

ANATOMIA COMPARATA

Per la classificazione dei vertebrati non si intende la classificazione sistematica degli zoologi, ma raggruppamenti, classi, che devono essere utili per la comprensione dell'evoluzione dei vertebrati, anche se talvolta sono superati come raggruppamenti filetici dagli zoologi stessi. Il nome "vertebrati" non potrebbe essere attribuito in senso stretto agli animali che si prendono in considerazione, perché i Missinoidi non hanno vertebre. Tuttavia, nonostante, ci siano dei nomi più corretti e adatti come Craniati, Cranioti e Cristati, si continua a parlare di anatomia comparata di Vertebrati per ragioni storiche e di comodità.

Tutti i Vertebrati hanno un progenitore comune e una comune organizzazione a livello embrionale.

Le classi più note sono: anfibi, rettili, uccelli, mammiferi e ittiospinti (animali a forma di pesce)

Pesci → vertebrati che hanno una vita acquatica obbligata e respirazione branchiale come respirazione predominante.

Tra le classi dei pesci, si hanno classi con individui completamente estinti e classi con specie ancora rappresentate.

Ostracodermi: classe completamente estinta; primi vertebrati di cui si hanno dei resti fossili. Sono alla base dell'albero evolutivo, da questi si sono sviluppate 2 linee evolutive principali: una linea ha portato alla classe dei Ciclostomi. Ciclostomi e Ostracodermi vengono raggruppati in unico gruppo funzionale, Agnati, cioè senza bocca articolata; in contrapposizione a tutti gli altri vertebrati, che vengono nominati Gnathostomi, cioè animali con la bocca articolata.

La bocca articolata è una grande conquista a livello evolutivo e la prima classe di pesci che l'ha adottata sono i Placodermi.

Osteitti o pesci ossei

Condroitti o pesci cartilaginei

In contrapposizione ai pesci, i tetrapodi.

Tetrapodi (vertebrati a 4 zampe) → hanno respirazione polmonare unica almeno nello stadio adulto (ad esempio anfibi nello stadio larvale hanno respirazione branchiale come respirazione predominante e nello stadio adulto quella polmonare). Si sono evoluti conquistando ambiente subaereo con una serie di modificazioni. La maggior parte deambula in ambiente subaereo con sviluppo degli arti anche se in alcuni casi questa conquista può essere persa successivamente e quindi si ha solo un abbozzo embrionale degli arti come nei serpenti.

Le 4 classi principali dei Tetrapodi sono: mammiferi, uccelli, anfibi e rettili.

All'interno di queste classi ci sono linee di gruppi di animali estinti e linee con specie ancora viventi.

I Vertebrati possono essere distinti in due grandi gruppi dal punto di vista funzionale: vertebrati che sviluppano i loro embrioni in acqua, che depongono le uova in acqua e consentono una fase dello sviluppo in acqua, tutti i pesci e gli anfibi; distinti dai vertebrati che, invece, prevedono uno sviluppo embrionale sganciato dall'ambiente acquatico. Il mezzo acquatico è il mezzo ideale per permettere i movimenti dell'embrione, e per sganciarsi dal mezzo acquatico per la riproduzione, alcuni vertebrati hanno conquistato un annesso embrionale, un organo che serve soltanto durante lo sviluppo, l'amnios. L'amnios è in grado di produrre liquido amniotico e l'embrione si ricrea un ambiente acquatico all'interno di questo organo transitorio. I vertebrati che conquistano l'amnios sono rettili, uccelli e mammiferi; sono sganciati dall'ambiente acquatico anche durante la riproduzione e possono deporre uova chiuse, uova cleidoiche o

possono svilupparsi all'interno dell'organismo materno, instaurando un rapporto trofico con la madre; sviluppando una placenta ma mantenendo sempre sia l'amnios che il liquido amniotico.

L'ultimo raggruppamento è quello dei Sauropsidi, termine generico che racchiude al suo interno il gruppo dei rettili e degli uccelli.

Dendrogramma → rappresentazione schematica i cui si può vedere la comparsa nelle ere geologiche dei vari gruppi e la loro fortuna evolutiva. Più ampio è il gruppo, più in quel momento geologico la classe era rappresentata. Il dendrogramma evidenzia anche la progressione dell'evoluzione, da quali gruppi animali se ne sono originati altri.

Seppur vero che uccelli e mammiferi derivino dai rettili, essi derivano da rettili diversi e in ere geologiche differenti. Prima si è staccato il gruppo dei mammiferi da rettili più antichi, poi si è staccato il gruppo degli uccelli. Da un punto di vista evolutivo sono più vicini uccelli e rettili attuali di quanto siano i mammiferi o le altre classi con i rettili attuali.

Il raggruppamento sauropsidico per indicare uccelli e rettili attuali è un raggruppamento corretto anche sulla scala temporale.

Si può osservare la stessa progressione evolutiva anche da un albero filogenetico.

L'albero filogenetico mostra quali animali hanno preso un percorso evolutivo staccato, quali l'hanno preso prima e quali dopo; però non ci dà indicazioni né sulla fortuna dei vertebrati nelle varie ere geologiche né sulla loro progressione temporale. Tuttavia, si può osservare bene come rettili attuali e uccelli siano vicini dal punto di vista evolutivo rispetto ai mammiferi che si staccano prima da rettili più antichi.

Ostracodermi → Vertebrati più significativi per capire salti evolutivi e di cui si hanno i primi resti fossili.

Un'ostracoderma è un vertebrato con bocca circolare, di fatto appartiene agli Agnati, è un filtratore. La bocca circolare permette la filtrazione del cibo e ha il corpo corazzato, ha dei piastroni dermici contenenti anche il tessuto osseo che proteggono completamente il corpo dell'animale, ad esempio dai predatori.

"Ostracoderma": pelle a conchiglia

A livello della testa questi piastroni dermici costituiscono uno scudo cefalico a protezione degli organi di senso e dell'encefalo. Lo scudo cefalico è stata una grande conquista che è stata tramessa a tutti i Vertebrati, anche l'uomo possiede le ossa del cranio come scudo cefalico.

Dagli Ostracodermi parte una linea evolutiva che porta agli agnati moderni, i Ciclostomi. Come gli Ostracodermi, i Ciclostomi hanno la bocca circolare, ma hanno la pelle nuda e non il corpo corazzato.

Tra le specie ancora rappresentate, si possono distinguere due diversi stili di vita: i Missinoidi sono degli spazzini, hanno attorno alla bocca dei tentacoli con i quali smuovono il fondo dei fondali dove si deposita materiale in decomposizione e filtrano il materiale in decomposizione. I Petromizonte, sono, invece, dei parassiti, si attaccano con la loro bocca circolare provvista di dentelli cornei all'ospite, ad altri pesci, e grazie a una lingua a stantuffo, ne succhiano i liquidi interni.

Dagli Ostracodermi non solo si originano i Ciclostomi, ma anche una classe di vertebrati completamente estinta, i Placodermi, che sono chiave per lo sviluppo e l'evoluzione successiva. I Placodermi sono i primi Gnatostomi, primi vertebrati che hanno bocca articolata (mandibola e mascella) provvista di veri denti. La bocca articolata rende l'animale idoneo alla predazione. Sono i primi predatori; mantengono lo scudo cefalico mentre alleggeriscono il resto del corpo perdendo i piastroni sulla parte posteriore del corpo.

Placodermi: pelle liscia

Dai Placodermi si originano tutti gli altri vertebrati Gnatostomi, tutti gli altri pesci e i tetrapodi.

Riguardo l'evoluzione dei pesci, partendo dai Placodermi, si hanno due linee evolutive divergenti: l'una che porta ai Condroitti o pesci cartilaginei e l'altra agli Osteitti o pesci ossei. Ostracodermi e Placodermi sono pesci in grado di ossificare, pertanto la linea che porta ai pesci cartilaginei è una linea che prevede un'evoluzione particolare che rende questi animali incapaci di ossificare lo scheletro, mantenendolo solo cartilagineo; una conquista secondaria. Una linea diversa, invece, porta ai pesci ossei, ancora rappresentati da diverse specie.

Pesci cartilaginei: Elasmobranchi (squali e razze) e Olocefali (chimera)

Gli Elasmobranchi sono caratterizzati dall'aver un faringe branchiale con delle fessure branchiali visibili dall'esterno; mentre gli Olocefali sono vertebrati di profondità e hanno le fessure branchiali ricoperte da una piega cutanea.

Pesci ossei: due linee molte diverse, una che porta agli Osteitti Actinopterigi (come trota, storione) e una che porta agli Osteitti Sarcopterigi. "pterigio" significa pinna e "actinopterigio" significa pinna a ventaglio.

Gli Osteitti Actinopterigi hanno le pinne pettorali, pelviche e anche quella caudale a ventaglio. Ci sono ancora molte specie presenti, la maggior parte raggruppabile nel gruppo dei Teleostei, che sono gli Osteitti più evoluti. Poi ci sono gli Olostei, che sono intermedi e i Condrostei, che hanno ancora qualche carattere di primitività. La linea che porta ai Teleostei è una linea sia dal punto di vista delle ere che delle conquiste evolutive molto lunga, anche dal punto di vista della genetica questi cambiano radicalmente.

Tuttavia, pur essendo rappresentati da specie molto diverse tra loro, vengono considerati come un unico gruppo perché caratterizzati dalle stesse conquiste evolutive. Generalmente quando ci si riferisce agli Osteitti, ci si riferisce ai teleostei se non diversamente specificato.

"Sarcopterigi" significa pinne carnose. Attualmente è un gruppo rappresentato da pochi esemplari, come i Dipnoi. I Dipnoi in caso di necessità, come mancanza di acqua o acque poco ossigenate, riescono a vicariare l'assenza della respirazione branchiale con un polmone rudimentale. Riescono a respirare in entrambi i modi, prediligendo quella branchiale. Sono strettamente imparentati con un altro gruppo dei Sarcopterigi, i Crossopterigi. Dai Crossopterigi Ripidisti si fa risalire l'evoluzione dei tetrapodi. Grazie alle pinne carnose e alla presenza di un polmone rudimentale si sono staccati dall'ambiente acquatico e hanno conquistato l'ambiente subaereo. La struttura delle pinne carnose porta allo sviluppo degli arti tetrapodi.

Così si passa da Crossopterigi ripidisti ai primi Anfibi, vertebrati che conquistano l'ambiente subaereo. Ci sono anfibi estinti, significativi per comprendere l'evoluzione che porta ai Rettili e anfibi ancora rappresentati da specie che costituiscono gli Anuri, rane e rospi, gli Urodeli, come le salamandre e i tritoni e gli Apodi, come le cecilie. Invece negli anfibi estinti, i Labirintodonte, c'è anche la linea che porta all'evoluzione dei rettili. I rettili si staccano completamente dall'ambiente acquatico ed entrano a far parte degli amnioti, animali in grado di ricreare un ambiente acquatico artificiale favorevole allo sviluppo embrionale, l'amnios con la produzione del liquido amniotico.

Dai rettili c'è una linea che porta ai mammiferi e una linea che porta ai rettili attuali e agli uccelli.

Ci sono rettili non estinti che si separano evolutivamente precocemente, i Cheloni, le tartarughe o gli Squamati, come serpenti e lucertole e i Loricati, come i coccodrilli.

Uccelli → una conquista molto importante per gli uccelli è l'omeotermia. Sono animali omeotermi, hanno una T corporea costante e costantemente alta. La T è una variabile fondamentale per reazioni chimiche e per la chimica della cellula, e quindi avere una T mantenuta costante e alta è favorevole metabolicamente perché tiene le reazioni chimiche a un tasso sempre costante. Per mantenere l'omeotermia ci sono delle strategie.

Gli animali omeotermi non hanno differenze di funzionamento, di velocità delle reazioni chimiche cellulari di notte, di giorno o nelle varie stagioni o nei diversi ambienti. Essere omeotermi, però, comporta un grande costo dal punto di vista energetico e infatti gli omeotermi generalmente sono tachimetabolici cioè hanno sempre un metabolismo alto.

Non solo gli uccelli hanno conquistato l'omeotermia, ma anche in mammiferi. I mammiferi l'hanno conquistata in modo indipendente. Pur derivando da linee filetiche separate e pur avendo sviluppato indipendentemente l'omeotermia, per molte strutture biologiche hanno una convergenza evolutiva.

(strutture molto simili dal punto di vista anatomico e funzionale, conquistate indipendentemente per risolvere lo stesso problema biologico. Talvolta, per risolvere lo stesso problema mammiferi e uccelli sviluppano strategie diverse)

Dunque, si ha la grande distinzione in ittiopsidi e tetrapodi, in amnioti e anamni e il raggruppamento dei sauropsidi che comprende uccelli e rettili attuali.

Le classi di interesse sono: Ostracodermi, Ciclostomi, Placodermi, Condroitti, Osteitti, Anfibi, Rettili, Uccelli e Mammiferi.

L'evoluzione mostra come da organismi più semplici si riescano a modellare organismi sempre più complessi in grado di rispondere al meglio alle esigenze evolutive. Non esiste un animale più evoluto di un altro, se non dal punto di vista temporale e non esiste chi si è adattato di più; ognuno ha le strutture e le funzioni migliori per la nicchia ecologica che viene scelta dalla specie.

Strutture molto diverse si sono formate rimodellando organi ancestrali che caratterizzavano i progenitori.

L'aspetto dei progenitori dei vertebrati è fotografabile osservando l'aspetto di un embrione allo stadio filotipico (durante strozzatura della clessidra evolutiva)

L'organo embrionale rappresenta una struttura che aveva uno scopo nel progenitore, ma che poi è stato modellato nell'evoluzione dalle varie classe per dare origine a strutture diverse con anche funzioni differenti.

Esempio: negli agnati e nei progenitori dei vertebrati il faringe branchiale ha lo scopo di sostenere le branchie, l'organo respiratorio. Con la conquista della bocca articolata, però, la prima parte del faringe branchiale si organizza a formare mascella e mandibola. Quindi dalla stessa struttura anatomica embrionale si ottengono strutture con funzioni completamente diverse.

Nei tetrapodi altre parti del faringe branchiale danno origine a strutture dell'orecchio medio e alle strutture del collo. Si ha un'unica origine embrionale e forme e funzioni finali molto diverse.

Organi omologhi → omologia indica una stessa derivazione embrionale

Mentre strutture con stessa funzione che derivano da struttura embrionale completamente diversa, come i polmoni dei tetrapodi e le trachee degli insetti, si parla di strutture analoghe.

Analogia → origine evolutiva ed embrionale diversa, ma stessa funzione

Concetto di Evo-Devo (evolution-development)

Utilizzo della forma dell'embrione per capire come è avvenuta l'evoluzione

Il cammino evolutivo dei vertebrati ha seguito più tappe e lunghi cammini di adattamento a situazioni ambientali, via via più complicate. Il progenitore comune ai vertebrati è anteriore agli Ostracodermi, si è evoluto in base alle pressioni ambientali e si ha una sua struttura osservando l'embrione allo stadio filotipico.

Caratteristiche dei Vertebrati:

- Vertebre anche se non sono presenti nei Missinoidi
- Encefalo a vescicole, suddivisibile in porzioni morfo-funzionali
- Cranio a protezione della parte cefalica, dove si trova l'encefalo e i principali organi di senso. Il cranio e le vertebre proteggono il sistema nervoso
- Faringe respiratorio. Il faringe non ha una funzione alimentare pur essendo parte del tubo digerente, ma in tutti i vertebrati assume una funzione respiratoria. A livello del faringe si formano le branchie per coloro che hanno una respirazione branchiale e i polmoni per coloro che hanno una respirazione polmonare.
- Cuore concamerato più o meno complesso a seconda della circolazione
- Organi essenziali, come fegato e pancreas, ghiandole annesse al tubo digerente e milza, organo collegato alla produzione di elementi del sangue e alla distruzione degli elementi invecchiati.
- Presenza di reni e gonadi che si formano da strutture comuni, inizialmente, che si originano dal mesoderma, connettivo dell'embrione e non hanno un'organizzazione metamerica.

Approccio metodologico dell'anatomia comparata: valutare apparato per apparato, struttura per struttura, quali somiglianze e quali differenze ci siano nei vari animali per ricostruire una storia evolutiva. Questo approccio non descrive il singolo animale nella sua complessità, ma valuta ogni singola funzione e ogni singolo apparato.

No descrizione dell'animale, ma descrizione dell'adattamento delle varie classi alle nuove sfide evolutive, alle nuove nicchie ecologiche che vengono conquistate. Pertanto, alcuni animali hanno alcune strutture con caratteri di primitività e altre altamente specializzate per andare a conquistare una nicchia.

Non esiste un animale più evoluto.

Valutando apparato per apparato, vengono sottolineate quali esigenze sono state sollecitate nei vari ambienti e quali risposte sono state date nelle varie linee evolutive, disinteressandosi delle differenze specie-specifiche, ma andando a vedere una storia evolutiva di massima nelle varie classi.

Cuvier, primo studioso di anatomia comparata che ha studiato organi e tessuti dei fossili, confrontandoli con quelli rappresentati.

Avere uno sguardo anche di massima sulle strutture che caratterizzano l'embrione allo stadio filotipico per capire quale rimodellamento ci possa essere stato nelle varie linee evolutive e in risposta a delle pressioni adattative che l'ambiente ha sollecitato.

Evo-Devo → branca della biologia che cerca di ricostruire la storia evolutiva dall'osservazione dello sviluppo embrionale. È un approccio che si affianca alla metodologia classica per la comprensione delle tappe evolutive in adattamento all'ambiente.

È un approccio nuovo che si affianca alla metodologia classica dell'anatomia comparata, basandosi sul fatto che non solo l'embrione rappresenta i nostri antenati, ma basandosi anche sul fatto che l'evoluzione ha potuto avere una progressione grazie a cambiamenti che si possono realizzare in modo dinamico a livello dello sviluppo embrionale. Prima di arrivare ad una specializzazione anatomica delle strutture come nell'adulto si ha una capacità di modellamento durante lo sviluppo. Da un organismo semplice come l'embrione allo stadio filotipico si è formata una speciazione così ampia con la costituzione di classi che si sono adattate in modo marcato ai diversi ambienti. (l'embrione vertebrato ha caratteristiche uniche che gli permettono una grande modellabilità dei propri organi)

Sguardo sulle caratteristiche degli embrioni di vertebrato allo stadio filotipico:

I vertebrati sono subphylum dei Cordati e l'osservazione dell'organizzazione corporea dell'embrione dei vertebrati mostra un periodo dello sviluppo, stadio filotipico, durante il quale non solo l'embrione mostra le caratteristiche del phylum (corda dorsale, sistema nervoso dorsale alla corda, tubo digerente ventrale con una porzione organizzata come faringe branchiale) e condivide un piano anatomico simile, ma ha anche caratteristiche proprie, tra cui la presenza di organi embrionali tipici dei vertebrati che non si riconoscono in nessun altro cordato.

Tutti gli embrioni di vertebrato hanno una forma simile secondo la legge biogenetica fondamentale allo stadio filotipico.

Embrione di ratto.

Strutture embrionali che caratterizzano lo stadio filotipico dei vertebrati:

- Parte cefalica allargata dove è visibile un encefalo a vescicole
- A livello dell'encefalo si osservano organi di senso speciale, l'abbozzo dell'organo dell'olfatto, dell'occhio e dell'orecchio interno. Sono organi già caratteristici dell'embrione allo stadio filotipico, dunque caratterizzavano anche il progenitore e sono comuni a tutti i vertebrati.
- A livello della porzione ventrale si nota un faringe particolare, che si organizza in modo metamerico, abbozzando delle strutture, archi branchiali o faringei. Gli archi branchiali, nei vertebrati più semplici, sono strutture che sorreggono le branchie, ma sono strutture molto plastiche che vanno ad organizzare elementi molto diversi sia a livello morfologico che funzionale a seconda delle esigenze adattative.
- Dorsalmente, ci sono delle strutture metameriche, somiti, che sono unità embrionali di tessuto che poi danno origine a strutture dell'asse corporeo, quali le vertebre, i muscoli dell'asse e parte del derma dorsale.
- Ventralmente, cuore concamerato superavvolto su se stesso i cui si possono già distinguere atrio, ventricolo e camere accessorie.
- In sezione istologica si vedono gli abbozzi di alcuni organi essenziali, quali fegato, pancreas e milza, organo linfoide collegato al sistema emopoietico
- creste urogenitali, unità già preformate a livello dello stadio filotipico, dalle quali si sviluppano i reni mesodermici e le gonadi non metameriche
- Creste neurali, tessuto caratteristico e unico dei vertebrati. È il motore per il successo evolutivo e l'adattamento che hanno avuto i vertebrati nella loro storia evolutiva.

Le creste neurali sono un tessuto, un insieme di cellule che si originano durante la formazione del sistema nervoso; si staccano dai tessuti che costituiscono il sistema nervoso e iniziano a migrare per invadere gli altri territori embrionali in formazione dove contribuiscono al loro sviluppo. Sono cellule che cambiano il loro programma differenziativo e staccandosi diventano cellule migranti.

La caratteristica delle cellule delle creste neurali è la capacità di transdifferenziare (perdono il loro differenziamento diventando cellule totipotenti e migrano).

Con differenziamento si intende la capacità di cellule di tessuti di organismi pluricellulari di acquisire caratteristiche morfo-funzionali e molecolari specifiche, diverse da quelle degli altri tessuti.

Differenziarsi significa creare linee cellulari proprie.

Le cellule delle creste neurali si originano da cellule che hanno iniziato il percorso differenziativo del sistema nervoso, ma che a un certo punto vanno incontro a transdifferenziamento per riconquistare una totipotenza (ciò significa fare un passo indietro nel differenziamento).

Quando le cellule delle creste neurali transdifferenziano, escono dal percorso differenziativo del sistema nervoso e riacquisiscono proprietà tipiche delle cellule connettivali, come il movimento.

Le cellule delle creste neurali originano dorsalmente, laddove si sta formando il sistema nervoso, transdifferenziano, migrano e invadono tutti i tessuti del corpo dell'embrione.

Questa capacità migratoria e di invasione è fondamentale perché queste cellule, poi, riacquisiscono la capacità di differenziarsi in numero elevato di tipi cellulari. Contribuiscono, differenziandosi, all'organizzazione e riorganizzazione degli organi che allo stadio filotipico sono solo in abbozzo.

Questa capacità di transdifferenziamento, di migrazione e di ridifferenziamento è alla base della plasticità dello sviluppo dei vertebrati, è alla base della capacità di modellare strutture embrionali in abbozzo nello stadio filotipico a dare strutture morfologicamente e funzionalmente molto diverse le une dalle altre.

Tra i derivati delle cellule delle creste neurali ci sono elementi di tutti i tipi, compresi, dalle creste cefaliche, elementi del cranio.

