

# **BIOLOGIA VEGETALE E ANIMALE**

**Prof. ssa RINA VERDIGLIONE**

**DIPARTIMENTO DI SCIENZE ZOOTECNICHE**

***SETTORE ANATOMIA DEGLI ANIMALI DOMESTICI***

**AGRIPOLIS - Via Romea 16 - 35020 - LEGNARO - PD**

<i>Telefono</i>	0498272635
<i>Telefax</i>	0498272669
<i>E-mail</i>	<a href="mailto:rina.verdiglione@unipd.it">rina.verdiglione@unipd.it</a>
<i>Pagina web</i>	<a href="http://www.scizoot.unipd.it/Staff/verdiglione/verdiglione.htm">http://www.scizoot.unipd.it/Staff/verdiglione/verdiglione.htm</a>

**Anno Accademico 2002/2003**

## **PROGRAMMA DEL CORSO DI BIOLOGIA VEGETALE E ANIMALE (Rina Verdiglione)**

**Gli esseri viventi.** Storia evolutiva della diversità biologica. Organismi autotrofi ed eterotrofi, procarioti ed eucarioti. La chimica della vita. Struttura e funzione delle macromolecole: carboidrati, lipidi, proteine, acidi nucleici. Cenni di metabolismo e di bioenergetica. L'energia: principi fondamentali. ATP e lavoro cellulare. Gli enzimi.

**La cellula.** Membrana cellulare e parete cellulare. Citoplasma: citosol e organuli. Mitochondri e respirazione cellulare. Cloroplasti e fotosintesi. Reticolo endoplasmatico, ribosomi e sintesi proteica. Apparato di Golgi, lisosomi, vacuoli. Citoscheletro. Nucleo e ciclo cellulare.

**Morfologia e sviluppo delle piante.** Meristemi primari e secondari. Tessuti parenchimatici, tegumentali, conduttori, meccanici, segregatori. Generalità sull'accrescimento. Elementi di organografia. Sistemi di trasporto: assorbimento dell'acqua, composizione e flusso della linfa xilematica, composizione e trasporto del floema. Lo sviluppo. Cenni sugli ormoni vegetali.

**Morfologia e sviluppo degli animali superiori.** I tessuti animali: epiteliale, connettivo, muscolare, nervoso. Generalità su alcuni apparati: digerente, genitale, endocrino. Fecondazione e modalità di segmentazione, morfogenesi.

**Generalità sulla sistematica.** Teoria dell'evoluzione, Darwin e la selezione naturale. Concetto di specie. Microevoluzione e macroevoluzione. Cenni su filogenesi e classificazione. I principali phyla del regno animale: Poriferi, Cnidari, Platelminti, Nematodi, Molluschi, Anellidi, Artropodi, Cordati. Introduzione alla sistematica dei vegetali.

Testi consigliati:

**Campbell N.A., 1995 – *Biologia*.** Zanichelli.

**Purves W.K., Orians G.H., Heller H.C., 2001 – *Corso di Biologia*.** Zanichelli.

Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J.D., 1995 – *Biologia molecolare della cellula*. Zanichelli.

Dorit R.L., Walker W. F., Barnes R.D. 1998 – *Zoologia*. Zanichelli

Bortolami, Callegari, Beghelli 2000 – *Anatomia e fisiologia degli animali*

*domestici*. Calderini Edagricole.

## LA BIOLOGIA E' LO STUDIO DELLA VITA

Essa ha come oggetto di studio gli **organismi viventi**.

Un organismo vivente è identificato dalle seguenti caratteristiche:

- 1) **Ordine** – Gli organismi viventi sono caratterizzati da un elevatissimo e complesso livello di organizzazione da cui derivano tutte le altre proprietà. La vita è una sfida continua al caos cui l'universo tende
- 2) **Utilizzazione dell'energia** – Un organismo vivente è in grado di incamerare energia, sotto diverse forme, e di utilizzarla per il suo metabolismo
- 3) **Risposta all'ambiente** – Gli organismi viventi ricevono continuamente segnali dall'ambiente esterno con cui interagiscono
- 4) **Omeostasi** – E' la funzione tramite la quale un organismo mantiene costante il suo mezzo interno che differisce molto da quello esterno
- 5) **Crescita e sviluppo** – Un organismo vivente cresce e si sviluppa sulla base di quanto codificato nel suo materiale genetico o DNA
- 6) **Riproduzione** – Gli individui continuano la loro specie riproducendosi; un organismo vivente nasce da un organismo vivente (biogenesi)
- 7) **Adattamento evolutivo** – La vita si evolve come risposta all'interazione con l'ambiente. Conseguenza dell'evoluzione è l'adattamento degli organismi al loro habitat

Il livello di struttura minimo in grado di conservare tutte le attività proprie della vita è la **cellula**. Alcuni organismi sono unicellulari: una sola cellula costituisce un individuo.

## **STORIA EVOLUTIVA DELLA DIVERSITA' BIOLOGICA**

Secondo gli studiosi di cosmologia il sole si formò 5 miliardi di anni fa da un ammasso di polvere e di gas idrogeno ed elio roteanti nello spazio tra le stelle più vecchie.

L'immensa nube condensò rapidamente grazie a scontri violenti tra atomi di idrogeno che portavano a fondere i loro nuclei dando origine ad atomi di elio e liberando energia nucleare (reazioni termonucleari)

I pianeti si formarono da ammassi di polvere e gas in movimento intorno alla stella appena nata.

La terra si formò 4,6 miliardi di anni fa. La temperatura del pianeta inizialmente era tanto alta che la terra si trovava prevalentemente allo stato liquido. I materiali più pesanti si ammassarono all'interno a formare un nucleo. A mano a mano che la terra si raffreddava si formò una crosta esterna. Le rocce più antiche di questo strato hanno 4,1 miliardi di anni.

3,5 miliardi di anni fa ebbe inizio la vita; a tale epoca sono datati i primi batteri trovati negli stromatoliti sudafricani: strati laminati di roccia sedimentaria, gli strati sono formati da sedimenti che aderiscono ai rivestimenti gelatinosi dei microorganismi mobili che migrano in continuazione fuori dallo strato.

La vita è un "continuum" che si estende dagli organismi più primitivi attraverso i rami filogenetici fino alla grande diversità delle forme di vita presenti al giorno d'oggi. I primi organismi viventi erano dei batteri: organismi unicellulari procarioti. Da questi si sono evoluti i protisti: individui generalmente unicellulari caratterizzati dalla cellula eucariotica. Dai protisti hanno avuto origine gli altri regni eucariotici: Plantae, Fungi, Animalia.

Storia biologica e storia geologica sono intimamente associate, l'una influenza l'altra.

La storia biologica e quella della terra hanno avuto carattere episodico (es. scomparsa dei dinosauri)

## ORIGINE DELLA VITA

### Ipotesi di origine abiotica

La maggior parte dei biologi accetta l'ipotesi che la vita si sia sviluppata a partire da materiali non viventi, ordinati in aggregati molecolari capaci di sintetizzare e di autoreplicarsi, quando sulla terra vi erano particolari condizioni ambientali.

L'atmosfera conteneva pochissimo ossigeno, mentre scariche elettriche, attività vulcanica, bombardamento di meteoriti e radiazioni UV fornivano una grande quantità di E.

L'ipotesi dell'**EVOLUZIONE CHIMICA** prevede le seguenti tappe:

- 1) Sintesi abiotica e accumulo di piccole molecole organiche (aa, nucleotidi)
- 2) Unione dei monomeri in polimeri: le molecole e gli aggregati più stabili tendono a sopravvivere
- 3) Aggregazione di queste molecole in goccioline dette protobionti: aggregati di molecole prodotte per via abiotica capaci di mantenere un ambiente interno diverso da quello circostante, che metabolizzano, eccitabili
- 4) Origine dell'ereditarietà

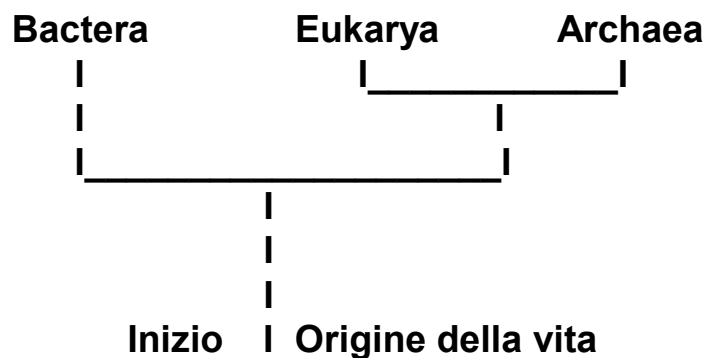
L'origine dell'ereditarietà andrebbe fatta risalire a una possibile autoreplicazione dell'RNA; questa, a causa degli errori nella procedura, avrebbe dato luogo ad una famiglia di sequenze, la selezione avrebbe poi scelto. Questo implica una capacità autocatalitica dell'RNA (mondo a RNA)

## TASSONOMIA

Fino a poco tempo fa tutti gli organismi venivano raggruppati in 5 regni. Tutti gli individui procarioti facevano parte di un unico regno: quello dei batteri. Tuttavia vi sono delle differenze notevoli tra gli archaea e i batteri. Con la tecnologia a nostra disposizione, in particolare attraverso il sequenziamento dell'RNA ribosomale, tale differenza è stata confermata ed è stata proposta una categoria tassonomica più ampia: il **dominio**.

Esistono **3 domini**: **Bacteria**, **Archaea** ed **Eukarya**.

E' stato possibile inoltre rivelare le relazioni evolutive dei tre domini: il comune antenato di tutti e tre i domini visse tre miliardi di anni fa, il comune antenato di Archaea ed Eukarya 1,8 miliardi di anni fa.



Il **dominio Bacteria** comprende il regno **Eubatteri**

“ “ **Archaea** comprende il regno **Archeobatteri**

“ “ **Eukarya** comprende 4 regni: **Protista, Plantae, Fungi e Animalia**

**Piante, Funghi e Animali**, sono organismi **eucarioti pluricellulari**.

Le **piante** sono caratterizzate da **nutrizione autotrofa**: sintetizzano le sostanze organiche necessarie al loro metabolismo a partire da sostanza inorganica ricavando energia dal processo di fotosintesi.

I **funghi** si nutrono per assorbimento; la maggior parte sono organismi decompositori.

Gli **animali** sono **eterotrofi**.

I **protisti** sono un regno molto vario che raccoglie eucarioti unicellulari, e qualche pluricellulare non molto evoluto, non catalogabili negli altri regni.

**La cellula: l'unità fondamentale strutturale e funzionale di tutti gli organismi viventi.**

Essa:

- **contiene sistemi biochimici e molecolari altamente organizzati** in grado di utilizzare fonti energetiche, di immagazzinare informazioni e di utilizzarle per la sintesi di nuove molecole
- **è in grado di duplicarsi**
- **è capace di movimento**

Batteri e Protozoi sono organismi unicellulari: cellula = individuo

Negli organismi pluricellulari vi è una divisione dei compiti: differenziamento cellulare (tessuti).

Ogni cellula, anche in un organismo pluricellulare, in condizioni appropriate è in grado di vivere in maniera indipendente.

La morfologia delle cellule è molto variabile a seconda della collocazione sistemica dell'organismo. Anche le dimensioni sono variabili:

Es. batteri  $0.5\ \mu$                       animali  $10-30\ \mu$                       piante da  $10$  a  $200$  o  $300\ \mu$

**Tutte le cellule presentano:**

- una regione nucleare contenente l'acido desossiribonucleico (DNA), molecola in cui sono immagazzinate tutte le informazioni necessarie alla crescita e alla riproduzione della cellula
- un citoplasma, luogo in cui avviene la sintesi delle proteine e di tante molecole necessarie ai meccanismi di crescita e di riproduzione; la conversione dell'energia derivante dal catabolismo delle sostanze trofiche in energia di legame (chimica)

**La cellula recepisce segnali** di varia natura insorti nel mezzo circostante ed **elabora risposte** adeguate; **scambia materiale**; **si muove**.

L'insieme di **compartimento nucleare + citoplasma** è detto **protoplasma**

Il protoplasma è delimitato da una membrana; nelle cellule eucariotiche membrane separano anche i singoli ambienti cellulari. Le membrane sono sottili lamine lipoproteiche di spessore di 7-8 nm (2,5 + 3 + 2,5) .

## PROCARIOTI

La cellula procariotica è stata la prima a formarsi.

E' caratterizzata dalla presenza della sola membrana esterna - **plasmalemma**- La regione nucleare –**nucleoide**- è direttamente sospesa nel citoplasma.

Non **manca** solo **di nuclei** ma anche **di organuli** e **di citoscheletro**.

Nei p. il plasmalemma contiene molti sistemi deputati all'utilizzo dell'energia contenuta negli alimenti (es. batteri fotosintetici) e gioca un ruolo importante nella replicazione e divisione del nucleoide. **La mitosi è assente, si riproducono per scissione dopo aver replicato il loro DNA.**

In quasi tutti i procarioti il plasmalemma è circondato da uno strato di materiale rigido: la **parete cellulare**. A volte è presente anche una **capsula** di gelatina.

La **parete** degli **eubatteri** è particolare perché contiene **peptidoglicano** che la differenzia da quella degli Archea ( differenza tra i due regni). **In base allo spessore dello strato di peptidoglicano gli eubatteri si classificano in gram + (maggiore spessore) e gram – (minor spessore).**

**Il nucleoide contiene una singola grande molecola di DNA circolare** (es E. coli ha 1360 μ di DNA in un corpo di 1-2 μ di lunghezza)

**Il DNA dei p. è privo di proteine associate.**

Attorno al nucleoide sono presenti i **ribosomi**: piccole particelle (20- 30 nm) costituiti da proteine differenti in associazione con vari tipi di acido ribonucleico (RNA). Sono le **sedì dell'associazione degli amminoacidi in proteine**.

Nei p. più complessi sono presenti vescicole o **vacuoli** la cui parete è formata da una membrana singola. Rappresentano depositi di lipidi,



polisaccaridi, fosfato inorganico. Alcuni sono gassosi e servono per il movimento.

Molti batteri sono in grado di muoversi grazie a un **flagello**, costituito da una lunga catena di molecole di un'unica proteina: la flagellina. Il flagello è foggato a cavatappi e produce movimento avvitandosi nell'acqua.

**I p. sono ovunque**, rappresentano gli individui che hanno avuto il maggiore successo sulla terra.

**Hanno dimensioni microscopiche da meno di 1 a qualche  $\mu$ .**

**Hanno forma sferica (cocchi), bastoncellare (bacilli) o spiralata.**

Sono caratterizzati da una **straordinaria versatilità nel metabolismo**. Possono essere aerobi e anaerobi, questi ultimi stretti o facoltativi.

**I batteri sono gli unici organismi a fissare l'azoto contenuto nell'atmosfera:** le piante necessitano dei batteri che fanno il processo di nitrificazione rendendo l'azoto assorbibile dalle piante e quindi disponibile (es. *Rhizobium*). Oltre ai batteri nitrificanti esistono anche quelli denitrificanti che liberano azoto gassoso completando il ciclo dell'azoto.

Alcuni **batteri gram-positivi** producono **endospore**: strutture altamente resistenti. Quando il nutrimento è insufficiente il batterio produce un'endospora. Il batterio replica il suo DNA e ne incapsula una copia, insieme ad altri costituenti citoplasmatici, all'interno di una parete resa molto spessa dal peptidoglicano e circondata da un rivestimento esterno. La cellula madre si rompe rilasciando l'endospora. Le spore possono sopravvivere in condizioni ambientali difficili perché sono **quiescenti**: hanno sospeso ogni attività metabolica. Quando le condizioni ambientali ridiventano favorevoli, le spore germinano, diventano metabolicamente attive e si dividono. Sembra che il periodo di quiescenza possa durare anche 1000 anni!

I batteri si riproducono per divisione dopo aver duplicato il loro materiale genetico. La fonte di variabilità è collegata soprattutto a mutazioni; sono stati tuttavia dimostrati casi di comunicazione e scambio di materiale genetico tra individui.

## Archaea

Si distinguono per caratteristiche esclusive tra cui **l'assoluta mancanza di peptidoglicano nella parete. Vivono in habitat straordinari con condizioni climatiche estreme** (alofili, ipertermofili, acidofili).

## LA CELLULA EUCARIOTICA

Un complesso sistema di membrane oltre a separare l'ambiente cellulare dal mezzo esterno, definisce morfologicamente la regione nucleare e individua nel citoplasma concamerazioni dette **organelli**.

### NUCLEO

E' delimitato dall'involucro nucleare, formato da due membrane concentriche, quella esterna che guarda verso il citoplasma e l'altra verso il **nucleoplama**. Sono presenti dei **pori**, del diametro di circa 9 nm, attraverso cui citoplasma e nucleoplasma comunicano.

All'interno sono presenti agglomerati di fibre sottili (10-30 nm) che contengono il DNA nucleare complessato con due tipi principali di proteine: **istoni e proteine non istoniche**. Gli istoni hanno un ruolo strutturale, le proteine non istoniche regolano l'attività genica.

L'informazione genetica è suddivisa in un certo numero di molecole lineari di DNA: **molecola lineare di DNA + proteine associate = cromosoma**

L'insieme di **DNA e proteine** forma la **cromatina nucleare**.

Sospesi nella cromatina nucleare vi sono uno o più **nucleoli**. Rappresentano quella **parte della cromatina specializzata nella sintesi e assemblaggio delle subunità ribosomiali**.

Ogni **segmento di DNA contenente l'informazione necessaria per sintetizzare una molecola proteica** costituisce un **gene**.

**L'informazione genetica viene copiata tramite un RNA messaggero, molecola che raggiunge il citoplasma, dove è catturata dai ribosomi e utilizzata come guida per la sintesi proteica.**

La **duplicazione della cromatina** è detta **replicazione**. Tutte le componenti cromatiniche vengono duplicate prima della divisione.

## LA CHIMICA DELLA VITA

**Tutta la materia è costituita da combinazioni di elementi.**

**In natura** sono stati isolati **92 elementi**, sostanze che non possono essere scomposte con semplici reazioni chimiche. Alcune delle loro caratteristiche sono schematizzate nella tavola periodica degli elementi. La più piccola particella di un elemento che possiede le proprietà di quell'elemento è l'**atomo**.

Ogni atomo è formato da particelle subatomiche: uno o più protoni, particelle cariche positivamente, si trovano nel nucleo. Il **n° dei protoni** caratterizza i diversi elementi, viene indicato anche come **numero atomico**. Esternamente al nucleo vi sono particelle cariche negativamente: gli **elettroni**, che sono attratti dalla carica positiva dei protoni. Nel nucleo sono contenuti anche i neutroni, particelle prive di carica. Tutti gli atomi di un elemento hanno lo stesso numero di protoni, ma a volte possono avere un diverso numero di neutroni, costituendo così degli **isotopi**.

**Gli elettroni sono in continuo movimento su orbitali**, o gusci. **Un orbitale** non è una struttura rigida, ma **rappresenta il volume dello spazio in cui ho il 90% di probabilità di trovare l'elettrone**. L'orbitale più vicino al nucleo, con basso livello energetico, può contenere due elettroni. Il secondo e il terzo, ne possono contenere 8. Gli elettroni più vicini al nucleo sono attratti più fortemente, mentre quelli più lontani possono anche essere ceduti ad altri elementi o messi in condivisione con essi. Un elemento è stabile quando tutti i suoi elettroni occupano il livello energetico più basso possibile. Un atomo che ha il livello più esterno completamente riempito è più stabile di un atomo che lo ha incompleto.

Gli elementi possono reagire tra di loro per completare i livelli di energia più esterni, formando molecole i cui atomi sono tenuti insieme da **legami chimici**.

**Legame ionico**: ha luogo tra atomi con diversa elettronegatività (capacità di attrarre fortemente elettroni). Es.  $\text{Na}^+ \text{Cl}^-$  Gli atomi sono diventati **ioni**. A causa delle loro cariche opposte questi due ioni si attirano perciò si avvicinano e formano la molecola del cloruro di sodio ( $\text{NaCl}$ ).

**Legame covalente**: coppie di elettroni vengono condivise da atomi, nessuno dei quali ha la forza di strappare gli elettroni all'altro. Es.  $\text{H} + \text{H} = \text{H}_2$

Quando il legame ha luogo tra atomi diversi, caratterizzati da diversa elettronegatività, il legame è polare, la molecola è caratterizzata da regioni con carica positiva e regioni con carica negativa. I legami covalenti possono essere semplici o doppi.

## LA VITA E' INIZIATA NELL'ACQUA

Tutti gli organismi che conosciamo sono costituiti soprattutto di acqua (70-95%) e vivono in un mondo in cui questa sostanza influenza il clima e altre caratteristiche ambientali.

La vita è iniziata nell'acqua e lì si è evoluta per tre miliardi di anni prima di colonizzare la terraferma.

L'acqua è idonea allo sviluppo della vita per le sue peculiari caratteristiche.

La molecola dell'acqua è formata da un atomo di ossigeno legato tramite legame covalente a due atomi di idrogeno  $\text{H}_2\text{O}$

La molecola è polare: una carica negativa gravita attorno all'ossigeno, una positiva in corrispondenza di ognuno dei due atomi di idrogeno. A causa di ciò più molecole si associano tra di loro tramite legami idrogeno, deboli e labili, ma che si rompono e riformano in continuazione determinando il fenomeno della **coesione**.

Lo strato di molecole di acqua superficiali all'interfaccia acqua-aria, è trattenuto da forze che determinano la **tensione superficiale**. Anche il fenomeno dell'**adesione** è collegato con i legami idrogeno.

L'acqua ha un **elevato calore specifico**, (quantità di calore che serve per innalzare di  $1^\circ\text{C}$  1 g della sostanza; l'unità di calore è la **caloria** (cal) definita come la quantità di E termica che occorre per innalzare di  $1^\circ\text{C}$  la temperatura di 1 g di  $\text{H}_2\text{O}$ ).

A causa dell'elevato calore specifico l'acqua si oppone al cambiamento di temperatura.

Possiede anche un **elevato calore di vaporizzazione**, ossia la quantità di calore che deve essere assorbito perché 1 g di liquido passi allo stato di gas. L'evaporazione dalla superficie di un corpo lo fa raffreddare.

Al di sotto di una certa temperatura l'acqua solidifica e aumenta di volume. Questo è dovuto alla scarsa E cinetica delle particelle che si trovano fissate in un reticolo cristallino impegnate in 4 legami a idrogeno. Il fatto che il **ghiaccio** sia meno denso dell'acqua fa sì che questo galleggi con conseguenze molto importanti per la vita.

La polarità dell'acqua fa sì che in essa si possano sciogliere delle sostanze polari dette **idrofile**, formando delle soluzioni acquose. Le sostanze non polari non hanno affinità per l'acqua e vengono dette **idrofobe**.

La **chimica della vita** o **chimica organica** è lo studio dei composti del carbonio (C). Questo elemento ha 6 elettroni, due nel primo guscio e quattro nel secondo; è a causa di questi 4 elettroni che il C ha una modesta tendenza ad acquistare o a perdere elettroni impegnandosi in legami covalenti semplici e doppi.

**Il C** - può impegnarsi in 4 legami covalenti con altri 4 atomi (es. CH<sub>4</sub>)  
 - può formare legami con altri atomi di C formando delle catene carboniose

**Gli scheletri delle molecole organiche sono catene carboniose.**

## GLUCIDI

Comprendono gli zuccheri e i loro polimeri.

Sono **formati da C, H e O in proporzioni particolari: (C H<sub>2</sub>O)<sub>n</sub>**

Svolgono molte funzioni tra cui riserva energetica (amido, glicogeno) e funzione strutturale (cellulosa).

Gli **zuccheri** più **semplici** sono i **monosaccaridi** formati da corte catene contenenti da 3 a 7 atomi di C (C<sub>3</sub>-C<sub>7</sub>). I triosi (gliceraldeide), i pentosi (ribosio) e gli esosi (glucosio) sono quelli più comuni nelle cellule. Possono trovarsi in forma lineare, quelli con 5 o più atomi di C possono trovarsi anche in forma ciclica per un legame formatosi all'interno della molecola (es. glucopiranosio C<sub>1</sub>- C<sub>5</sub>). La molecola ciclica non giace su un piano, ma i diversi gruppi funzionali si trovano al di sotto (forma α) o al di sopra (forma β) del piano della molecola influenzandone le proprietà chimiche.

Due monosaccaridi si possono unire -**condensazione**- con legame covalente a formare un **disaccaride**. Sono disaccaridi saccarosio (glucosio + fruttosio), maltosio (glucosio + glucosio), lattosio (glucosio + galattosio).

Quando più molecole si uniscono si forma un polisaccaride. Quelli formati da unità ripetitive sono detti **polimeri** e le subunità **monomeri**. L'amido e la cellulosa sono entrambi polimeri del glucosio ma il primo dell'  $\alpha$ -, il secondo del  $\beta$ -gluc.

La depolimerizzazione di un polimero comporta liberazione di energia (funzione di riserva).

## LIPIDI

E' una categoria di **sostanze** molto diverse tra di loro **caratterizzate** da un denominatore comune: la loro insolubilità in acqua o **idrofobicità**. Si sciolgono invece in solventi non polari come l'acetone o il cloroformio. A causa di questa peculiarità si associano in gruppi a formare delle barriere non polari come nelle membrane cellulari.

Hanno ruolo strutturale e di riserva energetica (contengono molti legami C-H ad alta E, l'ossidazione di 1 g di lipidi libera 9,3 Kcal a differenza delle 3,8 fornite dai glucidi).

Le molecole lipidiche si ritrovano principalmente sotto forma di trigliceridi, fosfolipidi e steroli.

I trigliceridi, grassi e olii, sono formati da tre acidi grassi (catene non ramificate di C che lega H e altri gruppi funzionali) esterificati con una molecola di glicerolo. Gli acidi grassi variano per lunghezza della catena carboniosa e per assenza o presenza di uno o più doppi legami ( a. g. mono- o poli-insaturi). Gli a. g. insaturi hanno punti di fusione più bassi rispetto a quelli saturi per cui si trovano allo stato liquido alle temperature biologiche (oli); sono più abbondanti negli organismi.

Nei **fosfolipidi** due siti di legame del glicerolo si legano con gli a. g., il terzo si lega a un gruppo fosfato, idrofilo. I fosfolipidi hanno pertanto una duplice solubilità: **un'estremità della molecole è idrofila, l'altra è idrofoba → molecola anfipatica**. Posti in acqua i fosfolipidi si aggregano a formare degli strati di spessore bimolecolare chiamati doppi strati: in un doppio strato le molecole sono orientate con le teste idrofile verso l'esterno e le code idrofobe verso l'interno.

**Un doppio strato di fosfolipidi costituisce l'intelaiatura primaria delle membrane cellulari.**

Gli **steroidi** hanno uno scheletro portante formato da 4 anelli carboniosi uniti tra loro. Variano a seconda dei gruppi funzionali attaccati agli anelli.

Il **colesterolo** è un importante componente delle membrana plasmatica alla quale conferisce maggiore fluidità alle basse temperature. Altri steroidi sono importanti come ormoni negli animali.

## PROTEINE

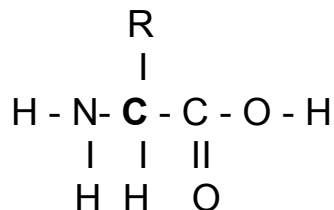
Sono grosse molecole complesse che realizzano svariate funzioni vitali negli organismi viventi.

**Sono polimeri di molecole contenenti azoto (N) dette amminoacidi (a.a.).**

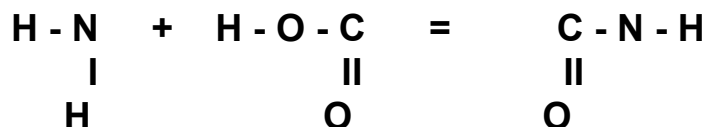
Ogni singolo a.a. è formato da

una parte fissa: un atomo centrale di C (carbonio  $\alpha$ ) legato a un gruppo amminico  $-NH_2$ , a un gruppo carbossilico  $-COOH$ , a un atomo di H

e da una parte variabile, che identifica l'a.a., indicata con R (resto della molecola); nell'a.a. più semplice il gruppo R è formato da un atomo di H (glicina)



Sono stati individuati 20 diversi a.a., questi si legano insieme tramite un legame detto peptidico a formare delle catene polipeptidiche. Nel legame una testa amminica si lega a una coda carbossilica con liberazione di una molecola di  $H_2O$ :



Le proteine sono formate da un minimo di 3-10 a.a. Dopo che le proteine sono state formate gli a.a. possono subire delle modificazioni che consentono di ottenere un numero ancora maggiore di a.a.

Gli a.a. costituiscono delle lettere di un alfabeto con le quali è possibile scrivere qualsiasi parola: ne deriva una varietà di proteine quasi infinita.

La **sequenza lineare degli a.a.** determina la **struttura primaria** di una proteina.

Le **interazioni tra i vari a.a.**, es. **legami idrogeno**, la fanno ripiegare determinandone la **struttura secondaria** che può essere un'a-elica (miosina, cheratina) o una struttura fibrosa (collagene).

Le **interazioni tra gruppi R** (es. **ponti disolfuro**) determinano la **struttura terziaria** (proteine globulari).

**Più catene polipeptidiche** possono essere **tenute insieme** da legami H, ponti disolfuro, interazioni diverse: **struttura quaternaria** (es. emoglobina).

## NUCLEOTIDI E ACIDI NUCLEICI

Un nucleotide consiste di tre parti: una **base azotata** (molecola con proprietà basiche contenente azoto), uno **zucchero a cinque atomi di C** e uno o più **gruppi fosfato** tenuti insieme da legami covalenti.

Negli acidi nucleici sono assemblate tre **basi** pirimidiniche: timina (T), citosina (C), e uracile (U) e due basi puriniche: adenina (A) e guanina (G).

Alle basi azotate è legato covalentemente uno **zucchero a 5 atomi di C**: **ribosio** o **deossiribosio**.

**I nucleotidi si legano tra loro in lunghe catene nucleotidiche per formare gli acidi nucleici DNA e RNA.** I nucleotidi del **DNA** contengono ciascuno lo zucchero desossiribosio e una delle 4 basi **A, T, G e C**. I nucleotidi dell'**RNA** contengono lo zucchero ribosio e una delle 4 basi **A, U, G, C**.

Nelle cellule il DNA esiste come una doppia elica formata da due catene di nucleotidi intrecciate. Nel modello di Watson e Crick (1953) le ossature formate da zucchero e fosfato si avvolgono con direzione destrorsa. Le basi sono attaccate agli zuccheri e si estendono all'interno verso l'asse dell'elica, come coppie di basi. Ingombri sterici fanno sì che le coppie formate siano G-C e A-T. **Le due catene nucleotidiche procedono in direzioni opposte, sono antiparallele, e sono tenute insieme da diverse forze tra cui la formazione di legami H tra le coppie di basi.**



L'RNA esiste in gran parte come catene nucleotidiche singole.

## CENNI DI METABOLISMO

Il **metabolismo** è la **totalità dei processi chimici che si verificano in un organismo**.

Le reazioni che trasformano le molecole procedono in sequenze dette vie metaboliche.

I **processi degradativi** vengono detti **vie cataboliche** e **liberano energia**.

I processi in cui a partire da piccole molecole se ne formano di più grandi sono detti **vie anaboliche** e **consumano energia**

L'**energia** può essere definita come la **capacità di compiere un lavoro**.

Esistono diverse forme di energia.

Un oggetto in movimento possiede **energia cinetica**, legata al movimento.

Il calore o **energia termica** è l'energia cinetica risultante dal movimento caotico delle molecole.

L'**energia potenziale** è l'energia di un oggetto fermo che misura la sua attitudine a compiere un lavoro; essa dipende dalla localizzazione.

L'energia può essere convertita da una forma all'altra.

**I legge della termodinamica: l'energia dell'Universo è costante.** L'energia può essere trasformata ma non può venire creata né distrutta.

