

Lo scheletro

1. Scheletro **cefalico**: neurocranio, dermatocranio, splancnocranio;
2. Scheletro **assile**: corda, colonna vertebrale, coste, sterno;
3. Scheletro **appendicolare**: cinti e arti.

Lo scheletro dei vertebrati è costituito da tessuto cartilagineo (specialmente ialina) e osseo (dermico o di sostituzione). Sia la cartilagine che l'osso derivano da un tessuto mesenchimale. La cartilagine è formata da **condroblasti** che si differenziano in **condrociti**, mentre l'osso è formato da osteoblasti che poi diventano osteociti.

Nella cartilagine ialina c'è una matrice intercellulare ricca di collagene e parte amorfa. Nella cartilagine i condrociti sono accolti in lacune. Non è vascolarizzato.

Le strutture ossee sono costituite da tessuto osseo lamellare che può essere compatto o spugnoso. Lo spugnoso contiene il midollo osseo.

Di tessuto osseo ce ne sono diversi tipi, come la dentina, che è un osso acellulare. Le ossa cellulari possono essere avascolari e vascolari (che contiene anche i vasi). Non tutte le ossa dei vertebrati hanno la stessa organizzazione, infatti:

- Osso lamellare: che forma osteoni o trabecole. Nelle cavità delimitate dalle lamelle ossee è presente il **midollo osseo** dove avviene l'ematopoiesi. Può essere compatto o spugnoso.

La maggior parte delle ossa di anfibi e molti rettili presenta un osso lamellare compatto dove non c'è l'organizzazione in osteoni, le lamelle sono vicine tra loro. Possono esserci strati più spessi per le differenze di ossificazione.

L'ossificazione può essere **diretta**, quando le ossa si formano direttamente dai tessuti embrionali, oppure **indiretta** quando prima si forma una struttura cartilaginea all'interno della quale si individuano dei centri di ossificazione. Gli osteoblasti distruggono la cartilagine e formano osso. L'osso di sostituzione si sviluppa quindi a partire da uno stampo cartilagineo (cartilagine che viene distrutta).

Ossa ed articolazioni

- Ossa **corte**: in cui larghezza e lunghezza sono molto simili, come le ossa carpali e tarsali;
- Ossa **lunghe**: più lunghe che corte, radio, ulna;
- Ossa **piatte**: sterno, ossa del bacino, ossa del cranio;
- Ossa **irregolari**: vertebre e sfenoide.

Le ossa piatte hanno una porzione esterna di osso compatto e una porzione interna di osso spugnoso che accoglie il **midollo osseo**. Il midollo osseo **rosso** è funzionale, sta svolgendo la funzione ematopoietica. In alcune ossa piatte il midollo rosso è sostituito da quello **giallo** perché perde la capacità ematopoietica e si riempie di tessuto adiposo.

Le ossa corte e irregolari sono anch'esse formate da tessuto compatto esterno e tessuto spugnoso interno che accoglie il midollo osseo. Sono sedi dove permane il midollo osseo rosso.

Nelle ossa lunghe la parte centrale è la **diafisi** mentre le parti finali sono le **epifisi**. Nelle parti terminali si trova il tessuto spugnoso.

Articolazioni

Le modalità con cui le ossa si articolano tra loro sono le articolazioni, che sono di 3 tipi diversi:

1. Articolazione **fissa** (sinartrosi): i movimenti sono molto limitati, un esempio sono le ossa del cranio. Avvengono normalmente tra ossa dermiche ma anche di sostituzione. La sinartrosi tra ossa dermiche è quella che avviene nel cranio. Ogni osso è circondato dal **periostio**, membrana connettivale che riveste l'osso. Nella sinartrosi due pezzi ossei stanno semplicemente vicini, divisi da una sutura. Le ossa di sostituzione si possono articolare coinvolgendo uno strato di cartilagine, questo processo si chiama **sinfisi** che è importante per permettere il parto (sinfisi pubica);
2. Articolazioni **semimobili** (anfiartrosi): tra un corpo e l'altro c'è una mobilità ma non eccessiva, come le vertebre della colonna vertebrale. Normalmente avviene tra ossa con delle facce piate, tra le quali si interpone un disco (come quello intervertebrale) di tessuto connettivo fibroso;
3. Articolazioni **mobili** (diartrosi): possibilità di movimento molto alta. Le porzioni dell'osso che si articolano sono rivestite da cartilagine articolare (che è ialina) e tra i due pezzi scheletrici c'è una camera ripiena di **liquido sinoviale**, rivestita da una **membrana sinoviale**, che produce il liquido, e si tratta di una membrana connettivale le cui cellule hanno funzione secernente (unico caso in cui succede). A volte tra i due pezzi che si articolano e il sacco sinoviale ci può essere un pezzo scheletrico (menisco) che è importante per regolare la mobilità.

Scheletro cefalico

Il cranio è formato da 3 porzioni:

- Neurocranio;
- Dermatocranio;
- Splancnocranio.

Neurocranio

Parte del cranio che sorregge e protegge, soprattutto lateralmente, l'encefalo.

Come si forma:

Nella fase dello sviluppo dopo la neurulazione e durante l'inizio del differenziamento del cervello iniziano a differenziarsi delle cartilagini:

- Coppie di cartilagine paracordale, derivata dalle creste neurali;
- Coppie di cartilagine precordali, derivata dal mesoderma delle lamine laterali (mesoderma ventrale).

Sono presenti delle coppie di strutture, sempre cartilaginee, che formeranno gli organi di senso cefalici:

- Capsule olfattorie;
- Capsule ottiche;
- Capsule otiche.

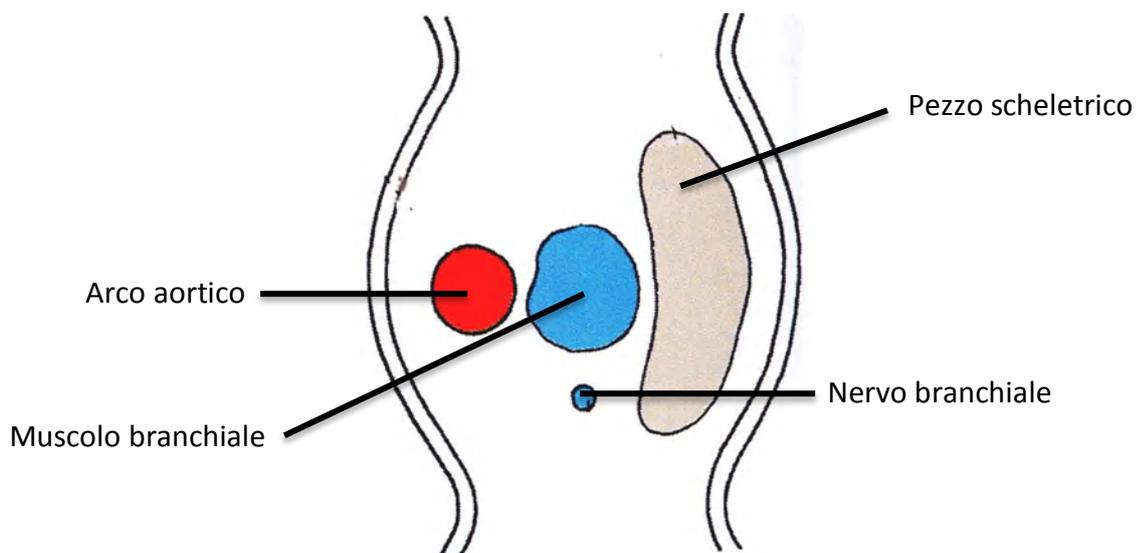
Poi tutte le cartilagini si fondono formando una piastra cartilaginea che si pone tra la corda e la ... neurale. L'unica coppia di cartilagini che si fonde è quella delle cartilagini ottiche che rimarranno associate ai globi oculari, non si fondono con la piastra. La piastra avrà la funzione di sorreggere l'encefalo. Nella piastra individuamo due porzioni, la zona più rostrale detta **etmoidale**, e la zona più caudale chiamata piastra **basale**. La piastra ha un foro all'interno si chiama **forame ipofisario**, consente la connessione anatomica tra la parte nervosa dell'ipofisi e la parte non nervosa dell'ipofisi. Dalla piastra si differenzieranno pezzi scheletrici, da quella etmoidale si differenziano lo sfenoetmoide e il basisfenoide e dalla piastra basale si differenziano ossa otiche e ossa occipitali.

Splancnocranio

È formato da una serie di pezzi scheletrici che hanno la funzione di sorreggere le prime vie respiratorie e digerenti (base del viso e collo), le ossa che lo formano sono originate per ossificazione indiretta.

Sviluppo: a livello dei 3 foglietti (endoderma che definisce l'archenteron, mesoderma e ectoderma). A partire da qua si individuano dei **solchi branchiali** ectodermici, quindi si sposta verso l'interno, e l'endoderma si estroflette verso l'esterno formando **tasche branchiali**. Quando si toccano si fessurano e si formano delle **fessure branchiali** e si differenzia anche lo stomodeo in bocca. Si formano strutture che si ripetono chiamate **archi viscerali** (a livello del faringe embrionale), che normalmente sono 6, in cui il primo è il più vicino alla bocca. Si formano quindi gli archi viscerali. Da ciascun arco viscerale si differenziano sempre 4 strutture cioè:

- Un vaso (arco aortico);
- Un nervo (nervo branchiale);
- Un muscolo (muscolo branchiale);
- Un pezzo scheletrico che andrà a costituire lo splancnocranio, derivato dalla cresta neurale (origine neuroectodermica), i pezzi scheletrici tutti insieme formano lo splancnocranio.

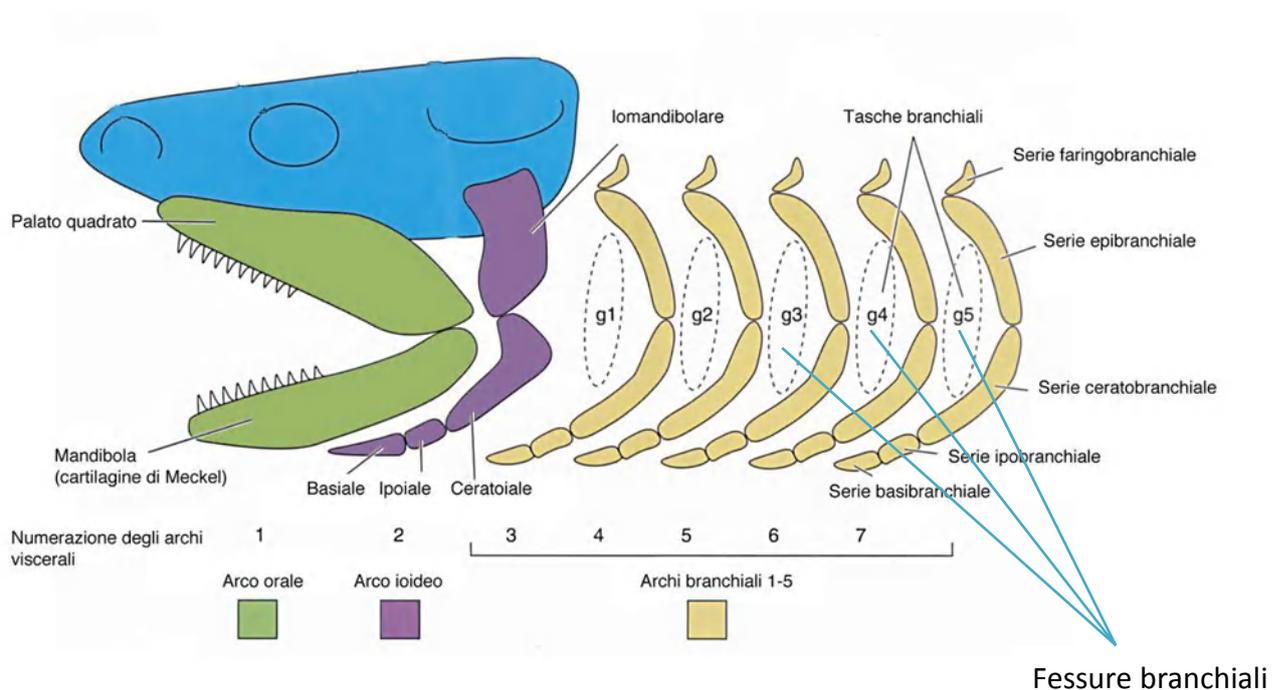


Gli archi viscerali possono essere da 1 a 6-9-13. Negli agnati possono arrivare a 13 e c'è un primo arco chiamato **arco orale**, che sorregge l'apertura boccale, che non è articolata. Da qui deriva lo scheletro cartilagineo. Tutti gli altri archi si differenziano in pezzi scheletrici che sorreggono le branchie e per questo si chiamano **archi branchiali**.

Negli gnatostomi (con bocca articolata) la situazione si complica. Il primo arco viscerale (orale) si differenzia in due pezzi scheletrici articolati tra loro. Da ogni arco viscerale si differenziano due cartilagini:

- Dorsale: cartilagine palatoquadrata;
- Cartilagine di Meckel.

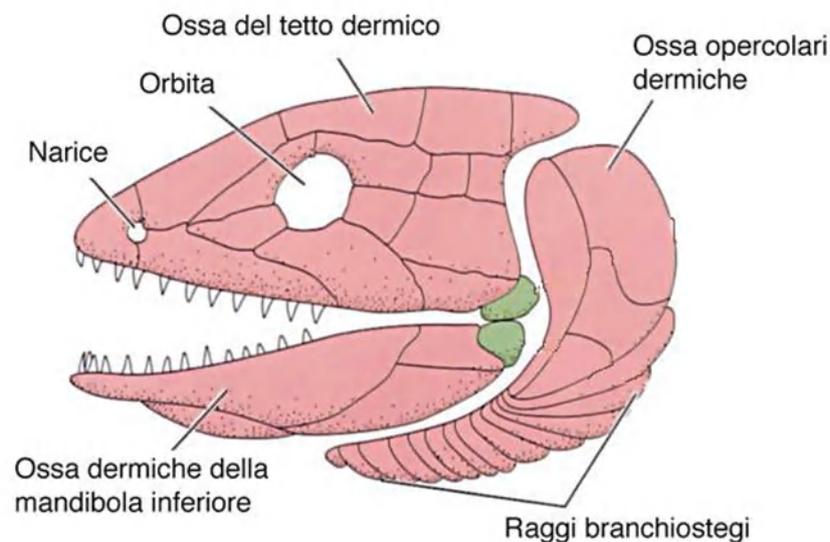
Anche il secondo arco viscerale cambia, non è uguale agli altri ma forma l'**arco ioideo**, importante per la sospensione di mascella e mandibola alla scatola cranica. La porzione dorsale dell'arco da origine alla cartilagine **iomandibolare** che è articolata con la scatola cranica e con mascella e mandibola. Inoltre si differenziano anche altre cartilagini che sostengono il pavimento della bocca. Gli altri archi viscerali sono **archi branchiali** che differenziano solo lo scheletro che sorregge le branchie.



Dermatocranio

Formato da ossa che si formano per ossificazione diretta. Compare con gli osteitti. Le ossa del dermatocranio sono di derivazione sia mesodermica che neuroectodermica. I 4 gruppi di ossa che costituiscono il dermatocranio sono:

- Ossa del tetto dermico, costituiscono la volta e le pareti della scatola cranica. Presenta 4 cavità, le due cavità orbitali e le due narici;
- Serie palatale;
- Serie mandibolare inferiore;
- Ossa opercolari.



A. Dermatocranio in vista laterale

Cranio agnati

In verde la notocorda con gli arcuali cioè gli archi neurali delle “vertebre”. Il neurocranio è formato da cartilagini non molto estese. Lo splancnocranio è costituito dall’arco orale che forma una cartilagine che sorregge la bocca, seguono gli archi branchiali. Negli agnati l’insieme degli archi branchiali forma una struttura unica chiamata **cestello branchiale**. Non c’è dermatocranio.

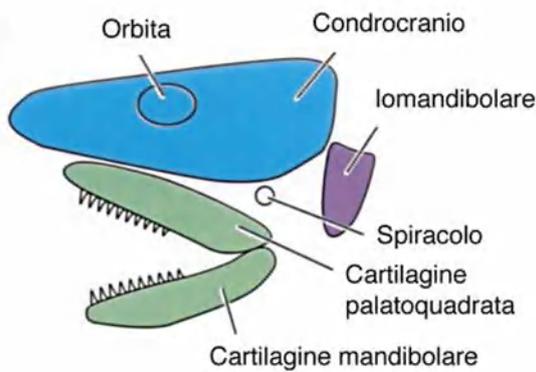
Cranio condroitti

Del neurocranio si differenzia una regione molto anteriore chiamata **rostro**, la regione etmoidale è la parte più rostrale del neurocranio, poi viene la regione orbito-temporale, poi la regione otica e infine la regione occipitale. Nemmeno qui è presente il dermatocranio. Lo splancnocranio ha l’arco orale che si differenzia nelle due cartilagini palatoquadrata e di Meckel, che permettono alla bocca di essere articolata. Dal secondo arco (ioideo) derivano la cartilagine iomandibolare (articolata con la regione otica del neurocranio) e lo ioide, ventrale allo iomandibolare. Dal terzo arco in poi ci

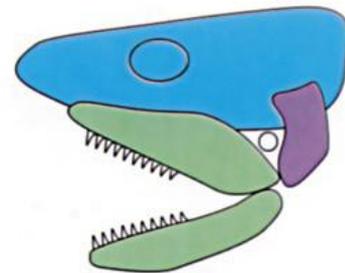
sono gli archi branchiali. Nella visione dorsale del neurocranio di un condroitto vediamo nella parte cefalica il rostro, che fa parte della regione etmoidale, che presenta un forame ipofisario. In seguito si ha la regione orbito-temporale che si differenzia a livello degli occhi, si chiama anche **sfenoidale**. La terza regione è la regione **otica** e infine la regione occipitale che presenta il **forame magno**, attraverso cui l'encefalo è connesso al midollo spinale. In questa zona si trovano anche i **condili occipitali**, importanti per l'articolazione cranio colonna.

