

Capitolo 15

Le origini dei vertebrati

I cordati

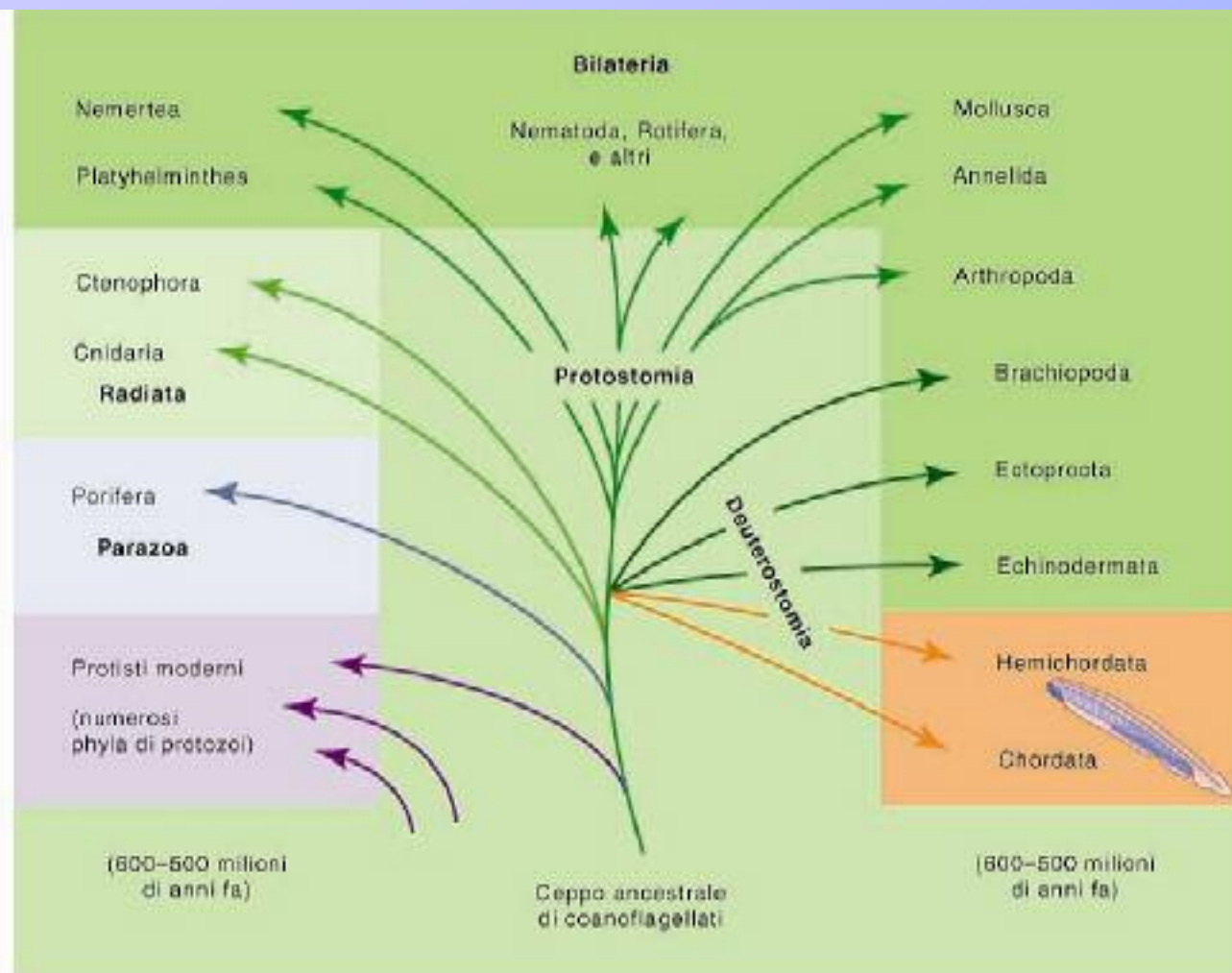


Figura 14.2

Relazioni filogenetiche fra gli emicordati e i cordati. Gli emicordati e i cordati (marcati in arancione) sono deuterostomi distanti fra loro, derivati da un comune antenato diblastico o triblastico, non ancora scoperto.

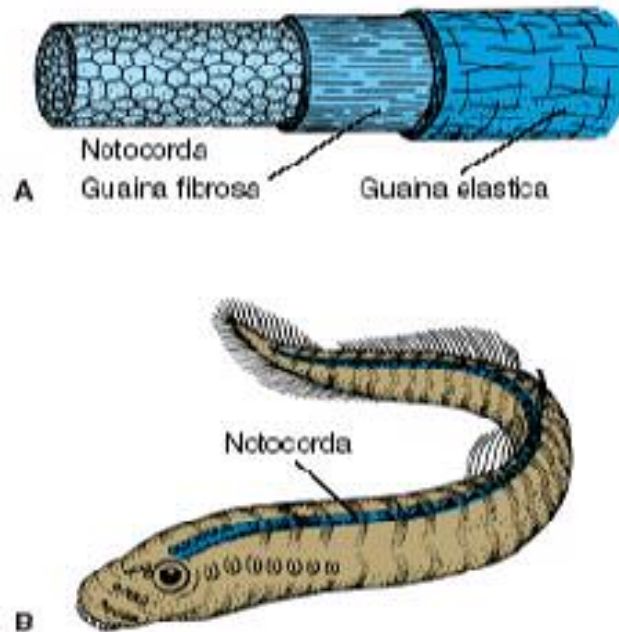
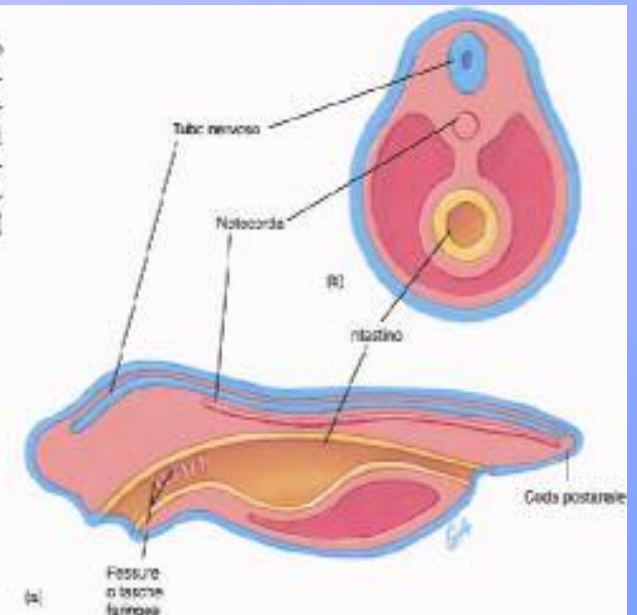


