



UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Geoscienze
Direttore: Prof. Fabrizio Nestola

TESI DI LAUREA MAGISTRALE
IN
GEOLOGIA E GEOLOGIA TECNICA

**RIDESCRIZIONE DI "RHINOBATOS" DEZIGNI, UN PESCE CHITARRA
DEL KONSERVAT LAGERSTÄTTE EOCENICO DI BOLCA**

*Redescription of "Rhinobatos" dezigni, an Eocene guitarfish from the Bolca
Konservat-Lagerstätte*

Relatore: Prof. Luca Giusberti

Co-relatori:

Dott. Giuseppe Marramà

Prof. Jürgen Kriwet

Universität Wien

Institut für Paläontologie

Laureando:
Massimo Varese
Matr. 1150643

ANNO ACCADEMICO 2018/2019

ABSTRACT

Redescription of “*Rhinobatos*” *dezigni*, an Eocene guitarfish from the Bolca *Konservat-Lagerstätte*

The order Rhinopristiformes is a well-diversified group within the Batoidea that includes guitarfishes and sawfishes with about 60 species arranged in 12 genera. Guitarfishes are world-wide distributed and are found in continental and insular shelves from coastal to abyssal depths in warm to temperate waters. The representatives of this group probably appeared in the Toarcian (Early Jurassic) and their fossil record is mainly represented by isolated teeth and rare complete and articulated specimens coming from Mesozoic deposits. The only complete and articulated specimens of Cenozoic guitarfishes known so far are represented by “*Rhinobatos*” *dezigni* and “*R.*” *primaevus*, from the upper Ypresian Bolca *Konservat-Lagerstätte*. Here I present a detailed analysis of the holotype of “*Rhinobatos*” *dezigni* (Heckel, 1853), originally referred to the genus *Trygonorhina* and later assigned to *Rhinobatos* by Jaekel (1894). The specimen, presently housed at the Museum of Natural History of Vienna (NHMW 1853.XXVII.4), was originally donated by baron Achille De Zigno (1813-1892) to the Royal Court of Vienna in 1853, following the failed attack in which the Emperor Franz Joseph I was involved. The study of the fossil, preserved as part and counterpart, includes direct observations of the anatomical parts, including those observable using the UV technique. “*Rhinobatos*” *dezigni* preserves elements useful for its identification, including the chondrocranium, parts of the jaws, elements of hyoid and gill arches, part of the pectoral and pelvic girdles, as well as the synarcual and vertebral column. Most of the characters observed in “*Rhinobatos*” *dezigni* confirm its attribution to the order Rhinopristiformes. Moreover, the phylogenetic analysis of the taxon, based on 95 characters, suggests that it is deeply nested within the family Trygonorrhinidae. Its unique anatomy, however, including a rhinobatid-like tooth morphology, differentiates the Heckel's species from all the representatives of the family (*Aptychotrema*, *Trygonorhina* and *Zapteryx*). As a consequence, I propose herein to create a new genus for the rhinobatoid from Bolca, provisionally named *Pseudorhinobatos*.

INDICE

1. INTRODUZIONE E SCOPI	p. 1
2. IL RECORD FOSSILE DEI RINOBAUTOIDI	p. 2
3. <i>I FOSSIL-LAGERSTÄTTE</i> DI BOLCA	p. 6
3.1. Introduzione generale e cenni storici	p. 6
3.2. Breve inquadramento geologico-stratigrafico dei siti di Bolca	p. 7
3.3. Contenuto floristico e faunistico della Pesciara e del Monte Postale	p. 8
3.3.1. <i>I pesci</i>	p. 9
3.3.2. <i>Considerazioni tafonomiche e paleoambientali</i>	p. 10
4. LA FAUNA A CONDRITTI DI BOLCA	p. 11
4.1. I rhinobatoidi di Bolca	p. 13
4.1.1. " <i>Rhinobatos</i> " <i>deznii</i>	p. 13
4.1.2. " <i>Rhinobatos</i> " <i>primaevus</i>	p. 15
5. MATERIALI E METODI	p. 16
6. RISULTATI	p. 18
6.1. Paleontologia sistematica	p. 18
6.2. Descrizione	p. 19
6.3. Analisi filogenetica	p. 27
7. DISCUSSIONE	p. 33
7.1. Confronto tra <i>Pseudorhinobatos deznii</i> e altri generi affini	p. 33
8. CONCLUSIONI	p. 35
BIBLIOGRAFIA	p. 36
RINGRAZIAMENTI	
MATERIALE SUPPLEMENTARE	

1. INTRODUZIONE E SCOPI

Bolca è un piccolo paese situato in provincia di Verona, sui Monti Lessini, famoso in tutto il mondo in quanto nei suoi dintorni sono presenti siti fossiliferi risalenti all'Eocene unici al mondo sia in termini di preservazione sia di biodiversità (Marramà et al. 2018c; Friedman & Carnevale 2018). I due siti fossiliferi più celebri sono la “Pesciara” ed il Monte Postale, che da secoli hanno restituito un'ittiofauna marina risalente all'Eocene inferiore. Nonostante la straordinaria diversità e i numerosissimi studi inerenti la fauna ad actinopterigi della Pesciara e del Monte Postale, le conoscenze attuali sulla sistematica, tassonomia e relazioni filogenetiche dei pesci cartilaginei provenienti da questi siti sono ancora scarse e largamente inadeguate. Tali reperti sono unici al mondo in quanto sono in gran parte conservati in connessione anatomica con le più delicate strutture delle parti molli. Da un paio d'anni l'Università di Vienna e l'Università di Torino hanno avviato, in collaborazione con l'Università di Padova, il progetto: “*Eocene cartilaginous fishes (Chondrichthyes: Holocephali, Elasmobranchii) from the Bolca Konservat-Lagerstätte, Italy*” finalizzato alla revisione di questo gruppo di vertebrati marini con approccio metodologico moderno. In questo contesto si colloca il presente lavoro di tesi in cui è stato ridescritto e analizzato in dettaglio uno di questi reperti, consistente in un esemplare anatomicamente completo di un pesce-chitarra (superordine Batomorphii, ordine Rhinopristiformes) rinvenuto nelle laminiti del Monte Postale nella prima metà dell'Ottocento. Il fossile, attribuito a “*Rhinobatos*” *dezigni* (Heckel), è particolarmente importante in quanto costituisce uno dei due soli esemplari fossili anatomicamente completi di Rhinopristiformes finora noti in tutto il Cenozoico. Il reperto, attualmente conservato presso il Museo di Storia Naturale di Vienna, ha una storia interessante, qui brevemente ripercorsa e ricostruita. Il lavoro svolto si è concentrato sullo studio sistematico del batoide e sulla ricostruzione delle sue ipotetiche relazioni filogenetiche con altri batoidi sia fossili sia attuali. In particolare è stata discussa e revisionata in dettaglio la sua attribuzione generica, incerta fin dall'istituzione del taxon nel 1853.

2. IL RECORD FOSSILE DEI RHINOBATOIDI

Cappetta (2012) definisce un tipico rhinobatoide (Fig. 2.1) come un batoide con una coda piuttosto robusta, con due grandi pinne dorsali e una pinna caudale, una pinna pelvica non dentellata e muso non molto sporgente privo di denti rostrali; le cartilagini preorbitali sono articolate al propterigio e le pinne pettorali sono espanse lateralmente. L'autore colloca le forme giurassiche nella famiglia Rhinobatidae, anche se queste differiscono dai rhinobatoidi s.s. per alcune caratteristiche primitive dello scheletro come il minor numero di radiali, una sinarcuale meno sviluppata.

Molte specie fossili attribuite al genere *Rhinobatos* sono rappresentate da denti isolati rinvenuti in rocce sedimentarie cretacee e cenozoiche, ma sicuramente differiscono dai rhinobatoidi attuali e probabilmente rappresentano un nuovo genere.

Il record fossile dei rhinobatoidi comincia nel Giurassico ed è rappresentato da denti isolati di *Doliobatis weisi* Delsate & Candoni 2001, provenienti da rocce toarciane del Lussemburgo (Fig. 2.2).

I generi giurassici, rappresentati sia da reperti completi sia da denti isolati sono *Belemnobatis*, *Spathobatis* e *Asterodermus*.

Il genere *Belemnobatis* (Fig. 2.3) è caratterizzato da un corpo a forma di disco, il quale è più largo che lungo, dalle pinne pettorali espanse lateralmente, dalle pinne pelviche lunghe e arrotondate, da una coda più corta del disco, da 10 radiali articolati al propterigio e al mesopterigio e 18 al metapterigio.

Questo genere include 5 specie e il suo record fossile va dal Bathoniano al Cretaceo inferiore:

-*Belemnobatis sismondae* Thiolliere 1852, specie-tipo, proveniente dai sedimenti del Kimmeridgiano di Cerin, Francia;

-*Belemnobatis kermacki* Underwood & Ward 2004, proveniente da sedimenti del Bathoniano di Watton Cliff, Inghilterra;

-*Belemnobatis noviodunumensis* Delsate & Candoni 2001, proveniente da sedimenti dell'Aaleniano di Nièvre, Francia;

-*Belemnobatis stahli* Underwood & Ward 2004, proveniente da sedimenti del Bathoniano dell'Inghilterra;

-*Belemnobatis variabilis* Underwood & Rees 2002, l'unica specie appartenente a questo genere proveniente da depositi del Cretaceo inferiore di Dorset, Inghilterra.

Il genere *Spathobatis* (Fig. 2.4) è conosciuto sia come reperto completo, proveniente dal Kimmeridgiano di Cerin (Francia), che da denti isolati proveniente da depositi della



Fig. 2.1. *Rhinobatos manai*. Da White et al. (2016).

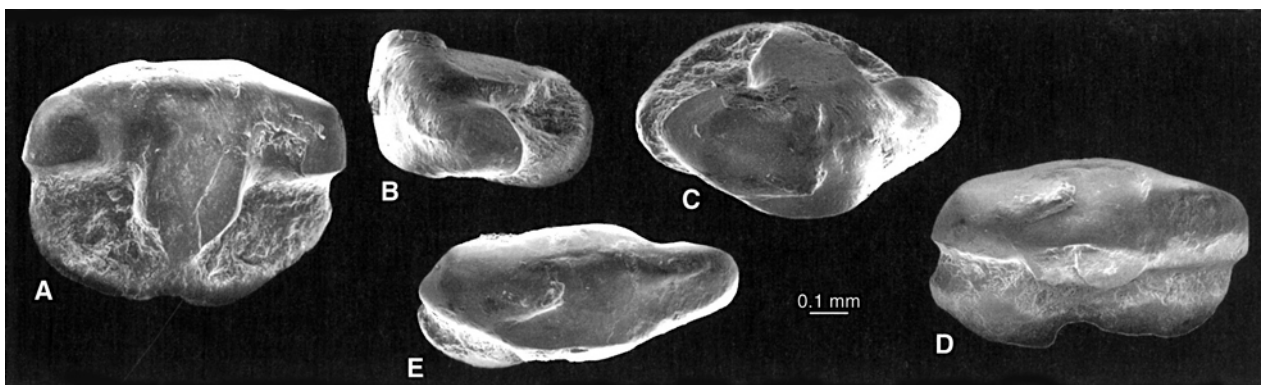


Fig. 2.2. Dente laterale di *Doliobatis weisi*, olotipo. A) Vista linguale obliqua; B) Profilo obliquo; C) Vista occlusale; D) Vista labiale obliqua; E) Vista labiale. Modificata da Cappetta (2012).

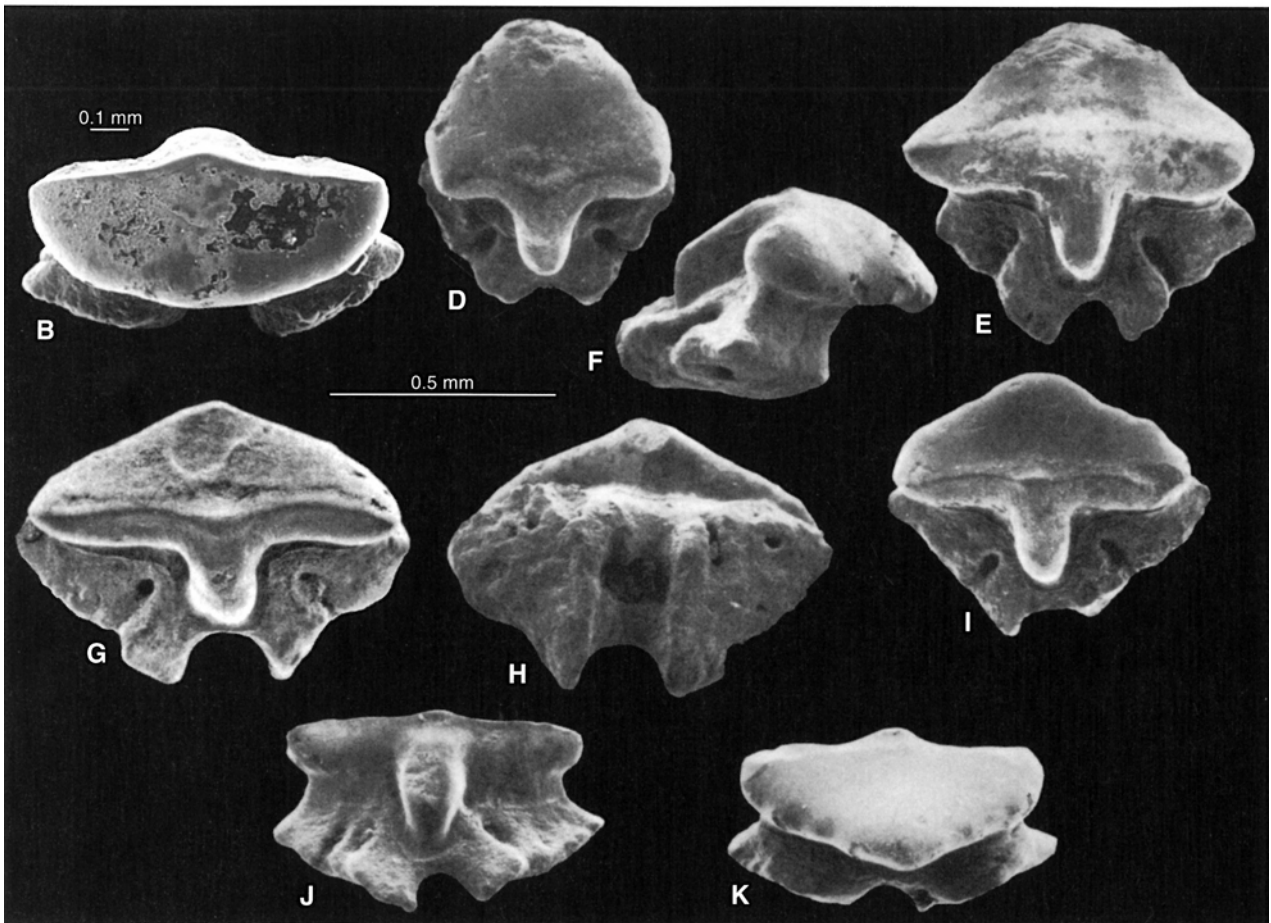
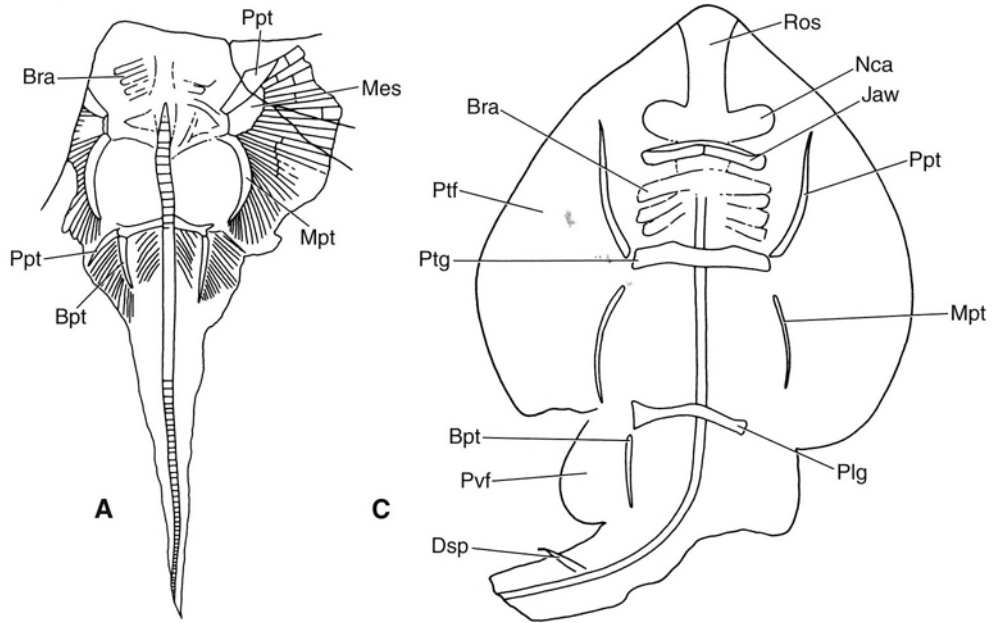


Fig. 2.3. A) *Asterodermus platypterus*, olotipo, ridisegnato da Agassiz (1843); B) Dente di *Asterodermus* sp., BSPHG 1960 XVIII 56, dente anterolaterale inferiore, vista labiale obliqua; C) *Belemnobatis sismondae*, scheletro dell'olotipo, MHNL 15264; D) Dente anteriore, vista occlusale; E-F) Dente anterolaterale; E) Vista occlusale; F) Profilo; G-H) Dente laterale; G) Vista occlusale; H) Vista basale; I-K) Dente laterale; I) Vista occlusale; J) Vista linguale; K) Vista labiale. Modificata da Cappetta (2012).

Germania; è caratterizzato da un disco più largo che ampio, da pinne pettorali non espanse lateralmente, da una coda più lunga del disco, da un rostro lungo, dalle capsule nasali ampie, da un propterigio a cui sono articolati 8 radiali, da un mesopterigio con 9 radiali, da un metapterigio con 20 radiali, da una colonna vertebrale avente 150-155 centri vertebrali e dall'assenza della sinarcuale.

Il genere include 6 specie e il suo record fossile va dall'Aaleniano al Cretaceo inferiore:

-*Spathobatis bugesiacus* Thiollere 1852, specie-tipo, del Kimmeridgiano di Cerin, Francia;

-*Spathobatis delsatei* Underwood & Ward 2004, proveniente del Bathoniano di Woodeaton Quarry, Inghilterra;

-*Spathobatis moorbergensis* Thies 1983, dell'Aaleniano di Moorberg, Germania;

-*Spathobatis morinicus* Sauvage 1873, del Titoniano di Mont-Lambert, nella Francia settentrionale;

-*Spathobatis uppensis* Thies 1983, del Kimmeridgiano inferiore di Uppen, nella Germania settentrionale;

-*Spathobatis rugosus* Underwood et al. 1999, unica specie proveniente dal Cretaceo Inferiore (Hauteriviano) di Speeton, in Yorkshire, Inghilterra.

Il genere *Asterodermus* (Fig. 2.3) è caratterizzato da un disco lungo e ampio, da un rostro lungo e capsule nasali ampie e arrotondate, dalle pinne pettorali supportate da 33 radiali visibili e dal propterigio che anteriormente non raggiunge le capsule nasali; denti isolati ascrivibili a questo genere sono illustrati e descritti in Leidner & Thies (1999). L'unica specie rappresentativa di questo genere è *Asterodermus platypterus* Agassiz 1843, reperto del Titoniano di Solnhofen, nella Germania meridionale.

Altri due generi di rhinobatoidi sono *Euryarthra* e *Aellopos*, provenienti entrambi dalla Germania. Il primo genere è rappresentato dalla sola specie *Euryarthra muensteri*, il secondo genere dalle specie *Aellopos wagneri* Agassiz 1843 e *Aellopos elongata* Munster 1836, del Titoniano inferiore di Solnhofen.

Nel Cretaceo i rhinobatoidi sono rappresentati da reperti anatomicamente completi dal Libano e dal Brasile, oltre a molte specie attribuite a denti isolati.

Il genere *Rhinobatos* include sia rhinobatoidi fossili sia attuali; denti isolati di specie appartenenti a questo genere sono stati trovati in depositi di mare poco profondo del Cretaceo e in depositi cenozoici. Molte specie fossili sono state istituite sulla base di reperti anatomicamente completi provenienti dal Cenomaniano e dal Santoniano del Libano (Fig. 2.5). É chiaro che pochi di essi corrispondono al genere *Rhinobatos*, in accordo con le morfologie dentali di queste specie fossili.

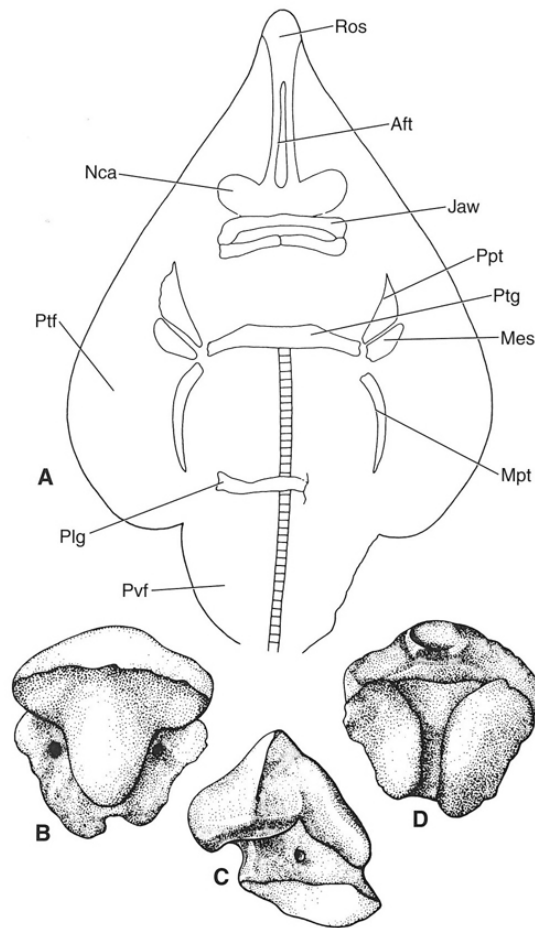


Fig. 2.4. *Spathobatis bugesiacus*. A) Scheletro, MHNL 15308; B-D) Dente anterolaterale, BMNH P2099; B) Vista oclusale; C) profilo; D) Vista basale. Modificata da Cappetta (2012).



Fig. 2.5. *Rhinobatos hakelensis*, olotipo. Controimpronta (in alto) e impronta (in basso). La scala corrisponde a 5 cm. Da https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/f/item/list?full_text=RHINOBATOS

L'analisi filogenetica dei rhinobatoidi del Cretaceo del Libano ha mostrato che le specie assegnate a questo genere non consistono in un gruppo monofiletico, ma evidenzia una serie di politomie (Brito & Dutheil 2004).

Le specie del Libano sono:

- “*Rhinobatos*” *maronita* Pictet & Humbert 1866;
- “*Rhinobatos*” *hakelensis* Cappetta 1980 (Fig. 2.5);
- “*Rhinobatos*” *whitfieldi* (Hay 1903);
- “*Rhinobatos*” *tenuirostris* Davis 1887;
- “*Rhinobatos*” *intermedius* Davis 1887;
- “*Rhinobatos*” *latus* Davis 1887.

Altre specie riferite al genere *Rhinobatos* del Cretaceo, rappresentate da denti isolati, sono:

- Rhinobatos incidens* Kriwet 1999, proveniente del Barremiano inferiore della Provincia de Teruel, Spagna;
- Rhinobatos halteri* Biddle & Landemaine 1988, del Barremiano superiore di Aube, Francia;
- Rhinobatos kiestensi* Cappetta & Case 1999, rinvenuto al limite Turoniano-Coniaciano in Texas, negli USA;
- Rhinobatos lobatus* Cappetta & Case 1999, rinvenuto al limite Turoniano-Coniaciano in Texas, USA;
- Rhinobatos casieri* Herman in Cappetta & Case 1975, del Santoniano, nella provincia di Namur, in Belgio;
- Rhinobatos ladoniaensis* Cappetta & Case 1999, del Campaniano inferiore del Texas, USA;
- Rhinobatos echavei* Cappetta & Corral 1999, del Maastrichtiano, Basque Country, Spagna;
- Rhinobatos craddocki* Case & Cappetta 1997, del Maastrichtiano superiore del Texas, USA;
- Rhinobatos uvulatus* Case & Cappetta 1997, proveniente dal Maastrichtiano superiore del Texas, USA;
- Rhinobatos ibericus* Cappetta & Corral 1999, del Maastrichtiano dei Paesi Baschi, Spagna.

Iansan buerleni (Silva Santos 1968) (Fig. 2.6) è un rhinobatoide del Cretaceo; il genere è basato su un reperto più o meno completo proveniente dallo stato di Pernambuco (Brasile), descritto da Brito & Seret (1996), che però non hanno precisato le caratteristiche anatomiche per distinguerlo da altri rhinobatoidi. Il reperto in questione è piccolo (circa 50 cm), con una lunga cartilagine rostrale e una pinna pettorale alla quale sono articolati dai 47 ai 51 radiali (che raggiungono le capsule nasali).

Il genere *Isidobatus* è stato descritto da Werner (1989) ed è descritto sulla base delle morfologie dentali di denti isolati provenienti dall'oasi di Bahariya, in Egitto; la specie-tipo

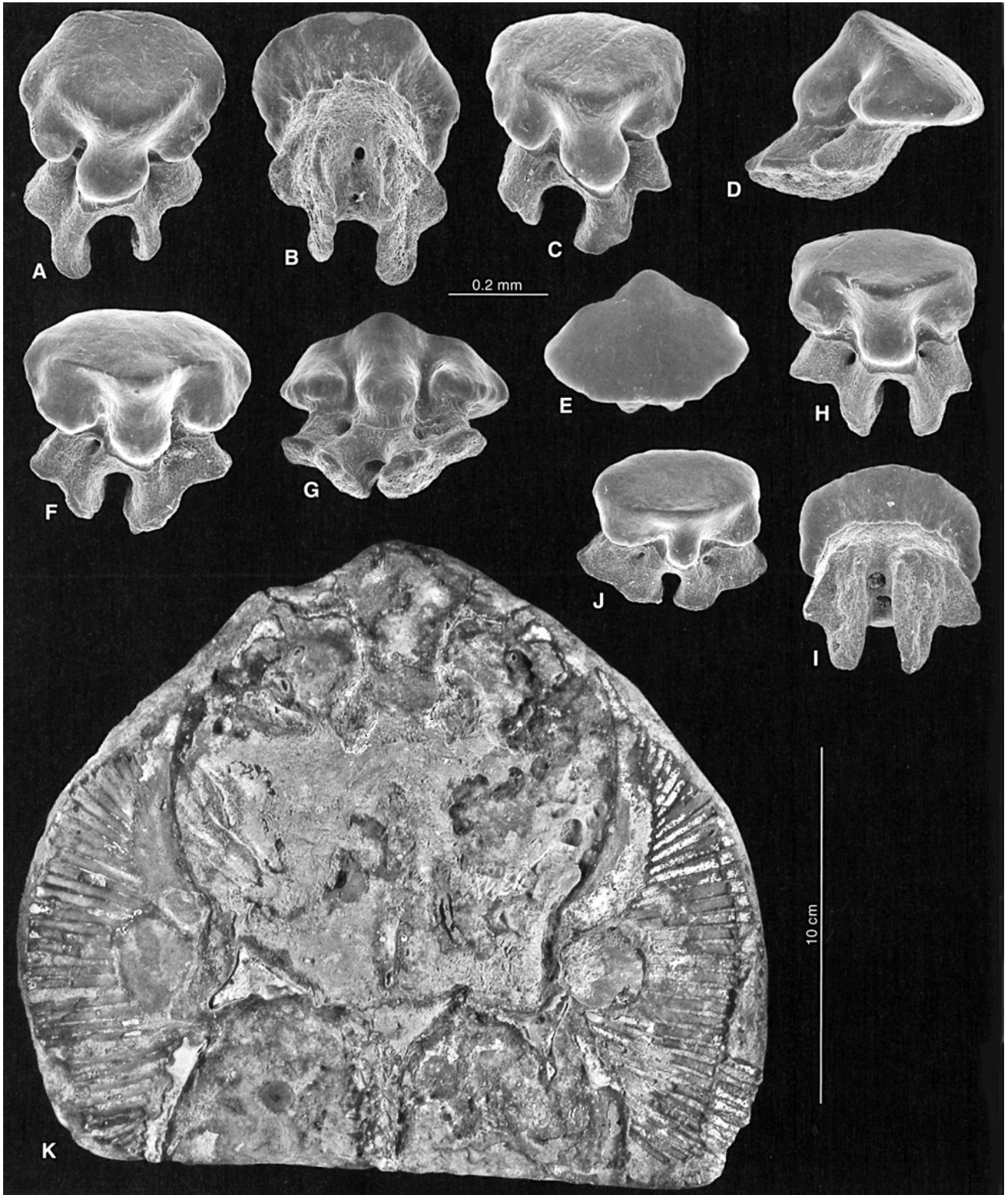


Fig. 2.6. A-K) *Iansan beurleni*; A-B) dente anteriore, UM CHP1; A) Vista occlusale; B) Vista basale; C-E) Dente anterolaterale, UM CHP 2; C) Vista occlusale; D) profilo; E) vista labiale; F-G) Dente laterale, UM CHP 3; F) Vista occlusale; G) Vista linguale; H-I) Vista laterale, UM CHP4; H) Vista occlusale; I) Vista basale; J) Dente laterale, UM CHP 5, vista occlusale; K) Scheletro parziale, CHP 6. Modificata da Cappetta (2012).

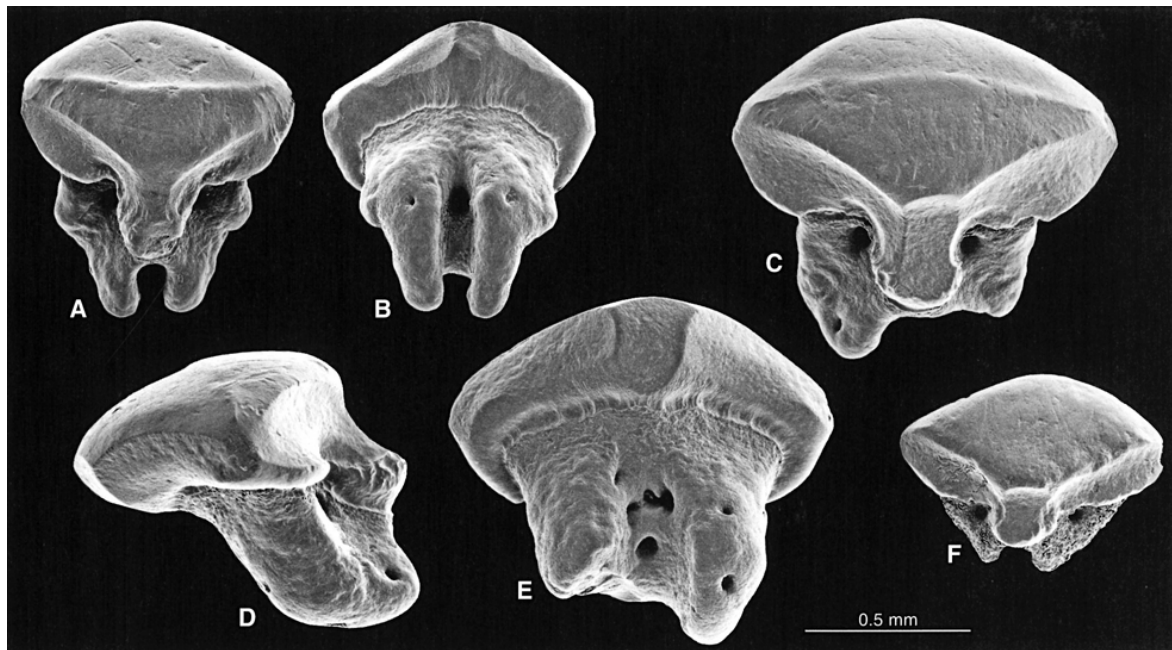


Fig. 2.7. *Paratrygonorrhina amblysoda*. A-B) Dente anteriore, UM PEY 1; A) Vista oclusale; B) Vista basale; C-E) Dente laterale, UM PEY 2; C) Vista oclusale; D) Profilo; E) Vista basale; F) Dente laterale, UM PEY 3, vista oclusale. Modificata da Cappetta (2012).

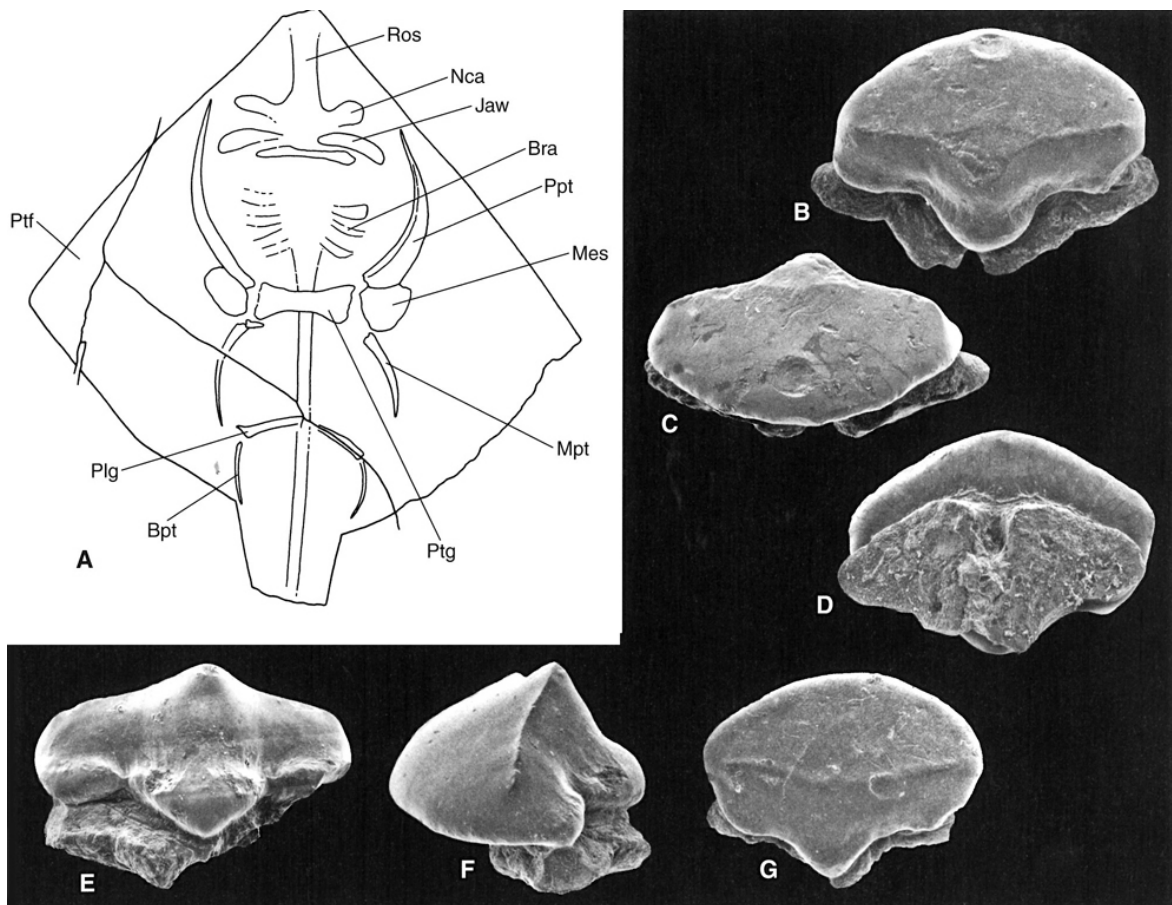


Fig. 2.8. *Rhombopterygia rajoides*, olotipo MNHN 1961-29-195A. A) Scheletro; B-C) Dente anterolaterale, MNHN 1961-29-195A; B) Vista oclusale; C) Vista labiale; D) Dente anterolaterale, MNHN 1972-1-1, vista basale; E-F) Dente anterolaterale, MNHN 1961-29-195A; E) Vista linguale; F) profilo; G) Dente laterale, MNHN 1972-1-1, vista oclusale. Modificata da Cappetta (2012).

del genere è rappresentata da *Isidobatus tricarinatus* Werner 1989.

Paratrygonorrhina (Fig. 2.7) è un genere risalente al periodo Campaniano-Maastrichtiano, rappresentato da denti isolati e descritto da Kriwet et al. 2007. La specie-tipo è *Paratrygonorrhina amblysoda* Kriwet et al. 2007.

Rhombopterygia rajoides Cappetta 1980 (Fig. 2.8) è una specie descritta sulla base di un reperto completo proveniente dal Cretaceo del Libano; il disco è più ampio che lungo e possiede la stessa lunghezza della coda, il rostro è ben sviluppato, le capsule nasali sono larghe e al propterigio sono articolati 26 radiali, 10 al mesopterigio e 27-28 al metapterigio.

Nel Cenozoico, gli unici rinobatoidi rappresentati da reperti anatomicamente completi sono “*Rhinobatos*” *dezigni* (Heckel 1853) e “*Rhinobatos*” *primaveus* (De Zigno 1874), provenienti dal *Fossil-Lagerstätte* di Bolca (si veda il Par. 4.1).

Denti isolati di specie cenozoiche attribuibili al genere *Rhinobatos* sono:

- Rhinobatos matzensi* Baut & Genault 1995, proveniente dal Thanetiano del bacino di Parigi, in Francia;
- Rhinobatos bruxellensis* (Jaekel 1894), dall'Ypresiano e dal Luteziano del Belgio;
- Rhinobatos sterbauti* Case et al. 1996, dall'Ypresiano dell'Uzbekistan.

3. I FOSSIL-LAGERSTATTE DI BOLCA

3.1. Introduzione generale e cenni storici

Quando si parla dei giacimenti di Bolca ci si riferisce alla Pesciara più una serie di località fossilifere dell'Eocene inferiore e medio ubicate sui Lessini tra la provincia di Verona e la provincia di Vicenza (Fig. 3.1). I due siti principali, di età eocenica inferiore, sono la celebre Pesciara e il Monte Postale (Papazzoni & Trevisani 2006; Papazzoni et al. 2017; Fig. 3.1), da cui provengono le ittiofaune che hanno reso celebre in tutto il mondo l'area di Bolca.

