



6.3 Origine ed Evoluzione dei Metazoi

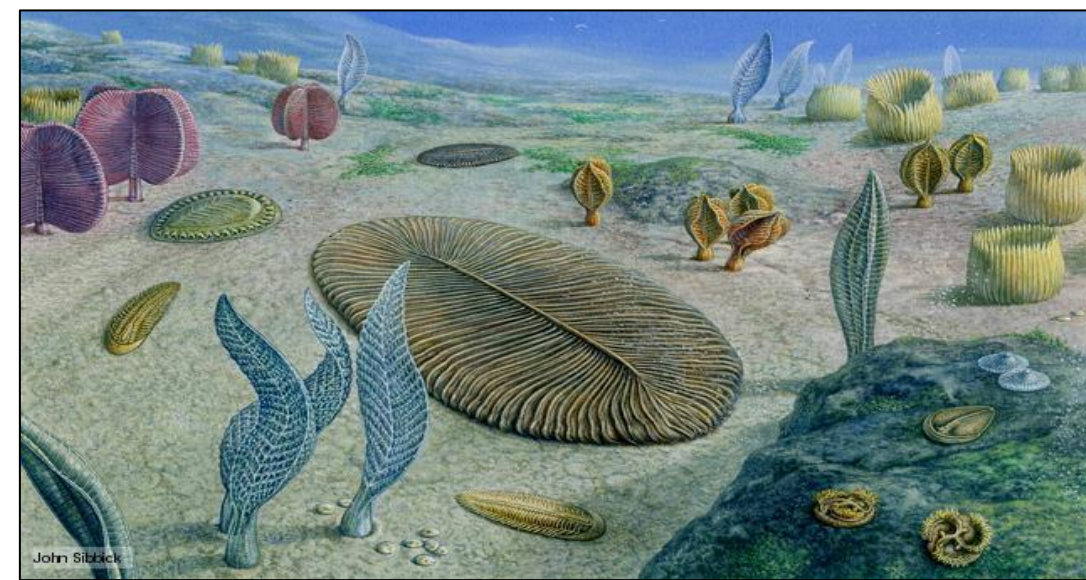


Regno Animalia Linnaeus, 1758

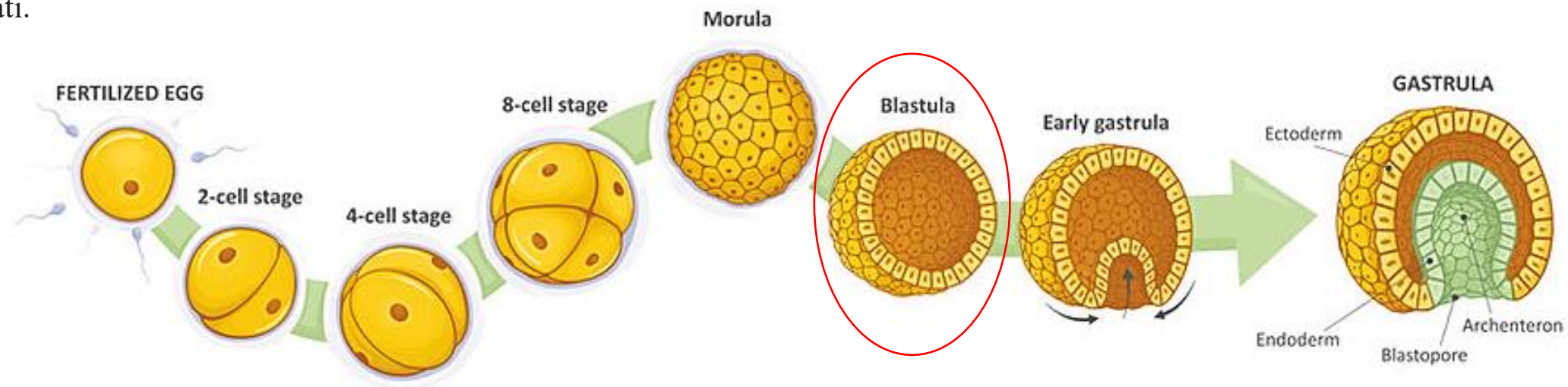
(sinonimo senior di Metazoa Haeckel, 1874)

Gli animali sono definiti come gruppo di organismi:

- eucarioti
- pluricellulari (con cellule differenziate, spesso organizzate in tessuti)
- eterotrofi (prendono nutrimento da altri organismi)



Ciò che li distingue dagli altri organismi è la **blastula**, uno stadio dello sviluppo embrionale esclusivo degli animali, che consente alle cellule di differenziarsi in tessuti e organi specializzati.

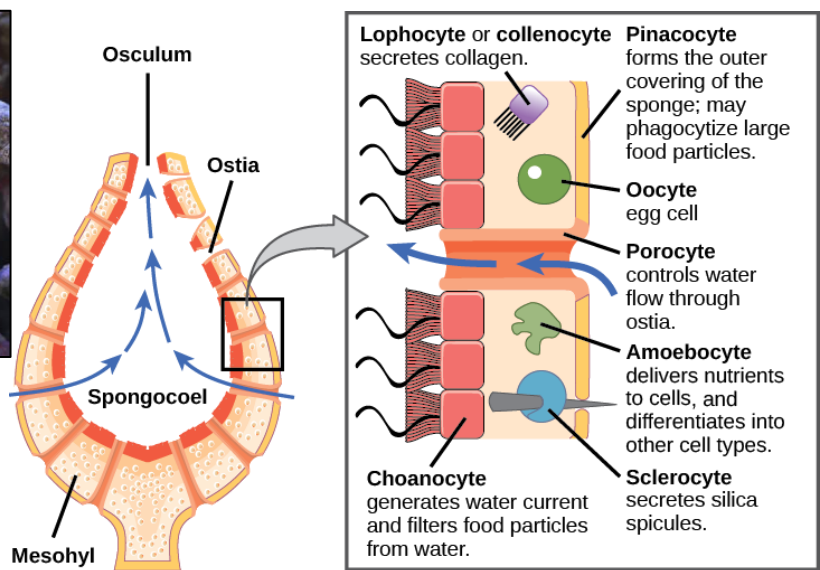


Il piano corporeo degli animali

A seconda del numero e tipologia di strati di cellule, e la presenza/assenza di cavità corporea (celoma), si distinguono tre grandi piani corporei:

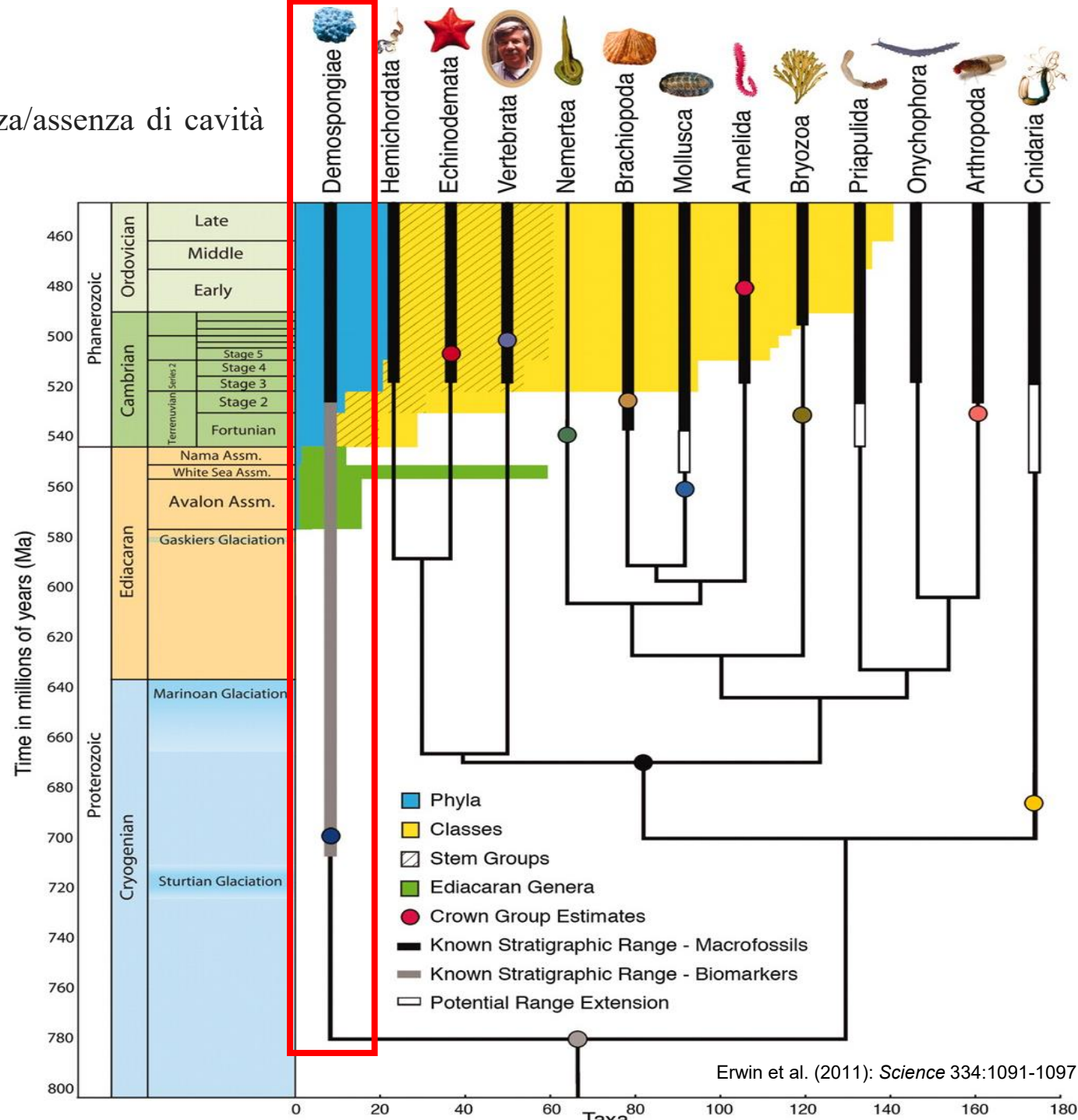
1) Basale (parazoan body plan)

- Tipico oggi del solo phylum Porifera (spugne)
- Cellule differenziate ma non organizzate in tessuti
- Non sono presenti organi
- Simmetria radiale o assente



(a) Basic sponge body plan

(b) Some sponge cell types



Il piano corporeo degli animali

2) Diploblastico

- Tipico del solo phylum Cnidaria (coralli, anemoni, idre e meduse)
- Tutte le cellule si originano da due foglietti embrionali (ectoderma ed endoderma) e si organizzano in due strati di cellule separati da uno strato acellulare gelatinoso (mesoglea).
- Non sono presenti organi.
- Un'unica apertura (bocca). Ano assente.
- Simmetria radiale, bilaterale, o assente

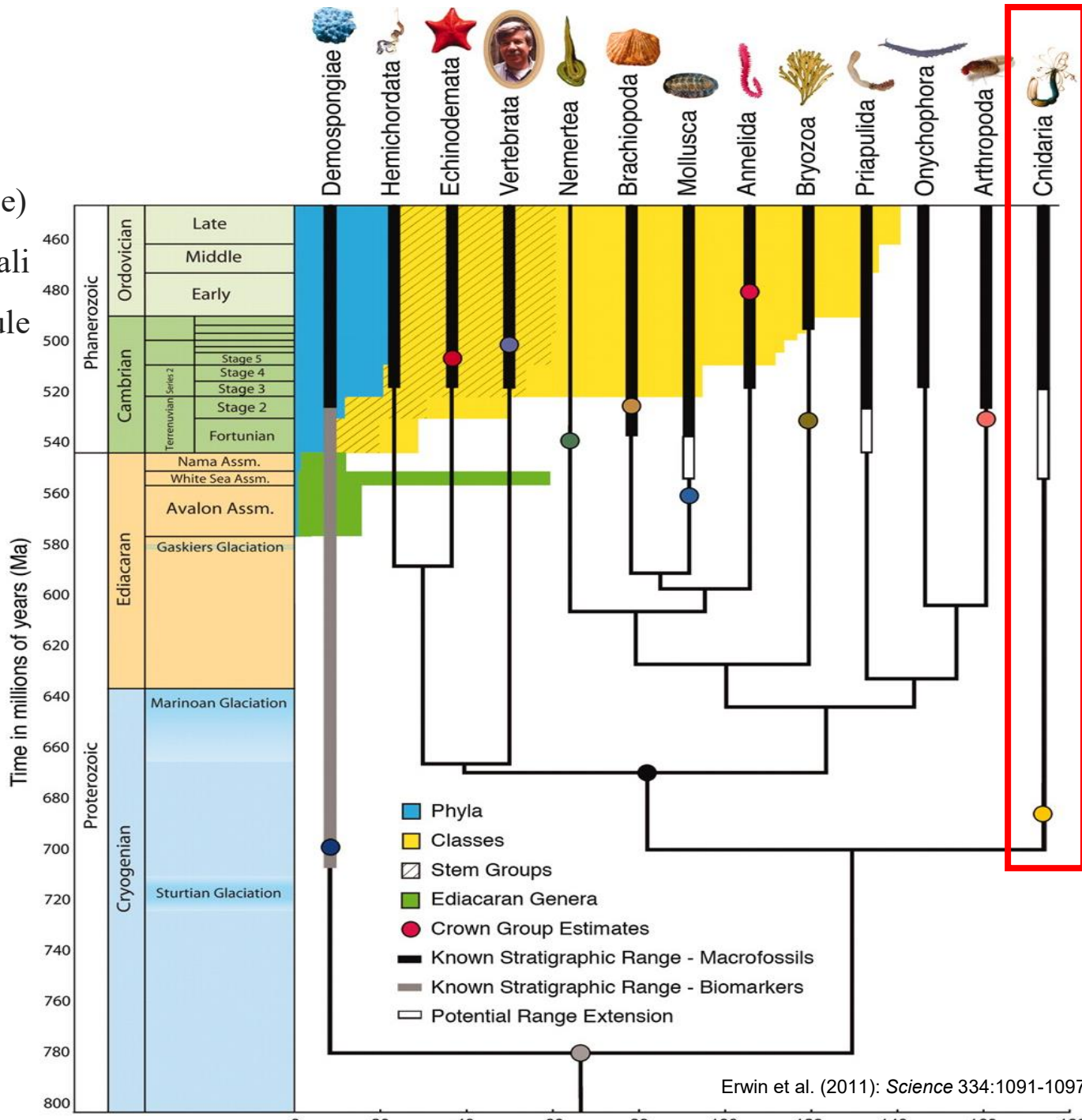
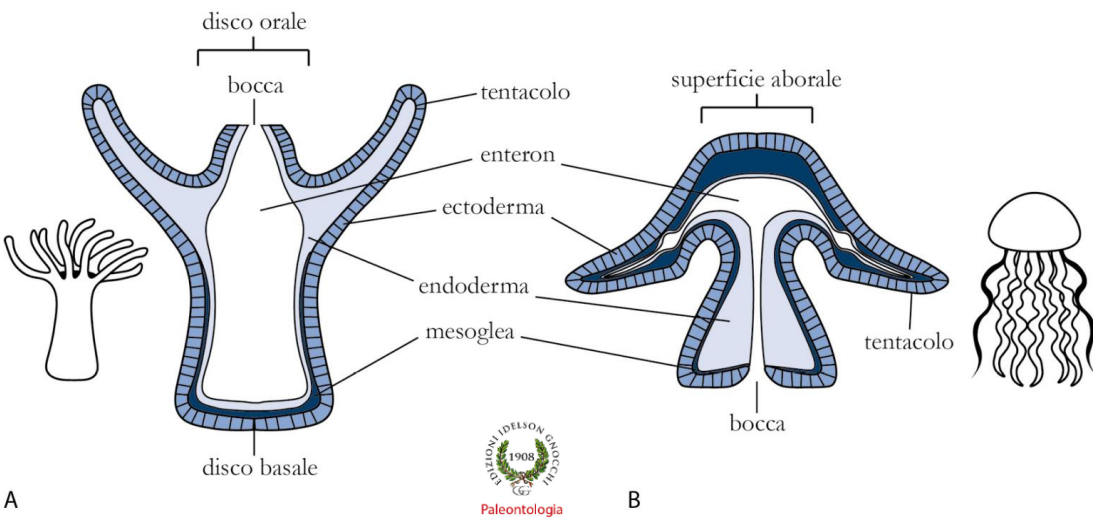
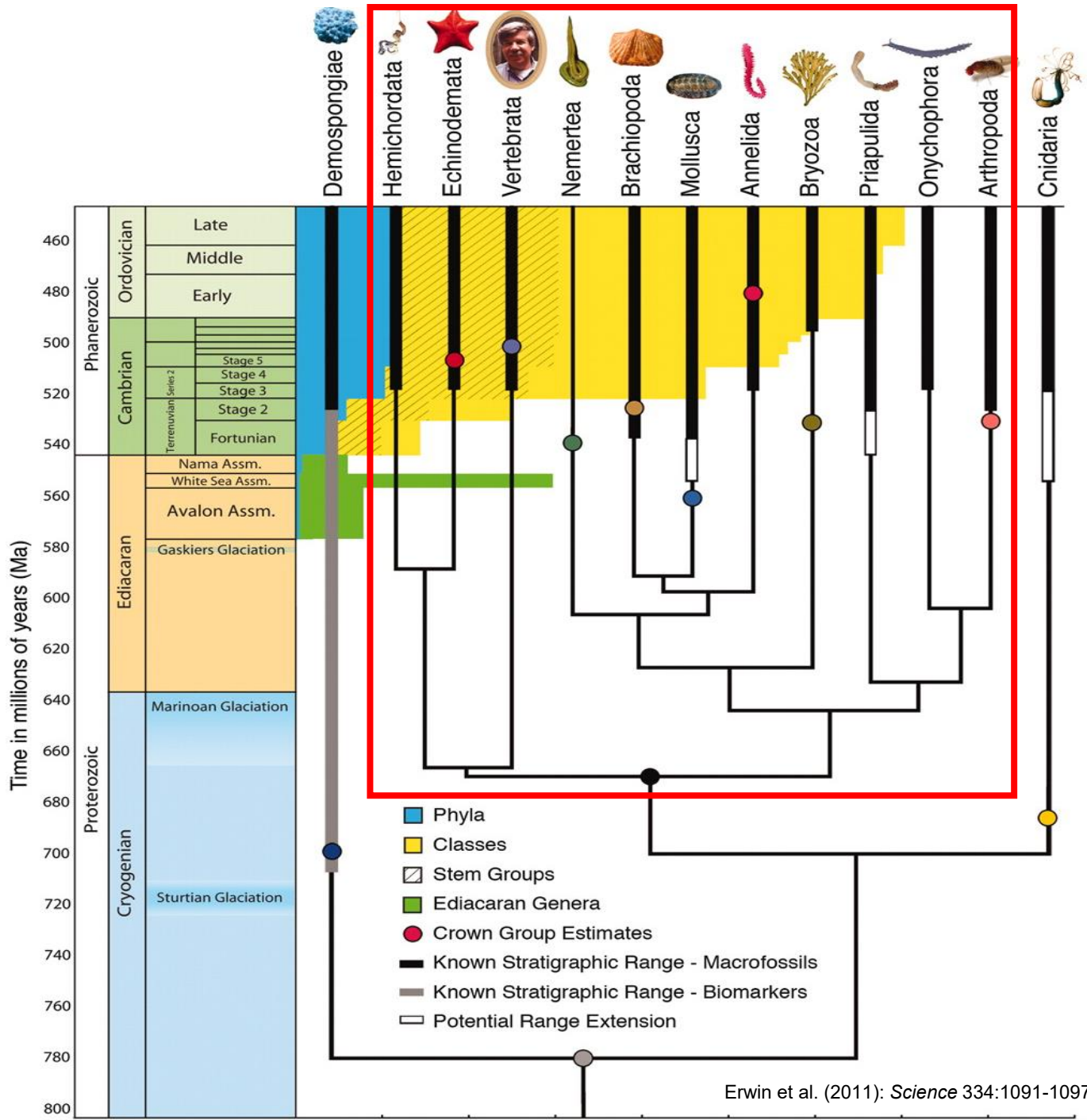
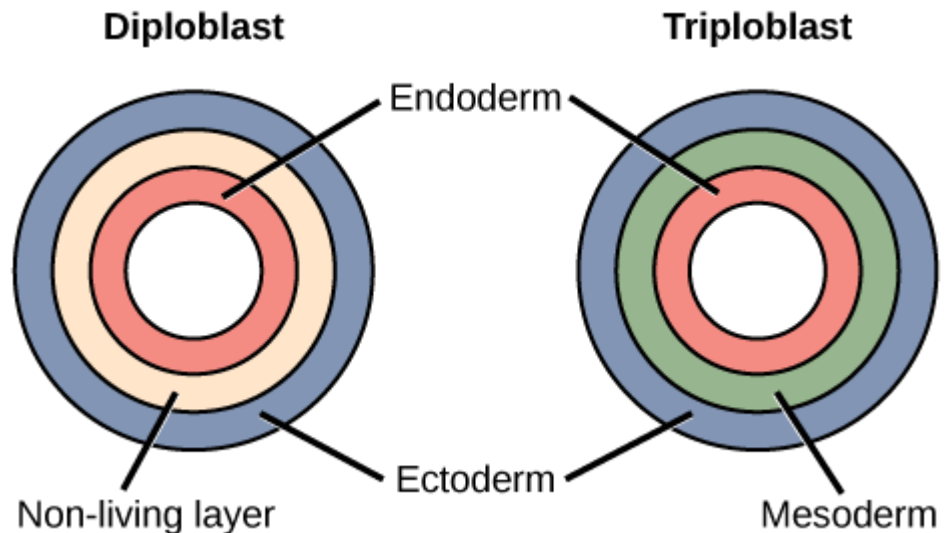


Figura 6.1. Morfologia del corpo negli cnidari: A) polipo semplice presente negli Hydrozoa; B) medusa (Scyphozoa e Cubozoa). Modificato da Boardman et al. (1987).

Il piano corporeo degli animali

3) Triploblastico

- Tipico di tutti i rimanenti phyla animali
- Cellule si originano da tre foglietti embrionali (ectoderma, mesoderma, ed endoderma)
- Ano e bocca entrambi presenti
- Una o più cavità celomatiche
- Simmetria radiale o bilaterale

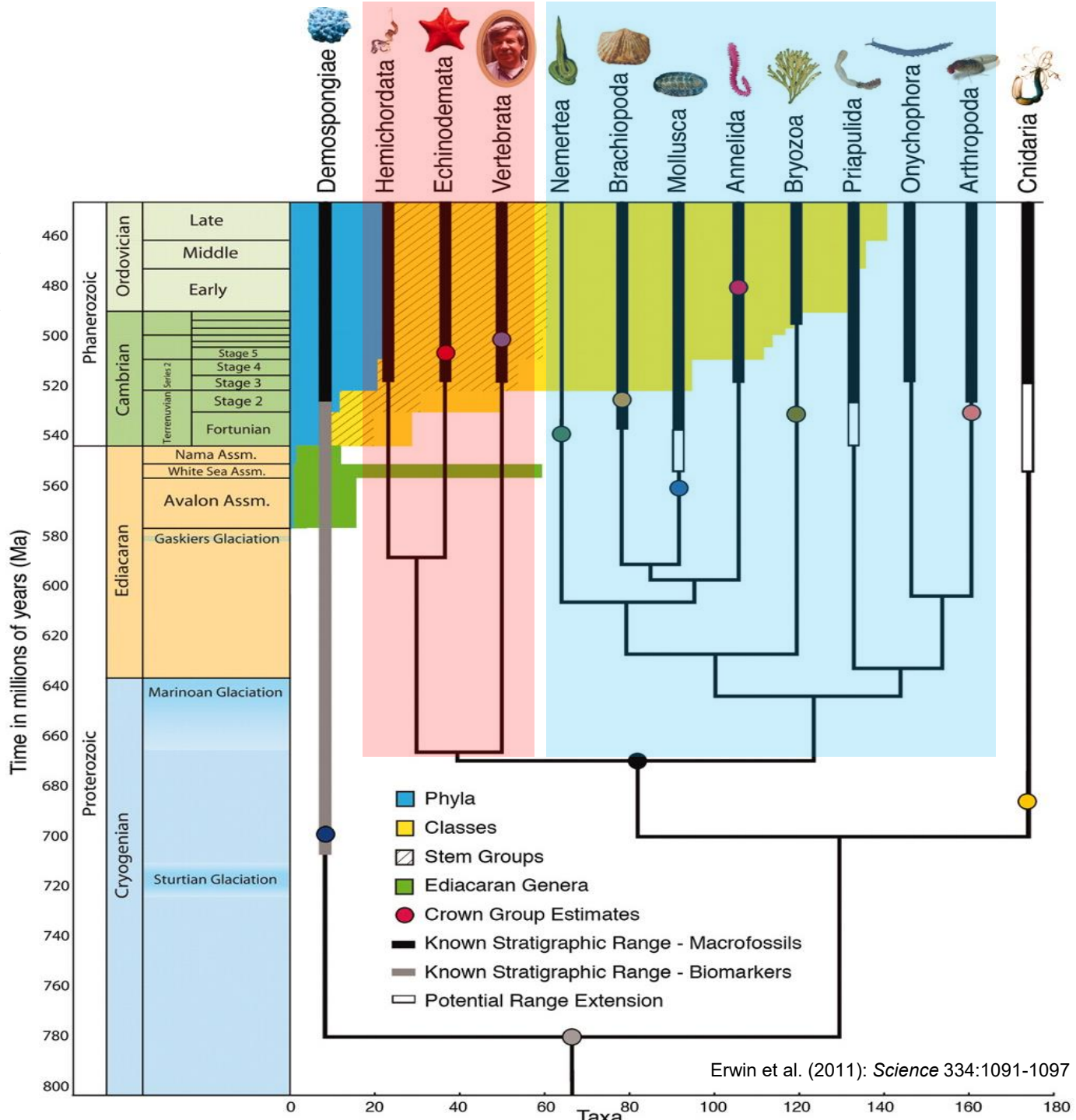
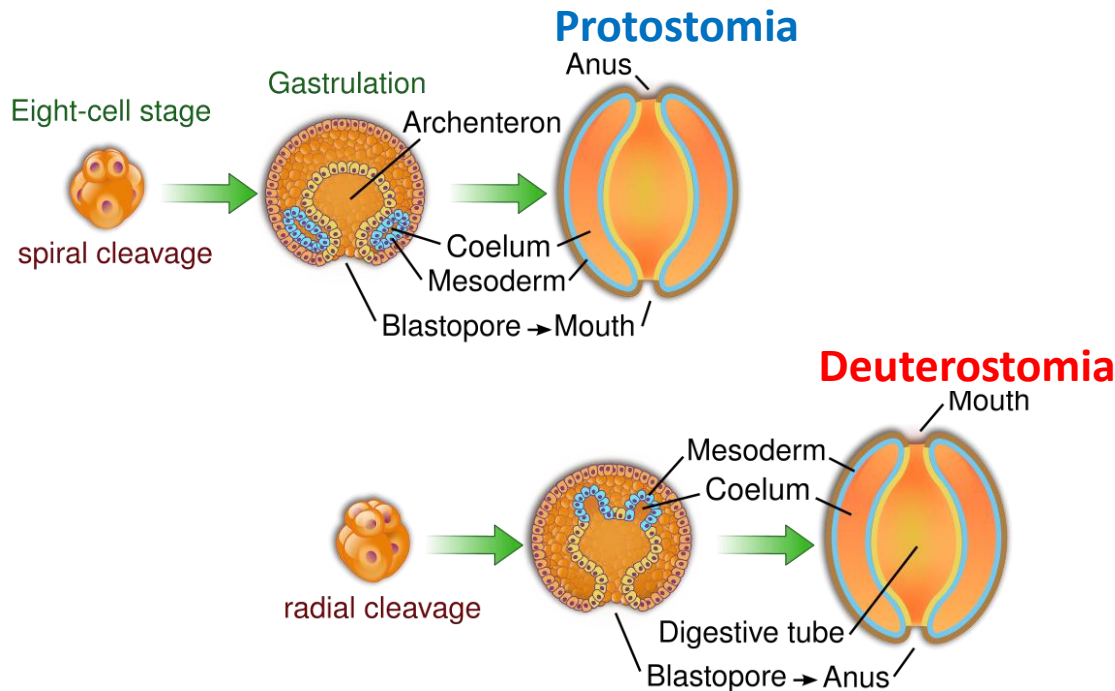


Il piano corporeo degli animali

3) Triploblastico

Protostomi e Deuterostomi

- All'interno di questi, distinguiamo il superphylum **Protostomia**, animali con bocca e ano in cui la prima apertura a formarsi durante lo sviluppo embrionale è la bocca.
- I rimanenti phyla (echinodermi, emicordati e cordati) vengono inclusi nel superphylum **Deuterostomia**, animali in cui l'ano si forma invece prima della bocca.

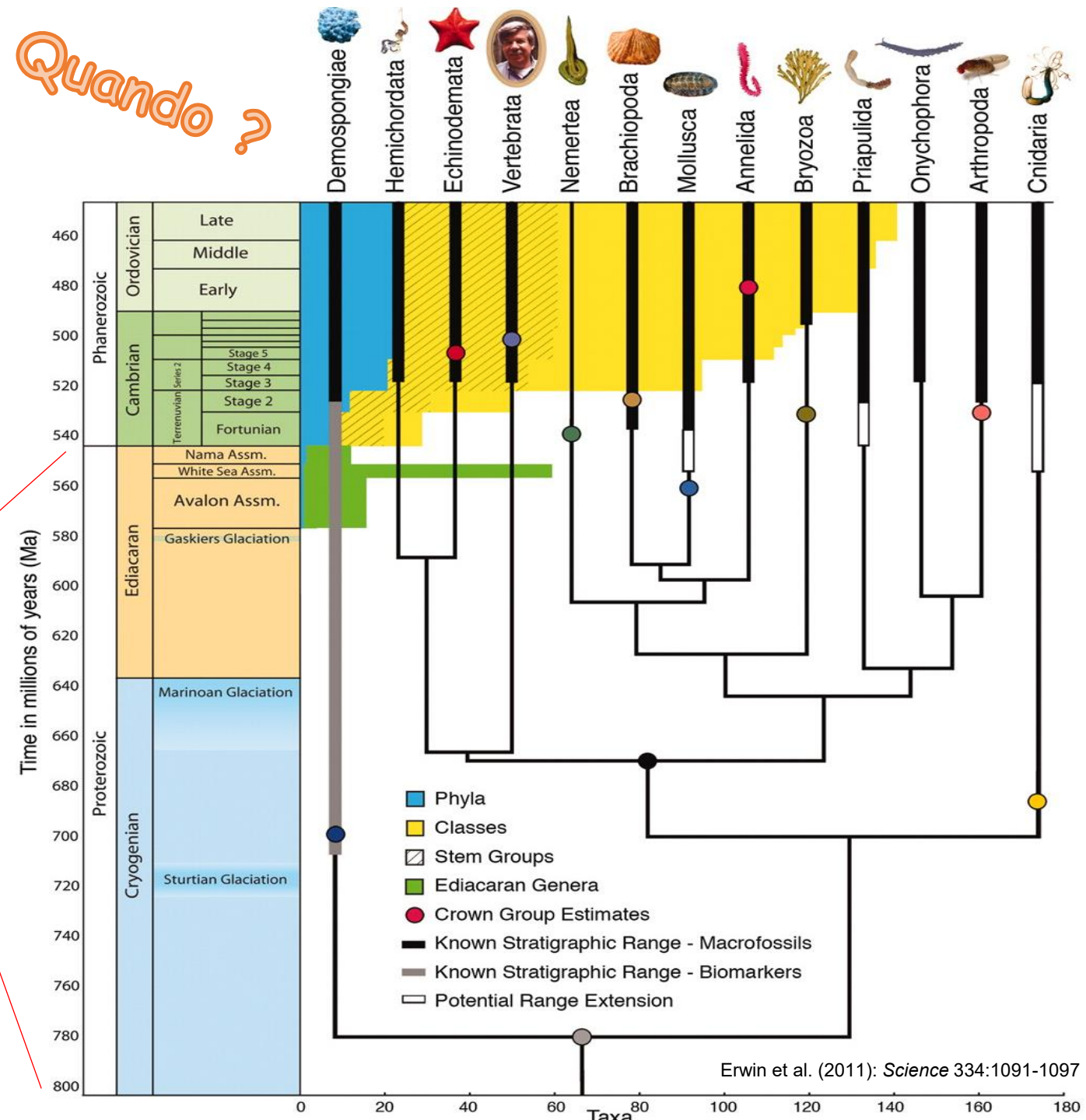
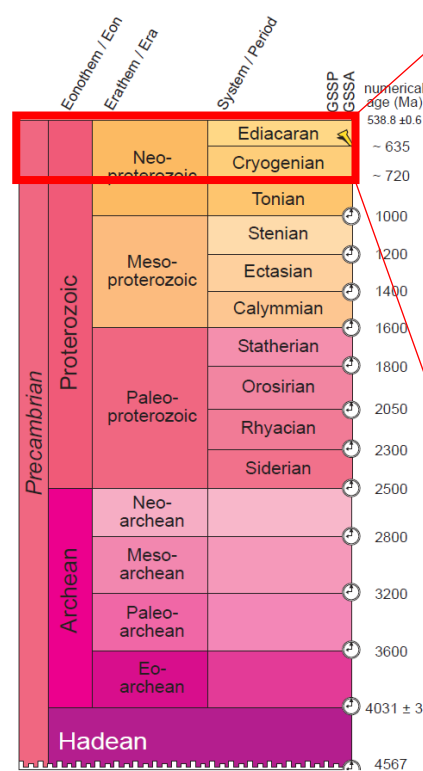


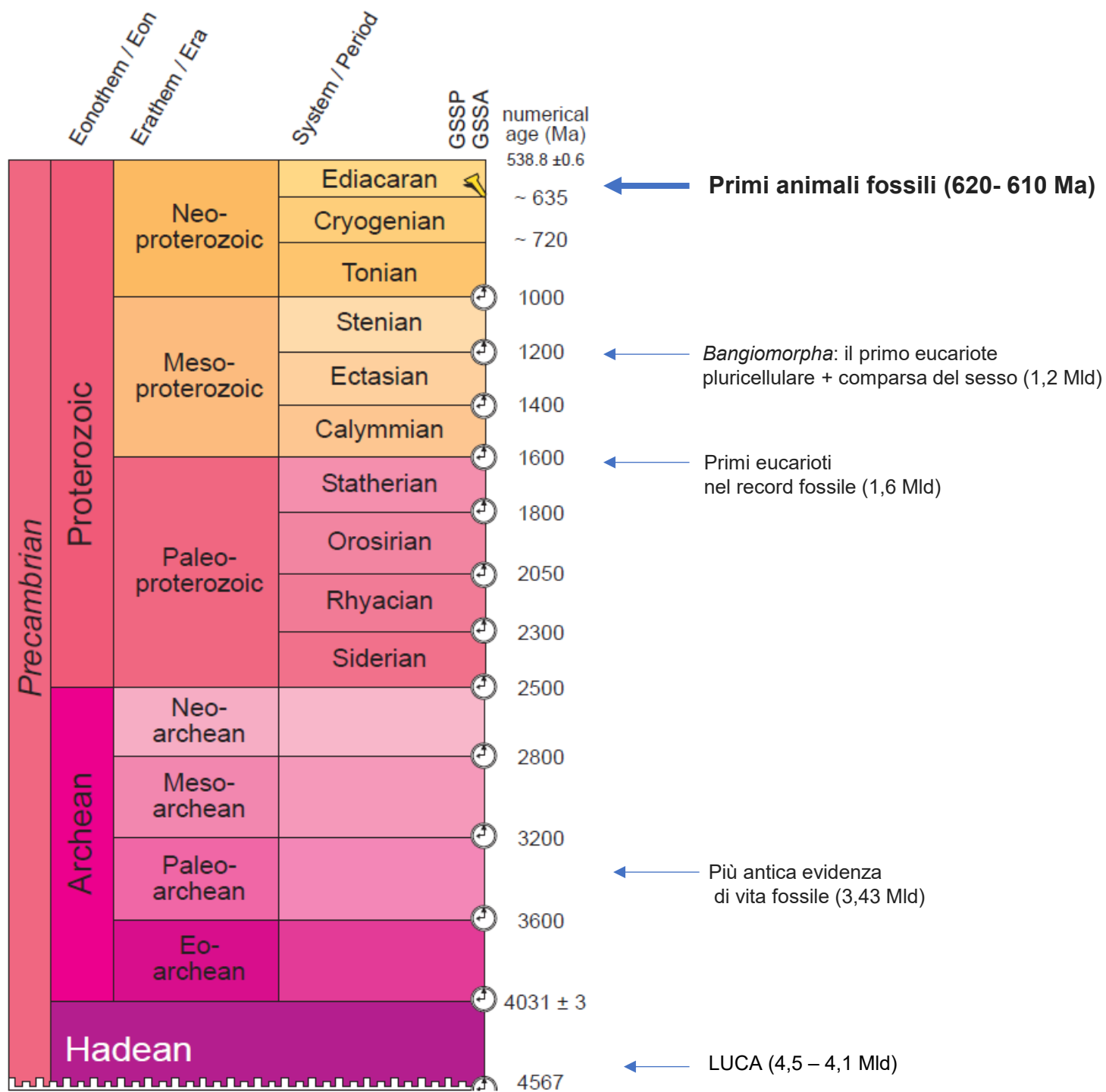
Origine degli animali

Tutte le evidenze (fossili, biomarkers, molecole) concordano che

gli animali si originarono prima di 600 Ma. In particolare:

- fossili (*body fossils* e tracce fossili): 620-610 Ma
- biomarker (amminoacidi e isotopi): 740-635 Ma
- analisi molecolari (sulla base del DNA): 800-700 Ma





I primi animali nel record fossile

I primi animali fossili li troviamo nel periodo Ediacariano intorno ai 620 – 610 Ma.

