- Filogenia dos Vertebrados

- **Origem dos Gnathostomata: os vertebrados com maxilas**

Questões levantadas na aula passada:

1) **Quais as relações filogenéticas dos "ostracodermes"?**
2) **De que maneira os "ostracodermes" contribuem para o entendimento da evolução das características que levou ao aparecimento dos Gnathostomata?**

Objetivos desta aula

- Caracterizar os Gnathostomata

- Discutir as transições morfológicas nos representantes da base da filogenia dos Vertebrados

- transição: "protocordados" - vertebrados
- transição: Cyclostomata – Gnathostomata

- Apresentar a diversidade dos grupos fósseis de Gnathostomata: Placodermi e Acanthodi

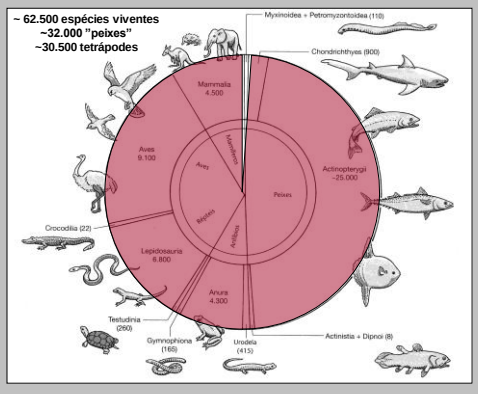
Gnathostomata

***(gnathos* = maxila)** ***(stoma* = boca)**

https://www.atlantafilmfestival.com

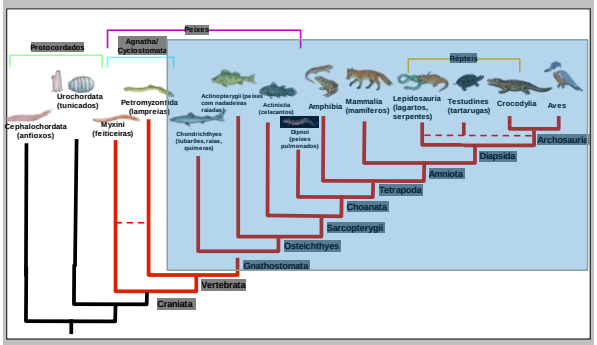
"... talvez o maior de todos os avanços na história dos vertebrados tenha sido o desenvolvimento de maxilas e a consequente revolução no modo de vida dos peixes primitivos..." (Alfred S. Romer, 1967)

Diversidade atual dos Gnathostomata: > 99% dos Craniata



Pough et al. 2003

Diversidade atual dos Gnathostomata



Funções das maxilas

PREDAÇÃO:

sucção

mastigação

apreensão

Funções das maxilas

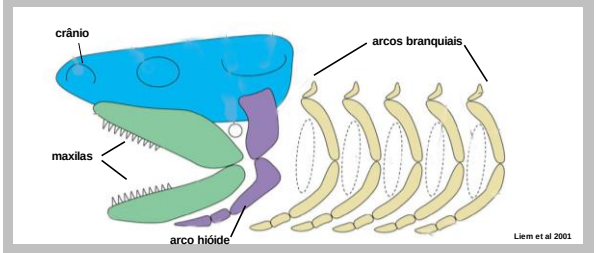
Mas também:

acasalamento, cuidado parental, 'manipulação' de objetos

O aparecimento das maxilas foi uma novidade evolutiva massiva que se refletiu não só na evolução de características dos predadores, mas também das presas e abrangem tanto as estratégias de captura de presas quanto habilidades de fuga.

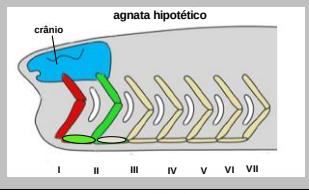
Características dos Gnathostomata: maxilas

Elementos que formam as maxilas, arco hióide e arcos branquiais são derivados da crista neural

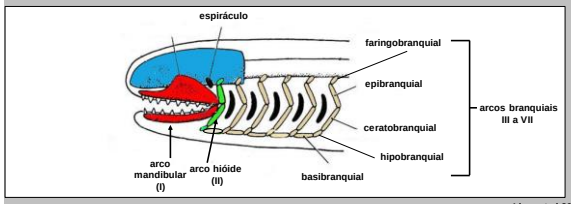


Derivadas de alguma estrutura já presente nos vertebrados sem maxilas?
ou
Novidade evolutiva – sem estrutura correspondente nos vertebrados sem maxilas

Características dos Gnathostomata: maxilas

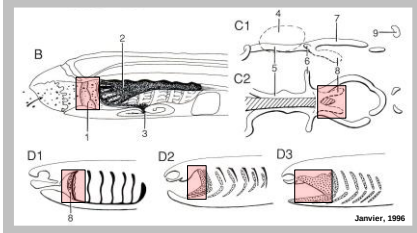


<u>Hipótese clássica (Gegenbaur 1878)</u>: maxilas e arco hióide derivam dos arcos viscerais de um ancestral agnata



Liem et al 2001
Kardong, 1998

Características dos Gnathostomata: maxilas



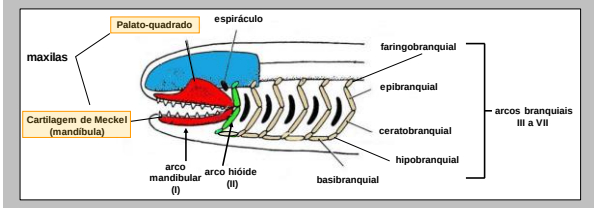
<u>Hipótese alternativa 1 (Janvier 1990)</u>: maxilas derivam do esqueleto do velum de um ancestral agnata

Fig. 6.3. The origin of jaws. A, the classical transformational scenario (A1–3; jaws, hyoid and gill arches in black) assuming that the endoskeletal jaws and hyoid arch (A3) derive from functional gill arches in a jawless ancestor (A1); B, sagittal section through a larval lamprey, showing the function of the velum and mucous trap; C, embryonic head skeleton of a lamprey, showing the medial velar skeleton in lateral (C1) and ventral (C2) view; D, transformational scenario (D1–3) assuming that the endoskeletal jaws formed from the velar skeleton before the subsequent hyoid and gill arches (medial visceral skeleton dotted, lateral visceral skeleton black). 1, velum; 2, mucous trap; 3, endostyle; 4, otic capsule; 5, parachordals; 6, pedicel; 7, trabeeles; 8, medial velar skeleton; 9, nasal capsule. (A, from Reif (1982a); B, from Mallatt (1981); C, from Johnels (1948).)