figura 15.1

A, struttura delle notocorda e delle sue guaine di rivestimento. Le cellule tipiche della notocorda hanno una parete sottile, sono strettamente addossate l'una all'altra e ripiene di un semi-fluido. La rigidità è determinata principalmente dalla turgidità delle cellule riempite di fluido e dalle circostanti guaine di materiale connettivo. Questo endoscheletro primitivo è tipico di tutti i cordati in almeno qualche stadio del loro ciclo vitale. La notocorda offre sostegno longitudinale all'asse principale del corpo, una base per i muscoli del tronco e un asse attorno a cui si può sviluppare la colonna vertebrale. **B**, nelle miasine e nelle lamprede la notocorda persiste per l'intera vita, ma negli altri vertebrati viene di solito sostituita dalle vertebre. Nei mammiferi se ne trovano piccole tracce nei nuclei polposi dei dischi intervertebrali. Il modo in cui la notocorda si forma è diverso nei vari gruppi di vertebrati. Nell'anfiosso si forma dall'endoderma; negli uccelli e nei mammiferi si origina a partire da un'invaginazione anteriore della stria primitiva embrionale.

Figura 14.6

Piano strutturale di un cordato. Lo sviluppo di tutti i cordati implica la formazione di un tubo nervoso, della notocorda, di fessure o tasche faringee e di una coda postnatale. Sono presenti strutture derivate da tutti e tre i foglietti embrionali. (a) Sezione longitudinale. (b) Sezione trasversale.



Notocorda (sostegno e rigidità)

Simmetria bilaterale

Faringe perforato

Cordone nervoso dorsale

Coda postnatale

Cuore ventrale

Apparato digerente completo

Endoscheletro cartilagineo o osseo (vertebrati)

Subphylum Urochordata. (a) I membri della classe Appendicularia sono planctonici e posseggono una coda e una notocorda che persistono anche nell'adulto. (b) I tunicati o salpe sono urocordati planctonici a forma di barilotto. I sifoni orale e antrale sono disposti alle estremità opposte del corpo; i muscoli della parete del corpo si contraggono creando una sorta di debole propulsione a getto.



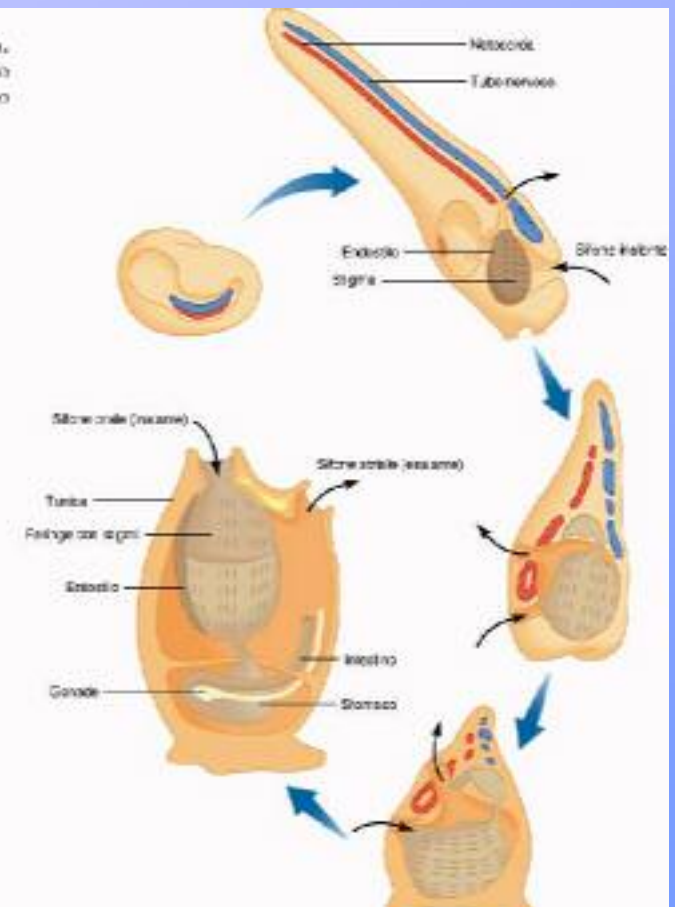
Figura 14.1

Phylum Chordata. Questo unicato, la spruzzetta di mare *Ciona intestinalis*, è un cordato invertebrato che si attacca al substrato in ambiente marino. Notare i due sifoni per la circolazione dell'acqua attraverso l'apparato filtrante.



