformi; in alcuni casi presenta delle aree di tessuto mieloide e linfoide, cioè organi ematopoietici a livello del passaggio esofago-stomaco, nei condroitti tali aree si organizzano addirittura in un organo, l'organo di Leydig.

La muscolatura dell'esofago dei pesci è prevalentemente striata.

Negli anfibi è presente un esofago breve con epitelio mono o bistratificato, con cellule cubiche o cilindriche, ciliate o caliciformi e possono essere presenti ghiandole a secrezione sierosa e/o mucosa.

Nei ranoidi alcune di queste ghiandole producono anche pepsinogeno, un enzima digestivo proteolitico che viene trasformato in pepsina attiva dal succo gastrico, al quale l'acidità viene conferita dall'acido cloridrico prodotto da altre cellule esofagee; nella rana quindi ci sono ghiandole gastriche che sono deputate esclusivamente alla produzione di acido cloridrico mentre altre sono deputate esclusivamente alla produzione del solo pepsinogeno che si attiva in ambiente fortemente acido.

In altri anfibi, sia urodeli sia anuri come nel rospo, le ghiandole esofagee sono assenti, e pepsina e acido cloridrico vengono prodotti da cellule specifiche presenti nelle ghiandole gastriche.

Nell'esofago dei rettili è presente un epitelio simile a quello degli anfibi, anch'esso ricco in cellule caliciformi ma priva di ghiandole pluricellulari, inoltre l'organo è popolato da numerosi organi linfoidi.

L'esofago degli uccelli è piuttosto lungo e può essere utilizzato per trasportare il cibo che viene accumulato nell'ingluvie o GOZZO, un rigonfiamento che caratterizza l'esofago di quasi tutti gli uccelli e che può essere temporaneo, in quel caso si dice falso gozzo, invece con permanente si intende il vero gozzo.

Nei graniferi il gozzo viene anche usato come fermentatore per ammorbidire i semi con acqua e batteri, l'epitelio dell'esofago degli uccelli è pavimentoso pluristratificato, e ovviamente soggetto a differenti livelli di cheratinizzazione a seconda del tipo di dieta; vari tipi di ghiandole, diverse per morfologia e secreto, si

possono trovare nella lamina propria. Nel piccione l'ingluvie viene anche definita ghiandola del gozzo dove viene prodotto il cosiddetto latte del gozzo, si tratta del secreto di ghiandole mucipare nel quale rimangono inglobate cellule esfoliate dell'epitelio pavimentoso stratificato, l'attività di queste ghiandole è fortemente stimolata dalla prolattina durante il periodo dell'allevamento della prole; nel latte del gozzo sono inoltre presenti goccioline di grasso di cui le stesse cellule esfoliate dell'epitelio pavimentoso stratificato si sono caricate, e il latte nel quale ritroviamo i residui di cibo parzialmente digerito viene rigurgitato nella bocca dei piccoli per i quali il latte rappresenta il nutrimento per i primi 10 giorni post schiusa.

L'esofago dei mammiferi presenta lunghe pieghe longitudinali che scompaiono al passaggio del cibo (condizione di riposo in assenza di cibo, condizione di distensione indotta dal passaggio del cibo), l'esofago dei mammiferi è rivestito da epitelio pavimentoso pluristratificato con diversi gradi di cheratinizzazione a seconda delle abitudini alimentari, maggiore cheratinizzazione la troviamo negli erbivori, l'uomo invece non ne presenta alcuna. La lamina propria ospita ghiandole pluricellulari di diverso tipo; la muscolaris mucosae è di solito presente e in particolare nella parte più caudale dell'esofago, ghiandole a secrezione mucosa o mucosierosa sono alloggiate nella tonaca sottomucosa, infine nell'esofago dei mammiferi è presente una muscolatura con diversa struttura, in molte specie troviamo solitamente due strati muscolari lisci e delle fibre striate nella parte iniziale dell'esofago, si può arrivare fino a quattro strati come nel maiale.

Proseguendo in senso cefalo-caudale immediatamente dopo l'esofago compare, quando presente, lo STOMACO, che fa parte dell'intestino anteriore dei vertebrati. Lo stomaco è assente negli agnati, che sono animali microfagi filtratori o che parassitano pesce nutrendosi dei loro fluidi corporei, quindi nell'apparato digerente l'esofago si connette, senza soluzione di continuità, direttamente con l'intestino. Nel caso degli agnati si presume che lo stomaco non si sia mai davvero evoluto e quindi consideriamo l'assenza dell'organo come assenza primitiva.

Lo stomaco compare negli invertebrati nel momento in cui si sviluppano mandibola e mascelle articolate, che sono anche armate di denti che consentono all'animale di cacciare le prede, in pratica il predatore necessita di un posto per immagazzinare la preda, da digerire in un secondo tempo, al sicuro da ulteriori potenziali predatori che potrebbero sottrargliela, quindi la mucosa nello stomaco si modifica adattandosi alla produzione di acido cloridrico che ha attività antimicrobica e impedisce ai microrganismi di causare la putrefazione del cibo, che potrebbe essere necessario immagazzinare anche per parecchio tempo, cosa che consentirebbe ai batteri di far andare a male la preda. Lo stomaco inoltre si specializza nella produzione di enzimi proteolitici, principalmente la pepsina (che viene prodotta nella sua forma inattiva, il pepsinogeno, e poi convertita in ambiente acido), atti alla prima digestione del cibo.

Nello stomaco quindi si viene a generare un ambiente altamente corrosivo a causa dell'elevata acidità, dunque la mucosa gastrica deve essere costantemente protetta da uno strato di muco ricco di bicarbonato.

Lo stomaco manca, per assenza secondaria, e ciò in quelle specie in cui sono presenti i denti e placche masticatrici in grado di sminuzzare finemente il cibo, come per esempio in alcuni dipnoi e in alcuni olocefali.

Lo stomaco è il primo tratto del tubo digerente interamente posizionato nella cavità celomatica, la mucosa dello stomaco può essere ancora molto simile a quella esofagea, fatta eccezione per il tratto più posteriore chiamato FONDO che ospita le ghiandole gastriche; la mucosa dello stomaco è costituita da un epitelio cilindrico semplice a secrezione mucosa munita di ghiandole gastriche, che sono delle ghiandole tubulari semplici ospitate nella lamina propria. Le ghiandole gastriche poi sboccano sul fondo di particolari strutture dette fossette gastriche, esse ospitano differenti cito tipi, ci sono:

- le CELLULE MUCIPARE → posizionate nella parte più prossima al fondo della fossetta che producono il muco ricco in bicarbonato, esse sono anche responsabili del rinnovamento continuo dell'epitelio della mucosa dello stomaco
- le CELLULE deputate sia alla produzione sia di acido cloridrico sia di pepsinogeno, e sono queste le cellule OXINTOPEPTICHE

Oppure, come accade quasi esclusivamente nei mammiferi, la produzione di HCL e di pepsinogeno è a carico di due diversi tipi cellulari:

- le CELLULE OXINTICHE o parietali o delomorfe → deputate alla produzione di acido cloridrico
- le CELLULE PRINCIPALI o adelomorfe → deputate alla produzione di pepsinogeno

Infine, lo stomaco dei vertebrati ospita cellule che producono serotonina, somatostatina e gastrina, che sono degli ormoni che agiscono sia a livello dello stroma sottostante l'epitelio, sia a livello sistemico entrando nel torrente sanguigno e andando così ad influenzare i processi digestivi.

Lo stomaco di vertebrati varia di molto a seconda delle abitudini alimentari, e il passaggio dall' esofago allo stomaco prende il nome di CARDIAS mentre quello dallo stomaco all'intestino tenue si chiama PILORO.

A livello del cardias e del piloro si possono trovare delle fossette gastriche nelle quali si aprono rispettivamente le ghiandole cardiaci e quelle piloriche, queste sono delle ghiandole tubulari semplici ramificate alloggiate nella lamina propria e deputate a secernere muco.

Lo stomaco dei pesci è morfologicamente molto eterogeneo, da assente ad appena accennato in forma di semplice dilatazione del tubo digerente fino a molto specializzato con cardia e piloro ben definiti; l'epitelio gastrico è composto di cellule cilindriche con pochi microvilli sulla superficie apicale e i granuli di secreto mucoso, contenente glicoproteine ad alto peso molecolare, nella regione compresa tra il nucleo e la membrana apicale, inoltre il secreto delle cellule dell'epitelio contribuisce a schermare la mucosa dagli effetti corrosivi dell'ambiente estremamente acido e dalle abrasioni che potrebbero essere causate dal cibo in ingresso.

Solo nei pesci più primitivi è possibile distinguere una folta presenza di cellule ciliate e c'è inoltre presenza di ghiandole gastriche che sboccano nel fondo delle numerose fossette gastriche che tempestano la parete dello stomaco; nei pesci invece con stomaco più specializzato si distinguono due tipi di ghiandole gastriche:

- le **FUNDICHE** → sono tubulari semplici o poco ramificate, presentano un collo le cui cellule producono muco e un corpo le cui cellule producono sia acido cloridrico sia pepsinogeno sono quindi cellule oxintopeptiche; esistono però eccezioni con pesci che non presentano cellule oxintopeptiche ma cellule oxintiche e cellule peptiche o anche solo oxintiche, come ad esempio in Tilapia
- le **PILORICHE** →

Gli anfibi e i rettili sono sempre dotati di stomaco che è molto simile a quello dei pesci con ghiandole gastriche che producono muco tramite le loro cellule del collo, e le cellule del corpo che sintetizzano HCL e pepsinogeno; però mentre le cellule delle ghiandole gastriche del rospo producono sia acido cloridrico che pepsinogeno, le cellule delle ghiandole gastriche della rana producono solo acido cloridrico, questo perché nella rana la pepsina è prodotta a livello esofageo.

Lo stomaco degli uccelli consta di un **PROVENTRIGLIO**, che è la porzione anteriore detta anche stomaco ghiandolare, e dal **VENTRIGLIO**, detto stomaco muscolare; nel primo avviene la digestione chimica mentre il secondo è deputato alla digestione meccanica dove il cibo viene frantumato spesso grazie anche a sassolini che vengono ingoiati dall'animale.

- **Proventriglio** → caratterizzato da un epitelio di rivestimento da cui si dipartono profonde invaginazioni il cui pavimento si approfonda a formare le fossette gastriche, si vengono così a creare complessi di lobi ghiandolari che si spingono fin nella sottomucosa, nulla di analogo si registra in altri vertebrati
- **Ventriglio** → sono presenti ghiandole tubulari che producono coilina, una proteina simile alla cheratina, che aderisce alla mucosa e va a costituire uno strato di rivestimento acellulare molto duro e resistente.

La muscolaris mucosae e la sottomucosa mancano, la tunica muscolare liscia è molto spessa e ciò conferisce al ventriglio una grossa capacità di contrarsi e quindi di frantumare il cibo; il ventriglio è particolarmente sviluppato nei granivori mentre è iposviluppato nei carnivori.

Dello stomaco dei mammiferi si trovano diverse forme e organizzazioni istologiche, ad esempio la regione del cardia nel maiale è spropositatamente estesa rispetto allo stomaco di altri vertebrati quali cane, uomo e ruminante.

- nell'uomo, così come nei carnivori e in alcuni marsupiali, l'epitelio gastrico è monostratificato e composto da cellule cilindriche a secrezione mucosa
- nei primati non umani, così come nei cetacei e in molti artiodattili e perossidattili, la porzione superiore dello stomaco è rivestita da un epitelio pluristratificato pavimentoso privo di ghiandole, mentre la porzione inferiore ha un epitelio cilindrico ghiandolare
- nei roditori e in alcuni marsupiali e monotremi si trova un epitelio pluristratificato, cheratinizzato e privo di ghiandole nella maggior parte dello

stomaco mentre è presente un epitelio monostratificato cilindrico mucosecernente nelle rimanenti regioni

Anche nello stomaco dei mammiferi sono presenti delle ghiandole gastriche che si possono dividere in:

- GHIANDOLE gastriche propriamente dette o FUNDICHE → sono di tipo tubulare semplice o poco ramificato e sono particolarmente abbondanti nella tonaca mucosa dello stomaco, inoltre si riconosce una porzione superiore prossima al lume, la regione del collo, e una porzione più basale, la regione del fondo. In queste ghiandole si possono riconoscere quattro diversi tipi cellulari:
  - le cellule MUCOSE DEL COLLO → sono localizzate prevalentemente nel terzo superiore del tubulo ghiandolare, ma possono trovarsi intersperse agli altri tipi cellulari anche a livello della porzione ghiandolare del fondo, sono cellule cuboidali caratterizzate da una secrezione di tipo glicoproteico e favoriscono l'assorbimento della vitamina B12 mediante la secrezione del fattore intrinseco, queste cellule sembrerebbero sostenere anche un ruolo staminale
  - le cellule PRINCIPALI → dette anche zimogeniche, hanno il principale compito di produrre il pepsinogeno, precursore inattivo della pepsina
  - le cellule PARIETALI → dette anche oxintiche, sono deputate alla produzione e al rilascio di acido cloridrico
  - le cellule ENDOCRINE → producono serotonina gastrica e somatostatina, ormoni che agiscono localmente per paracrinia, oppure entrano nel torrente circolatorio e vanno ad influenzare i processi digestivi a vari livelli
- GHIANDOLE DEL CARDIA
- GHIANDOLE PILORICHE

Lo stomaco è un tratto del digerente molto eterogenea poiché fortemente adattato alle diversissime abitudini alimentari dei vari vertebrati, un esempio eclatante è quello dei ruminanti, essi si cibano di vegetali, ampiamente disponibili ma con scarso valore nutritivo.

I ruminanti quindi si sono muniti di uno stomaco a quattro camere, le prime tre dette rumine, reticolo e omaso, esse hanno una tunica di tipo esofageo con un epitelio pavimento stratificato, numerose ghiandole a secrezione mucosa e un sottile strato corneo, la quarta camera invece, l'abomaso, è lo stomaco ghiandolare ed è caratterizzato dalle ghiandole gastriche tipiche della mucosa del fondo. Quindi l'animale può assumere grandi quantità di foraggio che vengono stoccate nel rumine, in quest'ultimo reticolo vivono però protozoi e batteri simbiotici in grado di digerire la cellulosa consentendo così all'animale di assorbirne il nutrimento, questi microrganismi infatti mediante fermentazione convertono la cellulosa in acidi organici assimilabili dalla mucosa gastrica e da quella intestinale, quindi il cibo masticato inviato al rumine e fermentato passa il reticolo, dove vengono formate piccole masserelle dette BOLI, che rigurgitate nella bocca vengono ulteriormente masticate. Il cibo arriva infine all'abomaso, lo

stomaco ghiandola, e qui avviene la digestione chimica, quindi il contenuto dell'abomaso passa all'intestino tenue per l'assorbimento.

L'INTESTINO POSTERIORE dei vertebrati è immediatamente successivo allo stomaco ed è lui che provvede alla quota maggiore della digestione chimica grazie agli enzimi prodotti dalle 2 ghiandole principali extra parietali:

- il FEGATO → produce la bile che emulsiona i grassi, cioè li spezzetta in molecole più piccole che possono essere più facilmente aggredibili dagli enzimi pancreatici come le lipasi
- il PANCREAS → produce inoltre gli enzimi quali proteasi, amilasi, ribo e deossiribonucleasi..., cioè gli enzimi che servono alla digestione delle varie biomolecole

subito dopo il piloro si trovano i dotti escretori di queste due ghiandole.

Il bolo quindi passa dallo stomaco all'intestino, dove secreti di pancreas, fegato e delle ghiandole intestinali portano a termine l'idrolisi di acidi grassi, dei carboidrati, delle proteine...

L'intestino è anche sede dell'assorbimento delle molecole semplici frutto della digestione dei sali, delle vitamine e dell'acqua, poiché l'assorbimento è il principale compito dell'intestino è necessario portare al massimo la superficie assorbente, quindi sono utilizzati una serie di meccanismi, sia macro che microscopici, volti ad aumentare la superficie delle pareti intestinali.

La struttura dell'intestino posteriore è quella classica degli organi cavi, in tutti i vertebrati l'epitelio di rivestimento della cavità intestinale è cilindrico semplice ed è popolato fondamentalmente da diversi tipi di cellule:

- gli ENTEROCITI → le cellule deputate all'assorbimento dei nutrienti e per questo dotate di microvilli, cioè lunghe estroflessioni che sono presenti sulla membrana apicale (ciascuna cellula può presentarne fino a 2000) e infatti se si osserva una sezione di intestino al microscopio ottico è riconoscibile un orletto striato a livello dell'epitelio
- le CELLULE MUCIPARE CALICIFORMI
- CELLULE ENDOCRINE → producono ormoni ad azione locale che possono influenzare l'attività di pancreas e fegato, la permeabilità delle pareti intestinali e le contrazioni della muscolatura dell'intestino

La lamina propria, cioè il connettivo su cui poggia l'epitelio, è lasso e ricco in cellule con funzione difensiva; subito di seguito alla mucosa è sempre presente una sottomucosa e queste due si ripiegano in pliche.

La muscolatura circolare e longitudinale contraendosi rimescolano il cibo e lo spingono posteriormente, il materiale residuo che non può venire assorbito viene concentrato e forma le feci che verranno espulse.

Nei ciclostomi, vista la mancanza di uno stomaco differenziato, l'esofago si connette direttamente con l'intestino, esso è quindi un tubo pressoché rettilineo che inizia dove sboccano i dotti escretori di pancreas e fegato; per aumentare la superficie assorbente di un intestino rettilineo la mucosa e la sottomucosa si sollevano a formare una plica che sporge nel lume per quasi tutta la lunghezza

dell'intestino e si avvolge a formare una spirale, questa struttura è detta TIFLOSOLE. Si possono trovare anche numerose cellule ciliate con funzione di assorbimento e di propulsione del cibo, infatti, essendo la tonaca muscolare poco rappresentata, i movimenti peristaltici sono molto limitati, e mancano completamente cellule mucose e ghiandole pluricellulari.

Nell'intestino dei condroitti si possono riconoscere un INTESTINO ANTERIORE o tenue e un INTESTINO POSTERIORE o crasso: all'inizio del tenue si trova il duodeno in cui sboccano i dotti biliari e quelli pancreatici, più posteriormente invece è presente la VALVOLA SPIRALE molto simile al tiflosole dei ciclostomi ma con spire molto più ravvicinate e nella cui plica si trovano anche propaggini della tunica muscolare.

Al confine tra crasso e retto si trova una ghiandola tubulari ramificata, la GHIANDOLA RETTALE, tipica dei condroitti e responsabile del controllo salino dei fluidi corporei.

Anche l'intestino dei condroitti è caratterizzato da un epitelio monostratificato cilindrico con cellule assorbenti, gli enterociti, la cui membrana apicale è sollevata i numerosi microvilli e da cellule mucipare caliciformi, non sono più presenti però cellule ciliate.

L'intestino dei pesci teleostei presenta l'aspetto istologico classico dell'intestino dei vertebrati, la valvola a spirale è pressoché assente ma mucosa e sottomucosa continuano a sollevarsi in pliche che aumentano notevolmente la superficie assorbente, oltre al fatto che la lunghezza dell'intestino è maggiore rispetto a quella di ciclostomi e condroitti: compaiono inoltre le APPENDICI PILORICHE o ciechi pilorici che consistono in evaginazione a dito di guanto della intera regione del piloro e che, in alcune specie, possono essere fino a 900, questi sono tutti strumenti che contribuiscono molto all'espansione della superficie assorbente dell'intestino.

Nei tetrapodi l'intestino si allunga e va a formare un complesso sistema di anse aumentando ancora la superficie assorbente, la lunghezza dell'intestino è legata alle abitudini alimentari ed è maggiore negli erbivori che nei carnivori, ma non mancano eccezioni.

L'intestino è distinto in due porzioni: L'INTESTINO TENUE, che corrisponde all'intestino medio embrionale, e L'INTESTINO CRASSO di calibro maggiore, corrispondente all'intestino posteriore. Il tenue è suddiviso in:

- DUODENO, dove sboccano i dotti escretori di fegato e pancreas
- il DIGIUNO
- l'ILIO, ricco in tessuto linfatico

Il crasso invece è suddiviso in:

- COLON
- RETTO

L'intestino, insieme all'apparato urogenitale, termina nella cloaca.

Negli anfibi e nei rettili, che hanno un intestino piuttosto simile in quanto ad organizzazione generale, l'aumento della superficie assorbente è ottenuto da pliche della mucosa e della sottomucosa; in uccelli e mammiferi invece si assiste al

passaggio al tachimetabolismo e quindi è necessario un maggior apporto di nutrienti, c'è quindi la necessità di avere una superficie intestinale ancora più ampia e che viene garantita dall'allungamento dell'intestino che si allunga anche di parecchi metri (l'intestino tenue dell'uomo arriva fino a 8 m), inoltre la superficie viene espansa anche grazie a delle pliche, cioè delle estroflessioni di mucosa e sottomucosa, in questo caso le pliche sono molto sviluppate e sono dette VALVOLE CONNIVENTI o pieghe circolari di Kerckring, nell'uomo.

Fanno inoltre la loro comparsa i VILLI INTESTINALI, sollevamenti digitiformi della mucosa lunghi da 1 a 3 mm, che hanno il connettivo della lamina propria a fungere da asse ricco in vasi sanguigni e caratterizzato dal vaso chilifero, un grosso vaso linfatico a fondo cieco il cui ruolo è l'assorbimento dei grassi a livello dei villi dell'intestino tenue, il VASO CHILIFERO. Alla base dei villi, tra un villo e l'altro, si aprono le ghiandole intestinali di Galeazzi Lieberkhun o CRIPTE DI LIEBERKHUN, ghiandole tubulari semplici raccolte nella lamina propria, qui, oltre alle tipiche cellule assorbenti e caliciformi, sono presenti cellule sierose che producono enzimi digestivi come la milasi, la maltasi, la lipasi, la tripsina e anche le cellule di Paneth che producono secreti antibatterici come le defensine, il lisozima, e le fosfolipasi a. La proliferazione delle cellule a livello delle cripte garantisce il rinnovamento dell'epitelio le cui cellule più vecchie esfoliano all'apice dei villi.

Le caratteristiche della parete del digerente nei vari tratti permettono di comprendere i cambiamenti, soprattutto a livello della tonaca mucosa.

Nei mammiferi a livello del primo tratto del tenue troviamo le GHIANDOLE DEL BRUNNER, ghiandole tubulari ramificate situate a livello della sottomucosa, il loro ruolo fondamentale è quello di produrre abbondante muco con funzione protettiva e tampone nei confronti del chimoacido in arrivo dallo stomaco.

L'intestino crasso dei mammiferi si compone di colon e di retto: il retto nei tetrapodi non mammiferi e nei monotremi si apre nella cloaca, mentre nei mammiferi teri comunica direttamente con l'esterno; in alcuni anfibi e in molti amnioti nel tratto del crasso più prossimo al tenue è presente un diverticolo a fondo cieco, di questi diverticoli ce ne sono due negli uccelli, in particolare nei granivori, e i due ciechi sono popolati da batteri che digeriscono la cellulosa. In alcuni erbivori ci sono un cieco e un crasso molto lunghi che ospitano microrganismi simbiotici in grado di produrre la cellulasi per la digestione dei vegetali, fenomeno indicato come fermentazione posteriore, inoltre il crasso è deputato prevalentemente al recupero dell'acqua e dei secreti delle ghiandole annesse al digerente, come ad esempio la saliva, che può rappresentare un volume enorme di acqua che andrebbe altrimenti persa.

Infine, a parte qualche rara eccezione degli uccelli, l'intestino crasso di uccelli e mammiferi non presenta villi intestinali, e le sostanze che gli enterociti intestinali hanno assorbito fino a quel momento e a quel punto verranno inviati al fegato ma per vie diverse.

Importanti nell'apparato digerente sono le due grosse ghiandole extra parietali annesse al canale alimentare, cioè il fegato ed il pancreas.

Il FEGATO si riscontra per la prima volta nei vertebrati con i ciclostomi, nei quali è una struttura tubulare, esso evolverà poi in una ghiandola cordonale. Il fegato è la più grande ghiandola del corpo dei vertebrati, nell'uomo ad esempio arriva a pesare circa 1 kg e mezzo, negli squali può arrivare a costituire fino al 24% del peso corporeo ed essere molto ricco in grassi come per esempio lo squalene, e ricopre quindi un ruolo fondamentale per il galleggiamento.

Questa ghiandola è irrorata da due grossi vasi:

- LA VENA PORTA EPATICA → la vena porta è deputata a raccogliere tutto il sangue refluo in arrivo dallo stomaco, dall'intestino, dal pancreas e dalla milza, ricco di sostanze provenienti dall'assorbimento intestinale; nei tetrapodi esclusi mammiferi la vena porta riceve anche il sangue che arriva dalla vena addominale, quindi dagli altri posteriori
- L'ARTERIA EPATICA → convoglia verso il fegato il sangue ossigenato proveniente dal cuore, che passa per l'aorta

Il fegato quindi riceve sia sangue venoso che sangue ossigenato per svolgere le sue funzioni.

Le vene epatiche, che sono circa una decina nell'uomo, provvedono alla fuoriuscita del sangue dal fegato convogliandolo sia direttamente al cuore sia alla vena cava posteriore; tutto quanto viene assorbito dagli enterociti nel canale alimentare poi arriva al fegato, gli aminoacidi e i carboidrati ci arrivano via torrente ematico, vengono traslocati nei capillari sanguigni che a loro volta li convogliano alla vena porta che li consegna al fegato.

I lipidi invece seguono una diversa via e quindi arrivano al fegato in un secondo tempo, essi sono convogliati nei vasi linfatici, quindi nel grosso dotto toracico, che ha proprio la funzione di portare la linfa nel sangue venoso dei grossi vasi, questi ultimi a loro volta arrivano al cuore, esso pompa il sangue contenente quindi anche i lipidi che arrivano dal digerente verso le branchie nei pesci o verso i polmoni nei tetrapodi. Il sangue così ossigenato torna al cuore, viene pompato nell'aorta che scarica il sangue col suo contenuto in lipidi direttamente nell'arteria epatica che giunge infine al fegato.

Per quanto riguarda i trigliceridi essi vengono trasformati in monogliceridi nel lume intestinale perché altrimenti l'assorbimento da parte dell'enterocita non sarebbe possibile, una volta nella cellula i monogliceridi sono riconvertiti in trigliceridi e trasformati in chilomicroni, cioè complessi lipoproteici che possono essere inviati al linfatico.

Le funzioni del fegato sono varie di tali funzioni se ne occupano fundamentalmente gli epatociti, che sono le cellule maggiormente rappresentate nel parenchima epatico, e alcuni esempi di funzioni sono:

- LA SINTESI DELLA BILE, cioè dei sali dell'acidocolico e chenodeossicolico, detti sali biliari che derivano dal colesterolo; questi acidi sono molecole anfipatiche (contengono sia un gruppo idrofilo sia un gruppo idrofobico) che servono ad emulsionare i grassi quindi inseriscono la loro testa liposolubile nella goccia di lipide in modo tale da indebolire l'interazione tra le molecole di trigliceridi, questi ultimi, la cui interazione è stata resa più blanda, possono essere attaccati dalla lipasi pancreatica che può così idrolizzare

lipidi in modo molto più efficiente di quanto farebbe appunto in assenza di questo contributo da parte del fegato, quindi il fegato produce questi secreti e li rilascia nel lume dell'intestino dove idrolizzano i grassi; nella bile oltre agli emulsionanti sono presenti pigmenti che derivano dal catabolismo dell'emoglobina dei globuli rossi

- ruolo cruciale nel CONTROLLO DELLA GLICEMIA, cioè dei livelli ematici di glucosio; infatti il glucosio assunto per via alimentare e assorbito dall'intestino viene portato al fegato, qui viene polimerizzato, accumulato sotto forma di glicogeno mediante la glicogenosintesi e rilasciato in modo da mantenere costanti i livelli di glucosio nel sangue; in caso di necessità il glicogeno, mediante un processo noto col nome di glicogenolisi, viene depolimerizzato e fosforilato dal fegato a formare il glucosio 6 fosfato, il controllo della glicemia, quindi della glicogenosintesi e della glicogenolisi, è regolata dagli ormoni pancreatici insulina e glucagone, in caso di digiuno, quindi nell'impossibilità di introdurre carboidrati, si verifica il fenomeno della gluconeogenesi mediante il quale il glucosio può essere sintetizzato nel fegato a partire da composti non glucidici, come proteine e lipidi

Il fegato quindi è chiaramente coinvolto in funzioni strettamente legate alla nutrizione, ma svolge anche tutta una ulteriore serie di attività vitali come ad esempio:

- la sintesi delle proteine plasmatiche, il cui ruolo è fondamentale per generare i valori di pressione oncotica che risultano fondamentali per la gestione degli scambi tra sangue e interstizio
- è anche coinvolto nella detossificazione, trasformando le sostanze tossiche che entrano nell'organismo (via cutanea, attraverso gli occhi, introdotte nell'intestino o generate nei processi di fermentazione batterica) in sostanze non tossiche che vengono così mandate fuori dall'organismo
- accumula altre sostanze oltre al glicogeno, come ad esempio grassi e vitamine
- sintetizza il vitello, cioè il materiale di riserva che viene accumulato nelle uova durante la maturazione di questi ultimi
- è l'organo ematopoietico embrionale di tutti i vertebrati

Durante lo sviluppo embrionale l'endoderma è il foglietto che va a formare l'intestino primitivo dell'embrione, il fegato origina da una estroflessione dell'intestino primitivo detta DIVERTICOLO EPATICO, l'estroflessione si pone fisicamente in corrispondenza della regione che darà origine al DUODENO, al limite tra intestino anteriore ed intestino medio. Il diverticolo epatico, che esordisce dal pavimento ventrale dell'intestino primitivo e si spinge nel mesenchima del mesentero ventrale, dividendosi precocemente in due abbozzi, dà origine:

- al parenchima epatico e al dotto epatico da una parte
- alla cistifellea con il dotto cistico dall'altra

La cistifellea è il serbatoio in cui viene immagazzinata la bile e non è necessariamente sempre presente, manca nelle lamprede adulte, in alcuni pesci ossei, in alcuni uccelli come lo struzzo e il piccione e anche in alcuni mammiferi, come il ratto, i cetacei e gli ungulati. Con il procedere dello sviluppo

il mesentere ventrale viene suddiviso in lamine dette legamenti e i vasi che lo percorrono si frammentano a formare le vene vitelline che portano il sangue dal sacco vitellino al seno venoso e dalle quali successivamente origineranno le vene epatiche deputate al drenaggio del sangue refluo del fegato. Il dotto coledoco formato dall'unione del dotto epatico comune e dal dotto cistico è deputato al trasporto della bile fino all'intestino.

Il fegato dei vertebrati è una GHIANDOLA CORDONALE che probabilmente origina da una ghiandola tubulare e che è presente ancora nei ciclostomi, in questi ultimi si trovano una serie dei tubuli ramificati e anastomizzati che presentano scarso connettivo, a livello di questo organo la vena porta entra e vi trasferisce il sangue ricco di nutrienti provenienti dall'intestino; dopo esserci ramificata tra le strutture tubulari composte di epatociti le ramificazioni si ricongiungono a formare la vena epatica che lascia il fegato. La bile prodotta dagli epatociti viene riversata nel lume dei tubuli, tutti i canalicoli si riuniscono quindi in un dotto biliare di piccole dimensioni che si riversa nell'intestino, però questi canalicoli che raccolgono la bile prodotta dagli epatociti e dai ciclostomi sono analoghi e non omologhi ai canalicoli biliari dei vertebrati superiori.

Il passaggio da una struttura tubulare ad una cordonale fa in modo che i canalicoli biliari siano ricavati dallo spazio interposto tra due epatociti; nei mammiferi i cordoni che compaiono nei pesci gnatostomi e nei bassi tetrapodi si organizzano ulteriormente a formare delle lamine che decorrono radialmente all'interno di unità morfofunzionali dette lobuli epatici.

Esempio: FEGATO di pesci per studiare la morfologia macro e microscopica del fegato dei vertebrati.

Nei pesci più primitivi si può ancora trovare l'organizzazione degli epatociti a formare dei tubuli, ma anche l'organizzazione in cordoni tipica dei tetrapodi; anche nei pesci l'organizzazione vascolare epatica prevede l'arteria epatica e la vena porta in entrata e la vena epatica in uscita, inoltre di vena epatica ce n'è una sola nei pesci. I due vasi in entrata si ramificano a formare una rete composta da capillari dilatati detti SINUSOIDI a livello dei quali si verificano gli scambi con gli epatociti, i sinusoidi contengono sangue misto proveniente sia dalla vena porta sia dall'arteria epatica, il sangue si raccoglie nelle vene centro-lobulari nelle quali convergono i sinusoidi e quindi viene convogliato nella vena epatica in uscita.

I sinusoidi sono a contatto con gli epatociti, la bile viene secreta dagli epatociti e raccolta nei canalicoli biliari che sono spazi compresi tra due epatociti tra loro adiacenti, i canalicoli biliari formano quindi una rete complessa che confluisce in dotti biliari provvisti di una parete propria costituita da epitelio cubico semplice, questo epitelio è la sola struttura di origine endotermica insieme agli epatociti, tutto il resto del fegato deriva dal mesenchima.

Gli epatociti sono a contatto con i sinusoidi, i capillari cioè, che sono presenti sopra e sotto il cordone di epatociti, i sinusoidi sono formati da un endotelio fenestrato, privo di membrana basale e spesso discontinuo, tra endotelio dei sinusoidi e i cordoni di epatociti è presente uno spazio detto SPAZIO PERISINUSOIDALE o spazio di Disse in cui sono presenti le fibre reticolari, cioè il connettivo di sostegno

dell'organo che emana dalla capsula di Glisson, che è la capsula di connettivo che avvolge il fegato una volta che è completamente sviluppato. Poiché l'endotelio è fenestrato il liquido interstiziale che sta nello spazio di Disse ha la stessa composizione o comunque molto prossima a quella del plasma sanguigno, nello spazio di Disse trovano posto le cellule di Ito dette anche CELLULE PERISINUSOIDALI, poiché sono localizzate nello spazio per il sinusoidale, o anche FSC (fat storing cells, cioè cellule che accumulano grasso), oltre ai lipidi le cellule di Ito accumulano anche vitamina A e producono le componenti della matrice cellulare, ed anche i fattori di crescita necessaria alla rigenerazione epatica.

La funzione difensiva nel fegato è condotta dalle CELLULE DI KUPFFER, che sono macrofagi stanziali tipici e sono localizzati nel lume dei sinusoidi, in particolare addossati all'endotelio, sono di derivazione monocitaria e coadiuvano la milza nell'eliminazione degli eritrociti danneggiati o invecchiati. Gli epatociti hanno una forma poligonale con una superficie caratterizzata da tre domini:

- il DOMINIO SINUSOIDALE → corrisponderebbe alla membrana basale, esso si affaccia verso l'endotelio fenestrato insinuando i numerosi microvilli nello spazio di Disse, questo dominio è specializzato negli scambi con i sinusoidi
- il DOMINIO CANALICOLARE → corrisponde alla superficie apicale della cellula, presenta una sua doccia, cioè una scanalatura, che una volta unita a quella dell'epatocita affiancato va a costituire il canalicolo biliare privo di parete il cui diametro è regolato dai filamenti di actina che affollano il citoplasma a ridosso della doccia; il canalicolo è isolato dal resto dello spazio intercellulare da giunzioni occludenti
- il DOMINIO LATERALE → mette in comunicazione le cellule adiacenti via giunzioni comunicanti

Il fegato di anfibi e di rettili segue l'organizzazione strutturale tipica dei vertebrati, ma il parenchima non è così organizzato come in mammiferi e uccelli: il parenchima epatico di mammiferi e uccelli possiede un'organizzazione lobulare con cordoni disposti radialmente nell'unità morfologica, il LOBULO; Il lobulo epatico ha una forma poligonale e ogni lobulo, con i lobuli adiacenti, in corrispondenza degli angoli produce uno spazio portale nel quale si trova la cosiddetta TRIADE PORTALE, composta da un ramo della vena porta, un ramo dell'arteria epatica e da un dotto biliare, la triade è affiancata da un vaso linfatico e al centro del lobulo è presente la vena centro lobulare nella quale convergono i sinusoidi e che si riversa nella vena epatica in uscita.

Nello spazio portale è presente un ramo della vena porta che convoglia il sangue verso il fegato, sangue che da qui passa nella vena interlobulare, compresa tra la parete di un lobulo è quella del lobulo adiacente, e quindi nei sinusoidi, lo stesso percorso fa il sangue che arriva al fegato attraverso le arterie epatica dalla quale passa all'arteria interlobulare per poi confluire nei sinusoidi, il percorso del sangue prosegue dai sinusoidi alla vena centro lobulare che confluisce nella vena epatica in uscita dal fegato; quindi nel lobulo classico il sangue si muove in direzione centripeta e la bile in direzione opposta, percorrendo prima i canalicoli biliari privi

di parete propria quindi dotti sempre più grandi fino a scorrere nel dotto epatico in uscita dal fegato.

Questa visione classica del lobulo si discosta però da quella che è la concezione normale di una ghiandola esocrina, infatti secondo quest'ultima concezione il dotto escretore è piazzato al centro della ghiandola, invece al centro del lobulo si è visto precedentemente esserci la vena centro lobulare; è stato quindi introdotto un concetto alternativo al lobulo classico che è L'ACINO DI RAPPAPORT o acino epatico, la struttura dell' acino è un triangolo i cui vertici sono le 3 vene centro lobulari di tre lobuli classici adiacenti così che al centro si venga a collocare il dotto biliare interlobulare compreso nello spazio portale tra i tre lobuli classici, ci si riconduce così alla struttura normale di una ghiandola esocrina col dotto escretore al centro dell'unità morfofunzionale.

Il PANCREAS è la seconda delle ghiandole extra parietali annesse all'intestino medio, esso è sia ghiandola esocrina che ghiandola endocrina ma non sempre le due parti sono organizzate in unico organo, infatti nella maggior parte dei vertebrati le isole pancreatiche o ISOLE DI LANGHERANS, cioè gli isolotti di cellule con attività endocrina, sono immersi nella massa del pancreas ad attività esocrina. Nei ciclostomi, così come in alcuni osteitti o in alcuni serpenti, la componente endocrina si concentra in una o più masserelle separate dalla componente esocrina, quest'ultima è una ghiandola tubulo acinosa composta, quindi le cellule, che sono cellule piramidali, sono organizzate in acini; la ghiandola inoltre produce il succo pancreatico in cui sono presenti tutta una serie di enzimi necessari per la digestione chimica: la pepsina, l'amilasi, la lipasi, la colipasi, la deossi e la ribonucleasi, essi sono in grado di scindere i principali componenti del cibo in nutrienti più semplici, che possono essere così assorbiti dall'intestino.

Il succo pancreatico contiene anche bicarbonato, che ha l'importante compito di aumentare il pH del bolo alimentare, che provenendo dallo stomaco ha una forte acidità; e il succo pancreatico prodotto viene riversato nel duodeno tramite dotti escretori.

Il pancreas endocrino ha una struttura cordonale e produce principalmente insulina, glucagone, somatostatina e polipeptide pancreatico, noto anche come PP, questi sono tutti di natura peptidica e simili agli ormoni prodotti dal tratto gastrico; questi ormoni vengono rilasciati nel torrente circolatorio e arrivano al fegato tramite la vena porta-epatica.

Nelle isole endocrine del pancreas di quasi tutti i vertebrati sono presenti quattro tipi di cellule:

- CELLULE B o  $\beta$  → secernono insulina che ha un'azione ipoglicemizzante, l'insulina stimola il passaggio del glucosio attraverso la membrana di diversi tipi cellulari soprattutto delle cellule del fegato e del muscolo, dove favorisce l'accumulo di glucosio sotto forma di glicogeno: favorisce la glicogenosintesi; l'insulina stimola il passaggio del glucosio attraverso la membrana anche delle cellule del tessuto adiposo, dove promuove la trasformazione del glucosio in acidi grassi e trigliceridi. In queste cellule sono state anche identificate delle vescicole simili a quelle che si ritrovano a livello sinaptico,

infatti queste vescicole rilasciano neurotrasmettitori come l'acido gamma amminobutirrico (il gaba) e una volta nello spazio i neurotrasmettitori interagiscono con i loro recettori specifici presenti sulla superficie delle cellule  $\alpha$  inibendone la produzione di glucagone, quindi il rilascio di questi neurotrasmettitori porta al blocco della produzione di glucagone da parte delle cellule  $\alpha$  che captano il segnale derivante da questi neurotrasmettitori

- CELLULE A o  $\alpha$  → hanno il compito di secernere il glucagone ad azione iperglicemizzante, antagonizzano quindi l'azione dell'insulina inducendo gli epatociti a liberare in circolo il glucosio: queste cellule con il loro glucagone stimolano la glicogenolisi
- CELLULE D o  $\delta$  → il loro compito è secernere somatostatina, che ha un'azione inibente sia nei confronti di insulina sia nei confronti del glucagone
- CELLULE PP o F → sono solitamente localizzate alla periferia dell'acino pancreatico e hanno il compito di produrre polipeptide pancreatico che agisce localmente stimolando la secrezione del succo pancreatico

Le cellule delle isole pancreatiche hanno quindi il cruciale compito di regolare la glicemia, e lo fanno producendo gli ormoni.

Ad esempio quando ingeriamo il cibo il livello del glucosio nel sangue si alza ed è il pancreas viene indotto a produrre insulina che porterà ad abbassare i livelli di glucosio e ciò lo fa stimolando l'assunzione di glucosio da parte di tutte le cellule dell'organismo.

Nel fegato gli epatociti assumono il glucosio e tale assunzione è associata allo stimolo della glicogenosintesi, al contrario quando i livelli di glucosio nel sangue calano troppo a seguito di digiuno o di sforzo fisico la produzione di insulina viene inibita mentre viene stimolata la produzione di glucagone, questo ormone raggiunge gli epatociti nei quali induce la glicogenolisi con conseguente liberazione di glucosio nel torrente ematico.

Il PANCREAS è presente in tutti i vertebrati, probabilmente in origine era la parete intestinale a prendersi carico della produzione degli enzimi digestivi, ma dopo l'intestino ha ceduto questa incombenza ad altre strutture tra cui il pancreas.

Nell'ANFIOSSO non è presente un vero e proprio pancreas quanto piuttosto cellule ad attività similpancreatica che sono distinte e distribuite in prevalenza sul tratto anteriore dell'intestino.

Nei ciclostomi si è di fronte ad una situazione di transizione: è presente un pancreas detto diffuso, con la parte esocrina distribuita lungo la sottomucosa intestinale e il fegato, mentre la parte endocrina forma delle piccole isole in prossimità dello sbocco del dotto epatico nell'intestino.

Nell'AMMOCETE il pancreas endocrino si limita alle sole cellule che producono insulina, mentre le cellule che producono gli altri ormoni rimangono a costituire un sistema aperto nella mucosa del tubo digerente.

Nei missinoidi e nei petromizonti adulti il pancreas endocrino produce insulina e glucagone, mentre il peptide pancreatico e la somatostatina rimangono anche esse sotto forma di sistema aperto a livello della mucosa del canale digerente, quindi le cellule che producono il peptide pancreatico e la somatostatina rimangono come sistema aperto.

Negli olocefali le isole di Langherans sono costituite da tre tipi di cellule che producono insulina, glucagone e somatostatina, mentre quelli del peptide pancreatico fanno ancora capo al digerente.

Negli elasmobranchi il pancreas, non particolarmente sviluppato, può essere disperso nella massa epatica ma nella maggior parte dei casi lo si ritrova come ghiandola compatta.

Negli osteitti la situazione è piuttosto eterogenea poiché si può trovare un pancreas la cui costituente endocrina è formata da isole disperse nel fegato lungo i dotti epatici e nella parete intestinale, oppure si possono trovare le isole endocrine a livello della superficie del pancreas esocrino.

Nei pesci, quando il pancreas è presente in forma compatta, è localizzato nel mesentero tra stomaco e intestino.

Nei tetrapodi il pancreas è organizzato con masserelle di tessuto endocrino, le isole di Langherans, le cui cellule sono organizzate in cordoni, le isole vengono a localizzarsi nella componente esocrina ordinata in acini.

Anche negli anfibi il pancreas si compone di una frazione esocrina costituita da acini pancreatici, frazione che può essere anch'essa compenetrata nel fegato, inoltre 1 o 2 dotti riversano il secreto nell'intestino.

La COMPONENTE ENDOCRINA è costituita da isole intersperse tra gli acini pancreatici esocrini, il pancreas degli anfibi può essere suddiviso in una porzione dorsale e in una ventrale.

Nei rettili si assiste ad un notevole sviluppo della parte endocrina del pancreas, e in alcuni serpenti questa parte endocrina rimane separata da una componente esocrina.

Negli uccelli si trova un pancreas solitamente bilobato ma ci sono comunque esempi di pancreas con un singolo lobo o trilobato, e dotti escretori che vanno da un minimo di uno ad un massimo di tre: le isole di Langherans sono costituite da aggregati separati dei diversi tipi cellulari.