Modalità di sospensione della mandibola:

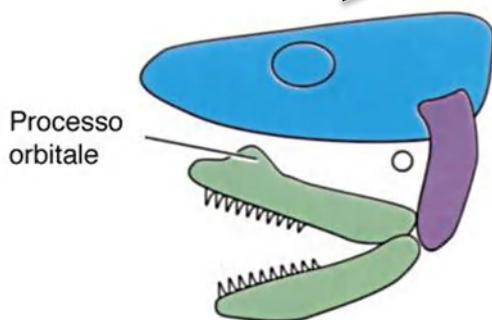
- Sospensione **autostilica primitiva**: probabilmente la cartilagine palatoquadrata si articolava direttamente con la scatola cranica, senza il coinvolgimento dello iomandibolare;
- Sospensione **anfistilica**: si basa sia sul palatoquadrato sia sulla cartilagine iomandibolare, quindi i punti di articolazione sono due;
- Sospensione **ioistilica**: sospensione tutta a carico dello iomandibolare che si articola con palatoquadrato e cartilagine di Meckel;
- Sospensione **autostilica**: nei tetrapodi, sospensione solo ad opera della cartilagine palatoquadrata.



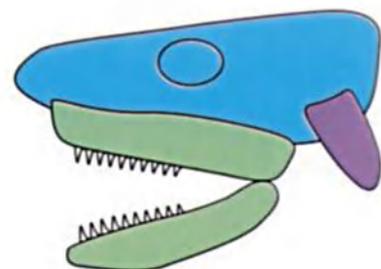
Sospensione autostilica primitiva (ricostruzione idealizzata basata su alcuni placodermi)



Sospensione anfistilica: Condroitti primitivi, Acantodi, Osteitti primitivi



Sospensione ioistilica: Condroitti e Osteitti



Sospensione autostilica: Olocefali, Dipnoi e Tetrapodi

Cranio osteitti

Il **neurocranio** presenta alcuni centri di ossificazione in diversi punti:

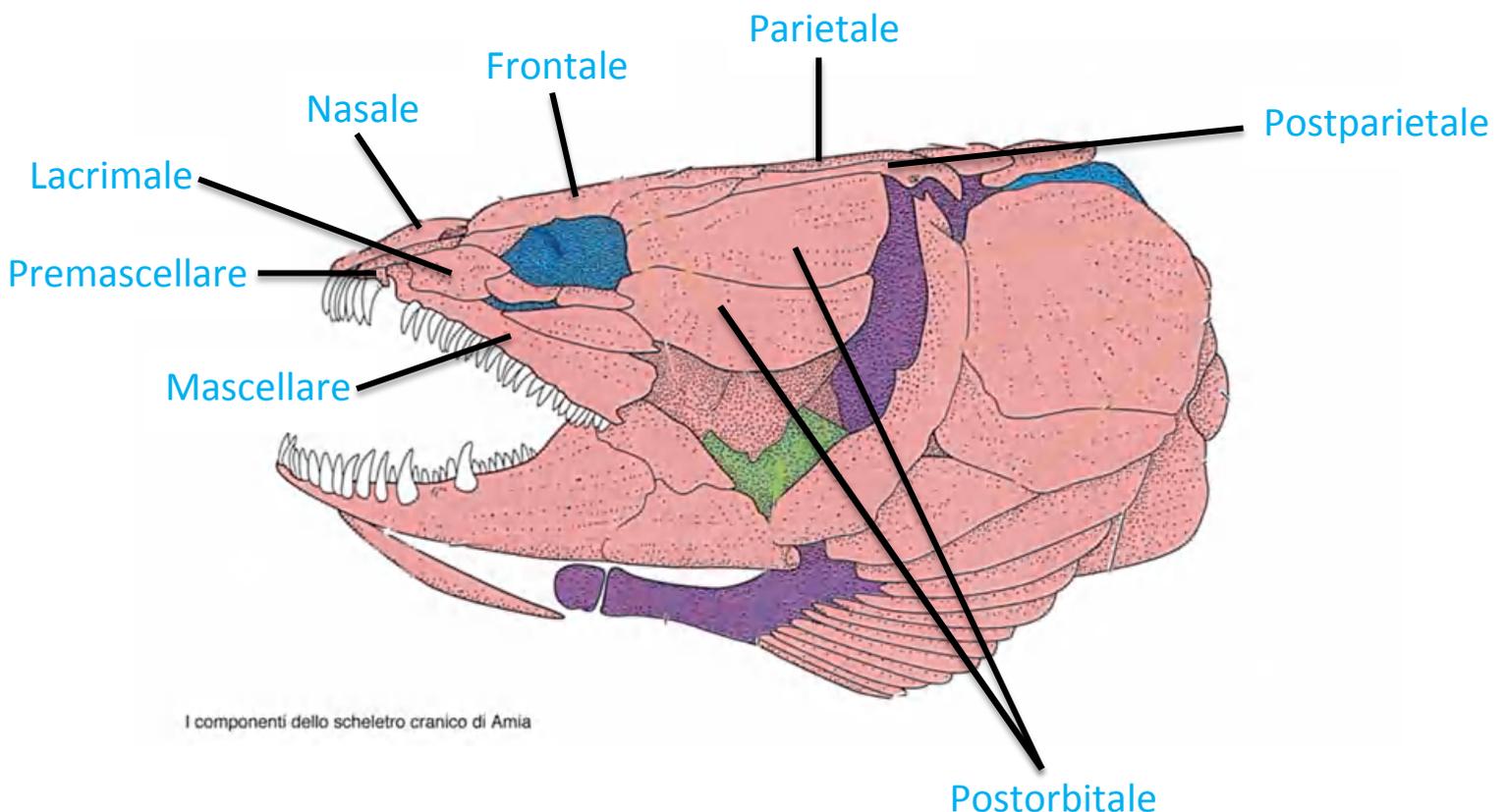
- Regione etmoidale che porta all'osso **mesetmoide**;
- Regione orbito-temporale che forma il **basisfenoide**;
- Regione otica che forma ossa otiche cioè **prootico** e **opistootico**;
- Regione occipitale formata da 4 ossa occipitali cioè un **basioccipitale** un **sovraccipitale** e due **esoccipitali** che delimitano il **forame magno**. Queste ossa sono sempre le stesse fino agli uccelli. Nel basioccipitale si trovano 1 o 2 condili occipitali, punti che permettono l'articolazione con le vertebre.

Il **dermatocranio** presenta le 4 serie:

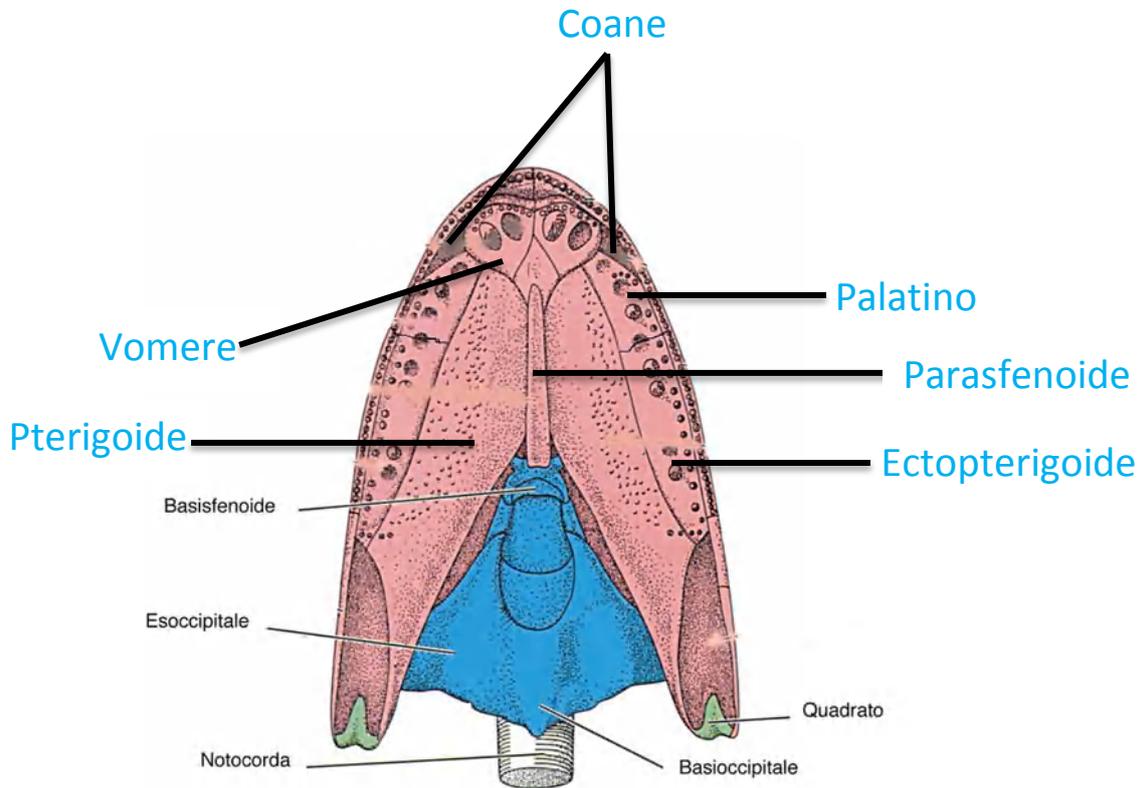
- **Tetto dermico**, formato dalle ossa:

1. Mascellare;
2. Premascellare;
3. Lacrimale;
4. Nasale;
5. Frontale;
6. Parietale;
7. Postparietale;
8. Postorbitale.

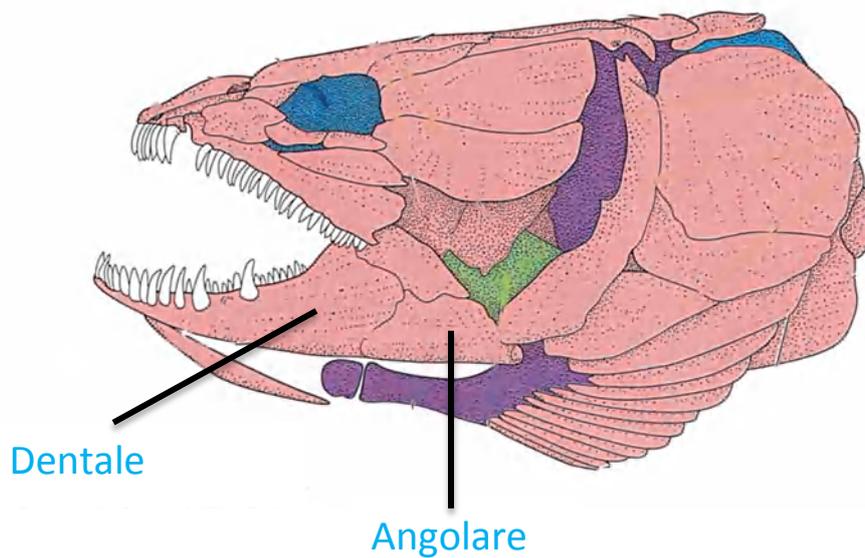
Ossa pari, hanno un destro e un sinistro



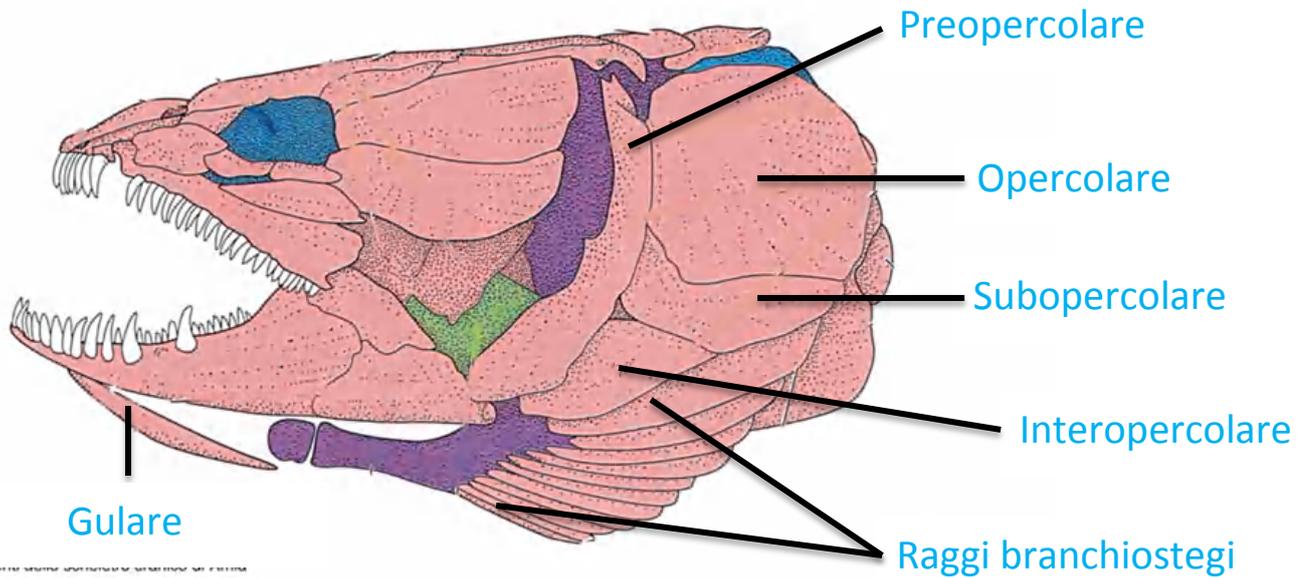
- Serie **palatale**, formata da:
 1. Vomere;
 2. Palatino;
 3. Ectopterigoide;
 4. Pterigoide;
 5. Coane;
 6. Parasfenoide: osso impari.



- Serie **mandibolare**, comprende:
 1. Dentale;
 2. Angolare.



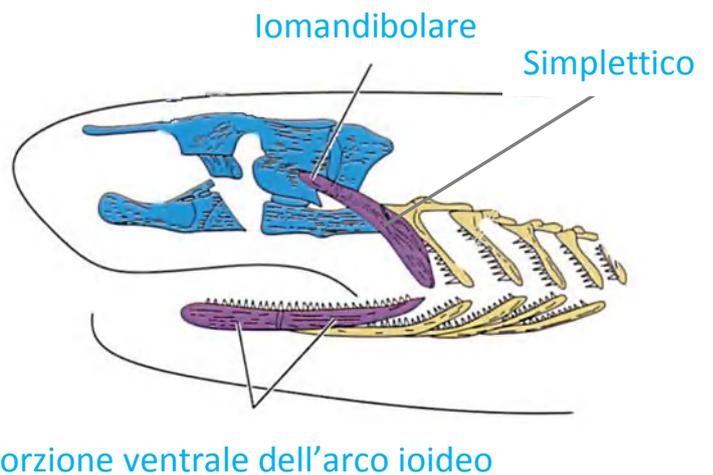
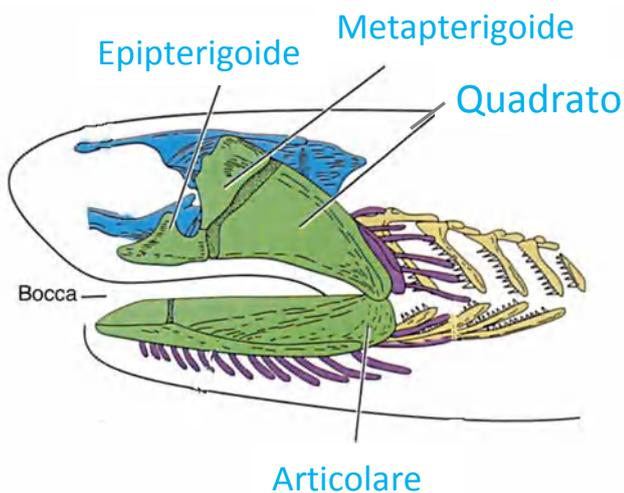
- Serie **opercolare**, formata da:
 1. Preopercolare;
 2. Opercolare;
 3. Subopercolare;
 4. Interopercolare;
 5. Raggi branchiostegi;
 6. Gulare.



Lo **splancnocranio** presenta:

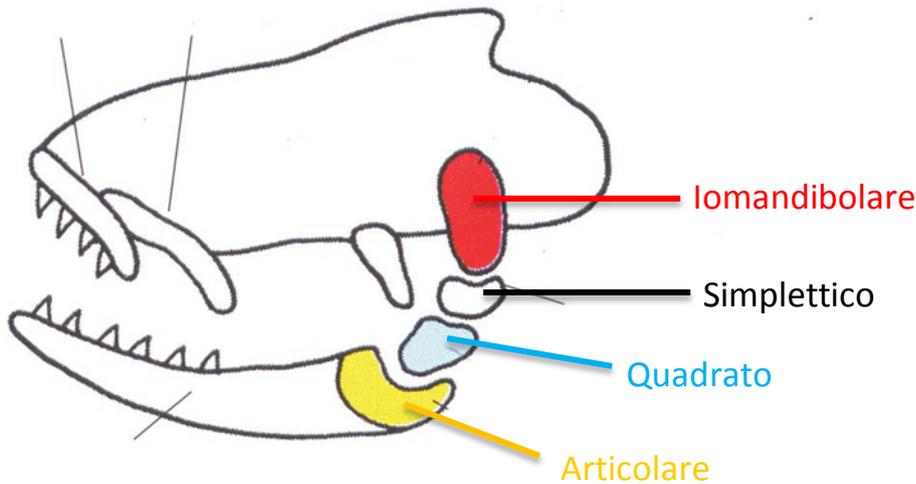
- Primo arco, orale o mandibolare, da cui si ossificano:
 1. Dalla cartilagine palatoquadrata **epipterigoide, metapterigoide e quadrato**.
 2. Dalla cartilagine di Meckel **articolare**.
- Secondo arco, ioideo, da cui si ossificano:

Dalla cartilagine iomandibolare **osso iomandibolare** e **osso simplettico**.



La porzione ventrale dell'arco ioideo è importante per sostenere il pavimento della bocca.

Le ossa dell'arco ioideo e mandibolare sono fondamentali per la sospensione iostilica degli attinopteri.



