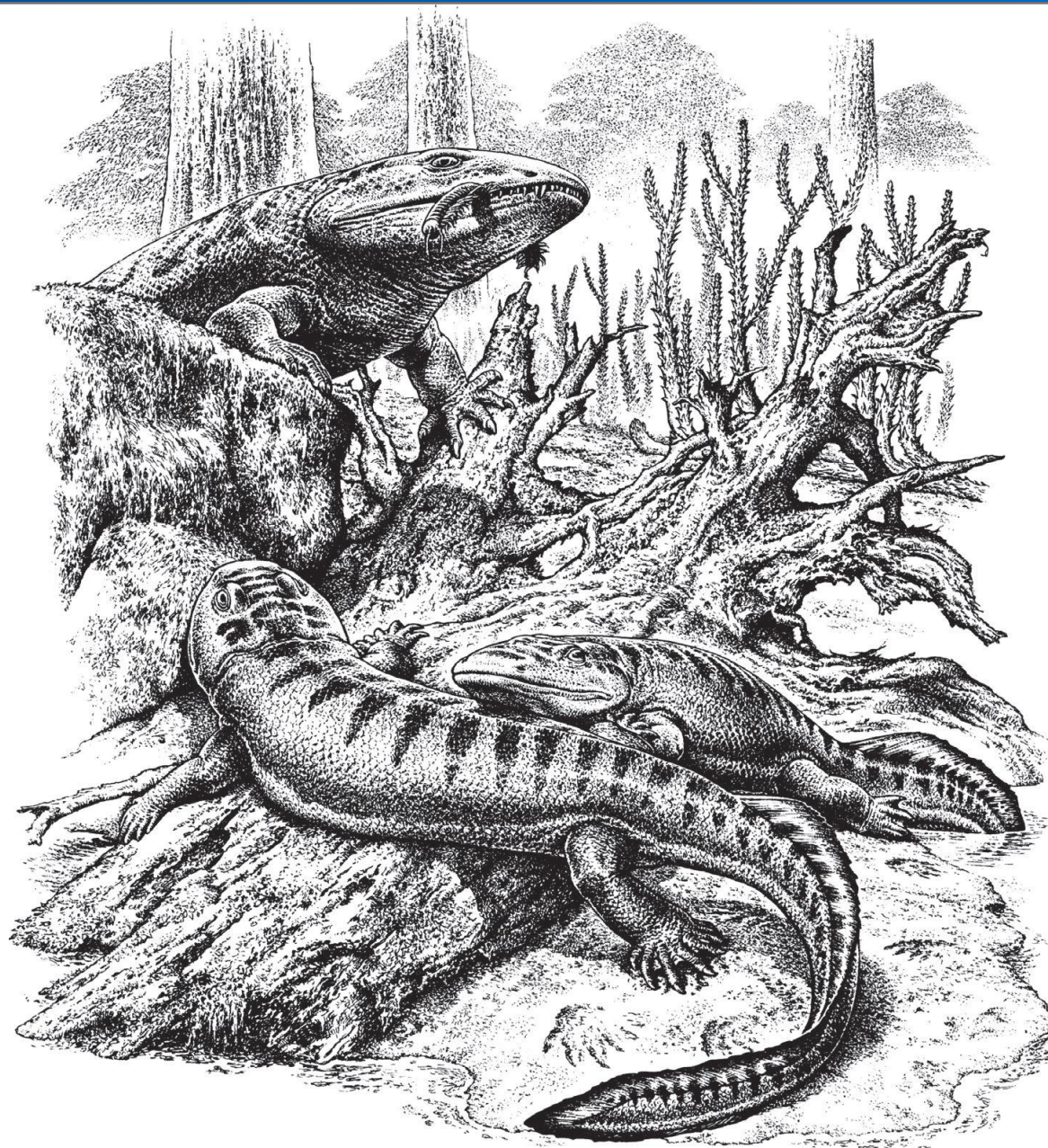
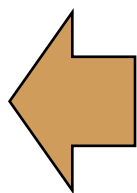


6.8 La conquista delle terre emerse



Quando ?
Perché ?
Come ?

Phanerozoic	Paleozoic	System / Era	Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian	🚩	358.9 ±0.4
				Frasnian	🚩	372.2 ±1.6
			Middle	Givetian	🚩	382.7 ±1.6
				Eifelian	🚩	387.7 ±0.8
			Lower	Emsian	🚩	393.3 ±1.2
				Pragian	🚩	407.6 ±2.6
				Lochkovian	🚩	410.8 ±2.8
		Silurian	Pridoli		🚩	419.2 ±3.2
					🚩	423.0 ±2.3
			Ludlow	Ludfordian	🚩	425.6 ±0.9
				Gorstian	🚩	427.4 ±0.5
			Wenlock	Homerian	🚩	430.5 ±0.7
				Sheinwoodian	🚩	433.4 ±0.8
			Llandovery	Telychian	🚩	438.5 ±1.1
				Aeronian	🚩	440.8 ±1.2
				Rhuddanian	🚩	443.8 ±1.5
				Hirnantian	🚩	445.2 ±1.4
	Ordovician	Upper		Katian	🚩	453.0 ±0.7
				Sandbian	🚩	458.4 ±0.9
		Middle		Darriwilian	🚩	467.3 ±1.1
				Dapingian	🚩	470.0 ±1.4
		Lower		Floian	🚩	477.7 ±1.4
				Tremadocian	🚩	485.4 ±1.9
	Cambrian	Furongian		Stage 10	🚩	~ 489.5
				Jiangshanian	🚩	~ 494
				Paibian	🚩	~ 497
				Guzhangian	🚩	~ 500.5
		Miaolingian		Drumian	🚩	~ 504.5
				Wuliuan	🚩	~ 509
				Stage 4	🚩	~ 514
		Series 2		Stage 3	🚩	~ 521
				Stage 2	🚩	~ 529
		Terreneuvian		Fortunian	🚩	~ 529
					🚩	541.0 ±1.0



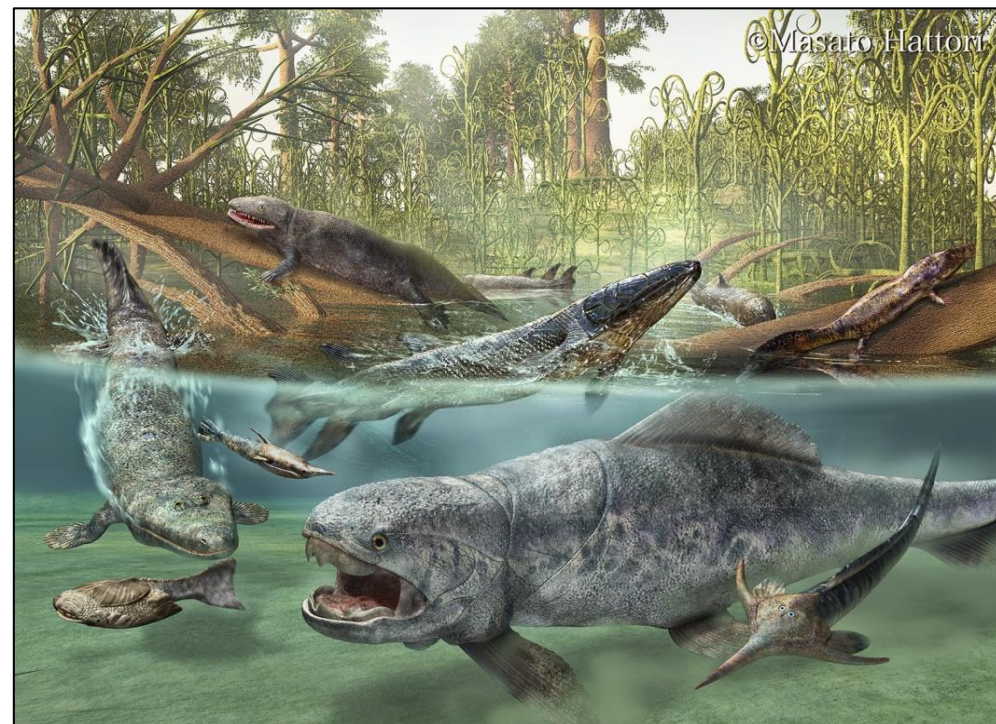
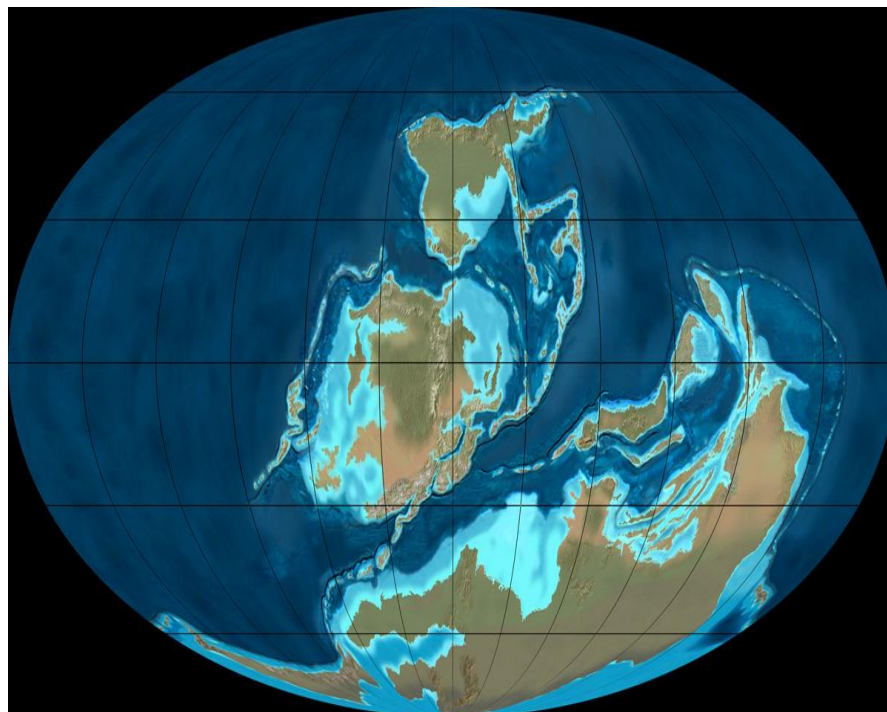
Il Devoniano: l'età dei pesci

Il Devoniano (419-359 Ma) è il quarto periodo dell'era Paleozoica.

È un periodo cruciale per la storia della vita sulla Terra per la comparsa di questi eventi:

- Diversificazione delle piante terrestri e comparsa delle prime foreste.
- Compaiono gli artropodi terrestri, inclusi gli insetti.
- E' la cosiddetta **età dei pesci**, in quanto avviene una diversificazione esplosiva che porta alla comparsa di numerosissimi gruppi. Nel Devoniano sono presenti tutti i grandi cladi di pesci.
- I **primi tetrapodi** metteranno piede sulle terre emerse alla fine del Devoniano.

Quando ?



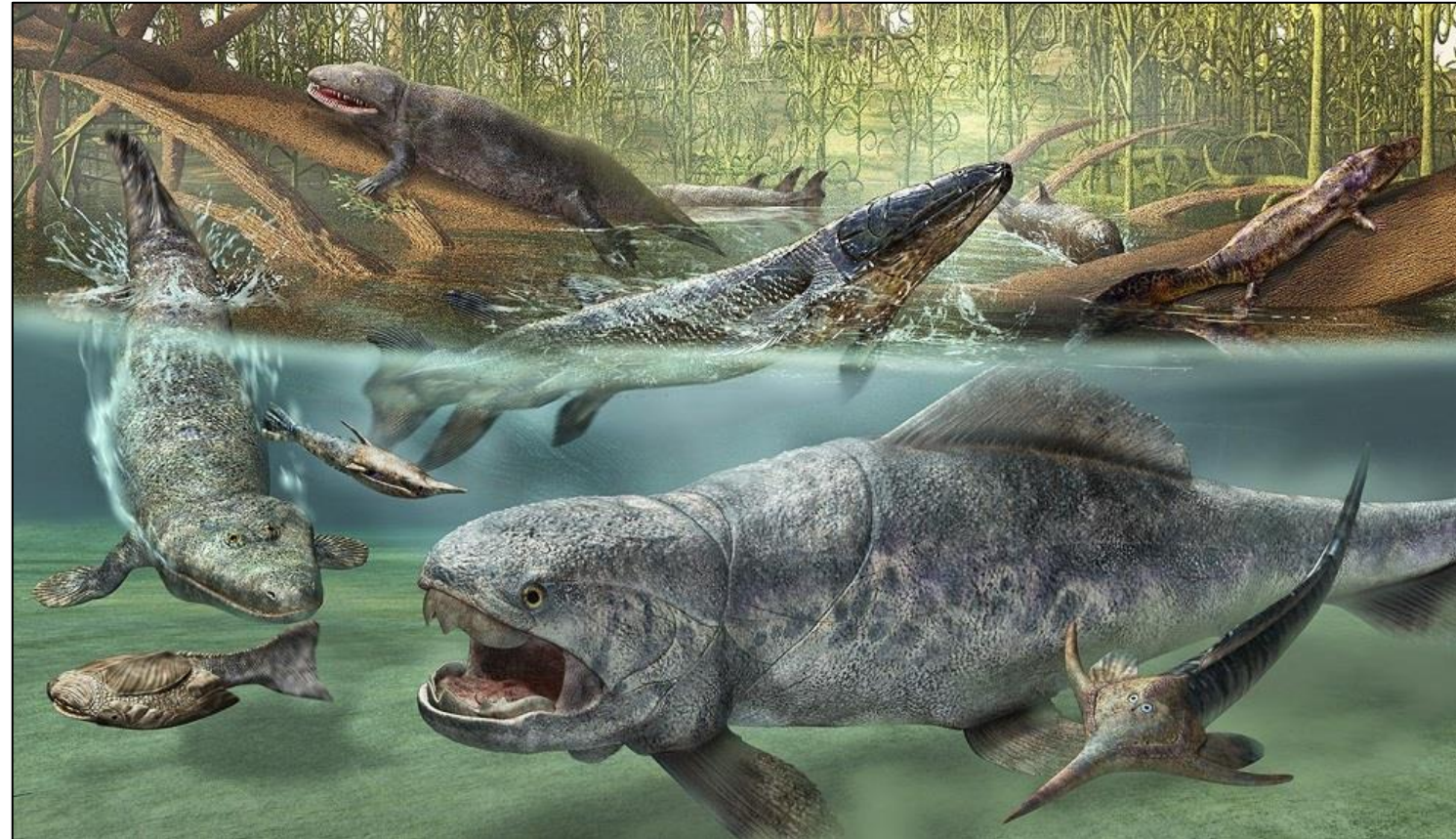
La conquista delle terre emerse

Fino a pochi anni fa, vi erano tre principali ipotesi sulle cause che portarono alcuni sarcopterigi ad uscire dall'acqua:

Perché ?

1) Eccessiva competizione in acqua

- Data l'abbondanza di cibo in acqua, la comparsa di nuove specie di pesci predatori stava saturando rapidamente le nicchie ecologiche.
- In effetti alcuni tetrapodomorfi basali, gli "osteolepiformi", raggiunsero alla fine del Devoniano l'acme della biodiversità con forme che superavano il metro di lunghezza.
- Secondo questa ipotesi, la comparsa degli arti avrebbe quindi permesso di cercare altrove nuove fonti di cibo.



La conquista delle terre emerse

2) Pressione predatoria

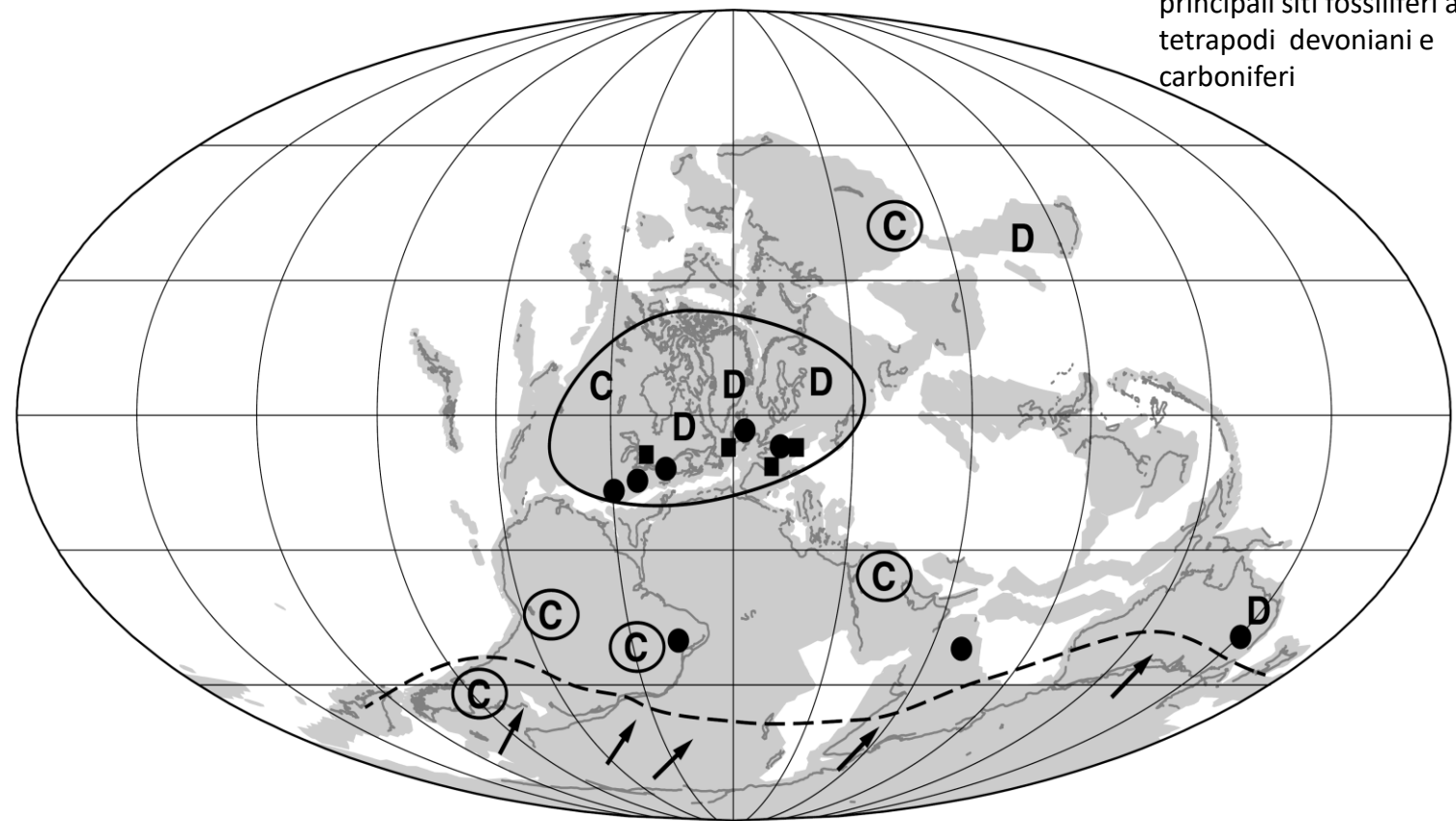
- Alcune specie di tetrapodomorfi avrebbero iniziato a spostarsi verso le acque poco profonde e ricche di vegetazione per sfuggire e nascondersi dai predatori.
- Le pinne lobate sarebbero state utili nelle manovre ed erano molto adatte per brevi incursioni a terra per sfuggire ai predatori.
- Secondo questa ipotesi, gli arti si sarebbero quindi evoluti per consentire a questi pesci di strisciare su aree costiere umide per sfuggire ai predatori.



La conquista delle terre emerse

3) Sfuggire dalle pozze prosciugate

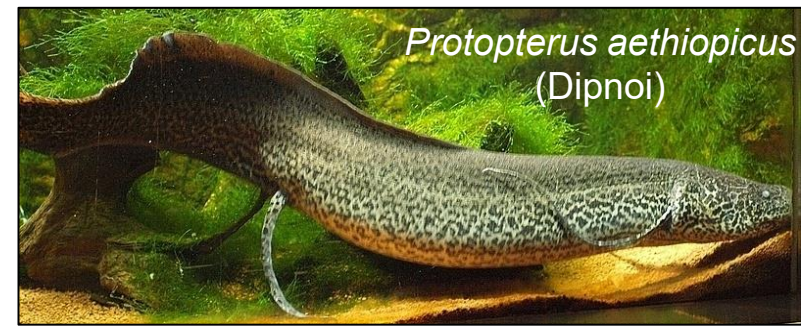
- Questa teoria era la più accettata fino a poco tempo fa, in quanto si riteneva che il periodo tra Devoniano e Carbonifero Inf. (419-330 Ma) fu un periodo caratterizzato da gravi siccità stagionali, soprattutto al centro del supercontinente in formazione (Pangea).
- I pesci d'acqua dolce probabilmente si trovarono spesso in pozze stagnanti o in via di prosciugamento (non vi era ancora un Oceano Atlantico e il clima era tropicale).
- Alcuni tetrapodomorfi avrebbero quindi evoluto la capacità di spostarsi sulla terraferma per brevi tratti per sfuggire da pozze in via di prosciugamento.
- **La conclusione di questa ipotesi era che la locomozione terrestre si fosse evoluta come mezzo per... tornare in acqua!**



La conquista delle terre emerse

3) Sfuggire dalle pozze prosciugate

- In effetti molti pesci attuali hanno evoluto, in maniera indipendente tra loro, la capacità di uscire dall'acqua e spostarsi per brevi tratti sulla terraferma per questo motivo.
- Non solo i sarcopterigi dipnoi ma anche alcuni pesci ossei senza polmoni (33 famiglie diverse hanno almeno una specie in grado di uscire dall'acqua per brevi periodi).
- Alcuni pesci pipistrello (ordine Tetraodontiformes) hanno perfino la capacità di "camminare" sul fondale marino grazie a robuste pinne pettorali e pelviche.



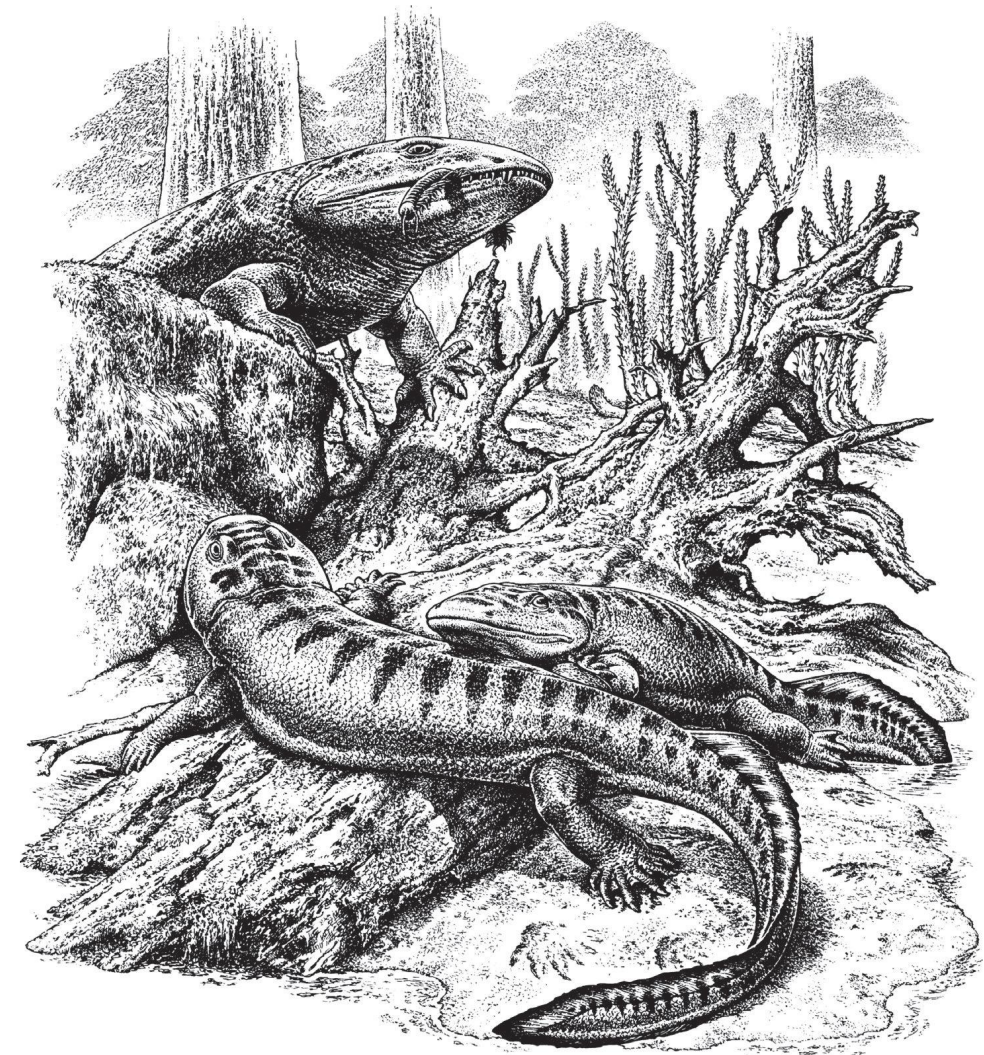
La conquista delle terre emerse

Studi recenti suggerirebbero però che tutti **questi modelli classici sono imperfetti** perché non reggono:

- ai dati paleoclimatici più recenti
- alle modalità con cui opera la selezione

Inoltre, questi modelli non tengono conto dei nuovi dati dai fossili:

- i sarcopterigi tetrapodomorfi erano essi stessi i predatori al vertice della catena alimentare nei loro habitat e non vi erano predatori più grandi di loro.
- arti con "dita" comparvero già prima che i tetrapodi si spostassero sulla terraferma e quindi la comparsa di arti non poteva essere collegata direttamente allo spostamento sulla terraferma (oltretutto, la presenza di alcuni *constraint* anatomici della colonna vertebrale e del cinto pelvico non permetteva ancora a questi animali di camminare efficientemente sulla terraferma).



La conquista delle terre emerse

Una nuova nicchia ecologica da sfruttare: gli artropodi terrestri

L'ipotesi oggi più accreditata ritiene che il trasferimento sulle terre emerse è stato presumibilmente dovuto al fatto che lì esisteva una nuova e ricca risorsa non ancora sfruttata: gli artropodi!

- Le terre emerse erano popolate da invertebrati terrestri (soprattutto artropodi) già 40/50 milioni di anni prima che i tetrapodi mettessero piede sulla terraferma.
- Era inevitabile che questa risorsa venisse prima o poi sfruttata da altri animali.



I problemi della vita fuori dall'acqua



Qualunque sia stata la spinta che indusse questi pesci spostarsi sulla terraferma, i principali problemi legati alla vita subaerea che i primi tetrapodi dovettero affrontare riguardavano:

- 1) **Sostegno e locomozione**
- 2) **Respirazione**
- 3) **Organi sensoriali**
- 4) **Nutrizione**
- 5) **Bilancio idrico**
- 6) **Riproduzione (solo successivamente)**

Come ?

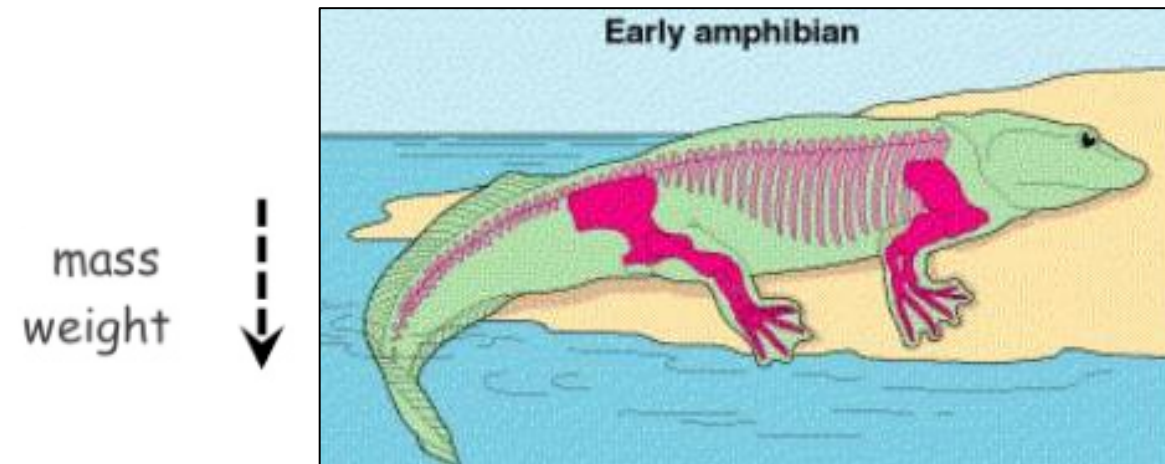
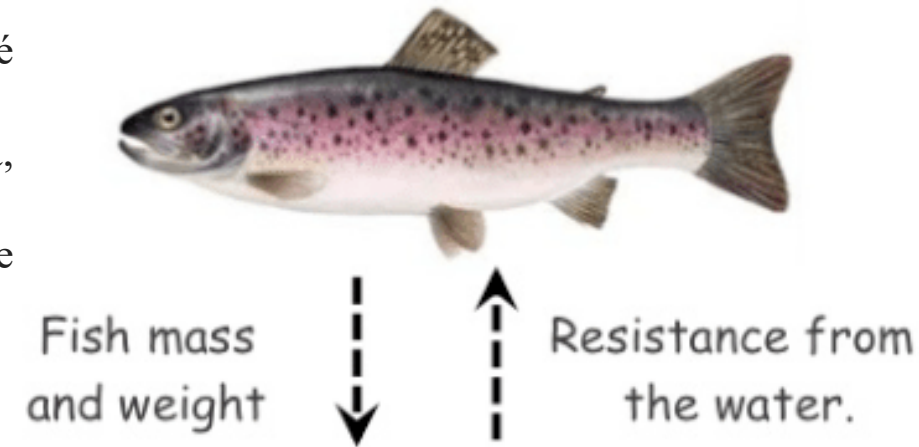
1) Sostegno e locomozione

I pesci hanno un galleggiamento neutro. Il loro peso in acqua è praticamente nullo perché supportato dalla spinta idrostatica. Sulla terraferma il corpo deve invece far fronte alla gravità, per cui esso dovrà essere sostenuto dagli arti, e anche gli organi interni dovranno subire modifiche strutturali e fisiologiche per bilanciare la gravità.

Le modifiche dovettero quindi interessare strutture adatte al **sostegno del corpo**:

- **Arti:** da una pinna adatta al nuoto a zampe per camminare sulla terraferma.
- **Colonna vertebrale e muscoli:** bisogna evitare il cedimento degli arti e del corpo.
- **Organi interni:** bisogna evitare il collasso.

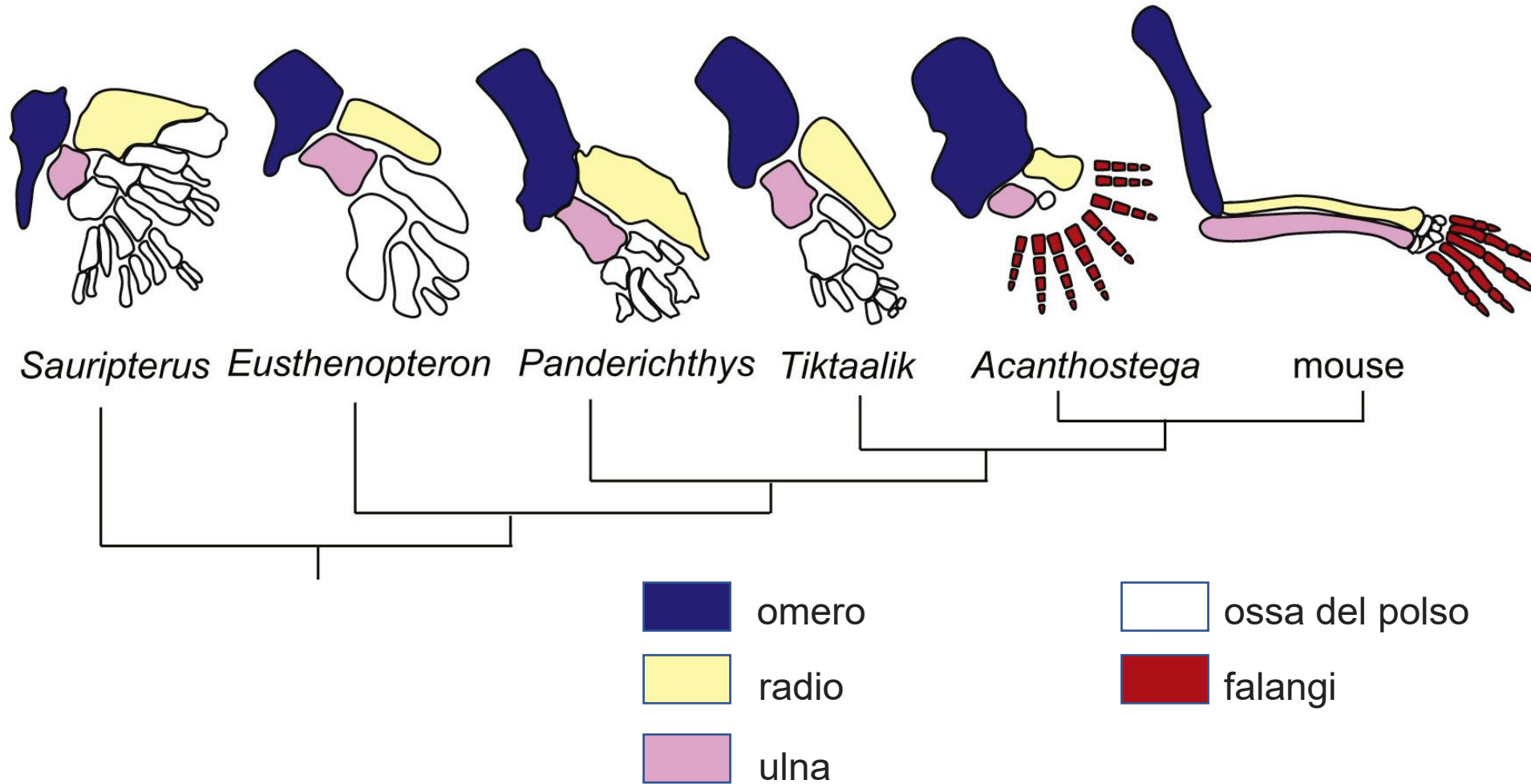
Anche la **locomozione** dovrà cambiare in quanto si dovrà passare da un movimento fluido e continuo nei pesci, a uno discontinuo (a scatti) per spingere il corpo in avanti. Le pinne pari dei pesci tetrapodomorfi basali avevano già ossa interne e muscoli, ma la loro struttura è ancora inadatta per la locomozione sulla terraferma.



1) Sostegno e locomozione

I fossili suggeriscono che l'arto dei tetrapodi si sarebbe evoluto dalle pinne dei pesci sarcopterigi tetrapodomorfi.

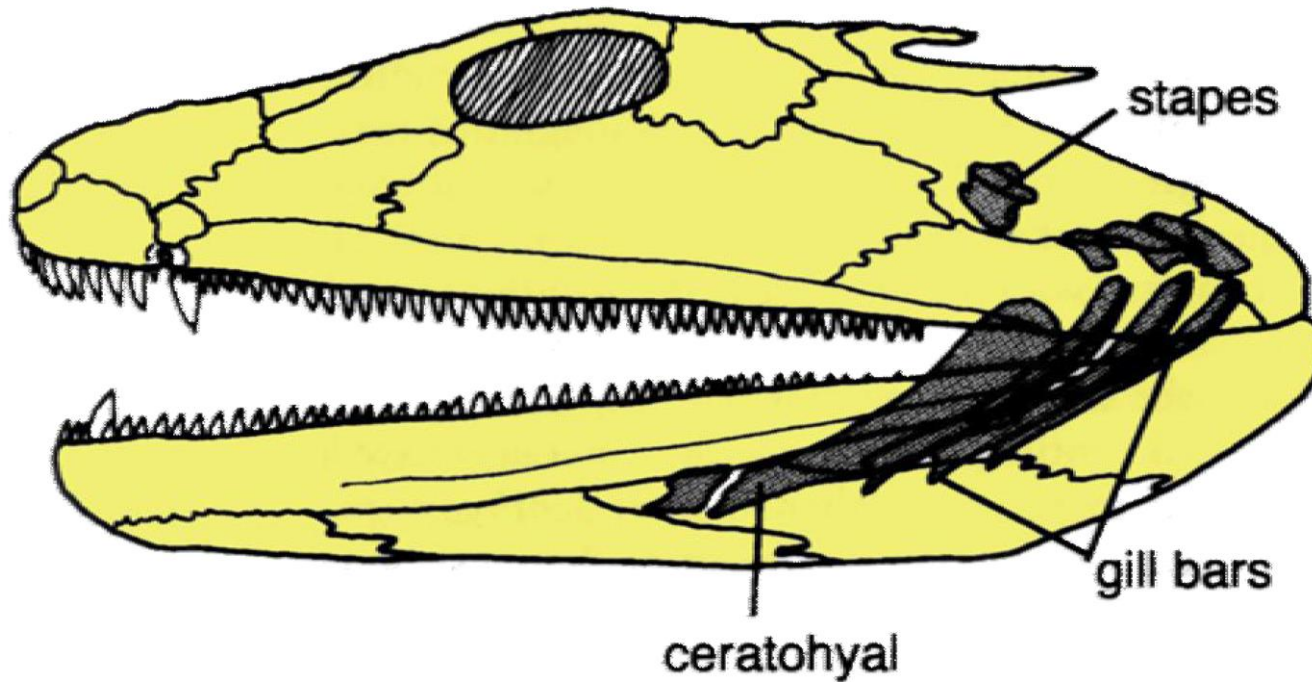
L'ipotesi si fonda sull'**omologia** delle ossa delle pinne dei pesci tetrapodomorfi con le ossa dell'arto dei tetrapodi:



- osso prossimale >> omero
- secondo elemento >> ulna
- primo radiale >> radio
- radiali distali >> ossa del polso

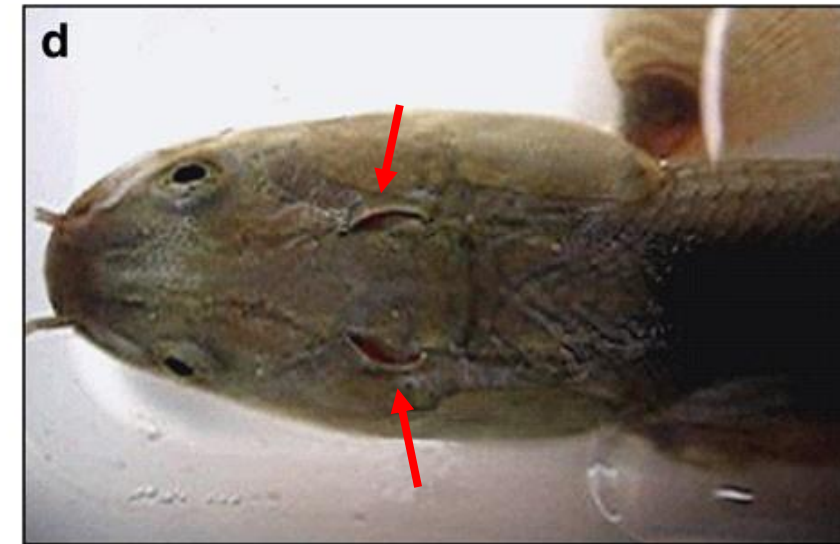
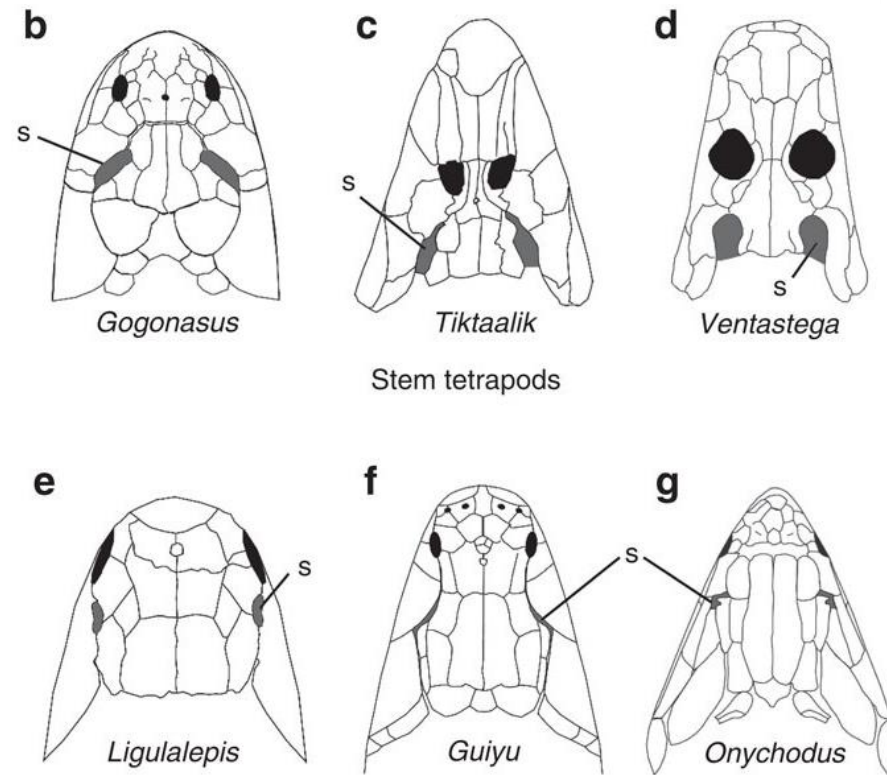
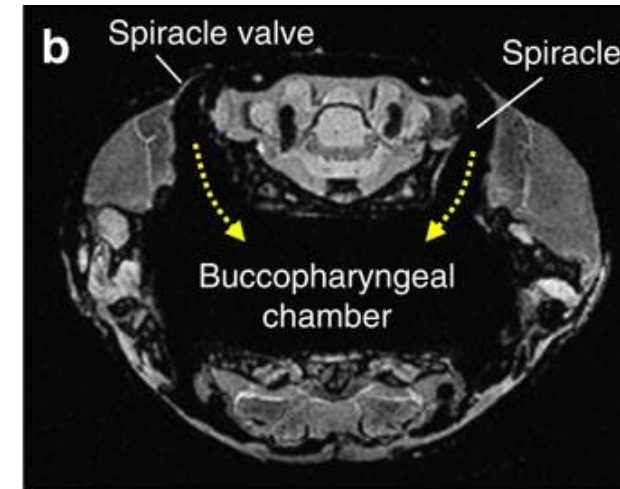
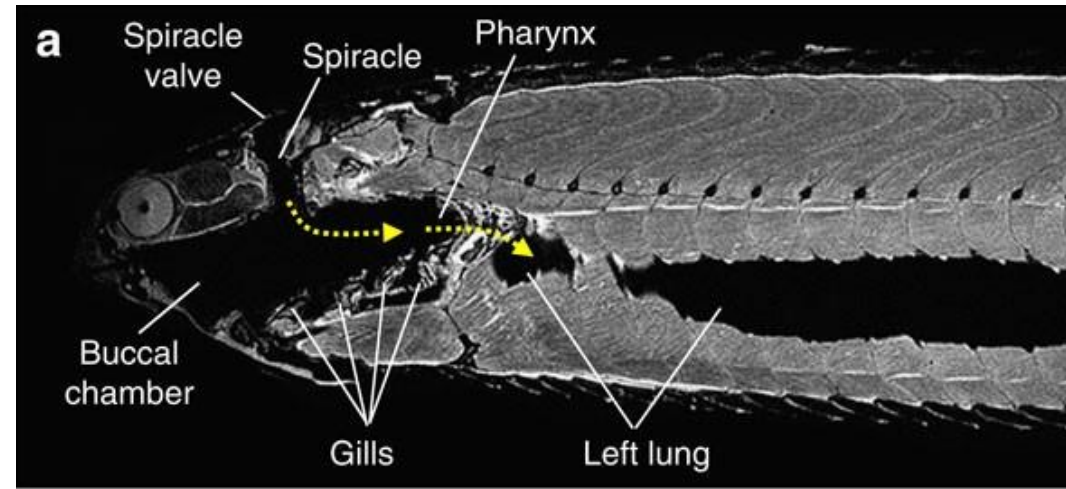
2) Respirazione

- La respirazione atmosferica in realtà non fu un grave problema da risolvere, perché i polmoni erano già presenti e funzionali nei tetrapodomorfi basali (come in tutti i sarcopterigi, inclusi dipnoi e celacanti).
- Inoltre, i tetrapodomorfi basali e i primi tetrapodi possedevano ancora branchie interne sorrette da archi branchiali, e quindi potevano ancora alternare respirazione acquatica e aerea.



