

G. CARNEVALE (*)

OSSERVAZIONI PRELIMINARI SULLA BIOGEOGRAFIA DEGLI OPLEGNATHIDAE (PISCES: PERCIFORMES)

Riassunto - Vengono presi in esame il record fossile e l'attuale distribuzione delle specie della famiglia Oplegnathidae. Sulla base della distribuzione paleogeografica e delle peculiari caratteristiche ecologiche di questi pesci, sono stati ipotizzati alcuni possibili patterns biogeografici verificatisi a partire dall'Eocene. È stato individuato il centro di origine, localizzato nei mari eocenici antartico-australiani, dal quale si sarebbero verificati eventi dispersivi verso gli oceani Pacifico, Atlantico ed Indiano, dove, in seguito ai raffreddamenti climatici eocenici, oligocenici e miocenici questi pesci sono giunti all'attuale distribuzione. La tendenza aggregativa in schools e lo spiccato tigmotropismo che caratterizzano questi pesci vengono indicati quali meccanismi che ne hanno favorito la dispersione.

Parole chiave - Pesci, Oplegnathidae, Biogeografia, Dispersione, Estinzioni.

Abstract - *Preliminary biogeographical observations on oplegnathid fish (Pisces: Perciformes)*. - The fossil record and the present distribution for the species belonging to the family Oplegnathidae is here examined. On the basis of the paleogeographical distribution and of the ecological characteristics peculiar to this fish, various possible biogeographical patterns emerge, occurring from the Eocene onwards. Evidence points to the Eocenic Antarctic-Australian seas as centre of origin, from where started dispersal events towards the Pacific, Atlantic and Indian oceans, where following the Eocenic, Oligocenic and Miocenic climate coolings, these fish reached the present distribution. The mechanisms fostering dispersal here indicated are: the tendency to aggregate in schools and the marked tigmotropism, characteristics of these fish.

Key-words - Fish, Oplegnathidae, Biogeography, Dispersal, Extinctions.

INTRODUZIONE

Nonostante gli oplegnatidi siano stati individuati intorno alla metà del secolo scorso (Müller, 1854), la conoscenza di questo gruppo rimane ad oggi piuttosto nebulosa. A parte sporadiche indagini di carattere carilogico (Sola *et al.*, 1981; Vasil'yev, 1980), lo studio paleontologico e neontologico di questi pesci si è limitato esclusivamente alla descrizione di rari e frammentari reperti fossili ed all'inserimento di alcune specie di questa famiglia all'interno di check-lists riguardanti i popolamenti di varie zone della bioprovincia Indo-Pacifica, ignorandone completamente gli aspetti filogenetici, zoogeografici, ecologici e comportamentali.

Questa nota si propone dunque di commentare il record fossile del taxon, individuando nelle caratteristiche ecologiche, che contraddistinguono questi pesci, elementi di grande utilità per la comprensione degli eventi biogeografici verificatisi nel corso del Cenozoico. Verranno in questa sede tralasciate tutte le considerazioni riguardo alle relazioni filetiche tra le varie specie afferenti a questa famiglia, per le quali sarà prodotto un lavoro in futuro al quale si rimanda.

STATUS DEGLI OPLEGNATIDI

La famiglia Oplegnathidae è composta da 7 specie viventi riunite nel solo genere *Oplegnathus* (Nelson, 1994). Si tratta di un genere con distribuzione antitropicale (*sensu* Briggs, 1987) nei mari temperato-caldi e subtropicali della bioprovincia Indo-Pacifica (Tab. 1) dove i suoi membri vivono in ambienti costieri nei pressi di barriere rocciose o reefs corallini, con l'eccezione di *Oplegnathus fasciatus*, che in età riproduttiva si spinge in profondità lungo la scarpata.

Caratteristica anatomica peculiare di questa famiglia sono i denti, che negli adulti si presentano coalescenti a formare una sorta di becco di pappagallo. La coalescenza dei denti è un carattere condiviso da alcune famiglie tra i teleostei, quali Scaridae, Odacidae, Tetraodontidae, Diodontidae (Britski *et al.*, 1985), gli estinti Paleolabridae (Estes, 1969) ed appunto Oplegnathidae, anche se la morfologia dentaria di questi ultimi risulta comunque ben distinta data la presenza di grossi molariformi lungo la faccia mediale del becco.

