# Vertebrati

## Anatomia comparata, funzione ed evoluzione


Kenneth V. Kardong, Ph.D.

Washington State University


**Edizione italiana sull'ottava in lingua inglese a cura di**

Manuela Antonioli, Gabriele Baj, Vittorio Bertone, Serena Bovetti, Valentina Cianfanelli, Patrizia Cretì, Sara Ferrando, Livia Lucentini, Lucia Manni, Maria Angela Masini, Mara Massimi, Sandra Moreno, Paolo Marcello Peretto, Gabriele Sansalone, Rosaria Sciarrillo, Gian Luigi Sciola

**Con la collaborazione di**

Sergio Bernardini, Leonardo Brustenga, Francesca Rendina


PICCIN

Titolo originale:
VERTEBRATES: COMPARATIVE ANATOMY, FUNCTION, EVOLUTION, EIGHTH EDITION
Original edition © 2019 by McGraw-Hill Education. All rights reserved.

Tutte le fonti riportate nel testo o alla fine del volume sono da considerarsi un'estensione della pagina del copyright.

Gli indirizzi Internet riportati nel testo sono aggiornati alla data della pubblicazione.

Opera coperta dal diritto d'autore - Tutti i diritti sono riservati, inclusi quelli relativi a TDM (text and data mining), al training dell'intelligenza artificiale e/o di tecnologie similari.

Questo testo contiene materiale, testi e immagini, coperto da copyright e non può essere copiato, riprodotto, distribuito, trasferito, noleggiato, licenziato o trasmesso in pubblico, venduto, prestato a terzi, in tutto o in parte, o utilizzato in alcun altro modo, compreso l'uso per TDM, training dell'intelligenza artificiale e/o tecnologie similari, o altrimenti diffuso, se non previa espressa autorizzazione dell'Editore. Qualsiasi distribuzione o fruizione non autorizzata del presente testo, così come l'alterazione delle informazioni elettroniche, costituisce una violazione dei diritti dell'Editore e dell'Autore e sarà sanzionata civilmente e penalmente secondo quanto previsto dalla L. 633/1941 e ss.mm.

AVVERTENZA
Poiché le scienze sono in continua evoluzione, benché siano stati compiuti tutti gli sforzi necessari per pubblicare dati e informazioni affidabili, l'Editore non si assume alcuna responsabilità legale per eventuali errori od omissioni contenuti in questo volume. Né l'Editore né gli Autori o Collaboratori possono ritenersi responsabili per qualsiasi conseguenza e/o per qualsiasi lesione o danno a persone, animali o cose derivanti dall'applicazione delle informazioni contenute in quest'opera. L'Editore desidera precisare che qualsiasi opinione espressa in questo libro dai singoli Autori o Collaboratori è personale e non riflette necessariamente il punto di vista/l'opinione dell'Editore.

ISBN 978-88-299-3658-8

Copyright © 2026 by Piccin Nuova Libraria S.p.A., Padova

*Con piacere e gratitudine dedico questo testo alla memoria di*
*T. H. Frazzetta*
*e Richard C. Snyder*

# Prefazione

Se sei uno studente che si approccia allo studio dei vertebrati per la prima volta, potrebbero esserti d'aiuto diverse osservazioni introduttive, specialmente su come questo libro di testo supporterà il tuo lavoro. Innanzitutto, la biologia dei vertebrati è eterogenea e inclusiva perché lega insieme temi dalla biologia molecolare, geni e genomi, evoluzione ed embriologia, biomeccanica e fisiologia sperimentale, e include continuamente nuovi e strabilianti fossili nella storia dei vertebrati. Molto di quello che hai già incontrato nei corsi precedenti, verrà di nuovo trattato in questo testo, ma in maniera integrata.

Inoltre, per unificare questi temi, ho riscritto e revisionato questa ottava edizione nell'ottica di unificare i rapporti fra forma, funzione ed evoluzione. I primi capitoli tratteranno questo aspetto, mentre nei seguenti verranno studiati i vertebrati, sistema dopo sistema. Potrai notare che ognuno di questi capitoli comincia con una trattazione relativa alla morfologia, seguita da una discussione relativa alla funzione e all'evoluzione. Ogni capitolo è dunque autonomo, descrivendo sempre forma, funzione ed evoluzione di ogni argomento.

Da studente probabilmente accederai a questo corso in seguito a una qualche esperienza pregressa nelle scienze, probabilmente aspettandoti di ottenere delle conoscenze pratiche che possano in futuro essere utili in corsi professionalizzanti o per una carriera nelle professioni sanitarie. Sicuramente, questo corso, in parte, contiene tali informazioni pratiche; tuttavia devi considerare che la morfologia dei vertebrati è una materia multidisciplinare e include fisiologia, embriologia, comportamento ed ecologia integrando anche metodi moderni di sistematica e nuove scoperte paleontologiche. Per questo, dovrai andare oltre il memorizzare delle nozioni isolate per riuscire a individuare e comprendere concetti di più ampio respiro, di cui la morfologia è testimonianza. Quello che potrebbe essere sorprendente è scoprire che molte teorie, specialmente le teorie evolutive sulla biologia dei vertebrati, sono tuttora in discussione e irrisolte, e rappresentano un invito affinché tutti contribuiscano esprimendo nuove idee e approcci di studio. Questa è una delle ragioni per cui ho incluso diversi temi controversi, così da stimolare il tuo coinvolgimento nel pensiero e progresso scientifico.

Agli accademici che hanno utilizzato questo libro di testo nelle sue versioni precedenti: troverete un'organizzazione già nota e invitante, con aspetti scientifici aggiornati e un miglioramento del supporto agli studenti. Chi si approccia al libro per la prima volta noterà che la morfologia riceve un'ampia trattazione nel suo contesto filogenetico. Ma oggi ci aspettiamo che i nostri studenti sviluppino competenze accademiche e professionali che vadano oltre la semplice padronanza della terminologia anatomica. Ognuno di noi potrà trovare il proprio modo di strutturare un corso di morfologia dei vertebrati che sia in grado di soddisfare tutti gli obiettivi. Questo libro di testo è stato quindi scritto in modo da poter supportare i docenti nello strutturare dei corsi. È flessibile, e potrai cambiare l'ordine degli argomenti in base alle tue necessità ed enfatizzare i sistemi che più si confanno all'organizzazione del tuo corso. Dato che ogni capitolo integra forma, funzione ed evoluzione nei riguardi di un singolo Sistema, ogni capitolo è autonomo. Qualora le informazioni o i concetti venissero trattati in maggiore dettaglio in un altro capitolo, saranno richiamati, così da guidare lo studente e rendere chiaro quanto discusso. Anche se già illustrato nelle edizioni precedenti, consentitemi di ripetere la strategia specifica su cui è costruito questo libro per migliorare i risultati ottenuti dallo studente e per supportarlo nello sviluppo delle capacità di pensiero critico e di comprensione dei concetti.