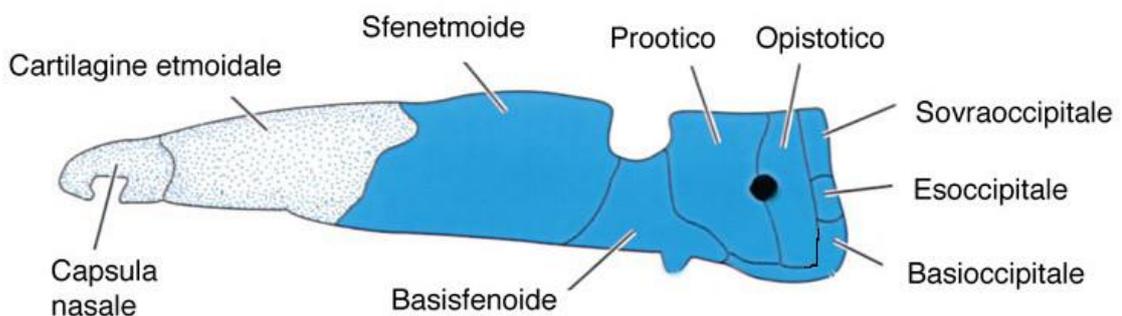
Cranio dei tetrapodi

Nei tetrapodi il cranio subisce una semplificazione, infatti le ossa dermiche opercolari vengono perse, così come le ossa dermiche di connessione con il cinto pettorale. Inoltre avvengono delle modifiche al palato. Lo splancocranio va a costituire le ossa dell'orecchio medio e il sostegno della lingua. Infine le proporzioni del cranio cambiano, il tutto per la semplificazione.

Il **neurocranio** è seppellito all'interno della scatola cranica, quindi le porzioni visibili sono poche. Si riconoscono 4 regioni:

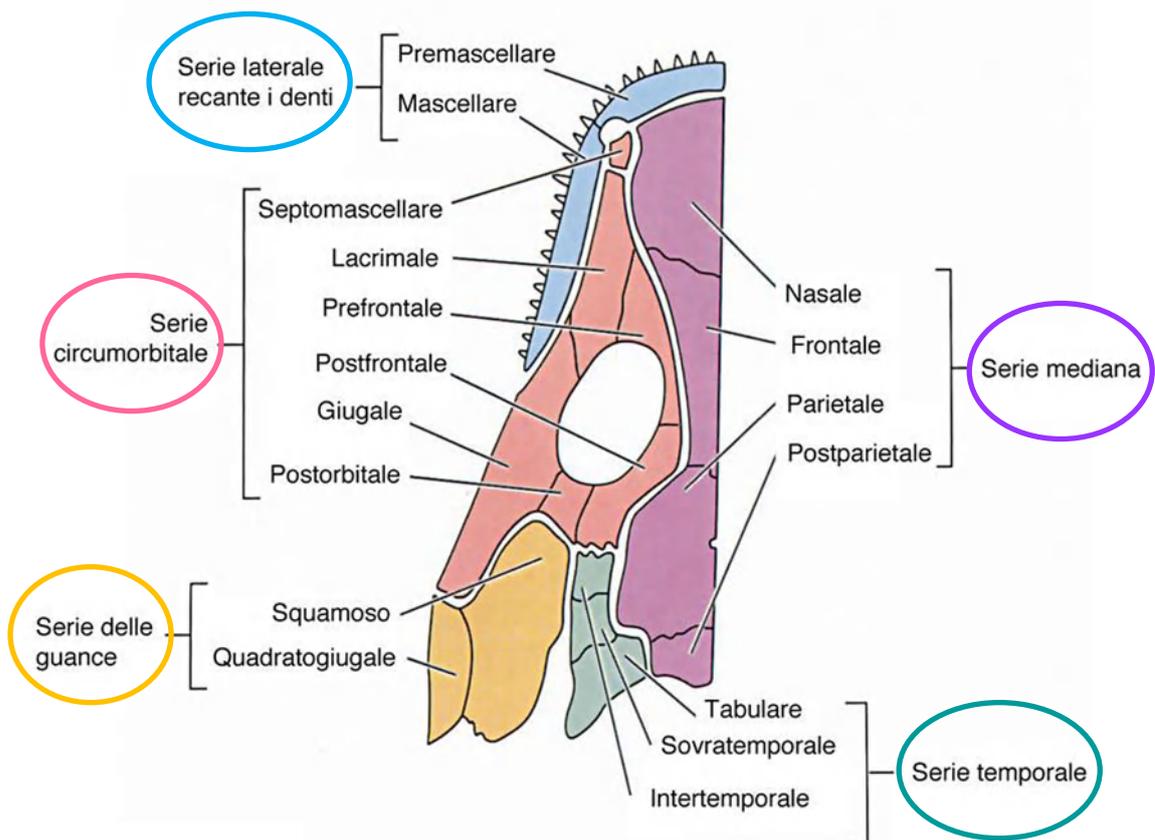
- Regione **etmoidale** cartilaginea;
- **Basisfenoide** e **sfenetmoide** (regione orbito temporale);
- **Basoccipitale**, **sovraccipitale**, **esoccipitali**;
- **Prootico** e **opistotico** (regione otica).

C'è un foro cioè il **meato acustico**, che permette la fuoriuscita dei nervi dalla regione dell'orecchio interno all'encefalo. L'orecchio interno è un organo **stato-acustico** in tutti i vertebrati, cioè è fondamentale anche per l'equilibrio.

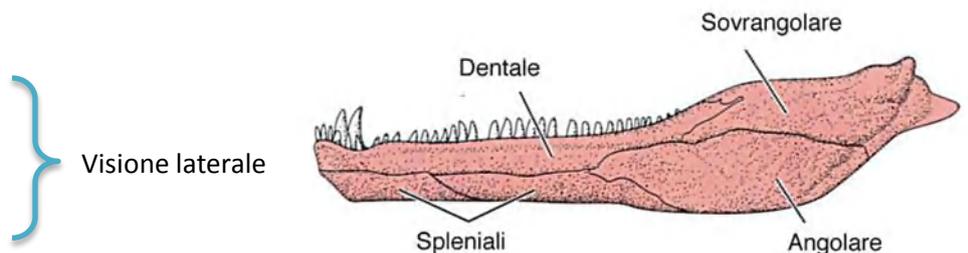


Il **dermatocranio** costituisce la maggior parte del cranio. È formato da:

- Serie del tetto dermico:
 1. Serie che portano i denti: **premascellare** e **mascellare**;
 2. Serie mediana: **nasale, frontale, parietale, postparietale**;
 3. Serie circumorbitale: **lacrimale, prefrontale, postfrontale, postorbitale, giugale**;
 4. Serie delle guance: **squamoso, quadratogiugale**;
 5. Serie temporale: **tabulare, sovratemporale, intertemporale**.

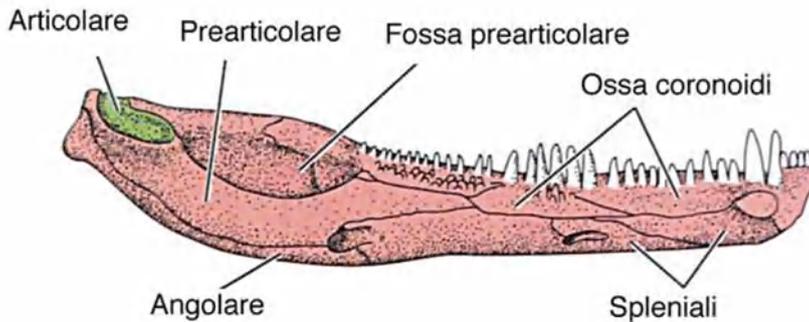


- Serie mandibolare:
 1. Dentale;
 2. Angolare;
 3. Spleniali;
 4. Sovrangolare;



5. Articolare, posizionato nella parte più profonda della mandibola, deriva dalla cartilagine di Meckel embrionale ed è l'unico osso ad ossificazione indiretta;
6. Prearticolare;
7. Fossa prearticolare;
8. Ossa coronoidi.

} Visione mediale



- Serie palatale:

1. Vomere;
2. Palatino;
3. Pterigoide;
4. Parasfenoide (impari).

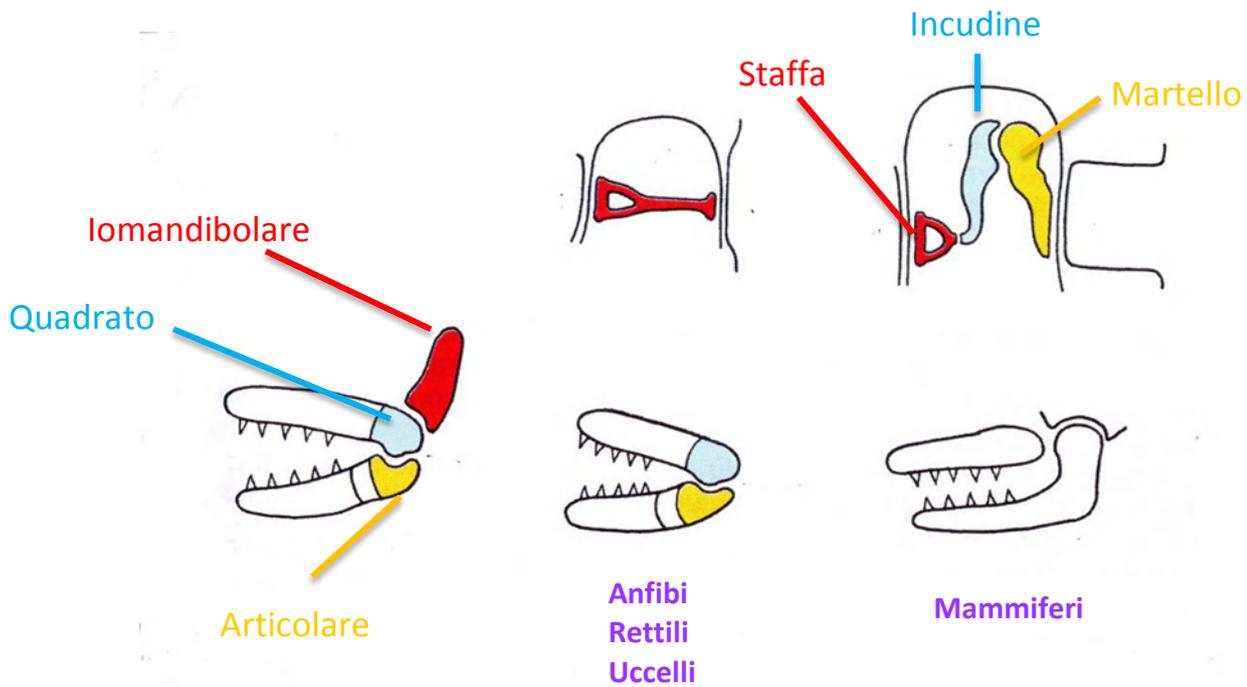
} Questo cambia nei rettili con il palato secondario

Lo **splancnocranio** è ancora più ridotto. Dal primo arco viscerale si ossificano:

- Dal palatoquadrato: **epipterigoide e quadrato**;
- Dalla cartilagine di Meckel: **articolare**.

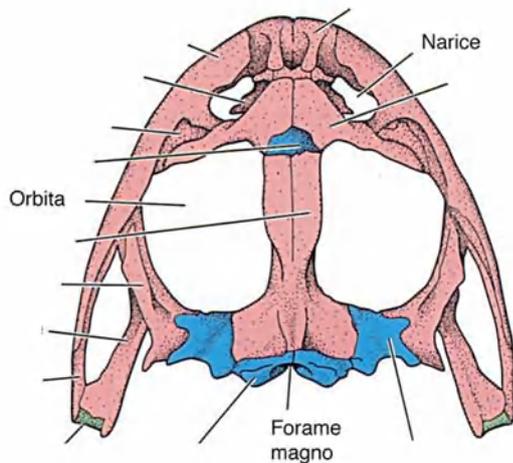
Dal secondo arco viscerale si ossifica:

- A partire dallo iomandibolare la columella. La columella non riguarda la sospensione (che è autostilica), ma si sposta all'interno dell'orecchio medio. È l'unico ossicino coinvolto nella trasmissione delle onde sonore in anfibi, rettili e uccelli. Nei mammiferi l'unico osso che costituisce la mandibola è il dentale, mentre **quadrato** e **articolare** vanno a formare l'**incudine** e il **martello**, mentre la **columella** si modifica e diventa la **staffa**.

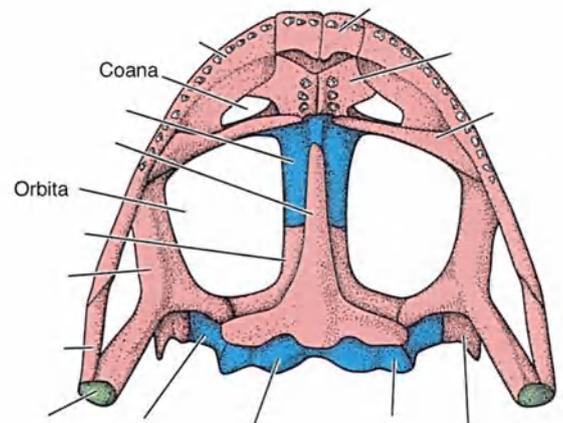


Cranio degli anfi (platibasico), non da esame

È schiacciato in senso dorso ventrale e i pezzi ossei hanno dimensioni ridotte. In visione dorsale: partendo dal davanti si trova il premaxillare che è un osso pari, di fianco si trova il mascellare anch'esso osso pari. Medialmente ci sono i due nasali a cui segue un osso presente solo negli anuri cioè un osso frontoparietale, pezzo unico che deriva dalla fusione dei due frontali e due parietali.



Vista dorsale del cranio di Rana.



Vista palatale del cranio di Rana.

Sotto le cavità nasali si trova il **vomere**, che appartiene alla serie palatale. Sempre della serie palatale abbiamo i due **palatini** e i due **pterigoidi**. Nella serie del tetto dermico troviamo lo **squamoso** e il **quadrato** che è nella parte più caudale delle mascelle, deriva dal primo arco viscerale.

La componente del neurocranio è formata da uno **sfenoetmoide**, **prootici** destro e sinistro e la regione occipitale che si ossifica in due **esoccipitali**, un **sovraoccipitale** e un **basoccipitale** che delimitano il **forame magno**.

In visione ventrale: si vedono sempre gli stessi pezzi scheletrici, si vedono bene i due vomeri. Si vede un osso impari mediale al palato cioè il **parasfenoide**. Vediamo i palatini e gli pterigoidei. Nella regione occipitale si vedono i **condili occipitali** che sono 2 sia in anfibi che mammiferi. Questi sono processi con la funzione di articolarsi con la prima delle vertebre. Si ha un solo condilo nei rettili e negli uccelli. I processi ossei hanno due funzioni:

- Favorire l'articolazione con altri pezzi ossei;
- Far attaccare i muscoli. I muscoli si connettono alle ossa grazie ai tendini ma ci sono due diversi attacchi con le ossa: origine e inserzione. Se un muscolo si origina da un osso, questo non si muove quando il muscolo si contrae, mentre se un muscolo si inserisce in un osso quell'osso si muove quando il muscolo si contrae.

Nel cranio di un urodele le cose cambiano leggermente.

Nello splancnocranio degli anfibi la parte ventrale del secondo e degli altri archi viscerali forma l'apparato iobranchiale. Quindi questo apparato è formato dalla parte ventrale dell'arco ioideo e da parte del primo e poi terzo e quarto. Questa struttura serve a dare supporto alla lingua (muscolare, che appare negli anfibi) inoltre da lì derivano cartilagini che sorreggono le prime vie respiratorie.

Cranio dei rettili

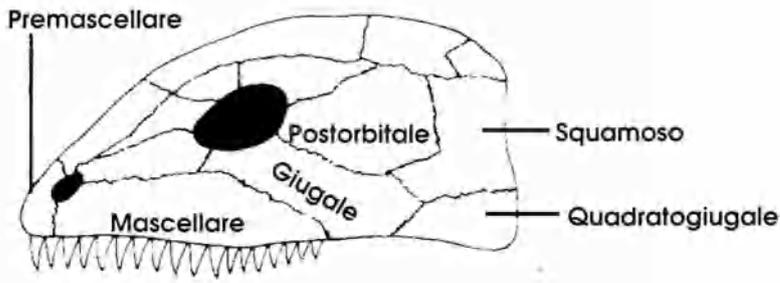
Due novità:

- Comparsa di finestre temporali;
- Comparsa del palato secondario.

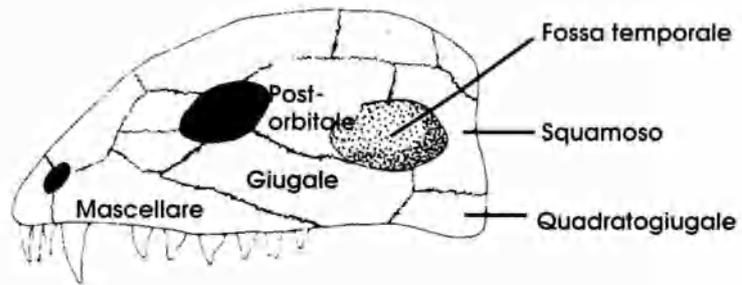
Per le finestre temporali sono importanti 4 ossa:

- Postorbitale;
- Giugale;
- Quadratogiugale;
- Squamoso.

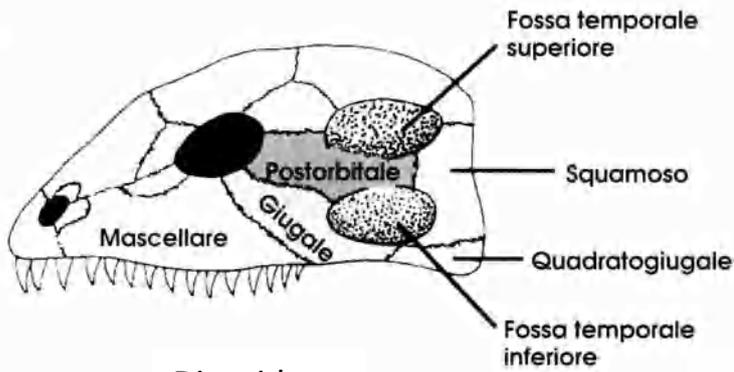
Sono articolate tra loro con delle suture e quindi non hanno finestre temporali. Un cranio di questo tipo è detto **anapside**. Quando c'è una finestra temporale e questa è delimitata dalle 4 ossa precedenti si parla di un cranio **sinapside**. È una situazione che non si ha in nessun rettile attuale, ma solo nei mammiferi. La maggior parte dei rettili hanno un cranio con due finestre temporali, una superiore e inferiore. La superiore è delimitata inferiormente da postorbitale e squamoso (arcata temporale superiore), quella inferiore è delimitata inferiormente da giugale e quadratogiugale (arcata temporale inferiore). Ciò che delimita inferiormente la fossa è detto **arcata**. Questo tipo di cranio è detto **diapside**.