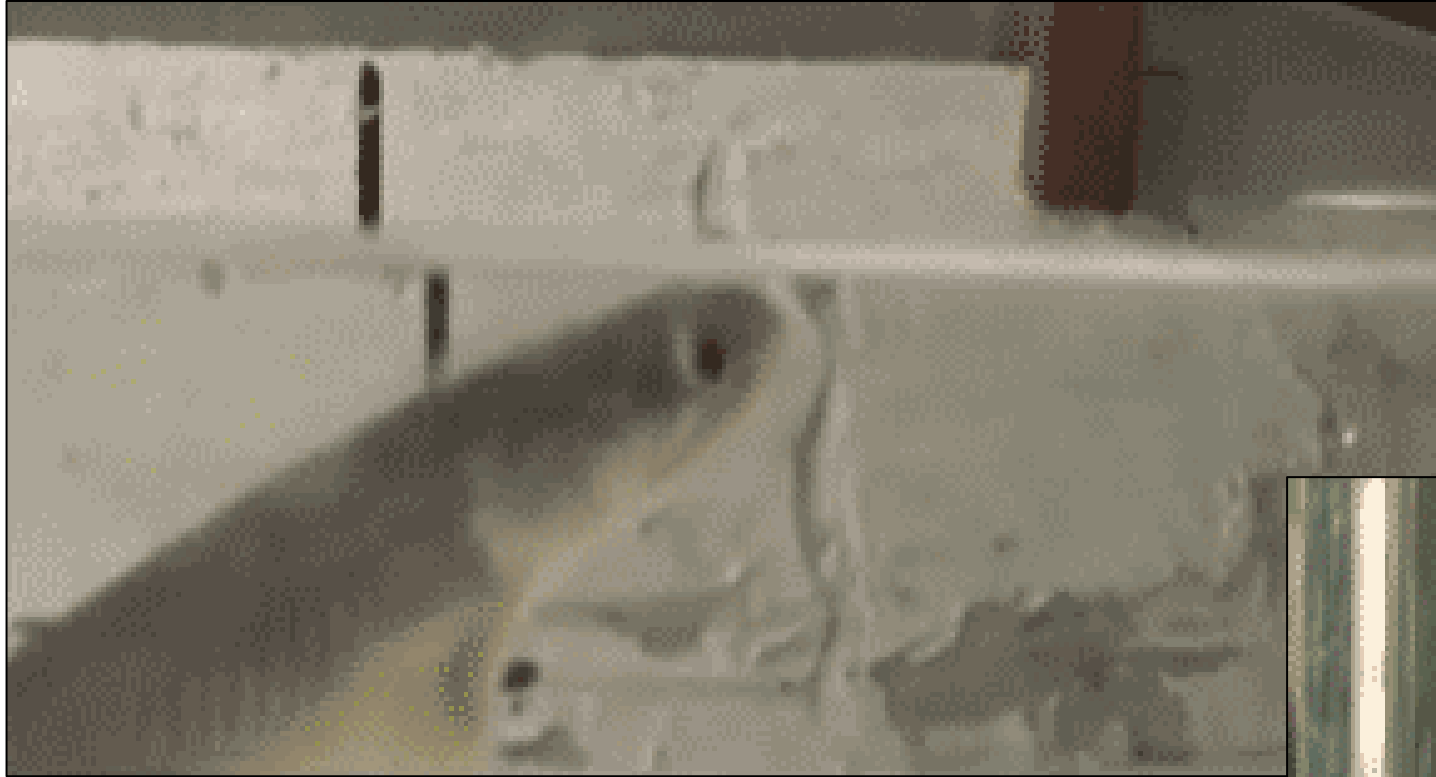
2) Respirazione

- Come negli attuali pesci polmonati (Dipnoi), la respirazione aerea nei tetrapodomorfi basali doveva essere di tipo spiracolare: l'aria nei polmoni entrava dagli **spiracoli respiratori**, un paio di aperture sulla superficie dorsale del cranio collegate ai polmoni attraverso la camera buccofaringea.
- Gli spiracoli respiratori permettono la respirazione aerea quando la bocca è sommersa o impegnata nella manipolazione delle prede.



Spiracoli respiratori nel pesce dipnoo *Polypterus* (Graham et al. 2014: Nat Comm 5:3022)

2) Respirazione

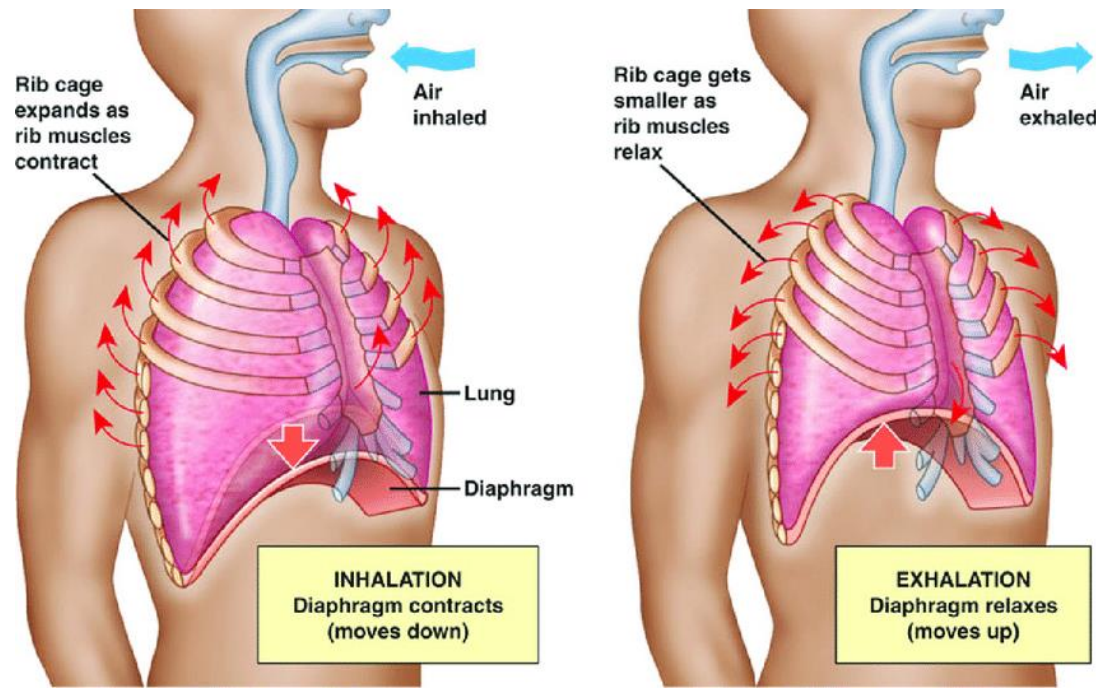
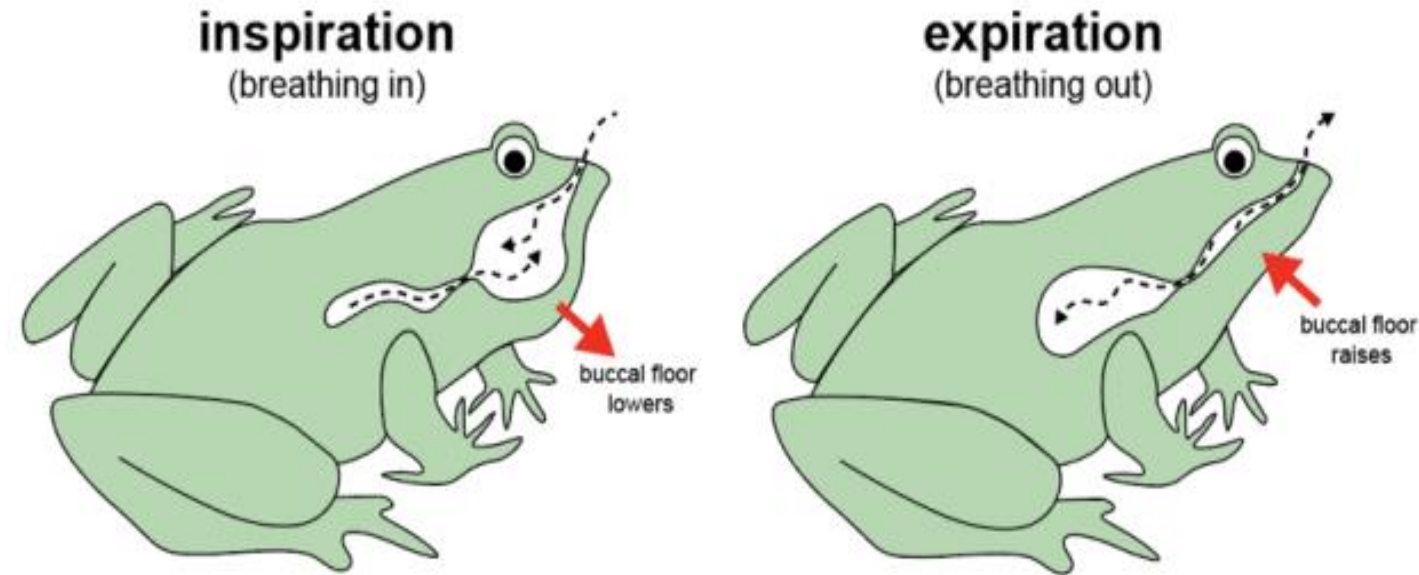


Respirazione aerea spiracolare nel
pesce dipnoo *Polypterus*
(Graham et al. 2014: Nat Comm 5:3022)



2) Respirazione

- Successivamente, la modalità di respirazione aerea passò da spiracolare al **pompaggio boccale** (tipica degli anfibi attuali) che consiste nell'espandere la gola per creare un vuoto che risucchia l'aria che dalla bocca/naso arriva ai polmoni.



- La **ventilazione costale**, prodotta dal movimento delle costole e del diaframma, tipica invece di tutti gli altri tetrapodi (rettili, uccelli, mammiferi) comparirà solo più avanti.

2) Respirazione

Cosa spinse i tetrapodomorfi ad avventurarsi sulle terre emerse per sfruttare gli artropodi?

L'input iniziale

- Recenti studi corroborano l'ipotesi che l'input iniziale a spostarsi fuori dall'acqua tra il Devoniano Medio e Superiore (387-372 Ma) sarebbe stato inizialmente la **riduzione del tenore di ossigeno** disciolto in acqua.
- La **proliferazione delle foreste**, oltre a produrre un aumento dell'ossigeno atmosferico, avrebbe provocato anossia delle acque negli ambienti adiacenti alle foreste, a causa della materia vegetale in decomposizione.
- Per gli animali con branchie, il declino dell'ossigeno è stato esacerbato dal fatto che l'acqua contiene 1/30 dell'ossigeno dell'aria, pur essendo 800 volte più densa.

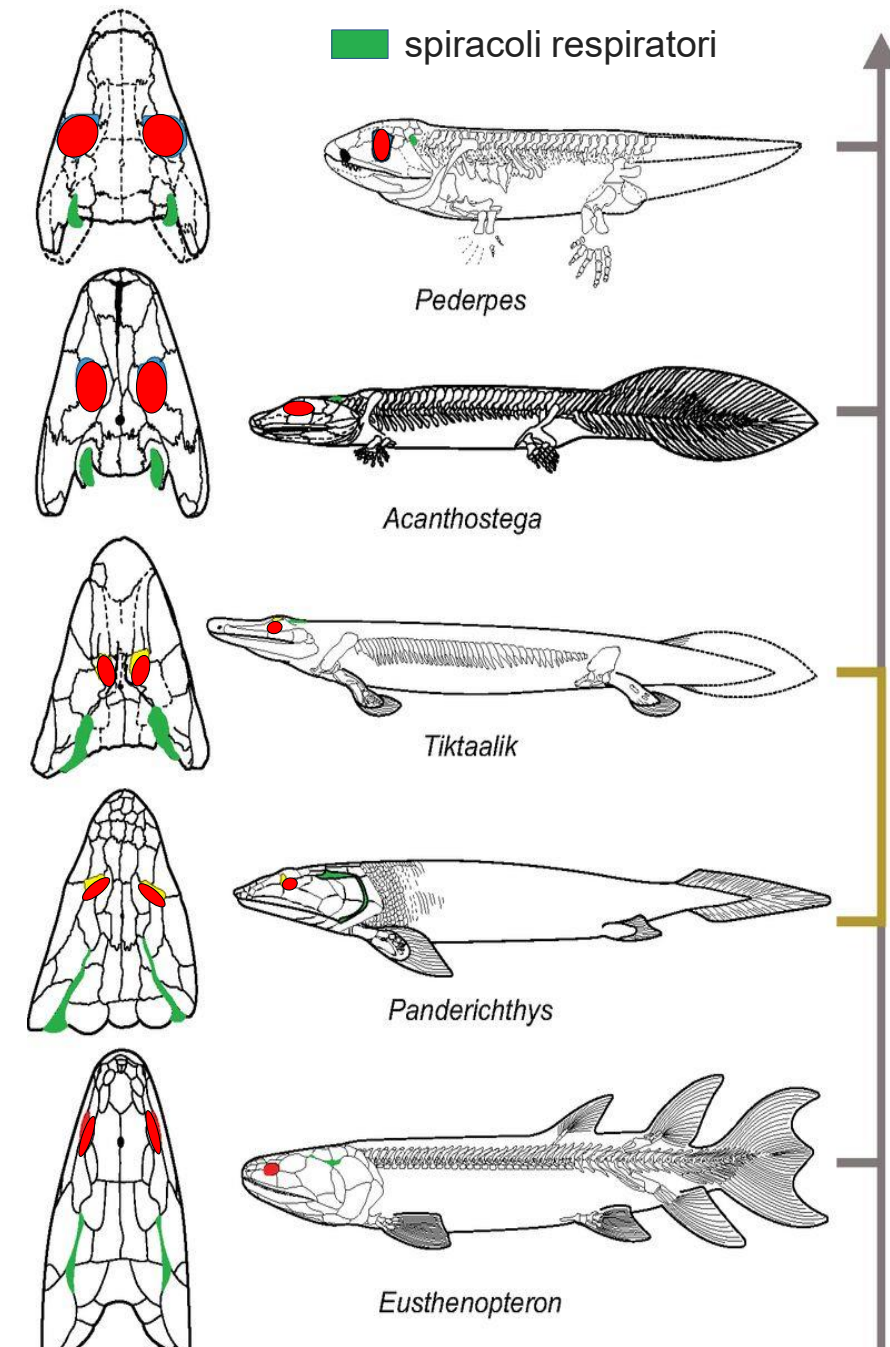


2) Respirazione

Cosa spinse i tetrapodomorfi ad avventurarsi sulle terre emerse per sfruttare gli artropodi?

L'input iniziale

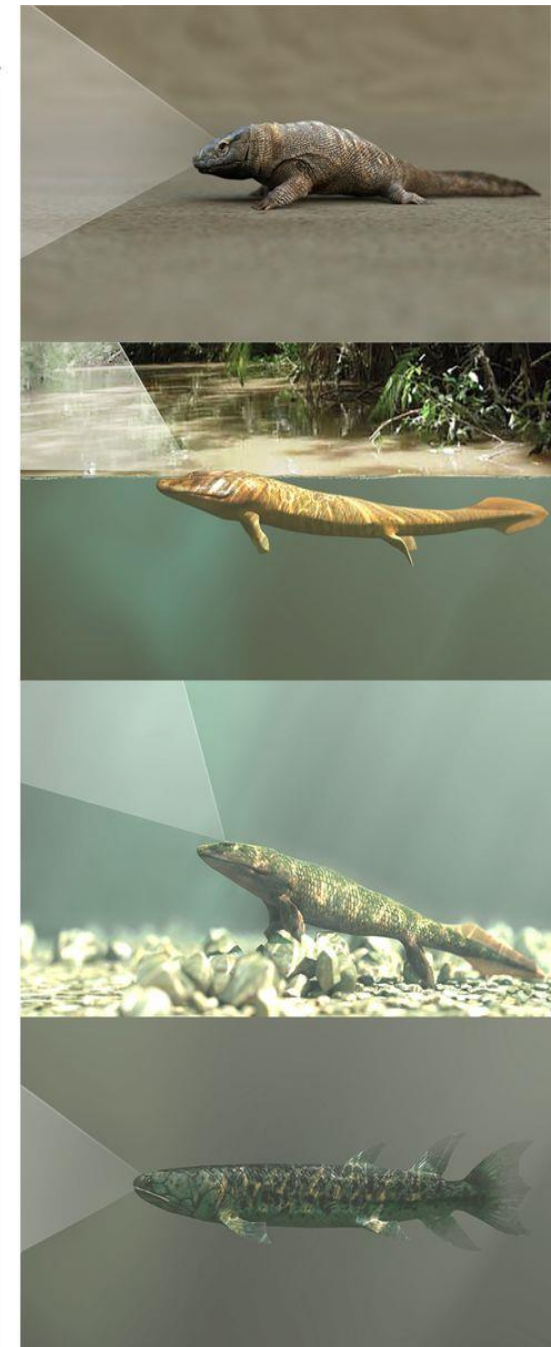
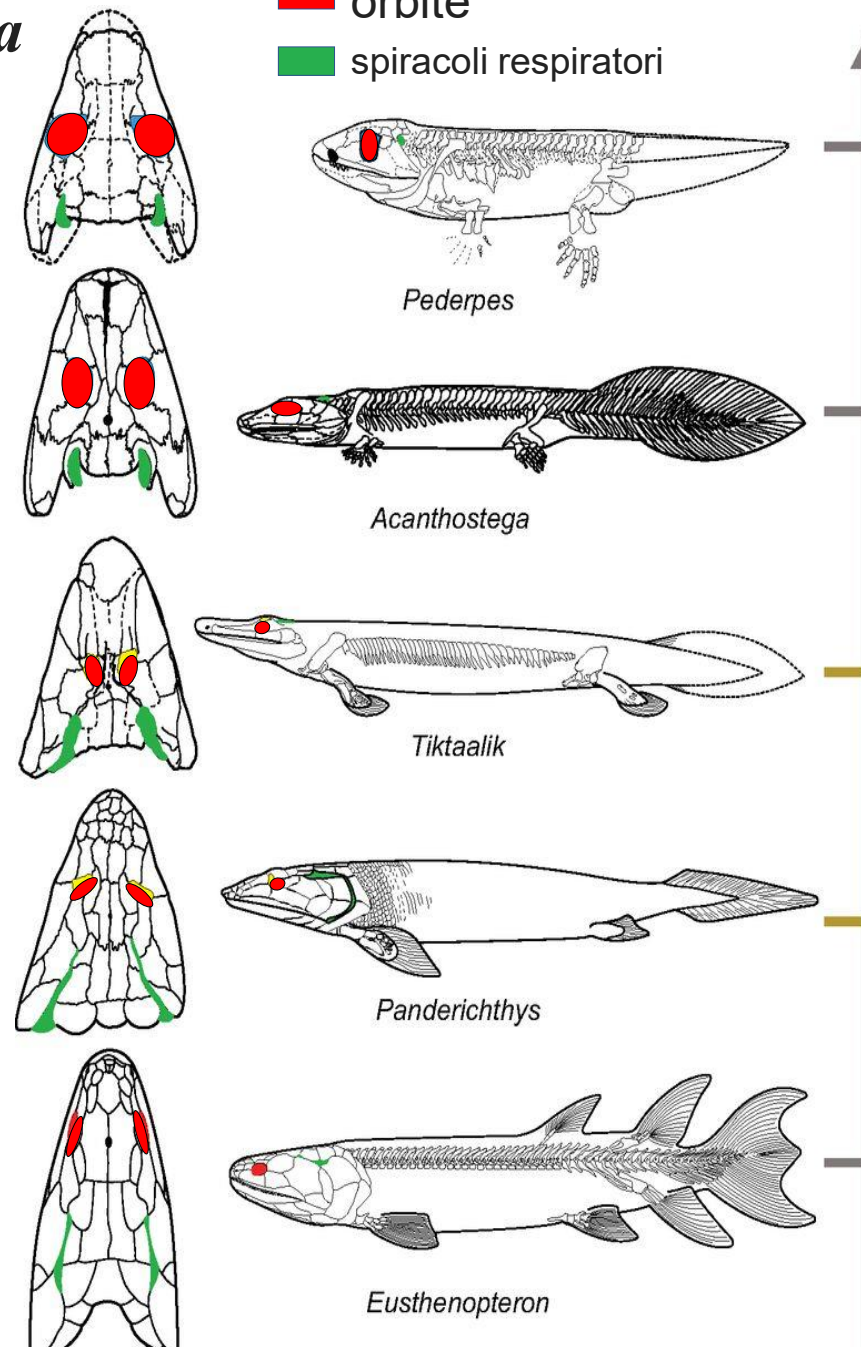
In questo periodo, si assiste infatti ad un aumento delle dimensioni degli **spiracoli respiratori** e al loro spostamento da una posizione laterale a una posizione sommitale sul tetto cranico.



3) Organi sensoriali: l'ipotesi *buena vista*

- E' stato ipotizzato che la spinta iniziale della ricerca di ossigeno in aria abbia **casualmente** fatto in modo che questi animali vedessero le prede (gli artropodi) sulla terraferma (sebbene dapprima in maniera sfocata).
- La selezione naturale avrebbe quindi avvantaggiato animali le cui piccole modifiche al cristallino e alla cornea consentivano di mettere a fuoco delle prede.

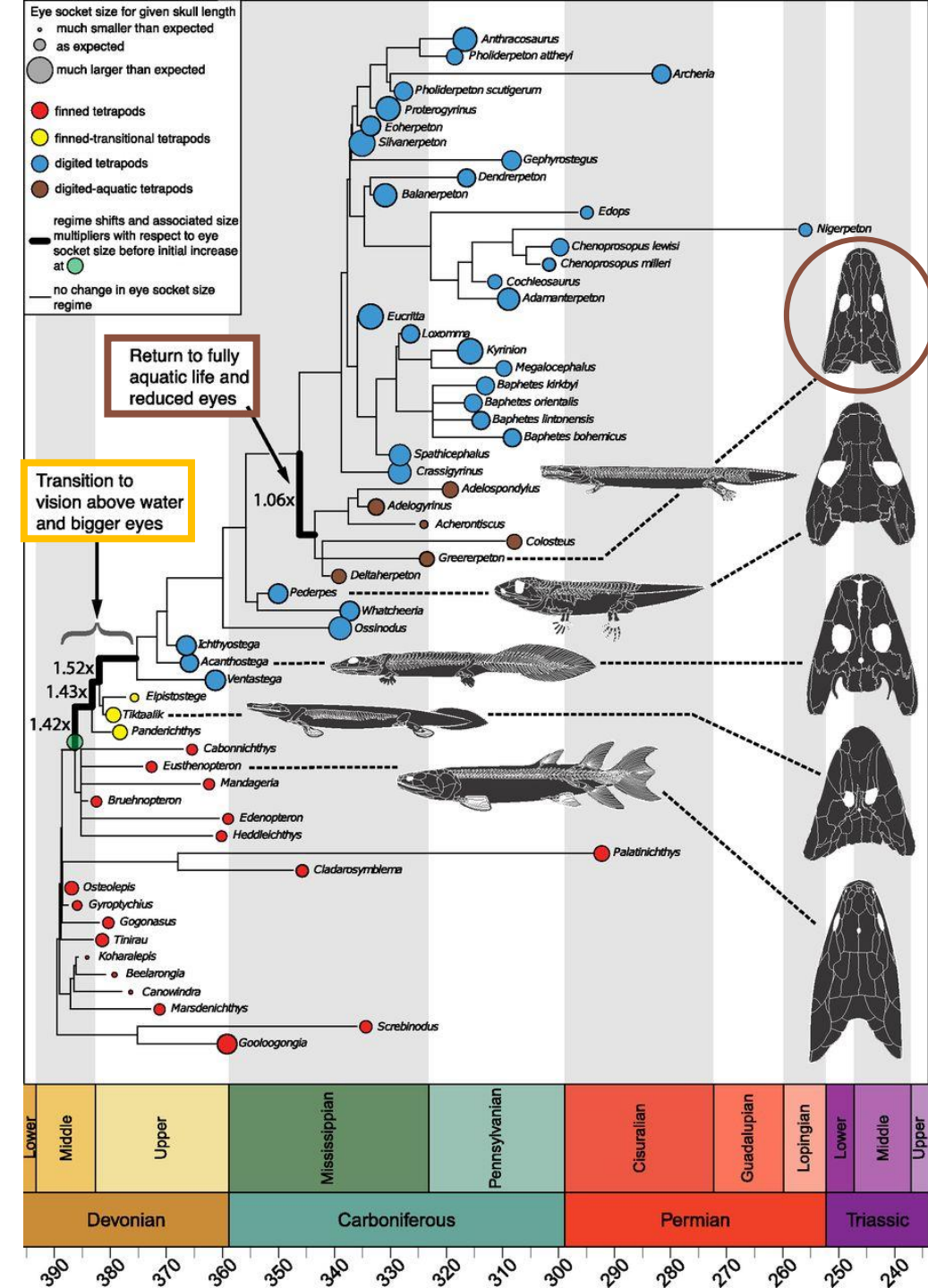
**Sarebbe stato dunque grazie agli occhi (non agli arti)
che i primi tetrapodi avrebbero potuto fare il salto
dall'acqua alla terraferma !!**



3) Organi sensoriali: l'ipotesi *buena vista*

Le prove fossili:

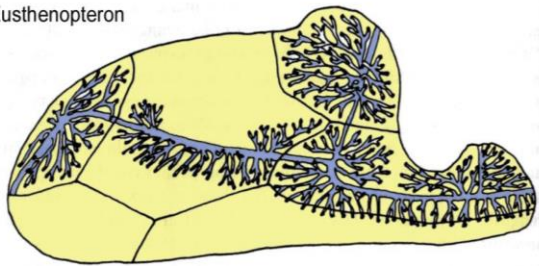
- I fossili mostrano che **gli occhi triplicarono le loro dimensioni già prima** della transizione acqua-terra, insieme alla loro **migrazione in posizione dorsale**.
 - l'ampliamento della gamma visiva e dello spazio monitorato guardando attraverso l'aria, potrebbe aver portato all'**aumento delle dimensioni del cervello** e alla **capacità di pianificare**, e non semplicemente reagire, come fanno i pesci.
- La controprova: tetrapodi successivamente ritornati in acqua hanno rimpicciolito le dimensioni degli occhi.



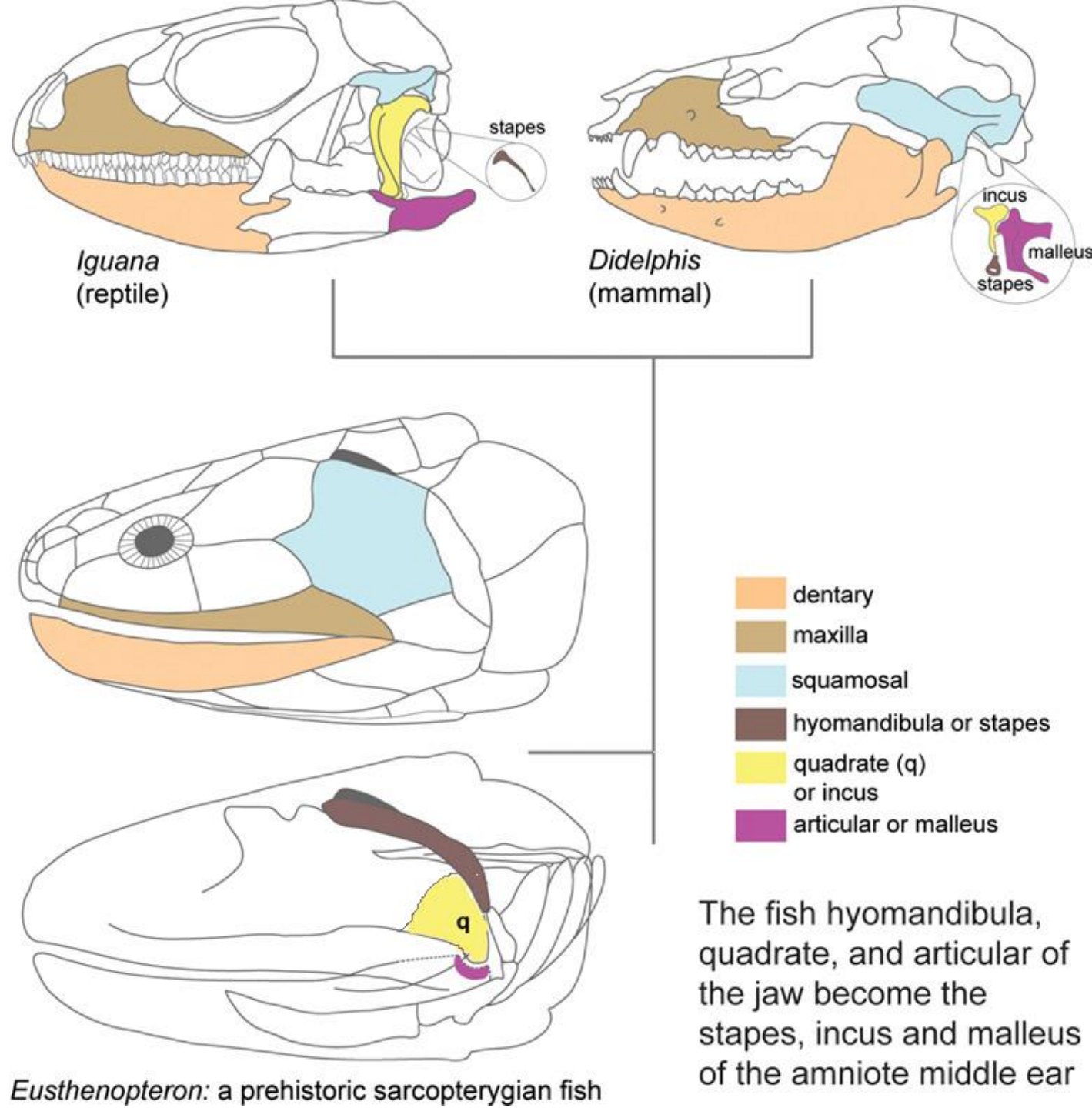
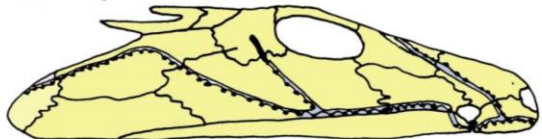
3) Organi sensoriali: l'udito

- Nei tetrapodomorfi basali (vivendo ancora in acqua) il sistema sensoriale è ancora basato sulla linea laterale.
- In ambiente subaereo la linea laterale diverrà inutile, e la sua funzione verrà rimpiazzata da alcune ossa del sospensorio (iomandibola, quadrato) e della mandibola (articolare) che diventeranno rispettivamente **staffa**, **incudine** e **martello** nei tetrapodi più avanzati.

Eusthenopteron



Acanthostega

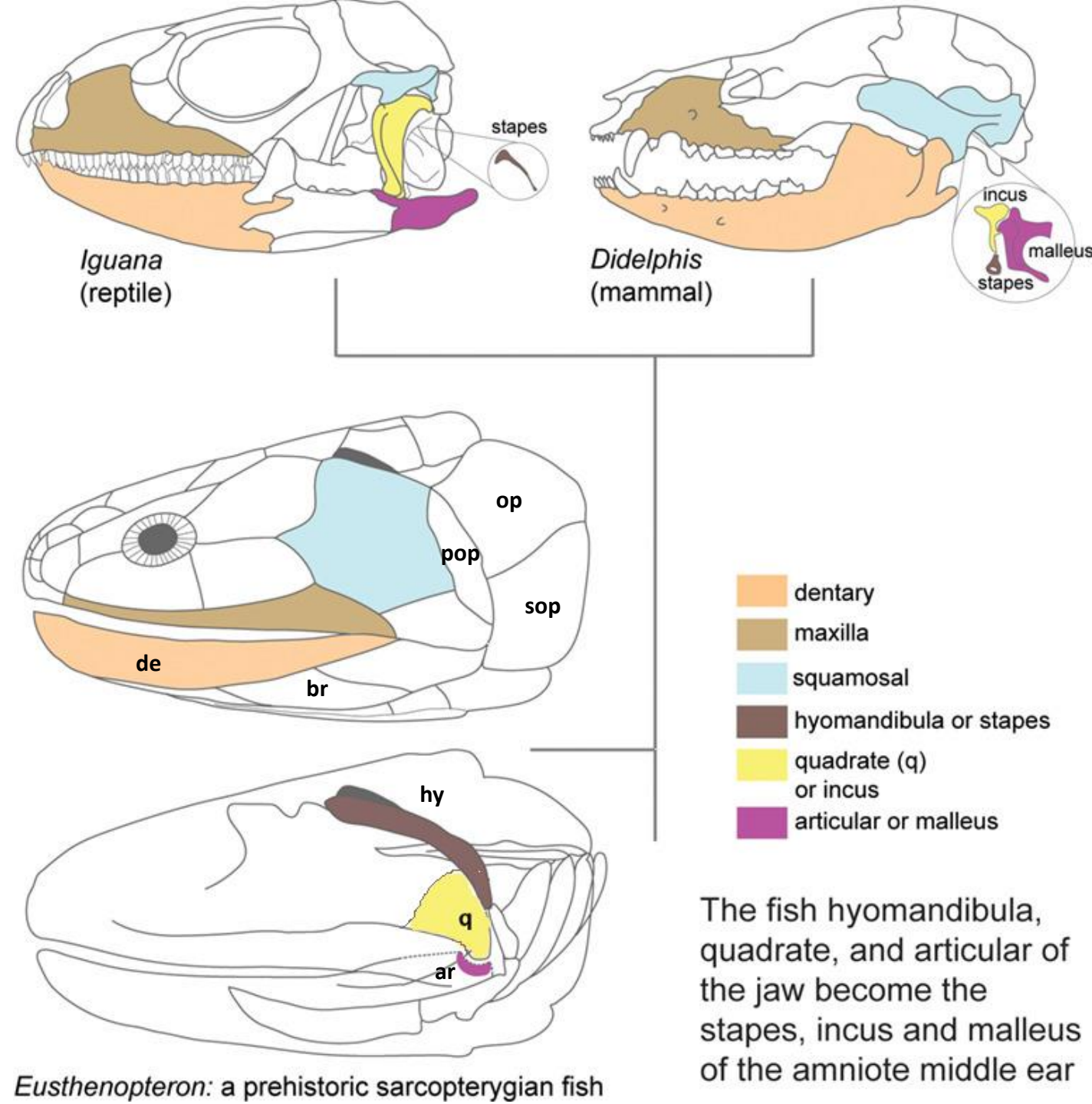


4) Nutrizione

Come della maggior parte di actinopterygi e sarcopterygi, i crani dei tetrapodomorfi basali erano relativamente cinetici.

Molta della mobilità andrà persa nei tetrapodi, a causa di:

- riduzione e perdita dell'apparato opercolare (opercolo, preopercolo e subopercolo) e dei raggi branchiostegi.
- l'osso dentale (mandibola) si articolerà non più sul quadrato tramite l'articolare, ma direttamente al cranio.
- iomandibola, quadrato e articolare diventeranno rispettivamente staffa, incudine, e martello.



4) Nutrizione

Anche la deglutizione del cibo quindi cambierà:

- da inerziale nei tetrapodomorfi basali (che tornavano in acqua per deglutire le prede catturate a terra) sarà poi aiutata dallo **sviluppo della lingua e della muscolatura ioidea**, che consentirà la deglutizione sulla terra.

The challenge of terrestrial consumption

The tongue's evolution made possible one of the vertebrate's major transitions—the shift to life on land. Even after animals evolved four legs and could breathe air, millions of years passed before skeletal structures originally used for opening gills evolved into the bones that could support a tongue and its movements so food could be swallowed without needing to return to water.

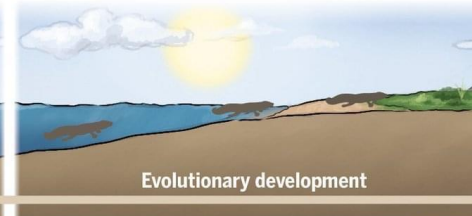
Ancestral fish

By opening and closing their gills and throats, ancient fish created water currents to suck in food and swallow it (as modern fish still do).



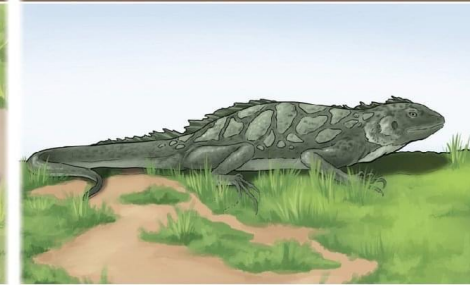
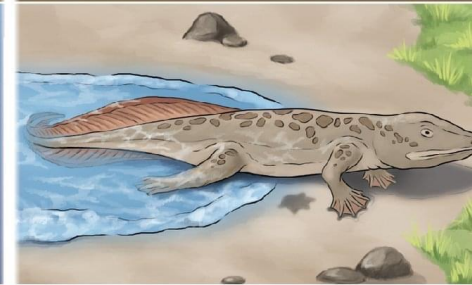
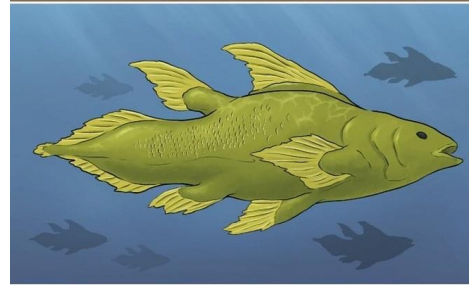
First forays onto land

Lacking tongues, early tetrapods needed to return to the sea to swallow prey snagged on land.



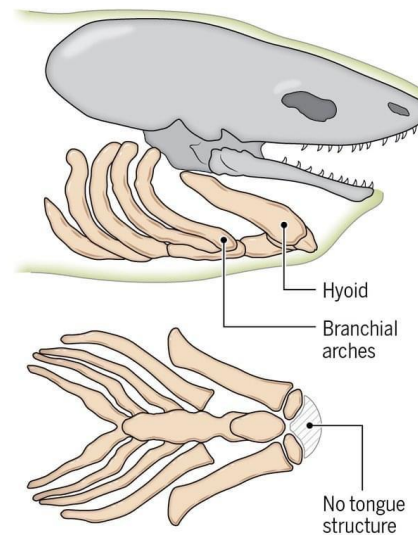
A live lived fully on land

Once animals evolved tongues, they could become fully terrestrial and exploit new foods.



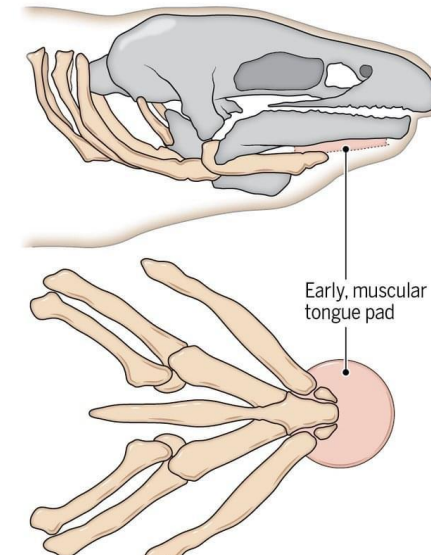
The bare bones

In fish, the series of curved bones called the branchial arches provided a foundation. The bone closest to the mouth is the hyoid; the arches behind it support the gills.



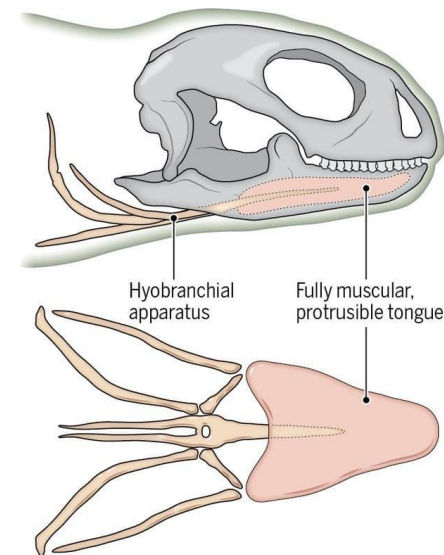
A tongue's beginning

Over time, the hyoid of early tetrapods got more complex with perhaps the first inklings of a tongue. Some arches disappeared as lungs replaced gills.



