



6.7.2 L'origine delle mascelle



I vantaggi del possedere le mascelle

1) Aumentano le modalità di assunzione del cibo

- ... tramite l'afferrare, mordere, tagliare, tritare, schiacciare, risucchiare, ecc...
- Gli agnati paleozoici erano esclusivamente detritivori e forse filtratori. La comparsa delle mascelle è dunque un momento unico nella Storia della Vita, e fondamentale per l'evoluzione dei vertebrati.
- L'aumento delle modalità di assunzione del cibo permetterà di aumentare la varietà di cibi che è possibile assumere... Di conseguenza, aumentano le nicchie ecologiche da esplorare!
- Le mascelle permettono ora di afferrare prede sfuggenti: è proprio tra i primi pesci gnatostomi che **compaiono i primi vertebrati predatori**.





I vantaggi del possedere le mascelle

1) Aumentano le modalità di assunzione del cibo

- La comparsa dei predatori costituisce una spinta evolutiva verso una maggiore efficienza nella locomozione per inseguire o fuggire, attraverso **modificazioni dello scheletro caudale e della copertura dermica**.
- Anche **detritivori e filtratori** sono avvantaggiati dalla comparsa delle mascelle, perché aumenta l'efficacia di assunzione.



- 2) **Difesa e attacco.** Un'arma in più per difendersi dai predatori e attaccare rivali nella competizione intraspecifica (sessuale, territoriale, ecc).

I vantaggi del possedere le mascelle

3) Maggiori probabilità di accoppiamento. E' possibile ora trattenere il partner durante la copula.

➤ Dunque, aumentano le probabilità di fecondazione e la trasmissione dei propri geni.



4) Difesa della prole. E' possibile trattenere le uova e le larve all'interno della propria bocca e difenderle.

➤ Aumentano così le probabilità che la propria prole raggiunga l'età adulta, e quindi la trasmissione dei propri geni.

Origine delle mascelle

Esistono diverse teorie:

1. La Teoria Classica
2. Ipotesi Neoclassica (o della Ventilazione)
3. Ipotesi del Velum
4. Ipotesi Eterotopica
5. Ipotesi del confinamento mandibolare
6. Ipotesi dello shift mediolaterale
7. Hox-hypothesis
8. Ipotesi della co-opzione

BIOLOGICAL
REVIEWS

Biol. Rev. (2016), 91, pp. 611–657.
doi: 10.1111/brv.12187

Cambridge
Philosophical Society

Fishing for jaws in early vertebrate evolution: a new hypothesis of mandibular confinement

Tetsuto Miyashita*

Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9, Canada

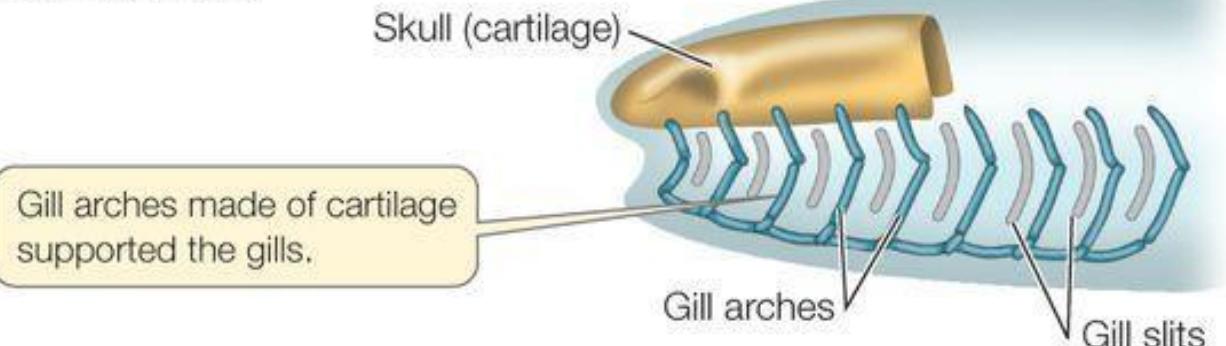
Origine delle mascelle

1. La Teoria Classica

Formulata da de Beer nel 1937, ipotizza che le mascelle si siano formate da archi branchiali anteriori modificati. Negli agnati, le fessure branchiali sono separate da archi ossei o cartilaginei che sostengono le branchie.

- Un ipotetico vertebrato ancestrale si sarebbe evoluto in uno gnatostomo basale a seguito della fusione e modifica dei 3 archi branchiali anteriori (con perdita di 4 fessure branchiali):
- Il primo arco branchiale formò parti del palato primario.
- Il secondo arco formò il palatoquadrato (mascella) e la cartilagine di Meckel (la mandibola).
- Il terzo arco formò parte del sospensorio (il complesso di ossa che articolano le mascelle al cranio).

Jawless fishes

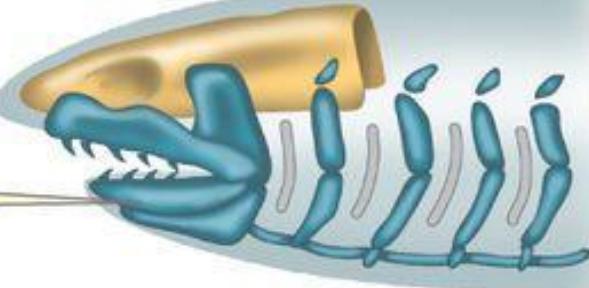
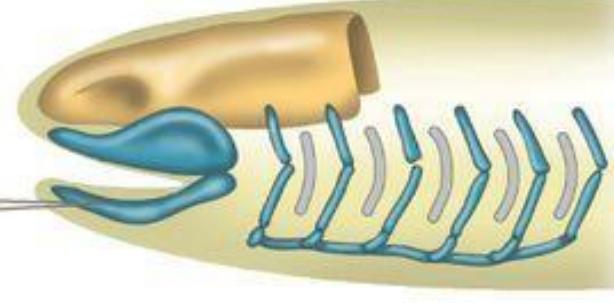


Early jawed fishes
(placoderms, now extinct)

Some anterior gill arches became modified to form jaws, which at first had no teeth.

Modern jawed fishes
(cartilaginous and ray-finned fishes)

Additional gill arches help support heavier, more efficient jaws, which in turn, support teeth.



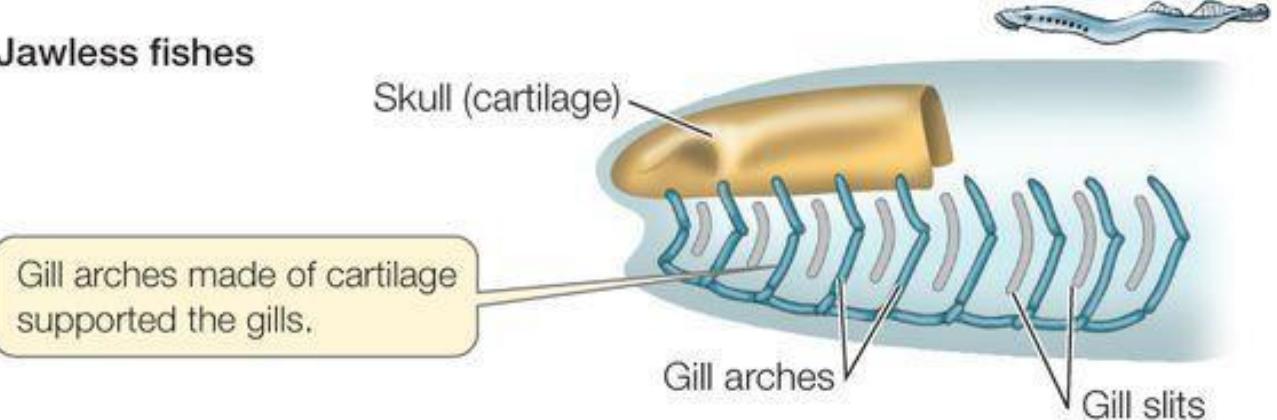
Origine delle mascelle

1. La Teoria Classica

Critiche:

- La Teoria Classica è stata successivamente criticata perché considerata "pura teoria".
- Sarebbe incompatibile con prove fossili, anatomiche e di sviluppo.
- In particolare, richiederebbe la presenza di un ipotetico antenato (o meglio, di una "forma di transizione") con morfologia in realtà mai vista nella documentazione fossile.

Jawless fishes

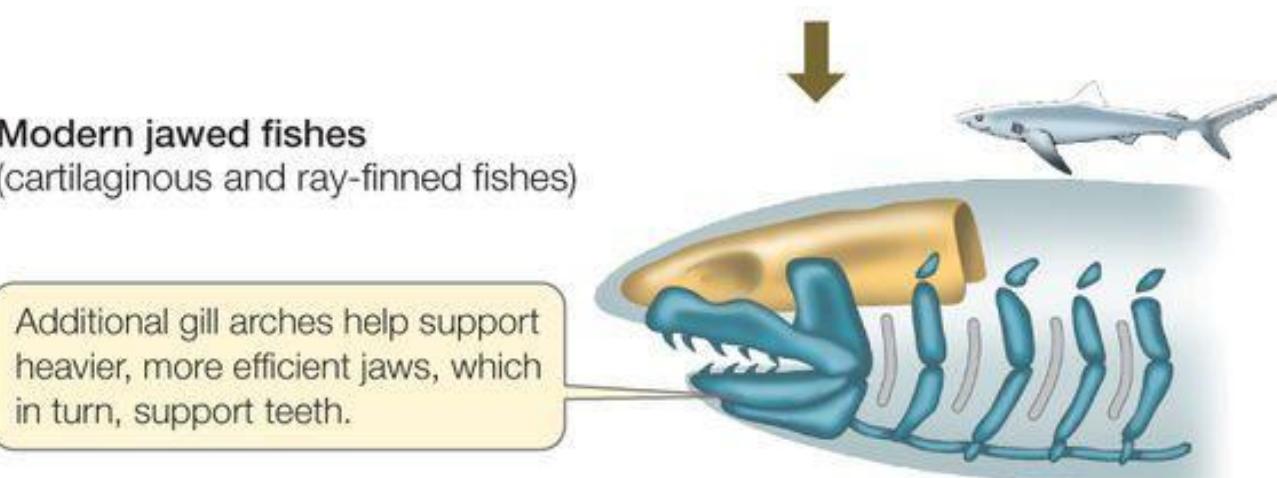
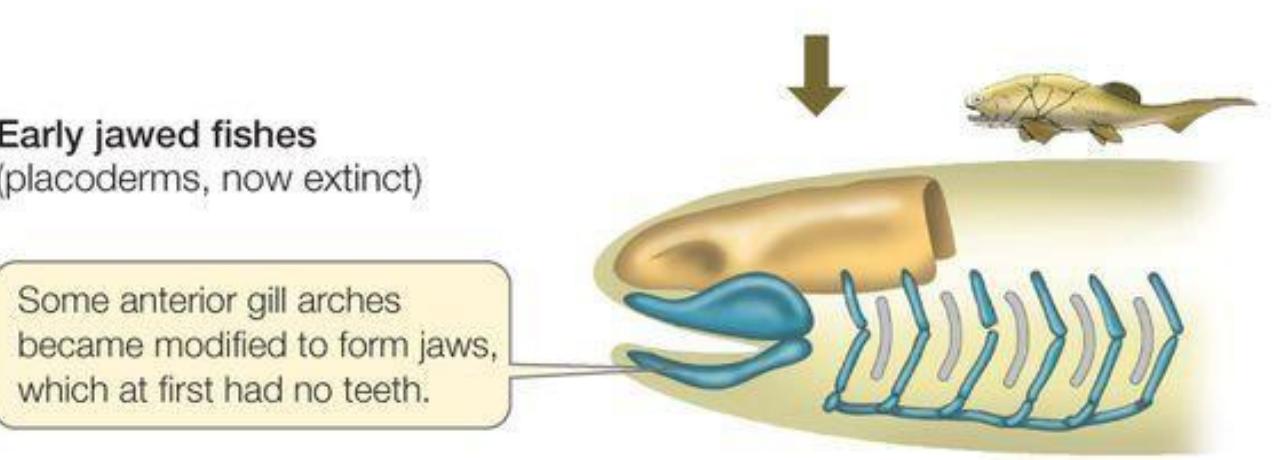


Early jawed fishes (placoderms, now extinct)

Some anterior gill arches became modified to form jaws, which at first had no teeth.

Modern jawed fishes (cartilaginous and ray-finned fishes)

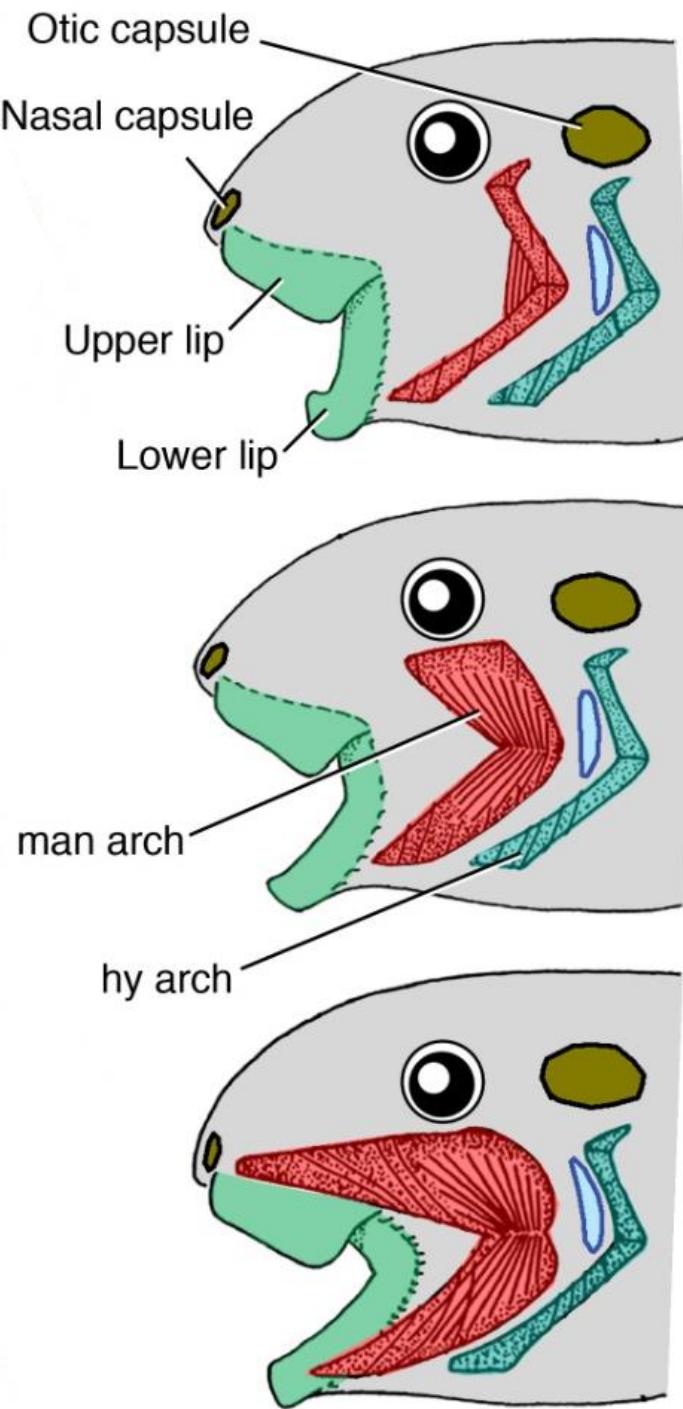
Additional gill arches help support heavier, more efficient jaws, which in turn, support teeth.



Origine delle mascelle

2. Ipotesi Neoclassica (o della Ventilazione)

- Formulata da Jon Mallatt negli anni '90, suggerisce che **le mascelle si sarebbero inizialmente evolute per migliorare la qualità della respirazione.**
- Gli archi branchiali degli agnati attuali (missini e lamprede) hanno funzione respiratoria. Aprendosi creano una pressione negativa nella cavità faringea provocando l'ingresso d'acqua dalla bocca. Chiudendosi, l'acqua viene spinta attraverso le fessure branchiali. Quindi il movimento di apertura e chiusura delle mascelle (in principio) aveva una funzione esclusivamente respiratoria.
- Alcuni agnati avrebbero evoluto una "ventilazione" più efficace attraverso un'ampia muscolarizzazione e una scheletrizzazione più robusta.
- Il primo arco branchiale si sarebbe così ingrandito e irrobustito al fine di incrementare la quantità di acqua (e ossigeno) "inalata".
- In seguito, gli archi branchiali avrebbero assunto una funzione anche nutritiva, diventando mascelle, la cui evoluzione sarebbe dunque un caso di **esattamento**.



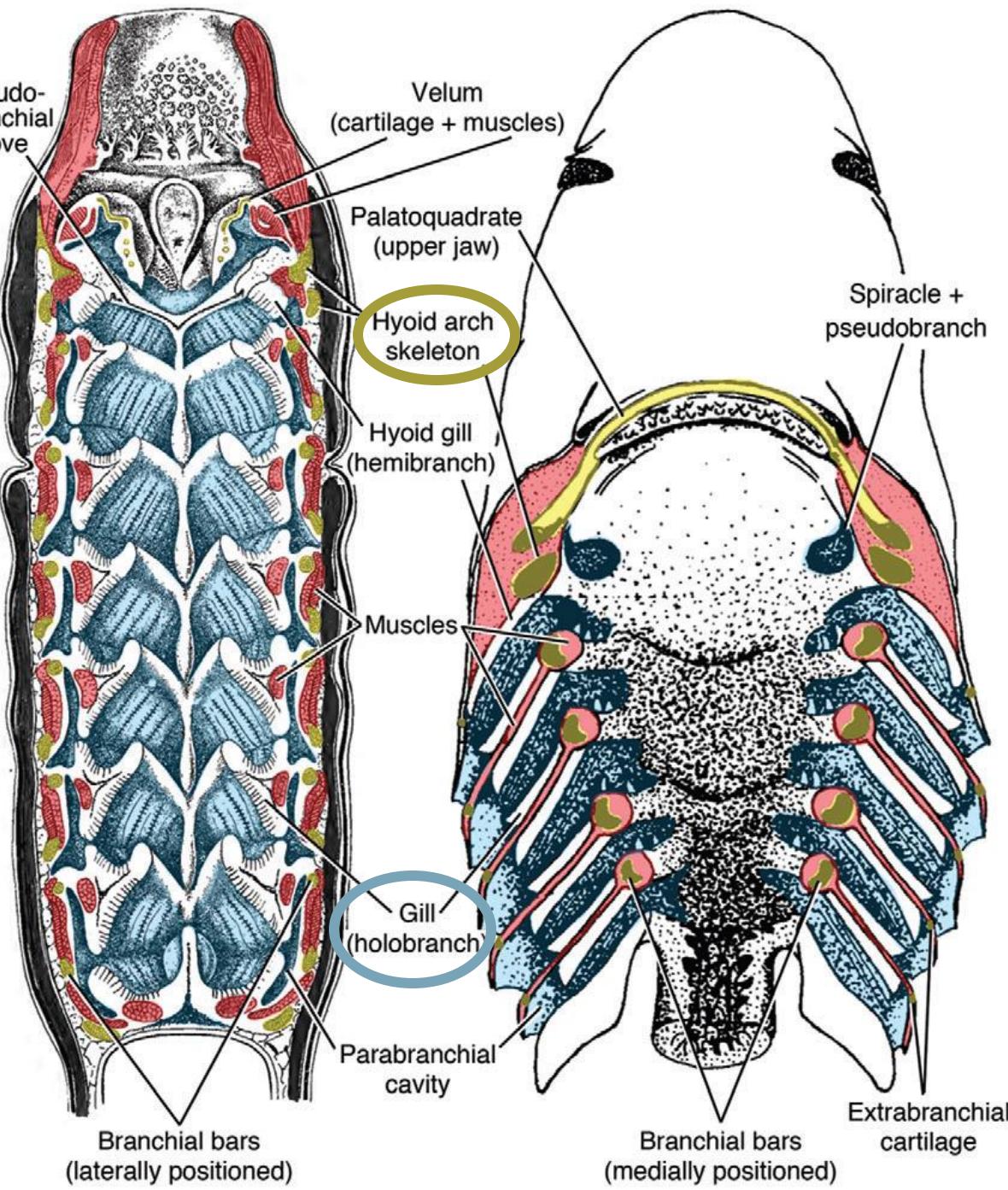
Origine delle mascelle

2. Ipotesi Neoclassica (o della Ventilazione)

Critiche:

- Le branchie degli agnati attuali (lamprede e missine) si sviluppano internamente rispetto al supporto scheletrico, mentre le branchie degli gnatostomi si sviluppano esternamente rispetto al loro supporto scheletrico.
- Quindi, se la teoria fosse vera, dovrebbe esserci stato uno spostamento dall'interno all'esterno delle branchie prima che le mascelle si evolvessero.
- Questo sarebbe anatomicamente incompatibile e comunque non si evince nei fossili.

(A) Cyclostome (larval lamprey) (B) Gnathostome (dogfish shark)



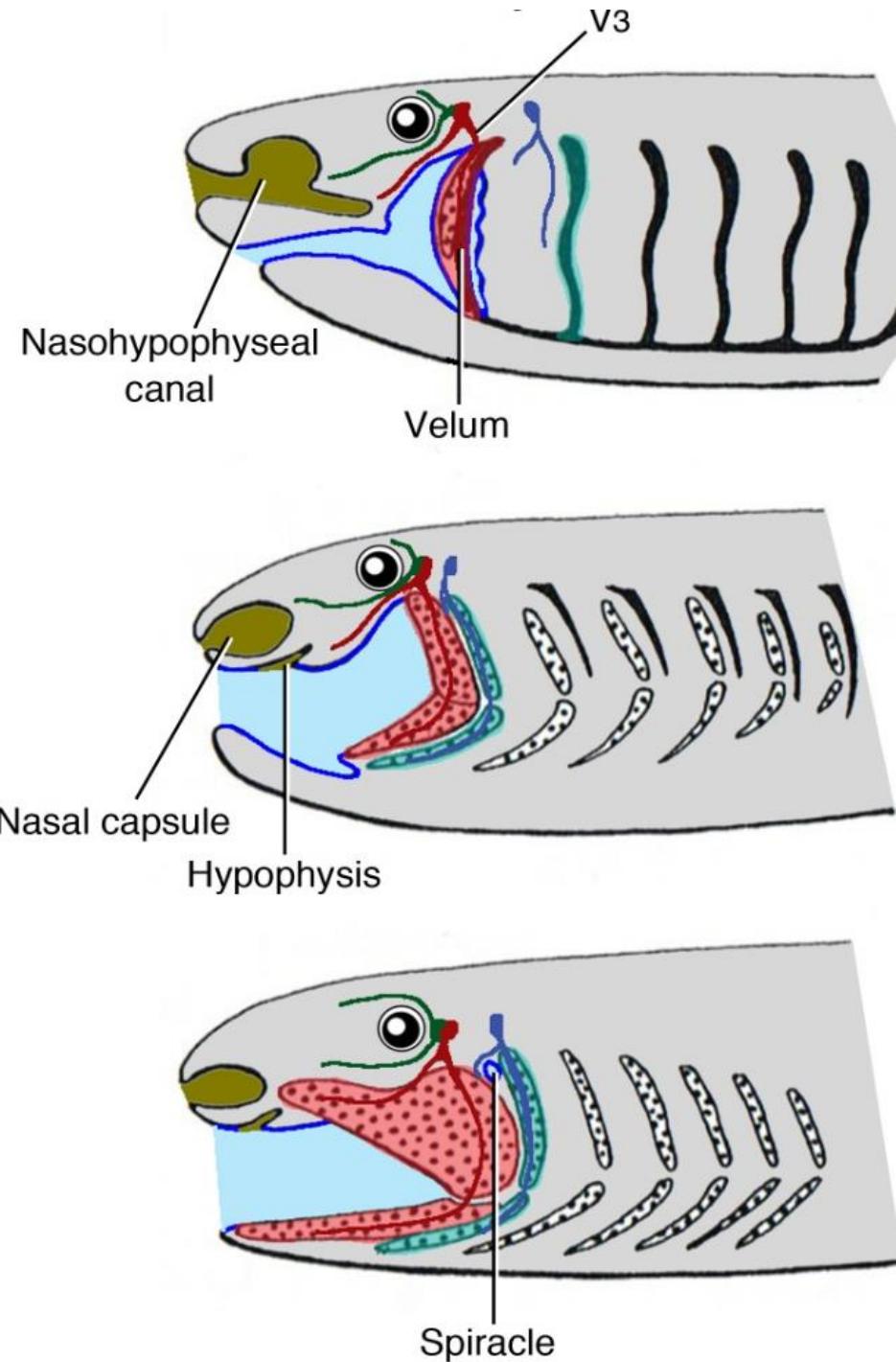
Origine delle mascelle

3. Ipotesi del *Velum*

Formulata da Phillip Janvier nel 1996, è l'ipotesi secondo cui **mascelle e mandibole degli gnatostomi deriverebbero dal *velum***, un organo mobile costituito da muscoli e cartilagini che aiuta la ventilazione, e che si sviluppa dal primo arco mandibolare degli agnati attuali. Il *velum* è innervato dal terzo ramo del nervo trigemino, lo stesso nervo che negli gnatostomi innerva la mandibola.

Critiche:

- Cartilagini e muscoli del *velum* non hanno controparti esatte negli gnatostomi, il che contraddice la semplice cooptazione del *velum* in una mascella.
- Inoltre, a differenza delle mascelle che hanno una componente superiore e inferiore che sostengono la bocca, il *velum* dei ciclostomi è una struttura singola che si sviluppa nella faringe.



Origine delle mascelle

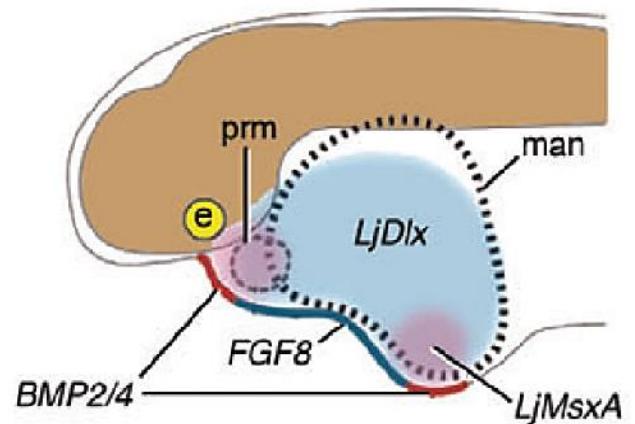
4. Ipotesi eterotopica

Formulata da S. Kuratani nel 2001, ipotizza che le bocche di agnati e gnatostomi avrebbero origini diverse, ovvero **NON sarebbero omologhe.**

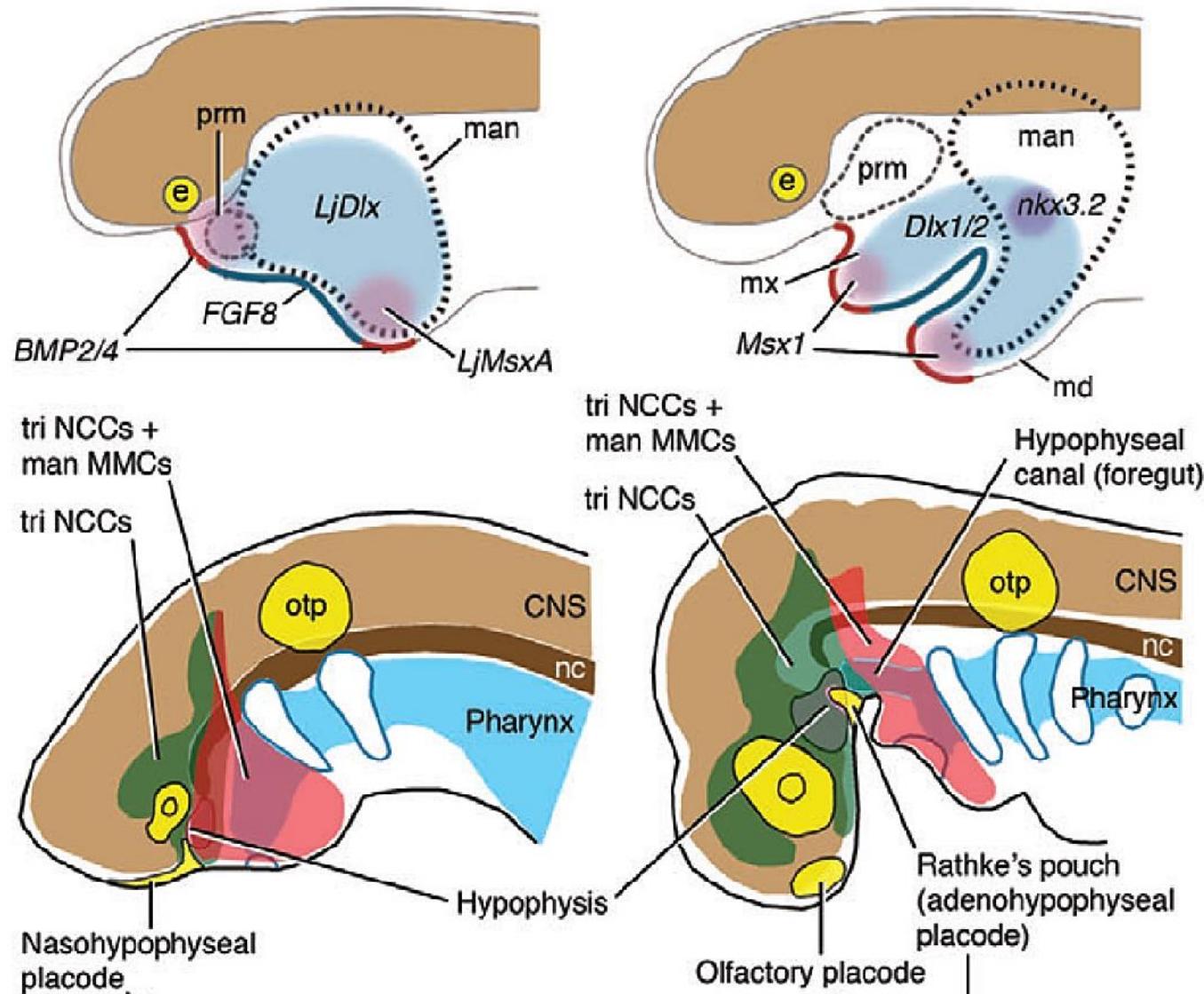
Si basa sull'evidenza che le diverse parti della bocca di agnati e gnatostomi attuali si originano da diverse parti della cresta neurale e del mesenchima (tessuti embrionali precursori di alcuni organi del cranio).

- Ad esempio, nella lampreda, le cellule della cresta neurale danno origine al *velum* e al labbro superiore, mentre negli gnatostomi queste cellule danno origine alla sola mandibola.

Lamprey (*Le. japonicum*)



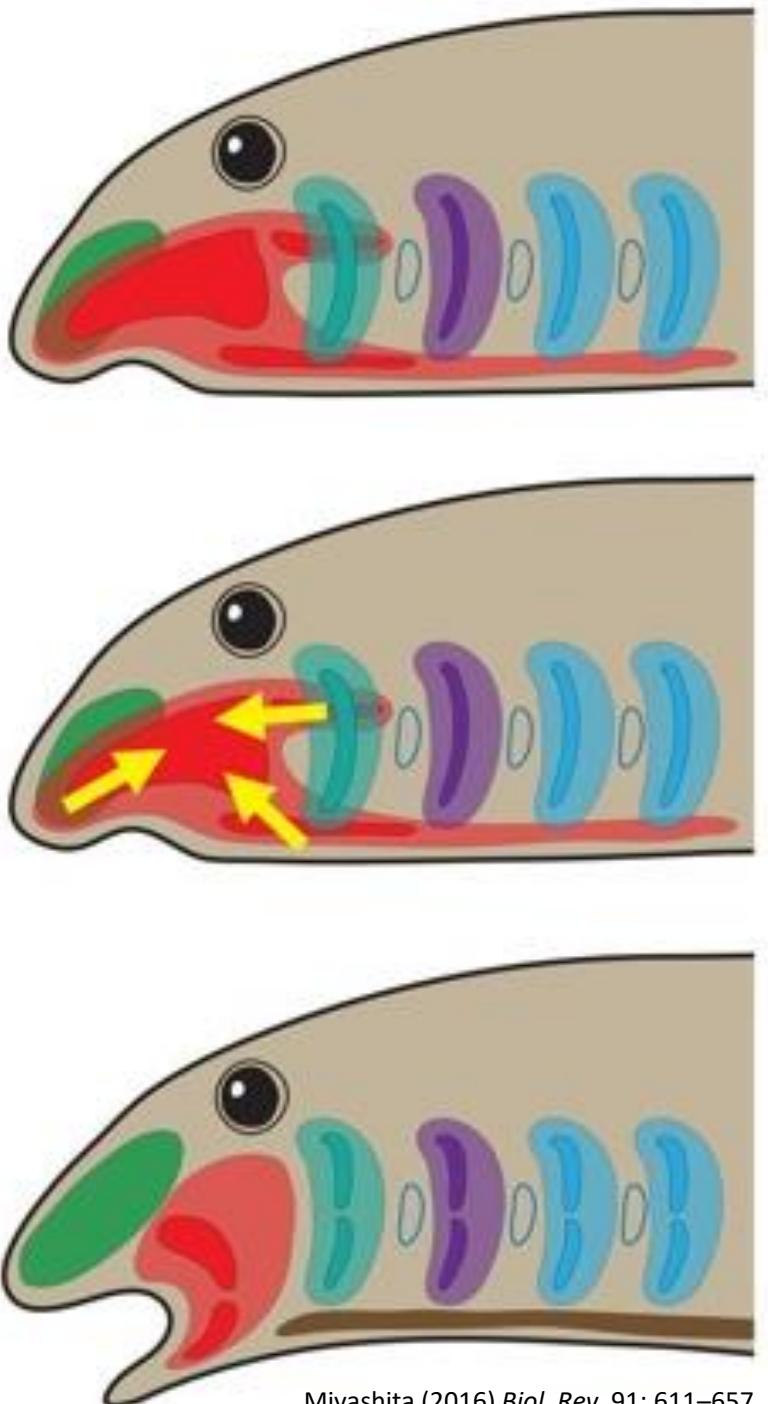
Gnathostome (dogfish)



Origine delle mascelle

5. Ipotesi del confinamento mandibolare

- Formulata da Tetsuto Miyashita nel 2016, ipotizza la trasformazione di una struttura orofaringea non confinata (originariamente destinata ad alimentazione e ventilazione, e che includeva parti della regione orale, ioidea e branchiale) in una struttura confinata in uno spazio più ristretto.
- In altre parole, **l'origine della masella fu la creazione di una struttura nuova, nata da una mutazione che avrebbe "confinato" e "fuso" diverse parti della regione orofaringea piuttosto che essere nata da una modifica graduale degli archi branchiali.**



Origine delle mascelle

5. Ipotesi del confinamento mandibolare

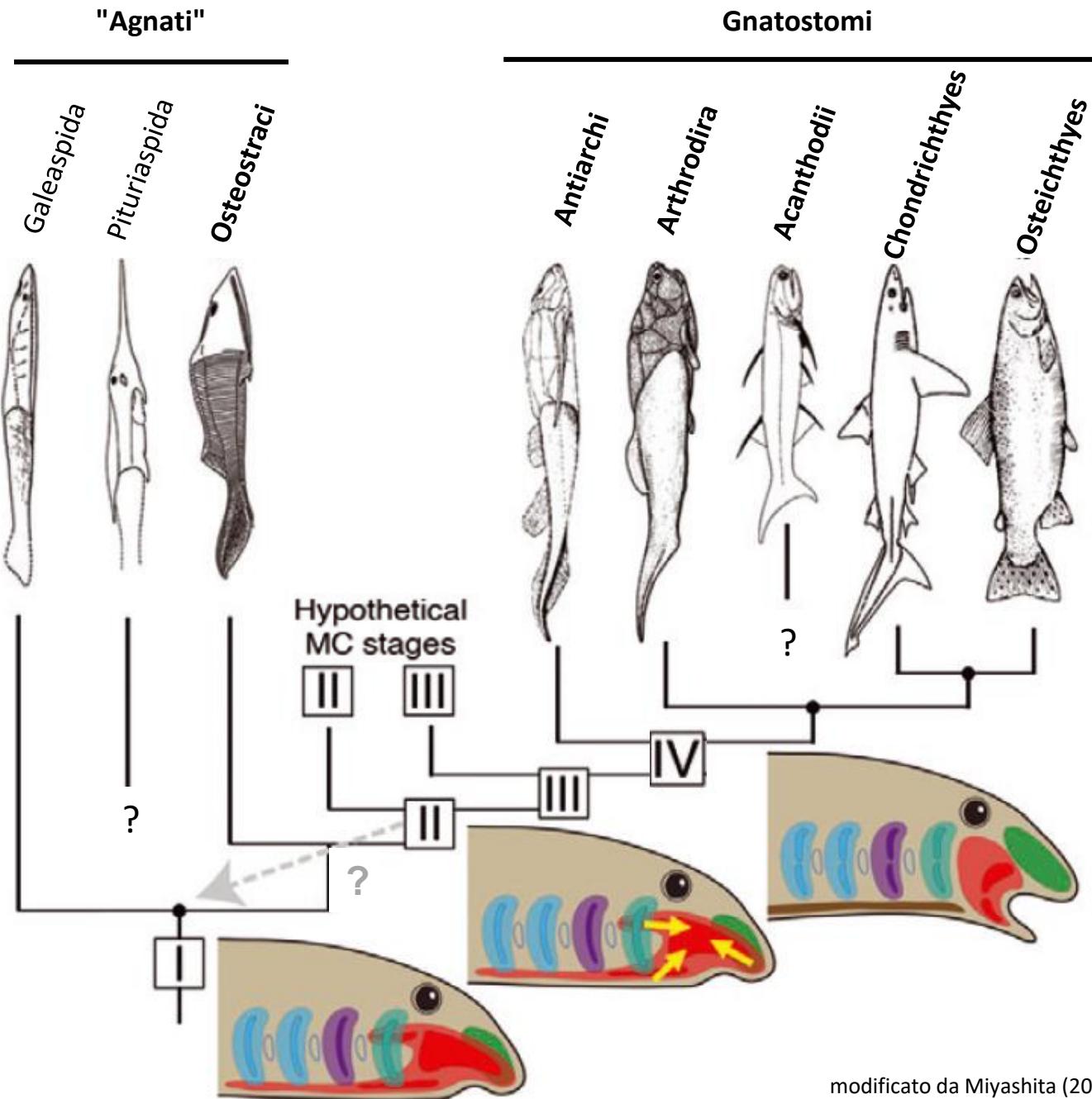
Le prove:

A) Prove fossili. La documentazione fossile sembra

essere compatibile con quest'ultima ipotesi.

- La modifica, avvenuta in un agnato forse appartenente agli osteostraci, sarebbe stata casuale e immediata, provocata da un errore genetico che avrebbe portato l'embrione ad avere una malformazione non deleteria, ma anzi adattativa.
- In effetti, non vediamo una transizione graduale nel record fossile ma i primi gnatostomi del Siluriano

Inferiore hanno già mascelle sviluppate.



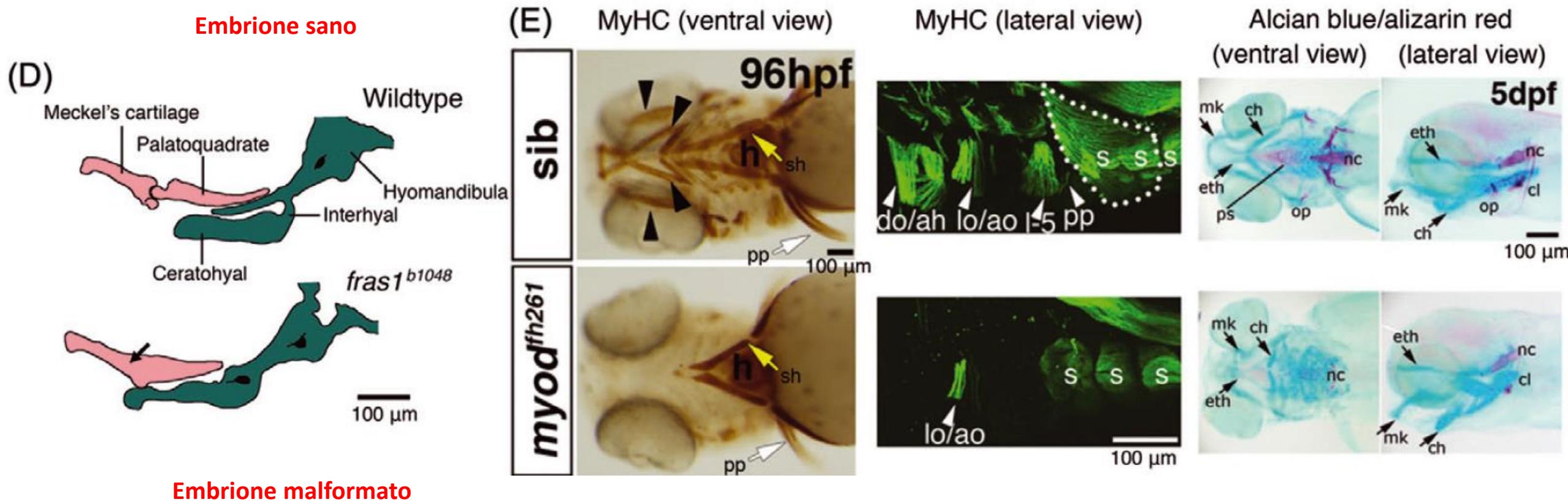


Origine delle mascelle

5. Ipotesi del confinamento mandibolare

Le prove:

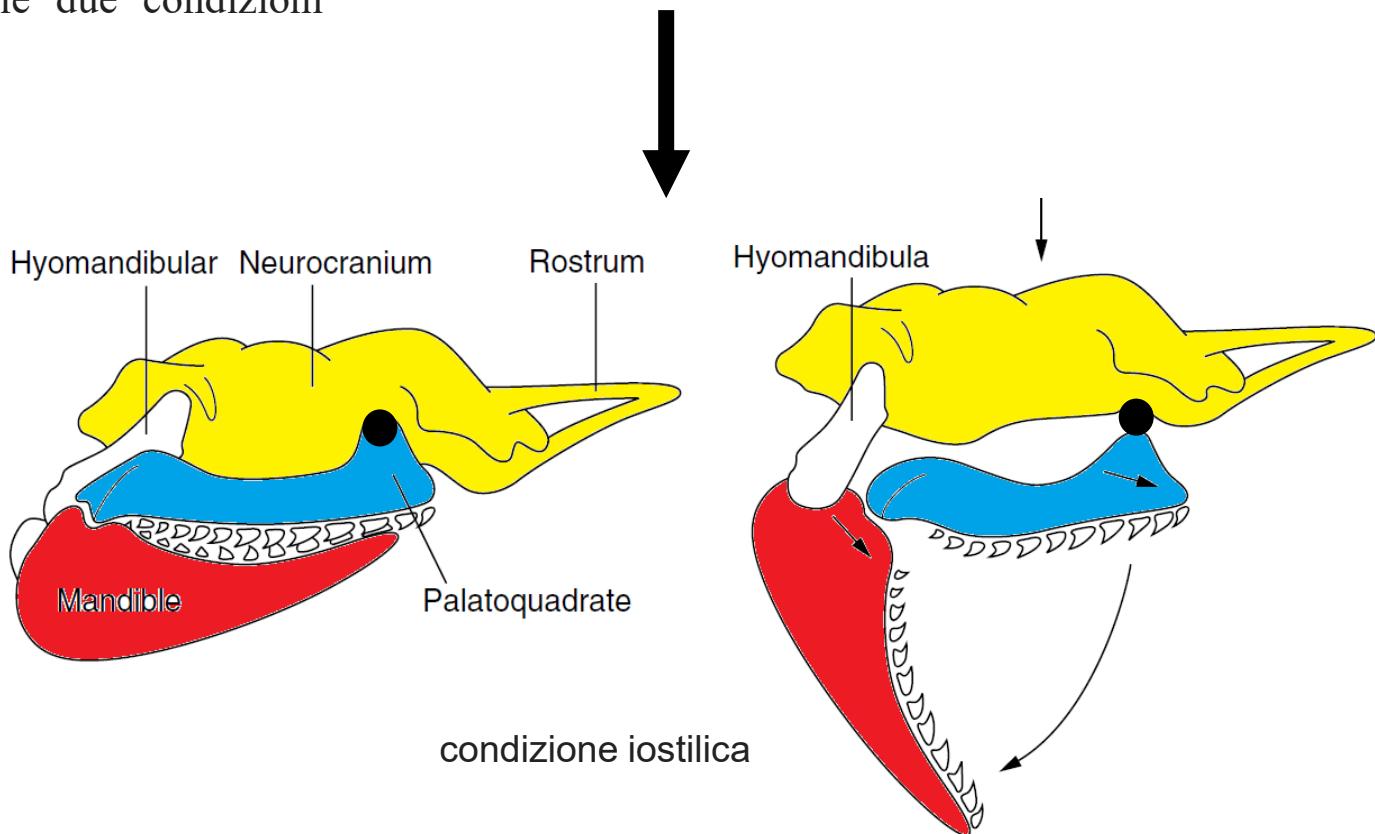
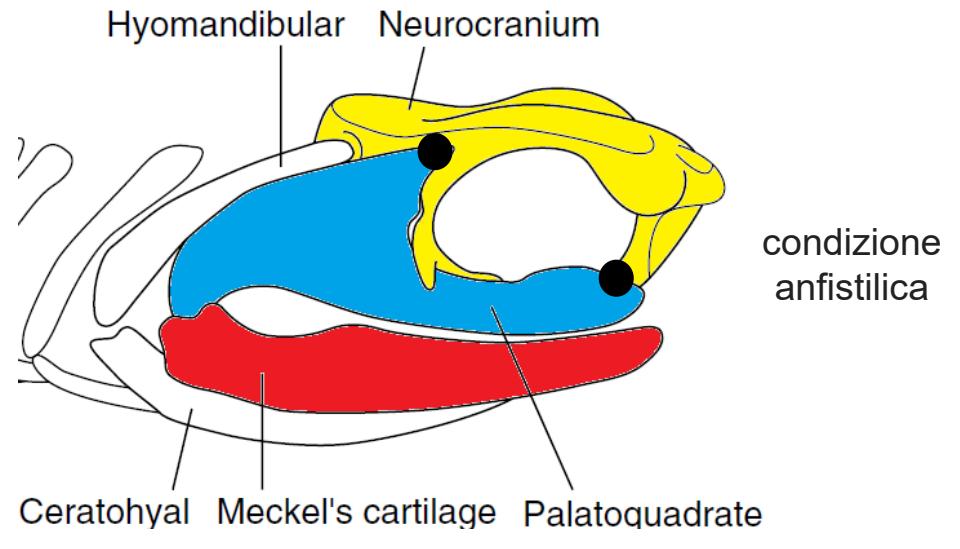
B) Prove embriologiche. Da esperimenti condotti su pesci zebra e topi, l'interruzione dei geni che controllerebbero il confinamento mandibolare negli embrioni di vertebrati con mascelle, porta a fenotipi simili ad agnati: le mascelle non si sviluppano affatto o sviluppano gravi malformazioni.



