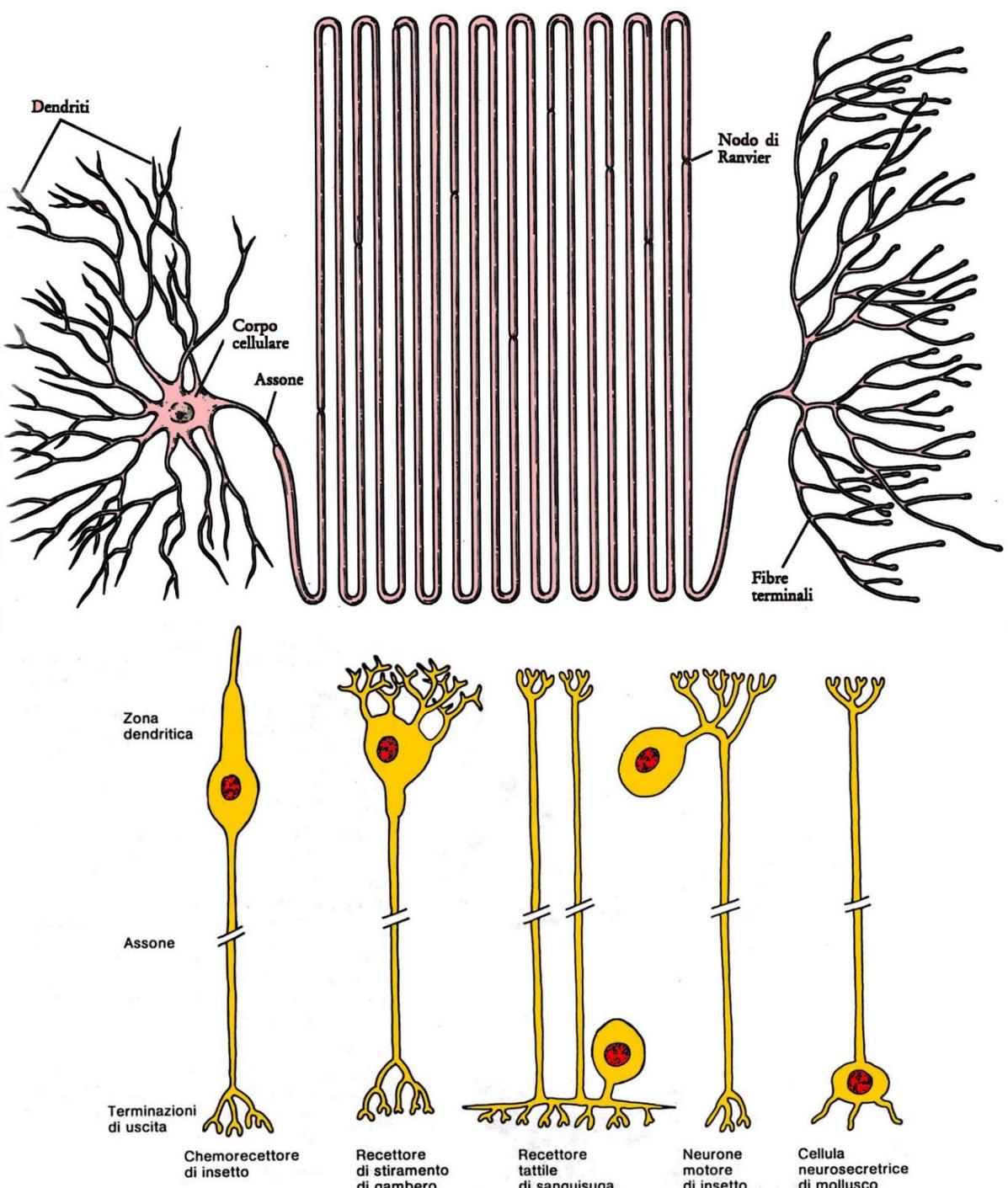




Corso di Zoologia.
(M-Z) 2021

**6. Sistema nervoso e
recettori**

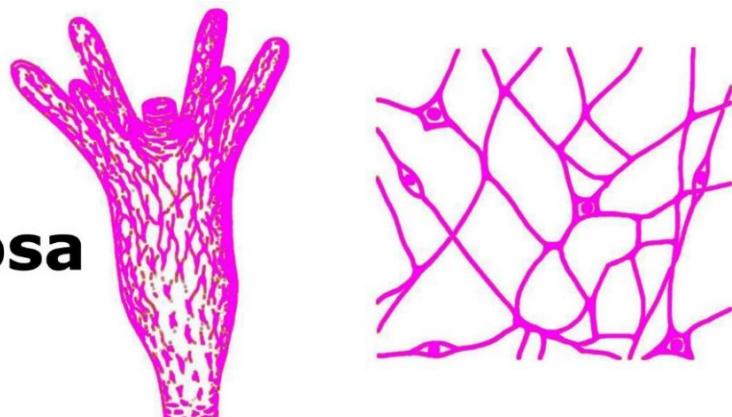
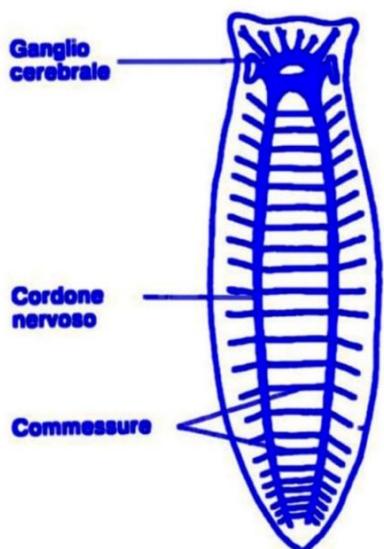
Neuroni



In alto è rappresentato un tipico neurone di vertebrato. Nella realtà l'assone di questa cellula è lungo circa un centimetro, ma alcuni assoni sono lunghi più di un metro. In basso sono rappresentati neuroni di differenti morfologie, ma lo schema funzionale rimane il medesimo. Si tratta di cellule con una chiara **polarità**. Alcuni sono monopolari, ad esempio il motoneurone degli insetti, altri bipolari o multipolari.

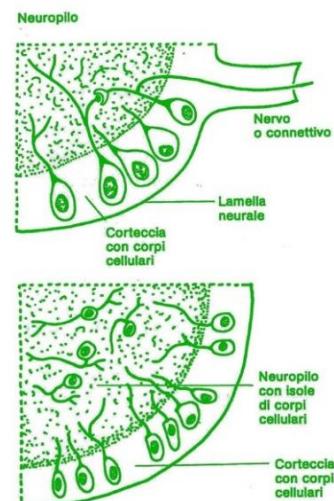
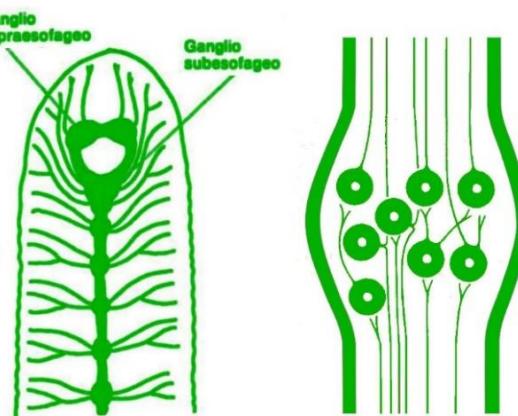
Architetture del sistema nervoso

Rete nervosa



Cordone nervoso

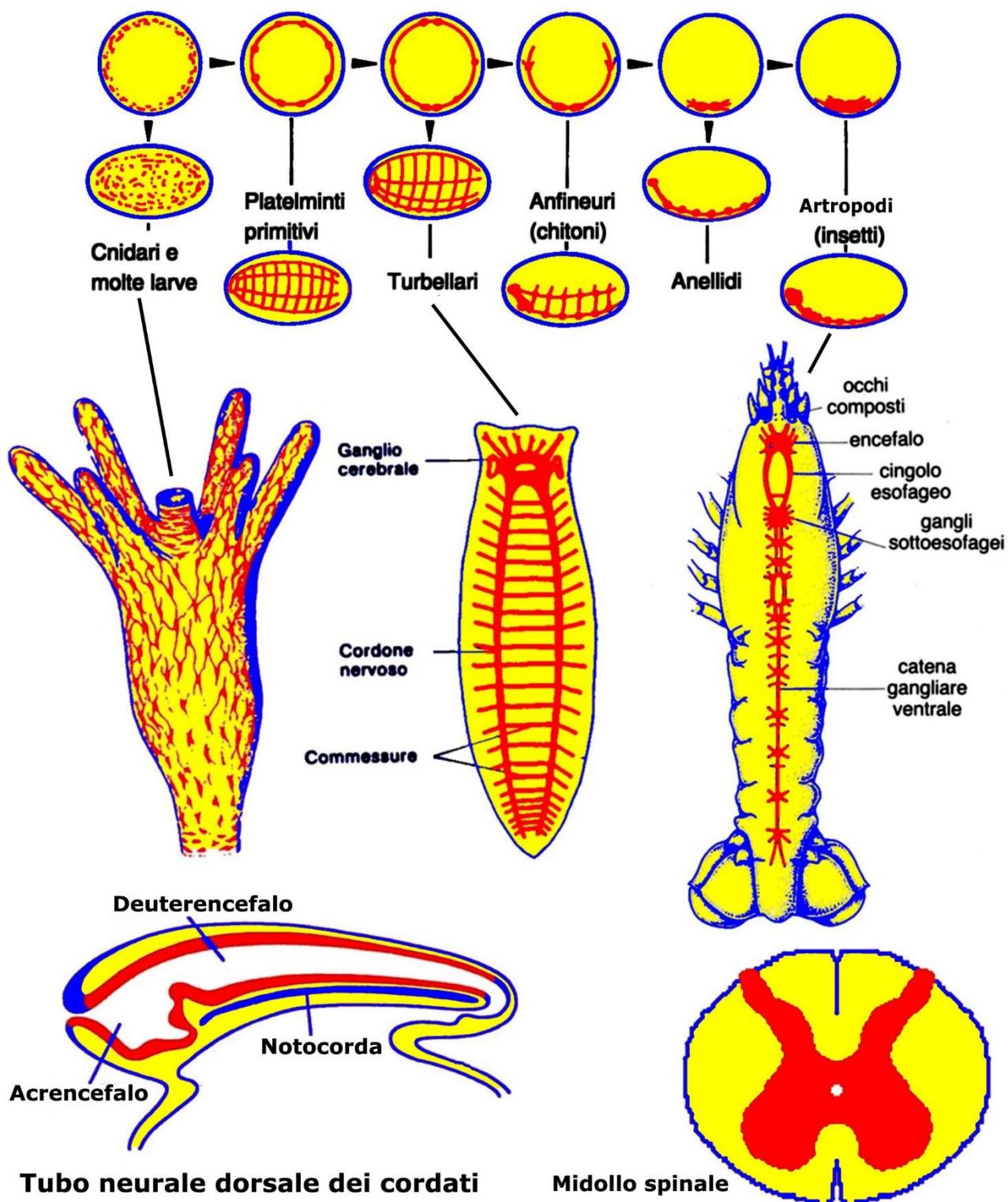
Ganglio



La differenza tra un **cordone nervoso** e un **sistema gangliare** è che in un cordone nervoso i corpi cellulari dei neuroni, e i loro prolungamenti, risultano distribuiti in maniera uniforme, senza una chiara distinzione topografica. In un sistema di tipo gangliare invece i corpi cellulari, e parte dei loro prolungamenti, sono concentrati nei **gangli**, in periferia oppure in isole centrali circoscritte, mentre i **connettivi** e le **commessure** sono formati esclusivamente dai loro prolungamenti, in particolare assoni. I gangli consentono una più rapida ed efficiente integrazione dei segnali e quelli più grandi e cefalici, vengono talvolta definiti **cerebri**, **encefali** o **cervelli**.

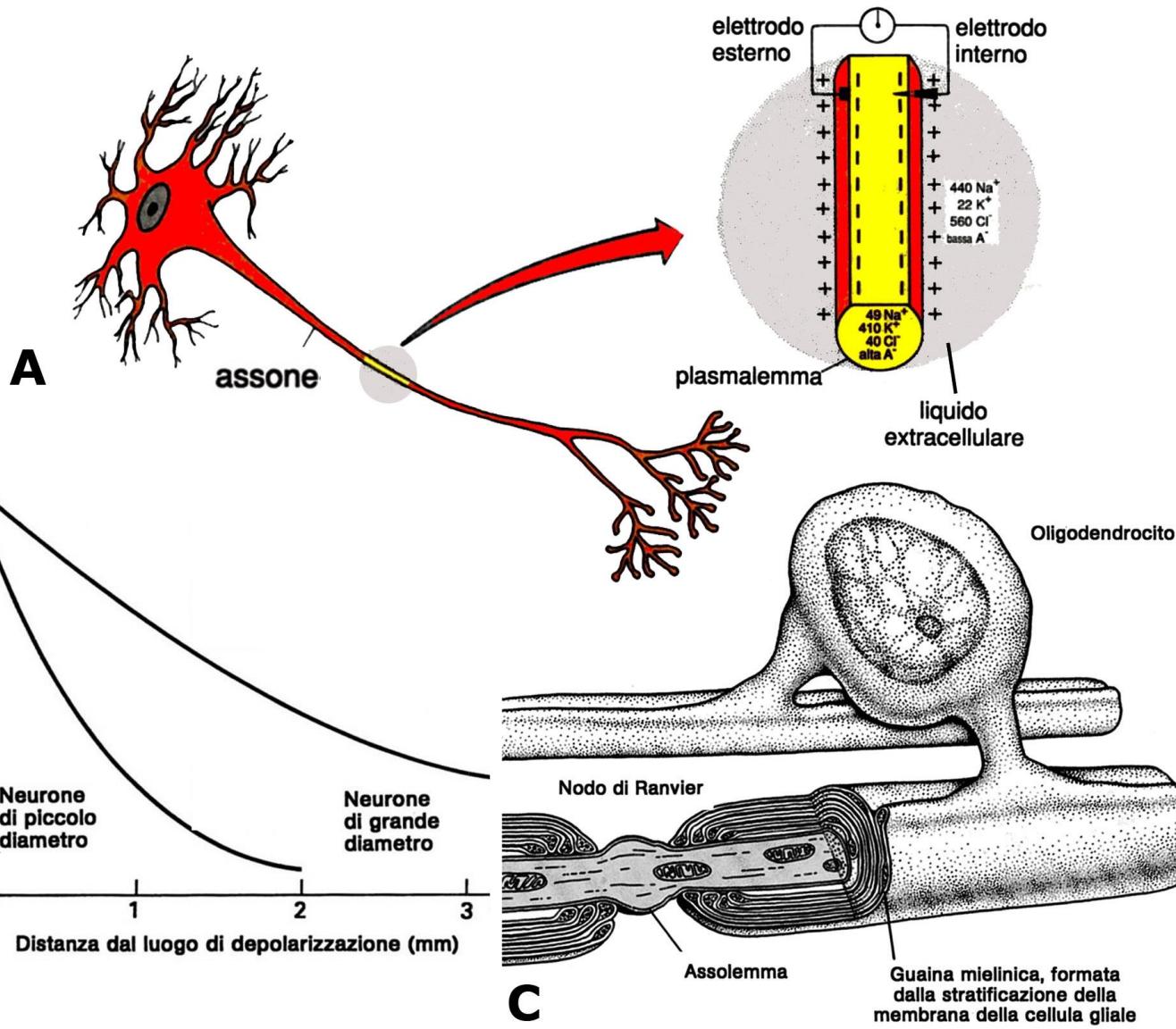


Evoluzione del sistema nervoso



Da una semplice **rete nervosa** negli cnidari si passa alla condizione primitiva **ortogonale** dei platelminti, e a un progressivo aumento della concentrazione **ventrale** nei taxa derivati: **tetraneura** nei molluschi, **dineura** negli anellidi e negli artropodi. I cordati presentano, invece, un **tubo** neurale **dorsale**.

Depolarizzazione



(A) Fibra nervosa a riposo che ne mostra la **polarizzazione elettrica**. La differenza di concentrazione ionica tra i compartimenti intracellulare ed extracellulare è alla base del meccanismo di conduzione nervosa.

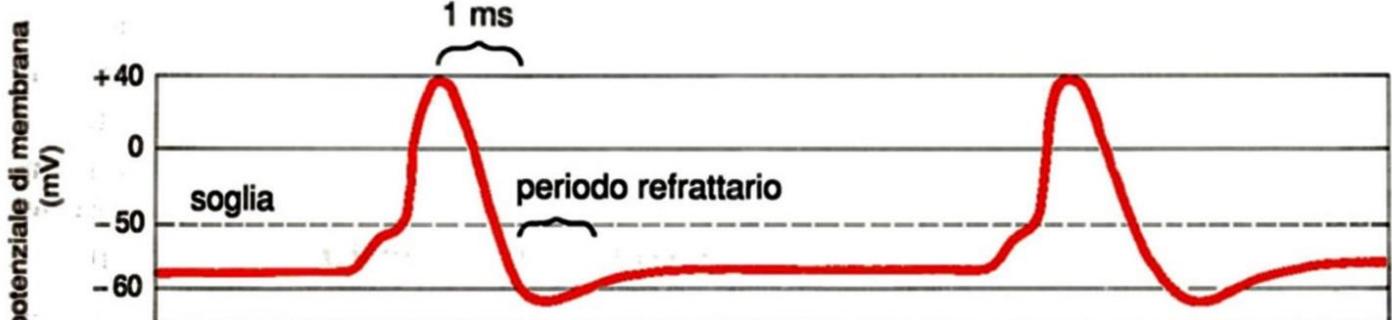
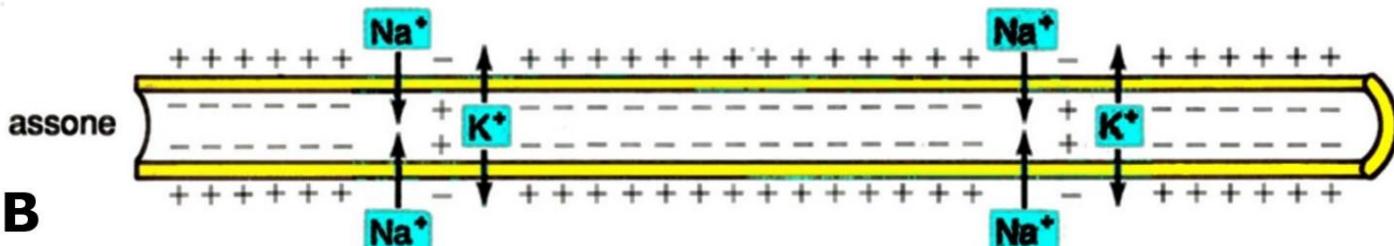
(B) La **diffusione passiva** della depolarizzazione decresce con velocità diversa negli assoni di differenti dimensioni. La dispersione è influenzata anche dall'efficienza dell'isolamento gliale. **(C)** Nel **Nodo di Ranvier** un breve tratto della membrana dell'assone è esposta al fluido extracellulare: qui, nella **conduzione saltatoria dell'impulso**, avviene l'eccitamento.



Potenziale d'azione

**A**

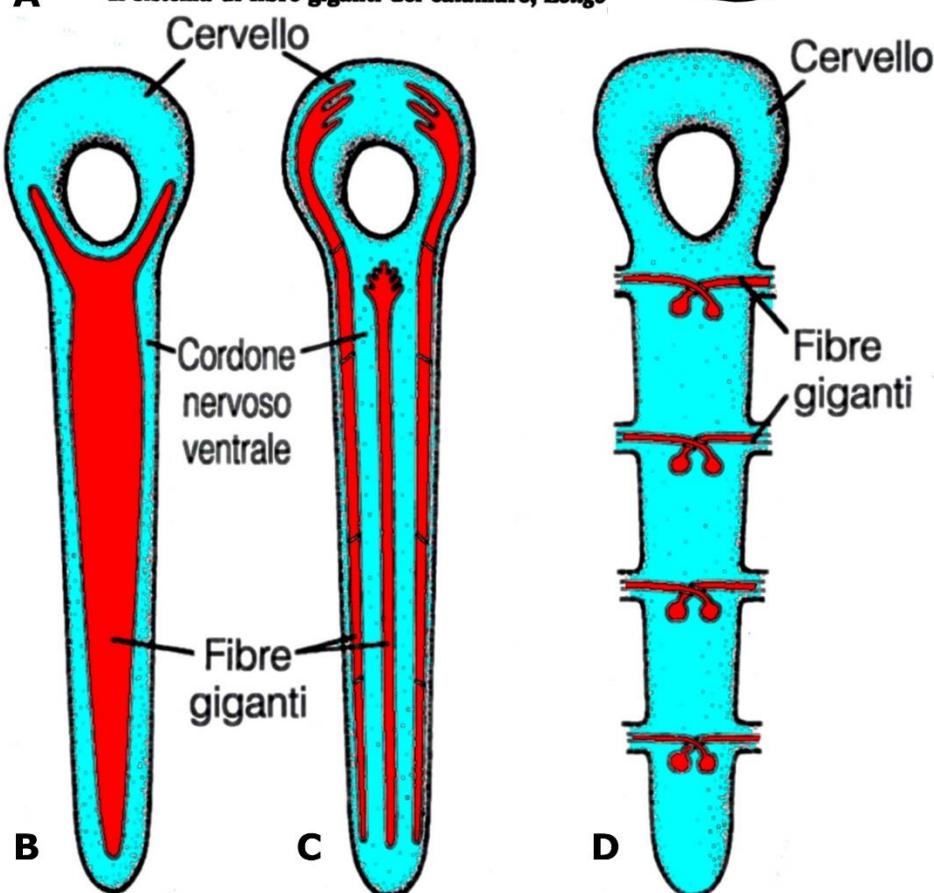
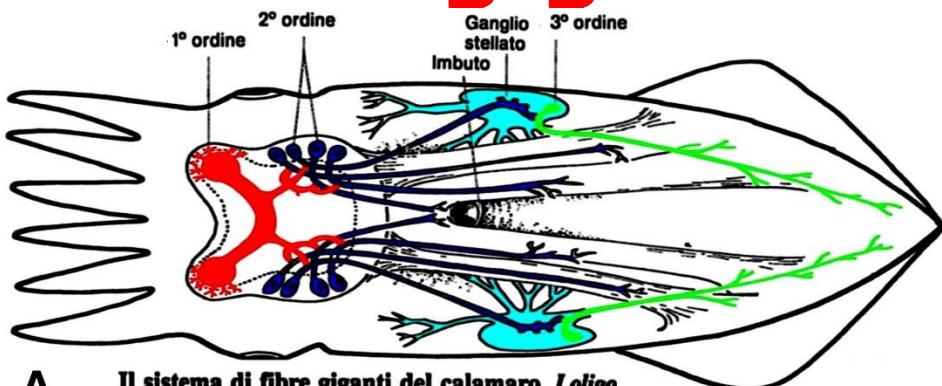
potenziale
di soglia
potenziale
di riposo

**B**

Variazioni della differenza di potenziale durante un **potenziale d'azione** a punta (spike). La membrana è poco permeabile al Na^+ , mentre lo è di più al K^+ . Quest'ultimo può uscire e quindi all'interno rimane una carica negativa. **(B)** Un potenziale d'azione «tutto o nulla» viene trasmesso sotto forma di impulsi che si propagano lungo l'assone a livello dei nodi di Ranvier.

