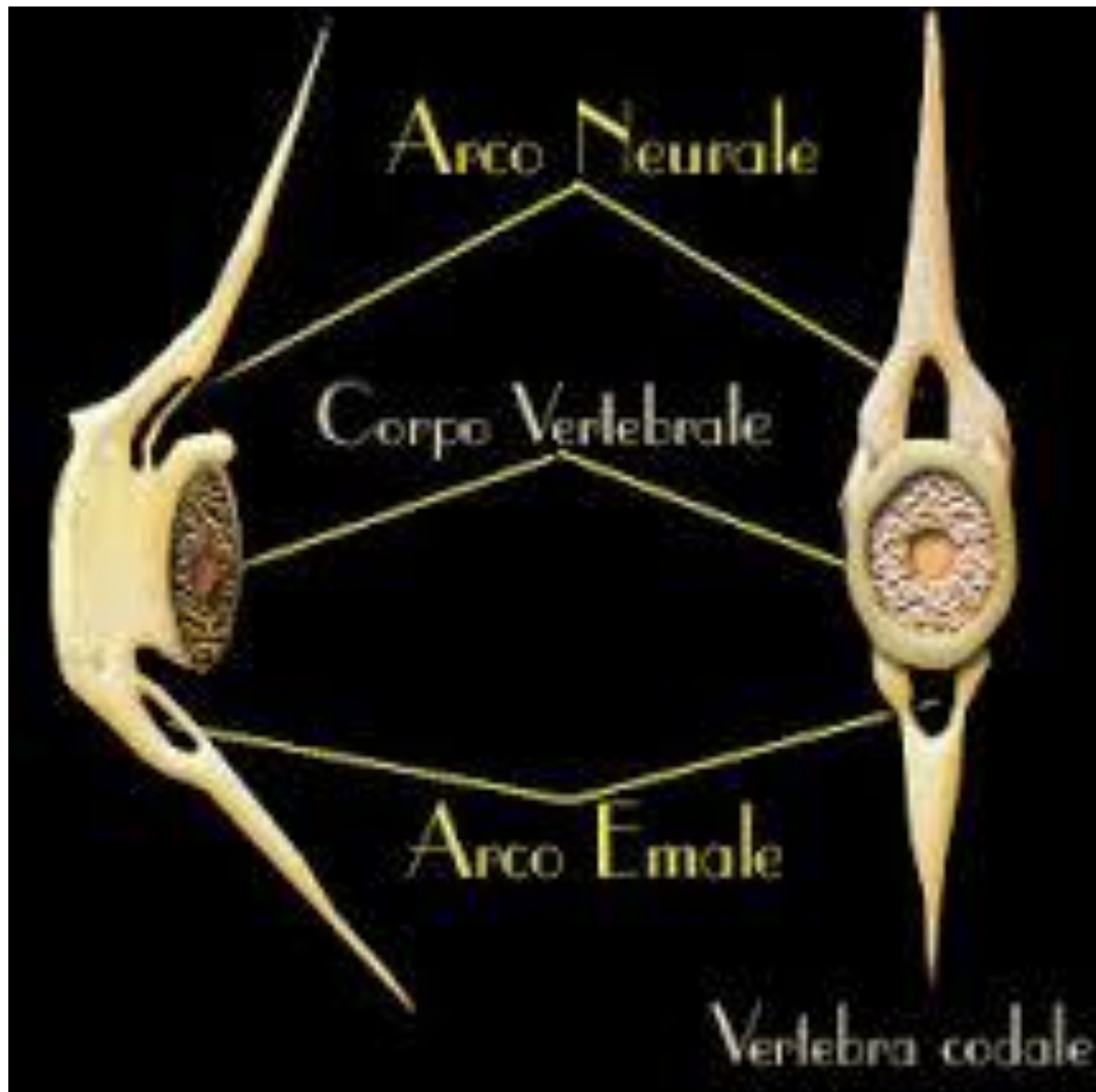
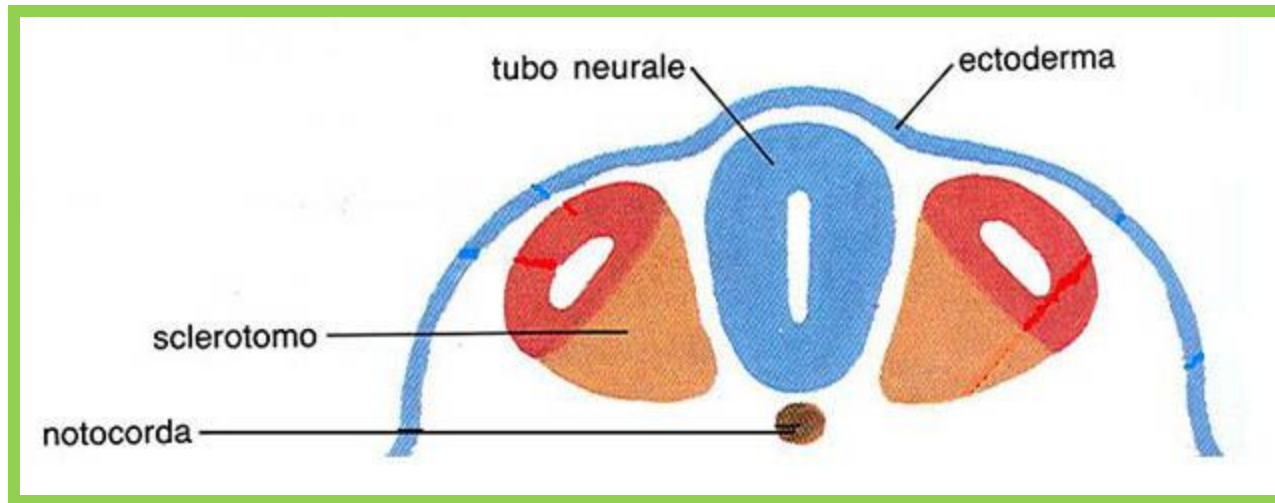


**Lo scheletro assile:
le vertebre e la colonna
vertebrale**

La vertebra



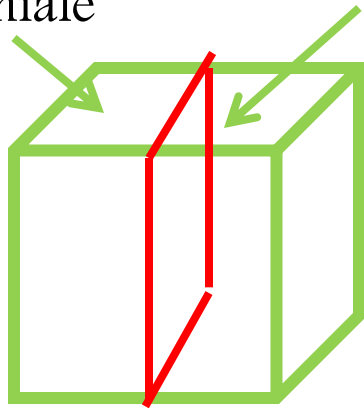
La formazione della vertebra



La vertebra è inizialmente formata da 8 pezzi cartilaginei e si origina dai due sclerotomi (all'esterno dei somiti) uno a destra e uno a sinistra del tubo neurale e della corda.

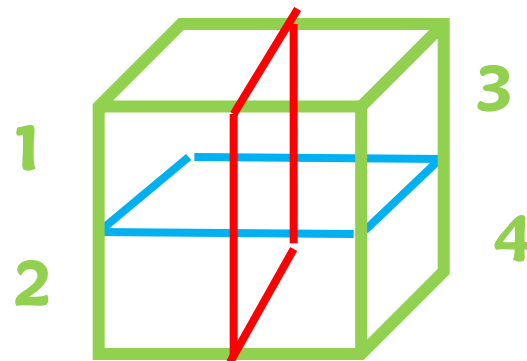
La formazione della vertebra

Emisclerotomo
craniale



Emisclerotomo
caudale

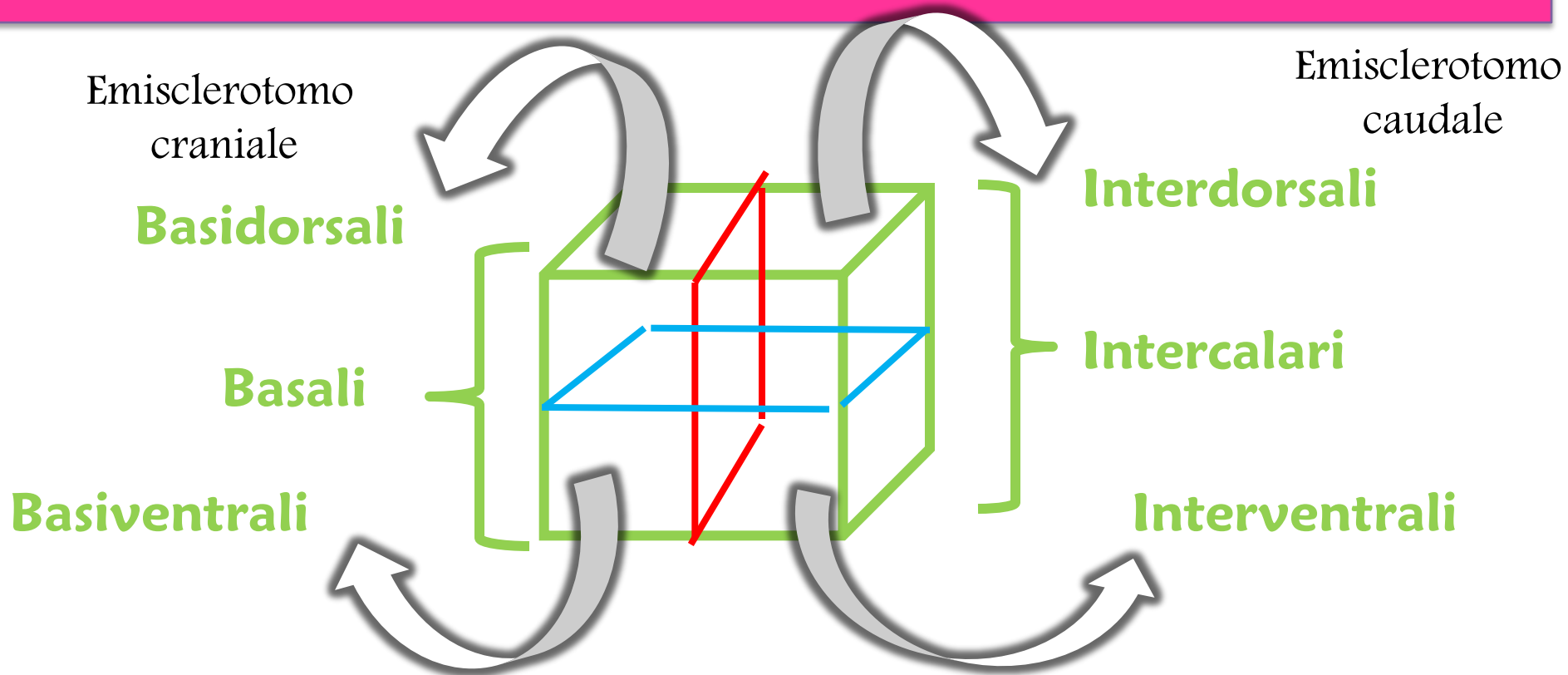
Primo taglio: vertebra in 4 pezzi:
2 a destra e 2 a sinistra



Secondo taglio: vertebra in 8 pezzi:
4 a destra e 4 a sinistra

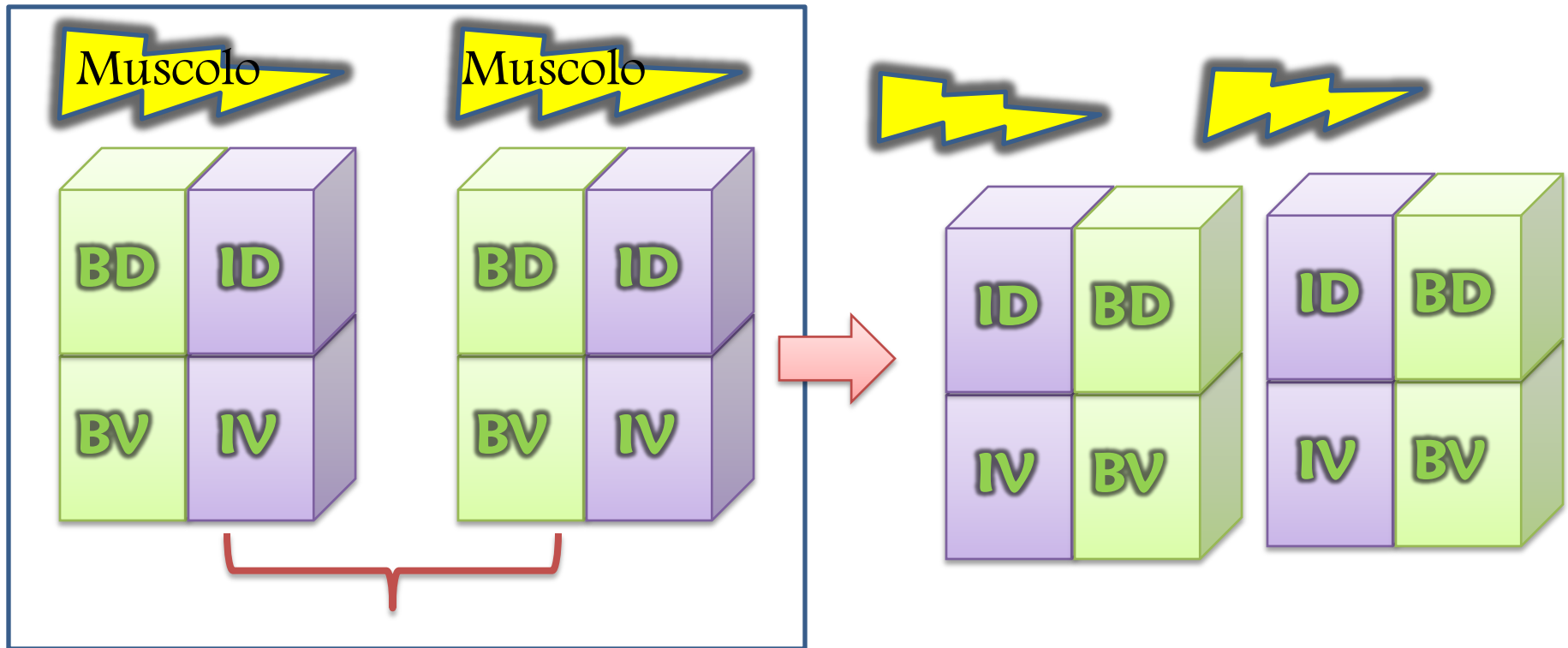
Ciascun sclerotomo subisce un taglio in direzione trasversale che lo dividerà in due **emisclerotomi** (uno craniale e uno caudale). Tale taglio avviene sia a destra che a sinistra quindi la vertebra che si sta formando sarà costituita da 4 pezzi. Successivamente si forma un secondo piano di taglio, perpendicolare al primo che dividerà ulteriormente gli emisclerotomi in segmenti più piccoli, in totale 4 per lato, quindi si forma una vertebra di 8 pezzi.

La formazione della vertebra



Tali pezzi saranno denominati in base alla loro posizione: i pezzi più craniali saranno i **basali**, i pezzi più caudali gli **intercalari**, i pezzi dorsali, saranno **basidorsali** e **interdorsali**, quelli ventrali **basiventrali** e **interventrali**. In questa fase di formazione della vertebra c'è una stretta metameria cioè ogni vertebra è servita da un muscolo.

