

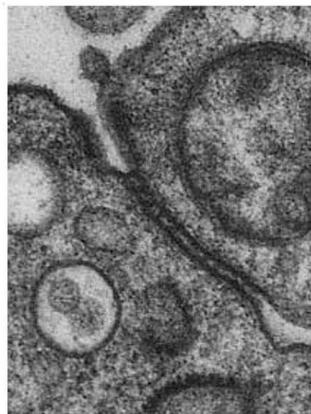


Zoologia generale (M-Z) 2022.

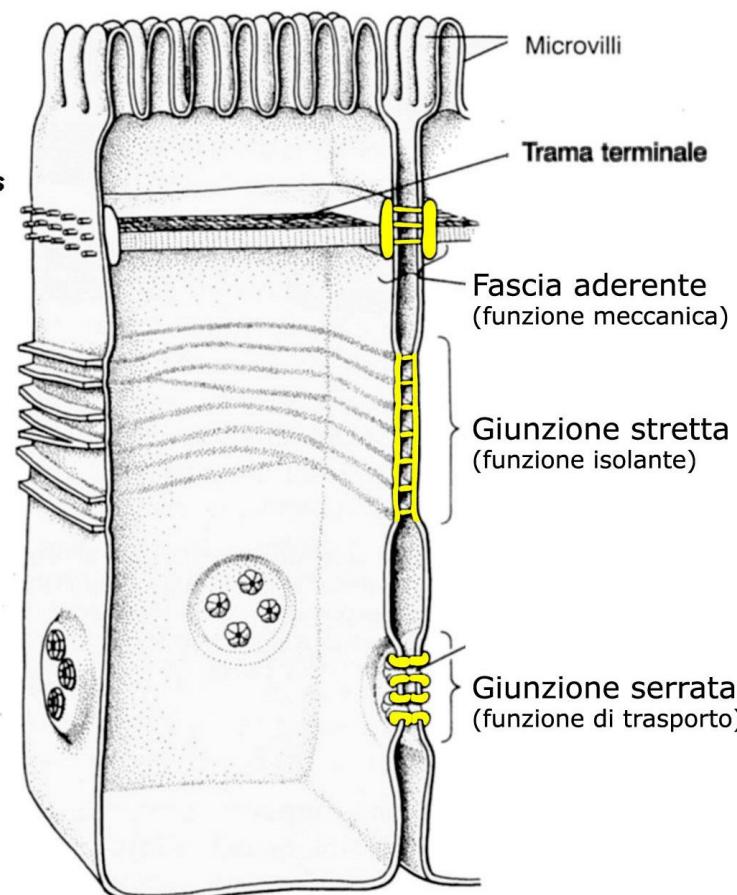
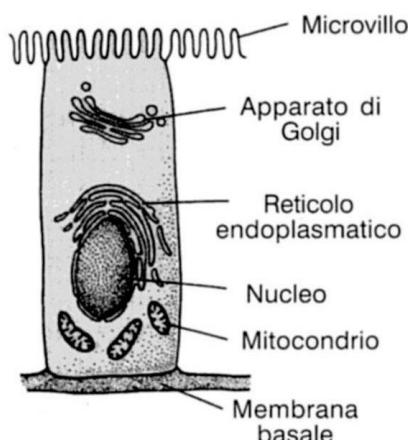
5. Tegumento, scheletro e locomozione



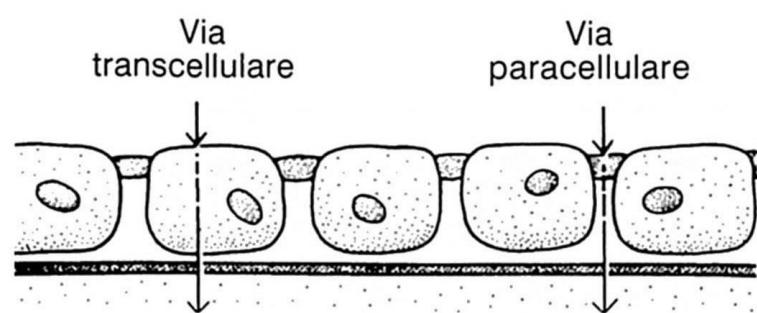
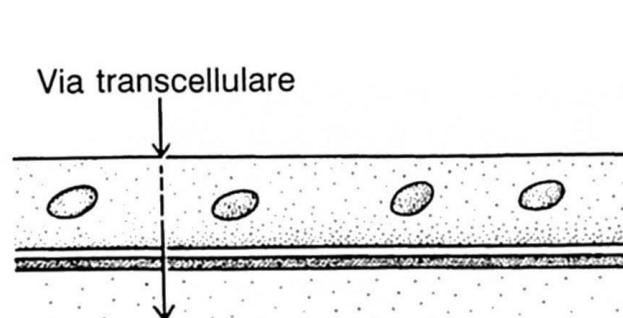
Epiteli e sincizi



In un tipico epitelio di echinoderma il complesso giunzionale apicale è formato da una **zonula adhaerens** e da una giunzione settata.



Sincizi ed epiteli cellulari





Epiteli e sincizi

Per definizione, un vero epitelio presenta una **polarità** apicale-basale, quindi una **lamina basale**, e **giunzioni** specializzate, non labili, tra le cellule. La mancanza di queste caratteristiche comporta il fatto che i poriferi non siano considerati dotati di veri tessuti come gli eumetazoi. Attualmente molti autori designano con il termine **membrana basale** solo le strutture contenenti tre lamine, lucida, densa e fibroreticolare, quest'ultima connettivale, mentre chiamano lamina basale, la classica composta solo dalle prime due. Le giunzioni possono essere puntiformi (*maculae*) o formare fasce (*zonulae*).

Giunzioni aderenti (funzione meccanica): *macula adhaerens* (desmosoma ed emidesmosoma), *zonula adhaerens* (giunzione intermedia, belt junction). Le cellule sono unite da microfilamenti che si dipartono da una fascia interna.

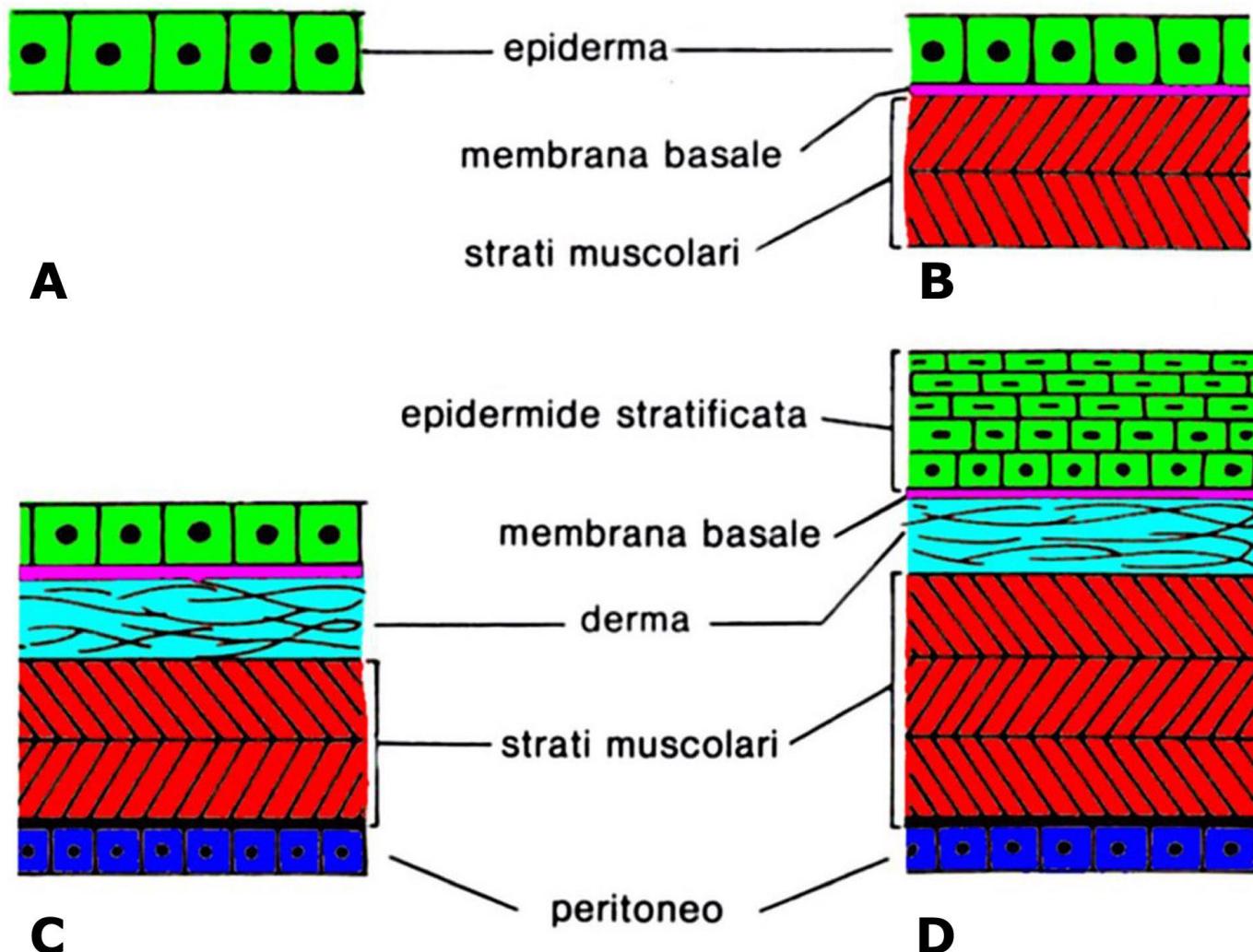
Giunzioni strette (funzione isolante): *zonula occludens* (fascia occludente, giunzione stretta, tight junction), giunzione settata (solo negli invertebrati). Le membrane cellulari giustapposte sono legate da proteine di superficie.

Giunzioni serrate (funzione di trasporto): *macula communicans*, *nexus*, gap junction. Lo spazio intercellulare è estremamente ridotto e attraversato da canali idrofili.

Nonostante la presenza di giunzioni in un **epitelio cellulare** esiste la possibilità di una diffusione non regolata negli spazi tra le cellule; in un **epitelio sinciziale**, invece, le sostanze che transitano devono passare attraverso le cellule, il che ne consente una regolazione diretta.



Tegumento e parete corporea





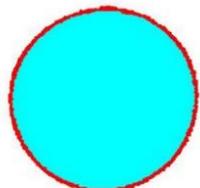
Tegumento e parete corporea

Il **tegumento** è lo strato esterno della **parete corporea**. Nei vertebrati è formato dalla **pelle**, o cute, (epidermide, e annessi, derma) e dal **sottocutaneo**, l'ipoderma, negli invertebrati è più vario: in generale cuticola, epiderma e connettivo.

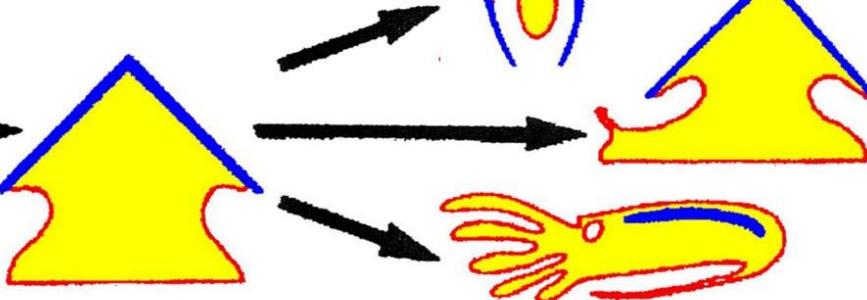
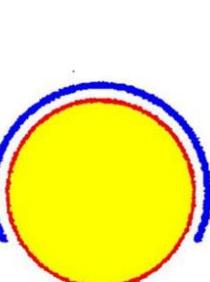
La parete del corpo di un animale aumenta la propria complessità nel corso del tempo. Schematicamente possiamo riconoscere i seguenti stadi.

(A) Nei radiati e in alcuni acelomati è presente solo un epiderma di origine ectodermica. **(B)** In numerosi invertebrati, sia acelomati che celomati, troviamo anche una muscolatura mesodermica. **(C)** In alcuni celomati invertebrati e alcuni cordati compare uno strato di derma e un mesotelio, epitelio celomatico, spesso definito impropriamente peritoneo, entrambi di origine mesodermica. Se gli strati muscolari presenti sono solo due sono quasi sempre longitudinali e circolari. Se sono presenti ulteriori strati muscolari spesso hanno andamento diagonale. Negli invertebrati l'epitelio esterno è monostratificato (**epiderma**). **(D)** Nella maggior parte dei vertebrati, e in pochi invertebrati, l'epitelio esterno è invece pluristratificato (**epidermide**). Anche la presenza di un vero **peritoneo**, privo della componente contrattile, è in realtà piuttosto raro e caratteristico dei vertebrati. Infine anche il **derma** degli invertebrati non corrisponderebbe propriamente al derma dei vertebrati, ma all'ipoderma, o sottocutaneo dei secondi, di origine esclusivamente mesodermica; il derma dei vertebrati origina anche dalle creste neurali, formazioni loro peculiari.

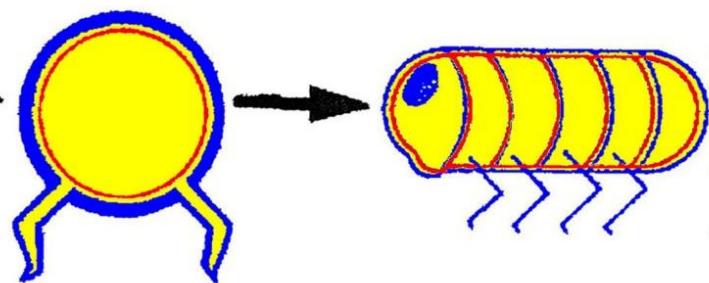
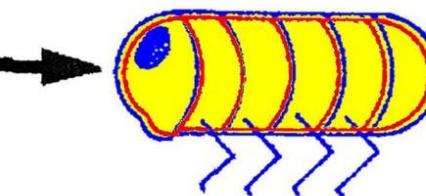
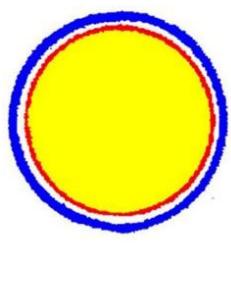
Scheletri



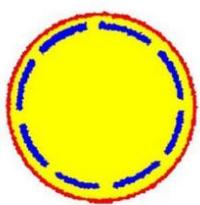
Idroscheletro



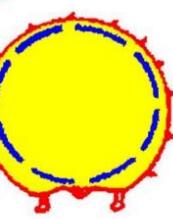
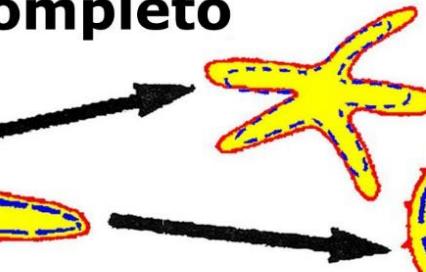
Esoscheletro incompleto



Esoscheletro completo



Endoscheletro





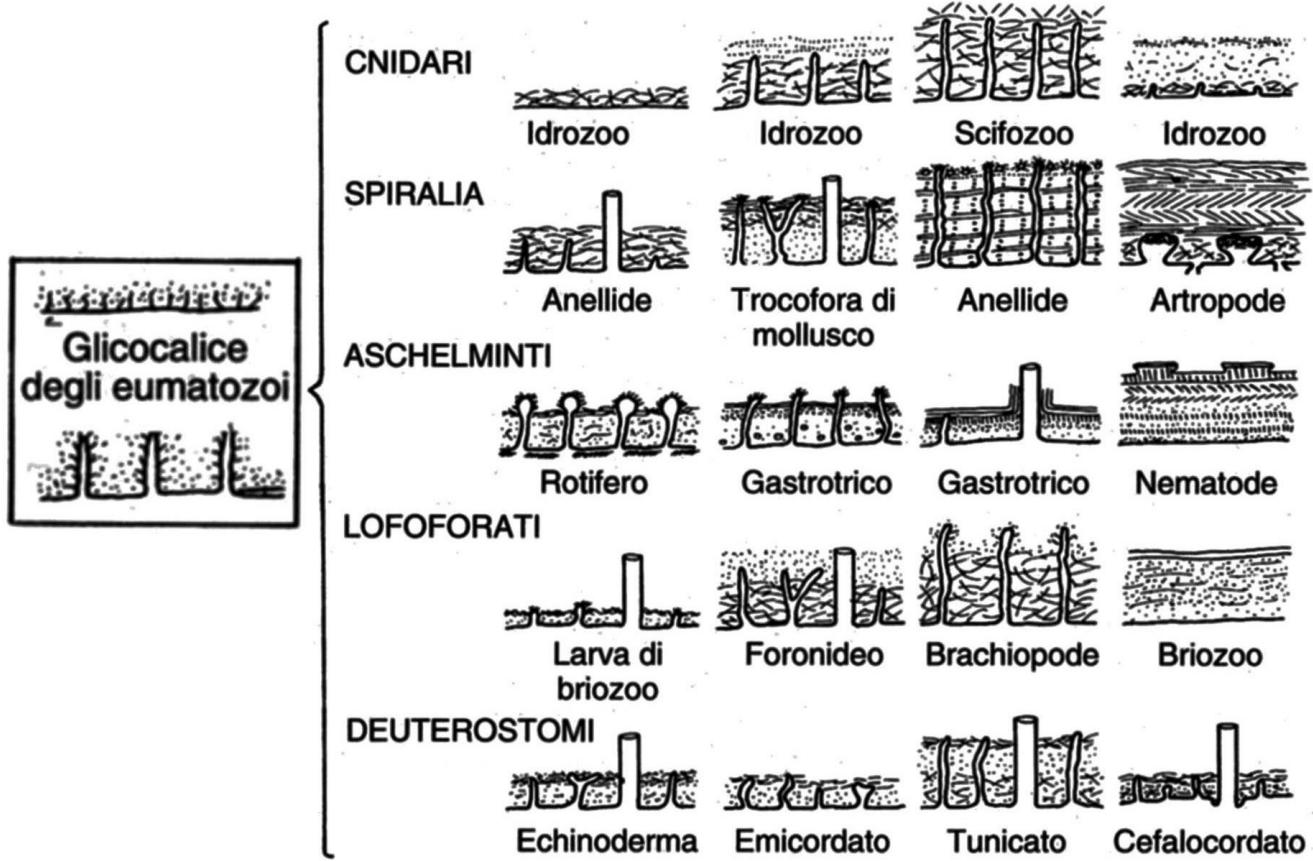
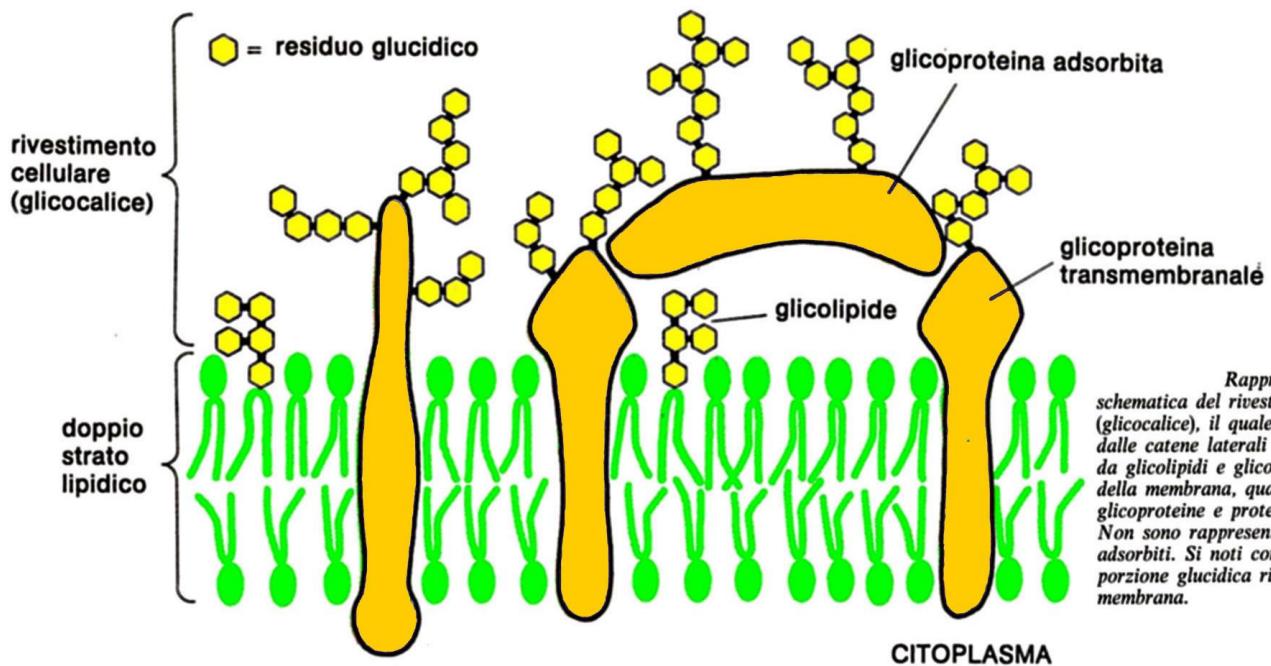
Scheletri

Lo scheletro può svolgere una funzione di sostegno, di protezione e, in collaborazione con la componente artro-muscolare, di movimento. Uno scheletro può essere **flessibile (idroscheletro)** o **rigido**. L'idroscheletro è di norma una cavità ripiena di liquido, ma anche un parenchima o una mesoglea possono adempiere questa funzione in virtù dei fluidi interstiziali contenuti. La funzionalità di un liquido in questo contesto è assicurata dal fatto che, a pressioni fisiologiche i liquidi risultano incomprimibili, per cui la forma può variare, ma non il volume. L'acqua riduce il proprio volume solo dell'1% se sottoposta a una pressione di circa 250 atm. Le funzioni di sostegno e locomozione sono limitate, si tratta di animali piccoli e con movimenti semplici; la protezione scarsa o nulla.