## Per lo studente

Diverse caratteristiche di questo libro di testo sono strategiche per aumentare la sua utilità per gli studenti. È riccamente **illustrato** con figure che includono nuove informazioni e che forniscono diverse prospettive. Ogni capitolo si apre con un **breve sommario**. I **concetti** e i termini anatomici più importanti sono evidenziati in grassetto. **Richiami incrociati** indirizzeranno gli studenti nelle diverse parti del testo, che potranno chiarire le nozioni meno familiari. Ogni capitolo si conclude con una **Panoramica**, che porta all'attenzione i concetti più importanti che sono stati trattati. Nella maggior parte dei capitoli sono inclusi degli **Approfondimenti** che hanno lo scopo di presentare nozioni o eventi storici che

gli studenti dovrebbero trovare interessanti e, a volte, forse anche divertenti. Alla fine del libro è incluso un **glossario** di definizioni.

In aggiunta a queste caratteristiche pratiche, il libro sfrutta alcuni particolari argomenti che riguardano l'anatomia dei vertebrati per sviluppare le abilità di pensiero critico degli studenti, consentendo loro di apprendere gli argomenti in modo coerente.

## Pensiero critico

In ambito scientifico, il pensiero critico rappresenta la capacità di organizzare le informazioni in un discorso che abbia motivazioni di supporto e un senso logico. Specialmente se accompagnato da un laboratorio, un corso di morfologia dei vertebrati offre un'esperienza pratica in relazione all'anatomia degli animali modello, coinvolgendo in modo diretto gli studenti nella scoperta della forma dei vertebrati. Tuttavia, gli studenti possono essere incoraggiati ad andare oltre perché gli insegnanti possono guidarli verso questioni più ampie: Come funziona? Come si è evoluto? A questo proposito, all'inizio del testo vengono spiegati agli studenti gli "Strumenti del mestiere", ovvero i metodi attraverso i quali esaminiamo empiricamente come funzionano le parti e come possiamo collocare gli organismi in un contesto filogenetico. Dopo una discussione sulla morfologia di base, ogni capitolo affronta come funzionano questi sistemi e come si sono evoluti.

Ho incluso deliberatamente punti di vista sulla funzione e l'evoluzione che possono essere nuovi, trascurati o contrastanti. Molte di queste idee provengono dall'Europa, dove sono note da molto tempo. Personalmente, trovo molte di queste idee affascinanti, persino eleganti. Altre mi colpiscono, francamente, in quanto deboli e poco convincenti. Nonostante il mio scetticismo, ho incluso anche alcune idee contrarie alle mie perché il mio obiettivo è quello di far ragionare gli studenti sulle questioni di forma, funzione ed evoluzione.

Vengono discusse diverse teorie sull'evoluzione delle mascelle, così come varie teorie sull'origine delle pinne pari. Spesso gli studenti si aspettano che oggi abbiamo le risposte definitive e implorano: "Dimmi solo la risposta". Il dibattito sulla fisiologia dei dinosauri è una meravigliosa opportunità per mostrare agli studenti il processo continuo dell'indagine scientifica. La maggior parte di loro ha visto i film di Hollywood e si aspetta che la questione sia risolta, ma noi sappiamo che la scienza è un processo in continuo perfezionamento, in cui le teorie sono messe in discussione, e talvolta cambiate in modo rivoluzionario. Uno dei blocchi di testo descrive la prima ipotesi sull'endotermia dei dinosauri. Quel dibattito ha generato ulteriori indagini che oggi tornano a mettere in discussione la visione dei dinosauri come bestie a "sangue caldo". Il secondo blocco di testo sull'endotermia dei dinosauri presenta una prova più aggiornata e contraria a quanto già detto e dimostra come, anche in animali estinti, è possibili testare delle ipotesi riguardanti la loro fisiologia, la morfologia e lo stile di vita.

## I concetti

La morfologia dei vertebrati aiuta anche ad apprezzare e comprendere concetti scientifici che unificano la biologia e rivelano "come" lavora la scienza. Come affermato da John A. Moore, la scienza è un "modo di conoscere" (Moore, *American Zoologist*, 1988). La morfologia comparativa evidenzia anche le differenze e le similarità tra organismi. I concetti di omologia, analogia e omoplasia aiutano a comprendere le basi di queste caratteristiche simili che vengono comparate. Molti dei concetti sono nati nel diciannovesimo secolo e si sono sviluppati nell'ambito dei temi fondanti della biologia moderna, ad esempio l'evoluzione, definita come discendenza con modificazione nel tempo. La morfologia dei vertebrati offre una possibile scelta dei cambiamenti adattativi al piano anatomico di base dei vertebrati, ma l'evoluzione è un cambiamento in un organismo altamente integrato, un sistema di parti interconnesse alle loro funzioni. Nel diciannovesimo secolo è stato riconosciuto anche questo aspetto, suggerendo delle limitazioni alle modifiche evolutive. La morfologia dei vertebrati offre degli esempi convincenti di come un organismo possa evolversi. Un esempio è come una notevole testimonianza fossile documenti un innegabile cambiamento nell'articolazione mandibolare dei sinapsidi, con le due ossa articolare e quadrato che concorrono all'articolazione nei sinapsidi basali e che vengono rimpiazzate poi da due ossa differenti nei gruppi derivati, inclusi i mammiferi. I fossili intermedi tra le due condizioni evidenziano i cambiamenti anatomici, ma suggeriscono anche come i cambiamenti funzionali, che devono aver accompagnato i sistemi in evoluzione, si siano modificati senza perdita di efficacia.

All'interno di molti sistemi dei vertebrati, viene illustrato il rapporto fra forma e funzione con gli stili di vita propri degli animali. Il sistema locomotorio dei vertebrati, che è strutturato sul loro piano anatomico di base, illustra la stretta relazione tra gli arti, lo scheletro assile e il tipo di locomozione – volante, cursoria, fossoria. Il sistema cardiovascolare, specialmente in organismi che hanno uno stretto rapporto con l'acqua e l'aria, illustra la stretta relazione tra la morfologia vascolare e la plasticità fisiologica. Il concetto basilare di forma, funzione ed evoluzione adattativa ci guida di sistema in sistema durante lo studio della morfologia dei vertebrati.