Características dos Gnathostomata: maxilas

Evidências

- **Fósseis – não mostram transição**
- **semelhanças morfológicas: padrão seriado do esqueleto, musculatura e inervação**



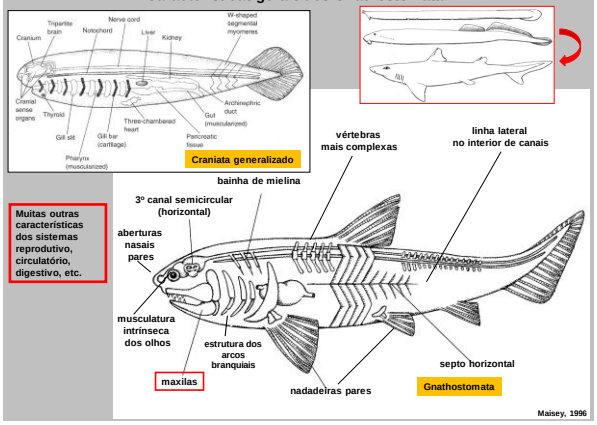
Liem et al 2001
Kardong, 1998

Características dos Gnathostomata: maxilas

Evidências

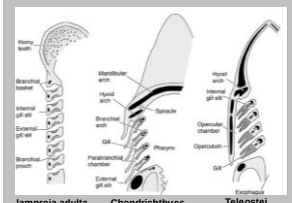
- Fósseis – não mostram transição
- semelhanças morfológicas: padrão seriado do esqueleto, musculatura e inervação
- **desenvolvimento**

Características gerais dos Gnathostomata



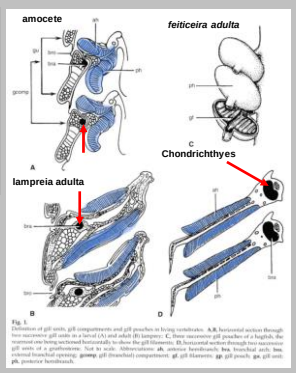
Características dos Gnathostomata: estrutura dos arcos branquiais

(observar posição relativa do esqueleto dos arcos branquiais em relação às lamelas branquiais

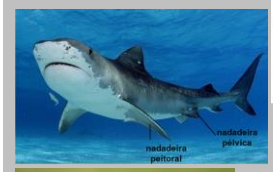


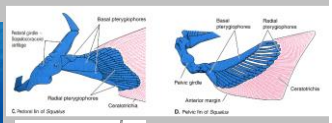
Gnathostomata

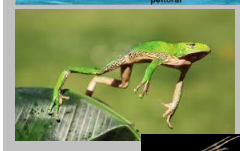
Esqueleto do arco é interno em relação às lamelas branquiais

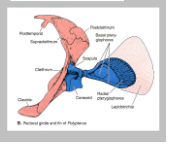


Gnathostomata: nadadeiras pares e cinturas associadas (esqueleto apendicular)

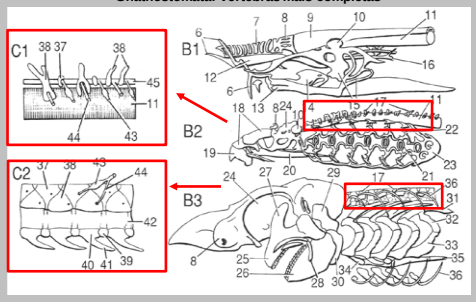






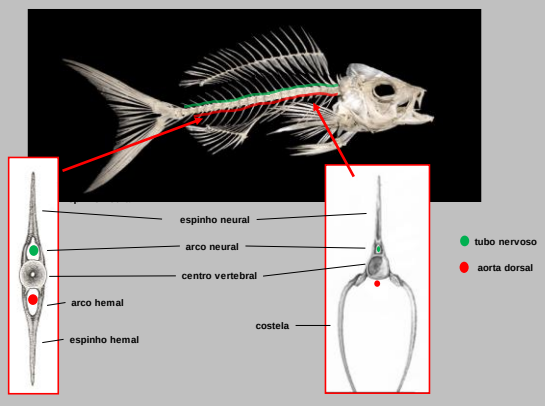


Gnathostomata: vértebras mais completas

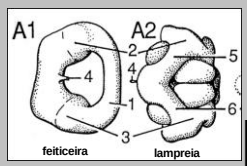


- elementos ventrais (arcos hemais) mais desenvolvidos
- centros vertebrais constrigem ou substituem a notocorda em muitos representantes

Gnathostomata: vértebras mais completas

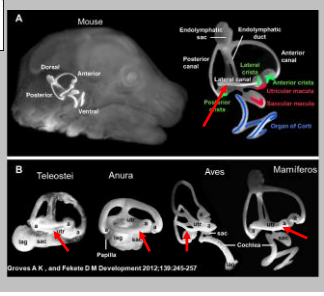


Gnathostomata: terceiro canal semicircular (horizontal) no ouvido interno



1 – Canal semicircular único
2 – Ampola anterior
3 – Ampola posterior
4 – Ducto endolinfático
5 - Canal semicircular anterior
6- Canal semicircular posterior

Gnathostomata



Gnathostomata: sacos nasais pareados, separados um do outro, cada um com duas aberturas nasais

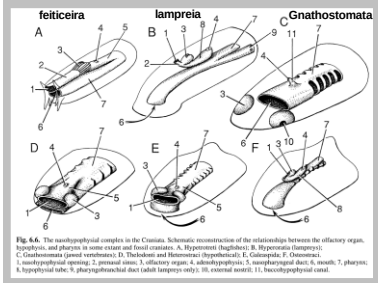


Fig. 6.6. The nasohypophysial complex in the Craniata. Schematic reconstruction of the relationships between the olfactory organ, hypophysis, and pharynx in some extant and fossil craniates. A, Hyperotreti (hagfishes); B, Hyperotatia (lampreys); C, Gnathostomata (jawed vertebrates); D, Thelodonti and Heterostraci (hypothetical); E, Galeaspida; F, Osteostraci. 1, nasohypophysial opening; 2, premaxial sinus; 3, olfactory organ; 4, adenohypophysis; 5, nasopharyngeal duct; 6, mouth; 7, pharynx; 8, hypophysial tube; 9, pharyngobranchial duct (adult lampreys only); 10, external nostril; 11, buccohypophysial canal.