I fossili di Bolca sono noti sin dal XVI secolo: la prima testimonianza documentata di un fossile proveniente dai *Konservat-Lagerstatten* di Bolca cita pesci fossili appartenenti all'ambasciatore del Sacro Romano Impero nella Repubblica di Venezia (Mattioli 1550). Quasi un secolo dopo, la prima illustrazione di un pesce di Bolca apparve in un catalogo della collezione dei medici veronesi Ceruti e Chiocco (Ceruti & Chiocco 1622; Fig. 3.2A). I fossili di Bolca e la loro origine furono ampiamente discussi nel corso del XVIII secolo (e.g., Carnevale et al. 2014; Roghi et al. 2014). È anche in questo periodo che grandi collezioni naturalistiche furono accumulate da nobili a Verona, fra cui Vincenzo Bozza, Ottavio Canossa e Giovanni Battista Gazola (Roghi et al. 2014). Alla fine del 1791 il museo Gazola conteneva oltre un migliaio di pesci fossili da Bolca, oltre a numerose piante e invertebrati (Fig. 3.2B). Giovanni Serafino Volta studiò la collezione Bozza e assegnò la maggior parte dei pesci a specie tropicali moderne nella sua monografia splendidamente e riccamente illustrata (Volta 1796-1809). Le armate rivoluzionarie di Napoleone confiscarono circa 600 fossili dalla collezione Gazola durante l'occupazione di Verona nel 1797 (Roghi et al. 2014). In seguito trasportati a Parigi, questi esemplari furono studiati da De Blainville (1818) per un resoconto nel “*Nouveau Dictionnaire d'Historie Naturelle*” e, successivamente, da Louis Agassiz che revisionò le determinazioni di Volta (Agassiz 1835) e fornì ulteriori descrizioni nella monumentale monografia “*Recherches sur les poissons fossiles*” (Agassiz 1833-1844).

Le più grandi raccolte di pesci fossili di Bolca si trovano naturalmente in Italia, in particolare a Verona, Padova, Bolca (VR), Bologna e Pavia. Grandi collezioni all'estero sono quelle del Museo di Storia Naturale di Parigi, del Museo di Storia Naturale di Vienna e del Museo di Storia Naturale di Londra, dove il materiale deriva principalmente dalle collezioni acquistate da William Willoughby Cole, terzo conte di Enniskillen, e Sir Philip De Malpas Gray Egerton alla fine del 1800 (Friedman & Carnevale, 2018).

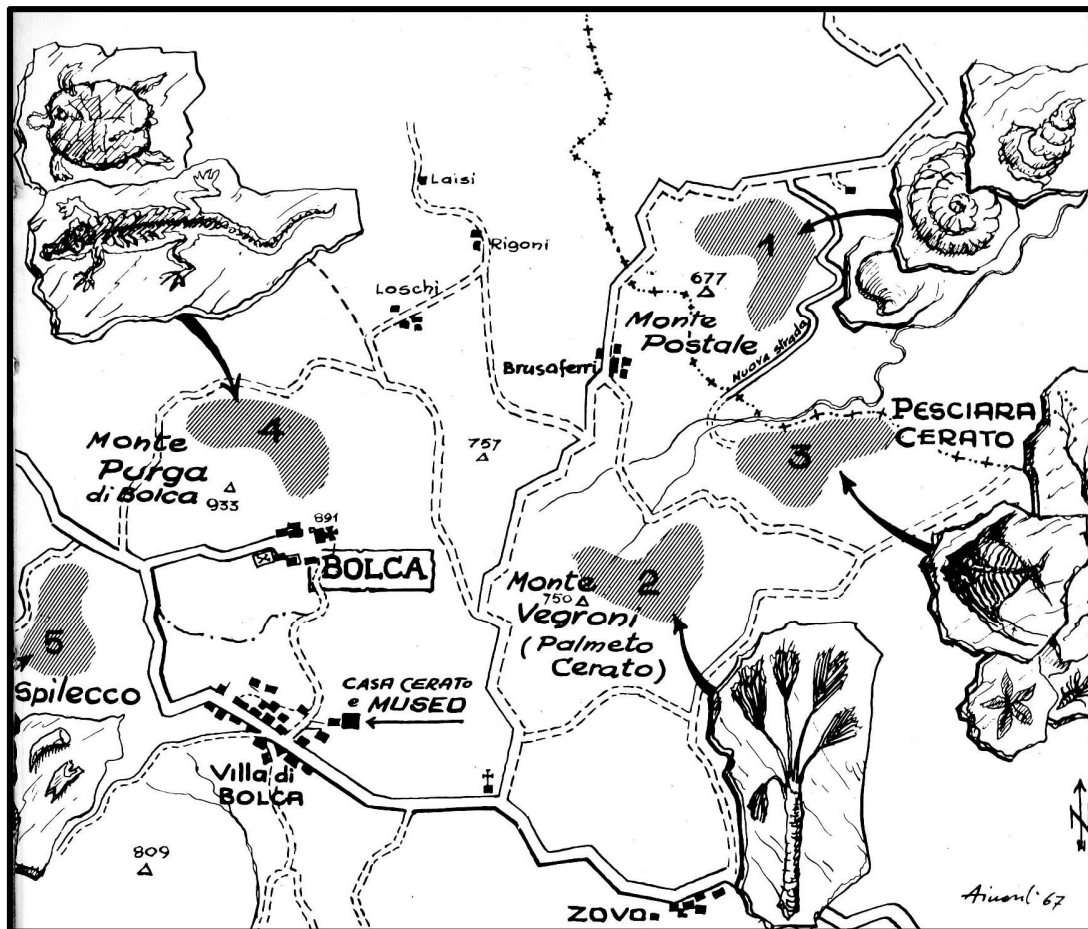


Fig. 3.1. Ubicazione dei principali siti fossiliferi nei dintorni di Bolca (VR). 1) Monte Postale, 2) Monte Vegroni, 3) Pesciara, 4) Purga di Bolca, 5) Spilecco. Da Stanghellini (1979).

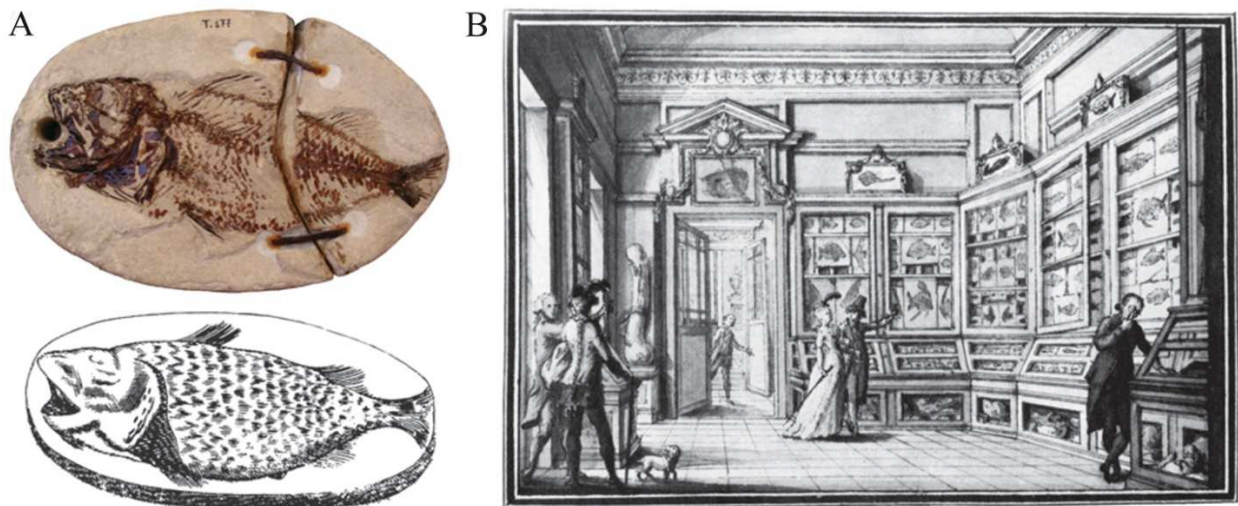


Fig. 3.2. A) Il primo pesce fossile da Bolca illustrato in letteratura (Ceruti & Chiocco 1622), il pesce scoiattolo *Berybolcensis leptacanthus*, MCSNV T.177. B) Una delle due gallerie dedicate all'esposizione di pesci fossili provenienti da Bolca nel museo di Giovanni Battista Gazola. Modificata da Friedman & Carnevale (2018).

3.2. Breve inquadramento geologico-stratigrafico dei siti della Pesciara e del Monte Postale

La Pesciara e il Monte Postale (Fig. 3.3) fanno parte della successione eocenica di mare basso depositatasi in corrispondenza al Lessini Shelf (Bosellini, 1989), un'unità paleogeografica del Sudalpino sollevata durante l'orogenesi alpina. Tra il Paleocene superiore e l'Eocene medio quest'area fu interessata anche intensa attività magmatica: a partire dall'Eocene inferiore prodotti vulcanici e vulcanoclastici si sono intercalati nella locale successione sedimentaria marina (e.g., Papazzoni et al. 2014c).

L'intensa tettonizzazione dell'area e l'estesa presenza di vulcaniti hanno reso estremamente difficoltoso lo studio della successione sedimentaria eocenica del *Lessini Shelf*, che collettivamente è stata assegnata all'unità informale dei “Calcarei Nummulitici” (Papazzoni et al. 2014c; Friedman & Carnevale 2018).

Il sito fossilifero più importante di Bolca, il *Konservat-Lagerstätte* della Pesciara (Fig. 3.3, 3.4), menzionato impropriamente in letteratura con l'inesistente toponimo “Monte Bolca”, è un grande olistolite di calcare (poche centinaia di metri quadri) incorporato all'interno di depositi vulcanici ed è costituito da circa 20 m di laminiti fossilifere alternate a biocalcareni e biocalciruditi con molluschi e macroforaminiferi (Papazzoni & Trevisani 2006; Fig. 3.4). La maggior parte dei fossili proviene da cinque livelli di calcari laminati (Fig. 3.4); i livelli che hanno restituito più reperti sono il primo, il secondo ed il quinto livello (non più esposto perché scavato negli ultimi quattro secoli; Papazzoni & Trevisani 2006). Basandosi sullo studio dei macroforaminiferi (alveolinidi) e nannofossili calcarei, Papazzoni & Trevisani (2006) e Papazzoni et al. (2017) hanno attribuito il sito alla zona SBZ 11 di Serra-Kiel et al. (1998) e alla zona NP 14 di Martini (1971) o zona CNE 6 di Agnini et al. (2014), corrispondenti al tardo Ypresiano, circa 49 milioni di anni fa (Fig. 3.5).

Il secondo sito fossilifero a pesci e piante è il Monte Postale, che si estende a nord della Pesciara e ricade entro la provincia di Vicenza (Comune di Altissimo). La sua complessa successione stratigrafica consiste in più di 130 m di calcari che presentano significativi cambiamenti laterali di facies, come il passaggio da calcari a grana fine (incluse le laminiti a pesci e piante) a calcari massicci a coralli e alghe calcaree, che rappresentano una facies biocostruita (Vescogni et al. 2016; Papazzoni et al. 2017; Fig. 3.6). Nel Monte Postale sono stati riconosciuti almeno tre intervalli di laminiti fossilifere (Fig. 3.6) (Papazzoni et al. 2017) che furono oggetto di scavi per l'estrazione di pesci solo dopo il 1809 (Catullo 1827: p. 331). Oltre a pesci e piante, il sito è anche noto da tempo per la sua fauna a molluschi, proveniente

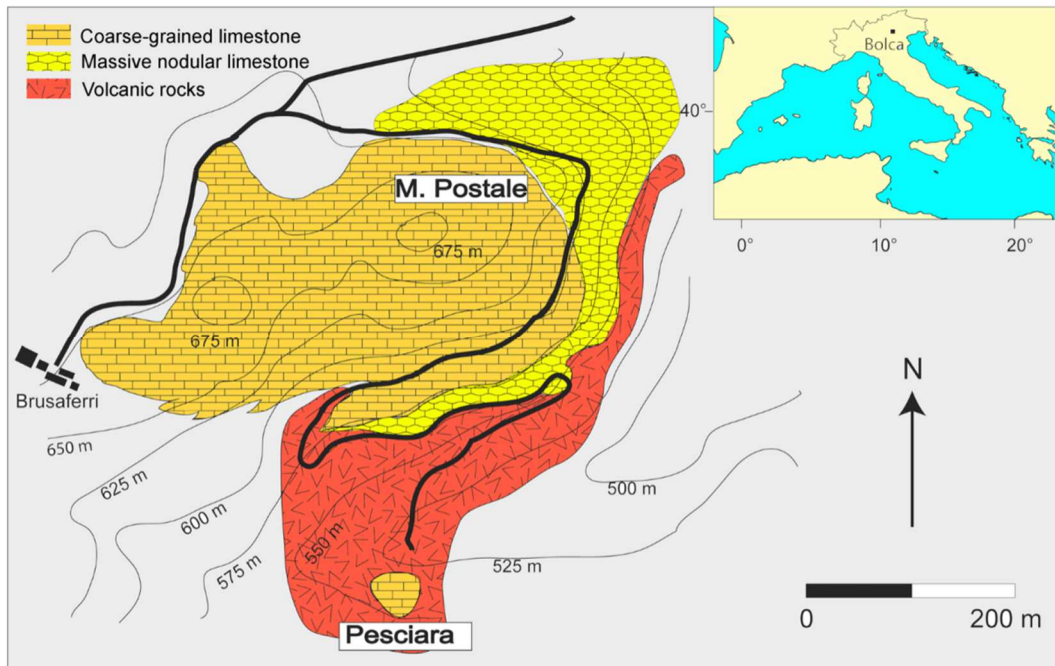


Fig. 3.3. Carta geologica schematica dei siti del Monte Postale e della Pesciara. Modificata da Marramà et al. (2016).

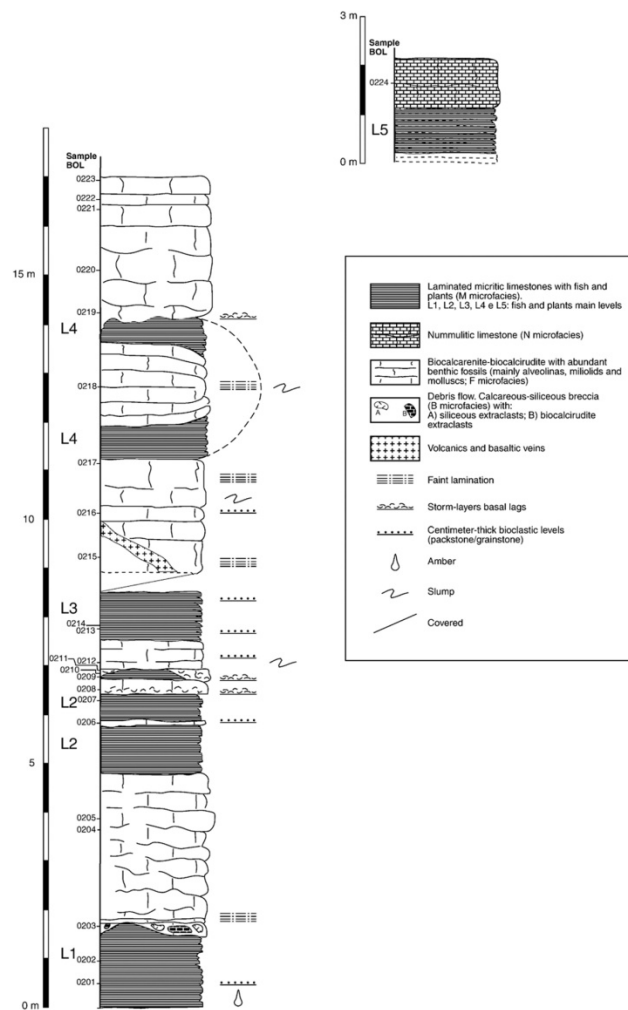


Fig. 3.4. La successione della Pesciara secondo Papazzoni & Trevisani (2006).

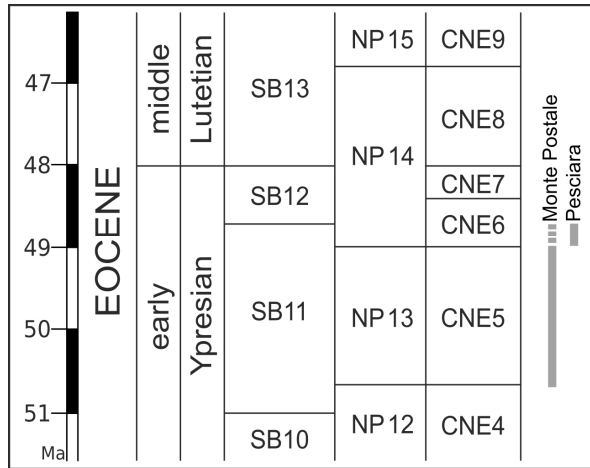


Fig. 3.5. Inquadramento biocronostratigrafico dei siti della Pesciara e del Monte Postale. Da Fornaciari et al. (2019).

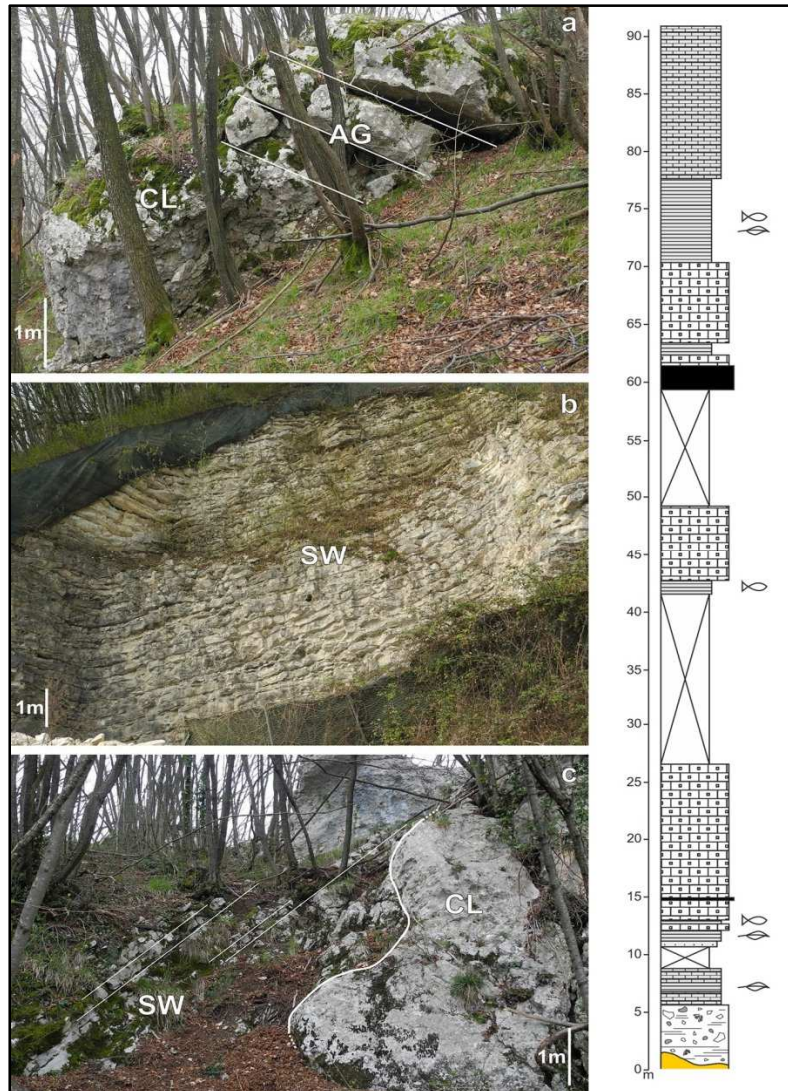


Fig. 3.6. Il Monte Postale. A) Calcare massivo a coralli (CL) in contatto con i calcari ad alveoline (AG),. B) Successione stratificata di calcari marnosi a grana fine sovrastanti il livello più alto di laminiti a pesci. C) Contatto tra i calcari fini stratificati (SW) e i calcari massivi a coralli e alghe calcaree (CL),. D) Successione stratigrafica del Monte Postale, comprendente i tre principali livelli di laminiti fossilifere. Da Vescogni et al. (2016).

dai livelli più alti della successione (Dominici 2014; Papazzoni et al. 2017). Un recente studio sui nannofossili e i foraminiferi del Monte Postale ha permesso di assegnare l'intera sezione del Monte Postale alla zona CNE 5 di Agnini et al. (2014) e alla zona SBZ 11 di Serra-Kiel et al. (1998), corrispondente al tardo Ypresiano, tra i 50,5 e i 48,96 milioni di anni fa. (Fig. 3.5) (Papazzoni et al. 2017).

Altri siti fossiliferi dell'area di Bolca sono la Purga di Bolca e Monte Vegroni (Fig. 3.1) in cui sono presenti depositi d'acqua dolce e salmastra, tradizionalmente considerati più recenti dei siti della Pesciara e del Monte Postale. La datazione è ancora incerta e la correlazione stratigrafica tra i vari orizzonti presenta ancora delle problematiche (Giusberti et al. 2014a; Papazzoni et al. 2014b). La Purga di Bolca è costituita da una successione di calcari marini, argille, silt, livelli tufacei e ligniti tagliata da un neck vulcanico. I livelli lignitici e tufacei hanno restituito resti di tartarughe, coccodrilli, serpenti e piante (Giusberti et al. 2014a; Papazzoni et al. 2014b). Dalle ligniti del Monte Vegroni provengono principalmente piante fossili, soprattutto palme (Giusberti et al. 2014a). Il quinto sito dell'area di Bolca è il colle di Spilecco, con calcari e marne risalenti alla parte bassa dell'Eocene inferiore, noto per aver restituito principalmente denti di squalo, crinoidi e brachiopodi (Papazzoni et al. 2014a).

3.3. Contenuto floristico e faunistico della Pesciara e Monte Postale

Macroflora-Il primo studio dettagliato delle piante fossili di Bolca si deve ad Abramo Bartolomeo Massalongo (e.g., Massalongo 1850, 1851, 1859), seguito dal lavoro di Meschinelli & Squinabol (1892). Purtroppo non esistono a tutt'oggi revisioni e studi "moderni" sulle flore di Bolca (Wilde et al. 2014). Le associazioni fossili della Pesciara e del Monte Postale hanno restituito una ricca macroflora dominata da macroalghe e fanerogame marine (Fig. 3.7A). Le piante terrestri, nettamente subordinate, sono dominate da angiosperme (Wilde et al. 2014; Fig. 3.7B). Lo studio di tali flore è reso difficoltoso dal fatto che la cuticola non è preservata. In tempi recenti sono stati segnalati resti di ambra in entrambi i siti (e.g., Wilde et al. 2014; Trevisani 2015).

Invertebrati-Gli invertebrati rinvenuti nelle laminiti della Pesciara e del Monte Postale, parte della cosiddetta "fauna minore" (Giusberti et al. 2014b), sono rappresentati da:

- resti di meduse provenienti dalla Pesciara con i più fini dettagli morfologici preservati (Fig. 3.7D) (Giusberti et al. 2014b) e coralli, componente comune della fauna bentonica del Monte Postale;
- Anellidi (Giusberti et al., 2014b);

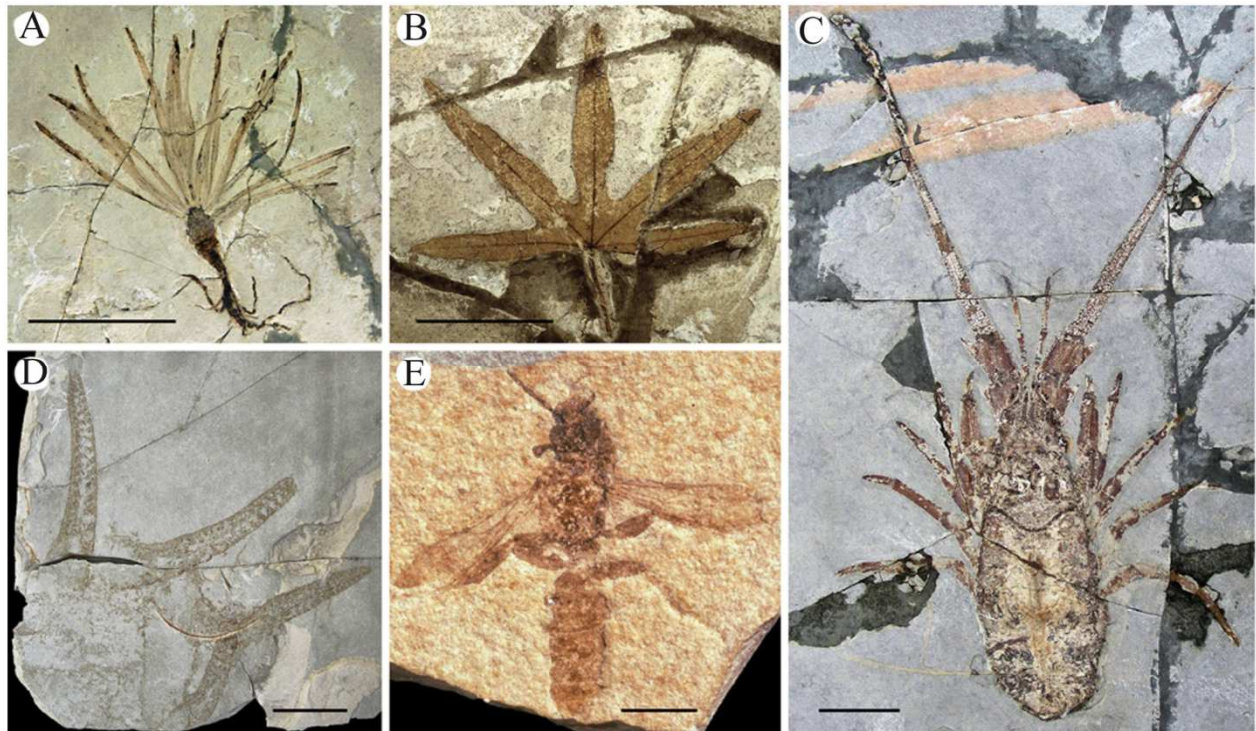


Fig. 3.7. Alcuni macroreperti dalla Pesciara di Bolca. A) Fanerogama marina simile a *Phyllospadix* o *Posidonia*, Museo Civico di Storia Naturale, Verona (MCSNV) Fb47. B) Foglia di *Sterculia*, MGP-PD (Museo di Geologia e Paleontologia, Università di Padova) 20V. C) Il palinuride *Justitia desmaresti*, MCSNV 23. D) La medusa *Simplicibrachia bolcensis*, MCSNV m.B.2. E) Insetto imenottero, MCSNV i.c. 2NS. La scala corrisponde a 5 cm, con l'eccezione di E, in cui la scala corrisponde a 5 mm. Da Friedman & Carnevale (2018).



Fig. 3.8. Il serpente *Archaeophis proavus* Massalongo 1859, MBR 3554, olotipo. © Museum für Naturkunde, Berlino. Dalla Pesciara di Bolca.

- Artropodi sia terrestri (insetti e scorpioni; Giusberti et al. 2014b; Fig. 3.7E) sia marini (crostacei; Pasini et al. 2019; Fig. 3.7C);
- Molluschi come bivalvi e gasteropodi, comuni nei calcari intercalati alle laminiti ma molto più rari nelle laminiti;
- Rarissimi cefalopodi come coleoidi decapodiformi e un nautiloide;
- Lofoforati (brachiopodi e un briozoo).

Vertebrati terrestri-Altri vertebrati rinvenuti in Pesciara includono una tartaruga e due generi di serpenti (2 esemplari finora noti; Fig. 3.8), oltre a rare piume d'uccello (Carnevale et al. 2014).

3.3.1. I pesci

A partire dai primi studi pionieristici di Volta (1789, 1796-1809), l'ittiofauna della Pesciara e, in seguito, quella del Monte Postale, sono state oggetto di numerosissime ricerche e pubblicazioni (si vedano i lavori riportati in Blot 1980; Bannikov 2004; Carnevale et al. 2014; Friedman & Carnevale 2018) e comprendono:

- Squali e razze* (per maggiori dettagli si veda il Cap. 4).
- Pesci non acantomorfi a pinne raggiate*. Questo gruppo è costituito da 30 specie rinvenute sia sulla Pesciara sia sul Monte Postale e include alcuni taxa sopravvissuti al Mesozoico come i picnodonti (Fig. 3.9A). Gli esemplari più comuni rinvenuti a Bolca (Landini & Sorbini 1996) sono i clupeomorfi (Fig. 3.9B), trascurati per secoli e studiati in dettaglio solo di recente (e.g., Marramà & Carnevale 2015a,b, 2016; Marramà et al. 2016).
- Pesci acantomorfi*. Dal punto di vista tassonomico, rappresentano l'ittiofauna dominante (Fig. 3.9C-M). Pesci non percomorfi provenienti da Bolca includono lampridiformi, uno zeiforme e olocentroidi (Carnevale et al. 2014; Davesne et al. 2017). I percomorfi costituiscono la stragrande maggioranza delle specie di pesci di Bolca, e comprendono forme simili a quelle che attualmente popolano le attuali barriere coralline come ad esempio gli acanturidi (pesci chirurgo), apogonidi (pesci cardinale), carangidi, signatiformi, labridi, tetraodontiformi, efippidi, sfirenidi (barracuda), lofiformi (rana pescatrice), etc. Accanto a questi taxa sono presenti anche gruppi di pesci più caratteristici di habitat di mare aperto come sgombridi, xifioidi, etc.

Nel complesso la fauna di Bolca documenta in modo straordinario l'ascesa degli acantomorfi, il gruppo attualmente dominante di pesci marini e nel contempo fornisce preziosi indizi sulla prima associazione "moderna" di pesci di ambiente recifale (Friedman & Carnevale 2018).

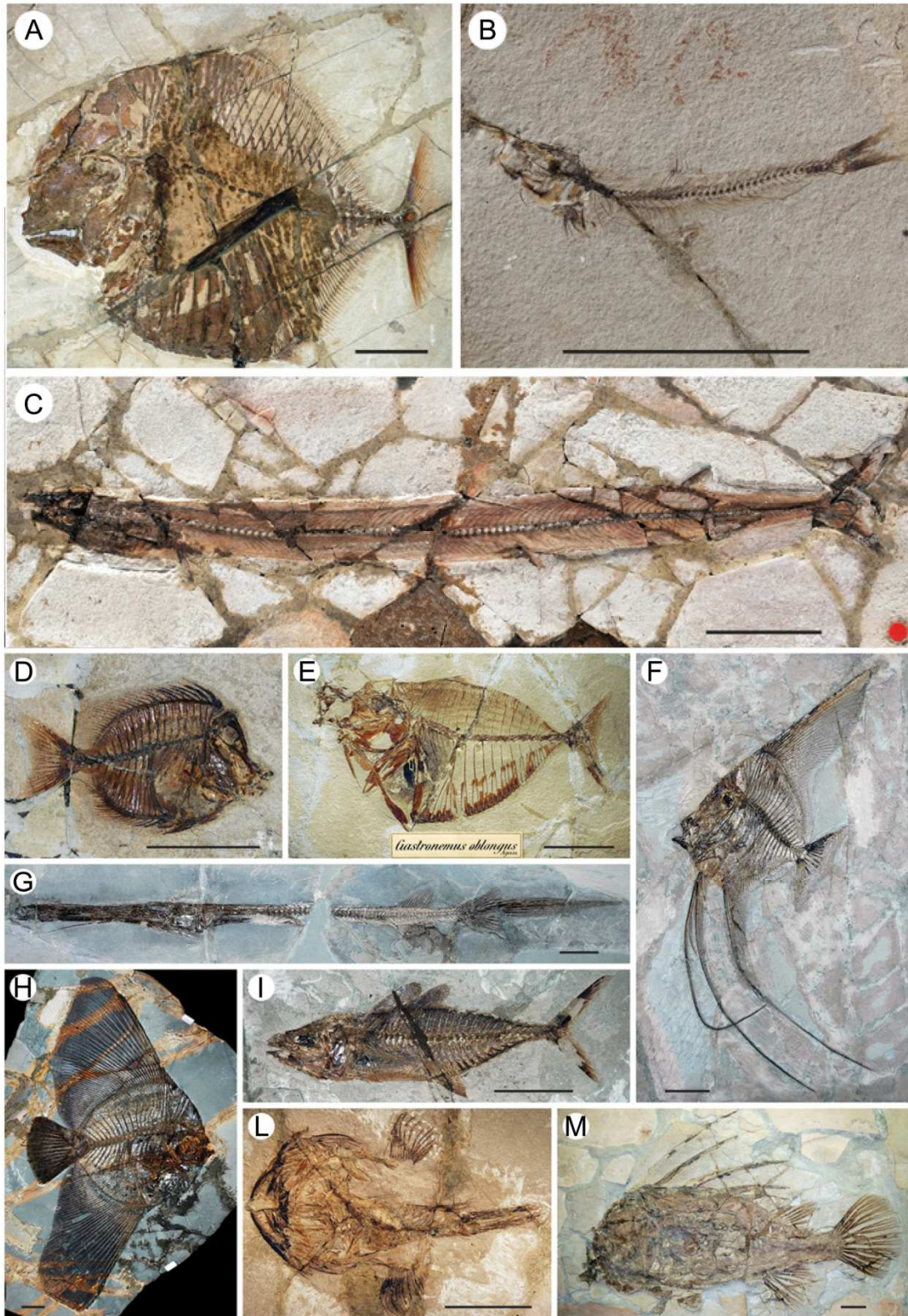


Fig. 3.9. A) Il picnodonte *Nursalia veronae*, MCSNV II.D.173. B) Il clupeomorfo *Trollichthys bolcensis*, Museo di Storia Naturale di Londra (NHMUK) PV OR 37227. C) Il barracuda *Holosteus esocinus*, Museo di Storia Naturale di Parigi, Paris (MNHN) BOL 175. D) *Eorandallius elegans*, MCSNV VIII.C.58; E) *Mene oblonga*, Museo di Storia Naturale di Vienna, Vienna (NHMW) 1853.XXVII.28. F) Pesce percoide di incerta affinità, *Ceratoichthys pinnatifomis*, MCSNV T.950. G) *Urosphen dubia*, NHMUK PV P 15638. H) *Eoplatax papilio*, MCSNV I.G. 24573. I) *Godsilia lanceolata*, MCSNV T.89. L) *Caruso brachysomus*, MHNH BOL 42. M) *Protobalistum imperiale*, MCSNV T.21. La scala corrisponde a 5 cm. Modificato da Friedman & Carnevale (2018).

I due principali siti di Bolca, che si depositarono circa 15 milioni di anni dopo l'estinzione di massa del limite Cretaceo/Paleogene (K/Pg), costituiscono una preziosissima finestra tafonomica su un ecosistema maturo instauratosi dopo un intervallo di recupero evolutivo post-estinzione (Erwin 2001). Per quanto riguarda la paleobiogeografia, l'alta varietà di specie di foraminiferi bentonici, coralli e molluschi dell'Eocene della Tetide occidentale, in cui Bolca si trovava, suggerisce che questa regione fosse un antico hotspot di biodiversità, paragonabile solo all'odierna area Indo-Pacificca (Renema & Bellwood 2008).

3.3.2. Considerazioni tafonomiche e paleoambientali

I fossili provenienti da Pesciara e Monte Postale, in particolare i pesci, sono di solito rinvenuti come parte e controparte con squamazione completa, tracce di pigmentazione e tessuti molli fosfatati (e.g., Wilby & Briggs 1997). Studi su materiale proveniente da scavi controllati effettuati in Pesciara e Monte Postale (tra il 1999 e il 2011) mostrano che la conservazione e l'abbondanza di fossili differiscono tra i due siti in conseguenza al differente ambiente deposizionale che li ha prodotti (Marramà et al. 2016). La tetania osservata su numerosi esemplari di pesci suggerisce che fioriture di alghe tossiche potrebbero rappresentare una delle principali cause di morte degli organismi della Pesciara (Marramà et al. 2016). La maggior parte dei fossili del Monte Postale è incompleta o fortemente disarticolata (ca. il 90% degli esemplari di pesci) rispetto alla Pesciara. Questa incompletezza e disarticolazione, nonché la rottura delle pinne, la curvatura a S della colonna vertebrale e la dispersione unidirezionale delle squame attorno al corpo sono indicative di fenomeni episodici di rimescolamento delle acque si fondo che hanno disturbato le condizioni anossiche. Recenti studi tafonomici, sedimentologici e paleoecologici hanno consentito di meglio delineare l'ambiente deposizionale delle laminiti della Pesciara e Monte Postale. (e.g., Papazzoni & Trevisani, 2006; Marramà et al. 2016; Vescogni et al. 2016; Friedman & Carnevale 2018). Le laminiti della Pesciara (Fig. 3.10) si sarebbero deposte in un bacino intrapiattaforma a bassa energia con disossia o anossia permanente sul fondale; mentre le laminiti del Monte Postale (Fig. 3.11) avrebbero avuto origine in una laguna con periodiche condizioni anossiche sul fondo, delimitata da un margine biocostruito ad alghe e coralli.

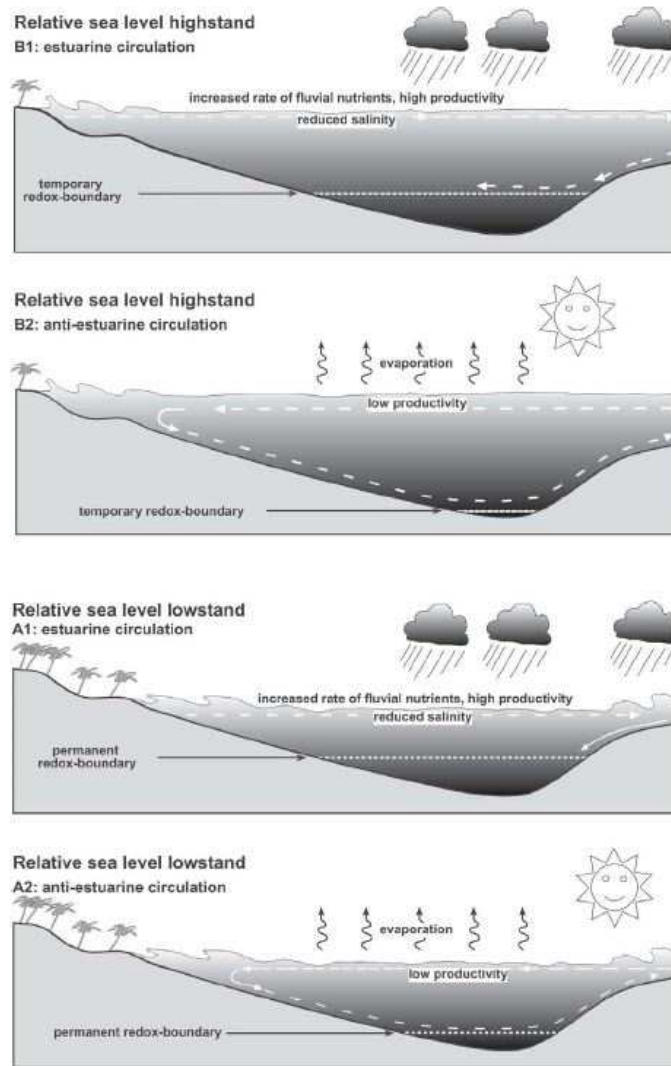


Fig. 3.10. Ricostruzione dell'ambiente deposizionale della Pesciara (da Papazzoni et al. 2014b).