L'inquadramento filogenetico di questa famiglia è ad oggi piuttosto incerto. Greenwood *et al.* (1966), Johnson (1984) e Mooi & Gill (1995) la inseriscono tra i Percoidei, rispettivamente sulla base di evidenze osteologiche, ontogenetiche e miologiche. Johnson & Fritzsche (1989), Johnson (1993) e Patterson (1993) invece, riuniscono gli Oplegnathidae con Teraponidae, Kyphosidae, Arripidae, Kuhliidae e Stromateoidei *sensu* Regan nel sottordine espanso Stromateoidei, sulla base della condivisione del pattern 10 del *ramus lateralis accessorius* di Freyhof (1963).

Il record fossile degli Oplegnathidae è piuttosto scarso. Sono infatti sporadici i reperti attribuiti a questo taxon e ad oggi sono sconosciuti rinvenimenti di scheletri completi. Tutti i fossili segnalati sono rappresentati elusivamente da frammenti di premaxillari o di

(*) Dipartimento di Scienze della Terra, via S. Maria 53, 56126 Pisa. E-mail: carnevale@dst.unipi.it

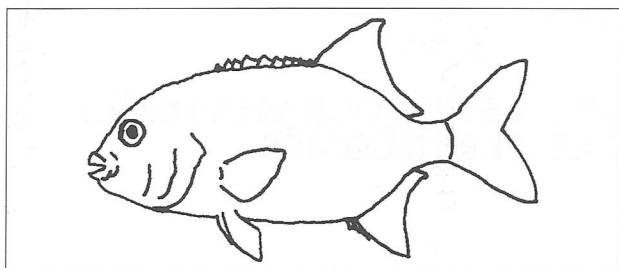


Fig. 1 - Rappresentazione schematica di un oplegnatide (ridisegnato da Greenwood et al., 1966).

piastre dentali spesso erroneamente attribuite a scaridi (Probst, 1874; Wittich, 1898). La caratteristica coalescenza dentaria è stata infatti più volte confusa con quella che contraddistingue le specie della famiglia Scaridae, dalla quale quella degli oplegnatidi differisce per l'assenza di canini laterali, per una differente crenulatura del margine e per la precedentemente menzionata presenza di denti molariformi arrotondati, lungo la faccia mediale del becco.

Una parziale revisione del record fossile è stata affrontata da Bellwood & Shultz (1991) nell'ambito di uno studio comparato dei reperti fossili attribuiti a scaridi, ed è stata successivamente ripresa da Cione *et al.* (1994).

L'oplegnatide più antico è stato rinvenuto nelle argilliti sabbiose medio eoceniche de La Meseta Formation nell'Isola di Seymour in Antartide. Si tratta di frammenti di premaxillari probabilmente appartenenti a due taxa distinti, ma insufficienti a fornire informazioni tassonomiche di dettaglio (Cione *et al.*, 1994).

Vari frammenti di piastre dentali, molto probabilmente riferibili al genere *Oplegnathus* ed un tempo attribuite a scaridi (*Scarus baltringensis* Probst, 1874; *Scarus priscus* Wittich, 1898; *Scarus suevicus* Probst, 1874) sono invece conosciuti per l'Oligocene medio della Germania.

Del Miocene Inferiore sono invece numerosi i resti provenienti dalla Kalimnan Formation, nei pressi di Melbourne in Australia, tra i quali *Oplegnathus manni* descritto da Chapman & Cudmore (1924). Cione *et al.*

(1994) segnalano inoltre l'esistenza di un premaxillare sinistro rinvenuto in sedimenti del Miocene medio-inferiore della Sharktooth Hill in California ed attualmente conservato presso il Natural History Museum di Londra.

DISCUSSIONE

L'integrazione dei dati risultanti da studi neontologici condotti sui taxa viventi e delle conoscenze fornite dal record paleontologico può essere utilizzata nell'individuazione di alcuni trends biogeografici seguiti dagli oplegnatidi nel corso del Cenozoico. Va comunque premesso che l'assenza di una filogenesi e le incerte affinità rivelate dai fossili non consentono di inquadrare con certezza i percorsi evolutivi dei singoli taxa, anche se osservazioni possono comunque essere evidenziate sulla base di peculiari caratteristiche ecologiche di questi pesci e sulla taratura di eventi climatici a scala regionale o sopraregionale, rivelati da studi geochimici o micropaleontologici.