L'evoluzione procede nella maggior parte dei casi rimodellando, modificando un piano basale già presente, e non operando nuove strutture. Questo è illustrato sia nel sistema scheletrico, sia nel sistema cardiovascolare (archi aortici).

## Strategia organizzativa e razionale

Ho scritto questo libro integrando forma, funzione ed evoluzione: questi sono i temi che accomunano tutto il testo. I gruppi di vertebrati sono organizzati filogeneticamente all'interno di ogni capitolo, e i loro sistemi discussi in ogni contesto. La morfologia è preponderante, ma ho sviluppato e integrato anche dei concetti di funzione ed evoluzione nella trattazione dell'anatomia dei vari sistemi. I primi cinque capitoli sono propedeutici.

Il Capitolo 1 introduce la materia, tratta gli studiosi della moderna morfologia che ci hanno preceduto, definisce i concetti centrali e mette in guardia gli studenti dai fraintendimenti in cui potrebbero inconsciamente incorrere durante lo studio dei processi evolutivi. Nel Capitolo 2 sono discussi i cordati e la loro origine. È stata data la giusta attenzione ai protocordati, spesso negletti, e alla loro evoluzione. Queste conoscenze rappresentano le basi per una discussione estesa sugli "attori in gioco" nella radiazione evolutiva dei vertebrati, che occuperà la maggior parte del libro, a partire dal Capitolo 3. In questo capitolo verranno, infatti, discussi i vertebrati, la loro origine e le relazioni tassonomiche di base. Il Capitolo 4 introduce concetti di base di biomeccanica e biofisica, così da poter poi comprendere gli aspetti della morfologia e funzione dei vertebrati. Il Capitolo 5 include un sommario descrittivo dell'embriologia e si conclude con una descrizione del ruolo che i processi embrionali giocano negli eventi evolutivi dei vertebrati.

Ognuno dei rimanenti capitoli sviluppa uno dei sistemi più importanti. Ogni capitolo segue un'organizzazione interna coerente con gli altri: comincia con un'introduzione di base alla morfologia e prosegue discutendo poi la funzione e l'evoluzione. In questo modo, i temi generali sono ripetuti in ciascun capitolo, garantendo per tutto il testo costanza e coerenza espositive.

## Novità e ampliamenti dell'ottava edizione

La scoperta di nuovi fossili, la ricerca sperimentale moderna e nuovi studi filogenetici continuano ad arricchire la biologia dei vertebrati, a volte risolvendo vecchi interrogativi o sorprendendoci con nuove scoperte che evidenziano il funzionamento e la storia evolutiva dei vertebrati. In questa nuova edizione ho aggiunto questo e molto altro.

*L'origine dei Cordati*. Nuove idee continuano ad alimentare il processo evolutivo del piano anatomico dei cordati: ho revisionato la fine del Capitolo 2 così da includere i punti di vista più recenti. Questa revisione ha anche aiutato a chiarire l'evoluzione della "nuova bocca" degli gnatostomi, discussa nel Capitolo 13 (Approfondimento 13.1). L'origine dei cordati ci guida anche nel sommario revisionato delle relazioni filogenetiche dei vertebrati, nel Capitolo 3.

*Relazioni filogenetiche*. Grazie al continuo uso di dataset genetici e morfologici aggiornati, vengono chiarite sempre meglio le relazioni filogenetiche definendo con maggiore chiarezza i singoli gruppi. In questa ottica è stato revisionato il Capitolo 3. Sono state incorporate molte piccole variazioni nel posizionamento di vari *taxa* di vertebrati, ma due in particolare dovrebbero essere portati all'attenzione – le tartarughe e i dinosauri. Ho incorporato il nuovo collocamento delle tartarughe, non basali ai rettili come erano storicamente considerate, ma derivate all'interno degli arcosauromorfi (Figura 3.27). Il secondo cambiamento (Baron et al., 2017 https://doi.org/10.1038/nature21700) colloca i dinosauri all'interno del gruppo degli arcosauri. Ho scelto di non incorporare questa nuova proposta di revisione all'interno del capitolo; dal momento che ipotizza dei cambiamenti significativi nell'evoluzione precoce dei dinosauri, vorrei prima vedere se avrà il supporto di altri sistematici.

*Il sistema muscolare*. Ho revisionato il Capitolo 10 per enfatizzare meglio i temi principali come fatto negli altri capitoli – morfologia, funzione, evoluzione. Spero che questa organizzazione rivisitata aiuti gli studenti a ricostruire meglio la storia evolutiva del sistema muscolare.

*I polmoni e l'ascesa degli Arcosauri*. Gli efficienti polmoni degli uccelli sono ben conosciuti, con i loro sacchi aerei e il loro flusso unidirezionale. Nella settima edizione ho riportato come un simile flusso unidirezionale, anche senza sacchi aerei, è stato descritto nei coccodrilli. Questo aspetto potrebbe essere ulteriormente aggiornato cercando una possibilità di questo tipo in altri gruppi di rettili moderni. Questo ritrovamento sorprendente è putativamente attribuito a Colleen Farmer, e la storia della scoperta è narrata nell'Approfondimento 11.5. Se fosse vero per gli arcosauri in generale, potrebbe rappresentare un adattamento della respirazione ai bassi livelli di ossigeno del Mesozoico precoce e spiegherebbe il successo ecologico degli arcosauri.

*Aggiornamenti e revisioni*. In tutta la nuova edizione sono stati eseguiti molti cambiamenti e revisioni, di cui alcuni particolarmente significativi, altri minori. Questi cambiamenti hanno corretto delle informazioni sbagliate, aggiornandone altre, e spesso chiarito delle spiegazioni. Per questo aspetto sono in debito con gli studenti, con i revisori e con i colleghi per avermi evidenziato questi suggerimenti.

*Per gli studenti*. Alcune caratteristiche del libro di testo sono state ampliate per renderlo più chiaro e invitante. L'uso dei colori abbellisce alcune sezioni ed è stato sfruttato anche per correlare meglio strutture presenti in figure diverse. Quando fattibile, ho aggiunto più colori alle illustrazioni. Molte illustrazioni sono nuove, revisionate e con nuovi testi per migliorare la chiarezza.

*Per i docenti*. Questa ottava edizione – nuova, revisionata e aggiornata – può essere la base o un supporto ai corsi sui vertebrati che andrete a strutturare.

