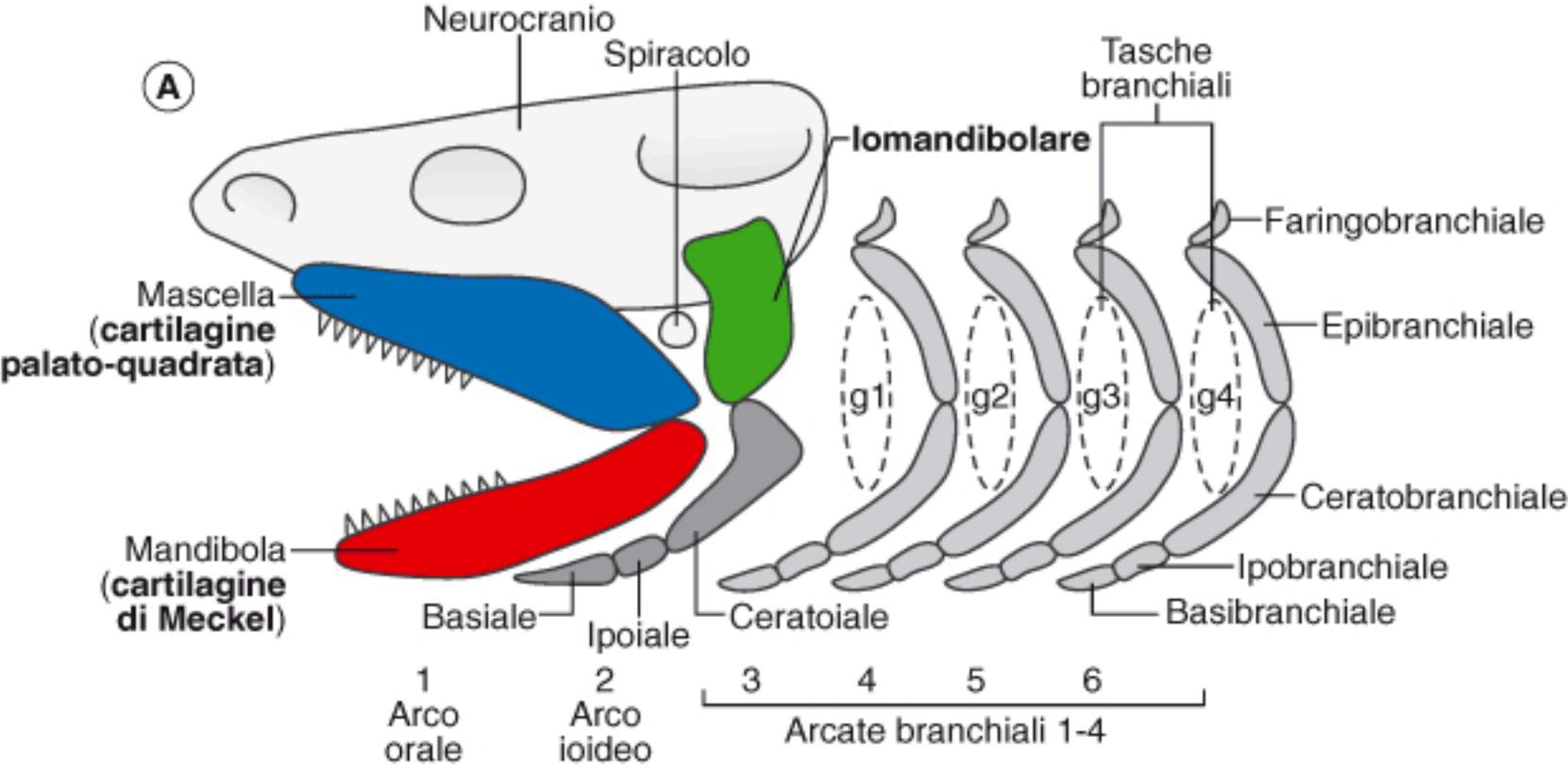


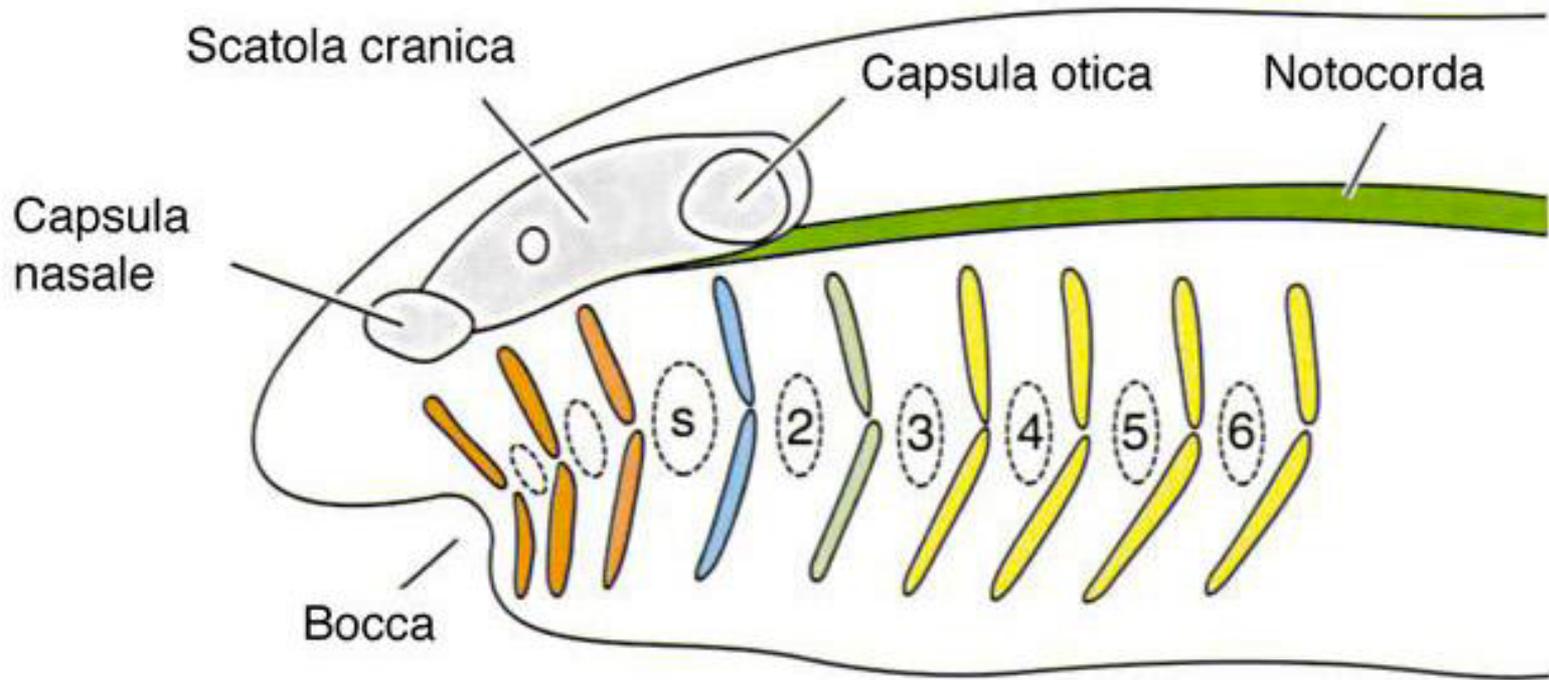
Il Cranio

Il cranio è una struttura complessa alla cui formazione concorrono elementi dell'endoscheletro, dello scheletro dermico e di quello viscerale. Delimita una cavità principale, la **cavità cranica**, in cui è accolto l'encefalo e fornisce il supporto scheletrico ad alcuni organi di senso specifico e ai primi tratti degli apparati digerente e respiratorio(splancnocranio).

Nell'embrione, il cranio si abbozza in cartilagine da componenti di origine endoscheletrica (forniti da materiale proveniente dalle creste neurali e da mesenchima mesodermico cefalico), che danno origine al condrocranio, una struttura peraltro incompleta che, ben presto, si ossifica più o meno completamente. Nel corso dello sviluppo, il condrocranio è completato ed integrato da un insieme di ossa dermiche, ed ha origine, così, l'osteocranio, la struttura definitiva, propria della maggioranza dei Vertebrati adulti.

Lo splancnocranio e il neurocranio





Splancnocranio dei primi cranioti era:

- legato solo alla respirazione cioè al sostegno delle branchie e alla produzione di un flusso di acqua.
- costituito da una serie di archi cartilaginei o ossei, originati dalle cellule della cresta neurale, che si collocano nelle pareti del faringe, tra le tasche faringee.

Funzione originaria: la ventilazione delle branchie

Gli gnatostomi, più attivi e con maggiori richieste metaboliche, sviluppano una **muscolatura faringea** che permette di pompare l'acqua verso le branchie. Il I arco inizialmente aveva solo funzione respiratoria e solo successivamente una funzione legata all'alimentazione. Coadiuvando all'apertura della bocca contribuisce all'espansione del faringe, agevolando il flusso dell'acqua al suo interno

Le **protomascelle** consentono di **chiudere rapidamente la bocca**, prevenendo la fuoriuscita di acqua dalla bocca, durante l'espirazione attraverso le branchie, e di **riaprirla rapidamente** favorendo il richiamo di altra acqua

Solo successivamente, gli gnatostomi diventano in grado di risucchiare la preda durante l'inalazione, e di afferrarla con le mascelle quando la bocca si chiude, durante l'esalazione.

Modificazioni dello splancocranio hanno segnato il passaggio dagli Agnati agli Gnatostomi.

Si suppone che un arco anteriore che originariamente doveva sostenere le branchie si sia espanso a formare le mascelle a seguito dell'arretramento della bocca.

Mallatt (1996) ritiene che l'arco mandibolare abbia avuto inizialmente una funzione respiratoria e solo in seguito ha avuto una funzione legata all'alimentazione:

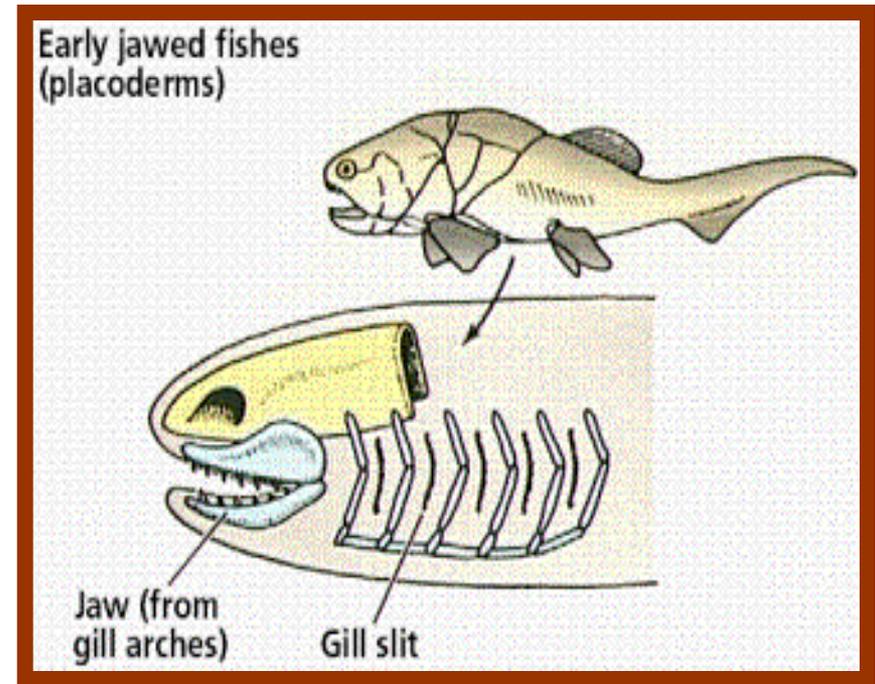
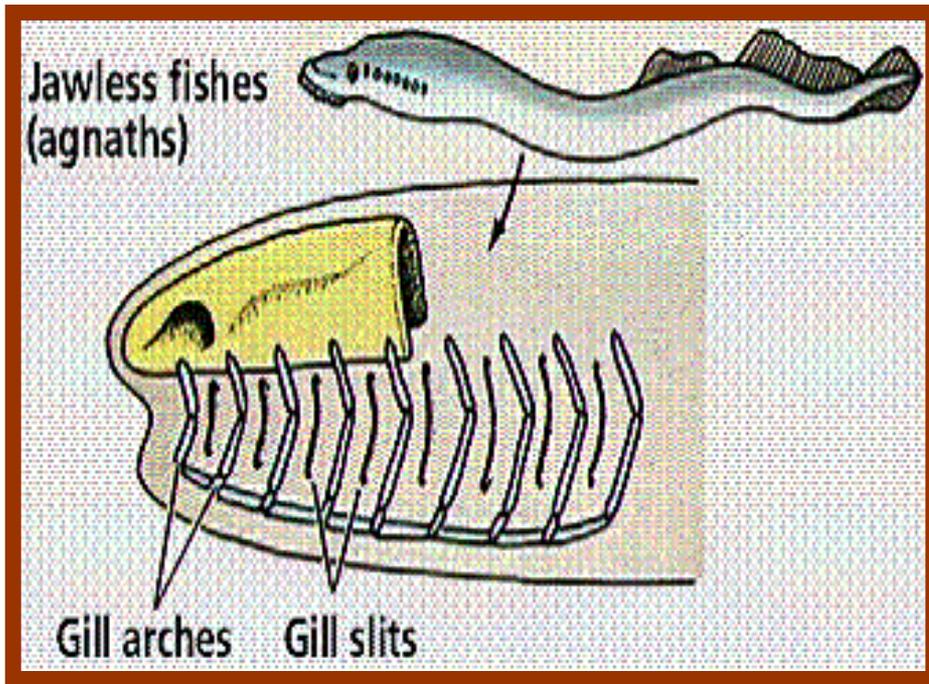
- Aprendo la bocca l'arco orale avrebbe contribuito all'espansione della faringe, favorendo il flusso di acqua al suo interno
- Chiudendo la bocca l'arco avrebbe contribuito ad espellere l'acqua attraverso le branchie all'esterno delle fessure branchiali

- Smith (1999) al contrario sostiene che l'arco mandibolare presenta differenze sostanziali rispetto agli altri archi viscerali, non vi e' alcuna evidenza a sostegno dell' ipotesi che l'arco orale abbia mai sostenuto le branchie, come fanno tutti gli altri archi viscerali.

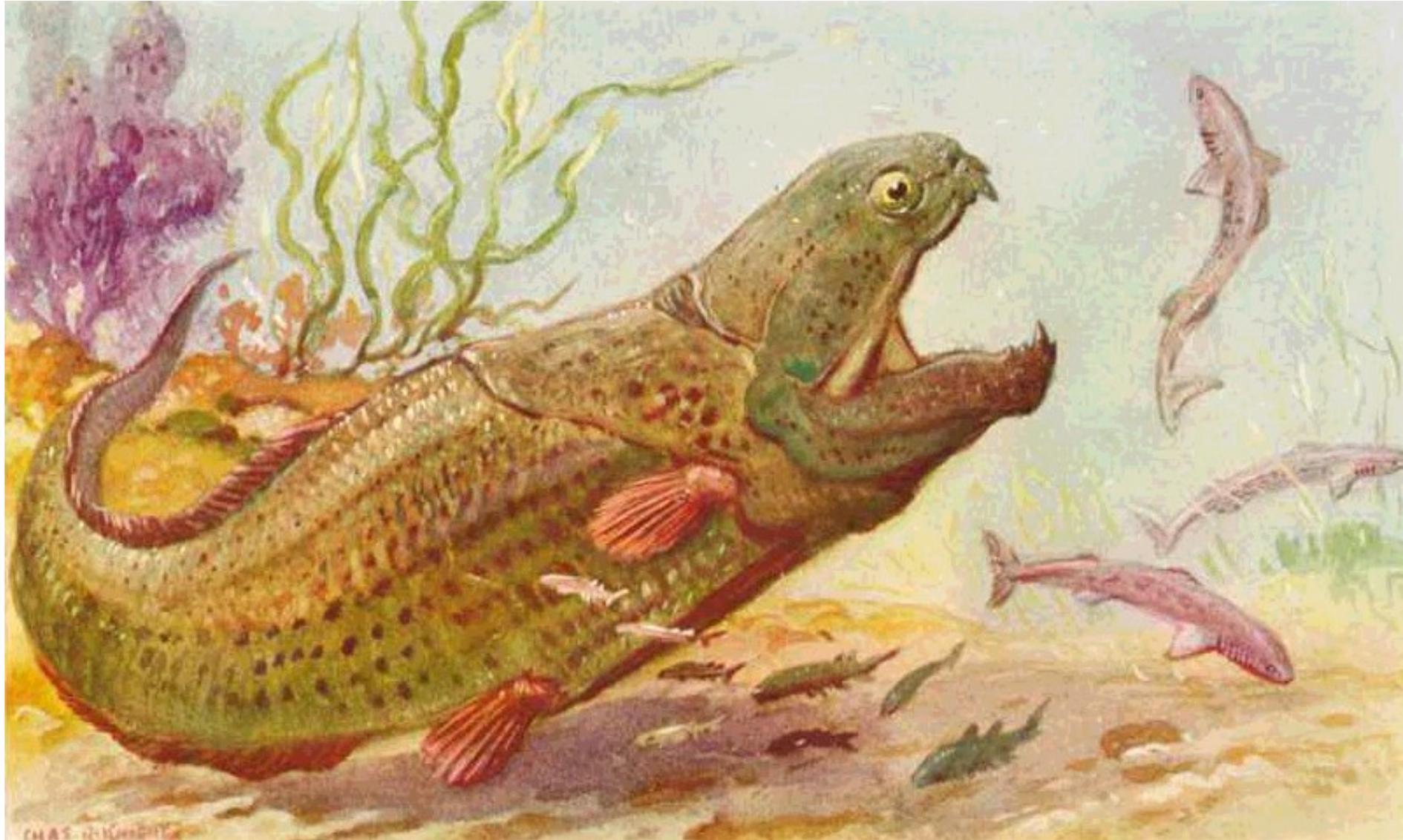
Vi sono evidenze che indicano differenze a livello di codificazione tra l'arco orale e gli archi viscerali...altre ricerche sono necessarie

Evoluzione della bocca a partire dagli archi branchiali

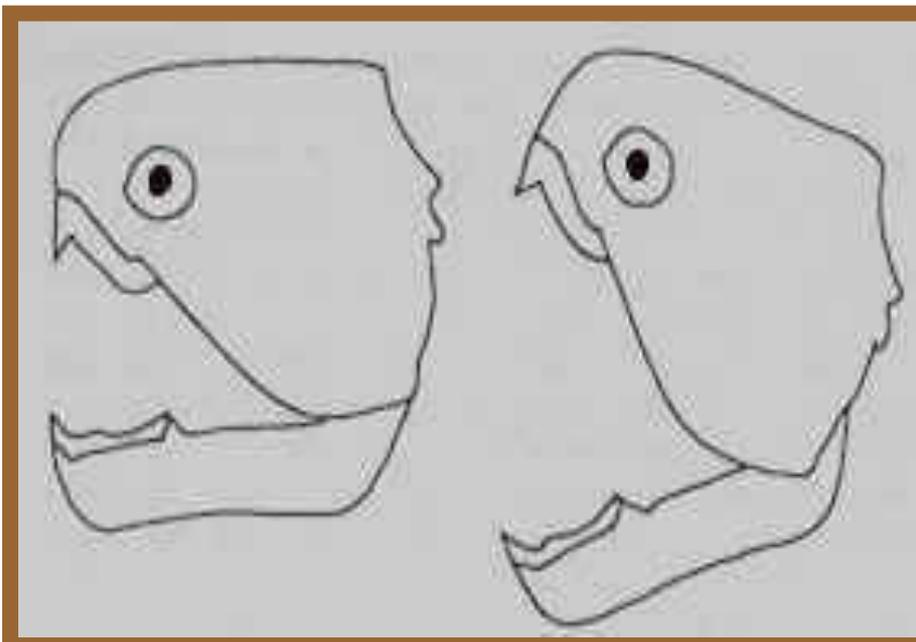
Un esempio di acquisizione di nuove funzioni da parte di strutture pre-esistenti



Schema di Placoderma

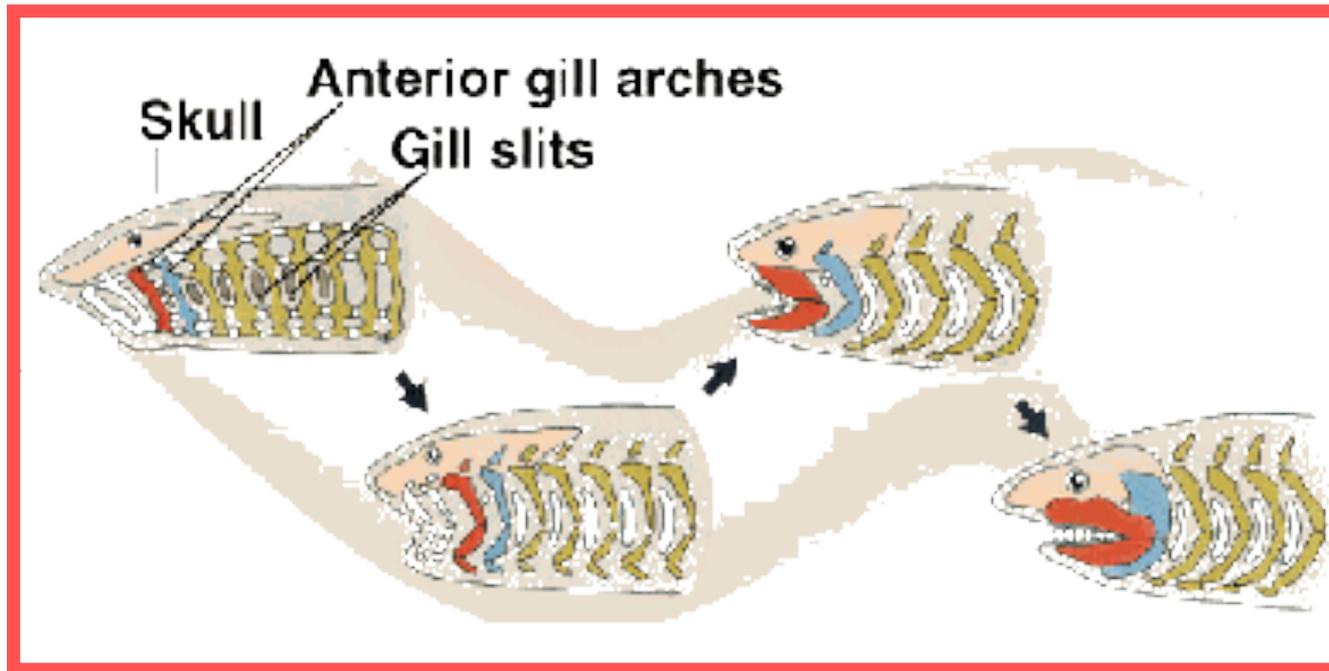


Gnatostomi fossili



Evoluzione della bocca da Agnato a Gnatostoma

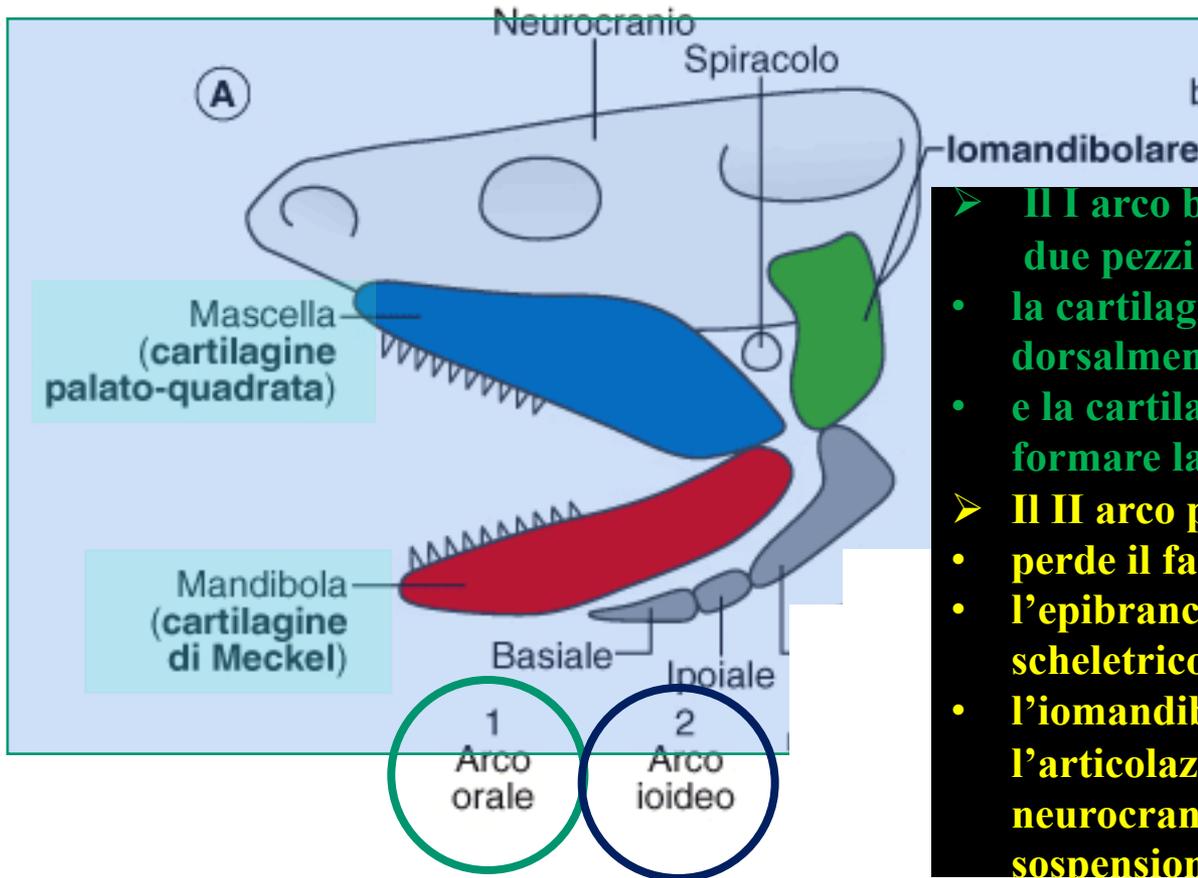
Formazione della bocca articolata



- **La bocca (mascella e mandibola) si forma dai primi due archi branchiali che si incurvano**
- **Gli archi branchiali mantengono aperte le camere branchiali favorendo il passaggio dell'acqua**
- **I denti si formano per modificazione delle scaglie della pelle**