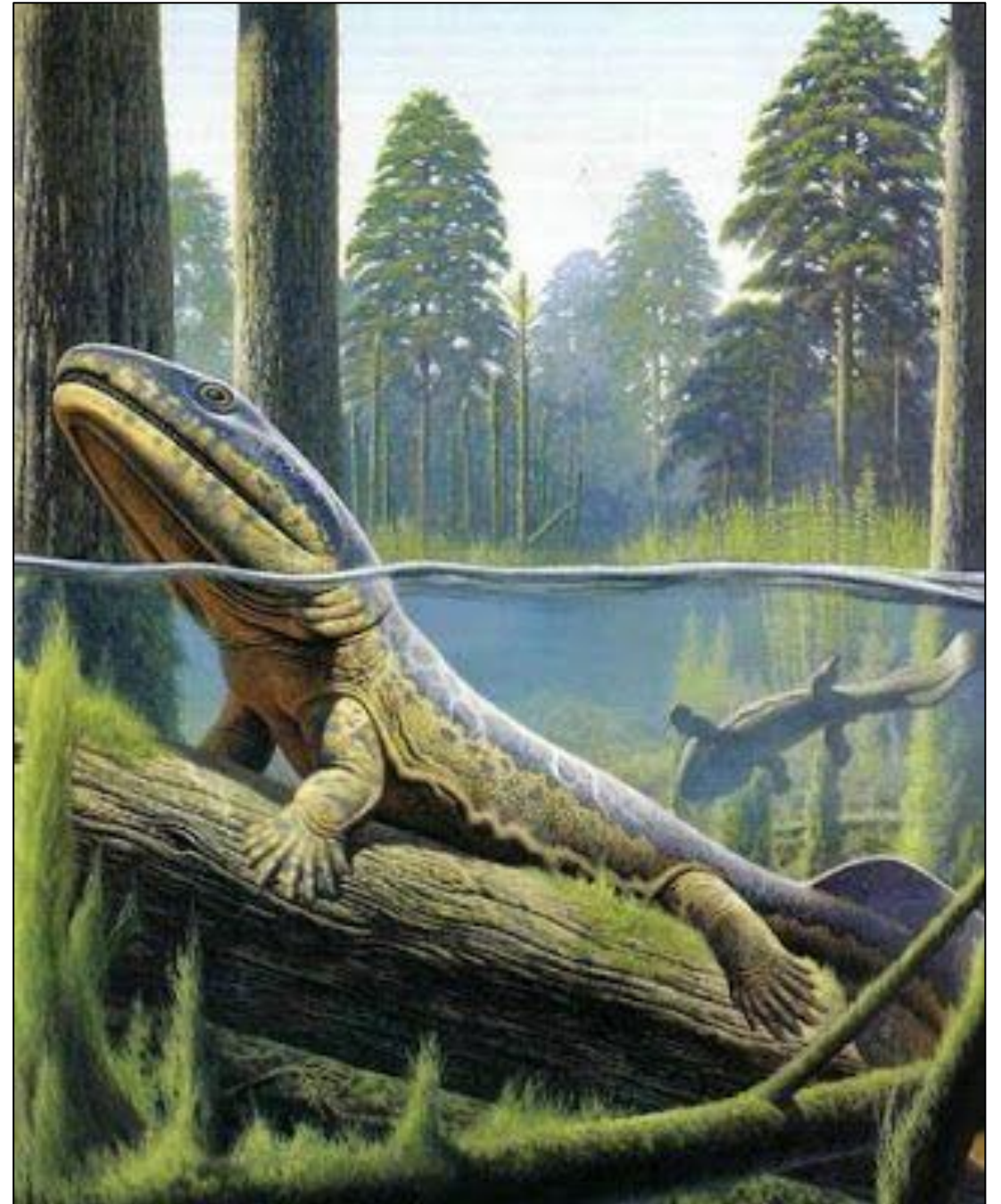
A completed transformation

With the skeleton and musculature to support and operate a protrusible tongue, land vertebrates finally became adept at feeding on land.



5) Bilancio idrico

- I primi tetrapodi rischiavano la disidratazione per l'evaporazione dell'acqua da pelle, narici, e mucose.
- Inizialmente quindi i primi tetrapodi (ovvero i primi anfibi) erano ancora legati all'ambiente acquatico e solo successivamente misero a punto una copertura dermica semipermeabile, le **squame**, che riduceva la perdita di acqua.



6) Riproduzione

- I primi tetrapodi erano ancora legati all'acqua per la riproduzione in quanto l'uovo non aveva ancora un rivestimento che lo proteggeva dalla disidratazione.
- Essi deponevano le uova in acqua, dalle quali si sviluppava lo stadio larvale acquatico, **il girino**, come dimostrano rari fossili del Carbonifero e Permiano.

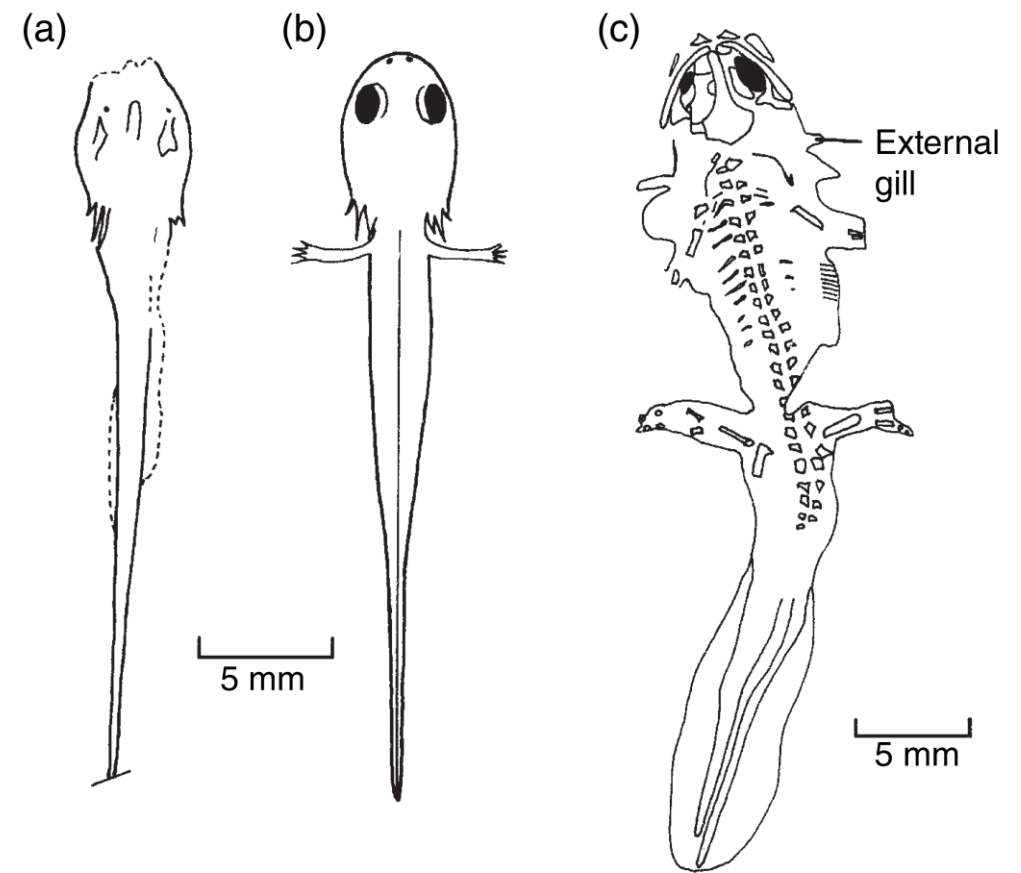
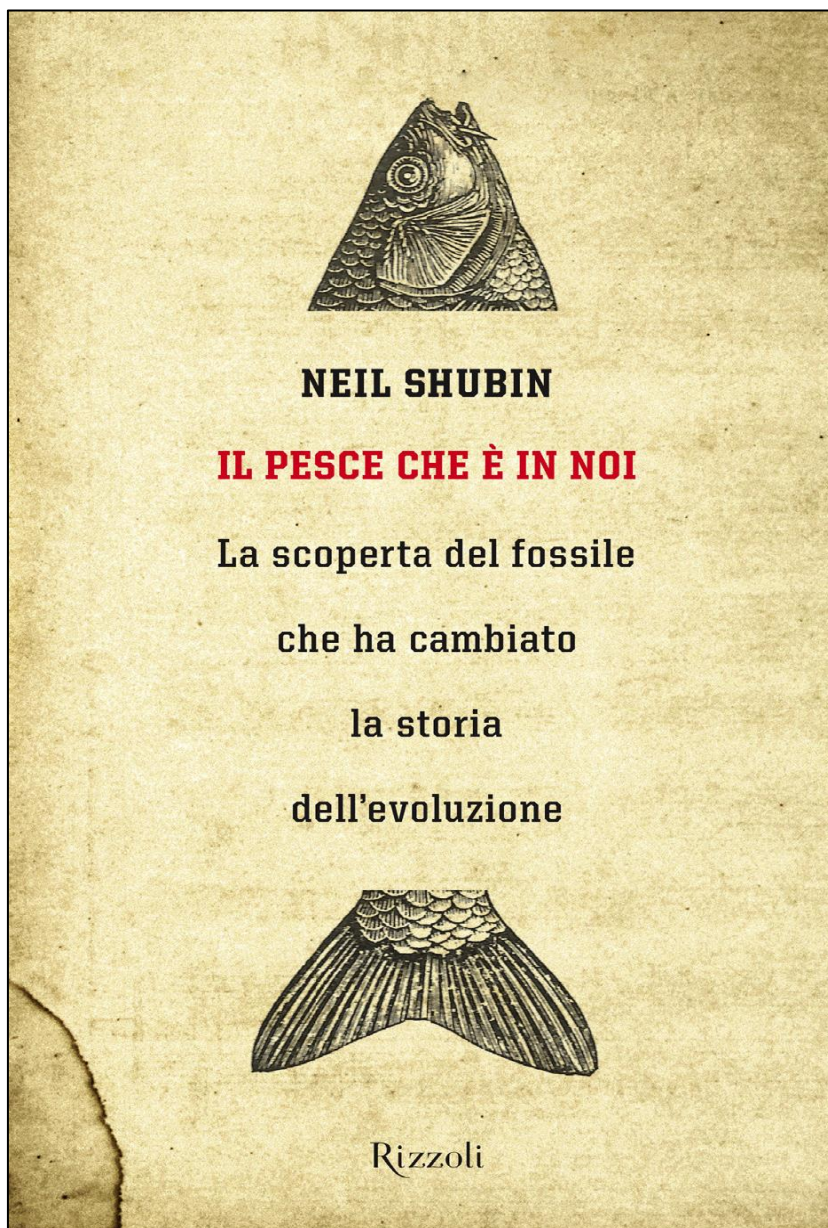


Figure 4.4 Fossil 'tadpoles' of Carboniferous and Permian tetrapods; drawings of fossils from (a) France and (c) North America; (b) reconstruction of an intermediate stage. Source: (a,b) Adapted from Boy (1974). (c) Adapted from Milner (1982).

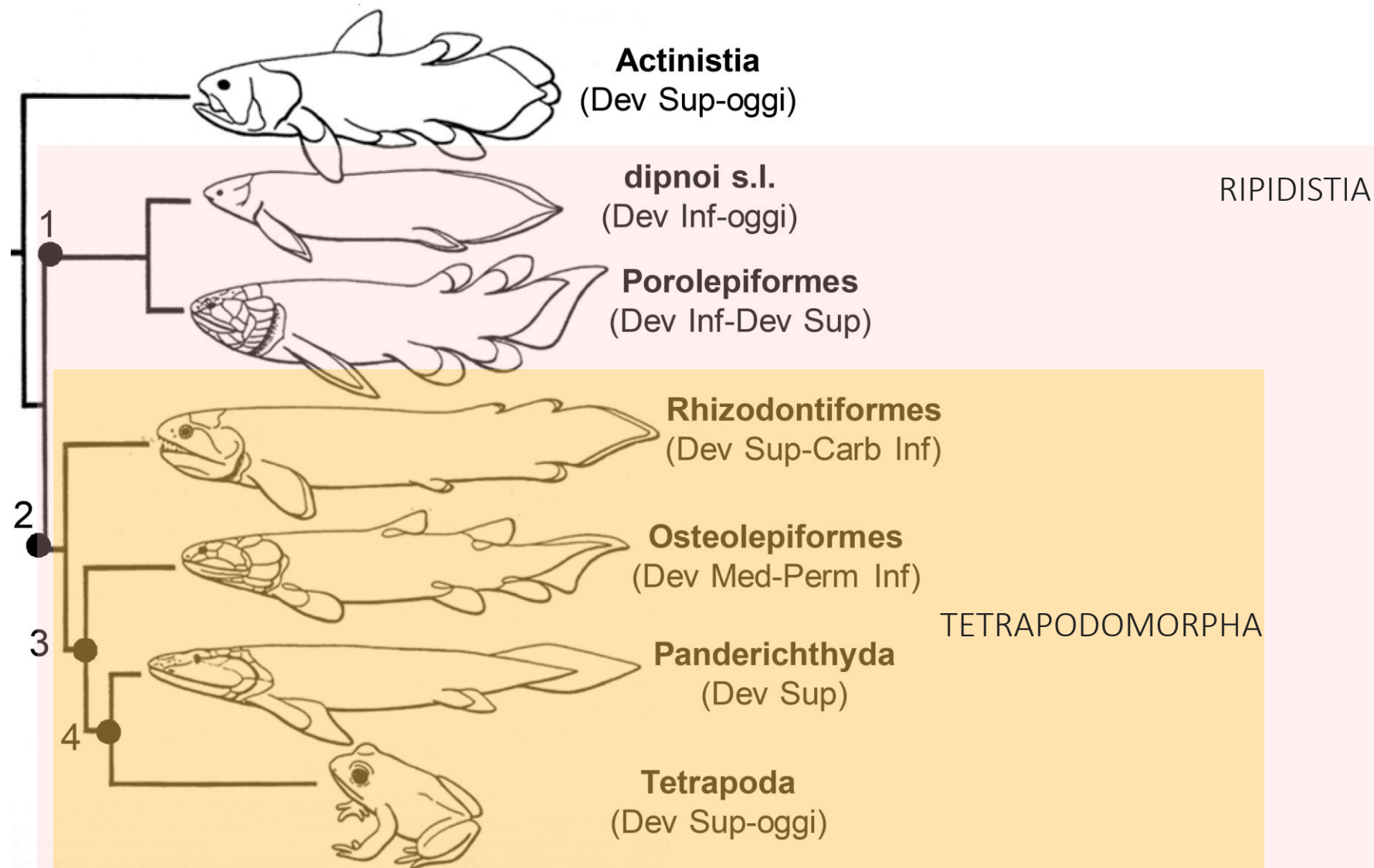
- I girini subiscono quindi una metamorfosi, passando da una respirazione branchiale da giovani ad una respirazione polmonare da adulti (pompa boccale).
- Per questo motivo, la terrestrialità definitiva si avrà solo con la comparsa dell'**uovo amniotico**.



Sottoclasse Sarcopterygii

clade Ripidistia

Infraclasse **Tetrapodomorpha**



Il passaggio dall'acqua alle terre emerse avvenne all'interno del clade Ripidistia che include, oltre ai dipnomorfi, anche il gruppo di pesci che darà vita ai tetrapodi, ovvero...

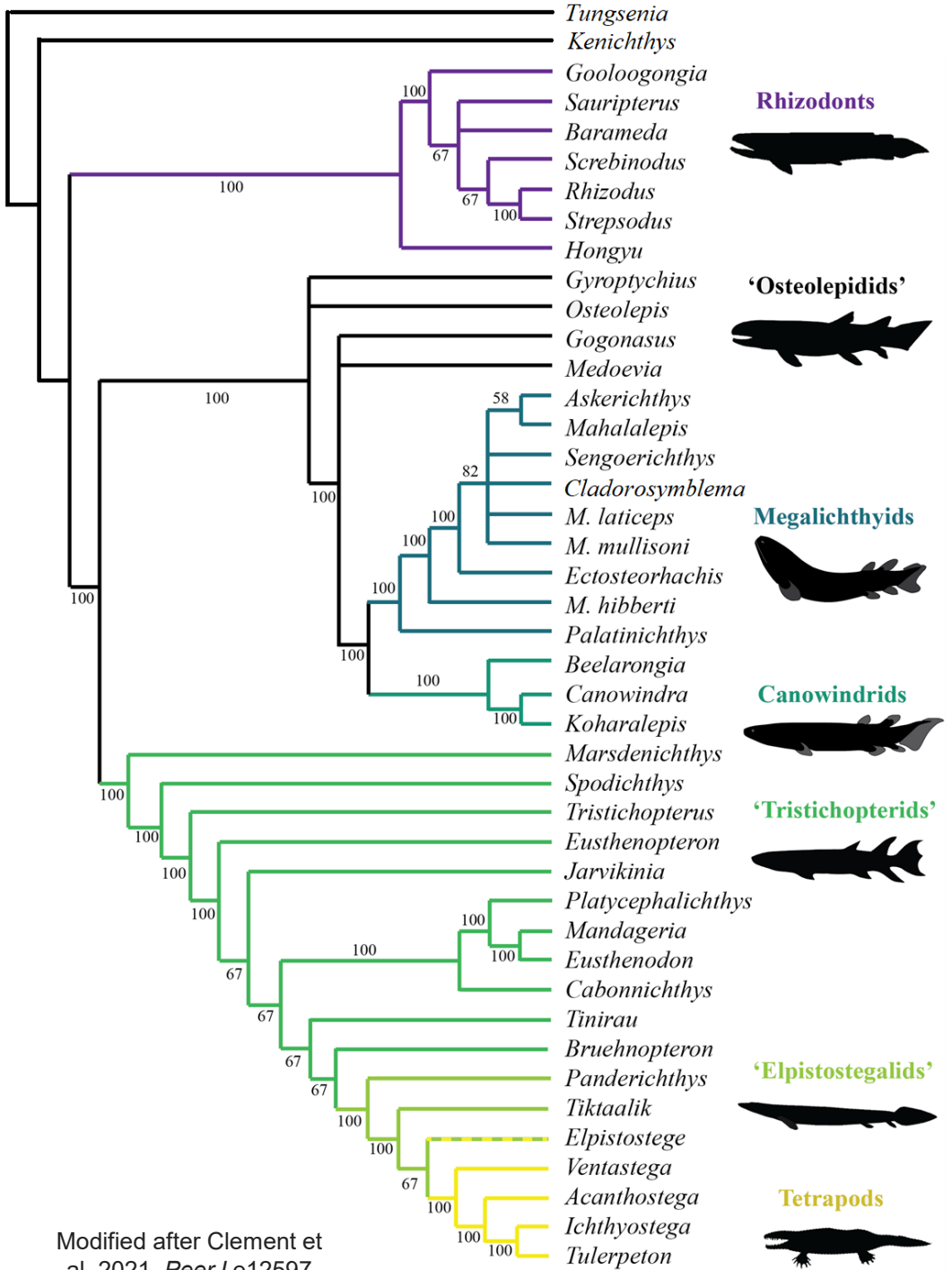
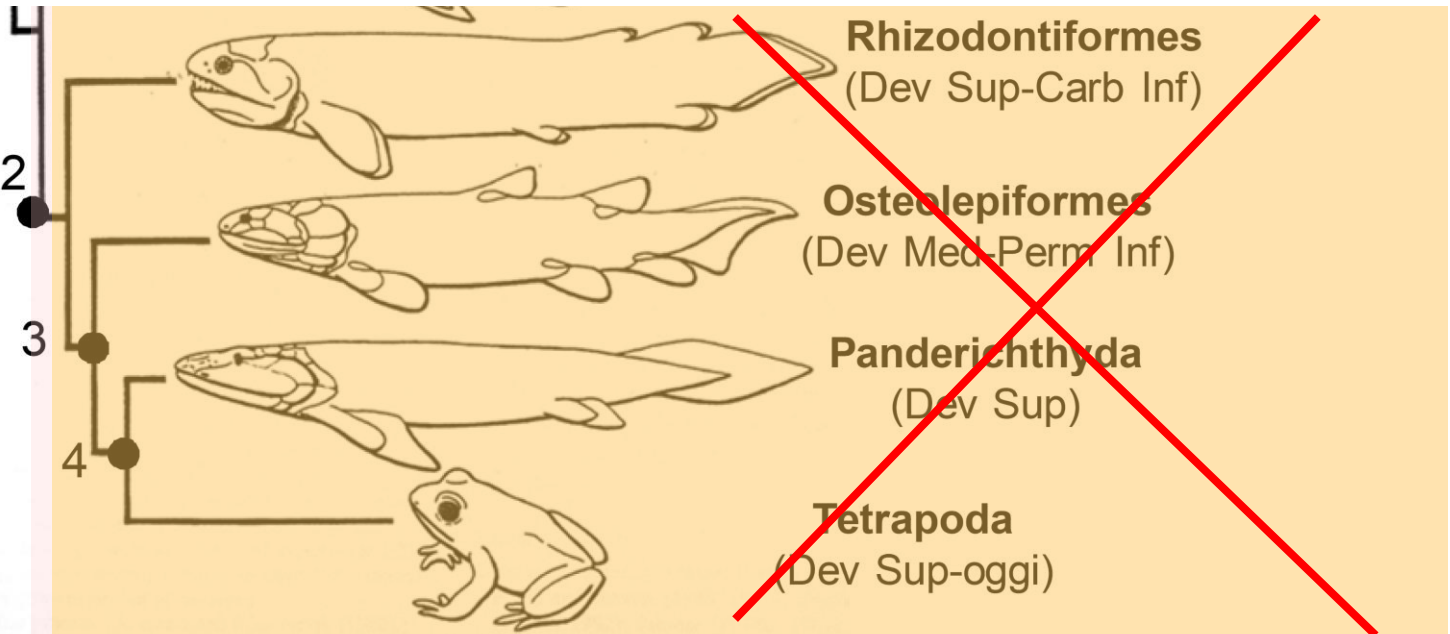
- I **Tetrapodomorpha**, clade monofiletico se si includono anche i Tetrapodi, la cui filogenesi più accettata fino a qualche tempo fa comprendeva quattro cladi: Rhizodontiformes, Osteolepiformes, Panderichthyda, e Tetrapoda.

Sottoclasse Sarcopterygii

clade Ripidistia

Infraclasse **Tetrapodomorpha**

- Oggi però, grazie alle continue scoperte di "forme di transizione", che dimostrano che vi è stato un accumulo graduale di tratti morfologici nelle prime fasi dell'evoluzione dei tetrapodi, le relazioni tra i vari gruppi e taxa all'interno di Tetrapodomorpha sono in realtà più complesse.
- Per questo, molti gruppi storici sono da considerarsi **parafiletici**.



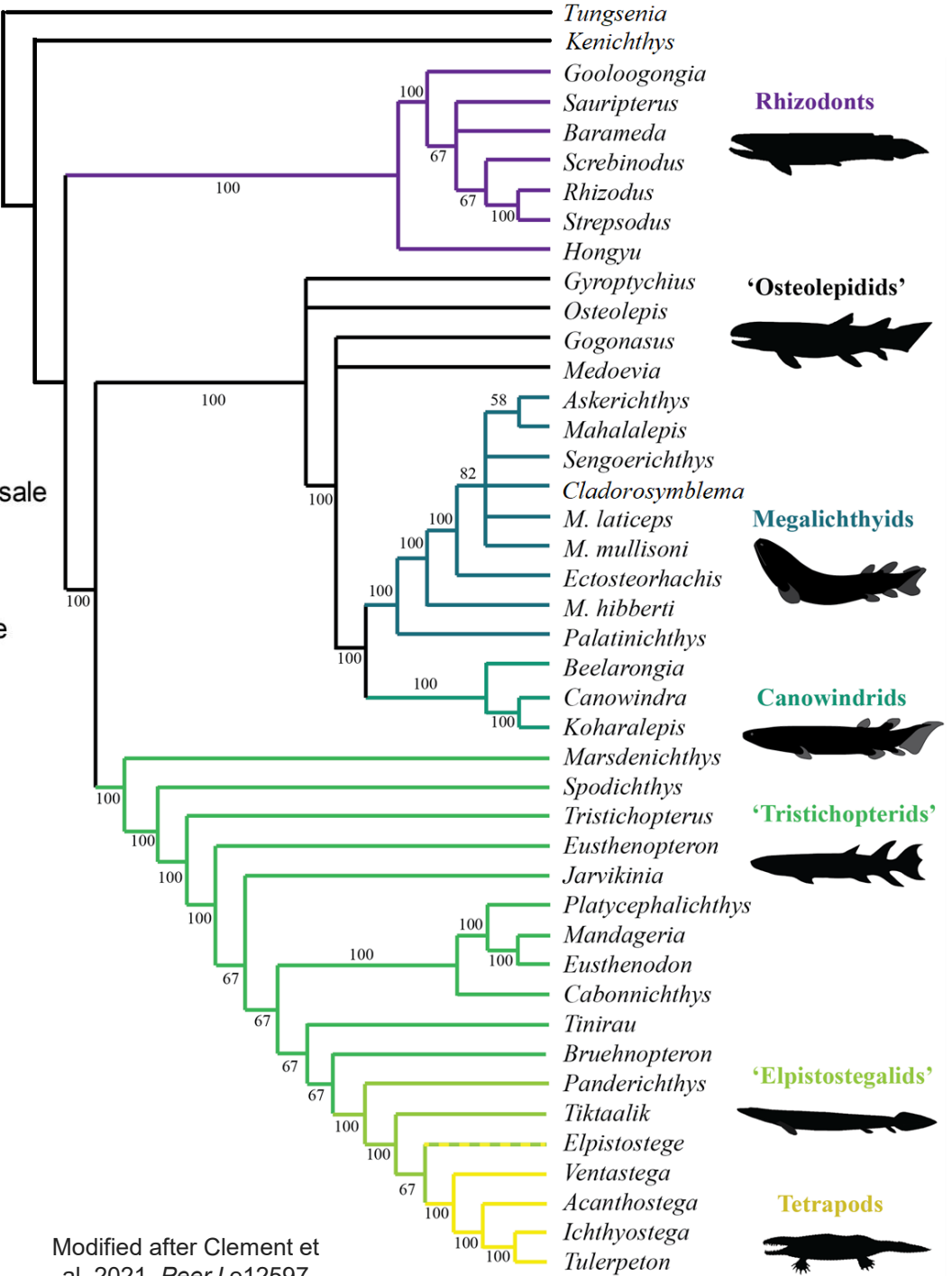
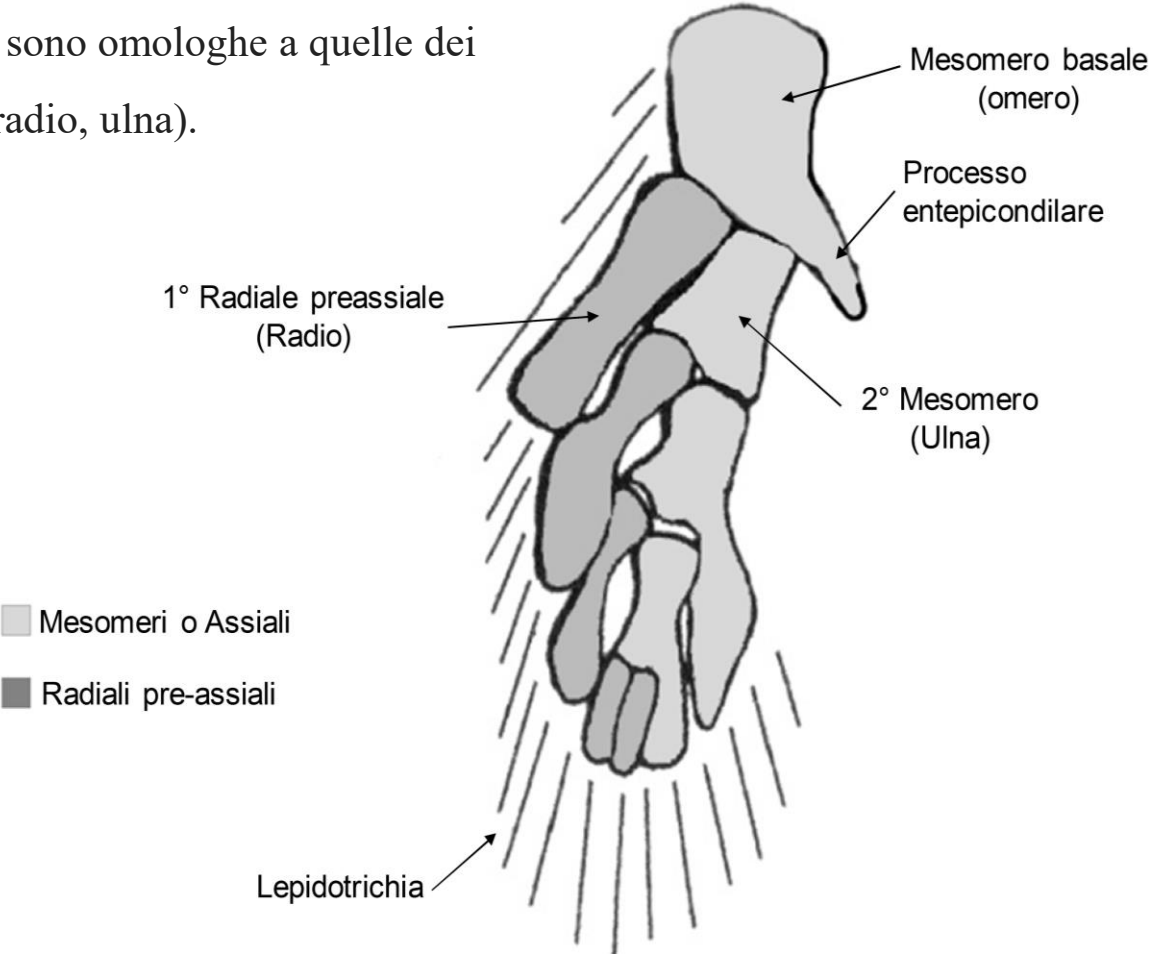
Modified after Clement et al. 2021. PeerJ e12597

Sottoclasse Sarcopterygii

clade Ripidistia

Infraclasse Tetrapodomorpha

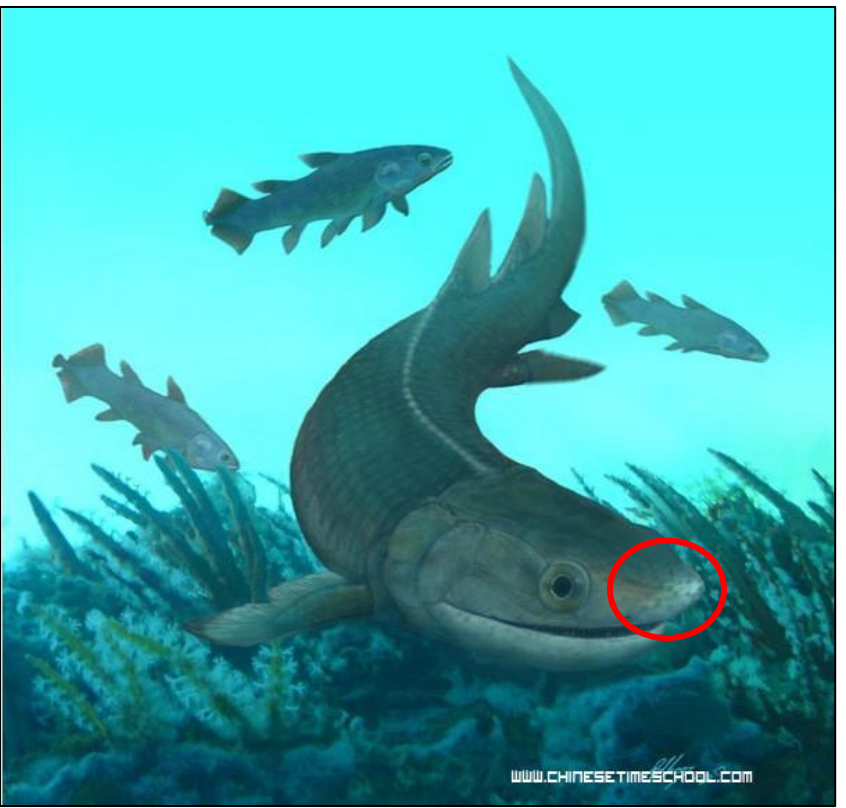
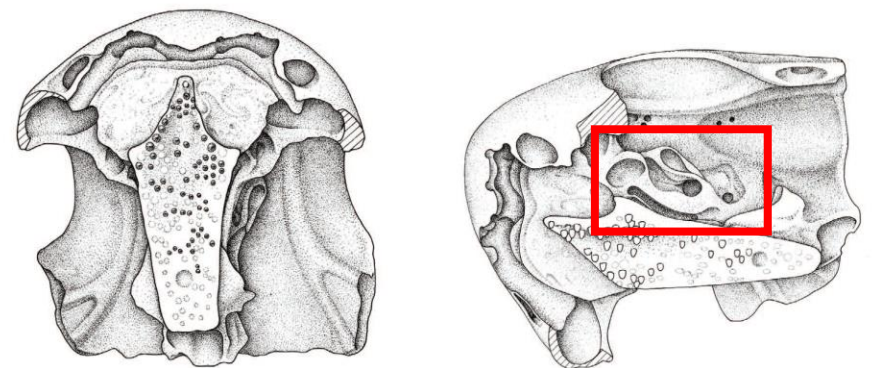
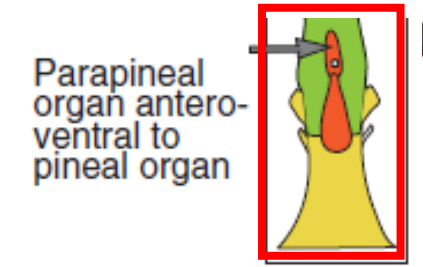
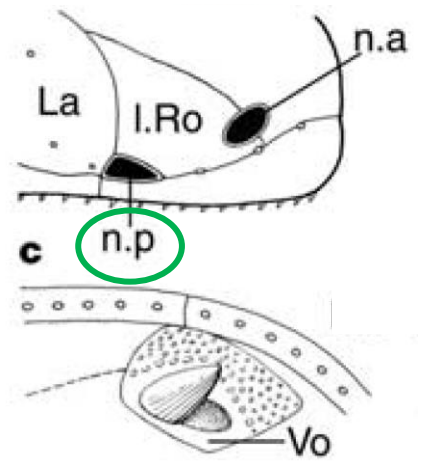
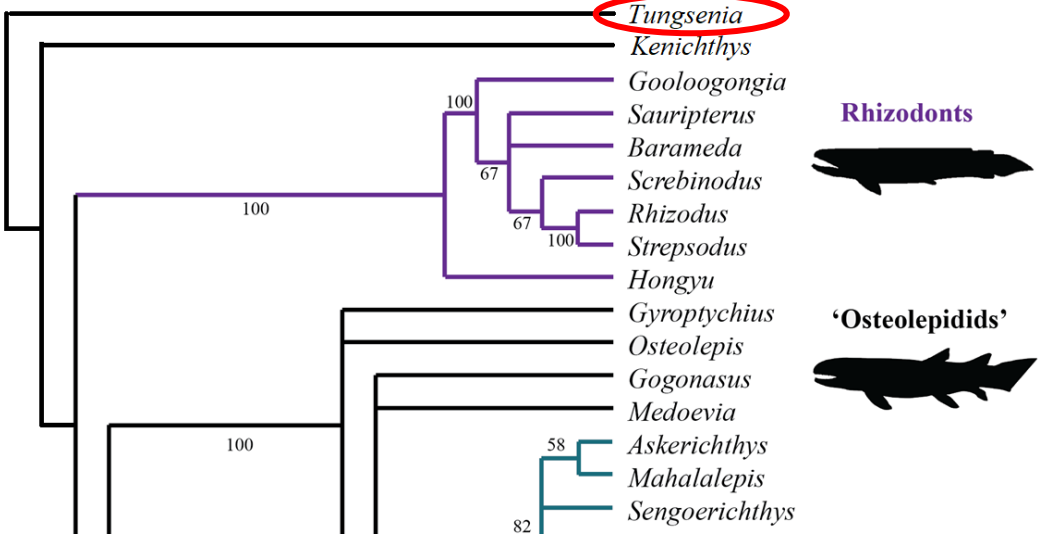
- Il carattere distintivo dei tetrapodomorfi è rappresentato dall'**arto monoseriato (archipterigio)**, in cui le ossa assiali (mesomeri) sono fiancheggiate da una sola serie di ossa radiali su un solo lato.
- Tre di queste ossa sono omologhe a quelle dei tetrapodi (omero, radio, ulna).



Infraclasse Tetrapodomorpha

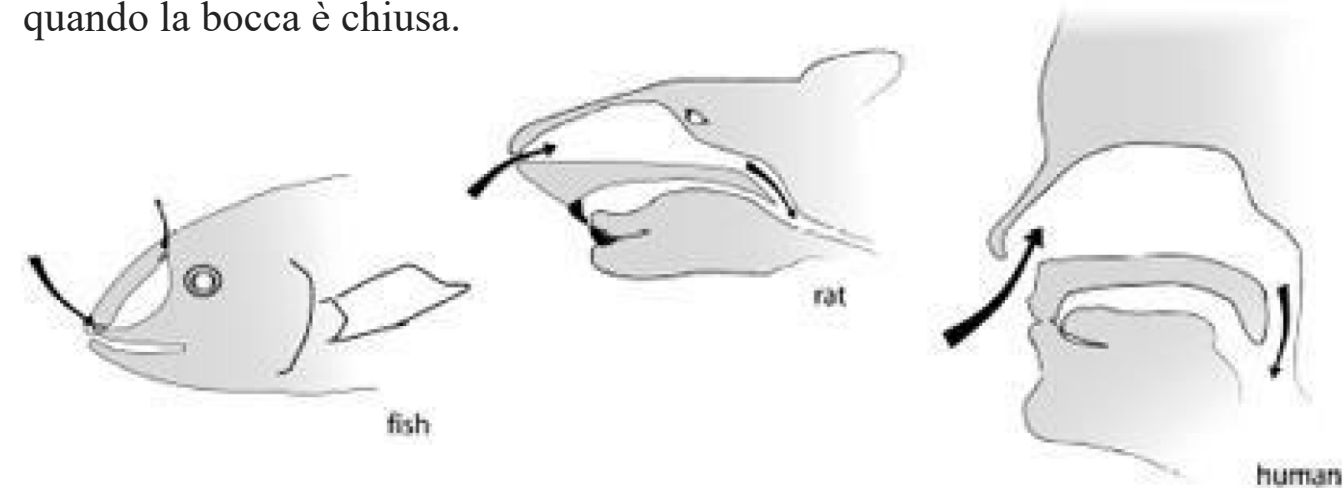
Tungsenia (Devoniano Inf., 409 Ma, Cina)

Rappresentato da un frammento del muso, è considerato il tetrapodomorfo più basale per via di un mix di caratteri primitivi da dipnomorfo (es. **narici posteriori** ancora esterne), e caratteri più derivati da tetrapode (es. **recesso a forma di goccia** per l'organo parapineale, da cui si evolverà il «terzo occhio» con funzioni legate alla regolazione dei cicli circadiani e degli ormoni).

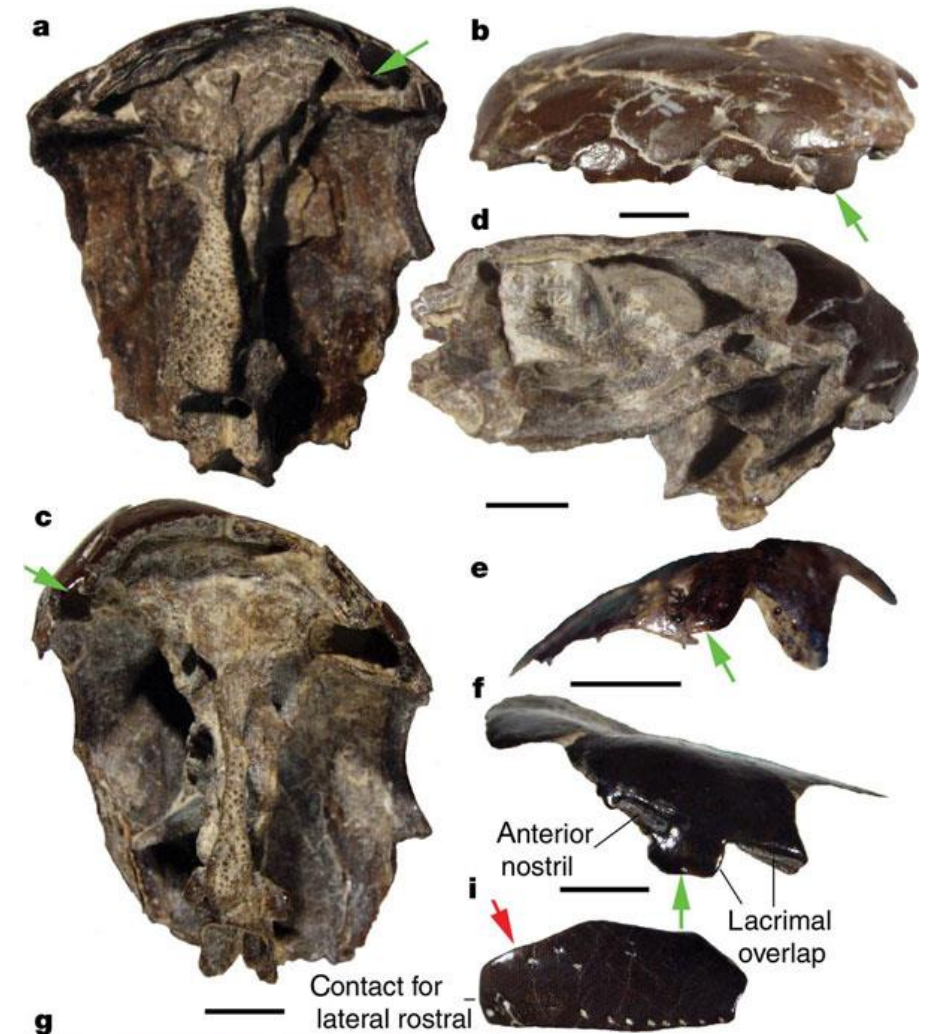
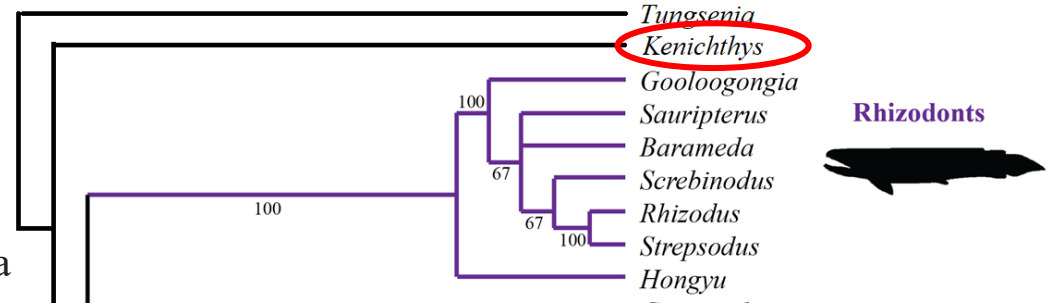


Kenichthys (Devoniano Inf., 395 Ma; Cina)

Anch'esso rappresentato da porzioni del cranio, fornisce una prova diretta dell'**origine delle coane** (le narici interne, caratteristica unica dei tetrapodi) che formano il collegamento tra cavità nasale e faringe, e che utilizziamo per respirare quando la bocca è chiusa.