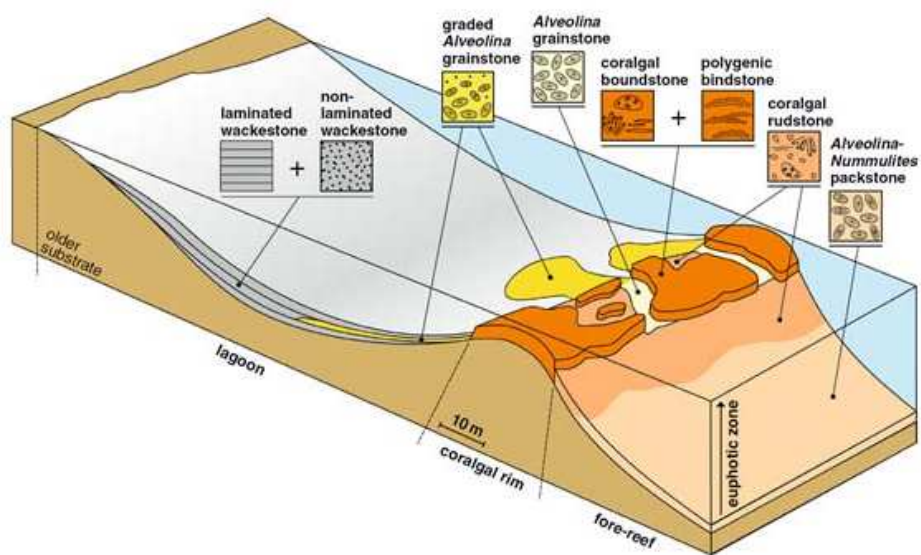


Fig. 3.11. Ricostruzione dell'ambiente deposizionale del Monte Postale. Da Vescogni et al. (2016).

4. LA FAUNA A CONDRITTI DI BOLCA

I primi condritti provenienti da Bolca descritti e figurati in letteratura sono alcuni squali e razze splendidamente illustrati nell'“*Ittiolitologia veronese del Museo Bozziano ora annesso a quello del conte Giovambattista Gazola e di altri gabinetti di fossili Veronesi*” pubblicata da Volta tra il 1796 e il 1808 (Fig. 4.1A,B).

Nel 1805 Francesco Orazio Scortegnana, medico vicentino interessato allo studio dei fossili, si invischiò in una pluridecennale diatriba paleontologica incentrata sulla determinazione di uno squalo fossile proveniente da scavi di "frodo" a Bolca (Guerra 2017). Tale diatriba fu innescata dalla pubblicazione dell'opuscolo “*Descrizione di un pesce pietrificato di singolare grandezza, e spezie esistente in Vicenza presso il R.I. Vicario alle miniere*” (Scortegnana 1805) in cui era incluso anche un disegno del reperto (Fig. 4.1C), riprodotto su rame dal vicentino Giuseppe dall'Acqua, che già lavorava all'illustrazione della Ittiolitologia veronese di Volta.

De Blainville (1818) studiò la collezione Gazola dei pesci di Bolca, confiscata da Napoleone nel 1797 e trasportata a Parigi, descrivendo alcuni batoidi come *Narcobatus giganteus* e *Trigonobatus crassicauda*. Anni dopo, il celebre naturalista svizzero Louis Agassiz revisionò le determinazioni originali di Volta e nel monumentale “*Recherches sur les poissons fossiles*” (Agassiz 1833-1843) studiò con estremo dettaglio l'intera l'ittiofauna di Bolca, istituendo anche nuovi taxa tra i condritti bolcensi quali *Galeus cuvieri*, *Narcopterus bolcanus* e *Trygon oblungus*.

Dopo questi primi lavori, si occuparono dei condritti di Bolca svariati autori come Heckel (1851 1853), Molin (1860, 1861), Lioy (1865); De Zigno (1874a,b, 1876, 1885), Bassani (1897) e Jaekel (1894). Nel XX secolo si segnalano, tra l'altro, gli studi di Eastman (1904, 1905, 1911), la revisione di Cappetta (1975) degli squali carcarinidi e la sinossi dei pesci di Bolca di Blot (1980), in cui sono elencati i taxa di condritti fino a quel momento noti.

Le ricerche sui pesci cartilaginei di Bolca sono riprese con nuovo slancio solo negli ultimi anni e si tratta di revisioni di singoli esemplari e/o taxa (e.g., Carvalho 2010; Fanti et al. 2016; Marramà et al. 2017a,b). In questo contesto è stato avviato dall'Università di Vienna e dall'Università di Torino il progetto “*Eocene cartilaginous fishes (Chondrichthyes: Holocephali, Elasmobranchi) from the Bolca Konservat-Lagerstätte, Italy*”, finalizzato allo studio della tassonomia, sistematica, paleobiologia e paleoecologia dei condritti eocenici di Bolca. Tale progetto ha portato, oltre 120 anni dopo la monografia sinottica di Jaekel (1894), alla pubblicazione del primo lavoro di sintesi su questo gruppo di pesci (Marramà et al.

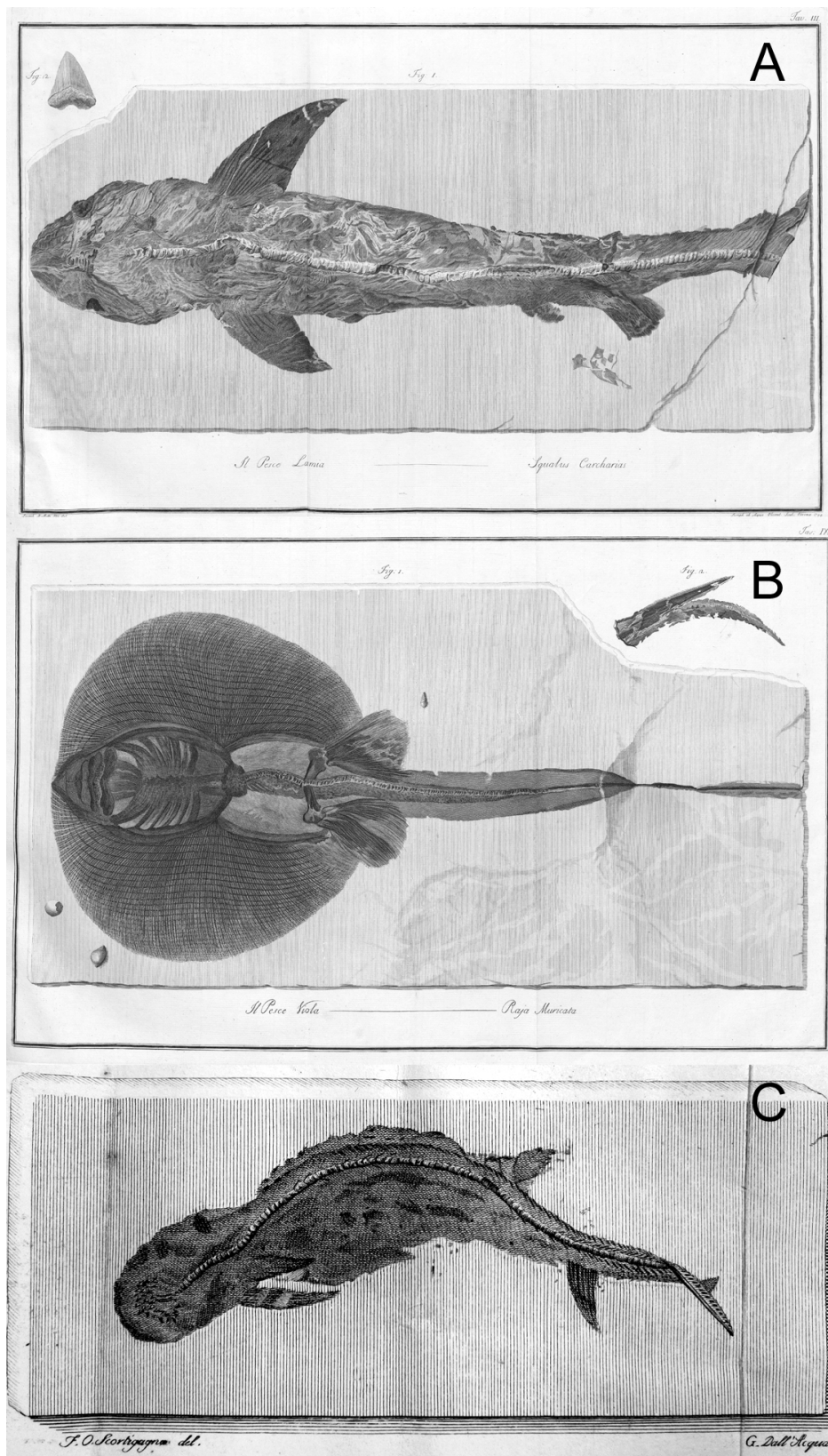


Fig. 4.1. A) Una delle prime rappresentazioni di un condritto proveniente da Bolca illustrato da Volta nel 1796. "Squalus Charcarias" (t. 3, fig. 1 in Volta), rideterminato da Agassiz (1835) come "Galeus Cuvieri". B) "Raja Muricata" (t. 9 in Volta), rideterminata da Agassiz (1835) come "Trygon Gazzolae"; C) Illustrazione di uno squalo di Bolca ("Cane Marino") riprodotta su rame dal vicentino Giuseppe Dell'Acqua e pubblicata da Scortegnana (1805). Modificata da Scortegnana (1805).

2018c) e alla revisione dettagliata del materiale disseminato in vari musei italiani e stranieri, tuttora in corso.

La straordinarietà dei siti fossiliferi della Pesciara e del Monte Postale consiste nel fatto che hanno restituito numerosi resti articolati e completi di condritti (tra i più completi al mondo), in cui sono preservate strutture delicate e parti molli. Sporadicamente sono stati rinvenuti anche rari denti isolati di squali. Secondo la revisione sinottica di Marramà et al. (2018c) e i recenti lavori finora pubblicati (Marramà et al. 2017a,b, 2018a-c; Fanti et al., 2019), l'associazione a condritti di Bolca comprende almeno 18 taxa a livello di specie appartenenti a 10 famiglie e 6 ordini (Tab. 4.1), tra cui selaci (carcariniformi e lamniformi), batoidi (torpediniformi, myliobatiformi e rhinopristiformi) e olocefali (chimeriformi), segnalati per la prima volta nelle laminiti del Monte Postale da Marramà et al. (2018a). La fauna a condritti di Bolca sarebbe tra le meno diversificate di età ypresiana finora rinvenute, con i batoidi che spiccano però come il gruppo maggiormente differenziato (Marramà et al. 2018c).

Alcuni tra i condritti riportati in Tab. 4.1. sono stati ristudiati recentemente.

Galeorhinus cuvieri (Fig. 4.2A) è una specie ridescritta in dettaglio da Fanti et al. (2016) e assegnata all'ordine dei carcariniformi. Nel reperto MGGC 1976, conservato presso il Museo Geologico Giovanni Capellini (Bologna), sono state trovate all'interno dello stomaco sei vertebre distali articolate e dei radiali smembrati della pinna caudale di *Sphyræna bolcensis*, probabile preda dello squalo.

Eogaleus bolcensis (Fig. 4.2B), squalo proveniente dai siti della Pesciara e del Monte Postale, è stato ridescritto e ristudiato da Marramà et al. (2018a) sulla base di tre esemplari articolati e di un dente isolato. Il taxon possiede una combinazione di caratteri morfologici e dentali che supportano l'assegnazione di *Eogaleus* alla famiglia Carcharhinidae.

In Marramà et al. (2017b), sono stati studiati 15 denti isolati di *Brachycarcharias lerichei* (Lamniformes, Odontaspidae) rinvenuti nei siti della Pesciara e del Monte Postale (Fig. 4.2C-H). La specie era ampiamente diffusa in tutto l'emisfero nord durante il Paleogene inferiore.

Titanonarke molini (Fig. 4.3a-b) è stata revisionata in estremo dettaglio da Marramà et al. (2017a) che hanno anche descritto una nuova specie, *Titanonarke megapterygia*. Tra i cinque esemplari di *T. molini* studiati, tre sono individui adulti e due giovanili. Il genere *Titanonarke* presenta una combinazione di caratteri che supportano chiaramente la sua assegnazione all'ordine dei torpediniformi e alla famiglia Narcinidae. In Marramà et al. (2017a), inoltre, è descritto e figurato per la prima volta un embrione fossilizzato di un batoide e, grazie alle osservazioni del contenuto stomacale, gli autori del lavoro sono riusciti a risalire al tipo di

	Ordine	Famiglia	Specie
Selachi	Carchariniformes	Triakidae	<i>Galeorhinus cuvieri</i>
		Carcharinidae	<i>Eogaleus bolcensis</i>
	Lamniformes	Odontaspididae	<i>Brachycarcharias lerichei</i>
Batoidea	Torpediniformes	Narcinidae	<i>Titanonarke molini</i>
			<i>Titanonarke megapterygia</i>
	Myliobatiformes	Dasyatidae	<i>Tethytrygon muricata</i>
			" <i>Dasyatis</i> " sp.
		Incertae sedis	<i>Lessiniabatis aenigmatica</i>
		Myliobatidae	<i>Promyliobatis gazolai</i>
		Urolophidae	" <i>Urolophus</i> " <i>crassicaudatus</i>
			" <i>Urolophus</i> " sp.
		Platyrrhinidae	" <i>Platyrrhina</i> " <i>bolcensis</i>
			" <i>Platyrrhina</i> " <i>gigantea</i>
			" <i>Platyrrhina</i> " <i>egertoni</i>
			" <i>Platyrrhina</i> " sp
	Rhinopristiformes	Rhinobatidae	" <i>Rhinobatus</i> " <i>deznigi</i>
			" <i>Rhinobatus</i> " <i>primaevus</i>
Holocephali	Chimaeriformes	Callorhynchidae	<i>Ischyodus</i> sp.

Tab. 4.1. Tabella sinottica dei condritti ypresiani di Bolca. In accordo con Last et al. (2016), la famiglia Rhinobatidae è stata spostata nell'ordine Rhinopristiformes. Da Marramà et al. (2018c), con modifiche.

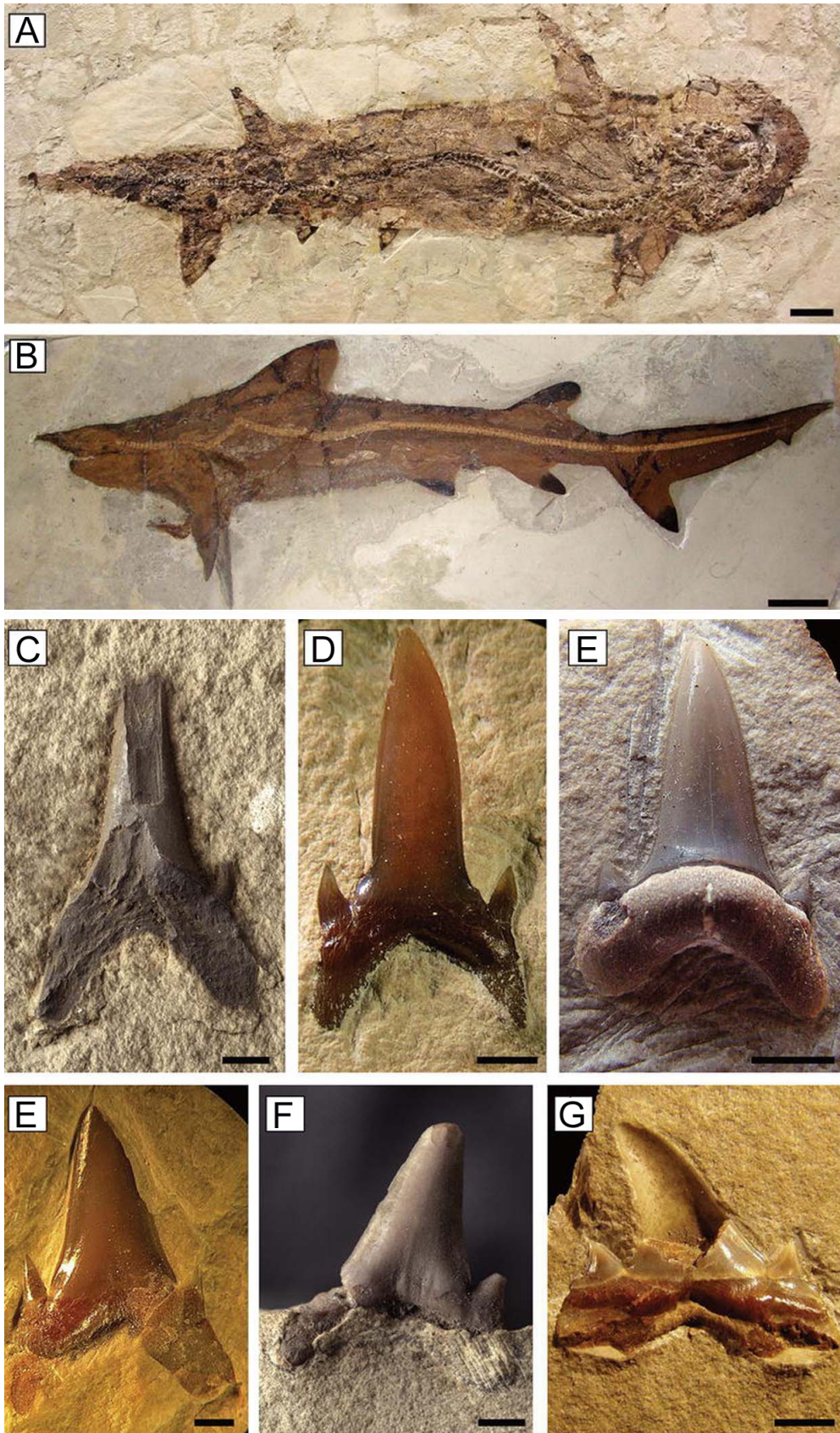


Fig. 4.2. Alcuni squali rinvenuti nei *Lagerstätte* di Bolca. A) *Eogaleus bolcensis*. Modificata da Marramà et al. (2018a); B) *Galeorhinus cuvieri*. Modificata da Marramà et al. (2018c); C-H) Denti isolati di *Brachycarcharias lerichei*. Modificata da Marramà et al. (2018c). Scala in A e B= 5cm. Scala in C-G= 2 mm.

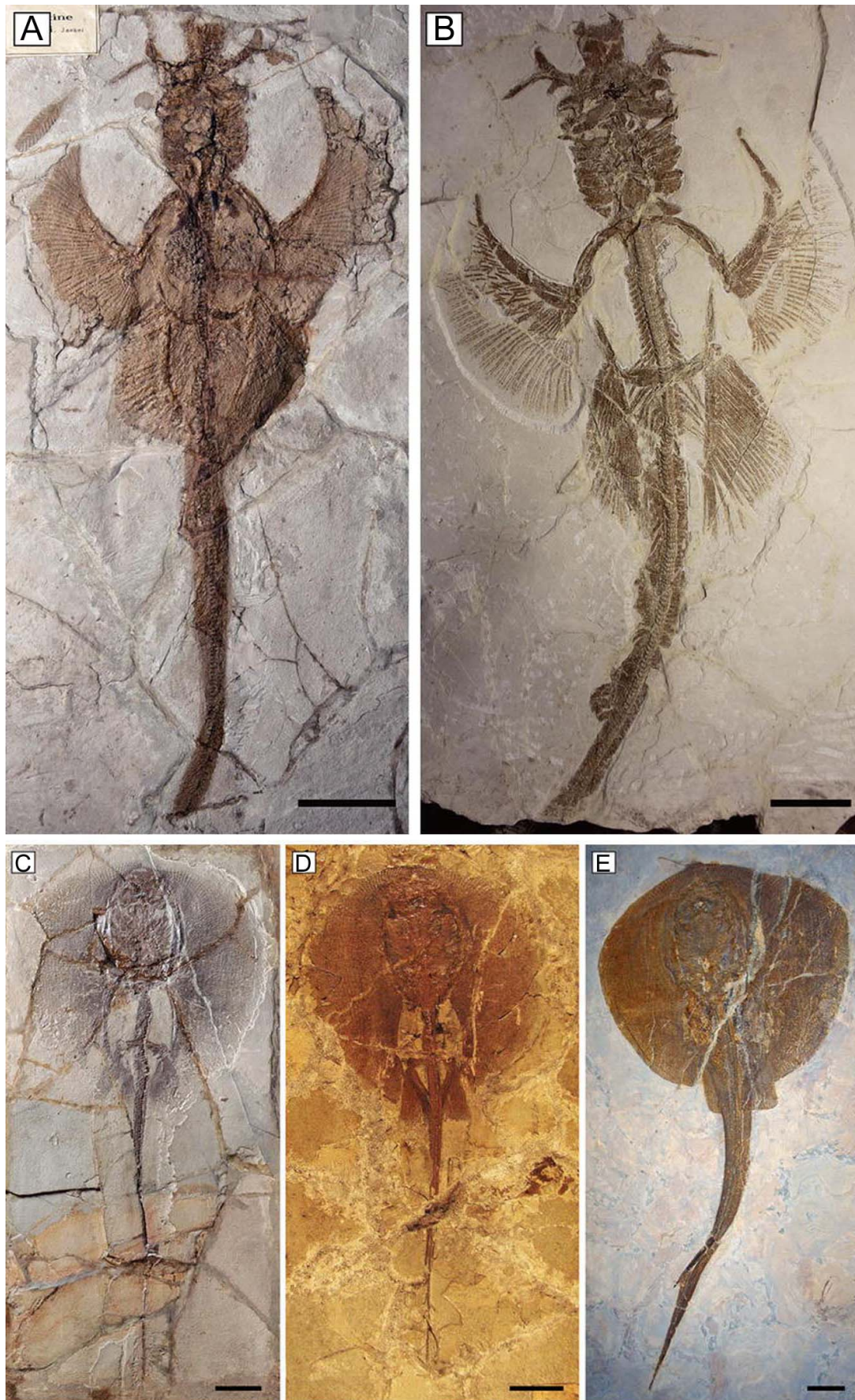


Fig. 4.3. I batoidei *Titanonarke molini* (A-B) e *Tethytrygon muricatus* (C-E). La scala di A e B corrisponde a 20 cm, quella di C-E corrisponde a 5 cm. Da Marramà et al. (2018c).

dieta di questo taxon (macroforaminiferi alveolinidi). Gli olotipi di *T. molini* e *T. megapterygia* sono associati a resti di crostacei isopodi, studiati in dettaglio da Robin et al. (2018). Quest'associazione fossile è stata interpretata come un antico caso di saprofagia o di micropredazione su specifiche razze elettriche da parte di isopodi (Robin et al. 2018).

Tre reperti ascrivibili al myliobatiforme *Tethytrygon muricatus* (Fig. 4.3C-E) sono stati ridescritti da Marramà et al. (2018b), secondo i quali la specie “*Dasyatis*” *zigni* (Molin 1861) è da ritenersi sinonimo di “*D.*” *muricatus* (Volta 1796). Il nuovo genere *Tethytrygon* istituito in Marramà et al. (2018b) presenta una combinazione unica di caratteri che supportano chiaramente la sua attribuzione alla sottofamiglia Neotrygoninae della famiglia Dasyatidae. In Fanti et al. (2019) è descritto in dettaglio il reperto MGGC 7456, conservato presso il Museo Geologico Giovanni Capellini (Bologna): il dasyatide (*Tethytrygon muricatus*), recentemente restaurato e studiato in estremo dettaglio (anche ai raggi ultravioletti), è stato interpretato come una femmina sessualmente matura per l'assenza del clasper e per la presenza nella cavità addominale di almeno quattro uova (rinvenute *in situ* fino ad ora allo stato fossile solo in questo batoide).

Marramà et al. (2019) hanno revisionato il batomorfo myliobatiforme pelagico *Promyliobatis gazolai*, descrivendo per la prima volta un esemplare inedito conservato al Museo di Storia Naturale di Pavia.

Recentemente, inoltre, è stato riconosciuto e descritto un nuovo dasyatoide batomorfo proveniente dalla Pesciara, *Lessiniabatis aenigmatica*, caratterizzato da un piano corporeo finora sconosciuto nei myliobatiformi (Marramà et al. in stampa).

4.1. I rhinobatoidi di Bolca

Tra i condritti fossili provenienti dai *Lagerstätte* di Bolca gli unici rhinobatidi rinvenuti in quasi 500 anni di ricerche sono solo due: “*Rhinobatos*” *dezigni* e “*Rhinobatos*” *primaevus* (Fig. 4.4 A-B). Consultando la letteratura sull'argomento, risulta che i due reperti sono unici nel loro genere in quanto sono i soli rhinobatidi fossili anatomicamente completi finora noti in tutto il Cenozoico. Si riportano qui di seguito alcune note storiche relative ai due fossili.

4.1.1. “Rhinobatos” dezigni

“*Rhinobatos*” *dezigni* (NHMW 1853.XXVII.4) (Fig. 4.4 A), proveniente dalle laminiti del Monte Postale (Heckel 1853; De Zigno 1874), è attualmente conservato presso il Museo di Storia Naturale di Vienna ed è stato donato nel XIX secolo alla corte reale di Vienna, assieme



Fig. 4.4. I rhinobatoidi provenienti dai *Fossil-Lagerstätte* di Bolca. A) “*Rhinobatos*” *dezigni* (Heckel 1853), NHMW 1853.XXVII.4, olotipo; B) “*Rhinobatos*” *primaevus* De Zigno 1874, MGP-PD 26278, olotipo. La scala corrisponde a 10 cm. Modificata da Marramà et al. (2018c).

ad altri reperti di Bolca, dal barone Achille De Zigno (1813-1892; Fig. 4.5).

Achille De Zigno è stato un rinomato paleobotanico italiano che ha anche lavorato su vertebrati fossili, in particolare su pesci triassici e del Paleogene come quelli dell'Eocene di Bolca (Pearson 2005, Bizzarini 2013; Amalfitano et al. 2019). Assieme all'attività di ricercatore, De Zigno ricoprì numerose cariche pubbliche. Come scrisse Omboni (1892), egli *“Si occupò dapprima, principalmente di botanica...; ma poi messosi in relazione col Catullo, col conte Da Rio e con Lodovico Pasini e fatte, con questi due ultimi, alcune gite ed escursioni, si innamorò della Geologia e della Paleontologia, e si diede esclusivamente allo studio di queste due scienze, dividendo tutto il suo tempo fra queste e le svariate occupazioni volute dalle faccende domestiche e dalle cariche pubbliche, a cui fu successivamente chiamato dalla fiducia dei concittadini e da quello del Governo. Poiché fu chiamato a far parte nel 1835 della commissione per la beneficenza pubblica, e nel 1838 della amministrazione comunale; fù Podestà di Padova dal 1846 al 1856 e poi deputato di Padova alla Congregazione Centrale Veneta, fino al 1866; fu mandato nel 1860 a Vienna, a rappresentare presso il Consiglio dell'Impero le Province Venete...”* Quando De Zigno ricoprì la carica di podestà di Padova, la città era parte del Regno Lombardo Veneto Asburgico al quale appartenne fino al 1866, quando fu ceduta al Regno d'Italia in seguito alla Terza Guerra d'Indipendenza. Il 18 febbraio 1853, mentre l'allora ventiduenne imperatore d'Austria Francesco Giuseppe I (Fig. 4.6) passeggiava assieme al colonnello Massimiliano O'Donnell, l'ungherese Janos Libenyi si gettò sull'imperatore cercando di pugnalarlo al collo (Fig. 4.7), ma la lama rimase incastrata in una fibbia di metallo che ornava il colletto della divisa e l'imperatore subì solo una piccola ferita alla nuca. O'Donnell impedì il colpo successivo e Libenyi venne catturato, condannato a morte e impiccato il 26 febbraio 1853. Il fratello di Francesco Giuseppe I, l'arciduca Ferdinando Massimiliano, dopo l'attentato chiese donazioni in segno di gratitudine per la salvezza di Sua Maestà. Achille De Zigno, allora podestà di Padova, seguì sicuramente con apprensione gli eventi viennesi e rispose spontaneamente a quest'appello facendo una cospicua donazione al Kaiser di pesci fossili provenienti dall'allora già celeberrimo giacimento di Bolca. De Zigno aveva stretti contatti con Vienna anche per via delle sue ricerche scientifiche, nello specifico con il viennese Johann Jakob Heckel (1790-1857) che incontrò quello stesso anno, il 16 giugno, quando l'ittologo presiedette alla riunione dell'Accademia delle Scienze di Vienna. I due studiosi si erano già conosciuti durante un'escursione congiunta a Bolca nel settembre 1850 (Heckel, 1851; Hofmann & Harzhauser 2016). Heckel, scrivendo della grande lealtà di De Zigno verso la Casa Imperiale, pubblicò nel 1853 la descrizione di 14 nuovi taxa (tra i quali *Urolophus princeps* e



Fig. 4.5. Il barone Achille De Zigno (1813-1892). Da Ghezzi & Giusberti (2016).



Fig. 4.6. Francesco Giuseppe I, imperatore dell'Impero Austro-Ungarico dal 1848 al 1916. Da https://it.wikipedia.org/wiki/Francesco_Giuseppe_I_d%27Austria#/media/File:KaiserFranzjosef1853-1-.jpg.



Fig. 4.7. Quadro di J. Reiner del 1853 illustrante l'attentato in cui rimase coinvolto Francesco Giuseppe I. Da https://it.wikipedia.org/wiki/File:J.Reiner_-_Attentat_auf_Kaiser_Franz_Joseph.jpg

Catalogo della Collezione

inviata in dono

A Sua Maestà I. R. Ap.

nel Maggio 1853.

Pezzi n.º 123. Individui 110. Specie 56.

1. <i>Pyrenodus platessus</i> . Ag.	2.	
2. <i>Syngnanthus ophistopterus</i> . Ag.	1.	
3. <i>Rhombus minimus</i> . Ag.	2.	
4. <i>Sphagobrandus formosipinnus</i> . Ag.	1.	
5. <i>Aequilla latipinna</i> . Ag.	1.	
6. — <i>brevicula</i> . Ag.	2.	
7. <i>Ophyrnus acuticaudus</i> . Ag.	2.	
8. <i>Thyanus proteroguis</i> . Ag.	2.	
9. <i>Oxygus laticor.</i> Ag.	2.	
10. <i>Silbia prima</i> . Ag.	3.	5.
11. <i>Carangopus aequalis</i> . Ag.	2.	
12. — <i>laticor.</i> Ag.	2.	
13. — <i>rotalis</i> . Ag.	6.	Monte Bolea 16.10
14. — <i>maximus</i> . Ag.	2.	
15. <i>Cyrtium speciosum</i> . Ag.	2.	
16. <i>Gasteroneurus oblongus</i> . Ag.	2.	Monte Bolea
17. — <i>rhombus</i> . Ag.	3.	Monte Bolea
18. <i>Vomer longispinus</i> . Ag.	2.	
19. <i>Acanthoneurus filamentosus</i> . Ag.	2.	
20. <i>Amphistium paradoxum</i> . Ag.	2.	
21. <i>Blochius longirostris</i> . Goltz.	6.	
22. <i>Ephippus oblongus</i> . Ag.	2.	
23. — <i>longipennis</i> . Ag.	2.	
24. <i>Scatopliagus frontalis</i> . Ag.	1.	
25. <i>Nasus scitiformis</i> . Ag.	4.	
26. <i>Cobus macurus</i> . Ag.	2.	
27. <i>Agellus microdon</i> . Ag.	2.	
28. <i>Sparrnodus macrophthalmus</i> . Ag.	2.	
29. — <i>elongatus</i> . Ag.	2.	
30. — <i>ovalis</i> . Ag.	2.	
31. — <i>miracanthus</i> . Ag.	2.	
32. <i>Dentex microdon</i> . Ag.	2.	
33. <i>Pristipoma fumatum</i> . Ag.	2.	
34. <i>Sphyrena maxima</i> . Ag.	1.	
35. — <i>bolensis</i> . Ag.	2.	
36. <i>Holocentrum pygmaeum</i> . Ag.	3.	
37. <i>Serranus occipitalis</i> . Ag.	2.	

Fig. 4.8A. Catalogo manoscritto redatto da Achille De Zigno (fronte) contenente l'elenco dei reperti da lui donati alla Corte Reale di Vienna nel 1853. Sezione Antica della Biblioteca del Dipartimento di Geoscienze dell'Università di Padova.

- 38. *Serranus ventralis*. Ag. 4.
- 39. *Serranus miracanthus*. Ag. 2.
- 40. *Pogonias gigas*. Ag. 2.
- 41. *Lates gibbus*. Ag. 2.

Specie nuove 12

1. <i>Trigonorhina de Zignii</i> . Heck. P. 2.		Portale
2. <i>Urolophus Princeps</i> . Heck.		id
3. <i>Euneodon Histrion</i> . Heck.		id
4. <i>Solenorhynchus elegans</i> . Heck. 1.		Monte Portale.
5. <i>Megalops fasciatus</i> . Heck.		id
6. <i>Chanos Chanos</i>. Heck.	3. id	id
7. <i>Lates</i>. Heck.	id	id
8. <i>miracanthus</i>. Heck.	id	id
9. <i>Euneodon brevirostris</i>. Heck.	id	id
10. <i>longirostris</i>. Heck.	id	id
11. <i>Chanos Chanos</i>. Heck.	id	id
12. <i>Vomeropsis elongatus</i> . Heck.		M. Portale
13. <i>Seriota lata</i> . Heck.		id
14. <i>Serranus rugosus</i> . Heck.		id
15. <i>Anacanthus Zignii</i> . Molin.		P. 2.
16. <i>Alexandrinum Molinii</i> . Zigno		id
17. <i>Foenivra Kueni</i> . Molin.		id

1. Il nuovo genere *Euneodon* appartiene alla famiglia dei *Gymnodonti* ed ha 2 denti nella mandibola inferiore e 4 sulla superiore.
2. Il nuovo genere *Solenorhynchus* è un *Solpuga* bianco con pinne ventrali e due pinne dorsali che si avvicina alla *Fistularia* paradosa di Pallas.
3. Il Dr. Heckel dice che i generi *Megalops* e *Chanos* si mostrano in questa collezione per la prima volta fossili. Però nell'argilla di Sheppey fu trovato il *Megalops* prima di *elegans*.
4. Osservato pure che un genere di *Crocodiliani* è pure distinto col nome di *Euneodon* e quindi sarebbe a cambiarsi.

Fig. 4.8B. Catalogo manoscritto redatto da Achille De Zigno (retro) contenente l'elenco dei reperti da lui donati alla Corte Reale di Vienna nel 1853. Il primo reperto elencato tra le specie nuove è *Trigonorhina de Zignii*. Sezione Antica della Biblioteca del Dipartimento di Geoscienze dell'Università di Padova.

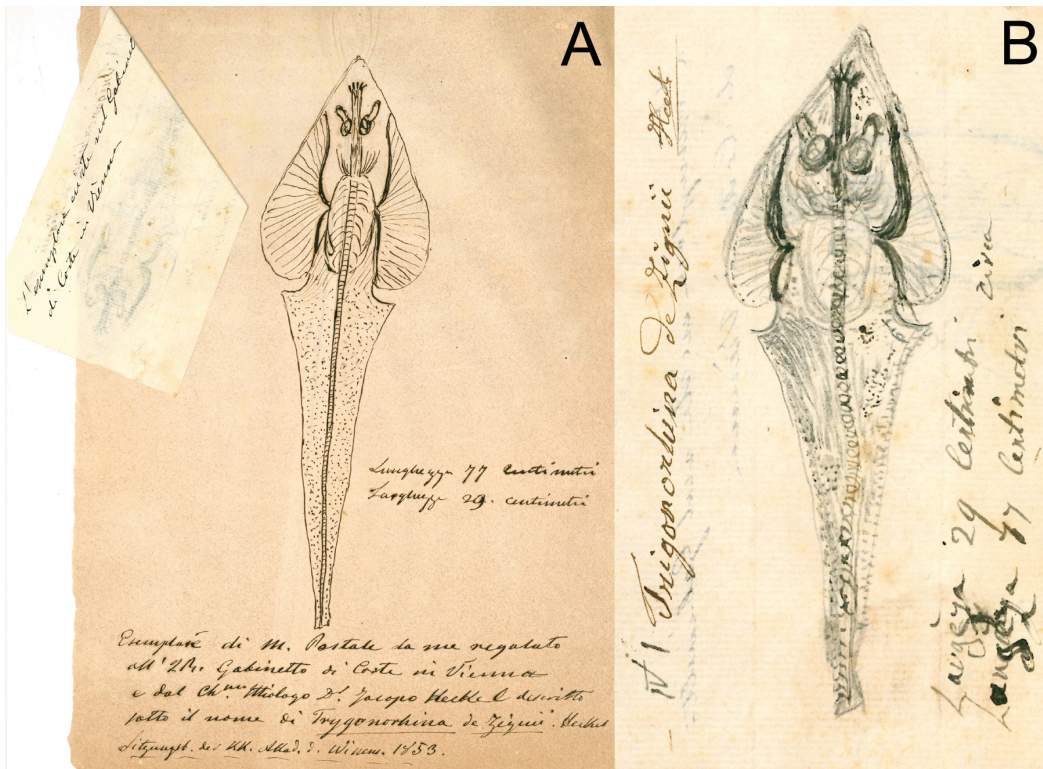


Fig. 4.9. Schizzi di “*Rhinobatos*” *dezigni* eseguiti da Achille De Zigno, rinvenuti nel manoscritto inedito “*Fossiles de la Vénétie*” conservato presso la sezione antica della Biblioteca del Dipartimento di Geoscienze dell’Università di Padova.

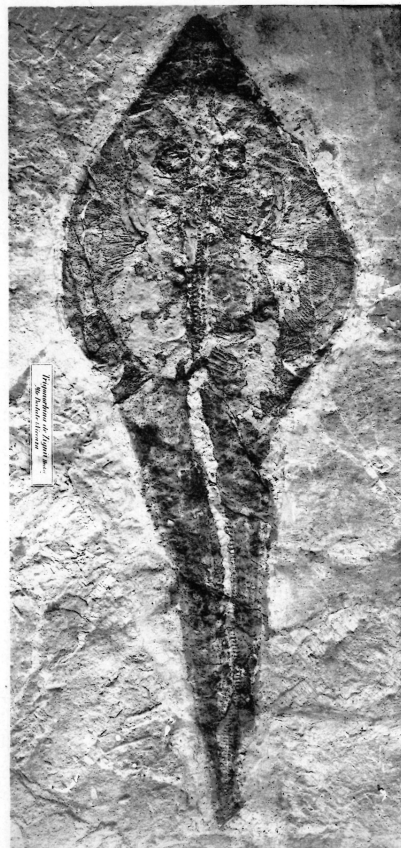
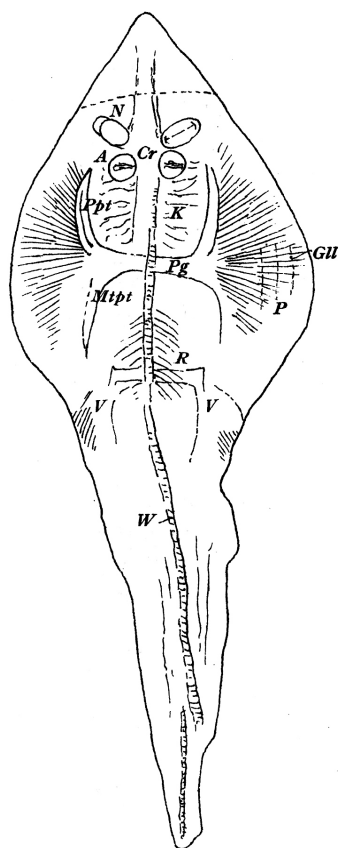


Fig. 4.10. Prima illustrazione di “*Rhinobatos*” *dezigni*. Da Jaekel (1894).