Gnathostomata: septo horizontal na musculatura axial

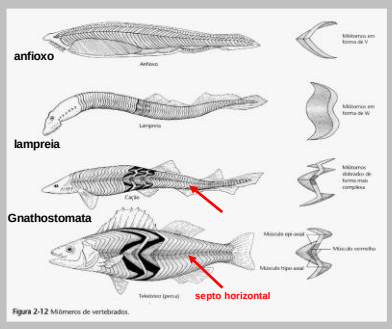
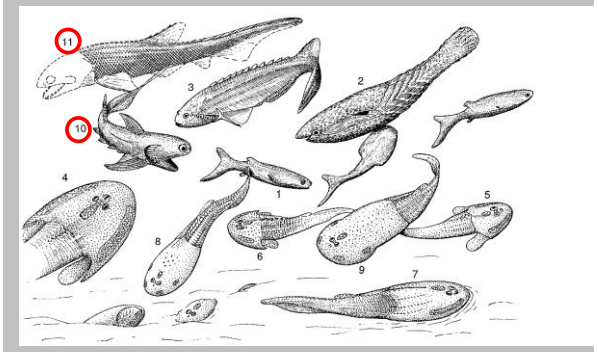


Figura 2-12 Miômeros de vertebrados.

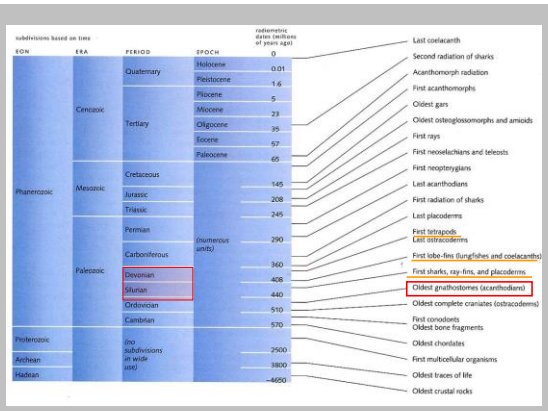
- septo horizontal divide os músculos do tronco em bloco dorsal (epiaxial) e ventral (hipoaxial)

- maior controle e mobilidade muscular



Saaremaa Island, Estonia, Siluriano - 420 mi anos
Janvier, 1996

10 – Acanthodi
11 – *Andreolepis* (Osteichthyes)



Maisey, 1996

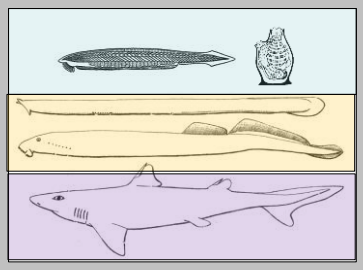
Objetivos desta aula

- Caracterizar os Gnathostomata

- **Discutir as transições morfológicas nos representantes da base da filogenia dos Vertebrados**
  - **transição: "protocordados" - vertebrados**
  - **transição: Cyclostomata – Gnathostomata**

- Apresentar a diversidade dos grupos fósseis de Gnathostomata: Placodermi e Acanthodi

Hiatos morfológicos nos Chordata recentes

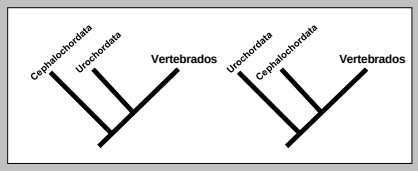


1 - Transição Cephalochordata- Craniata

2 - Transição Cyclostomata - Gnathostomata

Hiato morfológico entre dois táxons::
Disparidade anatômica.
Ausência de táxons que possam ser usados para demonstrar possíveis transformações de caracteres entre dois táxons muito distintos.
Impossibilidade de identificar homologias entre os dois táxons que possam ser usadas como uma primeira hipótese de relações.

1 - Transição Cephalochordata- Craniata



Onde procurar informações que ajudem a preencher esse hiato?

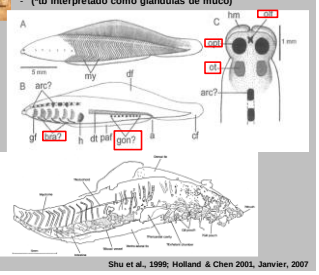
Registro fóssil

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

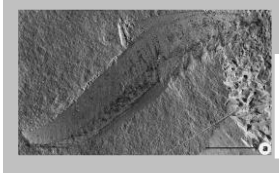
Myllokunmingiida

Haikouichthys – Cambriano Inferior – China – + 500 ex.

Características:
- **tecido mineralizado ausente**
- **cápsulas olfativa, óptica e auditiva pares (olf, opt, ot)**
- **seis pares brânquias sustentadas por arcos branquiais (bra)**
- **miômeros em W**
- **crânio – evidência incerta – área recobrindo cápsulas sensoriais**
- **Ausência radiais cartilaginosos nas nadadeiras medianas**
- **gônadas* (gon) com arranjo seriado (restrito à Cephalochordata)**
- **(*tb interpretado como glândulas de muco)**



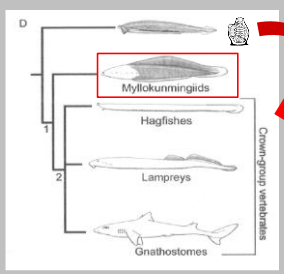
Myllokunmingia - Cambriano Inferior – China



Shu et al., 1999; Holland & Chen 2001, Janvier, 2007

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

Myllokunmingiida



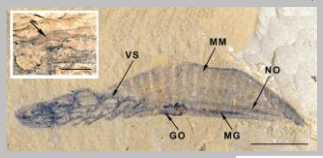
Os Myllokunmingiida preenchem o hiato entre Cephalochordata – Vertebrata?

São morfologicamente muito semelhantes aos "crown- group" dos vertebrados.
Mas possui combinação características de Cephalochordata (gônadas*) e Craniata (cápsulas sensórias, arcos branquiais, miômeros em W).

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

Yunnanozoa

Haikouella - Cambriano Inferior – China – centenas de exemplares muito bem preservados



Relações propostas:
- Grupo irmão Craniata, Chordata, Hemichordata, Cephalochordata, Deuterostomia.
- Estudos detalhados dos fósseis sugeriram semelhança com larvas de lampreia, no que se refere à organização das estruturas da cabeça, porém essas semelhanças foram provavelmente supervalorizadas.