**Il legge della termodinamica: qualsiasi trasformazione di energia va ad aumentare il disordine dell'Universo o Entropia.** Esiste una inarrestabile tendenza al disordine.

La forma di energia più degradata è il calore: il destino ultimo di tutta l'energia.

Se indichiamo con **H** l'**energia totale del sistema**, con **S** l'**Entropia** e con **G** l'**energia libera** del sistema, quella cioè atta a compiere un lavoro, avremo la seguente relazione:

$$G = H - TS \quad (T = ^\circ\text{C} + 273)$$

In un qualsiasi processo spontaneo l'energia libera del sistema deve diminuire.

$$\Delta G = G_f - G_i$$

In base alla variazione del loro contenuto di energia libera le reazioni chimiche possono essere classificate come:

- a) **esoergoniche**, quando accompagnate da **liberazione di energia** ( $\Delta G$  negativo)
- b) **endoergoniche**, quando **assorbono energia** ( $\Delta G$  positivo)

In una reazione **esoergonica** il  $\Delta G$  è **negativo**: essa può decorrere **spontaneamente**, perché comporta un aumento dell'entropia quindi una diminuzione dell'energia libera.

**Nel metabolismo reazioni endoergoniche possono decorrere perché reazioni esoergoniche liberano energia che viene resa disponibile.**

La maggior parte delle reazioni biologiche benché spontanee (esoergoniche) alla temperatura tipica degli organismi viventi avverrebbe a una velocità prossima allo zero. **La maggior parte delle reazioni chimiche, anche esoergoniche, richiede un apporto iniziale di energia per poter prendere l'avvio: energia di attivazione.** A questo riguardo un ruolo determinante è svolto dagli **enzimi**: sostanze che agiscono come **catalizzatori**. **Un catalizzatore riduce l'energia di attivazione** necessaria perché un'interazione chimica proceda. **Gli enzimi aumentano di molto la velocità di reazione.**

**Gli enzimi sono molecole proteiche concepite per riconoscere reagenti specifici -substrati- e per accelerare la loro trasformazione in prodotti.** A volte sono coadiuvati da sostanze inorganiche (cofattori) o organiche (coenzimi) nello svolgimento della loro attività.

La parte, molto piccola, della molecola enzimatica che si combina con il reagente è detta **sito attivo**.

Esiste una molecola che intrappola l'energia liberata da una reazione esoergonica e la rende disponibile per lo svolgimento di una reazione endoergonica.

La molecola trasportatrice dell'energia è l'**ATP: adenosintrifosfato** ossia adenina + ribosio + 3 gruppi fosfato ( $PO_3=$ )

Nella molecola i legami che tengono uniti i gruppi fosfato sono instabili, possono essere rotti per idrolisi liberando fosfato inorganico ( $P_i$ ), la reazione è esoergonica: vengono liberate 7,3 Kcal per mole di ATP idrolizzata.

Gli enzimi che catalizzano l'idrolisi dell'ATP vengono detti **ATPasi**.

Il gruppo fosfato terminale viene solitamente trasferito a un'altra molecola che riceve una certa quantità di energia. Questo processo è detto **fosforilazione**.

Es. la formazione del saccarosio a partire da glucosio e fruttosio richiede un certo apporto di energia (per poter portare gli elettroni a un grado di energia più alto del nuovo legame chimico) fornita dalla fosforilazione:

$\text{ATP} + \text{glucosio} \rightarrow \text{glucosio fosfato} + \text{ADP}$

$\text{ATP} + \text{fruttosio} \rightarrow \text{fruttosio fosfato} + \text{ADP}$

$\text{glucosio fosfato} + \text{fruttosio fosfato} \rightarrow \text{saccarosio} + 2 \text{P}_i$

L'ATP viene rigenerata da  $\text{ADP} + \text{P}_i = \text{ATP}$ , il processo è endoergonico, quindi ha bisogno di energia messa a disposizione da reazioni esoergoniche.

## **LE CELLULE PRODUCONO ATP TRAMITE DUE PROCESSI: LA GLICOLISI E LA RESPIRAZIONE**

**Le cellule ottengono energia tramite l'ossidazione di molecole biologiche**, permettendo agli atomi di C e di H di combinarsi con l'ossigeno per produrre biossido di carbonio ( $\text{CO}_2$ ) e  $\text{H}_2\text{O}$ . Enzimi accoppiano la combustione spontanea del cibo con reazioni che generano ATP.

**L'ATP è il principale trasportatore di energia negli organismi viventi.** L'idrolisi di ATP richiede una catalisi enzimatica (ATPasi) e rilascia una grande q.tà di energia utilizzabile per fare avvenire reazioni energeticamente sfavorevoli (anabolismo).

Nell'ossidazione del glucosio la molecola viene scissa e gli atomi di idrogeno sono rimossi da quelli del carbonio e combinati con l'ossigeno che pertanto viene ridotto:

$\text{glucosio} + \text{ossigeno} \rightarrow \text{anidride carbonica} + \text{acqua} + \text{energia}$



(Il  $\text{CO}_2$  rappresenta la forma energetica più stabile per il carbonio)

**Circa il 40% dell'energia liberata dall'ossidazione del glucosio è utilizzata per trasformare ADP in ATP.**

L'ossidazione del glucosio si compie in due tappe principali: la **glicolisi**, o scissione di una molecola di glucosio, con formazione di 2 molecole di acido piruvico e la respirazione, che parte dall'acido piruvico e che comprende due fasi: il **ciclo di Krebs** e il **trasporto finale degli elettroni**.

Nella glicolisi e nel ciclo di Krebs gli atomi di H rimossi dagli scheletri carboniosi vengono trasferiti ai coenzimi che funzionano da trasportatori di elettroni uno di essi è il nicotinammide adenin dinucleotide **NAD<sup>+</sup>**; esso può accettare un protone e due elettroni riducendosi a **NADH**.

Il secondo coenzima è il flavin adenina dinucleotide o **FAD** che può accettare due atomi di H riducendosi a **FADH<sub>2</sub>**.

Nel corso della glicolisi e del ciclo di Krebs il NAD<sup>+</sup> e il FAD si riducono, nello stadio finale invece cedono i loro elettroni alla catena di trasporto degli elettroni e ad ogni tappa si libera energia utilizzata per formare ATP da ADP e fosfato **-fosforilazione ossidativa-**. Alla fine gli elettroni si combinano con i protoni e l'ossigeno a formare acqua.

**In presenza di O<sub>2</sub>**, ossia in ambiente aerobico, **l'ossidazione completa di una molecola di glucosio produce circa 36 moli di ATP. In assenza di O<sub>2</sub>** la glicolisi ha comunque luogo e viene abbinata alla fermentazione (alcolica o lattica) con formazione di sole **2 moli di ATP**.

La glicolisi ha luogo nel citosol, la respirazione nelle cellule eucariotiche ha luogo in organelli specializzati: i mitocondri.

# CITOLOGIA

## TUTTI GLI ORGANISMI SONO COMPOSTI DA CELLULE, E TUTTE LE CELLULE DERIVANO DA ALTRI ELEMENTI CELLULARI

Esistono due gradi di organizzazione cellulare: cellula procariotica e cellula eucariotica.

La **cellula procariotica** presenta un'organizzazione tipica del regno degli **eubatteri** e degli **archeobatteri**. E' una cellula sprovvista di compartimenti interni delimitati da membrana e mancante di un citoscheletro.

## LA CELLULA EUCARIOTICA

Gli **animali**, le **piante**, i **funghi** e i **protisti** consistono di cellule mediamente più grandi e più complesse dal punto di vista strutturale rispetto a quelle dei procarioti.

La cellula eucariotica è in media 10 volte più grande di quella procariotica, il suo volume è 1000 volte maggiore, mentre la sua superficie è maggiore di sole 100 volte. Con l'aumentare delle dimensioni cellulari quindi il rapporto superficie/volume si abbassa. Tale riduzione è compensata dalla presenza di membrane interne.

N.B. Le cellule presentano in generale un volume ridotto per mantenere un elevato rapporto superficie esterna/ volume. E' tramite la superficie esterna che la cellula comunica con l'ambiente esterno dal quale trae approvvigionamento di energia e di carbonio per il suo metabolismo, e nel quale scarica i prodotti del suo catabolismo.

La cellula eucariotica possiede un **citoscheletro** che stabilizza la forma cellulare e mobilita i materiali necessari al metabolismo cellulare.

Contiene molti tipi di differenti comparti, individuati da membrane e denominati **organuli**, che svolgono specifiche funzioni biochimiche.

Le membrane semplici o doppie determinano nell'ambito dei compartimenti cellulari condizioni differenti rispetto a quelle che si trovano nel citosol, adatte allo svolgimento di particolari funzioni cellulari.

Le membrane sono componenti essenziali di tutte le cellule. La **membrana esterna** o **plasmalemma "racchiude la vita"**. Essa separa l'ambiente intracellulare da quello extracellulare e, a livello dei vari organuli separa i differenti processi cellulari. Esse regolano il passaggio di diverse sostanze dall'esterno verso l'interno della cellula. In contatto con l'ambiente extracellulare, captano informazioni provenienti da esso.

### LA MEMBRANA PLASMATICA: COMPOSIZIONE E STRUTTURA

Il plasmalemma e i vari tipi di membrane sono strutture plastiche costituite da un **doppio strato di fosfolipidi in cui sono immerse delle proteine semplici e coniugate** (modello a mosaico fluido Singer-Nicolson, 1972). Il loro spessore è di 7- 8 nm.

I **costituenti delle membrane** sono **lipidi, proteine e carboidrati**; essi determinano l'organizzazione fisica e il funzionamento delle membrane.

I **fosfolipidi**, che si associano in un doppio strato a causa del loro essere anfipatici, **garantiscono l'integrità fisica della membrana e rappresentano un'efficace barriera al passaggio di molte sostanze idrofile. Le proteine determinano la maggior parte delle funzioni delle membrane: sono caratterizzanti.**

Ogni membrana ha una particolare composizione in lipidi e proteine in funzione dei compiti che deve svolgere ( es. membrane dei mitocondri).

### PROTEINE

Si distinguono **proteine intrinseche** (integrali) e **proteine estrinseche** o periferiche. Le prime sono affondate nel doppio strato di fosfolipidi e possono anche attraversarlo da parte a parte (transmembrana). Le seconde sono appoggiate sul versante interno e tenute in sito da elementi del citoscheletro.

Le proteine **sono orientate** nello spazio per cui presentano un **versante intra-** ed un versante **extra-cellulare**. La distribuzione di lipidi e proteine è asimmetrica. Sul versante esterno sono presenti anche dei **carboidrati**: una catena oligosaccaridica (max 15 molecole) è legata alle proteine →

glicoproteine o, meno comunemente, ai lipidi → glicolipidi. La funzione di questa componente è quella del **riconoscimento cellulare**.

Le proteine hanno diverse funzioni: **proteine strutturali**, **proteine canale**, **proteine pompa** (pompa sodio-potassio), **proteine enzimatiche**.

Le **proteine canale** costituiscono pori acquosi nella membrana plasmatica, questi **canali ionici** consentono il passaggio a forte velocità di ioni (principalmente  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ) secondo il gradiente elettrochimico

*Selettività ionica* ----> dimensioni, carica, idratazione regolano l'intensità del passaggio (es. canali per  $\text{K}^+$  o per  $\text{Na}^+$ )

I canali ionici possono risultare aperti ma di norma sono sbarrati e si aprono in seguito ad una perturbazione della membrana, come una variazione del voltaggio attraverso la membrana (**canali regolati dal voltaggio**), uno stimolo meccanico (**canali regolati meccanicamente**), l'associazione con una molecola segnalatrice (**canali regolati da ligandi**) che può essere extracellulare o intracellulare

## UN'IMPORTANTE PROPRIETÀ DELLA MEMBRANA: LA PERMEABILITÀ SELETTIVA

**Le membrane biologiche sono selettivamente permeabili.**

Essendo formate da doppio strato di fosfolipidi le membrane bloccano le molecole idrofile. Le molecole idrofobe, viceversa, possono dissolversi nella membrana e quindi attraversarla facilmente (es. colesterolo); la loro velocità è proporzionale alle loro dimensioni.

Molecole polari, ma prive di carica, come  $\text{H}_2\text{O}$  e  $\text{CO}_2$ , attraversano la membrana, altre di maggiori dimensioni come il glucosio non passano facilmente. La membrana è anche piuttosto impermeabile a piccoli ioni come  $\text{H}^+$  e  $\text{Na}^+$ .

Alcune sostanze idrofile passano comunque la membrana contrariamente a quanto ci si aspetterebbe. Questa proprietà è collegata alla presenza di **proteine transmembrana** che funzionano come **proteine di trasporto**. Alcune di queste proteine formano dei canali attraverso cui passano le molecole, altre legano le molecole e consentono il loro passaggio.

## DIFFUSIONE

**Quando la membrana plasmatica è permeabile a una data sostanza, questa muoverà liberamente attraverso di essa passando dal versante in cui si trova in maggiore concentrazione, a quello in cui la sua concentrazione è minore. Questo movimento è detto di diffusione passiva, avviene secondo gradiente di concentrazione, ed è un processo spontaneo che non necessita di energia.**

## **OSMOSI**

**La diffusione dell'acqua attraverso una membrana selettivamente permeabile è un processo passivo denominato osmosi: l'acqua tende a diffondere da una soluzione ipoosmotica ad una iperosmotica. La pressione osmotica è definita come la tendenza di una soluzione a catturare acqua quando essa si trova separata dall'acqua pura da una membrana con permeabilità selettiva.**

Il potenziale osmotico dell'acqua pura è nullo; esso è inversamente correlato con la concentrazione di un soluto in una soluzione: più è elevata la concentrazione di un soluto, più è negativo il potenziale osmotico -> richiamo di acqua

Se le cellule si trovano in una soluzione iperosmotica rispetto all'ambiente intracellulare tendono a perdere acqua e a raggrinzire.

In una soluzione ipoosmotica, viceversa, il citosol richiama acqua in quantità tale che la cellula si può lisare. Nelle cellule vegetali la parete protegge le cellule che si trovano in un ambiente ipoosmotico opponendosi al rigonfiamento e alla lisi.

Paramecium è un protista d'acqua dolce; vivendo in un ambiente ipoosmotico ha le membrane meno permeabili all'acqua e il suo vacuolo si contrae espellendo acqua.

## **DIFFUSIONE FACILITATA O MEDIATA DA CARRIERS**

**Molecole polari e ioni diffondono grazie all'intervento di proteine di trasporto che attraversano la membrana. Quando questo trasporto avviene secondo gradiente di concentrazione non necessita di dispendio energetico e si dice trasporto passivo.**

Le proteine di membrana possono anche trasportare soluti **contro** il loro **gradiente di concentrazione**. Questo tipo comporta **dispendio energetico**, (l'energia è messa a disposizione dall'ATP) e viene detto **trasporto attivo**.

**Il trasporto attivo permette alle cellule di mantenere la differenza di concentrazione, che riguarda alcune piccole molecole, che caratterizza l'ambiente intracellulare rispetto a quello extracellulare. Il  $\text{Na}^+$  è**



presente in maggiore concentrazione sul versante extracellulare, viceversa il  $K^+$ : in base al loro gradiente di concentrazione il  $Na^+$  tende quindi ad entrare nelle cellule, mentre il  $K^+$  tende ad uscire. Un trasporto attivo mantiene diverse le concentrazioni di questi ioni nei due ambienti: è la **pompa sodio – potassio**.

La **pompa sodio – potassio** lavora pompando attivamente all'esterno **3 ioni  $Na^+$**  e riportando dentro **2 ioni  $K^+$** . Gli ioni pompati attivamente, quando si muovono secondo gradiente possono generare un lavoro che viene utilizzato per trasportare a.a., zuccheri e altre sostanze all'interno della cellula. Questo meccanismo è detto **cotrasporto**. **Sfruttando il rientro secondo gradiente di uno ione la cellula riesce a incamerare soluti (es. glucosio) contro gradiente di concentrazione**. Il cotrasporto viene definito simporto quando le due sostanze veicolate si muovono verso lo stesso fronte, antiporto quando avviene in direzioni opposte.

## POTENZIALE DI MEMBRANA

**Tutte le cellule possiedono un potenziale di membrana** generato da una separazione di cariche di segno opposto sui due versanti della membrana plasmatica. **Il voltaggio varia da  $-50$  a  $-200$  millivolts (mV).**

**Il versante interno è carico negativamente, quello esterno positivamente.** La presenza di questa carica favorisce l'entrata di ioni positivi e la fuoriuscita di ioni negativi.

**Gli ioni quindi diffondono non solo sulla base del loro gradiente di concentrazione ma anche in base al potenziale:** nell'insieme si parla di **potenziale elettrochimico**.

Tra i fattori che determinano il potenziale di membrana ricordiamo la presenza di anioni non diffusibili nella cellula (proteine); ma il contributo determinante è da imputarsi alle **pompe elettrogeniche**.

**Nelle cellule animali la principale pompa elettrogenica è la pompa sodio-potassio. Nelle cellule vegetali, nei funghi e nei batteri c'è la pompa protonica** che trasporta attivamente protoni ( $H^+$ ) fuori dalle cellule.

## MOVIMENTO DI MOLECOLE DI GRANDI DIMENSIONI: ESOCITOSI ED ENDOCITOSI

Nell'**esocitosi** la cellula secerne le macromolecole mediante la fusione di vescicole, contenenti il materiale, con la membrana plasmatica.

Nell'**endocitosi** la cellula assorbe macromolecole; il plasmalemma si introflette, ne deriva la formazione di vescicole, la cui parete è fornita dalla membrana plasmatica, che migrano verso l'interno della cellula.

## LA PARETE DELLA CELLULA VEGETALE

Le pareti cellulari proteggono le cellule e le collegano l'una all'altra per costruire la struttura del corpo delle piante, resistono alle forti sollecitazioni interne generate dalla pressione osmotica e proteggono le cellule dagli agenti infettanti.

Mancano solo nei meristemi e nell'endosperma di alcune specie per un periodo molto limitato.

La **parete primaria** viene deposta per la prima volta durante la divisione cellulare. E' relativamente lassa, flessibile ed estensibile. Si allunga a mano a mano che le cellule aumentano di dimensione.

La **parete secondaria**, deposta tra il plasmalemma e la parete primaria, è molto più spessa e rigida.

La **parete è formata da polisaccaridi**, alcune **glicoproteine** con ruolo strutturale ed **enzimi** responsabili della sintesi della parete.

I monosaccaridi coinvolti sono C<sub>6</sub> glucosio, galattosio, e gli acidi derivati, mannosio, fucosio, e due C<sub>5</sub> xilosio e arabinosio.

La **cellulosa è la fibra predominante. E' formata da unità di glucosio condensate in catene lineari mediante legami  $\beta(1-4)$** , è altamente insolubile.

Nelle pareti secondarie le molecole sono più lunghe. Le molecole si combinano tra di loro a formare delle microfibrille.

**Pectine ed emicellulose** organizzano la rete della parete.

**Le pectine sono polimeri dell'acido galatturonico**, presenta una leggera acidità in virtù della quale possono interagire con le glicoproteine estensine, attratte elettrostaticamente. Sono fortemente ramificate, intrappolano acqua e formano gel stabili. **Le emicellulose sono formate da xilosio e glucosio**, hanno pH neutro e sono fortemente ramificate.

Le **estensine** rappresentano la componente glicoproteica; hanno affinità con il collagene animale. Hanno una elevatissima resistenza alla tensione. Si trovano nello sclerenchima.

Le **lignine** si trovano nelle pareti cellulari mature. Sono molto dense e insolubili. Formate per **condensazione di alcool complessi in strutture ramificate: alcool coniferilico, sinapilico e cumarilico**.

Le molecole della parete si aggregano tra loro mediante legami covalenti, ponti a idrogeno, legami ionici.

Le microfibrille di cellulosa sarebbero avvolte da una guaina di emicellulose tenute insieme da legami a idrogeno. I complessi cellulosa-emicellulose sarebbero agganciati alla matrice, costituita da pectine, tramite le estensine.

La parete non è impermeabile ma permette il passaggio, tra le maglie della rete, di acqua, ioni e di piccole molecole.

La parete non è una struttura continua ma presenta delle aperture plasmodesmiche attraverso cui si realizza il contatto tra cellule contigue. A livello di un plasmodesma c'è il contatto tra il citoplasma di cellule attigue, inoltre in tali aperture si insinua un tubulo del reticolo endoplasmatico.

**Le pareti delle parti esposte all'aria sono rivestite da cutina**, una cera che impedisce la perdita d'acqua e contrasta le infezioni.

Tra le pareti primarie di cellule adiacenti è posta la **lamella mediana**, uno strato sottile formato da un polisaccaride viscoso, la **pectina**, che tiene unite le cellule.

.

## CITOPLASMA

Il citoplasma viene anche definito come la **fase solubile** della cellula.

Essa è formata da

- **micromolecole: acqua, ioni e gas**
- **mesomolecole: lipidi, zuccheri, nucleotidi**
- **macromolecole: proteine, RNA, polisaccaridi**

Tra gli ioni ricordiamo potassio ( $K^+$ ); fosfato ( $PO_3^-$ ), solfato ( $SO_4^{2-}$ ), bicarbonato ( $HCO_3^-$ ) e ioni bivalenti quali magnesio ( $Mg^{++}$ ) e calcio ( $Ca^{++}$ )

Il pH è compreso tra  $6,8 \pm 0,2$

Al microscopio elettronico viene evidenziata una fase continua che bagna i vari organuli: la matrice. Molecole solubili possono essere in grado di diffondere liberamente nella matrice. L'omogeneità è però apparente e nasconde un **considerevole livello di organizzazione submicroscopica** che non è possibile evidenziare con gli strumenti a nostra disposizione.

Non è facile capire come vie metaboliche, che si ritiene siano localizzate nella fase solubile (es. glicolisi), funzionino efficientemente in un ambiente così randomizzato in cui si suppone una libera diffusione di substrati, prodotti ed enzimi.

La fase solubile è caratterizzata da una viscosità maggiore di quella dell'acqua e soggetta ad ampie variazioni in risposta a stimoli ambientali (luce, pressione idrostatica...). Quando la membrana viene lesa ne fuoriesce una massa granulosa frammentata caratterizzata da un notevole grado di coesione che suggerisce una impalcatura strutturale.

**L'impalcatura strutturale è fornita dal citoscheletro**, formato da microtubuli, microfilamenti e da filamenti intermedi.

## CITOSCHELETRO

Il **citoscheletro** è un complesso di strutture localizzato nel citoplasma delle cellule eucariotiche. Esso garantisce il mantenimento della forma della cellula, le conferisce stabilità meccanica e concorre ai suoi movimenti. Lo costituiscono tre tipi di strutture proteiche a prevalente sviluppo longitudinale, di diametro diverso, ma in grado di interagire reciprocamente.

I **microfilamenti** consistono di due catene di unità globulari di **G-actina** avvolte ad  $\alpha$ -elica. I microfilamenti formano l'impalcatura interna di particolari regioni cellulari, quali i **microvilli**, e concorrono ai processi cinetici citoplasmatici implicati nella divisione delle cellule animali, nelle **correnti citoplasmatiche** e nell'estensione degli pseudopodi. I microfilamenti si rinvencono come strutture indipendenti, oppure sono associati in fascetti o in reti tridimensionali, la cui stabilità strutturale è garantita da proteine di connessione.

I **filamenti intermedi** sono costituiti da proteine della famiglia delle **cheratine** e sono organizzate a dare minute strutture cordonali che conferiscono stabilità ai **sistemi giunzionali** tra le cellule dei tessuti degli organismi animali complessi.

I **microtubuli** sono **composti da dimeri della proteina tubulina**. La loro lunghezza può variare, aumentando o diminuendo, con l'aggiunta o la rimozione di unità dimeriche di tubulina. Il loro ruolo principale consiste nella **distribuzione equa dei due set cromosomici alle cellule figlie nel corso della divisione nucleare**. Sono inoltre parte determinante della **struttura delle ciglia e dei flagelli**, e partecipano attivamente alle loro funzioni. Sia le ciglia che i flagelli presentano la **struttura assonemale**, un particolare schema di distribuzione dei **microtubuli a 9 + 2 coppie**. Il **movimento** delle ciglia e dei flagelli è dovuto a una **proteina motrice: la dineina**. Dall'aggregazione regolare di microtubuli derivano anche i **corpuscoli basali**, e i **centrioli**, e i **microtubuli stessi sono responsabili degli spostamenti intracitoplasmatici degli organuli**. Anche in questo caso intervengono **proteine motrici**, comprendenti la **chinesina** e la **dineina**, le quali utilizzano l'energia immagazzinata nell'ATP.

## I TRASDUTTORI DI ENERGIA: MITOCONDRI E CLOROPLASTI

Le attività della vita richiedono un continuo rifornimento di energia.

A livello cellulare questa deriva dall'ossidazione di molecole organiche complesse, come carboidrati e grassi, che servono da carburanti; le piante verdi sono in grado di utilizzare come fonte di energia anche la luce.

L'energia derivata da entrambe queste fonti viene comunque convertita nell'energia chimica dell'ATP.

Negli organismi viventi esistono due meccanismi fondamentali di produzione dell'ATP. Una, la **fosforilazione ossidativa** è comune alle cellule eucariotiche sia a molti procarioti, dipende dalla **presenza di ossigeno** e ha una **resa molto alta**. Il secondo, la fosforilazione a livello di substrato è comune a tutti gli organismi ma è meno efficiente; rappresenta comunque l'unica fonte di energia per le cellule che vivono in un ambiente privo di ossigeno.

**Mitocondri e cloroplasti sono organuli delimitati da membrane che non fanno parte del sistema delle membrane interne. Le loro proteine non sono sintetizzate dal reticolo endoplasmatico granulare, ma dai ribosomi liberi nel citosol e da ribosomi contenuti all'interno degli organuli stessi. Essi contengono piccole quantità di DNA che dirige la sintesi di alcune loro proteine. Sono organuli semiautonmi capaci di crescere e di riprodursi all'interno di una cellula.**

La presenza di DNA e di ribosomi in mitocondri e cloroplasti ha fatto nascere l'**ipotesi** che questi organuli siano **filogeneticamente derivati da antenati procarioti fagocitati da procarioti di maggiori dimensioni**. Gli ospiti non sarebbero stati digeriti ma si sarebbe instaurata una **simbiosi mutualistica**. Questa ipotesi è supportata dal fatto che i ribosomi presenti in questi organuli differiscono da quelli del citosol, per composizione, struttura e dimensioni, mentre assomigliano molto a quelli dei procarioti. In alcuni casi anche alcuni sistemi enzimatici presenti a livello delle membrane sono affini a quelli presenti sulla membrana procariotica.

## I MITOCONDRI E LA RESPIRAZIONE

I mitocondri sono gli organuli deputati alla **conversione dell'energia chimica potenziale presente nelle sostanze assunte per via alimentare, in una forma utilizzabile**. Essi contengono un corredo enzimatico che catalizza le tappe finali della respirazione cellulare e la sintesi di ATP.

Sono organuli bacilliformi ( $2-8 \mu \times 1,5 \mu$ ), mobili che si spostano nelle sedi in cui vi è bisogno di energia.

**I mitocondri sono organuli delimitati da un duplice sistema di membrane**, ciascuna costituita da un doppio strato di fosfolipidi contenente proteine caratteristiche, **non continue tra di loro**. La **membrana esterna** appare **liscia**, quella **interna** si introflette nel comparto dell'organulo, formando caratteristiche **creste**. Le membrane dividono il mitocondrio in due compartimenti interni: lo **spazio intermembranoso** e la matrice mitocondriale o **stroma** che contiene ribosomi e DNA. La membrana esterna ha funzioni soprattutto protettive, quella interna seleziona le sostanze che la attraversano e contiene grosse molecole proteiche che prendono parte alla respirazione cellulare e alla produzione di ATP.

### CENNI DI METABOLISMO

**Le cellule ottengono energia dall'ossidazione di molecole biologiche.**

N.B. Per ossidazione non si intende soltanto aggiunta di ossigeno ma anche rimozione di elettroni.

**L'ossidazione non avviene in un unico passaggio, ma in varie tappe.** La **liberazione controllata di energia** consente di avere un'**alta resa energetica: circa il 40%** quando l'ossidazione è completa.

**La rottura di una molecola organica avviene in una sequenza di reazioni catalizzate da enzimi.** Gli enzimi abbassano l'energia di attivazione, cioè l'energia che deve essere fornita per far partire una reazione.

**Nelle cellule le reazioni chimiche di degradazione, o cataboliche**, che forniscono energia, **sono accoppiate a quelle di sintesi o anaboliche**, che richiedono energia.

**Gli enzimi accoppiano la combustione spontanea del cibo con reazioni che generano ATP, preziosa fonte di energia per le cellule.**

**L'energia contenuta nell'ATP viene liberata in seguito all'idrolisi della molecola.** Essa richiede una catalisi enzimatica (**ATPasi**) e rilascia una grande quantità di energia utilizzabile (7,3 Kcal per mole di ATP idrolizzata).

Grazie all'ATP possono avvenire reazioni energeticamente sfavorevoli quale la sintesi di molecole proteiche (anabolismo).

**Il catabolismo può essere schematizzato in 3 fasi:**

**I - demolizione di grosse macromolecole in subunità semplici** [es. digestione nell'intestino]

**II - demolizione delle subunità semplici, glucosio, ad acetil Coenzima A** con produzione limitata di ATP e NADH [glicolisi nel citoplasma]

**III - ossidazione completa dell'acetil CoA a  $H_2O$  e  $CO_2$**  accompagnata da produzione di grandi quantità di energia (NADH e ATP) [mitocondri]

**Glicolisi:** a partire da una molecola di glucosio (C6) se ne formano due di piruvato (C3).

**Il piruvato entra nei mitocondri dove viene convertito in acetil CoA.**

**L'acetil CoA viene completamente ossidato a  $CO_2$  e  $H_2O$  in due tappe: ciclo di Krebs e trasporto degli elettroni.** Per questa tappa è necessario ossigeno (fosforilazione ossidativa).

In ambiente anaerobico il piruvato viene fermentato con produzione di acido lattico (fermentazione lattica) o di alcool (fermentazione alcolica). La resa energetica è molto inferiore: solo 2 molecole di ATP per molecola di glucosio contro 38.

La **glicolisi** (rottura del glucosio) avviene in **nove passaggi** con intermedi contenenti gruppi fosfato: **nella prima fase**, che va da una molecola di glucosio fino alla formazione di due molecole di aldeide 3-fosfoglicerica, **necessita di energia (2 ATP)**; **nella seconda fase**, da aldeide 3-fosfoglicerica ad acido piruvico **produce energia (4 ATP + 2 NADH +  $H^+$ )**. Oltre all'ATP viene prodotto anche il **NADH** a partire dal  $NAD^+$  : è un **importante trasportatore di potere riducente nelle cellule**.

**Bilancio energetico: guadagno netto di 2 ATP e 2 NADH +  $H^+$**



**Ciclo di Krebs** o ciclo dell'acido citrico. Si parte da una molecola di acetil-CoA ( $C_2$ ), derivata dal piruvato, che reagisce con un acido  $C_4$ , l'ossalacetato, formando un intermedio  $C_6$ : l'acido citrico. **Due dei 6 atomi di carbonio vengono ossidati a  $CO_2$**  ( $O_2$  e  $H_2O$  forniscono gli atomi di ossigeno per formare la  $CO_2$ ). **Si producono ATP, NADH e  $FADH_2$ .**

**Per ogni molecola di glucosio si ottengono due molecole di acetil-CoA, il ciclo funziona due volte producendo complessivamente 4  $CO_2$  , 6 NADH + 6  $H^+$  , 2 $FADH_2$  e 2 ATP.**

Per ogni molecola di acetil-CoA che entra nel ciclo 2 atomi di carbonio vengono eliminati sotto forma di  $CO_2$ , e 4 coppie di atomi di idrogeno vanno a ridurre molecole trasportatrici in cui viene intrappolata l'energia.

