



Biologia Evolutiva e Anatomia Comparata dei Vertebrati (2° parte)

Biologia Evolutiva E Anatomia Comparata Dei Vertebrati (Università degli Studi di Siena)



Scansiona per aprire su Studocu

Gli anfibi sono i primi tetrapodi che colonizzano le terre emerse. Durante il Carbonifero hanno un grande sviluppo.

Comparsa dei rettili

È un graduale passaggio da gruppi di anfibi nella terra emersa. Non c'è una divisione netta tra anfibi e rettili. Si parla quindi di RETTILOMORFI, ossia una linea di tetrapodi che presentano modificazioni dello scheletro che permette loro di passare alla terra emersa. Ci sono modificazioni del tegumento esterno (isolare il corpo per creare una barriera che faccia sì che l'organismo non perda acqua).

Cambiamenti:

- Modificazioni tegumento
- Modificazioni del cranio e dello scheletro postcraniale
- Presenza di cinque dita nella mano
- Comparsa uovo amniotico → svincolarsi dall'ambiente acquatico e quindi riprodursi sulla terra emersa.

Specie di passaggio:

Rettilomorfi

- **Amnioti**
 - **Diapsidi**
 - **Sinapsidi**
- **Andracosauri** → simile a grossa lucertola. Resti fossili trovati in Scozia e Inghilterra. Era sempre legato all'ambiente acquatico
- **Seimouriamorfi** → gli arti iniziano ad essere verticali (o parte dei Cotilosauri o passaggio tra labirintodonti e Cotilosauri).
- **Diadectes** → ha presenza di due vertebre sacrali (caratteristica di tutti gli Amnioti) però depongono ancora le uova in acqua e da queste si formano larve
- **Westlothliana** → resti ritrovati che sembrano essere del primo rettile. Ma anche questo è stato poi considerato una forma di passaggio.

Gli Amnioti sono il principale gruppo da cui si sono poi evoluti tutti gli altri amnioti. Sviluppano un uovo particolare che presenta annessi embrionali nuovi (amnios, corion e allantoide).

Amnioti

- **Rettili**
- **Uccelli**
- **Mammiferi**

Riproduzione vertebrati → fecondazione sempre interna, sessuata.

Ovipari → uovo rilasciato all'esterno

Ovovivipari → sviluppo uovo all'interno del corpo femminile dove si schiude e poi escono

Vivipari → si sviluppa nel corpo materno un figlio già formato

UOVO AMNIOTICO

Importante per il successo dei vertebrati e gli permette di completare il ciclo vitale sulla terra.

L'embrione è avvolto dall' AMNIO (= membrana che si forma intorno all'embrione). Tra amnios e embrione si deposita LIQUIDO AMNIOTICO che crea intorno all'embrione un ambiente acquoso. Poi troviamo anche il SACCO VITELLINO che dona all'embrione materiale di riserva (vitello); ALLANTOIDE (= immagazzina le

sostanze di rifiuto che l'embrione produce durante il suo accrescimento); MEMBRANA EXTRAEMBRIONALE o CORION (= racchiude le strutture precedenti); GUSCIO CALCAREO (= non sempre presente).

Via via che lo sviluppo aumenta l'allantoide va ad attaccarsi al corion formando la MEMBRANA CORIONALLANTOIDEA che ha funzione respiratoria. Dove c'è il guscio, questa membrana serve anche per il riassorbimento del carbonato di calcio del guscio che viene poi usato per l'ossificazione dell'embrione.

Questo meccanismo indebolisce il guscio e per questo quando il nuovo individuo sarà formato, l'uovo si romperà. Sia il sacco vitellino che l'allantoide presentano vasi sanguigni.

Questo uovo può accrescersi o nel corpo materno o fuori, ma non si accresce nell'acqua e ovvia al problema della disidratazione e dei traumi meccanici. Permette anche una maggiore dimensione.

La maggior parte dei mammiferi non depongono le uova, ma conservano comunque l'amnios che costituisce la placenta e anche le altre membrane extraembrionali.

TEGUMENTO

CAVIGLIA

Permette una migliore deambulazione. Si forma ASTRAGALO, un osso che va a coordinarsi con il calcagno per permettere la flessione dell'arto. Questo fa da collegamento tra piede e gamba.

CRANIO

Si sviluppa una cassa toracica con le coste e muscoli, e la contrazione di questi muscoli permette la respirazione. Questo porta a dissociare il cranio dalla respirazione e quindi di specializzarsi in altro. Ha delle modificazioni che servono anche per classificare i Tetrapodi.

1. Modificazioni nella zona temporale dove si formano fossette o fenestrazioni (FOSSE TEMPORALI O FINESTRE TEMPORALI) → servono per alleggerire il cranio.
2. In queste finestre si inseriscono i muscoli adduttori della mandibola, dando una maggiore efficienza nell'apertura boccale.

Ossificazione:

- Diretta → le cellule mesenchimali si trasformano in osteoblasti che depongono il tessuto osseo (OSSIFICAZIONE INTRAMEMBRANOSA). Ossa del DERMATOCRANIO.
- Indiretta → formazione prima della cartilagine. L'osso cartilagineo viene distrutto e al suo posto viene depositato il tessuto osseo definitivo (ossa lunghe).

Negli amnioti il dermatocranio ha delle modificazioni. La maggior parte a livello del TETTO DERMICO.

Il Dermatocranio è costituito da tantissime ossa che possono essere raggruppate in tre serie:

- 1) Ossa del tetto dermico
 - Serie mascellare
 - Serie della volta
 - Serie circumorbitale
 - Serie temporale
- 2) Ossa della serie Palatale → si crea uno spazio che consente
- 3) Ossa della serie Mandibolare → Danno sostegno alla mandibola

A noi interessa la regione temporale del tetto dermico (SAPERE OSSA!! LE ALTRE DIVISIONI NON IMPORTANTANO).

Tetto dermico → presenta osso parietale, l'osso postorbitale, squamoso, jugale e quadrato jugale. Qua avvengono le modificazioni che poi servono anche per classificare gli animali.

In base alla fenestrazione possiamo distinguere:

- **Cranio anapside** → senza fenestrazione temporale. Nei Cheloni e Cotilosauri.

- **Cranio sinapside** → ha una fenestrazione singola temporale. Corrisponde alla fenestratura inferiore dei diapsidi. Si trova nei Mammiferi e in alcuni Rettili. Delimitata da postorbitale e squamoso superiormente e jugale e quadrato-jugale inferiormente.
- **Cranio diapside** → ha due fenestrazioni (una superiore e una inferiore). La finestra superiore è delimitata da osso parietale e dalla barra temporale superiore (= formata da una parte dell'osso postorbitale e una dell'osso squamoso). Questa barra separa la finestra superiore da quella inferiore che è quindi separata dalla barra temporale superiore ed inferiormente dalla barra temporale inferiore (= metà osso jugale e metà osso quadrato-jugale). Si trova nel Loricati e nei Rincocefali (rettili), Uccelli.
- **Cranio euryapside o parapside** → ha solo la fenestrazione superiore del diapside. Tipico dei Rettili Itiosauri e Plesiosauri. Delimitata superiormente da osso parietale e inferiormente da postorbitale e squamoso.

Partendo da un cranio anapside, si pensa che il primo gruppo a modificare il cranio sia quello dei Sinapsidi. Poi compare la modificazione Diapside. Modello base che poi ha modificazioni nei vari gruppi. Pensare che da amnioto ancestrale si sia originato due linee (sinapsidi e diapsidi) che si sono poi ulteriormente diversificate.

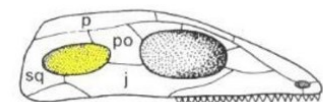
Classificazione Vertebrati in base a cranio:

- Anapsidi
 - Cheloni (tartarughe)
- Sinapsidi
 - Mammiferi
- Diapsidi
 - Lepidosauri
 - Rincocefali
 - Squamati
 - Arcosauri
 - Dinosauri †
 - Uccelli
 - Loricati (coccodrilli)
- Parapsidi o Euriapsidi (linea morta che non ha evoluto ulteriormente) †

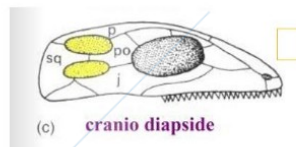
p = parietale; sq = squamoso; po = postorbitale; j = jugale



(a) **cranio anapside**
Il cranio sinapside ha una barra sopra la singola fenestratura temporale.

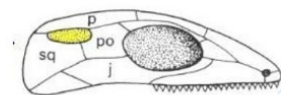


(b) **cranio sinapside**



(c) **cranio diapside**
Il cranio euryapside ha una barra che delimita inferiormente la singola fenestra. Deriva dal diapside.

Il cranio diapside ha una barra tra le due finestre.



(d) **cranio euryapside**

Rettili

Rettili + Uccelli → Sauropsidi

I primi che si sono sganciati completamente dall'acqua.

Rettili

- **Cheloni**
- **Loricati**
- **Rincocefalo**
- **Squamati**

Caratteristiche:

1. Uomo amniotico
2. Fecondazione interna
3. Respirazione polmonare
4. Tegumento con forte cheratinizzazione dello strato corneo. Qua si formano, per proteggere dalla disidratazione e dall'abrasione, squame cornee. Strato corneo superficiale, cheratinociti producono cheratina. Ci sono regioni flessibili che permettono il movimento e la flessione delle squame. I cheratinociti possono produrre sia alfa che beta cheratina. I cheratinociti accumulano all'interno del citoplasma le fibrille di cheratina, le cellule acquisiscono resistenza e si forma strato corneo. Si forma struttura fibrosa resistente. La beta-cheratina si distribuisce nello strato corneo superficiale, sotto che l'alfa-cheratina e sotto le cellule. Possiamo distinguere una generazione epidermica esterna e una interna in quelle specie che fanno la muta. Dallo strato germinativo sottostante si formerà poi un nuovo strato epidermico interno che servirà per la successiva muta. Abbiamo quindi un grosso strato cheratinizzato di b-cheratina; sotto strato di a-cheratina più elastico. B-cheratina + a-cheratina + cellule vive sotto formano epidermide esterna. Sotto c'è una zona di separazione che separa da strato epidermico interno. Non ci sono ghiandole mucose sul tegumento dei rettili, ma possono essere ghiandole odorose (pori femorali) che servono per la riproduzione. Associato a epidermide possono esserci cromatofori (cellule con pigmenti). Il cambiamento di colore può essere nervoso o ormonale.
5. Due vertebre cervicali (atlante e epistrofeo) che permettono movimento della testa. *Atlante* e *Epistrofeo* differiscono dalle altre vertebre per la forma. La prima è circolare e la seconda ha una estroflessione che si aggancia all'atlante per permettere il movimento della testa. Inoltre si formano almeno due vertebre sacrali che permettono il movimento del corpo in modo più efficiente e della coda.
6. Presenza o assenza di finestre temporali (vedi sopra)
7. Lo scheletro è ossificato con almeno 4 arti (no nei serpenti); pelle senza ghiandole e con rivestimento corneo.
8. Sono ectodermi
9. I sensi sono molto sviluppati. L'udito è meno efficiente, più sviluppato l'olfatto. L'udito scarso, ma comunque presente. Manca l'orecchio esterno. Canale interno con timpano che trasmette a ossi interno.
10. Respirazione solo con polmoni. La respirazione cutanea persa quando animali si svincolano dall'acqua. I polmoni formano camere sempre più abbondanti (iniziano a comparti...). L'aria entra nei polmoni attraverso le narici e i polmoni iniziano a differenziarsi nella parete interna, soprattutto la parte anteriore. La parte posteriore serve più per immagazzinare aria; nella parte anteriore

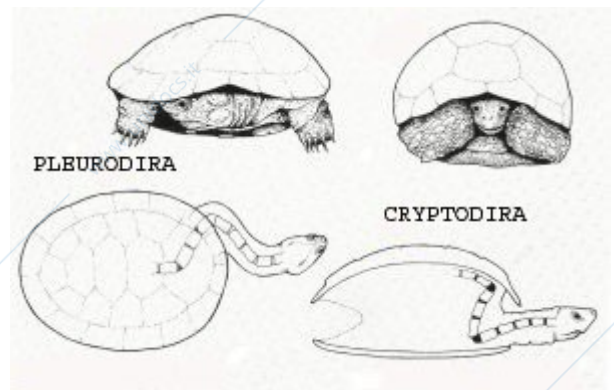
avvengono gli scambi. La ventilazione (ingresso aria nei polmoni) è determinata da muscoli intercostali (dove possibile) che comprimono i polmoni. Nei vari gruppi varia la modalità in cui aria fatta entrare nei polmoni.