Características:
-corpo alto, miômeros alongados verticalmente (MM), cabeça baixa – semelhante *Pikaia*
-região branquial semelhante aos Myllokunmingida
-cápsulas sensoriais ausentes
-gônadas*(GO) parecem ser arranjadas serialmente

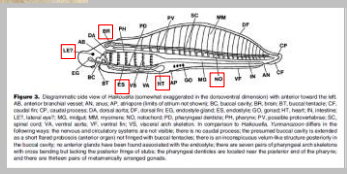
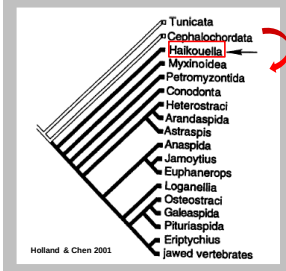


Figure 3. Diagrammatic side view of *Haikouella* (somewhat exaggerated in the dorsoventral dimension) with anterior toward the left. AB, anterior branchial vessel; AN, anus; AP, atriopore (limits of atrium not shown); BC, buccal cavity; BR, brain; BT, buccal tentacle; CF, caudal fin; CP, caudal process; DA, dorsal aorta; DF, dorsal fin; EG, endostyle-gland; ES, endostylar GO, gonad; HT, heart; IN, intestine; LET, lateral eye?; MG, midgut; MM, myomere; NO, notochord; PD, pharyngeal denticle; PH, pharynx; PV, possible prolovertebrae; SC, spinal cord; VA, ventral aorta; VF, ventral fin; VS, visceral arch skeleton. In comparison to *Haikouella*, *Yunnanozoon* differs in the following ways: the nervous and circulatory systems are not visible; there is no caudal process; the presumed buccal cavity is extended as a short flared proboscis (anterior organ not hinged with buccal tentacles; there is an inconspicuous velum-like structure posteriorly in the buccal cavity; no anterior glands have been found associated with the endostyle; there are seven pairs of pharyngeal arch skeletons with cross bars(ing but lacking the posterior fringe of stubs; the pharyngeal denticles are located near the posterior end of the pharynx; and there are thirteen pairs of metamerically arranged gonads.

Holland & Chen 2001

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

Haikouella



Holland & Chen 2001

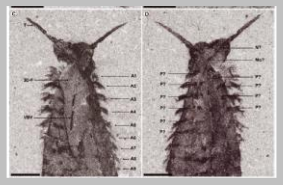
Haikouella preenche o hiato entre Cephalochordata – Vertebrata?

Considerando a organização do aparato branquial, e apesar dos miômeros com formato distinto, poderiam ser relacionados aos Craniata e Myllokunmingiida e aí contribuiriam para preencher o hiato.
(exemplo de organismo com crista neural (arcos branquiais), mas sem placódios ectodérmicos (cápsulas sensoriais)

Porém hipótese mais aceita é de que estariam na base dos Deuterostomia (Shu et al 2003, Janvier, 2007)

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

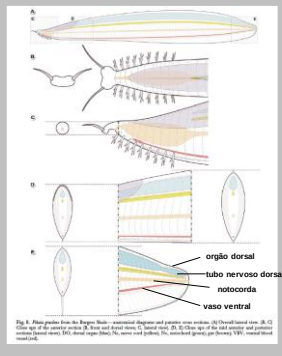
***Pikaia* – Cambriano Médio - Burgess Shale (Canadá) - +100 ex.**



Conway Morris & Caron 2012

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

***Pikaia* – Cambriano Médio - Burgess Shale (Canadá)**



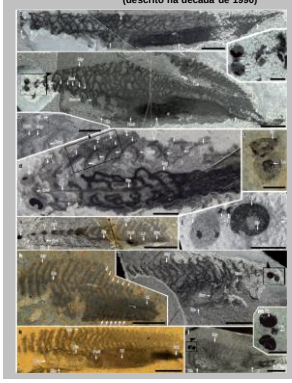
Características:
- corpo comprimido lateralmente com cerca de 100 miômeros.
-olhos ausentes
-nadadeira dorsal sem raios
-9 pares de apêndices com possíveis poros na extremidade anterior.
-tubo digestivo expandido anteriormente (faringe?)
-ânus em posição terminal
- órgão dorsal, (?) tubo nervoso dorsal, (?) notocorda, (?) vaso ventral

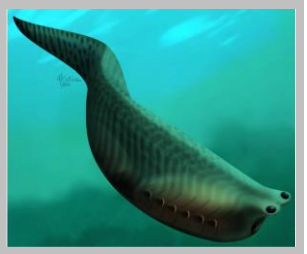
Relações filogenéticas:
Walcott (1911) considerou como Annelida, mas logo foram identificadas semelhanças com os Chordata com base principalmente na presença de miômeros e da identificação tentativa da presença de uma notocorda.

Conway Morris & Caron 2012

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

Metaspriggina **– Cambriano Médio - Burgess Shale (Canadá)**
(descrito na década de 1990)



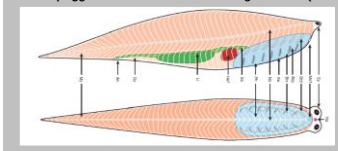


stitched images at white lines (a, b). Aa, anus; A2?, possible arcualia; Bcf, possible extra-branchial cartilage; Brv, branchial bars (ventral element); Brd, branchial bars (dorsal element); Bsp, branchial bar processes; Bv, blood vessel; Ce?, possible cranial cartilage; Es, oesophagus; Ey, eyes; Gi, gill filaments; Ga, gut; He?, possible heart; Ke, keel; Le, lens; Li, liver; My, myomere; Na, nasal sacs; No, notochord; Not, notch. Scale bars: 5 mm (a, b, g–i, k, l); 2 mm (d).

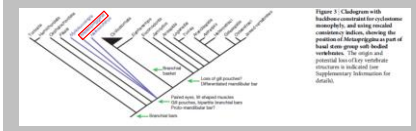
Conway Morris & Caron 2014

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

Metaspriggina **– Cambriano Médio - Burgess Shale (Canadá)**



Características:
Notocorda, olhos, órgãos olfativos pares, arcuália (?) crânio(?), miômeros em forma de W, cauda pós-anal
Região branquial com barras bi-partidas associadas com branquais localizadas externamente, possivelmente localizadas em bolsas branquiais.



Relações filogenéticas:
Vertebrado basal – posição tem implicações na reconstrução da morfologia primitiva da região branquial nos vertebrados.

1 - Transição Cephalochordata- Craniata

Conodontes

Descritos originalmente por:

C. H. Pander. 1856 Monographie der fossilen Fische des silurisch- en Systems der russisch-baltischen Gouverne- ments.

Inicialmente conhecidos de estruturas de semelhantes a dentes encontradas no registro fóssil desde o Cambriano –médio até o Triássico Inferior (periodo de 300 mi anos). A partir da década de 1980 – exemplares completos encontrados em estratos do Carbonífero da Escócia (340 mi anos). Ambiente : Marinho.