Corrispondenza tra le strutture presenti allo stadio filotipico e le caratteristiche dei vertebrati:

somiti → vertebre

creste neurali → cranio

encefalo a vescicole → encefalo a vescicole

archi branchiali → faringe con funzione non alimentare ma respiratoria

cuore concamerato → cuore concamerato

creste urogenitali → gonadi non metameriche e reni mesodermici

fegato, milza, pancreas → fegato, milza, pancreas.

N.B: Grazie alla legge di Haeckel possiamo ripercorre l'evoluzione, ponendo alla base un qualsiasi embrione di vertebrato allo stadio filotipico e comprendere i vari nodi dell'albero evolutivo osservando stadi embrionali via via più avanzati. Comprendere la plasticità dello sviluppo, che ha portato all'evoluzione, permette di comprendere anche gli adattamenti fisiologici/patologici dell'uomo a sollecitazioni ambientali

"l'ontogenesi è la ricapitolazione della filogenesi" → legge biogenetica fondamentale, Haeckel, 1866

L'anatomia comparata è una scienza antica che, dal 1866, si avvale della biologia dello sviluppo dei vertebrati per capire l'evoluzione e le dinamiche che portano alle basi dell'anatomia e fisiologia umana.

Studio dei principali apparati nei vari Vertebrati:

- Funzione
- Struttura dell'embrione
- Evoluzione della struttura nelle varie classi per rispondere alla conquista di nuovi ambienti o nuove abilità

Conquiste evolutive nei principali nodi dell'albero:

- Omeotermia
- Riproduzione non legata all'acqua
- Adattamento all'ambiente subaereo
- Bocca articolata

Apparato o sistema: insieme di organi diversi che cooperano ad una funzione

Organo: insieme di tessuti diversi

Tessuto: insieme di cellule dello stesso tipo

- Apparato tegumentario
- Apparato digerente
- Apparato respiratorio
- Apparato circolatorio
- Apparato uro-genitale
- Sistema scheletrico
- Sistema ormonale

- Sistema nervoso

APPARATO TEGUMENTARIO:

- comprende la cute o pelle e il sottocute
- è la struttura di rivestimento esterno del corpo (integumentum=copertura)
- è l'unico apparato visibile
- è la struttura che si interpone come interfaccia con l'ambiente esterno

Funzioni dell'apparato tegumentario:

funzioni di interrelazione con l'ambiente che circonda l'animale

- protezione meccanica (struttura pluristratificata epidermide)
- mantenimento equilibrio idrico-salino/omeostasi (le cellule e i liquidi interstiziali devono mantenere delle caratteristiche proprie)
- difesa-offesa (ghiandole sierose, annessi cutanei)
- mimetismo (cellule pigmentate)
- escrezione CO₂ (anfibi)
- attrazione sessuale (pigmento e dimorfismo sessuale)
- funzione alimentare (accumulo di grassi; nei mammiferi allattamento)
- mantenimento omeotermia (annessi cutanei in uccelli e mammiferi)

L'ambiente è il motore dell'evoluzione dell'apparato tegumentario

Struttura dell'apparato tegumentario dal punto di vista istologico:

Una porzione esterna con caratteristiche epiteliali in cui le cellule si differenziano per formare un epitelio pluristratificato e una porzione più profonda di tessuto connettivo.

CUTE (TEGUMENTO O PELLE) → EPIDERMIDE/EPITELIO + DERMA/CONNETTIVO

C'è uno strato superficiale, un epitelio pluristratificato, l'epidermide. L'epidermide è costituita da uno strato germinativo che produce gli strati superficiali che vanno a differenziarsi. Le cellule che caratterizzano l'epidermide, le cellule differenziate o cheratinociti, esprimono la cheratina, la proteina tipica della cute di tutti i vertebrati che rende la cute adatta a una protezione meccanica.

Al di sotto dell'epidermide, c'è il derma, tessuto connettivale costituito da due strati: derma lasso, a diretto contatto con l'epidermide (in cui si ha tanta matrice extracellulare dove vengono veicolati vasi e nervi e rappresenta un'importante parte sensoriale) e derma compatto (ricco di fibre collagene, con una funzione meccanica di sostegno)

In tutti vertebrati si trova cheratina, la cui struttura secondaria è a α -elica; soltanto nei Sauropsidi, cioè nei rettili attuali e negli uccelli, si ritrova oltre all' α -elica una forma di cheratina la cui struttura secondaria è a β foglietti. È una delle prove molecolari che permette di accumunare rettili e uccelli.

La presenza di cheratinociti, cellule differenziate per produrre cheratina, organizzate come cellule epiteliali in un epitelio pluristratificato è la qualità della cute dei vertebrati che consente una protezione meccanica. Tuttavia, il mantenimento anche degli equilibri dell'omeostasi idrico-salina, cioè mantenere le concentrazioni dei sali proprie dei liquidi dell'animale a prescindere delle condizioni ambientali, è fondamentale sia per animali che vivono in ambiente acquatico che per animali che vivono in ambiente subaereo.

N.B: Quando l'animale vive in acqua, si ha un movimento dell'acqua dall'esterno verso l'interno dell'animale se l'animale vive in acqua dolce o viceversa se vive in acqua salata. Per mantenere l'omeostasi salina la strategia cutanea è rilevante. Mentre per gli animali che vivono in ambiente subaereo la problematica è l'essiccamento.

Struttura \leftrightarrow Ambiente

Protezione dall'ambiente esterno \rightarrow mantenimento integrità strutture interne

SOTTOCUTE (O TELA SOTTOCUTANEA) \rightarrow CONNETTIVO

I Tetrapodi e gli Ittiopsidi hanno conquistato ambienti completamente diversi e quindi le strategie che hanno adottato per il mantenimento dell'equilibrio idrico-salino sono molto diverse.

Strategia degli Ittiopsidi: costruire uno strato esterno alla cute di muco, che rende la superficie dell'animale impermeabile all'acqua e non più semipermeabile. Lo strato di muco viene prodotto dall'epidermide stessa.

Strategia dei tetrapodi: lasciare uno strato di cheratina libera che impedisce l'evaporazione

Ci sono animali che si ritrovano in uno stato di difficoltà, come gli Anfibi, perché vivono in parte in ambiente acquatico e parte in ambiente subaereo e quindi hanno sviluppato la doppia strategia.

Nonostante la struttura della cute sia identica per tutti i Vertebrati la pressione evolutiva dell'ambiente ha portato due strutture diverse di epidermide, un'epidermide con stratificazione meccanica, negli Ittiopsidi, e un'epidermide con stratificazione funzionale, nei Tetrapodi.

Epidermide degli Ittiopsidi \rightarrow epidermide con stratificazione meccanica:

Si ha sempre uno strato germinativo che dà origine a una serie di cellule che si differenziano, nella maggior parte a costituire i cheratinociti, alcune cellule, però prendono una via differenziativa diversa, diventano cellule secernenti, alcune diventano cellule mucose e riversano all'esterno lo strato impermeabilizzante. Le cellule secernenti mucose sono cellule molto grosse, globose, ben visibili al microscopio e sono molto abbondanti. Oltre alle cellule secernenti mucose, si hanno anche le cellule secernenti sierose che producono delle proteine (disinfettanti, con significato di antibiotico, velenifere). Inoltre, alcune cellule, sempre dello stato germinativo, si differenziano a dare degli ionociti, cellule che funzionano da pompe saline, che riescono a garantire l'omeostasi idrico-salina, facendo attivamente il lavoro di pompa di ioni contro gradiente a livello della cute.

Sezione istologica di epidermide di pesce: tante cellule poligonali, cheratinociti, che appaiono rosa perché contengono la proteina, cheratina. Alcune cellule più allungate, sempre rosa, ma hanno il nucleo alla base e sono cellule secernenti sierose e infine cellule mucose, che appaiono bianche perché il muco viene dilavato dai reattivi che si usano per la fissazione.

Epidermide dei Tetrapodi \rightarrow epidermide con stratificazione funzionale:

L'epidermide è rappresentata da un epitelio pluristratificato con uno strato germinativo che produce gli strati più superficiali. Tutte le cellule dell'epidermide vanno incontro a differenziamento verso la linea dei cheratinociti; quindi si hanno solo cheratinociti, che però producono così tanta cheratina che viene accumulata fino a diventare tossica e le cellule vanno incontro a morte.

Si riconosce uno strato germinativo, uno strato di transizione in cui i cheratinociti si caricano sempre di più di cheratina e uno strato corneo, in cui le cellule sono morte e la cheratina va all'esterno producendo uno strato acellulare. Lo strato corneo protegge l'animale dall'evaporazione.

A seconda dell'ambiente più o meno secco, si ha uno strato corneo più o meno spesso. Anche i tetrapodi che ritornano a vivere in acqua, come i cetacei, mantengono un'epidermide a stratificazione funzionale perché è una conquista evolutiva.

Epidermide di feto di mammifero: assenza di cellule secernenti mucose e sierose perché lo strato corneo esterno impedisce alle ghiandole unicellulari secernenti di riversare il secreto all'esterno. La parte acellulare dello strato corneo costituisce una barriera. Se i tetrapodi vogliono avere delle porzioni secernenti a livello della cute non lo fanno a livello dell'epidermide attraverso ghiandole unicellulari.

I Tetrapodi che vogliono avere ghiandole cutanee sono obbligati ad avere ghiandole pluricellulari di origine epidermica che si approfondano con il corpo ghiandolare nel derma e che rilasciano all'esterno il loro secreto utilizzando dei dotti escretori.

Non tutti i tetrapodi hanno ghiandole pluricellulari annesse: sono abbondanti negli anfibi, in cui si hanno sia ghiandole mucose che sierose, sono scarse nei rettili che presentano solo ghiandole sierose in zone limitate del corpo, sono praticamente assenti negli uccelli, in cui si viene a costituire un'unica ghiandola, la ghiandola dell'uropigio e sono abbondanti nei mammiferi, in cui si hanno ghiandole sudoripare e sebacee e la ghiandola mammaria, legata alla funzione di nutrimento della prole.

Cute di anfibio: epidermide a stratificazione funzionale con sottile strato corneo. L'anfibio soggiorna in ambiente acquatico, almeno nello stadio larvale, ma alcuni anche nello stadio adulto, quindi devono crearsi uno strato di muco superficiale. Si originano delle ghiandole mucose pluricellulari con il dotto escretore che sfocia all'esterno e il corpo ghiandolare che alloggia nel derma lasso. Ci possono essere anche ghiandole sierose come quelle negli Ittiopsidi. In entrambi i casi sia le ghiandole sierose che mucose sono pluricellulari quindi costituite da adenomeri, in particolar modo da alveoli; sono ghiandole alveolari semplici.

Cute di uccello: ghiandola cutanea= uropigio

L'uropigio è una ghiandola alveolare ramificata che produce un secreto lipidico ed è posizionata sul codrione, cioè sulla punta della coda dell'uccello. La sua funzionalità è legata alla impermeabilizzazione delle penne. L'animale prende il secreto con la punta del becco e lo spalma sul piumaggio.

Cute di mammifero: si hanno ghiandole sudoripare che producono il sudore, una soluzione acquosa con sali che viene riversata all'esterno del corpo per indurre con la reazione di evaporizzazione un abbassamento della temperatura corporea, quindi legata alla termoregolazione e ghiandole sudoripare che producono secreti odorosi. In entrambi i casi si tratta di ghiandole il cui adenomero è tubulare; sono ghiandole tubulari semplici. Il dotto escretore delle ghiandole che producono sudore sfocia direttamente sulla superficie del corpo, mentre le ghiandole odorose si trovano solo in alcune parti del corpo e rilasciano il secreto nel canale del pelo. La produzione di sudore sulla superficie del corpo è tipica dell'uomo, del cavallo, ma piuttosto rara nei mammiferi come i cani, che per abbassare la T corporea ansimano.

Per quanto riguarda le ghiandole cutanee c'è la ghiandola sebacea, che è una ghiandola alveolare semplice che ha il compito di lubrificare il pelo e che ha il dotto escretore che sfocia nel canale del pelo.

La ghiandola mammaria è fondamentale nei mammiferi (mammiferi=portatori di ghiandole mammarie) e a seconda dei mammiferi si hanno ghiandole mammarie differenti.

Le ghiandole mammarie più rudimentali sono tipiche dei monotremi, come gli ornitorinchi e sono ghiandole associate ai peli; il piccolo lecca il latte che gocciola dal pelo della mamma. In tutti gli altri mammiferi marsupiali e uteri, le ghiandole mammarie si organizzano a dare ghiandole tubulo-alveolari composte che mostrano i dotti escretori che si ramificano partendo dai capezzoli. I capezzoli e le ghiandole si organizzano lungo la via del latte, che va dal cavo ascellare fino all'inguine. In generano tante ghiandole mammarie quante il numero medio di nati.

L'ambiente ha spinto la strutturazione di una pelle diversa per animale a seconda dell'ambiente stesso sia a scopo protettivo, protezione meccanica o dagli shock osmotici, ma anche per uno scopo difesa-offesa nei confronti di condizioni ambientali ma anche di altri organismi appartenenti all'ecosistema.

ANNESI CUTANEI

Gli annessi cutanei, dal punto di vista dello sviluppo embrionale, sono tutte le strutture originate dall'epitelio o dal connettivo cutaneo, come le scaglie dei pesci, le squame dei rettili, le penne degli uccelli e i peli dei mammiferi. Altri annessi cutanei sono gli artigli o le unghie sulla punta degli arti dei tetrapodi, becchi, corna e ossa dermiche.

Fanno parte della struttura della cute anche le cellule pigmentate che rendono l'animale visibile, mimetico, adatto all'ambiente in cui si trova.

Gli annessi cutanei dal punto di vista embriologico si sviluppano dalle strutture embrionali cutanee.

Dai resti fossili degli Ostracodermi si possono vedere gli annessi cutanei che presentavano gli antenati.

N.B:

ITTIOPSIDI

- Ostracodermi → piastroni cutanei
- Ciclostomi → no
- Condroitti → scaglie
- Osteiti → scaglie

TETRAPODI

- Anfibi → no
- Rettili → squame
- Uccelli → penne
- Mammiferi → peli

Gli Ostracodermi, animali Agnati filtratori e dotati da una corazzatura che proteggeva tutto il corpo; non erano agili ma erano estremamente protetti. I loro piastroni dermici erano costituiti da più strati di tessuto osseo e da un tessuto molto resistente, lo smalto. Il tessuto osseo era organizzato in tessuto osso-lamellare negli strati più profondi, in tessuto osseo spugnoso e in dentina. Una stratificazione a 4 strati con uno strato superficiale di smalto o simil-smalto.

La corazzatura, però, non era adatta ai primi gnatostomi, cioè ai placodermi, che sono animali predatori; quindi viene persa su quasi tutto il corpo, tranne sulla parte cefalica. Dalla corazzatura perdendo diversi strati si sono originate svariate strutture tipiche dei vertebrati.

Tra i derivati dei piastroni cutanei degli ostracodermi si hanno le scaglie dei pesci ossei e cartilaginei, le ossa dermiche (strutture ossee che si originano nel connettivo per ossificazione, come ossa del cranio e gli osteodermi, cioè ossa cutanee) e i denti.

Le scaglie dei pesci ossei e dei pesci cartilaginei hanno seguito due evoluzioni completamente differenti; questa è la prova che giustifica la creazione di due linee evolutive diverse, partendo dai placodermi. I due gruppi non partono insieme evolutivamente, non sono in sequenza, ma si originano da due linee divergenti.

Scaglia dei condroitti → scaglia placoide. Ha una struttura identica a quella di un dente di un qualsiasi gnatostoma. Nella scaglia sono state mantenute le porzioni più superficiali del piastrone cutaneo, cioè la parte dello smalto e della dentina, mentre all'interno è presente uno strato di tessuto connettivo molto vascolarizzato, polpa, così come nella porzione intermedia del dente.

La scaglia dei condroitti è rappresentata da piccoli dentelli.

Scaglia placoide: scaglia con una porzione basale, piastra basale, che affonda nel connettivo della cute e una porzione a dentello che sporge dal connettivo della cute, esponendo proprio all'esterno la parte dello smalto.

L'origine embriologica della scaglia placoide è uguale a quella del dente. Si hanno delle strutture, rispettivamente gemme della scaglia o gemme dentarie, che vanno a strutturare delle porzioni a coppa in cui si affacciano cellule dello strato germinativo dell'epidermide in formazione e cellule dello strato profondo del connettivo che si appaiano con quelle dell'epidermide a formare un epitelio. Le cellule epiteliali dell'epidermide prendono il nome di adamantoblasti perché iniziano a secernere smalto che riversano verso l'interno, verso le cellule connettivali.

Le cellule connettivali che si sono differenziate a dare l'epitelio più interno prendono il nome di odontoblasti perché secernano dentina che riversano verso l'esterno. Gli odontoblasti vengono nutriti dai vasi sanguigni che si producono a livello della polpa del dente o della scaglia e la polpa è anche innervata. Man mano che la struttura si accresce si arriva alla formazione della struttura allungata che protrude all'esterno, bucando gli strati epidermici. Durante la protrusione si ha la lesione dello strato di adamantoblasti che vengono persi.

Dunque, nella struttura finale si ha smalto, dentina ancora associata agli odontoblasti e all'interno polpa.

Per questo motivo, se viene danneggiato lo smalto, la riparazione naturale non è possibile perché durante la protrusione sono state perse le cellule che l'hanno prodotto, cioè gli adamantoblasti.

Odontoblasti e polpa derivano da cellule delle creste neurali (ectomesenchima), cioè dalle cellule che durante lo sviluppo embrionale si staccano dal tubo neurale in formazione e migrano a vari distretti, compreso il connettivo cutaneo, differenziandosi. In questo caso le cellule si differenziano sia in strutture connettivali, per dare la polpa che in cellule specializzate a formare il tessuto osseo. Gli adamantoblasti, invece, derivano dal foglietto embrionale superficiale, cioè dall'epitelio dell'embrione (ectoderma).

Odontoblasti e polpa derivano da cellule tipiche solo dei Vertebrati.

Scaglia degli Osteitti → scaglia elasmoidale nei Teleostei e scaglia ganoide nei Condrostei e Olostei.

Negli Osteitti viene mantenuta la struttura originaria del piastrone cutaneo, eliminando l'osso spugnoso. Questa è la scaglia più primitiva degli osteitti, prende il nome di scaglia ganoide e ha tre strati: lo strato più profondo di tessuto osso lamellare, la dentina e lo smalto. Un'evoluzione della scaglia ganoide è la scaglia che caratterizza gli Olostei, in cui viene persa la dentina.

Lo smalto della scaglia ganoide viene denominato ganoina.

Nei pesci Teleostei anche lo smalto viene perso, quindi rimane soltanto l'osso lamellare, che è una produzione connettivale che viene accolta in tasche a livello del derma. Questa scaglia prende il nome di scaglia elasmoidale e non protrude all'esterno ma rimane sempre alloggiata nel derma.

Come si nota nel preparato istologico tutta la struttura è ricoperta da epidermide che non viene mai lacerata.

La scaglia elasmoidale ha forma lineare o sovrapposta a seconda del tipo di pesce. Anche le strutture osso lamellari della scaglia elasmoidale derivano dalle cellule delle creste neurali che sono migrate nel connettivo embrionale, andando a costituire derivati di tessuto osseo.

Nei pesci la struttura caratterizzante è la scaglia che deriva da un alleggerimento dei piastroni cutanei anche se i ciclostomi non hanno annessi cutanei sotto forma di scaglie.

La struttura caratterizzante dei rettili, invece, è la squama. La squama è una zona ipervascolarizzata, dal punto di vista embrionale, che produce uno strato corneo particolarmente spesso. Si hanno, quindi, delle zone in cui si vanno a costituire degli ammassi di vasi, papille dermiche, che stimolano l'epidermide sovrastante a produrre zone ipercheratinizzate. Un'iperproduzione di epidermide con conseguente iperproduzione di strato corneo.

Ci sono vari tipi di squama, ma in ogni caso è una struttura rigida limitante che necessita di muta/esuviazione della pelle con l'accrescimento dell'animale. Alcuni rettili presentano, a rinforzo delle squame, delle strutture ossee connettivali, osteodermi.

I rettili mostrano un'ipercheratinizzazione caratterizzata da un cheratina con una struttura secondaria a β foglietti; mentre tra una squama e l'altra è presente la cheratina classica.

Penne degli uccelli → hanno un'evoluzione embrionale molto simile a quella delle squame dei rettili. Si ha una papilla dermica che produce un'iperproliferazione delle cellule dell'epidermide. In questo caso, non si forma uno strato corneo generalizzato, ma si va a strutturare un annesso allungato in cui le cellule che stanno iperproliferando si dispongono in modo ordinato a dare una struttura interna a forma di colonna, fatta da

tante colonne di cellule epidermiche avvolte durante lo sviluppo da una guaina che si lacera. Una volta lacerata la guaina, si apre la struttura della penna.

Struttura di una penna: rachide, calamo (parte che affonda nel derma e che viene nutrita dal derma) e vessillo (in cui si riconosce la struttura allungata di barbe e barbule unite da amuli)

Si hanno anche altre strutture non così complesse, non di penne vere e proprie, ma di piume o filopiume.

Le penne hanno un grande ruolo anche per il volo, mentre le piume hanno un ruolo, soprattutto, per il mantenimento dell'omeotermia.

Le piume mantengono l'omeotermia perché la piuma arruffata riesce a intrappolare uno strato d'aria che funziona da coivente. In questo modo il calore prodotto dall'animale viene trattenuto.

A livello delle ali si hanno delle penne importanti soprattutto per il volo, che sono in grado di compiere movimenti, di riposizionarsi grazie a dei muscoli che si originano a livello del derma e che si agganciano alla base del derma.

Sezione istologica di una penna in formazione: follicolo della penna= porzione che affonda nel derma; colonne in formazione protette dalla guaina; papilla dermica.

Derivazione delle penne dal punto di vista evolutivo → rappresentazione di due tipi di cheratina, α -cheratina nell'epidermide e β -cheratina nelle penne.

La distribuzione di α -cheratina e β -cheratina nei Sauropsidi, uccelli e rettili, è la prova molecolare della vicinanza evolutiva di questi due gruppi di animali, ma ci dà anche la spiegazione di come si siano originate dal punto di vista evolutivo le penne. L'annesso cutaneo degli uccelli non è altro che la specializzazione delle squame dei rettili primitivi.

Peli dei mammiferi → per quanto riguarda la formazione embriologica, non si ha un ammasso connettivale vascolarizzato, ma un'iperproliferazione dello strato germinativo dell'epidermide che si approfonda verso l'interno a dare lo zaffo epiteliale. In un secondo tempo attorno allo zaffo epiteliale si addensa del connettivo vascolarizzato.