Anatomia delle mascelle

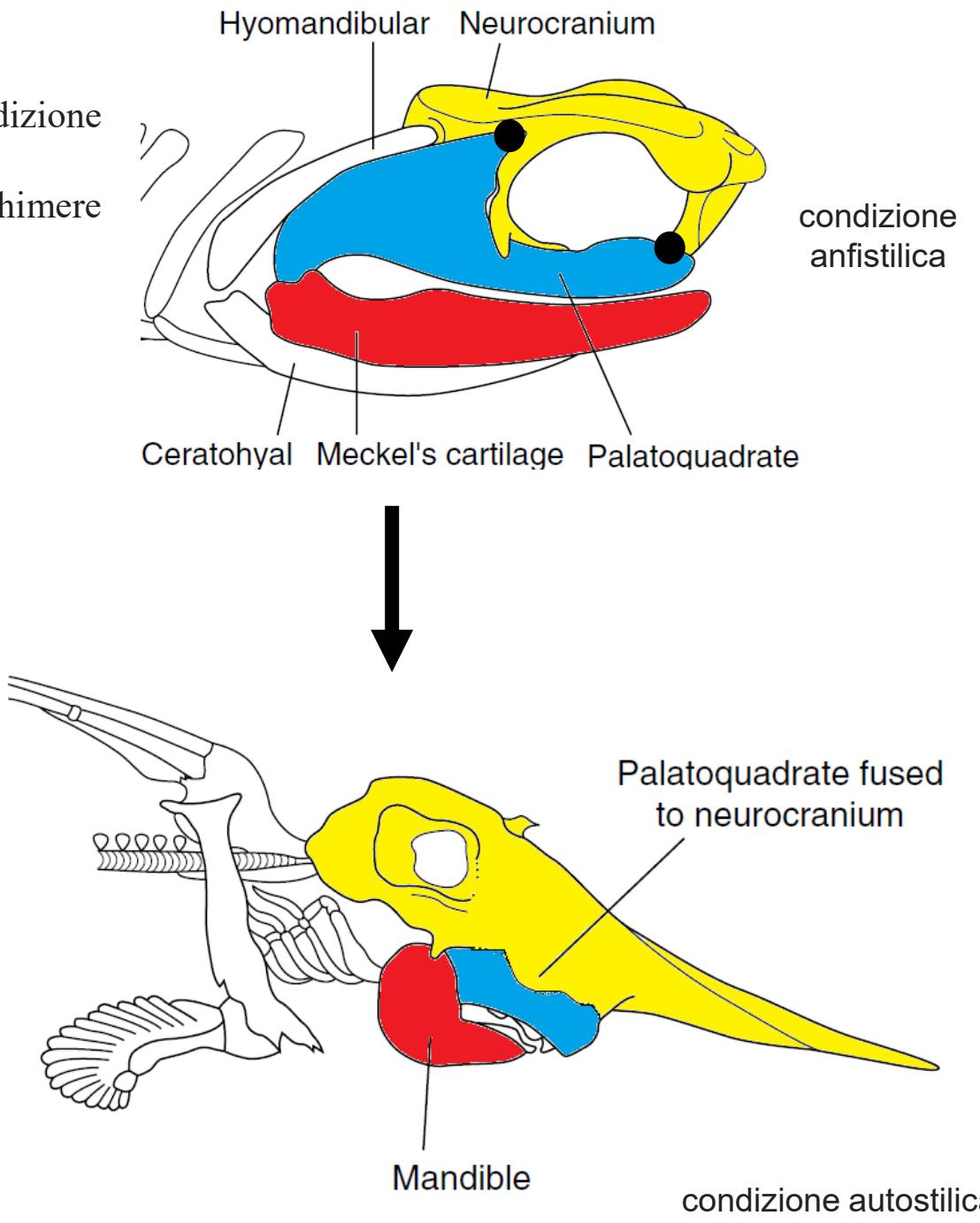
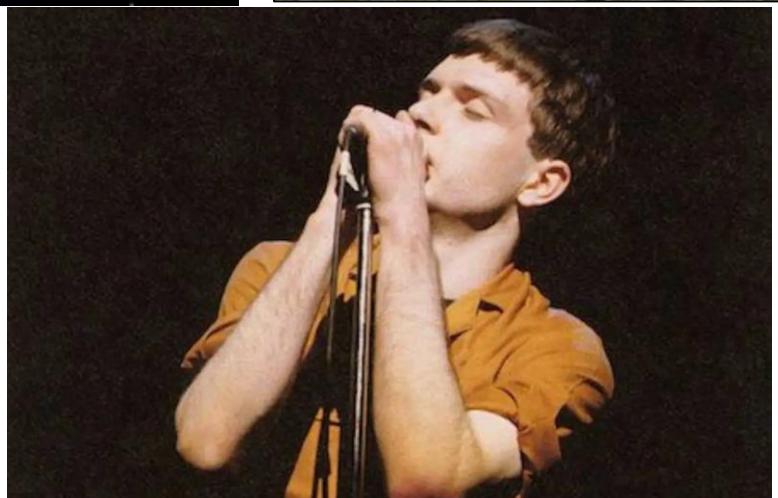
Negli gnatostomi, il palatoquadrato (la mascella superiore) è articolato al neurocranio, in diversi modi:

- **Condizione anfistilica** (primitiva): i primi gnatostomi possedevano un'articolazione doppia (anteriore e posteriore) per cui il palatoquadrato era fisso, senza possibilità di movimento. Dalla anfistilica derivano le due condizioni presenti nella maggior parte dei pesci moderni:
- **Condizione iostilica**: il palatoquadrato si articola al neurocranio solo anteriormente, mentre la mandibola è articolata all'iomandibola. Con l'apertura della mandibola, il palatoquadrato può scorrere in avanti, aumentando l'apertura della bocca.
- E' la condizione di alcuni pesci cartilaginei (squali e razze), e dei pesci ossei Actinopterygii attuali.



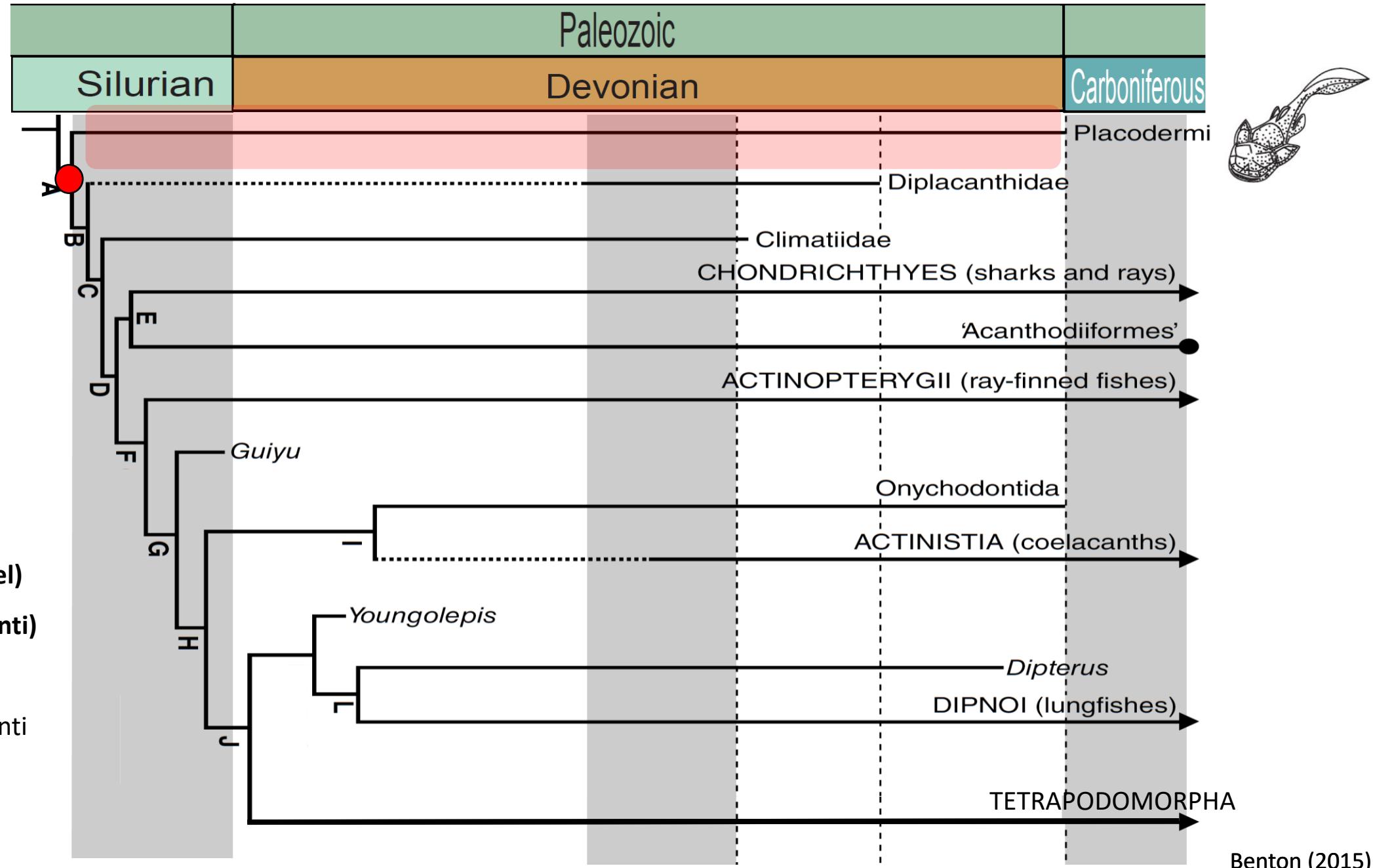
Anatomia delle mascelle

- **Condizione anfistilica.** Il palatoquadrato è fuso al neurocranio. Questa condizione si è evoluta indipendentemente in diversi gruppi ed è oggi tipica delle chimere (pesci cartilaginei), dei sarcopterigi dipnoi (polmonati) e di tutti i tetrapodi.



GNATHOSTOMATA

- **Mascelle**
(palatoquadrato e cartilagine di Meckel)
- **Pinne pelviche (e cinti)**
- Pinne dorsali e anali sostenute da elementi endoscheletrici



Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

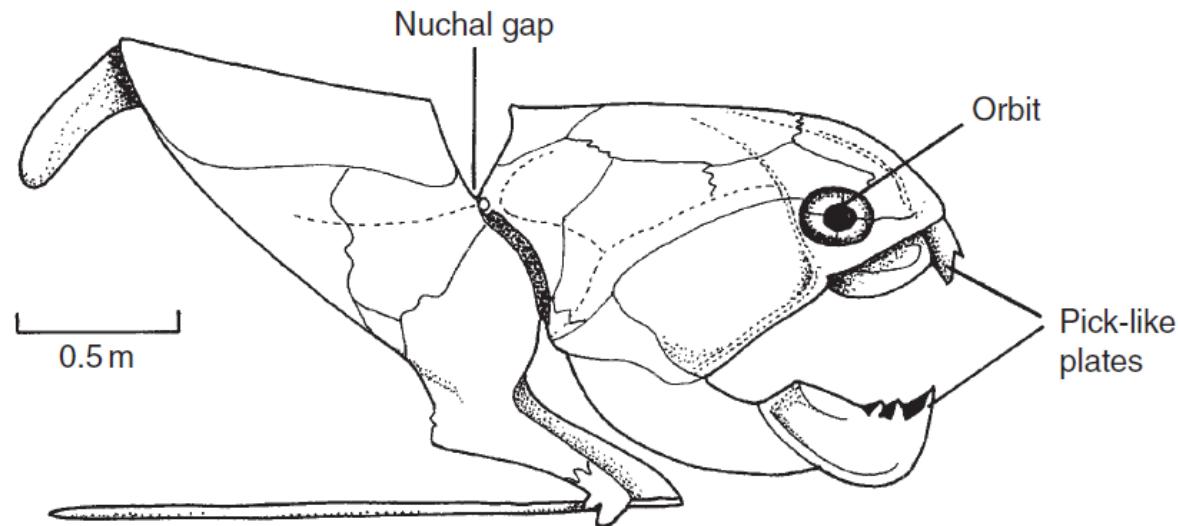
Classe "Placodermi"

Siluriano Inf. - Devoniano Sup. (440 - 359 Ma)

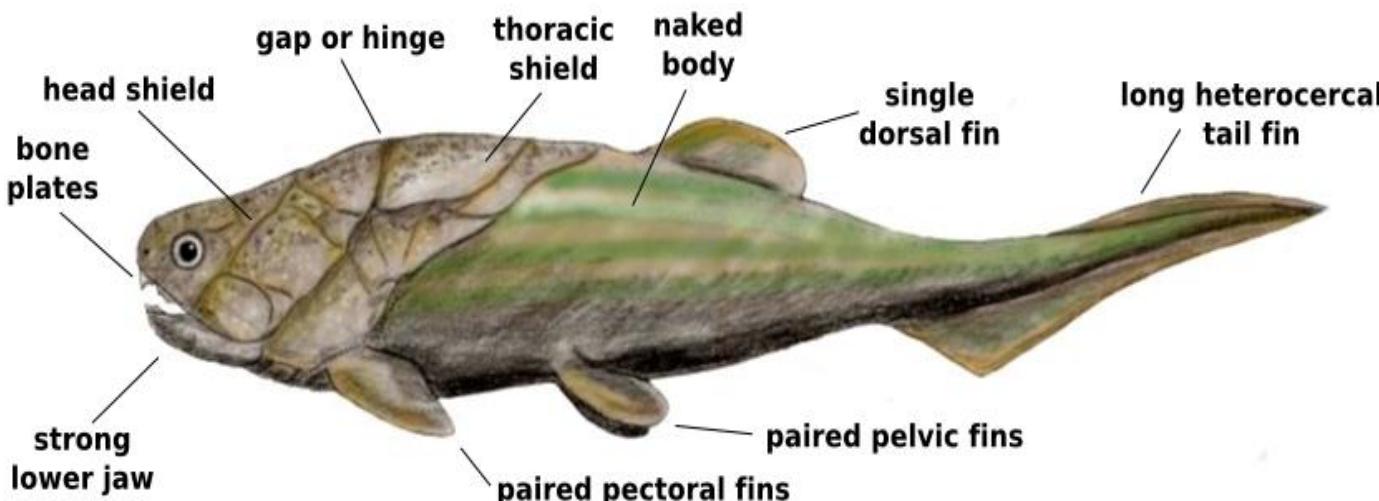
- I placodermi sono gli gnatostomi più basali, in quanto non possiedono caratteristiche più derivate che invece hanno gli gnatostomi più avanzati.

Per questo motivo è molto probabile che i primi placodermi fossero già comparsi nell'Ordoviciano.

- Come alcuni agnati paleozoici, la testa e il torace erano coperti da robuste placche ossee dermiche, ma con la differenza di essere mobili.
- I due scudi cefalici e pettorali erano provvisti di una speciale articolazione che consentiva il sollevamento dello scudo cefalico.



Dunkleosteus (Devoniano Sup., N. America) raggiungendo i 10 m di lunghezza, era il più grande animale vissuto fino ad allora. Le sue mascelle corazzate si evolsero in risposta alla corazzatura delle sue prede.



Infraphylum Gnathostomata

Classe "Placodermi"

- Mandibola e mascella erano costituite da **piastre ossee gnatali** che si sviluppavano attorno alle cartilagini.
- I **denti erano assenti** ma le piastre gnatali avevano la stessa funzione.
- La parte posteriore del corpo era priva di placche ed era molto mobile.
- Sono anche i primi vertebrati con pinne pelviche** (gli osteostraci possedevano già le pinne pettorali).
- La pinna caudale era eterocerca con notocorda inserita nel lobo dorsale.

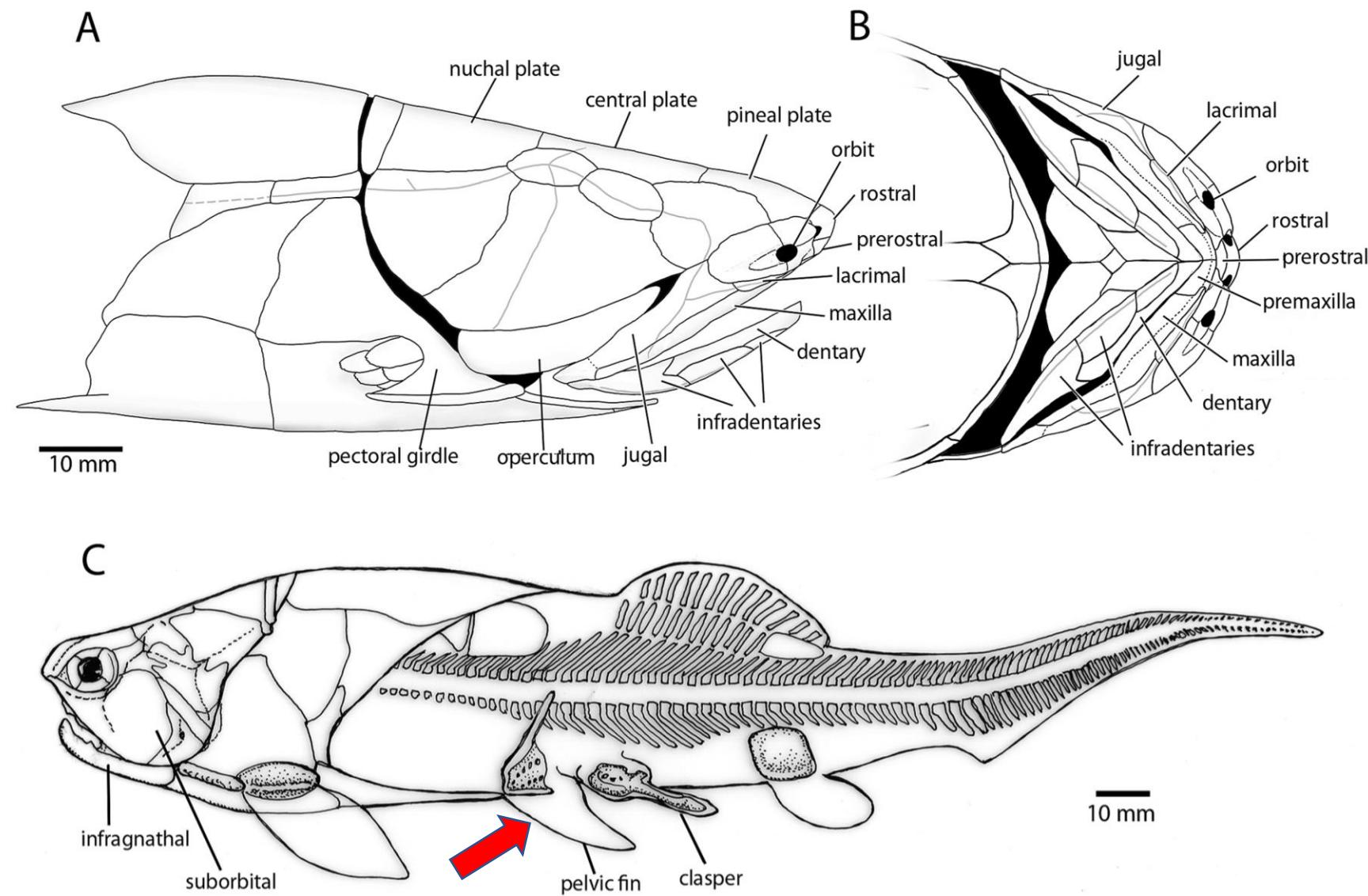


Fig. 1.2. Placoderms, stem gnathostomes. **A, B**) Late Silurian maxillate placoderm *Entelognathus*, showing dermal armour (**A**, lateral view), and jaw structures (**B**, ventral view from Zhu et al., 2013). **C**) Typical Devonian arthrodire *Coccosteus*, skeleton with male intromittent organs developed as separate pair of limb-like structures. (from Trinajstic et al., 2015)

Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe "Placodermi"

350 generi in sette ordini:

- Acanthothoraci
- Rhenanida
- Antiarchi
- Petalichthyida
- Ptyctodontida
- Phyllolepida
- Arthrodira

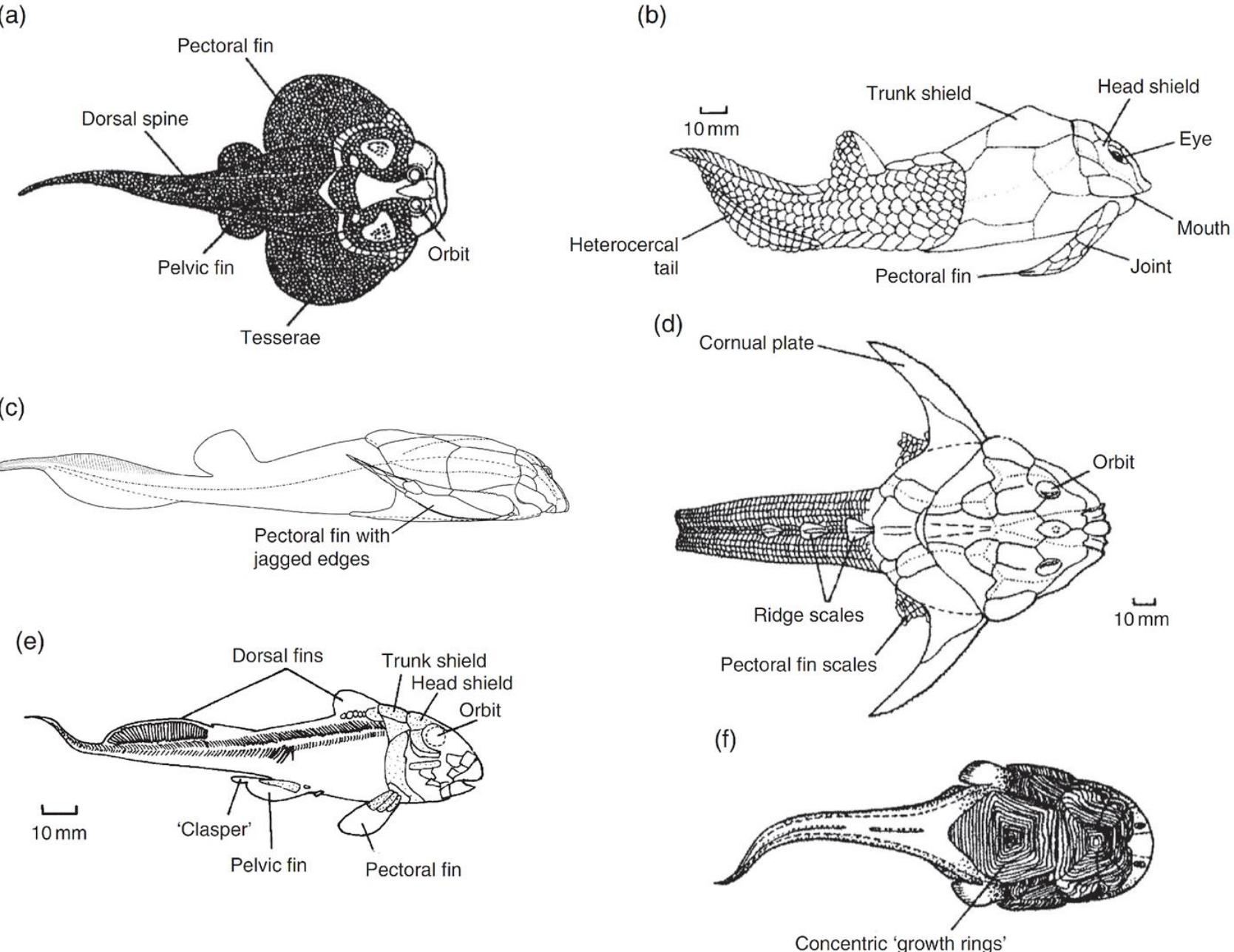


Figure 3.14 Diverse placoderms: (a) the rhenanid *Gemuendina* in dorsal view; (b, c) the antiarchs *Pterichthyodes* (b) and *Bothriolepis* (c) in lateral view; (d) the petalichthyid *Lunaspis* in dorsal view; (e) the ptyctodont *Ctenurella* in lateral view; (f) the phyllolepid *Phyllolepis* in dorsal view. Source: (a,d-f) Adapted from Moy-Thomas and Miles (1971). (b) Adapted from Hemmings (1978). (c) Adapted from Béchard et al. (2013).

Bothriolepis



©Udo Savalli

Gemuendina



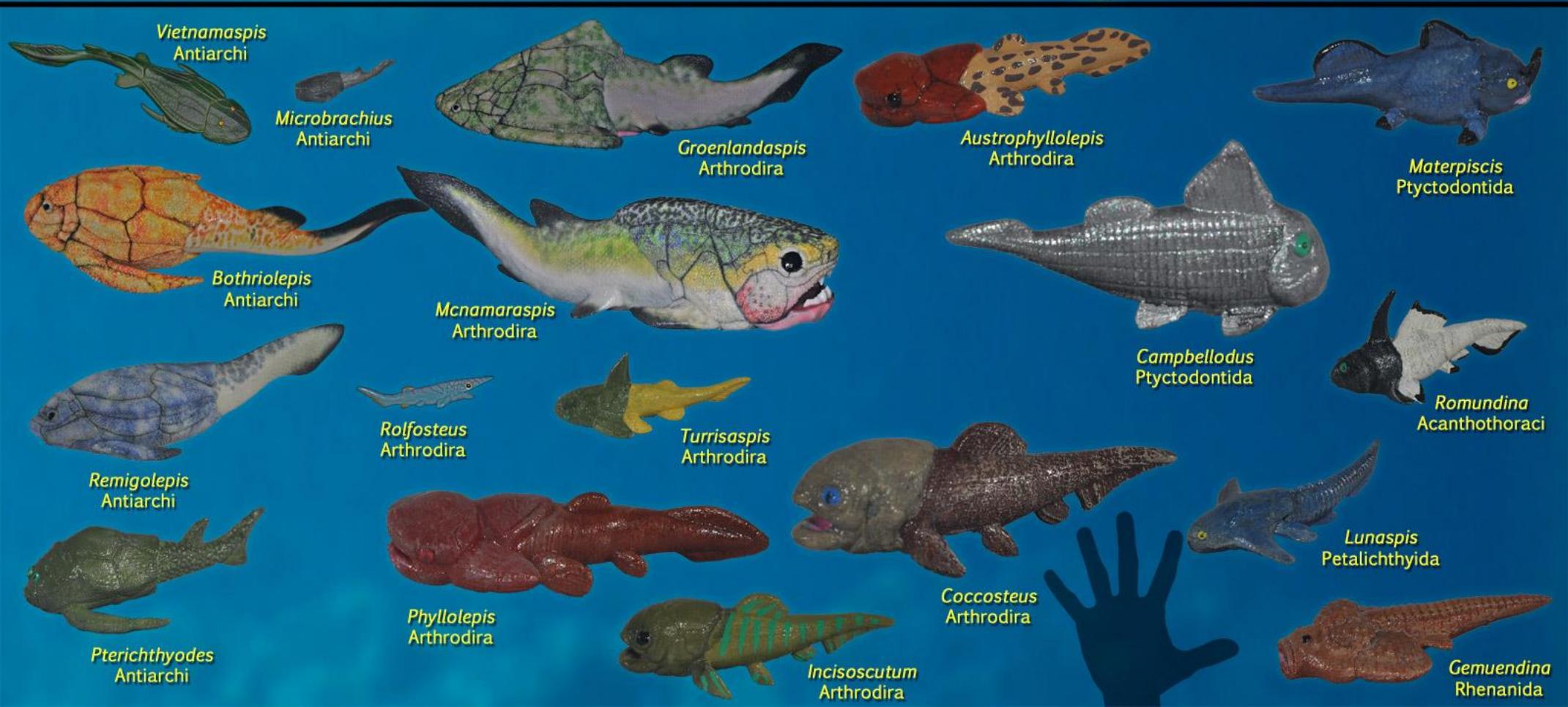
Dunkleosteus



Coccosteus



©Udo Savalli

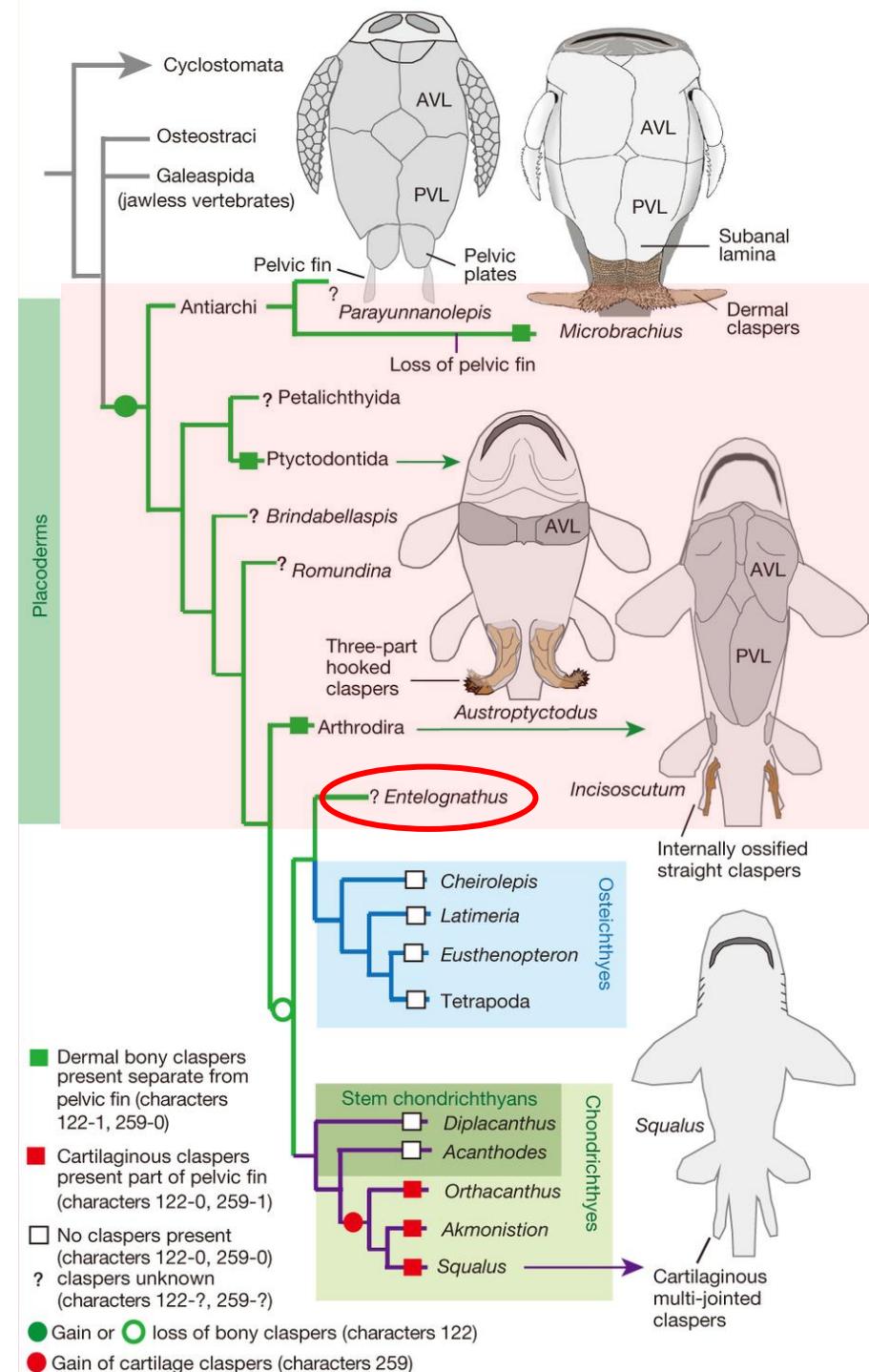
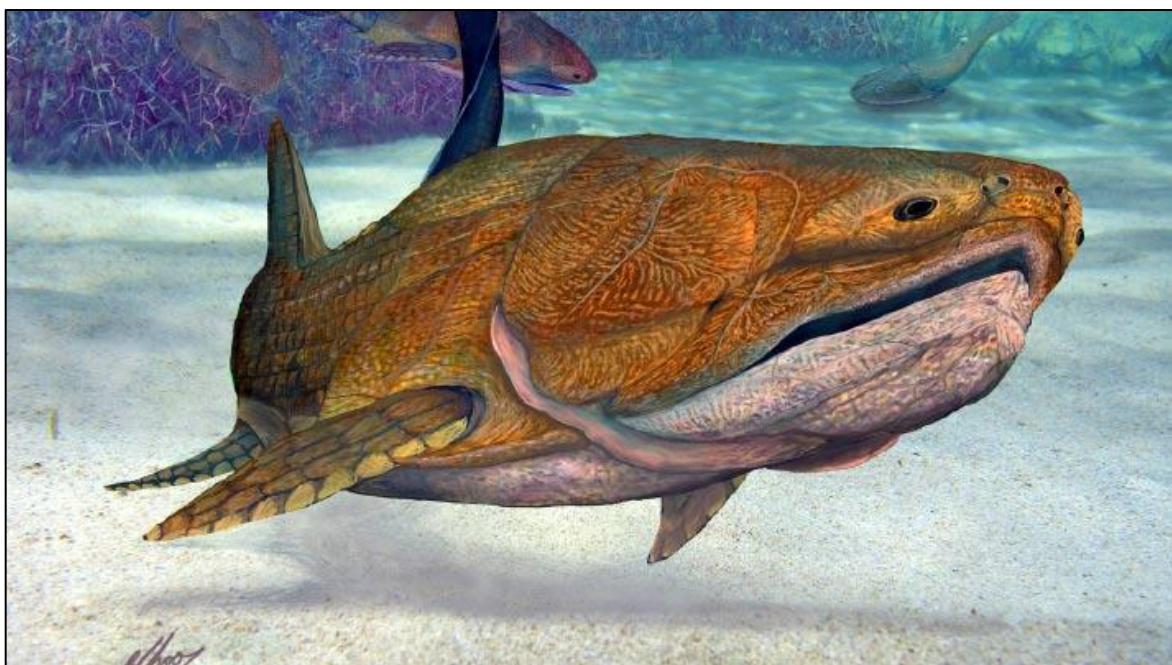


Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe "Placodermi"

- Considerati un tempo un clade naturale (monofiletico), recenti studi hanno ipotizzato che potrebbero essere un gruppo parafiletico, molto vicino ai pesci ossei attuali (Osteichthyes), in quanto un placoderma particolare scoperto nel 2013, *Entelognathus*, risulterebbe essere il loro sister taxon.

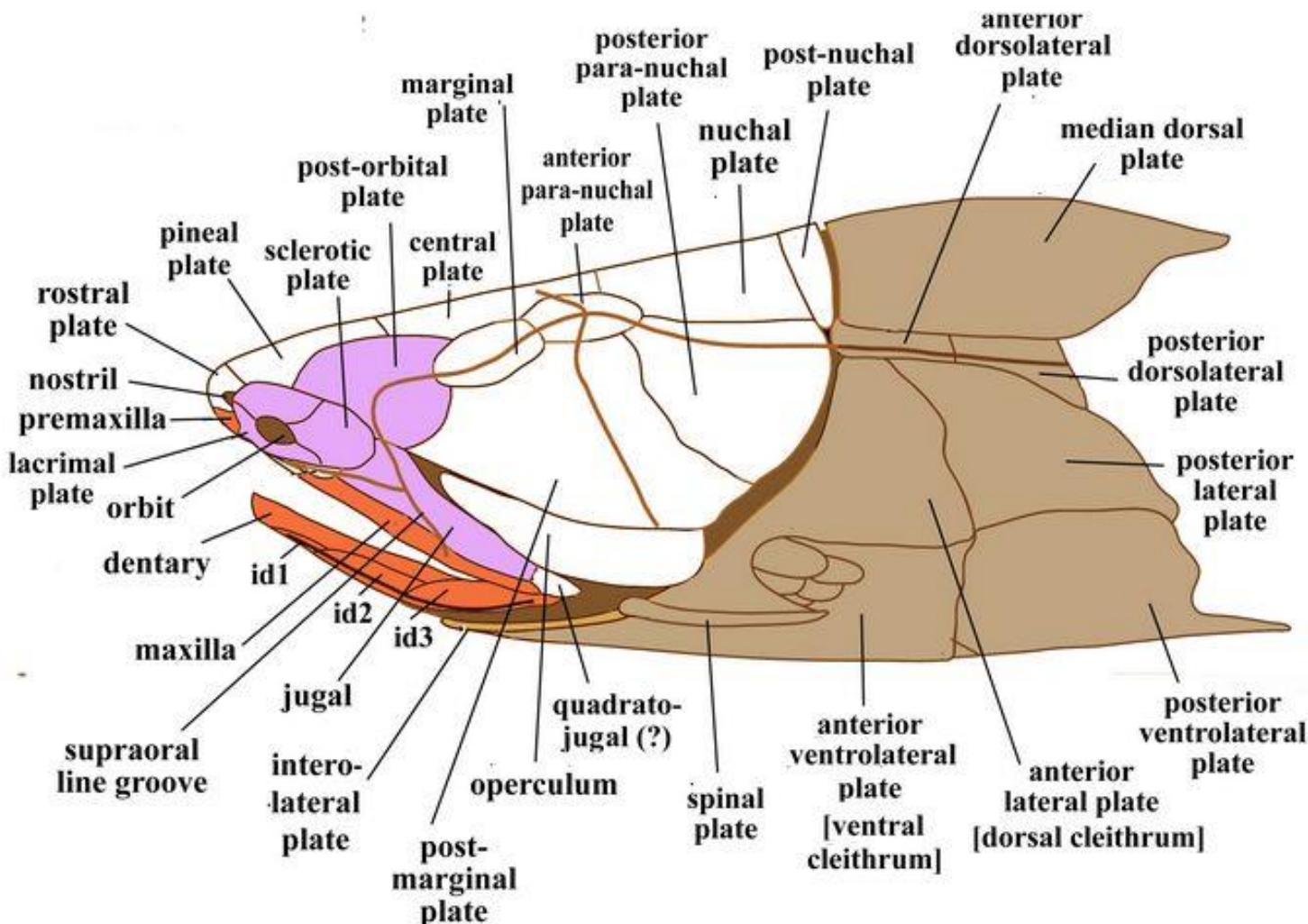


Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe "Placodermi"

- Questo perché *Entelognathus*, mostra che masella e mandibola sono formate non da piastre gnatali attorno a delle cartilagini come nei placodermi più primitivi, ma sono le cartilagini stesse ad essere completamente ossificate formando le tre ossa principali (**premascellare**, **mascellare**, **dentale**) che in precedenza si pensava fossero unicamente presenti negli osteitti.