**L'energia contenuta nel NADH e nel  $FADH_2$  sarà ceduta nella fosforilazione ossidativa con produzione di ATP.**

La **fosforilazione ossidativa** è l'ultimo stadio del catabolismo: molecole di **NADH e  $FADH_2$**  trasferiscono gli elettroni lungo una **catena di trasporto** formata da **molecole caratterizzate da una crescente elettronegatività: alla fine si trova l' $O_2$  , con il quale l'idrogeno reagisce formando  $H_2O$ .**

**C'è un rilascio di una grande quantità di energia chimica: parte viene utilizzata per produrre ATP, parte viene liberata sotto forma di calore.**

**In una cellula eucariotica questo trasporto avviene lungo una catena e le molecole trasportatrici di elettroni sono proteine intrinseche della membrana interna dei mitocondri.**

**Il bilancio totale dell'ossidazione di una molecola di glucosio è di 36 molecole di ATP**

## I CLOROPLASTI E LA FOTOSINTESI

**Il cloroplasto è l'organulo che sfama la biosfera.**

**Esso è in grado di fissare la CO<sub>2</sub> contenuta nell'aria in sostanze organiche, utilizzando come fonte energetica la radiazione solare.** Contiene un pigmento verde, la clorofilla, in grado di catturare l'energia luminosa, e tutti gli enzimi necessari al processo fotosintetico.

**I cloroplasti sono organuli a forma di lente, di circa 2-5  $\mu$ , localizzati nelle foglie e in tutti gli organi verdi delle piante e delle alghe eucariotiche.** Appartengono alla **famiglia dei plastidi** che comprende gli amiloplasti (accumulo di amido) e i cromoplasti (ricchi di pigmento che conferiscono il colore a fiori e frutti). I vari tipi di plastidi derivano dai **protoplastidi**: questi **diventano cloroplasti solo se vengono in contatto con la luce** (cromo - e cloroplasti sono intercambiabili: es. frutta acerba→matura).

**Sono delimitati da due membrane separate da un esiguo spazio.** L'interno del cloroplasto è riempito da un sistema di **membrane organizzate in sacche appiattite, i tilacoidi**, che in alcune zone si trovano impilati a formare delle strutture dette **grana**, immerse nello **stroma**, un fluido denso che costituisce la sostanza fondamentale del cloroplasto. La membrana dei tilacoidi separa lo stroma da un altro compartimento: lo **spazio tilacoidale**, con caratteristiche peculiari.

**I cloroplasti sono mobili e si spostano all'interno della cellula lungo i sentieri segnati dagli elementi del citoscheletro.**

## LA FOTOSINTESI

**La fotosintesi alimenta direttamente o indirettamente tutto il mondo vivente.**

**E' il processo tramite il quale i cloroplasti catturano l'energia luminosa solare e la convertono in energia chimica accumulandola in zuccheri e altre molecole organiche derivate da CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O.**

La **principale sede** della fotosintesi è la **foglia**. Nelle cellule del **mesofillo** infatti è concentrato un elevato numero di cloroplasti.

La **CO<sub>2</sub>** entra nella foglia attraverso gli **stomi**, dai quali fuoriesce **O<sub>2</sub>**. L'**H<sub>2</sub>O** assorbita dalle radici, viene trasportata alla foglia per mezzo dei vasi.

Il colore verde delle foglie è dovuto alla presenza di un **pigmento**, la **clorofilla**, che **assorbe energia luminosa**. La **clorofilla si trova nelle membrane tilacoidali** che svolgono la loro funzione nelle fasi iniziali della fotosintesi in cui l'energia luminosa viene convertita in energia chimica. La fase in cui l'energia chimica viene utilizzata per convertire la **CO<sub>2</sub>** in zuccheri si svolge nello stroma.

I procarioti fotosintetici sono privi dei cloroplasti ma possiedono delle membrane che funzionano in modo simile alle membrane tilacoidali.

Il **processo fotosintetico** può essere riassunto nella seguente forma:



E' stato dimostrato che l'**ossigeno rilasciato dalle piante deriva dall'acqua e non dalla CO<sub>2</sub>**: i cloroplasti scindono l'acqua in idrogeno e ossigeno.

L'**idrogeno estratto dall'acqua viene incorporato nello zucchero**. Gli **elettroni passando dall'acqua allo zucchero aumentano la loro energia potenziale**: l'energia necessaria per questo passaggio è fornita dalla luce.

## **FASI DELLA FOTOSINTESI: REAZIONI ALLA LUCE E CICLO DI CALVIN-BENSON**

### **REAZIONI ALLA LUCE**

La **luce viene assorbita dalle clorofille, a e b**, che presentano due picchi di assorbimento situati nel blu e nel rosso. Sono presenti anche pigmenti accessori tra cui i **carotenoidi** che assorbono la luce a lunghezze d'onda intermedie. **Le clorofille e i pigmenti accessori costituiscono una sorta di "antenna" che assorbe energia distribuita in gran parte dello spettro visibile**.

Una molecola di pigmento assorbe un fotone, questo viene **portato** attraverso pigmenti che assorbono lunghezze d'onda via via maggiori (minore energia) **verso il centro di reazione**, in cui è **collocata una molecola di**

**clorofilla a. Nel centro di reazione la luce assorbita viene trasformata in energia chimica.**

**L'assorbimento di energia eccita una molecola di pigmento.** La molecola eccitata può emettere luce come fluorescenza oppure ridurre un'altra sostanza. **Nella molecola della clorofilla nello stato eccitato un elettrone è saltato in un orbitale che si trova più lontano dal nucleo rispetto all'orbitale precedente, diventa così un forte agente riducente.** La clorofilla può reagire con un agente ossidante in una reazione di ossido-riduzione, e alla fine dare luogo alla formazione di un agente riducente stabile: il **NADPH**.

La reazione alla luce in un processo detto **fotofosforilazione ossidativa genera anche ATP** fornendo l'energia necessaria per l'aggiunta di un gruppo fosfato a una molecola di ADP. **L'energia luminosa viene convertita in energia chimica sotto forma di due composti: NADPH, fonte di elettroni energizzati e ATP.**

Esistono due tipi di fosforilazione: non ciclica e ciclica.

**La fotofosforilazione non ciclica produce ATP e NADH**

**Nella fotofosforilazione non ciclica l'energia luminosa viene utilizzata per formare ATP e NADH, ma anche per liberare O<sub>2</sub>.**

**Richiede la partecipazione di due distinte molecole di clorofilla associate con due differenti fotosistemi: il fotosistema I (P700), che genera un agente riducente la ferredossina che riduce il NADP<sup>+</sup> a NADPH, e il fotosistema II (P680), che usa l'energia solare per ossidare le molecole di acqua producendo elettroni, protoni e O<sub>2</sub>.**

**La fotofosforilazione ciclica produce ATP ma non NADH**

**Coinvolge esclusivamente il fotosistema I**

Questo tipo di fosforilazione è detta **ciclica perché l'elettrone che all'inizio del ciclo viene perso dalla clorofilla eccitata, torna a tale molecola al termine di una catena di reazioni.** L'energia liberata viene in parte immagazzinata sotto forma di **ATP**. **A queste reazioni non partecipa l'acqua, quindi non si ha liberazione di O<sub>2</sub>.**

**Il fotosistema I si è evoluto prima del fotosistema II, quindi la fotofosforilazione ciclica è comparsa prima di quella non ciclica. Circa 3 miliardi di anni fa, nei cianobatteri si verificò l'evoluzione del**

**fotosistema II** che permise a queste forme di vita di effettuare la fotofosforilazione non ciclica e quindi di estrarre elettroni dall'acqua, di utilizzarli per produrre il NADPH e di liberare O<sub>2</sub>. **L'accumulo di O<sub>2</sub> nell'atmosfera cambiò per sempre la terra e il corso dell'evoluzione, rendendo possibile la comparsa del metabolismo aerobio e una grande diversificazione delle forme di vita.**

Attualmente i discendenti degli antichi batteri fotosintetici continuano ad effettuare solo la fotofosforilazione ciclica; **cianobatteri, alghe e piante effettuano prevalentemente la fotofosforilazione non ciclica.**

**Le reazioni alla luce non producono zucchero.**

### **CICLO DI CALVIN-BENSON**

Inizia con l'**incorporazione della CO<sub>2</sub> atmosferica**, penetrata dagli stomi, in molecole già presenti nei cloroplasti –**fissazione del carbonio**-. In seguito aggiungendo elettroni riduce il carbonio fissato a carboidrati: il **potere riducente è fornito dal NADPH, l'energia dall'ATP** (NADP<sup>+</sup> e ADP entrano in contatto con i tilacoidi e si “ricaricano”).

**Ha luogo nello stroma** dove sono presenti la maggior parte degli enzimi necessari, e **non necessita direttamente di luce**. Richiede indirettamente la presenza di luce, e può di fatto verificarsi solo in presenza di questa, perché necessita dell'ATP e del NADPH formati durante la fase di reazioni alla luce.

Il processo di fissazione del carbonio è stato studiato utilizzando un isotopo radioattivo del carbonio: il <sup>14</sup>C. **Il primo composto organico che incorpora il carbonio marcato è il 3-fosfoglicerato (3PG) un composto a tre atomi di carbonio.** L'accettore di CO<sub>2</sub> è un composto C<sub>5</sub>: il **ribulosio difosfato (RuBP)**. La reazione è catalizzata dall'enzima **rubisco (RuBP carbossilasi)**. Ne deriva un composto C<sub>6</sub> che subito si scinde in due C<sub>3</sub>: **due molecole di acido 3-fosfoglicerico (3PG)**. Il 3-PG viene ridotto a gliceraldeide 3-fosfato (G3P). Parte della G3P formata sarà utilizzata per la sintesi dei carboidrati complessi, parte sarà utilizzata per rigenerare il RuBP.

**La produzione di una molecola di glucosio richiede la ripetizione per 6 v del ciclo di Calvin-Benson, e 6 molecole di CO<sub>2</sub>.** Nei 6 cicli del giro si formano 12 molecole di G3P; 10 entrano nella complessa serie di reazioni che rigenerano le 6 molecole di RuBP utilizzate, 2 rappresentano il surplus che può entrare nelle vie metaboliche che portano al glucosio, al saccarosio, all'amido e a una serie di altre molecole organiche complesse.

La produzione di una mole di glucosio richiede un dispendio energetico di 686 Kcal, esattamente l'energia liberata dalla sua ossidazione.

## FOTORESPIRAZIONE

L'enzima **rubisco**, che catalizza l'incorporazione del  $\text{CO}_2$  da parte del RuBP, può anche catalizzare una reazione tra **RuBP e  $\text{O}_2$** . Questo consumo di ossigeno è detto **fotorespirazione** e riduce significativamente l'effetto della fotosintesi.

**A temperature elevate e ridotta concentrazione di  $\text{CO}_2$** , quale si verifica in seguito alla chiusura degli stomi per evitare perdite di acqua, **risulta favorita l'attività ossigenasica della rubisco** e piante che vivono in climi aridi non potrebbero sopravvivere se non mettessero in atto un qualche stratagemma.

Le **piante  $\text{C}_4$**  (mais) aggirano la fotorespirazione grazie alla presenza di speciali reazioni chimiche unitamente a una peculiare anatomia della foglia. **In esse il composto che incorpora il carbonio è il fosfoenolpiruvato, l'enzima fosfoenolpiruvato carbossilasi (PEP carbossilasi) catalizza questa reazione dalla quale si forma l'ossalacetato: un composto  $\text{C}_4$ .** L'enzima PEP carbossilasi ha maggior affinità per il  $\text{CO}_2$  rispetto al rubisco e lavora bene anche con basse concentrazioni di questo gas. **La fissazione iniziale del  $\text{CO}_2$  avviene a livello delle cellule del mesofillo, mentre il ciclo di Calvin-Benson avviene a livello delle cellule fotosintetiche della guaina vascolare, dove il  $\text{CO}_2$  viene liberato e reso disponibile per il ciclo di Calvin-Benson.**

**Alcune piante grasse, come cactus e ananas, utilizzano la PEP carbossilasi per fissare il  $\text{CO}_2$ . In esse però fissazione del  $\text{CO}_2$  e ciclo di Calvin-Benson avvengono in tempi diversi: la fissazione di  $\text{CO}_2$  avviene durante la notte, quando gli stomi sono aperti. Durante il giorno gli stomi rimangono chiusi per evitare perdite di acqua ma il ciclo di Calvin-Benson ha luogo regolarmente perché il  $\text{CO}_2$ , accumulato di notte, viene liberato e reso disponibile. Questo sistema è noto come metabolismo degli acidi delle crassulacee (CAM).**

## RETICOLO ENDOPLASMATICO

Il reticolo endoplasmatico è formato da elementi tubulari –**tubuli**- e **cisterne**; appartiene al sistema delle membrane interne.

Le membrane, che appaiono in continuità con l'involucro nucleare, separano dal citosol un comparto interno o **lume**.

In alcune cisterne la **superficie esterna** appare liscia, in altre è **imperlata di ribosomi**: in tal caso il **reticolo endoplasmatico** è detto **granulare o ruvido (RER)**. Tali ribosomi rappresentano la **sede della sintesi delle proteine destinate a essere secrete o a rimanere in comparti**; esse man mano che vengono prodotte entrano nel lume dove le interazioni tra gli a.a. daranno luogo a legami diversi, come i ponti disolfuro, responsabili della struttura terziaria delle proteine. Ad alcune proteine vengono aggiunti glucidi → glicoproteine.

Le proteine destinate a rimanere nel citosol o a raggiungere mitocondri e cloroplasti vengono sintetizzate sui ribosomi liberi.

Alcune porzioni del RE non sono associate a ribosomi, la superficie di tubuli e vescicole è liscia → **reticolo endoplasmatico liscio**. All'interno di questi compartimenti arrivano le proteine sintetizzate a livello del RER. Il suo ruolo fondamentale consiste nella **sintesi di lipidi**. Partecipa inoltre al metabolismo dei carboidrati (glucosio-6-P → glucosio libero) ed è deputato alla detossificazione di alcol, farmaci e veleni (fegato mammiferi). Nelle fibre muscolari trattiene ioni  $\text{Ca}^{++}$  e li pompa attivamente nell'interno delle cisterne. E' anche un sistema di conduzione di sostanze all'interno della cellula.

## RIBOSOMI

Sono **la sede in cui la cellula assembla le proteine**: un'elevato numero di ribosomi è associato con un'elevata sintesi proteica.

Possono essere **liberi o associati al RE**. Sono comunque uguali e interscambiabili.

Sono **formati da due subunità** prodotte nel nucleo: **si assemblano solo nel citosol una volta unite a mRNA**. Le subunità sono **formate da un particolare tipo di RNA** detto **ribosomiale** e da **molecole proteiche eterogenee** sintetizzate nel citoplasma.

Si uniscono temporaneamente a molecole di RNA di altra natura (mRNA, tRNA) nelle fasi in cui l'informazione genetica depositata nel DNA viene trasferita nella sequenza proteica primaria delle proteine.

Nella cellula eucariotica le due subunità sono caratterizzate da coefficienti di sedimentazione di 40 e 60 S.

I ribosomi dei procarioti sono più piccoli di quelli degli eucarioti e talvolta differiscono anche nella composizione molecolare.

## APPARATO DEL GOLGI

Fu descritto per la prima volta nel 1898 da Camillo Golgi come una “delicata struttura sita in posizione paranucleare”. Gli studi al ME hanno confermato la sua esistenza e delineato la sua struttura.

Consiste di **dittiosomi**, ognuno dei quali è costituito da cisterne appiattite, i **sacculi**, e da minute formazioni cave, le **vescicole golgiane**. I sacculi sono strettamente associati gli uni agli altri. Queste strutture possono essere distribuite diffusamente nel citoplasma oppure associarsi a formare i corpi golgiani.

E' un organulo che presenta generalmente una **polarità**. I sacculi posti in prossimità del RER costituiscono la regione **cis** del dittiosoma; quelli localizzati in prossimità delle superficie cellulare formano la regione **trans**. Queste regioni possiedono corredi enzimatici differenti e possono svolgere funzioni biochimiche specifiche. La regione cis riceve vescicole provenienti dal RER. Vescicole si spostano da sacculo a sacculo in direzione cis → trans, dalla regione trans si staccano vescicole che si allontanano dal dittiosoma.

Rappresenta la sede in cui le **proteine** sintetizzate nel RER vengono **immagazzinate**, **modificate** nella loro composizione chimica, impacchettate, **smistate** e **inviate**, isolate dal citosol, in altri organuli o verso l'ambiente extracellulare. Una sequenza segnale contraddistingue le proteine sintetizzate nel RER dove viene aggiunto un oligosaccaride che costituisce “l'indirizzo”. Gli enzimi del Golgi intervengono modificando l'oligosaccaride (es. fosforilazione).

**Sintetizza alcune macromolecole**, in particolare **polisaccaridi** (es. acido ialuronico).



## LISOSOMI

Sono **organuli contenenti enzimi digestivi**. Il **pH acido**, creato tramite il trasporto attivo di ioni  $H^+$  nel compartimento delimitato dalla membrana, potenzia l'azione digestiva degli enzimi.

Rappresentano il sito in cui vengono degradati i prodotti alimentari e i corpi estranei assunti per fagocitosi. Il fagosoma si unisce con il lisosoma a formare il lisosoma secondario.

Costituiscono un esempio le cellule della serie bianca del sangue.

## PEROSSISOMI

Sono organuli delimitati da membrana singola derivanti dal RER; **contengono l'enzima perossidasi che attacca il perossido di idrogeno**, sostanza di rifiuto del metabolismo, **e lo degrada**.

Nelle cellule vegetali sono presenti i gliossisomi, strutture in cui i lipidi di riserva vengono convertiti in idrati di carbonio.

## VACUOLI

Sono **organuli, delimitati da una membrana, il tonoplasto, contenenti un solvente acquoso e prodotti idrosolubili**. Sono presenti nelle **cellule vegetali** e nei **protisti**.

Hanno diverse funzioni.

Nelle **cellule vegetali** le loro dimensioni elevate concorrono ad alzare il rapporto superficie/volume; inoltre determinano il **turgore**, ossia quella rigidità cellulare che concorre a sostenere il fusto delle piante non legnose.

Sono implicati nell'**immagazzinare sostanze di riserva, pigmenti, prodotti catabolici tossici**.

Nei **protisti** sono deputati allo smaltimento dell'acqua in eccesso (vacuoli contrattili).

## NUCLEO

**Il nucleo** occupa circa il 10% del volume cellulare ed è avvolto da un involucro che contiene il **nucleoplasma**, costituito da **cromatina** (patrimonio ereditario), **nucleolo** (formazione ribosomi), **enzimi** per la duplicazione del DNA, la trascrizione e la rielaborazione dell' RNA trascritto

L'origine del nucleo negli eucarioti potrebbe derivare dalla necessità di proteggere il DNA, dalle forze meccaniche sviluppate dagli elementi del citoscheletro, e la fase di *trascrizione* del DNA in RNA

### **Involucro nucleare:**

- membrana esterna**, cosparsa di ribosomi, analoga a quella del RE ruvido e ad esso collegata
- membrana interna**, ricoperta dalla lamina nucleare a contatto con i cromosomi e gli RNA nucleari
- l'involucro nucleare è sostenuto internamente dalla lamina nucleare (complesso proteico tridimensionale) ed esternamente da filamenti intermedi
- le due membrane sono interrotte in alcuni siti dai **pori nucleari** anelli di granuli proteici che consentono il trasporto di varie molecole
- i ribosomi della membrana esterna sintetizzano proteine per lo spazio perinucleare
- nel corso della mitosi le due membrane sono degradate e riassemblate

**Le molecole di RNA vengono sintetizzate nel nucleo e cedute al citosol mentre le proteine che funzionano dentro il nucleo (es. istoni, RNA polimerasi) provengono dai ribosomi liberi nel citosol**

**Le proteine ribosomiali vengono prodotte nel citosol, trasferite al nucleo, assemblate con rRNA e inviate nel citosol come *subunità ribosomiale***

Nell'involucro nucleare dei mammiferi vi possono essere 3-4 000 **pori**, essi **sono grossi canali acquosi entro cui penetrano con facilità molecole di massa inferiore a 5 000 dalton** (es. **proteine, nucleotidi**) destinate al citosol o in provenienza da questo. **Le grandi proteine** (es. DNA-polimerasi e altre di circa 60 000 dalton) e **le unità subribosomiali attraversano l'involucro nucleare tramite trasporto attivo mediato da segnali di accesso**

I ribosomi completi non possono penetrare nel nucleo ma le loro subunità e l'RNA vengono esportati grazie alla presenza di recettori proteici siti nei pori

In particolare si parla di *trasporto vettoriale* quando sequenze di aminoacidi accompagnano le proteine nel passaggio attraverso i pori dal citoplasma al nucleo (es. istoni, nucleoplasmina), l'RNA sintetizzato nel nucleo passa al citoplasma attraverso ribonucleoproteine

**La lamina nucleare dà sostegno e stabilità all'involucro nucleare**, durante la mitosi esso degenera e la lamina depolimerizza; quando la mitosi volge al suo termine la lamina polimerizza attorno ai cromosomi e si associa alle vescicole dell'involucro nucleare

**Il contenuto di DNA nelle cellule di una specie animale è costante**, il DNA può essere *decondensato* tra una divisione nucleare e l'altra oppure *condensato* durante la mitosi in strutture allungate, i **cromosomi**, formate da una molecola continua di DNA

**La condensazione consente la concentrazione in uno spazio ridotto di lunghe sequenze di nucleotidi.**

Nonostante l'elevato numero di nucleotidi, **le molecole di DNA** occupano poco spazio dal momento che **sono compattate a vari livelli**

Una molecola di DNA può essere costituita da milioni di nucleotidi, l'ordine con cui questi sono disposti è all'origine dell'informazione genetica

**Nei batteri il genoma è costituito da una singola molecola di DNA mentre in una cellula umana vi sono 46 cromosomi costituiti ciascuno da circa  $2 \times 10^8$  coppie di nucleotidi**

La dimensione del genoma non è necessariamente correlata con la posizione dell'organismo all'interno della scala evolutiva (es. elevata e variabile negli anfibi)

Una parte limitata del genoma è implicata nella trascrizione o in altre funzioni (es. regolazione), **vi sono infatti regioni di DNA codificanti alternate ad altre non codificanti**

**Le sequenze di DNA, che codifica per una proteina, sono dette *geni***; sono copiate in sequenze di RNA (mRNA, tRNA, rRNA)

I geni degli eucarioti possono contenere da 100 000 a 2 milioni di coppie di

nucleotidi, una proteina di medie dimensioni è costituita da 400 aminoacidi e necessita di circa 1200 coppie di nucleotidi, **i geni sono associati a sequenze regolatrici che ne controllano le fasi della trascrizione**

Pertanto **la maggior parte delle molecole di DNA non è implicata nella codificazione; la parte coinvolta è rappresentata dagli esoni. Gli introni rappresentano la parte non codificante. Gli introni vengono trascritti al pari degli esoni, ma in seguito vengono rimossi dalla molecola di RNA trascritto (maturazione) che diviene così mRNA**

**La compattazione del DNA nei cromosomi avviene grazie agli istoni ----> cromatina**

**La massa di istoni nella cromatina è paragonabile a quella del DNA, essi hanno carica positiva** (legami con acidi nucleici), gli istoni sono proteine di piccole dimensioni (10-20 000 dalton), ne esistono 5 tipi e sono simili tra specie molto diverse dal punto di vista sistematico, **sono la struttura portante della cromatina**

Le proteine non istoniche sono molecole funzionali che catalizzano o regolano l'attività trascrizionale o replicativa

L'unità di cromatina è definito **nucleosoma** in cui **2 coppie di 4 istoni formano un nucleo attorno al quale si avvolge la doppia elica di DNA, i nucleosomi sono collegati da DNA linker** e comprendono circa 200 coppie di nucleotidi ----> *collana di perle*

Grazie all'istone  $H_1$ , la *collana di perle* si avvolge all'interno di una **fibra di 30 nm (solenioide)** che a sua volta forma anse (*domini ad ansa*), i domini ad ansa si addensano ulteriormente all'interno dei cromosomi

**Durante l'interfase la maggior parte dei cromosomi si dimostra scarsamente visibile**, ad eccezione dei cromosomi a spazzola degli oociti degli anfibi (asse lineare da cui hanno origine *anse* di cromatina), particolarmente attivi nella sintesi di RNA

In alcune cellule degli insetti (*cromosomi politenici*) si notano bande scure e interbande chiare, la maggior parte del DNA si trova nelle bande ove la membrana è più condensata, le bande e le interbande contengono più geni

Nel corso dell'interfase la cromatina di alcune cellule può risultare più condensata, **eterocromatina**, o meno condensata, **eucromatina**, la seconda è attiva nella trascrizione mentre la prima sembra avere un ruolo di controllo

dell'espressione genica

**Le regioni decondensate sono più attive nella trascrizione ----> rigonfiamenti cromosomici o *puff***

I puff si formano e si disattivano nel corso dello sviluppo (es. insetti) indicando l'attivazione o meno di particolari geni (controllo ormonale ecdisione)

Nel corso della divisione nucleare i *cromosomi metafasici* sono costituiti da ***cromatidi fratelli: filamenti di DNA duplicato uniti dal centromero***, cromosomi metacentrici (X) o acrocentrici (V) in base alla posizione del centromero

***Cariotipo: corredo cromosomico di un individuo*** (23 coppie di cromosomi nell'uomo)

**Nucleolo: è una regione distesa (puff) di rilevanti dimensioni ove avviene la formazione dei ribosomi**

Nella *regione organizzatrice* del nucleolo sono situati i geni che codificano l'RNA ribosomiale (rRNA)

I prodotti di trascrizione e le proteine ribosomiali (che provengono dal citoplasma) vengono impiegati per la sintesi delle subunità ribosomiali che in tale fase sono definiti *proribosomi* ----> passaggio nel citoplasma ----> formazione del ribosoma

## REPLICAZIONE DEL DNA

**Struttura del DNA: due filamenti di nucleotidi avvolti a doppia elica.** I nucleotidi sono uniti tra loro da legami fosfodiesterici zucchero-fosfato, il gruppo fosfato collega il carbonio 5' di un gruppo desossiribosio al carbonio 3' del gruppo successivo (**polarità 5'-3'**), filamenti orientati con polarità opposte e tenuti legati da legami idrogeno in corrispondenza di 2 basi accoppiate

Struttura dei 4 nucleotidi: ***desossiribosio, gruppo fosfato, base azotata*** (adenina, guanina, citosina, timina)

Variabilità sequenze di nucleotidi ----> variabilità individui

**L'accoppiamento delle basi azotate** non è casuale ma **avviene sempre tra una purina e una pirimidina: adenina e timina, guanina e citosina** (contenuto reciproco costante) ----> complementarietà dei filamenti ----> meccanismi di replicazione (duplicazione) e di trascrizione

**Replicazione del DNA: avviene nell'interfase** (stadio S, 8 ore in una tipica cellula eucariotica), si ottengono due copie identiche di una doppia elica originale, questa si separa in due filamenti ciascuno dei quali si comporta da stampo per la sintesi di un nuovo filamento che si forma grazie alla disponibilità di nucleotidi liberi, appaiamento tra nucleotidi corrispondenti ----> **replicazione semiconservativa**

La replicazione avviene a partire da siti diversi della molecola **origini di replicazione** ove la doppia elica viene aperta nei due filamenti per via enzimatica

La replicazione ha inizio per mezzo della **DNA-elicasa** ----> rottura legami idrogeno tra basi corrispondenti ----> forcelle di replicazione (replicazione bidirezionale) ---> formazione di nuovi filamenti nel verso 5'-3' (**DNA-polimerasi**) ----> asimmetria nella sintesi dei nuovi filamenti ----> **filamento guida** (sintesi continua verso l'origine di replicazione) e **filamento lento** o **in ritardo** (sintesi discontinua nel verso opposto ----> frammenti di Okazaki)

**La DNA polimerasi necessita di un innesco:** può iniziare una sintesi solo aggiungendo nucleotidi alla fine di un filamento nucleotidico preesistente, sia DNA che RNA; in generale l'innesco è fornito da RNA che viene poi degradato e sostituito da DNA.

La sintesi del filamento guida precede di poco quella del filamento lento

Fasi della costruzione del filamento lento: despiralizzazione della doppia elica ----> sintesi **RNA-innesco** o **RNA-primer** (**RNA polimerasi** = primasi) sulla base dei nucleotidi presenti nei siti di origine ----> inizio attività della **DNA polimerasi III** che si lega al gruppo 3'-OH dell'innesco ----> aggiunta nucleotidi e allungamento filamento ----> intervalli tra frammenti completati dalla **DNA polimerasi I** ----> allontanamento RNA-primer ----> unione frammenti (**ligasi**)

N.B. La DNA polimerasi controlla e corregge il prodotto della replicazione in modo da limitare gli errori: 1 errore ogni  $10^9$  repliche di base (il genoma dei mammiferi ha circa  $3 \times 10^9$  coppie di basi)

## Trascrizione e traduzione

*Espressione* dei geni ----> proteine specifiche (enzimi, proteine strutturali, ecc.), informazioni per la sintesi dei 20 amminoacidi rappresentate dalle differenti sequenze di nucleotidi nel DNA

**Codice genetico** ----> 4 tipi di basi nei diversi nucleotidi devono fornire le informazioni per la sintesi di 20 diversi amminoacidi nelle proteine ----> combinazioni di **3 basi ( $4^3$ ) = 64 diverse combinazioni di tre basi** (triplette) **codoni** sufficienti per codificare i **20 amminoacidi più un segnale di inizio (AUG) e tre di fine della sintesi proteica (UAA, UAG, UGA)**. Ciascun amminoacido è specificato da più codoni (eccetto metionina e triptofano), **ridondanza del codice o codice degenerato**.

Conseguenza: un gene che codifica una proteina con 80 amminoacidi deve contenere almeno 240 nucleotidi, più altre sequenze per segnalare l'inizio e la fine della sequenza, l'attivazione o la disattivazione del gene e regolare la sintesi proteica dopo la lettura della sequenza

**E' un codice pressochè universale**

## Struttura e funzioni dell'acido ribonucleico (RNA)

La struttura di una molecola di RNA ricorda quella del DNA per la presenza di sequenze di basi azotate unite ad uno zucchero e a un gruppo fosfato, tuttavia si differenzia per lo zucchero coinvolto (**ribosio**), la presenza della **base uracile al posto della timina** e la **costituzione in un unico filamento** (in alcuni tratti della catena polinucleotidica vi possono essere appaiamenti tra le basi come nel DNA es. tRNA)

L' **RNA messaggero** (mRNA) ha origine nel nucleo in seguito alla trascrizione di un gene ----> catena polinucleotidica complementare a quella del DNA del gene

L'mRNA neosintetizzato migra nel citoplasma attraverso i pori nucleari per

dare origine alla sintesi proteica

Gli **RNA ribosomiali** (rRNA) sono caratteristici dei ribosomi

L'**RNA di trasporto o transfer** (tRNA) è una molecola più piccola delle altre, a forma di trifoglio, caratterizzata da zone di appaiamento dei filamenti; ogni tRNA porta una sequenza specifica detta **anticodone**

La sintesi proteica ha inizio con la **trascrizione**, cioè la **formazione di una molecola di mRNA a partire da una sequenza di DNA corrispondente a un gene**

Svolgimento del DNA in due filamenti singoli ----> l'**RNA-polimerasi** si **lega** saldamente a particolari sequenze di DNA dette **promotori sul filamento codificante** ----> lettura della sequenza e allineamento dei nucleotidi sul filamento stampo ----> formazione legami idrogeno tra basi ----> formazione di legami covalenti tra nucleotidi (RNA-polimerasi) da 5' a 3' ----> lettura sequenza **arresto** ----> liberazione RNA

L'RNA polimerasi si occupa anche del riavvolgimento del DNA che avviene durante la trascrizione. A differenza della DNAPolimerasi non controlla e corregge il prodotto della propria attività: nella trascrizione si verifica un errore ogni  $10^4 - 10^5$  basi.