Trygonorhina dezigni) riconosciuti tra gli esemplari della donazione De Zigno che consisteva di ben 112 esemplari di pesci e due granchi, per un totale di 58 Specie. Heckel (1853: p. 4) riportò l'elenco delle specie di pesci inviate dal collega italiano a Vienna, di cui è sopravvissuta una copia autografa di De Zigno tra i manoscritti inediti del barone conservati presso la Biblioteca di Geoscienze dell'Università di Padova (Fig. 4.8A,B). In un manoscritto inedito di De Zigno (*Fossiles de la Vénétie*), sempre conservato a Padova, sono stati recuperati recentemente due schizzi di De Zigno che rappresentano *Trygonorhina dezigni* (Fig. 4.9) in cui è riportato che il reperto studiato da Heckel, donato alla Corte di Vienna, fu rinvenuto nel Monte Postale. Heckel descrisse *T. dezigni* senza figurarlo e solo quarant'anni dopo il reperto fu descritto in dettaglio da Jaekel (1894), che illustrò la specie per la prima volta e che la trasferì al genere *Rhinobatos* (Fig. 4.10). In seguito il reperto è stato solamente citato in qualche pubblicazione (si veda la lista sinonimica nel Cap. 6).

4.1.2. “*Rhinobatos*” *primaevus*

“*Rhinobatos*” *primaevus* (MGP-PD 26278) (Fig. 4.4 B,) rinvenuto nella Pesciara di Bolca (“Monte Bolca” *sensu* De Zigno 1874), è parte della originaria Collezione di De Zigno ed è conservato presso il Museo di Geologia e Paleontologia dell'Università di Padova. Il fossile è stato descritto (ma non figurato) per la prima volta da De Zigno nel 1874 nel “Catalogo ragionato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale”. Nel 1878 De Zigno pubblicò “*Annotazioni Paleontologiche. Aggiunte all'Ittiologia dell'epoca eocena*”, dove descrisse in dettaglio il reperto e ne fornì una prima illustrazione (Fig. 4.11). Nel manoscritto inedito “*Fossiles de la Venetie*” è presente una bozza di tavola inedita a colori illustrante il rhinobatoide e altri pesci di Bolca (Fig. 4.11). Negli anni successivi il reperto è stato solo citato in qualche pubblicazione (e.g., Woodward 1889; Jaekel 1894; D'Erasmus 1922; Blot 1980; Carnevale et al. 2014; Marramà et al. 2018a).

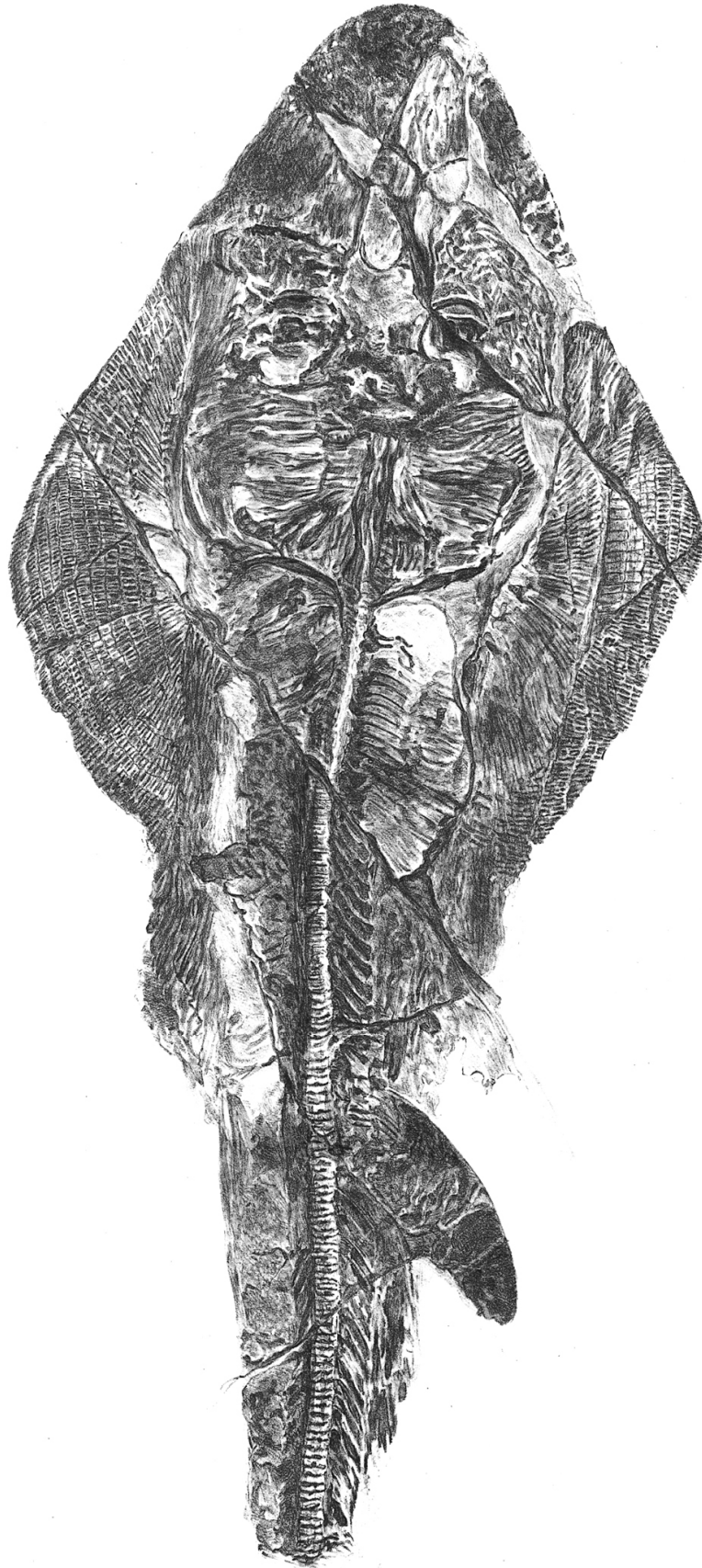


Fig. 4.11. Prima illustrazione di "*Rhinobatos*" *primaevus*. Da De Zigno (1878).

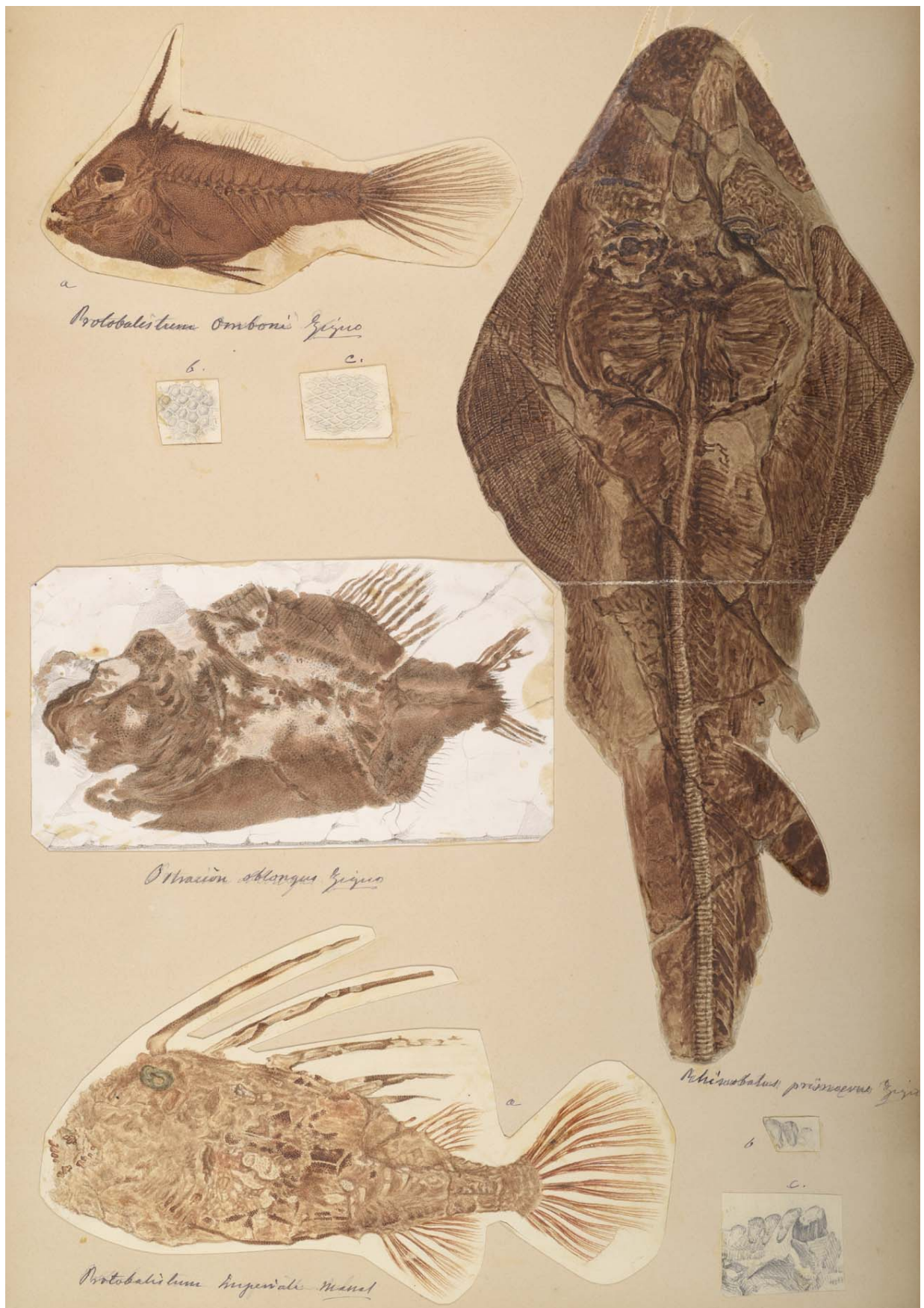


Fig. 4.12. Bozza di tavola inedita a colori con "*Rhinobatos*" *primaevus* e altri tre pesci da Bolca, scoperta nel manoscritto inedito di Achille De Zigno "*Fossiles de la Vénétie*". Sezione Antica della Biblioteca del Dipartimento di Geoscienze dell'Università di Padova.

5. MATERIALI E METODI

Il presente studio consiste nella revisione sistematica dell'olotipo di “*Rhinobatos*” *dezigni* (Heckel, 1853), conservato presso il Museo di Storia Naturale di Vienna (NHMW) con numero di catalogo NHMW 1853.XXVII.4 (impronta e controimpronta). Il reperto è stato fotografato con fotocamera Reflex nella sua interezza e in vari dettagli.

Le principali misure necessarie per lo studio sono state prese direttamente sul reperto con precisione millimetrica o sulle foto col programma TpsDig (Rolhf 2005).

Il fossile è stato anche osservato e fotografato sotto luce prodotta da lampada a raggi ultravioletti (UV) per individuare, se possibile, altre parti anatomiche non visibili ad occhio nudo. Questa tecnica sfrutta le proprietà della fluorescenza del carbonato di calcio, del fosfato di calcio e di fossili con tracce di materiale organico; questo perché elementi scheletrici delicati, tra cui alcune ossa, la cartilagine dei pesci cartilaginei, i denticoli dermali e resti di parti molli, a volte sono scarsamente o non riconoscibili in luce visibile, ma sono rilevati alla luce UV. Inoltre è più visibile il contrasto tra la matrice ed il fossile (e.g., Tischlinger & Arratia 2013; Amalfitano et al. 2017) e vengono messi in evidenza collanti e materiale non consistente col fossile originale.

Sul reperto sono stati prelevati un dente e alcuni denticoli dermali, come indicato in Fig. 5.1, successivamente studiati e fotografati tramite microscopio a scansione elettronica (SEM) dell'Università a Vienna.

La terminologia osteologica qui adottata segue Compagno (1999), Miyake & McEachran 1991, Miyake et al. (1992), McEachran & Aschliman (2004), Aschliman et al. (2012).

L'analisi filogenetica è basata su dati morfologici ed è stata prodotta con una matrice di 95 caratteri (si veda Villalobos-Segura et al. 2019) e 38 taxa. La matrice di Villalobos-Segura et al. (2019) è basata sulle precedenti matrici di Brito & Seret (1996), McEachran & Dunn (1998), Brito & Dutheil (2004), Kriwet (2004), McEachran & Aschliman (2004), Aschliman et al. (2012), Brito et al. (2013), Claeson et al. (2013), Johanson et al. (2013), Cleason (2014) e Underwood & Cleason (2017).

La matrice di caratteri è stata compilata in Mesquite 3.03 (Maddison & Maddison 2008).

L'analisi filogenetica è stata eseguita utilizzando il software TNT 1.5 (Goloboff et al. 2008). I caratteri non sono ordinati. Per convenzione, nella matrice dei caratteri lo stato (0) è quello plesiomorfico (condizione primitiva, spesso presente negli outgroups), mentre gli stati (1) (2) etc. sono apomorfici (condizione derivata).

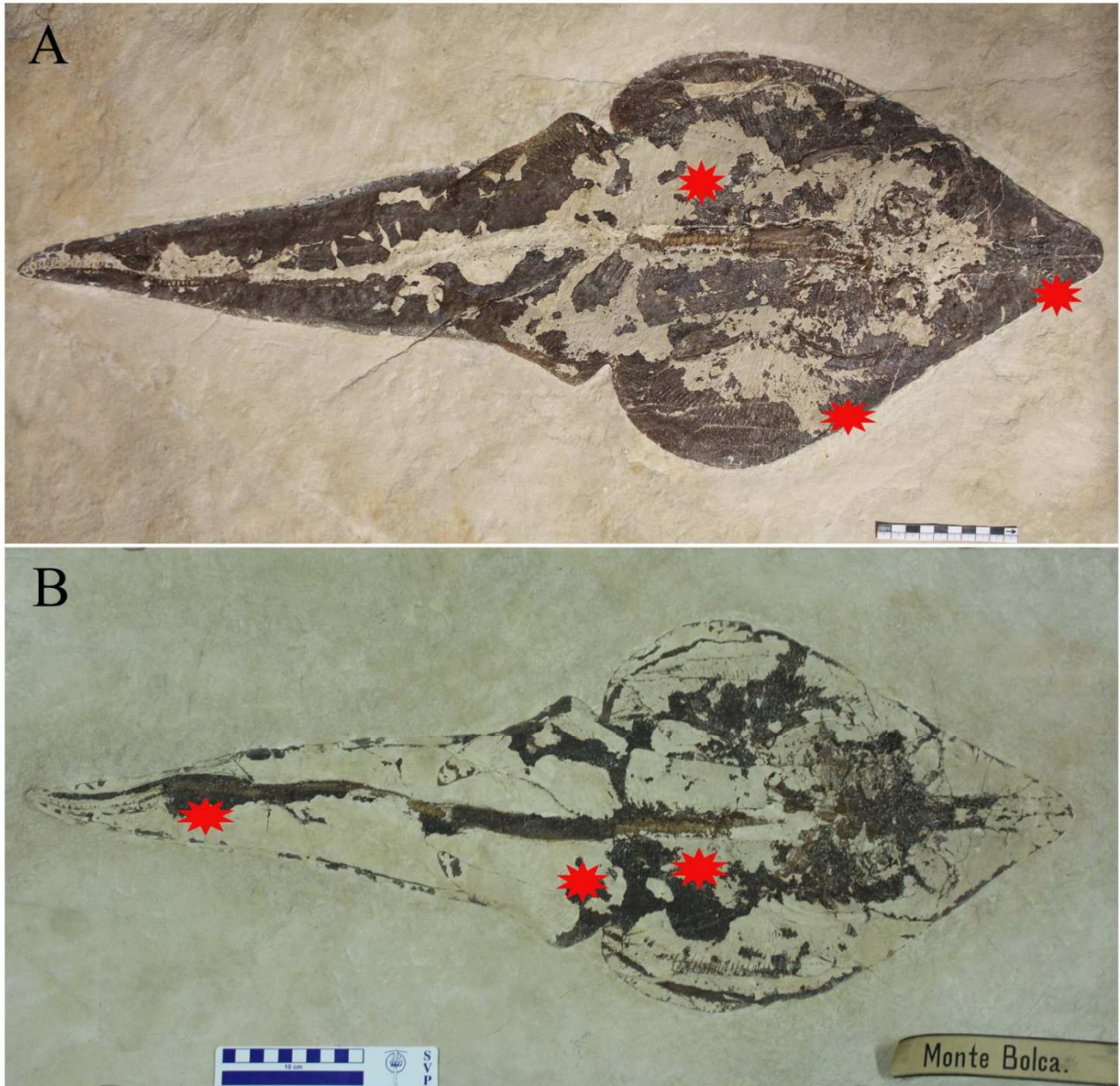


Fig. 5.1. Punti di prelievo dei denticoli dermali indicati sull'impronta (A) e controimpronta (B) di "*Rhinobatos*" *dezigni*.

La lunghezza dell'albero e gli indici di consistenza (CI) e ritenzione (RI) sono stati calcolati per l'albero di consenso stretto (*Strict Consensus Tree*).

L'indice di consistenza (CI) di una serie di trasformazioni di caratteri discreti è il rapporto tra la quantità minima di cambiamenti (*step*) che il carattere potrebbe mostrare e la quantità di cambiamenti effettivamente presenti sull'albero (Wiley et al. 1991).

Il coefficiente di ritenzione (RI) misura la frazione di sinapomorfie apparenti rispetto a quelle presenti ed è quindi la frazione di sinapomorfie apparenti nel carattere che è mantenuto come sinapomorfia sull'albero. (Farris 1989).

La valutazione e la scelta dei caratteri morfologici utili al confronto tra "*Rhinobatos*" *dezioni* e i rhinopristiformi attuali è stata fatta consultando la monografia "Rays of the world" (Last et al. 2016c).

Per il confronto tra le morfologie dentali del reperto in esame e i rhinopristiformi attuali è stato consultato Herman et al. (1997), mentre per il confronto con le forme fossili risalenti all'Eocene sono stati consultati i lavori di Cappetta (1976), Adnet et al. (2006) e Case et al. (1996).

6. RISULTATI

6.1. Paleontologia sistematica

Classe Chondrichthyes Huxley, 1880

Infraclasse Elasmobranchii Bonaparte, 1838

Superordine Batomorphii Cappetta, 1980

Ordine Rhinopristiformes Naylor et al., 2012

Famiglia Trygonorrhinidae Last et al., 2016b

Genere *Pseudorhinobatos* n. gen.

Specie tipo: *Trygonorhina deznigi* Heckel, 1853.

Etimologia: dal greco antico ψευδος (pseudos=“falso”) e *Rhinobatos*, genere di rhinobatide a cui è apparentemente simile il nuovo taxon. Genere maschile.

Diagnosi: Batomorfo trigonorrinide caratterizzato dalla seguente combinazione di caratteri: propterigio esteso fino al margine anteriore del disco, barra puboischiadica stretta, moderatamente arcuata e senza distinti processi laterali, presenza di circa 81 centri vertebrali, denticoli dermali indifferenziati di forma rombica in vista apicale, piccole spine differenziate con forme variabili da globulari a forma di freccia, scapolacoracoide allungato tra mesocondilo e metacondilo con alcuni radiali articolati direttamente con esso, disco lungo 1,17 volte la sua larghezza, muso con un angolo di 60 gradi, lunghezza del muso di 4,2 volte la lunghezza delle orbite, lunghezza delle orbite uguale allo spazio interorbitale, lunghezza delle narici di 1,2 volte la lunghezza dello spazio internasale, coda lunga 1,2 volte la lunghezza del disco, circa 84 radiali articolati alle pinne pettorali, almeno 21 radiali articolati alle pinne pelviche. Dente con la morfologia da rhinobatoide; in vista linguale mostrante un'uvula centrale ben sviluppata e 2 laterali più corte e divergenti; radice bilobata, separata da un solco mediano con un foramen centrale; vascolarizzazione del dente di tipo “holaulachorizid”.

Composizione del genere: Il nuovo genere è rappresentato per ora solo dalla specie tipo *Trygonorhina deznigi* Heckel, 1853.

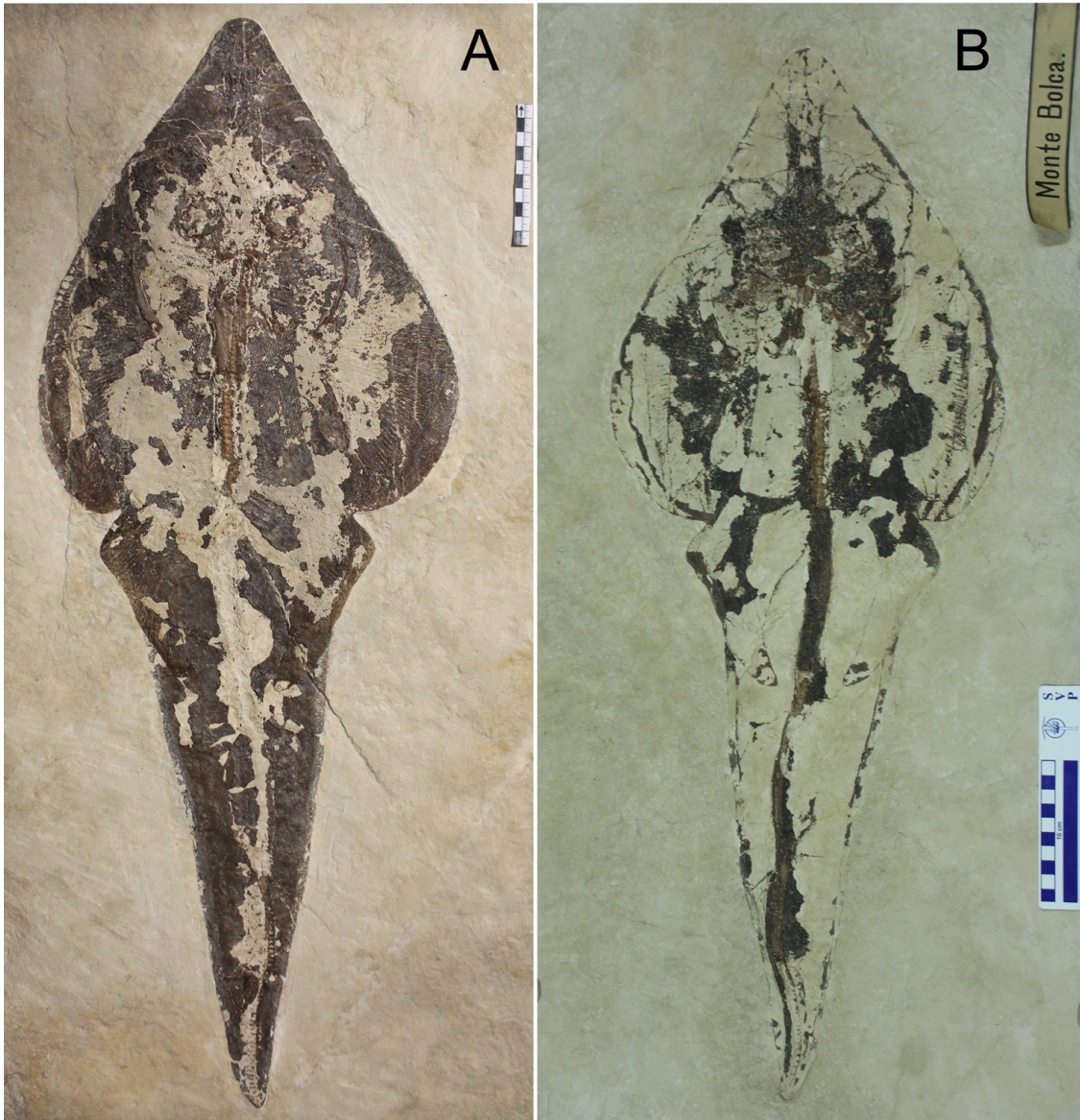


Fig. 6.1. *Pseudorhinobatos deznigi* (NHMW 1853.XXVII.4). A) controimpronta; B) impronta.

Pseudorhinobatos deznii (Heckel, 1853)

(Fig. 6.1, 6.4.C, 6.5, 6.6, 6.9A-C, 6.10, 6.14B-D, 6.15A,B, 6.17B,C, 6.18-6.24)

*1853 *Trygonorhina de Zignii* Heck. - Heckel, p. 5.

1874 *Trygonorhina de Zignii* Heck - De Zigno, p. 177.

1889 *Trygonorhina deznii* Heckel - Woodward, p. 83.

1894 *Rhinobatus de Zignii* Heckel sp. - Jaekel, p. 96, fig.15 (figura del testo) e tavola 1.

1904 *Rhinobatis zignii* (Heckel) - Eastman, p. 27.

1922 *Rhinobatus de Zignoi* (Heckel) - D'Erasmus, p. 11.

1980 *Rhinobatus de zignoi* Heckel 1853 - Blot, p. 344.

1995 *Trigonorhina deznii* Heckel - Frickhinger, p. 202.

2014 *Rhinobatus deznii* Heckel, 1853 - Carnevale *et al.*, tab. 1 p. 41.

2017 "*Rhinobatus*" *deznii* (Heckel, 1853) - Marramà *et al.*, p. 14, fig. 11a.

Olotipo: NHMW 1853.XXVII (per monotipia), conservato presso il Museo di Storia Naturale di Vienna. Reperto quasi completo e articolato conservato in parte e controparte. (Fig. 6.1). TL=76 cm.

Località tipo e orizzonte tipo: Monte Postale (Altissimo, Vicenza); Eocene inferiore, Ypresiano superiore (si veda De Zigno 1874; Papazzoni *et al.* 2017).

Diagnosi: Essendo *Pseudorhinobatos* n. gen. monospecifico, la diagnosi della specie e del genere sono le medesime.

6.2. Descrizione

L'esemplare è lungo 76 cm. Complessivamente il corpo è largo e leggermente depresso. Il disco è subcircolare, con l'estremità anteriore leggermente a punta, più lungo che largo. In particolare, il disco è lungo 33,90 cm (46% della lunghezza totale), largo 28,31 cm (39% della lunghezza totale), mentre la coda è lunga 42,5 cm (54% della lunghezza totale). Il numero esatto di vertebre è sconosciuto in quanto buona parte di esse risulta coperta dai denticoli dermali. Le pinne pelviche sono lunghe 15 cm (19% della lunghezza totale).

1) Condrocranio

Il condrocranio di un generico elasmobranchio è una struttura cartilaginea anteriore alla colonna vertebrale che racchiude il cervello e la maggior parte degli organi sensoriali. Compagno (1988) lo suddivide nelle seguenti sette aree strutturali (Fig. 6.2):

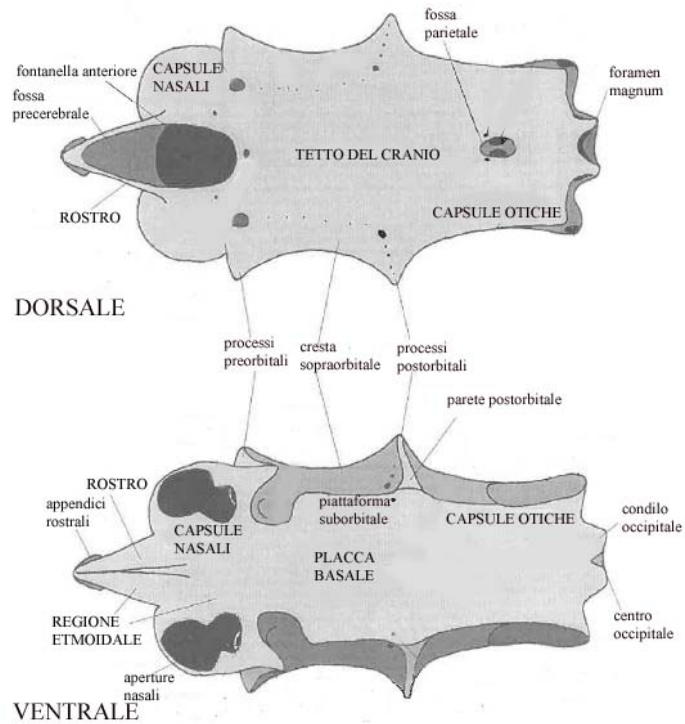


Fig. 6.2. Elementi del condrocranio di un generico elasmobranchio. Modificata da Compagno (1999).

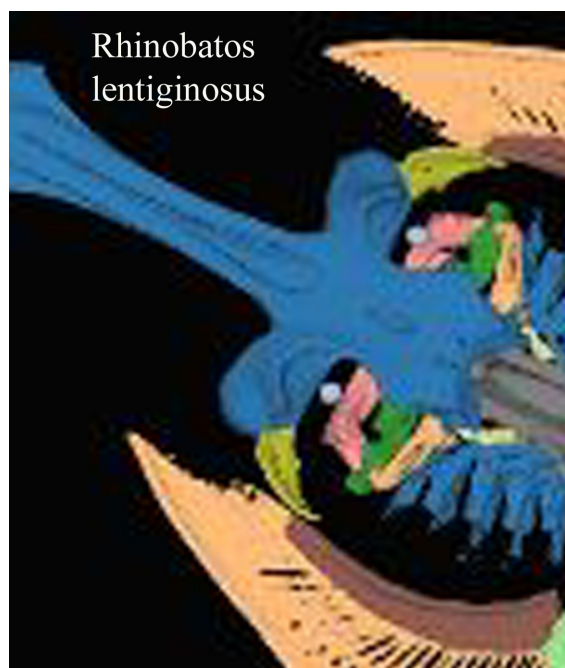


Fig. 6.3. La cartilagine antorbitale di *Rhinobatos lentiginosus* evidenziata in giallo. Da <https://sharksrays.org>

- il rostro, comprese le cartilagini rostrali e strutture associate;
- le capsule nasali;
- il tetto del cranio che va dalla copertura dorsale della cavità cerebrale, più precisamente dalla fontanella anteriore alla fossa parietale;
- la placca basale, mediale e ventrale della cavità cerebrale, che si estende dalle capsule nasali all'occipitale;
- le orbite, compresa la cresta sopraorbitale;
- le capsule otiche, che contengono elementi del sistema uditivo;
- l'occipite, comprendente il condilo occipitale e il *foramen magnum*.

Il rostro rappresenta la parte anteriore del condrocranio e, quando presente, racchiude le ossa precerebrali anteriori; dorsalmente è aperto e nella sua parte più anteriore ha spesso delle proiezioni laterali, le appendici rostrali.

Posteriormente al rostro sono presenti due capsule nasali, contenenti gli organi olfattivi; nei batoidi sono subsferiche e lateralmente espanse (Fig. 6.2).

Nei batoidi, articolate alle capsule nasali, sono presenti le cartilagini antorbitali (Fig. 6.3).

La parete preorbitale delimita posteriormente le capsule nasali, mentre la parete anteriore delle orbite e i processi preorbitali formano la cresta sopraorbitale.

Il tetto del condrocranio inizia anteriormente con la fontanella anteriore, una cavità cerebrale coperta da una resistente membrana del tessuto connettivo. In alcuni squali e batoidi la fontanella anteriore continua posteriormente e occupa gran parte del condrocranio.

Nella parte posteriore del condrocranio è presente la fossa parietale, una depressione poco profonda tra le capsule otiche, che ospita due foramina endolinfatici.

La parte basale del condrocranio dietro le capsule nasali si estende fino alle capsule otiche e l'occipitale (Fig. 6.2).

La regione orbitale è la parte più complessa del condrocranio in quanto contiene gli occhi, i loro muscoli e molti dei nervi cranici che supportano la cavità craniale.

Le orbite, cavità pari su ogni lato del condrocranio, separate dal tetto del condrocranio e dalla placca basale, sono delimitate anteriormente dai processi preorbitali, mentre dorsalmente sono delimitate dalla cresta sopraorbitale, posteriormente dai processi postorbitali e dalle capsule otiche, ventralmente dalla piattaforma suborbitale (Fig. 6.2).

La cresta sopraorbitale è una placca arcuata che si estende posteriormente sul lato dorsale delle pareti orbitali, dai processi preorbitali ai processi postorbitali.

La piattaforma suborbitale è una placca orizzontale che collega le pareti orbitali e la placca basale, che rappresenta il “pavimento” delle orbite.

Le capsule otiche sono strutture complesse che contengono le orecchie interne, e si trovano nella regione posteriore del condrocraio (Fig. 6.2).

L'occipite è l'area di convergenza tra capsule otiche, tetto del condrocraio e della placca basale; al suo centro si colloca il *foramen magnum*, attraverso il quale passa la corda spinale.

Sotto il *foramen magnum* è presente un centro occipitale circolare, o emicentrico, formato dalla metà posteriore di un doppio cono calcificato incorporato nella placca basale e che si articola con il primo centro vertebrale della colonna vertebrale.

La Figura 6.4A-C illustra alcuni esempi di condrocraio del genere *Rhinobatos*. Miyake (1992), descrivendo la cartilagine rostrale dei “pesci chitarra” (Fig. 6.4B) osserva che nei generi *Trygonorrhina* e *Rhinobatos* la cartilagine rostrale è larga alla base e si restringe nella porzione anteriore, dove è caratterizzata dalla presenza di due appendici rostrali ai margini.

Le parti anatomiche del condrocraio di *Pseudorhinobatos dezigni* visibili sul reperto sono riportate in Fig. 6.4C e 6.5. La cartilagine rostrale del condrocraio è ampia e appiattita dorsoventralmente. Il rostro è lungo 10,53 cm (più della metà della lunghezza del condrocraio) e la sua estremità raggiunge il margine anteriore del disco, dove tende a espandersi anteriormente. Lateralmente ad esso si articolano due appendici rostrali (proiettate lateralmente e di forma triangolare); la cartilagine rostrale si articola posteriormente al tetto del condrocraio.

La fontanella precerebrale anteriore è una fessura sul rostro presente come una cavità ovoidale; il suo margine posteriore, localizzato all'altezza del margine prossimale delle capsule nasali, è concavo e si assottiglia sempre più fino al suo margine anteriore, alla stessa altezza dell'articolazione tra rostro e appendici rostrali.

La cartilagine antorbitale è presente e se ne intravede la forma arcuata; non è ramificata e proiettata anteriormente come nei torpediniformi (conosciuti come razze elettriche), ma è stretta, si restringe distalmente ed è proiettata posterolateralmente (Fig. 6.5). Anteriormente è articolata con il margine posteriore delle capsule nasali ma posteriormente non è articolata con il propterigio (Fig. 6.5).

La cresta sopraorbitale non è visibile. I processi postorbitali sono presenti, stretti e limitati alla regione otica (Fig. 6.5).

Le capsule nasali in *Pseudorhinobatos dezigni* hanno un margine anteriore liscio e privo di ornamentazioni, sono lateralmente espanse e al loro interno si intravedono circa 42 lamelle nasali (Fig. 6.6).

In Figura 6.7 si può osservare la tipica struttura degli organi olfattivi dei condritti. L'organo olfattivo è caratterizzato da un supporto centrale chiamato “raphe” e dalle pieghe. Sebbene il

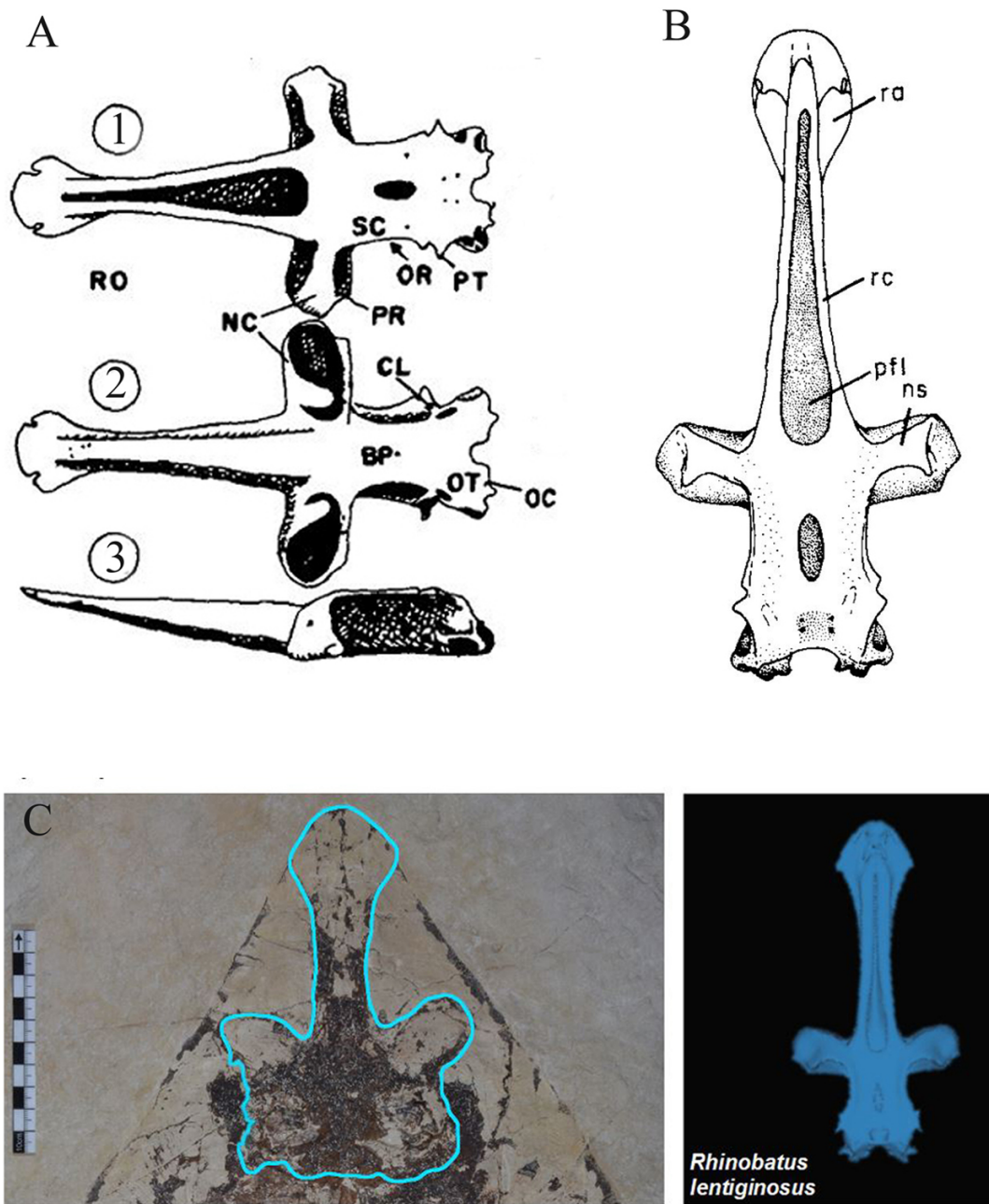


Fig. 6.4. A) Elementi del condrocranio di *Rhinobatos*. A) vista dorsale; B) vista ventrale; C) vista laterale. Abbreviazioni: NC, capsule nasali; SC, cresta sopraorbitale, OR, orbita; PT, processi postorbitali; PR, processi preorbitali; OT, capsule otiche; OC, condilo occipitale; BP, placca basale. Modificata da Compagno (1977). B) Vista dorsale del condrocranio di *Rhinobatos productus*. Abbreviazioni: ra, appendici rostrali; rc, cartilagine rostrale; pfl, fontanella precerebrale; ns capsule nasali. Da Miyake (1992). 4. C) Confronto tra il condrocranio di *Pseudorhinobatos dezigui* (a sinistra) e *Rhinobatos lentiginosus* (a destra). Fonte delle immagini dei taxa attuali: www.sharksrays.org.