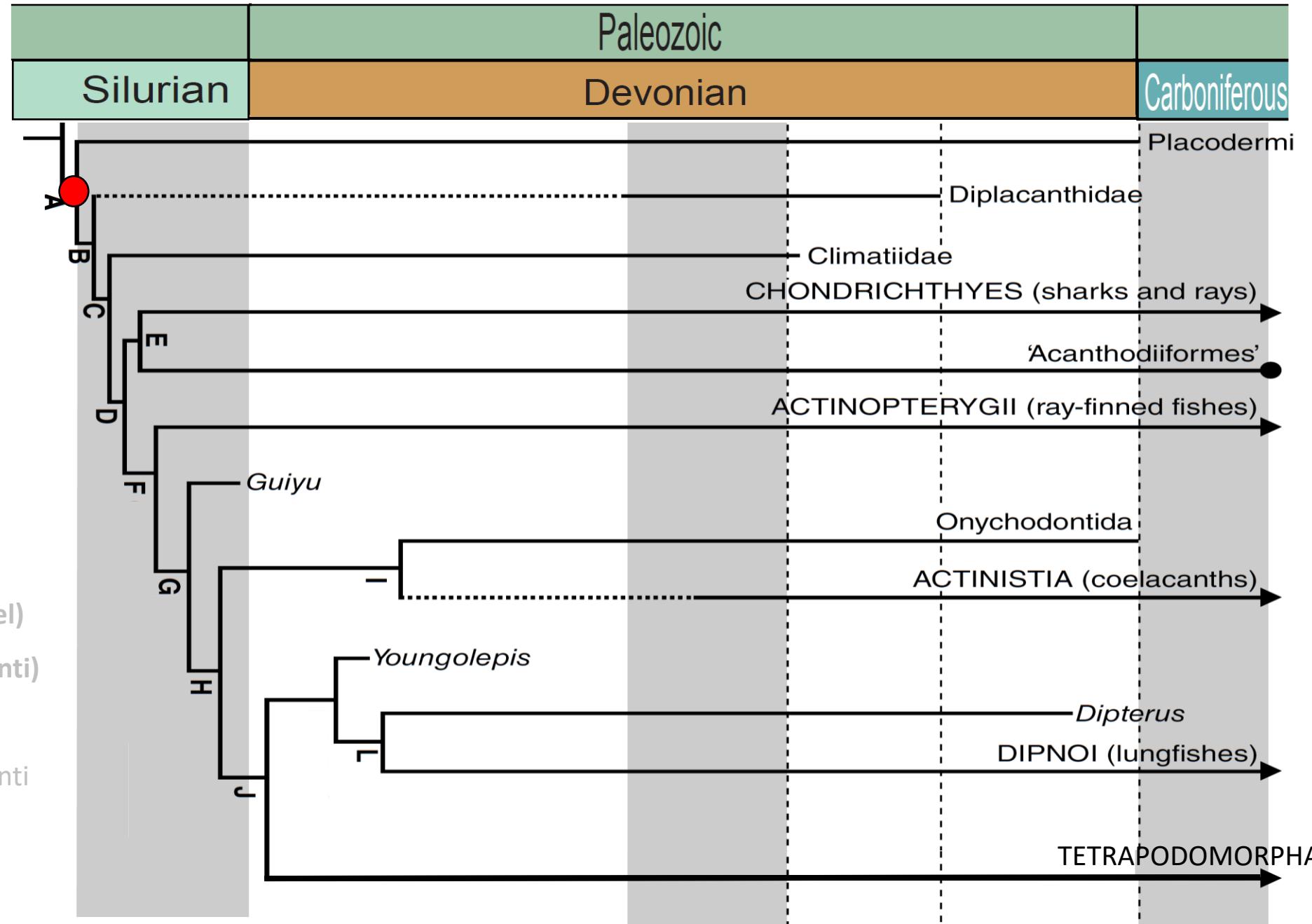


Entelognathus

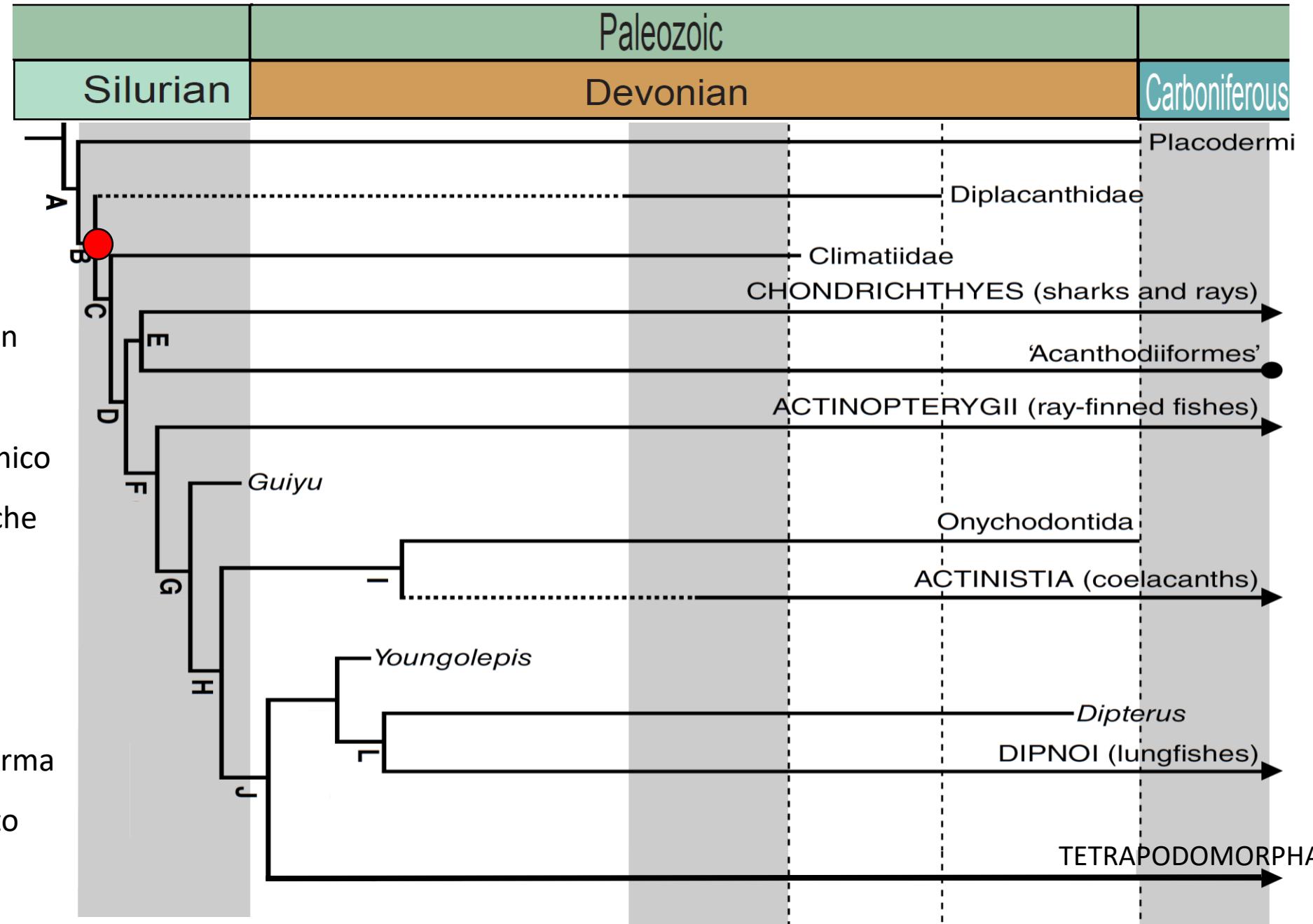
- Orbital bones: lacrimal, jugal, sclerotic & post-orbital
- Jaw bones: dentary, infradentary (id) 1-3, maxilla, & premaxilla
- Cheek bones
- Shoulder girdle bones

GNATHOSTOMATA

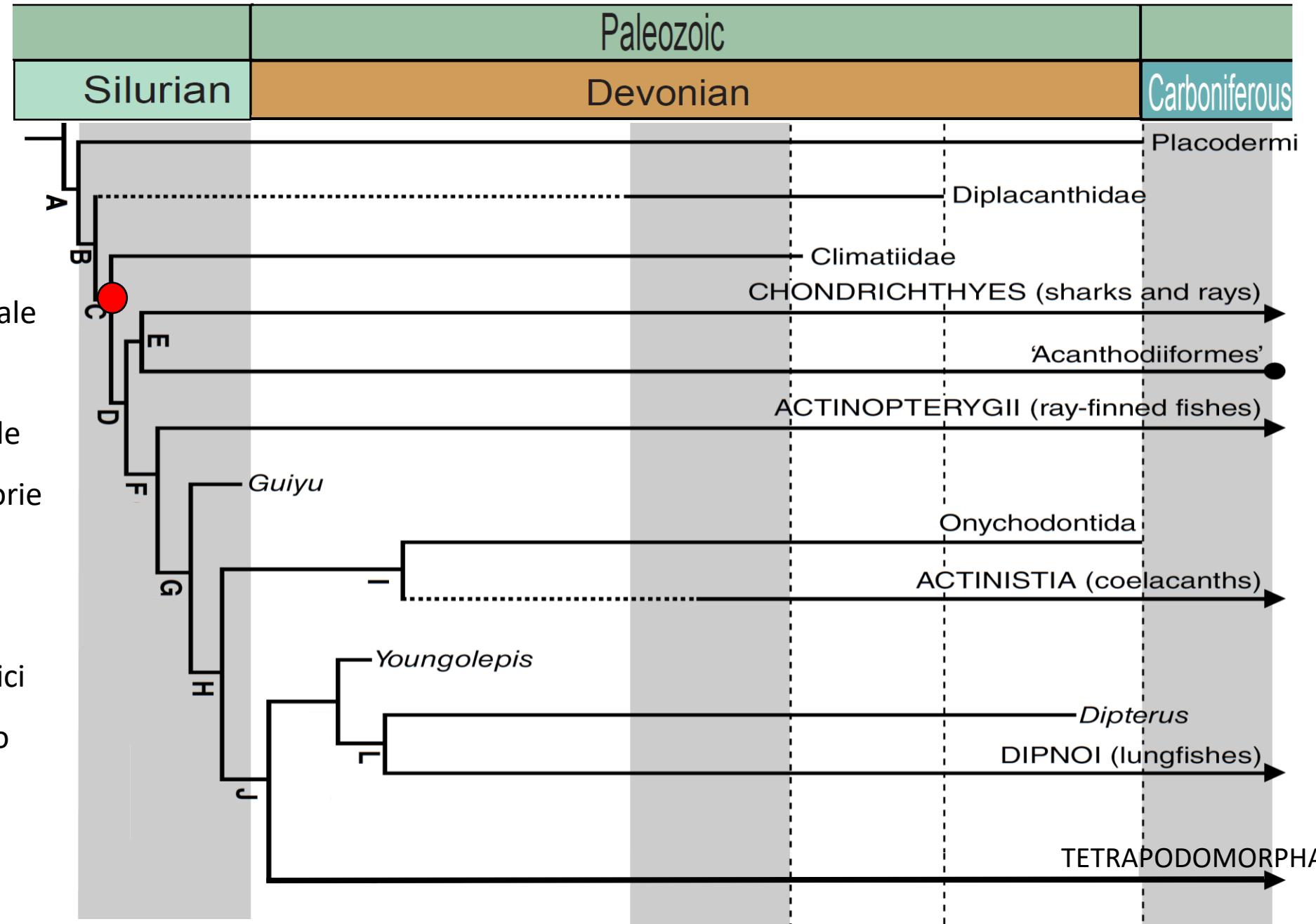
- Mascelle (palatoquadrato e cartilagine di Meckel)
- Pinne pelviche (e cinti)
- Pinne dorsali e anali sostenute da elementi endoscheletrici



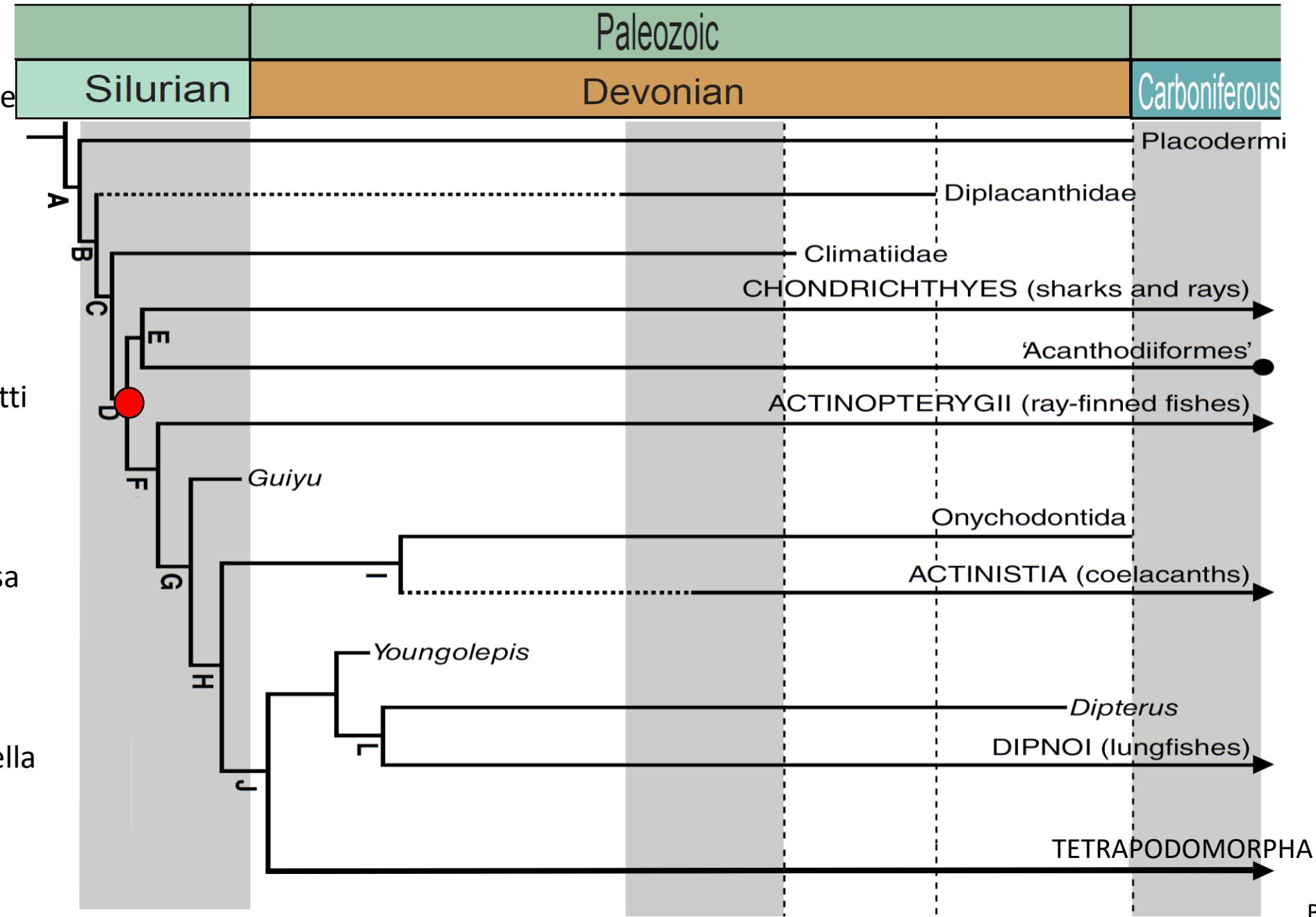
- Scaglie del corpo in file oblique
- Tetto cranico dermico costituito da placche indifferenziate
- Opercolo non ossificato
- Cinto scapolare forma un anello completo attorno al tronco



- Copertura branchiale ioidea ossea
- Ossa dermiche sulle superfici masticatorie delle cartilagini mascellari
- Grandi processi otici del palatoquadrato
- Spine su tutte le pinne mediane e pettorali

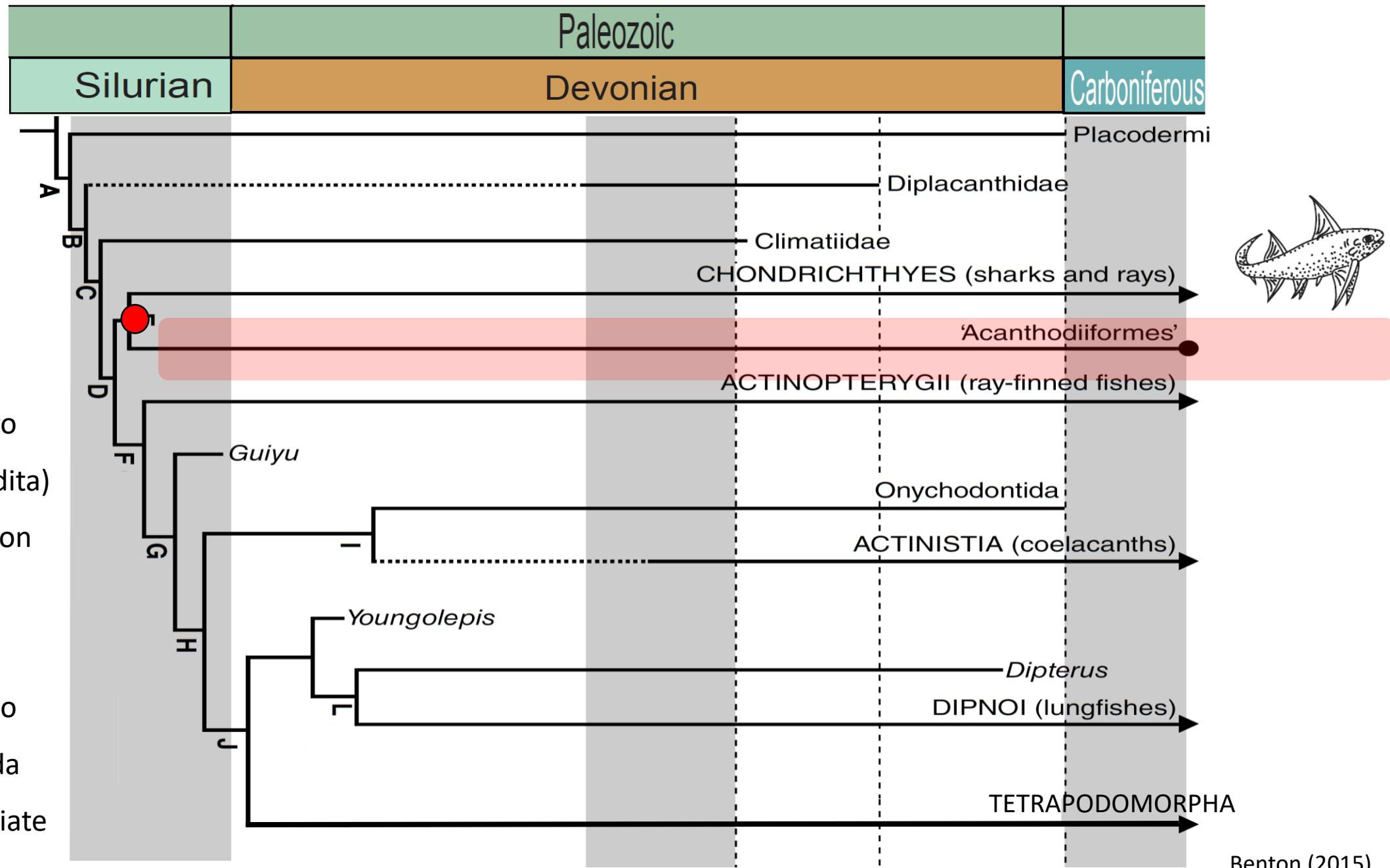


- Denti eruttano da una lamina dentale
- Connessione postorbitale tra palatoquadrato e scatola cranica
- Branchiostegi stretti e nastriiformi
- Porzione preipofisaria estesa dello sfenoide
- Regione otico-occipitale corta della scatola cranica
- Coracoide mineralizzato



Benton (2015)

- Le ossa craniali si riducono in numero (per fusione o perdita)
- Scaglie del corpo con collo e base ampia (placoidi)
- Cartilagine del tetto cranico costituita da tessere indifferenziate



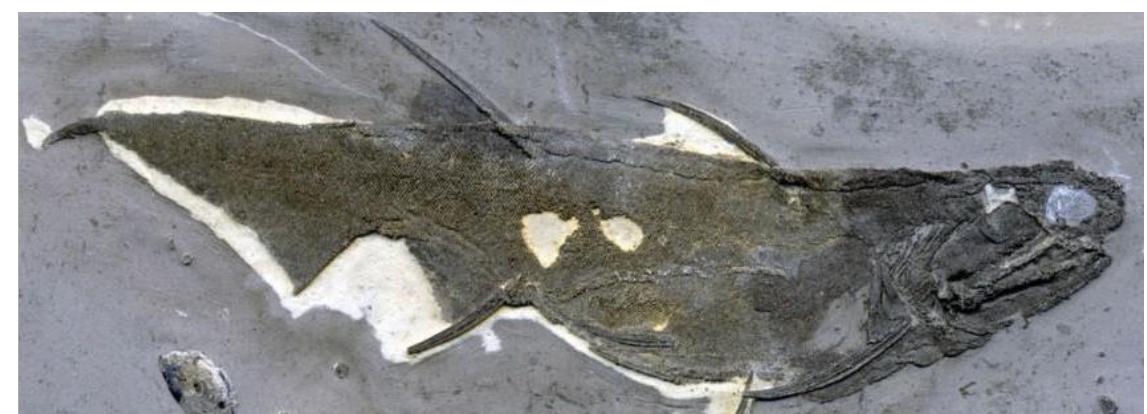
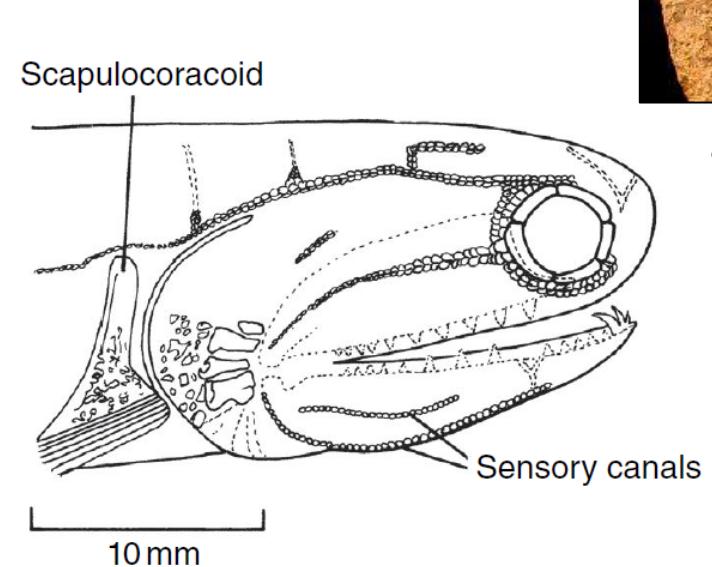
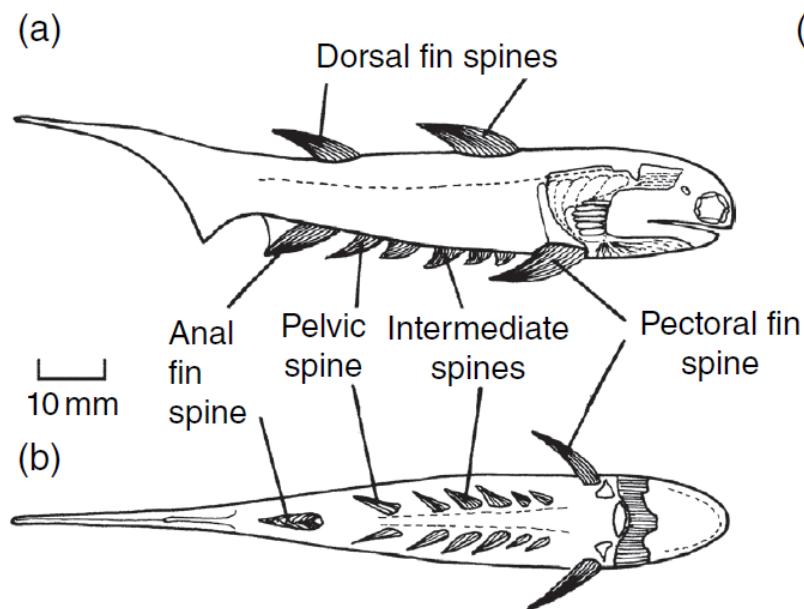
Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe 'Acanthodii'

Siluriano Inf. - Permiano Sup. (443 - 252 Ma)

- Piccoli pesci di 20 cm al massimo. Sebbene siano più "derivati" dei placodermi, sono i più antichi gnatostomi nel record fossile.
- Sono caratterizzati da una grande testa, pinna caudale eterocerca con notocorda inserita nel lobo superiore, e copertura di scaglie leggera.



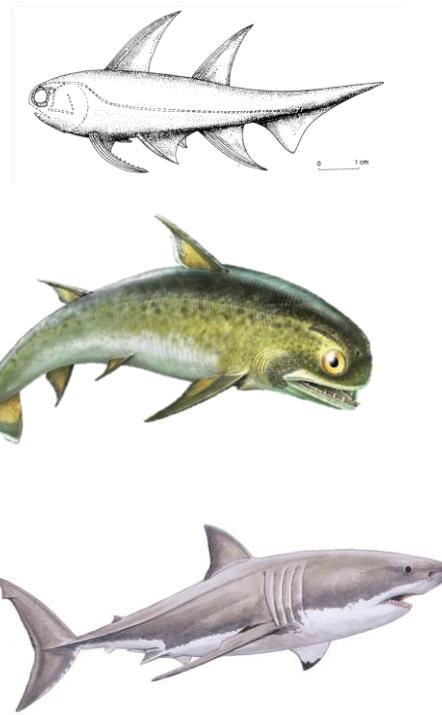
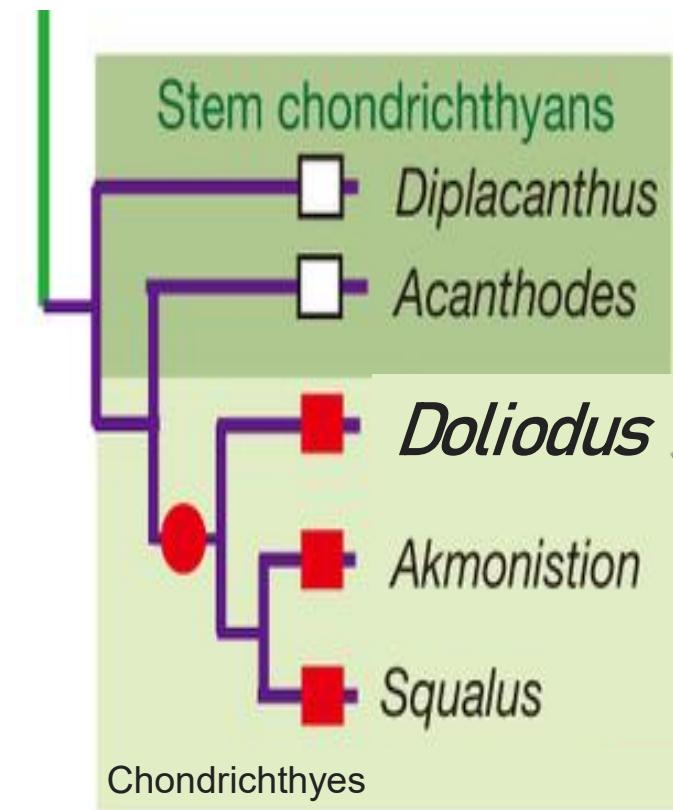
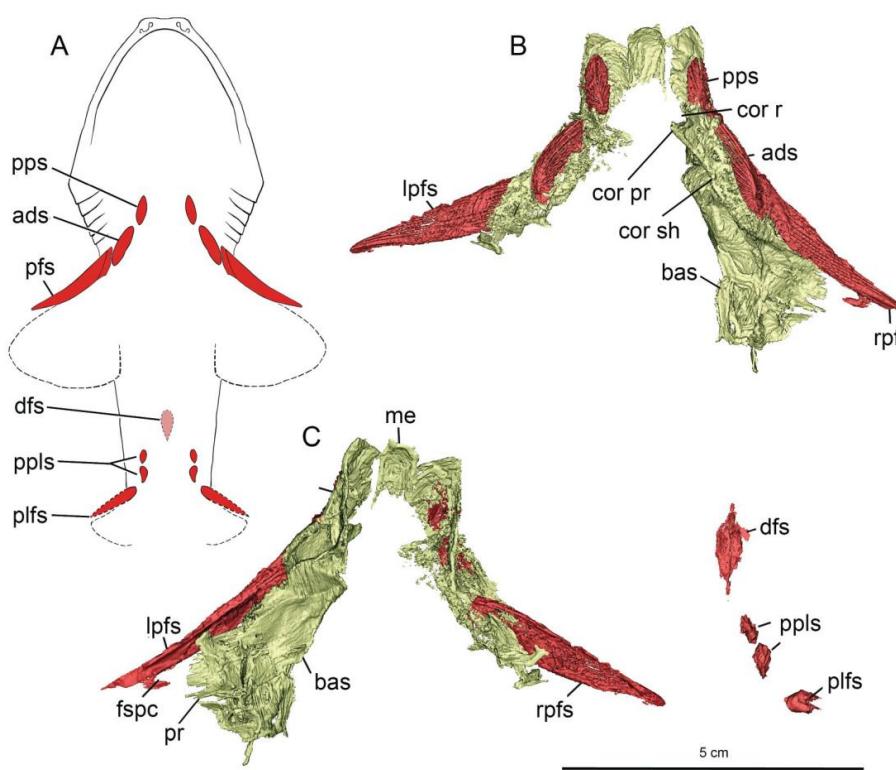
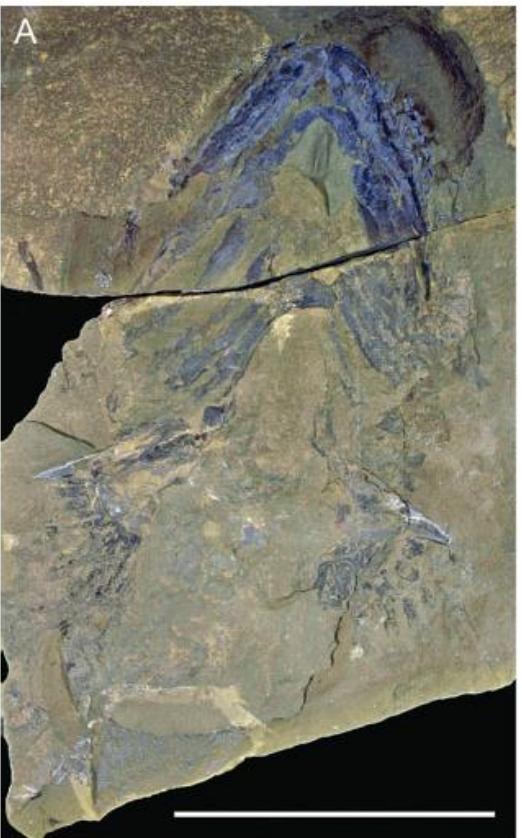
- Il nome 'acantodi' (dal Greco *acanthos*) si riferisce al fatto che possedevano **pinne pettorali, dorsali, pelviche e anale sostenute da robuste spine** lungo i loro margini anteriori, oltre a 1-6 paia di spine lungo il ventre.

Subphylum Vertebrata

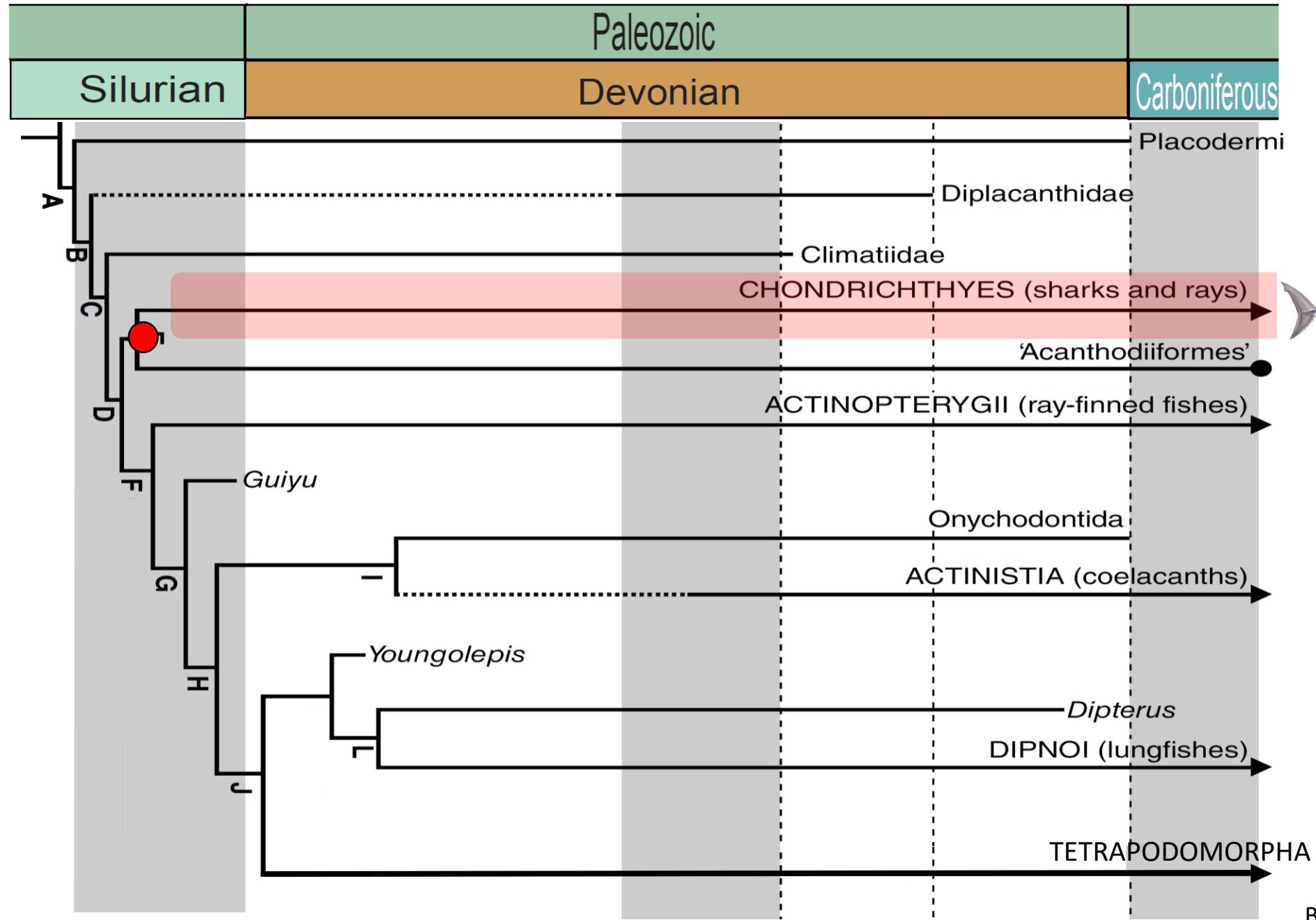
Infraphylum Gnathostomata

Classe 'Acanthodii'

- Proprio la presenza di spine sulle pinne pettorali e pelviche li collocherebbe vicino ai condroitti perché i primi squali come *Doliodus*, avevano spine sulle pinne pettorali e pelviche.



- I vari generi di acantodi non rappresentano dunque un gruppo monofiletico ma stanno sullo stelo che porta ai condroitti (sono stem-Chondrichthyes), e sono dunque un gruppo parafiletico.



Benton (2015)

Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

Siluriano Inf. (439 Ma) - Attuale

I condroitti (o condroitti) sono raggruppati oggi in due sottoclassi:

- **Holocephali** (chimere)
- **Elasmobranchii:**

Selachii (squali) e Batoidea (razze)



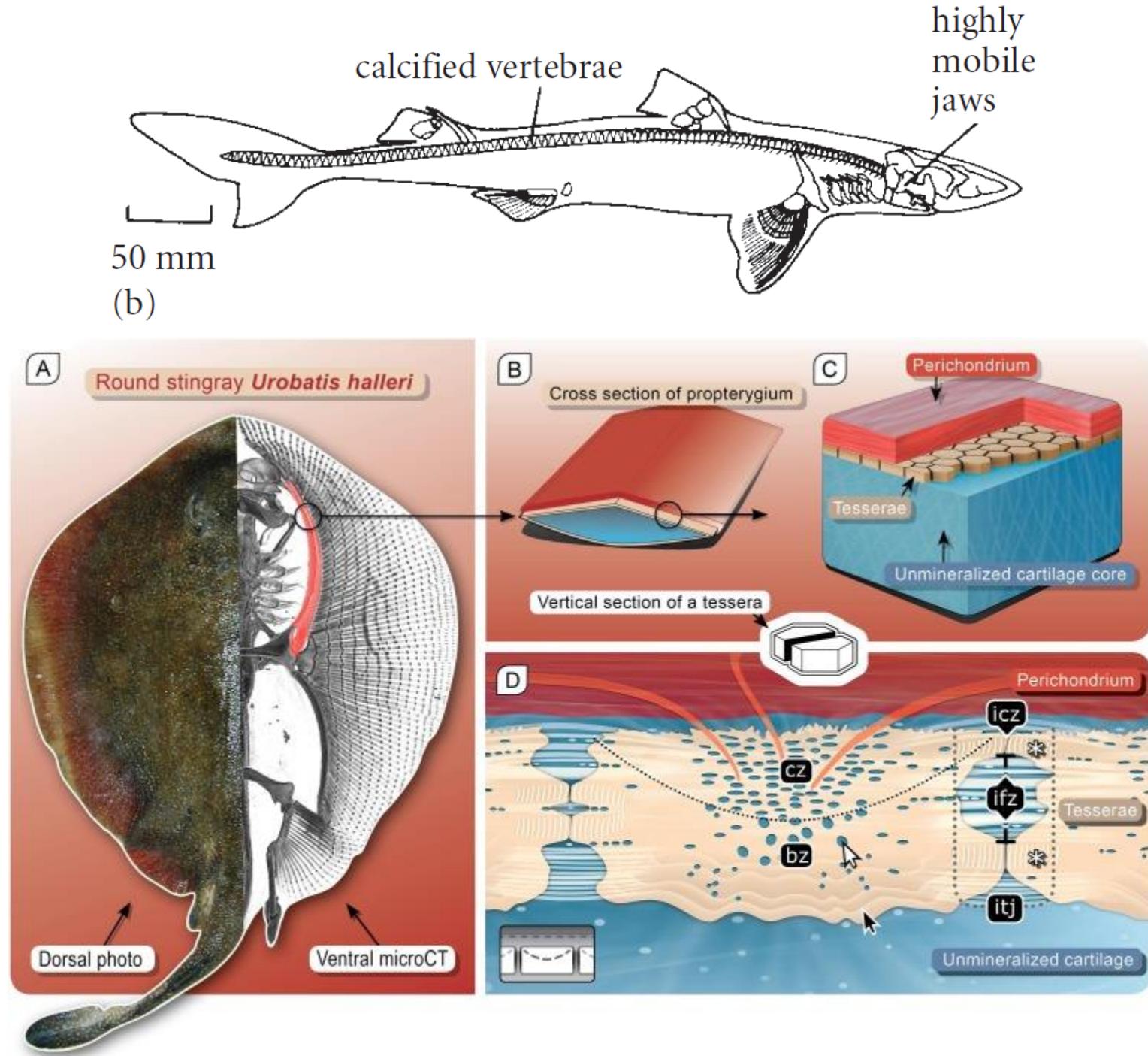
Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

Caratteri anatomici distintivi:

- Scheletro cartilagineo ricoperto da tessere prismatiche mineralizzate in idrossiapatite.
- Notocorda sostituita da colonna vertebrale cartilaginea nel corso dello sviluppo (eccetto negli olocefali).
- Denticoli dermali (scaglie) placoidi di origine ectodermica.
- Pinna caudale eterocerca con colonna vertebrale o notocorda inserita nel lobo superiore.



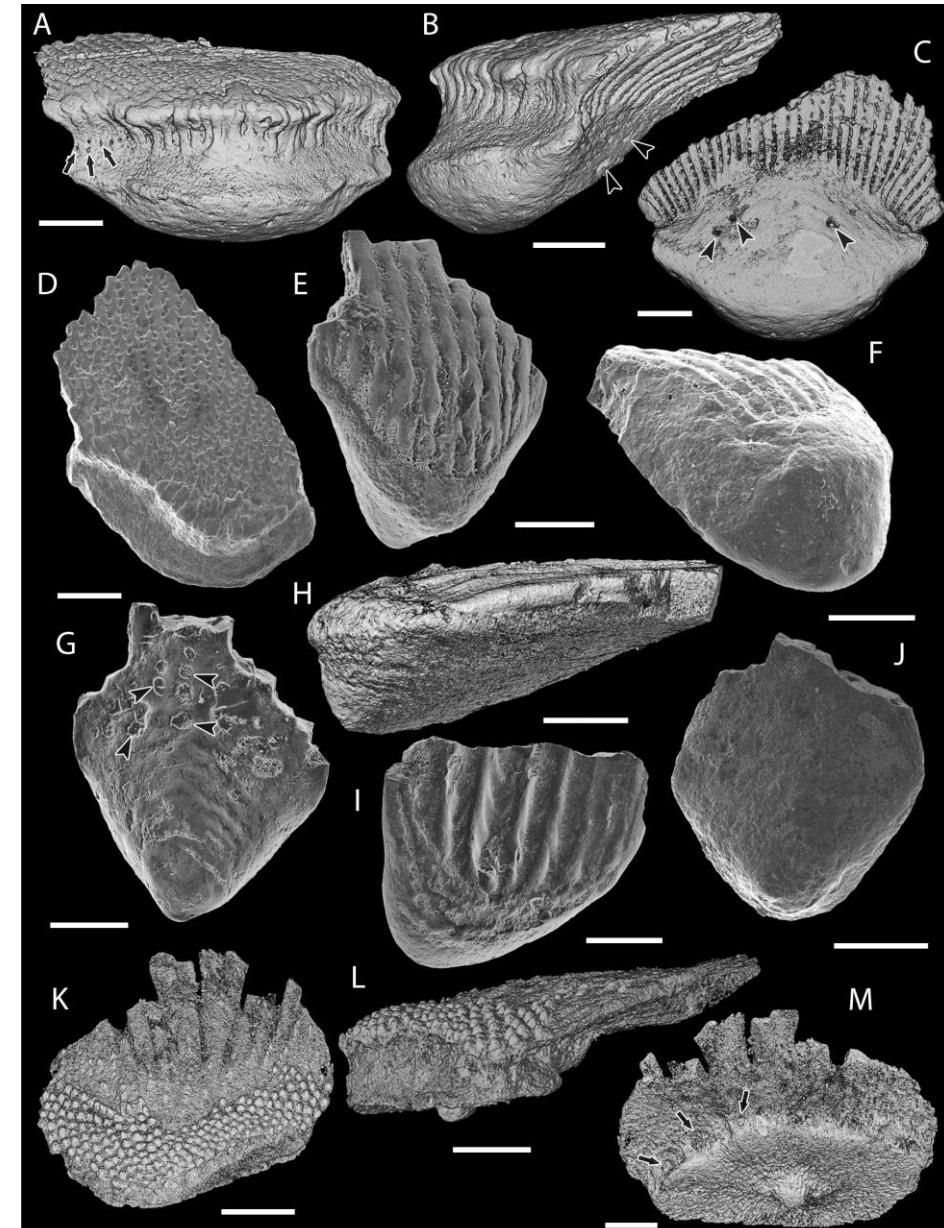
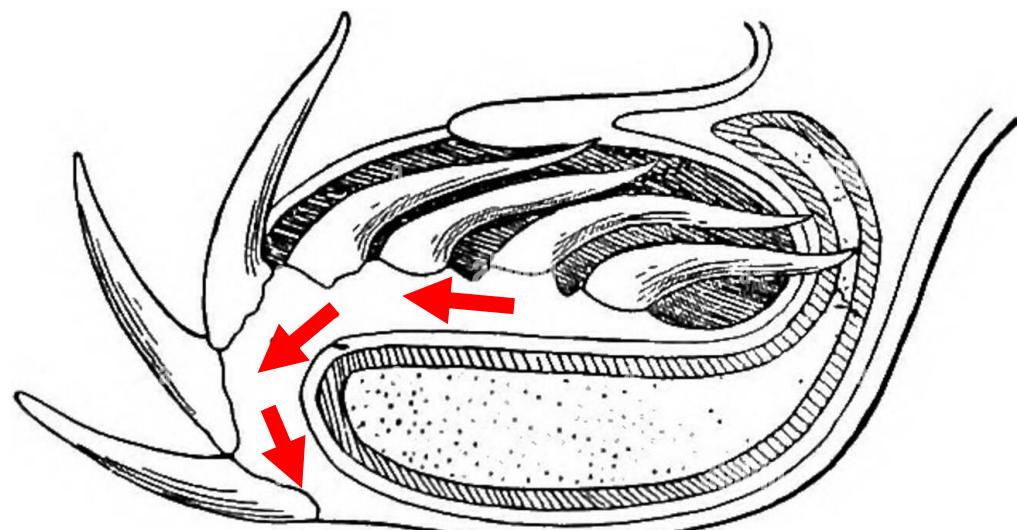
Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

Avendo uno scheletro in prevalenza cartilagineo, il record fossile dei condroitti è per la maggior parte rappresentato da denti isolati e scaglie placodi, abbondanti in quanto:

- 1) costituiti da dentina e smalto, robuste forme di idrossiapatite che fossilizzano facilmente.
- 2) i denti, in particolare, vengono prodotti in continuazione per sostituire quelli che cadono, per cui si ha abbondante documentazione fossile di denti di condroitti.



