

Comprende versione

**ebook**



# Manuale di Anatomia Comparata

**II Edizione**

Elena **Menegola**

Luca **Del Giacco**

Giulia **Guerriero**

Eugenia **Lauriano**

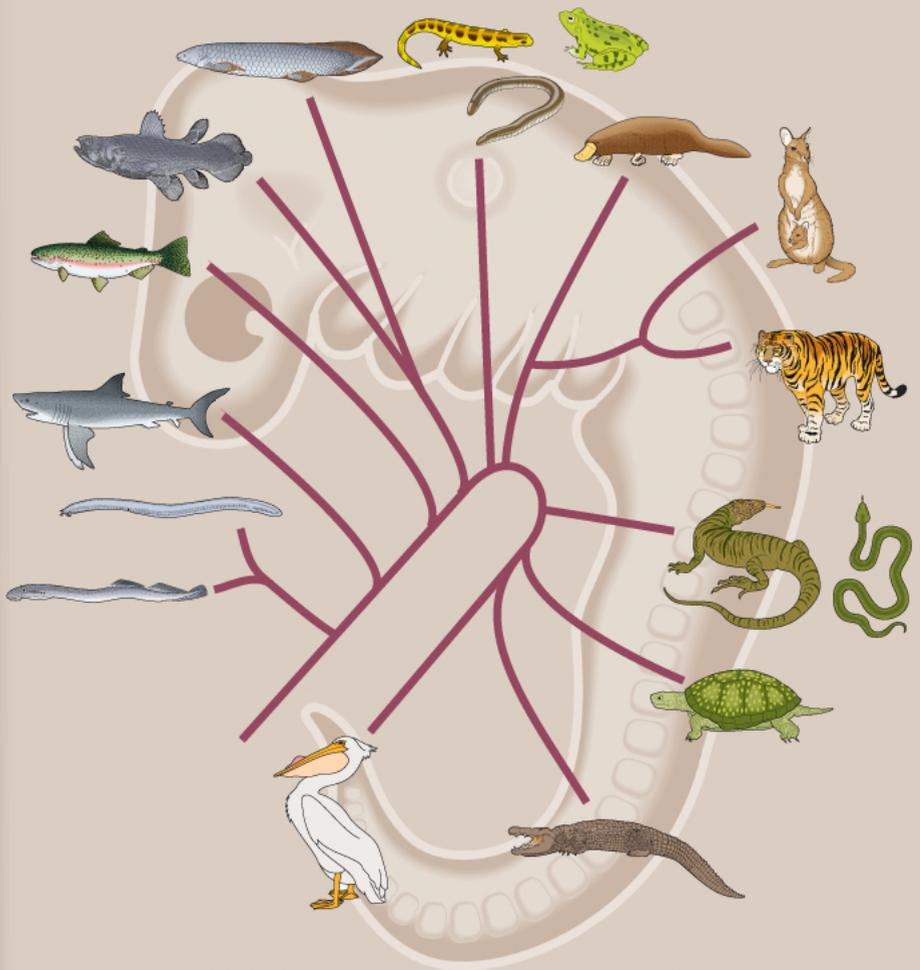
Davide **Malagoli**

Vincenzo **Parrino**

Giovanni **Scillitani**

Francesco **Vanzi**

Mirella **Vazzana**





# Accedi ai contenuti digitali

## Espandi le tue risorse

un libro che **non pesa**  
e si **adatta** alle dimensioni  
del **tuo lettore!**



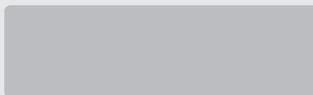
COLLEGATI AL SITO  
**EDISES.IT**

ACCEDI AL  
**MATERIALE DIDATTICO**

SEGUI LE  
**ISTRUZIONI**

Utilizza il codice personale contenuto nel riquadro per registrarti al sito **edises.it** e accedere ai contenuti digitali.

Scopri il tuo **codice personale** grattando delicatamente la superficie



Il volume NON può essere venduto, né restituito, se il codice personale risulta visibile.  
L'**accesso ai contenuti digitali** sarà consentito **per 18 mesi**.

Per attivare i **servizi riservati**, collegati al sito **edises.it** e segui queste semplici istruzioni

### Se sei registrato al sito

- clicca su *Accedi al materiale didattico*
- inserisci email e password
- inserisci le ultime 4 cifre del codice ISBN, riportato in basso a destra sul retro di copertina
- inserisci il tuo **codice personale** per essere reindirizzato automaticamente all'area riservata

### Se non sei già registrato al sito

- clicca su *Accedi al materiale didattico*
- registrati al sito **edises.it**
- attendi l'email di conferma per perfezionare la registrazione
- torna sul sito **edises.it** e segui la procedura già descritta per *utenti registrati*



I contenuti digitali sono accessibili dalla propria **area riservata** secondo la procedura indicata nel frontespizio.

Dalla sezione **materiali e servizi** della tua area riservata potrai accedere all'**Ebook**, ovvero la versione digitale del testo in formato epub, standard dinamico che organizza il flusso di testo in base al dispositivo sul quale viene visualizzato. Fruibile mediante l'applicazione gratuita BookShelf, consente una visualizzazione ottimale su lettori e-reader, tablet, smartphone, iphone, desktop, Android, Apple e Kindle Fire.

L'accesso ai contenuti digitali sarà consentito per **18 mesi**.

Manuale di  
**Anatomia  
Comparata**

II Edizione

a cura di Elena Menegola



Manuale di Anatomia Comparata - Seconda edizione  
Copyright © 2024, EdiSES Edizioni S.r.l. – Napoli

9 8 7 6 5 4 3 2 1 0  
2028 2027 2026 2025 2024

Le cifre sulla destra indicano il numero e l'anno dell'ultima ristampa effettuata

*A norma di legge è vietata la riproduzione, anche parziale, del presente volume o di parte di esso con qualsiasi mezzo.*

L'Editore

*L'Editore ha effettuato quanto in suo potere per richiedere il permesso di riproduzione del materiale di cui non è titolare del copyright e resta comunque a disposizione di tutti gli eventuali aventi diritto.*

*Fotocomposizione: V colore di Francesco Omaggio*

*Stampato presso*

PrintSprint S.r.l. – Napoli

*Per conto della*

EdiSES Edizioni S.r.l. – Piazza Dante, 89 – Napoli

[www.edises.it](http://www.edises.it)

[assistenza.edises.it](mailto:assistenza.edises.it)

ISBN 978 88 3623 178 2

---

I curatori, l'editore e tutti coloro in qualche modo coinvolti nella preparazione o pubblicazione di quest'opera hanno posto il massimo impegno per garantire che le informazioni ivi contenute siano corrette, compatibilmente con le conoscenze disponibili al momento della stampa; essi, tuttavia, non possono essere ritenuti responsabili dei risultati dell'utilizzo di tali informazioni e restano a disposizione per integrare la citazione delle fonti, qualora incompleta o imprecisa.

Realizzare un libro è un'operazione complessa e, nonostante la cura e l'attenzione poste dagli autori e da tutti gli addetti coinvolti nella lavorazione dei testi, l'esperienza ci insegna che è praticamente impossibile pubblicare un volume privo di imprecisioni. Saremo grati ai lettori che vorranno inviarci le loro segnalazioni e/o suggerimenti migliorativi su [assistenza.edises.it](mailto:assistenza.edises.it)

*Al Prof. Erminio Giavini, ideatore e con me Autore della prima edizione di questo Manuale, Maestro scientifico e mentore per lo studio e l'insegnamento della Biologia dello Sviluppo e della Anatomia Comparata, la mia riconoscenza per la passione che mi ha trasmesso per la ricerca e la didattica.*

Elena Menegola



# Autori

Elena Menegola	Università degli Studi di Milano
Luca Del Giacco	Università degli Studi di Milano
Giulia Guerriero	Università degli Studi di Napoli Federico II
Eugenia Lauriano	Università degli Studi di Messina
Davide Malagoli	Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia
Vincenzo Parrino	Università degli Studi di Messina
Giovanni Scillitani	Università degli Studi di Bari Aldo Moro
Francesco Vanzi	Università degli Studi di Firenze
Mirella Vazzana	Università degli Studi di Palermo

## COORDINAMENTO E REVISIONE A CURA DI

Elena Menegola	Università degli Studi di Milano
----------------	----------------------------------



# Prefazione

Questo manuale si prefigge lo scopo di fornire agli studenti di Scienze Biologiche e Naturali (ma anche di altri Corsi di Laurea affini) uno strumento agile per apprendere i fondamenti dell'Anatomia Comparata dei Vertebrati attraverso un testo essenziale e aggiornato, supportato da figure schematiche che ne costituiscono parte sostanziale. Il rapporto testo-figura è il razionale su cui ci siamo basati per la preparazione di questo manuale, nella convinzione che immagini schematiche adeguatamente spiegate possano costituire un valido aiuto per la comprensione della complessità anatomica dei Vertebrati. In questa nuova edizione, testo e iconografia sono stati interamente rivisti, aggiornati e integrati con nuovi contributi.