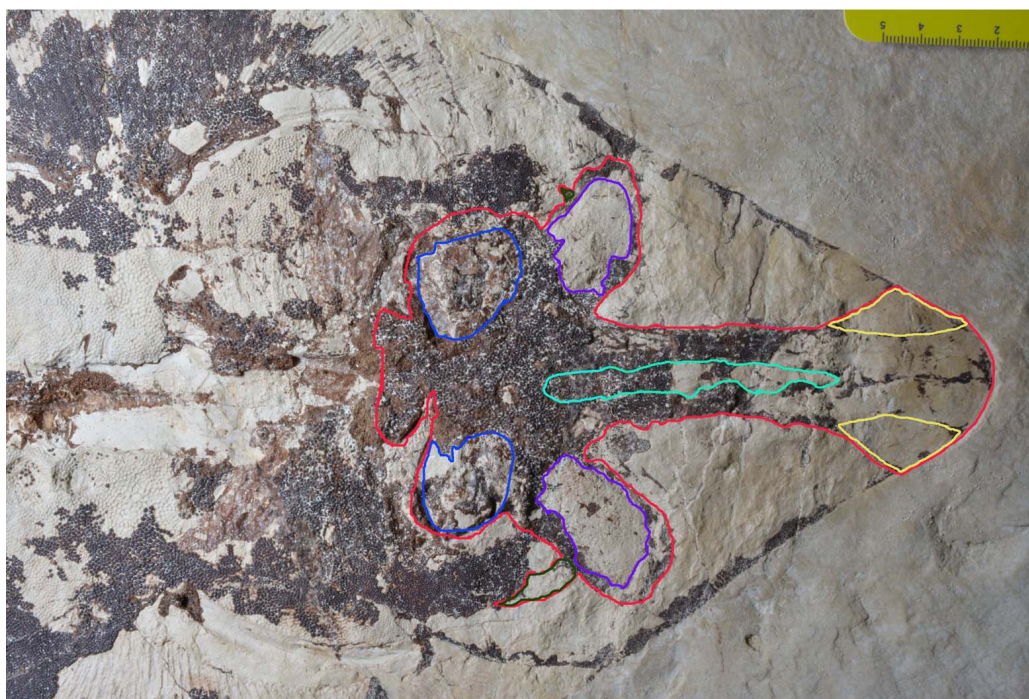
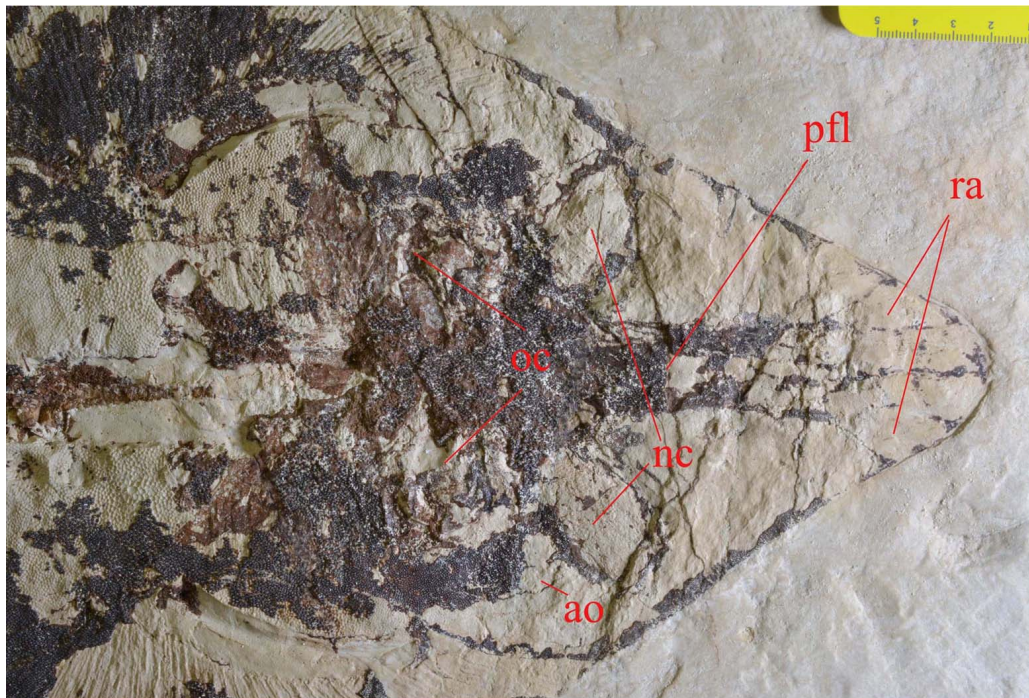


Fig. 6.5. Neurocranio di *Pseudorhinobatos dezigni*. In alto parti anatomiche visibili. Abbreviazioni: ao, cartilagine antorbitale; ra, appendici rostrali; pfl fontanella precerebrale; nc, capsule nasali; oc, capsule ottiche. In basso parti anatomiche evidenziate. Verde scuro: cartilagine antorbitale; rosso: condrocranio; giallo: appendici rostrali; verde chiaro: fontanella precerebrale; viola: capsule nasali; blu: capsule ottiche.



Fig. 6.6. Impronte delle lamelle nasali di *Pseudorhinobatos dezigni*.

numero di pieghe dell'organo olfattivo dei condritti non sia così regolare da essere considerato come un carattere tassonomico, i valori medi differiscono sufficientemente tra le specie, quindi tale numero viene spesso annotato e talora confrontato con differenti taxa. Un numero maggiore di pieghe comporta una maggiore superficie sensoriale in un dato volume ma l'area della superficie sensoriale non è legata alle capacità olfattive. Dimensioni, forma e numero delle pieghe influenzano non solo l'area della superficie sensoriale, ma anche la dinamica del flusso d'acqua all'interno della camera olfattiva (Ferrando et al. 2017).

Sono stati riconosciuti due tipi di disposizione delle pieghe in base alla forma del “raphe”: una che contraddistingue gli olocefali e due specie di elasmobranchi della famiglia Hexanchidae, caratterizzata da un “raphe” tondeggiate con le pieghe disposte radialmente intorno a questo supporto centrale (Fig. 6.7A); l'altro tipo di disposizione riguarda tutti gli altri elasmobranchi e consiste in un “raphe” allungato con pieghe perpendicolari e organizzate in due file su ogni lato (Fig. 6.7B).

In ogni caso, il “raphe” è rivestito da un epitelio non sensoriale, mentre le pieghe, sebbene presentino zone non sensoriali ai bordi, sono le strutture in cui si trova l'epitelio sensoriale e sono le strutture anatomiche preposte all'olfatto. In letteratura, le pieghe che si estendono dal “raphe” sono comunemente chiamate “lamelle olfattive” (Ferrando et al. 2017).

Negli elasmobranchi con il “raphe” allungato, le pieghe sono organizzate in due file e spesso il loro numero è il medesimo; il che significa che le pieghe sui due lati si fronteggiano perfettamente. Queste caratteristiche consentono di considerare la singola lamella costituita dalle due pieghe rivolte l'una verso l'altra ai lati del raphe più la porzione del “raphe” compresa tra di esse (Fig. 6.7B).

2) *Mascelle*

L'arco mandibolare degli elasmobranchi include le cartilagini della mascella superiore, o palatoquadrato, e le cartilagini della mascella inferiore o cartilagine di Meckel (Fig. 6.8).

Le mascelle variano enormemente in forma e orientazione negli elasmobranchi e possono essere altamente specializzate in specie macropredatorie e durofaghe (Fig. 6.8). Le mascelle sono generalmente posizionate sotto e dietro la regione etmoidale del condrocraio. Nei batoidi, le iomandibole diventano il solo arco ioideo coinvolto nella sospensione delle mascelle. Le cartilagini labiali sono cartilagini accoppiate esterne all'arco mandibolare che supportano gli angoli della bocca (Fig. 6.8). Su ciascun lato della mascella superiore è presente una cartilagine labiale anterodorsale e posterodorsale, mentre su ciascun lato della mascella inferiore è presente una cartilagine labiale ventrale (Fig. 6.8).

In *Pseudorhinobatos dezigni* l'arco mandibolare è difficile da vedere per via della

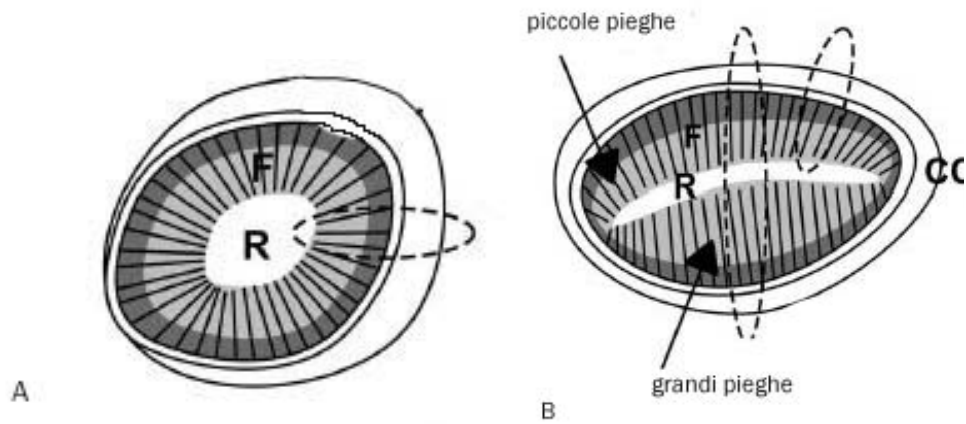


Fig. 6.7. Organi olfattivi degli squali. A) organo olfattivo di olocefali e di due specie di elasmobranchi. B) organo olfattivo degli elasmobranchi. Abbreviazioni: F, pieghe; R, raphe; CC, capsula nasale. Modificata da Ferrando et al. (2017).

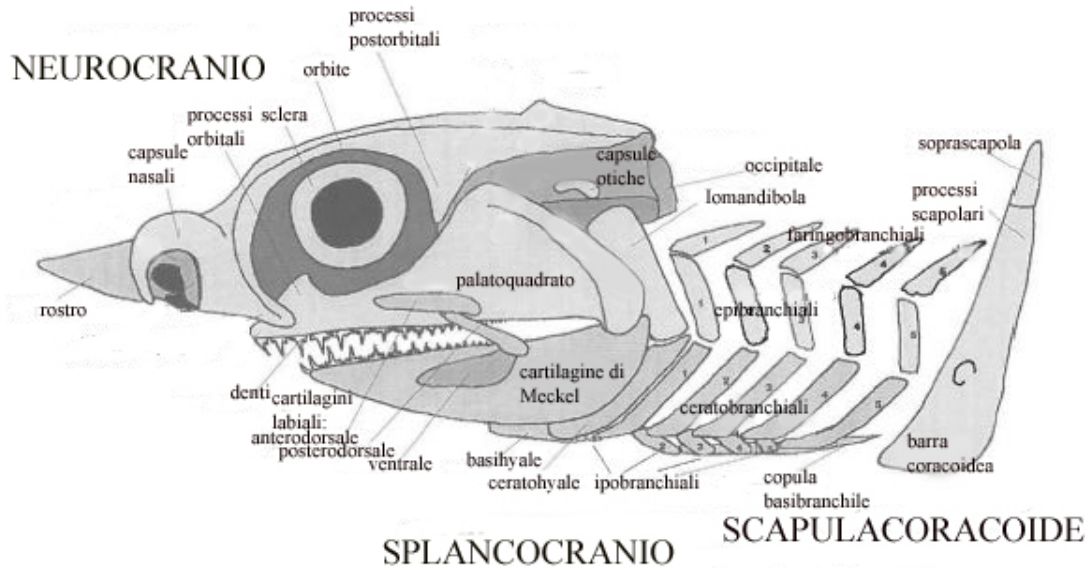


Fig. 6.8. Parti anatomiche principali del condrocranio di un generico elasmobranchio (modificata da Compagno, 1999).

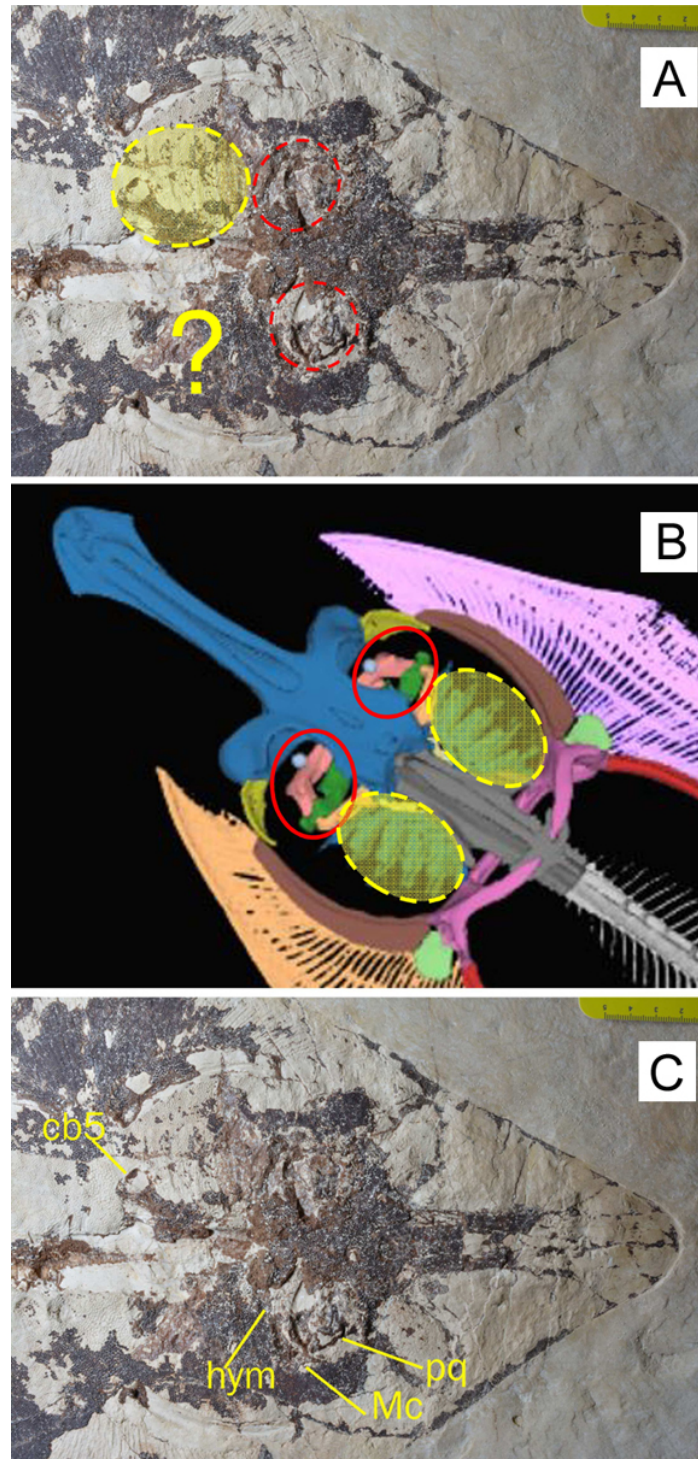


Fig. 6.9. A) Arco mandibolare e branchiale. B) Rappresentazione dell'arco mandibolare e brachiale (fonte: www.sharkrays.org). C) Elementi dell'arco mandibolare e brachiale. Abbreviazioni: cb, ceratobranchiali; hym, iomandibola; Mc, cartilagine di Meckel; pq, palatoquadrato.

soprapposizione con le capsule ottiche (Fig. 6.9 e 6.10).

L'arco mandibolare è rappresentato dal palatoquadrato e dalla cartilagine di Meckel che in *P.dezigni* hanno approssimativamente la stessa lunghezza. Il palatoquadrato non sembra essere articolato al condrocranio (come tutti gli altri batoidi). La cartilagine di Meckel è orientata parallelamente alle capsule nasali ed è di forma sigmoidale (Fig. 6.10)

3) Arco ioideo e branchiale

Negli elasmobranchi, l'arco ioideo e l'arco branchiale consistono nelle iomandibole e da un numero variabile da cinque a sette coppie di archi branchiali per il supporto delle branchie (Fig. 6.11).

Gli archi branchiali comprendono due insiemi di elementi dorsali, i faringobranchiali e gli epibranchiali, (le parti più esterne in Fig. 6.11) e due serie di elementi ventrali, i ceratobranchiali che sostengono gli ipobranchiali (parti più interne in Fig. 6.11).

In Fig. 6.12 è riportata la variabilità degli archi branchiali in *Rhinobatos productus* (a sinistra) e *Rhyncobatus djiddensis* (a destra). Sono presenti in entrambi i taxa cinque paia di ceratobranchiali. Il primo ceratobranchiale si articola con la parte distale del basiiale (primo ipobranchiale); il secondo, terzo e quarto ceratobranchiale sono invece articolati prossimalmente con gli ipobranchiali. Il quinto ceratobranchiale è sempre articolato prossimalmente con il lato posteriore della copula basibranchiale, e distalmente, solo nei batoidi, allo scapolocoracoide. Nei pesci chitarra il "basihyal" ha una forma di U rovesciata.

In *Pseudorhinobatos dezigni*, l'iomandibola si articola nella parte distale con la cartilagine di Meckel e nella sua parte prossimale con il condrocranio; essa è stretta e allungata, più ampia prossimalmente che distalmente. Sono visibili cinque paia di ceratobranchiali, di cui il quinto articolato con lo scapolacoroaioide, l'elemento principale della cintura scapolare (Fig. 6.9 e 6.10). Essendo l'animale conservato in posizione dorsale, non è possibile vedere gli elementi basiali, ipobranchiali e ceratobranchiali.

4) Sinarcuale e colonna vertebrale

La colonna vertebrale degli elasmobranchi è costituita da una serie di corpi calcificati a forma di clessidra, ovvero i centri vertebrali; si estende dall'osso occipitale del condrocranio alla parte distale della pinna caudale. La parte dorsale del centro vertebrale è coperto dall'arco neurale, avente una cavità centrale che contiene il midollo spinale.

Una vertebra è distinta in:

- il centro stesso, con cartilagini bilaterali simmetriche ad esso collegate;
- una coppia di placche cartilaginee rettangolari o a forma di cresta chiamate basidorsali, che sormontano ogni centro e sono penetrati in ogni lato da un foramen per la radice del nervo



Fig. 6.10. Parti anatomiche evidenziate di *Pseudorhinobatos dezigni*. Fucsia: palatoquadrato; blu: cartilagine di Meckel; verde: iomandibola; rosso: ceratobranchiali.

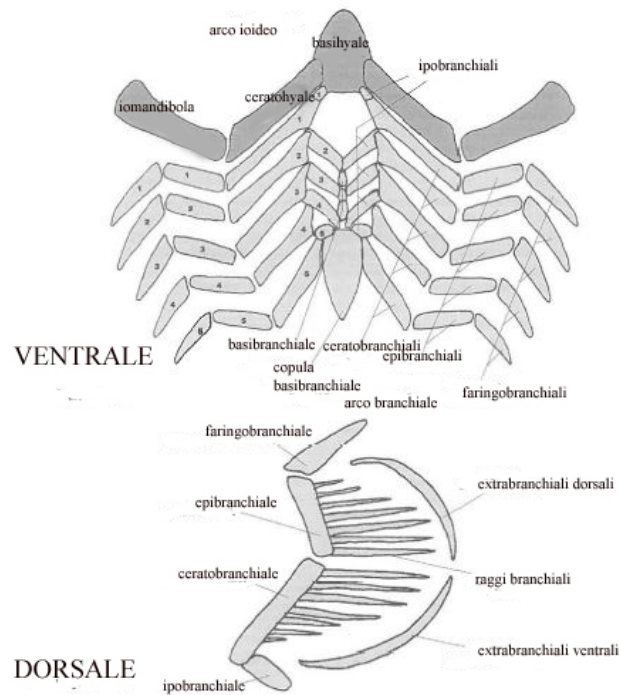


Fig. 6.11. Arco ioideo e branchiale di un generico elasmobranchio in vista ventrale e laterale. Modificata da Compagno (1999).

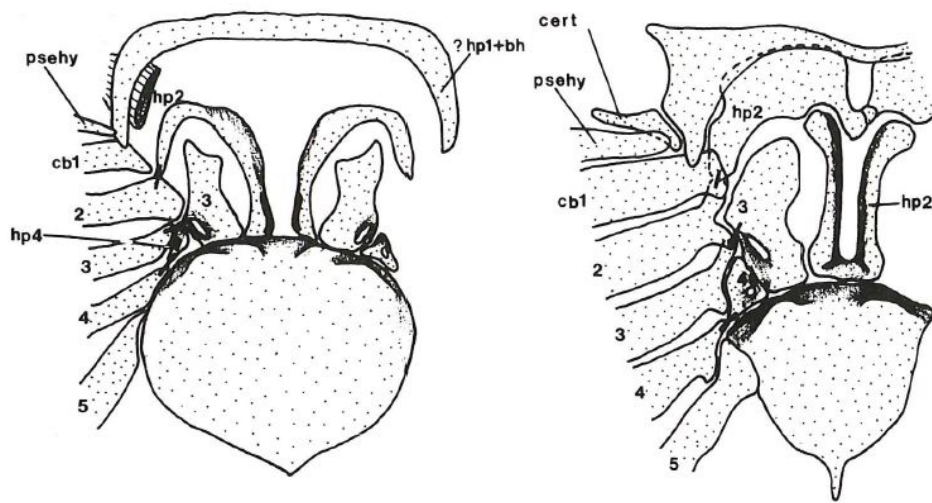


Fig. 6.12. Arco branchiale di *Rhinobatos productus* (a sinistra) e *Rhynchobatus djiddensis* (a destra). Abbreviazioni: psehy, cartilagine pseudoiale; cb, ceratobranchiale; hp, cartilagine ipobranchiale; bh, cartilagine basiale; cert, cartilagine ceratoiale. Modificata da Miyake & McEachran (1991).

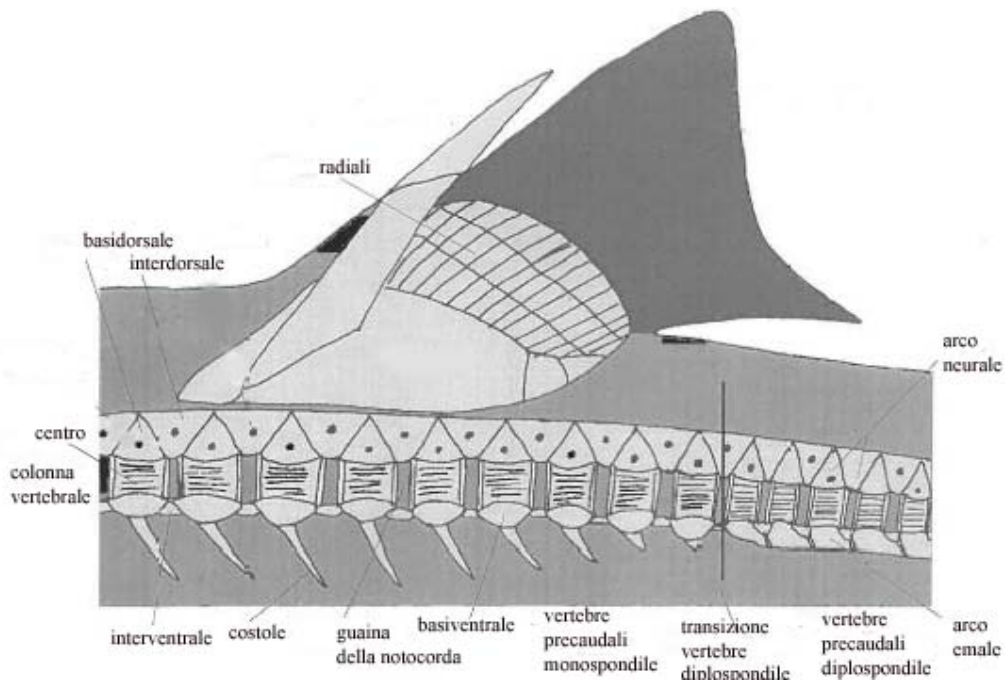


Fig. 6.13. Prima pinna dorsale e sezione della colonna vertebrale in vista laterale di un generico elasmobranchio. Modificata da Compagno (1999).

spinale;

Ciascun centro ha la forma di doppio cono.

La colonna vertebrale degli elasmobranchi può essere suddivisa in tre parti (Fig. 6.13):

-le vertebre del tronco;

-le vertebre precaudali diplospondile della coda;

-le vertebre diplospondile della pinna caudale.

In tutti i batoidi le vertebre appena posteriori al condrocraio formano la cosiddetta sinarcuale, una robusta struttura cartilaginea formata dalla fusione di queste vertebre, possibilmente in risposta al tipo di locomozione dell'animale.

Dorsalmente ciascuna vertebra è separata l'una dall'altra dalla cartilagine interdorsale, che collega il tetto dell'arco neurale, mentre i centri basali sono collegati da una piccola cartilagine interventrale (Fig. 6.13).

In *Pseudorhinobatos dezigni* la sinarcuale si articola anteriormente con il condrocraio (Fig. 6.14) e al suo interno sono visibili 14 centri vertebrali che anteriormente diminuiscono in dimensione. Non è stato possibile stimare il numero esatto di vertebre nel reperto in esame in quanto buona parte di esse è ancora ricoperta dai denticoli dermali. Le vertebre visibili sono più di 81, 14 all'interno della sinarcuale, 18 del tronco (dalla sinarcuale all'inizio del cinto pelvico) e più di 49 posteriormente al cinto pelvico (Fig. 6.14, 6.15).

5) Pinne pari e cinti pettorale e pubico

In Fig. 6.16 sono illustrati i cinti pettorali e pelvici di un generico elasmobranchio. Le pinne pari includono le pinne pettorali e pelviche e sono supportate rispettivamente dal cinto pettorale, o scapolacoracoide, e dal cinto pelvico, o barra puboischiadica. Il cinto pettorale è inserito nella parte mediana del corpo, di poco posteriore agli archi branchiali.

Nei batoidi lo scapolacoracoide è più appiattito e più espanso anteroposteriormente ed è articolato dorsalmente al soprascapolare, il quale a sua volta è articolato o fuso con gli archi neurali della colonna vertebrale o con la sinarcuale. Lo scapolacoracoide si articola con l'arco branchiale attraverso il quinto paio di ceratobranchiali. Lateralmente (distalmente) allo scapolacoracoide ci sono tre condili: il procondilo, al quale si articola il propterigio, il mesocondilo al quale si articola il mesopterigio e, infine, il metacondilo al quale si articola il metapterigio; queste parti anatomiche, ai quali si articolano i radiali, sostengono le pinne pettorali. Nei batoidi il propterigio è più o meno espanso anteriormente e può essere segmentato.

I radiali, cartilagini che sostengono le pinne pettorali, negli squali sono composti da 7 a 12 segmenti, mentre nei batoidi attuali sono composti da 9 a 30 o più segmenti (Compagno

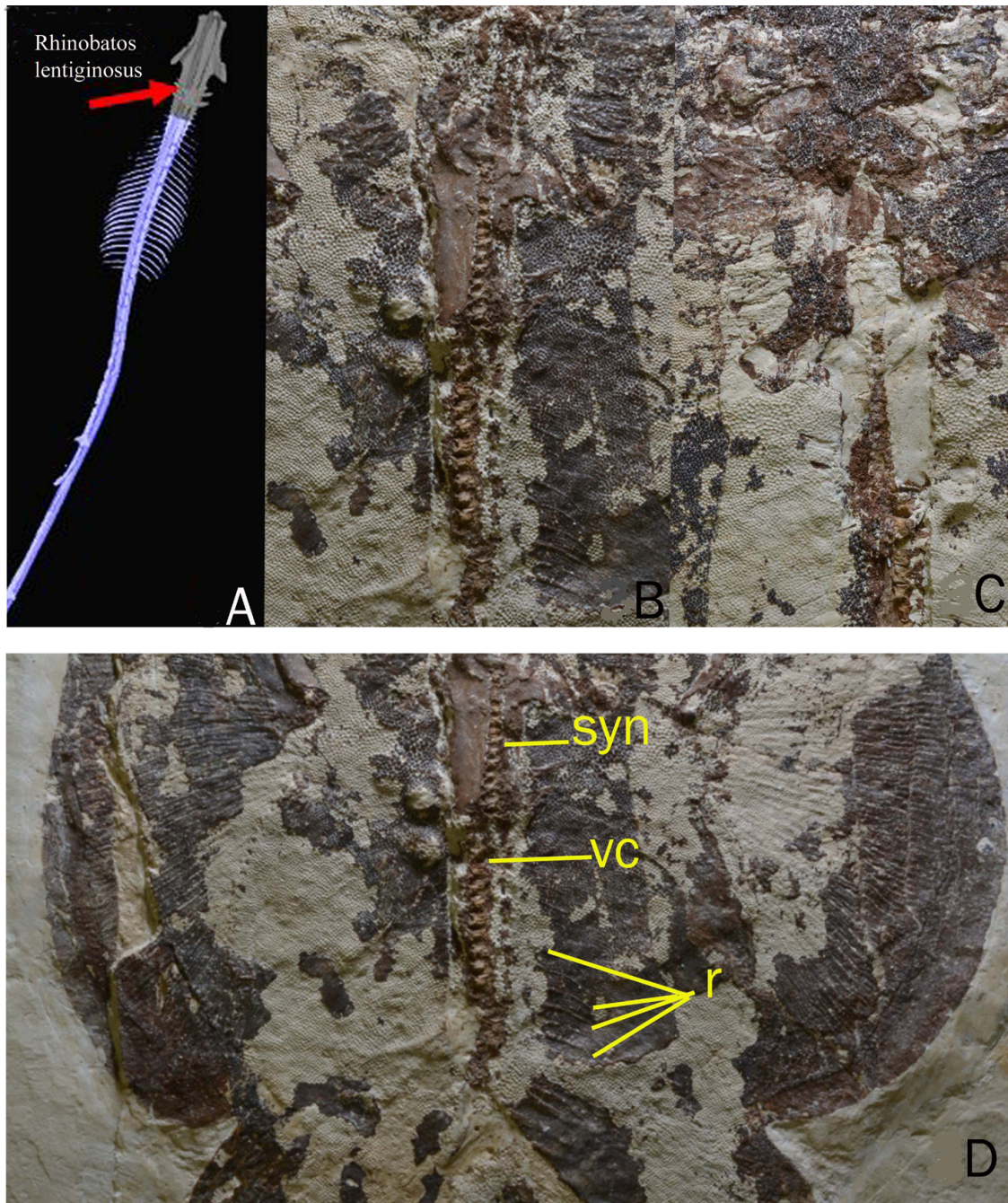


Fig. 6.14. A) Rappresentazione della colonna vertebrale di *Rhinobatos lentiginosus* (da www.sharkrays.com). B) Impronta della sinarcuale e della colonna vertebrale in "*R.*" *dezigani*. C) Controimpronta della sinarcuale e della colonna vertebrale in "*R.*" *dezigani*. D) Impronta di *Pseudorhinobatos dezigani*. Abbreviazioni: syn, sinarcuale; vc, centri vertebrali; r, costole.



Fig. 6.15. Parti anatomiche evidenziate di *Pseudorhinobatos deznigi*. In alto impronta, in basso controimpronta. Verde: sinarcuale; blu: colonna vertebrale; rosso: costole.

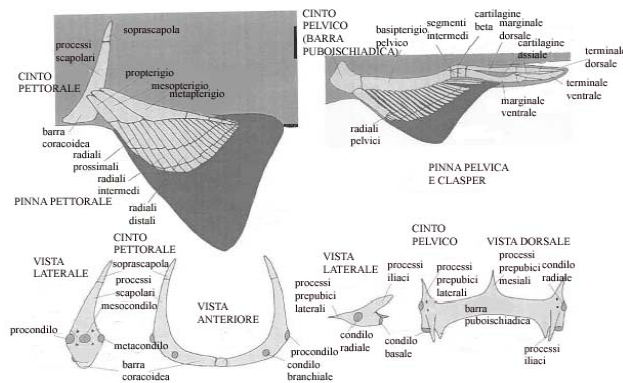


Fig. 6.16. Pinne pari e cinti di un generico elasmobranchio. L'immagine mostra una rappresentazione di pinne pettorali e cinto pettorale a destra e pinne pelviche, clasper e cinto pelvico a sinistra. Modificata da Compagno (1999).

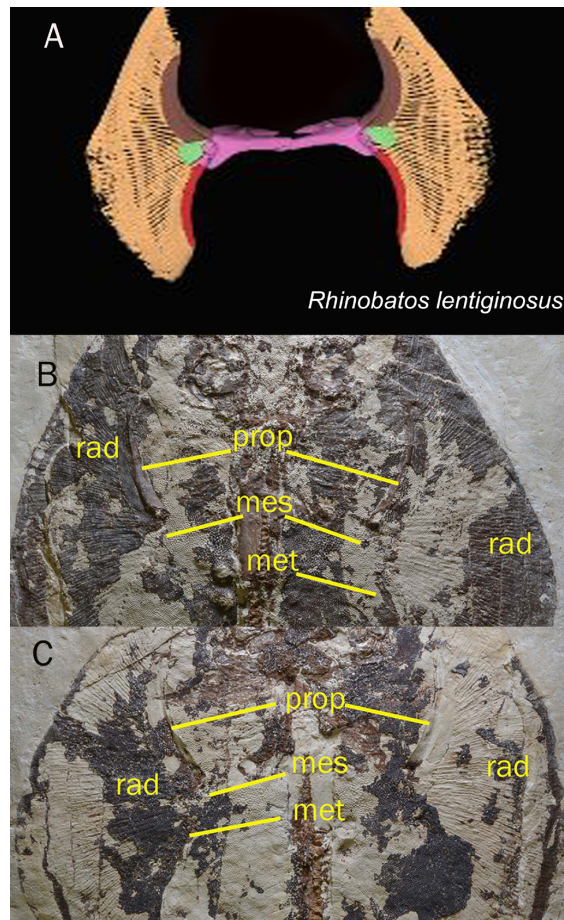


Fig. 6.17. A) Rappresentazione della cintura scapolare e della barra puboischiadica in *Rhinobatos lentiginosus* (da www.sharksrays.org). B) Impronta della cintura scapolare in "*R*". *dezzignii*. C) Controimpronta della cintura scapolare in *Pseudorhinobatos dezzignii*. Abbreviazioni: prop, propterigio; mes, mesopterigio; met, metapterigio; rad, radiali.

1999).

Nei batoidi le pinne pettorali sono altamente flessibili e funzionano come propulsore, che può produrre onde sinusoidali altamente controllate per la locomozione.

Del cinto pettorale e delle pinne pari di *Pseudorhinobatos dezigni*, si è conservato poco o nulla (Fig. 6.17, 6.18). Dello scapolacoracoide, parte più grande e importante del cinto scapolare, è visibile soltanto l'impronta. Anteriormente si articola con il quinto paio di ceratobranchiali; lateralmente si articola con gli elementi delle pinne pettorali quali propterigio, mesopterigio e metapterigio attraverso rispettivamente il procondilo, mesocondilo e metacondilo.

Sulle pinne pettorali sono presenti circa 84 radiali, di cui 44 articolati al propterigio, 8 al mesopterigio, 4 direttamente allo scapulacoracoide e 28 al metapterigio, mentre sulle pinne pelviche sono articolati almeno 21 radiali.

Le pinne pettorali sono tutte plesodiche, ovvero i radiali, strutture cartilaginee utili al sostegno della pinna, si estendono per più del 50% della lunghezza della pinna stessa. Le pinne pettorali sono anteriormente allungate ed il propterigio è esteso fino alle capsule nasali, così come i suoi radiali. Il margine posteriore delle pinne pettorali si estende fino all'origine delle pinne pelviche.

Lo scapulacoracoide, di cui è visibile solo l'impronta, sembra essere allungato tra mesocondilo e metacondilo, e alcuni radiali sono articolati direttamente con lo scapulacoracoide stesso. La parte prossimale del propterigio non si estende posteriormente al procondilo. Sono visibili anche gli antimeri della suprascapula, la quale a sua volta è articolata con la colonna vertebrale (Fig. 6.17 e 6.18).

Il cinto pelvico degli elasmobranchi (Fig. 6.16) è costituito da una placca cilindrica detta barra puboischiadica, che possiede nodi laterali ai quali si articolano gli elementi dello scheletro delle pinne pelviche. La barra puboischiadica può essere dritta o arcuata anteriormente. Possono esserci processi iliaci ai lati, diretti posteriormente. È presente un condilo radiale sulla superficie laterale di ciascun nodo per l'articolazione del basipterigio pelvico. L'organo riproduttivo negli elasmobranchi è detto clasper o mixopterigio, e si articola alla parte distale del basipterigio (Fig. 6.16)

In *Pseudorhinobatos dezigni* la barra puboischiadica, visibile solo in parte, è stretta e moderatamente arcuata senza processi laterali distinti. Lateralmente si articola con i radiali delle pinne pelviche e il basipterigio. Il cinto pelvico è rappresentato in dettaglio in Fig. 6.19 e 6.20. Non vi è evidenza della presenza di claspers in *Pseudorhinobatos dezigni*, quindi si può supporre che l'esemplare corrisponda a un individuo di sesso femminile.

