

Figura 2-1. Esempi di strutture ossee tipiche dei vertebrati: (a) vertebra; (b) cranio.

dagli altri deuterostomi, fra cui, ad esempio, gli echinodermi, i quali ne sono sprovvisti. Quando consideriamo le relazioni evolutive fra i vari organismi, la parola *primitivo* si riferisce ad una condizione *ancestrale*: non significa «di qualità inferiore».

Qual è il significato della diversità che si riscontra nell'ambito di una linea evolutiva di gruppi o specie affini? Tali differenze si spiegano in base all'adattamento a varie condizioni o opportunità ambientali. Ciascuna specie occupa una **nicchia**

ecologica che è diversa da quella di tutte le altre specie e questo si esprime generalmente nell'adozione di morfologie e funzioni specializzate. La diversità delle specie è indicativa della risposta genetica di ciascun gruppo alle varie condizioni ambientali.

L'evoluzione e l'adattamento costituiscono due principali argomenti di questo libro. Perciò cercheremo di fare attenzione a questo tipo di domande: quali sono stati i presupposti storici ancestrali della struttura o del comportamento di un

Schema 2-1. L'Uomo: un vertebrato tipico

In Tabella 2-1 sono elencati i caratteri anatomici e comportamentali tipici degli esseri umani. In particolare, l'evento strutturale più cruciale per l'evoluzione umana è stata l'acquisizione della postura completamente eretta e della locomozione esclusivamente bipede. Altri caratteri anatomici tipici dell'anatomia umana, quali la mano atta alla manipolazione, la colonna vertebrale a forma di S e il cervello particolarmente sviluppato, sono una conseguenza dell'adozione della postura eretta o rappresentano coadattamenti a quest'ultima. I principali tratti comportamentali indicativi del livello adattativo conseguito dall'uomo sono stati la capacità di fabbricare attrezzi e il linguaggio; tali capacità, a loro volta, sono state una conseguenza dell'evoluzione della mano e del cervello umani (Simpson 1966, 1969).

Il nome scientifico che gli uomini si sono dati, *Homo sapiens*, indica chiaramente come l'uso della ragione sia una caratteristica che riteniamo esclusiva degli esseri umani. L'in-

telligenza di cui tanto ci vantiamo è dovuta alla presenza di un cervello grande e complesso, le cui elaborazioni complicate solo oggi iniziano ad essere comprese. In particolare dobbiamo la nostra intelligenza al telencefalo. Nel corso dell'evoluzione, infatti, le dimensioni degli emisferi cerebrali sono aumentate in misura maggiore rispetto al resto del cervello, tanto è vero che lo coprono quasi per intero; inoltre, sono divenuti estremamente pieghettati e questo aumenta enormemente la superficie disponibile per i neuroni associativi (Fig. 2-2a). La parte più importante dell'encefalo, il tetto o **neopallio**, è una struttura presente in tutti i mammiferi.

È verosimile che le dimensioni del neopallio abbiano iniziato ad aumentare già nei progenitori degli attuali mammiferi, nel tardo Paleozoico, circa 250 milioni di anni fa. Lo stesso neopallio, tuttavia, deriva da una struttura ancora più antica, il rinencefalo o **prosencefalo**. Come il mesencefalo e il romboen-

Tabella 2-1. Caratteri distintivi dell'*Homo sapiens*.

Anatomici

1. Normale postura eretta
2. Gambe più corte delle braccia
3. Dita dei piedi corte; il primo dito di solito più lungo e non divergente
4. Colonna vertebrale con incurvatura a S
5. Mani prensili e pollice opponibile
6. Corpo per la maggior parte nudo, provvisto solo di peli brevi, sparsi e poco folti
7. Articolazione per il collo situata nella parte mediana della base del cranio
8. Encefalo eccezionalmente grande rispetto alle dimensioni corporee, con corteccia cerebrale molto sviluppata e complessa
9. Viso piccolo, quasi verticale sotto la parte anteriore del cervello
10. Mascelle piccole, con arco dentale arrotondato
11. Canini di solito non più grandi dei premolari

Comportamentali e Psicologici*

1. Curiosità, imitazione, attenzione, memoria, immaginazione
2. Capacità di migliorare la natura adattativa del comportamento mediante il pensiero razionale
3. Capacità di usare e costruire una grande varietà di attrezzi
4. Autoconsapevolezza
5. Capacità di astrazioni mentali e di sviluppare un simbolismo ad esse correlato, soprattutto nel linguaggio
6. Cultura e organizzazione sociale uniche nella loro complessità

Fonte: G. G. Simpson, 1966, *Science* 152:474-478.