Figura 14.8

Metamorfosi di un'ascidia. Le piccole frecce nere mostrano il percorso dell'acqua attraverso il corpo.



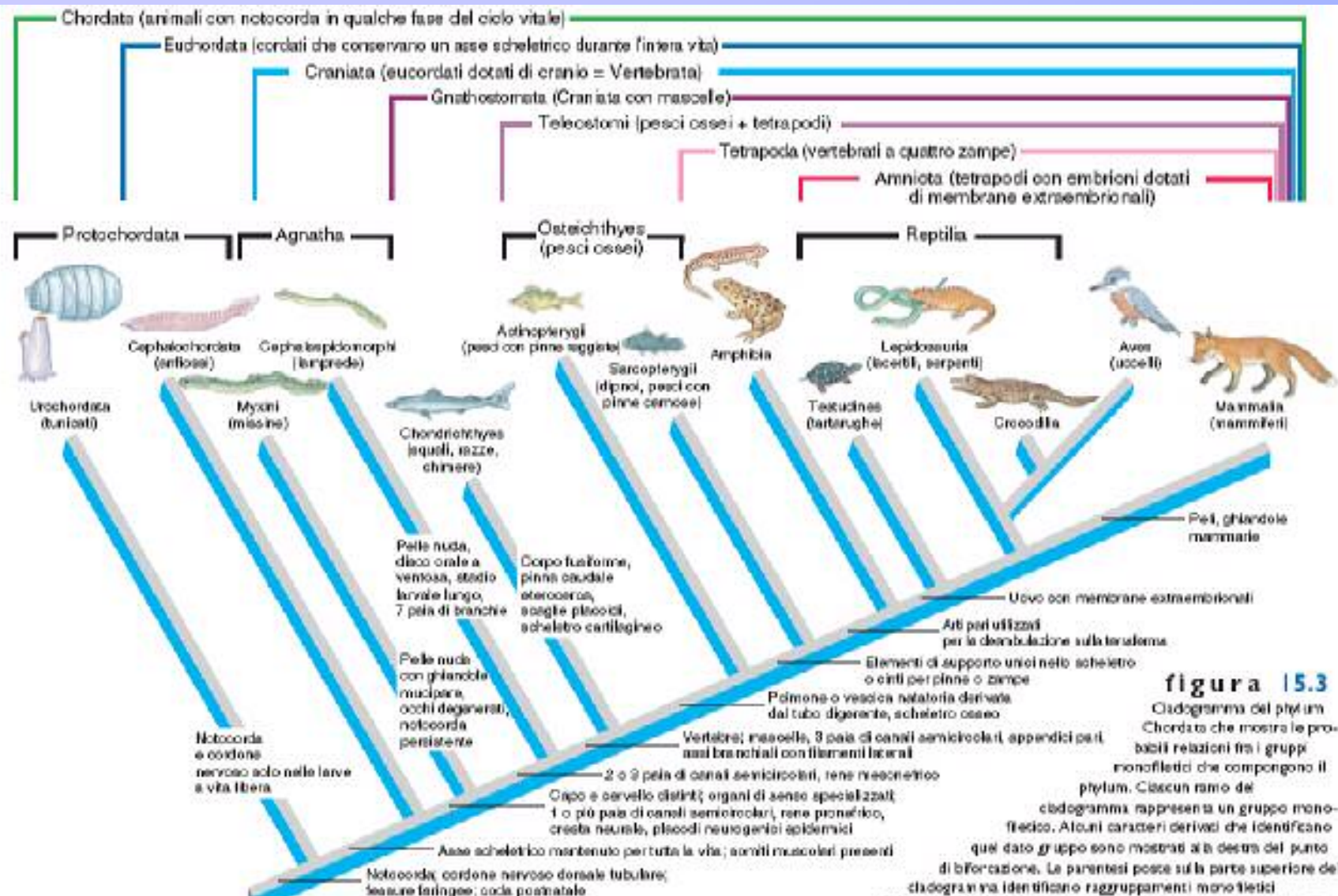


figura 15.3

Cladogramma del phylum Chordata che mostra le probabili relazioni fra i gruppi monofiletici che compongono il phylum. Ciascun ramo del cladogramma rappresenta un gruppo monofiletico. Alcuni caratteri derivati che identificano quel dato gruppo sono mostrati alla destra del punto di biforcazione. Le parentesi poste sulla parte superiore del cladogramma identificano raggruppamenti monofiletici all'interno del phylum. Molti ricercatori preferiscono il termine *Craniata*, comunemente utilizzato quanto *Vertebrata*, perché tiene conto che i vertebrati senza mascelle (*Agnatha*) hanno un cranio ma non le vertebre. Le parentesi in nero identificano i tradizionali gruppi di *Protochordata*, *Agnatha*, *Osteichthyes* e *Reptilia*. Questi gruppi sono parafiletici e non vengono riconosciuti in un'ottica cladistica, ma sono comunque mostrati in quanto di uso comune.