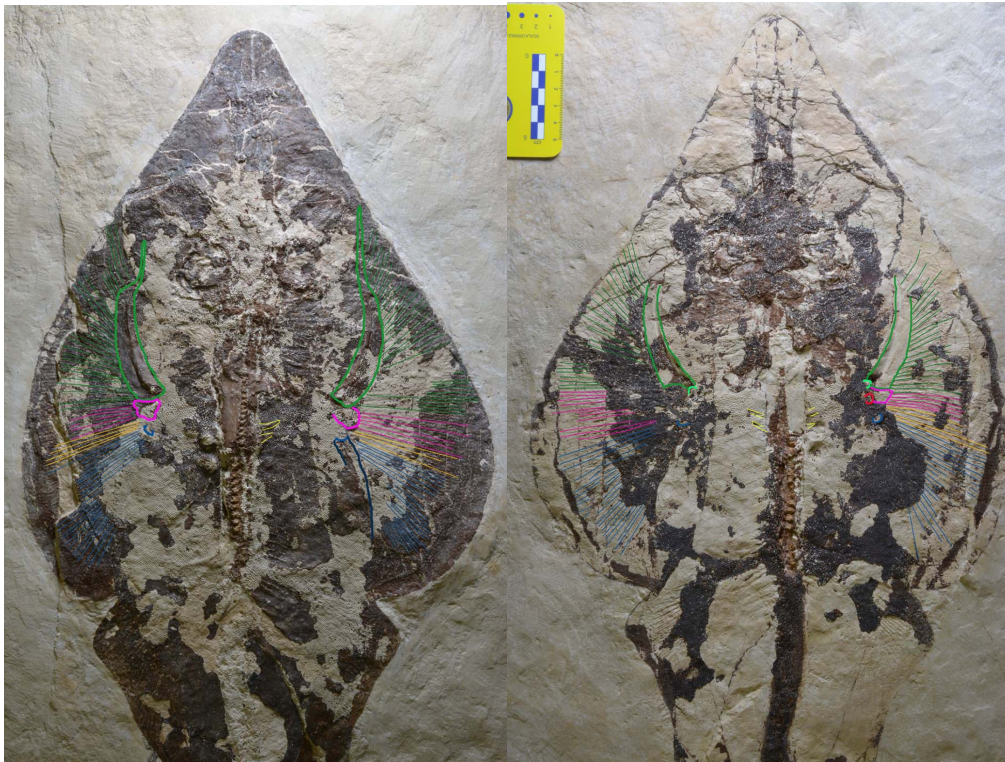


Fig. 6.18. Parti anatomiche evidenziate di *Pseudorhinobatos deznigi*. A) impronta; B) controimpronta. Verde scuro: propteriglio e relativi radiali; rosa: mesoptetrigio e relativi radiali; blu: metapteriglio e relativi radiali; Verde chiaro: procondilo; rosso: mesocondilo; blu scuro: metacondilo; arancione: radiali articolati direttamente allo scapulacoracoide; giallo: soprascapola.



Fig. 6.19. Elementi della barra puboischiadica di *Pseudorhinobatos deznigi*. Abbreviazioni: vc, centri vertebrali; pub, barra puboischiadica; prop, propteriglio; bpt, basipteriglio.



Fig. 6.20. Parti anatomiche evidenziate di *Pseudorhinobatos deznigi*. Rosso: barra puboischiadica; rosa: radiali delle pinne pelviche.

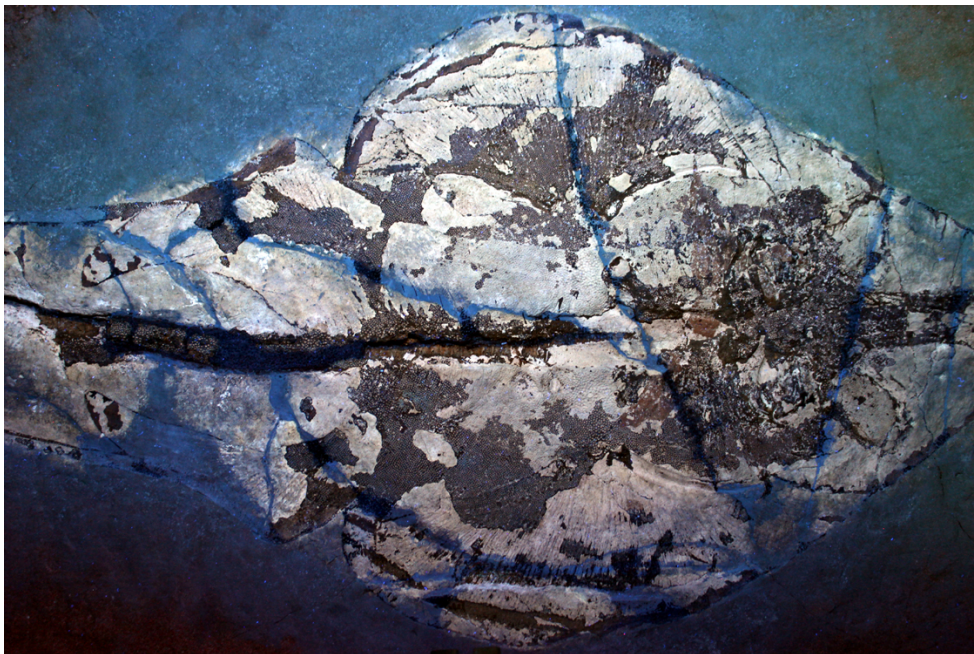


Fig. 6.21. Controimpronta di *Pseudorhinobatos deznigi* fotografato agli UV.

L'assenza di parti anatomiche come lo scapolacoracoide in NHMW 1853.XXVII potrebbe essere spiegata dalle osservazioni effettuate sul reperto sotto luce ultravioletta (Fig. 6.21). Il materiale avente riflesso blu è il collante con cui è stato restaurato il reperto dopo l'estrazione. Come si vede in Fig. 6.21, una linea di frattura passa proprio dove si dovrebbe trovare lo scapolacoracoide, perso probabilmente durante l'estrazione o il restauro del reperto.

6) *Pinne mediane*

Le pinne mediane includono le pinne dorsali, la pinna anale e quella caudale. Le pinne dorsali e anali degli squali attuali hanno cartilagini basali singole o segmentate che le ancorano alla linea mediana del tronco o della coda (Compagno 1999). Entrambe le pinne dorsali sono aplesodiche, cioè i radiali si estendono per meno del 50% della pinna, nella maggior parte degli squali e dei batoidi. La base della pinna caudale è supportata da cartilagini espanse dorsoventralmente. I batoidi sono privi di pinna anale. Le pinne dorsali e la caudale non sono visibili sul reperto esaminato, ma ciò è probabilmente dovuto a fattori tafonomici e/o alla compressione dorso-ventrale dell'individuo piuttosto che essere una caratteristica anatomica del taxon stesso.

7) *Denti*

L'unico dente che è stato possibile estrarre dal reperto (Fig. 6.22) mostra, in vista linguale, una corona in cui è visibile un'uvula centrale ben sviluppata e due uvule laterali più corte e leggermente divergenti, e una radice con due foramina laterali. In vista labiale si vede un bordo debolmente convesso mentre in vista oclusale è visibile una chiglia trasversale che separa la parte linguale da quella labiale. In vista basale è visibile una radice bilobata, separata da un solco mediano, dove è presente un foramen centrale. Il tipo di vascolarizzazione del dente è di tipo 'holaulacorhizid', ovvero la vascolarizzazione del dente avviene per mezzo di uno o più foramina concentrati in un solco mediano che decorre dalla faccia linguale a quella labiale (Herman et al. 1997).

8) *Scaglie placoidi*

I denticoli dermali di *P. deznigi* (Fig. 6.23) si possono suddividere in due gruppi morfologicamente distinti:

- denticoli indifferenziati di forma rombica in vista apicale che coprono l'intero corpo (quelli nella foto sono stati prelevati su una pinna pettorale, una pelvica e sul rostro) (Fig. 6.23);
- piccole spine differenziate (Fig. 6. 24) più sparse e distanziate tra loro (prelevate su pinna pelvica destra e pinna pettorale) con forme che variano da globulari, dove la parte anteriore è convessa e liscia mentre la parte posteriore è liscia, piatta e con alcune scanalature, a spine che sono a forma di freccia (pinne pettorali), con la parte anteriore della corona convessa,

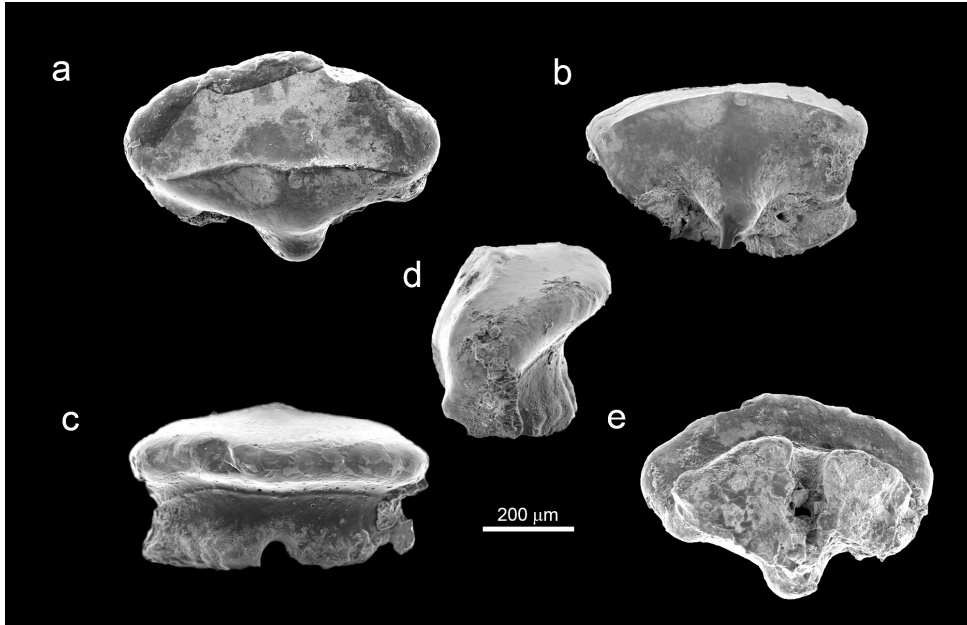


Fig. 6.22. Dente di *Pseudorhinobatos dezigni*. a) vista oclusale; b) vista linguale; c) vista labiale; d) vista laterale; e) vista basale.

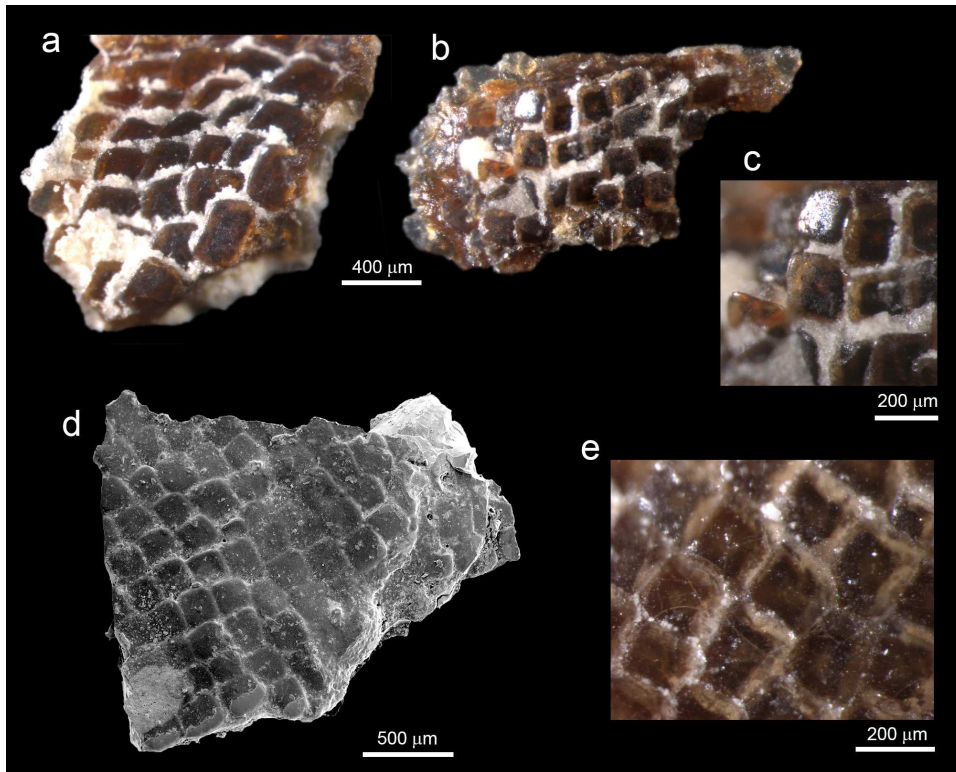


Fig. 6.23. *Pseudorhinobatos dezigni*. Denticoli dermali del: a) rostro; b) disco pettorale; c) disco pettorale; d) pinna caudale; e) pinna caudale.

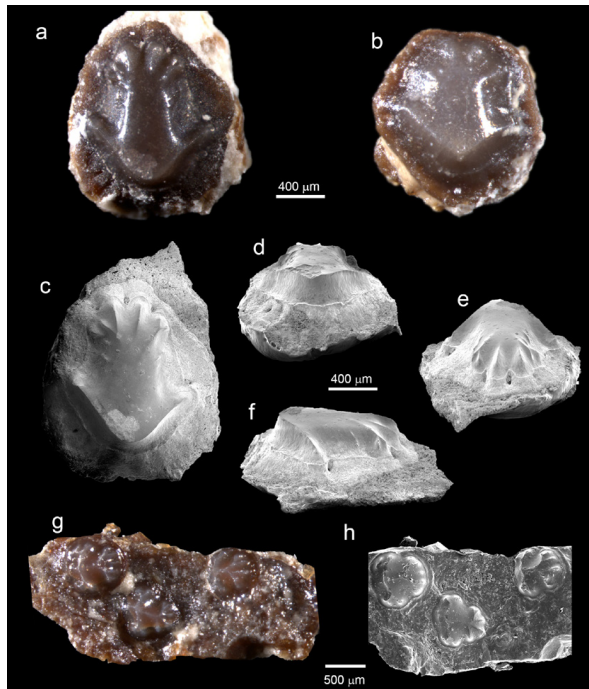


Fig. 6.24. *Pseudorhinobatos dezigni*. Spine del a) disco pettorale; b) disco pettorale; c) disco pettorale in vista dorsale; d) disco pettorale in vista frontale; e) disco pettorale in vista frontale; f) disco pettorale in vista laterale; g) e h) pinna pelvica destra.

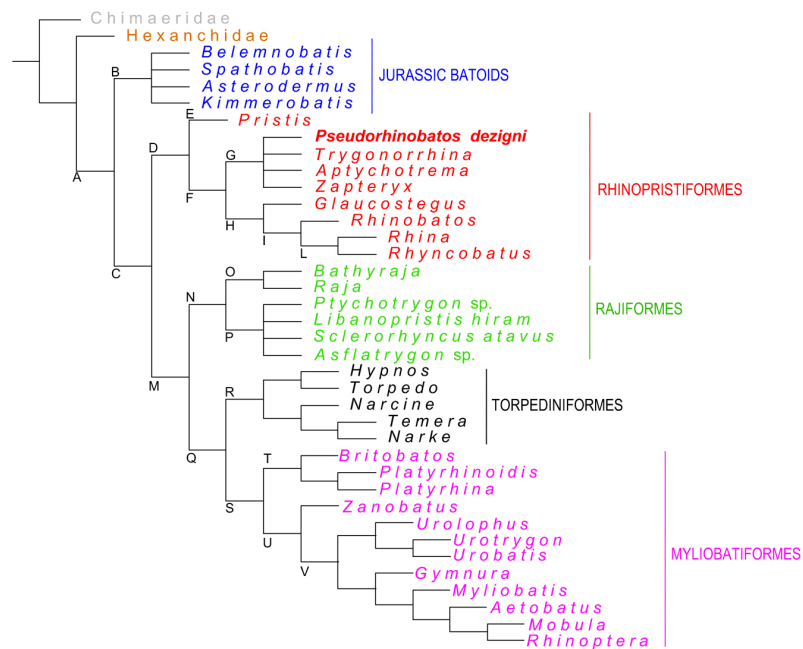


Fig. 6.25. Albero filogenetico in TNT 1.5 basato su 95 caratteri morfologici e 38 taxa che mostra l'ipotetica relazione di *Pseudorhinobatos dezigni* e gli altri batoidi. Modificato dall'albero filogenetico proposto da Villalobos-Segura et al. (2019).

avente una chiglia trasversale, e la parte posteriore arrotondata, più stretta e con piccole scanalature. Il collo è abbastanza corto e la base, in vista apicale, è quasi circolare.

6.3. Analisi filogenetica

L'analisi effettuata su 95 caratteri morfologici per 38 taxa ha prodotto sei alberi ugualmente parsimoniosi. L'albero di consenso stretto rappresentato in Fig. 6.25 ha una lunghezza di 190 step (numero di cambiamenti nei caratteri). La ricostruzione filogenetica del taxon studiato è supportata dai seguenti indici (si veda Cap. 5):

CI=0,584

RI=0,847

I batoidi sono un superordine della sottoclasse degli elasmobranchi.

Aschliman (2012) elenca le 8 sinapomorfie che provano che i batoidi sono un gruppo monofiletico. Alcune di queste sinapomorfie sono riportate in Figura 6.26:

- palpebra superiore assente;
- palatoquadrato non articolato al condrocranio;
- pseudoiale presente;
- ultimo ceratobranchiale articolato con lo scapulacoracoide;
- sinarcuale presente;
- soprascapola articolato con la colonna vertebrale;
- cartilagine antorbitale che connette propterigio e capsula nasale;
- rostri levatori e depresso.

Da qui in poi il termine “carattere” è abbreviato per comodità in “car.”.

Nell'albero filogenetico in Figura 6.25, i batoidi si differenziano dagli altri elasmobranchi (nodo A) per il palatoquadrato non articolato al condrocranio (car.2;1), per l'ultimo ceratobranchiale articolato con lo scapulacoracoide (car.4;1), per la presenza di un “labbro” della sinarcuale (car.7;1), per la presenza della cartilagine antorbitale (car.8;1), per l'articolazione tra il secondo ipobranchiale e il basibranchiale (car.26;2), per le cartilagini labiali (car.44; 0 e 1), per la presenza di processi laterali della sinarcuale (car.52;1) e per le pinne di tipo plesodico (car.66;1).

Mentre l'origine monofiletica dei batoidi è supportata da dati morfologici e molecolari, le

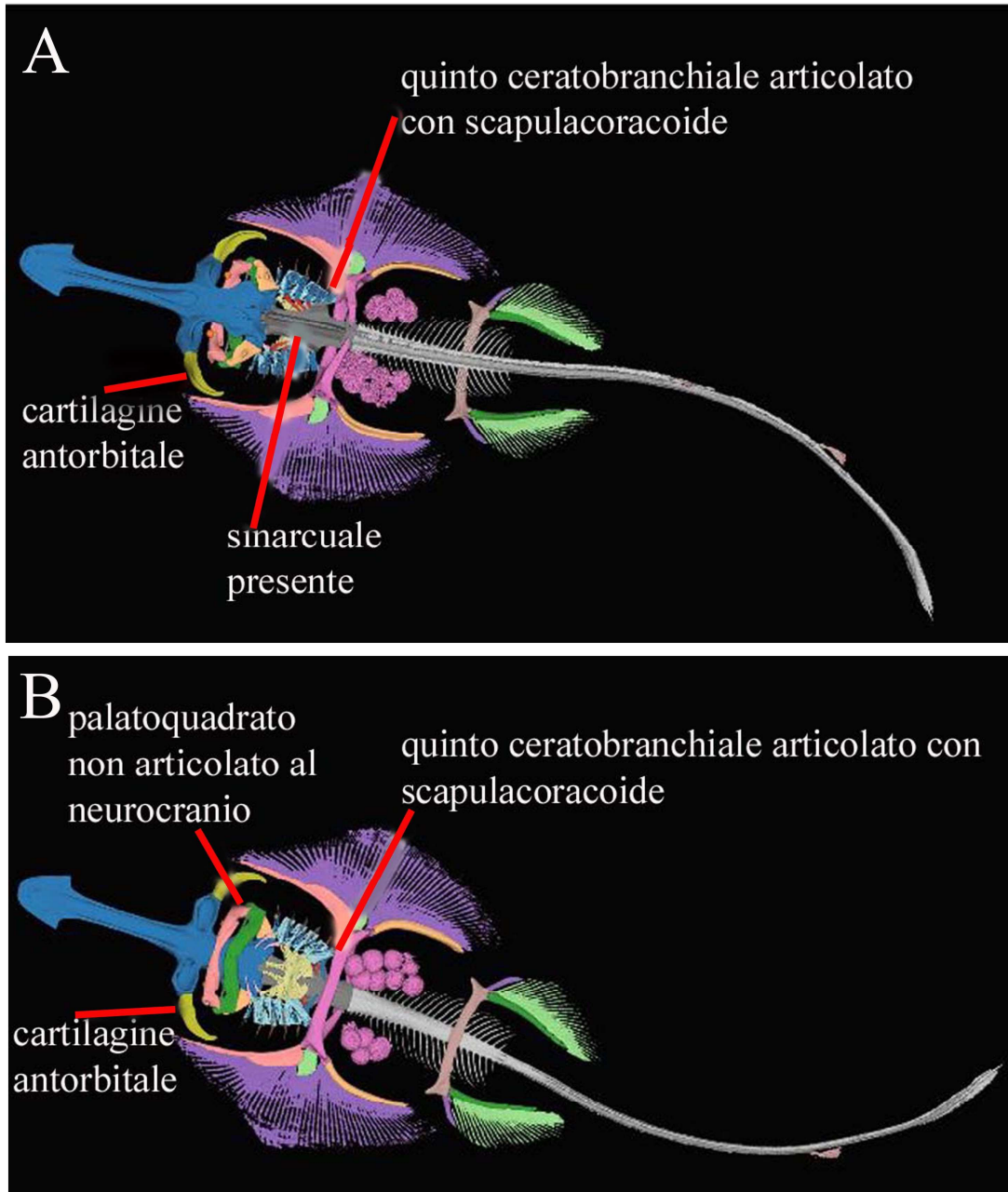


Fig. 6.26. Sinapomorfie che differenziano il superordine Batoidea dagli altri elasmobranchi osservate su una rappresentazione delle parti scheletriche di *Aptychotrema vincentiana*. A) Vista dorsale; B) Vista ventrale. Immagine modificata da www.sharksrays.org.

relazioni tra i vari gruppi al suo interno (ordini e famiglie) sono ancora oggetto di discussione.

Compagno (1973) suddivide i batoidi in quattro ordini: Rajiformes (comprendenti i sottordini Rhinobatidae (pesci chitarra) e Rajidae, Pristiformes (pesci sega), Torpediniformes (razze elettriche) e Myliobatiformes (razze dall'aculeo). Secondo l'autore i batoidi si sarebbero originati da un gruppo di pesci caratterizzato da strutture scheletriche quali una sinarcuale corta, un propterigio corto e non segmentato e dalla mancanza di articolazione tra cartilagine antorbitale e propterigio. In seguito, Compagno (1977) considera invece i torpediniformi il gruppo più basale tra tutti i batoidi. Nel suo cladogramma identifica i torpediniformi come "sister group" di tutti i batoidi, con i pristiformi "sister group" di una tricotomia che include myliobatiformi, 'rinobatoidi' e rajiformi (Compagno, 1977; fig. 15). Egli considera i torpediniformi più basali per la presenza di due caratteri: di ceratoiali ben sviluppati e attaccati da un forte legamento alla iomandibola (condizione primitiva) e il numero di ipobranchiali nell'arco branchiale (quattro paia nei "pesci-chitarra" giurassici, tre in quelli attuali).

L'analisi filogenetica qui elaborata segue quella proposta recentemente da Villalobos-Segura et al. (2019). I batoidi giurassici *Asterodermus*, *Kimmerobatis*, *Belemnobatis* e *Spathobatis*, formano un gruppo monofiletico al nodo B ma le loro relazioni non sono ancora chiare (formano una politomia) (Fig. 6.25). Essi sono il sister group di tutti gli altri batoidi e si differenziano per la presenza di appendici rostrali (car.30;1), per l'assenza dei processi preorbitali (car.35;1), per i centri vertebrali che si estendono per l'intera lunghezza della sinarcuale (car.82;0) e per il propterigio e mesopterigio di forma simile (car.93; 1). L'analisi filogenetica qui proposta si discosta significativamente da quelle di Cleason et al. (2013), dove il genere *Spathobatis* risulta essere sister group di *Pristis*, a sua volta sister group dei torpediniformi e degli altri batoidi, e Underwood & Cleason (2017), che ponevano i torpediniformi sister group dei batoidi giurassici, a loro volta sister group dei batoidi rimanenti. Il nodo C rappresenta i caratteri che accomunano tutti i rhinopristiformi, rajiformi, torpediniformi e myliobatiformi attuali e fossili, ovvero la presenza di una soprascapola calcificata (car.6;1), i ceratoiali ridotti (car. 50;1), il primo radiale leggermente espanso, articolato con diversi segmenti con andamento parallelo (car.68;1) e l'assenza della proiezione del secondo ipobranchiale (car.88;1).

Il nodo M include i cladi dei rajiformi, dei torpediniformi e dei myliobatiformi che condividono come carattere la proiezione anteriore del secondo ipobranchiale (car.89;0 & 1).

Il nodo N rappresenta il clade dei rajiformi. Nishida (1990) ritiene che la monofilia dei

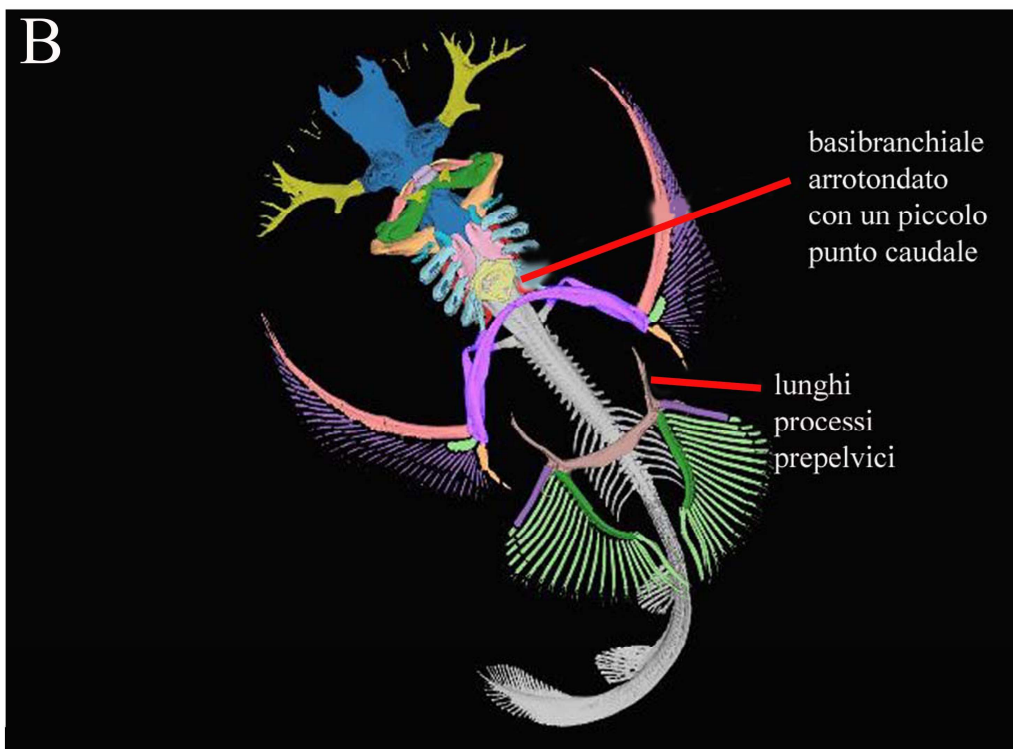
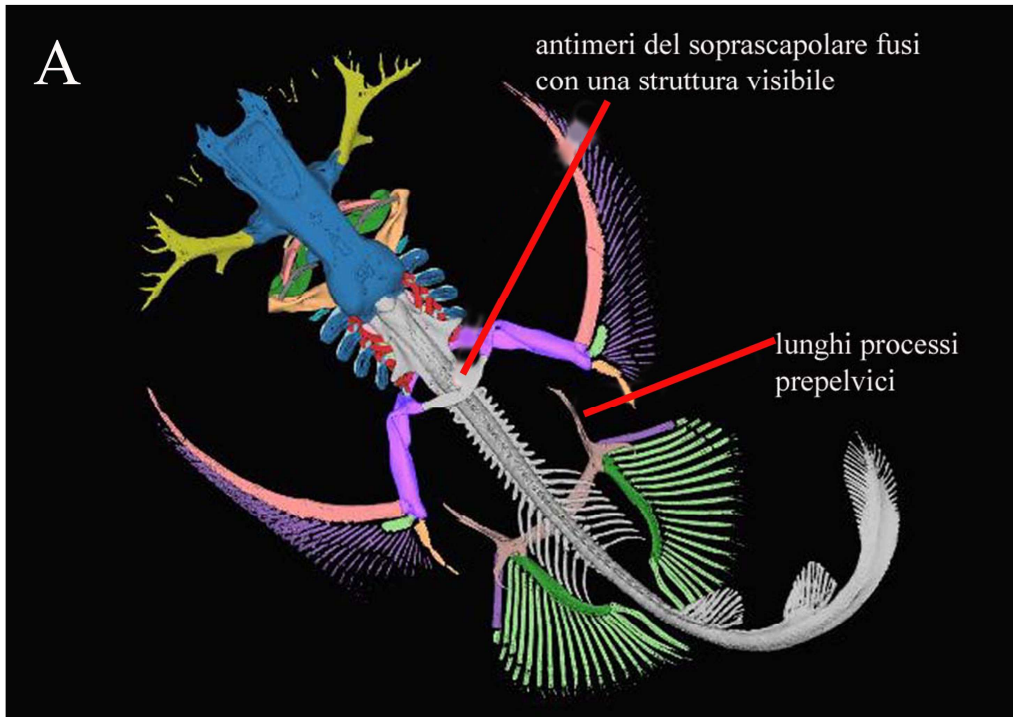


Fig. 6.27. Sinapomorfie che differenziano l'ordine dei torpediniformi dagli altri batoidi indicate su una rappresentazione delle parti scheletriche di *Narcine brasiliensis*. A) Vista dorsale; B) Vista ventrale. Immagine modificata da www.sharksrays.org.

Rajiformes sarebbe supportata dalle seguenti sinapomorfie riportate da Bigelow & Schroeder (1953), Compagno (1977), Hemstra & Smith (1980) e Maisey (1984):

- propterigio pettorale anteriormente allungato e più largo del mesopterigio;
- vertebre anteriori fuse, formanti una sinarcuale ben sviluppata;
- cartilagine antorbitale presente;
- perdita dell'articolazione tra palatoquadrato e condrocranio;
- processi scapolari articolati o fusi alle vertebre;
- barra pseudoioidea presente;
- palpebre superiori assenti;
- aperture branchiali poste interamente sulla superficie ventrale del corpo;
- pinna pettorale che si origina anteriormente alle aperture brachiali;
- presenza di "depressor rostri".

In questa analisi i rajiformi si caratterizzano per il secondo ipobranchiale fuso con il basibranchiale (car.26;1) e per il soprascapolare fuso medialmente con la sinarcuale (car.51;2).

Il nodo Q include diversi cladi (non tutti a livello di ordine): torpediniformi, platyrhinidi, zanobatidi e myliobatiformi, che condividono una cartilagine antorbitale ben sviluppata, di forma varia e con linee irregolari (car. 9;1), un clasper corto (car.70;0) e l'origine separata del coracoiomandibolare (car 80;1).

Il nodo R supporta l'ordine dei torpediniformi. La loro origine monofiletica è riconosciuta da McEachran et al (1996), McEachran & Aschliman (2004), Aschliman et al (2012) e Claeson (2014) ed è confermata e supportata dalla presenza delle seguenti sinapomorfie (Fig. 6.27):

- presenza di organi elettrici;
- assenza di denticoli dermali o spine;
- processi iliaci dritti;
- lunghi processi prepelvici;
- antimeri del soprascapolare fusi con una sutura visibile;
- basibranchiale arrotondato con un piccolo punto caudale.

In questa analisi i torpediniformi si differenziano dagli altri batoidi per l'assenza di scaglie placoidi (car.15;1), per le capsule nasali espanse ventrolateralmente (car.34;1), per l'assenza di una cresta sopraorbitale (car 36;1), per i processi orbitali ridotti (car.38,1), per il basiale

assente (car.48;0), per il soprascapolare non articolato o fuso alla colonna vertebrale (car.51;0), per i processi scapolari lunghi (car.56;1), per i condili dello scapulacoracoide non orizzontali (car.58;1), per lo *spiracularis* diviso (car.78;1), per la presenza di organi elettrici branchiali (car.94;1) e per la presenza di processi laterali prepelvici (car.95;1).

Il nodo S include le famiglie Platyrrhinidae (*Britobatos*, *Platyrrhina* e *Platyrrhinoidis*) e Zanobatidae (*Zanobatus*) che sono successivi sister group dell'ordine Myliobatiformes.

La famiglia Platyrrhinidae si colloca è un clade (nodo T) i cui rappresentanti si caratterizzano per la presenza di cartilagini labiali (car.44;0), per processi a forma di corno sul margine anteriore delle capsule nasali (car.83;1), per la presenza di file parallele di grossi denticoli (car.84;1), per la presenza di uvule differenziate sui denti (car.87;1).

Il nodo U include la famiglia Zanobatidae e l'ordine Myliobatiformes. La famiglia Zanobatidae si caratterizza per la cartilagine antorbitale ridotta, di forma triangolare e con bordi regolari (car.9;2), per l'assenza della cartilagine rostrale (car.27;0), per la presenza del legamento tra iomandibola e cartilagine di Meckel (car.46;1), per il mesocondilo sostituito da una cresta (car.59;3), per la sezione prossimale del propterigio estesa fino a dietro il procondilo (car.62;1), per la barra puboischidica stretta, da moderatamente a fortemente arcuata, senza distinti processi laterali (car.67;1), per il margine dorsale del clasper con una flangia mediana (car.71;1), per la cartilagine ventrale terminale piegata ventralmente lungo il suo asse per formare una flangia convessa (car.73;2), per l'articolazione tra soprascapola e scapola di tipo "ball socket" (car.86;3).

In questa analisi l'ordine Myliobatiformes (nodo V) si differenzia dagli altri cladi per l'aculeo velenifero dentellato dentellata (car.14;1), per l'assenza di scaglie placoidi (car.15; 0), per la presenza di un loop infraorbitale dei canali infraorbitali e suborbitali (car.19;1), per la presenza di loop scapolari nei canali scapolari (car.24;1), per gli ipobranchiali ridotti (car.25;1), per le capsule nasali espanse ventrolateralmente (car.34;1), per i processi postorbitali ampi e a forma di piattaforma (car.38;2), per il soprascapolare fuso medialmente e lateralmente alla sinarcuale (car.51;3), per la presenza di una seconda sinarcuale (car.55;1).

Nishida (1990) considera quest'ultimo ordine monofiletico per la barra pseudoioide ventrale fusa con il primo ceratobranchiale, per l'assenza dei muscoli levatori rostrali, per la presenza di un condilo per l'articolazione tra sinarcuale e cartilagine scapolare e infine per la presenza di una seconda sinarcuale.

Il clade dei Rhinopristiformi è rappresentato al nodo D nella nostra figura.

L'istituzione di quest'ordine, basato su dati ottenuti da analisi molecolari è recente (Naylor et al. 2012) e ad esso appartengono 5 famiglie: la famiglia Pristidae, Rhinidae, Rhinobatidae, Glaucostegidae e Trygonorrhinidae (Fig. 6.28).

Prima del lavoro di Naylor et al. (2012) i membri di queste diverse famiglie erano tutti inclusi nella famiglia Rhinobatidae. Secondo Norman (1926), i tipici “rhinobatidi” (Fig. 6.29) hanno la cartilagine antorbitale articolata con il propterigio, sono caratterizzati da due larghe pinne dorsali la cui anteriore è situata a distanza dall'estremità della coda, da pinne pelviche non dentellate, da radiali piuttosto numerosi, semplici, corti e che non si estendono fino al bordo della pinna, e infine da un muso “non armato” dei grossi “denti” rostrali dei pesci sega. Ma Norman (1926) includeva in questa famiglia anche platyrhinidi e zanobatidi.

Compagno (1977), Nishida (1990), McEachran et al. (1996) considerano i rhinobatoidi polifiletici. Nishida (1990) ritiene i generi *Rhynchobatus* e *Rhina* sister group di tutti gli altri batoidi eccetto i pristidi, sulla base di tre caratteri peculiari del gruppo (Fig. 6.30): il propterigio con i suoi radiali che non raggiunge le capsule nasali, l'angolo posteriore della pinna pettorale che non raggiunge il margine anteriore delle pinne pelviche e la pinna caudale con lobi dorsali e ventrali pronunciati. McEachran et al. (1996) colloca invece i rhinobatidi in un clade a sé stante assieme ai rajidi.

Secondo McEachran & Aschliman (2004), il clade Rhinobatidae sarebbe supportato da un'articolazione diretta di diversi radiali con lo scapulacoracoide posteriormente al mesocondilo, dalla perdita delle cartilagini labiali, dal procondilo più vicino al mesocondilo e dalla cartilagine antorbitale che connette capsule nasali e propterigio.

Anche in Aschliman et al. (2012) i rhinopristiformi, considerati ancora appartenenti all'ordine dei rajiformi, sono parte di in una politomia comprendente *Pristis*, *Rhynchobatus*, *Rhina*, *Rhinobatos*, *Zapteryx* e *Trygonorrhina*.

Neppure Villalobos-Segura et al. (2019) sono riusciti a trovare sinapomorfie esclusive per definire i Rhinopristiformi, anche se in questo studio il clade è supportato dall'allungamento dello scapulacoracoide tra mesocondilo e metacondilo con articolazione diretta di alcuni radiali con lo scapulacoracoide (Fig. 6.30, 6.31).