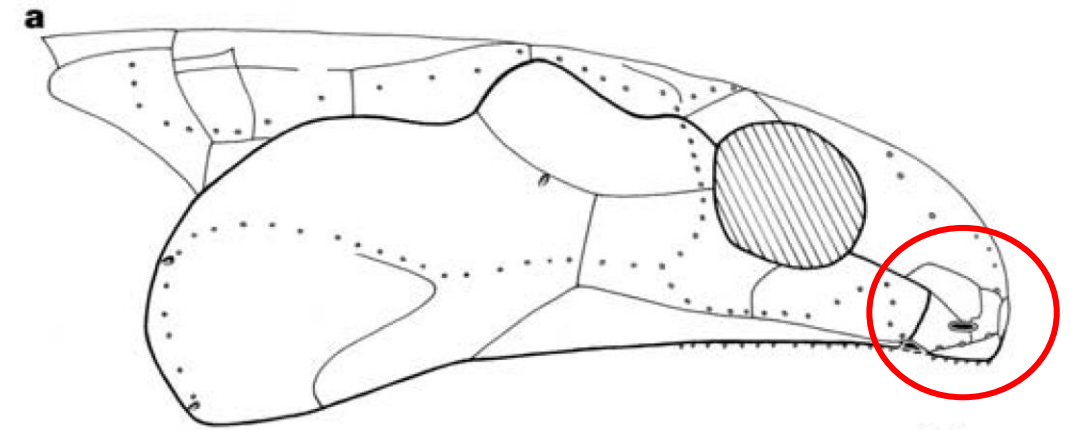
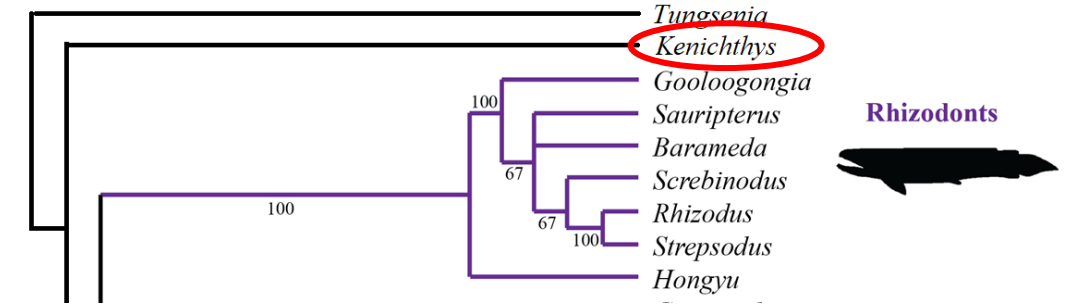


La maggior parte dei pesci (incluso *Tungsenia*) ha due narici esterne (anteriore e posteriore) collegate a una 'sacca' contenente recettori dell'olfatto, attraverso cui passa l'acqua: l'acqua entra dalla narice anteriore ed esce da quella posteriore.

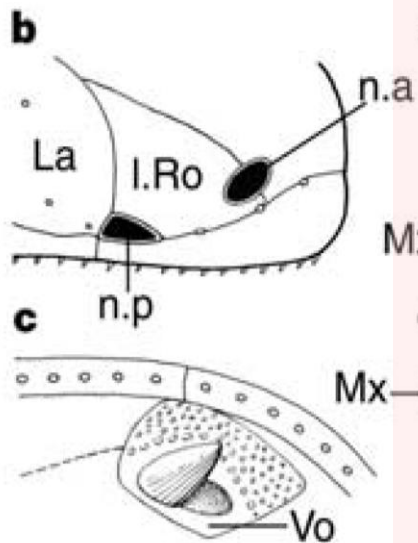


Kenichthys (Devoniano Inf., 395 Ma; Cina)

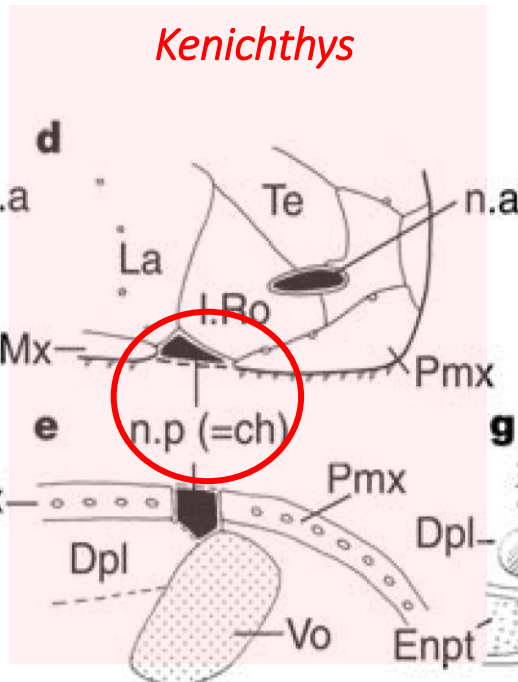
- In *Kenichthys* si osserva la **migrazione delle narici posteriori** (ancora esterne in *Tungsenia* e nei dipnomorfi) **verso l'interno del palato** con conseguente separazione della mascella dalla premaxilla.
- L'acqua ora entra dalla narice anteriore e finisce in bocca attraverso le narici posteriori.



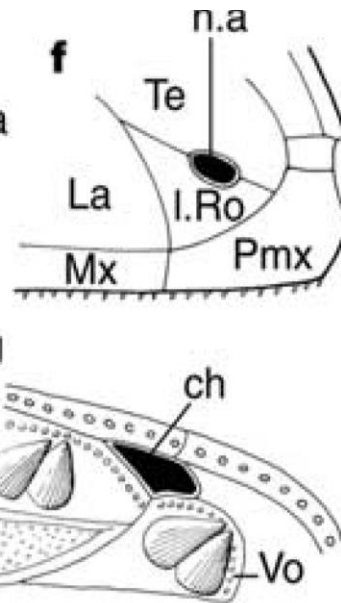
Tungsenia



Kenichthys



Eusthenopteron



vista laterale

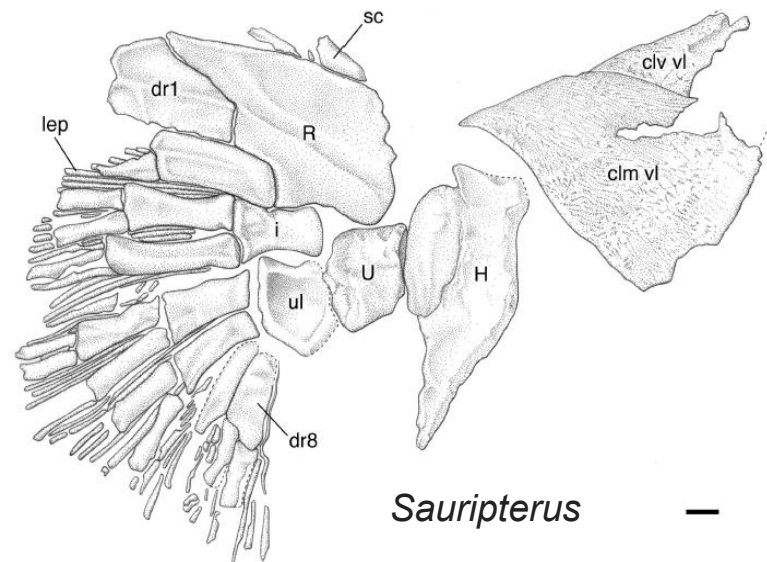
vista ventrale

- Le narici posteriori (ora chiamate **coane**) migreranno ancora più all'interno nel palato nei tetrapodomorfi più avanzati come *Eusthenopteron*, e ancora più posteriormente verso la faringe nei tetrapodi.
- Questo è stato il primo carattere del piano corporeo del tetrapode ad evolversi, ben prima dell'origine degli arti.

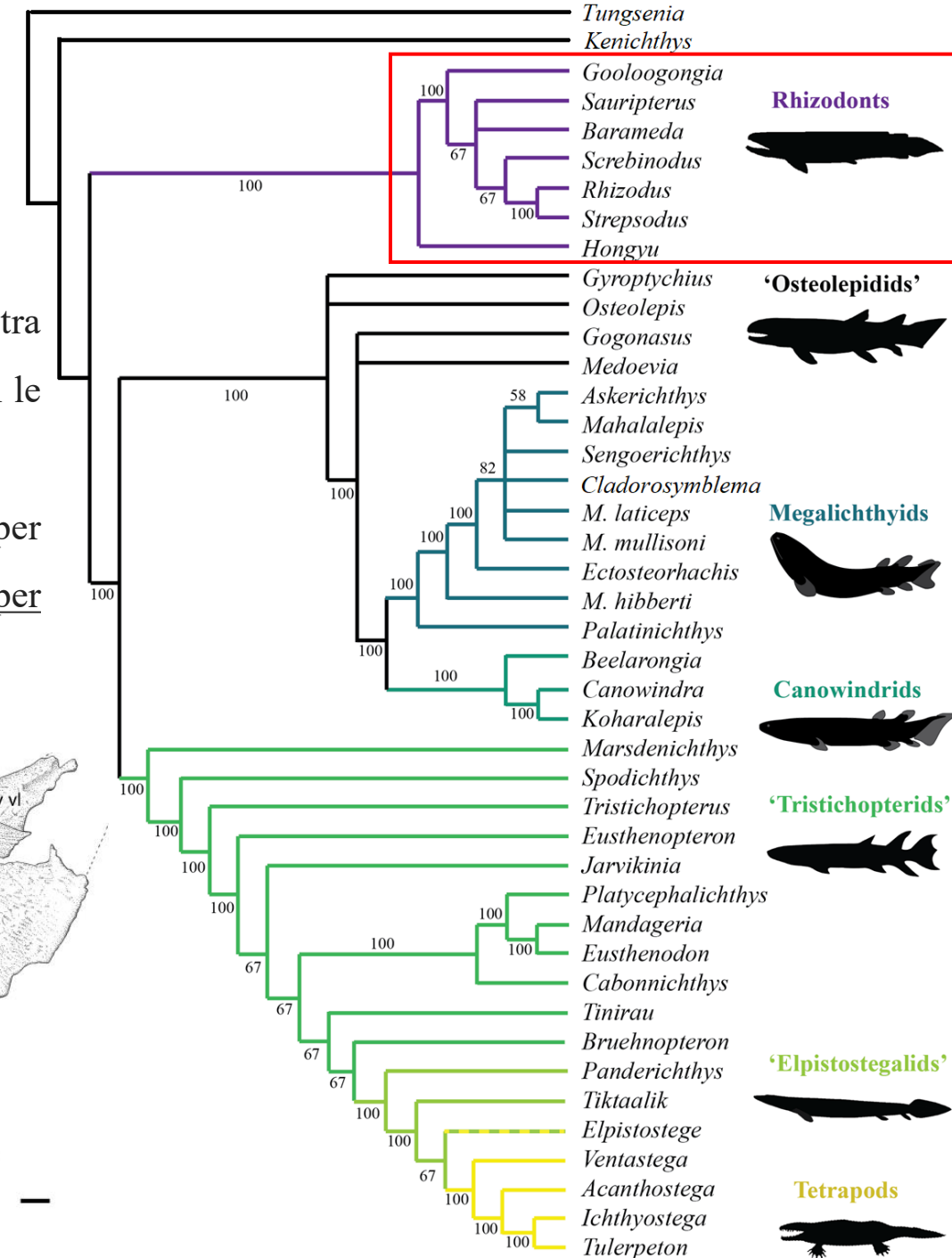
Famiglia Rhizodontidae

Devoniano Medio - Carbonifero

- I primi arti monoseriati fossili li ritroviamo in questa famiglia. *Sauripterus* mostra già **omero**, **ulna** e **radio**, ma gli altri radiali non hanno ancora corrispettivi con le ossa dei tetrapodi.
- La presenza di numerosi lepidotrichi e radiali dimostra che la pinna era adatta per il nuoto, segno che l'arto dei primi tetrapodomorfi si era inizialmente evoluto per nuotare meglio, non per camminare!

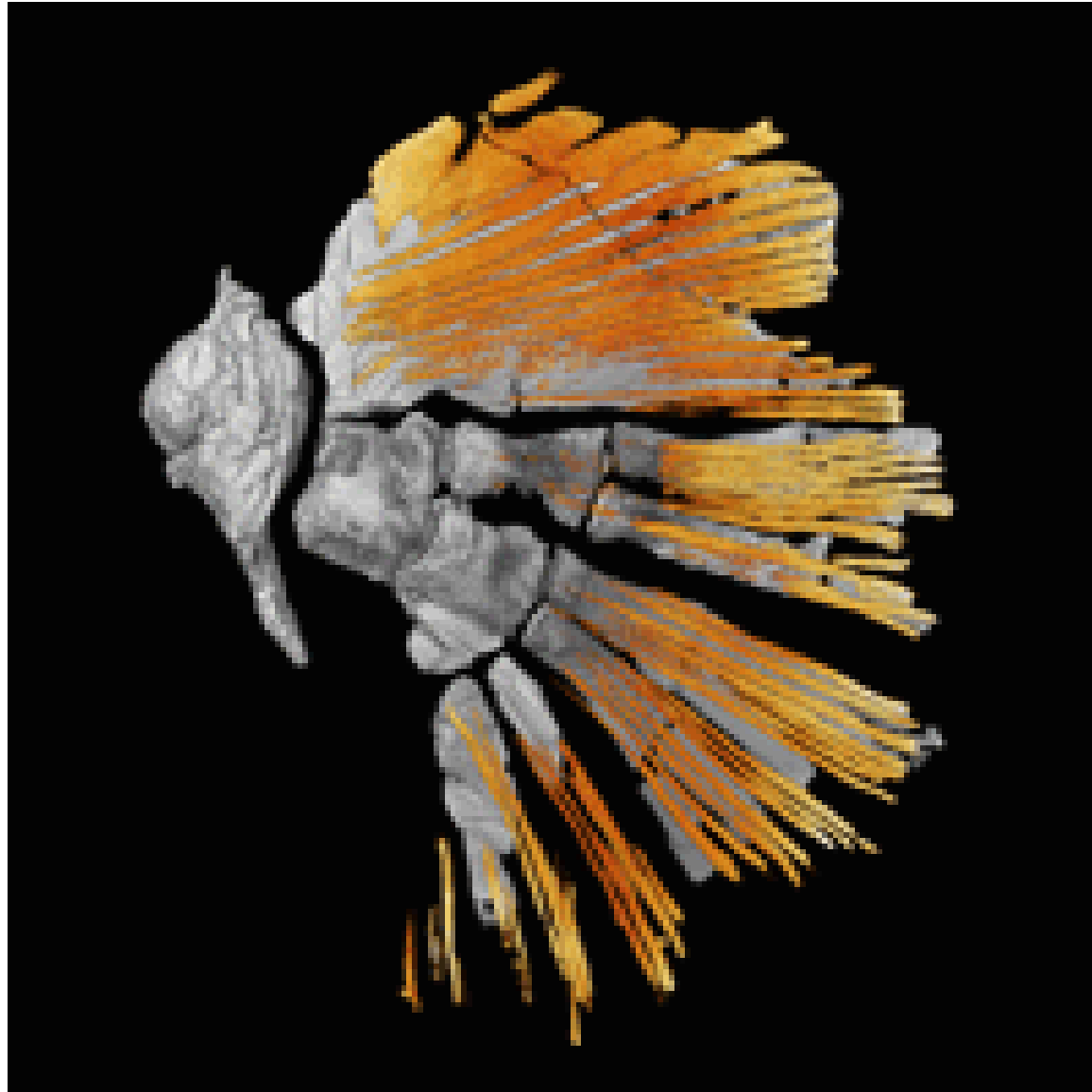


Sauripterus



Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia **Rhizodontidae**

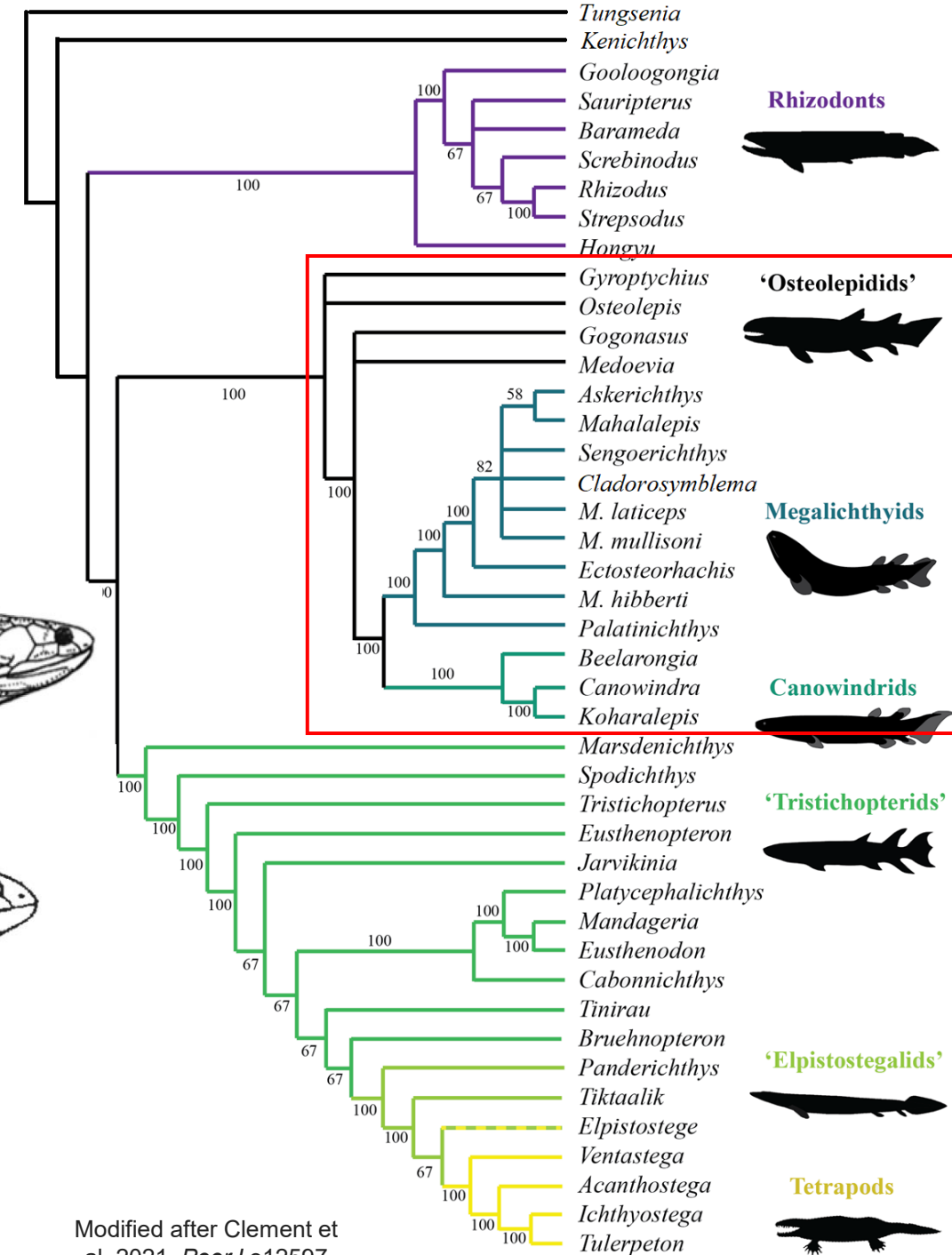
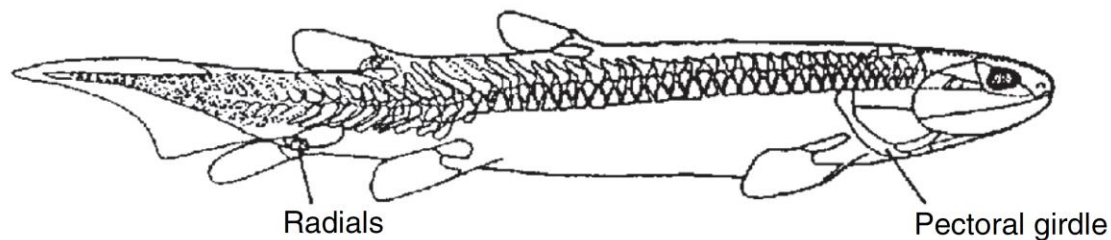
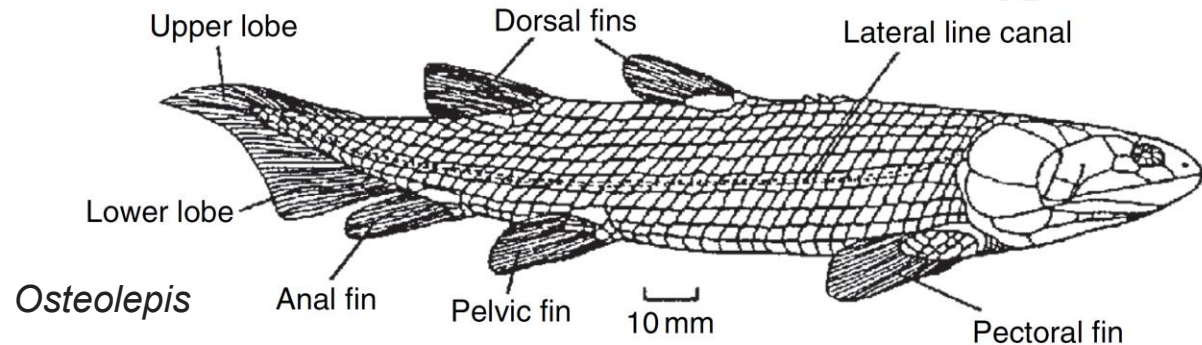
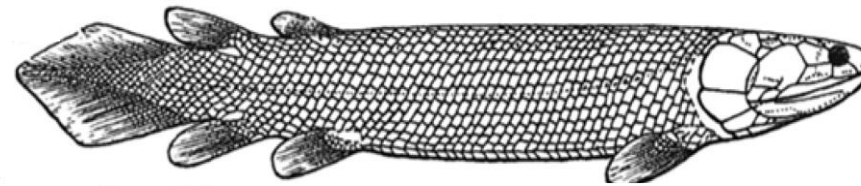


Famiglie 'Osteolepididae', Megalichthyidae, Canowindrida

In queste famiglie, il piano anatomico è ancora «da pesce»:

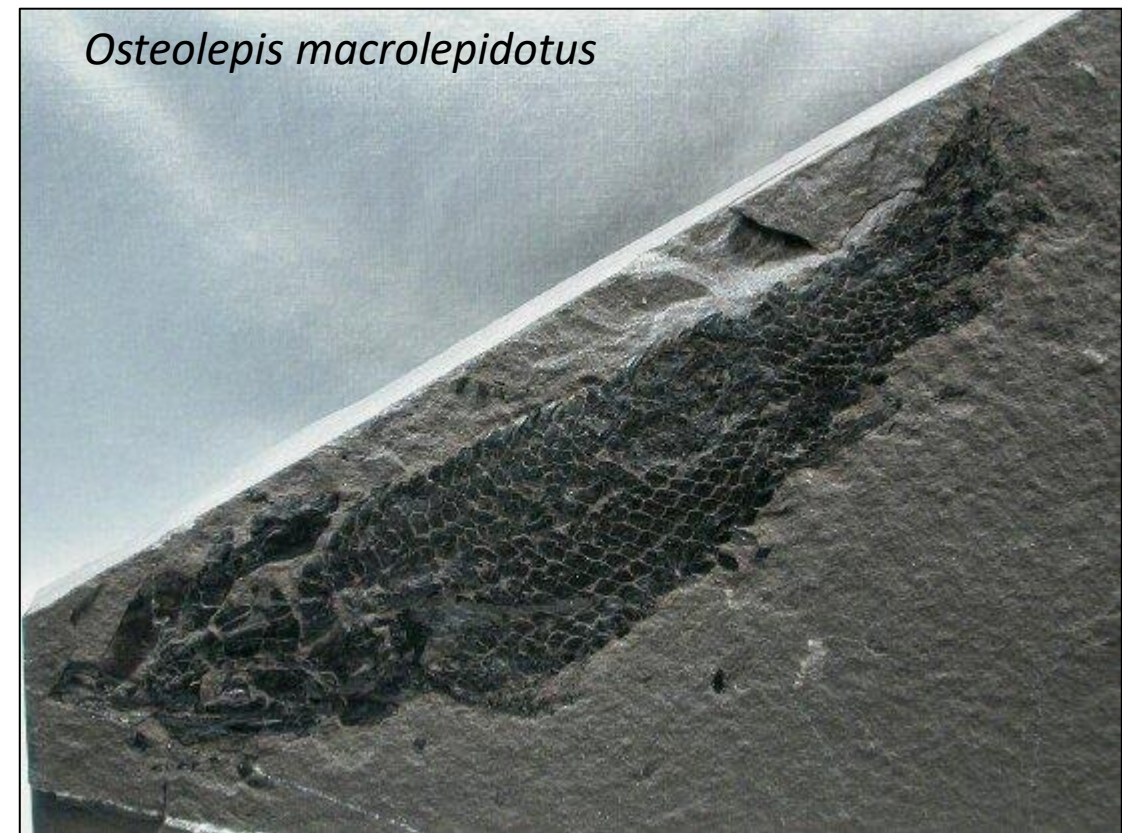
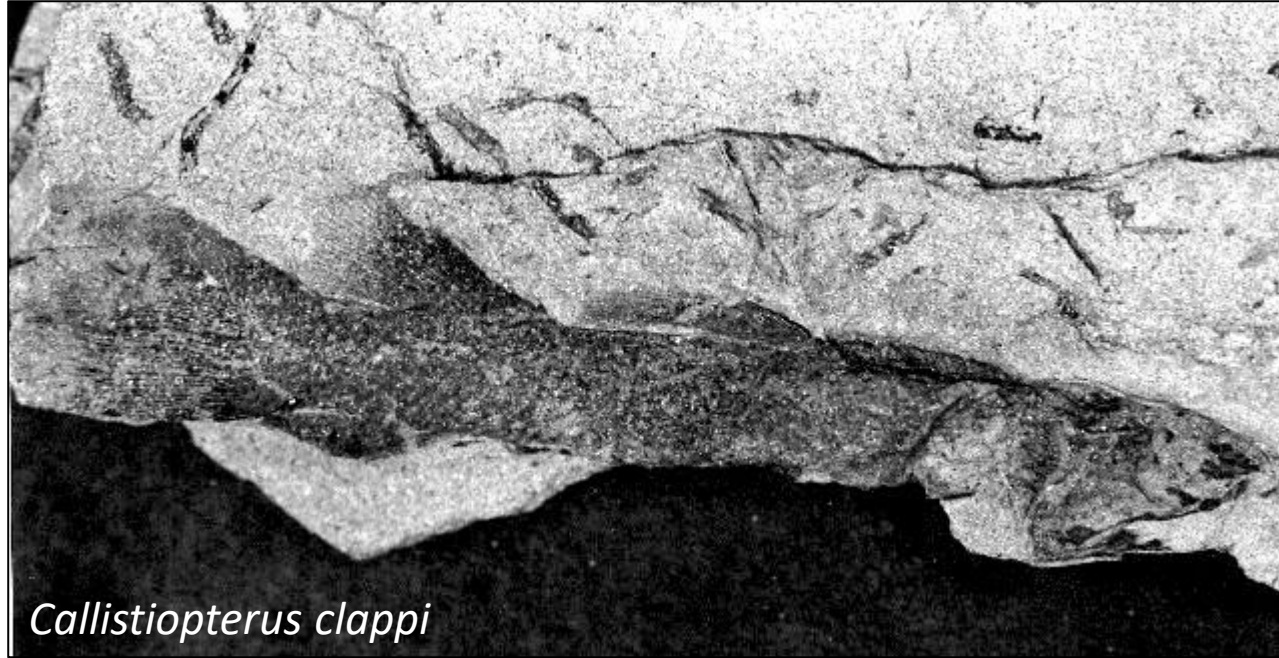
- grandi dimensioni (1 m), corpo alto, allungato, compresso lateralmente
- pinne dorsali e anali spostate posteriormente (tipico di predatori da agguato)
- coda eterocerca o dificerca
- robusta copertura di scaglie
- scheletro poco ossificato

Gyroptychius



Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglie '**Osteolepididae**', Megalichthyidae, Canowindrida

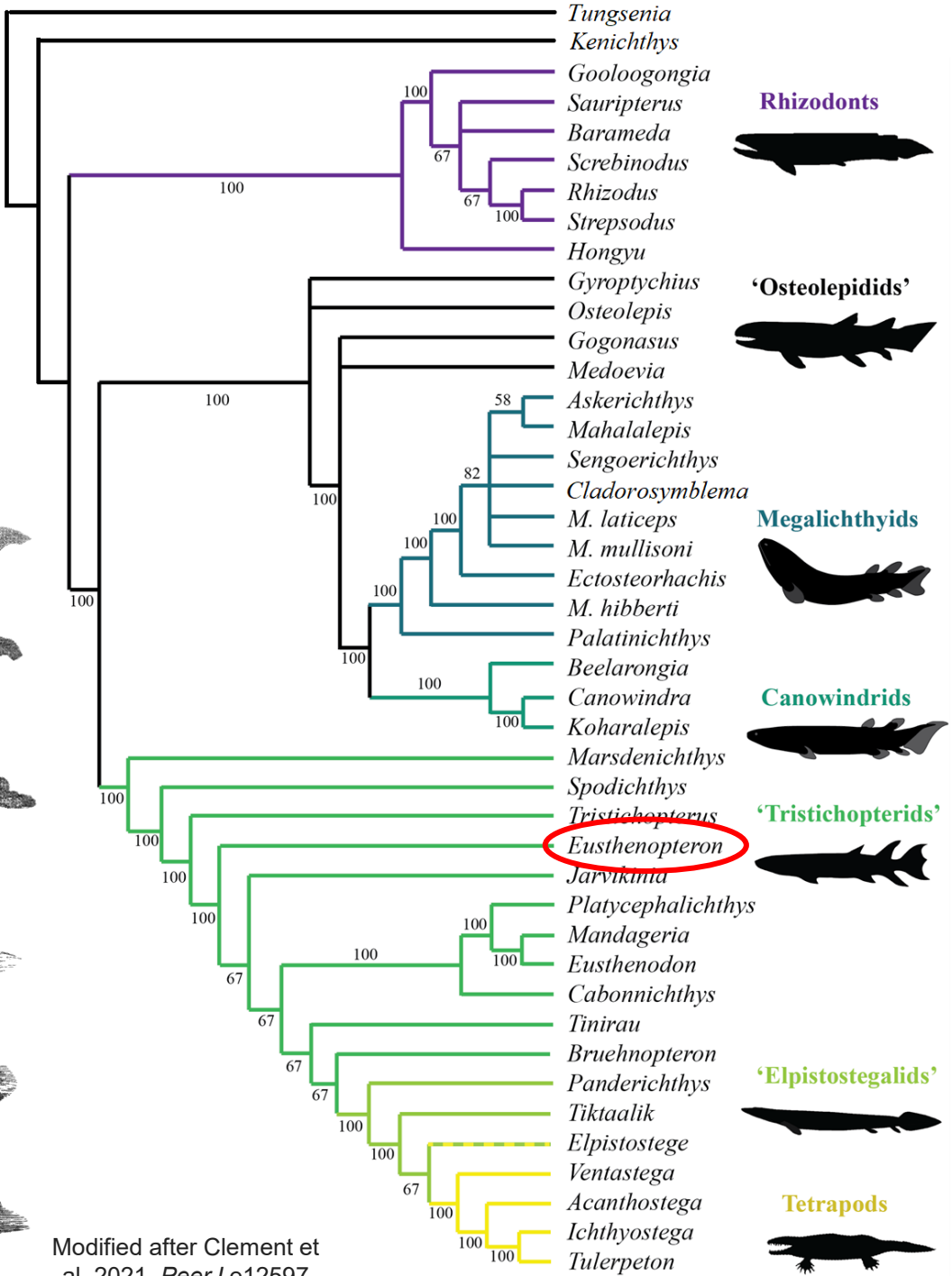
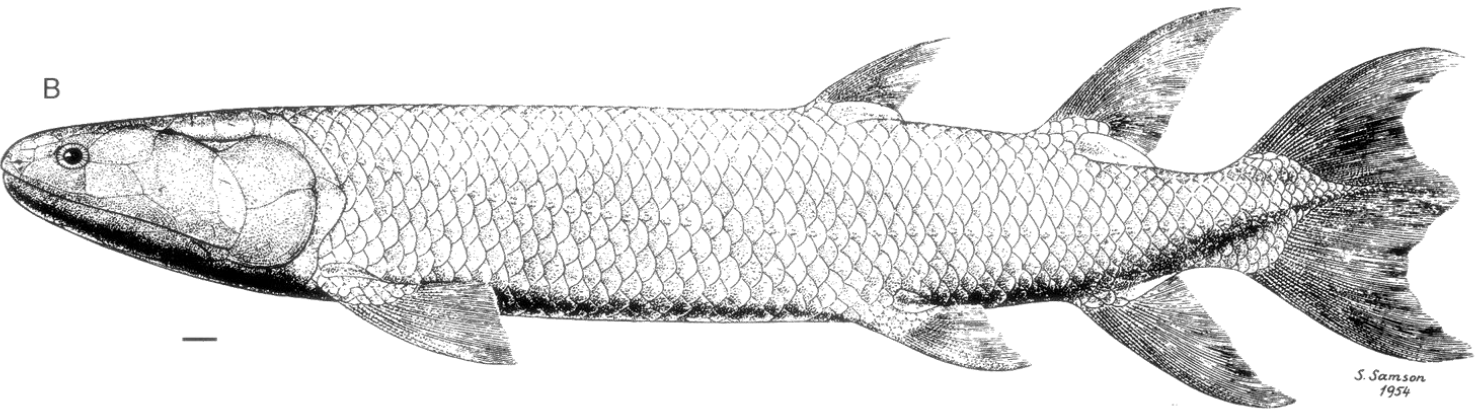
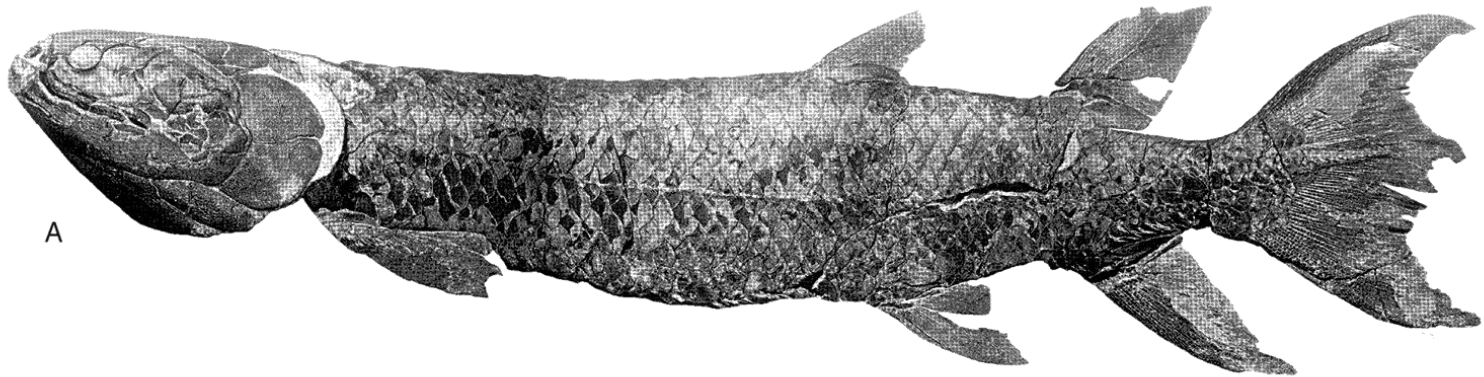


Famiglia "Tristichopteridae"

Eusthenopteron

(Devoniano Sup. 385 Ma, Miguasha, Canada)

- L'evoluzione degli arti da pinne lobate perfettamente adattate al nuoto comincia a partire dai pesci 'tristichopteridi'.



Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Tristichopteridae"

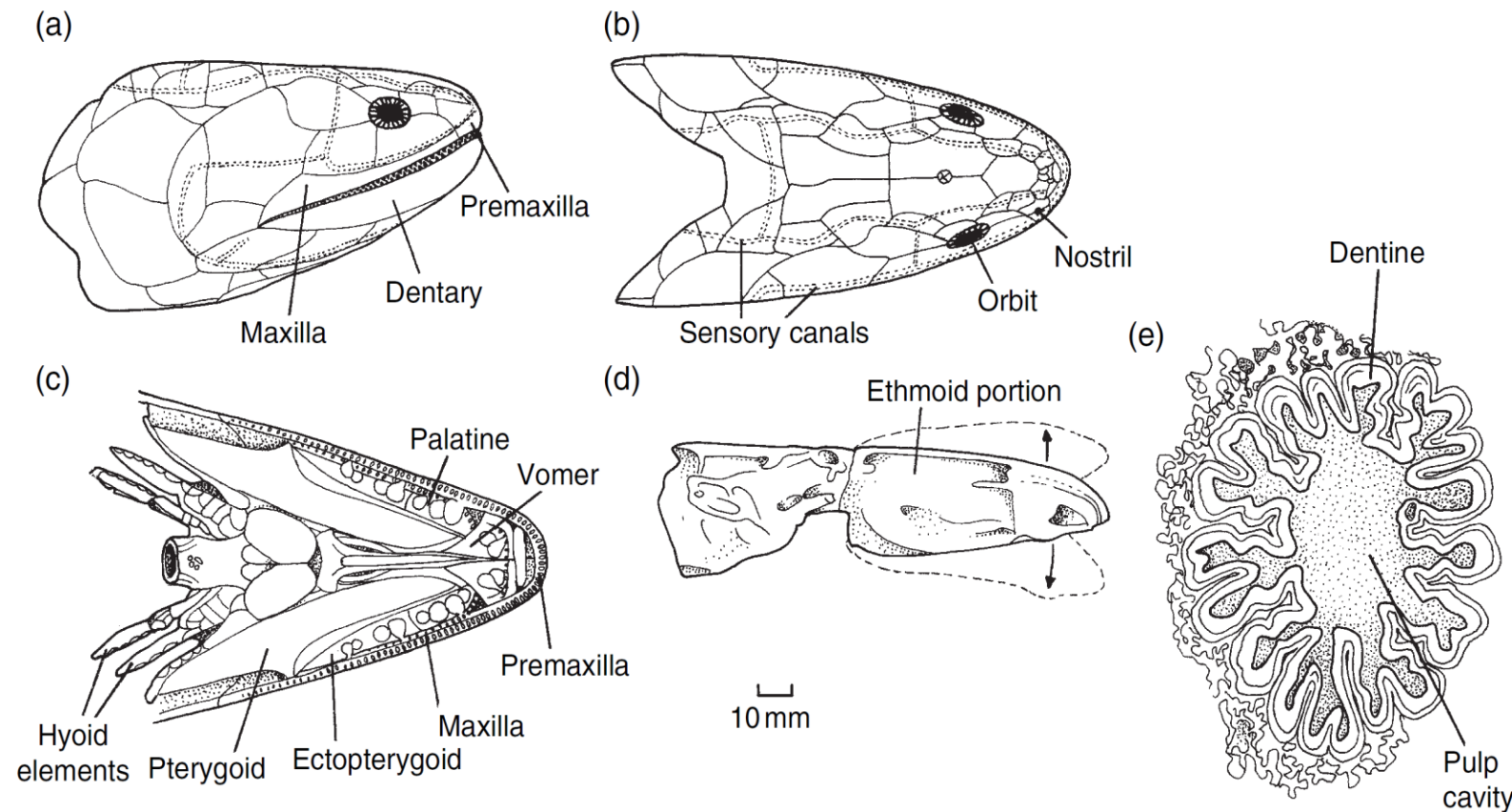
Eusthenopteron

Eusthenopteron era un grande predatore tetrapodomorfo che poteva raggiungere il metro di lunghezza e possedeva caratteri comuni sia ai tetrapodomorfi basali che ai primi tetrapodi.



Come nei pesci:

- Pinne dorsali e anali ancora presenti.
- Occhi e spiracoli ancora in posizione laterale.
- Testa, branchie e cinto scapolare ricoperte da sottili ossa dermiche.
- Piccoli denti su mascella, premaxella, dentale, e palato.



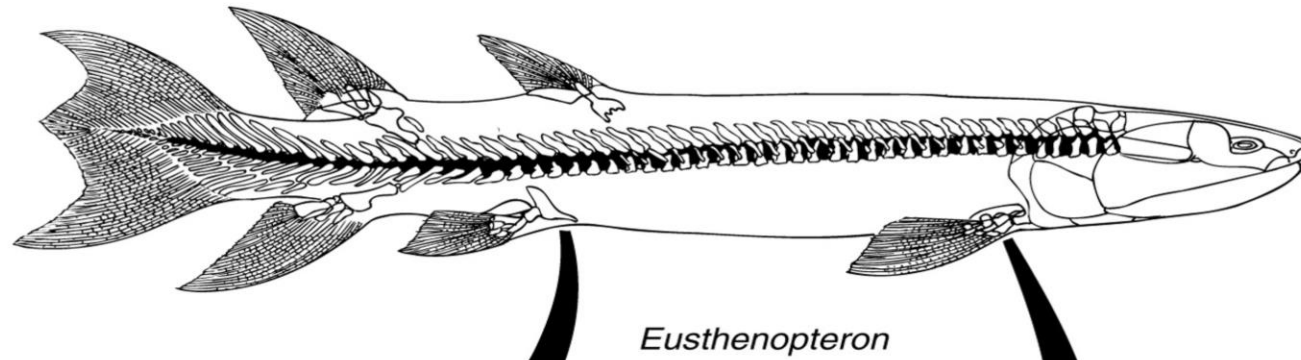
Come nei tetrapodi:

- **Alcuni denti labirintodonti:** grandi e con polpa dentale (innervati e con vasi sanguigni).