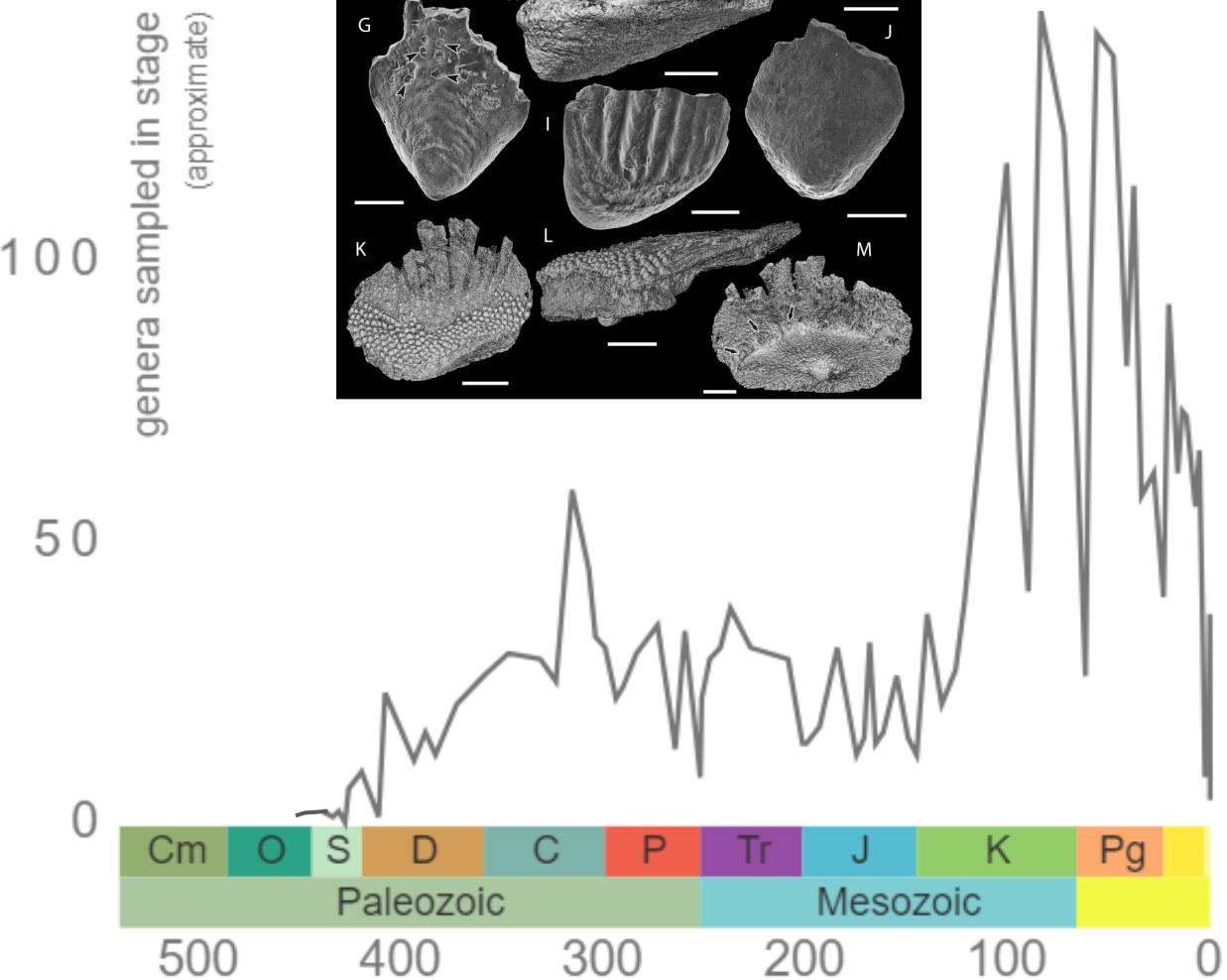
Andreev et al. (2016), The systematics of the Mongolepidida (Chondrichthyes) and the Ordovician origins of the clade. PeerJ 4:e1850

Subphylum Vertebrata

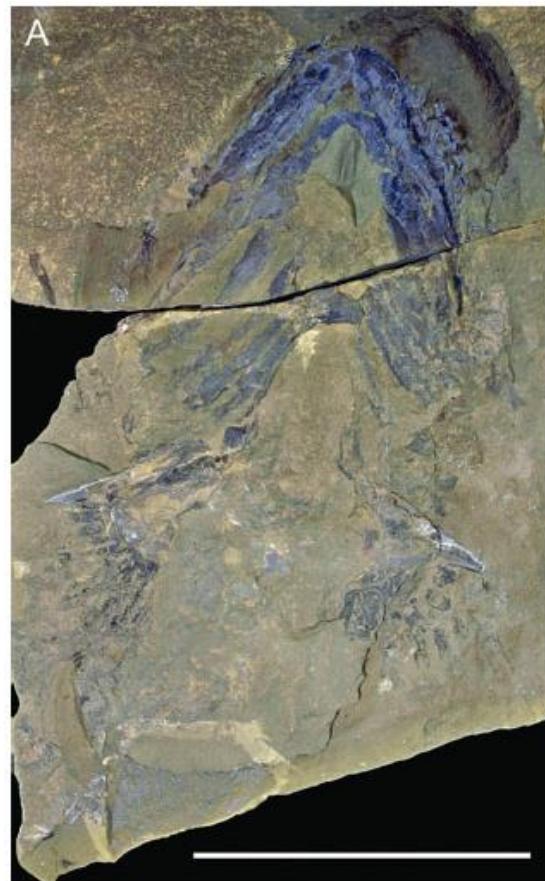
Infraphylum Gnathostomata

Classe Chondrichthyes

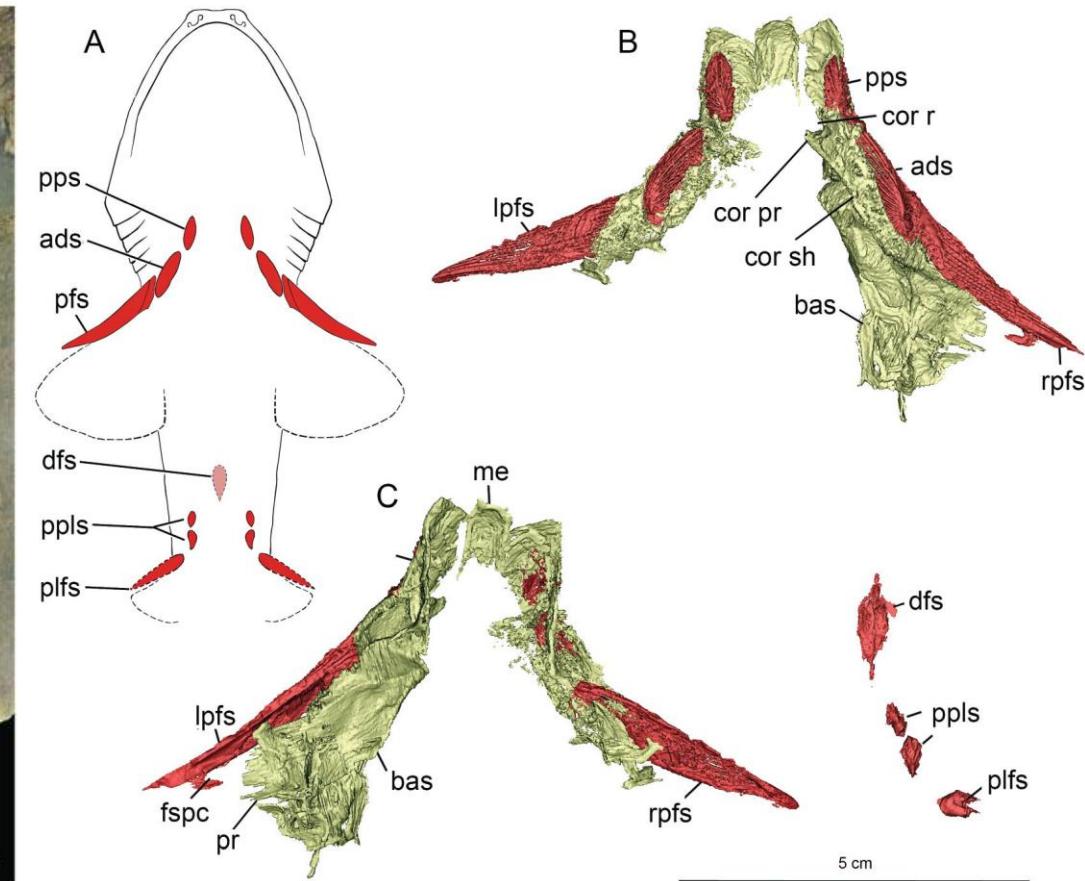
- I più antichi condroitti sono proprio rappresentati da **scaglie e denti isolati del Siluriano Inferiore**, benché alcune scaglie simili a quelle dei condroitti ma di affinità incerta, potrebbero già collocarli nell'Ordoviciano Superiore.
- I principali cladi di condroitti comparvero tutti nel Devoniano, ma ebbero una diversificazione esplosiva nel successivo periodo Carbonifero.



- I loro resti scheletrici sono invece rari nel record fossile perché lo scheletro è composto prevalentemente da cartilagine. Inoltre, dopo la morte dell'animale, la decomposizione del collagene che tiene insieme i prismi di idrossiapatite, favorisce la loro disarticolazione e dispersione.
- I primi resti scheletrici che presentano cartilagine prismatica sono del **Devoniano Inferiore (c. 419 Ma)**.
- Tra i primi resti articolati, uno dei più emblematici è ***Doliodus*** (Devoniano Inferiore c. 410 ma). La presenza di spine sulle pinne pettorali e pelviche, proverebbe la vicinanza filogenetica dei condroitti agli acantodi, o addirittura la loro discendenza da questi.



Burrow et al. 2017. Can J Earth Sci: 54;



Maysey et al. 2017. Am Mus Nov. 2875

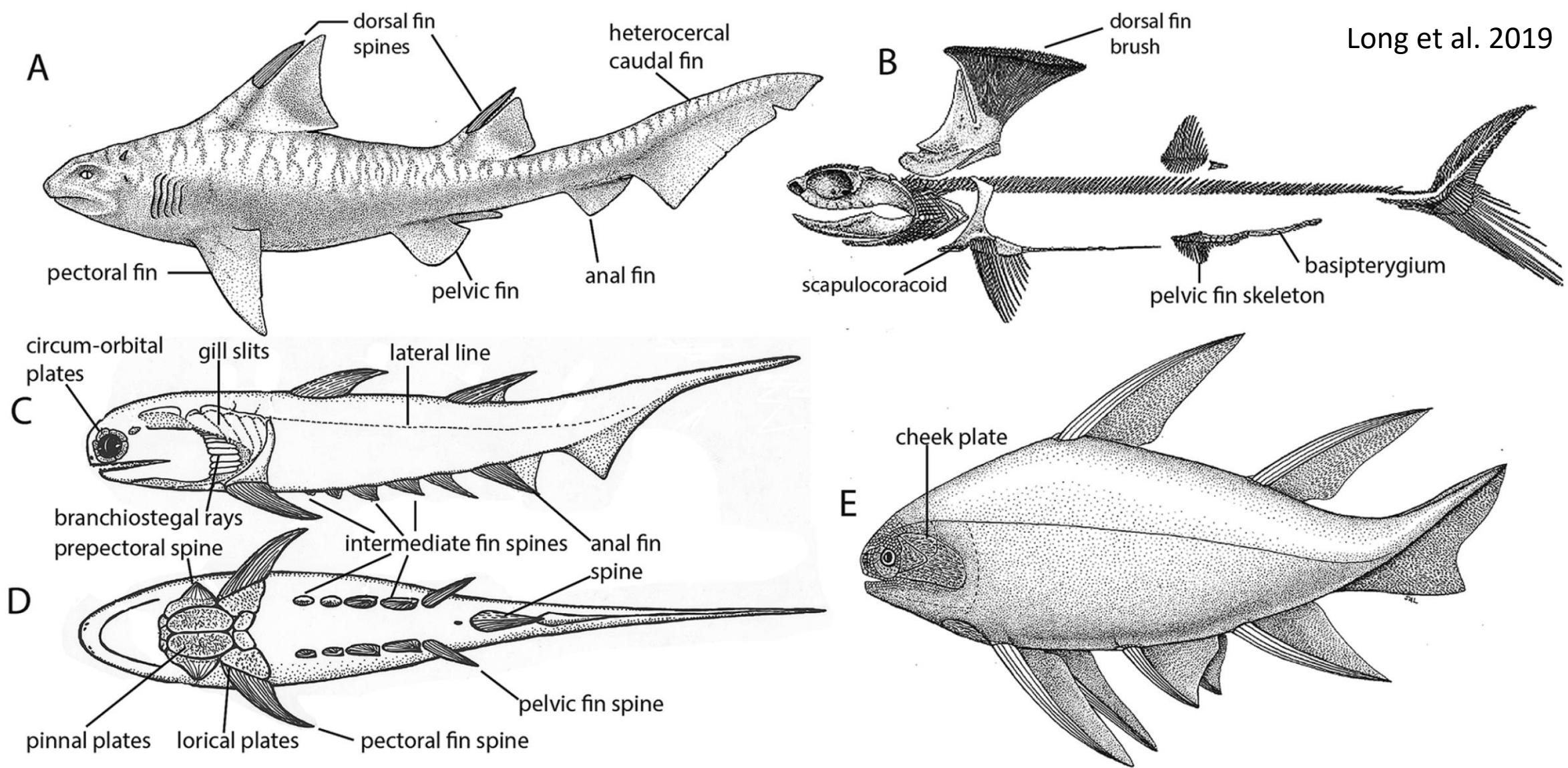
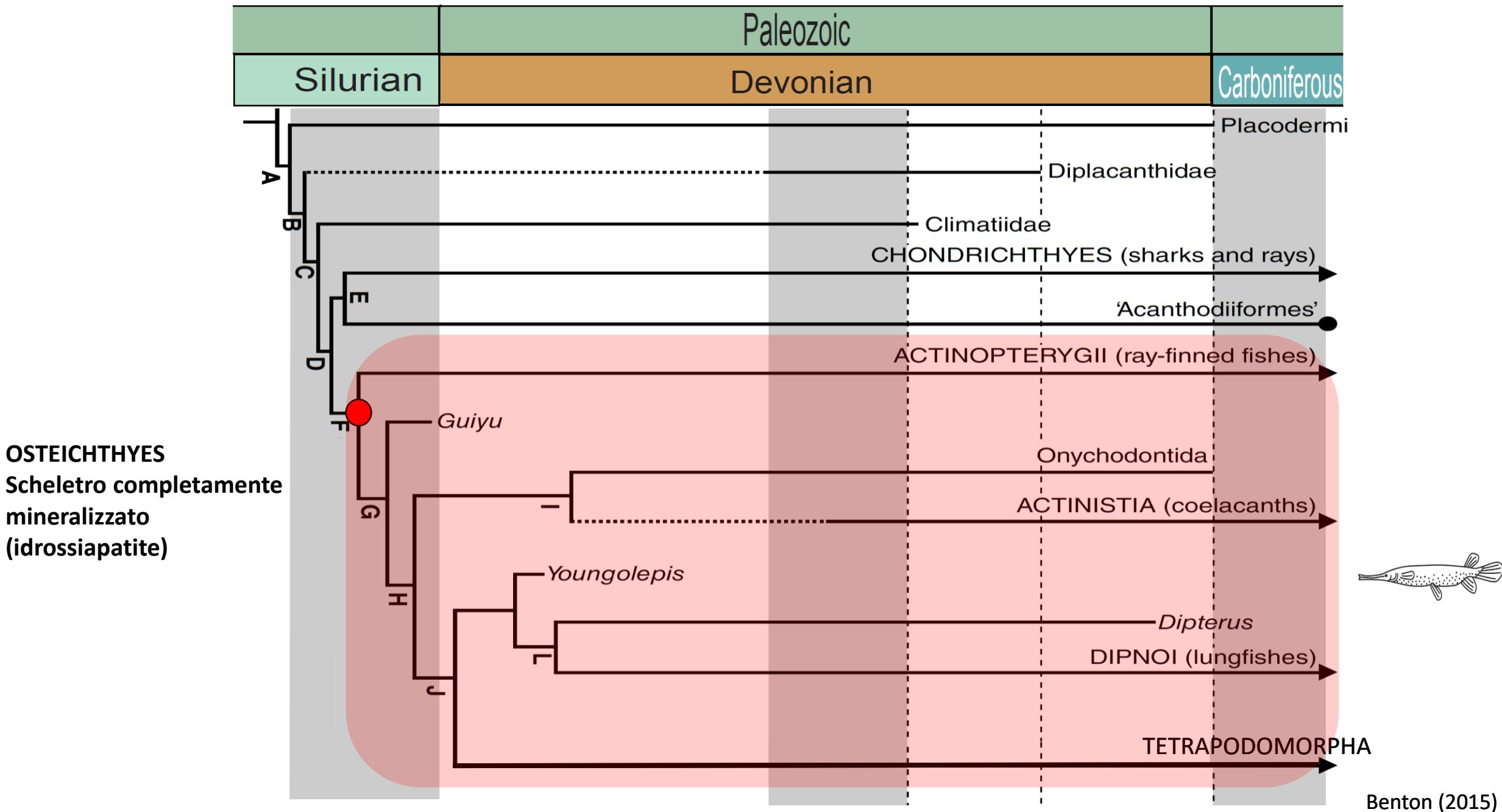
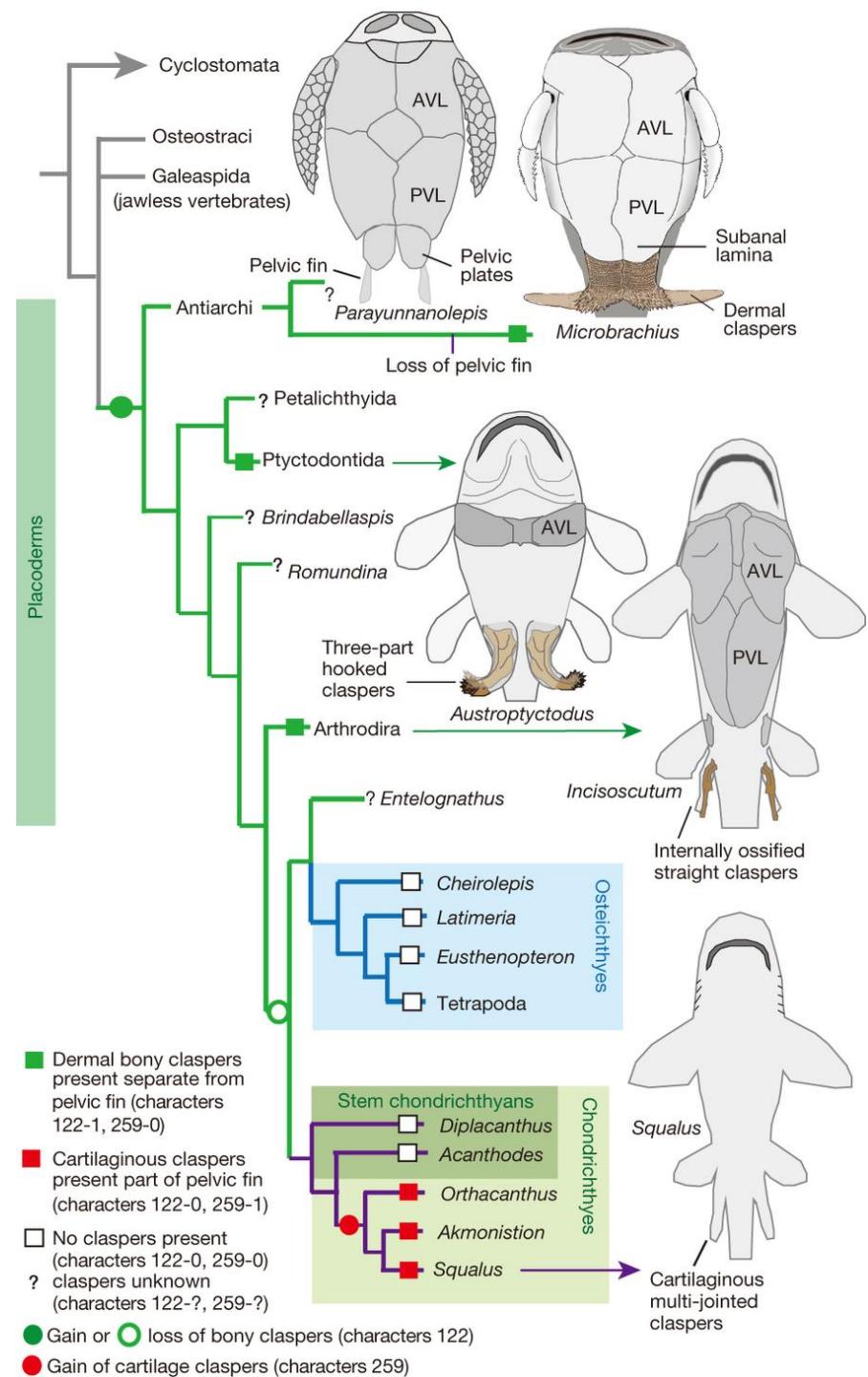


Fig. 1.5. Early Chondrichthyes. **A)** *Hybodus*, a common Mesozoic shark, part of the modern shark radiation, Euselachii. **B)** Carboniferous shark *Akmonistion* with enlarged anterior dorsal fin spine brush (after Coates and Sequeira, 2001). **C, D)** The stem chondrichthyan ('acanthodian') *Climatius*, Devonian of Scotland, lateral (**C**) and ventral (**D**) views (from Long, 2011). **E)** The stem chondrichthyan ('acanthodian') *Culmacanthus*, Devonian of Australia (from Long, 1983b).



Condritti od osteitti... qual è il gruppo più primitivo ?

- Un tempo si riteneva che i condritti fossero più 'primitivi' rispetto agli osteitti (i pesci ossei) perché si pensava che la cartilagine fosse la condizione primitiva, e che lo scheletro mineralizzato degli osteitti si fosse evoluto solo successivamente.
- Ma la presenza di ossa dermiche mineralizzate del cranio dei placodermi (che sono più primitivi) supporta l'ipotesi che **la presenza di scheletro dermico (mineralizzato) è probabilmente la condizione primitiva**, e che i condritti persero le loro ossa craniche dermiche mineralizzate solo successivamente.
- Filogeneticamente, i condritti non sarebbero più primitivi ma sarebbero il sister group degli osteitti, ovvero entrambi discenderebbero da un antenato comune, forse un "placoderma".



Subphylum Vertebrata

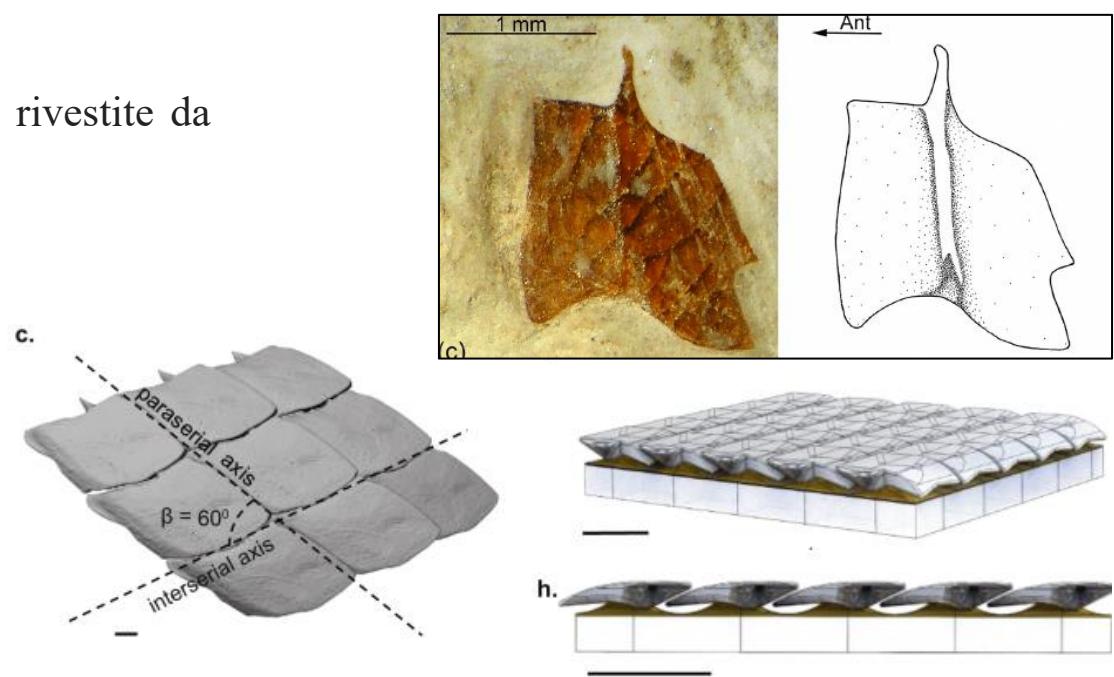
Infraphylum Gnathostomata

Classe Osteichthyes

Siluriano Sup. (430 Ma) - Attuale

I pesci ossei si distinguono da tutti gli altri pesci finora considerati per:

- **scheletro completamente mineralizzato in idrossiapatite** (fosfato di calcio)
- tetto cranico costituito da ossa dermiche mineralizzate
- denti fusi alle ossa della mascella e mandibola
- ossa golari tra le mandibole
- opercolo osseo che chiude le fessure branchiali
- scaglie ganoidi embricate tra loro tramite **articolazione peg-and-socket** e rivestite da **ganoina**, caratteri persi negli osteitti più avanzati che hanno scaglie cicloidi



Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

Classe Osteichthyes

Gli osteitti includono due sottoclassi:

- **Actinopterygii** (pesci con pinne raggiate). Compaiono nel Devoniano Inferiore, sono il gruppo di pesci oggi dominante.
- **Sarcopterygii** (pesci con pinne lobate). Compaiono nel Siluriano Superiore, dominanti durante il Devoniano, oggi rappresentati da poche specie.



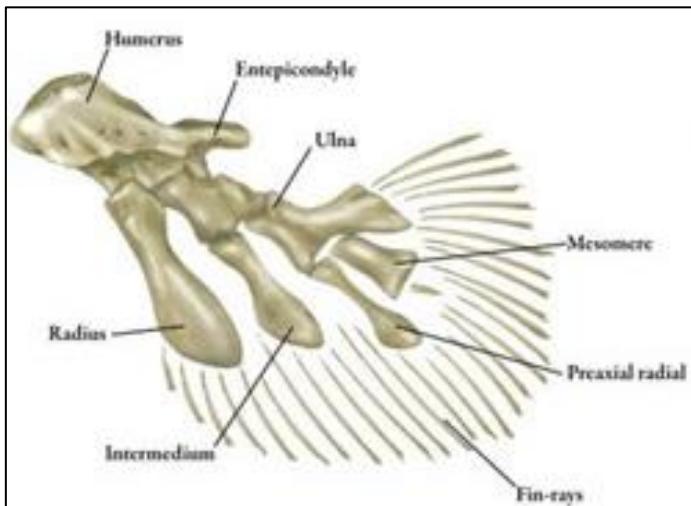
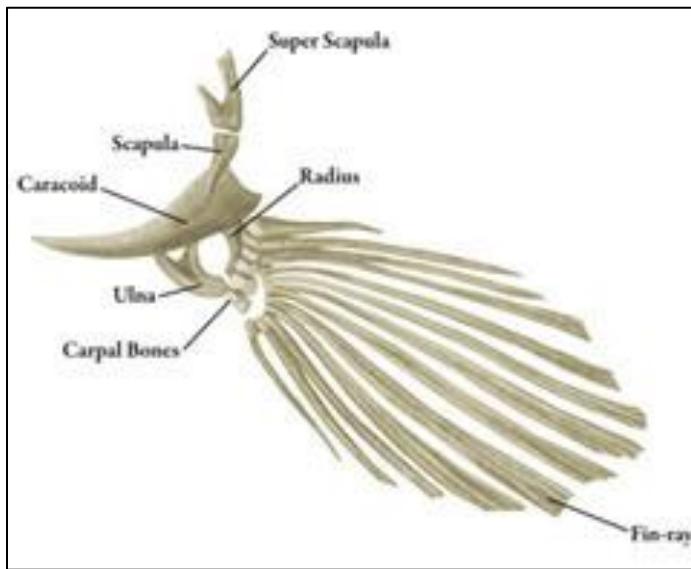
Subphylum Vertebrata

Infraphylum Gnathostomata

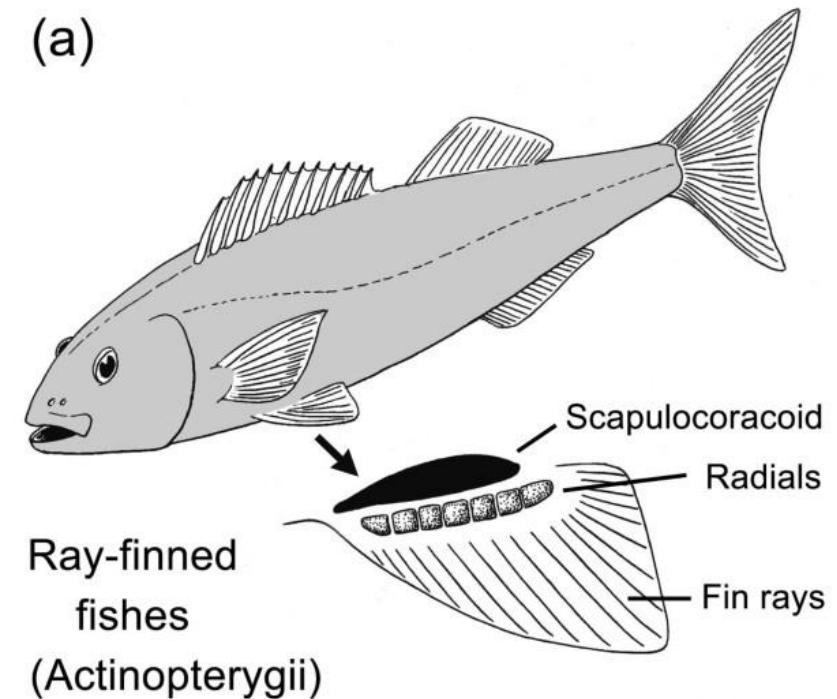
Classe Osteichthyes

I due gruppi si distinguono principalmente per la struttura delle loro pinne pettorali:

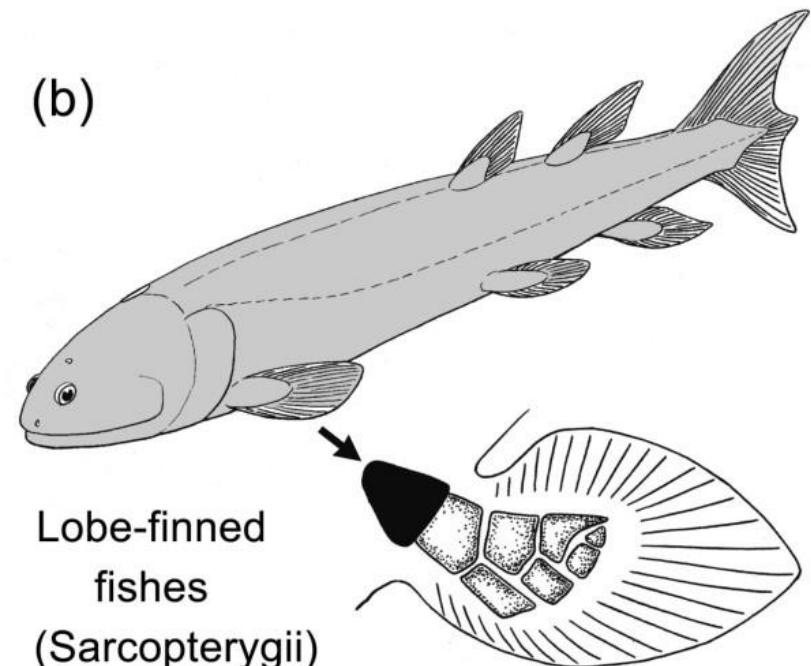
- Negli attinopterigi le pinne sono costituite da una serie di raggi sottili chiamati lepidotrichi sostenuti alla base da piccole ossa cartilaginee o ossee dette **radiali**, articolati in serie.
- I sarcopterigi hanno un lobo carnoso supportato da grandi **radiali**, con il primo che è l'unico osso basale (omero) e gli altri articolati al primo in parallelo, con muscoli che permettono il movimento della pinna. Questa serie di ossa sono omologhe a quelle dei vertebrati più avanzati.



(a)



(b)





6.7.3 Il successo degli actinopterigi



~30.000 specie attuali

97% dei pesci

50% dei vertebrati

Classe Osteichthyes

Sottoclassificazione Actinopterygii

Devoniano Inferiore (c. 415 Ma) - Attuale

Dopo la loro comparsa nel Devoniano Inferiore, si assiste ad una straordinaria radiazione degli actinopterigi che li porterà ad essere il gruppo di vertebrati di maggior successo, rappresentati oggi da oltre 30.000 specie.

Il loro successo è dovuto principalmente all'**elevata plasticità fenotipica** (capacità di una struttura di svilupparsi in differenti forme in base alle condizioni ambientali) **di tre strutture fondamentali: le mascelle, lo scheletro caudale, e le scaglie.**

La radiazione dei pesci actinopterigi è costituita da tre fasi principali:

- 1) Radiazione degli actinopterigi basali, i "condrostei" (radiazione Paleozoica)
- 2) Radiazione dei neopterigi basali, gli "olostei" (radiazione Mesozoica)
- 3) Radiazione dei neopterigi avanzati, i teleostei (radiazione Cenozoica)



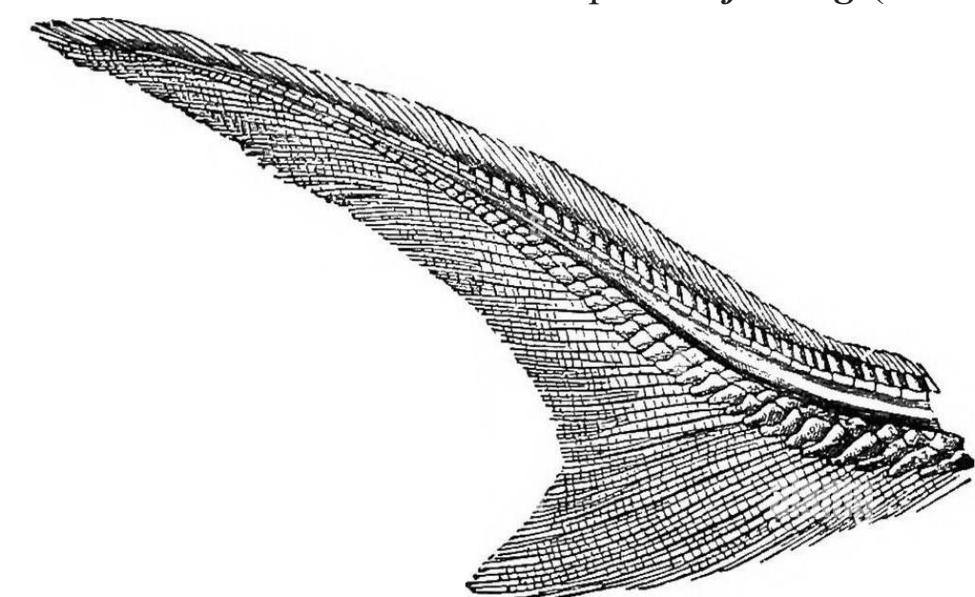
Uno dei primi actinopterigi apparsi nel record fossili è il famoso **Cheirolepis**. Lungo fino a 50 cm di lunghezza, *Cheirolepis* aveva grandi orbite, che permettevano una buona vista, mascelle con un'ampia apertura, e denti molto affilati, a dimostrazione che era un efficiente predatore. Il corpo idrodinamico era progettato per un nuoto rapido e sostenuto.



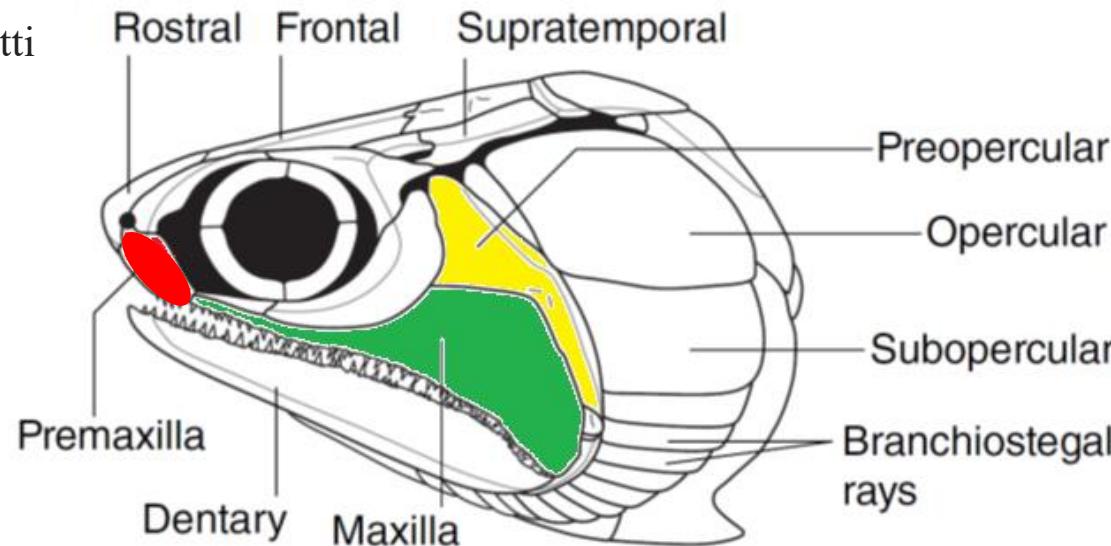
1) Radiazione degli attinopterigi basali, i "condrostei" (la radiazione Paleozoica)

I primi pesci actinopterigi fossili come *Cheirolepis* forniscono un quadro dei tratti primitivi tipici dei condrostei, forse derivati dai "placodermi":

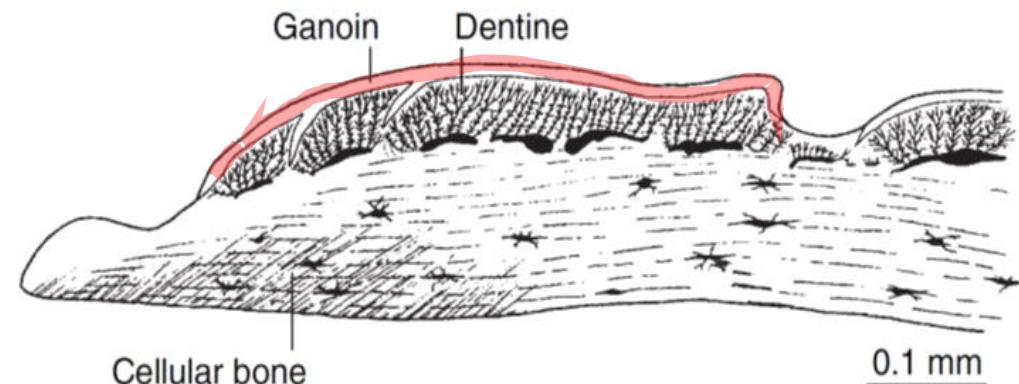
- **Osso premascellare e mascellare saldamente articolati alla testa.**



L'espansione laterale della bocca è assente o limitata e l'unico meccanismo di alimentazione consentito è di tipo *ram-feeding* (afferrare).



- **Pinna caudale eterocerca**, con l'ultimo tratto della colonna vertebrale che si immette nel lobo dorsale. I due lobi sono asimmetrici. **Il nuoto ha ancora un'efficienza limitata**, a causa della propulsione asimmetrica.



- Spesse e pesanti **scaglie ganoidi** formate da osso spugnoso + dentina + ganoina (sostanza simile allo smalto) embricate tramite articolazione peg-and-socket, non permettono ancora elevate fluidità e mobilità.

1) Radiazione degli attinopterigi basali, i "condrostei" (la radiazione Paleozoica)

Tra i principali gruppi (ordini) di condrostei troviamo:

- **Redfieldiformes**
- **Paleonisciformes**
- **Pholidopleuriformes**
- **Saurichthyiformes**
- **Perleidiformes**
- **Acipenseriformes**
- **Polypteriformes**

Molto diversificati nel Paleozoico, subirono un grave declino alla fine del Permiano.

Oggi sono rappresentati soltanto da poche specie di acipenseriformi (storioni) e polipteriformi (polipteri)

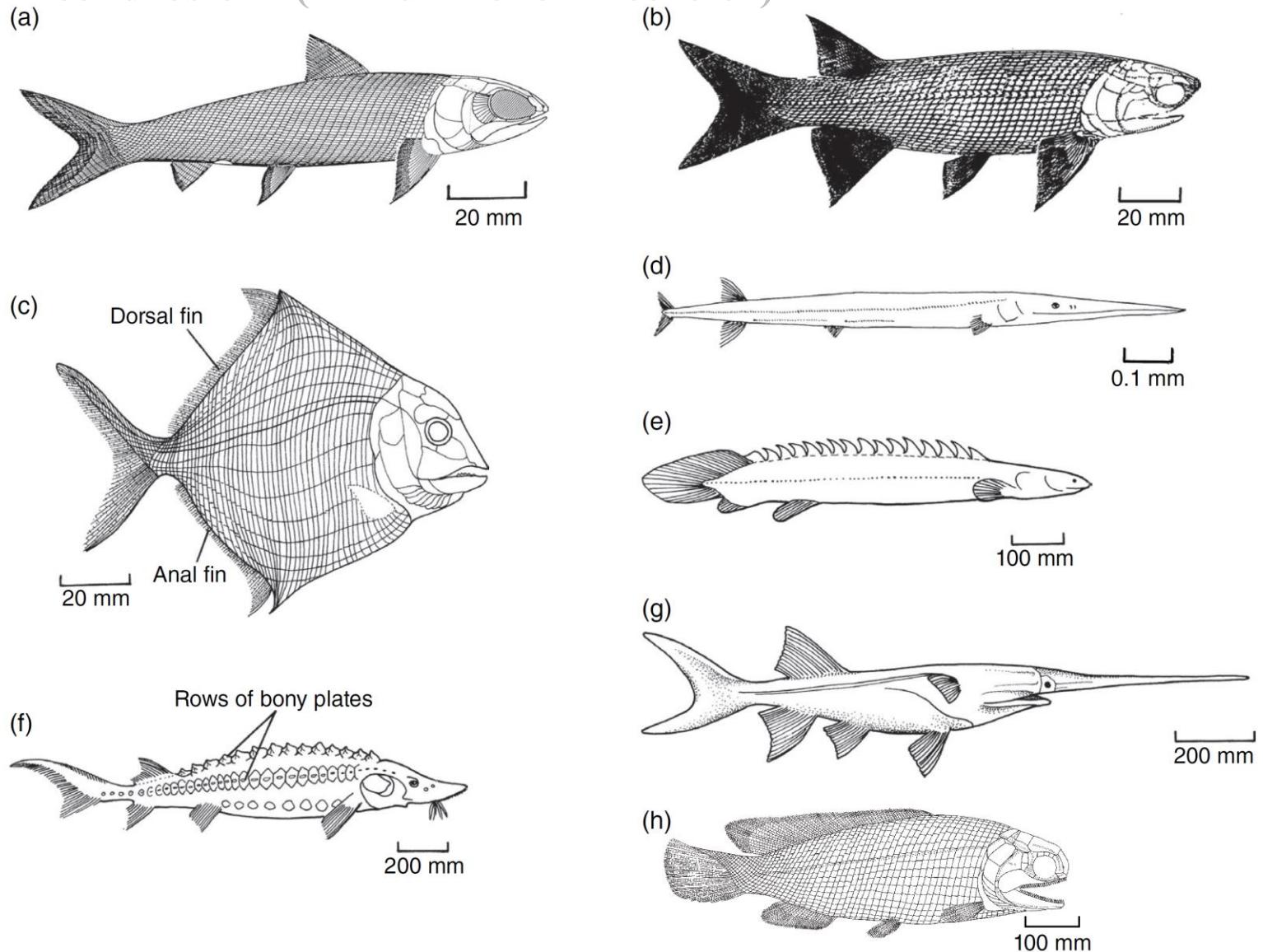


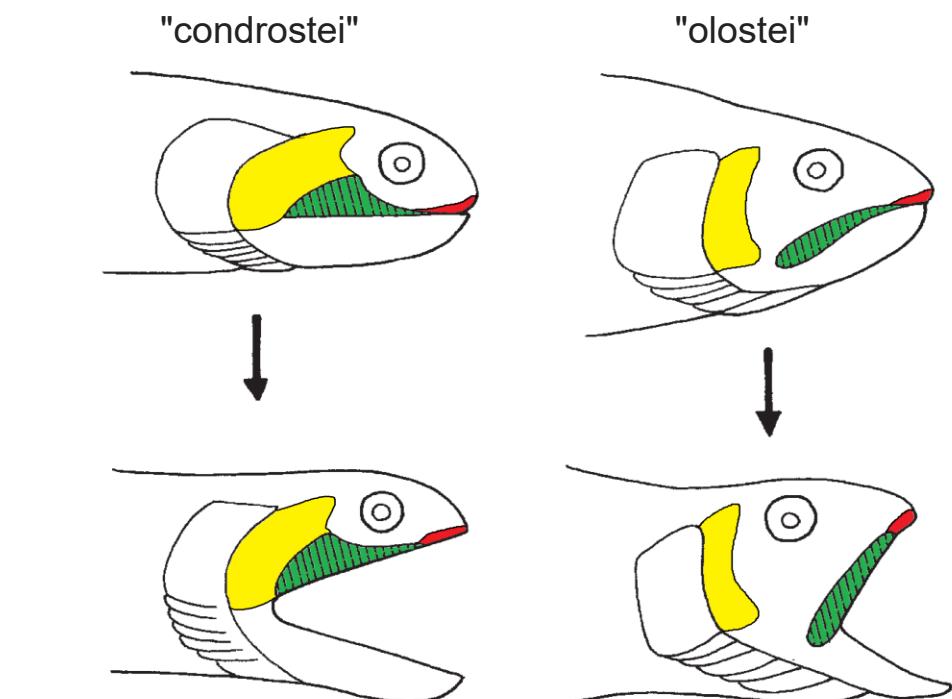
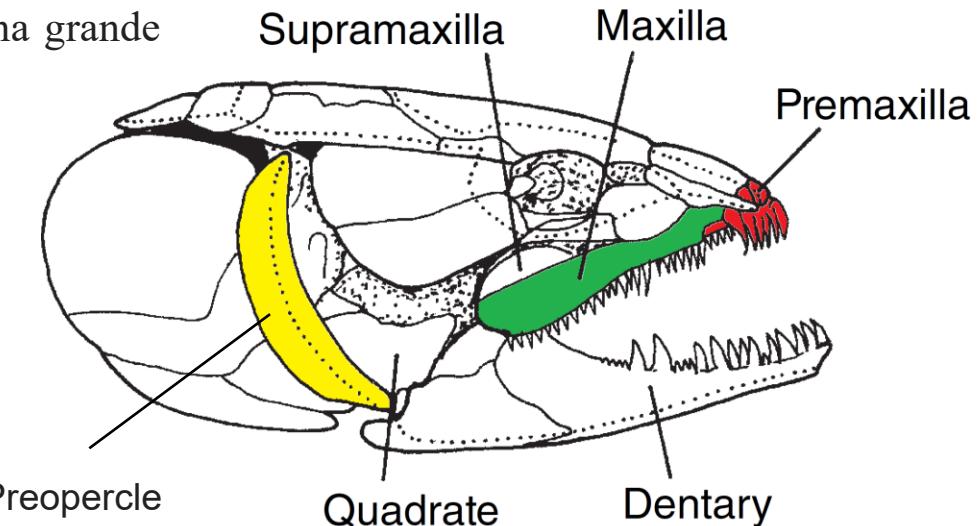
Figure 7.6 Basal actinopterygians from the Carboniferous (c), Triassic (a, b, d) and extant (h): (a) the ptycholepid *Ptycholepis*; (b) the redfieldiid *Redfieldius*; (c) the amphicentrid *Amphicentrum*; (d) the saurichthyid *Saurichthys*; (e) the bichir *Polypterus*; (f) the sturgeon *Acipenser*; (g) the paddlefish *Polyodon*; (h) the scanilepiform *Beishanichthys*. Source: (a) Adapted from Schaeffer *et al.* (1975). (b) Adapted from Schaeffer and McDonald (1978). (c,e,f) Adapted from Nicholson and Lydekker (1889). (d) Adapted from Rieppel (1985). (g) Adapted from Stahl (1974). (h) Xu and Gao (2011). Reproduced with permission from John Wiley & Sons.

2) Radiazione dei neopterigi basali, gli "olostei" (la radiazione Mesozoica)

A partire dal Triassico appaiono i primi neopterigi basali, che dal Giurassico avranno una grande

radiazione anche grazie a importanti modifiche delle mascelle, della coda e delle scaglie:

- **Il mascellare si libera dall'articolazione con il preopercolo**, diventando più mobile. L'apertura più ampia consente di predare animali più grandi e l'espansione laterale crea una piccola depressione per risucchiare acqua e preda.

