

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/341120583>

Classe Gastropoda. In Manuale di Paleontologia [uncorrected proofs]

Chapter · May 2020

CITATIONS

0

READS

3,242

1 author:



Stefano Dominici

University of Florence

112 PUBLICATIONS 1,339 CITATIONS

SEE PROFILE

CLASSE GASTROPODA

Classe istituita nel 1797 da Georges Cuvier, i Gastropoda (dal greco γαστήρ, “stomaco”, e πούς, “piede”) sono molluschi dal corpo asimmetrico evoluti da un antenato a simmetria bilaterale (**Figura 1**). Possiedono la più grande varietà di adattamenti tra gli animali marini moderni e la loro importanza in paleontologia, biologia evolutivista e paleobiologia della conservazione trascende l’interesse che essi rivestono per la malacologia. I gasteropodi sono in larga parte marini poco profondi, bentonici, epifaunali, vagili e provvisti di conchiglia mineralizzata che protegge e sostiene le parti molli, con un eccellente record fossile dal Cambriano al Recente. Nel corso della loro lunga storia, si sono adattati anche ad ambienti marini profondi, alla vita nel plancton e agli ambienti continentali, sia acquatici che terrestri, con conchiglia o senza. Sono consumatori primari o secondari, detritivori o sospensivori, parassiti, predatori o necrofagi. Le dimensioni dell’adulto variano nei viventi da meno di un millimetro a circa un metro di lunghezza. Dove presente, la conchiglia ha in prevalenza avvolgimento elicospirale, in alcune forme e in misura subordinata patelliforme o planispirale, raramente eterostrofico. Nella maggior parte delle forme marine la riproduzione è gonocorica, ermafrodita in molte specie terrestri e in alcune marine. Oggi i gasteropodi sono il più importante gruppo di animali a conchiglia mineralizzata, quello meno conosciuti dei mari attuali e, dopo gli insetti, il più diversificato del pianeta. Hanno uso limitato in biostratigrafia, le specie più abbondanti avendo ampia distribuzione cronostatigrafica e legata alla facies. Per le stesse ragioni sono ottimi indicatori paleoambientali, utili a ricostruire la struttura delle passate comunità bentoniche di paleoambienti continentali acquatici e terrestri, salmastri, intertidali e subtidali, fino alle grandi profondità oceaniche, siano esse basate sulla fotosintesi o sulla chemiosintesi. La finezza delle interpretazioni paleoecologiche diminuisce all’aumentare dell’età geologica e molto rimane da capire sulle forme paleozoiche, ben diversificate a partire dall’Ordoviciano. La frequente omoplasia e la scarsità di caratteri diagnostici legati alla conchiglia rendono difficile ricostruire la filogenesi dei gasteropodi basali.

ANATOMIA E ONTOGENESI

Tessuti molli

Le parti molli sono formate dalla massa viscerale, generalmente nascosta nella parte più interna della conchiglia, dal piede, un organo muscolare di grandi dimensioni

relative, dalla regione cefalica con occhi e dal mantello, responsabile della secrezione della conchiglia e del rivestimento della cavità nella quale si affacciano uno o due ctenidi per la respirazione, l'ovidotto e dove terminano dotto renale e tubo digerente (**Figura 2**). I gasteropodi bentonici si muovono sul substrato grazie alle successive contrazioni dei muscoli del piede, usato dalle specie carnivore per manipolare la preda. Un sistema nervoso complesso, con occhi e 2 o 4 tentacoli, dove si collocano potenti recettori chimici, permette all'animale di riconoscere i propri simili, gli ostacoli, le fonti di cibo ed eventuali pericoli. La bocca, a volte posta in cima ad una proboscide, è fornita di una radula, organo masticatorio formato da più file di denti.

Come conseguenza della torsione di 180° della massa viscerale e del sistema nervoso durante lo stadio larvale, gli organi che si immettono nella cavità del mantello sono disposti in maniera asimmetrica rispetto alla direzione di movimento. Lo ctenidio si trova infatti sul lato sinistro della cavità, mentre ano e dotti escretori fuoriescono sul lato destro (**Figura 1**). Gli escreti sono espulsi dal corpo grazie ad una corrente diretta da sinistra verso destra. Molti gasteropodi marini arrotolano un margine del mantello per formare un sifone inalante, attraverso il quale l'acqua ricca di ossigeno è diretta verso lo ctenidio (**Figura 2**). Il sifone è spesso sostenuto da un canale sifonale, a volte anche molto lungo e ben riconoscibile sul lato anteriore delle conchiglie.

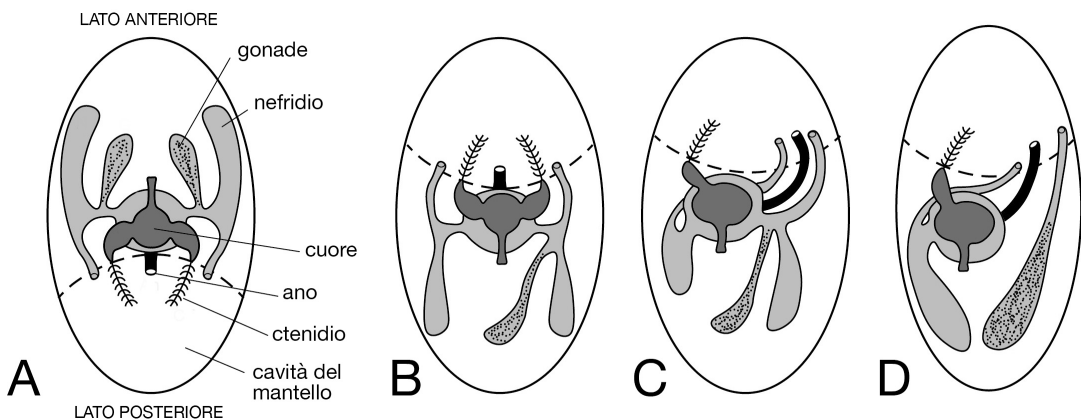


Figura 1. Stadi successivi nell'evoluzione dell'asimmetria dei gasteropodi attraverso il fenomeno della torsione. **A**) Ipotetico stato primitivo pre-torsione, tradizionalmente postulato dai ricercatori, con ano e cavità del mantello in posizione posteriore (condizione esogastrica) e organi disposti a coppie simmetriche, con il dotto del nefridio che svolge funzione di ovidotto; **B**) Ipotetico stato post-torsione, con spostamento di 90° dell'ano e della cavità del mantello sopra la testa (condizione endogastrica), associato alla perdita di una delle due gonadi; questa condizione è stata ipotizzata per gasteropodi basali, provvisti di una fessura per la corrente in uscita (e.g., **Figura 6C**); **C**) Ulteriore rotazione di 90° che porta il lato sinistro della massa viscerale a confluire sul lato destro della cavità palleale, associandosi alla perdita di uno degli ctenidi; questa condizione, tipica dei Patellogastropoda, corrisponde ad una corrente in uscita diretta da sinistra verso destra; **D**) Perdita del nefridio destro e ctenidio monopettinato, condizione incontrata nella maggior parte dei Caenogastropoda; il dotto del nefridio destro non serve più il pericardio, ma ha solo funzione di ovidotto, consentendo ai molti Caenogastropoda e Heterobranchia una gran varietà di nuovi adattamenti legati alla riproduzione.

