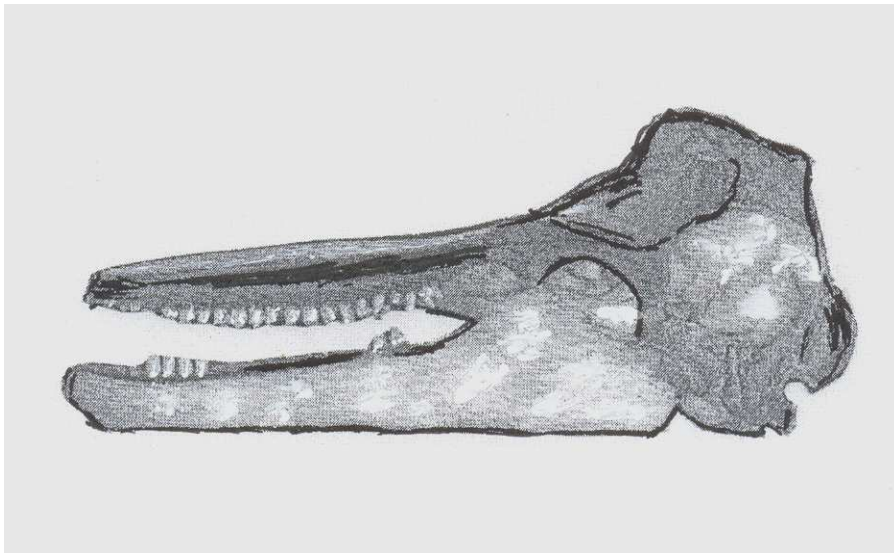


BUDETTA GIUSEPPE COSTANTINO

CETACEA CEPHALICA

**CIRCOLAZIONE ENCEFALICA, DENSITA NEURONALE E
SVILUPPO CRANICO NEI DELFINI**



**Università degli Studi di Palermo
Facoltà di Agraria**

Questa ricerca comparativa di anatomia e fisiologia approfondisce una mia precedente. In particolare è riportata la descrizione della parte cefalica del corpo dei delfini.

CARATTERI GENERALI

I delfini possono essere di acqua dolce (delfini del Gange detti SUSUK, delfini del Rio delle Amazzoni, delfini dell'Orinoco, ecc.) e delfini di mare (D. comune, Focena, Orca, Globicefalo, Beluga, Narvalo, Capodoglio).

Il Delfino *Delphinus delphis*, è un mammifero cetaceo marino della lunghezza di circa due metri - lunghezza media, 215 cm - e con pinna dorsale triangolare. La pelle liscia e priva di peli è molto spessa, coperta da un sottile strato di sostanza cornea. Nell'ipoderma è presente una grande quantità di grasso che si estende in profondità, intorno alle fasce muscolari. Dotato di udito finissimo, con narice nella parte superiore del cranio, emette suoni di varia frequenza che lo aiutano ad orientarsi ed a comunicare coi simili. La testa ha un voluminoso organo utilizzato per la ecolocalizzazione. Le lunghe mandibole formano un becco o rostro. Alcune razze di delfini hanno numerosi denti, fino a 250. Il delfino comune si nutre di pesci e molluschi. Vive spesso nel Mediterraneo. In molte razze di delfini, la colorazione di base ha gradazioni di grigio col lato ventrale bianco, spesso combinato a linee e macchie di differente tonalità. La pupilla dell'occhio ha forma di cuore.

I delfini sono Mammiferi che appartengono ai *denticeti*; hanno dentizione omeodonte e corpo fusiforme. Si nutrono solo di pesci. Il corpo con testa grossa e collo corto come in genere nei Cetacei termina in una pinna caudale orizzontale, formata da un intreccio di fibre cornee. Mancano di branchie e respirano aria atmosferica, sebbene vivano in acqua. A differenza dei pesci, i delfini hanno sangue caldo (omeotermi) e sono provvisti di mammelle con cui allattano la prole. Il naso non è più l'organo dell'odorato: i cetacei sono del tutto privi di questo senso. Il condotto nasale si apre sulla sommità del cranio con due piccole, strette narici. I delfini hanno un unico condotto nasale che a livello della faringe s'incasta come uno stantuffo nella rima glottidea della laringe. In questo modo l'animale può respirare senza incamerare acqua nei polmoni, portando in superficie solo la parte apicale della testa. Lo scheletro del collo ha sette vertebre cervicali tra loro saldate. L'arto anteriore forma una pinna collegata al corpo per mezzo della scapola triangolare. Breve e appiattito, l'omero è avvolto dalle masse muscolari. Le ossa dell'avambraccio, del carpo e delle dita sono rudimentali ed avvolte da strutture tendinee, prive di articolazioni e circondate da spessa membrana fibrosa. Per questo l'arto anteriore conserva una certa mobilità, solo a livello dell'articolazione di spalla e gomito. L'arto posteriore è assente. Immersi nelle fasce muscolari e fibrose, alcuni ossicini sono i residui del bacino osseo, del femore, della tibia e del piede. Mancano del tutto le ghiandole salivari. La placenta è diffusa con villi coriali distribuiti uniformemente su tutta la zona superiore, come nei Pachidermi. La mandibola del Delfino è lunga e stretta, tipica di un predatore acquatico e aperta, offre pochissima resistenza all'acqua. Questa caratteristica è accentuata dall'assenza del vestibolo buccale. C'è allungamento di mandibola, incisivo e mascellare. Mancano le fosse parieto temporali e i muscoli temporali sono appena accennati, essendo la masticazione molto ridotta. I delfini ingoiano per intero la preda dopo sommara masticazione. Il mezzo liquido compensa il mancato utilizzo degli arti anteriori, trasformati in pinne. Nei Mammiferi con elevato sviluppo della cavità cranica - rapportato al peso corporeo - come Uomo ed Elefante, c'è riduzione delle ossa facciali e allungamento del neurocranio. Il contemporaneo sviluppo del neurocranio e dello splancnocranio non sembra possibile. Lo sviluppo del neurocranio comporta la riduzione della faccia. Lo stesso concetto vale per i delfini e per i pipistrelli che hanno elevato sviluppo neurocranico, rapportato alla massa corporea. Nell'Elefante, la presenza della proboscide - usata tra l'altro per la prensione degli alimenti - ha favorito la riduzione della faccia e l'aumento del neurocranio. Nella Giraffa è stato il collo ad allungarsi. In questo caso a livello evolutivo, non ci sono state indicative variazioni craniche. Nei delfini c'è stata

riduzione del collo e dello splancnocranio ed aumento del neurocranio. Nei delfini come negli equini, il frontale è in posizione intermedia tra splancno e neurocranio. È aumentata invece l'estensione della parte anteriore della squama occipitale. I temporali sono spostati di lato come nei ruminanti. Caratteristiche osservabili anche nelle ossa craniche dei suini.

I delfini si sono evoluti almeno 50 milioni di anni fa da Mammiferi terrestri che forse rassomigliavano agli attuali ungulati artiodattili, come bovini e suini. Oppure erano pachidermi carnivori che cacciavano lungo le rive di mari e fiumi. Secondo recenti studi i precursori degli attuali cetacei ebbero una esplosione evolutiva circa 30 – 35 milioni di anni fa. Durante quel periodo, l'ordine dei cetacei si divise in due gruppi: i Mysticeti e gli Odontoceti. Dopo questa prima divisione gli Odontoceti si divisero in quattro linee evolutive: balene con spermaceti, balene col becco, delfini dell'Indo e delfinidi (delfini di fiume, narvali/belunga e veri delfini). Secondo alcuni, Artiodattili e Cetacei sarebbero originati da un gruppo di Mesonichia e secondo altri i Mesonichia/Cetacei costituirebbero un gruppo gemello a quello degli Artiodattili. Arnason U. et al. (2004) suggeriscono che le conclamate affinità morfologiche tra Mesonichia E Cetacei sarebbero il risultato di una convergenza evolutiva più che la risultante di una comune origine.

I Cetacei si dividono in Mysticeti (balene) e Odontoceti (balene dentate). Gli Odontoceti hanno quattro linee di base: Fisesteridi (balene con spermaceti), Bifidi (balene col becco), Platanistidi (delfino dei fiumi indiani) e Delfinidi. I Delfinidi comprendono le famiglie Inidie (delfini dei fiumi: Rio delle Amazzoni, del Rio de La Plata), Monodotidi (Narvali/belunghe), Fococenidi e Delfinidi.

Dalle loro analisi, Amason U. et al. (2004) identificano tre linee basali riconducibili ai Cedartiodattili: Suinidi (maiale), Tilopodi (alpaca) e i Cetruminantia. Questi ultimi si divisero in Ruminanti (bovini, capra ecc.) e Cetanocodonta (ippopotami e cetacei).