Características:

Tamanho diminuto - ~4 cm ou menos

Musculatura do corpo em forma de V
Estruturas semelhantes a raios de nadadeira na cauda ➡ **Parentesco com os Craniata (?)**
Estruturas anteriores semelhantes a olhos
Dentes na região da faringe

Ausência de:
Órgão olfativo
Ouvido interno
Esqueleto dérmico

Videos com reconstituições e informações adicionais sobre fósseis vistos nos slides anteriores

Metaspriggina

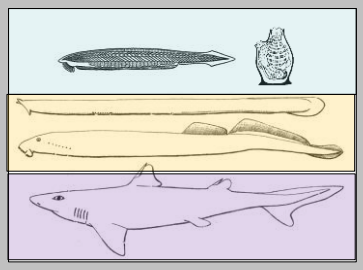
https://youtu.be/aWsJE8A8aDc

https://www.youtube.com/watch?v=XjutyE8yhMc

Pikaia

http://burgess-shale.rom.on.ca/en/fossil-gallery/view-species.php?id=101&m=2

Hiatos morfológicos nos Chordata recentes



1 - Transição Cephalochordata-Craniata

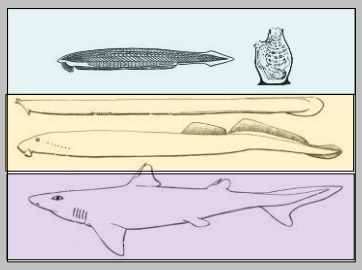
Myllokunmingiida

Yunnanozoa

Pikaia

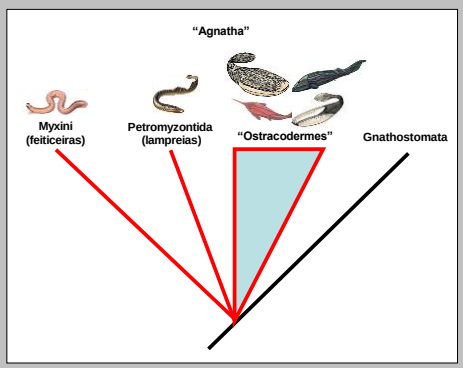
Metaspriggina

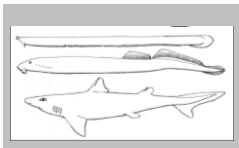
Hiatos morfológicos nos Chordata recentes



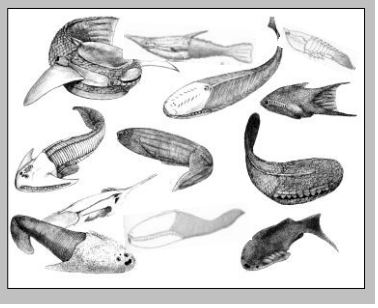
2 - Transição Cyclostomata - Gnathostomata

2 – Transição Cyclostomata - Gnathostomata



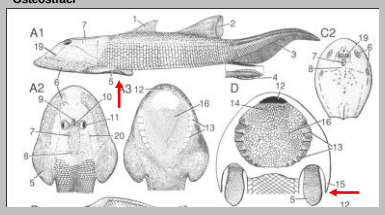


"Agnatha" fósseis – "Ostracodermes"

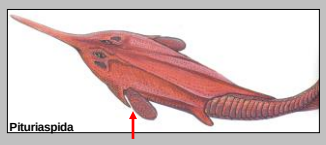


2 – Transição Cyclostomata - Gnathostomata

Osteostraci



Nadadeiras pares

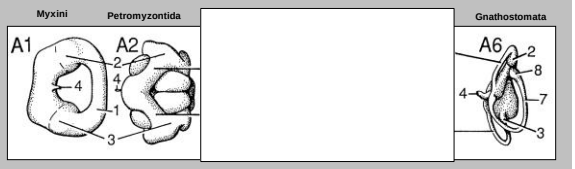


Pituriaspida

2 – Transição Cyclostomata - Gnathostomata

Ouvido interno: canais semicirculares

Myxini **Petromyzontida** **Gnathostomata**



1 – Canal semicircular único
2 – Ampola anterior
3 – Ampola posterior
4 – Ducto endolinfático
5 - Canal semicircular anterior
6- Canal semicircular posterior
7 – Canal semicircular horizontal

2 – Transição Cyclostomata - Gnathostomata

O complexo nasohipofisário

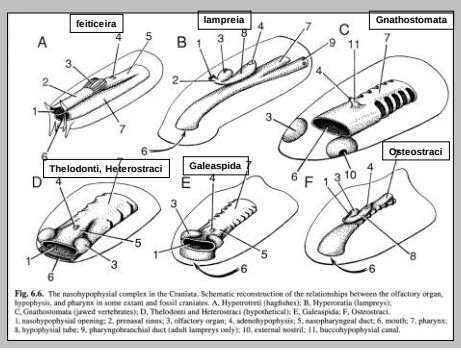
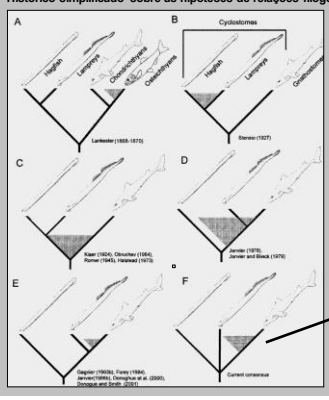


Fig. 6.6. The nasohypophysial complex in the Craniata. Schematic reconstruction of the relationships between the olfactory organ, hypophysis, and pharynx in some extant and fossil craniates. A, Hyperotreti (hagfishes); B, Hyperoartia (lampreys); C, Gnathostomata (jawed vertebrates); D, Thelodonti and Heterostraci (hypothetical); E, Galeaspida; F, Osteostraci. 1, nasohypophysial opening; 2, prenasal sinus; 3, olfactory organ; 4, adenohypophysis; 5, nasopharyngeal duct; 6, mouth; 7, pharynx; 8, hypophysial tube; 9, pharyngobranchial duct (adult lampreys only); 10, external nostril; 11, buccohypophysial canal.