Tra gli scheletri rigidi, l'**esoscheletro incompleto** è come un cono: può contenere più gelato del proprio volume, l'**esoscheletro completo** è come una vaschetta: non può contenere più gelato del proprio volume. Il primo consente una crescita continua, il secondo richiede le mute. Entrambi, soprattutto il secondo, limitano gli scambi, ma offrono una buona protezione. L'**endoscheletro** è come il bastoncino di un ghiacciolo. Consente una crescita continua e di raggiungere grandissime dimensioni. Se periferico (es. negli echinodermi o nel cranio dei vertebrati) conferisce una migliore protezione, ma a scapito del movimento. In tutti gli scheletri il numero di componenti articolate consente una maggiore gamma di movimenti. Gran parte degli animali possiede più di un tipo di scheletro, ma uno è dominante.



Cuticola e glicocalice



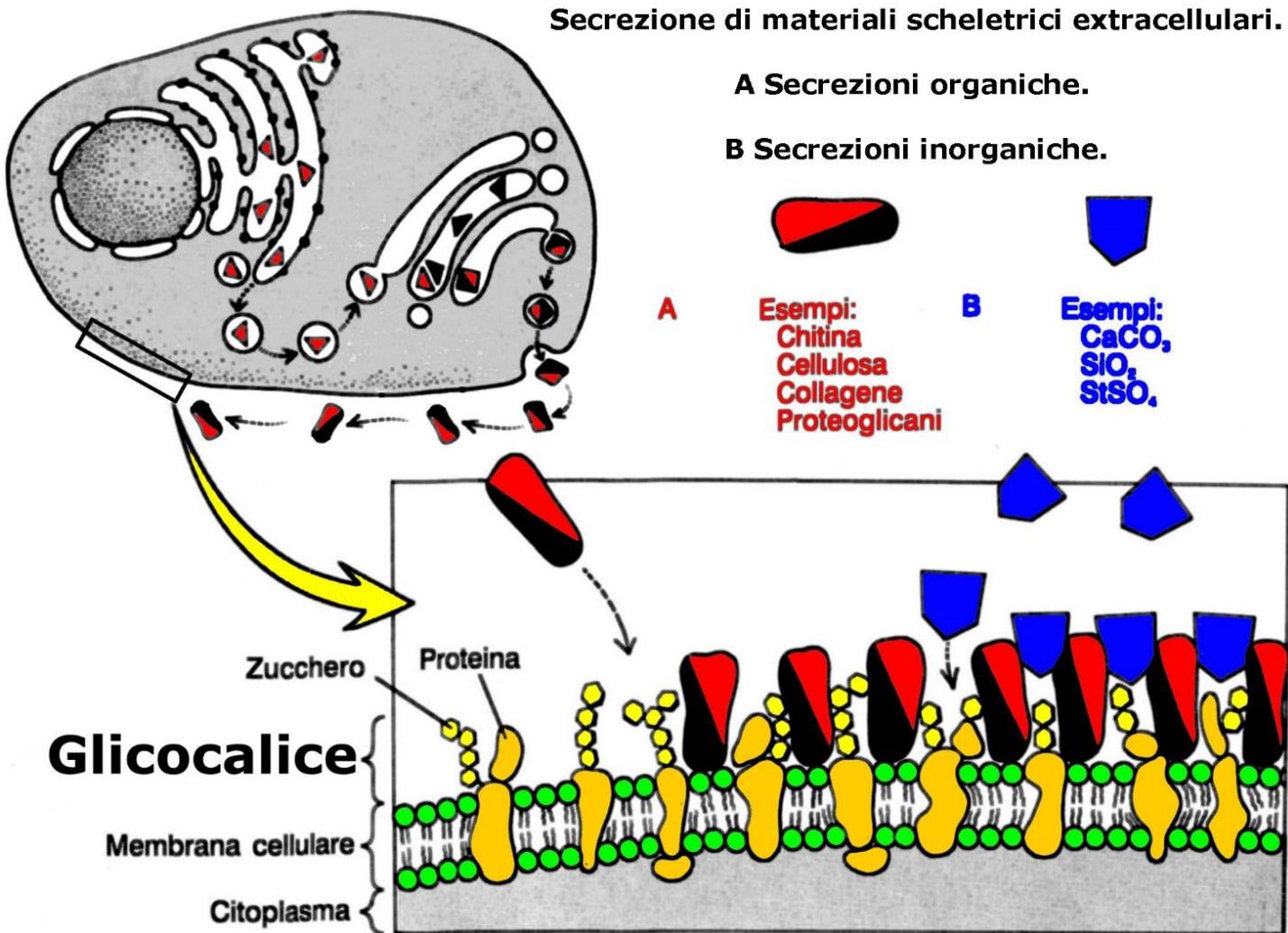


Cuticola e glicocalice

La maggioranza delle **strutture cuticolari** presenti negli invertebrati possono essere considerate modificazioni del **glicocalice**, con o senza **microvilli**, che si trova a partire dai taxa dei primi invertebrati.

In alcuni gruppi la cuticola è sottilissima (cnidari ed echinodermi), ma nella maggior parte degli animali si inspessisce e si complica con l'apposizione di numerosi strati il che la rende un vero e proprio esoscheletro. Generalmente, con l'eccezione dei gastrotrichi, a una cuticola spessa corrisponde la scomparsa delle cellule ciliate dell'epiderma o la loro sostanziale immobilità.

Tessuti mineralizzati





Tessuti mineralizzati

È possibile definire tre fenomeni che presentano specificità crescente.

Mineralizzazione: deposizione di materiale solido, cristallino o amorfico, all'interno o all'esterno di tessuti o cellule, per attività di queste ultime.

In genere i sali coinvolti sono: **Ca₃(PO₄)₂, CaCO₃, SiO₂.H₂O, Sr.SO₄ e MgCO₂.**

Calcificazione: deposizione di sali di calcio, all'interno o all'esterno, di tessuti. Il carbonato di calcio rappresenta il materiale scheletrico più comune.

Ossificazione: deposizione di sali di **Ca₃(PO₄)₂** nei soli vertebrati.

Il fenomeno della calcificazione presenta diversi aspetti generalizzabili.

- 1) La mineralizzazione non è un semplice processo di precipitazione, ma è un **processo cellulare**. Gli **scleroblasti** producono la fase organica e, talvolta, partecipano al deposito, o al trasporto, di quella inorganica.
- 2) È un **processo bifasico**. Prima viene prodotta la matrice organica e poi la struttura del tessuto calcificato viene determinata dalla fase organica.
- 3) La matrice organica presenta due componenti: una orientata, le **fibre**, costituite da polimeri di proteine e carboidrati, e una non orientata, amorfa (ad esempio proteoglicani, glicosamminoglicani e acido ialuronico).

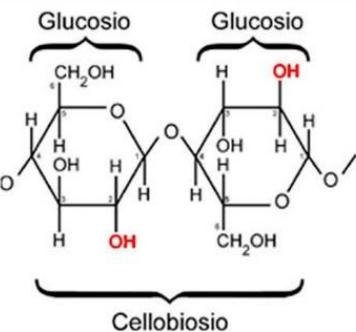
Di norma un esoscheletro è una secrezione e quindi non contiene cellule.

Di norma un endoscheletro, compreso il dermascheletro degli echinodermi, è cellularizzato per cui è in grado di rimodellarsi e ripararsi efficacemente in caso di fratture. Fa eccezione la cartilagine.



Biopolimeri

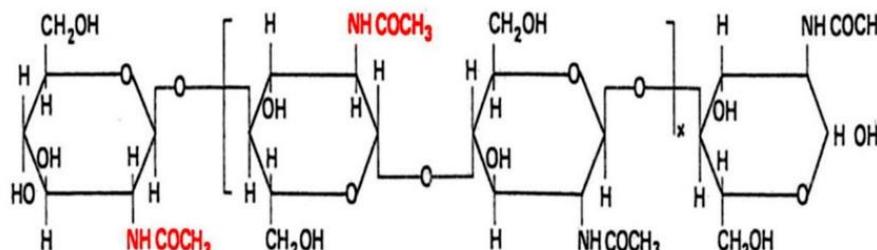
Polisaccaridi



la molecola di cellulosa è un polimero del β -1,4-glucosio

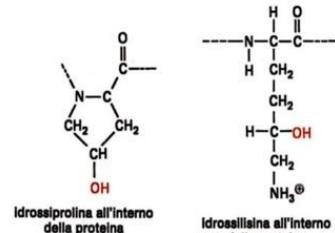
una struttura cristallina di molecole di cellulosa con legami idrogeno formano una microfibrilla di cellulosa

Cellulosa e tunicina



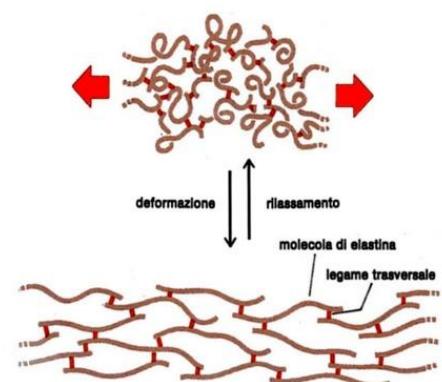
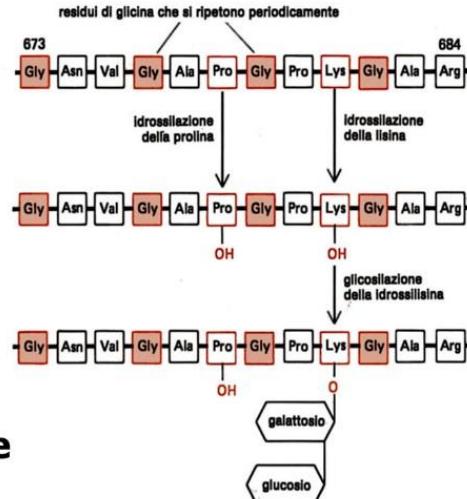
Chitina

Scleroproteine



Idrossiprolina all'interno della proteina

Idrossilisina all'interno della proteina



Elastina



Biopolimeri

Le molecole strutturali degli animali sono dei biopolimeri in grado di organizzarsi in sistemi fibrosi. Possono essere carboidrati o proteine, mentre i lipidi hanno prevalentemente una funzione di deposito in virtù del loro elevato valore energetico.

Cellulosa e **chitina** presentano entrambe legami beta glicosidici perché svolgono una funzione di sostegno, formano fasci lineari, e sono insolubili. Al contrario di amido e glicogeno hanno una funzione di deposito e presentano legami alfa glicosidici; in questo caso più le molecole sono ramificate più risultano digeribili.

Le **scleroproteine** costituiscono un gruppo strutturalmente eterogeneo di proteine, aventi in comune caratteristiche di resistenza meccanica e di durezza che le rendono adatte a funzioni di sostegno e di protezione. Possono essere classificati in tre gruppi fondamentali:

Gruppo dei **collageni** - prolina e idrossiprolina.

Gruppo della **fibroina** – alanina. Gruppo delle **cheratine** - cisteina.

Alcune scleroproteine, non riconducibili a questi gruppi sono le seguenti:

elastina - prolina e glicina; **spongina** - amminoacidi alogenati;

gorgonina - tirosina e amminoacidi alogenati.

Sia nel caso dei carboidrati che delle proteine, le fibre indigeribili presentano uno scarso valore alimentare riducendo l'appetibilità degli organismi che li utilizzano come difesa contro i predatori. In più il collagene mostra uno scarsissimo valore biologico in quanto presenta una composizione estremamente monotona e priva di amminoacidi essenziali.

Materiali compositi

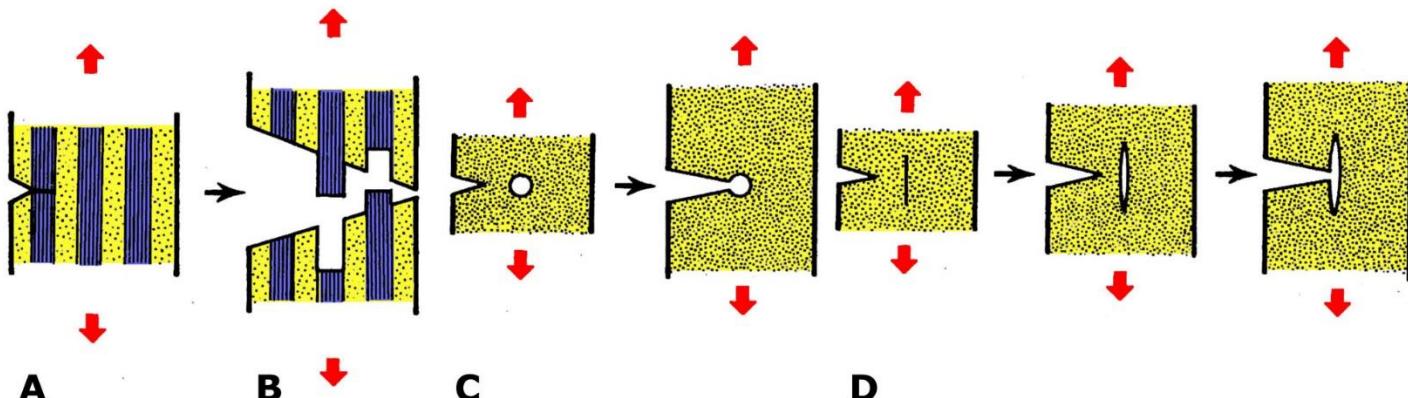
Muri in **adobe**,
un composito.



Esodo Cap.5

⁶ In quel giorno il faraone diede questi ordini ai sorveglianti del popolo e ai suoi scribi:

⁷" Non darete più la paglia al popolo per fabbricare i mattoni come facevate prima. Si procureranno da sé la paglia."



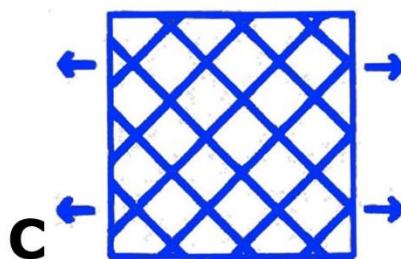
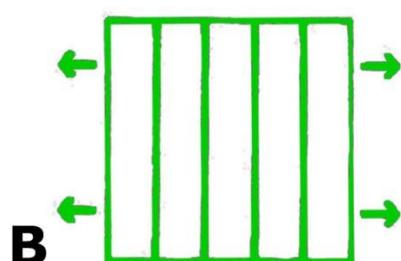
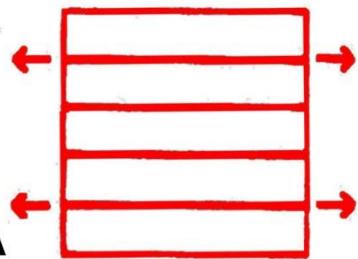


Materiali compositi

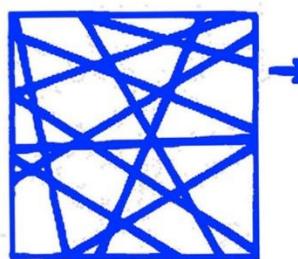
I tessuti mineralizzati sono **materiali compositi**, con una **matrice organica**, formata come già ricordato da una componente amorfica ed una fibrosa, in cui si organizza una **componente cristallina inorganica**. I materiali compositi sono dotati di caratteristiche meccaniche peculiari: generalmente vengono conservate e sommate le caratteristiche dei materiali di partenza, ma a volte si osservano delle proprietà emergenti, non presenti originariamente. Un esempio molto noto di materiale composito è il cemento armato che sfrutta l'unione di un materiale come il calcestruzzo, dotato di una notevole resistenza alla compressione, ma di una scarsa resistenza alla trazione, con l'acciaio, dotato di un'ottima resistenza alla trazione.

Nei materiali compositi aumenta anche la **resistenza alle fratture**. Quando un materiale composito viene sottoposto a trazione, le fratture si arrestano perché l'energia viene dissipata dalla componente plastica (**A**). Rompere un materiale composito richiede molta energia in quanto per propagarsi una frattura deve generare una superficie più ampia man mano che si muove tra una fibra spezzata e l'altra (**B**). Inoltre una frattura si arresta in presenza di una cavità (**C**) o di una fessura (**D**) in quanto lo sforzo necessario per la rottura risulta inversamente proporzionale al raggio della estremità della frattura che si sta propagando .

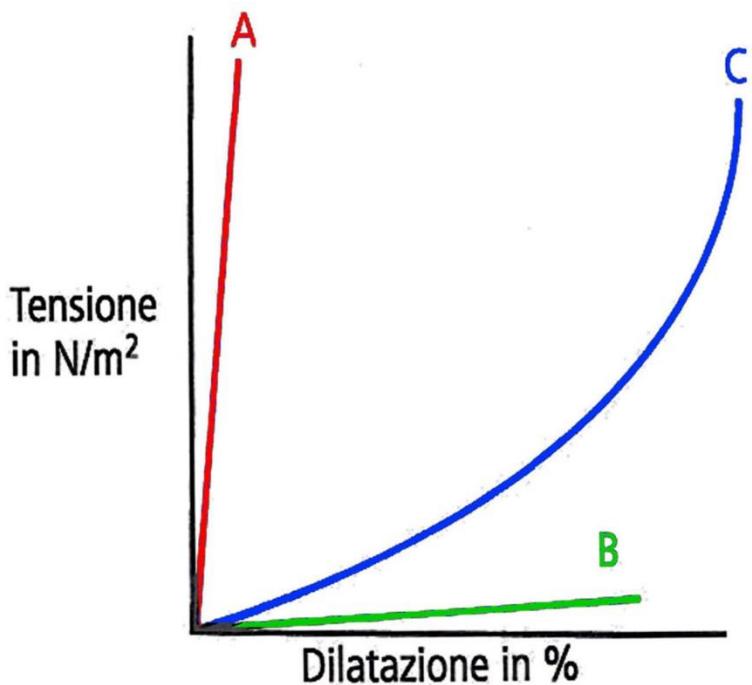
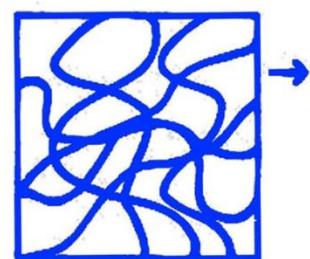
Sistemi fibrosi



oppure



oppure





Sistemi fibrosi

Gli effetti dell'orientamento dei **sistemi fibrosi** in strutture biologiche, quali una cuticola o una lamina basale, possono essere rappresentati da **curve di sforzo** (dilatazione in funzione della tensione applicata). **(A)** Nei tendini e nella parete cellulare di una pianta le fibre sono disposte parallelamente alla **forza di trazione**. Per tutti i polimeri biologici questa disposizione genera la maggior resistenza alla trazione per cui la struttura non si deforma. **(B)** Se le fibre sono disposte perpendicolarmente alla forza di trazione, la resistenza è molto bassa e la struttura si deforma facilmente. **(C)** Nel regno animale la disposizione più frequente, particolarmente adatta per un corpo non rigido, genera una **curva di sforzo a forma di J**. Man mano che aumenta la distensione le fibre tendono ad allinearsi parallelamente alla forza trainante per cui la struttura si irrigidisce progressivamente. Un esempio è dato dalla cute del dorso della mano. Se lo pizzicate e lo sollevate, all'inizio cede facilmente, ma raggiunta una certa estensione non si solleva più.