Il PANCREAS dei mammiferi è suddiviso in diverse regioni:

- la TESTA
- il COLLO
- il CORPO
- la CODA

Oltre al PROCESSO UNCINATO, che ha però una diversa origine embrionale rispetto al resto dell'organo.

La componente esocrina è anche qui organizzata in acini, e ognuno di questi si compone di cellule acinose, mentre il suo lume è tappezzato da cellule centro-acinose che rappresentano l'inizio dei dotti escretori. La cellula acinosa è piena di granuli di zimogeno cioè di precursori inattivi degli enzimi, i proenzimi contenuti nel succo pancreatico.

La componente endocrina è costituita da isole pancreatiche nelle quali si trovano i diversi tipi cellulari mescolati tra loro.

Per quanto riguarda l'origine embrionale del pancreas la ghiandola origina in quasi tutti i vertebrati, quantomeno negli amnioti, sotto forma di due gemme, le gemme pancreatiche, che sono evaginazioni dell'endoderma dell'intestino medio e sono poste una dorsalmente e l'altra ventrocaudalmente rispetto al diverticolo epatico, poi i due abbozzi sviluppano dotti escretori che sboccano nell'intestino. Con la rotazione del duodeno, che si verifica durante lo sviluppo le 2 gemme si avvicinano e si fondono originando un organo unico, la gemma dorsale da origine all'intera struttura, eccetto il processo uncinato che si origina invece della seconda gemma. Nelle lamprede e nei teleostei il pancreas deriva da numerose abbozzi distribuiti sulla lunghezza dell'intestino medio; nello storione il pancreas si sviluppa da quattro abbozzi intestinali, due dorsali e due ventrali, nei condroitti infine una singola gemma in posizione dorsale darà origine all'intera ghiandola.

## APPARATO RESPIRATORIO

L'apparato respiratorio ha la fondamentale funzione di:

- approvvigionare l'organismo dell'ossigeno necessario, e l'ossigeno serve perché consente di metabolizzare, cioè ossidare, le sostanze che si assumono con il nutrimento tutto ciò al fine di produrre energia sotto forma di ATP e questa energia è necessaria allo svolgimento delle attività vitali delle cellule dell'organismo
- liberarsi dell'anidride carbonica, cioè del prodotto di scarto della reazione che è tossico e del quale la cellula deve necessariamente disfarsi

Quindi l'apparato respiratorio serve sia ad assumere l'ossigeno sia a liberarsi dell'anidride carbonica, ed il trasporto dei due gas utilizza lo stesso vettore, cioè l'emoglobina contenuta nei globuli rossi, questi ultimi viaggiando nel sistema circolatorio trasportano i due gas in tutti i distretti corporei.

L'apparato respiratorio dunque si compone degli organi respiratori, a livello dei quali avvengono gli scambi gassosi tra sangue e aria o sangue ed acqua, e da tutta una serie di organi cavi che fungono da vie per l'entrata e l'uscita dell'aria o dell'acqua. La garanzia per un efficiente scambio respiratorio passa per la disponibilità di:

- una superficie umida in corrispondenza della quale si possa sciogliere l'ossigeno
- un'ampia superficie di scambio
- uno spessore di tale superficie il più sottile possibile  
→ tutto ciò è riassunto nella legge di Fick che spiega come i gas disciolti in un liquido possano viaggiare attraverso la membrana: l'efficienza di questo viaggio cresce coll'aumentare della differenza di pressione del gas ai due lati della membrana, e cresce anche con il diminuire dello spessore della membrana stessa.

LEGGE di FICK:  $[V = (\Delta P A K) / d]$  dove:

- V = tasso di diffusione
- $\Delta P$  = differenza pressione parziale dei gas sui due lati della membrana
- A = superficie di scambio
- K = coefficiente di diffusione

-  $d$  = spessore della membrana

La respirazione presenta esigenze molto differenti a seconda che l'ambiente sia l'acqua o sia l'aria, infatti la percentuale di ossigeno disciolto in acqua è molto minore rispetto a quello presente nell'aria, inoltre l'anidride carbonica di cui bisogna disfarsi è molto più solubile in acqua di quanto non lo sia in aria: quindi a seconda della natura si evolvono strutture differenti adattate alle differenti condizioni, cioè BRANCHE per la respirazione in ambiente acquatico e POLMONI per la respirazione in quello aereo.

In taluni casi dal punto di vista evolutivo si assiste alla comparsa di organi respiratori accessori, comunque in qualsiasi caso la superficie respiratoria deve essere sempre umida, anche in ambiente terrestre, per consentire all'ossigeno di dissolversi, e inoltre questi organi hanno sempre una massiccia vascolarizzazione.

I CAPILLARI sanguigni degli organi respiratori sono detti CONTINUI poiché le cellule endoteliali che li compongono sono strettamente connesse le une alle altre e formano appunto delle strutture continue prive di spazi, l'endotelio poi poggia su una membrana basale a sua volta continua. Sia le branche, sia i polmoni sono in relazione con l'apparato digerente grazie ai passaggi per acqua o aria che sono in parte in comune con il digerente.

Nel polmone di un anfibia si può distinguere la cavità polmonare, il lume del capillare zeppo di globuli rossi nucleati e il confine tra aria e sangue.

L'apparato respiratorio e digerente hanno degli aspetti in comune, in particolare il vertebrato possiede un faringe branchiale che eredita dal suo genitore "evolutivo", cioè il cordata ancestrale, il faringe branchiale negli ittiopsidi si apre verso l'esterno mediante delle fessure (fessure branchiali) tra le quali sono presenti degli archi branchiali che si interpongono appunto tra una fessura e l'altra. Gli archi branchiali producono delle estroflessioni laminari molto vascolarizzate che sporgono all'interno delle fessure branchiali, queste estroflessioni laminari sono le branchie interne o branchie propriamente dette (in alcuni contesti invece si possono trovare branchie esterne, che pur avendo ancora funzione respiratoria sono strutture differenti dalle branchie interne).

In un vertebrato marino che respira, l'acqua ossigenata entra dalla bocca e viene forzata attraverso il faringe, poi esce dalle fessure branchiali consentendo alle branchie gli scambi gassosi.

SE in un pesce come il merluzzo viene asportato l'opercolo, ovvero la struttura che ricopre le branchie degli osteitti, si possono bene osservare le estroflessioni branchiali che in quanto organi respiratori devono necessariamente essere ben vascolarizzate, e infatti ogni arco branchiale dal quale le branchie si estroflettono possiede un'arteria branchiale afferente che porta il sangue deossigenato proveniente dall'aorta ventrale fino alle branchie, dove il sangue viene ossigenato e inviato mediante uno o due arterie efferenti o epibranchiali all'aorta dorsale e da qui a tutto l'organismo.

Sebbene nel corso dell'evoluzione si assiste ad una diminuzione del numero di fessure branchiali e il faringe sia teatro di profonde modificazioni che portano

quindi a grosse differenze per quanto concerne la conformazione delle camere branchiali, cioè degli spazi che ospitano le branchie, la struttura della branchia in sé rimane invece sostanzialmente simile nelle varie specie. Ogni branchia consta di una estroflessione vascolo-connettivale dell'arco branchiale detta filamento branchiale o lamella primaria, che sporge nella camera branchiale:

- le lamelle primarie sono lunghe lingue percorse per tutta la loro lunghezza dalle arterie del filamento afferente ed efferente, sulla lamella primaria si installano delle estroflessioni secondarie perpendicolari dette lamelle secondarie o branchiali, queste sono organizzate in due serie: una dorsale (arancione) e l'altra ventrale (verde), tutto rispetto alla lamella primaria. L'arteria afferente della lamella primaria, che si diparte dall'arteria branchiale afferente, porta il sangue NON ossigenato alle lamelle secondarie, che sono strutture fittamente capillarizzate dove avvengono gli scambi gassosi, quindi il sangue che a livello della lamella secondaria si ossigena passa poi nell'arteria efferente del filamento e quindi nell'arteria efferente per essere inviato alle cellule dei tessuti.

LA LAMELLA PRIMARIA è rivestita da un epitelio pavimentoso stratificato nel quale sono presenti cellule mucipare e gli ionociti (= cellule a cloruro) deputati al trasporto del sale, infatti le branchie oltre alla funzione respiratoria assolvono anche un ruolo nel controllo del sale e nell'escrezione di ammoniaca e urea.

LE CELLULE A CLORURI: le branche in un pesce che vive in acqua salata accumulano molta acqua in eccesso nel sangue e deve essere necessariamente espulsa dall'organismo; dal circolo sanguigno gli ioni sodio passano per differenza di concentrazione, che è più alta nei vasi, nella cellule a cloruri attraverso la membrana profonda; qui delle pompe ATPasiche si incaricano di portare gli ioni sodio dall'interno della cellula verso lo spazio interstiziale, dove accumulandosi raggiunge una concentrazione più alta rispetto all'acqua che sta all'esterno. La differenza di concentrazione di ioni sodio più alta nel liquido interstiziale e la permeabilità agli ioni delle giunzioni strette e poco profonde che stanno tra una cellula e l'altra, consentono il passaggio degli ioni all'ambiente esterno sotto la spinta osmotica.

In acqua dolce invece l'organismo deve acquisire dall'ambiente esterno gli ioni necessari ma all'esterno sono già poco presenti, quindi questi ioni devono essere pompati attivamente contro gradiente dall'esterno all'interno della cellula, in particolare le pompe ATPasiche sulla membrana baso-laterale spostano gli ioni dal citoplasma al liquido nello spazio interstiziale, qui gli ioni non potendo passare attraverso le giunzioni strette e profonde che non consentono il passaggio di ioni si riversano per differenza di concentrazione nei vasi sanguigni: il pompaggio attivo degli ioni sodio dall'ionocito allo spazio interstiziale determina una diminuzione della concentrazione di ioni all'interno della cellula, che porta per osmosi a richiamare ioni dall'acqua che permeano attraverso la membrana apicale.

Gli scambi gassosi a livello branchiale: il sangue non ossigenato arriva alla lamella secondaria da dove uscirà ossigenato, da una lamella primaria si dipartono

dorsalmente e ventralmente delle estroflessioni perpendicolari all'asse della lamella primaria, queste estroflessioni sono appunto le lamelle secondarie.

Il rivestimento della LAMELLA SECONDARIA è composto da un sottilissimo epitelio bistratificato composto da uno strato profondo ed uno più superficiale, le cellule di ciascuno strato sono unite saldamente tra loro da giunzioni strette e profonde che impediscono il passaggio di ioni. Tra le due pareti della lamella si localizzano le cellule dette di BIETRIX (o a pilastro o a clessidra) che rappresentano le cellule endoteliali all'interno delle quali scorre il sangue; queste cellule hanno effettivamente una forma a pilastro, hanno poi due parti laminari che si addossano alle pareti della lamella e c'è poi una parte colonnare che contiene il nucleo.

Due cellule di bietrix successive formano la sezione del lume di un vaso in cui scorre il sangue e poi la lamella termina con un margine costituito da normali cellule endoteliali; proprio per la struttura peculiare dei vasi formati dalle cellule di bietrix in essi si ha una circolazione di tipo lacunare.

Oltre al flusso sanguigno che le sostiene e impedisce loro di collassare, le lamelle secondarie sono sostenute anche dai fascetti di fibre collagene che vengono accolti in docce, esse hanno dei lembi che vengono chiusi da giunzione in modo tale che il collagene di sostegno non venga mai ad essere in contatto diretto col sangue circolante nelle lamelle secondarie.

Le branchie non servono solo alla respirazione ma hanno anche altri compiti fondamentali, come per esempio:

- l'escrezione di ammoniaca
- il controllo del PH del sangue
- la valutazione della percentuale di ossigeno disciolta nell'acqua, quest'ultimo compito viene svolto da cellule neuroendocrine che si trovano proprio localizzate a livello delle lamelle secondarie che producono ormoni peptidici come la serotonina che influiscono sul sistema cardiovascolare, tutto ciò richiede ovviamente un sistema circolatorio piuttosto articolato a livello branchiale

Nella lamella è presente una circolazione funzionale che è quella dedicata allo scambio gassoso che porta cioè il sangue a liberarsi dell'anidride carbonica e ad ossigenarsi, in modo da poter ossigenare l'intero organismo, ma si trova anche una circolazione nutritizia grazie alla quale l'ossigeno appena recuperato grazie al lavoro della lamella secondaria viene distribuito anche a quest'ultima e al filamento branchiale. Quindi il sangue non ossigenato arriva al filamento branchiale tramite l'arteria afferente del filamento e arriva alla lamella secondaria, qui l'arteria afferente capillarizza ed avvengono gli scambi respiratori, infatti il sangue non ossigenato passando attraverso la lamella branchiale si ossigena e una volta ossigenato il sangue viene inviato all'arteria efferente del filamento per poter essere distribuito nei vari distretti corporei.

Le lamelle primarie e secondarie che contribuiscono agli scambi gassosi necessitano però a loro volta di poter usufruire dell'ossigeno necessario, quindi viene prevista una circolazione nutritizia supportata dalla presenza di piccoli rami che abbandonano l'arteria efferente che trasporta il sangue ossigenato e di questo sangue ossigenato se ne portano via un pochino, questi piccoli rami capillarizzano

e distribuiscono il sangue ossigenato in vari distretti della lamella; il sangue a questo punto privo di ossigeno viene convogliato alle vene in uscita dal filamento che fanno capo ai vasi diretti al cuore. C'è poi un seno venoso centrale che spesso è un vero e proprio complesso di seni venosi molto tortuosi, questo sottrae un po' di sangue ossigenato per portarlo verso la superficie della lamella al cui livello si trovano le cellule deputate al trasporto attivo dei sali: questo trasporto in quanto attivo necessita di molta energia, quindi di ossigeno, e anche questo sangue ormai privo di ossigeno una volta che è passato a livello del rivestimento della lamella viene convogliato alle vene in uscita del filamento che fanno capo ai vasi diretti al cuore. **TUTTO QUESTO COMPLESSO MECCANISMO È FINEMENTE REGOLATO** a livello del nervoso vegetativo ma anche da catecolamine e da altre varie sostanze circolanti, questo perché è necessario sulla base delle esigenze dell'organismo regolare il flusso sanguigno reclutando un numero differente di filamenti a seconda della necessità, necessità intese come priorità relativamente alle varie funzioni branchiali. Ad esempio se un pesce ha necessità di respirare molto dovrà modificare la circolazione branchiale in modo tale da arruolare un numero più alto di lamelle perché così aumenta al massimo la superficie di scambio, infatti **LA SUPERFICIE DI SCAMBIO È DIRETTAMENTE PROPORZIONALE ALLA CAPACITÀ RESPIRATORIA**, l'aumentata superficie però, che è così favorevole all'attività di scambio gassoso, non è invece favorevole alle necessità osmoregatorie come ad esempio lo scambio di ioni, quindi il flusso sanguigno deve essere finemente regolato sulla base delle molteplici esigenze e della situazione, questo concetto è noto come **COMPROMESSO RESPIRATORIO**.

Nei vertebrati si possono distinguere tre diversi tipi di branchie:

- branchie sacciformi → tipiche dei ciclostomi e devono il loro nome al fatto che le lamelle branchiali sporgono all'interno di camere di forma sferica o ellissoidale, la parete di queste camere è circondata da una muscolatura striata che contraendosi e rilassandosi garantisce il movimento ritmico necessario per aspirare l'acqua ossigenata e spingerla all'esterno una volta che sono avvenuti gli scambi gassosi a livello delle lamelle; sono quindi cavità in cui si affaccia il tessuto respiratorio. L'acqua aspirata grazie alla contrazione della muscolatura delle camere branchiali quindi transita attraverso l'acquedotto faringeo detto anche tubo respiratorio e arriva alle branchie invece l'esofago corre dorsalmente rispetto alle camere branchiali.

Le missine posseggono da 5 a 13-15 branchie sacciformi, in pratica l'acqua entra nella narice mediana e viene convogliata nel canale naso-faringeo, e da qui nella camera del velo dell'orofaringe; il **VELO** è una struttura muscolare che coadiuva la muscolatura delle camere branchiali nel regolare il flusso d'acqua in ingresso e in uscita, le branchie ricevono l'acqua ciascuna dal proprio dotto afferente e se ne liberano attraverso il dotto efferente, il dotto efferente di ogni branchia può aprirsi direttamente all'esterno oppure tutti i dotti possono conferire in un canale comune che si apre in superficie.

Nei petromizonti invece sono sempre presenti 7 camere branchiali che si aprono verso l'esterno e comunicano col faringe verso l'interno, le modalità di respirazione

delle lamprede sono modellate sulla base di come l'animale si nutre, le lamprede infatti si nutrono attaccandosi con la loro bocca a ventosa alla preda quindi mentre l'animale sta parassitando, l'acqua non può entrare dalla bocca ma non può entrare nemmeno dal dotto naso-faringeo, infatti nelle lamprede c'è un dotto nasopofisario che è a fondo cieco e dunque la muscolatura striata che avvolge le camere branchiali è estremamente importante: quando l'animale non si nutre l'acqua arriva sia dalla bocca che dalle aperture branchiali, ma quando l'animale si sta nutrendo l'acqua in assenza anche di un canale naso-faringeo può venire aspirata ed espirata, solo dalle branchie, infatti nella camera branchiale la parete si estroflette a formare le lamelle primarie sulle quali a loro volta trovano spazio le lamelle secondarie in due serie, la dorsale e le ventrali. A livello della lamella primaria si trovano anche nei ciclostomi gli ionociti che servono per l'equilibrio idrico-salino.

- branchie settate → tipiche dei condroitti, nei quali in particolare si trovano da 5 a 7 fessure branchiali a seconda della specie e queste permettono la comunicazione diretta con l'esterno, in alcuni organismi come nelle razze queste fessure sono visibili sulla parte ventrale o negli squali ai lati della testa in altre invece come nella chimera no perché le fessure sono coperte da una plica cutanea.

Ogni branchia è sorretta da un arto branchiale cartilagineo dal quale si dipartono una serie di lamelle primarie che a loro volta portano numerose lamelle secondarie altamente vascolarizzate.

Nei condroitti si assiste alla modificazione del primo e del secondo degli archi branchiali, quindi dagli agnati che hanno un arco orale privo di articolazione si passa agli gnatostomi dove la bocca si dota di una articolazione che consente l'imporsi dell'animale predatore.

L'invenzione della bocca articolata passa per la modificazione dello scheletro del primo arco branchiale che va quindi a formare l'arco orale, con una mandibola ed una mascella tra loro articolate; nei condroitti si assiste alla modificazione anche del secondo arco branchiale che viene chiamato ARCO IOIDEO, a seguito della relazione che si instaura tra l'arco orale e l'arco ioideo la prima fessura branchiale viene quasi totalmente obliterata, ad eccezione di una piccola regione che rimane aperta tra il palato quadrato dell'arco orale e l'iomandibolare dell'arco ioideo, questa piccola fessura rappresenta lo SPIRACOLO, una fessura che si apre dorsalmente e consente l'introduzione dell'acqua respiratoria, lo spiracolo non è sempre necessariamente presente e viene infatti perso nelle chimere e in un certo numero di elasmobranchi.

Le branchie dei pesci cartilaginei si dicono settate in quanto da ogni arco branchiale parte un lungo setto con scheletro di sostegno cartilagineo, tale setto percorre la branchia per tutta la sua lunghezza e sporge all'esterno della stessa piegandosi ed andando a coprire la fessura branchiale immediatamente successiva e facendo così una sorta di opercolo, cioè una valvola in grado di chiudere la fessura retrostante formando così la camera parabbranchiale, cioè lo spazio tra la fessura esterna e la camera branchiale vera e propria. Su tutte e due le facce del

setto si trovano una serie di lamelle primarie su ognuna delle quali sono presenti una serie dorsale ed una ventrale di lamelle secondarie; mentre l'arco branchiale è dotato di uno scheletro di sostegno, di una muscolatura e di vasi, la lamella branchiale viene sostenuta solo dal sangue che circola nell'arteria afferente del filamento, passa nei capillari della lamella secondaria dove viene ossigenato e quindi messo nell'arteria efferente per riversarsi nell'arteria efferente dell'arco. Nella parte dell'arco branchiale che dà verso la faringe si trovano delle SPINE o rastrelli branchiali o branchi ctenidi, che sono delle strutture atte a bloccare le particelle di cibo in sospensione che altrimenti arriverebbero alle branchie.

I foglietti respiratori si formano su entrambe le pareti del setto quindi si parla di OLOBRANCHIA, nel caso della branchia che si instaura a livello dell'arco ioideo sull'arto posteriori in particolare si parla di EMIBRANCHIA poiché il tessuto branchiale si localizza solo su di una superficie del setto.

Esistono due modalità di respirazione nei condroitti:

- una creata dal continuo movimento che consente di generare un flusso continuo di acqua ossigenata nelle branchie e quindi se viene impedito il movimento all'animale questo è destinato a morte per asfissia
- la seconda modalità prevede l'assunzione di acqua tramite espansione del faringe: in pratica la bocca si apre, il faringe si dilata e determina l'ingresso dell'acqua attraverso la bocca, contemporaneamente all'apertura della bocca si chiudono le lamelle branchiali, la bocca quindi si chiude e ciò determina la compressione del faringe che spinge l'acqua fuori dalle fessure branchiali creando così una corrente di acqua per la respirazione nelle camere branchiali stesse.

Negli osteitti

- branchie lamellari (o opercolata) → le branchie sono posizionate all'interno di un'unica camera branchiale detta CAVITÀ OPERCOLARE, essa è chiusa da un opercolo che si forma dal secondo arco branchiale ed è sostenuto da ossa opercolari articolate all'arco ioideo; i setti branchiali possono essere molto sviluppati come nei condrostei oppure a differenza di quelli delle branchie settate si riducono di molto o addirittura scompaiono.

Le lamelle primarie sono quindi libere nella cavità opercolare in quanto agganciate all'arco branchiale solo per l'estremità prossimale: assumono così le sembianze dei denti di un pettine. Infine sulla lamella primaria si posizionano le due serie dorsale e ventrale di lamelle secondarie con una forma a mezzaluna, inoltre la parte anteriore della branchia (come nei condroitti) è occupata dal rastrello branchiale che ha funzioni filtranti.

L'altro nome delle branchie degli osteitti è branchie pettinate.

La mancanza del setto porta a necessitare di un sostegno che viene conferito da una asticciola scheletrica, e tale struttura è costituita da osso compatto al cui centro si colloca un contributo cartilagineo; l'asticciola percorre l'asse della lamella primaria per tutta la sua lunghezza.

Come nei condroitti anche negli osteitti il nuotatore veloce spalanca la bocca e avendo le cavità branchiali aperte non ha nessun problema di respirazione, nel

caso invece di animali che non fanno della velocità il loro stile di vita l'acqua passa dalla bocca all'orofaringe, quindi alla cavità opercolare, il passaggio unidirezionale dell'acqua è supportato sia dalle contrazioni dell'orofaringe sia da quello della cavità opercolare, quindi durante la fase respiratoria gli opercoli si chiudono e la cavità orale si dilata così da consentire all'acqua di entrare nella bocca aperta; allo stesso tempo la cavità opercolare si dilata e l'acqua viene spinta verso le branchie, immediatamente dopo la bocca si chiude l'orofaringe si comprime e spinge l'acqua fuori dagli opercoli: ecco perché il pesce boccheggia.

Quale sia il meccanismo utilizzato dei pesci per respirare attraverso le branchie e a prescindere dal tipo di branchie il fine ultimo è quello di ottenere un FLUSSO D'ACQUA, attraverso i filamenti, che scorra nelle branchie opercolate settate: in pratica lo scorrimento dell'acqua alla superficie delle lamelle branchiali procede in senso opposto rispetto al flusso del sangue, si parla quindi di SCAMBIO IN CONTROCORRENTE.

Il flusso si è evoluto in controcorrente perché riesce ad ottenere il meglio dallo scambio respiratorio, con questo tipo di scambio l'efficienza dello scambio è massima, infatti se si osserva il percorso dell'acqua (es. sinistra-destra) si nota che la concentrazione di ossigeno è molto alta nell'acqua ossigenata in entrata e leggermente più bassa nel sangue che si è man mano ossigenato procedendo in senso opposto (es. destra-sinistra), e il sangue refluo nel suo punto finale (a destra) contiene solo  $CO_2$  e non ossigeno, anche la  $CO_2$  nel sangue la cui pressione parziale si è man mano abbassata in direzione destra-sinistra è comunque ancora più alta della pressione parziale di  $CO_2$  presente nell'acqua ossigenata che sta facendo il suo ingresso sulla superficie della lamella; quindi la  $CO_2$  sebbene abbia una pressione bassa nel sangue, che si è quasi del tutto ossigenato (a sinistra), passerà ancora dal sangue all'acqua dove invece la pressione parziale di  $CO_2$  è pensabile pari a 0.

A seguito di questa distribuzione del gas avremo che l'ossigeno passa dall'acqua al sangue e la  $CO_2$  dal sangue all'acqua, quindi il fatto eclatante è che la concentrazione parziale di ossigeno nel sangue a qualsiasi livello del percorso sarà sempre leggermente minore rispetto a quella dell'acqua così da consentire lo scambio di ossigeno sempre dall'acqua al sangue, lo stesso discorso ma al contrario vale per la  $CO_2$ .

In uno scambio controcorrente la pressione parziale di ossigeno è sempre a qualsiasi livello della superficie di scambio maggiore nel mezzo che nel sangue così che l'ossigeno si muova unidirezionalmente dal mezzo al sangue, nel caso in cui i flussi dovessero procedere nella stessa direzione le pressioni parziali dell'ossigeno nel mezzo e nel sangue saranno molto diverse all'inizio della lamella, con un grosso trasferimento di ossigeno dal mezzo al sangue, ma nel giro di poco "spazio" le pressioni parziali di ossigeno arrivano ad assomigliarsi molto tra acqua e sangue e lo scambio non è più fattivo, lo stesso vale considerando le pressioni parziali di  $CO_2$  invece di quello dell'ossigeno.

Un altro tipo di branchia è la PSEUDOBANCHIA, è presente nella maggior parte dei condroitti e dei teleostei e si localizza a livello della superficie interna

dell'opercolo nel caso dei teleostei. La pseudobranchia deriva dalla BRANCHIA DELLO SPIRACOLO, elemento che si trova in squali e razze ma non negli osteitti se non nelle forme più primitive; lo spiracolo dei teleostei infatti viene solitamente obliterato durante lo sviluppo embrionale.

La pseudobranchia che conserva la struttura delle lamelle secondarie riceve sangue ossigenato dalle altre branche tramite l'arteria epibranchiale, dopodiché sempre tramite la sua arteria epibranchiale invia questo sangue già ossigenato al cervello e alla retina; tale sangue è molto ossigenato e con valori salini di pH ideali per il funzionamento al meglio dei neuroni. In alcuni casi la pseudobranchia è popolata di terminazioni nervose sensitive che hanno il compito di controllare la composizione del sangue lamellare e inviare l'informazione al cervello in modo che la composizione sia sempre ottimale.

Sebbene le BRANCHE INTERNE sono piuttosto efficienti non sono però sempre in grado di soddisfare le richieste respiratore dell'organismo, quindi quando necessario possono comparire organi accessori che coadiuvano le branchie interne nella respirazione assumendo ossigeno dall'acqua o dall'aria. Il sangue che si ossigena in questi organi accessori viene riversato nel circolo venoso diretto al cuore, che quindi riceve sangue misto, oppure viene riversato nella circolazione che porta al rene o al fegato.

In ambiente acquatico le strutture che più partecipano alla respirazione sono le BRANCHE ESTERNE e la PELLE, per quanto riguarda quest'ultima essa ha una struttura che facilita l'assorbimento di ossigeno.

Poiché l'epidermide dei pesci è molto impegnata in parecchie operazioni che prevedono un rilevante dispendio di energia come ad esempio la regolazione osmotica piuttosto che l'attività delle cellule ghiandolari, l'ossigeno assunto a livello epidermico viene prevalentemente sfruttato in loco anche se a questa regola esistono delle eccezioni come in alcuni pesci d'acqua dolce nei quali l'ossigeno assunto dalla pelle viene inviato in altri distretti corporei; in alcuni casi la pelle può addirittura fungere da scambiatore di gas, anche in ambiente aereo, come in alcuni teleostei che abbandonano l'ambiente acquatico in favore di quello aereo anche per alcune ore.

Per quanto concerne le BRANCHE ESTERNE invece esse sono estroflessioni della pelle a livello delle regioni branchiali, le branchie esterne sono strutture digitiformi, solitamente transitorie che si possono trovare nelle forme larvali di alcuni pesci e anfibi; i filamenti delle branchie esterne, fortemente irrorati da numerosi capillari forniscono una superficie molto ampia per gli scambi gassosi.

Le branchie esterne vengono riassorbite negli anfibi quando questi in metamorfosi passano dalla respirazione branchiale a quella polmonare, esistono però delle forme neoteniche di anfibio nelle quali le branchie esterne non vengono assorbite e permangono nell'adulto, dove rappresentano l'organo respiratorio primario.

Per quanto riguarda invece gli ORGANI SUSSIDIARI della respirazione branchiale adattati all'ambiente aereo troviamo oltre alla pelle anche:

- GLI ORGANI DELLA RESPIRAZIONE AEREA DELLA CAMERA BRANCHIALE

- LA MUCOSA DEL TUBO DIGERENTE
- L'OROFARINGE
- LO STOMACO
- L'INTESTINO
- LA VESCICA NATATORIA
- I POLMONI
- LE BRANCHE INTERNE STESSE, che in alcune specie sono in grado di supportare gli scambi gassosi anche in ambiente aereo

Gli organi sussidiari dalla respirazione branchiale adattati all'ambiente aereo sono ESSENZIALI per quei pesci che non sono certi di poter avere sempre a disposizione l'acqua dalla quale recuperare l'ossigeno necessario, e si vedono quindi costretti a farlo utilizzando un altro mezzo cioè l'aria, è questo ad esempio il caso dei pesci che vivono in acque basse che possono arrivare addirittura a scomparire in alcuni periodi dell'anno: se l'organismo non è in grado di recuperare efficientemente l'ossigeno in un mezzo alternativo all'acqua, come l'aria, è destinato a perire per asfissia.

Si sono quindi evoluti gli organi della respirazione aerea della camera branchiale, cioè L'ORGANO LABIRINTICO, che consiste in un'espansione della camera branchiale che può addirittura arrivare ad espandersi per tutta la lunghezza del tronco, in queste grosse camere la mucosa delle pareti si solleva in pliche laminari estremamente vascolarizzate. Sebbene l'organo labirintico possa avere fogge e misure molto variabile a seconda della specie rimane comunque una struttura il cui epitelio di rivestimento presenta uno spessore minimo che consente un efficiente scambio gassoso, quindi si ha una superficie ampia e molto sottile.

Il TUBO DIGERENTE può assumere capacità respiratorie, ad esempio la cavità orale di alcune anguille elettriche, l'elettroforo, è in grado di scambiare gas in aria grazie alla presenza di papille riccamente vascolarizzate che si sollevano dalla mucosa, mentre altri pesci sono capaci di assumere ossigeno con la loro cavità orofaringea, con l'intestino retto o con la cloaca facendo passare aria nel loro tubo digerente; le regioni dell'apparato digerente deputate anche gli scambi gassosi sono spesso modificate al bisogno.

Uno degli organi presenti esclusivamente nella linea degli attinopterigi e che può fungere da sede di scambio gassoso è la VESCICA NATATORIA, un organo idrostatico che regola il galleggiamento del pesce e gli consente di muoversi in verticale nella colonna d'acqua senza sforzo muscolare, è un organo cavo che deriva da una estroflessione del tubo digerente nel tratto esofageo o dello stomaco, inoltre può essere (ma non sempre lo è) suddivisa in due regioni ineguali da un setto trasversale.

La vescica natatoria deriva da una estroflessione della parete dorsale dell'esofago o dello stomaco, essa può, ma non necessariamente, rimanere in comunicazione con il digerente tramite il dotto pneumatico; immettendo o espellendo gas dalla vescica natatoria il pesce è in grado di compiere il nuoto neutro in verticale cambiando il proprio peso specifico. I gas ossigeno, azoto e anidride carbonica che riempiono la vescica natatoria sono in percentuale grandemente variabile da

specie a specie ma anche tra individui della stessa specie; nei teleostei meno evoluti il dotto pneumatico si conserva e consente all'animale di liberarsi dei gas che aveva precedentemente rilasciatoo la regione interna della vescica, specializzata proprio in questo.

I pesci caratterizzati dalla presenza del dotto pneumatico sono detti fisostomi.

Nei teleostei più evoluti, i fisoclisti, il dotto pneumatico non è più presente, in questi pesci il gas viene rilasciatoo all'interno della vescica dal corpo rosso, una regione ad alta vascolarizzazione, e riassorbito dal corpo ovale; in alcuni pesci la vescica natatoria mediante l'apparato di Weber può fungere da cassa di risonanza o migliorare l'udito, questo perché l'apparato di Weber consta di una catena di ossicini che consistono in vertebre modificate che collegano la vescica natatoria con l'orecchio medio.

Quindi la vescica natatoria è anche organo di respirazione accessoria in aria, per questo prima di tutto deve esserci un dotto pneumatico e questo deve essere anche utilizzabile per il passaggio di aria, in alcune specie infatti è talmente ripiegato che non è più in grado di fungere da condotto aerifero, quando il dotto è utilizzabile esso è deputato principalmente all'assunzione di ossigeno mentre la CO<sub>2</sub> viene liberata a livello branchiale; quando la vescica natatoria è sede di scambi gassosi respiratori presenta anche dei setti che ne aumentano la superficie.

Il POLMONE è l'organo che consente gli scambi gassosi atti alla respirazione in ambiente aereo.

Sebbene venga ereditato e profondamente modificato nei tetrapodi il polmone fa la sua comparsa già nei pesci, infatti sia i brachiopterigi sia i dipnoi sono organismi che possiedono un polmone e non possono prescindere dalla quota di respirazione polmonare per sopravvivere.

Brachiopterigi e dipnoi infatti vivono in ambienti poveri di ossigeno disciolto in acqua o possono trovarsi in situazioni nelle quali l'acqua viene addirittura a mancare; il polmone dei brachiopterigi e dei dipnoi si sviluppa come una estroflessione in posizione ventrale dell'endoderma della parete del primitivo tubo digerente nel tratto immediatamente successivo all'ultima tasca branchiale, tanto che alcuni considerano il polmone proprio una modificazione estrema delle tasche branchiali.

L'estroflessione si divide in due diverticoli, questi si approfondano nel celoma avvolti dalla SPLANCNOLEURA e dalla SOMATOPLEURA, che durante lo sviluppo si trovano ad avvolgere il tubo digerente. Quindi l'endoderma del tubo digerente primitivo si estroflette del tessuto verso il basso, nella cavità del celoma, e questa estroflessione è seguita da splancnopleura e somatopleura, alla fine del processo si formeranno due sacche, le SACCHE POLMONARI, che internamente sono rivestite da un epitelio monostratificato sotto il quale procedendo in direzione centrifuga si incontra una TONACA CONNETTIVO MUSCOLARE molto elastica al cui esterno nei brachiopterigi è presente anche uno strato di muscolo striato.

Il polmone è avvolto dalla PLEURA, che è la TUNICA SIEROSA composta di due foglietti che scorrono l'uno sull'altro durante il movimento respiratorio grazie ad una sottile pellicola di liquido che è compresa tra i due stessi foglietti; la superficie

di scambio gassoso del polmone è rappresentata da un sottile epitelio che riveste internamente le camere e che si trova a diretto contatto con una fitta rete di capillari immediatamente sottostanti.

Nel caso dei dipnoi questa superficie può essere incrementata ulteriormente grazie a setti che si estroflettono dalla parete formando numerose concamerazioni; come per il resto del digerente la componente endodermica dei polmoni e del dotto che li collega al faringe (il dotto è sempre presente a prescindere dalla posizione evolutiva del polmone) si limita sempre all'epitelio che riveste la cavità, tutto il resto è di derivazione mesodermica.

La struttura istologica del polmone è quella generale degli organi cavi.

Le cellule che tappezzano la cavità polmonare prendono il nome di pneumociti, nei brachiopterigi gli pneumociti possono essere di due tipi:

- DI TIPO 1 → cellule pavimentose molto espanse che hanno il compito di mediare gli scambi gassosi con il circolatorio
- DI TIPO 2 → hanno una struttura più cubica e sono caratterizzate dalla presenza nel loro citoplasma di numerosi corpi multilamellari contenenti colesterolo e fosfolipidi tensioattivi, questo materiale liberato dalle cellule sulla superficie del lume va a costituire uno strato tensioattivo continuo sulla superficie affacciata appunto sul lume e la sua funzione è quella di trattenere all'epitelio l'acqua che per evaporazione è stata persa dal sangue, questa acqua trattenuta a livello della superficie dell'epitelio limita quindi la perdita d'acqua che tenderebbe a continuare ad evaporare attraverso il sottile epitelio. Inoltre lo strato lipidico tensioattivo è fondamentale per evitare che il polmone collassi durante la fase di espirazione

Nei dipnoi invece la parete della cavità polmonare si solleva in setti aumentando considerevolmente la superficie deputata agli scambi gassosi, si vengono quindi a formare delle camere ed infatti il polmone sacciforme dei dipnoi è definito MULTICAMERATO, queste concamerazioni prendono il nome di CAMERE ALVEOLARI. Nei dipnoi però a differenza che nei brachiopterigi c'è un solo tipo di PNEUMOCITI o cellule alveolari, esse hanno caratteristiche intermedie tra gli pneumociti di tipo 1 e di tipo 2, queste cellule presentano una porzione con citoplasma più abbondante nella quale ritroviamo sia il nucleo sia i corpi multilamellari ed hanno anche una porzione laminare sottile più espansa che addossata alle membrane delle cellule dell'endotelio dei capillari va a costituire la barriera tra aria e sangue. Sulla superficie del margine del setto troviamo CELLULE CALICIFORMI che producono il muco in grado di intrappolare le particelle che riescono a intrufolarsi nelle vie aeree, e CELLULE CILIATE che con loro battito spingono il muco con le particelle intrappolate fuori dal polmone.

Alcune specie di dipnoi sono così ben adattati all'ambiente aereo da essere in grado di soddisfare fino al 90% del proprio fabbisogno in ossigeno utilizzando la respirazione polmonare, riescono in situazioni di estrema siccità a sopravvivere sepolti nel fango secco fino a quattro anni respirando quindi esclusivamente coi polmoni, queste specie sono a RESPIRAZIONE AEREA OBBLIGATA in quanto non possono più prescindere dal polmone per la loro sopravvivenza; in alcuni casi si ha

addirittura la perdita definitiva delle prime due coppie di branchie, modifica che necessita del continuo ricorso a respirazione polmonare.

Se questi pesci non risalgono in superficie a respirare per via polmonare, sebbene aumentino la frequenza della respirazione branchiale che si può intuire dall'aumento della frequenza del movimento dell'opercolo, non riescono ad ossigenare il sangue a sufficienza e annegano.

La RESPIRAZIONE POLMONARE in un pesce polmonato.

I POLMONI dei pesci moderni non sono dotati di muscolatura dedicata quindi non possono creare la pressione negativa necessaria affinché il polmone possa incamerare aria, si dice che questi pesci quindi utilizzano un MECCANISMO DI POMPAGGIO DELL'ARIA MEDIATO DALLA CAVITÀ ORALE:

- nella prima fase della respirazione il pesce si porta in superficie e aprendo la cavità orale consente all'aria ossigenata di entrare, in questa fase la GLOTTIDE, cioè lo sfintere che collega il retrofaringe con i polmoni, è chiusa
- poi la glottide si apre e l'aria ossigenata in ingresso si mescola nella cavità orale con quella povera di ossigeno in uscita dal polmone, l'aria in eccesso viene inviata all'esterno
- quindi il pesce chiude la bocca e comprime la cavità orale così che il volume residuo di aria viene pompato nei polmoni
- quindi la bocca comprimendosi funge da pompa positiva, crea una pressione positiva che invia l'aria all'interno del polmone
- la glottide si chiude e l'aria rimane intrappolata nei polmoni anche per molto tempo durante il quale avvengono gli scambi gassosi ossigeno-anidride carbonica

I polmoni compaiono già nei placodermi (gli gnatostomi estinti), non si trovano nei condroitti e si perdono in condrostei e neopterigi, nei brachiopterigi e nei dipnoi invece si trova il polmone e una modalità di respirazione bimodale aria-acqua in percentuali molto eterogenee nelle diverse specie in rapporto all'ambiente nel quale l'animale vive. Infine il polmone lo ritroviamo anche nei crossopterigi come la latimeria, nella quale però l'organo ha perso la sua funzione di scambio respiratorio ed è un organo fibroadiposo con funzioni di riserva.

Abbandonare il confortevole ambiente acquatico per conquistare un ambiente ostile come quello terrestre richiede profonde modifiche strutturali e funzionali all'organismo:

- SERVONO STRUTTURE PER IL SOSTEGNO che non è più fornito dall'acqua, queste nuove strutture quindi sono necessarie per tenere in piedi l'organismo
- SERVONO STRUTTURE CHE PRESERVANO DALLA PERDITA D'ACQUA per evaporazione
- SERVE UN DIVERSO APPARATO RESPIRATORIO che deve fare scambi gassosi in aria e non in acqua: nei tetrapodi terrestri quindi il polmone ereditato da dipnoi e crossopterigi si specializza proprio in questo senso, infatti si sviluppa un albero respiratorio sempre più lungo → c'è un più articolato e

complesso sistema di setti in modo da magnificare la superficie dedicata agli scambi respiratori e si fa in modo di mantenere sempre umida la superficie dei polmoni

Con le CAVITÀ NASALI incominciano le VIE AERIFERE dei tetrapodi, queste possono aprirsi direttamente nella cavità orale e quindi proseguire col FARINGE, oppure in presenza di un palato secondario le cavità nasali possono collegarsi col RINOFARINGE, questo conferisce un vantaggio notevole in quanto consente di separare l'assunzione del cibo dalla respirazione che non deve più essere interrotta quindi mentre si mangia.

Immediatamente dopo il faringe troviamo il secondo tratto delle vie aerifere costituito nell'ordine da:

- LARINGE
- TRACHEA
- BRONCHI → originano per biforcazione della trachea

La laringe può essere assente come in alcuni rettili ed alcuni uccelli, e in questo caso la trachea e il pavimento della cavità orale sono separate dalla GLOTTIDE, poiché le vie aerifere ad ogni livello non devono collassare le pareti vengono mantenute separate da uno scheletro di sostegno che nel secondo tratto faringe-trachea-bronchi è costituito da una serie di PLACCHETTE, ANELLI o SEMIANELLI CARTILAGINEI.

La struttura istologica delle vie aeree è quella tipica degli organi cavi: l'epitelio di rivestimento del lume delle prime vie aerifere dei tetrapodi, così com'era quello dei pesci, è un epitelio cilindrico pseudostratificato con cellule con nuclei a diversi livelli, sono presenti anche:

- CELLULE CALICIFORMI → quelle cellule deputate alla produzione del muco che serve ad intrappolare le particelle che riescono ad introdursi nelle vie aeree
- CELLULE CILIATE → il cui battito ciliare allontana il muco con le particelle in esso intrappolate

Man mano che si procede verso la superficie di scambio respiratorio l'epitelio si fa sempre più sottile, è presente infatti un epitelio cilindrico, che può essere ancora ciliato oppure no a livello dei bronchi, ed un epitelio piatto a livello delle superfici respiratorie.

### ANFIBI

Gli anfibi sono organismi a cavallo tra la vita acquatica e la vita aerea, e quindi presentano la possibilità di respirare VIA CUTI, BRANCHIE o POLMONI utilizzando tali dispositivi in percentuale molto differente a seconda ad esempio dello stadio di sviluppo piuttosto che delle situazioni ambientali.

Le vie aerifere degli anfibi adulti come ad esempio la rana cominciano con delle narici esterne che delle valvole connettono alle CAVITÀ NASALI, dalle cavità nasali si arriva nella parte anteriore del palato tramite le COANE, al confine tra la cavità orofaringea ed esofago si passa anche alle vie aeree, uno sfintere (la GLOTTIDE) sostenuta da cartilagine separa la cavità orofaringea dalla camera laringo-

tracheale che corre ventralmente all'esofago, ed è in questa camera che sboccano i polmoni.

Negli anfibi così come nei pesci polmonati il polmone è un ORGANO SACCIFORME che può ancora fungere da organo idrostatico, il polmone può essere un sacchetto a pareti lisce come nel caso del tritone, oppure può presentare setti di primo, secondo e anche di terzo ordine che vanno a limitare delle camere alveolari dette FAVEOLI; i setti, così come nei dipnoi, non arrivano mai ad incontrarsi al centro del polmone.

Inoltre si può trovare della muscolatura liscia che gestisce l'apertura dei faveoli.

Anche negli anfibi le cellule alveolari sono di un unico tipo, come nei dipnoi, e sempre come nei dipnoi la parte più voluminosa interposta tra capillari contiene nucleo e CORPI MULTILAMELLARI, e sono proprio i corpi multilamellari di queste cellule che vanno a costituire la massa lipidica che intrappola l'acqua tra sé e le membrane cellulari sottostanti, che rimangono così bagnate.