Le informazioni contenute nell'mRNA devono venire tradotte in una sequenza di amminoacidi ----> **traduzione**. In questo processo sono coinvolte delle **molecole "bilingue" i tRNA**.

**N.B. Le proteine costituiscono più della metà della materia secca di una cellula e la loro sintesi ha un ruolo centrale nel mantenimento, nell'accrescimento e nello sviluppo della stessa.**

**La traduzione avviene attraverso l'assemblaggio dei tre tipi di RNA e richiede energia**

Ciascuno dei 31 **tRNA legandosi da un lato a uno specifico codone del mRNA e dall'altro all'aminoacido specificato dal codone** permette di unire gli a.a. secondo la sequenza dei nucleotidi dell'mRNA.

**All'estremità 3' del tRNA si lega uno specifico amminoacido (legami covalenti)**



**Nella posizione opposta della molecola di tRNA si trova una sequenza specifica di nucleotidi ----> *anticodone***

N.B. La sequenza di basi che si trova nel sito di legame degli a.a. è sempre la stessa, mentre esiste almeno un anticodone diverso per ogni a.a. Affinché una molecola di tRNA si leghi con il corretto a.a. intervengono enzimi attivanti: **aminoacil - tRNA sintetasi**. **Ogni enzima è specifico per un determinato tipo di a.a. e per il corrispondente tRNA.**

### ***Fasi della traduzione:***

- associazione della piccola subunità ribosomale ad una molecola di mRNA
- una molecola di tRNA portante il primo a.a. , il suo anticodone UAC si lega per appaiamento complementare delle basi allo specifico punto dell'mRNA: il codone di inizio AUG (**complesso di inizio: mRNA - piccola sub rib-tRNA**)
- associazione grande subunità ribosomale
- nel ribosoma completo ha luogo la lettura dei codoni dell'mRNA da 5' a 3'
- i tRNA entrano in due siti del ribosoma (prima nel sito A, poi nel sito P)
- si forma un legame peptidico tra gli amminoacidi
- il tRNA libera la metionina e torna in circolo
- vengono lette tutte le sequenze fino al codone di arresto
- viene liberata la catena polipeptidica
- dissociazione delle subunità ribosomali

Più ribosomi possono leggere messaggi genetici simultaneamente (poliribosomi)

## **IL CICLO CELLULARE**

Le cellule si dividono sia per formare nuovi organismi unicellulari (es. protozoi) sia per consentire lo sviluppo di quelli pluricellulari, e in questi ultimi il rinnovamento e la riparazione

Nella divisione cellulare il genoma di una cellula madre deve venire trasmesso alle cellule figlie, pertanto la duplicazione del DNA precede la divisione del citoplasma

I batteri si riproducono per scissione binaria, il genoma è costituito da una singola molecola di *DNA circolare* ancorata alla membrana cellulare, all'atto della divisione si formerà un solco tra le zone di adesione alla membrana delle molecole duplicate

Nelle cellule eucariotiche il genoma è ripartito nei *cromosomi*, il cui numero deve rimanere costante (es. 46 nelle cellule somatiche dell'uomo, 23 in quelle riproduttive)

Prima della divisione delle cellule eucariotiche avviene la replicazione di ciascun cromosoma, questi sarà costituito da due *cromatidi fratelli* uniti da un centromero che verranno separati all'atto della divisione nucleare (mitosi) al fine di formare due corredi cromosomici identici nelle cellule figlie

- *Interfase* ----> 90% del ciclo cellulare, funzioni normali, accrescimento, duplicazione DNA, durata variabile in funzione del tipo di cellula

- *Divisione cellulare* ----> divisione del nucleo e del citoplasma, rilevante per gli organismi in accrescimento continuo, operante sempre a certi livelli (es. cellule epiteliali intestino, midollo osseo, polmoni, cute), le cellule del sistema nervoso dei vertebrati non si dividono, le cellule del fegato di norma non si dividono ma mantengono tale prerogativa (es. dopo un'operazione chirurgica)

## Interfase

- fase G1 ----> sintesi proteine e organuli
- fase S ----> sintesi DNA ----> 2 molecole identiche di DNA più proteine associate (cromatidi fratelli)
- fase G2 ----> produzione proteine attive nella mitosi (es. condensazione cromosomi, degradazione membrana nucleare, formazione fuso)

La fosforilazione ciclica di due proteine (ciclina) influenza i passaggi verso le fasi S e M (mitosi)

## Divisione cellulare

Si suddivide in *mitosi* (divisione nucleare) e *citocinesi o citodieresi* (divisione citoplasmatica)

Mitosi ----> 5 fasi (durata 1-2 ore in molte cellule)

- *Profase* ----> condensazione cromatina in cromosomi (sono visibili i 2 cromatidi), degradazione e scomparsa del nucleolo, migrazione centrioli ai

poli, depolimerizzazione microtubuli e loro riorganizzazione per la formazione del *fuso mitotico*, dapprima attorno ai centrioli (*aster*) poi tra questi dopo la loro migrazione ai lati della cellula (*poli*)

- *Prometafase* ----> frammentazione membrana nucleare, penetrazione fuso nel nucleoplasma, formazione del *cinetocore* sui centromeri (unisce le fibre del fuso ai cromatidi), inizio movimentazione cromosomi

- *Metafase* ----> allineamento cromosomi sul piano equatoriale del fuso

- *Anafase* ----> attrazione cromatidi verso i poli che si distanziano progressivamente con conseguente allungamento della cellula

- *Telofase* ----> migrazione cromatidi ultimata, riformazione membrane nucleari, produzione cromatina dai cromatidi ora divenuti cromosomi "figli", formazione nuovi nucleoli, degradazione fuso

**Citocinesi** ----> ha inizio nella telofase, si forma un piano di divisione perpendicolare all'asse maggiore del fuso, anello di filamenti proteici (actina) determina contrazioni della membrana cellulare al centro della cellula formando un solco che progressivamente porta alla sua divisione

Ritmo della divisione cellulare ----> accrescimento organismi continuo o meno, rinnovamento tessuti (es. epitelio intestino)

Regolazione divisione cellulare ----> velocità di divisione compatibile con l'accrescimento dell'organismo ----> fattori di crescita, densità cellulare

Il passaggio alla fase G1 avviene solo se sono soddisfatti particolari requisiti, in alternativa la cellula rimane nello stadio G0

Comunicazione fra cellule ----> sostanze di inibizione (*caloni*) o di accrescimento (*ormoni*), inibizione per contatto (feedback)

## RIPRODUZIONE

E' un processo che assicura la sopravvivenza di una specie, tale obiettivo viene raggiunto attraverso la produzione di un numero di discendenti superiore a quello dei genitori per ottenerne la progressiva sostituzione compensando le perdite dovute ai fattori di mortalità

**Riproduzione asessuale:** avviene senza il coinvolgimento di cellule sessuali o *gameti* (uova e spermatozoi), **dà luogo a discendenti (*cloni*) identici ai genitori, il meccanismo riproduttivo è la mitosi, è comune nei Protozoi e in molti invertebrati**

Modalità:

- **Scissione** ----> il corpo del genitore si divide in due parti pressoché uguali o diseguali (scissione binaria, es. Protozoi, Platelmini) o in più parti (scissione multipla, es. Protozoi, Anellidi)
- **Gemmazione** ----> dal corpo del genitore sviluppano proliferazioni destinate a distaccarsi o a rimanere unite ad esso (es. Poriferi, Cnidari)
- **Frammentazione** ----> da gruppi di cellule o appendici del corpo del genitore hanno origine nuovi individui (es. Anellidi, Poriferi), *autotomia* (es. Echinodermi)

Vantaggi della riproduzione asessuata: riduzione dei costi energetici per la ricerca del partner e l'accoppiamento, rapida colonizzazione degli ambienti

Svantaggi: produzione di discendenti identici (salvo mutazioni) che possono essere a rischio in presenza di pressioni selettive sfavorevoli

**Riproduzione sessuale:** produzione di prole attraverso l'intervento di gameti (uova e spermatozoi caratterizzati da differenti mobilità, riserve energetiche e costi di produzione)

In generale la riproduzione avviene quando le fonti energetiche garantiscono ampiamente la sopravvivenza e le condizioni ambientali sono favorevoli, i cicli riproduttivi sono regolati da un insieme di fattori ormonali e ambientali che dipendono dalle caratteristiche delle stagioni

La riproduzione sessuale inizia con la produzione di *spermatozoi* o **spermatogenesi** e di *uova* **oogenesi**.

Nella maggior parte dei Metazoi la spermatogenesi e l'oogenesi avvengono soltanto in organi specializzati per la produzione di **gameti**: le *gonadi* (testicoli e ovari) che rappresentano i caratteri sessuali primari. Le ghiandole annesse e le vie di emissione dei gameti rappresentano i caratteri sessuali secondari; infine i caratteri accessori sono responsabili del dimorfismo sessuale.

**Fecondazione**: fusione dei nuclei dell'uovo e dello spermatozoo ----> uovo fecondato o **zigote** (doppia serie cromosomica)

Specie **dioiche** ----> **sessi separati**

Specie **monoiche** ----> organi sessuali maschili e femminili nello stesso individuo (*ermafroditi*)

Vantaggi della riproduzione sessuale: variabilità genetica e adattamento nei confronti della selezione naturale; Possibilità riparazione DNA (es. excisione e sostituzione nucleotide difettoso o non corretto)

Alcuni cicli biologici comprendono una fase asessuale (disponibilità elevata di risorse) e una fase sessuale (deterioramento risorse, stagione di riposo) ----> alternanza vantaggiosa per la sopravvivenza e la dispersione (es. Crostacei)

Negli organismi che si riproducono per via sessuale vi è la necessità di ridurre alla metà il numero di cromosomi nei gameti per tornare al corredo completo nello zigote

----> *meiosi* (avviene nelle gonadi)

**I genomi delle cellule somatiche e dello zigote sono formati da coppie di cromosomi, i cromosomi di una coppia portano geni per gli stessi caratteri ----> cromosomi omologhi**

**Con la meiosi i cromosomi di ciascuna coppia omologa finiscono in gameti diversi con varie combinazioni ( $2^n$  con  $n$  = numero cromosomi) e possono originarsi nuove combinazioni di geni grazie a scambi di DNA (*crossing-over*)**

## **Meiosi**

**Divisione insita nel processo di formazione dei *gameti* (spermatozoo e uovo) a corredo cromosomico  $n$  (*aploide*) che si fonderanno in uno zigote a corredo cromosomico  $2n$  (*diploide*)**

- La fase aploide possiede una sola serie cromosomica, la fase diploide due serie cromosomiche (una paterna e una materna)
- Analogamente a quanto avviene prima della mitosi, nell'*interfase* che precede la meiosi il contenuto di DNA raddoppia (da 2c a 4c), tale contenuto subirà due divisioni successive nella meiosi (1c)

## Fase I

*Profase I* ----> lunga durata (anni nei primati), si compone di 5 sottofasi

- leptotene: cromosomi visibili, cromatidi non distinguibili, estremità (*telomeri*) a contatto con la membrana nucleare
- zigotene: inizio appaiamento cromosomi omologhi (*sinapsi*) con formazione di bivalenti in cui si accoppiano sequenze omologhe di DNA
- pachitene: appaiamento ultimato e ricombinazione genetica o *crossing-over* in cui avviene lo scambio di materiale genetico tra cromatidi omologhi
- diplotene: inizio distacco cromosomi omologhi uniti parzialmente nei *chiasmi*, siti in cui è avvenuto il crossing-over, negli ovociti sintesi di RNA per la produzione di materiale di riserva (*cromosomi a spazzola*)
- diacinesi: condensazione cromosomi, arresto sintesi RNA, cromatidi più visibili (*tetradi*)

*Metafase I* ----> disposizione coppie sulla piastra equatoriale, formazione cinetocori *su un solo lato* dei cromatidi fratelli (differenza con mitosi)

*Anafase I* ----> trascinamento di due cromatidi verso i poli (anziché di 1 cromatidio come nella mitosi)

*Telofase I* ----> ricostituzione membrane nucleari e citocinesi

Nell'interfase che precede la seconda divisione meiotica non vi è sintesi di DNA

## Fase II

*Profase II* ----> cromosomi costituiti da 2 cromatidi uniti da centromero

*Metafase II* ----> cinetocori *su entrambi i lati* del centromero (come nella mitosi)

*Anafase II* ----> cromatidi trainati verso i poli

*Telofase II* ----> formazione di 4 cellule aploidi

Aspetti comuni in mitosi e meiosi: replicazione del DNA prima dei relativi processi ----> contenuto doppio di DNA e cromosomi divisi in cromatidi fratelli

Aspetti diversi in mitosi e meiosi: modalità di separazione dei cromatidi, numero di divisioni e di cellule prodotte

Conseguenze della meiosi ----> variabilità data dalle possibilità di combinazione degli omologhi paterni e materni nelle cellule figlie e dalle ricombinazioni dei geni attraverso il crossing-over

Nell'uomo è possibile in linea teorica produrre  $2^{23} = 8,4 \times 10^6$  gameti diversi solo con la semplice combinazione degli omologhi, in realtà il numero teorico di gameti aumenta notevolmente a causa del crossing-over (2-3 fenomeni per ogni coppia di cromosomi)

Anche i cromosomi sessuali (X e Y) si appaiano durante la prima divisione meiotica grazie a una zona omologa posta all'estremità dei cromosomi

**Gametogenesi:** formazione di spermatozoi nel testicolo (spermatogenesi) e di uova nell'ovario (ovogenesi)

***Apparato riproduttore maschile*** (mammiferi)

La **spermatogenesi** ha luogo nei *tubi seminiferi* ----> epididimo (serbatoio in cui ha luogo la capacitazione) ----> condotto deferente ----> *uretra* (serve anche l'apparato urinario) ----> emissione sperma (funzioni accessorie svolte da: vescicole seminali, prostata, ghiandole bulbouretrali)

Formazione spermatozoi: cellule germinali capostipite ----> *spermatogoni* (4 fasi di divisione mitotica) ----> **spermatociti primari** (1a divisione meiotica) ----> **spermatociti secondari** (2a divisione meiotica) ----> **spermatidi** (spermioistogenesi) ----> **spermatozoi**

Gli spermatozoi sono cellule flagellate mobili o ameboidi, testa con nucleo aploide, **acrosoma** con enzimi per rottura involucro dell'uovo, porzione

intermedia con centrioli per organizzazione fuso e mitocondri per la sintesi di ATP a partire dal catabolismo di acidi grassi che serve per il movimento del flagello

*Spermateca* ----> struttura presente nelle femmine di alcune specie (es. ape mellifera) per lo stoccaggio e l'impiego graduale degli spermatozoi

*Spermatofori* ----> capsule contenenti un grande numero di spermatozoi, protezione e facilità trasferimento (es. Molluschi, Artropodi)

### *Apparato riproduttore femminile*

*Ovari* tubulari (es. molti invertebrati e pesci ossei) o compatti (es. la maggior parte dei vertebrati)

Cellule entro *follicoli* ----> maturazione e rottura follicoli ----> liberazione oociti (ovulazione) ----> *ovidotti* (tube di Falloppio nei mammiferi)----> *utero*

Fecondazione esterna ----> animali acquatici (es. pesci, anfibi, vari invertebrati)

Fecondazione interna ----> animali terrestri (uccelli e vari rettili sviluppano zigoti in uova con guscio all'esterno del corpo della madre, nei mammiferi la fecondazione e lo sviluppo sono interni)

Utero dei mammiferi ----> l'*endometrio* accoglie lo zigote

Formazione uova ----> *oogoni* (da mitosi di cellule dell'epitelio germinale e della tunica albuginea o preesistenti dalla nascita in molti vertebrati) ----> oogoni più cellule di sostegno ----> *follicolo primario* ----> accrescimento follicolo primario ----> *ovocita primario* (meiosi I) ----> *ovocita secondario* + *corpo polare* (inizio meiosi II) ----> follicolo maturo o di Graaf ----> rottura follicolo e ovulazione ----> penetrazione spermatozoo e completamento meiosi

Influenza ormonale nella maturazione del follicolo, stimolo ovulazione attraverso la copula (es. conigli, gatti)



Contenuto uova ----> vitello o tuorlo (fosfoproteine, lipidi, glicogeno per l'embrione)

In molti organismi il vitello è sintetizzato dalle uova, in altre ----> cellule nutritive associate alle uova o ghiandole (*vitellario*) e assorbimento attraverso il citoplasma

Nei vertebrati ----> *vitellogenina* (ghiandole epatiche) ----> circolazione ----> ovario ----> trasformazione in vitello nell'ovocita ove avviene contemporaneamente la sintesi di ribosomi, RNA e proteine per nutrizione embrione (necessità di concentrare le riserve in un solo uovo)

**Partenogenesi:** sviluppo completo di un organismo a partire da uova non fecondate (comune in crostacei e insetti ma presente anche in alcuni vertebrati), la meiosi può avvenire ed il corredo  $2n$  viene ripristinato in seguito (es. fusione con i globuli polari) o non avvenire

Le specie partenogenetiche sono caratterizzate da scarsa variabilità genetica, in alcuni organismi vi saranno razze bisessuali e partenogenetiche, organismi con corredo aploide o diploide, associazione partenogenesi-poliploidia (a corredo  $4n$ ,  $8n$ , ecc.)

Nella partenogenesi è più frequente la produzione di femmine rispetto a quella dei maschi, i vantaggi di tale meccanismo risiedono nel minor consumo di energia per la ricerca dei partner e l'accoppiamento, l'alternanza tra partenogenesi e fecondazione porta a sinergie vantaggiose (es. afidi)

*Aplodiploidia* (es. ape mellifera):

- uova aploidi non fecondate ----> maschi (fuchi)
- uova diploidi fecondate ---> femmine (operaie e regina)

*Alternanza di generazione:* ad una generazione che si riproduce sessualmente segue una generazione che si riproduce per via asessuata (es. protozoi)

**Ermafroditismo:** riproduzione sessuale di specie monoiche, caratterizzate dall'avere sia testicoli sia ovari (es. platelminti, anellidi, molluschi), situazione

anormale in specie dioiche

Di norma gli ermafroditi sono incapaci di autofecondarsi

----> scambio di spermatozoi e fecondazione delle rispettive uova tra due individui

Produzione di uova e spermatozoi in periodi diversi del ciclo, *inversione sessuale* (cambio di sesso nel corso della stagione), *proteroginia* (prima femmine poi maschi), *proterandria* (prima maschi poi femmine, es. ostriche)

*Ginandromorfi*: individui mosaico di cellule genotipicamente maschili e femminili, incapaci di riprodursi

## **Strategie riproduttive**

Meccanismi sviluppati da una specie nel corso dell'evoluzione per favorire la sopravvivenza e la trasmissione dei caratteri

- *sincronizzazione riproduttiva* ----> necessaria per ridurre i costi energetici per la fecondazione, influenza di fattori ormonali sulla maturazione dei gameti e il comportamento riproduttivo, ritmi e tempi di riproduzione legati a fattori ambientali (t°, fotoperiodo, acqua ed alimentazione, cicli lunari, maree)

- *ricerca del partner* ----> l'accoppiamento non avviene per le specie a fecondazione esterna (le rane sono un'eccezione), raduni presso fonti di cibo, produzione di segnali visivi, acustici, *feromoni sessuali*, riti di corteggiamento preliminari alla copula tipici per ciascuna specie, corteggiamento come stimolo per l'ovulazione (es. topi)

- *scelta dei partner*: all'interno di una popolazione la capacità di competere per un partner rappresenta una caratteristica importante per l'affermazione di determinati caratteri, dimorfismo sessuale (colorazione e caratteristiche morfologiche hanno favorito determinati genotipi, es. cervi)

## **Organizzazione sociale (sistemi riproduttivi)**

*Monogamia*: associazione di un singolo maschio con una singola femmina

E' rara nei mammiferi (5%), comune negli uccelli (oltre l'80%), il legame di coppia può essere stagionale o duraturo ed è necessario quando la cura della prole assicura vantaggi superiori a quelli derivanti dalla poligamia (es. incubazione uova e alimentazione nidata negli uccelli)

Nei mammiferi la necessità di formare legami duraturi è limitata dato il ruolo predominante della madre rispetto a quello del padre, la monogamia dei mammiferi deriva dalla necessità di contribuire al sostentamento della femmina o alla difesa del territorio

*Poligamia*: associazione di un singolo maschio con più femmine (*poliginia*) o di una femmina con più maschi (*poliandria*)

Nella poliginia, un maschio può risultare legato a più femmine in un gruppo o può esservi promiscuità, l'aumento del numero di accoppiamenti porta a maggiori probabilità di affermare il proprio genotipo, se il rapporto tra sessi è 1:1 vi è *competizione* tra maschi

La poliginia può basarsi sulla difesa delle femmine (es. maschi che governano *harems*), sulla difesa di un territorio (es. maschi al centro di *arene*) o sulla difesa delle risorse (es. capacità di costruire nidi)

Nella poliandria, i vantaggi sono legati alla fecondazione delle uova da parte di spermatozoi più vitali appartenenti ad individui che in tal modo avranno la possibilità di trasmettere i propri caratteri, la poliandria è comune negli invertebrati che hanno fecondazione interna (es. spermatofore negli ortotteri)

### *Strategie generative*

- specie *ovipare*: rilasciano le uova nell'ambiente, la fecondazione può essere interna o esterna, modalità comune sia negli invertebrati che nei vertebrati (es. pesci, anfibi, rettili, uccelli), rivestimenti rigidi o membranosi

- specie *vivipare*: l'embrione viene ospitato e nutrito dalla madre e la prole viene partorita (tipica per vertebrati e mammiferi ma comune anche per gli invertebrati)

- specie *ovovivipare*: la prole viene partorita anche in questo caso ma vengono trattenute nel corpo della madre le uova fecondate, l'embrione trae il proprio nutrimento dal vitello dell'uovo (es. artropodi, rettili)

L'ovoviviparità offre dei vantaggi rispetto all'oviparità (protezione da predatori, clima sfavorevole) e la viviparità rispetto all'oviviviparità (nutrizione graduale dell'embrione), in compenso le specie vivipare e ovivivipare non si accoppiano se ospitano embrioni in sviluppo

Bilancio energetico nella riproduzione:

- produzione di un grande numero di uova ma nessuna spesa di energia per le cure parentali ----> elevata mortalità, riproduzione in unica soluzione e morte successiva o riproduzione multipla (tipico di specie vivipare)

- produzione di un numero limitato di discendenti con grande consumo di energia per le cure parentali (tipico di specie ovovivipare e vivipare ma non esclusivo di queste, es. uccelli)

In ogni caso l'obiettivo di garantire la sostituzione dei genitori alla loro morte viene raggiunto con successo

## LO SVILUPPO

Biologia dello sviluppo: geni ----> proteine ----> individuo completo

Fasi dello sviluppo: zigote ----> accrescimento del numero e delle dimensioni delle cellule (mitosi e citocinesi) ----> specializzazione delle cellule per le diverse funzioni (*differenziamento*) ----> organizzazione in tessuti e organi (*morfogenesi*)

Lo sviluppo dell'embrione, a partire dallo stadio di zigote fino al parto o alla schiusa viene studiato nell'ambito dell'*embriologia*

## Fecondazione

E' l'unione delle cellule germinali maschile e femminile. Porta alla

ricostituzione del numero diploide di cromosomi. Nei Mammiferi stimola l'oocita secondario a completare la meiosi. Comporta la determinazione del sesso e dà il via alla segmentazione.

*Fecondazione esterna* (es. echinodermi) ----> uova protette da due strati glicoproteici (*rivestimento gelatinoso* e *membrana vitellina*) esterni alla membrana plasmatica

Fasi della penetrazione dello spermatozoo nell'uovo:

- degradazione membrana acrosomica e liberazione di enzimi ----> apertura nel rivestimento gelatinoso ----> formazione di un *prolungamento acrosomico* (microfilamenti di actina) entro la membrana vitellina ----> associazione dello spermatozoo alla membrana vitellina (*bindina*) ----> apertura nella membrana vitellina da enzimi del prolungamento acrosomico ----> fusione membrane plasmatiche dello spermatozoo e dell'uovo con formazione del *cono di fecondazione* (ruolo dei microvilli) ----> fusione dei nuclei dello spermatozoo e dell'uovo (*pronuclei*) ----> nucleo dello zigote

Lo spermatozoo cede allo zigote due centrioli (persi dalla cellula uovo all'atto della meiosi) che serviranno a guidare i due pronuclei nella reciproca fusione

*Polispermia* (più spermatozoi penetrano all'interno di un uovo) ----> fusi mitotici in sovrannumero con segregazione anomala dei cromosomi, formazione di cellule non diploidi e sviluppo anomalo

Meccanismi atti a ridurre la polispermia:

- negli echinodermi e negli anfibi si verificano variazioni del potenziale elettrico della membrana cellulare dell'uovo che causano l'alterazione di proteine di membrana con conseguente incapacità di penetrazione da parte dello spermatozoo (penetrazione intracellulare di  $\text{Na}^+$ , liberazione di  $\text{Ca}^{2+}$  nel citosol ed espulsione di  $\text{H}^+$  con innalzamento del pH, *potenziale di membrana positivo* per un certo periodo)

- **nei mammiferi** non avviene la depolarizzazione della membrana plasmatica della cellula uovo ma una **reazione corticale che porta alla modificazione della struttura della membrana**

L'aumento di concentrazione di  $\text{Ca}^{2+}$  nel citosol della cellula uovo provoca l'inizio dell'*attivazione* della stessa

----> aumento nel consumo di ossigeno, nella sintesi di DNA e di proteine

*Fecondazione interna* (es. mammiferi) ----> avviene all'interno degli ovidotti, uova protette da una *zona pellucida* (glicoproteine simili alla membrana vitellina) attorniata da cellule follicolari (*corona radiata*)

Gli **spermatozoi dei mammiferi** devono subire il processo di **capacitazione** che avviene dentro le vie genitali femminili (alterazione della membrana plasmatica, intensificazione del metabolismo e della mobilità dello spermatozoo) prima di fecondare l'oocita

**Fasi della penetrazione:** capacitazione ----> penetrazione nella corona radiata ----> associazione con glicoproteine della zona pellucida ----> attivazione della reazione acrosomiale ----> liberazione enzimi e penetrazione nella zona pellucida ----> fusione membrane plasmatiche ----> penetrazione del nucleo ----> reazione corticale che impedisce l'entrata di altri spermatozoi

I pronuclei, maschile e femminile non si fondono direttamente. La membrana del pronucleo maschile si dissolve, la cromatina si disperde e si forma un'altra membrana, intanto l'oocita completa la seconda divisione meiotica poi i cromosomi si disperdono e vengono circondati da una membrana pronucleare ----> unione dei pronuclei dopo la rottura delle rispettive membrane ----> inizio prima divisione mitotica: prima divisione della segmentazione

Nei mammiferi la cellula uovo contiene i centrioli a differenza dello spermatozoo

**Contenuto e distribuzione di vitello (proteine e grassi, sin. tuorlo, lecite) nell'uovo**

1- ***Uova isolecitiche:*** poco vitello distribuito uniformemente nel citoplasma (nutrizione materna nei mammiferi, uova dei ricci di mare)

2a- ***Uova telolecitiche:*** con moderata (es. anfibi, molti anellidi e molluschi) o elevata quantità di vitello (larga predominanza del tuorlo sul citoplasma in pesci, rettili, uccelli) in quest'ultimo caso il vitello è **concentrato in un emisfero (polo) vegetativo**, separato da un emisfero (polo) animale o germinativo povero di vitello in cui si trova anche il nucleo

2b- ***Uova centrolecitiche:*** vitello posto al centro dell'uovo e circondato dal citoplasma, nucleo in posizione centrale entro un'isola

## **citoplasmatica** (es. artropodi)

La quantità di vitello presente nelle uova di una determinata specie è correlata con la durata dello sviluppo prima che l'embrione sia in grado di alimentarsi da solo dopo la schiusa o prima che si stabilisca il rapporto placentare con la madre.

## **Segmentazione**

A partire da una struttura unicellulare, lo zigote, si forma una struttura pluricellulare: la blastula

Dallo **zigote** si ottiene l'**embrione** in seguito a numerose divisioni cellulari, nelle prime fasi non si osserva un aumento delle dimensioni **segmentazione**, ma si formano cellule sempre più piccole, in cui si riduce il rapporto tra citoplasma e nucleo, i **blastomeri**, associati fra loro a formare la **blastula**; si distinguono due poli polo animale superiore e vegetativo opposto

La segmentazione dello zigote avviene secondo meccanismi, determinati geneticamente, che sono influenzati dal contenuto e dalla distribuzione di vitello

## **Modalità di segmentazione**

**Segmentazione oloblastica**: nelle uova isolecitiche e telolecitiche con moderata q.tà di vitello, lo zigote è interessato da suddivisioni complete che portano, nelle prime, alla formazione di blastomeri di dimensioni simili e, nelle seconde, di dimensioni diverse

Modalità di segmentazione oloblastica:

1- **segmentazione radiale**: più solchi di segmentazione suddividono lo zigote in blastomeri di dimensioni uguali o diverse

- in molti echinodermi e mammiferi, dopo alcune divisioni si forma una struttura sferica cava, la **blastula**, formata da un singolo strato di cellule che delimitano una cavità centrale o **blastocoele**

- in alcuni echinodermi, allo stadio di 300 cellule formate, si scioglie la membrana di fecondazione e la blastula diviene larva libera

- nei cnidari la blastula é compatta (**stereoblastula**)

- negli anfibi (uova telolecitiche con moderata q.tà di vitello) la divisione

dell'emisfero vegetativo risulta più lenta rispetto a quella dell'emisfero animale, formazione di *macromeri* e *micromeri*, presenza di un'area (*semiluna grigia*) tra i due emisferi (estremità posteriore del futuro organismo), la successiva suddivisione individua le parti di destra e sinistra

2. **Segmentazione spirale:** in molti anellidi e molluschi le prime due segmentazioni producono blastomeri di dimensioni simili, quelle che seguono danno luogo a macromeri e micromeri disposti in modo alternato dal momento che i piani di segmentazione sono obliqui

3. **Segmentazione bilaterale:** nei cordati invertebrati e in alcuni molluschi le prime divisioni producono un embrione caratterizzato da parti speculari

4. **Segmentazione rotazionale:** nei mammiferi placentali la seconda divisione avviene in modo asimmetrico formando 4 cellule diverse, le successive divisioni sono asincrone e si formerà uno strato cellulare esterno **trofoblasto**; all'interno le cellule si aggregano a formare una **massa cellulare interna** a contatto con il *blastocoele*, il trofoblasto fa sviluppare la placenta, dalla massa cellulare interna (**bottone embrionario**) si forma l'embrione

**Segmentazione meroblastica:** nelle uova telolecitiche ricche di vitello e centrolecitiche il **contenuto di vitello impedisce la segmentazione completa**, anche in questo caso vi sono modalità diverse di segmentazione:

1. **Segmentazione discoidale:** nei pesci, rettili, uccelli e nei mammiferi ovipari (monotremi) la segmentazione ha luogo in una zona ristretta del polo animale (*blastodisco*), ripetute divisioni danno luogo al **blastoderma** che risulta separato dal vitello dallo **spazio sottogerminale**, il blastocoele viene formato in seguito alla penetrazione di alcune cellule del blastoderma nello spazio sottogerminale, si forma una **discoblastula** che presenta **due strati: epiblasto e ipoblasto**

2. **Segmentazione superficiale:** nelle uova centrolecitiche degli artropodi avvengono ripetute divisioni del nucleo, i nuclei prodotti migrano con il relativo citoplasma sotto la membrana cellulare dell'uovo, il citoplasma si unisce a quello periferico, si forma il **blastoderma**, da cui avrà luogo l'embrione, che circonda una massa di vitello non segmentata

## Gastrulazione e formazione del celoma

Gastrulazione: è un processo che cambia la simmetria radiale della blastula



con produzione di uno stadio embrionale (**gastrula**) formato da uno strato cellulare esterno (**ectoderma**) e uno interno (**endoderma**) detti **foglietti embrionali primari**, un terzo strato di cellule (**mesoderma**), spesso si origina dopo la gastrulazione da uno dei due foglietti primari (**triploblastici**)

Nei vertebrati l'ectoderma darà origine, per esempio, all'epidermide e ai tessuti nervosi, il mesoderma a vari organi interni, ai muscoli, allo scheletro e al sangue, l'endoderma a parte dell'epitelio intestinale, al fegato, al pancreas, ecc.