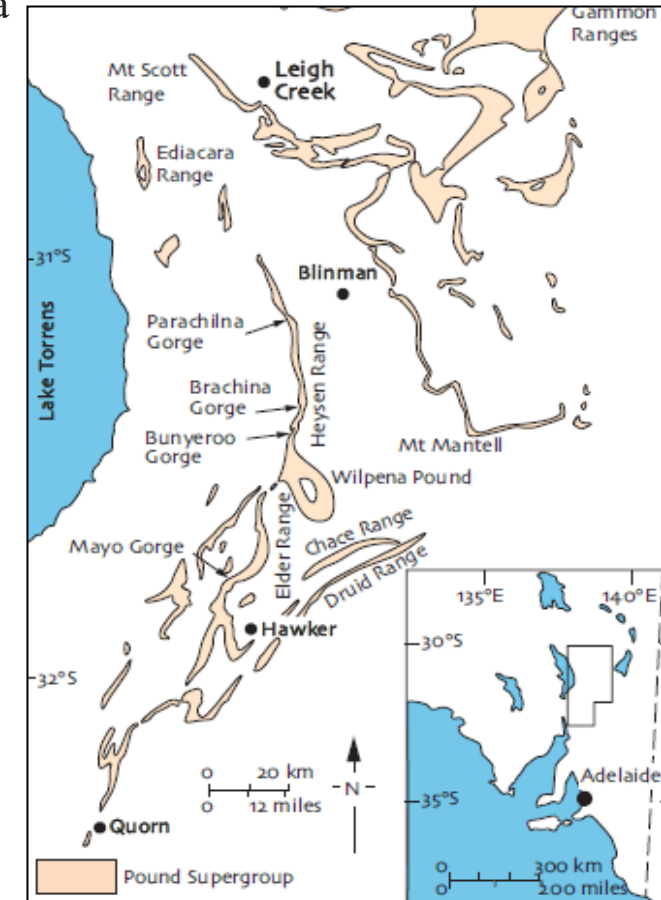
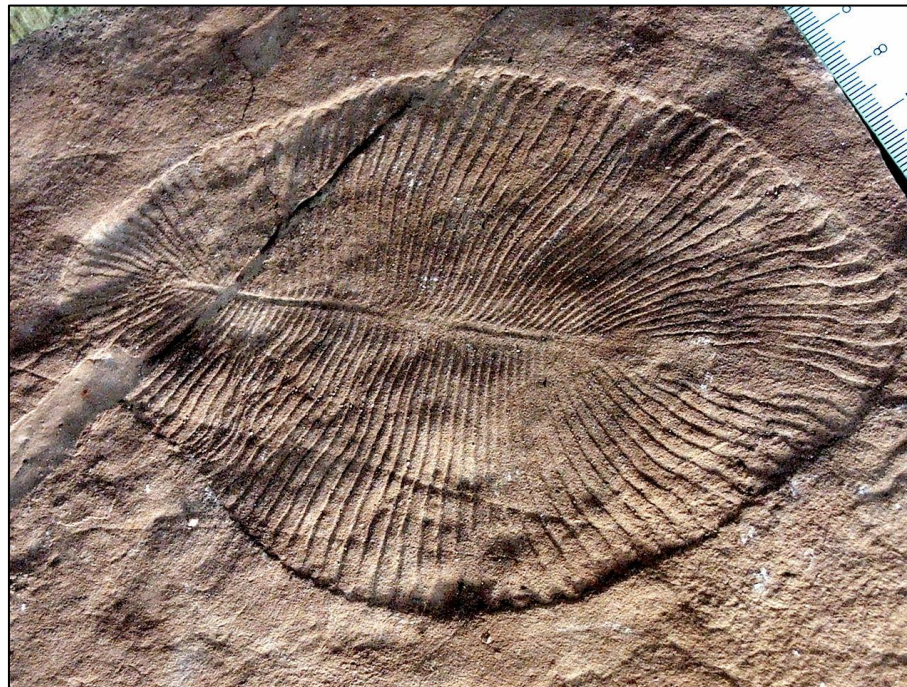
- Architettura corporea semplice
- Privi di parti dure (animali con scheletro mineralizzato li troviamo poco prima della fine del Precambriano, nella cosiddetta Small Shelly Fauna)



I primi animali nel record fossile

Il biota di Ediacara

- Fino agli anni '50 si pensava che le rocce del Precambriano fossero prive di organismi complessi come gli animali.
- Nel 1946 Reginald Sprigg, geologo governativo, esplorando l'area di Ediacara Hill (300 km da Adelaide) trovò fossili rappresentati da impronte esterne di forma "medusoide" o a forma di disco in rocce che si pensava fossero di età cambriana (540-485 Ma).



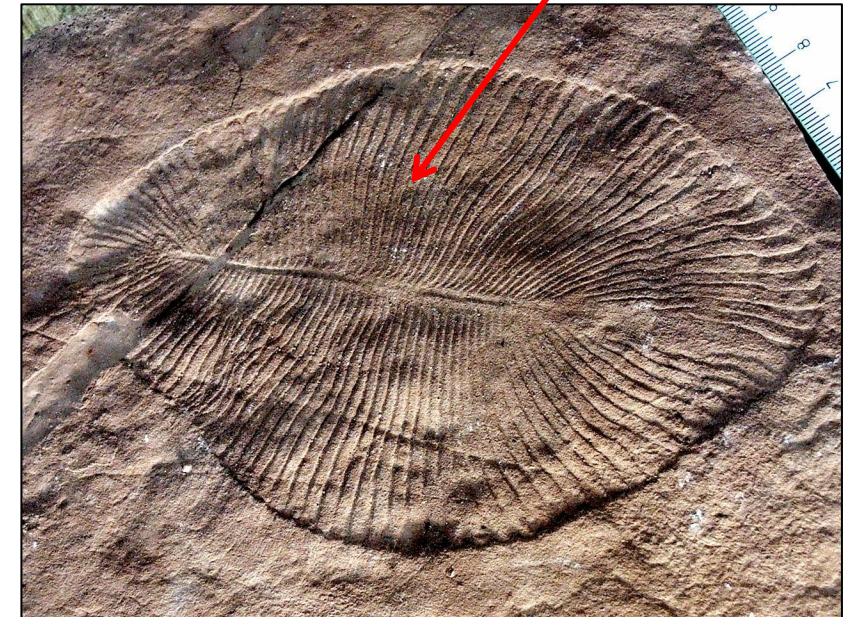
I primi animali nel record fossile

Il biota di Ediacara

- La comunità fossile di Ediacara rappresenta la prima e più antica vera comunità di organismi pluricellulari complessi nel record fossile.
- Gli organismi hanno dimensioni relativamente grandi ma sono di difficile interpretazione.
- Costituiti da corpi molli, di forma medusoide, privi di scheletro.

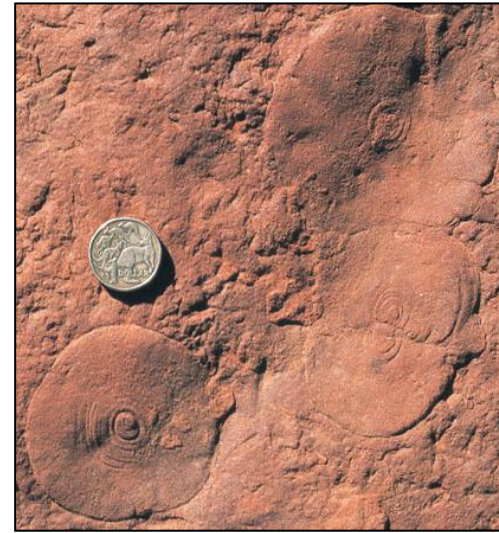
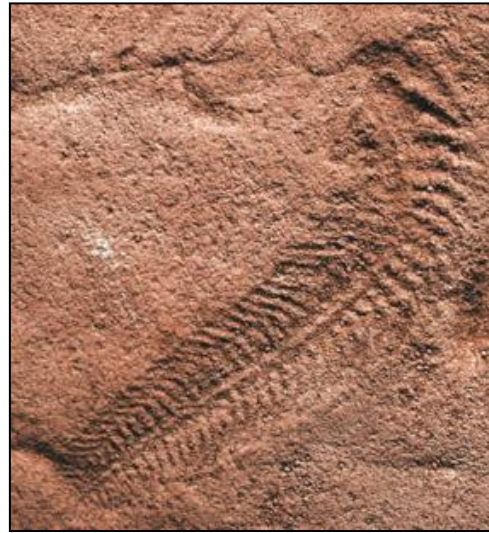


corpi molli, di forma
medusoide, privi di
scheletro

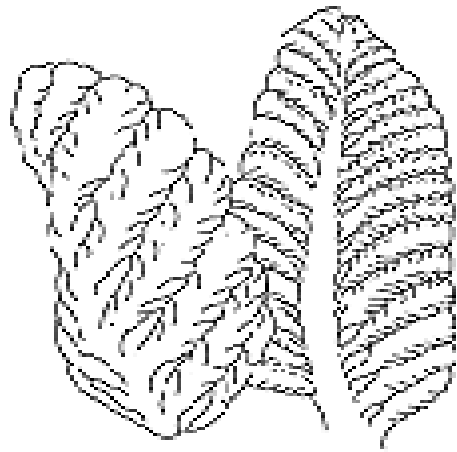


I primi animali nel record fossile

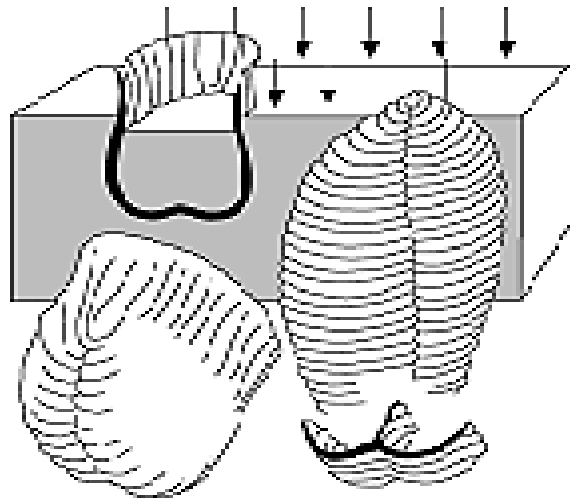
Il biota di Ediacara



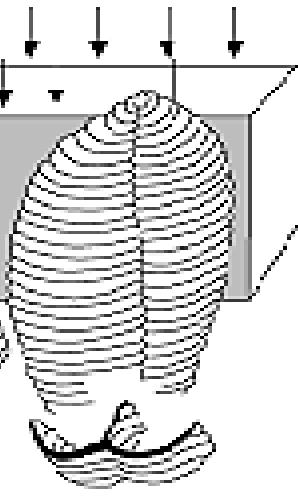
1 [cm]



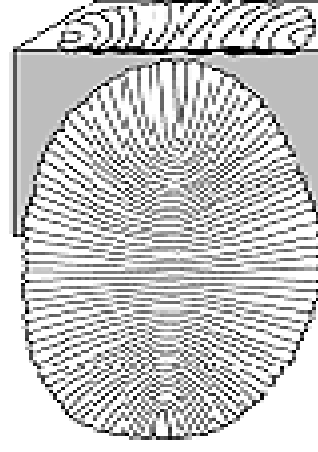
Dickinsonia



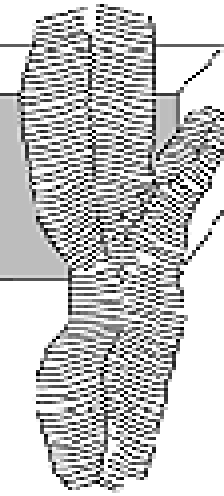
Dickinsonia



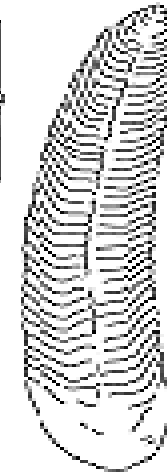
Dickinsonia



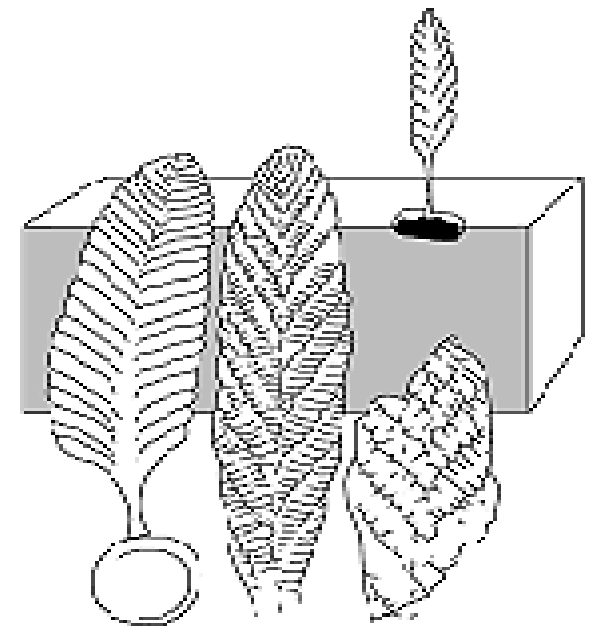
Dickinsonia



Dickinsonia



Dickinsonia



Dickinsonia

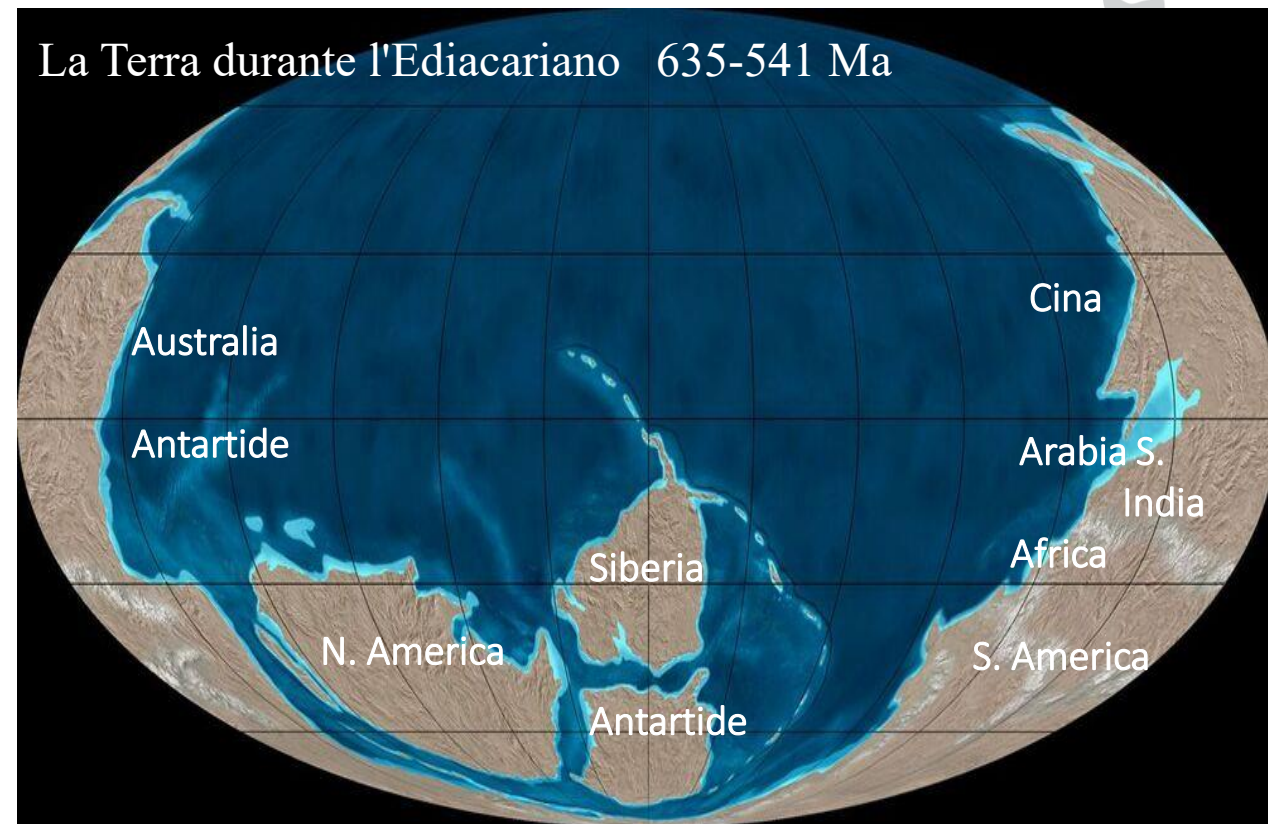
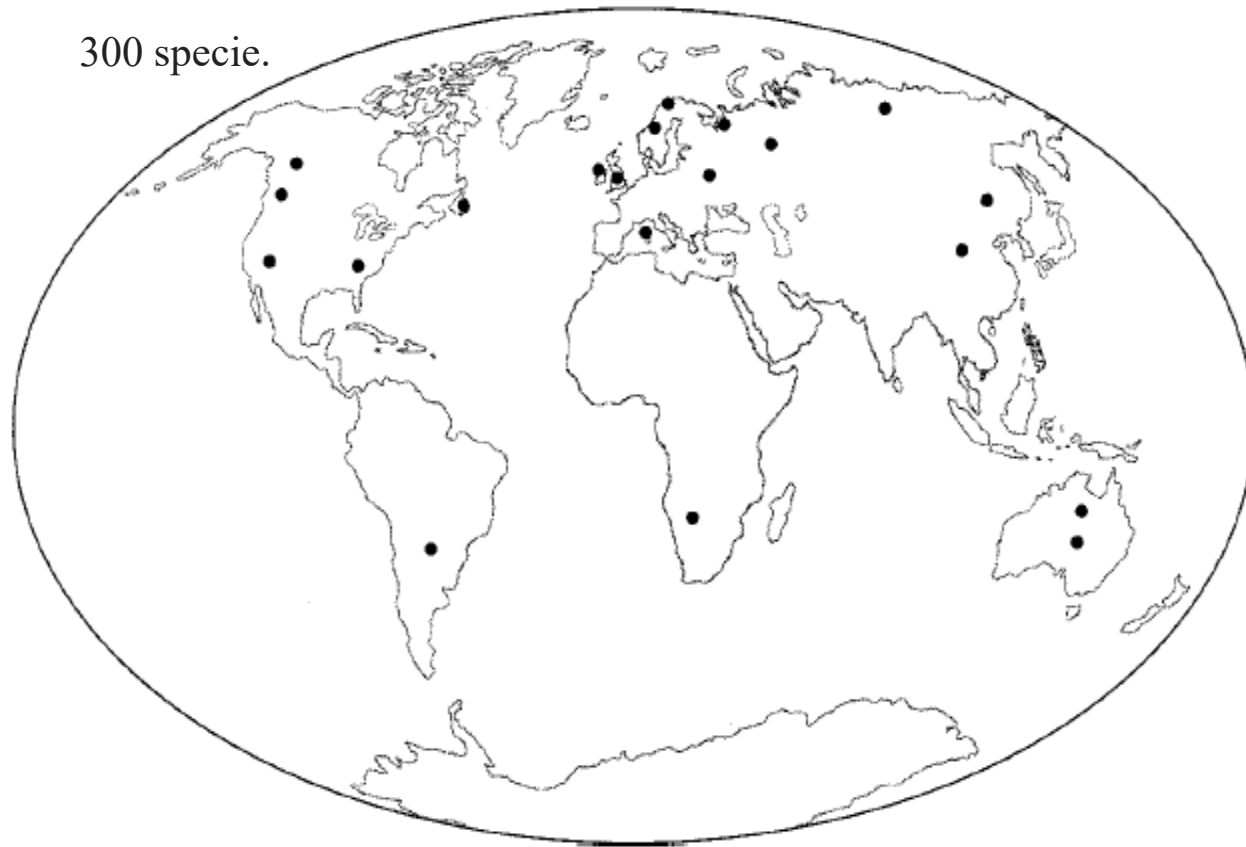
Dickinsonia

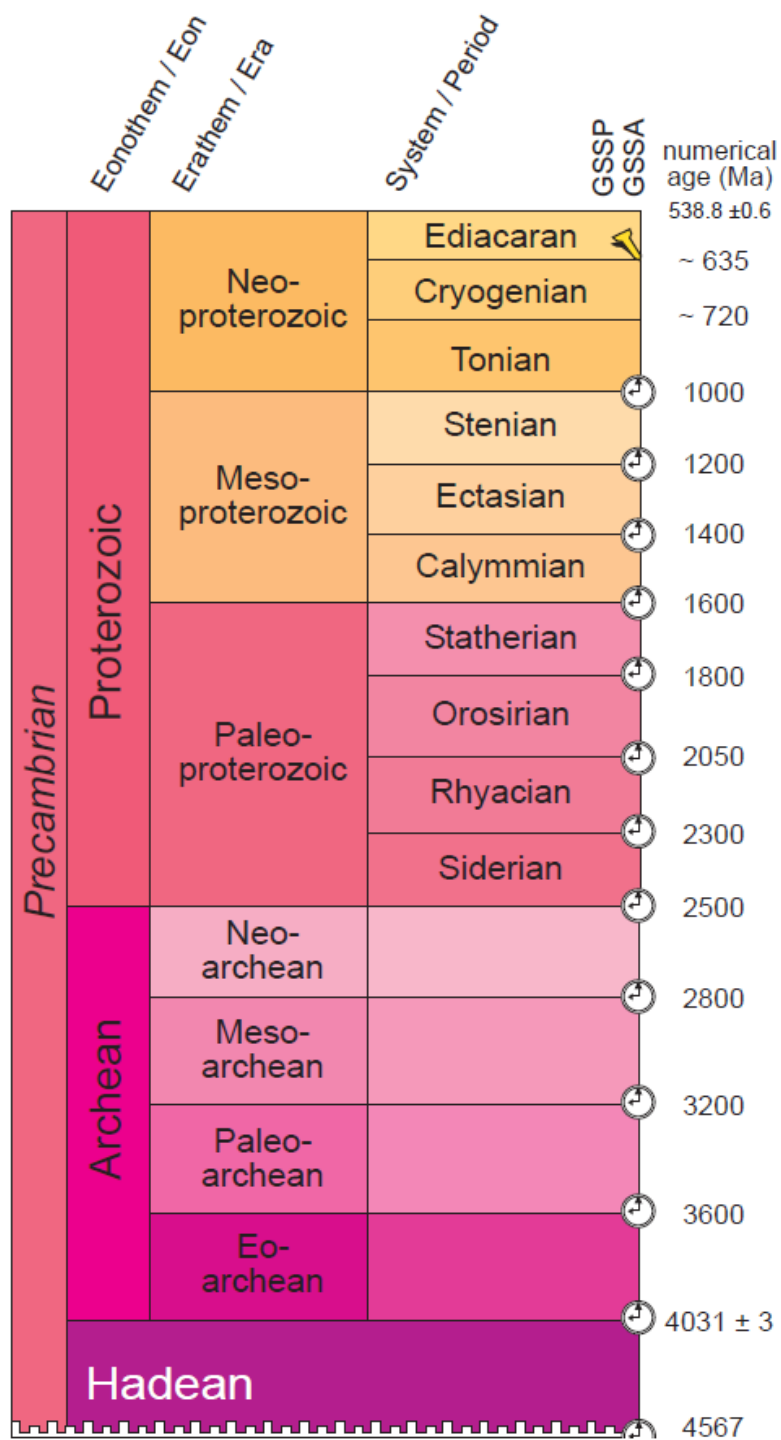
Dickinsonia

I primi animali nel record fossile

Il biota di Ediacara

- Dopo la scoperta di Sprigg in Australia, faune molto simili e quasi coeve sono state documentate in oltre 30 altre località in tutti i continenti.
- Fauna di Ediacara (Australia): 50 generi, oltre 100 specie
- La Fauna Ediacariana (da tutto il mondo) è rappresentata nel complesso da oltre 200 generi e circa 300 specie.





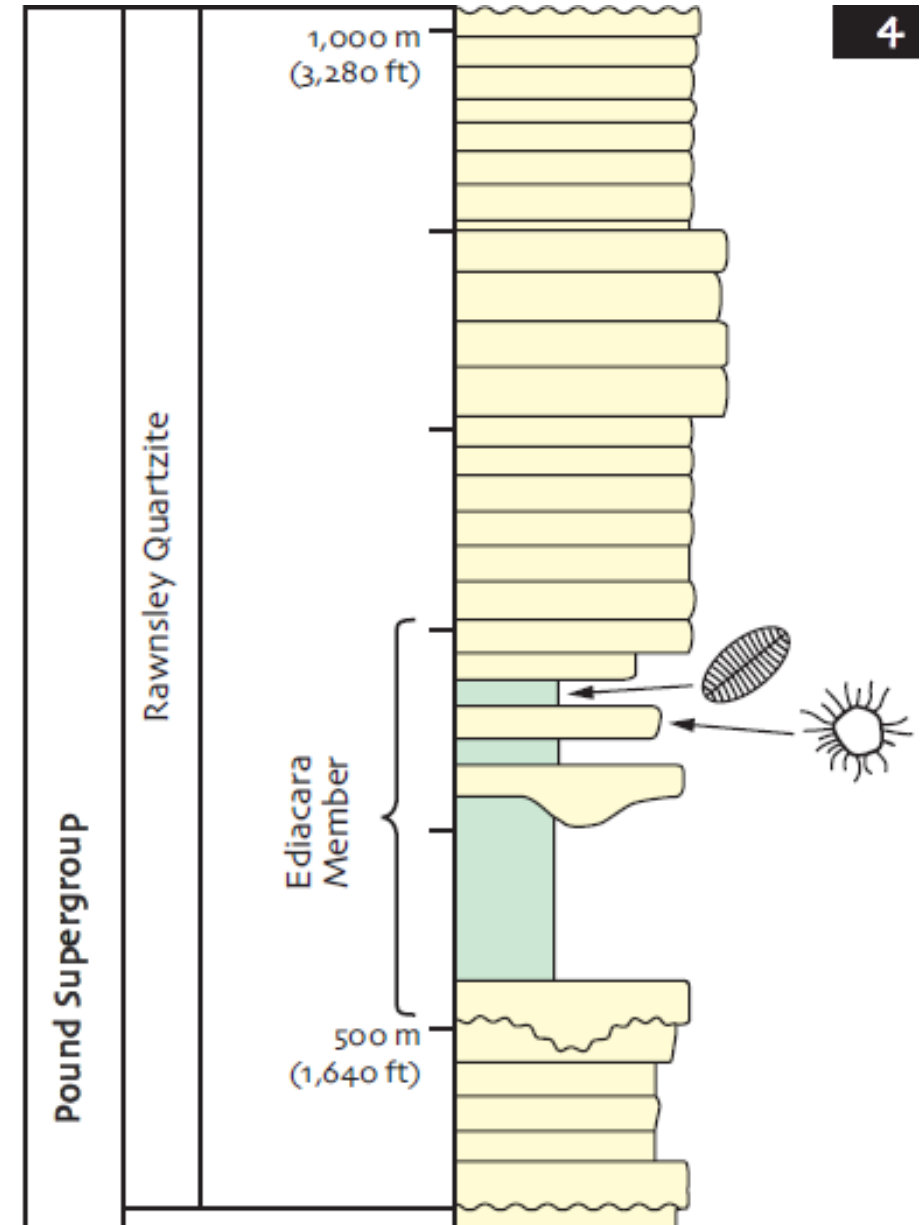
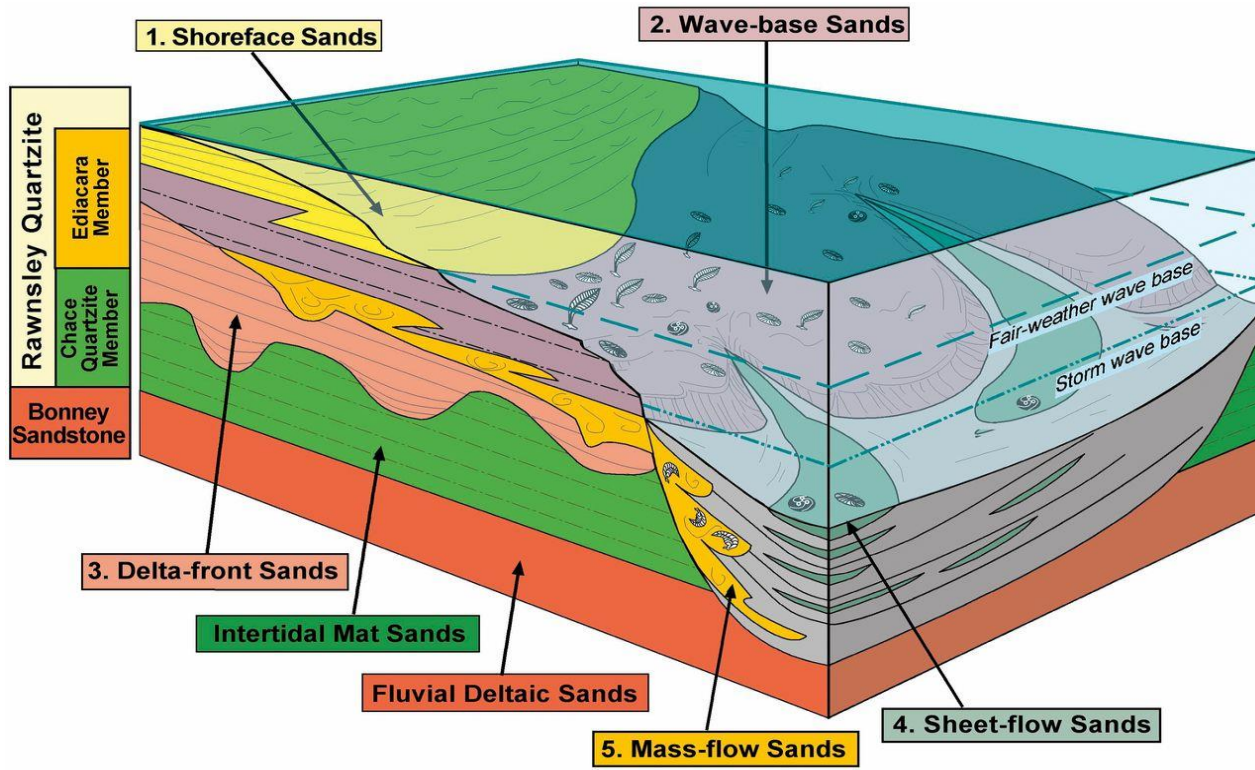
← **Ediacara (555 Ma)**

- Sito di Ediacara (Australia): 555 Ma
- Età della Fauna Ediacariana: 620 - 550 Ma
- Periodo Ediacariano istituito dall'International Union of Geological Sciences (IUGS) nel 2004.



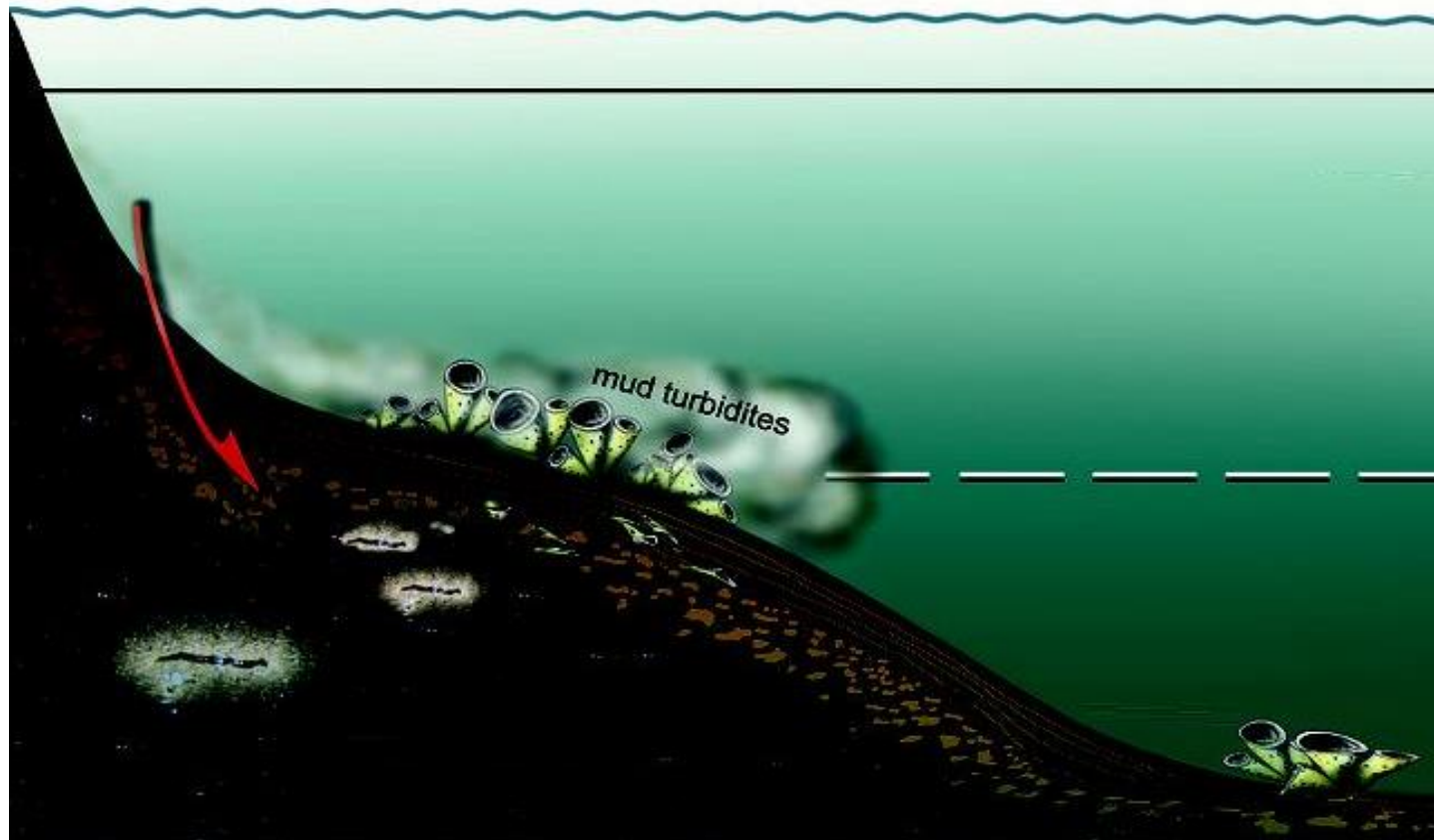
Il biota di Ediacara: Contesto geologico e tafonomia

- La successione stratigrafica è costituita da un'alternanza di arenarie e siltiti (rocce sedimentarie di origine marina) che rappresentano condizioni da intertidali a pelagiche.
- I sedimenti della piattaforma continentale precipitavano in acque più profonde sotto forma di **torbiditi** (frane sottomarine) che seppellivano improvvisamente gli organismi.



