G. Sini, Maggio 2020

A 27 – I DIPNOI: “pesce sarà lei …”

Si tratta di animali simili ad una grossa anguilla panciuta, che vivono nelle acque dolci nutrendosi di piante acquatiche, piccoli crostacei ed altri Invertebrati, e piccoli pesci.

A prima vista sembrano pesci, adattati a vivere in ambienti soggetti a frequenti prosciugamenti, con qualche catteristica da Anfibi, ma loro rivendicano la loro unicità e si arrabbiano molto a sentirsi chiamare Pesci.

Come vedremo, essi presentano molti caratteri che li avvicinano a gruppi di Pesci geologicamente molto antichi (Paleozoico medio), ma la loro filogenesi (discendenza) mostra che essi si sono staccati dai Pesci della loro era imboccando una strada evolutiva indipendente.

Oggi sono noti tre generi con cinque o sei specie viventi di Dipnoi, che abitano le acque dolci ed i bacini fluviali delle regioni tropicali: Australia orientale (unica specie: *Neoceratodus forsteri*), Africa sud-occidentale (poche specie del genere *Protopterus*) e Sud America nord-orientale (*Lepidosiren paradoxa*)[1].

La specie australiana, classificata nella famiglia dei Ceratodontidi, conta la specie *Neoceratodus forsteri*, nota anche come “barramunda”; il suo corpo, lungo in media 1,2 m, è ricoperto da ampie scaglie cicloidi[2] ed è contornato da pinne relativamente larghe e sottili.

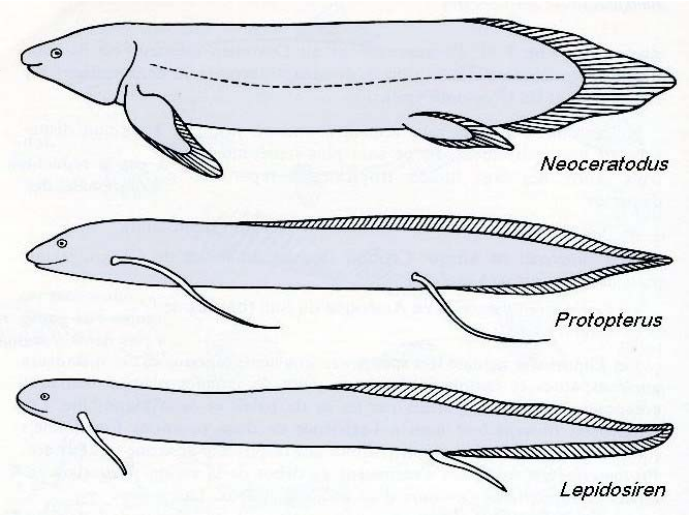
Le specie sudamericane e australiane, invece, classificate nella famiglia dei Lepidosirenidi, hanno scaglie più piccole; si somigliano molto, sia come forma del corpo, sia delle pinne, che sono filiformi. Unica specie americana è *Lepidosiren paradoxa*; tra quelle africane vi sono tre o quattro specie del genere *Protopterus*.

La loro lunghezza non supera in genere il metro, ma si arriva a volte a due metri.

La colorazione è generalmente bruna e screziata.

Fig. 1/2 – Questi i tre generi di Dipnoi viventi, che si assomigliano molto. È notevole la presenza di due paia di pinne pari (una per lato), sottili, che sono utili a strisciare sul suolo fangoso.

Sotto: un *Protopterus* che se la cava bene anche in ambiente aereo. (Da: Microsoft Encarta)



Da: BEAUMONT A. e CASSIER P. – Biologie animale, 3 voll. (6ª ediz.) – Dunod, Paris, 1981/1987 (modif.)

Quello che caratterizza i Dipnoi è la loro capacità di sopportare il disseccamento, sempre possibile nelle acque di bassa profondità in bacini chiusi. Questa loro capacità viene dal fatto che possiedono branchie, sia pure rudimentali, ed una vescica natatoria capace di assorbire l’ossigeno dell’aria, provvedendo alla respirazione (figura seguente).

[1] Ricordiamo che nell’era Mesozoica, circa 200 milioni di anni fa, l’America del Sud, l’Africa e l’Australia erano riunite in un unico super-continente detto Gondwana, che lentamente si frammentò fino allo stato attuale. I Dipnoi non sono il solo gruppo di specie affini che si trovano ancora in quei tre continenti, provandone la passata unità.