*Basato su Charles Darwin, 1871, *The Descent of Man*.

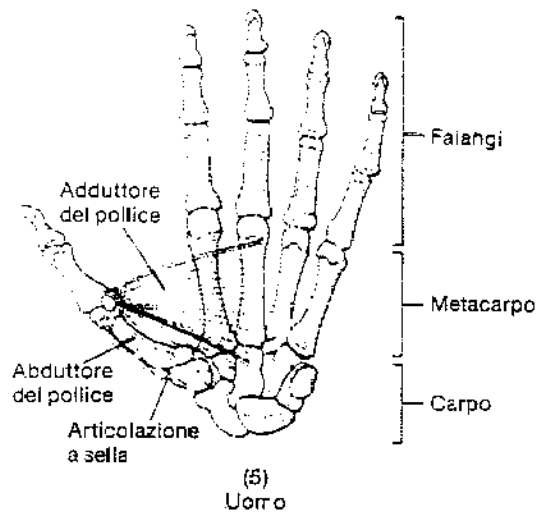
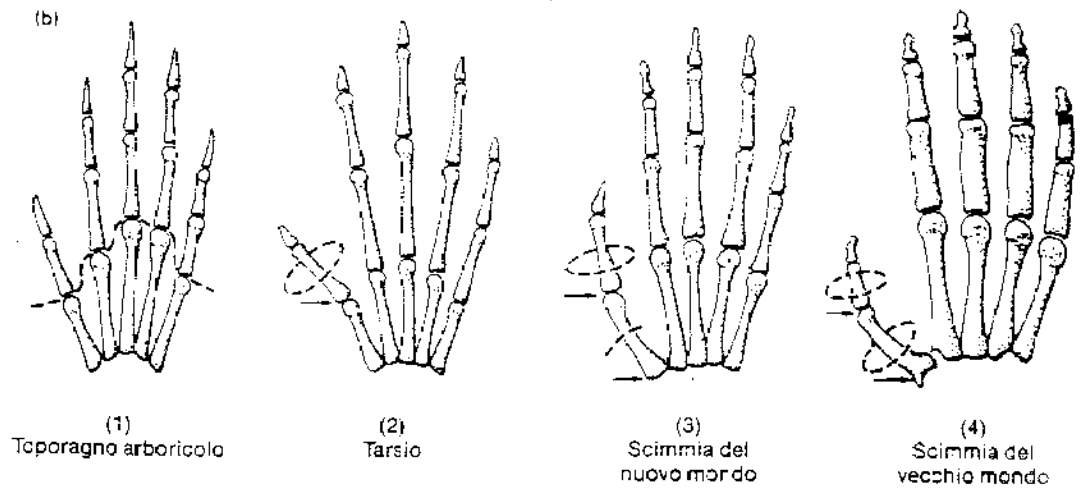
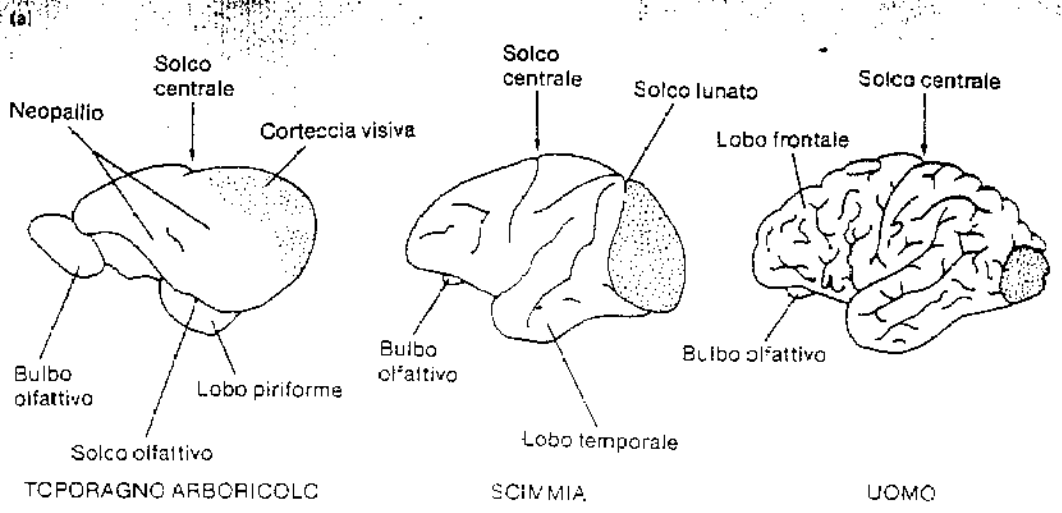


Figura 2-2. Specializzazioni dei primati.
 (a) Emisferi cerebrali del toporagno arboricolo, della scimmia e dell'uomo, disegnati delle stesse dimensioni; in essi si nota l'aumento del ripiegamento della corteccia e i cambiamenti delle dimensioni relative dei bulbi olfattivi e della corteccia visiva (aree punteggiate). Le frecce indicano il solco centrale. (b) Mani di primati con differenti gradi di abilità manuale.