Ci sono specie di delfini che vivono in acque dolci, viaggiano in piccoli gruppi o sono pressoché solitarie, mentre le oceaniche (come il Delfino macchiato del Pacifico) possono riunirsi in gruppi di parecchie migliaia di soggetti. Tali cifre ricordano le mandrie di bisonti dell'America settentrionale e dei vari erbivori che pascolano nelle pianure del Serengeti in Africa: si resta stupiti di fronte alla rassomiglianza etologica tra i delfini e questi lontani parenti di terraferma. C'è da chiedersi se la derivazione etologica dei delfini dagli artiodattili e non dai primati abbia in qualche modo condizionato questa specie nel suo sviluppo intellettuale, così come è avvenuto con l'Uomo. La vita in acqua offrirebbe stimoli ambientali meno ricchi rispetto alla terrestre. Tuttavia, le differenze tra cervello umano e di Delfino sono minime ad un primo esame, ma si moltiplicano se si tiene conto del numero delle sinapsi e delle ramificazioni dendritiche presenti nella corteccia cerebrale umana.

Ritornando alle osservazioni sullo sviluppo delle ossa del neurocranio rispetto a quelle della faccia, nei delfini, come nei ruminanti dai quali forse derivano, le ossa parietali occupano le porzioni laterali della cavità cranica. La perdita della funzione dell'osso frontale di arma di difesa-offesa tipica dei ruminanti, ha determinato nei delfini la riduzione dell'estensione dei seni frontali, l'assottigliamento delle ossa frontali e lo sviluppo della cavità cranica. Occorre fare qui una precisazione. In un Cetaceo come il Capodoglio, la parte cefalica del corpo è voluminosa, pari a circa la metà dell'animale. Lo sviluppo abnorme della parte anteriore del corpo ha reso l'animale poco veloce nella ricerca della preda. Il capodoglio si muove in acqua come il Delfino, ma preferisce cibarsi di prede a grandi profondità che cattura standosene praticamente fermo. L'enorme sviluppo della parte cefalica del Capodoglio è in realtà collegata alla presenza di un particolare organo disposto sulle ossa incisive e nasali: lo spermaceti che rappresenta un contenitore di sostanze di riserva anche se le sue funzioni non sono chiare (Malcon R.C., 1979). Nel Capodoglio lo sviluppo della parte cefalica del corpo non è collegato all'aumento delle dimensioni delle ossa facciali, bensì alla presenza di un tessuto di riserva che è lo spermaceti. Le tre figure qui di seguito mostrano un cranio di delfino dell'Eocene (*Doruton atrox*): le ossa frontali, occipitali e i processi palatini dei mascellari e le ossa palatine sono affini a quelle dei suini.

Specie Volume della cavità cranica

CETACEI:	Zeuglodon Osiris(Eocene):	485 cm ³ (circa)	
	D. Atrox (Eocene):	1200 cm ³ (circa)	
		B. isis (Eocene):	2800 cm ³ (circa)
Delphinus delphis (moderno):			2400 cm ³ (circa)
UOMO:		1230 cm ³	
BOVINO:		550 cm ³	

Nei delfini, l'impalcatura del neurocranio è simile a quella dei ruminanti come i bovini. Le ossa parietali sono ridotte e spostate di lato. Venendo a mancare alcuni *criteri progettuali conflittuali* (Kauffman, S. 2001) come il sistema di difesa offesa a livello dei frontali, sarebbe stato favorito nei delfini, l'aumento volumetrico della cavità cranica. Già intorno ai 15 - 20 milioni d'anni fa i cetacei superarono i livelli ponderali del cervello umano. Nel Cavallo e nell'Uomo così come in altre specie (cani, conigli, gatti...), le ossa parietali occupano la volta cranica. I parietali sono ampi nell'Uomo.

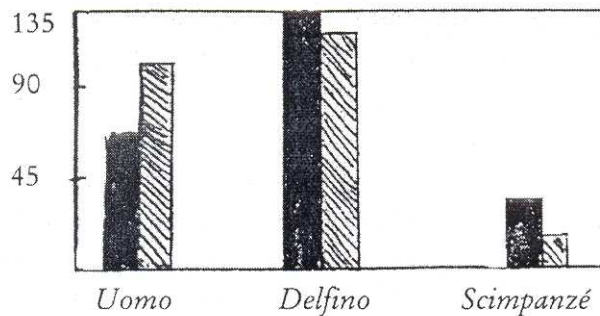
CRANIO DI CETACEO

CARATTERISTICHE DIFFERENZIALI CON ALTRI MAMMIFERI

DELFINI. Come i ruminanti, le ossa parietali occupano le parti laterali della cavità cranica e sono poco estese. Pur essendo oblunghe in senso oro - aborale, i frontali non sono piatti come nel Bovino, ma con convessità anteriore. I seni paranasali in particolare i frontali, sono molto ridotti. Le vertebre cervicali sono appiattite in senso anteroposteriore.

RUMINANTI. Nel Bufalo, Gnu, Bisonte, Cammello, Pecora, Capra...le ossa frontali sono molto sviluppate in senso oro - aborale ed in alcune specie si prolungano lateralmente nei processi cornuali. In un Bovino, i seni frontali sono estesi continuandosi nella squama dell'occipitale e nei processi cornuali (animali cavicorni). Le ossa parietali sono spostate di lato all'interno della fossa temporale e ridotte in estensione. I denti incisivi sono presenti solo nell'arcata alveolare inferiore. Criteri progettuali conflittuali avrebbero impedito nei ruminanti in genere, lo sviluppo del neurocranio, come per l'Elefante ed il Delfino (Kauffman, S., 2001).

SUINI. I parietali sono ampi e posti alla sommità cranica, tra frontali ed occipitale. La fossa parietale è ampia. I frontali sono piatti e tendono a formare un unico complesso coi nasali, allungati in senso oro - aborale. C'è un osso del grugno davanti ai nasali. Presenti nell'arcata superiore ed inferiore, i denti incisivi sono poco sviluppati. I lunghi canini sono soggetti a crescita continua. I molari hanno ampia superficie masticatoria. E' una dentizione tipica di una dieta onnivora.



Nei Cetacei la cavità cranica è ampia in particolare nei delfini, ma non supera in volume quella dell'Uomo: vale il rapporto tra cavità cranica/corpo. Nel diagramma qui sopra sono confrontati il peso del cervello e quello corporeo dell'Uomo, Delfino e Scimpanzé. Il cervello dell'Uomo pesa circa il 2 % del peso corporeo; quello dello scimpanzé meno dell'uno per cento. Benché confrontando il rapporto peso del cervello/peso del corpo spesso si possa ottenere un'idea grossolana del livello comparato dell'intelligenza, si devono tenere presenti anche altri fattori come la lunghezza del corpo, il modo in cui sono usati gli arti e la complessità del cervello. Sulla base di un semplice confronto dei rapporti peso del cervello/peso corporeo, non è certo se un determinato animale sia più intelligente dell'altro.

1. Ridway, S. H., et all. (1984), affermarono che nei *Tursiopi*, la corteccia dell'emisfero destro ha un'area superficiale più ampia della controlaterale. Ciò del resto è evidente in tutti i mammiferi.

2. Killian, A., et all., (2000), sostengono l'esistenza di lateralizzazioni nelle funzioni visivo-

spaziali del delfino naso di bottiglia (*Tursiops truncatus*).

David A., Kaiser (1990), lascia intendere che nei mammiferi la citoarchitettura neo-corticale dipenda dall'ambiente terrestre, acquatico, o arboricolo in cui una determinata specie si è evoluta. Da un punto di vista citoarchitettonico il cervello dei delfini sembrerebbe in alcuni aspetti, diametralmente opposto a quello umano. Nei cetacei in genere, il cervello mostra una notevole specializzazione ed indipendenza in ciascun emisfero. I delfini mostrano una preferenza nell'uso dell'occhio destro durante l'osservazione di stimoli nuovi, o sconosciuti. Il chiasma ottico è completamente incrociato in tutti i cetacei e ciò comporta l'assenza di fibre chiasmatiche non crociate (unidirezionali) e quindi un grado d'indipendenza nel controllo ed uso di dati provenienti dai due occhi. Questo è indice di elevata autonomia e specializzazione emisferica. Nei delfini, il corpo calloso è relativamente molto piccolo.

Kilian A. et al. (2005), affermano che nel delfino naso di bottiglia il campo visivo di destra è più vantaggioso e funzionale dell'altro. Essendoci incrocio completo dei nervi ottici, risulterebbe che l'emisfero sinistro abbia preminente specializzazione di analisi discriminativa relazionale tra diversi stimoli visivi. Questo aspetto è in contrasto con altri mammiferi (esseri umani inclusi) ed uccelli dove le funzioni di analisi relazionale sono preminenti nell'emisfero destro.