Il **celoma** (es. Anellidi, Artropodi, Cordati) è una struttura che deriva dal mesoderma, **delimitato da tessuto mesodermico** (es. peritoneo). Lo **pseudoceloma** (es. Nematodi) ha origine dal blastocele

La gastrulazione avviene mediante spostamenti di cellule detti **movimenti morfogenetici** che operano un riarrangiamento delle cellule della blastula e trasferiscono quelle con potenziali differenti in parti appropriate dell'embrione, perché possa continuare il loro sviluppo.

**Celogastrula**: gastrula originata da una celoblastula per invaginazione che presenta una cavità interna (**archenteron** o intestino primitivo), provvista di un'apertura (**blastoporo**)

**Stereogastrula**: a differenza della celogastrula è compatta e priva di archenteron e di blastoporo

Nei **Protostomi** il blastoporo diventa la bocca (es. anellidi, artropodi, molluschi)

Nei **Deuterostomi**: il blastoporo non diventa la bocca (es. echinodermi, cordati) ma l'ano

### **La gastrulazione nei Cordati primitivi (anfiosso)**

Fasi: invaginazione cellule polo vegetativo a formare l'intestino primitivo (**archenteron**) che comunica con l'esterno attraverso il blastoporo (futuro ano), allargamento archenteron e formazione di ectoderma, endoderma e cordomesoderma, allungamento della gastrula con sviluppo della **notocorda** (corda dorsale) e del mesoderma, che prende origine da tasche laterali dell'archenteron che poi si staccano, la cavità delle tasche forma il celoma (**enterocelia**)

L'enterocelia si differenzia dalla **schizocelia** (il celoma si forma dalla

separazione di lamine mesodermiche originate da cellule migrate precocemente nel blastocele)

**Notocorda:** cordone longitudinale formato da cellule turgide, incapsulato all'interno di una guaina fibrosa. Funge da **scheletro idrostatico**

### ***La gastrulazione negli Echinodermi*** (leggere)

Fasi: migrazione di micromeri (*cellule mesenchimali primarie*) nel blastocele, invaginazione cellule polo vegetativo a formare il blastoporo e l'archenteron, nuova invaginazione ad opera di *cellule mesenchimali secondarie* site sull'archenteron che emettono pseudopodi, trascinamento dell'archenteron all'interno del blastocele, differenziazione delle cellule mesenchimali secondarie in mesoderma (celoma e altre strutture), formazione dell'apertura orale nel punto di fusione tra l'archenteron e la parete della gastrula, l'ano si forma vicino al blastoporo, sviluppo superficiale di ciglia e trasformazione della gastrula in larva (*pluteo*)

### ***La gastrulazione negli Uccelli*** (leggere)

Fasi: nella discoblastula si osserva un'involuzione delle cellule esterne sotto lo strato superficiale (non sviluppano blastoporo e archenteron), l'embrione si origina dall'epiblasto, formazione di una *stria primitiva* (germinale) nell'epiblasto e di un *solco primitivo* entro cui le cellule penetrano nel blastocele, cellule superficiali scorrono lungo il *nodo di Hensen* (affine al labbro dorsale), formazione endoderma e mesoderma, formazione *corda dorsale* dal mesoderma, invaginazione dell'ectoderma a formare la *piega neurale* da cui avrà origine il *tubo neurale*, organizzazione in somiti e placche, ipoblasto e epiblasto creano quattro membrane che proteggono l'embrione e ne consentono gli scambi respiratori e nutritivi (*sacco vitellino, amnios, corion, allantoide*)

### ***La gastrulazione nei mammiferi placentati*** (studiare!!!)

Delaminazione delle cellule superficiali interne del bottone embrionario entro la cavità della blastocisti: queste cellule formano l'**ipoblasto**, posto inferiormente alla massa cellulare interna. L'ipoblasto si sviluppa estendendosi al di sotto del trofoblasto e costituisce l'endoderma. Il trofoblasto soprastante la massa cellulare interna degenera e le cellule della massa, ora esposte, proliferano formando una struttura discoidale sulla superficie della blastula il disco embrionale formato da **epiblasto** e ipoblasto. L'epiblasto darà origine all'ectoderma e al mesoderma. La proliferazione e

migrazione delle cellule dell'epiblasto farà comparire una stria detta linea primitiva che darà origine al mesoderma, compreso tra ecto ed endoderma che delimita una cavità: il celoma.

## Organogenesi dei vertebrati

### *Ectoderma*

Differenziazione della corda dorsale, il mesoderma induce la formazione della *piastra neurale* a livello di gruppi di cellule ectodermiche, successivamente hanno origine il *tubo neurale* (sistema nervoso) e la *cresta neurale*, l'epidermide viene generata da altre cellule dell'ectoderma, cresta neurale e parte del mesoderma formano il *mesenchima* (neuroni sensoriali, muscoli e scheletro del capo), da regioni ispessite dell'ectoderma (*placoidi*) avranno origine naso, occhio, orecchio interno attraverso meccanismi indotti dal sistema nervoso

### *Mesoderma*

Differenziamento *somiti* ai lati di notocorda e tubo neurale, cellule mesenchimali formano parte del cranio e la colonna vertebrale, le cellule superficiali dei somiti danno origine a parte del derma mentre le cellule centrali al *miotomo* (muscoli scheletrici), altre regioni del mesoderma formano la cresta renale, le rimanenti contengono il celoma e contribuiscono alla formazione della muscolatura, lo sviluppo di vasi sanguigni e di un cuore consente gli scambi di sostanze tra l'embrione e il vitello o la placenta

### *Endoderma*

Il canale alimentare si forma dall'archenteron che attraverso estroflessioni dà origine a polmoni, fegato e pancreas (epiteli e cellule secrete) in concorso con il mesoderma (vasi, connettivo e muscoli), da espansioni dell'archenteron ha luogo lo sviluppo di faringe e altre strutture respiratorie, l'endoderma contribuisce alla sintesi dei tessuti di rivestimento di gran parte dell'intestino

## ORGANIZZAZIONE STRUTTURALE

Atomi ----> molecole ----> membrane, organuli ----> cellula ----> il più basso livello *organizzativo* degli organismi viventi

Nei Protozoi le diverse funzioni dell'organismo (es. digestione, escrezione, movimento) sono esplicate dalle membrane, dagli organuli e dal citoscheletro

Negli organismi pluricellulari le cellule formano tessuti specializzati per svolgere determinate funzioni, tessuti diversi sono organizzati nella struttura di organi e negli organismi più complessi questi ultimi vengono assemblati all'interno di apparati o sistemi (es. nel sistema digerente sono coinvolti lo stomaco, l'intestino tenue, ecc.)

L'**istologia** è lo studio dei tessuti, gruppi organizzati di cellule specializzate a compiere funzioni specifiche (t. epiteliale, t. connettivo, t. muscolare, t. nervoso)

**Tessuto epiteliale** – E' formato da **cellule strettamente associate** con l'interposizione di **scarsissima sostanza intercellulare**. Tutti gli epiteli poggiano sulla membrana basale (che ha funzione di sostegno, filtrazione, rigenerazione) al di sotto della quale è presente del tessuto connettivo.

Gli epiteli non sono vascolarizzati, il nutrimento raggiunge le cellule epiteliali per diffusione nella sostanza fondamentale del t. connettivo sottostante.

Gli epiteli si classificano in epiteli di rivestimento, epiteli ghiandolari e epiteli sensoriali.

Gli **epiteli di rivestimento** delimitano l'organismo: sulla superficie esterna formano l'epidermide, lo strato più superficiale della cute; in corrispondenza delle aperture naturali l'epidermide si continua con l'epitelio della tonaca mucosa, che delimita la superficie interna di cavità del corpo comunicanti con l'esterno (es. canale alimentare).

Funzioni: barriera protettiva nei confronti di agenti fisici, chimici e microbiologici, a livello della cute in particolare produzione della cuticola (insetti), di sostanze irritanti, di cheratina (riduzione perdite d'acqua nei vertebrati) - assorbimento (es. intestino tenue)

**Gli epiteli di rivestimento si classificano in base alla forma delle cellule –pavimentose, isoprismatiche, batiprismatiche- e in funzione della presenza di un unico strato di cellule (epitelio semplice e pseudostratificato) o di più strati (stratificato o composto).**

Ep. pavimentoso semplice (es. sierose, polmoni, endotelio dei vasi sanguigni) - Ep. pavimentoso composto (es. epitelio della mucosa del tratto ingestorio del canale alimentare), può essere cheratinizzato (es. epidermide) - Ep. isoprismatico (ovaio, tiroide) – Ep. isoprismatico composto (condotti escretori ghiandole composte) - Ep. batiprismatico (es. tratto digestorio del canale alimentare) - Ep. pseudostratificato ciliato (vie respiratorie e vie genitali femminili)

**Le cellule degli epiteli aderiscono tenacemente le une alle altre grazie alla presenza di complessi di giunzione.**

**Esistono tre tipi di giunzioni: occludenti, di ancoraggio, comunicanti**

**giunzioni occludenti** – formano una barriera che impedisce il passaggio di materiale attraverso lo spazio intercellulare, sono formate da proteine integrali di membrana di cellule adiacenti che si incastrano

**giunzioni di ancoraggio** – conferiscono stabilità meccanica a gruppi di cellule, collegano i citoscheletri di cellule adiacenti tramite proteine transmembrana tra le quali fa da ponte una proteina della matrice o uno ione. Appartengono a questo gruppo le **giunzioni aderenti**, che collegano la rete di filamenti di actina tra cellule vicine; i **contatti focali** che collegano i microfilamenti di actina con la matrice; **desmosomi** che collegano le reti di filamenti intermedi di cellule adiacenti (caratteristiche dell'epidermide)

**Giunzioni comunicanti** – o **gap junction** permettono il movimento di piccole molecole attraverso canali che si formano dalla giustapposizione di caratteristiche proteine integrali di membrana formate da sei subunità proteiche (connessoni). Determinano l'accoppiamento elettrico tra le cellule (t. muscolare liscio e cardiaco).

Gli **epiteli ghiandolari** sono formati da cellule specializzate nell'elaborazione di un secreto che esse riversano sulla superficie esterna dell'organismo o in cavità comunicanti con l'esterno direttamente o tramite dotti escretori (ghiandole esocrine) oppure direttamente nel sangue (gh. endocrine).

Le gh. esocrine si classificano in base alla **forma della parte secernente** (adenomero) in gh. **tubulari, acinose, alveolari**. Si dicono semplici quando il

condotto escretore è unico, composte quando il condotto escretore è ramificato (es. ghiandole salivari: tubulo acinose composte)

In base alla **modalità di emissione del secreto** le gh. sono **merocrine** quando non vanno incontro a particolari modifiche al momento dell'emissione del secreto (pancreas), **apocrine** quando perdono parte del citoplasma apicale insieme al secreto (gh. mammaria), **olocrine** quando si trasformano esse stesse in secreto (gh. sebacee)

In base al **tipo di secreto emesso** le gh. sono dette **mucose** quando elaborano muco, **sierose** quando elaborano prevalentemente proteine (granuli di zimogeno).

**Tessuto connettivo** – E' formato da cellule immerse in una matrice extracellulare, sostanza fondamentale, di consistenza variabile (gel→ sol)

Le cellule tipiche di questo tessuto sono i **fibroblasti**, elementi stellati fissi o mobili che elaborano attivamente tutti i costituenti della matrice, i **macrofagi**, derivanti dai monociti del sangue, impegnati nella difesa dell'organismo tramite la fagocitosi di sostanze estranee, i **mastociti**, grosse cellule contenenti granuli di eparina e istamina, coinvolti nelle manifestazioni allergiche, le **cellule adipose** (riserva e coibentazione); sono anche presenti numerosi elementi migranti dal sangue: linfociti e granulociti.

Le parte fibrillare della matrice è rappresentata da **fibre collagene**, **fibre collagene reticolari**, **fibre elastiche**, **fibronectina**. Le prime due sono formate dalla stessa unità il tropocollagene secreto dai fibroblasti, che polimerizza a formare delle fibrille, le f. reticolari hanno un grado di aggregazione inferiore (minor calibro). Le fibre collagene sono molto resistenti alla trazione avendo un modulo di elasticità elevato. Le fibre elastiche sono formate da elastina e fibrillina.

La **parte amorfa** della matrice è formata da **proteoglicani** e **glicoproteine**. In particolare i proteoglicani sono delle macromolecole formate da catene laterali di glicosioaminoglicani (GAG) unite covalentemente a proteine che si legano poi a una lunga molecola di acido ialuronico, a formare delle impalcature di grosse dimensioni che nel loro "dominio" imbrigliano acqua e ioni e con le loro modificazioni sono responsabili dei cambiamenti di densità della matrice.

Il **t. connettivo p.d.** si classifica in t. connettivo lasso e denso

- *tessuto connettivo lasso* ----> fibre lassamente intrecciate
- *tessuto connettivo denso o fibroso* ----> il nome deriva dall'abbondanza di fibre collagene disposte in maniera regolare (tendini e legamenti) o irregolare (derma)

Costituiscono altri tipi di t. connettivo il t. cartilagineo e osseo e il sangue.

La **cartilagine** è costituita da collagene in una matrice di proteoglicani. Può essere **ialina**, **fibrosa**, **elastica**. E' un tessuto flessibile di sostegno (es. endoscheletro dello squalo, naso e orecchio)

Il **t. osseo** è caratterizzato dalla **mineralizzazione della matrice** dovuta alla presenza di **fosfati e carbonati di calcio**. I nutrienti raggiungono le cellule del tessuto, gli osteoblasti tramite il sistema di canali e canalicoli vascolari che permea il tessuto.

Il t. osseo si divide in lamellare e non lamellare, in quello lamellare si riconoscono due tipi di organizzazione: osso compatto e osso spugnoso. Nell'**osso compatto** le lamelle si dispongono concentricamente a formare gli osteoni al centro dei quali è presente il **canale di Havers** che contiene vasi e nervi. Nelle lamelle le cellule che hanno prodotto attivamente la sostanza ossea, **osteoblasti**, rimaste imprigionate, **osteociti**, trovano posto nelle lacune e i loro prolungamenti si allungano nei canalicoli che comunicano con il sistema delle cavità dell'osso. Un altro tipo cellulare, l'**osteoclasta** è responsabile dell'erosione della sostanza ossea (liberazione  $\text{Ca}^{++}$ ). Nella parte interna delle ossa le lamelle si organizzano a formare l'**osso spugnoso**, nelle cui cavità si trova il midollo osseo (funzione emopoietica: differenziamento elementi del sangue).

Il t. osseo si forma in due modi diversi: ossificazione intermembranosa e su modello cartilagineo.

Secondo alcuni anche il **sangue** è un tipo particolare di tessuto connettivo caratterizzato dall'aver la matrice liquida. A differenza dei t. connettivi però la matrice, il **plasma**, non è prodotto dalle cellule del tessuto. Il plasma che rappresenta il **55%** del totale è formato soprattutto da acqua, sali minerali, proteine (albumine, globuline, fibrinogeno), glucidi, lipidi, gas respiratori, vitamine, enzimi, ormoni.

Il restante **45%** è rappresentato dagli **elementi figurati**: gli **eritrociti** (trasporto  $\text{O}_2$ ), i **leucociti** (risposte immunitarie) e le **piastrine** (coagulazione)

I **globuli rossi** dei Mammiferi sono degli elementi anucleati in cui il **95% della s.s.** è rappresentato dall'**emoglobina**, una proteina quaternaria formata da quattro catene di globina e da quattro gruppi eme, al centro dei quali si trova un atomo di **Fe<sup>++</sup>** che può legarsi a una molecola di O<sub>2</sub> trasportandolo nel torrente circolatorio. Un errore di trascrizione di uno solo dei resti aminoacidici che formano una catena di globina può provocare malattie molto gravi come la leucemia e l'anemia mediterranea. I globuli rossi sono cellule altamente specializzate che hanno sacrificato molti organuli per accumulare nel loro citoplasma l'emoglobina, hanno vita breve di circa 100-120 giorni, poi vengono demoliti dai macrofagi in organi specializzati (fegato, milza). Sulla membrana plasmatica espongono dei glucidi che sono responsabili dei **gruppi sanguigni** (O, A, B, AB nell'Uomo) e del fattore Rh.

**Tessuto nervoso:** è costituito da cellule nervose o **neuroni** che rappresentano le **unità strutturali e funzionali del sistema nervoso**. Contiene inoltre vasi e cellule gliali.

Nel neurone sono sviluppate due proprietà del protoplasma: l'**eccitabilità**, capacità di reagire agli stimoli trasformandoli in impulsi, e la **conducibilità**, ossia la capacità di trasmettere i segnali nervosi ad altre parti della stessa cellula, ad altri neuroni o alle cellule effettrici (epiteliali, muscolari etc.).

Il **neurone** è formato da un **corpo cellulare o pirenoforo** e da due tipi di prolungamenti: un **assone** o neurite e uno o più **dendriti**. Nel corpo cellulare si trova un grosso nucleo di aspetto vescicoloso, con nucleolo ben evidente, e numerosi organuli tra cui il reticolo endoplasmatico granulare che per il suo aspetto prende il nome di sostanza tigroide o del Nissl. L'assone è un prolungamento di basso calibro che può essere molto lungo (anche più di un metro!) specializzato nella conduzione dell'impulso nervoso in direzione centrifuga (dal corpo cellulare alla periferia); i dendriti hanno calibro maggiore e conducono l'impulso in direzione centripeta.

Il citoscheletro dei neuroni è altamente organizzato per garantire la loro singolare forma. In particolare i microtubuli sono impegnati nel trasporto assonale di sostanze e organuli.

Le cellule gliali hanno diverse funzioni tra cui quelle di guidare la migrazione delle cellule nervose durante lo sviluppo embrionale e di mediare la nutrizione dei neuroni (barriera emato-encefalica).



## Neuroni e potenziale d'azione

**Tutte le cellule possiedono un potenziale di membrana** generato da una separazione di cariche di segno opposto sui due versanti della membrana plasmatica. Il versante interno è carico negativamente, quello esterno positivamente. La presenza di questa carica favorisce l'entrata di ioni positivi e la fuoriuscita di ioni negativi.

La pompa sodio-potassio mantiene la concentrazione intracellulare di  $\text{Na}^+$  a bassi livelli per garantire l'equilibrio osmotico, la compensazione di carica viene garantita dall'afflusso di ioni  $\text{K}^+$  favorito dalla pompa medesima e dai *canali a perdita* di  $\text{K}^+$

Quando il flusso di ioni  $\text{K}^+$  attraverso la membrana cessa il potenziale di membrana si definisce *a riposo*

La permeabilità delle cellule nei confronti di un determinato ione influenza il relativo valore del potenziale a riposo, variazioni nella permeabilità della membrana hanno effetti sulla propagazione degli impulsi nervosi

Un neurone ha un potenziale di membrana di circa -70 mV (*potenziale di riposo*)

Il potenziale di membrana viene modificato se la pompa  $\text{Na}^+-\text{K}^+$  viene disattivata (interruzione dell'attività elettrogena)

Una variazione del potenziale di membrana verso valori meno negativi causa un forte afflusso di ioni  $\text{Na}^+$  attraverso i rispettivi canali regolati dal voltaggio secondo un processo progressivo che porta l'apertura di tutti i canali fino al raggiungimento del potenziale di equilibrio per il  $\text{Na}^+$  - **depolarizzazione** -

La depolarizzazione, originatasi su una parte della membrana, si sposta come un'onda che coinvolge progressivamente la membrana plasmatica del neurone: **potenziale d'azione o impulso nervoso**

Gli impulsi vengono trasmessi in tempi rapidissimi che variano in funzione del calibro dell'assone e della presenza di rivestimenti.

Alcuni **assoni**, assimilabili a dei cavi elettrici, sono "isolati" grazie alla presenza della **guaina mielinica** che evita dispersioni della carica e rende più rapida la trasmissione dell'impulso. La guaina presenta della discontinuità

o **nodi di Ranvier** a livello dei quali sono concentrate le proteine canale con porta a potenziale → conduzione saltata → aumento velocità di conduzione

La **guaina mielinica** è di natura lipidica essendo formata da parecchi strati di membrana plasmatica fornita dalle cellule di Schwann (sistema nervoso periferico) e di oligodendroglia (sistema nervoso centrale)

Successivamente (frazioni di millisecondo), i canali del  $\text{Na}^+$  si richiudono e il potenziale raggiunge i valori originari grazie anche al contemporaneo flusso di ioni  $\text{K}^+$  attraverso i rispettivi canali regolati dal voltaggio **ripolarizzazione o iperpolarizzazione**

I segnali vengono trasmessi da un neurone all'altro a livello delle **sinapsi** dove ha luogo la **trasduzione del messaggio da elettrico a chimico**. L'onda di depolarizzazione che giunge alla sinapsi determina nel bottone sinaptico un aumento di concentrazione di ioni  $\text{Ca}^{++}$  che determina la liberazione, per esocitosi, di mediatori chimici detti *neurotrasmettitori*. I **neurotrasmettitori** (es. acetilcolina, noradrenalina) liberati dalla membrana presinaptica nello spazio intersinaptico si legano a recettori presenti sulla membrana postsinaptica: si tratta di proteine canale con porta chimica. Il legame determina una modificazione conformazionale che fa aprire i canali del  $\text{Na}^+$  determinando l'insorgere di un'onda di depolarizzazione nella membrana stessa. La sinapsi con una fibra muscolare striata è detta placca neuromuscolare. Un enzima degrada il mediatore chimico (es. acetilcolinesterasi)

**Tessuto muscolare** – E' formato da unità (fibre o fibrocellule muscolari) che trasformano l'energia biologica da chimica a meccanica: l'ATP viene tradotta in movimento. Le fibre muscolari eseguono questa funzione con il massimo rendimento: 45%.

- *t. muscolare striato scheletrico* → muscoli scheletrici connessi alle ossa tramite i tendini soggetti al controllo della volontà

- *t. muscolare striato cardiaco* → miocardio (fibre unicellulari ramificate) non soggetto alla volontà

- *t. muscolare liscio* → muscoli dei visceri (fibrocellule) non soggetti alla volontà (es. canale alimentare)

**Tessuto muscolare striato scheletrico** – Formato da **fibre muscolari**: elementi polinucleati derivanti dalla fusione embrionale di più cellule

(mioblasti). I nuclei si trovano in posizione periferica insieme ad alcuni organuli citoplasmatici. Il citoplasma è letteralmente infarcito di miofibrille. Le fibre, e anche le miofibrille presentano un'alternanza di bande chiare (I), divise in due parti dalla stria Z, e bande scure (A). Le miofibrille sono formate da **miofilamenti spessi**, costituiti da **miosina**, e **sottili**, formati da **filamenti di actina, da tropomiosina e troponina**. Nella banda A si trovano filamenti spessi e sottili, mentre nella banda I solo quelli sottili. L'unità funzionale è il **sarcomero**: è compreso tra due strie Z ed è formato da una banda A e da due semibande I.

La **miosina** è una **proteina bastoncellare** che presenta un'**estremità globosa (testa)**. Il filamento spesso è formato da un fascio di molecole di miosina con le teste sporgenti verso i filamenti sottili.

Il **filamento di actina** è formato da tante unità globulari unite come le perle di una collana. **Nel filamento sottile due filamenti di actina sono avvolti ad elica insieme alla tropomiosina**, altra proteina filamentosa. Nel passo dell'elica si trova il complesso delle **troponine**.

L'accorciamento dei sarcomeri e quindi la contrazione della fibra muscolare e del muscolo avviene quando la testa miosinica si lega all'actina e trascina il filamento sottile verso il centro del sarcomero.

Nel muscolo rilasciato il sito presente sull'actina, destinato a legare la testa della miosina, è coperto.

Quando un **impulso nervoso** giunge a livello della placca neuro-muscolare, **la membrana plasmatica della fibra si depolarizza**. **L'onda di depolarizzazione** viaggia velocemente sulla superficie della fibra e penetra in profondità grazie alla presenza di profonde invaginazioni della membrana plasmatica (**tubuli T**). L'onda di depolarizzazione **investe la membrana del reticolo endoplasmatico liscio** (a stretto contatto con i tubuli T) che contiene una elevata concentrazione di ioni  $\text{Ca}^{++}$  → rilascio ioni  $\text{Ca}^{++}$  che si legano alla troponina → la tropomiosina libera il sito di attacco dell'actina per la miosina → legame actina-miosina.

**In seguito la testa miosinica ruota** (da  $90^\circ$  a  $45^\circ$ ) **trascinando il filamento sottile verso il centro del sarcomero** → accorciamento del sarcomero → contrazione. L'energia è fornita dall'ATP che si lega alla testa miosinica che svolge attività ATPasica.

Quando la membrana plasmatica delle cisterne del reticolo si ripolarizza il  $\text{Ca}^{++}$  viene riportato al suo interno mediante trasporto attivo. La

concentrazione intracitoplasmatica del  $\text{Ca}^{++}$  scende, lo ione si stacca dalla troponina e la tropomiosina occupa nuovamente il sito di legame → rilasciamento.

L'attacco delle teste miosiniche al filamento sottile non avviene simultaneamente in modo da non perdere la forza della contrazione.

L'ATP deriva da un metabolismo di tipo glicolitico, ossidativo, o misto.

## ANATOMIA DELL'APPARATO DIGERENTE

L'apparato digerente è composto dal canale alimentare, dalla dentatura e dalle ghiandole annesse, si suddivide in una parte *prediaframmatica* (bocca, faringe, maggior parte dell'esofago) e in una parte *retrodiaframmatica* (piccolo tratto dell'esofago, stomaco, intestino, fegato, pancreas)

E' possibile individuare un tratto *ingestivo* (bocca, faringe esofago), un tratto *digestivo* (stomaco, gran parte dell'intestino) e un tratto *espulsivo* (parte finale dell'intestino)

La lunghezza dell'intestino è maggiore di quella del corpo ed è correlata al regime alimentare: lungo negli erbivori (8-12x), più corto nei carnivori (3-4x), intermedio negli onnivori (5x)

La bocca consta di diverse parti (labbra, guance, palato, canale linguale, lingua, denti), può venire suddivisa in vestibolo, arcate alveolo-dentali, cavità boccale; internamente è rivestita di mucosa caratterizzata da un epitelio pavimentoso composto (difesa)

Le labbra dei Bovini si presentano ispessite, il tratto esterno del labbro superiore compreso tra le narici individua il *musello*, la mucosa ospita gli sbocchi delle ghiandole labiali, il dotto della *parotide* si presenta a livello dei molari superiori

Le *arcate alveolo-dentali* derivano da processi delle ossa incisive, delle mascelle e delle mandibole, i denti sono contenuti negli alveoli; la mucosa che riveste le arcate è detta gengiva

I denti si compongono di una parte infissa nell'alveolo (*radice*) e di una esterna (*corona*), al loro interno si trova del tessuto connettivo provvisto di vasi e nervi (*polpa*), la *dentina* si trova in posizione intermedia e la superficie esterna è ricoperta dallo *smalto*. Si distinguono denti incisivi, canini, premolari e molari

Nei Bovini sono presenti, a livello mandibolare, 8 incisivi a forma di spatola (*picozzi, primi mediani, secondi mediani, cantoni*), in luogo dei denti incisivi superiori vi è un ispessimento (*cuscinetto dentale*); i molari sono di grandi dimensioni e presentano otto sporgenze, i premolari sono più piccoli, i canini sono assenti

Si distinguono denti della prima (da latte) e della seconda dentizione (permanente); la formula dentaria permanente consta di 32 denti (8 incisivi inferiori, 6 premolari superiori e 6 inferiori, 6 molari superiori e 6 inferiori)

L'esame dei denti incisivi consente di attribuire l'età dell'animale con una certa precisione (eruzione, pareggio, agguagliamento, livellamento), a 24 mesi è completata l'eruzione dei picozzi permanenti, a 36 mesi pareggiano i primi mediani, a 48 i secondi mediani, a 60 mesi i cantoni. Vi è variabilità di circa 6 mesi in base all'attitudine della razza (precoce o tardiva)

La mucosa linguale contiene numerosi rilievi di diversa forma, **le papille**; sulle **papille circumvallate** sono presenti i **bottoni gustativi**.

Il **palato** si divide in **duro e molle**, che segue il primo in direzione della faringe

Numerose ghiandole salivari sono presenti nella cavità boccale, altre presentano dotti che sboccano entro questa, le più importanti tra queste ultime sono la **ghiandola mandibolare** (più voluminosa nei bovini), la **parotide** e la **sottolinguale**

La faringe è un condotto muscolo membranoso che mette in comunicazione la cavità boccale con l'esofago e le cavità nasali con la laringe

L'**esofago** si sviluppa lungo collo e torace e attraversa il diaframma per giungere allo stomaco (*monogastrici*) o al rumine (Ruminanti o *poligastrici*), ha dimensioni notevoli (quasi un metro nei Bovini)

Consta di **quattro tonache** chiamate (dall'esterno verso l'interno) **avventizia, muscolare, sottomucosa, mucosa**; la mucosa è simile a quella della cavità orale, delimitata da epitelio pavimentoso composto; nella sottomucosa sono presenti numerose ghiandole mucose che elaborano un secreto che facilita lo scivolamento del bolo; la tonaca muscolare è formata da due strati ad andamento differente: circolare interno e longitudinale esterno

Nei monogastrici l'esofago si continua con lo stomaco, da cui è separato tramite il *cardia*; lo stomaco si continua con l'intestino tenue da cui è separato tramite il *piloro*

Lo **stomaco** si mostra come un sacco caratterizzato da due curvature di diversa ampiezza, inoltre sono evidenti tre porzioni: dorsale -**fondo**-, ventrale -**corpo**-, e la **porzione pilorica**. Lo stomaco consta di **quattro tonache: mucosa, sottomucosa, muscolare e sierosa** (dall'interno)

La **mucosa** è formata da **epitelio**, **lamina propria** e **muscularis mucosae**; essa presenta una regione ghiandolare e una non ghiandolare, quest'ultima è estesa a tutto il fondo nel cavallo (*sacco cieco*), è di piccole dimensioni nel maiale, è assente nei carnivori. La mucosa della **regione ghiandolare** è delimitata da un **epitelio batiprismatico semplice** e presenta **fossette gastriche** al cui interno sboccano le **ghiandole gastriche** formate principalmente da due **tre tipi cellulari**: le **cellule principali**, che elaborano pepsinogeno, le **cellule parietali**, che producono HCl e fattore intrinseco e alcune **cellule endocrine** che producono gastrina.