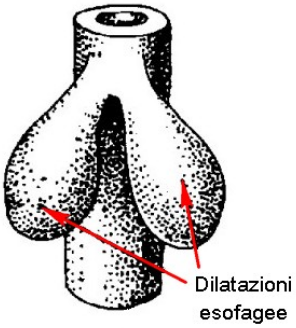
[2] Le scagle “cicloidi” sono arrotondate e sottili.

Fig. 3 – In quasi tutti i Pesci esiste una sacca, derivata da una dilatazione dell'esofago, ripiena di gas. Tale "**vescica natatoria**" è situata dorsalmente rispetto al primo tratto del tubo digerente; può essere isolata dall'esofago o rimanervi collegata tramite un sottile condotto ("dotto pneumatico"). È riccamente vascolarizzata.

La sua funzione è quella di variare occasionalmente di volume riassorbendo o secernendo altro gas, e con ciò variare il peso specifico dell'animale, facilitandone il galleggiamento o lo sprofondamento.

Nei Dipnoi esiste una simile dilatazione dell'esofago (singola nel *Neoceratodus* e doppia nelle altre specie), di notevoli dimensioni, sempre collegata all'esofago, con struttura interna a pieghe (fig. 5), fortemente vascolarizzata, la cui funzione è respiratoria, simile a quella dei polmoni dei vertebrati terrestri.

E proprio questi ultimi polmoni derivano sempre, nel corso della vita embrionale dei Vertebrati aericoli, da una dilatazione del tubo digerente.



Il nome alternativo dei Dipnoi ("Pesci polmonati" o "Dipneusti" [3]) viene proprio da questo loro potere di respirare con due sistemi respiratori diversi. A parte il *Neoceratodus*, l'ossi-geno assunto dai Dipnoi mediante la respirazione polmonare rap-presenta il 95% del totale.

Escludendo il *Neoceratodus*, australiano, le specie africane ed americane presentano forme giovanili con evidenti branchie esterne, che vengono riassorbite nel corso dello sviluppo e sostituite da branchie interne, protette da un opercolo.

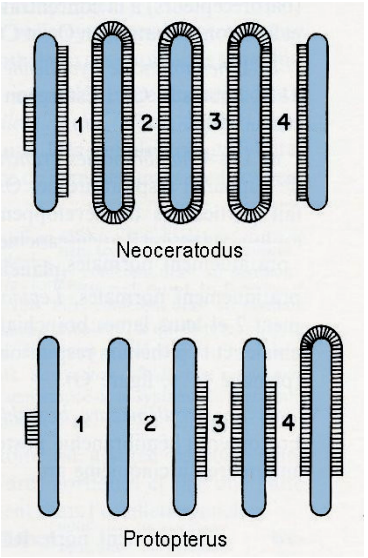


Fig. 4 – Le fenditure branchiali dei Dipnoi (in blu) sono più o meno ridotte rispetto a quelle degli altri Pesci.

Tali branchie interne, confrontate con quelle dei Pesci "normali", mostrano qualche segno di riduzione. A parte il *Neoceratodus*, il meno specializzato dei Dipnoi, che possiede le normali quattro lamine branchiali di poco ridotte (figura 4), *Lepidosiren* ne possiede solo tre e *Protopterus* solo due.

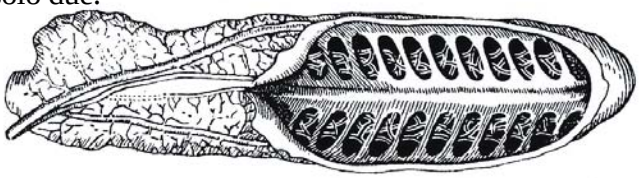


Fig. 5 – Benché sia usato solo occasionalmente, l'unico sacco polmonare del *Neoceratodus* mostra già una struttura interna complessa, atta a facilitare gli scambi gassosi fra aria e sangue.

I Dipnoi hanno delle specie di narici, aperte all'esterno, comunicanti col retro della bocca (condotti analoghi alle coane di altri Vertebrati), il che li avvicina ai Tetrapodi.

La *Lepidosiren*[4] *paradoxa*, lunga poco meno di un metro, scava gallerie sott'acqua, nel fango.

È l'unica specie americana (America meridionale).

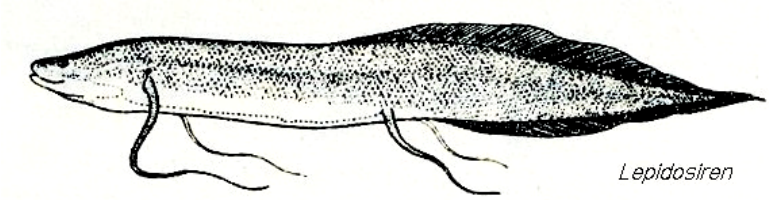


Fig. 5 – Le pinne sono stranamente di forma filamentosa.