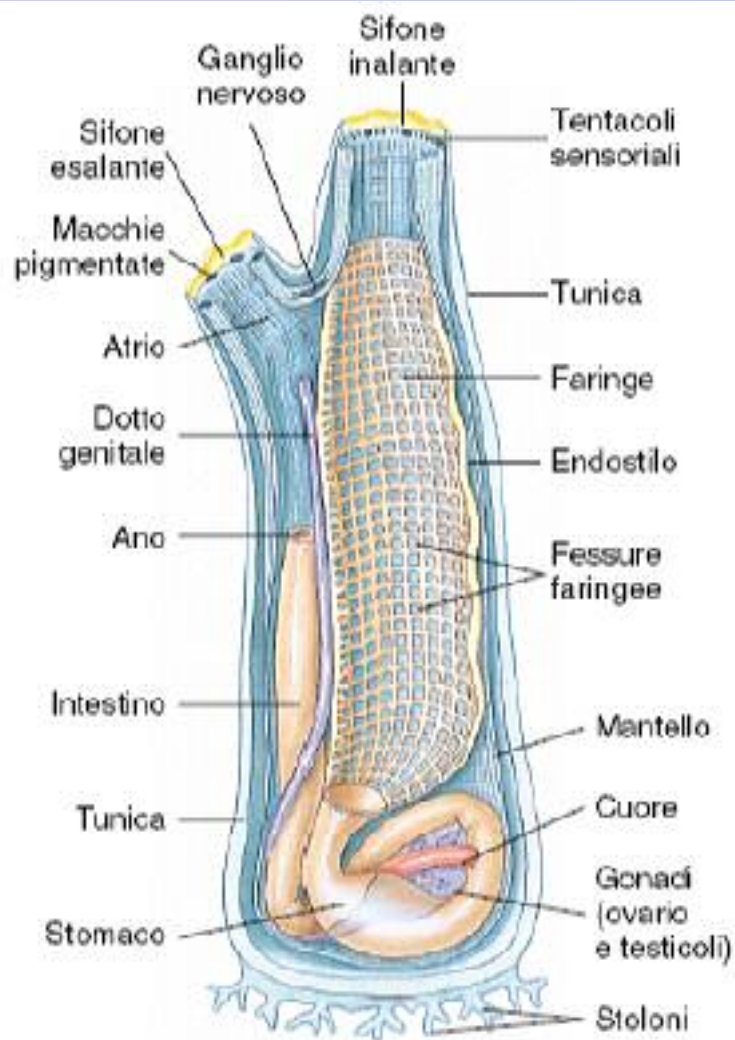


figura 15.4

Struttura di un tunicato, *Ciona* sp.

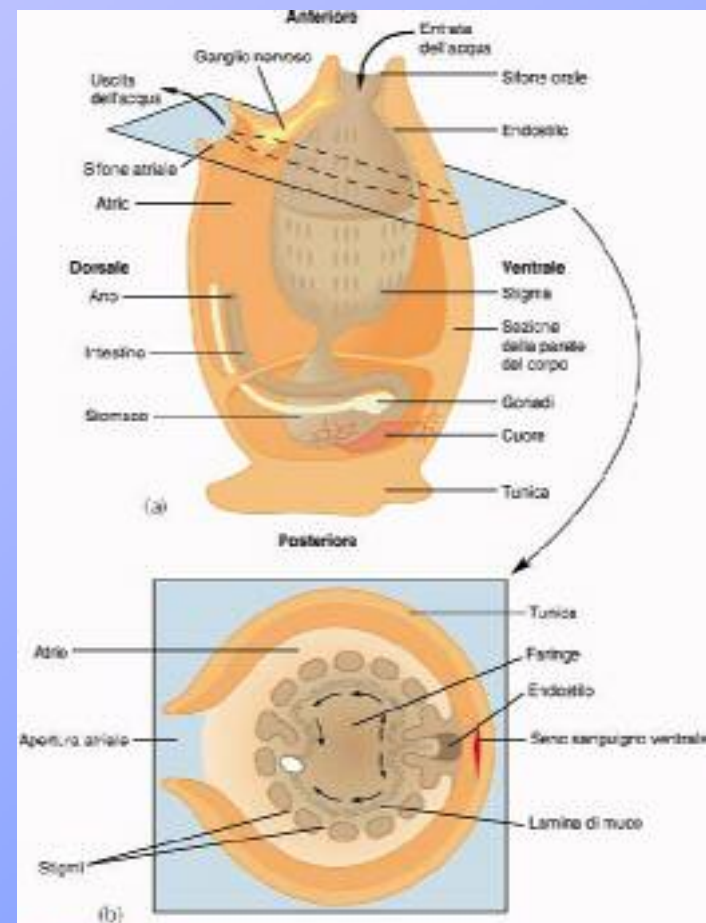


Figura 14.9

Struttura interna di un'ascidia. (a) Sezione longitudinale. Le frecce nere mostrano il percorso dell'acqua. (b) Sezione trasversale a livello del sifone atriale. Le piccole frecce nere mostrano il movimento del cibo intrappolato dal muco prodotto dall'endostilo.