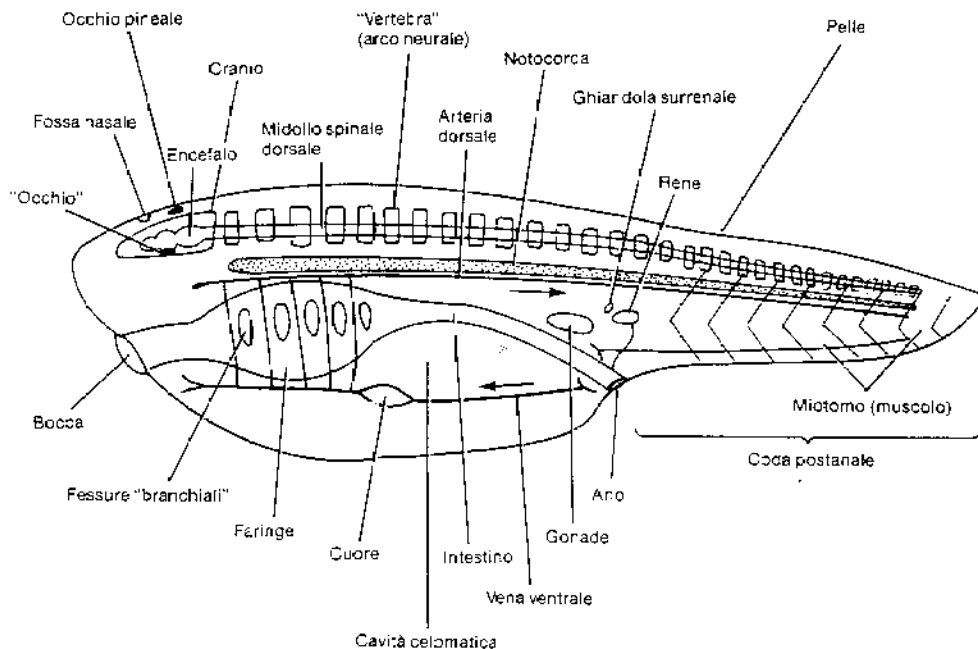


Figura 2-3. Schema corporeo ipotetico di un vertebrato ancestrale.

Fortunatamente, a tale proposito si sono rivelate utili le prove fornite dall'anatomia comparata e dall'embriologia degli organismi attualmente viventi, prove basate sul principio di omologia. In base a tale principio, infatti, è ragionevole supporre che i parenti più stretti dei vertebrati possano essere trovati fra i cordati invertebrati, gli **Urocordati** o i **Cefalocordati**, i quali possiedono una notocorda, un tubo neurale dorsale cavo, fessure faringee e una coda postonale. Nessun altro gruppo di animali presenta maggiori affinità strutturali ed embriologiche con i vertebrati, sebbene molti evolucionisti, in passato, credessero, e qualcuno lo ritiene ancora, che i vertebrati si fossero originati dai molluschi o dagli artropodi.

Anfiosso: un modello di prevertebrato

I cefalocordati marini, in particolare il ben noto anfiosso (*Branchiostoma lanceolatum*), possiedono i caratteri di base dei cordati in una forma diagrammatica. Significativo è il fatto che i cefalocordati e le larve della lampreda filtrano il cibo

nello stesso modo (Capitolo 6). Questo suggerisce che i cefalocordati siano in qualche misura imparentati con i vertebrati e che la morfologia dei cefalocordati potrebbe fornire utili indicazioni sui cordati parenti dei vertebrati.

I Cefalocordati, costituiti da circa 14 specie, sono piccoli animali acquatici fusiformi, di solito di lunghezza inferiore a 5 centimetri. Essi possono sembrare, ad un'analisi superficiale, simili a pesci. L'anfiosso è ampiamente distribuito nelle acque oceaniche delle piattaforme continentali. Pur essendo in grado di nuotare liberamente, da adulto diventa sedentario e scavatore. Le principali caratteristiche morfologiche dell'anfiosso sono legate al tipo di locomozione e alle sue abitudini alimentari (Fig. 2-4).