- L'arco orale si è evoluto e costituisce una parte integrante del meccanismo mandibolare nei pesci.
- La presenza delle mascelle ha rappresentato un salto evolutivo, ha liberato i cranioti da uno stile di vita da filtratore o da saprofago ed ha consentito ai Vertebrati di alimentarsi in modi diversi e con diverso cibo

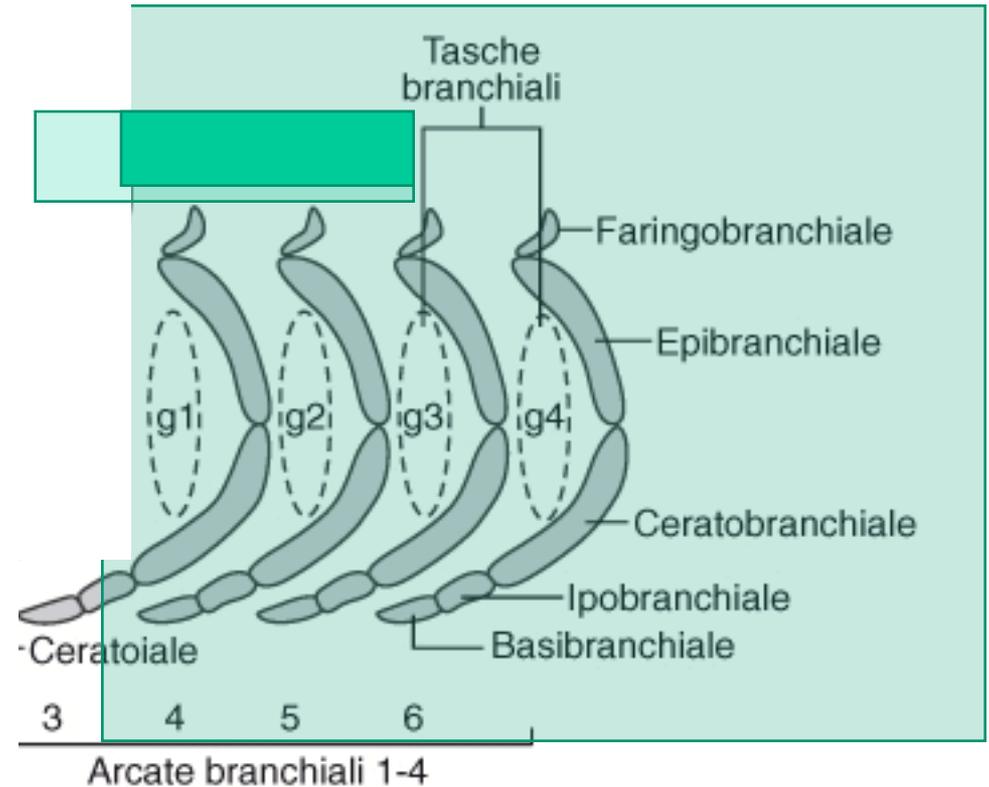
1° e 2° arco branchiale



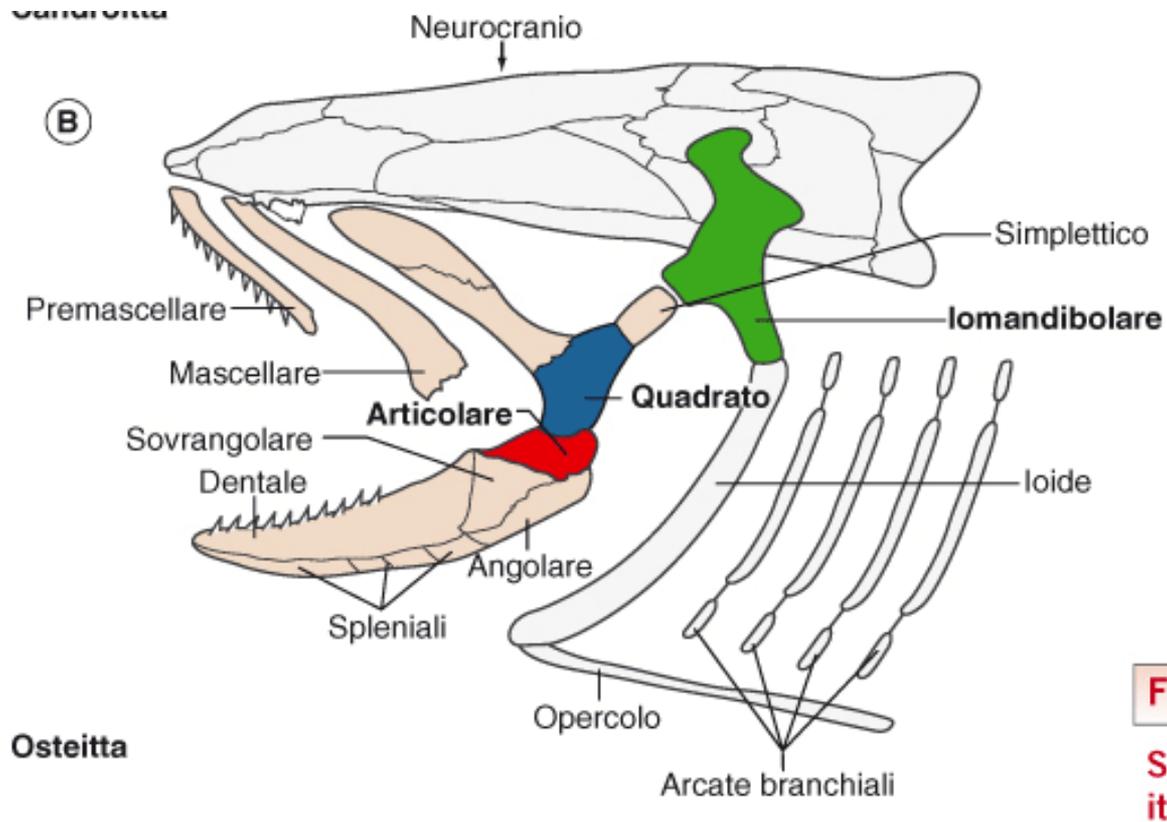
- Il I arco branchiale dei condroitti presenta due pezzi scheletrici per lato:
 - la cartilagine palato-quadrata, dorsalmente a costituire la mascella,
 - e la cartilagine di Meckel, ventralmente a formare la mandibola.
- Il II arco perde la struttura primitiva:
 - perde il faringobranchiale,
 - l'epibranchiale diventa un pezzo scheletrico nuovo,
 - l'iomandibolare si inserisce tra l'articolazione mascella-mandibola ed il neurocranio, contribuendo alla sospensione dello splancnocranio.

3° e 4° 5° e 6° archi branchiali

- il faringobranchiale
- l'epibranchiale
- il ceratobranchiale
- l'ipobranchiale
- un basibranchiale



Osteitti



la mascella costituita da due ossa di membrana per lato:

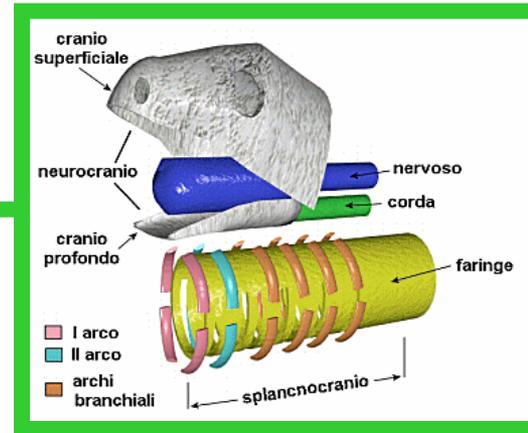
- il premascellare ed il mascellare cui si aggiunge, posteriormente il quadrato.

Quando l'arco orale si è trasformato nelle mascelle la sua parte dorsale la cartilagine palatoquadrata ha bisogno di essere ancorata. In questo modo la sua parte caudale rappresenta il fulcro per il movimento della mandibola.

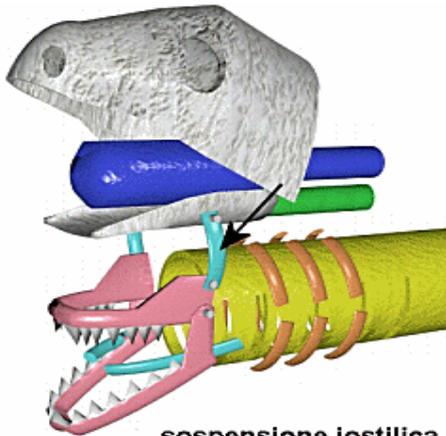
- **Sospensione anfilistica primitiva:** nei placodermi saldamente attaccato alla superficie inferiore del condrocraio.
- **Sospensione anfistilica** condroitti e pesci ossei primitivi : il palato quadrato presenta una più articolazione con il condrocraio, l'iomandibolare si estende come un puntello dalla capsula otica all'estremità caudale del palatoquadrato
- **Sospensione iostilica:** sospensione più avanzata che si trova nei pesci, il palatoquadrato non è connesso al neurocraio, ma la connessione avviene solo attraverso l'iomandibolare , questo comporta una mascella più flessibile che consente alle mascelle movimenti di protrusione in avanti verso il basso.
- **Sospensione autostilica secondaria** (olocefali, dipnoi e tetrapodi): palato quadrato è fuso con il neurocraio , l'omandibolare non è coinvolto

Evoluzione degli archi branchiali

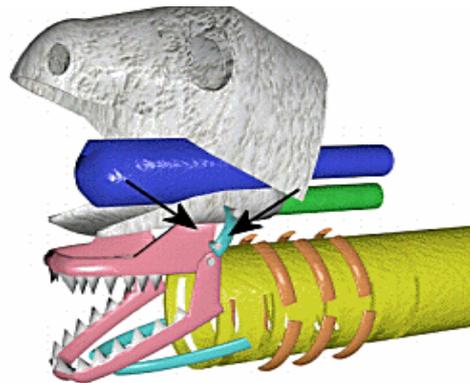
AGNATI



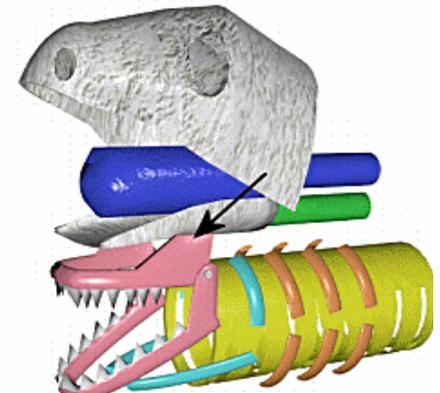
GNATOSTOMI



sospensione iostilica



sospensione anfiostilica



sospensione autostilica
(olostilica)

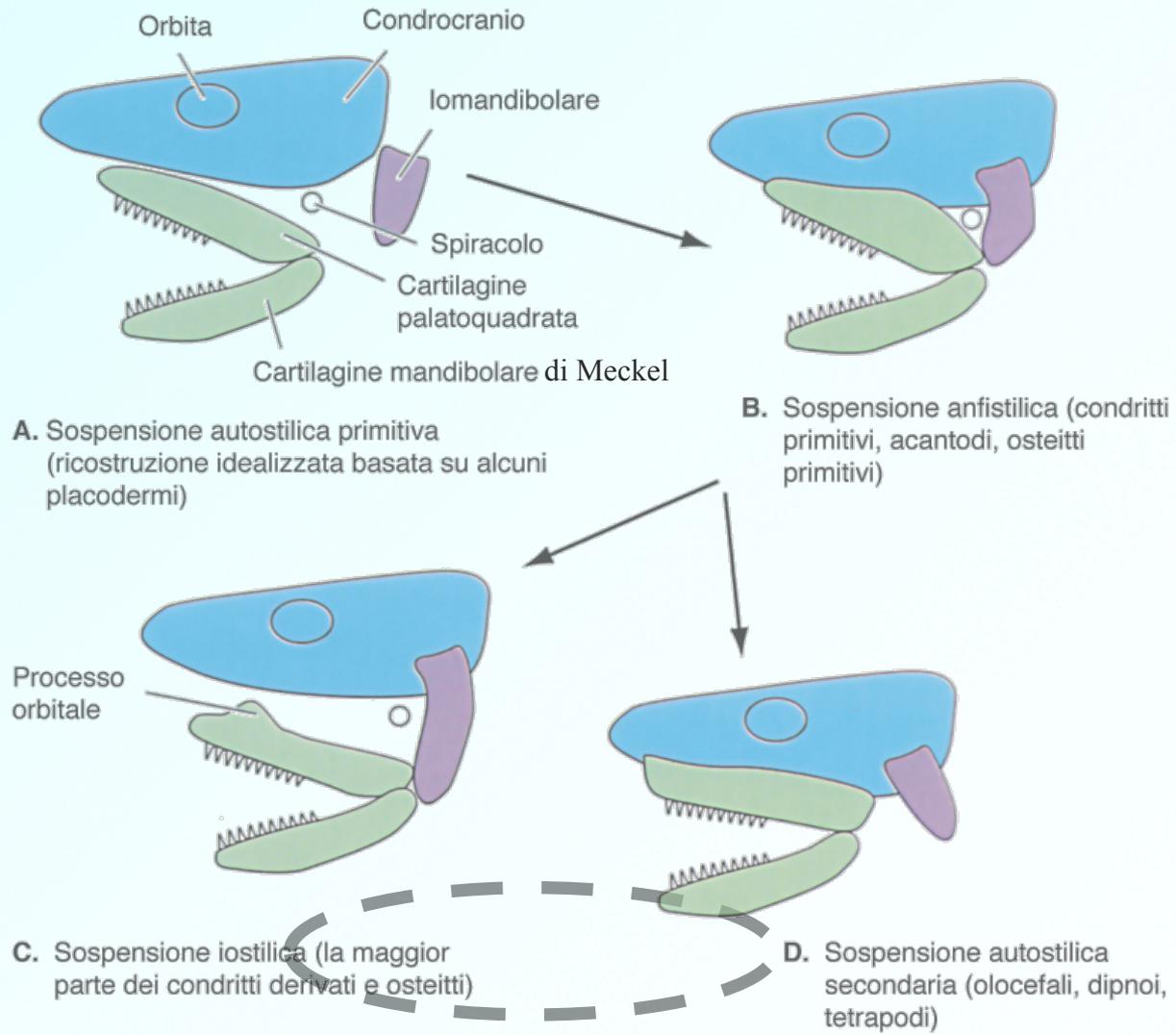


FIGURA 7-6

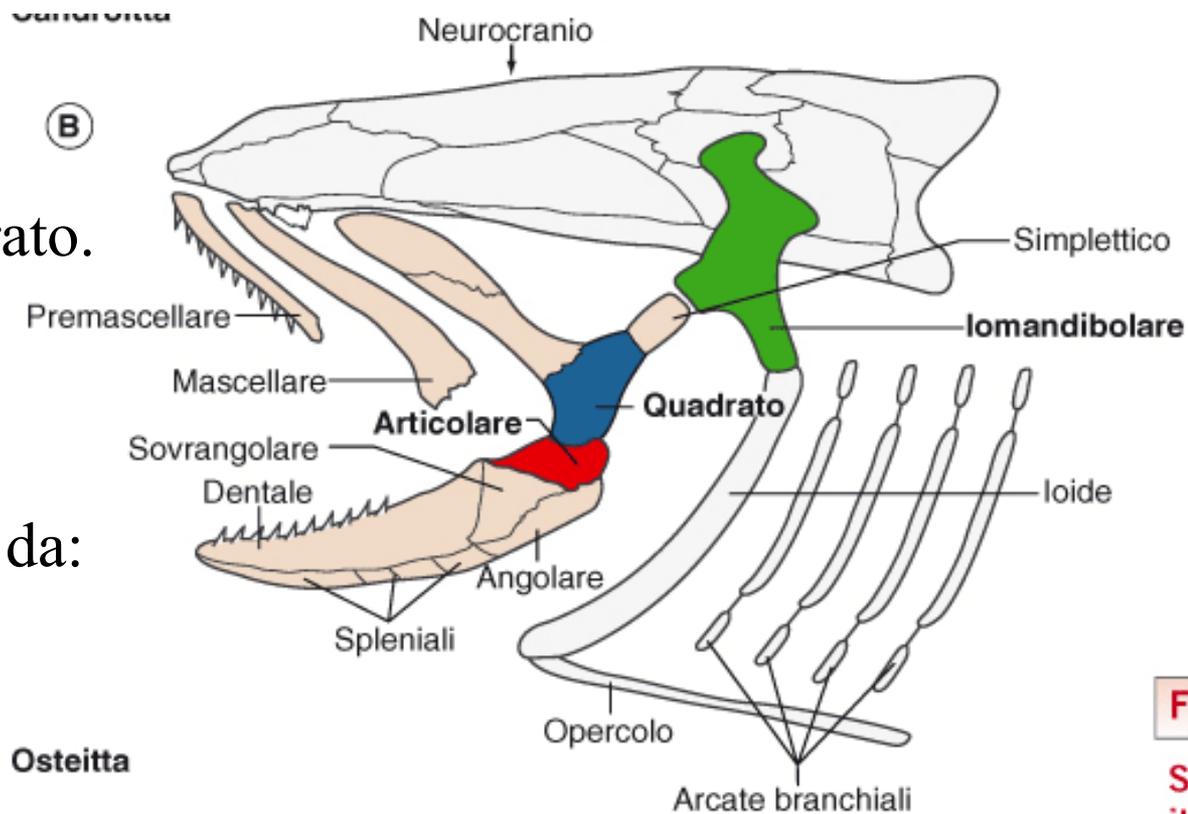
Lo splancnocranio OSTEITTI

la **mascella** e' costituita da due ossa di membrana per lato:

- il premascellare
- il mascellare
- posteriormente il quadrato.

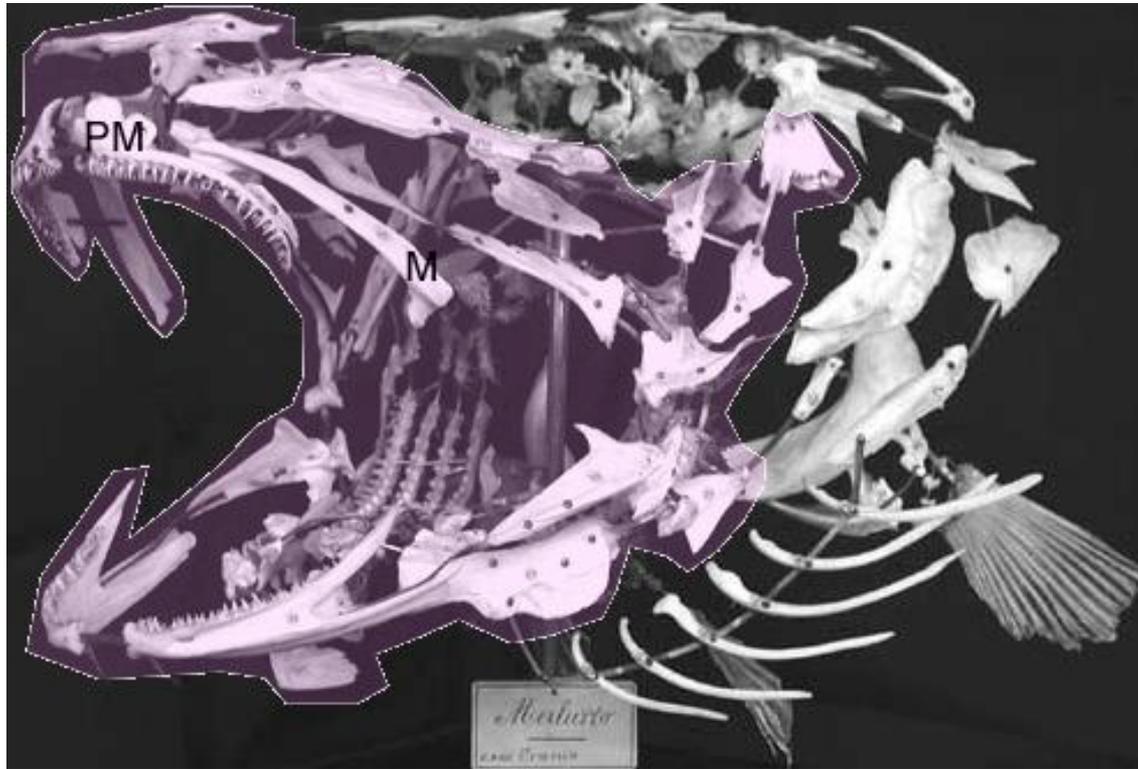
la **mandibola** e' costituita da:

- dentale
- spleniale
- angolare
- sovrangolare

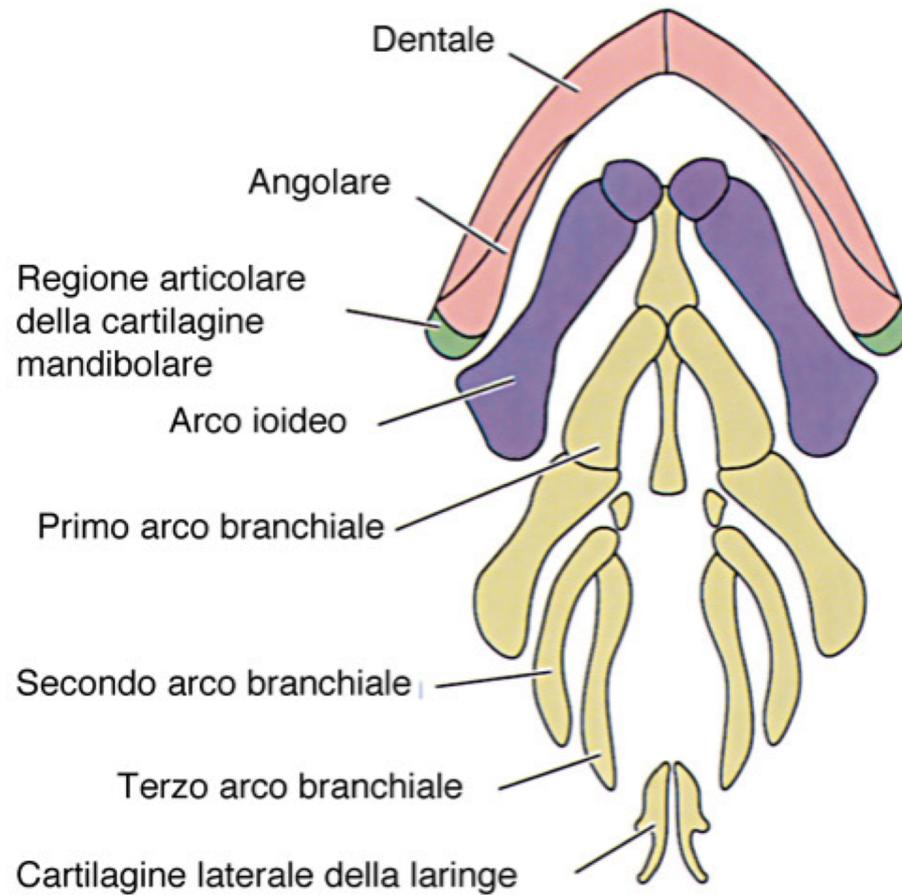


Fi
Sp
itt

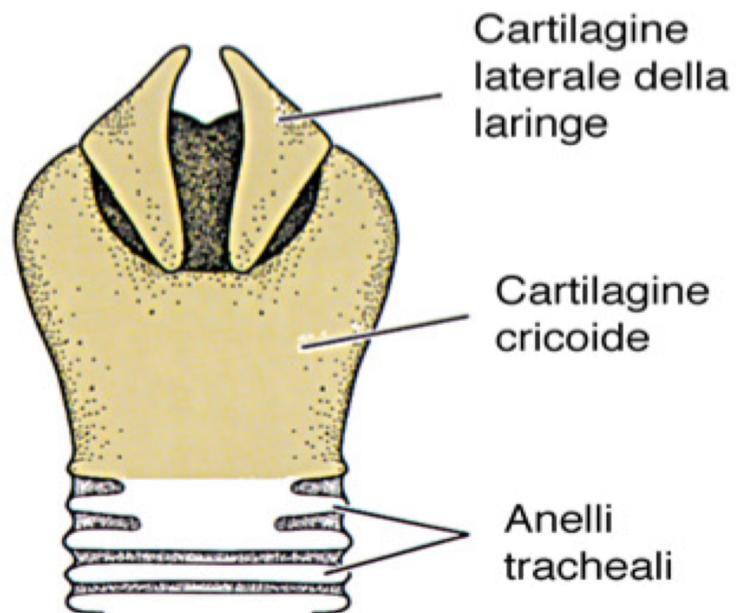
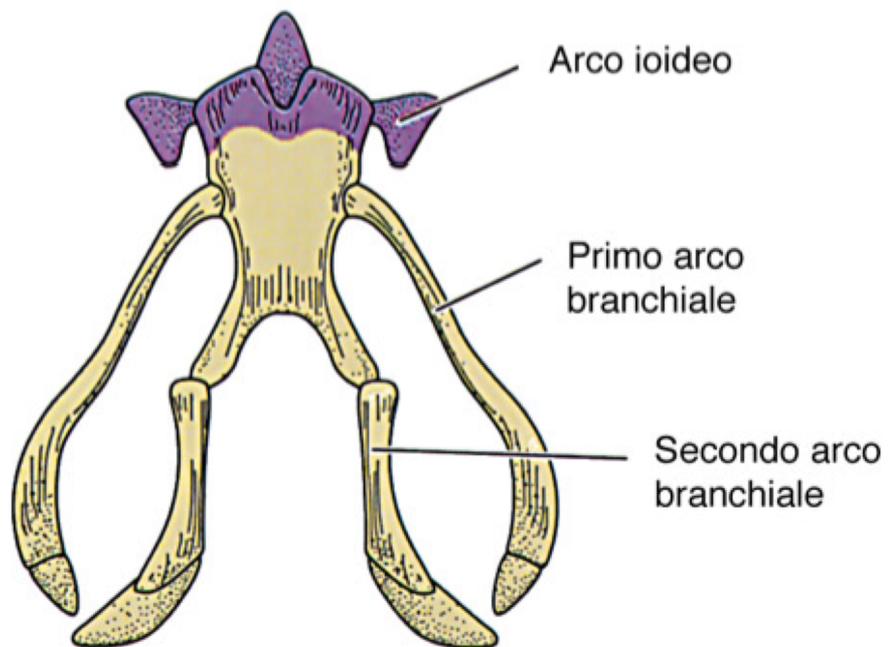
Lo splancnocranio OSTEITTI



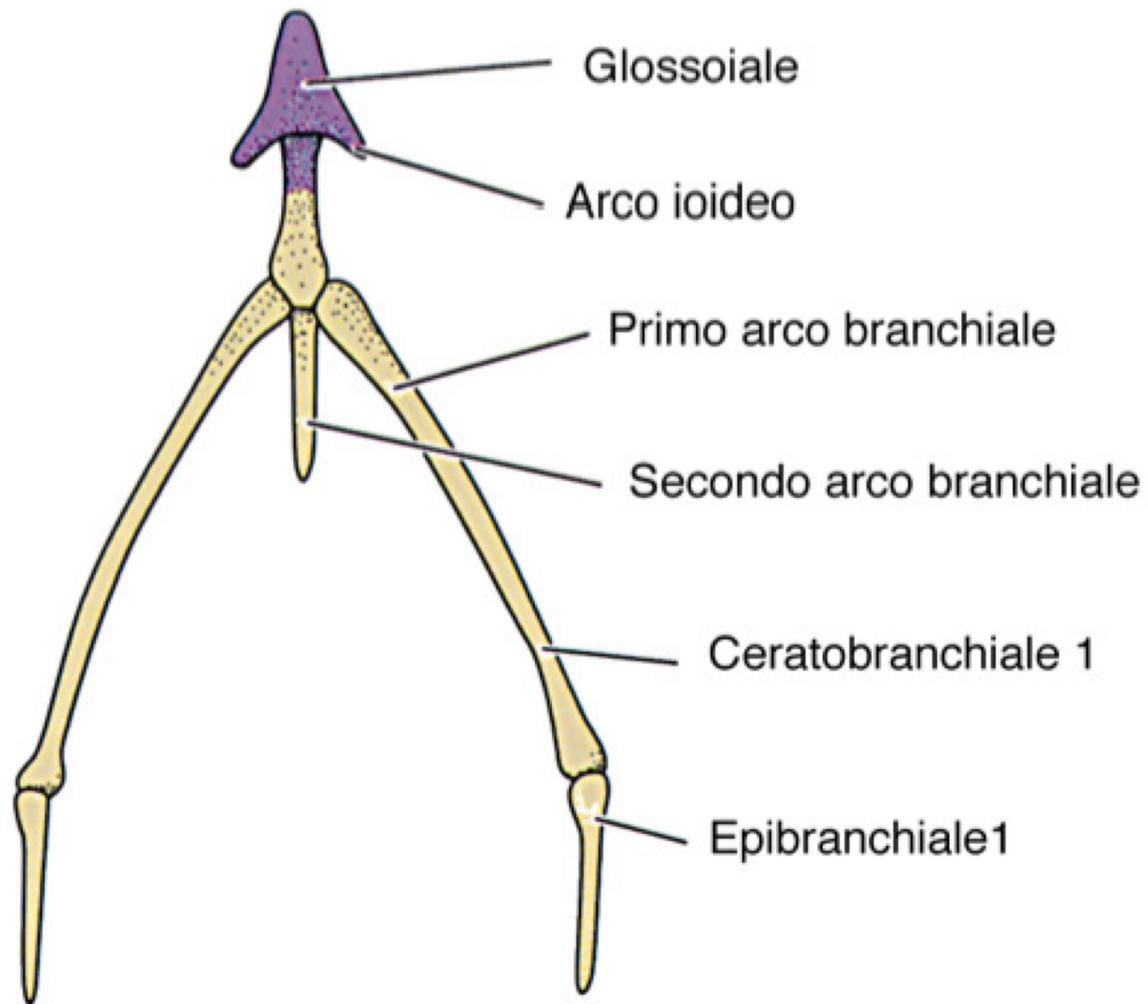
I mascellari ed i premaxillari non sono saldati anteriormente tra loro



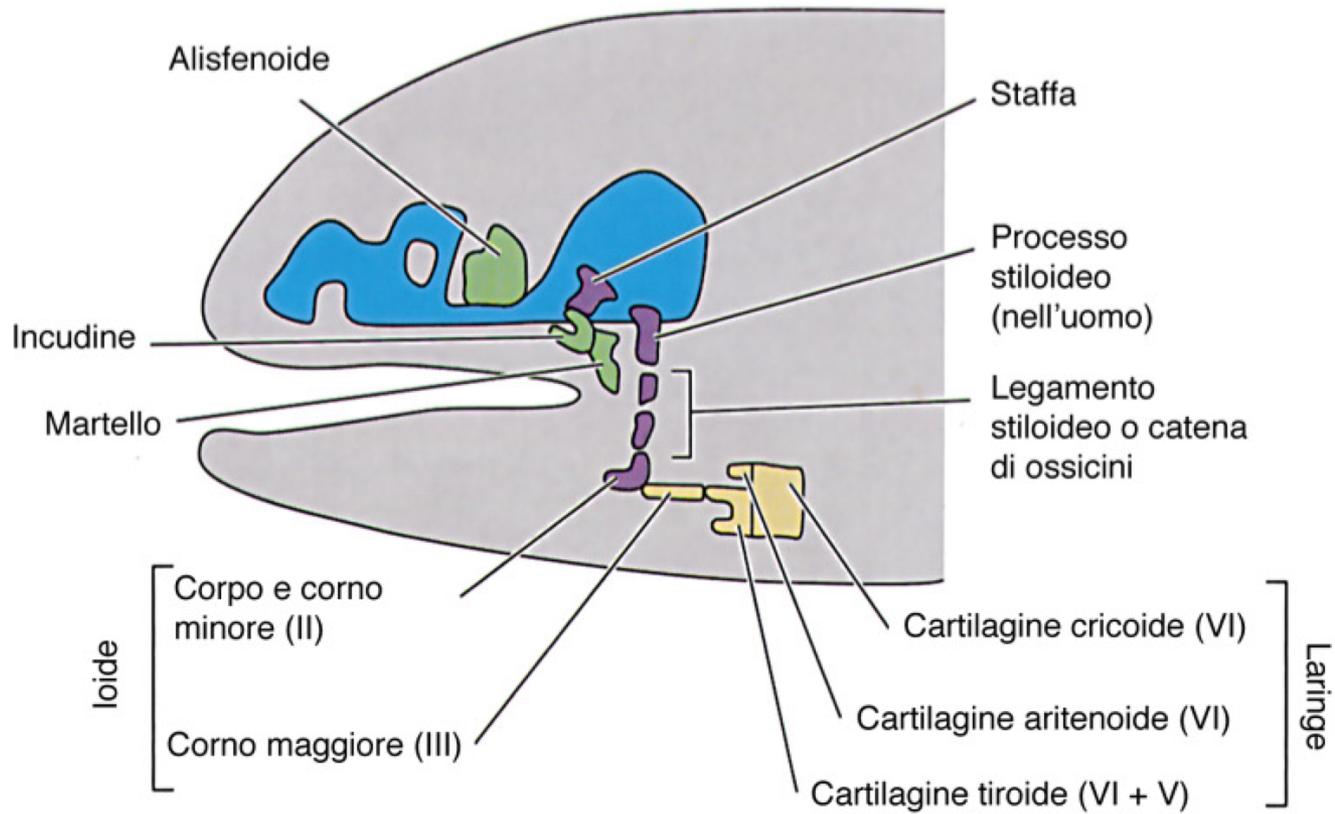
B. Mandibola inferiore e apparato iobranchiale di Necturus.



A. Tartaruga

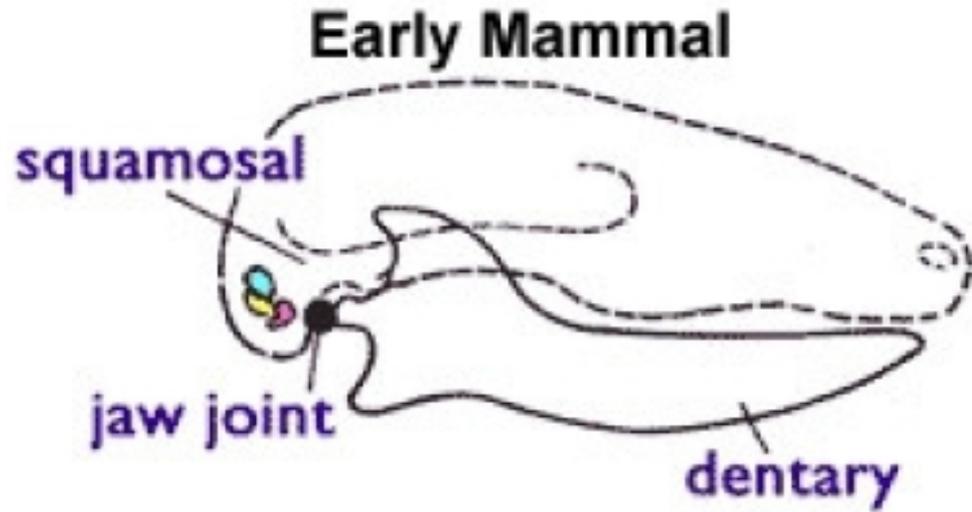


B. Uccello

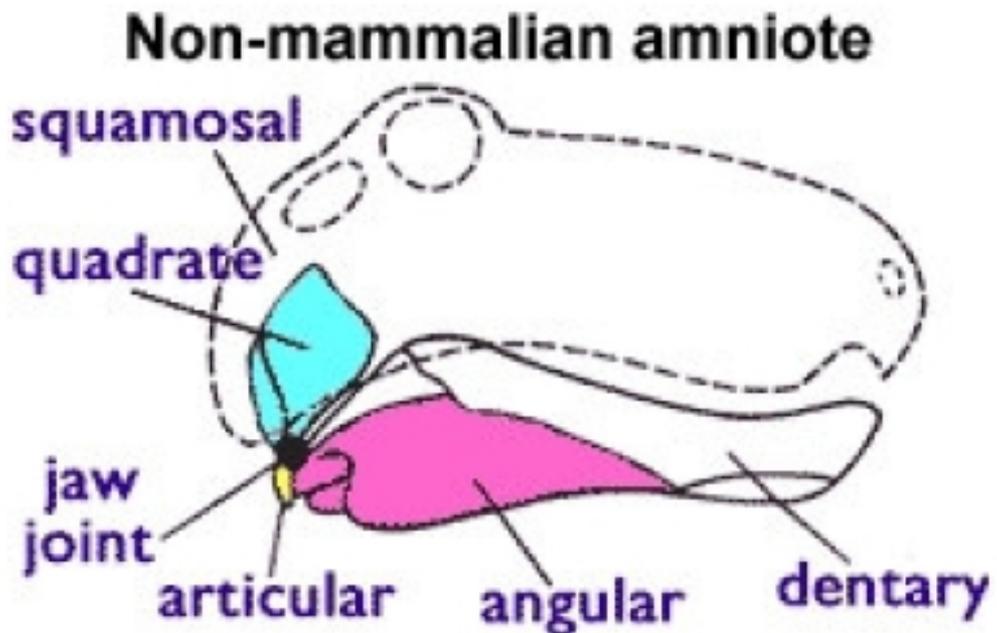


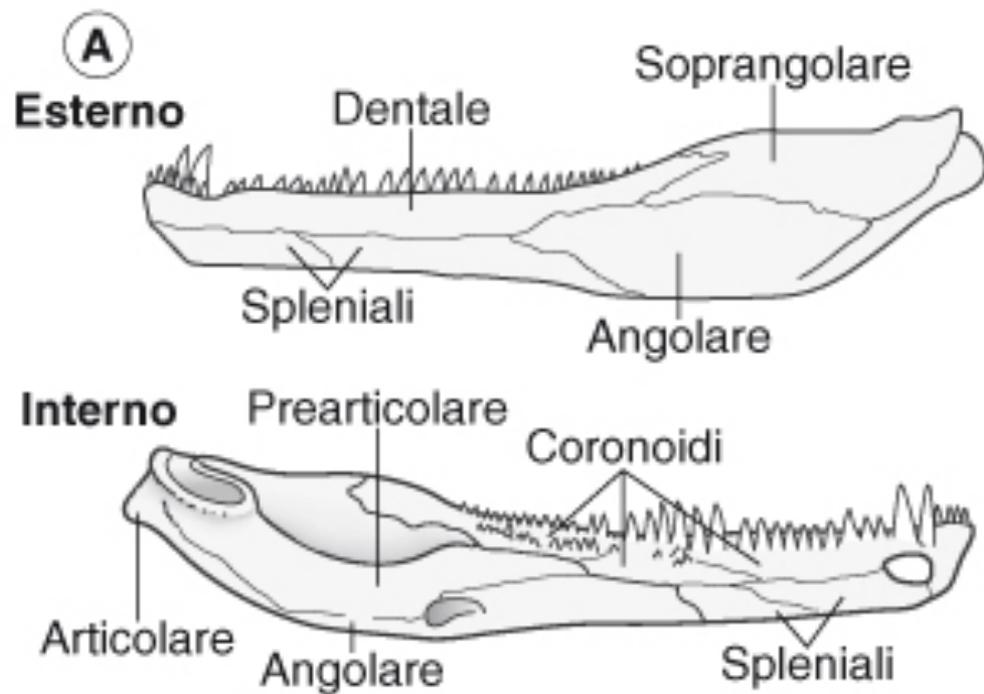
E. Mammifero placentato

A differenza degli altri gnatostomi l'articolazione della mandibola è formata dal dentale e dallo squamoso



Negli altri gnatostomi l'articolazione è formata dal quadrato e dall'articolare

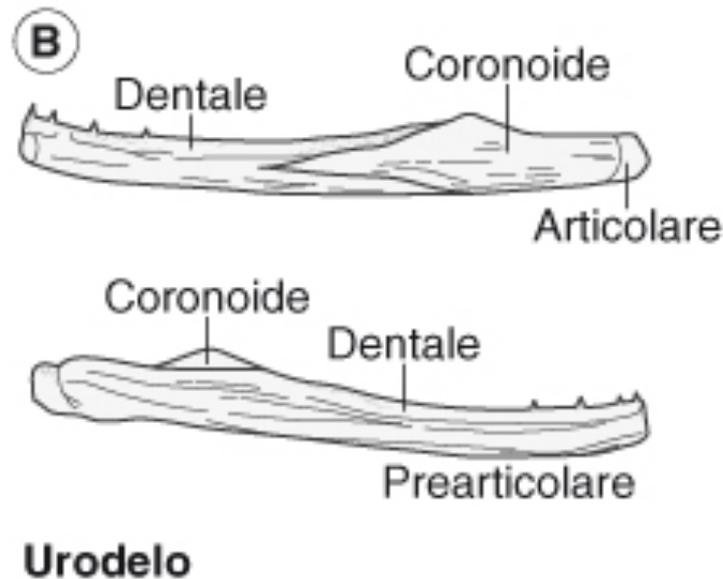




Nei tetrapodi la mascella continua ad essere formata da mascellare e premascellare con l'aggiunta del quadrato, mentre si assiste ad una progressiva riduzione del numero dei pezzi scheletrici della mandibola. La mandibola di un anfibio labirintodonte, presentava sulla superficie esterna un ampio dentale e sotto e dietro questo uno o due spleniali seguiti da angolare e sovrangolare.

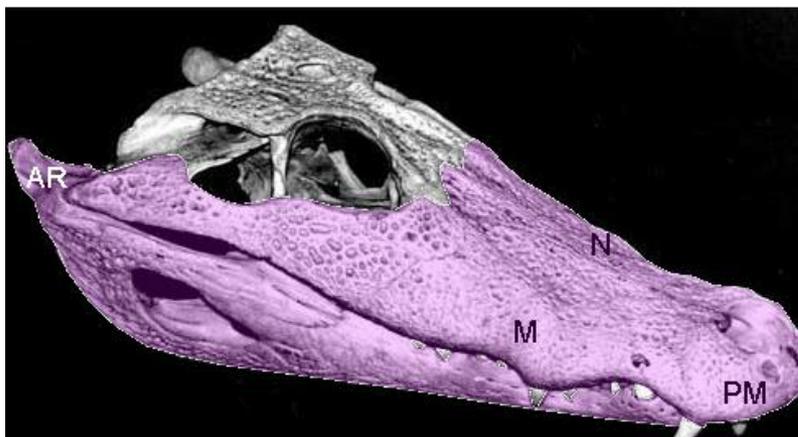
Gli elementi di rivestimento interni erano costituiti dall'ampio prearticolare posteriore e dai coronoidi anteriori.

Negli anfi



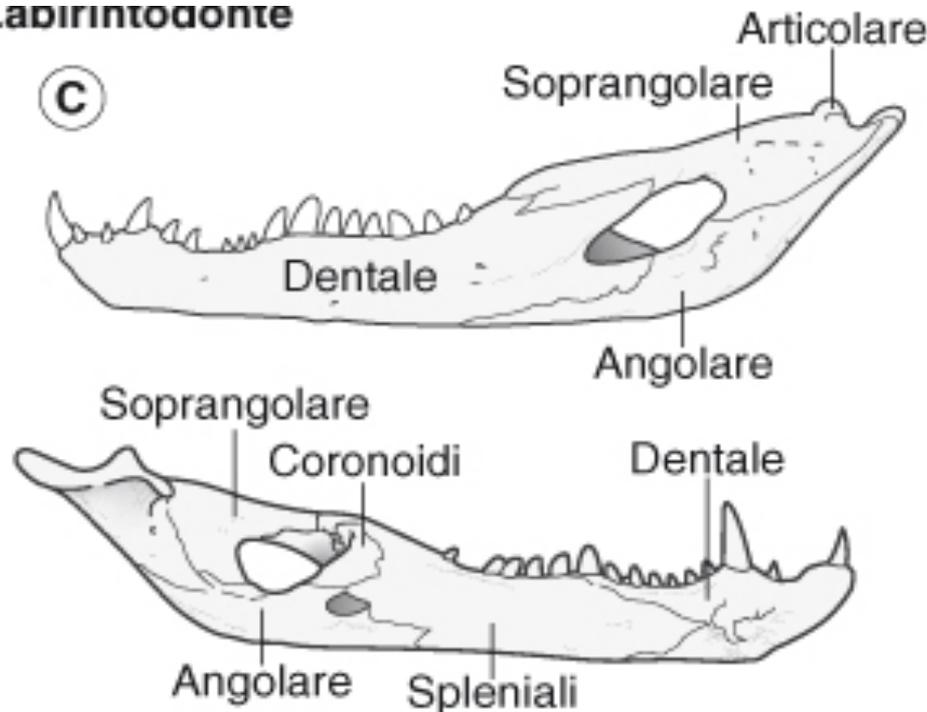
Negli **anfi moderni** la mandibola si è molto semplificata per scomparsa o fusione dei pezzi scheletrici. Quella di un urodelo è formata da sole tre ossa dermiche: il dentale, sulla superficie esterna, e due ossa sulla superficie interna che corrispondono probabilmente al prearticolare e al coronoide.