Negli equini provvisti di poligono di Willis, il rapporto volume del corpo calloso/volume cerebrale, è di 1,8. Negli equini, rami intercarotici tendono ad uniformare la circolazione arteriosa tra i due versanti del poligono di Willis, che ha geometria stretta in senso longitudinale. Nell'Uomo questo rapporto è circa uguale ad 1. Nell'Uomo non esistono rami intercarotici a livello del poligono di Willis che è largo e tondo. Nel Delfino che è provvisto di estese reti mirabili, il rapporto è di 4,6 ed il volume del cervello è oltre quattro volte e mezzo superiore a quello del corpo calloso. Secondo Marino L. et al. (2000), il 20% del volume endocranico di cetaceo è occupato dalle reti mirabili encefaliche.

Nei delfini il corpo calloso è relativamente piccolo. Nella comparazione con l'Uomo e con l'Equino si ricavano queste misure:

CERVELLO UOMO ----- AREA CALLOSALE

1085 gr.

991 mm²

CERVELLO CAVALLO-----AREA CALLOSALE

385 gr.

200,8 mm²

CERV.-DELFINO-----AREA-CALLOSALE

832 gr.

180,5 mm²

Rodinov V. A. (2001), riporta uno studio sulla parte iniziale dell'apparato respiratorio di *Tursiops truncatus* o delfino a naso di bottiglia. L'Autore dice che la parte iniziale dell'apparato respiratorio del delfino ha una singola narice, raramente due. Il condotto aereo che segue alla narice è spostato in modo asimmetrico, verso sinistra rispetto al piano sagittale mediano. Nella sua parte profonda, il condotto aereo è diviso in due dalla presenza del setto nasale. Esistono quattro sacchi aeriferi collegati alle cavità nasali, ma quelli di destra sono indipendenti da quelli del lato opposto per la presenza del setto nasale. I delfini sono sprovvisti di muscolatura che possa agire come supporto nella regolazione del passaggio dell'aria nei condotti aerei superiori.

I quattro sacchi aeriferi sono:

- sacchi vestibolari dorsali e ventrali;

- sacchi pre -mascellari;
- sacchi naso-frontali;
- sacchi accessori destro e sinistro.

L'entrata dei quattro sacchi aeriferi vestibolari è comune, è stretta ed in prossimità della parete esterna del rispettivo condotto nasale. Questa comunicazione è regolabile dalla contrazione dei muscoli scheletrici circostanti.

I due sacchi pre mascellari (uno a destra ed uno a sinistra del naso) si trovano in escavazioni lungo le ossa pre mascellari. Quello di destra è più ampio e posto anteriormente e lateralmente alle aperture piriformi. La loro parete dorsale è regolabile perché a contatto coi muscoli naso-labiali, profondo e mediale. I sacchi pre mascellari hanno propaggini laterali che si spingono a ridosso delle ossa facciali e sono definiti dagli anatomici come sacchi vestibolari inferiori; nei delfini a naso di bottiglia sono connessi a quelli accessori.

I sacchi naso frontali conosciuti anche come sacchi tubulari, hanno disposizione semicircolare come a circondare l'entrata del condotto nasale. Si estendono oltre questo condotto, sia nella parte anteriore che posteriore. Nella sua parte ventrale, c'è il collegamento con l'apertura piriforme. La conformazione di questi due sacchi è anch'essa regolata dalla contrazione dei muscoli circostanti.

I sacchi accessori destro e sinistro si originano dalla base dei legamenti nasali dorsale e ventrale e dall'aponeurosi del muscolo spinoso nasale, lateralmente. La loro apertura è a livello dei vestiboli dei sacchi pre mascellari. I quattro sacchi aeriferi sono importanti per la vocalizzazione cetacea. Attraverso la regolazione dei quattro sacchi aeriferi, i delfini modulano suoni, squittii e fischi coi quali comunicano tra loro.

L'orecchio medio ed interno dei cetacei si trovano nel complesso periotico timpanico (T-P complesso). Negli odontoceti, queste strutture sono acusticamente ben isolate nel cranio. Nei mysticeti il complesso T-P è in diretto contatto col cranio tramite il processo mastoideo. In tutti i cetacei i seni aerei circondano le parti dorsali e mediali del complesso T-P e accentuano l'isolamento acustico dal resto del cranio.

Il complesso timpanico consiste di due parti che simili a fessure tra gusci di ostrica regolano l'afflusso di aria nella cavità dell'orecchio medio e agli ossicini del malleolo, incudine e staffa (Reyembach de Haan, 1957, Ketten and Wartok, 1990). Nella sua parte dorsale, l'*osso periotico* include l'orecchio interno ed è attaccato al resto del cranio mediante fasci legamentosi e dal punto di vista funzionale, è collegato al nervo vestibolo cocleare. In tutti i cetacei l'orecchio è posizionato nelle parti ventrali del cranio e negli odontoceti è in prossimità dell'angolo mandibolare (Ketten, 1997). Secondo Nummela S. et al. (1999), il complesso timpanico che forma la regione auricolare consiste di un osso ventrale timpanico in diretto contatto coi circostanti tessuti molli e un osso *periotico* dorsale che contiene l'orecchio interno. In aggiunta alla catena degli ossicini, due altre strutture ossee connettono il timpano al *periotico*. Tali connessioni extra ossiculi consistono in una sottile e pieghettata lamina ossea allogata sotto l'osso timpanico *periotico*. La lamina riceve vibrazioni dall'esterno perché in contatto con l'*osso periotico*. Questo ipotetico contatto insieme con le adiacenti strutture potrebbe fornire una leva che amplifica la velocità di vibrazione a livello della finestra ovale.

CIRCOLAZIONE ENCEFALICA NEL DELFINO

Nel Delfino dall'arco aortico, prendono origine in modo simmetrico, quattro arterie:

- 1) Succlavia di sinistra;
- 2) Carotide comune di sinistra;
- 3) Carotide comune di destra;
- 4) Succlavia di destra.

Dopo breve percorso rettilineo, le carotidi di entrambi i lati raggiungono la base cranica dove si dividono in una carotide interna vestigiale ed una esterna, destinata alla faccia. Nell'Uomo, c'è asimmetria tra l'origine della carotide comune di sinistra e quella di destra.

Nei delfini la pressione idrostatica del sangue durante il nuoto varia nelle arterie che si originano dall'arco aortico. Queste oscillazioni si riflettono ampliate a monte a livello di irrorazione cerebrale. Forse anche per questo su scala evolutiva, le carotidi interne (dirette al cervello) sono vestigiali e sostituite dalle estese reti mirabili encefaliche che tra l'altro prevengono la pressione sistolica del cuore, se elevata e permettono di tenere per lunghi periodi la testa abbassata in un piano che sta sotto la base del cuore.

Il numero delle arterie che si originano dall'arco aortico nelle varie specie sembra collegato non tanto al numero delle dita, ma alla diversificazione funzionale dei due arti anteriori (o superiori). E' la dinamica funzionale a condizionare il numero delle arterie dell'arco aortico.

Nell'Uomo, c'è la massima diversificazione funzionale a livello dei due arti superiori collegata a:

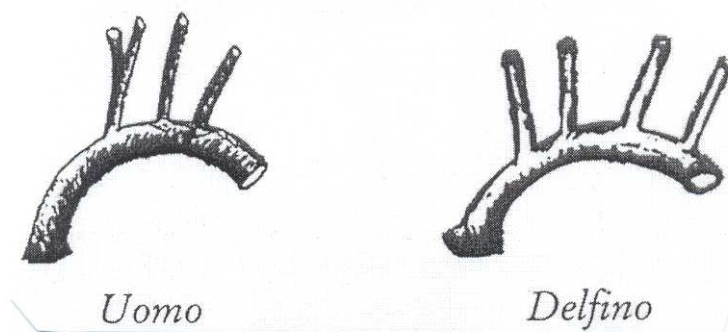
- Numero delle dita.
- Pollice opponente.
- Radio - ulna separati.

Solo nell'Uomo si originano tre vasi:

- Succlavia di sinistra.
- Carotide comune di sinistra
- Tronco brachiocefalico comune (arteria anonima).

Nell'Uomo succlavia di sinistra e carotide com. di sinistra non sono mai unite in unico tronco. Nei cetacei dove non esistono arti anteriori, ma pinne, manca il tronco brachiocefalico comune.