Una caratteristica significativa dell'anfiosso riguarda la locomozione, la quale, analogamente ai pesci, è dovuta alla contrazione dei **miotomi**, gruppi di fibre muscolari striate disposti serialmente, in posizione dorsolaterale, lungo entrambi i fianchi dell'animale e separate da lamine di tessuto connettivo, dette **miocommi**. Le contrazioni dei miotomi fanno incurvare il corpo dell'animale assicurandone la propulsione in avanti (per una

Tabella 2-2. Sistemi di base dei vertebrati.

Sistema	Funzioni principali	Componenti principali
Tegumentario	<ol style="list-style-type: none"> 1. Protegge i tessuti sottostanti da possibili danneggiamenti. 2. Impedisce una eccessiva perdita o assorbimento di acqua e i loro effetti sui tessuti. 3. Facilita l'escrezione e l'assorbimento di specifici metaboliti e ioni. 4. Quasi tutti gli organi di senso derivano in parte dal sistema tegumentario. 	<p>Pelle: costituita dall'epidermide e dal sottostante derma e dalle strutture che derivano da questi due strati, come le scaglie, le squame, le penne e i peli.</p>
Scheletrico	<ol style="list-style-type: none"> 1. Fornisce una struttura di sostegno per tutti i sistemi dell'organismo. 2. Fornisce punti di attacco per i muscoli, per i tendini e per le fasce. 3. Racchiude e protegge gli organi vitali. 4. Funziona come deposito dei minerali. 	<p>Ossa, cartilagini e legamenti. Questi tessuti si dividono in:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Scheletro assiale: cranio, colonna vertebrale e (quando sono presenti) costole. 2. Scheletro appendicolare: cinture pelvica e pettorale e arti in alcuni vertebrati.
Muscolare	<ol style="list-style-type: none"> 1. Movimento del corpo e di parti di esso. 2. Mantenimento della postura. 3. Trasporto interno ed espulsione (movimento del cibo attraverso l'apparato digerente, del sangue nei vasi, delle cellule germinali nelle vie riproduttive, della bile della cistifellea, dell'urina dai reni, delle feci dal canale alimentare). 4. Adattamenti omeostatici, quali le dimensioni dell'apertura della pupilla, del piloro, dell'ano, dei vasi sanguigni; produzione di calore in alcuni vertebrati. 	<p>Muscoli lisci (non striati) involontari, situati principalmente nelle pareti dell'apparato digerente, delle vie genitali e dei vasi sanguigni. Muscolo cardiaco (involontario), presente solo nel cuore. Muscoli striati, generalmente sotto il controllo della volontà, così strettamente associati allo scheletro da costituire quello che spesso è definito "sistema muscolo-scheletrico"; tendini (il tessuto connettivo che unisce la muscolatura striata all'osso).</p>
Digerente	<ol style="list-style-type: none"> 1. Assunzione e demolizione del cibo mediante processi chimico-fisici. 2. Assorbimento, detossificazione, alterazione, accumulo e rilascio controllato dei prodotti della digestione e del metabolismo. 	<p>Canale alimentare: bocca e cavità orale con associati i denti, la lingua e le mascelle (quando sono presenti). Faringe (strettamente associata al sistema respiratorio). Esofago. Stomaco (quando è presente). Intestino suddiviso e specializzato in vari modi. Ghiandole accessorie: salivari (quando sono presenti). Fegato [responsabile di molte delle funzioni elencate in (2)]. Pancreas.</p>
Circolatorio	<ol style="list-style-type: none"> 1. Trasporto di materiali alle/dalle cellule. 2. Trasporto, produzione e accumulo di cellule del sangue per il trasporto di ossigeno, per la difesa e per funzioni immunogeniche. 3. Drena i fluidi dagli spazi intercellulari e li riporta al sistema circolatorio, dal quale derivano. 	<p>Cuore. Arterie (dal cuore ai tessuti). Arteriole (piccole arterie). Capillari (vasi estremamente piccoli che connettono le arteriole alle venule). Venule (piccole vene). Vene (dai tessuti al cuore). Milza (e altri siti, nei diversi vertebrati, ma sempre intimamente associati all'apparato digerente e/o al sistema scheletrico). Sistema linfatico.</p>
Respiratorio	<ol style="list-style-type: none"> 1. Scambi gassosi (principalmente assunzione dell'ossigeno ed eliminazione dell'anidride carbonica) fra l'organismo e il suo ambiente (acqua o aria). 2. Varie funzioni accessorie, dalla produzione di suoni alla costruzione del nido. 	<p>Polmoni, branchie e/o pelle, a seconda del gruppo di vertebrati in esame; i polmoni e le branchie derivano dalla regione faringea del sistema digerente, alla quale sono strettamente associati.</p>