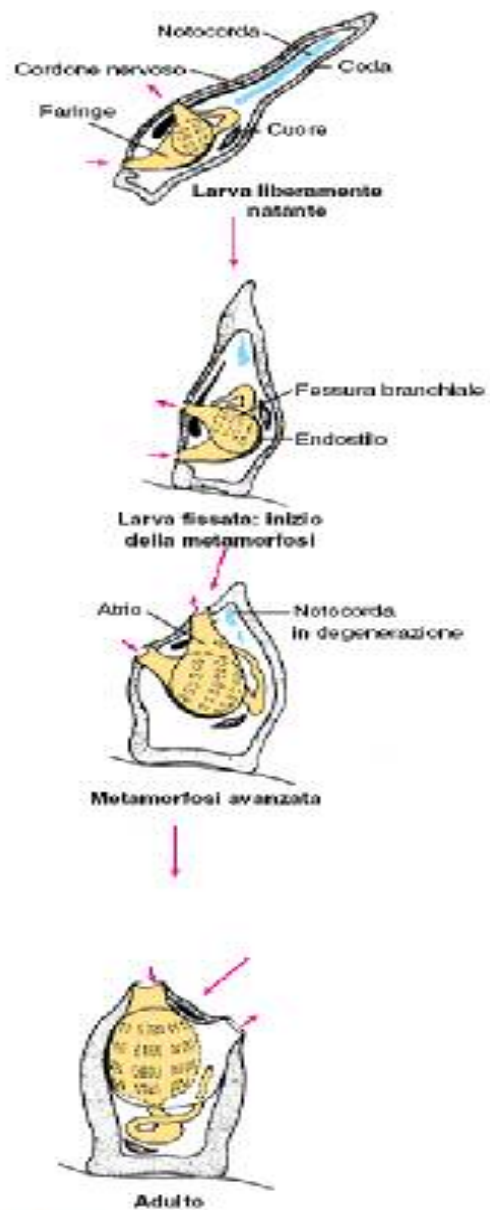


figura 15.5

Metamorfosi di una ascidia solitaria a partire da uno stadio larvale liberamente natante.



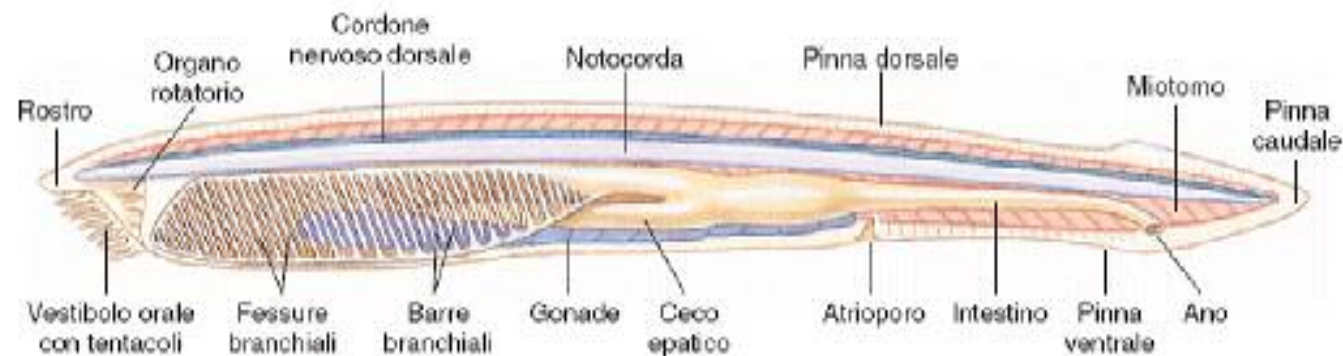


figura 15.7

Anfiosso. Questo interessante cefalocordato bentonico illustra le quattro caratteristiche distintive dei cordati (notocorda, cordone nervoso dorsale tubulare, fessure branchiali e coda post-natale). L'antenato dei vertebrati possedeva probabilmente un piano strutturale simile.

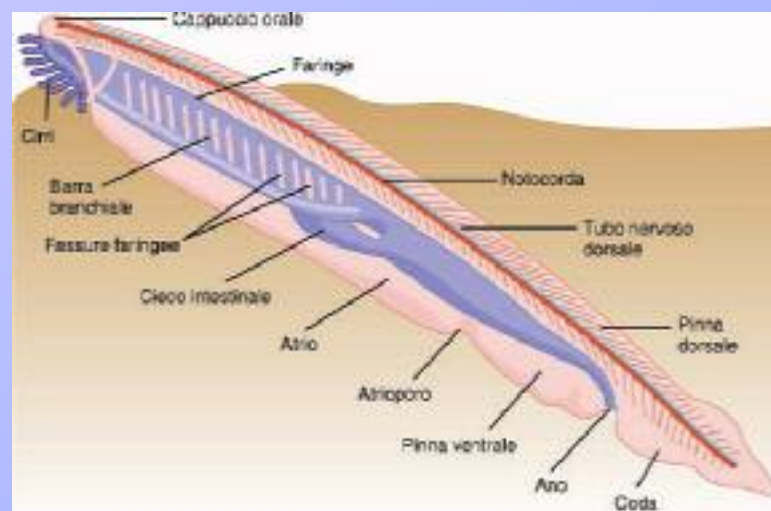


Figura 14.10

Subphylum Cephalochordata. Struttura interna di *Branchiostoma* (anfiosso) mostrato nella posizione che assume per cibarsi, parzialmente infossato nella sabbia.