ARCO AORTICO



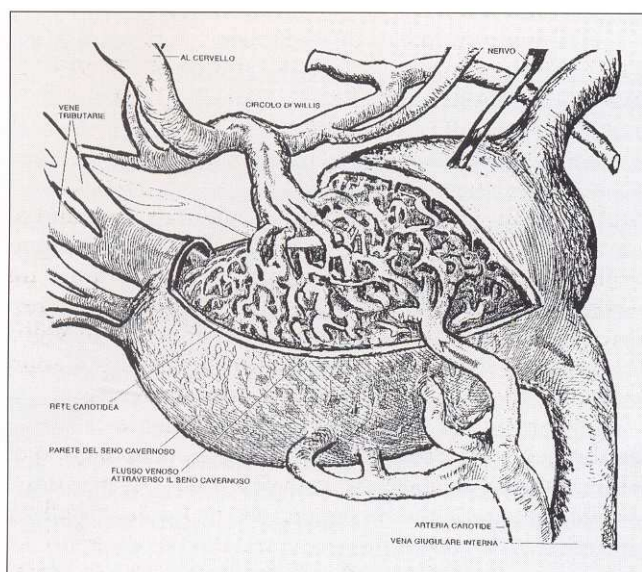
SPECIE	LOCOMOZIONE	POSTURA	STAZIONE	NUMERO DELLE DITA DELLA MANO	NUM. ART. ARCO AOR.
HOMO S.	BIPEDE	VERTICALE	PLANTIGRADA	5	1+2
SCIMMIA	QUADRUMANE	OBLIQUA	PALNTIGRADA	5	1+1
CONIGLIO	QUADRUPEDE	ORIZZONTALE	PLANTIGRADA	5	1+1
CARNIV.	QUADRUPEDE	ORIZZONTALE	NON PLANTIGRADA	5	1+1
MAIALE	QUADRUPEDE	ORIZZONTALE	NON PLANTIGRADA	4	1+1
RINOCERONTE	QUADRUPEDE	ORIZZONTALE	NON PLANTIGRADA	3	1 + 0
BOVINI	QUADRUPEDE	ORIZZONTALE	NON PLANTIGRADA	2	1 + 0
EQUINI	QUADRUPEDE	ORIZZONTALE	NON PLANTIGRADA	1	1 + 0
CETACEI	PINNPEDE	VARIABILE	VARIABILE	0	0 + 4

LE RETI MIRABILI DEL DELFINO

Nel Delfino, frapposte tra cuore e sistema nervoso centrale, esistono ben sette reti mirabili originate da oltre 800 arterie afferenti. Secondo A.W. Vogl e H.D. Fisher (1982), le reti mirabili dei delfini sarebbero delle strutture polifunzionali collegate tra l'altro, all'abilità del tuffo. Le reti mirabili nel Delfino comunque danno supporto sanguigno al cervello, cervelletto e midollo spinale nelle regioni lombari, toraciche, del collo e della testa. Sono:

1. **RETE TORACICA:** è diffusa all'interno della fascia endotoracica, lungo la parete dorsale toracica ed è la componente più vasta del sistema delle reti arteriose. L'afflusso sanguigno è dato dai rami dorsali delle intercostali (aa. intercostali dorsali). La rete toracica si estende lateralmente fino a livello dell'angolo delle costole. Cranialmente, si continua con le reti del collo e caudalmente con quelle della regione lombare. Ventralmente, è collegata alle pleure. Le connessioni dorsali includono i muscoli intercostali, i corpi vertebrali e caudalmente

- l'origine dei muscoli pelvici. Importanti collegamenti della rete toracica passano nei fori intervertebrali per collegarsi alla rete vertebrale dentro il canale neurale.
2. **RETE CERVICALE:** è distinta in tre posizioni, ventrale, laterale e dorsale. La rete cervicale ventrale è uno dei prolungamenti cefalici della rete toracica. Si trova ventralmente. Anteriormente, s'estende fino a livello dell'articolazione atlanto-occipitale e lateralmente verso i muscoli scaleni. In questo punto, è delimitata dall'arteria cervicale ascendente. Dalla rete ventrale partono numerosi rami che attraversano i fori cervicali intervertebrali per collegarsi alla rete vertebrale. Lateralmente si anastomizza coi vasi della porzione laterale della rete cervicale. La rete laterale è al di sopra di un piano compreso tra le masse dei muscoli scaleni. Caudalmente, si continua con la rete toracica e ventralmente con la rete cervicale ventrale. I prolungamenti della rete attraversano i fori intervertebrali e si collegano con la rete vertebrale. La parte dorsale cervicale è in rapporto con gli archi neurali delle vertebre cervicali, coi muscoli e legamenti di questa regione.
 3. **RETE LOMBARE:** è ventralmente alle vertebre lombari ed in rapporto con la fascia iliaca. E' in continuazione al di sopra dell'aorta, con la rete toracica e attraverso i fori intervertebrali anche con la rete vertebrale.
 4. **RETE VERTEBRALE:** è un fitto plesso non collegato alle arterie vertebrali che nei Cetacei sono assenti. E' una rete epidurale; è collegata tramite i fori intervertebrali con le restanti reti descritte. La rete vertebrale riceve vasi direttamente dall'aorta addominale. Dalla rete vertebrale prendono origine vasi efferenti che irrorano il midollo spinale.
 5. **RETE CRANIALE:** la rete craniale collega la rete vertebrale ad un piccolo plesso (rete carotidea), situata alla base del cervello da cui traggono origine le arterie vertebrali. Non appena i vasi della rete vertebrale s'avvicinano al grande foro occipitale, assumono una posizione ventrale, al di sotto del midollo allungato e del bulbo. Tali vasi si continuano all'interno del cranio attraversando il grande foro occipitale; passano lateralmente al di sopra degli emisferi cerebrali all'interno dei seni venosi della regione, circondano i lobi temporali e si anastomizzano medialmente con la rete carotidea.
 6. **RETE CAROTIDEA:** la rete mirabile carotidea si estende all'interno della dura madre laterale, circondando la ghiandola ipofisi. Insieme con i vasi della rete craniale è collegata ventro lateralmente alla carotide interna vestigale (occlusa) e in alcuni casi, può avere comunicazioni con l'arteria mascellare mediante le piccole arterie meninge. Strutture collegate alla rete carotidea includono i nervi cranici, la ghiandola ipofisi e le vene del seno cavernoso. Dalla rete carotidea prendono origine quattro arterie che attraversano la dura madre e apportano sangue al cervello. Inoltre alcuni rami di tale rete si estendono lungo i nervi ottici e gli altri nervi dell'orbita.
 7. **RETE OFTALMICA:** questo plesso arterioso (rete mirabile oftalmica) è in rapporto con il nervo ottico, irrorando la retina e le rimanenti strutture dell'orbita.



Il disegno mostra uno spaccato della rete carotidea, situata all'interno di una cavità nota come seno cavernoso, alla base dell'encefalo di una pecora.

Vogl, A.W., Fisher H.D. (2005) hanno effettuato uno studio di anatomia macroscopica e microscopica sulle arterie carotidi interne nei Monodonti (ordine dei Cetacei) dimostrando che questi vasi non danno un apporto diretto di sangue al cervello. Per la precisione la ricerca è stata effettuata su due specie di cetacei: *Delphinapterus leucas* e il *Monodon monoceros*. Le arterie carotidi interne formano le reti carotidiche alla base cranica. Una singola grossa arteria cervicale da entrambi i lati dà supporto sanguigno sia alla rete cerebrale che ai muscoli pre vertebrali. Non ci sono branche cervicali. A livello della regione auricolare, la carotide interna con spessa parete muscolare e fibrosa ha un esile lume. Oltre questa zona il lume del vaso è del tutto oblitterato.

Vogl, A.W. et al. (2005) hanno effettuato uno studio ultrastrutturale basato sulla immunofluorescenza evidenziando nel Narvalo (*Monodon monoceros*) una scarsa innervazione adrenergica nelle reti mirabili encefaliche. Gli Autori ipotizzano comunque l'esistenza di attività vasomotorie regolate da catecolamine ed altri agenti vasoattivi. La tabella A qui di seguito è tratta da un lavoro di Marino et al. (2000) e dimostra che durante l'Eocene, alcuni tipi di *Dorodun atrox* avevano volume endocranico e vaste reti mirabili. In un delfino contemporaneo (*Delphinus delphis*) il volume occupato dalle reti mirabili è circa il 20% del totale della cavità cerebrale. Tab. A:

Specie volume endocranico (cm³) rete mirabile volume (cm³)

Dorodun atrox

NHML M9265	800,0	135,8
NHML M10173	785,0	153,1
UM 93235	1046,0	245,2
UM 93234	780,0	126,3
UM 94795	1170,0	245,1
UM 94796	1225,0	246,7
UM 97506	-	-
UM 1000139	-	-
UM 101222	-	-

Con stupore, gli Autori ammettono che razze di delfini dell'Eocene avessero raggiunto notevole massa encefalica in una remota epoca. Lo sviluppo cerebrale potrebbe essere stato favorito dalla presenza di estese reti mirabili come stabilizzatrici di flusso, vantaggio rispetto a razze di pesci concorrenti nel procacciamento dell'alimento. Nei calchi dei delfini dell'Eocene pur essendoci un notevole sviluppo del neurocranio, non sono state segnalate asimmetrie. Nei delfini c'è asimmetria tra le reti mirabili nei due versanti. Quella di destra è di circa 1/3 della controlaterale. La rete mirabile di sinistra che sottende il corrispondente lobo contribuisce ad una maggiore stabilità di flusso con minore pressione sistolica.