Inoltre la FASE DELL' ESPIRAZIONE porta le pareti dei setti a venire a contatto tra loro poiché ovviamente il lume del polmone si riduce; se le pareti cellulari fossero semplicemente umide, quindi si ponessero con dell'acqua sulla loro superficie si appiccicherebbero tra loro nella fase di espirazione a causa dell'alta tensione superficiale dell'acqua, e questa tensione superficiale è talmente alta da non poter essere nemmeno vinta dai tentativi di espansione del polmone durante la fase di ispirazione, quindi una volta che si ispira le pareti si appiccicherebbero e così rimarrebbero, però essendoci lo STRATO TENSIOATTIVO formato da lipidi tutto ciò non accade, i lipidi che stanno sulle pareti delle cellule a formare questo film lipidico continuo impediscono ai setti di appiccicarsi tra loro quindi di far collassare il polmone.

Negli anfibi continuano a mancare o sono molto poco sviluppate delle COSTE, ciò determina l'impossibilità di avere una gabbia toracica sulla quale inserire i muscoli intercostali, quindi come nei pesci polmonati la respirazione degli anfibi passa attraverso quella che viene definita una POMPA ORALE, cioè un ricambio d'aria poco efficiente che passa necessariamente da movimenti della cavità orale piuttosto che da quelli indotti nei polmoni.

In pratica:

- l'aria viene introdotta nella cavità orofaringea attraverso le narici e passa attraverso di esse, questo avviene perché la cavità orofaringea si dilata e crea una pressione negativa che richiama l'aria
- nella seconda fase della respirazione la glottide si apre consente all'aria ricca in CO<sub>2</sub> che stava nei polmoni di entrare nella cavità boccale, questa espulsione dell'aria dai polmoni si verifica grazie anche alla pressione generata dai muscoli dei fianchi e dall'elasticità del polmone il cui stoma è ricco di fibre elastiche, l'aria espulsa dai polmoni verso la cavità boccale si mescola anche se solo in parte con l'aria ossigenata in ingresso e poi prosegue verso l'esterno tramite le narici
- le narici dopo questo passaggio vengono chiuse e l'aria ossigenata viene spinta nei polmoni mediante contrazione della muscolatura dell'orofaringe,

la glottide si chiude e il polmone procede gli scambi respiratori fino a che il ciclo non si ripete.

Come nei dipnoi l'efficienza del processo è piuttosto bassa, non tanto per quanto concerne l'assunzione di ossigeno ma per quanto riguarda l'eliminazione della CO<sub>2</sub>. A fronte della scarsa capacità polmonare relativamente allo scambio di anidride carbonica gli anfibi utilizzano l'epidermide che è sempre poco cornificata, piuttosto che la mucosa riccamente vascolarizzata della cavità orofaringea; alcune specie di anfibi che respirano esclusivamente per via cutanea hanno addirittura perso i polmoni e hanno assunto una morfologia tale da aumentare al massimo la superficie del corpo per massimizzare appunto gli scambi gassosi a livello della cute.

### RETTILI

Nei rettili il corpo si allunga e quindi si abbandona il concetto di camera laringotracheale (che c'era negli anfibi) e si passa ad avere una LARINGE e una TRACHEA vere e proprie sorrette da cartilagini, la struttura istologica della trachea è quella con epitelio pseudostratificato cilindrico ciliato ricco in cellule caliciformi. A differenza degli anfibi la respirazione nei rettili è prevalentemente polmonare, il polmone diventa quindi più grande e compartimentalizzato rispetto a quello degli anfibi.

Negli squamati (lucertole e serpenti) ci sono ancora dei polmoni sacciformi ed essi sono accolti direttamente nella cavità celomatica, come negli anfibi, l'accesso a ciascun faveolo è regolato da muscolatura liscia, spesso nei serpenti assistiamo alla riduzione o alla scomparsa addirittura del polmone sinistro come conseguenza dell'allungamento del corpo.

Nei cheloni la situazione si complica un pochino in quanto aumenta il LIVELLO DI SEPIMENTAZIONE, il bronco extrapolmonare che dalla trachea arriva al polmone si continua idealmente all'interno del polmone stesso con una cavità centrale detta bronco-intrapolmonare, da quest'ultimo si dipartono in direzione centrifuga dei canali aeriferi le cui pareti a loro volta si estroflettono a formare dei canali più piccoli che costituiscono le UNITÀ RESPIRATORIE del polmone, queste unità respiratorie sono molto simili ai sacchi alveolari che si trovano nei mammiferi. Il polmone ora è accolto nella cavità pleurica e non più nella cavità celomatica.

Infine nei loricati si assiste ad un ulteriore aumento della complessità in quanto la sepimentazione incrementa e determina una crescita del parenchima che risulta ancora più compatto, anche il polmone dei loricati è accolto in una cavità pleurica.

Però nei rettili si verifica una *rivoluzione* per quanto concerne la respirazione, il cambiamento è tale da consentire anche ad un polmone sacciforme poco sepimentato di assumere ossigeno in maniera efficace, ma soprattutto di liberarsi della CO<sub>2</sub> in maniera altrettanto efficace, cosa che invece al polmone degli anfibi riusciva male considerando che doveva affidarsi molto al contributo della respirazione cutanea per smaltire l'anidride carbonica:

- ciò è dovuto alla comparsa delle coste e della muscolatura intercostale che consente così di espandere la cavità nella quale sono accolti i polmoni,

generando di conseguenza una pressione negativa che consente all'aria di entrare nei polmoni sotto la spinta della pressione atmosferica.

- nella successiva fase di espirazione gli stessi muscoli vengono rilassati, le coste si abbassano e il polmone che è elastico di suo, ma che gode anche del contributo dell'azione dei muscoli espiratori, torna alla sua situazione iniziale e l'aria viene espulsa.

I cheloni sono caratterizzati dall'avere una gabbia toracica rigida connessa al carapace, quest'ultimo quindi impedisce i movimenti della gabbia toracica e quindi renderebbe problematici cambi di volume del polmone indotti dalla muscolatura intercostale, allora intervengono i MUSCOLI INSPIRATORI connessi alla membrana che avvolge i visceri, questi sono in grado di spostare il sacco dei visceri contro il polmone nella fase di espirazione o di allontanarlo, consentendo al polmone di espandersi e di aspirare l'aria.

Il parenchima polmonare dei cheloni: dal bronco intrapolmonare si dipartono dei canali, i bronchi secondari, le cui pareti sono a loro volta teatro di estroflessione con conseguente formazione di nicchie costituite da più camere alveolari.

Nei loricati infine la respirazione non è solo appannaggio dei muscoli intercostali ma anche del muscolo del diaframma, che contraendosi durante l'ispirazione sposta il fegato in posizione più caudale, ciò determina un aumento del volume della cavità pleurica e quindi un aumento del volume del polmone; durante l'ispirazione invece il muscolo addominale spinge il fegato nella sua posizione originale riducendo il volume della cavità pleurica e di conseguenza il volume del polmone.

I muscoli diaframmatici sono agganciati alla capsula che contiene il fegato ed anche al cinto pelvico, il coccodrillo quindi utilizza oltre ad una pompa costale anche una pompa epatica a pistone.

Per quanto concerne le cellule alveolari del polmone dei rettili, ci si può rifare a quanto detto nei pneumopterigi, dove si trovavano due diversi tipi di pneumociti con diverse specializzazioni.

### UCCELLI

Gli uccelli hanno necessità energetiche estremamente considerevoli, sono infatti dei volatori e sono animali legati al tachimetabolismo, la conseguenza di tutto ciò è l'aumento del consumo d'ossigeno e la necessità di liberarsi dell'abbondante CO<sub>2</sub> prodotta, quindi gli uccelli devono possedere un sistema respiratorio altamente efficiente.

Questo si realizza aumentando considerevolmente le superfici di scambio tra gas e sangue.

La prima caratteristica del polmone degli uccelli, che è sempre un organo parenchimatoso ed estremamente sepimentato, è quella di non essere a fondo cieco (come i polmoni di tutti gli altri vertebrati) ma di essere una struttura tubulare posizionata dorsalmente nella gabbia toracica in una piccola cavità pleurica; il polmone, piccolo e poco elastico, è libero di espandersi ventralmente.

L'altra caratteristica è che il sistema respiratorio degli uccelli non è basato semplicemente sulla presenza del polmone tubulare ma anche sull'esistenza di un SISTEMA DI SACCHE AERIFERE che trovano spazio tra i visceri, nella cavità celomatica, e si spingono fin dentro le ossa cave dette OSSA PNEUMATICHE prive di midollo osseo. Le sacche o sacchi aerifere sono divise in due serie:

- la SERIE ANTERIORE → dove troviamo la SACCA INTERCLAVICOLARE, una struttura impari, e la SACCA CERVICALE e QUELLA TORACICA ANTERIORE entrambi strutture pari
- la SERIE POSTERIORE → si compone di due strutture, ambedue pari, che sono il SACCO TORACICO POSTERIORE e QUELLO ADDOMINALE

Le sacche anteriori contengono sempre e solo aria ricca in CO<sub>2</sub> che arriva dai polmoni, mentre le sacche posteriori contengono sempre e solo aria ricca in ossigeno che proviene dall'esterno, questo sistema molto sofisticato consente al parenchima polmonare di ricevere in continuo aria ossigenata e liberarsi di quella ricca in CO<sub>2</sub> facendo in modo che non si mescolano mai tra loro; all'interno del parenchima polmonare non è mai presente aria residua.

Le sacche non sono strutture nelle quali avvengono gli scambi gassosi sono infatti molto poco vascolarizzate, ma il loro contributo all'atto respiratorio rimane vitale.

Il sistema respiratorio degli uccelli presenta una TRACHEA che si biforca nei due BRONCHI PRIMARI, che nel momento in cui entrano nel parenchima polmonare vengono detti MESOBRONCHI, da questi originano una serie di BRONCHI SECONDARI anteriori e posteriori; i mesobronchi e i bronchi secondari posteriori servono le SACCHE AERIFERE posteriori mentre i bronchi secondari anteriori si immettono nelle sacche aerifere anteriori, dai bronchi secondari si dipartono migliaia di parabronchi, dotti sottilissimi estremamente vascolarizzati dai quali si estroflettono gli INFUNDIBOLI, da questi a loro volta si dipartono gli ATRI dai quali gemmano i CAPILLARI AERIFERI che sono i protagonisti insieme ai capillari sanguigni degli scambi gassosi. L'epitelio dei capillari aeriferi infatti è composto da cellule alveolari o pneumociti di tipo 1 estremamente appiattite, atri e infundiboli sono invece la casa per gli pneumociti di tipo 2.

Nei PARABRONCHI o bronchi terziari l'aria scorre unidirezionalmente per entrare quindi nei sottili capillari aeriferi che scambiano gas con i sottili capillari sanguigni, l'aria ormai ricca di CO<sub>2</sub> presente, dopo lo scambio gassoso nei capillari aeriferi, viene inviata ai parabronchi che a loro volta la indirizzano nei bronchi secondari anteriori che sboccano nelle sacche aerifere anteriori colmandole di aria ricca in CO<sub>2</sub> e povera di ossigeno: quindi ogni parabronco è circondato da un parenchima la cui struttura è fondamentalmente capillari aeriferi e capillari sanguigni fittamente intrecciati.

L'aria ossigenata che entra nel parabronco e nelle sue sottostrutture scorre in una sola direzione, capillari aeriferi e sanguigni producono dei flussi aria-sangue che scorrono in direzioni incrociate che permettono la creazione di un gradiente che consente ad ogni incrocio di spostare ossigeno da aria al sangue e la CO<sub>2</sub> dal sangue all'aria in uscita: il risultato netto del flusso incrociato è la massimizzazione

del flusso gassoso, con il massimo dell'estrazione di  $O_2$  dall'aria in entrata a vantaggio del sangue.

Il meccanismo respiratorio: gli uccelli mancano del muscolo diaframmatico che invece è presente nei mammiferi e sul quale si basa la capacità di questi ultimi di espandere la cavità toracica e di richiamare aria nei polmoni, quindi l'entrata di aria nei polmoni degli uccelli dipende sia dai muscoli respiratori che si inseriscono sulle coste sia dai movimenti oscillatori dello sterno che così facendo pompa aria all'interno delle sacche aerifere, quindi all'interno dei polmoni. L'intero corpo degli uccelli funziona come un grosso mantice, la respirazione è continua e consente agli uccelli di volare anche ad altezze rilevanti dove l'ossigeno è molto rarefatto.

Nella fase dell'inspirazione l'aria ossigenata:

- entra dalla trachea
- passa nel bronco primario che si continua nel mesobronco interno al parenchima
- poi l'aria viene convogliata per il 75% nelle sacche posteriori connesse con le cavità ossee e per il restante 25% viene inviata direttamente ai polmoni

L'accumulo di aria ossigenata determina una pressione positiva nel sistema, pressione che spinge l'aria ormai priva di ossigeno e che si trova nei polmoni dal precedente atto respiratorio fuori dal polmone stesso, verso le sacche anteriori, questo è possibile grazie al fatto che il polmone è molto poco elastico quindi non si espande a seguito della pressione positiva che si è generata, e l'aria ricca di  $CO_2$  viene spinta fuori verso le sacche anteriori.

Il polmone non è quindi una sorta di palloncino nel quale possiamo soffiare aria e questo si gonfia ma è piuttosto assimilabile ad un tubo rigido, quindi:

- nella prima fase di ispirazione tutte le sacche si gonfiano, quelle posteriori di aria ossigenata quelle anteriori di aria viziata proveniente dal polmone
- nella fase di espirazione immediatamente successiva tutte le sacche si sgonfiano, quelle posteriori inviano l'aria ossigenata, che avevano immagazzinato, al parenchima polmonare mentre quella anteriore inviano l'aria viziata, anch'essa precedentemente accumulata, ai bronchi secondari poi al bronco primario, alla trachea e infine fuori l'organismo.

L'aria fresca cede l'ossigeno al sangue del parenchima e viene quindi spinta nelle sacche anteriori dall'arrivo di nuova aria fresca ed il ciclo ricomincia.

Questo meccanismo consente un continuo flusso di aria ossigenata nei polmoni, sia durante la fase di inspirazione che durante quella di espirazione, questo proprio perché non abbiamo sacchi alveolari a fondo cieco come in tutti gli altri vertebrati dove comunque per quanto efficiente possa essere la respirazione abbiamo sempre una certa quota di aria che non viene espulsa, quindi ci sarà sempre presente una certa percentuale di  $CO_2$  residua. Negli uccelli invece abbiamo capillari aeriferi passanti, cioè aperti ad entrambe le estremità, che consentono sempre un ricambio totale dell'aria nei polmoni, e sempre nell'ottica di ottenere il massimo dalla respirazione la barriera tra pneumociti e vasi sanguigni negli uccelli è sottilissima, molto più che in qualsiasi altro vertebrato: è un vantaggio.

La barriera sangue-aria è così sottile da essere praticamente invisibile.

Quindi gli uccelli sono VOLATORI ed ENDOTERMICI, quindi hanno una alta necessità metabolica e per questo hanno sviluppato polmoni piccoli e compatti (circa la metà di quello di un mammifero di pari dimensioni) e sacchi aeriferi connessi ai polmoni e interposti tra i visceri e muscoli, e alloggiati anche nelle ossa pneumatiche; il volume finale di aria circolante è quindi 2 o 3 volte superiore a quello di un mammifero di pari dimensioni.

I sacchi aeriferi non contribuiscono agli scambi respiratori ma partecipano alla ventilazione polmonare, l'aiuto dei sacchi comporta un flusso unidirezionale dell'aria nei parabronchi e il ricambio continuo e completo dell'aria nel parenchima polmonare. Lo sterno abbassandosi e alzandosi durante il volo espande e comprime i sacchi aeriferi in sinergia con i movimenti della clavicola e delle coste, i sacchi aeriferi agiscono da mantici e i movimenti per il volo sono quindi accoppiati con la ventilazione. Gli scambi gassosi avvengono nei parabronchi.

Altre curiosità relative all'apparato respiratorio degli uccelli sono che:

- un apparato così sensibile è ovviamente un vantaggio per quanto concerne gli scambi gassosi che coinvolgono l'ossigeno ma ciò vale per tutti i gas, quindi gli uccelli sono sensibilissimi alla presenza di gas velenosi
- il sistema respiratorio con sacche d'aria collocate all'interno di ossa cave sembra fosse già presente nei dinosauri teropodi come T-Rex e velociraptor, antenati degli uccelli

## MAMMIFERI

I mammiferi sono organismi endotermi estremamente attivi che quindi necessitano di una notevole quantità di ossigeno, proprio nei mammiferi quindi si assiste a una espansione massiva della superficie deputata agli scambi gassosi.

Tutti i mammiferi hanno lo stesso tipo di struttura di base e di meccanismo respiratorio e l'accesso dell'aria dall'esterno è assicurato dalle narici che sono in comunicazione diretta con le 2 cavità nasali nelle quali troviamo le conche nasali o turbinati, cioè dei ripiegamenti ossei appiattiti ricoperti da un epitelio che secerne muco; i turbinati aumentano quindi la superficie della mucosa secernente.

Le cavità nasali sono poste dorsalmente al palato secondario, tipico di tetrapodi e mammiferi, esso separa la via respiratoria da quella alimentare mentre le 2 cavità nasali sono molto più ampie di quelle degli altri vertebrati e rivestite da una tonaca ciliata muco-secernente molto vascolarizzata che ha il compito di intrappolare nel muco le particelle estranee inalate e convogliare, grazie al battito ciliare, verso la gola per essere espulse o inghiottite. Dalle cavità nasali l'aria passa:

- alle COANE
- poi al RINOFARINGE, separata dall'OROFARINGE tramite il palato molle
- dopo l'orofaringe si trova il LARINGOFARINGE al cui termine, che rappresenta l'estremo posteriore del faringe, si trova
  - sia la via respiratoria, la trachea
  - sia la via digerente, l'esofago

Per evitare che il bolo alimentare e liquidi finiscono per errore nelle vie respiratorie c'è l'epiglottide, una piega della mucosa sorretta da cartilagine, che fa parte del complesso della laringe; l'epiglottide funge

fondamentalmente da coperchio per il tratto respiratorio e infatti si appoggia sulla laringe chiudendola temporaneamente. L'aria dalla laringe entra in trachea, che corre lungo il collo, fino a che non si divide in due rami, i **BRONCHI PRINCIPALI EXTRA POLMONARI**, sorretti così come la trachea da anelli cartilaginei; i bronchi proseguono il loro cammino entrando nei polmoni e divenendo così intrapolmonari.

Due **BRONCHI PRIMARI** che entrano dall'ilo, cioè la cavità in ingresso al parenchima polmonare, diventano intrapolmonari e gli anelli cartilaginei si riducono a semplici placchette; i bronchi primari intrapolmonari si dividono in bronchi secondari, bronchi di terzo ordine e così via, inoltre si assiste alla scomparsa delle cartilagini di sostegno.

Oltre a marcare il passaggio da bronco primario extrapolmonare a bronco primario intrapolmonare l'ilo del polmone offre la via di ingresso anche all'arteria polmonare che accompagna sempre tutte le successive ramificazioni dei bronchi fino all'ennesima suddivisione, dall'ilo entrano anche:

- la/le vene polmonari
- i vasi linfatici
- le fibre nervose, sensitive ed effettrici

Negli ultimi rami, i **BRONCHIOLI TERMINALI**, compaiono cellule deputate alla secrezione di fosfolipidi e glicoproteine utili per combattere la tensione superficiale che farebbe collassare le cavità, in questi bronchioli scompaiono invece le cellule mucipare e quelle ciliate, inoltre i bronchioli terminali si dividono a loro volta:

- **BRONCHIOLI RESPIRATORI** → da cui partono i dotti alveolari che si dividono infine in sacchi alveolari a fondo cieco con pareti molto sottili, e a livello di queste pareti si verificano proprio gli scambi gassosi

I polmoni dei mammiferi sono quindi delle strutture a fondo cieco dove di conseguenza è inevitabile che ci sia sempre un residuo di aria viziata ricca di  $CO_2$  che si mescola con l'aria ossigenata d'ingresso, la resa dell'apparato respiratorio dei mammiferi è comunque aiutata dal suo disegno broncovascolare nel quale una regione detta **ZONA DI CONDUZIONE** è fornita di un sistema di pulizia, cellule mucipare e cellule ciliate, che allontana tutto ciò che potrebbe ostruire e quindi bloccare il funzionamento della parte dedicata agli scambi gassosi.

L'epitelio che riveste gli alveoli polmonari alloggia differenti cito tipi, come nei rettili, infatti nei mammiferi troviamo sia pneumatici di tipo 1 che di tipo 2, il 95% circa della superficie dell'epitelio è occupata da pneumatici DI TIPO 1 che sono laminari, sottilissimi e quindi conformati apposta per rendere lo spessore della superficie di scambio il minore possibile, in modo da favorire al massimo l'interazione tra alveolo e capillare sanguigno; spesso i capillari sanguigni del setto compreso tra due alveoli si ritrovano aria su entrambi i versanti. Gli pneumociti di tipo 2 rappresentano il rimanente 5%, a dispetto della loro bassa percentuale gli pneumatici DI TIPO 2 ricoprono importanti funzioni relativamente al normale funzionamento del polmone, in particolare si occupano:

- della produzione e secrezione dei tensioattivi, che sono fondamentali per evitare il collassamento delle superfici respiratorie dei polmoni

- sono anche coinvolti nel trasporto d'acqua  
oltre a queste funzioni implicate nel funzionamento del polmone, gli pneumociti di tipo 2 sono anche importanti per quanto riguarda la rigenerazione del polmone stesso infatti questi pneumociti sono più resistenti di quelli tipo 1.  
Ad esempio in seguito ai danni all'epitelio alveolare, che quindi perderà la sua funzionalità, che vengono indotti da agenti tossici, gli pneumociti di tipo 2 sarebbero in grado di de-differenziare in cellule più primitive capaci di differenziarsi successivamente sia in pneumociti di tipo 1 che di tipo 2, in modo da ricostituire un epitelio perfettamente funzionante.

Negli ALVEOLI POLMONARI si può notare la presenza di pneumociti dei due differenti tipi, riconoscibili dalla loro differente morfologia; è ben visibile inoltre come tra l'epitelio alveolare e l'endotelio dei vasi, che decorrono in tutto il polmone strettamente addossate alle ramificazioni dell'albero respiratorio, ci sia solo un sottilissimo strato connettivale, la LAMINA BASALE.

Nell'alveolo oltre alle cellule alveolari dei due tipi, alle cellule endoteliali dei vasi e ai globuli rossi sono presenti anche dei macrofagi alveolari detti anche CELLULE DELLA POLVERE che hanno il compito di fagocitare batteri e pulviscolo atmosferici.

Il meccanismo respiratorio: nei mammiferi ci sono prima di tutto i polmoni parenchimatosi alveolari, che sono contenuti ognuno nella propria cavità pleurica, all'interno della cavità toracica, separata dalla restante cavità peritoneale.

I polmoni sono divisi in due o tre lobi ciascuno e a dividere la cavità toracica da quella addominale si trova una grande LAMINA FIBROMUSCOLARE che origina dai somiti detta DIAFRAMMA, che insieme ai muscoli intercostali e all'alta mobilità delle coste consente di ventilare molto efficientemente i polmoni

→ l'aria entra ed esce dai polmoni grazie alla capacità della cavità toracica di variare notevolmente il proprio volume, alternando così pressione positiva e pressione negativa.

Durante l'ispirazione la gabbia toracica si espande così da aumentare il volume toracico, questa espansione la si ottiene grazie alla contrazione dei muscoli intercostali che fanno sollevare coste e sterno, ma anche grazie all'abbassamento del diaframma: in pratica i muscoli intercostali contraendosi portano in avanti sterno e coste, mentre il diaframma (= pavimento della cavità toracica) si abbassa e tutto ciò porta all'espansione della cavità toracica stessa, si genera così una pressione negativa che fa fluire l'aria nei polmoni fino giù agli alveoli.

Essendo gli alveoli elastici e opponendosi quindi all'espansione la fase dell'inspirazione è quella a più alto dispendio energetico dell'intero ciclo; nella fase dell'espirazione invece i muscoli intercostali si rilassano, il diaframma risale e la gabbia toracica anche grazie all'elasticità degli alveoli si riduce determinando la pressione positiva che provoca l'espulsione dell'aria dagli alveoli.

La funzione dei surfactanti prodotti dalle cellule alveolari di tipo 2 è cruciale nelle due fasi:

- durante la respirazione gli alveoli sono sgonfi quindi la superficie è piccola e la concentrazione dei surfactanti è alta, così come è alta quindi la capacità di ridurre la tensione e impedire agli alveoli di collassare
- durante l'ispirazione invece la superficie degli alveoli si espande, la concentrazione del surfactante per unità d'aria diminuisce e viene meno di conseguenza anche la capacità di contrastare la tensione superficiale che quindi aumenta e torna a far contrarre gli alveoli

## APPARATO ESCRETORE

Il RENE è l'organo principale dell'apparato escretore e si tratta di un organo parenchimatoso, insieme al rene l'apparato escretore è costituito dalle VIE URINARIE, che sono invece organi cavi come URETERE e anche URETRA e VESCICA URINARIA.

Le funzioni dell'apparato escretore sono molteplici, le principali sono:

- L'ESCREZIONE DEI PRODOTTI AZOTATI → derivati dal metabolismo proteico e più in generale l'eliminazione dei cataboliti che si formano durante la normale attività metabolica dei tessuti
- LIBERARE L'ORGANISMO DA EVENTUALI XENOBIOTICI → penetrati per varie vie, questi vengono escreti immutati, cioè così come sono, oppure previa detossificazione ad opera del fegato o proprio del rene stesso
- COINVOLGIMENTO NELL'OMEOSTASI → l'apparato escretore è responsabile della gestione della composizione chimica del sangue, regola quindi il bilancio idrico salino, l'equilibrio acido-base, il tasso ematico di composti quali glucosio, amminoacidi e ormoni...

Ad esempio i pesci che vivono in acqua dolce, quindi un ambiente iposmotico rispetto ai liquidi interni al corpo dell'organismo o viceversa i pesci che vivono in acque salate, hanno chiaramente una concentrazione di sali maggiore rispetto ai fluidi biologici; infine agli animali che vivono in ambiente subaereo tendono a perdere acqua: in tutti questi casi si instaura una sorta di guerra osmotica combattuta grazie anche al fondamentale contributo dell'apparato escretore

- REGOLAZIONE DELLA PRESSIONE ARTERIOSA → è implicato negli scambi che avvengono tra tessuti e capillari sanguigni

Per quanto concerne la gestione dei prodotti azotati che derivano dall'attività metabolica si distinguono tre tipi di cataboliti azotati e la loro produzione dipende a seconda della quantità d'acqua che l'organismo trova nell'ambiente in cui vive.

- L'AMMONIACA → è un composto estremamente tossico, è facilmente diffusibile in mezzo acquoso e gli animali che si liberano dei cataboliti azotati via ammoniaca si dicono ammoniotelici.

Sono ammoniotelici tutti gli ittiopsidi, esclusi condroitti, mixine e celacanti, e gli anfibi strettamente acquatici: tutti questi animali possono disperdere ammoniaca anche attraverso la pelle, attraverso le branchie e dagli epitelii delle mucose

- L'UREA → è mediamente tossica e mediamente solubile in mezzo acquoso, gli animali che si liberano dei cataboliti azotati mediante urea si dicono urotelici.  
Sono urotelici i mammiferi, i condroitti, le missine, i celacanti, alcuni rettili e i dipnoi quando si trovano in ambienti aereo e anche alcuni anfibi post-metamorfosi e che erano ammoniotelici negli stadi precedenti del loro ciclo vitale; gli animali urotelici diluiscono l'urea in una riserva d'acqua che immagazzinano all'interno della vescica
- L'ACIDO URICO → è quasi insolubile in mezzo acquoso, gli animali che si liberano dei cataboliti azotati via acido urico si dicono uricotelici.  
Sono uricotelici i sauropsidi, le cui uova deposte in ambiente subaereo impediscono all'embrione di liberarsi dei cataboliti azotati che vengono quindi accumulati nell'allantoide sotto forma di sali di potassio, sodio e ammonio

Per quanto riguarda lo sviluppo embrionale dell'apparato escretore prima di tutto bisogna sottolineare che L'APPARATO ESCRETTORE, o apparato urinario, e L'APPARATO GENITALE, cioè l'apparato deputato alla produzione ed al rilascio dei gameti, condividono sia aspetti anatomici sia aspetti legati allo sviluppo embrionale: si parla infatti di APPARATO URO-GENITALE.

Il RENE come anche la GONADE e i vari DOTTI ad essa connessi si sviluppano a partire da ammassi mesodermici continui che corrono in lunghezza dalla regione del faringe fino a quello della cloaca, questi ammassi di tessuto mesodermico vengono dette CRESTE UROGENITALI, in particolare la regione è quella del mesoderma intermedio (il peduncolo del somite) che unisce proprio i somiti alla piastra laterale, quest'ultima costituita da splancno e somatopleura. Con il procedere dello sviluppo embrionale il peduncolo del somite si separa dal somite stesso e condensa a formare la cresta urogenitale continua, che si sposta a ridosso della parete della cavità celomatica.

Invece le creste urogenitali si formano in senso cefalo-caudale, esse cominciano già a stadi precoci a distinguersi in una porzione genitale, più mediale e in corrispondenza della quale si assiste ad un ispessimento dell'epitelio celomatico a ridosso della cresta, ed una urinaria più laterale: queste porzioni le riconosciamo rispettivamente come CRESTE GENITALI e CRESTE URINARIE.

L'unità funzionale e strutturale del rene è il NEFRONE, il posto in cui avviene la formazione dell'urina.

Nel nefrone si trova una consistente componente vascolare, il GLOMERULO dove si forma l'ultrafiltrato, e il tubulo renale, dove l'ultrafiltrato viene trasformato in urina, quindi durante l'embriogenesi negli organismi in crescita si costruisce questa struttura fondamentale.

Il rene si sviluppa dai peduncoli del somite, cioè le porzioni cave di mesoderma che uniscono il somite stesso alla piastra laterale, dette anche NEFROTOMI, un primo aspetto di questi eventi è che la cresta urinaria o nefrogena sviluppa strutture specifiche che si possono distinguere in senso antero-posteriore:

- il PRONEFRO o rene cefalico →

- il MESONEFRO
- il METANEFRO → si trova solo negli amnioti

Il pronefro rappresenta il rene embrionale degli anamni, in questi ultimi il rene definitivo si sviluppa dalla regione della cresta nefrogena posteriore a quella pronefrica, e viene detto OPISTONEFRO.

Negli amnioti invece il pronefro è una struttura piuttosto transitoria, tant'è che il rene che funziona nell'embrione è quello che deriva dalla cresta nefrogena immediatamente posteriore, cioè quella mesonefrica; il rene definitivo degli amnioti il METANEFRO deriva quindi dalla regione più caudale della cresta dai mesomeri posteriori quindi.

La formazione di queste strutture comincia dunque a livello cefalico con il PRONEFRO per poi procedere in senso caudale; il mesoderma intermedio della parte più anteriore della cresta nefrogena a livello di dove si sviluppa il pronefro è già caratterizzato dall'essere metamerico quando comincia il processo di pronefro-genesi, mentre è ancora insegmentato man mano che procediamo verso le regioni più posteriori, cioè del meso e del metanefro.

I peduncoli del somite o MESOMERI sono delle strutture cave la cui cavità è inizialmente in continuità con quella celomatica e quella del somite, il mesomero si staccherà quindi prima dal somite e poi anche dalla lamina laterale, considerando sempre la regione più anteriore della cresta nefrogena cioè il pronefro; queste unità cave si ricongiungeranno con la cavità celomatica tramite estroflessione della loro parete laterale rivolta verso la regione mediale formando così dei tubuli renali, questi tubuli sboccano nella cavità celomatica con delle aperture ciliate dette NEFROSTOMI CILIATI.

La parete laterale opposta di quella definita unità cava si estroflette a sua volta formando una struttura tubulare che procede verso l'esterno e si fonde con le strutture sorelle che provengono dagli altri mesomeri, quindi a livello della parte più anteriore della cresta nefrogena metamerica ogni mesomero assume la forma di un tubo, l'estremità che dà verso il celoma sfocia in quest'ultimo mediante un apertura ciliata mentre l'estremità opposta si piega posteriormente e si accresce in questo senso in modo da unirsi alle altre strutture uguali così da formare un canale longitudinale che si accresce in direzione antero-posteriore, ciò rappresenta il dotto escretore primario (o dotto di Wolff o dotto pronefrico o uretere primario o dotto archinefrico) che si estende per tutta la lunghezza della cresta fino in fondo.

L'unità del pronefro deputata alla filtrazione è solitamente rappresentata da un GLOMERULO cioè un ammasso di capillari originanti dall'aorta dorsale, questo glomerulo si intrufola nella cavità celomatica la cui parete funge da rivestimento del glomerulo stesso, la sua localizzazione a sporgere nel celoma fa definire questo tipo di glomerulo come GLOMERULO ESTERNO, spesso inoltre i glomeruli si fondono a formare un unico grosso GLOMOVASCOLARE.

L'ultrafiltrato dei glomeruli, o del glomo quando presente, finisce nella cavità celomatica e viene drenato dalle ciglia dei nefrostomi all'interno dei tubuli pronefrici, qui viene modificato e inviato infine nel dotto pronefrico. L'alternativa al glomerulo esterno è il GLOMERULO INTERNO nel quale le sue strutture vascolari

sono in diretto contatto con il tubo neurale e vengono accolte dalla CAPSULA DI BOWMAN come accade nel rene definitivo.

Il pronefro permane a lungo negli ittiopsidi e negli anfibi fino alla metamorfosi, viene quindi sostituito da un'altra serie di tubuli che si differenziano ancora in senso cefalo-caudale e si mettono in comunicazione col dotto di Wolff che si trova di fianco.

Dopo il pronefro prende forma il MESONEFRO, evento che si accompagna alla degenerazione del pronefro, quindi strutture filtranti intese come nefrostoma e tubulo pronefrico scompaiono mentre il DOTTO PRONEFRICO non scompare, questo processo ha 4 momenti chiave:

- FORMAZIONE DEL PRONEFRO
- FORMAZIONE DEL DOTTO
- DEGENERAZIONE DELLE UNITÀ DI FILTRAZIONE
- PERSISTENZA DEL DOTTO PRONEFRICO

Il mesonefro quindi si definisce a partire dal mesoderma nefrogeno posto in posizione più caudale rispetto a quello pronefrico che sta degenerando, il mesonefro sarà il rene dell'adulto negli anamni e il rene embrionale negli amnioti.

Negli anamni adulti il mesonefro viene definito OPISTONEFRO ed è molto più allungato rispetto a quello degli amnioti perché in questi ultimi interverrà il METANEFRO. Nell'opistonefro i glomeruli vascolari sono sempre interni ed i nefroni sono di tipo chiuso, cioè non comunicanti con la cavità celomatica; anche l'opistonefro condivide aspetti anatomici e di sviluppo con l'apparato genitale.

Quindi negli anamni il pronefro degenera ma lascia in eredità il dotto pronefrico mentre tutto il mesoderma nefrogeno posizionato posteriormente a quello pronefrico diventa opistonefrico e fungerà da rene nell'animale adulto; negli amnioti invece il mesonefro funge solo da rene embrionale, nell'adulto interviene il metanefro che è situato in posizione più caudale rispetto al mesonefro, importante è ricordare che il dotto di Wolff è l'induttore del mesonefro.

Il primo evento quindi che porta alla formazione del mesonefro è l'allungamento in senso caudale del dotto di Wolff che pur originando da mesoderma nefrogeno a livello pronefrico si spinge all'interno della cresta urinaria fino a percorrerla per intero.

Sebbene il dotto di Wolff sia di derivazione pronefrica nella regione del mesonefro viene anche chiamato dotto mesonefrico, comunque il dotto a livello del mesonefro induce nel mesoderma nefrogeno mesonefrico la formazione di VESCICOLE CAVE che quindi si allungano a formare dei tubuli a fondo cieco.

Il nefrostoma ciliato si ritrova a volte nella parte più anteriore del mesonefro e solo in alcuni anamni.

Ogni glomerulo vascolare viene accolto nell'estremità cieca prossimale, cioè più interna all'organismo, del tubulo renale appositamente modificato, questo si verifica nel mesonefro solo eventualmente nei metameri più anteriori

immediatamente successivi a quelli pronefrici, nella regione cioè dove è ancora in alcuni casi è possibile rilevare un atteggiamento metamero.

Procedendo in senso caudale si assiste in realtà alla formazione di tubuli renali (uno per metamero) ma questi tubuli si ramificano più volte formando dei TUMULI di vario grado che interagiranno con diversi glomeruli vascolari e portando alla perdita della metameria tipica del pronefro e della parte più cefalica del mesonefro. Il nefrone quindi si forma grazie all'interazione del fondo cieco prossimale del tubulo, che va ad avvolgere il glomerulo vascolare formato da capillari interposti tra un arteriola afferente ed una efferente; la parte del tubulo che avvolge il glomerulo è detta capsula glomerulare o CAPSULA DI BOWMAN, che insieme al suo glomerulo forma il CORPUSCOLO RENALE. Il fondo cieco distale del tubulo invece si estende in direzione del dotto di Wolff che a sua volta proietta delle estroflessioni, dette DOTTI COLLETTORI, che si fanno carico di raccogliere urina e indirizzarla al dotto mesonefrico, DOTTO DI WOLFF (uno per ciascun rene) dove poi viene diretta verso l'esterno.

Nello sviluppo dell'apparato escretore dopo pronefro e mesonefro si sviluppa il METANEFRO, il rene definitivo dell'adulto degli amnioti, mentre negli anamni tutta la cresta urinaria posteriore a quella pronefrica dà origine a mesonefro o opistonefro; negli amnioti la parte più caudale della cresta non partecipa alla formazione del mesonefro ma rimane invece indifferenziata fino a che non viene indotta a formare il metanefro, mentre invece il mesonefro va a degenerare.

Il dotto di Wolff attraversa per il lungo tutta la cresta urinaria e nella parte terminale di quest'ultima, cioè nel materiale metanefrogeno detto BLASTEMA METANEFROGENO, si assiste all'estroflessione da parte del dotto di Wolff di una ramificazione detta URETERE SECONDARIO o dotto secondario; giunto all'interno del blastema metanefrogeno l'uretere secondario si ramifica a sua volta dando origine a una serie di dotti collettori, questi inducono le cellule mesenchimali del sistema metanefrogeno ad andare incontro a quella che si definisce transizione mesenchima-epiteliale cosicché le cellule possano dare origine a dei tubuli ciechi: l'estremità prossimale dei tubuli vanno a costituire la capsula di Bowman, che avvolge il glomerulo vascolare mentre l'estremità distale si collega con il dotto collettore che ne ha indotto la formazione generando una cavità continua.

I NEFRONI che producono l'urina e i DOTTI COLLETTORI deputati al suo trasporto nel loro insieme costituiscono il parenchima renale.

Nel nefrone il corpuscolo del Malpighi effettua l'ultrafiltrazione del sangue con produzione dell'urina primaria, mentre le diverse porzioni dei tubuli la rielaborano; il nefrone si basa sulla stretta relazione che si instaura tra il glomerulo vascolare e la capsula di Bowman e che nel loro insieme costituiscono il CORPUSCOLO DEL MALPIGHI:

- la capsula di Bowman rappresenta l'estremo prossimale del tubulo che avvolge il glomerulo
- la coppa della capsula include la rete mirabile che costituisce il glomerulo in una struttura a parete doppia

- le 2 pareti del tubulo si possono distinguere nel foglietto viscerale, più prossimo al vascolare, e nel foglietto parietale, più esterno.

Il foglietto parietale è costituito fundamentalmente da un epitelio pavimentoso semplice mentre il foglietto viscerale si compone di cellule dette podociti, le cui estroflessioni citoplasmatiche avvolgono i capillari del glomerulo aderendo alla membrana basale dell'endotelio di quest'ultimo, l'endotelio del glomerulo è marcatamente fenestrato in modo da lasciare degli spazi utili alla ultrafiltrazione.

Infatti i podociti entrano in relazione ai capillari e ciò consente l'ultrafiltrazione.

In pratica l'estremità prossimale del tubulo, detta anche POLO URINARIO o urinifero, si ripiega in due foglietti a dare la coppa della capsula di Bowman e lo spazio compreso fra i due foglietti che è in continuità col lume del resto del tubulo è detto SPAZIO DI BOWMAN, è qui che inizialmente viene ad accumularsi l'ultrafiltrato.

Il foglietto esterno è costituito da un epitelio pavimentoso semplice, il foglietto viscerale invece è costruito sulla base di cellule molto particolari i PODOCITI, cellule stellate dal cui corpo cellulare si dipartono dei PROCESSI PRIMARI con i quali aderiscono alla membrana basale dei capillari; da questi processi primari originano dei PROCESSI SECONDARI più piccoli che si interdigitano con quelli dei podociti vicini definendo così degli spazi detti FESSURE DI FILTRAZIONE, la struttura in grado di filtrare il vaso sanguigno è quindi costituita dall'endotelio fenestrato dei vasi che poggia su una membrana basale che è avvolta dai processi dei podociti.

Il processo di filtrazione: si attua grazie al passaggio del plasma sanguigno attraverso le fessure dell'endotelio, quindi attraverso la membrana basale ed infine tra le fessure di filtrazione che si trovano tra podociti adiacenti, e l'ultrafiltrato quindi L'URINA PRIMARIA si raccoglie nello spazio di Bowman.

L'ultrafiltrazione è consentita dalla pressione idrostatica del sangue infatti arteriola afferente ed efferente hanno calibri diversi, la seconda ha un diametro inferiore e ciò determina una pressione sempre elevata all'interno dei capillari sanguigni, quindi il plasma può essere spinto passivamente all'esterno delle fenestrature dei capillari stessi fino a giungere e permeare attraverso le fessure di filtrazione ed accumularsi nello spazio di Bowman. L'ultrafiltrato ha una composizione molto simile al sangue, ovviamente privo degli elementi figurati che non possono uscire dai capillari ma anche privo di macromolecole proteiche, infatti il passaggio delle molecole dal sangue all'ultrafiltrato dipende sia dalle loro dimensioni sia dalla loro carica elettrica.

Tra la membrana basale e l'endotelio fenestrato dei capillari trovano posto un altro tipo di podociti, le CELLULE DEL MESANGIO con caratteristiche contrattili che conferiscono la capacità di regolare il flusso sanguigno nei capillari, sono inoltre deputate alla produzione della matrice extracellulare del glomerulo.

Il nefrone poi prosegue con la PARTE TUBOLARE, quindi l'urina primaria, che si è accumulata a livello capsulare e che ha una composizione molto simile a quella del plasma, passa nel tubulo dove viene profondamente modificata; l'epitelio monostratificato a cellule cubiche e/o prismatiche del tubulo svolge un'intensa attività di trasporto sia dal lume verso i CAPILLARI PERITUBOLARI sia dei capillari peritubolari verso il lume.

In pratica una volta uscite dai glomeruli le arteriole efferenti vanno a costituire una rete di capillari, i capillari tubulari o peritubolari, che corrono tutto intorno al tubulo e sono fondamentali per il trasporto da e per il lume del tubulo, poi il sangue in uscita dei capillari viene drenato verso la vena renale in uscita dall'organo.

Il tubulo del nefrone è distinto in tre porzioni che a partire dal corpuscolo sono:

- TUBULO PROSSIMALE → tra di esso e la capsula di Bowman si può trovare un colletto ciliato
- TUBULO INTERMEDIO
- TUBULO DISTALE → si collega al dotto collettore mediante un tubulo di connessione

Ci sono differenze tra i vari organismi anche a livello del tubulo o comunque a livello di alcuni tratti del tubulo, il tratto intermedio ad esempio va incontro a notevoli variazioni se compariamo meso e metanefro; comunque l'urina primaria passa nelle varie porzioni del tubulo e qui subisce profonde modificazioni fino ad ottenere l'urina nella sua composizione finale, queste modificazioni sono ottenibili grazie alla diversificazione dell'epitelio del tubulo o dei suoi diversi tratti, infatti le varie frazioni del tubulo sono caratterizzate da diverse specializzazioni dell'epitelio.

I lavori principali dell'epitelio del tubulo sono:

- FILTRAZIONE e RIASSORBIMENTO → L'epitelio riassorbe attivamente gli elettroliti e altre componenti che si trovano nell'urina primaria quindi nel filtrato glomerulare, come il sodio-cloruro come il glucosio come gli amminoacidi che l'organismo deve assolutamente recuperare e le sostanze così riassorbite vengono inviate nei capillari peritubolari che corrono a fianco del tubulo
- SECREZIONE → consiste nella secrezione attiva di materiale all'interno del lume del tubulo e l'escrezione dei cataboliti azotati; l'escrezione dell'urina prodotta dal corpuscolo renale viene coadiuvata infatti dall'attività d'escrezione del tubulo stesso, infatti ci sono sostanze di rifiuto che non possono entrare nell'ultrafiltrato attraverso il corpuscolo perché non riescono a passare attraverso la barriera di secrezione o anche perché non passano in modo selettivo, quindi non passando in modo selettivo, ma andando sia nello spazio di Bowman che proseguendo la loro corsa attraverso il circolatore e quindi andando nel capillare peritubolare, ci si ritrova ad avere sia nel circolo che all'interno dell'ultrafiltrato la stessa concentrazione di questo materiale del quale ci vogliamo liberare.