A livello dello zaffo epiteliale si forma una struttura allungata che si approfonda sempre di più, che va a dare degli zaffi secondari, delle espansioni laterali. Nello sviluppo, dallo zaffo principale si organizzano delle strutture ipercheratinizzate che si sovrappongono le une alle altre a costituire il pelo, dagli zaffi laterali si formano la ghiandola sebacea (lubrica il pelo, rendendolo flessibile e resistente) e la ghiandola sudoripara che produce secreti odorosi. A livello del connettivo si forma la papilla dermica, vascolarizzata e innervata, che nutre il pelo e il muscolo orripilatore, muscolo erettore del pelo. Nel momento in cui viene stimolato, il muscolo orripilatore si contrae e il pelo si rizza. Questo serve sia dal punto di vista dell'omeotermia, creando uno strato sollevato di peli si crea un ambiente in cui viene intrappolata l'aria, sia dal punto di vista comportamentale per rappresentare aggressività come accade nei gatti.

Sezione istologica: follicolo pilifero; canale del pelo; ghiandola sebacea

Dal punto di vista molecolare, i mammiferi hanno solo α -cheratina, quindi derivano da rettili più antichi che non avevano ancora evoluto zone in cui è presente la β -cheratina. È una prova del fatto che mammiferi e uccelli, pur avendo caratteri di convergenza evolutiva, si sono evoluti da linee separate, da rettili diversi.

La strategia di creare lo strato coivente d'aria intrappolata dai peli o dalle penne è una convergenza allo stesso problema, non dissipare calore perché entrambi hanno conquistato l'omeotermia.

Altri annessi cutanei sono gli artigli, presenti sui vertebrati che hanno gli arti (unghie nei primati e zoccoli negli ungulati), i becchi (rettili cheloni e uccelli), i fanoni (balene) e il corno dei rinoceronti.

Il derma è vascolarizzato e innervato. La pelle nella porzione del derma vede un'innervazione spinta e specializzata, ci sono recettori nervosi superficiali per il senso del tatto, recettori più profondi della pressione,

terminazioni nervose associate alle penne e ai follicoli piliferi e recettori termici. Pertanto, la pelle è un organo eccezionale dal punto di vista sensoriale. È il primo organo sensoriale per l'animale perché dà una percezione completa delle condizioni ambientali.

Strutture dermiche, cioè strutture che derivano dal derma:

- Piastre ossee o osteodermi (anfibi: apodi; rettili: cheloni e loricati; mammiferi: armadillo)
- Corna: strutture ossee a nudo, come nei cervidi e nelle giraffe o rivestite da un astuccio corneo, come nei bovidi.

Pigmentazione → cellule pigmentate=cromatofori (assumono nomi diversi a seconda del pigmento che contengono)

Melanofori o melanociti: producono e contengono la melanina, alloggiato nel derma, ma possono anche migrare nell'epidermide

Generalmente, le cellule pigmentate si trovano nel punto di confine tra derma ed epidermide e a seconda dei pigmenti, melanina, pteridine o composti purinici, danno origine a pigmentazioni molto diverse in risposta al tipo di ambiente e a quello che l'animale deve fare, come mimetizzarsi o creare un'attrazione sessuale. Tutte le cellule pigmentate derivano dalle creste neurali, che migrano a livello del derma e possono differenziarsi in varie strutture, comprese le cellule pigmentate.

Melanofori → melanina

Xantofori → pteridine

Iridofori → composti purinici

APPARATO DIGERENTE:

È l'apparato adibito alla:

- Assunzione
- Digestione
- Assorbimento
- Assimilazione del cibo
- Eliminazione sostanze indigeribili

La struttura base dell'apparato digerente è uguale in tutti i Vertebrati, anche se a seconda della nicchia ecologica scelta dalla specie, si hanno degli adattamenti morfo-funzionali, anche spinti, relativi all'alimentazione. (es: mammifero carnivoro, mammifero erbivoro, gnatostoma parassitato da agnati)

L'alimentazione consiste nell'assunzione del cibo, insieme di macromolecole complesse e micronutrienti, mediante la parte orale, cioè la bocca dell'animale. La digestione è il processo chimico facilitato anche da processi meccanici in grado di scindere chimicamente le macromolecole in molecole più semplici, da carboidrati a monosaccaridi, da proteine a peptidi, da grassi a lipidi e da acidi nucleici a basi azotate, da poter essere assimilate. L'assimilazione è la capacità di portare all'interno del corpo dell'animale, cioè nel circolo sanguigno, molecole piccole, assimilabili e anche utilizzabili per il metabolismo dell'organismo. Questo processo a tappe dell'alimentazione, dopo la presa del cibo, prevede la funzionalità di organi in serie.

L'apparato digerente è costituito da due strutture principali: il tubo digerente e le ghiandole annesse al tubo digerente. Il tubo digerente è una struttura cava che collega l'apertura orale con l'apertura anale o cloacale, rappresenta il transito dell'ambiente esterno all'interno del corpo dell'animale. Durante la formazione del tubo digerente si ha un processo che porta l'ambiente esterno a invaginarsi verso l'interno dell'animale. Il tubo digerente è costituito da diverse e complesse strutture cellulari, che possono anche comprendere

ghiandole unicellulari o pluricellulari. Annesse al tubo digerente, ci sono grosse ghiandole, che pur originandosi nell'embrione dal tubo stesso, si localizzano all'esterno del tubo e vengono chiamate ghiandole extraparietali, in contrapposizione ad altre ghiandole che rimangono dentro la parete del tubo.

Tutti i vertebrati sono caratterizzati da minimo due ghiandole annesse al tubo digerente: il fegato e il pancreas.

Il tubo digerente ha una tipica struttura dei cosiddetti organi cavi (organi a tonache sovrapposte). Gli organi cavi vengono detti così, non solo perché mostrano una cavità centrale, il lume, ma perché attorno al lume i tessuti si organizzano in tonache sovrapposte e per questo vengono anche definiti organi a tonache sovrapposte.

Lume: espansione dell'ambiente esterno, punto in cui transita il cibo e in cui il cibo viene rimaneggiato affinché possa avvenire la digestione e l'assimilazione. Essendo un'espansione dell'ambiente esterno, a diretto contatto con il lume, c'è un epitelio che è associato a connettivo lasso. L'epitelio e il connettivo lasso formano la tonaca mucosa, al confine della quale c'è uno strato di cellule muscolari lisce poco organizzato che rappresenta la muscolaris mucosae, cioè la parte muscolare della mucosa.

Al di sotto della tonaca muscolare c'è uno strato connettivale, la tonaca sottomucosa; al confine esterno della quale si sviluppano due tonache muscolari sovrapposte, la prima che ha una disposizione delle cellule circolare, la cui contrazione determina un rimpicciolimento del lume dell'organo e la seconda che ha un'organizzazione longitudinale delle cellule muscolari lisce, la cui contrazione comporta un accorciamento del tratto di tubo digerente. L'azione combinata della contrazione della parte circolare e della parte longitudinale della tonaca muscolare porta a un movimento ondulatorio, che nel caso del tubo digerente permette il transito del materiale ingerito dalla parte cefalica a quella caudale; permette i movimenti peristaltici dell'intestino. La porzione più esterna ha caratteristiche diverse a seconda della localizzazione del tubo digerente.

Affinché i moti peristaltici siano dei moti attivi, gran parte del tubo digerente alloggia in cavità corporee piene di liquido, come la cavità addominale. Il liquido delle cavità permette il libero movimento dell'intestino che, a sua volta, consente i moti peristaltici. Nelle porzioni di tubo digerente che si localizzano a livello delle cavità addominali la tonaca più esterna è tonaca sierosa, costituita da connettivo e da un epitelio monostratificato piatto che delimita l'organo. Ci sono, però, tratti del tubo digerente, come la parte cefalica e quella caudale, che sono a mutuo contatto con altri tessuti; in questo caso si ha una matrice connettivale e si chiama tonaca avventizia.

N.B: o si trova la tonaca avventizia o quella sierosa; non sono sinonimi.

Dal punto di vista dello sviluppo embrionale, il tubo digerente ventrale alla corda dorsale è una caratteristica tipica di tutti i Cordati.

Dal punto di vista embriologico, partendo dall'embrione a tre foglietti, il tubo digerente deriva dall'associazione di due macro-tessuti, l'endoderma da cui deriva l'epitelio del tubo digerente (l'epitelio di confine della tonaca mucosa con il lume e dal quale derivano anche le ghiandole) e il mesoderma, da cui derivano la parte connettivale, muscolare e la tonaca sierosa o avventizia.

Allo stadio filotipico l'embrione di un Vertebrato mostra sia il tubo digerente ventrale alla corda che caratteristiche specifiche e proprie dei vertebrati, come la suddivisione in tratti del tubo digerente e l'abbozzo delle ghiandole annesse. (struttura del tubo digerente degli antenati, cioè degli Ostracodermi).

Per quanto riguarda la funzione, i vari tratti svolgono funzioni diverse relative all'assunzione, alla digestione e all'assimilazione, mentre l'ultimo tratto svolge una funzione di eliminazione delle scorie. Ovviamente, si ha un adattamento in base al tipo di alimentazione. Quindi la struttura delle varie porzioni del tubo digerente si adatta notevolmente a seconda della nicchia ecologica alimentare. (struttura \leftrightarrow tipo di alimentazione)

Tipo di alimentazione dei Vertebrati:

I primi antenati, gli Ostracodermi, erano dei filtratori, erano Agnati, avevano una bocca circolare che è stata mantenuta anche dagli attuali agnati, i Ciclostomi. I ciclostomi allo stadio larvale sono dei tipici filtratori, mentre gli adulti assumono un'alimentazione da parassiti (Petromizonti) o da spazzini (Missinoidi). Con l'evoluzione dei Placodermi, si arriva alla conquista di una bocca articolata e si passa agli Gnatostomi. Gli gnatostomi hanno una bocca articolata, denti e una lingua muscolare, caratteristiche che rendono i placodermi atti a diventare dei predatori.

Il tubo digerente ha tutte le caratteristiche degli organi cavi, si snoda dalla parte cefalica a un tratto anteriore, medio e posteriore fino alla porzione anale o cloacale e ha una funzione nella presa, nel passaggio, nella digestione, nell'assimilazione del cibo e nell'eliminazione delle feci.

Per i vertebrati si ha sempre una suddivisione in tratti, con strutture e quindi funzioni diverse:

- Porzione orale
- Porzione anteriore
- Porzione intermedia
- Porzione posteriore

N.B: Embrioni deuterostomi (l'apertura anale si forma subito con l'invaginazione di un tubo digerente primitivo, mentre la bocca si apre in un secondo momento)

BOCCA o intestino cefalico → porzione più cefalica, che si apre in modo secondario nell'embrione. È funzionale alla presa del cibo, quindi è molto diversificata a seconda del tipo di alimentazione.

La bocca può essere circolare, negli Agnati, o articolata negli Gnatostomi. Dove c'è una bocca articolata si ha la presenza di denti, che possono essere persi secondariamente come negli uccelli, ma embriologicamente si formano comunque le gemme dentali che vanno poi a regredire. Alla bocca circolare, invece, sono associati dentelli cornei.

Gli agnati possono avere una lingua a pistone, mentre gli gnatostomi hanno una lingua muscolare.

La bocca si apre in tutti gli animali, ad eccezione dei Mammiferi, con una rima buccale, con apertura che porta direttamente nella cavità della bocca. Solo i mammiferi hanno una suddivisione in una porzione, che si chiama vestibolo della bocca, che è la porzione tra i denti e l'apertura delle labbra e una porzione posteriore ai denti, che è la cavità orale. La conquista della presenza dei muscoli delle guancia e delle labbra è fondamentale per l'assunzione del latte; è fondamentale per i mammiferi, che sono i portatori di mammella. Ma la presenza di labbra, guancia e dei muscoli associati diventa uno strumento per la masticazione, cioè per la triturazione del cibo; che avviene grazie ai molari, denti particolari che non solo portano allo sminuzzamento del cibo ma anche alla triturazione meccanica. Questo è funzionale per facilitare e velocizzare la digestione ed è tipico solo dei mammiferi che hanno sviluppato muscoli masticatori, organizzati attorno al vestibolo della bocca.

Bocca degli Agnati → hanno un'apertura buccale circolare; negli adulti, i Petromizonti sono dei parassiti, mentre i Missinoidi sono degli spazzini. La bocca circolare è quindi organizzata in modo parzialmente diverso in Petromizonti e Missinoidi. Nei petromizonti attorno all'apertura e alla bocca circolare si organizzano dei dentelli cornei, che servono alla presa dell'animale che viene parassitato. Nella bocca si ha una lingua a pistone, dotata anch'essa di dentelli cornei per lacerare la superficie dell'animale parassitato e succhiarne i liquidi interni. I Missinoidi, che sono degli spazzini, presentano una bocca circolare circondata da tentacoli con i quali l'animale smuove il sedimento in decomposizione per assorbire i vari nutrienti.

Bocca degli Gnatostomi → hanno una bocca articolata dotata di mandibola ventralmente e mascella dorsalmente, funzionali alla presa del cibo. Mascella e mandibola rappresentano le arcate dentarie dove si hanno dei veri e propri denti.

Denti→L'origine dei denti dal punto di vista embriologico è molto simile a quella della scaglia placoide. I denti derivano dalle corazzature ossee degli Ostracodermi. Sono strutture dotate di smalto all'esterno, dentina più internamente e polpa, dove si ha il nutrimento grazie ai vasi sanguigni, ma anche all'innervazione del dente stesso.

Per quanto riguarda l'origine embriologica, rilevanza dell'origine delle cellule della cresta neuronale, che vanno a costituire la struttura cellulare della dentina e della polpa.

A seconda di come sono posizionati i denti sulle arcate dentarie si hanno tipi di dentatura diversa.

La dentatura è sempre di tipo omeodonte, cioè tutti i denti sono uguali tra loro; mentre si arriva a una dentatura eterodonte solo nei mammiferi. L'eterodonza è la proprietà di sviluppare denti diversi sia dal punto di vista della forma che della funzionalità.

L'uomo è un eterodonte che ha mantenuto i denti più o meno con la stessa rilevanza. (incisivi, canini, premolari e molari).

Gli incisivi sono tipici degli erbivori e servono a strappare l'alimento; i canini sono tipici dei carnivori e servono per la presa dell'alimento; ma tutti i quanti presentano i denti atti alla masticazione, alla triturazione del cibo e sono molari e premolari. Tutti i mammiferi masticano e sono caratterizzati da una dentatura che permette la masticazione.

Animali spiccatamente erbivori mostrano la presenza di incisivi, molari e premolari; animali nettamente carnivori mostrano la presenza di canini, molari e premolari; mentre animali onnivori presentano una dentatura come quella umana, in cui sono rappresentati allo stesso modo tutti quanti i denti.

N.B: in realtà, il termine erbivoro non è sinonimo di vegetariano, ma significa che un animale si nutre di sostanze vegetali con anche una componente animale, ad esempio sottoforma di insetti. Così come il carnivoro preda l'animale e si alimenta anche del contenuto vegetale delle sue interiora, ricco di fibre che sono state ingerite dall'animale predato.

A seconda del tipo di alimentazione a livello dell'intestino cefalico, cioè della bocca, possono essere presenti delle ghiandole pluricellulari extraparietali, le ghiandole salivari, che producono un contenuto salivare diverso a seconda delle necessità. Ad esempio, le ghiandole salivari dei Petromizonti producono siero anticoagulante per mantenere aperta la ferita dell'animale parassitato.

Le ghiandole salivari sono presenti in tutti i Tetrapodi, cioè in tutti gli animali che hanno conquistato l'ambiente subaereo. Mentre negli Ittiopsidi il cibo viene deglutito insieme a una grande quantità di acqua, nei Tetrapodi la ghiandola salivare produce una quantità di acqua che consente la deglutizione. A questa matrice acquosa si può aggiungere la produzione di vari secreti; come mucine, secreti sierosi e enzimi nei mammiferi. (la masticazione dei mammiferi è significativa anche per un'arterizzazione della digestione. Si cominciano a digerire alcuni macronutrienti di lunga digestione). I mammiferi nel contenuto salivare hanno anche un grande contenuto di ptialina, che è un'amilasi; si cominciano a digerire gli amidi. In alcuni casi ghiandole orali servono per regolare l'equilibrio idrico-salino, a eliminare i sali in eccesso, come le ghiandole orali del sale tipiche di alcuni rettili.

La cavità della bocca può essere un'unica cavità, la cavità orale, alla quale si accede dalla rima buccale; oppure nei mammiferi si può avere la distinzione tra vestibolo della bocca e cavità orale.

Per gli animali con una respirazione branchiale la bocca ha un significato solo alimentare, mentre per gli animali con una respirazione polmonare l'aria può essere inspirata dalla bocca stessa o a livello delle narici, che ci sono anche negli Ittiopsidi con un significato sensitivo.

Animali come Ittiopsidi, ad eccezione dei Dipnoi, che hanno esclusivamente una respirazione branchiale, presentano un bocca funzionale soltanto all'alimentazione; mentre animali, come i Tetrapodi e i Dipnoi, che usano la bocca anche per la respirazione polmonare necessitano del transito dell'aria dalla porzione orale (perché il polmone si sviluppa a partire dalla porzione del tubo digerente faringea). L'aria può entrare

dall'apertura orale o dalle coane, vie che collegano le narici, presenti in tutti i vertebrati con funzione sensoriale e che si aprono, solo negli animali polmonati, in canali. Le coane collegano l'ambiente esterno attraverso le narici alla parte posteriore della bocca, in modo da lasciare la parte anteriore libera per l'alimentazione. Nei Dipnoi e negli anfibi questo è sufficiente perché si ha un'attività alternata tra l'alimentazione e la respirazione; mentre in animali in cui aumentano i ritmi respiratori e per i quali la respirazione diventa obbligata è necessaria una barriera fisica tra la via che percorre l'alimento e la via percorsa dall'aria. Si va a strutturare una struttura intermedia, il palato secondario. Al di sopra del palato secondario si ha la via che viene percorsa dall'aria e che viene direzionata alla parte posteriore della bocca. Nei mammiferi e nei loricati il palato secondario è completo, la via dell'aria arriva nella parte più posteriore e soltanto nel momento della deglutizione le due vie hanno lo stesso tipo di canale.

Palato primario →

Ittiopsidi: respirazione branchiale

Dipnoi e Anfibi: apertura delle coane che collegano narici-parte posteriore della bocca per la respirazione polmonare.

Palato primario + palato secondario →

Rettili, Uccelli e mammiferi: coane e formazione di un palato secondario per separare la cavità orale in una zona e una zona per il transito dell'aria dalle narici.

STRUTTURA ← → ALIMENTAZIONE ← → AMBIENTE

Ittiopsidi:

- No ghiandole pluricellulari tranne quelle che producono siero anticoagulante dei Petromizonti e nei Ciclostomi
- Palato primario

Tetrapodi:

- Ghiandole pluricellulari salivari
- Palato primario (anfibi) + palato secondario (amnioti)

Parte dell'intestino cefalico è anche il **faringe** che, nei Vertebrati, ha una funzione respiratoria e non alimentare.

L'evoluzione dell'apparato digerente è strettamente connessa all'adattamento degli animali relativamente alla nicchia ecologica che vanno a occupare, e pertanto alla alimentazione che essi seguono.

È costituito da tubo digerente che differenzia diversi organi lungo i suoi tratti e da ghiandole annesse al tubo digerente.

Apparato digerente → espansione dell'ambiente esterno, delimitato dal tubo digerente (organo cavo), cui sono annesse grosse ghiandole extraparietali.

Intestino anteriore: ESOFAGO E STOMACO →

il differenziamento è un processo che porta le cellule, i tessuti e gli organi a svolgere delle funzioni specifiche.

Il differenziamento morfo-funzionale dei tratti del tubo digerente può essere un differenziamento graduale lungo i tratti, per cui si passa da una struttura all'altra in modo graduale, oppure può essere un differenziamento che vede dei margini netti, per cui per esempio l'epitelio delle tonache in alcuni tratti va a differenziarsi in modo graduale, esempio tra stomaco ed esofago e in altri tratti in maniera più drastica, esempio tra stomaco e intestino.

Esofago → tratto del tubo digerente che fa da connettore tra le strutture del faringe e lo stomaco. Diventa un tratto rilevante perché si allunga nei Tetrapodi a causa della comparsa del collo. Il faringe è molto lungo negli Icttiopsidi dove va a strutturare le branchie, mentre è molto corto nei Tetrapodi.

Per i Tetrapodi è significativa la formazione del collo per permettere la rotazione della testa sull'asse corporeo. Per orientare gli organi di senso cefalici un pesce ruota tutto il corpo, ed è facilitato dal proprio habitat, cioè dall'acqua; mentre un tetrapode trova la strategia di tenere il corpo fermo e ruotare la testa.

Questa strategia comporta dei cambiamenti strutturali, ad esempio a livello della colonna vertebrale e comporta che ci debba essere un tratto di raccordo tra faringe che rimane nella porzione cefalica e stomaco, che si localizza più posteriormente; attraverso l'allungamento dell'esofago.

L'esofago è un organo di passaggio, estremamente estensibile. A riposo vede le tonache ripiegate su se stesse, mentre durante il transito di cibo, le tonache si distendono e quindi l'organo aumenta di volume in modo transitorio.

La struttura dell'esofago è una struttura a tonache sovrapposte in cui è particolarmente rilevante la porzione dell'epitelio della tonaca mucosa perché essendo un organo di passaggio necessita di un epitelio atto a non essere danneggiato durante il passaggio di cibo.

L'epitelio dell'esofago è diverso a seconda della dieta, per esempio nel ratto è pluristratificato corneo, nell'uomo è pluristratificato non corneificato perché si passa a cibi sempre più secchi, a confronto dei pesci che deglutiscono il cibo assieme ad un'elevata quantità d'acqua e quindi hanno bisogno di una protezione minore.

In alcuni casi l'esofago può rappresentare anche un sito di deposito temporaneo di cibo, come negli uccelli granivori. Si forma un'espansione laterale, ingluvie o gozzo, dove l'uccello accumula i semi che mangia velocemente per poi passarli allo stomaco quando si trova in una situazione di tranquillità.

Stomaco → non è un organo indispensabile, manca infatti in vari Vertebrati, e, anche nell'uomo può essere rimosso.

Lo stomaco ha una funzione marginale nella digestione. Si è evoluto come una sacca, più o meno dilatata a seconda delle abitudini alimentari dell'animale, per contenere e accumulare il cibo, che viene ingerito a livello della bocca e transita nel faringe e nell'esofago. Per consentire la conservazione del cibo e quindi per evitare la putrefazione del cibo stesso l'evoluzione ha portato lo stomaco a differenziare delle ghiandole in cui si trovano delle cellule capaci di produrre una sostanza acida, l'acido cloridrico. Si è co-evoluta la capacità di altre cellule di produrre un enzima digestivo che viene secreto in forma inattiva come pepsinogeno e si attiva a pH acido a dare la pepsina. Si ha, pertanto, una predigestione delle proteine mediante il pepsinogeno che si attiva a pepsina.