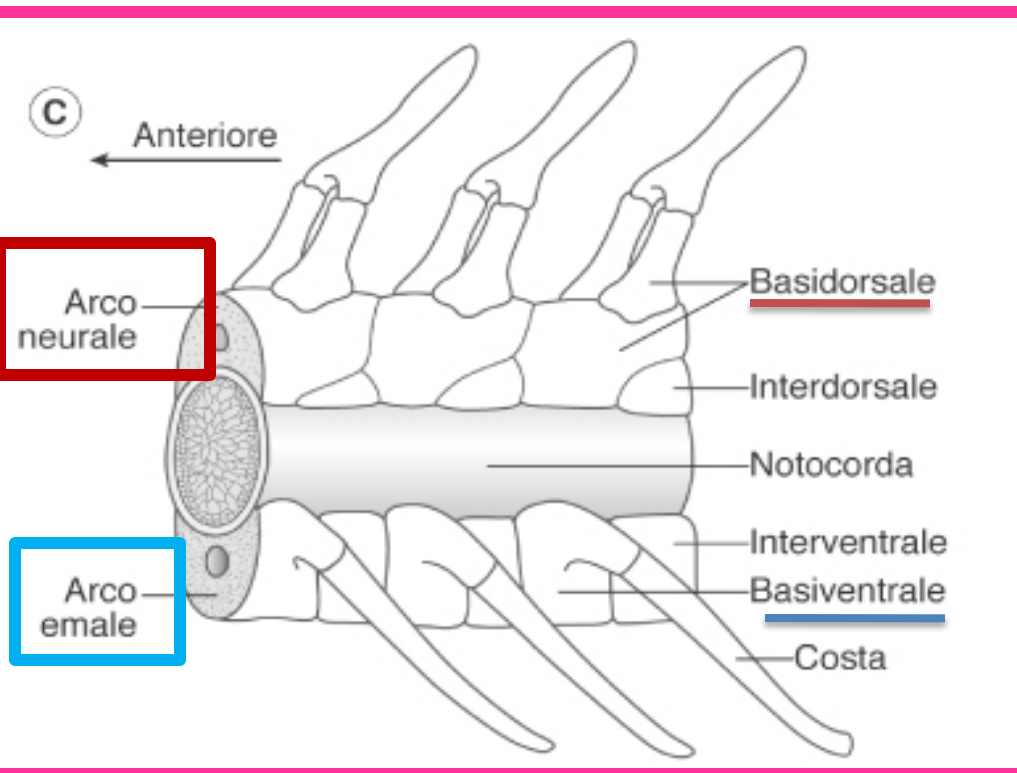
La formazione della vertebra



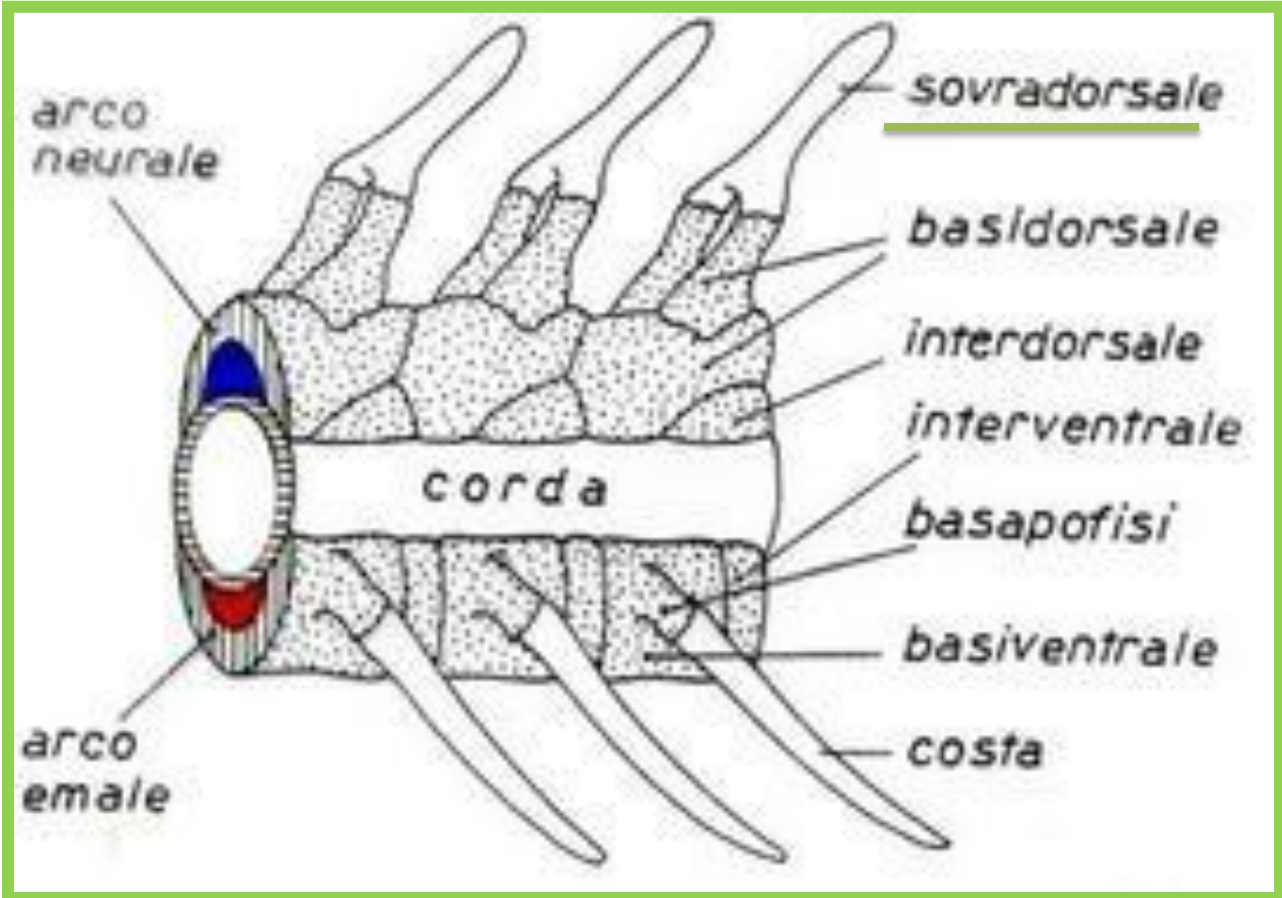
Prima che lungo la **linea mediana** avvenga l'incontro dei due pezzi cartilaginei, avviene la **fusione** tra gli **intercalari di un metamero** e i **basali subito dietro**, così che **in direzione craniale non troveremo più i basali ma gli intercalari**. Il vantaggio sarà che ciascuna vertebra non sarà servita da un solo muscolo ma da due. Questo processo aumenterà la flessibilità e la robustezza della futura colonna vertebrale.

Vertebre prive di centro

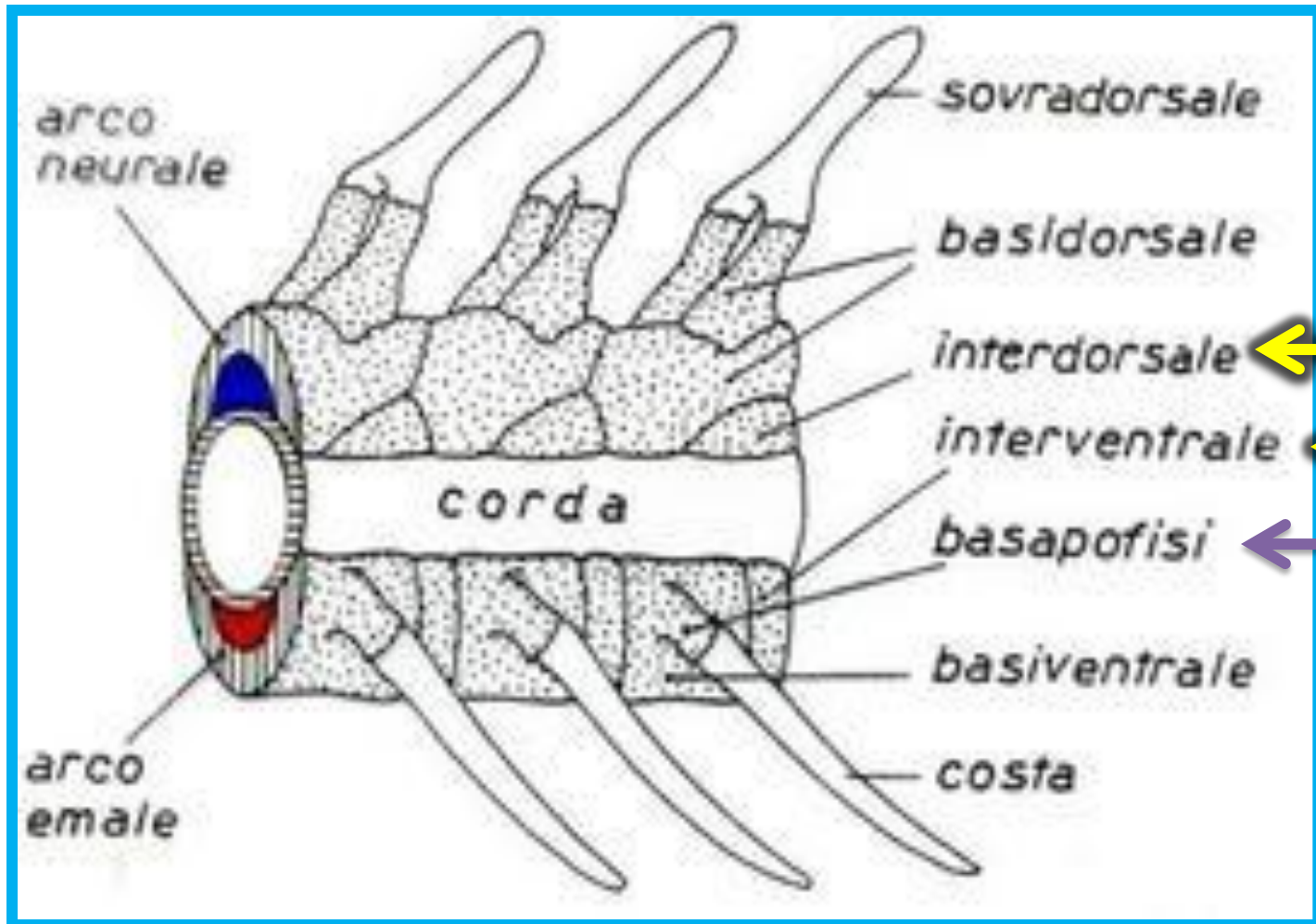
Condrostei, dipnoi e celacanti hanno vertebre prive di centro (**acentriche**). Sulla notocorda poggiano dorsalmente coppie di pezzi scheletrici **basidorsali** che formano l'arco neurale, ventralmente coppie di **basiventrali** formano l'arco emale.



Successivamente con la formazione del **centro** la vertebra avrebbe assunto un'importante funzione anche di sostegno e locomozione.

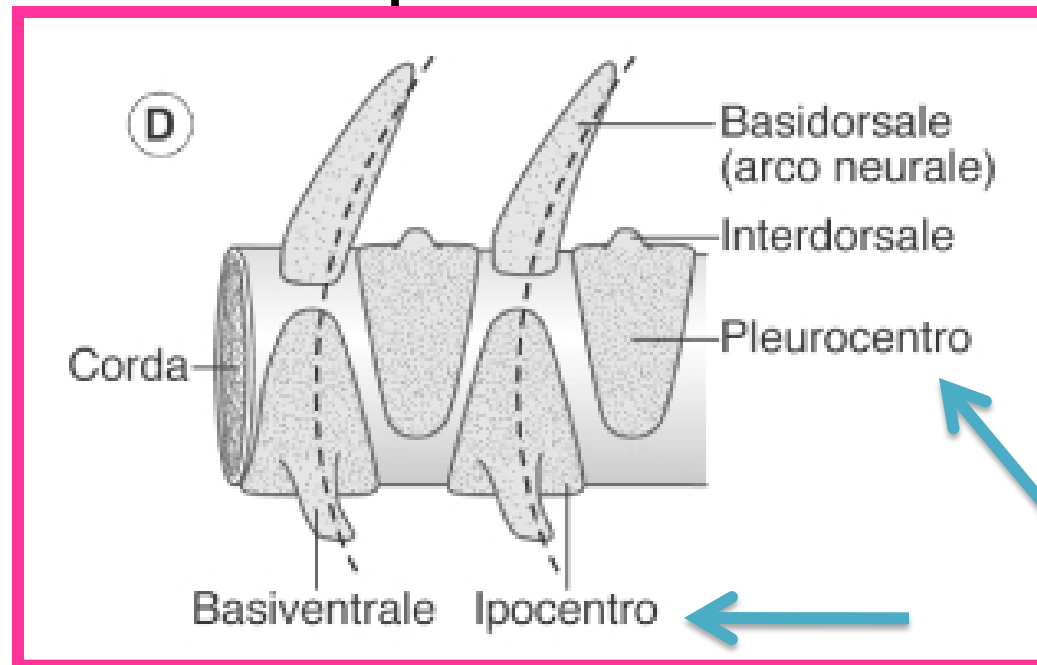


Nella **regione del tronco** i **basiventrali** forniscono ciascuno una **basapofisi** alla quale si articola una **costa**. Tra i basidorsali e i basiventrali si interpongono gli **interdorsali** e gli **interventrali**.



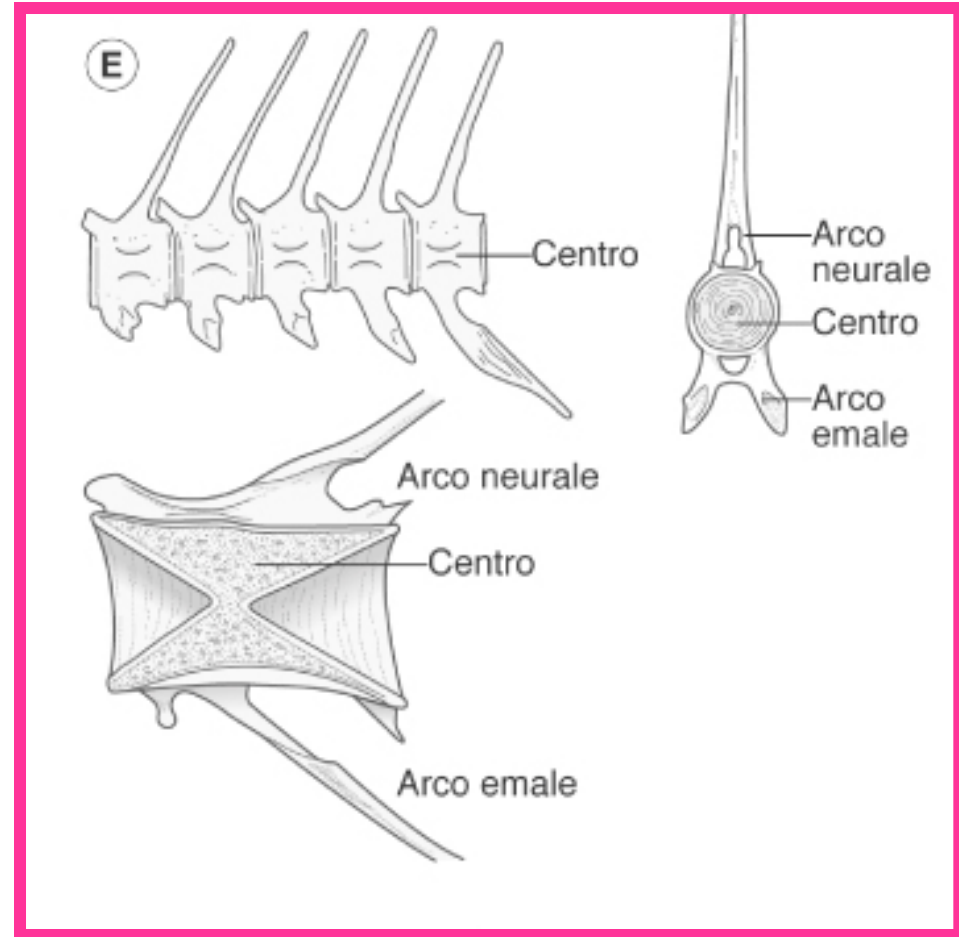
Le vertebre negli ittiopsidi

Nella maggior parte degli ittiopsidi la vertebra è provvista di un **centro** che collega l'arco neurale all'arco emale circondando la corda. Il corpo vertebrale risulta costituito da due elementi che si abbozzano come due semianelli che avvolgono la corda **dorsalmente pleurocentro**, e ventralmente **ipocentro**.