Quindi queste sostanze a livello del tubulo possono essere inviate dal sangue che circola nei capillari peritubolari direttamente al dotto del tubulo ed essere quindi escrete con l'urina

Oltre a questi trasporti di tipo attivo avviene anche il trasporto passivo di acqua e vari soluti, sia attraverso le cellule sia tra una cellula e la cellula di fianco.

A livello del COLLETTO troviamo un epitelio cubico ciliato che ha il compito di far circolare col battito ciliare l'urina primaria dallo spazio di Bowman al tubulo prossimale, in quest'ultimo è invece presente un epitelio di cellule prismatiche sempre dotate di un ORLETTO A SPAZZOLA, presente sul versante verso il lume quindi a livello della membrana apicale della cellula, e questo orletto a spazzola tradisce ovviamente la funzione assorbente di questo epitelio poiché l'orletto a spazzola è sintomo di una forte propensione all'assorbimento.

Queste cellule sono molto ricche di mitocondri che forniscono energia per il trasporto attivo delle varie sostanze che si verifica tra la membrana plasmatica basale delle cellule e l'interstizio.

- Il TUBULO PROSSIMALE è cruciale nel riassorbimento di acqua, cloruro di sodio e il rilascio di sostanze di rifiuto
- Il TUBULO DISTALE possiede un epitelio cilindrico basso, privo di orletto a spazzola ma con cellule ricche di mitocondri ed è un'altra sede importante per il riassorbimento in particolare di cloruro di sodio, ioni potassio e idrogeno; questo tubulo è solitamente impermeabile all'acqua, quindi non è qui che si conduce il riassorbimento, ma sotto l'azione dell'ormone antidiuretico ipofisario (ADH → un peptide di 9 aminoacidi prodotto dall'ipotalamo) questo tratto viene reso permeabile all'acqua e quindi diviene anche lui sede di riassorbimento quando necessario
- Il TUBULO INTERMEDIO dei bassi vertebrati presenta un epitelio cubico ciliato ed è un tratto piuttosto corto

In uccelli e mammiferi come conseguenza del passaggio al tachimetabolismo c'è la necessità di filtrare grosse quantità di sangue a causa della produzione cospicua di cataboliti azotati e quindi di anche di quantità di ultrafiltrato considerevoli, ma senza un'opportuna procedura questi organismi finirebbero per disidratarsi perdendo tutta l'acqua per compiere la filtrazione (i reni dell'uomo devono riassorbire quasi tutto l'ultra filtrato giornaliero).

Uccelli e soprattutto mammiferi modificano pesantemente il tratto intermedio inventando una nuova struttura detta ANSA DI HENLE e nella quale il tubulo si ripiega a dare una U, questa ansa appunto aiuta nel recupero dell'acqua da parte del nefrone:

- il TRATTO DISCENDENTE dell'ansa, che è permeabile all'acqua, ha un epitelio pavimentoso sottile che passa attraverso tessuti la cui osmolarità cresce man mano che si procede verso l'apice della U, quindi l'acqua dell'ultrafiltrato esce dal tubulo e va nel parenchima
- nel TRATTO ASCENDENTE l'epitelio si ispessisce e le sue cellule sono ricche in mitocondri necessari a fornire l'energia che serve al trasporto attivo di ioni  $\text{Na}^+$  e  $\text{Cl}^-$  all'esterno del tubulo direttamente verso il parenchima (ecco perché il tratto discendente si trova in una regione di parenchima via via iperosmotico man mano che si procede verso la curvatura dell'ansa); il tratto ascendente è anche impermeabile all'acqua quindi l'ultrafiltrato che arriva al

dotto distale è iposmotico rispetto al parenchima così che quest'ultimo possa richiamare ulteriormente acqua concentrando oltre l'urina, Infine i dotti collettori con il loro epitelio privo di colletto e costituito da cellule cubiche con pochi mitocondri possono ancora in molti vertebrati riassorbire acqua sotto il controllo dell'ADH con efficienza variabile a seconda delle esigenze dell'animale.

### AGNATI

L'escretore degli agnati è UN'OPISTONEFRO, ciò nonostante nei missinoidi questo è notevolmente differente rispetto a quello dei petromizonti, infatti mentre nei primi l'opistonefro è relativamente semplice, probabilmente per il fatto che questi animali sono sempre vissuti in ambiente marino, nei petromizonti è molto più complesso come conseguenza di un ciclo vitale che li vede passare dall'acqua dolce, ambiente che a differenza dei missinoidi hanno conquistato, all'acqua salata e viceversa.

Il rene dei missinoidi viene definito nastriforme, questi organismi passano la loro esistenza in acqua salata e mantengono i fluidi corporei in equilibrio osmotico con l'ambiente esterno, la pressione osmotica interna è leggermente più alta di quella esterna con un rapporto costante di circa 1.1 e questo rapporto viene mantenuto mediante un'alta concentrazione interna di elettroliti soprattutto sodio; la conseguenza è che i missinoidi devono acquisire acqua dall'esterno per mantenere questo equilibrio cosa che fanno attraverso cute, branchie e tubo digerente, che sono fondamentalmente i distretti più permeabili all'acqua.

Il rene dei missinoidi è quindi un organo nastriforme che vede la presenza di 30 - 60 CORPUSCOLI RENALI, distribuiti metamericamente, piuttosto voluminosi e disposti in senso rostro-caudale, la struttura nastriforme corre lateralmente alle vene cardinali posteriori. Dall'aorta discendente originano le arterie renali che quindi si sfoccano in arteriole afferenti ognuna delle quali servirà un corpuscolo; tale arteriola afferente si risolverà in una rete capillare anastomizzata che si ricostruirà in uscita in una o più arteriole efferenti che abbandonano il corpuscolo in corrispondenza di diverse regioni della capsula di Bowman.

Il TUBULO non è regionalizzato e il suo epitelio presenta le caratteristiche morfologiche che abbiamo visto nel tratto prossimale del tubulo degli altri vertebrati, cioè epitelio cilindrico basso con orletto a spazzola e cellule ricche in mitocondri.

L'URINA PRIMARIA prodotta a livello dei corpuscoli viene modificata sia nel tubulo immediatamente dopo il corpuscolo, cioè quindi ancora nel nefrone, sia nel dotto di Wolff, che mantiene un epitelio molto simile a quello del tubulo, inoltre le VIE URINARIE sono organizzate in modo tale che i dotti Wolff si incontrino posteriormente a formare una breve struttura impari che sfocia nella cloaca insieme all'intestino e alla cavità celomatica via poro-genitale.

Nei petromizonti invece il ciclo vitale è più complesso rispetto ai missinoidi, infatti L'AMOCETE (la forma larvale) trascorre un lungo periodo in acqua dolce (anche parecchi anni, fino a 7), dopodiché va incontro alla metamorfosi dalla quale

originerà il giovane adulto che si trasferisce in mare, qui si trattiene fino ad un paio d'anni parassitando pesci e una volta raggiunta la maturità sessuale ritorna in acqua dolce per riprodursi: il rene quindi deve affrontare tutti questi diversi momenti del ciclo vitale del petromizonte adattandosi opportunamente.

Negli individui adulti persiste un PRONEFRO funzionante posto in posizione più cefalica, prossimo al cuore e costituito da un gran numero di glomeruli organizzati in un singolo glomo, questo glomo serve numerosi tubuli renali. Al pronefro si aggiunge l'OPISTONEFRO, anch'esso costituito da numerosi glomeruli organizzati in più glomi vascolari cui fanno capo diversi tubuli, man mano che lo sviluppo dell'opistonefro procede i glomi si giustappongono fino a formare un unico grande glomo, cui fanno capo tutti i tubuli: quindi c'è un singolo glomo cui fanno riferimento più nefroni.

Inoltre (situazione unica nei vertebrati) non c'è la definizione della coppa classica che abbiamo visto formata dall'estremo prossimale del tubulo che va ad avvolgere il glomerulo di capillari, in questo caso infatti è presente un approfondimento tra i capillari dell'estremità cieca del tubulo in modo da formare delle regioni di INTERDIGITAZIONE TRA TUBULO E CAPILLARI; in queste aree la parete del tubulo che è prossima al capillare sarà costituita da PODOCITI che entrano in contatto con l'endotelio dei capillari in modo da effettuare l'ultrafiltrazione, mentre la parete del tubulo verso il polo urinifero, cioè verso la parte che conduce in direzione del tratto prossimale, ha una struttura simile a quella del foglietto parietale di tutti gli altri vertebrati.

I petromizonti hanno un ciclo vitale che li vede passare dall'acqua dolce a quella salata e infine tornano all'acqua dolce, il rene deve quindi adattarsi a queste due condizioni diametralmente opposte: sia la larva sia l'adulto d'acqua dolce si trovano in una condizione tale per cui la pressione osmotica dei fluidi interni è maggiore rispetto all'ambiente, devono quindi necessariamente recuperare con il loro tubulo i preziosi sali rari in acqua dolce: la quota di filtrato è molto rilevante anche grazie alle cellule del COLLETO che spostano attivamente l'urina primaria verso il tratto prossimale.

- il primo tratto del tubo deputato al recupero del cloruro di sodio è quello PROSSIMALE → essendo però questo tratto permeabile all'acqua il passaggio di sali dal lume al parenchima viene eseguito per osmosi appunto dall'acqua
- il secondo tratto del tubulo deputato al recupero di sali in acqua dolce è il tratto DISTALE → questo non solo sposta attivamente il cloruro di sodio dell'ultrafiltrato al sangue, ma essendo impermeabile all'acqua determina l'escrezione di urina fortemente ipotonica rispetto al sangue stesso

Quindi riassumendo in acqua dolce dobbiamo recuperare sali e per fare questo abbiamo bisogno di un tubulo con diversi tratti.

Viceversa quando la lampreda si tuffa in acqua salata si trova in un ambiente iperosmotico, quindi si trova tendenzialmente a perdere acqua:

- l'acqua viene recuperata dal tratto prossimale che trasporta attivamente sale nel sangue, che viene così per osmosi seguito dall'acqua che viene recuperata

Importante è che questo tratto, il tratto prossimale, è permeabile all'acqua quindi quando spostiamo il sale l'acqua di conseguenza per osmosi segue il sale.

Inoltre anche l'intestino si adatta a questa nuova situazione e recupera l'acqua in modo analogo al tratto prossimale, ovvero trasportando attivamente i sali dal lume ai tessuti, sali che vengono quindi seguiti dall'acqua che può permeare attraverso le pareti intestinali o comunque attraverso una regione dell'intestino che viene modificata a questo scopo. L'organismo dovrà quindi disfarsi dell'eccesso di sale che entra sia per osmosi, perché si è in acqua salata iperosmotica rispetto ai fluidi interni, sia per assorbimento attivo da parte del rene, e questo disfarsi dell'eccesso di sale lo fa tramite le cellule a cloruri che sono localizzate a livello branchiale, quindi il tratto distale non serve più perché non c'è bisogno di recuperare sali ed essendo impermeabile all'acqua non potrebbe neanche essere utilizzato per recuperare l'acqua introducendo sali, quindi il TRATTO DISTALE fondamentalmente DEGENERA.

I ciclostomi sono organismi ammoniotelici, cioè si liberano di ammoniaca che però è molto tossica e solubile in acqua, quindi bisogna disfarsene velocemente senza poterla accumulare perché altrimenti diffonderebbe nei tessuti, quindi nei ciclostomi NON c'è la VESCICA URINARIA.

I condroitti a prescindere dall'ambiente in cui vivono le diverse specie cioè acqua dolce o salata hanno una pressione osmotica dei fluidi interni sempre leggermente superiore rispetto a quella esterna, anche in acqua salata dove la concentrazione di sali nell'ambiente è superiore a quella dell'organismo: questo si realizza non tanto utilizzando differenze di concentrazioni ioniche, che infatti non sono granché diverse tra specie d'acqua dolce e d'acqua salata, quanto piuttosto grazie al rilevante accumulo di UREA nei fluidi degli interstizi.

I condroitti quindi non eliminano tutta l'urea prodotta ma la accumulano nei liquidi interni per risultare ipertonici rispetto all'ambiente esterno, quindi questi organismi non si disidratano neanche in ambiente marino grazie all'accumulo di urea; quest'ultima però può portare ad un'ipersalinità dei liquidi interni, infatti:

- l'acqua entra nell'organismo richiamata dall'urea indipendentemente dalla concentrazione di sali, i condroitti quindi devono stare attenti all'eccesso di carico idrico
- inoltre i sali essendo meno concentrati all'interno tendono a fluire dall'ambiente all'organismo, quindi i condroitti devono stare anche molto attenti ad un sovraccarico salino

Questa è una situazione molto peculiare tipica proprio dei condroitti.

Il rene nella maggior parte dei condroitti è un organo pari, nastriforme e che percorre l'intera cavità addominale, quest'organo riceve sangue come in tutti gli altri vertebrati, ad eccezione dei mammiferi, sia dalle arterie renali che si dipartono dall'aorta sia dal sistema della VENA PORTA RENALE da cui derivano i capillari peritubolari, così che il sangue venoso refluo proveniente dai muscoli della pelle e della coda viene ad essere depurato prima di entrare nel circolo sistemico.

Il rene dei condroitti, soprattutto se consideriamo elasmobranchi marini e quelli eurialini (in grado di vivere sia in ambiente marino sia d'acqua dolce, così come in ambienti salmastri dove la sanità cambia anche molto repentinamente), ha la caratteristica morfologica esclusiva di avere un parenchima nel quale è possibile riconoscere delle zone, questa ZONAZIONE DEL PARENCHIMA è il risultato di una divisione in compartimenti del nefrone.

Esiste:

- una zona detta ZONA DEI FASCI → caratterizzata dalla presenza di una guaina connettivale che forma una sorta di sacco che è costituito da più strati di cellule connettivali molto espanse, laminari e unite tra loro da giunzioni strette. All'interno di questo sacco o guaina sono accolti 5 diversi tratti dello stesso nefrone, in particolare le anse I e III
- la seconda zona invece è detta DEI SENI → dove le anse II e IV del tubulo del nefrone non sono rivestite dalla guaina connettivale ma sono separate da capillari di tipo sinusoide che ricevono sangue sia dal sistema della vena porta sia dalle arteriole efferenti dei glomeruli (la zona dei fasci riceve invece solo sangue arterioso)
- ZONA DEI CORPUSCOLI DEL MALPIGHI → è dove si trova il corpuscolo renale, al limite tra la zona dei seni e quella dei fasci

L'opistonefro dei condroitti quindi è molto complicato, la plurisegmentalità del nefrone è dovuta alla necessità di recuperare l'urea per i compiti osmotici, infatti l'urea viene filtrata dal corpuscolo renale e finisce quindi nell'urina primaria dalla quale però deve essere riassorbita lungo il tubulo.

I pesci teleostei sono un gruppo di organismi piuttosto numeroso, più di 20.000 specie, e quindi ci sono varie nicchie ecologiche che presentano individui di questo grande gruppo estremamente eterogeneo, dall'acqua marina a quella dolce, dal caldo estremo alle temperature glaciali.

Ad eccezione della LATIMERIA in cui l'urea (come per i condroitti) detta la pressione plasmatica del sangue, e quindi la concentrazione degli elettroliti è simile a quella dell'ambiente esterno, in tutti gli altri teleostei sono gli elettroliti a definire la pressione osmotica dei fluidi interni: la concentrazione di elettroliti è quindi molto diversa tra organismo e ambiente, l'azoto infatti viene eliminato attraverso l'epitelio delle branchie in forma prevalentemente di ammoniaca, una sostanza altamente tossica ma altrettanto altamente solubile in acqua.

L'UREA entra in gioco nel caso in cui il pesce (es. dipnoi) necessita di vivere in ambiente subaereo e quindi rischia la disidratazione, infatti se si mantenesse la pressione osmotica grazie agli elettroliti ci sarebbero dei problemi perché per non perdere acqua bisognerebbe trattenere gli elettroliti, cosa che non va bene perché gli elettroliti in eccesso sono dannosi. Quindi anziché gestire la pressione osmotica via elettroliti, faccio ciò (solo quando necessario) producendo urea senza rilasciarla così da trattenere l'acqua e mantenere al contempo una situazione di elettroliti invariata: questa ETEROGENEITÀ di ambienti occupati provoca la necessità di avere un rene molto differenziato a seconda delle diverse situazioni e infatti è difficile definire una forma per il rene dei pesci teleostei.

A volte i reni pari si fondono a formare un organo impari mediano che corre prossimo alle vertebre, i capillari peritubolari del rene vengono serviti dalle vene che arrivano dal sistema della vena porta, che reca quindi sangue venoso, e dalle arteriole efferenti che portano invece il sangue ossigenato.

In acqua dolce la concentrazione interna degli elettroliti è più alta rispetto a quella dell'ambiente quindi il pesce tende ad assumere acqua per osmosi, il compito del rene in questo caso è quindi quello di liberarsi dell'acqua in eccesso e recuperare i sali che non potrebbe prendere dall'ambiente esterno che comunque ne è piuttosto povero, quindi il rene deve ultrafiltrare moltissimo e perciò il corpuscolo del Malpighi deve essere molto grosso e con un glomerulo affollato di capillari. Il rene degli osteitti di acqua dolce deve inoltre recuperare i sali e quindi ci sarà un tubo diviso in tratti distinti, plurisegmentale quindi:

- con un colletto ciliato oppure no
- con apertura o meno verso il celoma
- con un tratto distale diluente molto lungo impermeabile all'acqua che si occupa del riassorbimento dei sali dal filtrato

Il recupero dei sali viene anche operato a livello delle branche grazie alle cellule a cloruri e a livello dell'epitelio intestinale.

Nei pesci marini invece c'è la tendenza a bere perché si vuole evitare la disidratazione, infatti l'acqua tende ad uscire per osmosi in quanto la concentrazione salina dell'ambiente è superiore a quella dell'organismo; l'introduzione d'acqua marina bevendo è però accompagnata dall'introduzione di elettroliti, il rene deve quindi recuperare acqua e smaltire sali perciò assume una morfologia che prevede:

- una riduzione drastica del corpuscolo o che a volte addirittura manca per limitare l'ultrafiltrazione e quindi l'impiego di acqua
- l'allungamento del tratto prossimale che serve al rilascio di sali e al recupero d'acqua
- la scomparsa del tratto distale che è dedicato al recupero dei sali e non dell'acqua, essendo questo un tratto impermeabile

Molti pesci teleostei hanno una vescica urinaria che può essere una semplice dilatazione dell'uretere o una estroflessione dello stesso; la VESCICA URINARIA dei teleostei ha compiti di osmoregolazione, ad esempio nei pesci d'acqua dolce il suo epitelio assorbe attivamente cloruro di sodio ed è impermeabile all'acqua, comportandosi in modo del tutto simile al tratto distale del tubulo.

In conclusione c'è differenza tra il rene degli osteitti a seconda che si tratti di organismi d'acqua dolce piuttosto che d'acqua salata

## ANFIBI

Considerando gli anfibi il rene è un tipico nefrone d'acqua dolce.

Gli anfibi sebbene abbraccino la vita subaerea non abbandonano del tutto l'acqua, almeno per la riproduzione, infatti è in acqua che devono tornare per riprodursi, L'OPISTONEFRO degli anfibi deve quindi gestire una notevole quantità d'acqua e di conseguenza si presenta con:

- un CORPUSCOLO DEL MALPIGHI di dimensioni piuttosto rilevanti
- un GLOMERULO con molte anse capillari
- un TUBULO plurisegmentato → allo scopo di supportare una abbondante ultrafiltrazione e riassorbire il sodio e per dare così un'urina fortemente diluita, e appunto il tratto distale è deputato al recupero attivo del sodio e svolge quindi una funzione diluente
- (in alcuni nefroni) dal COLLETTO CILIATO → che presenta cellule con numerose lunghe ciglia apicali, si stacca un ramo detto TUBULO NEFROSTOMIALE che arriva ad aprirsi nel celoma con un NEFROSTOMA CILIATO

L'anfibio si sposta anche in modo importante in ambiente subaereo dove l'acqua diventa meno reperibile, inoltre proprio per la sottigliezza della cute essa è poco efficiente nel contenere la perdita d'acqua al di fuori dell'ambiente acquatico, quindi il rene degli anfibi deve essere in grado di affrontare la disidratazione cui l'animale va incontro in ambiente subaereo; ad esempio in alcune specie la quantità di urina prodotta cala considerevolmente passando dall'acqua alla terraferma e questo può essere ottenuto sia limitando il flusso glomerulare sia riassorbendo l'acqua lungo il tubulo, riassorbimento che raddoppia se ci si sposta in ambiente subaereo, e tutto ciò avviene sotto il controllo della ADH o ormone antidiuretico.

Negli anfibi si trova sempre una VESCICA, un organo impari con due lobi solo raramente completamente divisi, essa origina da una estroflessione della cloaca e la sua morfologia e funzione variano molto in relazione al tipo di esistenza condotta dall'animale:

- negli anfibi ancora molto legati all'acqua per esempio la vescica è sede di riassorbimento del cloruro di sodio che è stato perso dal rene
- negli anfibi più audaci nell'intraprendere la via della terraferma la vescica diventa un organo molto importante per contenere riserve d'acqua anche molto cospicue, fino addirittura al 50% del peso corporeo

Ovviamente più l'anfibio è in grado di limitare l'evaporazione cutanea meno rilevante sarà l'apporto della vescica per quanto riguarda il suo compito di riserva d'acqua e quindi l'organo sarà meno sviluppato, ad esempio specie che si rivestono di uno strato lipidico impermeabile hanno meno bisogno di riserve d'acqua, quindi la vescica sarà più piccola

Il riassorbimento di acqua piuttosto che il cloruro di sodio da parte della vescica sono sotto il controllo di ADH e ALDOSTERONE, per esempio l'arrivo dell'ADH determina l'aumento del numero di canali per l'acqua a livello delle membrane cellulari incrementando la permeabilità dell'epitelio della vescica, l'aldosterone invece aumenta nelle stesse cellule il numero di trasportatori attivi nel recuperare il sodio.

## RETTILI

Coi rettili, e da qui in tutti gli amnioti, troviamo il METANEFRO.

I rettili ormai padroni dell'ambiente aereo hanno la pelle relativamente impermeabile all'acqua, quindi anche per quelle specie che frequentano assiduamente l'ambiente d'acqua dolce il carico idrico non costituisce più un problema, anzi l'esigenza (che cambia comunque a seconda dell'ambiente frequentato dalla specie) è piuttosto quella di risparmiare acqua ed è per questo che il metanefro nei rettili ha corpuscoli, ai quali il sangue giunge con una pressione bassa, con:

- GLOMERULI piccoli
- poche ANSE
- un ENDOTELIO scarsamente fenestrato

Tutte caratteristiche che ne riducono la capacità di ultrafiltrazione.

- il TUBULO del nefrone si presenta plurisegmentato, molto simile a quello degli anfibi, quindi piuttosto primitivo; un breve COLLETTO CILIATO (non sempre presente) precede il TRATTO PROSSIMALE, tratto che può essere anche esteso per la maggior parte della lunghezza del tubulo, segue poi il TRATTO INTERMEDIO ancora non allungato (come invece sappiamo essere in uccelli mammiferi in associazione al tachimetabolismo), esso presenta cellule cubiche dotate di lunghe ciglia, il TRATTO DISTALE immediatamente dopo si riduce e un segmento di connessione associa il tubulo al dotto collettore.

Con i rettili cambia il metabolismo dell'azoto ci troviamo infatti con organismi la cui escrezione avviene mediante produzione di ACIDO URICO e sono questi organismi uricotelici; i DOTTI COLLETTORI sono dotati di cellule mucosecipienti il cui prodotto è necessario per mantenere in sospensione cristalli di acido urico, in alcune specie abbiamo ancora l'escrezione di azoto via ammoniaca e/o urea, così come anche nell'embrione degli squamati dove l'urea viene accumulata nell'albume: tale accumulo è cruciale per richiamare per osmosi l'acqua dall'esterno.

Nei rettili troviamo (ma non è detto sia così) una VESCICA URINARIA la cui origine embrionale è divisa tra ALLANTOIDE e CLOACA, come anche negli anfibi la vescica può rappresentare un importante riserva d'acqua che viene recuperata grazie al riassorbimento attivo di sodio da parte delle pareti della vescica stessa. Nei rettili che frequentano per esempio ambienti marini il rene non è sufficiente per disfarsi del troppo sale accumulato con la dieta o dall'eccessivo carico salino dovuto all'evaporazione dell'acqua che può avvenire sia a livello cutaneo sia dei polmoni, entrano quindi in gioco quelle che vengono chiamate GHIANDOLE DEL SALE, che possono essere quando presenti localizzate in diversi distretti corporei a seconda della specie, queste ghiandole producono un secreto contenente quantità di cloruro di sodio molto elevate anche rispetto a quelle presenti in acqua marina.

### UCCELLI

Con l'introduzione dell'OMEOTERMIA, cioè della capacità di mantenere una temperatura costante assistiamo alla conseguente produzione di notevole quantità di cataboliti, inclusi quelli azotati, dei quali dobbiamo disfarcì, è possibile eliminare i cataboliti azotati a fronte di un notevole impegno dal punto di vista dell'

ultrafiltrazione e infatti mammiferi e uccelli producono grossissime quantità di ultrafiltrato dal quale devono recuperare necessariamente acqua oltre che altre sostanze assolutamente da non sprecare come sali e glucosio che altrimenti verrebbero persi con l'ultrafiltrato.

La mole di ultrafiltrato viene prodotta anche grazie all'alta pressione idrostatica del sangue che si realizza mediante il raggiungimento della separazione completa del circolo polmonare e di quello sistemico, quindi sia mammiferi che uccelli (in modo indipendente) per aumentare l'efficienza del rene modificano il tratto intermedio del tubulo; questo segmento intermedio del nefrone degli omeotermi si allunga notevolmente per ripiegarsi ad U a formare L'ANSA DI HENLE, inoltre per rendere l'organo il più efficiente possibile e produrre l'urina ipertonica il rene degli omeotermi è suddiviso in una porzione CORTICALE e in una MIDOLLARE.

Il rene degli uccelli, posto in posizione sacrale all'animale, è costituito da tre lobi: CEFALICO, MEDIO e CAUDALE.

Il parenchima renale si compone di più lobuli che nel loro insieme costituiscono la porzione corticale dell'organo e questi si dicono infatti LOBULI CORTICALI, la porzione corticale si continua con la regione midollare composta da un certo numero di formazioni a foggia di cono rovesciato, i CONI MIDOLLARI e ciascun cono midollare è in relazione a un certo numero di lobuli corticali, solitamente da 3 a 5 ma anche di più fino a 12.

Il rene degli uccelli possiede due tipi di nefroni:

- il nefrone di tipo rettiliano (o corticale) → ha un piccolo corpuscolo con glomeruli con poche o una sola ansa addirittura capillare, di seguito si trova il tratto prossimale del tubulo che viene immediatamente seguito dal tratto distale senza alcun tratto intermedio, il distale quindi si connette al dotto intralobulare che porta a quello corticale o interlobulare che a sua volta sbocca nel dotto collettore midollare al quale fanno capo anche i nefroni di tipo mammifero
- il nefrone di tipo mammifero → sono presenti nella regione profonda del parenchima lobulare, essi hanno un corpuscolo grande prossimo alla midollare e un tubulo prossimale inizialmente convoluto che poi si distende a formare il retto prossimale, costituito da un epitelio spesso prismatico che scende nella midollare e si collega al tratto discendente del tubulo intermedio, che è sottile e che forma un'ansa ad U, l'ansa di Henle. A questo punto il tubulo risale col suo tratto ascendente, che è spesso, e che ora incontra il retto distale, sempre spesso e con un epitelio prismatico e che poi si continua con il distale convoluto che sbocca quindi nel dotto collettore midollare.

Importante è che è a livello dell'ANSA DI HENLE che si ha la quota maggiore di riassorbimento passivo dell'acqua e la concentrazione quindi dell'urina, il riassorbimento è dettato dal trasporto attivo di cloruro di sodio da parte del tratto ascendente, in questo tratto il sodio viene trasportato attivamente dal lume del tubulo al parenchima interstiziale. L'acqua si sta muovendo fuori dall' ultrafiltrato all'interno degli interstizi ma in modo attivo perché il tratto ascendente è anche impermeabile all'acqua quindi questa non può seguire il

cloruro di sodio, ma nel momento in cui gli interstizi sono sovraccarichi di cloruro di sodio a questo punto dal tratto discendente l'acqua può uscire perché il tratto discendente invece è permeabile all'acqua: in questo modo l'urina viene concentrata e si recupera quindi l'acqua.

Infine i nefroni di tipo mammifero nel rene degli uccelli possono essere ad ansa lunga o corta e la loro disposizione reciproca determina la forma a cono rovesciato del cono midollare.

Nella parte più superficiale e intermedia del parenchima troviamo esclusivamente i nefroni di tipo rettiliano e si apprezza qui molto bene la struttura lobulare, mentre nella parte profonda della corticale ritroviamo entrambi i tipi di nefroni e si faticano anche a distinguere i vari lobuli.

### MAMMIFERI

I mammiferi sono gli unici vertebrati il cui rene manca di un sistema venoso portale, questo rene ha una forma fagiolo, concavo medialmente e si compone di una serie di strutture piramidali costituite a loro volta da una regione corticale e da una midollare.

L'urina proveniente dal parenchima renale si raccoglie nelle pelvi renale quindi viene drenata dall'uretere; nella regione midollare troviamo solo i dotti collettori e le anse di Henle, tutte le restanti porzioni del nefrone inclusi i corpuscoli piuttosto grossi li troviamo nella regione corticale.

Anche il rene dei mammiferi presenta NEFRONI ad ansa breve e ad ansa lunga, come negli uccelli e l'acqua viene riassorbita passivamente dal tratto intermedio discendente solo in quella parte della midollare in cui troviamo sia l'intermedio discendente che il tratto spesso dell'ascendente, quest'ultimo responsabile del trasporto attivo di NaCl dal filtrato all'interstizio.

Sia il TRATTO SOTTILE DISCENDENTE sia il SOTTILE ASCENDENTE e quello SPESSO ASCENDENTE sono copresenti nello stesso spessore.

Se invece si osserva il nefrone ad ansa lunga solo la porzione sottile del tubo intermedio è presente nella midollare profonda, qui il recupero dell'acqua, quindi l'uscita di quest'ultima dal tubulo, avviene sempre passivamente ma stavolta perché richiamata dalla forte pressione osmotica generata dall'urea, che viene rilasciata nello stroma midollare profondo dai collettori che sono in questa regione permeabili all'urea.

### **APPARATO GENITALE**

L'apparato escretore condivide aspetti importanti con l'apparato genitale in particolare l'origine embrionale, entrambi infatti scaturiscono dalle creste urogenitali che si splittano in creste urinarie e genitali che daranno origine ai RENI, GONADI e DOTTI CONNESSI, e quello dei dotti è il secondo grosso aspetto che accomuna i due apparati; i dotti o parte di questi ultimi vengono quindi ad essere condivisi tra apparato escretore e genitale.

Per quanto riguarda la condivisione dei dotti o parte di essi tra gli apparati è necessario considerare ulteriori variabili in questo contesto soprattutto il sesso, a seconda del quale il tipo di commistione tra i due apparati cambia anche considerevolmente:

- ciò che spesso accade nei MASCHI degli anamni → è che i dotti efferenti degli spermatozoi, cioè la via per portare i gameti fuori dalla gonade, si formano per riciclo cioè riutilizzo dei tubuli dei nefroni nella porzione più cefalica dell'opistonefro, questi infatti persa la loro funzione di unità escrettrice (cosa che accade già durante le fasi dello sviluppo embrionale) fungono da canali per la traslocazione degli spermatozoi dal testicolo verso le vie che li condurranno all'esterno, e sono quindi definiti DOTTI EFFERENTI. I tubuli del nefrone sboccano nel dotto di Wolf che quindi diviene oltre che la via per veicolare l'urina verso l'esterno anche il deferente testicolare, cioè il percorso obbligato che devono seguire gli spermatozoi per essere quindi rilasciati.

Ci sono però delle eccezioni, in particolare il livello di relazione tra gonadi e rene che è molto variabile e non è legato a relazioni filitiche:

- la prima situazione è quella degli agnati dove il maschio manca completamente di dotti che partono dal testicolo e fungono da via di passaggio per i gameti, piuttosto il testicolo rilascia gli spermatozoi direttamente nella cavità celomatica dalla quale fuoriescono sfruttando la presenza di pori addominali;
- la situazione tipica dei condroitti invece è che il testicolo entra in relazione col dotto di Wolff tramite i dotti efferenti di uroderivazione, il dotto di Wolff però si allunga molto e si ripiega più volte divenendo quello che viene chiamato EPIDIDIMO, che è un luogo di stoccaggio degli spermatozoi. In generale le vie spermatiche sono sempre caratterizzate almeno in alcuni tratti da un epitelio alto specializzato nella produzione di secreti volti a mantenere vitali, quindi pronti alla fecondazione, gli spermatozoi; il fatto che il dotto di Wolff nei condroitti venga sequestrato e costretto a lavorare esclusivamente come deferente testicolare costringe questi animali ad adeguarsi a questa nuova situazione costruendo una nuova struttura il DOTTO SECONDARIO ACCESSORIO, questo dotto urinario, struttura di neoformazione, funge quindi da uretere
- diversa è la situazione degli osteitti infatti in questo caso il testicolo non ruba il dotto di Wolff al rene, ma allestisce un proprio dotto spermatico di neoformazione

Le situazioni di condroitti e osteitti quindi sono diametralmente opposte.

Negli anfibi invece troviamo una situazione che si può considerare come una sintesi di quanto visto in condroitti e osteitti: un testicolo che ricicla i tubuli più cefalici dell'opistonefro trasformandoli in dotti efferenti con i quali prende contatto con il dotto di Wolff, dotto che si modifica a costituire l'epididimo per poi mantenere però, nel tratto più distale rispetto alla gonade, la sua natura di dotto urinario e fungere sia da uretere sia da dotto deferente testicolare.

È presente anche un epitelio che a tratti produce secreti volti al benessere degli spermatozoi, come negli anamni, ma negli amnioti (soprattutto nei mammiferi) si trovano anche delle ghiandole pluricellulari parietali o extraparietali come PROSTATA, GHIANDOLE BULBO-URETRALI e VESICOLE SEMINALI.

Nei rettili, uccelli e mammiferi si verifica una cosa peculiare, cioè l'instaurarsi del METANEFRO ed esso si munisce di un uretere secondario che funge esclusivamente da dotto escretore, in questo modo il mesonefro può essere cooptato, senza fare torto a nessuno, dall'apparato genitale quindi i nefroni più cefalici del mesonefro divengono i dotti escretori, il tratto successivo del dotto di Wolff si modifica e si avvolge a originare l'epididimo e il tratto ancora più caudale da origine al dotto deferente.

- nelle vie urogenitali FEMMINILI → negli anamni il dotto di Wolff rimane a formare l'uretere; mentre negli amnioti il dotto degenera quasi completamente per mancanza di un input ormonale a base di androgeni, si ha però la comparsa dell'uretere secondario che si origina col metanefro. Le vie genitali femminili sia che si parli di anamni sia di amnioti si differenziano a partire da una struttura conosciuta col nome di DOTTO DI MULLER.

Le creste urogenitali, ammassi mesodermici continui che corrono lungo la lunghezza dalla regione del faringe fino a quella della cloaca, cominciano molto precocemente a distinguersi in due porzioni:

- una porzione genitale più mediale in corrispondenza della quale si assiste ad un ispessimento dell'epitelio celomatico a ridosso della cresta
- una porzione urinaria più laterale

Queste porzioni si riconoscono come creste genitali e creste urinarie, il destino della cresta genitale è di dare origine al tessuto non germinale della gonade. Durante lo sviluppo una porzione dell'epitelio di rivestimento della cresta urinaria si ripiega verso l'interno a formare una doccia che si chiude completamente a formare un tubulo, che viene internalizzato all'interno della cresta stessa a costituire proprio il DOTTO DI MULLER, esso si apre cefalicamente nel celoma e si spinge caudalmente fino alla cloaca.

Il dotto di Muller si trova a correre in posizione laterale e ventrale rispetto al dotto di Wolff e il suo destino è quello appunto di andare a costituire i dotti genitali femminili, importante è che i dotti di Muller si sviluppano negli embrioni di entrambi i sessi.

In tutti gli embrioni si assiste alla formazione delle creste urogenitali, quindi della loro separazione in creste urinarie, che daranno origine al rene e ai dotti dell'apparato urinario e dell'apparato genitale, e in creste genitali che daranno origine alla componente non germinale delle gonadi; il dotto di Muller nella femmina si differenzia fondamentalmente in tre diversi tratti:

- la TROMBA UTERINA o ovidutto → comincia con un'apertura imbutiforme che si addossa all'ovario così da accogliere l'oocita ovulato; inoltre le mucose della tromba uterina e dell'utero si fanno carico di sintetizzare i vari involucri dell'oocita durante la sua maturazione

- l'UTERO → è anche il sito in cui vengono incubate le uova prima della deposizione o accolti gli embrioni nelle forme vivipare
- la VAGINA → è dotata di una tunica muscolare liscia con il compito di trattenere le uova o gli embrioni nell'utero.

Nei vertebrati non mammiferi i due gonodotti rimangono completamente separati fino all'apertura delle due vagine nella cloaca (quando presente), anche nei mammiferi monotremi e marsupiali i gonodotti rimangono completamente separati e le 2 vagine si aprono nel canale urogenitale; nei mammiferi euteri invece ad unica vagina possono accompagnarsi due uteri e due trombe uterine o anche un solo utero e due trombe uterine

Mentre la cresta genitale contribuisce alla costruzione della porzione non germinale delle gonadi, le cellule germinali migrano nella gonade partendo da distretti embrionali che variano a seconda della classe di vertebrati.

Le cellule germinali che vanno a popolare la gonade si differenziano in entrambi i sessi a partire dai PROTOGONI o cellule germinali primordiali che sono cellule di grandi dimensioni, globose, con grosso nucleo e abbondante citoplasma, quindi facilmente riconoscibili; l'origine delle cellule germinali primordiali è piuttosto dibattuta (endoderma o mesoderma), ma è probabile che questa particolare linea si separi da quelle che porteranno i tre foglietti embrionali molto precocemente. Prima che questi tre foglietti vengano definiti, a prescindere dall'origine, le cellule germinali primordiali affrontano un viaggio per arrivare fino alle creste genitali dalle quali vengono attratte per CHEMOTASSI e dove vengono accolte una volta arrivate, qui i goni si stabiliscono e cominciano a proliferare mentre l'epitelio della cresta genitale forma dei CORDONI DI CELLULE che si approfondano nella parte midollare della cresta stessa; nello stesso momento si formerà il dotto di Muller.

Fino a questo momento la gonade è indifferenziata non palesa cioè alcun segno di differenziazione verso l'uno o l'altro dei due sessi.

Nei due gruppi di anfibi, anuri e urodeli, si riesce a definire la provenienza e il percorso dei PROTOGONI:

- primo caso → provengono dall'endoderma della lamina laterale
- secondo caso → provengono dal mesoderma della lamina laterale

Questo comunque non contrasta con quanto detto, cioè che i goni si siano in realtà differenziati prima che si definissero i due foglietti embrionali in cui vengono localizzati.

In generale nei vertebrati la migrazione dei goni verso le creste genitali avviene per movimenti ameboidi oppure mediante un passaggio che si prendono da parte del torrente circolatorio, in quest'ultimo caso quando i goni si trovano in prossimità della cresta germinale si attaccano all'endotelio del vaso e ne fuoriescono per raggiungere la cresta.

Lo sviluppo della gonade ha inizio dalla zona dell'epitelio celomatico che si ispessisce e forma, la prima fase della cresta genitale costituisce la CORTEX della gonade e nella cortex vengono accolte le cellule germinali primordiali, le cellule mesenchimali immediatamente a ridosso della cortex invece si addensano a formare dei CLUSTER, cioè dei gruppi di cellule, che danno origine alla REGIONE

MEDULLARE della cresta genitale; quando ancora la gonade è indifferenziata CORTEX e MEDULLA si compenetrano e dopodiché comincia il differenziamento sesso-specifico della gonade indifferenziata.

Nella gonade ancora indifferenziata degli amnioti le cellule della cortex si organizzano in cordoni cosiddetti CORDONI SESSUALI PRIMARI, questi si isolano dalla cortex che rimane ovviamente in posizione più superficiale e si mettono in contatto con i tubuli del mesonefro:

- se la gonade è destinata a divenire ovaio allora i cordoni sessuali primari mantengono uno stato rudimentale e dalla cortex parte una seconda ondata di cordoni, i CORDONI SESSUALI SECONDARI che accolgono gli OGONI cioè le cellule germinali primordiali dette anche PGC, i cordoni sessuali secondari vengono quindi frammentati dalle cellule medullari che avvolgono le cellule del cordone e che a loro volta accolgono la singola PGC. I cordoni sessuali secondari a differenza dei primari non instaurano rapporti con il mesonefro.
- nel caso in cui la gonade indifferenziata vada verso un destino maschile, quindi si differenzia in testicolo le PGC vanno incontro ad un'intensa attività proliferativa mentre sono ancora alloggiate nei cordoni sessuali primari, non si verifica quindi la seconda ondata di cordoni che si verifica nel differenziamento della gonade in senso femminile

Anche negli anamni le strutture che derivano dalla cortex, quindi i cordoni sessuali, instaurano rapporti col mesonefro SOLO ed esclusivamente se la gonade indifferenziata intraprende un percorso maschile, ECCEZION fatta per ciclostomi e teleostei nei quali non si instaurano rapporti tra gonadi ed escretore.

Le gonadi sono di regola organi pari ma in alcuni gruppi come gli uccelli per esempio si sviluppa una sola mentre l'altra mantiene uno stato rudimentale.

Quindi in un differenziamento della gonade in senso maschile i PROTOGONI migrano all'interno dei cordoni sessuali primari, questi ultimi si cavitano ed accolgono le cellule germinali.

Dalle cellule dei cordoni sessuali primari deriveranno le CELLULE DEL SERTOLI che hanno funzione trofica e di sostegno, le cellule midollari invece che costituiscono un mesenchima lasso danno origine allo STROMA della GONADE MASCHILE e alle CELLULE DI LEYDIG, cioè un tipo cellulare a secrezione endocrina deputato a produrre gli androgeni, cioè gli ormoni sessuali maschili cui si deve lo sviluppo e il mantenimento degli elementi distintivi del maschio dei vertebrati.

In caso di scarso apporto di sintesi ormonale da parte delle cellule di Leydig sembra che possano entrare in gioco nello svolgere questa funzione le cellule del Sertoli, come accade nei condroitti.

A livello della corticale il testicolo sviluppa un rivestimento connettivale, la TUNICA ALBUGINEA, rivestita a sua volta da un sottile epitelio che sta intorno all'intera gonade, questa sorta di sacchetto viene detto TUNICA VAGINALE PROPRIA; al termine del suo sviluppo il testicolo è un tipico organo parenchimatoso accolto nella cavità peritoneale oppure in un diverticolo della stessa, il destino del dotto di

Muller nel maschio è quello di degenerare mentre quello del dotto di Wolff è di differenziarsi fino a formare l'epididimo.

Nel testicolo, per quanto concerne la produzione degli spermatozoi maturi, in pratica i protogoni, spermatogoni in questo caso, sono cellule diploide che devono andare incontro a meiosi al fine di generare i gameti aploidi: la sequenza di eventi comincia con gli spermatogoni di tipo A1 che andranno incontro per tutto il periodo fertile della vita a continui cicli mitotici in modo da mantenere costante il serbatoio di spermatogoni, alcuni di questi però intraprenderanno un percorso differenziativo diventando spermatogoni sempre più differenziati man mano che i cicli mitotici procedono, fino ad arrivare alla produzione degli spermatociti primari e secondari nei quali avranno luogo rispettivamente la prima e la seconda divisione meiotica. Importante è che da un singolo spermatocita primario si otterranno sempre quattro spermatozoi maturi.

Ci sono diversi tipi di testicolo nei vertebrati, quello tipico degli amnioti è il TESTICOLO TUBULISEMINIFERO → il nome è dovuto al fatto che il parenchima della gonade è costituito da una cospicua massa di tubuli, i tubuli seminiferi appunto, che sono dei compartimenti germinali all'interno dei quali si verifica la spermatogenesi; i TUBULI SEMINIFERI sono costituiti da un epitelio monostratificato di cellule di Sertoli che sostengono più strati di cellule germinali in maturazione, che poggiano a loro volta sulla membrana basale e costituiscono l'epitelio seminifero.