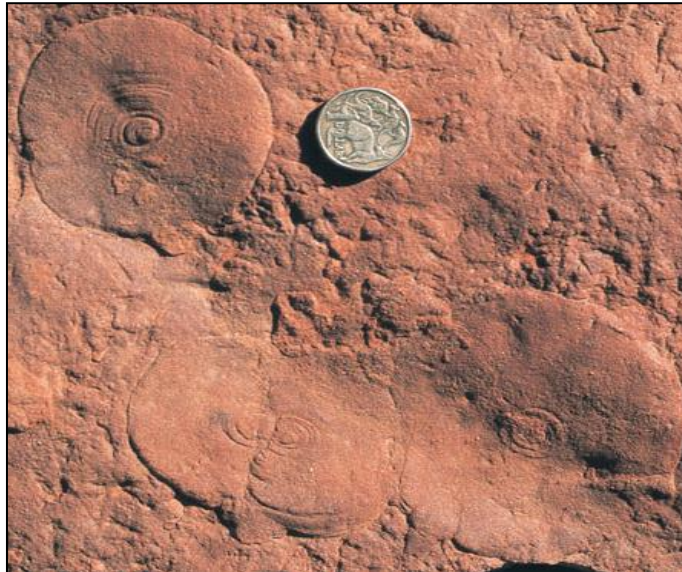
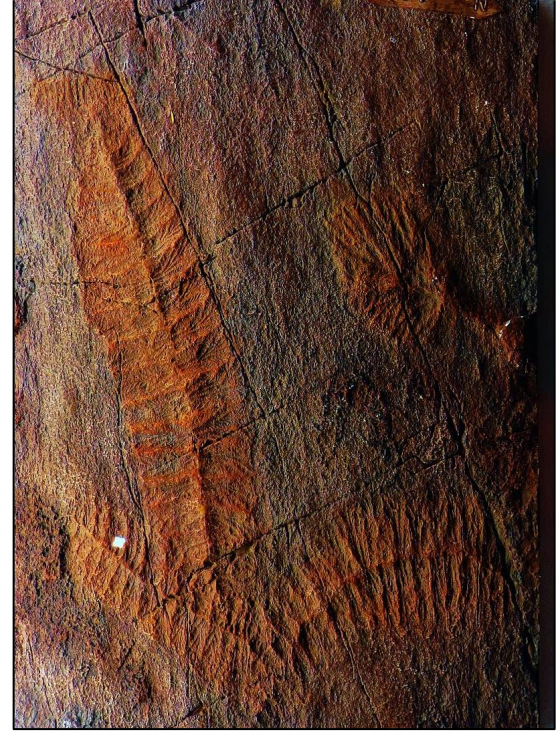
Il biota di Ediacara: Contesto geologico e tafonomia

- Ediacara è un tipico **Konservat-Lagerstätte di soffocamento** (o obruzione) formatosi a seguito di un rapido seppellimento dovuto a enormi quantità di sedimenti (torbiditi appunto) che concorsero a seppellire tutti gli organismi che vivevano sul fondo.
- Il fenomeno implica l'**asfissia** degli organismi, necessaria per la loro morte.
- La buona conservazione indica che le torbiditi finivano poi in una zona sottostante in cui le condizioni erano **anossiche**.
- Prova di questo tipo di eventi è che gli organismi planktonici e nektonici che vivevano nella colonna d'acqua sovrastante sono raramente conservati, mentre gli **organismi bentonici sono la componente principale di questi depositi**.



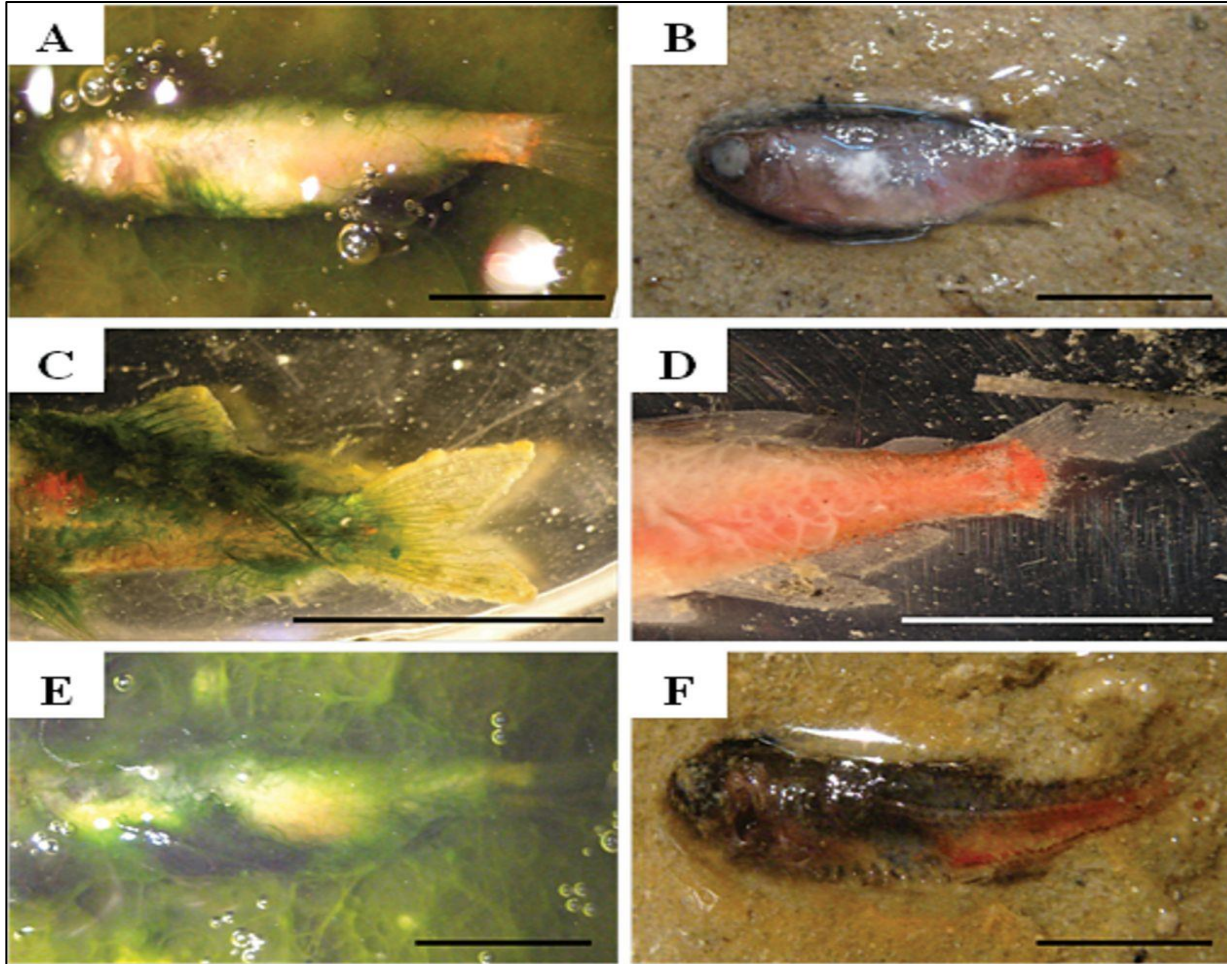
Il biota di Ediacara: Contesto geologico e tafonomia

- Fossili per la maggior parte conservati come **impronte esterne**.
- Fauna interamente costituita da **organismi senza parti scheletriche**, probabilmente adattata a bassi tenori di ossigeno.
- Forme "medusoidi" e/o discoidali spesso sovrapposte o conservate come mortalità di massa.
- I fossili simili a fronde sono staccati dalla loro base di ancoraggio a causa delle torbiditi.
- Esistono rare evidenze di decomposizione e bioturbazioni (presenza periodica di ossigeno?)
- **Non ci sono evidenze di predazione.**



Il biota di Ediacara: Contesto geologico e tafonomia

- Sulle superfici ondulate di alcuni ripple marks sono presenti tracce della presenza di **film microbici** (microbial mat).



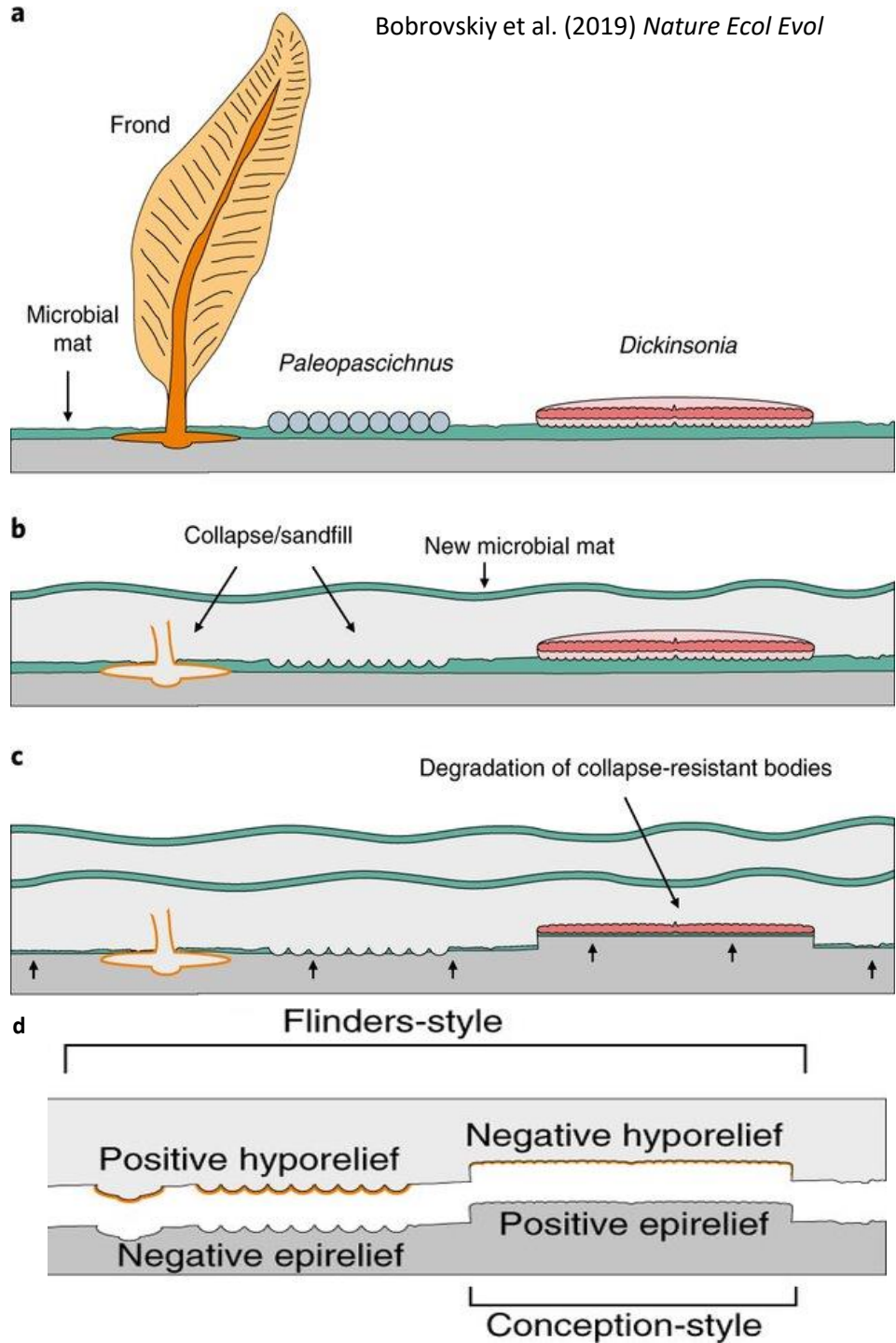
Ripple marks. Immagine da Selden & Nudds (2012)

- Film microbici possono ricoprire i resti di organismi preservandoli ulteriormente da agenti distruttivi e promuovendo la precipitazione di minerali.

Il biota di Ediacara: Contesto geologico e tafonomia

Principali fasi tafonomiche:

- a) Comunità bentonica che viveva sul film microbico
- b) Le torbiditi seppelliscono organismi e film.
- c) I corpi vanno in decomposizione.
- d) Dopo la completa decomposizione, gli organismi si conservano in parte e controparte come **impronte esterne**, lasciando una traccia concava se il corpo era convesso, e una traccia convessa se il corpo era concavo.



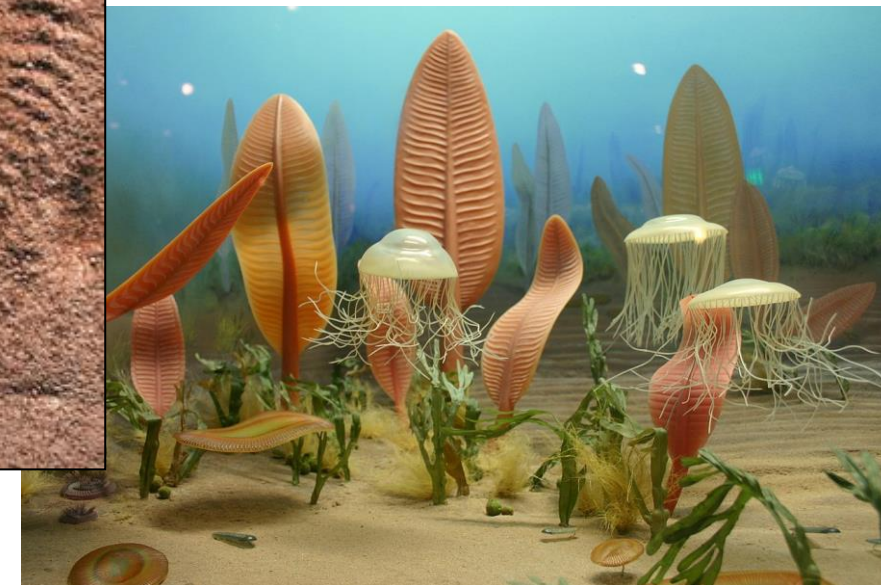
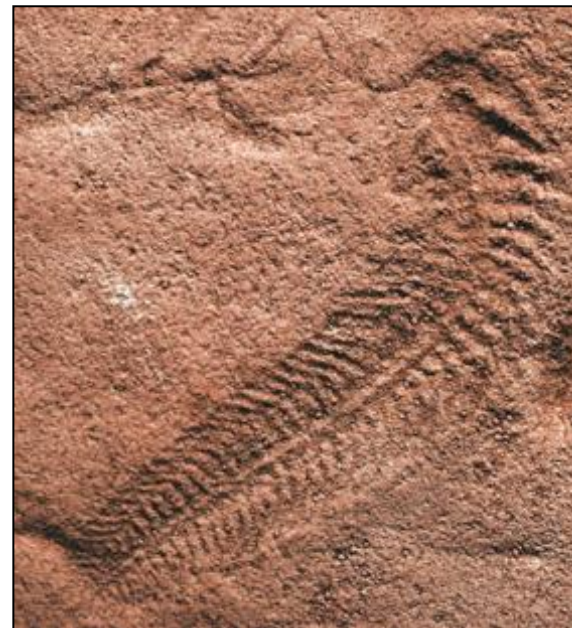
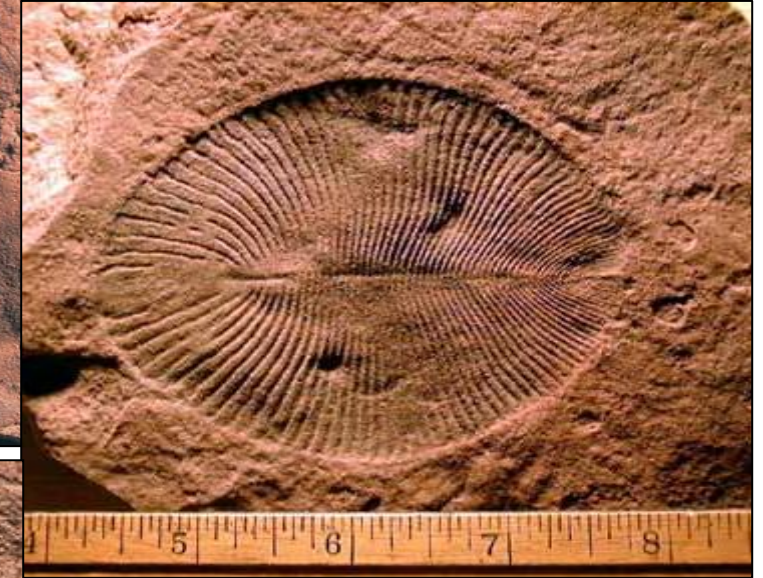
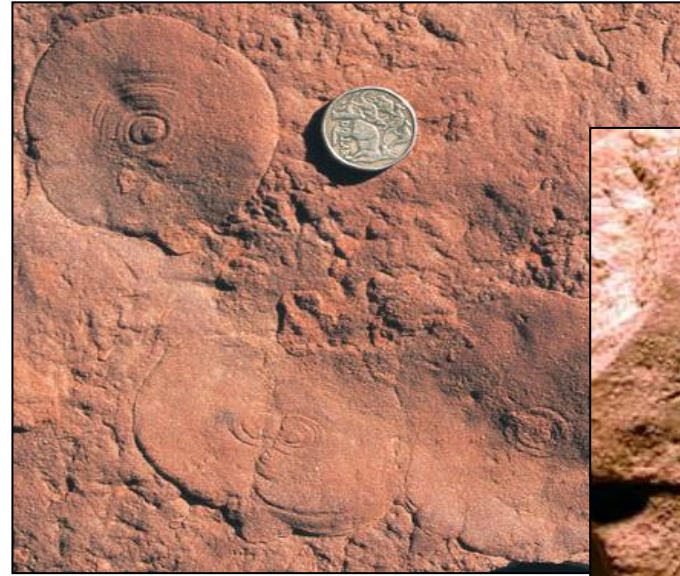
Il biota di Ediacara: Contesto geologico e tafonomia

La tafonomia di Ediacara è unica nel suo genere, in quanto a conservarsi sono stati apparentemente **solo organismi dal corpo molle** !

Perché " ?

L'ipotesi più probabile è che gli organismi ediacariani non fossero a corpo completamente molle.

- Avevano probabilmente una cuticola esterna semi-rigida (collagene?) non digeribile dai batteri presenti in quel momento.
- I batteri decompositori del collagene sarebbero comparsi solo più tardi, forse nel Cambriano.



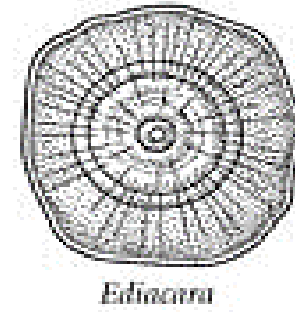
Il biota di Ediacara: Paleobiologia

- c. 50 generi, oltre 100 specie (Ediacara, Australia)
- Oltre 200 generi (in tutto il mondo; l'intera fauna ediacariana)

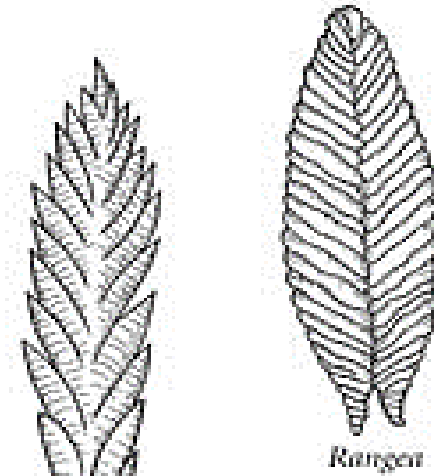
Caratteristiche degli organismi:

- Niente bocca, ano, occhi o branchie.
- I processi metabolici (assorbimento nutrienti, respirazione, escrezione) avvenivano forse attraverso l'intera superficie corporea
- Elevato rapporto superficie/volume
- Fotosimbionti?
- Chemiosimbionti?

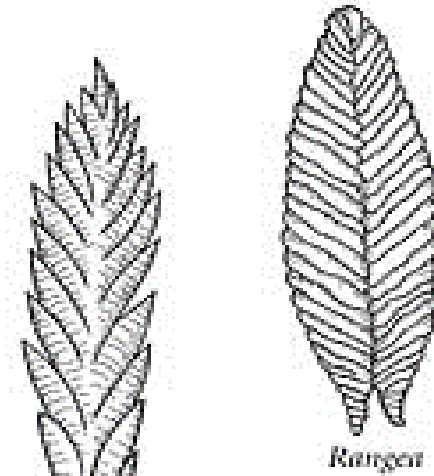
Forme a simmetria bilaterale
e radiale



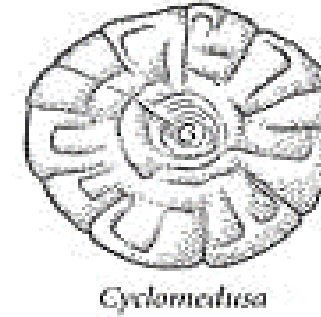
Dickinsonia



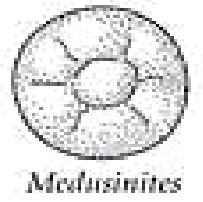
Dickinsonia



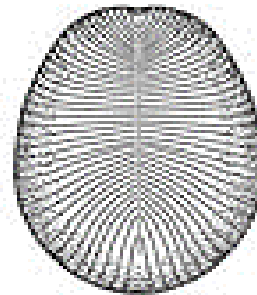
Dickinsonia



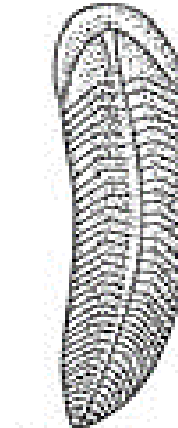
Dickinsonia



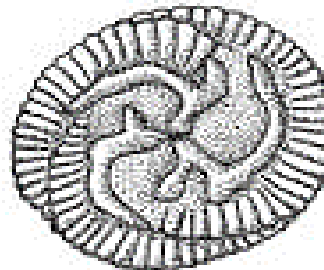
Dickinsonia



Dickinsonia



Dickinsonia



Dickinsonia



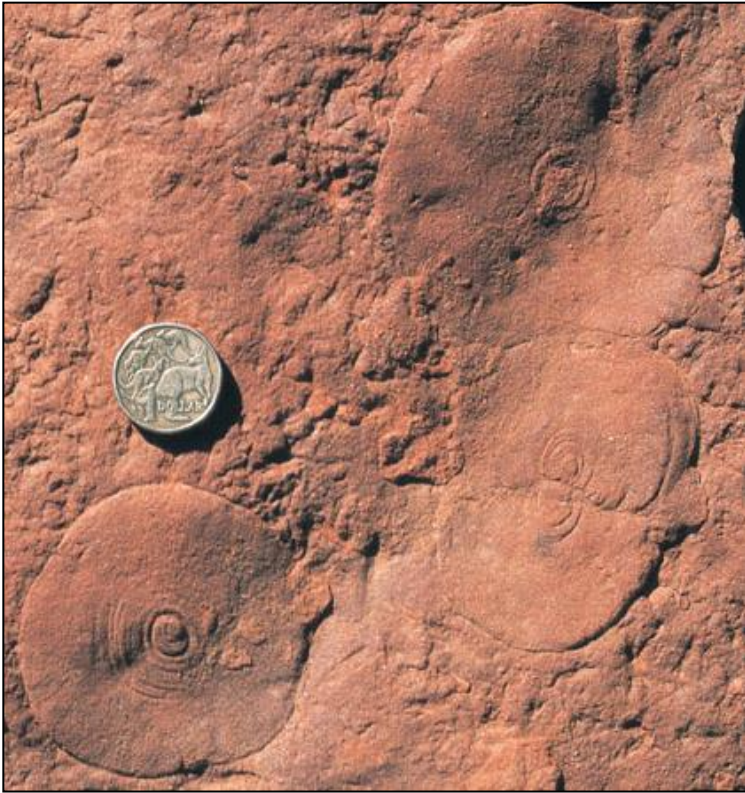
Dickinsonia

Phyla estinti o antenati di forme successive?
Affini a Protozoa? Cnidaria?
Algae? Fungi?

Il biota di Ediacara: Paleobiologia

Phyla: Cnidaria ? Porifera?

- Forme medusoidi solitarie o polipoidi



Cyclomedusa



Medusinites



Ediacaria

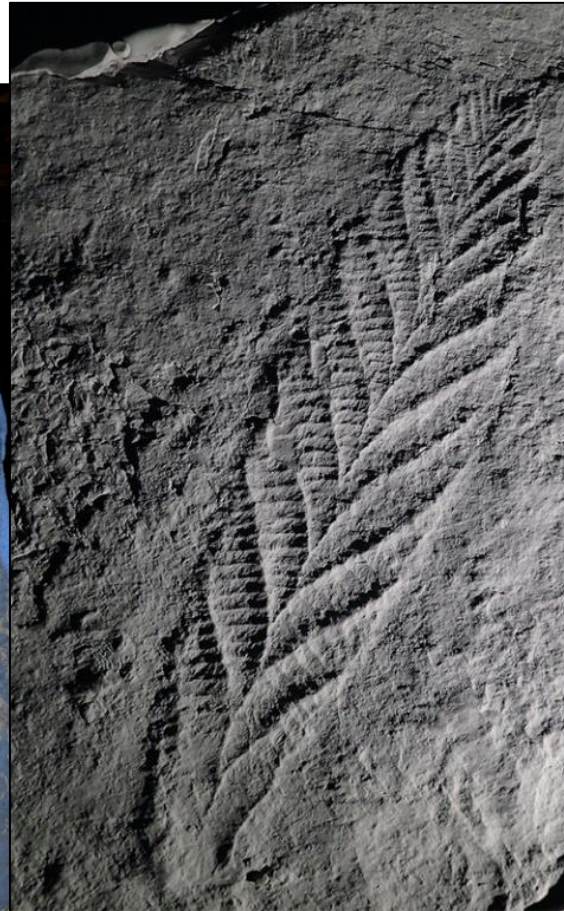
Il biota di Ediacara: Paleobiologia

Phylum Petalonamae

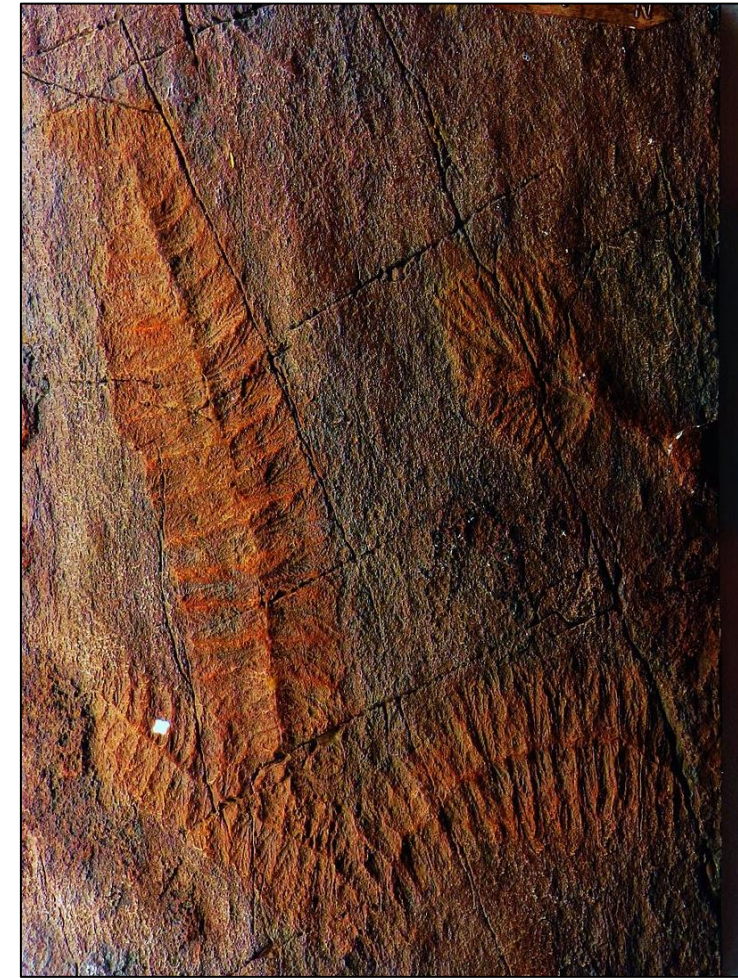
- Organismi a forma di fronda (simili alle attuali "penne di mare")
- Antenati o vicini a Cnidaria o Porifera



Penna di mare attuale
(Octocorallia)



Charnia

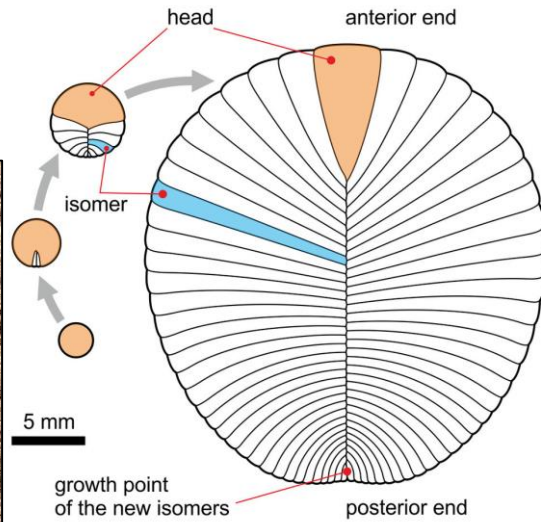


Rangea

Il biota di Ediacara: Paleobiologia

Phylum Proarticulata (estinto, antenati di Cnidaria?)

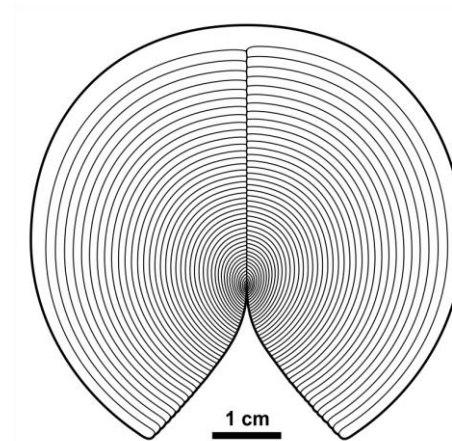
- Forme a simmetria bilaterale



Dickinsonia



Spriggina



Ovatoscutum



Il biota di Ediacara: Paleobiologia

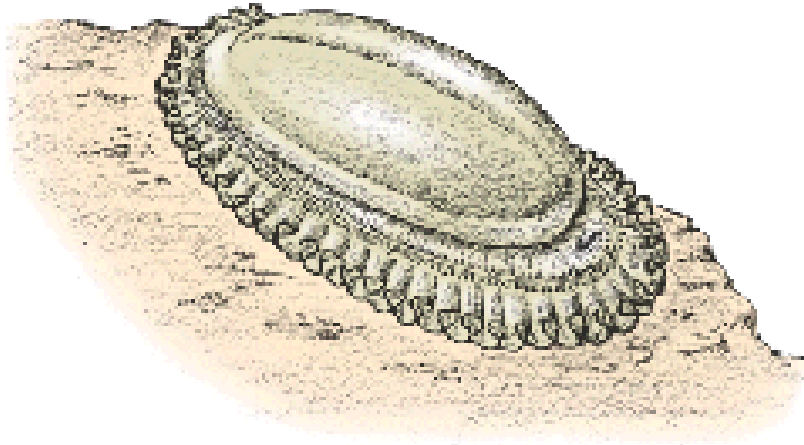
L'origine di Molluschi ed Echinodermi?

- L'età di Ediacara (555 Ma) costituisce l'età minima dei **più antichi animali a simmetria bilaterale**, come *Kimberella* e *Dikinsonia*.
- Le linee parallele adiacenti associate a *Kimberella* sono state interpretate come tracce di alimentazione prodotte su un film microbico, suggerendo che *Kimberella* poteva possedere strutture simili alla radula dei molluschi.

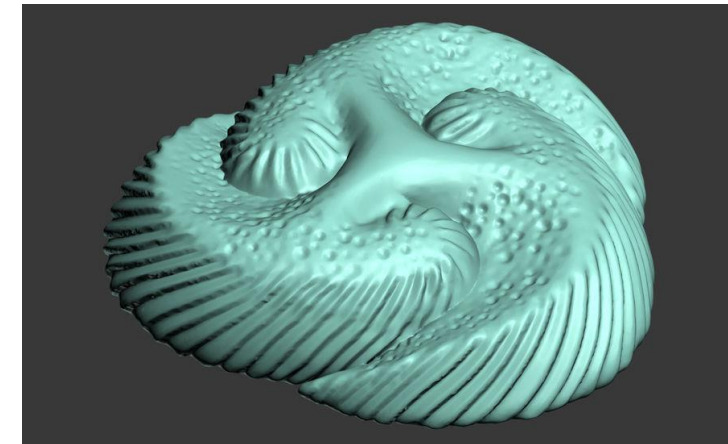


Kimberella, il primo animale a simmetria bilaterale

Affine a Mollusca ?