I *Protopterus* africani, nella stagione secca, scavano nel fango una galleria verticale e la tappezzano di muco che rapidamente si secca e forma una specie di bozzolo. Il bozzolo è chiuso da un opercolo vicino alla bocca dell'animale. Quando torna l'acqua, la femmine depongono le uova in fondo a questo nido e le affidano alle cure del maschio.

---

[3] Dal greco "*pneuma*" = soffio, respiro.

[4] Dal greco: "*lepis*" = scaglie, e dal latino: "*siren*" = essere mitologico, metà donna e metà pesce.

Fig. 6 – Lunga fino ad un metro, questa specie dell'Africa centro–meridionale (*Protopterus*) ha pinne sottili, ma più corte di quelle della *Lepidosiren* (quelle anteriori sono poco visibili in questa fi-gura, ma appaiono guardando lo schele-tro – figura seguente).

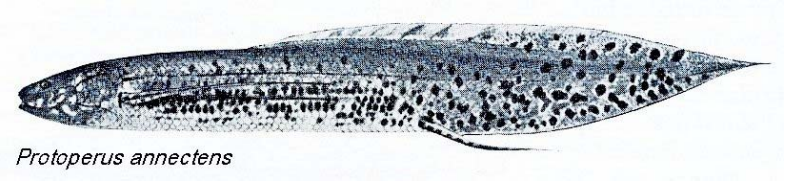
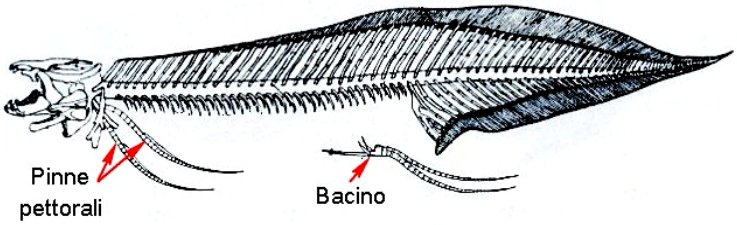


Fig. 7 – Nello scheletro del *Protopterus* è indicato a parte il bacino (cinto pelvico) con le pinne ventrali.



Se la siccità interessa periodi superiori alla normale stagione secca, i Dipnoi africani (genere *Protopterus*) possono sopravvivere per alcuni mesi, se non anni, in uno stato di dormienza o letargo.

Fig. 8 – Più tozzo, il *Neoceratodus* australiano sembra il meno adattato alla vita aerea in quanto non può vivere molto lontano dall'acqua; infatti, mostra un'autonomia minore in ambiente subaereo.

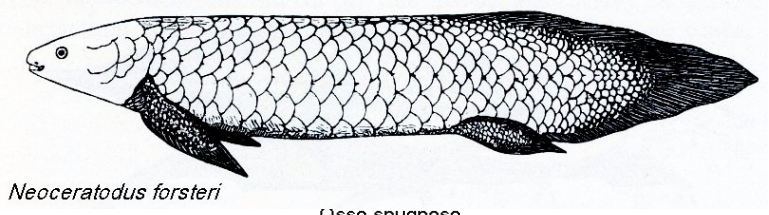
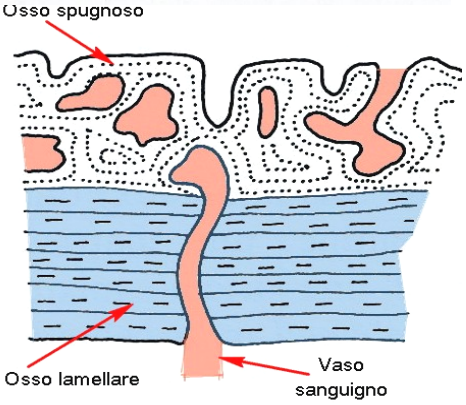


Fig. 9 – Le scaglie del *Neoceratodus*, sempre di tipo cicloide, (sottotipo "cosmoidi") sono più grandi ed embricate. Come quelle dei cugini Sarcopterigi (vedi oltre), sono formate da due strati ossei, il più esterno dei quali è di tipo spugnoso, riccamente vascolarizzato. In *Lepidosiren*, vi è anche un sottile strato di smalto.

Da: BEAUMONT A. e CASSIER P. – Biologie animale, 3 voll. (6ª ediz.) – Dunod, Paris, 1981/1987 (modif.)