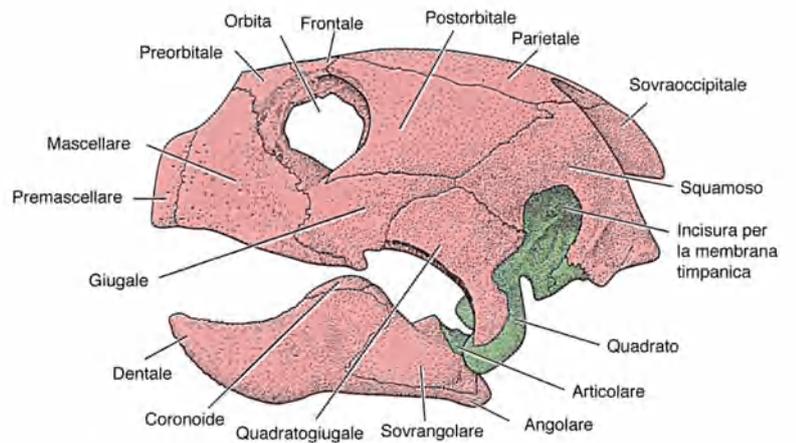
Anapside



Sinapside



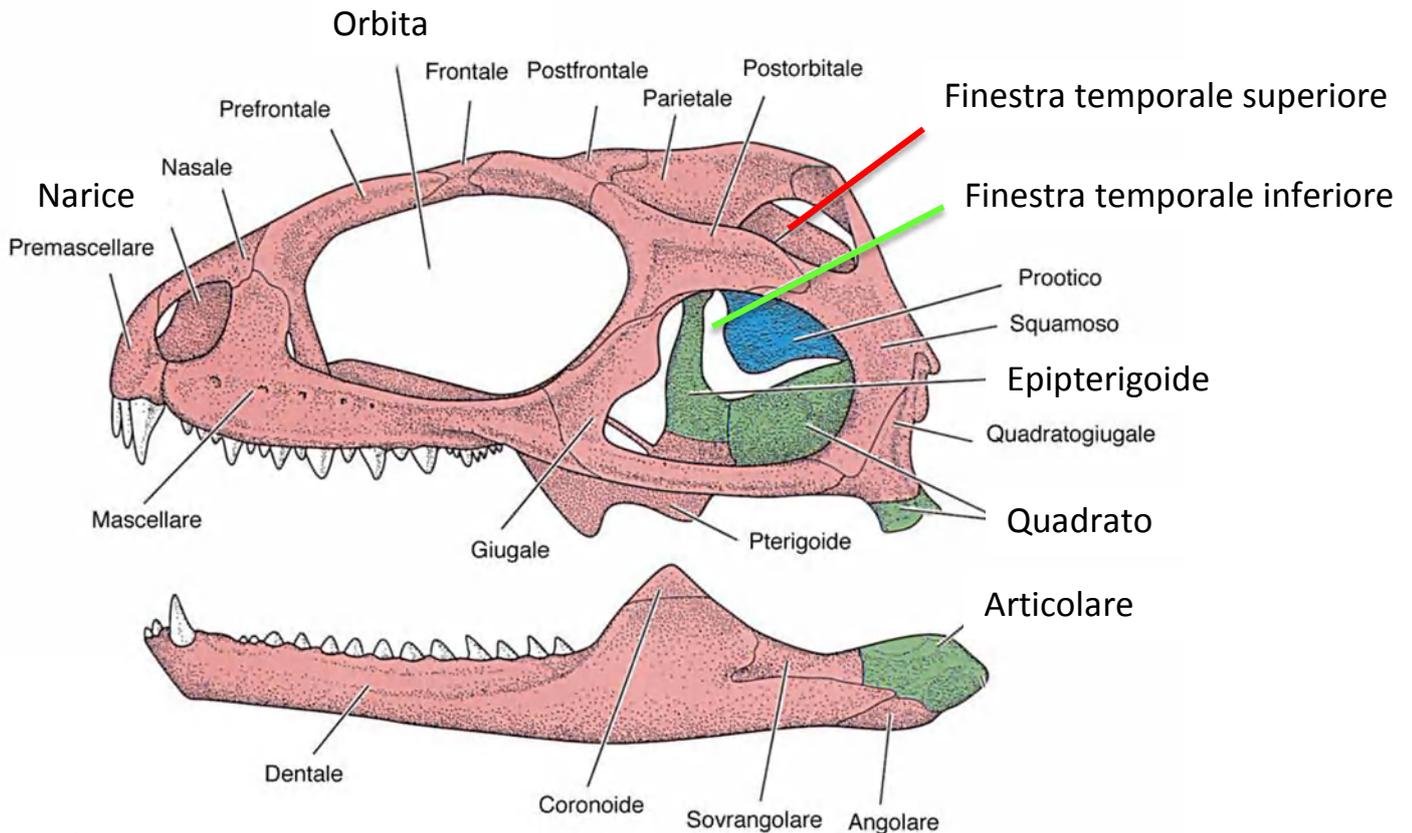
Diapside



Vista laterale di Caretta

Cranio anapside (cheloni): non ci sono fosse temporali.

Cranio diapside di Sphenodon



Sphenodon

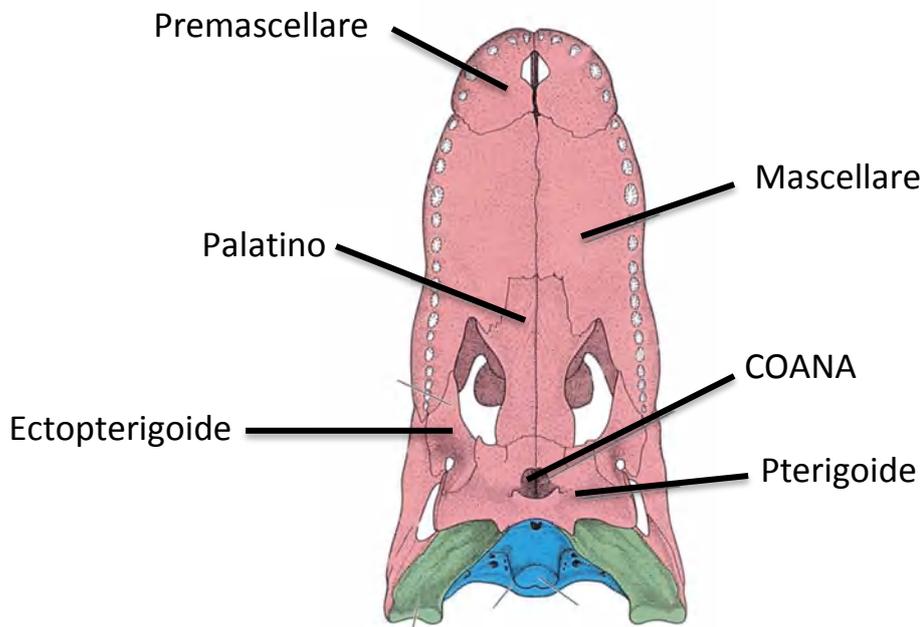
Ci sono le due finestre temporali. In un cranio diapside modificato si ha un quadrato molto mobile per permettere una cinesi cranica molto sviluppata. Infatti alcuni pezzi scheletrici sono scomparsi.

A partire dal cranio sinapside si arriva a quello dei mammiferi.

La comparsa del palato secondario permette di dividere la cavità boccale in una dorsale in cui passa l'aria e una ventrale per il cibo. In questo modo il cibo non impedisce il passaggio dell'aria. I componenti del palato secondario sono:

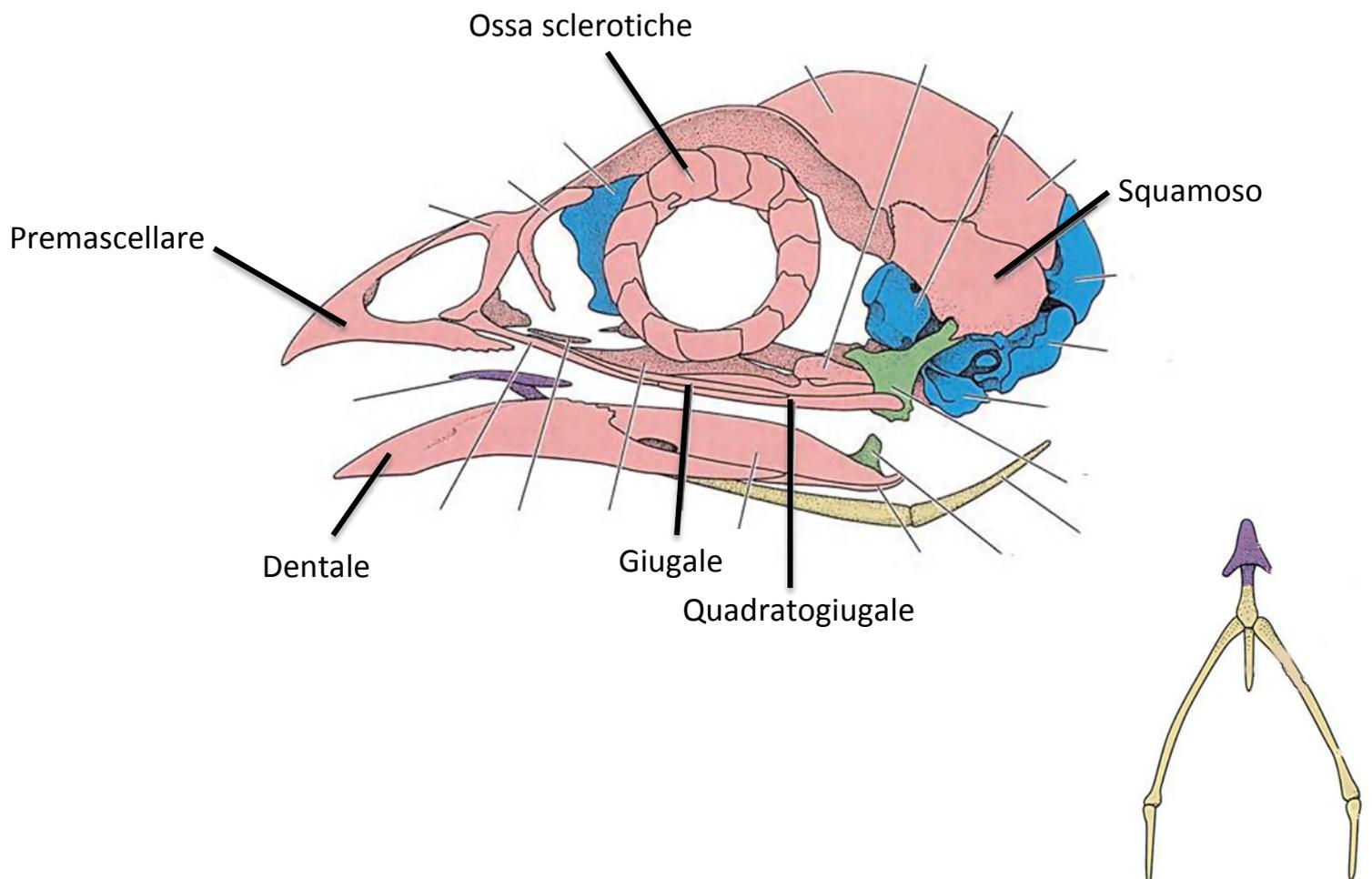
- **Premascellari;** }
- **Mascellari;** } Serie del tetto dermico
- **Palatini;** }
- **Pterigoidei.** } Serie palatale

Le coane sono le narici interne, l'aria passa nelle coane, che sono molto rostrali, entrando dalle narici esterne. Quando si forma un palato secondario il mascellare e il premascellare si estendono e così anche il palatino, formando una lamina ossea di divisione. In questo modo le coane arretrano verso la porzione caudale. La formazione del palato secondario permette all'aria che entra nelle narici esterne di percorrere più strada prima di passare nelle coane per raggiungere la bocca. Nei loricati il palato secondario è completamente sviluppato.



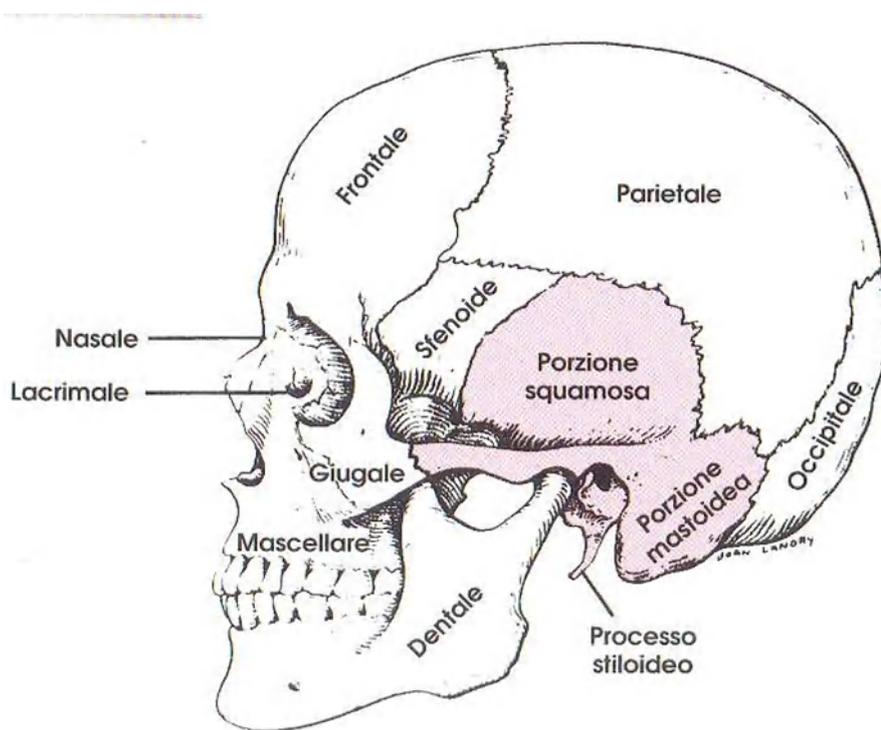
Cranio degli uccelli

È un cranio diapside modificato. Infatti le finestre temporali allo stadio finale non ci sono ma c'erano durante lo sviluppo embrionale. Scompare il **postorbitale** perché forma altre ossa cioè le ossa sclerotiche, cioè ossa infilate nella sclera, tonaca più esterna che riveste l'occhio. La cavità unica deriva da entrambe le finestre temporali che non sono separate tra loro. Una struttura importante è l'**apparato iobrachiale** che fa da supporto alla lingua.

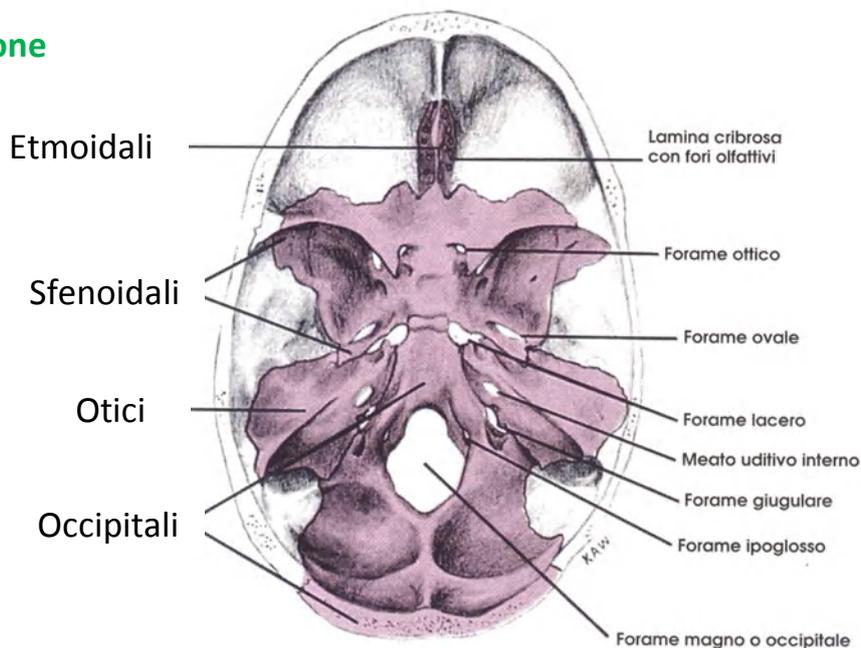


Cranio dell'uomo (Terzo e ultimo cranio d'esame)

La mandibola diventa un unico pezzo scheletrico. Anche il frontale nell'uomo è unico, parietale destro e sinistro, occipitale, unico come negli altri mammiferi (deriva dalla fusione delle 4 ossa che delimitano il forame). Lo sfenoide è un osso impari, del neurocranio su cui poggia l'encefalo. I mammiferi sono gli unici in cui il neurocranio subisce ossificazione completa. L'etmoide (completamente ossificato nei mammiferi) è spugnoso per permettere il passaggio degli assoni dei neuroni presenti nella cavità olfattoria. Lo sfenoide è un osso unico che esce dalle due parti del cranio per articolarsi con il cranio.