Quindi lo spessore della parete del tubulo seminifero è costituito da cellule di Sertoli, cioè cellule somatiche che derivano dalla cortex e che si allungano per tutto lo spessore della parete tubulare dalla membrana basale fino al lume; la membrana apicale e laterale della singola cellula di Sertoli alloggiando più cellule germinali a diversi stadi di maturazione, gli stadi meno differenziati poggiano sulla membrana basale e quelli via via più maturi sono sempre più prossimi al lume del tubulo all'interno del quale verranno liberati appunto gli spermatozoi che hanno completato il loro processo differenziativo.

La relazione che intercorre tra una cellula del Sertoli e più cellule germinali a diversi stadi differenziativi consiste nel fatto che la singola cellula di Sertoli si estende dalla lamina basale fino al lume del tubulo, queste cellule affiancate le une alle altre a costituire l'impalcatura del tubulo seminifero sono connesse tra loro mediante giunzioni occludenti e formano così la BARRIERA EMATOTESTICOLARE che divide il COMPARTIMENTO BASALE popolato da spermatogoni da quello ADLUMINALE popolato invece degli elementi ormai aploidi, e tra le varie funzioni di questa barriera ci sarebbe anche quella di impedire il passaggio agli antigeni derivati dalle cellule germinali aploidi, che hanno subito il crossing over e che quindi hanno un genoma differente dalle cellule somatiche dell'individuo e che porterebbero alla sintesi di autoanticorpi.

Negli anamni invece la situazione della gonade maschile è piuttosto variegata, infatti la struttura del parenchima varia considerevolmente anche sulla base delle strategie riproduttive e del tipo di fecondazione, interna o esterna; in generale comunque le cellule germinali negli anamni sono riunite in strutture definite CISTI

il cui confine è delimitato da una singola cellula di Sertoli che abbraccia nella sua interezza il gruppo di cellule germinali fungendo da cellula nutrice di supporto; la cellula di Sertoli viene anche detta in questo contesto CELLULA CISTICA.

Lo sviluppo della cisti comincia con la cellula di Sertoli che avvolge uno spermatogonio primario che va incontro a più cicli mitotici, i goni così generati man mano differenziano fino ad arrivare a maturazione; a questo punto la cisti si lacererà rilasciando gli spermatozoi nel lume del compartimento germinale: gli spermatozoi vengono quindi avviati verso i dotti efferenti. La conseguenza di una simile organizzazione è che all'interno della singola cisti tutte le cellule sono sincronizzate quindi sempre al medesimo stadio di maturazione; le cisti sono organizzate all'interno del testicolo in struttura a FORMA TUBULARE o ad ampolla.

### ANAMNI vs AMNIOTI

Il testicolo produce ormoni androgeni, principalmente testosterone, e la produzione degli androgeni da parte delle CELLULE DI LEYDIG viene stimolata dall'ormone luteinizzante, detto anche LH o ICSH, che è una gonadotropina prodotta dall'ADENOIPOFISI, il lobo anteriore dell'ipofisi, una ghiandola endocrina situata in prossimità dell'ipotalamo:

- parte degli androgeni vengono indirizzati al torrente circolatorio grazie al quale raggiungono i più disparati distretti corporei e conferiscono all'organismo il complesso dei caratteri maschili
- parte degli androgeni invece non entra in circolo ma agisce su base locale regolando la spermatogenesi e le ghiandole annesse alle vie spermatiche il cui prodotto, il liquido seminale, serve a mantenere vitali gli spermatozoi, infatti gli androgeni prodotti dalle cellule di Leydig e trattenuti nel testicolo hanno come bersaglio le cellule di Sertoli che di conseguenza stimolano le suddette ghiandole annesse alle vie spermatiche

L'adenoipofisi produce anche l'ormone follicolo stimolante (= FSH) che agisce direttamente sulle cellule di Sertoli inducendole alla produzione del recettore necessario a captare gli androgeni prodotti dalle cellule di Leydig.

Lo sviluppo dell'ovario dei vertebrati permette la produzione di diversi tipi di ovario, struttura che si ritrovano quindi diverse da una classe all'altra.

La gonade indifferenziata che intraprende un destino femminile produrrà, attraverso la sua cortex, dei cordoni sessuali secondari che alloggeranno i gameti, nella maggior parte dei vertebrati l'ovaio è un organo parenchimoso il cui rivestimento è costituito da un epitelio pavimentoso cubico semplice che non è altro che l'epitelio celomatico detto EPITELIO GERMINATIVO; gli organi parenchimosi sono solitamente avvolti in una capsula connettivale ma in questo caso tale capsula è estremamente sottile per non rappresentare un impedimento alla cellula uovo che deve essere liberata dall'ovaio, fenomeno noto col termine di OVULAZIONE.

Nell'ovaio di uccelli e mammiferi al momento della nascita troviamo solo oociti primari bloccati in profase meiotica, un blocco che può protrarsi nel tempo anche per parecchi anni, in altre classi come per esempio nei teleostei troviamo tutti i

gradi di maturazione della linea germinale femminile a partire dagli oogoni; le divisioni dell'oocita primario sono asimmetriche con il citoplasma che va sempre solo in una delle due cellule figlie lasciando dall'altra parte una cellula chiamata GLOBULO POLARE, in pratica l'uovo durante la sua maturazione va incontro ad una divisione meiotica riduzionale che porta ad ottenere da un singolo oocita primario di partenza una singola cellula uovo matura e tre globuli polari, questo è ben diverso da ciò che accade nel maschio.

L'oocita primario è circondato da CELLULE FOLLICOLARI, cioè cellule somatiche che derivano dal primitivo epitelio celomatico, quindi dalla cortex della cresta germinale che aveva formato i cordoni secondari, tra i vari follicoli si interpone lo stroma che è più abbondante solitamente negli amnioti rispetto agli anamni e che alloggia nervi, vasi sanguigni e linfatici e cellule endocrine, queste ultime derivate dalla medulla della cresta germinale; lo stroma può ridursi ad uno stato estremamente sottile di rivestimento del follicolo.

Nei teleostei troviamo ovari di tipo LAMINARE o SACCIFORME, mentre negli anfibi troviamo un sacciforme leggermente differente da quello dei teleostei. L'ovario dei teleostei laminare può apparire sacciforme in quanto in alcune specie durante lo sviluppo viene ad arrotolarsi a formare un sacco rivestito dallo stroma e tappezzato internamente dall'epitelio germinativo; l'ovaio sacciforme degli anfibi invece presenta l'epitelio germinativo che va a costituire la parete dell'ovaio mentre lo stroma si localizza all'interno.

L'OVAIO SACCIFORME ha uno stroma poco rappresentato e gli oociti circondati da uno o pochi strati di cellule follicolari, queste CELLULE FOLLICOLARI costituiscono quella che si chiama la GRANULOSA. Il follicolo consente all'oocita di maturare ed è sede di sintesi ormonale, una volta maturo l'uovo viene ovulato in seguito alla lacerazione della parete follicolare quindi indirizzato verso l'ovidotto, mentre il follicolo va immediatamente a degenerare a meno che non si tratti di specie vivipare, in questo caso il follicolo postovulatorio si trasforma nel CORPO LUTEO, un organo endocrino che sintetizza e rilascia progesterone.

Inoltre c'è differenza tra l'oocita e l'oogonio:

- il primo è ormai prossimo all'ovulazione e quindi è più grosso perché ha accumulato durante la maturazione, oltre a materiale quale proteine e RNA messaggeri vari anche una grossa quantità di vitello, cioè quel materiale di riserva che servirà all'embrione per garantirsi la sopravvivenza una volta all'esterno. Per esempio molte specie di pesci e anfibi depongono l'uovo nell'ambiente esterno ed immediatamente fecondato dal maschio, da questo momento in poi quindi l'embrione deve essere in grado di sopravvivere da solo e lo fa grazie, almeno nelle prime fasi, al materiale di scorta che è stato accumulato dall'uovo durante i processi maturativi
- l'oogonio appare molto più piccolo perché manca del materiale di scorta che appunto qui non è stato accumulato

L'OVAIO dei mammiferi è un organo parenchimatoso il cui stroma connettivale contiene i follicoli ovarici nella sua porzione più corticale.

Le cellule follicolari durante le varie fasi di maturazione dell'uovo assumono anche funzione endocrina producendo estrogeni, e i follicoli definiti primordiali, quelli che alloggiavano gli oociti primari, sono costituiti da un solo strato di cellule.

La maturazione della cellula uovo e quella del suo follicolo procedono di pari passo: il singolo strato di cellule follicolari prolifera a dare un multistrato che poi viene chiamato GRANULOSA, le cellule della granulosa secernono un liquido, il LIQUOR FOLLICOLI, che si accumula negli interstizi tra le cellule generando delle cavità colme di liquido che man mano che il liquido si accumula si uniscono a formare un unico spazio, pieno di questo liquido, detto ANTRO; l'accumulo del liquido porterà più tardi alla rottura della parete del follicolo e alla liberazione della cellula uovo.

La struttura follicolare è sempre compresa in una TECA ESTERNA e in una TECA INTERNA che sono costituite da strati di cellule connettivali specializzati.

Il follicolo maturo detto FOLLICOLO DI GRAF contiene l'oocita ormai allo stadio secondario che è circondato da cellule della granulosa che formano quella chiamata CORONA RADIATA, che è connessa alle cellule del follicolo tramite il CUMULO OOFORO; quindi la cellula uovo è pronta per essere ovulata, la parete del follicolo si lacera e l'uovo con la sua corona radiata viene espulso quindi raccolto dalla tromba uterina dove, se avviene la fecondazione, completerà la seconda divisione meiotica.

La granulosa e la teca interna non degenerano subito, piuttosto proliferano attivamente e vanno a formare il corpo luteo, che è una struttura tipicamente cordonale a funzione endocrina, che secreta progesterone.

Nei mammiferi, a differenza della cortex, la porzione midollare non contiene follicoli ma ospita vasi con funzione sia di trasporto dei nutrienti sia di movimentazione degli ormoni prodotti a livello delle cellule follicolari e del corpo luteo; al termine della gravidanza o nel caso la gravidanza non si verifichi, il corpo luteo regredisce e lascia al suo posto il CORPUS ALBICANS, cosiddetto per la sua traslucenza, che è una piccola massa di connettivo fibroso cicatriziale.

## APPARATO CIRCOLATORIO

Si compone di due entità:

- il sistema circolatorio sanguigno
- il sistema linfatico

Inoltre c'è il cuore che è il motore che crea la differenza di pressione che consente al sangue di circolare, grazie alle contrazioni ritmiche della muscolatura miocardica, all'interno dell'apparato circolatorio.

I vasi sanguigni comprendono:

- le ARTERIE → nelle quali il sangue viene spinto dal cuore verso la periferia
- i CAPILLARI → a livello dei quali si verificano gli scambi tra sangue e tessuti circostanti
- le VENE → riportano il sangue dalla periferia al cuore

Più nello specifico le arterie principali che appena lasciano il cuore sono strutture di dimensioni rilevanti, man mano che ci si approssima alla periferia,

quindi ai vari organi, si dividono in arterie secondarie e via via in arteriole sempre più piccole fino ad arrivare al calibro dei capillari, essi si ricongiungono man mano a formare vene di piccolo calibro che si uniscono a genere vene sempre più grandi che arrivano al cuore chiudendo così circolo.

I nomi arterie o vene non dipendono dal tipo di sangue veicolato, ossigenato o meno, MA solo dalla direzione centripeta o centrifuga rispetto al cuore.

Il sangue:

- influenza la composizione dei liquidi interstiziali
- contribuisce alla regolazione della temperatura corporea
- è coinvolto nel trasporto dell'ossigeno e dell'anidride carbonica
- è coinvolto nella risposta immunitaria e infiammatoria

Grazie al sangue l'organismo può veicolare una gran varietà di sostanze:

- i nutrienti che dall'intestino devono raggiungere tutti i distretti corporei
- i cataboliti che devono venir raccolti ovunque e portati all'apparato escretore
- i vari ormoni

L'evoluzione dell'apparato circolatorio è comunque molto legata alla necessità di trasporto di ossigeno e CO<sub>2</sub>, necessità che cambia radicalmente con l'introduzione del tachimetabolismo.

I VASI SANGUIGNI sono strutture cave il cui lume è delimitato da un epitelio pavimentoso semplice molto sottile, l'endotelio, che è a contatto diretto con il sangue e inoltre l'endotelio è circondato da guaine connettivo muscolari che variano a seconda del tipo e quindi della funzione del vaso.

La struttura di un generico vaso è tale per cui si possa distinguere:

- una TUNICA INTIMA, a ridosso del lume
- una TUNICA MEDIA subito all'esterno
- una TUNICA AVVENTIZIA di rivestimento → qui individuiamo i VASA VASORUM, cioè piccoli vasi che si occupano di irrorare le pareti dei grossi vasi

L'endotelio non è semplicemente una parete passiva ma influisce sulla circolazione sanguigna in quanto coinvolto nella produzione e gestione di composti vasoattivi in grado di modificare la pressione del sangue, e di conseguenza la sua circolazione.

Nelle GROSSE ARTERIE di TIPO ELASTICO, procedendo dal lume verso l'esterno troviamo:

- la TUNICA INTIMA, che comprende endotelio e membrana basale su cui questo poggia
- la TUNICA MEDIA → è presente sia nelle arterie che nelle vene: nelle prime rappresenta lo strato più spesso mentre nelle vene è più sottile, solitamente non è presente nei capillari. È sostanzialmente un tessuto connettivo ricco in fibre elastiche tra le quali trovano posto sottili strati di muscolatura liscia
- la TONACA AVVENTIZIA → formata in prevalenza da connettivo ricco in fibre elastiche

Questa struttura consente alle grosse arterie elastiche di assorbire la pressione esercitata dal pompaggio ritmico del cuore e trasformare il flusso discontinuo, determinato appunto dalle caratteristiche di contrazione del muscolo cardiaco, in un flusso continuo: la grossa arteria in uscita dal cuore riceve il passaggio di sangue sotto pressione che è pompato appunto dal muscolo cardiaco, e si dilata immagazzinando energia elastica che immediatamente dopo rilascia tornando allo stato di tensione e dimensioni originarie e mantenendo così il flusso di sangue continuo.

Le ARTERIE di TIPO MUSCOLARE sono più piccole di quelle elastiche ed in esse la tunica media è formata principalmente da strati circolari di muscolatura liscia, questa loro struttura consente alle arterie di medio calibro di regolare la pressione sanguigna, e alle arteriole di modulare il passaggio del sangue attraverso il letto capillare in cui si sfioccano sempre mediante la contrazione e il rilassamento della muscolatura della tunica media.

La struttura di una VENA di GROSSO CALIBRO prevede che:

- la TUNICA MEDIA → sia costituita da connettivo con abbondanti fibre collagene ma poche fibre muscolari ed elastiche
- L'AVVENTIZIA → è prevalentemente formata da connettivo lasso

Le vene di MEDIO e PICCOLO CALIBRO invece hanno:

- una TUNICA MEDIA sottile composta di fibre collagene e muscolatura liscia
- L'AVVENTIZIA → è molto spessa, manca di fibre muscolari ed è costituita da fascetti di collagene ed elastici
- la TUNICA INTIMA → si ripiega a formare delle valvole a nido di rondine che hanno il compito di impedire il reflusso del sangue che si verificherebbe in quanto nel passare attraverso il letto capillare il sangue perde molta della pressione, quindi il sangue nelle piccole vene in uscita dal letto capillare ha la pressione estremamente bassa e quindi tenderebbe a tornare verso i capillari, e le valvole a nido di rondine servono proprio ad impedire che ciò avvenga. Le valvole quindi si chiudono nel momento in cui il sangue tenta di tornare indietro poiché non ha la pressione sufficiente per poter proseguire.

I CAPILLARI sono i piccoli collegamenti, sono sottilissimi canalini che stanno solitamente tra arterie e vene, a volte però:

- stare tra arteria e arteria → vanno a costituire una RETE MIRABILE
- stare tra vena e vena → costituiscono una RETE PORTALE

La parete dei capillari in genere è costituita dal solo ENDOTELIO che poggia su una membrana basale e che non è sempre necessariamente presente, nella membrana basale trovano spazi i PERICITI che avvolgono con i loro processi il capillare; avendo proprietà contrattili questi PERICITI sono in grado di modulare il flusso sanguigno a loro volta all'interno del capillare, inoltre hanno un ruolo nell'angiogenesi e sono in grado di differenziarsi in parecchi altri tipi cellulari. I capillari possono essere di tre tipi:

- I CAPILLARI CONTINUI → caratterizzati dal possedere un endotelio formato da cellule piatte, espanse e unite da giunzioni strette che poggiano su di una

sottile membrana basale all'esterno della quale troviamo l'avventizia, nella quale soggiornano i periciti; l'ampiezza del lume dei capillari continui è pressoché quella del diametro del globulo rosso della specie

- I CAPILLARI FENESTRATI → sono molto simili ai continui ma la regione laminare della cellula dell'endotelio è molto sottile ed attraversata da piccoli pori, le fenestrate appunto, che sono chiusi da un diaframma più sottile dello spessore della membrana cellulare; i capillari fenestrati sono indice di scambi intensi tra sangue e parenchima
- I CAPILLARI SINUSOIDI → hanno solitamente un lume più ampio rispetto agli altri due tipi e un calibro variabile; le cellule dell'endotelio presentano fenestrate ma anche spazi tra una cellula e quelle adiacenti rendendo la parete del vaso discontinua ed in grado quindi di far passare anche gli elementi figurati del sangue

Il CUORE è parte integrante dell'apparato circolatorio, il cuore deriva da un tratto differenziato di un primitivo vaso sanguigno in posizione ventrale al digerente ed è in grado di pompare il sangue in direzione CAUDOCEFALICA; il cuore presenta come gli altri vasi tre tuniche:

- L'ENDOCARDIO → tappezza la cavità cardiaca e che è paragonabile all'intima dei vasi sanguigni
- il MIOCARDIO → corrisponde alla tunica media molto muscolare capace di contrarsi in modo ritmico e involontario
- più esternamente L'EPICARDIO → si può considerare al pari dell'avventizia

Il CUORE trattandosi di un organo che cambia volume e accolto nella CAVITÀ PERICARDICA CELOMATICA il cui liquido riduce gli attriti durante i movimenti, e quindi i cambi di volume del cuore.

Ci sono due differenti MODELLI DI CIRCOLAZIONE:

- circolazione SEMPLICE: tutte le strutture sono disposte in serie in unico circolo
- circolazione DOPPIA: tutte le strutture deputate alla respirazione sono disposte in parallelo rispetto alla circolazione negli altri distretti

La CIRCOLAZIONE SEMPLICE: è tipica di quei vertebrati che respirano mediante branchie, quindi ittiospidi e larve d'anfibio; in questa circolazione il sangue passa una sola volta attraverso il cuore. Il sangue refluo carico quindi di CO<sub>2</sub> che arriva dal resto del corpo durante il suo percorso ha ceduto il suo ossigeno e ha accumulato la CO<sub>2</sub> e va verso il cuore, il cuore lo convoglia quindi alle branchie attraverso L'AORTA, un'arteria ventrale rispetto al digerente, che giunta a livello delle branchie si sfocia, in un numero che varia a seconda della classe, in ARTERIE AFFERENTI ALLE BRANCHIE che a livello di queste ultime capillarizzano e consentono di liberare il sangue dalla CO<sub>2</sub> e di acquisire ossigeno.

Il sangue che esce dai capillari branchiali, ora ricco di ossigeno, entra nelle ARTERIE EFFERENTI BRANCHIALI che si formano dall'unione di più capillari in uscita dalle branchie e che si fondono dorsalmente al faringe a formare due AORTE DORSALI che si dirigono cefalicamente a portare il sangue ossigenato al cervello; caudalmente al faringe invece le 2 aorte si fondono a formare un'unica aorta

dorsale da cui si dipartono le arterie, le arteriole e i capillari che portano il sangue ossigenato a tutto l'organismo: quindi le due aorte riescono a portare il sangue con l'ossigeno a tutti i distretti dell'organismo.

In uscita dai capillari il sangue di nuovo carico di  $\text{CO}_2$  viene convogliato nelle vene fino al cuore e il ciclo ricomincia.

La CIRCOLAZIONE DOPPIA: con la comparsa dei polmoni il sangue passa due volte dal cuore perché è necessario coinvolgere i polmoni nel meccanismo di ossigenazione e di eliminazione della  $\text{CO}_2$ , quindi ci saranno due circoli:

- GRANDE CIRCOLO o circolo generale che serve l'intero organismo, cioè che porta l'ossigeno all'intero organismo e si carica di anidride carbonica
- PICCOLO CIRCOLO o circolo polmonare che ha il compito di portare il sangue refluo ricco in  $\text{CO}_2$  al cuore e da qui al polmone per consentirne la ri-ossigenazione

A fronte di questa divisione il cuore viene quindi separato da un setto longitudinale che separa, a seconda della classe più o meno completamente, la parte sinistra del cuore dalla parte destra in modo che il sangue refluo non ossigenato che deve essere inviato ai polmoni non si mescoli mai con il sangue ossigenato che proviene dai polmoni e che deve essere inviato alle varie parti del corpo per fornire ossigeno.

La divisione del cuore è tale che la parte destra riceve il sangue refluo e lo invia al polmone tramite ARTERIA POLMONARE, mentre la parte sinistra riceve il sangue ossigenato dal polmone e lo invia agli organi periferici tramite la AORTA DORSALE. Con l'avvento del tachimetabolismo, quindi con la richiesta più pressante di ossigeno, la divisione del cuore diviene completa perché c'è la necessità di non mescolare i due tipi di sangue, quindi negli uccelli e nei mammiferi troviamo un cuore separato longitudinalmente in una regione destra ed una regione sinistra; le 2 regioni risultano inoltre separate trasversalmente in due ambienti discreti, un ATRIO e un VENTRICOLO.

Dal ventricolo sinistro di uccelli e mammiferi origina l'arteria aorta che si dirige in senso cefalico con tratto ascendente, quindi la parte che sale verso la testa è la parte iniziale dell'arteria aorta che si piega a formare un arco, chiamato ARCO AORTICO, dal quale diramano:

- le CAROTIDI che portano il sangue ricco di ossigeno alla testa
- le SUCCLAVIE che portano il sangue agli arti anteriori

L'arco poi procede come aorta discendente infatti l'arco fa una sorta di inversione a U e procede come aorta discendente e va giù lungo la colonna vertebrale con un tratto toracico ed uno addominale, dall'aorta discendente originano i vari rami destinati a portare il sangue ossigenato verso i diversi organi; qui le arterie formeranno capillari che si uniranno in uscita dall'organo in vene che riporteranno il sangue non più ossigenato all'atrio destro del cuore. Dal lato destro il sangue non ossigenato passa al ventricolo destro, quindi viene inviato ai polmoni tramite l'arteria polmonare e qui viene ossigenato e riportato all'atrio di sinistra del cuore tramite la vena polmonare, dall'atrio di sinistra si passa al ventricolo di destra ed il ciclo ricomincia.

Il CUORE da circolazione semplice è differente da quello da circolazione doppia.

Nel primo caso la successione delle camere che compongono l'organo prevede innanzitutto il SENO VENOSO, l'ATRIO, il VENTRICOLO e il BULBO ARTERIOSO che poi si continua con l'aorta ventrale tramite la quale il sangue lascia il cuore, inoltre ci sono una serie di valvole la cui funzione è quella di impedire al sangue di fluire in senso opposto; ciò che accade fondamentalmente nel cuore è che la REGIONE PACEMAKER che fa parte del seno venoso appunto si contrae e l'onda di contrazione viene trasmessa in successione alle cellule miocardiche dell'atrio, del ventricolo ed infine del bulbo arterioso (da sx a dx). L'onda di contrazione che investe le varie camere determina un flusso di fluido unidirezionale e l'unidirezionalità è anche garantita dalla presenza delle valvole seno-atriale e atrio-ventricolare che si aprono sotto la spinta del sangue (ci deve essere pressione) che fluisce a seguito della contrazione, ma si chiudono quando la contrazione termina e il sangue tenderebbe ad essere richiamato controcorrente.

La ritmicità del BATTITO è regolata sia a livello del sistema nervoso autonomo sia a livello di quello endocrino.

La pressione generata dalle contrazioni cardiache si può tradurre in un flusso costante ed unidirezionale di fluido, il cuore che funziona come una pompa a pressione spinge il sangue nelle grosse arterie molto elastiche, queste si deformano sotto la pressione del fluido aumentando il loro calibro, ma nel momento in cui il cuore è in DIASTOLE, cioè ha terminato la contrazione, queste arterie tornano alla loro forma e diametro originali restituendo quindi l'energia che avevano accumulato espandendosi. Così facendo spingono il fluido seppur in assenza di contrazione cardiaca: quindi fondamentalmente il cuore si contrae e spinge il sangue in circolo ma la pressione di questa azione determina, oltre che il passaggio del sangue, anche l'allargamento delle arterie elastiche che nel momento in cui il cuore è in pausa, e quindi non spinge il sangue e non crea flusso, tornano nella loro forma originale e così facendo sono responsabili di generare lo spostamento di fluido nei canali circolatori.

Quindi da una CONTRAZIONE RITMICA DEL CUORE che da solo porterebbe ad un FLUSSO RITMICO, a sua volta otteniamo invece un FLUSSO COSTANTE, non intermittente grazie al fatto che le arterie a seguito della loro elasticità accumulano dell'energia che viene liberata nel momento in cui il cuore è in diastole e non esercita la pressione.

La muscolatura delle arterie che portano il sangue ai vari distretti corporei mantiene una pressione sanguigna adeguata alla necessità di efficienza e trasporto del sangue, per trasportare il sangue abbiamo queste arterie sempre più piccole che non sono elastiche come quelle precedenti ma sono regolate dai muscoli che funzionano come morsetti e quindi determinano allargamenti o restringimenti delle arterie in modo da mantenere il flusso del sangue e la pressione sanguigna a livelli opportuni.

Quando si arriva CAPILLARI la pressione deve scendere drasticamente perché il rischio sarebbe quello di rompere le loro sottili pareti, che sono tali perché devono

consentire gli scambi tra sangue e tessuti; la pressione deve essere abbassata ma di conseguenza c'è il problema del ritorno venoso: se la pressione è bassa come fa il sangue nelle vene a tornare al cuore?

Il ritorno del sangue è garantito dalla struttura delle vene che hanno una serie di caratteristiche tra le quali per esempio la presenza di VALVOLE A NIDO DI RONDINE per evitare il reflusso sanguigno in pressione bassa.

Il sangue che circola nel complesso dei vasi è un tessuto connettivo un po' particolare nel quale le cellule, cioè gli ELEMENTI FIGURATI DEL SANGUE, sono sospese nel PLASMA, un liquido nel quale sono presenti sostanze nutritive, elettroliti, anticorpi, proteine come albumine soprattutto, fibrinogeno, chilomicroni, lipoproteine in generale e proteine del sistema del complemento che sono necessarie come mediatori della risposta immunitaria; gli elementi figurati del sangue comprendono:

- i GLOBULI ROSSI → o eritrociti o emazie sono la frazione più numerosa delle cellule del sangue, il loro compito è quello di trasportare ossigeno e quella frazione di anidride carbonica che non viene trasportata dal plasma sotto forma di ione bicarbonato, questa loro funzione di trasporto è condotta dall'emoglobina quindi tutto lo spazio interno al globulo rosso è dedicato ad ospitare il massimo della quantità di questo pigmento respiratorio a base proteica. L'EMOGLOBINA ha una piccola sacca che accoglie l'eme, un complesso contenente un atomo di ferro in grado di fissare le molecole d'ossigeno, ecco perché il citoplasma del globulo rosso è privo di organuli e nei mammiferi addirittura privo del nucleo.

Il globulo rosso quindi si carica di ossigeno a livello polmonare (fissa l'ossigeno) per rilasciarlo una volta arrivati ai tessuti dove capterà la CO<sub>2</sub>; il numero e le dimensioni dei globuli rossi sono molto variabili a seconda della classe, in generale più alta è la richiesta metabolica minori sono le dimensioni e maggiore è il numero di globuli rossi questo si verifica in modo da aumentare la superficie di scambio.

Per esempio nell'uomo il numero di eritrociti per millimetro cubo è quasi 50 volte quello dei petromizonti, numero e dimensioni possono però variare anche nel singolo individuo a seconda delle condizioni ambientali, inoltre nell'ambito della stessa classe questi due parametri possono variare anche in modo molto drammatico: nei teleostei troviamo specie con 2 milioni di eritrociti al millimetro cubo mentre altre che vivono in ambienti molto ricchi ossigeno sono prive sia di emoglobina sia di globuli rossi, e situazioni simili si trovano anche negli anfiabi

- i GLOBULI BIANCHI → sono in quantità minore, e sono cellule deputate alla risposta immunitaria e infiammatoria
- i TROMBOCITI → essenziali nei processi di coagulazione grazie al fatto che in caso di ferita sono in grado di convertire il fibrinogeno circolante come fibrina, che forma una rete che imbriglia gli altri elementi figurati e va a formare il coagulo. Nei mammiferi, al posto dei trombociti, troviamo le piastrine che sono frammenti anucleati dei megacariociti

Le funzioni dell'apparato circolatorio sono legate:

- al trasporto di ossigeno e CO<sub>2</sub>
- al trasporto dei nutrienti
- alla raccolta dei cataboliti dagli organi e al loro trasporto alle strutture deputate alla loro eliminazione
- al trasporto degli ormoni prodotti dalle ghiandole endocrine, che vengono poi riversati nel torrente circolatorio e portati fino alle cellule bersaglio
- serve a trasportare gli anticorpi e le cellule del sistema immunitario in giro per l'organismo

Nell'apparato circolatorio annoveriamo anche il SISTEMA LINFATICO, il suo compito principale è quello di DRENARE LIQUIDI INTERSTIZIALI a livello della sostanza fondamentale dei connettivi dei tessuti, il linfatico così rimuove gli eccessi di liquido e proteine plasmatiche che non riescono ad essere rimosse dal sangue; per far fronte a queste incombenze il sistema linfatico inizia con una rete di capillari a fondo cieco che si riuniscono man mano a formare vasi di calibro sempre maggiore che alla fine si organizzano in TRONCHI LINFATICI che sboccano nel sistema venoso, quindi i capillari drenano i liquidi che in ultima analisi finiscono nel torrente circolatorio venendo quindi riportati nel sangue.

I CAPILLARI LINFATICI hanno un profilo molto più regolare rispetto a quelli sanguigni e il loro ENDOTELIO, così come la membrana basale sulla quale si poggia l'endotelio, è parecchio DISCONTINUO e consente il passaggio di liquido dagli interstizi all'interno del capillare anche se il liquido è ricco di proteine, infatti sarebbe impossibile far passare le proteine dagli interstizi al plasma perché il plasma di per sé è già ricco di proteine, invece in questo modo ci sono degli ampi spazi attraverso cui il liquido con le proteine possono passare: in questo modo quindi si può drenare un volume di liquido rilevante.

I vasi maggiori hanno una parete organizzata in modo simile a quella dei vasi sanguigni:

- una TUNICA INTIMA
- una TUNICA MEDIA muscolarizzata
- una TUNICA AVVENTIZIA

Essendo la pressione nei vasi linfatici molto bassa il movimento della linfa viene garantito dal movimento delle strutture adiacenti come per esempio le contrazioni dei muscoli scheletrici o le pulsazioni, o come in alcuni vertebrati (ma non nei mammiferi) da CUORI LINFATICI con muscolatura striata contrattile simile a quella miocardica; poiché nei mammiferi questi cuori non ci sono, i vasi linfatici hanno dei dispositivi valvolari che garantiscono un flusso unidirezionale della linfa.

Altro compito fondamentale del sistema linfatico è quello di raccogliere a livello dei capillari linfatici della mucosa intestinale, detti VASI CHILIFERI, i CHILOMICRONI che sono i grassi assorbiti dagli enterociti che vengono complessati con delle glicoproteine; sebbene gli elementi del sangue siano rari nel sistema linfatico, la linfa comunque può contenere leucociti, macrofagi e a volte, come nei ciclostomi e nei condroitti, anche degli eritrociti. Nei mammiferi invece essendoci linfonodi che sono in contatto sia con il linfatico che col

sanguigno la linfa è ricca di linfociti che passano dal sangue ai linfonodi quindi alla linfa e infine di nuovo al sangue, e il circolo prosegue.

Lo sviluppo dei VASI è un fenomeno noto come VASCULOGENESI: i primi vasi si formano per aggregazione degli EMANGIOBLASTI, le cellule mesenchimali progenitrici dei vasi, questi si aggregano a formare gli ISOLOTTI DI WOLFF o isole sanguigne, strutture ancora sparse; gli isolotti col procedere dello sviluppo si fondono a formare una rete di cordoni cellulari detti appunto CORDONI DI WOLFF, alcuni degli emangioblasti che costituiscono questi cordoni si appiattiranno e organizzeranno un monostrato che forma delle strutture cave che vanno a contenere del liquido interstiziale, questi rappresentano quindi i PRIMI VASI.

Altri emangioblasti che formano questi cordoni si sistemano all'interno del lume e danno origine agli elementi figurati del sangue inclusi i primitivi globuli rossi, questi primi vasi si dicono VASI VITELLINI e il loro compito è portare le sostanze nutritive dal sacco del tuorlo o dalle cellule endodermiche che tappezzano l'intestino a tutto l'embrione.

I due vasi sono diversi per quanto riguarda la modalità di sviluppo infatti essi differiscono tra vertebrati provvisti del sacco del tuorlo e tra quelli come gli anfibi che hanno uova a segmentazione totale (l'intero volume dell'uovo fecondato va incontro a divisioni cellulari), e quindi sono ovviamente sprovviste del sacco del tuorlo:

- caso in cui è presente il sacco del tuorlo → gli isolotti di WOLFF si formano dal mesoderma splancnico
- negli anamni, quelli privi del sacco del tuorlo → gli isolotti si addensano a livello del mesoderma che circonda l'intestino primitivo

I VASI VITELLINI si accrescono o si fondono tra loro a formare vasi di calibro maggiore e una caratteristica è che il circolatorio viene pesantemente modificato durante lo sviluppo per adattarsi alle esigenze dell'embrione o della larva; ad esempio i vasi che vanno ad irrorare le branchie nei girini degli anfibi piuttosto che i vasi che irrorano la coda delle larve degli anuri, tutte strutture che vanno a regredire, scompariranno.

La VASCULOGENESI è peculiare del periodo embrionale e differisce dall'ANGIOGENESI, che pur essendo sempre la formazione di nuovi vasi, si verifica però a partire da cellule endoteliali di vasi preesistenti e l'angiogenesi la si ritrova anche nell'adulto.

Negli embrioni in possesso di un sacco vitellino, la rete di vasi vitellini confluisce in due grossi vasi le VENE VITELLINE che sono delle strutture pari che corrono dorsalmente all'embrione, parallelamente al tubo neurale e curvano all'altezza del faringe, quindi ripercorrono l'embrione ventralmente procedendo in senso cefalo-caudale; le 2 vene a livello del faringe entrano in contatto tra loro tramite le rispettive pareti mediali, e vengono in questa regione (che va dal centro del faringe fino alla fine del faringe) definite TUBI ENDOCARDICI, quindi in questa regione i due tubi si fondono a formare il CUORE PRIMITIVO o tubo endocardico.

Negli embrioni di anfibi il tubo cardiaco invece si abbozza come tubi endocardici pari da angioblasti mesenchimali localizzati tra l'endoderma del faringe e la

splanchnopleura, i due tubi formati esclusivamente da endotelio si fondono come nel caso degli embrioni con sacco del tuorlo dopodiché la parete dello splanchnopleura a ridosso del tubo endocardico si ispessisce, avvolge l'endocardio e forma il miocardio che viene quindi rivestito dall'epicardio che deriva dall'epitelio del celoma.

Man mano che il cuore si riesce abbastanza presto a distinguere quella che sarà la sua suddivisione in camere.

Il SANGUE entra dalla parte posteriore dell'organo per fuoriuscire da quella anteriore e nel suo percorso incontra nell'ordine il SENO VENOSO, che è la regione cui fanno capo le vene vitelline, che poi diventa il COLLETTORE del sistema venoso, L'ATRIO, il VENTRICOLO e infine il BULBO CARDIACO o cono arterioso dal quale parte il tronco arterioso il cui tratto prossimale può differenziarsi in bulbo arterioso; inoltre tra una camera e la successiva sono presenti STRUTTURE VALVOLARI che sono fondamentalmente delle espansioni endocardiche che garantiscono che l'alternanza SISTOLE-DIASTOLE che si verifica in modo sequenziale nelle diverse camere non comporti un reflusso di sangue nella camera precedente ma garantisca un flusso unidirezionale.

Per esempio l'atrio a un certo punto si contrae e pompa sangue nel ventricolo, che al momento è in diastole e quindi rilassato, quindi il sangue può fluire tranquillamente dall'atrio al ventricolo; poi l'atrio si contrae e pompa sangue che entra tranquillamente nel ventricolo che invece è rilassato, ora l'atrio si rilassa e il ventricolo si contrae (la contrazione va in successione di camera in camera) e poi l'atrio si rilassa e il ventricolo si contrae, quindi il sangue viene spinto in avanti nel cono arterioso che non è ancora in sistole, ma anche verso l'atrio che si è ormai dilatato, quindi il sangue dalla contrazione del ventricolo viene spinto in avanti ma anche all'indietro perché ormai l'atrio è rilassato, quindi per impedire che il sangue torni indietro all'atrio in seguito alla sistole ventricolare la VALVOLA ATRIO-VENTRICOLARE viene chiusa ad opera del sangue che torna indietro e viene così bloccato.

La regione del bulbo cardiaco e del ventricolo sarà la prima a pulsare ma verrà poi sostituita in questa funzione dalla regione pacemaker, quindi durante lo sviluppo embrionale la prima regione a dare una pulsazione è quella del bulbo cardiaco e del ventricolo.

Il CUORE non rimane rettilineo ma durante lo sviluppo embrionale allungandosi più della dimensione della cavità pericardica nella quale è accolto si ripiega formando una S, determinando un riposizionamento del seno venoso e dell'atrio che saranno disposti dorsalmente rispetto al ventricolo, quindi fondamentalmente la porzione caudale si posiziona dorsalmente rispetto a quella cefalica; la frequenza del battito cardiaco varia in rapporto alla mole e al tipo di vita ed è più lenta nei grandi sedentari quindi la frequenza solitamente è più lenta negli animali più grandi ed è più lenta negli animali sedentari: quindi sarà estremamente lenta nei grandi sedentari.

## ITTIOPSIDI

Questi organismi hanno una CIRCOLAZIONE SEMPLICE, che non prevede quindi il dover contemplare nel circolo anche i polmoni, qui il sangue refluo che proviene dai vari distretti corporei e che ha ceduto il suo patrimonio in termini di ossigeno passa per il cuore e da qui viene pompato alle branchie dove viene riossigenato e rimandato ai tessuti.

La struttura ad S tipica del cuore embrionale viene mantenuta pressoché invariata anche nell'adulto assieme alla divisione in quattro camere, il meccanismo propulsivo e il conseguente flusso unidirezionale del sangue sono come quello spiegato sopra: l'atrio dorsale favorisce il passaggio del sangue al ventricolo grazie anche alla gravità che coadiuva la spinta propulsiva del cuore.

### AGNATI MISSINOIDI

Hanno un CUORE TRICAMERATO con seno, atrio e ventricolo procedendo dalla coda verso la testa, si può trovare poi un bulbo arterioso che si continua con l'aorta ventrale, e sebbene manchi il cono arterioso il confine tra ventricolo e bulbo arterioso è segnato dalla presenza di un ANELLO DI MUSCOLATURA e di STRUTTURE VALVOLARI che lo fanno ricondurre al cono arterioso degli altri vertebrati.

Il sangue refluo arriva al seno venoso tramite le vene cardinale ed epatica, da qui passa all'atrio, quindi al ventricolo ed infine all'aorta ventrale.

Il vero cono arterioso, la QUARTA CAMERA, compare a partire dagli ittiopsidi gnatostomi in particolare nei condroitti e negli osteitti olostei, quindi nei pesci, anche se nei petromizonti già lo si può apprezzare. Il cono è una camera contrattile con una muscolatura cardiaca striata ed è fornito di numerose valvole.

### TELEOSTEI

Nel cuore dei teleostei si afferma il bulbo arterioso privo di valvole ma con una muscolatura liscia e fibre elastiche, una struttura quindi simile a quella dell'aorta ventrale che lo segue e dalla quale si presume differenzi, scompare però il cono arterioso che si suppone venga perso secondariamente e non sia invece sempre mancato come nei missinoidi dove invece la sua mancanza rappresenta in realtà un carattere di primitività.

### DIPNOI

Il cuore dei dipnoi, nei quali può entrare in gioco anche il polmone (anzi spesso è necessario per provvedere almeno in parte all'ossigenazione del sangue), viene diviso da un setto longitudinale che separa non completamente:

- l'atrio destro → più grande e che riceve il sangue refluo da tutto il corpo
- dall'atrio sinistro → più piccolo e che riceve il sangue ossigenato proveniente dalle sacche polmonari tramite la vena polmonare

Il ventricolo invece è parzialmente diviso in due metà da un setto interventricolare incompleto.

[La condizione del cuore separato in due metà è una condizione molto prossima a quanto comparirà nei tetrapodi, ma i dipnoi sono una linea evolutiva diversa dei crossopterigi dei quali sarebbero poi derivati gli anfibi, gli unici crossopterigi esistenti hanno una respirazione esclusivamente branchiale, quindi circolazione

semplice ed è difficile recuperare da questi informazioni relative al passaggio da circolazione semplice a doppia che sta alla base dei tetrapodi].

Il percorso del sangue refluo e di quello ossigenato a livello del cuore sono mantenuti parzialmente separati grazie all'allineamento del SETTO INTERATRIALE, della VALVOLA ATRIO-VENTRICOLARE e del SETTO INTERVENTRICOLARE.

Al fine di mantenere i due flussi più separati possibile le valvole del cono arterioso si modificano dando forma alla VALVOLA A SPIRALE, questa è costituita da due pieghe endocardiche che si estendono dalla parete e vengono a contatto e si avvolgono a spirale:

- una faccia della spirale riceverà il sangue refluo dalla parte destra del cuore
- l'altra faccia della spirale riceverà quello ossigenato

In questo modo il sangue ossigenato e quello refluo rimarranno separati.

Alla fine della spirale la porzione della valvola spirale che origina dal ventricolo destro porterà sangue refluo non ossigenato alle arterie polmonari, mentre la porzione della valvola spirale che origina dal ventricolo sinistro porterà sangue ossigenato agli archi aortici.

Il bulbo arterioso possiede una struttura simile a quella della aorta ventrale, mentre il cono arterioso si riduce dai condroitti agli olostei e scompare addirittura nei teleostei.

### TETRAPODI

La morfologia dei tetrapodi attuale è piuttosto variegata, nel senso che l'organo nelle varie classi varia in accordo alle necessità tipiche del gruppo d'appartenenza, comunque l'atrio del cuore dei tetrapodi è sempre diviso da un setto interatriale in modo completo in una metà di sinistra e in una metà di destra, come già visibile nel cuore degli anfibi.

La comparsa del SETTO INTERVENTRICOLARE si verifica più tardivamente dal punto di vista filogenetico, infatti il setto interventricolare dei tetrapodi non sembrerebbe riconducibile a quello che troviamo nel cuore dei dipnoi; il cuore nei tetrapodi si posiziona nella parte anteriore del tronco, protetto ventralmente dallo sterno, la curvatura ad S presente nei teleostei risulta ancora più accentuata al punto che l'atrio non solo si posiziona dorsalmente rispetto al ventricolo ma anche più cefalicamente rispetto a quest'ultimo.

Gli anfibi passano da una *respirazione branchiale*, tipica degli stadi larvali e associata quindi a una circolazione semplice che poco si discosta da quella dei teleostei, a una *respirazione polmonare* con circolazione doppia.

Negli anfibi la mucosa e le branchie coadiuvano anche pesantemente il polmone nella respirazione, questa eterogeneità di contributi all'ossigenazione modella in qualche modo il circolatorio.

Il cuore degli anfibi consta di un ampio seno venoso, due atri separati da un setto interatriale completo, un unico ventricolo ed un lungo cono arterioso le cui strutture valvolari analogamente a quanto visto nei dipnoi fanno il possibile per tenere separato il sangue ossigenato da mandare nel circolo sistemico, al sangue ossigenato da inviare invece al circolo polmonare: all'atrio sinistro arriva la vena polmonare che porta sangue ricco in O<sub>2</sub> che si forma dall'unione delle vene

polmonari destra e sinistra, a livello della parete dorsale dell'atrio destro invece sbocca il seno venoso, quindi i due atri si riversano in un unico ventricolo che non è diviso da setti ma che presenta delle TRABECOLE formate da sollevamenti della stessa parete del miocardio, in questo modo la cavità ventricolare è suddivisa in recessi che riescono a mantenere separati il sangue ossigenato da quello ricco in CO<sub>2</sub> e che provengono dai due diversi atri.