11. Circolazione doppia (polmonare e sistemica) ma sempre incompleta. Ci sono due atri e un ventricolo con ancora fenestrature. Sangue ossigenato e deossigenato si uniscono.

ANAPSIDI

- **Cotilosauri** → gli iniziatori dei rettili.
- **Cheloni** → tartarughe (acqua) e testuggini (terra). Presenza di una corazza che li caratterizza. Si divide in carapace (superiore) e piastrone (inferiore). Fatte da ossa dermiche e scudi. Possiamo quindi dividere in un endoscheletro (ossa interne, cranio e arti. Colonna vertebrale e coste fuse alla parte interna della corazza) e ectoscheletro. Carapace e piastrone uniti da ponte osseo e hanno due aperture una anteriore (testa) e una posteriore (coda). Gli scudi del carapace vengono sostituiti durante la crescita. La corazza serve come protezione da predatori. Il carapace e l'endoscheletro sono fusi e formano il rivestimento della tartaruga. Presenta 8 vertebre cervicali libere e 10 fuse al carapace; non c'è sterno. Cinto pelvico e scapolare sono all'interno del guscio. Internamente c'è un'unica cavità dove stanno tutti gli organi. Nella parte dorsale ci sono i polmoni. La ventilazione avviene grazie a intervento di muscoli che si trovano a livello degli arti. Essi si contraggono spostando tutti gli organi e creando uno spazio, aria risucchiata nel polmone e aria fuoriesce quando gli organi comprimono nuovamente i polmoni la fanno uscire. La dilatazione e la contrazione dei polmoni avviene grazie a specifici muscoli che si trovano tra le zampe e l'intestino e grazie al movimento di collo e arti. La circolazione è doppia e incompleta (il cuore ha due atri e un solo ventricolo); hanno due archi aortici. La presenza del setto divisorio assicura una larga separazione della circolazione venosa e arteriosa. Sono a sessi separati; la fecondazione è interna; sono ovipari e abbandonano le uova.

- ❖ **Pleurodira** → ritraggono il collo in maniera orizzontale rispetto al piano.
- ❖ **Cryptodira** → ritraggono la testa e il collo dritto nel carapace con il collo verticale rispetto al piano. Sono la maggior parte delle tartarughe attuali.



I cheloni sembrano rappresentare un gruppo basale di amnioti anapsidi, in quanto il loro cranio è anapside (posizione filogenetica incerta). Alcuni dati molecolari li mettono invece all'interno dei diapsidi, la presenza del cranio anapside sarebbe la conseguenza della perdita delle finestre temporali.

DIAPSIDI

Questa linea di amnioti è quella con maggior successo in numero di specie. Il cranio diapside ha numerosi adattamenti alle varie forme di alimentazione (plasticità morfologica e funzionale).

Petrolacosauro: piccolo rettile estinto considerato il più antico diapside noto.

- **Lepidosauri**
 - Rincocefali
 - Squamati
 - Placodonti (?)
- **Arcosauri**
 - Coccodrilli/Loricati
 - Dinosauri
 - Pterosauri
- **Eurapsidi**
 - Ittiosauri
 - Plesiosauri
 - Placodonti (?)

Lepidosauri

Rincocefali

Presentano un cranio diapside primitivo con finestre temporali complete. Sister group dei degli Squamati. Solo 2 specie viventi.

TUATARA: nell'Era Mesozoica era distribuito su quasi tutto il pianeta, poi subisce un declino dal Giurassico e i superstiti rimangono in Nuova Zelanda, dove forse non c'era stata competizione con mammiferi e predatori pericolosi.

Sono lunghi 50-60 cm e pesano fino a 1kg. Presentano una cresta di spine erettili dal capo alla coda. Vivono di notte, mentre di giorno stanno nella tana (buca nel terreno). Si nutrono di insetti, uova o piccoli animali. Presentano il **terzo occhio** (= occhio parietale, complesso organo posto sulla sommità del capo). Questo è ben visibile da giovani, mentre nello sviluppo inizia ad essere ricoperto da squame e pigmenti. Si pensa che possa servire come fotorecettore per captare la luce di notte.

Sono animali notturni e solitari; attivi a temperature di 17°C-20°C; attività regolata da agenti atmosferici (più attivi durante pioggia). All'inizio dell'inverso solitamente va in ibernazione per risvegliarsi a giugno.

Riproduzione → accoppiamento ha luogo tra la fine dell'estate e inizio autunno australe (gennaio/marzo).

La femmina depone da 2 a 15 uova in una tana; sono rivestite di un guscio simile alla pergamena e si schiudono dopo 13-15 mesi. I piccoli hanno sul muso una protuberanza (dente da uovo) che serve per fendere il guscio nel momento della schiusa. Il sesso dipende dalla temperatura dell'incubazione (uova calde tendono a fare maschi; uova fredde tuatara femmine. 21°C danno 50% maschi che femmine; 22°C 80% maschi; 20°C 80% femmine; 18°C femmine 100%). TSD (=temperature-dependent sex determination).

Squamati

Gruppo più rappresentato dei Rettili con ampia diversificazione.

- Sauri (lucertole, iguane, camaleonti) → da cui si pensa siano derivati gli Ofidi. Hanno tutte le caratteristiche dei rettili. Il cranio diapside è modificato, hanno perso la barra ossea ventrale alla finestra inferiore. Si sono adattati a vivere in vari habitat tra deserti, paludi e zone montagnose. Molte specie sono arboricole con piedi zigodattili che consentono di afferrare i rami. Il corpo lo possiamo distinguere in collo, tronco, 4 arti e coda. Ogni arto ha 5 dita con unghie. La cute ha scaglie con strutture diverse in base alla regione corporea. È molto cheratinizzata e priva di

ghiandole. In alcuni sauri ci sono strutture ghiandolari: i pori femorali e i pori pre-cloacali (più nei maschi) per la produzione di feromoni.

Le **squame** sono dei rivestimenti cornei cutanei e servono per proteggere il corpo dalla disidratazione o da altri fenomeni. A differenza delle scaglie dei pesci (dermiche e ossificate), sono di origine epidermica: lo strato esterno si **IPERCHERATINIZZA** formando zone resistenti agli agenti esterni. Questo processo non è però continuo, infatti ci sono piccole strisce di cute sottile tra le squame che permettono la flessibilità del corpo. L' **epidermide** di un rettile è formato da due strati sovrapposti: la Generazione Epidermica Interna e la Generazione Epidermica Esterna, che sono uniti da una Zona di Separazione. Nella parte più superficiale della g.e. esterna abbiamo uno strato corneo ricco di β -cheratina (contrastata l'usura dell'epidermide a cui vanno incontro i rettili). Le zone più cornificate poggiano su un rilievo costituito da un cuscinetto dermico e costituiscono annessi cutanei tipici dei rettili (squame cornee). La forma e le dimensioni delle squame dipendono dal sottostante cuscinetto dermico e possono distinguersi in:

- Tuberculiformi → squame a forma lenticolare con un cuscinetto dermico cupoliforme. Sono le più primitive
- Scudate → sono appiattite con un cuscinetto dermico spianato. Gli scudi sono rettangolari o poligonali (lucertole, serpenti, loricati, cheloni, uccelli e mammiferi).
- Embricate → il cuscinetto dermico si solleva e inclina e lo strato corneo forma così delle pieghe e le squame aggettano l'una sull'altra. Si sovrappongono più o meno una sull'altra e possono avere forma rettangolare o disporsi in righe parallele (parte ventrale di lucertole, serpenti e mammiferi).
- Embricate corazzate → sono come le precedenti, ma il cuscinetto dermico è rinforzato da una lamina ossea detta **OSTEODERMA** (in un rettile, l'orbettino). L'orbettino è un sauro che non presenta gli arti (spesso erroneamente considerato un serpente) che è della famiglia delle lucertole. In caso di pericolo può spezzare la coda (60% della lunghezza del corpo). Ha palpebre che si chiudono, un minor numero di vertebre rispetto agli ofidi ed una pelle più robusta.

L'**orecchio** esterno è molto ridotto e spesso è presente solo una membrana timpanica o al massimo un breve condotto uditivo. La membrana timpanica è assente in alcuni sauri fossori e nei camaleonti. In questo caso la staffa si collega all'osso quadrato (piccolo segmento osseo che connette la mandibola al cranio), che probabilmente ha la funzione di trasmettere le vibrazioni del suolo. L'orecchio ha sia funzione uditiva che vestibolare importante per l'equilibrio.

L'**occhio** → in genere sono presenti palpebre mobili. Principalmente nell'iguana verde, è presente sulla sommità del cranio l'**occhio parietale**, una piccola placca trasparente in posizione centrale. Sotto c'è un occhio rudimentale connesso con il cervello. È un recettore per la luce e ha un ruolo nella rilevazione del fotoperiodo e nella termoregolazione. In alcune specie la sua funzione è connessa per via neuroendocrina con la tiroide (importante perché lesioni a questo possono influire sulla funzionalità della tiroide).

I sauri non presentano il diaframma, quindi parliamo di unica cavità celomatica e non di cavità toracica e addominale.

I **denti** → i denti sono importanti sia a livello fossile (essendo poco degradabili e quindi importanti reperti); hanno un alto grado di adattamento; grande variabilità nei dettagli strutturali; con il loro studio è possibile ricostruire il percorso evolutivo. Sono costituiti da componenti mineralizzate quali **SMALTO, DENTINA e CEMENTO**.

Lo **smalto** è il materiale più duro composto da 96% di fosfato di calcio cristallizzato in idrossiapatite e 4% di materiale organico e acqua. È prodotto da **ameloblasti** giornalmente (durante lo sviluppo sono cellule cilindriche con abbondante Golgi, RER e vacuoli).

La **dentina** è seconda per durezza, ma nonostante questo è elastica e protegge lo smalto dalle fratture. È composta da 70% di idrossiapatite, 20% di materiale organico (proteoglicani, glicoproteine, collagene di tipo I) e 10% di acqua. È prodotta dagli **odontoblasti** che rimangono associati alla dentina per tutta la vita e sono localizzati nella periferia della polpa.

Smalto e dentina si sviluppano come scaglie ossee, infatti è possibile che si siano sviluppate dalla parte denticolare delle scaglie quando iniziarono a formarsi le mascelle.

Il **cemento** è simile all'osso e riveste la radice del dente. È prodotto dai **cementoblasti** che producono una sostanza polisaccaride che a partire dal colletto ne calcifica le strutture cellulari più vicine alla dentina e creando una struttura ossea nella quale i cementoblasti rimangono inglobati e si trasformano in cementociti (sono connessi con sottili canalicoli tra la materia ossea del cemento). Il cemento si produce dal colletto fino all'apice della radice. Nella zona mediana della radice, i cementoblasti producendo il cemento si stratificano allontanandosi dalla dentina e non vengono così inglobati nel cemento. Si produce così il **cemento acellulare**. I cementoblasti che rimangono chiusi nei corpuscoli del cemento formano invece **cemento cellulare**.

Anche se con dimensioni diverse, hanno tutti i denti forma simile detta **omodonte** che dipende da come sono usati. I cheloni sono privi di denti, ma nella maggior parte dei rettili sono conici, semplici. Nei serpenti, lucertole e tuatara, oltre ai denti marginali, ci sono anche i denti palatini impiantati sulla volta palatina. I sauri possono avere diversi tipi di denti, ma la maggior parte ha **denti pleurodonti** che sono fissati con la base e con un lato ad una sporgenza della superficie interna dell'osso che li sostiene. In altre specie sono **acrodonti**, cioè fissati al margine apicale delle ossa mascellari e mandibolari, ma non inseriti in alveoli (camaleonti) e hanno una sostituzione più limitata. Possiamo avere anche denti di tipo **tecodonte** che sono impiantati all'interno di profonde teche nella mascella.