La **muscolatura** è caratterizzata dalla presenza di **tre strati**: obliquo interno, circolare intermedio e longitudinale esterno; la **sierosa** è rappresentata dal **peritoneo**

**Nei Ruminanti prima dello stomaco abomaso, sono presenti tre scomparti con mucosa non ghiandolare: rumine, reticolo, omaso.** La loro capacità è molto diversa risultando elevata nel rumine (120-200 l), paragonabile negli altri stomaci (8-20 l) del bovino

Il **rumine** occupa gran parte della cavità addominale, è compresso latero-lateralmente per cui **due facce**, destra e sinistra, **due margini**, dorsale e ventrale e **due estremità**, craniale e caudale. Un solco longitudinale presente su entrambe le facce individua un **sacco dorsale, o atrio**, e un **sacco ventrale, o recesso**, caudalmente presenta due *fondi* ciechi (dorsale e ventrale)

Il rumine comunica con il reticolo attraverso un'ampia apertura: l'*ostio rumino-reticolare*; la **mucosa del rumine è caratterizzata da un epitelio pavimentoso composto, che dopo lo svezamento diventa cheratinizzato, e presenta numerose papille**. Le papille mancano nella volta dell'atrio del rumine dove sono presenti dei centri atti a rilevare la pressione dei gas presenti nel rumine (elevata concentrazione di gas → eruttazione)

Il **reticolo**, piriforme o sferoidale, si trova tra il diaframma e il rumine, al suo interno sono visibili **numerosi rilievi della mucosa, creste, che si uniscono a formare una sorta di rete**; comunica con l'omaso (*ostio reticolo-omasico*); un profondo canale (*solco reticolare o doccia esofagea*) si sviluppa dal cardia all'ostio reticolo-omasico e serve a convogliare i liquidi direttamente nell'omaso

Nei Bovini, l'**omaso** presenta dimensioni superiori rispetto a quelle del

reticolo, **la mucosa è caratterizzata da una serie di lamine di diversa ampiezza**, l'omaso comunica con l'abomaso (*ostio omaso-abomasico*), un canale collega questo con l'ostio reticolo-omasico (continuazione della doccia esofagea che convoglia i liquidi direttamente nell'abomaso); due valvole impediscono il reflusso del cibo nel passaggio tra omaso e abomaso

L'**abomaso** può essere paragonato alla regione **ghiandolare** dello stomaco degli equini, presenta un'area ghiandolare propria e un'area delle ghiandole piloriche, nel primo caso la mucosa si presenta a pieghe, nel secondo liscia

Una volta subita la digestione nello stomaco (monogastrici) o nell'abomaso (poligastrici), gli alimenti trasformati si riversano nell'**intestino tenue** attraversando il piloro, all'intestino tenue segue l'**intestino crasso** (giunzione ileo-cecale)

Lo sviluppo dell'**intestino tenue** è notevole negli erbivori e in modo particolare nei Ruminanti, **si compone di tre parti: duodeno, digiuno e ileo**

Il **duodeno** dei Ruminanti forma una doppia curvatura a S e **prende contatto con fegato e pancreas da cui riceve i secreti**, il digiuno si presenta sottile, allungato e svolto in spirali, l'ileo invece è lineare e comunica con il cieco

La parete dell'intestino tenue è formata da quattro tonache: **mucosa, sottomucosa, muscolare, sierosa**. La **mucosa** è formata da un **epitelio batiprismatico semplice**, una **tonaca propria** e dalla **muscularis mucosae**, presenta estroflessioni **villi**, e introflessioni, **cripte o ghiandole intestinali**, che aumentano la superficie di assorbimento

Le cellule epiteliali **enterociti**, sono cellule attive nell'assorbimento, esse presentano estroflessioni della membrana plasmatica apicale: i **microvilli**. Gli enterociti sono uniti da **complessi di giunzione** (giunzioni occludenti = barriera); **tra gli enterociti sono presenti cellule mucipare caliciformi**

**I villi intestinali sono estroflessioni della mucosa, all'interno dei quali sono presenti vasi sanguigni e terminazioni nervose**. Lungo l'asse del villo decorre un vaso linfatico (*chilifero centrale*) avvolto da piccoli fasci muscolari lisci (forniti dalla muscularis mucosae) che si contraggono determinando lo svuotamento del materiale assorbito.

Le **ghiandole intestinali**, di piccole dimensioni, presentano i propri sbocchi tra i villi. Nella sottomucosa sono presenti le **ghiandole duodenali o sottomucose** che hanno un grande sviluppo



L'**intestino crasso** è più corto e di maggior calibro dell'intestino tenue, **consta di tre parti: cieco, colon e retto**

Il cieco dei Ruminanti è caratterizzato da una piega ad S, il colon si suddivide in ascendente, trasverso e discendente, il primo presenta delle anse caratteristiche, l'ultimo confluisce nel retto che termina con l'apertura anale provvista di epitelio pavimentoso composto (protezione)

**La struttura dell'intestino crasso è analoga a quella dell'intestino tenue ma sono assenti i villi, mentre rimangono le cripte, e l'epitelio mostra un aumento delle cellule mucipare caliciformi**

Il **fegato** è una ghiandola di grandi dimensioni e di consistenza molle (adattamento ad altri organi) che riversa il suo secreto nel duodeno

Nei Ruminanti è collocato nella regione retrodiaframmatica destra e nei Bovini adulti può pesare anche 5-6 kg, presenta una faccia anteriore (*diaframmatica*) e una faccia posteriore (*viscerale*) ove è allocata la cistifellea

La posizione del fegato all'interno del corpo è garantita dalla presenza di numerosi legamenti, è rivestito dal peritoneo

Nel maiale, il fegato si presenta chiaramente suddiviso in numerosi lobuli epatici; negli spazi tra lobuli si trovano *dotti biliari*, vasi sanguigni, linfatici e nervi. I vasi che irrorano il fegato sono la **vena porta**, che convoglia il sangue ricco di sostanze nutrienti provenienti dalla porzione retrodiaframmatica del canale alimentare e dalla milza, e l'**arteria epatica** che porta sangue destinato a nutrire le cellule dell'organo. Questi vasi forniscono delle diramazioni che corrono alla periferia dei lobuli per poi gettarsi nei **capillari sinusoidi** dove confluiscono. Lungo le pareti dei sinusoidi sono presenti dei macrofagi specializzati che distruggono i globuli rossi invecchiati. I sinusoidi corrono tra file di cellule epatiche **epatociti** e fanno capo alla vena centrolobulare posta al centro del lobulo.

Gli epatociti sono elementi poliedrici con sei facce a tre a tre uguali: tre prendono contatto con i sinusoidi, le altre tre presentano una scanalatura e dalla contrapposizione di queste tra cellule contigue si formano i **capillari biliari**, vasi privi di parete propria, che sfociano nei **duttuli biliari** e, infine, nei **dotti biliari**

Nei Bovini non si osservano strutture lobulari simili a quelle descritte ma l'escrezione della bile avviene attraverso le vie descritte in precedenza, i dotti

biliari confluiscono in tre condotti che a loro volta formano il *condotto epatico*, quest'ultimo comunica con la cistifellea (*condotto cistico*) e successivamente (*condotto coledoco*) si porta al duodeno

La **cistifellea** costituisce un serbatoio della bile accolto sulla faccia viscerale del fegato e collegato a questo

Il **pancreas** è sito nella porzione destra del corpo ed è anch'esso annesso al duodeno, nei Bovini pesa circa 500 g ed è costituito da un corpo e due lobi, addossati alla faccia viscerale del fegato

**Il pancreas è formato da due componenti: pancreas esocrino ed endocrino di cui la prima, di maggiori dimensioni, secerne il succo pancreatico, le sue cellule ghiandolari contengono granuli di zimogeno**, tra le cellule vengono a formarsi condotti di dimensioni crescenti che confluiscono nel canale pancreatico che sbocca nel duodeno; l'altra (*isole di Langerhans*) **elabora ormoni (insulina e glucagone) che vengono immessi direttamente nel torrente circolatorio**

**Il peritoneo consta di due foglietti, il foglietto parietale** che riveste la cavità addominale, **il foglietto viscerale** che aderisce intimamente agli organi; dall'unione dei due foglietti si formano strutture di sostegno per gli organi addominali (meso, mesentere, omenti)

## FISIOLOGIA DELL'APPARATO DIGERENTE

Nella **digestione** le sostanze alimentari ingerite vengono demolite in **componenti assimilabili dall'intestino**, questi processi sono attuati da enzimi prodotti dalle ghiandole annesse al tubo digerente, l'attività enzimatica viene favorita dallo sminuzzamento degli alimenti che avviene con la masticazione

**Gli Erbivori**, a differenza dei carnivori, **possono digerire la cellulosa grazie alla presenza, nel loro canale alimentare, di microorganismi in grado di produrre gli enzimi necessari alla demolizione di questo polimero del  $\beta$  glucosio**

**Nei Ruminanti** la microflora è presente a livello del rumine in cui ha luogo la fermentazione della cellulosa, tutti gli alimenti ingeriti sostano a livello del rumine dove subiscono delle modifiche più o meno importanti prima di essere attaccati dagli enzimi delle ghiandole gastriche e dei secreti

intestinali

Al contrario, **negli erbivori monogastrici (cavallo, coniglio) la fermentazione della cellulosa ha luogo nel cieco e nel colon successivamente all'aggressione enzimatica**

Nei carnivori i processi digestivi sono essenzialmente enzimatici mentre negli onnivori si riscontra una limitata attività fermentativa a livello dell'intestino crasso

Oltre alla funzione digestiva e all'assorbimento, l'apparato digerente esplica funzioni endocrine, di escrezione e di regolazione della concentrazione di svariate molecole, i processi che avvengono nell'apparato digerente sono controllati da stimoli nervosi e sostanze umorali (ormoni)

Gli alimenti ingeriti, una volta impastati con la saliva e masticati, prendono il nome di ***bolo***, esso viene sospinto da movimenti della lingua verso la faringe dove ha luogo l'atto della ***deglutizione***

Giunto nell'esofago il bolo viene sospinto, da movimenti della muscolatura, in direzione dello stomaco ove dopo aver subito un attacco enzimatico assume il nome di ***chimo***. Dopo un periodo più o meno lungo il chimo si riversa nell'intestino tenue, attraverso il piloro aperto, dove viene investito dai secreti pancreatici e intestinali per poi fluire in direzione dell'intestino crasso

L'assunzione del cibo coinvolge essenzialmente meccanismi meccanici, nei Bovini la lingua ha un ruolo primario nel portare i foraggi falciati alla cavità orale, l'erba assunta al pascolo viene tranciata dagli incisivi inferiori grazie alla presenza del cuscinetto dentale, l'acqua viene aspirata per depressione

Gli alimenti masticati e impastati con la saliva attraversano con maggiore facilità l'esofago, la masticazione è accurata negli erbivori monogastrici (molari con più cuspidi, movimenti di lateralità)

Nei Ruminanti la masticazione appare sommaria nelle prime fasi dell'ingestione quando il bolo viene inviato velocemente al rumine, in seguito diviene lenta e minuziosa nei processi della ruminazione

La saliva viene prodotta da ghiandole sierose (acqua e proteine), mucose (mucina) e miste, la ***ptialina (alfa-amilasi)*** viene **prodotta da Carnivori e Onnivori**

Le funzioni della saliva sono molteplici: umidificazione mucosa, estrazione

sostanze idrosolubili, rigetto sostanze estranee o tossiche, regolazione del pH (valori vicini a 8 grazie alla concentrazione di bicarbonati)

La secrezione salivare è un processo in parte continuo (parotide nei Ruminanti) in parte condizionato dalla presenza di alimenti o da stimoli associati (riflessi condizionati)

Le tappe della deglutizione sono controllate dal sistema nervoso in modo tale che il bolo alimentare segua un percorso corretto: bocca, faringe, sfintere faringo-esofageo, esofago, sfintere cardiaco, stomaco

Nei monogastrici, gli alimenti che giungono nello stomaco vengono parzialmente digeriti (*digestione gastrica*) ad opera di enzimi secreti dalle ghiandole gastriche p.d. site nella lamina propria della mucosa

Il muco prodotto dall'epitelio di superficie e da elementi ghiandolari protegge la mucosa gastrica dall'acido cloridrico e dall'attacco enzimatico

**L'acido cloridrico presente nel succo gastrico aumenta fortemente l'acidità nello stomaco (pH 2), svolgendo un'azione antibatterica, causando la denaturazione delle proteine e l'attivazione del pepsinogeno in pepsina; talvolta è presente una lipasi (in alcuni carnivori)**

**L'HCl viene prodotto dalle cellule parietali delle ghiandole a partire dal cloro di provenienza alimentare e dall'acqua.** In prossimità della superficie cellulare però il pH viene mantenuto neutro grazie all'azione tampone del carbonato prodotto dalle cellule epiteliali.

Nello stomaco di vitelli, agnelli e capretti (ruminanti lattanti) viene sintetizzato un altro enzima, la *rennina* (caglio) importante per la digestione del latte: fa precipitare le caseine sotto forma di paracaseinato di calcio (formaggio)

La ***pepsina*** è un'**endopeptidasi**: demolisce i legami peptidici, specie tra aminoacidi alifatici e aromatici, causando la formazione di polipeptidi che subiranno ulteriori scomposizioni nell'intestino tenue

Dopo che la digestione gastrica si è completata il chimo attraverso il piloro beante penetra nel duodeno, le contrazioni che accompagnano questi processi (3-6 per minuto) si propagano in seguito all'intestino tenue

**Nell'intestino tenue, i carboidrati e le proteine, digeriti in parte, e i lipidi vengono a contatto con il succo pancreatico, la bile e altri secreti intestinali** che modificano tali molecole in altre più semplici e potenzialmente

assimilabili (***digestione intestinale***), negli erbivori il processo di digestione si completa nell'intestino crasso a spese di materiale non ancora aggredito

**Il succo pancreatico contiene precursori di proteasi ( es. tripsinogeno), lipasi e amilasi, aminopeptidasi, ribonucleasi, elastasi**, oltre a bicarbonati (pH superiore a 8 nei Bovini) che ne consentono l'attività enzimatica, i prodotti di questa attività sono costituiti da dipeptidi, amminoacidi, disaccaridi, nucleotidi, monogliceridi, acidi grassi, glicerolo, ecc.

La **bile** contiene, oltre all'acqua, sali inorganici (bicarbonati, cloruro di Na e di K), e organici, l'aumento della concentrazione di bicarbonati consente una certa regolazione dell'acidità del chimo

La cistifellea rappresenta un serbatoio di bile nei momenti di mancato utilizzo, la concentrazione di alcune componenti della bile può variare al suo interno (ad es. diminuzione di bicarbonati) e l'acqua può venire riassorbita

Gli acidi biliari (ad es. acido colico) e i pigmenti biliari (ad es. la bilirubina) costituiscono i componenti organici della bile

Gli **acidi biliari taurocolico e glicocolico** vengono trasformati in sali biliari nel duodeno da cui traslocano in parte nell'intestino crasso venendo quindi riassorbiti dal fegato (*circolazione entero-epatica*), **sono coinvolti nella digestione dei lipidi dal momento che agiscono come emulsionanti preparando l'aggressione da parte delle lipasi**, inoltre **nell'assorbimento poiché si creano complessi sali biliari-lipidi che vengono assorbiti dall'intestino**

La **digestione terminale** è svolta da **enzimi contenuti nel succo enterico prodotto dagli enterociti**: esso contiene sostanze che regolano la motilità intestinale, muco ricco di bicarbonati (effetto tampone), enzimi che attaccano peptidi (ad es. **aminopeptidasi**), carboidrati (**dipeptidasi: maltasi, saccarasi, lattasi**) e lipidi e che **completano la degradazione di tali macromolecole**

**L'intestino tenue rappresenta il sito più importante dell'assorbimento intestinale**, questa funzione è esaltata dalla presenza dei villi intestinali, estroflessioni della mucosa e dei microvilli degli enterociti. **Le sostanze assimilabili vengono assorbite dagli enterociti**, rilasciate nell'interstizio dove **prendono la via ematica**, penetrando nei vasi sanguigni (amminoacidi, zuccheri), **o linfatica** penetrando nel chilifero (ad es. acidi grassi e colesterolo)

Nel primo caso i **prodotti della digestione arrivano al fegato tramite la vena porta**; nel secondo caso la linfa viene immessa nel sistema venoso

**Lo svuotamento del chilifero centrale viene operato da contrazioni** regolate da stimoli nervosi e ormonali.

I processi di **assorbimento** possono basarsi su meccanismi di **diffusione** (ad es. monosi), di **trasporto attivo** (la maggior parte delle molecole) e di **endocitosi** (ad es. trigliceridi e immunoglobuline)

**I lipidi, una volta emulsionati, vengono aggrediti dalla lipasi pancreatica a livello del duodeno, e scissi in monogliceridi, acidi grassi e glicerolo. Gli acidi grassi a corta catena (10-12 C) e il glicerolo diffondono nei villi e prendono la via ematica, gli acidi grassi a catena più lunga e i monogliceridi formano con i sali biliari microemulsioni o micelle che determinano la penetrazione dei lipidi negli enterociti per diffusione**

L'assorbimento dei lipidi ha luogo nel duodeno e nel digiuno, una volta penetrati **negli enterociti, vengono riformati trigliceridi che, avvolti da una lipoproteina (chilomicroni), sono espulsi per esocitosi e penetrano nei capillari linfatici**

L'assorbimento del colesterolo avviene in forma libera ed è facilitato dai sali biliari, il **colesterolo** viene quindi esterificato e trasferito **entrando nella costituzione dei chilomicroni**

Le vitamine liposolubili (A, D, E, K) vengono assorbite con modalità simili a quelle dei lipidi

**L'assorbimento dei carboidrati avviene nell'intestino tenue nel momento in cui sono stati ridotti a monosi da diastasi prodotte dalle ghiandole salivari e dal pancreas nonché da altri enzimi presenti nel succo enterico e a livello dei microvilli, i monosi sono traslocati attraverso il sistema venoso al fegato per essere demoliti (energia) o accumulati (glicogeno)**

L'assorbimento dei pentosi, avvenendo per diffusione, è più lento di quello degli **esosi**, che penetrano negli enterociti attraverso **simporto con ioni Na<sup>+</sup> (glucosio)**, o tramite meccanismi di **diffusione facilitata (fruttosio)**

Una volta penetrati **nelle cellule epatiche gli esosi vengono generalmente trasformati in glucosio** che si rinviene predominante nella circolazione sanguigna (*glicemia*)

Le **sostanze proteiche** provenienti dalla dieta, dalla demolizione di materiale o di microorganismi presenti nel corpo dell'animale, vengono trasformate ad opera di svariati enzimi proteolitici (succo gastrico, succo pancreatico, succo enterico) in **aminoacidi**, che rappresentano l'unità assimilabile a livello dell'intestino tenue, vengono traslocati al fegato

**Gli aminoacidi vengono assimilati attraverso meccanismi di trasporto attivo**, di trasporto passivo e di diffusione facilitata, fattori nutrizionali e lo stato della mucosa intestinale influenzano l'efficacia dell'assorbimento (allergie a causa del passaggio di proteine mal digerite), importanza del trasferimento di gamma-globuline dalla madre al neonato (*colostro*)

Va sottolineata l'importanza degli ioni Na nell'assorbimento di monosi, aminoacidi e sali biliari

Movimenti peristaltici dell'intestino tenue facilitano il rimescolamento degli alimenti con i succhi intestinali e il loro progredire lungo il canale alimentare

## FISIOLOGIA DELLA DIGESTIONE NEI RUMINANTI

**Nei Ruminanti, la cellulosa, le pectine e altri carboidrati vengono trasformati in acidi grassi volatili dalla fermentazione che ha luogo nei prestomaci**

I prestomaci dei Ruminanti (reticolo, rumine e omaso) costituiscono camere di fermentazione dei foraggi in cui operano numerosissimi M.O. (nel rumine circa 10 miliardi di batteri per cm cubo) e protozoi.

La **fermentazione** dei foraggi coinvolge sostanze altrimenti indigeribili (**cellulosa, emicellulosa, pectine**) e produce **acidi grassi volatili: acetico (circa 65%), propionico (circa 22%), butirrico (circa 13%)**

**Gli acidi grassi vengono assorbiti a livello delle pareti dei prestomaci**, una quantità di altre risorse viene resa disponibile per l'organismo e digerita nell'abomaso e nell'intestino: i batteri in decomposizione liberano sostanze proteiche, mentre ottengono energia per il relativo sostentamento e accrescimento (simbiosi mutualistica)

I processi fermentativi vengono influenzati da una serie di fattori

In primo luogo è importante considerare la motilità dei prestomaci, in particolare nei rapporti reticolo-rumine (continuità dei processi fermentativi),

la quantità e la qualità degli alimenti (tipo di microflora, la velocità di fermentazione, rapporti tra gli acidi), l'entità della salivazione (effetto tampone sugli acidi grassi con mantenimento del pH intorno a 6)

**Le contrazioni dei prestomaci avvengono circa ogni minuto, hanno inizio dal reticolo e si estendono alle diverse parti del rumine (atrio, sacco dorsale, sacco ventrale), questo fenomeno viene denominato sequenza di contrazioni A**

Tra un ciclo A e il successivo si inserisce una sequenza di **contrazioni B** in cui viene **interessato solo il rumine**

**La sequenza consente il miscelamento del materiale nei prestomaci e lo smistamento del materiale. Ha inizio con una contrazione bifasica del reticolo. La prima fase della contrazione avviene con l'orifizio reticolo-omasale chiuso: il materiale più grossolano, che avendo minore densità galleggia sul materiale elaborato, dal reticolo prende la via dell'atrio del rumine; la seconda fase della contrazione avviene con l'orifizio reticolo-omasale aperto e permette al materiale più elaborato di passare in direzione dell'omaso e dell'abomaso**

**La sequenza B favorisce l'eliminazione di anidride carbonica e metano tramite l'eruttazione**

La **ruminazione** avviene secondo una serie di atti sequenziali:

- **fase aspiratoria** (l'alimento è aspirato nell'esofago in cui si crea una depressione dovuta a un atto inspiratorio a glottide chiusa)
- **fase espulsiva** (il cardia si chiude, parte un'onda antiperistaltica che porta l'alimento nella cavità orale)
- **masticazione mericica** (triturazione del cibo attraverso movimenti laterali della mandibola sulla mascella)
- **deglutizione** (l'alimento triturato torna nel rumine)

**L'omaso viene interessato da movimenti ritmici di contrazione e decontrazione** in modo tale che gli alimenti elaborati fluiscano dal reticolo al suo interno e vengano indirizzati verso l'abomaso



## PROCESSI DIGESTIVI NEL RUMINE

### ***Digestione della cellulosa***

La digestione della cellulosa nei Ruminanti è possibile solo grazie all'attività dei M.O. simbiotici ospitati nei prestomaci in grado di produrre *enzimi cellulosolitici*. Principali **batteri cellulosolitici**: ***Bacteroides succinogenes***, ***Ruminobacter parvum*** e ***Ruminococcus flavefaciens***. Vi è anche una partecipazione indiretta della microfauna protozoaria

Il rapporto tra le diverse specie di M.O. e protozoi e la loro abbondanza è influenzato dall'alimentazione (le variazioni nella dieta causano modificazioni profonde nella flora microbica)

La dieta dei Ruminanti include: monosaccaridi (ad es. glucosio) disaccaridi (ad es. maltosio e cellobiosio), polisaccaridi (ad es. amidi e cellulose), pectine (polimeri di acidi uronici), emicellulose (polimeri di zuccheri diversi), lignina (polimero di alcoli)

**Gli enzimi prodotti dai M.O. del rumine demoliscono i polisaccaridi sino a zuccheri semplici che sono impiegati dai M.O. stessi quale fonte alimentare e trasformati in fruttosio 1,6-difosfato**

L'attività dei Protozoi si esplica a carico delle fibre (azione meccanica e rimescolamento del materiale), e amplifica l'azione dei batteri dal momento che ingeriscono questi ultimi assieme alla cellulosa

L'aggressione dell'amido nel rumine è rapida, il glucosio prodotto viene prontamente metabolizzato, utilizzato per sintetizzare glicogeno (Protozoi) o il rivestimento dei M.O., gli stessi batteri e i Protozoi digeriti nell'abomaso serviranno quale fonte di glucidi assimilabili

**La parte più rilevante degli zuccheri semplici viene trasformata dai batteri in acidi grassi volatili AGV:**

<b>acetico</b>	<b>57,5%</b>
<b>propionico</b>	<b>21,6%</b>
<b>butirrico</b>	<b>12,8%</b>
<b>formico</b>	<b>6,3%</b>

Nel rumine possono essere rinvenuti altri acidi (ad es. lattico, piruvico), intermedi di alcune reazioni. L'acido piruvico rappresenta la base di partenza per la sintesi di acido acetico con formazione di acido formico ed **emissione di grandi quantità di anidride carbonica e metano che devono essere allontanate dal rumine tramite l'eruttazione**

L'acido propionico deriva anch'esso dall'acido piruvico attraverso la *via del succinato* (o degli acidi dicarbossilici) e la *via dell'acrilato*, a seconda della predominanza di alcune specie batteriche. L'acido butirrico si forma in seguito alla disponibilità di acetil-CoA che deriva dall'acetato

**Le percentuali di AGV** riportate **sono** indicative poichè dipendono dai tipi di M.O. predominanti, **influenzate dalla dieta:**

**dieta ricca di fibre → aumento percentuale acido acetico,**

**dieta ricca di concentrati → aumento percentuale di acido propionico.**

Gli **AGV** prodotti della fermentazione microbica vengono **assorbiti dall'epitelio del rumine e degli altri prestomaci per diffusione**, valori di pH del rumine molto acidi influenzano positivamente l'assorbimento

La permeabilità del rumine nei confronti dell'ammoniaca e di alcuni sali minerali (in particolare Na e Cl) è elevata

**I tre acidi grassi volatili succitati rappresentano la fonte primaria di energia per i Ruminanti (60-70%)**

L'**acido acetico** risulta costantemente presente nel sangue periferico, **attraverso la sua attivazione ad acetil-CoA entra nel ciclo di Krebs favorendo la produzione di energia**, inoltre l'acido acetico rappresenta **un precursore della sintesi di numerosi grassi** (colesterolo, ormoni steroidei, ecc.) tra cui quelli **del latte**. Ne deriva che **nell'alimentazione di bovine da latte è fondamentale utilizzare una dieta che privilegi la formazione di questo AGV.**

Dopo essere stato assorbito a livello del rumine l'**acido propionico** raggiunge il **fegato** ove è trasformato in **glucosio** che viene metabolizzato, tuttavia una parte di acido propionico raggiunge il metabolismo periferico (ciclo di Krebs)

L'acido propionico favorisce l'utilizzazione dell'acido acetico dal momento che è precursore dell'acido ossalacetico (ciclo di Krebs), poichè il **rendimento energetico dell'acido propionico è maggiore** di quello che fornisce l'acido acetico, è importante valutare il rapporto tra i due acidi che a sua volta è influenzato dalle diverse diete

L'**acido butirrico** viene metabolizzato a livello dell'epitelio ruminale a scopo energetico, per questo motivo la sua entità nel sangue portale è inferiore a quella degli altri due acidi

## ***Digestione delle sostanze azotate***

Le sostanze azotate ingerite con i foraggi comprendono proteine, aminoacidi liberi, acidi nucleici, basi azotate, ammoniaca, urea, ecc.

La flora microbica aggredisce le proteine riducendole a peptidi e aminoacidi grazie all'attività di **proteasi batteriche**, gli aminoacidi sono metabolizzati dai batteri o deaminati con riutilizzo delle catene carboniose ed emissione di ammoniaca

**I batteri stessi sono capaci di sintetizzare** catene carboniose cui inseriscono gruppi amminici, ad esempio utilizzando l'ammoniaca disponibile nel rumine, per formare **nuovi aminoacidi**

**Le proteine batteriche hanno elevato valore biologico** poiché **contengono aminoacidi essenziali** indipendentemente dalla dieta somministrata all'animale e costituiscono un'entità rilevante

I batteri sono in grado di utilizzare azoto non proteico per la sintesi degli a.a., l'ammoniaca viene ottenuta grazie all'*ureasi* e alla possibilità di ridurre nitrati e nitriti → pratica di somministrare una certa quantità di urea alla dieta (fino al 30% delle proteine)

La produzione di aminoacidi e proteine nei batteri viene favorita dalla disponibilità di glucidi fermentescibili oltre a quella di ammoniaca, va rilevato tuttavia che non è opportuno somministrare ammoniaca direttamente alla dieta (escrezione dal rene, intossicazioni)

Una parte consistente dell'urea che si forma nel fegato ritorna in circolo con la salivazione e quindi raggiunge il rumine (*ciclo salivare dell'azoto*)

L'addizione di glucidi fermentescibili alla dieta, contemporaneamente a quella dell'urea, migliora in misura notevole l'utilizzazione della seconda e la sintesi proteica

## ***Digestione dei lipidi***

I lipidi ingeriti con i foraggi sono costituiti essenzialmente da **esteri di acidi grassi insaturi**, quali ad esempio linolenico (60%), palmitoleico, oleico, linoleico, la presenza di acidi grassi saturi è meno importante (15%), altre componenti lipidiche sono date da carotenoidi, cere, fosfolipidi

I lipidi dei cereali e dei semi oleosi contengono anch'essi una quantità notevole di esteri di acidi grassi insaturi

La microflora esplica un'intensa attività lipolitica con formazione di glicerolo, acidi grassi, fosfati, steroli, ecc., successivamente **gli acidi grassi insaturi vengono trasformati in saturi (idrogenazione)**

I batteri del rumine sono in grado di sintetizzare lipidi che verranno metabolizzati nell'abomaso

### ***Sintesi di vitamine***

**I Ruminanti risentono raramente della carenza di vitamine del complesso B dal momento che queste possono venire sintetizzate nel rumine**, negli allevamenti intensivi è opportuno addizionare alla dieta riboflavina, acido pantotenico e inositolo, anche la vitamina C viene sintetizzata dall'animale ma non a livello di rumine

**Carenze vitaminiche possono verificarsi nel caso delle vitamine liposolubili**, solo la vitamina K può venire sintetizzata a livello di rumine

I **caroten**i sono particolarmente abbondanti nei foraggi verdi ma vengono distrutti con la fienagione, essi vengono **trasformati in vitamina A nel fegato e nell'epitelio intestinale** ma, nei Ruminanti, questo processo è poco efficiente, la carenza di vitamina A conduce a sterilità e ad infezioni intestinali

L'apporto di vitamina A può essere diretto (femmine in gestazione e in lattazione) o derivare dalla somministrazione di foraggi verdi

La **vitamina D** viene **ottenuta dall'azione che i raggi UV esercitano su due precursori** (ergosterolo, 7-deidrocolesterolo), il primo è abbondante nei vegetali mentre il secondo viene sintetizzato dall'animale, l'apporto di questa vitamina è necessario quando le condizioni di allevamento non sono ottimali o lo sfruttamento è elevato

La **vitamina E** è abbondante nei foraggi freschi ma viene distrutta con la fienagione, la carenza di questa vitamina porta a sterilità

Negli **erbivori monogastrici i materiali contenenti cellulosa subiscono fermentazioni microbiche nel cieco e nel colon** analogamente a quanto si verifica nei prestomaci dei Ruminanti. **I prodotti della degradazione microbica vengono assorbiti a livello dell'intestino crasso**

**Negli equini, la sintesi di vitamine del gruppo B è rilevante a livello dell'intestino crasso**, esse vengono assorbite e messe in circolo. Tuttavia

questi erbivori non presentano i vantaggi dei Ruminanti poiché **l'assorbimento a livello di intestino crasso è meno efficiente** di quello che si verifica nell'intestino tenue.

**Nei carnivori i processi di assorbimento che avvengono nell'intestino crasso coinvolgono soprattutto l'acqua, i sali minerali, le vitamine, gli acidi grassi**

Il processo della **defecazione** coinvolge il **materiale indigerito e i prodotti derivanti dall'escrezione**, le feci dei bovini sono più acquose di quelle degli altri erbivori

## SISTEMA ENDOCRINO

Gli organismi pluricellulari necessitano di meccanismi di regolazione per preservare la loro integrità in un ambiente variabile e spesso avverso. Essi mantengono le proprie caratteristiche col mutare delle condizioni esterne, tramite meccanismi automatici che regolano il flusso di materiali e di energia attraverso il sistema.