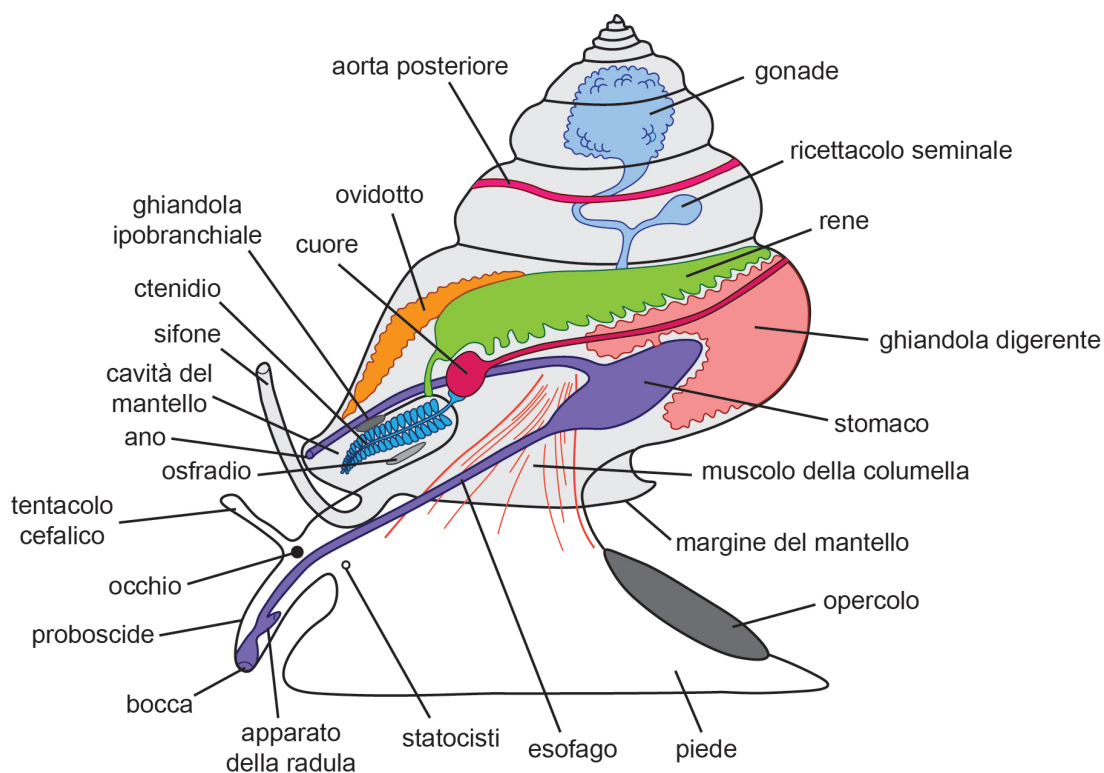


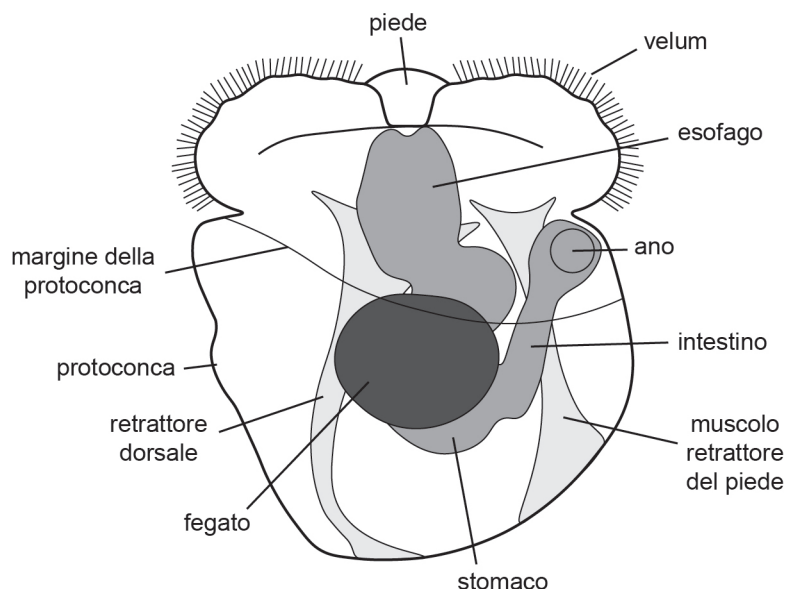
Figura 2. Anatomia delle parti molli e loro rapporto con la conchiglia in un gasteropode a spira alta (femmina). Sinapomorfia dei gasteropodi è la cavità del mantello posta sopra la testa, come conseguenza della torsione della massa viscerale che avviene durante la fase larvale.

Alcuni taxa hanno perso o invertito il fenomeno della torsione, riportando la massa viscerale in posizione posteriore. Il piede serve per la locomozione e secerne l'opercolo, una struttura cornea grazie alla quale le parti molli possono essere racchiuse più o meno interamente dentro la conchiglia.

Riproduzione e ontogenesi

Tutti i gasteropodi passano attraverso una metamorfosi durante l'ontogenesi, durante la quale l'embrione si trasforma in una larva veliger (**Figura 3**), poi in un adulto. La conchiglia delle forme marine conserva traccia di questo passaggio, includendo nella sua prima parte (protoconca) lo stadio embrionale e il larvale, ed è quindi utile per comprendere adattamenti e relazioni filogenetiche di specie estinte. Lo stadio larvale può essere lecitotrofico, detto anche non-planctotrofico, derivante da uova di grandi dimensioni e contenente molta sostanza nutritizia, o planctotrofico, derivato da uova di piccole dimensioni. Le specie lecitotrofiche producono poche uova, ma con un alto tasso di sopravvivenza e generalmente presentano un areale di distribuzione limitato. La larva non ha bisogno di nutrirsi e la fase larvale dura poco. Viceversa, le specie con sviluppo planctotrofico producono molte uova di piccole dimensioni. Queste ultime si schiudono rilasciando in acqua una larva trocofora

Figura 3. Anatomia post-torsione di una larva veliger di un gasteropode marino (Heterostropha: Nudibranchia), con ano spostato sul lato destro della cavità palleale. Il veliger può essere trasportato dalle correnti anche a grandi distanze, consentendo l'ampia diffusione geografica della propria specie e favorendo il flusso genico.



o direttamente una larva veliger con adattamenti per vivere nel plancton. Solo le larve che avranno raggiunto substrati favorevoli diventeranno adulti. Il gasteropode secerne un primo conchiglia in fase embrionale (protoconca I), che nelle specie planctotrofiche si accresce ulteriormente in fase larvale (protoconca II). Movimento e nutrizione del veliger sono garantite dal velum, una struttura bilobata e cigliata. La massa viscerale della larva, protetta dalla protoconca, subisce la caratteristica torsione (**Figura 3**). Il veliger è vorace di fitoplancton e si muove attivamente nell'acqua. Al momento della metamorfosi si ferma su un substrato solido, riassorbe il velum e passa a vita bentonica, metamorfosi espresso dal brusco passaggio da protoconca II a teleoconca che nelle forme planctotrofiche ha ornamentazione spesso molto diversa. Il passaggio protoconca-teleoconca è più graduale nelle specie lecitotrofiche, così da fornire un criterio per riconoscere l'esistenza o meno della fase planctotrofica nelle forme che non hanno lasciato discendenti nei mari attuali (**Figura 4**). Tra i gasteropodi viventi molti (Patellogastropoda, Vetigastropoda, Cocculinoidea: vedi oltre "Classificazione") possiedono solo una conchiglia embrionale (protoconca I) seguita da teleoconca (**Figura 4A-D**). Le conchiglie della maggior parte dei gasteropodi derivati (Neritimorpha, Caenogastropoda, Heterobranchia) sono formate da protoconca I, protoconca II e teleoconca (**Figura 4E-K**), quindi con fase larvale planctotrofica più o meno lunga, adattamento associato alla grande diversità dei gasteropodi derivati nei mari moderni. Ci sono però eccezioni, a volte all'interno dello stesso genere, nonché casi di poecilogonia (diverse modalità di sviluppo all'interno della stessa specie). Gli Heterobranchia marini sono caratterizzati da protoconca eterostrofica, ad avvolgimento coassiale o transassiale (**Figura 4J-K**). La maggior parte delle specie terrestri polmonate è ermafrodita a fertilizzazione interna e la metamorfosi avviene nell'uovo prima della schiusa, senza stadi di trocofora e veliger (sviluppo diretto).