La coda del *Neoceratodus* è allungata, di forma triangolare ("difiocerca"), sostenuta da sottili ossa impari ("radiali"). Le due pinne dorsali sono fuse in una.

Fig. 10 – Le pinne pari del *Neoceratodus* sono piatte, fogliacee, il che lo rende più simile ad altri Pesci.

Esse sono più adatte al nuoto che allo strisciamento sul suolo.

Il rapporto con i "cinti" (ossi che collegano le pinne pari alla colonna vertebrale, come avviene per gli arti in tutti i Vertebrati), qui è ottenuto ad opera di un solo osso basale.

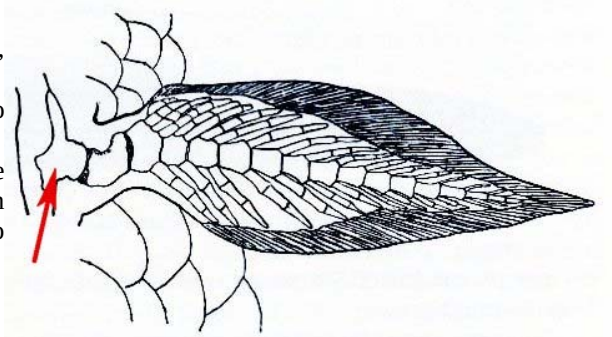
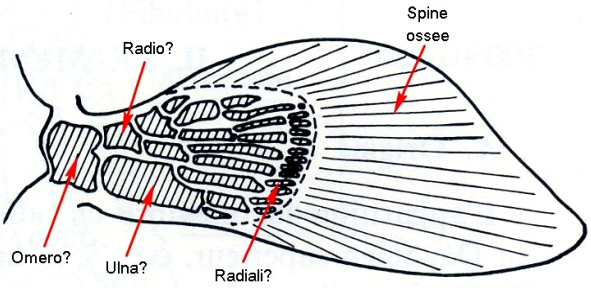


Fig. 11 – Nella pinna pari dei Crossopterigi, i loro parenti fossili più vicini, la situazione appare molto più moderna. A parte la riduzione degli ossi radiali ("spine"), si possono forse rintracciare i primi abbozzi delle ossa basali complesse dei Tetrapodi.

Facciamo notare che le pinne pari (una per lato) dei pri-mi pesci sono comunque da vedere come i precursori degli arti dei Tetrapodi.

Da: BEAUMONT A. e CASSIER P. – Biologie animale, 3 voll. (6ª ediz.) – Dunod, Paris, 1981/1987 (modif.)



Gli occhi dei Dipnoi non sono laterali (come nella maggior parte dei Pesci), ma frontali.

Lo scheletro dei Dipnoi è in buona parte cartilagineo; questo carattere primitivo, che dimostra la loro origine molto antica, ha lo stesso significato della permanenza, nella loro colonna vertebrale, della "corda dorsale"[5]. Inoltre, le loro vertebre sono prive del "corpo" centrale.

La bocca dei Dipnoi è priva di mascelle vere e proprie, ma presenta placche ossee con tubercoli allineati, due placche sul palato ed una su ogni mandibola; manca il mascellare (regressione secondaria?).

Come nei pesci cartilaginei (Selaci [squali, razze, ecc.]) e semi-cartilaginei (storione, ad es.), nell'intestino dei Dipnoi si trova la "valvola spirale".

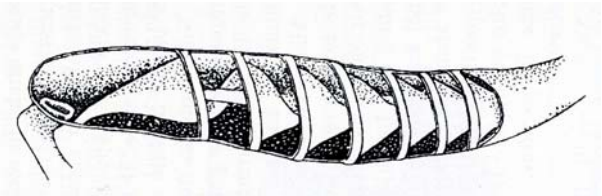


Fig. 12 – La "valvola spirale" è una piega interna dell'intestino che obbliga il contenuto di esso ad un percorso più lento in modo da favorire l'assimilazione.

CLASSIFICAZIONE e FILOGENESI

L'interesse dei Dipnoi non risiede tanto nella loro struttura, che appare composita e difficilmente assimilabile ad altri gruppi animali, ma nella loro storia evolutiva o filogenesi.

Per tentare un giudizio sulla posizione sistematica dei Dipnoi occorre considerare la loro discendenza evolutiva ed i loro adattamenti alla "nicchia ecologica" delle acque dolci tropicali.