In tutti i mammiferi studiati al riguardo, il lobo sinistro ha maggiore concentrazione neuronale. Rapporto direttamente proporzionale ci sarebbe tra: volume della rete mirabile encefalica di destra ed il volume del lobo cerebrale dello stesso versante, come la seguente formula riporta:

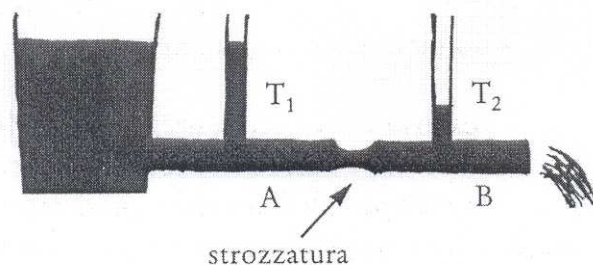
$$\text{Vol. 1} \cdot \text{Vol 2} = K$$

Vol 1 = volume delle rete mirabile encefalica di destra

Vol 2 = volume del lobo cerebrale di destra.

Se la testa è tenuta per lunghi periodi di tempo al di sotto della base cardiaca, la prevenzione di eccedenze pressorie del sangue arterioso è regolata da questi fattori.

- Mancanza del collo come in genere nei pesci più antichi nella scala evolutiva (squali ecc.) e cuore spostato in avanti in prossimità delle branchie. R.L. Alexander (1996) descrive la presenza di estese reti mirabili nella Manta gigante (*Manta birostris*) e nella *Mobula tarapacana*. Ammesso che si tratti di vere reti mirabili, comunque non sono assimilabili alle encefaliche dei mammiferi e dei cetacei in particolare, avendo differenti funzioni e topografia .
- Presenza di reti mirabili encefaliche (ruminanti e delfini).
- Lunghezza delle carotidi comuni. In base alla legge di Poisseuille, la lunghezza del vaso sanguigno riduce l'energia cinetica del flusso sanguigno e la pressione sistolica del cuore.
- Le reti mirabili ricche di muscolatura liscia sono poco estese nella Giraffa, provvista tra l'altro di carotidi comuni molto lunghe (come il collo).



La legge fisica del Caselli sui liquidi chiarisce ciò che avviene a livello delle reti mirabili encefaliche. La legge del Caselli dice: *le velocità di un liquido nei diversi tratti di un tubo d'efflusso, sono inversamente proporzionali alle sezioni di esse.*

Se lungo un tubo d'efflusso pratichiamo una strozzatura (in questo caso la rete mirabile), a monte della strozzatura, la pressione aumenta (a livello delle arterie generatrici la rete mirabile T₁). Di là dalla strozzatura (T₂), la pressione idrostatica ha brusca riduzione accentuata dall'aumento del

RUMINANTI

CETACEI

B

ANIMALE PROVVISORIO DEL SOLO POLIGONO DI WILLIS

↓

SONO PRESENTI PRESSIONI SISTOLICHE E FREQUENZA CARDIACA BASSE

↓

TENDENZA A PORTARE IL CRANIO SOPRA LA BASE CARDIACA

↓

ANDATURA CLINOGRADA
SCIMPANZE

↓

ANDATURA BIPEDE
PRIMATI ARBORICOLI

N.B. quando si disseta, la Giraffa evita di tenere il cervello al di sotto della base cardiaca. L'animale beve piegando il più possibile gli arti anteriori ed allunga il collo.

Fukuta, Katsuhiko; Kuto, Hiroshi; Sasaki, Motoki; Kimura, Jupei; Ismail, Dhalan Bin; Endo, Hideki (J. of Anatomy. 2007), negano l'esistenza della rete mirabile epidurale in due piccoli ruminanti notturni: il cervo topo *Tragulus javaricus* ed il *Tragulus napu*. Sarebbe l'eccezione alla regola. Gli studi di Fukuta et al. contraddicono la tesi secondo cui in tutti i ruminanti sarebbero presenti reti mirabili encefaliche fraposte tra cuore e cervello.

Obiezioni. Sembra strano che Fukuta K. et al. non abbiano descritto neanche la presenza di rami anastomotici di lato al poligono di Willis in un piccolo ruminante come il *Tragulus*, presenti in quasi tutti i mammiferi, escluso l'Uomo. Gli Autori non rilevano neanche rami trasversali all'interno del Poligono di Willis come in tutti i mammiferi, tranne l'Uomo. L'esistenza o meno di reti mirabili encefaliche dipenderebbe in parte da fattori di specie e dalla postura (cranio tenuto per lunghi periodi di tempo sopra la base cardiaca), ma anche dal rapporto tra altri coefficienti come la potenza sistolica del cuore, il coefficiente di viscosità del sangue e il calibro vasale in particolare delle carotidi comuni. Il lavoro di Fukuta et al. (2007) sembra confermare questa tesi. Il cervo topo *Tragulus javaricus* e *Tragulus napu* si nutrono col cranio quasi sempre al di sopra della base cardiaca e a differenza della Giraffa hanno collo corto.

EQUAZIONE DI BERNOULLI

Il principio di conservazione dell'energia espresso da Bernoulli dice: la somma delle tre forme di energia (potenziale, cinetica e di pressione) è costante. L'energia totale cioè rimane costante, anche se la ripartizione tra le diverse forme di energia può variare mano a mano che il fluido si sposta lungo il condotto. L'e. di pressione è il carico fornito da una pompa quale è il cuore del Delfino: è la spinta sistolica generata dal cuore del Delfino e contenuta in parte dalle arterie generatrici le reti mirabili. L'e. cinetica è la velocità che riceve il sangue dalla sistole cardiaca. L'energia cinetica del sangue a livello delle reti mirabili è ridotta dalle perdite di carico per mescolanza e per attrito. Questa energia cinetica ha una quota aggiuntiva dalla contrazione lenta e continua del vasto contingente di muscolatura liscia nelle pareti arteriolari delle reti mirabili encefaliche.

L'e. potenziale è l'energia posseduta dal flusso sanguigno che circola all'interno delle reti mirabili ed è in funzione in particolare della massa sanguigna interna alle reti mirabili e della «quota» che è

la linea di superficie su cui il sangue delle reti mirabili scorre rispetto alla base cardiaca. Tale energia aumenta se il flusso sanguigno è in un piano al di sotto della base del cuore, come avviene se i delfini nuotano portando il cranio ed il tronco in direzione del fondo marino. Viceversa, diminuisce se l'animale solleva il cranio verso la superficie del mare. L'energia potenziale del flusso sanguigno arterioso è anch'essa contenuta (insieme con l'e. cinetica) dalle reti mirabili (principalmente dalla elasticità dei vasi sanguigni di tali reti arteriose). Le specie di animali più antiche non sono provviste di reti mirabili alla base dell'encefalo. Nei rettili è presente soltanto il poligono di Willis, come nella maggior parte dei pesci. L'interposizione delle reti mirabili tra cuore e sistema nervoso centrale è la conseguenza evolutiva di alcune specie animali. C'è da precisare che secondo alcuni esisterebbero razze di anguille con accenni di reti mirabili nei vasi destinati all'encefalo. La prevenzione di eccessive pressioni sistoliche del cuore, dannose al S.N.C. è data quindi da meccanismi vascolari tra i quali i più importanti sono dati da:

1. L'obliterazione delle carotidi interne (Delfino, Gatto e Ruminanti).
2. La riduzione del calibro delle carotidi interne (Cane, Suino, Coniglio ed Equino).
3. L'allungamento delle carotidi comuni collegato a quello del collo (Equino, Giraffa...)
4. Lo sviluppo di estese reti mirabili tra cuore e sistema nervoso centrale.

È da notare il seguente particolare: le specie che presentano l'obliterazione della carotide interna, hanno tutte una estesa rete mirabile. Nei delfini si verificano i seguenti fenomeni collegati alla presenza di estese reti mirabili.