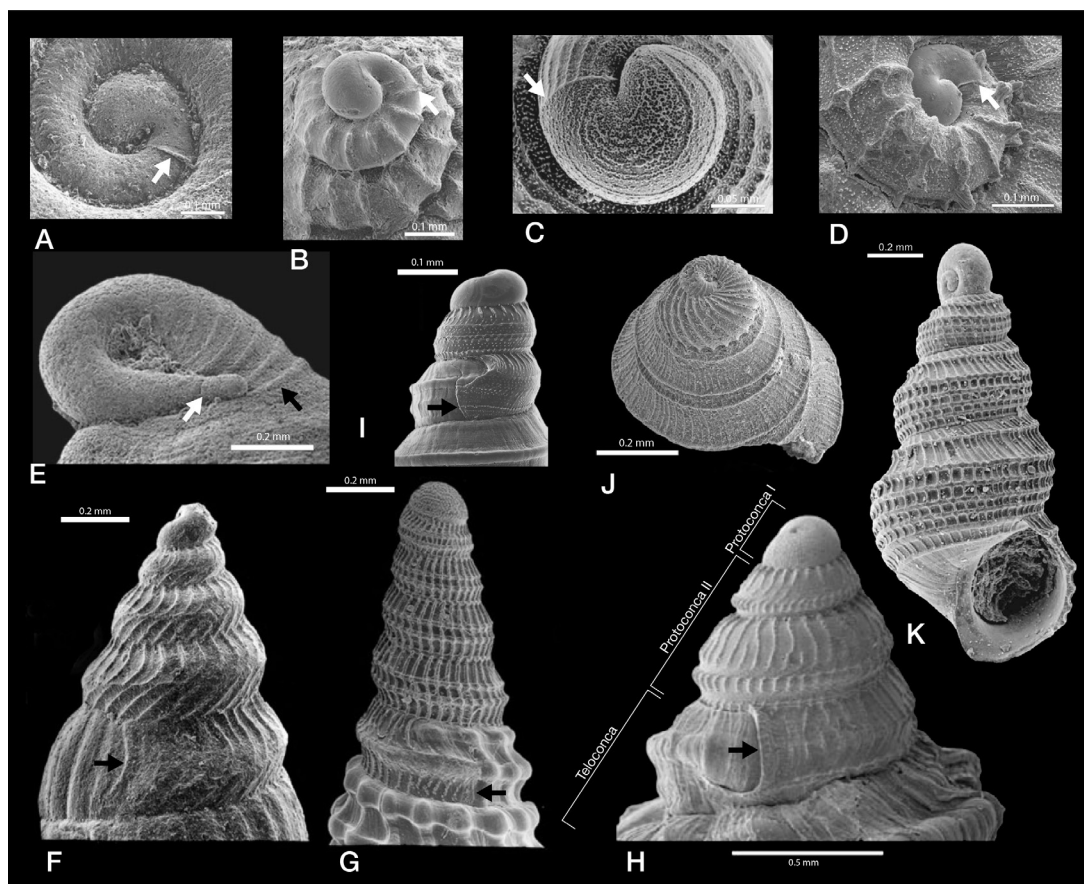


Figura 4. Protoconche di specie lecitotrofiche (A-D) e non-lecitotrofiche (E-K). La freccia bianca segna il passaggio protoconca I-teleoconca nelle specie non-planctotrofiche (A-D), la freccia nera il passaggio protoconca II-teleoconca nelle specie planctotrofiche (E-J); alcune specie paleozoiche (D) hanno protoconca aperta a morfologia differenziata, indizio di possibile larva planctotrofica. **A)** Euomphaloidea (*Amphiscapha*, Carbonifero); **B)** Vetigastropoda (*Eunemopsis*, Triassico); **C)** Vetigastropoda (*Tricolia*, Recente); **D)** Vetigastropoda (*Bandelium*, Triassico); **E)** Neritimorpha (*Pseudorthonychia*, Carbonifero); **F)** Caenogastropoda (*Cerithium*, Recente); **G)** Caenogastropoda (Pseudozygopleuridae, Carbonifero): piccola protoconca I, protoconca II multispirale; **H)** Caenogastropoda (Triphoridae, Recente): piccola protoconca I, protoconca II multispirale; **I)** Caenogastropoda (*Coralliophila*, Recente); **J)** Heterobranchia (Tofanellidae, Triassico): protoconca eterostrofica coassiale con forte ornamentazione; **K)** Heterobranchia (*Mathilda*, Giurassico): protoconca eterostrofica transassiale non ornamentata.

CONCHIGLIA

La conchiglia secreta dal mantello, sostanzialmente simile nella struttura a quella degli altri molluschi conchiferi, è fatta di uno strato organico esterno, il periostraco, e di uno interno calcificato, in aragonite o in un insieme di aragonite e calcite, con aggiunta di proteine complesse. I cristalli inorganici possono essere disposti in lamine parallele alla superficie interna della conchiglia (madreperla), o ad allungamento inclinato in vario modo rispetto a questa (strato prismatico o a lamelle incrociate).