Nell'albero filogenetico qui proposto (Fig. 6.25), i rhinopristiformi (nodo D) si caratterizzano

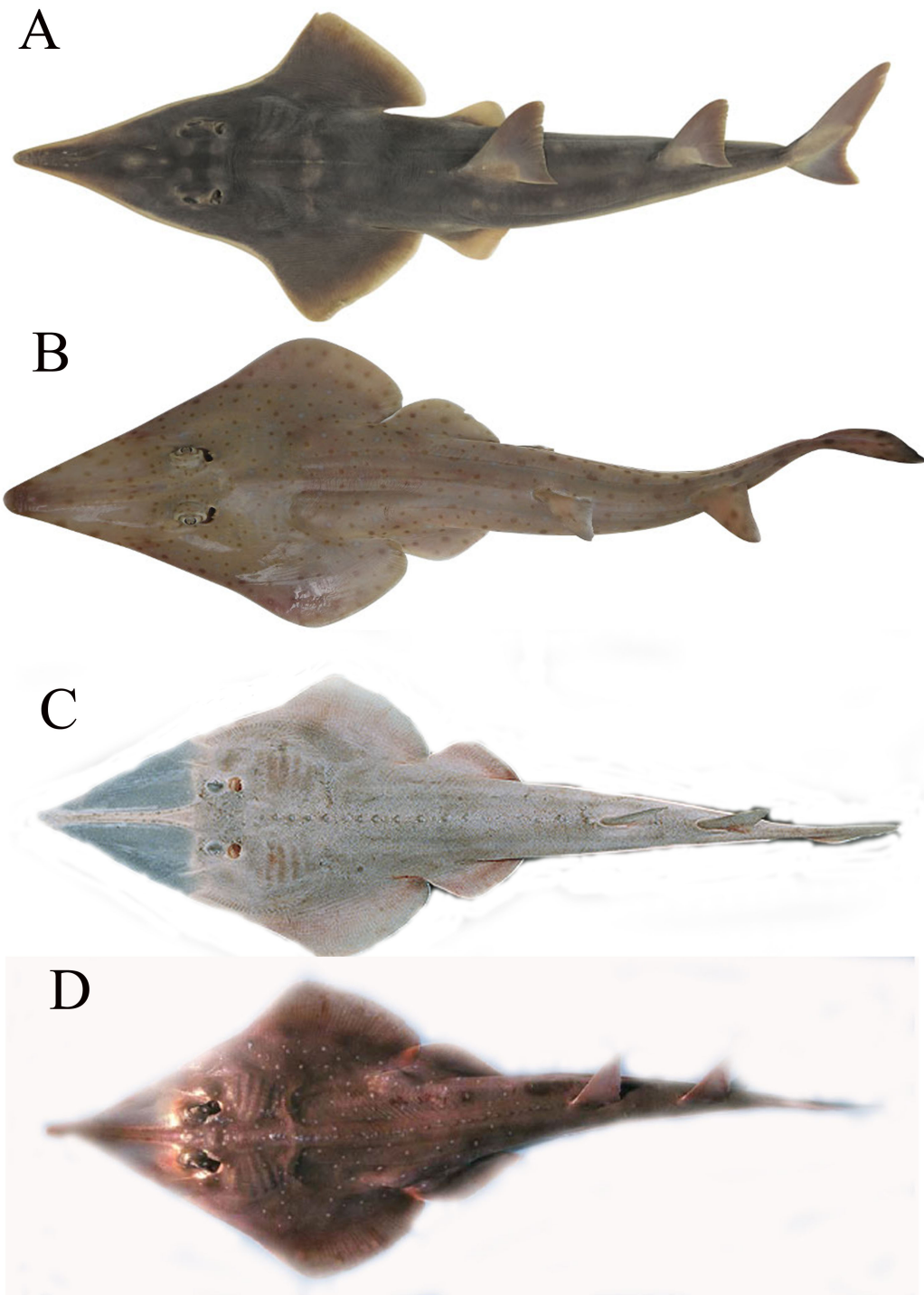


Fig. 6.28. Batoidi attuali appartenenti all'ordine Rhinopristiformes. A) *Rhynchobatus cooki* (famiglia Rhinidae). Modificata da Last et al. (2016a). B) *Rhinobatos manai* (famiglia Rhinobatidae). Modificata da White et al. (2016). C) *Glaucostegus granulatus* (famiglia Glaucostegidae). Modificata da www.fish-base.org. D) *Aptychotrema timorensis* (famiglia Trygonorrhinidae). Modificata da Last et al. (2004).

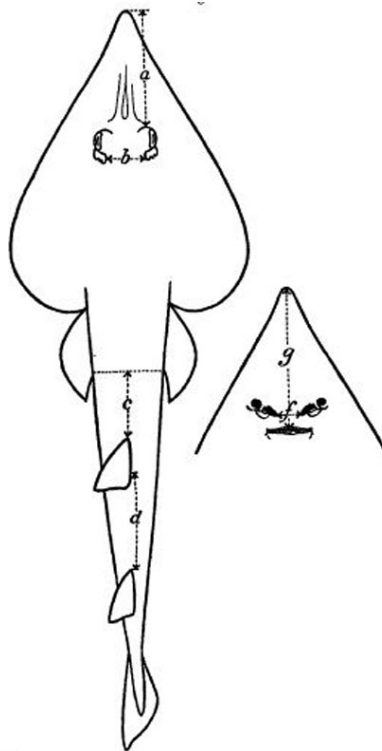


Fig. 6.29. Figura rappresentativa del tipico “rhinobatoide”. Abbreviazioni: a, lunghezza preorbitale del muso; b, distanza tra gli spiracoli; c, distanza tra l'origine della prima pinna dorsale e la base delle pinne pelviche; d, distanza tra le due pinne dorsali; f, distanza tra le narici; g, lunghezza preorale del muso. Modificata da Norman (1926).

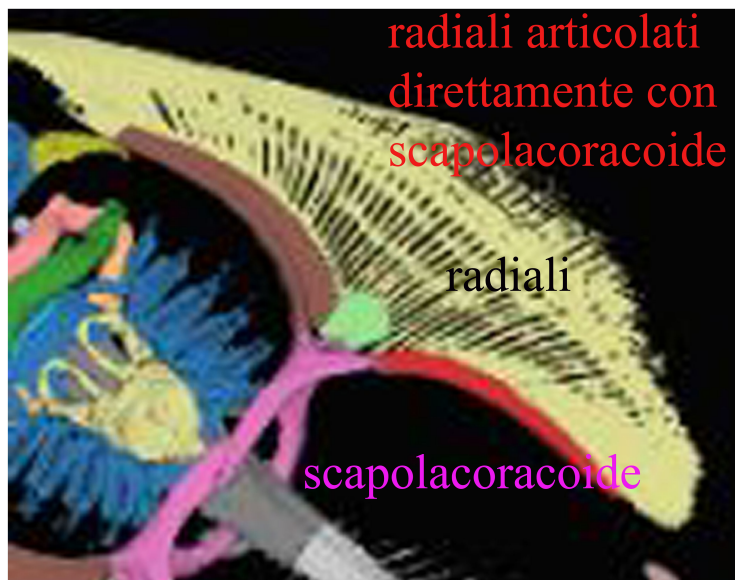


Fig. 6.30. Elementi scheletrici del genere *Rhynchobatus* indicati su *Rhynchobatus springeri*. Tali elementi, secondo Nishida (1990), permettono di considerare i Rhinidae “sister group” di tutti gli altri batoidi. Modificata da www.sharksrays.org.

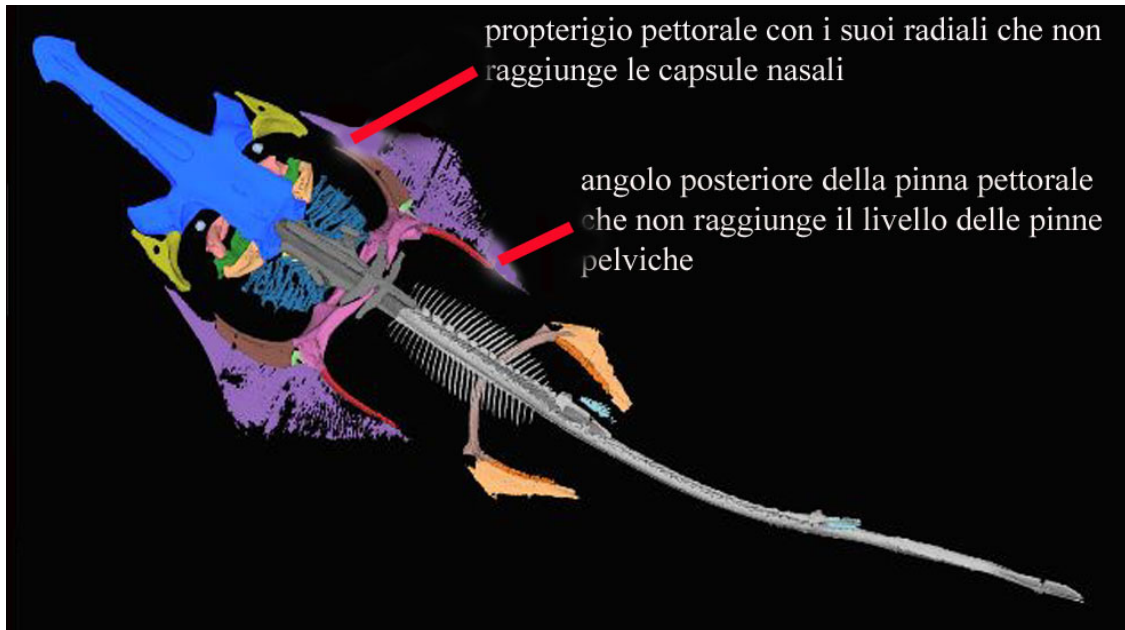


Fig. 6.31. Caratteri che in Villalobos-Segura et al. (2019) supportano il clade dei Rhinopristiformes. Modificata da www.sharksrays.org.

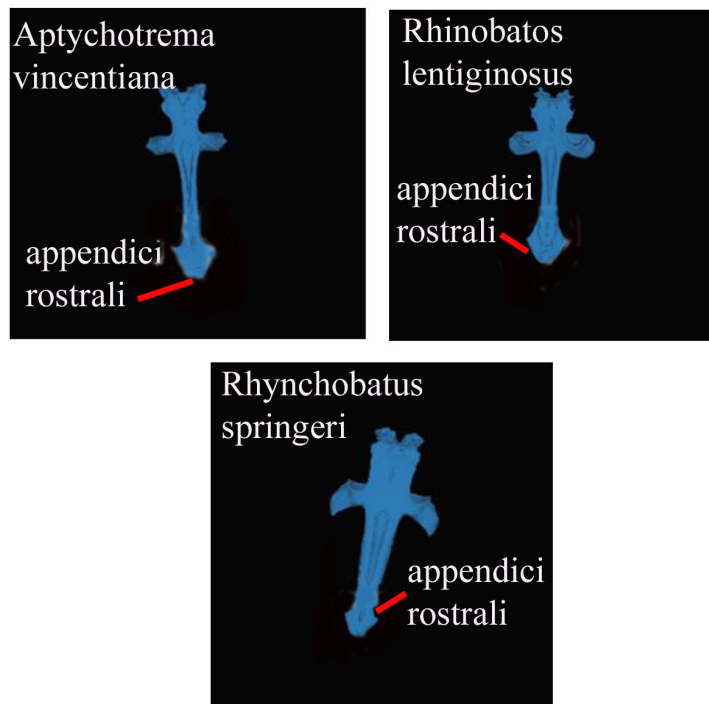


Fig. 6.32. Carattere (appendice rostrale) che supporta il clade dei generi *Trygonorrhina*, *Rhinobatos*, *Rhynchobatus*, *Rhina* e *Glaucostegus* nell'ipotesi filogenetica di questo lavoro. Modificata da www.sharksrays.org.

per lo scapulacoracoide allungato tra mesocondilo e metacondilo (car.59;1) con alcuni radiali articolati direttamente allo scapulacoracoide (car.63;1). *Pristis* (nodo E) è “sister group” degli altri Rhinopristiformes per via delle pinne pari aplesodiche (car.66;0), per il coracoiomandibulare avente origine separata (car. 80,1) e per la presenza di denticoli dermali rostrali (car.90;1).

Il nodo F comprende i trygonorrhinidi, i glaucostegidi, i rhinobatidi e i rhinidi che si caratterizzano per la presenza di appendici rostrali (car.30;1) (Fig. 6.32), per i centri vertebrali che raggiungono la metà della lunghezza della sinarcuale (car.82,1), ad eccezione di *Aptychotrema* (car. 82,2).

Dal nodo F si arriva al nodo H, a cui si collega il genere *Glaucostegus*, *Rhinobatos*, *Rhina* e *Rhynchobatus*, caratterizzati dalla presenza delle cartilagini labiali (car.44;0), e poi al nodo I, in cui i cladi dei generi *Rhinobatos*, *Rhina* e *Rhynchobatus* si caratterizzano per la presenza di uvule laterali differenziate sui denti (car.87;1). Il genere *Rhinobatos* si differenzia dai membri della famiglia Rhinidae (nodo L) per il propterigio esteso fino al margine anteriore del disco.

Il nodo L comprende il clade della famiglia Rhinidae, caratterizzata dalla presenza di un processo a forma di corno sul margine anteriore delle capsule nasali (car.83;1); il genere *Rhina* si differenzia per l'assenza del canale addominale nella barra coracoide (car.22;0).

L'ultimo gruppo qui descritto è quello dei trygonorrhinidi (nodo G). Gli attuali trygonorrhinidi, ovvero *Aptychotrema*, *Trygonorrhina*, *Zapteryx* risultano in una politomia con *Pseudorhinobatos dezigni*, e tutti questi taxa sono caratterizzati da un canale addominale della barra coracoide poroso (car.23,1), da un propterigio che si estende fino al margine anteriore del disco (car.60;1), dalla presenza di arcualia dorsalis (car.81,1) e dall'articolazione tra soprascapola e scapola crenata e lunga (car.86;2).

Pseudorhinobatos dezigni si differenzia dagli attuali trygonorrhinidi per una barra puboischiadica stretta e moderatamente arcuata, senza distinti processi laterali.

7. DISCUSSIONE

7.1. Confronto tra *Pseudorhinobatos dezigni* e altri generi affini

Per il confronto tra *Pseudorhinobatos dezigni* e i rhinopristiformi attuali sono state prese in considerazione le variazioni di caratteri riportati in Tabella 7.1.

Le dimensioni di *Pseudorhinobatos dezigni* rientrano nel range dimensionale dei generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos*, *Pseudobatos*) e ai generi *Aptychotrema* e *Zapteryx*. Il disco è lungo 1,17 volte la sua larghezza; questo valore rientra nel range dei generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos*, *Pseudobatos*; Tab. 7.1).

Il muso presenta un angolo di 60 gradi, rientrando negli intervalli dei generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos*, *Pseudobatos*) ed il genere *Aptychotrema*. La lunghezza del muso è 4,2 volte la lunghezza delle orbite, valore riscontrabile nei generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos*, *Pseudobatos*) e al genere *Rhynchobatus* (Tab. 7.1).

La lunghezza delle orbite è la stessa dello spazio interorbitale, come nei generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos*, *Pseudobatos*).

La lunghezza delle narici è 1,2 volte lo spazio internasale, come nei generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos*, *Pseudobatos*).

La coda è lunga 1,2 volte la lunghezza del disco, valore rientrante nei range dei generi *Rhinobatos*, *Pseudobatos*, *Glaucostegus* e *Aptychotrema* (Tab. 7.1).

Il numero di radiali, dei centri vertebrali e delle lamelle nasali non è invece utilizzabile per il confronto tra il reperto in esame e i rhinopristiformi attuali in quanto alcuni di questi caratteri non sono disponibili per i taxa considerati o difficili da definire in *Pseudorhinobatos dezigni*.

In definitiva, su 10 caratteri presi in considerazione, 3 non sono utilizzabili; dei 7 rimasti *Pseudorhinobatos dezigni* ne condivide 7 con i generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos*, *Pseudobatos*), 3 con il genere *Aptychotrema*, 1 con il genere *Rhynchobatus* e 1 con con il genere *Zapteryx*.

In Herman et al. (1997) sono riportate le morfologie dentali di alcuni generi appartenenti all'ordine dei rhinopristiformi (Fig. 7.1), in particolare dei generi *Rhina*, *Rhynchobatus*, *Rhinobatos*, *Trygonorrhina*, *Aptychotrema* e *Zapteryx*. Confrontandoli con il dente isolato di *Pseudorhinobatos dezigni*, si nota tale dente differisce da quello dei generi *Rhina* e *Rhynchobatus* per l'assenza di ornamentazioni sulla corona in vista occlusale, da quello del genere *Aptychotrema* per l'assenza di cuspidi e per l'uvula centrale poco sviluppata, e infine

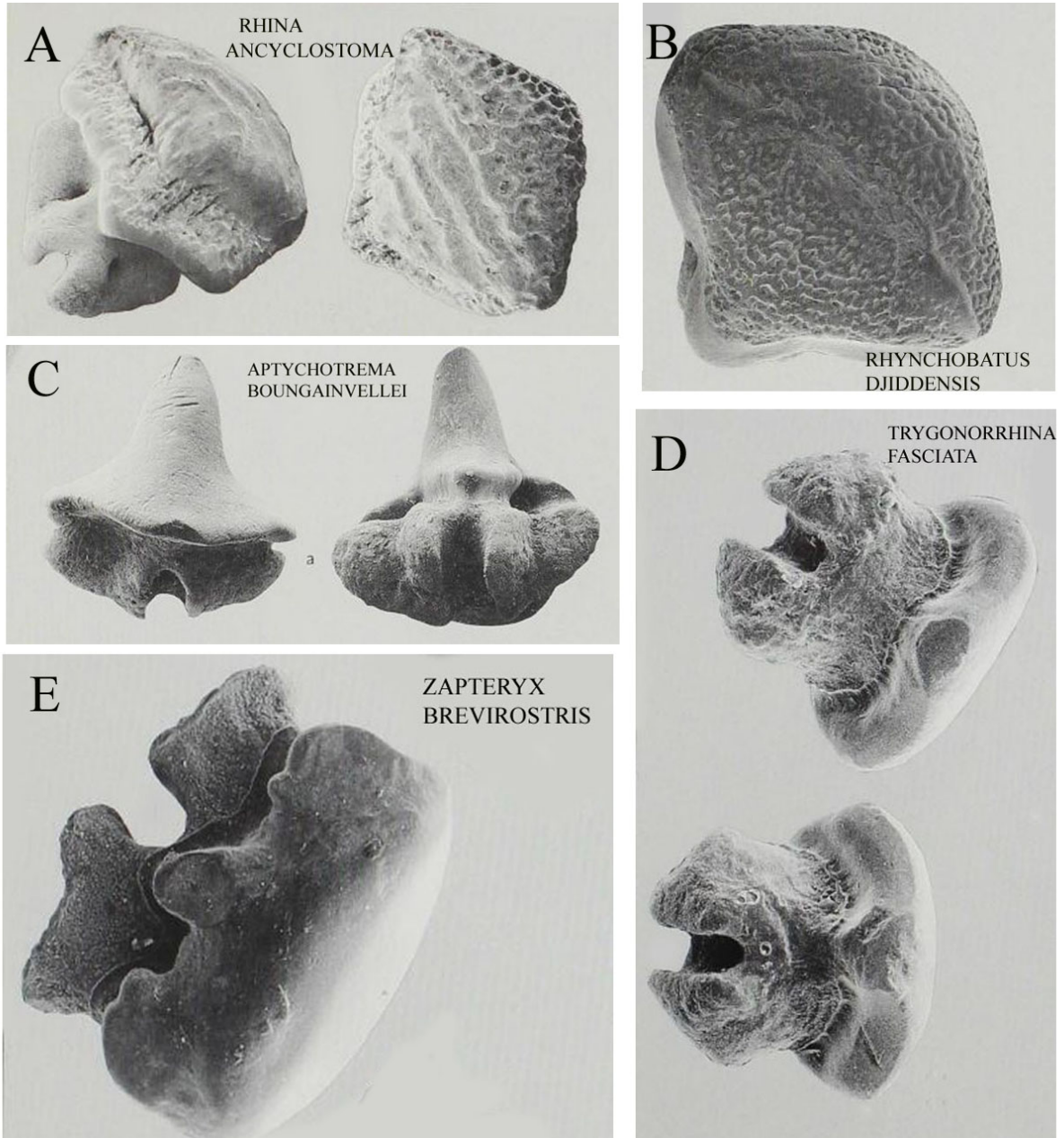


Fig. 7.1. Denti isolati di rhinopristiformi attuali. Da Herman et al (1997).

	RHINIDAE			RHINOBATIDAE			GLAUCOSTEGIDAE		TRYGONORRHINIDAE			<i>Pseudorhinobatos designi</i>	Taxa con cui <i>P. designi</i> condivide il carattere indicato
	<i>Rhina</i>	<i>Rhynchobatus</i>	<i>Rhynchorhina</i>	<i>Acrotorobatus</i>	<i>Rhinobatos</i>	<i>Pseudobatus</i>	<i>Glaucostegus</i>	<i>Aptichotrema</i>	<i>Trygonorrhina</i>	<i>Zapteryx</i>			
CARATTERI	270 cm TL	82-310 cm TL	224 cm TL	60-140 cm TL	60-127 cm TL	70-170 cm TL	93-300 cm TL	58 a 120 cm TL	120 a 146 cm TL	66-97 cm TL	76 cm	FAM.RHINOBATIDAE+APTYCHOTREMA+ZAPTERYX	
LUNGHEZZA MASSIMA	NO DATA	-	NO DATA	1,1-1,4	1,1-1,4	1,1 a 1,4	1,2 a 1,5	1,3	più lungo che ampio	disco 42-50% TL	1,17	FAM.RHINOBATIDAE	
Lunghezza del disco vs larghezza	NO DATA	NO DATA	NO DATA	60-95	60-68	55-66	46 a 80	52-64	110	80-108	60	FAM.RHINOBATIDAE+APTYCHOTREMA	
Angolo del muso	NO DATA	NO DATA	NO DATA	2,8-4,7	3,1-5	3,5-5,5	5-16	5,1-7,6	2,8-4,2	2,1-4	4,2	FAM.RHINOBATIDAE+RHYNCHOBATUS	
Lunghezza delle orbite vs lunghezza rostrale o lunghezza del muso	NO DATA	DA 3,4 A 6,4	NO DATA	0,9-1,4	0,8-1,5	1-1,6	1,5-3,8	1,1-1,2	1,5	1,9-2,5	1	FAM.RHINOBATIDAE	
Lunghezza delle orbite vs spazio interorbitale	NO DATA	NO DATA	NO DATA	1-1,5	1-1,7	narici più lunghe dello spazio internasale	1-1,9	1	NASAL CURTAIN	NO DATA	1,1	FAM.RHINOBATIDAE	
Lunghezza delle narici vs spazio internasale	1	NO DATA	1>2	1,3-1,8	1,2-1,7	1,2 a 1,7	1-2	1 a 1,4	1,3-1,4		1,2	RHINOBATOS+PSEUDOBATOS+GLAUCOSTEGUS+APTYCHOTREMA	
Lunghezza della coda vs lunghezza del disco	coda più lunga del disco	-	NO DATA	63-76	59-73	NO DATA	68-73	NO DATA	NO DATA	NO DATA	84	few data	
Radiali delle pinne pettorali	NO DATA	NO DATA	NO DATA	173-221	161-203	NO DATA	198-212	165-172	NO DATA	NO DATA	>81	few data	
Centri vertebrali totali	NO DATA	99-183	NO DATA	40-42	51-59	NO DATA	50-94	NO DATA	NO DATA	NO DATA	42	few data	
Lamelle nasali	NO DATA	NO DATA	NO DATA										

Tab. 7.1. Confronto morfometrico tra *Pseudorhinobatos designi* e *Rhinopristiformes* attuali. Dati da Last et al. (2016c).

da quelli dei generi *Trygonorrhina* e *Zapteryx* per la presenza del foramen mesiale e distale sui lati della protuberanza centrale. La morfologia dentale di *P. deznigi* corrisponde a quella della femmina del genere *Rhinobatos* così come descritta da Herman et al. (1997): “la corona è bassa, con una chiglia debolmente arcuata, la quale è dritta in vista occlusale. La chiglia divide la corona in una parte esterna debolmente convessa, con il bordo esterno debolmente arcuato esteriormente, e una parte interna trilobate con uvule laterali poco sviluppate e un'uvula centrale ben sviluppata. Ornamentazioni interne ed esterne assenti. La radice è relativamente bassa e situata a metà della base della corona in vista basale. Un grande foramen è localizzato più o meno al centro di una scanalatura profonda mediale. Sono presenti due piccoli foramina mesiale e distale su ogni lato della uvula centrale, lungo la giunzione tra corona e radice.”

Il dente isolato di *Pseudorhinobatos deznigi* è stato confrontato con i denti di altri rhinobatidi eocenici, in particolare di *R. bruxelliensis* (Cappetta 1976), *R. auribatensis* (Adnet et al 2006), *R. sterbauti* (Case et al 1996), e tutti i differiscono per morfologia e proporzioni delle strutture dal dente di “*Rhinobatos*” *deznigi*.

Il dente *Pseudorhinobatos deznigi* in vista linguale mostra un'uvula centrale ben sviluppata e due uvule laterali più corte e leggermente divergenti, (più corte rispetto a *Rhinobatos bruxelliensis*), più due foramina ai lati della radice. In vista labiale si nota come sia più spessa la radice rispetto alla corona. In vista occlusale è visibile una chiglia trasversale che separa una parte più convessa da una parte meno convessa. In vista basale è visibile una radice bilobata, suddivisa in due parti triangolari da un solco mediano nel quale è presente un foramen centrale. La vascolarizzazione è “holaulacorhizid”.

In definitiva si può concludere che dal momento che la morfologia dei denti di *Pseudorhinobatos deznigi* è unica rispetto quella di altri rhinobatidi eocenici, esso si può considerare una specie valida.

Visto che “*Rhinobatos*” *deznigi* non è attribuibile a nessuno dei generi di Trygonorrhinidae finora noti, nel presente lavoro si è deciso di proporre l'istituzione del nuovo genere *Pseudorhinobatos* (si veda par. 6.1).

8. CONCLUSIONI

“*Rhinobatos*” *dezigni* Heckel, originariamente attribuito a *Trygonorrhina*, conservato in impronta e controimpronta (NHMW 1853.XXVII.4), proviene dalle laminiti ypresiane del Monte Postale e, assieme ad altri reperti di Bolca, è stato donato dal Barone Achille De Zigno alla Corte Reale di Vienna nel 1853 in seguito al fallito attentato in cui rimase coinvolto l'imperatore Francesco Giuseppe I. Nel fossile sono conservati elementi del condrocraio, dell'arco branchiale, ioideo e mandibolare, dei cinti pettorale e pubico, della colonna vertebrale e di buona parte della copertura di scaglie dermiche. L'esame agli UV ha confermato la genuinità del reperto, del quale sono stati solamente incollati i vari frammenti staccatisi probabilmente durante l'estrazione delle lastre. Per chiarire l'attribuzione generica di “*Rhinobatos*” *dezigni*, sono stati usati 95 caratteri morfologici utilizzati per costruire una matrice su cui basare l'analisi filogenetica del taxon. Il reperto rientra in una politomia contenente i generi appartenenti alla famiglia Trygonorrhinidae (*Aptychotrema*, *Trygonorrhina* e *Zapteryx*). Successivamente è stato effettuato un confronto tra le morfologie esterne del reperto in esame e quelle dei rhinobatidi attuali che ha evidenziato delle forti similitudini tra “*Rhinobatos*” *dezigni* ed i generi appartenenti alla famiglia Rhinobatidae (*Acroteriobatus*, *Rhinobatos* e *Pseudobatos*). Il confronto tra NHMW 1853.XXVII.4 e rhinobatoidi attuali e fossili ha confermato la stretta somiglianza delle morfologie dentali di “*Rhinobatos*” *dezigni* con quelle degli individui di sesso femminile del genere *Rhinobatos*, evidenziando nel contempo la differenza tra questo dente e quelli di altri rhinobatoidi eocenici. In definitiva, vista la collocazione del taxon di Heckel nella famiglia Trygonorrhinidae e vista la combinazione unica di caratteri morfologici esterni e morfologia dentale, si propone qui di attribuire il reperto in esame a un nuovo genere, *Pseudorhinobatos*, per la sua solo apparente somiglianza col genere “*Rhinobatos*”. Il presente lavoro, a cui seguirà la revisione dell'altro rhinopriforme di Bolca, “*Rhinobatos*” *primaevus*, contribuirà a costruire un primo tassello utile per una moderna e dettagliata analisi morfologica e filogenetica dei rappresentanti cenozoici dell'ordine.

BIBLIOGRAFIA

- Adnet C., 2006. Nouvelles faunes de selaciens (Elasmobranchii, Neoselachii) de l'Eocene moyen des Landes (Sud-Ovest, France). Implication dans la connaissance des communautés d'eaux profondes. *Palaeo Ichthyologica* 10: 1-128.
- Agassiz, J.L.R. 1835-1844. Recherches sur les poissons fossiles. *Imprimerie Petitpierre, Neuchatel*. 5 volumi di testo e 5 volumi di pagine.
- Agnini C., Fornaciari E., Raffi I., Catanzariti R., Palike H., Backman J., Rio D., 2014. Biozonation and biochronology of Paleogene calcareous nannofossils from low and middle latitudes: *Newsletters on Stratigraphy* 47: 131-181.
- Amalfitano J., Giusberti L., Dalla Vecchia F.M., Kriwet J., 2017. First skeletal remains of the giant sawfish *Onchosaurus* (Neoselachii, Sclerorhynchiformes) from the Upper Cretaceous of northeastern Italy. *Cretaceous Research* 69: 124-135.
- Amalfitano J., Giusberti L., Fornaciari E., Carnevale G., 2019. The long-snouted bony fish "*Protosphyraena*" *stebbingi* Woodward, 1909 from the Upper Cretaceous of northeastern Italy. *Cretaceous Research* 100: 51-60.
- Aschliman N.C., Claeson K.M., McEachran J.D., 2012. Phylogeny of Batoidea. *Biology of Sharks and Their Relatives*. CRC press, pp. 57-94.
- Bannikov A.F., 2004. Eocottidae, a new family of perciform fishes (Teleostei) from the Eocene of northern Italy (Bolca). *Studi e ricerche sui Giacimenti Terziari di Bolca*, 10:17-35.
- Bassani F., 1897. Aggiunte all'ittiofauna Eocenica dei Monti Bolca e Postale. *Palaeontographica Italica* 3: 77-88.
- Bigelow H.B. & Schroeder W.C., 1953. New and little known sharks from the Atlantic and the Gulf of Mexico. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 109(3): 213-276.
- Bizzarini F., 2013. Achille De Zigno paleontologo dei vertebrati. In Roghi, G., Fornasiero, M., Lonigo, A. (eds), Achille De Zigno. Impegno civico e attività scientifica. University Press, Padova, pp. 123-135.
- Blot J., 1980. La faune ichthyologique des gisements du Monte Bolca (Province de Verone, Italie). Catalogue systematique présentant l'état actuel des 160 recherches concernant cette faune. *Bulletin du Musèum national d'histoire naturelle Paris* 2: 339-396.
- Bosellini A. (1989). Dynamics of Tethyan carbonate platforms. In Crevello P.D., Wilson J.L., Sarg J.F. & Read J.F. (eds), Controls on Carbonate Platform and Basin Platform. *S.E.P.M. Special Publication* 44: 3-13.
- Brito P.M., Leal M.E.C., Gallo V., 2013. A new Lower Cretaceous guitarfishes (Chondrichyes, Batoidea) from the Santana Formation, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia* 75: 1-13.
- Brito P.M. & Dutheil D.B., 2004. A preliminary systematic analysis of Cretaceous guitarfishes from Lebanon. In Arratia G. & Tintori A. (eds) *Mesozoic fishes* 3, Munchen: F. Pfeil-Verlag, pp. 101-109.

- Brito P.M. & Seret B., 1996. The new genus *Iansan* (Chondrichthyes, Rhinobatoidea) from the Early Cretaceous of Brazil and its phylogenetic relationships. In Arratia G. & Viohl G. (eds) *Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology*, Munchen F. Pfeil-Verlag, pp. 47-62.
- Cappetta H., 1975. Les Sèlaciens èocènes du Monte Bolca. I-Les Carcharhinidae. *Studi e Ricerche sui Giacimenti terziari di Bolca* 2: 279-305.
- Cappetta H., 1976. Sèlaciens nouveaux du London Clay de l'Essex (Yprèsien du Bassin de Londres). *Geobios* 9 (5): 551-575.
- Cappetta H., 2012. Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. Volume 3E. 512 pp.
- Carnevale G., Bannikov A.F., Marramà G., Tyler T.C., Zorzin R., 2014. The Pesciara-Monte Postale *Fossil-Lagerstätte*. Fishes and other vertebrates. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World*. *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 37-63.
- Carvalho de M.R., 2004. A late Cretaceous thornback ray from southern Italy, with a phylogenetic reappraisal of the Platyrrhinidae (Chondrichthyes: Batoidea). In G. Arratia & Tintori A. (eds) *Mesozoic fishes 3-systematics, paleoenvironments and biodiversity*, Munchen: F. Pfeil-Verlag, pp. 75-100.
- Carvalho M.R. de, 2010. Morphology and phylogenetic relationships of the giant electric ray from the Eocene of Monte Bolca, Italy (Chondrichthyes: Torpediniformes). In Elliot D.K., Maisey J.G., Yu X. & Miao D. (eds), *Morphology, phylogeny and paleobiogeography of fossil fishes*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 183–198 pp.
- Case G.R., Udovichenko N.I., Nesson L.A., Averianov A.O. Borodin P.D., 1996. A middle Eocene selachian fauna from the White Mountain Formation of the Kizylkum Desert, Uzbekistan, C.I.S.. *Palaeontographica* Abt.A. 242. Lfg. 4-6: 99-126.
- Catullo T.A., 1827. Saggio di Zoologia Fossile, ovvero Osservazioni sopra li petrefatti delle Province Austro-Venete con la descrizione dei monti entro i quali di trovano. Padova, Tipografia del seminario, 348 pp.
- Ceruti B. & Chiocco A., 1622. *Musaeum Francesci Calceolari Iunioris Veronensis*. Apud Angelum Tatum, Verona, 748 pp.
- Claeson K.M., 2014. The Impacts of Comparative Anatomy of Electric Rays (Batoidea: Torpediniformes) on Their Systematic Hypotheses. *Journal of Morphology* 275: 597-612.
- Claeson K.M., Underwood C.J, Ward D.J., 2013. *Tingitanius tenuimandibulus*, a new platyrrhinid batoid from the Turonian (Cretaceous) of Morocco and the Cretaceous radiation of the Platyrrhinidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33(5): 1019-1036.
- Compagno, L.J.V. (1973). Interrelationships of living elasmobranchs. In Greenwood P.H., Miles R.S., and Patterson, C. (eds), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, London, pp. 15–61.
- Compagno L.J.V., 1977. Phyletic Relationships of Living Sharks and Rays. *American Zoology* 17: 303-322.

- Compagno L.J.V., 1988. Sharks of the Order Carcharhiniformes. Princeton, N.J.: Princeton University Press, 570 pp.
- Compagno L.J.V., 1999. Chapter 1. Systematics and Body Form. In W.C. Hamlett (ed), Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 69-42 pp.
- D'Erasmus G., 1922. Catalogo dei pesci fossili delle Tre Venezie. *Memorie dell'Istituto di Geologia della Regia Università di Padova* 6: 1-181.
- Davesne D., Carnevale G., Friedman M., 2017. *Bajaichthys elegans* from the Eocene of Bolca (Italy) and the overlooked morphological diversity of Zeiformes (Teleostei, Acanthomorpha). *Palaeontology* 60: 255-268.
- De Blainville, H.D., 1818. Sur les ichthyolites ou les poissons fossiles. *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, applièe aux arts, à l'economie rurale et domestique, à la Médecine* 27: 310-95.
- De Zigno A., 1874a. *Catalogo dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale*. Venezia: Stabilimento Tipografia Grimaldo e C., 215 pp.
- De Zigno A., 1874b. Annotazioni paleontologiche. Pesci fossili nuovi del calcare eoceno dei monti Bolca e Postale. *Memorie del Reale Istituto di Scienze, Lettere ed Arti* 18: 287-301.
- De Zigno A., 1876. Annotazioni paleontologiche. Aggiunte alla ittiologia dell'epoca eocena. *Memorie del Reale Istituto di Scienze, Lettere ed Arti* 20: 445-455.
- De Zigno A., 1885. Sopra uno scheletro fossile di *Myliobatis* esistente nel museo Gazola a Verona. *Memorie del Reale Istituto di Scienze, Lettere ed Arti* 22: 1-13.
- Dominici S., 2014. 8. The mollusk fauna of the Monte Postale. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World. *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana*, 4: 89-94.
- Eastman C.R., 1904. Description of Bolca fishes. *Bullettin of the Museum of Comparative Zoology* 46: 1-36.
- Eastman C.R., 1905. Les types de Poissons fossiles du Monte Bolca au Musèum d'Histoire Naturelle de Paris. *Mèmories de la Société géologique de France* 34: 1-33.
- Eastman C.R., 1911. Catalog of the fossil fishes in the Carnegie Museum. Part H. Supplement to the catalog of fishes from the Upper Eocene of Monte Bolca. *Memoirs of the Carnegie Museum* 6(5): 315-348.
- Erwin D.H., 2001. Lessons from the past: biotic recoveries from mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98: 5399-5403.
- Fanti F., Minelli D., Larocca Conte G., Miyashita T., 2016. An exceptionally preserved Eocene shark and the rise of modern predatory-prey interaction in the coral reef food web. *Zoological Letters* 2: 9.
- Fanti F., Mazzuferi G., Marramà G., 2019. Egg preservation in an Eocene stingray (Myliobatiformes, Dasyatidae) from Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology* e1578967 (5 pages).

- Farris J.S., 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* (1989) 5: 417-419.
- Ferrando S., Gallus L., Ghigliotti L., Amaroli A., Abbas G., Vacchi M., 2017. Clarification of the Terminology of the Olfactory Lamellae in Chondrichthyes. *The anatomical record* 300: 2039-2045.
- Fornaciari B., Giusberti L., Papazzoni C.A. (2019). *Alveolina postalensis* n. sp. (Foraminifera, Alveolinidae) from the upper Ypresian of Monte Postale and Pesciara di Bolca (northern Italy). *Bollettino della Società Paleontologica* 58 (2): 187-199.
- Friedman M. & Carnevale G., 2018. The Bolca Lagerstätten: shallow marine life in Eocene. *Journal of the Geological Society* 175: 569-579.
- Ghezzi E. & Giusberti L., 2016. New insights on *Anthracotheirus monsvialese* De Zigno, 1888 (Mammalia, Cetartiodactyla) from the lower Oligocene of Monteviale (Vicenza, Northeastern Italy). *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 122 (3): 119-140.
- Giusberti L., Del Favero L., Roghi G., 2014a. 9. The Purga di Bolca-Vegroni sites. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World*. *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 95-103.
- Giusberti L., Fornasiero M., Zorzin R., 2014b. 7. The Pesciara-Monte Postale *Fossil-Lagerstätte*: 4. The “minor fauna” of the laminites. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World*. *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 73-87.
- Goloboff P.A., Farris J.S., Nixon K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Guerra R., 2017. Francesco Orazio Scortegnana e lo squalo fossile di Bolca. *Studi e ricerche sui giacimenti terziari di Bolca, XVIII-Miscellanea Paleontologica* 15: 15-38.
- Heckel M.J., 1851. Bericht einer auf Kosten der kais. Akademie der Wissenschaften durch Oberösterreich nach Salzburg, München, Innsbruck, Bozen, Verona, Padua, Venedig und Triest unternommenen Reise. *Sitzung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften (Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse)* 7: 281-333.
- Heckel M.J., 1853. Bericht über die vom Herrn Cavalière Achille de Zigno hier angelangte Sammlung fossiler Fische. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 11: 122-138.
- Heemstra P.C. & Smith M.M. (1980). Hexatrygonidae, a new family of stingrays (Myliobatiformes, Batoidea) from South Africa, with comments on the classification of batoid fishes. *Ichthyological Bulletin of the J.L.B. Smith Institute of Ichthyology* 43: 1-17.
- Herman J., Hovestadt-Euler M., Hovestadt D.C., Stehmann M., 1997. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 67: 107-162.