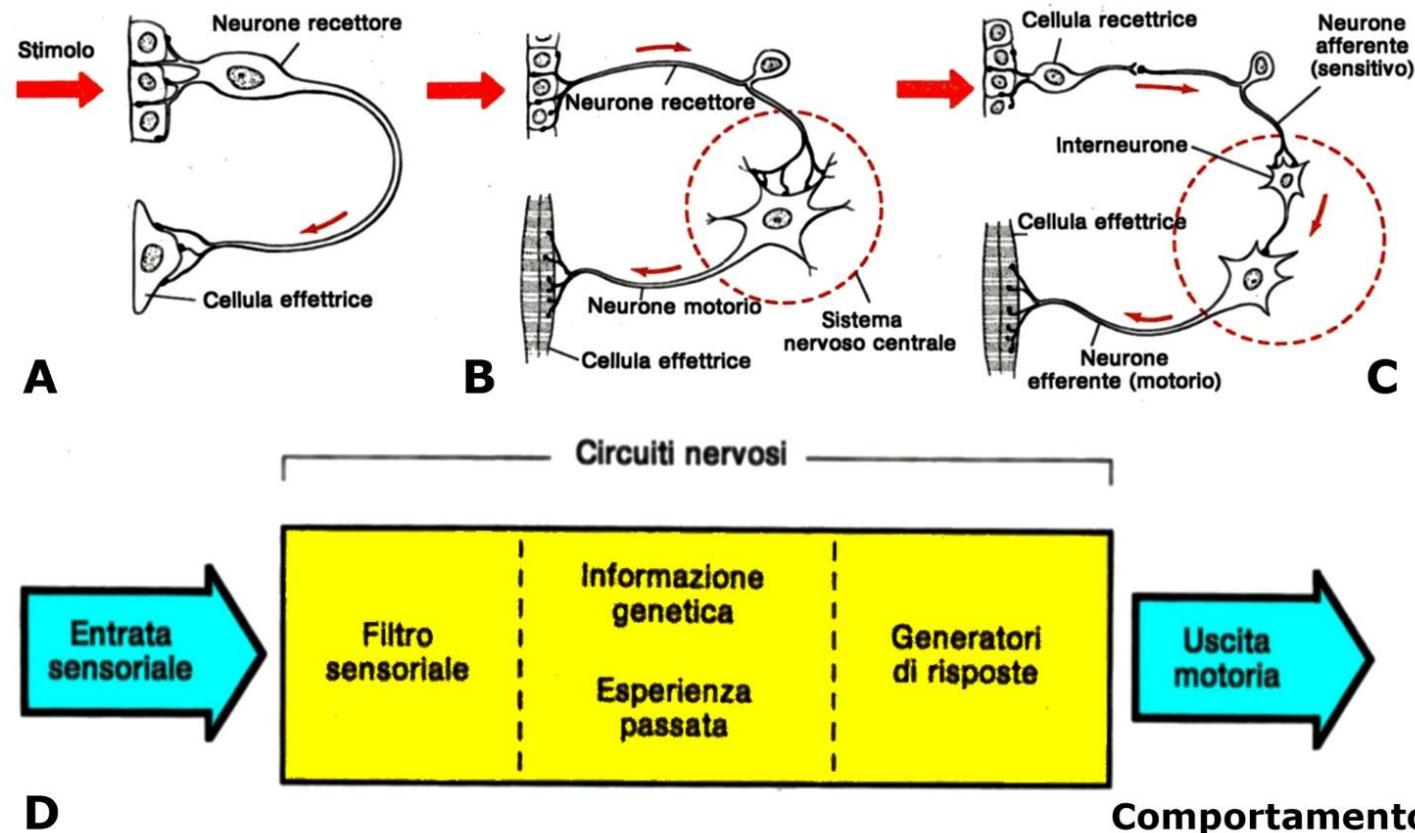


Fibre giganti



Per quanto riguarda le **velocità di conduzione**, le **reti neurali** presentano valori compresi tra i 10 e i 100 cm/s; le **fibre giganti** tra i 20 m/s (*Myxicola*, un anellide) e i 200 m/s di alcuni gamberetti. La conduzione saltatoria è molto più rapida: un assone di 12 micron di diametro (rana) conduce alla stessa velocità di uno di 350 micron (calamari). **A)** Due neuroni giganti di primo ordine inviano assoni che innervano diverse cellule di secondo ordine situate nella parte posteriore del cervello. Queste sono in gran parte motoneuroni che controllano i muscoli del capo e dell'imbuto, ma due di esse possiedono assoni che arrivano ai **gangli stellati** dove entrano in contatto con le fibre giganti di terzo ordine. **B-D)** Sistema nervoso centrale di tre anellidi policheti in cui è evidenziata la disposizione degli assoni giganti lungo la catena gangliare ventrale. **B)** *Eunice*, con un singolo assone gigante. **C)** *Nereis*, con fibre giganti mediane e laterali. **D)** *Thalanaessa*, con assoni giganti in ciascun metamero.

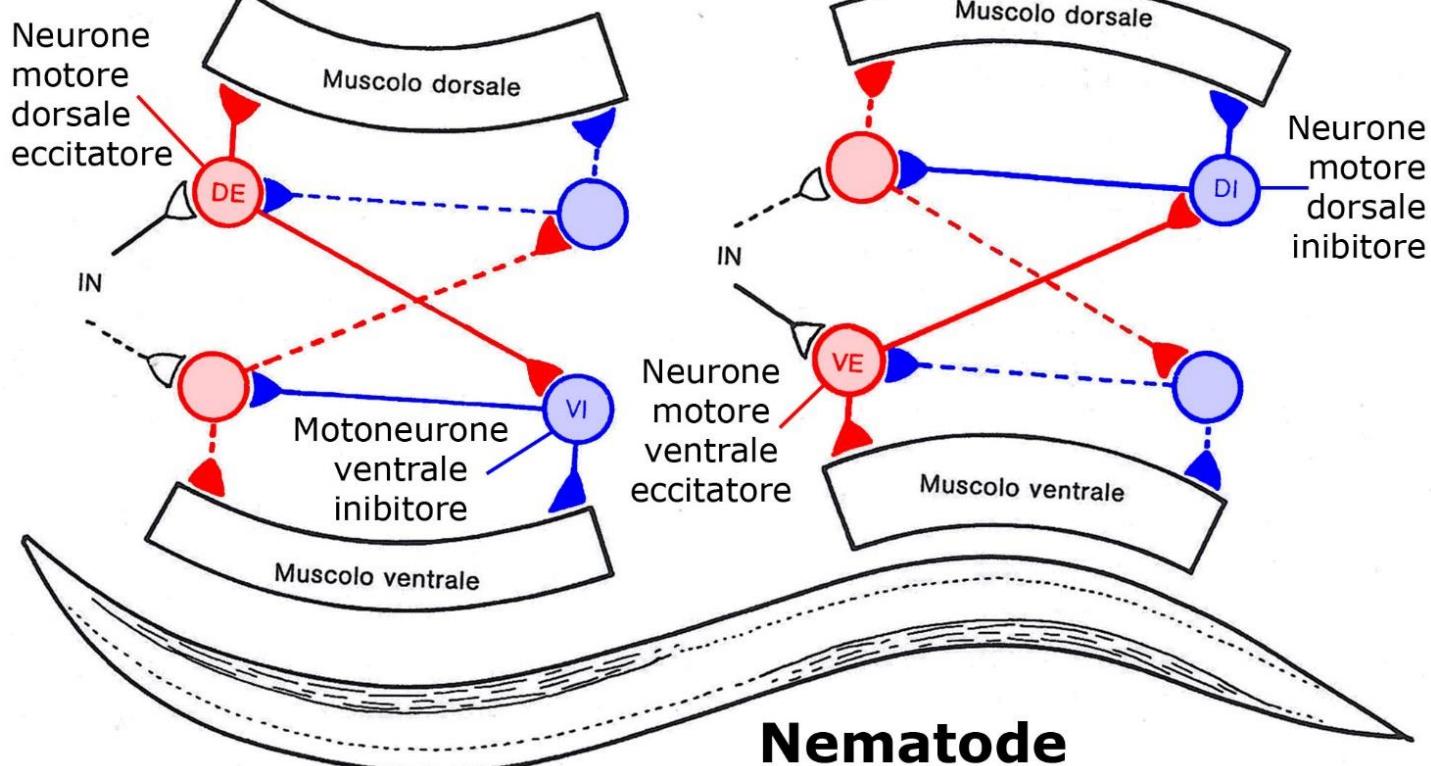
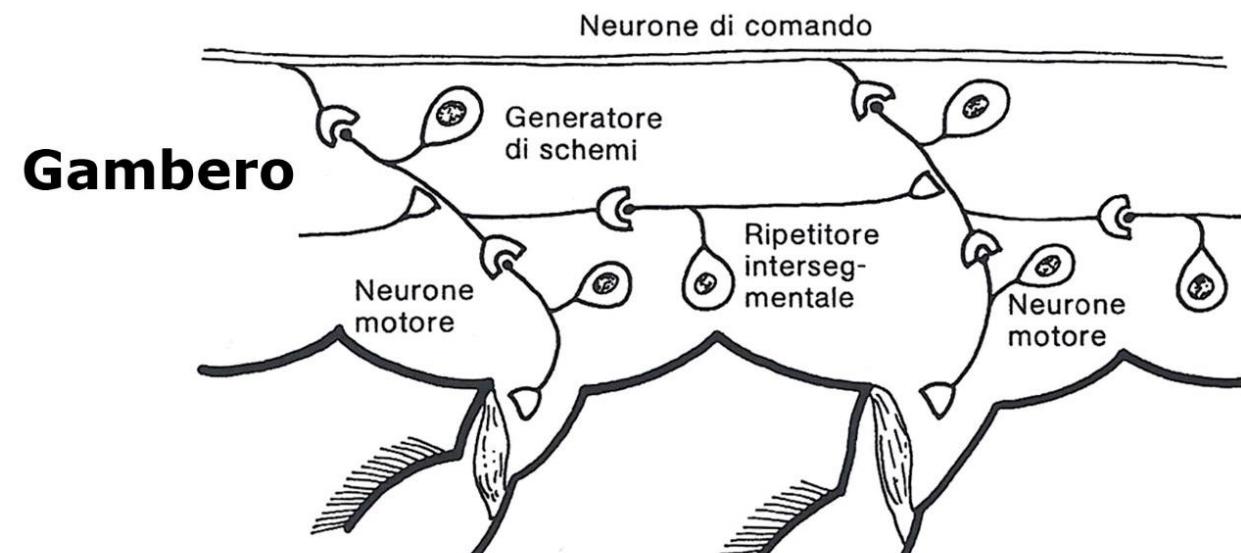
Sistema nervoso centrale e periferico



Nei bilateri il **sistema nervoso centrale (SNC)** sovrintende alle principali funzioni di controllo e di elaborazione, il **sistema nervoso periferico** trasmette gli stimoli e le risposte. Esempi di **archi riflessi semplici**. **(A)** Una ipotetica cellula recettrice ancestrale in diretto contatto con una cellula effettrice. **(B)** Arco riflesso monosinaptico (es. riflesso patellare). **(C)** Arco riflesso che include diversi contatti sinaptici. **(D)** Divisioni funzionali del SNC, alla cui organizzazione contribuiscono sia la determinazione genetica che l'esperienza. Il numero di neuroni nel cervello fa la differenza: un'ape ha circa un milione di neuroni, un gatto un miliardo, un uomo circa 100 miliardi.

Circuiti neuronali

Gambero

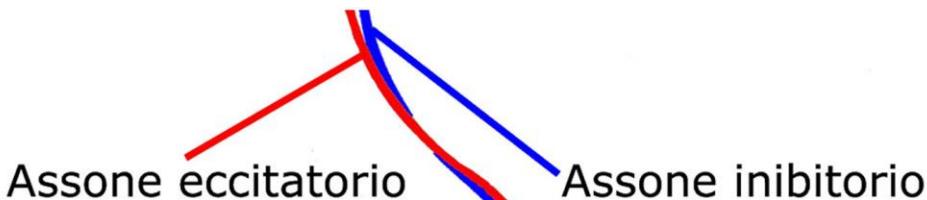
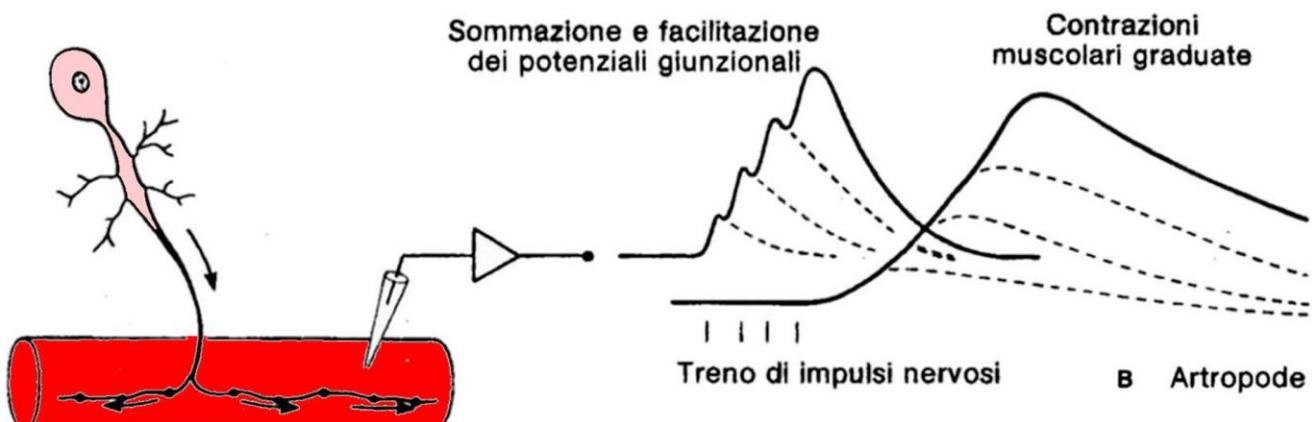
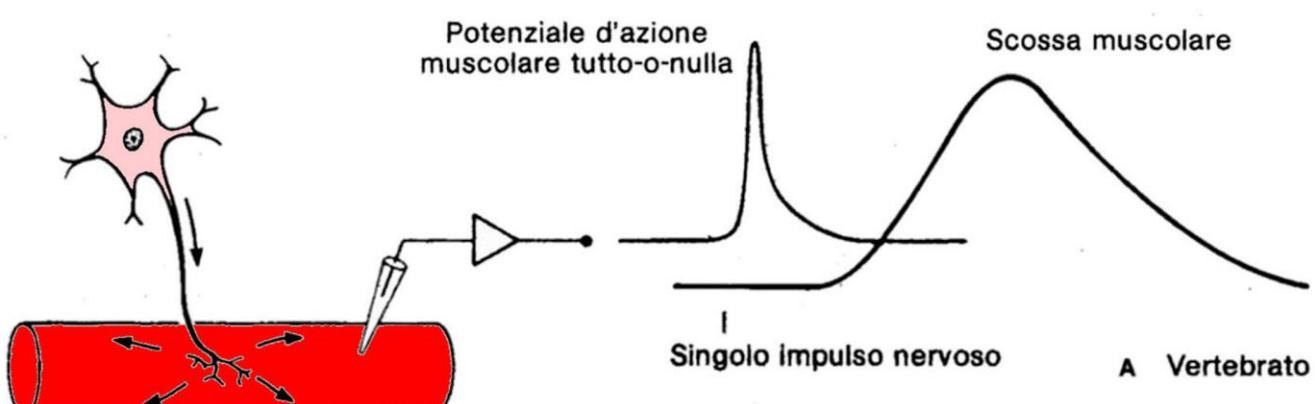


Nematode

I **generatori di schemi** sono tipici degli invertebrati mentre il concetto ha scarso valore per i vertebrati. Nei **circuiti neuronali** che controllano l'uscita motoria delle appendici natatorie del gambero sono coinvolti **interneuroni**, in quelli che regolano il nuoto nei nematodi intervengono direttamente dei **motoneuroni**. Nei secondi i due campi muscolari dorsali e ventrali sono esclusivamente antagonisti, perché innervati dai due cordoni nervosi omonimi, per cui il nematode può flettersi, ma non ruotare. E' degno di nota il fatto che un *Ascaris*, che può raggiungere i 50 cm, presenta per la locomozione solo 5 motoneuroni di grandi dimensioni estesi lungo tutto il corpo.



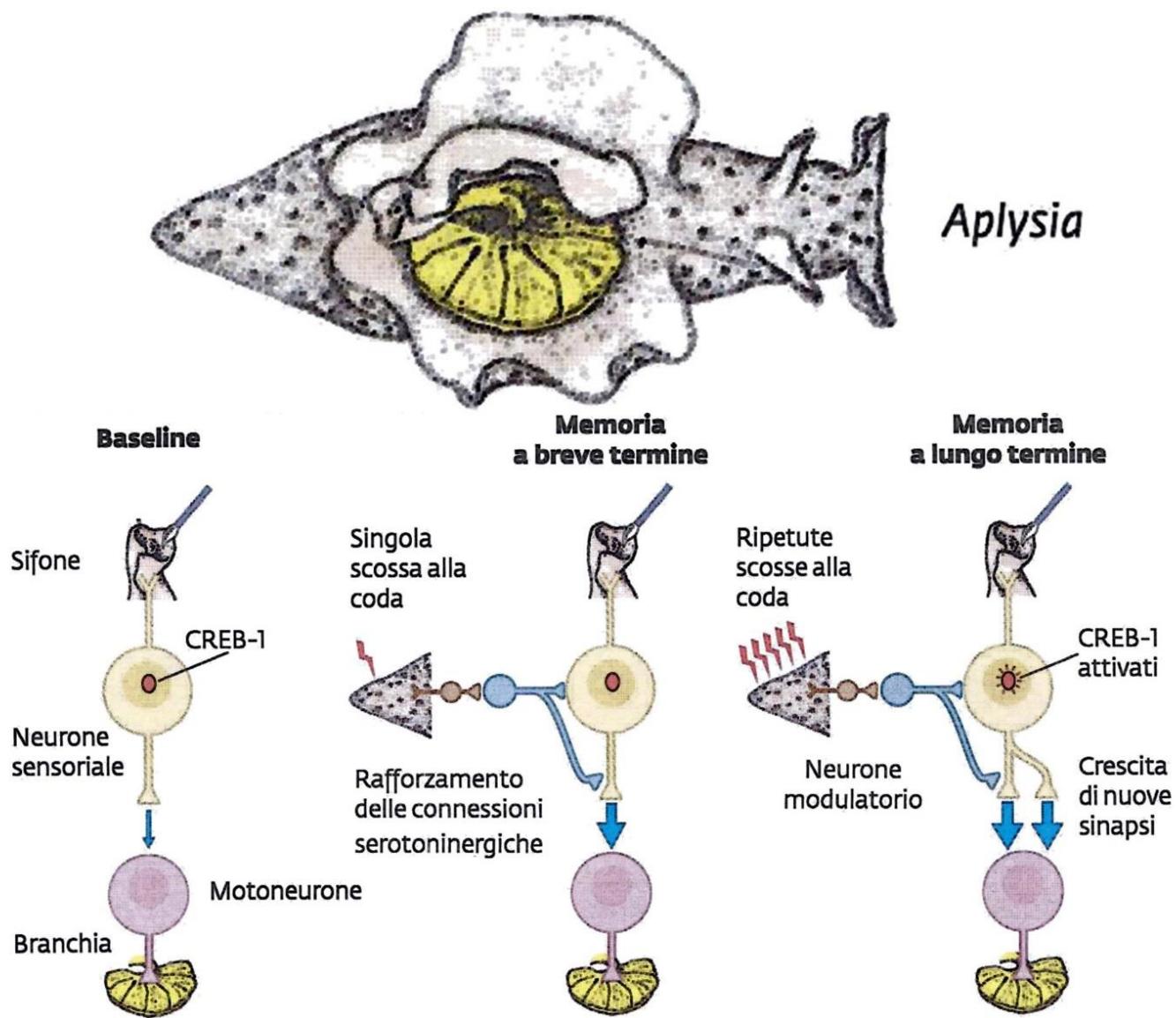
Innervazione dei muscoli in artropodi e vertebrati

**A****B**

(A) In un muscolo di artropode l'innervazione è multineuronale e multiterminale. In genere sono presenti più assoni eccitatori e inibitori. **(B)** Il muscolo fasico di un vertebrato produce una scossa di tipo "tutto o nulla" in risposta a un potenziale dello stesso tipo. In molte fibre di artropode le contrazioni sono graduate in risposta a potenziali sinaptici graduati prodotti da sinapsi distribuite lungo la fibra.