## Arte e artisti

Per favore, sopportate una ulteriore considerazione. I libri di testo moderni hanno sostituito fotografie e figure con immagini artificiali fatte al computer, specialmente riguardo ai processi molecolari. In questo non c'è nulla di male, ma quello che è stato eliminato è il tocco umano. Preparare questo libro mi ha dato l'opportunità, in ogni caso non a spese degli studenti, di entrare in contatto con alcuni dei migliori artisti, capaci di ricreare dei veri capolavori. Molti hanno contribuito, ma uno tra tutti, L. Laszlo Meszoly (Harvard University), ha prodotto delle immagini speciali per questa e per le edizioni precedenti. Un'altra è Kathleen M. Bodley, le cui abilità nel riprodurre i tessuti molli sono degne di nota e hanno arricchito la nostra guida alle dissezioni. I miei ringraziamenti vanno in particolare a questi due artisti e alla splendida tradizione che portano avanti.

## Ringraziamenti

Sono in debito con i revisori, gli studenti e i colleghi che hanno generosamente condiviso con me i loro suggerimenti per migliorare la qualità del libro. È mia speranza che i colleghi vedano, se non il loro punto di vista, almeno la loro influenza in questa nuova edizione e accettino i miei sinceri ringraziamenti per i loro gentili suggerimenti e per le loro critiche. Per il loro aiuto a questa edizione e alle precedenti, ringrazio:

**Daniel Blackburn**
Trinity College

**Richard W. Blob**
Clemson University

**Carol Britson**
University of Mississippi

**Stephen Burnett**
Clayton State University

**Patrick A. Carter**
Washington State University

**George Cline**
Jacksonville State University

**C. G. Farmer**
University of Utah

**Nick Geist**
Sonoma State University

**Maria Laura Habegger**
University of South Florida

**Tsutomu Hikida**
Kyoto University

**Christine M. Janis**
Brown University

**Amy W. Lang**
University of Alabama

**Sue Ann Miller**
Hamilton College

**Philip J. Motta**
University of South Florida

**Barbara Pleasants**
Iowa State University

**Calvin A. Porter**
Xavier University of Louisiana

**Anthony P. Russell**
University of Calgary

**Tamara L. Smith**
Westridge School

**Jeffrey Thomas**
Queens University Charlotte

**David Varricchio**
Montana State University

**Mindy Walker**
Rockhurst University

**Andrea Ward**
Adelphi University

**Jeanette Wyneken**
Florida Atlantic University

È stato per me un piacere speciale lavorare con molti colleghi capaci di fornire un aiuto e dotati di spirito di collaborazione. Ci tengo a sottolineare lo speciale supporto ricevuto da Ira F. Greenbaum, Texas A & M University, per i piacevoli e produttivi scambi di opinioni su vari aspetti riguardanti i vertebrati. Devo anche ringraziare l'acuto, accurato e critico occhio di Jon Mallatt, Washington State University, per la lettura di parti del libro di testo e del manuale di laboratorio.

Per aver risposto alle mie domande in questi anni, per avermi sostenuto con il loro pensiero critico e/o per la loro partecipazione in questa e nelle precedenti edizioni, devo ringraziare: Neil F. Anderson, Alejandra Arreola, Miriam A. Ashley-Ross, Ann Campbell Burke, Walter Bock, Warren W. Burggren, Anindo Choudhury, Michael Collins, Mason Dean, Ken P. Dial, Alan Feduccia, Adrian Grimes, Maria Laura Habegger, W. J. Hillenius, Linda Holland, Christine M. Janis, Marge Kemp, Amy W. Lang, P. F. A. Maderson, William T. Maple, Jessie Maisano, David N. M. Mbora, Philip Motta, Patrick Reidy, David O. Norris, R. Glenn Northcutt, Kevin Padian, Kathryn Sloan Ponnock, Michael K. Richardson, Timothy Rowe, John Ruben, J. Matthias Starck, James R. Stewart, Billie J. Swalla, Steven Vogel, Alan Walker e Bruce A. Young.

Sono anche in debito per la pazienza e la competenza con il personale di McGraw-Hill Education, che è stato molto importante nel portare avanti questa ottava edizione. Ringrazio anche il personale di rappresentanza di McGraw-Hill Education che ha raccolto tutti gli sforzi di chi ha contribuito a questa revisione per metterli a disposizione di docenti e studenti. Inoltre, questi rappresentanti riferendo i vostri commenti, sia positivi sia negativi, aiutano a migliorare questo libro in un processo condiviso di lavoro in continuo aggiornamento. Elizabeth Sievers è stata impagabile come Product Developer.

Rimango sempre grato agli amici e ai familiari e li ringrazio per il loro supporto durante le varie edizioni di questo libro di testo.

# Curatori dell'edizione italiana

**MANUELA ANTONIOLI**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Biologia
Università degli Studi di Roma Tor Vergata
*Capitolo 10*

**GABRIELE BAJ**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze della Vita
Università degli Studi di Trieste
*Capitoli 17 e 18*

**VITTORIO BERTONE**
Professore Aggregato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Biologia e Biotecnologie "Lazzaro Spallanzani"
Università di Pavia
*Capitolo 6*

**SERENA BOVETTI**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze della Vita e Biologia dei Sistemi
Università di Torino
*Capitolo 15*

**VALENTINA CIANFANELLI**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze
Università degli Studi di Roma Tre
*Capitoli 3 e 9*

**PATRIZIA CRETÌ**
Professore Aggregato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze e Tecnologie Biologiche e Ambientali (DiSTeBA)
Università del Salento
*Capitolo 12*

**SARA FERRANDO**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze della Terra, dell'Ambiente e della Vita (DISTAV)
Università di Genova
*Capitolo 7*

**LIVIA LUCENTINI**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Chimica, Biologia e Biotecnologie
Università degli Studi di Perugia
*Prefazione, Capitolo 1, Appendici A, B, C, D e Glossario*

**LUCIA MANNI**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Biologia
Università di Padova
*Capitolo 2*

**MARIA ANGELA MASINI**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze e Innovazione Tecnologica (DISIT)
Università del Piemonte Orientale "Amedeo Avogadro"
*Capitolo 14*

**MASSIMI MARA**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Medicina Clinica, Sanità Pubblica, Scienze della Vita e dell'Ambiente
Università degli Studi dell'Aquila
*Capitolo 13*

**SANDRA MORENO**
Professore Ordinario di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze
Università degli Studi di Roma Tre
*Capitolo 16*