Centri di ossificazione

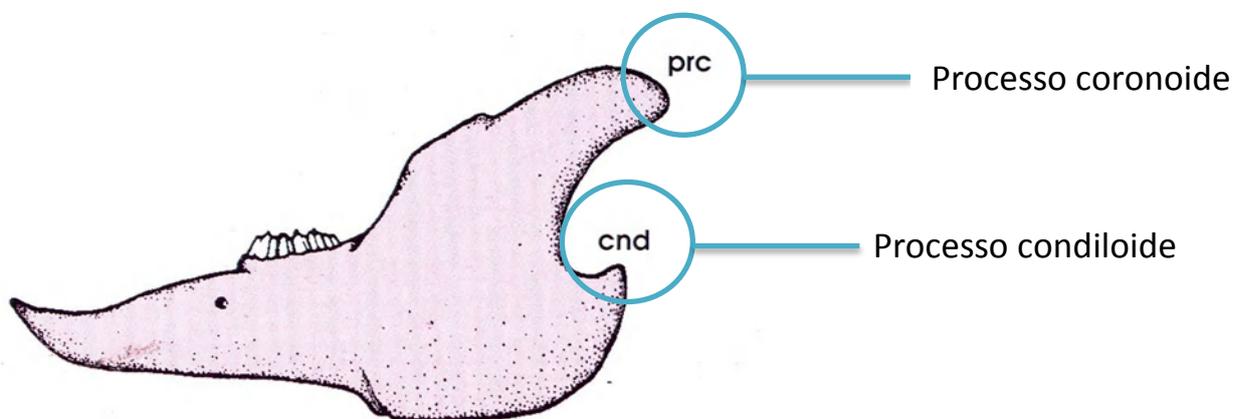


Nei mammiferi il palato secondario presenta due porzioni:

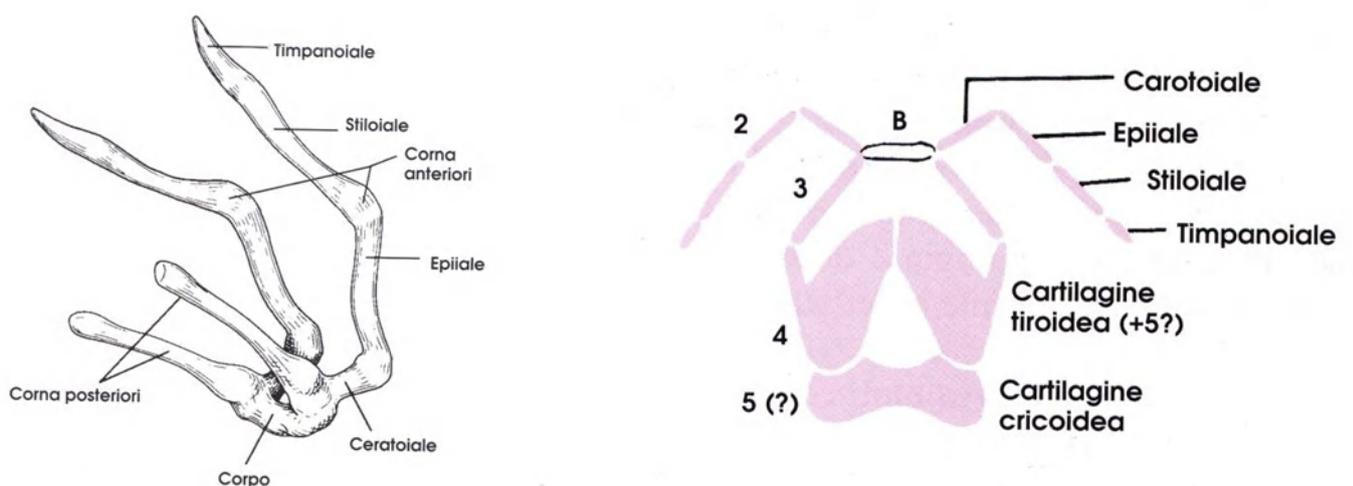
- **Palato duro;**
- **Palato molle,** formato da tessuto connettivale.

Si trova sempre il premascellare e mascellare e il palatino. Il vomere non è coinvolto, resta a delimitare la porzione dorsale della cavità nasale. A questo palato duro si aggiunge un palato molle in posizione caudale che arretra maggiormente le coane.

La mandibola dei tetrapodi primitivi presenta molti pezzi scheletrici ma con l'evoluzione si semplifica sempre di più ottenendo con i mammiferi un unico osso del dermatocranio cioè il dentale. Nell'uomo c'è il dentale destro e il dentale sinistro, che si articolano medialmente. ha due processi, quello superiore è il **coronoide** e quello inferiore **condiloide**. Questi processi servono uno per l'inserzione del muscolo temporale, e l'altro per l'articolazione direttamente con l'osso temporale.



Per quanto riguarda lo splancnocranio nei mammiferi daranno origine agli ossicini dell'osso medio. Però di quello che deriva dagli archi viscerali. Tutta la parte rimanente dello splancnocranio va a fare il **complesso ioideo**, insieme di cartilagini che vanno a sorreggere le prime vie respiratorie e del sistema digerente. A questo complesso contribuiscono gli archi dal 2 al 5. Dal 4 deriva la cartilagine tiroidea e dal 5 la cartilagine cricoidea. Con le sue corna invece il complesso sostiene il primo tratto della faringe e sostengono i muscoli della lingua, mentre le cartilagini sono ventrali alle vie aeree (si posizionano davanti). Dal 5 arco derivano anche gli anelli cartilaginei.



Cinesi cranica

Movimento relativo della mascella superiore rispetto al resto del cranio. I mammiferi non hanno nessun esempio di cinesi cranica. La più importante si ha in rettili e uccelli ma anche nei teleostei se ne hanno degli esempi.

Nei pesci teleostei

Abbiamo due esempi:

- Il mascellare si muove indipendentemente dal tetto dermico;
- Non solo il mascellare si muove ma anche il premaxillare.

Questo avviene per permettere maggior efficienza nella nutrizione, per ingrandire la cavità boccale e ottenere una specie di suzione.

Nei rettili

Il quadrato (ossificazione indiretta che si ossifica dalla cartilagine palatoquadrata) diventa un osso estremamente mobile e inoltre si alleggerisce il palato per lo pterigoide e l'ectopterigoide che sono molto svincolate e con dei muscoli (digastrico) che favoriscono un'apertura molto spiccata della cavità boccale. Tutto ciò aiuta anche a espellere il dente del veleno. Si trovano anche muscoli che contribuiscono al movimento dello pterigoide.

Negli uccelli

Il quadrato estremamente mobile si articola con lo pterigoide. Oltre al quadrato si nota l'articolazione mobile tra nasale e frontale.

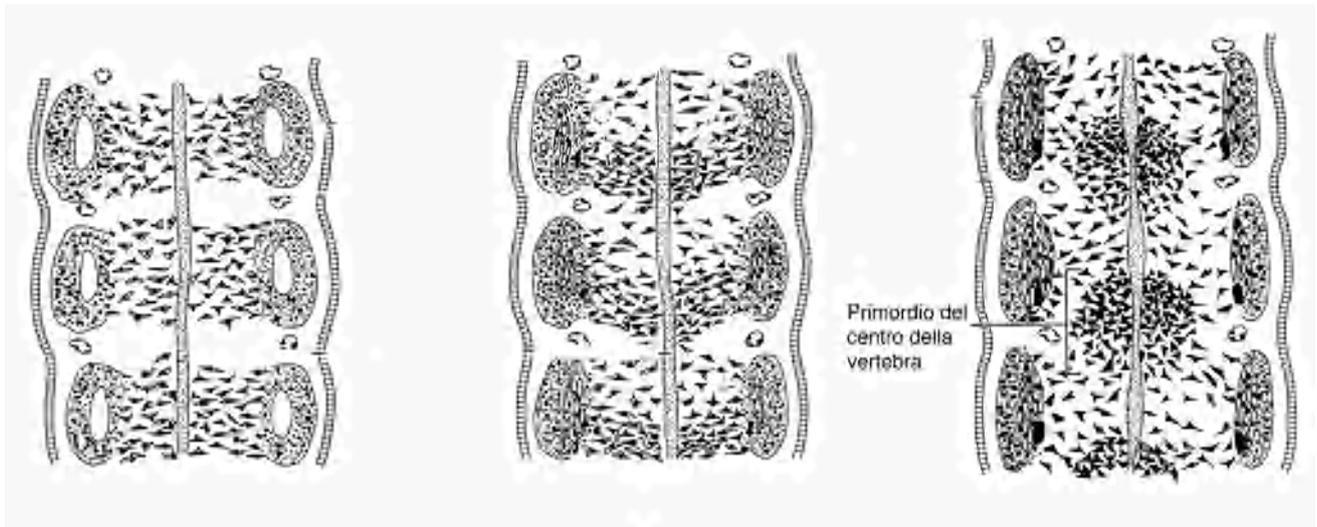
Scheletro assile

Costituito da:

- **Corda**, prima struttura assile che si forma nello sviluppo embrionale. A volte può permanere come residuo, ma normalmente è sostituita dalle vertebre. È costituita da connettivo, in particolare dal tessuto cordoide, unico per questa struttura dove le cellule sono molto vacuolizzate e piene di liquido;
- **Colonna vertebrale**, costituita da vertebre;
- **Coste**;
- **Sterno**.

Colonna vertebrale

Abbiamo **corda** e **somiti**. I somiti derivano dal mesoderma ventrale. Ogni somite presenta uno **sclerotomo**, fatto da cellule che formeranno le vertebre. Queste cellule migrano e si organizzano attorno alla notocorda formando dei **nuclei di formazione dei primordi delle vertebre**. Ogni primordio di vertebre si forma in realtà grazie a cellule che derivano da 4 somiti, dalla porzione caudale di una coppia di somiti e dalla porzione cefalica della coppia di somiti successiva. Da ogni centro compare una vertebra. Quindi per ogni coppia di somiti si forma una vertebra. Però nella porzione della coda dei pesci per ogni coppia di somiti si formano due vertebre formando vertebre più piccole che danno maggior mobilità a quella regione della colonna (**diplospondilia**).



A fine sviluppo la vertebra tipo è formata da 3 parti:

- La porzione centrale è il **corpo vertebrale** che si forma attorno alla notocorda;
- Dorsalmente al corpo si trova l'**arco neurale** che ha una cavità vuota dove alloggerà il midollo spinale;

Ventralmente si trova l'**arco emale**, struttura a Y che delimita una cavità nella quale passano grossi vasi, arteria e vena caudali. È una porzione presente solo nei pesci nella regione della coda.

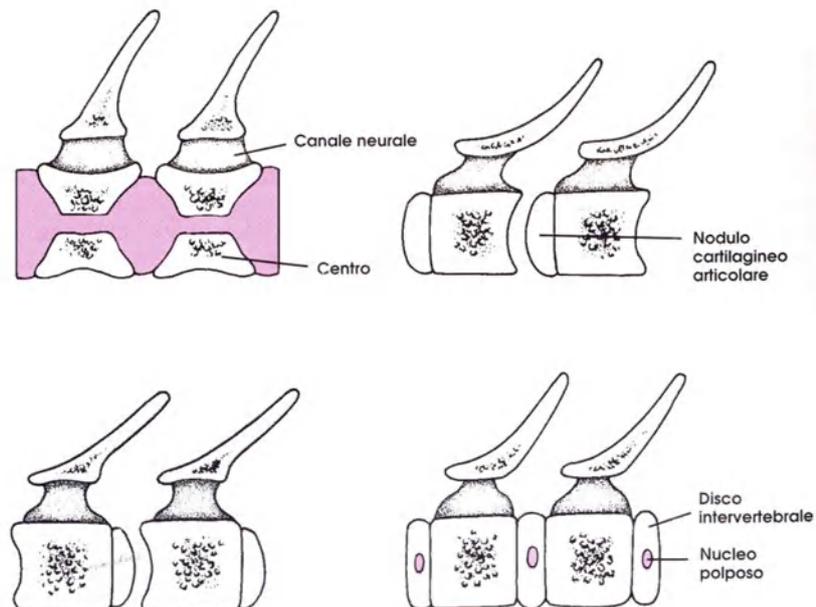
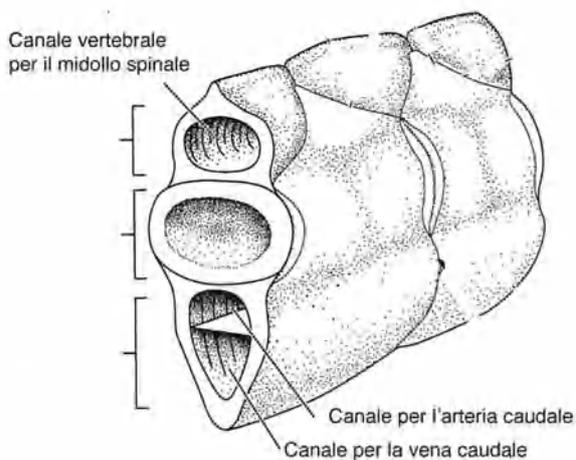
Tipi di vertebre

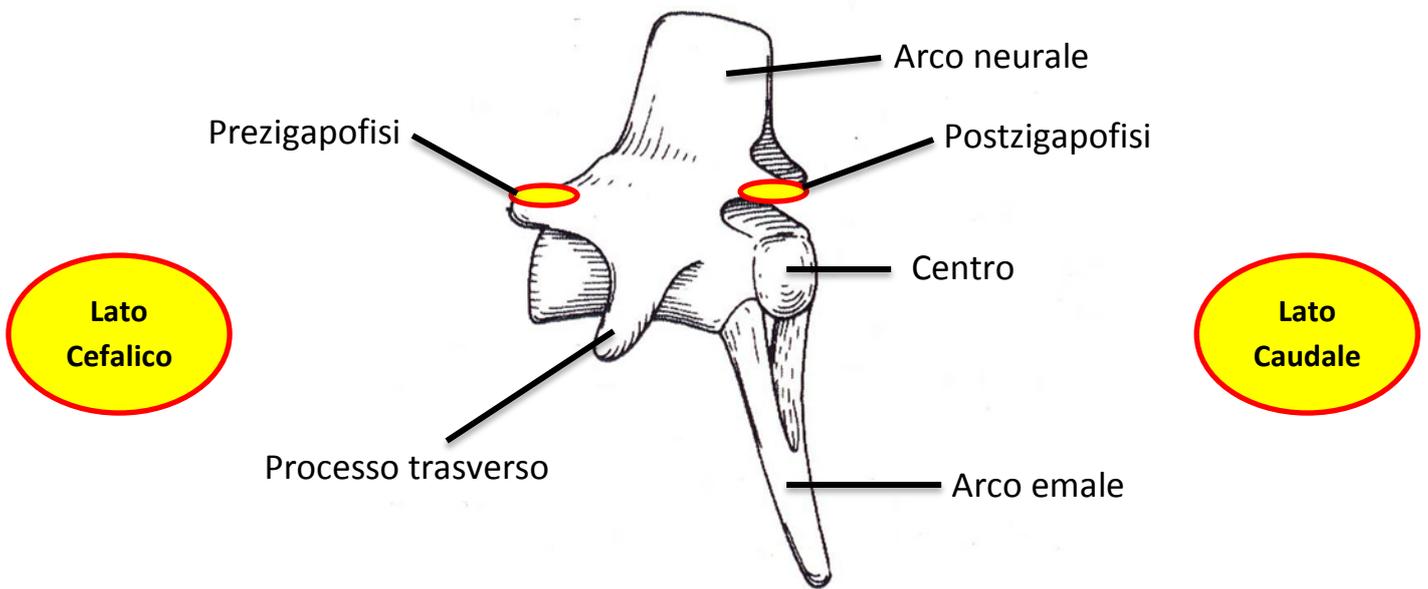
Classificazione in base al corpo vertebrale:

1. Vertebre **anficele**: con un residuo di notocorda. Hanno una doppia cavità, fatte a clessidra, sono tipiche dei pesci;
2. Vertebra **opistocele**: la cavità è rivolta verso la parte caudale del corpo vertebrale;
3. Vertebra **procele**: la cavità è rivolta verso la parte cefalica;
4. Vertebra **acele**: non presentano cavità, sono articolate tra loro tramite dischi intervertebrali (mammiferi e uccelli).
5. Vertebra **eterocele**: hanno faccette di forme diverse che permettono movimenti molto ampi (regione cervicale della colonna degli uccelli).

Ogni vertebra oltre alle classiche porzioni può presentare numerosi **processi** e **spine**. Ad esempio possono presentare un processo trasverso, ossia processi pari che si dipartono a livello del corpo vertebrale e/o un processo impari chiamato **spina**, che può essere **neurale** o **emale**. Le vertebre dei tetrapodi presentano dei processi aggiuntivi:

- Due coppie di processi pari dell'arco neurale, chiamati **zigapofisi**. Sono presenti solo sull'arco neurale. Le zigapofisi presenti sul lato cefalico dell'arco sono dette **prezigapofisi**, quelle sul lato caudale sono dette **postzigapofisi**. Per distinguerle si guardano le faccette articolari. Le prezigapofisi hanno le faccette articolari dorsali (in alto); le postzigapofisi hanno le faccette articolari ventrali (in basso).





Coste

Sono presenti sia nei pesci che nei tetrapodi. Nei pesci ittiopsidi le coste possono essere una sola serie o due serie, che si articolano con il processo trasverso delle vertebre. La seconda serie si può articolare con un altro processo che si chiama **apofisi basale**. Le coste dei tetrapodi hanno invece una morfologia particolare, infatti sono chiamate **coste bicipiti** perché terminano con due punte e si vanno a articolare con due processi delle vertebre: **tubercolo** e **capitello**.

Sterno

È un osso piatto esclusivo dei tetrapodi. Può avere due funzioni:

- Articolazione con le coste (non sempre);
- Articolazione con il cinto pettorale (sempre);

Evoluzione dello scheletro assile

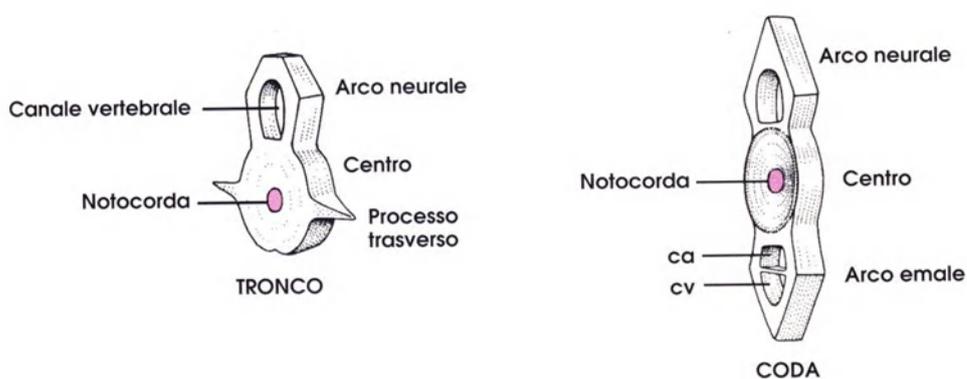
Negli agnati

Ci sono delle piccole porzioni di vertebre, solo gli archi neurali, perché la vera struttura portante è la corda, rivestita da uno strato di cartilagine fibrosa molto robusta. Comunque proteggono il midollo spinale.

Nei condritti

Troviamo solo due tipi di vertebre:

- Del tronco;
- Della coda.