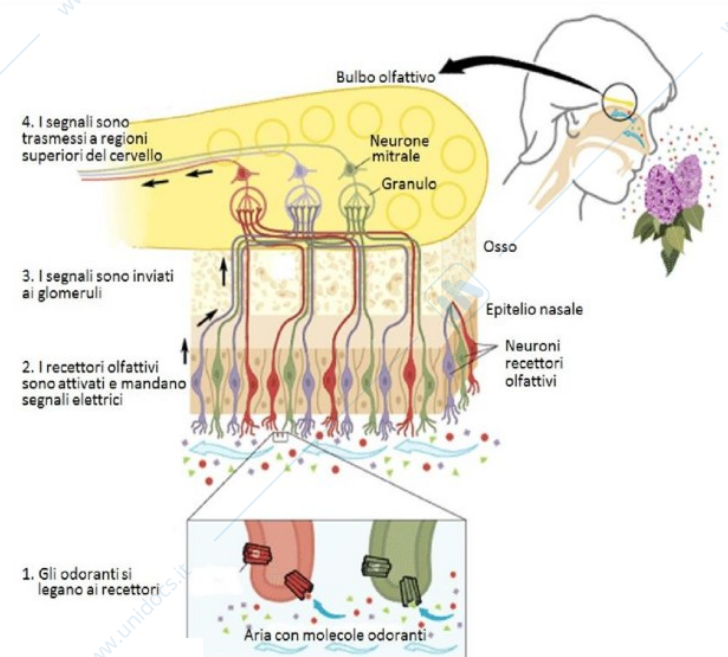
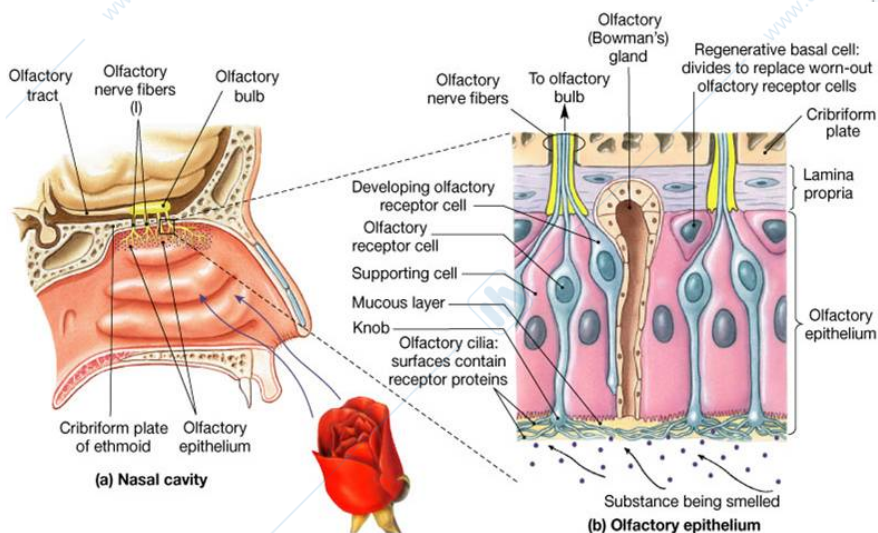
L'apparato respiratorio → presentano le coane nella volta della cavità orale che comunicano con le narici. La glottide (ingresso alla trachea) è in posizione anteriore e a riposo è chiusa, si apre solo durante l'inspirazione e la respirazione, intervallate da una pausa.

Sistema olfattivo → il sistema olfattivo è formato da **epitelio olfattivo** e **organo vomero-nasale/organo di Jacobson**. Lungo il percorso dell'aria fino ai polmoni troviamo l'epitelio olfattivo limitato alla porzione dorsale dei passaggi nasali. L'olfatto serve per dare informazioni riguardanti l'ambiente circostante ed è coinvolto anche nel fenomeno dell' **HOMING** (ritorno a casa). La percezione degli odori è parte di un sistema di comunicazione basato sulla secrezione nell'ambiente esterno di messaggi chimici specie specifici (**feromoni**). Usati per avvisare di un pericolo, marcare il territorio o segnalare la possibilità di accoppiamento. L'organo dell'olfatto è una fonte fondamentale sulle condizioni ambientali. Esso è sensibile a stimoli chimici di molecole che giungono a contatto con le cellule sensoriali veicolate da muco o acqua. Nei vertebrati è associato alle fosse nasali all'interno delle quali c'è epitelio olfattivo.

L' **EPITELIO OLFATTIVO** è formato da tre tipi di cellule:

1. **Neuroni olfattivi** → sono neuroni bipolari sensitivi con un lungo assone ed un dendrite che termina con una vescicola olfattiva emergente sulla superficie dell'epitelio. Da essa si staccano 5-20 ciglia con struttura 9+2, non mobili e senza braccia di dineina. Sulla membrana plasmatica delle ciglia ci sono i recettori sensoriali. L'assone si associa con altri assoni formando fasci di fibre che attraversano la lamina propria e la lamina cribrosa che forma il tessuto osseo della cavità nasale e vanno a fare sinapsi con le cellule mitrali presenti nel bulbo olfattivo.

2. **Cellule di sostegno** → sono alte e



cilindriche e hanno funzione trofomeccanica e di isolamento elettrico delle cellule olfattive.

3. **Cellule basali** → sono di 2 tipi: **basali chiare** (= hanno elevata capacità proliferativa, sono staminali e possono dare origine sia a cellule di sostegno che olfattive) e **basali scure** (= poggiano sulla membrana basale e servono come ancoraggio dell'epitelio alla membrana basale).

La **lamina propria** è formata da tessuto connettivo molto vascolarizzato, ricca di linfonodi, mastociti e plasmacellule (anticorpi) con funzione protettiva. Presenta anche ghiandole di Bowman che producono secreto sierico mucoso con enzimi che possono trattenere le molecole odorose.

Gli odoranti disciolti nello strato fluido che ricopre la superficie dell'epitelio olfattivo si legano ai recettori molecolari della membrana plasmatica delle ciglia olfattive innescando il potenziale di del recettore.

L' **organo vomero-nasale** si trova nella porzione ventrale mediale delle cavità nasali. I suoi neuroni recettoriali sono simili ai neuroni olfattivi solo che hanno microvilli e non ciglia. Inoltre gli assoni dei neuroni terminano nel bulbo olfattivo accessorio dell'encefalo che ha aree di proiezione cerebrale distinte da quelle del bulbo olfattivo principale. Negli Squamati l'olfatto è importante il ruolo svolto dall'organo vomero-nasale posto nella cavità orale. La lingua cattura le molecole odorose presenti nell'aria e le trasporta in questo organo chemiorecettore che permette al cervello di codificare le informazioni in esse contenute.

- Ofidi (serpenti) → assistiamo alla perdita degli arti e all'allungamento del tronco. Con la perdita degli arti abbiamo anche la perdita dei cinti e degli elementi scheletrici degli arti. L'allungamento del corpo può portare alla riduzione di alcuni organi interni (molti serpenti con un solo polmone) e molti hanno forma allungata. Il corpo contiene da 200 vertebre e si muovono grazie a movimenti

ondulatori laterali del tronco e della coda e possono attorcigliarsi intorno a rami o prede. Hanno un numero enorme di giunzioni vertebrali che li consentono di flettere ampiamente un corpo così lungo e mantenere comunque integrità.

Hanno perso la barra costituita dallo squamoso e dal postorbitale che separa le due finestre, semplificando ulteriormente il cranio diapside e aumentando la possibilità di movimenti intracranici. Il QUADRATO (= osso che unisce il mascellare superiore a quello inferiore) è mobile ed ha giunzioni cartilaginee aggiuntive rispetto ai Sauri che lo rendono ancora più flessibile.

Hanno una serie di ghiandole all'interno dell'apparato boccale che lubrificano l'interno della bocca e hanno anche la **ghiandola di Duvernoy** che produce veleno ed è collegata da dotti specifici ai denti veleniferi. Il veleno degli Ofidi è uno strumento di sopravvivenza fondamentale, in quanto spesso si nutrono di Vertebrati più forti e attivi. Il veleno paralizza le prede e neutralizza così la loro resistenza. È una forma di saliva altamente modificata. È prodotto da una ghiandola che corrisponde a quella parotide dei Vertebrati. L'azione tossica viene data non solo da una singola sostanza, ma da specifiche interazioni tra enzimi, proteine e tossine.

Una certa azione neurotossica è presente nel veleno di tutti i serpenti, ma possiamo distinguere tre macro-categorie di veleno ofidico in base all'azione tossica prevalente.

Tipologie di tossine:

- Neurotossine → sono sostanze chimiche velenose per il sistema nervoso. Lavorano interrompendo i segnali chimici (neurotrasmettitori) inviati dai neuroni. Possono ridurre la produzione di neurotrasmettitori o bloccare i siti di ricezione dei neurotrasmettitori. Altre neurotossine lavorano bloccando i canali del calcio a voltaggio dipendenti e quelli del potassio. Questi canali sono importanti per la trasduzione dei segnali lungo i neuroni. Le neurotossine causano la paralisi di muscoli che può portare anche a difficoltà respiratoria o morte. I serpenti della famiglia delle Elapidae producono veleno neurotossico (cobra, mamba, serpenti corallo...).
- Citotossine → sono sostanze velenose che distruggono le cellule del corpo. Inducono la morte della maggior parte delle cellule nei tessuti o organi (= NECROSI). Aiutano a digerire parzialmente la preda prima di essere mangiata. Sono specifiche al tipo di cellula che colpiscono (es. cardiotoxine danneggiano le cellule del cuore; miotossine le cellule dei muscoli; nefrotossine le cellule dei reni). Molte specie di serpenti hanno combinazioni di citotossine e possono produrre anche neurotossine e emotossine. Le citotossine distruggono le cellule danneggiando la membrana cellulare e inducendo la lisi cellulare. Possono anche indurre cellule a fare apoptosi (morte programmata). La maggior parte dei danni si verifica nel sito del morso.
- Emotossine → sono veleni del sangue che hanno effetti citotossici e possono anche interrompere i processi di coagulazione. Agiscono causando la rottura dei globuli rossi interferendo con i fattori di coagulazione del sangue e causando la morte di tessuti e danni agli organi. La distruzione dei globuli rossi e l'incapacità del sangue di coagularsi causa grandi emorragie interne. Accumulo di morte di globuli rossi provoca anche l'interruzione delle funzioni renali. Altre fanno raggruppare piastrine e altre cellule del sangue provocando coaguli che bloccano la circolazione sanguigna attraverso i vasi sanguigni e portare a insufficienza cardiaca. Serpenti della famiglia delle Viperidae producono queste emotossine.

La maggior parte dei serpenti velenosi iniettano il veleno nelle loro prede attraverso le zanne. Le zanne sono molto efficaci per iniettare il veleno nei tessuti dopo il morso e farlo fluire nella ferita. Alcuni serpenti sono anche capaci di sputare o espellere veleno come meccanismo di difesa. I

sistemi di iniezione venosa contengono 4 componenti principali: **ghiandole venose** (= sono ghiandole specializzate che si trovano nella testa e servono per la produzione e immagazzinamento del veleno), **muscoli** (= muscoli nella testa del serpente che si trovano vicini alle ghiandole venose e aiutano a spremere il veleno dalle ghiandole), **condotti** (= condotti che servono per il trasporto del veleno dalle ghiandole alle zanne), **zanne** (= denti modificati con canali che permettono l'iniezione del veleno).

La ghiandola del veleno può anche non esserci o non essere collegata da dotti ai denti veleniferi.

Questo porta a dividere la dentatura in 4 tipologie:

- **Aglifia** → dentatura di serpenti non velenosi. Serpenti della famiglia dei boidi, hanno una dentatura che serve per trattenere la preda mentre viene stritolata dalle spire del serpente.
- **Opistoglifia** → serpenti con denti più grandi nella parte posteriore della mascella superiore che hanno un canale longitudinale con la ghiandola velenifera. La pressione del morso stimola la ghiandola che rilascia il veleno e le scanalature nei denti permettono di far penetrare in maniera più efficace il veleno nella preda. Hanno principalmente veleno emotossico e sono letali solo per piccoli vertebrati. (serpenti della famiglia dei Colubridi). Il morso è solitamente meno pericoloso di molti altri in quanto i denti sono di piccole dimensioni, poco aguzzi, viene iniettato poco veleno, sono arretrati e il veleno è poco tossico. Anche se ci sono delle eccezioni come per BOOMSLANG (opistoglifo molto velenoso).
- **Proteroglifia** → hanno un paio di denti maggiori anteriormente nella mascella superiore. Ah denti cavi sono associate ghiandole velenifere attraverso serie di dotti. Vi fanno parte la famiglia degli Elapidi (cobra, mamba, serpente corallo ...). Il loro veleno è tra i più letali ed ha un'azione neurotossica. I canini iniettori hanno una profonda incisione posteriore dove scorre il veleno.
- **Solenoglifia** → hanno grandi denti veleniferi nella parte anteriore della mascella superiore e sono ripiegati orizzontalmente all'interno della bocca quando è chiusa mentre si estroflettono quando viene aperta e si dispongono perpendicolarmente al mascellare. Vi fanno parte la famiglia dei Viperidi (vipere e crotali) e sono i serpenti velenosi più specializzati. Possono aprire la bocca fino a 180° e i denti sono molto lunghi consentendo di iniettare il veleno in modo più efficace e più profondamente. Azione citotossica e emotossica.