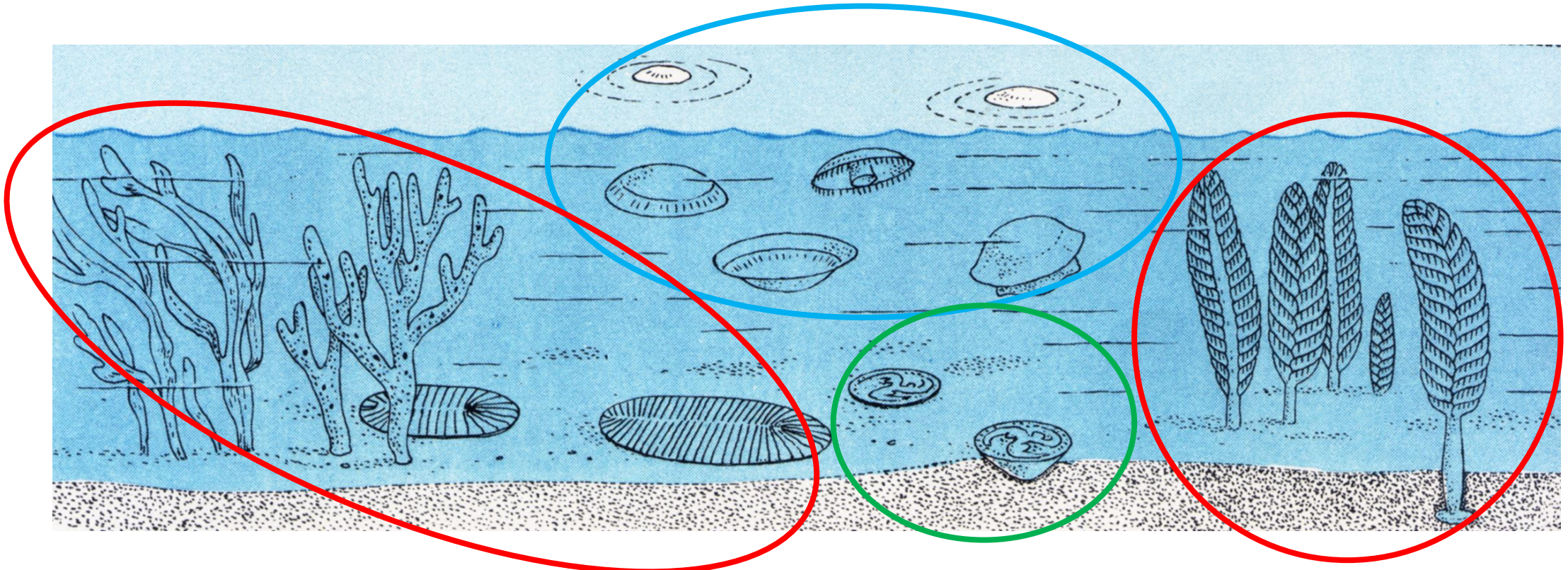
Tribrachidium, affine a Echinodermata?



Il biota di Ediacara: Paleoecologia

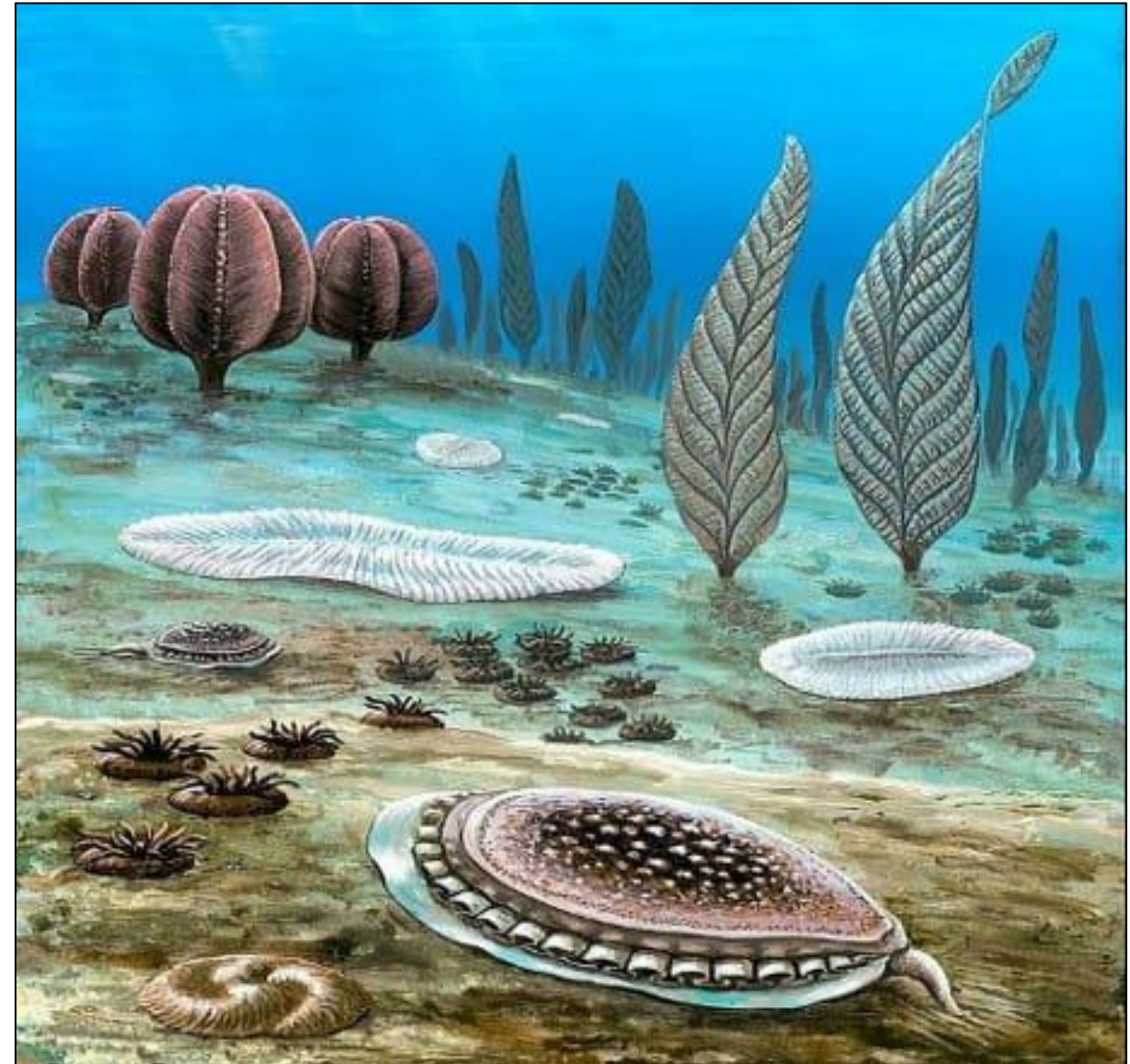
Le varie specie possono essere raggruppate in 3 maggiori livelli ecologici:

1. Nectonici e/o planctonici che vivevano nella colonna d'acqua (rari)
2. Bentonici epifaunali che vivevano sul fondale sui tappeti microbici di cui si alimentano (molto comuni)
3. Bentonici infaunali, organismi a simmetria bilaterale che vivevano al di sotto del substrato (comuni)



Il biota di Ediacara: Paleoecologia

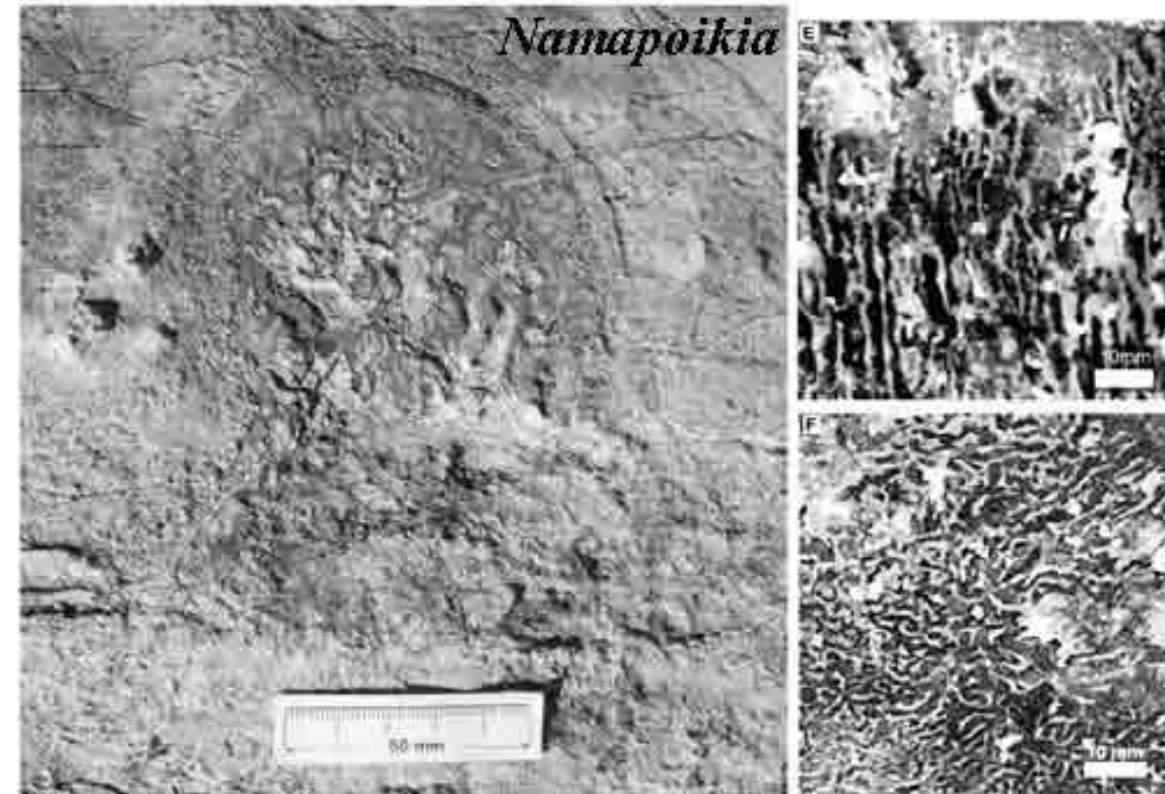
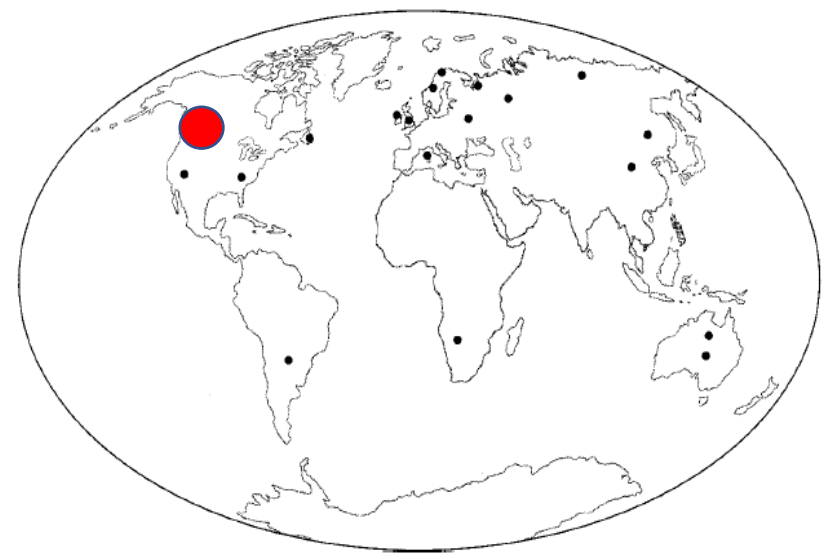
- La maggior parte degli organismi erano **bentonici autoctoni** (che vivevano lì dove sono morti).
- Pochissime sono le forme pelagiche (alloctone?)
- Organismi anche molto grandi (fino a 1 m). Successivamente, nel periodo Cambriano, le forme sono più piccole (*Effetto tafonomico? Vero segnale ecologico? Effetto Lilliput ?*)
- Ipotesi ‘**Giardino di Ediacara**’: sebbene organismi dal corpo molle potessero essere facili prede, non vi sono tracce di predazione. Bias di sopravvivenza? (non ci sono perché divorati), oppure è un vero segnale ecologico? (i predatori sono comparsi solo successivamente).



Le altre faune ediacariane

McKenzie Mountains; Canada occidentale (620 - 600 Ma)

- E' l'associazione più antica.
- Impronte discoidali interpretate come fossili di cnidari (meduse?).
- Le modalità di conservazione sono quelle tipiche delle faune ediacariane.

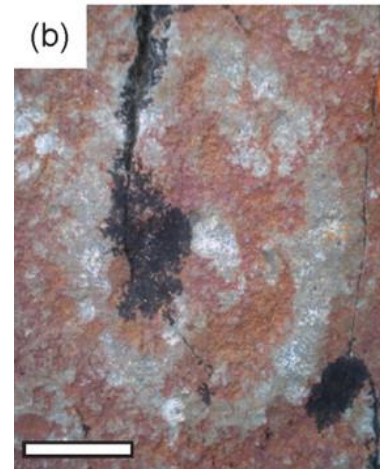
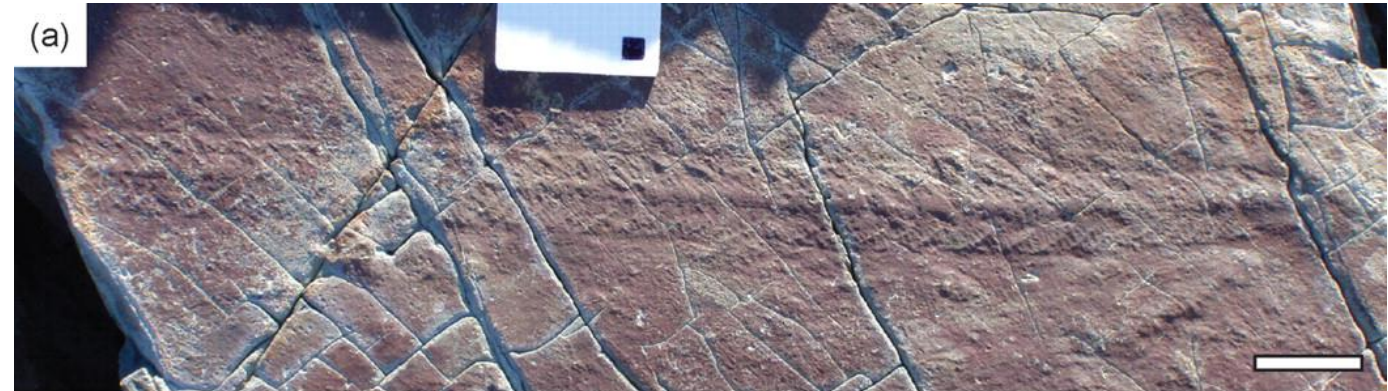
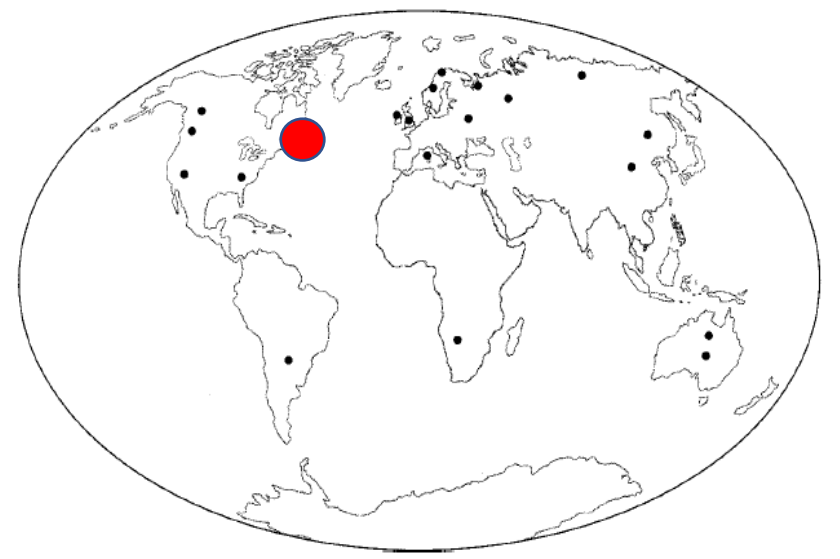


Complete individual, with (E) longitudinal and (F) transverse sections. From Wood *et al.* (2002).

Le altre faune ediacariane

Drook Formation, Canada orientale (575 Ma)

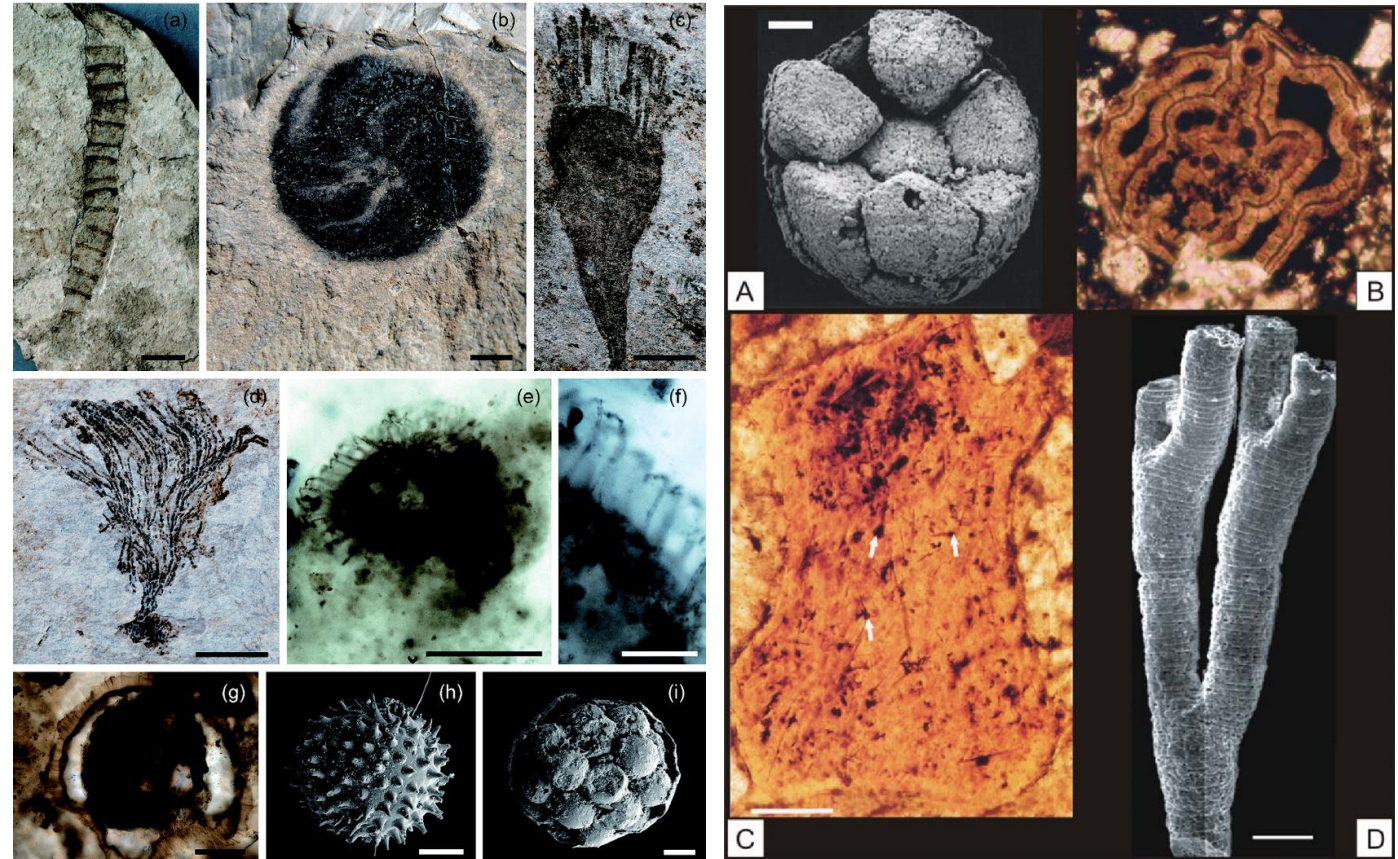
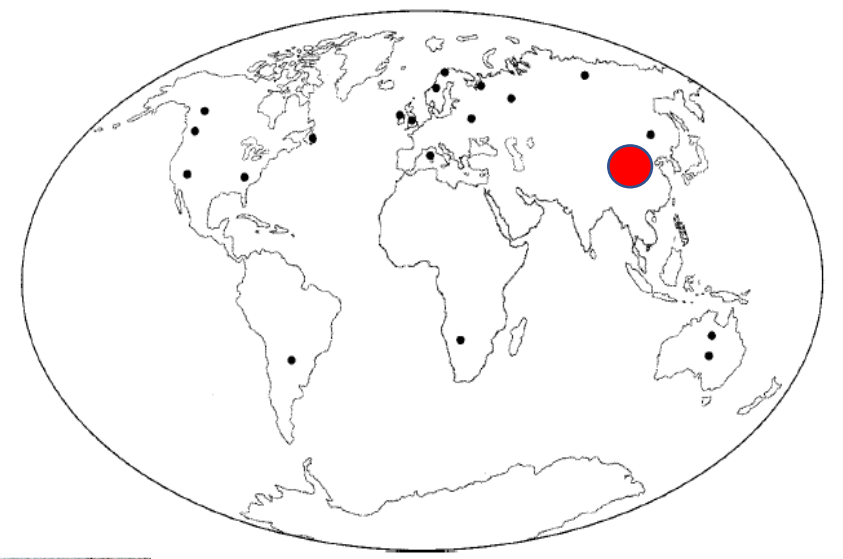
- Strutture frondose, disposte secondo l'andamento della paleocorrente, e attribuibili alla specie ediacariana cosmopolita *Charnia masoni* e alla specie di grandi dimensioni (fino a 2 metri) *Charnia wardi*.



Le altre faune ediacariane

Doushantuo Formation, Cina orientale (570 Ma)

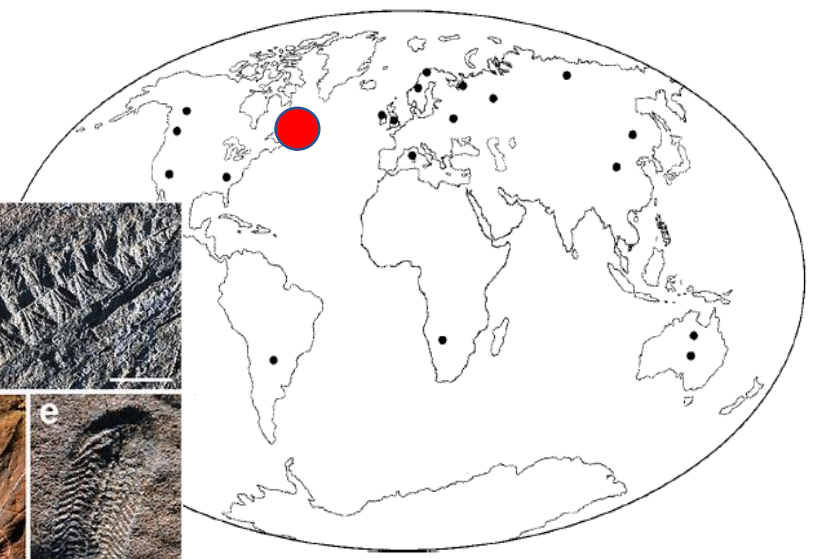
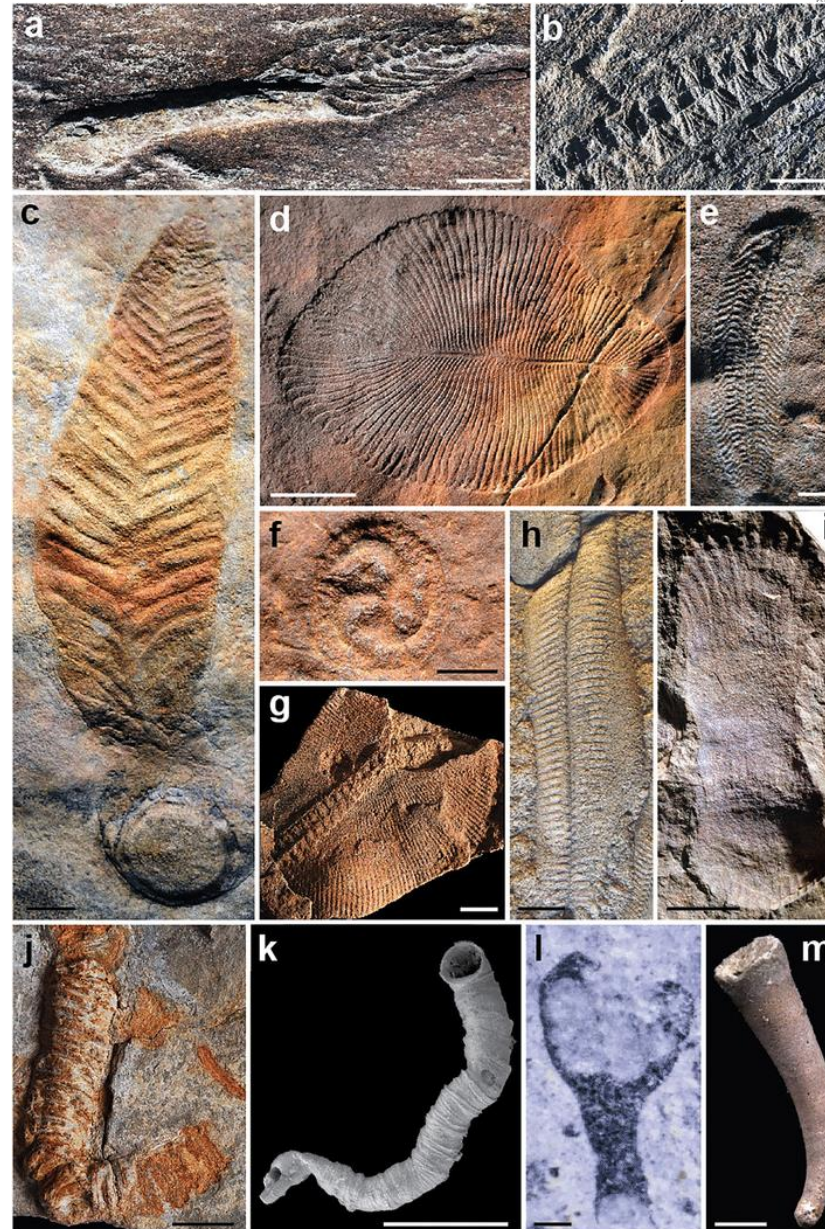
- Strutture cellulari fossilizzate tridimensionalmente, comprendenti i primi resti sicuramente attribuibili a spugne, sono stati rinvenuti nei fosfati della Formazione Doushantuo, fornendo indiscutibile evidenza dell'esistenza di un biota molto ben diversificato.



Le altre faune ediacariane

Mistaken Point, Canada orientale (565 Ma)

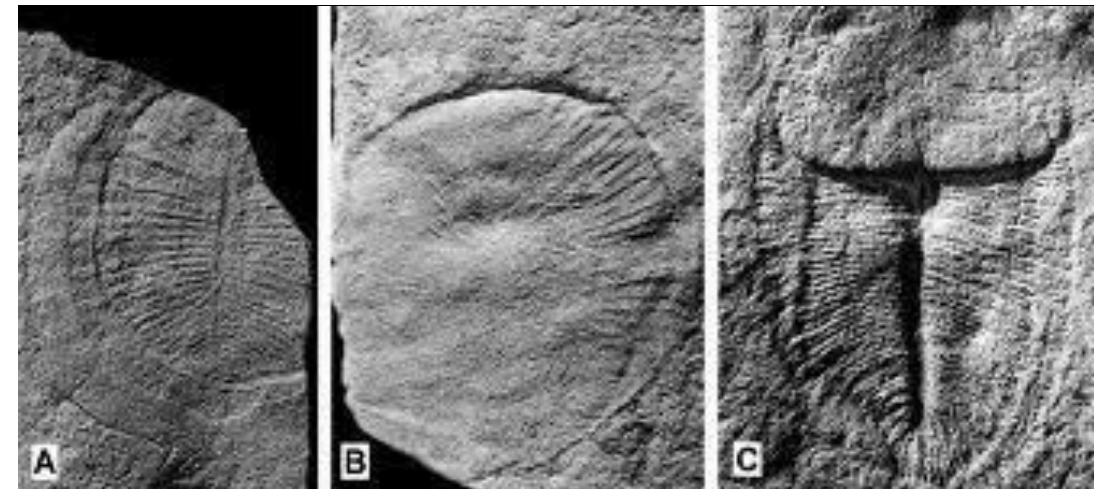
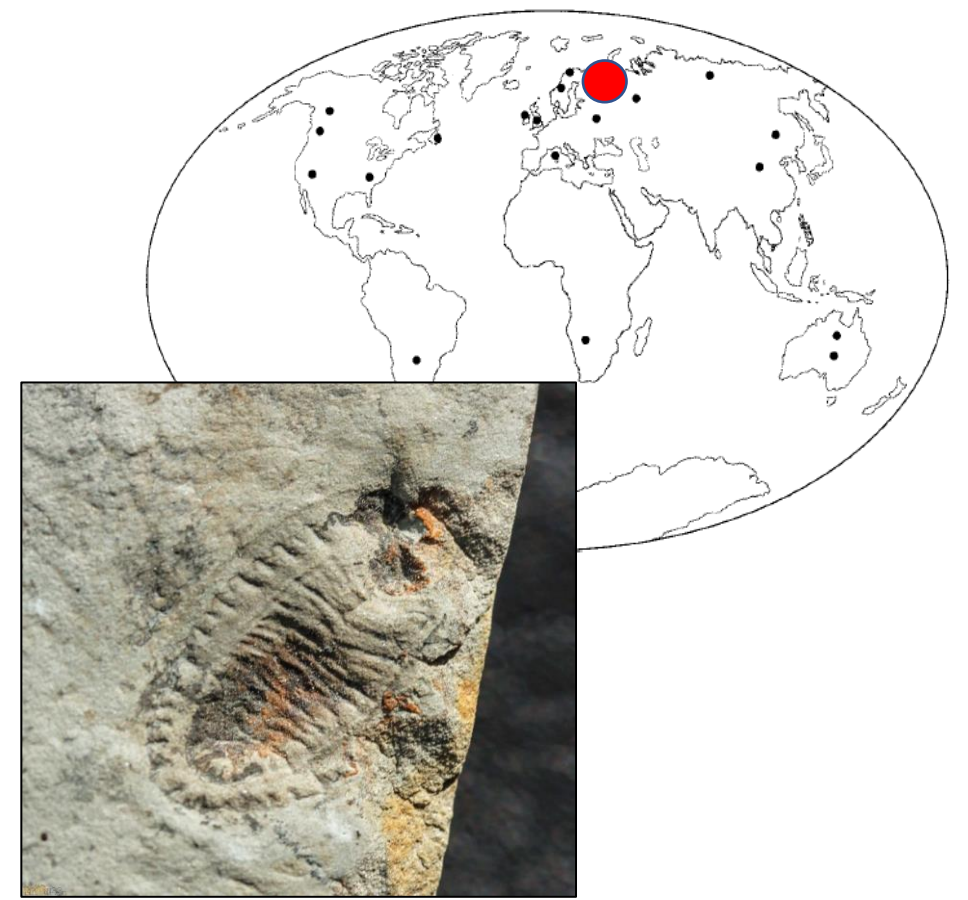
- L'associazione ediacariana maggiormente diversificata.
- I fossili sono eccezionalmente ben conservati sulle superfici di strato lungo le scogliere della Penisola di Avalon.



Le altre faune ediacariane

Zimnie Gory (Russia) (555 Ma)

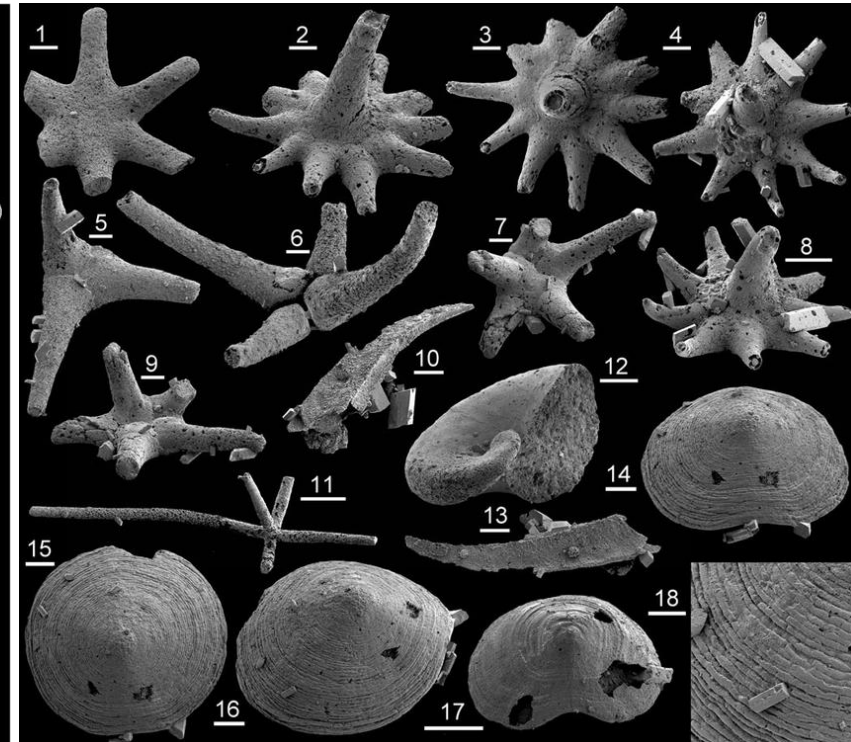
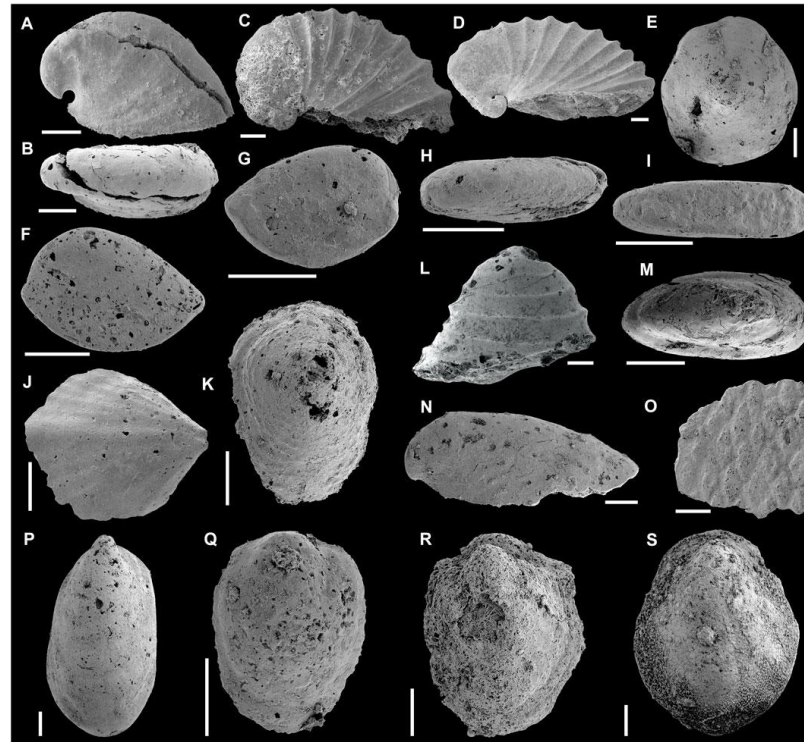
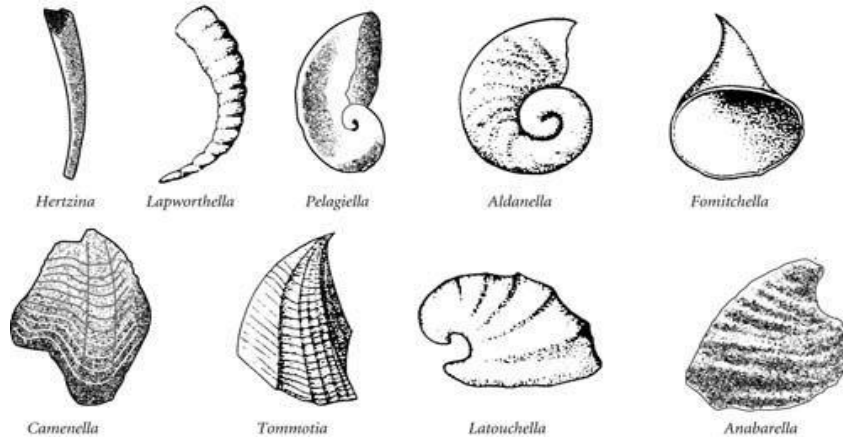
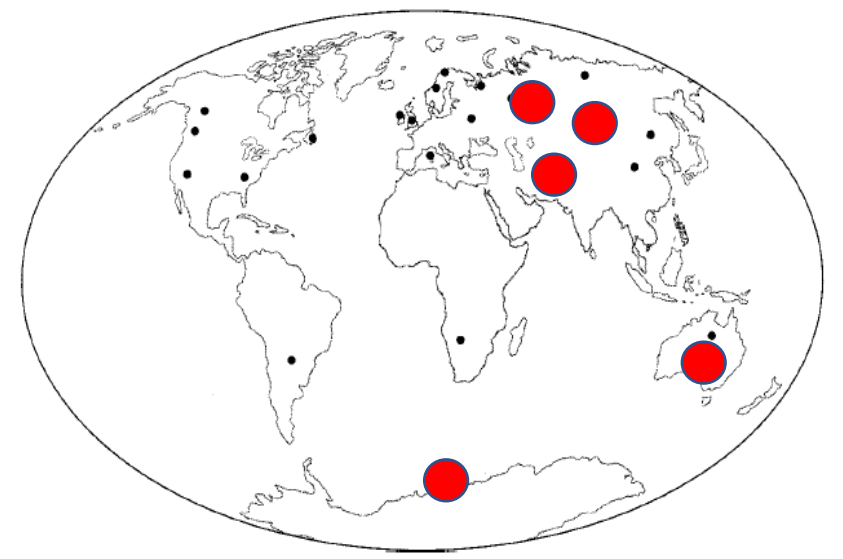
- Insieme a quella di Ediacara (stessa età), è l'associazione più rilevante in termini di abbondanza e diversità.
- Nel complesso, le due associazioni includono oltre il 60% dei taxa ediacariani.
- Queste due località documentano la spettacolare diversità ediacariana, precedente di circa 12 milioni di anni l'inizio del Cambriano.