Tabella 2-2. (segue)

Sistema	Funzioni principali	Componenti principali
Escretorio	Omeostasi chimica (e, in misura minore, fisica) o mantenimento di un ambiente interno costante tramite: 1) escrezione di prodotti tossici e cataboliti, soprattutto sostanze azotate; 2) mantenimento di un equilibrio idrico appropriato; 3) mantenimento di adatte concentrazioni dei sali e di altre sostanze presenti nel sangue; 4) mantenimento di un appropriato equilibrio acido-base nei fluidi corporei.	Reni e dotti escretori (tubuliformi), coadiuvanti, misura variabile, dalle branchie, dai polmoni, dalla pelle e/o dall'intestino. Le modalità di sviluppo e di impiego dei dotti comuni rendono il sistema escretorio e quello riproduttivo inseparabili dal punto di vista morfologico, tanto è vero che spesso ci si riferisce ai due sistemi col termine di sistema urogenitale.
Riproduttivo	Formazione dello zigote in seguito all'unione di due gameti per formare nuovi individui della stessa varietà biologica.	Principali organi sessuali sotto forma di gonadi maschili (testicoli) o femminili (ovari). Organi sessuali secondari implicati nel trasporto di gameti dal sito di formazione al sito di unione. Organi sessuali accessori che garantiscono l'unione dei gameti, quali le ghiandole e i genitali esterni.
Endocrino	Regolazione e correlazione/integrazione delle attività dell'organismo mediante sostanze chimiche (ormoni) trasportate dal sangue. Al contrario del sistema nervoso, il sistema endocrino agisce più lentamente - essendo la sua velocità di azione limitata dalla velocità del flusso sanguigno - ma è in grado di agire in modo prolungato e continuo.	Un grande numero di tipi cellulari libera secrezioni che hanno un effetto di regolazione su altre cellule. Nei vertebrati più primitivi queste cellule tendono a essere ampiamente disperse in altri tessuti. Nei vertebrati più avanzati tali cellule si aggregano e formano ghiandole endocrine.
Nervoso	Regolazione e correlazione/integrazione delle attività del corpo mediante la conduzione all'interno e fra singole cellule nervose, o neuroni: ciò che determina, alla fine, una reazione in altri sistemi (soprattutto la contrazione muscolare). Il sistema nervoso agisce rapidamente e la conduzione può essere più rapida di 90 metri al secondo.	Sistema nervoso centrale (CNS): encefalo, midollo spinale. Sistema nervoso periferico (PNS): nervi cranio-spinali, che fuoriescono dalla guaina scheletrica protettiva rappresentata dal cranio e dalle vertebre e possono essere sia di natura volontaria (ai muscoli striati) sia involontaria (ai muscoli lisci); i nervi di quest'ultimo tipo sono spesso chiamati, nel loro complesso, sistema nervoso autonomo. Sia i nervi sensoriali provenienti da complessi organi di senso (ad esempio, l'occhio o l'orecchio) sia quelli che provengono da semplici recettori (ad esempio, i nervi sensoriali cutanei) entrano nel CNS mediante i nervi cranio-spinali.

discussione sul ruoto si rimanda al Capitolo 6). La **notocorda** è un cordone elastico e incomprimibile che si estende per tutta la lunghezza del corpo dei cefalocordati. Quando i miotomi si contraggono, la notocorda impedisce al corpo di accorciarsi e quest'ultimo, di conseguenza, si incurva. La notocorda dell'anfiosso si estende dall'estremità cefalica all'estremità caudale, proiettandosi, ad entrambe le estremità, ben al di là della regione dei miotomi: questa condizione evidentemente è di aiuto per scavare.