In Italia sono presenti serpenti della famiglia dei Colubridi (non velenosi) e dei Viperidi (velenosi). Le vipere presentano nella composizione chimica del loro veleno enzimi (proteasi, colinesterasi, ribonucleasi, ialuronidasi) e proteine non enzimatiche. Esso provoca coagulazione, emolisi e cancrena nel sangue e nei vasi.

Presentano una pelle ricoperta di scaglie cornee (**squame**). Hanno anche il **quadrato mobile** che gli permette di muovere la mascella superiore vicino alla scatola cranica (meccanismo molto visibile nei serpenti, capaci di spalancare completamente le fauci per inghiottire le prede).

Arcosauri

Coccodrilli o Loricati

A questo gruppo appartengono i coccodrilli e gli alligatori. I loricati appartengono agli Arcosauri che ha sua volta fa parte dei gruppi basali estinti degli Arcosauromorfi. Questo clade ha avuto un grande successo evolutivo nel mesozoico.

Arcosauri

- Crocodylotarsi
 - Crocodylia
 - Phytosauridae †
 - Pseudosuchia †

I loricati sono i più grandi rettili viventi e sono “parenti” degli uccelli. Vivono in acqua o nelle vicinanze.

Hanno mascelle potenti, un muso allungato e denti aguzzi. Fanno cure parentali alla prole. Sono predatori attivi e tendono a vivere in gruppi con i loro simili. Possono digiunare per lunghi periodi di tempo.

I Crocodylia hanno un corpo largo e leggermente schiacciato, la coda appiattita ai lati e muscolosa, mascelle possenti e narici e occhi posti sulla parte superiore della testa.

Il corpo presenta squame di colore scuro sul dorso e chiaro sul ventre.

Hanno testa triangolare, zampe corte, robuste e palmate.

Si trovano in tutte le aree equatoriali e tropicali del pianeta. Vivono lungo il corso dei fiumi. Per nidificare preferiscono terreni umidi e ombreggiati.

Sono predatori semiacquatici.

Cranio → hanno un cranio diapside con finestre temporali distinte che sono delimitate dalla barra temporale superiore quella superiore (postorbitale e squamoso) e dalla barra temporale inferiore quella inferiore (jugale e quadrato-jugale). È molto sviluppata la parte rostrale per l'allungamento di premaxillari, maxillari e nasali. Dorsalmente vediamo un unico frontale che separa le due cavità orbitali, seguite causalmente dalle finestre temporali superiori. Lateralmente ci sono le finestre temporali inferiori. La narice è anteriore e consente di respirare con il muso a pelo d'acqua. I premaxillari, i maxillari, i palatini e gli pterigoidei si sono espansi ventralmente e medialmente con lamine ossee che si congiungono lungo la linea mediana e si uniscono ventralmente alla volta originaria della bocca costituendo un palato secondario ossificato. Così le coane si aprono dietro la cavità orale con un palato molle, un lembo carnoso, che completa la separazione tra le vie alimentari e le vie aeree nella bocca. Il palato secondario dà irrobustimento meccanico al muso allungato che è posto sotto stress durante la predazione. Costituisce un adattamento alla vita acquatica consentendo di afferrare e manipolare la preda sott'acqua e respirando con la punta del muso fuori. Le due metà della mandibola inferiore, anteriormente, non sono fuse, ma saldate da una linea con un legamento connettivale. Hanno robusti denti conici appuntiti di tipo tecodonte e una finestra mandibolare.

Tegumento → non hanno solo squame cornee ma anche massicci OSTEODERMI che gli conferiscono aspetto corazzato. Hanno solo ghiandole odorose nella parte inferiore della mandibola che producono feromoni usati durante il corteggiamento e nei comportamenti nuziali.

Scheletro → nella zona addominale ventrale, alcuni osteodermi sono modificati formando la GASTRALIA (= strutture simili a vertebre) che rinforzano la cavità pleuro-peritoneale e presiedono alla ventilazione polmonare.

Respirazione → mentre negli squamati è presente un polmone sacciforme simile a quello degli anfibi con muscolatura liscia intorno all'apertura; nei loricati il parenchima diviene molto compatto e il polmone ha una organizzazione interna più complessa. Si trova in una cavità pelvica chiusa posteriormente che la separa

dalla cavità addominale e si trovano in prossimità del fegato. Gli atti respiratori sono dovuti al movimento dei muscoli intercostali cui si associa ventilazione che si realizza con la presenza di una coppia di muscoli diaframmatici (collegano il setto trasverso epatico al cinto pelvico e contraendosi spostano posteriormente il fegato provocando una depressione nella cavità pleurica che richiama aria nei polmoni → **INSPIRAZIONE**) legati al fegato e di muscoli addominali (contraendosi, i muscoli diaframmatici si rilasciano e il fegato si sposta avanti comprimendo i polmoni e provocando la fuoriuscita dell'aria → **ESPIRAZIONE**).

Sistema circolatorio → il sangue che proviene dal corpo viene pompato dal cuore ai polmoni e quello proveniente dai polmoni a tutto il corpo. Abbiamo quindi una circolazione doppia. Il percorso cuore-polmoni è detto **piccola circolazione**, mentre quello corpo-cuore **grande circolazione**. Il ventricolo destro e sinistro non sono separati completamente nei Rettili. C'è un setto intraventricolare che però non li separa del tutto. Abbiamo quindi rimescolamento tra sangue venoso e arterioso e la circolazione è detta **doppia e incompleta**. Nel caso del coccodrillo però i ventricoli sono separati, per contro l'aorta e l'arteria polmonare sono collegate dal **forame di Panizza**.

Riproduzione → i maschi sono territoriali e possono accoppiarsi con più femmine. Le femmine depongono le uova vicino all'acqua (anche fino a 90 uova). Stanno in incubazione per un mese e mezzo e le femmine si prendono cura sia delle uova che dei piccoli. Sono ovipari e la temperatura di incubazione determina il sesso (alte maschi, basse femmine).

Dinosauri

Rettili diapsidi che si sono sollevati sugli arti posteriori assumendo un'andatura bipede grazie all'irrobustimento della caviglia, riduzione del numero di dita e una coda pesante che fa da contrappeso.

Il cranio presenta due nuove fenestre:

- **Finestra mandibolare**: apertura attraverso la mandibola
- **Finestra antorbitale**: apertura davanti all'occhio.

Ciò dimostra la continua tendenza dei tetrapodi a ridurre le ossa craniche con la fusione di ossa multiple e apertura di fenestre nel cranio. Questo aiuta ad alleggerire il cranio fornendo più spazio per i muscoli e altri tessuti e una maggiore flessibilità (kinesis) quando mangiano.

Caviglia → articolazione mesotarsale. Disposizione molto flessibile dove l'Astragalus (osso della caviglia prossimale mediale) ha un piolo che si inserisce nel calcaneo (osso della caviglia prossimale laterale). La rotazione avviene con queste due ossa. Questa articolazione è una semplice cerniera tra la gamba inferiore e astragalus e calcaneo e le ossa distali della caviglia. Questo limita la postura ad un orientamento più eretto, con un'andatura parasagittale (arti si muovono parallelamente alla colonna vertebrale e sono verticali).

La prima suddivisione del taxon Dinosauria è fatta sulla base della struttura del cinto pelvico. Questo è formato da 3 ossa (ileo che è in contatto con la colonna vertebrale, ischio e pube)

- Saurischia → pube orientato in direzione anteriore
 - Sauropodomorfi (quadrupede erbivori con ventriglio e gastroliti) → i più grandi tetrapodi. Avevano modificazioni della colonna vertebrale che permetteva il sostegno del peso del corpo (impossibile il bipedismo).
 - Teropodi (bipedi carnivori) → potenti carnivori con denti allungati e un grosso artiglio nel secondo dito di ciascun piede. A questa linea appartengono piccoli dinosauri dalla corsa veloce (*Velociraptor*); forme carnivore giganti (*Tirannosauri*) e anche gli UCCELLI (unico clade vivente di dinosauri). Hanno ossa con pareti sottili e cave, con un'impalcatura interna che fornisce grande resistenza.

Cranio → hanno una finestra premascellare.

Arti → hanno l'arto anteriore con 3 dita e quello posteriore con 3 dita e il primo dito dislocato.

- Ornitischia → pube rivolto posteriormente (=Uccelli). Essenzialmente erbivori.

Originariamente bipedi. Spostamento degli arti sotto il corpo. L'andamento bipede si è perso secondariamente.

Pterosauri (rettili volanti)

Primi vertebrati a volare. Avevano una membrana alare sostenuta da un quarto dito allungato; ossa cave leggere; sviluppo di aree cerebrali associate a coordinazione e vista; probabilmente erano endotermici. Avevano un cranio grande ma leggero, una regione occipitale ridotta, finestra antorbitale, orbite grandi e narici arretrate.

Gli arti anteriori potenti e modificati per il volo, mentre quelli posteriori gracili. Il quarto dito modificato per sostenere la membrana alare.

Le vertebre cervicali robuste, dorsali più piccole.

Ali → sostenute da un quarto dito (dito alare), le cui falangi erano allungate e la membrana alare era formata dalla pelle. La membrana alare era formata da 3 strati:

- *Strato superiore* → rafforzato da fibre ravvicinate chiamate actinofibrille
- *Strato interno* → muscoli e tessuti connettivi
- *Strato inferiore* → vascolarizzato che permetteva la corretta irrorazione sanguigna.

Ossso pteroide → sosteneva il propatagio ed era connesso ad un sistema di tendini e muscoli che consentiva dei movimenti che permettevano di modificare la geometria dell'ala.

Cranio → presentavano una vasta diversificazione di strutture. Hanno un cranio diapside con finestra antorbitale. In alcuni casi avevano il naso e le aperture antorbitali fuse in un'unica grande apertura (*fenestra nasoantorbitale*) forse per alleggerire il cranio durante il volo. Osservate anche finestre mandibolari. La maggior parte aveva mascelle allungate con una serie di denti aghiformi inseriti in alveoli, con denti molto grandi nella parte anteriore di mascelle e mandibole.

Alcuni ritengono che avessero uno strato isolante (tipo peli).

- Rhamphorhynchoidea (lunga coda e denti. Corte ali metacarpali)
- Pterodactyloidea (no coda, cresta dura. Lunghe ali metacarpali)

L'arto anteriore allungato sosteneva una membrana cutanea o **patagio** che formava la superficie dell'ala.

Aveva quindi un singolo dito allungato che sorreggeva una membrana cutanea rigida e resistente allo strappo. È analoga alle ali di uccelli (formate da penne inserite sul margine caudale dell'arto) e di pipistrelli (mano ingrandita e fornita di un materiale interdigitale). Le ali rappresentano un esempio di conversione evolutiva.

Euriapsidi

È un raggruppamento di rettili che includono forme marine di Era Mesozoica. Hanno una sola finestra temporale uguale alla finestra temporale superiore dei diapsidi.

Itiosauri

Primi fossi trovati anche prima di quelli dei dinosauri. Hanno arti di rettili noti ma forma di pesce.

Discendevano quindi da animali terricoli ma per motivi evolutivi erano tornati in acqua.

Avevano un rostro appuntito con bocca piena di denti. Avevano arti anteriori e posteriori trasformati in pinne; occhi sviluppati e inseriti in orbite. Pinna caudale simile a quella di uno squalo (verticale).

Erano vivipari, ossia non deponevano uova ma partorivano il piccolo già sviluppato (= mammiferi).

Plesiosauri "Quasi lucertole"

Conquistano il mare.

Hanno arti natatori allungati e di uguali dimensioni. Il collo era molto allungato e sosteneva una testa piccola con mascelle e dentatura da piscivori.

Teropodi

Uccelli

Gli **UCCELLI** si pensa vadano a collocarsi nel gruppo dei Celurosauri con i quali condividono varie caratteristiche:

- Andamento bipede
- Ossa cave
- Arti anteriori con 3 dita
- Un collo lungo ripiegato ad S
- Arto posteriore simile con un identico numero di falangi
- Penne a coprire il corpo

Archaeopteryx † → del Tardo Giurassico, assomiglia molto agli uccelli attuali. Scheletro craniale e postcraniale simile a quello di un Celurosauro corridore, con una lunga coda formata da numerose vertebre, arto anteriore a 3 dita con artigli e denti su mascelle e mandibola. Cranio ampiamente fenestrato, tronco breve e coda lunga, finestra antorbitale, pube verticale o diretto posteriormente, artigli ricurvi sulle dita delle zampe anteriori. Fossili con lunghe penne simili a quelle degli Uccelli. L'autopodio dell'arto anteriore è allungato e fornisce il supporto alle penne.