Nei rettili



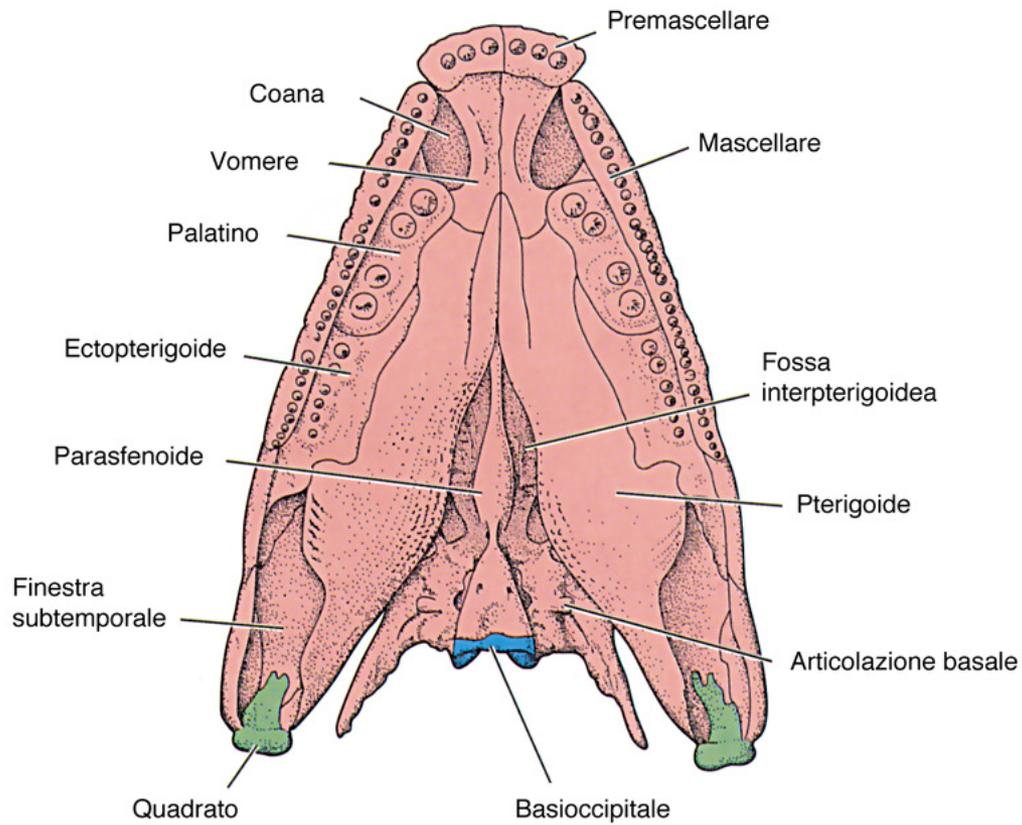
Labirintodonte

(C)



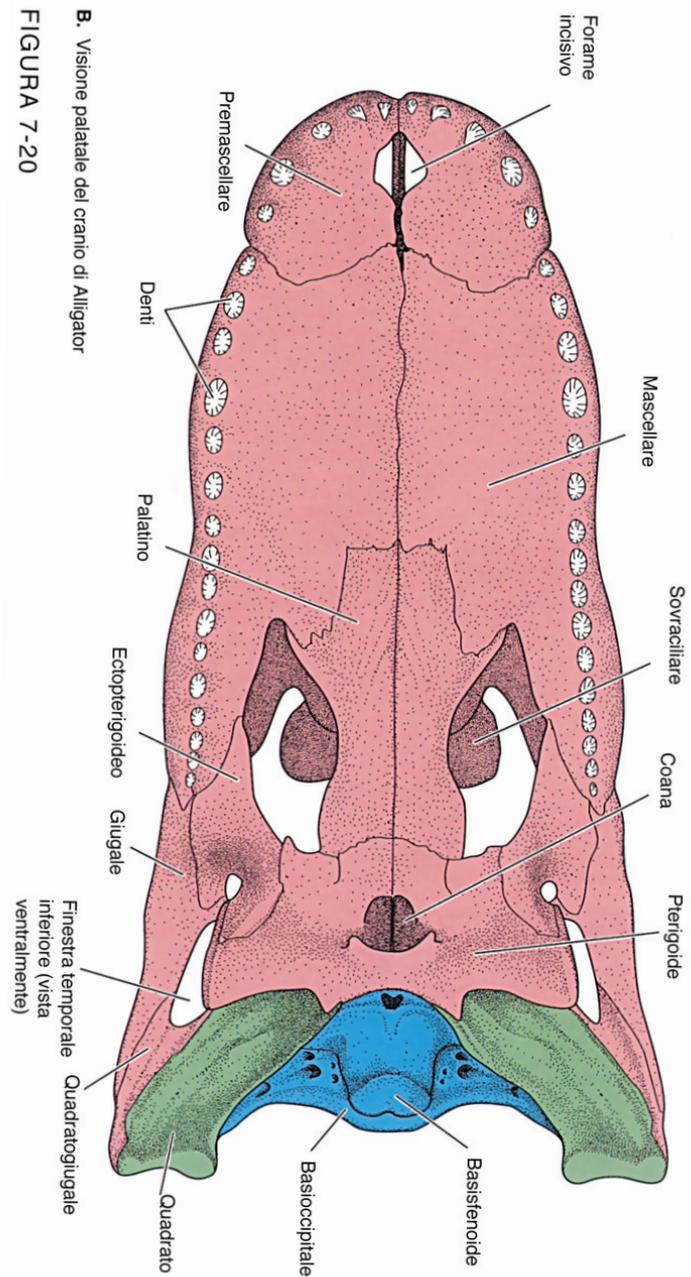
Loricato

Anche **nei rettili** si mantengono parecchi pezzi scheletrici. Nella mandibola di un loricato troviamo dentale, angolare e sovrangolare nella faccia esterna, mentre sulla faccia interna si individuano anche spleniale e coronoidi, l'articolare è sempre presente.



B. Visione del palato di †Palaeoherpeton.

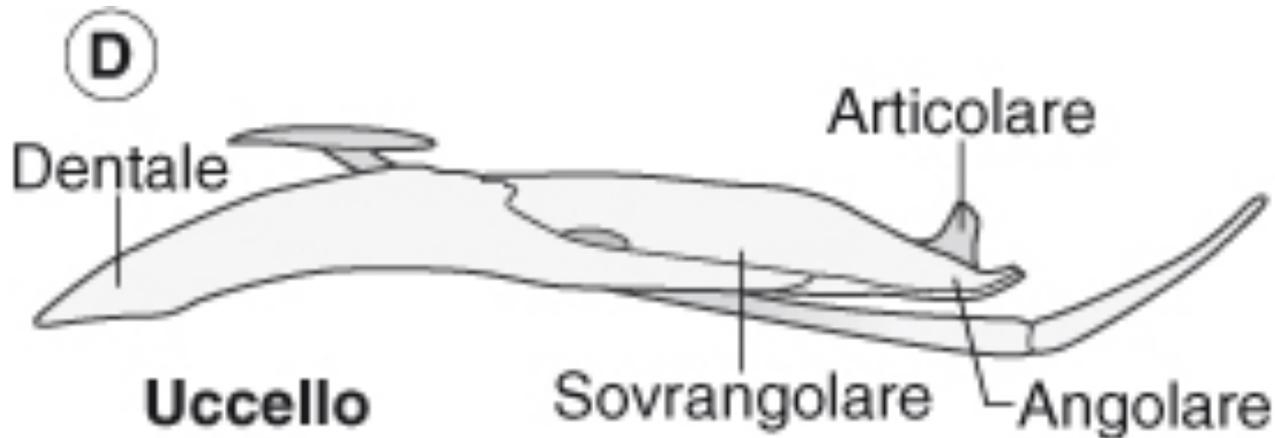
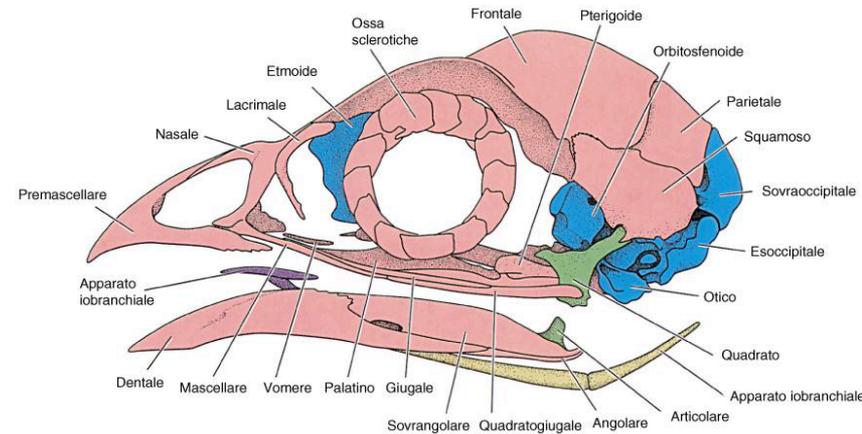
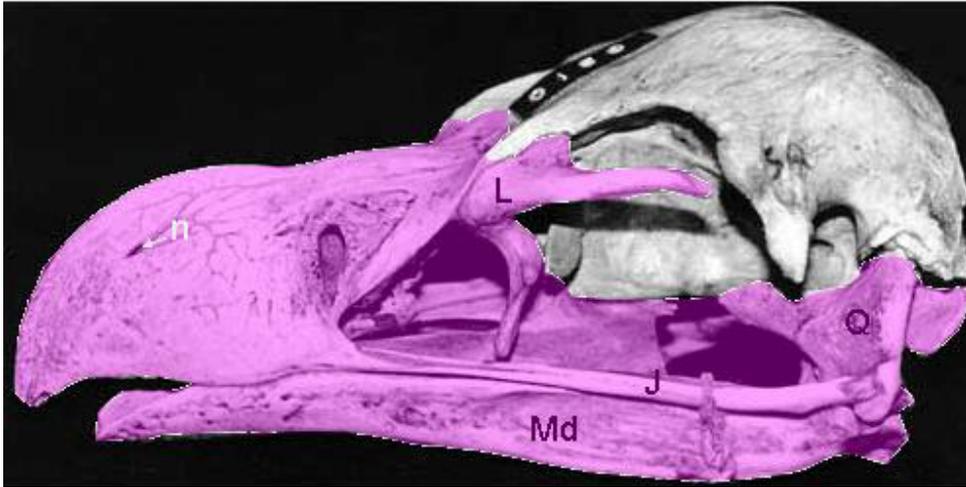
FIGURA 7-11



B. Visione palatale del cranio di Alligator

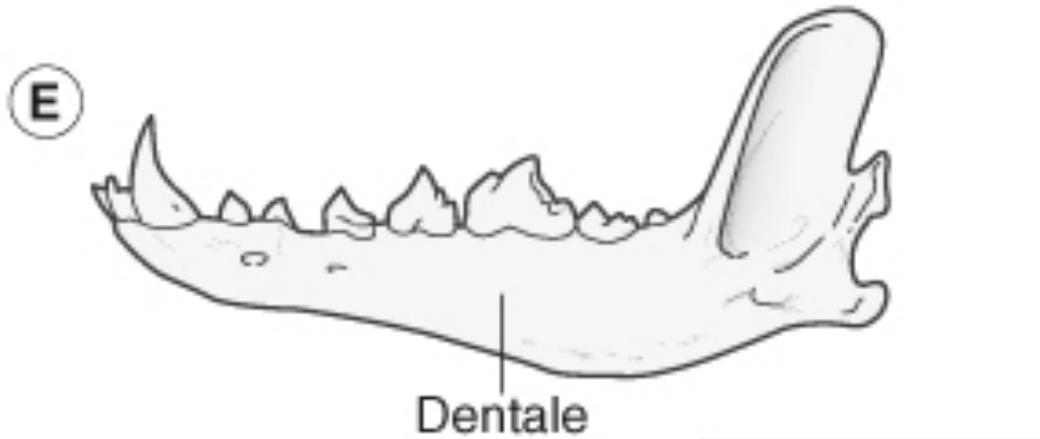
FIGURA 7-20

Negli uccelli



Gli uccelli mantengono il dentale, il sovrangolare e l'angolare ben visibili sulla faccia esterna della mandibola.

Nei mammiferi

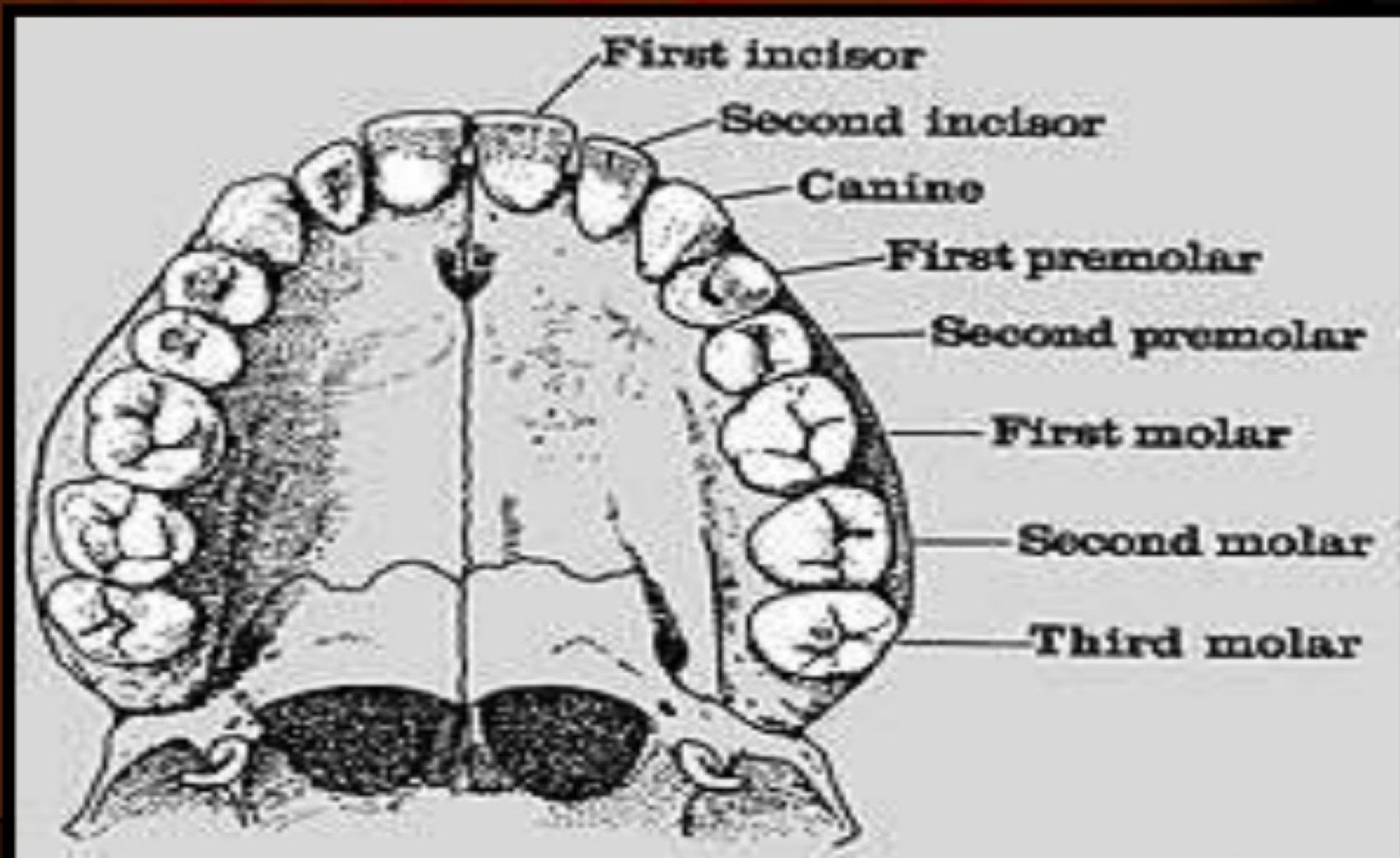


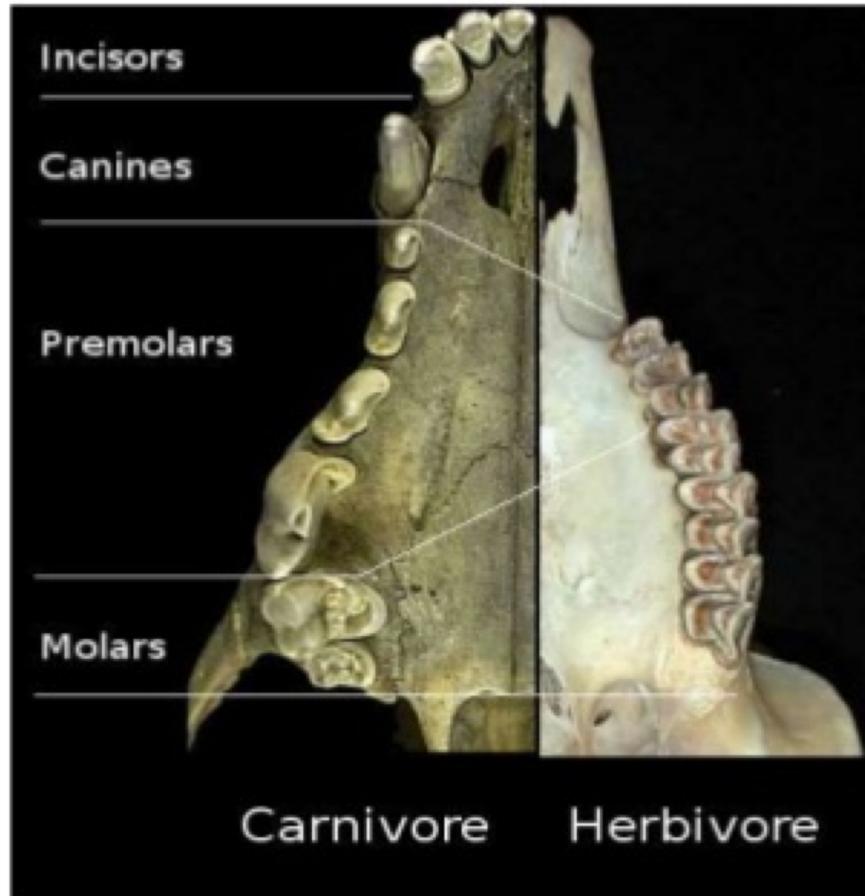
La mandibola è formata dal solo dentale .



Copyright © 2010 Ryan P. Murphy

- Teeth: Heterodonty - specialized for feeding/diet.





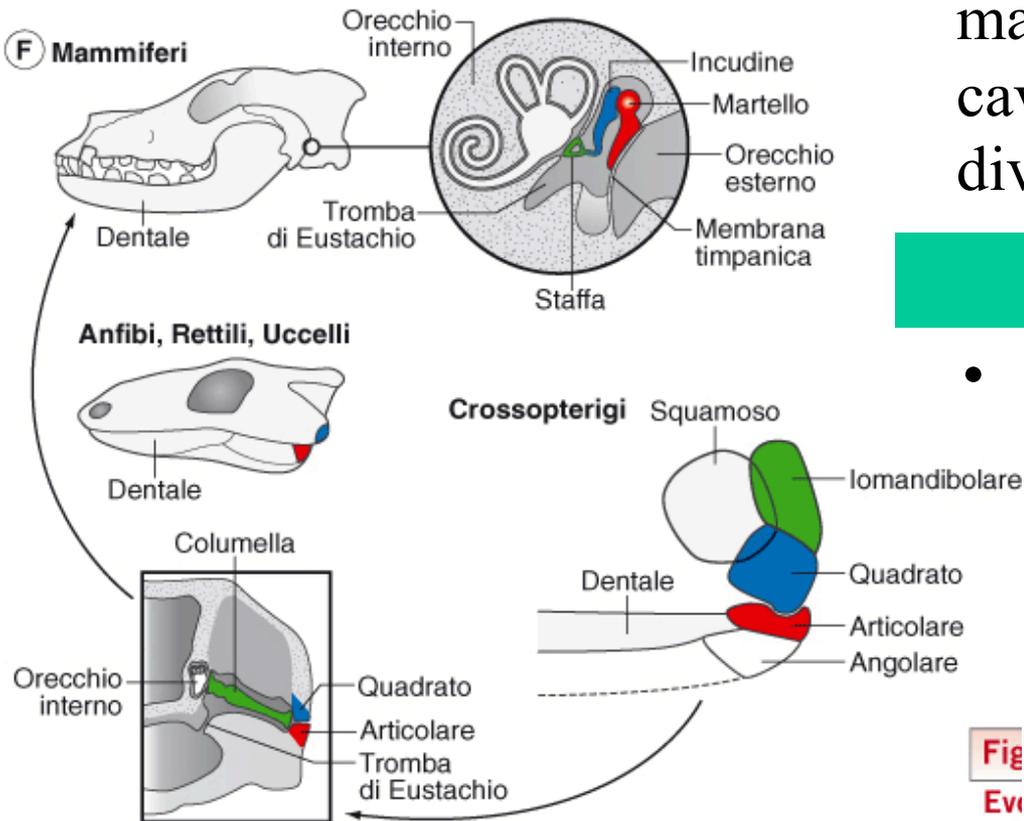
MOST DEVELOPED MAMMALS TEETH STRUCTURE



tetrapodi

- l'iomandibolare perde la funzione di sospensore della mandibola, si inserisce nella cavità dell'orecchio medio divenendo la columella o staffa.

mammiferi



- quadrato e l'articolare penetrano nella cavità dell'orecchio medio dando origine rispettivamente all'incudine e al martello, che insieme alla staffa

Fig costituiscono i 3 ossicini dell'orecchio medio atti alla trasmissione del suono dal timpano all'orecchio interno
Evi
spl

Neurocranio

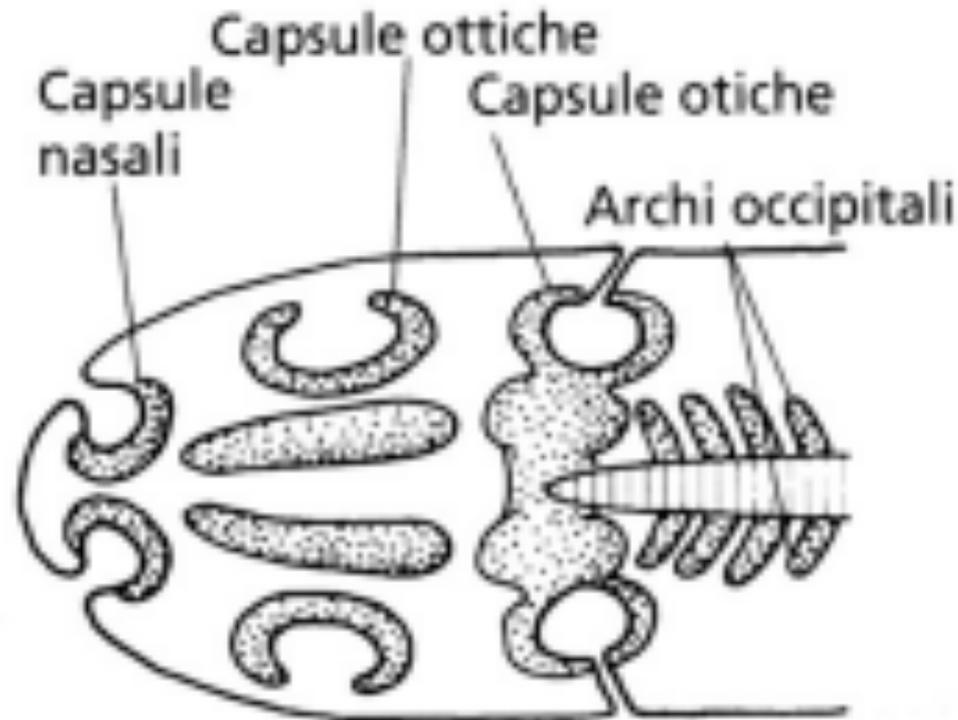
La **scatoletta cranica** si forma con il contributo di varie cartilagini. La base (o pavimento) è formata da due coppie di lamine orizzontali poste, rispettivamente, ai lati dell'estremità anteriore della corda (*paracordali*) ed innanzi a questa (*trabecole*). Le sue pareti anteriore ed antero-laterali sono date dalle due *capsule olfattive* che circondano i placodi* omonimi. Ciascuna parete laterale è formata, a seguire, dalla *capsula ottica*, appena abbozzata, e dalla *capsula otica*, delimitante il placode omonimo. La volta resta incompleta, essendo rappresentata solo da una lamina di cartilagine che collega superiormente le capsule otiche dei due lati (*tetto sinotico*).

I **placodi** sono ispessimenti dell'ectoderma embrionale della regione del capo dai quali si sviluppano alcuni organi di senso specifico, come quello dell'olfatto e l'organo stato-acustico. Appena formati, i placodi si approfondiscono e vengono circondati da mesenchima che si trasforma in cartilagine e costituisce attorno ad essi una capsula la quale, più o meno ossificata, contribuisce alla formazione della scatoletta cranica.