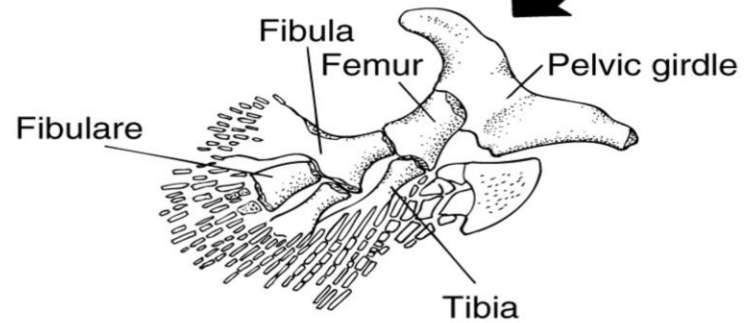
Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Tristichopteridae"

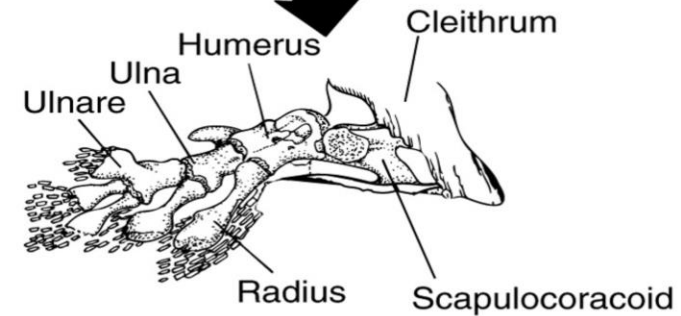
Eusthenopteron



Eusthenopteron



(a) Pelvic girdle and fin



(b) Pectoral girdle and fin

Come nei tetrapodi:

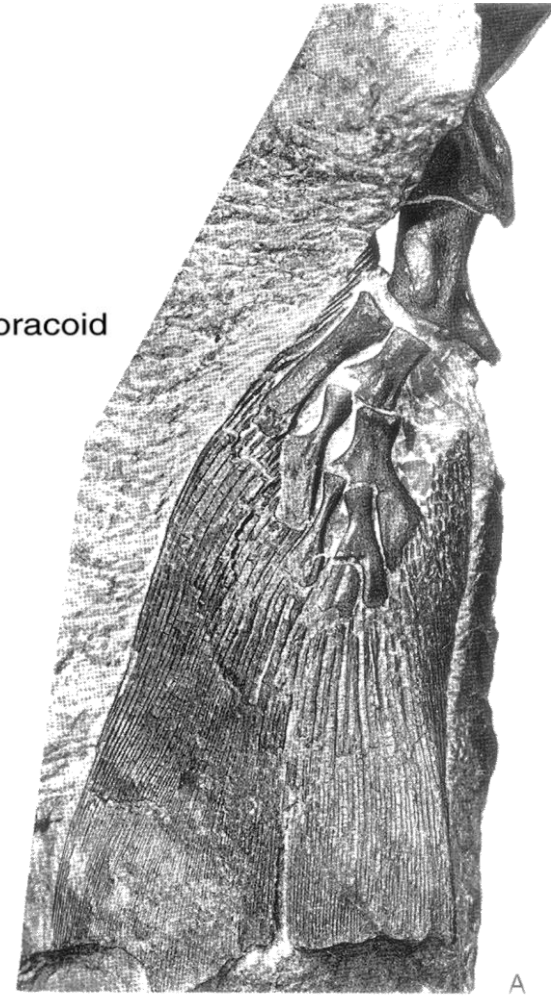
Alcune ossa delle pinne pari omologhe a quelle dei tetrapodi

Nelle pinne pelviche:

- femore
- tibia
- fibula

Nelle pinne pettorali:

- omero
- radio
- ulna



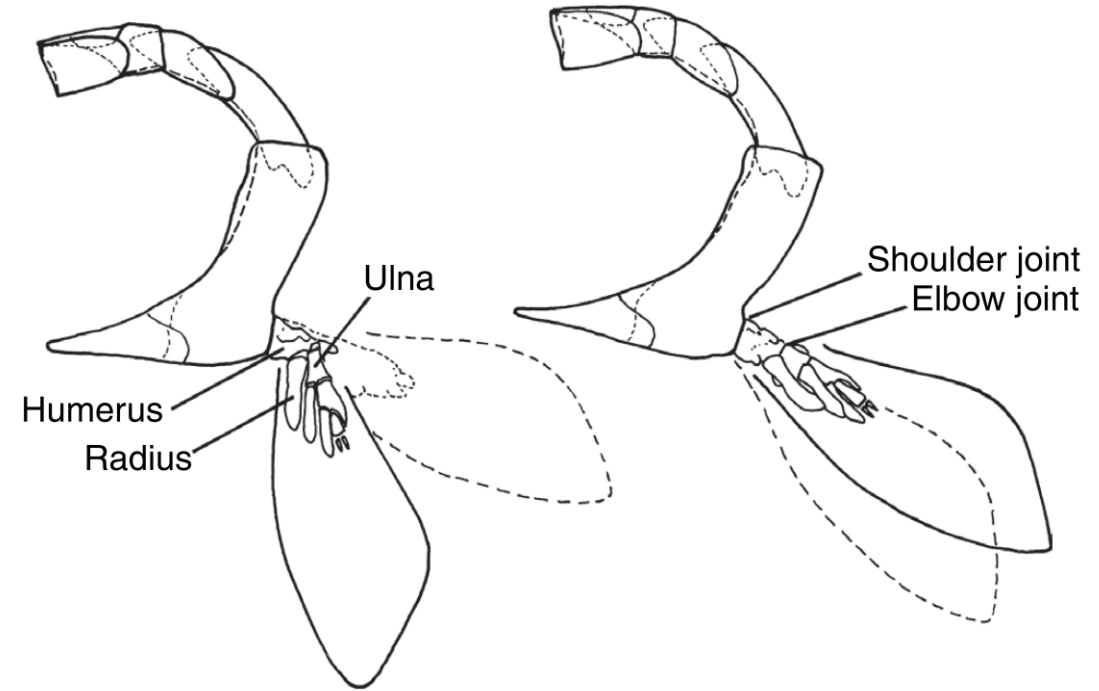
Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Tristichopteridae"

Eusthenopteron

- E' possibile che *Eusthenopteron* potesse spingersi a riva e forse anche fare qualche passo fuori dall'acqua ma "l'arto" non era ancora robusto: non vi era il polso, e i lunghi lepidotrichi non erano adatti a camminare sulla terraferma.
- Per questo sarebbero dovuti avvenire necessariamente altri cambiamenti strutturali e funzionali, ancora assenti in *Eusthenopteron*.

Eusthenopteron al Cleveland Museum of Natural History in Cleveland, USA.



Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Elpistostegaliae"

Panderichthys (Devoniano Sup., 380 Ma, Lettonia)

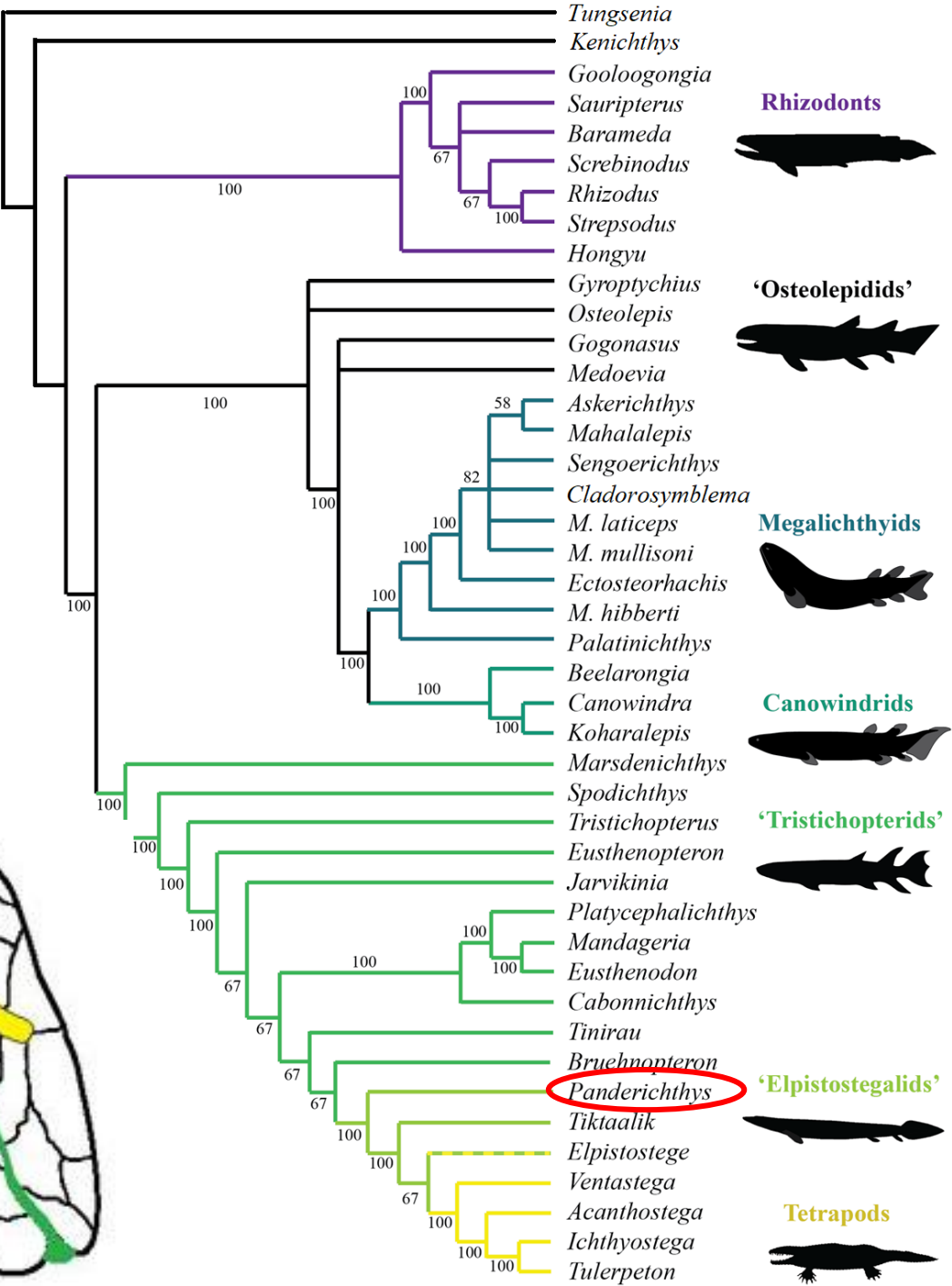
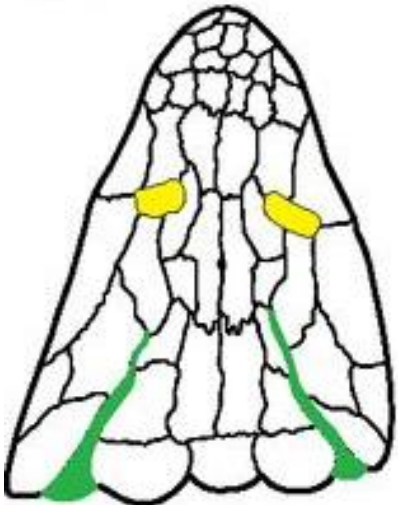
Gli elpistostegali sono i pesci più vicini dei tetrapodi:

Come nei pesci:

- corpo coperto di squame
- branchie
- lepidotrichi sulla punta delle pinne
- coppia di ossa golari sotto la mascella inferiore

Come nei tetrapodi:

- corpo e cranio appiattiti dorso-ventralmente
- occhi e spiracoli sulla parte superiore del cranio
- assenza di pinne dorsali o anali
- ossa delle pinne pettorali omologhe a quelle dei tetrapodi

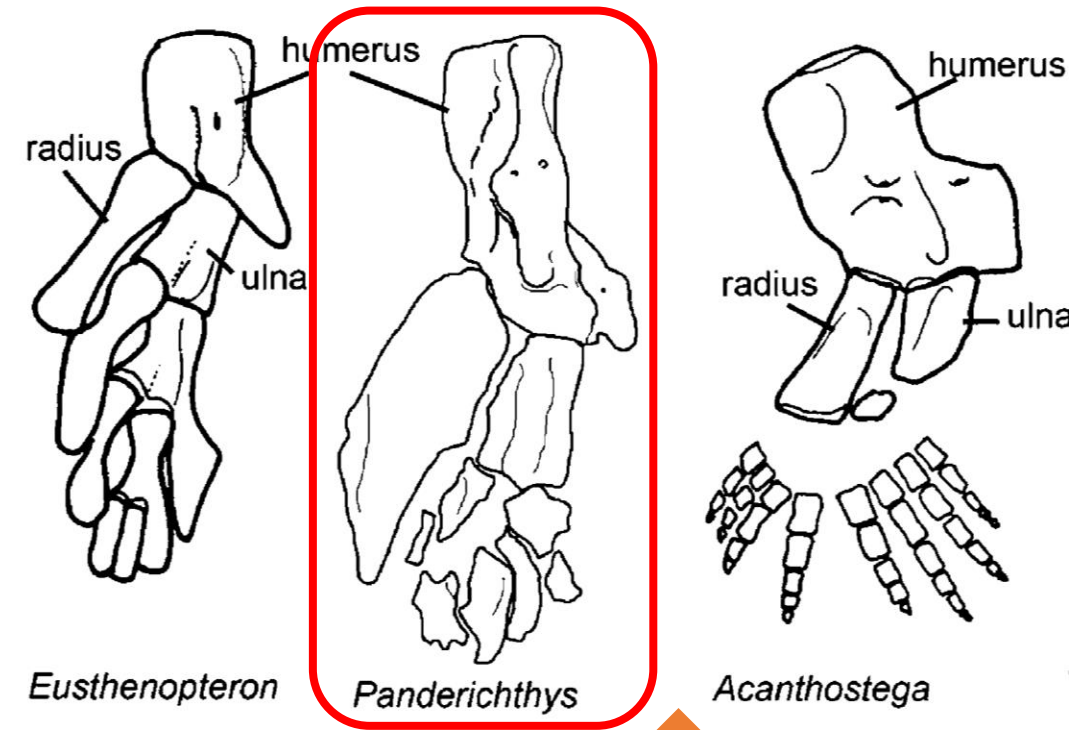


Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Elpistostegaliae"

Panderichthys (Devoniano Sup., 380 Ma, Lettonia)

- Inoltre, in *Panderichthys* vi è una prima **modifica dell'orientamento nel movimento delle articolazioni di gomito e polso.**



- Sebbene rappresenti uno stadio evolutivo molto prossimo ai tetrapodi veri e propri, *Panderichthys* è ancora a tutti gli effetti un pesce in quanto il cinto pettorale è ancora articolato alla testa, e polso e dita sono assenti.
- Inoltre, fino al 2004, benchè fosse stato già scoperto *Acanthostega* (il primo vero tetrapode) non si conoscevano fossili che spiegassero la transizione dall'arto di *Panderichthys* ai tetrapodi... ...fino a quando...

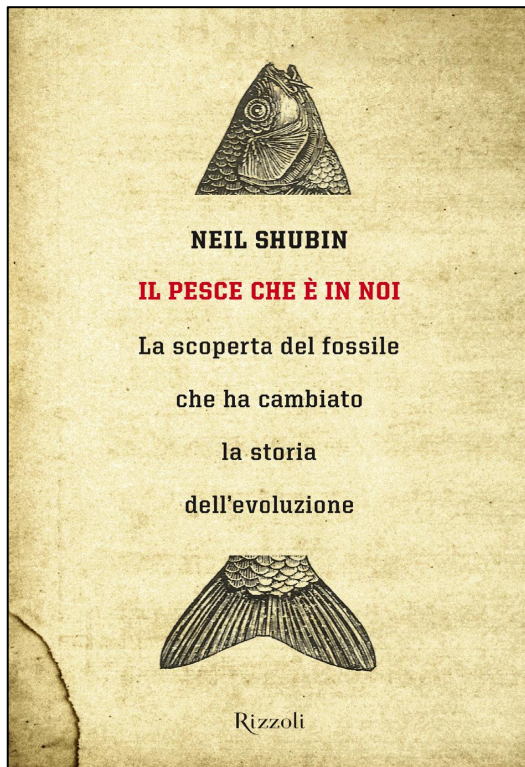
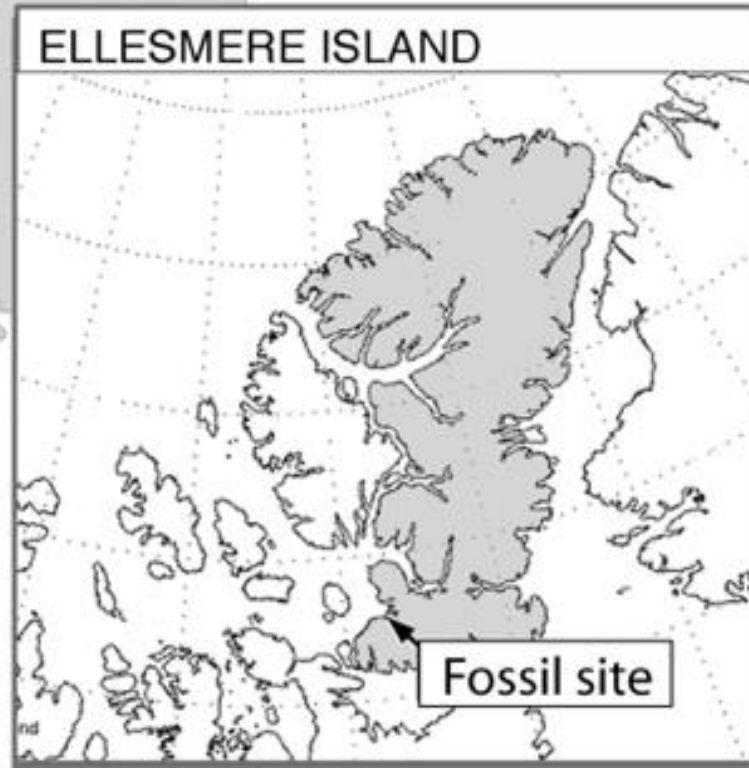
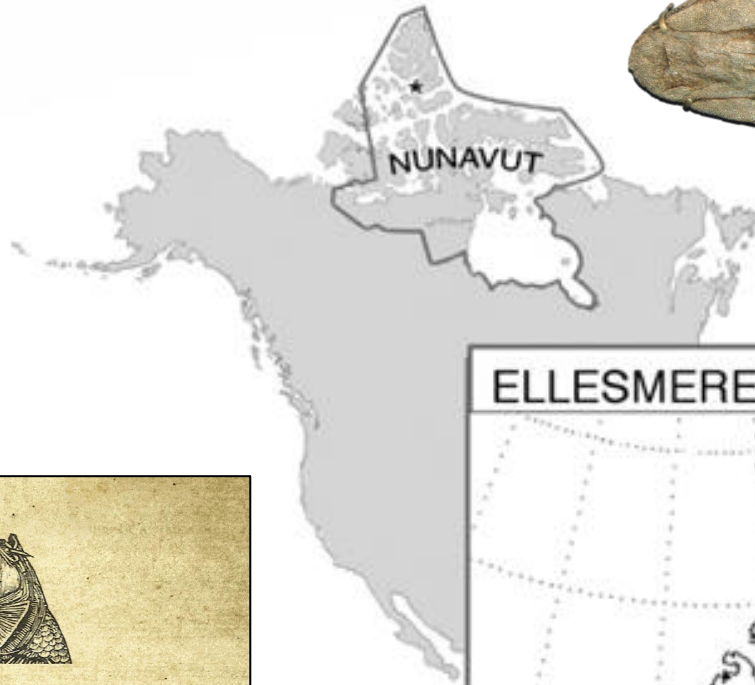
nel luglio 2004... *Tiktaalik* !!!!

the «fishapod»



...qualche minuto di pausa...

nel luglio 2004... *Tiktaalik* !!!!



Devoniano Sup., 375 Ma

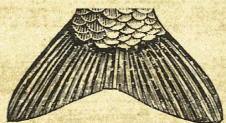
nel luglio 2004... *Tiktaalik* !!!!



NEIL SHUBIN

IL PESCE CHE È IN NOI

La scoperta del fossile
che ha cambiato
la storia
dell'evoluzione



Rizzoli



Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Elpistostegaliae"

Genere *Tiktaalik*

E' un taxon chiave nella transizione pesce-anfibio.

Questo perchè come i pesci possiede ancora:

- scaglie lungo tutto il corpo
- pinne con lepidotrichi
- cinto pelvico non ancora articolato alla colonna vertebrale



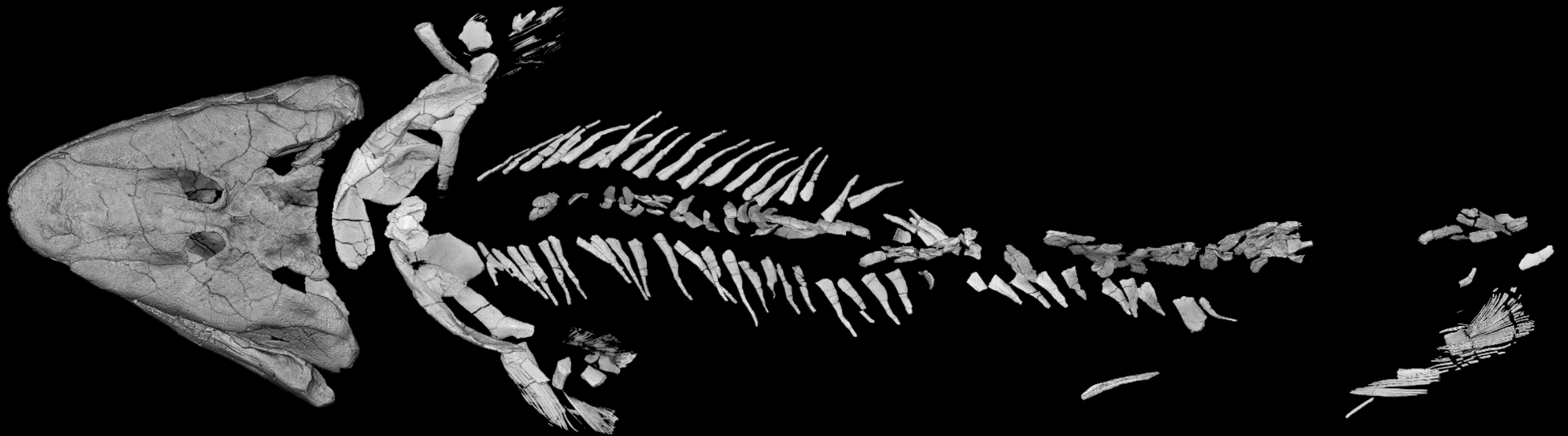
Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Elpistostegaliae"

Genere *Tiktaalik*

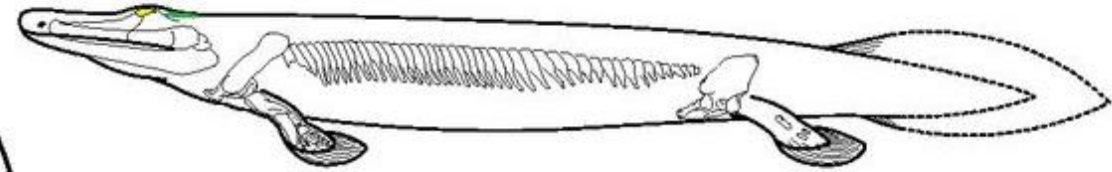
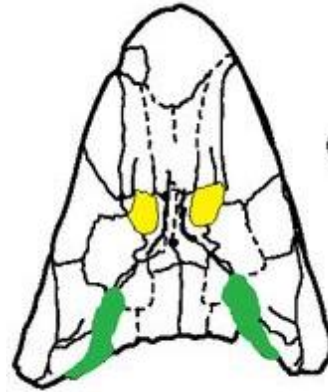
Tra i caratteri derivati da tetrapode:

- corpo e cranio appiattiti dorso-ventralmente
- occhi e spiracoli più grandi, arretrati e in posizione dorsale
- pinne dorsale e anale assenti

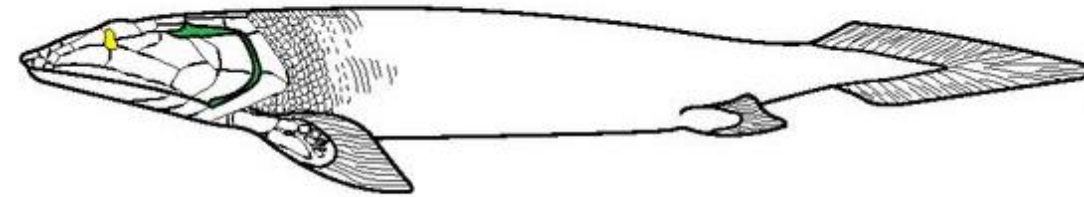
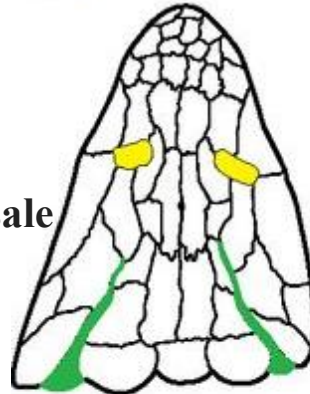


Tra le novità da tetrapode, che lo piazzano in una posizione più derivata rispetto a *Panderichthys*:

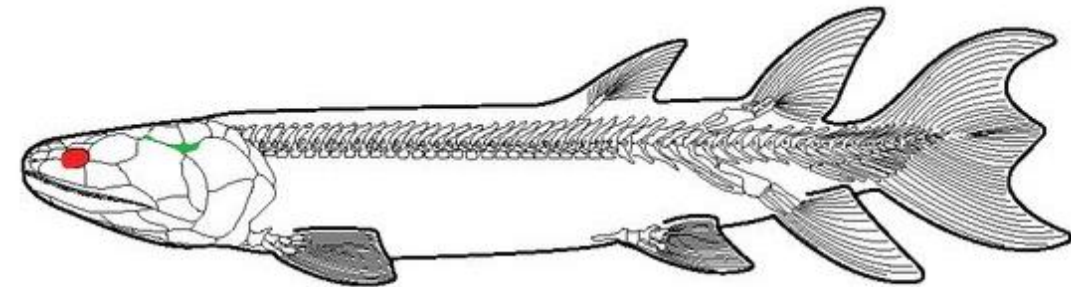
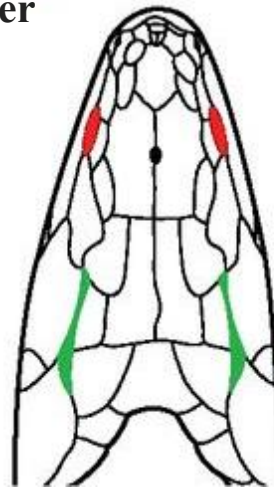
1. **Cranio più accorciato**
2. **Spiracoli respiratori più grandi e in posizione più dorsale**
3. **Occhi più grandi**
4. **Presenza di costole (protezione per organi e sostegno per muscoli)**



Tiktaalik



Panderichthys



Eusthenopteron

Infraclasse Tetrapodomorpha

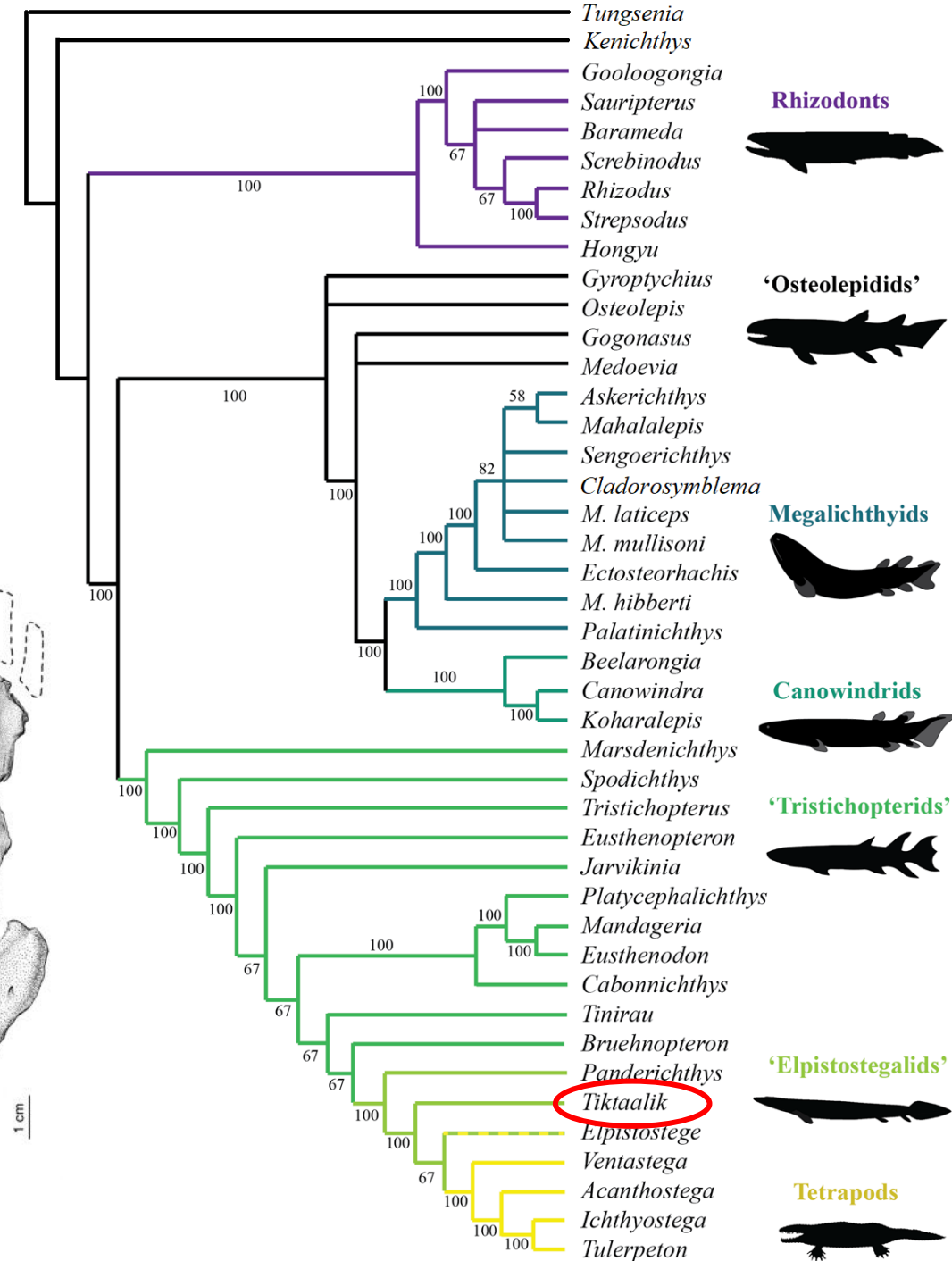
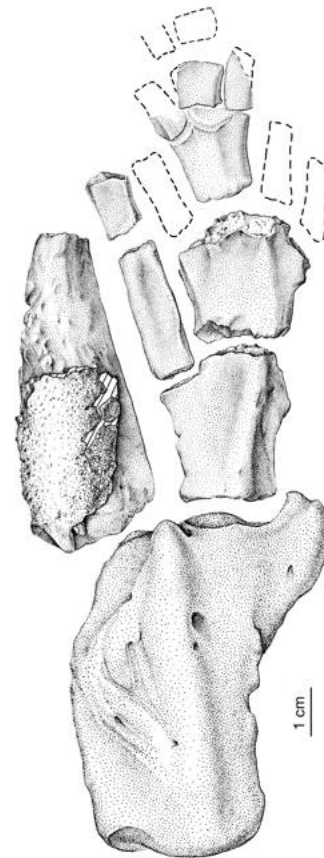
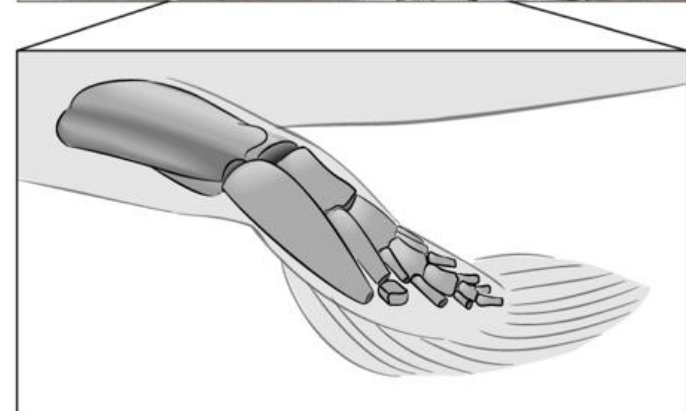
Famiglia "Elpistostegaliae"

Genere *Tiktaalik*

5. Polso più funzionale

Una scoperta successiva al primo ritrovamento ha dimostrato, tramite studi di morfologia funzionale, che la particolare articolazione delle ossa del polso permetteva a *Tiktaalik* di

"fare le flessioni" !



Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Elpistostegaliae"

Genere *Tiktaalik*

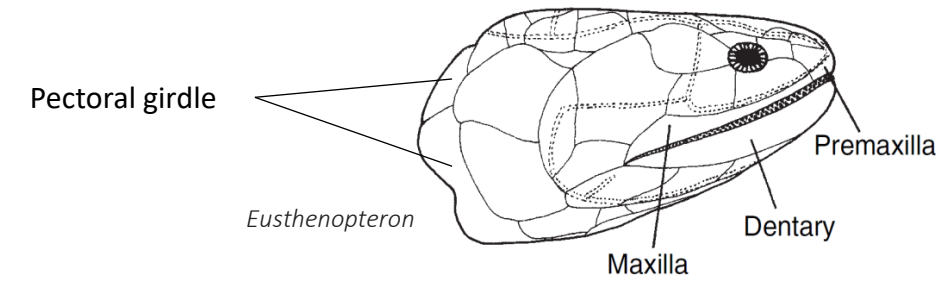
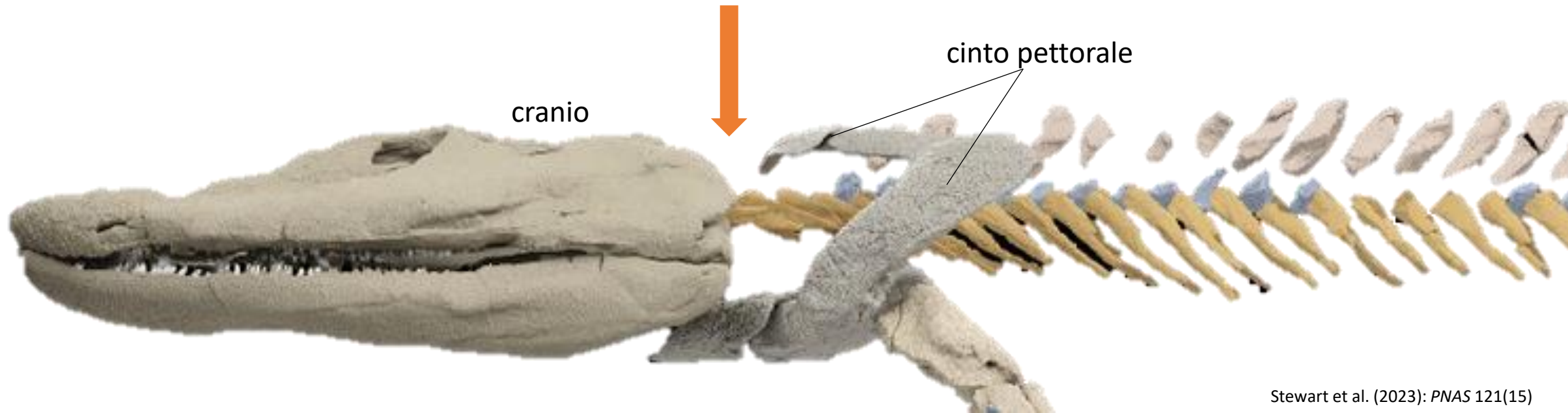
6. Nasce il collo!

Il **cinto pettorale** nei pesci (inclusi *Eusthenopteron* e *Panderichthys*) è parte effettiva del cranio, in quanto articolato:

- sia al neurocranio
- sia all'apparato opercolare e ioideo a sostegno delle branchie e della gola.

Con i primi passi sulla terraferma, gli impatti venivano trasmessi al cranio... di qui la necessità di separare il cinto pettorale dal cranio.

In *Tiktaalik* avviene la separazione del cinto pettorale dal cranio: nasce il collo !



Infraclasse Tetrapodomorpha

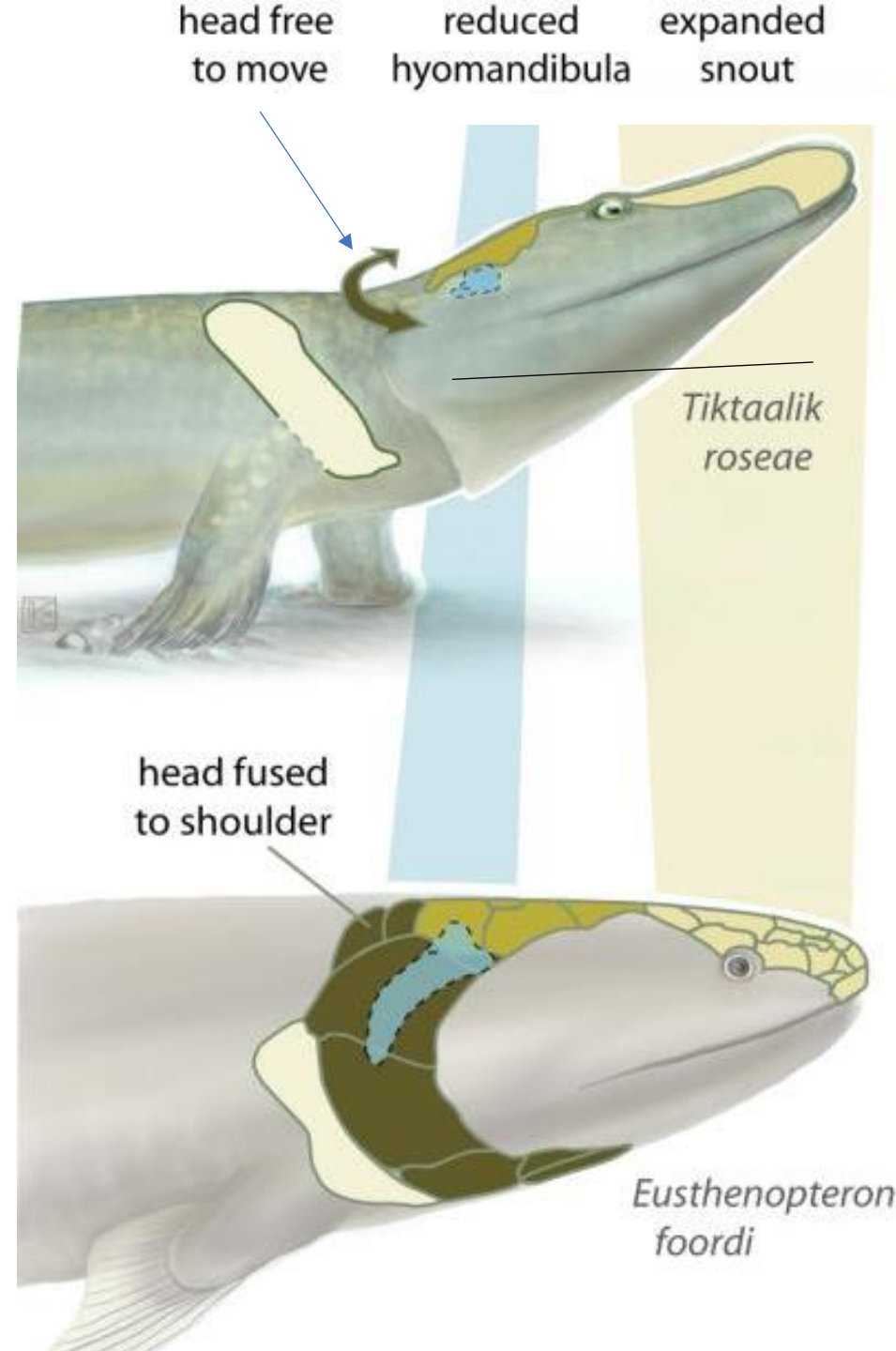
Famiglia "Elpistostegaliae"

Genere *Tiktaalik*

6. Nasce il collo!

Conseguenze immediate:

- la testa è libera di muoversi in ogni direzione
- spariscono le **ossa opercolari**
- l'**iomandibolare** può ridursi nelle dimensioni per costituire più avanti (nei primi tetrapodi) un elemento dell'orecchio medio: **la staffa**.

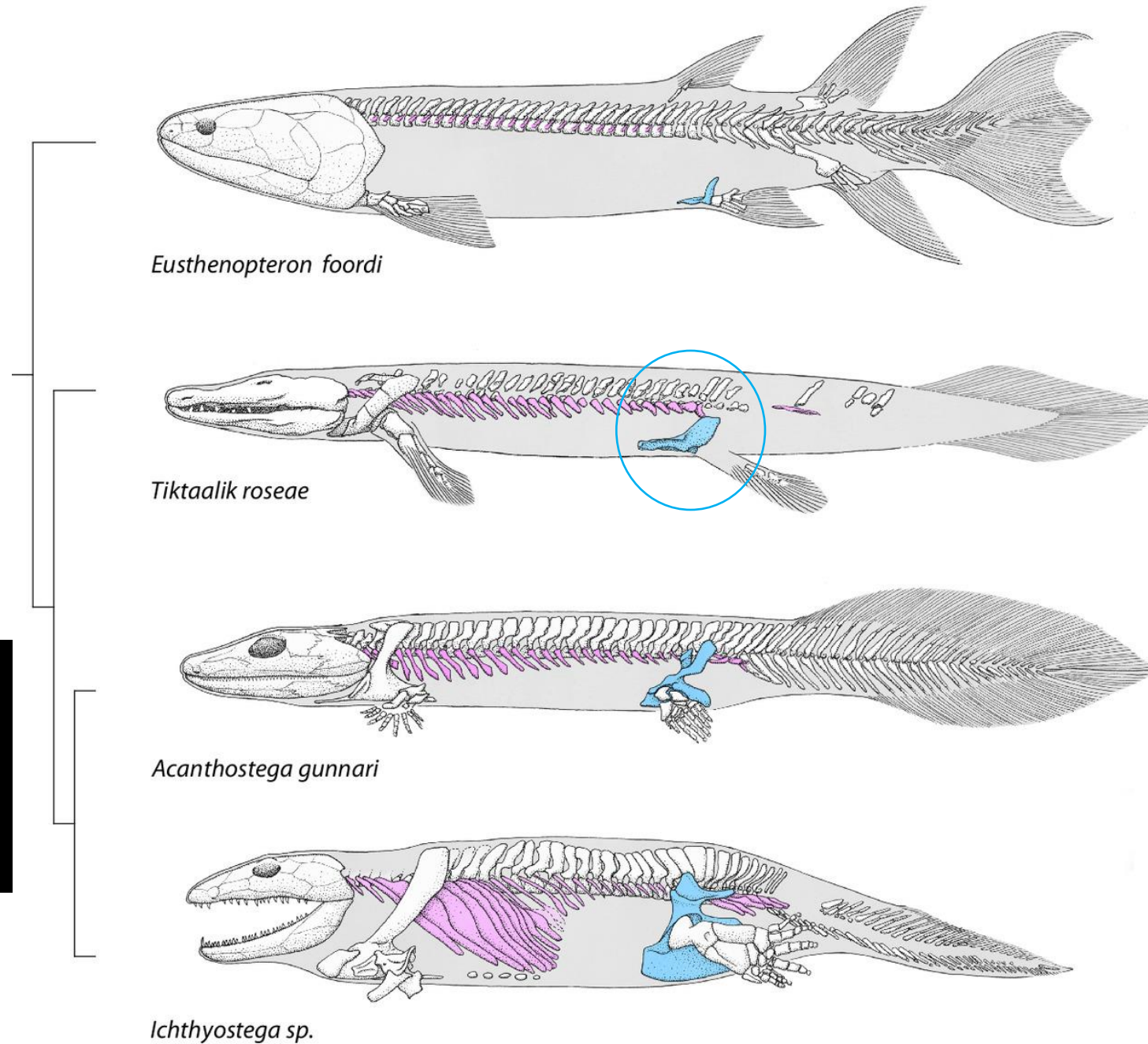
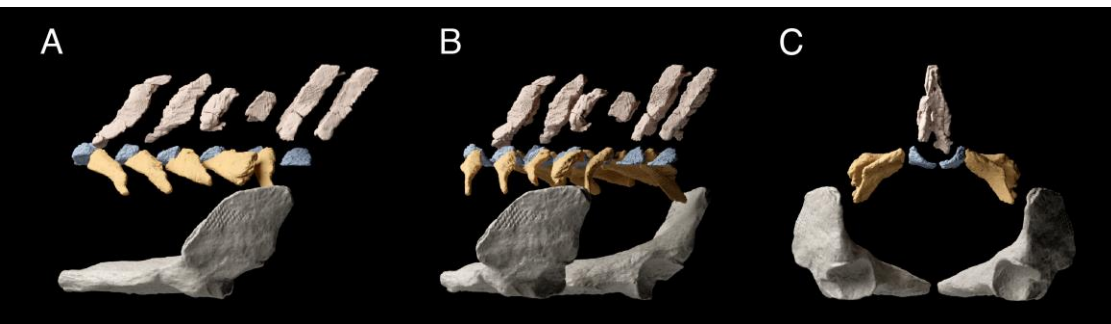


Famiglia "Elpistostegaliae"

Genere *Tiktaalik*

7. Cinto pelvico più grande e robusto

- Benché il cinto pelvico NON è ancora articolato alla colonna vertebrale, esso diviene più grande e robusto per un migliore attacco dei muscoli delle pinne pelviche.