**PAOLO MARCELLO PERETTO**
Professore Ordinario di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze della Vita e Biologia dei Sistemi
Università di Torino
*Capitolo 15*

**GABRIELE SANSALONE**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze della Vita
Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia
*Capitoli 4 e 8*

**ROSARIA SCIARRILLO**
Professore Associato di Anatomia, Biologia Cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze e Tecnologie
Università degli Studi del Sannio di Benevento
*Capitolo 5*

**GIAN LUIGI SCIOLA**
Professore Associato di Anatomia, Biologia cellulare e Biologia dello Sviluppo comparate
Dipartimento di Scienze Biomediche
Università degli Studi di Sassari
*Capitolo 11*

Con la collaborazione di

**Sergio Bernardini**
Dottore e Cultore della Materia di Anatomia Comparata
Dipartimento di Biologia
Università degli Studi di Roma Tor Vergata
*Capitolo 10*

**Leonardo Brustenga**
Professore a contratto di Istologia ed Embriologia
Dipartimento di Chimica, Biologia e Biotecnologie
Università degli Studi di Perugia
*Prefazione, Capitolo 1, Appendici A, B, C, D e Glossario*

**Francesca Rendina**
Assegnista di ricerca
Dipartimento di Scienze
Università degli Studi di Roma Tre
*Capitolo 16*

# Sommario


Capitolo **uno**
Introduzione 1

Capitolo **due**
Origine dei Cordati 52

Capitolo **tre**
Storia dei Vertebrati 88

Capitolo **quattro**
Disegno biologico 136

Capitolo **cinque**
Storia della vita 171

Capitolo **sei**
Tegumento 224

Capitolo **sette**
Sistema scheletrico: il cranio 256

Capitolo **otto**
Sistema scheletrico: lo scheletro assile 311

Capitolo **nove**
Sistema scheletrico: lo scheletro appendicolare 343

Capitolo **dieci**
Il sistema muscolare 394

Capitolo **undici**
Il sistema respiratorio 437

Capitolo **dodoici**
Il sistema circolatorio 479

Capitolo **tredici**
Il sistema digerente 533

Capitolo **quattordici**
Il sistema urogenitale 578

Capitolo **quindici**
Il sistema endocrino 626

Capitolo **sedici**
Il sistema nervoso 661

Capitolo **diciassette**
Gli organi di senso 707

Capitolo **diciotto**
Conclusioni 752

# Indice generale


CAPITOLO **uno**

INTRODUZIONE 1

MORFOLOGIA COMPARATA DEI VERTEBRATI 1
- Progetti degli studenti 2
- Schema anatomico dei Vertebrati: forma e funzione 3
- Grande Progetto 4

PREDECESSORI STORICI – EVOLUZIONE 4
- Il processo alla base del cambiamento 5
- Linneo 5
- Naturalisti 6
- J-B. de Lamarck 6
  - *Caratteristiche acquisite 7*
  - *Verso la perfezione 8*
- Selezione naturale 8
- A. R. Wallace 9
- Charles Darwin 9
- Critiche e controversie 11

PREDECESSORI STORICI – MORFOLOGIA 11
- Georges Cuvier 12
- Richard Owen 12

PERCHÉ NON ESISTONO ELEFANTI VOLANTI? 15

CONCETTI MORFOLOGICI 16
- Somiglianze 16
- Simmetria 17
- Segmentazione 18

MORFOLOGIA EVOLUTIVA 20
- Funzione e ruolo biologico 20
- Preadattamento 21
- Evoluzione come rimodellamento 22

FILOGENESI 23
- Di rampicanti fusti di fagiolo e cespugli 23
- Semplificazione 23
- Modelli di filogenesi 24
- Gradi e cladi 25

PALEONTOLOGIA 30
- Fossilizzazione e fossili 32
- Recupero e restauro 34
- Dagli animali ai fossili 37
- Datare i fossili 38
  - *Stratigrafia 38*
  - *Fossili guida 40*
  - *Datazione radiometrica 40*
  - *Ere geologiche 42*

GLI STRUMENTI DEL MESTIERE 45
- L'ipotesi 45
- La funzione 45
- Il ruolo biologico 48

PANORAMICA 50

CAPITOLO **due**

ORIGINE DEI CORDATI 52

FILOGENESI DEI CORDATI 52

CARATTERISTICHE DEI CORDATI 54
- Notocorda 55
- Fessure faringee 57
- Endostilo o ghiandola tiroidea 58
- Cordone nervoso dorsale tubulare 58
- Coda postanale 58
- Piano corporeo dei Cordati 58

PROTOCORDATI 59
- Caratteristiche generali dei Protocordati 60
- Hemichordata 60
  - *Enteropneusta - "Vermi ghianda" 61*
  - *Pterobranchia 64*
  - *Affinità filogenetiche degli Emicordati con i Cordati 65*
  - *Affinità filogenetiche degli Emicordati con gli Echinodermi 65*
- Cephalochordata 66

Urochordata 71
Ascidiacea - "Spruzzette di mare" 72
*Larvacea (Appendicularia) 76*
Thaliacea 78
Panoramica sui Protocordati 79

Origine dei Cordati 80
Cordati da Anellidi e Artropodi 80
Cordati da Echinodermi 81
*L'ipotesi auricolaria 81*
*Da larva di Echinoderma a larva a forma di girino di Cordato 82*
Origini e filogenesi dei Cordati 82
*Inversione dorsoventrale 83*

Panoramica 86

CAPITOLO **tre**
Storia dei Vertebrati 88

Introduzione 88
Innovazioni 89
*Colonna vertebrale 89*
*Cranio 90*
Origine dei Vertebrati 90
*Fase 1: Prevertebrato 91*
*Fase 2: Agnato 91*
*Fase 3: Gnatostoma 92*
Classificazione dei Vertebrati 92

Agnati 92
Agnati viventi 92
*Myxinoidea (Missine) 92*
*Petromyzontiformes (Petromizontiformi) 94*
Fossili dei primi Vertebrati 94
*Conodonti 95*
*Ostracodermi 96*
*Pteraspidomorphi (Pteraspidomorfi) 97*
*Altri Ostracodermi (Osteostracani, Anaspidi, Thelodonti) 97*
Panoramica sull'evoluzione degli Agnati 99

Gnatostomi 100
Placodermi 101
Chondrichthyes (Condroitti) 102
*Elasmobranchii (Elasmobranchi) – Squali e Razze 103*
*Holocephali (Olocefali) – Chimere 104*