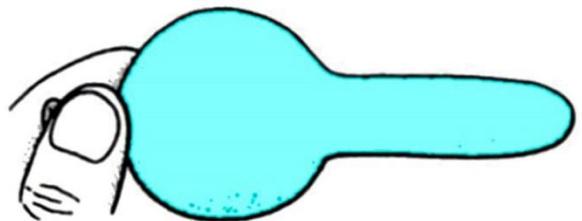
Fibre anelastiche



Rete di fibre ortogonali



A riposo



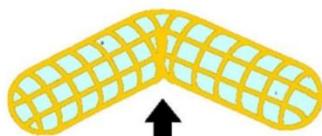
Rete di fibre elicoidali



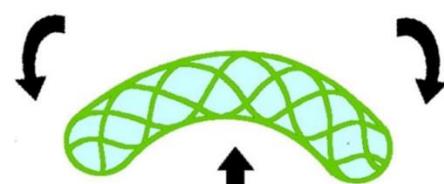
Accorciamento



Allungamento



Flessione



Torsione





Fibre anelastiche

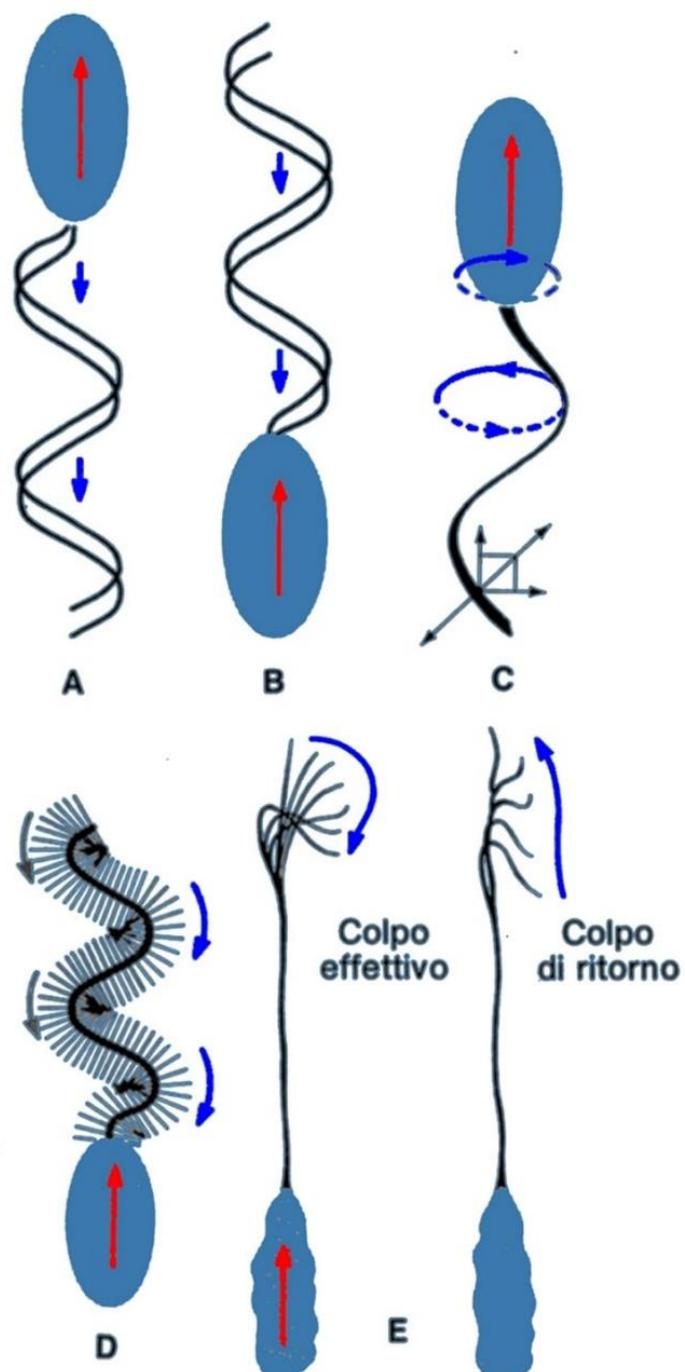
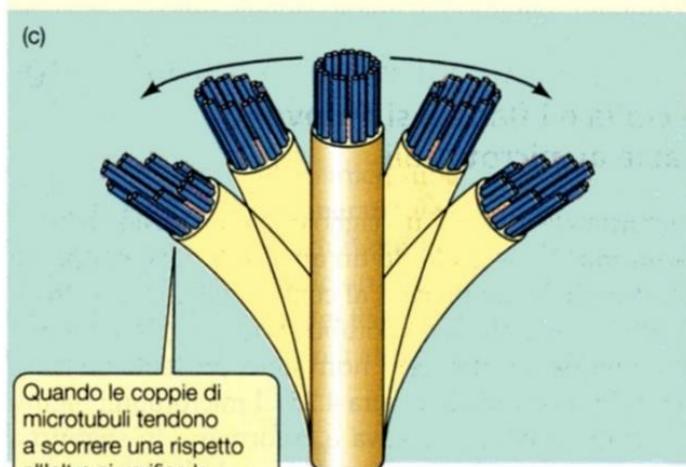
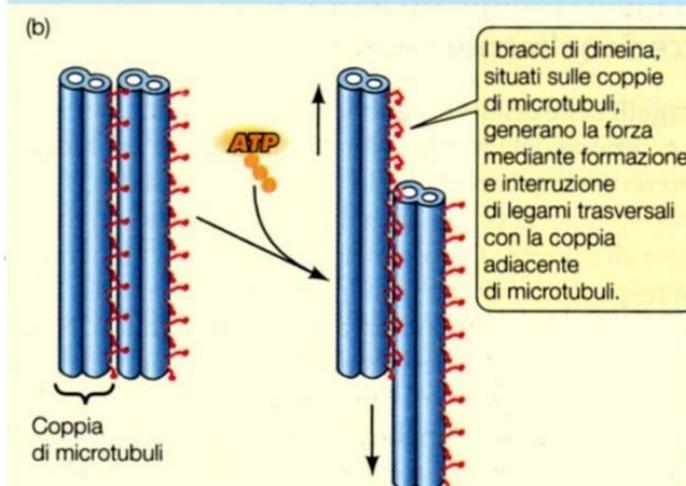
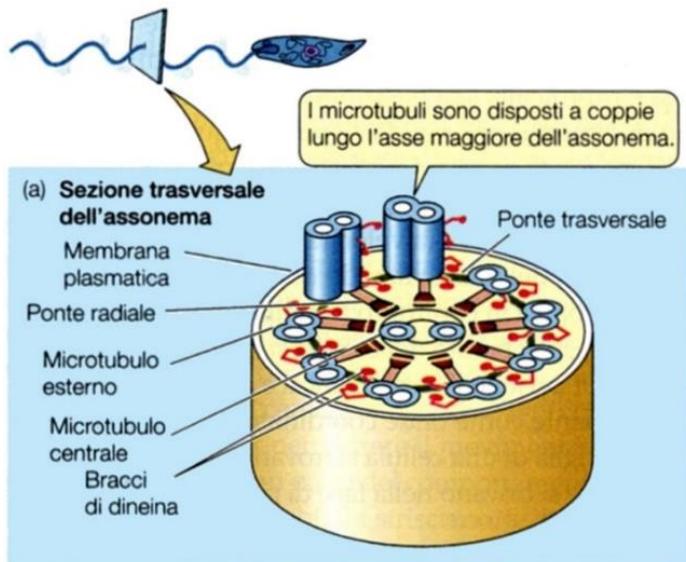
Un organismo dotato di **idroscheletro** presenta la necessità di possedere delle **fibre anelastiche** che ne sostengano la parete. In caso contrario la pressione interna genererebbe degli **aneurismi**, che oltre ad essere dei punti deboli, renderebbero complessi i cambiamenti di forma ordinati necessari nel movimento.

In particolare, con le fibre ortogonali sarebbero impossibili le variazioni di lunghezza , pur essendo ancora possibile la flessione, darebbe origine alla formazione di pieghe; con le fibre elicoidali solo la torsione si rende più difficile, ma questo può risultare un vantaggio per gli animali i cui organi interni non sono sostenuti da mesenteri i quali potrebbero strozzarsi se sottoposti a una deformazione del genere.

Si ricordi che le molecole fibrose sono sostanzialmente rigide, ad esempio il collagene, e che anche quelle dotate di proprietà elastiche, come l'elastina, non variano la propria lunghezza, ma la propria conformazione tridimensionale.



Locomozione flagellare





Locomozione flagellare

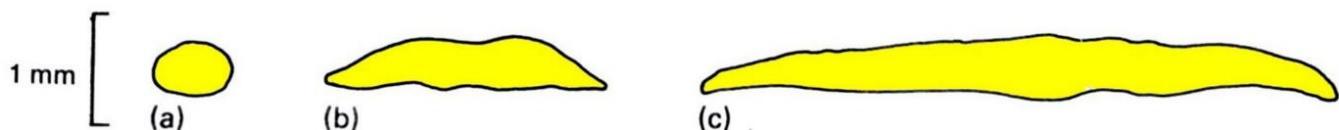
È importante notare che se la **locomozione** può avvenire sia per mezzo di **flagelli** (o **ciglia**), sia per mezzo di **muscoli**, il **movimento**, in generale, avviene solo attraverso muscoli (o più in generale attraverso complessi acto-miosinici, come nel caso dell'emissione di pseudopodi). Il movimento delle ciglia e dei flagelli si basa sullo scorrimento dei microtubuli presenti nell'**assonema**. Questi hanno lunghezza determinata, come del resto lo stesso flagello, ma lo scorrimento genera una flessione e a volte una rotazione della struttura nel suo complesso.

(A-B) Onde planari. L'organismo si muove nella direzione opposta alla direzione in cui si propaga l'onda. La gran parte delle cellule flagellate ha un flagello che traina e non che spinge, salvo gli opistoconti, il taxon che comprende gli animali. **(C) Onde elicoidali.** Conferiscono all'organismo una spinta e una rotazione in senso opposto. **(D) Mastigonemi.** Questi filamenti, perpendicolari alla superficie del flagello, oscillando nella direzione opposta al movimento dell'onda, invertono la direzione della spinta. **E) Movimenti ristretti** alla porzione terminale del flagello come ad esempio in *Euglena*.

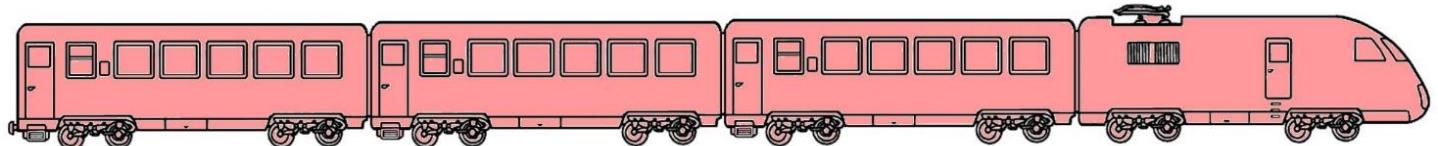
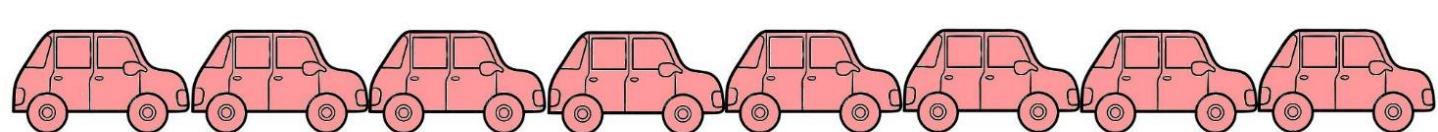
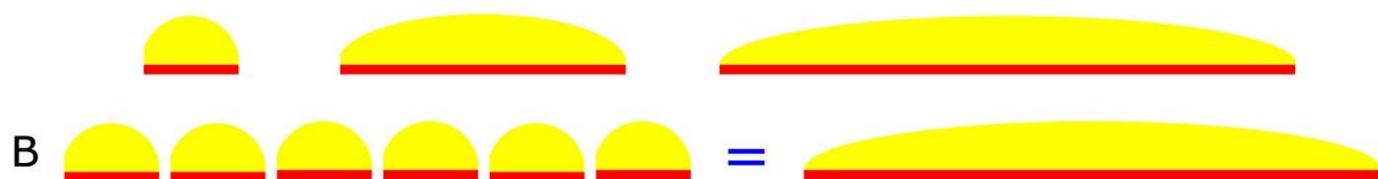
Pochi animali pluricellulari si muovono grazie a flagelli, gli zoologi preferiscono parlare di cellule monociliate (placozoi, gnatostomulidi e gastrotrichi), alcuni grazie alle ciglia, ovvero per mezzo di cellule pluriciliate (ad esempio molti platelminti, piccoli molluschi e anellidi), la gran parte per mezzo di muscoli.



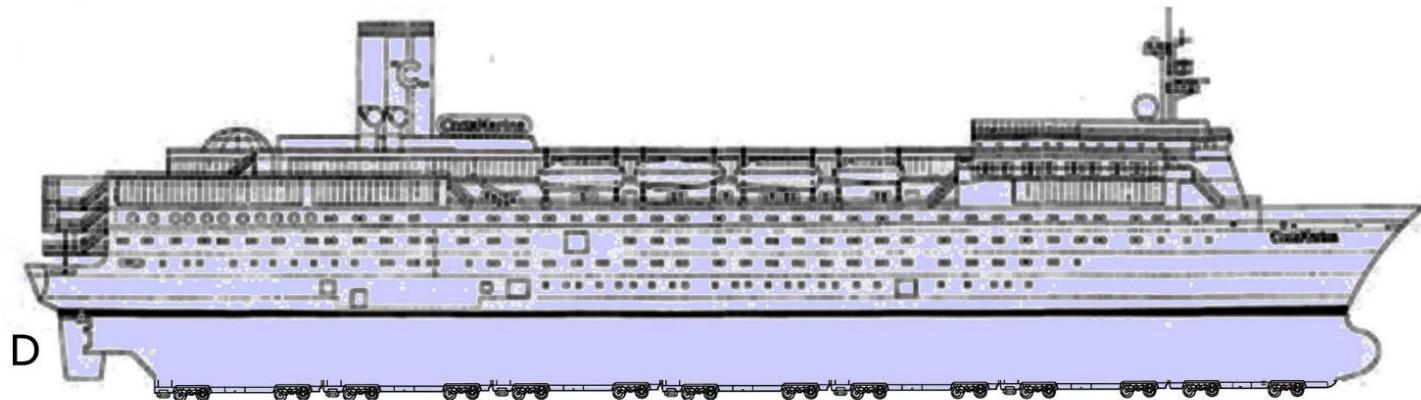
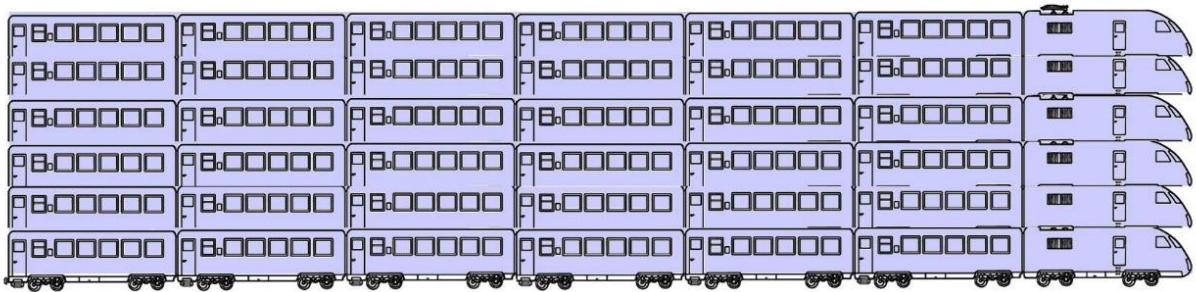
Locomozione ciliare



A Sezioni trasversali, alla stessa scala, di vari turbellari. (a) Rabdocele. (b) Triclade. (c) Polyclade.



C





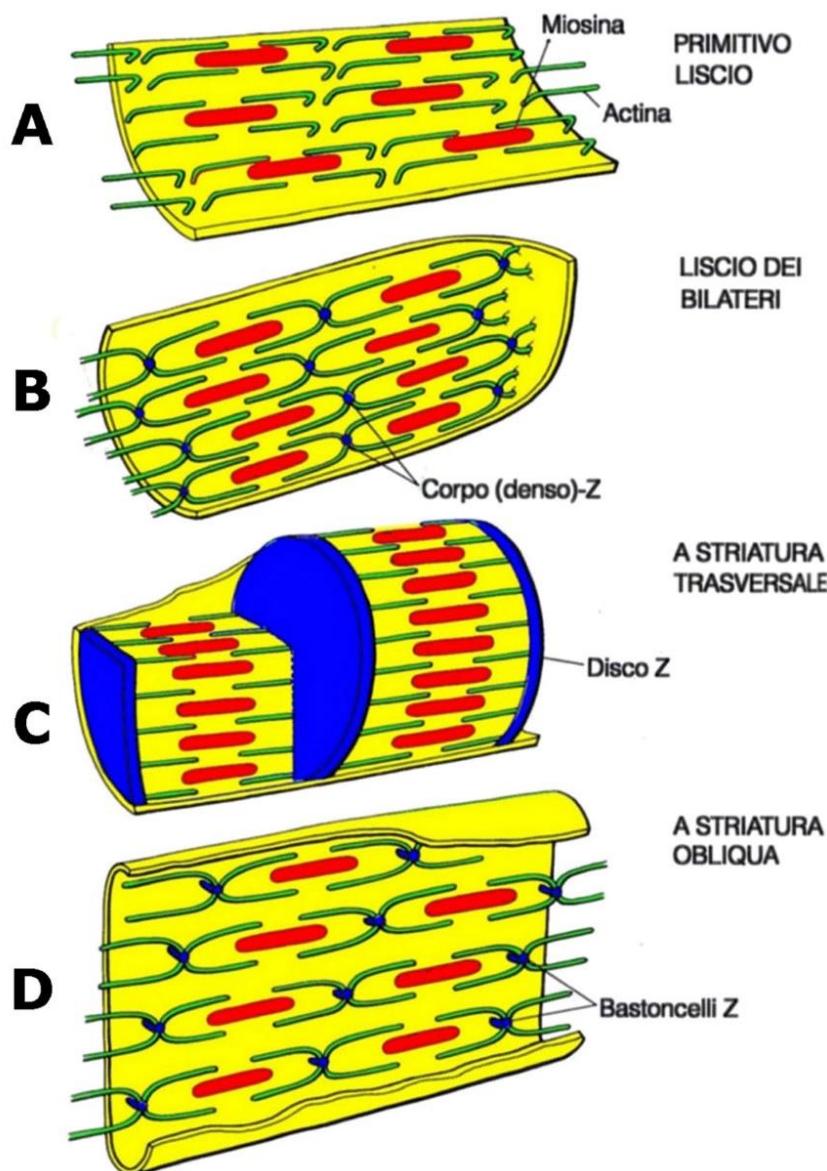
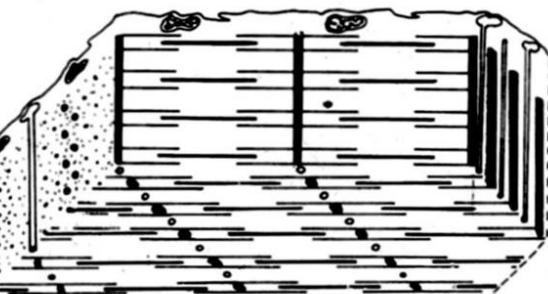
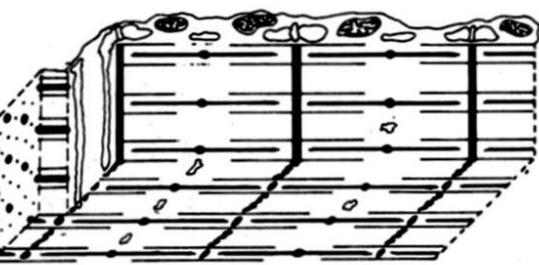
Locomozione ciliare

Le ciglia si sviluppano su una superficie per cui, se diminuisce il rapporto tra la **superficie ciliata** e la **massa spostata**, diventano rapidamente inadeguate alla locomozione. **(A)** Molti platelminti si muovono grazie alle ciglia, per cui le specie più grandi devono essere molto appiattite anche per potersi spostare, oltre che, naturalmente, per poter svolgere più efficacemente le funzioni fisiologiche legate alla diffusione. **(B)** Infatti nello schema si nota che l'unità di massa (in giallo) che grava su ciascuna unità di superficie ciliata (in rosso) rimane costante nei tre casi. **(C)** Se lo spessore, e la massa, dell'organismo crescesse, ciascuna unità di superficie ciliata dovrebbe sopportare un peso maggiore e quindi, per muoversi, il numero di ciglia a disposizione diventerebbe troppo basso e l'animale dovrebbe ricorrere ai muscoli.

Consideriamo una analogia molto semplificata. Un treno equivale, molto approssimativamente, a una serie di automobili in fila, e quindi, come queste, può utilizzare le ruote, che risultano in numero proporzionale alla superficie inferiore del mezzo. **(D)** Un transatlantico invece, sempre molto approssimativamente, ha ancora una superficie inferiore paragonabile a quella di un treno, ma una massa molto superiore, equivalente a molti treni messi in pila gli uni sugli altri, e infatti, se si dovesse spostare sul terreno, non potrebbe muoversi su un numero di ruote simile a quelle di un singolo treno!