Lo stomaco ha una forma a sacca e costituisce una sacca di contenimento e accumulo del cibo. Le ghiandole gastriche del fondo producono HCl che funge da antibatterico e un unico enzima digestivo, il pepsinogeno. Il cibo sosta nello stomaco fino a quando non viene raggiunto un pH sufficientemente acido da permettere l'azione batterica e da attivare l'enzima proteolitico. Si viene, quindi, a formare una massa di cibo imbibito di HCl e pepsina che prende il nome di CHIMO.

Epitelio gastrico secernente muco → La parete dello stomaco è protetta dai danni del contenuto acido dall'epitelio della tonaca mucosa, che è un epitelio monostratificato, le cui cellule sono differenziate a costituire delle ghiandole unicellulari mucose per produrre muco, che riversato sulla superficie dello stomaco

forma una barriera di protezione dagli attacchi degli acidi. Quando questa barriera viene meno si va incontro a patologie gravi.

Un'evoluzione che porta lo stomaco a strutturare un epitelio monostratificato cilindrico con le cellule, contenenti muco, che viene secreto e il cui nucleo e citoplasma si trovano alla base.

I secreti vengono riversati nel lume da ghiandole gastriche localizzate nella tonaca mucosa.

Le ghiandole dello stomaco, ghiandole gastriche, sono ghiandole tubulari che mostrano la loro parte apicale, cioè i loro dotti escretori, che sfociano in depressioni della superficie dell'epitelio dello stomaco. Queste depressioni della superficie prendono il nome di fossette gastriche. Alla fossetta gastrica segue la ghiandola.

Dal punto di vista embriologico, le ghiandole gastriche si formano per ripiegamento verso il connettivo della tonaca mucosa dell'epitelio gastrico stesso e il differenziamento a livello del tubulo di vari tipi cellulari.

Tipi cellulari che caratterizzano le ghiandole gastriche:

Anzitutto, la fossetta gastrica è un ripiegamento della superficie dello stomaco, quindi è caratterizzata da cellule identiche a quella della mucosa superficiale; cellule cilindriche, alte, secernenti muco caratterizzate da un nucleo alla base e dall'accumulo del secreto nella parte apicale. A livello del tubulo della ghiandola si hanno cellule mucipare sparse (una protezione viene garantita anche a livello dell'adenomero tubulare) a scopo protettivo e vengono nominate cellule del colletto. Ci sono, poi, cellule secretorie, cellule ossintopeptiche (ossinto indica la produzione di acido cloridrico e peptiche indica la secrezione di pepsinogeno), che sono presenti in tutti i Vertebrati ad eccezione dei Mammiferi.

In tutti i Vertebrati, ad eccezione dei Mammiferi si ha un'unica unità secretoria perciò è la stessa cellula secretoria che produce sia HCl che pepsinogeno.

Nei mammiferi allo scopo di migliorare le capacità digestive, le ghiandole tubulari si allungano, rimanendo alloggiato nella tonaca mucosa (si alza lo spessore della tonaca mucosa) e differenzia cellule diverse in regioni diverse: cellule ossintiche per la produzione di HCl e cellule per la produzione di pepsinogeno. Sono cellule differenti situate all'interno dello stesso adenomero in regioni diverse del tubulo; più in superficie quelle che secernano HCl e più in profondità quelle che producono pepsinogeno.

Tutti i Vertebrati differenziano a livello dell'adenomero stesso anche cellule endocrine che producono ormoni in grado di regolare la funzionalità del tubulo.

La superficie dello stomaco si ripiega a dare delle depressioni, fossette gastriche, a livello delle quali sfociano ghiandole tubulari, anche ramificate, caratterizzate dal differenziamento di più tipi cellulari (cellule mucose, ossintopeptiche ed endocrine). Nei mammiferi le cellule secernenti sono rappresentate da due linee cellulari differenti, cellule ossintiche e cellule principali peptiche. In genere i tubuli sono localizzati a livello del connettivo della tonaca mucosa, solo negli uccelli si sviluppano delle ghiandole più grosse che vanno ad occupare anche il connettivo della tonaca sottomucosa.

Parti anatomiche dello stomaco:

Stomaco=porzione che si trova tra esofago e intestino. La parte che si trova subito dopo l'esofago è il cardias. Il cardias è una struttura simile a quella dell'esofago, caratterizzata dalla presenza di uno sfintere, che evita il ritorno del contenuto dello stomaco verso l'esofago. Poi, si ha una porzione generale, il fondo, dove si sviluppano le diverse ghiandole; pertanto il fondo è la parte funzionale dello stomaco. In alcuni mammiferi il fondo si allarga in una porzione alla base, il corpo, anch'esso caratterizzata da ghiandole. Infine, la porzione pilorica che dà l'accesso al canale dell'intestino tenue.

Il piloro, come il cardias, è caratterizzato da uno sfintere, cioè da una valvola muscolare, valvola pilorica, che si apre solo quando viene raggiunto a livello dello stomaco un pH adeguato a garantire la giusta conservazione del cibo. Il chimo passa all'intestino solo grazie alla percezione di alcuni specifici recettori del raggiungimento del pH adeguato; una volta che il piloro si apre il chimo raggiunge la prima parte dell'intestino medio.

Nei vari animali si possono trovare tipi di stomaco molto diversi, perché l'apparato digerente si evolve a seconda degli stili alimentari. In alcuni vertebrati è assente, in altri è una sacca molto piccola e contenuta, in altri ancora, invece, si allarga.

I due adattamenti principali dello stomaco in base alla alimentazione sono quello degli uccelli e quello dei ruminanti.

- 1) Stomaco uccelli → due porzioni anatomicamente ben distinguibili: preventriglio o stomaco ghiandolare (rappresenta la porzione del fondo con tutte le ghiandole) e ventriglio o stomaco muscolare.

Le ghiandole negli uccelli sono complesse; cioè ci sono alcune ghiandole semplici, ramificate e altre che sfociano in una cavità, lume comune, da cui si ha un unico dotto escretore. Si approfondano nella tonaca sottomucosa connettivale.

In tutti i vertebrati, tranne nei mammiferi, le ghiandole gastriche sono caratterizzate da un'unica unità secretoria, le cellule ossintopeptiche.

Negli uccelli si sviluppa una funzione ulteriore quella del ventriglio. Il ventriglio è una porzione di stomaco che assume caratteristiche morfo-funzionali completamente diverse da quelle dello stomaco ghiandolare. Ha uno strato spesso di muscolatura; a livello della tonaca mucosa ci sono delle ghiandole tubulari che producono coilina, che viene riversata sulla superficie del ventriglio e si organizza in modo ordinato in strati bastoncellari e va a costituire uno strato rigido che funziona come la superficie di una macina. Il ventriglio è anche detto stomaco masticatore. Gli uccelli non hanno la capacità di masticare a livello cefalico ed è grazie al ventriglio che il cibo viene tritato.

Uccelli e mammiferi sono le uniche due classi di Vertebrati che "masticano" il cibo e quindi favoriscono, in seguito, la digestione perché hanno sviluppato l'omeotermia, cioè la capacità di mantenere costante la T. L'omeotermia prevede il tachimetabolismo, metabolismo basale accelerato, veloce. Per consentire un metabolismo basale a tutte le cellule bisogna apportare continuamente nutrienti e ossigeno e per apportarli velocemente, uccelli e mammiferi mangiano più frequentemente degli altri vertebrati e sono in grado di digerire più velocemente. La masticazione a livello della bocca e la triturazione a livello del ventriglio sono delle strategie che gli omeotermi hanno attuato per velocizzare il processo digestivo.

Coilina → proteina che si deposita sulla superficie strutturando bastoncini che disposti ordinatamente rendono la superficie dura come una macina.

- 2) Stomaco ruminanti → costituito da più sacche che si susseguono a partire dall'esofago fino ad arrivare all'intestino. Sono più sacche che vengono disposte in ordine: abomaso, omaso, reticolo e rumine; hanno funzioni diverse.

A livello dell'abomaso c'è la tipica mucosa gastrica, l'ultimo tratto della sacca gastrica.

Le altre sacche sono una sorta di deposito temporaneo. I ruminanti ingurgitano un'elevata quantità d'erba, per poi rigurgitarla, masticarla lentamente e rimetterla nello stomaco. Le sacche temporanee di accumulo dell'erba sono molto particolari, perché sono dei diverticoli dello stomaco, nei quali alloggiano batteri simbiotici. Il deposito temporaneo della sacca del rumine consente un pretrattamento del materiale vegetale ricche di sostanze indigeribili per i Vertebrati, come la cellulosa.

Pretrattamento da parte dei batteri che vanno a predigerire la cellulosa.

L'animale ingurgita nel rumine l'erba, quando è al riparo l'erba predigerita dai batteri simbiotici, viene rigurgitata a livello della bocca. Si ha la masticazione con anche tutte le funzioni assunte dalle ghiandole salivari dei Mammiferi. La deglutizione nei tratti che portano prima al reticolo, dove ci sono ancora batteri simbiotici che terminano di digerire la cellulosa, e poi all'omaso, che è una sorta di anticamera che porta allo stomaco, che nei ruminanti è definito abomaso.

Accumulo a livello del rumine → predigestione della cellulosa da parte dei batteri ruminanti → rigurgito → masticazione → deglutizione che porta alla sacca del reticolo, poi dell'omaso e infine all'abomaso.

Simbiosi → gli individui non sono mai bastanti a se stessi, ma il singolo individuo riesce a svolgere le proprie funzioni grazie anche alla simbiosi con batteri.

Olobionte → complesso dell'individuo con i suoi batteri simbiotici positivi. Nessuno riesce a sopravvivere senza i batteri che consentono il corretto funzionamento e la salute della pelle, delle mucose, del tratto digerente...

L'apparato digerente è composto da organi cavi o parenchimatosi, organi pieni ed extraparietali, adibiti all'assunzione, digestione, assorbimento e assimilazione del cibo e all'eliminazione dei rifiuti non digeriti.

Si evolve strettamente in connessione con le abitudini alimentari che i Vertebrati assumono.

L'apparato digerente è costituito da un lungo tubo, che procedendo dalla cavità orale fino all'estremità caudale, sviluppa degli organi in serie differenziati per svolgere via via funzioni sempre più complesse, con annesse anche ghiandole extraparietali; le ghiandole orali, salivari per i Vertebrati che le possiedono e il fegato e il pancreas, caratteristici, invece, di tutti i Vertebrati.

Intestino medio → A livello dell'intestino medio va a realizzarsi la digestione, quindi la funzione svolta da enzimi che vanno a scindere i nutrienti in molecole più semplici e assimilabili e l'assorbimento sia dei nutrienti che dell'acqua. La digestione è un processo enzimatico svolto da enzimi che vengono secreti dal pancreas, ghiandola annessa al tubo digerente; mentre all'organo cavo, l'intestino medio, aspetta la funzione di assorbimento.

Mucosa dell'intestino medio → è costituita dall'epitelio superficiale rivolto verso il lume e dalla lamina propria. A livello dell'epitelio ci sono 2 principali tipi cellulari: enterociti, cellule intestinali più abbondanti, deputate all'assorbimento dei nutrienti e cellule mucipare caliciformi, che producono muco e che sono sparse, isolate all'interno della palizzata di enterociti. Quindi, è un epitelio monostratificato cilindrico costituito prevalentemente da cellule assorbenti frammiste a cellule mucipare caliciformi.

Enterocita → cellula assorbente.

Le cellule assorbenti sono caratterizzate da una struttura metabolicamente attiva, presentano numerosi organuli e mitocondri, che producono l'ATP necessaria a far svolgere i trasporti attivi e le pompe ioniche.

Affinché l'assorbimento sia potenziato è necessario aumentare la superficie assorbente, pertanto, il lato della cellula rivolto verso il lume si ripiega in numerosi microvilli (orletto a spazzola).

Il nucleo dell'enterocita è un nucleo relativamente attivo, che si può trovare sia nella porzione centrale che basale per lasciare la parte apicale agli organuli.

Cellula caliciforme → cellula secernente con nucleo schiacciato alla base e contenente organuli per la sintesi di muco. Nella parte apicale della cellula si ha l'accumulo di muco che viene poi secreto. La presenza di cellule caliciformi garantisce, che anche a livello della parete intestinale ci sia una protezione sia nei confronti degli enzimi digestivi, sia del contenuto, inizialmente, acido dello stomaco. La produzione di muco è modesta rispetto a quella dello stomaco perché lo strato di muco non deve ostacolare gli assorbimenti da parte degli enterociti.

Questa struttura è caratteristica di tutti i vertebrati.

A livello della lamina connettivale della tonaca mucosa c'è un elevato numero di vasi sanguigni, dove vengono trasferiti i nutrienti e anche di addensamenti linfatici a scopo protettivo. Questa porzione del tubo digerente si deve proteggere da eventuali infezioni.

Strategie che vengono sviluppate dai diversi Vertebrati per aumentare la superficie assorbente:

- Ittiopsidi Agnati e pesci cartilaginei: messa in posizione, a livello dell'intestino medio, di una struttura interna data dal sollevamento sia della tonaca mucosa, sia della tonaca sottomucosa a costituire delle pieghe stabili, che vanno a definire la valvola a spirale.
La valvola spirale è data dalla disposizione di queste pieghe, che vanno a costituire una sorta di filtro di rallentamento del transito; importante per esporre la superficie dell'intestino agli assorbimenti più a lungo e per aumentare la superficie di assorbimento. Si va a costituire una sorta di labirinto/scala a chiocciola in cui il cibo è incanalato e quindi dovendo percorrere questa spira, il cibo è rallentato nella progressione lungo questo tratto, e in più passa su un'ampia superficie assorbente, che è proprio quella della spira.
- Ittiopsidi pesci ossei, in particolar modo Teleostei: formazione di espansioni digitiformi dell'intestino, stabili → appendici piloriche (perché si trovano nel primo tratto dell'intestino, subito al di sotto del piloro). Le appendici piloriche sono una sorta di sacchetti in cui il cibo ristagna, permane fino a quando non vengono svolti gli assorbenti. Anche in questo caso le appendici piloriche, oltre, ad aumentare la superficie assorbente, rallentano il transito. Il numero di appendici piloriche dipende dalla specie, perché dipende dal tipo di alimentazione assunta dalla specie.
- Tetrapodi: allungano fisicamente l'intestino medio e lo ripiegano su stesso, creando le anse intestinali. È funzionale sia per aumentare la lunghezza della porzione del tubo digerente, deputata all'assorbimento, sia per rallentare il transito intestinale così da permette al cibo di essere digerito e assorbito.

Altre strategie, invece, sono tipiche soltanto dei Mammiferi e degli Uccelli. Mammiferi e uccelli, animali omeotermi, che hanno bisogno di mangiare e di digerire di più e di avere un'efficienza di assorbimento migliore. A tal fine, oltre a delle pieghe, presenti in tutti i Tetrapodi, date dal sollevamento della tonaca mucosa e sottomucosa, strutturano dei sollevamenti stabili della tonaca mucosa → ripiegature della tonaca mucosa, che hanno un asse connettivale, la tonaca propria, ricca di vasi sanguigni e al di sopra l'epitelio intestinale. Questi ripiegamenti stabili della tonaca mucosa sono denominati villi intestinali.

N.B: non confondere villo, macrostruttura data dal ripiegamento di tutta la tonaca mucosa, compreso l'epitelio e la sua lamina connettivale propria con la struttura del microvillo, che è una proprietà di tutte le cellule assorbenti

La funzione dell'intestino medio è quella dell'assorbimento; la funzione digestiva è, invece, adibita agli enzimi che vengono secreti dal pancreas.

Gli uccelli e i mammiferi hanno conquistato attraverso la divergenza evolutiva l'omeotermia ed essendo omeotermi, sono per forza anche tachimetabolici. Necessitano di un approvvigionamento costante sia di nutrienti che di ossigeno e per velocizzare e rendere più efficiente la digestione, affiancata all'azione delle ghiandole pancreatiche c'è l'azione di strutture ghiandolari, che si localizzano a livello della lamina propria, della tonaca mucosa. Sono ghiandole tubulari sierose che producono enzimi e prendono il nome di ghiandole del Galeazzi o cripte del Lieberkuhn. Solo nei mammiferi si hanno anche degli ampi addensamenti linfoidei denominati placche del Peyer.

Tonaca mucosa in uccelli e mammiferi: la tonaca mucosa si solleva a dare villi intestinali. Nel villo c'è un asse connettivale di lamina propria, ricco di vasi e alla base del villo intestinale si apre l'apertura delle cripte di Lieberkuhn.

A livello delle cripte di Lieberkuhn ci sono diversi tipi di cellule:

- cellule sierose che secernano enzimi che vanno a costituire il succo enterico, cioè un secreto tipico dell'intestino medio solo dei mammiferi e degli uccelli.
- cellule staminali, rigenerative della struttura della ghiandola
- cellule a significato endocrino
- cellule del Paneth che producono un secreto sieroso, che ha una funzione antimicrobica. Questo secreto regola il microbioma intestinale, promuove la proliferazione dei batteri positivi e danneggia i batteri patogeni.

La novità dell'intestino medio dei mammiferi e degli uccelli è il villo intestinale, alla base del quale sfociano le ghiandole intestinali che producono il succo enterico.

In tutti i vertebrati l'organo che produce enzimi digestivi è il pancreas.

Il **pancreas** è una grossa ghiandola che si sviluppa a partire dall'epitelio dell'intestino medio nell'embrione e che si sviluppa a tal punto da localizzarsi all'esterno della parete dell'intestino medio. È una ghiandola extraparietale in grado di produrre e secernere tutti gli enzimi digestivi delle macromolecole, dei nutrienti (proteasi, amilasi, lipasi, nucleasi). Una volta prodotto il secreto, viene riversato a livello dell'intestino medio grazie al dotto escretore che sfocia nel primo tratto dell'intestino medio. Il dotto escretore del pancreas è detto dotto pancreatico.

Dal punto di vista embriologico, l'abbozzo del pancreas, così come quello del fegato è visibile a livello fenotipico; era un organo presente già nei primi progenitori. Lo sviluppo del pancreas cambia, invece, a seconda del tipo di vertebrato.

Il pancreas è costituito da una porzione esocrina che elabora, produce e secerne enzimi digestivi riversati tramite dotto pancreatico. I prodotti della ghiandola tubulo-acinosa esocrina vengono denominati succo pancreatico.

Associata a questa componente ci sono delle masse endocrine, che hanno una struttura cordonale, che si originano dallo stesso epitelio intestinale nell'embrione e che producono ormoni. Gli ormoni vengono riversati a livello di capillari sanguigni. Queste masse endocrine possono essere isolate oppure possono essere voluminose se inglobate nella ghiandola esocrina e vanno a formare le isole endocrine o del Langerhans.

Dal punto di vista istologico la massa esocrina (ghiandola tubulo-acinosa) è costituita da adenomeri, che possono essere diffusi oppure possono dare una grossa ghiandola compatta. Le masse endocrine, invece, possono essere sparse o inglobate nella massa esocrina a definire le isole di Langerhans.

Ghiandola cordonale → cellule globose sovrapposte, che producono secreto, mentre i cordoni si organizzano appaiati ai vasi sanguigni. La grossa ghiandola riversa nel vaso sanguigno il secreto che è l'ormone.

Il pancreas esocrino è una ghiandola tubulo-acinosa composta che riversa il suo secreto, il succo pancreatico, nell'intestino medio grazie al dotto pancreatico. Il succo pancreatico comprende tutti i possibili enzimi che vanno a digerire le macromolecole presenti nei nutrienti, cioè proteasi, amilasi, lipasi, ribo-desossiribosio nucleasi.

Il pancreas endocrino secerne diversi tipi di ormoni a livello delle isole di Langerhans. Queste isole sono costituite da cellule differenziate in modo specifico, ogni tipo cellulare produce un ormone solo.

- Cellule α producono glucagone
- Cellule β producono insulina
- Cellule PP producono polipeptide pancreatico

Glucagone e insulina sono due ormoni antagonisti che cooperano per il controllo della glicemia, cioè per controllare quanto glucosio deve rimanere in circolo. In seguito a un pasto si ha un elevato assorbimento di glucosio e il pancreas viene stimolato a produrre insulina. L'insulina è un ormone ipoglicemizzante, cioè che abbassa il contenuto di glucosio nel sangue fino ai valori fisiologici perché attiva tutte le cellule dell'organismo ad assorbire glucosio. In tutte le cellule dell'organismo sono presenti recettori per il glucosio, recettori glut-insuline dipendenti. Quando c'è insulina tutte le cellule aumentano il loro metabolismo, assorbono glucosio. Sensibili all'insulina ci sono anche i tessuti del fegato, che assorbono attivamente glucosio per depositarlo a livello delle cellule epatiche sotto forma di granuli di glicogeno. Dunque, dopo un pasto, si ha il deposito di glucosio in siti specifici sotto forma di granuli di glicogeno che vengono utilizzati lontani dai pasti quando si è in deficit. Quando, lontano dai pasti, si raggiunge un livello di glicemia inferiore alla norma, entra in gioco un altro ormone prodotto dal pancreas, il glucagone. Il glucagone è l'ormone iperglicemizzante, che rialza la glicemia, promuovendo la demolizione di glucosio nei depositi e la riemessa in circolo di glucosio. Due ormoni

che hanno un effetto opposto e che insieme contribuiscono a mantenere il valore glicemico a livelli fissi, fisiologici sia che si è vicini o lontani dai pasti.

Il polipeptide pancreatico è, invece, l'ormone che regola la secrezione di enzimi da parte del pancreas esocrino. Questa regolazione deve essere molto massiccia quando il chimo raggiunge l'intestino.

Il processo digestivo è facilitato anche dal fegato, che però ha evoluto contestualmente numerose altre funzioni.

L'ultimo tratto dell'intestino, l'intestino posteriore, è attivo nel riassorbimento dell'acqua e nella compattazione delle feci; è più attivo in animali che devono risparmiare acqua e meno attivo in animali che hanno acqua in abbondanza, come gli animali che vivono in acqua dolce. L'intestino può sfociare direttamente all'esterno con l'ano, come nei mammiferi uteri, o può terminare all'interno di una cavità generale, cloaca, dove vanno a sfociare anche i dotti urinari, genitali e gli ovidotti.

Sguardo comparativo ai vari tratti del tubo digerente: il tubo digerente è un organo unico in cui vanno a strutturarsi e a differenziarsi organi funzionalmente e strutturalmente diversi.

Come cambia la mucosa: l'epitelio e la tonaca mucosa nell'esofago sono pluristratificati, diversi a seconda della dieta; nello stomaco sono costituiti da un unico tipo cellulare, tutte cellule cilindriche mucose; nell'intestino si hanno due tipi di cellule, enterociti e cellule mucipare caliciformi sparse. Poi, a livello della tonaca mucosa si ha la lamina propria, molto vascolarizzata soprattutto in corrispondenza dell'intestino medio dove è rilevante per il trasferimento e il circolo dei nutrienti che devono essere assorbiti. A livello della lamina propria ci possono essere delle ghiandole esofagee, come nei mammiferi; ghiandole gastriche, sempre presenti nello stomaco e infine ghiandole intestinali presenti nell'intestino medio degli omeotermi.