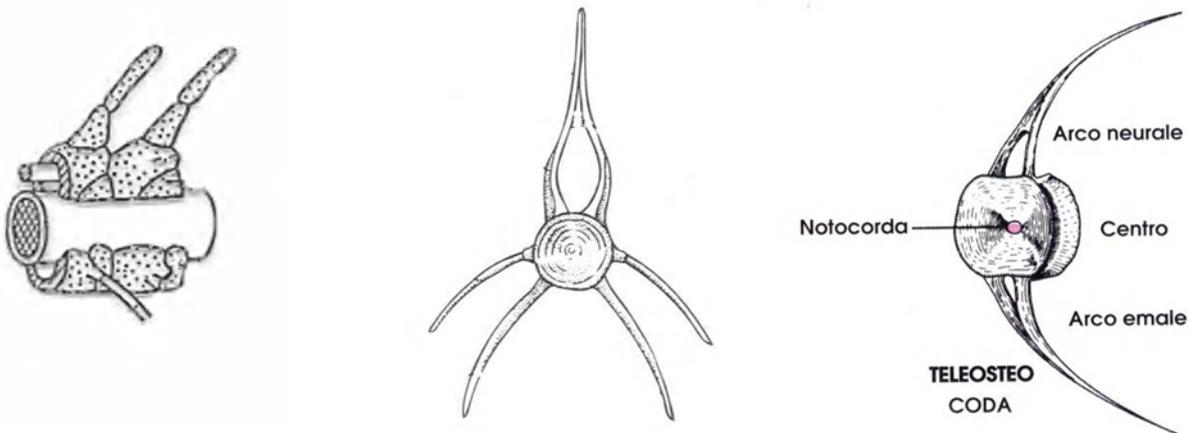
Nella regione del tronco le vertebre hanno un centro con i processi trasversi e un residuo di corda. Sopra si trova l'arco neurale che delimita il canale vertebrale che accoglie il midollo spinale.

Le vertebre della coda hanno l'arco emale e non presentano processi per l'articolazione. Sono vertebre cartilaginee che possono avere infiltrazioni. Quindi solo nel tronco si articolano le coste. Ci sono anche archi interneurali che completano la protezione del midollo.

Negli osteitti

Anch'essi hanno due tipi di vertebre, del tronco e della coda. Le vertebre dorsali si articolano con le coste e l'arco neurale presenta una spina. Nella regione della coda è presente anche la spina emale.

In alcuni osteitti la corda permane come struttura assile e delle vertebre permane l'arco neurale che poggia sulla corda e una porzione basale cioè una specie di arco emale da cui si possono anche articolare le coste.



Nei tetrapodi

Le vertebre si specializzano, quindi compaiono vertebre con diverse morfologie e quindi porzioni diverse. La colonna si regionalizza quindi compaiono le regioni cervicale lombare e sacrale. Questi cambiamenti nella colonna hanno portato ad avere un cranio mobile rispetto alla colonna e quindi a nuovi movimenti.

- **Negli anfibi** compaiono due nuove regioni cioè la **regione sacrale** (tra tronco e coda) costituita da una sola vertebra. La comparsa della regione sacrale è molto importante perché permette l'articolazione con il cinto pelvico e inoltre permette all'anfibio di muoversi sulla terra ferma. L'altra regione nuova è la **regione cervicale** formata anch'essa da una sola vertebra. Questa vertebra si chiama **atlante** e ha un'anatomia molto particolare perché è **acentrica**, senza centro (ad anello). È importante perché è la prima vertebra che permette il movimento del cranio rispetto alla colonna.

La colonna di un anfibio presenta:

1. Regione cervicale;
2. Regione dorsale o toracica: con vertebre particolari dove ci sono piccole coste fuse alle vertebre;
3. Regione sacrale con una vertebra molto robusta che si articola con il cinto pelvico;
4. Regione caudale, che negli anuri presenta l'**urostilo** che deriva dalla fusione delle vertebre caudali. Ha la funzione di permettere il salto degli animali.

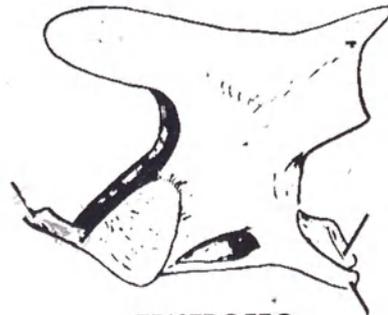
- **Nei rettili** abbiamo le stesse regioni degli anfibi ma ci sono dei cambiamenti:

1. La regione cervicale si allunga, e non solo la prima è differenziata (atlante) ma anche la seconda ed è chiamata **epistrofeo**.
2. La regione sacrale presenta tre vertebre sempre articolate col cinto pelvico articolato a sua volta con gli arti posteriori;
3. Regione caudale.

L'atlante è **acentrico**, con un canale centrale, due processi trasversi con le faccette articolari. La parte cefalica si articola con i **condili occipitali**. L'epistrofeo è molto particolare e ha un processo unico chiamato **processo odontoide** ed è l'unica vertebra ad averlo. È posto sulla faccia cefalica del centro vertebrale. Il dente dell'epistrofeo si posiziona ventralmente sulla base dell'atlante. Il tutto è tenuto in posizione da un legamento. Atlante ed epistrofeo sono fondamentali per il movimento del cranio.



ATLANTE
(veduta caudale)



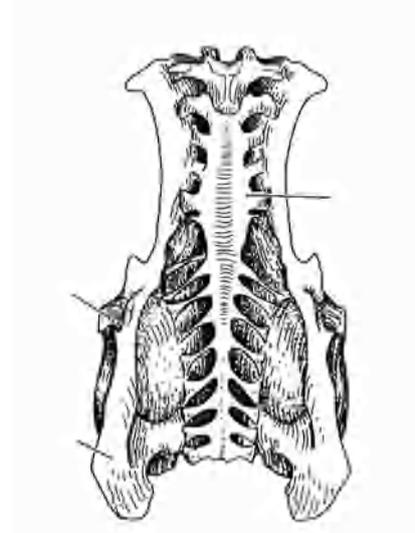
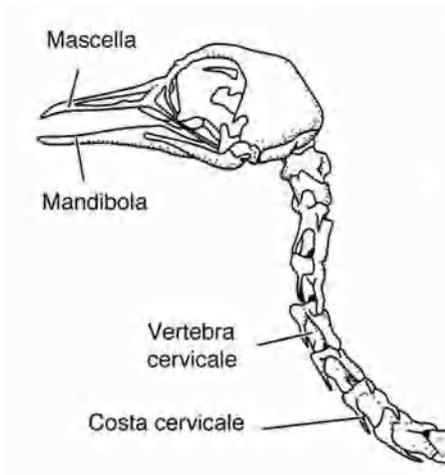
EPISTROFEO
(lato sinistro)

- **Negli uccelli** lo scheletro ha molte parti. La colonna è formata da 5 regioni:

1. Cervicale;
2. Toracica;
3. Lombare;
4. Sacrale;
5. Della coda.

Le coste che si articolano dorsalmente alle vertebre toraciche sono articolate ventralmente con lo sterno. Lo sterno negli uccelli è **carenato**. Vertebre toraciche, coste e sterno formano la **gabbia toracica**. Una parte della regione lombare, regione sacrale e parte della regione della coda insieme ai cinti pelvici si fonde a formare un unico pezzo chiamato **sinsacro**.

Le vertebre caudali si possono fondere a formare il **pigostilo**. Nella regione cervicale oltre ad atlante e epistrofeo ci sono le vertebre **eterocele** con forma a sella di cavallo che permettono una grande mobilità.



- **Nei mammiferi** le vertebre cervicali sono sempre 7, compresi atlante ed epistrofeo. Le vertebre toraciche sono articolate con le coste che si articolano con lo sterno. Le vertebre sacrali sono circa 5 che negli adulti si fondono a formare il **sacro** che si articolerà con le due ossa del cinto pelvico. Le vertebre caudali fuse costituiscono il **coccige** nell'uomo.

Adattamento alla vita acquatica di un delfino

La vertebra lombare di un delfino non è per niente simile a quella di un mammifero ma si è molto semplificata. Nella regione cervicale le vertebre sono fuse tra loro perché non è necessaria così tanta mobilità.

Scheletro appendicolare

Costituito dai **cinti** e dagli **arti**. I cinti sono 2: pettorale e pelvico, mentre gli arti sono pinne e chiridio. Le due strutture hanno derivazioni embrionali diverse, i cinti derivano dal mesenchima della somatopleura e dei dermatomi quindi la derivazione è interamente mesodermica. Gli arti sono derivati dal mesenchima della somatopleura.

Gli ittiopsidi presentano un cinto pettorale direttamente articolato con lo scheletro assile e si articola con le pinne pettorali pari. Le altre pinne pari sono le **pinne pelviche** che si articolano col cinto pelvico, che non è mai articolato con la colonna ma in connessione con i fasci muscolari. Le altre pinne sono **impairi**, tipicamente **pinne dorsali**, la **pinna caudale** e la **pinna anale** quando c'è.

Nei tetrapodi gli arti sono i **chiridi**, due **arti pari anteriori** articolati col cinto pettorale che non è mai articolato con la colonna ma connesso tramite muscoli. Gli **arti posteriori** sono articolati al cinto pelvico ma questo è sempre articolato (a volte fuso) con un tratto della colonna.

Cinto pettorale

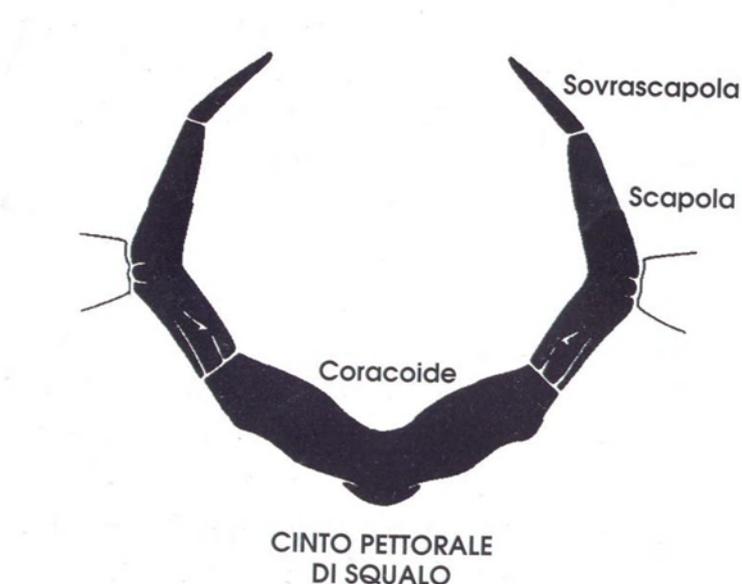
Il cinto pettorale è costituito da 2 tipi di pezzi scheletrici:

- Serie di pezzi scheletrici cartilaginei che quando si ossificano danno origine a ossa di sostituzione e sono ventralmente **coracoide**, **scapola** e **sovrascapola**.
- Ossa dermiche, che compaiono negli osteitti, sono in ordine ventrodorsale **clavicola**, **cleitro**, **sovracleitro** e **posttemporale**.

Da qui si è evoluta una situazione molto semplice nei condroitti, mentre negli osteitti coracoide e scapola si ossificano e le ossa dermiche.

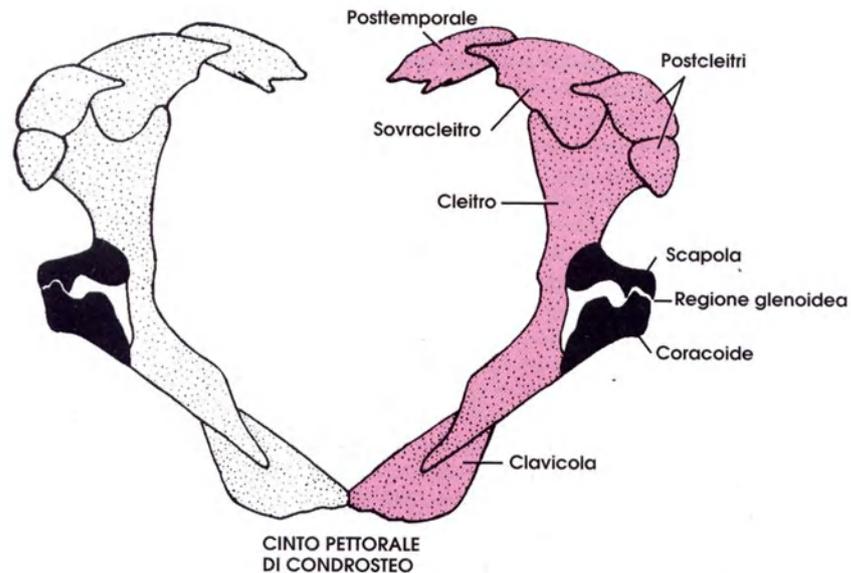
Cinto di squalo

Il cinto pettorale destro e sinistro sono fusi ventralmente tra loro. Ventralmente c'è il **coracoide**, a cui segue la **scapola** e a cui segue la **sovrascapola**. La sovrascapola non si articola con lo scheletro, ma è mantenuta in posizione da fasci muscolari. Gli arti che si articolano con questo cinto sono le pinne pettorali, la regione che si articola con le pinne è la **regione glenoidea** a livello della scapola.



Cinto di osteitti

Il cinto pettorale dei osteitti abbiamo coracoide e scapola che sono porzioni molto piccole. Mentre la porzione del cinto con ossa dermiche è molto più estesa con **clavicola, cleitro, sovracleitro, due postcleitri** e **posttemporale**. Predominano quindi le ossa dermiche.



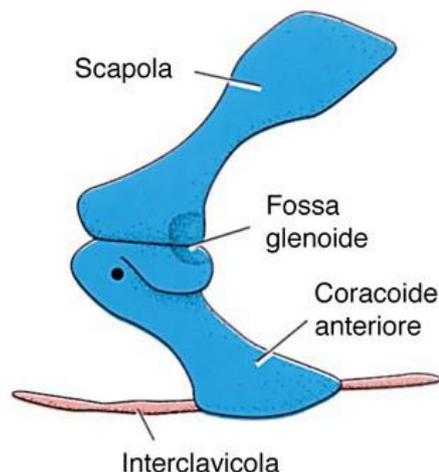
Cinto di tetrapodi

Anche nei tetrapodi abbiamo coracoide scapola e sovrascapola, poi abbiamo la clavicola, cleitro e sovracleitro. Non ci sono più il posttemporale e i postcleitri. Compare **l'interclavicola**, pezzo osseo sempre di ossificazione dermica e c'è sia nel cinto pettorale destro che nel sinistro. **Predominano le ossa di sostituzione.**

Avanzando nell'evoluzione i cinti vanno a semplificarsi sempre di più diminuendo i pezzi scheletrici.

Cinto di rettile

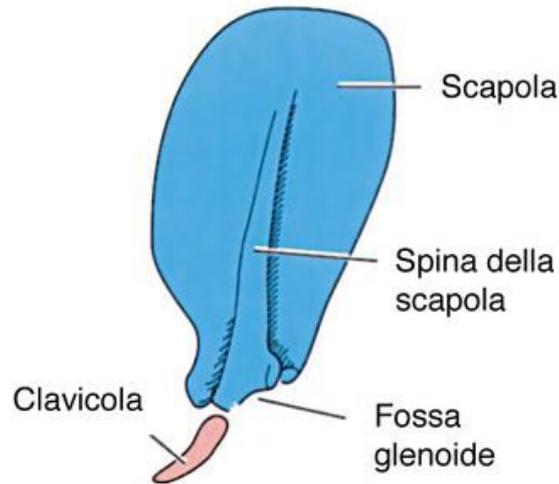
Il cinto pettorale è costituito principalmente da coracoide e scapola, che delimitano sempre la fossa glenoidea. L'unica componente di ossa dermiche è l'interclavicola, molto ridotta e assottigliata.



Cinto di mammifero

La scapola è predominante, ha una spina chiamata spina della scapola e la clavicola è molto ridotta.

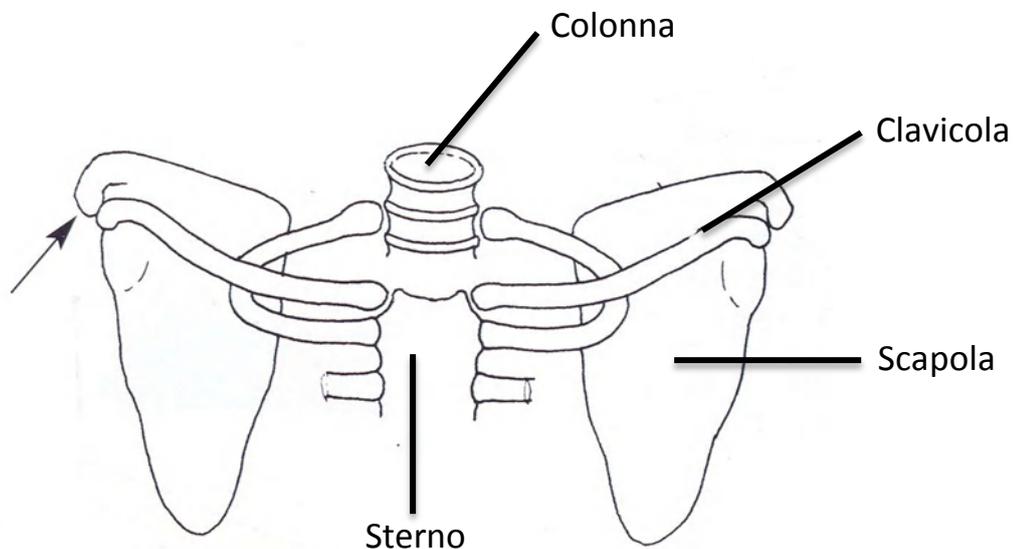
Quindi nei tetrapodi si tende ad avere una predominanza delle ossa di sostituzione con la perdita di ossa dermiche.



Cinto umano

La scapola è molto sviluppata ed è articolata con la clavicola. La clavicola si articola con lo sterno, con la porzione più cefalica detta manubrio. Scapola e clavicola sono ossa dermiche. Lo sterno a sua volta si articola con le coste che si articolano con la colonna vertebrale. La connessione del cinto con la colonna c'è ma è indiretta. Tra clavicola e scapola si trova la fossa glenoidea dove avviene l'articolazione con l'omero.