Dalla base del ventricolo origina il CONO ARTERIOSO con una valvola spirale longitudinale che partecipa al mantenimento della separazione tra i due flussi di sangue, i flussi quindi entrano così divisi nel breve tronco arterioso che si biforca nei tronchi destro e sinistro:

- il tronco destro che porta il sangue da ossigenare da mandare ai polmoni o alla cute si continua con L'ARTERIA POLMOCUTANEA, che si divide invece in arteria polmonare e arteria cutanea magna
- il tronco sinistro che porta il sangue ossigenato da inviare al circolo sistemico si continua con la carotide e l'arco sistemico

Quando l'anfibio si trova in ambiente aereo i suoi polmoni sono dilatati e il letto dei capillari è molto ampio e non oppone una grande resistenza, quindi la contrazione del ventricolo non trova opposizione nel pompare il sangue non ossigenato attraverso l'arteria polmonare mentre l'arco aortico sistemico pone sicuramente più resistenza, quindi durante la sistole ventricolare il primo sangue ad uscire è quello ricco in CO<sub>2</sub> che viene pompato senza alcuna fatica nell'arteria polmocutanea, mentre il secondo sangue ad uscire dal ventricolo, proprio perché l'arco aortico pone più resistenza, è quello ossigenata.

Nel caso in cui invece l'anfibio non può utilizzare il polmone, o perché è immerso in acqua per lungo tempo o perché approfondato nel terreno, perché in una situazione di anossia, l'arteria polmonare offre molta più resistenza al passaggio del sangue a seguito di VASOCOSTRIZIONE, quindi il sangue entra per grossa parte, grazie al fatto che il ventricolo è indiviso, nel circolo sistemico dove col suo carico di CO<sub>2</sub> arriva a tutti i distretti corporei inclusi i capillari (che saranno quindi molto dilatati) della cute, qui avvengono gli scambi gassosi con il rilascio di CO<sub>2</sub> e acquisizione di ossigeno; questo sangue ora in parte ossigenato torna al cuore come sangue refluo attraverso l'atrio destro e da qui rinviato al circolo sistemico, quindi il sistema circolatorio degli anfibii è in grado di gestire diversi tipi di respirazione.

Il polmone degli anfibii quindi è poco efficiente e il sangue ossigenato e non ossigenato si mescolano comunque in una certa quota, ma comunque importante è che la cute è modellata in modo tale da poter ampiamente gestire il carico del lavoro respiratorio; il circolatorio degli anfibii è quindi la perfetta sintesi per sostenere una respirazione cutanea che ci consente ancora di vivere in ambiente acquatico, ma allo stesso tempo fornisce gli strumenti necessari per avventurarsi in ambiente subaereo, in quest'ultimo contesto risulta fondamentale avere la possibilità in caso di non utilizzo dei polmoni di deviare il sangue all'interno del

cuore da destra verso sinistra grazie alla presenza di un ventricolo non completamente separato.

In caso di ventilazione polmonare invece si possono mantenere i due flussi di sangue piuttosto separati grazie a meccanismi fisiologici che sono in grado di compensare per la non completa separazione del ventricolo.

In presenza di respirazione polmonare il sangue refluo che giunge all'atrio destro del cuore viene inviato a seguito della sistole ventricolare all'arteria pulmocutanea così da raggiungere il polmone ed ossigenarsi, invece in una situazione di anossia in cui il polmone non è ventilato, quindi non è coinvolto nella respirazione, si verifica la **VASOCOSTRIZIONE** dell'arco pulmocutaneo e tutto il sangue viene dirottato verso gli organi inclusa la cute, qui il sangue si ossigena e torna, come sangue refluo ma contenente comunque una quota di ossigeno, all'atrio destro del cuore da dove riparte per la cute, per riossigenarsi, e per gli altri distretti corporei dove porta l'ossigeno assunto a livello cutaneo nel ciclo precedente.

### RETTILI

Nei rettili la respirazione polmonare aumenta l'efficienza di pari passo all'aumento del metabolismo e la respirazione branchiale viene del tutto abbandonata, anche nel periodo embrionale dove la respirazione viene condotta mediante la membrana corionallantoidea l'aumentata funzionalità del polmone ben sepimentato, e quindi in grado di garantire degli scambi gassosi efficienti, si riflette anche nella perdita della porzione cutanea dell'arco pulmocutaneo, che peraltro risulterebbe poco utile dal momento che la cute dei rettili è cheratinizzata per contenere le perdite d'acqua per evaporazione, e quindi non più idonea alla respirazione.

La separazione tra circoli piccolo e grande si perfeziona ulteriormente con un **SETTO INTERATRIALE** sempre **COMPLETO** ed un **SETTO INTERVENTRICOLARE** ancora **INCOMPLETO** in cheloni e squamati e **COMPLETO** nei coccodrilli; poiché anche nei rettili in alcuni contesti la respirazione polmonare viene ad essere interrotta da cicli anche lunghi di apnea è comodo per l'organismo avere dispositivi cardiaci detti **DEVIATORI CARDIACI** che consentono il bypassare del circolo polmonare reimmettendo il sangue refluo nel circolo sistemico, si può così sfruttare tutto l'ossigeno presente e rimuovere i cataboliti dai tessuti, in tal modo non vengono impegnate energie nel far circolare il sangue fino ai polmoni, in quanto sarebbe un'attività che in questa situazione non avrebbe alcuna conseguenza se non quella di rappresentare uno spreco.

Dal punto di vista strutturale il seno venoso viene ad essere ormai compreso nella parete dell'atrio destro dove arrivano le vene cave, mentre al ventricolo sinistro arriva la vena polmonare, il cono arterioso è incorporato nella parete ventricolare dalla quale parte il tronco arterioso che immediatamente si divide in tre componenti:

- L'ARCO SISTEMICO DESTRO
- L'ARCO SISTEMICO SINISTRO
- L'ARTERIA POLMONARE che si biforca immediatamente nelle due arterie polmonari dirette ai polmoni

Le 3 VALVOLE SEMILUNARI alla base di questi tre vasi sono ciò che rimane dei cuscinetti endocardici che si trovavano nel cono arterioso.

Nei cheloni e nei lepidosauri ad un atrio separato completamente segue un ventricolo solo parzialmente diviso in camere, in esso infatti i due SETTI incompleti, PRIMARIO ORIZZONTALE e SECONDARIO VERTICALE, suddividono il ventricolo in tre cavi:

- il SETTO PRIMARIO → disposto perpendicolarmente all'asse longitudinale del tubo cardiaco divide il ventricolo in una parte dorsale ed una ventrale, detta CAVO POLMONARE
- il SETTO SECONDARIO → parallelo all'asse longitudinale del tubo cardiaco divide la porzione dorsale in due ulteriori CAVI, quello VENOSO e quello ARTERIOSO

Il cavo venoso è in continuità sia col cavo polmonare a destra, sia col cavo arterioso tramite il canale interventricolare; in una situazione di ventilazione polmonare, quando l'atrio si contrae, cioè nella fase di sistole atriale:

- il sangue ossigenato proveniente dalla vena polmonare che arriva all'atrio sinistro viene pompato nel cavo arterioso
- il sangue privo d'ossigeno che arriva all'atrio destro tramite le vene cave viene spostato nel cavo venoso

Durante la sistole atriale le valvole del canale interventricolare sono aperte dai flussi del sangue e impediscono perciò la comunicazione tra cavi arterioso e venoso, allo stesso tempo il cavo venoso è ancora in grado di comunicare col cavo polmonare in quanto nel ventricolo rilassato il setto primario non si allunga quindi il sangue lo può fondamentalmente scavalcare; quando immediatamente dopo, l'atrio si rilassa e il ventricolo si contrae la contrazione determina l'allungamento del setto primario in una direzione, in modo da costituire un ostacolo al passaggio del sangue dal cavo venoso a quello polmonare separando quindi completamente i due cavi.

La conseguenza è che il sangue venoso che durante la sistole atriale era passato dal cavo venoso a quello polmonare adesso non può tornare indietro e viene quindi spinto dalla sistole ventricolare in modo obbligato verso L'ARTERIA POLMONARE.

La contrazione del ventricolo determina anche l'apertura dei canali interventricolare a seguito della chiusura delle sue valvole, che impediscono così al sangue ossigenato presente nel cavo arterioso di refluire verso l'atrio sinistro e di fluire in modo obbligato negli archi sistemici, da dove intraprenderà il viaggio verso i vari organi e tessuti da irrorare; grazie anche al fatto che la contrazione ventricolare è asincrona il sangue non ossigenato entra nell'arteria polmonare prima di quando il sangue ossigenato verrà immesso negli archi sistemici, quindi

- anche se morfologicamente il ventricolo non è strutturalmente separato in una porzione destra e in una porzione sinistra
- funzionalmente il sangue venoso e quello ossigenato non si mescolano mai quando l'animale si trova in una situazione di respirazione polmonare attiva: si dice quindi che non si verifica la COMMISTIO SANGUINIS.

Però anche i rettili non disegnano l'apnea quindi hanno un cuore ben adattato a questo possibile cambio di situazione.

Quando i POLMONI NON sono VENTILATI, quindi non funzionano e non serve coinvolgerli (pena lo spreco di energia), il cuore non completamente diviso a livello ventricolare consente di deviare il sangue venoso proveniente dalle vene cave non più verso il polmone ma verso gli archi sistemici, questo si realizza grazie alla vasocostrizione di uno SFITTERE alla base dell'arteria polmonare che impedisce al sangue di procedere in direzione dei polmoni; il sangue viene forzato verso gli archi grazie anche all'apertura delle valvole interventricolari con conseguente chiusura del canale interventricolare: quindi l'unica strada percorribile per il sangue a livello cardiaco in situazioni di apnea è quella degli ARCHI SISTEMICI.

Il cuore dei loricati possiede a differenza di quello degli altri vertebrati una separazione completa non solo dell'atrio ma anche del ventricolo, anche i coccodrilli però rimangono capaci quando necessario di mettere in comunicazione il circolo sistemico con quello polmonare, e questo può accadere ad esempio in apnea piuttosto che quando è necessario inviare più sangue possibile a livello cutaneo per accelerare i processi di riscaldamento corporeo.

Per consentire il collegamento del circolo sistemico e quello polmonare esiste il cosiddetto FORAME DI PANIZZA, un'apertura mai chiusa che mette in comunicazione i due archi sistemici:

- il seno venoso nei loricati è piccolo e in comunicazione con l'atrio destro che riceve il sangue dalle vene cave
- all'atrio sinistro giungono invece le vene polmonari
- dal ventricolo destro, totalmente diviso dal sinistro, si originano un'arteria polmonare e l'arco aortico sistemico sinistro (anche se origina a destra è così chiamato poiché piega subito verso sinistra)
- dal ventricolo sinistro invece origina l'arco sistemico destro

In condizioni di normale ventilazione polmonare alla sistole atriale il sangue ossigenato e deossigenato giunge rispettivamente al ventricolo di sinistra e a quello di destra, la successiva sistole ventricolare spinge il sangue deossigenato nell'arteria polmonare verso il polmone, e quello ossigenato nei due archi sistemici; in particolare il sangue ossigenato viene spinto dalla sistole ventricolare nell'arco destro dal quale poi in parte fluisce in quello sinistro attraverso il FORAME DI PANIZZA, in questo momento la pressione esercitata dal sangue nell'arco sinistro è più alta rispetto a quella esercitata dal sangue ossigenato che passa dal ventricolo destro all'arteria polmonare, la conseguenza di ciò è che la valvola alla base dell'arco sistemico sinistro rimane chiusa e impedisce così che il sangue ossigenato si mescoli con quello ricco in CO<sub>2</sub>.

Quando il coccodrillo deve deviare il sangue da destra a sinistra, in apnea, o quando va scaldato il corpo e quindi il sangue va inviato massivamente verso la cute, si assiste, come nel cuore dei cheloni e dei lepidosauri, ad un aumento della resistenza offerta dal circolo polmonare a seguito della vasocostrizione dell'arteria polmonare, e quindi all'aumento della pressione esercitata dal sangue non

ossigenato al momento della sistole ventricolare sulla valvola alla base dell'arco sistemico sinistro che si apre e consente la COMMISTIO SANGUINIS, il sangue non ossigenato passerà quindi dal ventricolo all'arteria polmonare, ma in quota minore rispetto a prima, e passerà anche all'arco sistemico sinistro.

## UCCELLI e MAMMIFERI

Il tachimetabolismo di mammiferi e uccelli pretende la massima efficienza da parte dell'apparato circolatorio che quindi si associa ad una SEPARAZIONE definitiva e IRREVERSIBILE della circolazione sistemica da quella polmonare, per fare questo il cuore di queste due classi di vertebrati diviene QUADRICAMERATO con una separazione definitiva anche a livello ventricolare, e una CIRCOLAZIONE che si definisce DOPPIA e COMPLETA quindi setti interventricolari ed interatriali completi. Infatti negli adulti di mammiferi e uccelli, se non in condizioni patologiche, non esiste la possibilità di collegamento tra le due circolazioni, sistemica e polmonare, invece non è così negli embrioni grazie alla presenza di forami.

Negli uccelli è ancora presente un piccolo seno venoso in quanto parzialmente assimilato alla parete dell'atrio destro oppure si può non trovarlo affatto in quanto completamente incorporato nella parete del suddetto atrio, nei mammiferi le valvole atrioventricolari si dicono:

- atrio-ventricolare destra o TRICUSPIDE quella tra atrio e ventricolo destro
- atrioventricolare sinistra o BICUSPIDE o MITRALE quella sita al passaggio tra atrio e ventricolo sinistri

In queste due classi, mammiferi e uccelli, troviamo UN SOLO ARCO AORTICO SISTEMICO, quello emergente dal ventricolo sinistro (che chiamiamo arco aortico destro negli uccelli e sinistro nei mammiferi a seguito della direzione intrapresa). Poiché nei mammiferi e in uccelli il seno venoso è poco o per nulla una struttura a sé, quanto piuttosto inglobato nella parete atriale, il pacemaker seno atriale si trova proprio nell'atrio, è si può indicare con il nome di NODO DI KEITH E FLACK, da qui parte lo stimolo elettrico che diffonde attraverso la muscolatura dell'atrio fino a giungere al NODO ATRIOVENTRICOLARE DI ASHOF TAWARA, che trasmette a sua volta l'impulso ai ventricoli tramite i due rami del fascio His.

Il cuore di uccelli e mammiferi riceve con il suo atrio sinistro il sangue ossigenato proveniente dai polmoni che passa al ventricolo sinistro e viene quindi immesso nel circolo sistemico, con l'atrio destro invece il cuore riceve il sangue refluo deossigenato che passa al ventricolo destro e quindi va verso i polmoni per l'acquisizione dell'ossigeno.

Il cuore dei mammiferi e degli uccelli sebbene quadricamerato nell'adulto non lo è nell'embrione, o meglio ha QUATTRO CAMERE ma NON ancora COMPLETAMENTE DIVISE, e infatti sia negli uccelli che nei mammiferi l'embrione non utilizza il polmone nel periodo precedente alla nascita o alla schiusa in quanto, la membrana corionallantoidea negli uccelli e la placenta dei mammiferi, si prendono carico della respirazione; quindi la morfogenesi del cuore che inizia molto precocemente nell'embrione termina solo al momento del primo atto respiratorio da parte dei

polmoni, la circolazione in queste due classi quindi è tipicamente semplice: mammiferi e uccelli però hanno modalità differenti per ottenere la circolazione semplice.

Negli uccelli, ad un atrio embrionale già completamente separato, si associa un ventricolo che invece non lo è e che lo diventa solo a stadi tardivi grazie anche al contributo dell'ENDOCARDIO VENTRICOLARE, la presenza di un solo ventricolo porta tutto il sangue verso il circolo sistemico escludendo quindi il circolo polmonare, quindi il sangue viene convogliato unicamente nell'arco aortico sistemico e non nell'arteria polmonare, come invece si verifica al momento della schiusa.

Nei mammiferi invece troviamo già nel cuore EMBRIOFETALE un ventricolo già completamente separato nelle due metà come nel cuore dell'adulto, in questo caso la circolazione polmonare viene omessa dalla presenza di un apertura interatriale, il FORAME OVALE, e dalla persistenza del dotto arterioso, detto DOTTO DI BOTALLO, che mette in comunicazione l'arteria polmonare con l'arco aortico sistemico.

Il sangue in arrivo all'atrio destro passa nel sinistro grazie al forame ovale, quindi viene avviato nell'arteria polmonare ma grazie al dotto di Botallo finisce tutto nel circolo sistemico, anche perché il letto di capillari polmonari non utilizzato offre una forte presenza al passaggio del sangue che quindi non fluisce nell'arteria polmonare.

Al momento della nascita la comunicazione tra placenta ed embrione garantita dalla VENA OMBELICALE si interrompe, il DOTTO DI BOTALLO si riduce fino a diventare un legamento e il primo atto respiratorio consente ai polmoni di non essere più un ostacolo al flusso verso i polmoni stessi; quindi la parte sinistra del cuore riceve sangue dai polmoni e determina la chiusura del forame ovale con conseguente divisione completa dei due atri.

Quindi anche se evolutivamente sia uccelli che mammiferi vanno verso la separazione completa del cuore in quattro camere, in realtà il modo in cui arrivano è differente, quindi ciò dice che hanno ottenuto e vero la separazione completa di atri e ventricoli ma l'hanno ottenuta in due modi differenti.

Al SENO VENOSO del cuore dei VERTEBRATI arrivano le vene che portano il sangue refluo non ossigenato che arriva da tutto il corpo, mentre in uscita dal cuore troviamo il CONO ARTERIOSO che si continua nell'aorta ventrale, che è un VASO MEDIANO che corre appunto ventralmente a livello del pavimento del faringe; è dall'aorta ventrale che si dipartono gli ARCHI AORTICI che consistono in una serie di VASI CONTINUI, BILATERALI, NON CAPILLARIZZATI. Gli archi aortici si allungano verso la regione dorsale e confluiscono nell'aorta dorsale che è invece, almeno per quanto concerne la regione faringea e cefalica, una struttura pari, le aorte dorsali (una da una parte e una dall'altra) proseguono anteriormente sempre separatamente a formare le CAROTIDI INTERNE che vanno ad irrorare le strutture del capo, mentre posteriormente alla regione del faringe le 2 aorte dorsali si

uniscono andando a costituire una struttura impari che va ad alimentare le arterie del resto del corpo. Il numero di paia di archi aortici:

- negli agnati va da 8 a 15, uno per ogni arco branchiale
- gli gnatostomi, almeno a livello embrionale, si rifanno ad uno schema comune che prevede 6 paia d'archi aortici (col minore più prossimo alla testa).

Negli agnati ogni arco aortico capillarizza a formare capillari respiratori, e ogni arco aortico si differenzia nella metà più ventrale in un'arteria branchiale afferente che capillarizza in una RETE MIRABILE, che serve per la respirazione branchiale, e poi si risolve in un'arteria branchiale efferente che sbocca nell'aorta dorsale.

Nel caso degli agnati ciascuna arteria branchiale afferente che reca sangue refluo povero d'ossigeno si diparte dall'aorta ventrale, si porta nello spazio tra due fessure branchiali adiacenti e le irrora entrambe dividendosi in due rami (due carotidi); dopo la capillarizzazione e la risoluzione in arterie branchiali efferenti sbocchiamo nell'aorta dorsale che si biforca in due carotidi interne che porteranno sangue ossigenato alle regioni cefaliche. Dall'arteria branchiale efferente del terzo arco aortico, quindi già sangue ossigenato che è l'arte efferente, si diparte un ramo che si dirige anteriormente e dividendosi origina le due carotidi esterne; a livello caudale le 2 aorte pari si uniscono in un'unica struttura detta AORTA DISCENDENTE.

Nei pesci gnatostomi accade che il primo arco branchiale, detto ARCO ORALE, va ad originare mascella e mandibola, mentre il secondo arco branchiale detto ARCO IOIDEO si mette in relazione al primo per contribuire all'articolazione della bocca, quindi pur avendo livello embrionale sei archi branchiali attraversati ciascuno dal proprio arco aortico, dal primo non si formano branchie e dal secondo si formeranno branchie a seconda della specie, quindi come conseguenza gli archi aortici del primo e del secondo arco branchiale subiscono profonde modificazioni o addirittura arrivano a regredire completamente.

### CONDROITTI

La struttura degli archi branchiali e aortici è sempre da considerarsi bilaterale.

Nei condroitti il primo arco branchiale, l'arco orale, si trasforma in mascella e mandibola e il ramo afferente dell'arco aortico corrispondente degenera quindi, nonostante ciò la prima fessura branchiale non scompare ma si trasforma nello SPIRACOLO che non contribuisce alla respirazione, esso riceve il sangue ossigenato da un ramo che si diparte dal letto aortico dal secondo arco aortico, da questo si riparte quindi L'ARTERIA SPIRACOLARE. Un ulteriore modifica riguarda il secondo arco aortico, il ramo afferente del secondo arco aortico capillarizza solo con il ramo efferente anteriore del secondo arco aortico poiché anteriormente il ramo afferente non trova più il ramo efferente con cui capillarizzare, infatti il primo arco branchiale si modifica in modo drammatico in spiracolo, che non avrà più funzioni respiratorie. Dalla volta dorsale originano le carotidi interne che portano sangue ossigenato al cervello, dalle arterie efferenti del terzo e quarto arco aortico si staccano le arterie commissurali, che vanno a costituire le arterie coronarie che portano sangue ossigenato al cuore per ossigenare il miocardio.

## OSTEITTI

Negli osteitti in cui non è previsto l'intervento di un polmone, per quanto concerne ARTERIA COMMISSURALE e CAROTIDI INTERNE ed ESTERNE la situazione è simile a quella dei condroitti, la grossa differenza è che qui (negli osteitti) sia il primo sia il secondo arco aortico degenerano mentre quelli dal terzo al sesto si capillarizzano sviluppando branchie funzionanti.

Nei pesci polmonati invece gli ARCHI AORTICI si modificano per affrontare l'invenzione della respirazione polmonare, quindi per gestire la presenza di un circolo doppio: quello sistemico in parallelo a quello polmonare; anche nei dipnoi nel periodo embrionale si formano sei archi aortici ma il primo degenera piuttosto precocemente, viene però a differenza dei pesci ossei non polmonati mantenuto il secondo arco aortico che capillarizza a livello, come nei condroitti, di un EMIBRANCHIA in corrispondenza del secondo arco branchiale. Il terzo e quarto arco aortico non capillarizzano ma rimangono dei canali continui che hanno il compito di inviare il sangue ossigenato, che nel cuore viene mantenuto in una certa porzione separato da quello non ossigenato, direttamente nel circolo sistemico, ciò avviene dapprima via aorta ventrale quindi via archi 3 e 4, quindi aorta dorsale. Gli archi branchiali 5 e 6 formano OLOBRANCHIE e i rispettivi archi aortici che partono dalla porzione dorsale del cono arterioso capillarizzano, dal tratto efferente dell'arco sei origina una struttura nuova, L'ARTERIA POLMONARE che porta il sangue ricco in CO<sub>2</sub> al cuore, il tratto tra arteria dorsale e arteria polmonare è detto DOTTO ARTERIOSO.

- quando il pesce utilizza le branchie per respirare, il sangue passa attraverso il secondo, il quinto e il sesto arco aortico, viene ossigenato e quindi inviato nella volta dorsale: circolazione di tipo semplice
- quando il pesce utilizza il polmone, il sangue non ossigenato arriva al seno venoso tramite le vene epatiche ed il DOTTO DI KUVIER, struttura a cui convergono le vene cardinali cioè le vene che drenano il sangue refluo dal cervello, le CARDINALI ANTERIORI, e dal tronco e dalla parte caudale, le CARDINALI POSTERIORI. Al cuore però in questa situazione arriva anche il sangue ossigenato dal polmone tramite la vena polmonare, i due flussi di sangue (a livello cardiaco) vengono mantenuti separati quindi il sangue ossigenato fluirà verso gli archi 3 e 4 che lo portano direttamente all'aorta dorsale, mentre quello refluo ricco di CO<sub>2</sub> verrà inviato verso il sesto arco, qui infatti il polmone che sta funzionando richiama attivamente il sangue verso l'arteria polmonare attraverso il sesto arco aortico, mentre il secondo e il quinto che potrebbero a loro volta ricevere sangue non riescono ad usufruirne perché le branchie che non stanno funzionando non supportano la circolazione nei rispettivi archi aortici, questa separazione dei flussi è estremamente EFFICIENTE.

## TETRAPODI

Nei tetrapodi si afferma definitivamente la respirazione polmonare, in essi ci sono due circoli strutturalmente o anche solo funzionalmente separati, quindi anche gli

archi aortici si modificano di conseguenza e lo fanno dovendo anche tener conto, nelle classi in cui accade, della deviazione cardiaca dei flussi in condizioni di apnea. Dei sei archi nei tetrapodi se ne sviluppano solo tre, ad eccezione degli anfibi urodela dove anche il quinto arco aortico (oltre al terzo, quarto e sesto) assume una funzione nell'adulto. Ciascuno di questi archi avrà un destino ben preciso:

- il TERZO ARCO → forma il sistema delle carotidi che hanno la funzione di irrorazione della regione del capo
- il QUARTO ARCO → è destinato alla circolazione sistemica
- il SESTO → è deputato a formare le arterie polmonari che portano il sangue ricco in CO<sub>2</sub> ai polmoni

Poiché i primi due archi branchiali andranno a formare strutture cranio-facciali i due archi aortici corrispondenti degenerano già in età embrionale, l'aorta ventrale diviene un piccolo tratto in uscita dal cuore che comunica con gli archi aortici che rimangono nell'adulto e che sono continui in quanto il sistema branchiale è ormai scomparso.

Negli anfibi adulti i primi due archi degenerano mentre il terzo forma il sistema delle carotidi, infatti il terzo arco è detto anche ARCO CAROTIDEO comprensivo di carotidi interna ed esterna.

Il ramo della aorta dorsale tra il terzo e il quarto arco aortico, il cosiddetto DOTTO CAROTIDEO, degenera anch'esso e ciò consente di isolare il sistema delle carotidi dal resto del circolo, nel senso che si migliora la separazione tra i flussi di sangue ossigenato e non ossigenato. Allo stesso tempo il tratto corrispondente dell'aorta ventrale assume il significato di CAROTIDE COMUNE, dalla quale originano appunto carotide esterna ed interna; il quarto è L'ARCO SISTEMICO, il sesto quello PULMOCUTANEO che darà origine all'arteria polmonare e all'arteria cutanea magna.

La scelta del ramo polmonare piuttosto che di quello cutaneo da parte del sangue dipende dalla disponibilità dell'ossigeno nell'ambiente.

Come nei dipnoi, dall'arteria polmonare che origina dal sesto arco aortico si diparte un dotto arterioso o DOTTO DI BOTALLO che regredisce negli anuri, la regressione del dotto di Botallo contribuisce di nuovo alla migliore separazione dei flussi isolando la circolazione polmonare di sangue non ossigenato dal circolo sistemico che porta invece sangue ricco ossigeno.

Negli urodela ma non negli anuri permane il quinto arco con SIGNIFICATO SISTEMICO.

## RETTILI

Al seno venoso del cuore dei rettili, che è incorporato nella parete dell'atrio destro, arrivano le vene cave, al sinistro l'arteria polmonare; gli archi aortici in tutti i rettili si evolvono in modo simile ed emergono direttamente dal ventricolo nella parete del quale è ormai incorporato il cono arterioso, anche nei rettili vengono mantenuti il sesto, il quarto ed il terzo arco:

- il SESTO → corrisponde all'arteria polmonare che subito dopo la sua emergenza si divide nelle due arterie dirette ai polmoni

- il QUARTO paio di archi aortici → va a costituire i due archi sistemici, destro e sinistro: una peculiarità dei rettili odierni è che gli archi aortici sistemici che emergono dal ventricolo incrociano subito le proprie direzioni, nel senso che i due archi aortici emergono dal cuore rispettivamente il sinistro dalla regione destra del cuore e si chiamerà ARCO DESTRO, il destro da quella di sinistra e si chiamerà ARCO SINISTRO.
- il TERZO arco → origina il sistema delle CAROTIDI, il DOTTO CAROTIDEO e DOTTO DI BOTALLO possono essere persi ma non necessariamente; il dotto di Botallo può tornare utile per dirottare più efficientemente il sangue deossigenato nel circolo sistemico come sono capaci di fare i rettili con i loro deviatori. Dall'arco sistemico destro che emerge da sinistra, che è il più sviluppato e il predominante e che riceve il sangue ossigenato, parte L'ARTERIA BRACHIOCEFALICA da cui poi originano le carotidi che proseguono verso le regioni cefaliche e le arterie succlavie che andranno ad irrorare gli arti anteriori

### UCCELLI e MAMMIFERI

Negli uccelli così come nei mammiferi circolo polmonare e sistemico sono completamente separati e anche negli uccelli e nei mammiferi rimangono gli archi aortici terzo quarto e sesto.

Negli uccelli gli archi aortici emergono direttamente dal ventricolo, e come negli anfibi ma a differenza dei rettili non troviamo mai il dotto carotideo cioè il tratto di aorta dorsale tra il terzo ed il quarto aortico, dalla coppia di archi sistemi rettiliani (quindi del quarto arco aortico) solo l'arco destro, il predominante nei rettili, si sviluppa mentre il sinistro non lo si ritrova più negli uccelli; dall'arco sistemico destro emerge l'arteria brachiocefalica che originerà CAROTIDI e ARTERIE SUCCLAVIE: questi aspetti mostrano la vicinanza filetica tra rettili attuali e uccelli.

L'arteria polmonare deriva ancora dal sesto arco aortico e non c'è mai presenza del dotto arterioso cioè del DOTTO DI BOTALLO.

Nei mammiferi vale quanto detto per gli uccelli, con la particolarità però che l'unico arco sistemico che origina sempre dal quarto arco aortico è il sinistro e che origina a sinistra, cioè l'arco aortico sistemico dei mammiferi non piega dalla parte opposta come i due archi dei rettili o l'unico arco superstite negli uccelli, ma rimane y-laterale rispetto alla sua emergenza.

L'arteria polmonare deriva come sempre dal sesto arco aortico e non c'è mai presenza del dotto arterioso se non nell'embrione dei placentati.

Il rimodellamento degli archi aortici dei mammiferi è molto complesso e può variare leggermente a seconda della specie, in linea di massima comunque dall'arco aortico sistemico sinistro, dalla porzione che piega, si separa la SUCCLAVIA SINISTRA; prima ancora che l'arco pieghi si separa invece l'arteria brachiocefalica che biforcandosi dà origine all'arteria succlavia destra e alle carotidi che si portano alla destra della regione cefalica. Da un altro ramo dell'arteria brachiocefalica possono originarsi le carotidi di sinistra che invece nell'uomo emergono direttamente dall'arco.

Il sistema circolatorio dei pesci adulti, per esempio come nel caso della squalo, e il sistema circolatorio dell'embrione degli amnioti sono estremamente simil:

- nei pesci adulti c'è una circolazione semplice col cuore che pompa sangue agli archi aortici tramite l'aorta centrale, gli archi capillarizzando consentono la ri-ossigenazione del sangue
- negli embrioni degli amnioti c'è una circolazione semplice con degli archi aortici che non capillarizzano ma analogamente agli archi dei pesci si portano dorsalmente e confluiscono nell'aorta dorsale, che a livello del faringe è una struttura bilaterale. Da qui il sangue va alle regioni anteriori tramite le carotidi (verso la testa) e le arterie succlavie (verso gli arti anteriori); caudalmente al faringe le 2 aorte dorsali si fondono in un unico vaso. l'aorta dorsale discendente che si dirige posteriormente e si ramifica ad originare le arterie che si portano a tutti gli organi periferici.

I sistemi su cui si basa invece la RETE VENOSA dei vertebrati derivano dai sistemi venosi dell'embrione che sono 3, e un quarto che si definisce in concomitanza con la presenza della respirazione polmonare.

- il primo sistema → è il sistema delle VENE VITELLINE o SOTTO INTESTINALE VITELLINO, che passa ventralmente all'intestino e che invia il sangue in direzione caudocefalica, il suo compito è quello di drenare la parte caudale del corpo, il canale alimentare e il sacco vitellino in embrione che derivano da uova telolecitiche.

I primi vasi a comparire nell'embrione sono le vene vitelline che sono in continuità con i vasi vitellini, inoltre queste vene che sono strutture pari si fondono ventralmente nella regione anteriore a dare il tubo endocardico che porterà alla costruzione del cuore. Le vene vitelline pari si fondono anche più posteriormente a formare la vena sotto intestinale.

Nella regione dove le vene vitelline sono ancora strutture pari si instaurano connessioni tra le 2, mediate da una ricca rete di VASI ANASTOMOTICI, quindi una volta formatosi il cuore anteriormente a questo il vaso ventrale è rappresentato dall'aorta ventrale, mentre posteriormente al cuore il vaso ventrale è rappresentato dalla vena sotto intestinale, questa una volta che viene ad instaurarsi il circolo dei capillari epatici viene suddivisa in:

- un tratto posteriore al fegato, la VENA PORTA EPATICA che entra nel fegato
- un tratto anteriore al fegato, la VENA EPATICA che porta il sangue dall'organo fino al seno venoso

A livello del fegato la rete di vasi anastomotici che collega le 2 vene vitelline dà origine alla rete dei sinusoidi epatici in continuità con vena porta epatica e vena epatica.

- Il secondo sistema venoso → è quello delle VENE CARDINALI che decorrono dorsalmente all'intestino, si tratta di due grossi tronchi venosi, le VENE CARDINALI ANTERIORI, che raccolgono il sangue refluo della regione cefalica, e le VENE CARDINALI POSTERIORI, che decorrono prossime all'aorta dorsale e recuperano sangue refluo dalla coda, dalla parete del tronco, dalle gonadi e dal rene; all'altezza del cuore le cardinali anteriori e posteriori si

uniscono a dare le vene cardinali comuni o dotti di Kuvier che sboccano nel seno venoso

- Il terzo sistema è quello delle VENE ADDOMINALI, che negli amnioti sono dette OMBELICALI, che decorrono longitudinalmente nella parete del tronco in posizione latero-ventrale, raccolgono il sangue refluo dagli arti e dalla parete ventrale del tronco e sono assenti negli agnati; le vene addominali sono sempre presenti negli embrioni dei tetrapodi ma il loro destino varia con le diverse classi
- Il quarto sistema → è il sistema delle vene polmonari, è il sistema che si delinea con l'instaurarsi della respirazione polmonare

Nei tetrapodi i primi tre sistemi servono l'atrio destro il quarto l'atrio sinistro.

Gli organismi hanno la continua necessità di produrre le cellule del sangue, questo processo è noto col nome di EMOPOIESI; l'emopoiesi si avvale di organi:

- LINFOIDI → deputati alla produzione dei linfociti che hanno una funzione centrale nel sistema immunitario
- MIELOIDI → si occupano di rifornire l'organismo di eritrociti, granulociti, trombociti e monociti

Inoltre i siti ematopoietici nei vertebrati variano grandemente a seconda della classe.

## **APPARATO SCHELETRICO**

Il sistema scheletrico dei vertebrati ha diversi compiti quali:

- PROTEGGERE GLI ORGANI INTERNI
- FORNIRE I MUSCOLI di un punto d'inserzione su cui fare leva per consentire i movimenti
- SOSTENERE e PLASMARE IL CORPO
- Essere SEDE DEL MIDOLLO OSSEO nel quale avviene l'emopoiesi
- Rappresentare una RISERVA DI CALCIO

Lo SCHELETRO dei vertebrati, in particolare il TESSUTO OSSEO rappresenta una novità introdotta proprio dai vertebrati, questi posseggono un ENDOSCHELETRO che si può regionalizzare in:

- CRANIO → cioè scheletro della testa
- SCHELETRO POST-CRANIALE → si compone di uno SCHELETRO ASSILE che è relativo a tutte le parti del corpo distribuite lungo l'asse antero-posteriore del corpo stesso e comprende:
  - la NOTOCORDA
  - la COLONNA VERTEBRALE
  - le COSTE
  - lo SCHELETRO DELLE PINNE IMPARI

Lo scheletro post-craniale si compone inoltre di uno SCHELETRO APPENDICOLARE, che riguarda cioè:

- le APPENDICI
- le PINNE o gli ARTI

- le strutture di sostegno, i CINTI

Esiste anche in alcuni vertebrati moderni, ad esempio nell'armadillo, nel pangolino ma anche nei cheloni uno scheletro più superficiale e dermico, un DERMASCHELETRO dunque, che è solitamente costituito da PIASTRE OSSEE cheratinizzate o mineralizzate che si sviluppano nella cute o nel sottocute come ossa di membrana, sono queste quindi piuttosto differenti dall'endoscheletro formato invece da cartilagine o da ossa di sostituzione.

Da un punto di vista squisitamente evolutivo sappiamo che i primi agnati possedevano un dermascheletro protettivo che si è andato man mano irrobustendo grazie all'aggiunta di materiali vari quale SMALTO, DENTINA, OSSO e possedevano inoltre un ENDOSCHELETRO CARTILAGINEO, nel corso dell'evoluzione si è assistito a una riduzione del dermascheletro e alla crescita di importanza dell'endoscheletro che si è andato via via sviluppando, passando da cartilagineo a osseo.

LO SCHELETRO ASSILE: il primo organo di SOSTEGNO ASSILE è sicuramente rappresentato dalla notocorda, questa struttura sostiene l'embrione di tutti i vertebrati e verrà sostituita al tessuto osso della colonna vertebrale nell'adulto, a eccezione degli agnati dove rappresenta lo scheletro assile anche nella vita adulta. A partire dagli gnatostomi si registra la comparsa della colonna vertebrale costituita da una serie di strutture ripetute, le VERTEBRE che possono essere CARTILAGINE o OSSEE, la NOTOCORDA la ritroviamo come residuo a formare alcune delle COMPONENTI INTERVERTEBRALI; dal punto di vista evolutivo la colonna vertebrale sarebbe nata per proteggere midollo spinale e aorta dorsale, e solo successivamente con la conquista dell'ambiente aereo si sarebbe convertita anche al ruolo di sostegno e supporto alla locomozione, quindi alla notocorda subentra quasi sempre la COLONNA VERTEBRALE e dello scheletro assile fanno pure parte le coste e lo sterno.

Una VERTEBRA TIPO dei vertebrati attuali è costituita da un CORPO VERTEBRALE o centro, da una struttura posta dorsalmente al corpo detta ARCO NEURALE che alloggia il midollo spinale, e da una porzione centrale detta ARCO EMAL che alloggia invece vene e arterie, quindi gli archi neurali di più vertebre disposte in fila formano una sorta di tunnel detto CANALE VERTEBRALE o canale neurale che accoglie il midollo spinale che decorre in senso rostro-caudale, mentre più archi emali allineati formano il CANALE VENTRALE FORATO.

L'arco vertebrale presenta diversi processi:

- il PROCESSO SPINOSO → col quale l'arco si prolunga dorsalmente
- le PRE e POSTZIGOAPOFISI → servono ad articolare tra loro vertebre poste in successione
- le DIA e PARAPOFISI → servono ad articolare le coste quando queste sono presenti (perché infatti non sempre le ritroviamo)

Le vertebre nelle varie classi possono deviare anche molto dallo schema base, gli agnati infatti non possiedono vertebre ma mantengono una notocorda anche nell'adulto su cui poi poggia il midollo spinale avvolto in una guaina, in alcuni casi

come nei petromizonti possono presentarsi piccole strutture cartilaginee che si ripetono in senso cefalo-caudale ma non si riscontra presenza di vertebre.

Nei dipnoi, nei condrostei e nei celacanti c'è un tipo di vertebra detta ACENTRICA che si struttura intorno alla notocorda e che si trova ancora, ma avvolta da un rivestimento fibroso; sulla notocorda i vari pezzi della vertebra acentrica si distribuiscono a strutturare:

- L'ARCO NEURALE che risulterà formato dal pezzo BASI-DORSALE e quello INTERDORSALE
  - L'ARCO EMALE formato invece dal pezzo BASI-VENTRALE e INTERVENTRALE
- Inoltre le coste possono articolarsi alle vertebre acentriche mediante la BASAPOFISI, questo particolare tipo di vertebra sembra supportare quanto detto prima relativamente all'aspetto evolutivo della colonna vertebrale: una struttura che si assembla allo scopo di proteggere il midollo spinale e i vasi che decorrono ventralmente alla notocorda, e poi assume altre caratteristiche funzionali legate alla conquista delle terre emerse.

Il CORPO VERTEBRALE lo ritroviamo invece nella maggior parte degli ittiopsidi, dapprima due pezzi distinti, il PLEUROCENTRO e L'IPOCENTRO si appoggiano sulla corda a costituire il CENTRO, quindi la loro fusione in un unico pezzo determina la strozzatura della notocorda, mentre anteriormente e posteriormente al confine tra vertebre adiacenti troviamo il MATERIALE CORDALE RESIDUO. Infatti la strozzatura del centro, a seguito della fusione dei pezzi BASIDORSALE e BASICENTRALE, lascia un residuo di notocorda prima e dopo la vertebra e questo tipo di vertebre è detto ANFICELE ed è tipico dei pesci teleostei.

Non solo possono esistere vertebre ACENTRICHE o vertebre con un singolo centro negli ittiopsidi ma si possono anche trovare vertebre DIPLOSPONDI, cioè dotate di due centri, qui i due corpi vertebrali posti in successione conferiscono più flessibilità nel movimento e si ritrovano per questo nelle regioni più caudali di alcuni pesci e di alcuni tetrapodi primitivi.

Sempre per quando concerne lo SCHELETRO ASSILE nei pesci gnatostomi si riconoscono due regioni che procedendo in senso cefalo-caudale sono:

- TRONCO → alle sue vertebre si articolano le coste e l'arco emale è aperto in due basapofisi
- CODA → le vertebre della coda non portano coste e si può riconoscere un tipico arco emale

Per quanto riguarda i primi tetrapodi bisogna prendere in considerazione una vertebra detta VERTEBRA RACHITOMA, che è caratterizzata dall'essere formata da più pezzi scheletrici discreti:

- il primo pezzo è L'IPOCENTRO → un grosso pezzo a forma di ferro di cavallo che si avviluppa alla parte centrale della corda
- un paio di pezzi sono i PLEUROCENTRI → si trovano posteriormente all'ipocentro in posizione dorsale, e si trovano uno per parte
- L'ARCO NEURALE → si trova tra ipo e pleurocentro, da questa struttura vertebrale evolveranno tutti i tipi di vertebre che si possono ritrovare nei tetrapodi:

- La vertebra EMBOLOMERA → negli anfibi labirintodonti; questa vertebra si sarebbe evoluta da una vertebra rachitoma grazie ad uno sviluppo comparabile di ipo e pleurocentro e un eventuale fusione dei due pezzi di quest'ultimo, si può considerare la conseguente condizione come una DIPLOSPONDILIA, cioè una situazione con due centri
- La vertebra OLOSPONDILA → negli anfibi attuali; si è generata sempre a partire dalla vertebra rachitoma a seguito però di un incremento dell'ipocentro accompagnato dalla scomparsa del pleurocentro, questa condizione differisce da quella che troviamo in tutti gli amnioti attuali, dove infatti è il pleurocentro a costituire il corpo vertebrale a fronte di una drastica riduzione, fino alla scomparsa, dell'ipocentro

Un aspetto che consente di classificare le vertebre è quello relativo alle superfici articolari del corpo vertebrale, caratteristica cruciale nel regolare i movimenti reciproci delle vertebre; le vertebre sono:

- ANFICIELI → entrambe le superfici sono concave (ad esempio la vertebra che si ottiene a seguito della strozzatura del centro che consegue alla fusione dei pezzi basidorsale e basiventrare)
- PROCIELI → se la faccia anteriore del centro è concava mentre quella posteriore è piatta, queste sono tipiche di anfibi, anuri e dei rettili
- OPISTOCELI → con concavità posteriore ed estremità anteriore piatta, sono tipiche degli anfibi urodela
- ACELI → hanno entrambe le estremità piatte e sono tipiche dei mammiferi
- ETEROCELI → sono presenti negli uccelli, queste vertebre hanno l'estremità conformate a sella e questa particolare conformazione contribuisce a conferire agli uccelli la considerevole flessibilità del collo che non trova pari in nessun'altra classe di vertebrati, infatti le selle di due vertebre consecutive si complementano perfettamente tra loro consentendo appunto un'enorme libertà di movimento.

Con la conquista delle terre emerse la colonna vertebrale deve farsi carico del peso dell'animale e cooperare alla sua deambulazione, quindi la colonna vertebrale, come nei pesci è divisa in tronco e coda, ora si specializza in differenti territori:

- CERVICALE → consente i movimenti della testa
- TORACICA
- LOMBARE
- SACRALE → si fa carico dell'inserzione degli arti posteriori e quindi dello scarico della maggior parte del peso corporeo
- CAUDALE

## ANFIBI

Negli anfibi la REGIONE CERVICALE ha una sola vertebra detta ATLANTE che possiede due faccette che le consentono di articolarsi più liberamente con L'OSSO

OCCIPITALE, cioè con l'osso dello scheletro del cranio che è posto più posteriormente

La REGIONE TORACICA è sempre caratterizzata da VERTEBRE CON BREVI COSTE che possono essere ARTICOLATE, come negli urodeli, o FUSE alle vertebre, come negli anuri.

Segue poi l'unica vertebra della REGIONE SACRALE che funge da inserimento per il CINTO POSTERIORE, quindi per gli arti posteriori.