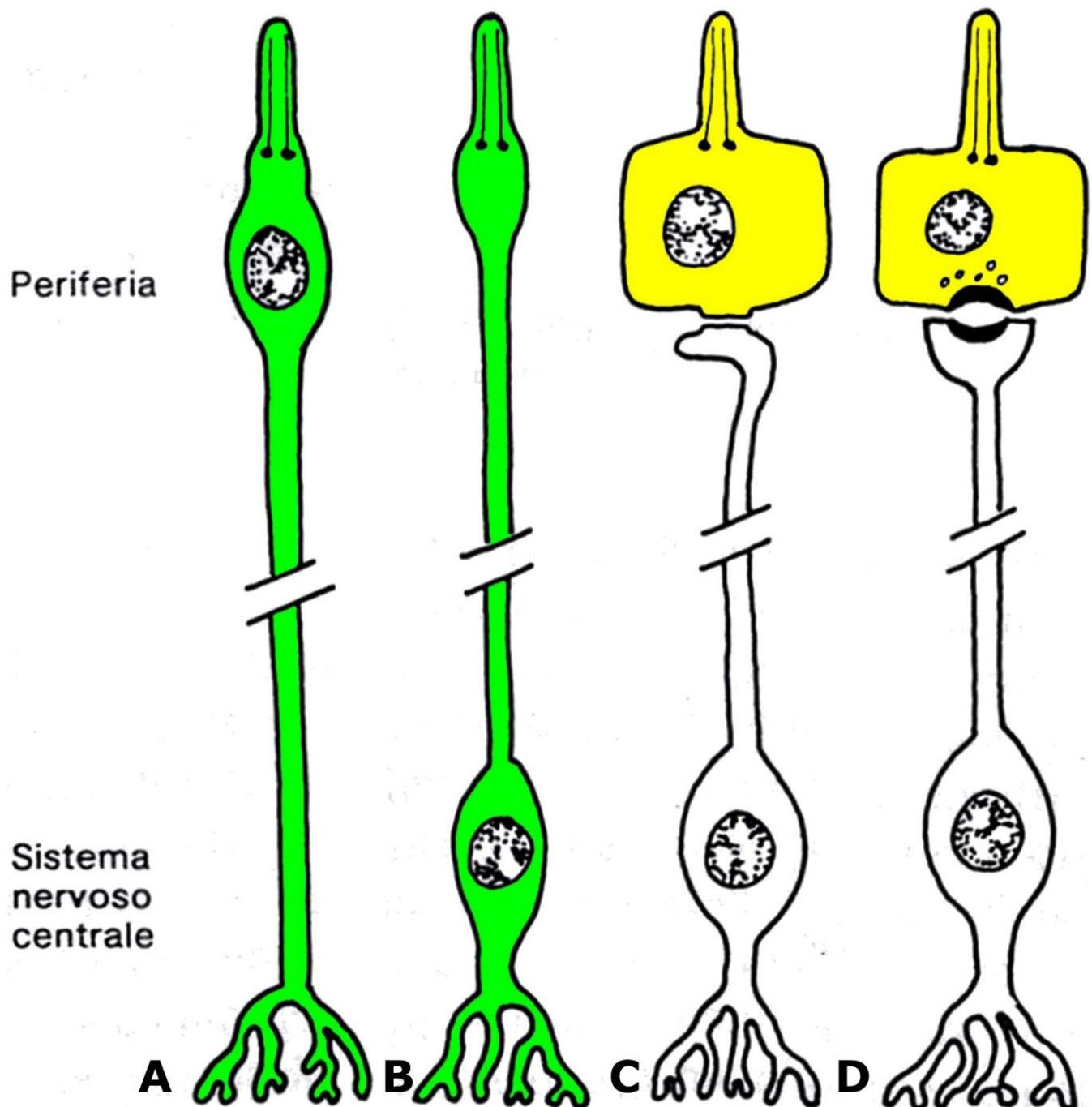


Memoria



Un organismo stimolato ripetutamente cessa di rispondere efficacemente ad uno stimolo. Il meccanismo più semplice tramite cui si crea **abituazione** è legato al fatto che stimoli ripetuti provocano l'esaurimento dei neurotrasmettitori e, di conseguenza, risposte sempre più flebili. Una risposta più efficace implica l'instaurarsi di una **memoria a breve** e **lungo termine**. In *Aplysia* le scosse alla coda rafforzano i collegamenti del circuito neuronale del riflesso di retrazione della branchia attraverso il rilascio di serotonina. La memoria a breve termine si instaura a seguito di un rafforzamento funzionale delle connessioni tra neuroni. La memoria a lungo termine si instaura a seguito della crescita di nuove sinapsi.

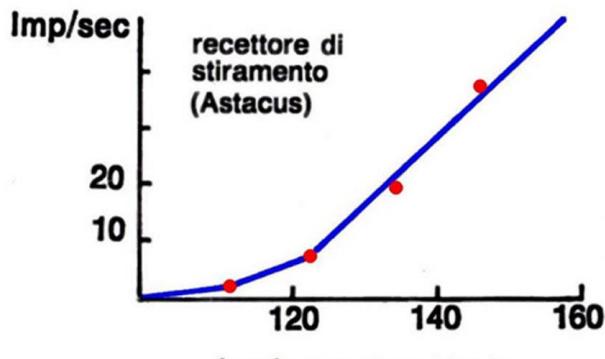
Neuroni sensoriali



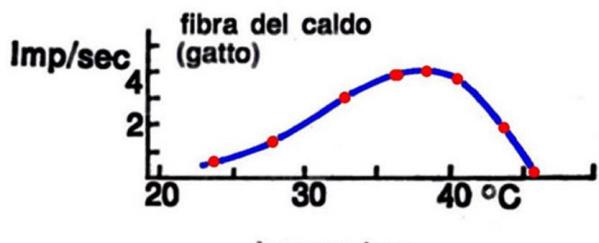
Le cellule sensoriali possono essere primarie, ovvero dotate di un assone, o secondarie, prive di un assone. Le **cellule sensoriali primarie**, ad esempio nei recettori olfattivi o visivi, sono neuroni unipolari. Negli invertebrati sono quasi tutte cellule di questo tipo. Cellule sensoriali primarie si trovano, ad esempio, negli organi nucali, chemorecettori, degli anellidi policheti *Nephtys* (**A**) e *Nereis* (**B**). *Oikopleura* (**C**), un tunicato, e *Tamoya* (**D**), una cubomedusa, presentano **cellule sensoriali secondarie** che formano, rispettivamente, **sinapsi elettriche** e **chimiche**. La maggior parte delle cellule recettoriali deriva da cellule monociliate.



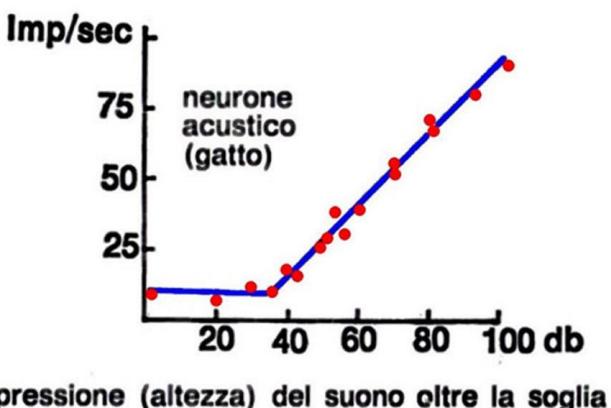
Fisiologia dei recettori



Lineare



Parabolica



Logaritmica

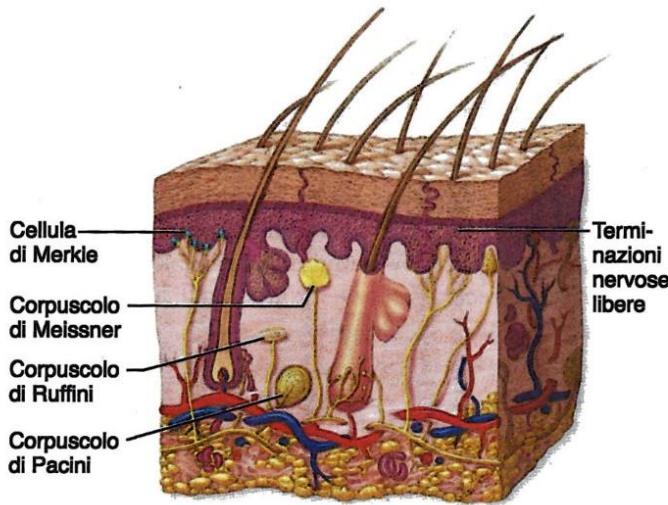
L'orecchio umano distingue con difficoltà la differenza tra due suoni di cui A abbia potenza doppia di B. Per percepire una sensazione uditiva approssimativamente doppia, occorre che la potenza di A sia circa 100 volte superiore a quella di B, ovvero 10^2 , cioè due ordini di grandezza.



Luce solare a mezzogiorno (medie latitudini)	10^5 lx
Flash fotografico a 2 m di distanza	10^4 lx
Giorno nuvoloso (all'aperto)	10^3 lx
Illuminazione necessaria per leggere	10^2 lx
Luna piena	0,2 lx
Notte senza luna	10^{-4} lx

L'intensità degli stimoli ambientali può variare di parecchi ordini di grandezza.

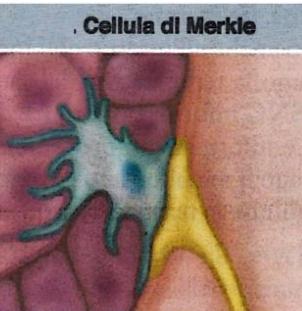
Recettori tonici e fasici



Recettori sensoriali nella pelle umana.

I recettori cutanei possono essere terminazioni nervose libere o dendriti sensoriali associati ad altre strutture di sostegno.

Recettori tonici



Recettori tonici localizzati vicino alla superficie cutanea, sensibili alla pressione da contatto e alla sua durata.



Recettori tonici localizzati alla superficie della cute, sensibili alla pressione da contatto e alla sua durata.

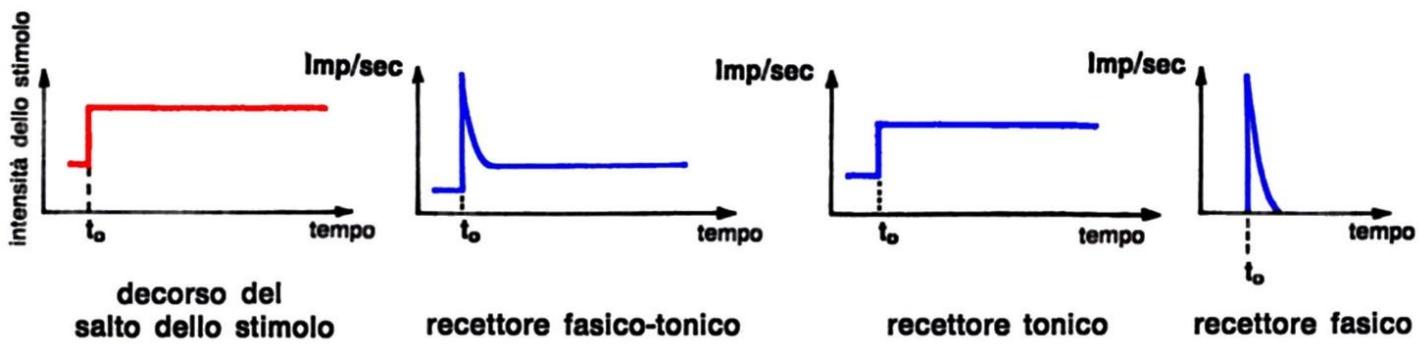
Recettori fasici



Recettori fasici sensibili al tatto fine, concentrati nella pelle priva di peli.



Recettori fasici sensibili alla pressione, situati all'interno della pelle, nel tessuto subcutaneo.



Andamento della frequenza di un **impulso** a seguito di uno **stimolo**.
Un recettore **fasico** risponde puntualmente ai cambiamenti ambientali,
un recettore **tonico** registra il valore assoluto di uno stimolo ambientale.



Organizzazione sensoriale

Possiamo distinguere tre tipi fondamentali di **organizzazione sensoriale** polimorfa, ovvero mediata da diversi tipi di recettori:

- 1) sensibilità **esterocettiva** cutanea;
- 2) sensibilità **propriocettiva** profonda osteo-artro-muscolare;
- 3) sensibilità **introcettiva** (o **enterocettiva**) viscerale.

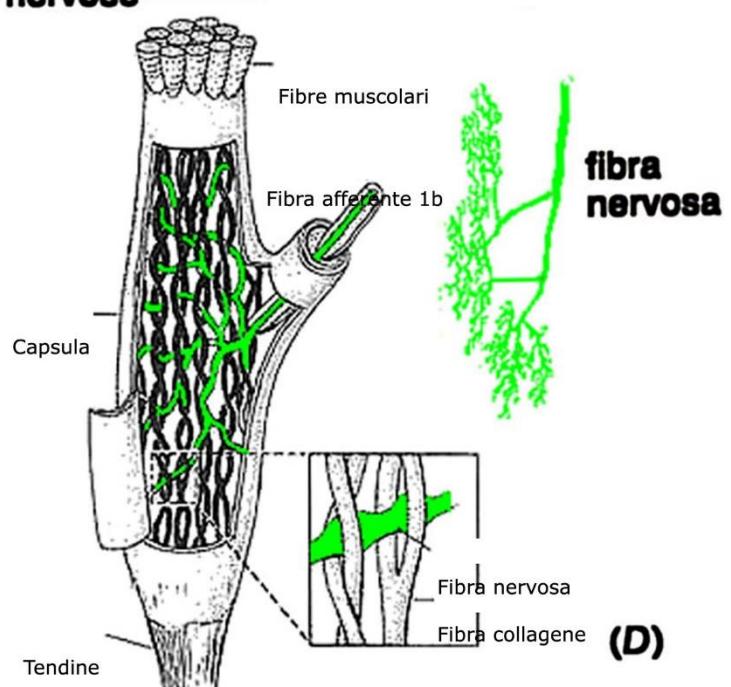
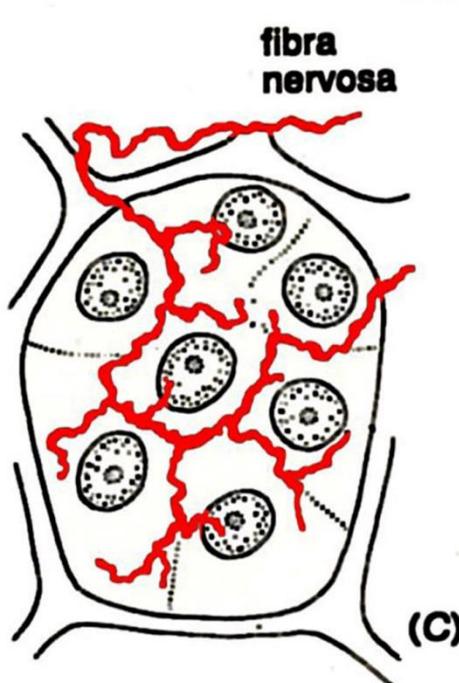
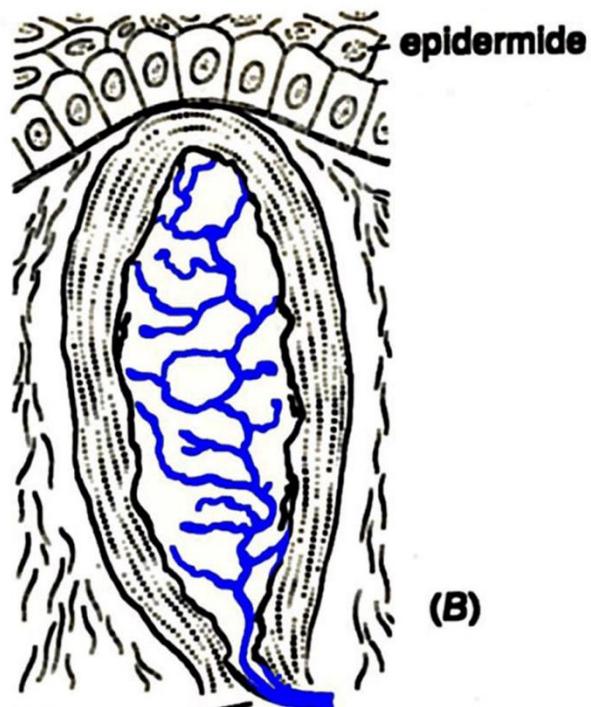
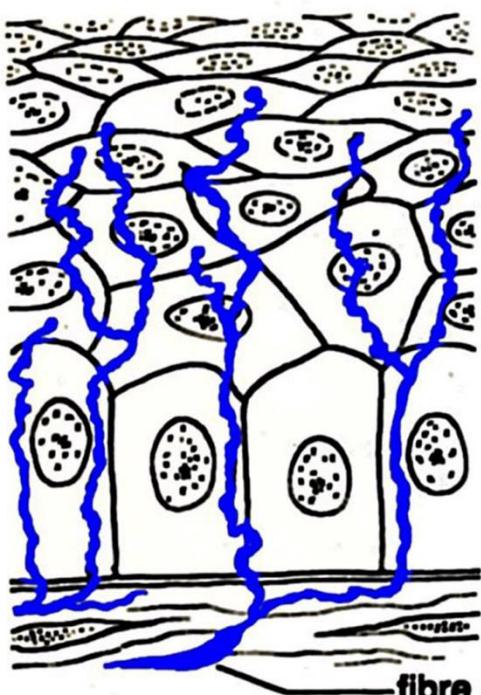
Si parla di **organi di senso** quando si osserva un addensamento di recettori simili e specializzati accompagnati da organi sussidiari:

- 1) **apparato gustativo**;
- 2) **apparato olfattivo**;
- 3) **apparato uditivo**;
- 4) **apparato visivo**.

I recettori sono essenzialmente dei trasduttori in grado di trasformare diversi tipi di energia in un segnale elettrico. È possibile classificare gli organi di senso in base alla forma di energia a cui sono più sensibili:

- 1) **Chemorecettori** (o chemiocettori): gusto e olfatto.
- 2) **Meccanorecettori** (o meccanocettori): tatto – **Tangocettori** e **Barocettori**; propriocezione - **Tensocettori** e **Barocettori**; equilibrio (statico e dinamico) - **Statocettori**; udito - **Fonocettori**.
- 3) **Fotorecettori** (o fotocettori): vista.
- 4) **Termorecettori** (o termocettori).
- 5) **Elettrorecettori**.
- 6) **Magnetorecettori**.
- 7) **Nocicettori**: dolore.

Sensibilità

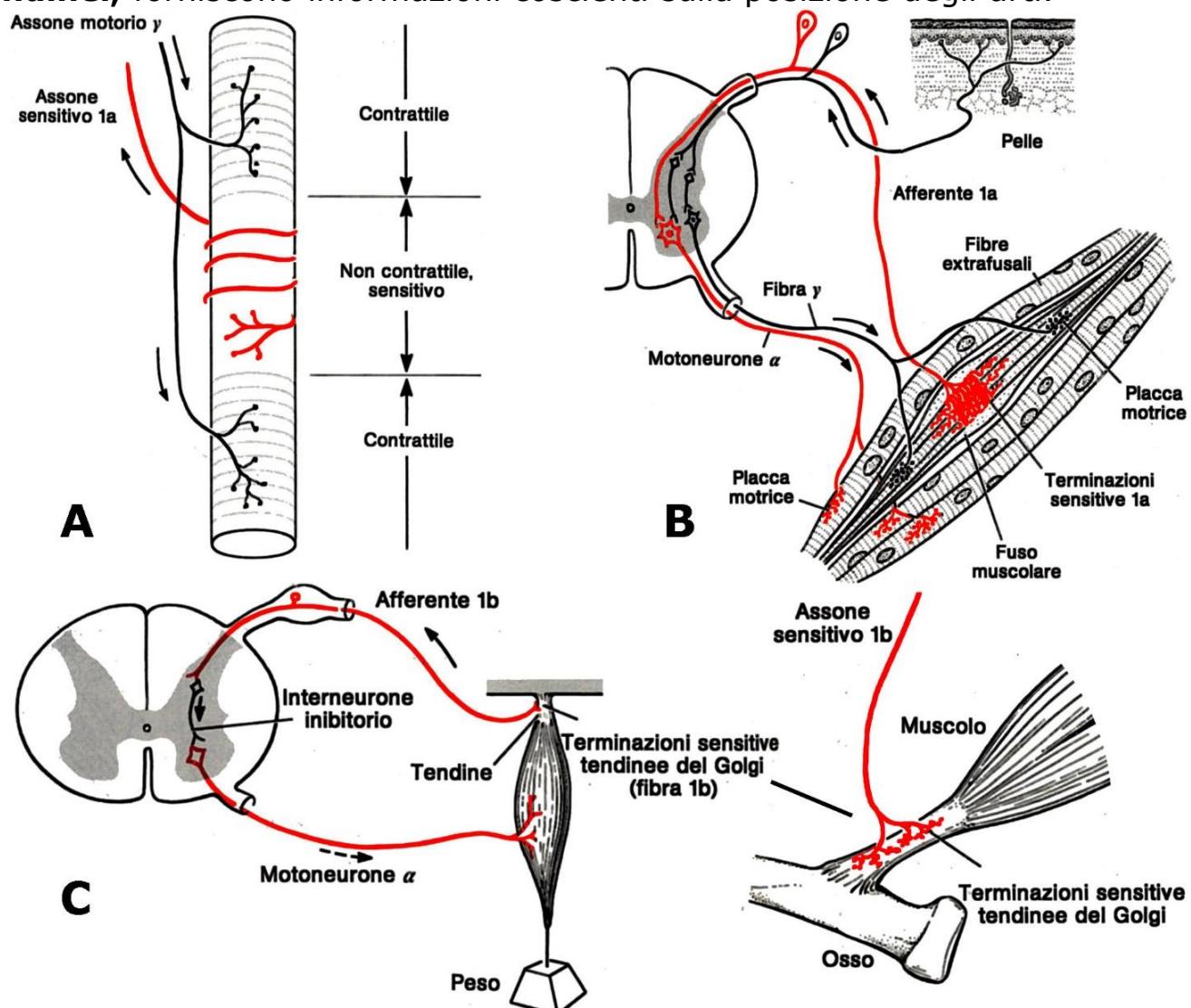


Recettori ed effettori, gli organi terminali correlati con nervi sensitivi e motori. **(A-B) Enterocettori:** (A) terminazioni nervose sensitive libere nella cornea dell'occhio; (B) corpuscolo di Meissner sotto l'epidermide umana. **(C) Enterocettore:** terminazione nervosa su di una cellula ghiandolare pancreatică. **(D) Propriocettore:** organo tendineo del Golgi.