L'organizzazione dei capitoli, sostanzialmente conservata rispetto alla precedente edizione, è volta ad illustrare le diverse strategie evolutive che rispondono nei vari Vertebrati alle diverse pressioni ambientali. In linea con le teorie evolutive della nuova branca della biologia detta EvoDevo (Evolution and Development, che pone lo sviluppo embrionale al centro delle dinamiche evolutive), cenni di Embriologia Comparata sono parte integrante di ogni capitolo e sono finalizzati a consentire una migliore comprensione dei rapporti tra ontogenesi (sviluppo embrionale) e filogenesi (evoluzione). In appendice ad ogni capitolo, è presente una galleria fotografica di preparati istologici, che rappresenta un compendio di Anatomia Microscopica, utile al lettore per visualizzare, fin nel dettaglio, l'organizzazione di organi significativi di diversi Vertebrati appresa dallo studio del testo e dalle figure schematiche. La lettura di questo manuale, che per ragioni didattiche illustra passo-passo i vari sistemi ed apparati, culmina con il capitolo conclusivo, pensato per stimolare una sintesi d'insieme su alcuni temi fondamentali dell'Anatomia Comparata dei Vertebrati. Confidiamo che questo manuale possa rappresentare un solido strumento per trarre le nozioni fondamentali dei rapporti morfologia-funzione e ontogenesi-filogenesi.

Desideriamo esprimere i nostri più sentiti ringraziamenti a tutti coloro che hanno contribuito all'edizione e alla realizzazione delle illustrazioni di questo volume.

Gli Autori

## TAVOLE ISTOLOGICHE

Le tavole mostrano sezioni istologiche (spessore 5  $\mu\text{m}$ ) di preparati significativi inclusi in paraffina. Ove non diversamente specificato, i preparati sono stati colorati con ematossilina/eosina.



# Indice generale

INTRODUZIONE	1
CAPITOLO 1	
CLASSIFICAZIONE DEI VERTEBRATI	
<b>1.1</b> <b><i>Phylum Cordati</i></b>	<b>5</b>
1.1.1 Cefalocordati	5
1.1.2 Urocordati	6
1.1.3 Vertebrati	7
<b>1.2</b> <b>Classificazione dei Vertebrati</b>	<b>8</b>
1.2.1 Agnati	8
1.2.2 Gnatostomi	9
CAPITOLO 2	
CENNI DI EMBRIOLOGIA DEI VERTEBRATI	
<b>2.1</b> <b>Ontogenesi e filogenesi</b>	<b>27</b>
2.1.1 EvoDevo	28
2.1.2 Stadio filotipico	31
<b>2.2</b> <b>L'embrione e i primi stadi di sviluppo</b>	<b>33</b>
2.2.1 La cellula uovo	33
2.2.2 Segmentazione e gastrulazione	35
2.2.3 Organogenesi e morfogenesi	35
<b>2.3</b> <b>Annessi embrionali</b>	<b>37</b>
2.3.1 Sacco vitellino	38
2.3.2 Amnios e corion	39
2.3.3 Allantoide	40
2.3.4 Gli annessi embrionali nei Mammiferi	40

## X INDICE GENERALE

### CAPITOLO 3

#### APPARATO TEGUMENTARIO

<b>3.1</b>	<b>Funzioni</b>	43
<b>3.2</b>	<b>Struttura</b>	44
<b>3.3</b>	<b>Origine embrionale</b>	45
<b>3.4</b>	<b>Cute degli ittiopsidi</b>	45
	3.4.1 Epidermide	45
	3.4.2 Derma	46
<b>3.5</b>	<b>Cute dei tetrapodi</b>	48
	3.5.1 Anfibi	48
	3.5.2 Sauropsidi	49
	3.5.3 Mammiferi	53
	3.5.4 Unghie, corna e becco sono derivati cutanei dei tetrapodi	57
	<b>Tavole istologiche</b>	66

### CAPITOLO 4

#### APPARATO DIGERENTE

<b>4.1</b>	<b>Funzioni</b>	73
<b>4.2</b>	<b>Origine embrionale</b>	74
<b>4.3</b>	<b>Organizzazione generale</b>	75
	4.3.1 La bocca	77
	4.3.2 Denti	81
	4.3.3 Faringe	83
	4.3.4 Esofago e stomaco	84
	4.3.5 Intestino medio	88
	4.3.6 Ghiandole annesse	92
	<b>Tavole istologiche</b>	98

### CAPITOLO 5

#### APPARATO RESPIRATORIO

<b>5.1</b>	<b>Funzioni</b>	111
<b>5.2</b>	<b>Evoluzione</b>	112

<b>5.3</b>	<b>Struttura</b>	112
<b>5.4</b>	<b>Origine embrionale</b>	112
<b>5.5</b>	<b>Branchie</b>	115
5.5.1	Agnati	117
5.5.2	Condritti	118
5.5.3	Osteitti	120
<b>5.6</b>	<b>Polmoni</b>	120
5.6.1	Pesci polmonati	122
5.6.2	Anfibi	123
5.6.3	Sauropsidi	124
5.6.4	Mammiferi	126
<b>5.7</b>	<b>Ventilazione polmonare</b>	127
5.7.1	Dipnoi e Anfibi	127
5.7.2	Sauropsidi	128
5.7.3	Mammiferi	131
	<b>Tavole istologiche</b>	134

CAPITOLO 6

APPARATO CIRCOLATORIO

<b>6.1</b>	<b>Organizzazione</b>	143
6.1.1	Il sistema circolatorio sanguigno	143
6.1.2	Il sistema linfatico	147
<b>6.2</b>	<b>Sviluppo embrionale del sistema circolatorio</b>	149
<b>6.3</b>	<b>Evoluzione del sistema circolatorio e del cuore nei Vertebrati</b>	152
6.3.1	Circolazione semplice e doppia	152
<b>6.4</b>	<b>Il cuore degli ittiopsidi</b>	154
6.4.1	Dai "cuori" dei Missinoidi a quello dei Dipnoi	155
<b>6.5</b>	<b>Il cuore dei tetrapodi</b>	157
6.5.1	Anfibi	157
6.5.2	Rettili	159
6.5.3	Uccelli e Mammiferi	162
<b>6.6</b>	<b>Gli archi aortici</b>	164
6.6.1	Ittiopsidi	164

## XII INDICE GENERALE

6.6.2	Tetrapodi	166
6.6.3	Emergenza degli archi aortici negli amnioti	167
<b>6.7</b>	<b>Il circolo venoso</b>	<b>172</b>
<b>6.8</b>	<b>Il sangue</b>	<b>174</b>
6.8.1	I globuli rossi	174
6.8.2	I leucociti (globuli bianchi)	177
6.8.3	I trombociti	181
<b>6.9</b>	<b>Blood Forming System, il sistema di organi deputato alla formazione del sangue</b>	<b>181</b>
6.9.1	Organi emopoietici dei Ciclostomi	183
6.9.2	Organi emopoietici dei Condritti	183
6.9.3	Il rene cefalico: l'organo emopoietico principale negli Osteitti	185
6.9.4	Comparsa del midollo osseo negli Anfibi	186
6.9.5	Aggregazioni di linfociti nei Rettili come precursori dei linfonodi	187
6.9.6	La borsa di Fabrizio degli Uccelli, una pietra miliare per lo studio del sistema immunitario	187
6.9.7	Nei Mammiferi: linfonodi completi ed eterogeneità funzionale della milza	188
	<b>Tavole istologiche</b>	<b>190</b>

## CAPITOLO 7

### APPARATO URO-GENITALE

<b>7.1</b>	<b>Generalità</b>	<b>205</b>
<b>7.2</b>	<b>Struttura</b>	<b>206</b>
<b>7.3</b>	<b>Sviluppo embrionale</b>	<b>206</b>
<b>7.4</b>	<b>Il rene</b>	<b>208</b>
7.4.1	Sviluppo embrionale	208
7.4.2	Il nefrone, l'unità funzionale del rene	210
7.4.3	Il rene dei pesci	213
7.4.4	Il rene degli Anfibi	216
7.4.5	Il rene dei Sauropsidi	216
7.4.6	Il rene dei Mammiferi	219
<b>7.5</b>	<b>Vie uro-genitali</b>	<b>220</b>