Come è possibile notare nella Tabella 1, gli oplegnatidi viventi presentano areali di distribuzione disgiunti all'interno della bioprovincia Indo-Pacifica, anche se alcune di queste specie risultano simpatriche. Sulla base di osservazioni condotte esclusivamente sulla morfologia esterna, è possibile distinguere quattro taxonomic guilds (Simberloff & Dayan, 1991) che presentano areali di distribuzione differenti e che pertanto possono essere identificate come biogeographic guilds.

- Southafrican guild (*O. conway*; *O. pealopesi*; *O. robinsoni*)
- Southamerican guild (*O. insignis*)
- Japanese guild (*O. fasciatus*; *O. punctatus*)
- Australian guild (*O. woodwardi*)

Mentre le guilds sudamericana ed australiana risultano monotipiche, quelle sudafricana e giapponese, vista una significativa affinità morfologica che contraddistingue i taxa componenti (profilo del corpo, morfologia del becco, posizione relativa delle pinne, parametri morfologici standard), presentano le caratteristiche di spe-

Tab. 1 - Distribuzione geografica delle specie viventi della famiglia Oplegnathidae (informazioni da Chirichigno, 1974; Grove e Lavenberg, 1997; Heemstra, 1986; Masuda et al., 1984; May e Maxwell, 1986; Merlen, 1988).

Taxon	Distribuzione
<i>Oplegnathus woodwardi</i> (Waite, 1900)	Australia, Tasmania
<i>Oplegnathus punctatus</i> (Temminck & Schlegel, 1844)	Giappone, Hawaii, Midway, Johnston, Marianas
<i>Oplegnathus fasciatus</i> Krøyer, 1845	Giappone, Hawaii, Midway, Ogasawara, Taiwan
<i>Oplegnathus insignis</i> (Kner, 1867)	Cile, Perù, Galapagos
<i>Oplegnathus conwayi</i> Richardson, 1840	Sudafrica, Mozambico
<i>Oplegnathus robinsoni</i> (Regan, 1916)	Sudafrica, Mozambico
<i>Oplegnathus pealopesi</i> Smith, 1947	Mozambico

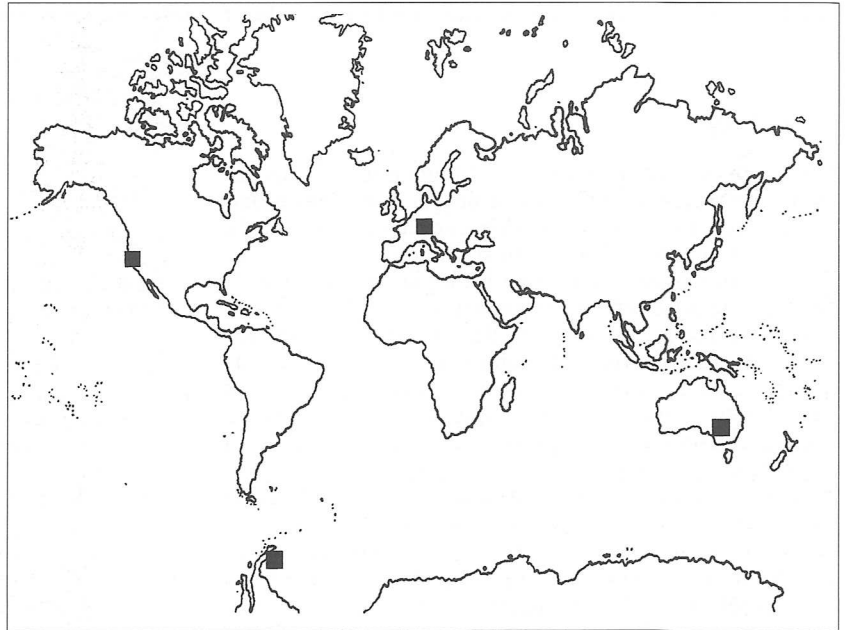


Fig. 2 - Località di rinvenimento degli oplegnatidi.

cies flock, indicando con questo termine raggruppamenti di specie che presentano un immediato ancestro comune e sono diffuse in una singola area geografica (Echelle & Kornfield, 1984; Carroll, 1997).