Evoluzione del volo

Ci sono due diverse teorie:

- 1) Arboreal Theory → antenati arboricoli che passano poi gradualmente al volo planato ed infine al volo attivo. L'estensione delle ossa dell' arto anteriore esaltata da una forma allungata, permettono agli antenati di Archeopteryx di paracadutarsi e scivolare tra gli alberi. Migliore teoria per molti anni.
- 2) Cursorial Theory → volo evoluto partendo da bipedi corridori che effettuavano balzi brevi finalizzati alla cattura degli insetti. Gli antenati usavano le lunghe e potenti zampe per correre veloce con le braccia stese, ed ad un certo punto si sono sollevati con le correnti d'aria e trasportati con un volo oscillante. Le ali non erano usate solo come spinta, ma anche per la stabilità.

UCCELLI MODERNI

Appartengono ai gruppi dei **Neorniti** che si suddivide in **Paleognati** e **Neognati**.

- Neorniti
 - Paleognati (Ratiti) → inetti al volo e di grandi dimensioni (struzzo, emu ...). Hanno sterno privo di carena (**ratiti**). Questo è una conseguenza secondaria alla perdita della capacità di volare, non è un caratteri primitivo. Hanno un palato paleognato, simile a quello degli antenati teropodi. Il vomere è grande e i palatini e gli pterigoidei sono saldamente uniti tra di loro.
 - Neognati → clade di maggiore successo, palato mobile. Ottimi volatori. Hanno palato neognato caratterizzato da un'articolazione mobile tra palatini e pterigoidei.

- Galloanserae
- Neornithes

Gli uccelli sono animali bipedi, omeoterme ed ovipari. Sono in tutti gli ecosistemi.

Caratteristiche:

- Ali provviste di penne e collegate al torace da robusti muscoli pettorali
- Hanno ossa cave (pneumatiche) che rendono minimo il peso dello scheletro che è completamente ossificato.
- Sacchi aerei → sparsi in tutto il corpo che alleggeriscono il loro peso e uno sterno provvisto di una carena mediana
- Numerose ossa fuse per garantire maggiore rapidità
- Hanno il becco rivestito da un cappuccio corneo (ranfoteca), privo di denti, che assume forme diverse in base all'alimentazione
- Cuore quadriloculare
- Organo di fonazione detto siringe
- Acido urico come principale catabolita
- Ovipari con fecondazione interna

La modificazione dello scheletro assiale degli uccelli è dovuta alla locomozione (volo e andatura bipede). Gli arti anteriori sono così specializzati che non possono essere usati per altri scopi che per il volo. Testa e becco svolgono svariate funzioni per l'alimentazione, la costruzione del nido e tutto ciò che di solito è svolto dagli altri anteriori nei Tetrapodi.

Scheletro → formato da cranio, colonna vertebrale, coste che formano la gabbia toracica, cinto scapolare, cinto pelvico dove si articolano arti anteriori e posteriori. Il cranio è diapside modificato, infatti le finestre temporali confluiscono nella cavità orbitale. È molto leggero e resistente. Le ossa sono sottili, la barra ossea tra le due finestre temporali è scomparsa formando una singola finestra temporale che si è fusa con l'orbita. Permane una sottile barra ossea formata dalla jugale e da quadrojugale e delimitata inferiormente dalla finestra temporale.

Il processo evolutivo è stato accompagnato da uno sviluppo delle dimensioni dell'encefalo; la scatola cranica si è fatta più ampia che non nei primi rettilomorfi assumendo così un aspetto rotondeggiante ed è tutta ossificata. Vista molto sviluppata con occhi e orbite grandi. In alcune specie c'è anello di ossa sclerotiche nella parete del globo oculare. Il mascellare si alleggerisce e il premaxillare forma un lungo becco ricoperto da un astuccio corneo dove si trovano le narici.

Le ossa sono cave con una struttura interna ricca di cavità delimitate da impalcature ossee (trabecole) spesso occupate da prolungamenti dei sacchi aerei (ossa pneumatizzate piene di aria che le rende leggere).

Becco → struttura anatomica esterna. Ha diverse forme in base agli adattamenti all'alimentazione. La regione tra occhi e becco è detta **lore** ed in alcuni casi è senza piume e colorata. È fissato a mascelle entrambe mobili per una maggiore apertura. Ha guaine di cheratina leggere ma robuste. Il dente dell'uovo o diamante è un rilievo del becco che il nascituro usa per rompere il guscio e cado dopo poco la schiusa. È formato da 3 parti: ranfoteca rinoteca mascellare ; ranfoteca gnatoteca mandibolare ; tomio.

La colonna vertebrale è specializzata per il volo e per l'andamento bipede. Lo scheletro deve essere rigido nella regione toracica e lombosacrale.

Hanno potenti muscoli per il volo. Nello sterno si inseriscono le coste toraciche e i muscoli toracici. Lo sterno ha una ampia lamina ossea appiattita (carena) dove si inseriscono i muscoli pettorali per il volo.

Le vertebre si dividono in cervicali (atlante, epistrofeo e molte vertebre e sono mobili, flessibili dando così libertà di movimento al collo durante il riposo e irrigidendolo in fase di volo); eteroceliche (con due superfici

articolari a sella che permettono ingranamento fra le vertebre contigue) ; toraciche (immobili e collegate alle coste, hanno uncini che fanno collegare le coste anteriori a quelle posteriori dando così più robustezza alla gabbia toracica. Le prime sono fuse e formano il notarium). La fusione di alcune vertebre e la presenza di sporgenze e uncini danno maggiore compattezza alla cassa toracica e rigidità allo scheletro. Ciò porta il torace ad essere più schiacciato e a maggiore vicinanza degli arti al centro di gravità del corpo (bilancia peso corporeo). Le vertebre lombari e sacrali sono immobili, le prime prive di coste e le seconde sono 2 spesso fuse con le lombari e le caudali a formare un'ampia piastra ossea detta **sinsacro**. Le prime vertebre caudali sono libere, mentre le ultime due si saldano (**pigostilo**) sostenendo le penne della coda.

Cintura pelvica → articola l'arto posteriore collegandolo alla regione sacrale della colonna vertebrale. Il bipedismo porta a arti posteriori lunghi e robusti e un cinto pelvico robusto. Le zampe e il cinto sostengono il corpo quando è a terra ed inoltre attutiscono l'impatto durante l'atterraggio. Il pube è allungato causalmente, parallelamente all'ileo e le ossa pelviche si sono saldate. Ileo fuso con sinsacro.

Spostamento in posizione caudale dei visceri e accorciamento del troco dovuto alla perdita della sinfisi pubica medio ventrale. Questo determina uno spostamento del centro di gravità sopra gli arti posteriori.

Arti posteriori → femore corto e tibia principale elemento di sostegno dello stilopodio. Fibula secca e sottile necessaria solo per inserzione di muscoli. Durante lo sviluppo la parte distale della tibia si fonde con la prima serie di ossa tarsali formando un nuovo pezzo scheletrico (**tibiotarso**). La seconda serie di ossa tarsali si fonde invece con le ossa del metatarso formando **tarsometatarso** dove si articolano le falangi delle 4 dita con unghie. Quasi tutte le zampe sono formate da 3 dita in avanti e 1 all'indietro.

Cintura pettorale → la cintura scapolare collega arti superiori con scheletro assile. L'arto anteriore è articolato in cintura pettorale (scapola, coracoide, clavicola); l'omero si inserisce nella fossa glenoidea nel punto di giunzione tra coracoide e scapola. Negli Uccelli il cinto pettorale è robusto e serve da sostegno per le ali. La scapola è una lamina sottile, il coracoide anteriore è un robusto montante che sostiene l'articolazione della spalla e le due clavicole si fondono formando la **furcula**. Nel cinto scapolare abbiamo 2 scapole, 2 coracoidi saldati allo sterno e la furcula unita allo sterno.

L'ala è formata da omero, ulna e radio; ossa modificate e una mano con 3 dita fuse alle ossa carpali e formando **carpometacarpo** e falangi ridotte. Il 2° dito è corto e sostiene delle penne (**alula**).

Penne → uniche degli uccelli. Sono escrescenze cornee dell'epidermide molto cheratinizzate con vacuoli pieni d'aria. Fanno la muta una volta all'anno almeno. Ci sono penne copritrici (sagoma aereodinamica), penne remigate (asimmetriche, lunghe e rigide ed effettuano manovre), penne timoniere (regolano la quota e la direzione), piume (isolante termico).

CORRELAZIONI TRA TEROPODI E UCCELLI

COLLO LUNGO E MOBILE A FORMA DI S
MODIFICAZIONI DEL CRANIO E DELLO SCHELETRO
PIEDE TRIDATTOLO
OSSO STERNALE FUSO (CARENATO SOLO NEI VERI UCCELLI)
SQUAME EPIDERMICHE

PRINCIPALI DIFFERENZE TRA RETTILI E UCCELLI

CODA LUNGA NEI RETTILI E MOLTO RIDOTTA NEGLI UCCELLI
PRESENZA O ASSENZA DI STERNO CARENATO
PRESENZA O ASSENZA DEI DENTI
OSSA PIENE NEI RETTILI E CAVE NEGLI UCCELLI
FUSIONE DEI CARPALI NEGLI UCCELLI
SQUAME NEI RETTILI E PENNE NEGLI UCCELLI
MODALITA' DI RESPIRAZIONE

Tegumento → è costituito da cute o pelle, dall'ipoderma e da vari annessi cutanei. La cute è formata da EPIDERMIDE (epitelio pluristratificato e ectoderma) e DERMA (tessuto connettivo, mesoderma).

Epidermide

Dove è più spessa ha uno strato aggiuntivo (strato lucido). Sempre epitelio pluristratificato con strato di cellule ricche di cheratina. Non è vascularizzato ed è nutrito da derma sottostante. Le cellule perse sono rimpiazzate da cellule staminali che si trovano nello strato basale o germinativo.

È formato da 4 strati (da esterno):

- Strato corneo → più file di grandi cellule, prive di nucleo con citoplasma occupato quasi del tutto da cheratina. Cellule molto appiattite ed embricate tra di loro.
- Strato granuloso → 1-4 file di cellule appiattite che hanno nel citoplasma granuli di cheratina. Il nucleo mostra fenomeni di degenerazione.
- Strato spinoso → formato da più file di cellule di forma poligonale che iniziano a produrre cheratina. Cellule sono legate da desmosomi.
- Strato basale o germinativo

Derma

Ha una struttura connettivale. Caratterizzata da cellule e matrice extracellulare, formata di sostanza fondamentale (o amorfa) dove sono immerse fibre collagene e elastiche.

La sostanza amorfa è costituita da proteoglicani e glicoproteine che legano numerose molecole di acqua e formano strutture tridimensionali che offrono resistenza alla compressione. La presenza delle fibre conferisce resistenza alla tensione.

Le fibre collagene dona resistenza alla trazione e quelle elastiche lo rende capace di accorciarsi e distendersi durante i normali movimenti.

Presenta uno strato reticolare formato da tessuto connettivo denso che circonda i capillari, i follicoli piliferi, le ghiandole sudoripare e sebacee e i nervi.

Principali elementi cellulari sono i FIBROBLASTI, poi sono anche presenti cellule pigmentate o cromatofori, cellule adipose, fibre muscolari lisce, singoli globuli bianchi e macrofagi.

Distinguiamo 2 strati:

- Strato lasso → superficiale, dove fibre sono disposte in modo irregolare
- Strato compatto → profondo, fibre impacchettate.

I vasi sanguigni attraversano il derma e nello strato profondo può presentate TESSUTO ADIPOSITO e TESSUTO MUSCOLARE. Quando il derma protrude nell'epidermide parliamo di PAPILLE DERMICHE.

Ipoderma

Formato da tessuto connettivo lasso con molte fibre elastiche. Connette bassamente il derma ai tessuti sottostanti consentendo lo scivolamento della pelle e il sollevamento di pieghe. Poco sviluppato negli eterotermi rispetto agli omeotermi.

Vi si accumula il grasso sottocutaneo.

Gli Uccelli ereditano dai Rettili sia l'alfa cheratina (strato corneo) sia la beta cheratina (penne).

La loro cute è sottile. L'epidermide è formato da 4 strati:

- Strato corneo
- Strato di transizione → cellule di natura squamosa.
- Strato intermedio
- Strato germinativo

I principali derivati epidermici che troviamo sono le PENNE. Esse sono costituite da cellule completamente cornificate (β -cheratina). Servono sia per il volo, ma anche per intrappolare aria e ridurre il flusso di

vicinanza della pelle; rendere minima la perdita di acqua del corpo per evaporazione e formano strato isolante per mantenere alta la temperatura.