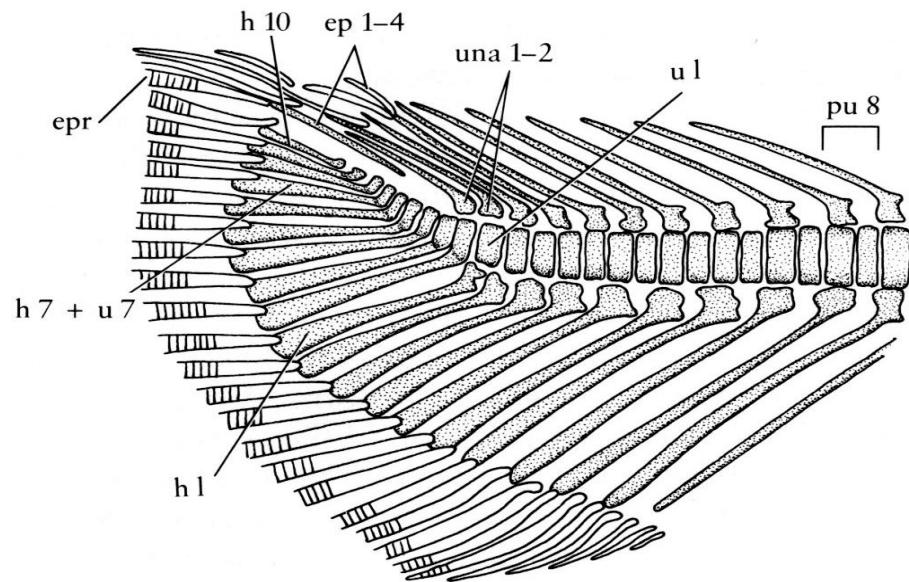


2) Radiazione dei neopterigi basali, gli "olostei" (la radiazione Mesozoica)

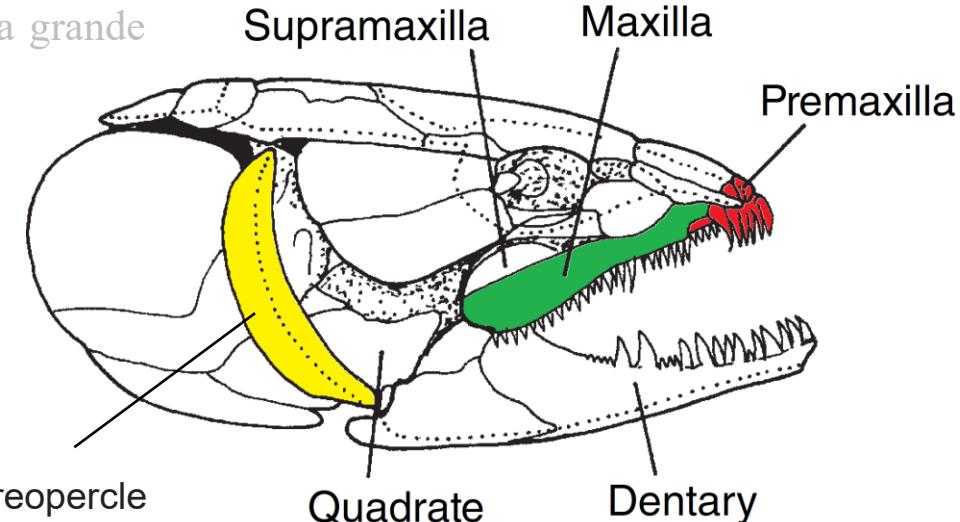
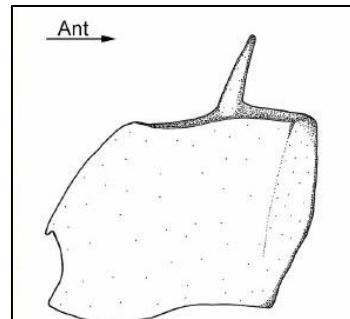
A partire dal Triassico appaiono i primi neopterigi basali, che dal Giurassico avranno una grande

radiazione anche grazie a importanti modifiche delle mascelle, della coda e delle scaglie:

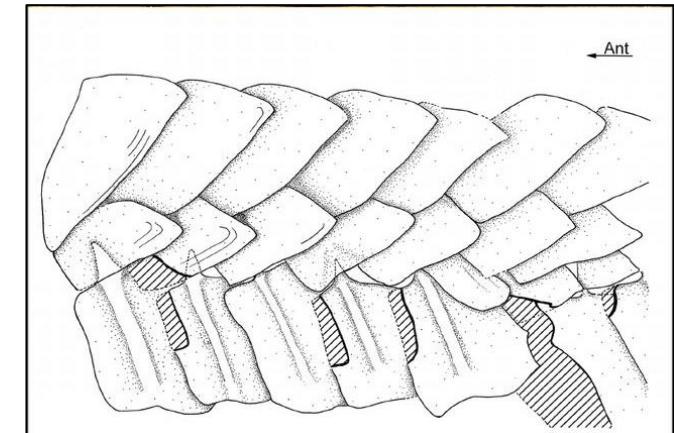
- Il **mascellare si libera dall'articolazione con il preopercolo**, diventando più mobile. L'apertura più ampia consente di predare animali più grandi e l'espansione laterale crea una piccola depressione per risucchiare acqua e preda.



- Le scaglie ganoidi diventano **più sottili e flessibili**, permettendo una maggiore mobilità del corpo.



- La pinna caudale va incontro a una riduzione della parte terminale, diventando **semi-eterocerca** (o **eterocerca abbreviata**). I due lobi sono quasi simmetrici. **Il nuoto è più efficiente.**



2) Radiazione dei neopterigi basali, gli "olostei" (la radiazione Mesozoica)

Tra i principali gruppi troviamo gli ordini:

- **Pycnodontiformes**
- **Semionotiformes**
- **Pholidophoriformes**
- **Kyphosichthyiformes**
- **Amiiformes**
- **Lepisosteiformes**

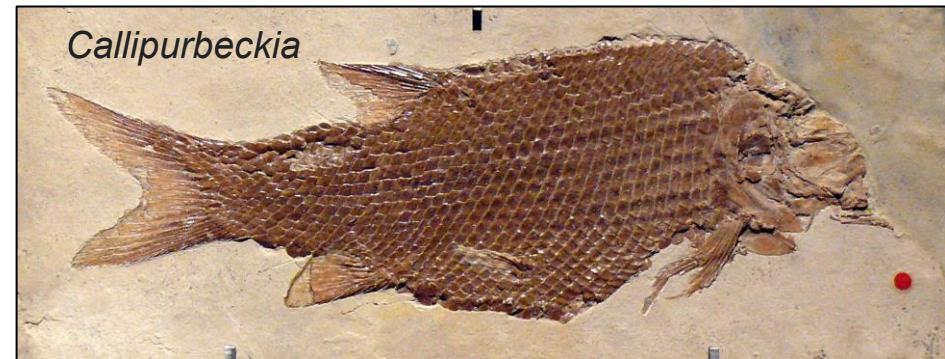
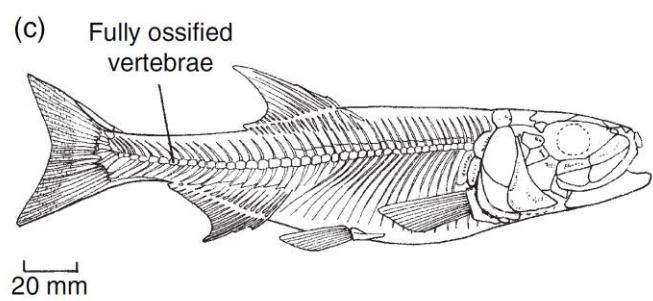
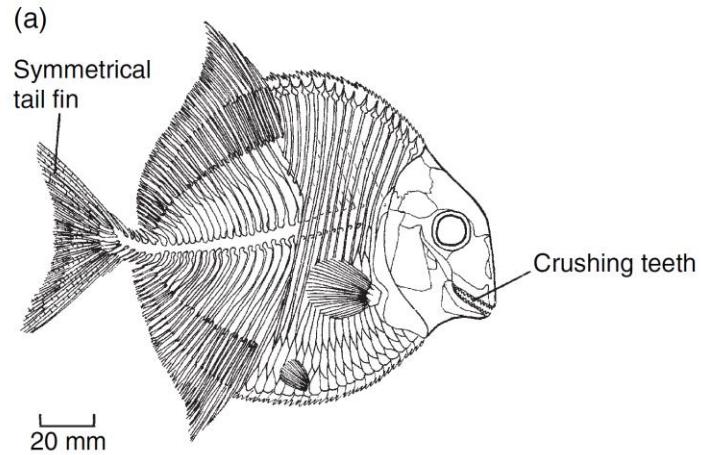
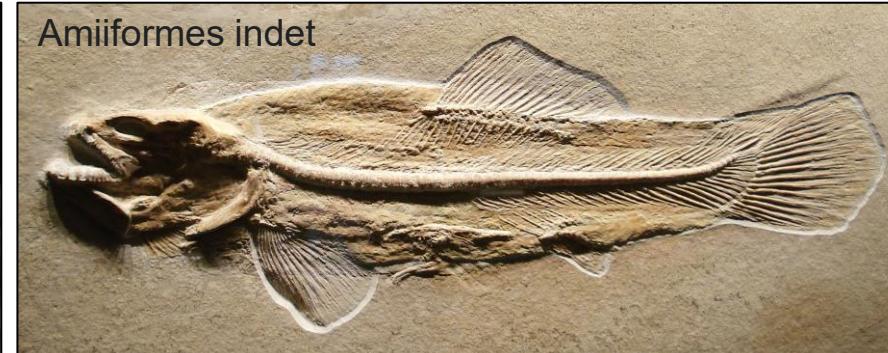


Figure 7.10 Stem-group teleosts, dating from the Jurassic: (a) the pycnodont *Proscinetes*; (b) the pholidophorid *Oreochima*; (c) the leptolepid *Varasichthys*. Source: (a) Adapted from Woodward (1916). (b) Adapted from Schaeffer (1972). (c) Adapted from Arratia (1997).

Molto diversificati nel Mesozoico, subirono

un pesante declino alla fine del Cretaceo.

Oggi sono rappresentati soltanto da *Amia* e pochissime specie di lepisosteiformi.

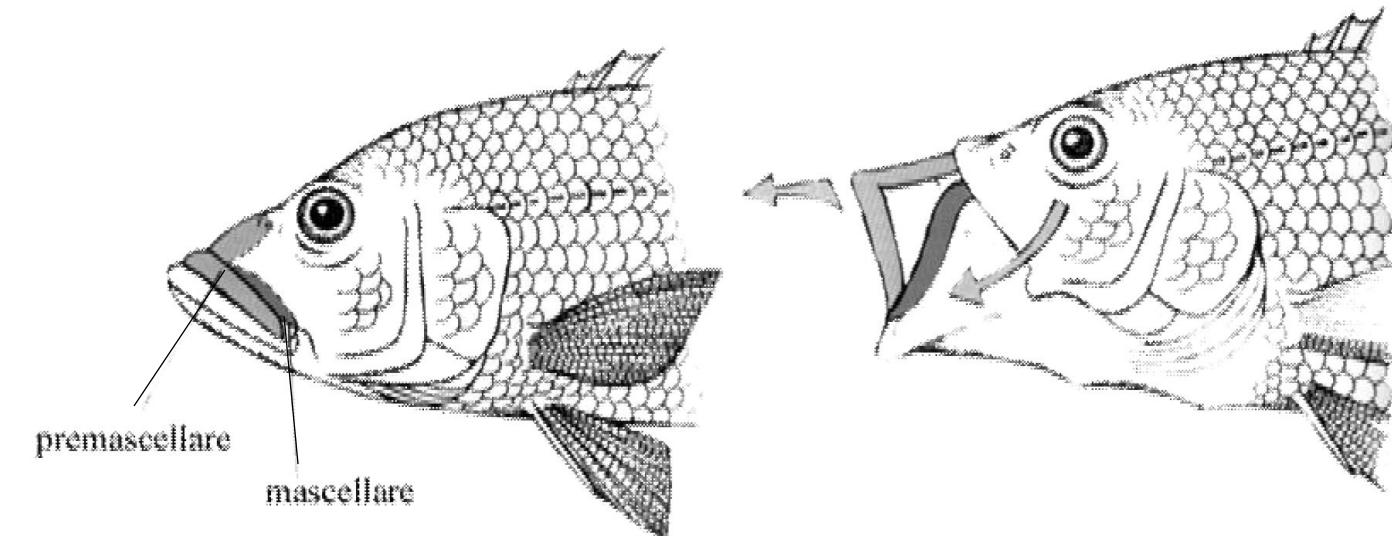
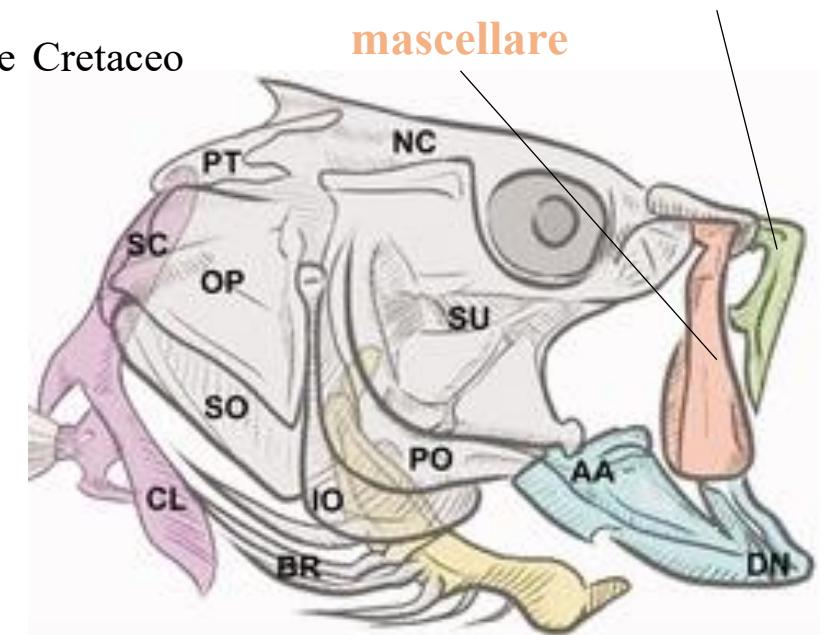


3) Radiazione dei neopterigi avanzati, i Teleostei (la radiazione Cenozoica)

premascellare

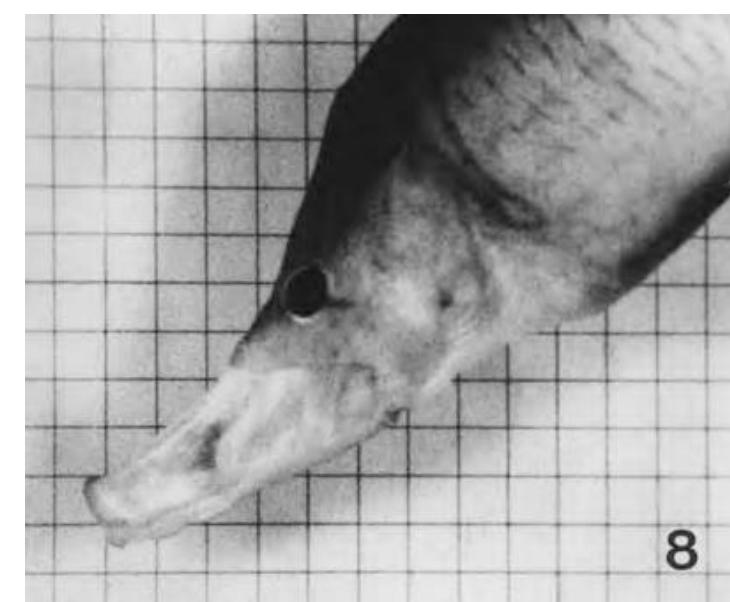
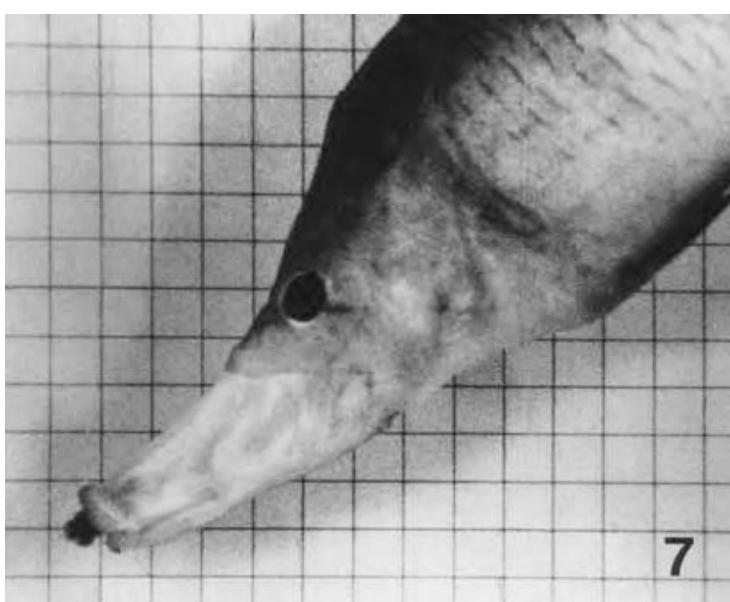
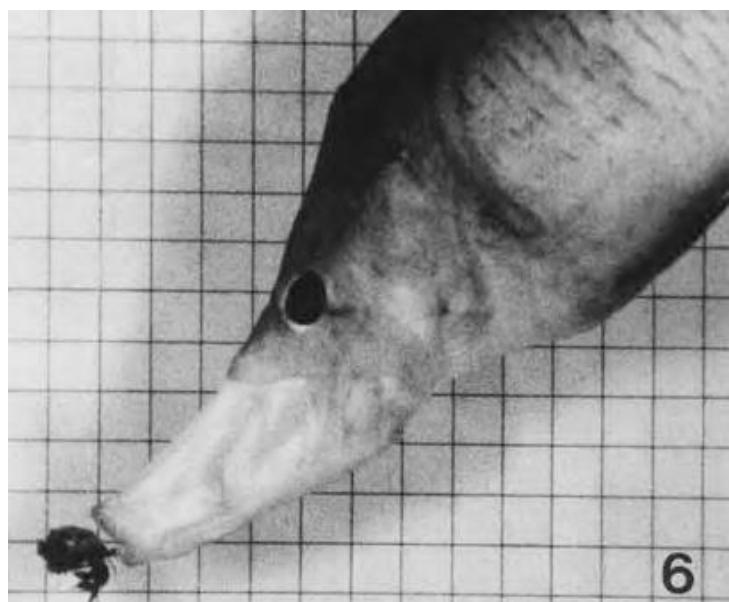
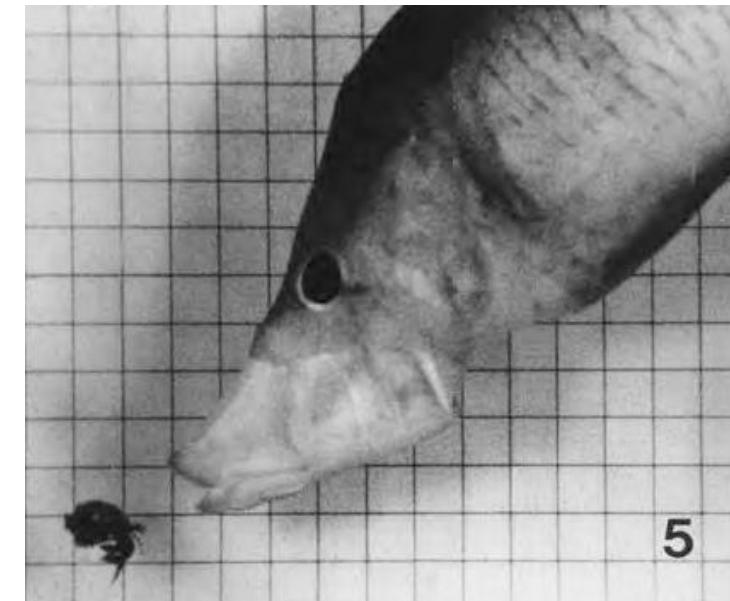
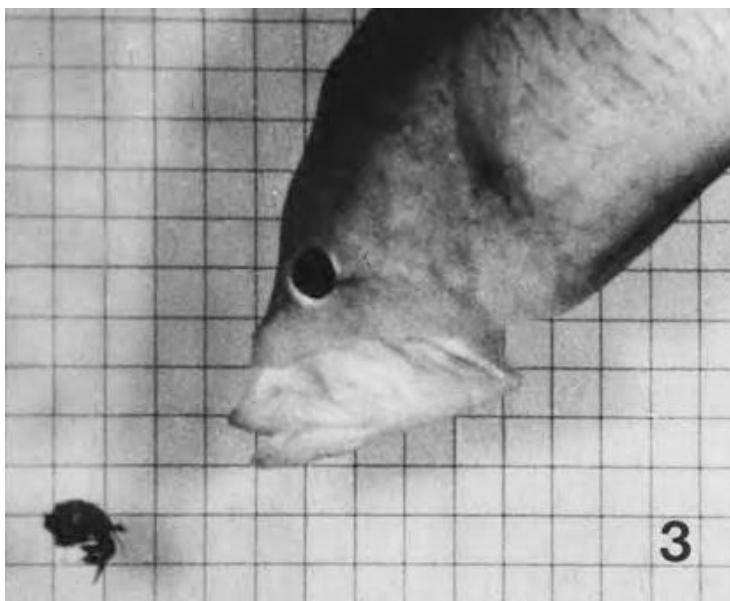
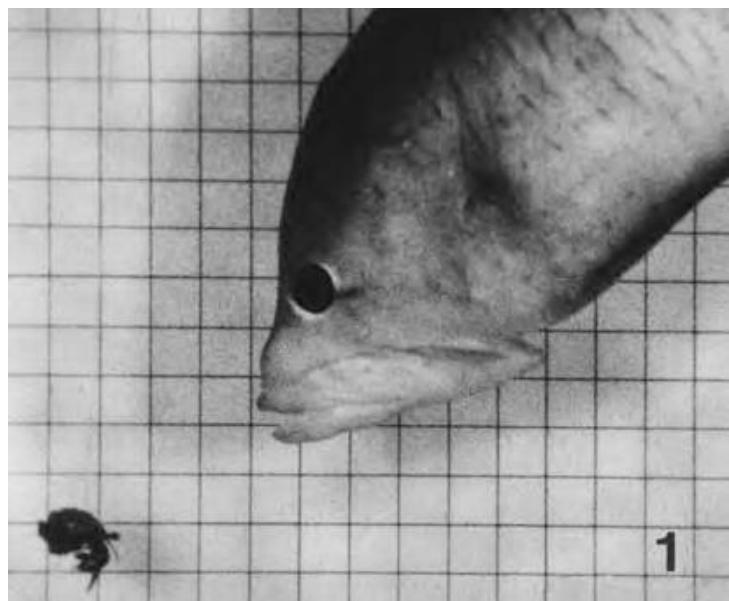
Nel Giurassico appaiono i primi teleostei (neopterigi avanzati), che dopo l'estinzione di fine Cretaceo diventeranno il gruppo di vertebrati di maggior successo.

- **Il mascellare si libera anche dall'articolazione con il premascellare**, che può slittare in avanti mentre la mascella si abbassa. Il movimento genera una forte depressione che porta acqua e preda nella bocca.
- Di conseguenza, nascono nuove modalità di assunzione del cibo, come la **suction feeding** ...



3) Radiazione dei neopterigi avanzati, i Teleostei (la radiazione Cenozoica)

...e la protrusion feeding.

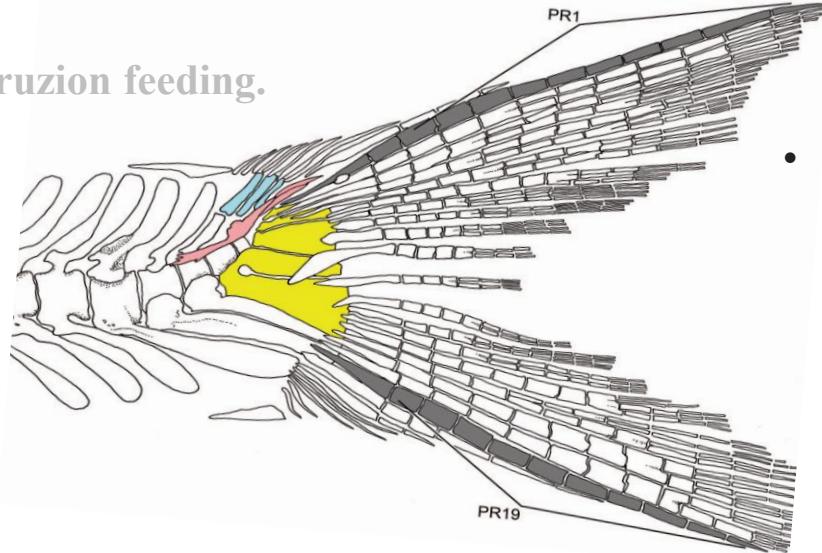


3) Radiazione dei neopterigi avanzati, i Teleostei (la radiazione Cenozoica)

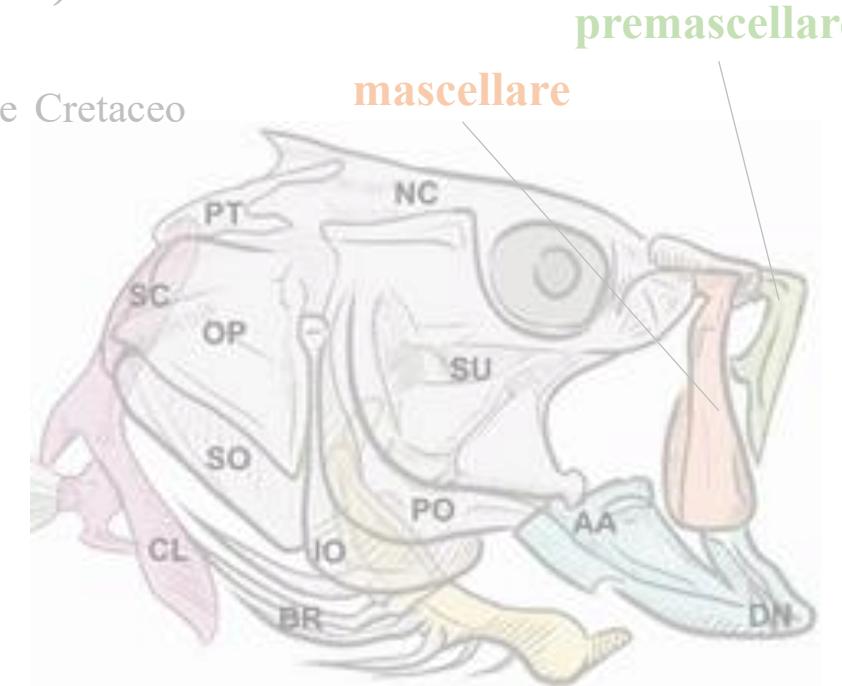
premascellare

Nel Giurassico appaiono i primi teleostei (neopterigi avanzati), che dopo l'estinzione di fine Cretaceo diventeranno il gruppo di vertebrati di maggior successo.

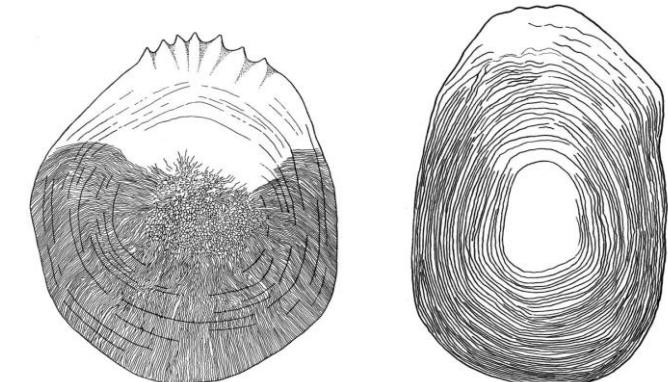
- Il mascellare si libera anche dall'articolazione con il premascellare, che può slittare in avanti mentre la mascella si abbassa. Il movimento genera una forte depressione che porta acqua e preda nella bocca.
- Nascono nuove modalità di assunzione del cibo, come la **suction feeding** e la **protrusion feeding**.



- La pinna caudale diventa **omocerca**, simmetrica sia esternamente che internamente. Compaiono nuove ossa (es. **uroneurali** ed **epurali**) che danno stabilità e robustezza. Il **nuoto diventa molto più efficiente**.



- Le scaglie diventano più piccole, flessibili e leggere (**cicloidi** e **ctenoidi**), in quanto perdendo sia l'articolazione peg-and-socket, sia lo strato di ganoina, permettono ora una maggiore mobilità del corpo.



3) Radiazione dei neopterigi avanzati, i Teleostei (la radiazione Cenozoica)

- Per questo i teleostei sono oggi a loro volta il gruppo più numeroso e diversificato di actinopterigi...



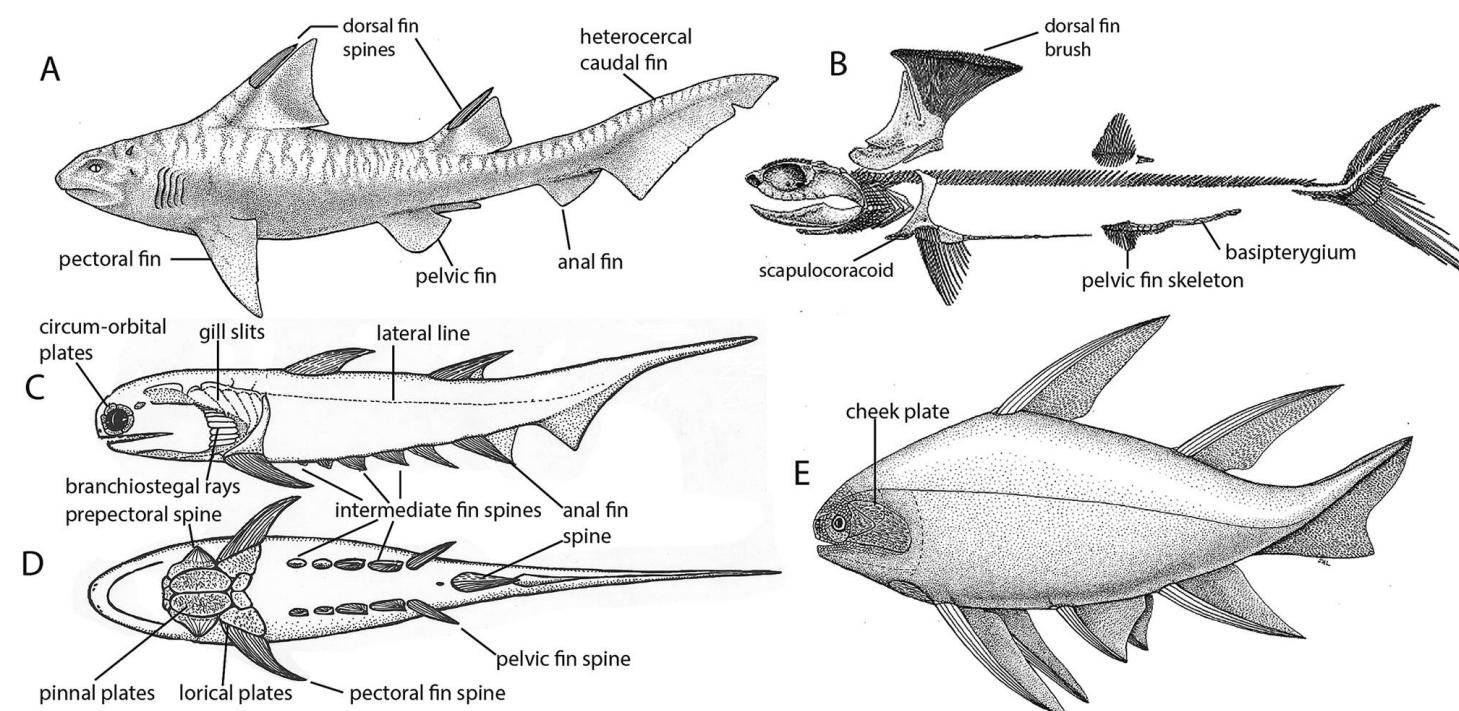
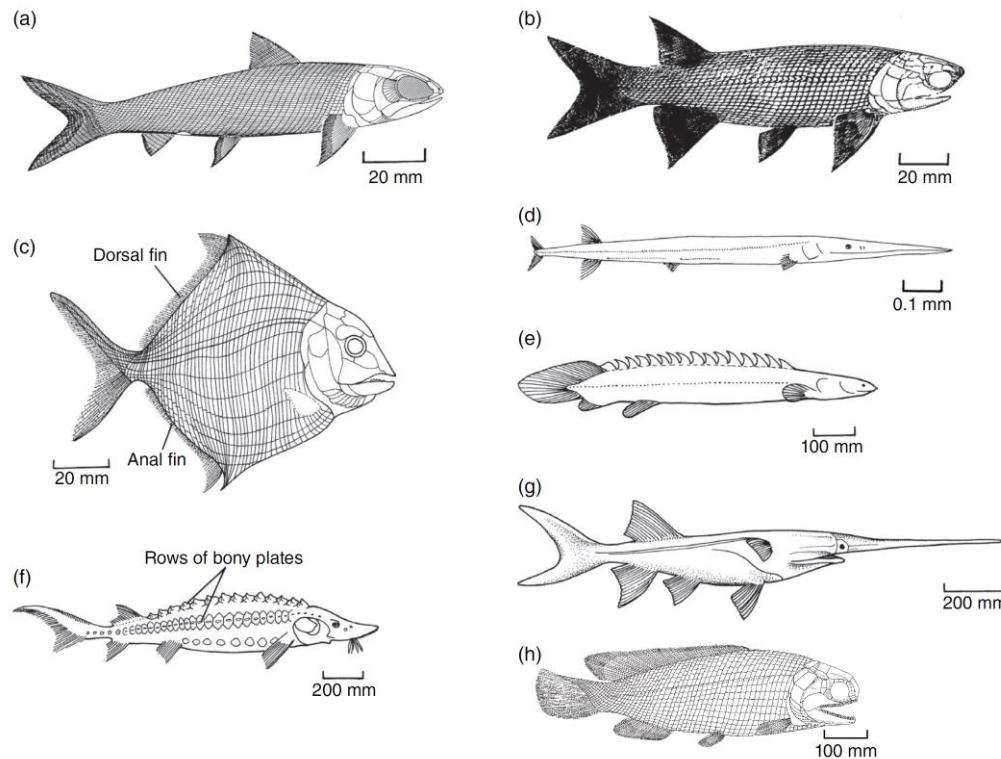
26.000 specie attuali di Teleostei

87% dei pesci actinopterygi

Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

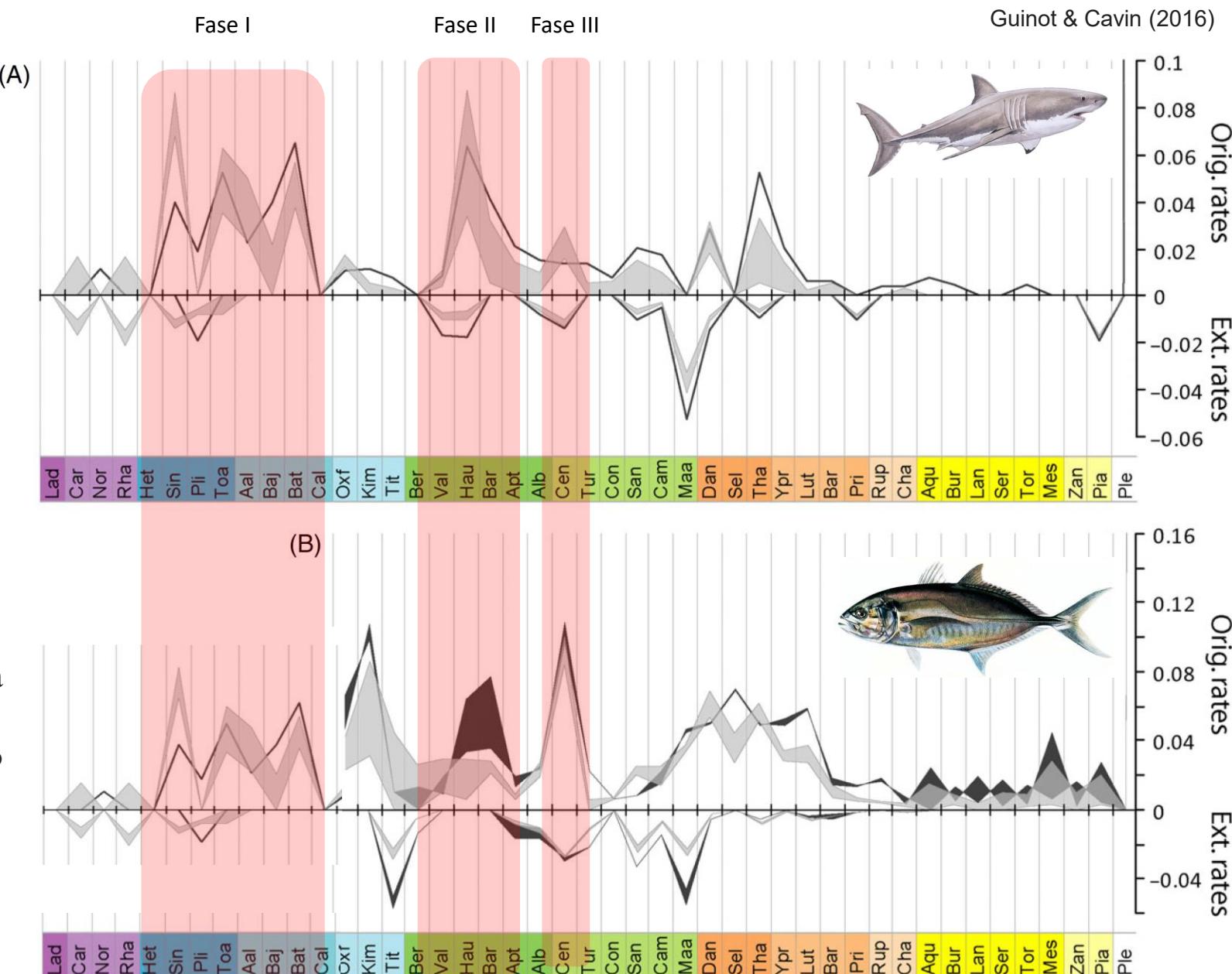
Le tre grandi radiazioni degli attinopterigi avvenute durante il Paleozoico (condrostei), il Mesozoico (olostei) e il Cenozoico (teleostei) sembrano andare di pari passo alle tre grandi radiazioni dei pesci cartilaginei, in una sorta di **corsa agli armamenti**.

1) La grande **radiazione paleozoica dei condrostei** coincide con la prima grande radiazione di condroitti e stem-condroitti (**olocefali**, **acantodi**, e **squali symmoriformi e xenacantiformi**).



Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

2) La radiazione mesozoica degli olostei coincise con la seconda radiazione (avvenuta in almeno tre diverse fasi) di grandi e veloci squali **ibodonti durofagi** e i **neoselachi primitivi** (squali e razze).



- Nell'ultima ultima fase (III) avvenne anche la prima radiazione dei **teleostei primitivi** (Cretaceo Superiore).

Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

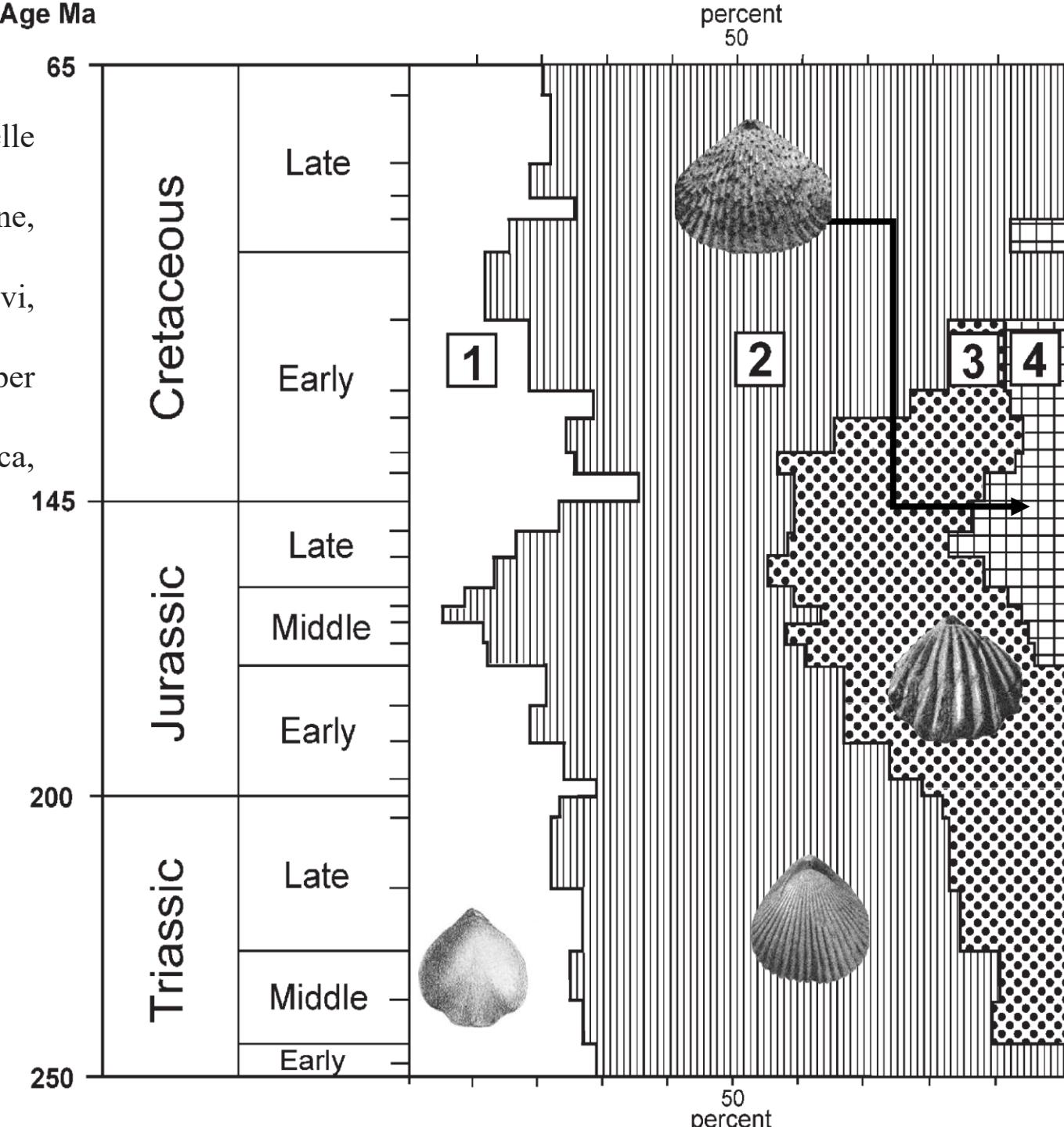
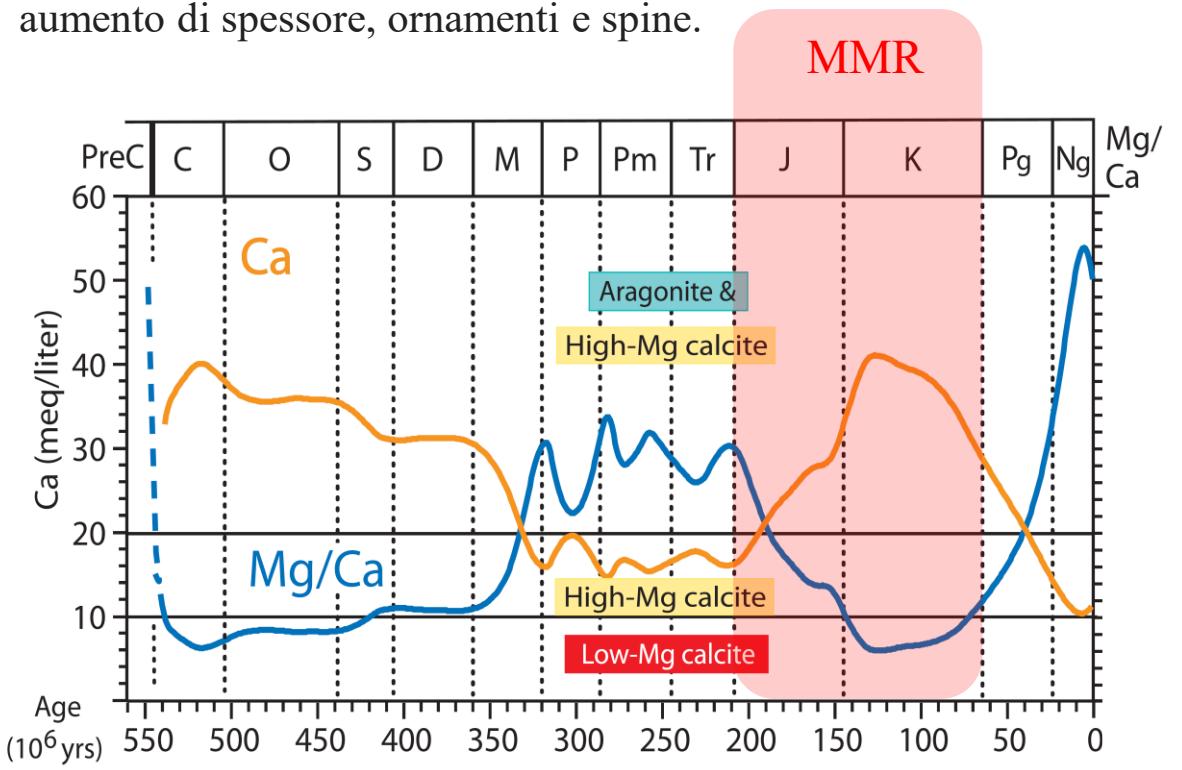
La grande radiazione mesozoica avvenne nel contesto della **Rivoluzione Marina Mesozoica (MMR)**.