<b>7.6</b>	<b>Le gonadi</b>	223
7.6.1	Sviluppo embrionale e determinazione del sesso	223
7.6.2	Il testicolo	226
7.6.3	Ovaio	228
<b>7.7</b>	<b>Ovidutti, deposizione e placentazione</b>	229
	<b>Tavole istologiche</b>	237

## CAPITOLO 8

## SISTEMA SCHELETRICO

<b>8.1</b>	<b>Funzione e struttura</b>	255
<b>8.2</b>	<b>Scheletro del cranio</b>	256
8.2.1	Sviluppo embrionale dello scheletro della testa	256
8.2.2	Splanocranio	259
8.2.3	Neurocranio	262
<b>8.3</b>	<b>Scheletro assile</b>	268
8.3.1	Sviluppo embrionale dello scheletro assile	268
8.3.2	Le vertebre degli ittiopsidi	271
8.3.3	Le vertebre dei tetrapodi	272
8.3.4	Specializzazioni regionali della colonna vertebrale degli ittiopsidi	274
8.3.5	Specializzazioni regionali della colonna vertebrale dei tetrapodi	274
8.3.6	Le coste	275
8.3.7	Lo sterno	278
<b>8.4</b>	<b>Scheletro appendicolare</b>	279
8.4.1	Sviluppo embrionale dello scheletro appendicolare	279
8.4.2	Ittiopsidi	280
8.4.3	Tetrapodi	282
8.4.4	Adattamenti dell'arto dei tetrapodi	282
8.4.5	Origine dell'arti dei tetrapodi	285
	<b>Tavole istologiche</b>	287

## CAPITOLO 9

## SISTEMA MUSCOLARE

<b>9.1</b>	<b>Funzione e organizzazione</b>	289
------------	----------------------------------	-----

## XIV INDICE GENERALE

<b>9.2</b>	<b>Sviluppo embrionale</b>	290
<b>9.3</b>	<b>Muscolatura assiale: muscolatura del tronco e della coda</b>	291
9.3.1	Muscolatura epiassiale	292
9.3.2	Muscolatura ipoassiale	293
9.3.3	Muscoli della coda nei tetrapodi	293
9.3.4	Muscoli estrinseci dell'occhio	293
<b>9.4</b>	<b>Muscolatura branchiale</b>	294
<b>9.5</b>	<b>Muscolatura delle appendici</b>	296
<b>9.6</b>	<b>Muscolatura cutanea</b>	298
	<b>Tavole istologiche</b>	299

## CAPITOLO 10

### SISTEMA ENDOCRINO

<b>10.1</b>	<b>Generalità</b>	301
<b>10.2</b>	<b>Evoluzione</b>	302
<b>10.3</b>	<b>Struttura</b>	302
<b>10.4</b>	<b>Sviluppo embrionale</b>	303
10.4.1	Ghiandole endocrine encefaliche	304
10.4.2	Ghiandole endocrine di origine faringea	305
10.4.3	Ghiandole endocrine dislocate nella cavità corporea	305
<b>10.5</b>	<b>Ipofisi</b>	306
10.5.1	Neuroipofisi	307
10.5.2	Adenoipofisi	307
<b>10.6</b>	<b>Epifisi</b>	308
<b>10.7</b>	<b>Tiroide</b>	311
<b>10.8</b>	<b>Paratiroidi</b>	312
<b>10.9</b>	<b>Corpo ultimobranchiale</b>	313
<b>10.10</b>	<b>Ghiandole adrenali</b>	313
<b>10.11</b>	<b>Altri componenti del sistema endocrino</b>	316
	<b>Tavole istologiche</b>	319

## CAPITOLO 11

## SISTEMA NERVOSO E ORGANI DI SENSO

<b>11.1</b>	<b>Generalità</b>	325
<b>11.2</b>	<b>Le cellule del sistema nervoso</b>	327
<b>11.3</b>	<b>Conduzione dell'impulso nervoso</b>	328
<b>11.4</b>	<b>Strutture del sistema nervoso centrale e periferico</b>	329
<b>11.5</b>	<b>Sviluppo embrionale</b>	331
<b>11.6</b>	<b>Il sistema nervoso centrale</b>	334
	11.6.1 Il midollo spinale	334
	11.6.2 L'encefalo	338
	11.6.3 Evoluzione delle varie porzioni encefaliche	341
<b>11.7</b>	<b>Il sistema nervoso periferico</b>	344
	11.7.1 Nervi spinali	344
	11.7.2 Nervi cranici	345
<b>11.8</b>	<b>La percezione dello stimolo</b>	348
	11.8.1 Recettori	348
	11.8.2 Esterocettori cutanei e propriocettori articolari	350
<b>11.9</b>	<b>La percezione in organi di senso speciale</b>	351
	11.9.1 Epitelio olfattivo, bottoni gustativi, retina	351
	11.9.2 Organo della linea laterale e orecchio interno	355
<b>11.10</b>	<b>Trasferimento dello stimolo nel sistema nervoso centrale: vie e integrazione superiore</b>	357
	11.10.1 Vie ascendenti	357
	11.10.2 Integrazione corticale: le cortecce	359
<b>11.11</b>	<b>La risposta</b>	362
<b>11.12</b>	<b>Il controllo delle funzioni viscerali: il sistema nervoso viscerale</b>	365
<b>11.13</b>	<b>Equilibrio</b>	367
<b>11.14</b>	<b>La ricezione della luce e le vie ottiche</b>	369
<b>11.15</b>	<b>La ricezione dei suoni e le vie acustiche</b>	372
<b>11.16</b>	<b>Chemiocettori: le vie del gusto e dell'olfatto</b>	374

**XVI** INDICE GENERALE

<b>11.17</b>	<b>Sviluppo embrionale degli organi di senso cefalici</b>	376
	<b>Tavole istologiche</b>	382

CAPITOLO 12

RICONSIDERAZIONI SULL'EVOLUZIONE DEI VERTEBRATI

<b>12.1</b>	<b>Omeostasi</b>	397
	12.1.1 Omeostasi idrico-salina	398
	12.1.2 Omeostasi termica	400
<b>12.2</b>	<b>Cresta neurale: una novità che ha permesso l'evoluzione dei Vertebrati</b>	404
<b>12.3</b>	<b>Sguardo d'insieme sull'evoluzione dei Vertebrati</b>	407

GLOSSARIO	409
-----------	-----

INDICE ANALITICO	429
------------------	-----

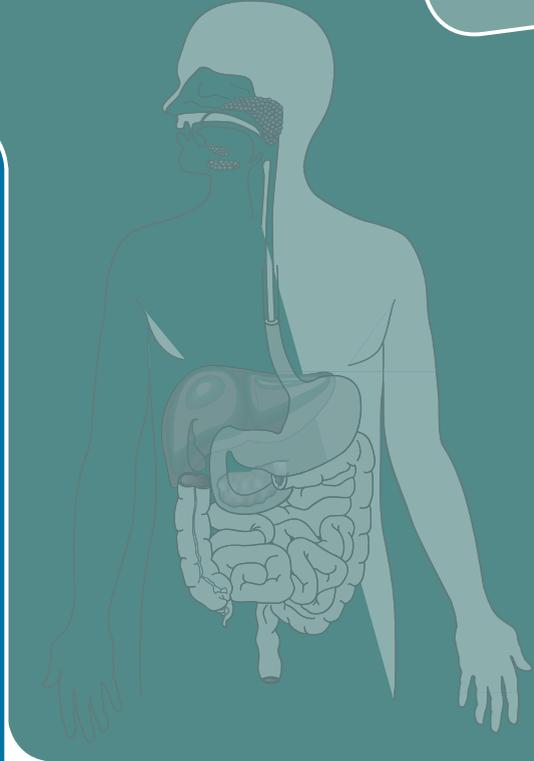
INDICE ANALITICO DELLE TAVOLE ISTOLOGICHE	441
---	-----

# Apparato digerente

# 4

## SOMMARIO

- 4.1 Funzioni
- 4.2 Origine embrionale
- 4.3 Organizzazione generale



## 4.1 Funzioni

I Vertebrati, come tutti gli esseri viventi, hanno bisogno di energia per mantenere in atto i processi vitali. L'energia necessaria deriva dalla metabolizzazione (ossidazione) a livello cellulare di sostanze organiche che costituiscono sia il materiale energetico che la materia prima per la costruzione di nuove strutture. Queste sostanze organiche vengono introdotte nell'organismo attraverso l'alimentazione. Nell'alimentazione sono implicate una grande varietà di molecole: glucidi, amminoacidi, grassi ecc. con valore energetico differente. Con gli alimenti devono inoltre essere introdotte vitamine, sali minerali e acqua.