Esistono in 3 varietà morfologiche:

- Penne di contorno → ha un'asse centrale la cui base si chiama CALAMO ed è collocata in un follicolo nello spessore della pelle (derma), mentre la parte sporgente si chiama RACHIDE. Da questo si dipartono 2 file di BARBE filamentose da cui partono le BARBULE. L'insieme delle barbe di ognuna delle due file che partono dal rachide formano il VESSILLO. Le barbule hanno UNCINI (AMULI) che le fanno agganciare tra di loro dando al vessillo una struttura coerente, resistente e flessibile. Se si separano possono riunirle con il becco. Il calamo è cavo e accolto nel follicolo della penna dove ci sono muscoli che aumentano o diminuiscono l'inclinazione della penna sulla superficie cutanea e la fanno ruotare sul proprio asse. Delimitano il contorno dell'animale e definiscono la sagoma. A livello delle ali hanno maggiore sviluppo e si chiamano **REMIGANTI**. Le remiganti sono inserite a ventaglio sul margine posteriore della mano e dell'avambraccio e formano la parte portante dell'ala. A livello della coda prendono invece il nome di **PENNE TIMONIERE** e sono inserite nelle 6 vertebre caudali a cui si aggiunge il pigostilo. Servono per manovrare e frenare durante il volo. I follicoli hanno distribuzione in regioni definite e quindi non si sviluppano uniformemente su tutta la superficie, ma solo nelle PTERILI (aree distinte).
- Filopiume → hanno rachide sottile, calamo corto e le barbe mancano del tutto o quasi. Sono associate alle penne di contorno e crescono alla loro base. Possono percepire la posizione delle altre penne grazie al follicolo con numerose terminazioni nervose e le aiutano nelle loro funzioni. Funzione propriocettiva.
- Piume → penne molli poco resistenti, prive di rachide, ma con una corda struttura assile (calamo) da cui partono le barbe. Servono come rivestimento, limitare la dispersione di calore e assorbimento di umidità. Sono corte e più vicine al corpo dove intrappolano il calore corporeo. Quando si sviluppano ricoprono tutto il corpo dei pulcini e nell'adulto formano un soffice rivestimento a diretto contatto con la pelle, coperto dalle penne di contorno. Si trovano nell'addome.

Nel derma si trovano anche molti tipi di recettori sensoriali. C'è un complesso sistema di terminazioni nervose sensoriali costituito dai **corpuscoli di Herbst**. Sono associati ai follicoli delle penne e servono come meccanocettori per rilevare le vibrazioni del suolo e le variazioni delle correnti d'aria. Il derma è separato dalla sottocute da un sottile strato di fibre elastiche. Il sottocute è formato da tessuto connettivo lasso, grasso e muscoli usati per la regolazione della tensione della cute.

Il derma determina il destino dell'epidermide. Le penne si formano in seguito ad interazioni epitelio-mesenchimali tra epidermide e mesenchima dermico.

Formazione penne

Le cellule mesenchimali formano un aggregato (papilla dermica) sotto l'epitelio, sollevandolo e formando un placode. La papilla dermica spinge in fuori l'epidermide, il placode si solleva e forma una struttura tubolare che è l'abbozzo della penna. Le cellule epidermiche si moltiplicano molto più velocemente di quelle dermiche e vanno a formare una depressione chiamata FOLLICOLO. Alla base del follicolo ci sono cellule di origine epidermica disposte a collare che sono in attiva moltiplicazione (COLLETO). Questa zona è quella proliferativa della penna in accrescimento. Il colletto si può dividere in parte ventrale e parte dorsale. Nella parte distale, l'epidermide si delamina e si forma una guaina esterna (PERIDERMA).

All'interno si formano colonne cornificate che formano le colonne che daranno origine alle barbe. La polpa dermica all'interno del follicolo fornisce nutrienti per la crescita della piuma ed è anche fonte di pigmenti.

La formazione di squame e penne è molto simile. Sono influenzate dalle stesse proteine regolative:

- **Sonic hedgehog (Shh)** → induce la proliferazione. Avviene durante il normale sviluppo embrionale e nella crescita. Negli adulti rimane inattiva tranne per il mantenimento e la riparazione dei tessuti. L'attivazione anomala ha un ruolo importante nella patogenesi di alcuni tipi di tumore. Questa molecola si diffonde producendo un gradiente di concentrazione e le cellule si sviluppano nei vari tessuti in base alla concentrazione di SHH. Questa via è fondamentale per la regolazione dell'organogenesi (differenziamento dita, arti, sistema nervoso e denti). Hedgehog richiede il colesterolo per la scissione di Hedgehog dall'apoproteina all'oloproteina e la diffusione attraverso la matrice extracellulare. Quando hedgehog non è legata alla Patched protein, la smoothed protein viene inibita e di conseguenza PKA e SLIMB fosforilano Ci che viene scisso. Una parte di Ci funziona da repressore della trascrizione dei geni di Hedgehog. Se invece Hedgehog si lega alla Patched protein, Smoothened protein non viene inibita e di conseguenza inibisce invece PKA e Slimb. Ciò stabilizza Ci che lega un co-attivatore della trascrizione (CBP) e permette la trascrizione dei geni di Hedgehog.
- **Bone morphogenetic protein 2 (Bmp2)** → regola il livello di proliferazione e favorisce il differenziamento. Ha un ruolo importante nello sviluppo di ossa e cartilagine.

Sia per le squame che per le penne, la fase iniziale dello sviluppo è simile, con Shh e BMP-2 espressi in domini separati nel placode ectodermico iniziale.

Nella gemma della penna i domini si spostano poi nella regione distale della gemma determinando l'allungamento. Dopo di che l'espressione dei due fattori si localizza nell'epitelio che separa le creste delle barbe in formazione. Le due proteine stabiliscono così uno schema per la crescita delle barbe e per la formazione del rachide.

Gli Uccelli presentano zampe e piedi con squame cornee ed alcuni hanno le dita palmate per il nuoto (con membrana cutanea). Permangono le unghie retti liane con forme diverse. In molte specie sono solo nell'arto posteriore, mentre negli uccelli primitivi erano in tutti gli arti.

Uropigio → una delle poche ghiandole presenti nella cute. È una ghiandola voluminosa, bilobata che si trova alla base della coda. È una ghiandola sebacea che serve per impermeabilizzare il piumaggio. Ha un'azione idrorepellente e antiparassita, coinvolto nella produzione di feromoni.

Sistema respiratorio → a causa del loro metabolismo elevato, il sistema respiratorio deve essere efficiente. I polmoni sono piccoli e posti dorsalmente nella gabbia toracica, contro le coste all'interno di una cavità pleurica. Essi sono connessi a sacchi aeriferi che sono tra i visceri e nelle ossa. I sacchi aeriferi sono raggruppati sia anteriormente che posteriormente e si espandono durante l'inspirazione immagazzinando aria fresca e permettendo ai polmoni di mantenere un volume fisso. Il 75% dell'aria resta all'interno delle sacche che si connettono con le cavità ossee, mentre il 25% va verso i polmoni. Molti hanno 9 sacchi aerei: 1 interclavicolare, 2 cervicali, 2 toracici anteriori, 2 toracici posteriori, 2 addominali.

Le vie respiratorie sono composte da trachea che si biforca in 2 bronchi principali (mesobronchi). Questi sono collegati ai sacchi aeriferi posteriori e si diramano nel polmone con bronchi secondari (bronchi mediodorsali). Durante il decorso si ramificano fino a formare bronchi secondari che portano a sottilissimi dotti vascolarizzati (parabronchi) dove fluisce l'aria. I parabronchi uniscono i bronchi mediodorsali con quelli medioventrali. Quest'ultimi sono a loro volta connessi con i sacchi aeriferi anteriori e con il bronco primario. Dai parabronchi gemmano molti capillari aeriferi che si anastomizzano con capillari sanguigni adiacenti. Capillari si intrecciano formando un labirinto respiratorio dove avvengono scambi gassosi. L'aria scorre in una sola direzione.

I polmoni sono ventilati dai movimenti oscillatori dello sterno che espande e comprime i sacchi aeriferi.

Durante l'inspirazione l'aria entra e arriva attraverso il mesobronco alle sacche aerifere posteriori; mentre durante l'espiazione l'aria sempre ricca di ossigeno viene spinta verso i parabronchi e di conseguenza nei capillari aeriferi dove avvengono gli scambi respiratori. Nella successiva respirazione, mentre l'aria nuova raggiunge le sacche aerifere posteriori, l'aria che era passata attraverso i capillari e deossigenata, va nelle sacche aerifere anteriori attraverso i bronchi anteriori e poi passando dalla trachea esce.

Siringe → organo fonatorio degli Uccelli. Si trova alla base della trachea, nella biforcazione con i bronchi principali. È formata da ripiegamenti della tonaca mucosa compresi tra gli anelli cartilaginei.

Apparato circolatorio → circolazione doppia e completa. Cuore grande che pulsa a ritmo sostenuto. La suddivisione del ventricolo è completa. Per mantenere la temperatura alcuni entrano in uno stato di TORPORE (stato di inattività).

Sistema nervoso → il SNC è formato da cervello e midollo spinale. Il SNP da nervi craniali e spinali, nervi autonomi e gangli e organi di senso. Serve per avere informazioni sull'esterno, rispondere alle informazioni, trattenere informazioni e coordinare gli impulsi ai muscoli scheletrici e ai visceri.

L'olfatto può essere più o meno importante. Sono sviluppati in specie che nidificano nel terreno, ittiofaghe o che si nutrono di animali morti. Ogni narice si immette in una camera anteriore collegata ad una intermedia (collegata alla bocca tramite la coana) fino ad una posteriore a fondo cieco. Le prime due hanno epitelio respiratorio (epitelio ciliato con cellule caliciformi e tonaca mucosa vascolarizzata), mentre quella posteriore epitelio olfattivo.

L'orecchio è molto sensibile. Membrana timpanica ampia per buona amplificazione onde sonore. Orecchio esterno con canalicolo che mette in comunicazione la membrana timpanica con l'esterno.

Canalicolo (esterno) → timpano → orecchio medio (cavità timpanica e ossicini), c'è la columella che trasmette onde sonore all'orecchio interno con il quale è in contatto. L'orecchio interno ha 3 canali semicirculari; sacculo e utricolo (organi di equilibrio statico) e coclea (solo per funzioni acustiche).

!!! Occhio → formato da 4 componenti principali:

- **Sclera** → mesenchimale, è una membrana trofomeccanica (=coroide). È ricca di fibre collagene e anteriormente si differenzia nella **cornea** (trasparente e serve per la messa a fuoco).
- **Coroide** → mesenchimale, è una membrana trofomeccanica (=sclera). Interna alla sclera, si ispessisce anteriormente nei **corpi ciliari** (funzione secernente) e continua nell'**iride** (diaframma, regola la quantità di luce che raggiunge la retina), pigmentata e ricopre parzialmente il cristallino.
- **Retina** → ha i fotorecettori, su di essa è focalizzata l'immagine. Componente fondamentale per la visione essendo la sede delle cellule recettoriali, i coni e i bastoncelli, responsabili della trasformazione dell'energia luminosa in potenziale elettrico. Riceve ed elabora le informazioni visive e contiene fotorecettori (*coni e bastoncelli*) che le trasferiscono ai neuroni.
La luce viaggia attraverso strati di neuroni trasparenti e viene assorbita da coni e bastoncelli (strato foto recettivo) sul fondo della retina. Dopo di che l'informazione visiva viene processata attraverso diversi strati di neuroni e infine converge sulle cellule gangliari, i cui assoni arriviamo al cervello.
- **Cristallino** → ectoderma, ha il compito di mettere a fuoco l'immagine sulla retina. Ha un'apertura centrale **pupilla** (permette l'entrata della luce all'interno del bulbo oculare).

Tra cornea e iride troviamo la **camera anteriore** che contiene **umore acqueo** (contribuisce alla messa a fuoco delle immagini e a dare volume all'occhio).

Dietro al cristallino troviamo il **corpo vitreo**, un mezzo gelatinoso che serve come sostegno riempiendo l'occhio; protezione ammortizzando urti; visione essendo trasparente permette il passaggio della luce e fa parte dell'apparato diottrico.

La luce proveniente da un oggetto viene rifratta dalla cornea e dal cristallino e focalizzata nella retina.