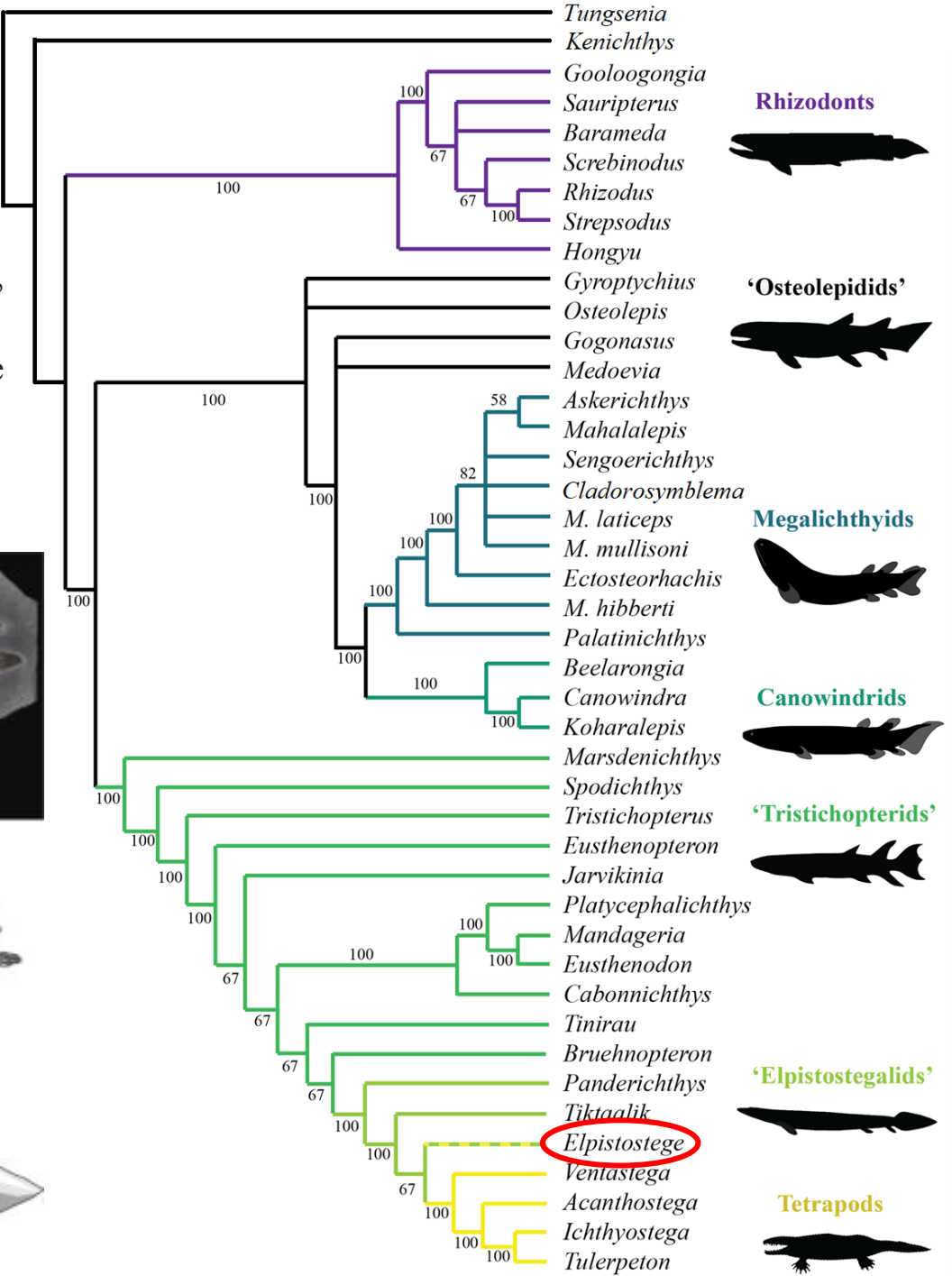
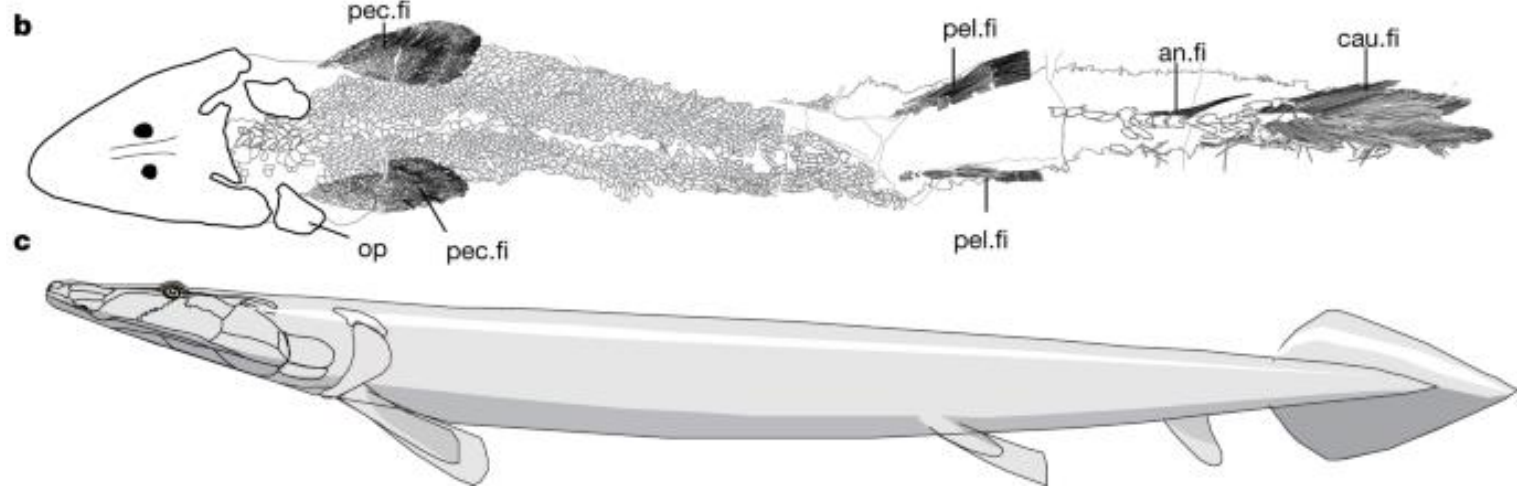
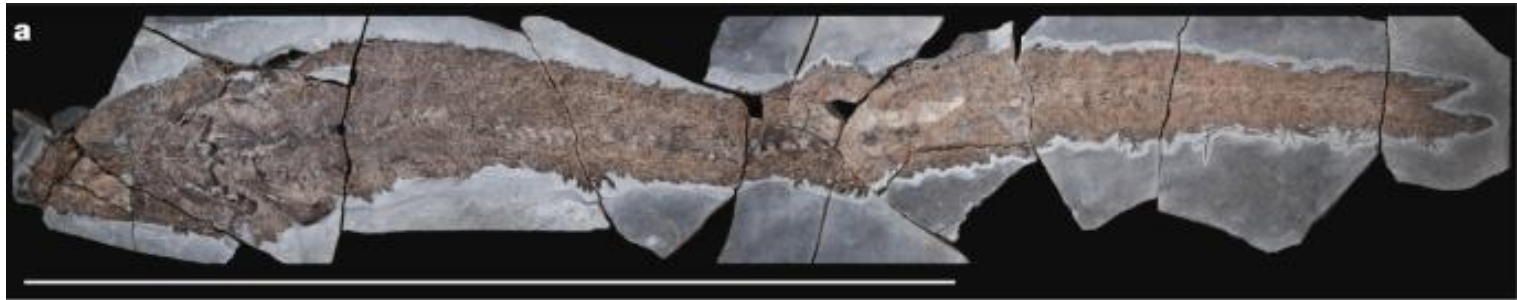


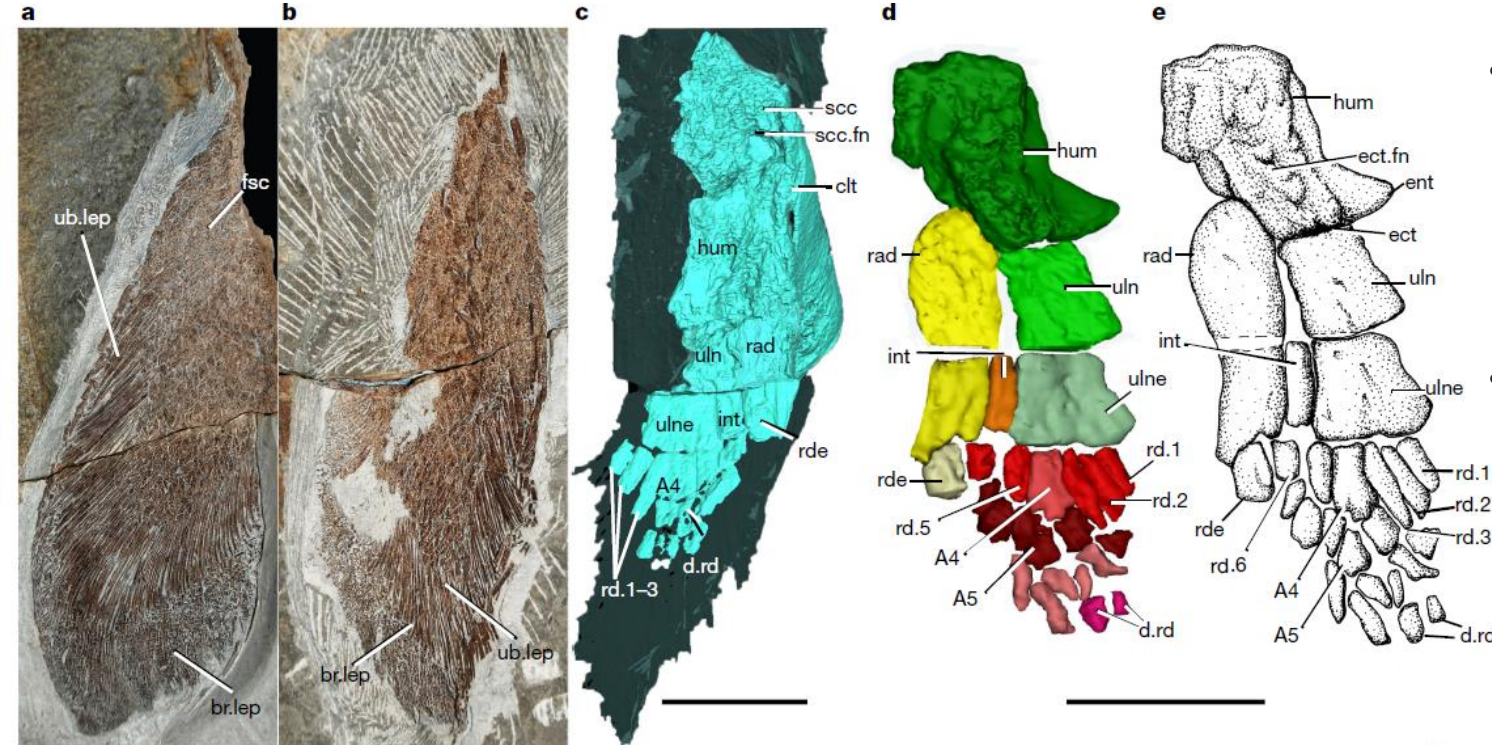
Infraclasse Tetrapodomorpha

Famiglia "Elpistostegidae"

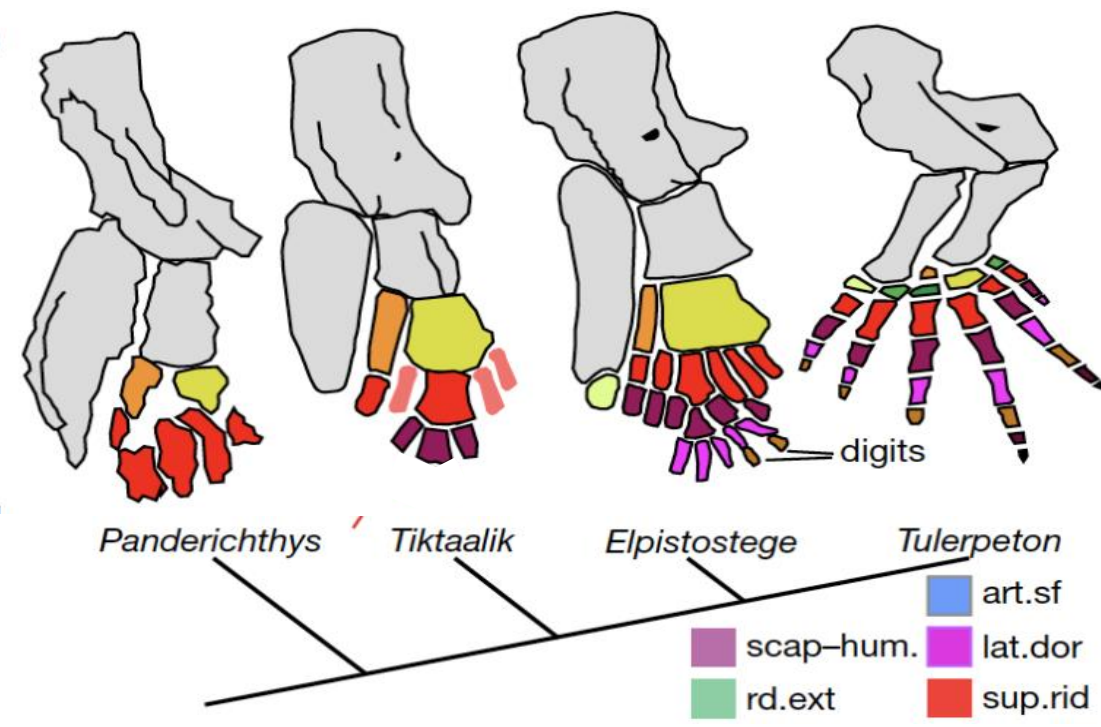
Genere *Elpistostege*

E' il sister-taxon dei tetrapodi! Inizialmente descritto sulla base di un cranio parziale, nel 2010 fu scoperto un esemplare quasi completo che mostrava l'ultimo carattere che ancora mancava per spiegare l'origine delle dita degli arti.





- Oltre ad avere tutte le novità di *Tiktaalik*, *Elpistostege* è **il primo pesce tetrapodomorfo a possedere ossa omologhe alle falangi dei moderni tetrapodi.**
- Allo stesso tempo, le pinne possiedono ancora i lepidotrichi ed erano ricoperte di scaglie, suggerendo che **l'origine delle falangi è avvenuta prima della perdita dei raggi delle pinne.**



Infraclasse Tetrapodomorpha

Superclasse Tetrapoda

Genere *Acanthostega*

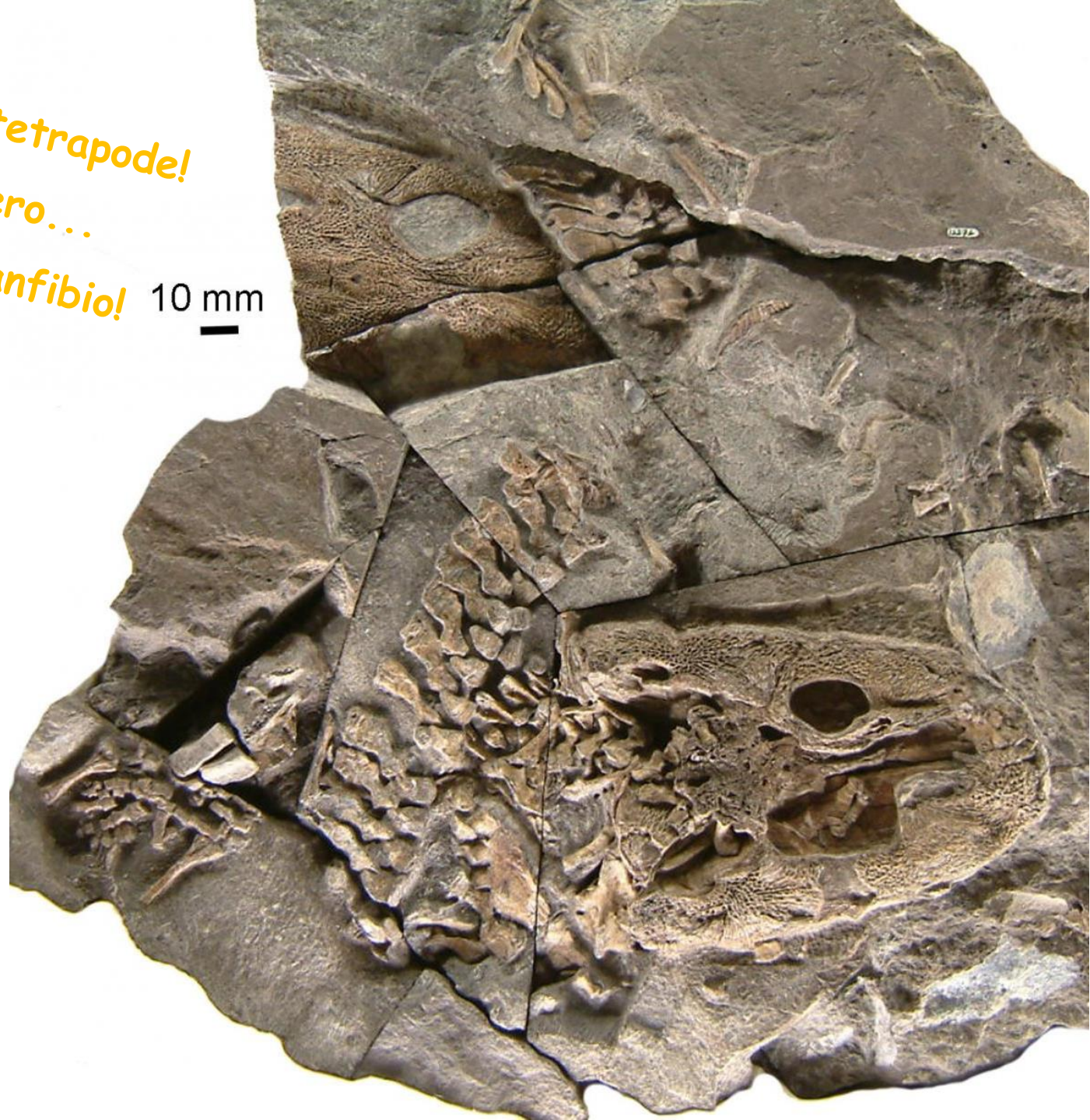
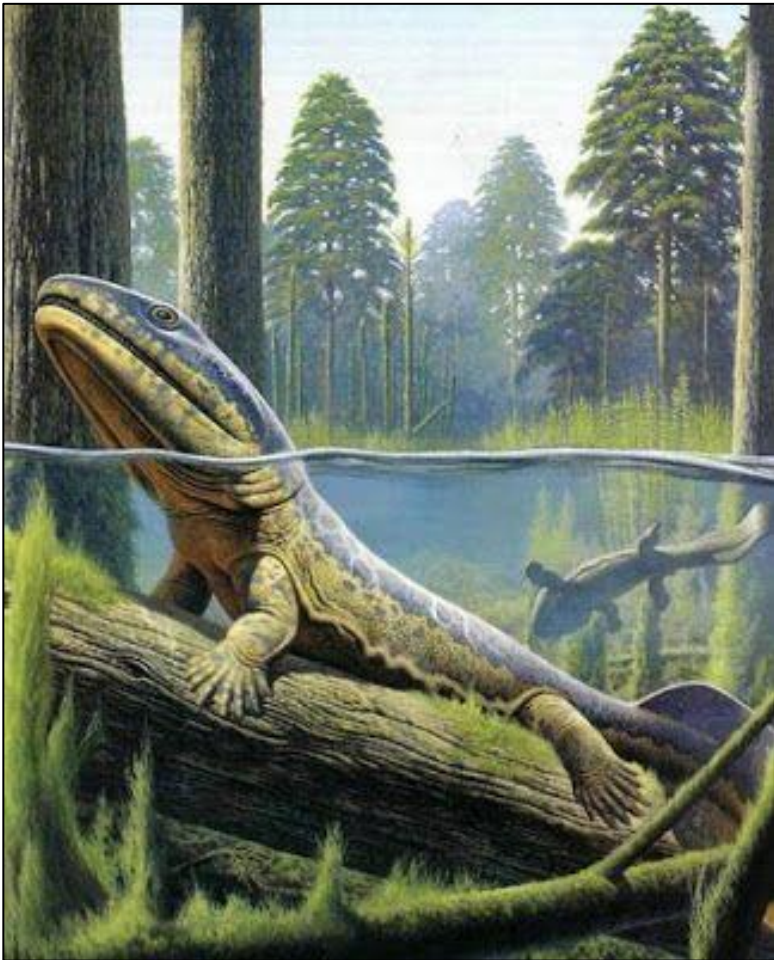
Devoniano Sup., 365 Ma, Groenlandia

Il primo tetrapode!

...ovvero...

Il primo anfibio!

10 mm



Infraclasse Tetrapodomorpha

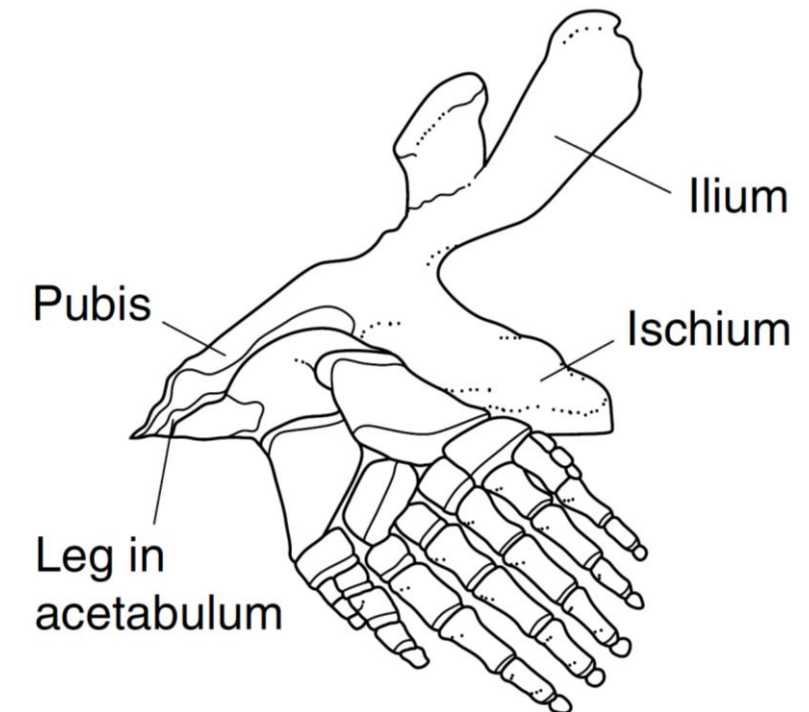
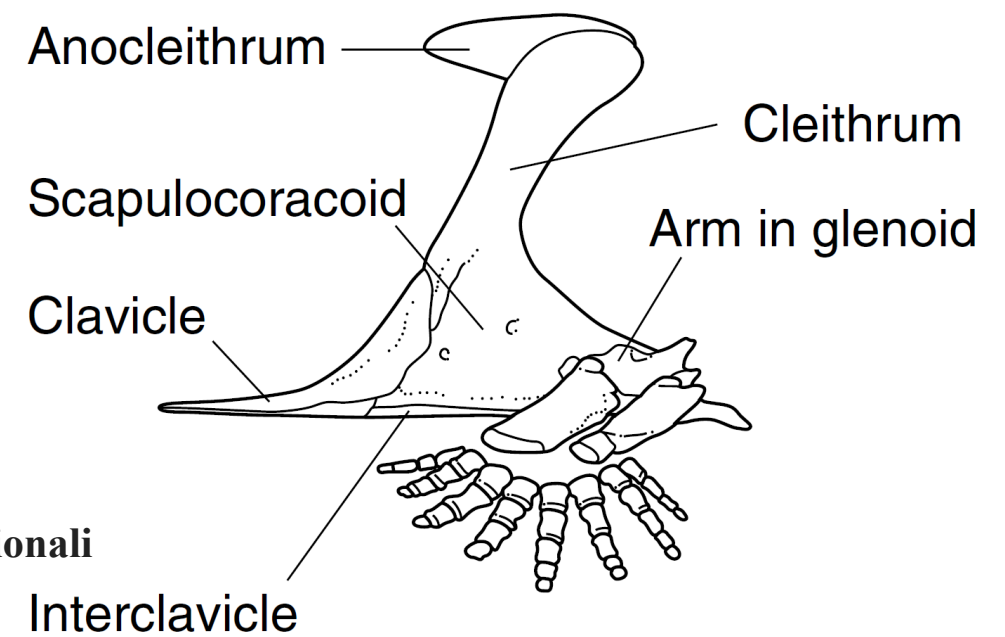
Superclasse Tetrapoda

Genere *Acanthostega*

Le novità (sinapomorfie dei tetrapodi):

1) Arti anteriori e posteriori con 8 dita distinte, completamente formate e funzionali

- Spariscono i lepidotrichi e le scaglie: la pinna è ora un arto a tutti gli effetti.
- Sebbene la conformazione della mano e del piede NON è ancora adatta a camminare, i vantaggi adattativi degli arti con dita (maggiore superficie per appoggiare il peso) avrebbero reso animali come *Acanthostega* **adattati a incursioni più lunghe sulla terraferma**, rispetto agli arti con pinne di *Panderichthys* o *Tiktaalik*.
- In ogni caso, gli arti anteriori non potevano ancora piegarsi al gomito, e quindi non potevano essere portati in posizione portante (in avanti), risultando più adatti a "pagaiare" (come fanno le foche) che a camminare.

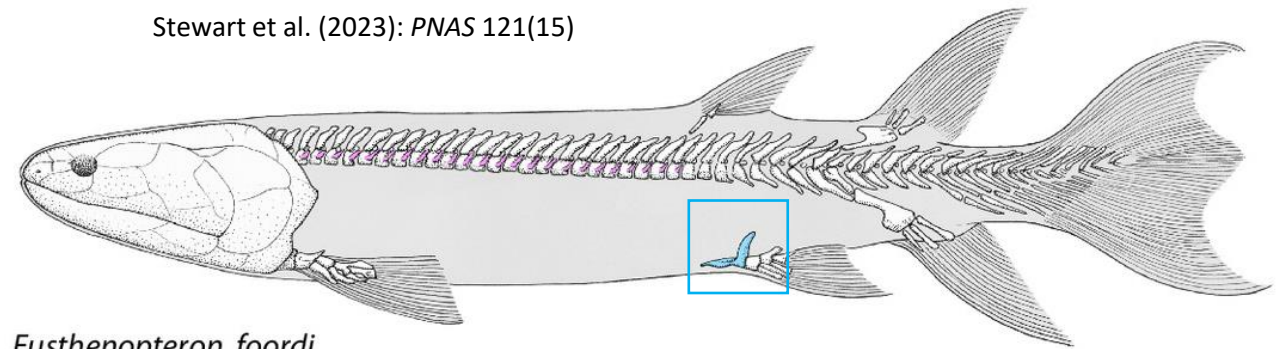


Infraclasse Tetrapodomorpha

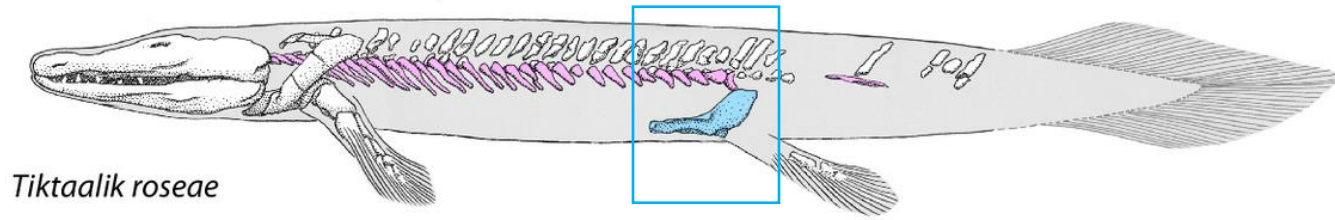
Superclasse Tetrapoda

Genere *Acanthostega*

Stewart et al. (2023): PNAS 121(15)



Eusthenopteron foordi

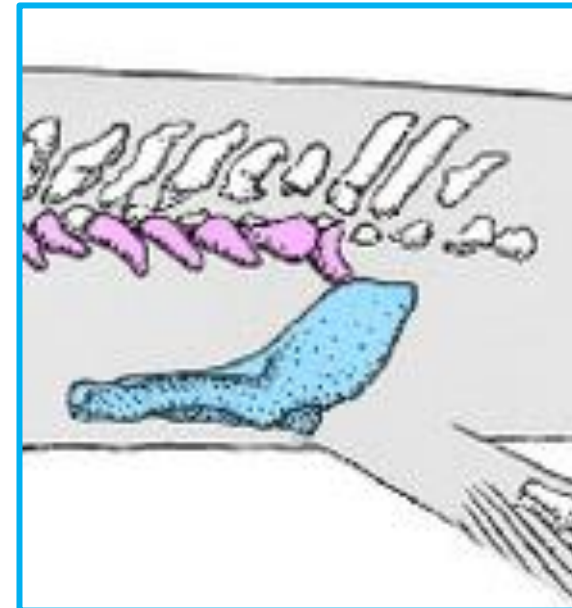


Tiktaalik roseae

2) Il cinto pelvico

Nei pesci (inclusi *Eusthenopteron*, *Tiktaalik* ed *Elpistostege*):

- è una semplice piccola placca cartilaginea o ossea a cui si articolano le pinne pelviche.
- articolazione con la colonna vertebrale assente.



Infraclasse Tetrapodomorpha

Superclasse Tetrapoda

Genere *Acanthostega*

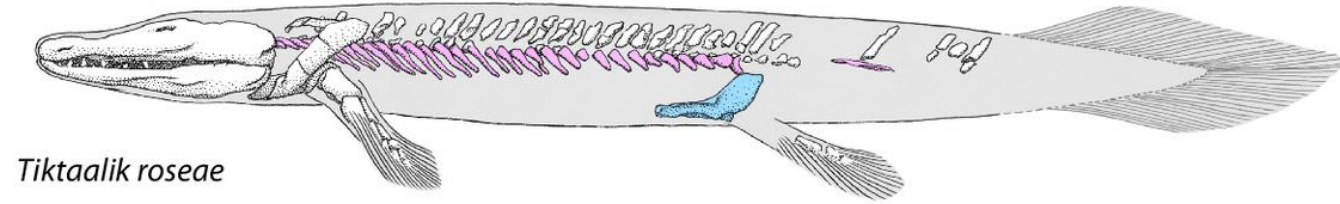
2) Il cinto pelvico

In *Acanthostega*:

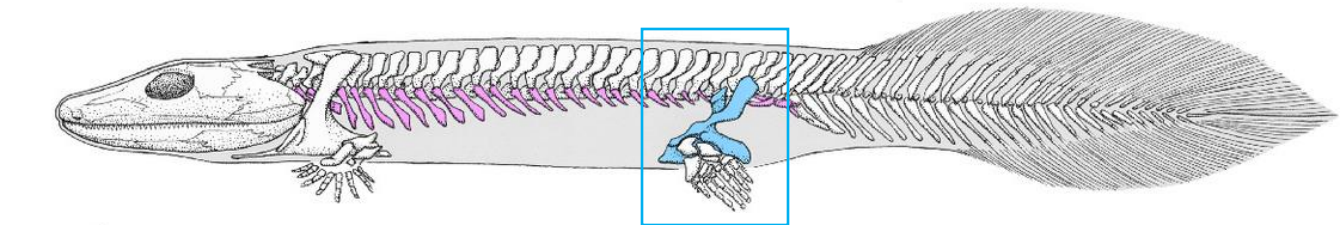
- **articolazione alla colonna vertebrale tramite l'ilio!**
- **il cinto si espande anteriormente (pube) e posteriormente (ischio) per consentire migliori attacchi muscolari**
- **ilio biforcuto per l'attacco della muscolatura degli arti**
- **acetabolo per l'articolazione del femore**

L'articolazione con la colonna avrebbero reso la regione pelvica più forte e attrezzata per contrastare la forza di gravità quando il peso non era supportato dal galleggiamento in ambiente acquatico.

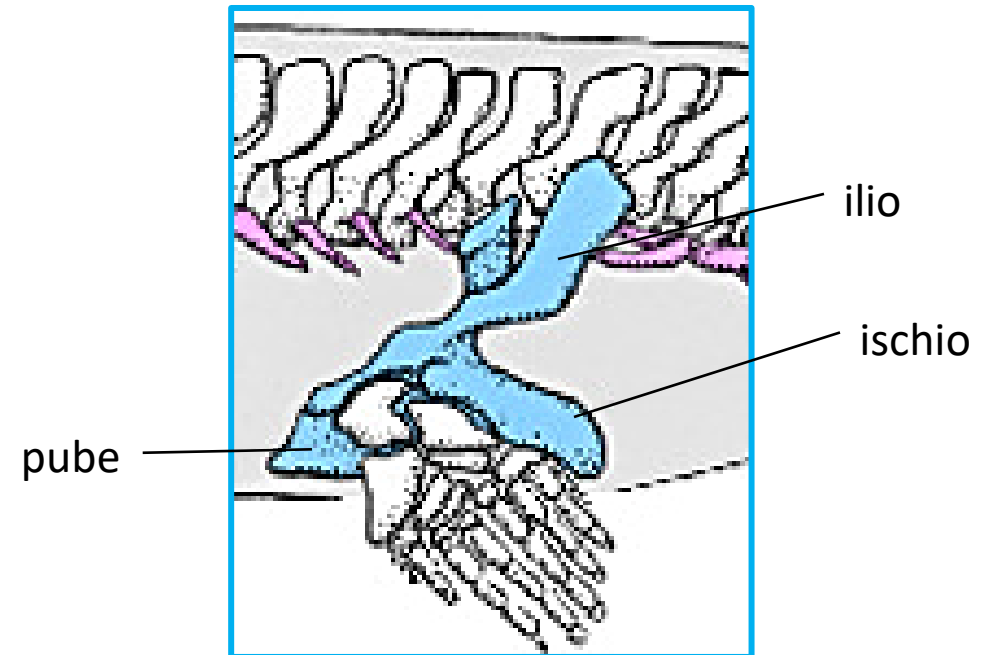
Stewart et al. (2023): *PNAS* 121(15)



Tiktaalik roseae



Acanthostega gunnari



Infraclasse Tetrapodomorpha

Superclasse Tetrapoda

Genere *Acanthostega*

3) Denti differenziati

Mascella superiore e palato:

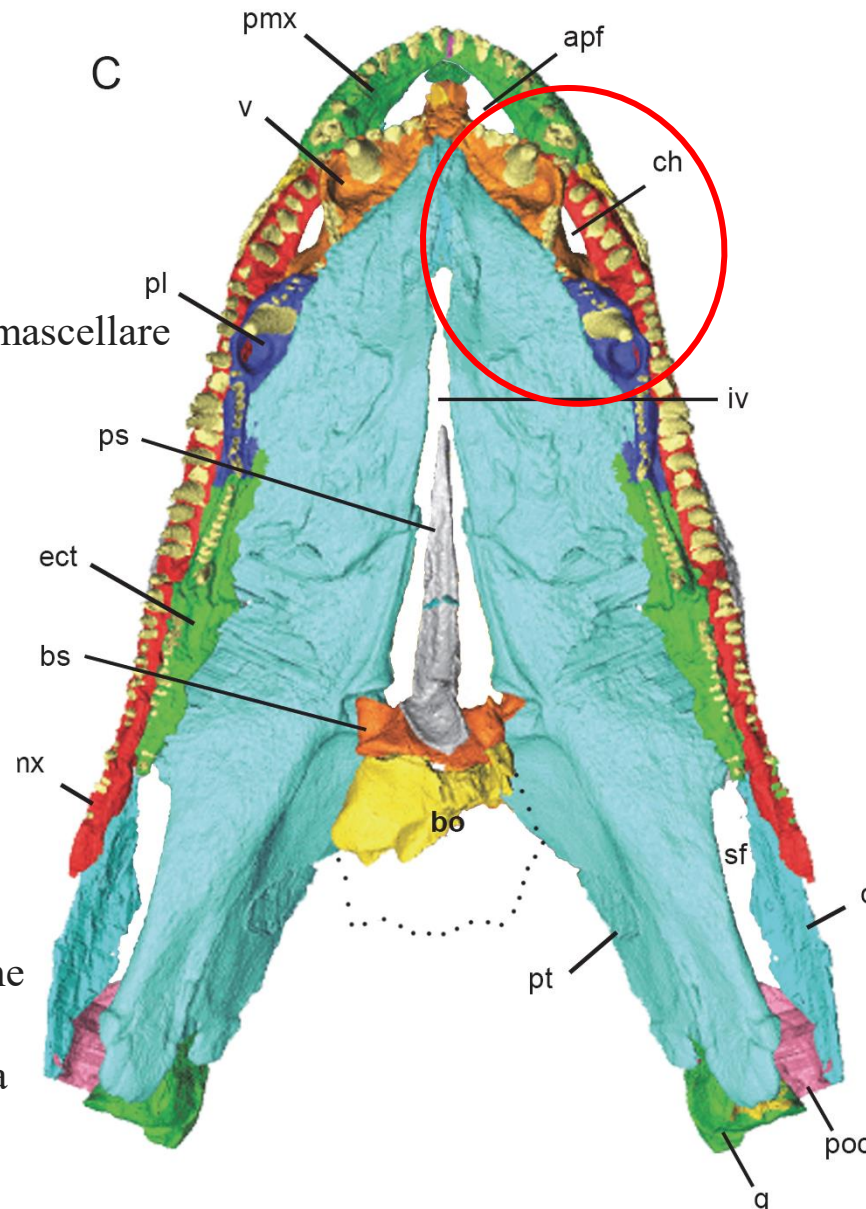
- denti esterni: piccoli e numerosi su premascellare e mascellare
- denti interni: grandi zanne su vomere e palatino

Mandibola:

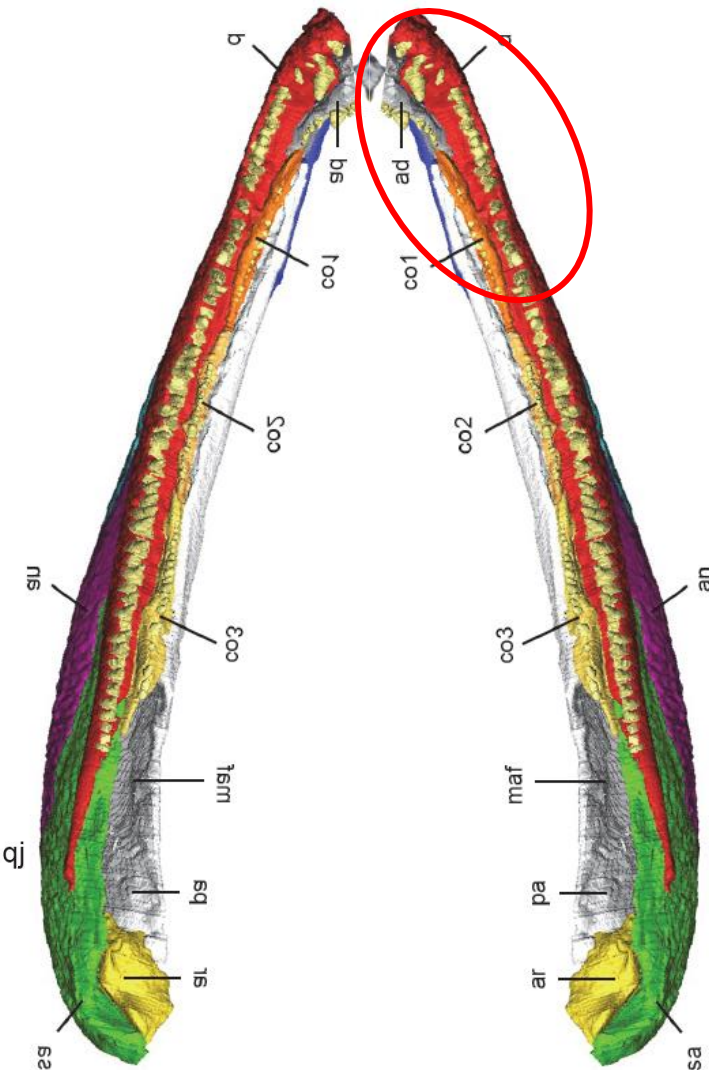
- denti su tutto l'arco mandibolare
- zanne nella sinfisi del dentale

Questa differenziazione dentale corrisponde forse a un **cambiamento della dieta**, che passa da un'alimentazione esclusivamente in acqua ad un'alimentazione con la testa sopra l'acqua o sulla terraferma.