2 – Transição Cyclostomata - Gnathostomata

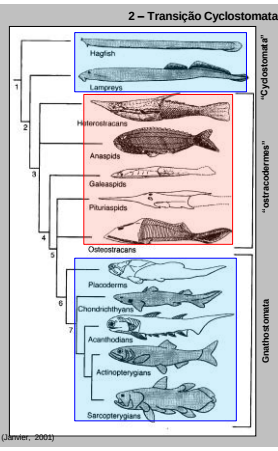
Histórico simplificado sobre as hipóteses de relações filogenéticas dos "ostracodermes"



"ostracodermes" constituem um grupo parafilético, com representantes considerados sucessivamente mais relacionados aos Gnathostomata

Janvier, 2007

2 – Transição Cyclostomata - Gnathostomata



(Janvier, 2001)

1 – crânio, crista neural, placódios ectodérmicos, raios cartilaginosos nas nadadeiras, coração

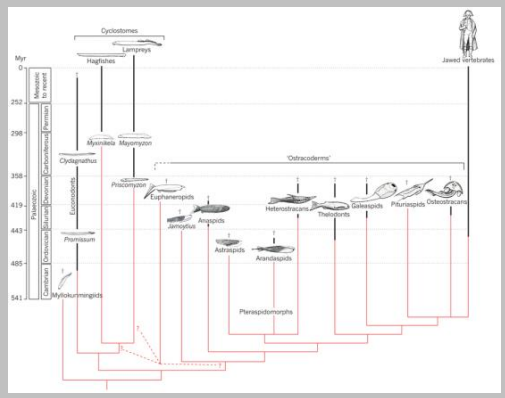
2- músculos extrínsecos dos olhos, musculaturas nos elementos radiais, arcuália, dois canais semicirculares, neuromastos em linhas superficiais

3- esqueleto dérmico, sistema laterosensorial em canais ou canaletas no tronco e cauda, canais semicirculares verticais enrolados

4- calcificação ou ossificação pericondral do endoesqueleto, ductos endolinfáticos abrindo-se para o exterior

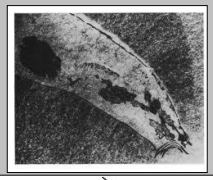
5- nadadeiras peitorais, osso celular no esqueleto endocondral e dérmico, nadadeira caudal epicerca (esta última só em Osteostraci)

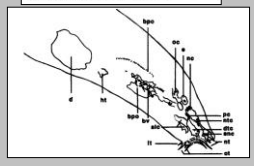
6- maxilas, nadadeiras pélvicas, arcos branquiais mediais



(Janvier, 2015)

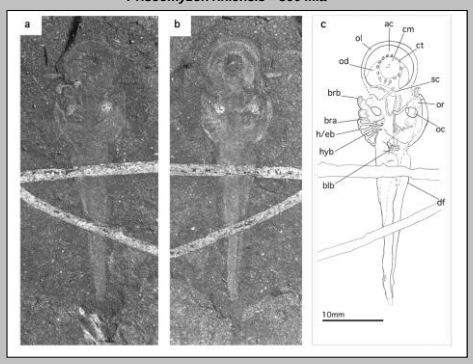
Myxinikela siroka - 330 Mia



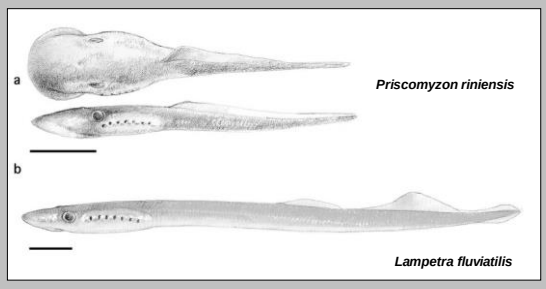


Bardack, D. 1991. Science: 254:701-703 *Myxinikela siroka*. alc, anterior lingual cartilage; bpo, branchial pouches and outline; bv, branchial blood vessels; d, digestive organs; dtc, dentigerous cartilage; e, eye; ht, heart; lt, labial tentades; nc, nasal capsule; nt, nasal tentacles; ntc, nasal tube cartilage; oc, otic capsule; ot, oral tentades; pc, palatine cartilage; and snc, subnasal cartilage.

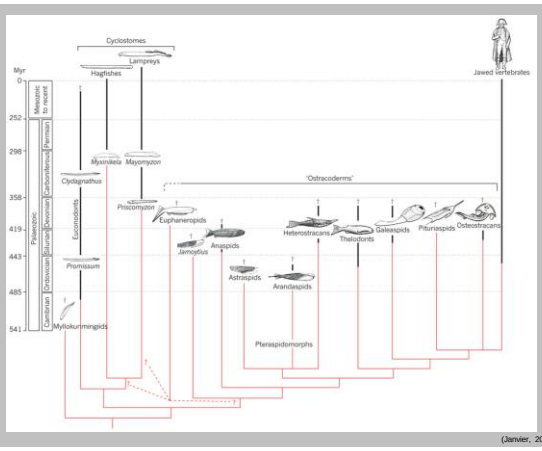
Priscomyzon riniensis - 360 Mia



(Gess *et al*., 2006: Nature: 443: 981- 984): 42 mm. TL. ac, annular cartilage; blb, bi-lobed structure; bra, branchial arch; brb, branchial basket; cm, circular mouth; ct, circumoral teeth; df, dorsal fin; hyb, hypobranchial bar; h/eb, hypotrematic/epitrematic bar; oc, otic capsule; od, oral disc; ol, outer lip; or, orbital region; sc, styliform cartilage; 1–7, positions of gill pouches



Gess *et al*., 2006: Nature: 443: 981- 984. Reconstruction of *Priscomyzon riniensis*, illustrating tadpole-like body proportions and large oral disc, compared with post-metamorphic modern lamprey, *Lampetra fluviatilis*. a, Reconstruction of *Priscomyzon* in dorsal (top) and left lateral (bottom) views. b, Macropthalmia stage of Lampetra28 showing anterior location of orbit and smaller oral disc, both positioned in front of the branchial region. The total length of the specimen is 116 mm. Drawings in a and b are scaled to show equivalent head lengths: from anterior limit of the oral disc to rear of the branchial region. Horizontal bars indicate the anterior–posterior span of the oral disc in each species.



(Janvier, 2015)

2. Homologies and Evolutionary Transitions in Early Vertebrate History

PHILIPPE JANVIER **2007**

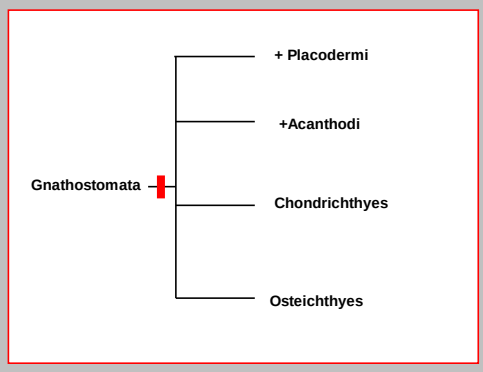
The future of this field of research, as to its paleontological aspect, lies essentially in the methods used for analyzing the data (Nelson, 1994:111), but also in the good and equal quality of the latter. The source of data on the structure and diversity of extinct jawless vertebrates has not dried up yet. The anatomy of galeaspids could technically be as well known as that of osteostracans. A better knowledge of pituriaspids only depends on further fieldwork (in admittedly difficult areas). Exceptionally well-preserved thelodonts are being found in Canada, Estonia, and Scotland, and a hitherto unsuspected diversity of Ordovician vertebrates is turning up in Australia, Canada, and the United States. Moreover, certain early Paleozoic Konservat-Lagerstätten, such as Miguasha (Canada), the Soom Shale (South Africa), or Chengjiang (China), provide more and more data on soft-bodied jawless vertebrates. Early fossil vertebrates may not be able to overturn theories of relationships based on morphological data of extant taxa, but they may call into question some character homology relationships, and thus radically change the way we imagine evolutionary transitions at the level of certain characters.