Infine c'è una REGIONE CAUDALE con NUMEROSE VERTEBRE, negli urodeli, o L'UROSTILO, un pezzo derivato dalla fusione delle vertebre caudali, che ritroviamo invece negli anuri.

### RETTILI

Nei rettili la REGIONE CERVICALE ha più vertebre in quanto il COLLO subisce un ALLUNGAMENTO; le prime due vertebre più anteriori della regione cervicale sono L'ATLANTE, che si articola ancora con l'osso occipitale alle sue due faccette, e poi una seconda vertebra L'EPISTOFEO, che è una sorta di copia dell'Atlante nel quale però il centro si modifica in un dente che va ad articolarsi con L'ATLANTE che modifica il proprio centro che diventa un anello nel quale si inserisce appunto il dente dell'EPISTOFREO; la formazione ATLANTE-EPISTOFEO viene mantenuta anche in uccelli e mammiferi in quanto aumenta considerevolmente i gradi di libertà della testa sul resto della colonna.

Sia le VERTEBRE TORACICHE che quelle LOMBARI non sono molto diversificate tra loro e portano delle coste, seguono DUE sole VERTEBRE SACRALI e un numero variabile di VERTEBRE CAUDALI.

### MAMMIFERI

A parte qualche eccezione i mammiferi hanno:

- 7 vertebre nella regione cervicale
- un numero non costante di vertebre toraciche tutte articolate con delle coste
- le vertebre lombari portano coste rudimentali fuse alle vertebre stesse
- la regione sacrale è caratterizzata dall'osso sacro che è derivato dalla fusione delle vertebre sacrali, al quale si articola il cinto pelvico o cinto posteriore al quale fanno riferimento gli arti posteriori
- segue infine la serie, variabile in numero, delle vertebre caudali

### UCCELLI

Negli uccelli, che vedono un aumento del numero delle vertebre cervicali ed una mobilità della testa sul collo, la colonna si adatta al volo e al fatto che il movimento sul terreno è ottenuto grazie ai soli arti posteriori, le VERTEBRE TORACICHE quindi portatrici di coste per conferire alla colonna la rigidità necessaria sono fuse tra loro o almeno connesse da robuste strutture legamentose, la REGIONE CAUDALE vede diverse vertebre libere alle quali si antepone il SINACRO, una piastra ossea formata dalla fusione delle due sole vertebre sacrali con le prime vertebre caudali, posteriormente invece alle vertebre caudali libere troviamo infine il PIGOSTILO che deriva dalla fusione delle ultime vertebre caudali.

Le COSTE possono essere OSSEE o CARTILAGINEE, e sono disposte VENTRALMENTE o DORSALMENTE; le coste mancano nei ciclostomi.

Le coste si articolano alle vertebre con la loro estremità prossimale, mentre distalmente possono essere libere oppure inserite nello STERNO, un pezzo scheletrico impari mediano posizionato ventralmente e che manca nei pesci; i teleostei sono solitamente dotati di due paia di COSTE DORSALI e VENTRALI, ma possono anche avere o solo coste dorsali o solo coste ventrali, quale che sia la dotazione in coste dei pesci queste non raggiungono mai la linea mediana a livello ventrale.

Nei tetrapodi le coste hanno due siti di articolazioni con le vertebre e si distinguono in:

- COSTE VERE quando si articolano sia con le vertebre che con lo sterno
- FALSE quando si articolano con le vertebre ma fondono le loro estremità distali senza articolarsi con lo sterno; queste coste terminano nella muscolatura toracica
- FLUTTUANTI quando partono dalle vertebre con le quali si articolano ma non interagiscono né con lo sterno né con le altre coste mediante la loro estremità distale

Negli anfibi c'è un piccolo sterno connesso con il cinto che non viene però mai raggiunto dalle coste, e le coste degli anfibi sono spesso fuse con le vertebre.

Nei rettilli lo sviluppo notevole delle coste toraciche consente il miglioramento della ventilazione polmonare, le coste toraciche si possono inserire nello sterno, una grossa piastra ventrale che insieme ai muscoli toracici forma la gabbia toracica e possono esserci poi piccole coste a livello delle vertebre cervicali, così come anche negli uccelli, dove le coste toraciche che si articolano alle vertebre sono tutte, a parte le 2 più anteriori, connesse allo sterno, che in questa classe è rappresentato da un'ampia lamina ossea detta CARENA che supporta l'inserzione della forte muscolatura pettorale adatta al volo.

Nei mammiferi abbiamo solo coste toraciche, VERE più anteriormente e FALSE o FLUTTUANTI più posteriormente.

Le vertebre e le coste sono OSSA DI SOSTITUZIONE cioè si sviluppano da un modello cartilagineo, questo nel caso di coste e vertebre deriva dal MESODERMA PARASSIALE cioè dal mesoderma che corre bilateralmente ai lati della notocorda, questo andrà a segmentare in senso antero-posteriore nelle MASSERELLE SOMITICHE che si suddivideranno in diverse regioni, di queste sarà la porzione dello SCLEROTOMO che originerà vertebre, coste e sterno.

Le strutture scheletriche che derivano dai SOMITI sono ossa di sostituzione, quindi si formano dapprima come parti cartilaginee che poi, ad eccezione dei condroiti che mantengono uno scheletro cartilagineo, anche nell'adulto si ossificano.

Nello scheletro post-craniale c'è anche lo SCHELETRO APPENDICOLARE cioè quello che riguarda:

- le appendici, che siano esse pinne o arti

- le strutture che servono a sostenerli e ad ancorarli al tronco, cioè i cinti o cinture

Può essere considerato pettorale più anteriore e quello pelvico più posteriore in relazione alle appendici corrispondenti.

Le appendici sono solitamente in due paia, nei pesci ci sono:

- le pinne pettorali o toraciche
- le pinne ventrali o pelviche

Mentre nei tetrapodi troviamo:

- gli arti anteriori o superiori
- gli arti posteriori o inferiori.

Le pinne nei pesci svolgono fondamentalmente un ruolo direzionale, a volte propulsivo ma di solito quest'ultimo è un ruolo riservato alla PINNA CAUDALE, a volte possono addirittura avere funzioni ulteriori come ad esempio l'ossigenazione degli embrioni che crescono all'esterno del corpo materno.

Le PINNE PARI dei pesci sono sostenute da raggi scheletrici profondi, gli PTERIGIOFORI, sui quali si inserisce la muscolatura e che possono essere RADIALI e BASALI, con i primi che poggiano sui secondi che a loro volta instaurano l'articolazione col cinto; su questi pezzi endoscheletrici si poggiano i raggi che nei condroitti sono dei bastoncini cheratinizzati e vengono detti CERATOTRICHI mentre negli osteitti sono detti LEPIDOTRICHI e si tratta di strutture cartilaginee o addirittura ossificate. Una pinna cos' fatta viene definita pinna a METAPTERIGIO differisce però dalle pinne pari degli osteitti a PINNE CARNOSE come per esempio nei dipnoi, in quest'ultimo caso i BASALI si dispongono a formare l'asse prossimodistale dell'appendice e su questo asse vanno a posizionarsi i RADIALI, in modo bilaterale: questo tipo di pinne è detto ARCHIPTERIGIO BISERIATO.

Una particolare versione DELL'ARCHIPTERIGIO è il caso in cui ci sia un asse formato da basali, in numero ridotto però, e da radiali che si sistemano solo anteriormente ai basali e lo fanno in una posizione che possiamo definire PREASSIALE, i radiali non si appoggiano ai basali per tutta la lunghezza dell'asse ma solo nella porzione prossimale dell'asse stesso; da questa pinna detta anche PTERIGIO MONOSERIATO tipica degli antichi crossopterigi si sarebbe evoluto l'arto dei tetrapodi.

I CINTI o CINTURE sono quelle strutture che servono all'ancoraggio delle pinne al corpo, nel caso dei pesci ovviamente; quella PETTORALE serve le pinne anteriori e nei placodermi estinti era costituita da una serie di pezzi dermici che fusi tra loro contribuivano a formare la corazza a livello toracico, nei condroitti il cinto pettorale è formato ovviamente da pezzi cartilaginei detti:

- CORACOIDE
- SCAPOLA
- SOPRA SCAPOLARE

che costituiscono nel loro insieme un ANELLO INCOMPLETO

Negli squali il cinto pettorale è immerso nella muscolatura, ma mai direttamente connesso allo scheletro assiale, mentre nelle razze, dotate di pinne anche di considerevoli dimensioni e particolarmente adatta al nuoto attivo, la cintura pettorale si connette alla colonna mediante robusti legamenti.

Negli osteitti il CINTO PETTORALE pur presentando un certo grado di variabilità è costituito da tre elementi di origine dermica:

- la CLAVICOLA
- il CLEITRO → su questo si vanno ad articolare la scapola e il coracoide, di origine endoscheletrica, che fungono da base d'appoggio per l'inserzione dei basali della pinna, i due semicerchi che così vengono costruiti vanno ad interagire ventralmente l'uno con l'altro e dorsalmente con la parte posteriore del neurocranico tramite l'osso post-temporale
- il SOVRACLEITRO, che è il pezzo in posizione più dorsale

In tutti i pesci il CINTO PELVICO che ancora al corpo le pinne pelviche è rappresentato da una lamina ischiopubica detta BARRA PUPO-ISCHIATICA che è un singolo elemento scheletrico immerso nella muscolatura ma mai connesso direttamente allo scheletro assiale.

Nei vertebrati terrestri l'arto svolge sia funzione motorie sia di supporto per il corpo, che invece nei pesci era sostenuto dall'acqua, addirittura nei bipedi come uomo e uccello il peso del corpo è sostenuto tutto dai suoi arti posteriori solitamente più robusti e dotati di muscolatura più potente.

Gli elementi che compongono l'arco dei tetrapodi e che si articolano tra loro sono:

- STILOPODIO → è il segmento più prossimale, quello che interagisce e si articola al cinto, si tratta di un solo elemento osseo (l'omero nell'arto superiore e il femore nell'arto inferiore)
- ZEUGOPODIO → si articola allo stilopodio, è costituito dall'ulna e dal radio nell'arto superiore e dalla fibula e dalla tibia nell'arto posteriore
- AUTOPODIO → è il terzo segmento, quello in posizione distale, esso comprende le ossa di mano e piede; in questo segmento si distinguono tre sotto regioni che in ordine prossimo-distale sono:
  - il BASIPODIO, che comprende le ossa del carpo nella mano e del tarso del piede
  - il METAPODIO, che comprende le ossa del metacarpo della mano e del metatarso del piede
  - l'ACROPODIO, comprendente più file di falangi che costituiscono le ossa delle dita sia delle mani sia dei piedi

L'arto anteriore si articola con il CINTO PETTORALE che è costituito da scapola e coracoide che sono ossa di sostituzione, cui si aggiunge un osso di membrana: la clavicola; ovviamente dovendo l'arto sostenere il peso del corpo anche il cinto si modifica di conseguenza divenendo più robusto ed ancorandosi più saldamente agli arti. La CINTURA PETTORALE è articolata all'arto anteriore grazie alla cavità o FOSSA GLENOIDEA, una depressione che accoglie l'omero, ma non è più ancorata al cranio come invece accadeva nei pesci; questo favorisce la mobilità della testa e potrebbe anche ovviare alla conduzione delle vibrazioni causate dalla locomozione che si trasmetterebbero appunto dagli arti fino al capo.

Il CINTO ANTERIORE non è nemmeno ancorato allo scheletro assiale, ma nei tetrapodi con clavicola esiste la possibilità che il cinto interagisca con lo STERNO.

Nei primi tetrapodi come l'ittiofaga il cinto pettorale era formato prevalentemente da ossa dermiche come il CLEITRO e da OSSA DI SOSTITUZIONE; negli anfibi moderni invece sono le ossa di sostituzione come SCAPOLA e SOPRACORACOIDE a prevalere e quindi ci sarà un cleitro piccolo e qualche altro piccolo elemento cartilagineo. Anche la cintura pettorale degli amnioti è costituita in prevalenza da OSSA DI SOSTITUZIONE, nei rettili attuali troviamo una SCAPOLA e un solo OSSO CORACOIDE, mentre in molti rettili estinti i CORACOIDI erano due, l'uno posto anteriormente al secondo.

A questa base di elementi si aggiunge un pezzo dermico, la CLAVICOLA, e negli uccelli la clavicola destra e sinistra si fondono a formare L'OSSO A FORCELLA, nei mammiferi invece la scapola, che è l'osso del cinto pettorale più sviluppato in questa classe, ingloba L'OSSO CORACOIDE e forma così il PROCESSO CORACOIDEO.

In tutti i tetrapodi il CINTO PELVICO è costituito da tre ossa di sostituzione:

- il PUBE → in posizione ventrale più anteriore
- L'ISCHIO → in posizione ventrale posteriore rispetto al pube
- L'ILEO → in posizione dorsale rispetto ai primi due

Nel loro insieme costituiscono le PELVI o bacino, che nell'articolarsi tra loro delimitano una cavità detta ACETABOLO che ospita la testa del femore, poiché è sulla regione sacrale che si scarica gran parte del peso del corpo la struttura del cinto pelvico rimane piuttosto legata alla configurazione generale di tutte le classi dei tetrapodi.

Il cinto pelvico tramite l'ileo si ancora saldamente alla colonna vertebrale in corrispondenza delle vertebre sacrali, collegando l'arto posteriore allo scheletro assiale, ma ciò nonostante il cinto pelvico può andare incontro a delle modificazioni legate a particolari specializzazioni degli arti inferiori, come per esempio nella rana: si assiste ad un allungamento dell'ileo e ad un arretramento dell'acetabolo. Le pelvi degli uccelli sono invece modificate in modo tale da fare spazio alle voluminose uova che depongono; nei mammiferi monotremi e marsupiali troviamo di fronte al pube le ossa marsupiali che hanno il ruolo di sostegno appunto per la struttura del marsupio.

Lo stile di vita dell'animale è strettamente legato alla struttura dell'arto, se è vero che anfibi e rettili presentano delle specie completamente apodi, che hanno perso gli arti durante il loro percorso evolutivo, in entrambe le classi però troviamo generalmente la struttura di base ereditata dall'arto del comune antenato dei tetrapodi. Negli uccelli si assiste a profonde modificazioni sia degli arti superiori sia di quelli inferiori, l'arto anteriore che diventa ALA perde le caratteristiche classiche dell'AUTOPODIO i cui pezzi regrediscono e/o si fondono per una diminuita funzionalità, ad esempio nell'ala ritroviamo solo tre dita proprio a seguito della fusione di più elementi dell'autopodio; nell'arto posteriore che deve essere robusto per sostenere il peso del corpo sulla terraferma ma anche soprattutto deve aiutare durante il decollo e l'atterraggio, la tibia si fonde alla prima serie degli elementi

tarsali formando una nuova struttura detta TIBIA-TARSO, compare inoltre un nuovo elemento il TARSO-METATARSO frutto della fusione tra la seconda serie di elementi tarsali e le ossa del metatarso.

Nei mammiferi ci possono essere arti specializzati nella corsa, nel salto così come nel volo, che si staccano sempre più dall'arto generalista qual è quello dei plantigradi, come nell'uomo; man mano che si specializza nel salto e nella corsa il mammifero tende ad appoggiare sempre più la parte distale dell'AUTOPODIO e allungare il metatarso così come vediamo accadere nei carnivori e negli equidi dove rispettivamente si appoggiano solo le dita o addirittura solo lo zoccolo di un singolo dito. Nei pipistrelli grazie alle modificazioni dell'arto anteriore si può addirittura volare, in questo caso si allungano di molto il radio, le falangi e le ossa metatarsali di quattro dita escluso il pollice, che rimane invece pressoché invariato; inoltre tra le lunghe falangi si trova l'abbondante tessuto cutaneo del PATAGIO, la membrana che consente il volo di questi animali.

Infine il ritorno all'acqua di tetrapodi, sia mammiferi attuali che rettili estinti come l'ittiosauro, prevede delle profonde modificazioni degli arti anteriori con riduzione della lunghezza di omero, radio e ulna e un aumento del numero di falangi: nei mammiferi marini l'arto posteriore può addirittura scomparire.

L'arto dei tetrapodi si considera derivi dalle pinne carnose del tipo ARCHIPTERIGIO MONOSERIATO in dotazione ai crossopterigi ripidisti, questa pinna era infatti dotata di un singolo elemento scheletrico che connetteva la pinna con il cinto pelvico, il primo assiale e questo pezzo scheletrico è considerato omologo dell'omero dei tetrapodi; seguivano il secondo assiale ed il primo radiale rispettivamente omologhi di ulna e radio dell'arto dei tetrapodi, dai radiali a seguito di modificazioni si sarebbero evoluti pezzi scheletrici dell'autopodio.

Anche la posizione degli arti si è evoluta adattandosi sempre meglio alla deambulazione, i primi tetrapodi avevano arti che consentivano loro di trascinare il corpo sulla terra ferma quindi fondamentalmente di strisciare sul terreno, il primo passo verso una deambulazione più efficiente è venuto con l'arto che consentiva di sollevare il corpo da terra (ARTO TRASVERSALE) evitando quindi all'animale di strisciare sul terreno, il salto evolutivo definitivo c'è stato con la conquista di un ginocchio e di un gomito concepiti per piegarsi che ha consentito di acquisire la postura tipica degli attuali tetrapodi perfettamente adattata alla deambulazione, alla corsa e al salto.

Il CRANIO, lo scheletro della testa, si è evoluto per consentire ai nuovi organi di senso e alla struttura necessaria per gestirli una SCATOLA PROTETTIVA, il cranio può essere suddiviso in tre porzioni fondamentali:

- lo SPLANCNOCRANIO → formato in origine dall'arco orale, dall'arco ioideo e dagli altri archi branchiali
- il NEUROCRANIO → che comprende tutte le capsule che avvolgono gli organi di senso e tutti i pezzi scheletrici che formano le pareti laterali e la base del cranio

- il DERMOCRANIO → che va a costituire essenzialmente la volta del cranio e quest'ultimo è detto anche ECTOCRANIODERMICO in quanto costituito da ossa di membrana che lo fanno differire dallo splancno e neurocranio che invece sono dette nel loro insieme endocranio

A proposito del DERMATOCRANIO gli antichi agnati e i primi gnatostomi possedevano una corazza ossea, il DERMASCHELETRO derivata da ossificazione diretta del derma cutaneo; la parte del derma scheletro che stava a protezione della regione cefalica ha cominciato nei primitivi osteitti a formarsi più in profondità a contatto con le 2 componenti dell'endocranio, più antiche perché appunto già presenti in agnati e nei primi gnatostomi.

Il dermatocranio deborda anche lateralmente andando così a coprire L'ARCO ORALE che a partire dagli osteitti va a perdere la sua funzione di sostegno della bocca degli gnatostomi e viene sostituito appunto da pezzi di osso dermico derivati dall'ectocraniodermico; infatti il coinvolgimento del primo arco branchiale nella bocca degli gnatostomi cambia drammaticamente andando dai condroitti agli osteitti:

Anzitutto negli gnatostomi ogni arco branchiale si compone di almeno quattro pezzi cartilaginei che procedendo in senso dorso-ventrale sono:

- FARINGOBRANCHIALE
- EPIBRANCHIALE
- CERATOBRANCHIALE
- IPOBRANCHIALE → può essere presente anche un BASIBRANCHIALE, un piccolo pezzo impari che unisce i due ipobranchiali bilaterali a livello ventrale

Questi elementi sono articolati tra loro e hanno funzione di sostegno e di gestione dei flussi di acqua grazie anche alla loro connessione con la muscolatura branchiale.

Poiché già nei condroitti il primo e il secondo arco branchiale non sono più portatori di branchie la struttura e l'organizzazione dei suddetti elementi cambia in modo sostanziale:

- il primo arco branchiale dei condroitti si trasforma in sostegno della bocca, in particolare sembra che gli unici pezzi scheletrici pari dell'arco branchiale a rimanere siano L'EPIBRANCHIALE e il CERATOBRANCHIALE, che diventano rispettivamente MASCELLA o cartilagine palato quadrato e MANDIBOLA o cartilagine di meckel; quella che era la muscolatura deputata alla contrazione della fessura branchiale del primo arco diventa ora dedicata alla chiusura di mascella e mandibola, che si articolano tra loro.
- il secondo arco branchiale detto ioideo è posto immediatamente dietro la prima fessura branchiale trasformata ora in SPIRACOLO e subisce a sua volta importanti modifiche strutturali, mentre la porzione ventrale va incontro ad uno sviluppo pressoché normale, con i tre pezzi (ceratoiale, ipoiale e basiale) il segmento epibranchiale aumenta di dimensione e dà origine alla CARTILAGINE IOMANDIBOLARE, questa è collegata all'articolazione mascella mandibola tramite robusti legamenti ed è inoltre ancorata con la sua porzione dorsale alla regione otica del neurocranio,

conferendo così al complesso mascellare dello splancnocranio un aggancio al neurocranio.

Questo modello di sospensione del complesso mascella-mandibola al neurocranio è detto di tipo IOSTILICO; in alcuni squali più primitivi la sospensione del complesso mascella-mandibola al neurocranio si realizza sia mediante l'elemento iomandibolare sia anche grazie alla presenza di una seconda articolazione che connette direttamente il neurocranio con la cartilagine palato quadrata detta processo otico della cartilagine palato quadrata, questo tipo di sospensione è detto ANFISTILICO.

Per quanto riguarda la sospensione della mandibola negli osteitti insieme all'iomandibolare si può trovare un elemento osseo detto SIMPLETTICO che funge da connettore tra l'iomandibolare e il quadrato, le due CARTILAGINI PALATO QUADRATE e DI MECKEL le si può ritrovare durante lo sviluppo embrionale in tutti i vertebrati; a parte i condroitti tutti gli altri andranno a perderle sostituite da ossa di membrana, ne rimarrà solo la parte posteriore di ciascuna delle due che ossificando daranno origine al QUADRATO in posizione più dorsale e all'ARTICOLARE in posizione più ventrale, negli osteitti la mascella è costituita da due elementi bilaterali:

- OSSO PREMASCELLARE
- OSSO MASCELLARE

Sono ossa di membrana quindi derivate dal dermatocranio che debordando e andando a coprire anche l'arco orale solleva i pezzi di quest'ultimo dal dover sostenere la bocca; posteriormente troviamo il quadrato.

La massa della mandibola è rappresentata dal dentale, osso di membrana, cui si associano l'angolare e gli spleniali più ventralmente ed il sovrangolare in posizione più dorsale, sono anche queste tutte ossa di membrana a cui si associa posteriormente l'articolare.

La sospensione della mandibola negli osteitti è solitamente di carattere IOSTILICO.

In tutti i tetrapodi la mandibola rimane invariata così come numero di elementi, essendo ancora formata come negli osteitti da un mascellare, un premascellare e il quadrato, però la mandibola va incontro ad un notevole riarrangiamento, infatti i fossili dei labirintodonti ormai estinti avevano ancora un certo numero di elementi ossei dermici: la superficie esterna era formata da un ampio dentale cui facevano capo un sopra angolare più posteriore, un angolare posto ventralmente al sopra angolare e due spleniali, internamente la superficie della mandibola contava ancora angolare e spleniali cui si aggiungevano il prearticolare dorsale rispetto all'angolare e i coronoidi, mentre posteriormente era presente un articolare.

Passando ad anfibi moderni si osserva che il numero dei pezzi costituenti la mandibola va diminuendo sia per perdita che per fusione dei pezzi scheletrici, gli anfibi urodeli hanno solo tre ossa dermiche:

- il DENTALE
- il CORONOIDE
- il PREARTICOLARE, seguiti dall'articolare

L'imporsi delle ossa di membrana nel definire l'articolazione della bocca prosegue anche nei rettili, ad esempio nella mandibola di un cocodrillo tutti gli elementi a parte l'articolare che è un osso di sostituzione sono pezzi ossei dermici; negli uccelli si mantengono le tre ossa dermiche:

- DENTALE
- ANGOLARE
- SOPRAANGOLARE

Mentre nei mammiferi assistiamo ad una clamorosa semplificazione in quanto l'unico osso evolutivamente superstite è il dentale.

Alcuni elementi però vengono riutilizzati in altro modo, ad esempio L'IOMANDIBOLARE, che nei condroitti e negli osteitti serviva alla sospensione della mascella, in tutti i tetrapodi non ha più questo compito e viene spostato nella cavità dell'orecchio medio e trasformato in quella che viene chiamata COLUMELLA, o STAFFA nei mammiferi, si tratta ora di una bacchettina ossea che ha la funzione di trasmettere le vibrazioni dalla membrana timpanica all'orecchio interno; solamente nei mammiferi anche QUADRATO e ARTICOLARE fanno la medesima fine dell'iomandibolare, infatti questi tre elementi ormai trasformati in tre piccoli pezzi:

- STAFFA (l'iomandibolare)
- INCUDINE (il quadrato)
- MARTELLO (l'articolare)

vanno a costituire il tritico degli ossicini dell'orecchio medio che trasmettono i suoni dal timpano all'orecchio interno.

La sospensione di mascella-mandibola è di tipo AUTOSTILICO, questo tipo di sospensione si verifica appunto quando l'iomandibolare perde la sua funzione di sospensione mascellare al neurocranio, la sospensione autostilica può essere:

- primitiva, detta quindi OLOSTILICA → è ottenuta grazie alla fusione della cartilagine palato quadrata direttamente al neurocranio; questa si riscontra negli olocefali quindi già in alcuni pesci cartilaginei
- una seconda possibile sospensione di tipo autostilico, detta DI TIPO SECONDARIO → si ritrova nei dipnoi e nei tetrapodi; in questa sospensione la mascella che si integra al neurocranio si compone ormai interamente da ossa di sostituzione e non più dagli elementi originali dello scheletro viscerale cioè dello splancocranio. Quindi nei tetrapodi la cartilagine iomandibolare, ormai esclusa dalla sospensione, viene internalizzata e riciclata a originare la columella dell'orecchio medio.

Il NEUROCRANIO è la parte dello scheletro craniale che comprende tutte le capsule che avvolgono gli organi di senso e tutti i pezzi scheletrici che formano le pareti laterali e la base del cranio, esso quindi funge da protezione per l'encefalo e per gli organi di senso.

Il NEUROCRANIO è formato sia da ossa di sostituzione sia da ossa di membrana: le ossa di sostituzione del neurocranio sono quelle che si sono formate come cartilagini durante lo sviluppo embrionale a protezione dell'organo dell'olfatto, le capsule olfattive, dell'occhio, le capsule ottiche, e dell'orecchio, le capsule otiche,

quindi queste cartilagini si formano proprio intorno agli abbozzi degli organi di loro competenza; a queste cartilagini si aggiungono degli elementi pari, le CARTILAGINI PRE e PARACORDALI che si dispongono rispettivamente davanti e di fianco alla corda. Questi elementi cartilaginei vanno incontro ad ossificazione dando origine a delle ossa di sostituzione che vanno a costituire tre regioni:

- REGIONE ETMOIDALE → più rostrale che protegge l'organo dell'olfatto
- REGIONE SFENOIDALE → che protegge l'occhio
- REGIONE OCCIPITALE → la più posteriore a livello dell'orecchio, organo che protegge cooperando con l'osso temporale, che ha origini in parte membranosa in parte cartilaginea

Attraverso un foro nella regione occipitale, il FORAMEN MAGNUM, passa il midollo spinale e il foramen magnum si posiziona dove convergono le 4 unità che compongono la regione occipitale:

- il SOPRAOCCIPITALE
- i due ESIOCCIPITALI
- il BASIOCCIPITALE

Le regioni del neurocranio formano quindi una sorta di vassoio nel quale trova alloggio il cervello, protetto dorsalmente dalle ossa di membrana che nel corso dell'evoluzione passano dal costituire la corazza esterna degli antichi placodermi a formare la parte superiore e laterale del cranio oltre che partecipare alla costituzione dello scheletro della bocca.

Nei condroitti invece è sempre il neurocranio che espandendosi latero dorsalmente va a formare la volta della scatola cranica, sotto la scatola cranica, quindi appena sotto le ossa di sostituzione del neurocranio, si apre un'altra cavità, quella orale, poi immediatamente sotto il vassoio del neurocranio troviamo la volta della bocca, questa si compone da più pezzi (es. osteitti ed anfibi ancestrali):

- DUE VOMERI posti anteriormente
- seguiti da DUE PALATINI
- poi da DUE ECTOPTERIGOIDEI

e questi elementi pari definiscono il perimetro della volta

- al centro troviamo il PARASFENOIDE un elemento impari
- caudalmente invece si trova il BASISFENOIDE che compone il vassoio neurocranico

Negli anfibi moderni questi elementi scheletrici tendono ad assottigliarsi, mentre nei cheloni i pezzi che compongono la volta della cavità orale si compattano; sia negli anfibi sia nei cheloni le COANE si aprono in prossimità della parte più anteriore della bocca al confine tra PREMASCCELLARI, PALATINI e VOMERI, poiché questo potrebbe rappresentare un problema per quanto riguarda la respirazione quando la bocca è occupata dalla preda allora i coccodrilli spostano le COANE più posteriormente nella cavità orale allungando i premascellari in senso caudale e allargando in senso mediale i palatini, questo è un netto miglioramento nel far coesistere la necessità della respirazione con quella della nutrizione.

I mammiferi magnificano ancora di più i palatini e i mascellari con il conseguente riposizionamento delle coane nel retrobocca, questo consente di masticare liberamente senza interferire così con i processi respiratori; mentre negli uccelli paleognati (i più antichi) la volta del palato rimane pressoché invariata rispetto a quella rettiliana. I neognati si dotano di un palato formato da due palatini allungati e fusi posteriormente che si articolano con gli pterigoidei, mentre un vomero impari rimane compreso tra i due palatini.

Sulla parete del cranio degli amnioti possono essere presenti delle aperture della volta cranica dermica poste dietro alle orbite, queste sono dette **FINESTRE TEMPORALI** e benché non ancora non si comprende esattamente il perché della loro comparsa consentono di classificare i principali gruppi di amnioti:

- **CRANIO ANAPSIDE** → è il cranio degli amnioti primitivi in cui la volta cranica era completamente chiusa da ossa, è una condizione primitiva che riguarda però anche le tartarughe che non hanno finestre postorbitali (anche se studi molecolari sembrano suggerirne l'appartenenza al gruppo dei diapsidi)
- **CRANIO SINAPSIDE** → è tipico dei rettili sinapsidi i rettili detti mammaliani, tutti estinti, con una sola finestra delimitata dalle **OSSA GIUGALE** e **POSTORBITALE** anteriormente, dorsalmente e ventralmente, e dall'**OSSO SQUAMOSO** dorsalmente, ventralmente e posteriormente: è questo il tipo di cranio ereditato poi dai mammiferi
- **CRANIO DIAPSIDE** → è caratterizzato dall'aver due finestre temporali, superiore ed inferiore, tra le quali si trovano **L'OSSO POSTORBITALE** e quello **SQUAMOSO**; un cranio siffatto lo si ritrova nei lepidosauri più primitivi mentre negli squamati viene persa la finestra inferiore
- **CRANIO DIAPSIDE** → viene ereditato anche dagli uccelli dove però si assiste alla fusione delle due finestre con la cavità orbitaria
- **CRANIO PARAPSIDE** → caratterizzato da una sola finestra, che alcuni ritengono sia la finestra superiore residua di un cranio diapside altri invece pensano che il cranio parapside derivi direttamente da un cranio anapside, e questa è la situazione che si riscontra nei rettili marini del mesozoico, gli ittiopsidi e i plesiosauri

Il motivo per cui queste finestre siano comparse non è ancora stato chiarito ma si sospetta che ci possa essere il coinvolgimento della muscolatura e dello stress indotto dall'alimentazione, infatti la muscolatura del cranio coinvolta nei movimenti legati all'alimentazione va ad inserirsi in punti ben precisi e le aree al confine tra questi punti di inserzione muscolare sono più soggette a stress durante l'azione dei muscoli e questo potrebbe generare delle rotture nella struttura scheletrica, quindi per ovviare a questo inconveniente al posto delle regioni di confine, costituite da osso, vengono aperte delle finestre che consentono di distribuire più facilmente lungo tutto il perimetro della fessura stessa le forze coinvolte alleggerendo così il carico delle regioni di confine, questa comunque resta UN'IPOTESI.

## **APPARATO NERVOSO**

I vertebrati, come anche tutti gli altri animali, hanno necessità di integrare tutta l'enorme mole di informazioni che giunge:

- sia dall'ambiente ESTERNO (luce, temperatura, predatori, partner...)
- sia dall'ambiente INTERNO, come le varie informazioni che provengono dagli organi che riguardano lo stato di questi ultimi, che deve essere mantenuto in un certo qual modo stabile

Le informazioni ricevute vanno integrate allo scopo di elaborare una risposta che molto spesso deve essere rapida, inoltre lo stimolo da qualunque parte esso provenga deve anche essere integrato con le esperienze pregresse. Tutto questo lavoro di integrazione viene portato avanti dal sistema nervoso che riesce a farlo grazie a complesse reti di cellule altamente specializzate che raggiungono indicibili livelli organizzativi, le cellule fondamentali del sistema nervoso sono:

- i NEURONI → cellule altamente polarizzate e specializzate nella conduzione ad altissima velocità del segnale
- le CELLULE DELLA GLIA → che svolgono tutta una serie di funzioni di supporto strutturale e funzionale

Le CELLULE NEURALI sono estremamente eterogenee a livello morfologico ma si basano tutte su un disegno comune che prevede un corpo cellulare detto anche PIRENOFORO, a livello del quale troviamo il NUCLEO della cellula, oltre al pirenoforo ci sono tutta una serie di prolungamenti detti DENDRITI e un solo ASSONE o neurite anch'esso un prolungamento ma diverso dai dendriti, inoltre il corpo cellulare del neurone può essere di diversa morfologia: piliforme, stellata, fusiforme; a seconda della posizione dei prolungamenti i neuroni si possono classificare in:

- BIPOLARI → quando assone e dendrite lasciano il corpo cellulare da siti opposti
- PSEUDOUNIPOLARI → quando un solo prolungamento esce dal corpo cellulare e poi si biforca a dare assone e dendrite
- MULTIPOLARE → con l'assone e numerosi dendriti

La differenza fondamentale tra assone e dendriti è la direzione con cui viaggia il segnale, la direzione del segnale è centripeta nei dendriti, cioè il segnale viaggia verso il pirenoforo, ed è centrifuga nell'assone in quanto il segnale va dal pirenoforo distalmente.

Il sistema nervoso viene suddiviso in:

- CENTRALE → costituito dal cervello e dal midollo spinale
- PERIFERICO → è costituito dai nervi cranici e spinali che collegano il sistema nervoso centrale al resto dell'organismo, di questo sistema fanno inoltre parte i gangli che sono distribuiti lungo il percorso dei nervi e dei recettori sensitivi.

La classificazione dei NEURONI viene quindi anche fatta su base funzionale considerando la direzione dell'impulso che conducono:

- sono SENSITIVI o afferenti i neuroni che portano il segnale al sistema nervoso centrale
- sono EFFERENTI o moto-neuroni quelle cellule che conducono il segnale nervoso, il potenziale d'azione, verso la periferia, verso cioè muscoli organi interni e ghiandole
- gli interneuroni o NEURONI ASSOCIATIVI che mettono in comunicazione un neurone con l'altro

A costituire la popolazione cellulare del sistema nervoso c'è anche la GLIA, le cellule gliari del sistema nervoso centrale sono di quattro tipi:

- ASTROCITI → con la loro forma stella si insinuano tra i neuroni supportandoli troficamente mediante la produzione di diversi fattori, mediando anche gli scambi con l'endotelio dei vasi e inoltre inducono l'endotelio a formare la barriera ematoencefalica. Il rapporto numerico astrociti su neuroni aumenta salendo la scala evolutiva fino a raggiungere il massimo nei mammiferi
- OLIGODENDROCITI → formano le guaine mieliniche che avvolgono gli assoni col compito di proteggere la struttura ed aumentare enormemente la velocità di conduzione del potenziale d'azione
- CELLULE EPENDIMALI → sono cellule di tipo epiteliale con la membrana apicale fornita di ciglia (orletto cigliato al confine tra lume e tessuto) che tappezzano la parete che riveste la cavità dei ventricoli e del midollo spinale, quest'ultimo detto canale ependimale, quindi la cavità del midollo spinale detta canale ependimale e la cavità dei ventricoli sono tappezzate da questo orletto cigliato
- MICROGLIA → le cellule della microglia sono i rappresentanti del sistema immunitario in difesa del sistema nervoso e che in caso di necessità assumono la tipica morfologia e funzione dei macrofagi dei tessuti periferici e vanno a fagocitare frammenti cellulari piuttosto che i microrganismi piuttosto che in generale corpi estranei. Le cellule della microglia sono distribuite omogeneamente in tutto il parenchima nervoso

Nel sistema nervoso periferico troviamo:

- le CELLULE DI SWHAN → che al pari degli oligodendrociti formano guaine mieliniche attorno agli assoni del sistema nervoso periferico
- le CELLULE SATELLITI → che si dispongono a circondare il pironoforo nei gangli

I neuroni sono in grado di inviare e ricevere segnali: il segnale corre in forma di impulso elettrico, una corrente che interessa dendriti ed assoni.

La trasmissione dell'impulso elettrico da un neurone ad un altro avviene però utilizzando delle molecole chimiche, i neurotrasmettitori che vengono rilasciati dal neurone che "parla" su sollecitazione elettrica e questi segnali vengono captati dal neurone che "ascolta" mediante delle opportune orecchie, i RECETTORI SPECIFICI PER IL NEUROTRASMETTITORE; l'insieme bocca-orecchie va a costituire la sinapsi che avrà:

- una COMPONENTE PRESINAPTICA, la membrana della cellula che parla e che rilascia quindi il neurotrasmettitore

- uno SPAZIO INTERSINAPTICO dove il messaggio chimico del trasmettitore viene rilasciato su ordine elettrico
- una COMPONENTE POSTSINAPTICA che è costituita dalla membrana del neurone che ascolta, cioè la membrana del neurone dove sono localizzate le orecchie specifiche per il neurotrasmettitore

Finito il suo lavoro il trasmettitore viene degradato o riciclato.

Questo sofisticato sistema di interazione garantisce l'unidirezionalità dell'informazione che viaggia sempre dall'assone di un neurone verso il dendrite di un altro, mai viceversa.

Lo sviluppo del sistema nervoso viene definito con il nome di NEURULAZIONE.

Lo sviluppo embrionale del sistema nervoso si verifica a carico del FOGLIETTO ECTODERMICO, l'ectoderma è destinato a dare l'involucro dell'organismo e il tessuto nervoso.

Ci sono tre fasi successive (es. sviluppo anfibio): neurula iniziale, intermedia e avanzata.

L'embrione, sebbene a fase molto precoce, porta già portato endo e mesoderma (danno origine alle strutture interne all'organismo) all'interno e essi risultano completamente già avvolti dall'ectoderma, da cui si formeranno sia l'involucro dell'organismo sia il sistema nervoso.

Una serie di complesse segnalazioni proveniente dalla notocorda e dalle regioni endomesodermica anteriori alla notocorda induce il differenziamento di una porzione dell'ectoderma in tessuto nervoso, questa regione indicata come neuroectoderma la si può vedere nella neurula come un ispessimento del foglietto ectodermico che forma la cosiddetta PLACCA NEURALE, che è sollevata in una piega neurale al confine coll'ectoderma non neurale.

Quindi dove si formerà il tessuto nervoso si ispessisce l'ectoderma, e in particolare al confine con l'ectoderma non neurale e il neuroectoderma ci sarà questo ulteriore ispessimento.

Procedendo con lo sviluppo la PLACCA NEURALE si infossa verso l'interno dell'embrione e si curva fino a che l'avvicinamento della piega neurale destra e sinistra non è tale da comportarne la fusione, con il risultato che si formi un tubo che si troverà all'interno dell'embrione.

Nel fondersi i due margini della piastra rubano dello spazio all'ambiente, spazio che rimane intrappolato nel tubo neurale e costituisce il lume di quello che sarà il CANALE EPENDIMALE e il lume di quelle che saranno le VESCICOLE CEFALICHE, la chiusura del tubo determina inoltre la produzione da parte della regione di confine tra ectoderma neurale e non neurale delle cellule della cresta neurale; questa struttura che perde presto la compattezza epiteliale per assumere caratteristiche mesenchimali è tipica dell'embriogenesi di tutti i vertebrati.

La CELLULA DELLA CRESTA ormai assunta una natura mesenchimale, quindi di interazione lassa con le cellule circostanti quindi è più facile che possa muoversi e non è più stretta dalle altre cellule, sono in grado di migrare e lo fanno andando a popolare i distretti corporei più disparati. La cresta neurale è un'altra struttura embrionale TRANSITORIA che scompare durante lo sviluppo, sebbene l'embrione non possa prescindere dalla sua presenza e l'adulto non possa prescindere dai suoi

derivati, quindi è una struttura transitoria ma è fondamentale sia per lo sviluppo che ovviamente anche per l'adulto, perché senza la cresta neurale l'organismo mancherebbe di diverse parti.

La REGIONE DEL TUBO NEURALE che dà origine al cervello e alla porzione anteriore del midollo spinale si forma secondo il processo di neurolazione primaria, il tratto del TUBO NEURALE che darà origine alla sua porzione più posteriore non si forma per NEUROLAZIONE PRIMARIA, quindi per ispessimento del neuroectoderma e ripiegamento e formazione del tubo, ma si forma piuttosto per un addensamento di cellule mesenchimali quindi non di cellule che costituiscono un epitelio, queste si addensano sotto all'ectoderma di rivestimento e vanno a formare un cordone che dapprima è pieno e poi va a cavitarsi, questo processo è noto come NEURULAZIONE SECONDARIA.

Il tubo neurale durante lo sviluppo embrionale si regionalizza e il primo segno di ciò, quanto meno della regionalizzazione in senso anteroposteriore, è quella di evidenziare la presenza di una serie di rigonfiamenti nella parte più anteriore del tubo neurale, in pratica la regione anteriore del tubo neurale che si è formata sopra l'endomesoderma (cioè all'endoderma faringeo e al mesoderma precordale → cioè quella parte di endoderma e di mesoderma che stanno prima della notocorda) diventa più ampia e si organizza in vescicole sin dalle primissime fasi di sviluppo del tubo neurale. All'inizio ci sono tre vescicole in senso anteroposteriore che comprendono tre ventricoli, le 3 vescicole si dicono in senso anteroposteriore: PROENCEFALO, MESENFALO e ROMBENCEFALO, quest'ultimo è in continuità col resto del tubo neurale, quindi con quello che diventerà il midollo spinale. Procedendo ulteriormente nello sviluppo dalle vescicole primarie derivano 5 vescicole secondarie:

- PROENCEFALO → si genera due vescicole, TELENFALICA e DIENCEFALICA
- ROMBENCEFALO → si originano il METENCEFALO e il MIELENCEFALO. Il rombencefalo è costituito da una struttura metamerica che si presenta quindi suddivisa in metameri in quanto è costituita da un succedersi nel senso anteroposteriore di rigonfiamenti detti ROMBOMERI al cui differenziamento partecipano numerosi geni che vengono espressi in modo ROMBOMERO-SPECIFICO o ROMBOMERI-SPECIFICO = magari c'è un gene espresso in modo specifico in un rombomero e c'è un altro gene che viene espresso in modo specifico per esempio nei rombomeri 3 e 5.

Dalla VESCICOLA TELENFALICA si andranno a distinguere due estroflessioni laterali, ognuno col proprio ventricolo il primo e il secondo, che andranno poi a formare gli emisferi cerebrali, il DIENCEFALO immediatamente dietro avrà anche lui un suo ventricolo, il terzo, mentre il quarto sarà compreso nel METENCEFALO e MIELENCEFALO.

- MESENFALO → non viene ulteriormente suddiviso nel passaggio da vescicole primarie a vescicole secondarie e si organizza intorno ad un ventricolo più ristretto, L'ACQUEDOTTO CEREBRALE

La presenza di queste vescicole e le profonde modifiche cui esse vanno incontro durante lo sviluppo del sistema nervoso comporta dei piegamenti del sistema

nervoso lungo l'asse anteroposteriore, i punti di ripiegamento sono detti **FLESSURE**.

Immediatamente dopo la chiusura del tubo neurale l'epitelio che circonda il **CANALE EPENDIMALE** è un epitelio pseudostratificato cioè formato da un singolo strato di cellule ma con i nuclei posti a diverse profondità tanto da farlo apparire erroneamente come composto da più strati cellulari; con lo sviluppo che precede i neuroblasti andranno a replicare più e più volte formando un tubo con pareti realmente pluristratificate e con le cellule più differenziate poste in periferia, lontana dal lume, mentre lo strato germinativo si trova invece a ridosso del lume stesso. Parte delle cellule della cresta neurale si dispongono inoltre ai lati del tubo neoformato a dare i **GANGLI SENSITIVI** e **DEL SISTEMA MOTORE VISCERALE**, tutti parte del sistema nervoso periferico.