Gli occhi degli Uccelli sono molto sviluppati. Ha forma globulare e anteriormente presenta la cornea mentre posteriormente troviamo il nervo ottico. Il globo ha tre membrane concentriche (pareti):

- 1) Tunica fibrosa (sclera) → è resistente e rinforzata da ossa o cartilagine e sta posteriormente all'anello sclerale. Davanti c'è la cornea fatta di tessuto connettivo.
- 2) Uvea → membrana intermedia che comprende coroide, corpo ciliare e iride.
- 3) Retina → ricca di vasi sanguigni. Da essa si stacca il **PETTINE**, struttura peculiare dell'occhio degli Uccelli che è formata da capillari e circondato da tessuto pigmentato e coperti da una membrana. Si stacca nel punto dove le fibre provenienti dalle cellule gangliari della retina si uniscono per formare il nervo ottico.

Apparato digerente → costituito da becco, esofago (GOZZO), proventriglio, ventriglio, intestino e cloaca. Il cibo deve essere digerito con facilità per economizzare sul peso del corpo e immagazzinare energia.

Becco: forme diverse in base all'alimentazione. La lingua (protetta da un astuccio corneo) ha forme diverse e solitamente non è protrudibile. La lingua ha una importante funzione nel manipolare il cibo. Mancano i denti.

Esofago: nella porzione mediana o terminale si distingue il GOZZO dove vengono conservati temporaneamente i semi per ammorbidirli con acqua e fermentazione batterica. Il cibo viene poi trasferito allo stomaco in base allo stato di riempimento dello stesso. Il gozzo viene usato anche per trasportare il cibo alla prole.

Stomaco: formato da una parte anteriore o stomaco ghiandolare (**proventriglio**) che ha funzione chimica e uno stomaco muscolare (**ventriglio**) con funzione meccanica. Il ventriglio sostituisce l'apparato masticatore e partecipa alla digestione enzimatica delle proteine. Nel proventriglio ci sono corpi ghiandolari composti che sfondano nel fondo delle fossette gastriche. Nella mucosa ci sono ghiandole tubulari semplici. Il ventriglio ha ghiandole nella mucosa che secernono la COILINA che si mette sopra la mucosa formando uno spesso strato.

Intestino: è il principale organo di digestione e dell'assorbimento. Riceve bile da fegato e succo pancreatico da pancreas. Si divide in grande e piccolo, tenue (duodeno, digiuno e ileo) e crasso (retto, appendici ciecali). Nella mucosa ci sono villi intestinali. L'epitelio ha cellule assorbenti, colonnari e cellule caliciformi. Ci sono anche ghiandole intestinali.

L'intestino crasso è formato da un tratto rettilineo e da due lunghe appendici che originano da essi, i ciechi. Ha parete più spessa del tenue. Serve per fermentare e digerire cibo, assorbimento nutrienti. L'intestino si apre nella cloaca.

Borsa di Fabrizio → organo linfoide primario degli Uccelli dove si sviluppano e maturano linfociti B. si trova nella parte dorsale dell'ultimo tratto dell'intestino. A maturità presenta lobuli borsali che presentano una zona corticale con linfociti B ed una zona midollare con linfociti rari accolti nelle maglie di un reticolo di cellule epiteliali (organo linfoepiteliale). La midollare ha una membrana epiteliale continua con l'epitelio della mucosa intestinale. I linfociti B raggiungono gli organi linfoidi secondari periferici attraversando le venule post-capillari.

Riproduzione → sono nidacei. Fanno le uova e la prole può essere **precoco** (= coperta da piume e lanuggine, in grado di nutrirsi da sola poco dopo la schiusa. Galliformi e trampolieri) o **inetta** (= cieca e priva di piume, necessita le cure da parte degli adulti. Passeracei e rapaci). Nel caso di alcune specie più longeve, le uova vengono deposte meno in quanto la sopravvivenza della specie non è affidata alla quantità di prole ma alla longevità.

Specie che non volano → discendono da uccelli che volavano. Hanno poi mutato il comportamento per questioni di sopravvivenza.

Paleognati

Hanno il cervello ridotto, sterno ridotto e non carenato. Non hanno il pigostilo e possono sviluppare artigli sul dito alare.

Caratteristiche comuni di uccelli che non volano:

- Corpi adattati per correre e nuotare
- Ossa delle ali più piccole, ma più massicce
- Non hanno lamina ossea sul petto.
- Piumaggio abbondante, non devono essere leggeri e aerodinamici

Ali → usate per rimanere in equilibrio quando corrono.

Vivono in isole dove numero di predatori minore. Essendo il volo molto dispendioso a livello energetico, se un animale vive dove non ha bisogno di volare, le ali si sono ridotte e ha avuto quindi un vantaggio evolutivo. I costi metabolici tra volo e nuoto hanno dimostrato che è stata l'ottimizzazione delle prestazioni natatorie a far perdere la capacità di volare ai pinguini.

SINAPSIDI

Tra i più antichi amnioti, sembra ci fosse un gruppo di anapsidi con una sutura aperta tra la volta cranica e la regione della guancia. Era quindi una fessura delimitata dalle ossa sovratemporale e postorbitale sopra e squamoso sotto, coperto da tessuto connettivo. I margini delle ossa risultavano meccanicamente avvantaggiati per l'attacco dei muscoli mascellare. Alcuni dei muscoli adduttori della mascella inferiore avrebbe quindi potuto trovare un vantaggio nell'aggancio in questa regione e la selezione naturale potrebbe aver favorito l'allargamento dell'interruzione, dando così origine ad un'area per l'aggancio dei muscoli sempre più grande e alla fine la finestra temporale dei sinapsidi.

Mammiferi

Derivano da una sottoclasse di Rettili che si evolvono lungo una direttrice autonoma.

Quando nel Cretaceo i dinosauri si estinguono, i Mammiferi rimangono i Vertebrati dominanti. Anche se i mammiferi hanno un'origine contemporanea ai dinosauri, derivando da Rettili Sinapsidi.

I Sinapsidi più antichi sono i **Pelicosauri**.

I Sinapsidi rappresentano un gruppo di Rettili con una sola finestra temporale. Quando i Pelicosauri si estinguono alla fine del Permiano, avevano dato origine già ad una nuova specie i **Terapsidi** che si differenziano in diversi sottogruppi.

Sinapsidi

- Pelicosauri † → dimensioni medio-grandi; postura primitiva sprawling.
 - Edafosauridi → erbivori, vela dorsale sostenuta da spine vertebrali con spine che sporgono lateralmente. Dentatura omodonte.
 - Sfenacodontidi → carnivori, vela con spine vertebrali lisce. Eterodonti con denti taglienti.
- Terapsidi → I primi terapsidi con postura più efficiente (semieretta). Finestra temporale e canini ingranditi; modificazioni scheletriche per uno stile di vita più attivo; gli arti si spostano sotto il corpo e si mettono in posizione parasagittale; riduzione della coda.
 - Vari gruppi estinti
 - Dinocefali
 - Gorgonopsi → erano endotermici, avevano uno scheletro leggero per una vita attiva. Zampe lunghe. Arti posteriori quasi parasagittali. Riduzione cinto pettorale, della coda e rotazione posteriore del calcagno incompleta. Il quadrato si rimpicciolisce e lo squamoso scende verso l'articolazione mandibolare. Si inizia ad

avere un palato secondario (= piano osseo che separa la cavità della bocca da quella in cui sboccano le coane, cibo ed aria seguono percorsi diversi).

- Terocefali → comparsa rudimentale modificazione delle cavità nasali. Si formano conche nasali formate da creste ossee con tonaca mucosa vascolarizzata. Nei mammiferi attuali le conche hanno ruolo di umidificare l'aria durante il passaggio nelle vie nasali e scambiare calore tra aria e sangue.

I terocefali sviluppano già finestre temporali posteriori più ampie con muscoli masticatori più grandi e postura più eretta. Comparsa di palato secondario rudimentale.

- Cinodonti → progenitori diretti dei mammiferi. Sono endotermici. Include i moderni mammiferi e gli antenati estinti. Metabolismo elevato che necessita rapida digestione. Masticazione consentita da nuovi denti (molari). Abbiamo quindi una ristrutturazione del cranio con la formazione di un palato secondario (mangiare e respirare contemporaneamente). Riduzione delle coste lombari. Progressiva riorganizzazione del cranio che potenzia la masticazione e l'apporto energetico. Sviluppo del massetere che rafforza la muscolatura (muscolo della masticazione) agevolando la frammentazione del cibo.

Nei sinapsidi basali abbiamo la comparsa di una finestra temporale sinapside. Il muscolo primario responsabile della chiusura della mascella inferiore (**adduttore della mandibola**) aveva origine dalla superficie della scatola cranica, della periferia della finestra e della lamina tendinea che ricopriva la finestra stessa e si inseriva sulla **eminenza coronoide** che si ergeva dorsalmente sulla mandibola. Il **muscolo pterigoideo** (muscolo masticatorio) si originava sul lato ventrale del palato e si inseriva sul lato mediano della mandibola. Nei Cinodonti il muscolo adduttore della mandibola si ingrandisce e potenzia differenziandosi in **muscolo temporale** e in **muscolo massetere** (superficiale e profondo). La finestra temporale si amplia con l'aumento dei muscoli della mandibola e l'espansione del cervello e della scatola cranica. Con l'ampliamento della finestra anche le ossa del tetto dermico subiscono un riarrangiamento. Rimangono la barra postorbitale, una barra ossea (**arcata zigomatica**) che delimitava ventralmente la finestra e l'orbita e una sottile striscia ossea medio dorsale. L'arcata è formata da osso jugale (zigomatico) e parte dello squamoso (temporale). Il muscolo temporale si originava sulla superficie della scatola cranica e dai margini della finestra temporale ma, ora, si inserisce su una grande espansione del dentale (**processo coronoide**) evolutosi dalla più piccola eminenza coronoide del sinapside basale. Il massetere si originava dall'arco zigomatico. Ora il massetere profondo si inserisce sulla superficie laterale del processo coronoide e nelle regioni adiacenti alla mandibola, mentre il massetere superficiale è inserito in prossimità dell'angolo posteriore della mandibola. Il muscolo pterigoideo si mantiene inalterato. Il dentale si espande rispetto alle altre ossa della mandibola. I cambiamenti della mandibola consentono di rafforzare il morso e un controllo dei movimenti della mandibola. Il temporale e il massetere profondo tiravano una mandibola verso l'alto e in direzione caudale, mentre il massetere superficiale tirava l'alto e avanti. L'azione dei masseteri provocano uno spostamento laterale della mandibola. Con la modificazione dei muscoli, si modificano anche le mascelle con la formazione di una nuova articolazione e due ossicini uditivi nell'orecchio medio. Presenza di una **lamina riflessa** che nei Cinodonti più complessi si ripiega formando un anello completo a cui è associata la membrana timpanica.

Nei primi mammiferi abbiamo il passaggio dell'articolazione della mandibola al dentale e allo squamoso che trasforma l'articolare, il quadrato e la columella in ossicini dedicati all'udito.

Processo condiloideo → 4 ossa che partecipano alla cerniera dell'articolazione: il dentale e l'articolare che formano il condilo articolare arrotondato sulla mandibola, e il quadrato e lo squamoso che formano la fossa mandibolare dove si inserisce il condilo. Nella transizione a Mammiferi la componente squamoso-dentale si ingrandisce e formerà l'intera articolazione.

Il **CONDILO** è una protuberanza che si trova all'estremità di un osso permettendogli di articolarsi con la concavità dell'articolazione opposta. Queste ossa si incorporano alla cavità dell'orecchio medio formando il **martello** (articolare) e l'**incudine** (quadrato). L'incudine mantiene la connessione con la columella che si riduce formando la **staffa**. Il piccolo osso prearticolato nella mascella inferiore, si riduce e costituisce il **manubrio**; l'angolare e la lamina diventano **osso ectotimpanico**. La lagena e il dotto perilinfatico si allungano e formano la **coclea**.

Palato secondario → le coane dei sinapsidi basali si aprivano sempre nelle cavità boccali, mentre nei più evoluti Cinodonti delle estensioni di premaxillari, palatini e mascellari si accrescono ventralmente e medialmente e si uniscono formando un piccolo palato duro, posto ventralmente alla volta originale della bocca (palato primario). A questo punto nell'evoluzione la parte rostrale del palato primario regredisce dando lo spazio per la formazione delle cavità nasali. I vomeri diventano uno mediano dorsale al palato duro e forma la parte ventrale del setto nasale. Le coane si aprono indietro nella cavità boccale. Al palato duro si aggiunge un palato molle carnoso che separa la porzione nasale della faringe (dove sono le coane) dalla porzione orale della faringe. Le vie aeree e alimentari sono così separate e si riuniscono nella parte più caudale della faringe (porzione laringea). Palato duro unito al palato molle formano il **PALATO SECONDARIO** che consente ai mammiferi di masticare cibo e continuare a respirare. La respirazione si blocca solamente quando il cibo viene inghiottito e passa dalla laringe all'esofago. Inoltre questa separazione consente ai neonati di succhiare il latte.