Teleostomi 104
Acanthodii (Acantodi) 104
Osteichthyes (Osteitti) 105
*Actinopterygii (Attinopterigi) 105*
*Sarcopterygii (Sarcopterigi) 107*
Panoramica della filogenesi dei pesci 110

Tetrapodi 110
Tetrapodi primitivi 111
*Labirintodonti 111*
Lissamphibia (Lissanfibi) – Anfibi moderni 113
*Urodeli (Caudati) – Salamandre 114*
*Salienti (Anuri) – Rane 115*
*Gimnofioni (Apodi) – Cecilie 115*
Lepospondili 115

Amnioti 116
Amnioti basali 117
Sauropsidi 118
*Reptilia (Rettili) 118*
Synapsida (Sinapsidi) 127
*Pelycosauria (Pelicosauri) 128*
*Therapsida (Terapsidi) 128*
*Mammalia (Mammiferi) 130*

Panoramica 135

CAPITOLO **quattro**
Disegno biologico 136

Introduzione: taglia e forma 136

Taglia 137
Relazioni tra lunghezza, superficie e volume 137
Area di superficie 141
Volume e massa 142

Forma 142
Allometria 142
Griglie di deformazione 144

Sulle conseguenze di essere della giusta taglia 144

Biomeccanica 147
Principi fondamentali 147
*Grandezze di base – Lunghezza, tempo e massa 147*
*Unità di misura 147*
*Grandezze derivate – Velocità, accelerazione e forza 148*
*Sistemi di riferimento 148*
*Centro di massa 148*
*Vettori 149*
Leggi fondamentali della dinamica 149
Corpi liberi e forze 150
Momenti di forza e leve 150
Terre emerse e fluidi 152
*Vita sulla terra emersa: forza di gravità 152*
*Vita nei fluidi 154*
Macchine 156
Resistenza meccanica dei materiali 157
*Carichi 158*
*Disegno biologico e cedimento biologico 158*
Risposta dei tessuti agli sforzi meccanici 160
*Reattività dell'osso 160*

Biofisica e altri processi fisici 165
Diffusione e scambio 165

*Pressioni e pressioni parziali 165*
*Scambio controcorrente, concorrente e transcorrente 166*
Ottica 167
*Percezione della profondità 167*
*Accomodazione 168*

Panoramica 169

## CAPITOLO **cinque**
## Storia della vita 171

Introduzione 171

Embriologia iniziale 173
Fecondazione 173
Segmentazione 174
*Anfiosso 175*
*Pesci 175*
*Anfibi 176*
*Rettili e Uccelli 176*
*Mammiferi 176*
*Panoramica sulla segmentazione 177*
Gastrulazione e neurulazione 177
*Anfiosso 179*
*Pesci 180*
*Anfibi 181*
*Rettili e Uccelli 182*
*Mammiferi 184*

Organogenesi 187
Istogenesi 189
Epitelio 189
*Epitelio di rivestimento 189*
*Epitelio ghiandolare 190*
Tessuti connettivali 190
*Tessuti connettivali generali 191*
*Tessuti connettivali specializzati 191*
Sviluppo e crescita ossea 194
*Sviluppo osseo encondrale 194*
*Sviluppo osseo intramembranoso 196*
*Istologia ossea comparata 197*
*Rimodellamento e riparazione ossea 198*
*Articolazioni 198*
Cresta neurale e placodi ectodermici 200

Membrane extraembrionali 201
Rettili e Uccelli 202
Mammiferi 202
*Placenta euteriana 203*
*Altre placente 204*

Panoramica dello sviluppo embrionale precoce 205

Sviluppo del celoma e dei suoi compartimenti 207

Maturazione 209
Metamorfosi 209
Eterocronia 209
*Peramorfosi 210*
*Pedomorfosi 211*

Ontogenesi e filogenesi 213
Legge biogenetica 213
Legge di von Baer 214
Panoramica delle leggi biogenetiche 214
I geni *Hox* e i loro regni 216
*Dall'uovo all'adulto 216*
*Modellamento: posizioni e parti 216*
*Significato evolutivo 217*
Epigenomica 218
*Induzione 218*
*Filogenesi 219*

Panoramica 222

## CAPITOLO **sei**
## Tegumento 224

Origine embrionale 225

Caratteristiche generali del tegumento 226
Derma 226
Epidermide 228

Filogenesi 228
Tegumento dei pesci 228
*Pesci primitivi 229*
*Condroitti 230*
*Osteitti (pesci ossei) 230*
Tegumento dei Tetrapodi 232
*Anfibi 232*
*Rettili 233*
*Uccelli 234*
*Mammiferi 242*

Specializzazioni del tegumento 247
Unghie, artigli, zoccoli 247
Corna e palchi 248
Fanoni 250
Scaglie dermiche e squame epidermiche 250
Armatura dermica 250
Muco 252
Colore 252

Panoramica 253

## CAPITOLO **sette**

## SISTEMA SCHELETRICO: IL CRANIO 256


INTRODUZIONE 257

CONDROCRANIO 257
- Sviluppo embrionale 257

SPLANCNOCRANIO 260
- Sviluppo embrionale 260
- Origine di mascella e mandibola 261
- Tipi di sospensione dell'arco orale 262

DERMATOCRANIO 263
- Parti del dermatocranio 263
  - *Serie di ossa dermiche 263*

MORFOLOGIA DEL CRANIO 265
- Scatola cranica 265
- Mascella e mandibola 266
- Apparato ioideo 266

CHINESI CRANICA 266

FILOGENESI DEL CRANIO 269
- Agnati 269
  - *Primi vertebrati 269*
  - *Ostracodermi 269*
  - *Ciclostomi 271*
- Gnatostomi 272
  - *Pesci 272*
  - *Primi tetrapodi 278*
  - *Amnioti primitivi 280*
  - *Rettili moderni 284*
  - *Uccelli 288*
  - *Sinapsidi 290*

FUNZIONE E STRUTTURA DEL CRANIO 300
- Cattura della preda 301
  - *Alimentarsi in acqua 301*
  - *Alimentarsi in aria 304*
- Deglutizione 305

PANORAMICA 306
- Cresta neurale craniale 306
- Origine dei mammiferi 307
- Modificazioni evolutive nelle forme immature: acinesi nei mammiferi 308
- Un cranio composito 309


## CAPITOLO **otto**

## SISTEMA SCHELETRICO: LO SCHELETRO ASSILE 311


INTRODUZIONE 311

COMPONENTI FONDAMENTALI 312
- Vertebre 312
  - *Regioni della colonna vertebrale 312*
  - *Centri vertebrali 312*
- Coste 315
- Sterno 316
- Gastralia 316