Nel sistema nervoso oltre a presentare il midollo spinale, che passa attraverso il canale midollare formato dai fori vertebrali delle vertebre che sono posti in successione si compone anche del cervello, che è alloggiato nella scatola cranica.

Nel cervello si possono distinguere 5 regioni che in senso cefalocaudale definiamo:

- **TELENCEFALO** → che comprende i bulbi olfattori e gli emisferi cerebrali
- **DIENCEFALO** → nel quale distinguiamo un epitalamo dorsale, un ipotalamo ventrale ed un talamo laterale
- **MESENCEFALO** → la cui parte dorsale è rappresentata dal tetto e quella laterale dal tegumento o corpo,
- **METENCEFALO** → che nella sua regione dorsale porta il cervelletto
- **MIELENCEFALO** → che si continua col midollo spinale

Il sistema nervoso centrale a livello macroscopico si distingue in:

- una **SOSTANZA GRIGIA** → è così detta per via della massiccia presenza di ammassi di pirenofori, questa sostanza può essere superficiale come per esempio negli emisferi cerebrali, nel cervelletto, nel tetto del mesencefalo ed allora costituisce una corteccia formata da strati di pirenofori con i quali si intercalano fasci di fibre, ma può anche essere profonda cioè in forma di ammassi di pirenofori immersi nella sostanza bianca, questi ammassi sono detti **NUCLEI GRIGI** e più nuclei grigi organizzati in strutture continue costituiscono le **LAMINE**, come è tipico del midollo spinale
- una **SOSTANZA BIANCA** → deve il suo aspetto alla presenza di fibre nervose che sono spesso mielinizzate; assenti e dendriti del sistema nervoso centrale infatti si riuniscono i fascicoli e fasci conferendo alla sostanza bianca la tipica colorazione biancastra

Il **MIDOLLO SPINALE** è strutturato in più lamine che rivestono funzioni differenti: la funzione motoria la lamina fondamentale, piuttosto che la funzione sensitiva la lamina alare.

Nel sistema nervoso centrale gli assenti possono aggregarsi e formare dei tratti che si estendono tra le varie regioni e che quando passano la linea mediana dell'encefalo si dicono **COMMISSURE**.

I nervi periferici, cranici e spinali garantiscono la comunicazione tra sistema nervoso centrale e periferico.

I nervi sono formati da fasci di fibre in prevalenza mielinizzate raggruppate tra loro, essi sono costituiti da fasci primari avvolti da un involucro di connettivo fibroso detto ENDONERVIO; quindi il singolo assone rivestito dalla mielina, cioè dalle cellule di Swahn, viene ricoperto dall'endonervio e più strutture di queste si uniscono in FASCI PRIMARI che a loro volta si riuniscono a formare FASCI SECONDARI che a loro volta riunendosi formano FASCI TERZIARI, fasci secondari ed eventualmente terziari vengono accolti nel PERINERVIO che si continua sulla superficie del nervo a formare L'EPINERVIO, la guaina connettivale che avvolge la struttura finale.

Il sistema nervoso periferico è quindi costituito da 10 o 12 paia di nervi cranici, a seconda che si sia negli anamni o negli amnioti, e da un numero variabile di nervi spinali che emergono in modo metameroico in corrispondenza di ogni segmento vertebrale, i nervi spinali originano dal midollo e possiedono sia una radice dorsale sensitiva sia una radice ventrale motoria, infatti il midollo ha una regione sensitiva e una motoria e queste due componenti si raggruppano a formare un NERVO MISTO; inoltre i PIRENOFORI delle FIBRE SENSITIVE dei NERVI PERIFERICI si vanno a localizzare lungo il decorso del nervo in posizione esterna rispetto al sistema nervoso centrale, in strutture che si chiamano GANGLI.

Il MIDOLLO SPINALE quindi è quella parte del SISTEMA NERVOSO CENTRALE che è accolta nel canale vertebrale, la sua struttura prevede la presenza di una sostanza bianca che circonda la sostanza grigia e al centro di questa si trova uno stretto CANALE EPENDIMALE nel quale si localizza il LIQUIDO CEFALORACHIDIANO; non solo nella sostanza grigia del midollo sono distinguibili una lamina alare sensitiva ed una lamina fondamentale motoria, ma all'interno delle due lamine sono individuabili delle sottoregioni:

- un'area VISCERO-SENSITIVA ed una SOMATO-SENSITIVA per quanto concerne la lamina alare e a cui arrivano rispettivamente sensazioni dai visceri e dal resto del corpo
- un'area VISCERO-MOTORIA e SOMATO-MOTORIA a dividere la lamina fondamentale

Il midollo spinale è una delle regioni del sistema nervoso centrale che meno sono andate incontro a variazioni durante l'evoluzione dei vertebrati, piuttosto è variato il controllo del cervello sulle funzioni del midollo, soprattutto sulla base del drastico cambiamento di stile di vita, dall'acqua alla terraferma: mentre nei pesci il midollo spinale è in parte in grado di operare indipendentemente dal cervello, nei tetrapodi questo viene di molto limitato perché bisogna controllare nuove strutture come gli arti che servono sia per compensare la perdita del galleggiamento sia per muoversi; di quanto il controllo del midollo spinale da parte del cervello aumenti nei tetrapodi rispetto ai pesci lo si può misurare con l'allungamento in senso anteroposteriore delle fibre discendenti, un aumento del volume del midollo, l'aumento di fibre mielinizzate, l'aumento della vascolarizzazione.

La morfologia del midollo nelle varie classi di vertebrati è differente, anzitutto la distribuzione della SOSTANZA GRIGIA in relazione alla bianca non è sempre perfettamente chiara, negli agnati ad esempio è difficile distinguere un eventuale confine tra le 2 diverse strutture in quanto i ciclostomi hanno assoni pressoché privi di mielinizzazione, negli ittiopsidi invece la sostanza grigia si presenta a forma di Y rovesciata, mentre nei tetrapodi appare come una H, che sarà più simile alla forma di una farfalla nei mammiferi; le braccia dorsali, posteriori nell'uomo, e ventrali, anteriori nell'uomo, di questa H si dicono corna.

La quantità di SOSTANZA BIANCA aumenta man mano che procediamo dalla coda verso l'encefalo in quanto più ci si avvicina all'encefalo più saranno le vie che devono controllare il resto del corpo, ad esempio a livello craniale avremo sia le fibre che controllano gli arti anteriori che quelli che controllano gli arti posteriori, mentre a livello lombare solo quelle che controllano gli arti posteriori.

La massa della sostanza bianca, nel midollo spinale umano, diminuisce gradualmente in senso cefalo-caudale.

La massa bianca circonda quella grigia, e la sostanza bianca è costituita da:

- fibre ascendenti che portano il segnale verso l'encefalo e che occupano le regioni più periferiche della sostanza bianca stessa
- fibre discendenti che scendono dal cervello verso il midollo e occupano le regioni immediatamente più interne alle fibre ascendenti

Infine la posizione più prossima alla sostanza grigia è occupata dalle vie propriospinali cioè da quelle fibre che mettono in comunicazione i livelli contro o ipsilaterali del midollo stesso.

Nei ciclostomi c'è una sostanza bianca difficilmente riconoscibile a causa della scarsa mielinizzazione degli assoni del midollo spinale, già nei pesci gnatostomi la sostanza bianca e grigia sono invece chiaramente distinte (Y rovesciata), nei tetrapodi con l'introduzione degli arti il midollo spinale presenta rigonfiamenti a carico delle regioni cervicali e lombari, cioè nelle posizioni in corrispondenza delle quali originano i nervi diretti agli arti e ciò si può apprezzare molto bene nei vertebrati che usano preferenzialmente gli arti posteriori e la coda, questi presentano un rigonfiamento lombare del midollo particolarmente accentuato.

Il numero di spinali cambia a seconda del numero dei segmenti del corpo, essi sono infatti presenti in modo metamerico, uno per ogni segmento vertebrale: un serpente il cui movimento è frutto dell'ondulazione di un corpo molto allungato avrà sicuramente più nervi spinali di una rana che avrà un tronco molto corto per riuscire nel salto. I NERVI SPINALI prendono quindi il nome del relativo segmento spinale ad esempio il nervo corrispondente alla vertebra toracica in posizione uno sarà chiamato semplicemente T1; ogni nervo emerge dal midollo spinale ancora all'interno della colonna vertebrale con:

- una corta RADICE AFFERENTE DORSALE SENSORIALE che prosegue innervando una specifica porzione di cute o di muscoloscheletrico detta DERMATOMERO
- una EFFERENTE VENTRALE o MOTORIA che va a contattare il gruppo di muscoli di competenza detto MIOTOMO

Ecco perché ad esempio alla compressione di una radice sensitiva a livello lombosacrale da parte di un disco intervertebrale erniato, ad esempio al confine tra l'ultima vertebra lombare la L5 e la prima vertebra sacrale S1, causa acutissimo dolore a livello della gamba dal lato interessato dalla compressione della radice: questa configurazione vale per tutti i vertebrati con l'eccezione delle lamprede.

A differenza del midollo spinale che è oggetto di variazioni non particolarmente rilevanti passando da una classe all'altra dei vertebrati, L'ENCEFALO è la porzione del sistema nervoso centrale che più va incontro a modificazioni dal punto di vista evolutivo; ciò nonostante in tutte le classi si riconosce una struttura di base evidente già dal periodo embrionale.

La struttura di base dell'encefalo si mantiene anche nell'organismo adulto, la divisione rostrocaudale nella successione di vescicole dà anche però la possibilità di identificare un TRONCO CEREBRALE o encefalico che con il midollo spinale costituisce L'APPARATO ELEMENTARE ASSIALE; il tronco encefalico è formato da:

- TEGMENTO o corpo del mesencefalo
- PONTE → cioè la regione ventrale del mesencefalo
- MIDOLLO ALLUNGATO → mielencefalo

Ponte e midollo allungato formano nel loro insieme L'OBLONGATA.

Poiché il tronco encefalico è in continuità col midollo i neuroni sensitivi si troveranno nella porzione dorsale dell'asse elementare, mentre quelli motori nella parte ventrale dello stesso.

In posizione dorsale e anteriore al tronco encefalico troviamo una serie di centri, detti CENTRI SOPRA ASSIALI, questi comprendono il DIENCEFALO e il TELEENCEFALO nella loro interezza, il TETTO DEL MESENCEFALO e il CERVELLETTO, quest'ultimo è responsabile:

- del controllo dell'equilibrio
- del tono muscolare
- coordina il movimento negli gnatostomi

Ecco perché le sue dimensioni non sono legate a discorsi evolutivi quanto piuttosto allo stile di vita dell'animale, e infatti è abbastanza o molto sviluppato nei pesci dove raccoglie tutte le informazioni provenienti dai recettori e dall'organo della linea laterale.

L'ORGANO DELLA LINEA LATERALE è un organo di senso presente in pesci e anfibi ma non negli anfibi adulti, ed è un organo che ha la funzione di captare le turbolenze dell'ambiente circostante provocate ad esempio da prede piuttosto che da predatori, quindi è un ottimo sistema che utilizzano i pesce e le larve d'anfibio per capire cosa succede intorno a loro grazie ai movimenti dell'acqua

Questi movimenti dell'acqua riescono ad essere percepiti grazie a questo organo della linea laterale perché è formato da unità funzionali che sono i NEUROMASTI, ci sono quindi una serie di neuromasti e ciascuno dei quali è costituito da un CLUSTER cioè un insieme di cellule ciliate, i MECCANOCETTORI, le cui ciglia muovendosi comunicano tale movimento ai nervi canonici della linea laterale, più

neuromasti distribuiti in diverse parti del corpo a seconda della classe costituiscono l'organo della linea laterale.

Il CERVELLETTO è anche molto sviluppato nei vertebrati che necessitano di un controllo sofisticato del loro movimento, quali mammiferi e uccelli che sono in grado di correre e volare quindi di fare dei movimenti piuttosto complessi che vanno accuratamente e puntualmente organizzati.

Il cervelletto è strutturato in:

- una CORTECCIA più esterna
- una SOSTANZA BIANCA più interna → in cui si trovano immersi dei nuclei detti NUCLEI PROFONDI il cui numero varia a seconda della classe

Subito sotto il cervelletto che è un CENTRO SOPRA ASSIALE, è sito il PONTE sotto cui sta il pavimento del quarto ventricolo che si continua nel MIELENCEFALO, e ponte e mielencefalo formano L'OBLONGATA.

L'espansione della VESCICOLA ROMBOENCEFALICA determina a livello del mielencefalo lo spostamento delle lamine alari sensitive più lateralmente e quelle motorie in posizione mediale, le lamine non sono più quindi tali ma si organizzano in nuclei, NUCLEI MOTORI dove originano i nervi cranici motori, e i NUCLEI SENSITIVI cui fanno riferimento i nervi cranici sensitivi.

Il MESENCEFALO è anch'esso suddiviso in una porzione più ventrale, detta CORPO o tegumento nei mammiferi, che fa parte del tronco cefalico, ed una parte più dorsale il TETTO OTTICO che è invece un centro sovrassiale e che risulta formato da due grosse strutture in rilievo dette LOBI OTTICI. Il CENTRO SOVRASSIALE è completato ai TORI SEMICIRCOLARI, le regioni di confine tra i lobi ottici e il corpo; ai tori arrivano segnali acustici e di input nervosi provenienti dalla linea laterale, mentre i lobi ottici ricevono stimoli di varia natura, soprattutto visivi.

Poiché il toro ottico deve integrare tutti questi segnali molto complessi è esso stesso di conseguenza una struttura estremamente complessa di natura corticale, inoltre all'integrazione di questi segnali devono seguire impulsi motori dal tetto ai nervi cranici e al midollo.

Nei mammiferi:

- i due tori → diventano i COLLICOLI INFERIORI o corpi quadrigemini superiori e costituiscono i nuclei di transito per le VIE ACUSTICHE
- i due lobi → diventano i COLLICOLI SUPERIORI o corpi quadrigemini anteriori, nuclei di transito per gli STIMOLI VISIVI

Nel loro insieme i quattro corpi quadrigemini formano la lamina quadrigemina dei mammiferi.

Il corpo nel mesencefalo invece presenta numerosi nuclei grigi in prossimità dell'ACQUEDOTTO.

Il DIENCEFALO, che è completamente parte dei centri sopra assiali, è suddiviso in:

- EPITALAMO
- IPOTALAMO → in particolare regola importanti attività vegetative come i cicli sonno-veglia, fame-sete...,

- TALAMO → presenta numerosi nuclei motori di passaggio di svariate sensazioni che devono arrivare alla corteccia

Il TELENCEFALO infine, anche lui completamente parte dei centri sopra assiali, è l'integratore ultimo di tutte le attività nervose, è costituito dagli emisferi cerebrali e dai bulbi olfattivi. Il telencefalo nasce come vescicola primaria indivisa costituita da:

- una regione dorso laterale, il PALIO
- una regione latero ventrale, il SUDPALIO

La vescicola poi però si sdoppia in due vescicole secondarie che andranno a formare i due emisferi cerebrali e avvolgeranno le cavità del primo e del secondo ventricolo, che sono tra loro in continuità; i due emisferi cerebrali comunicano inoltre grazie a delle COMMISSURE.

Le dimensioni dei bulbi olfattivi sono direttamente proporzionali allo sviluppo del senso dell'olfatto, molto sviluppato negli squali tra i pesci, e in topi e cani nei mammiferi; i vertebrati delle stesse classi che non basano la sopravvivenza sull'olfatto possiedono dei bulbi olfattivi meno sviluppati.

Lo sdoppiamento della vescicola primaria nelle due secondarie avviene per un processo detto di INVERSIONE, cioè di invaginazione delle componenti ventrale e dorsale; se si analizza il singolo emisfero si nota essere costituito da più sottosezioni e in particolare il palio è definito dalla successione di ARCHIPALIO, NEOPALIO e PALEOPALIO.

Il palio dei condroitti e della maggior parte degli attinopterigi è costituito prevalentemente da nuclei di sostanza grigia, mentre nei tetrapodi è un insieme di nuclei e cortecce.

La parete ventrale dell'emisfero risulta invece costituita da uno STRIATO VENTRALE ed un SETTO in posizione più mediale, lo striato fa parte di un complesso di nuclei detti nuclei della base che hanno un ruolo cruciale nel controllo dei movimenti o, nel caso di nuclei dell'amigdala, controllano vari tipi di comportamenti come le cure parentali, reazioni alla paura o alcuni aspetti della memoria.

Quindi questo è il processo di inversione che porta alla formazione alle 2 vescicole secondaria del telencefalo a partire da un'unica vescicola primaria.

L'inversione del palio mediale e del setto a spostarsi verso il ventricolo determina un PROCESSO DI EVAGINAZIONE, cioè l'espansione di due vescicole verso l'esterno e questo è quanto accade in tutti i vertebrati tranne però che negli osteitti attinopterigi infatti qui non si assiste a un processo di eversione laterale del PALIOMEDIALE, in conseguenza di ciò si otterranno i due emisferi con il PALIOMEDIALE posto in posizione laterale e il PALIOLATERALE in posizione mediale; inoltre la VOLTA DEL TELENCEFALO viene così ad essere formata dall'epitelio endodimale, il sottile epitelio che riveste i ventricoli.

Il motivo della scelta dell'eversione da parte degli attinopterigi piuttosto che l'inversione non è ancora chiara ma potrebbe essere la conseguenza della mancanza di spazio dovuta alla copresenza degli occhi che si stanno sviluppando e di grandi capsule olfattive.

Il TELENCEFALO fa la sua comparsa in quanto principale CENTRO OLFATTORIO.

Con l'evoluzione del telencefalo saranno ARCHIPALLIO e PALEOPALIO a proseguire ad occuparsi dell'aspetto olfattorio, il telencefalo quindi diviene anche il centro principale di integrazione e d'elaborazione di tutti gli stimoli.

PALEOPALIO, ARCHIPALLIO e NEOPALIO si presume non siano stati man mano aggiunti durante l'evoluzione dei diversi vertebrati quanto piuttosto già presenti nell'ancestore comune, e si ritrovano in tutti i vertebrati attuali sebbene profondamente modificato a seconda della classe e della specie.

Nelle lamprede i bulbi olfattori sono molto più rilevanti rispetto agli emisferi, nei quali distinguiamo solo la regione del paleopalio, il paliolaterale e del setto, mentre le restanti 3 regioni sono confinate posteriormente agli emisferi.

Nei condroitti invece troviamo già gli emisferi divisi secondo la zonatura classica, la zona del paleopalio è deputata a ricevere gli stimoli provenienti dai grandi bulbi olfattori, mentre il paliadorsale riceve gli impulsi visivi, acustici e della linea laterale così come si verifica anche negli anfibi.

Nei rettili si assiste ad un ampliamento notevole della regione del neopalio e la comparsa di un area particolarmente sviluppata, la CRESTA DORSALE NEL VENTRICOLO (DVR), questa regione è omologa del paleopalio e va ad occupare la maggior parte del lume ventricolare ricevendo numerosi impulsi dall'esterno che passano dei nuclei talamici; questa struttura viene ereditata e ulteriormente espansa dagli uccelli nei quali la regione dorsale DVR detta REGIONE DI WULST viene dedicata ora alla visione stereoscopica.

Mentre nei rettili ma soprattutto negli uccelli l'espansione degli emisferi cerebrali è dovuta all'ipertrofia della DVR, nei mammiferi gli enormi emisferi sono invece determinati dallo sviluppo del paliadorsale, cioè del neopalio detto anche NEOCORTECCIA, a causa dell'enorme espansione della neocorteccia si formano delle pieghe a livello della neocorteccia stessa per consentire di essere compresa nella scatola cranica, queste CIRCONVOLUZIONI CEREBRALI sono molto frequenti nei mammiferi ma non necessariamente sempre presenti.

## ESERCITAZIONI ANATOMIA COMPARATA

### ESERCITAZIONE 1 → Apparato Tegumentario

Il TEGUMENTO o cute o pelle è la struttura che delimita l'organismo dall'ambiente esterno, è principalmente costituito da tre parti:

- un epidermide di origine ectodermica → può essere più o meno stratificate e in tutti i vertebrati si riscontra la presenza di uno strato germinativo ricco di cellule in continua proliferazione e differenziamento
- un derma di origine mesodermica → costituito da uno strato di connettivo lasso spongioso, con funzione trofica dell'epidermide, e uno strato di connettivo compatto reticolare, con funzione meccanica
- un ipoderma o tela sottocutanea → costituita da un connettivo lasso ricco di fibre elastiche, può variare di spessore ed essere più o meno ricca di cellule adipose

### L'apparato tegumentario degli ITTIOPSIDI:

L'epidermide è un tessuto pluristratificato costituito da uno strato germinativo da cui si originano una serie di strati cellulari con uguale morfologia, la stratificazione dell'epidermide degli ITTIOPSIDI è di tipo meccanico e si possono distinguere tre tipi di cellule:

- i cheratinociti
- le cellule a castone, ghiandole monocellulare a secrezione mucosa
- le cellule clavate, ghiandole monocellulari a secrezione sierosa

Due esempi di cute degli **ITTIOPSIDI**, precisamente di teleostei (sottoposti alla tecnica di colorazione di ematossilina-eosina grazie alla quale le componenti cellulari acide vengono evidenziate di viola mediante l'ematossilina mentre quelle basiche vengono evidenziate in rosa mediante l'eosina), sono il preparato di cute di **pesce gatto** e quello di **pesce palla**. In entrambi i preparati si può distinguere chiaramente l'epidermide dal derma, dove si trova un tessuto connettivo lasso, all'interno dell'epidermide si può notare la presenza di cellule mucose e la presenza anche di ghiandole monocellulari a secrezione sierosa (= cellule clavate) come si può notare all'interno della cute di pesce palla.

Nel preparato che mostra la morfologia di una cute di **lampreda** si può notare anche in questo caso mediante colorazione di ematossilina-eosina una netta distinzione tra lo strato di epidermide e quello di derma, sono infatti separati da una membrana o lamina basale. È possibile inoltre distinguere i diversi tipi cellulari dell'epidermide quindi si evidenzia la presenza di cellule epiteliali, di cellule ghiandolari o cellule granulose, e di cellule clavate anche definite skein cell; il derma della lampreda consiste in un denso tessuto collagenoso e manca dalla presenza di scaglie, ed è separato dal sottostante strato di muscolatura scheletrica dall'ipoderma, che nelle lamprede è ricco di cellule adipose. Si può infine notare come nell'ipoderma nella parte superiore si nota la presenza di cellule pigmentate, i cromatofori.

In un altro preparato, quello di cute di **selaco**, si evidenzia la presenza di una scaglia placoida come annesso cutaneo, le scaglie placoidi sono tipiche dei pesci cartilaginei (= squali, razze, chimere) e la tipica scaglia consiste di una piastra basale rettangolare appiattita e di una spina, è visibile al di sotto dell'epidermide e mostra la tipica struttura di una piastra basale ancorata nel derma, di una spina e di una camera pulpare. Le scaglie possono essere completamente ricoperte dall'epidermide nei pesci, ma allo stesso tempo possono anche protrudere al di fuori dell'epidermide in diverse aree della cute; si può notare inoltre la presenza di cellule pigmentate e la presenza di un tessuto connettivo denso nello strato compatto del derma.

In sezioni longitudinali di cute di teleosteo, in particolar modo di **orata**, e a differenza degli altri preparati questi campioni sono stati colorati mediante una colorazione tricromica di Masson e questa è un tipo di colorazione utilizzata per distinguere il collagene dalle fibre muscolari, in particolare viene utilizzata per evidenziare il tessuto connettivo, il collagene, le fibre reticolari e muscolari (es. tessuto connettivo in verde e tessuti ricchi di collagene e mineralizzati in rosso). Questo tipo di cute è caratterizzato dalla presenza di una scaglia cicloide come

annesso cutaneo, questa scaglia ha un'origine mesodermica, è alloggiata in tasche termiche ed è costituito da tessuto osseo, in particolare la scaglia è interamente rivestita dell'epidermide mentre l'ipoderma si riscontra una ricca presenza di cellule adipose.

Nella maggior parte dei **pesci ossei** si riscontra la presenza di scaglie elasmoidi, queste scaglie sono sottili e flessibili, sono parzialmente sovrapposte le une alle altre e vanno in direzione cefalo-caudale, inoltre sono distinte in due particolari categorie che sono le cicloidi e le ctenoidi, le prime hanno un margine liscio mentre le seconde sono proprie dei teleostei più evoluti e hanno un margine posteriore dentellato, entrambe sono costituite da una sottile lamina superficiale di tessuto osseo cellulare o acellulare e da una piastra basale sottostante, esse sono accolte in apposite tasche dette le tasche delle scaglie e sono situate al limite tra il derma lasso superficiale e il derma compatto profondo.

Nel preparato istologico di **trota iridea** è possibile notare una colorazione ematossilina-eosina dove si possono distinguere le varie scaglie elasmoidi, e tutte i vari strati della cute (= epidermide, derma e ipoderma con cellule adipose e alcune cellule pigmentate).

#### L'apparato tegumentario dei **TETRAPODI**

La stratificazione dell'epidermide dei tetrapodi è di tipo funzionale, ci sono strati diversi che hanno morfologia e funzione diversa, in particolare si riconosce uno strato germinativo dal quale si originano i cheratinociti che sono organizzati in uno strato di transizione e in uno strato corneo, se presenti si possono trovare delle ghiandole pluricellulari approfondate nel derma e provviste di un dotto escretore che sfocia sulla superficie della cute e che è caratterizzato da un epitelio cubico.

#### **ANFIBI**

In una cute di **ANFIBIO**, in particolare di **xenopus**, si può notare l'epidermide e il derma e in quest'ultimo ci sono delle ghiandole pluricellulari approfondate nel derma e possono essere alveolari con secrezione mucosa e acinose a secrezione sierosa, si può notare inoltre la presenza di un dotto escretore e in questo caso non ci sono annessi cutanei.

Nella cute di **rana** si osserva l'epidermide, il derma e una sottostante muscolatura, in particolar modo all'interno dell'epidermide si evidenzia lo strato germinativo, lo stato di transizione e lo stato corneo, mentre nel derma sono ben visibili le ghiandole pluricellulari alveolari con secrezione mucosa.

In un preparato istologico di cute di anfibio si può apprezzare in particolar modo la presenza dei cromatofori, quindi di cellule pigmentate nel derma appena sottostante lo stato germinativo dell'epidermide.

#### **RETTILI**

La cute dei **RETTILI** ha un'epidermide a stratificazione funzionale tipicamente ipercheratinizzata, come annesso cutaneo a livello dello stato corneo sono presenti le squame, queste squame cornee sono soprastanti un cuscinetto dermico più o meno rilevato detto cuscinetto della squama e separati da solcature in

corrispondenza delle quali lo strato corneo resta sottile, queste solcature assicurano la flessibilità della pelle che sarebbe invece resa rigida da una ipercheratinizzazione diffusa.

In una cute di **tartaruga** in particolar modo si possono notare più l'epidermide e il derma, la prima è molto sottile e consiste di diversi layer dove si possono notare uno stato basale e diversi layer con cheratinociti, e lo stato corneo è molto sottile; nel derma sono presenti diversi melanofori e si può osservare anche la presenza di vasi sanguigni e nervi.

In una squama cornea in particolare di un **serpente** si può evidenziare una chiara distinzione tra epidermide e derma e anche la cerniera della squama stessa.

In un preparato di cute di coccodrillo si può apprezzare soprattutto la netta distinzione tra il derma e l'epidermide, e all'interno di quest'ultimo si può notare lo strato germinativo, lo strato di transizione e un ampio strato corneo.

## **UCCELLI**

La cute degli **UCCELLI** ha un'epidermide a stratificazione funzionale, come annesso cutaneo ci sono le penne che hanno origine ectodermica e sono alloggiato nel loro follicolo; il follicolo della penna appare ricoperto da epidermide ed accoglie la porzione basale nella penna in formazione.

In particolare in una sezione trasversale di piuma di **quaglia** in cui si possono notare tutte le diverse componenti: l'epidermide della parete follicolare, uno strato corneo leggermente centrale e poi all'interno del follicolo si trova la polpa dermica del rachide; mentre in una sezione longitudinale sono ben visibili le cellule delle barbe.

## **MAMMIFERI**

L'apparato tegumentario dei **MAMMIFERI** è caratterizzato da un'epidermide a stratificazione funzionale, in particolare si distinguono 5 strati:

- strato germinativo
  - strato spinoso
  - strato granuloso
  - strato lucido
  - strato corneo
- e il derma.

In una sezione di cute di **uomo** sono ben visibili i 5 strati dell'epidermide ed inoltre nel derma si riscontra la presenza di ghiandole pluricellulari, come ad esempio ghiandole sudoripare.

Nella porzione dermica di una cute di **mammifero** si evidenzia quindi la presenza di ghiandole pluricellulari sudoripare (= tubulari semplici con adenomero raggomitolato) e di ghiandole sebacee.

Nella sezione istologica di pelo di **uomo** si può notare la presenza di un follicolo dove è alloggiato il pelo, e questo follicolo è costituito da un bulbo pilifero in cui è alloggiato la polpa dermica e il fusto del pelo; inoltre può essere presente ad

esempio una ghiandola sebacea (= ghiandola acinosa olocrina) il cui dotto escretore sfocia nel canale del pelo mentre l'adenomero viene compresso dal muscolo erettore del pelo che si trova alla base del pelo stesso.

### ESERCITAZIONE 2 → Organi Cavi

Gli ORGANI CAVI sono organi costituiti da un complesso di membrane concentriche dette tuniche muscolo connettivali che delimitano un lume, verso il lume è sempre presente un epitelio di rivestimento continuo derivato dall'uno o dall'altro dei tre foglietti embrionali. Partendo dalla parte più interna di un organo cavo in sequenza si evidenzia la presenza di:

- un lume
- una tunica mucosa, costituita dall'epitelio di rivestimento (con cellule mucose annesse), da uno strato di connettivo lasso (= lamina propria) e dalla muscolaris mucosae
- una tunica sottomucosa, costituita da connettivo lasso
- una tunica muscolare, costituita da uno strato di muscolatura circolare interno e uno strato di muscolatura longitudinale esterno
- una tunica sierosa o avventizia, e la tunica sierosa è una sottile membrana connettivale rivestita esternamente dal mesotelio, è inoltre anche presente un epitelio pavimentoso semplice che ha origine mesodermica che tappezza tutta la cavità sierosa; mentre si potrebbe avere una tunica avventizia in presenza di uno strato di connettivo che si perde senza un limite definito nel connettivo circostante.

### **ANFIBI**

Nel preparato istologico, con colorazione ematossilina-eosina, dello stomaco di un **ANFIBIO**, precisamente di una **rana**, si possono notare le diverse tuniche che costituiscono un organo cavo, in particolare partendo dal centro si nota la presenza di muco, poi c'è la tunica mucosa, la tunica sottomucosa e infine della tunica muscolare; negli ingrandimenti si possono apprezzare la tunica mucosa, con il tipico epitelio monostratificato cilindrico secernente con cellule con i nuclei alla base, il muco all'interno del lume e le ghiandole principali mucose.

### **UCCELLI**

In una sezione trasversale, con colorazione ematossilina-eosina, di stomaco ghiandolare degli **UCCELLI**, in particolare di **quaglia**, dalla parte più inferiore rispetto alla parte superiore si può trovare l'epitelio della tunica mucosa, che è un tipico epitelio gastrico monostratificato cilindrico che secerne muco, a livello della tunica mucosa in superficie sono alloggiate le scarse ghiandole a secrezione prevalentemente mucosa, più in profondità invece a livello della tunica sottomucosa sono presenti numerose ghiandole pluricellulari (= ghiandole pluricellulari tubulari composte) che secernono pepsina e acido cloridrico e sono in comunicazione con il lume centrale; andando verso l'esterno poi si trova la tunica muscolare e la tunica sierosa.

### **MAMMIFERI**

La tonaca mucosa dello stomaco di **MAMMIFERO** è caratterizzata dal tipico epitelio gastrico monostratificato cilindrico secernente muco, e inoltre caratterizzato dalla presenza delle ghiandole pluricellulari con cellule specializzate nella secrezione di pepsinogeno, di acido cloridrico o di muco.

Le cellule specializzati nella secrezione di:

- pepsinogeno sono le cellule principali o fondamentali o adelomorfe, queste cellule sono di tipo piramidale, basofile e sono localizzate soprattutto nella porzione inferiore della ghiandole
- acido cloridrico sono le cellule parietali o delomorfe, sono ovali, poliedriche, acidofile e localizzate soprattutto nella parte superiore della ghiandola
- muco sono le cellule mucipare e hanno una caratteristica globosa

In un preparato di stomaco di **uomo** è possibile notare la presenza delle fossette gastriche, mentre man mano che ci si addentra in profondità si riscontra prima la presenza delle cellule parietali o delomorfe, e poi sempre più in profondità le cellule parietali o delomorfe; proseguendo verso il basso poi si trovano la muscolaris mucosae e della tunica sottomucosa.

In tutti i VERTEBRATI l'epitelio di rivestimento della mucosa intestinale è cilindrico semplice ed è costituito fundamentalmente da due tipi di cellule:

- le cellule mucipare, tipicamente caliciformi
- le cellule assorbenti, gli enterociti la cui membrana apicale è sollevata in lunghi microvilli fittamente stipati

### **ANFIBI**

In un preparato di intestino di **ANFIBIO**, precisamente di rana, con colorazione sia ematossilina-eosina sia PAS (periodic acid Schiff) che evidenzia la presenza di glicogeno nei tessuti e in corrispondenza di cui quindi la colorazione sarà più intensa, si può notare la presenza di un lume, una lamina muscolaris mucosae e di enterociti con orletto a spazzola e di cellule mucipare caliciformi.

### **MAMMIFERI**

In un intestino di **uomo**, con colorazione di ematossilina-eosina, è possibile osservare la suddivisione in tunica muscolare, tunica sottomucosa e tunica mucosa, in particolare la tunica muscolare si può dividere in longitudinale e circolare più interna; mentre nel lume si osservano dei sollevamenti digitiformi della tunica mucosa, che sono i villi e che sono strutture specializzate per aumentare l'assorbimento intestinale. Precisamente nell'epitelio si possono trovare gli enterociti e le cellule mucipare caliciformi, la tonaca della mucosa invece costituisce l'asse connettivale del villo.

Fin ora gli organi cavi presentavano tutti un epitelio della tunica mucosa monostratificato:

- epitelio cilindrico a secrezione mucosa per quanto riguarda gli stomaci
- epitelio monostratificato con enterociti e cellule mucipare caliciformi per quanto riguarda gli intestini

In un preparato di trachea, un organo cavo caratterizzato da un lume mantenuto aperto dai semianelli cartilaginei, di **uomo** invece si osserva che questo organo ha un epitelio pseudostratificato ciliato della tunica mucosa e presenta cellule mucipare caliciformi, e all'interno della sottomucosa si riscontra la presenza di ghiandole tracheali (= ghiandole tuboacinose) secernenti muco; infine nella parte più interna si notano degli anelli cartilaginei che sono sostanzialmente posizionati al di sotto della tunica sottomucosa.

### **ESERCITAZIONE 3 → Organi Parenchimatosi**

Gli ORGANI PARENCHIMATOSI sono organi pieni, caratterizzati dalla presenza di una capsula connettivale che li avvolge e da qui emanano fibre connettivali che vanno a formare un trabecolato di sostegno nelle cui maglie sono accolte le cellule specializzate del parenchima. In questi organi è spesso riconoscibile un ilo in corrispondenza del quale si ha il passaggio dei vasi sanguigni e linfatici, dei nervi e nel caso delle ghiandole esocrine del dotto escretore.

#### **ANFIBI**

Un preparato colorato con ematossilina-eosina di fegato di **ANFIBIO** mostra a grandi linee cosa si può trovare in un organo parenchimatoso.

Il fegato di anfibio è una grossa ghiandola extra-parietale annessa all'intestino medio, nell'anfibio le cellule caratterizzanti il parenchima sono gli epatociti, cellule molto grandi con nucleo centrale e organizzate in cordoni e inoltre la capsula connettivale è molto sottile nel fegato di anfibio.

In un preparato di fegato di **salamandra** si può notare la presenza di macrofagi e di epatociti, i primi in particolare sono di colorazione marrone in quanto hanno inglobato il pigmento, inoltre a un ingrandimento maggiore si riscontra anche la presenza di sinusoidi epatici che contengono eritrociti.

Negli **AMNIOTI** (una delle due classi dei vertebrati tetrapodi) il parenchima epatico è organizzato in lobuli epatici che raggiungono il massimo grado di organizzazione nei mammiferi.

Il lobulo epatico è una struttura poligonale caratterizzata da epatociti organizzati in lamine separate da un connettivo e sono disposte a raggiera attorno alla vena centro-lobulare; l'unità funzionale è costituita dalla cosiddetta triade tra i lobuli epatici delimitanti lo spazio portale a livello del quale si riconoscono la vena interlobulare, l'arteria interlobulare e un dotto biliare.

#### **MAMMIFERI**

In un preparato di fegato di **uomo** si possono evidenziare i lobuli epatici al centro dei quali si trova una vena centro-lobulare, la presenza fra i tre diversi lobuli di uno spazio portale, la presenza di un'arteria, sempre in uno degli spazi portali, e quindi si può anche osservare la direzione del flusso sanguigno (freccia nera) e quella del flusso biliare (freccia verde).

Osservando altri preparati di fegato di **uomo** oltre a notare gli epatociti, che sono cellule molto voluminose, ricche di glicogeno e caratterizzate da uno o due grossi nuclei, si evidenzia all'interno dello spazio portale la presenza di una vena interlobulare, di un'arteria interlobulare e di un dotto biliare dove è presente il tipico epitelio cubico del dotto; a livello sempre dello spazio portale è si nota anche la presenza di un vaso linfatico.

#### **ESERCITAZIONE 4 → *Organi Parenchimosi***

##### **UCCELLI**

Un altro esempio di organo parenchimoso è il polmone che si trova negli **UCCELLI** che per la sua organizzazione viene definito polmone para-bronchiale. L'albero respiratorio quindi è costituito da:

- una trachea
- bronchi primari
- mesobronchi, che penetrano nella massa del parenchima e si portano alle sacche aerifere addominali
- bronchi secondari, che attraversano il parenchima e raggiungono le sacche aerifere cervicali e toraciche
- capillari aeriferi

In una sezione di polmone di **anatra** si può notare la presenza di numerose sezioni di parabronchi con i propri lumi, di un bronco secondario e anche la presenza di arterie interparabronchiali e di arterie polmonari.

##### **MAMMIFERI**

Il polmone di **MAMMIFERO** è un polmone parenchimoso di tipo alveolare e l'albero respiratorio è costituito da:

- una trachea
- bronchi
- bronchi secondari, che si spingono nel parenchima polmonare e si suddividono dicotomicamente a dare i bronchi di ordine superiore fino ai bronchioli
- alveoli, sono una struttura respiratoria in senso stretto e sono a mutuo contatto con i capillari sanguigni che sono accolti nello stroma

Nel complesso l'insieme alveoli e il bronchiolo corrispondente costituisce l'acino polmonare, e per quanto riguarda l'epitelio respiratorio nel mammifero si riconoscono due tipi di pneumociti:

- pneumocita di primo ordine → con funzione respiratoria in senso stretto
- pneumocita di secondo ordine → secernente il surfactante

in una sezione colorata con ematosilina eosina di polmone di **uomo** si nota la struttura spugnosa del parenchima e nell'ingrandimento si può vedere l'epitelio respiratorio e la struttura del bronchiolo, in particolare dei bronchioli che si aprono nei dotti alveolari e negli alveoli.

##### **ANFIBI**

Il testicolo di **ANFIBIO** è un testicolo cistico o sacciforme o ampollare, si tratta quindi di un organo sacciforme delimitato da un epitelio monostratificato pavimentoso sia nella porzione del lume che nel celoma, all'interno alloggiato nel connettivo si trovano le cisti o ampolle o teche che sono costituite da un'unica cellula nutrice che racchiude cellule germinali allo stesso stadio di maturazione; alla maturazione degli spermatozoi di norma le cisti si lacerano verso il lume e gli spermatozoi sono espulsi tramite i dotti genitali.

Nella sezione di testicolo di **rana** si possono notare tutte le varie cisti o ampolle, c'è inoltre la presenza della tunica albuginea, che è la tunica che avvolge il testicolo, e del mediastino.

### **MAMMIFERI**

Il testicolo di **MAMMIFERO** è un organo parenchimatoso e in una sezione di testicolo di **uomo** si possono notare i setti connettivali che dividono l'organo in lobuli, il parenchima è a tubuli e caratterizzato da un epitelio pluristratificato; nello stroma si trovano alloggiate anche le cellule specializzate nella produzione di ormoni ovvero le cellule di Leydig.

La struttura dei tubuli ha il tipico epitelio seminifero, un epitelio pluristratificato costituito da cellule di sostegno o cellule del Sertoli, hanno una funzione trofica delle cellule germinali e dà un pluristrato di cellule germinali a vario strato di maturazione; in particolare le cellule del Sertoli si distinguono per la loro forma mentre le cellule germinali si possono osservare dalla porzione marginale verso il lume del tubulo e dove si sviluppano una serie di strati diversi, uno strato costituito dall'epitelio germinativo ed è la porzione basale delle cellule del Sertoli, lo strato di spermatogoni, di spermatociti primari, di spermatociti secondari, di spermatidi e di spermatozoi. La maturazione delle linee germinali porta alla progressiva eliminazione del citoplasma e alla formazione del flagello, inoltre nel lume sono visibili degli spermatozoi liberi.

L'epididimo di **MAMMIFERO** è una struttura particolarmente complessa a livello del quale avviene la capacitazione di spermatozoi, che maturano completamente ed acquisiscono motilità; si tratta di una struttura compatta nella quale il tubo ripiegato su sé stesso è alloggiato nel connettivo.

In sezioni di epididimo di uomo si evidenzia la presenza della rete testis che è una rete di canalicoli da cui partono i condotti efferenti del testicolo, le diverse strutture dei dotti dell'epididimo con un epitelio del tubulo pseudostratificato ciliato dove le stereociglia facilitano il riassorbimento del fluido in eccesso che accompagna gli spermatozoi, si può inoltre notare al di sotto dell'epitelio un sottile strato connettivale e muscolare.

### **ESERCITAZIONE 5 → Organi Parenchimatosi**

Il rene è un organo parenchimatoso con parenchima tubulare.

In tutti i VERTEBRATI nel rene l'unità funzionale è il nefrone che è costituito da due componenti:

- il tubulo a fondo cieco
- il glomerulo vascolare

La struttura del nefrone è strettamente connessa al tipo di escrezione dell'animale e quindi anche al tipo di ambiente in cui l'animale vive.

Il glomerulo quindi ha dimensioni variabili a seconda della portata della filtrazione renale richiesta, quindi può essere alta in animali che devono eliminare acqua e bassa in animali che devono risparmiare acqua, si possono verificare anche condizioni estreme in cui può essere assente; inoltre il glomerulo è costituito da un glomo di capillari con endotelio fenestrato.

Per quanto riguarda il tubulo invece può essere di lunghezza variabile a seconda della necessità di assorbimento ed è costituito:

- dalla capsula di Bowman, che è a mutuo contatto col glomerulo e col quale va costituire il corpuscolo renale o del Malpighi
- dalla porzione del colletto cigliato (assente negli AMNIOTI)
- dal tratto con convoluto prossimale
- dal tratto intermedio
- dal convoluto distale

Il tubulo poi si continua con i dotti collettori che si riuniscono in collettori di calibro superiore.

### **ANFIBI**

In una sezione di rene di **xenopus** si può notare un tratto convoluto prossimale, in particolare si nota l'epitelio cilindrico particolarmente alto con lume molto ridotto e provvisto di orletto a spazzola, è evidente inoltre la presenza di corpuscoli renali e sezioni di dotti collettori, e anche la presenza di cellule mieloidi ed eritrociti.

### **RETTILI**

Nelle sezioni di rene dei **RETTILI**, ad esempio di **serpente**, si possono notare tutte le varie componenti del rene, quindi si trovano sezioni di tubulo prossimale, sezioni del tratto intermedio, glomeruli e sezioni di tubulo distale, in particolare si evidenzia la presenza di dotti collettori.

Il dotto collettore è tipicamente modificato nei rettili e costituito da voluminose cellule secernenti muco al fine di creare una sospensione con i cristalli di acido urico secreto.

### **UCCELLI**

Nei preparati istologici di reni di **UCCELLI**, ad esempio di **emu**, si possono vedere le diverse componenti che costituiscono il rene in particolare nel rene di uccello si nota la presenza dei glomeruli sia di tipo mammifero che glomeruli di tipo rettiliano; inoltre si può notare che nelle sezioni di dotti collettori c'è presenza di muco dato dalle cellule secernenti.

### **MAMMIFERI**

Il rene di **MAMMIFERI** ha una propria organizzazione che dà una zona corticale e una midollare, la prima contiene i corpuscoli del Malpighi e i convoluti prossimali e distali mentre la seconda presenta le anse di Henle e i dotti collettori; in particolare

dalla sezione del rene di **topo** a basso ingrandimento si possono notare tutte le diverse zone appena elencate, con degli ingrandimenti dei corpuscoli renali invece si può meglio visualizzare la capsula di Bowman.