Modelli di muscolo

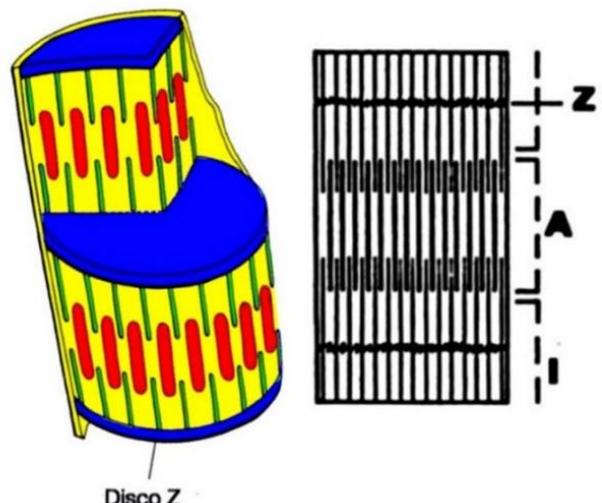
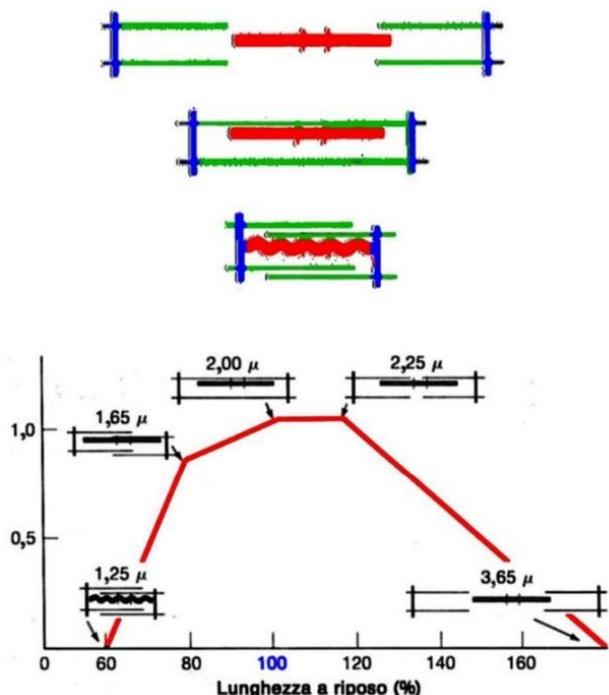




Modelli di muscolo

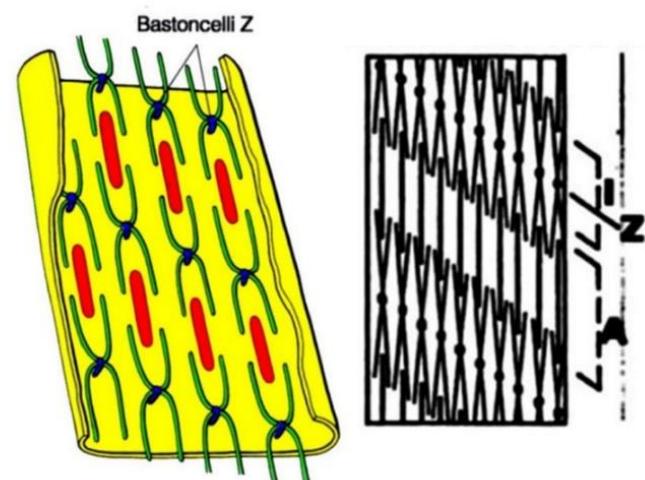
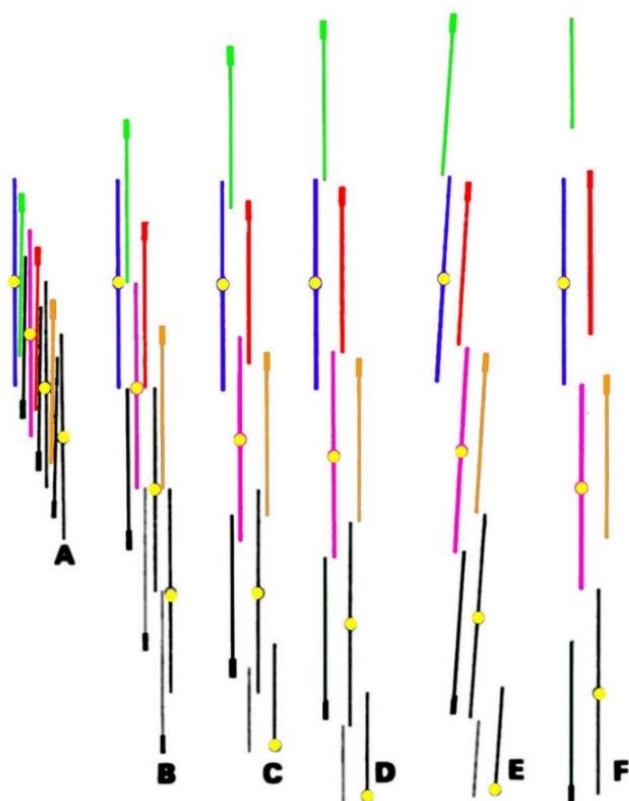
A destra vengono rappresentati i modelli tridimensionali semplificati dei vari tipi di muscolatura presenti negli animali. In blu i corpi **Z**, in rosso la **miosina** e in verde l'**actina**. A sinistra l'aspetto corrispondente delle fibre muscolari osservate al microscopio elettronico a trasmissione. **(A)** Nel **muscolo liscio dei radiati** l'actina si ancora direttamente alla membrana cellulare e le cellule sono in grado di variare notevolmente la propria lunghezza. Presenti in cnidari e ctenofori, spesso si avvolgono aspirale durante l'accorciamento **(B-D)** L'actina si ancora a proteine citoplasmatiche (materiale Z). **(B)** Il **muscolo liscio dei bilateri** si contrae lentamente, ma è capace di un'ampia estensione e può generare tensioni da moderate a elevate. È comune nei vermi piatti, nei molluschi e nella muscolatura intestinale di molti animali. **(C)** Il **muscolo a striatura trasversale** presenta contrazioni molto veloci, ma con una estensione limitata. È caratteristico delle appendici ambulacrali di artropodi e vertebrati, dotati di scheletri rigidi, ma contribuisce al nuoto pulsante delle meduse. Il **sarcòmero** è l'unità contrattile del tessuto muscolare striato, compresa tra due linee Z e nell'immagine se ne vedono due. **(D)** Il **muscolo a striatura obliqua** presenta contrazioni meno veloci, ma con una estensione ampia. Di norma si trova nei vermi nastriformi e negli anellidi che possono presentare grandi stiramenti del corpo.

Muscolo striato



Relazioni lunghezza-tensione per il sarcomero del muscolo striato. In corrispondenza dei punti critici della curva è rappresentato lo stato del sarcomero.

Muscolo a striatura trasversale (scheletri rigidi)



Muscolo a striatura obliqua (scheletri idraulici)



Muscolo striato

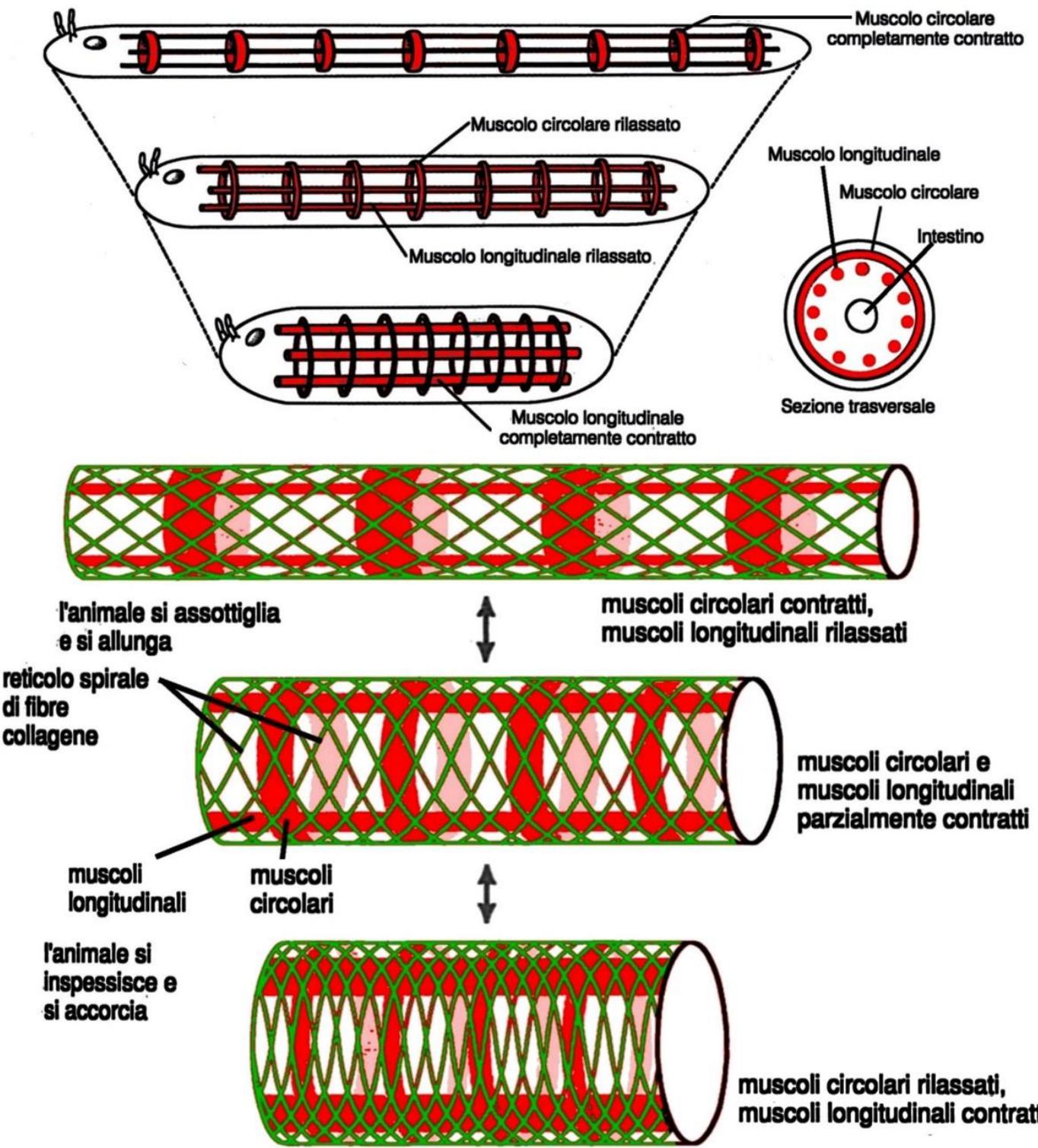
In generale i muscoli a striatura trasversale sono correlati a uno scheletro rigido e a movimenti veloci, ma di estensione limitata, quelli a striatura obliqua a uno scheletro idraulico. L'intensità della tensione è data dal numero di teste di miosina in contatto con l'actina.

Nel primo modello per contrazioni eccessive la tensione generata dalla collisione dei dischi Z, che delimitano un singolo sarcomero, con le fibrille contrattili, che non possono deformarsi, annulla quella della contrazione; per estensioni eccessive le teste di miosina in contatto con le actine si riducono progressivamente riducendo progressivamente la tensione generata dal sarcomero. La tensione massima viene quindi generata entro un piccolo intervallo di variazione della lunghezza del sarcomero.

Nel secondo modello si verifica il cosiddetto «**Scambio di partner**» che garantisce che, in qualunque condizione di estensione, un gran numero di teste di miosina rimangano in contatto con le actine. All'inizio della sequenza **(A)** l'actina verde interagisce con la miosina blu, l'actina rossa con la miosina fucsia; alla fine della sequenza **(F)**, a causa dell'estensione della fibra, l'actina rossa interagisce con la miosina blu, l'actina arancione con la miosina fucsia.



Muscoli e fibre collagene

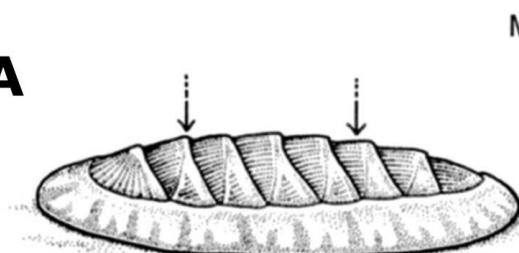




Muscoli e fibre collagene

L'organizzazione fondamentale dei muscoli della parete corporea nei **bilateri a corpo molle** è data da una **muscolatura circolare esterna** e una **longitudinale interna** con azione antagonista. La contrazione della muscolatura circolare provoca un **allungamento del corpo**, la contrazione della muscolatura longitudinale un **accorciamento**. I muscoli longitudinali, da soli, consentono anche flessione e torsione. I muscoli circolari del corpo sono esterni a quelli longitudinali, poiché l'efficacia della loro azione dipende dalla compressione dei tessuti corporei, compresa la componente longitudinale della muscolatura. La disposizione elicoidale delle **fibre collagene**, relativamente anelastiche, nella parete corporea, consente l'allungamento o l'inspessimento del corpo senza che vari eccessivamente la pressione dei fluidi interni, il volume dei fluidi è praticamente costante, generando la possibilità di un aneurisma che leda la parete corporea. Se le fibre collagene fossero disposte in maniera rettilinea come i muscoli, allungamento e inspessimento sarebbero impossibili.

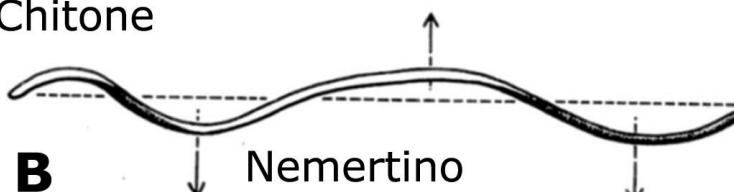
Muscolatura specializzata

A

Chitone

Muscolo dorsoventrale

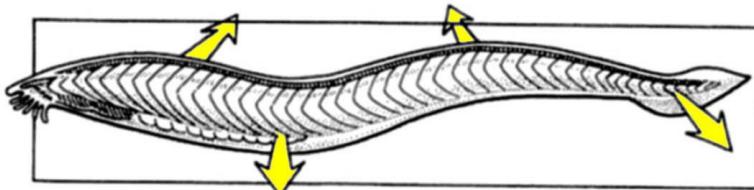
Intestino

**B**

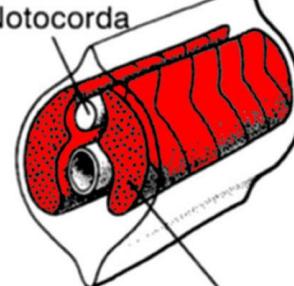
Nemertino

C

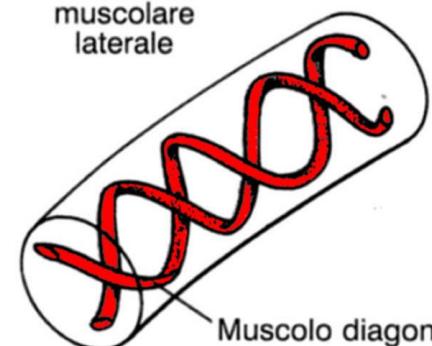
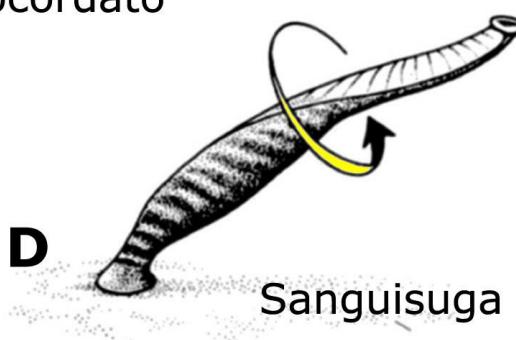
Cefalocordato



Notocorda

Fascio
muscolare
laterale**D**

Sanguisuga



Muscolo diagonale

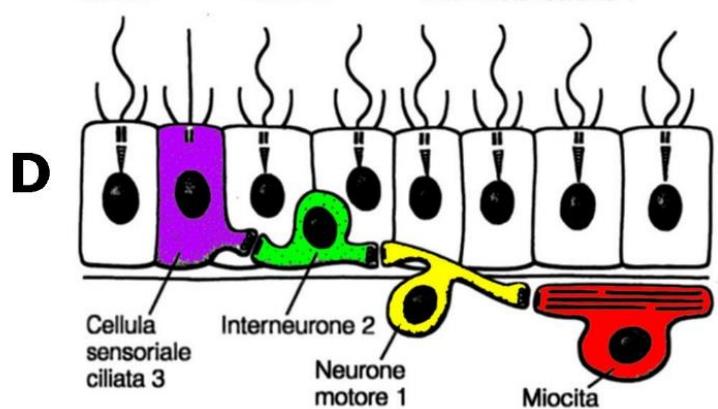
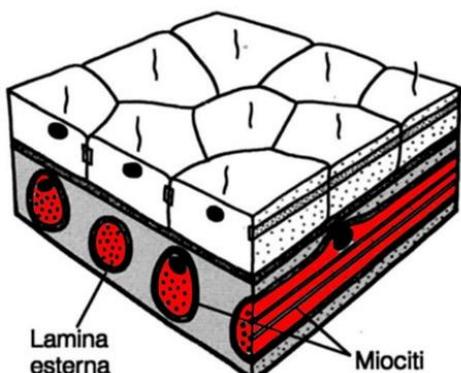
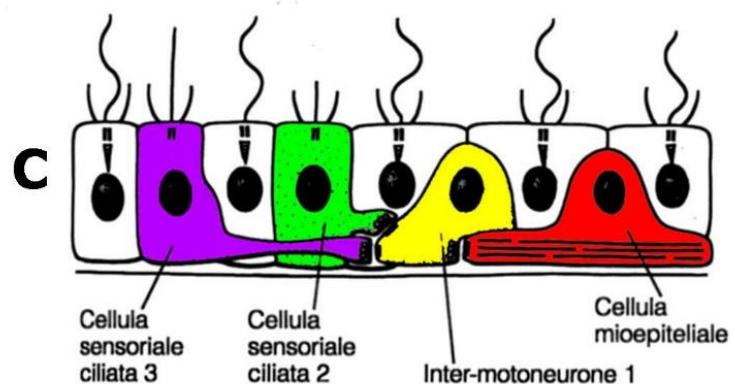
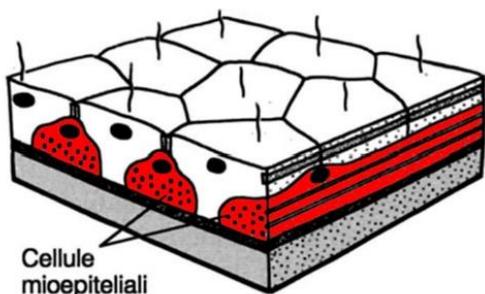
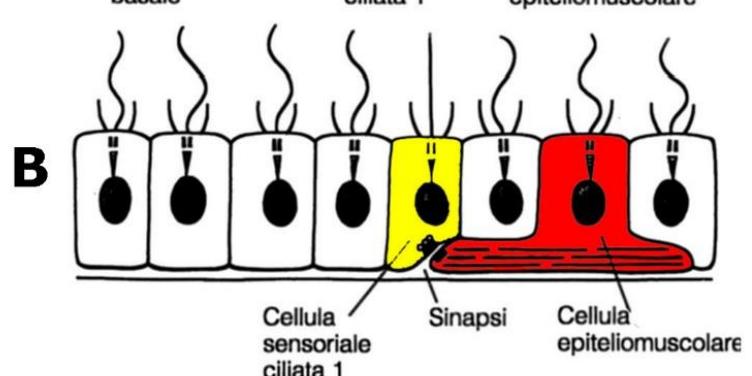
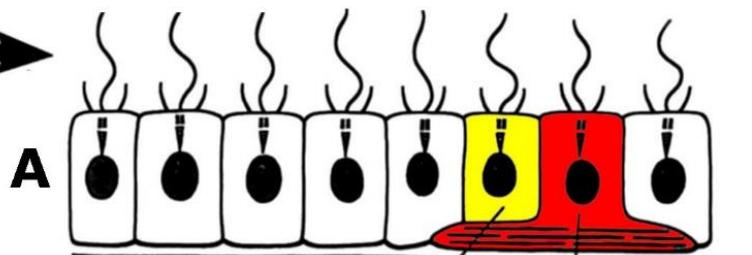
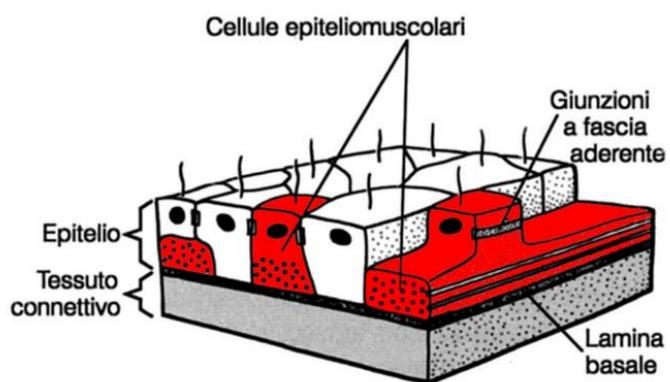


Muscolatura specializzata

Oltre alle **muscolature circolare e longitudinale** antagoniste i bilateri possiedono vari tipi di muscoli specializzati. I più comuni sono: **(A-B) muscoli dorsoventrali** che contribuiscono allo schiacciamento del corpo. Nei chitoni **(A)** questo favorisce l'adesione al substrato, nei nemertini **(B)** e nelle sanguisughe può aumentare la superficie propellente durante il nuoto prodotto dalle ondulazioni del corpo. **(B-C) La muscolatura longitudinale**, se è presente una struttura assiale, quali il rincocèle o la notocorda, che impedisce l'accorciamento del corpo, può produrre ondulazioni natatorie, sia verticali **(B)** come nei nemertini, o nei nematodi, che orizzontali **(C)** come nei cefalocordati, a seconda dei gruppi di muscoli che si contraggono alternativamente, dorsali e ventrali nei primi, controlaterali nei secondi. **(D)** Nelle sanguisughe i movimenti di torsione sono attuati contraendo **muscoli elicoidali**.