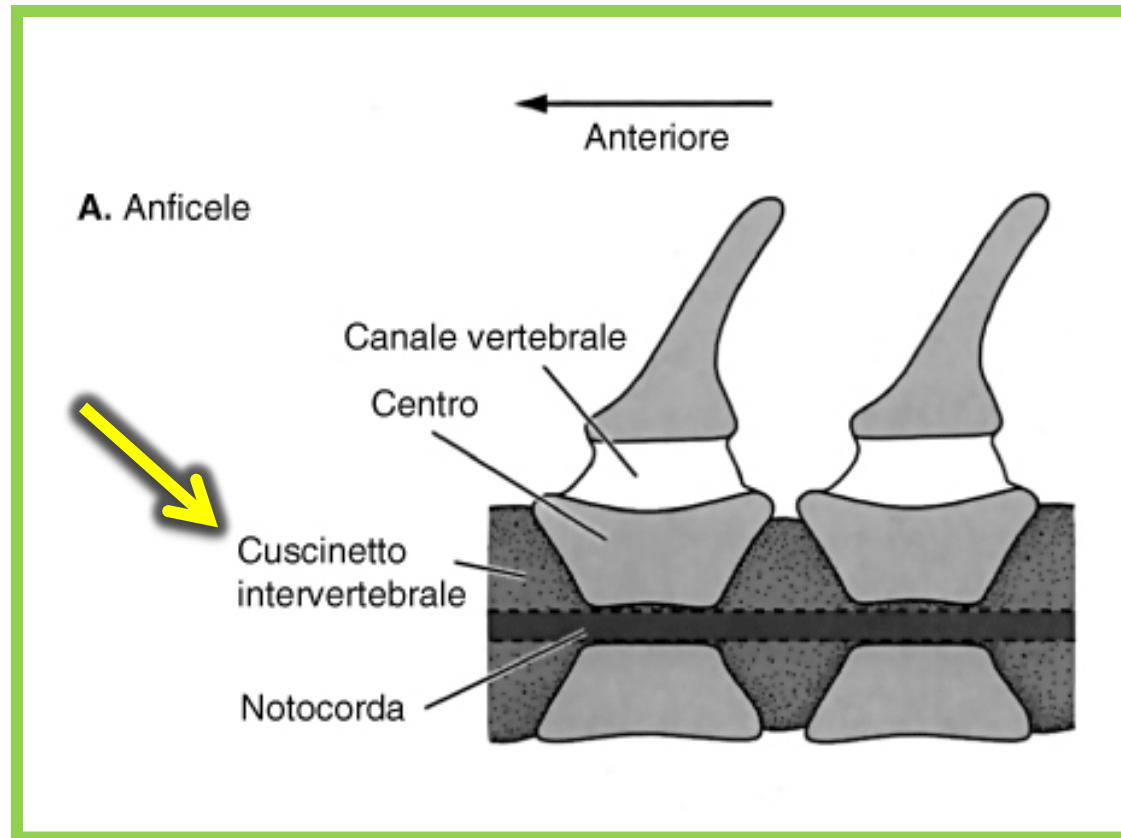


Le vertebre negli ittiopsidi

Fondendosi tra loro il pleurocentro e l'ipocentro formano il **corpo** della vertebra che nella sua parte centrale **strozza** la notocorda, mentre nelle parti anteriore e posteriore è **scavato** in due cavità in cui è presente **materiale cordale**. È la tipica vertebra **anficele** dei teleostei.



Le vertebre negli ittiopsidi



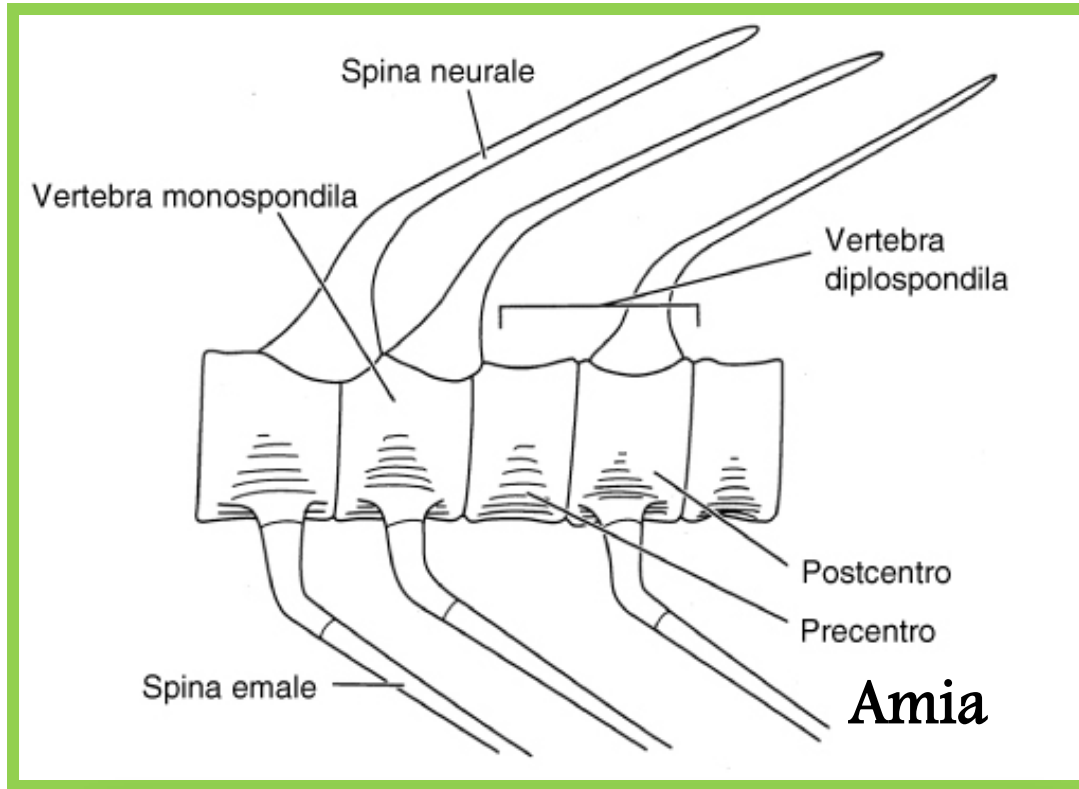
Nella concavità tra i centri si collocano i **cuscinetti intervertebrali** flessibili derivati dalla notocorda.

Le vertebre

In alcune specie l'ipocentro e il pleurocentro **NON** si fondono tra loro ma individuano **due centri separati** e si sviluppa una vertebra con **due corpi**.

Questa condizione di **diplospondilia**, si trova nella regione caudale di alcuni pesci e di alcuni tetrapodi primitivi.

Nei pesci in particolare aumenta la flessibilità della coda per la locomozione.



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Nei pesci abbiamo SOLO le **vertebre del tronco e della coda**. La colonna poco specializzata dei pesci rispecchia il fatto che essa non è impiegata per sostenere il corpo che invece è sostenuto dalla spinta idrostatica dell'acqua in cui è immerso. **La colonna vertebrale dei pesci serve per l'inserzione dei muscoli per il nuoto.**

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

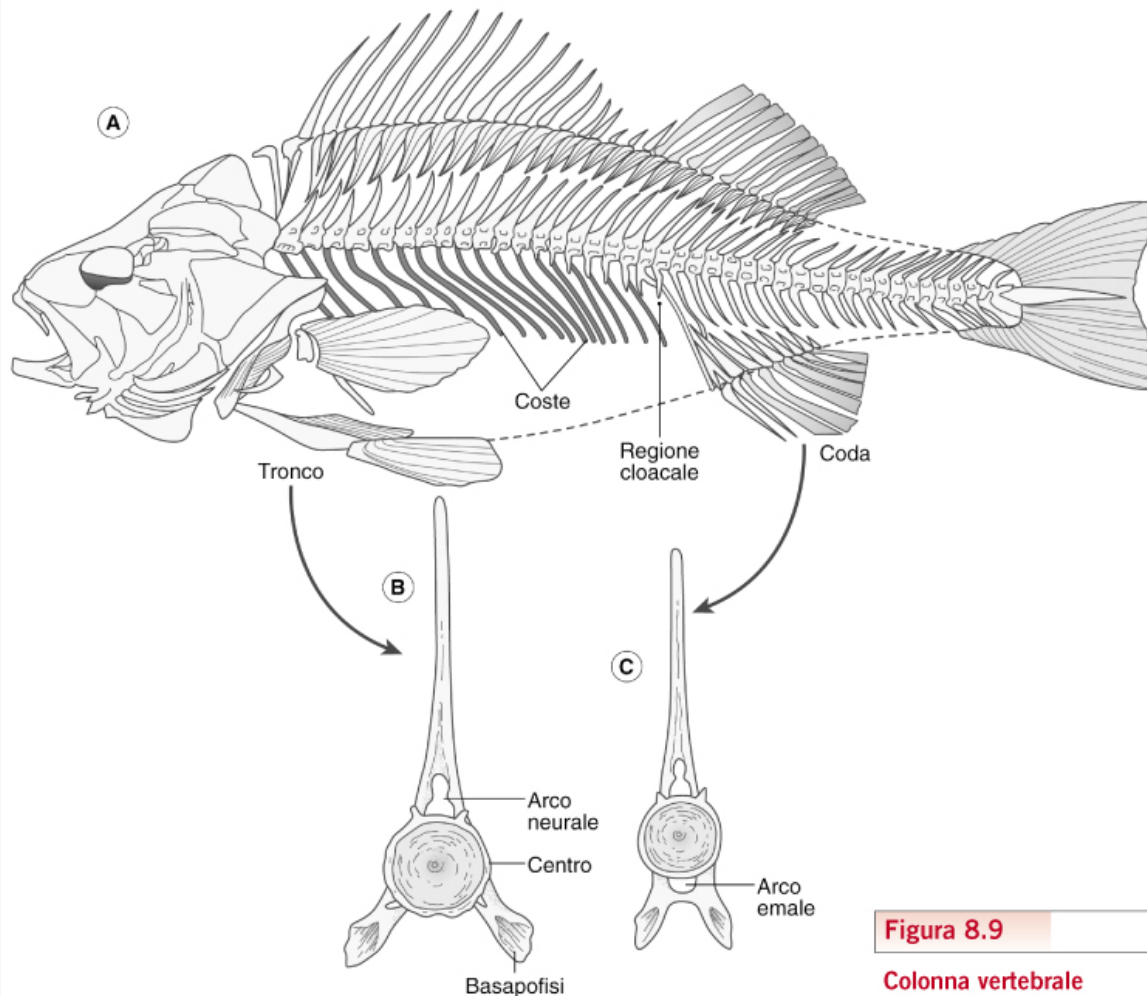
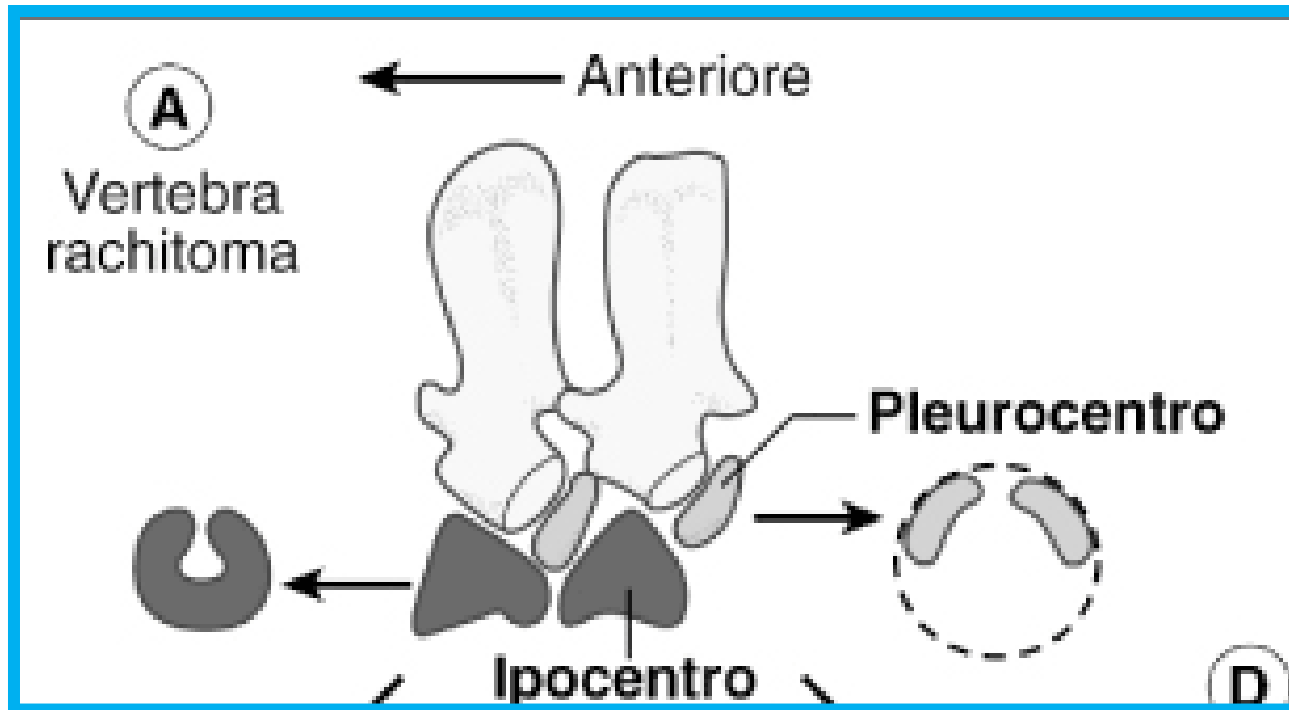


Figura 8.9

Colonna vertebrale
nei pesci Gnatostomi

Nella regione del tronco le vertebre sono portatrici di coste e l'arco emale **si apre** a formare due processi, le **basapofisi**, su cui si articolano le coste. Nella regione caudale le vertebre sono prive di coste e presentano un arco emale.