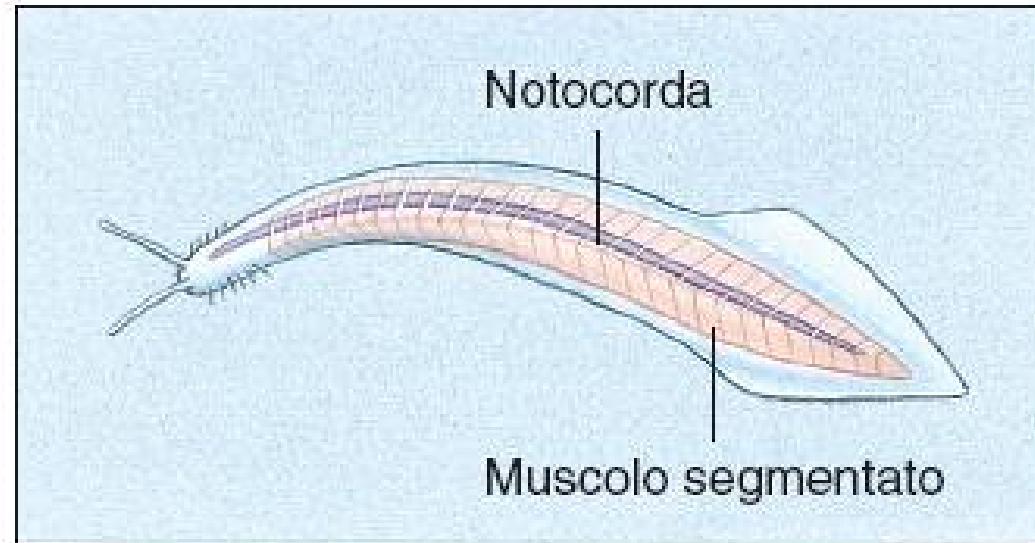
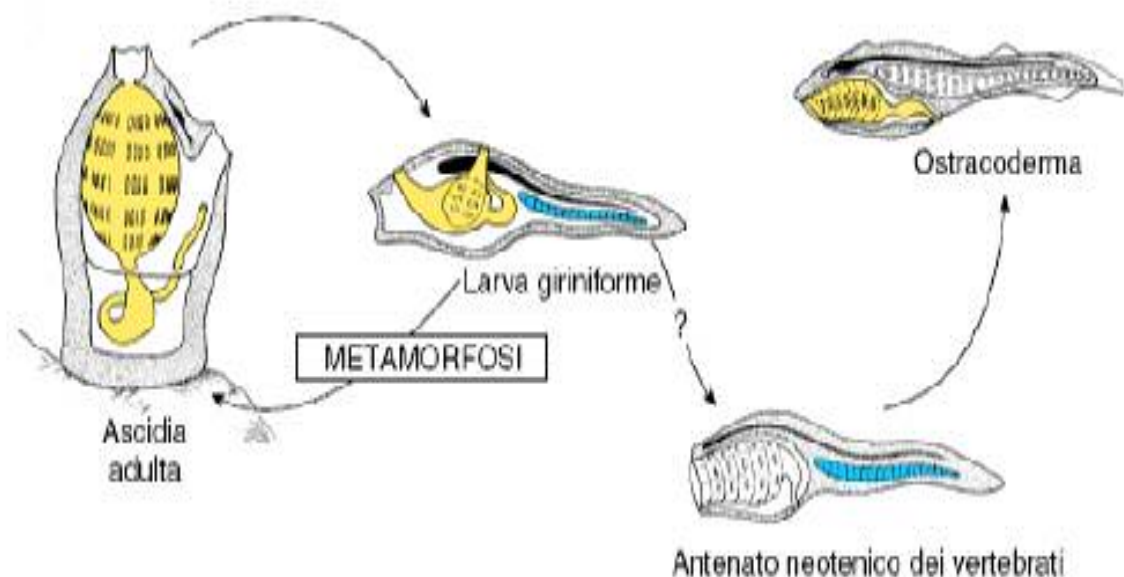


figura 15.8

Pikaia, il più antico cordato conosciuto, ritrovato nei depositi di Burgess Shale della British Columbia, Canada.

figura 15.9

Ipotesi di Garstang sull'evoluzione larvale. I tunicati adulti vivono sul fondo del mare, ma si riproducono per mezzo di una larva giriniforme liberamente natante. Più di 500 milioni di anni fa, qualche larva iniziò a riprodursi allo stadio a vita libera. In questo modo si originarono gli ostracodermi, i primi vertebrati conosciuti.