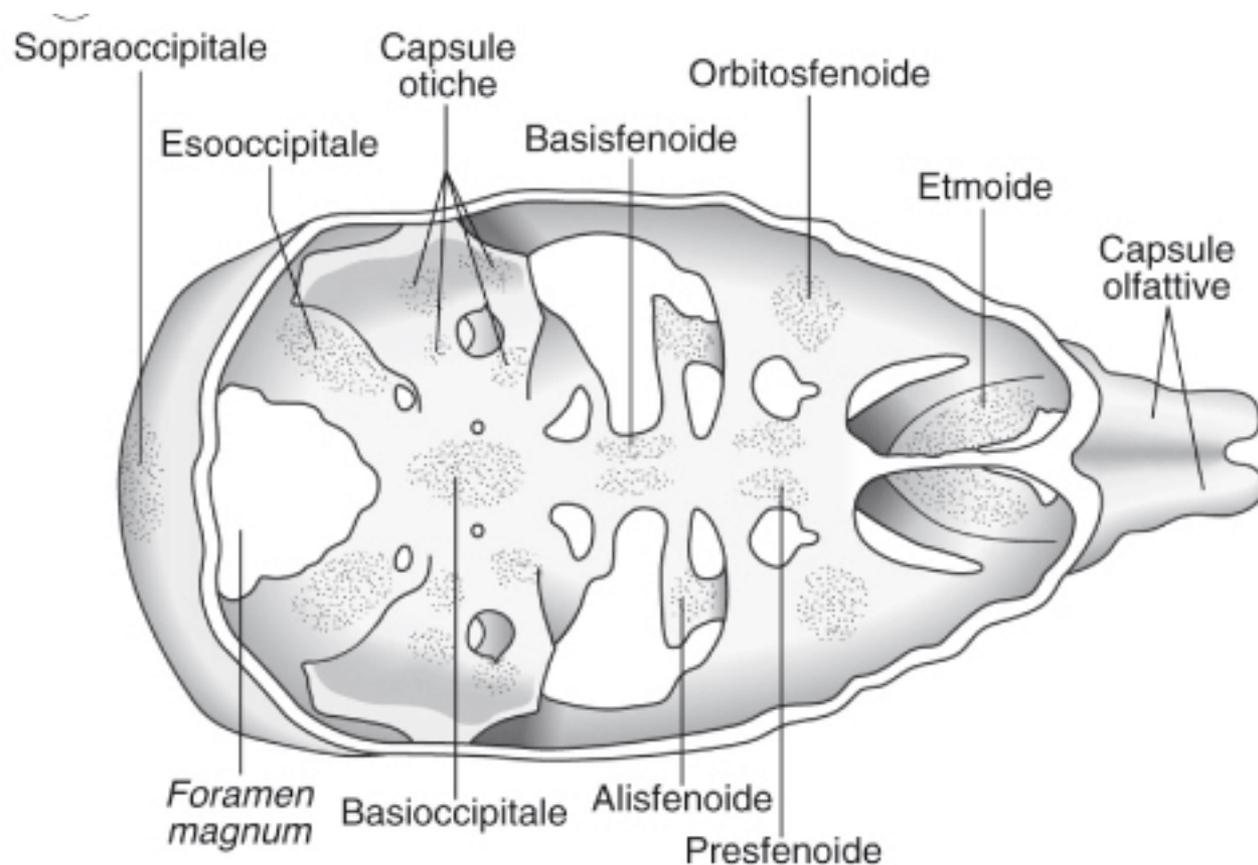
Il neurocranio

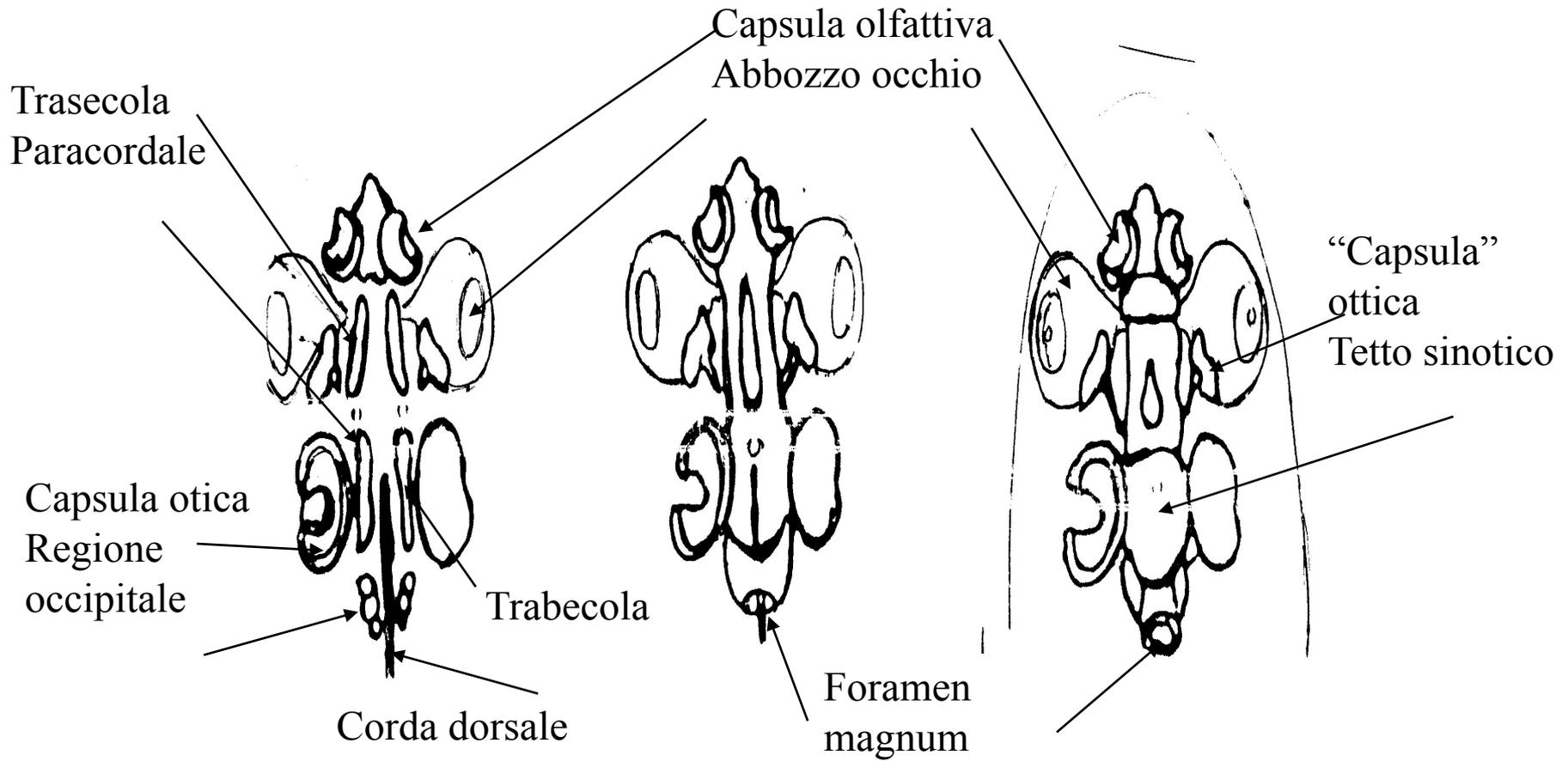
È formato in parte da ossa di sostituzione e in parte da ossa di membrana.

Le ossa di sostituzione comprendono una serie di pezzi scheletrici che derivano dall'ossificazione delle cartilagini formatesi durante lo sviluppo embrionale a protezione dell'organo dell'olfatto, capsule olfattive, dell'occhio, capsule ottiche, e dell'orecchio capsule otiche.



L'ossificazione di queste componenti cartilaginee porterà alla formazione di almeno tre regioni costituite da ossa di sostituzione. Rostralmente la regione etmoidale, connessa all'organo dell'olfatto, più indietro la regione sfenoideale che protegge l'occhio e la regione occipitale posteriore in cui è presente il foramen magnum attraverso cui passa il midollo spinale

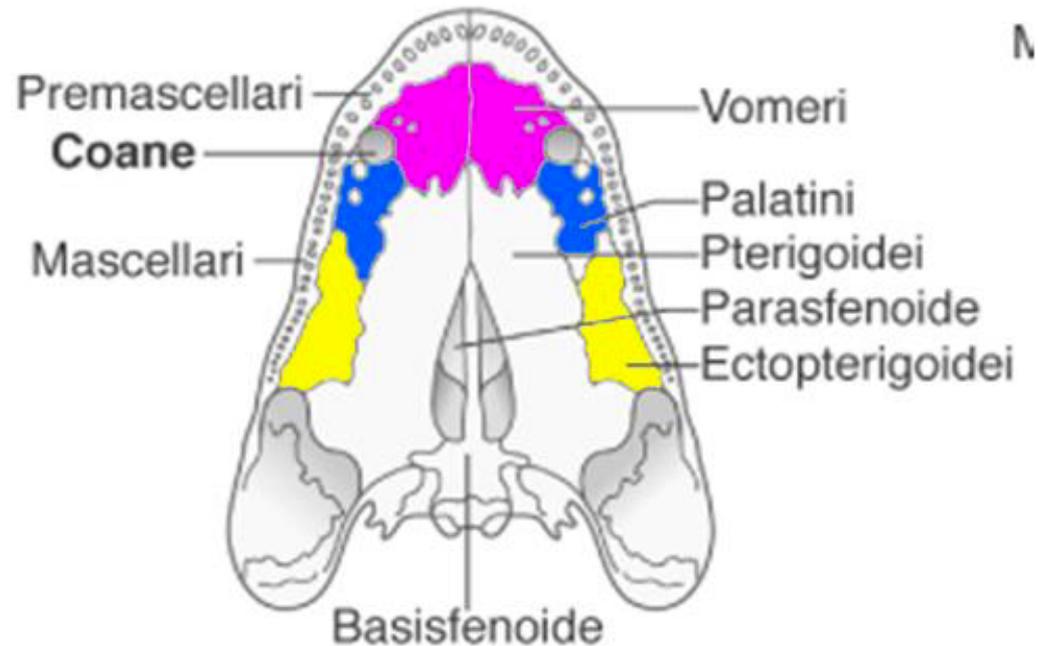




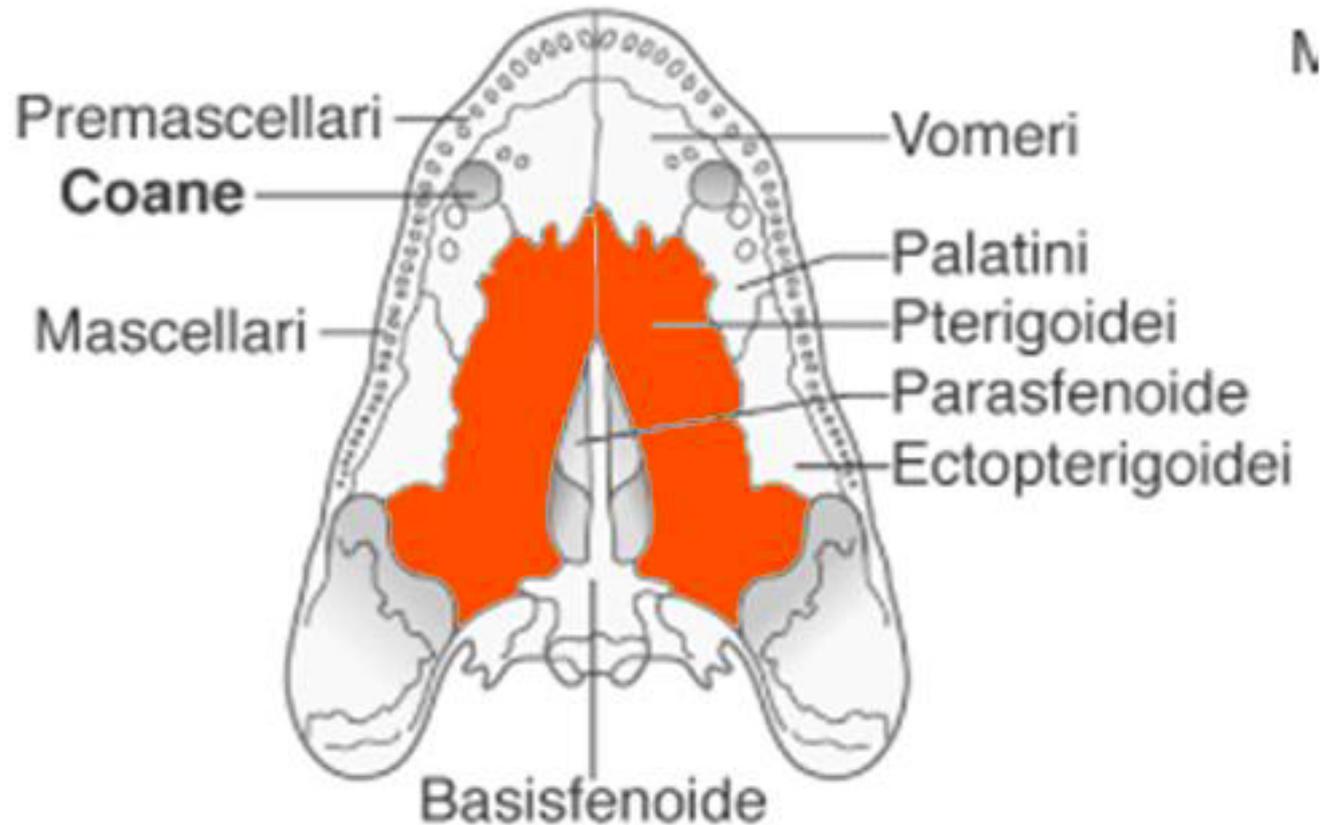
Tre stadi successivi dello sviluppo embrionale della scatoletta cranica (vista dall'alto) in un Vertebrato. Tutte le componenti sono cartilaginee e tali resteranno anche nell'adulto dei Condroitti, ma, negli altri Vertebrati, saranno presto più o meno ossificati. La capsula otica è indicata sezionata sul lato sinistro dei disegni (da deBeer, modificato)

La parte posteriore o *regione occipitale*, della scatoletta deriva dall'assimilazione di alcune vertebre cervicali (poche nei Condroitti e negli Anfibi attuali, scatoletta di **tipo protometamero**; più numerose negli altri Vertebrati, scatoletta di **tipo auximetamero**), reca il foro occipitale (al cui livello l'encefalo si continua con il midollo spinale) e la superficie articolare per la prima vertebra cervicale.

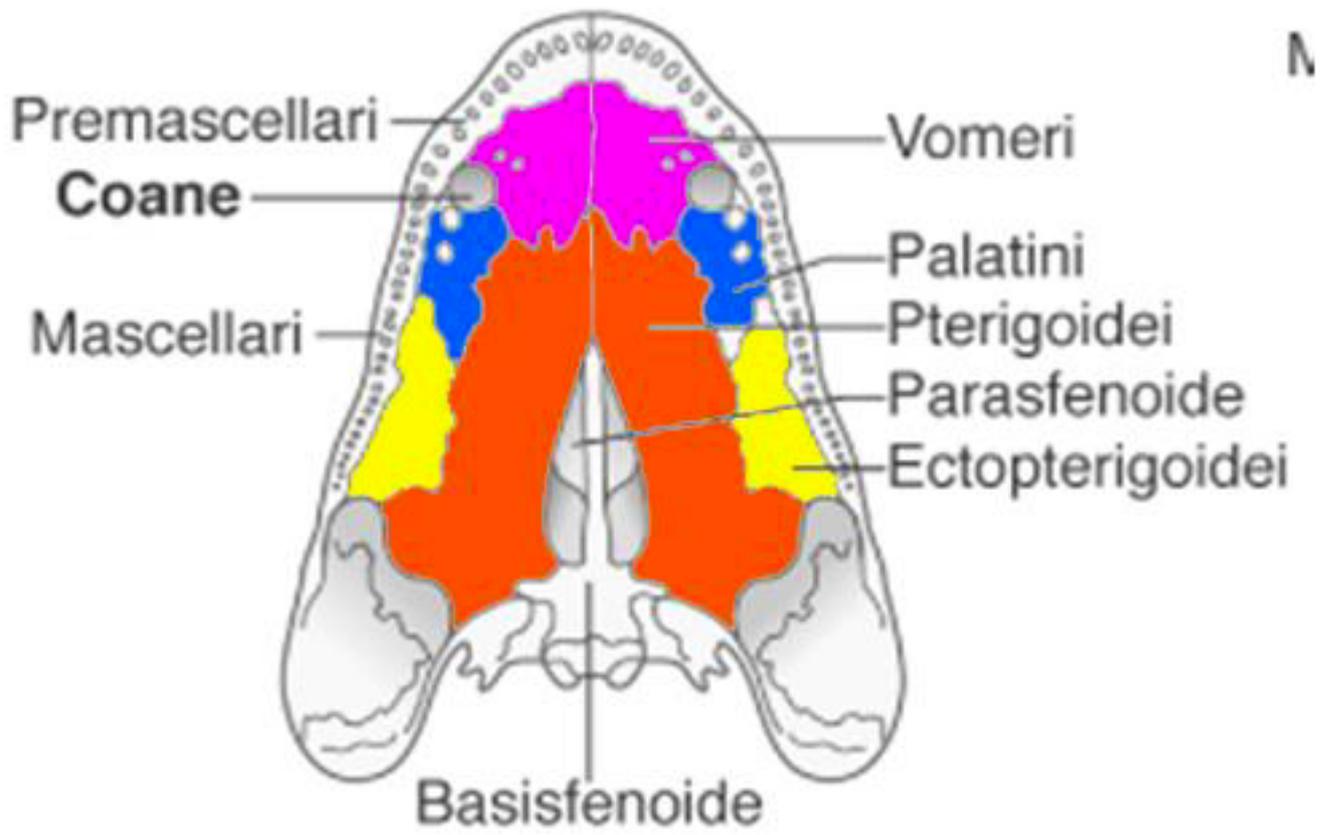
Il neurocranio



Ventralmente alle ossa di sostituzione si individuano: anteriormente due vomeri dietro ai quali si dispongono i due palatini e i due ectopterigoidei, che formano la volta della bocca.



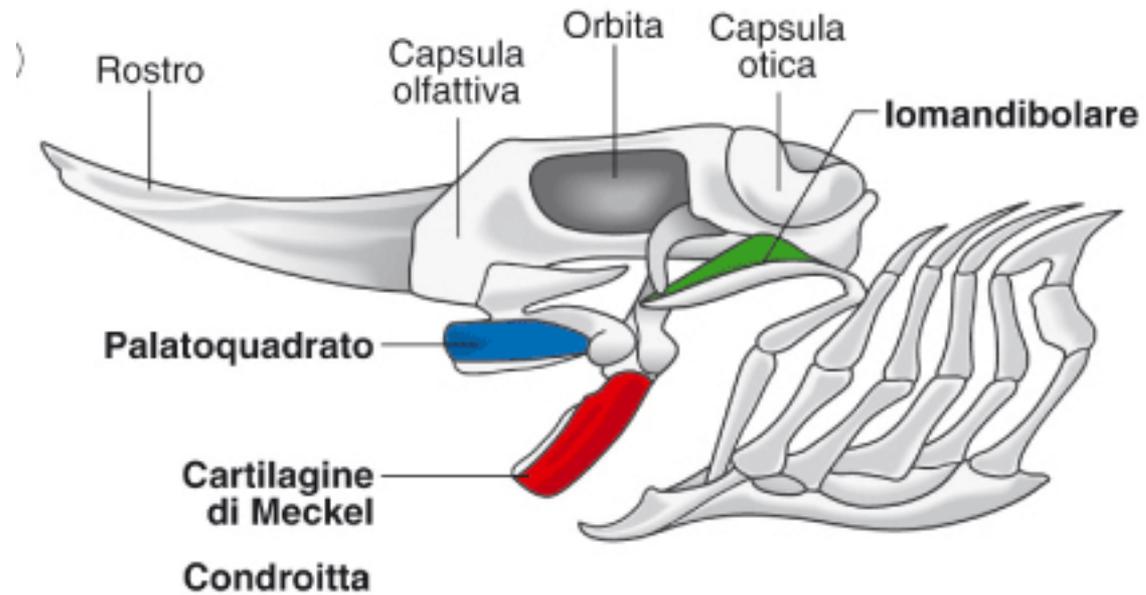
Medialmente si posizionano gli pterigoidei, anch'essi pari, e al centro il parasfenoide impari.

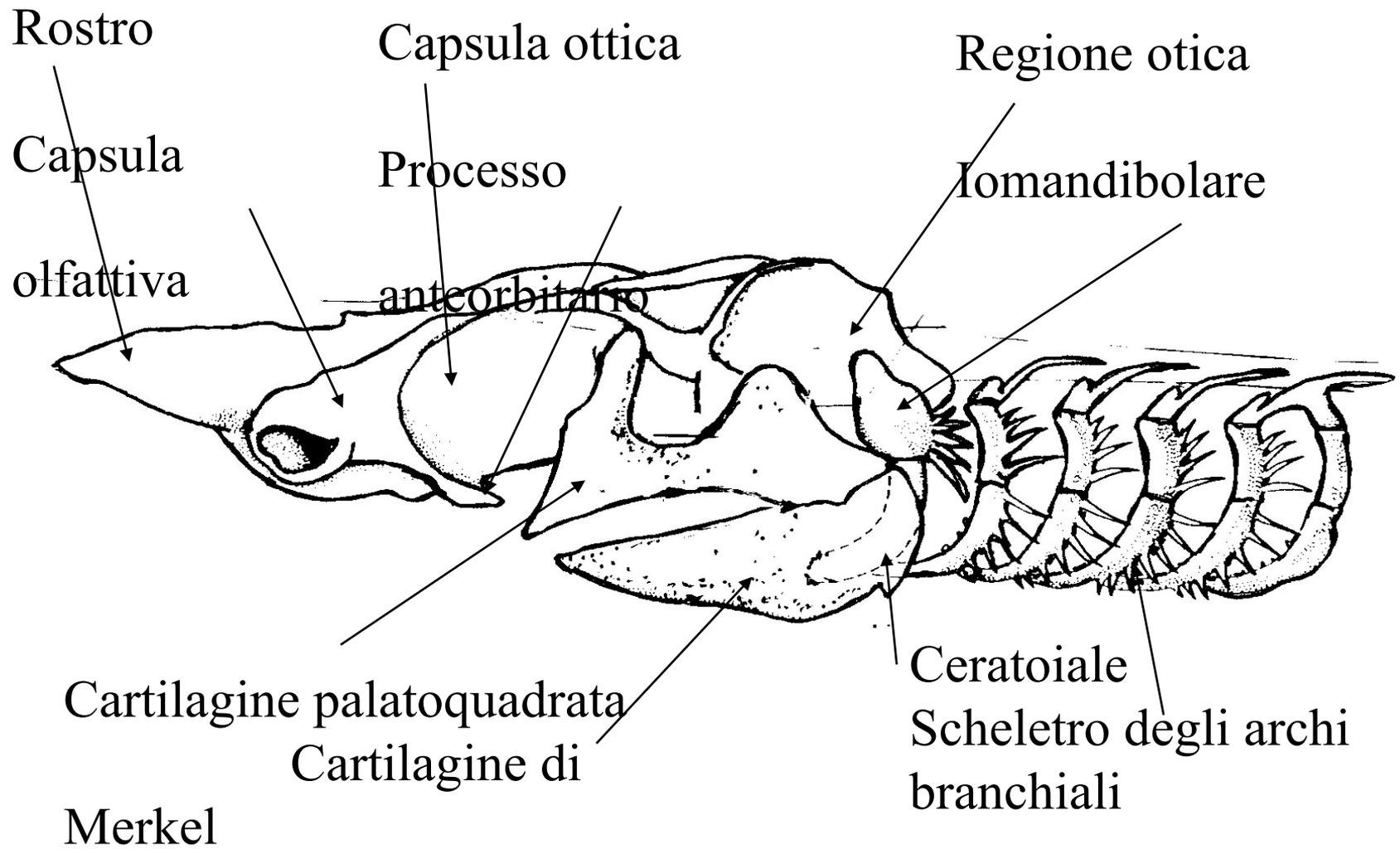


Condrocranio dei Condroitti

Nei Condroitti, l'unica struttura cranica, presente nell'adulto, è il **condrocranio** perché, a causa di riduzioni secondarie, le cartilagini non ossificano né si formano le componenti dermiche. La scatoletta cranica è più completa rispetto a quella sopra descritta. Essa termina anteriormente con un *rostro*, ben evidente negli squali; e presenta capsule ottiche ben formate alla cui delimitazione partecipano anche i processi ante- e post-orbitario; la sua volta resta, comunque, sottile in alcuni punti, detti fontanelle. Notevole è lo sviluppo dell'arco orale che forma le mascelle (mascella, superiormente, e mandibola, inferiormente), fornite di denti.