Al tubo digerente si possono associare grosse ghiandole extraparietali, il fegato e il pancreas per tutti i Vertebrati e le ghiandole salivari per chi li ha.

L'intestino cefalico ha la funzione di presa del cibo e di trasferimento del cibo all'intestino anteriore; l'esofago è un organo di transito e lo stomaco è un organo di deposito.

Lo stomaco assorbe poca acqua, mentre passa l'alcool, che è in grado di sciogliere il muco creando danni a questa parte protettiva. A livello dell'intestino medio, invece, si ha l'assorbimento di qualsiasi molecola sia assorbibile (l'intestino medio ha un epitelio che atto all'assorbimento, quello degli enterociti). Infine, nell'intestino posteriore si ha l'assorbimento di acqua. Mentre l'assorbimento di nutrienti passa attraverso la cellula, grazie alla sua struttura apicale, l'acqua passa tra una cellula e l'altra a meno che non ci sia una giunzione occludente. L'intestino posteriore è molto permeabile all'acqua soprattutto negli animali che devono riassorbire molta acqua, come i tetrapodi e gli animali che vivono in un ambiente iperosmotico.

La digestione opera sempre nel pancreas; si ha un minimo contributo dello stomaco in cui viene secreto pepsinogeno, che poi si attiva a pepsina, una proteasi; negli omeotermi si ha la produzione di alcuni enzimi a livello della parete dell'intestino, dalle cripte di Lieberkhun e solo nei mammiferi si ha la secrezione di un'amilasi, la ptialina ad opera delle ghiandole salivari.

L'apparato digerente è costituito da un lungo tubo digerente, organo cavo che procedendo dalla cavità orale fino alla parte caudale, va a sviluppare degli organi in serie differenziati per svolgere funzioni via via più complesse ed è organizzato anche grosse ghiandole extraparietali.

Funzioni dell'intestino medio →

La funzione digestiva:

La maggior parte degli enzimi digestivi viene prodotta dal pancreas e viene riversata a livello dell'intestino medio. Al pancreas giunge il cibo modificato a livello dello stomaco a produrre il chimo, che è particolarmente acido, perché nello stomaco viene riversata una grande quantità di HCl. È infatti, solo al raggiungimento del pH sufficientemente acido che lo sfintere pilorico si apre e il chimo passa nell'intestino medio, dove la protezione per gli agenti acidi si riduce.

A livello dello stomaco si ha un epitelio di cellule mucipare protettive, mentre a livello dell'intestino si hanno ancora delle cellule mucipare sparse che sono però frammiste alla maggior parte delle cellule, gli enterociti.

Dal momento che l'intestino medio è meno strutturato per proteggersi dagli attacchi degli acidi e arriva un chimo particolarmente acido e dal momento che tutti gli enzimi pancreatici e per gli omeotermi anche tutti gli enzimi enterici lavorano e sono attivi a un pH non acido, ma tendente al basico; a livello dell'intestino medio c'è la necessità di alzare velocemente il pH. Questo si realizza grazie alla funzione più ancestrale del fegato.

Il **fegato** è la ghiandola extraparietale più grossa del corpo di un Vertebrato e la sua funzione più primitiva è la secrezione della bile. La bile viene prodotta a livello del fegato e viene riversata a livello dell'intestino medio all'arrivo del chimo acido, trasformando questa massa acida in una più basica, che prende il nome di chilo.

La bile è in insieme di sali biliari che innalzano il pH, facendo da effetto tampone sulla massa acida del chimo e hanno come effetto anche quello di emulsionare i grassi, cioè scomporre grosse gocce di grasso in gocce più piccole, più facilmente attaccabili dalle lipasi.

In un embrione di vertebrato allo stadio filotipico si può vedere l'abbozzo del fegato. Il fegato si abbozza come diverticolo dell'intestino medio, che poi inizia a proliferare.

La funzione del fegato dei Vertebrati attuali è molto più complessa della sola secrezione di bile; quindi anche dal punto di vista strutturale il fegato diventa più complesso, andando a costituire una grossa massa che nell'embrione si espande molto precocemente e che assume sia funzioni transitorie che altre funzioni definitive.

La strutturazione del fegato più semplice è stata descritta negli Agnati, in alcuni Ciclostomi, i Missinoidi. Nei Missinoidi il fegato appare come una grossa ghiandola esocrina tubulare. (Si identificano gli adenomeri, che sono dei tubuli.) È una ghiandola composta in cui i tubuli ramificati riversano il secreto a livello dei dotti escretori che si congiungono in unico dotto, dotto coledoco che riversa il secreto a livello dell'intestino medio. I tubuli, in sezione, sono caratterizzati da cinque/sei cellule che riversano il loro secreto a livello dell'unica cavità centrale. Il secreto è la bile. Questa è la struttura più semplice del fegato, anche se nei Missinoidi ha funzioni più complesse.

Il fegato si sviluppa come diverticolo dell'intestino medio, la massa del fegato si sviluppa molto rapidamente in una regione molto vascolarizzata, in cui la vena sotto-intestinale si sta strutturando per raccogliere il sangue dal tubo digerente e per portarlo al cuore. Quindi la vena sotto-intestinale è molto vicina al punto di espansione del fegato.

Il fegato si forma in modo rapido e per i tessuti circostanti in modo devastante. La massa del fegato ingloba i vasi e li disgrega, andando a riorganizzare la struttura dei vasi stessi. Si stabilisce l'ambiente ideale per far sviluppare gli elementi del sangue.

N.B: vena= vaso sanguigno che porta il sangue dalla periferia del corpo al cuore; arteria= vaso che porta il sangue dal cuore verso la periferia.

Nel momento in cui il fegato si sta formando viene inglobata anche l'arteria epatica, destinata a irrorare di sangue ossigenato il fegato stesso.

La seconda funzione del fegato è la funzione emopoietica, che si ritrova in tutti gli embrioni dei Vertebrati e viene mantenuta anche negli anamni adulti.

Fegato di anfibio adulto: nella porzione corticale, cioè nella porzione più esterna della massa del fegato si può identificare una corteccia di tessuto emopoietico, rappresentato da cellule con poco citoplasma.

La disgregazione dei vasi sanguigni a livello della massa epatica embrionale porta a una stretta vicinanza tra gli epatociti, che sono le cellule funzionali del fegato, che all'origine andavano a costituire i tubuli e i capillari sanguigni. Questa vicina porta il fegato alla sua ulteriore funzione di "filtro". Al fegato arriva il sangue proveniente dall'intestino, quindi carico di nutrienti e di tutte le molecole che possono essere assorbite a

livello intestinale e il fegato si pone come un filtro, che va a elaborare questi nutrienti e queste sostanze prima che vengano convogliate al cuore e distribuite a tutto l'organismo. Si ha una funzione data dall'interscambio di sostanze tra il circolo sanguigno, che forma una rete di capillari molto stretta a livello del fegato e gli epatociti.

Gli epatociti diventano cellule più grosse perché ricche di organuli, funzionali sia per la produzione della bile, sia per l'elaborazione dei nutrienti e delle sostanze che arrivano attraverso al circolazione.

Il fegato si fa carico del metabolismo del glucosio, dei lipidi e delle proteine, quindi tutte le sostanze che vengono assorbite, vengono poi metabolizzate e se serve depositate a livello degli epatociti stessi.

Il fegato ha anche una funzione di deposito del glucosio sotto forma di granuli di glicogeno. Dopo il pasto si ha un carico molto grande di glucosio a livello del sangue e grazie all'azione dell'insulina il fegato polimerizza il glucosio in glicogeno, che si deposita nelle cellule epatiche sotto forma di granuli.

Man mano che ci si allontana dal pasto, l'organismo richiede che il glucosio venga riemesso in circolo, così entra in gioco il glucagone, sempre secreto dal pancreas, e il glicogeno viene demolito per ricostituire molecole di glucosio che vengono riemesse in circolo a vantaggio di tutto l'organismo. Questo deposito può avvenire anche quando ci sono elevati quantitativi di altre molecole, come lipidi.

(un'alimentazione scorretta provoca la degenerazione grassa del fegato, perché le gocce di lipidi vengono depositate a livello degli epatociti e le altre funzioni epatiche vengono inficiate)

Al fegato non arrivano soltanto le sostanze nutritive, quelle positive, come le vitamine, ma possono arrivare anche sostanze tossiche endogene, cioè messe in circolo dall'organismo stesso o che sono state assorbite a livello intestinale, quindi sostanze esogene. Il fegato esprime un'ampia gamma di enzimi ossidanti per la detossificazione, che sono gli enzimi della classe p450; detossificazione attraverso progressive ossidazioni di sostanze di vario genere. Questo ruolo di filtro è l'ultima funzione del fegato, cioè di gestione dei nutrienti e di qualsiasi sostanza possa essere percepita come estranea all'organismo e potenzialmente dannosa.

Funzioni fegato:

- Sintesi di sali biliari:
 - Emulsione grassi
 - Innalzamento pH
- Emopoiesi
- Interscambio tra epatociti e capillari sanguigni:
 - Metabolismo lipidi, glucosio e proteine
 - Deposito di glucosio sotto forma di granuli di glicogeno
 - Detossificazione di varie sostanze endogene e esogene

Gli epatociti entrano a mutuo contatto i capillari sanguigni.

Ultrastruttura e rapporto anatomico tra epatociti e capillari sanguigni:

capillare sanguigno → detto sinusoidale epatico, è un capillare che riceve sangue sia dalla vena sotto-intestinale che dall'arteria epatica; quindi si ha un sangue carico sia di nutrienti provenienti dall'intestino, che di ossigeno dopo l'ossigenazione dal cuore. Il capillare sinusoidale ha un epitelio, detto endotelio, fenestrato in cui le cellule non sono a mutuo contatto tra di loro, unite da giunzioni lungo tutta la loro superficie, ma si rilevano delle fenestrature, degli spazi aperti che consentono al plasma di fuoriuscire dal capillare. Lo spazio esterno prende il nome di spazio di Disse, lo spazio che separa il capillare sinusoidale e gli epatociti; questo è uno spazio di interscambio dove c'è matrice extracellulare che viene caricata di tutte le sostanze disciolte nel plasma.

Epatocita → l'epatocita verso lo spazio di Disse trasforma la membrana in una tipica membrana assorbente. Cellule che hanno un tasso alto di assorbimento vanno a strutturare i microvilli. I lati della membrana plasmatica dell'epatocita che si trovano rivolti verso lo spazio di Disse, quindi verso il capillare sinusoidale

mostrano le tipiche estroflessioni dei microvilli. Dal punto di vista ultrastrutturale l'epatocita diventa, poi, una cellula globosa, molto attiva dal punto di vista metabolico ed è ricca di organuli e di mitocondri.

Dal punto di vista evolutivo le esigenze di interscambio con i capillari sinusoidi diventano prioritarie e per aumentare la superficie libera della cellula, che può interscambiare materiale con i capillari sinusoidi, la sezione del tubulo si riduce. Invece, di essere un tubulo costituito da cinque/sei cellule, si hanno delle reminiscenze di tubulo costituite da sole 2 cellule, che alla visione istologica appaiono come strutture cordonali a doppia fila di cellule, in cui il lume del tubulo si mantiene e viene definito capillare biliare.

Capillare biliare: canale tra la doppia fila di cellule, che è quello che rimane del tubulo.

Quindi:

Riduzione del numero di cellule che formano il tubulo a vantaggio della superficie/cellula libera ed esposta verso i capillari sanguigni (sinusoidi epatici)

→ formazione di cordoni costituiti da una doppia fila di cellule

→ riduzione del lume del tubulo a dare il capillare biliare

Questo tipo di evoluzione è estremamente funzionale perché permette di espandere la superficie libera per ogni cellula; ogni cellula aumenta significativamente la superficie di interscambio con i capillari sinusoidi.

Una struttura tubulare a doppia fila di cellule si ritrova in tutti i Vertebrati, ad eccezione dei Missinoidi. Si passa da una struttura con adenomeri classici a tubuli a una struttura cordonale. La struttura cordonale si ritrova a livello delle ghiandole endocrine, ad esempio a livello delle isole di Langerhans del pancreas. È una struttura tipica di cellule molto produttive che riversano il secreto nei capillari sanguigni e la si ritrova anche a livello del fegato per svolgere il ruolo di interscambio con i capillari sanguigni. Tuttavia, i tubuli hanno un canale centrale in cui riversano il loro secreto e questo viene mantenuto come canale tra le due file di cellule nei cordoni epatici e prende il nome di capillare biliare.

Nel fegato i cordoni epatici sono formati da doppie file di cellule, mentre nelle ghiandole endocrine i cordoni sono formati da un'unica fila di cellule.

In tutti gli Gnatostomi ma non nei Mammiferi si hanno cordoni di epatociti appaiati a sinusoidi epatici, distribuiti in modo fitto e irregolare; mentre nei mammiferi i vari cordoni si appaiano, si sovrappongono tra loro a costituire delle lamine che si dispongono in modo ordinato a raggiera, alternate a sinusoidi epatici, in unità, strutture anatomiche, chiamate lobuli epatici, che si ripetono a livello del fegato. Ogni lobulo epatico è un'unità in cui si ha un centro e delle lamine, alternate ai sinusoidi epatici, organizzate a raggiera. La struttura del lobulo ha un aspetto vagamente esagonale. Nel perimetro del lobulo si ha del connettivo un po' abbondante, ai vertici dell'esagono si hanno degli spazi connettivali più ampi, chiamati spazi portali e all'interno del lobulo un centro, che è una vena, attorno alla quale si dispongono a raggiera lamine di cordoni epatici, alternati a sinusoidi epatici.

Circolazione epatica → Nel fegato si stabilisce una circolazione definitiva. Nell'adulto la vena sotto-intestinale è stata divisa in due tratti dalla massa del fegato:

- il tratto che porta il sangue dall'intestino al fegato → vena porta-epatica
- il tratto che fuoriesce dal fegato e va al cuore → vena epatica

Tra questi due tratti, in arrivo e in uscita dal fegato, si ha la massa dei sinusoidi epatici, che ricevono sangue anche dall'arteria epatica.

Ultrastruttura di questi vasi a livello dei vari lobuli: Rami della vena epatica e della vena porta-epatica si trovano a livello dei vertici, quindi degli spazi portali; mentre rami della vena, che porta il sangue dal fegato al cuore si trovano nel centro, nel fulcro del lobulo. Il flusso del sangue a livello del lobulo è dalla periferia, quindi dagli spazi portali, verso il centro e il sangue che scorre nei sinusoidi epatici tra una lamina e l'altra di epatociti è un sangue misto, in parte formato dal sangue che arriva dalla vena porta-epatica e in parte dal

sangue che arriva dall'arteria epatica. Lungo il passaggio attraverso i sinusoidi le lamine di epatociti vanno a elaborare questo sangue; quindi il sangue che giunge al centro, alla vena che si trova centralmente al lobulo, che è un ramo della vena epatica e che fuoriesce dal fegato per andare nella circolazione generale è un sangue che è stato elaborato dal filtro, costituito dagli epatociti. Una circolazione del genere e una funzionalità del genere c'è nel fegato di tutti i Vertebrati, ma nei Mammiferi c'è un'organizzazione strutturale caratteristica che permette di comprendere il funzionamento del filtro epatico in tutti i Vertebrati.

(Circolazione nel fegato dei Mammiferi:)

Per fare uno schema di come è strutturato il lobulo epatico e di com'è funzionalmente il lobulo epatico bisogna dire che ogni lobulo epatico è un'unità funzionale costituita da: un fulcro dove c'è un ramo della vena epatica, che prende il nome di vena centrolobulare

- lamine di epatociti a raggiera alternate a sinusoidi epatici
- vertici connettivali, spazi portali, nei quali si riconosce un ramo della vena porta-epatica, un ramo dell'arteria epatica e dei dotti biliari, dei piccoli dotti escretori che raccolgono il secreto, la bile (infatti una funzione del fegato è la produzione di bile)

Gli epatociti funzionano da filtro, andando a intercambiare il materiale con il sangue in transito all'interno del lobulo e questo transito del sangue è in senso centripeto; inoltre, continuano a produrre la bile, che riversano nel canalicolo biliare e che scorre in senso centrifugo; quindi raggiunge la periferia del lobulo, gli spazi portali, dove i singoli canalicoli biliari riversano la bile nei dotti biliari più piccoli che poi si interconnettono in dotti più grandi e infine la bile viene raccolta e riversata a livello dell'intestino.

Immagini istologiche del fegato: strutturazione in globuli, organizzazione della vena centrolobulare, degli spazi portali e organizzazione ordinata dei raggi di lamine di epatociti intervallati a sinusoidi epatici.

In molti Vertebrati, compreso l'uomo, ma non in tutti, e non in senso necessariamente evolutivo, nel momento della formazione dell'abbozzo del fegato si vede un ramo del dotto escretore del fegato che si allarga e si ingrandisce a costituire la cistifellea. La cistifellea non è un organo essenziale, ad esempio non è presente nei ratti (si può avere la resezione della cistifellea in caso di calcoli); si origina come un'espansione del dotto escretore e si organizza come sacco di raccolta della bile. È fondamentale al momento dell'arrivo del chimo acido, avere un innalzamento istantaneo, massiccio del pH; e fare questo è molto funzionale avere bile accumulata a livello della cistifellea, che viene "spremuta" in modo tale da versare una grande quantità di sali biliari, che fanno il loro effetto tampone e che aiutano a emulsionare i grassi.

Quindi, la funzione della cistifellea è raccogliere grandi quantità di bile, che poi viene riversata massicciamente all'arrivo del chimo acido per trasformare il chimo in quella sostanza più basica, chilo.

Sguardo sinottico sull'evoluzione dei vari tratti dell'apparato digerente: L'apparato digerente è costituito dai vari organi che si differenziano lungo il tubo digerente e dalle grosse ghiandole annesse, salivari per chi le ha e fegato e pancreas per tutti i Vertebrati. A livello dell'intestino c'è la bocca.

La più grande conquista, dal punto di vista evolutivo, a livello della porzione anteriore è la bocca articolata; passando da Agnati a Gnatostomi c'è stata la conquista della bocca articolata, che consente agli animali di diventare predatori o di avere una "pinza" per strappare il cibo dal substrato, come per gli erbivori. Gli Agnati originariamente erano filtratori e sono ancora filtratori, mentre i Missinoidi sono spazzini e i Petromizonti, invece, non hanno bisogno di una bocca articolata perché sono dei parassiti che si attaccano con la bocca circolare alla superficie di altri pesci e ne succhiano i liquidi interni grazie alla lingua a pistone. Diventare Gnatostomi è la prima conquista dal punto di vista dell'apparato digerente che consente il cambiamento radicale delle abitudini alimentari. A livello dell'intestino anteriore c'è anche il tratto faringeo. Il faringe, in tutti i Vertebrati, perde le caratteristiche di filtro alimentare, che ha negli altri Cordati, e prende funzioni di tipo respiratorio.

L'esofago è un tratto di raccordo tra il faringe e lo stomaco, molto corto negli Ittiopsidi mentre si allunga nei Tetrapodi, dove compare il collo per rendere mobile la testa indipendentemente dalla mobilità o immobilità

del corpo. Negli animali in cui si ha un collo lungo si ha anche un esofago lungo. In generale, il tubo digerente è costituito da organi cavi (un organo cavo è un organo a tonache sovrapposte, che si sviluppano, partendo dal lume, come tonaca mucosa, sottomucosa, muscolare e sierosa). La parte che si adatta di più dal punto di vista della funzionalità dell'organo è la parte vicino al lume, cioè la tonaca mucosa. Nell'epitelio della tonaca mucosa dell'esofago di vari animali non c'è una logica evolutiva univoca; ma animali hanno un epitelio diverso a seconda del cibo che viene ingerito, della quantità di acqua che viene ingerito con il cibo e quindi della possibilità che il cibo possa fare o meno abrasione sulla parete esofagea. Si ha, quindi, una strutturazione molto diversa a seconda degli animali; per esempio in un tritone (un anfibio) c'è un epitelio esofageo caratterizzato da una struttura monostratificata; mentre si ha un epitelio pluristratificato in animali in cui si ha una dieta più secca, talvolta anche corneificato.

Lo stomaco è un organo di contenimento del cibo, in cui viene prodotta massiccia quantità di HCl per rendere il cibo una massa acida, chimo. A livello dello stomaco viene secreto un unico enzima, pepsinogeno, che viene poi attivato a contatto con l'acido a dare la pepsina, che è una proteasi. Lo stomaco di tutti i Vertebrati è provvisto di ghiandole tubulari e ha un epitelio della tonaca mucosa protettivo per gli attacchi acidi, infatti, l'epitelio gastrico è un epitelio fatto da un unico strato di cellule, tutte a secrezione mucosa, che riversano il secreto all'esterno.

Gli organi cavi sono costituiti da una tonaca mucosa, sottomucosa, muscolare e sierosa. La tonaca mucosa, a sua volta è costituita da un epitelio, a secrezione mucosa per lo stomaco, e da connettivo, più o meno abbondante. Lo spazio del connettivo della tonaca mucosa prende il nome di lamina propria ed è lo spazio in cui normalmente alloggiavano ghiandole gastriche tubulari. In genere, le ghiandole gastriche alloggiavano solo a livello della tonaca mucosa, cioè della lamina propria; soltanto nello stomaco ghiandolare degli uccelli, le ghiandole gastriche diventano ghiandole complesse che si approfondano anche nel connettivo della tonaca sottomucosa. Nello stomaco muscolare degli uccelli ci sono ghiandole che stanno nella tonaca mucosa e non hanno lo scopo di produrre secreti gastrici, ma di secernere coelima che serve per rendere lo stomaco muscolare una sorta di macina per la masticazione. La masticazione, che avviene anche nei Mammiferi, ma a livello della bocca. I Mammiferi hanno una bocca che è costituita dal vestibolo della bocca e dalla cavità orale, e hanno denti organizzati in eterodonzia (hanno denti differenziati proprio per macinare il cibo e questi sono i molari). Tutti i vertebrati hanno uno stomaco ghiandolare in cui è presente la parte delle ghiandole tubulari che producono HCl e pepsinogeno e in queste hanno ghiandole hanno più tipi di cellule. Per quanto riguarda le cellule sierose che producono gli enzimi, tutti i vertebrati ad eccezione dei mammiferi, hanno una cellula che produce sia pepsinogeno che HCl. Queste cellule sierose sono definite ossintopeptiche. I mammiferi mostrano all'istologia una struttura bandeggiata dal punto di vista colorimetrico della ghiandola tubulare perché si ha la separazione dei ruoli a livello di due tipi cellulari, uno che produce HCl e uno che ha una secrezione seriosa per il pepsinogeno.

