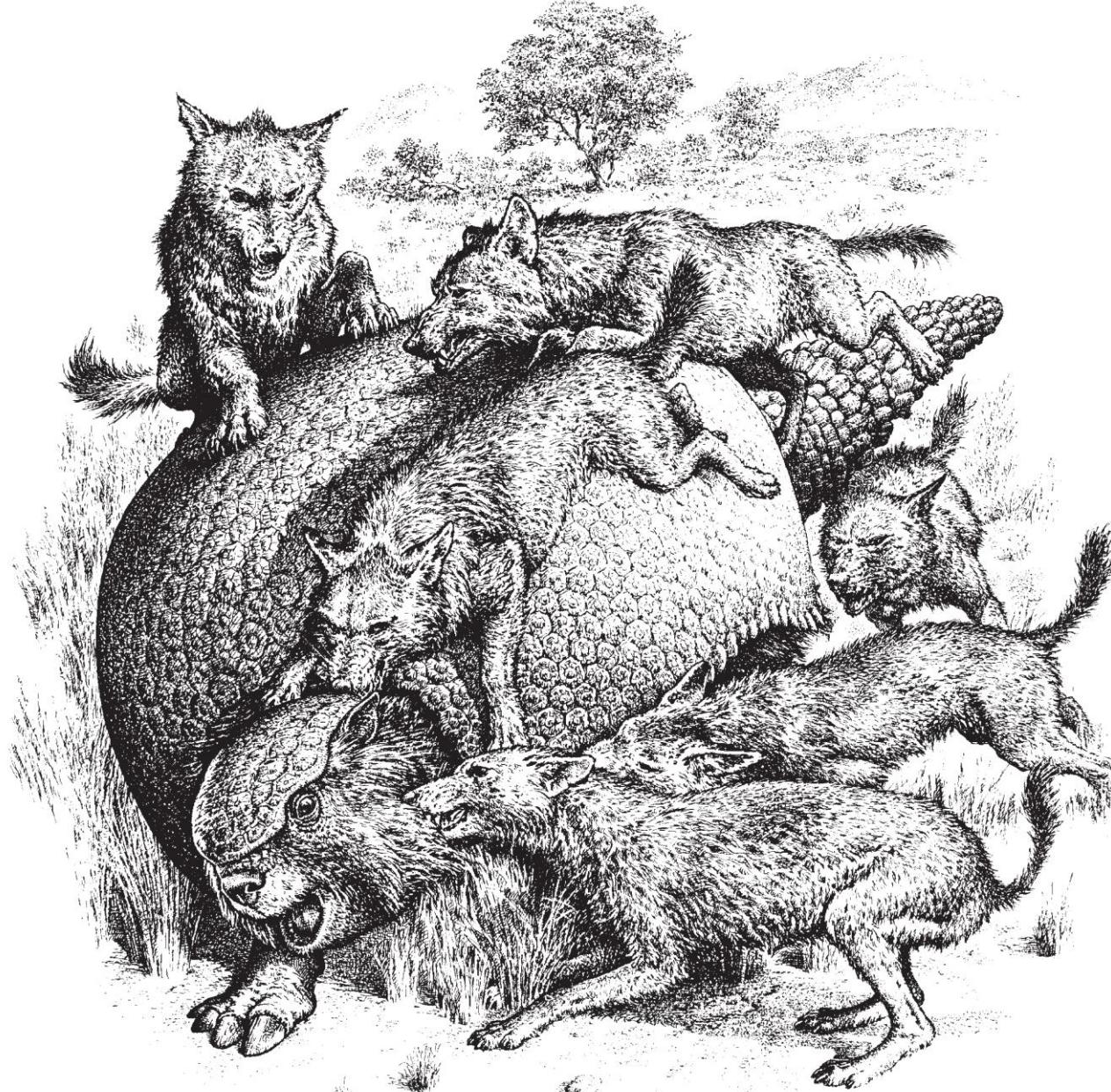




6.11 L'evoluzione dei mammiferi



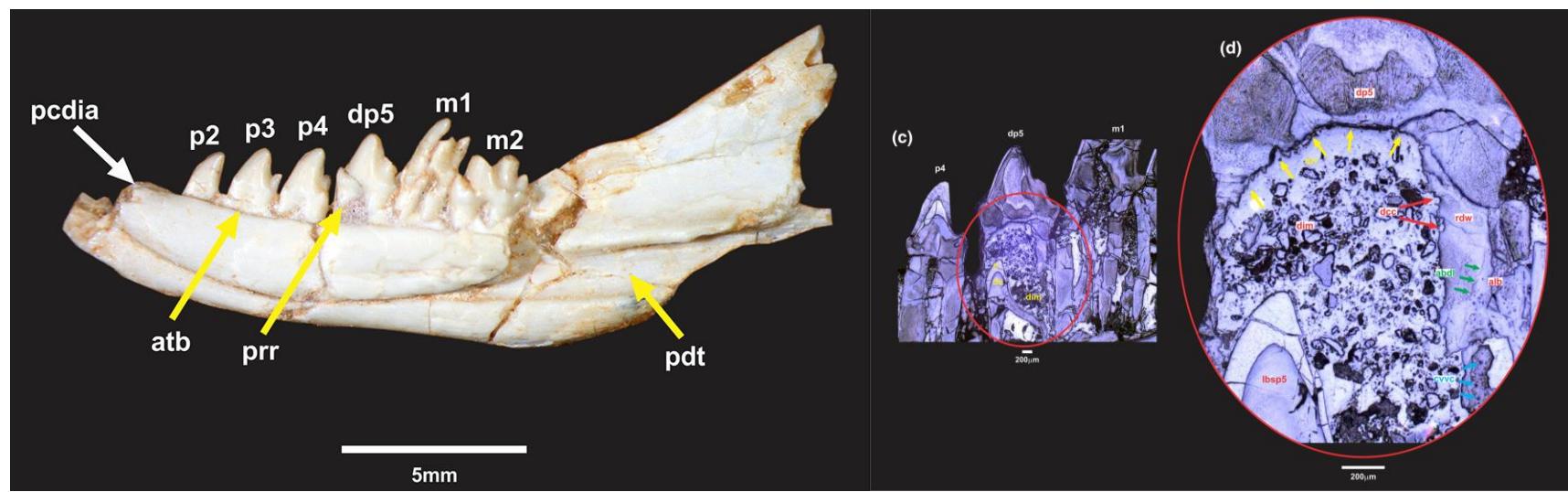
Cos'è un mammifero ?

Amniote caratterizzato dalla presenza di:

1. Ghiandole mammarie

(e quindi...allattamento della prole e cure parentali fino alla maturità)

- La presenza di ghiandole mammarie nei mammiferi fossili (e quindi allattamento e cure parentali) può essere ipotizzata indirettamente sulla base della presenza di **dentatura difiodonte** (denti decidui e permanenti).
- La presenza di denti decidui e/o permanenti in un fossile indicherebbe che i giovani di un determinato taxon si nutrivano di latte (e quindi erano già comparse le ghiandole mammarie).



Brasilodon, un mammaliforme (non ancora vero mammifero) del Triassico Sup. con dentatura difiodonte

Cos'è un mammifero ?

Amniote caratterizzato dalla presenza di:

2. Palato secondario completo

- A partire dal Triassico, il palato secondario e le coane si estesero sempre più indietro, separando efficacemente camera nasale dalla cavità orale (e quindi la respirazione dall'alimentazione), caratteristica essenziale per un animale con un alto tasso metabolico, che ha bisogno di mangiare e respirare allo stesso tempo.
- Il palato secondario ha una funzione altrettanto importante nel rinforzare il cranio contro lo sforzo dovuto alla contrazione dei potenti muscoli della mascella, durante la masticazione.