Denti → i denti conici dei sinapsidi basali non erano accolti in alveoli, ma inseriti sul palato e sulle mascelle. Con la formazione del palato secondario i denti vengono infissi in cavità alveolari (**tecodonte**) e si differenziano in base alle funzioni svolte (**eterodonte**). I denti nella parte frontale sono piccoli e taglienti (**incisivi**), seguono i **canini** più grandi e i **denti giugali** (premolari) che servivano per tranciare e lacerare le prede. Nell'evoluzione si formano poi i **molari** per una migliore masticazione e si riducono di numero per permettere l'evoluzione di ossa dell'orecchio interno.

I premolari hanno **cuspidi** che concentrano la forza del morso.

Cranio → si articola sulla colonna vertebrale con due condili occipitali che riducono la tensione sulla spina dorsale quando la testa si muove e consente un controllo più preciso dei movimenti.

Mammiferi

Presenza di un unico osso nella mandibola : **OSSO DENTALE**.

Si forma una nuova articolazione della mandibola tra osso dentale e squamoso. Questa è definita **mammaliana**.

Hanno 3 muscoli per i movimenti masticatori:

1. **Masseteri** → per la chiusura lenta e potente delle mascelle con movimenti masticatori avanti-indietro-laterali
2. **Temporali** → per chiusura rapida e forte delle mascelle in un piano verticale
3. **Pterigoidei** → fanno movimenti laterali delle mascelle

Lo studio dei denti dei Mammiferi è fondamentale per gli studi filogenetici, in quanto ogni specie si è specializzata.

I denti sono importantissimi in quanto rendono la masticazione efficiente e consentono al sistema digerente di assimilare al massimo il cibo, fondamentale per un animale con metabolismo elevato.

Un dente maturo è formato da **dentina** (tessuto simile ad osso) ricoperta da **smalto** duro. Nella **cavità della polpa** troviamo vasi sanguigni e nervi. Sopra la gengiva c'è la **corona**, parte del dente che si consuma, mentre nella gengiva troviamo la **radice**. Nei Tetrapodi sono limitati ai margini della mascella e a volte nel palato. Sono collegate ai tessuti sotto da fibre di tessuto connettivo che formano **legamento periodontale** e anche da **cemento** (= osso acellulare non vascolarizzato).

I denti sono inseriti negli alveoli (cavità nell'osso mascellare e mandibolare). Sono **ETERODONTI**: incisivi e canini hanno margini taglienti, mentre molari e premolari servono per tritare. Alcuni sono detto **polifodonti** (= nuovi denti si formano dai germi del dente che sono mantenuti per tutta la vita mentre quelli vecchi cadono e si consumano. Un nuovo dente si forma prima che l'altro venga perso e appena il dente matura, la radice di quello vecchio viene riassorbita e il dente si allenta e cade). Molti Mammiferi sono anche **difodonti** (= hanno solo due dentizioni, da latte e permanente). C'è una precisa occlusione tra i denti della mascella superiore e inferiore. Si alterano cuspidi e solchi per la masticazione in modo precisa.

Mammiferi primitivi

- Morganucodonti → piccolo mammifero simile a toporagno. Insettivoro e artigli per arrampicarsi.
- Multitubercolati → onnivori, simili a roditori. Premolari enormi con creste taglienti e molari con superficie tritillante con una serie di piccole cuspidi che sembravano tubercoli.

Caratteristiche Mammiferi:

- Presenza di peli, strutture di origine epidermica
- Ghiandole mammarie
- Ghiandole pluricellulari a livello della cute (sudoripare e sebacee)
- Tre ossicini nella cavità dell'orecchio medio (staffa, incudine e martello)
- Presenza orecchio esterno (padiglione auricolare)
- Dentale (=osso unico della mandibola)
- Scatola cranica con minor numero di ossa
- Cranio con palato secondario ed articolato con la colonna vertebrale grazie ai due condili occipitali
- Turbinati estesi che migliorano olfatto
- Colonna vertebrale regionalizzata e con 7 vertebre nella regione cervicale e 2/3 in quella sacrale
- Arto plantigrado o pentadattilo con diverse specializzazioni e cambiamento nell'autopodio
- Dentatura eterodonte e difodonte
- SN molto sviluppato
- Endotermici
- Circolazione doppia e completa
- Diaframma

Mammiferi

- Alloteri † → comprendono i Multitubercolati, scomparsi nella prima metà del Cenozoico.
- Prototeri
 - Monotremi
- Metateri
 - Marsupiali
- Euteri

Prototeri (Monotremi)

Caratteri primitivi. Hanno sbocco comune del tubo digerente, dell'uretra e delle vie genitali entro la cloaca che si apre all'esterno con una sola fenditura. Cervello di tipo rettiliano con emisferi poco sviluppati. Sono piccoli animali tozzi nuotatori o scavatori. Hanno capo privo di padiglione auricolare. Denti assenti negli adulti. Depongono grosse uova che l'ornitorinco incuba nella sua tana e le echidne incubano nel marsupio. Non avendo capezzoli i piccoli lambiscono i peli lungo i quali scorre il latte.

L'ORNITORINCO ha vita acquatica, zampe palmate e usa il becco appiattito per scovare i molluschi, le larve e i crostacei di cui si nutre. Non ha padiglione auricolare. Grazie ad un sistema elettrosensorio della pelle del becco può localizzare le prede. Alcune specie hanno fino a 40000 elettrorecettori nel becco (=ghiandole innervate usate durante la caccia).

Unici vertebrati dove si è sviluppata l'elettrocezione (= capacità di percepire gli stimoli elettrici e le variazioni di campi elettromagnetici). Sono formati da terminazioni nervose a livello delle ghiandole mucose del becco. Gli **elettrorecettori** sono disposte in file rostro-caudali del becco mentre i **meccanorecettori** sono lungo tutto il becco.

Le ECHIDNE sono animali terrestri ricoperti di peli modificati in spine. Hanno un sottile becco corneo; sono insettivori. Con gli unghioni scavano nei termitai e introducono la lunga lingua vischiosa dove rimangono appiccicate le termiti. Scheletro robusto, arti forti e zampe adattate allo scavo.

Metateri (Marsupiali)

Non hanno una doppia dentizione, viene sostituito solo l'ultimo premolare. Hanno una riproduzione vivipara con una vita intrauterina molto breve. L'embrione si sviluppa nell'utero traendo nutrimento dalle secrezioni uterine tramite la placenta. I piccoli vengono partoriti in stadi molto precoci e completano lo sviluppo all'interno di un marsupio (= plica cutanea) dove i piccoli si nutrono succhiando il latte dai capezzoli della mamma.

La **PLACENTA** è tipica dei marsupiali e degli Euteri → si tratta di un annesso embrionale dei Mammiferi vivipari. È formata dall'associazione di villi coriali del feto e la mucosa dell'utero materno. Possiamo distinguere la placenta in due tipi in base al tipo di vascolarizzazione:

- **Onfaloidea** o **onfalo placenta** → Marsupiali. Origina dal contatto delle pareti del sacco vitellino con quelle dell'utero. Non c'è interdigitazione.
- **Allantoidea** → Euteri

Euteri o Placentati

Sono i mammiferi più abbondanti. Hanno periodo di gestazione più lungo e i piccoli nascono ad uno stadio di sviluppo più avanzato.

La placenta si origina dal contatto dell'allantoide con le pareti uterine.

Denti → si sono evoluti in base all'alimentazione e limitati nelle due arcate dentali. Molte specie hanno una corona molto alta (**ipsodonti**), con un accrescimento prolungato e illimitato; la cavità della polpa è aperta perché la nutrizione della polpa deve sempre essere garantita. Parliamo invece di **brachiodonti** quando la corona è bassa, accrescimento limitato e radice chiusa. Quando l'accrescimento termina la cavità della polpa si chiude e rimane un forame, indispensabile per la nutrizione della polpa. I **Iofodonti**, erbivori, si hanno con l'aumento dell'efficienza della masticazione con l'aggiunta di creste di smalto duro ai molari e premolari.

Gli euteri si suddividono in 19 ordini, caratterizzati dalla dentatura.

INSETTIVORI MIRMECOFAGI

Si nutrono di formiche e insetti (armadillo e formichiere). Sprovvisi di denti o poco sviluppati.

CARNIVORI

Hanno incisivi piccoli e canini sviluppati di forma conica. Premolari e molari con margini affilati.

RODITORI

Hanno solo due coppie di incisivi grandi e specializzati a rosicchiare i vegetali. Cavità della polpa aperta e il dente cresce per tutta la vita. Lo smalto è limitato alla parte anteriore e forma margine affilato, mentre la dentina è posteriore essendo meno dura e si consuma più facilmente.

ERBIVORI

Canini con forma simile agli incisivi per formare un unico margine tagliente e i premolari sono simili ai molari per favorire la macinazione dei vegetali (cavallo).

Canini superiori assenti e pure incisivi e palato contro cui premono i denti inferiori è molto cheratinizzato (mucche).

ONNIVORI

Denti anteriori per perforare e lacerare e denti posteriori a corona bassa e cuspidi arrotondate per la frantumazione di tessuti vegetali e animali in particelle facilmente e velocemente digeribili.

CETACEI

Nella balena, che si nutre di plancton, i denti sono assenti e sostituiti da fanoni (= lamine di derivazione epidermica che si estendono dalla mascella verso il basso e che permettono di filtrare il plancton).

Nei delfini e capodogli, che sono ittiofagi, ci sono denti conici tutti uguali.

Tegumento → formato da cute, ipoderma e tanti annessi cutanei.

Cute:

- Epidermide
- Derma

Numerosi annessi cutanei per la termoregolazione. Peli e ghiandole mammarie tipiche dei Mammiferi.

Le strutture cornee hanno solo alfa-cheratina.

Nello strato lucido compare la **eleidina** ricca di lipidi e zolfo che contribuisce a impermeabilizzare la cute.

Nel derma lasso abbiamo terminazioni nervose, vasi, cellule pigmentate, ghiandole. La tela sottocutanea ha adipociti.

PELO → deriva dalla cheratina. Nelle specie con pelliccia garantisce una protezione meccanica ed intrappola uno strato di aria ferma che costituisce uno strato isolante. In generale è formato da un **fusto** di cellule morte e cheratinizzate inserito nel derma con la radice che si apre a coppa, alla cui base c'è un **follicolo pilifero** che serve per la crescita del pelo e si trova nel derma. Distinguiamo 3 strati:

1. **Cuticola** → strato più esterno. Le scaglie sono lamelle cornee che derivano dai cheratinociti. Sottoposto ad alterazioni durante la crescita del pelo e protegge gli strati sotto.
2. **Corteccia** → parte principale formata da cellule epiteliali fusiformi ricche di cheratina, fibrille con funzione di sostegno e granuli di pigmento melaninico.
3. **Midollo** → parte più centrale che si riduce scendendo verso l'estremità. Composto da cellule poliedriche sovrapposte e poco cheratinizzate.

Le cellule epidermiche proliferano verso il mesoderma e formano lo **zaffo epiteliale** (= addensamento epidermico). Il mesoderma si addensa e si spinge all'interno dell'apice dello zaffo piegandolo a coppa. Si individua così il follicolo del pelo con la papilla dermica a funzione nutritiva e la matrice del pelo a stretto contatto con la papilla. Nel follicolo c'è la **papilla dermica** con vasi e terminazioni nervose.

Artigli e Unghie → all'estremità delle dita si trovano strati cheratinizzati di pelle (ARTIGLI). Nei primati gli artigli si modificano in UNGHIE (= lamine di cellule epiteliali cornificate compatte, poste dorsalmente

all'ultima falange delle dita delle mani e dei piedi). Queste danno stabilità alla pelle sull'estremità delle dita e determinano un forte attrito durante la presa. Anche gli Ungulati hanno un'unghia che riveste l'ultima falange, ZOCCOLO.

Il piano strutturale è comune: la matrice è la zona di formazione continua dell'unghia e si trova nella zona di inserzione dell'unghia. Qua le cellule proliferano e formano strutture cornee dell'unghia spingendola in avanti e permettendo la rigenerazione delle unghie usurate.

Corna → astucci cornei spessi e lunghi ripiegati che rivestono estroflessioni frontali. Le ossa rappresentano le vere corna. Danno dimorfismo sessuale, crescono e si usano.

False corsa o palchi → escrescenze ossee nel maschio che vengono perse annualmente per riformarsi nel giro di pochi mesi. L'osso è ricoperto da una cute morbida detta velluto che successivamente cade lasciando l'osso scoperto.

Fine seconda parte