Il probabile status di species flock delle guilds sudafricana e giapponese, consente di trattare le sette specie viventi come quattro entità biogeografiche singole ben distinte. I reperti fossili non consentono osservazioni morfologiche e tassonomiche di grande dettaglio, ma, vista la attuale presenza di species flock, verranno trattati come stock biogeografici distinti i fossili coevi provenienti da località geografiche prossime tra loro, individuando in questo modo uno stock antartico eocenico, uno europeo oligocenico, uno australiano miocenico ed uno californiano miocenico.

Cione *et al.* (1994) evidenziano come gli oplegnatidi viventi siano distribuiti approssimativamente all'interno delle isoterme dei 20°C; osservando la distribuzione dei fossili e confrontandola con i modelli paleoclimatici di Barron & Peterson (1991), si può notare come questa caratteristica ecologica sia conservativa nella storia di questo taxon.

Il dato paleontologico suggerirebbe l'individuazione del centro di origine per questo gruppo, nei mari eocenici antartico-australiani, che, secondo Shackleton & Kennett (1975) si collocavano nella fascia temperato-calda con temperature medie intorno ai 20°C. A partire dal centro di origine, la dispersione negli oceani Pacifico, Indiano ed Atlantico, potrebbe essere avvenuta per mezzo delle correnti, che, dai mari antartici, si dirigevano verso nord (Barron & Peterson, 1991) lungo le coste africane, sudamericane ed asiatiche. Gli oplegnatidi in età preriproduttiva infatti, si muovono aggregati in schools eterotipiche (Grove & Lavenberg, 1997) seguendo oggetti flottanti (FADs *sensu* Deudero *et al.*, 1999) lungo la direzione delle correnti (Safran &

Omori, 1990). Questo comportamento ha consentito l'impianto di metapopolazioni di *O. fasciatus* e *O. punctatus* in alcune isole del Pacifico centrale (Hawaii, Midway), il cui arrivo sarebbe dovuto al trasporto da parte del Kuroshio (Springer, 1982), e di *O. insignis* alle Galapagos attraverso la corrente di Humboldt, soprattutto in concomitanza di eventi meteorologici parossistici (El Niño) (Soto, 1985).

Il carattere stenotermo di questi pesci inoltre, fornisce una chiave interpretativa riguardo le estinzioni, che hanno condotto alla loro totale scomparsa dall'Atlantico, dall'Antartide e dalla California. In accordo con Cione *et al.* (1994), la scomparsa dall'Antartide potrebbe essere imputata alla crisi tardo eocenica (Prothero, 1994), dovuta alla strutturazione della calotta antartica ed alla conseguente formazione della corrente fredda circumantartica (Kennett, 1977). Lo stock miocenico australiano potrebbe essere considerato discendente di quello eocenico antartico; con l'inizio della crisi climatica tardo eocenica infatti, il continente australiano potrebbe aver rappresentato un'area di rifugio per questi pesci, che in seguito, con la progressiva migrazione verso nord della placca, avrebbero occupato la fascia temperata localizzata nei mari meridionali. Verrebbe pertanto individuata una continuità biogeografica eocenica-olocenica e *O. woodwardi* potrebbe dunque essere un elemento relitto dell'originario stock antartico eocenico e di quello miocenico australiano, rappresentando probabilmente il taxon plesiomorfo della famiglia Oplegnathidae. Il popolamento Atlantico potrebbe invece essere scomparso in seguito al raffreddamento individuato da Haq *et al.* (1977) nel tardo Oligocene, mentre l'estinzione californiana potrebbe essere ricercata nella crisi medio miocenica, verificatasi a causa di un massivo accumulo di ghiacci nell'Antartide Orientale, registrata nel

Pacifico settentrionale da Koizumi (1990) e Wright *et al.* (1992).

CONCLUSIONI

L'assenza di studi neontologici filogenetici e la sporadicità dei rinvenimenti paleontologici non consentono di tracciare un preciso quadro evolutivo riguardo la famiglia Oplegnathidae. Nonostante ciò, alcune peculiari caratteristiche della loro biologia, consentono di definire alcuni eventi biogeografici e speciativi avvenuti nel terziario. Lo spiccato tigmotropismo (attrazione verso oggetti solidi) (Ibrahim *et al.*, 1996) che caratterizza tutte le specie di questa famiglia può essere considerato come il fattore dispersivo più importante che ha consentito la colonizzazione e l'impianto in varie bioprovincie nel corso del cenozoico.