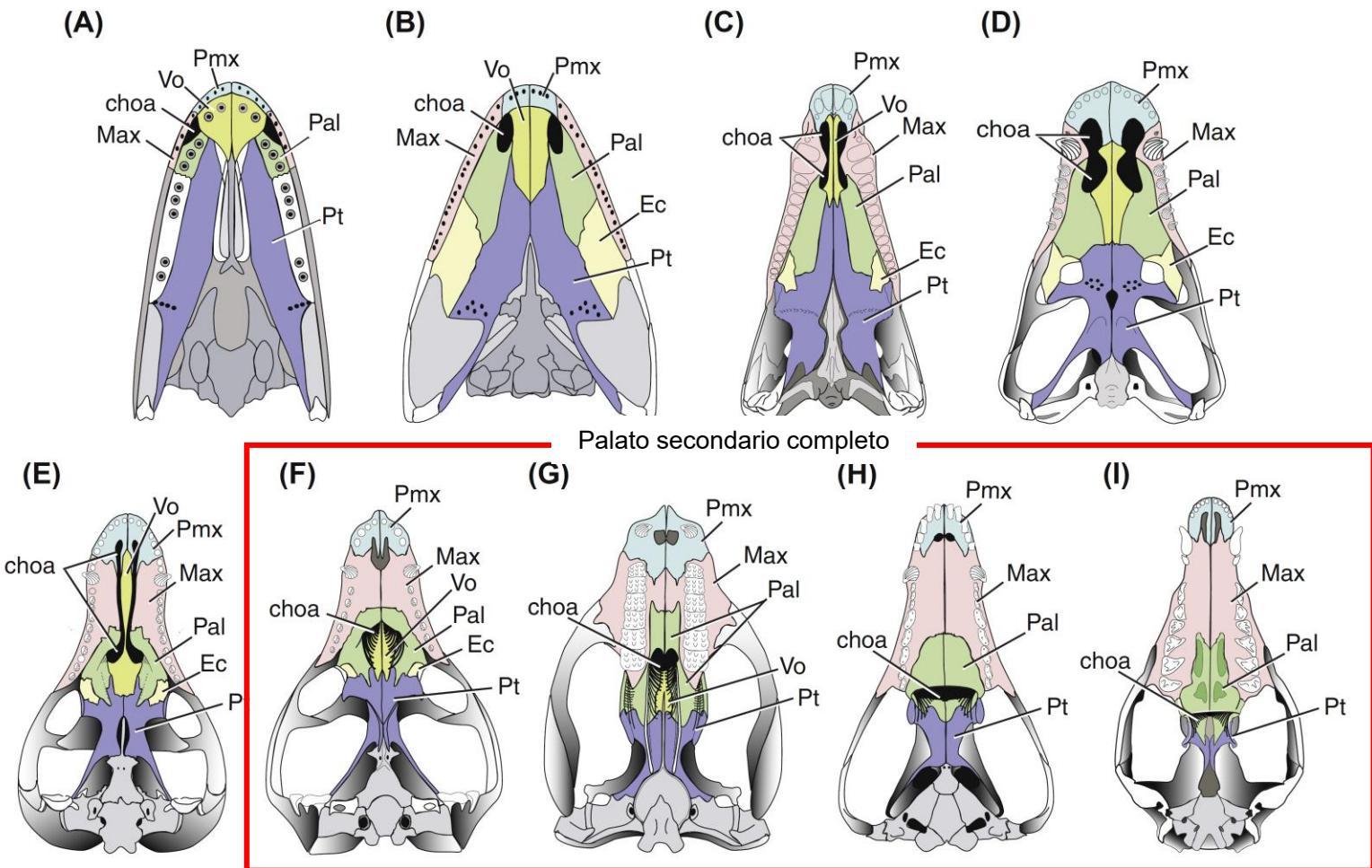


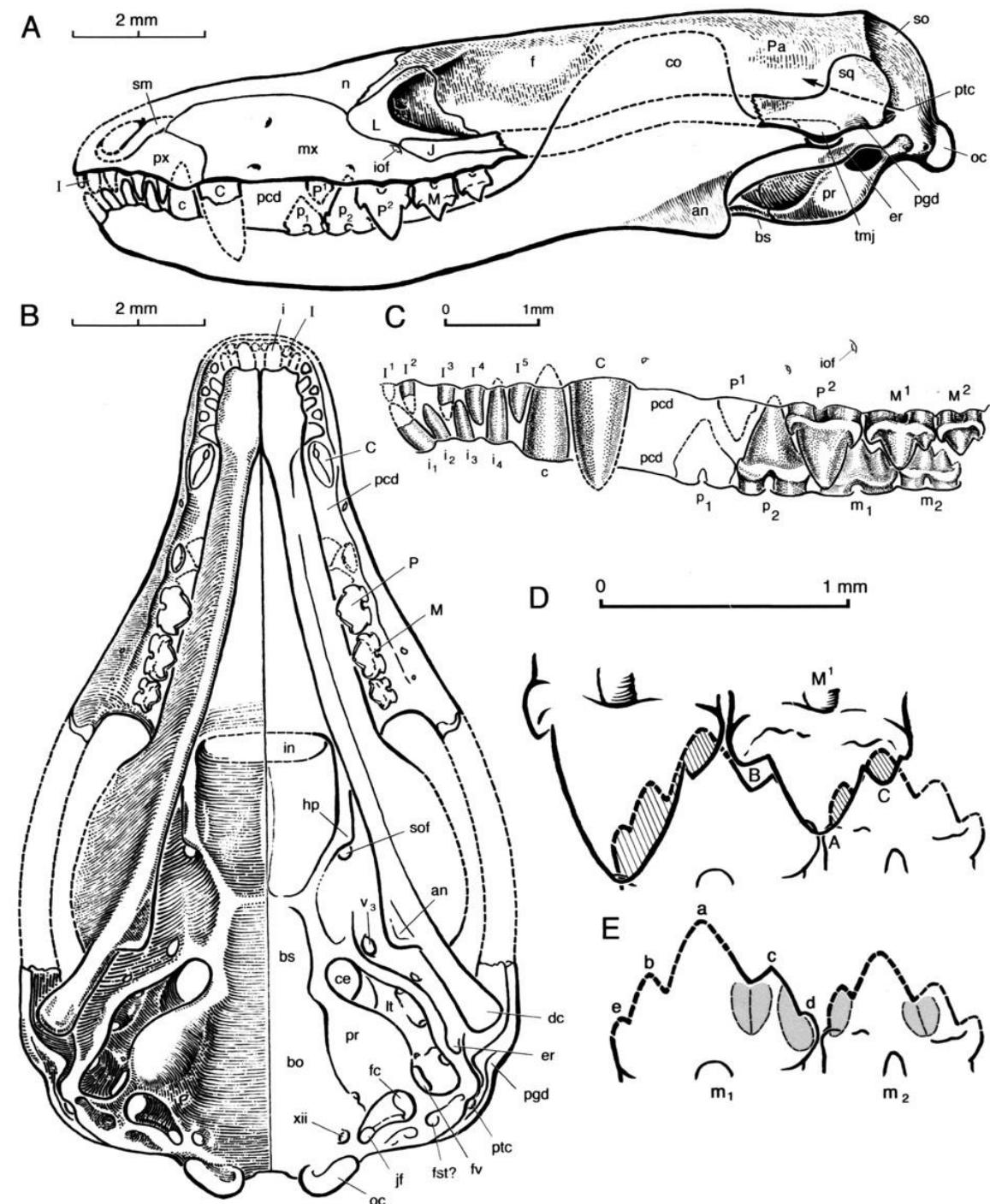
FIGURE 11.12 Stages in the evolution of mammalian secondary palate and the orthoretronasal olfaction duality. (A) *Eusthenopteron*, a stem tetrapod; (B) *Seymouria*, a stem amniote; (C) *Dimetrodon*, a basal synapsid; (D) *Syodon*, a more advanced noncynodontian synapsid; (E) *Procynosuchus*, the basal-most cynodont with an incipient secondary palate; (F) *Thrinaxodon*, an early cynodont with a complete secondary palate; (G) *Kayentatherium*, a basal mammaliaform with a complex dentition; (H) *Morganucodon*, a basal mammaliaform, with secondary palate extending to back of tooth row; (I) *Didelphis*, with secondary extending behind tooth row. See Table 11.1 for key to abbreviations. After Rowe, T.B., Shepherd, G.M., 2016. The role of ortho-retro-nasal olfaction in mammalian cortical evolution. *J. Comp. Neurol.* 524, 471–495. <https://doi.org/10.1002/cne.23802>.