L'anfiosso filtra piccole particelle di cibo da una corrente d'acqua tratta dalla bocca e dalla faringe grazie al movimento di ciglia. Come in tutti gli animali che usano le ciglia per filtrare il cibo, nell'anfiosso è necessaria un'estesa superficie filtrante per ottenere sufficienti quantità di cibo. L'apparato faringeo occupa più della metà della lunghezza del suo corpo; le sue pareti presentano fino a 200 fessure oblique e verticali e ricoperte di ciglia. Le fessure sono separate da un setto fenestrato contenente un elemento dello scheletro

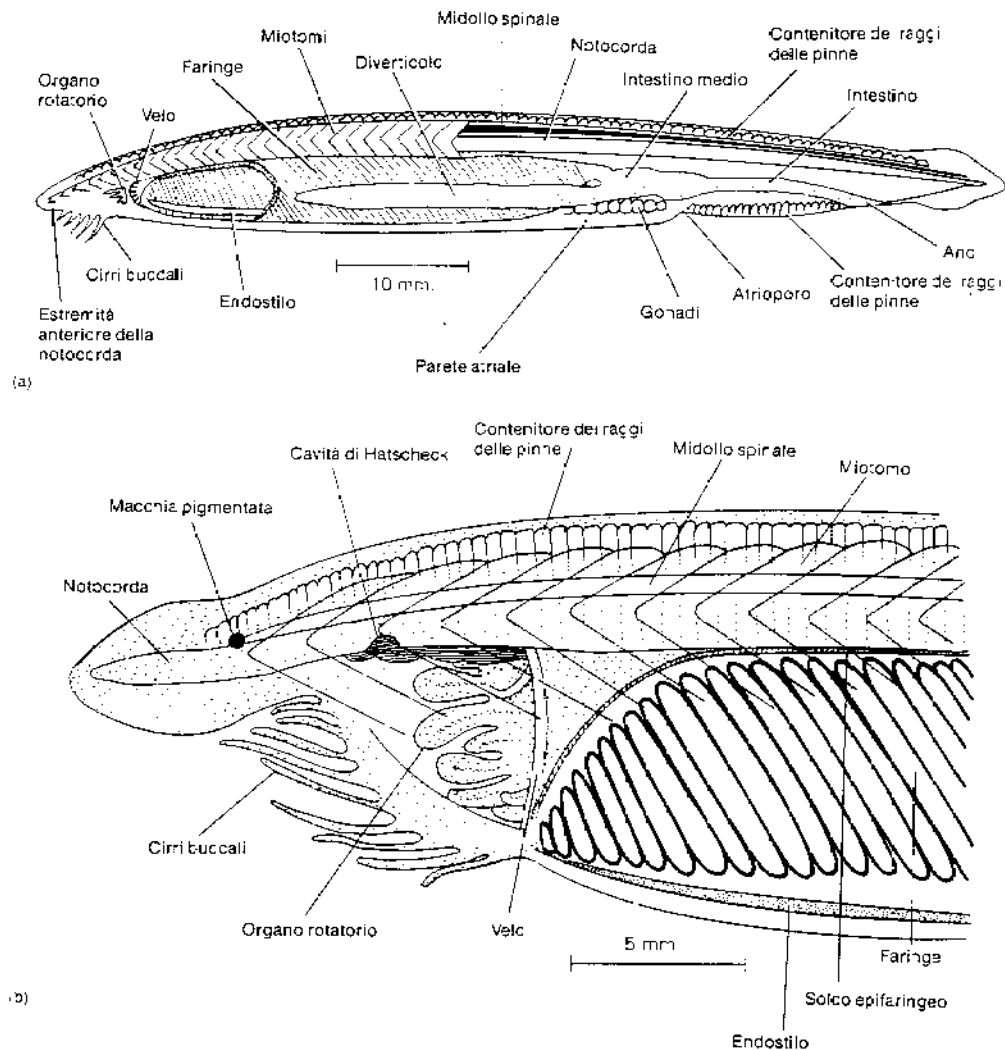


Figura 2-4. Cefalocordati; (a) anfiosso: sezione longitudinale parasagittale in cui sono stati rimossi i miotomi posteriori; (b) dettaglio della estremità anteriore dell'anfiosso che mostra le strutture coinvolte nel meccanismo di alimentazione mediante filtrazione.

interno. Le pareti laterali della faringe sono ricoperte dalle pareti protettive dell'**atrio**, il quale a sua volta sbocca all'esterno a livello dell'**atrioporo** posteriore. Le particelle solide trascinate dalla corrente incontrano svariati organi che separano le sostanze eduli da quelle non commestibili e conducono il cibo, così intrappolato, all'interno dell'apparato digerente. I **cirri buccali**, inseriti sul margine dell'**estroflessione orale**, situata davanti alla bocca, possiedono cellule sensoriali e formano un

setaccio imbutoforme che impedisce l'entrata delle particelle più grosse. Il **velum** costituisce probabilmente un ulteriore setaccio nei confronti di sostanze indesiderate. Le particelle del cibo vengono in parte catturate da un complesso insieme di tratti ciliati, che costituisce l'**organo rotatorio**. Il muco, prodotto nella **cavità di Hatscheck**, viene immesso nell'organo rotatorio e le particelle di cibo che vi rimangono intrappolate sono sospinte verso la bocca dal movimento rotatorio impresso