SVILUPPO EMBRIONALE 318
- Pesci 319
- Tetrapodi 320

FILOGENESI 320
- Pesci 320
  - *Agnati 320*
  - *Gnatostomi 322*
- Tetrapodi 327
  - *Tetrapodi primitivi 327*
  - *Amnioti 330*

FORMA E FUNZIONE 334
- Ambiente fluido 334
- Ambiente terrestre 334
- Disegno delle vertebre 335
  - *Direzione della spina neurale 335*
  - *Altezza della spina neurale 336*
- Regionalizzazione della colonna vertebrale 336

PANORAMICA 340


## CAPITOLO **nove**

## SISTEMA SCHELETRICO: LO SCHELETRO APPENDICOLARE 343


INTRODUZIONE 343

COMPONENTI DI BASE 344
- Pinne 344
- Arti 344

ORIGINE DELLE PINNE PARI 345
- Teoria dell'arco branchiale 346
- Teoria della piega della pinna 346
- Sviluppo embrionale degli arti dei tetrapodi 348

FILOGENESI 351
- Pesci 351
  - *Agnati 351*
  - *Placodermi 351*
  - *Condroitti 351*
  - *Acantodi 352*
  - *Pesci ossei 352*
- Tetrapodi 355
- Cinto pettorale 356
  - *Cinto pelvico 358*
  - *Manus e pes 358*

EVOLUZIONE DEL SISTEMA APPENDICOLARE 365

Duplice origine del cinto pettorale 365
Vantaggio adattativo delle pinne lobate 366
Verso la terraferma 367

Forma e funzione 368
Nuoto 368
Locomozione terrestre 369
*Andature primitive 369*
*Primi tipi di locomozione 371*
*Locomozione cursoriale 374*
*Locomozione aerea 379*
Origine del volo degli uccelli 388
Locomozione fossoria 390

Panoramica 392

## capitolo **dieci**

## Il sistema muscolare 394

Introduzione 394

Anatomia del muscolo 395
Classificazione dei muscoli 395
*Muscolo scheletrico 395*
*Muscolo cardiaco 395*
*Muscolo liscio 395*
Struttura dei muscoli scheletrici 396
Tendini 397
Contrazione muscolare 398
*Muscolo a riposo e muscolo attivo 398*
*Meccanismi molecolari della contrazione 398*

Funzione del muscolo 398
Fibre muscolari 398
*Curve di tensione-lunghezza per singola fibra muscolare 398*
*Proprietà delle fibre muscolari 399*
Organi e fibre muscolari 401
*Generazione dell'intera forza muscolare 401*
*Curve di tensione-lunghezza del muscolo intero 402*
*Forza graduata 402*
*Area trasversale 404*
*Orientamento della fibra 404*
*Velocità di accorciamento 407*
*Distanza di accorciamento 407*
Sistemi a leva osso-muscolo 407
Sequenza delle azioni muscolari 409
Panoramica sulla meccanica muscolare 409
Azioni del muscolo 411
Omologie del muscolo 413

Origine embrionale dei muscoli 414

Evoluzione del muscolo 414
Muscolatura postcraniale 415
*Muscolatura assiale 415*
*Muscolatura appendicolare 419*
Muscolatura del cranio 427
*Muscolatura della mascella e della faringe 428*
Muscolatura branchiomerica 429
*Muscoli estrinseci dell'occhio 429*
*Muscolatura ipobranchiale 433*

Panoramica 433

## capitolo **undici**

## Il sistema respiratorio 437

Introduzione 437

Organi respiratori 440
Branchie 440
Vesciche gassose 440
*Polmoni 440*
*Vesciche natatorie 441*
Organi respiratori cutanei 441
Organi accessori della respirazione aerea 444
Respirazione ed embrioni 444

Meccanismi ventilatori 444
Ciglia 445
Meccanismi muscolari 446
*Ventilazione nell'acqua: doppia pompa 446*
*Ventilazione nell'aria: pompa buccale 447*
*Ventilazione nell'aria: pompa aspirante 448*

Filogenesi 449
Agnati 449
Elasmobranchi 450
Pesci ossei 451
Panoramica della respirazione dei pesci 452
*Branchie 452*
*Polmoni e vesciche natatorie 452*
Anfibi 455
*Larve di anfibi 455*
*Anfibi adulti 457*
Rettili 458
Mammiferi 460
*Ventilazione 460*
*Scambio di gas 463*
Uccelli 463

Forma e funzione 468
Modelli di trasferimento dei gas 468
Velocità di trasferimento dei gas 469
Respirazione nell'acqua 470
Respirazione nell'aria 471

Evoluzione degli organi respiratori 471
Regolazione acido-base 471
Ventilazione 472
*Pompe ciliari 472*
*Pompe muscolari 472*

Transizione acqua-terra 472
*Organi per la respirazione aerea 472*
*Vantaggi del trasferimento sulla terra 475*
*Meccanismi di respirazione aerea 475*
Polmoni degli uccelli e sacche aerifere 476

Panoramica 476

CAPITOLO **dodoici**

IL SISTEMA CIRCOLATORIO 479

Introduzione 479

Sistema cardiovascolare 480
Sangue 480
Arterie, vene e capillari 480
*Arterie 481*
*Emodinamica della circolazione 481*
*Vene 482*
*Microcircolazione 482*
Circolazione semplice e doppia 484
Sviluppo embrionale del sistema cardiovascolare 484
Filogenesi del sistema cardiovascolare 488
*Vasi arteriosi 489*
*Vasi venosi 494*
Cuori 501
*Modello base del cuore dei Vertebrati 501*
*Ittiopsidi 503*
*Anfibi 507*
*Rettili 508*
*Uccelli e Mammiferi 518*
Il sistema cardiovascolare: adeguamento del progetto alle richieste ambientali 519
*Organi accessori per la respirazione aerea 520*
*Uccelli e Mammiferi capaci di immergersi 520*
*Flusso cardiaco 521*
*Ontogenesi della funzione cardiovascolare 521*
*Circolazione fetale nei mammiferi placentati 521*
*Modifiche alla nascita 523*
*Trasferimento di calore 524*

Sistema linfatico 526
Vasi linfatici 526
Tessuti linfatici 527
Forma e funzione 528