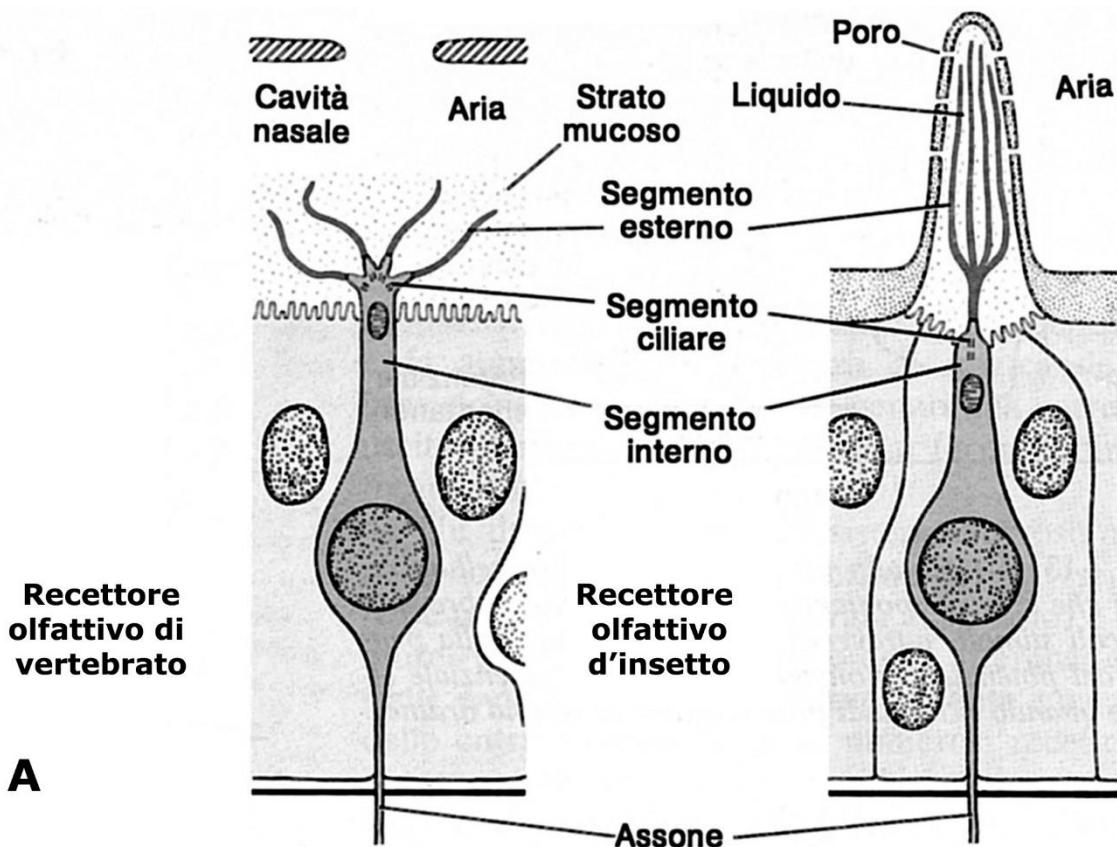
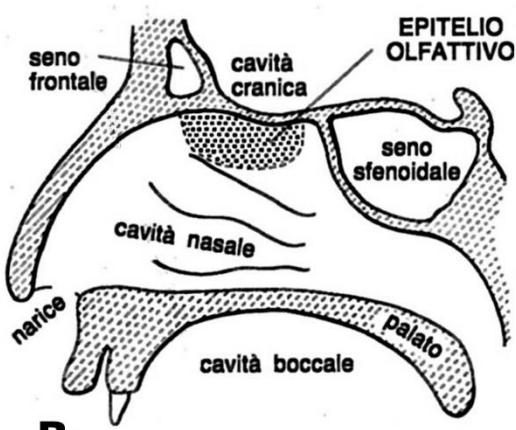
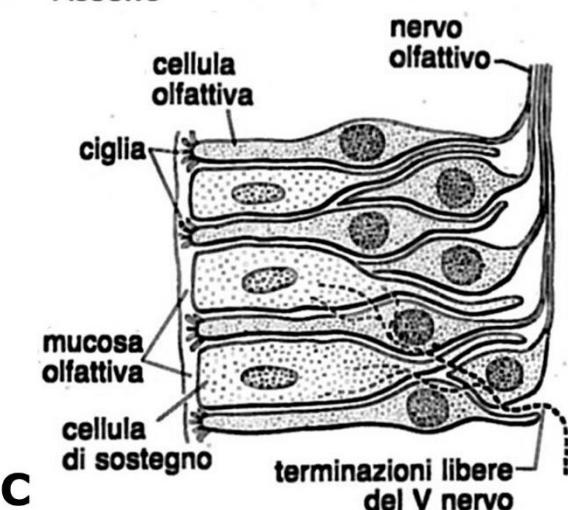
Proprioceuzione

(A-B) Il **sistema fusimotorio** determina e ristabilisce la lunghezza di un muscolo. Il **riflesso miotatico** o di stiramento, di cui è un esempio il riflesso patellare, ripristina la lunghezza originaria del muscolo in seguito a uno stiramento; il controllo gamma efferente su questo sistema serve a stabilirne la lunghezza desiderata. **(C)** Il **riflesso tendineo del Golgi**, o riflesso miotatico inverso, rileva la tensione del muscolo e non la lunghezza. Il suo ruolo è incerto. Potrebbe intervenire durante l'affaticamento oppure nel caso si sviluppino tensioni pericolose. Né gli **organi fusali**, né quelli **tendinei**, forniscono informazioni coscienti sulla posizione degli arti.



(A) Fibra muscolare intrafusale. La parte non contrattile viene stirata durante l'allungamento attivo o passivo del muscolo in cui si trova. **(B)** Stimoli dolorosi attivano i sistemi y e α , mentre lo stiramento attiva solo il motoneurone α . Entrambi provocano l'accorciamento del muscolo. **(C)** Organo tendineo di Golgi. L'interneurone limita l'attività del motoneurone α .

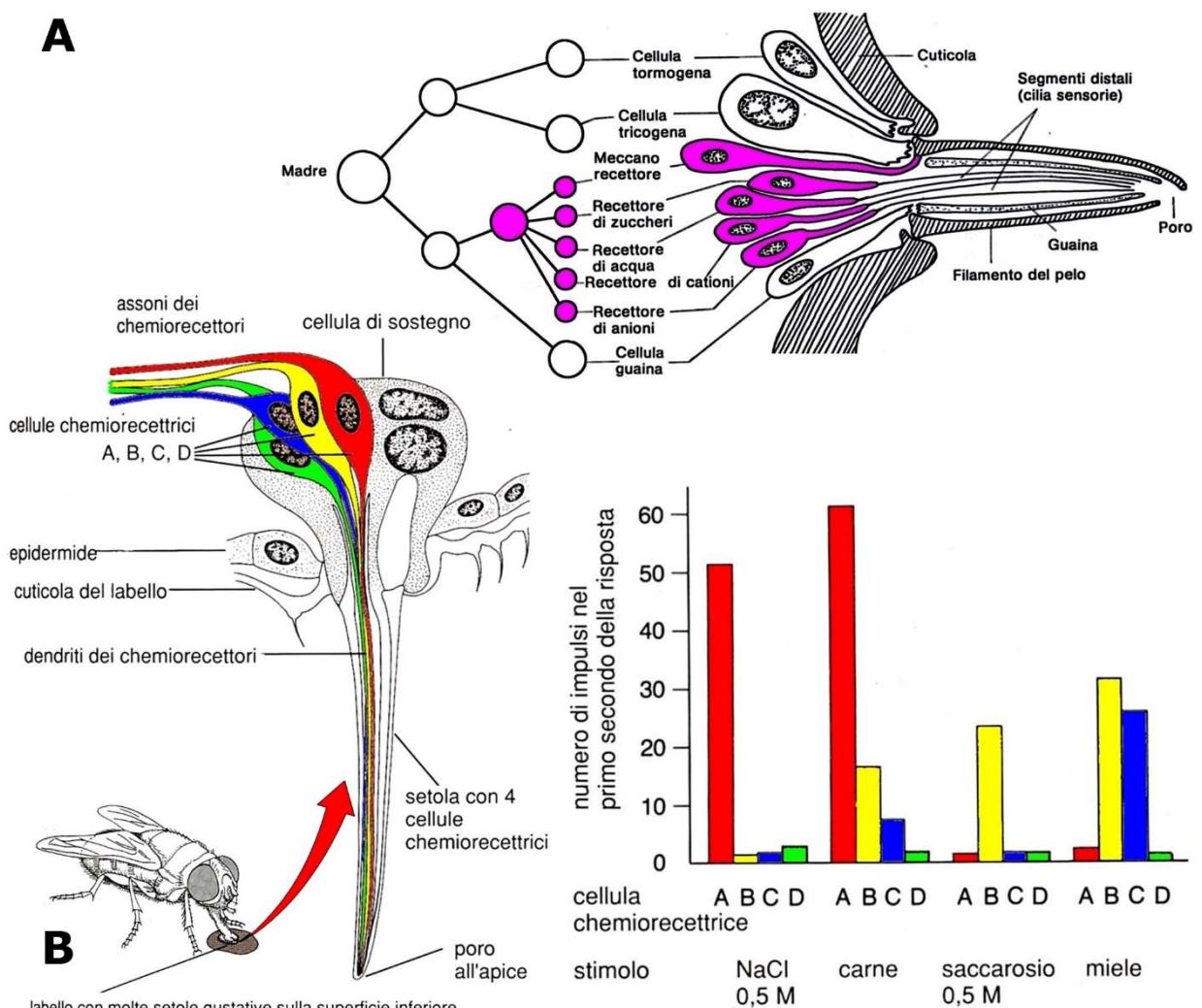
Recettori olfattivi

**A****B****C**

(A) **Recettori olfattivi** di vertebrato e d'insetto che inviano fibre afferenti primarie al sistema nervoso centrale. Si noti l'analogia di struttura: sottili prolungamenti della cellula si estendono in uno strato umido. Nell'insetto si tratta di veri e propri dendriti. **(B)** Posizione dell'epitelio olfattivo sulla parete laterale della cavità nasale destra nell'uomo e **(C)** dettaglio della struttura dell'epitelio olfattivo.



Olfatto e gusto

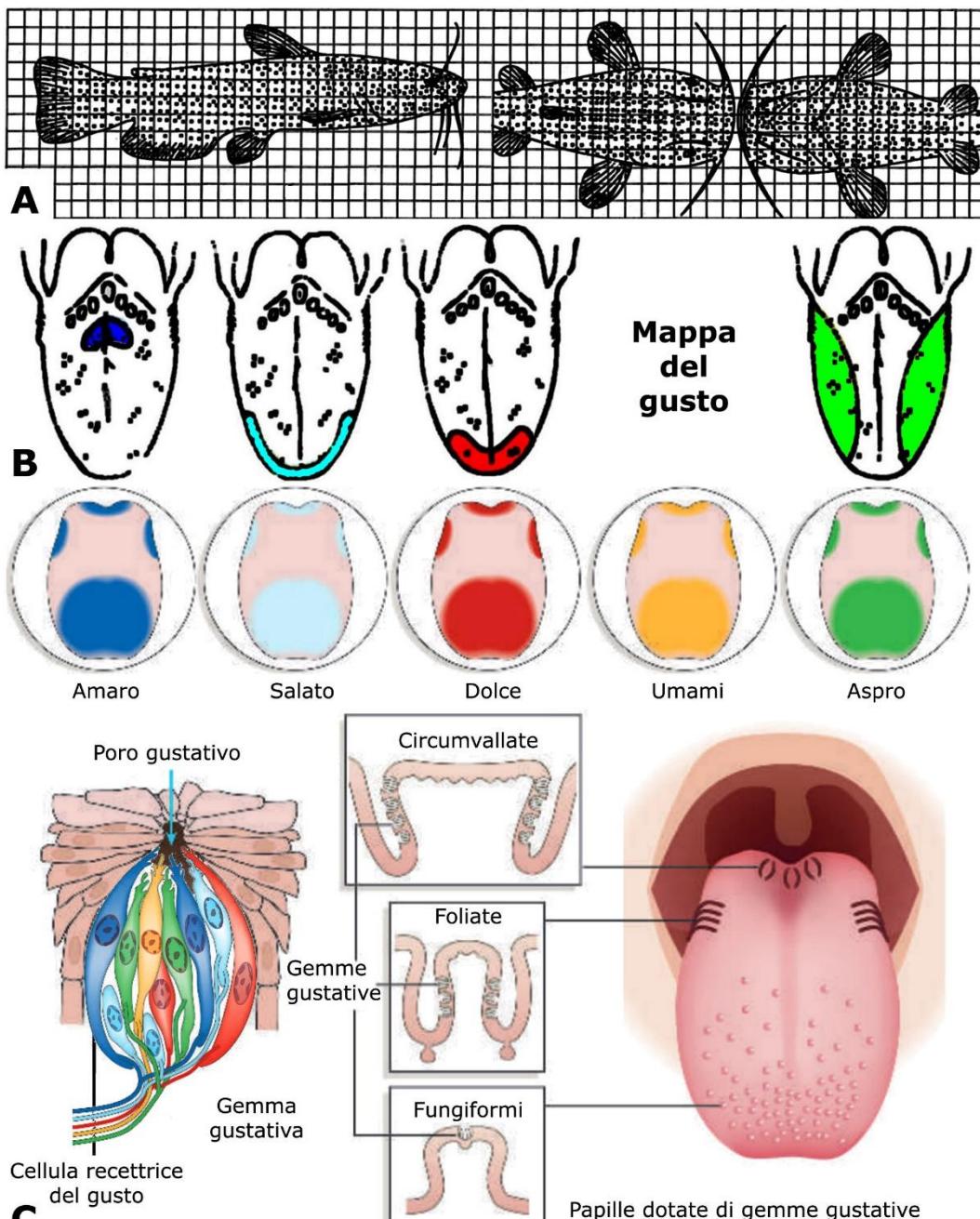
A


(A) Sensillo di insetti. La cellula della guaina forma la medesima, la tormogena secerne l'alveolo, la tricogena il filamento ed entrambe la linfa. Ogni sensillo contiene 4 cellule chemiocettrici dotate di sensibilità massima per differenti composti chimici, ma con un ampio spettro di risposte nei confronti di un alimento. Il recettore del **salato** A di solito è sensibile ai cationi Na^+ e, a volte K^+ , il recettore del **dolce** è sensibile agli zuccheri, il recettore dell'**aspro** è sensibile allo ione H^+ , quello dell'**amaro** è sensibile a diverse molecole, quello dell'**umami** è sensibile al glutammato. Per l'amaro, il dolce e l'umami spesso risultano coinvolti recettori accoppiati alle G proteine con 7 domini transmembrana.

(B) La modalità di risposta combinata di tutte e 4 le cellule differisce per ogni alimento e permette di discriminare un grandissimo numero di sapori (o di odori). Gli **anfidi** dei nematodi hanno una morfologia e una genesi molto simile a quella dei **sensilli olfattivi** degli insetti.

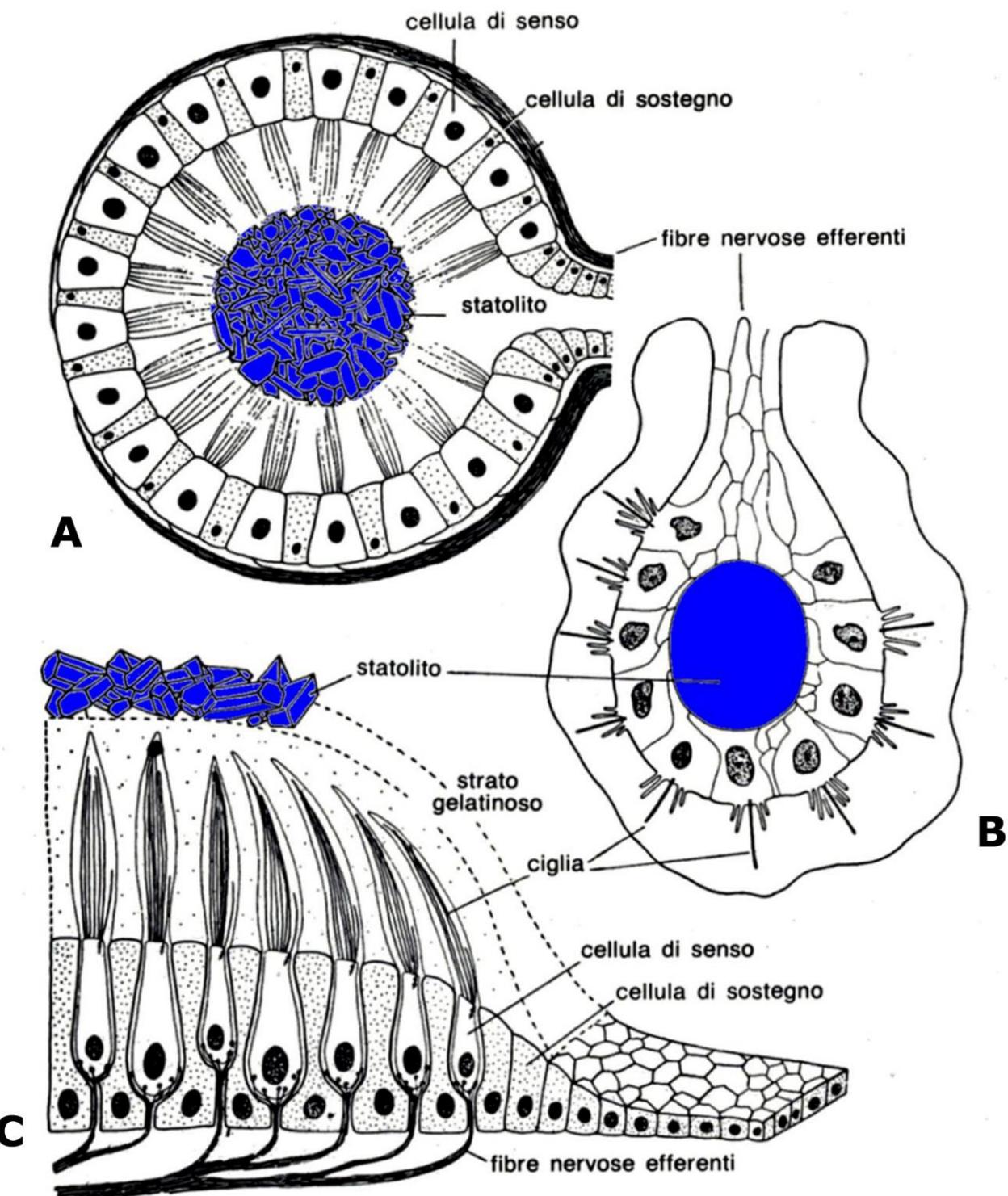


Recettori gustativi



(A) Distribuzione delle **gemme gustative** sulla superficie corporea del pesce gatto (*Ictalurus natalis*). Veduta laterale, dorsale e ventrale. Un punto rappresenta 100 gemme gustative. **(B)** Il gusto dipende dalla percezione integrata di 5 gusti fondamentali: **amaro, salato, dolce, umami e aspro**. A differenza di quanto si credeva un tempo però, non esiste una **mappa del gusto**. **(C)** Sebbene alcune zone della lingua possano percepire un determinato sapore con piccole differenze di soglia o rapidità, tutte sono egualmente efficaci nel sentire il sapore totale. La percezione dei sapori è distribuita uniformemente in tutta la lingua, e in altre zone della bocca, e ogni gemma contiene tutti i tipi di recettori.

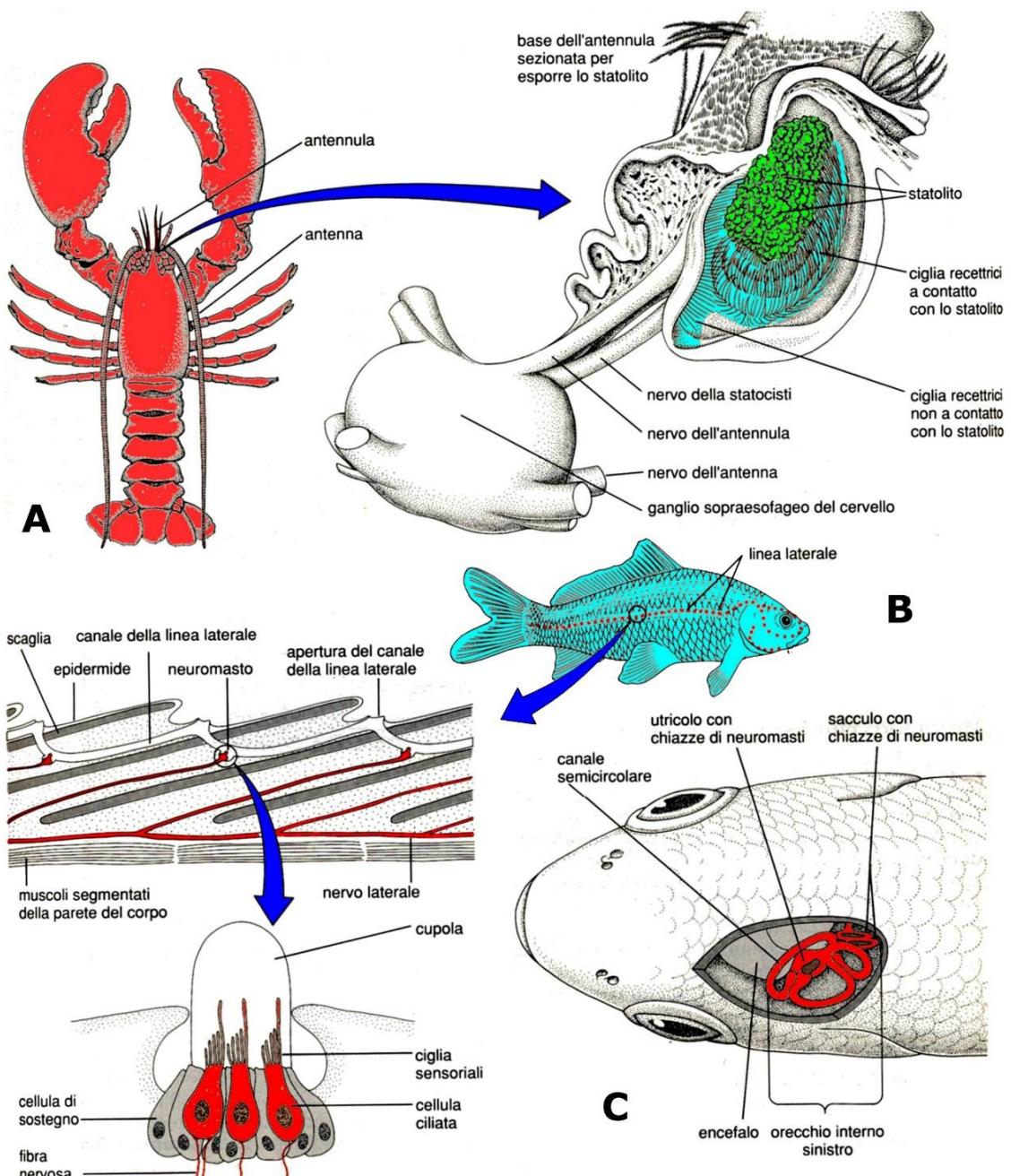
Statocettori



Organi di senso statico. In blu sono evidenziati gli **statoliti**. **(A)** *Statocisti* di un bivalve *Pecten*. **(B)** Organo di senso statico, con statoliti endodermici, di una idromedusa. **(C)** *Macula sacculi* di un mammifero. Alcuni statoliti, ad esempio nei tunicati, sono più leggeri dell'acqua perché formati da melanina.