Le altre faune ediacariane

Small Shelly Fauna (550 Ma)

- Resti scheletrici mineralizzati di affinità incerta, la cosiddetta “Small Shelly Fauna”, comparvero appena prima dell’inizio del Cambriano, circa 550 Ma.
- Il materiale scheletrico più comune è il carbonato di calcio (aragonite o calcite) ed alcune varietà di fosfato di calcio.



Il biota di Ediacara: Significato evolutivo

Ipotesi 1 (completamente estinta)

- Alcuni paleontologi credono che la Fauna Ediacariana non abbia prodotto successori e, di conseguenza, non ci sarebbero stati rappresentanti successivi da essa derivati.
- Secondo questa ipotesi, la Fauna Ediacariana è considerata completamente estinta a seguito di una estinzione di massa e seguita da una fauna (quella Cambriana) di nuova evoluzione.

Fauna Ediacarana



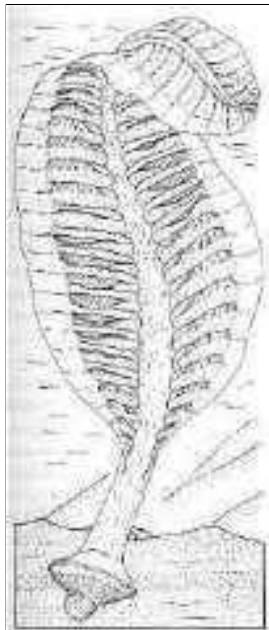
Fauna Cambriana



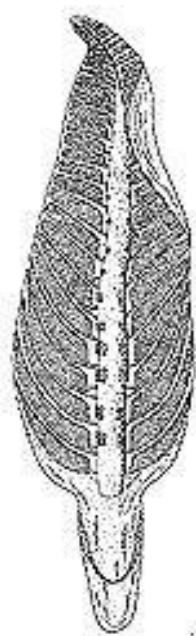
Il biota di Ediacara: Significato evolutivo

Ipotesi 2 (non completamente estinta)

- Molti paleontologi sostengono che almeno alcuni elementi della fauna Ediacariana siano i progenitori di quella successiva Cambriana.
- Alcuni organismi certamente sopravvissero all'estinzione in quanto alcuni taxa ediacariani sono stati recentemente trovati in rocce più giovani (Cambriano).
- Alcune forme potrebbero essere andate incontro a **pseudoestinzione**: si sarebbero cioè evolute tramite gradualismo in altre forme che troviamo nel Paleozoico (es. pennatulacei e scifozoi)



Charniodiscus (Ediacarano)



Thaumaptilon (Cambriano)



Penna di mare attuale
(Octocorallia)



6.4 L'Esplosione Cambriana

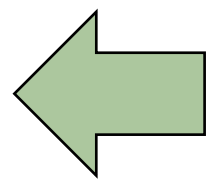


qualche
minuto di
pausa...

Eonothem / Eon Erathem / Era System / Period		Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma) 358.86 ±0.19		
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian			
				Frasnian		372.15 ±0.46	
			Middle	Givetian		382.31 ±1.36	
				Eifelian		387.95 ±1.04	
			Lower	Emsian		393.47 ±0.99	
				Pragian		410.62 ±1.95	
				Lochkovian		413.02 ±1.91	
			Silurian	Pridoli			419.62 ±1.36
				Ludlow	Ludfordian		422.7 ±1.6
		Gorstian				425.0 ±1.5	
		Wenlock		Homerian		426.7 ±1.5	
				Sheinwoodian		430.6 ±1.3	
		Llandovery		Telychian		432.9 ±1.2	
				Aeronian		438.6 ±1.0	
				Rhuddanian		440.5 ±1.0	
		Ordovician	Upper	Hirnantian		443.1 ±0.9	
				Katian		445.2 ±0.9	
	Sandbian				452.8 ±0.7		
	Middle		Darriwilian		458.2 ±0.7		
			Dapingian		469.4 ±0.9		
	Lower		Floian		471.3 ±1.4		
			Tremadocian		477.1 ±1.2		
	Cambrian		Furongian	Stage 10		486.85 ±1.5	
				Jiangshanian		~ 491.0	
		Paibian			~ 494.2		
		Miaolingian	Guzhangian		~ 497.0		
			Drumian		~ 500.5		
			Wuliuan		~ 504.5		
		Series 2	Stage 4		~ 506.5		
			Stage 3		~ 514.5		
		Terreneuvian	Stage 2		~ 521.0		
			Fortunian		~ 529.0		
						538.8 ±0.6	

Il Cambriano

- Il Cambriano è il primo periodo dell'Era Paleozoica (e anche dell'Eone Fanerozoico).
- È caratterizzato da una rapida diversificazione degli organismi marini che diventano sempre più complessi.
- Mentre la vita prosperava negli oceani, le terre emerse all'inizio del periodo dovevano essere ancora praticamente sterili, caratterizzate esclusivamente da colonizzazione microbica.



Phanerozoic				Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)
Paleozoic							358.86 ±0.19
	Devonian	Upper			Famennian	🚩	
					Frasnian	🚩	372.15 ±0.46
		Middle			Givetian	🚩	382.31 ±1.36
					Eifelian	🚩	387.95 ±1.04
		Lower				🚩	393.47 ±0.99
					Emsian	🚩	410.62 ±1.95
					Pragian	🚩	413.02 ±1.91
					Lochkovian	🚩	
		Silurian				🚩	419.62 ±1.36
					Pridoli	🚩	422.7 ±1.6
					Ludlow	🚩	425.0 ±1.5
					Gorstian	🚩	426.7 ±1.5
					Wenlock	🚩	430.6 ±1.3
					Sheinwoodian	🚩	432.9 ±1.2
					Llandovery	🚩	
	Ordovician	Upper			Telychian	🚩	438.6 ±1.0
					Aeronian	🚩	440.5 ±1.0
					Rhuddanian	🚩	443.1 ±0.9
					Hirnantian	🚩	445.2 ±0.9
						🚩	445.2 ±0.9
		Middle			Katian	🚩	452.8 ±0.7
					Sandbian	🚩	458.2 ±0.7
		Lower			Darriwilian	🚩	469.4 ±0.9
					Dapingian	🚩	471.3 ±1.4
	Cambrian	Series 10			Floian	🚩	477.1 ±1.2
					Tremadocian	🚩	
		Furongian				🚩	486.85 ±1.5
					Stage 10	🚩	~ 491.0
					Jiangshanian	🚩	~ 494.2
					Paibian	🚩	~ 497.0
		Miaolingian			Guzhangian	🚩	~ 500.5
					Drumian	🚩	~ 504.5
					Wuliuan	🚩	~ 506.5
		Series 2			Stage 4	🚩	~ 514.5
					Stage 3	🚩	~ 521.0
		Terreneuvian			Stage 2	🚩	~ 529.0
					Fortunian	🚩	538.8 ±0.6

- Il Cambriano segna un cambiamento sostanziale nella diversità e nella composizione della biosfera terrestre.
- **Le tracce di bioturbazione diventano molto più comuni e complesse.**
- Questa attitudine comportamentale ha un effetto profondo e irreversibile sul substrato e il fatto che divenne molto più diffusa e complessa in concomitanza dell’esplosione cambriana sembra essere indicativa di una comparsa apparentemente rapida dei primi rappresentanti dei phyla attuali.
- Ci sarebbero anche, alla fine del periodo, **evidenze di una prima colonizzazione delle terre emerse da parte degli animali**, come si evince dalla presenza di tracce fossili come *Protichnites* e *Climactichnites*.



Phanerozoic		Eonothem / Eon	Erathem / Era	System / Period	Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)
Phanerozoic	Paleozoic				Devonian	Famennian		358.86 ±0.19
						Upper		
						Frasnian		372.15 ±0.46
								382.31 ±1.36
					Middle	Givetian		387.95 ±1.04
						Eifelian		393.47 ±0.99
					Lower	Emsian		410.62 ±1.95
						Pragian		413.02 ±1.91
						Lochkovian		419.62 ±1.36
				Silurian	Pridoli			422.7 ±1.6
					Ludlow	Ludfordian		425.0 ±1.5
						Gorstian		426.7 ±1.5
						Homerian		430.6 ±1.3
					Wenlock	Sheinwoodian		432.9 ±1.2
						Telychian		438.6 ±1.0
					Llandovery	Aeronian		440.5 ±1.0
						Rhuddanian		443.1 ±0.9
						Hirnantian		445.2 ±0.9
		Ordovician		Upper	Katian			452.8 ±0.7
					Sandbian			458.2 ±0.7
				Middle	Darriwilian			469.4 ±0.9
					Dapingian			471.3 ±1.4
				Lower	Floian			477.1 ±1.2
					Tremadocian			486.85 ±1.5
	Cambrian	Furongian			Stage 10			~ 491.0
					Jiangshanian			~ 494.2
					Paibian			~ 497.0
					Guzhangian			~ 500.5
		Miaolingian			Drumian			~ 504.5
					Wuliuan			~ 506.5
					Stage 4			~ 514.5
		Series 2			Stage 3			~ 521.0
					Stage 2			~ 529.0
		Terreneuvian			Fortunian			538.8 ±0.6

L’Esplosione Cambriana

- Improvvisamente, nel record fossile, nel giro di pochi milioni di anni, compaiono gli animali con conchiglie ed esoscheletro, tra cui i trilobiti, i brachiopodi, i molluschi e molti altri gruppi.
- Questo improvviso “slancio” evolutivo fu così spettacolare da essere definito **Esplosione Cambriana**.
- Un evento evolutivo di tale portata non si è mai più verificato sulla Terra.

Esplosione Cambriana (542 – 522 Ma)

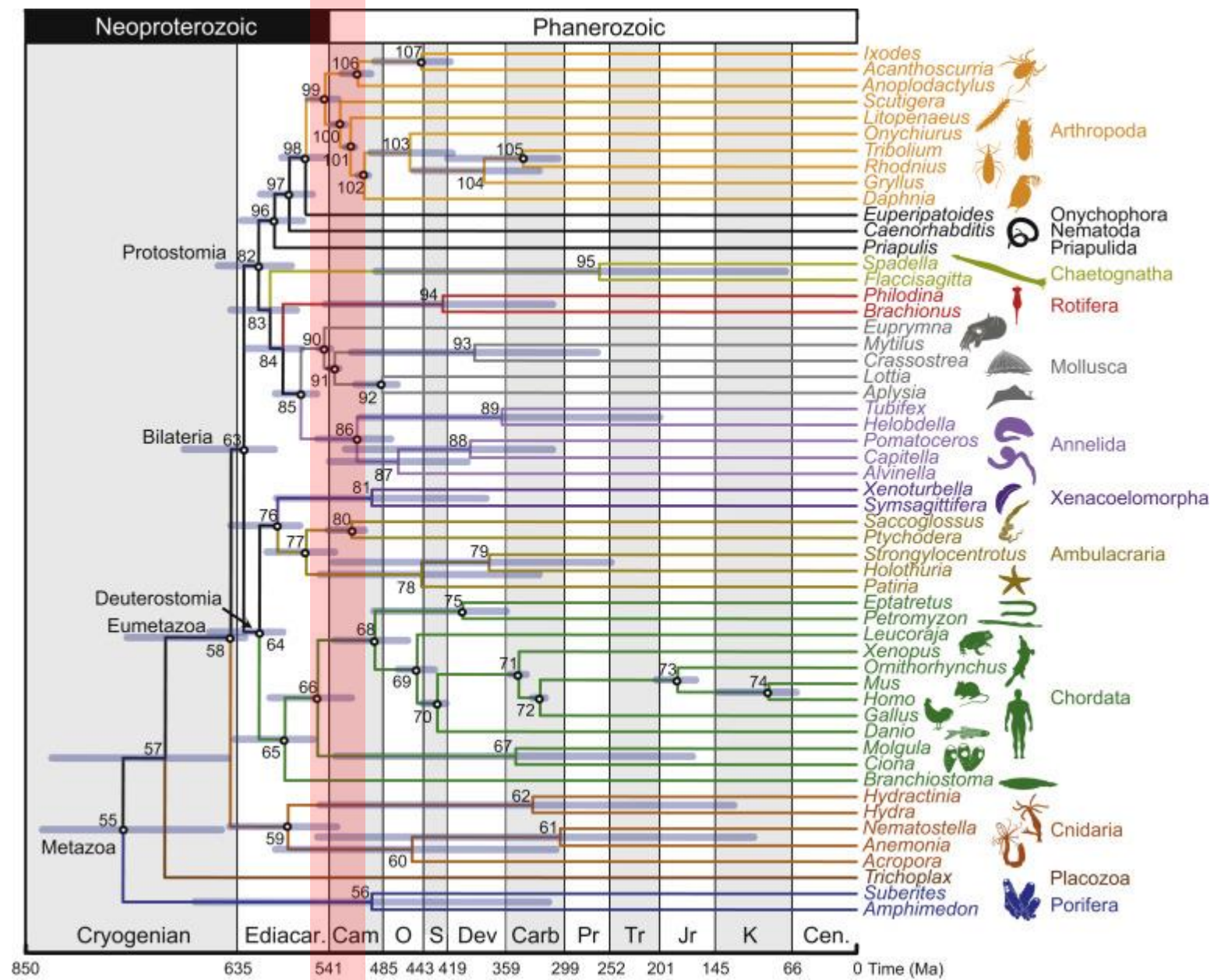
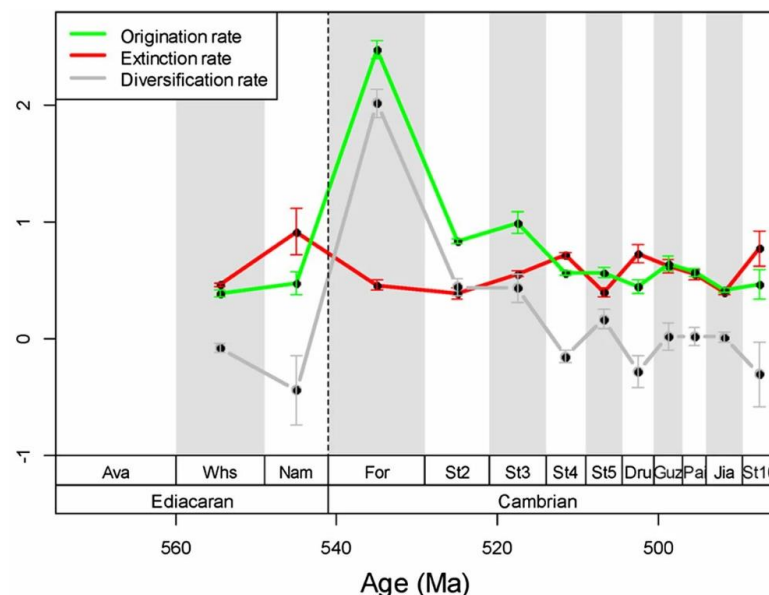


L'Esplosione Cambriana

Explosione cambriana

Reis et al. (2015): *Current Biology* 25

- **Evento di breve durata** (10-20 Ma) iniziato già alla fine dell'Ediacariano (542 Ma) caratterizzato da una **rapidissima diversificazione degli animali**.
- Tutti i 35 phyla animali esistenti appaiono durante questo breve evento, ma forse **più di 100 phyla** hanno avuto origine durante l'Esplosione Cambriana.



L'Esplosione Cambriana

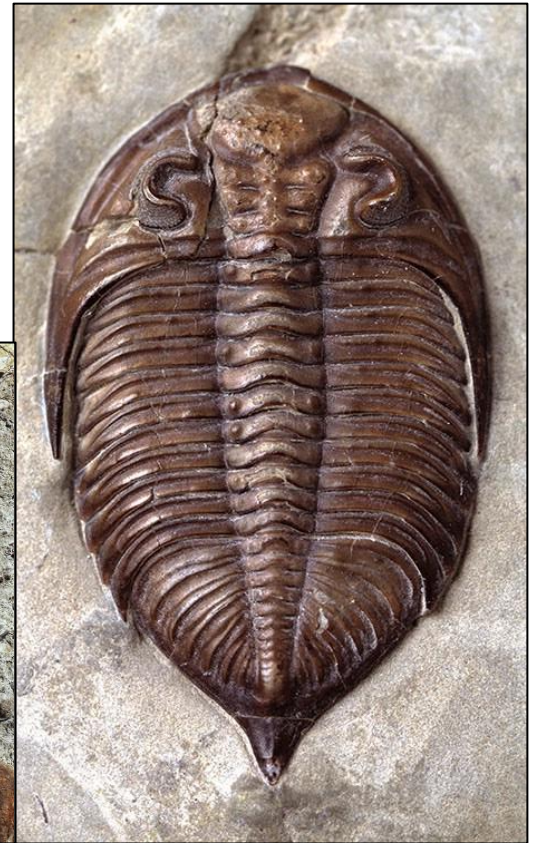
- In realtà, la comparsa e diversificazione dei vari phyla animali è probabilmente iniziata nell'Ediacariano, ma abbiamo scarse tracce di animali antecedenti all'Esplosione Cambriana perché forse essi possedevano corpi molli.

- E' dunque l'Esplosione Cambriana un artefatto di conservazione ?
- Qual è stata la causa dell'Esplosione cambriana?



L'Esplosione Cambriana: Comparsa delle parti dure biomineralizzate

- Benchè parti dure mineralizzate compaiono già alla fine dell'Ediacariano (550 Ma) con la Small Shelly Fauna, durante il Cambriano si assiste all'esplosione nella diversificazione di organismi con varie tipologie di scheletri biomineralizzati.
- Le principali funzioni dello scheletro sono:
 - 1) sostegno del corpo
 - 2) locomozione facilitata
 - 3) protezione dai predatori
 - 4) riserva di importanti ioni (es. calcio, fosforo) sotto forma di sali minerali (es. carbonato di calcio)



L'Esplosione Cambriana: Comparsa delle parti dure biomineralizzate

Cause

- **Aumento della predazione:** lo scheletro compare come protezione contro i predatori (evidenze fossili).
- **Conquista di una nuova nicchia ecologica:** in altri animali (es. cnidari e crinoidi sessili), lo scheletro svolge una preponderante azione di sostegno. Lo scheletro si sarebbe evoluto come supporto per elevarsi sul substrato per conquistare una nuova risorsa da sfruttare, la colonna d'acqua sovrastante: in questo periodo vi è infatti la radiazione dei **microfagi sospensivori** (oggi rappresentati da coralli, crinoidi, ecc).



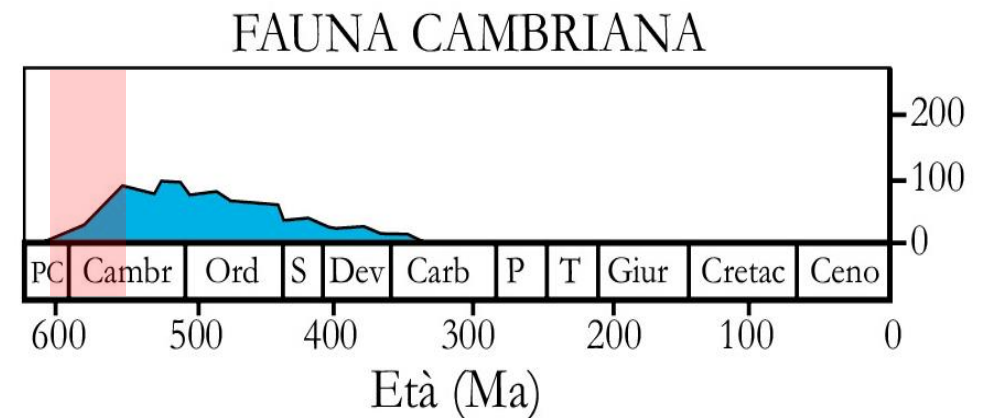
L'Esplosione Cambriana: Le cause intrinseche

Ipotesi 1 - Cause abiotiche (modello Giullare di Corte)

- Cambiamenti nella configurazione delle masse continentali (tettonica) e creazione di nuovi habitat
- Aumento tenore di ossigeno e minerali nell'acqua avrebbe reso possibili la comparsa di nuovi tessuti, l'aumento delle dimensioni, ecc.
- Incremento del tenore di ozono in alta atmosfera (protezione da UV)

Ipotesi 2 – Cause biotiche (modello Regina Rossa)

- Estinzione della Fauna Ediacarana e successiva radiazione sostitutiva (con occupazione di nicchie ecologiche lasciate vuote dalla vittime dell'estinzione).
- Comparsa degli occhi (spinta evolutiva)
- Comparsa ed evoluzione dei primi predatori (spinta evolutiva)
- Aumento della diversità del plankton (nuova risorsa da sfruttare)





1. INTRODUZIONE ALLA PALEOBIOLOGIA

2. LA QUALITÀ DEL RECORD FOSSILE

- Cenni generali di tafonomia
- Incompletezza, bias e affidabilità

3. FOSSILI ED EVOLUZIONE

- La teoria dell'evoluzione
- Evoluzione e record fossile
- Le cause dell'evoluzione

4. FORMA E FUNZIONE

- Morfologia e ambiente
- Crescita e forma: variazione intraspecifica, interspecifica, allometria
- Evoluzione e sviluppo: ontogenesi e filogenesi
- Lo studio della forma: la morfometria geometrica

5. ESTINZIONI E RINNOVAMENTI BIOLOGICI

- Definizioni, tipologie e patterns
- The Big Five
- Rinnovamenti biologici

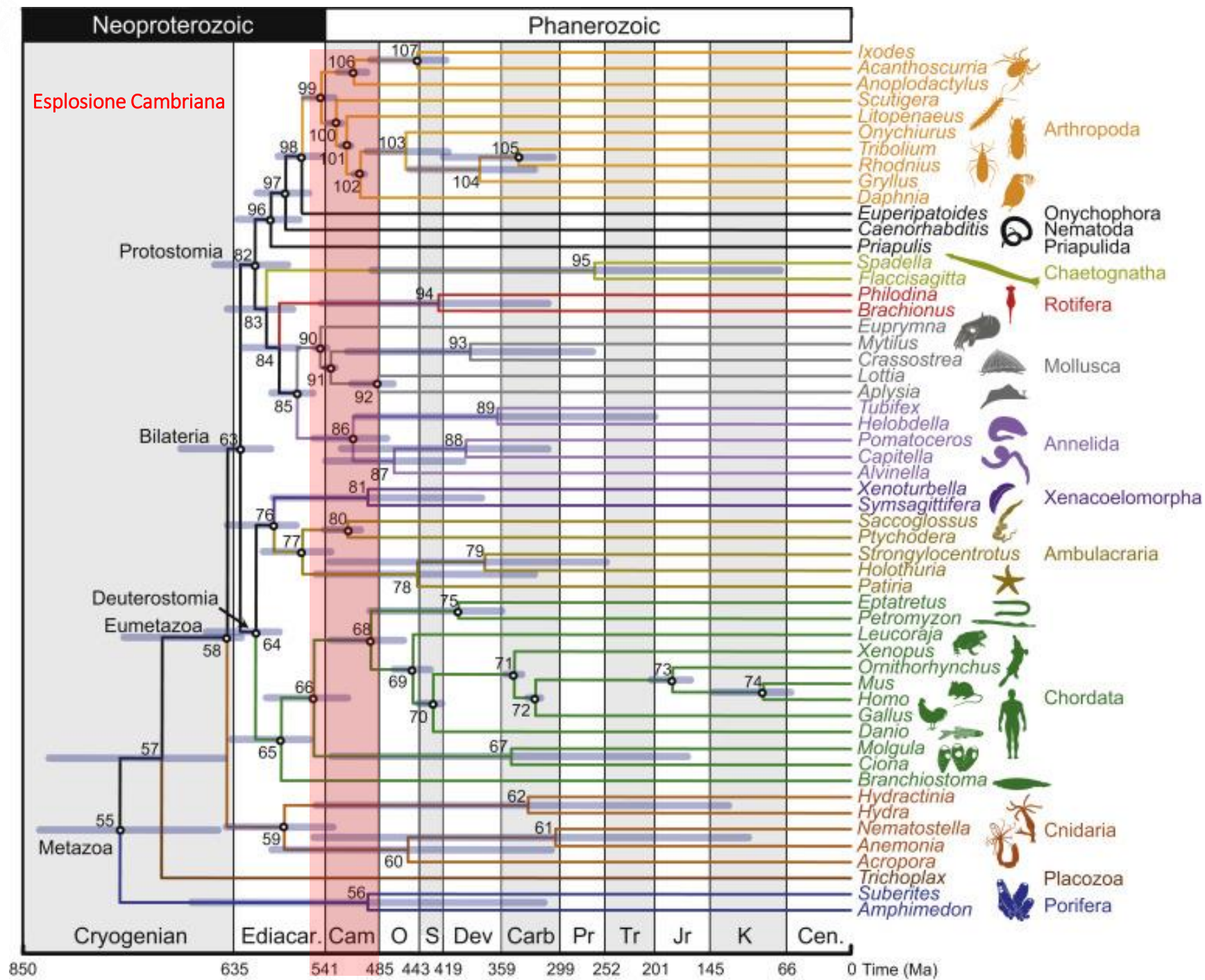
6. STORIA DELLA VITA SULLA TERRA

- Origine della vita
- Gli eucarioti
- Origine ed evoluzione dei metazoi
- L'esplosione cambriana
- **Il record fossile degli invertebrati**
- L'origine dei vertebrati
- I pesci e l'evoluzione delle mascelle
- La conquista delle terre emerse
- L'età dei rettili
- Origine degli uccelli
- L'evoluzione dei mammiferi



6.5 Il record fossile degli invertebrati





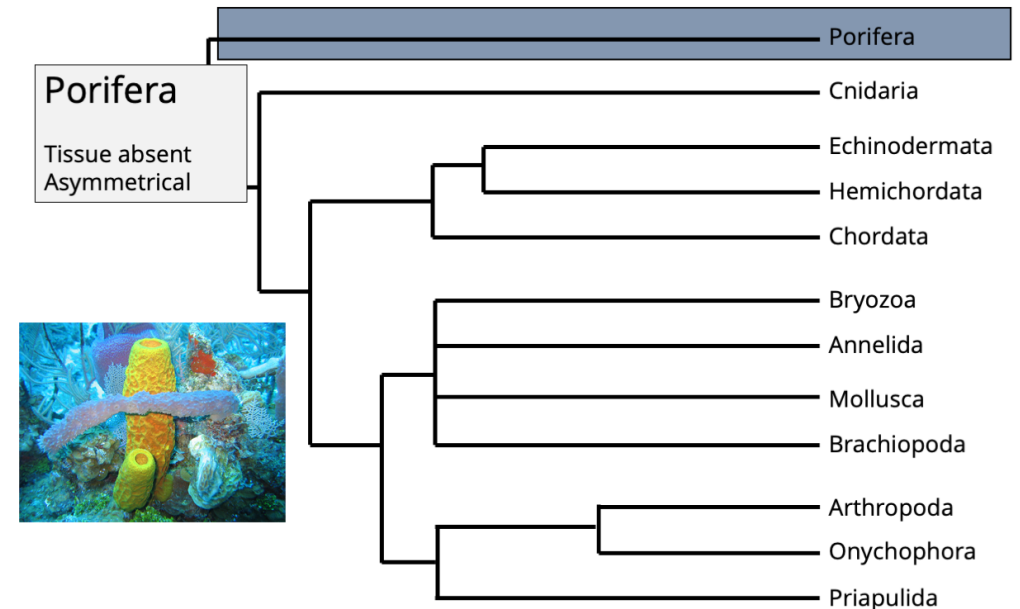
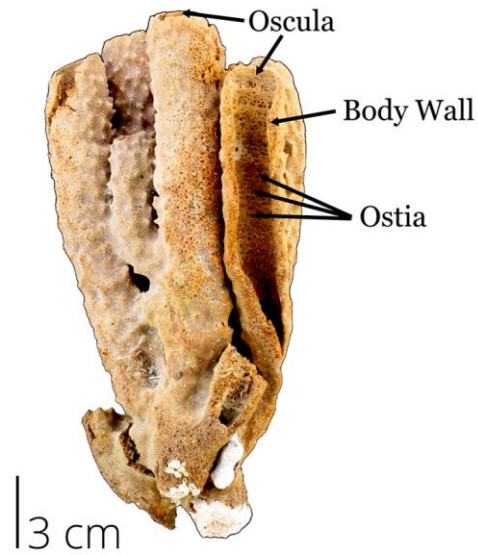
L'Esplosione Cambriana (542-522 Ma) avrebbe dato origine a tutti i 35 phyla di animali oggi viventi ma nel complesso forse oltre 100 phyla, che includono anche quelli che si estingueranno più avanti e quelli di cui non avremo mai conoscenza.

La maggior parte di questi furono invertebrati, benché comparvero già anche primi i cordati.

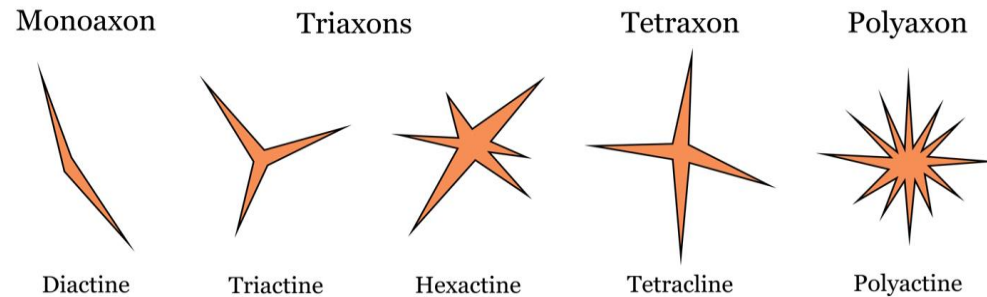
PHYLUM PORIFERA (?Precambriano-Attuale)

Anatomia generale

- Phylum più basale (parazoan body plan)
- Cellule aggregate (due strati separati da sostanza gelatinosa con cellule libere (amebociti))
- Organi assenti
- Numerosi pori convogliano l'acqua nell'osculo centrale permettendo a cellule specializzate di filtrare l'acqua alla ricerca di particelle di cibo.
- Scheletro costituito da **spicole** silicee o più raramente calcaree.
- Simmetria radiale o assente



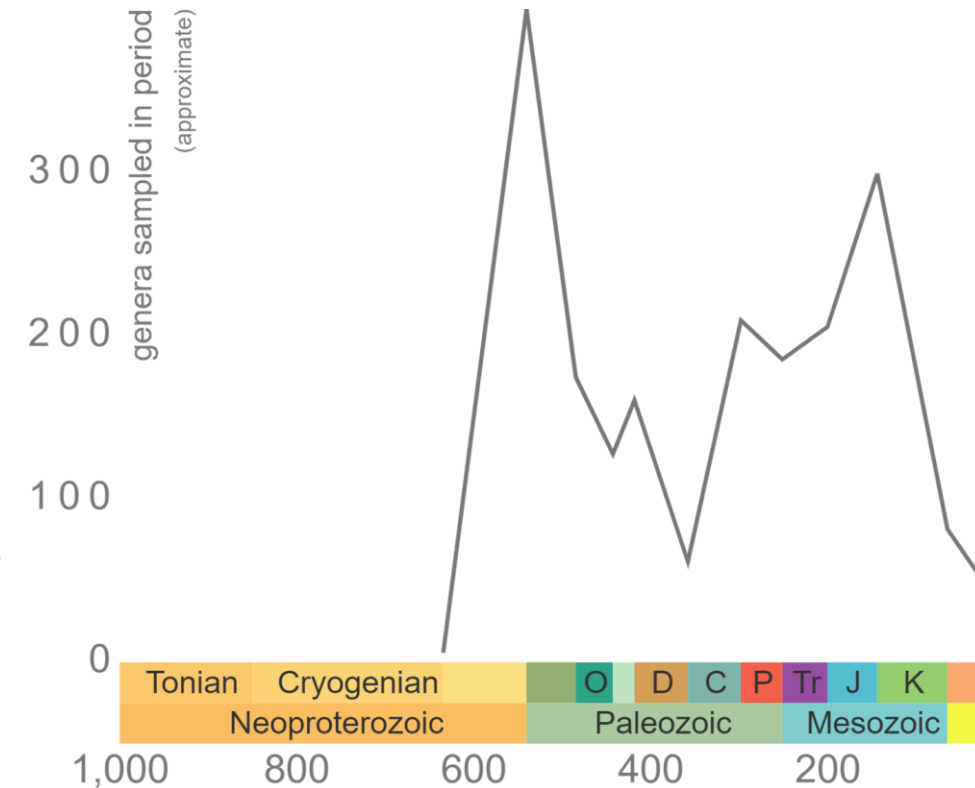
PHYLUM PORIFERA (?Precambriano-Attuale)



Record fossile

Maggiormente rappresentato da spicole e biomarker. Durante l'esplosione cambriana compaiono i primi membri di almeno quattro classi di spugne:

- **Archaeocyatha.** Costruttori di scogliere, li troviamo dal Cambriano Inferiore al Cambriano Superiore. Importanti per biostratigrafia del Cambriano.
- **Demospongiae, Hexactinellida e Calcarea,** tre delle attuali classi di spugne, si sono tutte evolute nel Cambriano.
- **Stromatoporoidea.** Compaiono nell'Ordoviciano e furono il secondo gruppo a formare scogliere biocostruite. Si estinguono nel Devoniano.
- **Homoscleromorpha.** Dal Mesozoico ad oggi.