Due strategie diverse per aumentare l'efficienza della funzionalità gastrica: uccelli e mammiferi sono omeotermi e hanno bisogno di processare più velocemente il cibo e devono approvvigionarsi di cibo più frequentemente; perché devono mantenere la T corporea costante grazie al tachimetabolismo =metabolismo alto basale degli omeotermi che produce calore. Per produrre calore c'è bisogno di ossigeno, nutrienti ed energia; quindi, gli omeotermi devono trovare delle strategie per velocizzare i processi digestivi e il transito lungo il tubo digerente. Il cibo deve soggiornare meno tempo prima di raggiungere un pH ideale, quindi si ha una più massiccia produzione di acido e di pepsinogeno. Questo è reso possibile in parte dalla masticazione e in parte da un'iper-specializzazione delle ghiandole. Due strategie diverse (per la masticazione in organi diversi e per la velocizzazione della produzione del chimo grazie a due strategie gastriche diverse), infatti la linea evolutiva che ha portato agli uccelli è diversa dalla linea evolutiva che ha portato ai mammiferi.

A livello dell'intestino medio si ha la digestione, a opera degli enzimi pancreatici, e l'assorbimento. Per aumentare la superficie assorbente, in tutti i Vertebrati, gli enterociti, cioè le cellule assorbenti intestinali, mostrano l'orletto a spazzola (microvilli). Tuttavia, per aumentare la superficie assorbente si hanno strategie diverse nelle varie linee evolutive. Nei Condroitti e negli Agnati, a livello dell'intestino si vanno a strutturare delle pieghe interne, che vanno a costituire la valvola a spirale. Negli Osteitti si hanno delle espansioni digitiformi a livello della parte dell'intestino medio, che prendono il nome di appendici piloriche. Nei rettili e

negli anfibi, così come in tutti i Tetrapodi la strategia è quella di far allungare il tratto dell'intestino medio e di farlo ripiegare, a costituire anse intestinali.

La lunghezza dell'intestino è relazionata alla sua capacità di aumentare la sua superficie di assorbimento e questo è massimo negli omeotermi, uccelli e mammiferi con delle differenze specie-specifiche a seconda dell'attività metabolica del singolo animale.

Dal punto di vista istologico, questa capacità si può vedere massima a livello degli omeotermi, perché vanno a strutturare i villi intestinali, che sono delle pieghe della tonaca mucosa rigide che aumentano la superficie assorbente in modo stabile. Nel caso del mammifero il villo intestinale rimane strutturato anche quando l'organo è pieno perché aumentano gli assorbimenti. (villo intestinale piega della tonaca mucosa, valvola spirale piega della tonaca mucosa e sottomucosa)

In nessun intestino medio di vertebrato ci sono le ghiandole, tranne negli omeotermi, che sono presenti nella tonaca mucosa. Queste ghiandole sono dedicate alla produzione di enzimi che vanno a costituire il succo enterico e rafforzano, potenziano l'azione del pancreas nella produzione di enzimi.

APPARATO RESPIRATORIO:

Apparato adibito allo scambio di gas tra l'ambiente esterno e l'ambiente interno all'animale, in particolar modo all'assorbimento di ossigeno e all'eliminazione di anidride carbonica, che è lo scarto metabolico.

Qualsiasi sottile barriera che può permettere la libera diffusione di gas, può svolgere una funzione respiratoria. La più sottile barriera che ci può essere tra l'ambiente esterno e i liquidi circolanti è costituita dall'epitelio di rivestimento dell'animale, da un sottile strato di connettivo e dall'endotelio dei capillari sanguigni. I gas diffondono attraverso questa barriera liberamente dal comparto in cui il gas è più concentrato al comparto in cui l'elemento è meno concentrato. Tutti i vertebrati, in realtà, differenziano i globuli rossi, cellule sanguigne che contengono l'emoglobina, proteina atta a catturare l'ossigeno e quindi a portarlo in circolo.

Barriere sottili che consentono lo scambio respiratorio non si trovano solo nell'apparato respiratorio in senso stretto; ad esempio negli anamni la pelle può svolgere funzione respiratoria, soprattutto per l'eliminazione di anidride carbonica, nei vertebrati anamni e nei rettili ci sono anche delle porzioni della mucosa orofaringea che possono svolgere funzione respiratoria, così come nei pesci anche parti della mucosa rettale.

Tuttavia, ci sono degli organi che si sono evoluti miratamente per avere un intenso scambio respiratorio → organi dell'apparato respiratorio: le **branchie** per gli Ittiopsidi e larve degli anfibi e i **polmoni** per tutti i Tetrapodi, ma anche per i pesci polmonati.

L'evoluzione dell'apparato respiratorio e la struttura dell'apparato sono in netta connessione con la conquista dei vari tipi di ambiente. Si ha un adattamento di branchie e polmoni alla vita acquatica e alla vita subaerea, ma si hanno anche degli adattamenti progressivi che portano a una diversa fisiologia della respirazione polmonare/branchiale a seconda dell'ambiente in cui l'animale si trova, quindi a seconda dell'abbondanza di ossigeno che può assorbire e a seconda della richiesta metabolica.

I Vertebrati hanno adattato una porzione dell'apparato digerente, il faringe, alla sola funzione respiratoria, quindi alla sola funzione di scambio dei gas e in particolar modo all'assorbimento di ossigeno.

Il faringe degli altri Cordati è una porzione fessurata (priva di branchie) che permette di avere sia una funzione alimentare, sia in qualche modo una funzione respiratoria, cioè di scambiare gas con l'ambiente esterno. Il faringe dei Vertebrati, invece, perde completamente la funzione alimentare per potenziare solo la funzione respiratoria, andando a strutturare delle specializzazioni della porzione faringea, le branchie, nel caso degli Ittiopsidi, che hanno lo scopo di aumentare la superficie di scambio, quindi di potenziare gli scambi respiratori stessi.

Branchie

Fessure branchiali → fessurazioni passanti tra il tubo digerente (faringe) e l'esterno. L'acqua passando dal tubo digerente all'esterno scambia gas con la superficie delle branchie.

Origine embrionale:

In un embrione allo stadio filotipico, a livello del tubo digerente, la cavità del tubo digerente si espande verso l'esterno a costituire le tasche branchiali. In rapporto alle tasche branchiali la superficie esterna dell'animale va a costituire delle introflessioni, solchi branchiali. Tasche e solchi progrediscono in modo giustapposto finché le membrane dell'epitelio di rivestimento del tubo digerente e dell'epitelio di rivestimento esterno si incontrano e vanno a riassorbirsi. In tutti gli ittiopsidi si ha la formazione di fessure branchiali, che sono delle fessure di comunicazione tra l'ambiente interno della cavità faringea e l'esterno. Tra una fessura e l'altra rimangono segregate porzioni di tessuto che vanno a costituire gli archi branchiali. Quindi gli archi branchiali sono separati tra di loro da fessure branchiali.

Negli ittiopsidi, le strutture dell'epitelio superficiale esterno, che si è introflesso a costituire i solchi branchiali, sono le strutture che vanno a proliferare e che vanno a organizzare le lamelle respiratorie.

Negli Agnati si vanno a costituire dai 7 ai 15 archi branchiali, che organizzano lamelle respiratorie.

Nei Gnatostomi, sia Ittiopsidi che Tetrapodi, allo stadio filotipico si strutturano 6 archi branchiali e non necessariamente si vanno a costituire le fessure branchiali tra un arco e l'altro. La caratteristica degli Gnatostomi è che il primo arco branchiale, arco orale, non struttura lamelle branchiali, ma va a costituire la bocca articolata. Gli gnatostomi, pertanto, costruiscono l'articolazione boccale grazie alla trasformazione del primo arco branchiale, che perde funzioni respiratorie e riacquisisce funzioni alimentari, andando a costituire la bocca articolata.

Faringe degli Ittiopsidi → è un organo di passaggio del canale alimentare, che va a strutturare fessure branchiali, quindi archi branchiali e lamelle respiratorie.

Le lamelle respiratorie si organizzano in modo da aumentare la superficie di scambio dei gas e si costituiscono a carico dell'epitelio di rivestimento esterno, che si è introflesso nei solchi branchiali. Anche elementi della porzione interna dell'arco branchiale vanno a costituire le lamelle respiratorie.

La porzione interna dell'arco branchiale è costituita da connettivo embrionale che ha un'origine mista, in parte è connettivo di origine mesodermica e in parte deriva dalle creste neuronali, dall'ectomesenchima (=connettivo che costituisce le creste neuronali).

Le branchie possono organizzarsi come branchie esterne, estroflessioni digitiformi della cute (rappresentata dall'epitelio ma anche dal connettivo) oppure come lamelle, che rimangono poste internamente lungo la fessura branchiale.

Affinché una struttura respiratoria sia efficiente, l'organizzazione della barriera deve essere sottile, quindi deve essere costituita da un epitelio di rivestimento di uno o pochi strati di cellule, da una barriera connettivale minima e dall'endotelio del capillare sanguigno.

Lamelle branchiali → strutture più specializzate per la respirazione, che devono avere potenziato al massimo l'assottigliamento delle barriere. In genere, le lamelle respiratorie vengono denominate lamelle secondarie, in cui si ha strutturata una sottile barriera per la massima efficienza dello scambio dei gas e che vengono sostenute dalle lamelle primarie. Questa organizzazione ad albero con lamelle secondarie che vengono portate da lamelle primarie, che a loro volta si espandono dalla struttura dell'arco branchiale è atta all'aumento massimo della superficie. Le lamelle secondarie si dispongono perpendicolarmente su lamelle primarie, che si dipartono a loro volta dall'arco branchiale.

Lamella primaria → La struttura della lamella primaria è diversa a seconda del tipo di Ittiopside e ha delle caratteristiche proprie. Istologicamente, oltre alla funzione di sostegno delle lamelle secondarie, ci sono

anche delle cellule specializzate, le cellule a cloruri, che non si trovano negli elasmobranchi, ma in tutti gli altri pesci.

Avere una barriera sottile che consente gli scambi respiratori ha un effetto collaterale importante: abbassando la barriera, si abbassano anche le difese che generalmente sono messe in atto per mantenere le condizioni interne e le caratteristiche osmotiche dei liquidi interni. Strategie ridotte devono comportare delle strategie collaterali; una di queste strategie è la presenza sulle branchie di cellule a cloruri, che funzionano come delle pompe di sali contro gradiente per contrastare il libero passaggio di sali secondo gradiente, dovuto all'abbassamento delle barriere stesse.

Lamella secondaria → La struttura della lamella secondaria è così efficiente che è stata conservata dal punto di vista evolutivo, è stata una conquista ancestrale per i primi Ittiopsidi e la sua struttura non si è mai modificata evolutivamente.

La lamella secondaria è costituita da un sottile epitelio esterno, da poco connettivo e da strutture epiteliali che costituiscono l'endotelio dei capillari. La parte più modificata di una lamella secondaria è l'endotelio; le cellule endoteliali si modificano a dare le cellule a pilastro o dette cellule a clessidra.

Endotelio di una lamella secondaria: La cellula a pilastro presenta una struttura centrale tesa tra i due lati della lamella secondaria, nel pilastro centrale sono raggruppati nucleo e organuli. La cellula a pilastro ha anche delle espansioni cellulari laterali, che si estendono e si portano a mutuo contatto con espansioni delle cellule dell'epitelio superficiale, fatto da un singolo o da pochi strati di cellule appiattite, che hanno una parte centrale, contenente nucleo e organuli, che si dispone in linea con il pilastro delle cellule del biotrix e espansioni laterali che si giustappoggiano alle espansioni delle cellule del biotrix. Tra l'epitelio e l'endotelio c'è un sottile strato connettivale. L'ossigeno riesce a passare dal comparto esterno a quello dei liquidi circolanti, andando a diffondere nelle porzioni delle espansioni laterali dell'epitelio superficiale e delle cellule a clessidra; viceversa per l'anidride carbonica.

La struttura delle lamelle secondarie rimane costante in tutti i Vertebrati.

Sezione istologica: le lamelle secondarie dipartono perpendicolarmente da una lamella primaria. Il numero di lamelle secondarie indica quanto la superficie di scambio sia stata potenziata.

La struttura della lamella secondaria è molto conservata dal punto di vista evolutivo, sia per quanto riguarda la struttura istologica, ma anche per quanto riguarda la fisiologia che è estremamente funzionale agli scambi respiratori (a livello delle lamelle secondarie avviene un meccanismo di scambio in contro corrente: i fluidi corporei, quindi il sangue, scorre lungo i capillari della lamella secondaria in contro corrente rispetto al flusso dell'acqua)

Gli Agnati hanno un faringe costituito da un numero variabile di archi branchiali, a seconda della specie, da 7 a 15 archi branchiali, tutti portatori di lamelle respiratorie.

Respirazione negli Agnati: A seconda dello stile di vita dell'animale si ha una fisiologia della respirazione diversa, nei Petromizonti e nei Missinoidi. I Petromizonti hanno la bocca sempre impegnata nell'atto del parassitismo (si attaccano con la bocca munita di dentelli cornei ad altri pesci, dai quali traggono nutrimento succhiando i liquidi interni grazie alla lingua a pistone). Pertanto, è impossibile creare un flusso d'acqua che percorra l'apparato digerente per avvantaggiare la respirazione dalla bocca al faringe. I Petromizonti adattano la muscolatura branchiale, che si sviluppa negli archi branchiali, per costituire le marsipobranchie, branche sacciformi. La muscolatura degli archi branchiali risucchia dall'esterno l'acqua, che entra a livello delle fessure branchiali e a livello delle marsipobranchie si ha lo scambio respiratorio; quindi la muscolatura degli archi branchiali riemette all'esterno l'acqua stessa.

Anche nei Missinoidi ci sono le marsipobranchie, quindi branchie sacciformi, a marsupio, in cui si hanno delle camerette branchiali all'interno delle quali si localizza la struttura delle lamelle respiratorie. Tuttavia, la ventilazione, quindi il passaggio dell'acqua all'interno delle marsipobranchie è completamente diversa. I Missinoidi sono spazzini e hanno la bocca, provvista di tentacoli, immersa in materiale in putrefazione,

materiale che porta una scarsissima ossigenazione. I Missinoidi aprono un canale naso-faringeo; aprono a livello dorsale delle narici aperte che si connettono a livello tubo digerente. Dalle narici l'acqua entra, a livello faringeo transita attraverso le branchie sacciformi e viene espulsa all'esterno attraverso un canale d'uscita.

Negli Gnatostomi si ha la costituzione di soli 6 archi branchiali e il primo arco branchiale, che prende il nome di arco orale, perde le funzioni respiratorie per costituire la bocca articolata, mentre dal secondo al sesto arco si possono strutturare delle branchie. Nei Condroitti il secondo arco, arco ioideo, in parte si modifica per costituire una parte funzionale all'articolazione della bocca articolata; questa è la parte più anteriore del secondo arco branchiale; mentre la parte posteriore del secondo arco branchiale va a strutturare lamelle branchiali.

Quindi, mentre, su tutti gli archi branchiali ci sono lamelle che sporgono sia verso la fessura branchiale anteriore che verso la fessura branchiale posteriore, nel secondo arco branchiale dei Condroitti si va a costituire l'emibranchia, cioè lamelle branchiali che si sviluppano soltanto nel lato della fessura branchiale che si trova tra il secondo e il terzo arco branchiale. La prima fessura branchiale, quella tra l'arco orale e l'arco ioideo, nei Condroitti non si chiude, rimane aperta e va a costituire lo spiracolo. Lo spiracolo è un canale di entrata alternativo per il passaggio dell'acqua, nel quale non sporgono lamelle branchiali, quindi senza funzione respiratoria. Nei Condroitti l'acqua può entrare e raggiungere il faringe o dalla bocca o attraverso il canale spiracolare, percorre le fessure branchiali e viene riemessa all'esterno.

Branchie dei Condroitti: 1 emibranchia, che si trova sul lato posteriore del secondo arco branchiale + 4 olobranchie, in cui tutto l'arco branchiale sviluppa branchie.

Nei Condroitti, soprattutto negli Elasmobranchi, la fessura branchiale è visibile anche dall'esterno, quindi le fessurazioni non sono coperte. Gli olocefali coprono le fessure branchiali tramite una piega cutanea.

L'arco branchiale si costituisce in modo tale da allungare una struttura, il setto, che sostiene le lamelle branchiali. Dal setto dipartono lamelle primarie, dalle quali diparte la struttura delle lamelle secondarie.

Organizzazione delle branchie dei Condroitti → organizzazione branchia settata o tabulata.

Nella branchia settata c'è l'arco branchiale che allunga setti branchiali fino all'esterno; dai setti dipartono lamelle primarie dalle quali dipartono perpendicolarmente lamelle secondarie.

Per la ventilazione di un branchia settata, l'acqua può entrare o dalla bocca o dallo spiracolo, transita attraverso le fessure branchiali e gli scambi respiratori si realizzano grazie alle lamelle secondarie.

Sezione istologica:

Setto branchiale → allungamento dell'arco branchiale.

Gli archi branchiali sono caratterizzati da strutture scheletriche, da vasi sanguigni e dall'innervazione. Ogni arco branchiale ha un proprio nervo.

Le lamelle primarie dei Condroitti non sono sostenute da elementi scheletrici. L'unico sistema di sostegno delle lamelle primarie è un sistema idraulico.

Ci sono alcuni vasi sanguigni che non sono funzionali alla respirazione, ma sono nelle lamelle primarie specializzati a sostenere la lamella stessa. Sono vasi che presentano delle valvole in chiusura, così da racchiudere il sangue e rendere la lamella turgida, gonfia → vasi cavernosi

I vasi cavernosi si ritrovano sia a livello delle branchie dei Condroitti, sia a livello della cresta del gallo e sia a livello del pene del mammifero; strutture che non sono sostenute da uno scheletro, ma che hanno un sistema idraulico.

Gli Osteitti hanno le branchie con le strutture delle lamelle branchiali coperte da un opercolo. L'opercolo è una piega non solo cutanea ma anche sostenuta da scheletro. La struttura dell'opercolo è una derivazione della parte posteriore del secondo arco branchiale, quindi la parte anteriore dell'arco branchiale, come nei

Condroitti, va a modificarsi per strutturare l'articolazione della bocca, mentre la parte posteriore si allunga a dare una struttura di protezione degli archi III, IV, V, VI e delle strutture che da questi archi si formano, le branchie. La prima fessura branchiale, cioè quella tra l'arco orale e l'arco ioideo, si oblitera, si chiude. Negli Osteitti, pertanto, si ha una strutturazione branchiale solo dagli archi III, IV, V e VI; si hanno 4 olobranchie. Si è persa l'emibranchia per andare a costituire l'opercolo.

L'opercolo è una piega allungata a protezione degli archi branchiali posteriori, sostenuta da scheletro.

Evolutivamente, passando dagli osteitti meno evoluti, Olostei e Condrostei, ai Teleostei, si ha una riduzione progressiva del setto branchiale, fino all'assenza totale del setto nei Teleostei. Quindi ci sono lamelle primarie, che non potendo dipartire dal setto, dipartono direttamente dall'arco branchiale. Queste lamelle primarie perdono una grande porzione di sostegno e quindi si dotano, a loro volta, di un sostegno scheletrico, generalmente cartilagine. Dalle lamelle primarie dipartono poi le lamelle secondarie.

Organizzazione branchie degli Osteitti → Organizzazione a branchie opercolate o branchie pettinate (per come appaiono le lamelle primarie che dipartono dall'arco branchiale).

Non si ha più la struttura dello spiracolo, che si è obliterata completamente; quindi la ventilazione per le branchie degli Osteitti deve passare per forza dall'entrata dell'acqua a carico della bocca. L'acqua entra dalla bocca, viene spinta lateralmente nel faringe; a livello del faringe arriva in una camera branchiale comune protetta dall'opercolo, dove si hanno gli scambi respiratori sulle lamelle secondarie. La fisiologia degli scambi respiratori sulle lamelle secondarie è sempre uguale, si hanno degli scambi in contro corrente, la struttura delle branchie però è nascosta. (solo sollevando l'opercolo si può vedere la camera branchiale con la branchie pettinate)

Potenziale evolutivo del faringe branchiale sia per rispondere a esigenze respiratorie sia per andare a strutturare organi diversi.

Il faringe nei Vertebrati non permane come organo adibito all'alimentazione, soltanto come organo di transito del cibo dalla porzione orale fino all'esofago, mentre assume delle strutture che lo rendono atto alla funzione respiratoria.

Nello sviluppo embrionale gli Agnati si vanno a costituire dai 7 ai 15 archi branchiali, tutti portatori di branchie. Il faringe si va a costituire nell'embrione come un organo costituito da archi branchiali, strutture di tessuto delimitate da un epitelio esterno ectodermico, che si invagina a dare i solchi branchiali che si giustappongono a dare tasche branchiali, che sono delle evaginazioni del tubo digerente. Il faringe dei Vertebrati viene colonizzato da cellule delle creste neuronali che migrano e vanno a colonizzare il tessuto connettivo embrionale o mesenchima; le cellule delle creste neuronali si localizzano nella porzione interna degli archi branchiali e costituiscono l'ectomesenchima (=mesenchima che deriva da cellule delle creste neurali). L'ectomesenchima è fondamentale per strutturare lo scheletro branchiale, il sistema nervoso branchiale e per contribuire alla morfogenesi di tutte le strutture che dal faringe branchiale si originano. Negli Gnatostomi si hanno solo 6 archi branchiali e il primo arco branchiale subisce modificazioni, andando a costituire mascella e mandibola, e non ha funzione respiratoria, ma funzione nella strutturazione della bocca articolata.

Le branchie si vanno a costituire per espansioni delle porzioni dell'arco branchiale, rivestite dall'ectoderma, quindi dall'epitelio superficiale. Si vanno a costituire lamelle secondarie che vengono sostenute da lamelle primarie che si diramano dall'arco branchiale o dal setto dell'arco branchiale. Lo scopo delle lamelle branchiali è di aumentare la superficie di scambio, quindi di costituire delle espansioni che consentano lo scambio di gas tra l'ambiente acquatico e l'ambiente interno all'animale

In tutti i Vertebrati, il faringe è una struttura estremamente plastica, anche grazie alla massiccia presenza di cellule delle creste neurali. A livello faringeo si vanno a strutturare ghiandole endocrine, organi linfoidi e diverticoli della parete del tubo digerente, quindi dell'ectoderma e del mesoderma del tubo digerente. I

diverticoli possono essere visibili nell'embrione come diverticolo dorsale, come nel caso della vescica natatoria oppure come diverticolo ventrale che va a strutturare i polmoni. Vescica natatoria e polmoni si organizzano, pertanto, da evaginazioni impari del tubo digerente faringeo o dorsale, come negli Osteitti oppure un'espansione ventrale come nei Vertebrati polmonati.

→ Derivati dal tubo digerente faringeo:

Vescica natatoria (diverticolo dorsale)

Polmoni (diverticolo ventrale)

Tiroide (diverticolo ventrale) } ghiandole endocrine

Paratiroidi (Tetrapodi) }

Timo (Gnatostomi) } organi linfoidi

Tonsille palatine (Mammiferi) }

→ Derivati dal tubo digerente faringeo:

Vescica natatoria (diverticolo dorsale): Attinopterigi

Polmoni (diverticolo ventrale): Sarcopterigi, Tetrapodi

Per studiare l'origine della vescica natatoria e dei polmoni bisogna analizzare lo sviluppo embrionale degli Osteitti Attinopterigi, degli Osteitti Sarcopterigi e dei Tetrapodi (vertebrati polmonati).