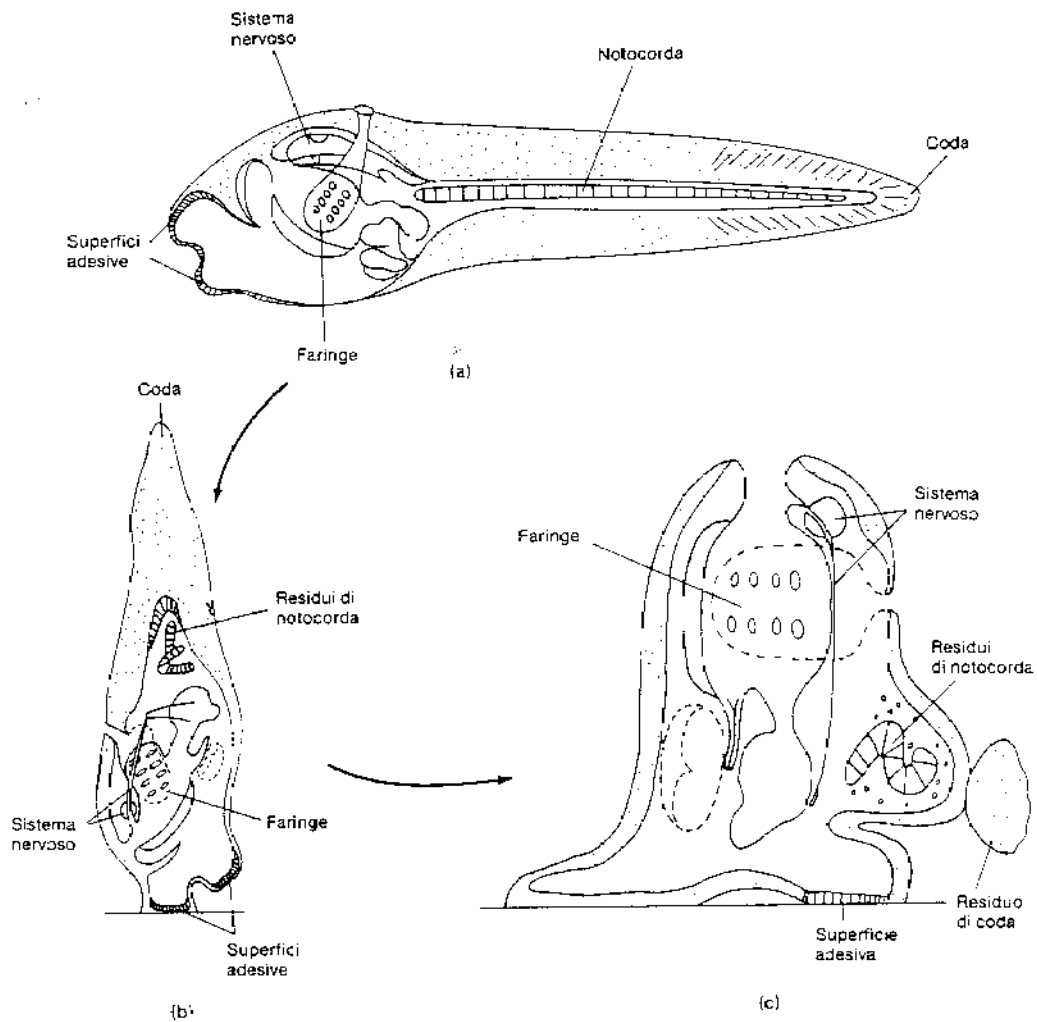


Figura 2-5. Tunicati allo stadio di larva che nuota liberamente (a), di larva fissata al substrato, che va incontro alla metamorfosi (b) e allo stadio di adulto sessile (c).

tamorfosi e gli adulti non somigliano affatto ai vertebrati. I tunicati, da adulti, sono animali che vivono liberi o ancorati sul fondo e il loro schema corporeo è talmente diverso da quello dei vertebrati che è difficile immaginarsi le tappe di una eventuale evoluzione da una forma all'altra. Lo stesso tipo di considerazioni valgono anche per i balanoglossidi e gli pterobranchi. Le uniche caratteristiche simili a quelle dei cordati, presenti in questi organismi, sono le fessure faringee ed un segmento di tubo neurale cavo, probabilmente non omologo.