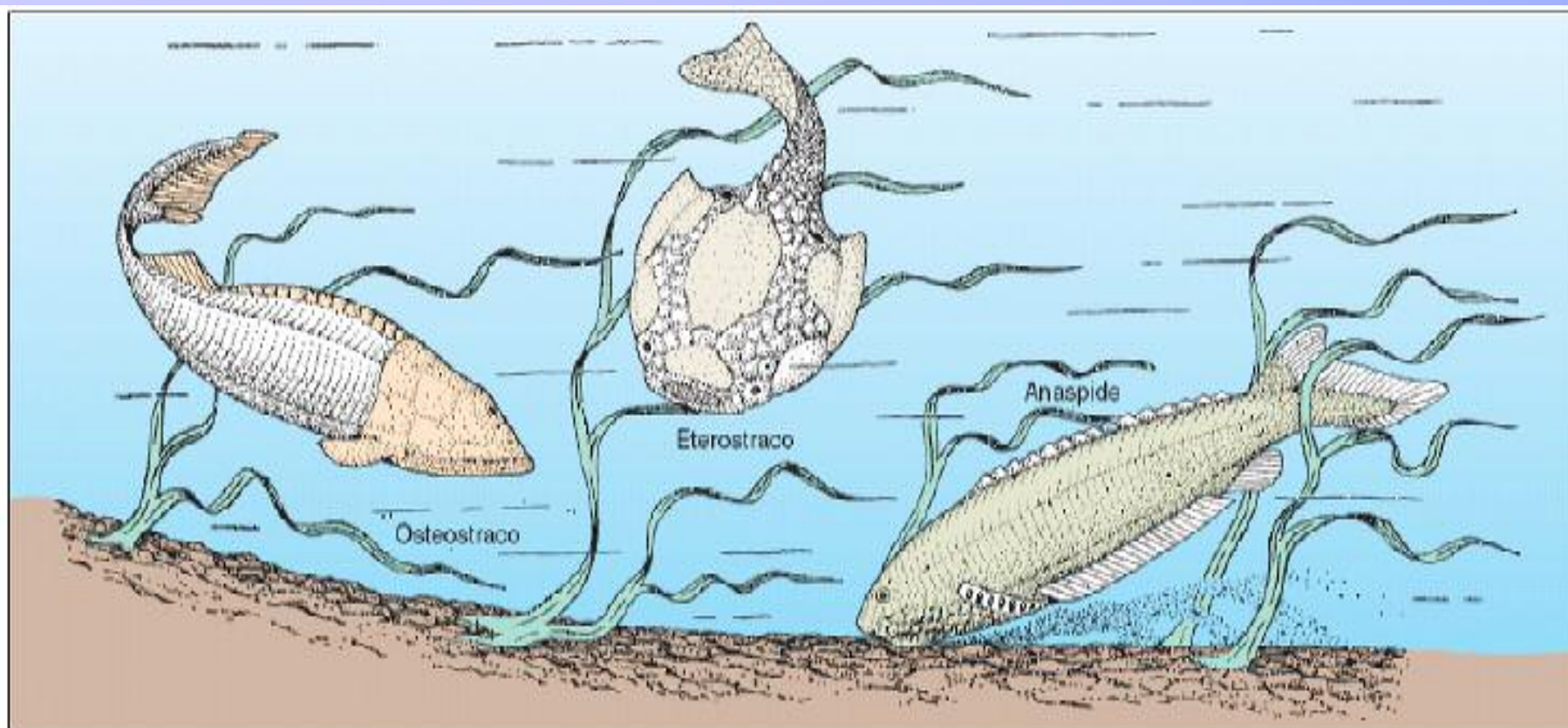


figura 15.10

Tre ostracodermi, pesci agnati del Siluriano e Devoniano. Sono raffigurati come dovevano apparire mentre andavano alla ricerca di cibo sui fondali dei mari devoniani. Erano probabilmente tutti sospensivori, ma utilizzavano una potente pompa faringea per far circolare l'acqua piuttosto che il sistema molto più limitante delle ciglia, impiegato dai loro antenati protovertebrati e ancora oggi dall'anfiosso. Le moderne lamprede si ritengono derivate da un gruppo di anaspidi.

figura 15.11

Ricostruzione di un animale conodonte. I conodonti superficialmente ricordano l'anfiosso, ma possedevano un livello di cefalizzazione maggiore (grandi occhi pari, forse capsule uditive) ed elementi simil-ossei mineralizzati: tutte caratteristiche che indicano che i conodonti erano vertebrati. Gli elementi conodonti erano probabilmente strutture di sostegno per le branchie o parte di un apparato per l'alimentazione sospensiva.

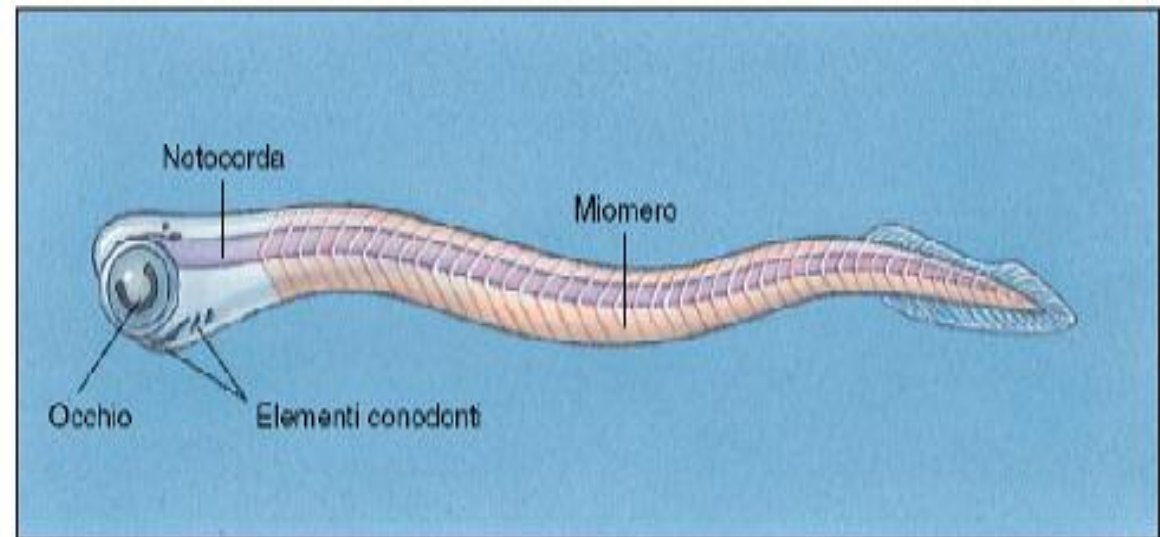
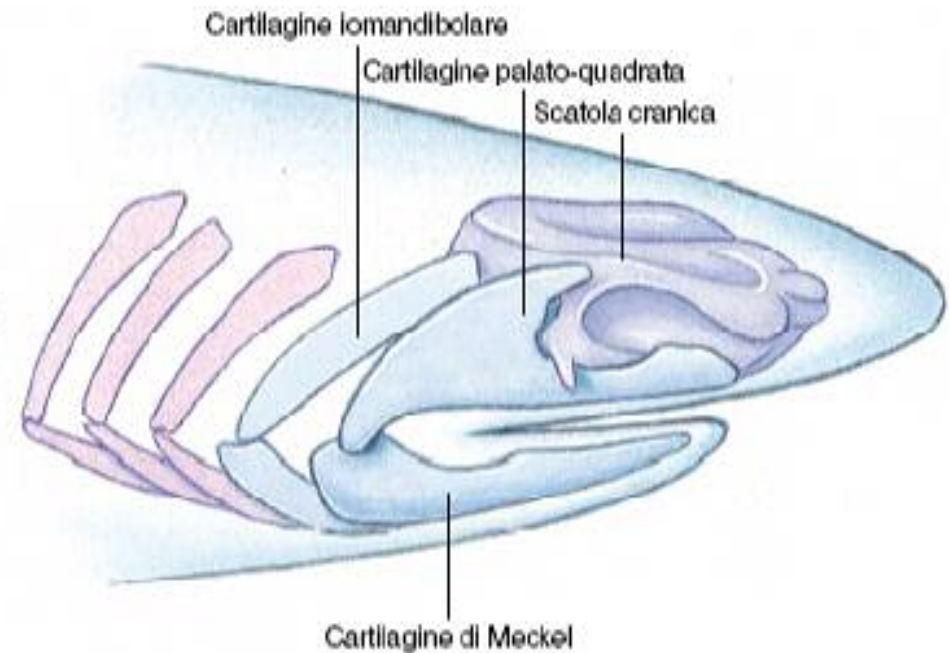