Intanto, facciamo osservare che, nelle rocce sedimentarie dell'era Cambriana (prima di 520 milioni di anni fa), non è mai stato trovato un fossile di Vertebrato. Solo nel seguito dell'era Paleozoica (nell'Ordoviciano, fra 520 e 450 milioni di anni fa), si è trovato qualche dente (?) che potrebbe essere attribuito ad un Vertebrato. Non si possono avvicinare questi animali ai primi Cordati, per cui l'origine dei Vertebrati rimane un mistero.

I primi fossili sicuramente Vertebrati erano "Agnati"[6], la loro bocca era priva di mascella e mandibola.

Oltre alle poche specie viventi, molte altre specie simili ai Dipnoi (o Dipneusti) sono fossili risalenti al Paleozoico medio e spesso esclusivi del Paleozoico (Devoniano inferiore, oltre 390 milioni di anni fa).

Per i Dipnoi, si può parlare di veri "fossili viventi"[7].

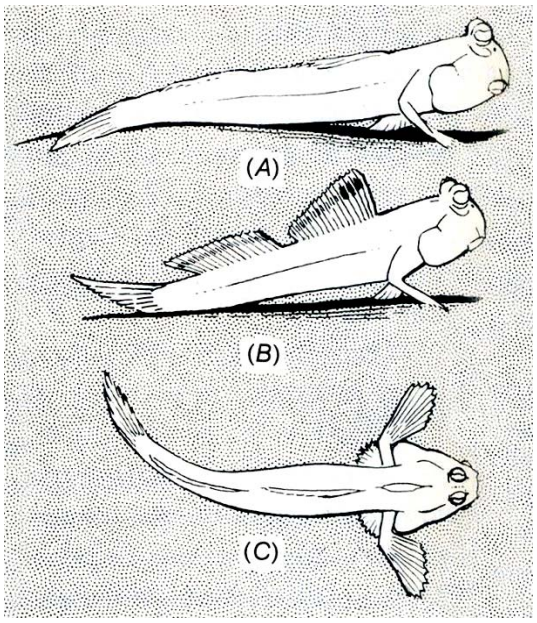


Fig. 13 – Un lontano parente dei Dipnoi, della famiglia dei Gobiidi (sempre nell'ordine dei Crossopterigi) è il *Periophthalmus*, delle coste dell'oceano indiano, capace di muoversi sulle spiagge fangose servendosi delle pinne pettorali.

Ma basta un'occhiata per capire che non ha molto in comune coi Dipnoi: è un pesce moderno, un Teleosteo.

La pinna dorsale è duplice ed erettile, quelle ventrali non si vedono (sarebbero scomode per strisciare).

A = pinna dorsale abbassata.

B = idem, eretta in atteggiamento aggressivo.

C = visto dall'alto: la forma e l'articolazione delle pinne pettorali suggerisce un loro adattamento alla locomozione nel fango.

La somiglianza con i Dipnoi va attribuita ad una "convergenza" (adattamento secondario alla stessa nicchia ecologica)

(Da: Storer T. I. et al., Zoologia, Zanichelli, Bologna, 1982)