- Hofmann T. & Harzhauser M., 2016. Wo die Wiener Mammuts grasten. Naturwissenschaftliche Entdeckungsreisen durch heutige Wien. Metroverlag, Vienna. 192 pp.
- Jaekel O., 1894. *Die eocänen Selachier Vom Monte Bolca: ein Beitrag zur Morphogenie der Wirbelthiere*. J.Springer, Berlin, 177 pp.
- Johanson Z., Trinajstić K., Carr R., Ritchie A., 2013. Evolution and development of the synarcual in early vertebrates. *Zoomorphology* 132 (1): 95-110.
- Kriwet J., 2004. The systematic position of the Cretaceous sclerorhynchid sawfishes (Elasmobranchii, Pristiorajea). In G. Arratia & A. Tintori (eds), *Mesozoic fishes 3 – systematics, paleoenvironments and biodiversity: proceedings of the international meeting Serpiano, 2001*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, pp. 57-73.
- Kriwet J., Soler-Gijón R., López-Martínez N., 2007. Neoselachians from the upper Campanian and Lower Maastrichtian (Upper Cretaceous) of the Southern Pyrenees, northern Spain. *Palaeontology*, 50(5): 1051-1071.
- Landini W. & Sorbini L., 1996. Ecological and Trophic Relationships of Eocene Bolca (Pesciara) Fish Fauna. In Cherchi, A. (ed), *Autoecology of Selected Fossil Organisms: Achievements and Problems. Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, Volume speciale n. 3: 105-112.
- Last P.R., 2004. *Rhinobatos sainsburyi* n.sp. and *Aptychotrema timorensis* n.sp.. Two New Shovelnose Rays (Batoidea: Rhinobatidae) from the Eastern Indian Ocean. *Records of the Australian Museum* 56: 201-208.
- Last P.R., Kyne P.M., Compagno J.V., 2016a. A new species of wedgfish *Rhynchobatus cooki* (Rhinopristiformes, Rhinidae) from the Indo-West Pacific. *Zootaxa* 4139 (2): 233-247.
- Last P.R., Sèret B., Naylor G.J.P., 2016b. A new species of guitarfish, *Rhinobatos borneensis* sp. nov. with a redefinition of the family-level classification in the order Rhinopristiformes (Chondrichthyes: Batoidea). *Zootaxa* 4117 (4): 451-475.
- Last P.R., While W.T., Carvalho de M.R., Seret B., Stehmann M.F.W., Naylor G.J.P., 2016c. Rays of the world. *CSIRO publishing*, 790 pp.
- Leidner A., Thies D., 1999. Placoid scales and oral teeth of Late Jurassic elasmobranchs from Europe. In Arratia G. & Schultze H.P. (eds), *Mesozoic fishes 2*, Munchen: F. Pfeil-Verlag. pp. 29-40.
- Lioy P., 1865. Sopra alcuni avanzi di plagiostomi fossili del Vicentino e specialmente sull'*Alopiopsis plejodon* Lioyi (*Galeus cuvieri* A.g.). *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 8: 398-405.
- Maddison W.P. & Maddison D.R. 2008. Mosquitoe: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03. Da: <http://mosquitoproject.org>, con accesso effettuato il 5 marzo 2017.
- Maisey J.G., 1984. Higher elasmobranch phylogeny and biostratigraphy. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82: 33-54.
- Marramà G. & Carnevale G., 2015a. Eocene round herring from Bolca, Italy. *Acta Paleontologica Polonica* 60: 701-710.

- Marramà G. & Carnevale G., 2015b. The Eocene sardine *Bolcaichthys catapygopterus* (Woodward 1901) from Bolca, Italy: osteology, taxonomy and paleobiology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35.6: e1014490.
- Marramà G. & Carnevale G., 2016. An Eocene anchovy from Bolca, Italy: the earliest known record for the family Engraulidae. *Geol. Mag.* 153, 84-94.
- Marramà G., Carnevale G., Kriwet J., 2018a. New observations on the anatomy and paleobiology of the Eocene requiem shark *Eogaleus bolcensis* (Carchariniiformes, Carcharhinidae) from Bolca Lagerstätte, Italy. *C.R. Palevol* 17: 443-459.
- Marramà G., Carnevale G., Naylor G.J.P., Kriwet J., 2018b. Reappraisal of the Eocene whiptail stingrays (Myliobatiformes, Dasyatidae) of the Bolca Lagerstätte, Italy. *Zoologica Scripta* 48(2): 168-184.
- Marramà G., Bannikov A.F., Tyler J.C., Carnevale G., 2016. Controlled excavations in the Pesciara and Monte Postale sites provide new insights about the paleoecology and taphonomy of the fishes of assemblage of the Eocene Bolca Konservat-Lagerstätte, Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 454: 228-245.
- Marramà G., Carnevale G., Engelbrecht A., Claeson K.M., Zorzin R., Fornasiero M., Kriwet J., 2018c. A synoptic review of the Eocene (Ypresian) cartilaginous fishes (Chondrichthyes: Holocephali, Elasmobranchii) of the Bolca Konservat-Lagerstätte, Italy. *Palaontologische Zeitschrift* 92 (2): 283-313.
- Marramà G., Claeson K.M., Carnevale G., Kriwet J., 2017a. Revision of Eocene electric rays (Torpediniformes, Batomorphii) from Bolca Konservat-Lagerstätte, Italy, reveals the first fossil embryo in situ in marine batoids and provides new insights into the origin of trophic novelties in coral reef fishes. *Journal of Systematic Palaeontology* 16 (4): 1189–1219.
- Marramà G., Engelbrecht A., Carnevale G., Kriwet J., 2017b. Eocene sand tiger sharks (Lamniformes, Odontaspidae) from the Bolca Konservat Lagerstätte, Italy: Palaeobiology, palaeobiogeography and evolutionary significance. *Historical Biology* 31 (2): 101–115.
- Marramà G., Carnevale G., Naylor G.J., Kriwet J., 2019. Mosaic of plesiomorphic and derived characters in an Eocene myliobatiform batomorph (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Italy defines a new, basal body plan in pelagic stingrays. *Zoological letters* (2019) 5: 13.
- Marramà G., Carnevale G., Naylor G.J.P., Kriwet J., (in stampa). A bizarre Eocene dasyatoid batomorph (Elasmobranchii, Myliobatiformes) from the Bolca Lagerstätte (Italy) reveals a new, extinct body plan for stingrays. *Nature, Scientific Reports*.
- Martini E. (1971). Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. In Farinacci A. (ed), Proceedings of the 2nd Planktonic Conference, vol. 2. Edizioni Tecnoscienza, Roma, pp. 739-785.
- Massalongo A., 1850. Schizzo geognostico sulla valle del Progno o torrenti d'Illasi: con un saggio sopra la flora primordiale del M. Bolca. Tipografia G. Antonelli, Verona, 77 pp.
- Massalongo A., 1851. Sopra le piante fossili dei terreni terziari del vicentino. Coi tipi di A. Bianchi, Padova, 263 pp.

- Massalongo A., 1859. *Syllabus Plantarum Fossilium Hucusque in formationibus tertiariis Agri Veneti detectarum*. Tipografia Merlo, Verona, 179 pp.
- Mattioli P.A., 1550. *Petri Andreae Matthioli Medici Senensis Commentarii, in Libros ex Pedacii Dioscoridis Anazarbei, de Materia Medica, Adjectis quàm plurimis plantarum & animalium imaginibus, eodem authore, detti Commentarii*. Venezia: Valgrisi, 701 pp.
- McEachran J.D. & Aschliman N., 2004. Phylogeny of Batoidea. In Carrier J.C., Musick J.A. & Heithaus M.R. (eds) *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, pp. 79–113.
- McEachran J.D. & Dunn K.A., 1998. Preservation of fish the Cretaceous Santana Formation of Brazil. *Palaeontology* 31: 1-18.
- McEachran J.D., Dunn K.A., Miyake T., 1996 Interrelationships of the Batoid Fishes (Chondrichthyes: Batoidea). In Stassney M.L.J., Parenti L.R. & Johnson G.D. (eds) *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, pp. 63-84.
- Meschinelli L. & Squinabol S., 1892. *Floria terziaria Italica*. Tipografia del Seminario, Padova, 575 pp.
- Miyake T. & McEachran J., 1991. The morphology and evolution of the ventral gill arch skeleton in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 102: 75-100.
- Miyake T., McEachran J.D., Walton P.J. & Hall B.K., 1992. Development and morphology of rostral cartilages in batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea), with comments on homology within vertebrates. *Biological Journal of the Linnean Society* 46: 259-298.
- Molin R., 1860. Primitiae Musei Archigymnasii patavini. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche klasse* 40: 582-588.
- Molin R., 1861. De Rajidis tribus bolcanis. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. (Mathematisch-naturwissenschaftliche klasse)* 42: 576-582.
- Naylor G.J.P., Ciara J.N., Jensen K., Rosana K.A.M., Straube N. & Lakner C., 2012. Elasmobranch Phylogeny: A Mitochondrial Estimate Based on 595 species. In Carrier J.C., Musick J.A. & Heithaus M.R. (eds), *Biology of Sharks and Their Relatives 2nd edition*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 31-56.
- Nishida K. 1990. Phylogeny of the Superorder Myliobatoidei. *Memoirs of the Faculty of fisheries Hokkaido University* 37(1-2): 1-108.
- Norman J.R., 1926. A synopsis of the Rays of the Family Rhinobatidae, with a revision of the genus *Rhinobatus*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 62: 941-982.
- Omboni G., 1892. Achille De Zigno. Cenni biografici estratti dal discorso d'apertura della riunione della società geologica italiana in Vicenza nel Settembre 1892 letto dal Presidente Prof. G. Omboni. Padova, Premiata Tipografia Sacchetto, 43 pp.
- Papazzoni C.A., Trevisani E., 2006. Facies analysis, palaeoenvironmental reconstruction, and biostratigraphy of the “Pesciara di Bolca” (Verona, northern Italy): an early Eocene *Fossil-Lagerstätte*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 242: 21-35.

- Papazzoni C.A., Giusberti L., Trevisani E., 2014a. 10. The Spilecco site. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World. Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 105-110.
- Papazzoni C.A., Carnevale G., Fornaciari E., Giusberti L., Trevisani E., 2014b. 4. The Pesciara-Monte Postale *Fossil-Lagerstätte*: 1. Biostratigraphy, sedimentology, and depositional model. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World. Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 29-36.
- Papazzoni C.A., Bassi D., Fornaciari E., Giusberti L., Luciani V., Mietto P., Roghi G., Trevisani E., 2014c. 3. Geological and stratigraphical setting of the Bolca area. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D., Zorzin R. (eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World. Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 19-28.
- Papazzoni C.A., Fornaciari E., Giusberti L., Vescogni A., Fornaciari B., 2017. Integrating shallow benthic and calcareous nannofossil zones: the lower Eocene of the Monte Postale section (northern Italy). *Palaios* 32: 1-12.
- Pasini G., Garassino A., De Angeli A., Hyzny Matus, Giusberti L., Zorzin R., 2019. Eocene decapod faunas from the Konservat-Lagerstätten laminites of “Pesciara” (Bolca, Verona) and Monte Postale (Altissimo, Vicenza) in northeast Italy: a review and update. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, 293/3 (2019): 233-270.
- Pearson H.L., 2005. Baron Achille De Zigno: an Italian palaeobotanist of the 19th century. In Bowden, A.J., Burek, C.V., Wilding, R (eds), 2005. *History of Palaeobotany: Selected Essays, Geological Society, London, Special Publications* 241, pp. 85-94.
- Renema W. & Bellwood D.R., 2008. Hopping hotspots: global shifts in marine biodiversity. *Science* 321: 654-657.
- Robin N., Marramà G., Vonk R., Kriwet J., Carnevale G., 2018. Eocene isopods on electric rays: tracking ancient biological interactions from a complex fossil record. *Palaeontology* 62(2): 287-303.
- Roghi G., Dominici S., Giusberti L., Cerato M., Zorzin R., 2014. 2. Historical outline. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), *The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World. Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 5-17.
- Rohlf F.J., 2005. tpsDig, version 2.04. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.
- Scortegnana F.O., 1805. Descrizione di un pesce pietrificato di singolare grandezza, e specie esistente in Vicenza presso il R.I. Vicario alle miniere. Vicenza, Parise, 22 pp.
- Serra-Kiel J., Hottinger L., Caus E., Drobne K., Ferràndez C., Jauhri A.K., Less G., Pavlovec R., Pignatti J., Samsò J.M., Schaub H., Sirel E., Strougo A., Tambareau Y., Tosquella J., Zakravskaya E., 1998. Larger foraminiferal biostratigraphy of the Tethyan Paleocene and Eocene. *Bulletin de la Société Gèologique de France* 169(2): 281-299.

- Stanghellini E., 1979. Bolca International. (in Italiano, Inglese, Francese e Tedesco) ESPRO Ed., Verona, 97 pp.
- Thies D. & Leidner A., 2011. Sharks and guitarfishes (Elasmobranchii) from the Late Jurassic of Europe. *Palaeodiversity* 4: 63-184.
- Tischlinger H. & Arratia G., 2013. Ultraviolet light as a tool for investigating Mesozoic Fishes, with a focus on the ichthyofaunal of the Solnhofen archipelago. In Arratia G., Schultze H.P., Wilson M.V.H. (eds), *Mesozoic Fishes 5 – Global Diversity and Evolution*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen, pp. 549-560.
- Trevisani E., 2015. Upper Cretaceous-lower Eocene succession of the Monte Postale and its relationships with the “Pesciara di Bolca” (Lessini Mountains, northern Italy): deposition of a fossil-fish Lagerstätte. *Facies* 61: 1-17.
- Underwood J. & Claeson K., 2017. The Late Jurassic ray *Kimmerobatis etches* gen. et sp. Nov. and the Jurassic radiation of the Batoidea. *Proceedings of the Geologists' Association* 130(3-4): 345-354.
- Vescogni A., Bosellini F.R., Papazzoni C.A., Giusberti L., Roghi G., Fornaciari E., Dominici S., Zorzin R., 2016. Coralgall buildups associated with the Bolca Fossil-Lagerstätten: new evidences from the Ypresian of Monte Postale (NE Italy). *Facies* 62: 1-20.
- Villalobos-Segura E., Underwood C.J., Ward D.J., Claeson K.M., 2019. The first three-dimensional fossils of Cretaceous sclerorhynchid sawfish: *Asflapristis cristadentis* gen. et sp. nov., and implications for the phylogenetic relations of the Sclerorhynchoidei (Chondrichthyes). *Journal of Systematic Paleontology* 17(21): 1847-1870.
- Volta G.S., 1789. Degl'impievementsi del territorio veronese ed in particolare dei pesci fossili del celebre Monte Bolca per servire di continuazione all'argomento delle rivoluzioni terracquee. Verona, 24 pp.
- Volta G.S., 1796. Ittiologia Veronese del Museo Bozziano ora annesso a quello del Conte Giovambattista Gazola e di altri gabinetti fossili veronesi. Stamperia Giuliani, Verona, 323 pp.
- Werner C., 1989. Die Elasmobranchier-fauna des Gebel Dist Member der Bahariya Formation (Obercenoman) der Oase Bahariya, Agypten. *Palaeo Ichthyologica* 5:1-112.
- White W.T., Last P.R., Naylor G.J.P., 2016. *Rhinobatos manai* sp. Nov., a new species of guitarfish (Rhinopristiformes: Rhinobatidae) from New Ireland, Papua New Guinea. *Zootaxa* 4175 (6): 588-600.
- Wilby P.R. & Briggs D.E.G., 1997. Taxonomic trends in the resolution of detail preserved in fossil phosphatized soft tissue. *Geobios*, 20: 493-502.
- Wilde V., Roghi G., Martinetto E., 2014. 6. The Pesciara-Monte Postale Fossil-Lagerstätte: 3. Flora. In Papazzoni C.A., Giusberti L., Carnevale G., Roghi G., Bassi D. & Zorzin R. (eds), The Bolca Fossil-Lagerstätten: A window into the Eocene World. *Rendiconti della Società Paleontologica Italiana* 4: 65-71.
- Wiley E.O., Siegel-Causey D., Brooks D.R. & Funk V.A., 1991. The complete cladist. A Primer of Phylogenetic Procedures. *The University of Kansas Museum of Natural History, Special Publication* 19: 159 pp.

Woodward A.S, 1889. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. Part I. Elasmobranchii. London: British Museum (Natural History), 474 pp.

RINGRAZIAMENTI

Si ringraziano il Prof. Jürgen Kriwet e il Dott. Giuseppe Marramà per avermi permesso di partecipare alla realizzazione di questo lavoro, ospitandomi presso l'Università di Vienna ed istruendomi per lo svolgimento del lavoro, ed il personale del Museo di Storia Naturale di Vienna per avermi agevolato l'accesso al museo dove è custodito il reperto in esame.

Ringrazio il Prof. Giusberti per avermi seguito diligentemente durante il periodo dell'internato di laurea per la pazienza dimostrata durante questi anni, ed il signor Stefano Castelli, del Dipartimento di Geoscienze, per il supporto grafico.

Un ringraziamento particolare va alla mia famiglia che mi ha sempre assecondato e incoraggiato in questo percorso. In particolare a mia madre per non aver mai smesso di credere in me, a mio padre per l'aiuto dimostratomi durante i momenti difficili, a mio fratello Davide e a Gloria per i loro consigli e per il loro sostegno emotivo.

Ringrazio Giorgio per avermi sostenuto pazientemente durante i periodi difficili e per l'affetto che ogni giorno mi dimostra.

Ringrazio i colleghi Melissa Falsirolli, Giuseppina Burgarello, Elisa Milizia, Pia Antignani e Sara Marconato per il sostegno datomi durante gli esami e per avermi portato alla conclusione di questo percorso.

Ringrazio anche il Dott. Jacopo Amalfitano, il Dott. Manual Amadori e la Prof.ssa Eliana Fornaciari per questi due anni assieme.

Infine, ringrazio Eugenio Origgi, Giovanni Rizzi, Valentina Cavallari, amici senza cui non sarei riuscito ad arrivare a questo giorno.

MATERIALE SUPPLEMENTARE

LISTA DEI CARATTERI CITATI NELLA MATRICE UTILIZZATA PER IL PRESENTE LAVORO

Characters and states. Villalobos-Segura et al. 2019. BS1996= Brito & Seret (1996); MD1998= McEachran & Dunn (1998); Kw2004= Kriwet (2004); AMC2012= Aschliman, McEachran & Claeson (2012); CUW 2013= Claeson *et al.* (2013). Br 2013= Brito *et al.* (2013).

1. Upper eyelid: (0) present, (1) absent (AMC2012, char. 1).
2. Palatoquadrate: (0) articulates with neurocranium, (1) does not articulates with neurocranium (AMC2012, char. 2; CUW2013, char. 16).
3. Pseudohyal: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 3; CUW2013, char. 30. Outgroup and *Kimmerobatis* based on Underwood & Claeson (2017)).
4. Last ceratobranchial: (0) free, (1) articulates (AMC2012, char. 4; CUW2013, char. 29).
5. Synarcual product of lateral expansion of vertebral centra: (0) Absent, (1) Present (Modified from AMC2012, char. 5; CUW2013, char. 38 state).

The modification of this character from its presence and absence coding, proposed by Aschliman *et al.* (2012a), char. 5 and Claeson *et al.* (2013), char. 38, follows observations made by Johanson *et al.* (2013) about the ontogenic development and composition of the synarcual: In holocephans (Chimaeras) and placoderms, the synarcual is composed of the neural/basidorsal and haemal/basiventral elements with no evidence of involvement of free vertebral centra that characterize the batoids as the centra are absent or replaced by arcocentra in placoderms and by notochordal rings in holocephalans.

6. Calcified suprascapula: (0) absent, (1) present (Based on AMC2012, char. 6).

This character is based on Aschliman's (2012a) work, we decided to change the character and states as the present study involves fossil species and states such as fused medially and not fused medially can be difficult to be defined in fossil taxa. As we cannot prove that the absence or presence of a cartilage connecting the antimeres of the scapulocoracoid of Jurassic batoids and sclerorhynchoids we changed the name and focus on the fact of the lack of preservation of this cartilage in these groups. Embryological series of *Zapteryx brevirostris* shown a late calcification of this cartilage (S.1) which could indicate that there was a cartilage articulating the antimeres of the scapulocoracoid of Jurassic batoids and sclerorhynchoids but in these groups was not calcified.

Libanopristsis seems to present a cartilage that resembles the suprascapula found in *Raja*. Regardless due to some damage observed in the specimen we are not sure of whether this cartilage is in fact the suprascapula and we decided to keep at least for this taxa Claeson *et al.* (2013) coding.

7. Synarcual lip (Odontoid process): (0) absent, (1) present (Modified from CUW2013, char. 39).

We followed Aschliman *et al.* (2012a) coding for this character (char. 7), as we include a fossil clade batoids (Sclerorhynchiformes) in which the proper length of the structure might be difficult to observe. Besides this the use of quantitative characters as a qualitative character without a proper scale might be subjective. This coding also further differentiates the synarcual found in batoids from that of holocephans.

8. Antorbital cartilage: (0) absent, (1) present (CUW2013, char. 5).

9. Antorbital cartilage: (0) form a (well-developed, triangular shaped with regular outline), (1) form b (well-developed, variously shaped and with an irregular outline), (2) form c (reduced, triangular shaped and with regular edges) (Modified from CUW2013, char. 6).

The modification of this character from Claeson *et al.* (2013) char. 6, tries to provide a shared feature between Platyrrhinidae and electric rays. Although Platyrrhinidae presents a plate like antorbital cartilage

it presents an irregular outline with the presence in some case of anterior and posterior processes, this irregular outline is not observed in other batoids with the exception electric rays.

10. Cephalic lobes: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 10).

11. Cephalic lobes if separated from pectoral fin: (0) form a (single), (1) form b (two lobes) (Modified from AMC2012, char. 10).

The separation of this character in to two characters (10 & 11), is based on that the codification of three states without order assumes that the change from one state to other is equivalent between all three (e.g. 0-2 = 1-0) losing grouping information regardless the presence of the cephalic lobes.

12. Spiracular tentacle: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 12).

13. Radial cartilages in cauda fin: (0) present, (1) absent (AMC2012, char. 13).

14. Serrated tail sting: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 14; CUW2013, char. 50).

15. Placoid scales: (0) absent, (1) present (Modified from AMC2012, char. 15; CUW2013, char. 51). We follow Aschliman *et al.* (2012a) coding for this character (char. 51), as we think it increases the grouping information for the inclusion of fossils as whether or not the placoid scales are sparsely or uniformly present is unknown for Sclerorhynchiformes what has been recovered from this group are disarticulated scales so at least we know they were present.

16. Alar and malar thorns: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 17; CUW2013, char.48).

17. Osteodentine: (0) absent, (1) present (Modified from AMC2012, char. 19; CUW2013, char. 19).

18. Osteodentine: (0) present in some roots, (1) spread across the teeth (Modified from AMC2012, char. 19; CUW2013, char. 19).

The separation of this character in to two characters (17 & 18), is based on that the codification of three states without order assumes that the modification from one state to other is equivalent between all three (e.g. 0-2 = 1-0) and losses grouping information regardless of the presence of Osteodentine.

19. Infraorbital loop of suborbital and infraorbital canals (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 21).

20. Subpleural loop of the hyomandibular canal (0) broad rounded, (1) loop forms a lateral hook (AMC2012, char. 22).

21. Lateral tubes of subpleural loop: (0) unbranched, (1) branched (AMC2012, char. 23).

22. Abdominal canal on coracoid bar: (0) absent, (1) present (Modified from (AMC2012, char. 24).

23. Abdominal canal on coracoid bar: (0) groove, (1) pores (Modified from (AMC2012, char. 24).

The separation of this character in to two characters (22 & 23), is based on that the codification of three states without order assumes that the modification from one state to other is equivalent between all three (e.g. 0-2 = 1-0) and losses grouping information regardless of the presence of the of abdominal canal on coracoid bar.

24. Scapular loops of scapular canals: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 25).

25. Hypobranchials: (0) well developed, (1) reduced (new).

Character proposed with two states and based on observations of Myliobatiformes which show reduced and fused hypobranchials associated to the basibranchial (an example of this states can be seen in Nishida 1990, Figs. 27 and 28 and Miyake 1991 Figs. 8 and 9)

26. Second hypobranchial-basibranchial: (0) form a (free, they are separated from the basibranchial), (1) form b (the second hypobranchial is fused with the basibranchial), (2) form c (second hypobranchial is articulated with the basibranchial) (Modified from MD1998, char. 4).

Character modified from McEachran and Dunn (1998) char. 4, just to include the state observed in the outgroup Hexanchidae (0). Some other groups of sharks might present different character states. *Sclerorhynchus* and *Ptychotrygon* present a second hypobranchial fused with the basibranchial.

27. Rostral cartilages: (0) absent, (1) present (Modified from AMC2012, char. 26 and UC2017, char. 1).

28. Rostral cartilages: (0) reach the tip of the snout, (1) fail to reach the tip of the snout (Modified from AMC2012, char. 26; CUW2013, char. 1; UC2017, char 1 & 2).

The separation of these characters in two 27-28 is based on a codification with three unordered states assumes that the modification from one state to other is equivalent between all three (e.g. 0-2 = 1-0) and losses grouping information regardless of the presence of rostral cartilages (e.g. regardless that in *Platyrrhina* and *Platyrrhinoidis* the rostral cartilages don't reach the tip of the snout they are present). Underwood & Claeson's (2017) coding unintentionally adds extra weight to the state "absence" as the absence in char. 2 means absence in char. 1.

Claeson (2014) recognises two characters in Torpediniformes: Median rostral cartilages and Lateral rostral cartilages. The present character corresponds to what Claeson (2014) describes as Median rostral cartilages, these states have been proved useful to differentiate between groups of electric rays but as this paper works with larger groups and the inclusion of fossil groups will complicate the coding of these states we decided to use just the presence and absence of this character. However, the coding for *Hypnos*, *Temera* and *Torpedo* were changed from Aschliman's observations following the review of the specimens and Claeson (2010; 2014) observations. The fossil taxa need special consideration to be taken with regards to the conservation structure. Underwood & Claeson (2017) coded this character as incomplete for *Kimmerobatis*, but the specimen has the rostral cartilages broken, in the present study this character is coded as missing (?) for this species.

29. Rostral node: (0) not expanded laterally, (1) expanded laterally (AMC2012, char. 27).

30. Rostral appendices: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 28; CUW2013, char. 3).

31. Rostral appendices: (0) form a (calcified), (1) form b (poorly calcified) (new).

Based on observations of extant species: In rajids although being present the rostral appendices are a really thin sheet of cartilage almost transparent whereas for example in Rhinopristiformes these cartilages are thicker and often preserved in fossil remains (S.3).

In *Platyrrhina* and *Platyrrhinoidis*, the rostral appendix is replaced by the rostral processes (-). For the remaining batoid taxa (e.g. Myliobatiformes) this structure is absent but whether or not is present in early developmental stages is unclear and requires further study (?).

32. Rostral process: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 29).

33. Dorsolateral components of the nasal capsule (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 30).

34. Nasal capsules: (0) laterally expanded, (1) ventrolaterally expanded (AMC2012, char. 3; CUW2013, char. 10).

35. Preorbital process: (0) present, (1) absent (AMC2012, char. 33).

36. Supraorbital crest: (0) present, (1) absent (AMC2012, char. 34; CUW2013, char. 11).

37. Anterior preorbital foramen: (0) dorsally located, (1) anterior located (AMC2012, char. 35).

38. Postorbital process: (0) narrow in otic region, (1) reduced, (2) broad and shelf like (AMC2012, char. 36).
39. Postorbital process: (0) separated from triangular process, (1) fused with triangular process (AMC2012, char. 37).
40. Postorbital process: (0) projects laterally, (1) projects ventrolaterally (AMC2012, char. 38).
41. Antimeres of upper and lower jaws: (0) separated, (1) fused (AMC2012, char. 40).
42. Meckel's cartilage: (0) not expanded laterally, (1) expanded medially (AMC2012, char. 41).
43. Winglike process on Meckel's cartilage: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 42).
44. Labial cartilages: (0) present, (1) absent (AMC2012, char. 43; CUW2013, char. 17).
45. Medial section of hyomandibula: (0) narrow, (1) expanded (AMC2012, char. 44).
46. Hyomandibula-Meckelian ligament: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 45).
47. Small cartilages associated with hyomandibular-Meckelian ligament (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 47).
48. Basihyal: (0) absent, (1) present (Modified from AMC2012, char. 48; CUW2013, char. 27).
49. First hypobranchial: (0) absent, (1) present (Modified from AMC2012, char. 48; CUW2013, char. 27).
- The separation of this character in to two characters (48 & 49), is based on that the codification of four states without order assumes that the modification from one state to other is equivalent between all three (e.g. 0-3 = 1-2) and losses grouping information regardless of the presence of the of cartilages.
50. Ceratohyal: (0) fully developed, (1) reduced (AMC2012, char. 49; CUW2013, char. 28).
51. Suprascapula-axial skeleton (0) free of vertebral column, (1) articulates with vertebral column, (2) fused medially to synarcual, (3) fused medially and laterally to synarcual (CUW2013, char. 40).
52. Lateral stays: (0) absent, (1) present (New).
This coding further differentiates the synarcual found in batoids from that of holocephans in which the synarcual does not present lateral stays.
53. Orientation of lateral stays: (0) dorsally directed, (1) laterally directed (Torpediniformes, and Platyrrhinidae) (Modified from AMC2012, char. 51).
The lateral stay in *Pristis* were previously coded as posteriorly directed. But in this species these gracile processes are also dorsally orientated (Fig. 4). More peculiar is that its lateral stays are composed by two parts a blunt base with a very similar "V" shape to the one present on myliobatoids, rajoids and guitarfishes which articulates to a slender and gracile cartilage that is posterodorsally directed. The coding for Platyrrhinidae was also modified as their lateral stays are open far more than other "guitarfishes" and even present a flat surface on top of them similar to some electric rays
54. Ventral occipital articulation: (0) synarcual lip fitted into notch in basicranium, (1) synarcual lip rest in foramen magnum (AMC2012, char. 52).
55. Second synarcual: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 54).

56. Scapular process: (0) short, (1) long (AMC2012, char. 56).
57. Scapular process: (0) without fossa, (1) with fossa (AMC2012, char. 57).
58. Scapulocoracoid condyles: (0) not horizontal, (1) horizontal (AMC2012, char. 58).
59. Mesocondyle: (0) equidistant, (1) Scapulocoracoid is elongated between the mesocondyle and metacondyle, (2) Scapulocoracoid is elongated between the procondyle and the mesocondyle, (3) replaced with a ridge (AMC2012, char. 59; CUW2013, char. 43).
60. Anterior extension of propterygium: (0) pectoral propterygium fail to reach anterior margin of disc, (1) extend to near the anterior margin of the disc (AMC2012, char. 62).
61. Segmentation of propterygium: (0) fails to surpass the mouth, (1) proximal segment extends beyond the mouth (Modified form AMC2012, char. 63).
The modification of this character seeks to increase grouping information and reduce errors in the interpretation of this character in fossil species. Some of the species coded in Aschliman *et al.* 2012 Char 63 (3) are erroneous (*Urolophus*, *Urotrygon* and *Urobatis*) as further review for this character is needed but they seem to present a similar state to that of (*Mobula* and *Myliobatis*) in which the segmentation reaches the anterior margin of the antorbital cartilage.
62. Proximal section of propterygium: (0) does not surpass the procondyle, (1) extend behind procondyle (AMC2012, char. 64).
63. Pectoral fin radials: (0) articulate to pterygia, (1) some articulate directly with scapulocoracoid (AMC2012, char. 65; CUW2013, char. 43).
64. Mesopterygium: (0) present, (1) absent (CUW2013, char. 45).
65. Pectoral fin radials: (0) not expanded distally, (1) some pectoral fin radials expanded distally (AMC2012, char. 67).
66. Paired fin rays: (0) aplesodic, (1) plesodic (AMC2012, char. 68).
Aschliman's coding for this character is corrected. Few dissections of pristids (sawfishes) are available in the literature, but the present coding follows the observations made by Da-Silva & De Carvalho (2015, Fig. 19).
67. Puboischiadic bar: (0) plate like, (1) is narrow and moderately to strongly arched without distinct lateral process narrow (2) strongly arched with a triangular medial prepelvic process narrow, (3) moderately arched with a bar like medial prepelvic process (CUW2013, char. 46).
68. First pelvic radial: (0) band like, (1) slightly expanded distally, articulating with several segments in a parallel fashion, (2) rod-like and articulates with a single radial segment (AMC2012, char. 71).
69. Pelvic girdle condyles: (0) close together, (1) separated (AMC2012, char. 72).
70. Clasper length: (0) short, (1) long (AMC2012, char. 73).
71. Dorsal margin claspers cartilages: (0) lacks medial flange, (1) possesses medial flange (AMC2012, char. 75).
72. Cartilages forming component claw: (0) present, (1) absent (AMC2012, char. 77).

73. Ventral terminal cartilages: (0) simple, (1) ventral terminal cartilages are free distally and forms components sentinel or is fused with ventral marginal cartilages, (2) ventral terminal cartilages folded ventrally along its long axis to form a convex flange (AMC2012, char. 78).
74. Ventral terminal cartilages: (0) attached over length to axial cartilages, (1) free of axial (AMC2012, char. 79).
75. Caudal vertebrae: (0) Diplospondylus (1) fused (AMC2012, char. 80).
76. Ligamentous sling on Meckel's cartilage: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 83).
77. Depressor mandibularis: (0) present, (1) absent (AMC2012, char. 84).
78. Spiracularis: (0) undivided, (1) divided (AMC2012, char. 85).
79. Coracobrachialis: (0) consists of three to five components, (1) single component (AMC2012, char. 87).
80. Coracohyomandibularis: (0) single origin, (1) separate origins (AMC2012, char. 88).

81. Arcualia dorsalis: (0) absent, (1) present (Modified from Br2013 char.30)

These extra set of cartilages between the synarcual and the chondrocranium were first described as a synapomorphy of *Zapteryx brevirostris* and the fossil species *Stahlraja sertanensis* in Brito *et al.* (2013). However further review showed that these cartilages are also present in *Platyrrhina* and *Platyrrhinoidis* (Nishida, 1990, Fig. 7 F-H), further observations to the NHMUK and CNPE (Mex) specimens proved Nishida's observations and added the remaining species of *Zapteryx* along with *Trygonorrhina* and *Aptychotrema* to the list of extant taxa these cartilages.

82. Vertebra centrum in the synarcual: (0) entire length, (1) reach half of the length, (2) less than half of the length (new).

This character is proposed with three states. The centra of some vertebra can be observed in the ventral surface of the synarcual or by sagittal sectioning it. The depth to which these structures can be found variates with in batoids. In the all the Jurassic batoids, *Platyrrhinoidis* and fully formed centra can be observed in most the synarcual length (0). In *Narke*, *Rhynchobatus*, *Glaucostegus*, *Rhina*, *Rhinobatos*, *Zapteryx*, *Trygonorrhina*, *Britobatos*, the centra reach the middle of the synarcual (1). In the rest of batoids in the present study the centra fail to reach the middle of the synarcual (2)

83. Nasal capsule margin (0) Straight, (1) horn like process (CUW2013, char. 9).

84. Parallel rows of enlarge denticles: (0) absent, (1) present (CUW2013, char. 49).

85. Ventral antimeres of scapulocoracoid: (0) fused, (1) separate (new).

Character proposed with two states. The ventral part of the suprascapula is not fused in juveniles of Platyrrhinidae and juveniles and adults of Torpediniformes. In the remaining taxa these cartilages are fused (0). In Platyrrhinidae the antimeres are fused later in their development (0,1)

86. Suprascapula-scapula: (0) curved, (1) crenate/long, (2) crenate/short, (3) ball socket, (4) straight (Modified from AMC2012, char. 53).

There are different types of articulation between the Suprascapula and scapula. The suprascapula in Trygonorrhinidae presents a short indentation where the distal edges of the scapula fit and articulate (2). In *Rhinobatos*, *Rhynchobatos*, *Rhina*, *Pristis* (state in *Pristis* see Compagno 1977, Fig. 11) and Platyrrhinidae the suprascapula present a deep indentation where the distal edges of the scapula fit and articulate (1). In Rajiformes the scapulocoracoid presents a cotyle for the articulation of the condyle of the suprascapula (0). In Torpediniformes the articulation between these two cartilages is straight and lack of any process (4). Myliobatiformes presents the ball socket articulation (3).

87. Differentiated lateral uvulae on teeth: (0) absent, (1) present (CUW2013, char. 22).

88. Anterior projection of second hypobranchial: (0) present, (1) absent (MD1998, char. 5).

89. Anterior projection of second hypobranchial (if present): (0) present/no loop (1) present/loop (BS1996, char. 41).

90. Rostral dermal denticles: (0) absent, (1) present (Modified from Kw2004, char. 52).

We modified the coding of this character to maximise the grouping possibilities inside sclerorhynchoids as the present study included two genus (*Ptychotrygon sp.* and *Asflapristis cristadentis*) that so far does not present evidence of the rostral denticle series.

91. Enlarged rostral dermal denticles series: (0) one, (1) two or more (new, see Welton *et al.* 2015 figs 8-9.)

Based on observations made by Welton *et al.* (2015) this character is proposed with two states (0 = absent and 1 = two or more). Some sclerorhynchids, Pristiophoridae and Pristidae present rostral cartilages with rostral spines. Pristidae present a single lateral series (1). *Libanopristis*, *Sclerorhynchus*, *Micropristis* and Pristiophoridae (not included in the present analysis) present at least two series of rostral spines one on the side of the rostral cartilages, at the sides of the head and in the ventral surface of the rostral cartilages, with the difference that in sclerorhynchoids the ventral series is in the middle and lateral portions of the rostrum (S.7), whereas in Pristiophoridae is only on the sides. For the remaining taxa in the analysis this state is (0).

92. Proximal pectoral elements expanded (Propterygium, Mesopterygium, Metapterygium) distally and paddle-like: (0) absent (1) present (Modified from Kw2004, char 39).

Not to be confuse with Kriwet (2004) char. 39 and Aschliman *et al.* (2012) char. 67 which seems to be refereeing at the presence of some fin radials in the propterygium which are expanded and articulate with the surface of adjacent radials (see Nishida, 1990, Fig. 34). This character has not been observed in sclerorhynchoids so far and is coded as character 65 in the present study (S.8).

93. Propterygium-Mesopterygium: (0) differently shaped, (1) similarly shaped (new).

All Jurassic batoids included in the present study presented an enlarged mesopterygium and anteriorly projected in a similar fashion as the Propterygium. In the remaining taxa the propterygium is curved and thin and differently shaped to the metapterygium. In sclerorhynchoids the propterygium are expanded distally and present a process that runs parallel to the body axis, the mesopterygium trapezoid shaped and lacks any process (S.9).

94. Branchial electric organs: (0) absent, (1) present (AMC2012, char. 86).

95. Lateral prepelvic process; (0) absent, (1) present (Modified from MD1998 char. 31).

The modification of this character from McEachran and Dunn (1998), char. 31 is based on that the codification of three states without order assumes that the modification from one state to other is equivalent between all three (e.g. 0-2 = 1-2) and losses grouping information regardless of the presence of the of processes.