Mascelle superiori e palato



Mandibole



Infraclasse Tetrapodomorpha

Superclasse Tetrapoda

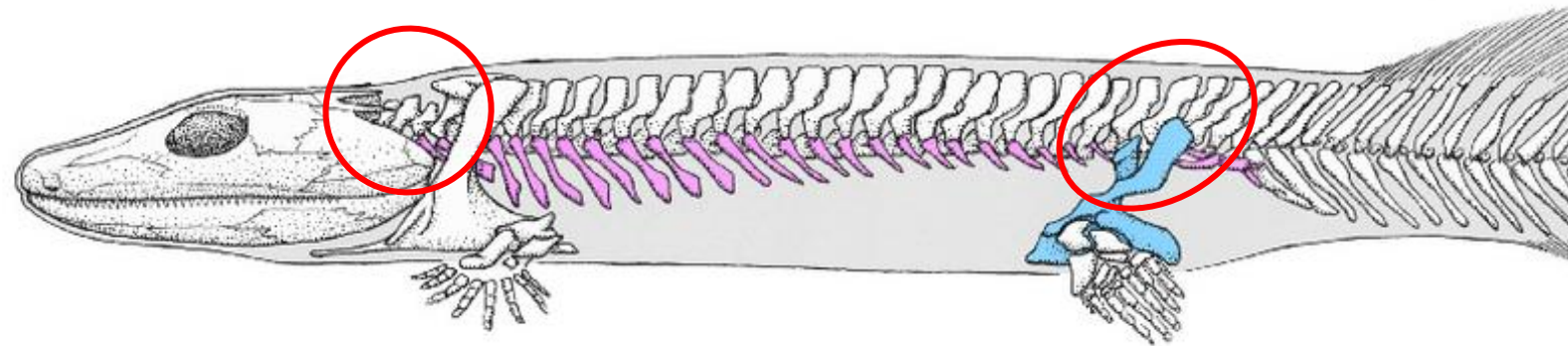
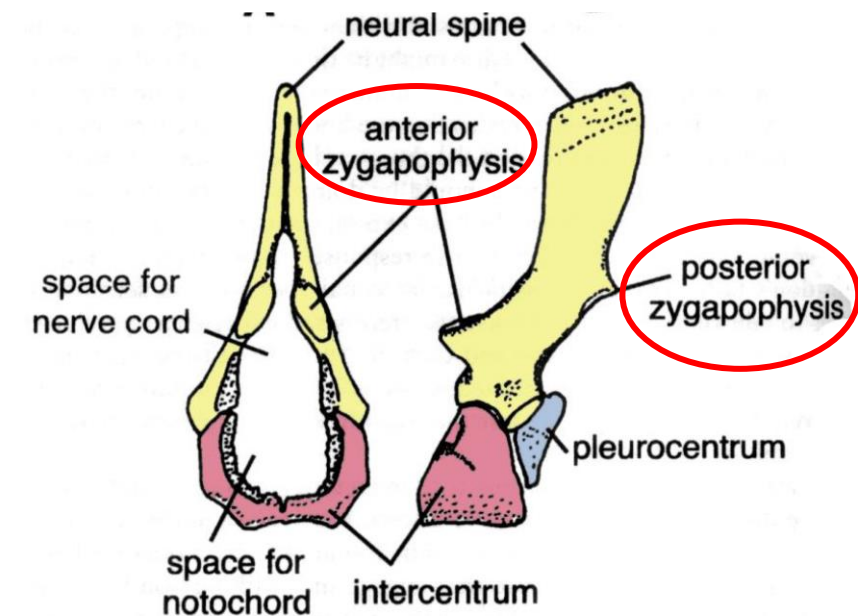
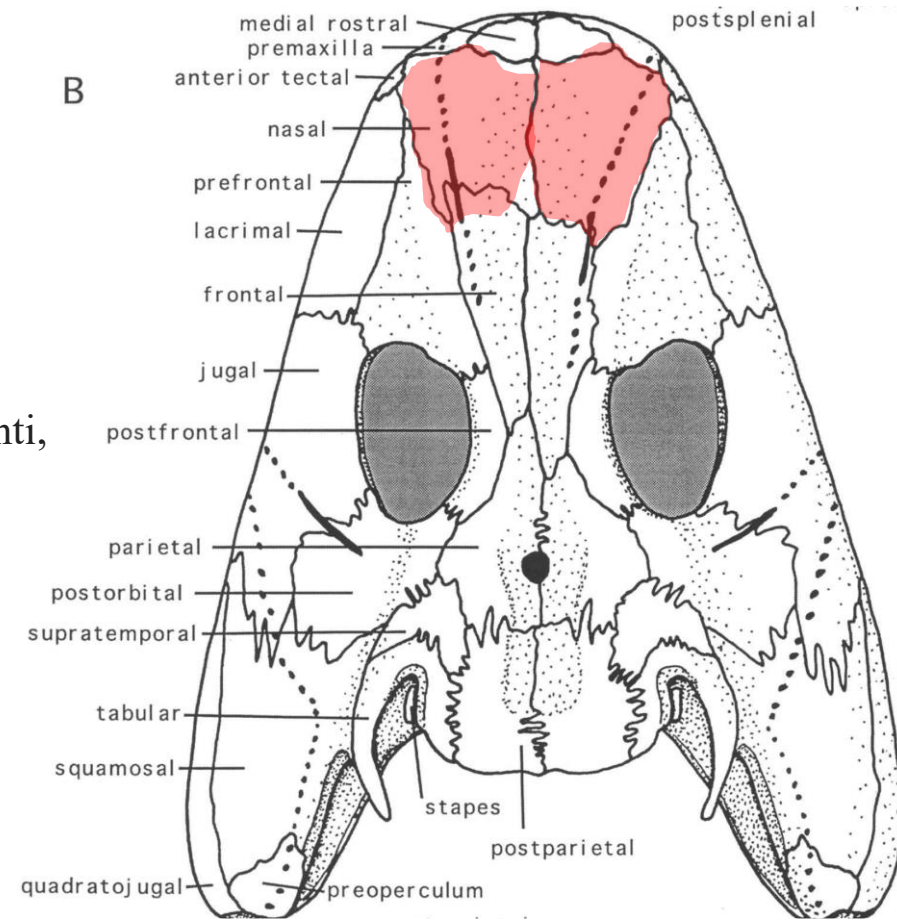
Genere *Acanthostega*

4) Ossa nasali ampie

5) Pre- e postzigapofisi sulle vertebre, che si articolano a quelle adiacenti, rendono la colonna vertebrale più robusta e ne limitano il movimento laterale

6) Osso sacro rudimentale (vertebre semi-fuse)

7) Vertebre cervicali modificate (per una maggiore mobilità della testa)



Acanthostega gunnari

Infraclasse Tetrapodomorpha

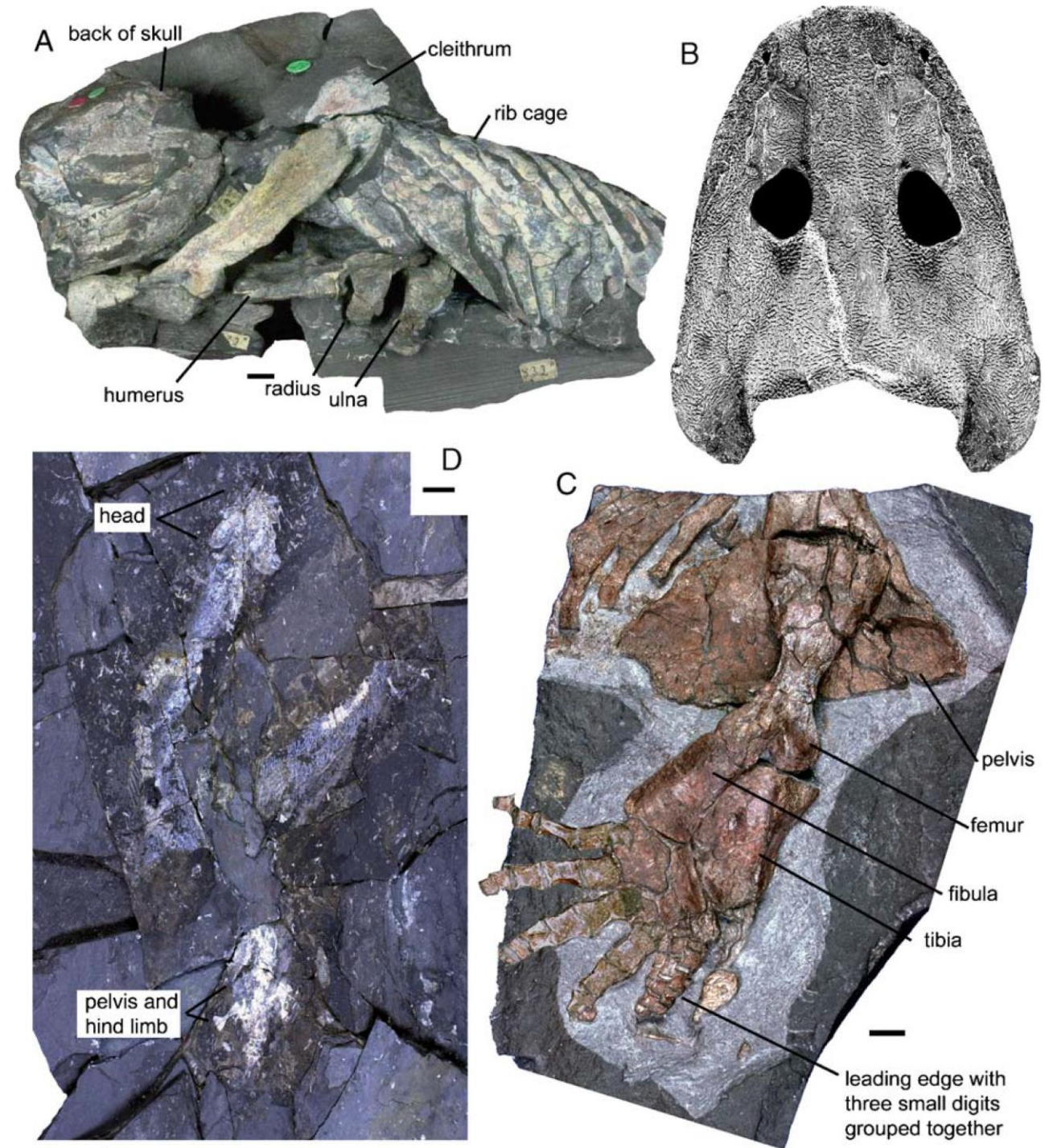
Superclasse Tetrapoda

Genere *Ichthyostega*

Devoniano Sup., 365 Ma, Groenlandia

Caratteri distintivi:

- 7 dita (si stanno riducendo per arrivare a 5!)
- Meno ossa nella mandibola e nel cinto scapolare.

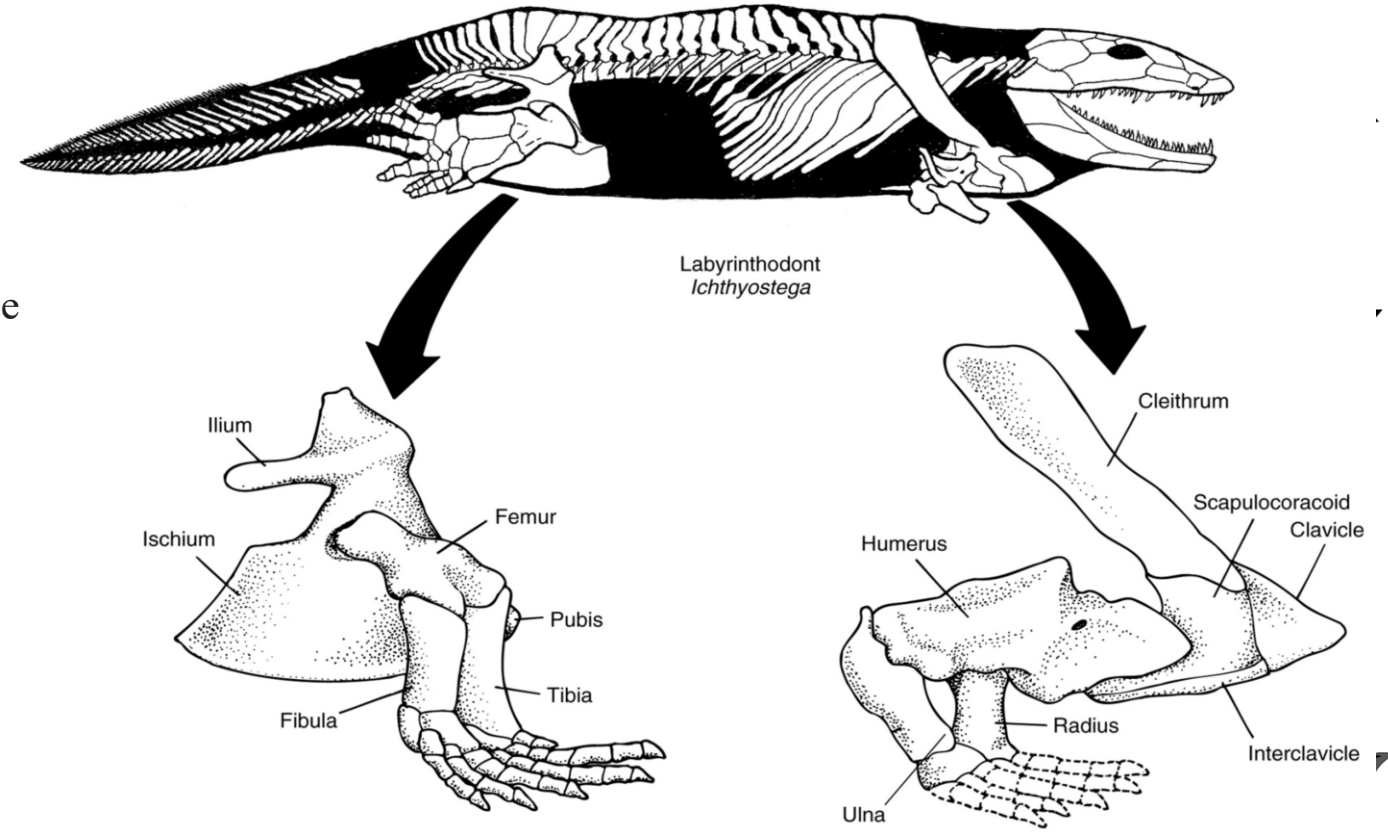


Infraclasse Tetrapodomorpha

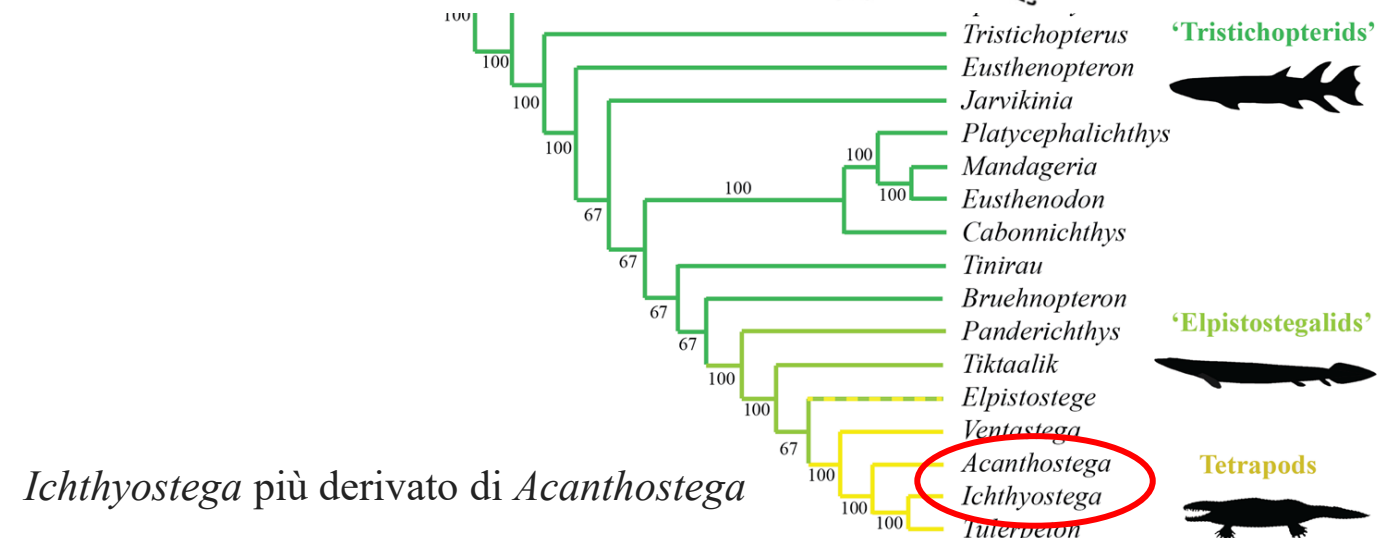
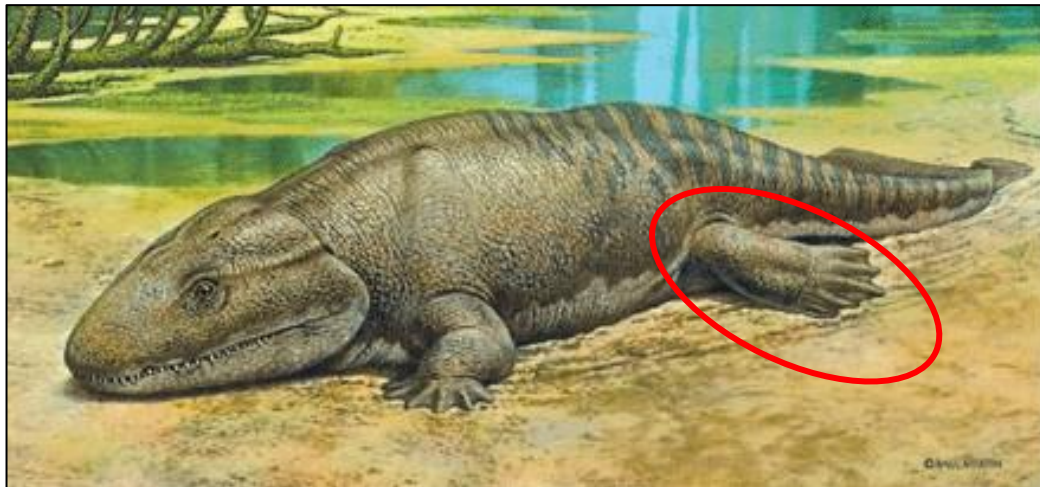
Superclasse Tetrapoda

Genere *Ichthyostega*

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display



- **Costole più grandi e massicce** (maggiore sostegno e protezione degli organi)
- **Ulna più grande del radio**
- **Arti anteriori danno più sostegno sulla terraferma**
- **Arti posteriori come pagaie** (si muoveva come le foche ?)



Ichthyostega più derivato di *Acanthostega*

Paleoecologia di *Acanthostega* e *Ichthyostega*: terrestri o acquatici ?

Saltuariamente sulla terraferma grazie a:

- costole robuste (protezione e sostegno organi)
- cinto pelvico articolato alla colonna vertebrale
- inizio fusione vertebre sacrali
- pre- e postzigapofisi sulle vertebre che rendono la colonna vertebrale più robusta e adatta a sostenere il peso del corpo.





Modo di vita comunque ancora prevalentemente acquatico:

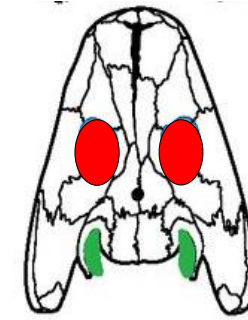
- ‘mani’ e ‘piedi’ ancora ampi simili a pagaie
- orientamento delle articolazioni non ancora funzionale
- coda lunga, alta e compressa lateralmente
- vertebre alte, ancora da pesce
- branchie ancora funzionali in *Acanthostega*
- occhi e spiracoli dorsali



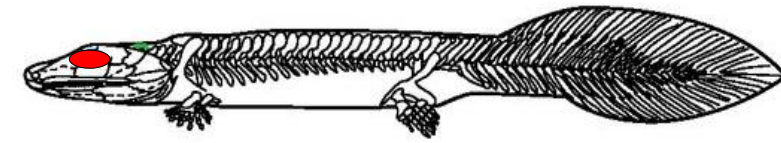
Paleoecologia di *Acanthostega* e *Ichthyostega*: terrestri o acquatici ?

- Il fatto che i primi tetrapodi come *Acanthostega* e *Ichthyostega* fossero ancora più adatti al nuoto che non alla terraferma è un'altra dimostrazione che le zampe si erano in realtà evolute inizialmente per.... nuotare meglio!!
- Inoltre occhi e spiracoli respiratori diventano grandi e si spostano dorsalmente ben prima della comparsa degli arti e della conquista della terraferma.
- Ne consegue che ...

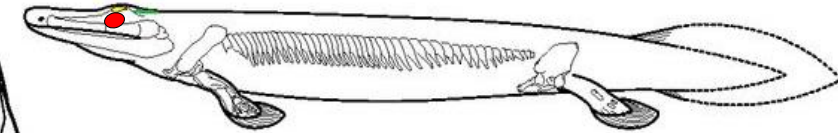
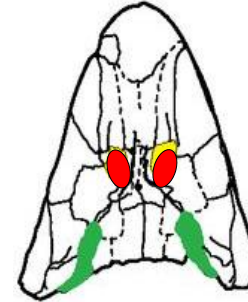
 orbite
 spiracoli respiratori



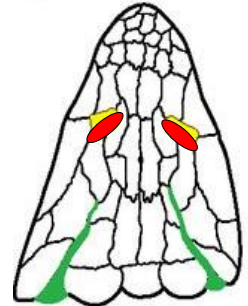
Pederpes



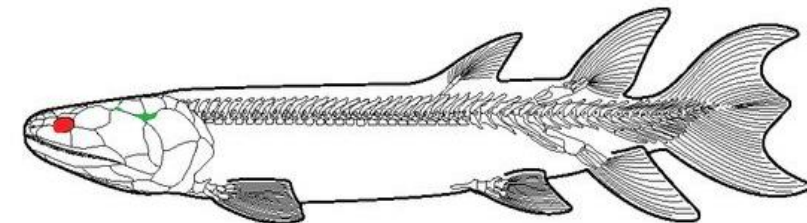
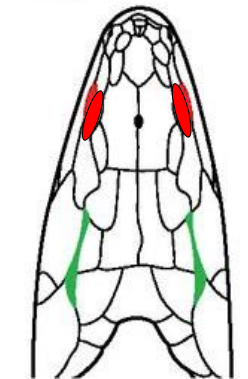
Acanthostega



Tiktaalik



Panderichthys



Eusthenopteron



La conquista della terraferma è stata probabilmente
la casuale conseguenza di una serie concatenata di eventi:

- Un problema: la riduzione del tenore di ossigeno in acqua
- Una scoperta «inattesa»: una nuova fonte di cibo sulla terraferma



6.8.3 Verso la terrestrialità definitiva

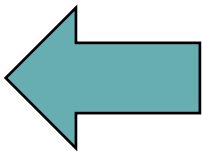


"Eryops in Carboniferous swamp"
Copyright © Walter Myers
<http://www.arcadiastreet.com>

IL CARBONIFERO (359-299 Ma)

Permian			Lopingian		Changhsingian	254.14 ±0.07
					Wuchiapingian	259.51 ±0.21
			Guadalupian		Capitanian	264.28 ±0.16
					Wordian	266.9 ±0.4
					Roadian	273.01 ±0.14
			Cisuralian		Kungurian	283.5 ±0.6
					Artinskian	290.1 ±0.26
					Sakmarian	293.52 ±0.17
					Asselian	298.9 ±0.15
Carboniferous			Pennsylvanian	Upper	Gzhelian	303.7 ±0.1
					Kasimovian	307.0 ±0.1
				Middle	Moscovian	315.2 ±0.2
				Lower	Bashkirian	323.2 ±0.4
			Mississippian	Upper	Serpukhovian	330.9 ±0.2
				Middle	Visean	346.7 ±0.4
				Lower	Tournaisian	358.9 ±0.4
Devonian			Upper	Famennian	372.2 ±1.6	
				Frasnian	382.7 ±1.6	
			Middle	Givetian	387.7 ±0.8	
				Eifelian	393.3 ±1.2	
			Lower	Emsian	407.6 ±2.6	
				Pragian	410.8 ±2.8	
				Lochkovian		

Il nome **Carbonifero**, coniato dai geologi William Conybeare e William Phillips nel 1822, significa "portatore di carbone" (dal latino *carbō* e *ferō*) poiché sono di questo periodo i più grandi giacimenti di carbon fossile.

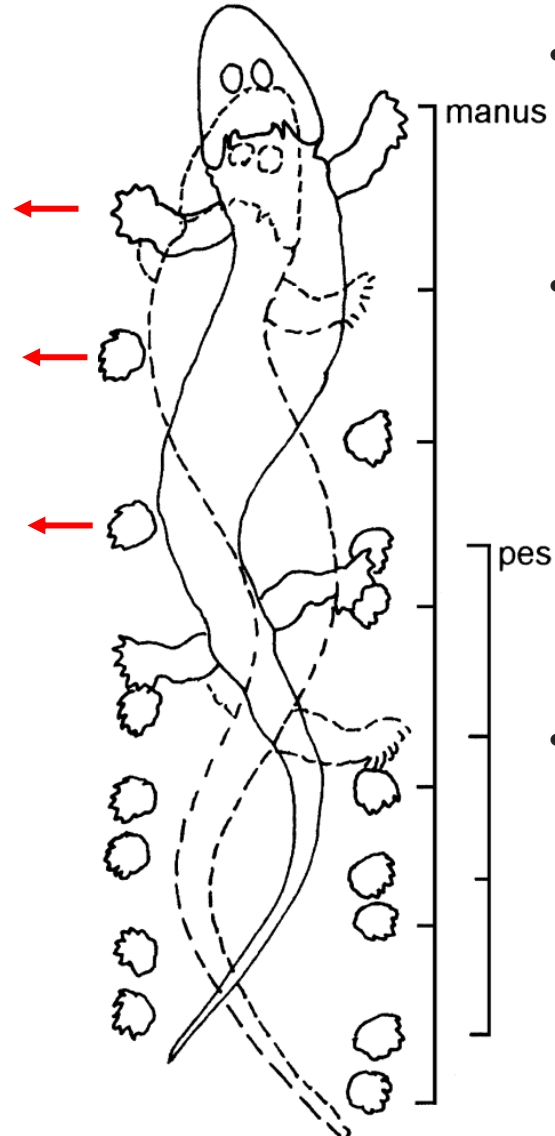


La vita terrestre era già ben consolidata in questo periodo.

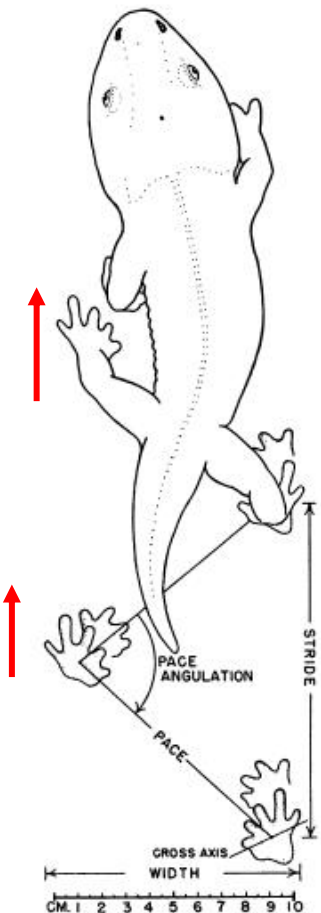
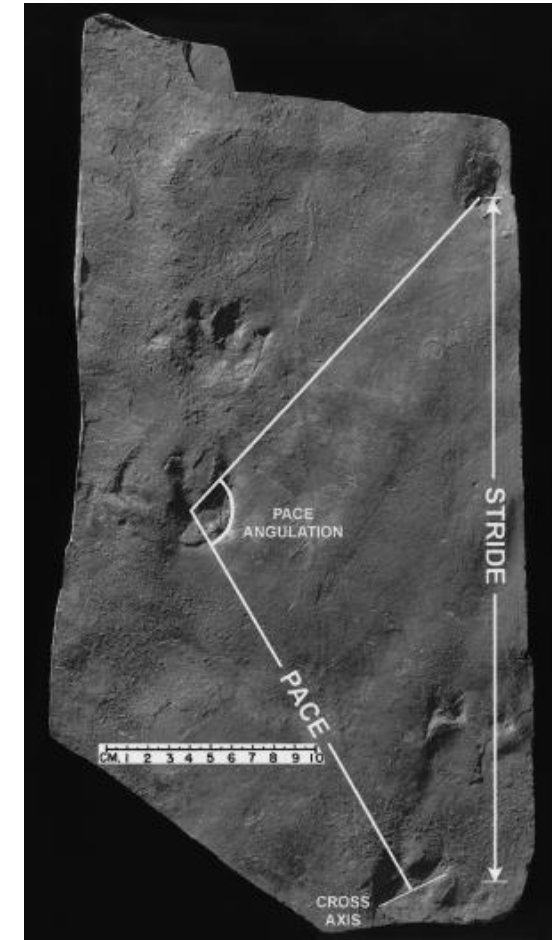
- Le piante vascolari sono rappresentate da briofite, felci, equiseti e conifere.
- Gli insetti hanno evoluto le ali e altri artropodi hanno raggiunto dimensioni enormi (anche 3 metri!).
- Gli anfibi erano i vertebrati terrestri dominanti, di cui un ramo alla fine avrebbe portato ai primi amnioti, vertebrati esclusivamente terrestri.

Verso la terrestrialità definitiva nel Carbonifero, grazie a...

1) L'orientazione definitiva dell'autopodio



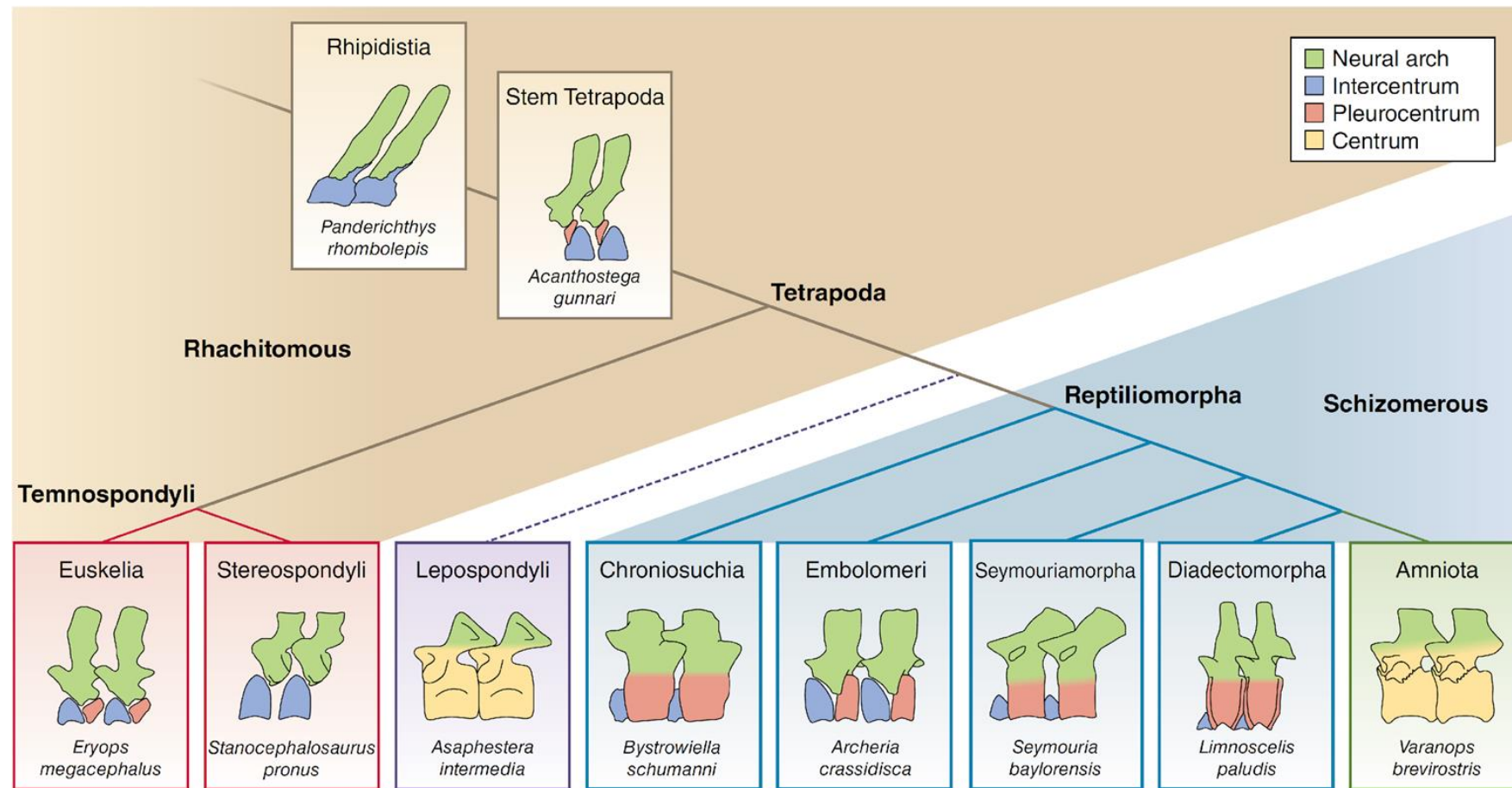
- Nei primi tetrapodi devoniani come *Acanthostega* e *Ichthyostega*, le dita di mani e piedi tendevano a puntare ancora lateralmente, come si evince dall'analisi di tracce fossili.
- Solo 25 Ma più avanti, nel Carbonifero, ha luogo un ulteriore passo verso la terrestrialità definitiva: **l'orientazione dell'autopodio verso la direzione di marcia**, grazie alla torsione dell'omero e del femore.
- La locomozione passerà così da un movimento in cui l'intera colonna vertebrale si muove ancora lateralmente (come nei pesci), a un movimento discontinuo (a scatti) per spingere il corpo in avanti.



Verso la terrestriale definitiva nel Carbonifero, grazie a...

2) Modifiche alla colonna vertebrale

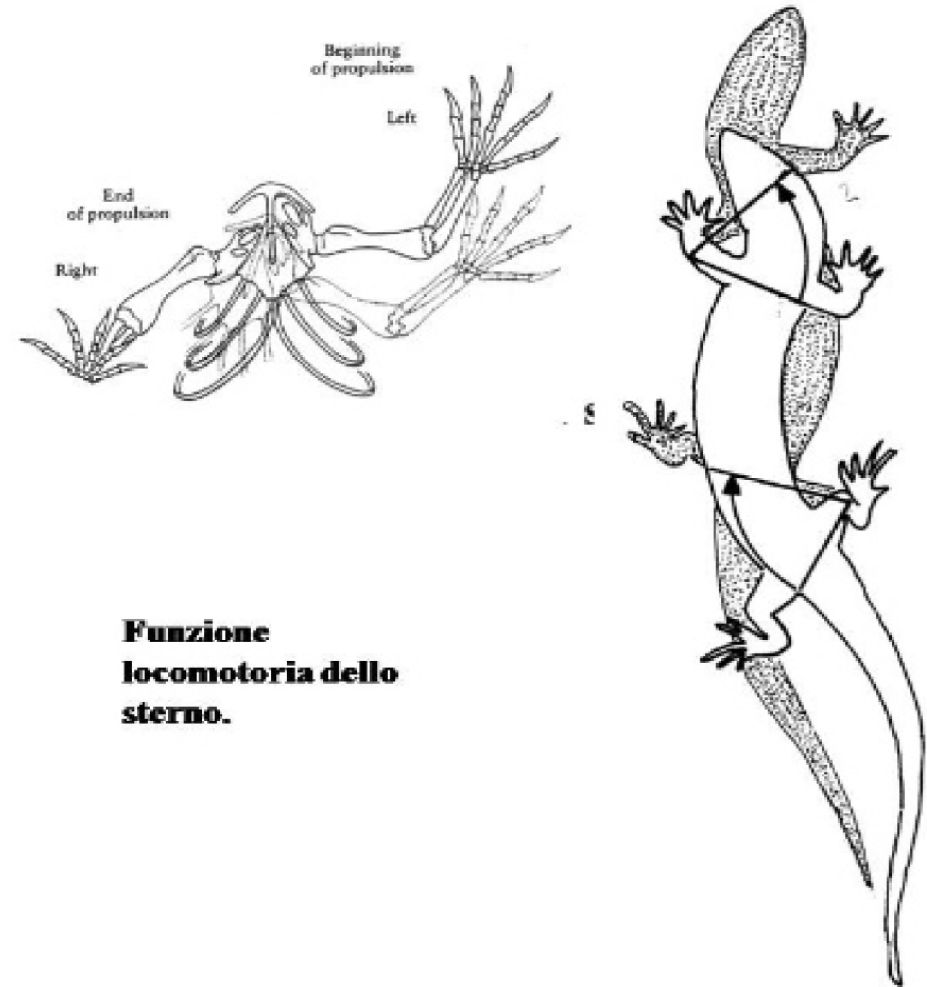
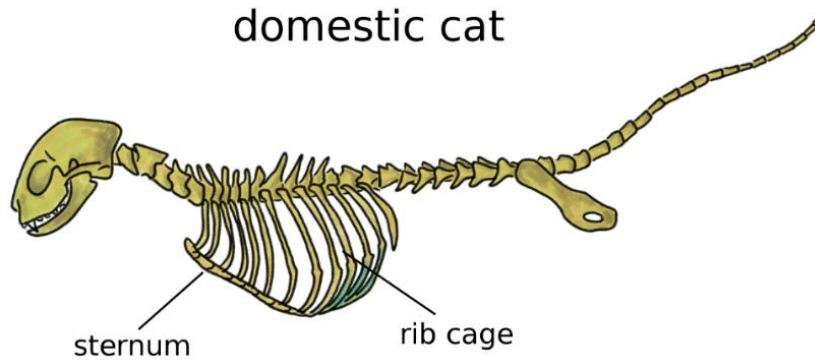
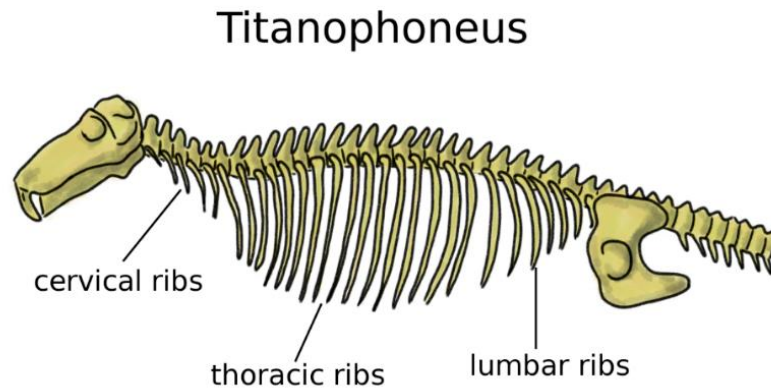
- Nei primi anfibi (es. *Acanthostega*), la vertebra è formata da tre componenti principali: **intercentro** e **pleurocentro** (che costituiscono parti del corpo principale), e l'**arco neurale**, in una condizione chiamata **rachitoma**, in cui l'**intercentro** forma il centro vertebrale e l'**arco neurale** NON è fuso ad esso. Anche i primi "anfibi moderni" Batracomorpha (come i temnospondili) hanno la condizione rachitoma.
- Nell'altro gruppo di tetrapodi, i Reptiliomorpha (che include gli amnioti), il centro vertebrale è formato dal **pleurocentro**, e l'**arco neurale** si articola o fonde ad esso. La condizione è definita **schizomera**.



Verso la terrestriale definitiva nel Carbonifero, grazie a ...

3) Comparsa dello sterno

- La comparsa dello sterno (cartilagineo nei tetrapodi basali, osseo negli amnioti) permette un migliore attacco dei muscoli pettorali: la camminata diventa più efficiente.



4) Differenziazione delle vertebre

- Le vertebre si differenziano in **cervicali** (con comparsa di atlante ed epistrofeo), **toraciche**, **lombari**, **sacrali**, e **caudali**, per assolvere diverse funzioni.

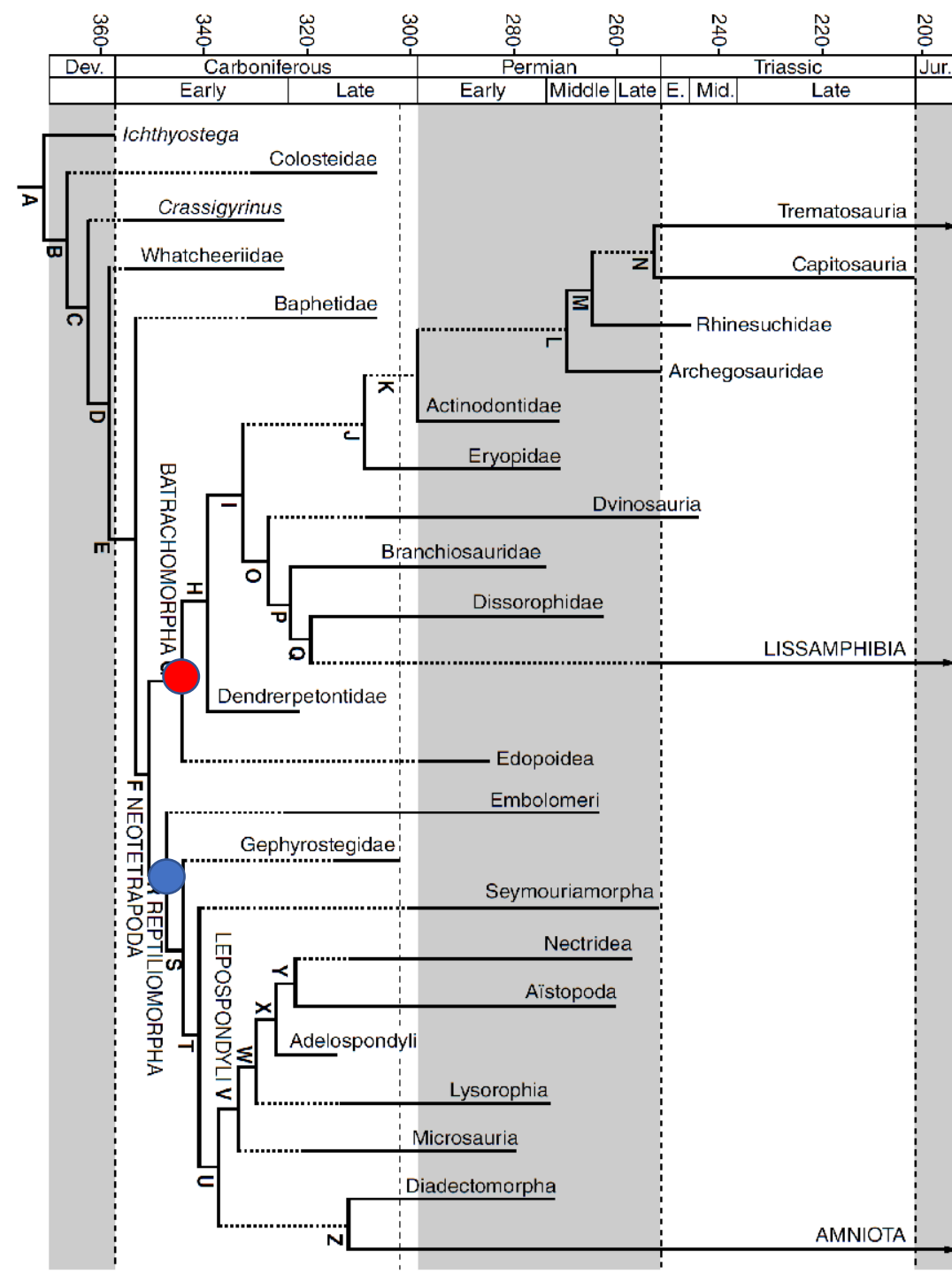
Gli anfibi del Carbonifero

Durante il Carbonifero i tetrapodi diversificarono rapidamente, dando vita a circa 40 famiglie raggruppate in due gruppi principali di:

- **Batrachomorpha**: includono gli anfibi temnospondili (J) e il gruppo (O) che darà origine agli anfibi moderni (Lissamphibia).
- **Reptiliomorpha**: include gli anfibi lepospondili (V) e il gruppo (Z) che darà origine agli amnioti (rettili, uccelli, mammiferi).