Nella loro tendenza aggregativa in schools eterotipiche può essere inoltre ricercata l'assenza di radiazioni adattative che, a partire dall'Eocene si sono verificate invece per numerose famiglie di perciformi; vivendo nella condizione di solitari aggregati nelle schools infatti, questi pesci molto difficilmente costituiscono popolazioni stabili ed isolate formate da numerosi individui, rendendo in questo modo poco probabile il verificarsi di fenomeni speciativi, data la scarsa consistenza dei popolamenti di nuovo impianto ed il periodico scambio genetico con le aree serbatoio.

RINGRAZIAMENTI

Desidero ringraziare il Prof. Walter Landini, il dott. Michelangelo Bisconti e Gabriella Sacco per la lettura critica del manoscritto. Un particolare ringraziamento va inoltre alla Prof. Elena Menesini per i preziosi consigli nella stesura finale del lavoro.

BIBLIOGRAFIA

- Barron, E.J. and Peterson, W.H., 1991. The Cenozoic ocean circulation based on ocean General Circulation Model results. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 83: 1-28.
- Bellwood, D.R. and Shultz, O., 1991. A review of the fossil record of the parrotfishes (Labroidae: Scaridae) with a description of a new *Calotomus* species from Middle Miocene (Badenian) of Austria. *Ann. Natur. Mus. Wien*, 92 A: 55-71.
- Briggs, J.C., 1987. Antitropical Distribution, Evolution in the Indo-West Pacific Ocean. *Syst. Zool.*, 36(3): 237-247.
- Britsky, H.A. and Andreucci, R.D., Menezes, R.A., Carneiro, J., 1985. Coalescence of teeth in fishes. *Rev. Brasil. Zool.*, 2: 459-482.
- Carroll, R.L., 1997. *Patterns, Processes of Vertebrate Evolution*, 448 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapman, F. and Cudmore, F., 1924. New or little-known fossils in the National Museum. XXVII - some Cainozoic fish remains, with a revision of the group. *Proc. r. Soc. Victoria*, 36: 107-160.
- Chirichigno, F.N., 1974. Clave para identificar los peces marinos del Perú. *Instituto del Mar del Perú, Informe* 44: 1-338.
- Cione, A.L. and De Las Mercedes Azpelicueta, M., Bellwood, D.R., 1994. An Oplegnathid Fish from the Eocene of Antarctica. *Palaeontology*, 37(4): 931-940.
- Deudero, S., Merella, P., Morales-Nin, B., Massutí, E. and Alemany, F., 1999. Fish communities associated with FADs. *Sci. Mar.*, 63(3-4): 199-207.
- Echelle, A.A. and Kornfield, I., 1984. *The Evolution of Fish Species Flocks*. University of Maine Press, Orono.
- Estes, R., 1969. Two new late cretaceous fishes from Montana, Wyoming. *Breviora*, 335: 1-15.
- Freihofer, W.C., 1963. Patterns of the ramus lateralis accessorius, their systematic significance in teleostean fishes. *Stanford Ichthyol. Bull.*, 8: 80-189.
- Greenwood, P.H., Rosen, D.E., Weitzman, S.H. and Myers, G.S., 1966. Phyletic Studies of Teleostean Fishes, with a Provisional Classification of Living Forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131(4): 339-456.
- Grove, J.S. and Lavenberg, R.J., 1997. *The Fishes of the Galapagos Islands*, 864 pp. Stanford University Press, Stanford.
- Hag, B.U., Premoli-Silva, I. and Lohmann, G.P., 1977. Calcareous plankton paleobiogeographic evidence for major climatic fluctuations in the early Cenozoic Atlantic Ocean. *J. Geophys. Res.*, 82: 3861-3876.
- Heemstra, P.C., 1986. Oplegnathidae. In: Smith, M.M. e Heemstra, P.C. (eds.) *Smiths' sea fishes*, 632-633, Springer-Verlag, Berlin.
- Ibrahim, S., Ambak, M.A., Shamsudin, L. and Samsudin, M.Z., 1996. Importance of fish aggregating devices (FADs) as substrates for food organisms of fish. *Fish Res.*, 27: 265-273.
- Johnson, G.D., 1984. Percoidei: development, relationship. In: Moser, H.G., Richards, W.J., Cohen, D.M., Fahay, M.P., Kendall Jr., A.W., Richardson, S.L. (eds.), *Ontogeny, systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists, Herpetologists Special Publication 1: 464-498.