La vertebra nei tetrapodi

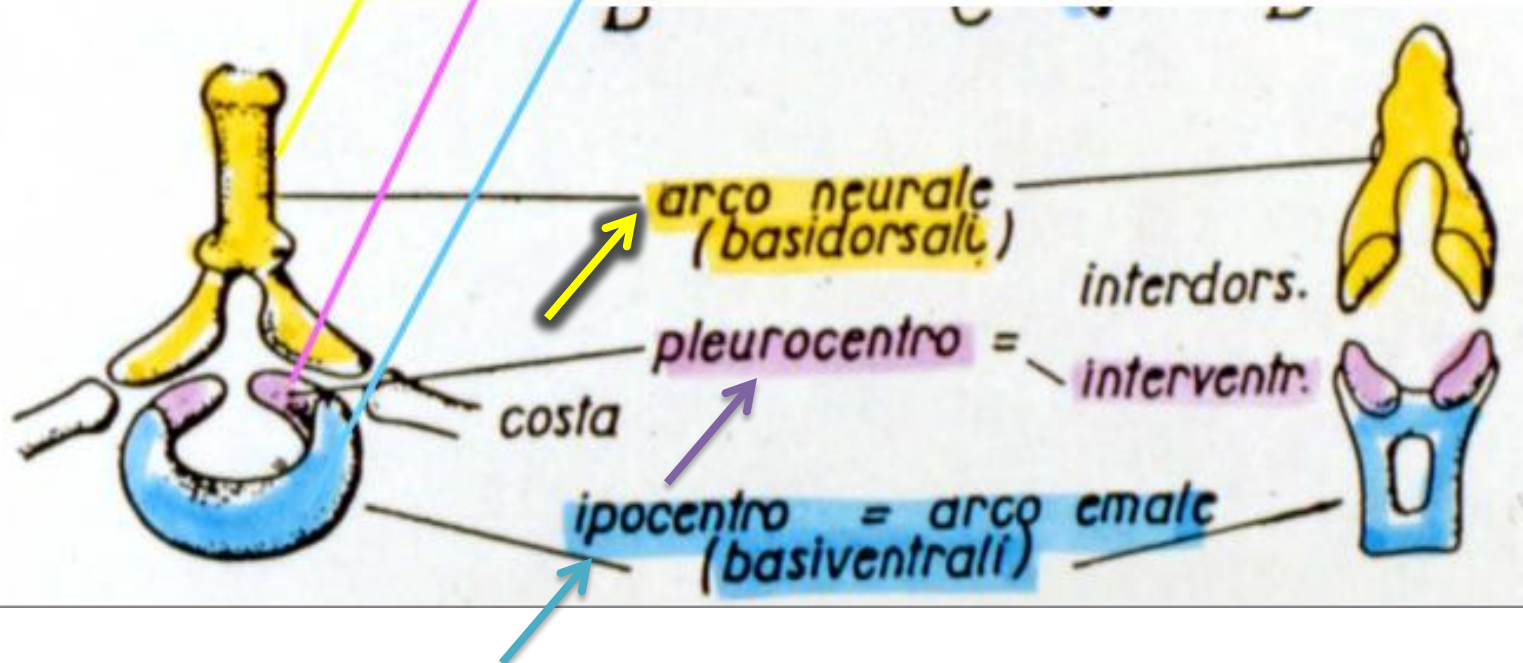


Nei tetrapodi primitivi la vertebra era formata da **più pezzi scheletrici** per metamero: un **ipocentro**, grosso pezzo scheletrico anteriore a forma di U che avvolgeva ventralmente la corda, un paio di **pleurocentri** postero-dorsali ed un **arco neurale**. Una vertebra con questa organizzazione era detta **rachitoma** e le vertebre di tutti gli altri tetrapodi sono un'evoluzione di questa

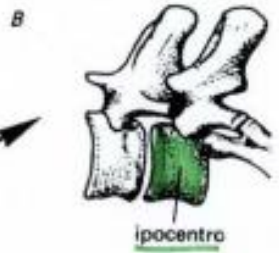
La vertebra nei tetrapodi

Vertebra rachitoma formata da più pezzi da cui si sono evolute le vertebre degli attuali anfibi e rettili secondo due linee evolutive

Figure 7-2. The (A) skeleton and (B) vertebrae of the earliest known amphibian, *Ichthyosauis*. sp = spinal process of neural arch, pc = pleurocentrum, ic = intercentrum.

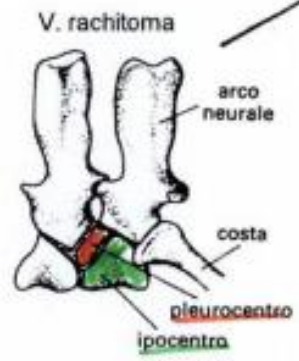


Vertebra olospondila

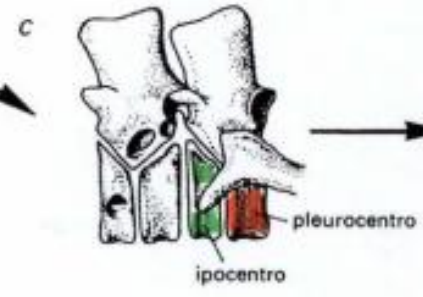


ANFIBI
ANURI

Espansione dell'ipocentro,
con formazione della
vertebra tipica degli anfibi



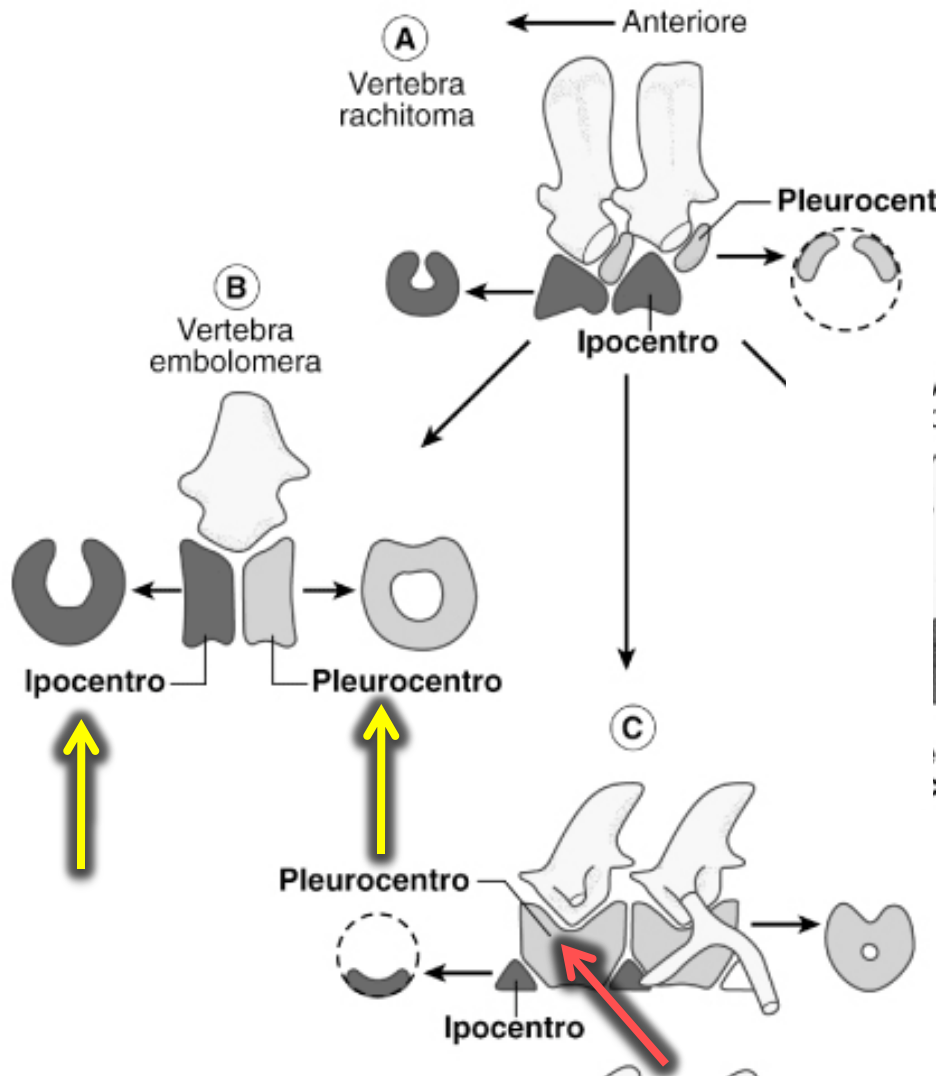
Vertebra embolomera



RETTILI
AMNIOTI

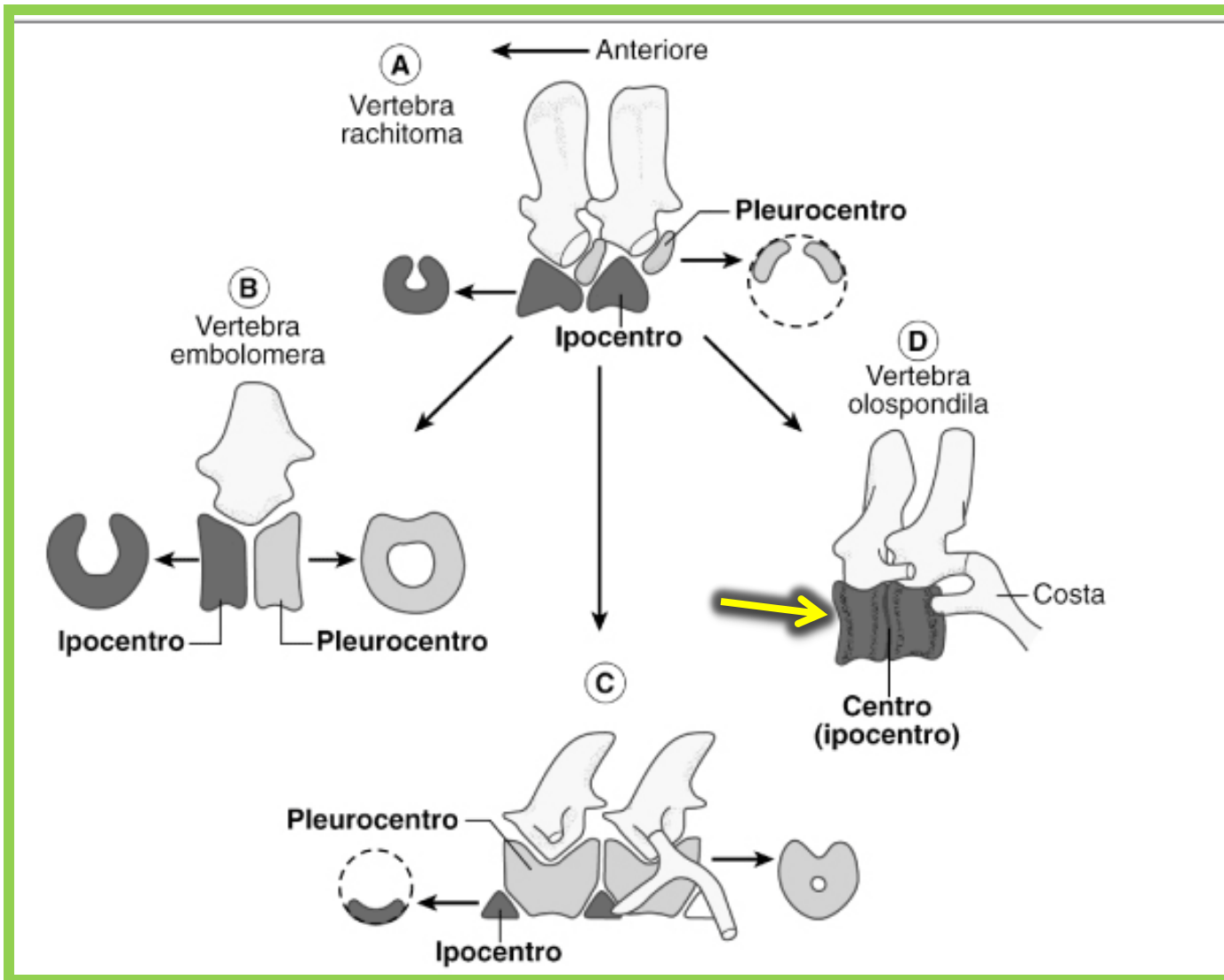
L'espansione progressiva dei
pleurocentri porta alla
formazione della vertebra di
rettili, uccelli e mammiferi

La vertebra nei tetrapodi



Un eguale sviluppo del **pleurocentro** e dell'**ipocentro** avrebbe portato alla vertebra **embolomera**, caratteristica di alcuni **labirintodonti**, in questo caso si può anche parlare di condizione di **diplospondilia**. Dalla vertebra rachitoma, attraverso una **progressiva riduzione dell'ipocentro** e un **incremento del pleurocentro**, si sarebbe giunti alle vertebre degli **amnioti** attuali in cui tutto il corpo è costituito da **solo pleurocentro**.

La vertebra nei tetrapodi

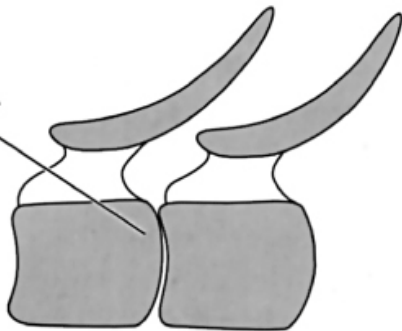


La vertebra nei tetrapodi

Nei vertebrati terrestri sono presenti **vertebre** di forme diverse in dipendenza del fatto che il grado e la direzione dei movimenti tra le vertebre e l'entità del sostegno che queste devono fornire variano da gruppo a gruppo. Una struttura più **resistente** e con ridotta possibilità di dislocazione è costituita **da un centro** in cui **una superficie è concava** e l'altra reca una protuberanza a pomo che si adatta alla concavità del centro adiacente.

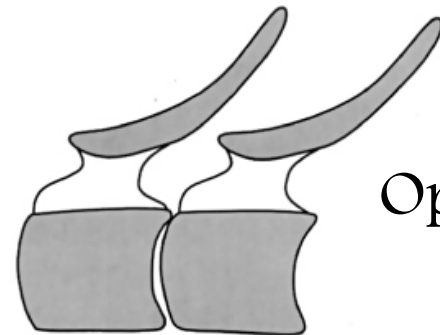
Procele

Parte del centro derivata dal corpo intervertebrale



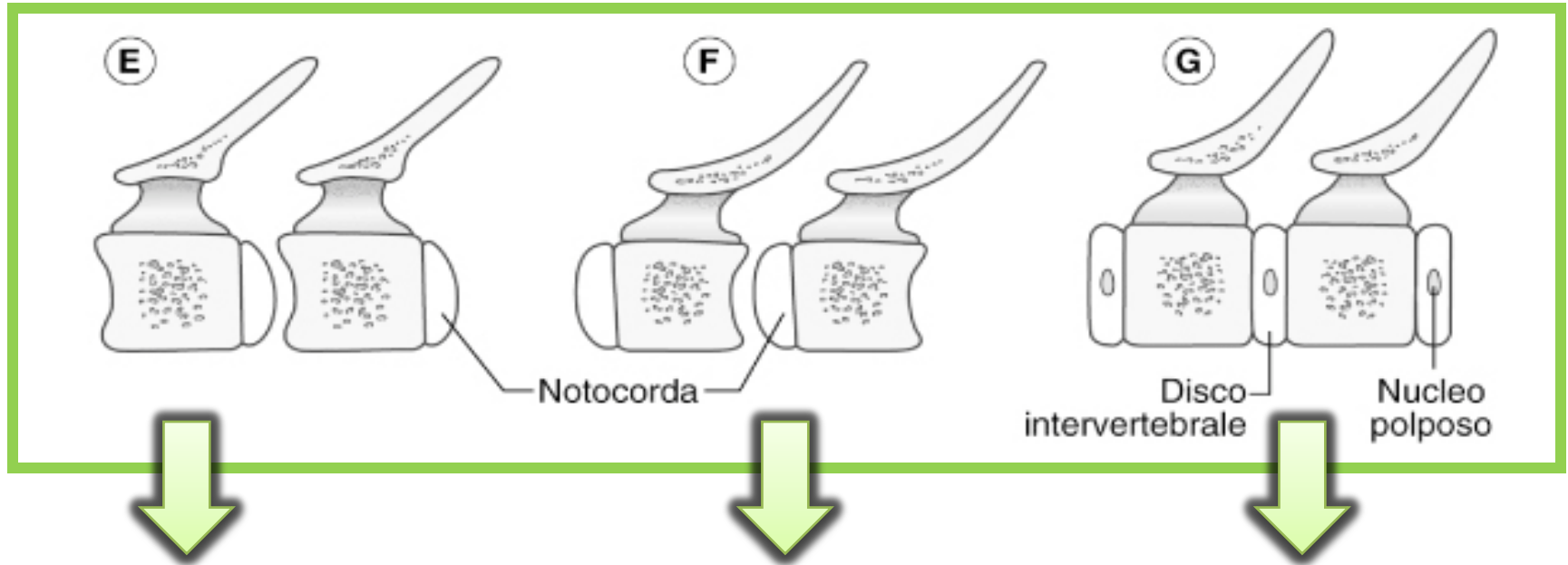
Concavità sulla
superficie craniale

Opistocele



Concavità sulla
superficie caudale

La vertebra nei tetrapodi



Le vertebre dei rettili e degli anfibi anuri sono **proceli**, caratterizzate da una cavità anteriore.