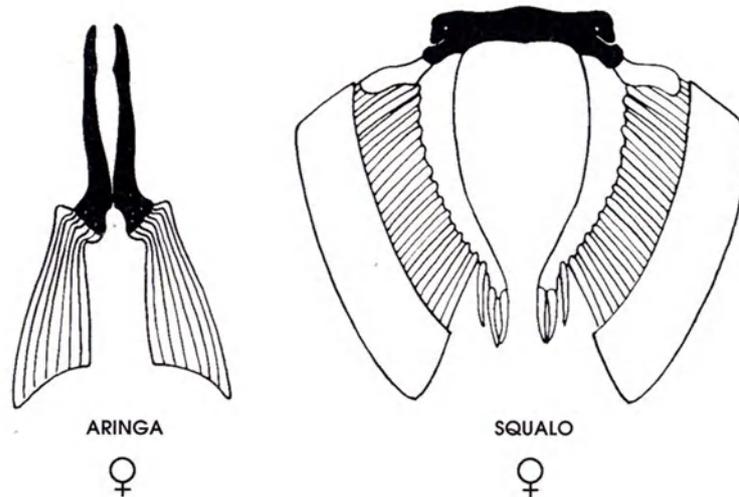
Lo sterno è quindi fondamentale nei tetrapodi per l'articolazione con il cinto pettorale.



Cinto pelvico

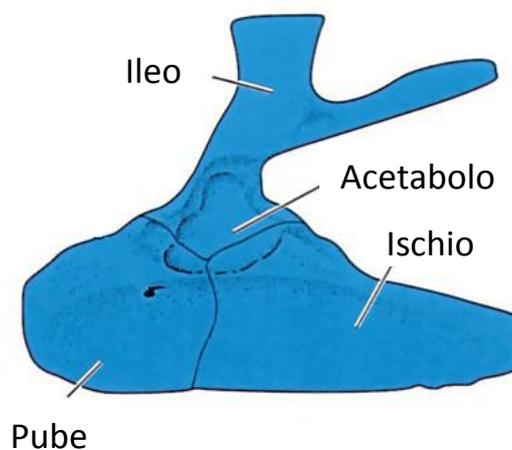
Cinto dei pesci

Molto più semplice. Si tratta di due lamine, piastra pelvica e ischiopubica che sono fuse. La funzione è quella di articolarsi con le pinne pelviche e che non si articolano con la colonna, perché si connettono con muscoli.



Cinto dei tetrapodi

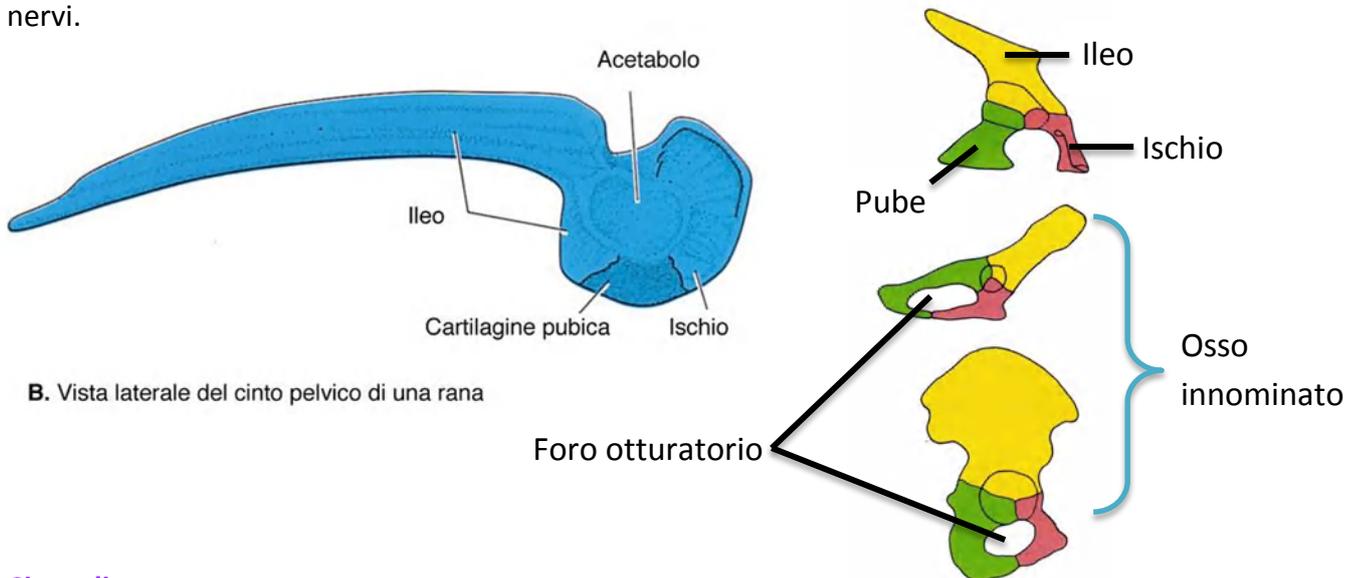
Costituito da 3 pezzi scheletrici: ileo, ischio e pube. Che delimitano una zona articolare (con l'arto) che si chiama acetabolo, presente in tutti i tetrapodi. Questi pezzi scheletrici sono di ossificazione indiretta quindi sono di sostituzione. Questo cinto a volte permane parzialmente cartilagineo anche negli adulti (negli anfibi).



Cinto di rana

La porzione iliaca è la porzione parallela all'urostilo. La zona pubica rimane cartilaginea. All'interno del cinto c'è sempre l'acetabolo, che si articola con la testa del femore.

A partire dai rettili queste tre ossa si fondono tra loro, negli uccelli formano il sinsacro e nei mammiferi formerà l'**osso innominato**, che presenta un **foro otturatorio** da cui passano vasi e nervi.



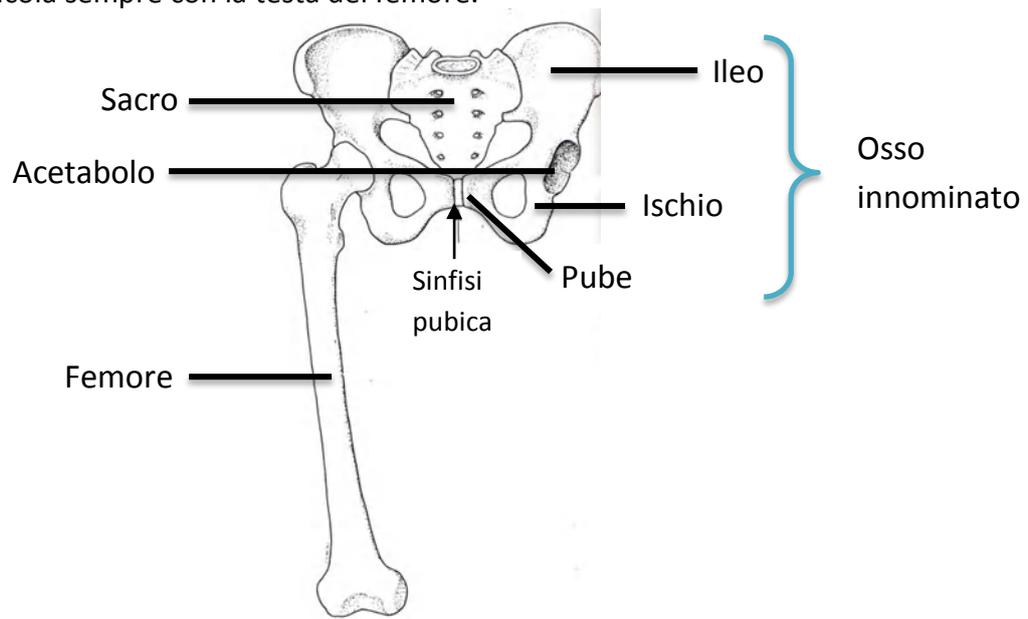
Cinto di tartaruga

Il cinto pelvico della tartaruga è molto robusto e presenta due pezzi scheletrici aggiuntivi cioè l'iposchio pari e l'epipube impari che da più solidità alla struttura, tra cui si trova la cavità del bacino.

Cinto di uomo

Abbiamo ischio ileo e pube fusi nell'innominato, detto anche anca, sono articolati con la colonna vertebrale nella regione sacrale. I cinti pelvici sono ventralmente articolati tra loro con una sinfisi, cioè un'articolazione semimobile, dove tra i due pezzi scheletrici è presente una parte cartilaginea (sinfisi pubica), bersaglio di un ormone ipofisario secreto al momento dal parto per l'allargamento del bacino.

L'acetabolo si articola sempre con la testa del femore.



Arti

Arto degli ittiopsidi: pinna

Si hanno pinne **pari**:

- Pettorali;
- Pelviche.

E pinne **impairi**:

- Dorsale;
- Anale;
- Codale.

Sono pinne che fanno stabilizzatori tranne la pinna codale.

Arto dei condroitti

Nei condroitti le pinne pari sono dette pinne a piega. Nel caso di pinna pettorale questa è articolata col cinto pettorale e nel caso di pinna pelvica col cinto pelvico.

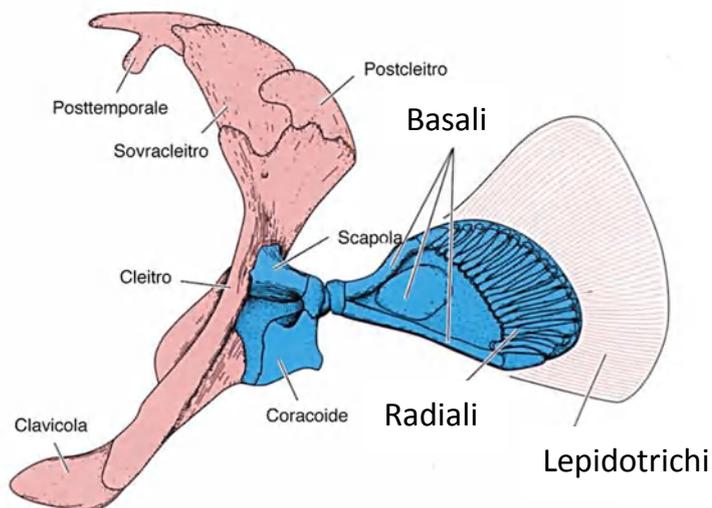
Per quanto riguarda l'anatomia abbiamo i basali, i radiali da cui si dipartono le strutture che sorreggono la pinna cutanea che sono i ceratotrichi, formati da tessuto connettivo

Arto degli osteitti

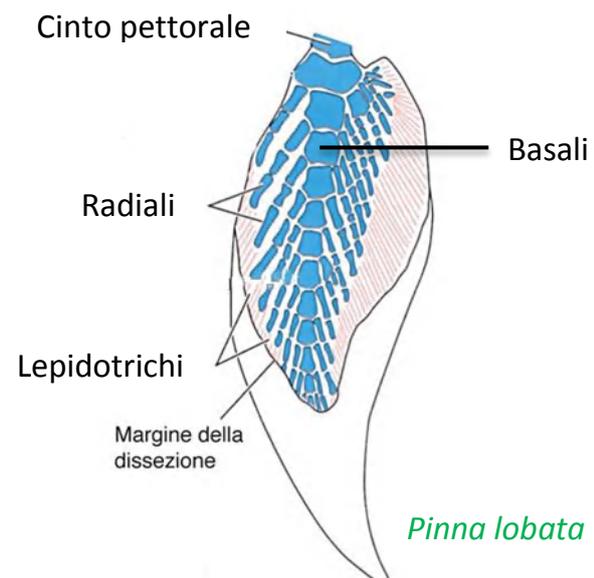
Sul cinto pettorale si articola la pinna raggiata, con una sequenza di pezzi scheletrici con basali e radiali e lepidotrichi, bacchette ossee che sorreggono la pinna. Possiamo avere pinne specializzate dove le cose cambiano leggermente.

Pinna lobata dei sarcopteri: l'articolazione col cinto avviene con un solo osso. Questa articolazione è detta monobasale e si crede che da qui si sia sviluppato l'arto dei tetrapodi.

Nella pinna c'è una serie di basali dalla quale si articolano i radiali da cui si dipartono i lepidotrichi. La struttura scheletrica è quindi diversa.



Pinna raggiata

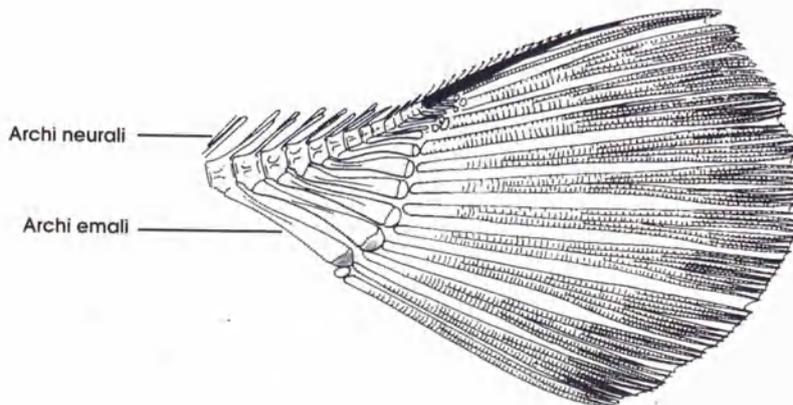
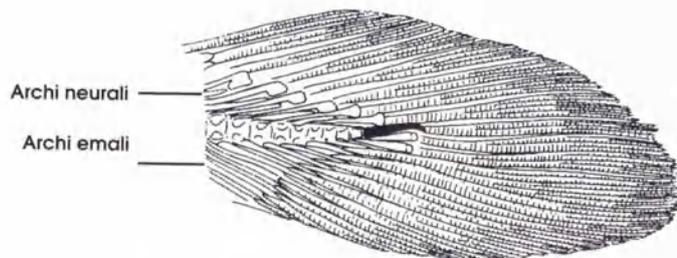
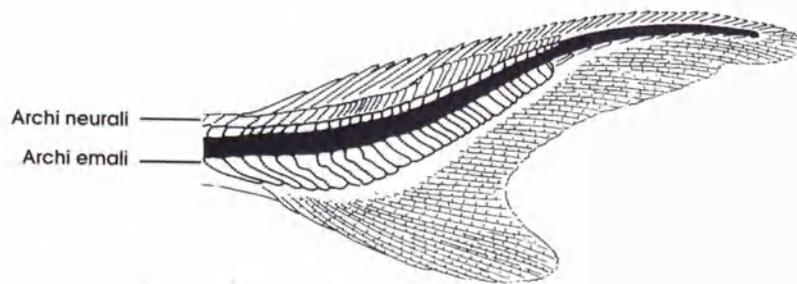


Pinna lobata

Nelle pinne impari i basali della pinna dorsale si articolano con gli archi neurali delle vertebre. Negli osteitti quasi sempre i basali non ci sono.

Le pinne caudali possono essere di 3 tipi:

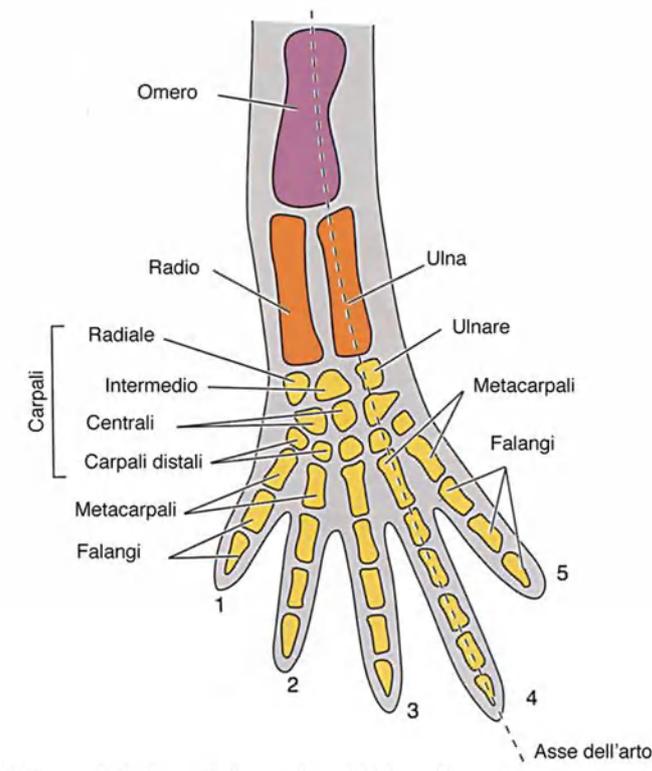
- Eterocerca: due lobi diversamente sviluppati. Il sostegno scheletrico è dato dalla colonna vertebrale, che si inserisce nel lobo superiore, e i raggi si articolano con gli archi emali;
- Dificerca: la colonna vertebrale si ferma all'inizio del lobo e i lepidotrichi sono sostenuti sia dagli archi neurali che dagli archi emali della vertebra;
- Omocerca: dei teleostei, la colonna vertebrale è dorsale, i lepidotrichi sono articolati con gli archi emali delle vertebre.



Arto dei tetrapodi

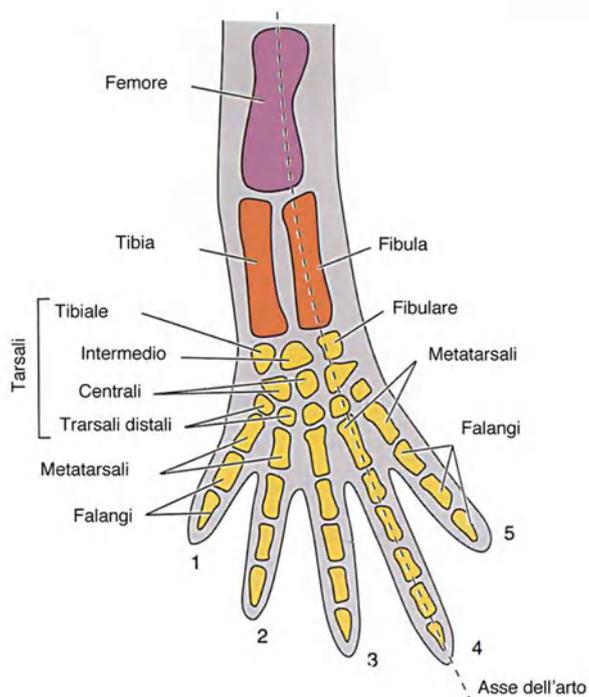
Costituito da 3 porzioni:

- **Stilopodio**: porzione prossimale costituita sempre da un osso lungo;
- **Zuegopodio**: porzione intermedia costituito da ue ossa lunghe (radio-ulna);
- **Autopodio**: costituito da molte ossa, normalmente formato da 3 serie:
 1. Ossa **carpali**, ossa del polso;
 2. Ossa **metacarpali**, ossa della mano;
 3. **Falangi**, sorreggono le dita;



Nell'arto posteriore lo stilopodio è il femore, lo zuegopodio è formato da tibia e perone. Infine l'autopodio è suddiviso in:

1. **Tarsali**;
2. **Metatarsali**;
3. **Falangi**.