- Tra il Giurassico e il Cretaceo una serie di eventi tettonici su scala globale (aumento dell'attività della crosta oceanica e del vulcanismo oceanico) provocarono un conseguente aumento della frammentazione della Pangea, della sedimentazione, del livello mare, e della sua temperatura superficiale. Questi sconvolgimenti portarono ad un aumento dell'eterogeneità ambientale marina, con potenziali nuovi spazi da colonizzare e risorse da sfruttare (per invertebrati e vertebrati).
- **I pesci ossei e cartilaginei sfruttarono l'occasione, evolvendo nuove strategie alimentari (grazie anche alle modifiche dell'apparato boccale) e aumentando la manovrabilità del corpo (grazie a modifiche della coda e scaglie).**
- L'abbondanza e ricchezza di taxa (e risorse) diede il via al loro sfruttamento da parte dei grandi predatori marini, come grandi pesci e rettili marini (mosasauri, ittiosauri, plesiosauri, ecc).



Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

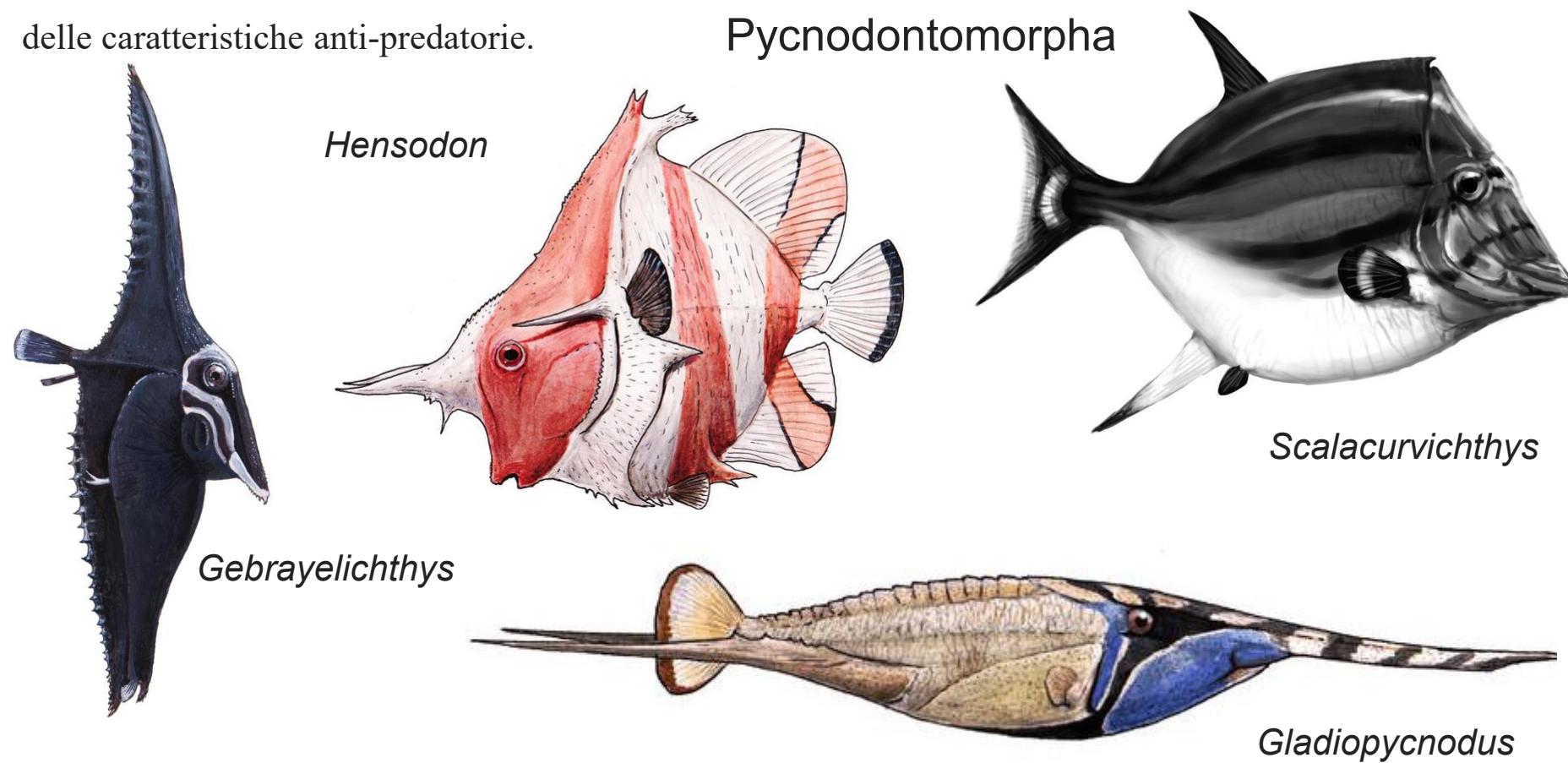
Le prove di questo grande evento sono facilmente riscontrabili nelle interazioni predatore-preda. Con l'incremento dei tassi di predazione, diversi gruppi di invertebrati bentonici (es. gasteropodi, bivalvi, brachiopodi) svilupparono diverse caratteristiche dei loro gusci per evitare la predazione, come diversa composizione mineralogica, aumento di spessore, ornamenti e spine.



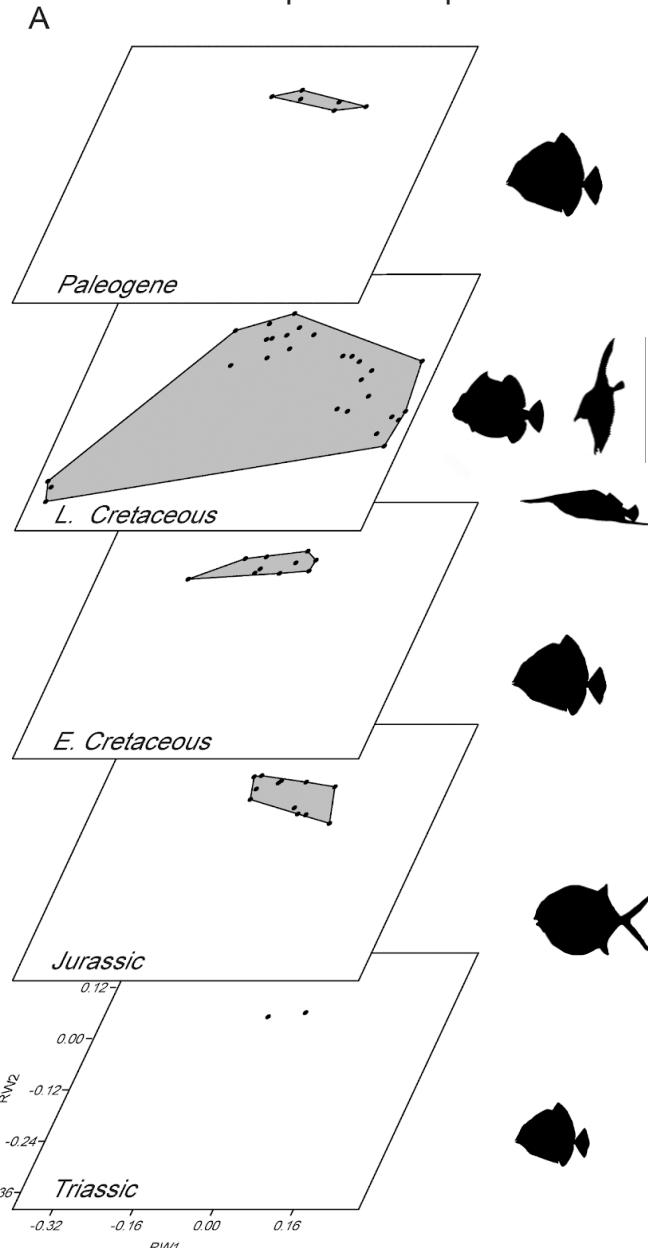
Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

Le faune bentoniche conchifere non furono le sole ad adottare soluzioni all'escalation predatoria.

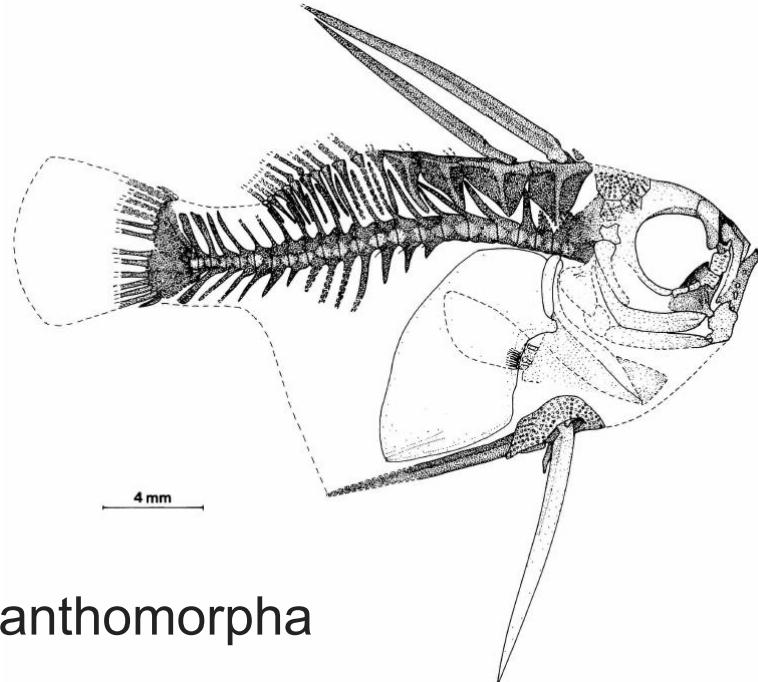
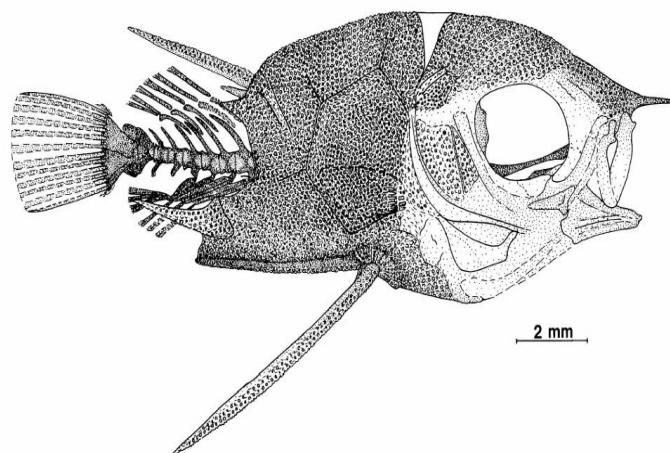
Anche diversi gruppi di pesci attinopterigi olostei e teleostei (picnodonti, clupeomorfi, acantomorfi, ecc) svilupparono una serie di caratteristiche morfologiche (grandi spine; robusta copertura di scaglie ossificate; ossa craniche più spesse e ornate di corna e spine) interpretati in termini di rapida evoluzione delle caratteristiche anti-predatorie.



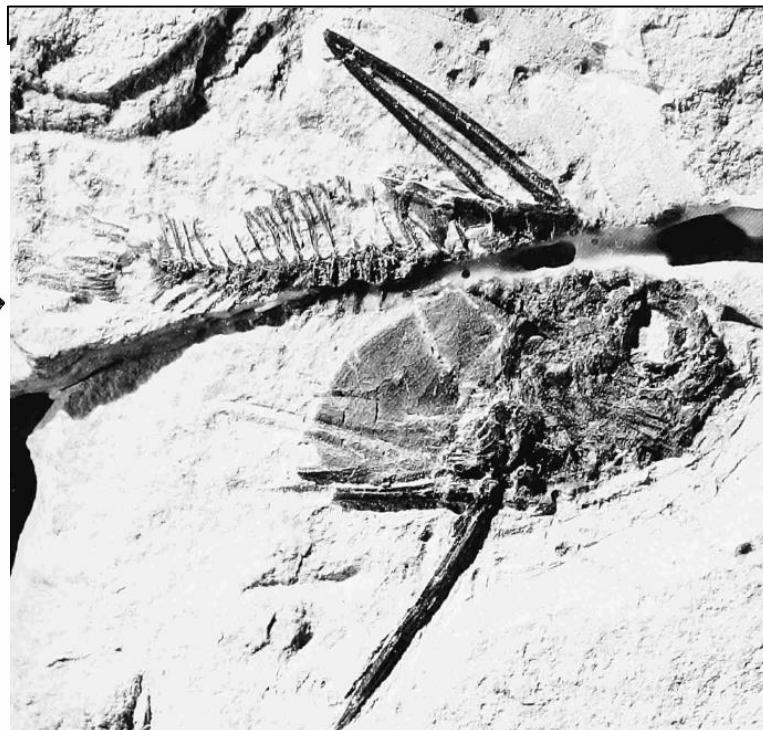
L'aumento della disparità del Cretaceo Superiore nei picnodonti.



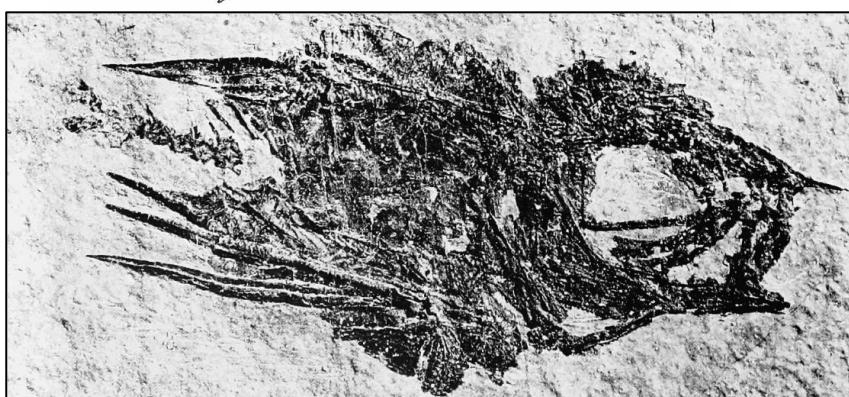
Le radiazioni di actinopterigi e condroitti



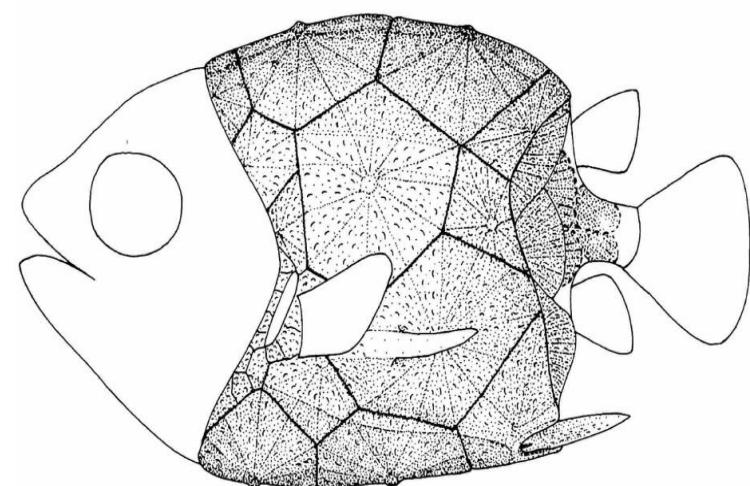
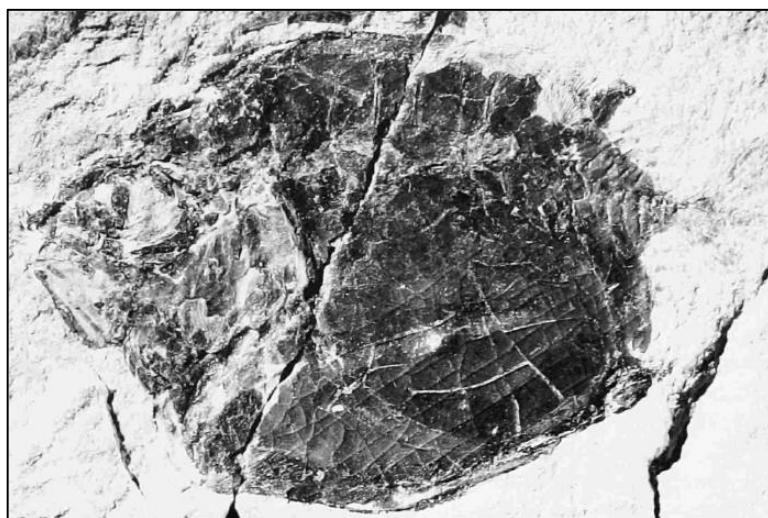
Acanthomorpha



Plectocretacicus



Protriacanthus



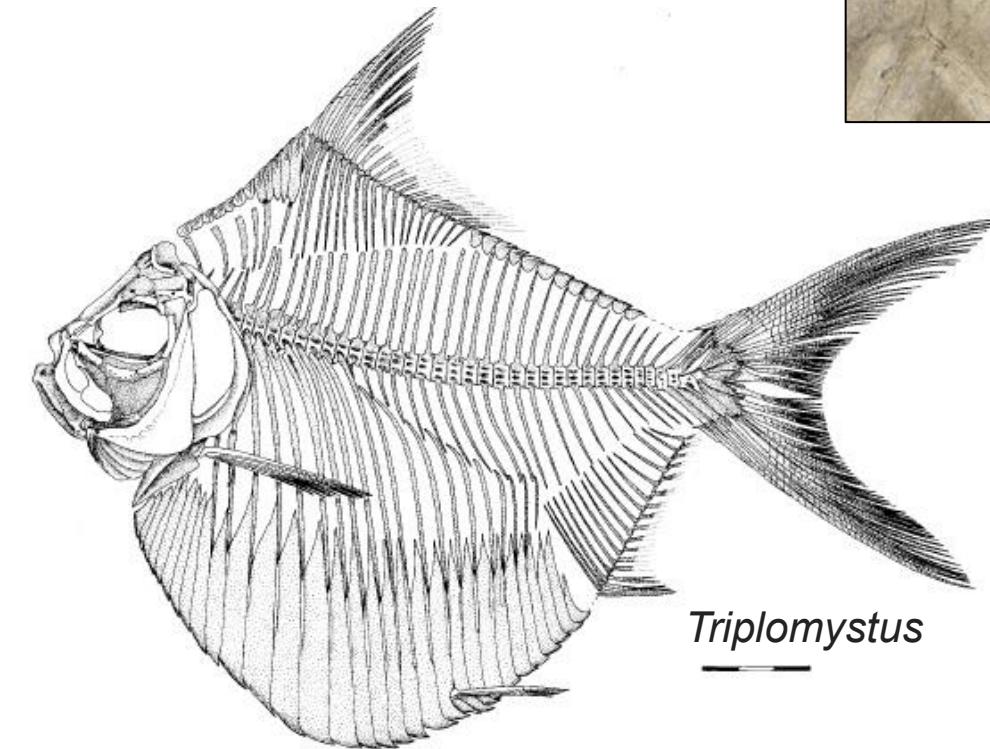
Le radiazioni di actinopterigi e condroitti



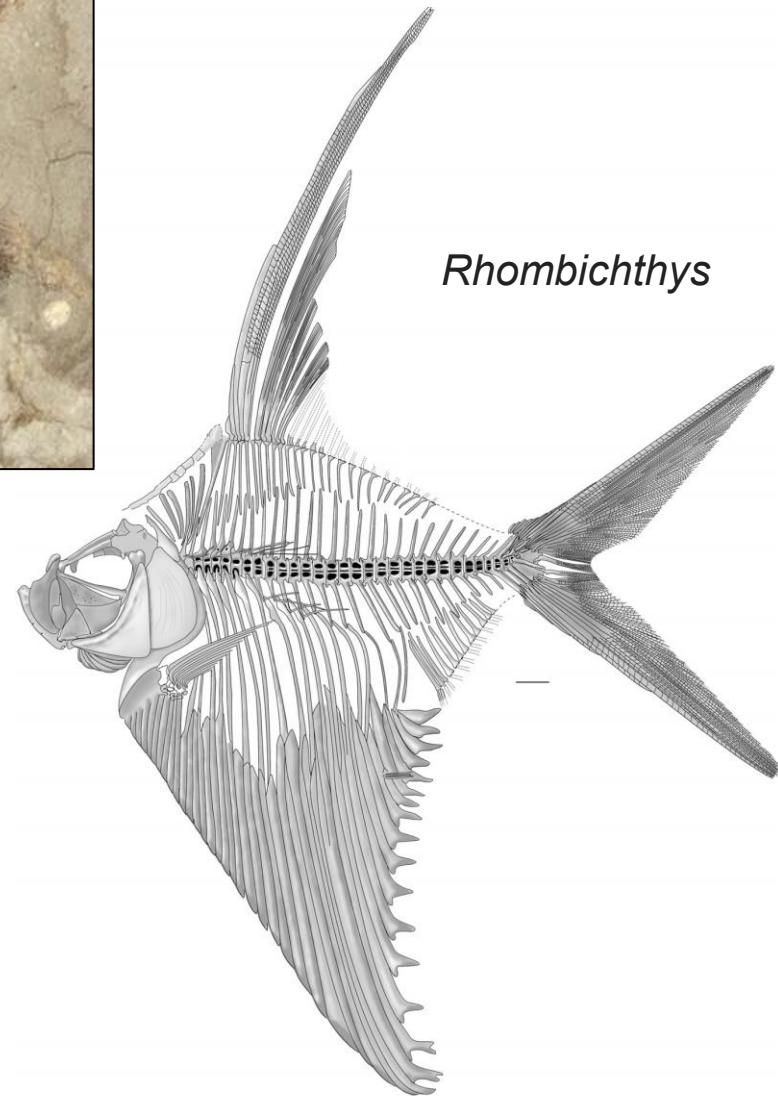
Clupeomorpha



Ellimmichthys



Triplomystus



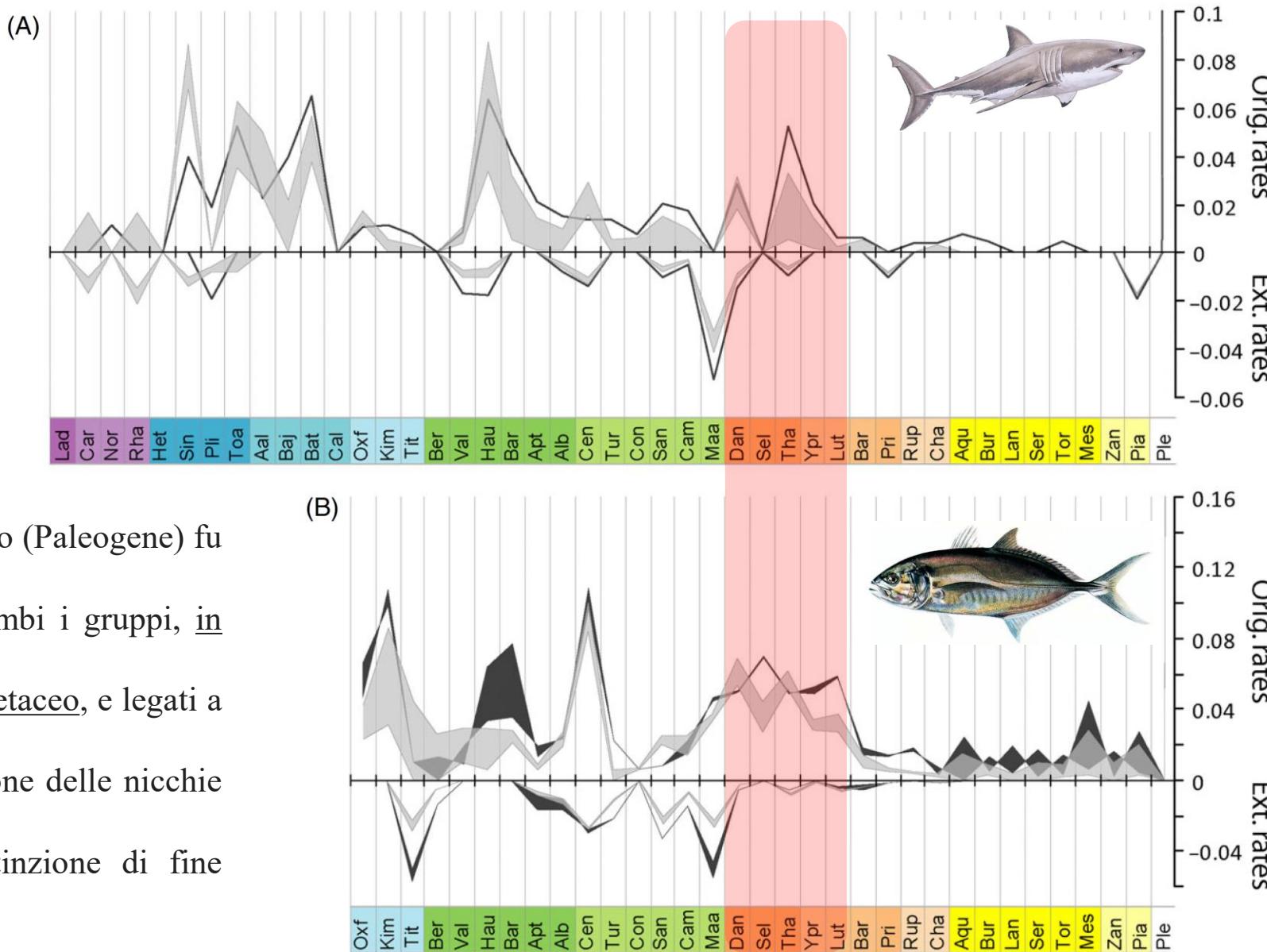
Rhombichthys

Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

Guinot & Cavin (2016)

3) La terza e ultima grande radiazione di pesci ossei e cartilaginei avvenne **all'inizio del Cenozoico** (tra Paleocene ed Eocene) e coinvolse sia i **neoselachи moderni** sia il gruppo di teleostei avanzati, **gli acantomorfi**.

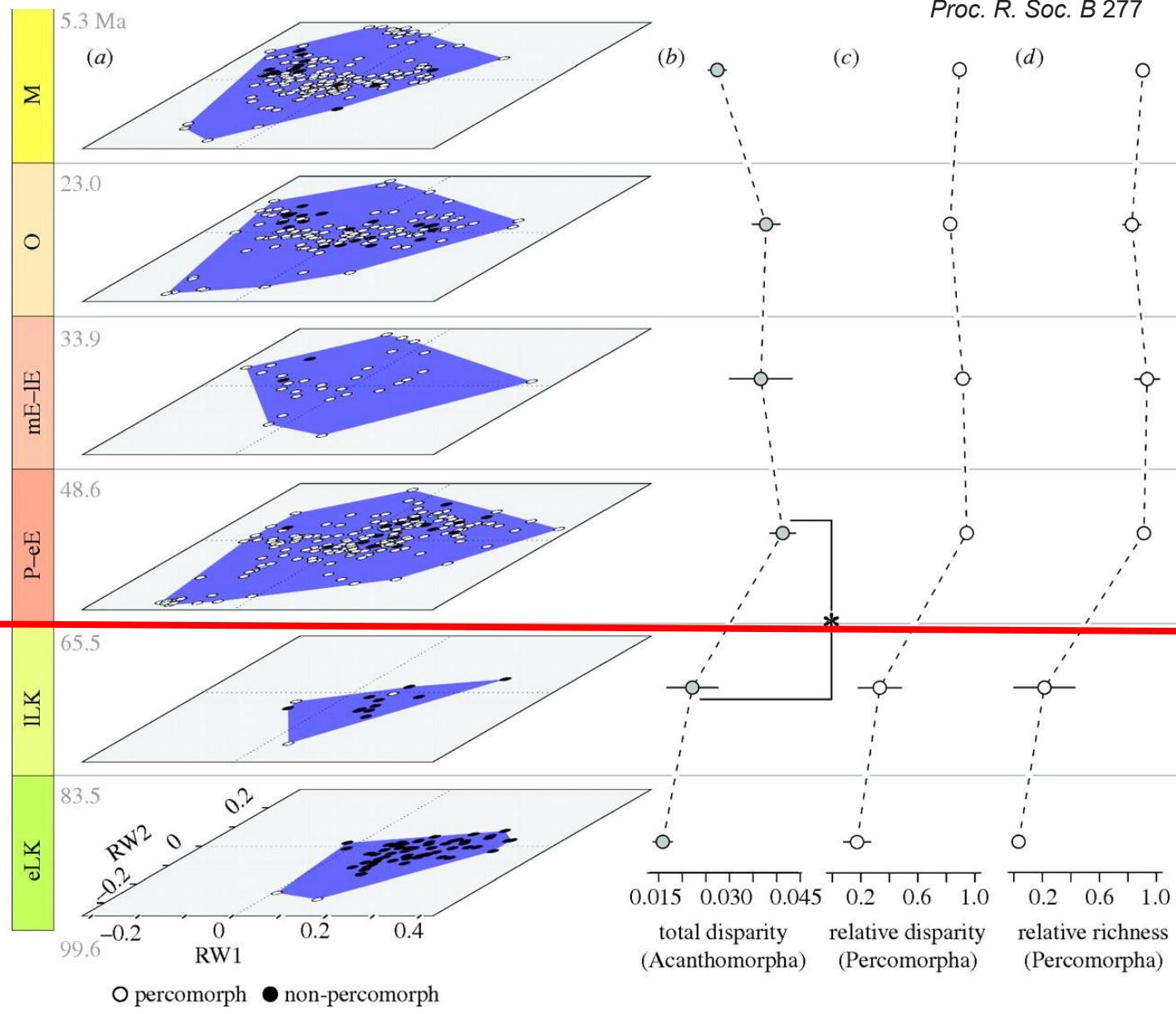
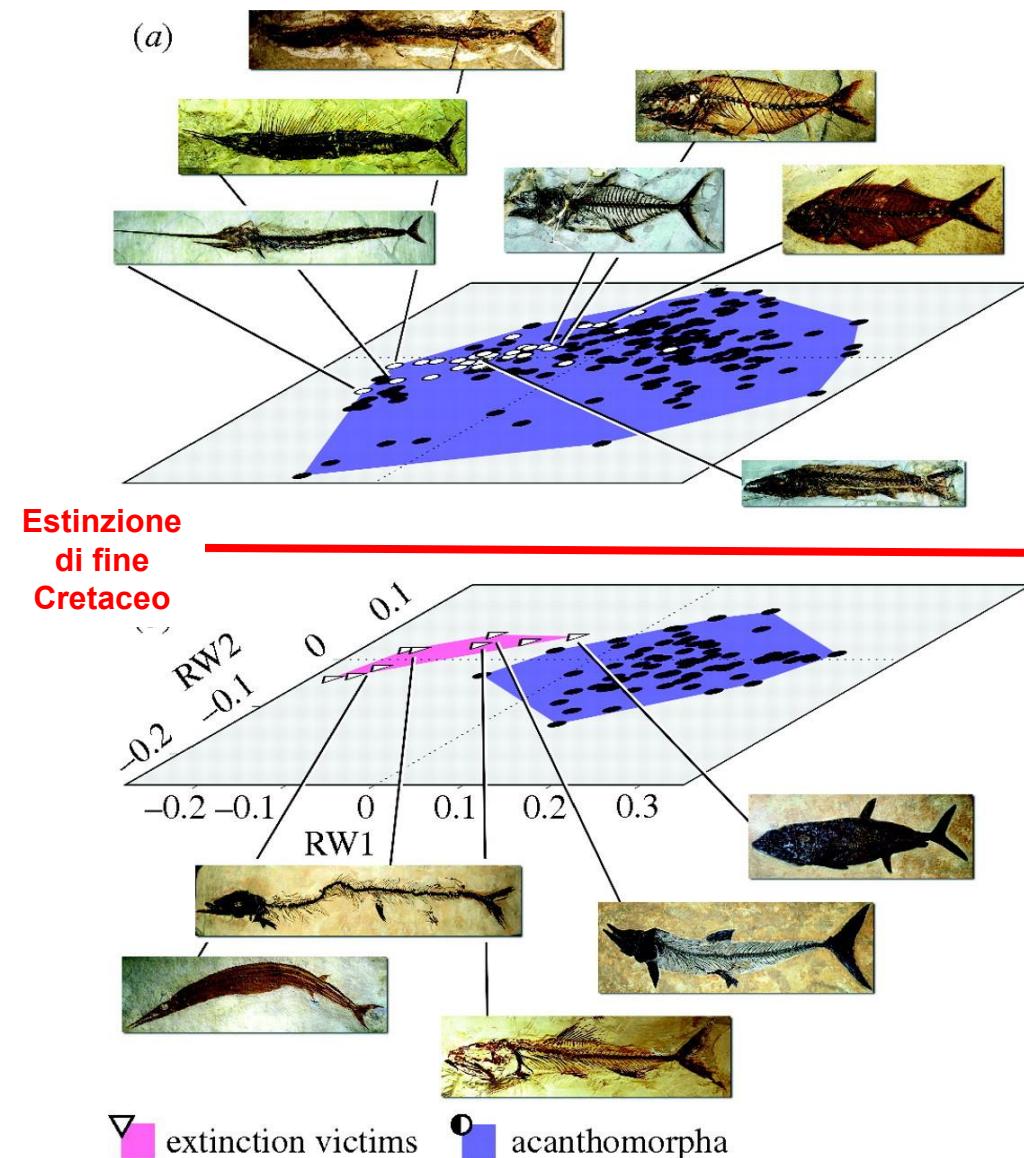
- E' ormai assodato che la prima parte del Cenozoico (Paleogene) fu caratterizzata da elevati tassi di origine in entrambi i gruppi, in risposta alla grande estinzione di massa di fine Cretaceo, e legati a scenari ecologici di *re-filling*, ovvero l'occupazione delle nicchie ecologiche lasciate vuote dalle vittime dell'estinzione di fine Cretaceo.



Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

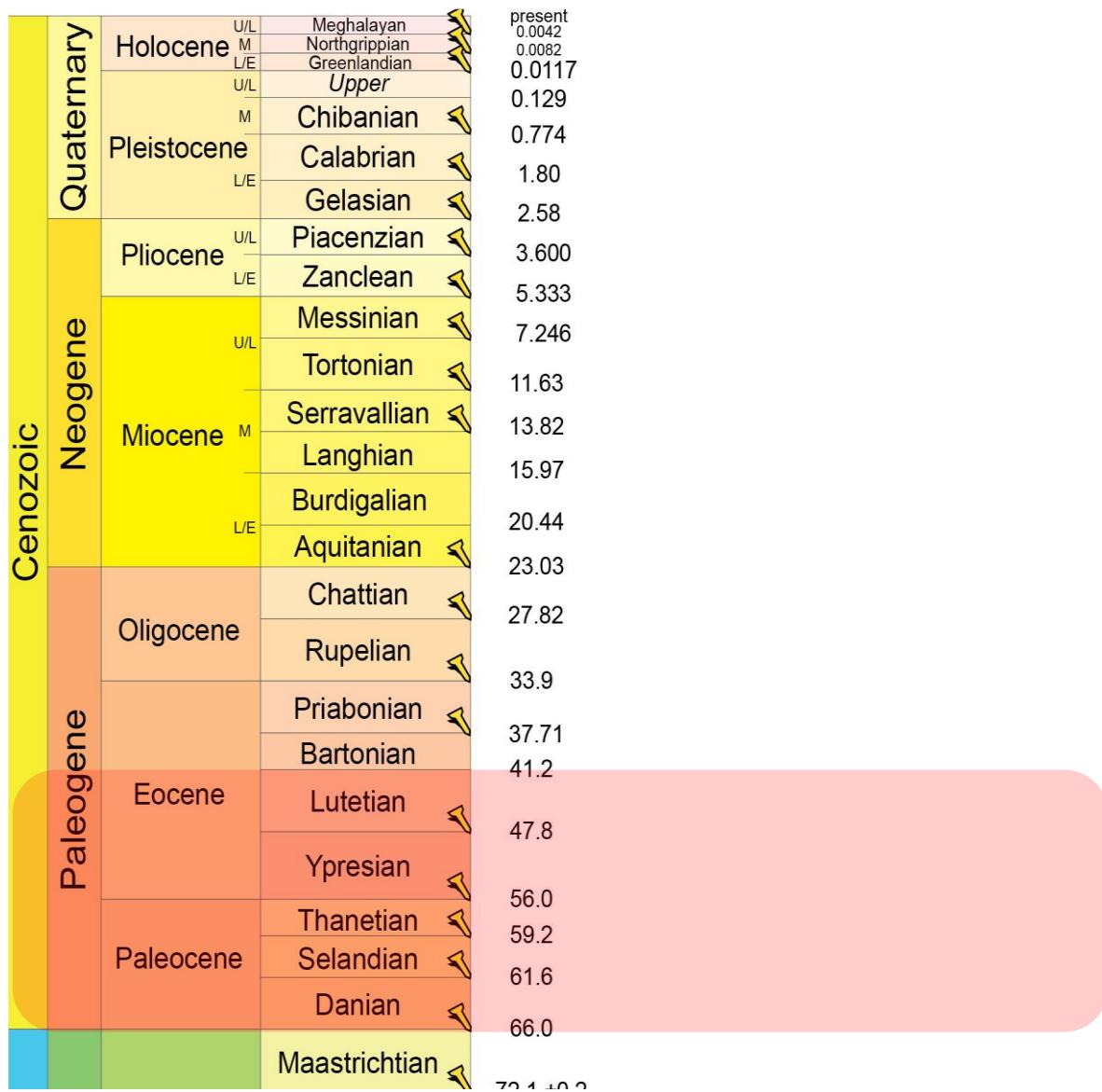
Friedman (2010)
Proc. R. Soc. B 277

Il *re-filling* cenozoico dei pesci acantomorfi è possibile anche evidenziarlo grazie alle analisi di morfometria geometrica.



Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

Inoltre, la comparsa dei moderni ecosistemi di barriera corallina durante il **Paleogene Inferiore** permise lo sfruttamento di nuove risorse e nicchie, come evidenziato dalla **nascita di nuove strategie alimentari** negli acantomorfi.



piscine
herbivory



nocturnal feeding



high-precision
feeding

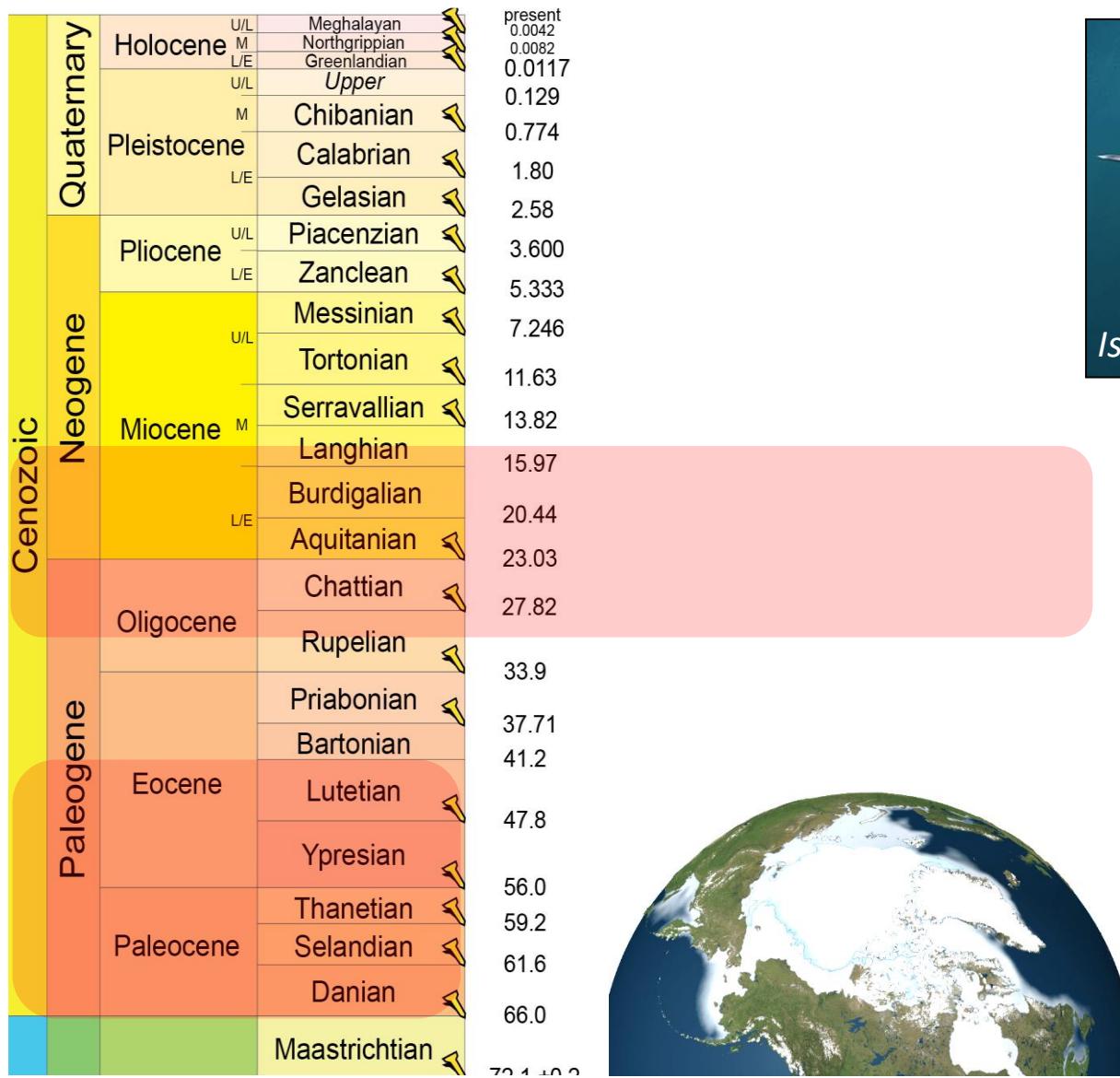


ambush predation

Le radiazioni di actinopterigi e condroitti

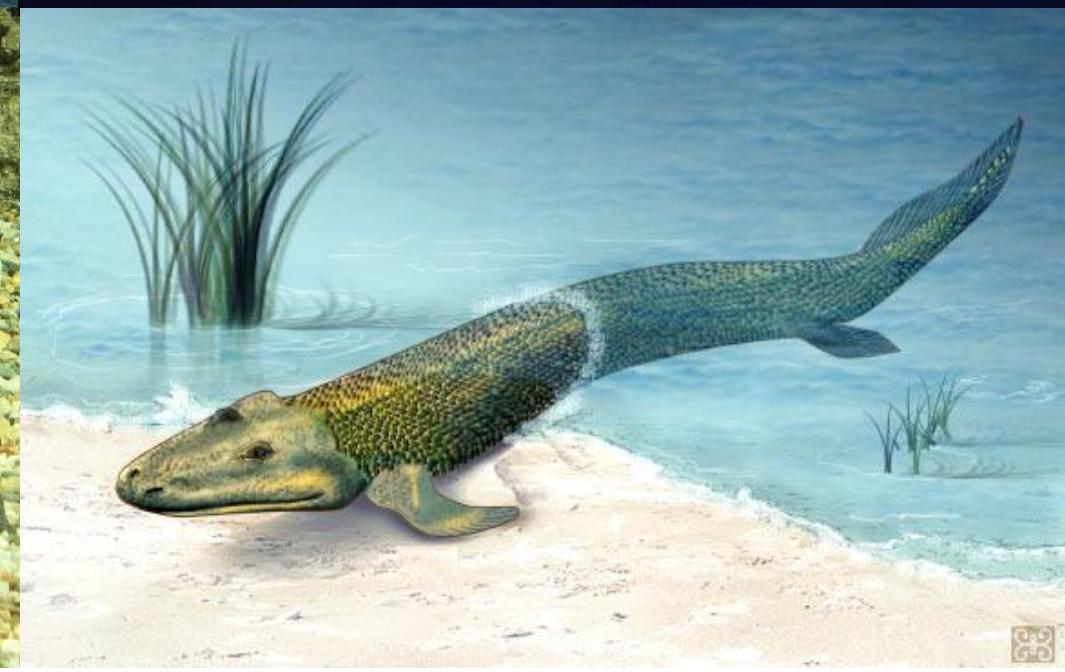
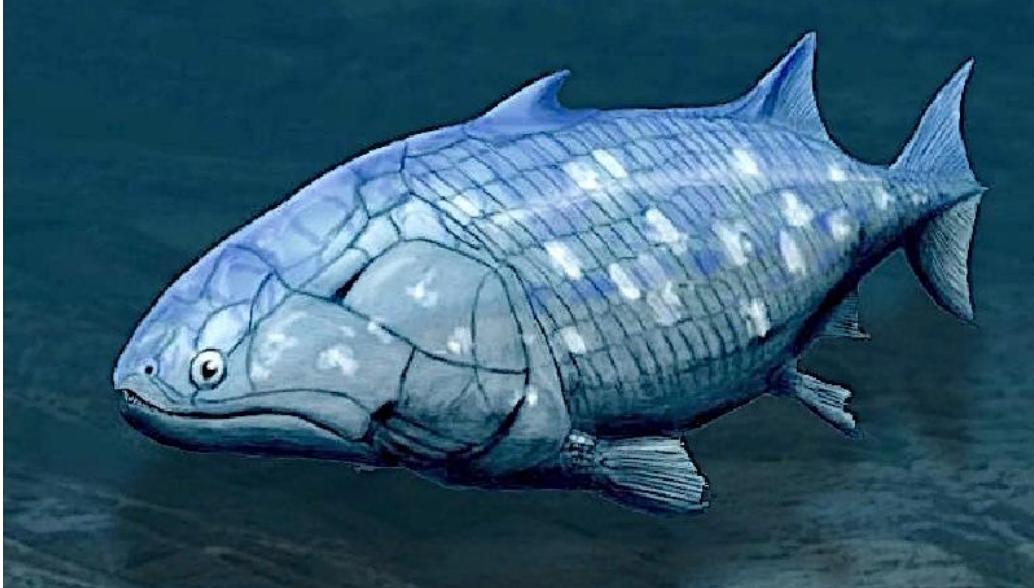
Nel Cenozoico, una seconda ondata di diversificazione, con innovazioni e nuove strategie alimentari comparve tra Oligocene e Miocene durante una fase di raffreddamento globale ed espansione dei coralli Scleractinia attuali.