L'ambiente in cui le cellule sono immerse o al quale si affacciano, fluidi intercellulari e componenti fluide del sangue e della linfa, è mantenuto in condizioni di stabilità **-omeostasi-** dall'**attività regolatrice coordinata del sistema nervoso vegetativo e del sistema endocrino**

Il **sistema nervoso viscerale** si avvale della trasmissione dell'**impulso nervoso** e della liberazione di **neurotrasmettitori**, è rapido nell'azione e induce una risposta localizzata; il sistema endocrino è più lento, la risposta è meno localizzata e gli effetti sono di più lunga durata

I due sistemi lavorano in stretta interrelazione funzionale. L'**ipotalamo** agisce come un **centro di regolazione di entrambi i sistemi** ed è il principale sito nel quale **le loro attività si integrano**: esso infatti oltre a svolgere funzioni nervose, si comporta come organo endocrino producendo ormoni peptidici per neurosecrezione

Il **sistema endocrino** è formato da un insieme di ghiandole, prive di dotti, da

raggruppamenti cellulari e da cellule isolate, presenti in vari organi, riccamente vascolarizzati che elaborano e riversano nel torrente circolatorio sostanze chimiche specifiche denominate **ormoni**

Le ghiandole endocrine possono venire suddivise in base alla struttura (*cordonali* o *follicolari*) oppure in base alla loro derivazione embrionale: endodermica (tiroide, paratiroide, isole pancreatiche), mesodermica (parte della surrenale, del testicolo e dell'ovaio), cresta neurale (cellule sparse), vescicola diencefalica (ipotalamo, neuroipofisi e epifisi), ectoderma (adenoipofisi)

L'**ipofisi** consta di una **porzione ghiandolare -adenoipofisi-** e di una **porzione nervosa -neuroipofisi-** collegata all'ipotalamo

L'**adenoipofisi** si compone di una **parte distale**, di una **parte tuberale** e di una **parte intermedia**

Nella parte distale sono presenti cellule acidofile che producono gli **ormoni dell'accrescimento** (GH o *somatotropo* STH) e la **prolattina** o *luteotropo* (LTH), cellule basofile che producono gli ormoni **tireostimolante** (TSH), **follicolostimolante** (FSH) e **luteinizzante** (LH) e infine cellule cromofobe che producono l'**ormone corticotropo** (ACTH)

La **parte intermedia** produce l'**ormone melanocitostimolante** (MSH)

La **neuroipofisi** si compone di **eminenza mediana**, **peduncolo infundibolare** e **processo infundibolare**

Nell'**eminenza mediana**, terminazioni assoniche di neuroni ipotalamici liberano **fattori di liberazione (RF)** o di **inibizione (IF)** che raggiungono l'adenoipofisi attraverso i vasi sanguigni e causano in essa la liberazione o la ritenzione degli ormoni prodotti da parte di questa

**Nella neuroipofisi si accumulano due neurosecreti dell'ipotalamo: ossitocina e vasopressina-ADH**; essi giungono alla neuroipofisi viaggiando lungo gli assoni di neuroni i cui corpi cellulari si trovano in alcuni nuclei ipotalamici

La **tiroide** dei Bovini consta di due lobi uniti da un istmo (5-6 cm di lunghezza) disposti attorno ai primi due anelli tracheali, è formata da follicoli contenenti una glicoproteina la **tireoglobulina (colloide)**, prodotta dalle cellule epiteliali dei follicoli, che rappresenta la forma di deposito degli ormoni: **tetraiodotironina**, **triiodotironina**

Sono presenti anche **cellule parafolicolari** che producono la **tireocalcitonina** e la riversano direttamente nel sangue

In prossimità della tiroide sono riscontrabili le **paratiroidi**, piccole ghiandole che secernono il **paratormone**

L'**epifisi** contiene due tipi di cellule: i **pinealociti** e i **gliociti** i cui prolungamenti sono in contiguità con i vasi sanguigni, i primi sono coinvolti nella sintesi di **melatonina**

Le **ghiandole surrenali** sono situate sul polo apicale dei reni e constano di due parti diverse per origine e produzione ormonale: una **corticale**, esterna, e una **midollare**, interna; nella corticale si possono individuare tre zone le cui cellule secernono **mineralcorticoidi** (desossicorticosterone e aldosterone), **glicocorticoidi** (cortisolo) e **steroidi sessuali**; nella **midollare** vengono prodotte **adrenalina** (cellule esterne) e **noradrenalina** (interne)

Le **isole di Langerhans**, site nel pancreas, constano di **cellule A** e **B**, le prime producono **glucagone**, le seconde **insulina**

## FISIOLOGIA DEL SISTEMA ENDOCRINO

Un ormone è una sostanza specifica, prodotta da gruppi circoscritti di cellule, che, a concentrazione molto bassa, ha effetti ben definiti in determinati organi e cellule detti bersaglio, dislocati lontano dalle sedi di produzione e raggiunti per via ematica

Nei Mammiferi, in relazione alla **natura chimica**, vengono distinti quattro tipi di ormoni: **aminoacidi** e loro derivati, **peptidi**, **proteine**, **steroidi**

Gli ormoni di natura peptidica, proteica e glicoproteica sono prodotti e accumulati nelle rispettive ghiandole; gli ormoni steroidei vengono impiegati immediatamente dopo la loro sintesi, e circolano nel sangue uniti a proteine trasportatrici

L'organo bersaglio di un determinato ormone è quello che possiede il **recettore** di quell'ormone.

Gli **ormoni peptidici e proteici** trovano il loro **recettore a livello della membrana plasmatica**. La modificazione conformazionale che segue al loro legame determina sul versante intracellulare la formazione di un secondo messaggero (es. AMP ciclico) che influenza alcuni processi cellulari (es. fosforilazione di un substrato).

Gli **ormoni steroidei** a causa della loro liposolubilità penetrano nel citoplasma e si legano a **recettori intracellulari**, il complesso si porta nel nucleo dove determina lo svolgimento di una porzione di DNA, la sua trascrizione con formazione di mRNA e quindi, a livello citoplasmatico, la formazione di una proteina indotta

### IPOFISI

L'ipofisi gioca un **ruolo fondamentale nel regolare l'attività di altre ghiandole endocrine** ma, a sua volta, **viene influenzata dal sistema nervoso centrale in modo particolare dall'ipotalamo tramite i fattori di rilascio (RF) o di inibizione (IF)**

L'**adenoipofisi** sintetizza **sei ormoni diversi: somatotropo (STH), luteotropo (LTH), follicolo-stimolante (FSH), luteneizzante (LH), tireostimolante (TSH), adrenocorticotropo (ACTH)**

L'**ormone della crescita (STH o GH), di natura proteica**, non ha un organo bersaglio particolare. Esso influenza lo sviluppo scheletrico (somatomedine→ cartilagine di accrescimento) l'accrescimento in peso, alcuni processi fisiologici (ad es. la mobilitazione dei lipidi, il metabolismo proteico, la produzione di insulina da parte del pancreas), tra cui la produzione di latte (*lattogenesi*) che risulta incrementata; lavora in sinergia con gli ormoni tiroidei

La concentrazione di STH viene regolata da meccanismi a livello dell'ipotalamo che rilascia **RF: somatoliberina** o **IF: somatostatina** (es. concentrazione ematica di STH), stimoli di varia origine possono agire direttamente sull'ipofisi (ormoni tiroidei, ormoni sessuali, ipoglicemia, ipertermia febbrile...). Nelle femmine gravide la placenta produce un ormone simile all'STH che favorisce l'accrescimento del feto

L'ormone **LTH (prolattina)** è una proteina che ha due funzioni: in presenza di ACTH e STH **stimola la secrezione della ghiandola mammaria (complesso galattopoietico), in concorso con LH stimola la secrezione di progesterone (complesso luteotrofico) da parte del corpo luteo**. Insieme a FSH e LH forma le gonadotropine: ormoni che stimolano la funzione



endocrina delle gonadi

L'ormone **FSH** è una glicoproteina che stimola lo sviluppo dei follicoli (granulosa→ sintesi estrogeni), nei maschi l'FSH favorisce la spermatogenesi

L'**LH** è una glicoproteina che in quantità basali promuove la sintesi di estrogeni da parte della granulosa, mentre **immessa massivamente in circolo causa l'ovulazione** e in seguito **stimola il corpo luteo a secernere il progesterone**; nei maschi l'LH è detto **ICSH** e stimola le **cellule interstiziali del testicolo** a produrre **testosterone**

**Il TSH stimola le funzioni della tiroide**

**L'ACTH stimola la corticale del surrene** a produrre e mettere in circolo i suoi ormoni

**L'ossitocina e la vasopressina (ADH), sintetizzate nei nuclei ipotalamici, vengono accumulate nella neuroipofisi e quindi rilasciate**

L'**ossitocina** è un polipeptide che agisce su due organi bersaglio: la **muscolatura dell'utero** (miometrio) e le **cellule mioepiteliali della ghiandola mammaria**

L'ossitocina viene rilasciata dalla neuroipofisi alla fine della gravidanza determinando l'espulsione del feto (parto) e in seguito a suzione del capezzolo facilitando l'emissione del latte, non è persistente dato che viene degradata velocemente

La **vasopressina o ormone antidiuretico (ADH)** è un polipeptide ad attività antidiuretica, messo in circolo in situazioni di stress idrico; determina un recupero di acqua agendo a livello dei vasi collettori del rene (→urina più concentrata)

## TIROIDE

L'epitelio follicolare produce una glicoproteina la **tireoglobulina** che viene accumulata come colloide nei follicoli; la tireoglobulina rappresenta la **forma di immagazzinamento degli ormoni tiroidei**. La sintesi degli ormoni richiede la **tirosina** e lo **iodio** messi a disposizione dal flusso ematico e assorbiti tramite l'epitelio follicolare. La iodinazione della tirosina avviene a

livello dei microvilli delle cellule follicolari.

Il rilascio degli ormoni tiroidei è stimolato dal TSH: la tireoglobulina viene assunta per endocitosi, digerita nell'epitelio follicolare ad opera dei lisosomi con conseguente liberazione degli ormoni **tiroxina (T<sub>4</sub>)** e **triiodiotironina (T<sub>3</sub>)** immessi nel sangue dove viaggiano coniugati a proteine

Gli **ormoni tiroidei** influenzano la crescita, lo sviluppo e il metabolismo di tutti i tessuti: tutte le cellule che possiedono sistemi enzimatici catabolici sono organo bersaglio.

**Effetti metabolici:** stimolano il metabolismo glucidico (aumento l'assorbimento intestinale del glucosio, glicogenolisi) e lipidico. Potenziano gli effetti dei mediatori chimici del simpatico (effetti cardiovascolari)

**Effetti su crescita e differenziazione:** agiscono in sinergia con l'ormone dell'accrescimento potenziandone gli effetti, assicurano un adeguato sviluppo del sistema nervoso centrale.

**Effetto calorigeno:** stimolano il metabolismo generale dei tessuti aumentando il consumo di O<sub>2</sub>, pare vi sia un certo disaccoppiamento tra fosforilazione ossidativa e produzione di ATP, in tal modo parte dell'energia viene dissipata sotto forma di calore

Il normale funzionamento della tiroide garantisce corretti processi metabolici consentendo adeguati processi di crescita e di maturazione sessuale

La riduzione del funzionamento della tiroide (*ipotiroidismo*) determina riduzione della crescita, alterazione del metabolismo e dei processi riproduttivi ridotta risposta agli stimoli

L'*ipertiroidismo* si associa a eccitabilità, aumento del metabolismo basale, della mobilizzazione del glicogeno e dei lipidi, riduzione del tessuto muscolare e dimagrimento

Una dieta carente di iodio non consente la produzione adeguata di ormoni tiroidei e stimola da parte dell'adenoipofisi una sintesi elevata di TSH che a sua volta causa una ipertrofia della tiroide (gozzo), lo stesso effetto può essere provocato da sostanze che inibiscono l'assunzione dello iodio

Le **cellule parafollicolari** producono l'ormone **calcitonina**, un polipeptide che **regola il tasso di Ca<sup>++</sup> nel sangue con effetto ipocalcemizzante**

## Epifisi

L'**epifisi** è coinvolta nel funzionamento del sistema riproduttore attraverso la produzione di **ormoni antigonadotropi**. Negli anfibii la melatonina è antagonista dell'ormone ipofisario melanocitostimolante: la melatonina provoca l'aggregazione dei granuli di pigmento, l'ormone melanocitostimolante causa la dispersione degli stessi con conseguente inscurimento della pelle.

## Paratiroidi

Producono il **paratormone (PTH)** che ha la funzione di mantenere un tasso adeguato di  $\text{Ca}^{++}$  nel sangue: ha azione **ipercalcemizzante**. Quando la concentrazione ematica del calcio scende **al disotto di 5-6 mg/100 ml** viene stimolata la liberazione di PTH che agisce a tre livelli:

- 1) **mobilizza il  $\text{Ca}^{++}$  delle ossa** (stimolazione degli osteoclasti)
- 2) **aumenta** la concentrazione di vitamina D attiva, con riflessi positivi per **l'assorbimento intestinale del calcio**,
- 3) **rallenta l'escrezione renale del  $\text{Ca}^{++}$**

Se i livelli di  $\text{Ca}^{++}$  nel sangue aumentano eccessivamente viene liberata **calcitonina: ormone ipocalcemizzante antagonista del PTH**.

## Ghiandola surrenale

La **corticale** del surrene produce gli **ormoni steroidei *glucocorticoidi*, *mineralcorticoidi*, *steroidi sessuali***; la sua attività viene **influenzata dall'ACTH**

La **midollare** produce ***adrenalina e noradrenalina***, la sua attività è soggetta a diretto **controllo** da parte del **sistema nervoso**

Gli steroidi prodotti dalla ghiandola surrenale traggono origine dal colesterolo, i **mineralcorticoidi (aldosterone)** regolano il ricambio idrico salino dell'organismo, i **glucocorticoidi (cortisolo)** intervengono nel metabolismo dei glucidi, vengono prodotti anche **steroidi sessuali (androgeni ed estrogeni)**

Gli ormoni prodotti dalla corteccia surrenale entrano nel torrente circolatorio senza venire accumulati e si presentano liberi o coniugati con proteine

Gli **ormoni della midollare, adrenalina e noradrenalina**, sono implicati nella **stimolazione del metabolismo glucidico** e nella regolazione della pressione sanguigna

L'adrenalina accelera e rinforza l'attività cardiaca, ha azione vasocostrittrice sui capillari della pelle, vasodilatatrice su quelli muscolari e sulle coronari; attiva lo stato di attenzione dell'animale. Provoca una rapida mobilitazione dei substrati energetici: libera glucosio dal glicogeno del fegato (*iperglicemia*)

La noradrenalina è implicata soprattutto nella regolazione della pressione arteriosa, ha azione di vasocostrizione, non ha effetti metabolici

### **Isole di Langerhans**

In queste strutture **le cellule A producono il glucagone e le cellule B l'insulina**

Sono polipeptidi coinvolti nel metabolismo glucidico, lipidico e proteico, in particolare l'**insulina** costituisce la **chiave di accesso del glucosio e degli aminoacidi nelle cellule**: senza di essa le cellule non possono utilizzare questo zucchero, ha **azione ipoglicemizzante**

Il **glucagone** agisce in senso opposto avendo azione **iperglicemizzante**; il rapporto tra i due ormoni è basilare nel mantenimento di un normale tasso di glucosio nel sangue

L'insulina prodotta viene accumulata sotto forma di proinsulina che viene attivata e quindi messa in circolo in seguito a precisi stimoli. Si lega a una glicoproteina di membrana di molti tessuti e cellule, soprattutto a livello di fegato e rene

L'asportazione del pancreas e delle cellule B o gravi alterazioni delle stesse causano il diabete mellito, l'animale dimagrisce nonostante la disponibilità di cibo dal momento che non è in grado di utilizzare il glucosio (mancato ingresso nelle cellule e aumento del glucosio nel sangue per mobilitazione del glicogeno del fegato)

L'iperglicemia provoca glicosuria e diuresi osmotica disidratante. L'organismo cerca di far fronte alle esigenze energetiche mobilitando e metabolizzando proteine e grassi di deposito ( $\rightarrow$  *acidosi*), per trasformarli in glucosio. Disidratazione, ipotensione, dimagrimento, intossicazione  $\rightarrow$  coma diabetico e morte

Un tasso adeguato di insulina influenza positivamente il flusso di glucosio e di aminoacidi nelle cellule, l'accumulo di trigliceridi e di glicogeno

Anche un eccesso di insulina crea problemi (*ipoglicemia*), questa situazione viene controbilanciata da un aumento della sintesi di glucagone (pancreas), adrenalina (surrenali) e di glucocorticoidi (surrenali)

Il **glucagone** è un polipeptide con azione **iperglicemizzante**: stimola la **scissione del glicogeno in glucosio**, induce la **gluconeogenesi** (trasformazione delle proteine in glucosio) e la *lipolisi*

**La produzione e liberazione di questi due ormoni è influenzata direttamente dalla concentrazione del glucosio nel sangue** che giunge alla ghiandola (il glucosio entra nelle cellule A e B senza bisogno di insulina)

## CENNI DI ANATOMIA E FISIOLOGIA DELL'APPARATO GENITALE

### APPARATO GENITALE MASCHILE

L'apparato genitale maschile è **formato dalle gonadi, i testicoli**, sede di produzione dei gameti maschili o spermatozoi, **dall'epididimo**, serbatoio degli stessi e luogo in cui ha sede la capacitazione, **dalle ghiandole annesse** che partecipano alla produzione dello sperma, **dal condotto deferente e dall'uretra**, vie di emissione dello sperma, nonché dal **pene**, organo copulatore maschile.

I **testicoli** nell'embrione si formano nella stessa sede in cui si formano e permangono le ovaie, gonadi femminili, ma poi sono soggetti ad una migrazione che li porta fuori dalla cavità addominale in un **sacca cutanea inguinale: lo scroto**. La loro posizione permette che siano mantenuti a una **temperatura inferiore a quella corporea** che comprometterebbe la produzione di spermatozoi fertili.

I testicoli sono rivestiti dal foglietto viscerale del peritoneo al disotto del quale è presente una spessa tonaca connettivale: l'albuginea. Questa tonaca fornisce dei setti che penetrano nel parenchima testicolare suddividendolo in **lobuli**, o logge, all'interno dei quali sono collocati i **tubuli seminiferi contorti**.

**Nei tubuli seminiferi contorti si trovano gli spermatogoni insieme alle cellule nutritive o del Sertoli. Nel tessuto connettivo dello spazio interstiziale sono presenti le cellule interstiziali o del Leydig.** Alla pubertà l'ipofisi libera nel torrente circolatorio discrete quantità di gonadotropine FSH e ICSH: il primo promuove la spermatogenesi il secondo stimola le cellule del Leydig a produrre il **principale ormone sessuale maschile: il testosterone**.

Effetti del testosterone: 1) stimola la spermatogenesi nei tubuli seminiferi, 2) mantiene la struttura dei dotti e delle ghiandole accessorie, 3) stimola e mantiene i caratteri sessuali secondari (es. sviluppo scheletrico e muscolare, presenza di peli, timbro della voce, aggressività e libido) 4) provvede al controllo a feed-back negativo sulla produzione di LH ipofisario.

La spermatogenesi consiste in una serie di divisioni mitotiche seguite dalla meiosi che a partire da una cellula, lo spermatogonio porta alla formazione di 4 spermatidi i quali andranno incontro alla spermioistogenesi che li trasformerà in spermatozoi: i gameti maschili.

Da uno **spermatogonio di tipo A** dopo 4 divisioni mitotiche si forma lo **spermatogonio di tipo B** che dividendosi una sola volta origina due **spermatociti primari** i quali iniziano la meiosi.

Durante la **meiosi I**, in cui ha luogo l'appaiamento degli omologhi e lo scambio di materiale genetico (crossing over), a partire **da uno spermatocita primario si formano due spermatociti secondari ancora diploidi**. Con la **meiosi II** da ogni spermatocito secondario si formano gli **spermatidi** nei quali i due cromatidi fratelli di ogni cromosoma si separano → **cellule aploidi**

Segue la **spermioistogenesi**: non prevede ulteriori divisioni ma è un **processo di differenziamento dello spermatide** che cambia forma, perde alcuni organuli e **si trasforma nello spermatozoo** formato da una testa, in cui è presente il nucleo, subito dietro all'acrosoma, un collo, e una coda. L'acrosoma è una vescicola contenente enzimi che serviranno a superare le barriere che si oppongono alla penetrazione dello spermatozoo nella cellula uovo (corona radiata, membrana pellucida).

La produzione ormonale della gonade maschile inizia molto presto: appena la gonade embrionale si sviluppa in testicolo (piano genetico) le cellule del Sertoli secernono un fattore detto antimülleriano che provoca la regressione dei dotti di Müller (destinati ad evolvere in apparato genitale femminile), e le cellule interstiziali secernono testosterone che consente ai dotti di Wolff di differenziarsi nelle vie genitali maschili.

L'attività riproduttiva maschile è di tipo continuativo e prevede continuamente la formazione di gameti a partire dagli spermatogoni.

## APPARATO GENITALE FEMMINILE

**E' formato dalle ovaie**, gonadi femminili, dalle **tube uterine o di Falloppio**, dall'**utero** e dalla **vagina**, che costituiscono i genitali interni, infine dalla **vulva** che rappresenta i genitali esterni.

Le **ovaie** sono organi pari situati nella **regione sottolombare**. Sono formati da due parti: una **corticale**, esterna, e una **midollare**, interna. La midollare è formata da tessuto connettivo e contiene una ricca vascolarizzazione e innervazione. La corticale è formata da uno stroma connettivale in cui si trovano numerose **strutture caratteristiche: i follicoli ovarici**.

**Alla nascita** nelle ovaie sono presenti formazioni particolari, più o meno numerosi a seconda della specie, detti **follicoli primordiali**, formati da un **oocita primario circondato da un epitelio –epitelio follicolare–** costituito da cellule estremamente basse. **Gli oociti primari si sono formati durante la vita fetale per mitosi a partire dagli oogoni**; essi hanno già iniziato la meiosi, ma si sono arrestati in una fase della profase I (diplotene): proseguiranno la meiosi soltanto dopo la pubertà.

**Alla pubertà l'ipofisi inizia a produrre e liberare ciclicamente gli ormoni gonadotropi FSH, LH e LTH.** In particolare il primo stimola uno o più follicoli primordiali che vanno incontro a un processo di maturazione. L'epitelio follicolare cambia, le cellule da basse diventano isoprismatiche, mentre l'oocita viene rivestito da una membrana glicoproteica detta **zona pellucida** che lo separa dalle cellule follicolari circostanti.

Il numero delle cellule follicolari aumenta e queste si dispongono in più strati attorno all'oocita primario, si forma così la **granulosa** ovarica, struttura importante per la **produzione di ormoni estrogeni**. In seguito compaiono degli spazi o antri che confluiscono a formare un unico grande **antro**. Uno strato di cellule della granulosa rimane attaccato all'oocita formando la **corona radiata** che seguirà l'oocita al momento dell'ovulazione. Il tessuto connettivo che circonda la granulosa si differenzia formando due strutture: la **teca interna (produzione di ormoni)** e la teca esterna.

**Quando il follicolo è prossimo alla maturazione** il quadro ormonale stimola la **ripresa della meiosi**: nel **follicolo prossimo alla rottura** l'oocita è un **oocita secondario fermo allo stadio di metafase II**.

Segue l'**ovulazione** che consiste nella **rottura del follicolo** e nell'**espulsione** dalla superficie dell'ovaio dell'**oocita secondario** circondato dalla corona radiata. Subito **dopo l'ovulazione le cellule della granulosa e della teca interna** subiscono dei cambiamenti e si forma un **organo endocrino temporaneo: il corpo luteo che secerne il progesterone**.

L'ovaio sessualmente maturo non produce soltanto cellule germinali femminili ma funge anche da organo endocrino le cui funzioni sono controllate dagli ormoni adenoipofisari.

## **Ciclo estrale e gravidanza**

**L'attività riproduttiva viene regolata dal complesso ipotalamo-ipofisario** che con i suoi ormoni influenza la produzione ormonale delle gonadi



(gonadotropine FSH, LH e LTH).

L'attività riproduttiva **ha inizio quando l'animale raggiunge la maturità sessuale (pubertà)**. Mentre nel maschio è di tipo continuativo, **nella femmina è di tipo ciclico**. Negli **animali domestici** il ciclo prende il nome di **ciclo estrale** dall'**estro**, l'**unica fase del ciclo rilevabile a un esame visivo** (ciclo mestruale nei Primati).

Il **ciclo estrale** è costituito da **quattro fasi: proestro, estro, metestro e diestro**.

**Nella bovina ha la durata di 21 giorni (18-20 nella pecora e nella capra), la durata dell'estro è di 13-17 ore, l'ovulazione ha luogo da 12 a 15 ore dalla fine dell'estro.**

Le fasi di **proestro ed estro** costituiscono la **fase follicolare del ciclo ovarico**; tale fase è dominata dalla maturazione di uno o più follicoli sotto stimolo dell'**FSH** ipofisario. Organo bersaglio sono le cellule della granulosa ovarica stimulate a proliferare e secernere ormoni estrogeni in quantità correlata positivamente con le dimensioni della stessa. Gli ormoni estrogeni (es. 17- $\beta$  estradiolo) hanno diversi organi bersaglio (causano la comparsa dei caratteri sessuali secondari) tra cui la ghiandola mammaria (ruolo masteoplastico) e la mucosa uterina stimolata a proliferare. Alla fase follicolare del ciclo ovarico corrisponde la **fase proliferativa del ciclo uterino** (sviluppo delle ghiandole della mucosa uterina). Gli estrogeni, alla base dei calori, aumentano progressivamente fino a poco prima dell'ovulazione. Il **picco preovulatorio di estrogeni stimola il complesso ipotalamo-adenipofisi a secernere copiosamente LH → picco LH → ovulazione**.

Le fasi di **metestro e diestro** costituiscono la **fase progestativa** del ciclo ovarico che è caratterizzata dalla **formazione del corpo luteo e dalla sua attività**. Il **corpo luteo, stimolato dall' LH, secerne il progesterone** che stimola le ghiandole della mucosa uterina a secernere un prodotto, detto **latte uterino**, destinato al nutrimento di un eventuale prodotto del concepimento finché non si forma la placenta (**fase secretiva del ciclo uterino**). Il progesterone è detto ormone della gravidanza; esso blocca la produzione ipofisaria di FSH e LH e con essa la maturazione di altri follicoli (blocco ipotalamico).

**Se la fecondazione non avviene l'utero produce la prostaglandina F2 $\alpha$**  che causa la **regressione del corpo luteo** (luteolisina) e di conseguenza il calo del tasso ematico del progesterone. Il **blocco ipotalamico viene**

**rimosso e ha inizio un nuovo ciclo.**

In caso contrario, se è avvenuta la fecondazione, il corpo luteo continuerà a produrre progesterone, la sua produzione sarà fondamentale all'inizio della gravidanza (es. donna 1° trimestre) in seguito la placenta sarà responsabile della produzione del progesterone.

Il corpo luteo viene mantenuto vitale dall'LH e successivamente dalla prolattina, prodotta dall'ipofisi stimolata dagli estrogeni.

La **placenta** è un **annesso fetale** formato da **due parti**: la **parte fetale**, costituita dai **villi coriali vascolarizzati**, e la **parte materna**, rappresentata dalla **mucosa uterina modificata** (decidua gravidica). Essa **ha il compito di assumere il materiale nutritizio dal circolo materno per immetterlo nel sangue dell'embrione-feto e di liberare nel sangue materno i cataboliti fetali.**

In base al rapporto tra i villi coriali vascolarizzati e la mucosa uterina si distinguono: 1) placenta epitelio-coriale 2) sindesmo-coriale 3) endotelio-coriale 4) emo-coriale (Primati) → i villi coriali fetali sono a diretto contatto con il circolo materno vantaggi: passaggio di anticorpi dalla madre al feto svantaggi: passaggio di sostanze nocive (es. farmaci, caffeina...)

La placenta assume un **ruolo di organo endocrino di notevole importanza** per buona parte della gravidanza. **Produce diversi ormoni** i più importanti dei quali sono **gonadotropine** (PMSG e HCG), **progesterone** ed **estrogeni**.

Le **gonadotropine placentari** possono svolgere un'attività follicolo-stimolante (analoga a quella dell'FSH) oppure luteinizzante (analoga a quella dell'LH)

Il progesterone e gli estrogeni placentari sono necessari a sostenere gli ultimi due trimestri della gravidanza.

Il **progesterone**: 1) mantiene un ambiente idoneo per un accrescimento del feto deprimendo la motilità della componente muscolare dell'utero (miometrio) 2) determina il blocco ipotalamico 3) agisce sulla ghiandola mammaria determinando lo sviluppo della parte secernente

Gli **estrogeni aumentano soprattutto verso il termine della gravidanza** essi: 1) provvedono a un idoneo sviluppo morfo-funzionale della mammella 2) inducono uno sviluppo dell'utero adeguato alla crescita del feto 3) agiscono sul miometrio rendendolo più sensibile all'azione dell'ossitocina al

momento del parto.

## Annessi fetali

Oltre alla placenta si distinguono il **sacco vitellino**, in comunicazione con l'intestino primitivo dell'embrione, il **cordone ombelicale** (nutrizione ed escrezione), l'**allantoide** (sostanze di rifiuto), l'**amnios** che ricopre l'embrione (liquido amniotico ----> ammortizzatore), e il **corion** che circonda il tutto (fornisce i villi coriali: parte fetale della placenta).

## Parto

Il parto conclude il periodo di gestazione ed è il processo mediante il quale il neonato viene alla luce.

In prossimità del parto le **ovaie** stimulate dagli estrogeni producono la **relaxina**, ormone che determina l'imbibizione del legamento sacro-ischiatico che si ammorbidisce **preparando il canale del parto**.

Quando il **feto** è maturo, le sue **ghiandole surrenali** riversano nel circolo materno il **cortisolo** che determina una drastica variazione nel rapporto relativo tra **ormoni materni: aumentano gli estrogeni mentre cala il progesterone**. Il **blocco della motilità del miometrio è rimosso**, esso viene sensibilizzato dagli estrogeni all'azione successiva dell'ossitocina liberata dalla neuroipofisi. Le **scariche di ossitocina stimolano il miometrio a contrarsi**, le contrazioni hanno intensità via via crescente in **direzione corpo → collo dell'utero**. **Il collo dell'utero si dilata e il feto viene espulso dall'utero**. Dopo il parto si ha l'**emissione delle seconde** ossia gli invogli fetali, il tasso ematico di progesterone crolla e ha inizio l'attività della ghiandola mammaria.

## Anatomia e fisiologia della mammella

**La mammella costituisce il carattere distintivo dei Mammiferi e nelle femmine è deputata alla produzione del latte**. Si sviluppa su due linee parallele alla linea mediana nelle regioni toracica, addominale e inguinale. Nella vacca sono presenti 2 mammelle per lato, site nella regione inguinale (4 quarti). Sono sostenute dal legamento sospensorio della mammella.

**La ghiandola mammaria è di tipo tubulo-alveolare composto**, il secreto dei lobuli viene trasferito dai condotti intralobulari a quelli interlobulari, quindi ai condotti lattiferi e al seno lattifero (o cisterna del latte) che comunica con l'esterno tramite il dotto papillare che corre nel capezzolo e si apre tramite un

ostio sulla sua superficie.

Gli **adenomeri tubulo-alveolari** sono formati da un epitelio le cui cellule sono caratterizzate da un notevole sviluppo del RE rugoso e del Golgi molto attivi durante la secrezione. **Tra la membrana basale e le cellule secernenti sono presenti le cellule mioepiteliali**, organo bersaglio dell'ossitocina: con la loro contrazione facilitano l'emissione del latte

La funzione della ghiandola mammaria è connessa con le funzioni dell'apparato riproduttore

**La mammella si accresce isometricamente con il resto del corpo fino alla pubertà.** In seguito il suo sviluppo viene influenzato dagli **estrogeni** ovarici che determinano la deposizione di tessuto adiposo che dà forma e consistenza alla mammella (**fattori masteoplastici → crescita allometrica**). Le dimensioni della mammella variano durante ogni ciclo estrale per azione degli estrogeni e del progesterone.