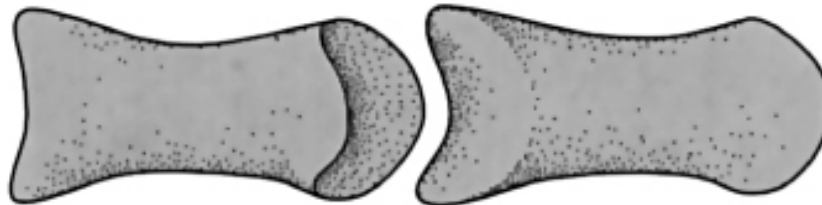
Gli anfibi urodela hanno vertebre **opistoceli**, con cavità posteriore

Nei mammiferi le vertebre sono **aceli** perché le due facce del corpo sono appiattite

La vertebra nei tetrapodi

Le vertebre del collo degli uccelli hanno **centri eteroceli** in cui una **superficie del centro** ha la forma di una **sella** disposta su un **piano orizzontale** e si articola con la superficie complementare del centro della vertebra adiacente. Questo tipo di articolazione tra le vertebre è **particolarmente robusto** e impedisce una rotazione lungo l'asse, consentendo comunque ampi movimenti verticali e laterali. Il collo degli uccelli è infatti molto flessibile e consente di spostare la testa in molte direzioni.

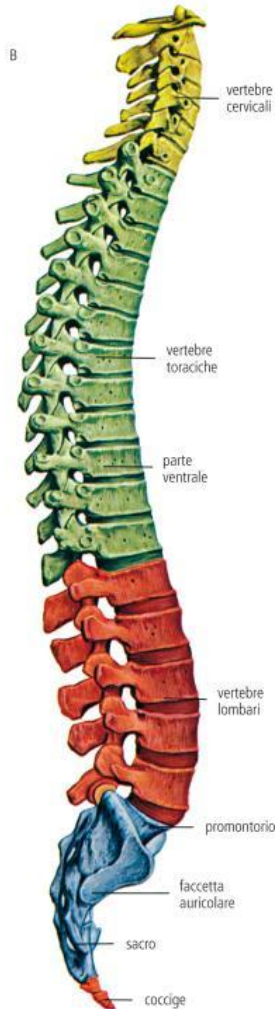
E. Eterocele



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

L'adattamento alla vita sulla terra comporta anche delle **modificazioni** strutturali di diversi organi e apparati, che determinano la comparsa di **modificazioni regionali** della colonna vertebrale e quindi di elementi più specializzati nell'ambito di ciascuna regione. Le maggiori modificazioni si attuano in relazione soprattutto alla **comparsa del collo** e per il nuovo tipo di locomozione. Nei pesci erano distinguibili solo vertebre del tronco e della coda, nei **tetrapodi** sono invece distinguibili diverse regioni caratterizzate da vertebre con particolari caratteristiche.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale....



Nei TETRAPODI compariranno le vertebre: **cervicali**, **toraciche**, **lombari**, **sacrali** e **caudali** che sostengono il capo, il corpo contro la forza di gravità, ricevendo e trasmettendo le forze propulsive che gli arti generano durante la locomozione.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Con il passaggio alla vita subaerea la colonna vertebrale subisce importanti modificazioni poiché ora ha il compito di **sostenere il peso del corpo**. Le modificazioni più evidenti sono la **comparsa** di una **regione sacrale** sulla quale viene scaricata la maggior parte del peso corporeo tramite l'inserzione di arti posteriori. Si differenzia inoltre una **regione cervicale** finalizzata a permettere il **movimento del collo e della testa**.

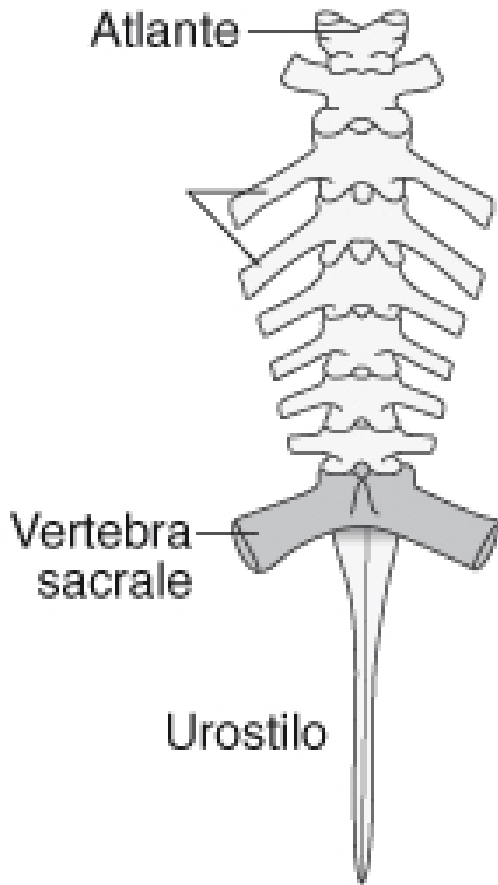
Specializzazioni regionali della colonna vertebrale: gli anfibi e l'invenzione del collo

I **pesci** non hanno il collo; per un motivo che sfugge i pesci non sono capaci di voltare a destra o a sinistra la testa, poiché **il cranio è fuso con la colonna vertebrale**. Per girare la testa devono spostare tutto il tronco, un po' come facciamo noi quando abbiamo un forte torcicollo. Dagli **anfibi** in poi, invece, il **cranio è articolato** con la prima vertebra, l'**atlante**, per cui sono possibili i movimenti laterali della testa, e da questi vertebrati in poi si può parlare di **collo**. E' curioso osservare che, anche in questo caso, quando un rettile o un mammifero ritorna nell'acqua, come nel caso dell'ittiosauro o della balena, anche il cranio ritorna rigido sulla colonna vertebrale e non si può più parlare di un collo.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Anfibi

La regione cervicale è formata da una sola vertebra, l'atlante, con due faccette articolari in rapporto con l'occipitale che permettono la **rotazione del cranio sulla colonna vertebrale**. Segue una regione toracica in cui, negli urodéli, le vertebre sono portatrici di brevi coste. Gli **anuri** viceversa sono dotati in questa regione di **corte** coste rudimentali **fuse** con le vertebre.

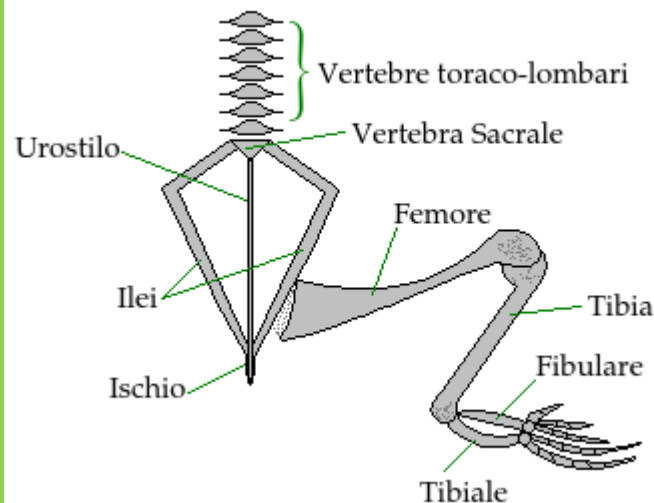
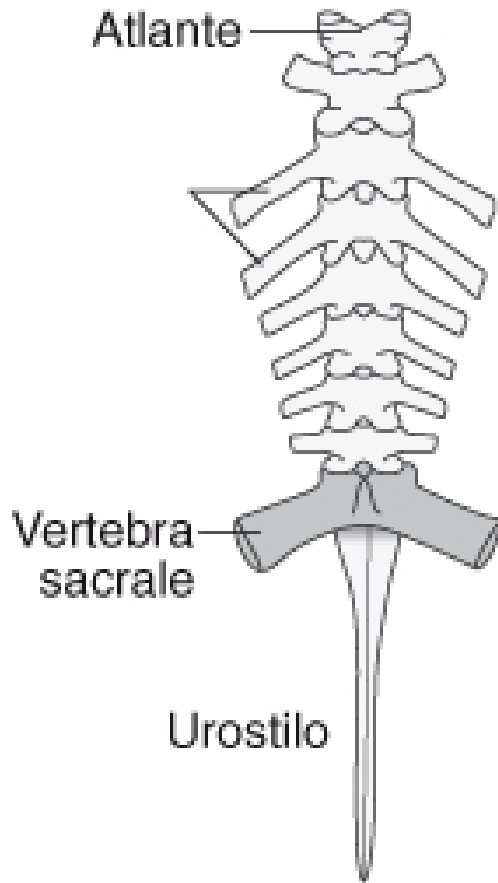


Urodelo

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Anfibi

La regione sacrale è caratterizzata da UNA SOLA vertebra su cui si inserisce il cito posteriore. Seguono negli urodeli numerose vertebre caudali che negli anuri sono fuse in un unico pezzo, l'urostilo.

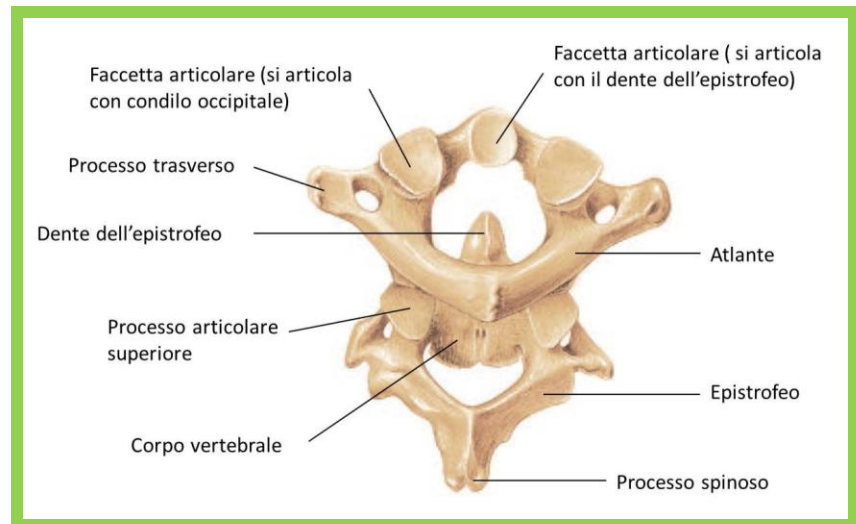
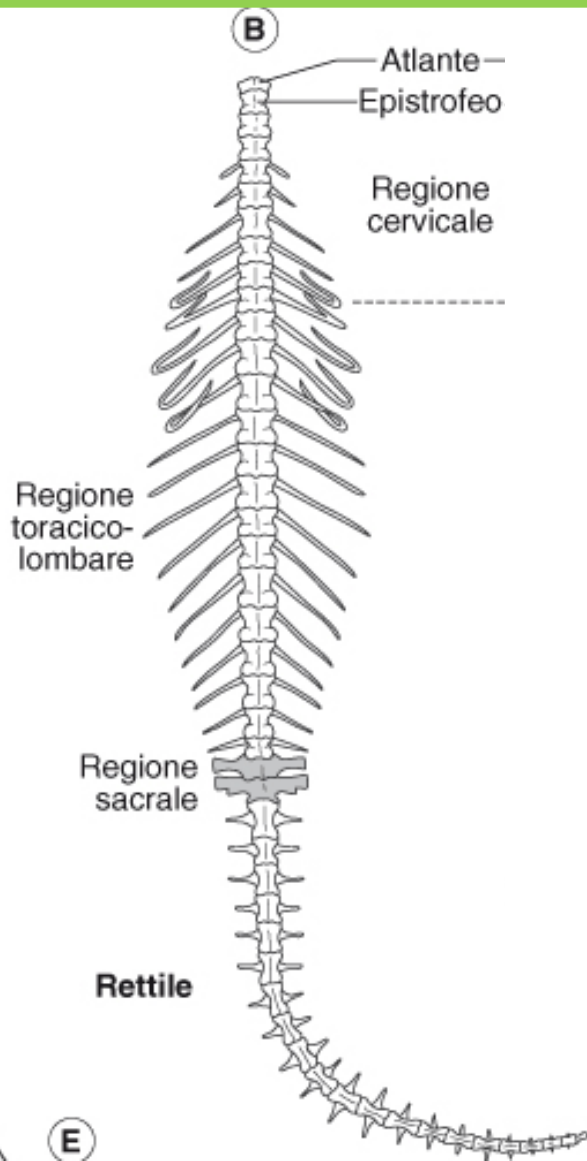


Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

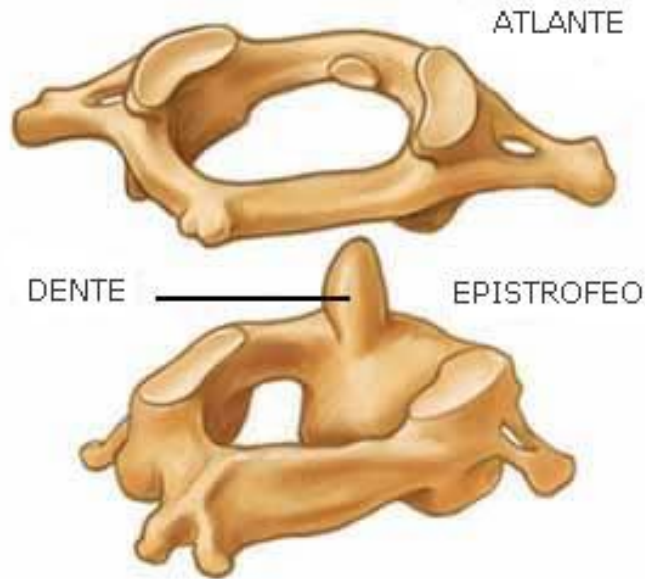
Il collo si allunga rispetto agli anfibi perché aumenta il numero di vertebre.

Le prime due sono l'atlante, con faccette articolari per l'occipitale, e l'epistrofeo.



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

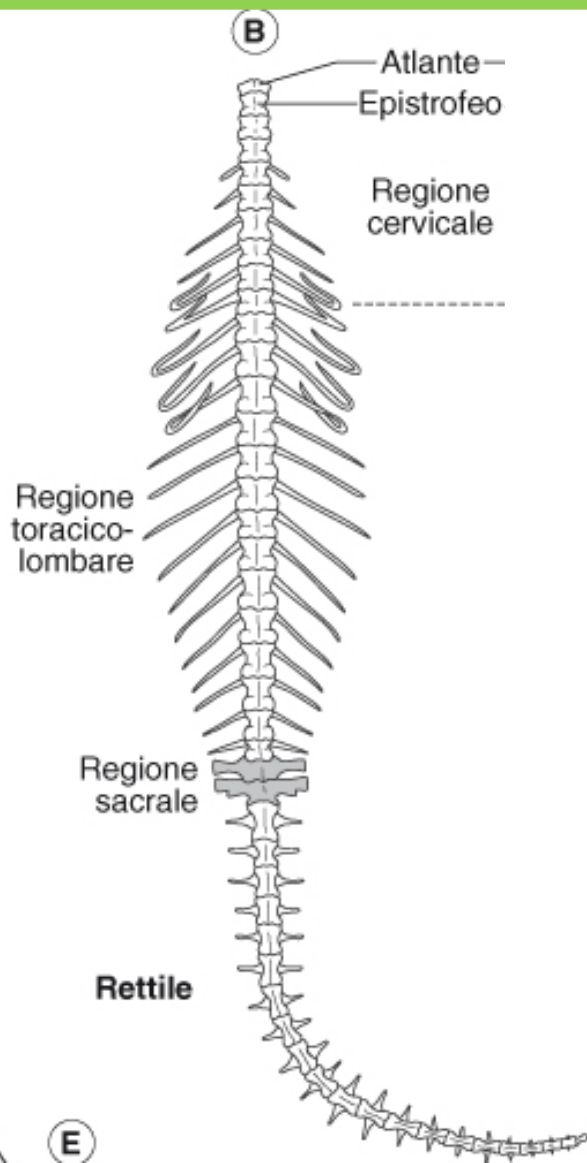


L'epistrofeo è dotato di un processo anteriore (dente dell'epistrofeo). Il corpo dell'atlante assume quindi una forma ad anello che ruota intorno al dente dell'epistrofeo e ciò aumenta di molto la **mobilità della testa** sulla colonna vertebrale. Epistrofeo ed atlante si conservano anche in uccelli e mammiferi.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

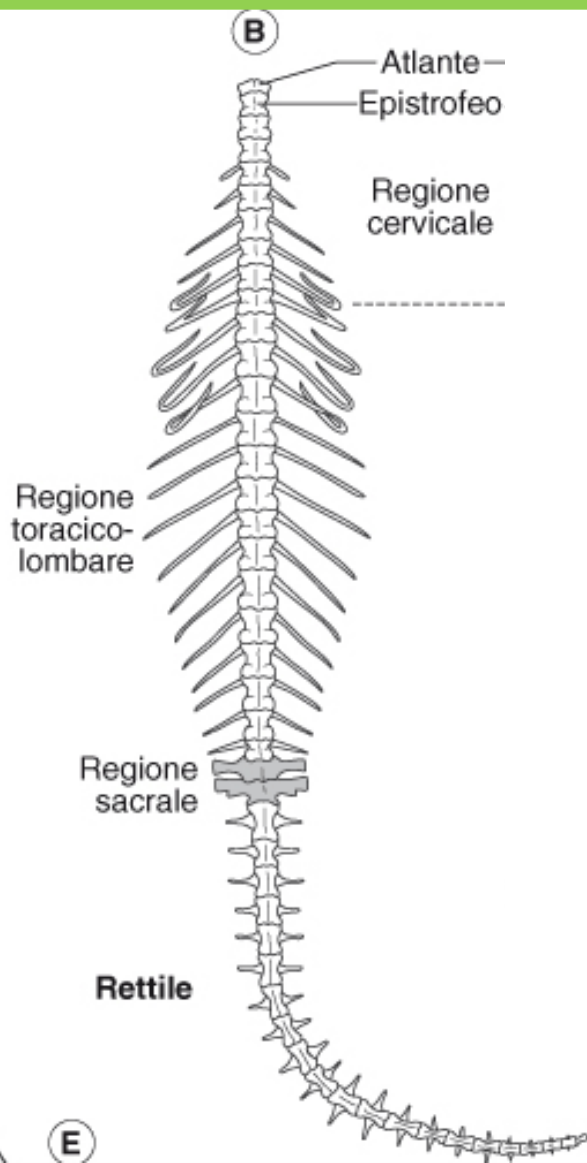
La regione toracica e lombare non sono molto diversificate e sono caratterizzate da vertebre tutte portatrici di coste.