In genere gli alimenti sono costituiti da parti grossolane, non direttamente assimilabili: l'apparato digerente ha il compito di acquisire gli alimenti in forma grezza e di trasformarli in molecole semplici che possano essere assorbite e immesse nella circolazione generale per essere assimilate dalle cellule. Questo processo di trasformazione delle macromolecole alimentari in molecole semplici e facilmente assimilabili costituisce il processo di digestione degli alimenti.

La digestione avviene in parte per via meccanica (ad esempio con la masticazione) ma soprattutto per via chimica, attraverso specifici enzimi prodotti da ghiandole. Una volta digerito, l'alimento deve essere assorbito dalle pareti del tubo digerente e i nutrienti devono essere trasferiti alla circolazione generale, che ha il compito di trasportarli a tutte le

cellule dell'organismo. L'apparato digerente è quindi fondamentale per l'approvvigionamento del cibo, per la sua digestione e per l'assorbimento dei nutrienti; per espletare queste attività esso presenta caratteristiche morfologiche e funzionali diverse nei diversi tratti e si avvale di ghiandole parietali ed extraparietali. Svolge, inoltre, un ruolo essenziale per il mantenimento dell'omeostasi idrico-salina attraverso la gestione dell'assorbimento dell'acqua e dei sali minerali. L'apparato digerente controlla inoltre i livelli ematici di glucosio. In alcuni casi può essere sede di scambi respiratori (vedi Cap. 5), ad esempio nelle salamandre e nelle tartarughe, dove la mucosa bucco-faringea è sede di scambi respiratori, e coadiuvare nelle cure parentali.

## 4.2 Origine embrionale

L'epitelio del tubo digerente, le ghiandole intramurali e il parenchima delle ghiandole extraparietali annesse prendono origine dall'epitelio dell'intestino primitivo (**archenteron**), una cavità a fondo cieco, delimitata concentricamente da endoderma e da mesoderma della splanconpleura (**Figura 4.1**). L'archenteron si mette in contatto con due invaginazioni dell'epiblasto, una cefalica (**stomodeo**) e una caudale (**proctodeo**). Dalla fusione della cavità stomodeale, dell'archenteron e della cavità proctodeale si originerà il tubo digerente, il cui epitelio, quindi, sarà di origine endodermica, tranne che a livello della cavità buccale e dei derivati proctodeali, in cui l'epitelio di rivestimento ha una componente ectodermica. A partire dal tubo digerente embrionale si formeranno sia il tubo digerente propriamente detto che le ghiandole annesse, gli epiteli respiratori delle branchie e, nei Vertebrati polmonati, gli epiteli della tonaca mucosa di trachea e bronchi e l'epitelio respiratorio degli alveoli polmonari.

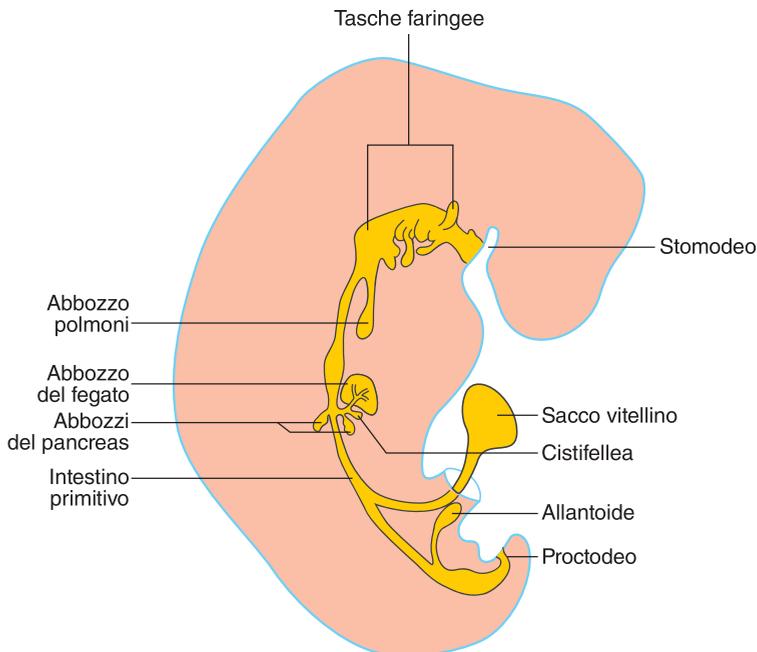


Figura 4.1 Tubo digerente embrionale e strutture annesse.

### 4.3 Organizzazione generale

*In tutti i Vertebrati l'apparato digerente è costituito dal tubo digerente, nel lume del quale riversano i loro secreti le ghiandole annesse*

Il **tubo digerente** (Figura 4.2) è un canale che si estende dalla bocca all'apertura anale (o cloacale, qualora intestino e tratto genitale utilizzino un orificio comune, come avviene nella maggior parte dei Vertebrati, ad eccezione di alcuni pesci e della maggior parte dei Mammiferi). Esso può essere schematicamente suddiviso in: intestino **cefalico** (comprendente cavità buccale e faringe), intestino **anteriore** (esofago e stomaco), intestino **medio** (nell'embrione in comunicazione con il sacco vitellino o, per i Vertebrati che si sviluppano da uova mesolecitiche, costituito da cellule endodermiche particolarmente ricche di vitello) e intestino **posteriore** (per gli amnioti, in comunicazione con l'allantoide).

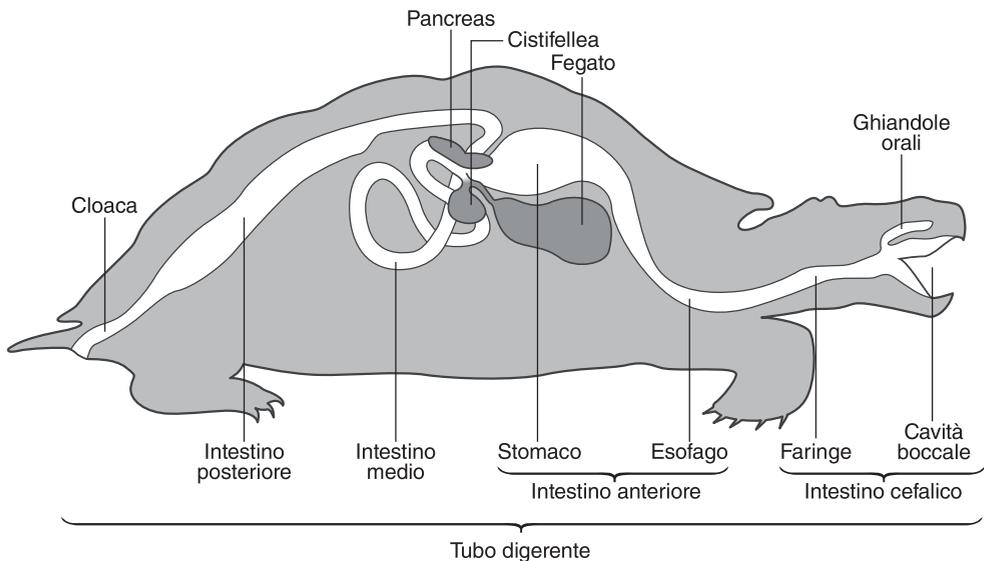


Figura 4.2 Apparato digerente nell'adulto.

Il tubo digerente è composto dal susseguirsi di organi cavi le pareti dei quali sono formate da una serie di tuniche (o tonache) concentriche (Figura 4.3).

- **Tunica mucosa**, il tessuto che delimita il lume è un epitelio, di tipo diverso a seconda del tratto di tubo digerente considerato, che poggia su uno strato di connettivo lasso, la **lamina propria**, molto vascolarizzata e ricca di linfociti e di cellule del sistema immunitario. Le mucose dei vari tratti del tubo digerente si modificano in modo graduale passando da una regione all'altra.
- **Tunica sottomucosa**, esterna alla mucosa, è costituita da connettivo lasso. Tra questa e la mucosa può essere presente un sottile strato di muscolatura liscia, la *muscularis mucosae*.