---

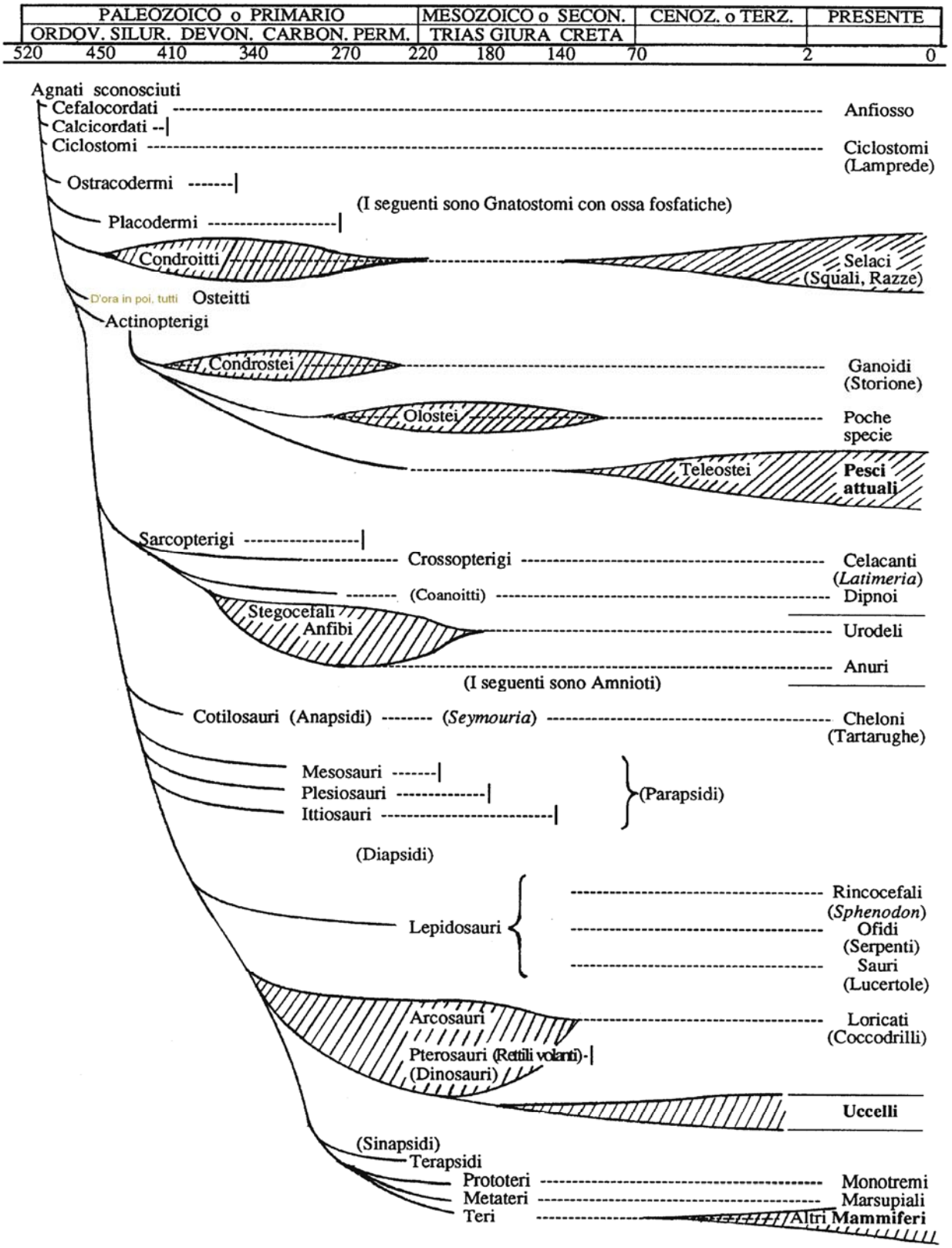
[5] La corda dorsale, un cordone di tessuto semirigido, non segmentato, compare nello stadio embrionale di quasi tutti i Vertebrati, ma viene rapidamente riassorbito e sostituito, nella sua funzione di sostegno, dalla colonna verte-brale. Permane nell'adulto solo in Pesci molto primitivi, come nei Condrostei (storione), e nei Dipnoi.

[6] Dal greco: "*a*" = particella privativa, e: "*gnatos*" = mascella.

[7] Una specie "fossile vivente" è una specie attuale che assomiglia fortemente a molte altre specie fossili, da cui deriva dopo un lungo periodo di tempo senza aver subìto una sostanziale evoluzione. La specie attuale rappresenta in genere la superstite di un gruppo inizialmente assai numeroso.

Di recente (vedi un breve articolo nel numero di Maggio 2020 di “Le Scienze” ed uno in “Nature”) sarebbe stato scoperto (nel 2010, in Canada, parco del Miguasha) un nuovo fossile del periodo Devoniano (*Elpistostege watsoni*). Le pinne pettorali di questo fossile mostrano une serie di ossi facilmente riconducibili a quelli dell’arto anteriore dei Tetrapodi. Le sue mascelle sembrano dotate di una fila di piccoli denti acuminati. Sarebbe quindi un Dipnoo più evoluto (vedi un aggiornamento alla fine di questo testo).

Prima di procedere è probabilmente opportuno richiamare uno schema generale dell’evoluzione dei Vertebrati, schema che abbiamo già visto in altri articoli di questa serie.



Partiamo, alla metà del Paleozoico, dal grande gruppo degli Actinopterigi[8], tenendo presente che gli schemi filogenetici sono sempre oggetto di contrasti fra gli specialisti, quindi da prendere con le molle.

Il nome Attinopterìgi viene dalla struttura delle loro pinne: una plica cutanea sorretta da ossi raggiati articolati, in due serie, "a doppio pettine". In linea di massima, il loro scheletro è osseo. La loro forma esterna è fusiforme.

Gli Attinopterìgi appaiono nel Siluriano superiore ed esplodono nel Carbonifero, almeno nelle acque dolci. All'inizio del Mesozoico invadono i mari, ma si estinguono nel Trias, il primo periodo di quell'era, lasciando molti eredi, pesci cartilaginei ed ossei (Condròstei[9] ed Olòstei[10]), con poche specie attuali, come lo storione.