Il volume della ghiandola mammaria aumenta molto durante la gestazione; il suo sviluppo è pressoché completo a due terzi della gravidanza sotto stimolo degli ormoni secreti dalla placenta, dell'ormone somatotropo, degli steroidi surrenalici e della prolattina

Tuttavia, **la secrezione di latte ha inizio solo dopo il parto**, tale fenomeno è dovuto alla scarsa produzione di prolattina da parte dell'ipofisi inibita dall'alto tasso ematico di progesterone

La quantità di progesterone decresce prima del parto in seguito all'invecchiamento della placenta; allo stesso tempo aumenta la concentrazione di estrogeni con riflessi positivi per la sintesi di prolattina; **dopo il parto il crollo del tasso ematico del progesterone, dovuto all'emissione delle seconde, permette la produzione di LTH** la cui secrezione appare correlata anche con il tasso di ACTH e di corticosteroidi

La **galattopoiesi (produzione del latte)** è fortemente influenzata dall'attività dell'ipofisi dal momento che questa produce non solo la **prolattina** ma anche altri ormoni (in particolare **STH** e **ACTH**) che stimolano questa funzione, anche gli **ormoni tiroidei** concorrono ad aumentare la produzione di latte (somministrazione di STH esogeno a bovine in lattazione)

Il latte prodotto dagli alveoli è riversato nei dotti galattofori, da questi passa alla cisterna e quindi fuoriesce dal capezzolo. **La liberazione del latte è favorita dall'ossitocina prodotta dall'ipotalamo in seguito a**

**stimolazione** (suzione da parte del neonato, massaggio del mungitore). L'ossitocina immessa nel torrente circolatorio dalla neuroipofisi raggiunge **le cellule mioepiteliali che**, data la loro posizione strategica, **si contraggono "spremendo" gli alveoli mammari**.

La **suzione** determina anche la **produzione di prolattina** che influenza positivamente la produzione del latte nella poppata o **mungitura successiva**

La **ghiandola mammaria** è una ghiandola che **lavora su richiesta**: maggiore richiesta → maggiore produzione (es. 3<sup>a</sup> mungitura)

Il latte sintetizzato nei primi giorni che seguono il parto viene definito **colostro**

Nel colostro abbondano le **gammaglobuline (anticorpi → immunità passiva)** mentre il contenuto di caseina, di lattosio e di lipidi risulta inferiore rispetto a quello del latte maturo, inoltre il colostro è **ricco di vitamina A** (colore giallastro), di **vitamina D e di Ca<sup>++</sup>**

**Colostro vaccino**: acqua 78%, **proteine 14,20%** (soprattutto immunoglobuline), lipidi 3,6%, lattosio 3,1%, ceneri 1%

**Latte vaccino**: acqua 87,8%, **proteine 3,1%**, **grassi 3,5%**, **lattosio 4,9%**, **ceneri 0,7%**

Le componenti del **latte** maturo sono correlate a quelle del **sangue** pur differenziandosi per il **maggior contenuto di glucidi, lipidi, Ca, P e K** e il **minor contenuto di proteine, Cl e Na**; tra le proteine abbonda la caseina mentre sono minoritarie albumine e globuline, tra i lipidi predominano i trigliceridi

**La mammella sintetizza nuove componenti quali lattosio** (trasformazione del glucosio in galattosio e condensazione dei due monosaccaridi), **alfa e beta-caseina, alfa-lattoalbumina, trigliceridi**. In particolare tra gli AGV l'acido propionico viene trasformato in glucosio e quindi in galattosio

I lipidi presenti nel latte (trigliceridi, colesterolo, vitamine, acidi grassi, ecc.) sono condensati all'interno di piccole gocce in cui i trigliceridi occupano lo spazio interno (grassi naturalmente emulsionati...)

**Gli acidi grassi a catena corta che abbondano nel latte vengono sintetizzati a partire dall'acetato**, il glicerolo dal glucosio

Pertanto la percentuale di grasso nel latte dei Ruminanti è influenzata dall'entità di acido acetico prodotto a livello ruminale, la sintesi dei grassi è legata al tipo di dieta e si avvantaggia di alimenti ricchi di fibra

La ghiandola mammaria prende il materiale necessario alla sintesi del latte dal torrente circolatorio. La sintesi ex novo di alcune componenti, tra cui le proteine, diverse da quelle presenti nel sangue, comporta un intenso lavoro delle cellule che devono essere riccamente irrorate: **per sintetizzare 1 litro di latte la mammella deve essere irrorata da 400 litri di sangue**

Il latte dei Ruminanti è ricco di vitamine del gruppo B e di caroteni mentre è carente di vitamina D, di Fe e Cu

## ZOOLOGIA PARTE SPECIALE

### PROTOZOI

Organismi unicellulari le cui funzioni e differenze derivano dalla specializzazione di membrane e organuli

Comprendono 6 phyla (i più importanti sono Sarcomastigofori, Apicomplexi, Microsporei e Ciliofori) comprendenti 35000 specie conosciute di cui circa 10000 vivono come parassiti

- *Sarcomastigofori*: amebe, flagellati, ameboflagellati sono caratterizzati da strutture di locomozione chiamate pseudopodi e flagelli

Amebe: ambienti acquatici, stadi attivi (trofozoiti) e stadi dormienti (cisti), riproduzione asessuale per scissione binaria, rivestimento esterno più o meno indurito (foraminiferi), vita parassitaria (*Entamoeba histolytica*)

Flagellati: possono avere uno o più flagelli (es. *Trichonympha*) e sono rivestiti da un involucro rinforzato di più membrane che conferisce loro una forma particolare, alcuni flagellati sono autotrofi (es. *Euglena*), possono svolgere vita solitaria o gregaria (es. *Volvox*) o essere parassiti di vertebrati (es. *Trypanosoma*)

Ameboflagellati: vita libera o parassitaria

- *Apicomplexi*: presentano un complesso apicale atto alla penetrazione entro membrane cellulari e tessuti e dunque sono adattati alla vita parassitaria, presentano cicli biologici con fasi asessuali (*scissione multipla* o *schizogonia*), sessuali (*gametogonia*) e ancora asessuali (*sporogonia*)

Gregarini: parassiti extracellulari di invertebrati

Coccidi: parassiti intracellulari di vertebrati (ad es. coccidiosi degli animali domestici), spesso dannosi all'uomo (es. *Toxoplasma gondii*, *Plasmodium* spp.)

- *Microsporei*: parassiti intracellulari tipicamente di invertebrati, l'infezione avviene attraverso l'ingestione di spore e la moltiplicazione per scissione multipla (es. *Nosema bombicis*, *Nosema apis*)

- *Ciliofori*: comprendono i ciliati, frequenti in ambienti acquatici o umidi (es. *Paramecium* che si alimenta di batteri, altri sono predatori), posseggono una regione orale (citostoma), si riproducono per via sessuale (coniugazione), hanno due nuclei (*macronucleo* poliploide implicato in funzioni non riproduttive e *micronucleo* diploide che subisce la meiosi)

### *Ecologia dei protozoi*

La diffusione dei protozoi negli ambienti acquatici o terrestri, caratterizzati da elevata umidità, testimonia l'esigenza di mantenere condizioni fisiologiche ottimali per gli scambi vitali ma anche la capacità di occupare nicchie particolari, la diffusione è facilitata dalla produzione di *cisti* dormienti

I protozoi sono coinvolti in svariate catene alimentari, soprattutto acquatiche, con ruoli diversificati (fotosintesi, alimentazione a base di batteri, funghi, alghe, predatori a spese di altri protozoi, detritivori)

I protozoi parassiti di animali domestici e dell'uomo causano danni ingenti e limitano le potenzialità di sviluppo di numerose regioni

### *Strutture caratteristiche*

Il movimento è favorito da pseudopodi (amebe), flagelli (flagellati) e ciglia (ciliati)

In alcuni gruppi di parassiti (ad es. tripanosomi) la pellicola è ricoperta da un rivestimento glicoproteico (glicocalice) con funzioni di difesa, altre specie emettono attraverso organuli di superficie filamenti e sostanze tossiche

### *Alimentazione, osmoregolazione ed escrezione*

L'alimentazione ha luogo per diffusione, trasporto, endocitosi attraverso le membrane (soprattutto nei protozoi senza pellicole) o una bocca (citostoma) nei protozoi con pellicole, la digestione ha luogo entro vacuoli alimentari ove vengono scaricati enzimi (lisosomi)

La maggior parte dei protozoi che vivono negli ambienti di acqua dolce è provvista di vacuoli di espulsione dell'acqua, i protozoi marini e quelli parassiti sono di norma isosmotici

Riproduzione asessuale: scissione binaria (amebe, flagellati e ciliati), gemmazione (amebe), scissione multipla (schizogonia e sporogonia in alcuni apicomplexi)

Riproduzione sessuale: la gametogonia porta spesso alla formazione di cisti e spesso precede i periodi critici (siccità), l'unione dei gameti porta alla fecondazione, nella coniugazione vi è la fusione di due cellule dette *gamonti* (entrata in meiosi dei micronuclei, scambio e formazione del sincarion), autogamia (gameti dello stesso organismo)

Cicli biologici con riproduzione asessuale o sessuale con alternanza di fasi asessuali e sessuali in alcuni gruppi (foraminiferi)

## **METAZOI INFERIORI**

**Organismi costituiti da aggregati di cellule che non hanno una vera organizzazione tissutale**

Comprendono quattro phyla di cui due hanno specie parassite (Mixozoi e Mesozoi), uno presenta una sola specie che conduce vita libera negli ambienti marini (Placozoi), il quarto annovera i **Poriferi** o spugne



## PORIFERI

Organismi pluricellulari filtratori dotati di pori

Hanno un'organizzazione cellulare semplice (strati) a formare camere e canali interni entro cui circolano ingenti quantità di acqua che penetrano dai pori e fuoriescono dagli *osculi*

Possiedono un endoscheletro (*spicole* silicee o calcaree e *spongina*) che assicura sostegno

Sono circa 4000 specie colonizzatrici di ambienti d'acqua marina e, meno frequentemente, dolce, comprendono 4 classi :

*Calcarea*: spugne calcaree, in acque marine poco profonde, spicole calcaree

*Hyalospongiae*: spugne vitree, in acque marine profonde, spicole silicee a reticolo

*Sclerospongiae*: spugne coralline, in scogliere madreporiche, matrice calcarea con spicole silicee e spongina

*Demospongiae*: spugne cornee, le più diffuse negli ambienti di acqua salata e dolce, endoscheletro con struttura varia, con sola spongina caratteristica delle spugne da bagno, forma tubolare o irregolare, spugne perforatrici di substrati calcarei e di conchiglie di molluschi e coralli

*Struttura, forma e organizzazione del corpo*

La struttura tipica di una spugna presenta tre strati cellulari (pinacoderma, coanoderma, mesoila) con presenza di cellule diverse (*pinacociti* per il rivestimento, *coanociti* per l'alimentazione, *amebociti* per il trasporto delle sostanze digerite, ecc.) e una cavità interna (*spongocele*) più o meno vasta e provvista di camere e canali

Tre tipi di organizzazione del corpo: *ascon* (tubi con grandi spazi interni, scarsa efficienza), *sycon* (ripiegamenti a formare camere con coanociti consentono di sfruttare meglio il contatto con l'acqua e i substrati), *leucon*

(ripiegamenti ancora più complessi, *spongocele* suddiviso in molti canali e camere)

### *Ecologia ed alimentazione dei poriferi*

Il tenore di silicio nell'acqua può influenzare la diffusione delle spugne con scheletro duro

Sono caratterizzate da simbiosi mutualistiche con alghe e batteri fotosintetizzanti e da simbiosi antagonistiche con anellidi, molluschi, artropodi, echinodermi e pesci

Ruolo delle spugne perforanti nella degradazione dei substrati calcarei, possibili danni economici a carico di molluschi allevati

L'ingestione di particelle di grosse dimensioni ha luogo attraverso i pinacociti interni, mentre la massa delle particelle (batteri) viene ingerita dai coanociti

La struttura dei coanociti comprende un flagello, un collare di microvilli e microfilamenti e un corpo cellulare

La digestione ha luogo entro amebociti nella mesoila

### *Riproduzione*

Riproduzione asessuale: gemmazione, rigenerazione, frammentazione

Riproduzione sessuale: ermafroditismo molto diffuso, gameti che hanno origine da amebociti o coanociti, liberazione nell'acqua degli spermatozoi, fecondazione nella mesoila

## **EUMETAZOI**

La maggior parte degli organismi animali (sottoregno *Eumetazoa*) è suddivisa in due gruppi, o rami, in base al tipo di simmetria che li caratterizza: **Radiata** a simmetria raggiata e **Bilateria** a simmetria bilaterale

I **Radiati** comprendono due phyla: Cnidari e Ctenofori

## CNIDARI

Organismi a simmetria raggiata (es. idra) o biradiale (es. attinia), diffusi negli ambienti marini e meno frequentemente di acqua dolce

Sono caratterizzati da cellule specializzate (*cnidociti*) che contengono organuli (*cnidae*) impiegati nella predazione o per difesa (*cnidae* urticanti o *nematocisti*, *cnidae* adesive o *spirocisti*)

La forma del corpo degli individui adulti può essere a *polipo* (sessile) o a *medusa* (natante), entrambi portano *tentacoli* atti alla cattura delle prede e alla loro ingestione, l'alimento entra nella *cavità gastrovascolare*, l'intestino è privo di ano (*canale alimentare incompleto*)

L'organizzazione del corpo è costituita da tre strati (*epidermide*, *mesenchima*, *gastrodermide*), il primo e il terzo sono tessuti di tipo epiteliale, il secondo presenta una matrice (*mesoglea*) che contiene amebociti o gruppi differenziati di cellule a seconda degli organismi, le funzioni dei cnidari sono svolte dai tessuti e in alcuni casi da organi, la rete nervosa è diffusa

Il phylum comprende 4 classi:

*Hydrozoa*: molti organismi presentano lo stato di polipo e di medusa (es. *Obelia*), altri solo di polipo (es. *Hydra*) o solo di medusa, in alcune specie i polipi si riproducono per gemmazione dando origine a meduse natanti, alcune specie (*sifonofori*) vivono all'interno di colonie formate da un nucleo galleggiante e da tentacoli anche di grandi misure, presentano cnidociti nell'epidermide e mesenchima spesso acellulare, un velo ricopre parzialmente le meduse

*Scyphozoa*: piccola classe di meduse di grandi dimensioni rispetto a quelle dei polipi, mesenchima cellulare, cnidociti nella gastrodermide, predatori o filtratori

*Cubozoa*: simili ai precedenti, con meduse a forma di cubo

*Anthozoa*: comprendono attinie, madrépore, coralli, polipi complessi, le attinie portano una bocca allungata provvista di ciglia, le madrepore sono coloniali, presentano un esoscheletro calcareo e formano le scogliere madreporiche o coralline

### *Ecologia dei Cnidari*

La maggior parte dei cnidari preda soprattutto crostacei, pesci e altri invertebrati, il contatto delle prede con i tentacoli provoca la scarica di nematocisti e dunque di tossine dannose per la preda, questa viene ingerita con l'aiuto dei tentacoli, la digestione è sia extracellulare (cavità gastrovascolare) sia intracellulare (vacuoli delle cellule gastrodermiche), i rifiuti vengono eliminati dalla bocca

I nemici naturali dei cnidari sono rappresentati da protozoi, numerosi invertebrati (platelminti, artropodi, crostacei, molluschi, echinodermi) e pesci

Vengono costituite simbiosi mutualistiche con dinoflagellati (madrepore), alghe fotosintetizzanti (alcune idre) e pesci (coralli), la prima consente la formazione delle scogliere madreporiche attraverso il deposito continuo di calcare (le madrepore ottengono carboidrati, aa e lipidi, i dinoflagellati ottengono CO<sub>2</sub>, sostanze ricche di azoto e fosforo)

### *Riproduzione dei Cnidari*

Riproduzione asessuale: nei polipi avviene per gemmazione, frammentazione e scissione dando origine a nuovi polipi o a meduse (gemmazione)

Riproduzione sessuale: specie monoiche o dioiche (ermafroditi), gruppi di cellule divengono atte alla produzione dei gameti (assenza di vere gonadi), la fecondazione è esterna, la blastula può dar luogo ad una larva autonoma (*planula*) che dopo un certo periodo si fissa dando luogo ad un polipo

Cicli biologici: solo medusa (poco comune), solo polipo (idre, attinie), sia polipo sia medusa (alcuni idrozoi)

Tra gli **organismi** animali aventi **simmetria bilaterale** si trovano **tre phyla: Platelmini, Nemertei e Gnatostomulidi** i cui appartenenti sono *acelomati* (privi di una cavità del corpo), e **presentano tre foglietti embrionali** da cui hanno origine organi e sistemi e, di norma, **un canale alimentare privo di ano**

## PLATELMINTI

Organismi comunemente definiti "**vermi piatti**", che colonizzano ambienti acquatici o umidi, di norma parassiti di invertebrati e vertebrati, meno frequentemente conducono vita libera, dimensioni molto variabili (1 mm - 20 m), non possiedono elementi scheletrici nè apparato circolatorio (forma piatta), il canale alimentare è incompleto o assente

Nei Platelmini sono comprese 4 classi i cui appartenenti conducono prevalentemente vita libera (Turbellari) o sono parassiti (Cestodi, Trematodi e Monogenei)

*Turbellari*: organismi che presentano vari tipi di comportamento ma di norma sono predatori o detritivori, comprendono forme molto semplici prive di canale alimentare che si nutrono di M.O., altre specie (es. planarie o dugesie) provviste di un canale alimentare si nutrono di invertebrati o di sostanze in decomposizione

*Trematodi*: specie caratterizzate da un ciclo biologico che comprende più ospiti (molluschi, vertebrati) e tipi di riproduzione (asessuale e sessuale), nei vertebrati si annidano nei dotti biliari del fegato ove si nutrono di cellule e sangue, alcuni trematodi (schistosomi) risultano molto dannosi all'uomo (ematuria, ulcere, ecc.) e ad altri mammiferi

*Monogenei*: a differenza dei precedenti hanno una sola specie ospite e riproduzione sessuale

*Cestodi*: sono provvisti di un capo (*scolice*) e di un collo da cui ha origine una serie di segmenti o *proglottidi* il cui insieme è chiamato *strobilo*, gli adulti sono parassiti dell'intestino dei vertebrati, le larve hanno abitudini diverse, sono privi di canale alimentare e assorbono gli alimenti direttamente dall'intestino dell'ospite, nell'uomo causano danni più o meno gravi

## *Ecologia dei Platelminti*

Nei Platelminti parassiti è di basilare importanza l'adattamento all'ospite che si manifesta attraverso modificazioni morfologiche (es. ventose, rivestimento del corpo o *glicocalice*) e fisiologiche (es. glicolisi in anaerobiosi)

Dato il tipo di organizzazione del corpo e in particolare l'assenza del celoma, la digestione è favorita dalla presenza di un intestino molto sviluppato e spesso ramificato, essa avviene per via extracellulare ed intracellulare e in particolare:

- nei turbellari è presente una bocca e l'intestino è ramificato
- nei trematodi le sostanze nutritive vengono assorbite dalla bocca e da ampie zone della superficie corporea, le cellule tissutali vengono digerite nel canale alimentare
- nei cestodi l'assorbimento è a carico del tegumento

## *Riproduzione*

Riproduzione asessuale: per scissione (turbellari), per rigenerazione (turbellari) o per amplificazione larvale (trematodi e cestodi)

Riproduzione sessuale: sono tipici sia l'ermafroditismo (testicoli, cirro, condotti deferenti, vescicola seminale; ovari, vitellari, ovidotti, utero) sia la fecondazione interna, fecondazione incrociata o autofecondazione (tipiche dei cestodi)

## *Cicli biologici*

Nei turbellari vi è alternanza tra fasi di riproduzione sessuale e asessuale

Nei trematodi vi sono fino a 7 stadi di sviluppo di cui 3 sono esterni: adulto ---  
 > uovo fecondato (esterno) ---> miracidio (esterno) ---> sporocisti ---> redia --  
 -> cercaria (esterno) ---> metacercaria

A differenza degli organismi considerati fino a questo momento, quelli appartenenti ai phyla che seguono sono caratterizzati dall'avere una cavità del corpo, il celoma, che costituisce uno spazio in cui vengono ospitati organi, sistemi e apparati, che offre vantaggi per l'isolamento termico, il sostegno, la locomozione, il trasporto interno (in assenza di apparato circolatorio), le risposte immunitarie, ecc.

Tale cavità può originarsi dal blastocele (*pseudoceloma*) dell'embrione oppure dal mesoderma (*celoma*) e in questo secondo caso è delimitata da un tessuto mesodermico (es. peritoneo). Il *peritoneo* è formato da due foglietti, uno parietale che aderisce alla cavità addominale, e uno viscerale che aderisce intimamente ai visceri, mantenendoli in determinate posizioni, permettendo il loro spostamento in relazione con il loro stato di replezione e sospendendoli alla parete del corpo

Il celoma può essere ampio (es. echinodermi), suddiviso in due parti o più parti (es. pesci e altri vertebrati) o in compartimenti (es. anellidi)

In alcuni importanti gruppi di eucelomati (es. molluschi e artropodi) il celoma rimane confinato in ambiti ristretti (es. attorno alle gonadi) negli individui adulti, in questi invertebrati la circolazione è aperta e avviene grazie alla presenza di un'altra cavità chiamata emocele che ha origine dal blastocele

Tra i **pseudocelomati** vi sono 9 phyla di cui 2 hanno una certa importanza (Nematodi e Rotiferi)

## NEMATODI

A tale phylum afferiscono circa 90000 specie che conducono vita libera o sono parassiti di piante o animali, colonizzano un vastissimo numero di ambienti diversi

Il corpo cilindrico è organizzato in modo molto semplice: la parete del corpo è provvista di muscoli longitudinali, il canale alimentare, che inizia con una apertura boccale, è completo e presenta muscoli solo in prossimità della faringe e del retto, lo pseudoceloma è occupato da un liquido che riveste importanti funzioni, la presenza di due microstrutture sensoriali all'estremità

posteriore del corpo (*fasmidi*) è criterio tassonomico a livello di classe, il phylum è suddiviso in due classi (Fasmidi e Afasmidi)

*Phasmidia*: comprende specie che conducono vita libera (detritivori, consumatori di M.O. e predatori, hanno un ruolo importante nei cicli della sostanza organica), danneggiano piante spontanee o coltivate (fitomizi su radici causano danni economici ingenti) o sono parassite dell'uomo (soprattutto a livello intestinale) e dei vertebrati (es. ossiuri, ascaridi, anchilostomi, filarie)

*Afasmidi*: la grande maggioranza degli appartenenti a questa classe conduce vita libera, alcune specie sono parassite di piante (alcune specie trasmettono virus) o di animali compreso l'uomo (es. gli agenti della trichinosi che risulta talvolta mortale)

I nematodi conducenti vita libera sono presenti in ambienti diversificati grazie a meccanismi consolidati di adattamento alle condizioni sfavorevoli (es. cisti) ma sono più comuni negli ambienti acquatici o ricchi di umidità e spesso abbondanti di sostanza organica

I nematodi parassiti creano notevoli danni a causa dell'elevata potenzialità d'infestazione ma solo poche specie sono realmente pericolose

Alcune specie sono utili in quanto detritivori o predatori di altri organismi talvolta dannosi all'agricoltura (impiego in lotta biologica)

### *Struttura del corpo e fisiologia*

La parete del corpo presenta una cuticola (più strati di collagene), un'epidermide e dei muscoli longitudinali, i movimenti del corpo sono limitati e condizionati dall'esistenza di supporti quali ad esempio particelle di terreno o detriti

E' presente un apparato boccale semplice o provvisto di stiletti (es. fitomizi) o di denti più o meno specializzati (es. anchilostomi) , la suzione dell'alimento avviene grazie ad una faringe muscolosa che spinge il cibo all'interno del canale alimentare, le feci vengono spinte all'esterno sotto pressione, la circolazione interna ha luogo grazie alla presenza del pseudoceloma, il



sistema nervoso presenta un anello perifaringeo, gangli e cordoni nervosi longitudinali

### *Riproduzione e cicli*

Di norma i sessi sono separati, l'apparato riproduttore maschile è costituito da testicoli, condotti deferenti e vescicola seminale che sbocca in prossimità dell'ano (dotto eiaculatore) e presenta strutture che facilitano la fecondazione interna, l'apparato riproduttore femminile presenta due ovari, ovidotti, uteri e una vagina che sbocca nella parte mediana del corpo

Dopo la copulazione e la fecondazione si ha la deposizione di uova contenenti stadi giovanili o di questi ultimi, nei nematodi fitomizi vi è la capacità di formare strutture resistenti alle avversità (*cisti*) contenenti uova o giovani che consentono la ripresa dell'attività al ripristinarsi delle condizioni favorevoli

Il ciclo biologico inizia con lo stadio di uovo seguito da 4 stadi giovanili simili agli adulti tranne che per essere immaturi dal punto di vista sessuale

Il ciclo dei nematodi parassiti presenta più frequentemente un solo ospite (es. per *Enterobius* che vive nell'intestino degli uomini, le femmine depongono le uova nella zona anale e l'assunzione può avvenire attraverso indumenti sporchi)

Sono presenti specie che svolgono un ciclo che comprende due ospiti (es. la filaria tra zanzare e cani)

**La possibilità di vivere e riprodursi negli ambienti terrestri è una conquista dei celomati, organismi caratterizzati da organi, sistemi ed apparati complessi che hanno consentito di colonizzare una grande diversità di ambienti**

**I celomati vengono suddivisi in due grandi gruppi:**

**i protostomi** (i cui phyla principali sono **Molluschi, Anellidi, Artropodi**)

**i deuterostomi** (i cui phyla principali sono **Briozoi, Echinodermi e Cordati**)

## MOLLUSCHI

E' il phylum più numeroso (circa 110000 specie) dopo quello degli Artropodi, specie colonizzatrici di ambienti marini, di acqua dolce e terrestri

Ne sono elementi distintivi la consistenza molle di varie parti del corpo, la *massa viscerale* contenente gli organi, la struttura di locomozione (*piede*), l'organo di alimentazione (*radula*), uno strato di rivestimento che produce la conchiglia (*mantello*), in parte separato dalla massa viscerale da uno spazio (*cavità del mantello*) che ospita i polmoni o le branchie e alcuni sbocchi

Tra le 7 classi dei molluschi sono da considerare soprattutto i Gasteropodi, i Bivalvi e i Cefalopodi

*Gasteropodi*: comprende molluschi terrestri (es. chioccioline, lumache), presentano una conchiglia a forma di spirale, un processo di sviluppo particolare (*torsione*) che dà vantaggi per la respirazione e la protezione dai predatori ma comporta adattamenti etologici per lo smaltimento delle feci

La struttura e la posizione degli organi respiratori è criterio tassonomico:

- i prosobranchi hanno branchie o polmoni nella cavità del mantello, sono perlopiù marini, erbivori (es. patelle) o carnivori
- gli opistobranchi mostrano una torsione parziale e una semplificazione delle strutture corporee (es. assenza delle branchie in molte specie che respirano attraverso la superficie del corpo)
- i nudibranchi sono organismi marini che presentano ampie strutture esterne deputate alla respirazione
- i polmonati respirano attraverso un polmone sito nella cavità del mantello, sono terrestri o acquatici e in taluni casi hanno perduto la conchiglia per la carenza di calcio nei substrati (lumache)

*Bivalvi*: specie acquatiche (es. mitili, ostriche, vongole) il cui corpo è racchiuso da una conchiglia a due valve incernierate, vivono sul fondale di laghi e mari, ma anche su substrati rocciosi o di vario tipo, presentano un piede fossorio e branchie nella cavità del mantello per l'alimentazione (filtratori) e la respirazione, molti bivalvi (mitili, ostriche) si fissano al substrato attraverso strutture filamentose o non possiedono un vero piede

*Cefalopodi*: specie marine (es. calamari, seppie, polpi) spesso abili nel nuoto e nella predazione, spesso presentano una conchiglia interna, il piede è trasformato in un imbuto che consente la propulsione, la bocca è provvista di radula

### *Ecologia dei molluschi*

Negli ambienti marini i molluschi occupano siti diversificati (ad es. nell'ambito della zona intertidale), si nutrono di plancton, alghe o altri molluschi, hanno sviluppato meccanismi di resistenza al secco basati essenzialmente sulla chiusura della conchiglia e sulla modificazione del metabolismo (respirazione anaerobia)

Negli ambienti di acqua dolce i molluschi entrano a far parte di numerose catene alimentari e possono divenire ospiti di parassiti (es. platelminti)

I molluschi terrestri amano l'umidità ma colonizzano anche ambienti molto secchi ritirandosi nella conchiglia e riducendo il metabolismo, rispetto alle chiocchie le lumache sono maggiormente esposte alla perdita d'acqua ma hanno la possibilità di assorbire acqua dall'aria, possono colonizzare ambienti poveri di calcio e penetrare in anfratti

### *Struttura del corpo e fisiologia*

La conchiglia è una caratteristica peculiare della maggior parte dei molluschi per i quali risulta fondamentale nella protezione del corpo e talvolta nel sostenere lo stesso

La locomozione è affidata al piede che in molti casi ha anche attività fossoria nella sabbia, nel fango e in altri substrati, in alcuni gruppi (es. cefalopodi) muscoli siti nel mantello si muovono a gruppi causando l'aspirazione di acqua nella cavità del mantello e la sua successiva espulsione attraverso un'apertura limitata (propulsione)

Nell'alimentazione assume grande rilevanza la presenza della radula (assente nei bivalvi), un organo che agisce in modo simile alla lingua dei mammiferi

L'alimento viene introdotto nel canale alimentare dopo essere stato impastato con la saliva, nello stomaco subisce l'attacco di enzimi, i rifiuti sono stoccati nell'intestino ed espulsi dall'ano, la dieta è molto varia (erbivori, predatori di invertebrati e pesci)

### *Riproduzione e sviluppo*

I molluschi hanno riproduzione sessuale e di norma sono dioici, se gli organi copulatori sono presenti (es. gasteropodi) la fecondazione è interna, se questi sono assenti (es. bivalvi) la fecondazione è esterna

## **ANELLIDI**

Gli anellidi (circa 15000 specie) sono suddivisi in 4 classi di cui 3 sono particolarmente importanti: Policheti (acquatici), Oligocheti (terrestri e acquatici) e Irudinei (acquatici e terrestri).

Gli anellidi terrestri frequentano gli ambienti molto ricchi di umidità. La metamèria ha consentito dei vantaggi in termini di locomozione e di adattamento in svariati ambienti. Hanno dimensioni molto variabili (da pochi cm ad alcuni m), sono sessili o erranti nell'ambito di substrati bentonici, terreni organici, acque dolci o salate. Hanno un ruolo molto importante nelle catene alimentari dal momento che vengono predati da invertebrati e vertebrati

Policheti: sono provvisti di strutture esterne (*parapodi*) ricche di setole, i più vivono sul fondo del mare entro gallerie (es. arenicole) altri sono vaganti (es. nereidi), si alimentano di sostanze organiche e di invertebrati

Oligocheti: non possiedono parapodi ma poche setole di piccole dimensioni, sono provviste di un'area ghiandolare (clitello) atta a produrre bozzoli che contengono le uova, vivono nei terreni umidi e organici (es. lombrichi), e in questo caso hanno un ruolo fondamentale nei cicli della sostanza organica, alcuni oligocheti sono fitofagi (es. serre), altri ancora vivono nelle acque dolci o salate a diversa profondità

Irudinei: appiattiti, mostrano una segmentazione non evidente e un'assenza di setole, in compenso sono caratterizzati da un'ampia ventosa attorno

all'apertura orale che usano sia per muoversi sia per nutrirsi degli ospiti (es. sanguisughe)

### *Struttura del corpo e fisiologia*

Sono provvisti di una cuticola, un'epidermide, muscoli longitudinali e trasversali, è importante ricordare la funzione dello scheletro idrostatico, il celoma è suddiviso da setti nei vari segmenti, in modo più o meno completo, la digestione è favorita da una potente faringe cui segue in alcuni casi una ingluvie o un ventricolo, l'assorbimento avviene nell'intestino la cui superficie è ampliata dal tiflosole

### *Riproduzione e sviluppo*

Può essere asessuale (rigenerazione o gemmazione) ma spesso è sessuale con fecondazione esterna o interna