1. Aumento delle pressioni sistoliche del cuore a livello dei vasi afferenti le reti mirabili (arterie generatrici le reti m.) Questi incrementi pressori sono contenuti dal numero elevato delle ottocento e più arterie afferenti. Inoltre i vasi afferenti sono arteriole muscolari di piccolo calibro al cui interno il sangue fluisce velocemente, ma a pressioni basse.
 - a. Questi vasi afferenti sono disposti in parallelo, perpendicolari od obliqui rispetto alla disposizione delle reti arteriose.
 - b. La velocità del sangue a livello delle reti mirabili è comunque rallentata dalle numerose perdite di carico.
2. Strette connessioni tra reti mirabili e fasce muscolari circostanti. A livello toracico le pareti dei polmoni che più si dilatano nella respirazione sono quelle costali; mentre le diaframmatiche e le costo sternali si dilatano di meno. Nei delfini, tra polmoni e costole all'interno della fascia endotoracica, c'è la rete arteriosa toracica, la più estesa. I movimenti di espirazione e di inspirazione associate alle contrazioni dei muscoli del collo e di quelli lombari, in particolare se l'animale nuota a elevate velocità o salta fuori dal pelo dell'acqua per respirare, comportano variazioni volumetriche sui vasi sanguigni delle reti mirabili cervicale, toracica e lombare. In altri termini le reti mirabili del Delfino potrebbero essere paragonate ad un grosso batuffolo di vasi con un capo del batuffolo collegato ad una pompa (il cuore) e con l'altro libero. Oltre i 70 metri di profondità, sotto la sollecitazione della pressione idrostatica, i polmoni e la cassa toracica sono compressi e c'è collasso alveolare con interruzione di scambio gassoso tra polmoni e sangue. Il battito cardiaco rallenta e alcuni distretti circolatori isolati da meccanismi selettivi di vasocostrizione. Ciò conferisce una efficace irrorazione degli organi importanti come il cervello durante l'immersione. Le reti mirabili encefaliche hanno connessioni coi muscoli scheletrici circostanti e funzionano come un batuffolo di vasi pieni di sangue, compresso dai muscoli circostanti. Ad esempio, una leggera pressione sul batuffolo col palmo della mano (che ha la stessa funzione dei muscoli prospicienti le reti mirabili), causa uscita aggiuntiva di sangue dalla carotide cerebrale per un periodo prolungato di tempo T. Il vasto contingente muscolare liscio presente nelle pareti arteriose delle reti mirabili, apporta energia cinetica aggiuntiva, regolando il flusso sanguigno al cervello, in particolare oltre i 70 metri di profondità, Mussi et all. (2005), Bearzi G. et all. (2003).

- a. Ritornando all'equazione di Bernoulli, il valore hl diventerà positivo grazie all'azione dei muscoli posti in vicinanza delle reti mirabili (vedere formula sottostante).
- b. L'azione pressoria di tali muscoli agisce sulle reti mirabili e non sui vasi afferenti, o su gli efferenti: hl = lavoro che viene scambiato tra i muscoli e le reti mirabili. Cioè:

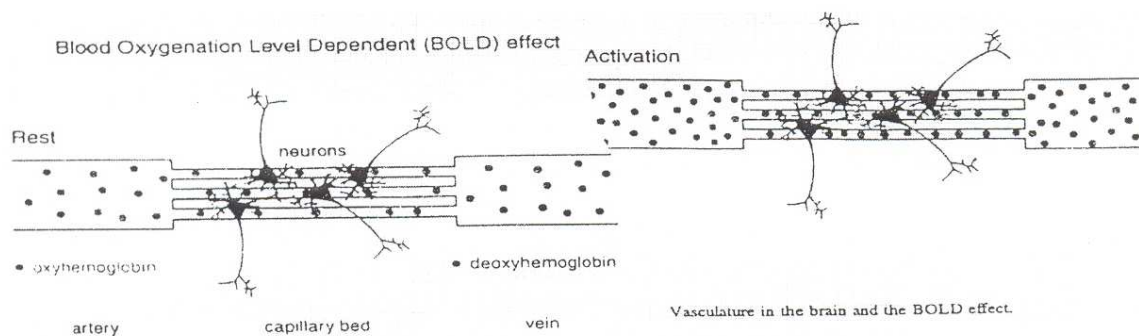
$$Hl + hl - hw = H2$$

Hl = quantità di sangue che entra nelle reti mirabili;

hl = quantità di lavoro scambiato tra i muscoli ed il sangue delle reti mirabili, più il lavoro dato dalla contrazione continua della muscolatura liscia delle arterie delle reti. La contrazione della muscolatura liscia arteriolare non è uniforme, ma regolata dal sistema simpatico e parasimpatico con aree in contrazione ed aree in rilasciamento.

hw = perdite di carico del sangue all'interno delle reti mirabili; $H2$ = quantità di sangue che esce dalle reti mirabili. A livello del poligono di Willis c'è uno stretto controllo da parte del SNV. Un controllo simpatico e parasimpatico molto più accentuato è presente a livello delle reti mirabili encefaliche dei delfini (Tsuchida A. et al., 2001).

Il disegno qui sotto è tratto dal lavoro di G. Dogil et al., (2002) e mostra l'apporto di O_2 ai neuroni cerebrali. Il sistema di autoregolazione del flusso sanguigno fornisce al cervello una maggiore quantità di O_2 nelle aree neuronali con maggiore attività. Questo cosiddetto *livello dipendente di ossigenazione sanguigna* o *bold effect* è la base fisiologica del successo MRI.



La pressione parziale di ossigeno a livello capillare, è alla base del corretto funzionamento neuronale. Nei delfini, le estese reti mirabili encefaliche aumentano le dispersioni di energia cinetica, ma regolano il flusso sanguigno cerebrale con il vasto contingente di muscolatura liscia intrinseco, regolato dal sistema nervoso autonomo.

La postura dei delfini è spesso orizzontale con ampie oscillazioni. Il cranio viene spesso a trovarsi molto al di sotto del piano del cuore, per periodi di tempo prolungati. Le estese reti mirabili tra cuore e S.N.C. contengono eccessive pressioni idrostatiche del sangue e riducono l'energia potenziale a livello encefalico.

CONCENTRAZIONE NEURONALE E MASSA CEREBRALE NEI DELFINI

Durante lo sviluppo corporeo, la concentrazione neuronale nel cervello di Delfino non risulta rapportata all'incremento della massa totale cerebrale. Inoltre la concentrazione dei neuroni nei due lobi cerebrali è diversa risultando maggiore nel lobo cerebrale di sinistra dove c'è anche una rete mirabile più estesa. Poth c. et al. (2005) effettuarono una ricerca su sei specie di odontoceti incluso i delfini comuni (*Delphinus delphis*), la balena pigmea (*Kogia breviceps*) ed il delfino naso di bottiglia (*Tursiops truncatus*). Gli Autori studiarono il rapporto tra numero neuronale e relative unità corticali a livello di corteccia uditiva primaria, corteccia visiva e somatosensitiva in entrambi gli emisferi cerebrali. Gli autori affermarono che nelle aree corticali esaminate a partire da un cervello con peso di 834 grammi fino ad uno di 6052 grammi, c'era stata una riduzione del numero

neuronale e un incremento di massa cerebrale. In particolare nel delfino adulto, l'incremento in toto del peso non era collegabile all'incremento del numero cellulare per unità corticale.

I cetacei avrebbero zone con elevata densità neuronale come la corteccia uditiva primaria. Fung C. et all. (2005) hanno analizzato il cervello di un delfino del mar de La Plata (*Pantoporia blainvilliei*) previa fissazione in formaldeide e inclusione di piccoli pezzi in paraplast. Sono state effettuate sottili fette istologiche di 20 µm di spessore e colorate con cresil violetto. L'analisi computerizzata dei vetrini istologici ha permesso di definire la struttura laminare della corteccia uditiva primaria. Gli Autori affermano che nel delfino del Mar de la Plata la corteccia uditiva primaria è divisa in tre zone principali:

1. Una zona disposta al di sopra del giro soprasilviano.
2. Una medialmente al giro laterale (vicina alla corteccia visiva).
3. Una ristretta zona di transizione di cinque mm, ma con struttura laminare simile alla III, IV e V lamina della corteccia uditiva primaria, presente in altri tipi di cetacei.