La microstruttura, a volte responsabile del colore della conchiglia, è caratteristica a livello di genere o famiglia. La conchiglia si accresce aggiungendo materiale dove il margine del mantello è in contatto con l'apertura (progradazione marginale). Le conchiglie dei gasteropodi presentano una grandissima varietà di forma, dimensione e scultura (**Figura 5**), già a partire dal Paleozoico (**Figura 6**), con avvolgimenti discoidali, fusiformi o turricolati, giri stretti regolarmente avvolti o irregolari e svolti, con apertura da circolare a subquadrata (**Figura 5-7**). Gli elementi spirali della scultura sono il risultato della deposizione di quantità di sostanza maggiore in certe regioni del margine, mentre gli elementi assiali sono il risultato di deposizione periodica e sincronizzata lungo l'intero margine del mantello. Le fasi di interruzione nella crescita producono ispessimenti della conchiglia in forma di varici e tubercoli, utili a difendere l'animale dall'attacco di predatori (**Figura 7G**). Anche le spine, allineate attorno all'apertura, sono un adattamento per difendere le parti molli mentre l'animale si sposta o si nutre (**Figura 5H,Z,AI; 7E**; cf. **Figura 5A,C**). La conchiglia può anche accrescersi per addizione di materiale all'esterno (aggradazione superficiale), come fanno alcune forme estroflettendo il mantello fino ad avvolgere completamente la conchiglia. La maggioranza delle specie ha conchiglia ad avvolgimento anisotropo (elicospirale, quando la spirale cambia piano di avvolgimento durante la crescita), quasi sempre destrorso (mettendo l'apice in alto, l'apertura si trova in basso a destra). Conchiglie sinistrorse sono poco rappresentate, sia tra specie viventi che fossili (**Figura 5**). L'avvolgimento della conchiglia è indipendente dalla torsione delle parti molli. La conchiglia può essere a spira alta (**Figura 5J,L,Z**), turricolata (**Figura 5I,X,A-E,AK**), turbiniforme (**Figura 7K,N**), trochiforme (**Figura 5M,P,AC**), trochiforme spinosa (**Figura 5H,AC**), a simmetria bilaterale (**Figura 5E**), patelliforme (**Figura 5O,Q**), sinistrorsa (**Figura 5B,F,J,X,AN**), discoidale (**Figura 5C-D,F-G,AL**), pupiforme (**Figura 5V**), naticidiforme (**Figura 5W**), ad avvolgimento irregolare (**Figura 5Y**), turricolata svolta (**Figura 5AH**), semilunare (**Figura 5T**), convoluta (**Figura 5AA**), fusiforme spinosa (**Figura 5AI**), strombiforme turricolata (**Figura 5Z**), unguiforme (**Figura 5AD**), globulare (**Figura 5S,AO**), volutiforme (**Figura 5AG**), coniforme-fusiforme (**Figura 5AF**), piriforme (**Figura 5AM**), subglobosa (**Figura 5AB**). Sono frequenti i fenomeni di convergenza evolutiva (e.g., **Figura 5H,AC; K,AJ; O,Q; M,AL; S,W,AO**). Dimensioni, forma e scultura della teleoconca sono i principali caratteri usati nella classificazione paleontologica a basso livello gerarchico (dalla specie alla famiglia), sia nelle forme basali (**Figura 6**) che nelle derivate (crown Gastropoda: **Figura 7**). Nel caso di specie particolarmente affini o fornite di una ampia variabilità intraspecifica il riconoscimento dei caratteri morfologici della protoconca offre uno strumento diagnostico indispensabile per l'identificazione delle specie. Il lato anteriore è identificato dalla posizione della bocca e dalla direzione verso la quale si muove il gasteropode; l'apice della spira è a volte in posizione dorsale rispetto all'allungamento antero-posteriore (patelliformi, trochiformi), a volte in posizione posteriore. Tra i parametri dimensionali usati in tassonomia troviamo il rapporto tra altezza dell'ultimo giro e altezza della spira e l'ampiezza dell'angolo della spira (**Figura 7**).

ECOLOGIA

La maggior parte delle specie delle sottoclassi Patellogastropoda e Vetigastropoda conduce vita bentonica in ambienti marini costieri, dalla fascia intertidale alla subtidale nella zona eufotica, nutrendosi raschiando la pellicola algale con la radula (erbivori pascolatori) e proteggendosi da predatori e agenti fisici schiacciando la conchiglia patelliforme contro il substrato roccioso (e.g., superfamiglie Patelloidea e Lottioidea), o chiudendosi ermeticamente nella conchiglia grazie all'opercolo (Trochoidea). Nella stessa fascia batimetrica, particolarmente negli ecosistemi tropicali di mangrovia e in quelli di posidonieto di clima temperato, si sono diversificati i Caenogastropoda macro- (Stromboidea, Littorinoidea) e microerbivori (Rissoidea), detritivori e sospensivori (Campaniloidea, Cerithioidea). La carnivoria si è evoluta in molti cladi a partire dal Paleozoico medio, sia come predazione attiva su prede varie (molluschi, policheti, spugne, echinodermi, pesci etc.) con tecniche anche sofisticate di attacco e sottomissione della preda viva (Tonnoidea, Conoidea), sia come necrofagia (Tonnoidea, Buccinoidea). Alcune forme perforano le conchiglie di altri gasteropodi o bivalvi infaunali utilizzando la radula e un succo acido (Naticoidea), altre attaccano prede epifaunali, sia intertidali che subtidali anche profondi (Muricoidea), altre stordiscono o uccidono la preda con dardi avvelenati originati dalla radula (Conoidea). Si registrano convergenze evolutive alla vita nei fondali più profondi (**Figura 8**), in associazione con ecosistemi basati sulla chemiosintesi. Tra gli Heterobranchia marini troviamo forme pelagiche (Pteropoda), predatori bentonici (Cephalaspidea) e piccoli parassiti di echinodermi (Pyramidelloidea). Alcuni hanno invaso acque sia dolci che salmastre (Lymnaeidea), mentre altri, con o senza conchiglia, occupano oggi una grande quantità di ecosistemi terrestri come consumatori primari o secondari (Stylommatophora).

BIODIVERSITÀ

Con 35.820 specie descritte nel 2017, i gasteropodi sono il più importante gruppo di animali con guscio dei mari attuali, la cui diversità è oltre quattro volte quella del secondo gruppo più rappresentato, i bivalvi (8.340 specie). Seguono echinodermi (7.294), altri molluschi (2.834, di cui 761 cefalopodi) e brachiopodi (422). La biodiversità stimabile dal solo studio delle conchiglie - principale contributo al record fossile - ammonta dunque per i gasteropodi marini al 65% del totale. Se aggiungiamo al totale anche gli altri organismi con elementi scheletrici più facilmente fossilizzabili, come pesci (18.317 specie conosciute), decapodi (13.211), foraminiferi (9.001), briozoi (6.186), ostracodi (5.957), esacoralli (3.424) e mammiferi (138), cambiano i rapporti ma la diversità dei gasteropodi rimane la maggiore (32% del totale, quasi il doppio del totale dei pesci, 17%). Questi numeri sono tanto più significativi se si stima che sia stato descritto finora solo il 25-30% della biodiversità globale dei gasteropodi marini (circa 70.000 specie ancora non descritte), la più bassa percentuale di qualsiasi altro gruppo. L'importanza dello studio dei gasteropodi per la conoscenza della biosfera è accresciuta dal fatto che hanno invaso con successo anche gli ecosistemi acquatici terrestri, con circa 4.000 specie provviste di conchiglia conosciute.