PHYLUM CNIDARIA (?Precambriano-Attuale)

Anatomia generale

- piano corporeo diploblastico
- cellule organizzate in tessuti ma non sono presenti organi.
- cellule organizzate in due strati di cellule (ectoderma ed endoderma) separati da uno strato acellulare gelatinoso (mesoglea).
- organi assenti.
- unica cavità gastrovascolare (enteron), con un'unica apertura (bocca).
- Ano assente.
- cnidoblasti (cellule specializzate urticanti)
- polimorfismo (ciclo vitale costituito da due stadi: polipo e medusa)
- bentonici sessili (polipi) o necto-planktonici (medusa)
- simmetria radiale o bilaterale

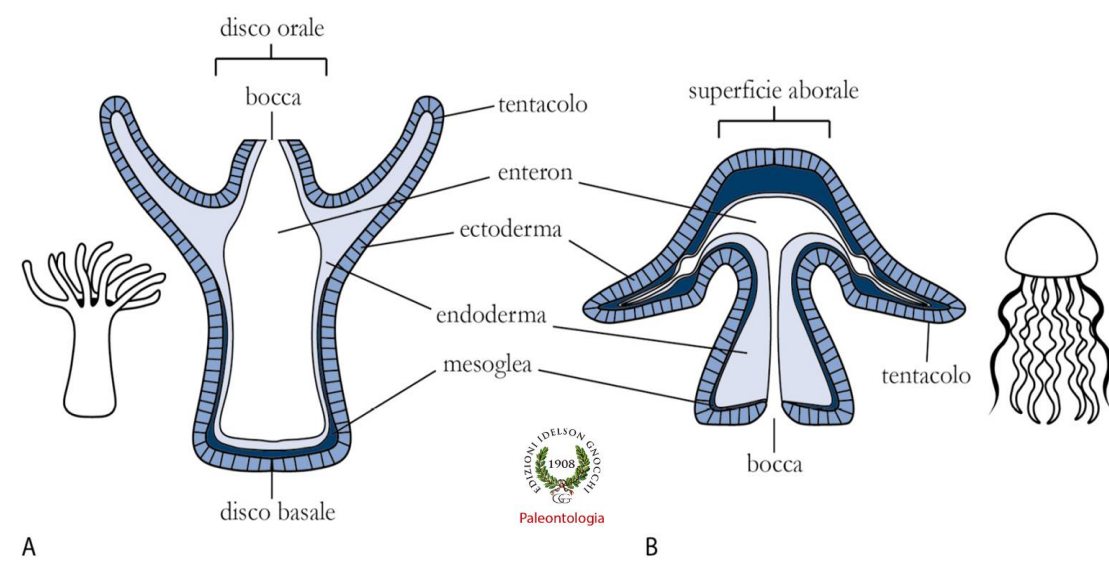


Figura 6.1. Morfologia del corpo negli cnidari: A) polipo semplice presente negli Hydrozoa; B) medusa (Scyphozoa e Cubozoa). Modificato da Boardman et al. (1987).

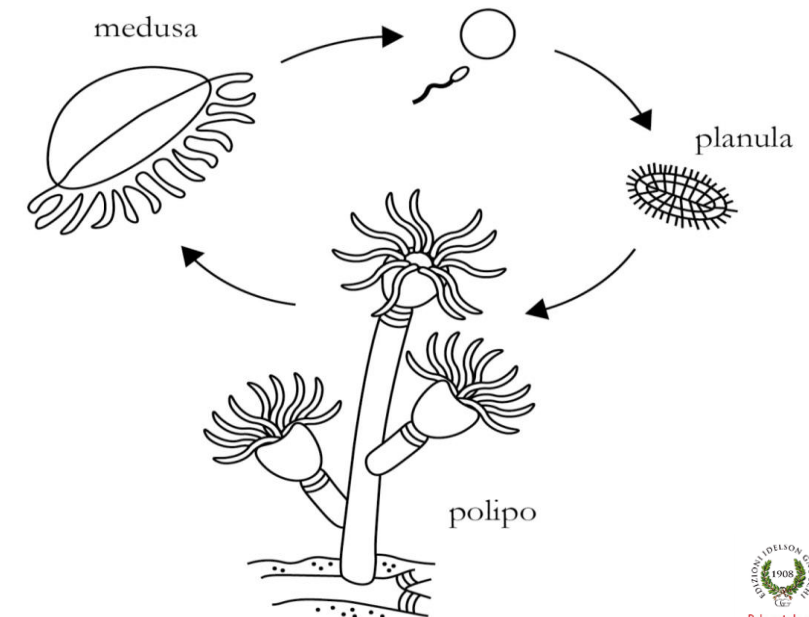


Figura 6.2. Polimorfismo e alternanza di generazioni negli cnidari: molti cnidari alternano uno stadio planctonico sessuato (medusa) ed uno sessile asessuato (polipo) che può riprodursi a sua volta per gemmazione.

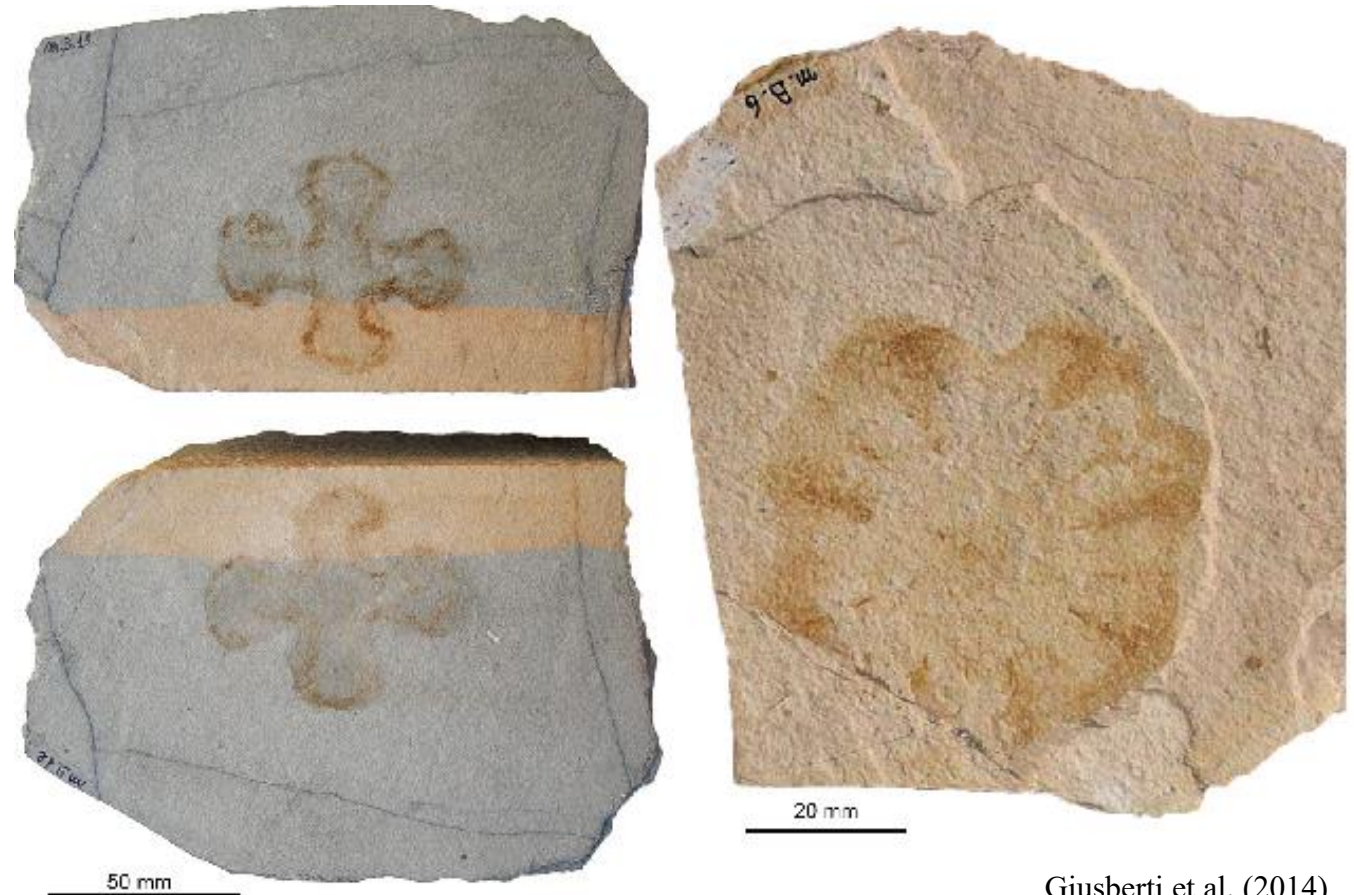
PHYLUM CNIDARIA (?Precambriano-Attuale)

Record fossile

Classi Scyphozoa e Cubozoa (?Precambriano - Attuale)

- Cnidari a simmetria raggiata (tettraradiale).
- Forme prevalentemente marine, in cui predomina lo stadio medusoide.
- Riproduzione sessuata e asessuata.
- Essendo prive di scheletro mineralizzato, le meduse sono rare nel record paleontologico, e si rinvencono come impronte carboniose o impronte esterne nei Konservat-Lagerstätten.

Scifomeduse fossili
dell'Eocene di Bolca (VR)



PHYLUM CNIDARIA (?Precambriano-Attuale)

Record fossile

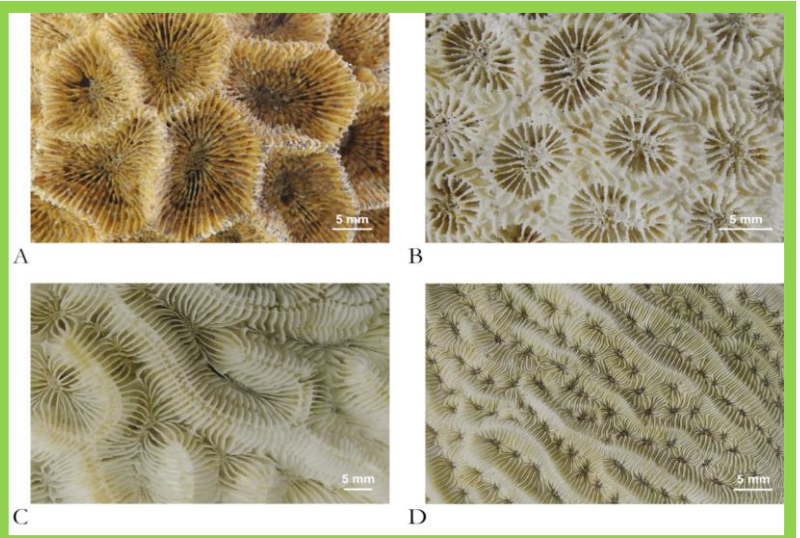
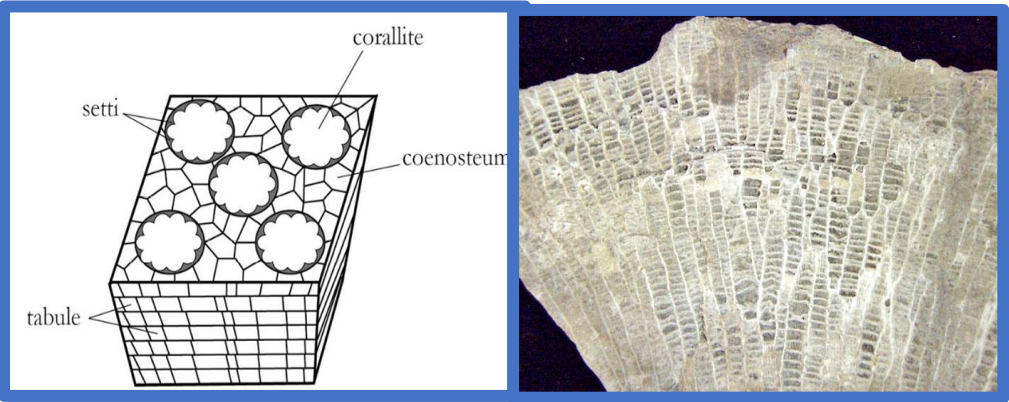
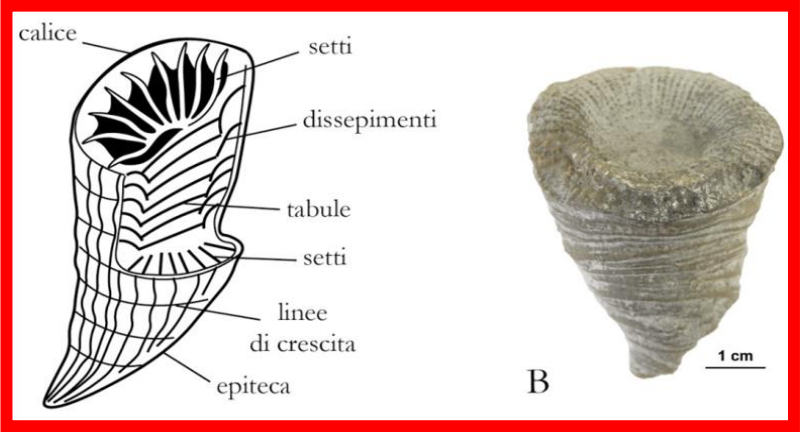
Classe Anthozoa (Precambriano - Attuale)

Tre ordini principali di coralli:

Rugosa (Ordoviciano-Permiano): solitari o coloniali. Scheletro calcitico. Simmetria bilaterale.

Tabulata (Ordoviciano-Permiano): coloniali. Scheletro calcitico. Simmetria raggiata.

Scleractinia (Triassico-Attuale): solitari o coloniali. Scheletro aragonitico. Simmetria raggiata. Costruttori delle moderne barriere coralline.



PHYLUM C

- ## Phylum CNIDARIA

Classe Hydrozoa (Precambriano - Attuale)

Classe Scyphozoa (Precambriano - Attuale)

Classe Cubozoa (Carbonifero - Attuale)

Classe Anthozoa (Precambriano - Attuale)


Sottoclasse Octocorallia (Precambriano - Attuale)

Sottoclasse Zoantharia (Cambriano? - Ordoviciano - Attuale)

Ordine Tabulata (Ordoviciano Inferiore - Permiano)

Ordine Rugosa (Ordoviciano Medio - Permiano)

Ordine Scleractinia (Triassico Medio - Attuale)



Paleontologia

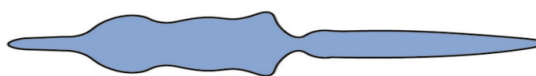
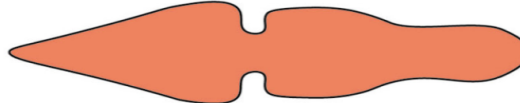
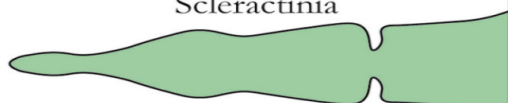
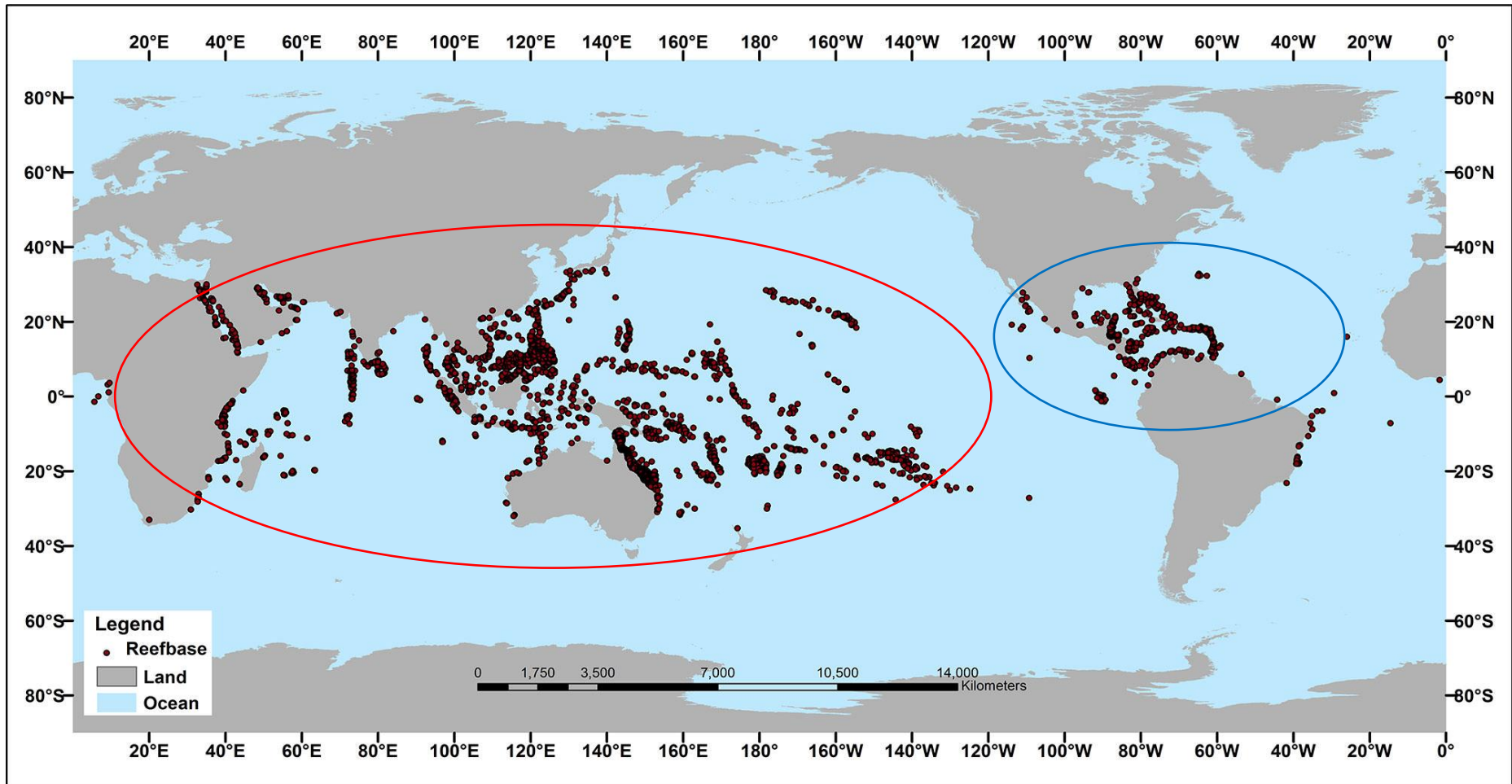
PRE CAMBRIANO	PALEOZOICO						MESOZOICO			CENOZOICO	
	CAMB	ORD	SIL	DEV	CARB	PER	TRI	GIUR	CRET		
							Tabulata				
							Rugosa				
											

Figura 6.4. Classificazione semplificata degli cnidari. Sono evidenziate le categorie tassonomiche di importanza paleontologica e la loro evoluzione nel tempo.

PHYLUM CNIDARIA (?Precambriano-Attuale)

- Nel Neogene inizia la differenziazione delle scogliere nelle due attuali bioprovince tropicali e subtropicali (**Indo-Pacifica** e **Caraibica**) che coinvolge solo le sclerattinie zooxantellate (quelle vivono nella zona fotica in simbiosi con le alghe zooxantelle), poiché le azooxantellate (senza zooxantelle), più adattabili ad ambienti diversi, anche profondi, continuarono a diffondersi senza distinzione provinciale.



PHYLUM BRACHIOPODA (Cambriano-Attuale)

Anatomia generale

- Invertebrati marini, provvisti di guscio (calcitico o chitino-fosfatico)
- Piano di simmetria (bilaterale) perpendicolare alla commessura.
- Lofoforo presiede alla nutrizione e convoglia nutrienti verso la bocca
- Bentonici epifaunali e infaunali (sospensivori).

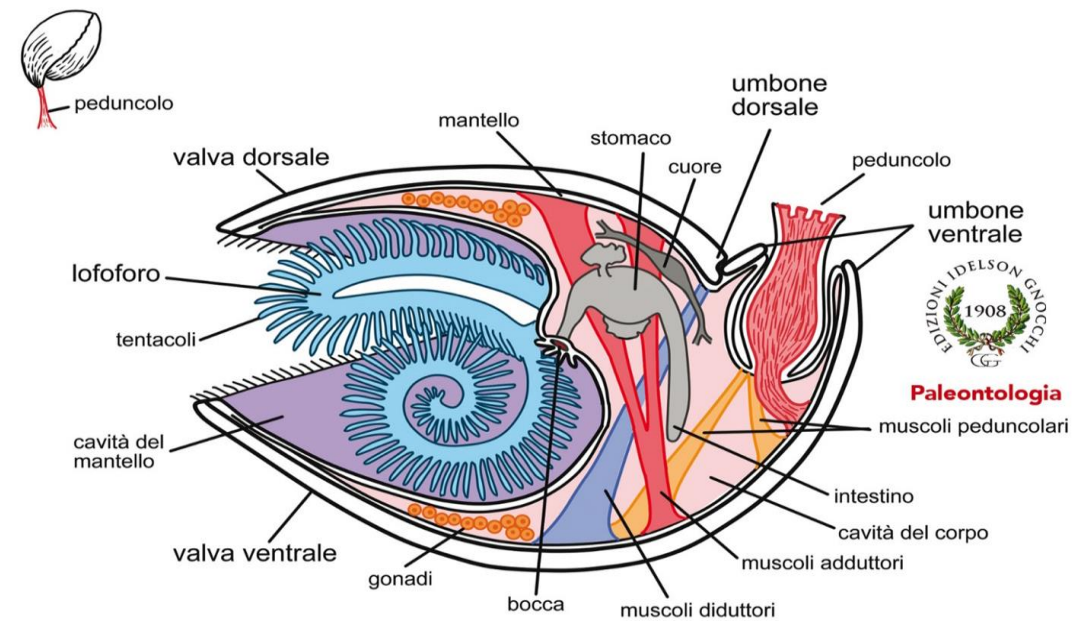
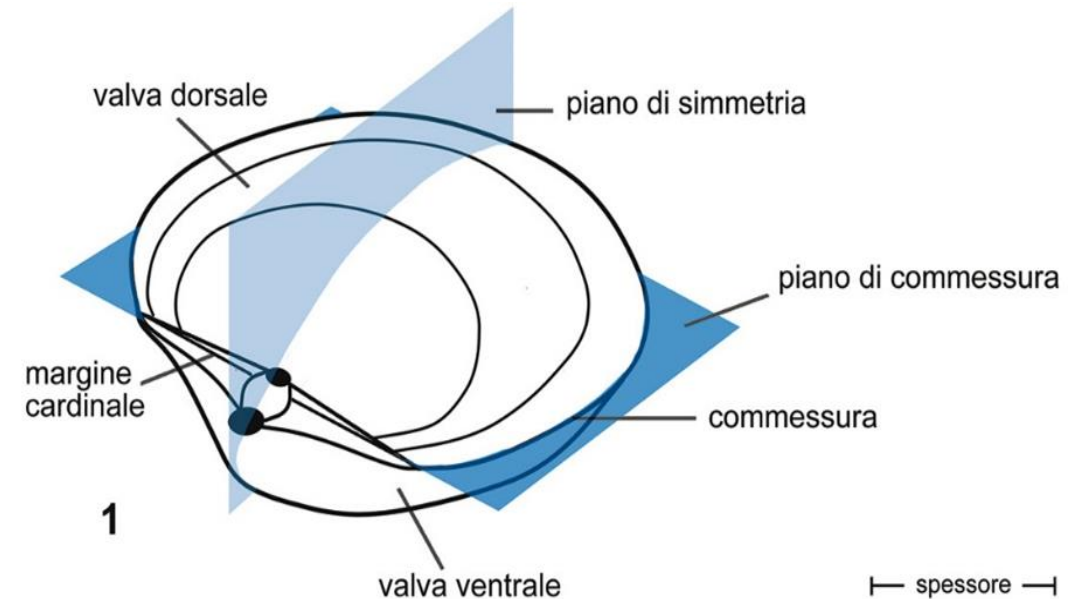


Figura 8.1. Sezione longitudinale di una conchiglia di brachiopode mostrante le due valve (valva dorsale in alto e valva ventrale in basso), il mantello, gli organi principali nella cavità del corpo e la cavità del mantello con il lofoforo.



PHYLUM BRACHIOPODA (Cambriano-Attuale)

Record fossile

- Molto numerosi e diversificati nel Paleozoico.
- Subiscono un pesante crollo della diversità al limite Permo-Trias.
- Oggi rappresentati da circa 380 specie (contro le oltre 30,000 fossili).

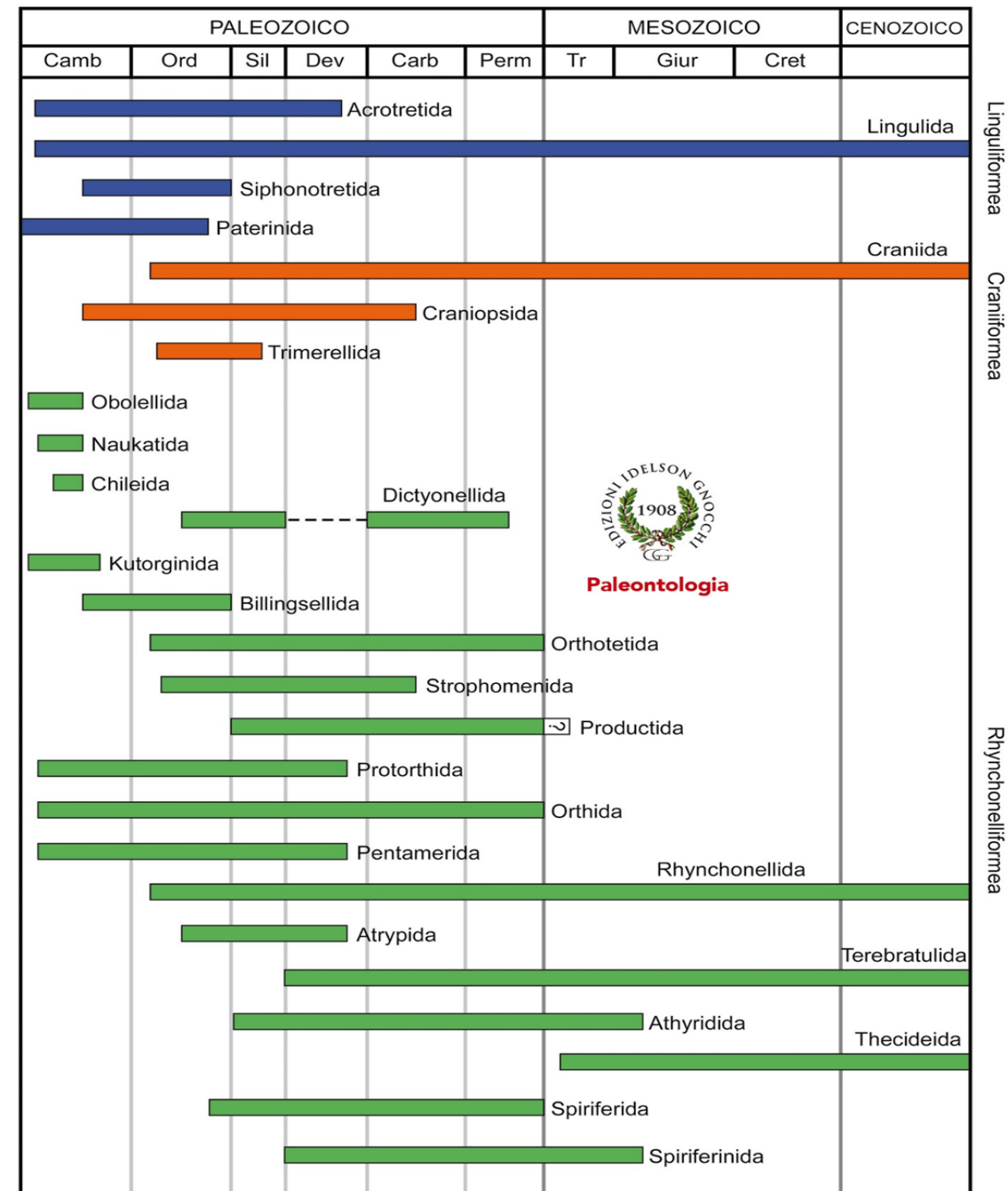
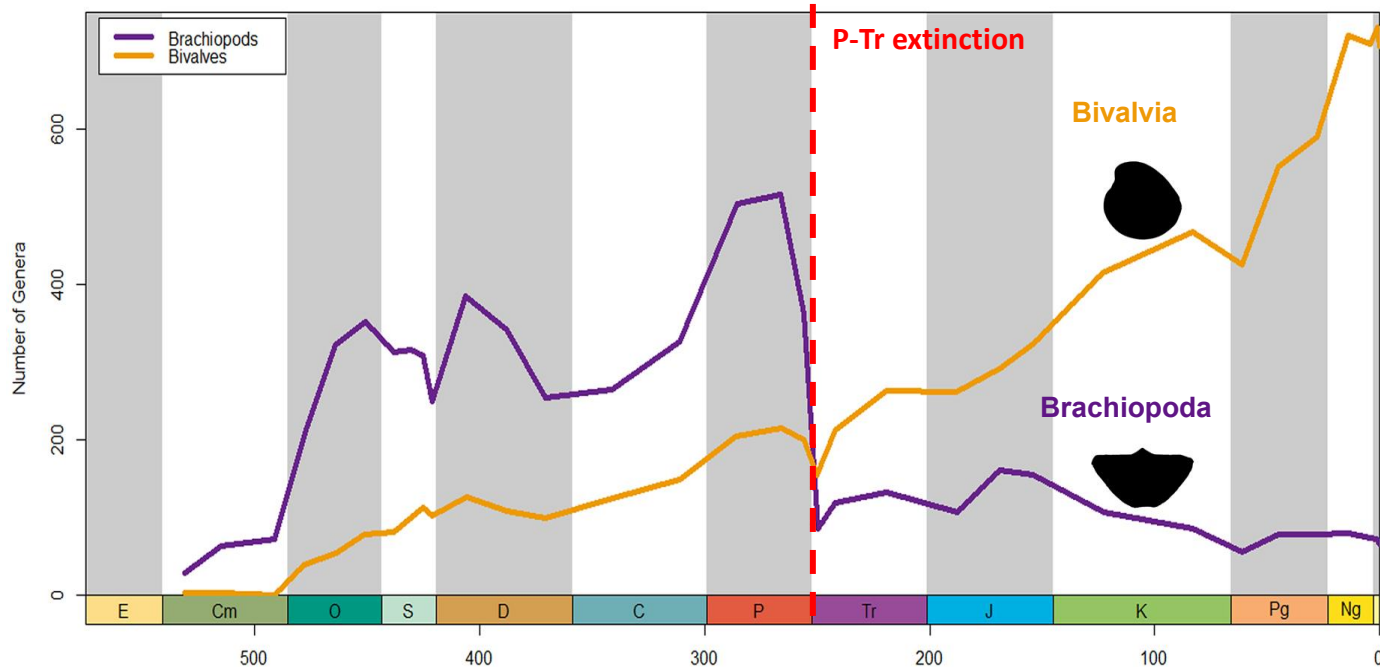


Figura 8.11. Classificazione e distribuzione stratigrafica dei brachiopodi. Modificato da Benton & Harper (2009).

PHYLUM MOLLUSCA (Cambriano-Attuale)

Anatomia generale

- animali celomati a simmetria bilaterale
- acquatici o terrestri, con guscio (carbonatico) o con guscio assente.
- Corpo costituito da capo, piede, e mantello.

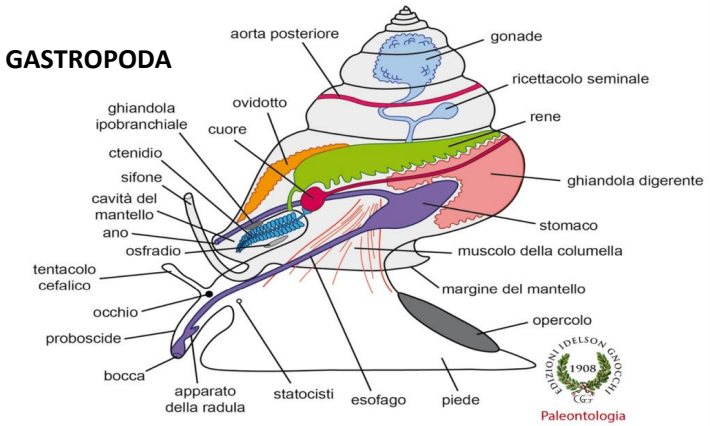
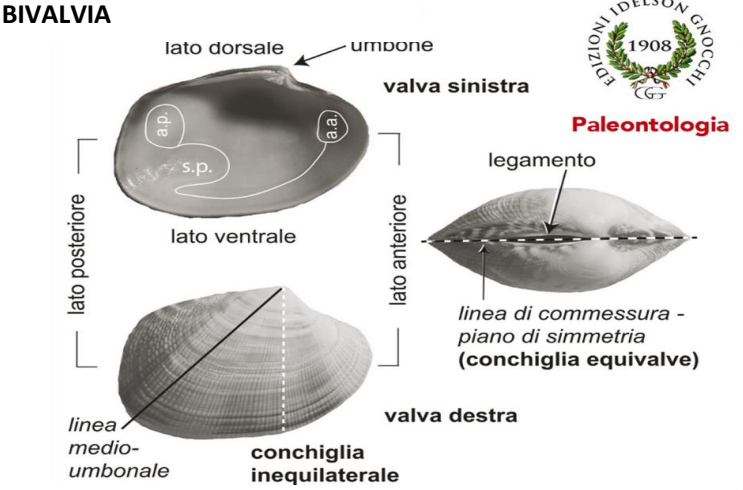


Figura 12.2. Anatomia delle parti molli e loro rapporto con la conchiglia in un gasteropode a spirale alta (femmina). Sinapomorfia dei gasteropodi è la cavità del mantello posta sopra la testa, come conseguenza della torsione della massa viscerale che avviene durante la fase larvale.

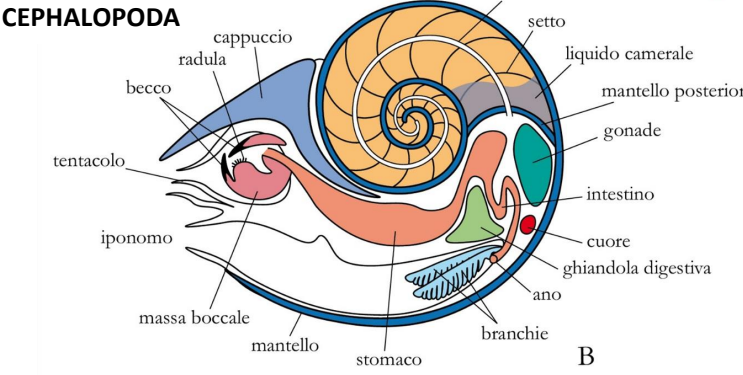


Figura 11.2. Aspetto esteriore e anatomia di Nautilus macromphalus. Semplificato da Ward (1987).