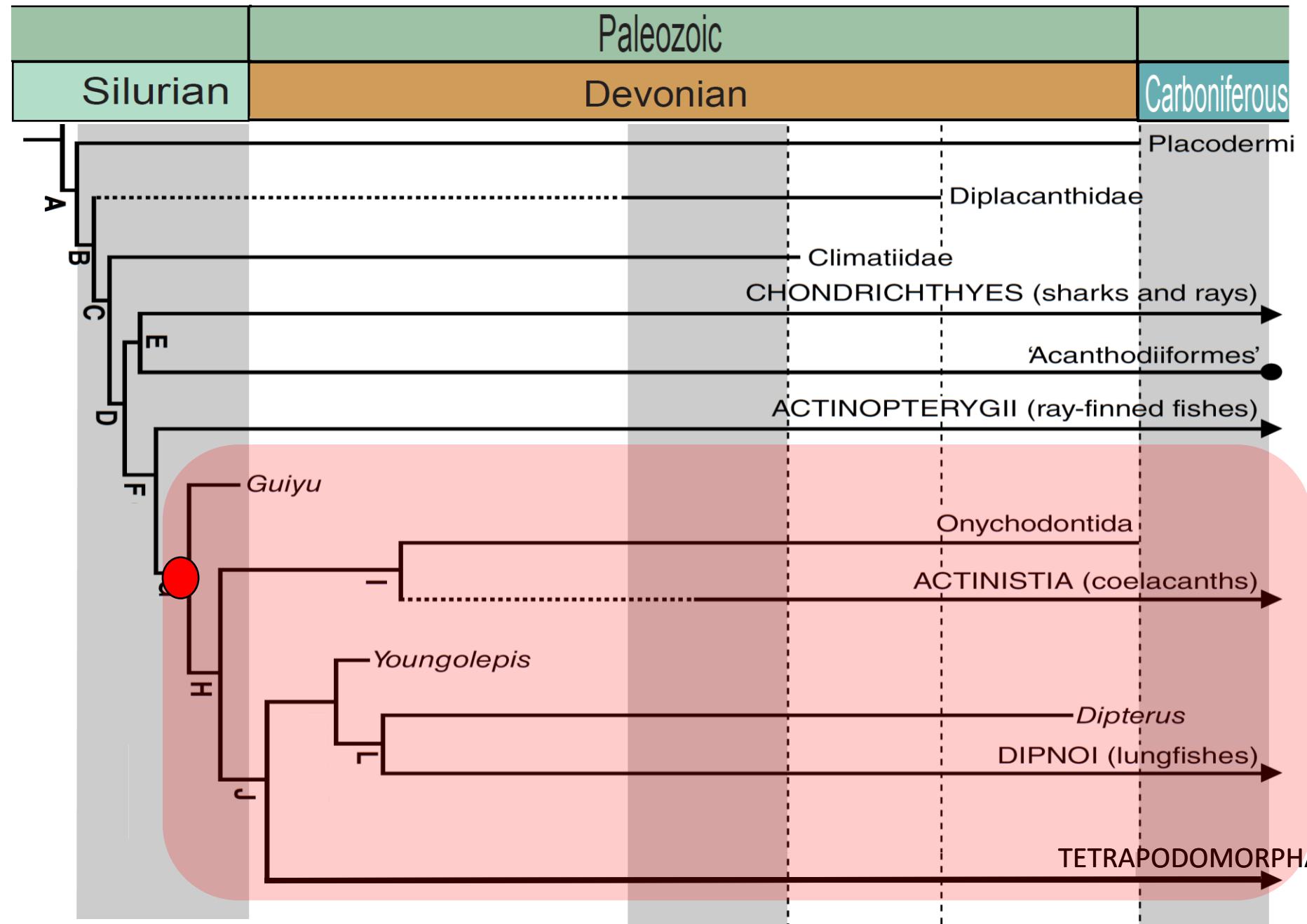
detritivory





6.7.4 Pesci «a 4 zampe»: i sarcopterigi





Benton (2015)

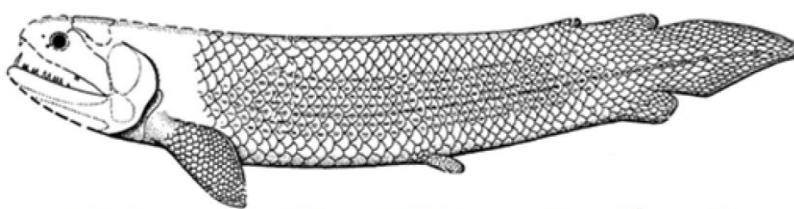
Infraphylum Gnathostomata

Classe Osteichthyes

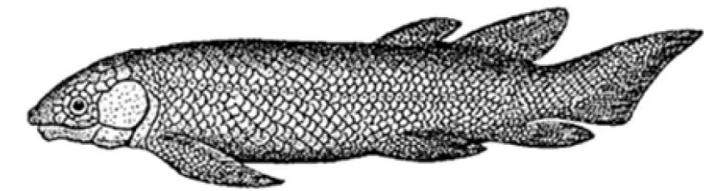
Sottoclasse Sarcopterygii

Siluriano Superiore (420 Ma) - Attuale

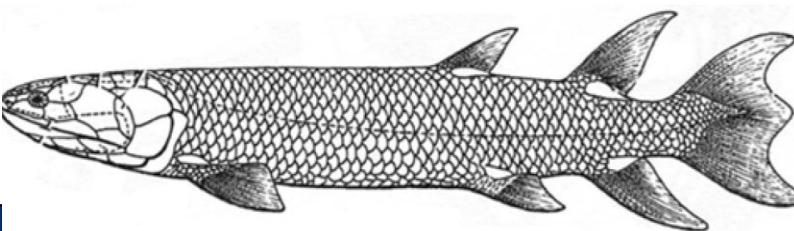
- Compaiono nel Siluriano Superiore e diversificano durante il Devoniano.
- Oggi sono rappresentati da un solo genere di celacanto (*Latimeria*) e tre generi di dipnoi polmonati.



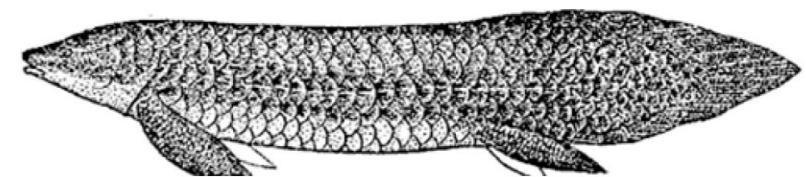
Rhizodus hibberti (Rhizodontiformi)



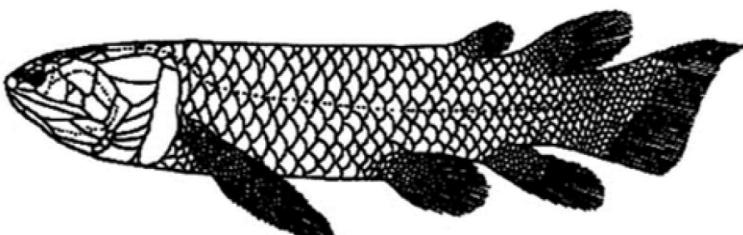
Dipterus (dipnoidi s.l.)



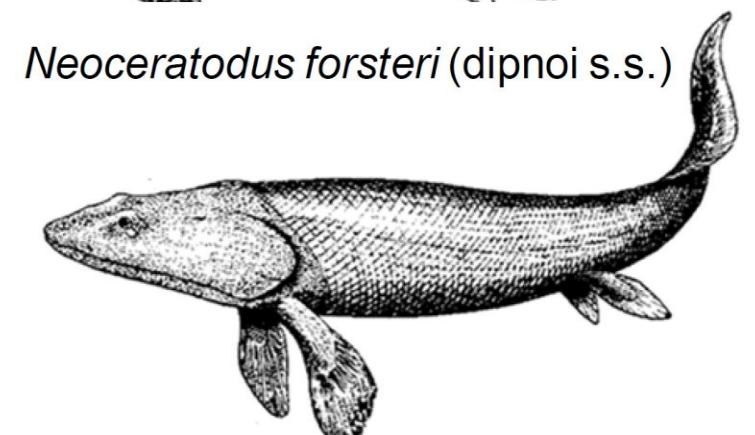
Eusthenopteron foordi (Osteolepiformes)



Neoceratodus forsteri (dipnoidi s.s.)



Holoptychius (Porolepiformes)



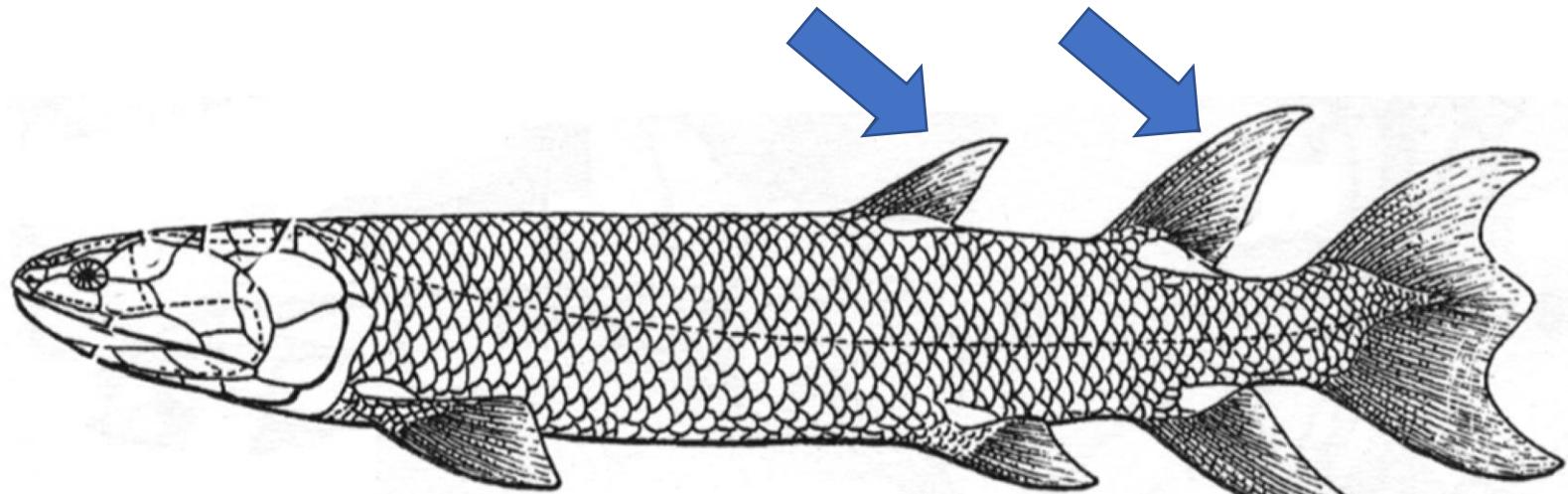
Panderichthys rhombolepis (Elopistostegalia)

Infraphylum Gnathostomata

Classe Osteichthyes

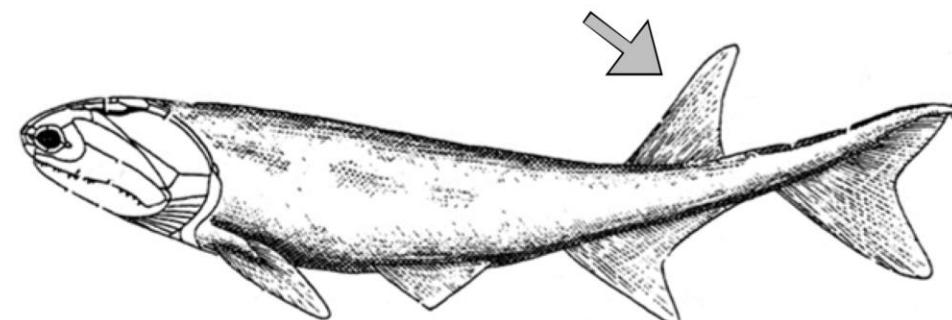
Sottoclasse Sarcopterygii

Caratteri morfologici distintivi (1 di 6)



Eusthenopteron foordi (Osteolepiformes)

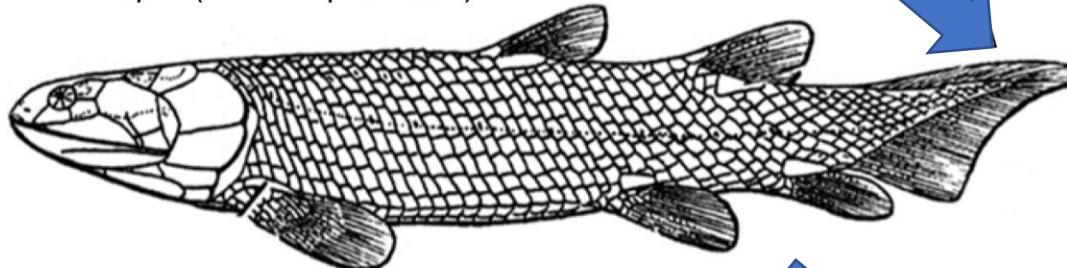
- I Sarcopterygii presentano due pinne dorsali mentre gli Actinopterygii basali una solamente.



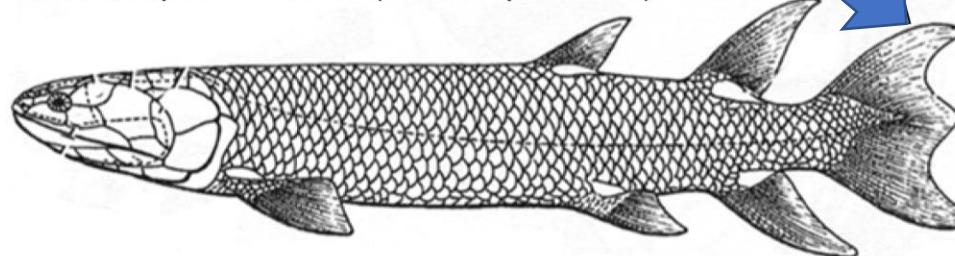
Cheirolepis foordi (Actinopterygii basali)

Caratteri morfologici distintivi (2 di 6)

Osteolepis (Osteolepiformes)

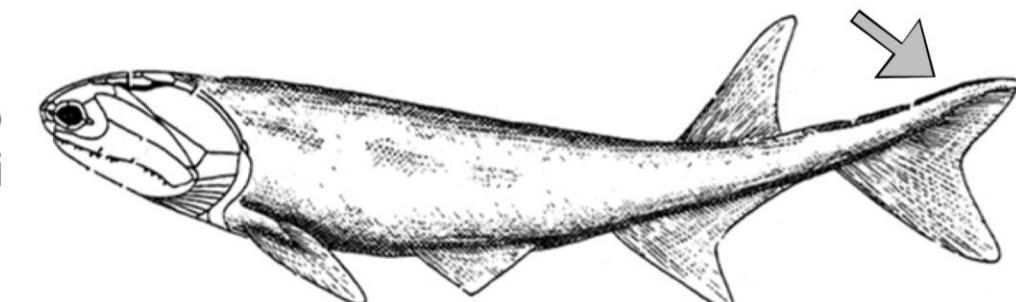


Eusthenopteron foordi (Osteolepiformes)



- La pinna caudale negli Actinopterygii non presenta un lobo epicordale (ovvero tutti i lepidotrichi sono ventrali rispetto alla colonna vertebrale)

- La pinna caudale nei Sarcopterygii presenta sempre un lobo epicordale (ovvero lepidotrichi dorsali rispetto alla colonna vertebrale) più o meno evidente



Cheirolepis (Actinopterygii basali)

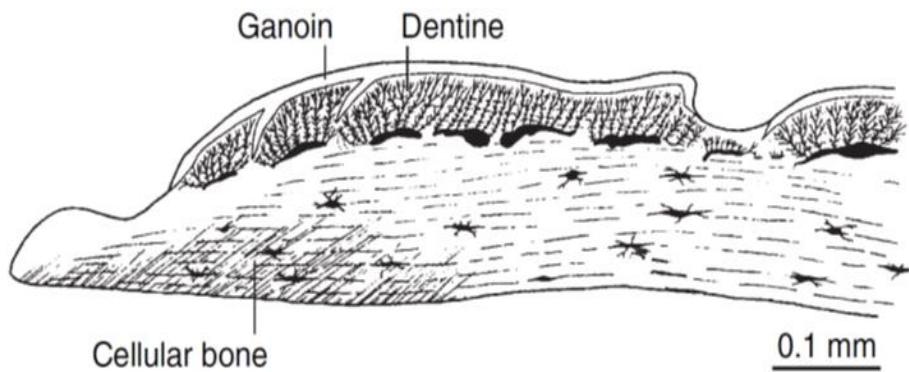
Infraphylum Gnathostomata

Classe Osteichthyes

Sottoclasse Sarcopterygii

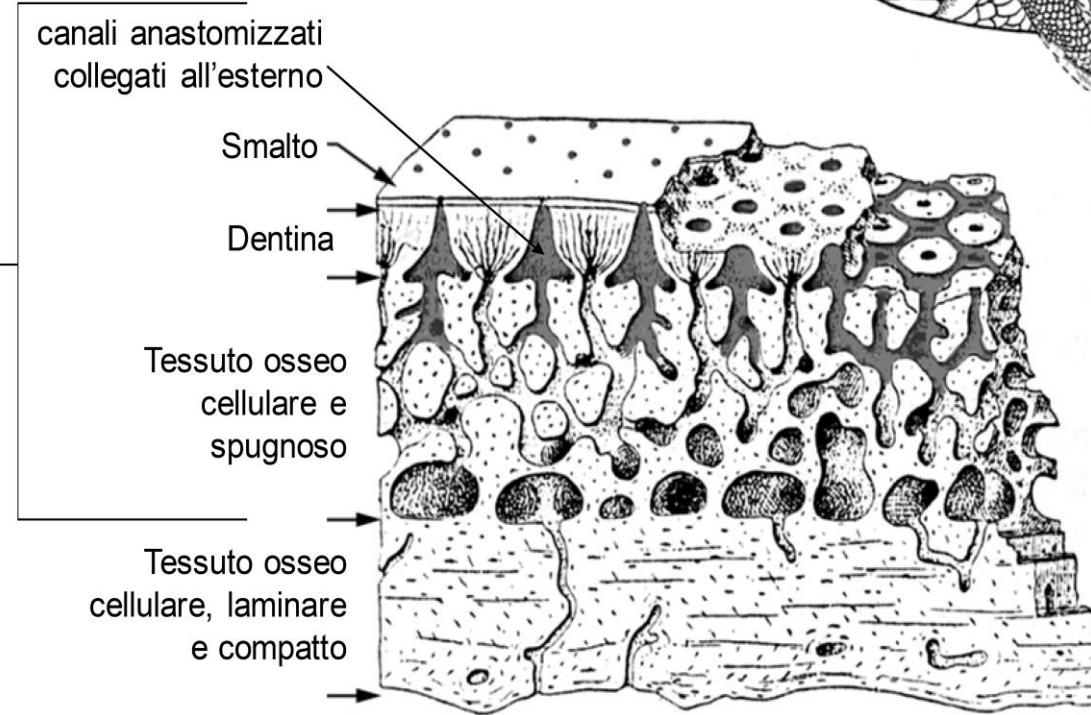
Caratteri morfologici distintivi (3 di 6)

- Scaglie ganoidi negli actinopterigi: costituite da osso spugnoso+dentina+ganoina, di forma romboidale, ed embricate tramite articolazione peg-and-socket.

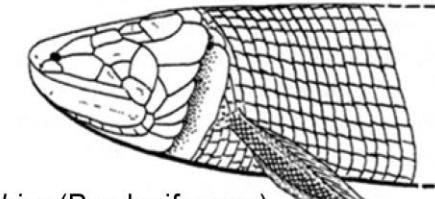


- Indipendentemente dalla loro forma (romboidale o circolare) le scaglie sono di "tipo cosmoide"

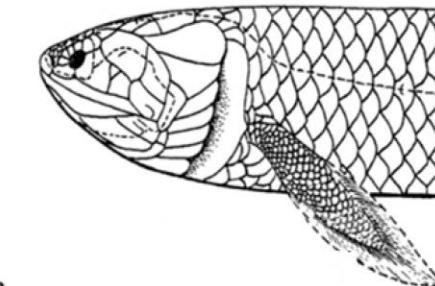
Cosmina



Porolepis (Porolepiformes)



Holptychius (Porolepiformes)



La **scaglia cosmoide** è costituita da 4 strati sovrapposti: il più profondo è osso lamellare compatto sopra il quale troviamo osso lamellare spugnoso, dentina e poi smalto. Gli ultimi 3 strati costituiscono la cosmina.

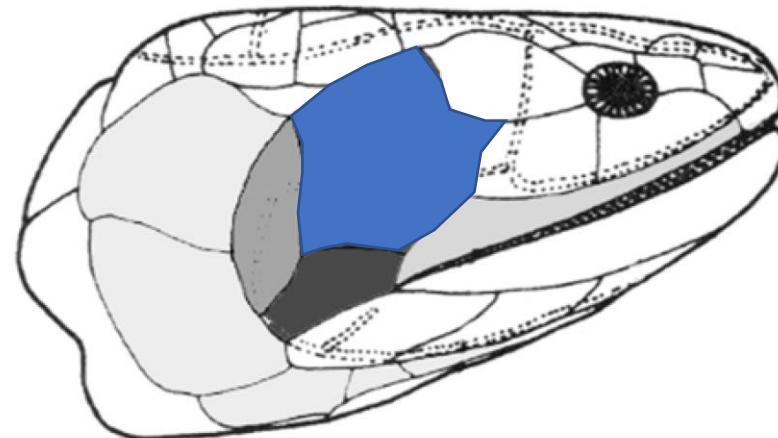
Infraphylum Gnathostomata

Classe Osteichthyes

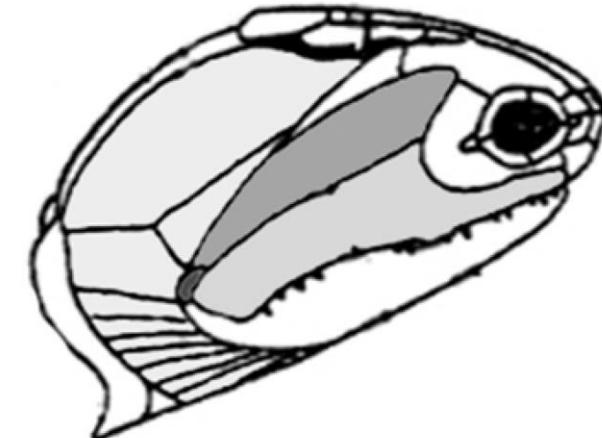
Sottoclasse Sarcopterygii

Caratteri morfologici distintivi (4 di 6)

Eusthenopteron foordi (Osteolepiformes)



Cheirolepis (Actinopterygii basali)



- I Sarcopterygii si distinguono dagli Actinopterygii per il diverso arrangiamento delle ossa del dermatocranio e per la presenza di un osso aggiuntivo (osso squamoso) fra preopercolo e mascellare

- Serie delle ossa opercolari (opercolo, subopercolo, raggi branchiostegi)
- Preopercolo
- Squamoso
- Quadratojugale
- Mascellare

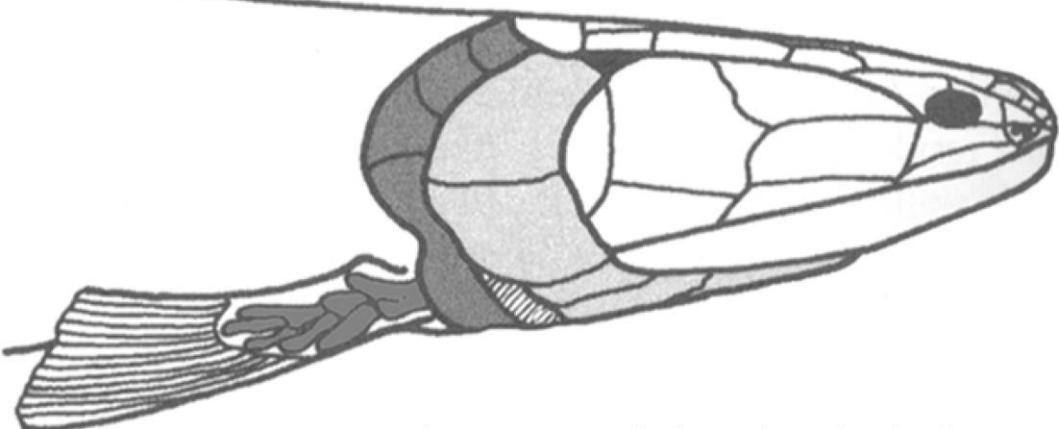
Infraphylum Gnathostomata

Classe Osteichthyes

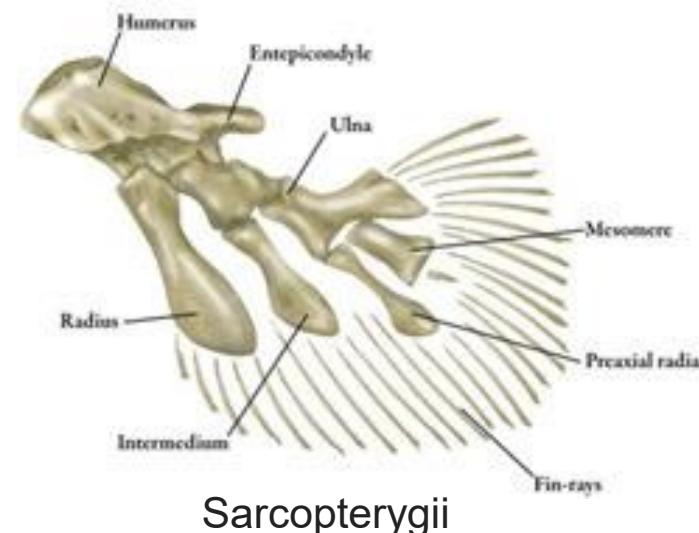
Sottoclasse Sarcopterygii

Caratteri morfologici distintivi (5 di 6)

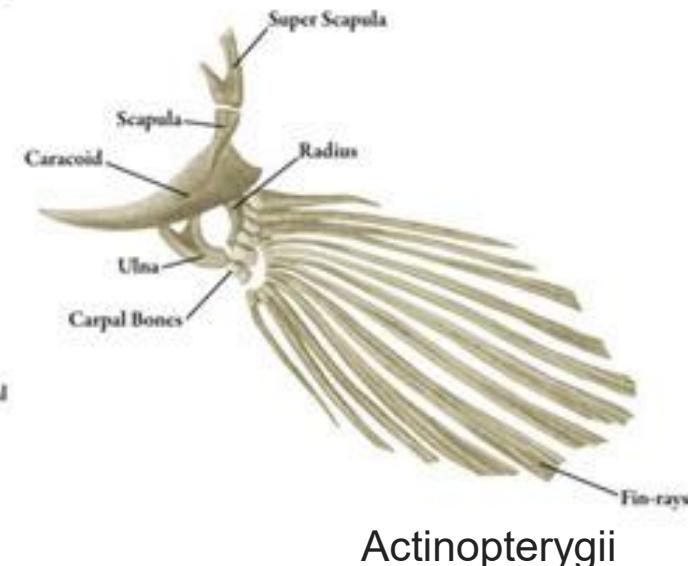
Osteolepis (Osteolepiformes)



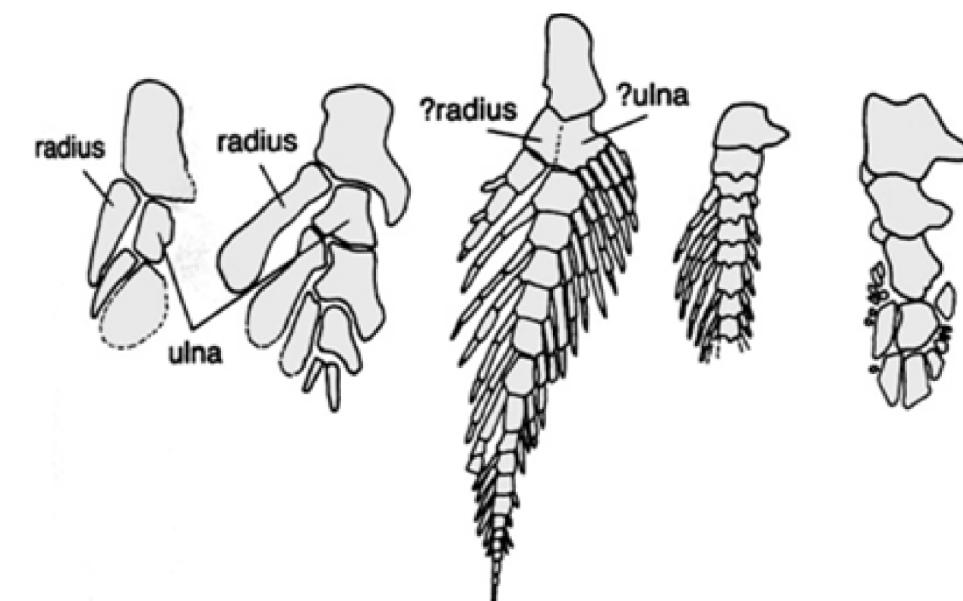
- Le appendici pari anteriori e posteriori (pinne o *pterigia*) presentano un asse scheletrico interno ben sviluppato sul quale si inseriscono i lepidotrichi.
- Nelle forme viventi, e verosimilmente anche in quelle estinte, lo scheletro fornisce il supporto per una discreta massa muscolare appendicolare (Sarcopterygii = “pinne carnose”)



Pectoral Fins



Actinopterygii



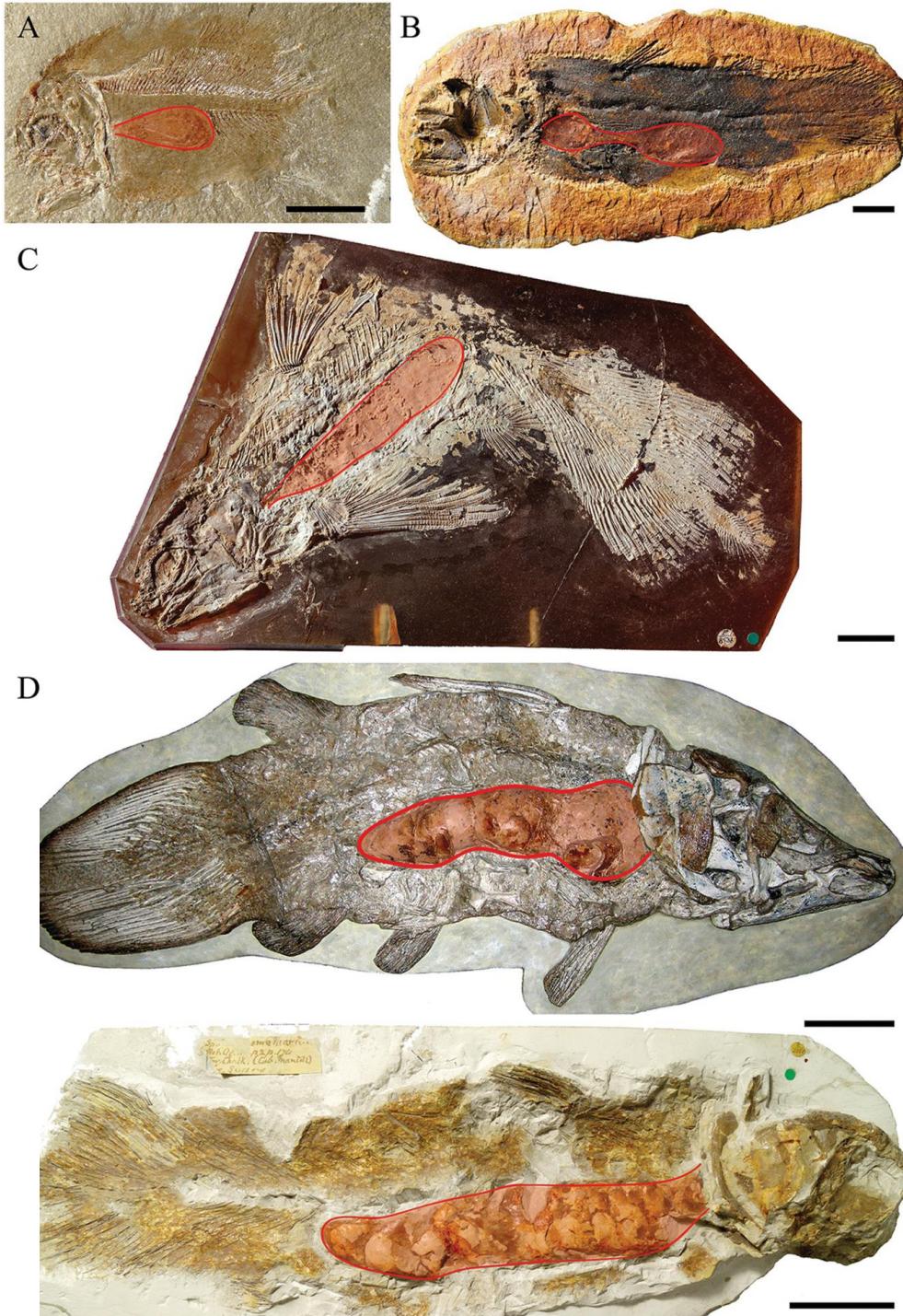
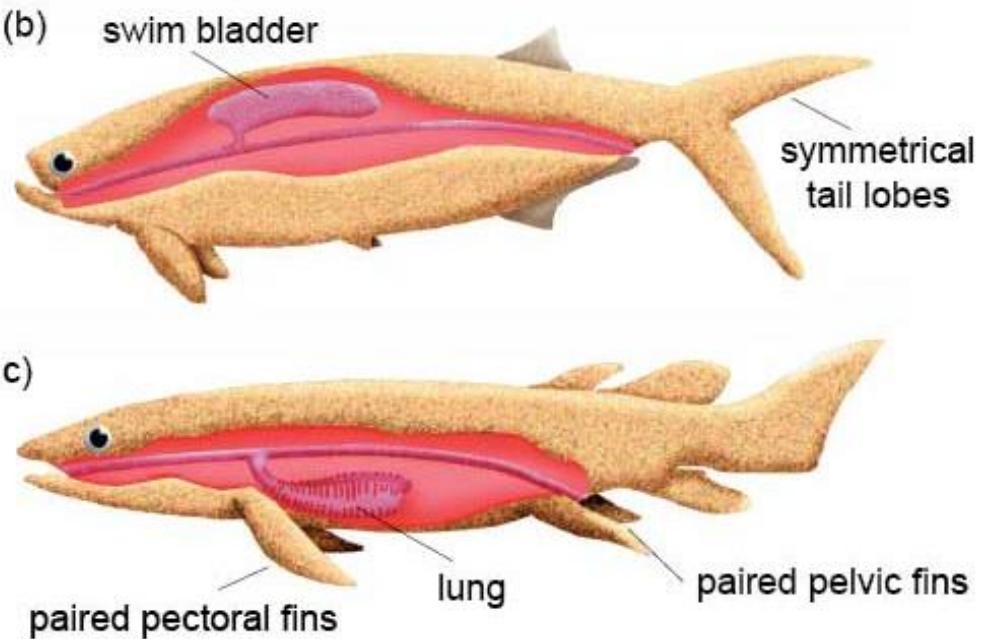
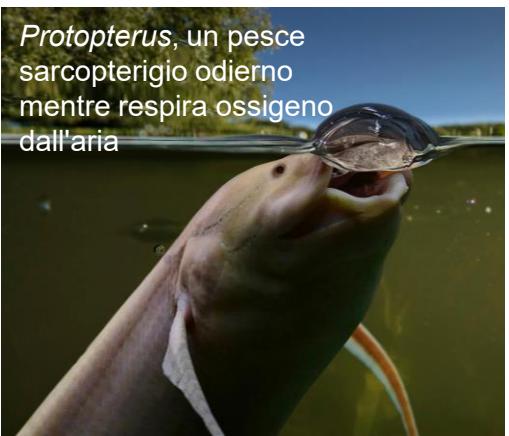
Infraphylum Gnathostomata

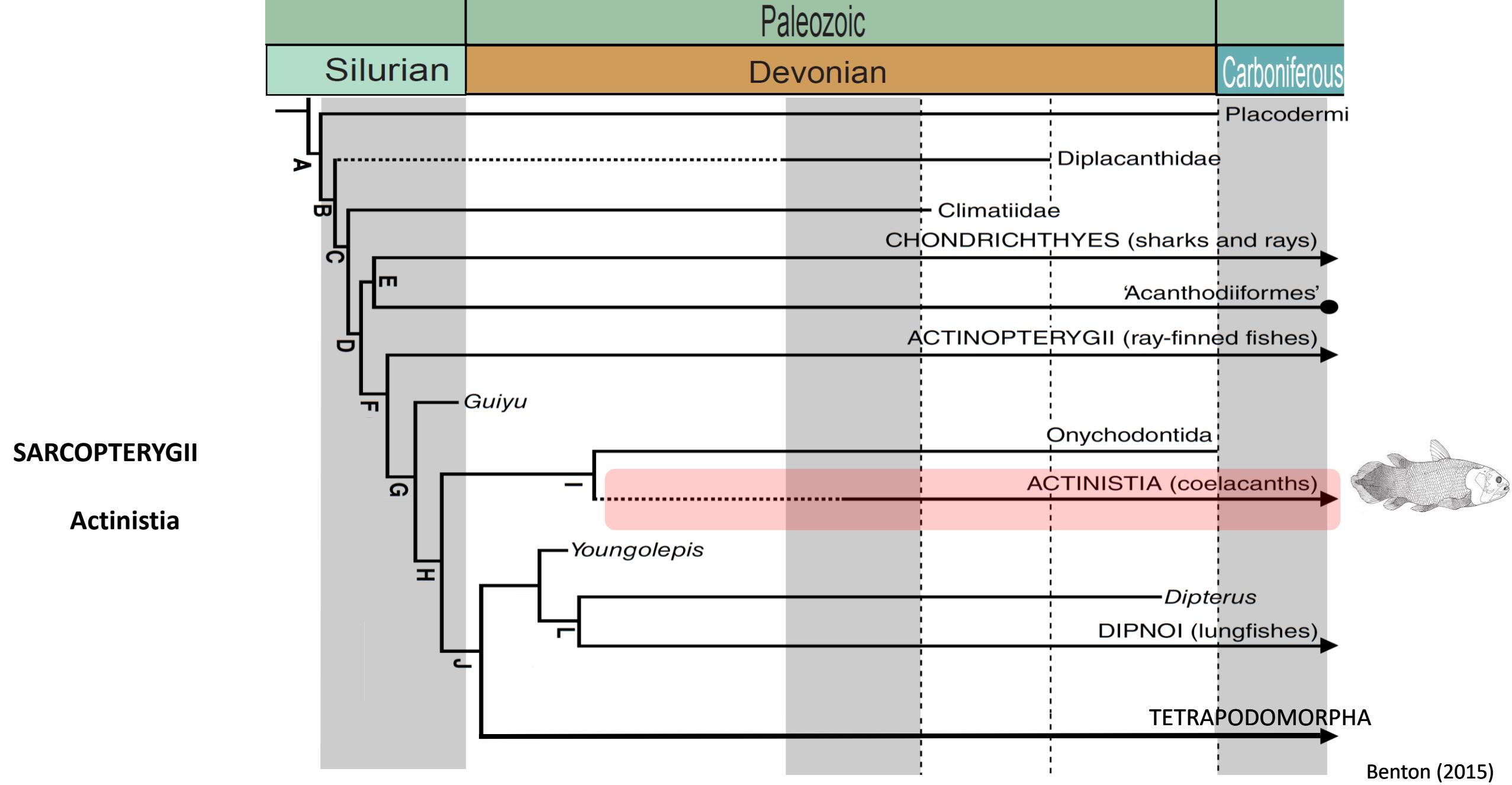
Classe Osteichthyes

Sottoclasse Sarcopterygii

Caratteri morfologici distintivi (6 di 6)

Sono presenti i polmoni





Sottoclasse Sarcopterygii

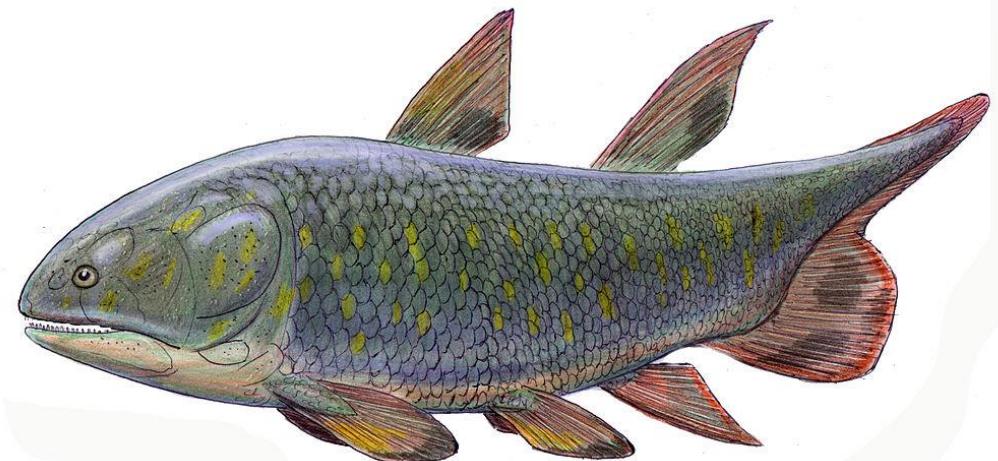
Infraclasse Actinistia

Devoniano Inf. (419 Ma) - Attuale

- Chiamati comunemente celacanti, sono abbondanti nel record fossile dal Devoniano Inferiore al Cretaceo Superiore.
- Per questo si pensava fossero estinti, fino a quando nel 1938 venne trovato nell'Oceano Indiano il primo celacanto vivente, *Latimeria calumnae*