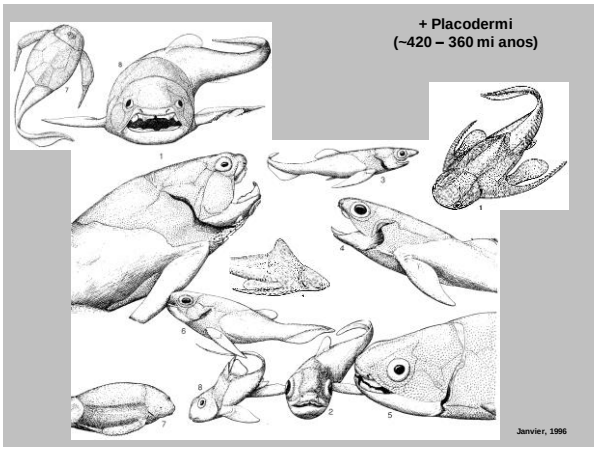
Objetivos desta aula

- Caracterizar os Gnathostomata

- Discutir as transições morfológicas nos representantes da base da filogenia dos Vertebrados
  - transição: "protocordados" - vertebrados
  - transição: Cyclostomata – Gnathostomata

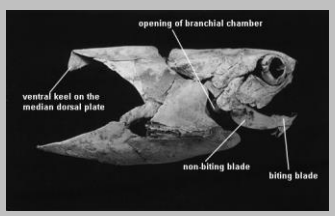
- Apresentar a diversidade dos grupos fósseis de Gnathostomata: Placodermi e Acanthodi

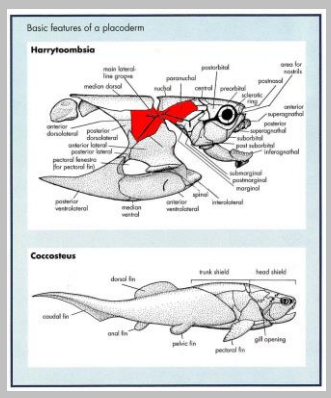




Placodermi: caracteres

cabeça e parte anterior do tronco cobertos por placas de osso dérmico





articulação entre placas paranucal e dorsolateral anterior

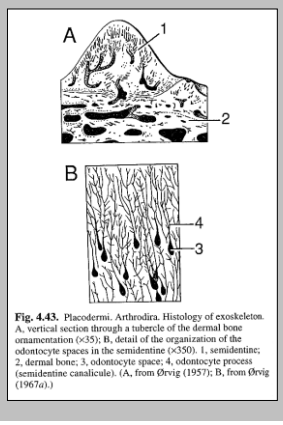
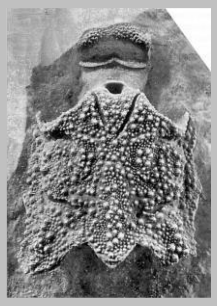


Fig. 4.43. Placodermi. Arthrodira. Histology of exoskeleton. A, vertical section through a tubercle of the dermal bone ornamentation (×35); B, detail of the organization of the odontocyte spaces in the semidentine (×350). 1, semidentine; 2, dermal bone; 3, odontocyte space; 4, odontocyte process (semidentine canalicule). (A, from Ørvig (1957); B, from Ørvig (1967a).)

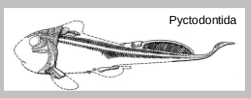
-semidentina nos tubérculos e cobrindo ossos dérmicos (espaços em forma de gota)



Placodermi: diversidade

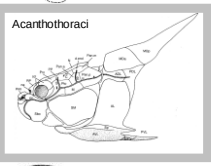
Arthrodira

Pyctodontida

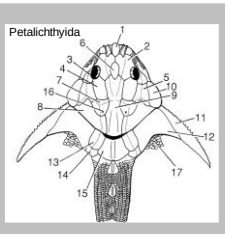


Antiarcha

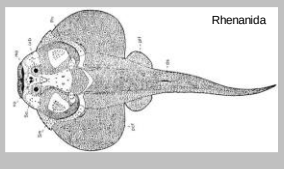
Acanthothoraci

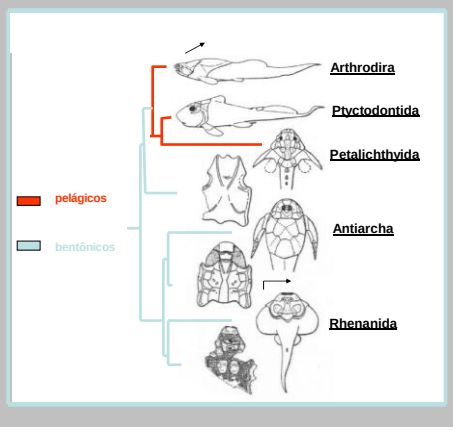


Petalichthyida



Rhenanida



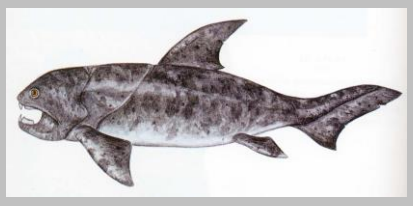


Janvier, 1996

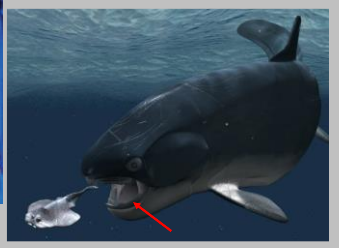
Placodermi: Arthrodira

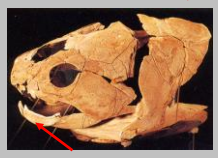
- (2/3 da diversidade dos Placodermi)
- macro-predadores
- um dos mais diversificados grupos de vertebrados do Devoniano.