Figura 5. Varietà morfologiche della conchiglia dei gasteropodi, **A-D)** Archaeobranchia; **E)** Amphigastropoda; **F)** Macluritoidea; **G-H)** Euomphaloidea; **I)** Loxonematoidea; **J)** Clisospirioidea; **K)** Trochonematoidea; **L-P)** Vetigastropoda; **Q)** Patellogastropoda; **R-U)** Neritimorpha; **V-AI)** Caenogastropoda; **AJ-AO)** Heterobranchia. **A)** *Igorella emeiensis* (Cambriano inferiore, Siberia; 3,8 mm); **B)** *Anhuiconus microtuberosus* (Cambriano inferiore, Australia; 3,4 mm); **C)** *Pelagiella subangulata* (Cambriano inferiore, Australia; 1,8 mm); **D)** *Philoxenella spirallis* (Cambriano inferiore, Siberia; 2,6 mm); **E)** *Bellerophon vasulites* (Devoniano medio, Germania; 20 mm); **F)** *Rossospira harrisae* (Ordoviciano, Terranuova; 46 mm); **G)** *Euomphalus pentangulatus* (Carbonifero, Irlanda; 31 mm); **H)** *Spinicharybdis krizi* (Siluriano superiore, Alaska; 5,8 mm); **I)** *Pragozyga costata* (Devoniano inferiore, Boemia; 4,9 mm); **J)** *Voskopiella barborae* (Devoniano medio, Boemia; 5,3 mm); **K)** *Kitakamispira armata* (Devoniano medio, Boemia; 26 mm); **L)** *Murchisonia coronata* (Devoniano medio, Boemia; 53 mm); **M)** *Bayerotrochus westralis* (Recente, Australia; 84 mm); **N)** *Sequenzia elegans* (Recente, Madera; 4,3 mm); **O)** *Lepetella espinosae* (Recente, Baleari; 4 mm); **P)** *Fujubinus exasperatus* (Recente, Francia; 9 mm); **Q)** *Patella vulgata* (Recente, Francia; 49 mm); **R)** *Helicina rhodostoma* (Recente, Repubblica Dominicana; 17 mm); **S)** *Nerita peloronta* (Recente, Caraibi; 25 mm); **T)** *Theodoxus fluviatilis* (Recente, Estonia; 8 mm); **U)** *Janthina janthina* (Recent, Hawaii; 20 mm); **V)** *Pollicaria crossei* (Recente, Vietnam; 41 mm); **W)** *Naticarius stercumuscum* (Recente, Spagna; 37 mm); **X)** *Liniphora restis* (Recente, Taiwan; 20 mm); **Y)** *Petalonconchus sculpturatus* (Miocene superiore, Virginia; 73 mm); **Z)** *Aporrhais pesgallinae* (Recente, Angola; 33 mm); **AA)** *Pseudopusula californiana* (Recente, California; 12 mm); **AB)** *Tonna galea* (Recente, Italia; 140 mm); **AC)** *Xenophora pallidula* (Recente, Filippine; 70 mm); **AD)** *Crepidula unguiformis* (Recente, Africa occidentale, 29 mm); **AE)** *Strioterebrum nitidum* (Recente, Guam; 32 mm); **AF)** *Conus aulicus* (Recente, Guam; 89 mm); **AG)** *Cymbium cymbium* (Recente, Marocco; 105 mm); **AH)** *Trigonostoma milleri* (Recente, Panama; 23 mm); **AI)** *Murex pecten* (Recente, Madagascar; 150 mm); **AJ)** *Valvata piscinalis* (Recente, Germania; 4 mm); **AK)** *Nerinella arduensis* (Giurassico medio, Francia; 62 mm); **AL)** *Architectonica maxima* (Recente, Filippine; 55 mm); **AM)** *Scaphander lignarius* (Recente, Islanda; 50 mm); **AN)** *Limacina helicina* (Recente, Alaska; 4,4 mm); **AO)** *Helix pomatia* (Recente, Francia; 45 mm).

L'abbondanza del record fossile dei gasteropodi ne fa, assieme ai bivalvi, il principale strumento in paleobiologia della conservazione. Lo studio dei livelli conchigliari formati in tempi storici, antecedenti la rivoluzione industriale, e il loro confronto con le associazioni che vivono oggi nei mari costituiscono infatti un mezzo per conoscere lo stato di salute degli ecosistemi e monitorare i cambiamenti faunistici causati dall'uomo, come invasione di specie aliene (migrazione lessepsiana), omogeneizzazione dei fondali marini, radiazione di specie opportuniste ed estinzioni.

CLASSIFICAZIONE ED EVOLUZIONE

A partire dagli anni '80 del secolo scorso la classificazione dei gasteropodi è profondamente cambiata, un processo accelerato dall'avvento delle tecniche molecolari. Niente più resta così della suddivisione in Prosobranchia (Archaeogastropoda, Mesogastropoda e Neogastropoda), Opisthobranchia, e Pulmonata dei libri di testo in uso fino a poco fa, in favore di una classificazione filogenetica basata su caratteri sia morfologici che molecolari (**Figura 8**). I caratteri della conchiglia sono più plastici di quelli basati sulle parti molli, sufficienti a garantire un modo per classificare cladi estinti a bassi livelli gerarchici (tra i gasteropodi paleozoici sono numerosi i casi di polifilia all'interno di gruppi tradizionalmente accettati), ma non per risolvere i rapporti di parentela tra sottoclassi, perché nel corso dell'evoluzione la conchiglia ha cambiato forma rapidamente e perché manca di caratteri diagnostici utili. Alcuni cladi basali sono definiti solo a livello di superfamiglia, mentre i gasteropodi viventi sono suddi-

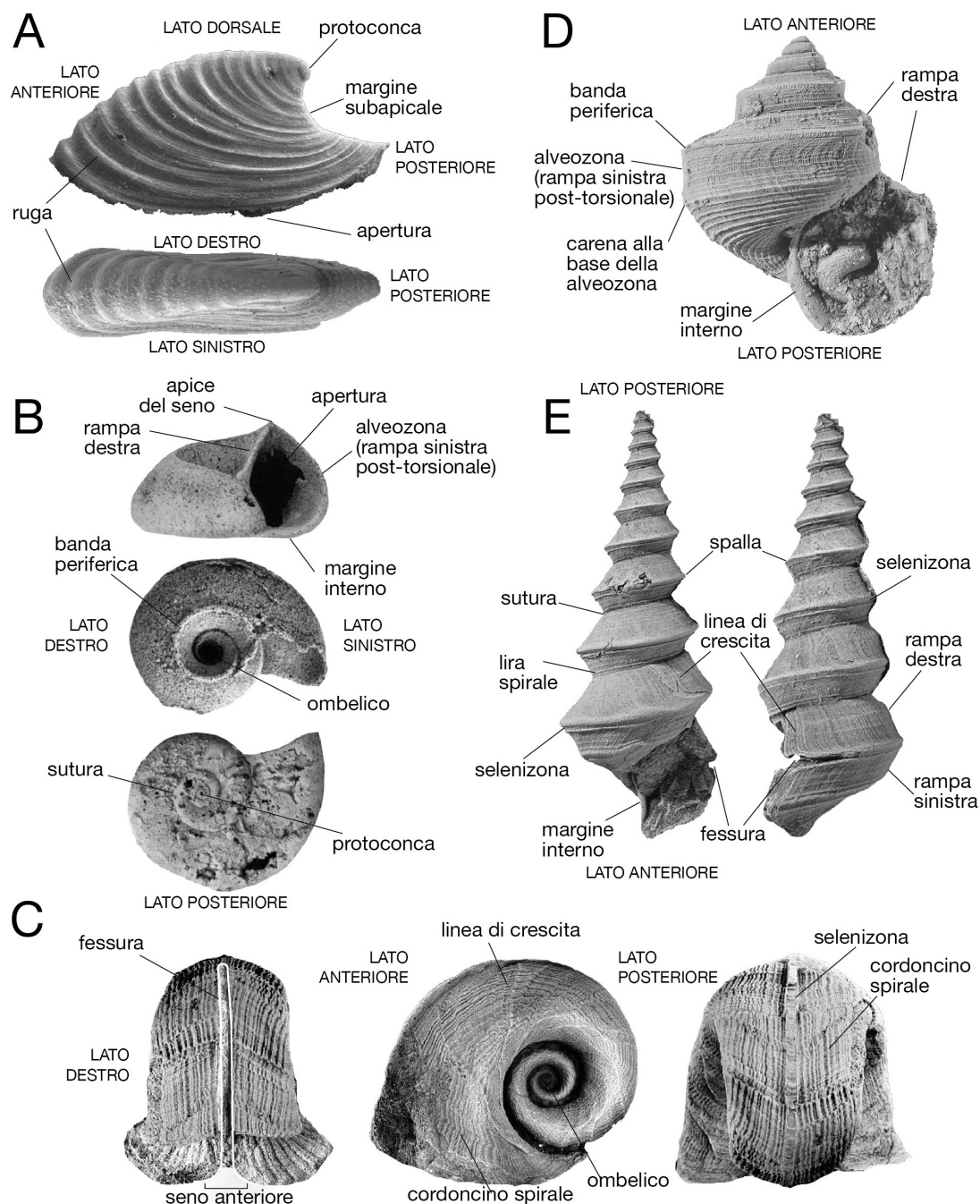


Figura 6. Caratteri descrittivi della conchiglia di gasteropodi basali (Paleozoico). **A**) Yochelcionelloidea, *Mellopegma georginense* (Cambriano, Australia), vista laterale e dorsale; **B**) Macluritoidea, *Monitorella auricula* (Ordoviciano, Nevada), vista aperturale, dorsale e ventrale; **C**) Bellerophontoidea, *Bucania czekanowskii* (Ordoviciano, Estonia), vista anteriore, laterale e posteriore; **D**) Trochonematoidea, *Biarmespira angulata* (Permiano, Russia); **E**) Murchisonioidea, *Goniasma lasallensis* (Carbonifero, Russia), vista aperturale e laterale.