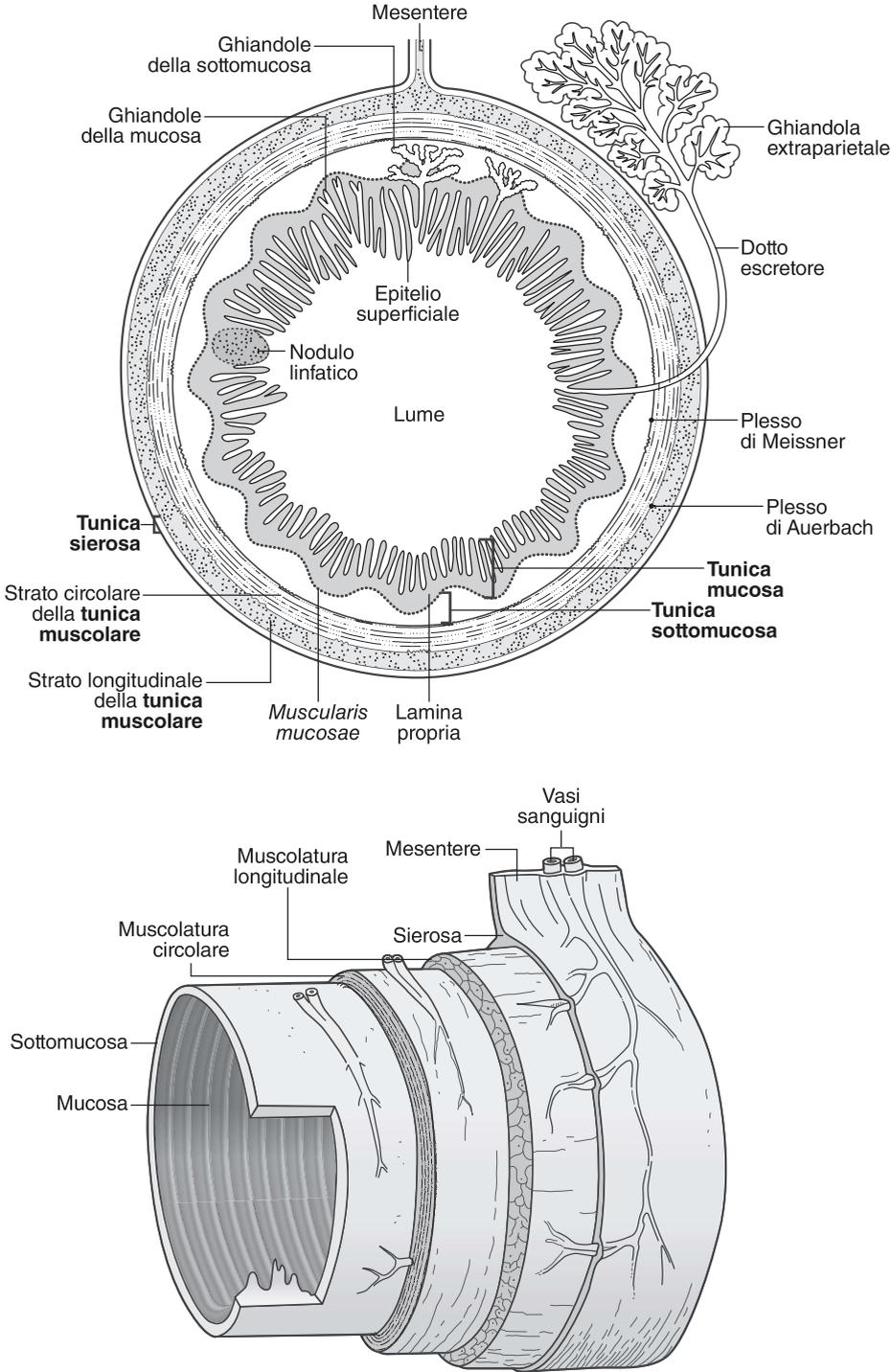


Figura 4.3 Organi cavi.

- **Tunica muscolare**, ancora più esterna, è formata da muscolatura striata nell'intestino cefalico e da muscolatura liscia nel resto del tubo digerente (ad eccezione della porzione pineale dove è presente sia muscolatura liscia che striata). La muscolatura liscia è disposta su due strati: il più interno con le fibre ad andamento circolare, il più esterno con le fibre disposte longitudinalmente. La tunica muscolare è responsabile dei movimenti peristaltici, cui è continuamente sottoposto il tubo digerente.
- **Tunica sierosa** o **avventizia** (rispettivamente a seconda che il tratto considerato sia contenuto o meno nella cavità corporea), la tunica più esterna. La sierosa è formata da un sottile strato di connettivo rivestito da epitelio pavimentoso semplice; si continua nel mesentere dorsale, da cui riceve i vasi che irrorano la parete del tubo digerente. L'avventizia è formata da solo connettivo.

Nella mucosa e talvolta anche nella sottomucosa possono essere presenti **ghiandole parietali** (cosiddette perché localizzate nella parete del tubo digerente); grosse ghiandole extraparietali (fegato, pancreas, alcune ghiandole orali) sono localizzate al di fuori della parete ma sboccano con i loro dotti nel lume del tubo digerente. Le ghiandole extraparietali annesse al tubo digerente sono organi parenchimosi (costituiti da uno stroma connettivale nel quale si localizza il tessuto funzionale, detto parenchima, per questi organi di natura ghiandolare). I Vertebrati sono caratterizzati dalla presenza di due grosse ghiandole annesse all'intestino medio: fegato e pancreas. Tetrapodi e Petromizonti sviluppano, in connessione con il tubo digerente cefalico, ghiandole orali.

Tra la sottomucosa e la muscolatura circolare e tra questa e la muscolatura longitudinale sono localizzati plessi del sistema nervoso viscerale, rispettivamente denominati **plesso di Meissner** e **plesso di Auerbach**.

In tutti i Vertebrati, organi del gusto (**bottoni gustativi**, vedi Figura 11.20) sono localizzati a livello dell'epitelio della tonaca mucosa dell'intestino cefalico. Sono organi chemiorecettori, che recepiscono molecole (zuccheri, sali, acidi e alcaloidi) disciolte in una matrice acquosa.

### 4.3.1 La bocca

La bocca è utilizzata per l'assunzione del cibo, deriva dall'invaginazione stomodeale ed è formata dalla cavità orale. In tutti i Vertebrati non Mammiferi la cavità orale si apre direttamente all'esterno tramite la rima buccale. Nei Mammiferi è presente un vestibolo della bocca delimitato da labbra, guance e arcate dentarie.

#### Agnati (Ciclostomi)

##### *Gli agnati (Ciclostomi) hanno bocca circolare non articolata*

Negli agnati è presente una rima buccale circolare (per questa caratteristica Petromizonti e Missinoidi sono riuniti nel gruppo dei Ciclostomi), non articolata, che si continua direttamente con la cavità orale.

Nei Missinoidi (**Figura 4.4**) la regione cefalica è caratterizzata dorsalmente dall'**apertura impari della narice**, che si connette al faringe grazie al canale naso-faringeo (vedi Cap. 5). La narice è circondata da due paia di tentacoli nasali (o cirri) sensitivi. Più ventralmente, la rima buccale circolare è delimitata da un vestibolo preorale, dotato di due paia di tentacoli (orali e labiali). Il vestibolo preorale non è sostenuto da pezzi scheletrici ed è caratterizzato dalla presenza di un unico dentello palatino. Al fondo del vestibolo preorale, la

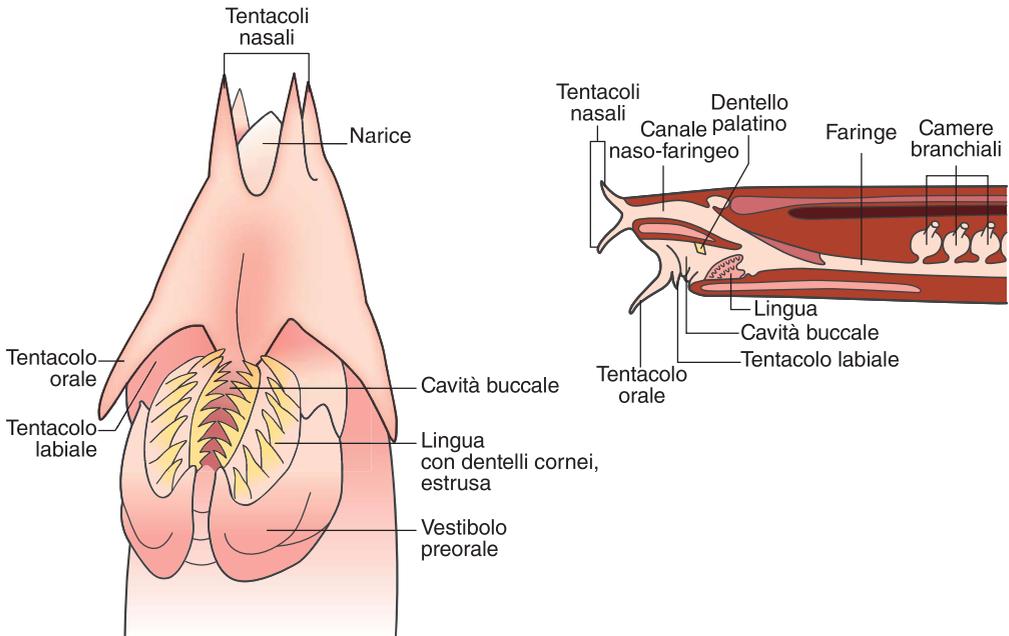


Figura 4.4 Bocca dei Missinoidi.

cavità orale è occlusa da una lingua armata di dentelli cornei; muovendosi avanti e indietro, la lingua funge da raspa.