Condroitti

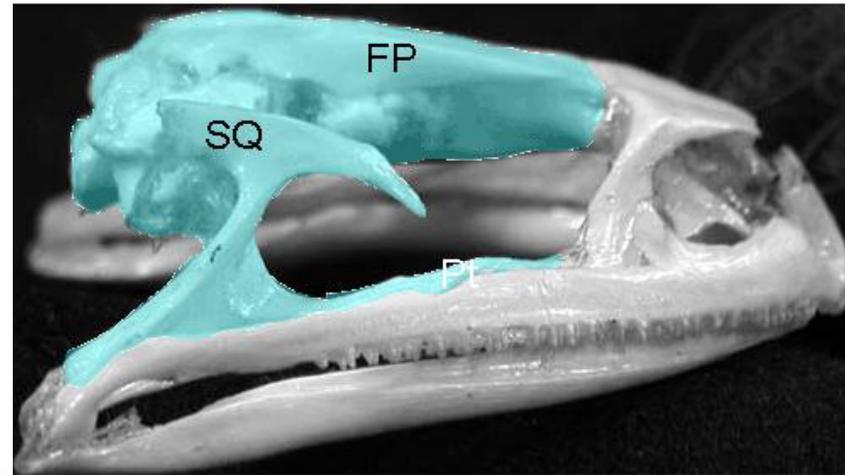
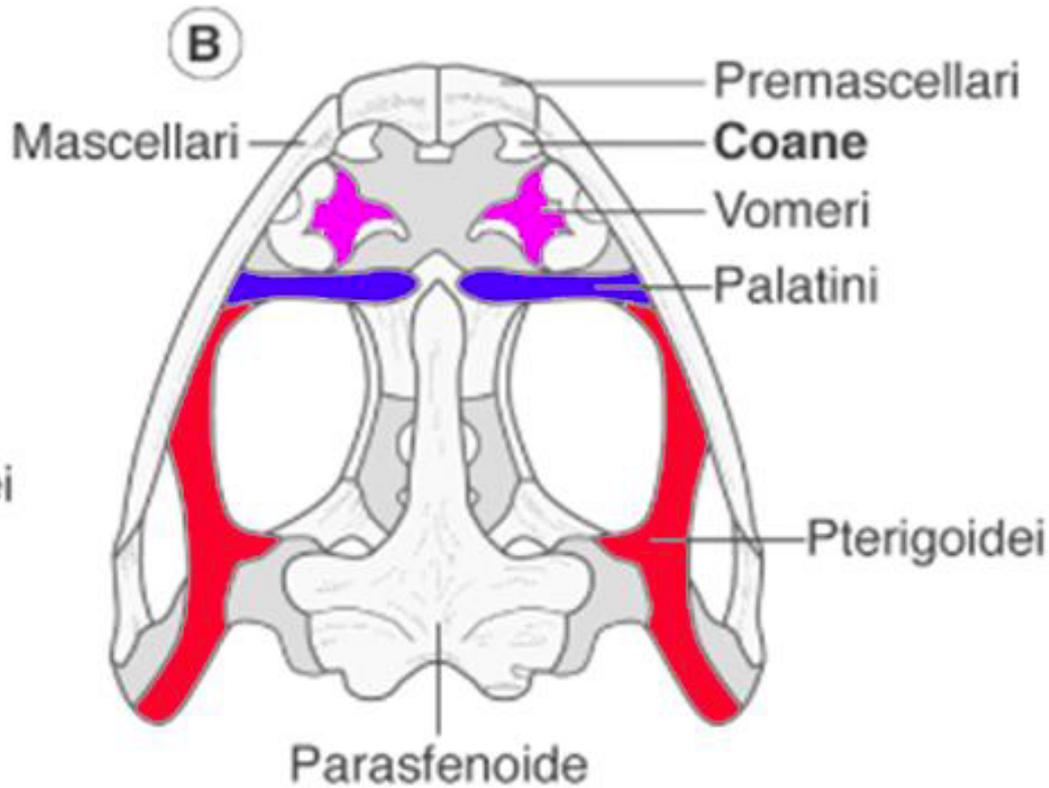


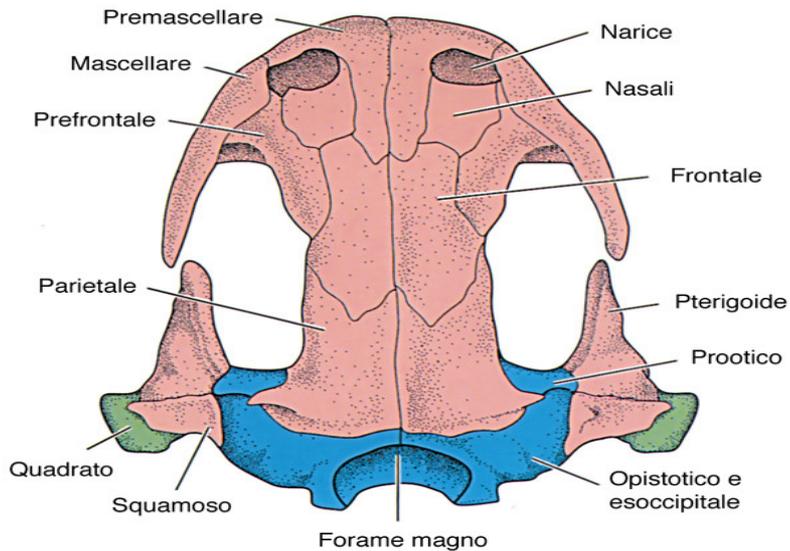


Rappresentazione schematica dei componenti del cranio (condrocranio) di un Condrotto adulto. Notare la completezza della scatoletta cranica a livello dell'orbita (capsula ottica) (da Wischnitzer).

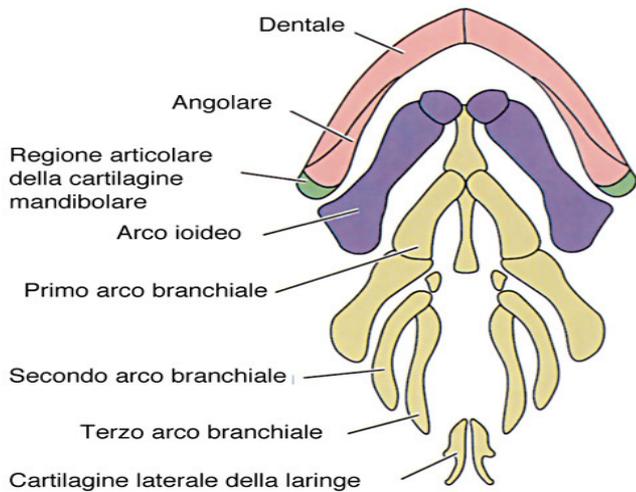
Neurocranio Anfibi

La volta della bocca si alleggerisce a causa di un progressivo assottigliamento di vomeri, palatini, pterigoidei.

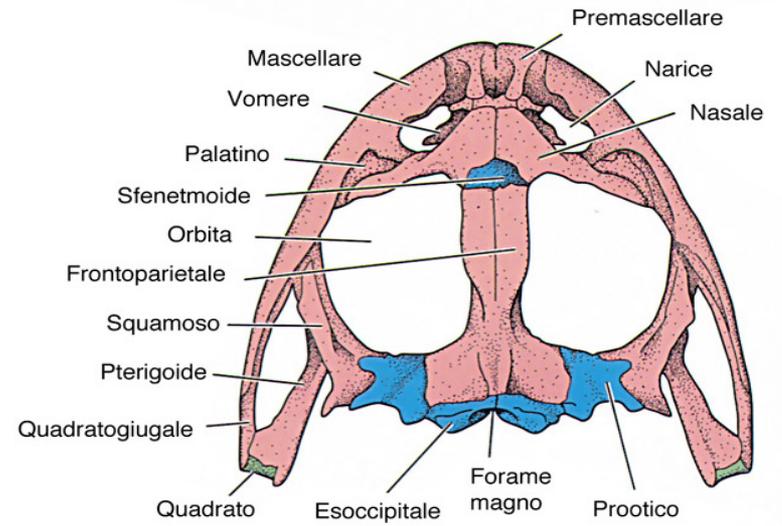




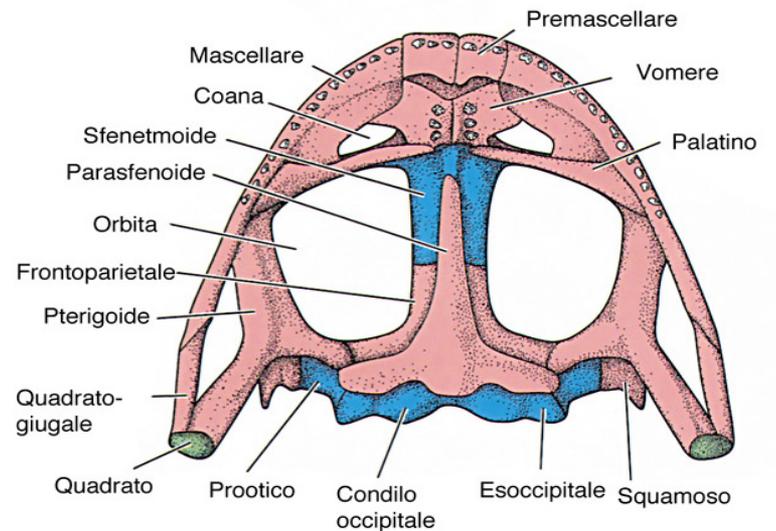
A. Vista dorsale del cranio di *Ambystoma*.



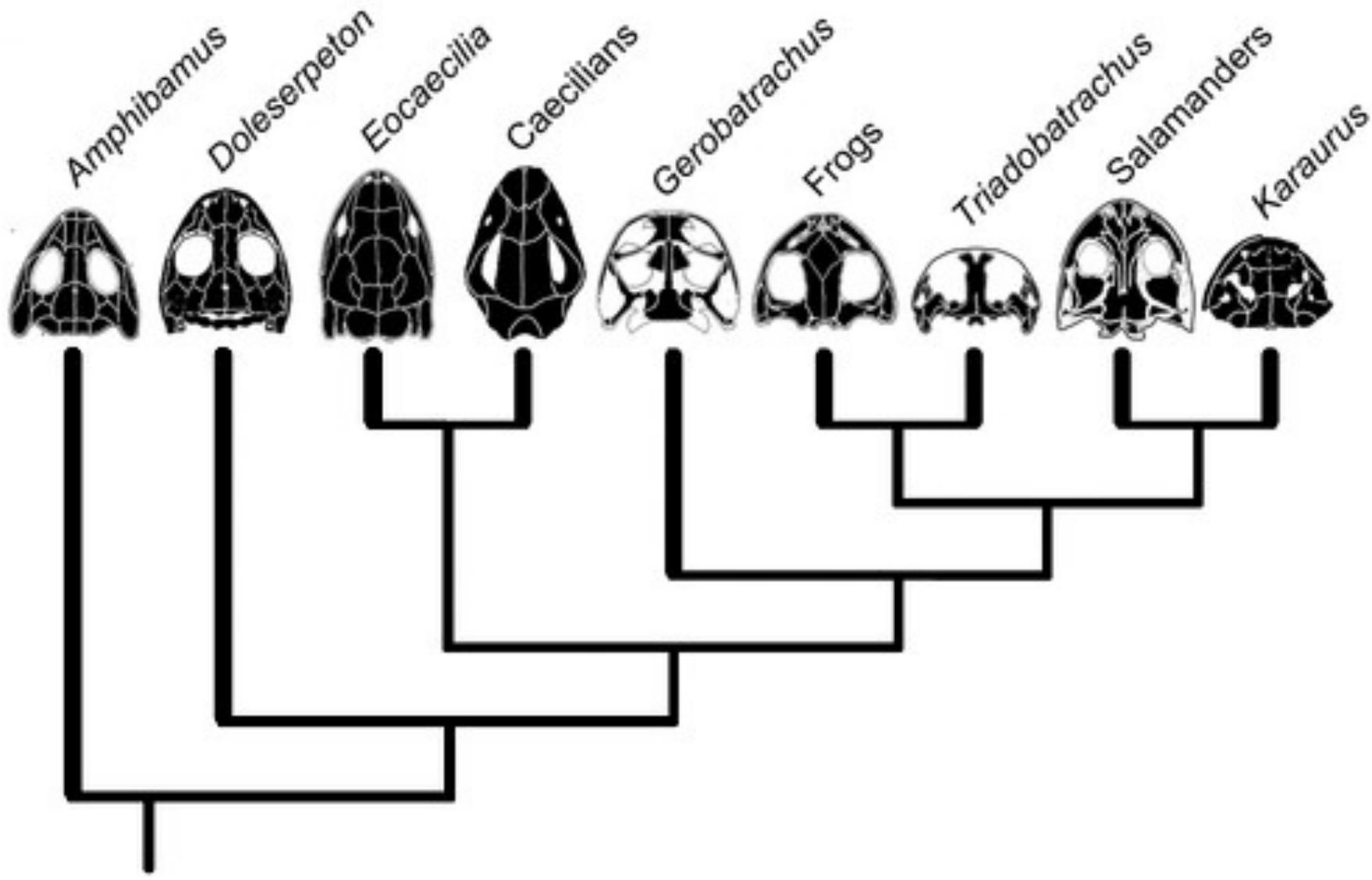
B. Mandibola inferiore e apparato iobranchiale di *Necturus*.



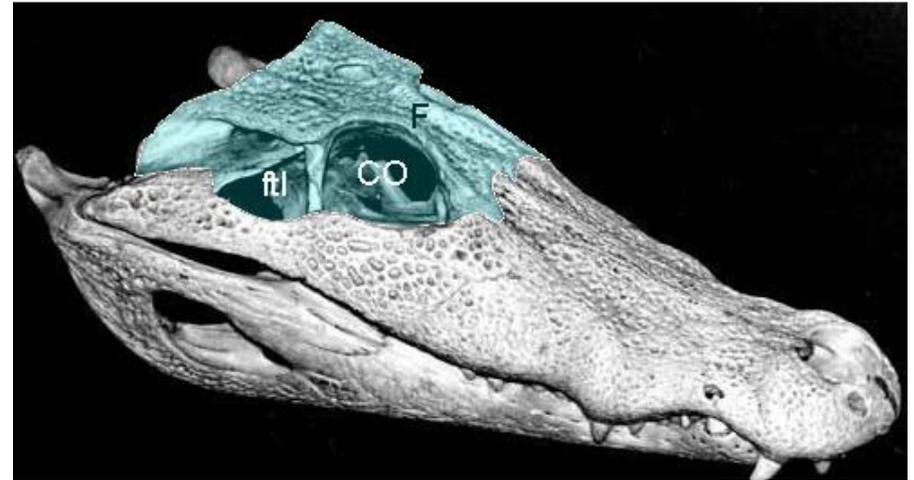
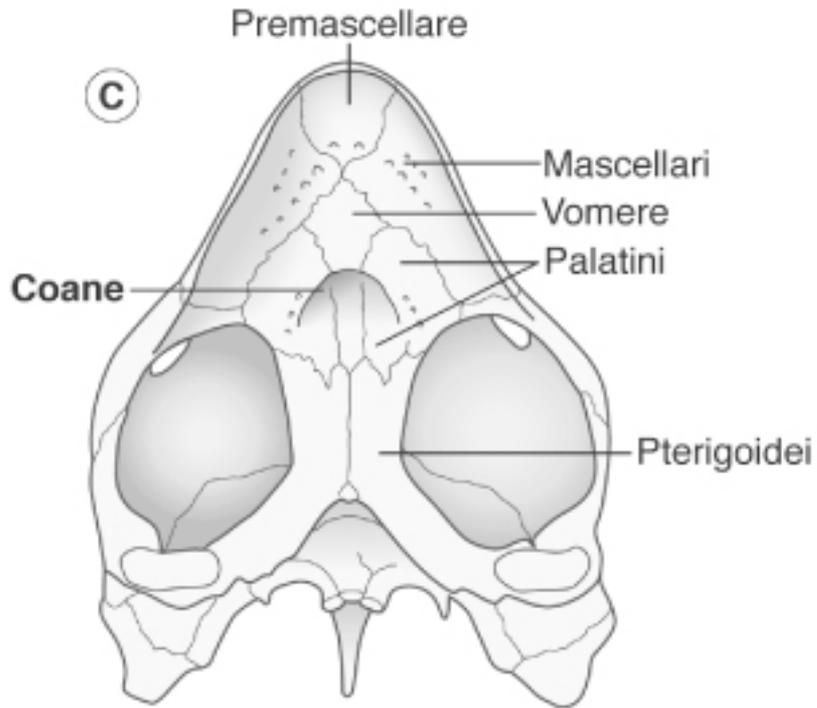
A. Vista dorsale del cranio di *Rana*.



B. Vista palatale del cranio di *Rana*.



Il neurocranio RETTILI



nei cheloni questi pezzi scheletrici formano una struttura compatta.

finestre temporali

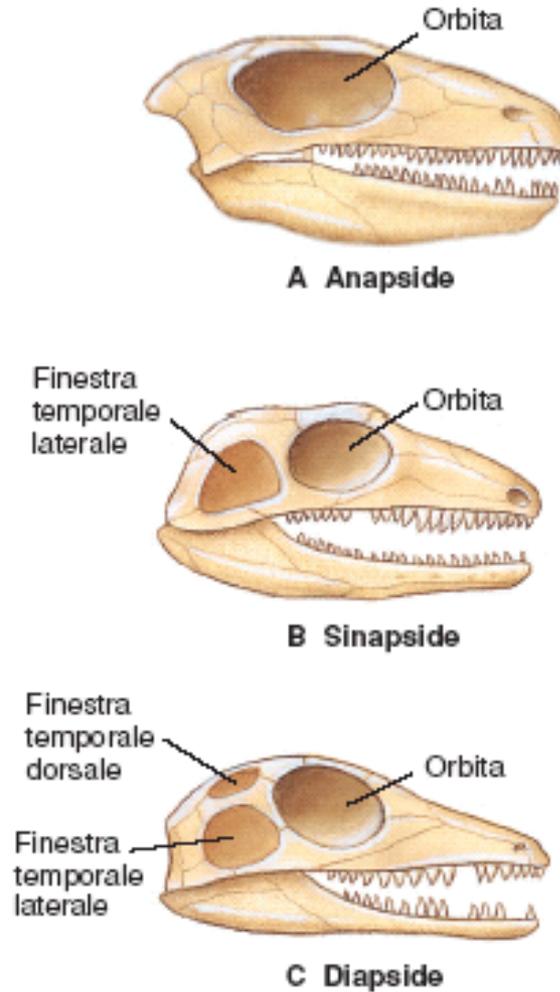


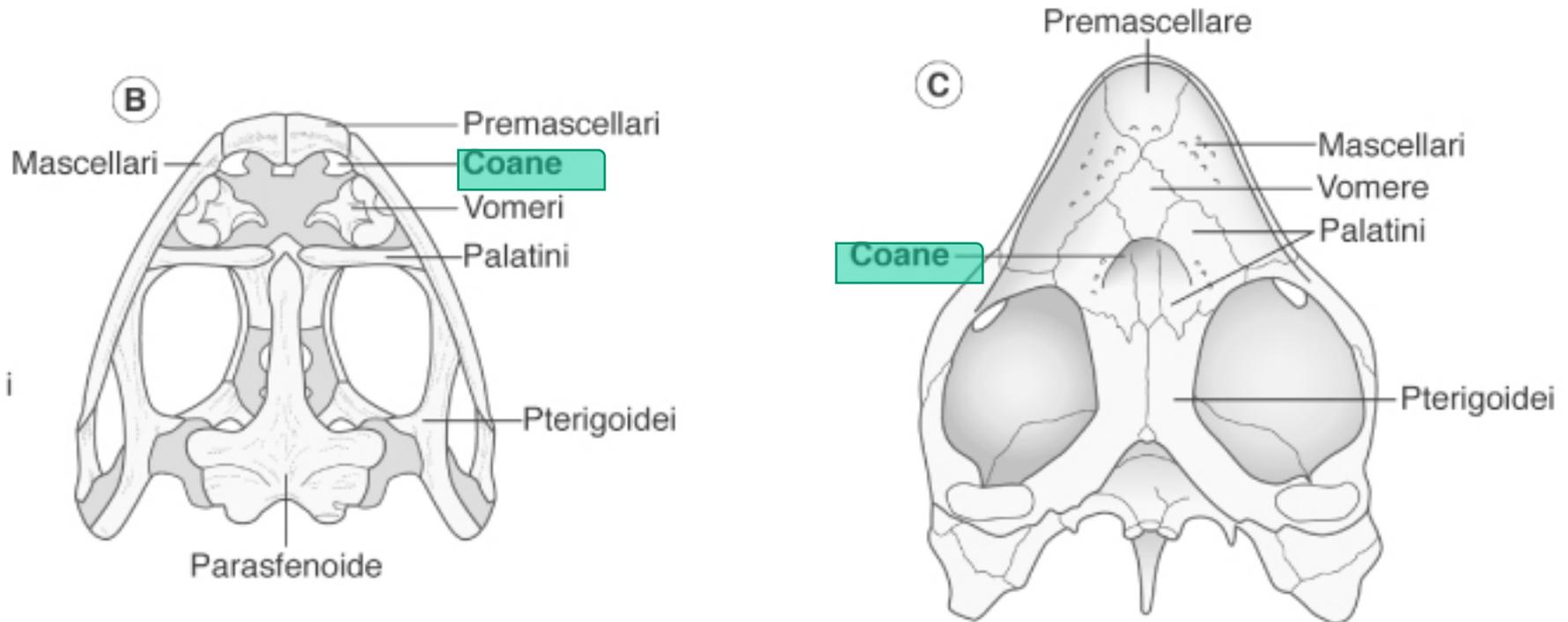
figura 20.1

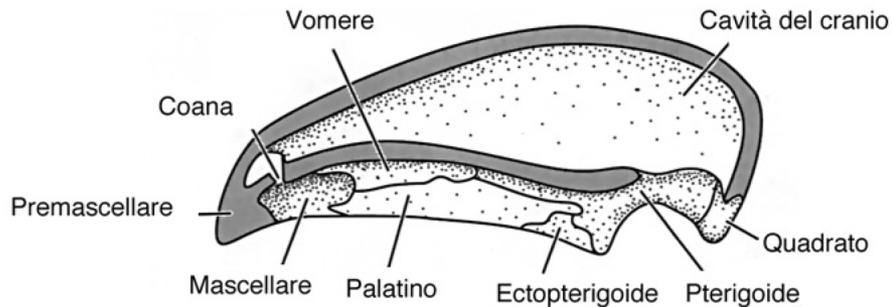
Crani dei primi amnioti, che mostrano il modello di finestra temporale che caratterizza i tre gruppi.

Cranio dei Rettili. I Rettili del ceppo basale, i Cotilosauri avevano osteocranio non dissimile da quello degli Anfibi primitivi; la volta dermica era compatta, anche se non si sviluppava l'intertemporale (**tipo anapside**).

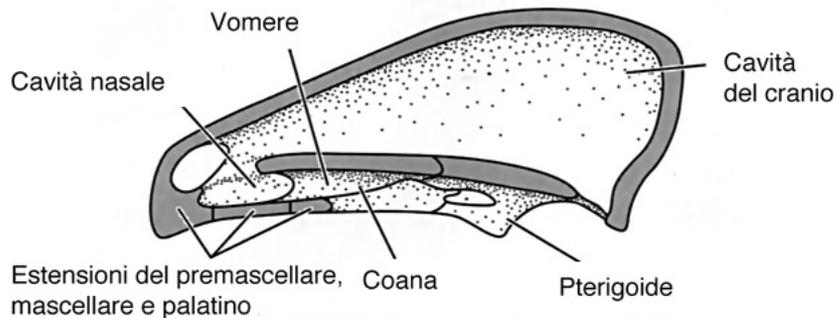
Una volta dermica compatta è presente oggi nei Cheloni, ma in essa mancano un cospicuo numero di elementi. Nella loro cavità boccale, poi, compare una nuova struttura, il *palato osseo secondario*, formata da processi laminari interni di premascellare e mascellare e, in parte, dal vomere. Questa lamina sposta all'indietro l'apertura delle coane interne e separa per un certo tratto le prime vie aeree da quella alimentare, una soluzione che sembra essere legata alla necessità di dare maggiore resistenza alla parte anteriore del cranio e, anche, a garantire la ventilazione polmonare quando la bocca è occupata dal cibo.