L'origine filogenetica di queste strutture non è ancora del tutto chiara, non è chiaro se ci sia un'origine ancestrale comune dei diverticoli, che poi specializzandosi sono andati a posizionarsi nel punto migliore per la funzione che devono svolgere: ventralmente per i polmoni, perché la porzione ventrale consente una buona espansione della cavità polmonare o dorsalmente, funzionale per la vescica natatoria, perché la vescica natatoria è un organo idrostatico (organo che tiene sospeso il pesce nell'acqua ed è funzionale che sia dorsale perché altrimenti il pesce sarebbe a pancia in su).

Dal punto di vista evolutivo, non si sa se all'origine ci fosse un pesce con un diverticolo faringeo, che poi ha dato origine da una parte alla vescica natatoria e dall'altra ai polmoni oppure se queste siano state due conquiste indipendenti. Non si hanno resti fossili di queste strutture.

Gli Osteitti Attinopterigi sviluppano un organo idrostatico che è la vescica natatoria; mentre i Vertebrati polmonati, cioè gli Osteitti Sarcopterigi, compresi i Dipnoi (unici pesci polmonati esistenti) e i Tetrapodi sviluppano un diverticolo ventrale che origina i polmoni.

Vescica natatoria →

La vescica natatoria si sviluppa, negli Attinopterigi, negli embrioni come un diverticolo dorsale del tubo digerente. Questo diverticolo acquisisce delle caratteristiche singolari: si allunga, posizionandosi lungo tutto il dorso dell'animale e sviluppa una porzione estremamente vascolarizzata, chiamata corpo rosso, separata fisicamente da uno sfintere, da un'altra porzione della vescica natatoria, il corpo ovale.

Il corpo rosso è la struttura vascolarizzata attraverso la quale l'ossigeno viene rimosso dal sangue per essere concentrato a livello della cavità della vescica natatoria. Questo è reso possibile grazie alla produzione attiva, da parte del corpo rosso, di molecole che strappano l'ossigeno dall'emoglobina, che lo rendono disponibile per la cavità della vescica natatoria. Il corpo ovale, invece, si trova separato da uno sfintere, da una valvola e a livello del corpo ovale si ha il rilascio dell'ossigeno dalla cavità della vescica natatoria verso il circolo sanguigno. In questo modo quando la valvola è chiusa, la vescica natatoria si gonfia di gas; mentre quando la valvola si apre, l'ossigeno ritorna in circolo grazie al corpo ovale. Più la vescica natatoria è gonfia, più il pesce galleggia. La vescica natatoria è un organo idrostatico: permette al pesce di cambiare la sua posizione nella profondità dell'acqua. Quando la vescica natatoria si gonfia, il pesce viene in superficie. Già ancestralmente,

il funzionamento della vescica natatoria non era collegato all'abbeccamento dell'aria. È una specializzazione di un organo che si va a costituire come diverticolo del tubo digerente, ma per il funzionamento del quale, il collegamento con il tubo digerente, rappresentato dal dotto pneumatico, non è indispensabile. Infatti, ci sono pesci Attinopterigi che subito dopo la formazione della vescica natatoria riassorbono, obliterano il dotto pneumatico; quindi non si ha nessun collegamento nel pesce adulto tra vescica natatoria e tubo digerente.

Il funzionamento della vescica natatoria è reso possibile dalla presenza del corpo rosso, una porzione della vescica natatoria estremamente vascolarizzata, nel quale gli scambi di ossigeno dal sangue verso la cavità della vescica sono resi possibili dalla secrezione attiva di molecole, che rendono l'ossigeno meno affine all'emoglobina e più disponibile per riempire la cavità della vescica natatoria. Quando la vescica si deve sgonfiare lo sfintere muscolare si apre e permette all'ossigeno di passare nel comparto della vescica dove è presente il corpo ovale, una zona vascolarizzata in cui non c'è una secrezione di molecole particolari e quindi l'ossigeno spontaneamente va dalla porzione più concentrata, la cavità della vescica, verso il circolo sanguigno, dove l'ossigeno si lega all'emoglobina.

Lo scopo, la funzione della vescica natatoria attuale non è una funzione respiratoria; non è uno scambio di ossigeno da un comparto esterno a un comparto interno dell'animale, ma è un trasferimento dell'ossigeno circolante nei comparti interni all'animale verso la cavità della vescica, allo scopo di costituire un organo idrostatico.

Polmoni →

Un altro diverticolo, attualmente presente nei Vertebrati Polmonati, è il diverticolo ventrale che dà origine ai polmoni. I **polmoni**, invece, hanno una funzione respiratoria: l'assorbimento dell'ossigeno disciolto nell'aria per il trasferimento di questa molecola nel sangue e l'eliminazione dell'anidride carbonica dal circolo sanguigno verso l'ambiente esterno, verso l'aria atmosferica. (si ha un trasferimento di gas dall'aria atmosferica al mezzo sanguigno).

I polmoni sono organi respiratori e la caratteristica di una qualsiasi struttura con funzione respiratoria è che deve essere la barriera più sottile, che ci possa essere, tra un comparto e l'altro (tra il comparto esterno, quello dell'aria atmosferica e quello interno, del sangue). Per gli scambi respiratori dei polmoni, bisogna tenere presente che gli scambi di gas tra due elementi simili, per esempio due elementi acquosi, come l'acqua e il sangue, avvengono per diffusione. Invece, per gli scambi di gas tra un comparto gassoso, come quello dell'aria e un comparto acquoso, come quello del sangue bisogna tenere presente la tensione superficiale.

Laddove, ci sia un'interfaccia tra aria e acqua, l'acqua, grazie alla tensione superficiale, è come se avesse una sorta di pellicola di contenimento che rende difficoltosi gli scambi di gas. La tensione superficiale è una problematica, che hanno dovuto risolvere tutti i Vertebrati che hanno deciso di assorbire l'ossigeno disciolto nell'atmosfera.

La strategia che i Vertebrati polmonati hanno per abbassare la tensione superficiale è la produzione di un materiale tenso-attivo, surfactante. Il surfactante può essere secreto direttamente dalle cellule che costituiscono la sottile barriera per il passaggio dei gas, quindi da un pneumocita, che è la cellula del polmone generico; oppure si possono strutturare delle cellule specializzate per la sola produzione di surfactante mentre l'epitelio, che va a costituire la sottile barriera, è formato da cellule a parte. Sono strutturati due tipi di cellule polmonari, i pneumociti di I tipo (quelli che costituiscono la sottile barriera per il passaggio del gas) e i pneumociti di II tipo (quelli che consentono la produzione di surfactante). Ciò è rilevante perché separare le due funzioni in due linee cellulari differenti consente anche di localizzare in posizioni diverse le cellule che producono surfactante e le superfici respiratorie in senso stretto.

Già alcuni Placodermi avevano strutture polmonari, che adesso sono presenti negli attuali Sarcopterigi, i Dipnoi, ancora viventi e negli altri sarcopterigi. I Sarcopterigi sono pesci che si trovano spesso negli ambienti in cui l'acqua è scarsa o negli ambienti limacciosi e per questo presentano le pinne carnose, proprio per consentire una sorta di deambulazione in questi ambienti poco acquosi. L'assenza di acqua, però, pone dei grossi problemi respiratori. Gli attuali Dipnoi sono in grado di compiere respirazione branchiale in presenza di sufficiente acqua, ma in assenza di acqua o con una scarsa quantità di acqua ossigenata possono mettere

in funzione delle sacche polmonari. Il polmone dei pesci polmonati si va a costituire nell'embrione grazie alla biforcazione della primitiva evaginazione impari. L'evaginazione ventrale impari del tubo digerente va a costituire un canale, trachea, dal quale si sviluppano sacche polmonari pari. Il polmone dei pesci polmonati è di tipo sacciforme, quindi sacche polmonari pari che si dipartono da una trachea impari.

La funzione del polmone è quella principalmente di assorbire ossigeno, mentre l'anidride carbonica viene eliminata, nei pesci polmonati, in genere attraverso la pelle. La caratteristica dei pesci polmonati è quella di avere i polmoni abbastanza rudimentali, ci sono due sacche polmonari che vanno a strutturare delle ripiegature, delle anfrattuosità per aumentare la superficie; ma dal punto di vista istologico si ha una buona specializzazione. In alcuni casi si vanno a costituire pneumociti di I tipo e di II tipo; quindi in alcuni casi si ha l'iper-specializzazione dell'epitelio polmonare a costituire da una parte le cellule, che provvedono alla costituzione della sottile barriera e dall'altra la costituzione di cellule per la produzione di surfactante. Pertanto, in alcuni Dipnoi si ha la presenza di un unico tipo cellulare, che svolge entrambe le funzioni e in altri Dipnoi la presenza delle due linee cellulari.

Respirazione attraverso le sacche polmonari: le sacche polmonari entrano in funzione quando l'ossigeno in acqua è scarso o quando l'acqua è scarsa. Il pesce abbocca l'aria atmosferica, la deglutisce in una porzione anteriore del polmone, che funziona come sacca di raccolta, svuota la porzione posteriore del polmone dell'aria contenuta e immette l'aria dalla sacca di raccolta nella porzione posteriore del polmone che ha funzioni respiratorie. Un tipo di polmone di questo tipo è definito polmone sacciforme.

I polmoni sacciformi caratterizzano anche la struttura respiratoria degli Anfibi e di alcuni Rettili, in particolar modo i Rettili squamati; mentre i Cheloni, i rettili loricati, gli Uccelli e i Mammiferi vanno a strutturare polmoni pieni, polmoni più complessi che rappresentano organi di tipo parenchimoso, polmoni parenchimosi.

Struttura polmoni sacciformi:

Negli Anfibi il polmone sacciforme è simile a quello dei Dipnoi: si ha la strutturazione di due sacche polmonari che dipartono da una corta trachea e nelle sacche polmonari ci sono delle anfrattuosità, che hanno la caratteristica di aumentare la superficie dei polmoni. Queste anfrattuosità vengono dette faveoli o infundiboli e si trovano delimitate, sostenute da porzioni, che hanno una funzione strutturale proprio di sostegno, che prendono il nome di setti. Dal punto di vista istologico, a livello dei faveoli, c'è la presenza delle strutture respiratorie, che negli Anfibi sono costituite da pneumociti generici, che mostrano le espansioni sottili per il passaggio dei gas e producono surfactante; mentre a livello dei setti ci sono delle strutture di sostegno. Nei setti degli Anfibi c'è la presenza di muscolatura, ma anche di cartilagine a sostegno del setto. Per quanto riguarda la trachea, negli Anfibi come nei pesci polmonati, si tratta di una trachea corta perché è una struttura di passaggio dell'aria, che si allunga poi con la costituzione di colli sempre più lunghi. La trachea è un organo di transito dell'aria e come tale ha delle caratteristiche importanti: anzitutto deve essere mantenuta beante, cioè aperta; l'aria deve passare liberamente senza che l'organo si afflosci; per questo motivo la trachea è sempre sostenuta da porzioni cartilaginee. In più l'epitelio tracheale deve essere un epitelio protettivo, quindi deve essere in grado di filtrare l'aria dai possibili corpuscoli. I corpuscoli che possono trovarsi nell'aria in transito vengono intrappolati da muco, che viene prodotto da cellule tracheali e questo muco con imbrigliati i corpuscoli viene, poi, trasferito verso l'esterno, verso la porzione di diramazione della trachea grazie all'azione di ciglia vibratili che caratterizzano l'epitelio tracheale. Ciglia che vibrando trasferiscono il muco che ha imbrigliato i corpuscoli verso l'esterno dell'apparato respiratorio. Queste funzioni per filtrare l'aria sono sempre attive. Ci si accorge della massa di muco che viene prodotta a livello delle strutture respiratorie durante fenomeni di infezione, per esempio durante tracheiti o infezioni generali dell'apparato respiratorio, dove viene prodotto catarro (produzione extra-abbondante del muco che normalmente viene costituito e viene portato all'esterno dell'apparato respiratorio e riversato nel canale digerente.)

Dunque, la trachea di Anfibi e Dipnoi, generalmente corta deve essere mantenuta aperta da elementi cartilaginei e in cui si riconoscono cellule mucipare, che caratterizzano l'epitelio, e cellule tracheali ciliate per spostare/rimuovere il muco che ha imbrigliato i corpuscoli dall'apparato respiratorio. Le cellule mucipare e

le cellule ciliate caratterizzano anche i setti, avamposti protettivi di sostegno dell'impalcatura dei faveoli ma anche per continuare a svolgere la funzione di filtro dell'aria in entrata. I faveoli sono porzioni in cui l'epitelio è sottile e verrebbe danneggiato dagli eventuali corpuscoli, che arrivano insieme all'aria a livello delle porzioni respiratorie.

Quanto settato sia un polmone dipende dalla porzione di polmone e anche dallo stile di vita degli animali.

Sezione istologica: porzione di polmone di un Anfibia particolarmente settato, nella quale si riconoscono i setti sostenuti da cartilagine e tutta la rete dei faveoli.

L'aria nell'Anfibia entra attraverso la bocca o attraverso le narici, che si aprono grazie alle coane, che aprono un canale a livello della parte posteriore della bocca in modo tale che la respirazione possa continuare anche quando la parte anteriore della bocca è impegnata, ad esempio nella presa del cibo.

La ventilazione polmonare è molto simile a quella dei pesci polmonati: la porzione di raccolta dell'aria è il pavimento della bocca. L'anfibia gonfia il pavimento della bocca, trattiene l'aria che poi viene trasferita al polmone, svuota la camera polmonare dell'aria residua e deglutisce dal pavimento della bocca l'aria ricca di ossigeno nella cavità polmonare, dove avvengono gli scambi respiratori. È un tipo di ventilazione attivo per deglutizione; i muscoli respiratori sono i muscoli della porzione facciale, della porzione che circonda la bocca.

La struttura del polmone dei Rettili squamati è molto simile a quella finora descritta; si tratta sempre di polmoni sacciformi e anche l'organizzazione dell'albero è respiratorio è simile: si ha una trachea un po' più lunga, perché si ha un collo più lungo e ci sono sacche polmonari pari organizzate in setti e faveoli. La complessità dell'organizzazione dei faveoli dipende sia dal tipo di stile di vita dell'animale, cioè da quanto ossigeno ha bisogno per il suo metabolismo, sia dalla porzione polmonare.

Sezione istologica: porzione poco settata di una lucertola. Questo animale ha un metabolismo non estremamente alto e quindi una settazione più limitata rispetto a quella dell'anfibia. Il polmone del rettile è sempre riconoscibile da quello di un anfibia, non tanto per la complessità di organizzazione dei faveoli, quanto per la strutturazione dei setti. Nei setti dei rettili scompaiono gli elementi cartilaginei, quindi l'epitelio dei setti è sempre costituito da cellule ciliate e da cellule mucipare, ma il setto è sostenuto solo da muscolatura. Questo perché il polmone diventa un organo più elastico, quello che cambia non è l'organizzazione delle parti respiratorie ma l'organizzazione del setto al fine di facilitare una ventilazione polmonare che si evolve.

Dal punto di vista generale, la respirazione del rettile migliora in quanto si vanno a strutturare coste e muscoli intercostali, si va a strutturare una sorta di gabbia che attivamente può espandere o comprimere la cavità che è circondata. Per i rettili squamati, questa cavità è ancora una cavità comune, chiamata pleuro-peritoneale, una cavità non suddivisa dal resto della cavità viscerale. Tuttavia, è circondata da questa gabbia, costituita da coste interconnesse tra loro da muscoli intercostali. Un'altra novità per i rettili è la costituzione di un palato secondario che può essere incompleto, come avviene negli squamati e nei cheloni, oppure completo, come nei loricati.

Per quanto riguarda la ventilazione si tratta di una ventilazione assile, data dalla muscolatura assile, cioè le coste vanno a strutturare questa gabbia che può espandersi o contrarsi a seconda di come vengono azionati i muscoli intercostali. Questa strutturazione che consente una migliore ventilazione necessita, però, di un polmone più elastico, meno rigido e per questo gli squamati non ha più cartilagine nei setti, ma hanno setti sostenuti dalla sola muscolatura.

Per i Rettili Cheloni e Loricati si ha un'organizzazione più complessa del polmone che va a costituirsi come organo parenchimoso, quindi come organo pieno. Si ha un'iper-strutturazione di faveoli, che via via vanno ad occupare la cavità della sacca polmonare e quindi vanno a strutturare delle organizzazioni più fitte che riempiono quasi completamente la cavità. C'è una cavità sempre più ridotta che va a costituire una sorta di diramazione della trachea. Nei rettili con polmoni parenchimosi si ha una cavità virtuale della sacca polmonare, sufficientemente sottile da essere definita come bronco inter-polmonare. Dalla trachea si diramano due bronchi, che consentono l'accesso alle sacche polmonari per i polmoni sacciformi e che si

continuano con il bronco inter-polmonare per quanto riguarda i polmoni parenchimatosi dei cheloni e dei loricati. Questa sorta di bronco inter-polmonare non è altro che l'estrema riduzione della cavità della sacca polmonare. Per alcuni tipi di polmoni parenchimatosi l'organizzazione architettonica può essere estremamente complessa, come avviene nei Loricati.

Nei Loricati, oltre alla complessa organizzazione del polmone parenchimatoso, c'è una novità, la costituzione di una ventilazione polmonare resa possibile non soltanto dai muscoli intercostali, ma anche dal muscolo diaframmatico, che ha lo stesso nome del diaframma che è presente nei Mammiferi, ma che ha un'organizzazione diversa.

Per quanto riguarda la ventilazione, i Loricati hanno il diaframma che divide l'unica cavità pleuro-peritoneale, che è presente ancora negli squamati in due cavità distinte: la cavità pleurica che contiene i polmoni e la cavità peritoneale che contiene gli altri visceri. Lo spostamento del diaframma più cefalicamente o più caudalmente facilita la compressione della cavità pleurica o la sua dilatazione e quindi facilita l'espansione o meno della cavità polmonare delle strutture polmonari. Si ha una ventilazione attiva resa possibile sia dai muscoli intercostali, che dallo spostamento del diaframma.

I Cheloni hanno un'organizzazione complessa: un polmone parenchimatoso che è associato a muscoli che consentono la dilatazione della cavità polmonare, a prescindere dal fatto che il corpo non può espandersi o contrarsi a causa della costituzione del carapace, di questo guscio complesso. Per la costituzione del piastrone ventrale entrano in gioco anche delle modificazioni che riguardano le coste stesse.

Organizzazione dei polmoni parenchimatosi più complessi degli Uccelli e dei Mammiferi:

Il polmone del rettile è classificabile in polmone sacciforme degli Squamati e polmone parenchimatoso dei Loricati e dei Cheloni. La maggiore complessità del polmone è dovuta a una maggiore esigenza respiratoria, a una maggiore esigenza di efficienza respiratoria. Nei cheloni dovuta alla struttura poco elastica del corpo, dovuta alla formazione del piastrone ventrale, per la formazione del quale vengono utilizzate anche le coste (non si ha più una gabbia estensibile, ma una struttura rigida); per questo motivo si hanno polmoni parenchimatosi molto più efficienti la cui ventilazione è a carico di muscoli particolari, che si sono evoluti a tal fine. I Loricati hanno una struttura molto complessa, in cui si identifica un polmone parenchimatoso particolarmente settato; i setti riescono ad aumentare la complessità del polmone, che appare come organo pieno. In generale, il polmone si origina come espansione ventrale impari, la quale dà origine alla trachea e due rami, che sviluppano i bronchi extrapolmonari e le sacche polmonari. Talvolta, all'interno del polmone parenchimatoso dei rettili si può riconoscere una struttura centrale, il residuo della cavità centrale della sacca polmonare, che si connota come bronco inter-polmonare.

Anche nei mammiferi c'è un polmone parenchimatoso, che viene definito alveolare. Nei Mammiferi si può visualizzare un vero e proprio albero respiratorio, partendo dalla trachea che si divide nei due bronchi extrapolmonari, detti anche bronchi primari, e all'interno della massa del polmone parenchimatoso, i bronchi primari si dividono in bronchi secondari, terziari fino a bronchi sempre più piccoli, di ordine n. La parte non respiratoria terminale viene denominata bronchiolo. Ogni bronchiolo dà accesso a un grappolo di strutture respiratorie vere e proprie, dove avvengono gli scambi polmonari. Queste strutture vengono definite alveoli polmonari. A livello dell'alveolo ci sono i pneumociti primari, che sono deputati agli scambi respiratori e i pneumociti secondari, deputati alla produzione di surfactante.

Trachea, più o meno lunga a seconda della lunghezza del collo, che si divide in bronchi primari o extrapolmonari, all'interno della massa del polmone parenchimatoso ci sono i bronchi secondari, terziari fino a bronchi di ordine n. La parte terminale non respiratoria del polmone del mammifero viene definita bronchiolo. Il bronchiolo dà accesso ad un grappolo di alveoli, dove avvengono gli scambi respiratori.

Per quanto riguarda la struttura istologica, nella trachea e nei bronchi extrapolmonari e intrapolmonari c'è una struttura (già descritta per i setti del polmone settato), in cui sono presenti nell'epitelio superficiale una popolazione di cellule ciliate frammiste alle quali si trovano cellule mucipare caliciformi. La trachea è una struttura, che per definizione, deve sempre rimanere dilatata, beante; infatti nella trachea di tutti i vertebrati, quindi anche nei Mammiferi, ci sono strutture cartilaginee di sostegno che formano dei semi-anelli. A livello

dei bronchi extrapolmonari, e poi anche intrapolmonari (secondari, terziari...) la struttura scheletrica/cartilaginea si fa sempre meno importante per permettere una maggiore dilatazione della massa polmonare. Nella trachea c'è un epitelio pseudo-stratificato ciliato in cui sono frammiste cellule mucipare caliciformi; nei bronchi c'è un epitelio cilindrico ciliato con cellule caliciformi e nei bronchi secondari, terziari... si ha un appiattimento progressivo dell'epitelio, che si fa cubico ciliato con ancora presenti, ma sempre più rare, cellule mucipare caliciformi. La struttura del bronchiolo è particolare, il bronchiolo non ha strutture di sostegno di cartilagine, ma solo muscolatura e ha un epitelio piatto, che non presenta più cellule mucipare caliciformi. A livello degli alveoli, ci sono pneumociti di I tipo con espansioni giustapposte alla struttura dei capillari sanguigni del connettivo sottostante e pneumociti di II tipo.