In base a quale processo evolutivo i caratteri larvali dei girini dei tunicati si sarebbero potuti trasmettere a generazioni successive di animali adulti? W. Garstang, nel 1928, propose una sua soluzione di questo problema. Secondo Garstang i vertebrati si sarebbero originati da larve simili a quelle dei tunicati che non sarebbero riuscite a metamorfosare, ma che, ciononostante, avrebbero sviluppato gonadi funzionanti, riuscendo a riprodursi: il loro genotipo poté così essere trasmesso senza la necessità di una forma adulta separata nel ciclo vitale (Fig. 2-6).

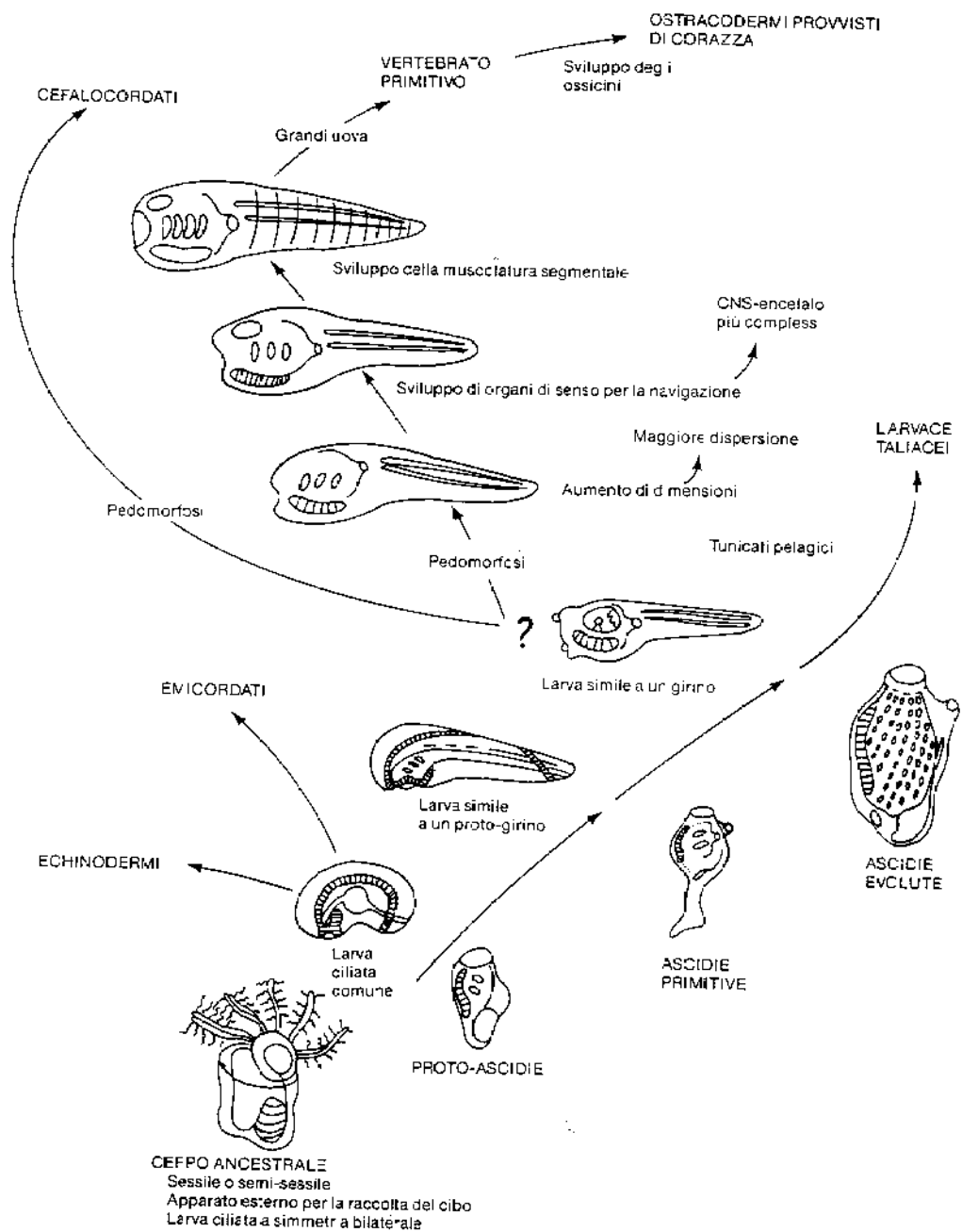


Figura 2-6. Ipotesi di Garstang relativa all'origine dei vertebrati mediante pedomorfosi a partire da un lofoforato ancestrale.