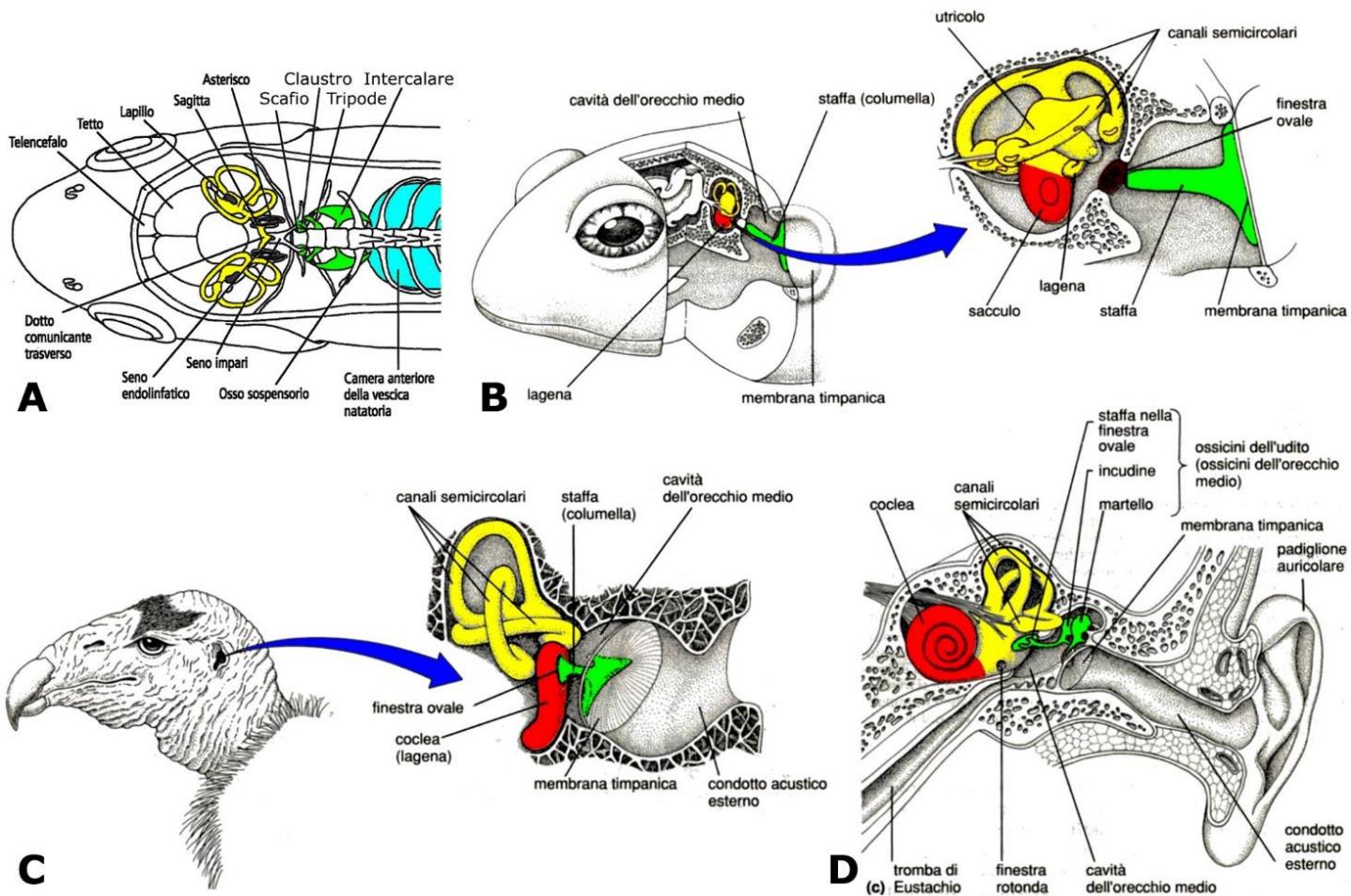
Meccanocettori



(A) **Statocisti** posta alla base dell'antennula di un gambero. Le ciglia stimolate dallo **statolito**, formato da particelle di sabbia cementate, rilevano la posizione del corpo. Le ciglia libere, stimolate dal movimento del fluido contenuto nella statocisti forniscono informazioni sulle accelerazioni e decelerazioni. In alcuni casi le statocisti dei crostacei fungono da primitivi **fonocettori**. **(B)** Sezione longitudinale di una porzione del **sistema della linea laterale** di un pesce. Questo sistema, costituito da una fila di **neuromasti** posti all'interno di canali, permette di rilevare le vibrazioni di bassa frequenza. **(C)** Anche i neuromasti presenti nel **sacculo** e nell'**utricolo** dell'**orecchio interno** sono sensibili alle vibrazioni, ma la loro funzione principale è di rilevare la posizione del corpo.

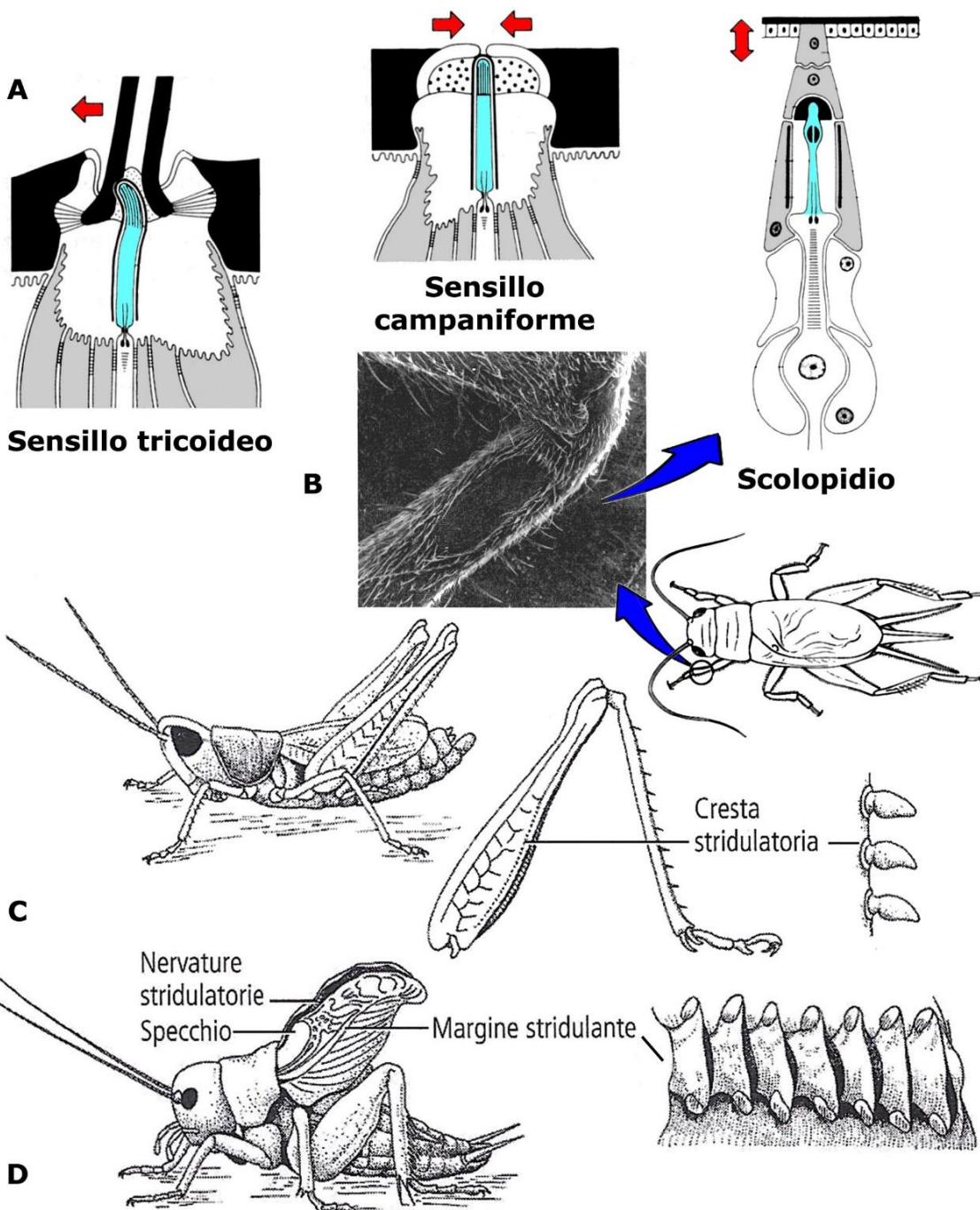


Orecchio interno nei vertebrati



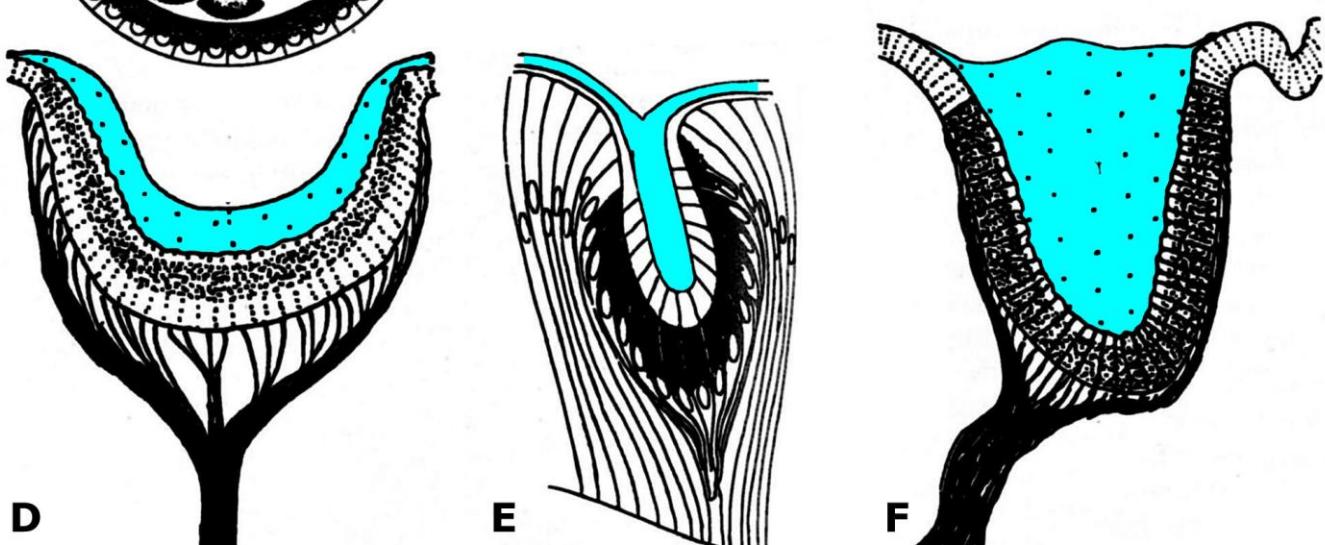
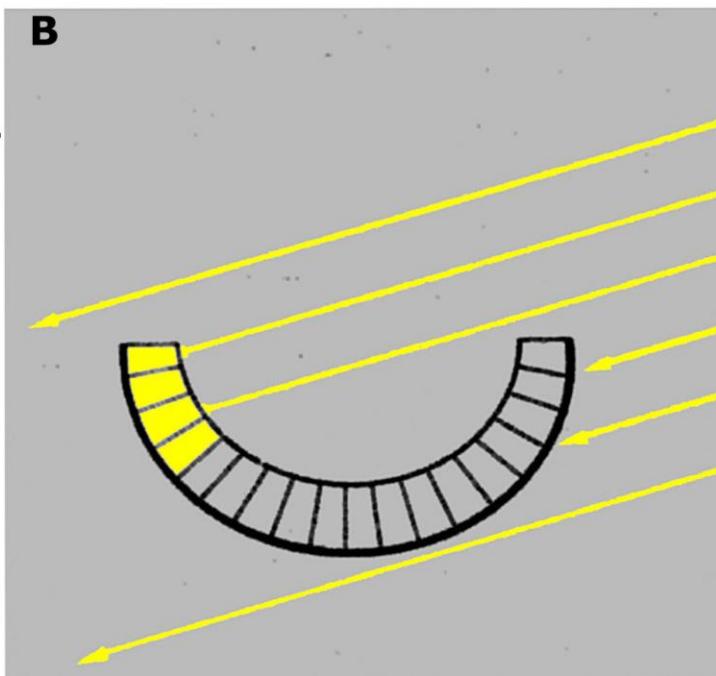
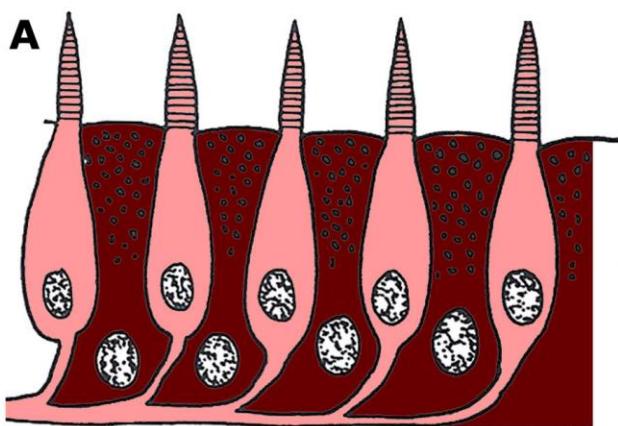
(A) Apparato di Weber nei ciprinidi. Questo apparato è formato da elementi modificati dell'**orecchio interno**, delle prime vertebre e della **vescica natatoria**. La catena di ossicini di Weber trasmette le vibrazioni raccolte dalla vescica natatoria, sotto forma di onde pressoriose, alla macula del sacculo e della lagenă. **(B)** Tutti i vertebrati gnatostomi presentano 3 **canali semicircolari** sensibili alle accelerazioni, mentre l'**utricolo** e il **sacculo** segnalano la posizione del corpo e, nei pesci e negli anfibi le vibrazioni. Gli anuri presentano un solo ossicino dell'udito (**columella**). **(C)** Negli uccelli la **lagenă**, principale organo dell'udito nei vertebrati terrestri, si estende, ma troviamo ancora un solo ossicino dell'udito nell'orecchio medio. **(D)** Nei mammiferi gli ossicini dell'udito divengono 3 e la lagenă si allunga e spiralizza divenendo la **coclea**. Semplificando un po' possiamo aggiungere che negli habitat scarsamente illuminati, animali marini e notturni, spesso l'udito viene usato al posto della vista anche come mezzo per esplorare l'ambiente. È il caso dell'**ecolocalizzazione** di cetacei e chiroteri.

Sensilli cuticolari



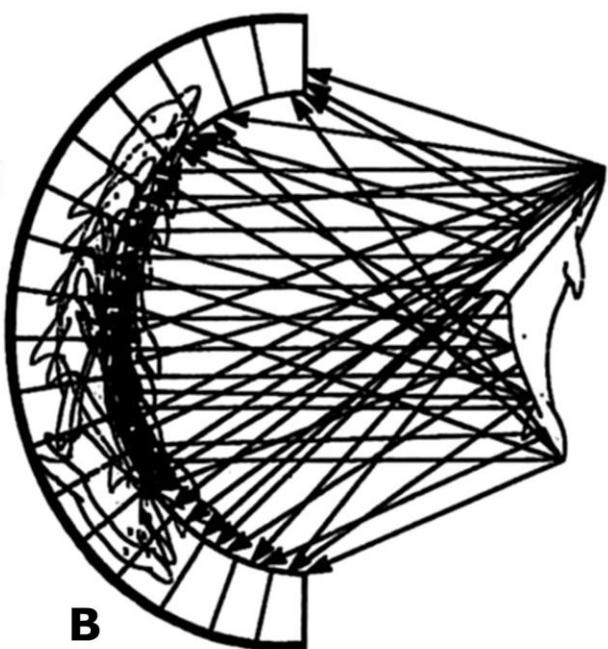
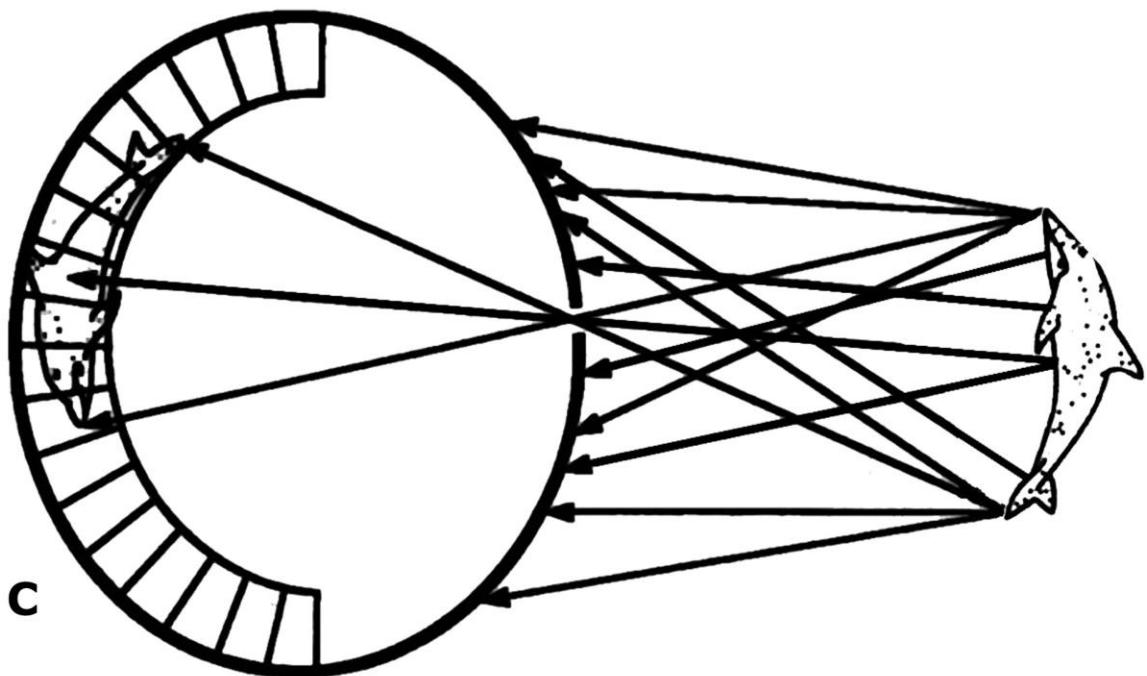
(A) La cellula recettore si porta progressivamente in profondità passando dai **sensilli tricoidei (tatto)**, ai **campaniformi (propriocezione)** e agli **scolopidi (udito)**. **(B)** Per quanto riguarda l'udito molti insetti emettono e sono sensibili ai suoni. I **fonocettori** sono posti sull'addome nei celiferi (cavallette) e sulle zampe negli ensiferi (grilli). **(C)** Nei maschi degli insetti la cresta dell'**organo stridulatore** è sempre posta sull'ala, mentre l'archetto si trova sulla zampa nei celiferi, oppure **(D)** sull'ala opposta negli ensiferi.

Occhio a calice



(A) Il semplice epitelio fotosensibile dell'idrozoo *Leukartiara* è in grado di discriminare la sola transizione tra luce e buio. **(B)** Un **occhio a calice** può distinguere anche la direzione da cui proviene la luce. Alcuni occhi a calice, o **a coppa pigmentata**, in diversi taxa: **(C)** platelminta, **(D)** patella (gasteropode) **(E)** polichete, **(F)** bivalve. In celeste la massa vitrea che protegge l'occhio.

Limiti dell'occhio a calice

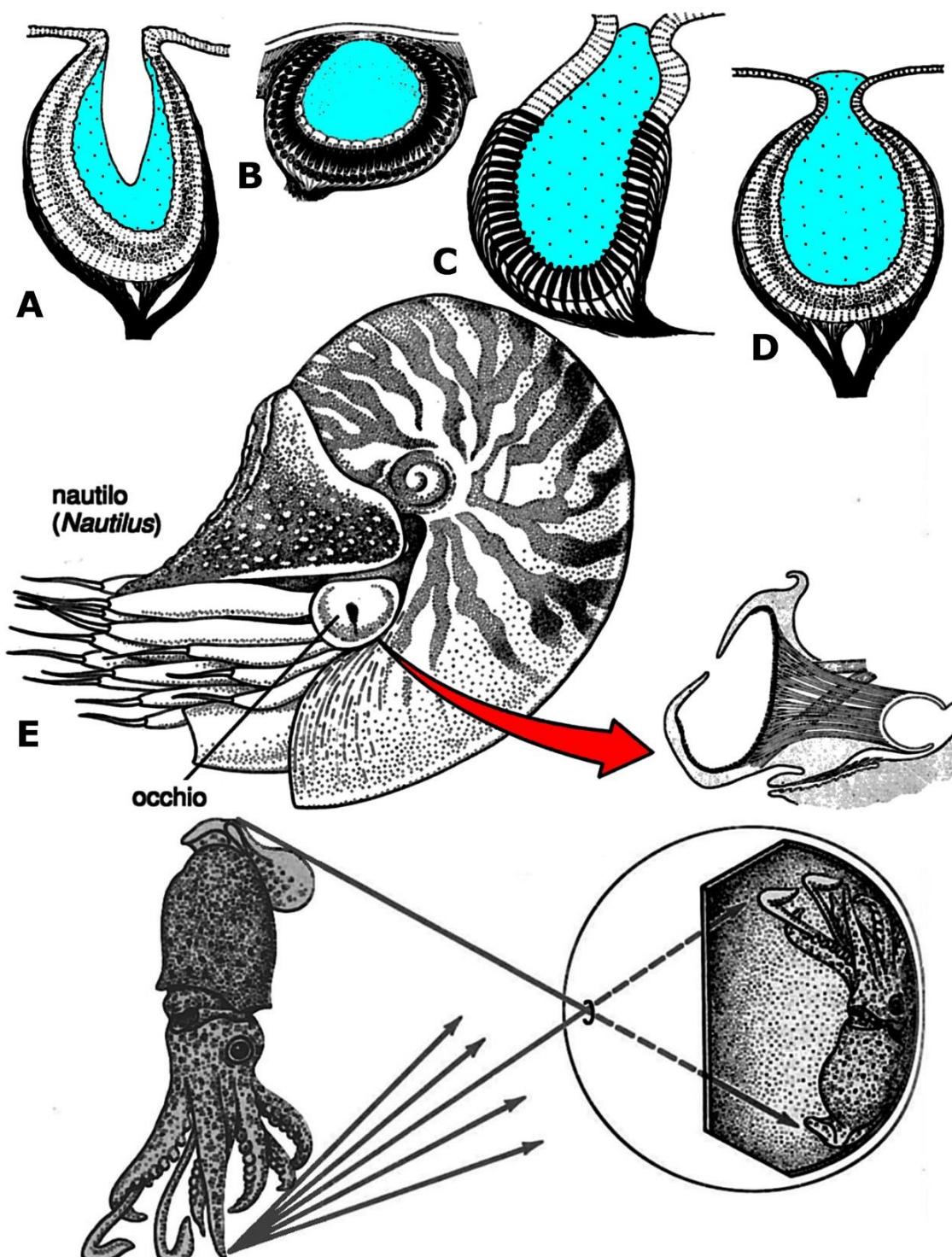
**A****B****C**

(A) Se i raggi luminosi fossero tutti paralleli, gli occhi a calice sarebbero in grado di osservare una immagine **a fuoco**. Nella realtà questo non succede.