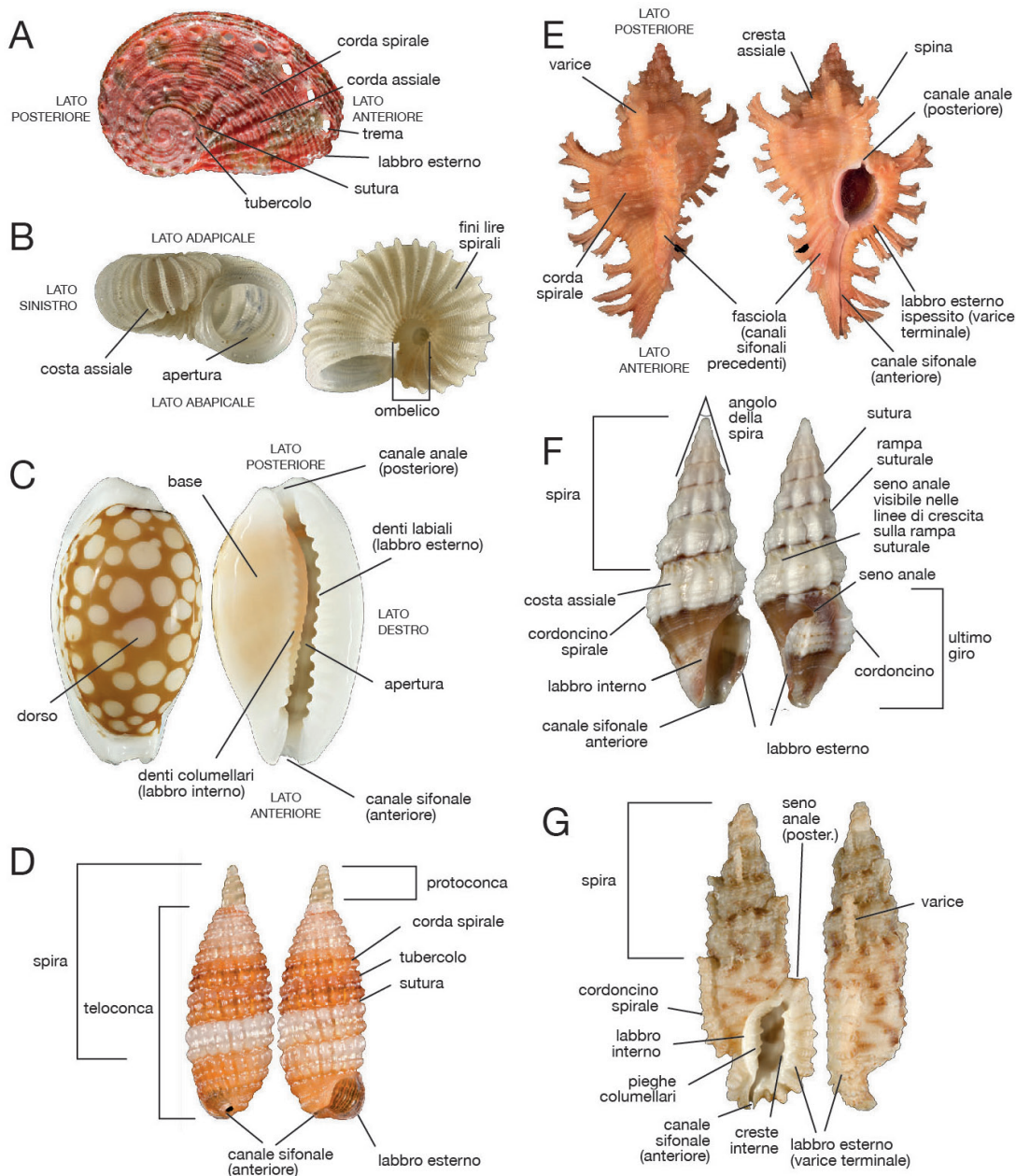


Figura 7. Caratteri descrittivi della conchiglia di Vetigastropoda (A-B) e Caenogastropoda (C-G; Recente). A) Haliotidea, *Haliotis clathrata*, vista dorsale; B) Trochoidea, *Munditella ammonoceras*, vista aperturale e vista ventrale; C) Cypraeoidea, *Cribraria cribraria*, vista dorsale e vista ventrale; D) Triphoroidea, *Horologica jayi*, vista dorsale e vista ventrale; E) Muricoidea, *Chicoreus ryukyuensis*, vista dorsale e vista ventrale; F) Conoidea, *Carinodrillia quadrilirata*, vista dorsale e vista ventrale; G) Cancellarioidea, *Plesiotriton mirabilis*, vista dorsale e vista laterale destra.