Secondo Fung C., le lamine II e V nel delfino del Mar de La Plata hanno la più elevata densità di neuroni di tutta la corteccia visiva primaria. Nei cetacei in genere, la corteccia uditiva primaria sarebbe disposta in una zona corticale del tutto differente rispetto ai mammiferi terrestri compresi quelli con filogenesi vicina. La grande estensione della corteccia uditiva primaria nei cetacei di fiume potrebbe essere collegata a fenomeni adattivi in prossimità delle sponde dei corsi d'acqua con l'uso intenso della ecolocalizzazione per la navigazione. Altre aree corticali come la corteccia visiva primaria sarebbero meno estese. Hart, B.L. et all. (2008) descrivono la cito architettura neuronale corticale nell'Elefante, nelle grandi scimmie e nell'Uomo e affermano che la densità cellulare in queste aree cerebrali è molto maggiore nell'Uomo rispetto alle scimmie e all'Elefante. I primati – Uomo compreso – hanno maggiore densità neuronale, mentre l'Elefante sebbene abbia un cervello molto pesante, ha una densità neuronale molto bassa. Nell'Uomo, le interazioni tra neuroni corticali sembrano essere più estese e determinate aree hanno una maggiore densità cellulare. Inoltre l'elaborazione delle informazioni a livello corticale sembra procedere più lentamente nel cervello di Elefante rispetto ai Primati. Specialità accentuate nell'Uomo. Nei cervelli con superiori prestazioni, la capacità di elaborare informazioni dipende dal numero dei neuroni, dalla loro disposizione spaziale, dalle prestazioni e tipo di interconnessione, oltre che dalla distanza tra neuroni interagenti. Il disegno evidenzia la scarsa densità neuronale della corteccia cerebrale di Elefante, anche se il cervello di Elefante è molto più grande di quello di un primate. In linea generale un cervello con minore connettività corticale ha più lenti processi di elaborazione delle informazioni. Nel Delfino, avvengono fenomeni analoghi a quelli della corteccia cerebrale di elefante. Inoltre nel Delfino, ci sarebbero numerose aree silenti (silent areas) prive di connessioni o con scarsi collegamenti con altre aree corticali funzionanti. La tabella seguente è stata presa dal lavoro di Poth C. et all. (2005) e mostra la scarsa densità neuronale corticale in alcune specie di delfini. Le aree corticali considerate sono la corteccia visiva, somatosensitiva e uditiva.

Nel Delfino il fitto plesso delle reti mirabili encefaliche avrebbe queste vitali funzioni.

1. La pressione parziale di ossigeno è alla base del corretto funzionamento neuronale. Nei delfini, le estese reti mirabili encefaliche connesse ad un vasto contingente di muscolatura liscia apportano flusso continuo di sangue al cervello, a pressioni relativamente basse e costanti. I delfini possono nuotare in acqua, compiere salti, tuffi e giravolte ed il cervello ricevere flusso di sangue continuo e costante, senza sbalzi pressori e di velocità circolatoria. Il vasto contingente di muscolatura liscia intrinseco a livello delle pareti arteriolari è regolato dal sistema nervoso autonomo. Nelle specie provviste solo del poligono di Willis, il controllo nervoso periferico si esercita solo sui vasi cerebrali e sul Poligono.

2. Nel nuoto veloce e prolungato, i muscoli scheletrici in stretta connessione con le reti mirabili encefaliche, contraendosi incrementano il flusso sanguigno al cervello ed al cervelletto.

3. Le numerose ed estese reti mirabili dei delfini forniscono quota aggiuntiva di ossigeno al cervello, se l'animale nuota in apnea per molto tempo. L'afflusso di sangue al cervello è infatti continuo e costante anche in assenza prolungata di respirazione. Ciò è molto utile per cetacei come il capodoglio che permane in apnea a grandi profondità per un tempo molto prolungato.

- a) La rete mirabile encefalica ha ruolo importante come riserva di ossigeno per il sistema nervoso centrale, con funzioni analoghe a quelle della milza che può immagazzinare grandi quantità di sangue nel parenchima. La milza è molto sviluppata nel Cavallo. Quando un equino corre per lungo tempo - questo accade anche nell'Uomo ed in altri mammiferi - la muscolatura liscia della capsula splenica e dei manicotti peri arterioli si contrae immettendo in circolo una quantità suppletiva di sangue che facilita l'ossigenazione dei tessuti. Le estese reti mirabili dei delfini, riescono a contenere grandi quantità di sangue arterioso ricco di ossigeno, utilizzabile in apnea prolungata.
- b) Come afferma Beghelli (1992), l'encefalo è uno degli organi maggiormente sensibili alle variazioni del flusso, in quanto si possono riscontrare danni irreparabili dopo solo 5 secondi di ischemia. Meccanismi sia locali che riflessi tendono a mantenere relativamente costante la circolazione a livello encefalico.
- c) Hagiwara Yukihiro e Kubo Takao (2005) hanno rilevato nell'area ipotalamica anteriore di Ratto l'esistenza di neuroni che rispondono a variazioni pressorie. In particolare, l'area ipotalamica anteriore risponderebbe alle variazioni di pressione sanguigna dopo essere stata attivata dal sistema aniotensina II - acido γ -aminobutirrico. Le reti mirabili encefaliche ridurrebbero eccessivi sbalzi pressori, prevenendo e riducendo l'azione del sistema aniotensina II- acido γ -aminobutirrico a livello ipotalamico. Nel delfino, le strette connessioni tra le reti mirabili toraciche, cervicali e lombare con i muscoli circostanti, fanno ritenere verosimile un'altra funzione: trasmettere sensazioni propriocettive ai muscoli vicini. Se il Delfino nuota inclinato di lato, la pressione idrostatica del sangue aumenta all'interno delle reti mirabili del lato declive. L'aumento di pressione idrostatica nel lato declive trasmette sensazioni propriocettive ai muscoli vicini che saranno veicolate a cervello e cervelletto.

GENERALITÀ SULLE RETI MIRABILI ENCEFALICHE

Una estesa rete arteriosa, la rete mirabile encefalica è presente nei delfini e in diverse specie di mammiferi. Questo dispositivo vascolare si trova in entrambi i lati della ghiandola ipofisi, al di sotto del poligono di Willis. Le specie di mammiferi nelle quali è presente una rete mirabile encefalica molto estesa sono:

1. I Cetacei;

2. Artiodattili: grandi e piccoli ruminanti, suini, cinghiali...; molte specie di Carnivori come il Gatto, il Leopardo, il Ghepardo, ecc.;
3. Reti mirabili encefaliche molto ridotte esistono nel Cane, nel Lupo, Iene, Foche e Otarie.

A livello della rete mirabile encefalica si hanno le seguenti modificazioni del flusso sanguigno:

1. brusco rallentamento del flusso sanguigno arterioso diretto al cervello;
2. caduta delle pressioni sistoliche;
3. dispersione di energia cinetica del flusso sanguigno arterioso (perdita di carico);
4. contenimento della forza centrifuga del sangue nei movimenti più o meno bruschi della testa e del collo;
5. contenimento della pressione idrostatica del sangue.

La circolazione sanguigna nelle reti mirabili encefaliche dipende:

1. Numero delle ramificazioni della rete mirabile.
2. Sezione dei singoli vasi della rete mirabile: maggiore è il calibro di un vaso sanguigno e minore è il coefficiente di viscosità del sangue che vi scorre. I vasi della rete mirabile sono rappresentati da arterie di piccolo calibro.
3. Numero delle anastomosi tra i rami della rete mirabile: maggiore è il numero delle anastomosi e maggiore sarà la perdita di pressione sanguigna e quindi di energia cinetica.
4. Lunghezza dei vasi sanguigni più lunghi sono i singoli vasi della rete mirabile e maggiore è il coefficiente di viscosità.
5. A livello delle numerose anastomosi tra i vasi sanguigni della rete mirabile avvengono perdite per mescolanza del flusso sanguigno.
6. Andamento dei vasi sanguigni: l'andamento serpiginoso dei vasi sanguigni della rete mirabile encefalica fa aumentare il coefficiente di viscosità del sangue.
 - a. Il coefficiente di viscosità del sangue è dato dalla resistenza per attrito lungo le pareti vascolari che il flusso sanguigno generato dal cuore deve superare.
 - b. Il coefficiente di viscosità del sangue dipende inoltre dalla composizione chimica e concentrazione dei globuli rossi.
7. Lunghezza delle carotidi comuni e mascellari interne. La lunghezza delle carotidi comuni dipende da quella del collo.

RIASSUNTO

Le reti mirabili encefaliche sono formazioni arteriose aggiunte al poligono di Willis nel corso dell'evoluzione di alcune specie di animali. Quelle più remote come rettili e pesci sono sprovviste di vere reti mirabili encefaliche, essendo presente alla base dell'encefalo solo il poligono di Willis. Alcuni Autori descrivono estese reti mirabili in specie di pesci come la *Manta gigante* (Manta

birostris) e la *Mobula tarapacana*, ma non sarebbero reti mirabili encefaliche assimilabili a quelle presenti nei mammiferi.

Nei delfini, le reti mirabili encefaliche sono numerose – almeno sette - ed hanno notevole estensione. Sono frapposte tra cuore e sistema nervoso centrale. Nel presente studio anatomico descrivo le principali funzioni delle reti mirabili encefaliche in particolare nei cetacei, mammiferi adattatisi alla vita acquatica. Espongo altresì il parallelismo tra reti mirabili encefaliche e poligono di Willis con particolare riguardo alla differente circolazione encefalica tra specie di mammiferi che hanno alla base cranica solo il poligono di Willis e quelle che presentano oltre al poligono di Willis anche reti mirabili encefaliche.