Evoluzione del sistema neuromuscolare

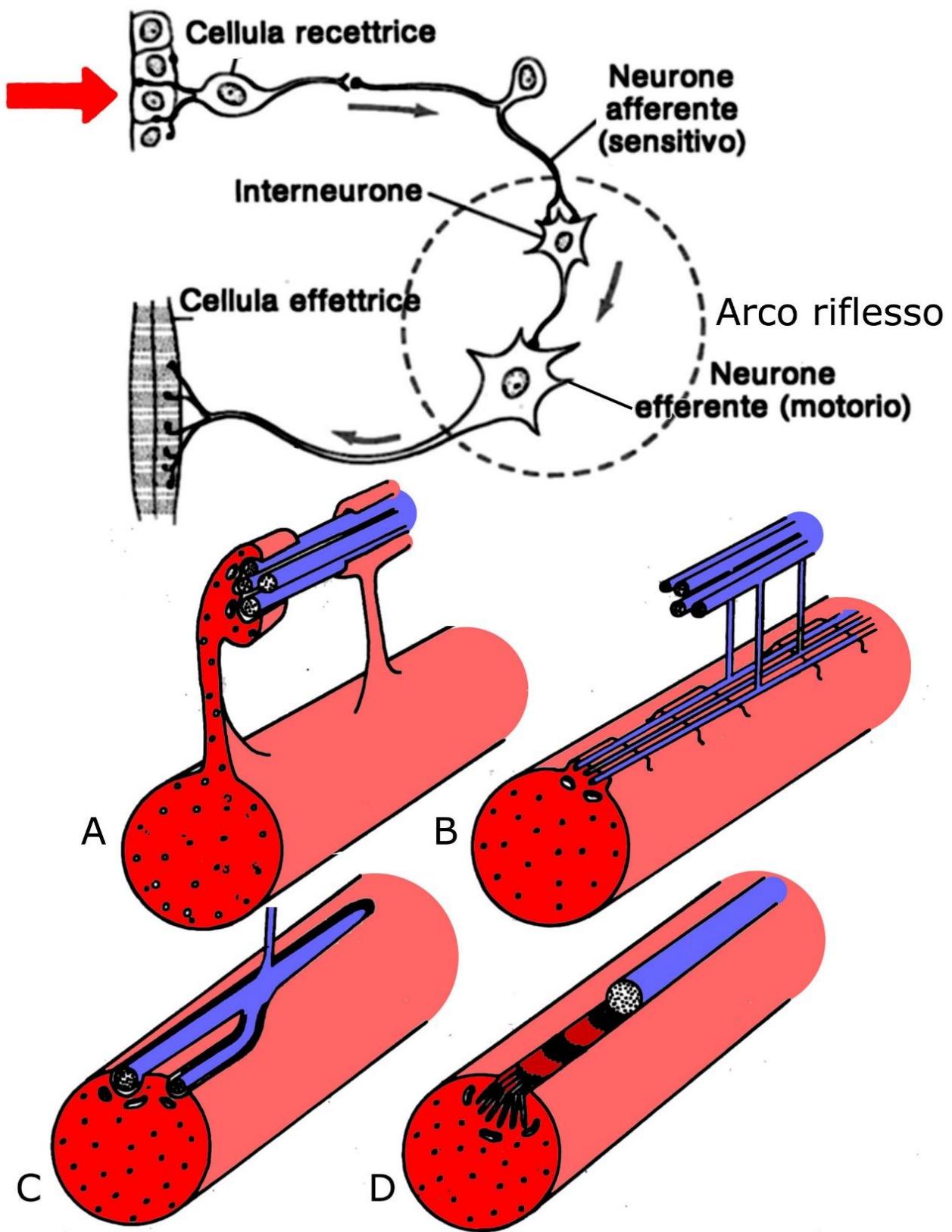




Evoluzione del sistema neuromuscolare

L'immagine mostra l'evoluzione ipotetica di un sistema neuromuscolare. Le cellule epiteliali mostrate sono del tipo a collaretto monociliare. A sinistra sono riportati gli schemi tridimensionali che mostrano la disposizione degli elementi contrattili. **(A)** Conduzione epiteliale (freccia) dello stimolo da una cellula ciliata recettrice, gialla, a una cellula effettrice, in questo caso una **cellula epiteliomuscolare**, rossa. Alcuni elementi epiteliali presentano una base ricca di filamenti contrattili specializzati. **(B)** Una cellula epiteliale ciliata si è specializzata in un **recettore** che prende contatto diretto con l'effettore. **(C)** L'intermotoneurone 1 riceve e integra gli stimoli dai recettori 2 e 3 e stimola un effettore. Le cellule epiteliomuscolari sono divenute cellule **mioepiteliali**. In questo caso le cellule contrattili, pur essendo ancora parte integrante dell'epitelio, e in quanto tali poste sopra la lamina basale dello stesso, non si affacciano più sul lato apicale, o luminale, dell'epitelio. **(D)** Un **recettore** 1 stimola l'**interneurone** 2 che stimola un **motoneurone** 3 (1-3 cellule sensoriali modificate), il quale innerva un **miocita**. Le vere cellule muscolari, i **miociti**, o **fibre muscolari**, si trovano nel **tessuto connettivo**, sotto la lamina basale dell'epitelio sovrastante. Per questo costituiscono un tessuto muscolare distinto e separato dall'epitelio stesso.

Innervazione neuromuscolare



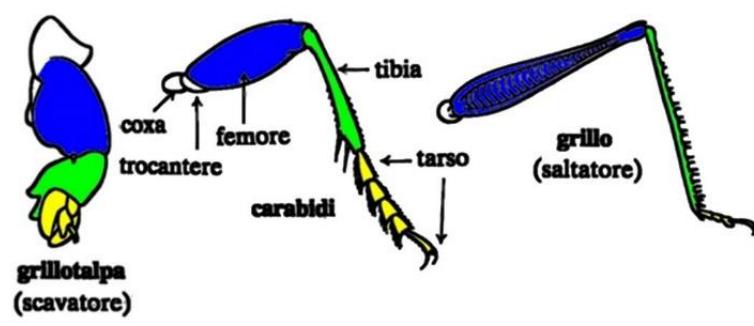
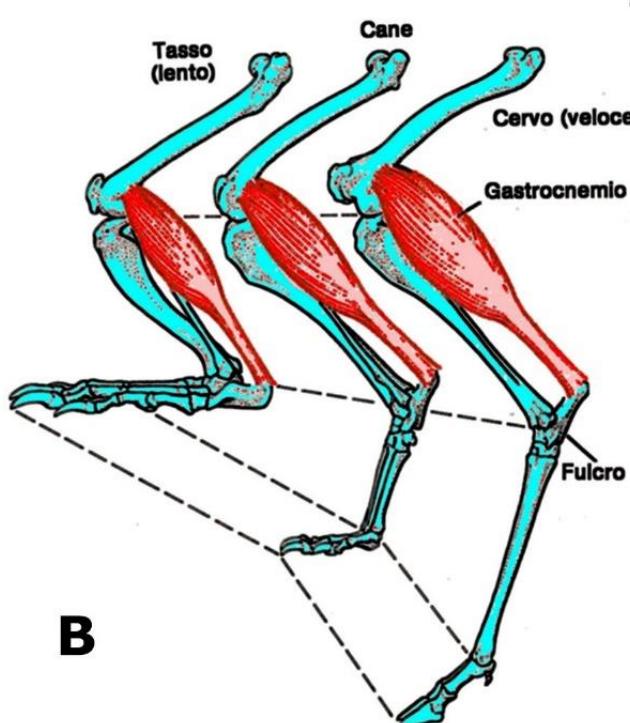
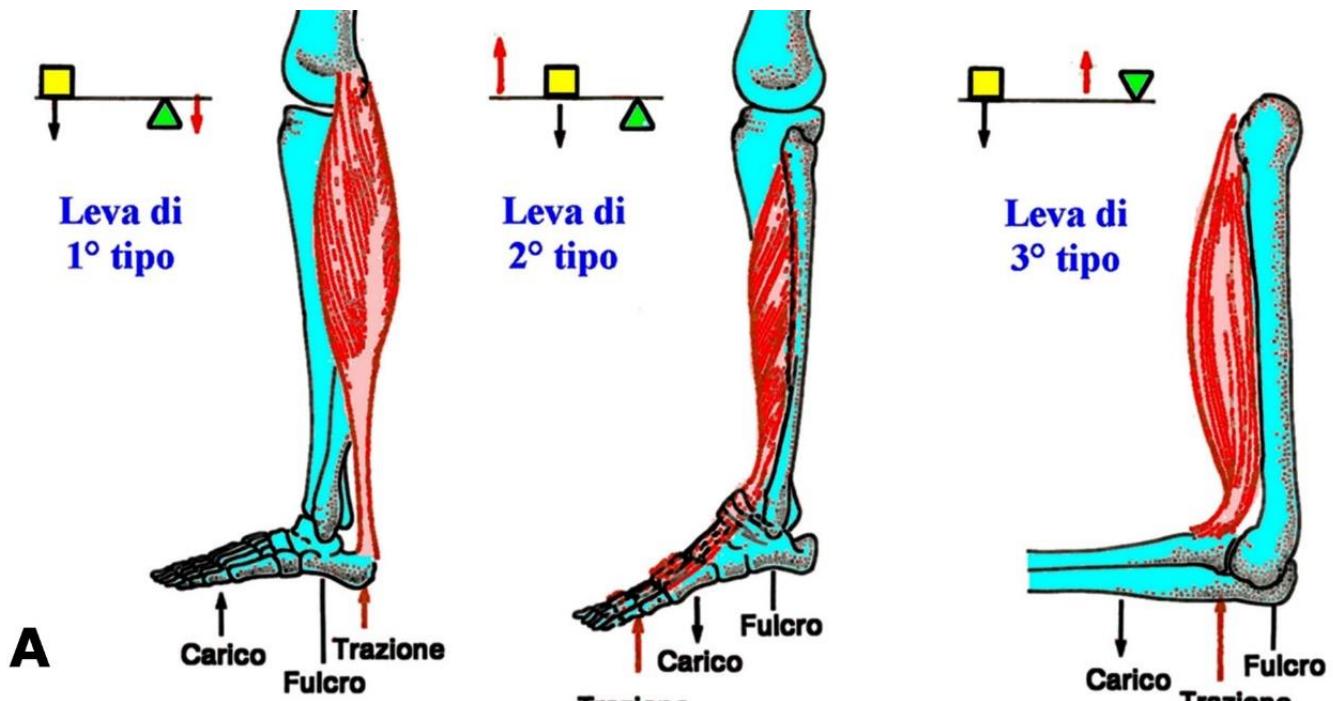


Innervazione neuromuscolare

In alto è mostrato un **arco riflesso semplice**. La sezione tratteggiata rappresenta il Sistema Nervoso centrale (SNC) in cui il segnale in entrata trasmesso da un recettore, viene integrato da un interneurone prima di essere trasmesso al motoneurone che innerva gli effettori.

(A) In alcuni invertebrati, per esempio i nematodi e alcuni echinodermi, sono i muscoli a inviare dei processi cellulari ai nervi. **(B)** In alcuni anellidi, molluschi e insetti, i nervi sono adagiati su protrusioni della superficie muscolare o **(C)** sono immersi in solchi superficiali. **(D)** Solo nei vertebrati i nervi sono accolti all'interno di solchi complessi invaginati. Si parla di **placca motrice** o **sinapsi neuro-muscolare**.

Leve scheletriche



C Tipica zampa di un insetto (carabide) e altre modificate per particolari specializzazioni



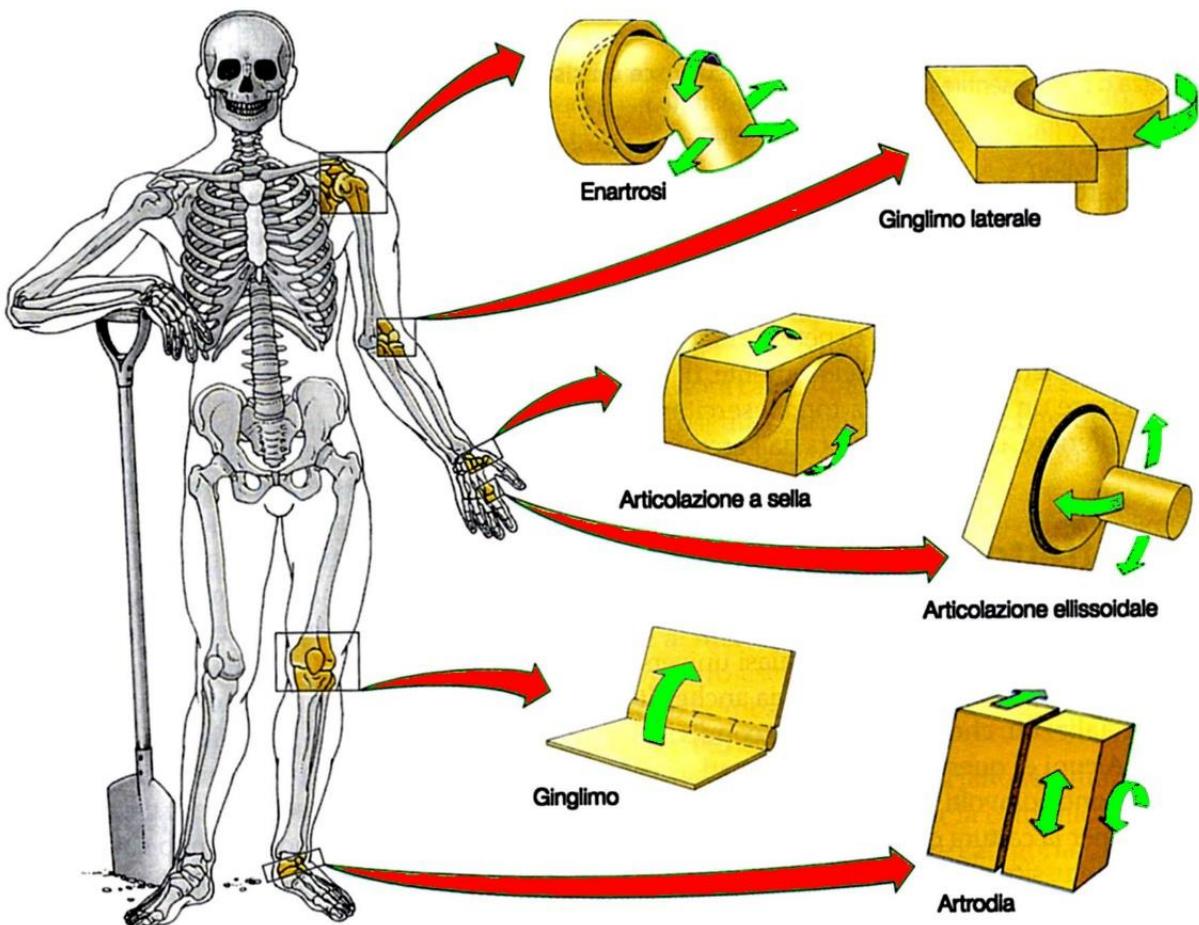
Leve scheletriche

Lo scheletro idraulico non consente una efficace amplificazione del movimento come invece può fare il sistema di leve degli scheletri rigidi, diversi tipi delle quali vengono mostrate in **(A)**. La diversa conformazione degli arti consente di fornire prestazioni differenti **(B)**. L'allungamento relativo del metatarso del cervo e del cane determina un piede più lungo che consente di ottenere una **velocità** maggiore rispetto al tasso. Le zampe di quest'ultimo si sono evolute privilegiando la **potenza** necessaria a scavare tane. Notare anche il diverso rapporto tra la lunghezza del piede e quella del tallone. Più aumenta questo rapporto più aumenta la velocità delle dita del piede in risposta alla contrazione del muscolo (gastrocnemio). **(C)** Situazioni analoghe si possono riscontrare anche nella zampa degli insetti.

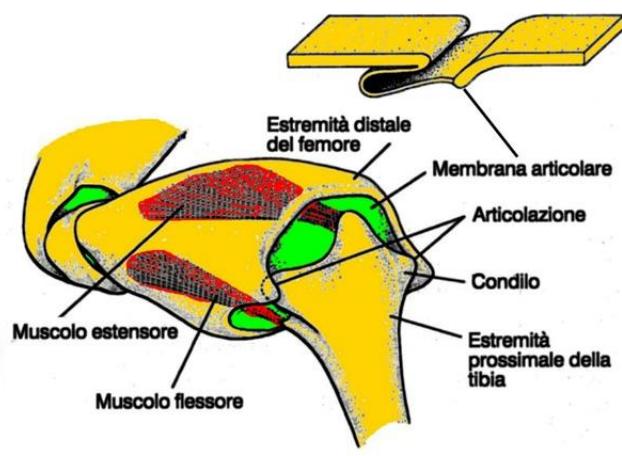
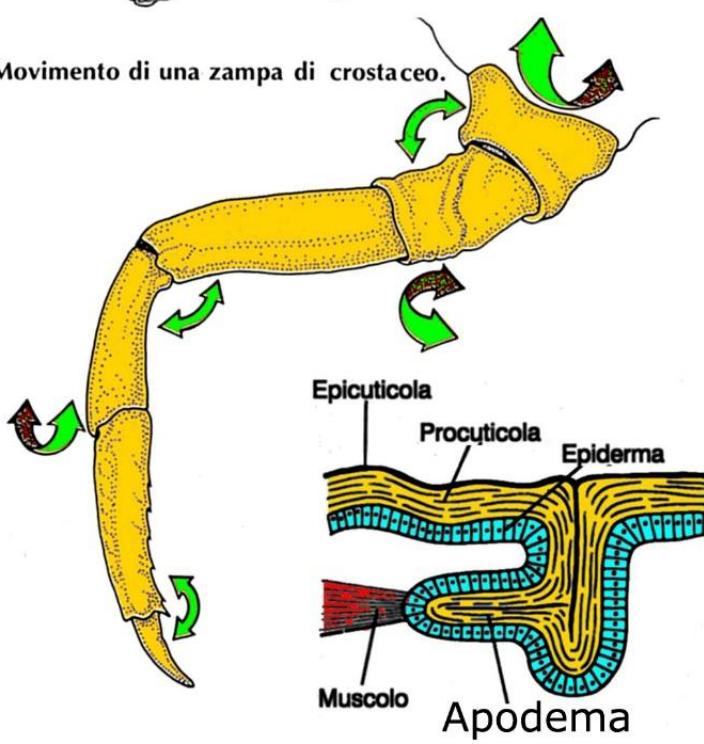
Si ricordi che i muscoli possono solo contrarsi. Questo comporta che l'estensione di una appendice può avvenire solo ad opera di **muscoli antagonisti**, che a volte agiscono su un idroscheletro, di **tessuti elasticci** o, molto raramente, di sistemi ciliari che convogliano liquido in una cavità aumentandone blandamente il turgore.



Articolazioni



Movimento di una zampa di crostaceo.



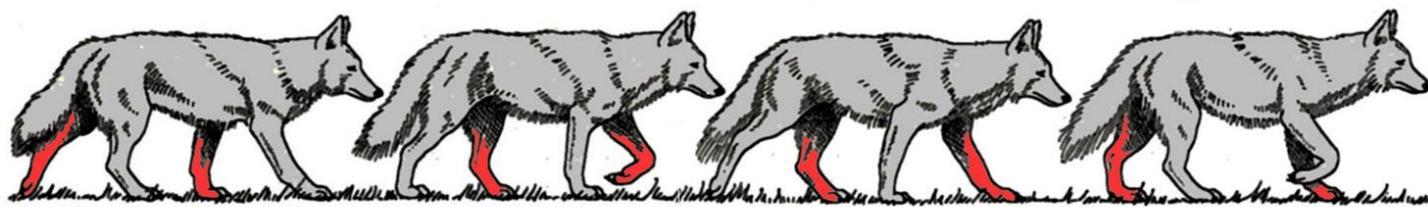
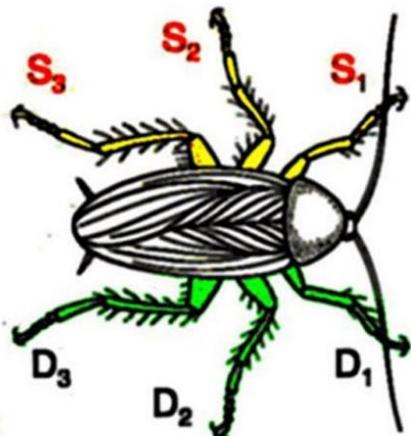


Articolazioni

Le articolazioni dell'uomo qui rappresentate sono esclusivamente **diartrosi** cioè articolazioni relative a superfici ossee contigue, ma non continue come nelle sinartrosi, che si muovono su di una cartilagine articolare. L'enartrosi è l'articolazione in assoluto più mobile, con le superfici articolari a forma di sfera (una concava, una convessa), ma in generale le articolazioni che devono sopportare tensioni maggiori risultano meno mobili. Un esempio si trova negli arti colonnari dei grandi tetrapodi. Il movimento della zampa di un elefante appare piuttosto «rigido» perché eventuali torsioni potrebbero facilmente comportare distorsioni o fratture.

Una tipica zampa ambulatoria di crostaceo presenta 6 o 7 articolazioni, compresa quella con la parete corporea. Le articolazioni della zampa mostrano differenti piani di movimento conferendo all'appendice una grande libertà di movimento. Le superfici articolari a forma di cilindro, tipiche degli insetti, sono ginglimi. Funzionalmente, gli **apodemi** di un esoscheletro costituiscono una sorta di componente “endoscheletrica” dello stesso.