Latimeria calumnae



Miguashaia

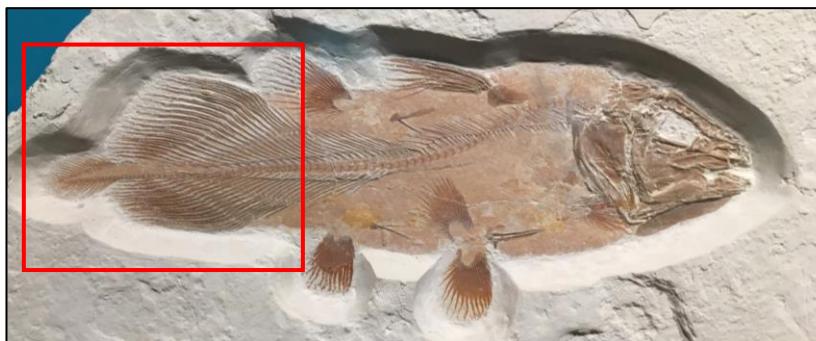
Sottoclasse Sarcopterygii

Infraclass Actinistia

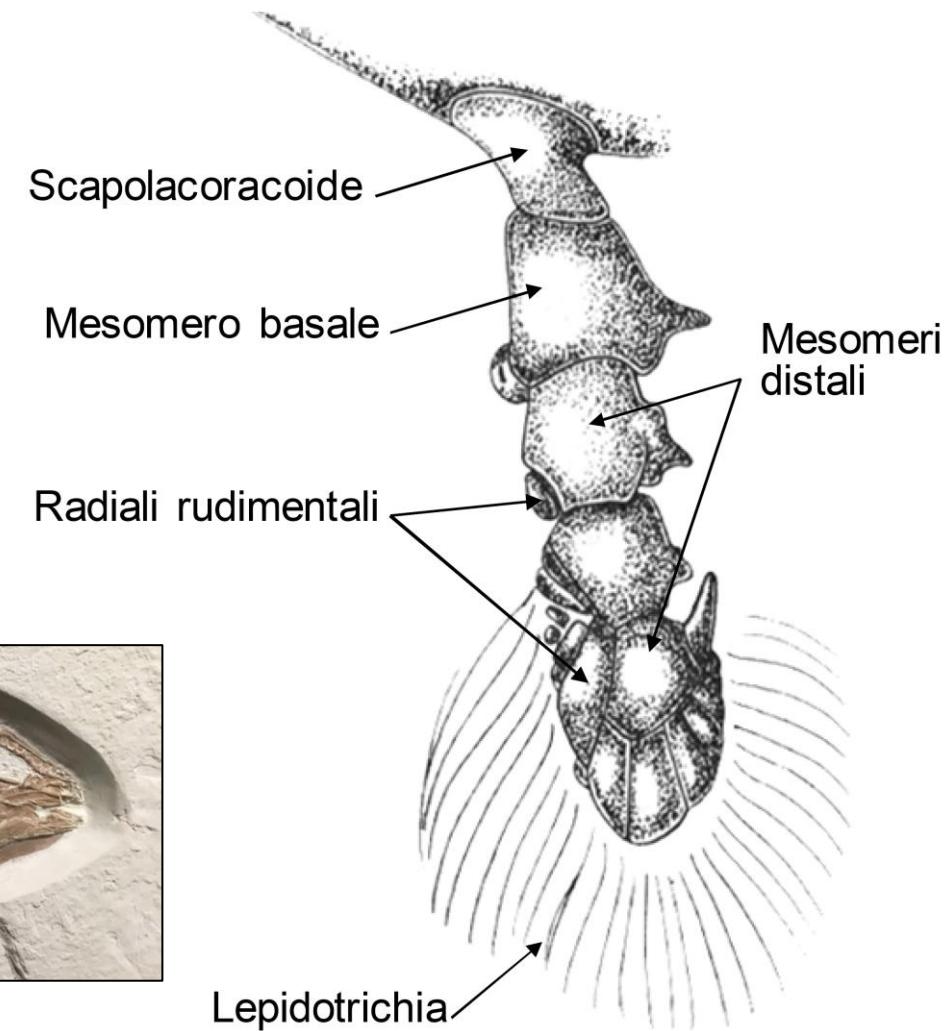
Devoniano Inf. (419 Ma) - Attuale

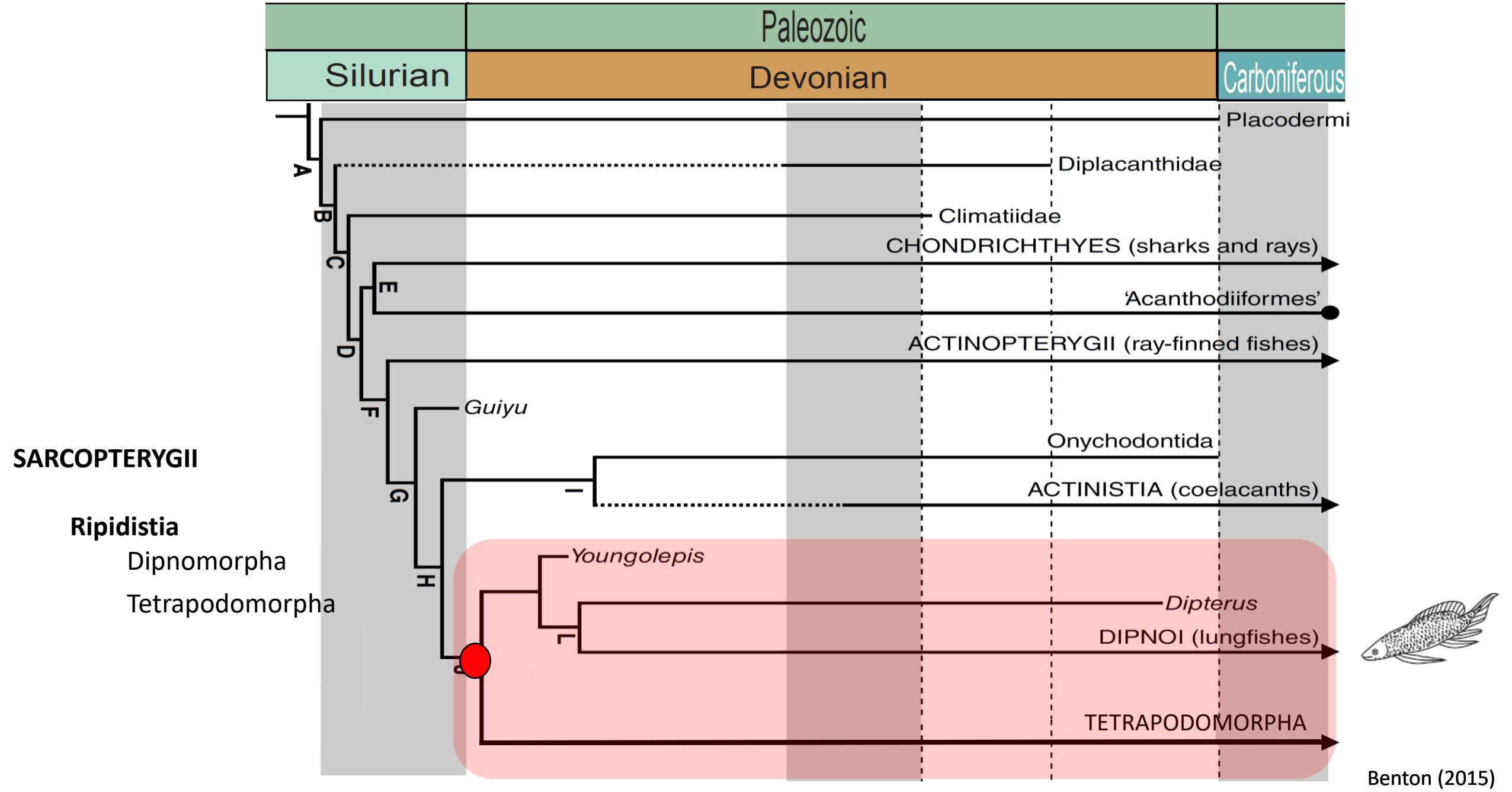
La loro anatomia non è cambiata molto dal Mesozoico:

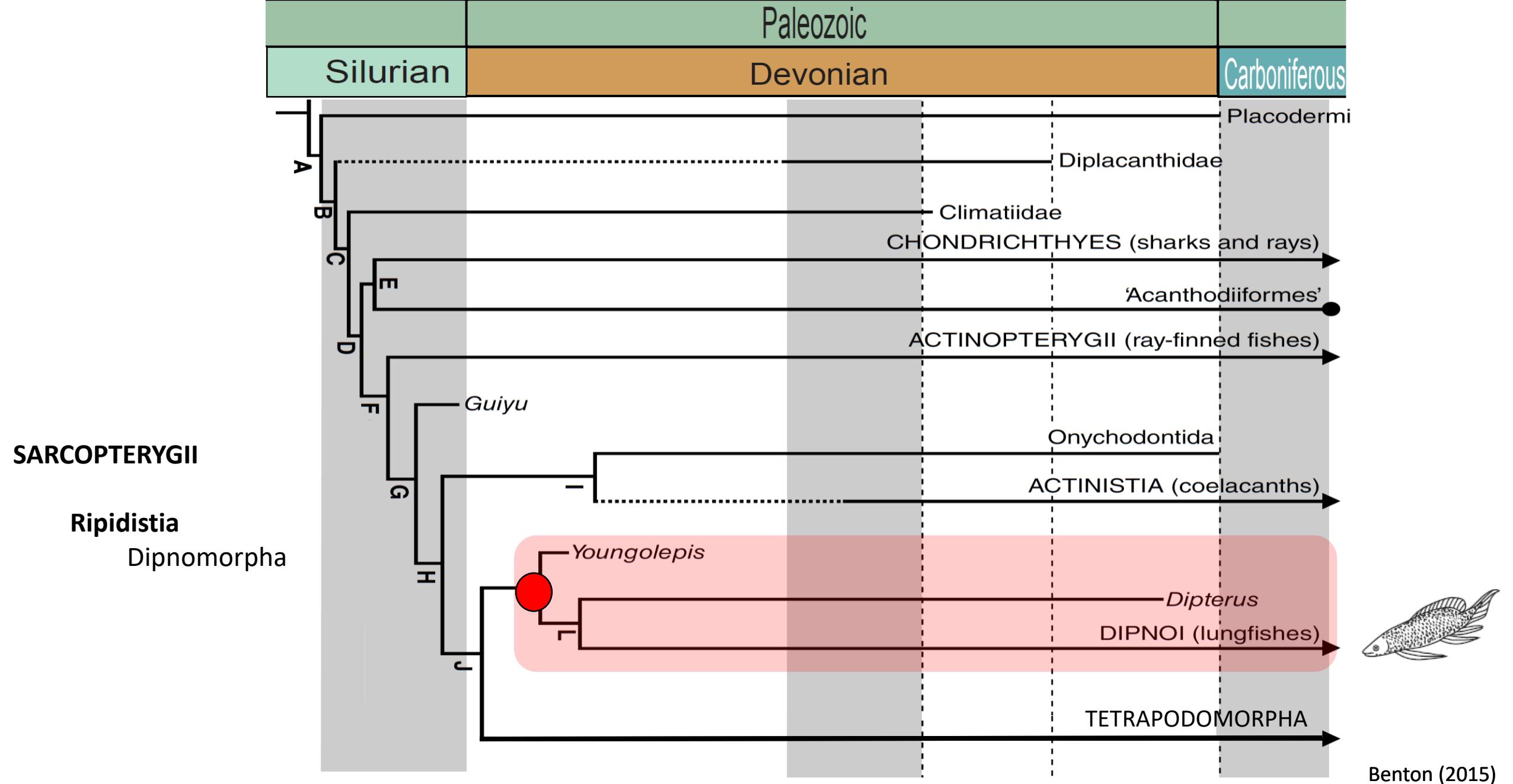
- tutte le pinne sono **lobate** (tranne la dorsale anteriore).
- il carattere distintivo dei celacanti è rappresentato dall'**arto nulliseriato** (radiali assenti o rudimentali).



- **pinna caudale dificerca:** due lobi (dorsale e ventrale) separati da un piccolo lobo mediano che contiene l'estremità della notocorda.
- **viviparità** (alcuni ovovivipari nel Mesozoico).





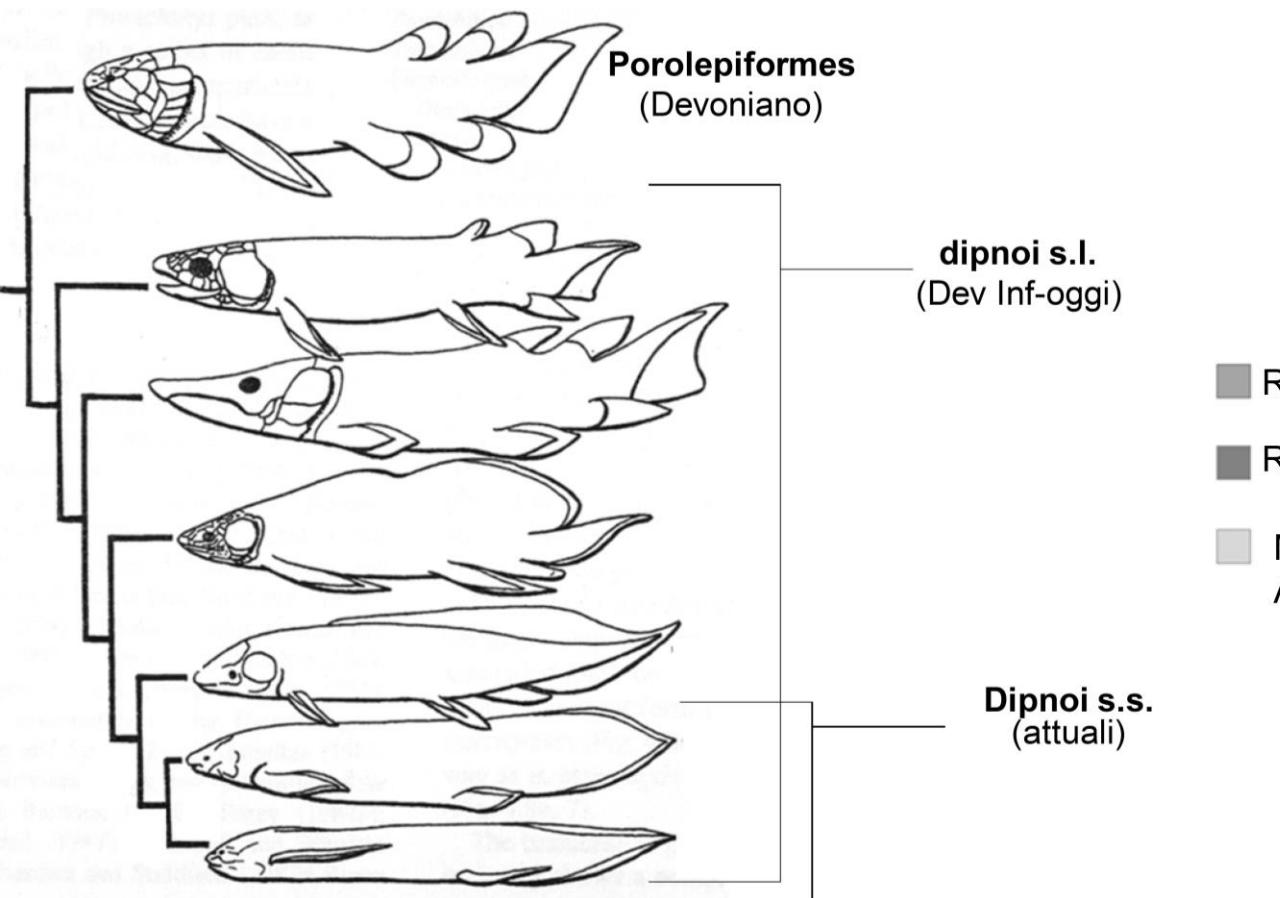


Sottoclasse Sarcopterygii

Infraclass Dipnomorpha

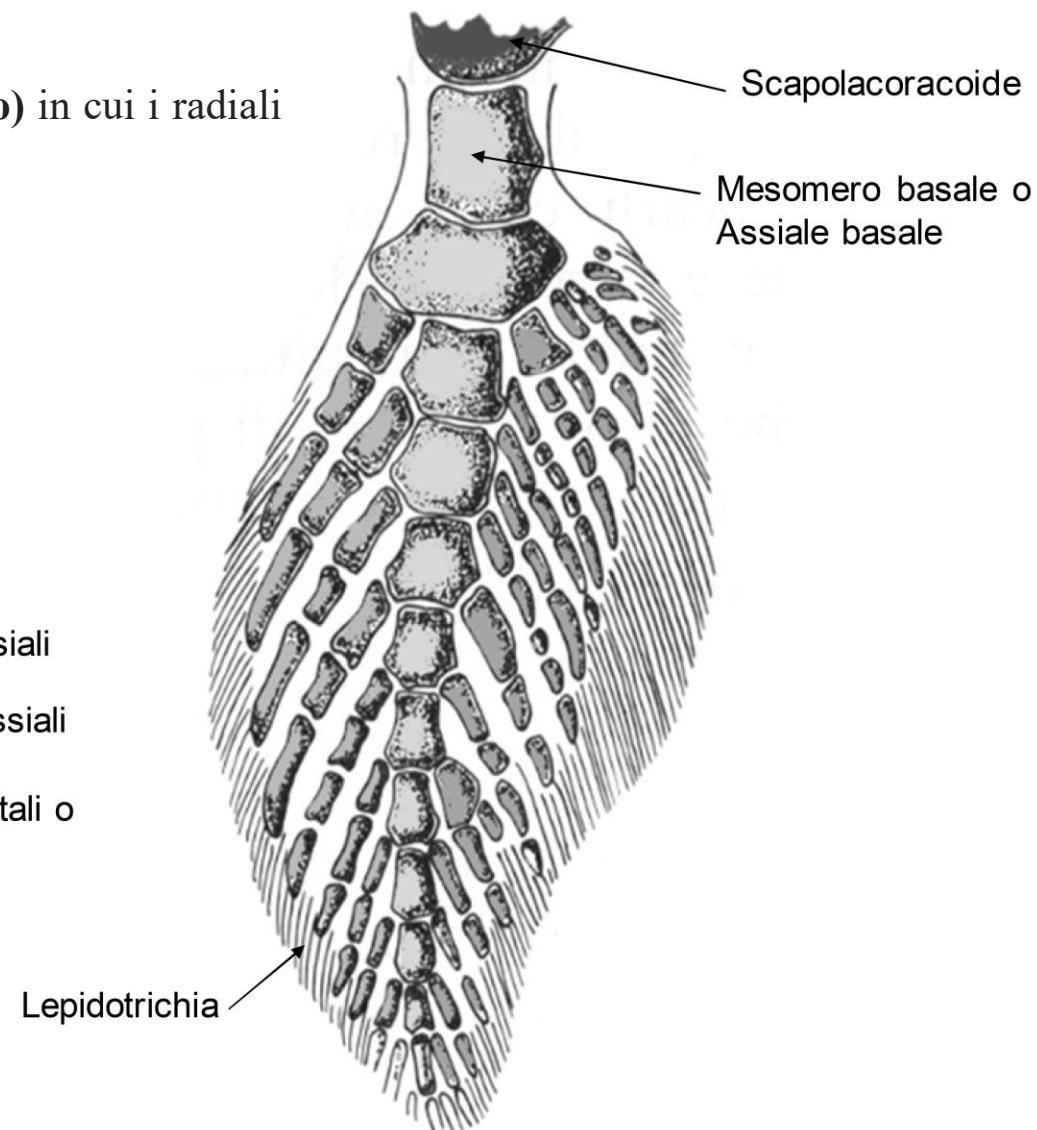
Devoniano Inf. (416 Ma) - Attuale

- Il carattere distintivo dei dipnoi è rappresentato dall'**arto biseriato (metapterigio)** in cui i radiali sono posti ai due lati dell'asse centrale.



- Radiali pre-assiali
- Radiali post-assiali
- Mesomeri distali o Assiali

Dipnoi s.s.
(attuali)

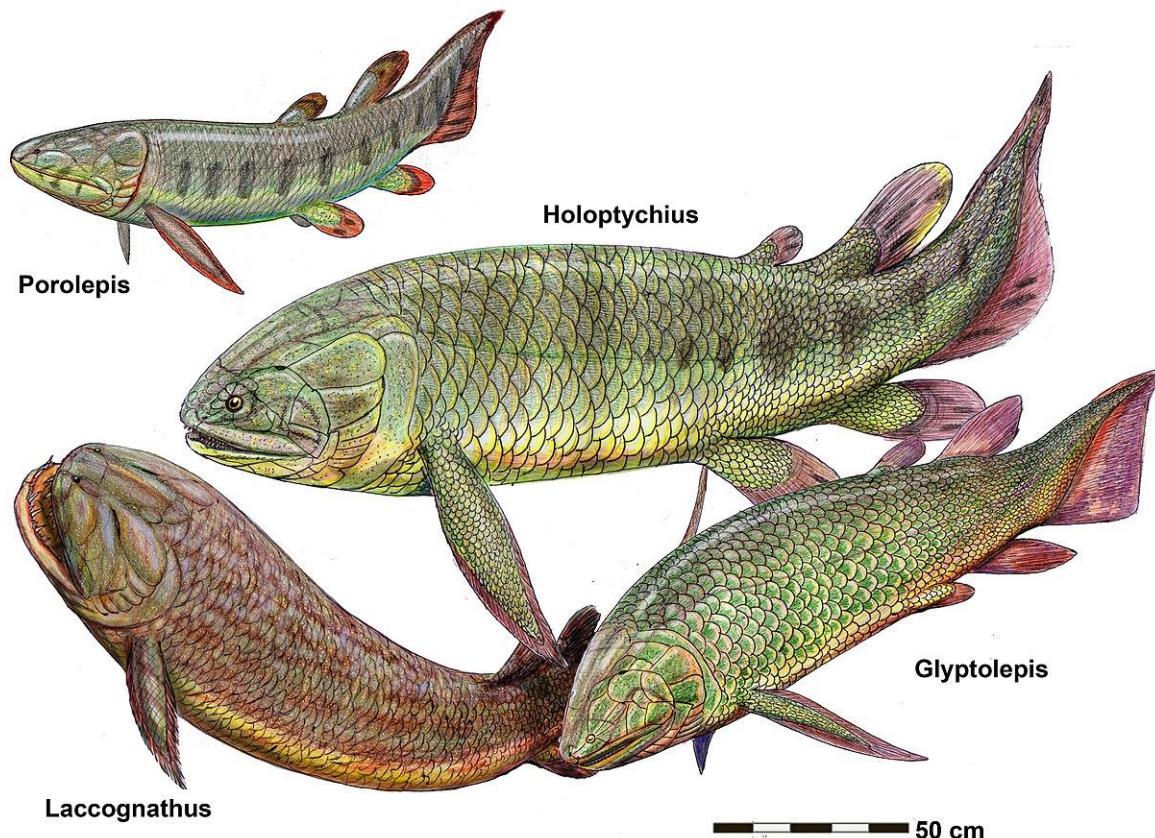


Sottoclasse Sarcopterygii

Infraclass Dipnomorpha

Ordine Porolepiformes

Devoniano Inf. - Sup. (416-360 Ma)



- Corpo alto, compresso lateralmente, testa corta, grandi scaglie arrotondate, pinne pettorali lunghe e sottili con lobo sviluppato.
- Coda eterocerca
- Denti ricurvi saldati nella cavità pulpare delle mascelle (predatori attivi).

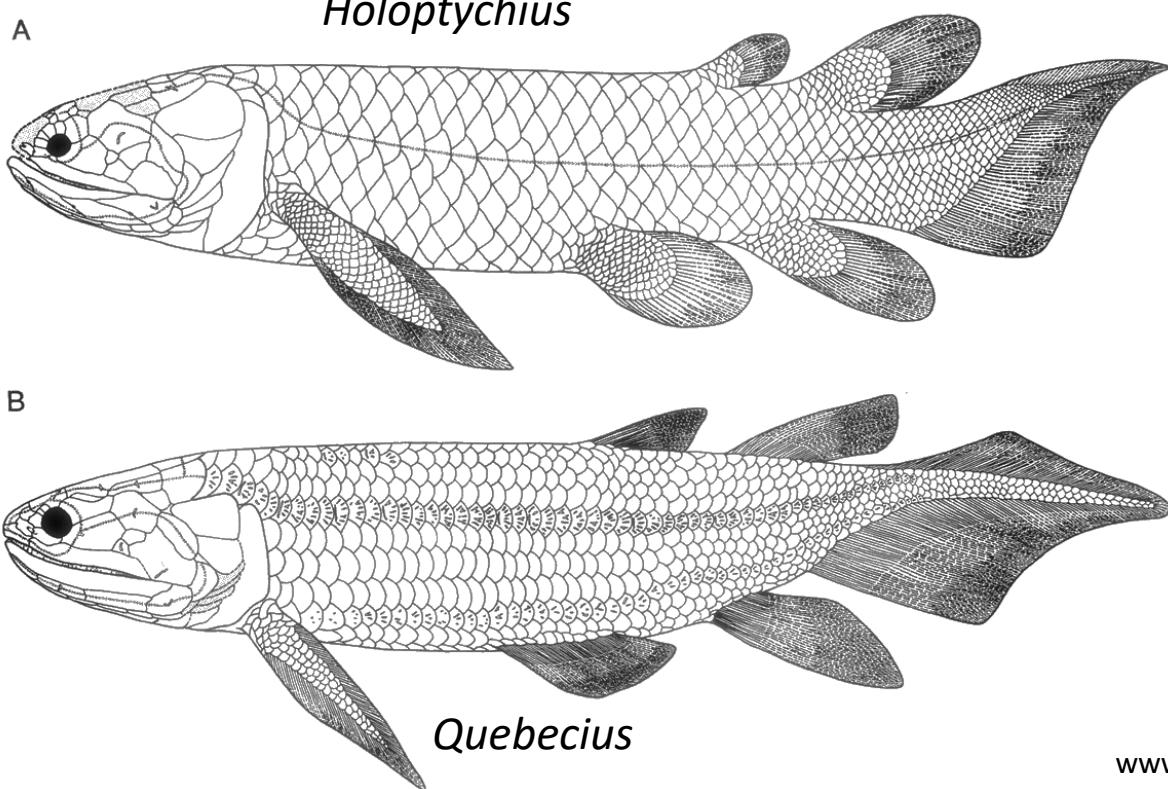
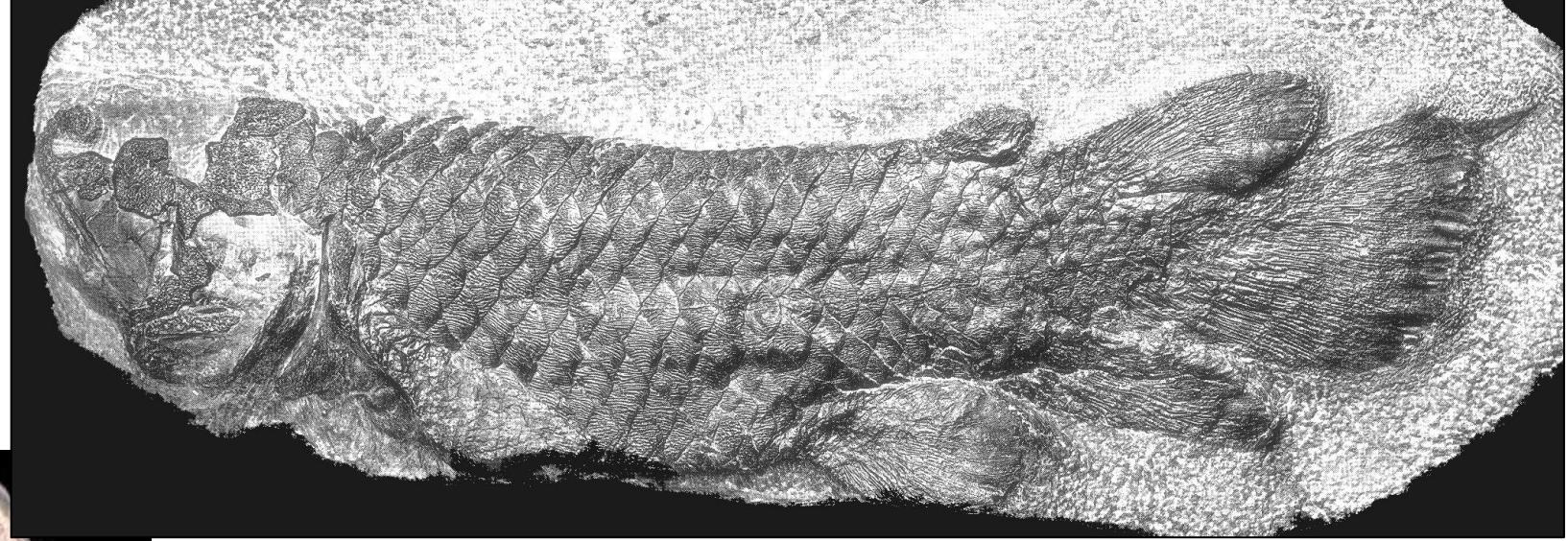


Sottoclasse Sarcopterygii

Infraclass Dipnomorpha

Ordine Porolepiformes

Devoniano Inf. - Sup. (416-360 Ma)



Sottoclasse Sarcopterygii

Infraclass Dipnomorpha

Ordine Dipnoi

Devoniano Inf. (416 Ma) - Attuale



- Denti mascellari assenti, ma presenti un paio di grandi piastre dentarie palatali ricoperte di dentina (sono durofagi).
- Coda eterocerca nei dipnoi devoniani, diventa simmetrica nei dipnoi viventi.
- Oltre alle branchie, hanno **polmoni** che usano per respirare quando l'ossigeno nelle pozze d'acqua scarseggia. Possono così trascinarsi anche sulla terra e raggiungere pozze d'acqua vicine. E' probabile che anche i dipnoi primitivi possedessero polmoni.

Australian lungfish
(*Neoceratodus forsteri*)



African lungfish
(*Protopterus anectens*)



South American lungfish
(*Lepidosiren paradoxa*)



Devonian lungfish
(*Dipterus*)



© 2012 Encyclopædia Britannica, Inc.



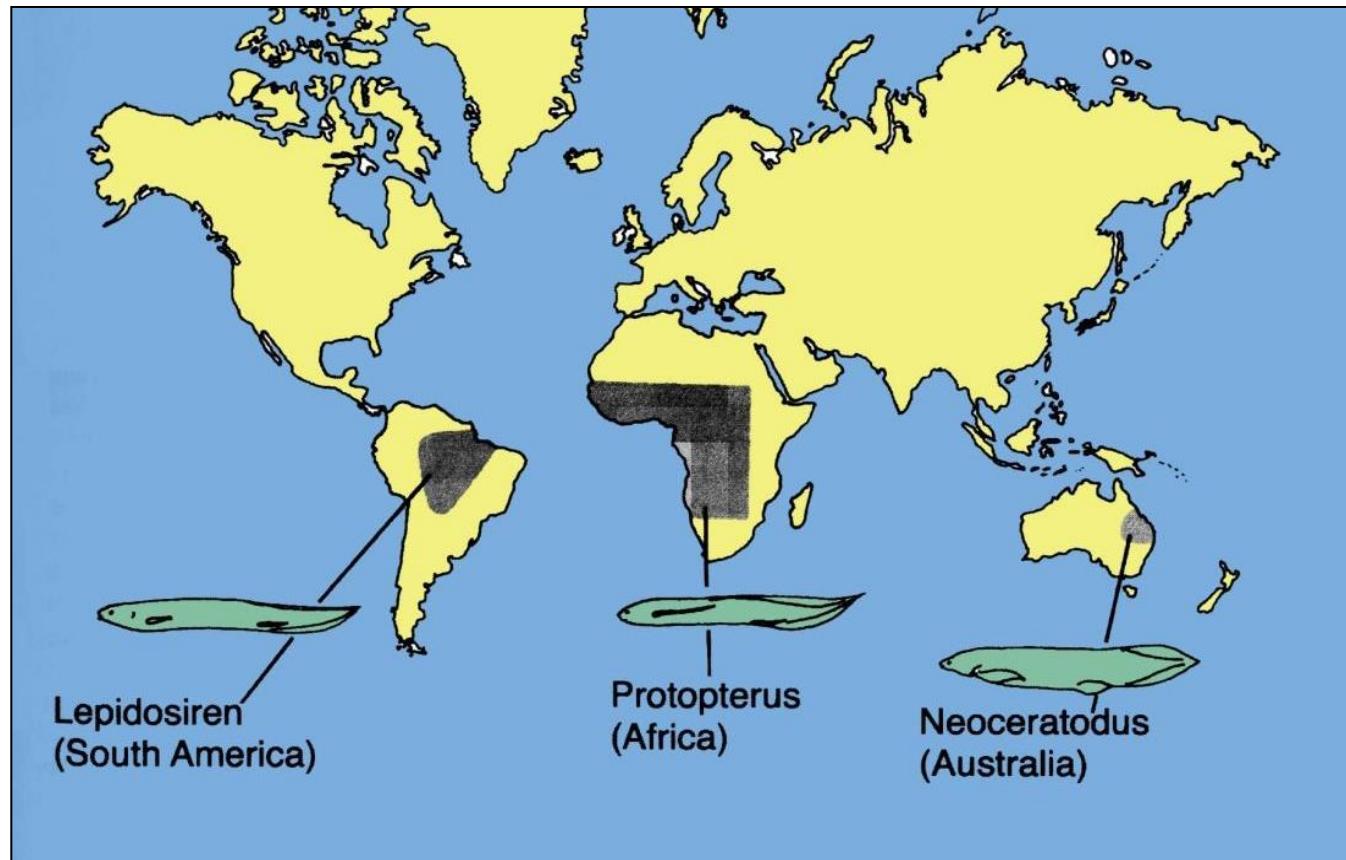
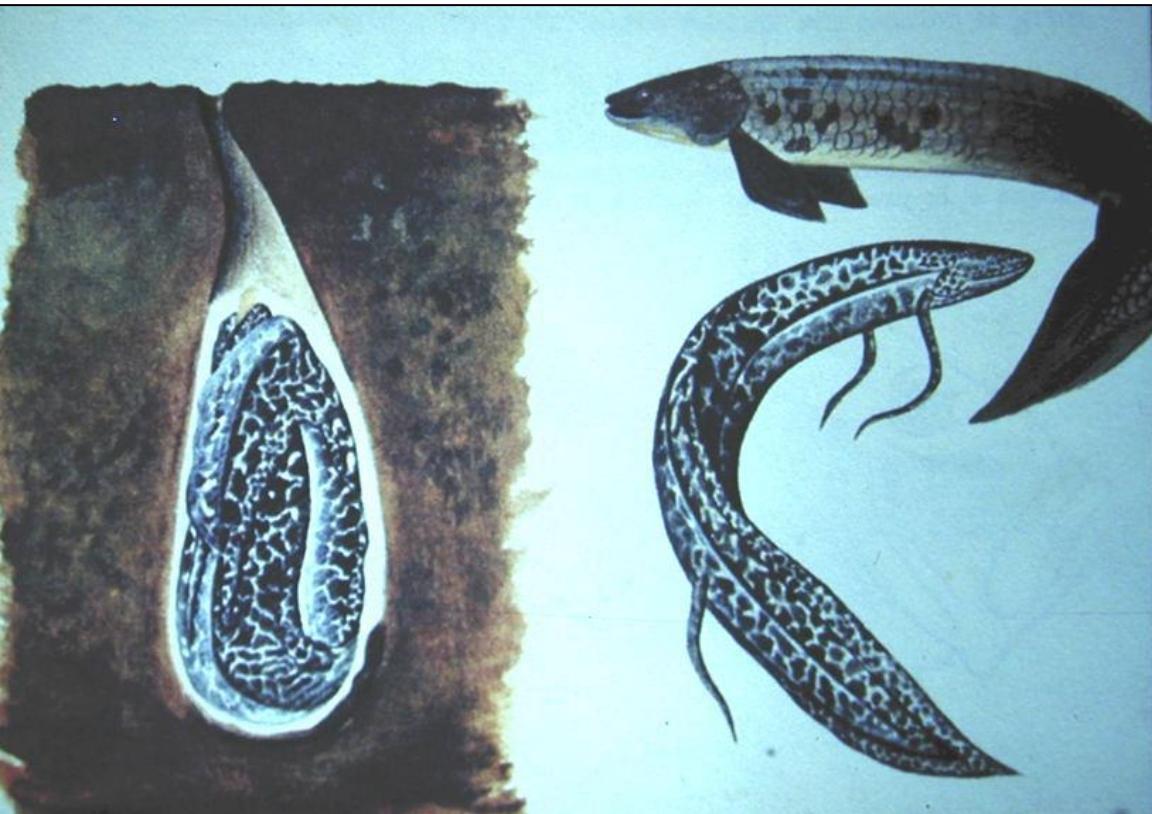
Dipturus

Sottoclasse Sarcopterygii

Infraclass Dipnomorpha

Ordine Dipnoi

- L'odierno *Protopterus* può anche **estivare** in caso di siccità.



- Molto comuni nel Devoniano, i polmonati sono oggi rappresentati da soli 3 generi, *Lepidosiren*, *Protopterus*, *Neoceratodus*, distribuiti in tre diversi continenti.

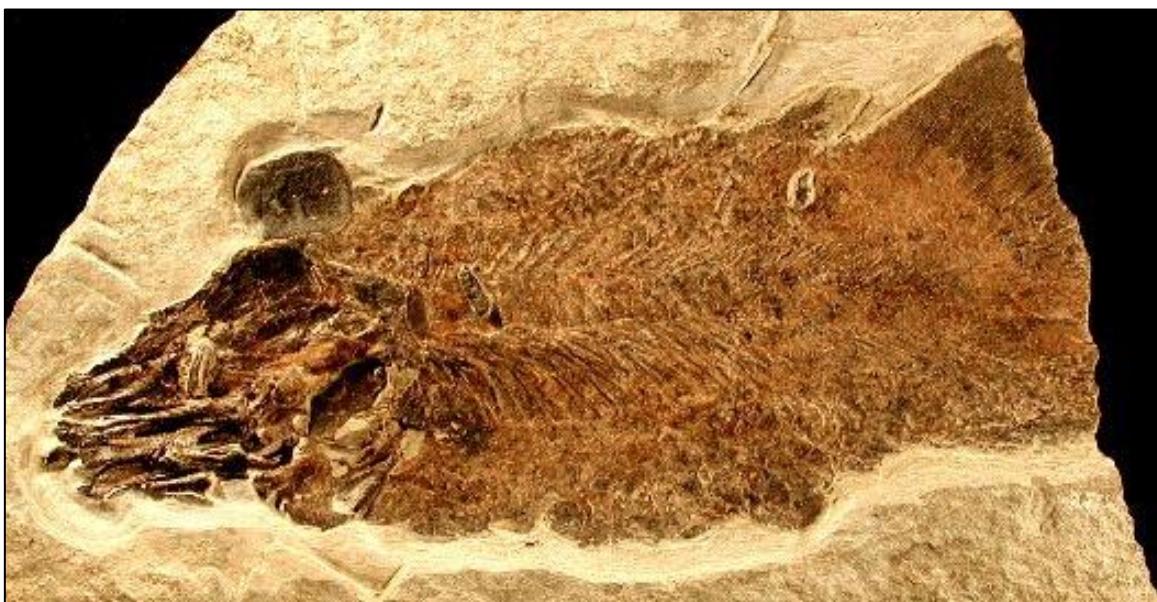
Sottoclasse Sarcopterygii

Infraclass Dipnomorpha

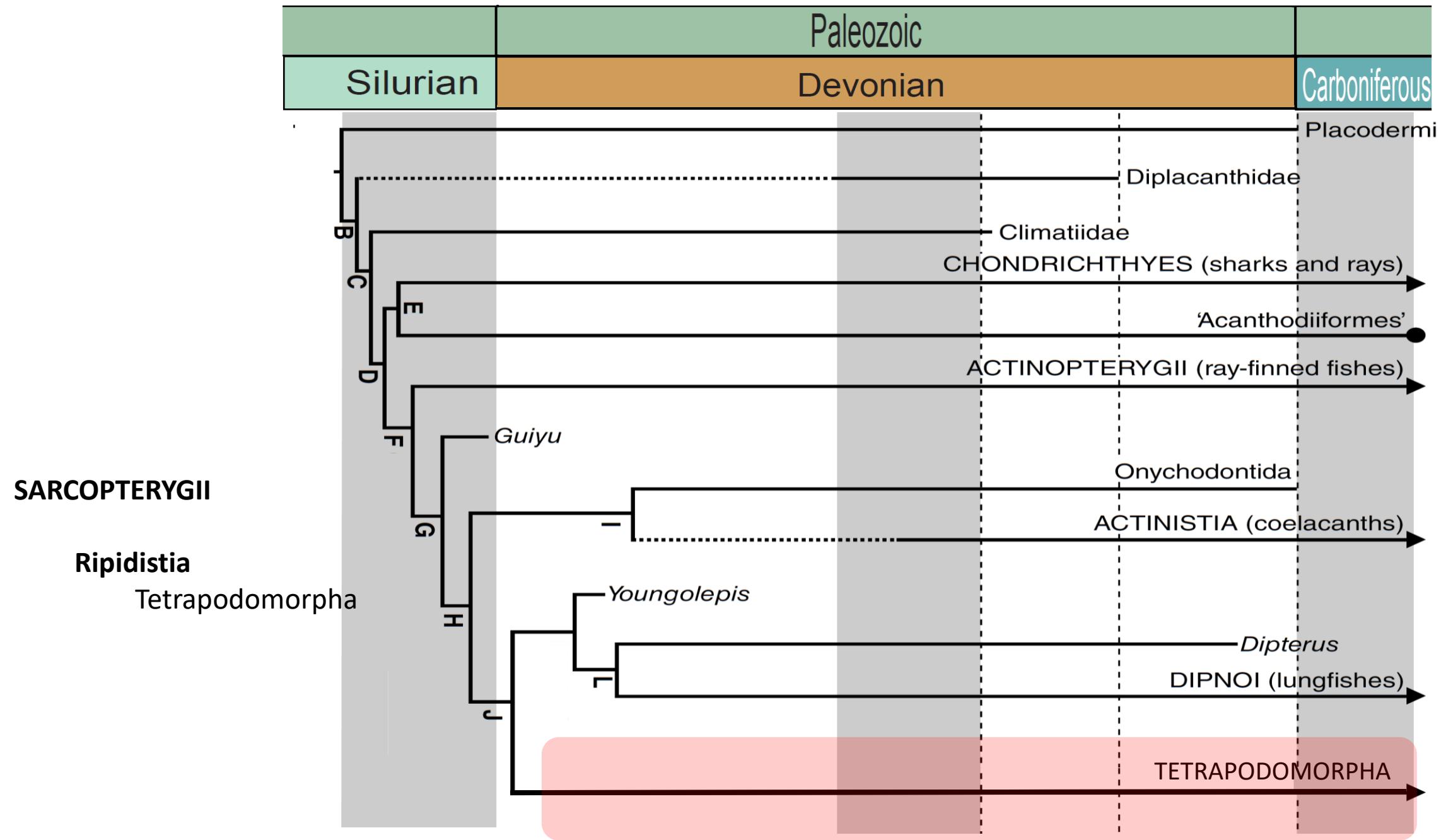
Ordine Dipnoi



Scaumenacia curta

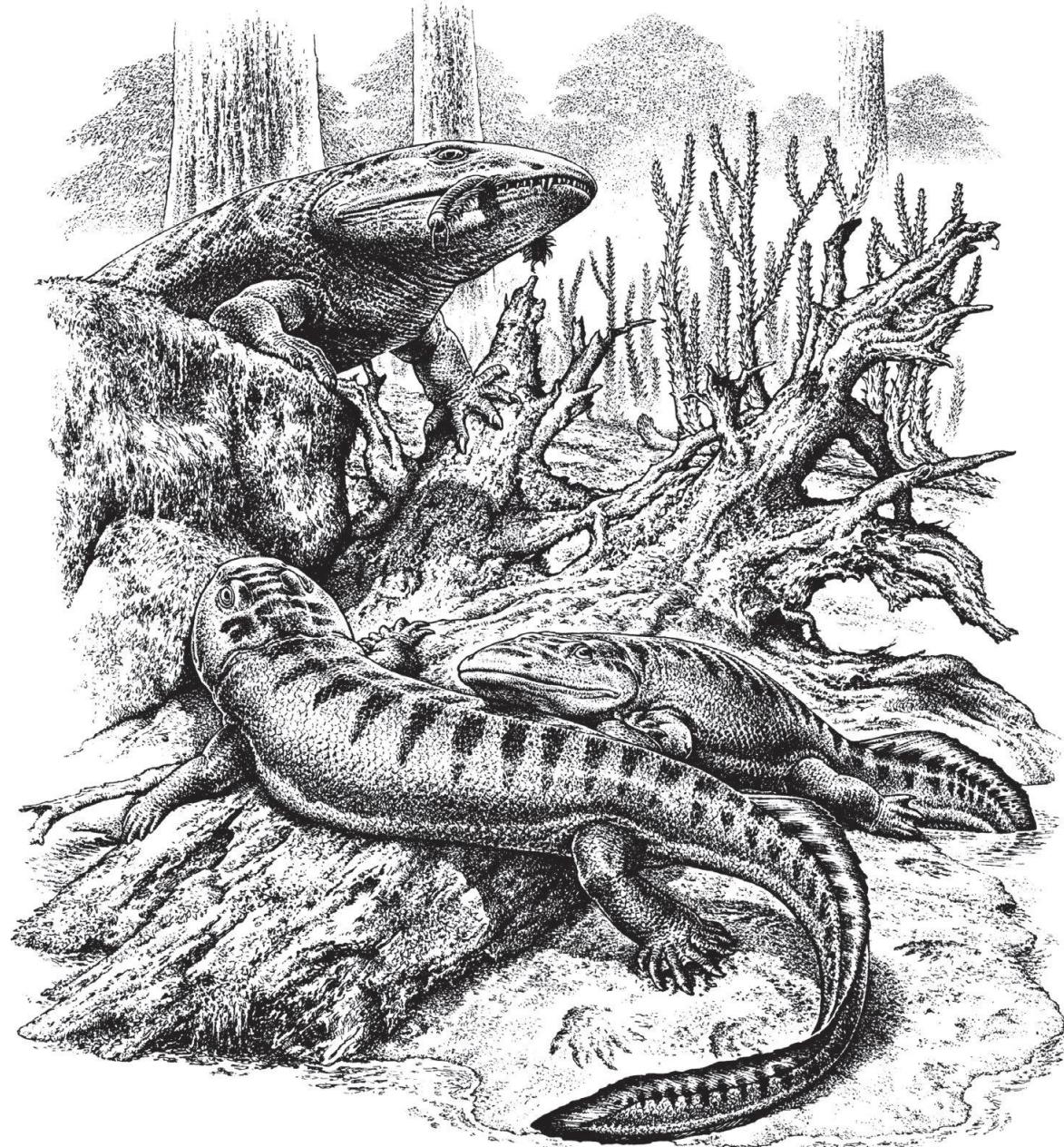


Fleurantia denticulata





6.8 La conquista delle terre emerse



...alla prossima lezione!