La pressione parziale di ossigeno è alla base del corretto funzionamento neuronale. Nei delfini, le estese reti mirabili encefaliche, provviste di un vasto contingente di muscolatura liscia e connesse ai muscoli scheletrici circostanti, apportano flusso continuo di sangue al cervello a pressioni relativamente basse e costanti. I delfini possono nuotare in acqua, compiere salti, tuffi e giravolte ed il cervello ricevere flusso di sangue continuo e costante, senza sbalzi pressori e di velocità circolatoria. Il vasto contingente di muscolatura liscia intrinseco a livello delle pareti arteriolari è regolato dal sistema nervoso autonomo. Nei delfini, la massa cerebrale è superiore a quella umana e con circonvoluzioni molto più numerose, ma c'è una relativa riduzione del numero neuronale man mano che si passa da un cervello di cetaceo poco voluminoso di circa un chilo di peso ad uno di oltre sei chili (Poth et al. 2005). Nei delfini in alcuni casi, specie durante il nuoto veloce e prolungato, i muscoli scheletrici sono in stretta connessione con le reti mirabili encefaliche e con le loro contrazioni determinano un aumento di flusso sanguigno a cervello e cervelletto.

Le numerose ed estese reti mirabili dei delfini forniscono una quantità aggiuntiva di ossigeno al cervello quando l'animale nuota in apnea per molto tempo. L'afflusso del sangue cerebrale è infatti continuo e costante anche in assenza prolungata di respirazione. Ciò è molto utile per altri cetacei come il capodoglio che permane in apnea a grandi profondità per un tempo molto prolungato.

Infine, le reti mirabili encefaliche ridurrebbero eccessivi sbalzi pressori, prevenendo e coadiuvando l'azione del sistema angiotensina II- acido γ -aminobutirrico a livello ipotalamico.

BIBLIOGRAFIA

AGUGGINI, G.-BEGHELLI, V.-GIULIO L.F. (1992): *Fisiologia degli animali domestici con elementi di etologia*. UTET, Torino.

- ALEXANDER R.L.: *Evidence of brain – warming in the mobulid rays, Mobula tarapacana and Manta birostris*. Zoological Journal of Linnean Society, 118: 151 – 154 (1996).
- ARNASON U., GULLBERG A., JANKE A.: *Mitogenomic analyses provide new insights into cetacean origin and evolution*. Gene: 333, 27 – 34 (2004).
- ANDERSON, W D., and KUBIECEK, W. (1971): *The venereal-basilar system of dog in relation to man and other mammals*. Am.J. Anat. 132: 179-188.
- BAKER, M.A. (1983): *Un sistema per la regolazione della temperatura del cervello*. Le Scienze, pagg. 82-90.
- BARONE, R. (1983): *Anatomia Comparata dei Mammiferi Domestici*, vol. V° (angiologia). Edagricole.
- BEARZI, G. REEYES R.R., NOTARBARTOLO Di SCIARA G., POLITI E., CANADAS A. and MUSSI B: *Ecology, status and conservation of short-beaked common dolphins (Delphinus delphis) in the Mediterranean sea*. Mammal Review, vol. 33 (No. 3), 224 – 252 (2003).
- BEGHELLI, V. et all. (1992): *Fisiologia degli a.a. dom. con elementi di etologia*. UTET, Torino.
- BUDETTA, G. C. (1998): *Circolazione encefalica e sviluppo cranico*. C.U.E.N., Napoli.
- BRUNCE, D. F. M.: (1960- abstract): *The arterial supply to the brain of the dog*. Anat. Rec. 136: 172-173.
- CALVIN, William, H. (1994): *L'alba dell'intelligenza*. Le Scienze n. 316.
- DOGIL, G., et all. : *The speaking brain : a tutorial introduction to fMRI experiments in the production of speech, prosody and syntax*. Journal of Neurolin., 15, 59-90 (2002).
- FUKUTA, KATSUHIRO; KUDO, HIROSHI; SASAKI, MOTOKI; KIMURA, JUPEI; ISAIL, DAHALAN, BIN; ENDO, HIDEKI: *Absence of carotid rete mirabile in small tropical ruminants: implications for the evolution of the arterial system in artiodactyls*. Journal of Anatomy, vol.: 210, Issue 1, January (2007).
- FUNG C., SCHLEICHER A., KOWALSKI T., OELSCLÄGER H.H.A.: *Mapping auditory cortex in the La Plata dolphin (Pontoporia blainvillei)*. 66: 353 – 356 (2005).
- HAGIWARA YUKIHIKO, TAKAO KUBO: *Anterior hypothalamic neurons respond to blood pressure changes via γ -aminobutyric acid and angiotensins in rats*. Neuroscience letters, 384, 250 – 253 (2005).
- KAISER, D.A.: Dep. of Psychology, Univ. of California, Los Angeles (1990).
- KAUFFMAN, S.: *Le leggi del caos e della complessità*. Editori Riuniti (2001).
- KETTEN D.R.: *Structure and function in wale ears*. Bioacustics. 8, 103 – 135 (1997).
- KETTEN, D.R. WARTZOK, D.: *Three-dimensional reconstructions of the dolphin ear*. Life Sciences, Vol. 196, Plenum Press, New York, pagg. 81 – 105 (1990).
- KILIAN, A., et all.: *Lateralization of visuospatial processing in the bottlenose dolphin (Tursiops truncatus)*. Behav. Brain. Res.: 116, 211-215 (2000).
- KILIAN A., von FERSEN LORENZO, GÜNTÜRKÜN: *Left hemispheric advantage for numerical abilities in the bottlenose dolphin*. Behavioural Processes: 68, 179 – 184 (2005).
- MALCON, R. Clarke (1979): *La testa del capodoglio*. Le Scienze n. 127: 98-113.
- MARINO, L., et all.: *Journ. of Mammalian Evolution*, Vol. 7, Nov. (2000).
- MARTIN, Robert D. (1995): *Dimensioni del cervello ed evoluzione umana*. Le Scienze, 319: 35-41.
- Mussi B., Miragliuolo A. and Pace, D.S.: *Acoustic and behaviour of sperm whale nursery groups in the wathers of Ischia, Italy*. European Res. On Cetaceans, No. 19 (2005).
- NIELS, A. Lassen, Ingvar D.H. and Skinoj E. (1978): *Flusso ematico ed attività cerebrale*. Le Scienze n. 124: 32-41.
- NUMMELA S., REUTER T., HEMILÄ, HOLMBERG P., PAUKKU P.: *The anatomy of the killer whale middle ear (Orcinus orca)*, Hearing Research: 133, 61-70 (1999).
- POLITI, E. (1998): *Un progetto per i delfini del Mediterraneo*. Le Scienze n. 360: 64-69.
- POTH C. et all. (2005): *Neuron numbers in sensory cortices of five delphinids compared to a physeterid, the pygmy sperm whale*. Brain Res. Bulletin, 66: 357 – 360.

- REYSENBACH de HAAN, F.W.: *Hearing in wales*. Acta Oto Laryngol., Suppl. 134 (1957).
- RIDGWAY, S.H., et all.: *The terminal nerve in odontocete cetaceans*. Acta Zool. Fenica, 11, pagg. 149-152 (1984).
- RINDI, G.-MANNI, E. (1978): *Fisiologia umana*. UTET, Torino.
- RODINOV, V.A.: *Anatomy of the Supracranial Air Cavities in the Bottlenose Dolphin Tursiops truncatus (Cetacea) as Related to problems of Mathematical Modelling*. Doklady Biological Sciences, vol. 381, pagg. 547 – 550 (2001).
- SCHARRER, E. (1940): *Arteries and veins in the mammalian brain*. Anat. Rec. 78: 173-196.
- TSUCHIDA A. et all.: *Ultrastructure of NADPH diaphorase-positive nerve fibers and their terminals in the rat cerebral arterial system*. Journal of Neuroanatomy: 21, 267-275 (2001).
- WURSING, B. (1979): *I delfini*. Le Scienze. N. 129: 98-111.
- VOGL, A.V. and Fisher, H.D.: (1981). 170:207-214.
- VOGL, A.W., TODD, M.E., FISCHER H.D.: *An ultrastructural and fluorescence histochemical investigation of the innervation of retial arteries in Monodon monoceros*. Journal of Morphology, vol. 168, pagg. 109-119 (2005).
- VOGL, A.W., FISHER H.D.: *The internal carotid artery does not directly supply the brain in the monodontiae (Order cetacean)*. Journal of Morphology, Vol. 170, issue 2, pagg. 207 – 214 (2005).
- WILSON, H.S.: *The rete mirabile of the Narval*. J. Anat. Physiol. Vol. 14 (Pt 4): 377 – 398 (1880).

FINE