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

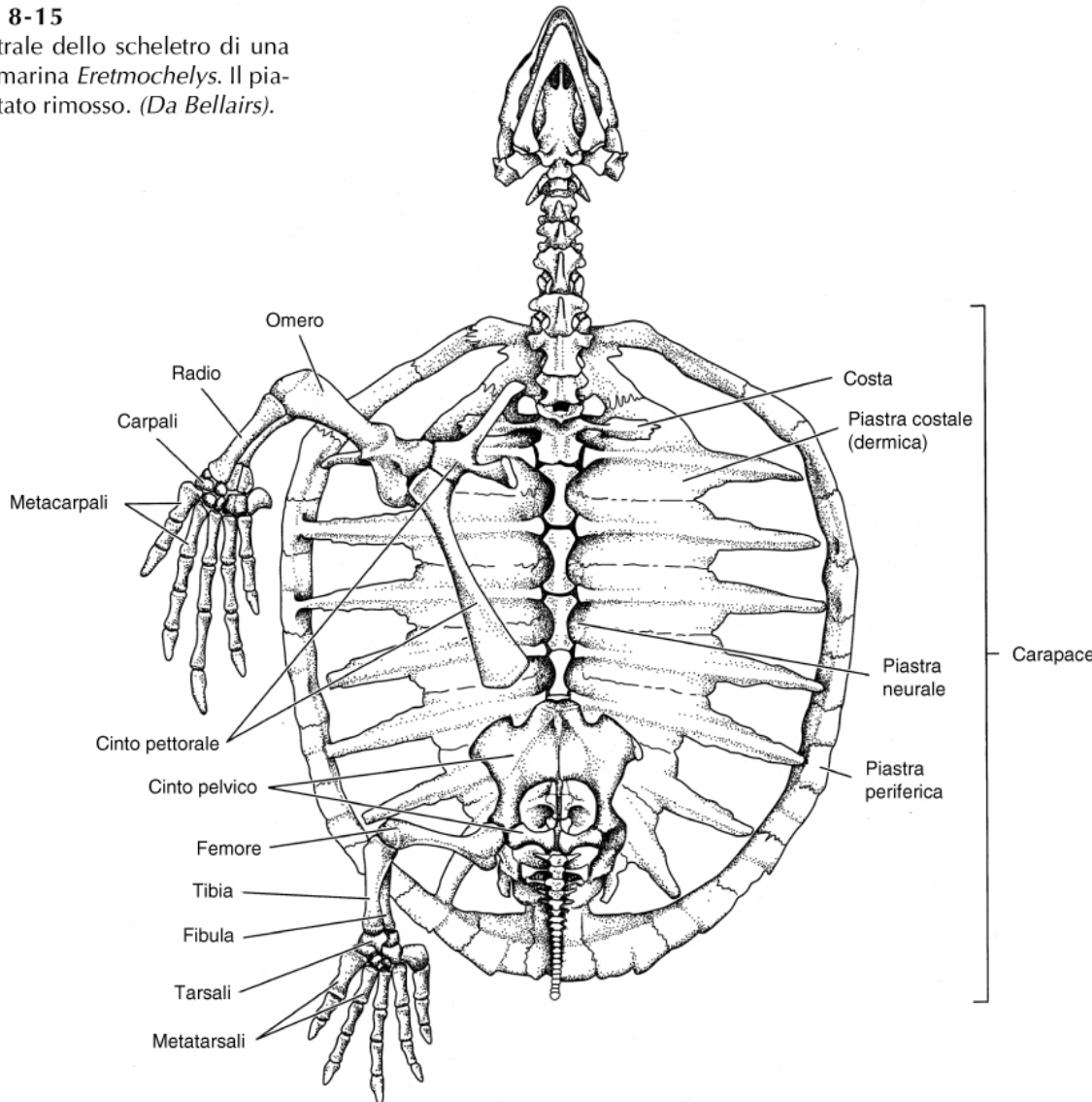
Nella maggior parte dei rettili il movimento delle coste del tronco costituisce anche il principale meccanismo per la **ventilazione dei polmoni**.



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

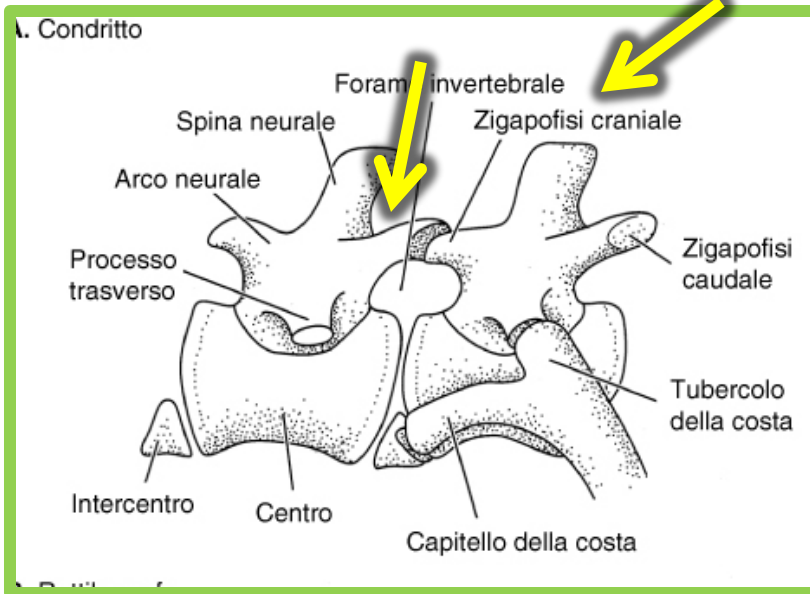
A 8-15
Centrale dello scheletro di una
tartaruga marina *Eretmochelys*. Il pia-
strato rimosso. (Da Bellairs).



La regione del **tronco** di una tartaruga è **breve** e comprende solo **dieci vertebre con coste**. Il tronco è ricoperto dorsalmente da un **carapace** osseo e ventralmente da un **piastrone**. Il carapace e il piastrone forniscono alle tartarughe una corazza protettiva, all'interno della quale ritrarre gli arti e la testa in caso di pericolo.

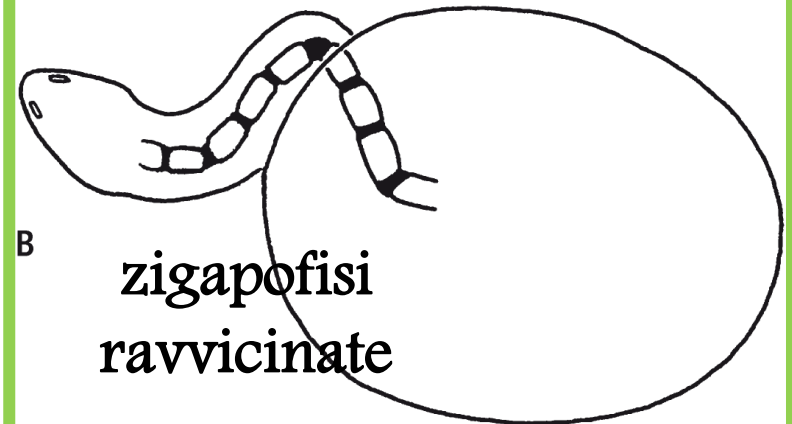
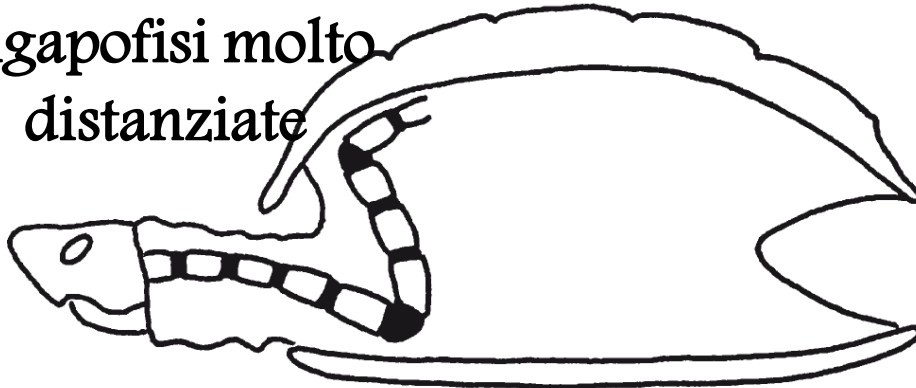
Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili



Le tartarughe più recenti ritraggono la testa piegando il collo a S nel piano verticale grazie a zigapofisi (coppie di processi articolari) **molto distanziate**. Quando le zigapofisi sono più **ravvicinate** il capo è disposto sotto il margine della corazza solo lateralmente.

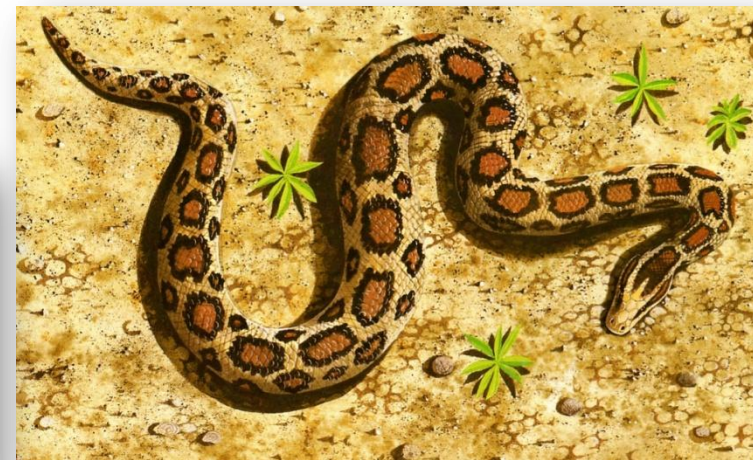
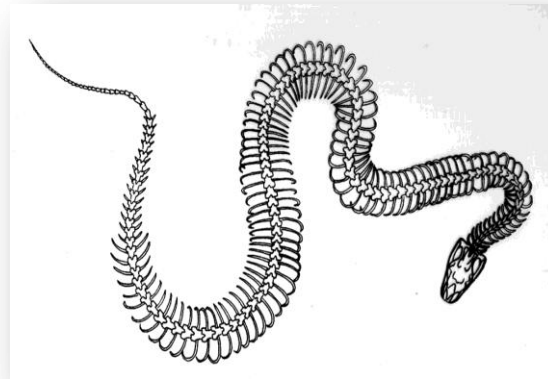
zigapofisi molto distanziate



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

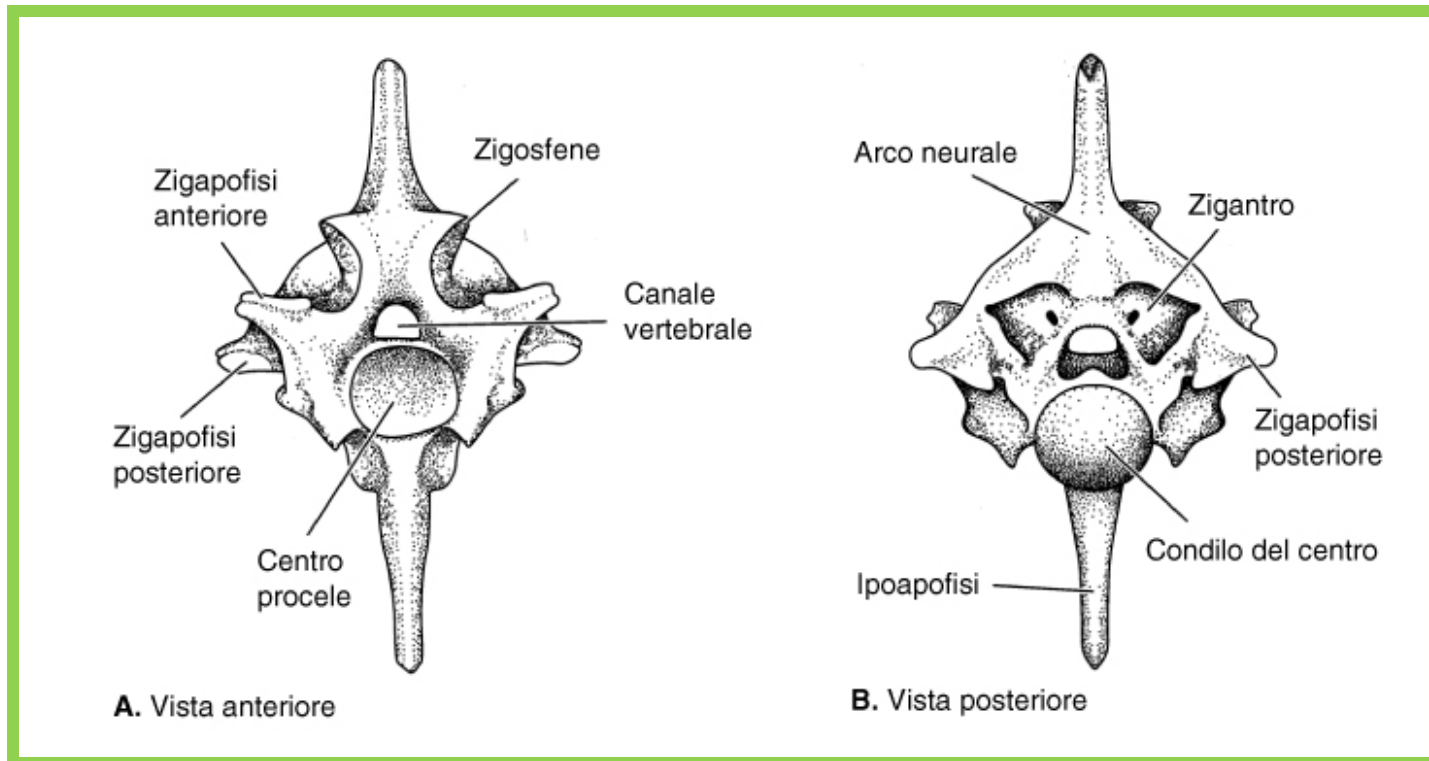
Il corpo notevolmente allungato dei serpenti può contenere fino a **200 vertebre** o più. I serpenti si muovono prevalentemente per movimenti ondulatori laterali del tronco e della coda, spesso, si attorcigliano attorno ad un ramo di un albero o a una preda. Ci sono dunque **punti di giunzione vertebrale soprannumerari**, che consentono ai serpenti di flettere ampiamente un corpo così lungo