Negli anfibi e nei cheloni, le coane interne (narice interna) si aprono a livello dell'articolazione tra premascellari, molto sottili, vomerie palatini, cioè nella parte anteriore della bocca questo potrebbe comportare una difficoltà nel passaggio dell'aria quando questa è occupata dalla preda

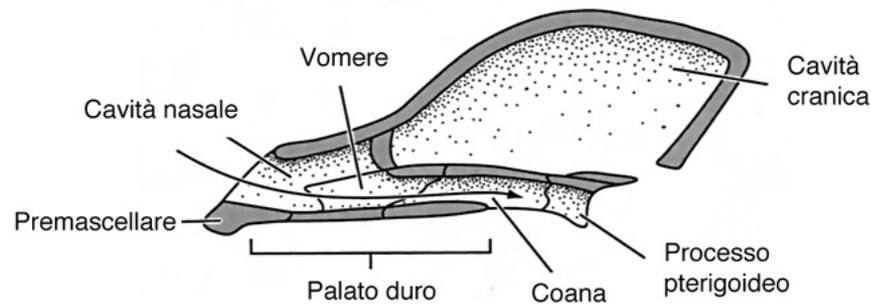




A. Sinapside primitivo (†Dimetrodon)

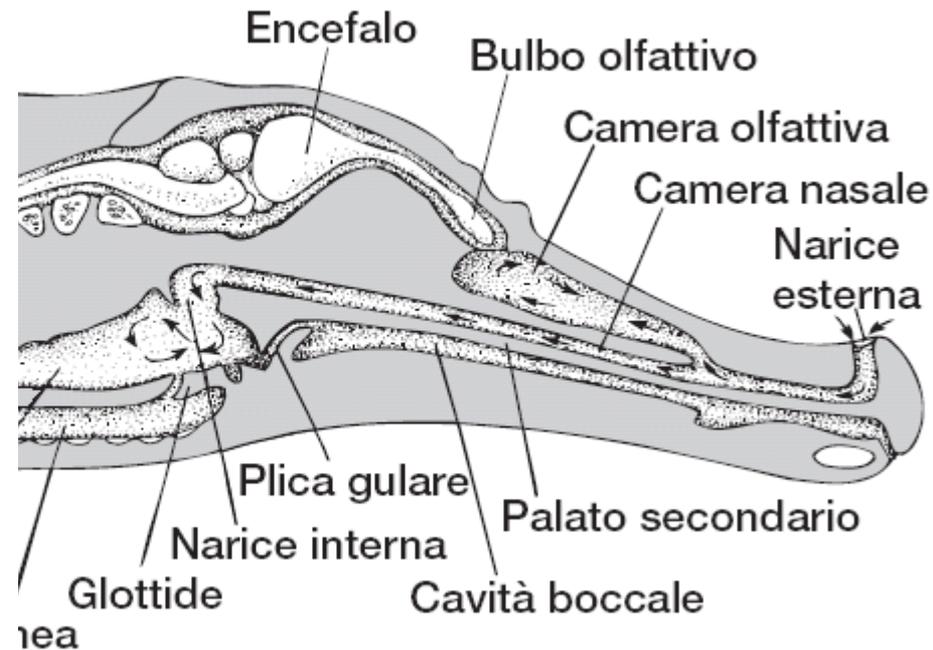


B. Therapside (†Probainognathus)

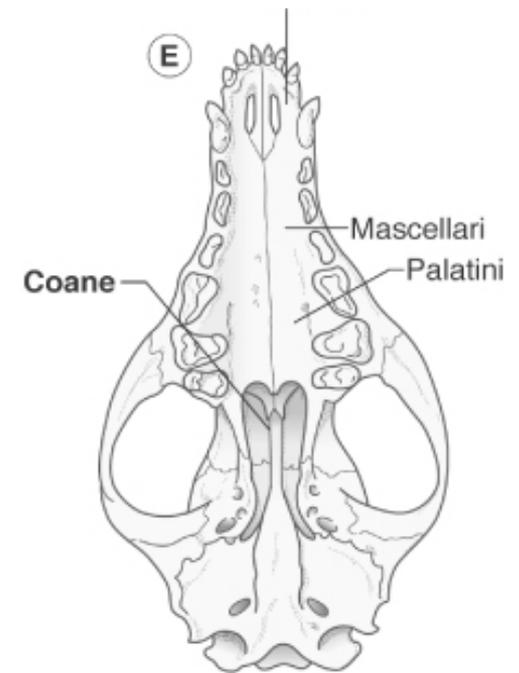
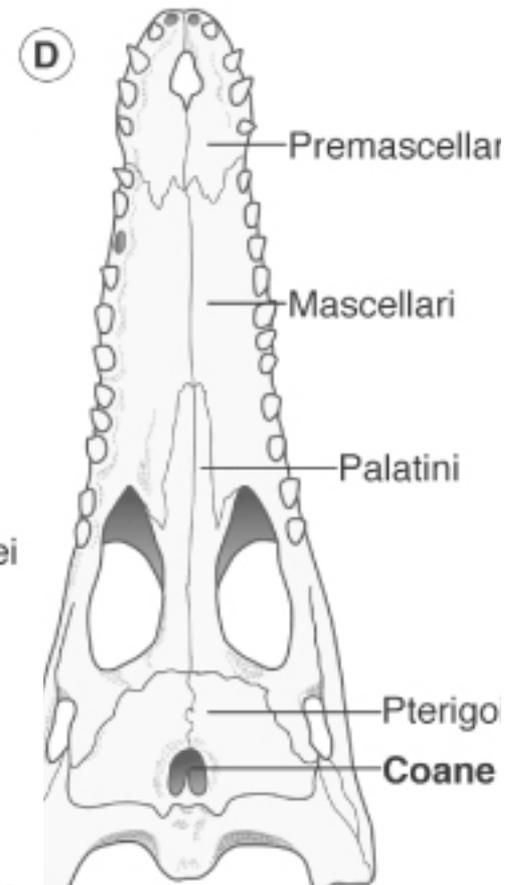
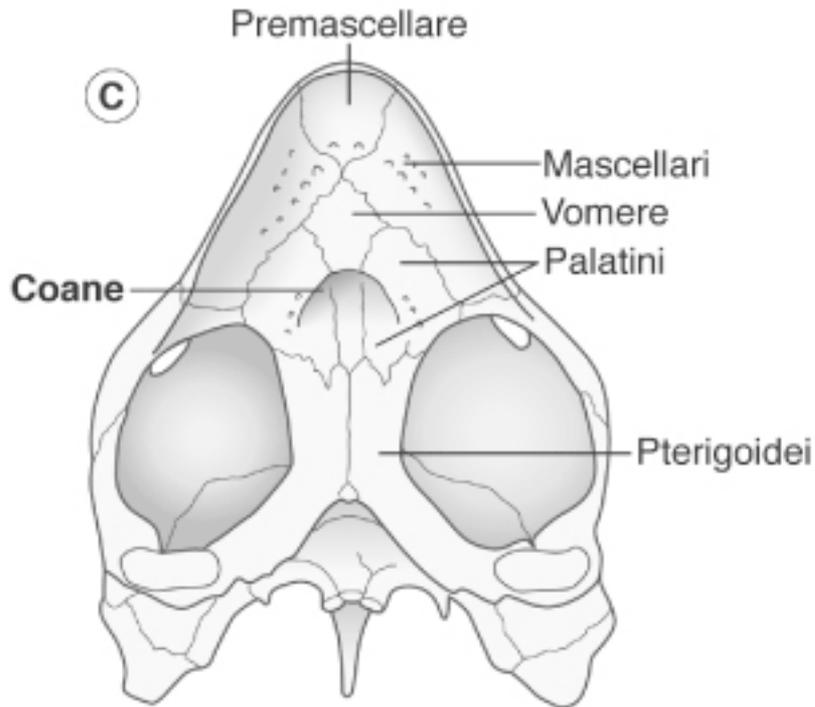


C. Mammifero (Canis)

FIGURA 7-27



Formazione del palato secondario



Formazione del palato secondario

- Già nei loricati, l'allungamento in direzione posteriore dei premascellarie l'allargamento in senso mediale dei palatini e dei mascellari spostano molto indietro l'apertura delle coane.
- Nei mammiferi questo processo è ulteriormente estremizzato: l'ampliamento in senso mediale dei mascellarie dei palatini sposta l'apertura delle coane nel retrobocca, eliminando del tutto il passaggio dell'aria attraverso la cavità buccale e permettendo, così, una lunga masticazione senza interferenze con la respirazione.

finestre temporali

Nella maggioranza dei Rettili, si osserva una riduzione di elementi nella volta dermica e, in modo caratteristico, la comparsa, da ciascun lato di essa, dietro le orbite, di discontinuità, le **finestre temporali**.

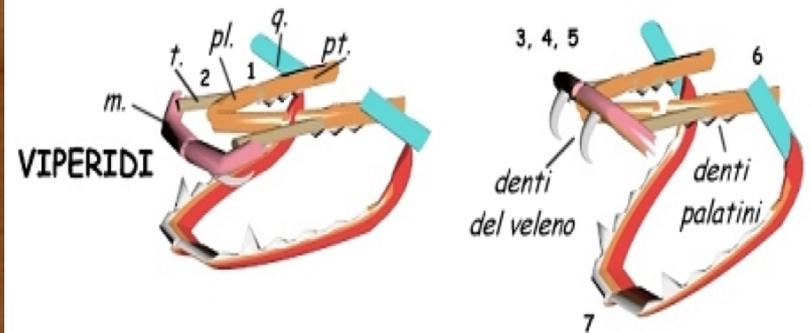
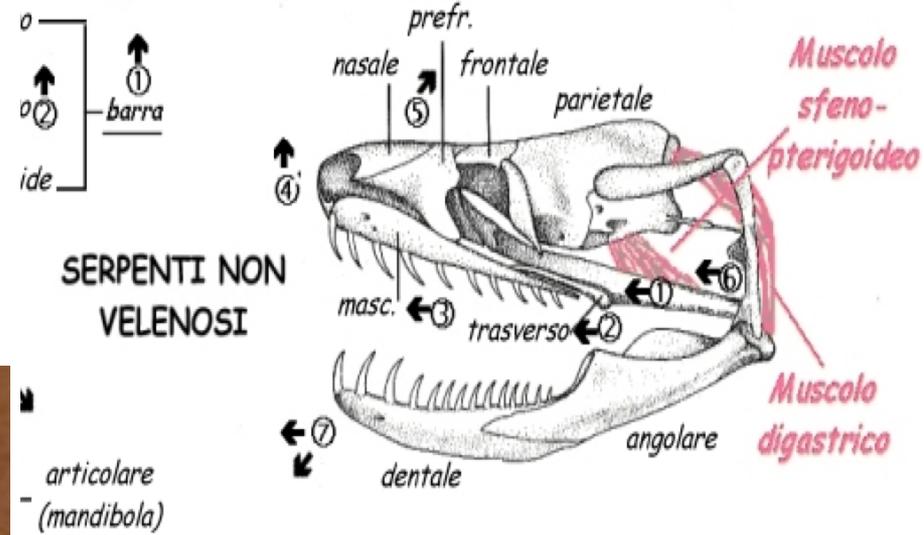
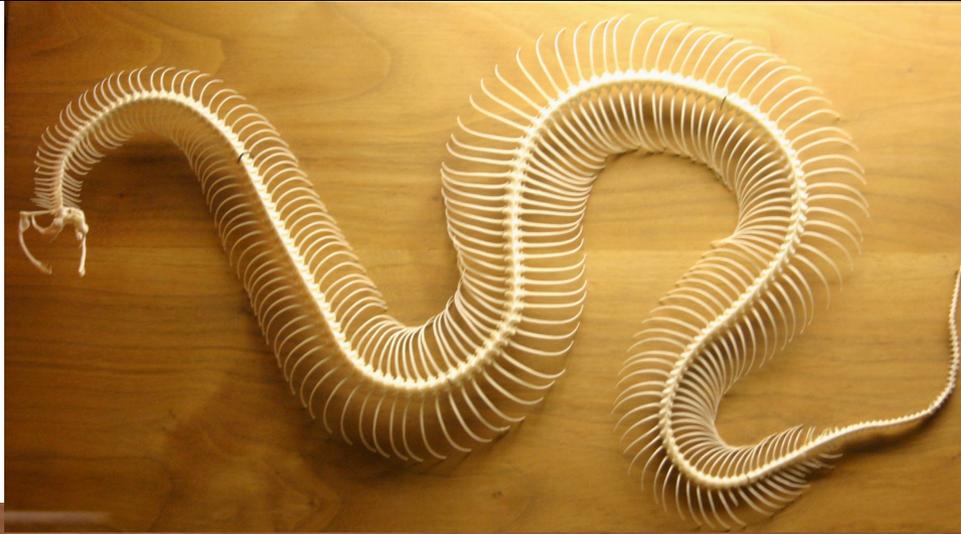
Nel **tipo diapside**, si aprono, da ciascun lato, due finestre temporali; di queste, la superiore è delimitata da parietale, post-orbitale e squamoso e l'inferiore, da post-orbitale squamoso e quadratogiugale.

Tale disposizione è presente oggi, come tale, nei Coccodrilli e nello Sphenodon, e, si pensa, si sia affermata per l'esigenza di alleggerire il cranio e per favorire l'espansione dei muscoli masticatori durante la loro contrazione. Nei Coccodrilli, inoltre, si ha lo sviluppo di un lungo palato osseo secondario che vede coinvolti anche palatini e pterigoidei; le coane si aprono dietro questi elementi, nella parte posteriore della bocca.

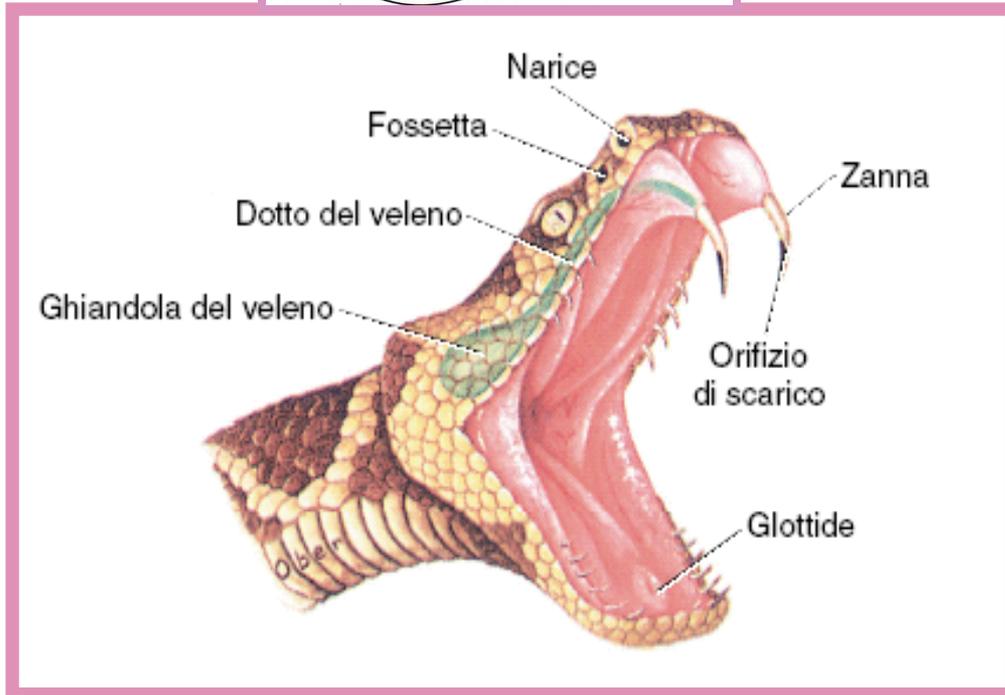
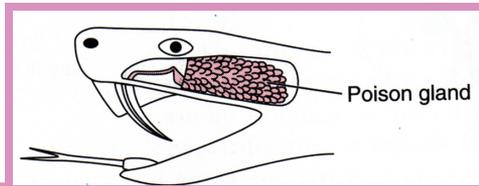
In vari gruppi di Rettili diapsidi, come sauri e serpenti, il cranio è divenuto cinetico. In molti sauri, a seguito della scomparsa del quadratogiugale, il quadrato, allungato, è libero di portare in avanti la sua estremità inferiore durante l'apertura della bocca (**cranio diapside modificato**). Esso spinge, così, il complesso delle ossa del palato, secondo le direttive pteriogoidi-palatini-vomeri, sulla fascia mediana, e pterigoideo-ectoperigoideo (o trasverso) su quella più esterna. Il risultato è il sollevamento di premascellari e mascellari, un effetto che aumenta lo squarcio buccale.

Nei serpenti, la cinesi del cranio è ulteriormente incrementata dall'allungamento del quadrato e dalla scomparsa anche della barra delimitante il margine inferiore della finestra superiore. Durante l'apertura della bocca, quindi, lo squarcio buccale viene molto aumentato e allargato, anche perché le due branche della mandibola sono connesse anteriormente in modo elastico

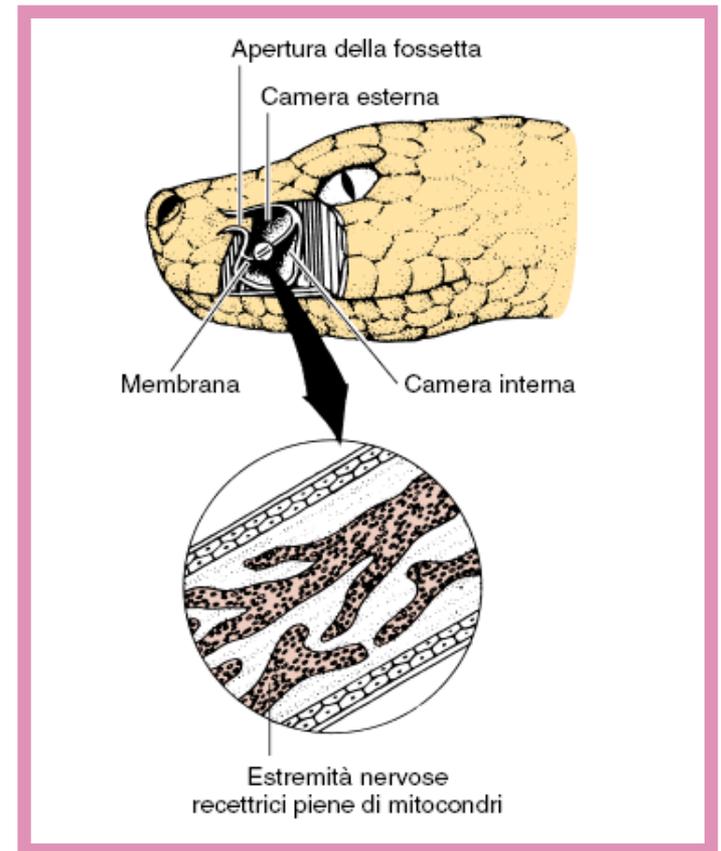
Scheletro serpente



La testa di un serpente a sonagli

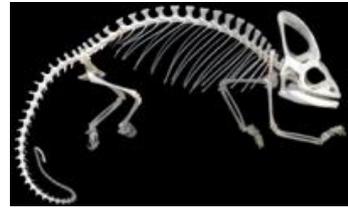


La ghiandola del veleno è una ghiandola salivare modificata con il dotto escretore che sbocca nel dente del veleno

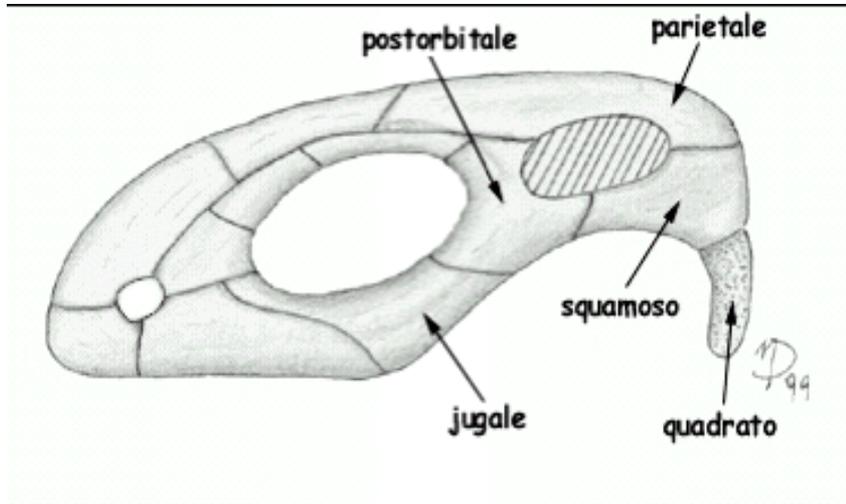


La fossetta per l'intercettazione del calore è costituita da due camere e da una rete di nervi sensibili al calore

Le lucertole: Diapsidi poco modificati



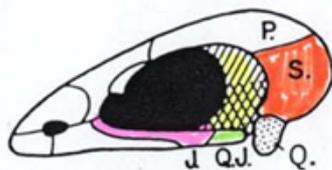
Iguana iguana





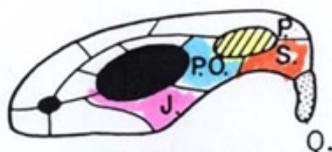
TARTARUGA

ANAPSIDE
Con marginatura



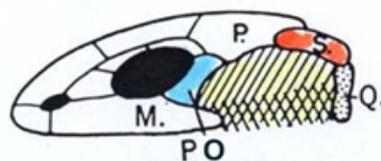
UCCELLO

DIAPSIDE MODIFICATO
Perdita dell'arcata superiore e fusione della finestra con l'orbita



LUCERTOLA

DIAPSIDE MODIFICATO
Perdita dell'arcata inferiore
quadrato mobile



SERPENTE

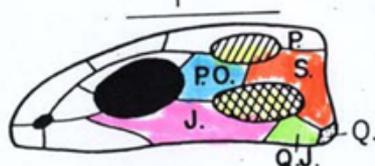
DIAPSIDE MODIFICATO
Perdita delle due arcate e presenza di uno squamoso mobile



MAMMIFERO

SINAPSIDE MODIFICATO

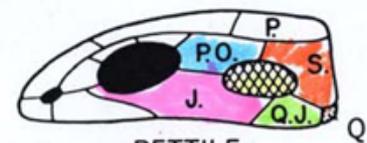
Finestra incorporata nella scatola cranica e arcata formata da SQ + J



COCCODRILLO

DIAPSIDE

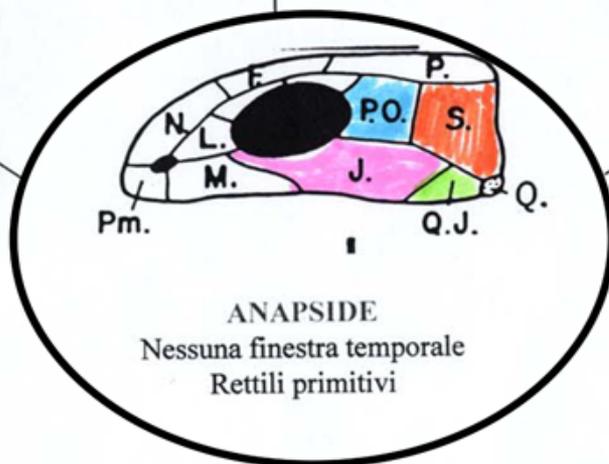
Due finestre separate dalla arcata superiore (PO + SQ)
Arcosauri e primi Lepidosauri