(B) I raggi luminosi che provengono da ogni singolo punto di un oggetto procedono in tutte le direzioni e colpiscono ogni regione dell'occhio. Infinite immagini dell'oggetto si sovrappongono e non si forma una immagine definita.

(C) In un **occhio puntiforme** la maggior parte delle immagini viene schermata e, in teoria, sarebbe possibile ottenere una singola **immagine capovolta**.

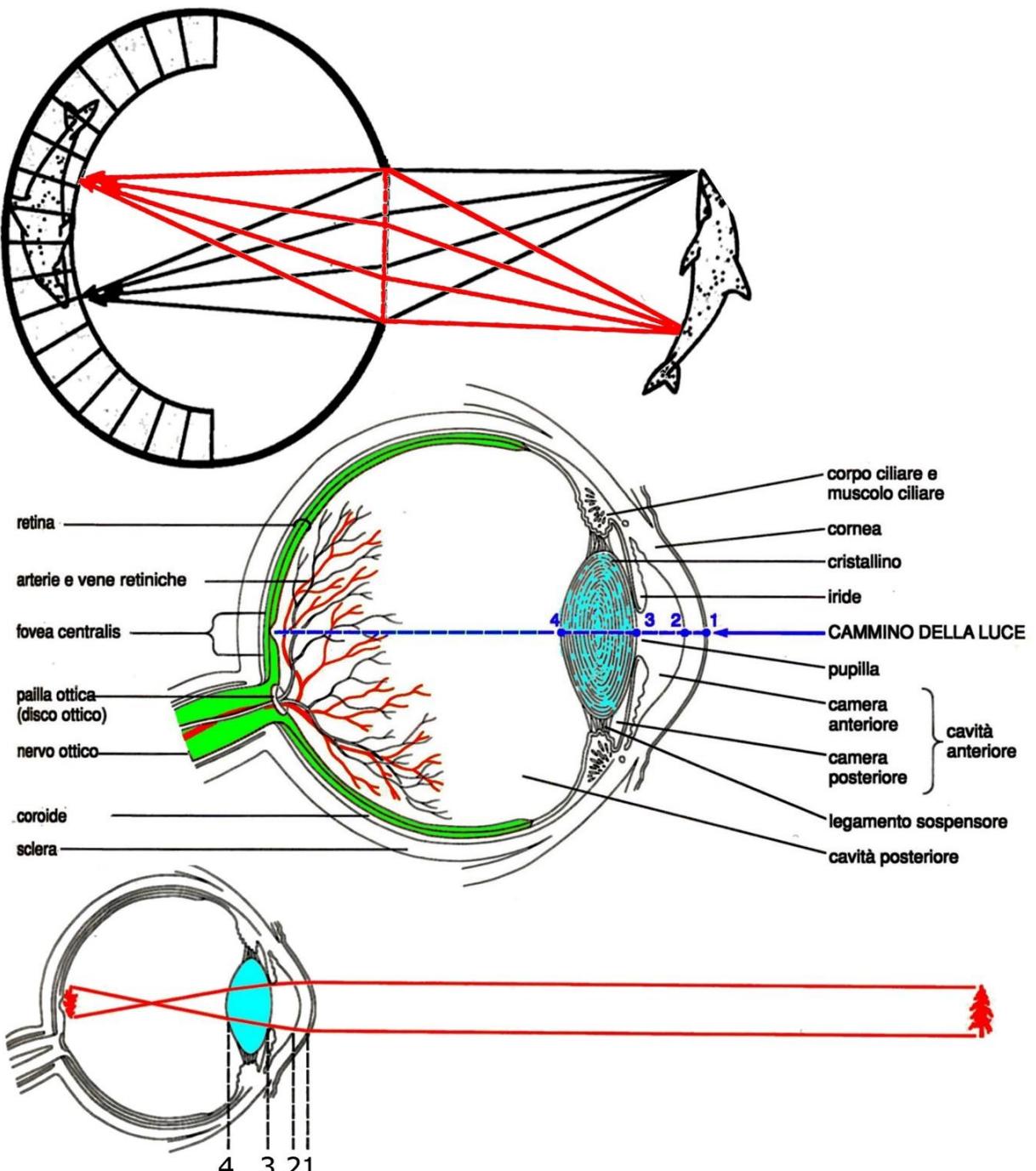
Occhio stenopeico



Alcuni **occhi puntiformi** di invertebrati che consentono di ottenere immagini grossolane, ma riconoscibili: **(A)** lumaca di mare; **(B)** *Nereis* (polichete); **(C)** *Haliotis* (gasteropode); **(D)** bivalve. **(E)** Nell'**occhio stenopeico** del *Nautilus*, l'immagine, capovolta è debole poiché soltanto una piccola quantità della luce diffusa da un oggetto attraversa il foro stenopeico e penetra nell'occhio.

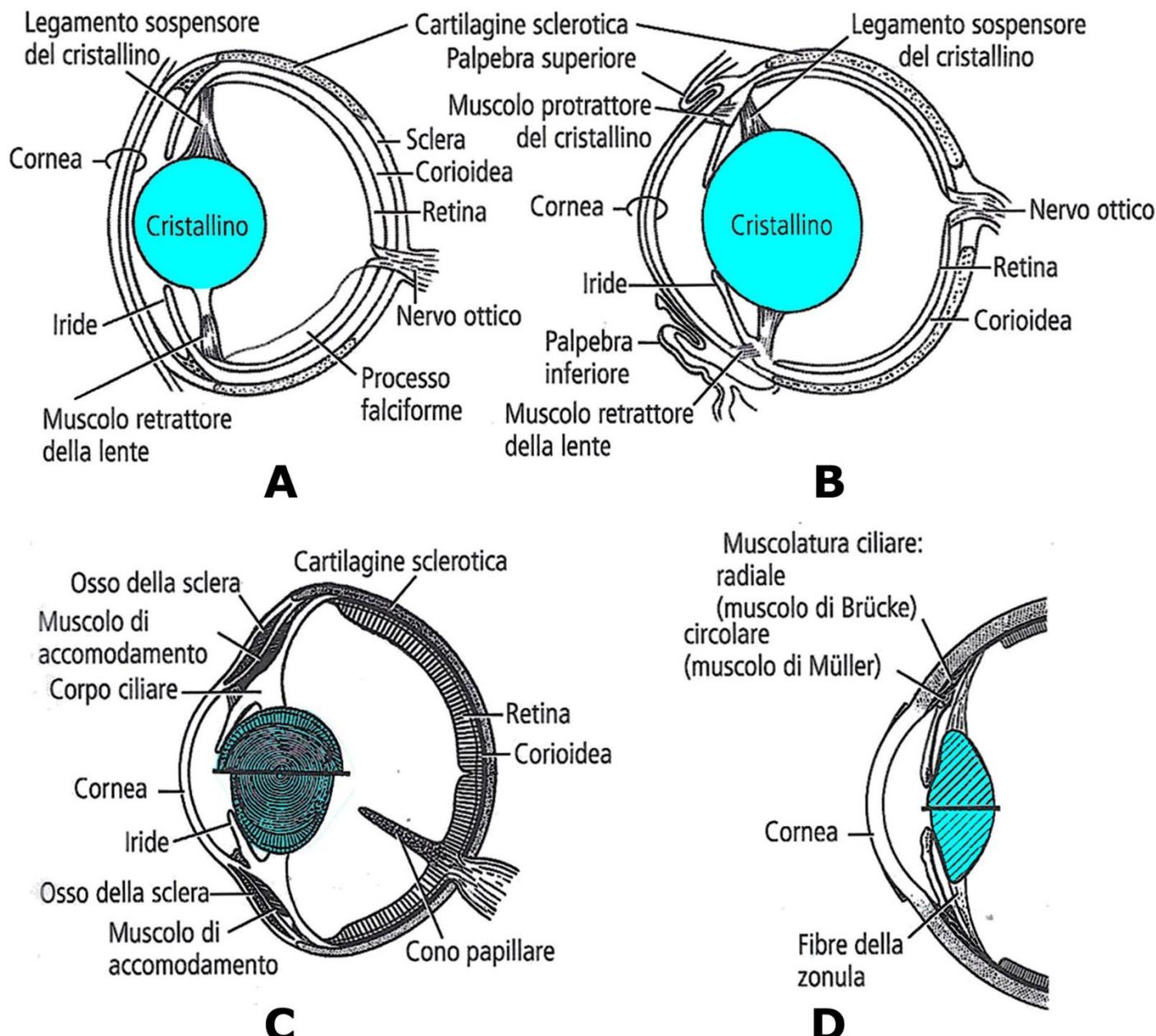


Occhio con lente



Una alternativa all'occhio stenopeico consiste nel trovare il modo di far convergere i raggi luminosi che provengono da un punto dell'oggetto in un singolo punto della superficie fotosensibile dell'occhio, la **retina**. Questo meccanismo è costituito da una **lente**, solitamente il **cristallino**. Il cristallino deriva dalla massa vitrea vista precedentemente. Mentre la luce si propaga verso la retina i raggi luminosi vengono deviati dalle superfici anteriori (1 e 3) e posteriori (2 e 4) della **cornea** e del cristallino.

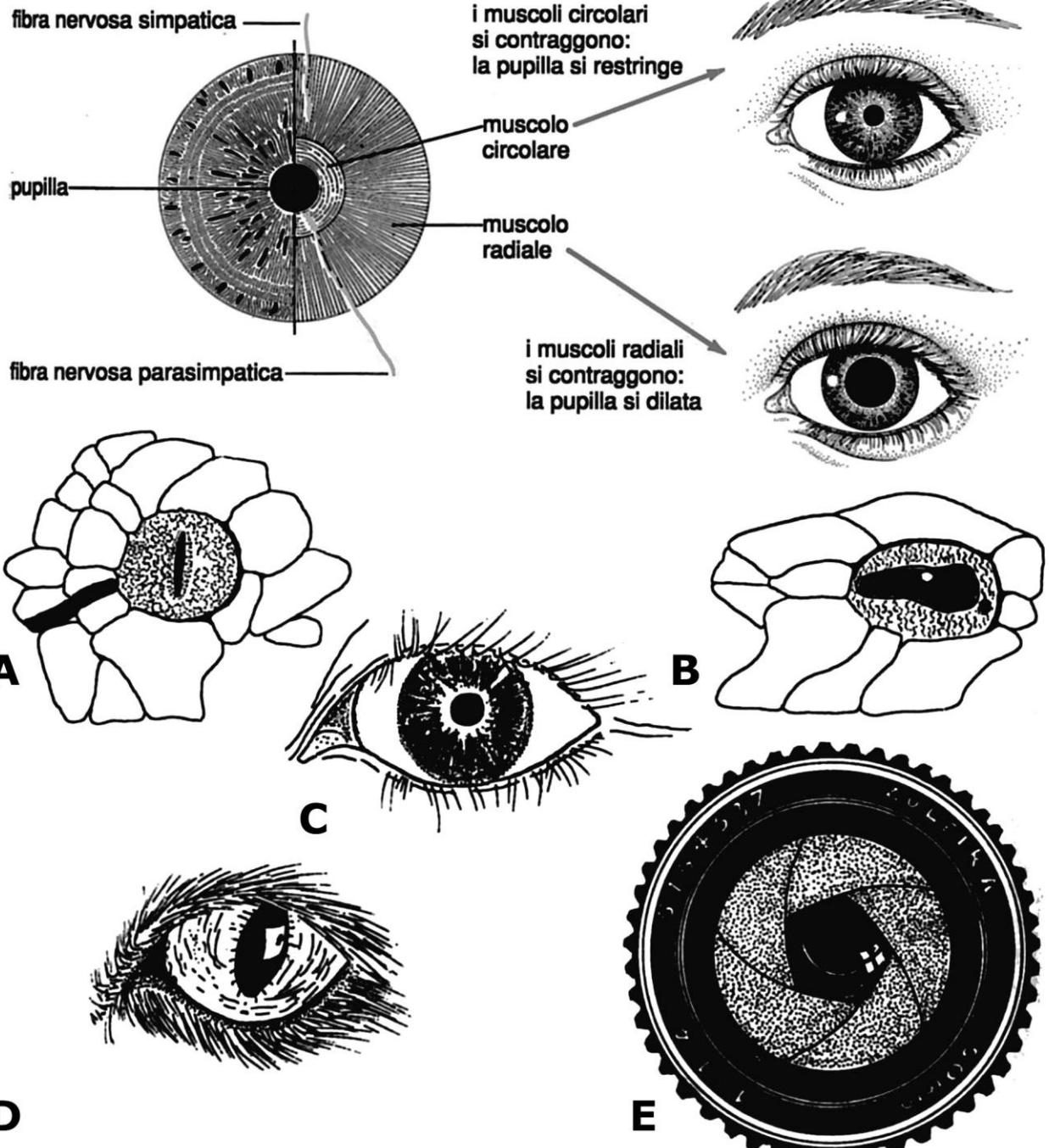
Accomodamento



Gli **anamni** possiedono una **lente rigida**. **(A)** Nei teleostei la lente viene spostata indietro per l'accomodamento a distanza, **(B)** nei lissanfibi la lente viene spostata in avanti per l'accomodamento da vicino. Gli **amnioti**, eccettuati i serpenti, possiedono una **lente elastica** e sono impostati sulla visione da lontano. **(C)** Nei sauropsidi la lente viene compressa dalla muscolatura, **(D)** nei mammiferi la contrazione dei muscoli riduce la tensione sulla lente che si inspessisce.



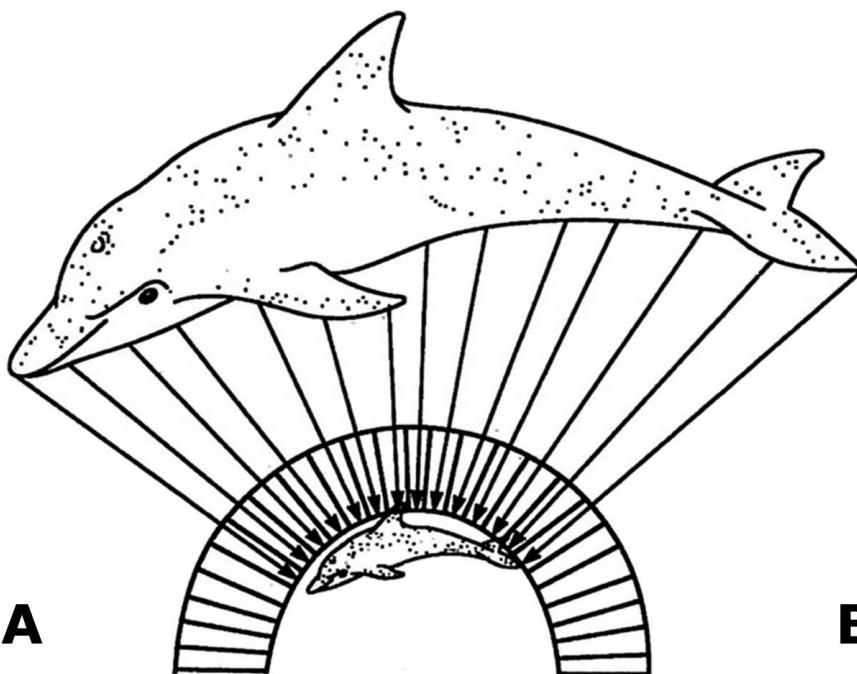
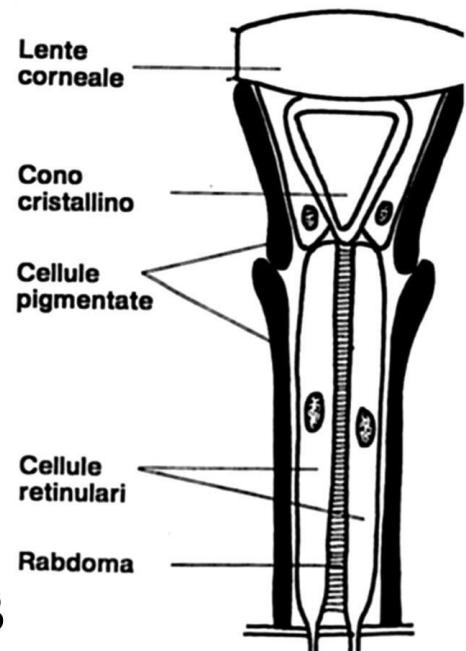
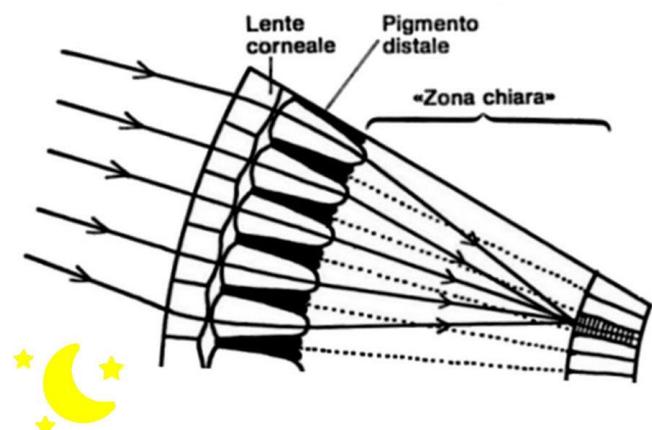
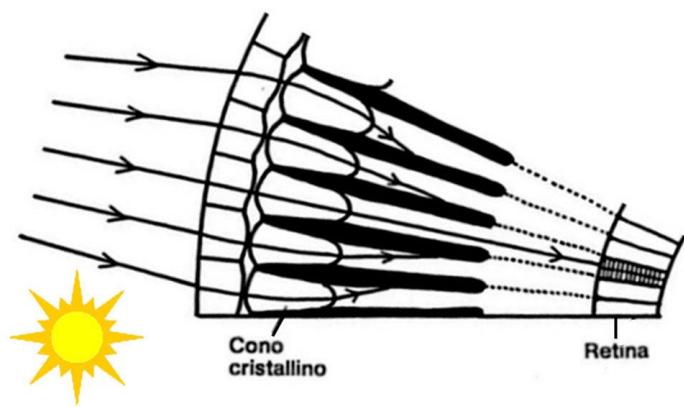
Pupilla



Il diametro della pupilla varia in funzione dell'intensità della luce. La pupilla si dilata in luce debole e viceversa. La forma esatta della pupilla non ha una particolare rilevanza, il che ne spiega la variabilità. **(A)** Pitone reticolato; **(B)** *Rhinocheilus*, un serpente; **(C)** uomo; **(D)** gatto; **(E)** diaframma di una macchina fotografica.



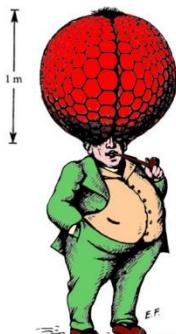
Occhio composto

**A****B****Ommatidio****C Sovrapposizione****D Apposizione**

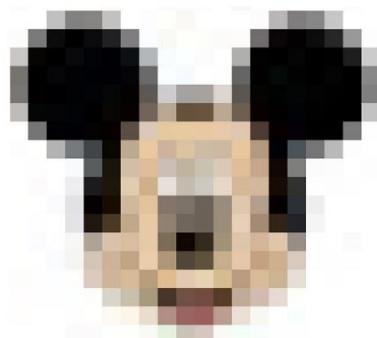
(A) L'occhio composto è formato da un certo numero di unità indipendenti, gli ommatidi (**B**). Presenta una struttura a calice ribaltata per cui l'immagine non risulta capovolta. L'occhio rappresentato funziona per **apposizione**, che è la modalità tipica in condizioni di buona illuminazione, caratteristico di granchi e api. Gli occhi per **sovraposizione**, nei gamberi, nelle aragoste e nelle falene, al buio funzionano come tali, ma in condizioni di sufficiente luminosità funzionano come occhi per apposizione. In questi occhi composti cambia il (**C**) percorso dei raggi luminosi in condizioni di adattamento al buio e (**D**) alla luce.