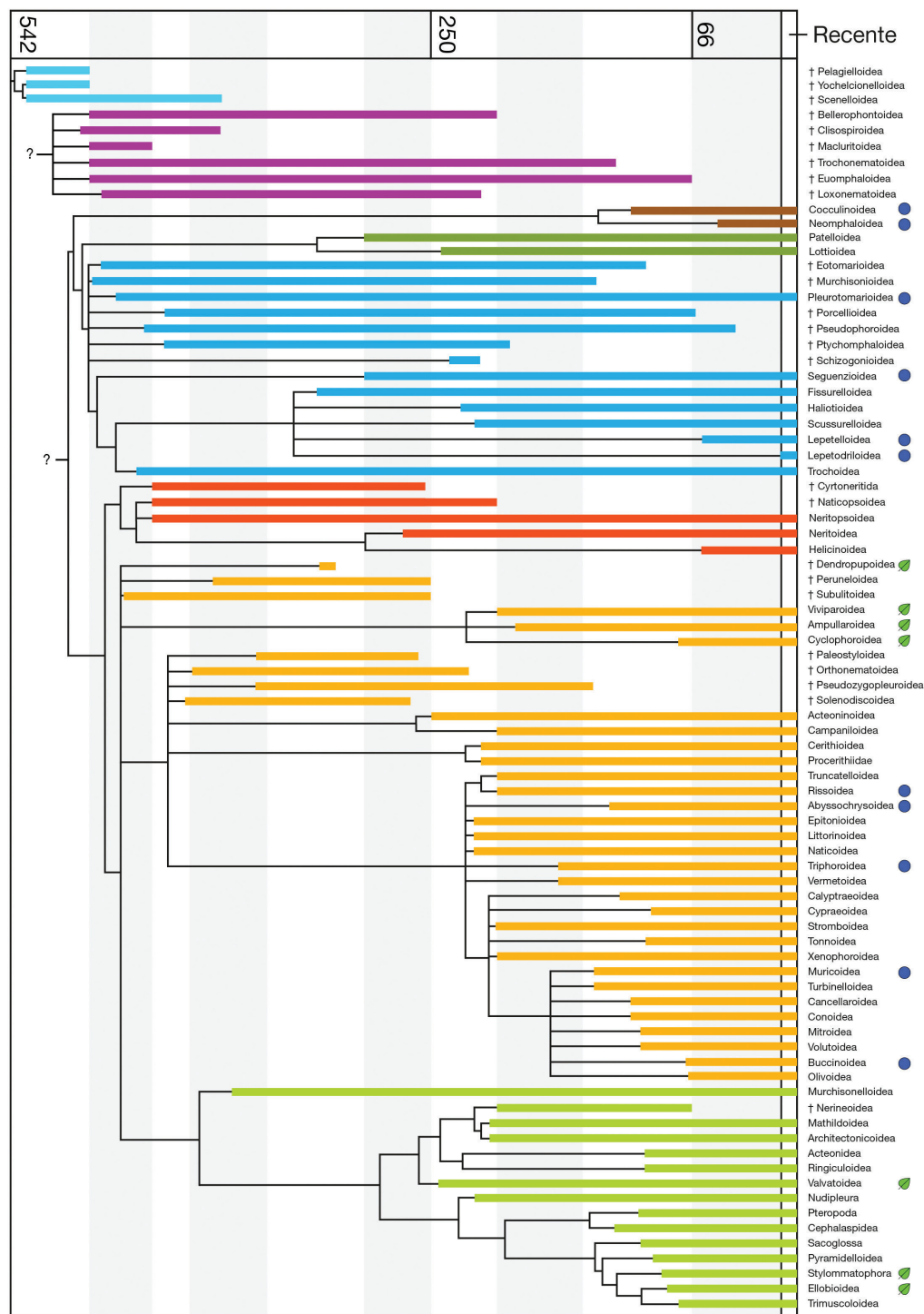


Figura 8. Record fossile e filogenesi dei Gastropoda. Colori, **celeste**: Archaeobranchia; **viola**: Bellerophontoidea e altri cladi basali; **marrone**: Neomphalones; **verde scuro**: Patellogastropoda; **azzurro**: Vetigastropoda; **rosso**: Neritimorpha; **arancio**: Caenogastropoda; **verde chiaro**: Heterobranchia. **Cerchio blu**: adattamenti marino-profondi; **foglia verde**: adattamenti terrestri. †: taxon estinto

visi in quattro sottoclassi basali (Neritimorpha, Patellogastropoda, Neomphaliones, Vetigastropoda) e due derivate (Caenogastropoda e Heterobranchia).

Sottoclasse ARCHAEOBRANCHIA

I più antichi gasteropodi conosciuti, con conchiglia di piccole dimensioni ad avvolgimento planispirale (simmetria bilaterale, Helcionellida: **Figure 5A-B, 6A**) o anisotrofico (senza piano di simmetria, Pelagiellida: **Figura 5C-D**). Come il possibile mollusco ancestrale ediacarano *Kimberella*, sono ritenuti organismi bentonici erbivori brucatori. Distribuzione: Cambriano-Ordoviciano inferiore.

Sottoclasse AMPHIGASTROPODA

Comprende il solo ordine Bellerophonitida, un clade polifiletico di incerte affinità, con conchiglia a simmetria bilaterale (**Figure 5E, 6C**). Distribuzione: Cambriano medio-Triassico inferiore.

Superfamiglia CLISOSPIROIDEA

Gasteropodi paleozoici con conchiglia iperstrofica (**Figura 5J**) e protoconca multi-spirale. Distribuzione: Cambriano superiore-Devoniano.

Superfamiglia MACLURITOIDEA

Gasteropodi opercolati di grandi dimensioni, sospensivori da adulti, cosmopoliti e comuni in rocce carbonatiche dell'Ordoviciano. Conchiglia con protoconca I aperta e teleoconca iperstrofica destrorsa o sinistrorsa (**Figura 6B**).

Superfamiglia TROCHONEMATOIDEA

Gruppo essenzialmente paleozoico, gasteropodi probabilmente algivori, conchiglia destrorsa con selenizona (**Figura 6D**).

Superfamiglia EUOMPHALOIDEA

Gruppo essenzialmente paleozoico diversificatosi nell'Ordoviciano, con molte forme sedentarie sospensivore. Conchiglia con protoconca I aperta o avvolta a spirale (**Figura 4A**), teleoconca aperta o chiusa, iperstrofica (**Figura 5F**) o ortostrofica (**Figura 5G-H**) con microstruttura lamellare incrociata. Comprende sette famiglie distribuite dal Cambriano superiore al Cretaceo.

Superfamiglia LOXONEMATOIDEA

Come altri gruppi precedenti, compaiono durante il Grande Evento Biodiversificativo Ordoviciano. Conchiglia priva di protoconca. Comprende due famiglie. Distribuzione: Devoniano-Permiano.

Sottoclasse NEOMPHALIONES

Comprende gli ordini Neomphalida e Cocculinida, ciascuno con una sola superfamiglia. Ontogenesi semplice, priva di stadio planctotrofico. Conchiglia con struttura lamellare incrociata prismatica complessa. Gasteropodi di piccole dimensioni di

mare profondo, adattati ad ambienti estremi come risorgive fredde, sorgenti idrotermali e grandi particelle organiche in disfacimento.

Sottoclasse PATELOGASTROPODA

Comprende il solo ordine Patellida (**Figura 5Q**). Cuore con due auricole, gonocorici, fertilizzazione esterna, ontogenesi semplice, priva di stadio planctotrofico: stadio embrionale (protoconca I, non avvolta a spirale) seguito dall'adulto (teleoconca). Conchiglia conica in aragonite a struttura prismatica, lamellare e incrociata (struttura complessa). Esclusivamente marini su coste rocciose dove si cibano di alghe, hanno distribuzione stratigrafica Triassico-Recente (incerta presenza nel Paleozoico).

Sottoclasse VETIGASTROPODA

Diversificati nel corso dell'Ordoviciano e ben rappresentati lungo tutto il Paleozoico, comprendono oggi gli ordini Pleurotomariida, Seguenziida, Lepetellida e Trochida per una stima di circa 3.700 specie viventi. Cuore con due auricole, gonocorici, fertilizzazione esterna, larva trocofora natante, ontogenesi non-planctotrofica (protoconca I avvolta a spirale, un giro: **Figura 4A-D**). Conchiglia generalmente aragonitica a struttura lamellare incrociata, con strato madreperlaceo interno. Le principali superfamiglie sono: Trochoidea, gasteropodi ampiamente diversificati (**Figura 4C, 5P; Figura 8**) in ambiente intertidale o in fondali marini vegetati poco profondi, vivono cibandosi di pellicole algali (pascolatori); Seguenzioidea molto diversificati, dapprima in ambiente neritico, poi in ambienti sempre più profondi (**Figura 4B, 5N**); Fissurelloidea poco diversificati, pascolatori in ambiente neritico; Lepetelloidea diversificati a elevate profondità, in comunità chemiosintetiche dove si nutrono ingerendo sedimento (**Figura 5O**); Pleurotomarioidea, poco diversificati in ambiente marino profondo (**Figura 5M**). Le due superfamiglie Eotomarioidea e Murchisonioidea, di incerta affinità, sono estinte (**Figura 5L, 6E**).