L'origine degli arti è da deputarsi o ai crossopterigi, con una pinna **monobasale**. Da questo tipo di arto con un'unica serie di ossa si può essere sviluppata tutta la serie dell'arto, dando origine alla situazione di un **labirintodonte**. La situazione iniziale pare possa mostrare un numero maggiore di dita che si sono poi ridotte.

La posizione dell'arto iniziale era orizzontale, che non permetteva quasi il sollevamento dal terreno per la locomozione quindi è poco efficiente.

Un arto trasversale, quindi con una certa rotazione dell'arto, ha permesso di sollevarsi dal terreno ma la vera svolta è stato lo sviluppo dell'arto eretto **parasagittale**. Questo è il modo più efficiente per la locomozione.

Adattamenti del chiridio

Chiridio adattato al nuoto: l'arto di una balena è a paletta, richiama quindi la pinna di un pesce.

Chiridio adattato allo scavo: irrobustimento di tutte le parti ossee. L'omero è molto grosso con un'articolazione al cinto molto ampia, così come lo spazio di inserzione per i muscoli. Le ossa carpali e metacarpali sono molto corte, le falangi sono robuste e molto sviluppate. Si ha la presenza di **ossa sesamoidi** che si ossificano all'interno dei legamenti. Nel caso della talpa questo osso si trova tra una falange e l'altra, che rende rigida la struttura. Tra le falangi c'è una minor articolazione..

Chiridio adattato al volo: attualmente si trova in chiroterteri e uccelli. Negli uccelli si ha un cambiamento dell'autopodio. Omero e radio-ulna sono normali, mentre le ossa carpali e metacarpali si fondono a diventare **carpometacarpo**. Seguono le altre ossa che sono 1°, 2°, 3° e 4° dito, dei quali il secondo è molto ridotto.

Nei chiroterteri si hanno invece sempre omero, radio-ulna, carpali, metacarpali e falangi. Non c'è una riduzione di ossa ma un loro maggior sviluppo.

Chiridio adattato alla corsa: si ha un diverso sviluppo dell'autopodio.

Nei mammiferi l'autopodio può prendere contatto col suolo in diversi modi:

- Animali **plantigradi**: l'autopodio prende contatto interamente con il suolo;
- Animali **digitigradi**: solo le dita poggiano sul suolo;
- Animali **unguligradi**: solo l'ultima falange prende contatto col suolo. Questa è di solito ricoperta da un'unghia (zoccolo).

In questa evoluzione i metatarsali si allungano sempre di più. I tarsali presentano un processo pronunciato, che è uno sviluppato punto di inserzione per i muscoli. Gli arti possono essere:

- **Parassonici**: con un numero di ossa pari (cammello, cervo);
- **Mesassonici**: con un numero di ossa dispari (rinoceronte, cavallo).

Scheletri a confronto

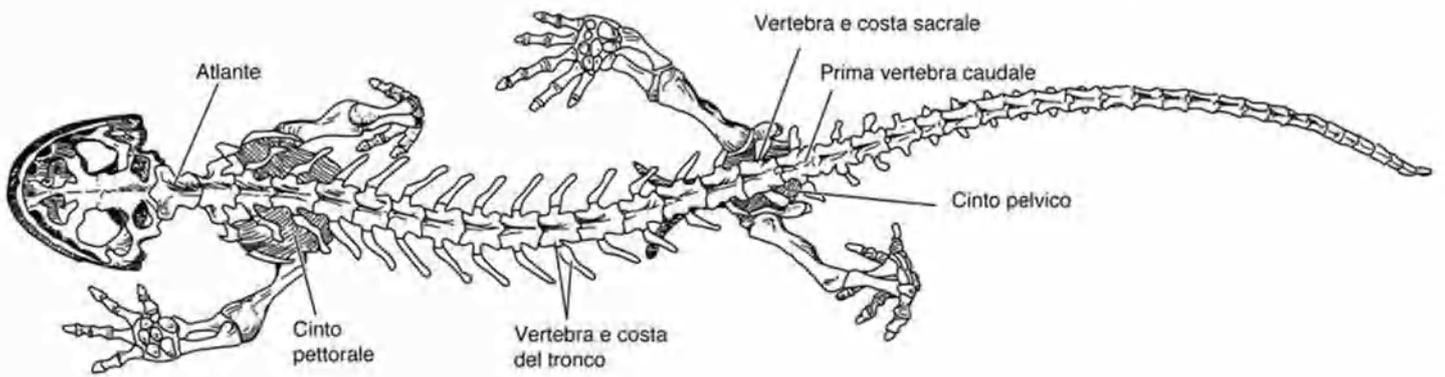
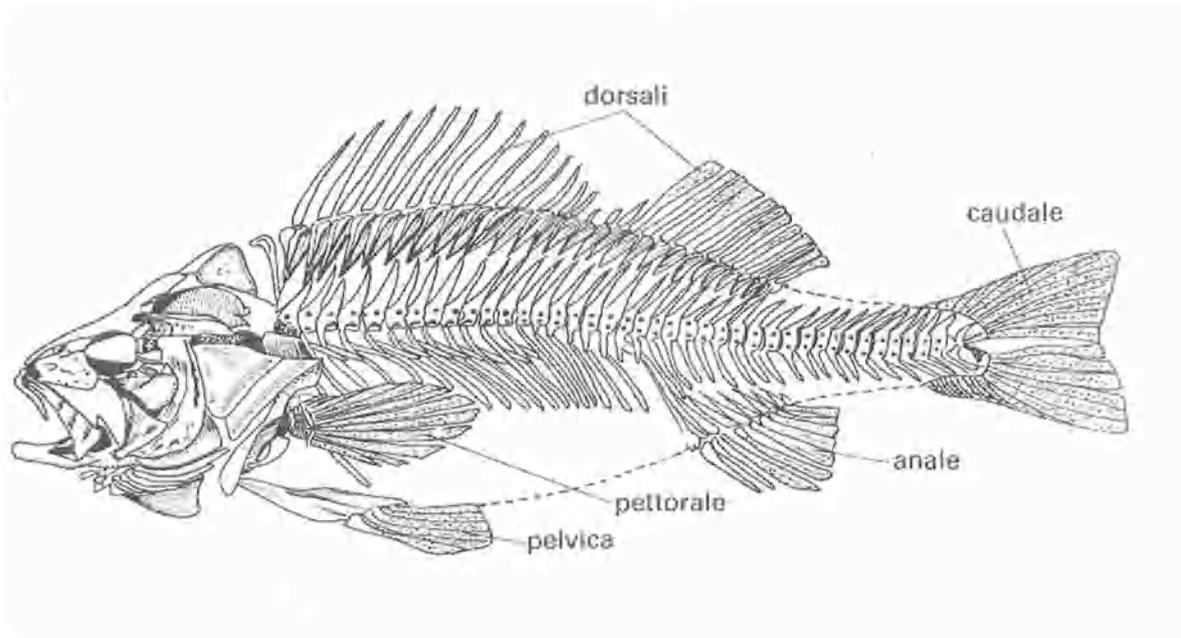
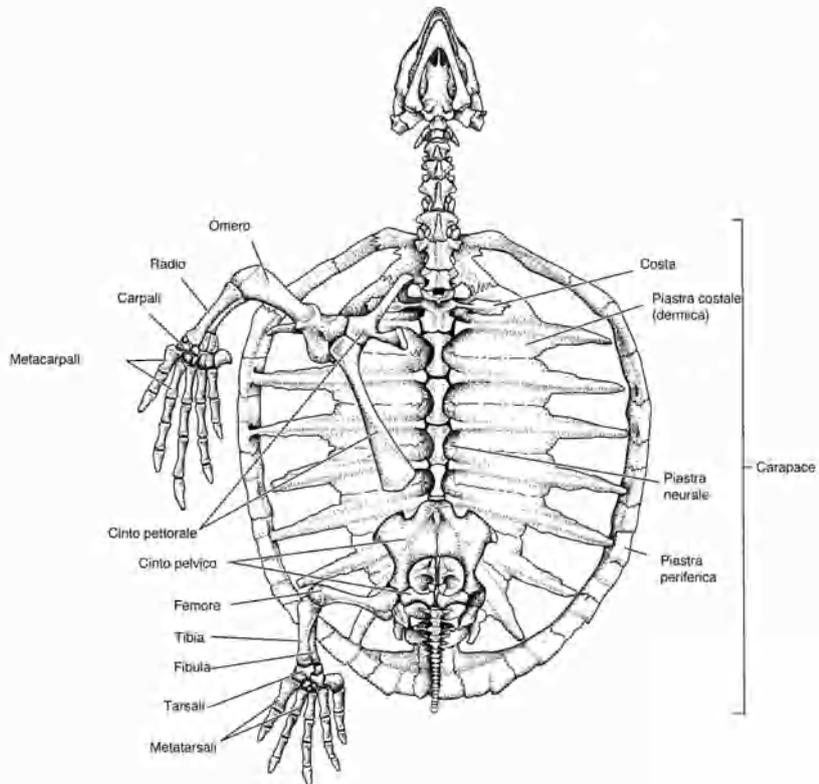
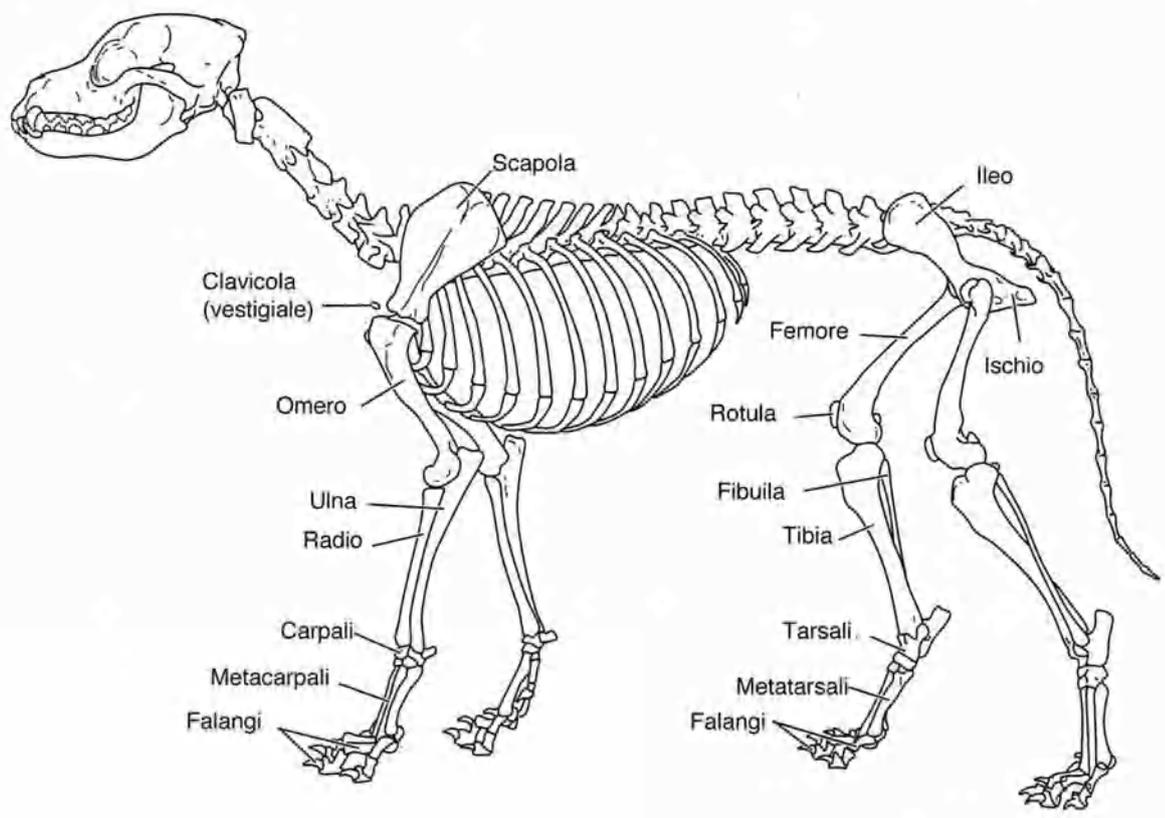
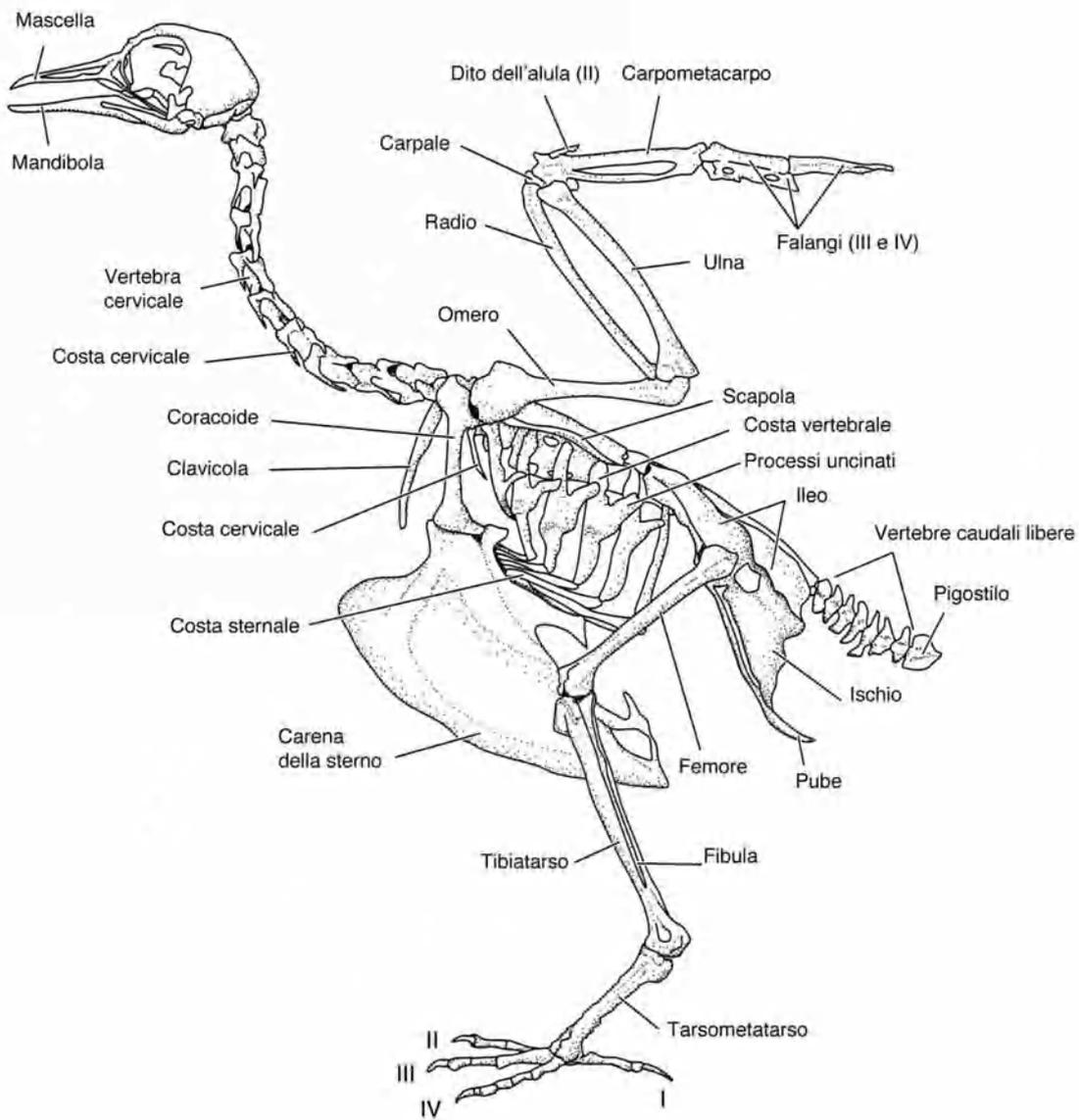
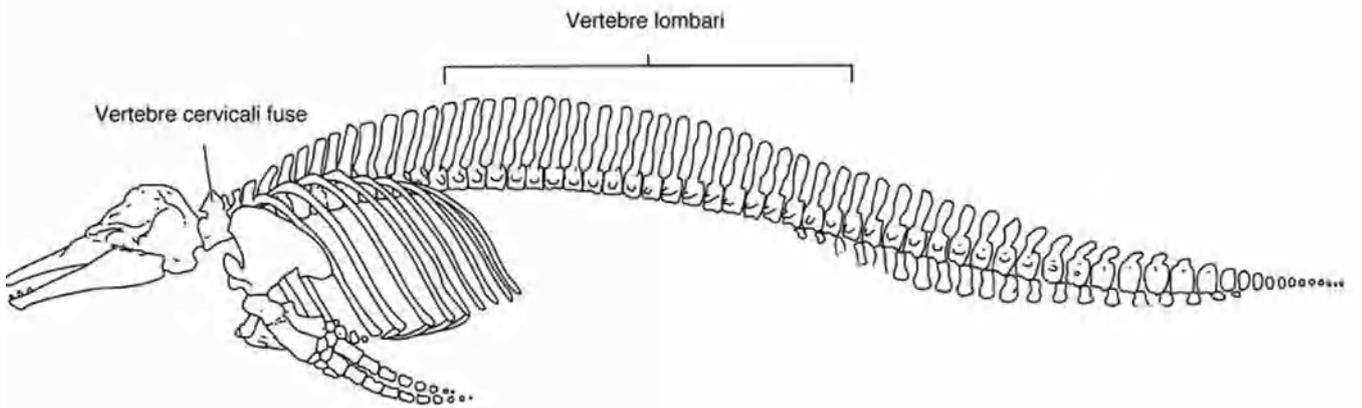


FIGURA 8-13







Scheletro di delfino (Grampus)