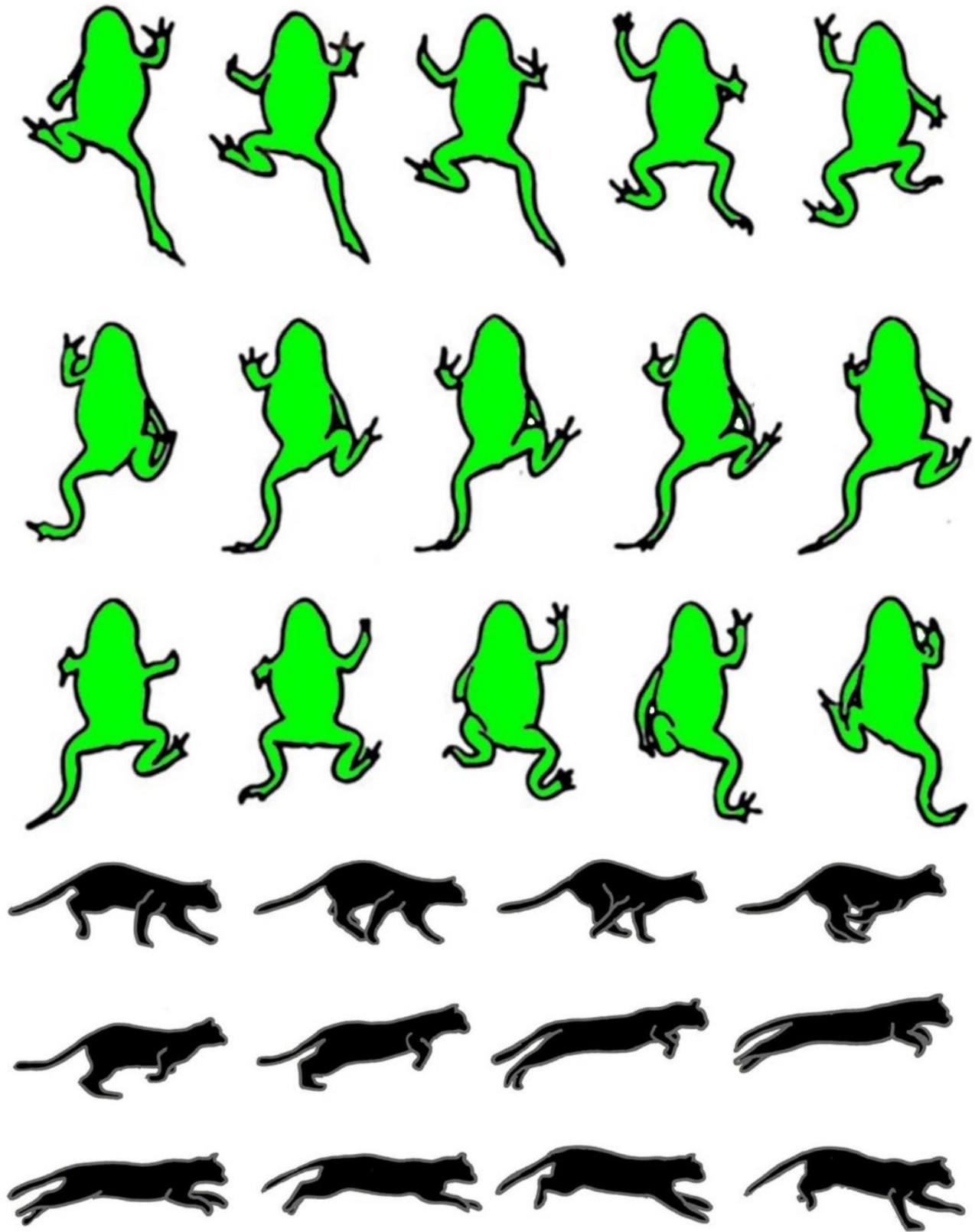
Locomozione terrestre



AS = zampa anteriore sinistra AD = zampa anteriore destra PS = zampa posteriore sinistra PD = zampa posteriore destra



Locomozione nei tetrapodi



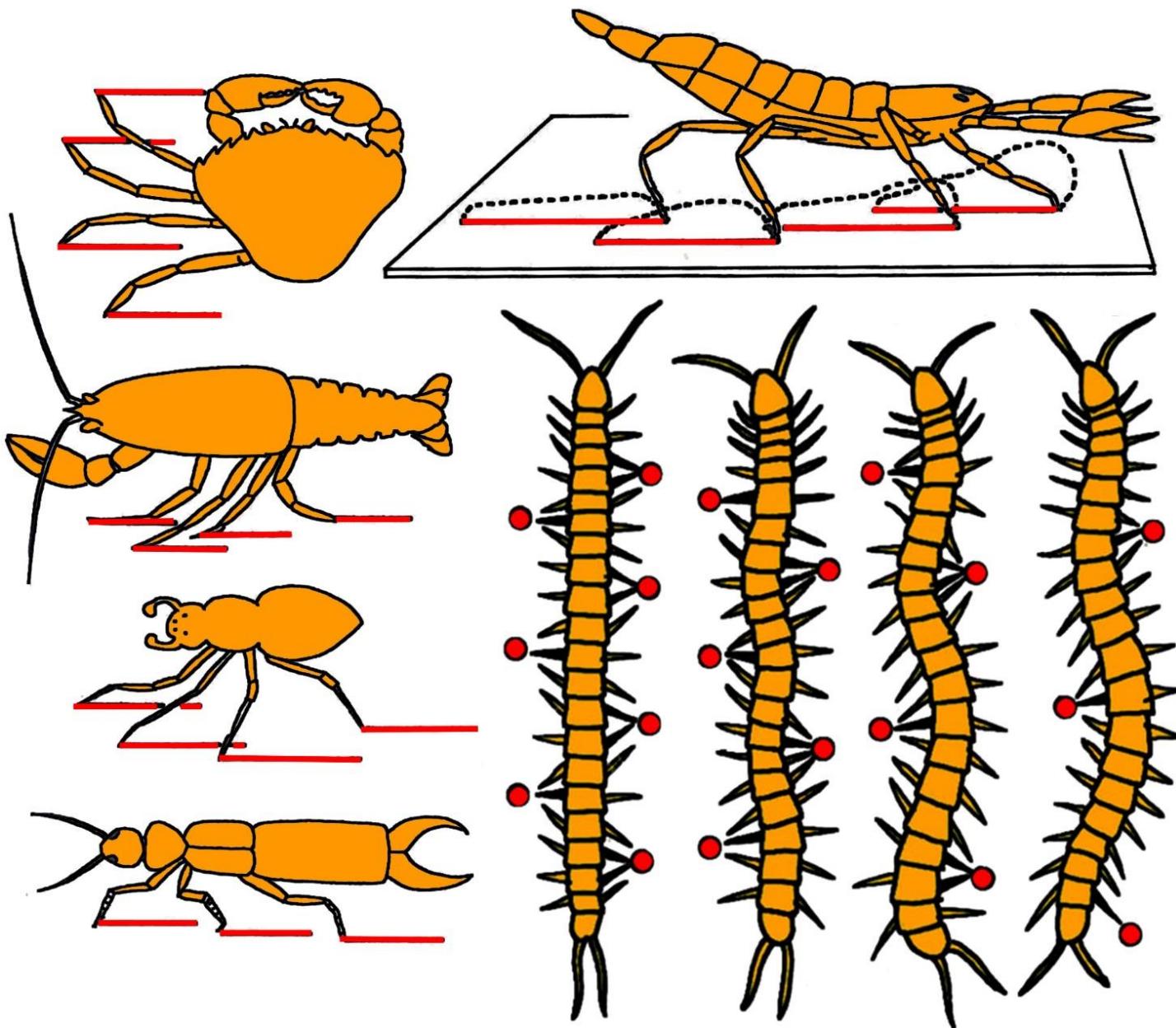


Locomozione terrestre

Una blatta che corre o un vertebrato che cammina, mantengono tre zampe a contatto con il terreno, mantenendo un **treppiede** di sostegno stabile. Quando la blatta corre le zampe formano treppiedi alternati. Le frecce indicano le zampe sollevate quando compiono un passo in avanti. L'animale è più stabile quando il suo baricentro è all'interno del treppiede. Questo treppiede si perde a velocità più elevate. In questo caso la stabilità è assicurata da un aumento della **quantità di moto**, come quando si va in bicicletta. Una massa in movimento, possiede inerzia per cui tende a mantenere un moto rettilineo uniforme. La tendenza a mantenere un moto rettilineo aumenta con la massa e con la velocità. Questa resistenza alla variazione del moto rettilineo è definita **quantità di moto**. È il principio che tiene in equilibrio una bicicletta in movimento. Negli animali, come nelle auto, maggiore è la velocità minore risulta la «potenza». Gli animali da traino hanno una struttura fisica notevolmente diversa dagli animali da corsa.



Locomozione negli artropodi



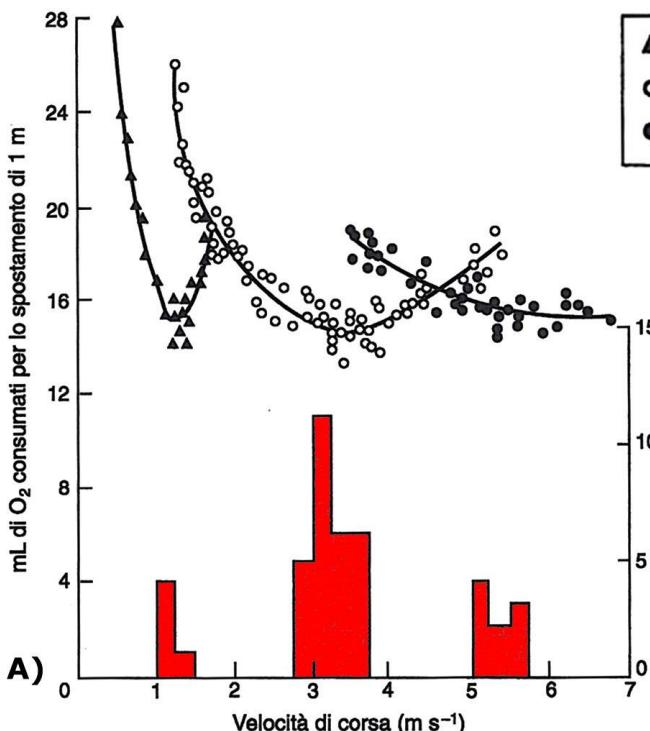


Locomozione negli artropodi

Se si osservano le traiettorie delle zampe (—) di diversi artropodi durante la locomozione su di un substrato, si nota che i percorsi delle singole appendici non si incrociano mai. In generale gli artropodi si spostano muovendo solo le zampe e il loro baricentro non oscilla su e giù. In un centopiedi il numero di appendici stazionarie in contatto con il suolo (●), diminuisce con l'aumentare della sua velocità, mentre aumenta il movimento ondulatorio del corpo. In realtà l'ondulazione di per sé produce una forte variazione della quantità di moto un po' come ondeggia in bici, per cui, per muoversi rapidamente sarebbe meglio essere rigidi. Tuttavia negli animali vermiformi dotati di appendici, a velocità ridotte intervengono solo i muscoli delle zampe, mentre a velocità superiori contribuiscono alla locomozione anche i muscoli del corpo che producono l'oscillazione mentre le zampe che si appoggiano contemporaneamente diminuiscono. Quindi la muscolatura coinvolta nel complesso aumenta. Nel caso delle ondulazioni in acqua, che è molto più viscosa dell'aria, la rigidità comporta un aumento della velocità a parità di sforzo perché le ondulazioni aumentano la già notevole resistenza; perciò un tonno muove solo il peduncolo caudale e nuota molto più veloce di un'anguilla che muove tutto il corpo. In aria un artropode attraverso le ondulazioni aumenta il raggio d'azione delle lunghe e leggerissime zampe, aumentando poco la resistenza, perciò acquista in velocità. Certamente è meno potente. Una scolopendra è più veloce di un millepiedi che di fatto è rigido, ma quest'ultimo avanza con maggiore facilità nel detrito del sottobosco, mentre la prima si muove in terreni privi di ostacoli.

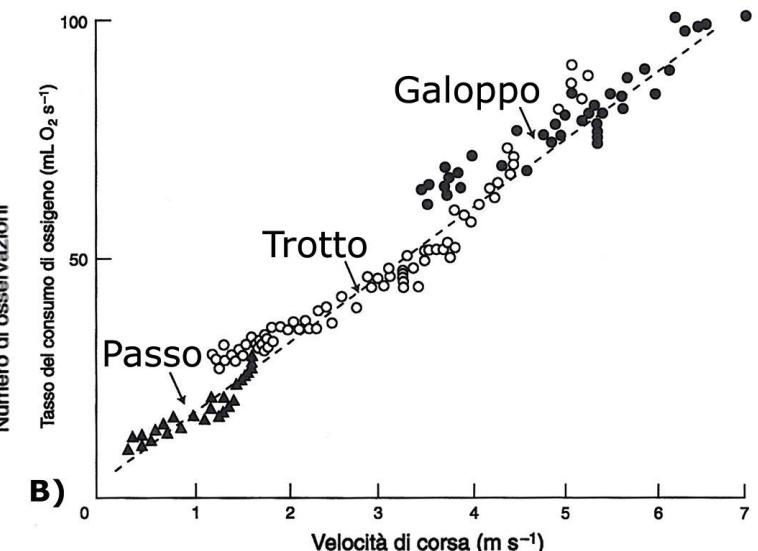


Andature



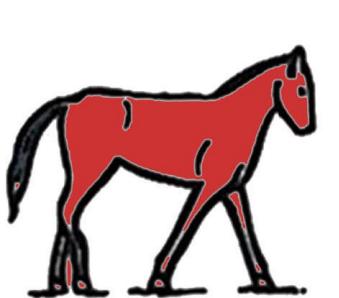
A)

Le tre differenti andature che il cavallo può produrre a velocità differenti, ciascuna col proprio *optimum* per il consumo minimo di ossigeno. In (B) si

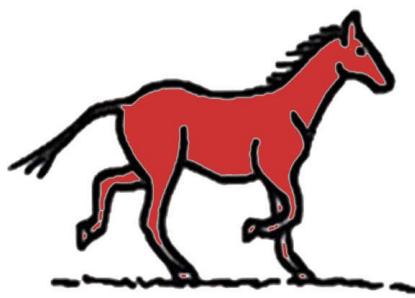


B)

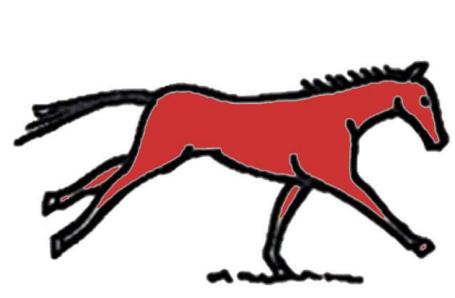
vede la relazione quasi lineare tra la velocità e l'utilizzo di ossigeno nel cavallo, in quanto l'andatura varia in maniera appropriata.



Passo



Trotto



Galoppo

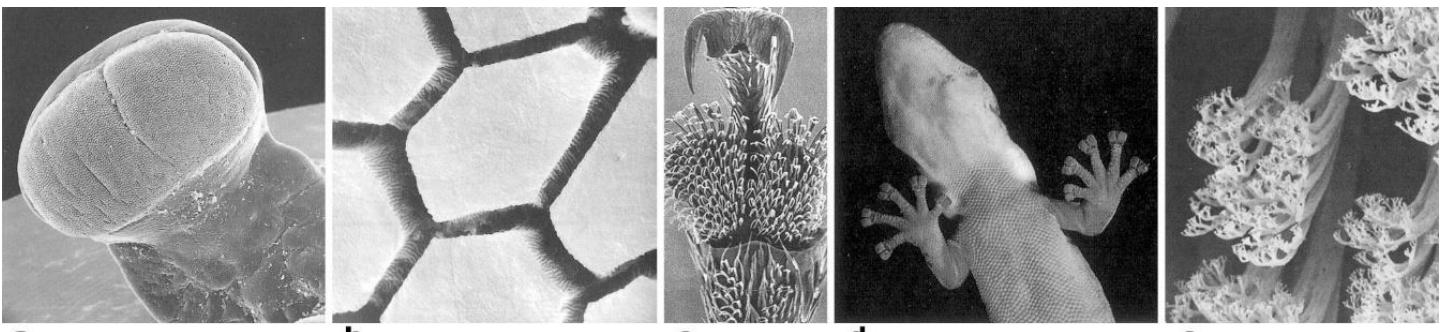


Andature

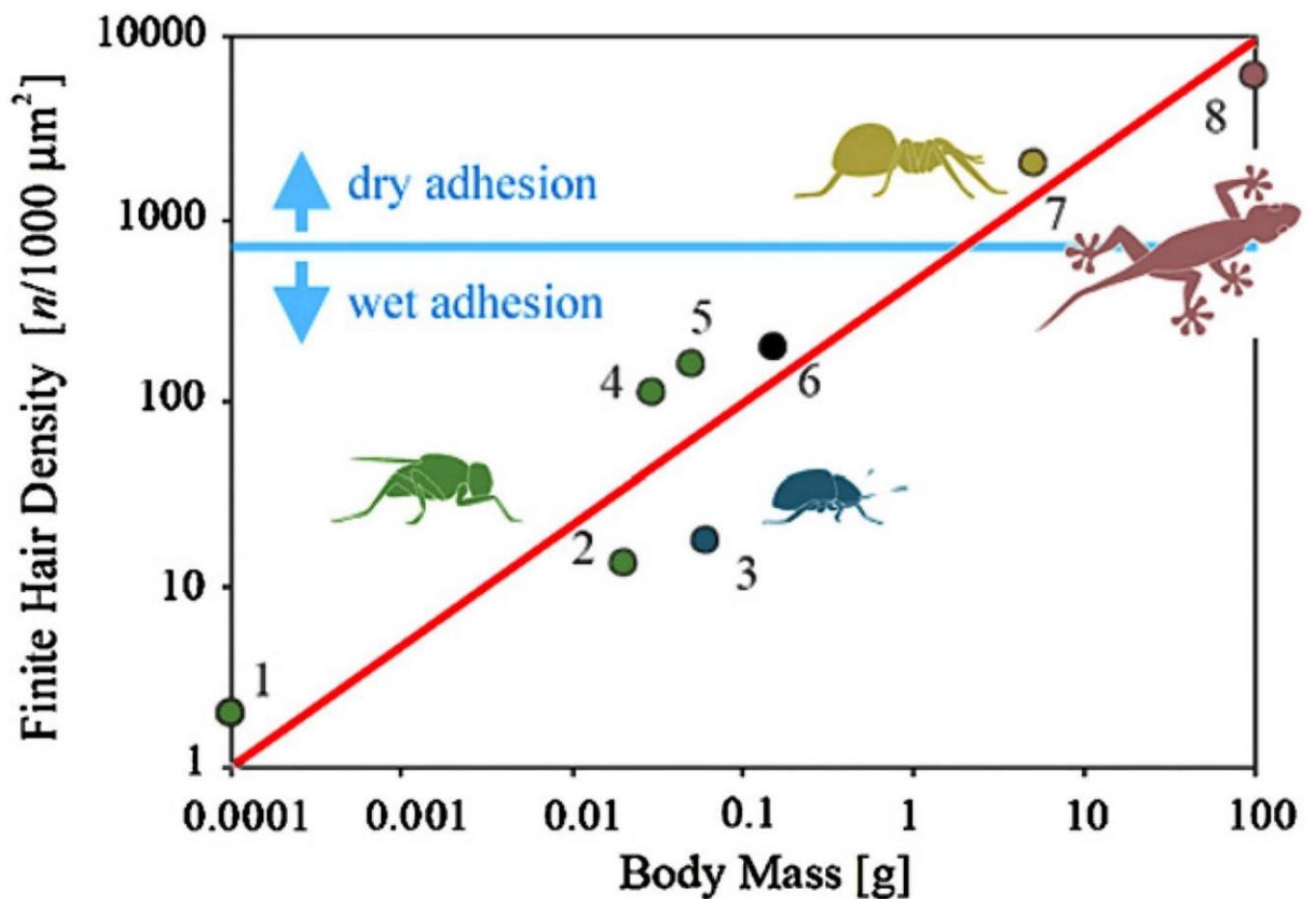
(A) Il consumo di ossigeno per metro percorso rimane costante in corrispondenza dei minimi per ciascuna andatura, ma **(B)** aumenta linearmente in funzione della velocità. Un animale che mantenga la velocità ideale per l'andatura adottata, corrispondente al minimo consumo energetico, consumerà la medesima energia a parità di spostamento indipendentemente dal tempo che impiega a percorrerlo.

Anche se è un'analogia molto imprecisa dal punto di vista meccanico, è un po' come quando si cambia la marcia in auto; la velocità varia, il numero di giri del motore no. Si ricordi anche che aumentando la velocità la resistenza aumenta in maniera non lineare a causa del progressivo incremento delle turbolenze. La questione è comunque veramente complessa e non è questo il luogo in cui è possibile approfondirla. Nella corsa, nei balzi e nei salti interviene, ad esempio, anche il recupero elastico dovuto alla compressione dei legamenti, fenomeno, quello del recupero elastico, che viene sfruttato nei nuovi materiali adoperati per costruire le piste di atletica e le scarpette dei corridori.

Adesione al substrato



a Ventosa di una raganella (a) e dettaglio delle singole placche poligonali presenti sulla stessa (b).
Zampa di un coleottero (c). Geco (d) e dettaglio delle frange presenti sulla punta delle dita (e).





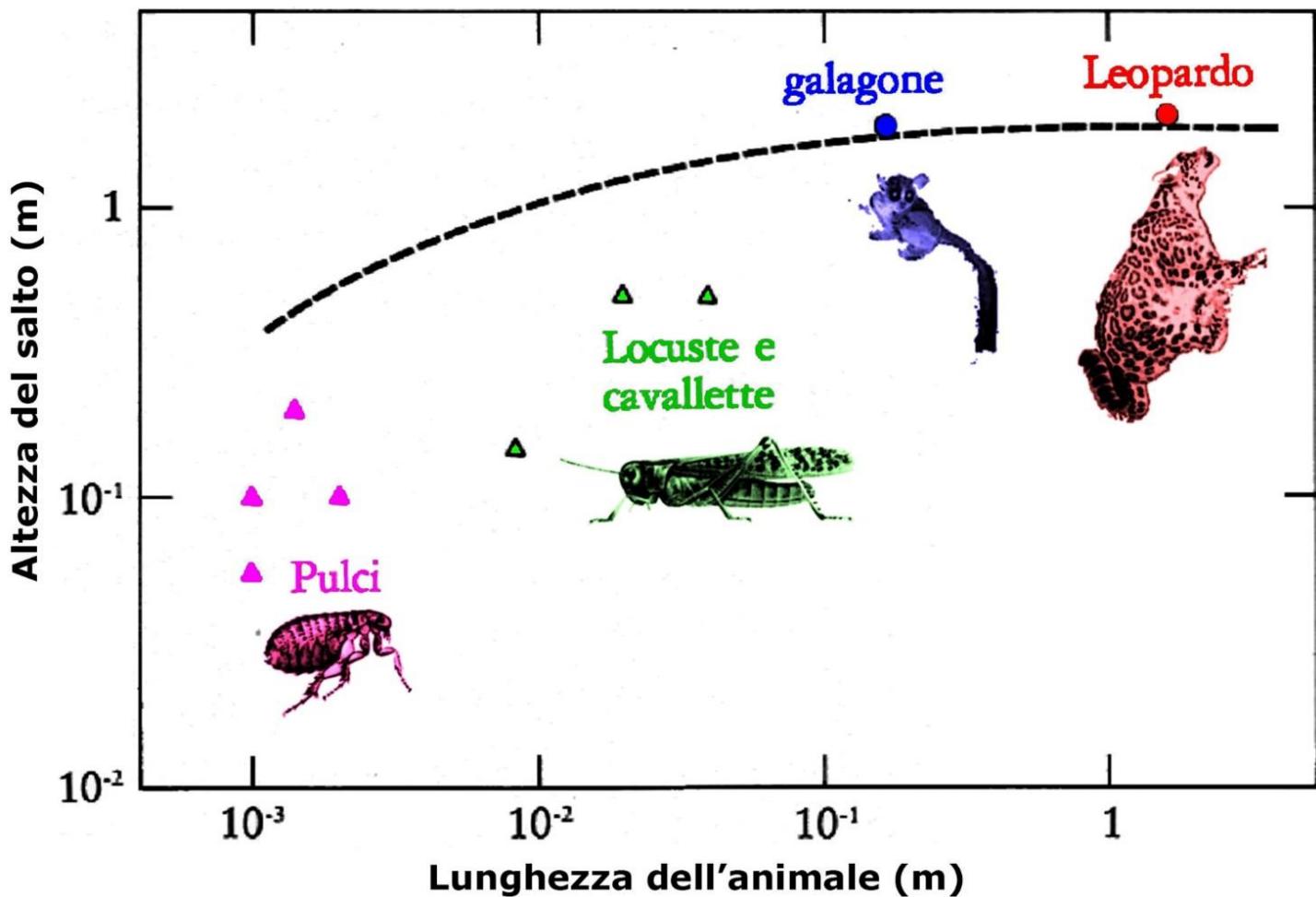
Adesione al substrato

La capacità di aderire a un substrato è una funzione della densità delle microstrutture presenti sulle terminazioni delle zampe che aumentano la superficie di contatto tra le due superfici. 1,2,4 e 5 diverse specie di mosche; 3 scarafaggio; 6 coleottero; 7 ragno; 8 geco.