Nei Petromizonti (Figura 4.5) la rima buccale è delimitata da un disco buccale (o disco preorale), circondato da un labbro circolare sorretto da cartilagine e con l'orlo munito di cirri e papille, che permettono alla bocca di funzionare da ventosa. Il disco buccale è fornito di **dentelli cornei** rinnovabili. A livello del disco buccale si riconosce un anello periferico dotato di dentelli marginali isolati e un imbuto preorale, in cui i dentelli sono accorpati nelle cosiddette piastre dentarie. Al fondo dell'imbuto preora-

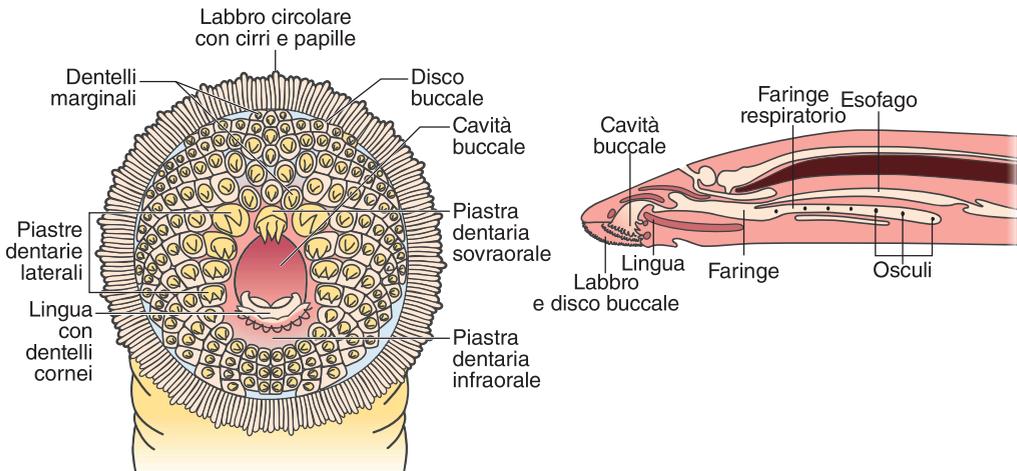
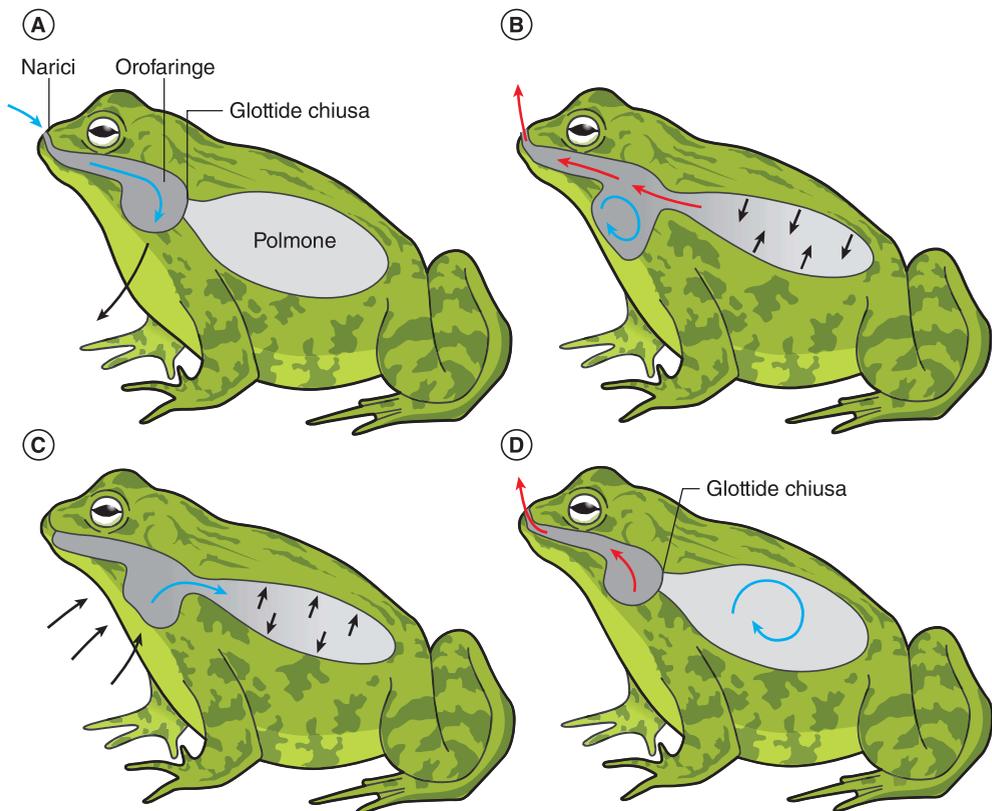


Figura 4.5 Bocca dei Petromizonti.





**Figura 5.13** Ventilazione negli Anfibi: **A)** espansione del pavimento della bocca e ingresso dell'aria dalle narici; **B)** espirazione dell'aria presente nel polmone dalle narici; **C)** deglutizione dell'aria dal pavimento della bocca al polmone; **D)** scambi respiratori a livello dell'epitelio polmonare, in questa fase l'aria residua nella cavità orale viene espulsa.

Anche negli Anfibi i polmoni sono ventilati principalmente da una pompa orale. In un primo atto respiratorio l'espansione ventrale della cavità orale forma una depressione che richiama aria dalle narici esterne aperte (**Figura 5.13A**). Successivamente, la **glottide**, che separa la cavità orale dalla corta trachea, e che era chiusa durante la fase di inspirazione, si apre e permette così all'aria viziata contenuta nei polmoni di passare nella cavità boccale (**Figura 5.13B**), mescolandosi in parte con l'aria appena introdotta, e di uscire, infine dalle narici. Ora le narici si chiudono, il pavimento della bocca si solleva e spinge l'aria ossigenata nel polmone (**Figura 5.13C**). A questo punto la glottide si chiude e l'aria viene trattenuta nei polmoni per gli scambi respiratori mentre l'aria residua nella cavità orale viene espulsa (**Figura 5.13D**).

### 5.7.2 Sauropsidi

In tutti i **Rettili** la ventilazione polmonare è efficiente poiché si basa su un meccanismo a pompa assile aspirante. In questi animali è presente la gabbia toracica, formata da coste sulle quali si inserisce la muscolatura intercostale dedicata alla respirazione. I muscoli intercostali, muovendo attivamente le coste, provocano alterne costrizioni/espansioni della cavità che accoglie i polmoni. I polmoni, a loro volta vengono compressi/ si dilatano e, a