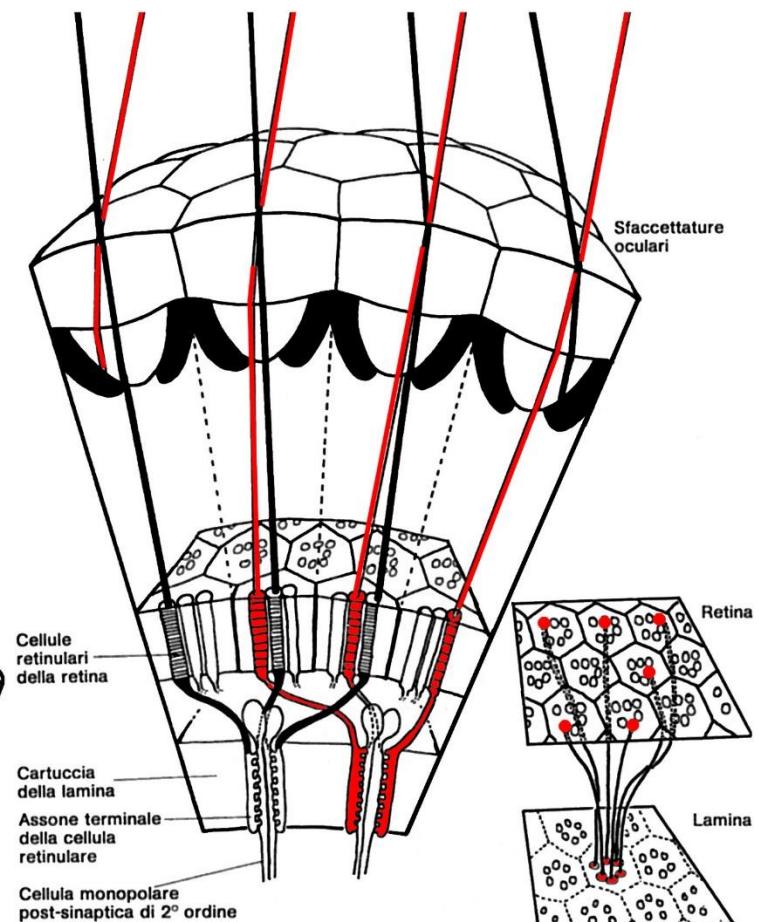
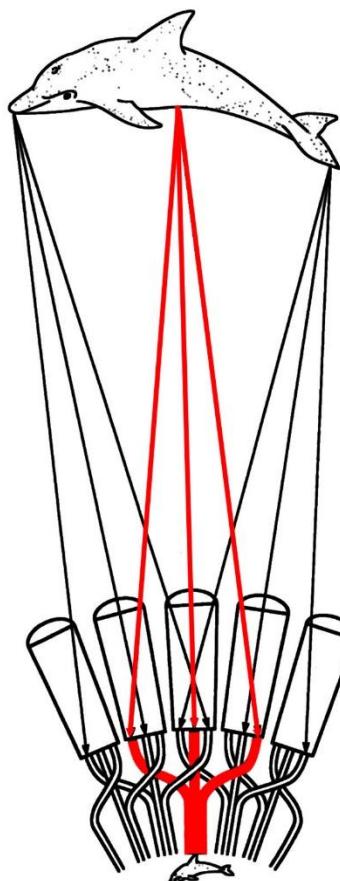
Potere di risoluzione



Come apparirebbe un uomo dotato di occhi composti, ma con l'usuale capacità di risoluzione.

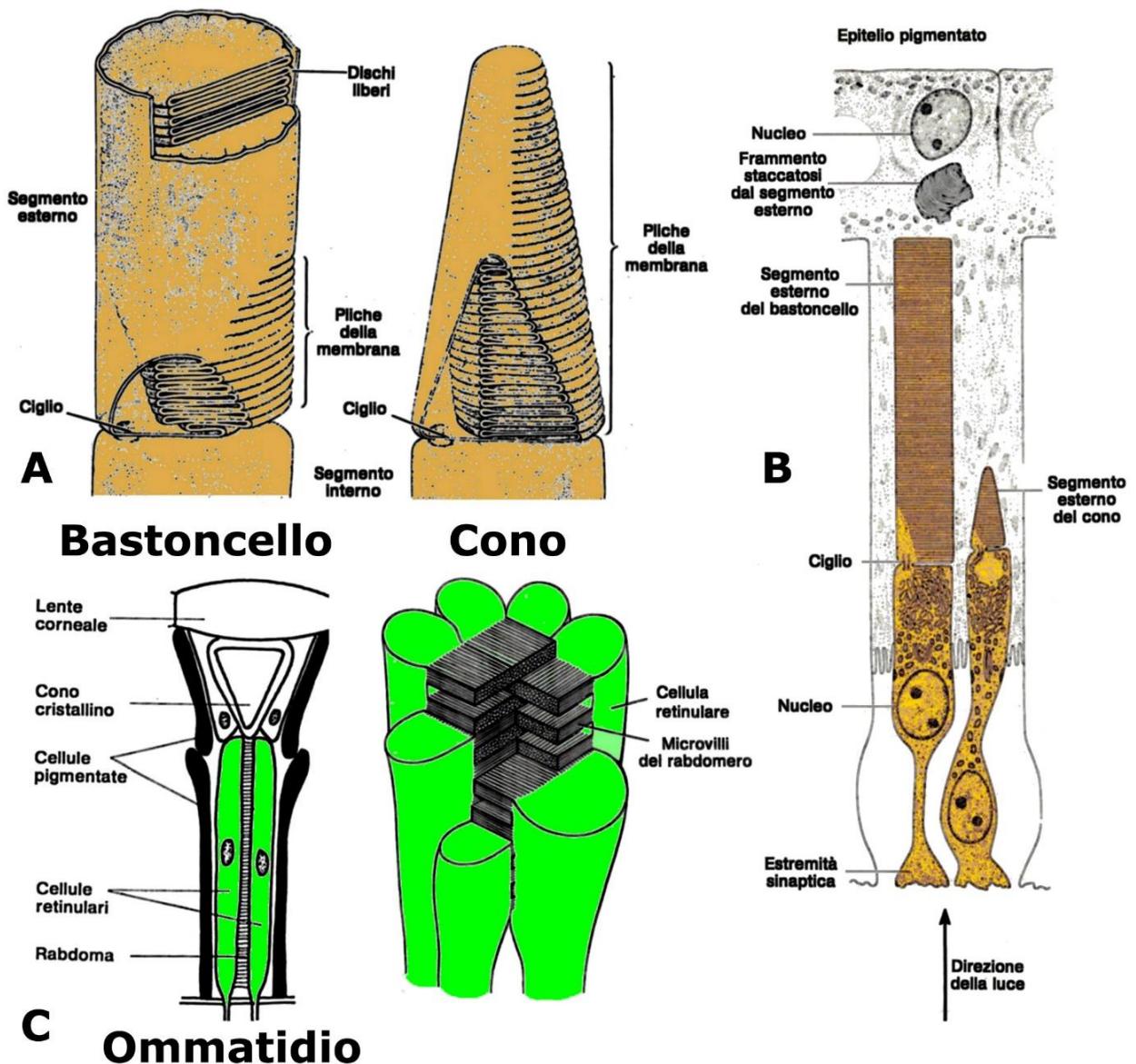


Immagini a risoluzione diversa



Una delle differenze più evidenti tra i due modelli di occhio, è dato dal fatto che l'**occhio composto** presenta una risoluzione molto inferiore rispetto al tipico **occhio fotografico** dotato di lente. Alcuni insetti hanno però sviluppato una **retina a sovrapposizione neurale** in grado di accrescere notevolmente il **potere di risoluzione**. In pratica i raggi di luce provenienti da un singolo punto stimolano **cellule retinulari** diverse in **ommatidi** adiacenti, ma gli assoni di queste ultime convergono su una sola cartuccia ottica della lamina nervosa.

Fotorecettori

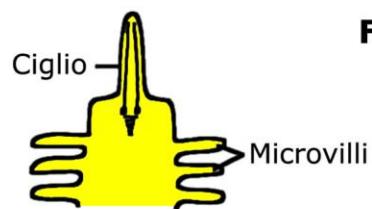
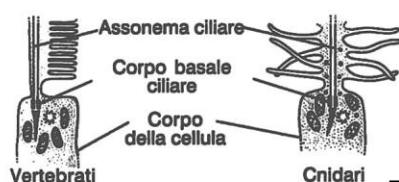


I fotorecettori si dividono in **ciliari** e **rabdomeric**i. Nei primi i **fotopigmenti** si trovano sulla membrana di un **flagello**, nei secondi sui **microvilli** delle cellule fotorecettrici. **(A)** Formazione delle membrane fotorecettrici in un **bastoncello** e in un **cono** della retina di rana. Nel primo i sacchi lamellari si distaccano dopo essersi formati da pliche della membrana esterna. **(B)** Si nota che, sia nel bastoncello che nel cono l'“antenna”, ovvero il segmento esterno, è orientato verso l'**epitelio pigmentato**, cioè in senso opposto a quello della sorgente luminosa. **(C)** Alcuni crostacei, e tra i molluschi il polpo, sono in grado di rilevare la luce polarizzata. In questo caso i **rabdomeri** interdigitati delle **cellule retinulari** contigue, che formano il **rabdoma**, formano due serie di microvilli disposti in strati perpendicolari fra di loro.

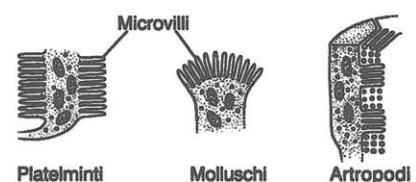


Filogenesi dei fotorecettori

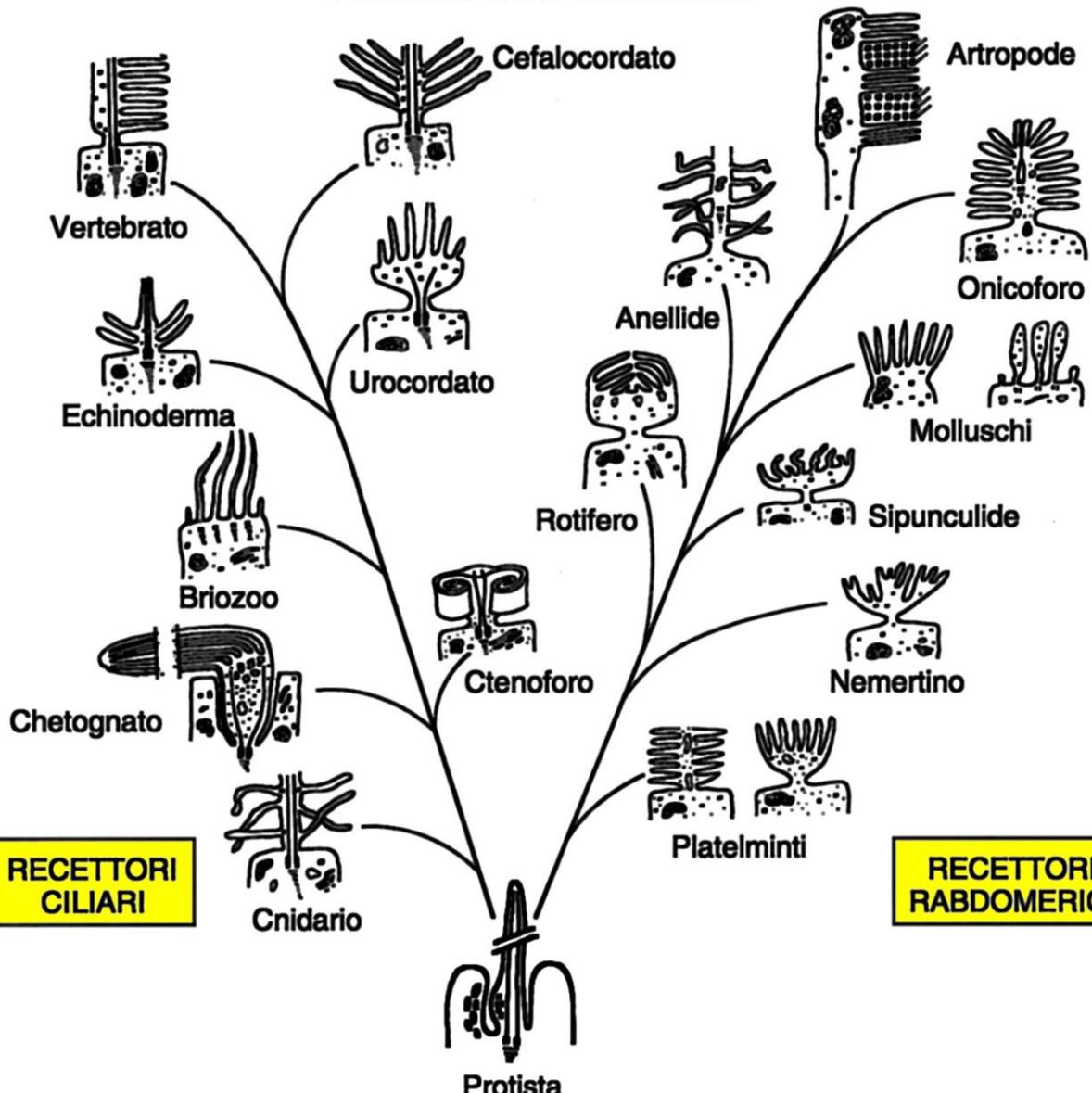
Fotorecettori ciliari



Fotorecettori rhabdomericci



Fotorecettore ancestrale?

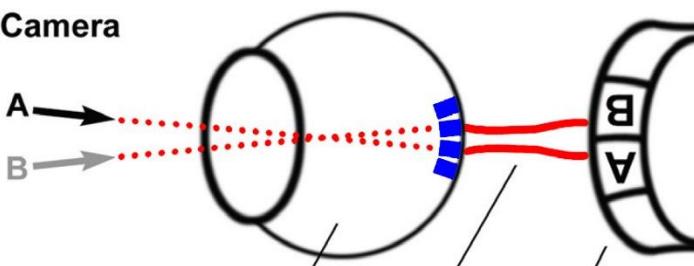


Una interpretazione, molto controversa, spiega la distribuzione dei due tipi di fotorecettori nel regno animale, **rhabdomericci** e **ciliari**, mettendola in relazione con il tradizionale albero filogenetico e la dicotomia tra **protostomi** e **deuterostomi**.

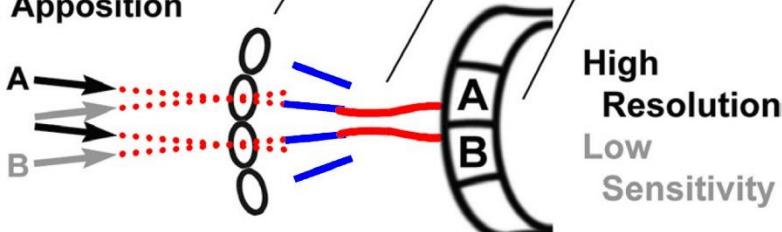


Occhi a confronto

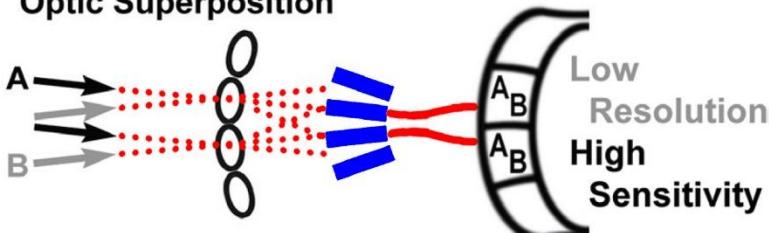
(A) Camera



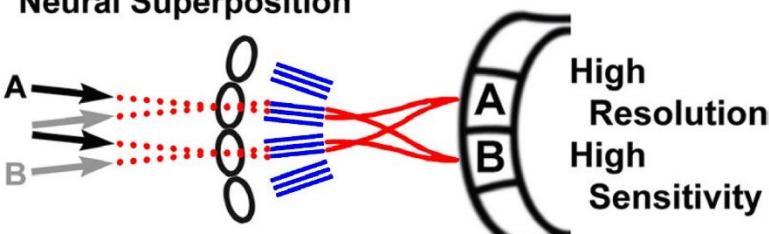
(B) Apposition



(C) Optic Superposition



(D) Neural Superposition

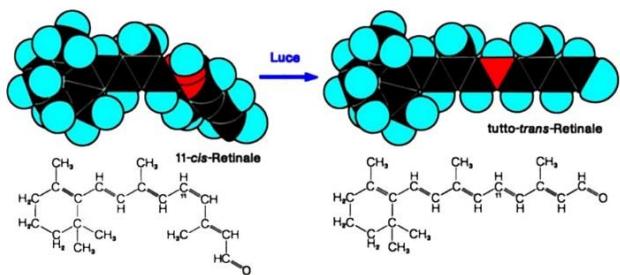


A) L'occhio **fotografico** con lente dei vertebrati e dei cephalopodi genera una **immagine invertita**. In condizioni di luce intensa i **coni** garantiscono una risoluzione elevata, in condizioni di luce scarsa i **bastoncelli** assicurano una buona sensibilità, ma a scapito della risoluzione. **(B)** Un **occhio composto** produce una **immagine diretta**. Quello per **apposizione** degli insetti diurni presenta una discreta risoluzione, ma richiede una buona illuminazione. **(C)** Quello per **sovraposizione** degli insetti notturni funziona anche con scarsa illuminazione, ma con una perdita della risoluzione. **(D)** Quello a **sovraposizione neurale** dei ditteri mantiene la risoluzione elevata dell'occhio per apposizione, senza una diminuzione della sensibilità.

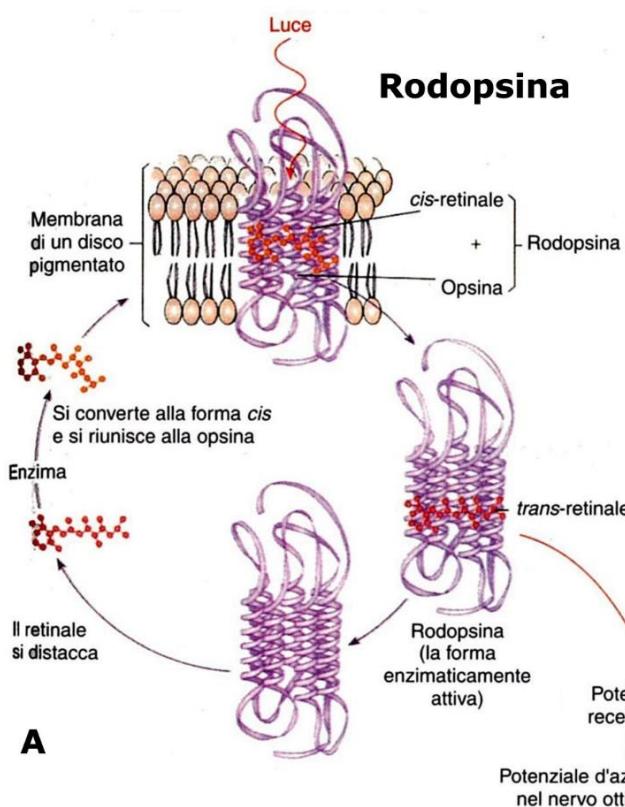


Ciclo visivo

Retinale

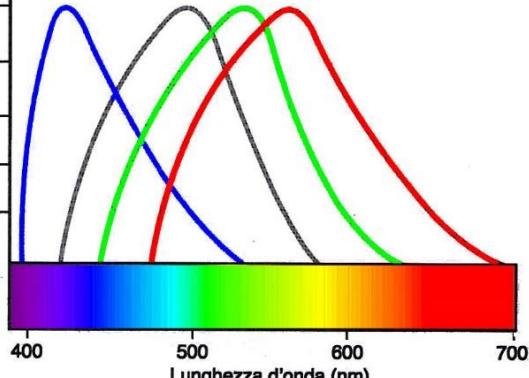


Rodopsina



Assorbimento della luce (percentuale del massimo)

Coni del blu
Bastoncello 420 nm
Coni del verde 500 nm
Coni del rosso 530 nm
560 nm



B

Assorbimento della rodopsina

Neurottero (Ascalafidi)
Grandotto
Zanzara
Moscone della carne

Falena

C

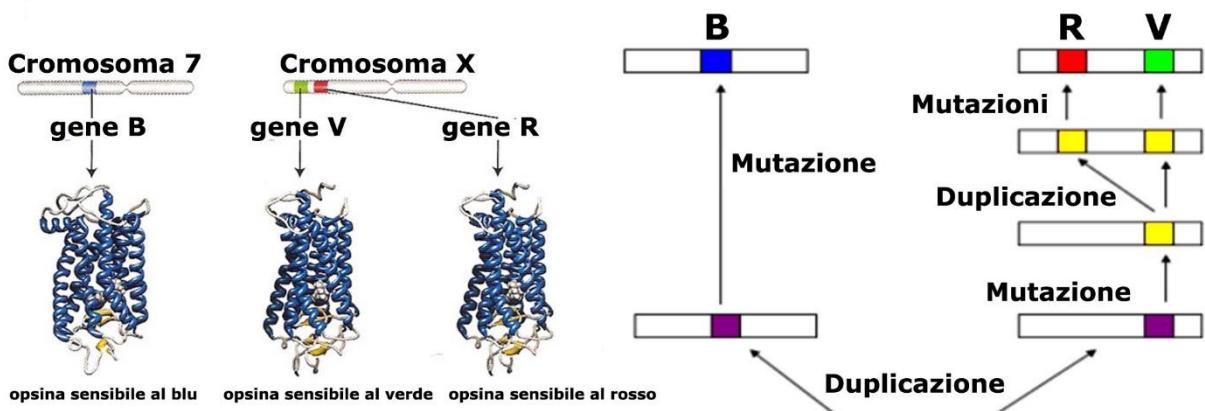
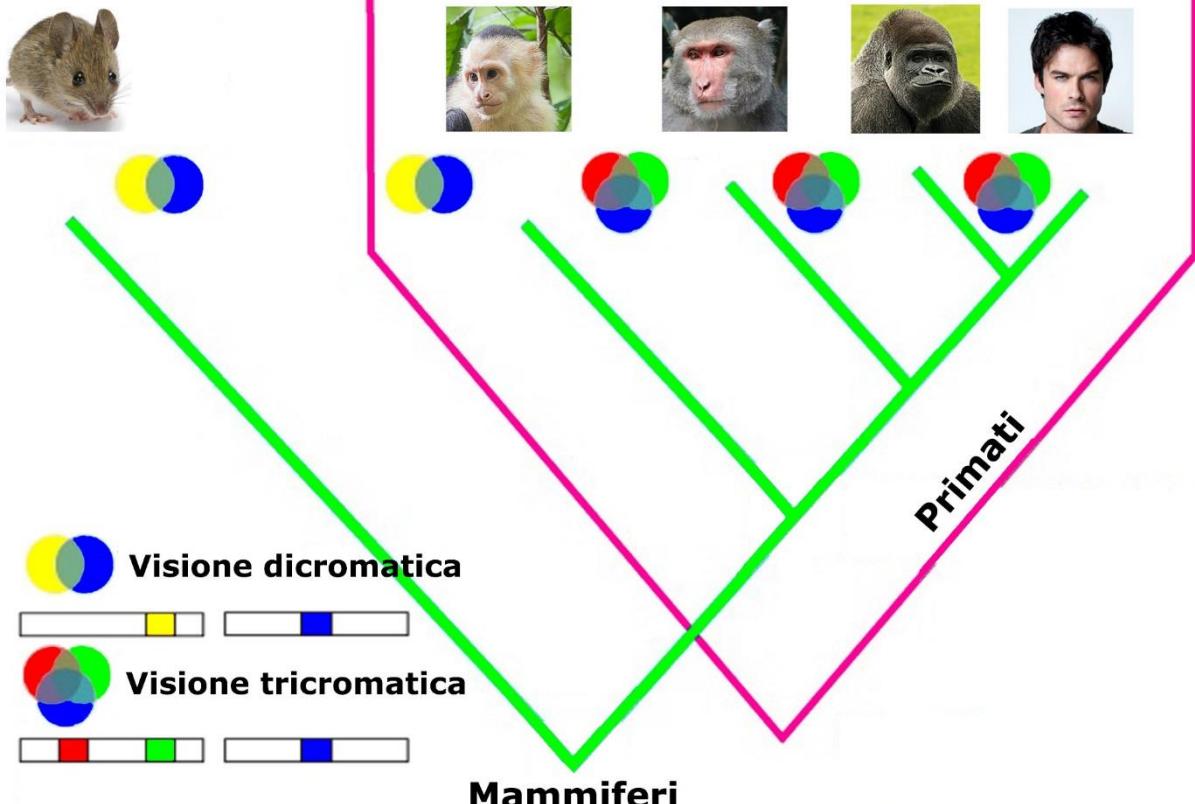
Assorbimento della rodopsina

300 400 500 600 700

Lunghezza d'onda (nm)

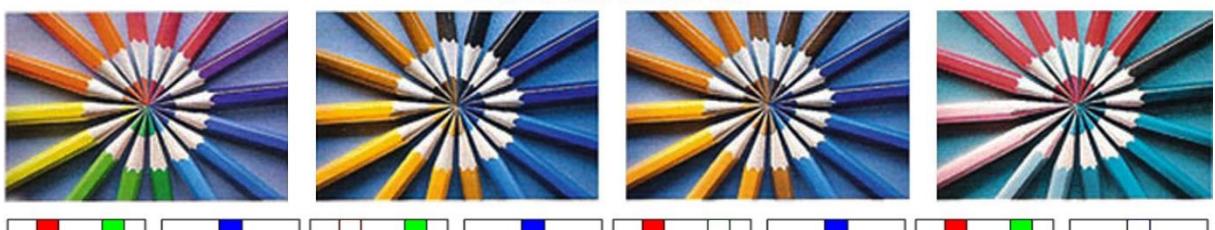
(A) In un bastoncello la luce provoca una modificaione di conformazione del **retinale** che passa dalla forma cis a quella trans. Questo ne provoca il distacco dalla **rodopsina** convertendola in una forma enzimaticamente attiva e dando il via a una serie di reazioni che portano alla produzione del segnale da parte del neurone. Una volta distaccatosi il retinale viene riconvertito nella forma cis per cui può ricombinarsi con l'opsina riformando il pigmento visivo rodopsina. **(B)** Nell'uomo il picco di assorbimento del cis-retinale della rodopsina è 498 nm, mentre i coni del blu hanno il massimo di assorbimento a 440 nm, quelli del verde a 535 nm e quelli del rosso a 575 nm. Il cervello percepisce l'intera gamma dei colori dall'integrazione dell'attività dei coni. **(C)** Nell'immagine le sensibilità spettrali delle rodopsine di alcuni artropodi. La sensibilità visiva varia molto a seconda delle abitudini degli animali. Ad esempio, gli scoiattoli grigi e alcuni uccelli possiedono solo coni, i pipistrelli e le civette solo bastoncelli.