Sottoclasse NERITIMORPHA

Gasteropodi tipici del Paleozoico medio e superiore, il gruppo comprende forme basali di affinità incerta e forme viventi. Cuore con due auricole, gonocorici, fertilizzazione interna, ontogenesi complessa (protoconca I seguita da protoconca II fortemente convoluta). Conchiglia aragonitica o a tre strati, uno calcitico esterno e due aragonitici interni. I Neritoidea sono poco diversificati, ma spesso abbondanti in ambienti marini poco profondi, dove si cibano di alghe (**Figura 5S**). Alcune forme vivono in acque dolci, così come tutti i Neritopsioidea. Gli Helicinoidea sono poco diversificati in ambiente terrestre dove si cibano di vegetali o in caverne marine.

Sottoclasse CAENOGASTROPODA

Comparso nell'Ordoviciano con forme basali poco diversificate, il clade è gradualmente aumentato di importanza durante il Paleozoico medio e superiore. Da poche forme sopravvissute alla crisi del Permiano terminale, la sottoclasse si è irradiata una prima volta tra Triassico e Giurassico, poi nel corso del Cretaceo con la comparsa di cladi derivati Campanilimorpha, Cerithiimorpha, Hypsogastropoda (**Figura 5V-AI**).

Complessivamente sono il gruppo monofiletico più diversificato e col maggior record fossile. Cuore con un'auricola, ermafroditismo simultaneo in alcune forme, fertilizzazione interna, ontogenesi complessa (protoconca II spesso fatta di molti giri: **Figure 4F-H, 7D**; teleoconca con ornamentazione diversa dalla protoconca II: **Figure 4G-I, 7D**). Conchiglia aragonitica a struttura lamellare incrociata semplice. Ampia disparità morfologica (**Figure 5V-AI; 7C-E**), anche come risposta alla pressione selettiva di predatori sempre più sofisticati. Alcuni gruppi si sono adattati ad acque salmastre o dolci (**Figura 8**).

Sottoclasse HETEROBRANCHIA

Gli Heterobranchia si sono irradiati nel Mesozoico con i cladi Acteonimorpha, Ringiculimorpha, Nudipleura, Euopisthobranchia, prevalentemente marini, e Panpulmonata, gruppo monofiletico con oltre 20.000 specie descritte e comprendente gli unici molluschi terrestri (**Figura 5AJ-AO**). Gli Heterobranchia hanno cuore con un'auricola, sono ermafroditi con un sistema riproduttivo complesso a fertilizzazione interna e hanno ontogenesi complessa, con la particolarità che nelle forme planctotrofiche l'avvolgimento della protoconca I è opposto rispetto a quello della protoconca II (eterotrofia transassiale: **Figura 4K**). La conchiglia aragonitica ha struttura lamellare incrociata semplice. Tra gli "Heterobranchia inferiori" oggi estinti troviamo i Nerineoidea, di incerta affinità evolutiva e massima diversità in ambiente tetideo durante il Giurassico, e tra i viventi i Valvatoidea, con conchiglie di pochi millimetri, in ambiente marino o continentale, e gli Architectonicoidea, predatori di coralli.

LETTURE CONSIGLIATE E APPROFONDIMENTI BIBLIOGRAFICI

Bouchet P., Rocroi J.-P., Hausdorf B., Kaim A., Kano Y., Nützel A., Parkhaev P., Schrödl M., Strong E.E. (2017). Revised classification, nomenclator and typification of gastropod and monoplacophoran families. *Malacologia* 61, 1-526.

Cunha T.J., Giribet G. (2019). A congruent topology for deep gastropod relationships. *Proceedings of the Royal Society B* 286: 20182776.

Ponder W.F., Lindberg D.R. (2008). *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley, 469 p.

Page L.R. (2006). Modern insights on gastropod development: Reevaluation of the evolution of a novel body plan. *Integrative and Comparative Biology* 46: 134-143.

FONTI DELLE IMMAGINI NON RIDISEGNATE

Abela R. (2020). *Photography by Bob Abela*. <https://www.bobabela.com/> (consultato il 16/01/2020). [**Figure 5AA, AE-AF, 7**]

Fryda J. (1999). Further new gastropods from the Early Devonian *Boucotonotus-Palaeozygopleura* Community of the Prague Basin. *Journal of the Czech Geological Society* 44, 317-325. [**Figure 5I**]

Fryda J. (2005). *Gastropods*, in Selley R.C., Cocks L.R.M., Plimer I.R. (eds.), *Encyclopedia of Geology* 3. Elsevier Academic, Amsterdam and Boston, 378-388. [**Figure 5J**]

Fryda J., Nützel A., Wagner P.J. (2008). *Paleozoic Gastropoda*, in Ponder W. (ed.), *Phylogeny and evolution of the Mollusca*. University of California Press, 239-270. [**Figure 5E, G, L, K**]

Garilli V., Galletti L., Parrinello D. (2017). Distinct protoconchs recognised in three of the larger Mediterranean *Cerithium* species (Caenogastropoda: Cerithiidae). *Molluscan Research*, DOI: 10.1080/13235818.2017.1396633. [Figura 4I]

Kaim A. (2004). The evolution of conch ontogeny in Mesozoic open sea gastropods. *Palaeontologia Polonica* 62, 3-183. [Figura 4K]

Kollmann H.A. (2014). The extinct *Nerineoidea* and *Acteonelloidea* (Heterobranchia, Gastropoda): a palaeobiological approach. *Geodiversitas* 36, 349-383. [Figura 5AK]

Isakar M., Ebbestad J.O.R. (2000). *Bucania* (Gastropoda) from the Ordovician of Estonia. *Paläontologische Zeitschrift* 74, 51-68. [Figura 6C]

Mazaev A.V. (2011). Pennsylvanian gastropods of the suborders *Murchisoniina* Cox et Knight, 1960 and *Sinuspirina* Mazaev subordo nov. from the central regions of the Russian Platform: morphology, taxonomy, and phylogeny. *Paleontological Journal* 45, 1533-1599. [Figura 6E]

Mazaev A.V. (2017). The role of fetalization in the morphogenesis of Kazanian gastropods (Middle Permian, Volga-Urals Region). *Paleontological Journal* 51, 357-367. [Figura 6D]

Nützel A. (2014). Larval ecology and morphology in fossil gastropods. *Palaeontology* 57, 479-503. [Figura 4A-D, J, E-G]

Oliverio M., Gofas S. (2006). Coralliophiline diversity at mid-Atlantic seamounts (Neogastropoda, Muricidae, Coralliophilinae). *Bulletin of Marine Science* 79, 205-230. [Figura 4H]

Parkhaev P.Yu. (2008). The Early Cambrian Radiation of Mollusca, in Ponder W. (ed.), *Phylogeny and evolution of the Mollusca*. University of California Press, 33-69. [Figura 5A-D]

Parkhaev P.Yu. (2019). Cambrian mollusks of Australia: taxonomy, biostratigraphy, and paleobiogeography. *Paleontological Journal* 27, 181-206. [Figura 6A]

Rohr D.M. (1994). Ordovician (Whiterockian) Gastropods of Nevada: *Bellerophonitoidea*, *Macluritoidea*, and *Euomphaloidea*. *Journal of Paleontology* 68, 473-486. [Figura 6B]

Rohr D.M., Blodgett R.B., Fryda J. (2008). Silurian Gastropoda from southeastern and west-central Alaska. *Journal of Palaeontology* 82, 604-611. [Figura 5H]

Rohr D.M., Measures E.A. (2001). Middle Ordovician (Whiterockian) gastropods of western Newfoundland: *Macluritoidea* and *Euomphaloidea*. *Journal of Palaeontology* 75, 284-294. [Figura 5F]

Creative Commons (Wikipedia). [Figura 5M, Q-Z, AB-AD, AG-AH, AJ-AO]