figura 15.12

Come i vertebrati acquisirono le mascelle. La somiglianza fra le mascelle e le strutture di supporto branchiale dei pesci primitivi, quali gli squali del Carbonifero, sembra suggerire che la mascella superiore (palatoquadrato) e quella inferiore (cartilagine di Meckel) si siano originate da strutture che inizialmente funzionavano da supporto per le branchie. I supporti delle branchie immediatamente dietro alle mascelle sono incernierati come queste ultime e servono per unire le mascelle alla scatola cranica. Residui di questa trasformazione sono visibili durante lo sviluppo degli squali moderni.



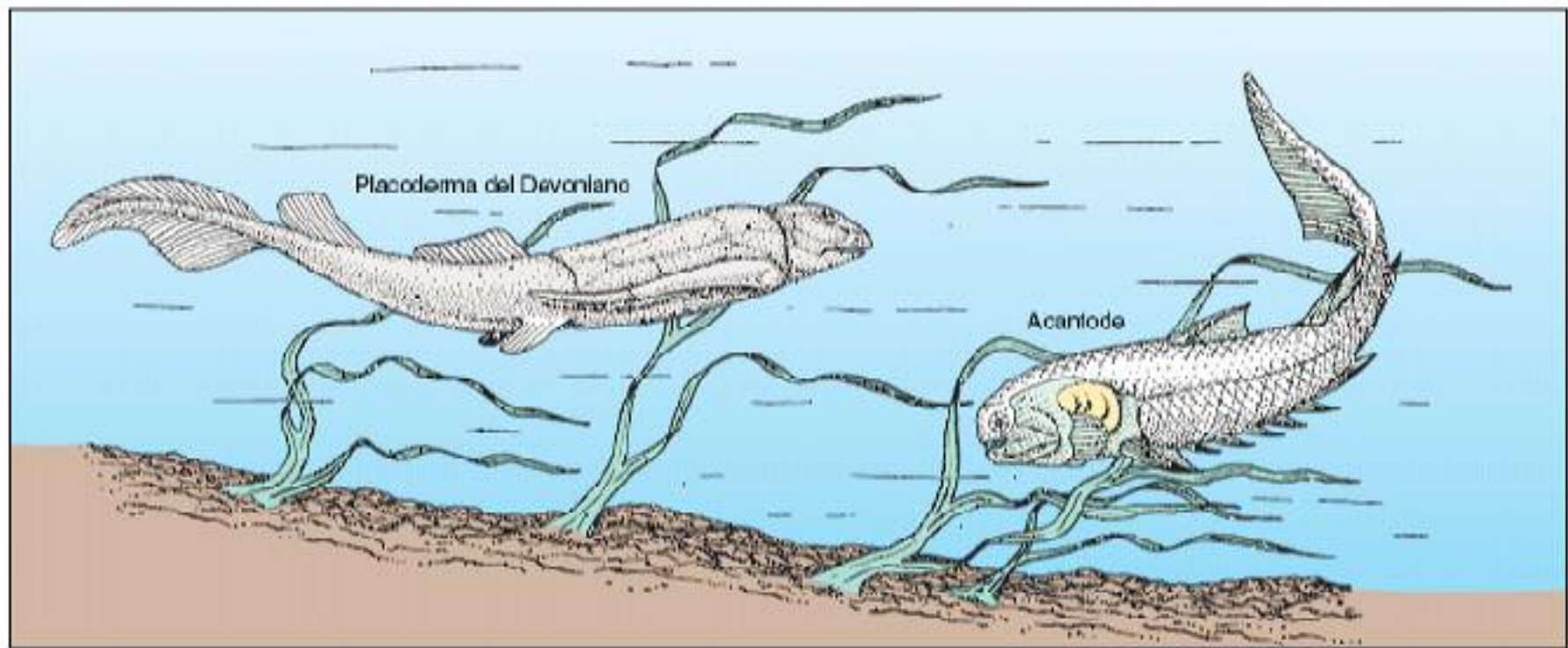


figura 15.13

Primi pesci gnatostomi del periodo Devoniano, 400 milioni di anni fa. Sono rappresentati i placodermi (a sinistra) e gli affini acantodi (a destra).

Le mascelle e i sostegni branchiali da cui si sono originate le mascelle si sviluppano a partire dalle creste neurali, un carattere diagnostico dei vertebrati. La maggior parte dei placodermi erano organismi bentonici che si nutrivano di detrito, sebbene alcuni fossero predatori attivi. Gli acantodi, i più primitivi pesci gnatostomi noti, erano meno corazzati dei placodermi. Erano per lo più marini, ma alcune specie colonizzarono le acque dolci.