Solo tardi, a metà dell'era Mesozoica, nel Giura, compare il gruppo dei pesci ossei moderni, i Teleòstei[11], che esploderanno, a poco a poco, in una miriade di specie (circa 25.000 specie attuali). Erano comparsi nel Devoniano inferiore e diventeranno poi, a loro volta, i pesci più diffusi nei mari.

Nel frattempo si susseguono tre gruppi intermedi, prima di arrivare agli Anfibi, Rettili, ecc.:

— I Sarcopterìgi[12], che si estinguono entro la fine del Paleozoico. Comprendono le specie di pesci più primitive tra quelle viventi allora. Le principali caratteristiche che differenziano i Sarcopterigi dai membri dell'altra classe (Actinopterigi) riguardano la struttura scheletrica, la forma ed il numero delle pinne e la struttura delle cavità nasali: lo scheletro dei Sarcopterigi è più massiccio e pesante, talvolta completo di vere e proprie placche osse esterne; le pinne dorsali sono generalmente due (negli Actinopterigi è una sola) e le cavità nasali sono comunicanti con la bocca (negli Actinopterigi, no).

— I Crossopterìgi[13], un tempo ritenuti estinti, vantano invece una specie vivente, il Celacanto, o *Latimeria chalumnae*, identificata per la prima volta nel 1938.

— I Dipnèusti, oggi ridotti alle poche specie che abbiamo descritto sopra. Sono detti anche Coanoìtti[14] poiché sono dotati di coane, come abbiamo accennato alla pagina 2.

Mentre i Dipneusti hanno uno scheletro in buona parte cartilagineo (sembra per un fenomeno di regressione), i Crossopterigi sono in buona parte ossei ed hanno denti semplici.

Possiamo dire che le forme viventi più simili ai Crossopterigi, bene o male antenati degli Anfibi, sono i Dipneusti (Coanoitti), di cui oggi sopravvivono soltanto le 5 o 6 specie descritte sopra; le famiglie fossili sono invece sette, ricche di specie.

Le forme animali dominanti nel periodo Devoniano, iniziato circa 395 milioni di anni fa, erano pesci primitivi tra cui Condroitti, Dipnoi, Placodermi corazzati e Crossopterigi: un vero crogiolo evolutivo.

Sembra che in alcune rocce sedimentarie siano state riconosciute gallerie scavate da Dipnoi fin dal Permiano, ma si tratta di dati parziali.

Per finire, a qualche autore è venuto spontaneo considerare i Dipnoi, questi "pesci polmonati", come precursori diretti degli Anfibi, sia per l'attitudine a spostarsi sulla terra ferma che per la loro capacità di respirare aria (la percentuale dell'ossigeno assorbito da questi animali passa per i loro polmoni fino al 95%, come si diceva a pag. 2).

Infatti, i Dipnoi possiedono una circolazione sanguigna "doppia incompleta" come quella degli Anfibi: il sangue passa due volte per il cuore in un giro completo ("doppia" = "circolazione polmonare" accanto a quella generale) e nell'unico ventricolo c'è un certo rimescolamento fra sangue venoso ed arterioso ("incompleta")[15]. Nei Pesci, per contro, la circolazione è "semplice

---

[8] Dal greco: "*actis*" = raggio, e "*pterigion*" = pinna.
[9] Dal greco: "*khondros*" = cartilagine, e: "*osteon*" = osso.
[10] Dal greco: "*holos*" = tutto, e: "*osteon*" = osso.
[11] Dal greco: "*tele*" = intero, completo, e: "*osteon*" = osso.
[12] Dal greco "*sarks*" = carne, e "*pterigion*" = pinna.
[13] Dal greco "*krossos*" = frangia, e "*pterigion*" = pinna.
[14] Dal greco "*khoane*" = imbuto, e "*ikhthys*" = pesce.
[15] A parte i Pesci, la circolazione diventa "completa" solo negli Uccelli e nei Mammiferi.

completa”: il sangue passa in un giro unico per tutti gli organi (cuore, polmoni ed altri organi) ed il sangue venoso non si mescola mai con quello arterioso.

Inoltre, i Dipnoi presentano una forma larvale simile a quella dei girini degli Anfibi, con branchie esterne, generalmente in quattro paia (figura seguente).