Per arrampicarsi gli organismi posti sopra la linea celeste, che presentano dimensioni maggiori, sfruttano le forze di van der Waals (**adesione asciutta**), quelli posti sotto a linea sfruttano le forze viscose e la capillarità (**adesione umida**). I sauri, ad esempio i gechi, impiegano meccanismi di adesione asciutta sfruttando le finissime frange presenti sulla punta delle dita. In questo caso l'adesione è ritenuta opera della forza di van der Waals: la presenza di milioni di frange aumenta la superficie di contatto, moltiplicando le deboli forze elettromagnetiche di interazione con il substrato; nelle forme arboricole di anfibi l'adesione umida al substrato avviene invece, generalmente, grazie alla secrezione di muco. La raganella cubana rimane adesa fino a 61° oltre la verticale. La punta delle sue dita devono risultare sempre schiacciate nell'estremità posta più in alto, altrimenti si staccano, come una ventosa può essere staccata sollevandone un lembo invece di tirarla verso di sé.



Salto





Salto

Tra una pulce e un canguro chi è il saltatore migliore?

Semplificando un po' il ragionamento possiamo considerare che il lavoro compiuto da un muscolo corrisponda alla forza sviluppata moltiplicata per la lunghezza del suo accorciamento. In altre parole che risulti proporzionale alla sezione trasversale del muscolo moltiplicata per la sua lunghezza, il che corrisponde al suo volume.

Quindi il lavoro svolto da un muscolo è proporzionale al volume, cioè la massa, del muscolo stesso.

Il lavoro richiesto a un muscolo di massa m per fare un salto di altezza h è uguale all'**energia potenziale mgh** , massa per l'accelerazione di gravità per l'altezza. Però se questo lavoro mgh è proporzionale alla massa m , il prodotto gh dovrebbe essere una costante e dal momento che **g** è una costante ($9,8 \text{ m.s}^{-2}$), anche h risulterà una costante.

In sintesi animali di taglia molto diversa dovrebbero essere in grado di saltare più o meno alla medesima altezza il che significa che quelli più piccoli raggiungono altezze molto superiori alla propria lunghezza e quelli grandi no. In ogni caso una pulce salta poche decine di cm e un canguro metri, quindi al nostro ragionamento manca evidentemente qualche elemento.

Un aspetto da considerare è che la resistenza offerta dall'aria risulta molto più elevata per animali piccoli, dato che presentano una superficie relativa maggiore.



Salto

La resistenza offerta dall'aria assorbe circa il 75% dell'energia prodotta durante il salto da una pulce, circa il 25% nel caso di una cavalletta, mentre è di fatto irrilevante nel caso di un uomo. Possiamo quindi calcolare un'altezza raggiungibile in teoria, considerando una energia per unità di massa di 20 Joule/kg tenendo conto della resistenza dell'aria. La curva tratteggiata indica questa altezza teorica per organismi di diversa dimensione, ma, come si vede dai punti del grafico gli organismi piccoli saltano ugualmente meno, di quanto teoricamente possibile, rispetto a quelli grandi anche tenendo conto della resistenza dell'aria. Quindi ci sfugge ancora qualcosa.

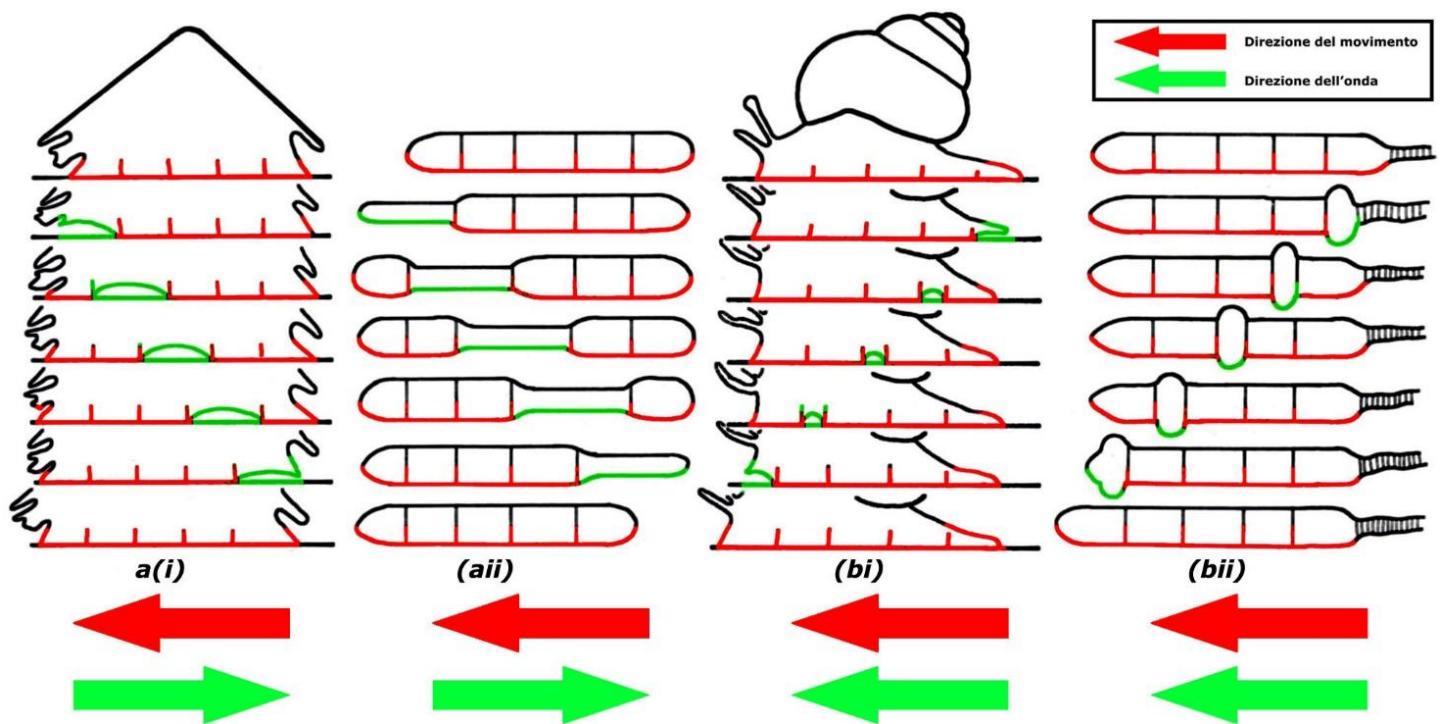
Un aspetto controllintuitivo è che l'altezza che può essere raggiunta con un salto non dipende dalla massa di chi lo effettua, ma solo dalla velocità che viene raggiunta al momento del distacco da terra.

Infatti nel corso di un salto l'**energia cinetica ($\frac{1}{2}mv^2$)** alla massima altezza raggiunta **h** uguaglia l'**energia potenziale (mgh)**. Se poniamo **$mgh = \frac{1}{2}mv^2$** possiamo ricavare la seguente formula **$h = v^2/2g$** dove g è sempre la solita costante.

L'accelerazione necessaria per raggiungere una determinata velocità risulta, però, molto più elevata negli animali piccoli e diventa presto insostenibile: per saltare 60 cm 1,5 g per un uomo e 15 g per una cavalletta; per saltare 20-30 cm 250 g per una pulce e 400 g per *Athous*, un coleottero. Quindi la resistenza dell'aria e l'accelerazione necessaria sono i motivi per cui organismi piccoli saltano meno del previsto. Evito di riportare altre formule, ma resto a disposizione per chi fosse curioso.



Onde di contrazione





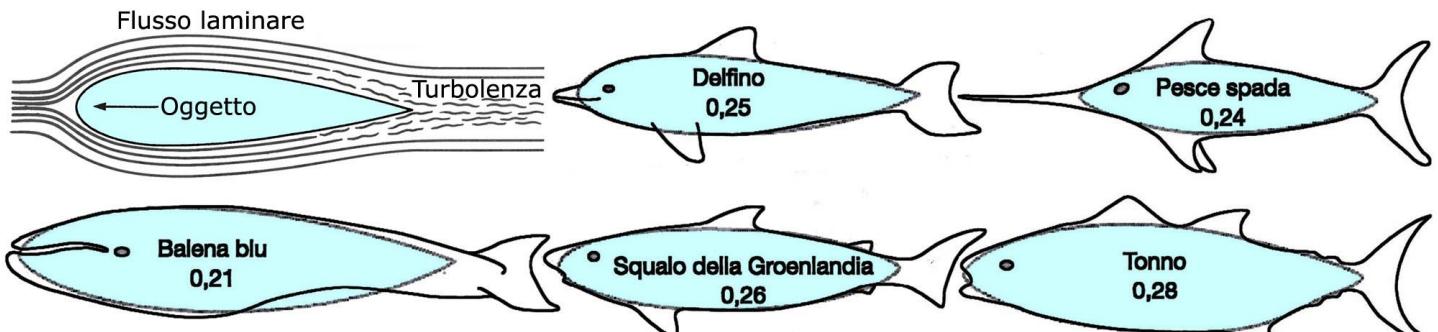
Onde di contrazione

Le onde peristaltiche attraverso le quali gli animali che strisciano avanzano su di un substrato possono essere molto diverse. Quelle che procedono nel medesimo senso della direzione di marcia sono dette anterograde, quelle che procedono in senso contrario retrograde. Se i punti di appoggio sul substrato sono rappresentati dai tratti corporei in **estensione** (*a*), ovvero le regioni dove le dimensioni longitudinali del corpo sono massime, l'onda sarà **retrograda**; se i punti di appoggio sul substrato sono costituiti dai tratti corporei in **contrazione** (*b*), cioè le regioni del corpo ferme sul substrato sono le più corte, l'onda sarà **diretta**. Negli organismi vermiformi si definisce **movimento peristaltico**, un tipo di locomozione che risulta estremamente efficiente nel caso di quelli **metamerici** e, in particolar modo, di quelli fossori e scavatori. La peristalsi è dovuta alla contrazione coordinata dei muscoli del corpo che generano un treno di onde che procedono regolarmente in una determinata direzione. La peristalsi è presente anche nel tubo digerente e consente il transito unidirezionale del cibo.

Le diverse modalità di **marcia**, **strisciamento** e **scavo** in ambiente terrestre corrispondono a quelle adottate in mare dagli organismi bentonici. Si tratta infatti di movimento su un piano bidimensionale. Il **nuoto** degli organismi pelagici presenta invece molte somiglianze con il **volo** in ambiente subaereo, ovvero il movimento in uno spazio tridimensionale.

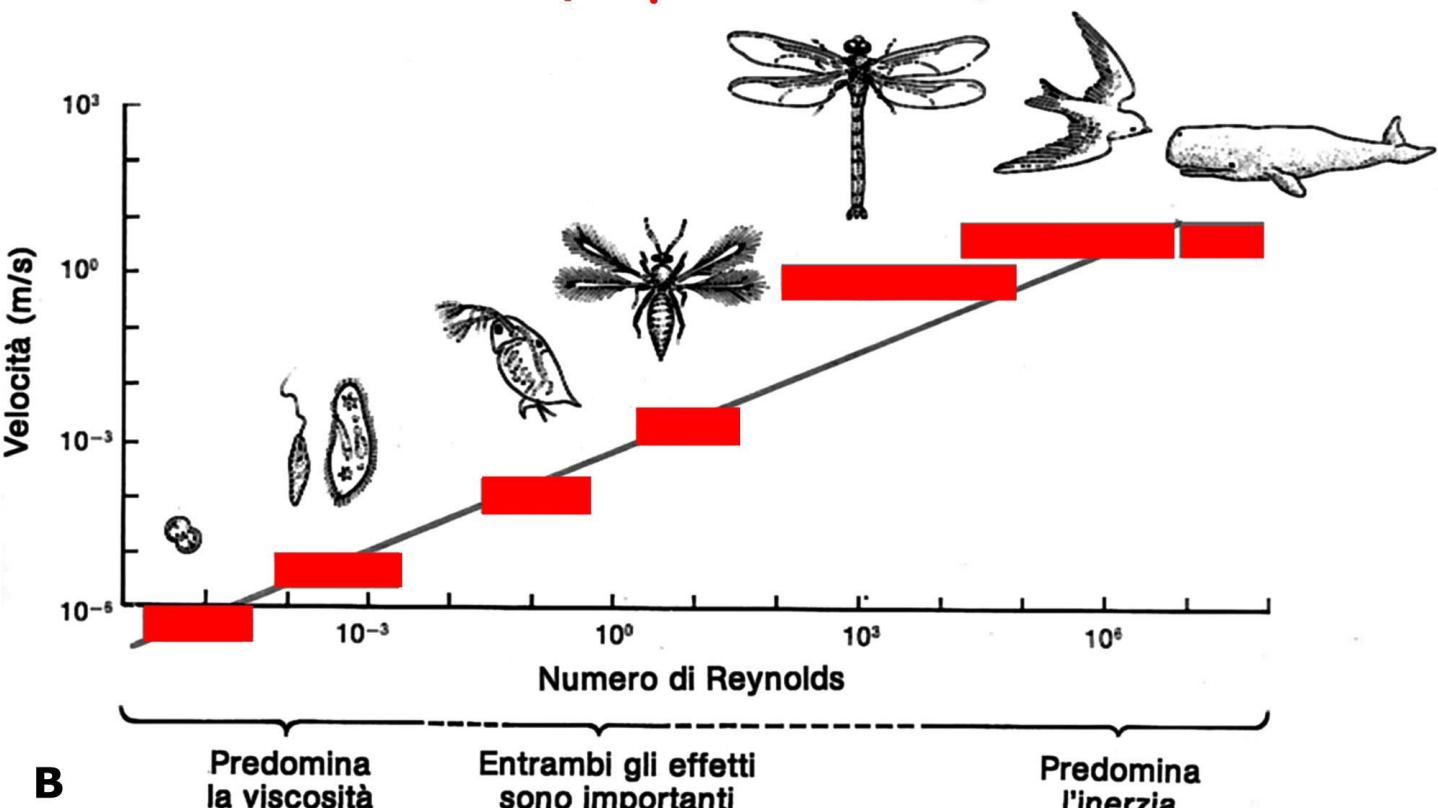


Numero di Reynolds

**A**

$$Re = \rho v / \mu$$

$$Re = F_i / F \mu$$





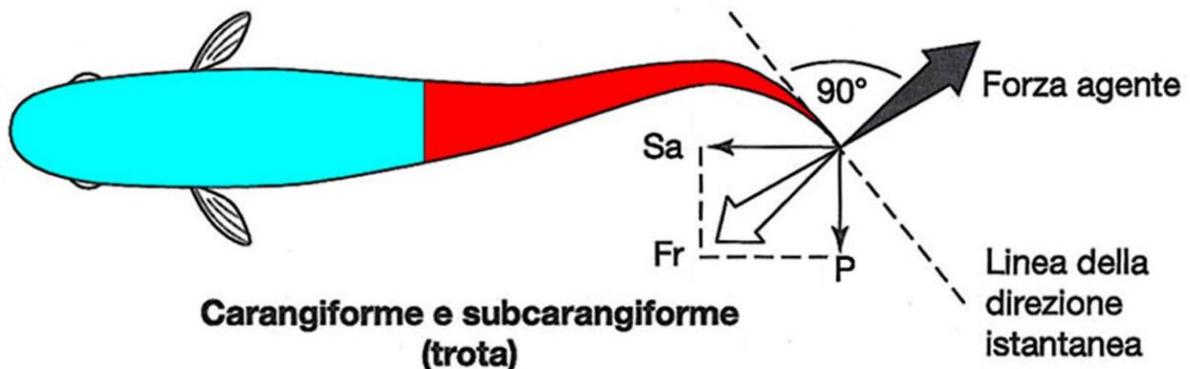
Numero di Reynolds

A) Quando i gradienti di pressione intorno a un corpo in movimento in un fluido sono minimi, si stabilisce un **flusso laminare**. Quanto più grande è un corpo, e quanto minore è la viscosità del fluido, tanto maggiore sarà la velocità alla quale si verifica **turbolenza**. Questa aumenta la **resistenza**. Profili **idrodinamici** con una larghezza massima pari a circa un quarto della lunghezza, con una sezione trasversale circolare e con la sezione più spessa a circa due quinti della distanza dalla punta, minimizzano la **resistenza**. Molti vertebrati nuotatori presentano una forma fusiforme e un rapporto larghezza/lunghezza che si avvicina al valore **0,25**.

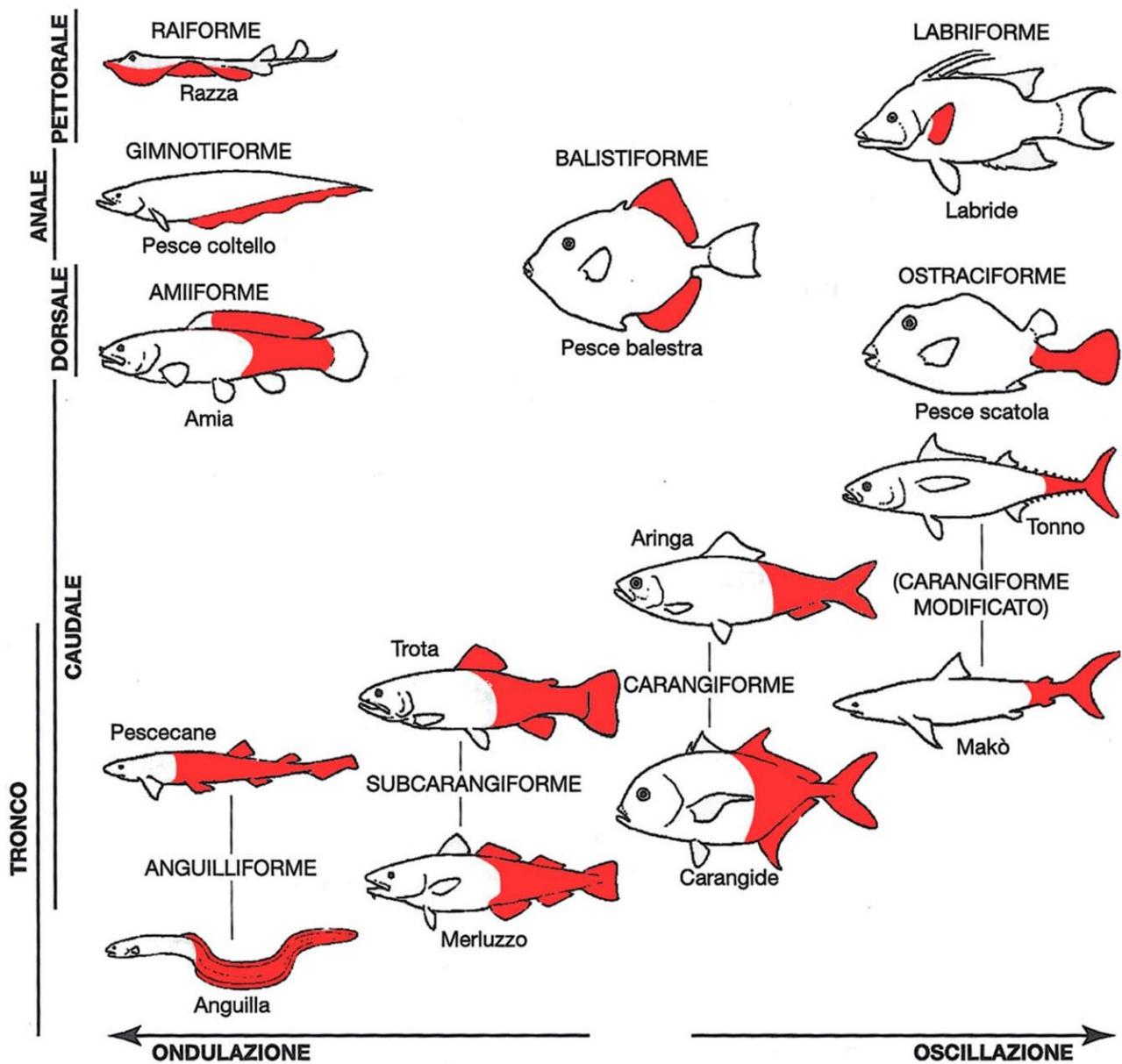
B) Il numero di Reynolds è il rapporto tra le forze d'inerzia e quelle viscose: **Re=Fi/F μ** . Può essere descritto anche come $\rho lv/\mu$ (densità ρ x lunghezza l x velocità v /viscosità μ). Dato che la viscosità μ e la densità ρ dei fluidi considerati, aria o acqua, è uguale per tutti, divengono significative lunghezza e velocità dell'organismo considerato. Il numero di Reynolds fornisce un indice dell'importanza delle forze d'inerzia rispetto a quelle viscose. Ciò vuol dire che, per valori elevati di questo numero, si possono trascurare le forze viscose perché molto piccole rispetto a quelle d'inerzia; il fluido si comporta come se fosse perfetto. Viceversa, per bassi valori di questo numero, sono le forze d'inerzia ad essere trascurabili rispetto a quelle viscose per cui non è possibile considerare il comportamento del fluido come quello di un fluido perfetto. Gli animali piccoli si muovono lentamente e hanno bassi valori del **Re**: per loro risulta più importante la **viscosità**. Gli animali grandi si muovono rapidamente, e con alti valori di **Re**: per loro predomina l'**inerzia**.