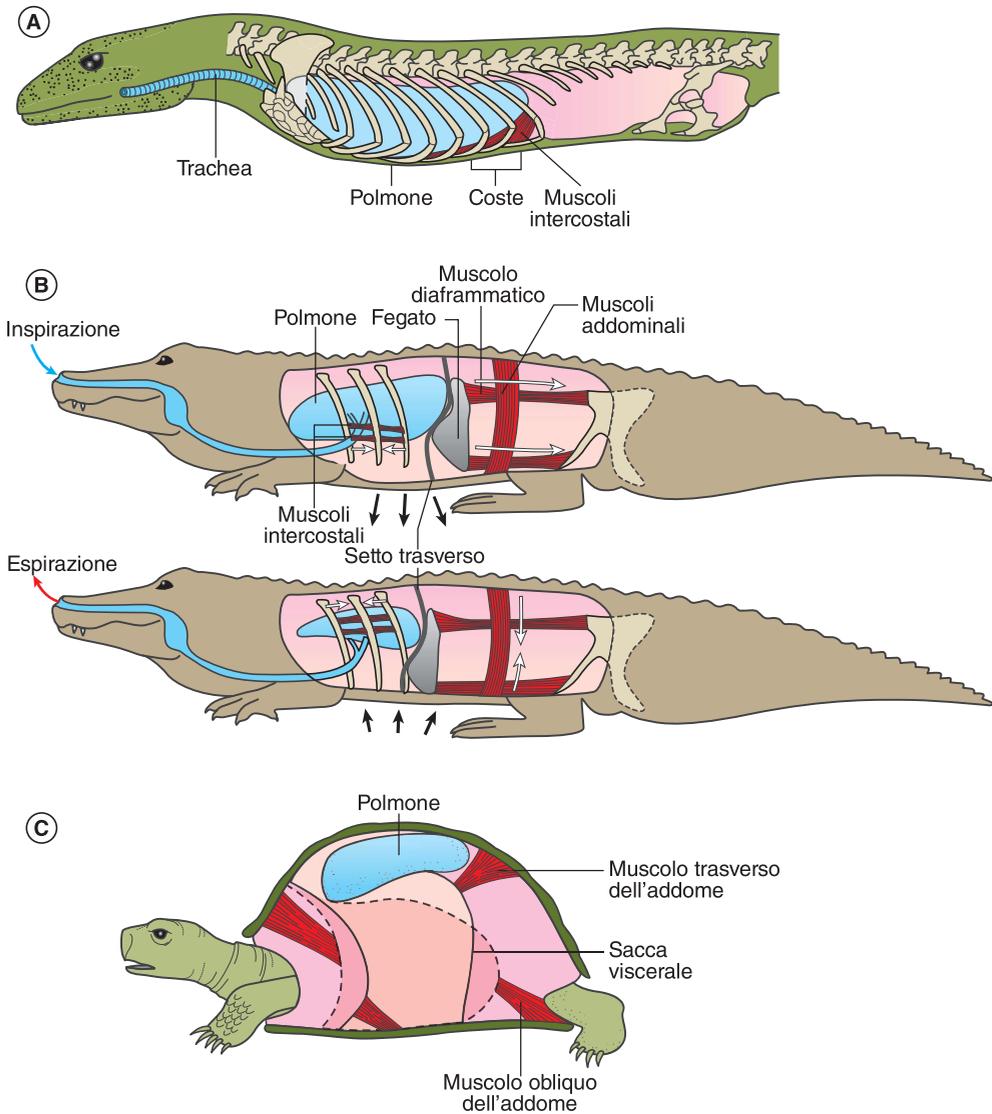


Figura 5.14 Pompa assile nei Rettili (A) Squamati, (B) Loricati e (C) Testudinati.

causa della differenza di pressione interna che si viene a generare, l'aria passivamente esce all'esterno/ viene richiamata all'interno (Figura 5.14A).

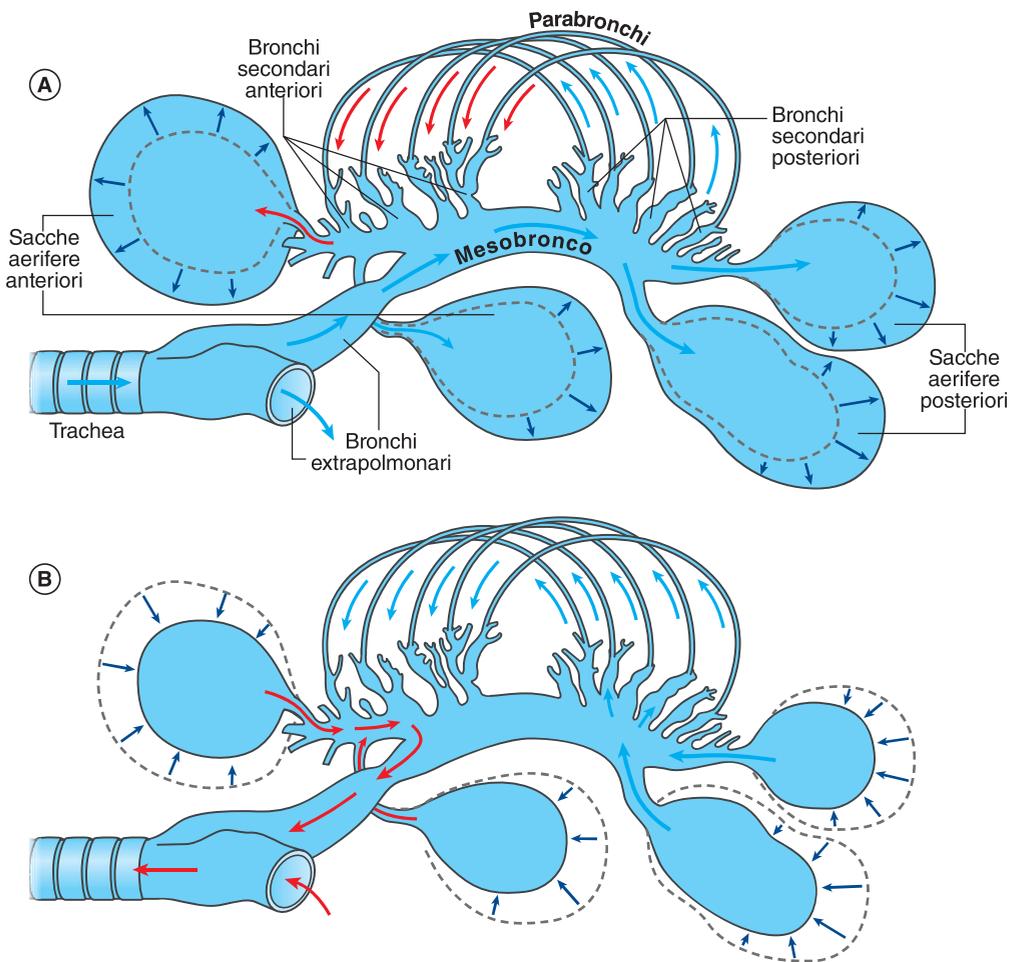
Nei **Loricati** (Figura 5.14B) la ventilazione polmonare è ulteriormente migliorata grazie alla presenza di muscoli diaframmatici (non omologhi al diaframma dei Mammiferi) e a muscoli addominali che spostano posteriormente/anteriormente il **setto trasverso** (lamina connettivale che separa la cavità pleurica da quella addominale) e il fegato, amplificando nella cavità pleurica la depressione/espansione che richiama aria nei polmoni (inspirazione) o ne provoca la fuoriuscita dell'aria (espirazione).

Nei **Testudinati** i polmoni sono posizionati sotto il carapace (Figura 5.14C), una corazzatura dermica che impedisce la mobilità della gabbia toracica, che risulta quindi rigida e poco prona a cambi di volume indotti dalla muscolatura intercostale. Ecco allora che,

all'interno del carapace, i visceri sono avvolti da una membrana connessa ai cosiddetti muscoli espiratori e inspiratori (trasverso e obliquo addominale). La contrazione del muscolo trasverso schiaccia il pacchetto viscerale contro il polmone provocandone lo svuotamento (espirazione). Viceversa, durante l'inspirazione, il muscolo obliquo addominale abbassa il pacchetto viscerale provocando l'espansione del polmone e l'ingresso dell'aria.

La ventilazione nei Rettili è resa efficiente anche dalla presenza di **regioni polmonari non respiratorie**, che funzionano come serbatoi e, come è stato dimostrato ad oggi in Squamati e Loricati, consentono il flusso unidirezionale dell'aria e, per conseguenza, rendono possibili scambi in controcorrente (BOX 5.2).

La ventilazione negli **Uccelli** (Figura 5.15) è data dalla espansione/contrazione delle **sacche aerifere** che garantiscono il flusso unidirezionale dell'aria e, al contempo, impedi-



**Figura 5.15** Ventilazione negli Uccelli. **A)** Inspirazione: le sacche aerifere si dilatano, il 75% dell'aria inspirata viene convogliata nelle sacche aerifere posteriori; il restante 25% penetra dai bronchi secondari posteriori nel parenchima polmonare, contribuendo a convogliare l'aria del ciclo precedente nelle sacche aerifere anteriori; **B)** espirazione: le sacche aerifere si contraggono, l'aria contenuta nelle sacche aerifere anteriori viene espirata, quella contenuta nelle sacche aerifere posteriori viene insufflata nel parenchima polmonare. Affinché l'aria compia un ciclo completo sono necessari in sequenza due atti di inspirazione e espirazione.

scono che aria residua possa essere presente a livello delle strutture respiratorie. Gli scambi dei gas sono sempre in controcorrente (**BOX 5.2**).