Dunkleosteus terrelli
Devoniano (375 mi.a - EUA)
(até 7 m)



Maisey, 1996



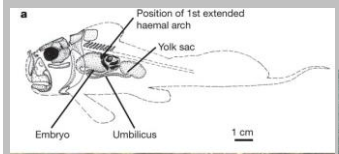


***Dunkleosteus* e *Titanichthys* possivelmente eram os maiores animais existentes no final do Devoniano (365 mi. a.)**

Placodermi: Petalichthyida

Maisey, 1996

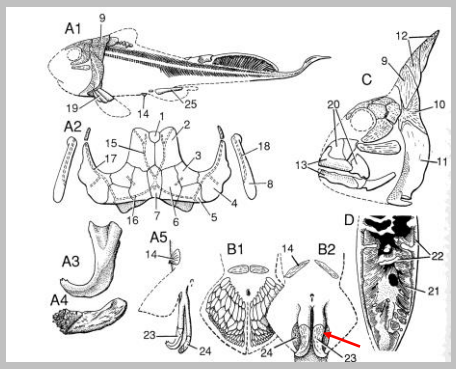
Placodermi: Ptyctodontida



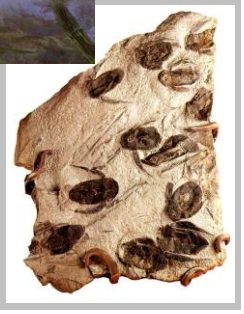
viviparidade mais antiga registrada

Materpiscis attenboroughi
Australia, 380 mi. a.

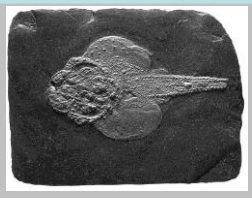
Placodermi: Ptycodontida



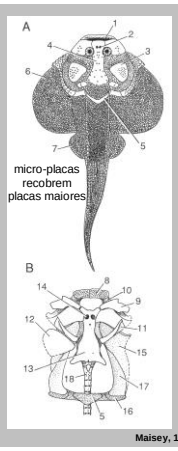
Placodermi: Antiarchi



Placodermi: Rhenanida

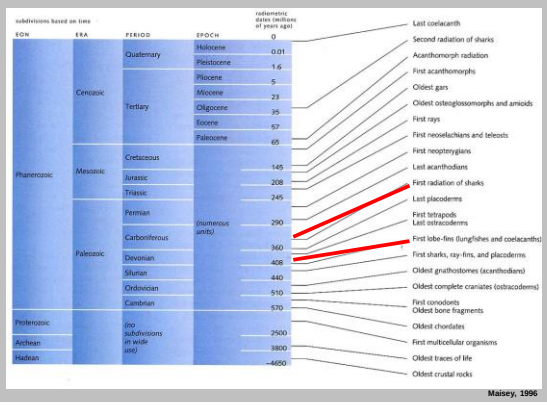


Gemuendina sp.
Devoniano
(25 cm)

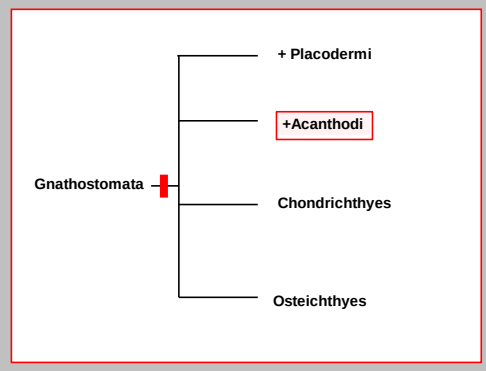


Maisey, 1996

Placodermi: ~400 espécies



Maisey, 1996

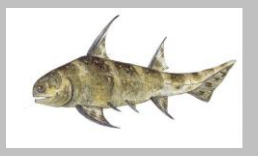


+Acanthodi
450 – 290 mi a.


Climatius sp.

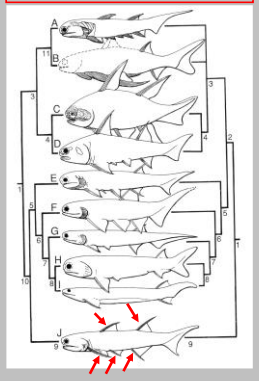
- gnatostomados mais antigos (?)
-marinhos (alguns dulcículos), nectônicos
- ~70 gêneros descritos;
- *Acanthodes* é o mais bem conhecido

***+Diplacanthus longispinus* Devoniano (380 mi anos) - 15 cm**

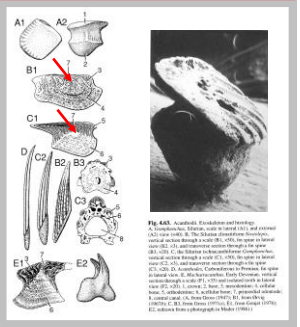


Acanthodii: caracteres

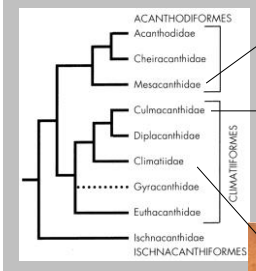
-espinhos nas nadadeiras exceto a caudal; espinhos das nadadeiras pares são derivados

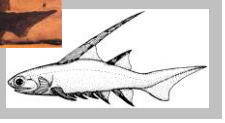


escamas crescem adicionando camadas de dentina em torno do dentículo inicial (como uma cebola)

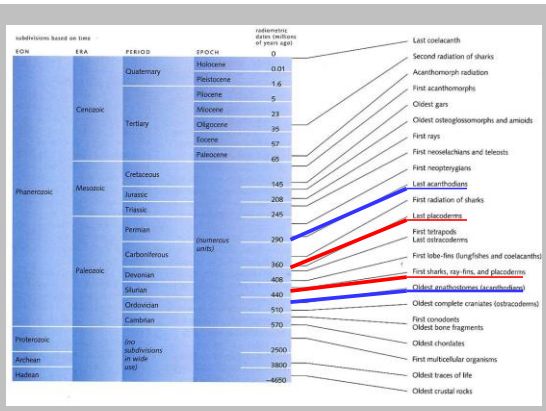


+Acanthodi: 3 grupos principais

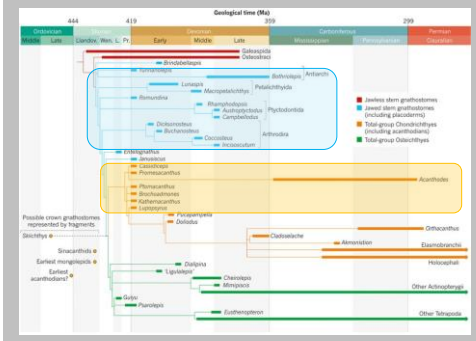




- geralmente predadores
- rastros branquiais sugerem que alguns eram micrófagos



Maisey, 1996



- Placodermi e Acanthodi não monofiléticos

Chondrichthyes

Osteichthyes

Brazeau & Friedman et al. Nature, 23 April 2015