PHYLUM MOLLUSCA (Cambriano-Attuale)

Classificazione

- Suddivisi in 8 classi. Le più rappresentate nel record fossile sono:
 - Bivalvia** (due valve con piano di simmetria parallelo a commessura).
 - Gastropoda** (radula, conchiglia avvolta a spirale e massa viscerale soggetta a torsione)
 - Cephalopoda** (predatori, iponomo, conchiglia dritta o planospirale, suddivisa da setti in camerette)

GASTROPODA

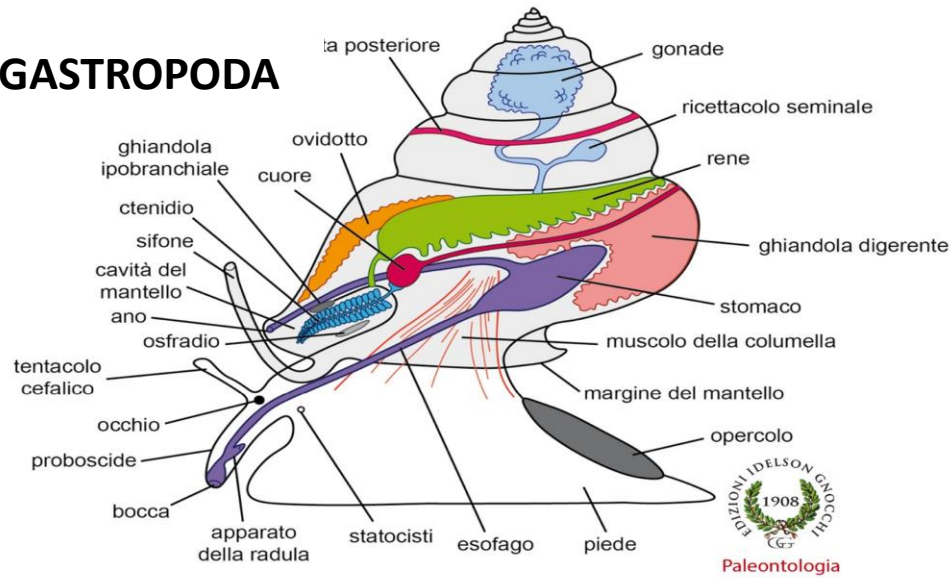


Figura 12.2. Anatomia delle parti molli e loro rapporto con la conchiglia in un gasteropode a spira alta (femmina). Sinapomorfia dei gasteropodi   la cavit  del mantello posta sopra la testa, come conseguenza della torsione della massa viscerale che avviene durante la fase larvale.



CEPHALOPODA

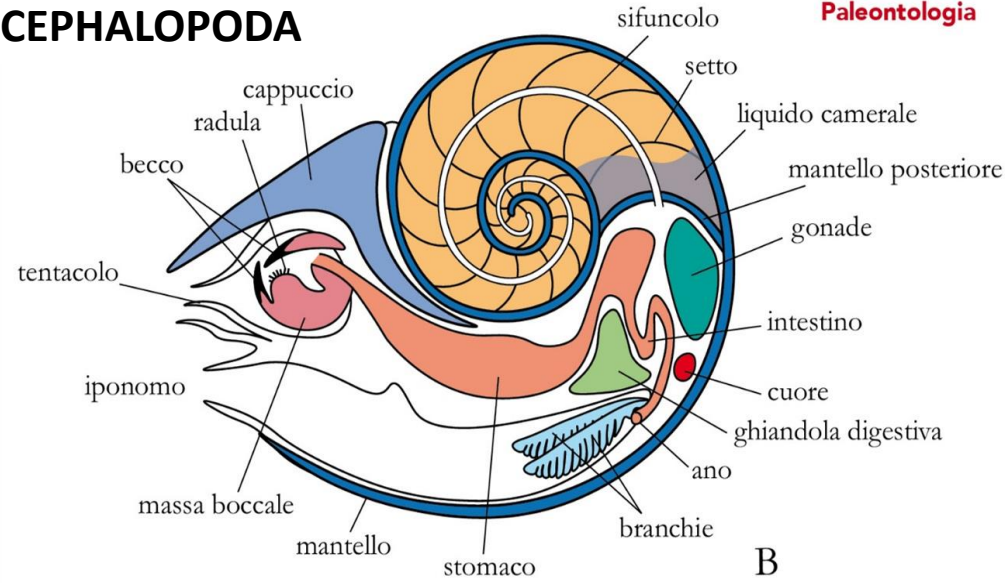
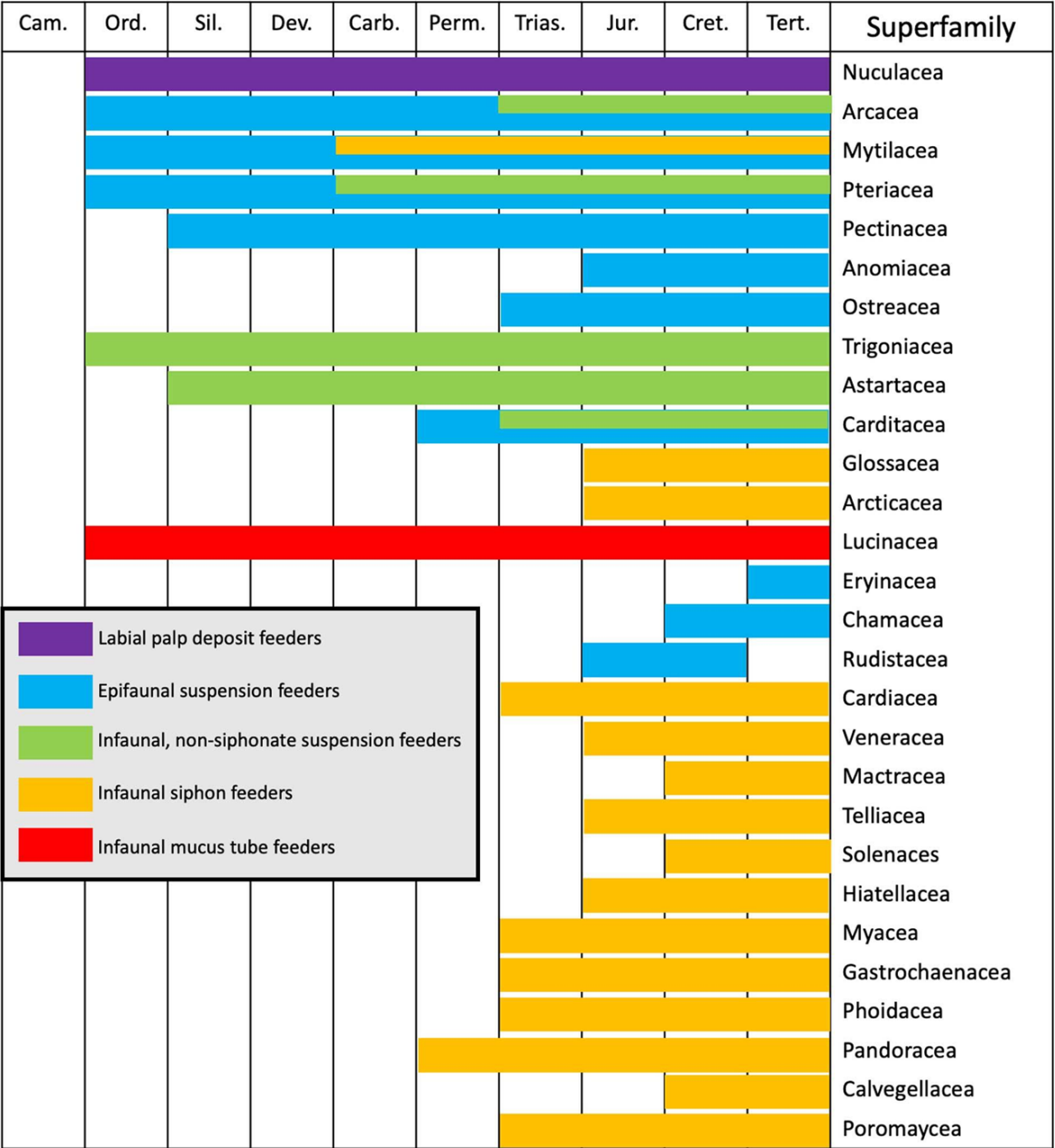


Figura 11.2. Aspetto esteriore e anatomia di Nautilus macromphalus. Semplificato da Ward (1987).

PHYLUM MOLLUSCA (Cambriano-Attuale)

Record fossile dei bivalvi

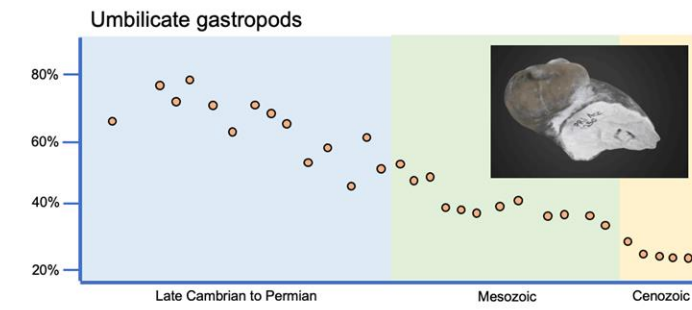
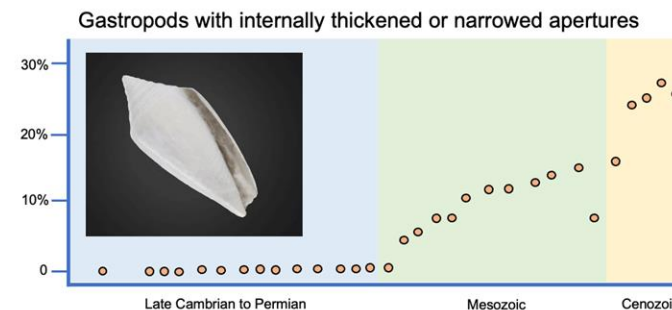
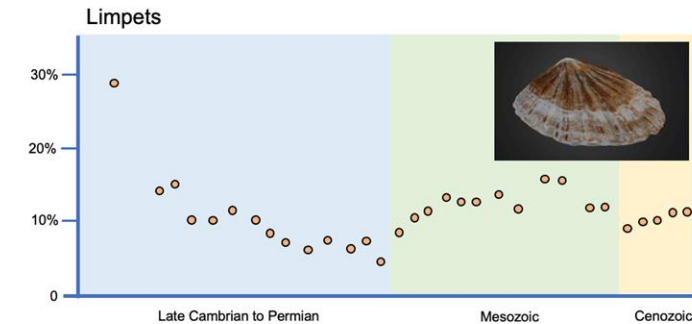
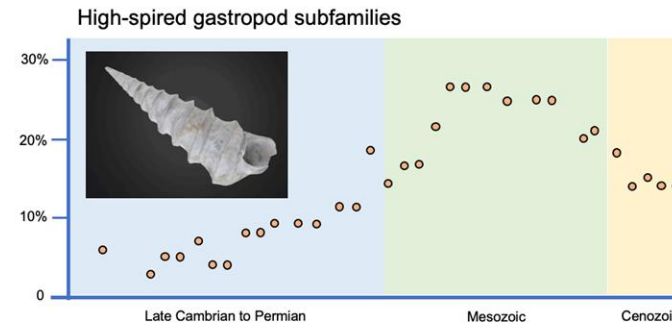
- I gruppi attuali sono presenti dall'Ordoviciano (ma compaiono forse nel Precambriano con la Small Shelly Fauna).



PHYLUM MOLLUSCA (Cambriano-Attuale)

Record fossile dei gasteropodi

- Compaiono nel Cambriano e hanno una rapida diversificazione a partire dal Triassico.
- A seguito del rinnovamento biologico post-estinzione permiana, la comparsa di nuove forme predatorie come gasteropodi Caenogastropoda e Neogastropoda, e di altri grandi organismi (pesci, rettili marini, ecc) ha portato a una "corsa agli armamenti" tra predatori e prede, noto come **Rivoluzione Marina Mesozoica**.
- I gusci dei gasteropodi mesozoici sono più robusti e armati (spine, tubercoli, ostruzioni dell'apertura) rispetto ai gasteropodi paleozoici.



PHYLUM MOLLUSCA (Cambriano-Attuale)

Record fossile dei cefalopodi

- Comparsi nel Cambriano, hanno una rapida diversificazione a partire dall'Ordoviciano ma subiscono un crollo al limite Permo-Trias.
- Nel Paleozoico si evolvono:
 - **Nautiloidea**: molto diffusi nel Paleozoico, *Nautilus* e *Allonautilus* sono gli unici generi ancora oggi presenti.
 - **Ammonoidea**: estinti alla fine del Cretaceo. Importanti per la datazione delle rocce.
 - **Coleoidea**: conchiglia interna (belemniti, seppie e calamari) o assente (polpi).

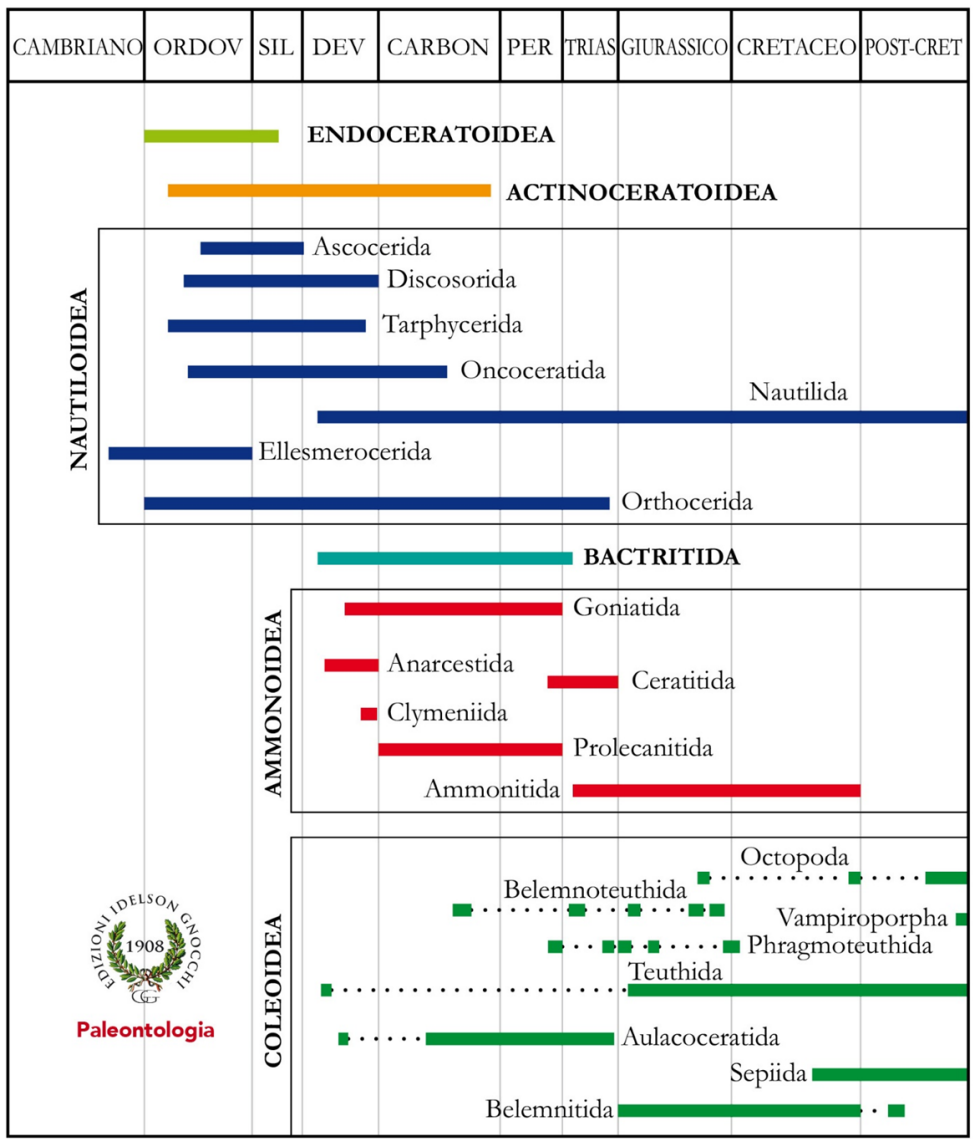
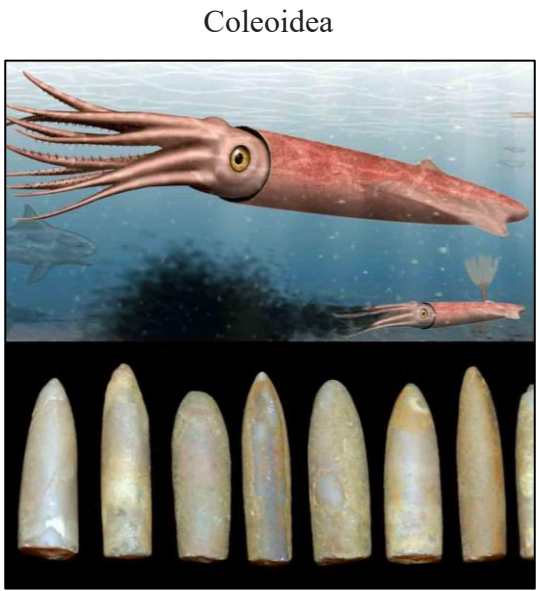


Figura 11.19. Suddivisione sistematica e distribuzione stratigrafica delle 5 sottoclassi della Classe Cefalopoda: Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Nautiloidea, Ammonoidea e Coleoidea. La posizione sistematica dei Bactritida non è ancora chiarita; i rinvenimenti di diversi gruppi di Coleoidea sono sporadici (barre discontinue). Lo schema segue la classificazione di House (1988).

PHYLUM ARTHROPODA (?Precambriano-Attuale)

Anatomia generale

- Corpo metamerico (da 2 a decine di segmenti)
- Esoscheletro chitinico o chitino-calcitico
- Appendici articolate
- Apparato respiratorio molto efficiente (tale da permettere il volo in alcuni gruppi)
- Ontogenesi caratterizzata dalla **muta**

5 subphyla:

- Chelicerata
- Myriapoda
- Crustacea
- Hexapoda
- Trilobitomorpha (estinti)



PHYLUM ARTHROPODA (?Precambriano-Attuale)

Record fossile

- Uno dei maggiori rappresentanti nel record fossile sono i **trilobiti**, artropodi marini vagili comparsi nel Cambriano ed estintisi alla fine del Permiano.

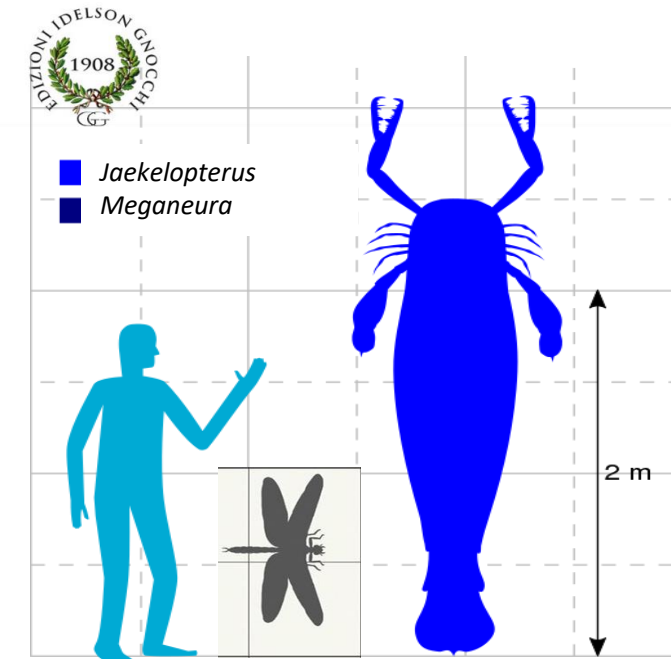


Jaekelopterus



Meganeura

- Alcuni artropodi raggiunsero **notevoli dimensioni** durante il Paleozoico (euripteridi) e nel Mesozoico (*Meganeura*). Tenori di ossigeno più elevati?



PHYLUM ECHINODERMATA (?Precambriano-Attuale)

Anatomia generale

- Deuterostomi (l'ano si forma prima della bocca)
- Simmetria pentaraggiata (primitiva) o bilaterale (derivata) allo stadio adulto
- Sistema vascolare acquifero per locomozione, adesione al substrato e nutrizione.
- Scheletro esterno costituito da piastre calcaree (ossicoli).
- Appendici specializzate per locomozione e protezione (aculei, pedicelli, braccia, etc)
- Marini stenoalini

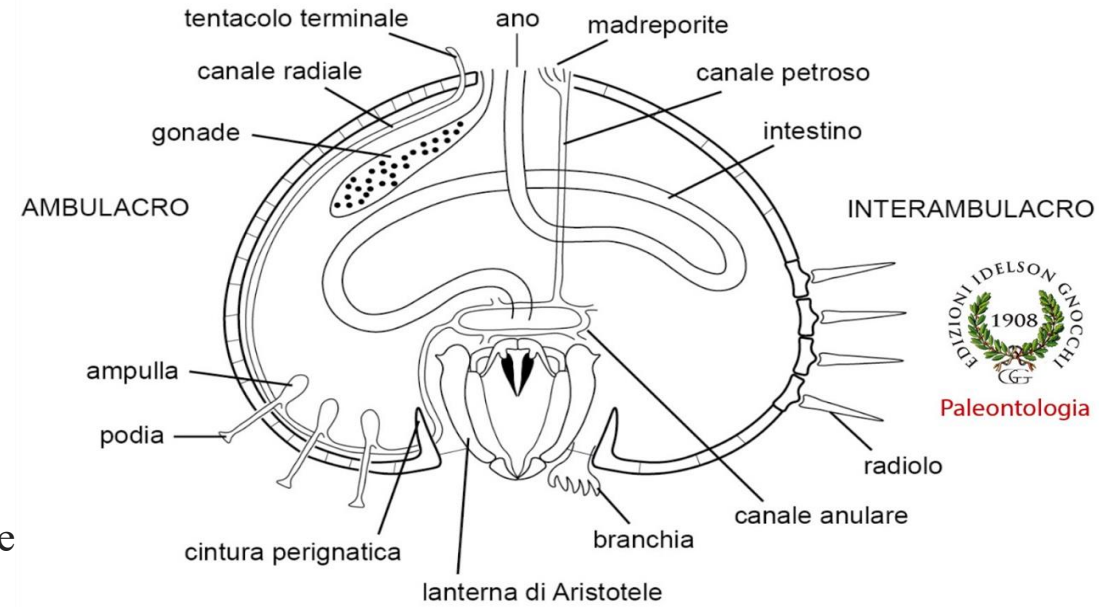


Figura 14.2. Principali caratteristiche anatomiche interne in *Echinus* (echinoide regolare) secondo una sezione verticale passante per un'area ambulacrale (sin.) e interambulacrale (ds.). Modificato da Clarkson (1998).



PHYLUM ECHINODERMATA (?Precambriano-Attuale)

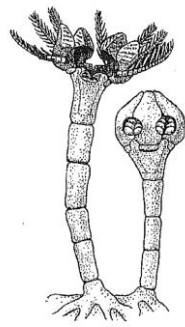
Record fossile

Due gruppi principali:

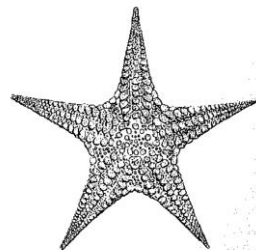
- **Pelmatozoa** (classi Crinoidea, Blastoidea, Cistoidea): **bentonici sessili**
- **Eleutherozoa** (classi Echinoidea, Holoturoidea, Asteroidea, Ophiuroidea): **bentonici vagili**



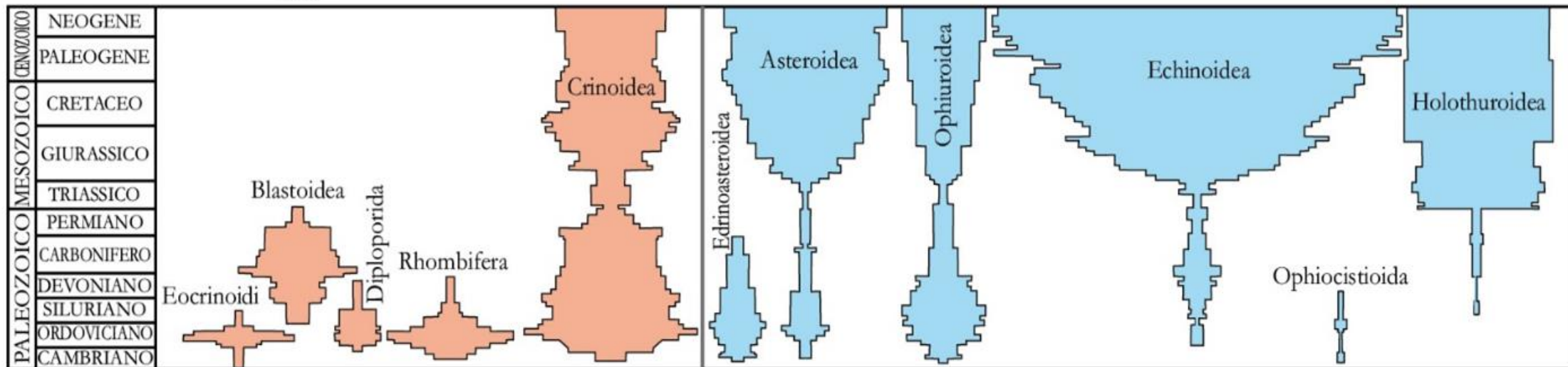
Classe Blastoidea



Classe Crinoidea



Classe Asteroidea



PELMATOZOA

ELEUTHEROZOA

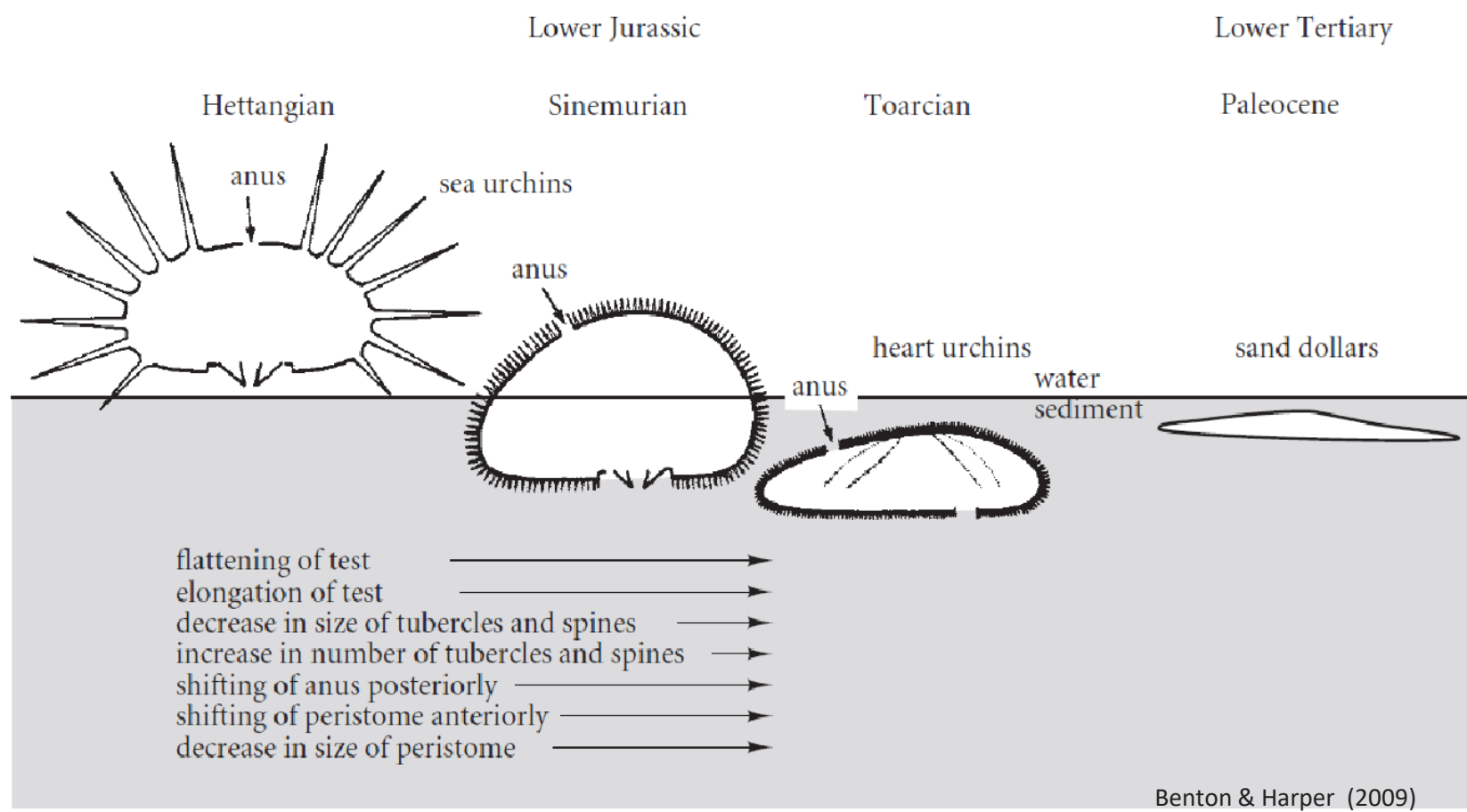
PHYLUM ECHINODERMATA (?Precambriano-Attuale)

Record fossile

- Il record fossile mostra come gli Echinoidei (ricci di mare) nel Giurassico Inferiore, a partire da forme "regolari" (epifaunali a simmetria radiale, con ano apposto alla bocca) si siano evolute le forme "irregolari" (infaunali a simmetria bilaterale, con ano che si sposta posteriormente).

Cause:

- occupazione di una nuova nicchia ecologica da sfruttare (il sedimento profondo).
- protezione dai predatori



PHYLUM HEMICHORDATA (?Cambriano-Attuale)

- Oggi rappresentati da Pterobranchi come *Cephalodiscus*, comprendono piccoli organismi bentonici di acque profonde, con disco cefalico piatto, collare con 5-9 paia di braccia per nutrirsi, un tronco sacciforme, con intestino e gonadi, e **fessure branchiali**. Posteriormente un peduncolo contrattile è fornito di ventosa per il fissaggio. Ano e bocca sono presenti e separati.
- Alcuni hemicordati, gli Enteropneusti come *Saccoglossus*, hanno una lunga proboscide che s'innesta in un collareto. Anteriormente, il lungo corpo vermiforme presenta piccoli pori: sono le **fessure branchiali**. Ano e bocca sono presenti e separati.
- Anche se questi gruppi sono considerati separati dai cordati, la presenza di un **ano che si forma prima della bocca**, di **fessure branchiali** e di **cellule nervose giganti del midollo**, li rende strettamente imparentati con i cordati.

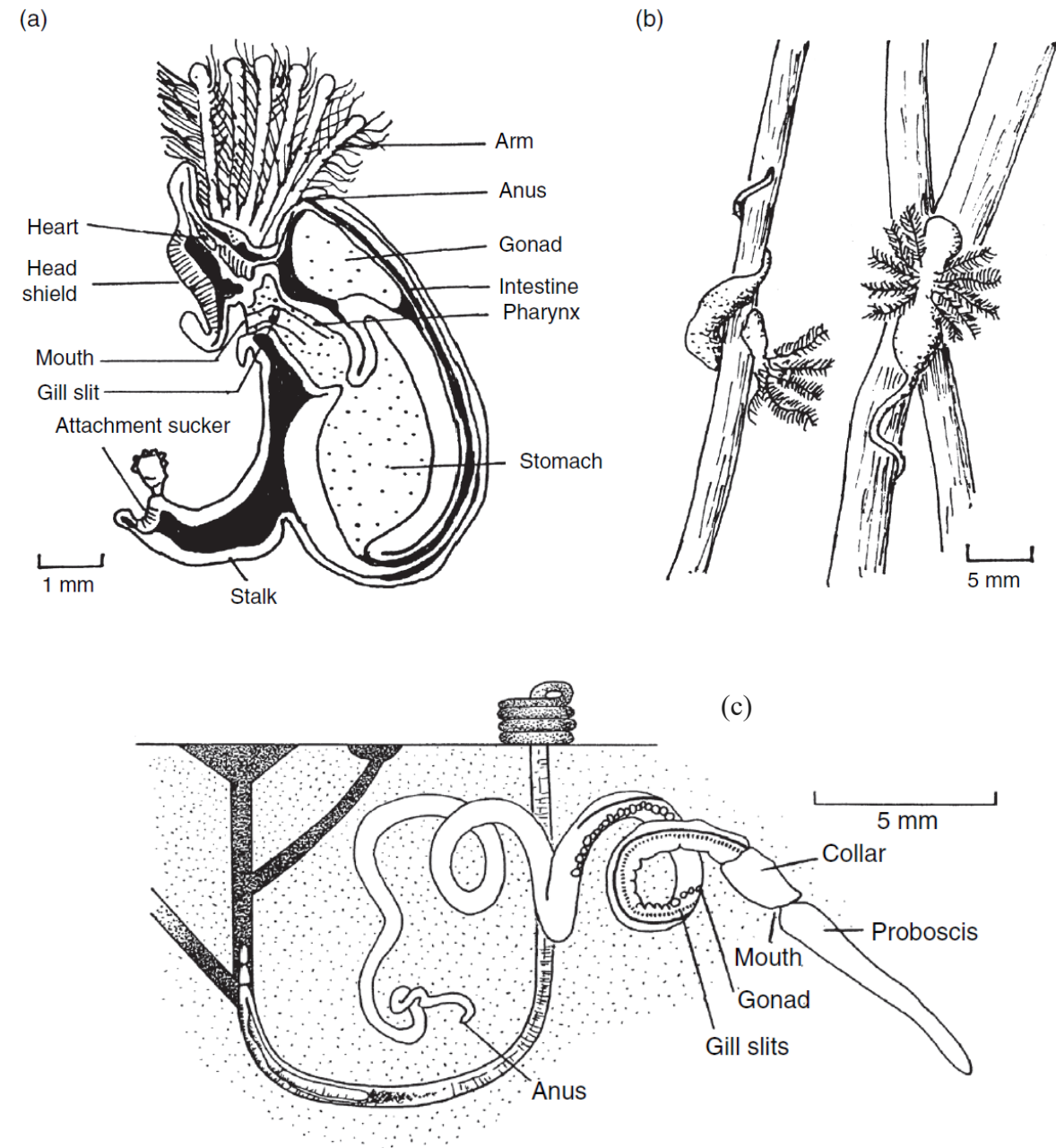
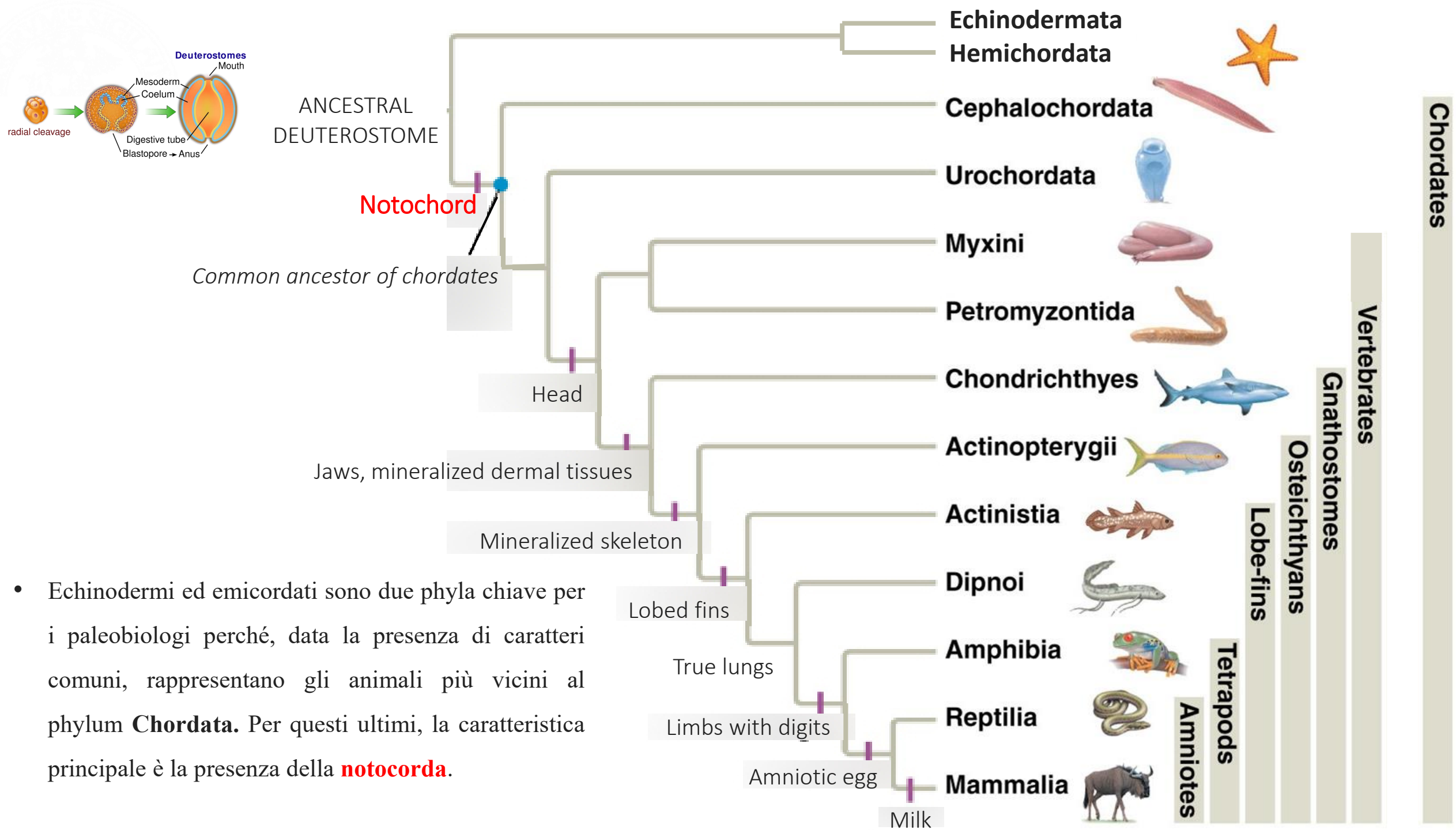


Figure 1.4 Typical hemichordates: (a) the pterobranch *Cephalodiscus*, internal anatomy and (b) mode of life; (c) the enteropneust *Saccoglossus*, mode of life and external anatomy. Source: Adapted from Jefferies (1986) and other sources.