### 5.7.3 Mammiferi

Nei Mammiferi la presenza di un vero diaframma muscolare tra la cavità pleurica e la cavità peritoneale, unita a una notevole mobilità delle coste, permette una ventilazione polmonare bidirezionale molto efficiente. Durante l'inspirazione i muscoli intercostali fanno ruotare in avanti le coste e lo sterno, mentre il diaframma si appiattisce; ciò provoca una notevole espansione della gabbia toracica e i polmoni, in essa contenuti, si espandono a loro volta richiamando aria. Nell'espirazione i muscoli intercostali fanno ruotare indietro le coste e il diaframma si piega a cupola verso la gabbia toracica; ciò provoca una diminuzione del volume del torace e una costrizione del polmone che, come una spugna, espelle l'aria in esso contenuta.

## BOX 5.2

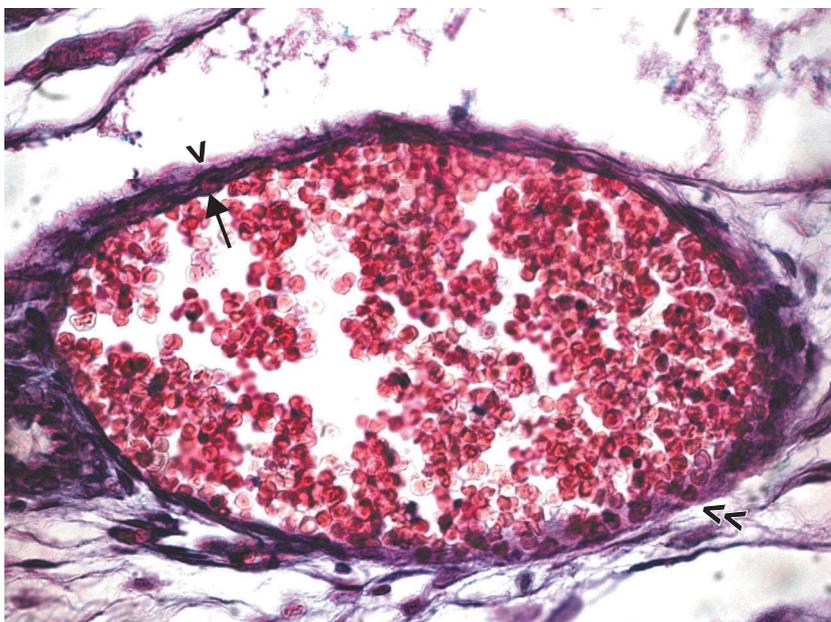
### Strategie di scambi respiratori: controcorrente, corrente incrociata e mescolamento uniforme

Le branchie costituiscono uno tra i più efficienti sistemi di scambio respiratorio; questa alta efficienza è necessaria perché l'acqua contiene disciolto al massimo circa 1/20 dell'ossigeno contenuto nell'aria. Nelle branchie l'acqua fluisce lungo le lamelle in direzione opposta rispetto a quella del sangue (**controcorrente**) (**Figura 5.16A,D**). In questo modo l'acqua, man mano che scorre lungo la lamella, incontra sangue sempre più povero di ossigeno: si mantiene così un continuo gradiente di pressione di ossigeno tra acqua e sangue che permette di estrarre circa l'80% dell'ossigeno contenuto nell'acqua. Il medesimo discorso vale per la CO<sub>2</sub>, la cui pressione parziale risulta sempre maggiore nel sangue rispetto all'acqua. Il sistema di scambio controcorrente può essere efficacemente messo in atto ogniqualvolta esiste una corrente unidirezionale, situazione che è stata dimostrata anche nel polmone di Squamati e Loricati ed è sempre presente nel polmone degli Uccelli. Inoltre, la particolare struttura anatomica del polmone degli Uccelli fa sì che il sangue fluisca nei capillari sanguigni in modo ortogonale rispetto al flusso dell'aria nei parabronchi (**Figura 5.16B,E**). In questo modello, detto flusso a **corrente incrociata**, i flussi di aria e sangue si incrociano l'un l'altro più volte lungo il decorso del parabronco, creando un gradiente per il trasferimento dell'ossigeno ad ogni incrocio, diverso ad ogni intersezione. Il risultato netto in questo sistema è che il sangue che lascia il polmone ha rimosso la maggior parte dell'ossigeno dell'aria.

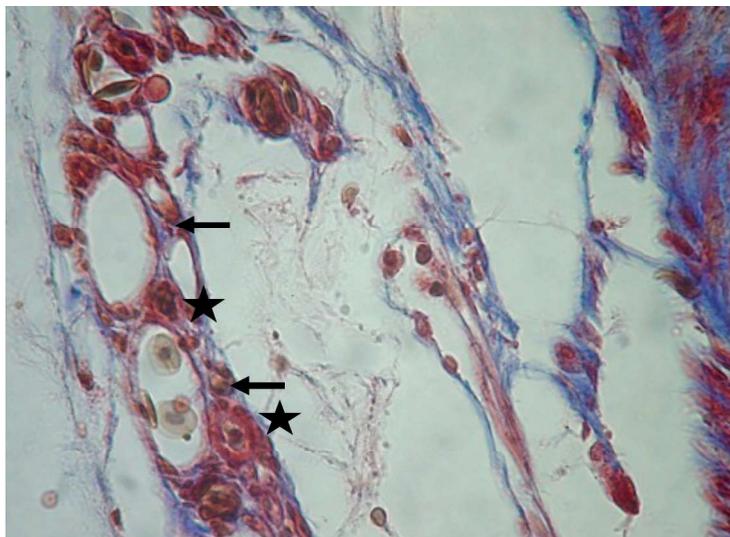
Nei polmoni nei quali rimane aria residua nelle vie respiratorie, la frequenza degli atti respiratori permette un rimescolamento a livello alveolare tale da provvedere un'aria per gli scambi respiratori a composizione costante (**mescolamento uniforme**) (**Figura 5.16C**).



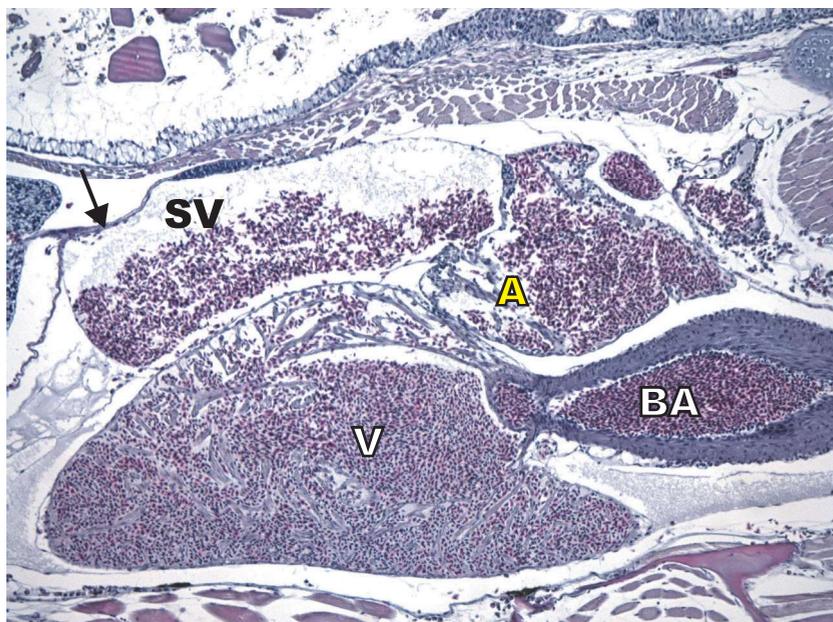
E Arteria di medio calibro (*Rattus norvegicus*, 40×): → tunica intima, ► tunica media con fibre muscolari, ► tunica adventizia.



F Vena di medio calibro (*Rattus norvegicus*, 40×): → tunica intima, ► tunica media sottile, ►► tunica adventizia.



G Vescica natatoria di Teleosteo (*Carassius auratus*, 100×, Mg): → capillari venosi con globuli rossi, alternati e paralleli ai ★ capillari arteriosi.



H Sezione longitudinale di cuore di pesce Teleosteo (*Paracheirodon innesi*, 10×): → pericardio, SV = seno venoso, A = atrio, V = ventricolo, BA = bulbo arterioso.

# Manuale di Anatomia Comparata

Accedi ai contenuti digitali > Espandi le tue risorse > con un libro che **non pesa** e si **adatta** alle dimensioni del tuo **lettore**



All'interno del volume il **codice personale** e le istruzioni per accedere ai **contenuti digitali**.  
L'accesso alle risorse digitali è **gratuito** ma limitato a **18 mesi dalla attivazione del servizio**.