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

Queste giunzioni soprannumerarie sono costituite da una **coppia** di processi denominati **zigosfeni** disposti sulla superficie anteriore dell'arco neurale, dorsalmente alla zigapofisi, accolti in cavità dette zigantri



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

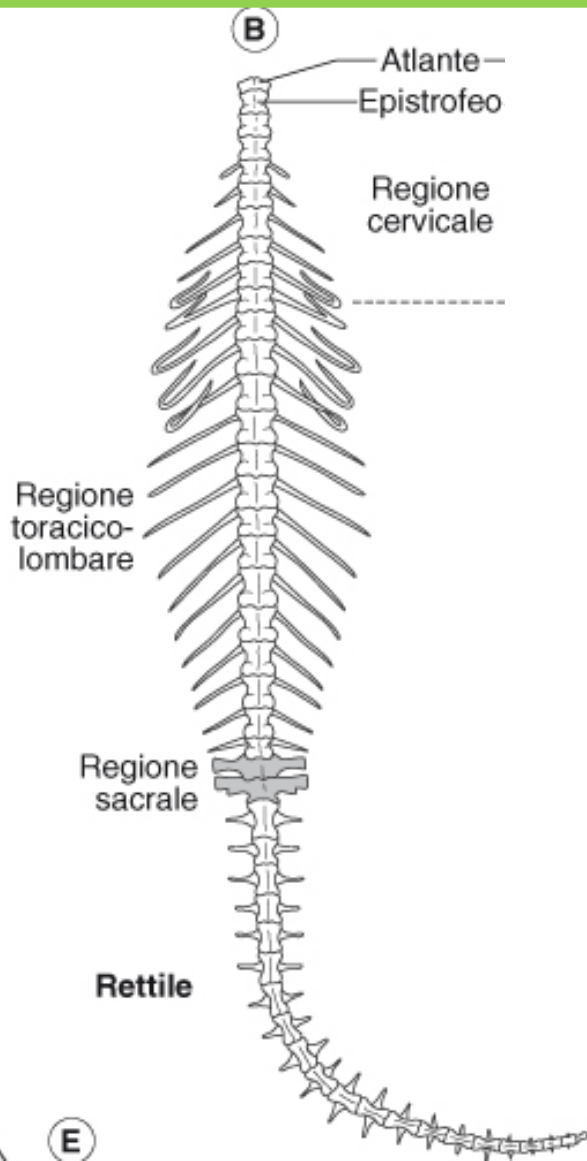
Rettili

Poiché i serpenti non hanno arti e sterno, non è possibile identificare regioni vertebrali distinte, a parte il complesso atlante–epistrofeo. Tutte le vertebre dei serpenti, eccetto l'atlante e l'epistrofeo e quelle caudali, portano coste ricurve ventralmente.



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili



I rettili hanno una **regione sacrale** più **robusta** degli anfibi e la maggior parte delle specie possiede due vertebre sacrali con coste e alcune ne hanno ancora di più. Le vertebre caudali e la lunghezza della coda variano considerevolmente.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Rettili

Molti squamati lacertomorfi, quando son aggrediti da un predatore, sono in grado di perdere con un atto spontaneo buona parte della coda, fenomeno detto di **autotomia**. La coda dimenandosi sul terreno, attira l'attenzione del predatore, mentre l'animale ha tutto il tempo di scappare e di rigenerare una nuova coda. Il distacco si verifica lungo un setto di **autotomia**, che **attraversa il centro di una o più vertebre caudali**.



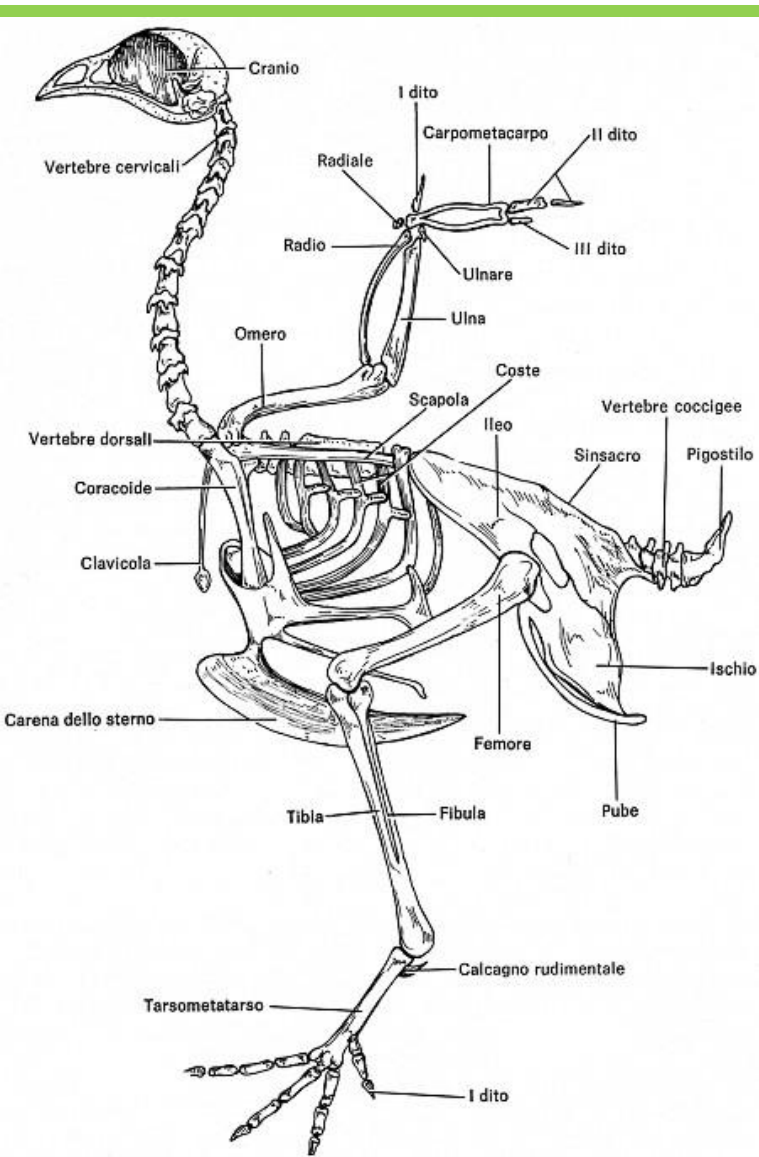
Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Uccelli



Le modificazioni dello scheletro assile degli uccelli sono correlate con il loro peculiare modello di locomozione, il volo e l'andatura bipede. Gli arti anteriori sono così specializzati per il volo che non possono essere utilizzati per altri scopi. La testa e il becco svolgono svariate funzioni legate all'alimentazione, alla costruzione del nido e a tutte le altre manipolazioni solitamente effettuate dai tetrapodi per mezzo degli arti anteriori

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale



Uccelli

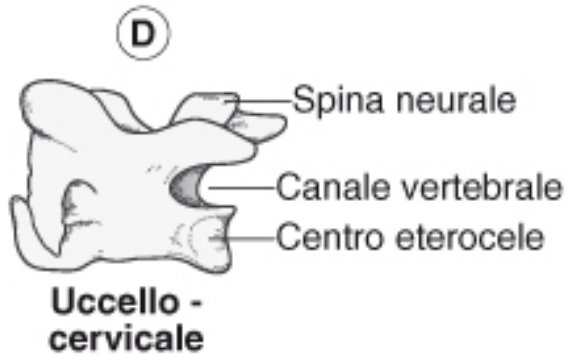
Un collo particolarmente allungato e flessibile conferisce alla testa una notevole mobilità, con rotazione del capo di 180° per ogni lato.



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

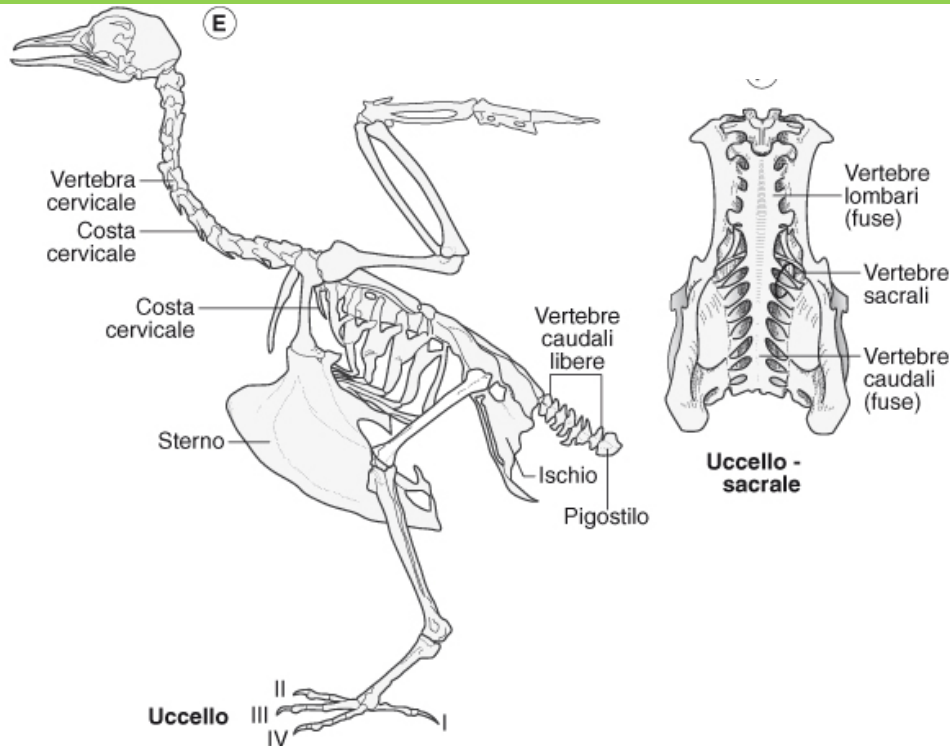
Uccelli

La flessibilità del collo raggiunge il massimo livello. Ciò è dovuto alla particolare forma delle articolazioni tra le vertebre cervicali: l'estremità caudale del corpo vertebrale ha una forma a **sella** con convessità in senso destro-sinistro e concavità dorso – laterale.



Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

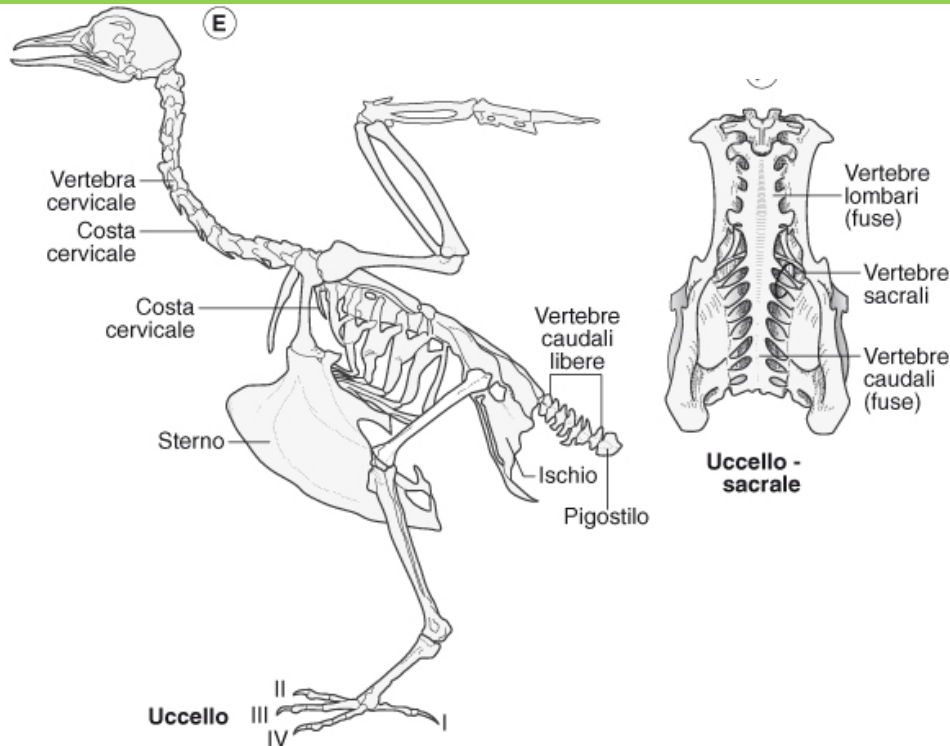
Uccelli



La colonna vertebrale in questa classe è molto specializzata per l'adattamento al volo ed alla postura bipede. Lo scheletro deve essere molto **rigido**, soprattutto nella regione **toracica e lombosacrale**. Le **vertebre toraciche**, portatrici di coste, son strettamente **unite** fra loro da robusti legamenti fibrosi o addirittura fuse.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Uccelli

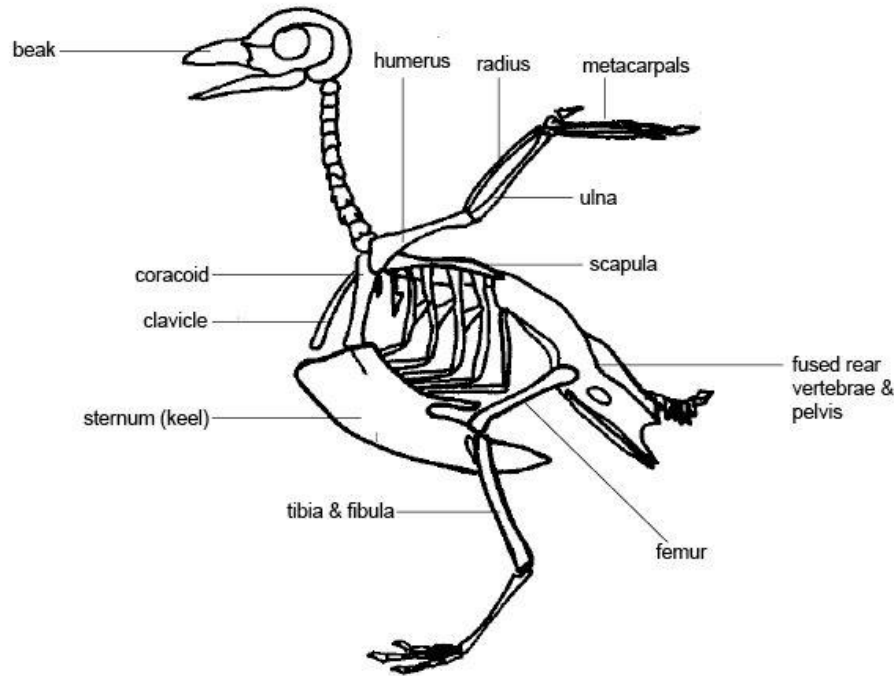


Le vertebre sacrali sono due come nei rettili, ma sono spesso **fuse** con le lombari ed alcune caudali a formare un'ampia piastra ossea detta **sinsacro** (che include da 10 a 23 vertebre). La locomozione bipede e il ruolo degli arti posteriori nell'attutire l'impatto sul terreno durante l'atterraggio necessitano di un **sacro particolarmente robusto**.