Visione a colori



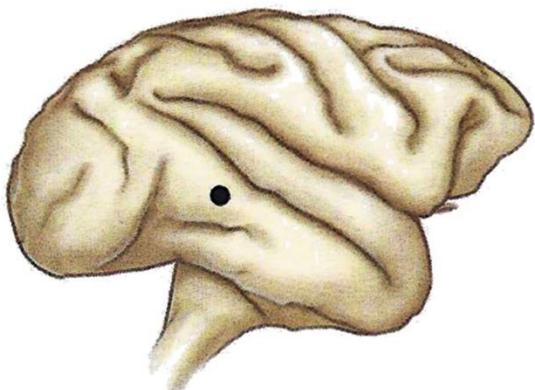
Il gene della rodopsina si trova sul cromosoma 3

Daltonismo



Anche le opsine appartengono alla famiglia dei recettori accoppiati alle **G proteine con sette domini transmembrana**. Nei bastoncelli si trova principalmente la rodopsina, mentre nei coni sono presenti tre tipi di opsine. In ciascun cono si attiva uno solo dei geni.

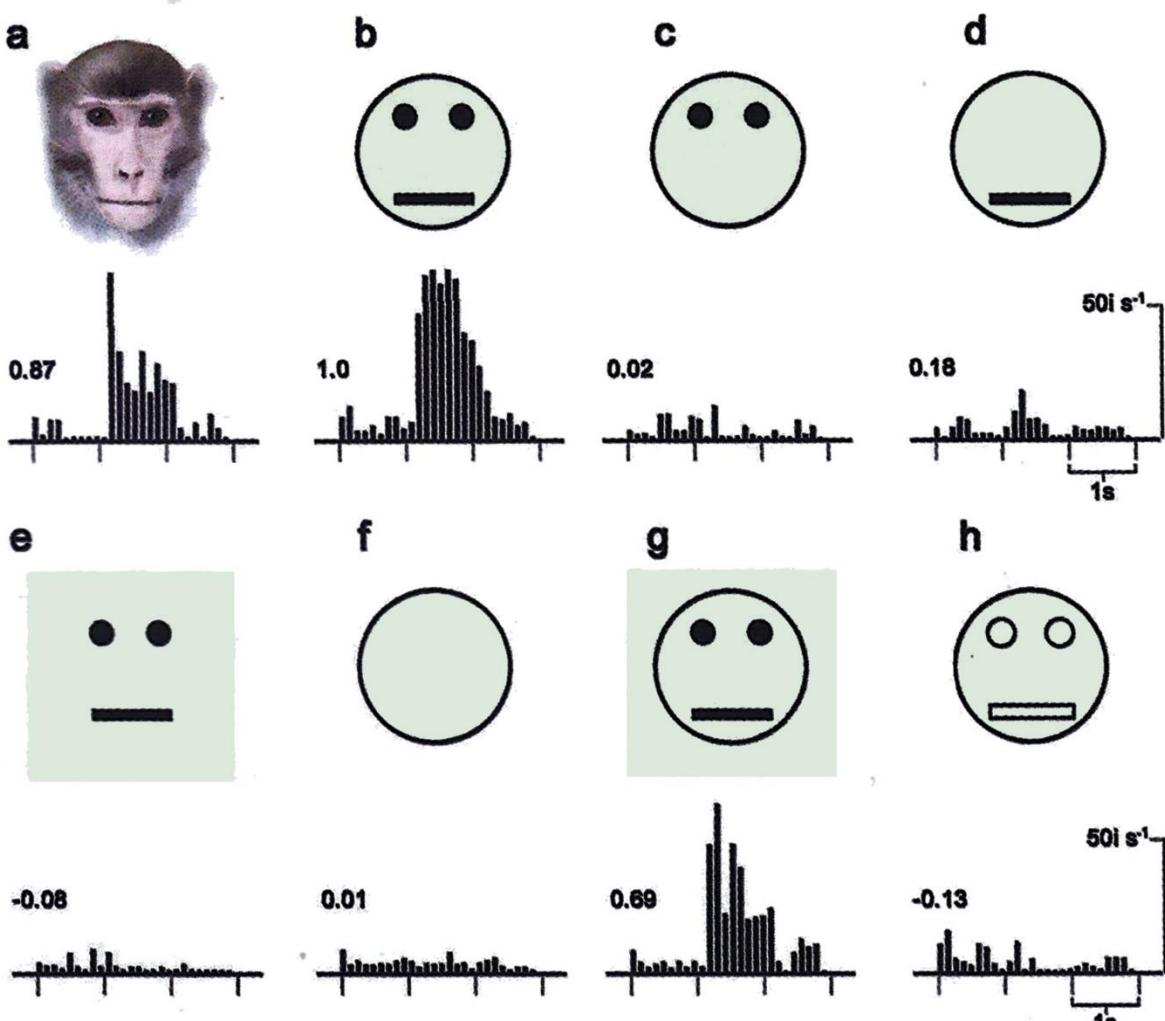
Riconoscimento dei volti



Il rilevamento olistico dei volti.

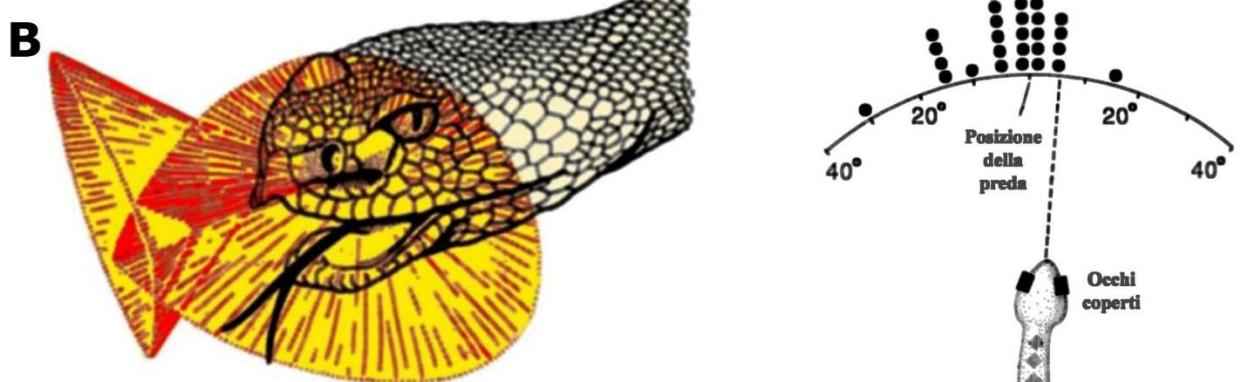
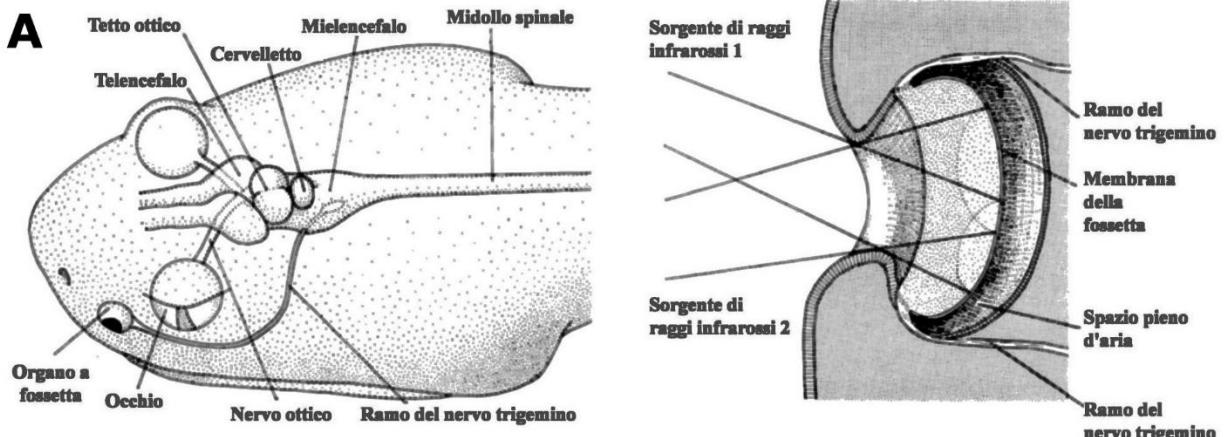
In alto: il sito di registrazione e la posizione di una cellula per il rilevamento dei volti.

In basso (a-h): l'altezza delle barre indica la frequenza di scarica dei potenziali d'azione e quindi il livello di riconoscimento facciale in risposta a vari tipi di stimoli facciali.



È evidente che non si vede con gli occhi, ma con il cervello, il quale solo è in grado di interpretare le immagini che si formano sulla retina. Un'altra riflessione che si potrebbe fare è che, evidentemente, anche se non esistessero gli occhi, esisterebbero i colori, i quali sono una manifestazione indipendente dall'osservatore. L'osservatore però è in grado di influenzare, attraverso la selezione naturale, la formazione di specifici pattern, ad esempio la livrea, negli altri organismi. Questi pattern si formano in quanto possono avere, e di solito è così, un valore funzionale per l'organismo che li manifesta.

Termorecettori



Crotalus horridus



Desmodus rotundus

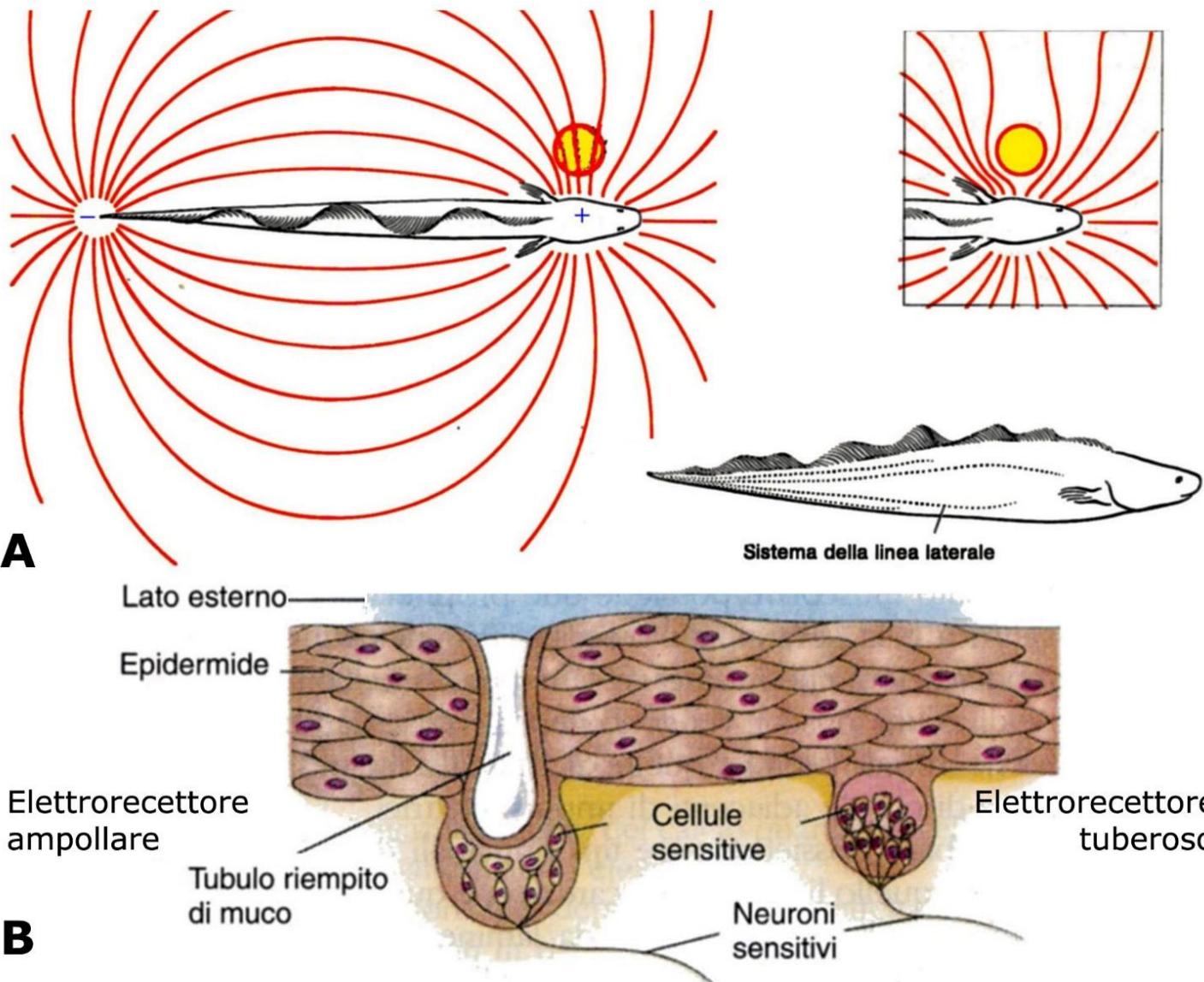


Triatoma infestans

(A) Struttura delle **fossette termosensibili** di *Crotalus viridis*. La sensibilità delle fossette consente al crotalo di individuare la posizione di una fonte di calore.

(B) Un serpente a sonagli, cui siano stati coperti gli occhi, è capace di individuare una preda. Ciascun punto rappresenta un singolo attacco ad occhi coperti e la maggior parte di essi corrisponde alla posizione della preda. Sono state ipotizzate due possibili modalità di funzionamento dei **termorecettori**: **fototrasduzione**, che prevede il riconoscimento diretto delle radiazioni infrarosse, con un sistema simile alla fotorecezione delle opsine; **termotrasduzione**, in cui le radiazioni infrarosse sarebbero captate indirettamente tramite il riscaldamento dei tessuti delle fossette che attiverebbe i termorecettori. Il meccanismo reale rimane però ancora da chiarire. La **termorecezione** è meno comune in ambiente acquatico.

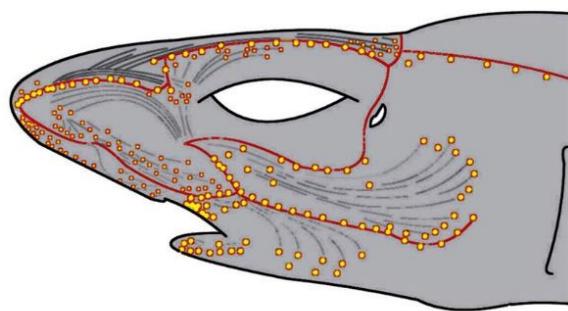
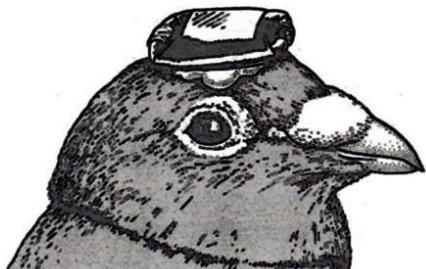
Elettorecettori



(A) Il pesce elettrico *Gymnarchus* genera un campo elettrico con un organo presente nella coda e lo recepisce con gli elettorecettori concentrati nel capo. Il campo elettrico viene distorto dagli oggetti attigui. **(B)** Nella cute di *Gymnarchus* sono presenti 2 tipi di **elettorecettori, ampollari e tuberosi**. Gli elettorecettori ampollari, un esempio sono le **ampolle di Lorenzini**, sono localizzati alla base di canali che contengono una sostanza gelatinosa. Sono recettori **tonici** e rispondono a scariche continue. Quelli tuberosi, presenti nei mormiriformi e altri pesci debolmente elettrici, sono recettori **fasici** e rispondono solo all'inizio e alla fine dello stimolo. Entrambi vengono utilizzati nella **elettrolocazione**. La elettorecezione non è presente in ambiente terrestre.



Magnetorecettori



Ampolle di Lorenzini

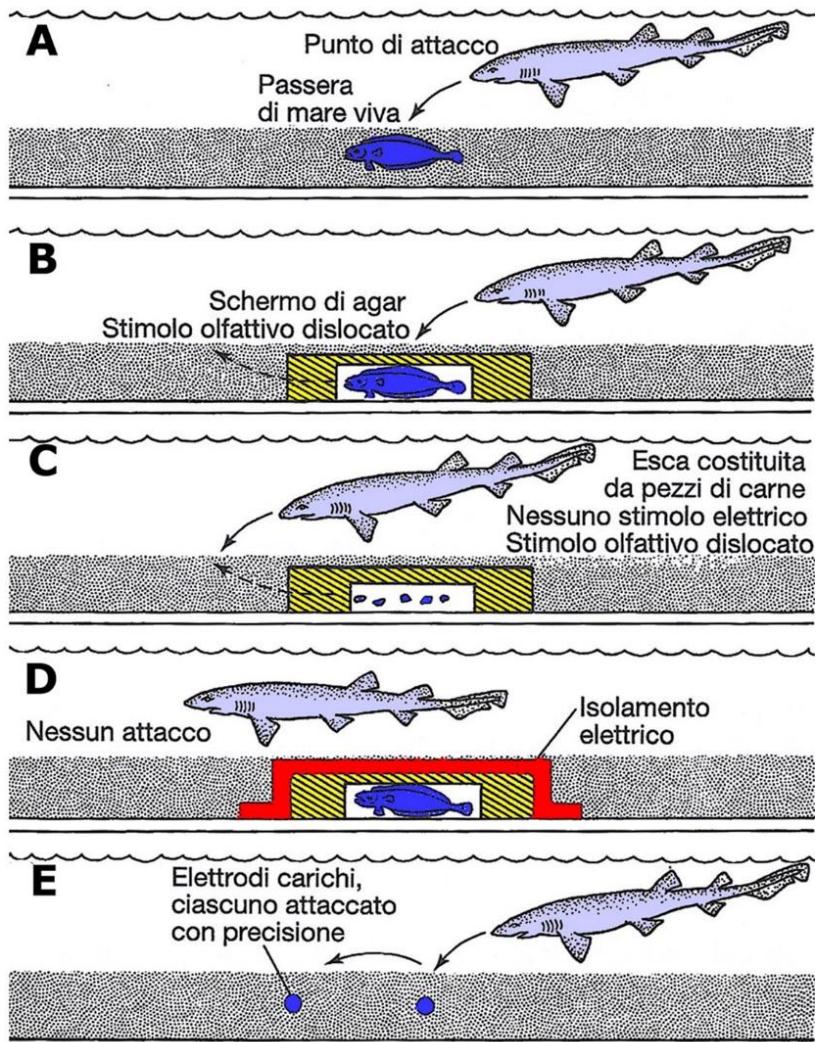
(A) Stimolo elettrico e olfattivo: preda individuata.

(B) Stimolo elettrico; olfattivo impreciso: preda individuata.

(C) Solo stimolo olfattivo impreciso: esca non individuata.

(D) Nessuno stimolo: preda non individuata.

(E) Solo stimolo elettrico: esca individuata.



Un magnete posto sul capo di un piccione viaggiatore disturba il rientro dell'uccello alla base di partenza suggerendo che questi sia in grado di utilizzare informazioni dal campo magnetico terrestre. Le **ampolle di Lorenzini**, poste nei pressi della **linea laterale**, consentono a squali e razze di percepire i **campi elettromagnetici** prodotti da possibili prede. La soglia di sensibilità di alcuni squali, anche solo 5 nV/cm, consente loro di percepire il campo magnetico terrestre e di usarlo quindi anche per l'orientamento in mare aperto.