Per quanto riguarda la ventilazione, l'aria può entrare dalla bocca o dalle narici; la cavità orale è separata dalla cavità delle vie respiratorie da un palato secondario completo; l'aria poi entra a livello faringeo, passa alla trachea; dalla trachea ai bronchi primari e poi ai bronchi intrapolmonari fino ad arrivare ai bronchioli. Dai bronchioli l'aria arriva agli alveoli. A livello degli alveoli, come a livello dei faveoli dei polmoni sacciformi o dei polmoni parenchimatosi dei rettili, si ha una sorta di ristagno dell'aria. L'aria viene sempre mescolata, ma si ha una presenza costante di aria residua (all'espiazione l'aria fuoriesce dagli alveoli, ripercorre l'albero respiratorio, ma gli alveoli non si svuotano mai completamente; quindi una certa percentuale di aria residua rimane sempre negli alveoli, così come rimaneva nei faveoli).

Sezione istologica ->Struttura dell'epitelio tracheale: epitelio pseudostratificato ciliato. Frammiste alla cellule ciliate, più abbondanti ci sono cellule mucipare caliciformi (più chiare perché piene di muco). A livello della tonaca mucosa si riconoscono delle ghiandole e a livello della tonaca sottomucosa si riconosce la cartilagine.

Sezione di un polmone parenchimatoso alveolare di Mammifero -> aspetto spugnoso in cui si riconoscono alveoli polmonari; tra un alveolo e l'altro si sviluppa tutta la rete dei capillari sanguigni.

Nei Mammiferi, a livello della cavità orale, c'è una separazione completa tra le vie respiratorie e la cavità orale in senso stretto; c'è un palato secondario completo che quindi separa il primo tragitto della via percorsa dall'aria che può entrare separatamente rispetto alla cavità orale, permettendo così la masticazione. C'è poi un tratto comune tra le vie respiratorie e il canale alimentare, il faringe e poi la trachea che convoglia l'aria nelle due porzioni pari, nei bronchi extrapolmonari e poi nel parenchima polmonare. C'è un vero e proprio albero respiratorio per cui dai bronchi secondari si originano bronchi terziari fino a bronchi di ordine n e infine ai bronchioli. I bronchioli sono l'ultima porzione non respiratoria che portano l'aria alle strutture respiratorie degli alveoli. Nel mammifero si ha una ventilazione molto efficiente grazie a una buona capacità di dilatare la cavità toracica, tramite l'azione combinata di muscoli intercostali e di un vero e proprio muscolo diaframma. Si ha una separazione della cavità corporea in una cavità peritoneale in cui sono contenuti i visceri e una cavità pleurica in cui sono contenuti i polmoni. La dilatazione della cavità pleurica è data dall'azione combinata dei muscoli intercostali e dall'abbassamento del muscolo diaframma. Abbassandosi, il muscolo diaframma spinge verso il basso i muscoli e audiava pertanto la dilatazione polmonare. I Mammiferi hanno una muscolatura assile potente che è rappresentata sia dai muscoli intercostali che da un vero e proprio muscolo diaframma.

Per comprendere la struttura del polmone parenchimatoso degli Uccelli bisogna rifarsi al polmone parenchimatoso dei Rettili, dove dalla trachea si dipartono bronchi extrapolmonari e questi danno accesso a una cavità quasi ormai virtuale, denominata bronco intrapolmonare. Nei Rettili attuali non c'è un polmone parenchimatoso in cui si riconosce un albero respiratorio, ma si riconosce la trachea, i bronchi extrapolmonari, una cavità residua che costituisce il bronco intrapolmonare e la massa di faveoli attorno, che con i setti hanno occupato tutto lo spazio della cavità polmonare, rendendo l'organo pieno.

Negli Uccelli si assiste a una situazione complessa, ma in qualche modo derivata da un polmone parenchimatoso di Rettile. Per quanto riguarda la struttura delle vie respiratorie, c'è un palato secondario incompleto, che parzialmente divide la cavità orale dalle vie aeree, c'è un transito a livello del faringe e una trachea impari da cui si dividono bronchi extrapolmonari o bronchi primari. Il bronco extrapolmonare si continua a livello della massa del polmone a livello di unico bronco intrapolmonare che si chiama

mesobronco, che percorre il polmone in tutta la sua lunghezza. Non si ha la separazione di una cavità pleurica da una cavità addominale, ma il polmone si trova a livello della cavità generale del corpo.

Uccelli → polmone parenchimoso parabronchiale

Mammiferi → polmone parenchimoso alveolare

Rettili → polmoni sacciformi (mucosa orofaringea)

Nel polmone degli uccelli si sono identificate alcune parti del polmone che non hanno una funzione respiratoria, ma una funzione di contenimento temporaneo dell'aria; questo avviene anche nei polmoni di alcuni rettili dove la porzione caudale del polmone ha una sorte di funzione di bacino di contenimento dell'aria che poi viene immessa nella parte più ricca di faveoli, dove possono avvenire gli scambi respiratori.

Nei polmoni degli uccelli attuali in associazione al polmone parenchimoso, dove avvengono gli scambi respiratori, si sviluppano delle porzioni extrapolmonari che hanno la funzione di sacche di contenimento dell'aria, dove non avvengono gli scambi respiratori; sono un deposito temporaneo di aria. Queste sacche prendono il nome di sacche aerifere, ci sono sacche aerifere anteriori e sacche aerifere posteriori. A seconda del tipo di Uccello si ha la localizzazione delle sacche in regioni, organi diversi, compresa la localizzazione delle sacche aerifere a livello di alcune ossa, che prendono il nome di ossa pneumatiche. Questo è vantaggioso perché in questo modo la sacca aerifera non occupa spazio a livello della cavità corporea e perché in questo modo la sacca aerifera riesce ad alleggerire l'ossatura dell'uccello che spicca il volo. Ci sono porzioni non respiratorie posteriori a costituire le sacche aerifere posteriori, simili come concetto alle parti posteriori non respiratorie di molti rettili, ma anche sacche aerifere anteriori, quindi espansioni anteriori che non hanno un significato respiratorio in senso stretto, non hanno un significato nello scambio dei gas.

Ripercorrendo la struttura del polmone dell'Uccello, dalla trachea si dipartono bronchi primari; il bronco primario si continua a livello della massa polmonare in un bronco intrapolmonare, chiamato mesobronco; il mesobronco posteriormente si continua con sacche aerifere posteriori e anche con bronchi secondari. Si hanno dei bronchi secondari anche anteriormente, cioè dei rami del mesobronco anche anteriormente e i bronchi secondari anteriori si collegano con sacche aerifere anteriori.

Questa struttura molto complessa descrive soltanto parti dell'apparato respiratorio degli Uccelli che non hanno un ruolo negli scambi respiratori in senso stretto. Si hanno: trachea, bronchi extrapolmonari, mesobronco (o bronco intrapolmonare) e sacche aerifere che sono o vie di passaggio dell'aria o sacche di contenimento dell'aria stessa, senza che avvengono scambi respiratori. Dal mesobronco si dipartono anche bronchi secondari; ci sono bronchi secondari posteriori, connessi alle sacche aerifere posteriori e bronchi secondari anteriori connessi alle sacche aerifere anteriori.

Struttura in generale: bronco intrapolmonare o mesobronco, bronchi secondari (definiti secondari perché il bronco primario è quello extrapolmonare), che si diramano dal mesobronco dando accesso alle sacche aerifere posteriori e alle sacche aerifere anteriori; dai bronchi secondari stessi si diramano ulteriori rami, parabronchi, che sono interconnessi tra loro da canali passanti, che prendono il nome di capillari aeriferi.

La struttura respiratoria in senso stretto in cui avvengono gli scambi respiratori sono i capillari aeriferi.

Il polmone degli Uccelli è un polmone parenchimoso parabronchiale rigido, non c'è la necessità di dilatare o coartare le strutture polmonari, perché non si deve consentire la dilatazione o la coartazione di strutture a fondo cieco, come sono gli alveoli o i faveoli. Il polmone parenchimoso parabronchiale è rigido dove l'aria viene insufflata, viene spinta dall'azione delle sacche aerifere che funzionano un po' come dei mastici.

Struttura istologica dei parabronchi e dei capillari aeriferi:

parabronco → un tubo passante con forellini, tutto forellato; queste strutture che si dipartono dalla superficie del parabronco prendono il nome di atri. (parabronco come un tubo che si apre in atri). Ogni atrio dà l'accesso ai capillari aeriferi. Un certo numero di capillari aeriferi interconnettono l'atrio di un parabronco con l'atrio di un altro parabronco adiacente. Se si uniscono tante strutture di questo genere, cioè tanti parabronchi

interconnessi da tanti capillari aeriferi, che si sviluppano su tutta la superficie del parabronco, si ha una rete di canali passanti via via dalla porzione posteriore alla porzione anteriore. Questa struttura si sviluppa lungo tutta la lunghezza del parabronco, da ogni atrio dei parabronchi partono gruppi di capillari aeriferi che interconnettono il parabronco con altri parabronchi. Ogni parabronco è interconnesso a una rete di parabronchi e non a un singolo parabronco tramite capillari aeriferi, che sono strutture molte sottili e lineari. (guarda immagini)

il parabronco è una struttura cava attraverso la quale passa aria nel centro, l'aria si dirige ai lati dove trova gli atri; a livello degli atri si dipartono i capillari aeriferi. Quindi dal lume del parabronco si ha l'accesso attraverso gli atri ai vari capillari aeriferi che si dirigono verso la periferia del parabronco, che portano l'aria verso la periferia, andando a costituire quella massa laterale dei parabronchi, che è la massa di capillari che interconnette un parabronco all'altro. Inframmezzati ai capillari aeriferi e quindi lateralmente ai parabronchi ci sono anche i capillari sanguigni. C'è un sistema vascolare costituito da capillari sanguigni giustapposti ai capillari aeriferi ed è la giustapposizione tra l'epitelio sottile dei capillari aeriferi e l'endotelio dei vasi dove avvengono gli scambi respiratori. C'è un flusso continuo di aria che transita dai parabronchi, attraverso gli atri passa ai capillari aeriferi, che non sono mai a fondo cieco, ma sono passanti da un parabronco all'altro. Nel passaggio da parabronchi che si trovano più posteriormente a parabronchi che si trovano più anteriormente si ha un'area che si scarica di ossigeno e si carica di anidride carbonica.

Dal punto di vista istologico, la trachea, i bronchi primari e il mesobronco hanno una struttura tipica di via respiratoria, tipica a quella descritta per la trachea di un mammifero; quindi un epitelio pseudostratificato ciliato e la presenza di cellule mucipare caliciformi (la trachea e i bronchi primari sono sostenuti anche da pezzi cartilaginei). Dal mesobronco si dipartono bronchi secondari caratterizzati da un epitelio cilindrico ciliato in cui sono frammiste cellule caliciformi, poi la struttura dei parabronchi con gli atri e dei capillari aeriferi.

Nell'Uccello è rilevante che i pneumociti di I tipo, dove avviene la respirazione, si trovino nei capillari aeriferi, mentre i pneumociti di II tipo sono segregati all'interno degli atri, non si trovano nelle porzioni respiratorie in senso stretto.

La ventilazione polmonare avviene grazie all'azione delle sacche aerifere che si comportano come dei veri e propri mantici: la dilatazione delle sacche aerifere richiama aria, la loro compressione spinge l'aria. Tutte le sacche aerifere, sia quelle posteriori che quelle anteriori si dilatano contemporaneamente durante il processo di inspirazione e si comprimono contemporaneamente durante il processo di espirazione.

Durante l'inspirazione, l'aria entra, transita attraverso la trachea, attraverso i bronchi extrapolmonari, attraversa il polmone passando lungo il mesobronco e si va a localizzare nelle sacche aerifere posteriori. Questo è il movimento dell'aria che proviene dall'esterno. La dilatazione delle sacche aerifere anteriori, che è in contemporanea durante l'inspirazione richiama l'aria che si trova nel parenchima polmonare, quindi l'aria che si trova nei parabronchi e nei capillari aeriferi e che è già stata sfruttata per ricavare ossigeno e che è stata caricata di anidride carbonica.

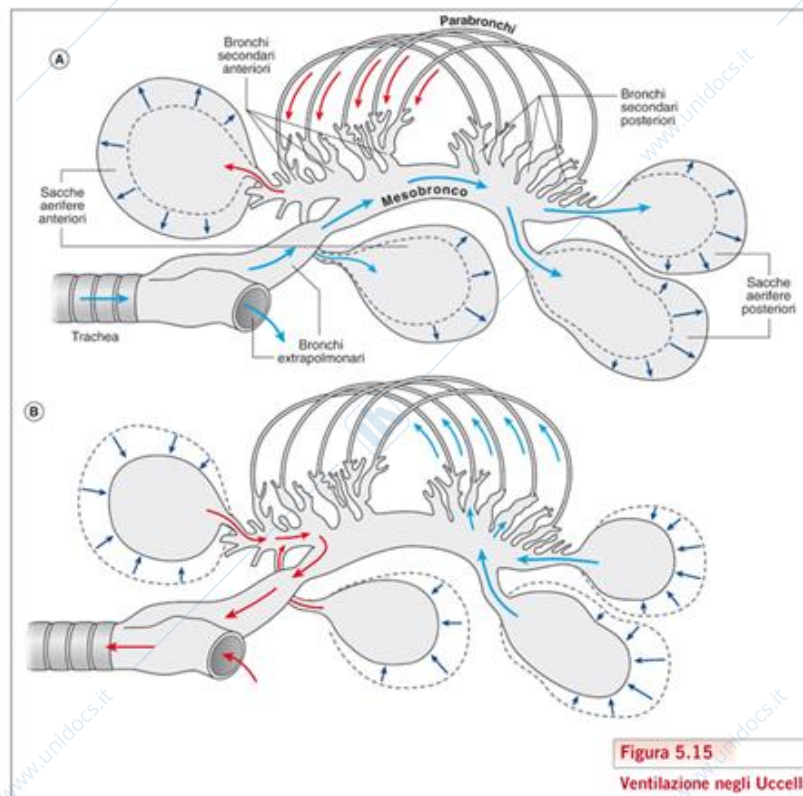
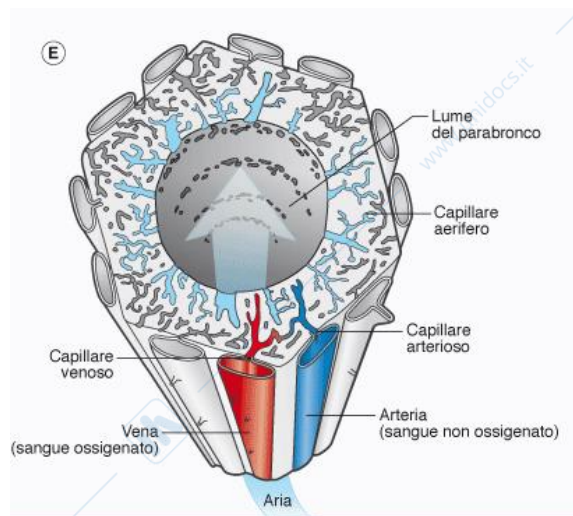
Dunque, durante l'inspirazione le sacche aerifere posteriori si caricano di aria "pulita", ricca di ossigeno, mentre le sacche aerifere anteriori si caricano di aria, che è passata nel parenchima polmonare e che quindi è ricca di anidride carbonica e povera di ossigeno.

Durante l'espirazione, cioè durante la coartazione delle sacche aerifere, contemporaneamente, l'aria che si trova posteriormente ricca di ossigeno viene spinta nel parenchima polmonare dai bronchi secondari posteriori, ai parabronchi e ai capillari aeriferi; mentre l'aria che si trova nelle sacche aerifere anteriori prende la via dei bronchi secondari anteriori, del mesobronco e infine dei bronchi extrapolmonari e della trachea.

Per compiere un ciclo completo l'aria deve passare prima nella parte posteriore del polmone e poi nella parte anteriore; da quando l'aria entra a quando esce servono 2 inspirazioni e 2 espirazioni. Alla prima inspirazione l'aria entra dalla bocca o dalle narici, transita nel faringe, raggiunge la trachea, il bronco primario, attraversa il mesobronco e lungo il mesobronco si dirige alla sacche aerifere posteriori, che richiamano l'aria perché si sono dilatate. Alla prima espirazione l'aria passa dalle sacche aerifere posteriori, ai bronchi secondari

posteriori e raggiunge il parenchima polmonare, i parabronchi e i capillari aeriferi. Alla seconda inspirazione si ha la dilatazione delle sacche aerifere; le sacche aerifere anteriori richiamano l'aria che si trova nei parabronchi e nei capillari aeriferi, ormai caricata di anidride carbonica e alla seconda espirazione, quindi alla seconda contrazione delle sacche aerifere si ha la contrazione anche delle sacche aerifere anteriori e l'aria passa ai bronchi secondari anteriori, al mesobronco, ai bronchi primari e fuoriesce dalla trachea e dalla narici o dalla bocca. Il ciclo dell'aria da quando esce a quando entra deve subire 2 inspirazioni e 2 espirazione, ma si assiste a un fenomeno contemporaneo; per cui si ha un flusso sempre continuo di aria che passa dalla parte posteriore alla parte anteriore dei polmoni e non si ha mai un ristagno di aria residua nelle unità respiratorie, cioè nei capillari aeriferi.

Sezione istologica di polmone parenchimatoso parabranchiale di Uccello: le parti più evidenti sono i parabronchi, che sono strutture abbastanza grosse in cui si riconoscono dei bordi ripiegati su se stessi a costituire gli atri. Tra un parabronco e l'altro si trova la massa di capillari aeriferi, inframmezzati ai capillari sanguigni.



Anche negli Uccelli la muscolatura che consente la dilatazione e la compressione delle sacche aerifere è una muscolatura assile, quindi è l'asse corporeo che entra in gioco nei fenomeni di respirazione.

Movimenti respiratori per la ventilazione polmonare:

POMPA BUCCALE (uso della muscolatura craniale): espirazione e inspirazione → Pesci polmonati

Pompa buccale: inspirazione e pompa assiale: espirazione → Anfibi

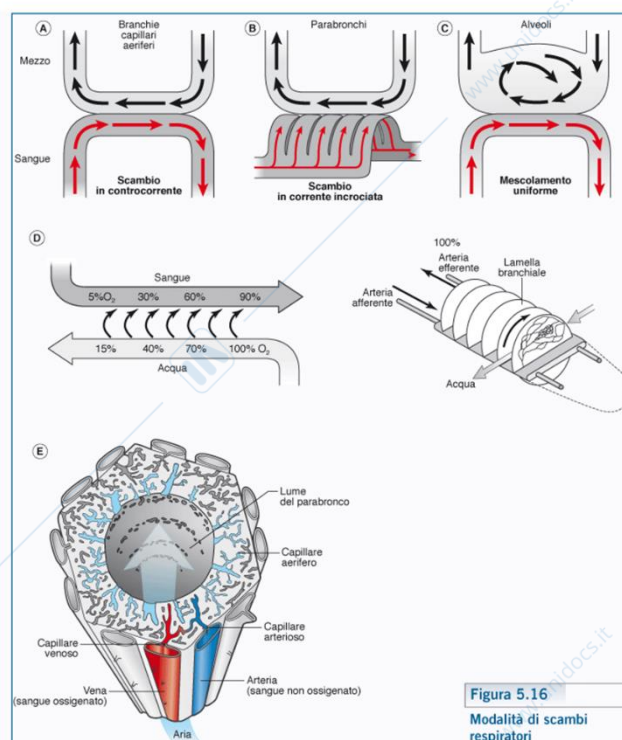
POMPA ASSIALE (uso della muscolatura assile): espirazione e inspirazione → Amnioti

Per quanto riguarda, invece, gli scambi di gas sono state adottate strategie diverse a livello delle diverse strutture respiratorie, che si sono evolute nei vari Vertebrati.

Nelle branchie dei pesci, nelle lamelle secondarie, il flusso di acqua è in contro corrente rispetto al flusso dell'aria; questo è possibile perché si ha un flusso continuo senza ristagno. La stessa cosa si realizza anche a livello dei capillari aeriferi, dove l'aria scorre in contro corrente rispetto al flusso del sangue nei capillari sanguigni. Quindi, siano flussi contro corrente sia a livello delle lamelle secondarie dei Pesci, sia a livello dei capillari aeriferi del polmone parabronchiale degli Uccelli. Quando il flusso è in controcorrente si ha lo scambio più vantaggioso.

Flussi in controcorrente permettono di non raggiungere mai un equilibrio.

L'ossigeno si sposta dalla matrice, aria o acqua, al sangue finché viene raggiunto un equilibrio, in cui si hanno concentrazioni paritarie. Questo non è del tutto vero, perché l'ossigeno viene catturato dall'emoglobina, però in buona sostanza si raggiunge un equilibrio oltre il quale l'ossigeno non si sposta più. Questo se non avvengono flussi in controcorrente. Se avvengono i flussi in controcorrente, l'ossigeno scorre insieme alla matrice, aria o acqua, e man mano viene assorbito dal flusso del sangue sottostante fino ad avere un'estrazione quasi totale dell'ossigeno; grazie al fatto che quando il sangue scorre in controcorrente la prima porzione di sangue che scorre nel capillare è parte di sangue completamente scarica di ossigeno e quindi riesce ad estrarre il sangue anche da una matrice molto impoverita. Man mano che si procede allo scorrimento del sangue, che via via si è caricato di ossigeno, incontra una matrice sempre più pulita. Lo scambio di gas per flussi in controcorrente è il più vantaggioso perché consente lo scambio più efficiente, la migliore resa respiratoria.



La stessa cosa accade per l'anidride carbonica, al momento in cui la matrice entra nella struttura respiratoria, nella lamella secondaria o nei capillari aeriferi, si ha la minore quantità di anidride carbonica presente e via via si carica di essa. Per quanto riguarda il flusso sanguigno all'immissione del sangue nel capillare respiratorio si ha la quantità massima di anidride carbonica che via via va impoverendosi, ma continuando a poter cedere CO_2 alla matrice, aria o acqua, perché incontra delle porzioni sempre meno cariche.

Nei polmoni degli Uccelli c'è anche un'altra strategia, scambio in corrente incrociata, che si realizza man mano che l'aria passa lungo il parabronco. Lungo il parabronco l'aria si impoverisce sempre di più di ossigeno e si carica di anidride carbonica in modo incrociato rispetto alla struttura perpendicolare del flusso.

Per i polmoni che hanno alveoli o faveoli, che hanno sempre aria residua, gli scambi sono meno efficienti perché si ha sempre la presenza di aria residua carica di anidride carbonica e scarica di ossigeno. Tuttavia, ci sono dei rimescolamenti, a livello degli alveoli o dei faveoli, che favoriscono lo scambio, il contatto lungo la superficie respiratoria dell'aria rinnovata con il flusso sanguigno.

Efficienza respiratoria degli scambi in controcorrente che portano il sistema delle branchie dei Pesci, il sistema del polmone parenchimatoso parabronchiale con i capillari aeriferi degli Uccelli a essere le strutture più efficienti in assoluto dal punto di vista respiratorio.