RETTILE MAMMALIANO

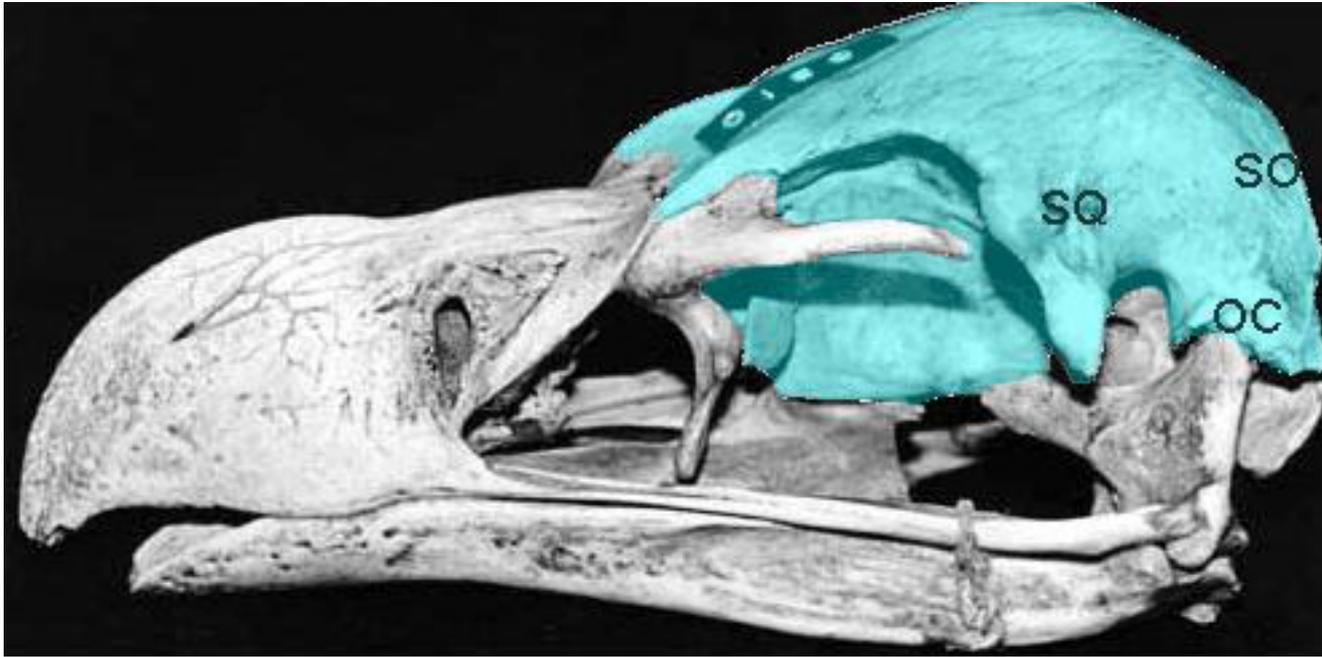
SINAPSIDE

Unica finestra con arcata superiore formata da PO + SQ

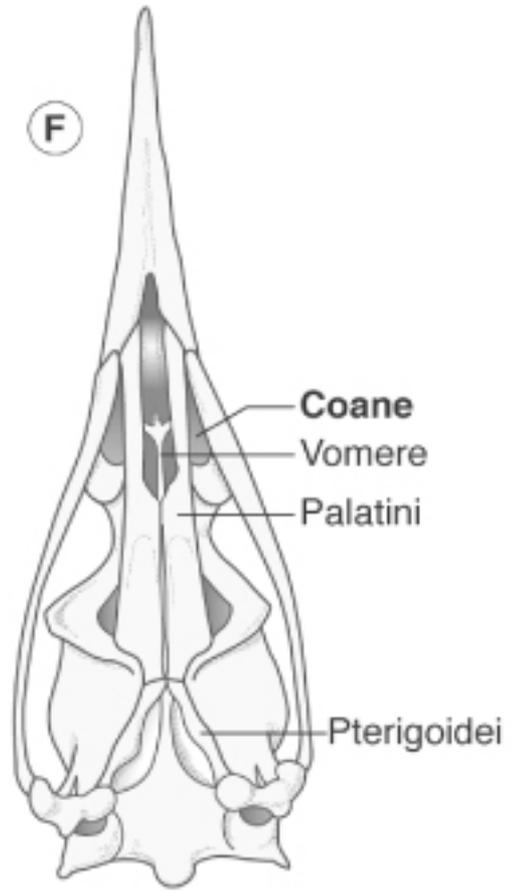


ANAPSIDE

Nessuna finestra temporale
Rettili primitivi



Negli uccelli ancestrali, i paleognati, la volta del palato mantiene caratteristiche rettiliane. Il palato neognato, è costituito da vomere impari, disposto come una lamina sottile tra i due palatini che si allungano e si fondono insieme posteriormente con il margine mediano con il quale si articolano con gli pterigoidei



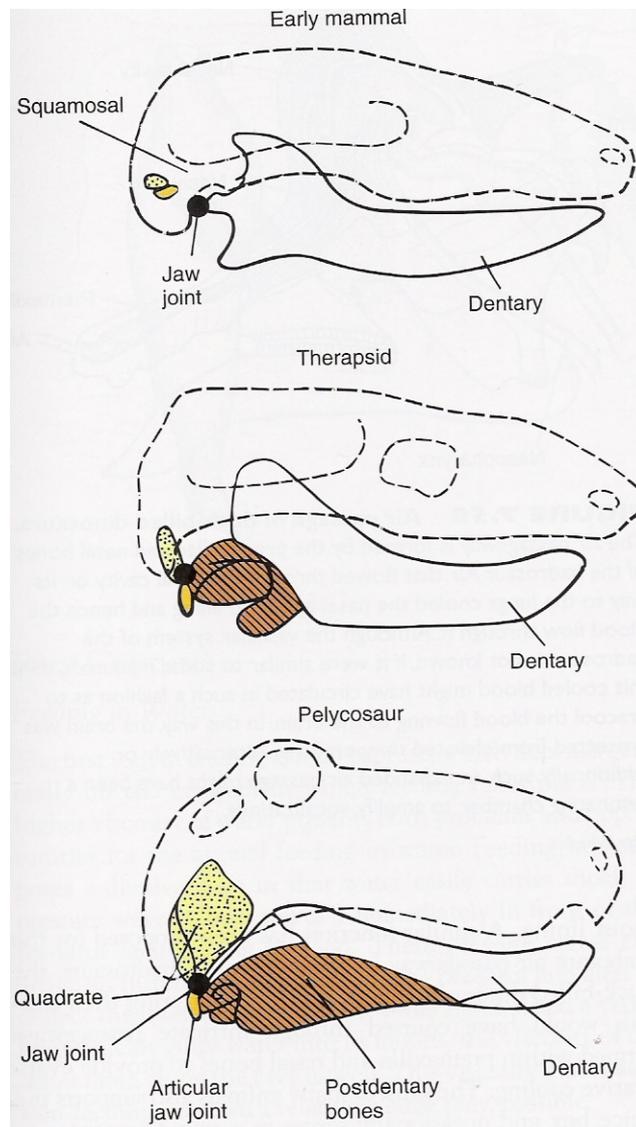


FIGURE 7.56 Changes in jaw articulation during transition from early (pelycosaurs) to late (mammals) synapsids. In mammals, the postdentary bones of the lower jaw are mostly lost and the dentary enlarges. Bones involved in jaw articulation in pelycosaurs, the articular and the quadrate, become reduced and move in to contribute to the inner ear ossicles of mammals. Jaw articulation in mammals is taken over by the dentary and squamosal. The stapes is not shown.

Cranio dei Mammiferi. Notevoli trasformazioni dell'osteocranio si sono verificate nei Mammiferi i cui antenati, i Rettili Sinapsidi, possedevano nella volta dermica una finestra temporale bassa. Questa, a seguito della scomparsa di molti elementi, si è ampliata progressivamente sino a raggiungere superiormente il parietale, peraltro molto ridotto, ed in avanti la cavità orbitale. Nel suo margine inferiore, poi, il quadratogiugale è sostituito da un processo dello squamoso.

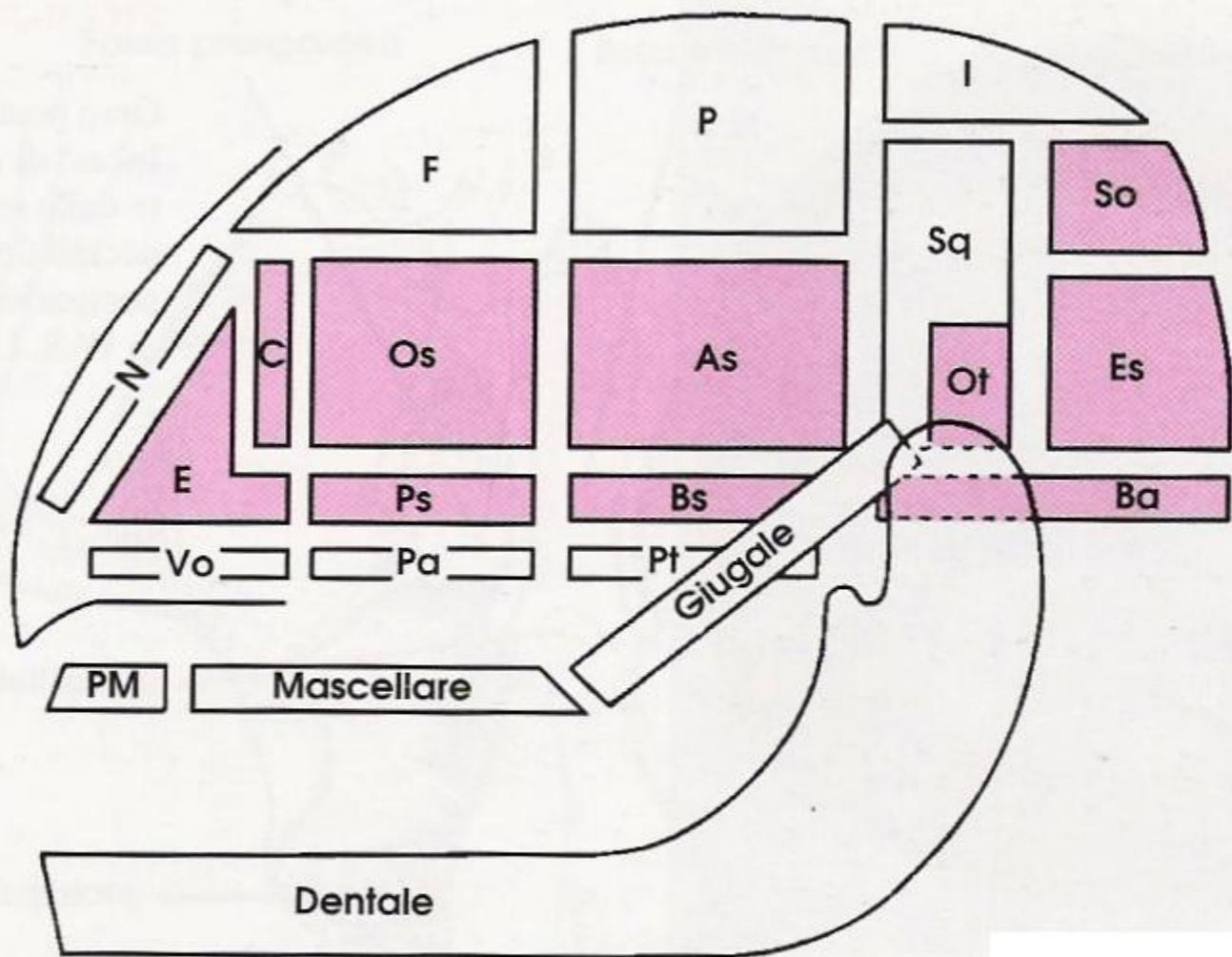
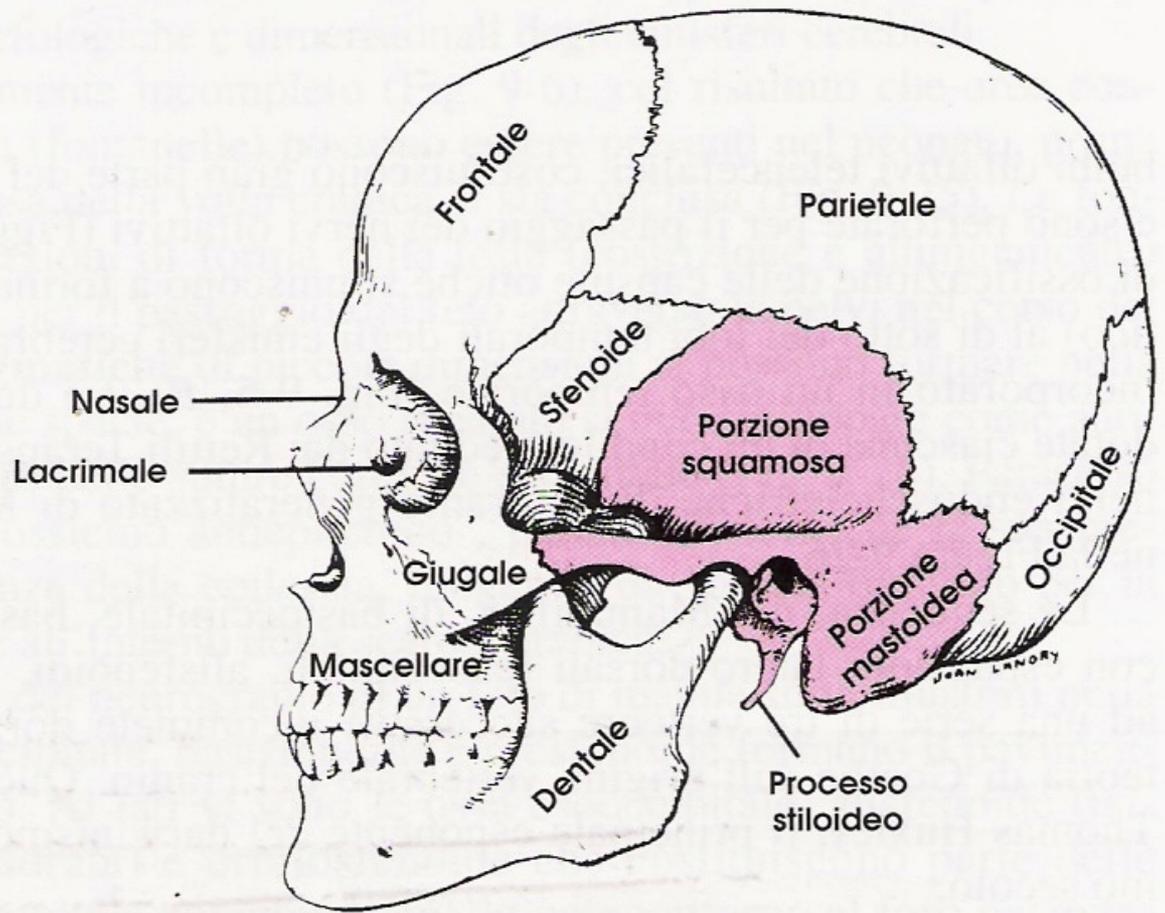


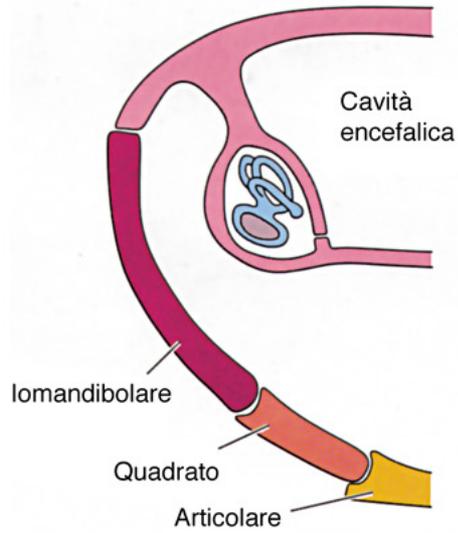
FIG. 9-26

Principali ossa del neurocranio (*in rosso*) e del dermatocranio (*in bianco*) di un cranio generalizzato di Mammifero. Vomere, palatino e pterigoideo sono componenti del palato primario. Il premascellare e il massellare formano dei processi orizzontali per la costituzione del palato secondario. Sono illustrati: As, alisfenoide (pleurosfenoide); Ba, basioccipitale; Bs, basisfenoide; C, lamina cribrosa dell'etmoide; E, etmoide (lamina perpendicolare); Es, esooccipitale; F, frontale; I, interparietale; N, nasale; Os, orbitosfenoide; Ot, otico (petroso); P, parietale; Pa, palatino; PM, premascellare; Ps, presfenoide; Pt, pterigoideo; So, sovraoccipitale; Sq, squamoso; Vo, vomere.

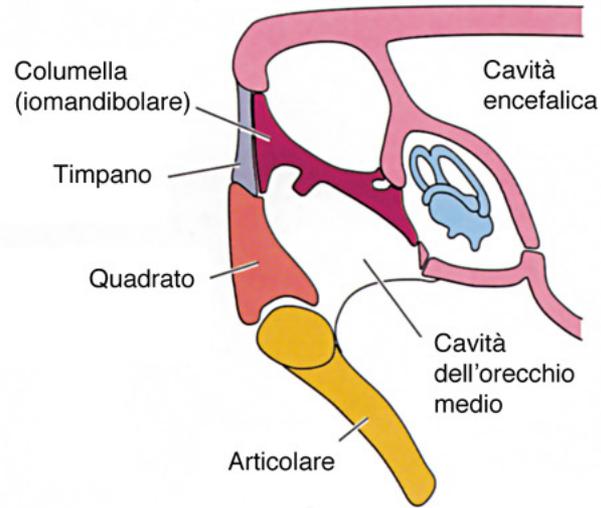
FIG. 9-28

Cranio di uomo moderno. La componente ossea temporale è in rosso; i parietali sono separati dal frontale, tramite la sutura coronale, e dall'occipitale tramite la sutura lambdoide; dorsalmente sono accostati lungo la sutura sagittale; lateroventralmente sono separati dal temporale tramite la sutura squamosa.

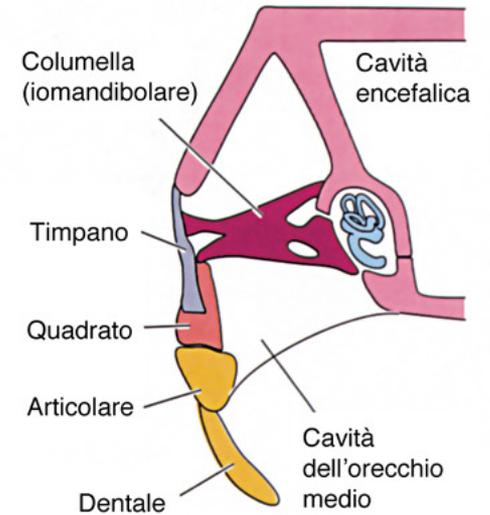




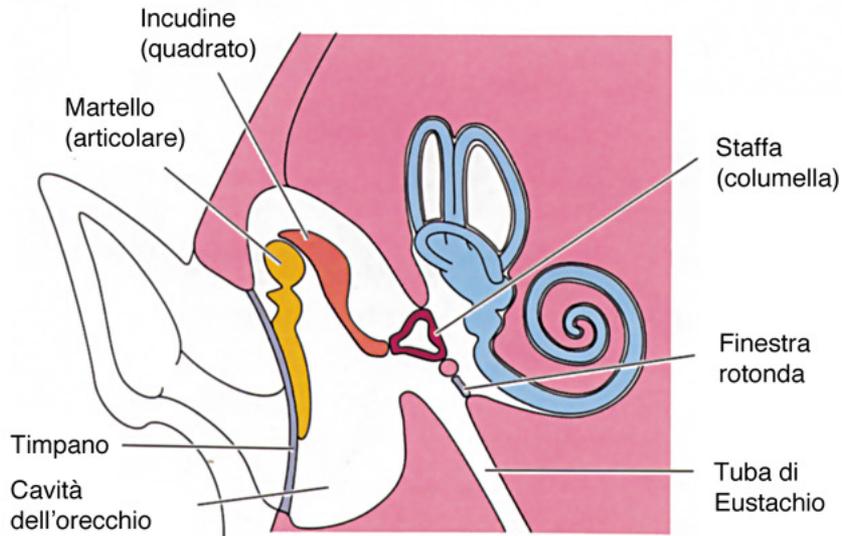
A. Teleosteo primitivo



B. Lissanfibio



C. Lepidosaurio



D. Euterio

FIGURA 22-1

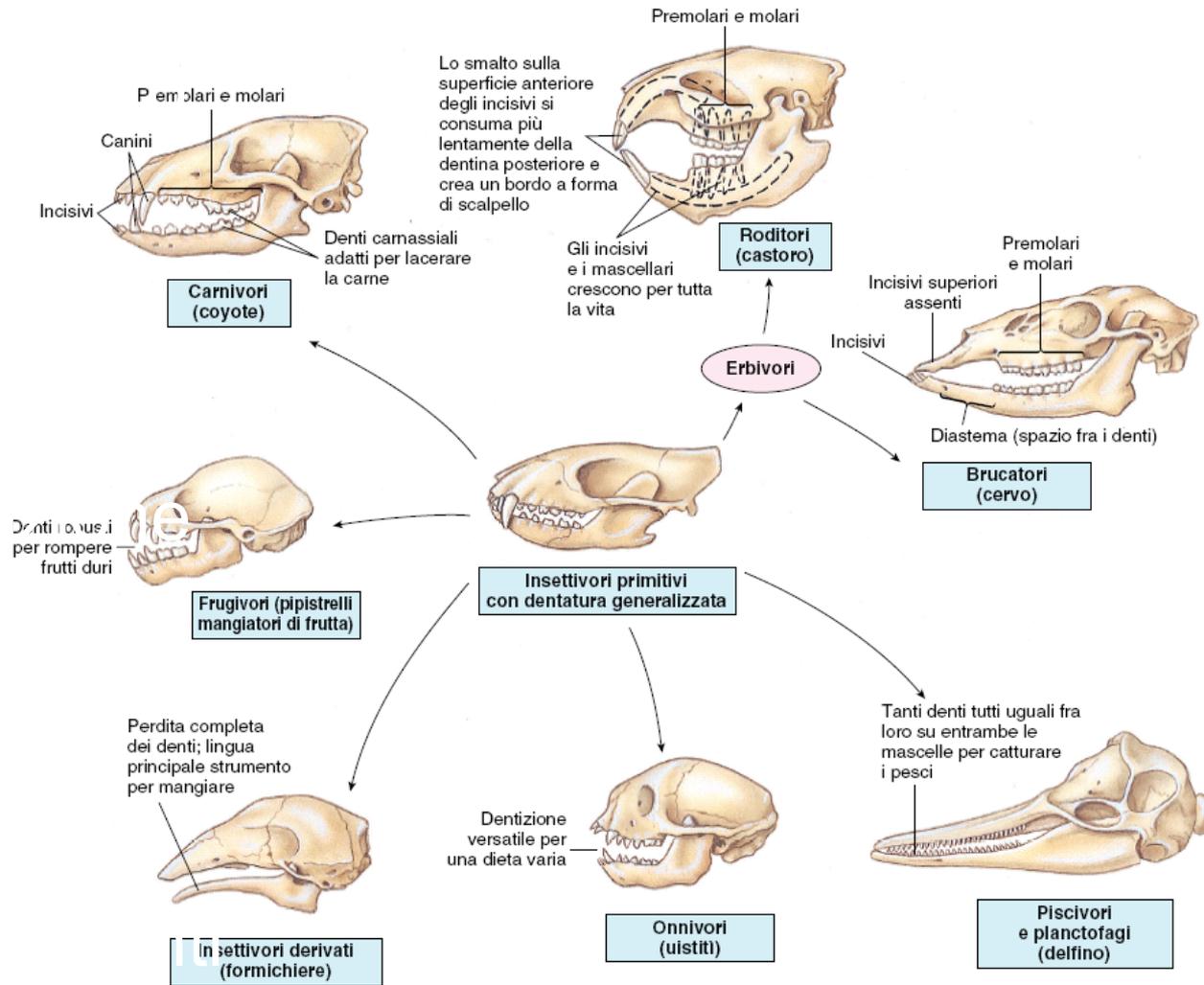


figura 20.10

Specializzazioni alimentari dei principali gruppi trofici di mammiferi euteri. I primi euteri erano insettivori, tutti gli altri discendono da questi ultimi.