Seguono poche vertebre caudali, le prime libere, le ultime fuse nel **pigostilo** che sostiene le penne timoniere.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Uccelli



Le vertebre del tronco portano coste del tronco che si articolano con un grande sterno, **carenato** nella maggior parte delle specie. Lo sterno fornisce un'ampia superficie per l'inserzione dei potenti muscoli del volo. Lo sterno reca una **cospicua carena ventrale** che offre una **superficie aggiuntiva** per l'inserzione dei muscoli. La cassa toracica è robusta ma al tempo stesso sufficientemente flessibile da consentire la ventilazione dei polmoni.

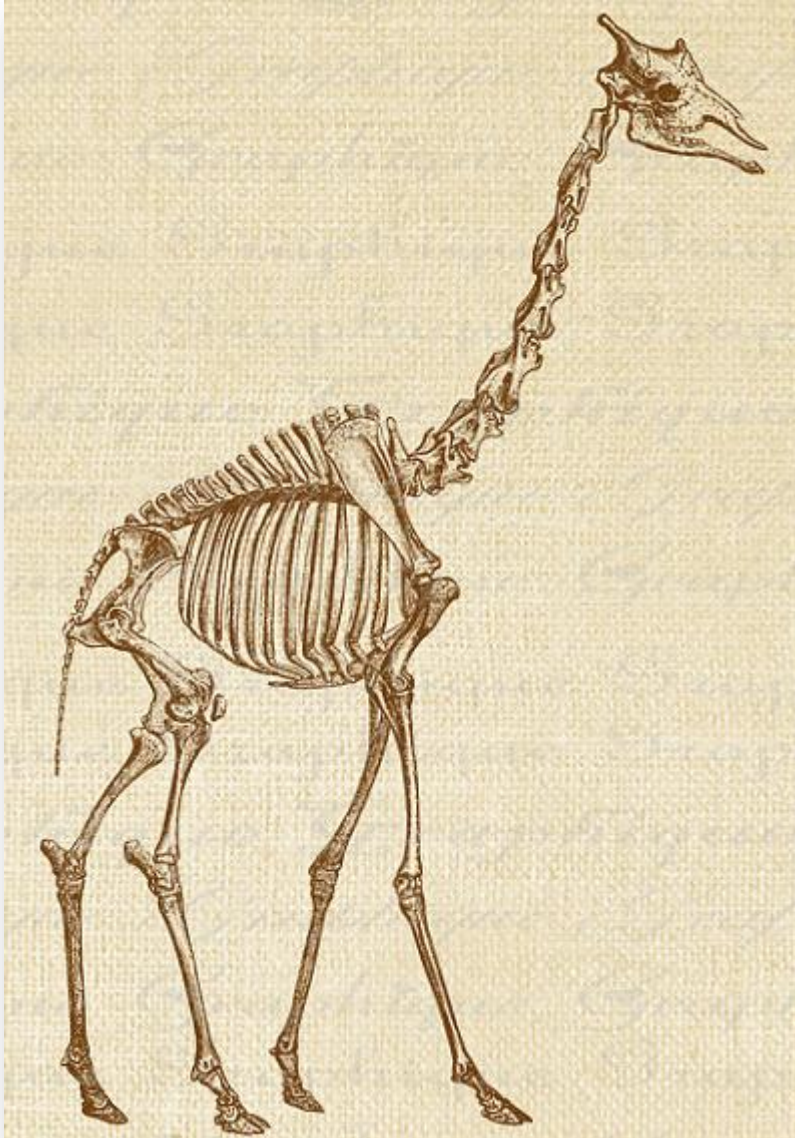
Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Mammiferi

I mammiferi sono per lo più animali attivi e agili dotati di uno scheletro assile robusto ma, al tempo stesso flessibile che consente ampi movimenti alla testa, scarica il peso su cinti e arti e svolge un ruolo importante per la respirazione. Poiché le funzioni e gli sforzi variano lungo tutta la colonna vertebrale non vi sono due vertebre che siano tra loro identiche.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Mammiferi

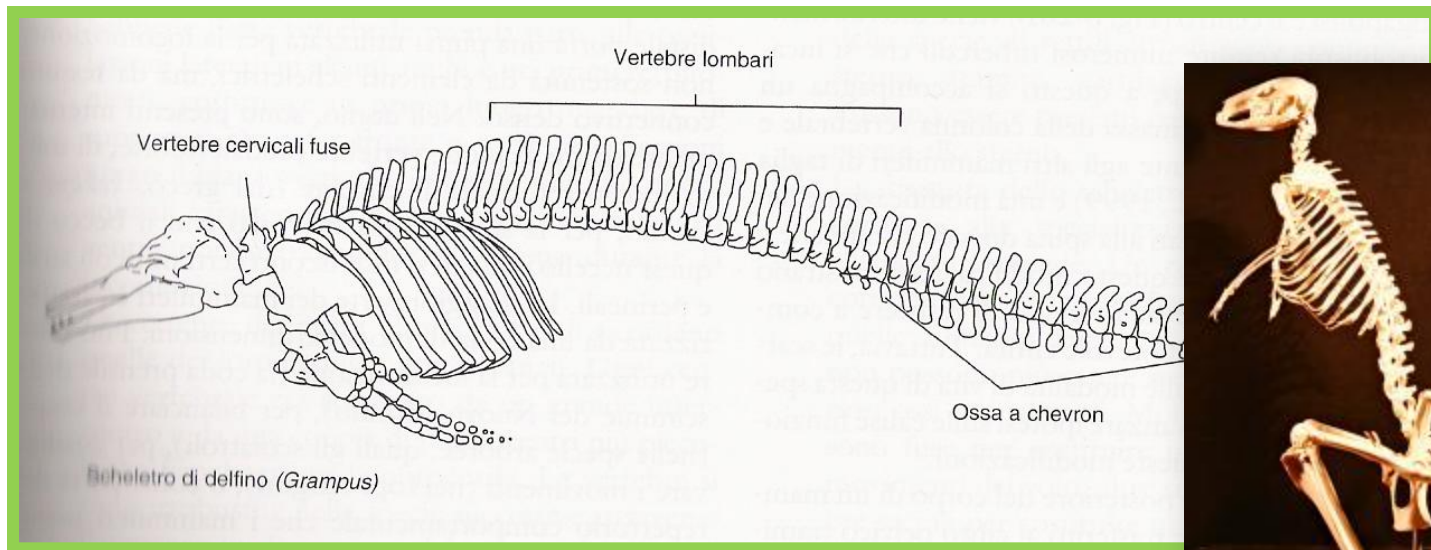


Tutti hanno **sette** vertebre cervicali, **indipendentemente dalla lunghezza del collo**. Anche il lungo collo delle giraffe è costituito da **sole sette vertebre cervicali**, sebbene, ad eccezione dell'atlante e dell'epistrofeo, siano notevolmente allungate.

Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Mammiferi

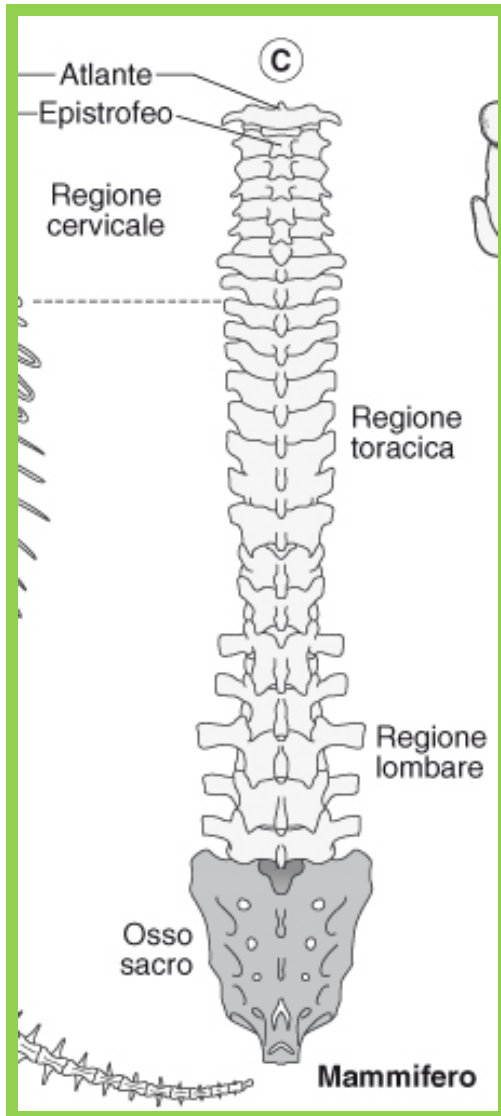
Nei **cetacei** al contrario le vertebre cervicali si fanno molto brevi e **possono fondersi**. Anche nei roditori saltatori e nei canguri vi è **fusione tra le vertebre cervicali** posteriori ad impedire che la testa si muova in avanti e all'indietro durante la locomozione. In alcune specie scavatrici la fusione di alcune vertebre cervicali irrigidisce ulteriormente il collo.





Specializzazioni regionali della colonna vertebrale

Mammiferi



Nella **regione toracica** le vertebre sono tutte portatrici di coste mentre nella **regione lombare** le vertebre sono caratterizzate dalla presenza di **corte coste** rudimentali fuse con le vertebre.

Nella **regione sacrale** ci sono almeno tre vertebre fuse a formare l'**osso sacro** su cui si articola il cinto posteriore

I mammiferi e il ritorno alla vita acquatica...

Non vi è nessun altro gruppo di vertebrati con un antenato terrestre, che si sia riadattato così completamente alla vita acquatica quanto balene, delfini, i mammiferi che costituiscono l'ordine dei cetacei.

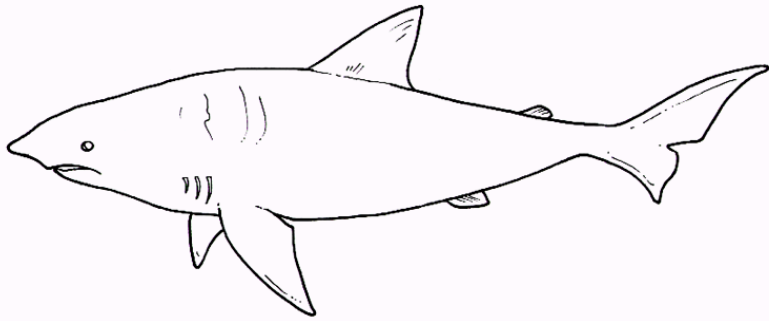


I mammiferi e il ritorno alla vita acquatica...

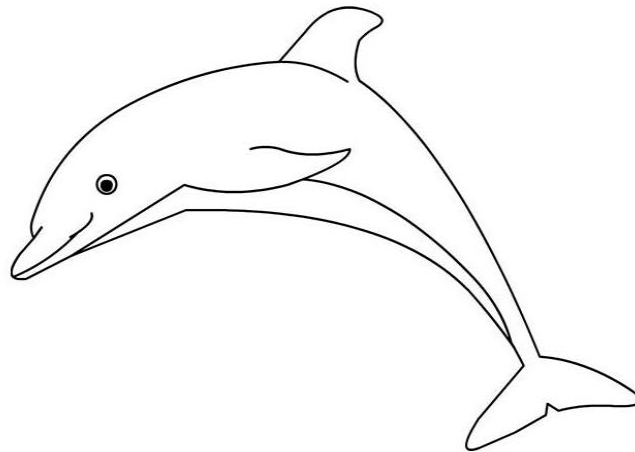
Ovviamente i vertebrati che si sono riadattati completamente all'ambiente acquatico hanno dovuto affrontare un insieme di vincoli strutturali comuni. Si è dunque **verificato un fenomeno di convergenza** durante i processi adattativi che per diversi aspetti li hanno **resi simili ai pesci**.

I mammiferi e il ritorno alla vita acquatica...

Il contorno della testa sfuma direttamente nel tronco. Infatti la presenza di un collo distinto, che consente alla testa di muoversi in modo indipendente, avrebbe costituito un impedimento al movimento nell'acqua.

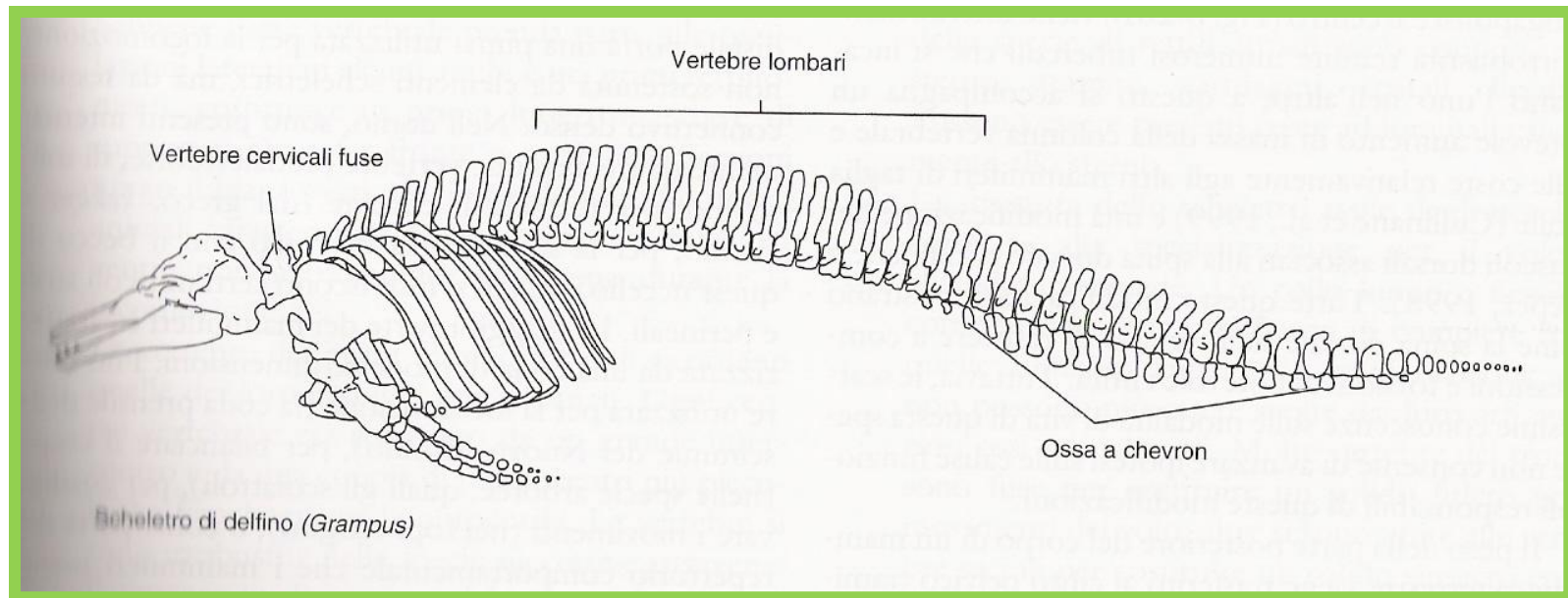


I cetacei mantengono **ancora le sette vertebre cervicali** (tipiche dei mammiferi) ma la testa si **unisce** direttamente al tronco perché le **vertebre cervicali** si sono notevolmente **appiattite** e, in molte specie **fuse in un singolo elemento**.



I mammiferi e il ritorno alla vita acquatica...

Il nuoto dei cetacei inoltre si realizza tramite **oscillazioni** del tronco e della coda sul piano verticale; i movimenti sono più pronunciati nella lunga **regione lombare**, che può comprendere fino a **21 vertebre**, numero più alto delle 4-7 vertebre lombari tipiche dei mammiferi terrestri.



I mammiferi e il ritorno alla vita acquatica...

Nella **regione toracica** dei cetacei sono presenti coste e sterno, ma questi non sono sufficientemente robusti da sostenere il peso del corpo sulla terraferma. I cetacei che spiaggiano, infatti, non sono in grado di ventilare i polmoni adeguatamente e, di solito, soffocano.