Nuoto nei pesci



Fr = forza di reazione P = componente di portanza Sa = componente di spinta in avanti





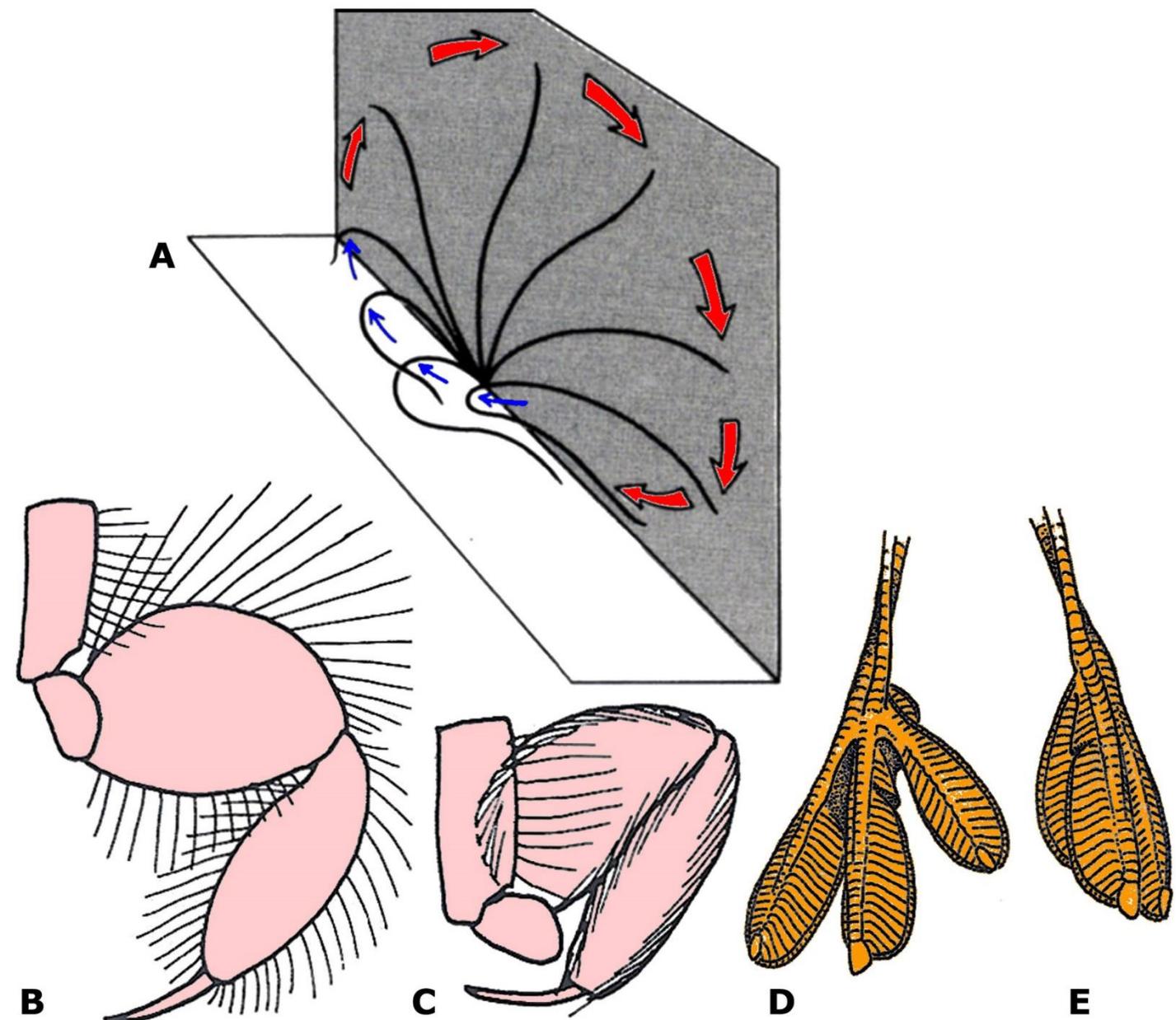
Nuoto nei pesci

Le aree del corpo colorate in rosso concorrono al nuoto del pesce ondulando e oscillando. I nomi attribuiti ai diversi tipi di nuoto, per esempio carangiforme, descrivono le principali modalità di locomozione osservate nei pesci, ma non implicano relazioni filogenetiche, né sono esaustive.

I pesci pelagici nuotano veloci perché di solito si nutrono di altro necton il quale, non avendo a disposizione nascondigli, salvo forse l'oscurità, deve nuotare altrettanto veloce. Inoltre non sono presenti ostacoli per cui la manovrabilità è meno necessaria. Nei buoni nuotatori le pinne sono rigide mentre in quelli demersali che nuotano lenti, ma devono manovrare, le pinne presentano raggi flessibili che consentono di variarne l'ampiezza. I tonni come alcuni squali hanno tendini particolari che facilitano il movimento della coda. In ogni caso per il nuoto veloce è necessario che gran parte del corpo rimanga rigido per cui si muove esclusivamente la pinna. La pinna alta e stretta, caratteristica dei grandi pelagici, è la migliore perché offre poca resistenza laterale durante il movimento. La leggerezza è infatti un importante parametro di merito: riducendo le masse inerziali si aumenta il rendimento della propulsione.

Infine i grandi pelagici hanno molta muscolatura rossa di resistenza e spesso sono ectotermi, il che ne aumenta le prestazioni: Incidentalmente sono anche piuttosto saporiti. Anche nei domestici la carne rossa è più saporita di quella bianca.

Battuta efficace e di recupero



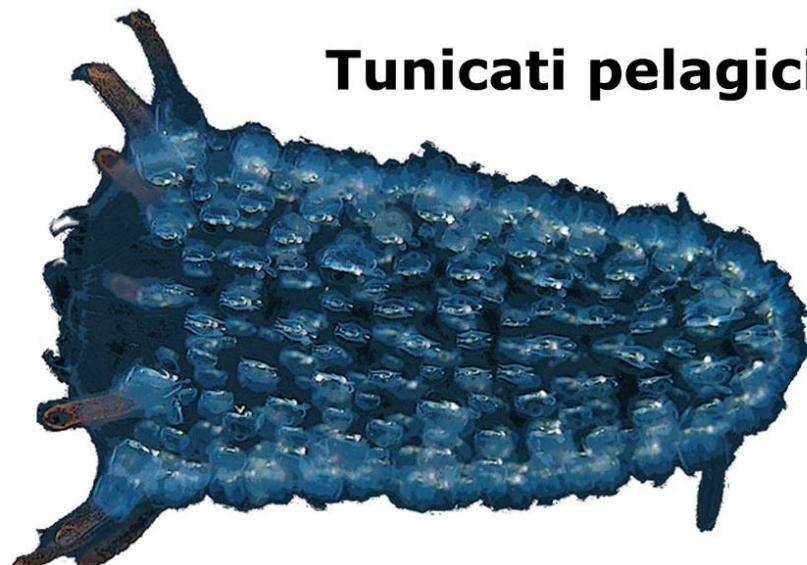


Battuta efficace e di recupero

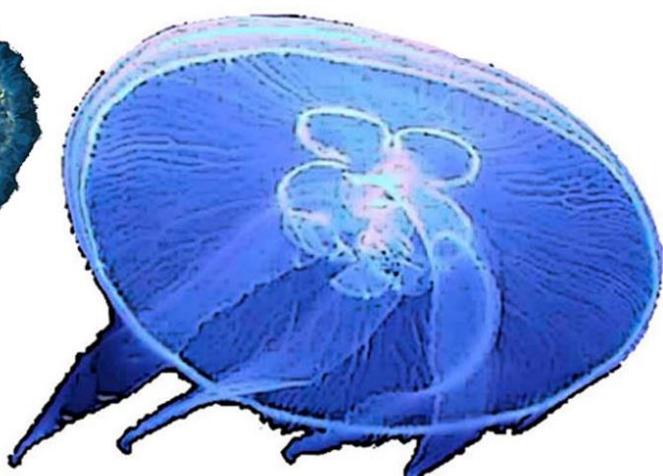
A) Battito **efficace** (frecce rosse) e di **recupero** (frecce blu) nel corso del ciclo di movimento di un singolo ciglio in un ciliato. **B-C)** Ruolo delle sete nella generazione di forze differenziali di trazione durante il nuoto dei crostacei con **numeri di Reynolds** relativamente bassi. In queste condizioni le sete risultano efficaci quanto una superficie continua. Immaginate di pescare delle sferette con un colino. Se queste sono immerse in acqua sostanzialmente riuscirete a pescare tutte quelle il cui calibro è appena superiore alla maglia del colino. Se però fossero immerse nel miele riuscireste a pescare anche molte sferette il cui calibro è inferiore alla maglia in quanto rimarrebbero invischiata nel mezzo più viscoso e denso. Come vedremo i filtri dei piccoli sospensivori catturano più facilmente le particelle alimentari perché i numeri di Re sono piccoli. Nel caso delle sete dei piccoli crostacei l'acqua filtra a fatica negli spazi tra di esse e quindi l'insieme delle sete funziona come se fosse una lamina impervia. **B)** Postura durante il **movimento di spinta** efficace e **C)** durante il movimento di recupero. **D-E)** Il piede lobato di uno svasso durante la rotazione che effettua nel corso di una battuta. **D)** Posizione delle dita durante la battuta efficace diretta all'indietro, e, in visione laterale **E),** la rotazione del piede durante la battuta di ritorno in avanti.

Nuoto a reazione

Tunicati pelagici



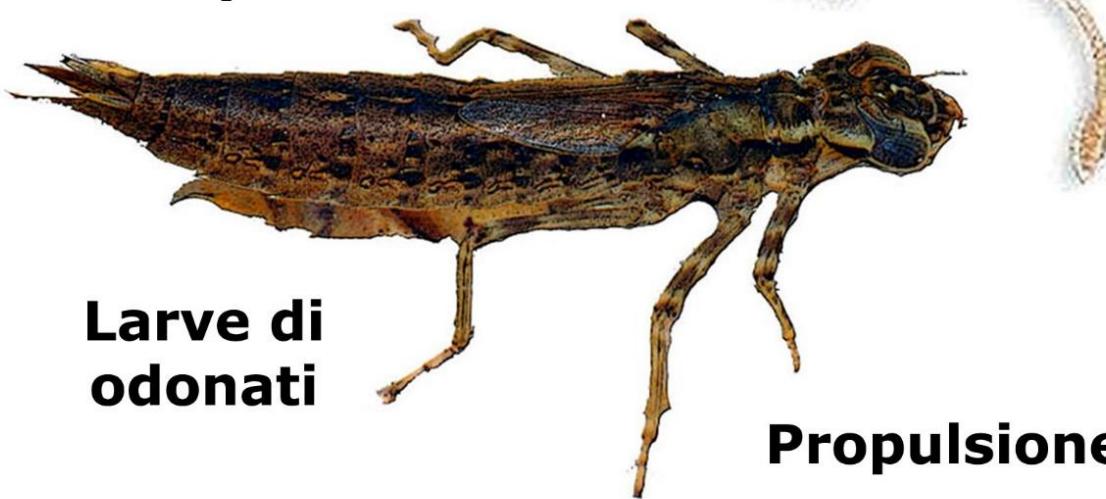
Meduse



Cefalopodi



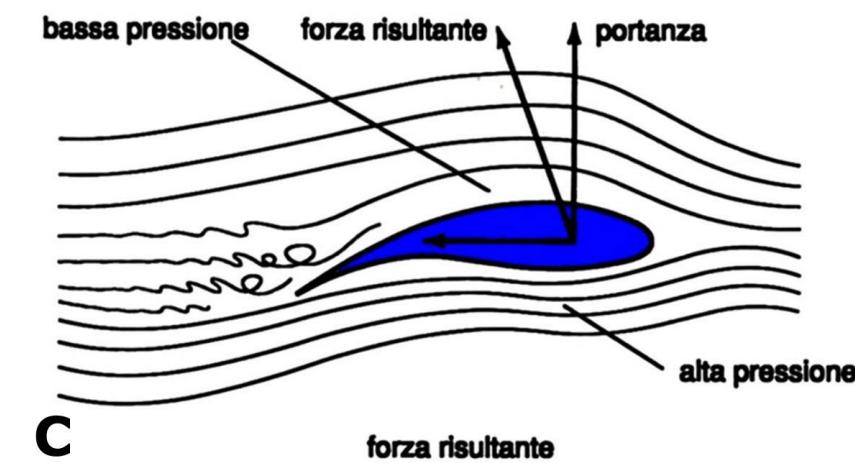
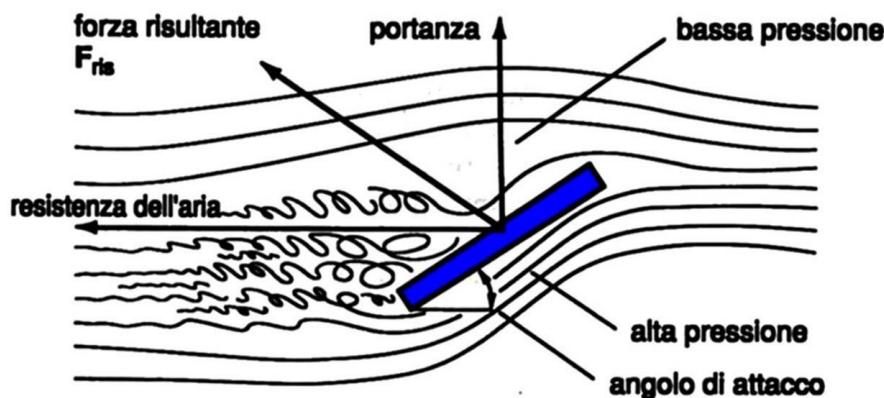
**Larve di
odonati**



Propulsione a getto



Resistenza e portanza





Resistenza e portanza

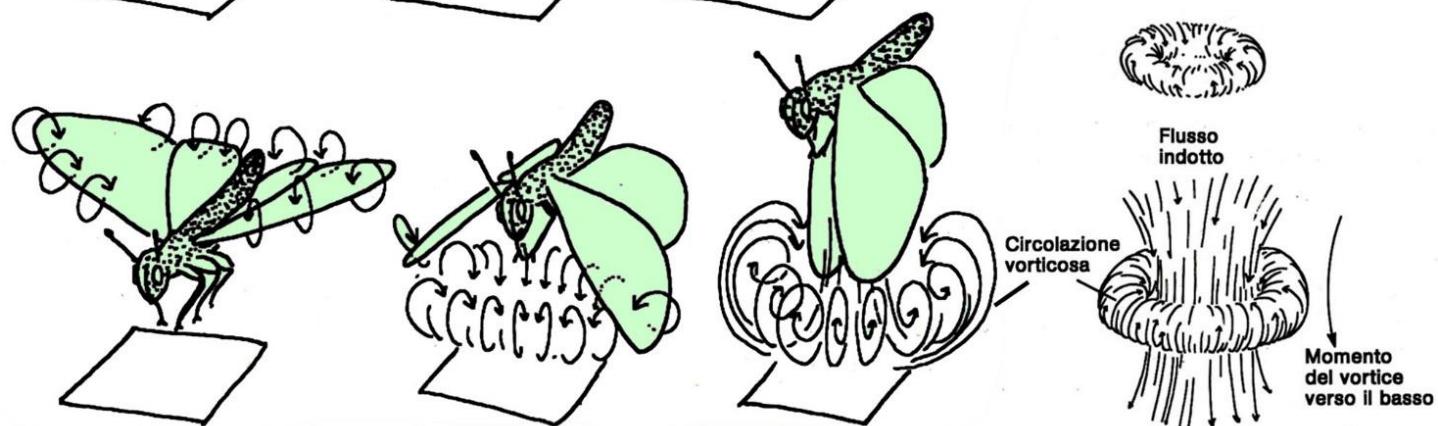
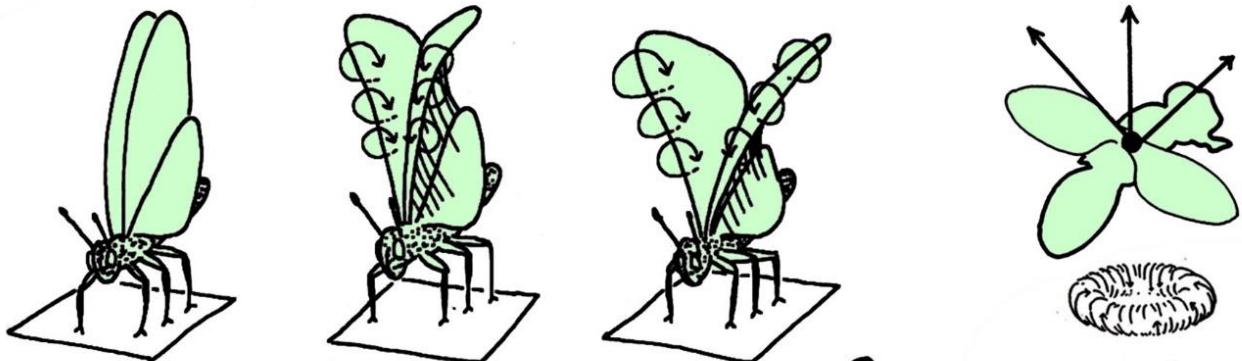
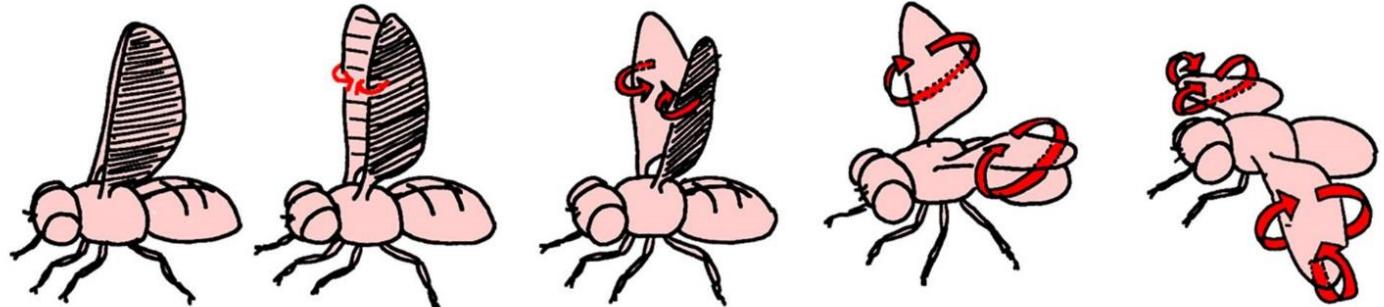
Gli oggetti in movimento relativo all'interno di un fluido possono sollevarsi grazie al fenomeno della **portanza**. Questo fenomeno è estremamente difficile da descrivere e gran parte dei modelli utilizzati risultano imprecisi o addirittura sbagliati nel mondo reale dove confliggono diversi principi di cui è difficile prevedere le interazioni. In sintesi la forma del profilo dell'oggetto, ad esempio un'ala o una pinna, modifica il campo di moto attorno all'oggetto stessa; lungo la superficie superiore le velocità sono maggiori di quelle lungo la superficie inferiore e dove le particelle fluide hanno una velocità maggiore si verifica una diminuzione di pressione e viceversa. Il profilo alare viene "aspirato«, un po' come capita al fumo di un camino, per effetto Bernoulli, verso l'alto per cui il maggior contributo alla portanza sarebbe dato dalla depressione sopra l'ala. Molti pesci, ad esempio le mante, «volano» in acqua perché i principi sono gli stessi, ma concentriamo la nostra attenzione sugli organismi che si spostano nell'aria, dove la spinta di Archimede è irrilevante e sollevarsi dal suolo è più difficoltoso.

- (A)** La maggior parte dei corpi, collocati in un flusso d'aria, genera una **resistenza**, accresciuta dalle turbolenze, ma non una **portanza**.
- (B)** Un piano inclinato sviluppa una portanza, ma genera anche una grande resistenza a causa delle **turbolenze**. **(C)** Un profilo alare riduce al minimo la resistenza, generando un **flusso laminare**, ma aumenta al massimo la portanza.



Volo degli insetti

Flusso dell'aria sulle ali.



Generazione del "vortice".



Volo degli insetti

Gli insetti di grandi dimensioni, con elevato **Numero di Reynolds (Re)**, sfruttano la **portanza** in maniera convenzionale, quelli più piccoli, con bassi numeri di **Re**, come i tisanotteri, “**vogano**” nell’aria, che, per loro, risulta un fluido relativamente viscoso. Alcuni di questi ultimi mostrano ali sfrangiate, perché, come già notato a proposito delle sete dei piccoli crostacei, in organismi di piccole dimensioni queste frange si dimostrano praticamente equivalenti a piani continui. Gli insetti di medie dimensioni sfruttano i **vortici**. All’apice del battito le ali sono a contatto, ma quando cominciano a divaricarsi i margini rigidi, allontanandosi, generano un flusso dell’aria. Man mano che le ali si abbassano il flusso accelera generando una forza di reazione che solleva l’insetto. Occorre considerare il fatto che le ali degli insetti sono strutture leggerissime, ma molto rigide.