- Johnson, G.D., 1993. Percomorph phylogeny: progress, problems. *Bull. Mar. Sci.*, 52(1): 3-28.
- Johnson, G.D. and Fritzsche, R.A., 1989. *Graus nigra*, an omnivorous girellid, with a comparative osteology, comments on relationships of the Girellidae (Pisces: Perciformes). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 141: 1-27.
- Kennett, J.P., 1977. Cenozoic evolution of Antarctic glaciation, the Circum Antarctic Ocean., their impact on global paleoceanography. *J. Geophys. Res.*, 82(27): 3843-3860.
- Koizumi, I., 1990. Successional changes of middle Miocene diatom assemblage in the northwestern Pacific. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 77: 181-193.
- Masuda, H., Amaoka, K., Araga, C., Uyeno, T. and Yoshino, T., 1984. *The fishes of the Japanese Archipelago*, 437 pp. Tokai University Press, Tokyo.
- May, J.L. and Maxwell, J.G.H., 1986. *Trawl fish from temperate waters of Australia*, 492 pp. CSIRO Division of Fisheries Research, Tasmania.
- Merlen, G., 1988. *A Field Guide to the Fishes of Galapagos*, 60 pp. Wilmot Books, London.
- Mooi, R.D. and Gill, A.C., 1995. Association of epaxial musculature with dorsal-fin pterygiophores in acanthomorph fishes., its phylogenetic significance. *Bull. Nat. Hist. Mus. London (Zool.)*, 61(2): 121-137.
- Müller, J., 1845. Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürlichen System der Fische. *Abhandl. Kön. Akad. Wissenschaften*, 1844: 117-216.
- Nelson, J.S., 1994. *Fishes of the World*. 3rd edition, 600 pp. John Wiley & Sons, New York.
- Patterson, C., 1993. Osteichthyes: Teleostei. In: Benton, M.J. (ed.) *The Fossil Record* 2, Chapman & Hall, 622-656, London.
- Probst, P., 1874. Beitrag zur Kenntnis der fossilen Fische (Labroiden, Scarinen, Sparoiden) aus der Molasse von Baltringen. *Jahr. Ver. Natur. Württemberg*, 30: 275-298.
- Prothero, D.R., 1994. The Late Eocene-Oligocene Extinctions. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, 22: 145-165.
- Safran, P. and Omori, M., 1990. Some ecological observations on fishes associated with drifting seaweed off Tohoku coasts, Japan. *Mar. Biol.*, 105: 395-402.
- Shackleton, N.J. and Kennett, J.P., 1975. Paleotemperature history of the Cenozoic, the initiation of Antarctic glaciation: Oxygen, carbon isotope analyses in DSDP sites 277, 279, 281. In: Kennett, J.P., Houtz, R.E. *et al.* (eds.) *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 29: 743-756.
- Simberloff, D. and Dayan, T. 1991. The Guild Concept, the Structure of Ecological Communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 22: 115-143.
- Sola, L., Cautadella, S. and Capanna, E., 1981. New development in vertebrate cytotoxicology III. Karyology of bony fish: A review.

- Genetica, 54: 285-328.
- Soto, R., 1985. Efectos de Fenómen El Niño 1982-83 en ecosistemas de la I region. In: Instituto Formento Pesquero Chile, eds. Taller Nacional Fenómen El Niño 1982-83: 199-206. Santiago, Investigation Pesquera (Chile).
- Springer, V.G., 1982. Pacific Plate Biogeography, with Special Reference to Shorefishes. Smiths. Contr. Zool., 367: 1-182.
- Vasil'yev, V.P., 1980. Chromosome number in fish-like vertebrates and fish. J. Ichthyol., 20(3): 1-38.
- Wittich, E., 1898. Nueue Fische aus den mittel-oligocänen Meeressanden des Mainzer Beckens. Notiz. Ver. Erd. Darmstadt, 4: 34-49.
- Wright, J.D., Miller, K.C. and Fairbanks, R.G., 1992. Early, Middle Miocene Stable Isotopes: Implications for Deepwater Circulation, Climate. Paleocyanography, 7(3): 357-389.

(ms. pres. il 19 aprile 2000; ult. bozze il 19 dicembre 2000)