Entrambi i gruppi sono caratterizzati da:

- 5 dita (o meno)
- Orbite circolari e non più di forma ellittica
- Ampia scapola
- Notocorda esclusa dal neurocranio
- Perdita della linea laterale anche del cranio
- Perdita del canale sensoriale mandibolare



Gli anfibi del Carbonifero

Superclasse Tetrapoda

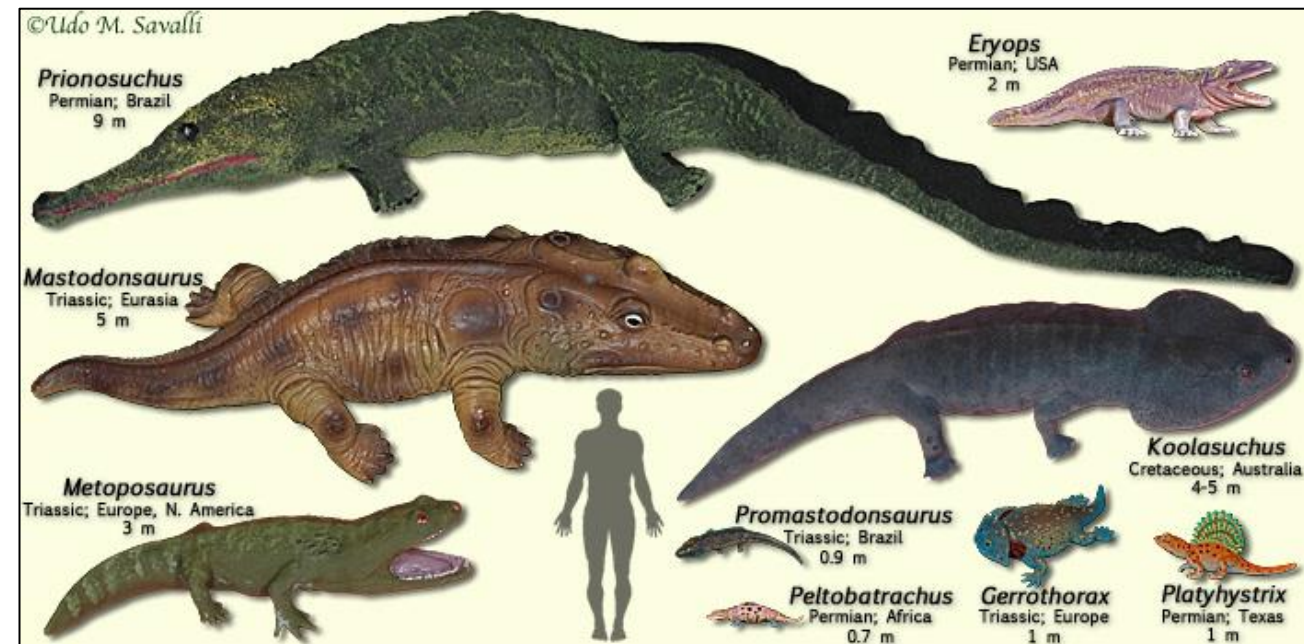
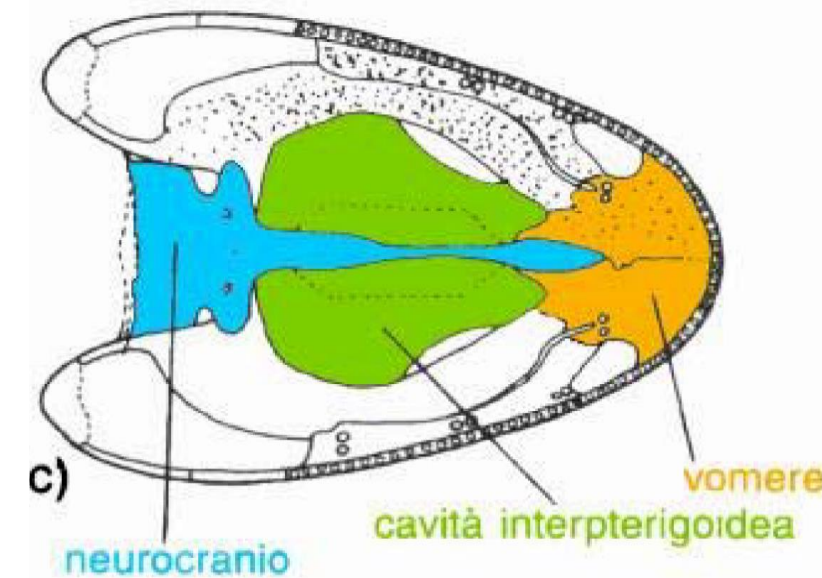
clade **Batrachomorpha**



Carbonifero - Attuale

- Testa grande, arrotondata; con grandi denti mascellari e palatali.
- Arti e cinti robusti, con autopodio orientato verso la direzione di marcia e con 4 dita
- Palato con: ampia apertura al centro (**cavità interpterigoidea**) entro cui si inserisce un lungo **processo del neurocranio**, e un paio di **vomeri appiattiti**.
- Staffa sottile per la conduzione del suono.

Dei Batrachomorphi fanno parte i "**Temnospondyli**", 300 specie vissute dal Carbonifero al Cretaceo Inferiore (330-120 Ma) e i moderni anfibi (**Lissamphibia**) che includono cecilie (Gymnophiona), salamandre (Urodela), e rane (Anura) e che si distinguono per i **denti bicuspidati e pedicellati** (corona con due cuspidi separata dalla radice da tessuto fibroso).



Gli anfibi del Carbonifero

Superclasse Tetrapoda

clade **Reptiliomorpha**

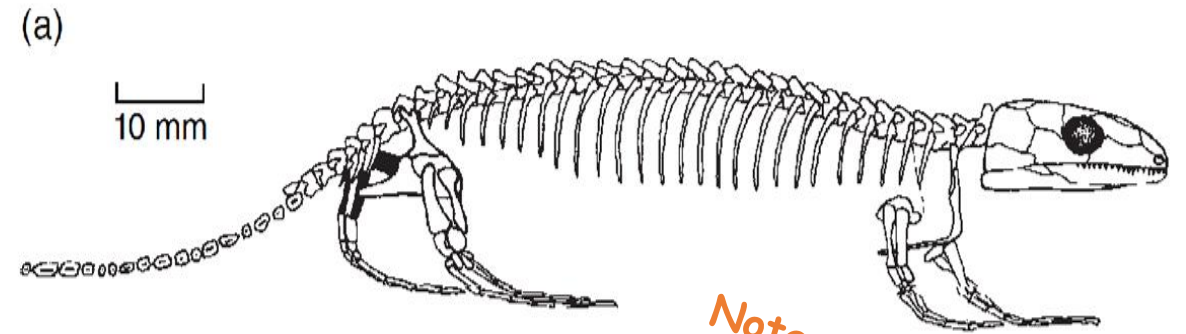
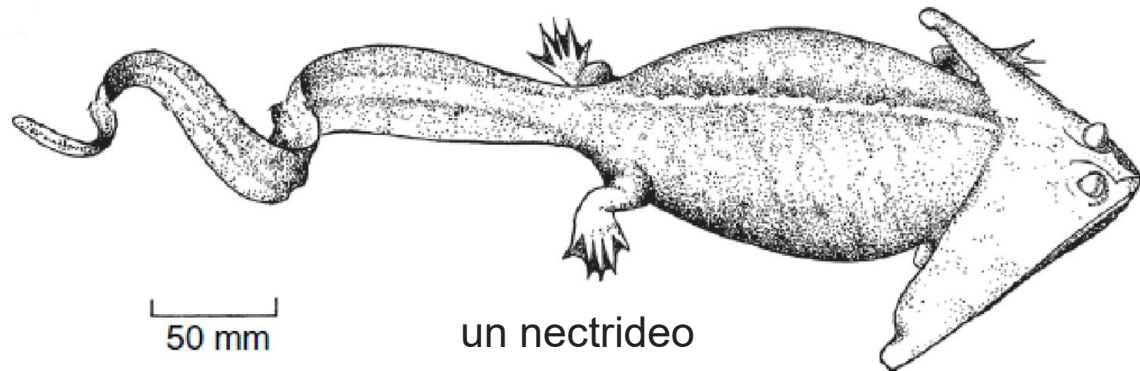
Classe **Lepospondyli**

Carbonifero - Permiano Sup.

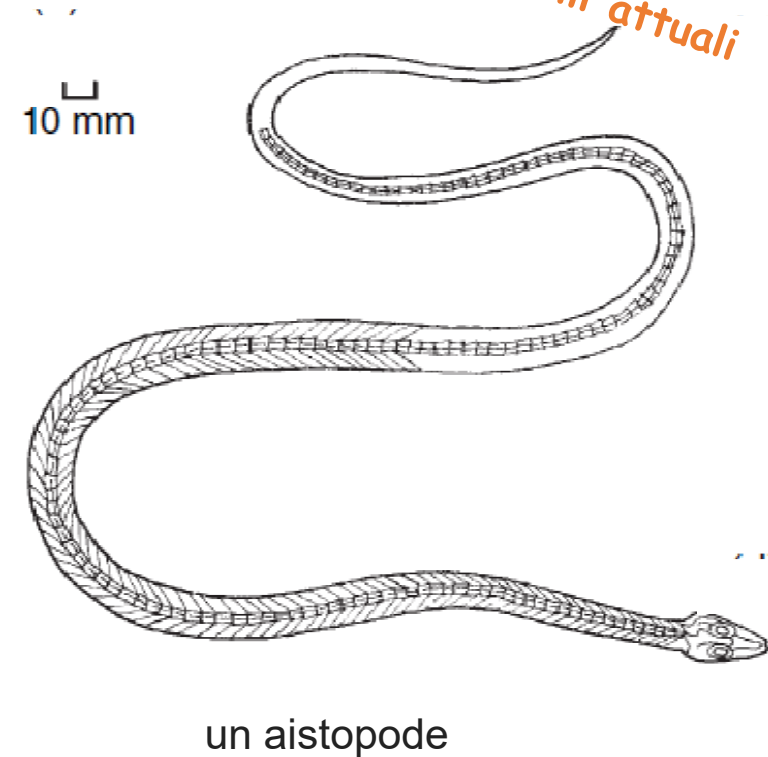
- Costituiscono il più grande gruppo di anfibi estinti.
- Di questi, i **microsauri** erano prevalentemente terrestri, con proporzioni da lucertola, con arti potenti.

Denti corti, adatti a perforare e schiacciare lo spesso esoscheletro di artropodi.

- Altri come i **nectridei** (acquatici) avevano un cranio espanso a forma di V.
- Altri come gli **aistopodi** erano simili agli attuali serpenti (convergenza).



*Notare la convergenza
evolutiva con i rettili attuali*



Gli anfibi del Carbonifero

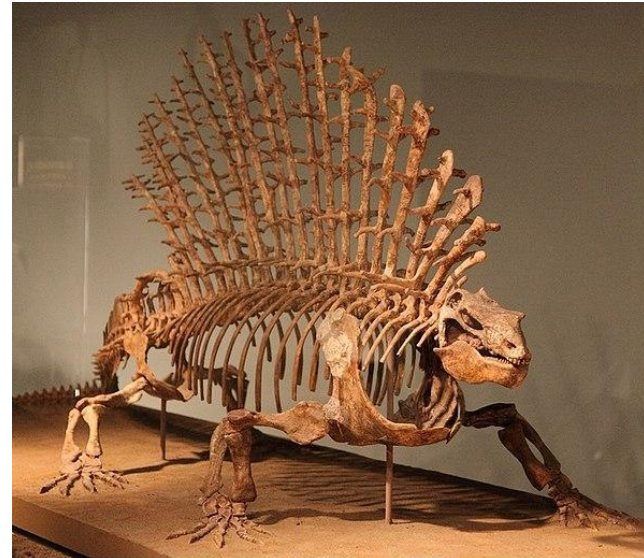
Superclasse Tetrapoda

clade **Reptiliomorpha**

clade **Amniota**

Carbonifero - Attuale

- L'altro gruppo di reptiliomorfi, il clade **Amniota**, costituisce oggi il più grande gruppo di tetrapodi viventi che si distingue per la comparsa di una nuova acquisizione che consentirà la conquista definitiva dell'ambiente terrestre... ovvero....



6.8.4 L'uovo amniotico





Amphibians



Turtles



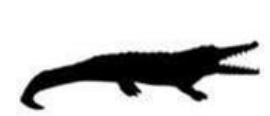
Lizards



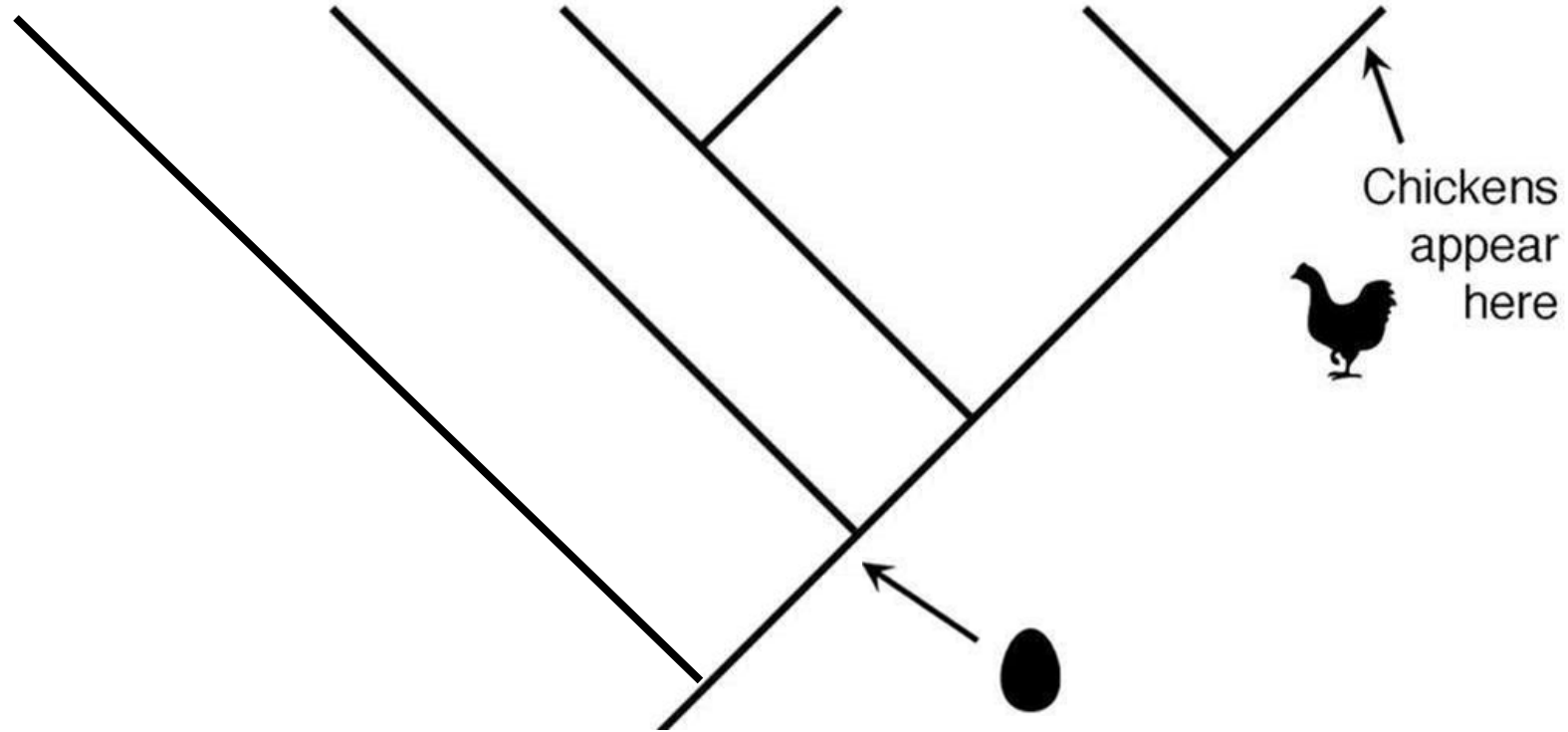
Snakes



Crocodiles



Birds



Chickens
appear
here

(amniotic) eggs
already existed here

L'ultimo passo verso terrestriale: l'uovo amniotico

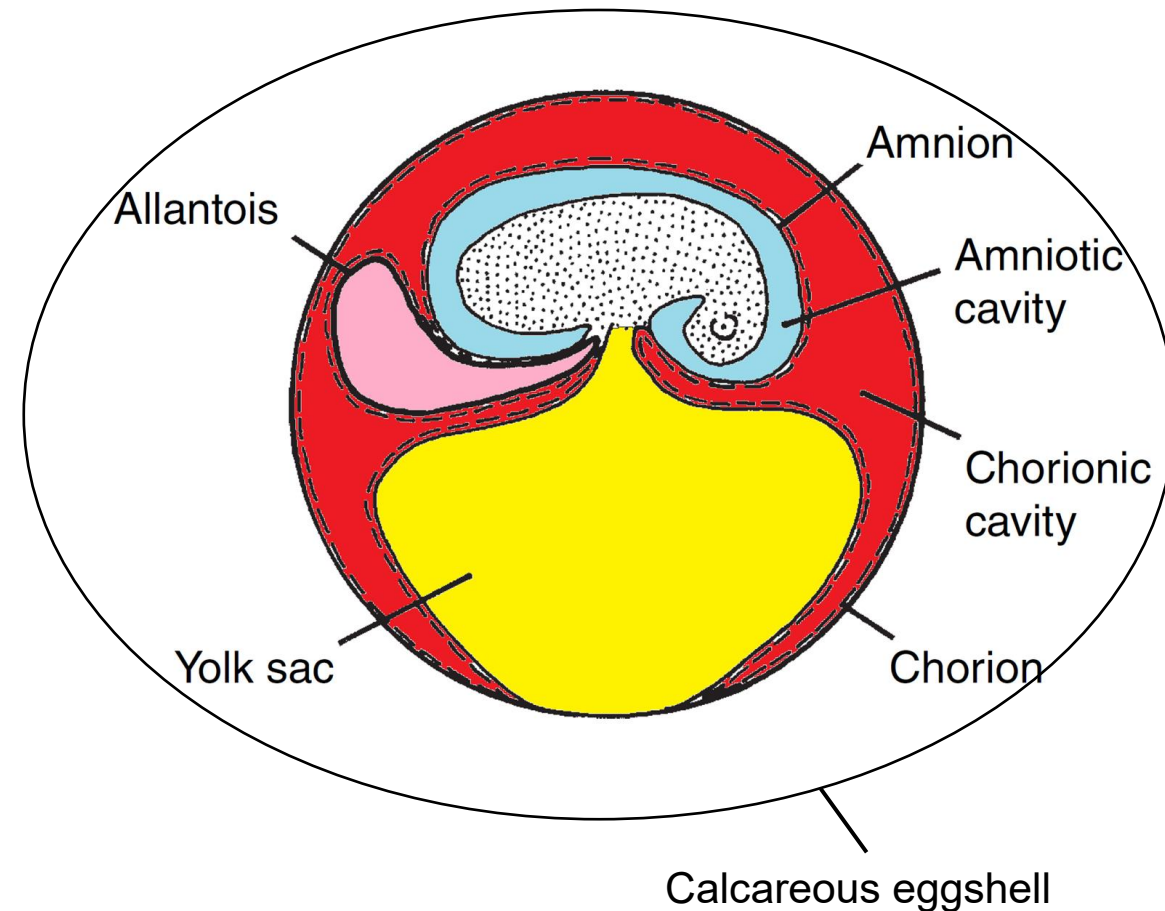
L'uovo amniotico è stato la tappa fondamentale per consentire ai tetrapodi di riprodursi e crescere in ambiente terrestre, consentendo all'embrione di svilupparsi completamente fino alla schiusa sulle terre emerse.

L'uovo degli amnioti, detto amniotico o cleidoico (“chiuso”) presenta due aspetti fondamentali:

1) Guscio semi-permeabile, di solito calcareo, che consente all'ossigeno di entrare e alla CO₂ di uscire, mantenendo all'interno i liquidi.

2) Membrane extraembrionali, ossia membrane specializzate “esterne” all'embrione:

- l'**amnion**, racchiude e protegge l'embrione.
- l'**allantoide**, forma un sacco che è coinvolto negli scambi respiratori e ha il compito di deposito degli scarti (inclusa la CO₂).
- il **sacco del tuorlo**, pieno di sostanze nutritive e acqua.
- il **corion** (circonda l'embrione e le altre membrane), svolge un ruolo di protezione e di scambio dei gas.



L'ultimo passo verso terrestriale: l'uovo amniotico

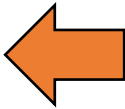
I vantaggi dell'uovo amniotico

- Liberazione dalla dipendenza dall'acqua per la riproduzione.
- I piccoli sono protetti dai predatori fino ad uno stadio di sviluppo molto più avanzato.
- Anche la riproduzione può ora avvenire sulla terraferma: la fecondazione interna diviene essenziale.
- Consente agli embrioni di svilupparsi più rapidamente e in misura maggiore prima della schiusa.
- Nessuna concorrenza per le pozze d'acqua (in cui i girini degli anfibi dovevano maturare).
- Deponendo meno uova rispetto a pesci e anfibi, vi è un minore dispendio energetico.

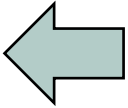


Il "primo" uovo

Permian			Lopingian		Changhsingian 🚩	254.14 ±0.07
					Wuchiapingian 🚩	259.51 ±0.21
			Guadalupian		Capitanian 🚩	264.28 ±0.16
					Wordian 🚩	266.9 ±0.4
					Roadian 🚩	273.01 ±0.14
			Cisuralian		Kungurian	283.5 ±0.6
					Artinskian 🚩	290.1 ±0.26
					Sakmarian 🚩	293.52 ±0.17
					Asselian 🚩	298.9 ±0.15
			Carboniferous			Pennsylvanian
Kasimovian	307.0 ±0.1					
Middle	Moscovian	315.2 ±0.2				
	Lower	Bashkirian 🚩				
Mississippian	Upper	Serpukhovian				330.9 ±0.2
	Middle	Visean 🚩				346.7 ±0.4
	Lower	Tournaisian 🚩				358.9 ±0.4
Devonian			Upper	Famennian 🚩	372.2 ±1.6	
				Frasnian 🚩	382.7 ±1.6	
			Middle	Givetian 🚩	387.7 ±0.8	
				Eifelian 🚩	393.3 ±1.2	
			Lower	Emsian 🚩	407.6 ±2.6	
				Pragian 🚩	410.8 ±2.8	
				Lochkovian 🚩		



L'uovo amniotico fossile più antico risale al Permiano Inferiore (299-273 Ma).



Tuttavia, l'uovo amniotico doveva essere già comparso nel Carbonifero Superiore, dal momento che i primi scheletri con caratteri già da amniote, rappresentati da *Hylonomus* e *Paleothyris* (i primi rettili) provengono da rocce di 312 milioni di anni fa del Canada.

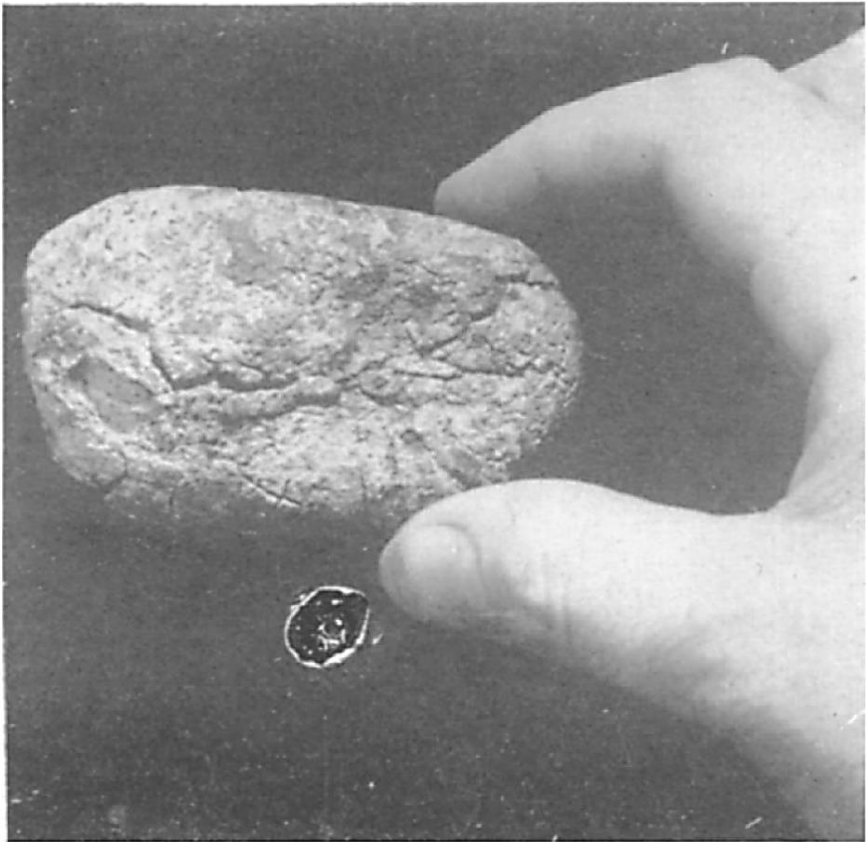
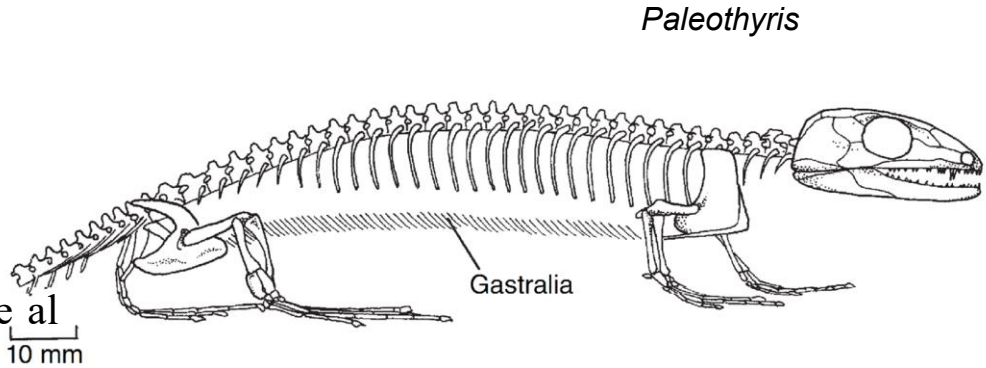


Fig. 3. The oldest known amniote egg, from the Lower Permian of Texas. Romer (1957) *The Scientific Monthly* 85.

Superclasse Tetrapoda

clade Reptiliomorpha

clade **Amniota**

- Gruppo monofiletico originatosi forse nel Carbonifero Inferiore.
- Dal Carbonifero Superiore troviamo già due linee filetiche distinte:

Reptilia
amnioti
anapsidi, euriapsidi e
diapsidi
(includono gli uccelli)



Synapsida
amnioti synapsidi
(includono i mammiferi)

Caratteri degli amnioti

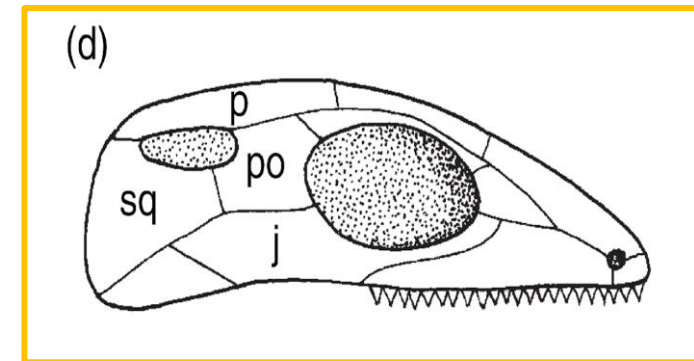
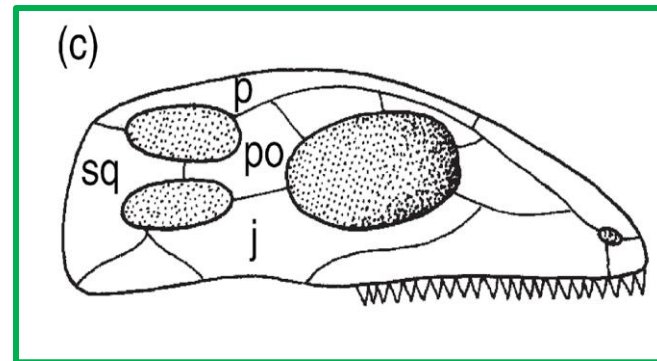
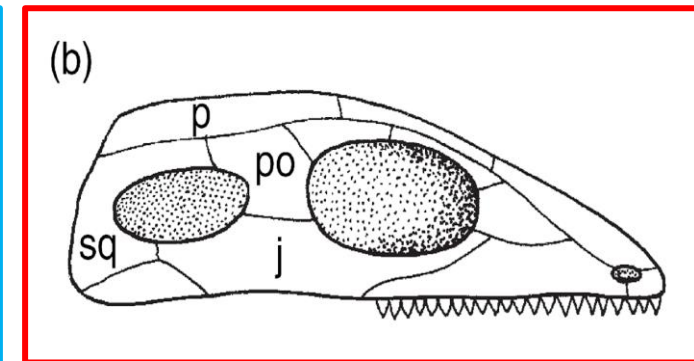
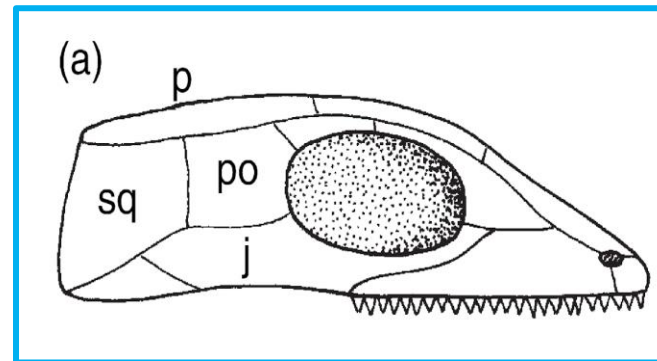
I diversi gruppi di amnioti si distinguono tra loro principalmente in base alla struttura del cranio e in particolare **dal numero e disposizione delle finestre temporali** (NB: le seguenti categorie rappresentano condizioni o tipologie, non cladi).

a) **Condizione anapsida**: finestre temporali assenti. Condizione che si riscontra in diverse linee di amnioti (es. †*Hylonomus*, †*Paleothyris*, †*Parareptilia*, e Testudines, le attuali tartarughe e testuggini).

b) **Condizione sinapsida**: una sola finestra (inferiore) circondata da postorbitale, squamoso, e jugale. Condizione che si ritrova nei soli Sinapsida, la linea filetica che conduce ai mammiferi (compresi).

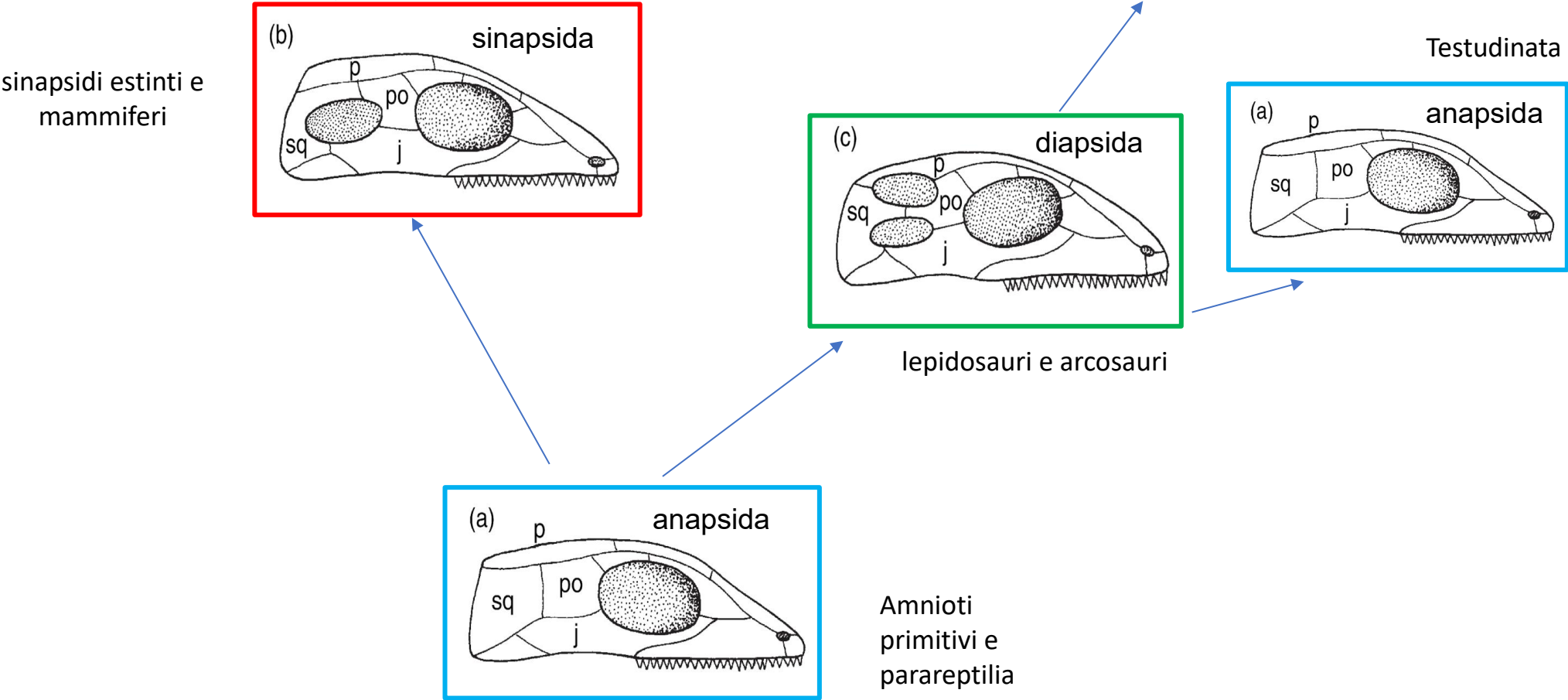
c) **Condizione diapsida**: due finestre (inferiore e superiore). Condizione che si ritrova nei Diapsida, il clade che contiene Lepidosauria (lucertole, serpenti, e rincocefali) e Archosauria (†*crurotarsi*, coccodrilli, †*pterosauri*, †*dinosauri*, e uccelli).

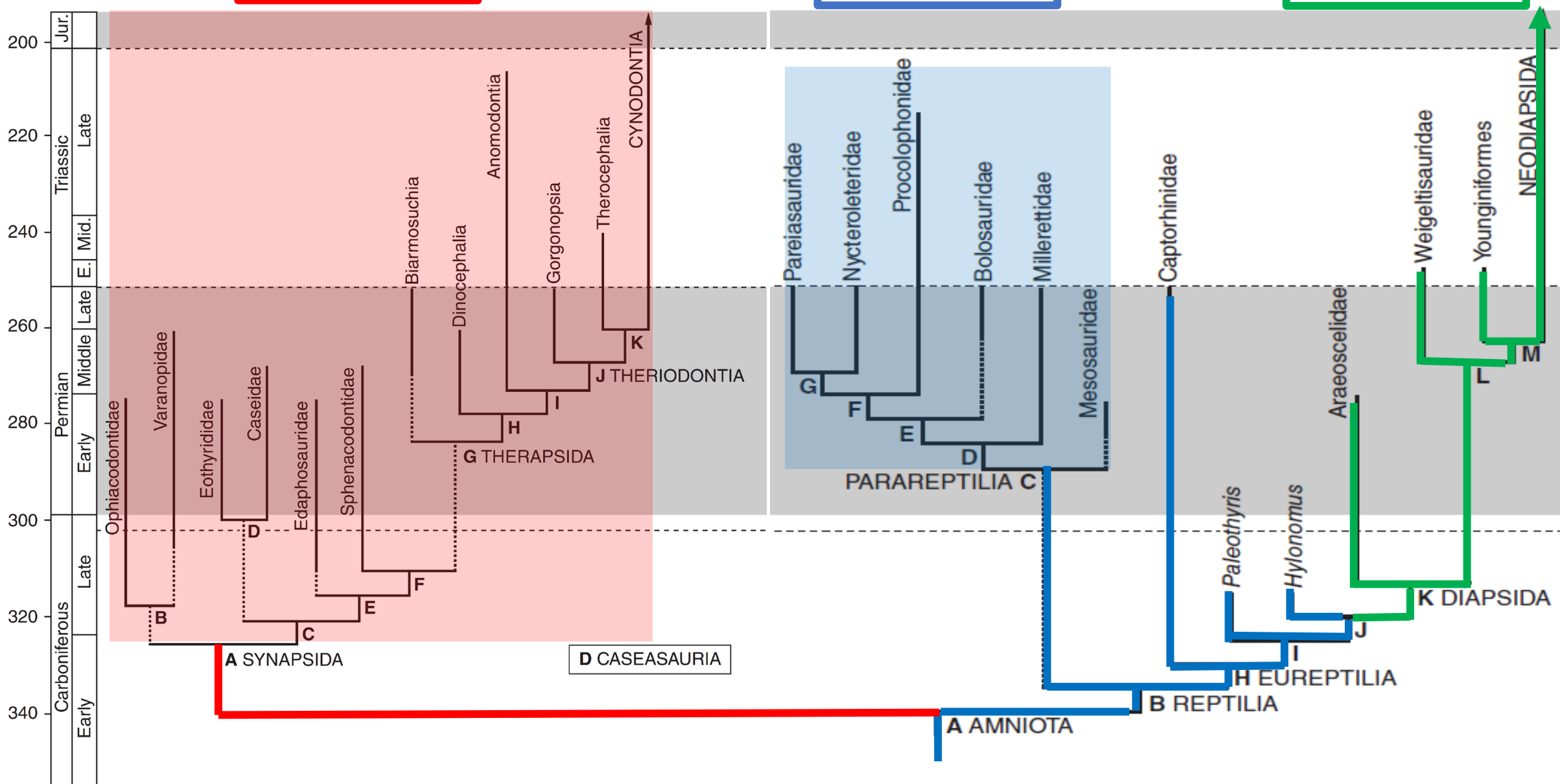
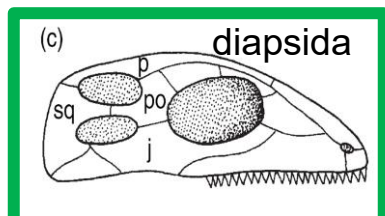
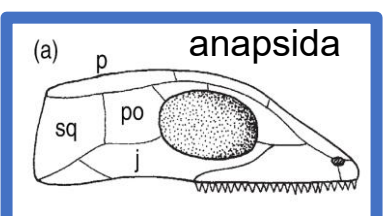
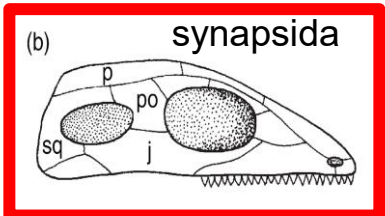
d) **Condizione euriapsida**: una sola finestra (superiore). Condizione che si riscontra in diversi gruppi di rettili marini mesozoici. Deriva dalla condizione diapsida per chiusura della finestra inferiore.

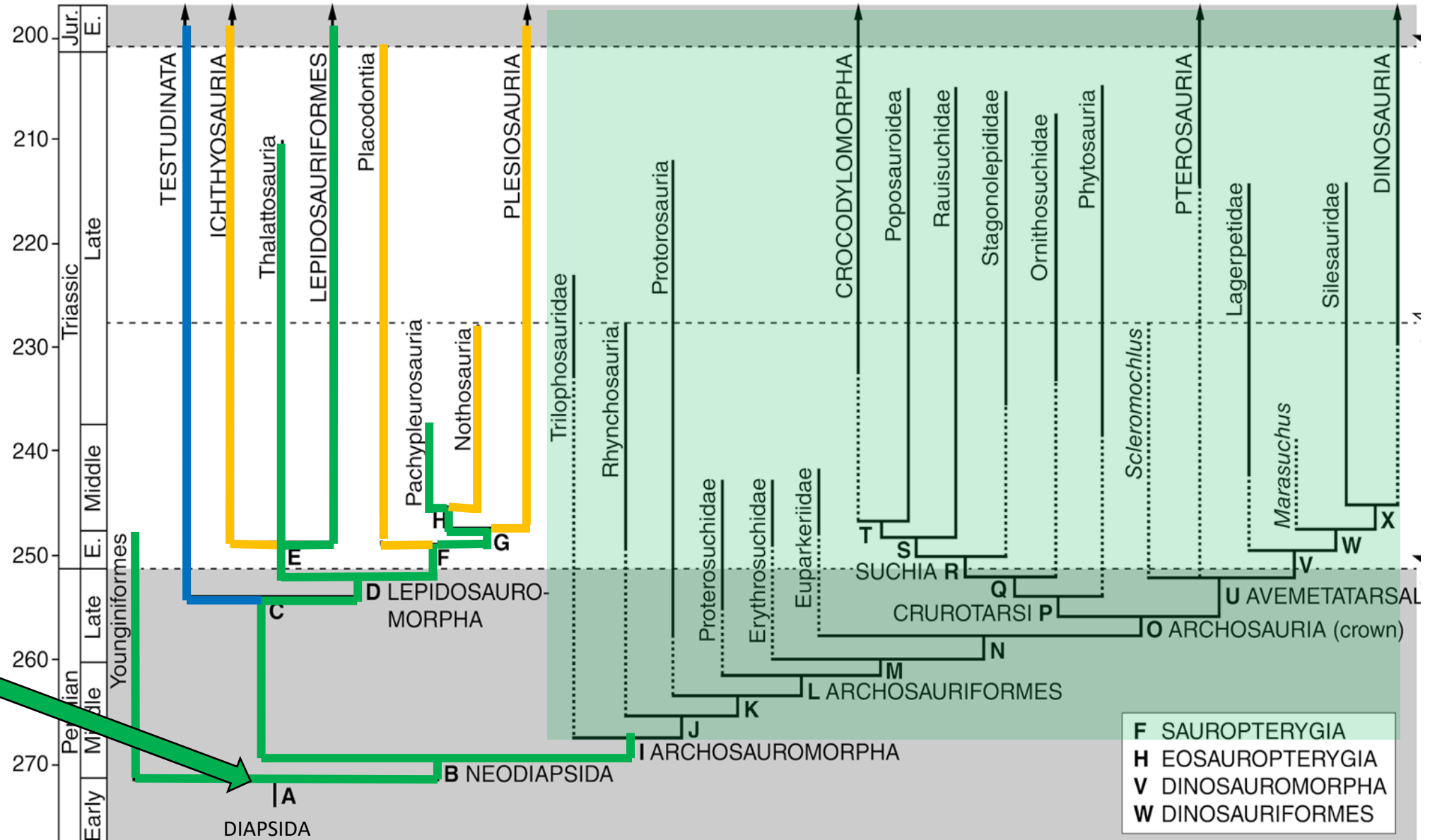
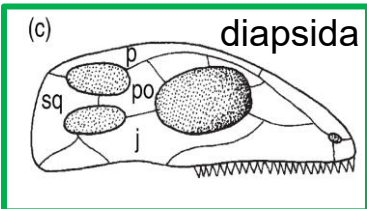
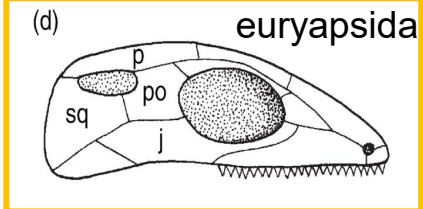
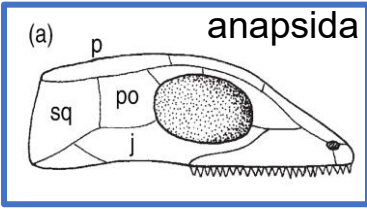


Caratteri degli amnioti

Mappando questo carattere sulle filogenesi più recenti di Amniota, risulta che la condizione anapsida (senza finestre) è la condizione ancestrale degli amnioti primitivi, dalla quale si sarebbero evolute la sinapsida e quella diapsida (e da questa l'euriapsida e quella secondariamente anapsida di Testudinata per chiusura di una o entrambe le finestre).







6.9 L'età dei rettili