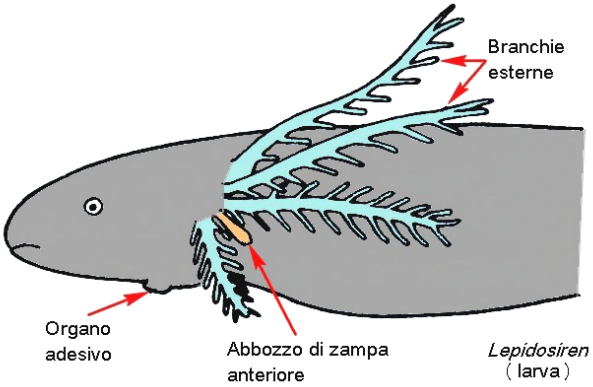


Fig. 14 – La larva dei Dipnoi presenta branchie esterne vistose, a ciuffo, che si riassorbono nell’adulto.

Però l’accostamento è solo parziale, per vari motivi.

Come abbiamo già ricordato, i Dipnoi non possiedono veri denti, ma solo placche dentali con tubercoli allineati in file multiple: due placche sul palato ed una su ogni mandibola; gli ossi mascellari sono assenti.

Inoltre, i Dipnoi possiedono una sola serie di costole, ma di tipo “ventrale”.

Occorre ricordare che nei Pesci, quasi sempre, esistono due serie di costole (figura seguente): quelle dorsali (come quelle dei Mammiferi) e quelle “pleurali”, che avvolgono il sacco viscerale.

Ebbene, nei Tetrapodi (i Vertebrati con quattro zampe, dagli Anfibi ai Mammiferi) esistono solo le costole dorsali, mentri i Dipnoi possiedono solo costole pleurali, ventrali.

E ancora, le loro vertebre sono prive del “corpo vertebrale”, che invece è comune ai pesci moderni ed ai Tetrapodi.

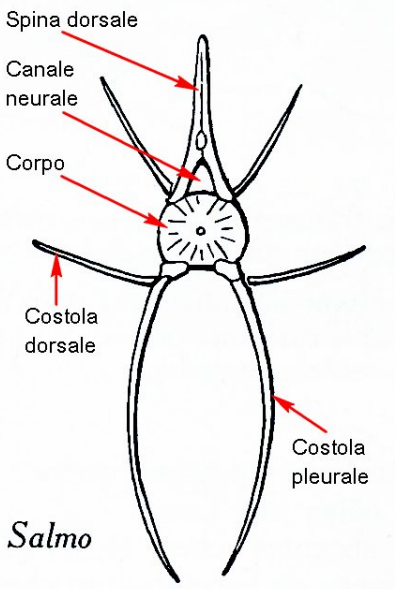


Fig. 15 – Schema della vertebra di un tipico pesce (salmone), che mostra la doppia serie di costole ed un corpo vertebrale sviluppato.

CONCLUSIONE

Dunque, i Dipnoi rappresentano una linea evolutiva indipendente, molto antica, certamente erede dei gruppi di Pesci primitivi, con qualche novità che prelude ai gruppi più evoluti, come gli Anfibi, con qualche nostalgia per i loro precursori Crossoperigi, ma con caratteristice peculiari, in virtù del loro antico adattamento ad ambienti particolari (acque continentali di bassa profondità). “Fanno razza” per conto loro.

NB: la parola “Dipnoi” si può pronunciare con l’accento tonico sulla prima “i” o sulla “o”: Dìpnoi o Dipnòi. Sono permalosi, ma su questo punto non fanno storie.

PS: Più di recente, gli autori della scoperta dell’*Elpistostege* hanno pubblicato un articolo dettagliato su quel fossile del tardo Devoniano (vedi “Nature”, vol. 579, pp. 549 e segg. e “Le Scienze”, Agosto 2020) da cui risulterebbe che nelle pinne pettorali di questi animali sono già presenti tutti gli ossi che fanno parte del carpo (polso) del metacarpo (dorso della mano) e delle falangi (le dita) dei Tetrapodi (vedi la fig. 11 a pag. 3). In particolare, le falangi sarebbero un’evoluzione delle ossa radiali distali dei Pesci, quelle che sostengono i “raggi” delle pinne, mentre le radiali prossimali sono evolute nel carpo e nel metacarpo.

Dato che anche quel fossile viveva in un ambiente simile a quello dei Dipnoi (acque dolci costiere), esso avrebbe sviluppato un arto anteriore flessibile e robusto, simile a quello dei Dipnoi, ma con maggiore specializzazione: sarebbe un Sarcopterigio più avanzato, più adatto per muoversi all’asciutto.