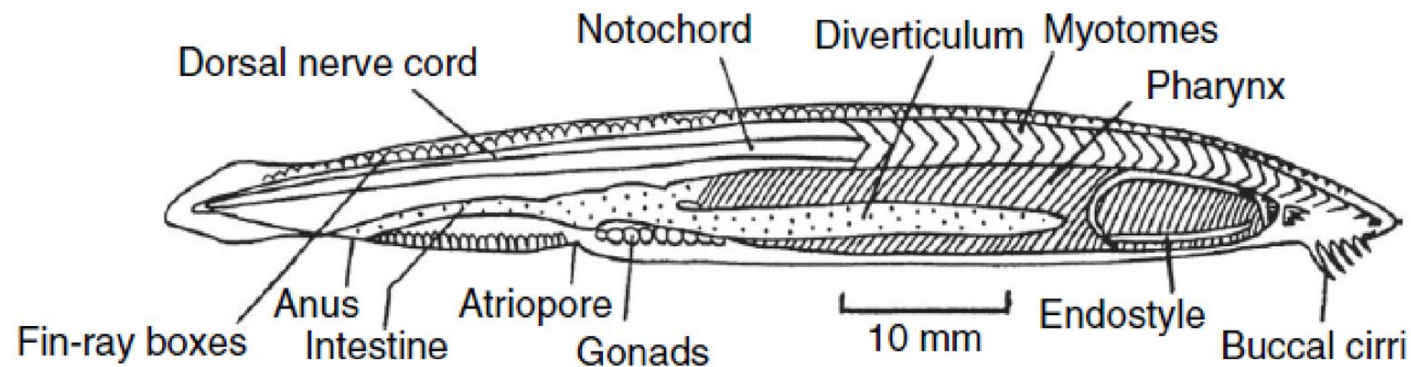
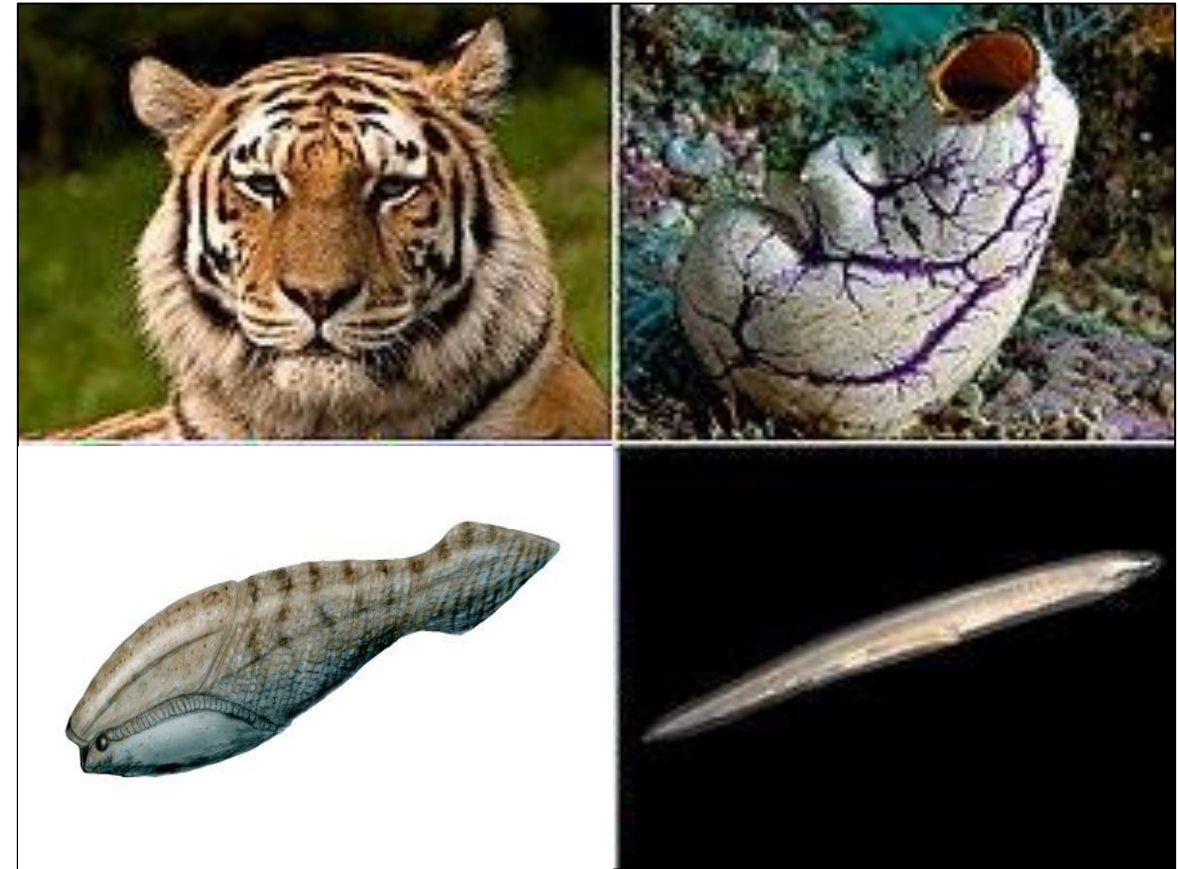
- Echinodermi ed emicordati sono due phyla chiave per i paleobiologi perché, data la presenza di caratteri comuni, rappresentano gli animali più vicini al phylum **Chordata**. Per questi ultimi, la caratteristica principale è la presenza della **notocorda**.

PHYLUM CHORDATA (Cambriano-Attuale)

Anatomia generale

5 caratteri principali (sinapomorfie):

- **Notocorda** (struttura cartilaginea che si estende lungo il corpo), presente in almeno uno stadio dello sviluppo.
- Cordone nervoso dorsale (sistema nervoso)
- Fessure faringee (es. branchie)
- Endostilo (organo di filtraggio che presiede all'alimentazione = tiroide nei vertebrati)
- Coda post-anale



Tre subphyla:

- **Urochordata**
- **Cephalochordata**
- **Vertebrata (=Craniata)**

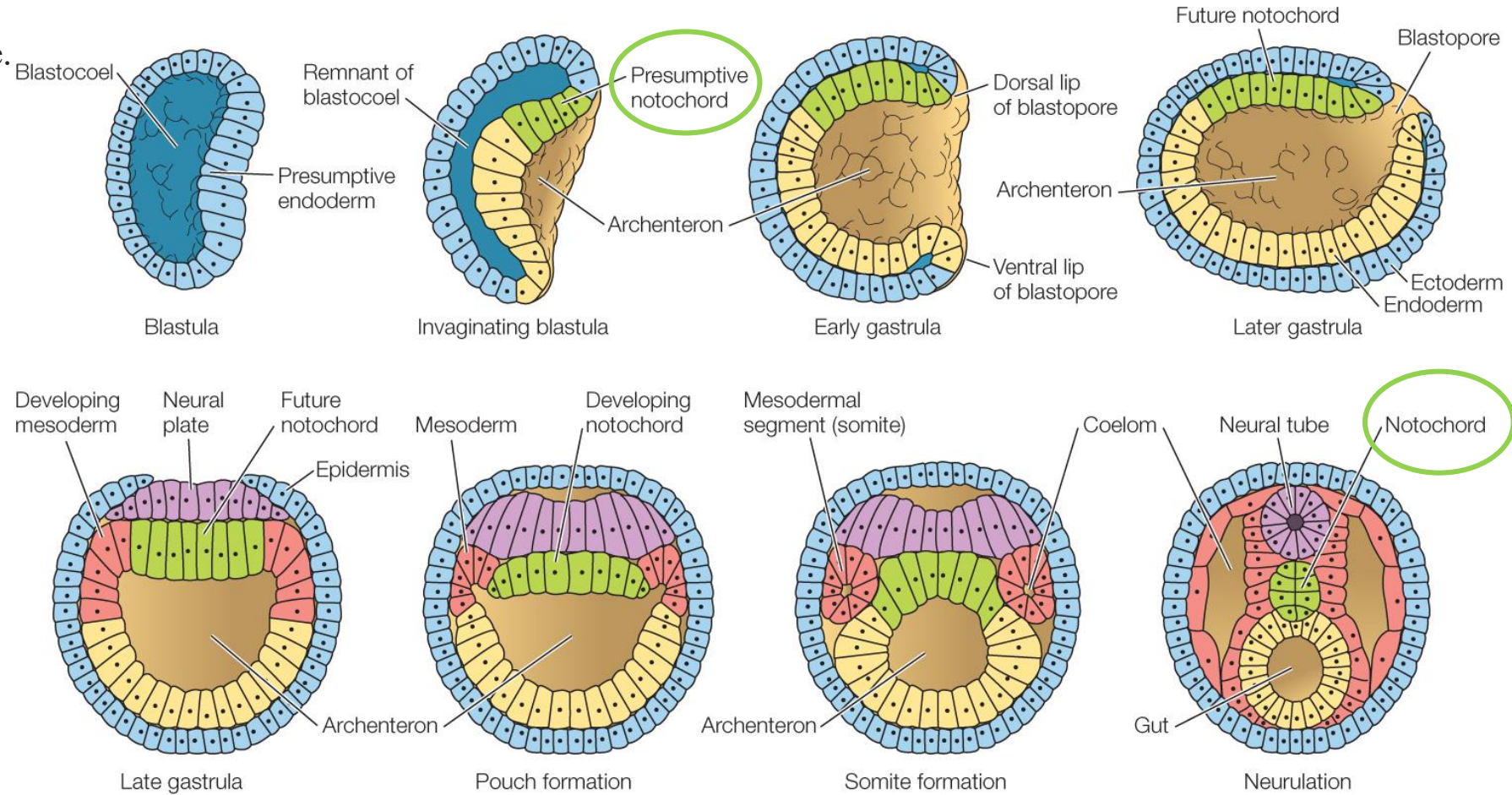
PHYLUM CHORDATA (Cambriano-Attuale)

L'origine della notocorda

Sono state avanzate due ipotesi principali per l'origine della notocorda:

1) La **Teoria *de novo*** afferma che la notocorda sarebbe una struttura di nuova formazione (*de novo*) che si sarebbe formata dall'**archenteron** (la prima cavità che si forma in un embrione durante il processo di gastrulazione) in un antenato comune a tutti i cordati, che aveva una morfologia semplice e senza sistema nervoso centrale.

La notocorda sarebbe stato un
carattere adattativo e avrebbe
avuto funzione di sostegno del
corpo.



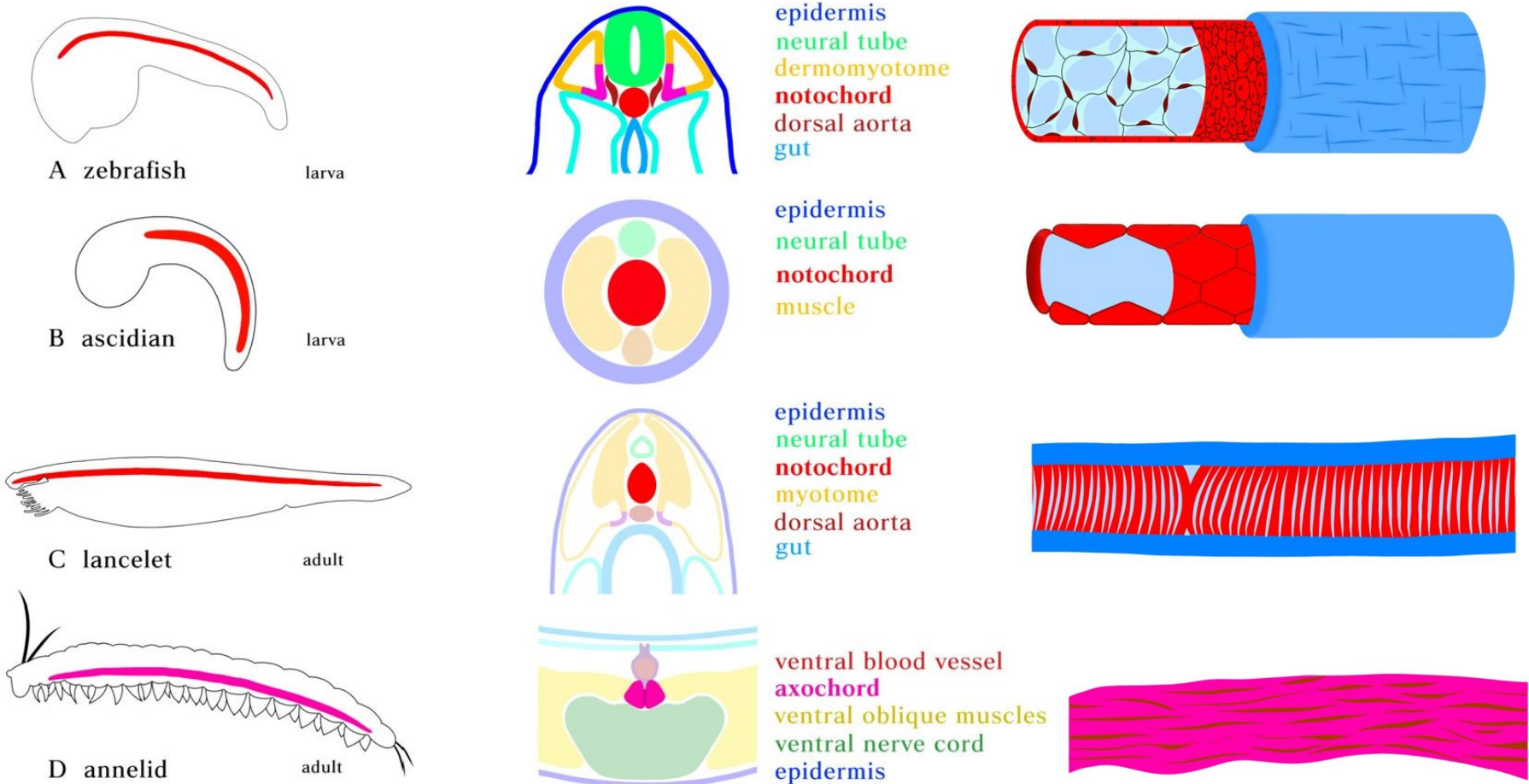
PHYLUM CHORDATA (Cambriano-Attuale)

L'origine della notocorda

2) La **Teoria dell'assocorda**, propone invece che la notocorda si sarebbe evoluta dal tessuto muscolare della linea mediana, il cosiddetto assocorda, in un antenato comune a Echinodermata, Hemichordata e Chordata, forse vicino agli anellidi.

Prove strutturali e molecolari indicano che il muscolo della linea mediana degli attuali anellidi sarebbe un lontano omologo della notocorda.

Questa ipotesi sarebbe in contrasto al fatto che la notocorda sia una caratteristica unica dei cordati.



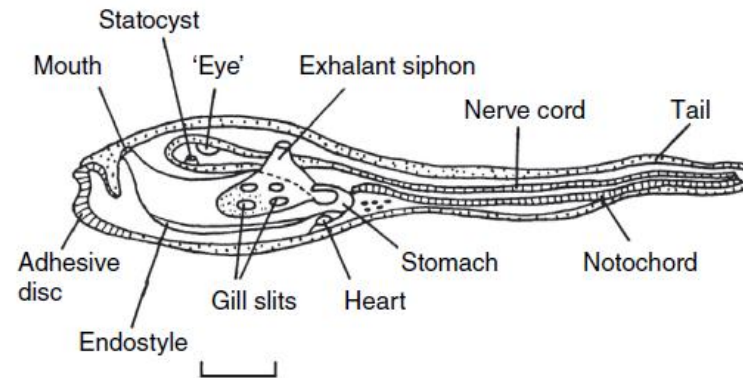
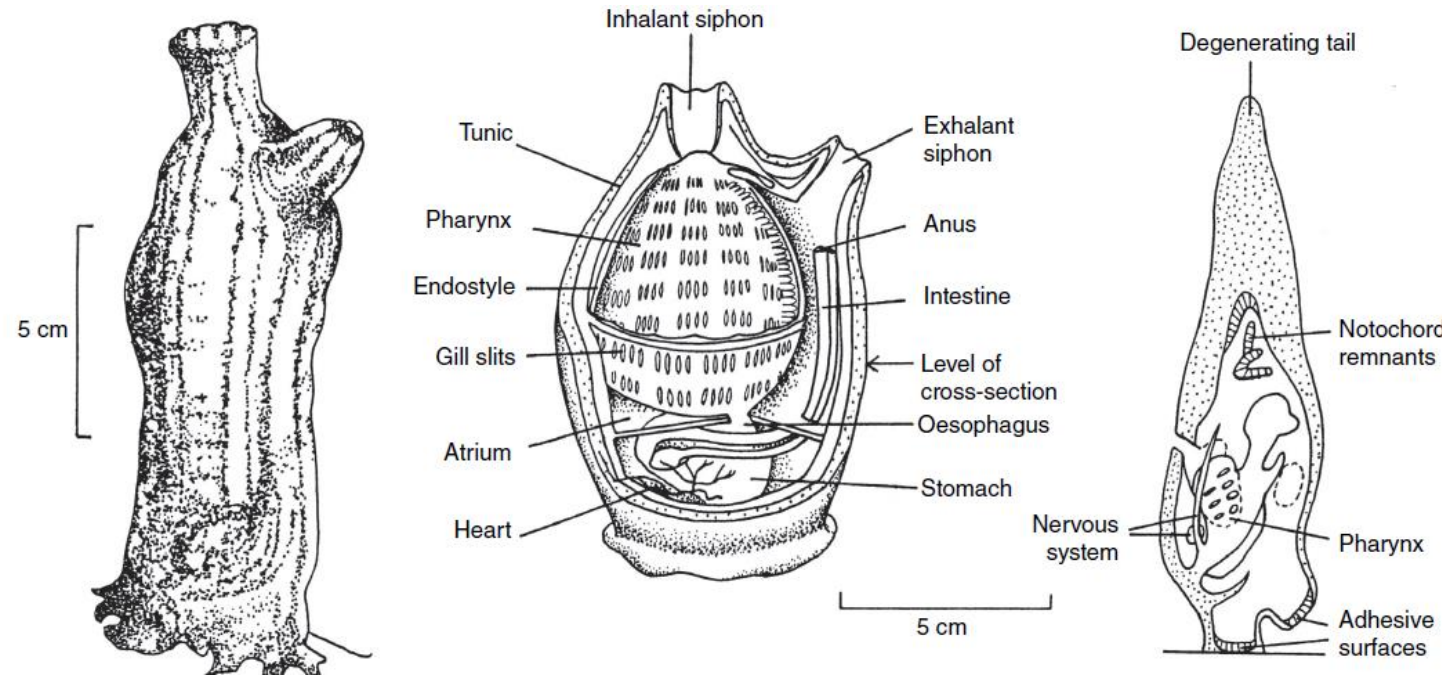
PHYLUM CHORDATA (Cambriano-Attuale)

Subphylum Urochordata

Oggi sono rappresentati dai **tunicati** come *Ciona* che vive attaccato alle rocce nei mari di tutto il mondo. È un organismo simile alle spugne, alto 100–150 mm con una pelle esterna traslucida (la tunica) e due aperture, o sifoni, nella parte superiore (bocca e ano). Allo stadio adulto non ha una notocorda.

Perché sono allora considerati cordati ?

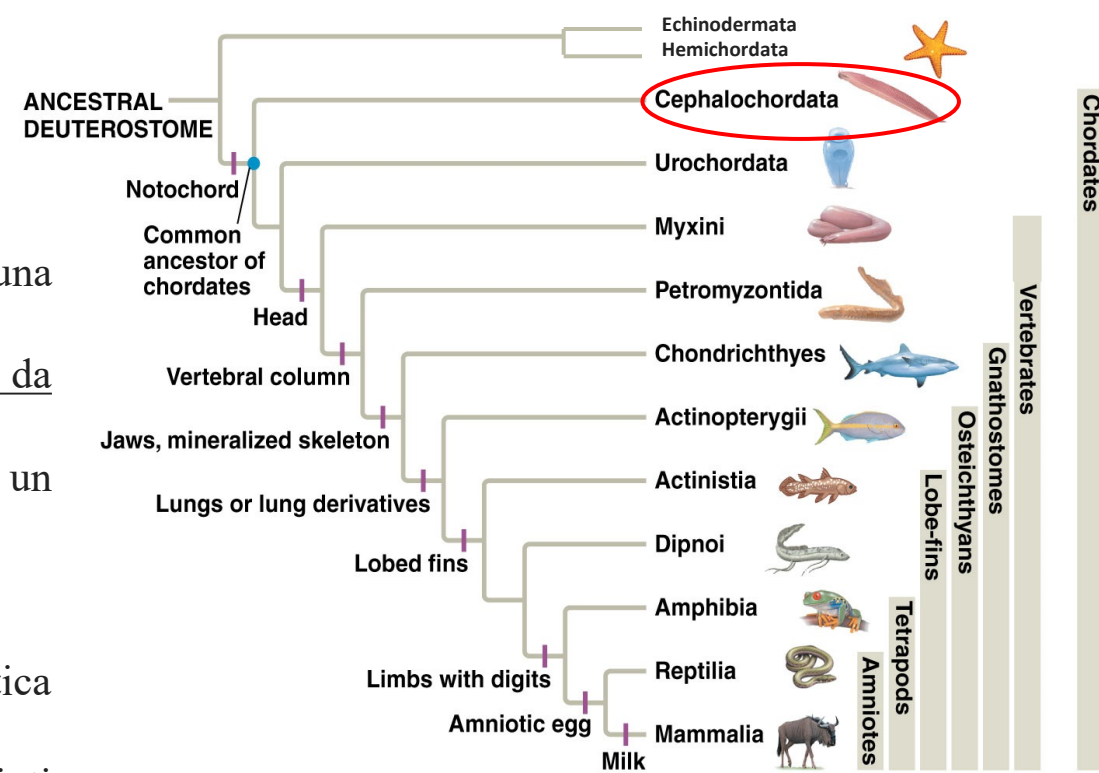
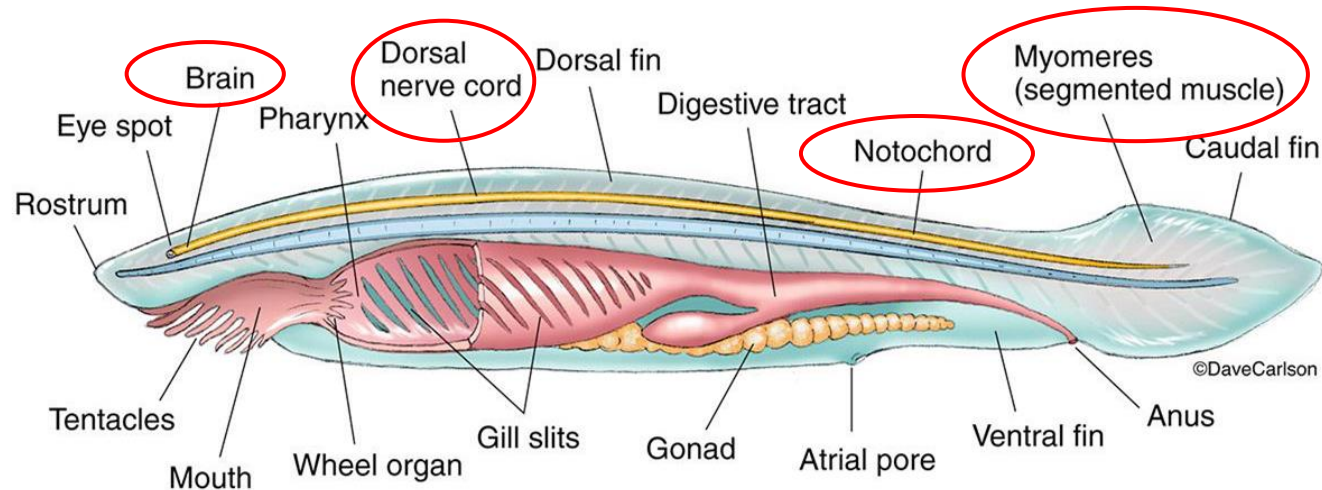
1. Allo stadio larvale i tunicati hanno una **notocorda**.
2. Ci sono muscoli su entrambi i lati della notocorda che si contraggono alternativamente, producendo il movimento.
3. La larva ha anche un **cordone nervoso dorsale**, che corre lungo la coda appena sopra la notocorda, e questo si espande nella parte anteriore in un cervello molto semplice che include un sensore di luce.



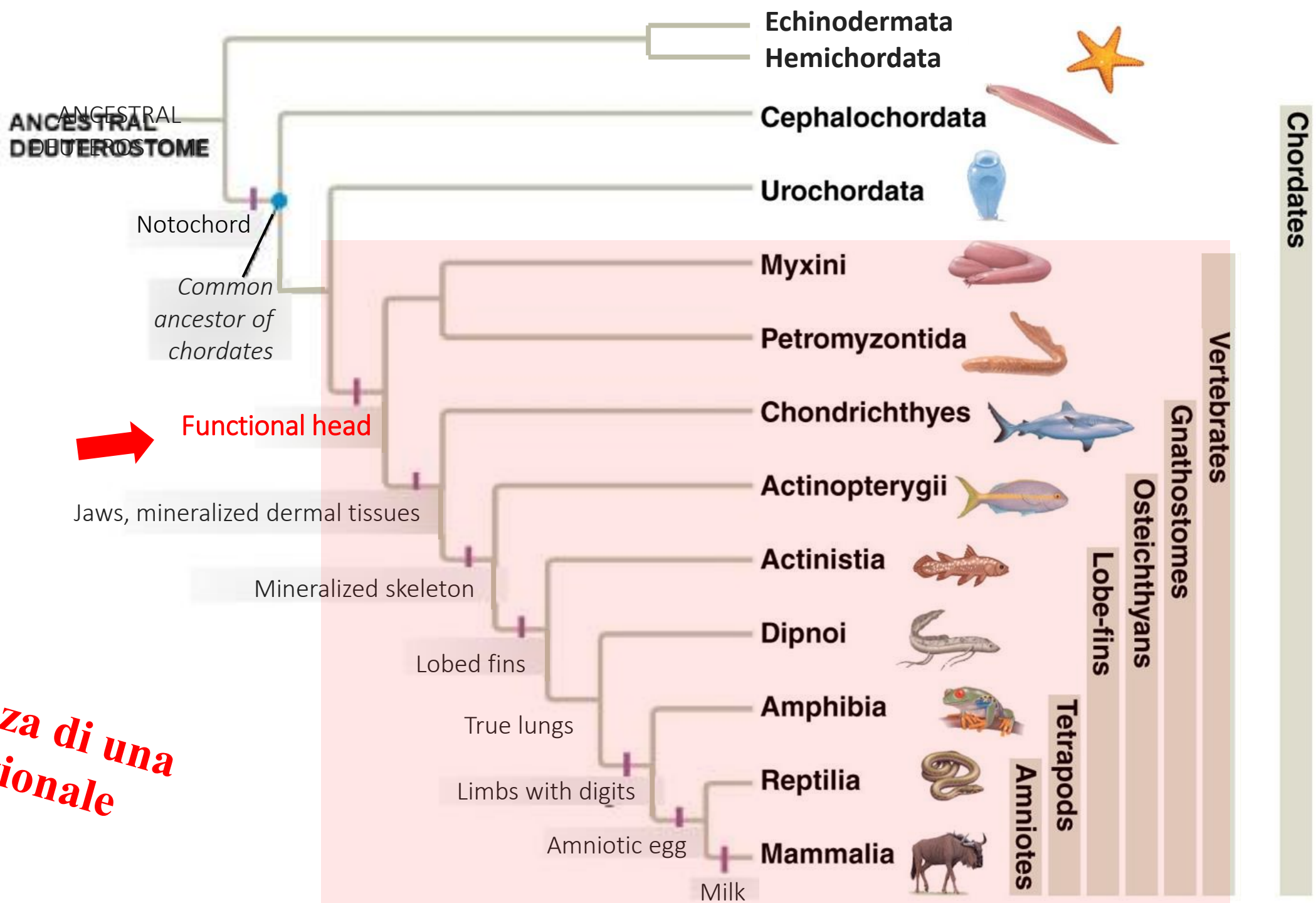
PHYLUM CHORDATA (Cambriano-Attuale)

Subphylum Cephalochordata

- Oggi sono rappresentati dall'anfiosso (*Branchiostoma*) che somiglia ad una giovane lampreda. L'anfiosso a differenza di *Ciona* mostra tutti i caratteri da cordato (notocorda, miotomi, cordone neurale, coda postnatale, e perfino un abbozzo di cervello) anche allo stadio adulto.
- Sembra quasi un vertebrato ma non lo è ancora per l'assenza di una caratteristica che sarà invece il carattere chiave del subphylum Vertebrata (anche conosciuti come Craniata), ovvero...

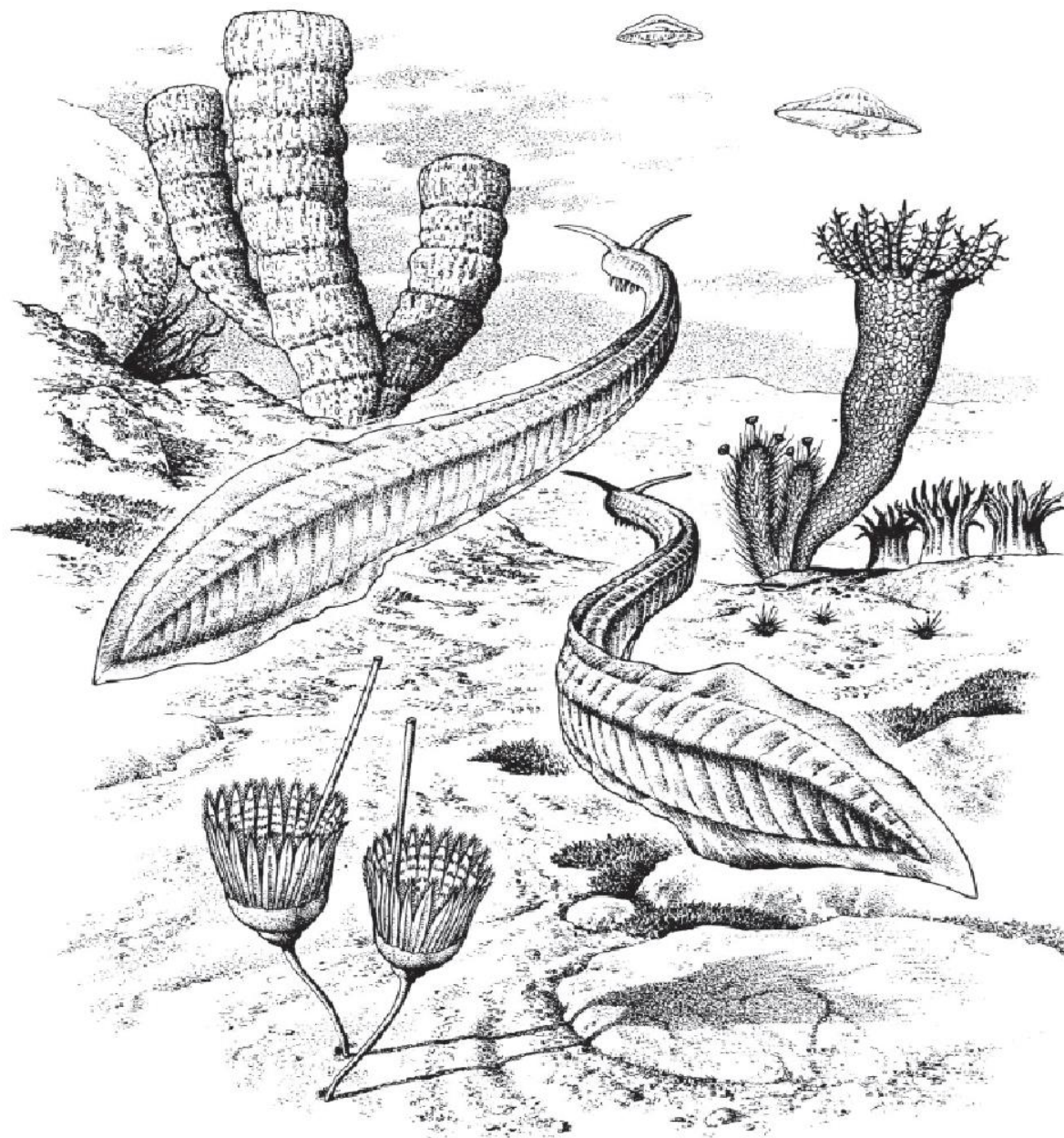


L'attuale anfiosso *Branchiostoma* (Cephalochordata) ben sintetizza le caratteristiche che doveva possedere un vertebrato basale



...la presenza di una testa funzionale

6.6 L'Origine dei Vertebrati



...alla prossima
lezione!