Panoramica 529

CAPITOLO **tredici**

IL SISTEMA DIGERENTE 533

Introduzione 533
Quadro introduttivo 533

Componenti del sistema digerente 534
Cavità buccale 535
*Confini anatomici 535*
*Palato 536*
*Denti 536*
*Lingua 547*
Faringe 548
Canale alimentare 550
*Esofago 552*
*Stomaco 552*
*Intestino 554*
*Cloaca 556*
*Specializzazioni del canale alimentare 556*
*Vascolarizzazione del tratto gastrointestinale 557*
*Pesci 557*
*Tetrapodi 560*
Ghiandole annesse al tubo digerente 562
*Ghiandole orali 562*
*Fegato 563*
*Pancreas 565*

Funzione ed evoluzione del sistema digerente 566
Assorbimento 566
Feci 567
Demolizione meccanica degli alimenti 568
*Masticazione 568*
*Ventriglio 568*
Digestione chimica degli alimenti 569
*Fermentazione gastrica 571*
*Fermentazione intestinale 573*
Fermentatori gastrici e fermentatori intestinali a confronto 573
*Massa corporea e fermentazione 574*
Digestione delle tossine 574
Alimentazione e digiuno 575

Panoramica 575

CAPITOLO **quattordici**

IL SISTEMA UROGENITALE 578

Introduzione 578

Sistema urinario 578
Sviluppo embrionale 579
*Dal nefrotomo ai nefroni 579*
*Concetto di organizzazione tripartita del rene 580*
Filogenesi del rene 583
*Pesci 583*
*Tetrapodi 584*
Funzione e struttura del rene 586
*Escrezione: rimozione dei prodotti del metabolismo azotato 586*
*Osmoregolazione: regolazione dell'equilibrio idrico-salino 589*
Evoluzione 594

*Preadattamento 594*
*Origine dei Vertebrati 595*

Apparato riproduttivo 596
Struttura dell'apparato riproduttivo dei Mammiferi 596
Sviluppo embrionale 597
*Gonadi e gameti 597*
*Apparato riproduttivo 597*
*Panoramica 599*
Apparato riproduttivo femminile 600
*Ovario 600*
*Dotti genitali 601*
*Ovidotto 603*
*Utero 603*
Apparato riproduttivo maschile 604
*Testicolo 604*
*Dotti genitali 606*
*Organi copulatori 610*
Cloaca 616
Vescica urinaria 617
Funzione ed evoluzione 619
*Fertilità e potenza 619*
*Fecondazione esterna e interna 621*
*Ritardi nella gestazione 623*

Panoramica 625

CAPITOLO **quindici**

IL SISTEMA ENDOCRINO 626

Studio delle ghiandole endocrine 626
Ghiandola tiroidea 626
*Struttura e filogenesi 626*
*Funzione 628*
Corpo ultimobranchiale e ghiandola paratiroidea 630
*Corpo ultimobranchiale 630*
*Ghiandola paratiroidea 630*
*Forma e funzione 631*
Ghiandola adrenale 632
*Struttura e filogenesi 632*
*Funzione 633*
Isole pancreatiche 637
*Struttura e filogenesi 637*
*Funzione 637*
Ghiandola pituitaria 639
*Struttura 639*
*Filogenesi 640*
*Funzione 642*
Gonadi 645
Ghiandola pineale 645
Ghiandole endocrine secondarie 646
*Tratto gastrointestinale 646*
*Reni 647*

Coordinamento endocrino 648
Riproduzione dei mammiferi 648
*Maschio 648*
*Femmina 648*
Metamorfosi nelle rane 653
Principi del controllo ormonale 653
*Collegamento funzionale e strutturale 653*
*Risposte dei tessuti bersaglio 656*
Il sistema endocrino e l'ambiente 657

Evoluzione 658

Panoramica 660

CAPITOLO **sedici**

IL SISTEMA NERVOSO 661

Introduzione 661
Tipi di cellule presenti nel sistema nervoso 661
*Neuroglia 661*
*Neuroni 661*
*Trasmissione delle informazioni 662*
*Cellule neurosecretrici 664*

Sistema nervoso periferico 664
Nervi spinali 666
Nervi cranici 666
Evoluzione 674
Funzioni del sistema nervoso periferico 676
*Riflessi spinali 676*
*Il sistema nervoso autonomo 677*

Sistema nervoso centrale 681
Embriologia 683
Midollo spinale 683
*Riflessi spinali 683*
*Tratti spinali 686*
Cervello 688
*Filogenesi 688*
*Forma e funzione 690*
*Associazioni funzionali delle regioni del sistema nervoso centrale 701*
Sistema limbico 703

Panoramica 704

CAPITOLO **diciassette**

GLI ORGANI DI SENSO 707

Introduzione 707

Organi di senso – componenti 708

Organi di senso generali 708
Recettori sensoriali liberi 709
Recettori sensoriali incapsulati 709
Recettori sensoriali associati 709
*Propriocezione 709*

Meccanismi della percezione degli stimoli nei recettori sensoriali generali 710

Organi sensoriali speciali 710
Chemorecettori 710
*Cavità nasali 711*
*Area vomeronasale 714*
*Bocca 714*
Recettori per le radiazioni elettromagnetiche 715
*Fotorecettori 717*
*Recettori infrarossi 728*
Meccanocettori 730
*Sistema della linea laterale 731*
*Apparato vestibolare 732*
*Sistema uditivo 735*
*Funzioni dell'orecchio 736*
Elettrorecettori 745
*Struttura e filogenesi 745*
*Forma e funzione 747*
Organi sensoriali speciali aggiuntivi 747

Panoramica 749

capitolo **diciotto**

Conclusioni 752

Introduzione 752

Approcci - struttura, funzione, ambiente (ecologia) 752

Qui e ora 753

Analisi strutturale 755

Analisi funzionale 756
Come funziona? 756
Accoppiamento funzionale, compromesso funzionale 758
Analisi di funzioni multiple 758
Prestazione/performance 759

Analisi ecologica 760

Analisi evolutiva 760
Vincoli storici 760
Primitivo e derivato 760
Diversità di tipo/unità di schema 762
Evoluzione a mosaico 762
Morfologia e moduli 765

Modo e ritmo dell'evoluzione 766
Rimodellamento 767
Cambiamenti embrionali 767
Geni *Hox* 768
Significato evolutivo 768

La promessa della morfologia dei Vertebrati 769

Appendice **A**

Algebra vettoriale 770

Appendice **B**

Sistema internazionale (SI) 772

Appendice **C**

Suffissi e prefissi comuni derivati dal greco o dal latino 775

Appendice **D**

Classificazione linneana dei Cordati 779

Classificazione cladistica dei Cordati 782

Glossario 783
Indice analitico 799