Cos'è un mammifero ?

Amniote caratterizzato dalla presenza di:

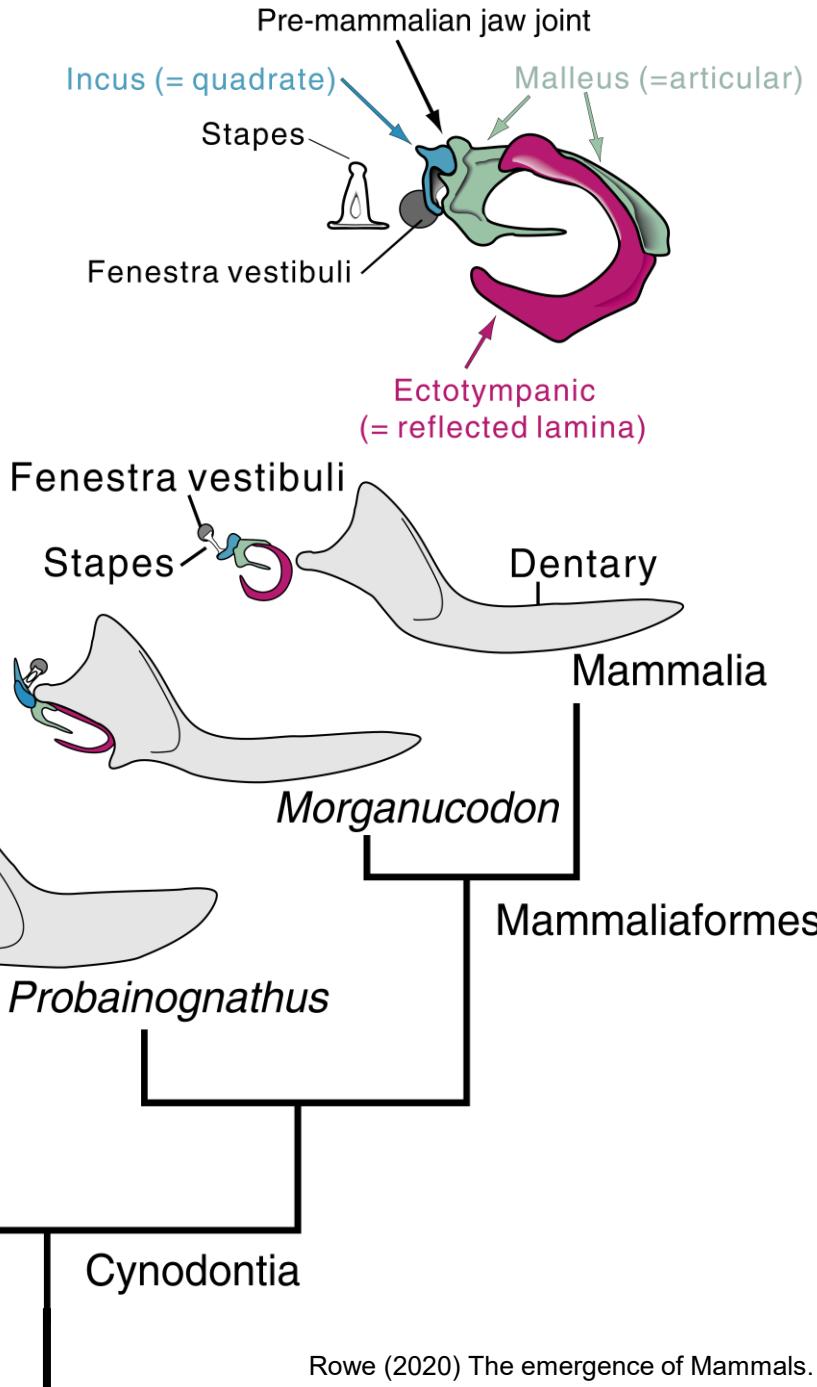
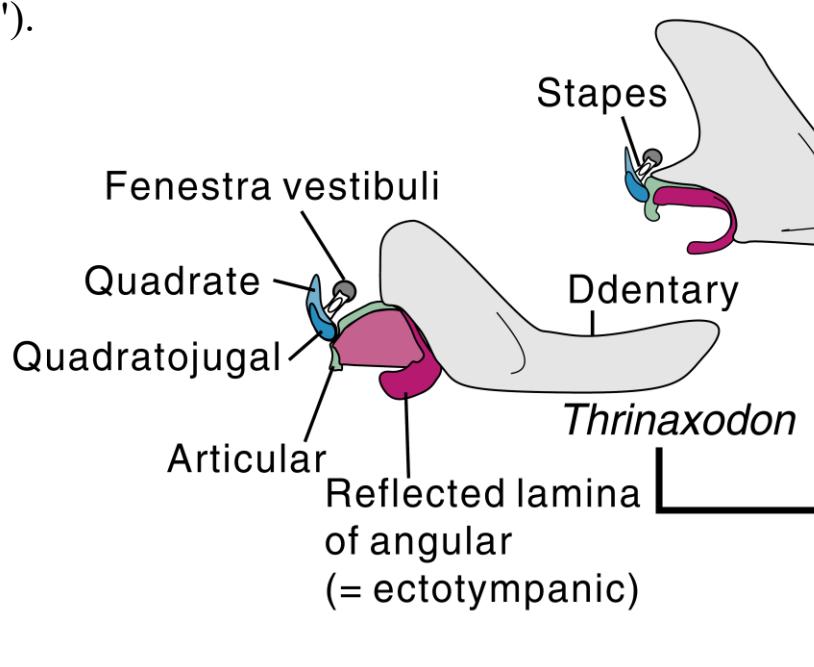
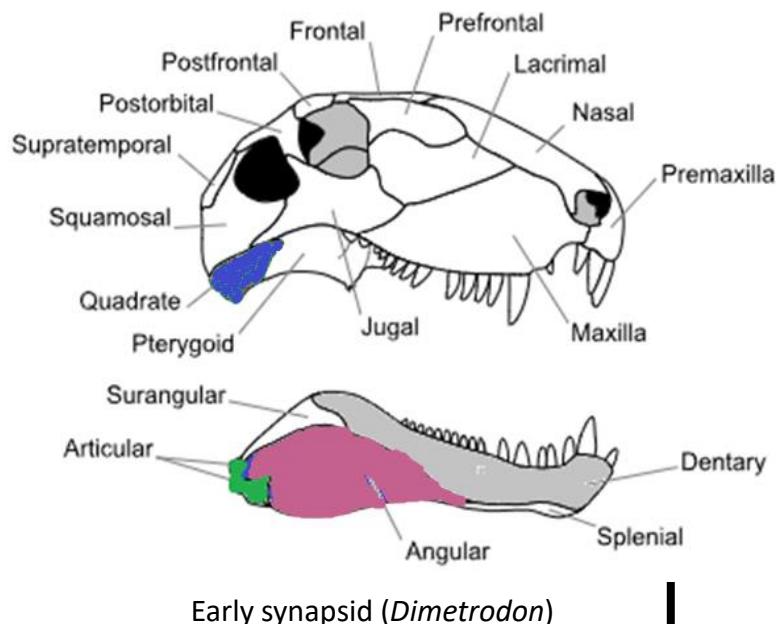
3. Completa occlusione molare

- I sinapsidi più primitivi ingoavano il cibo intero senza masticarlo. Con la completa occlusione molare nasce la **masticazione**, grazie al movimento tranciante e frantumante.
- Il cibo è ulteriormente processato e l'assunzione di sostanze nutritive è massimizzata, più efficiente e più veloce.
- E' un prerequisito per l'evoluzione di un **metabolismo alto**, perché la masticazione riduce la dimensione delle particelle di cibo consegnate allo stomaco e può quindi accelerarne la digestione.
- Grazie alla masticazione è inoltre possibile **adattarsi a una grande varietà di alimenti**, specializzarsi, e occupare una più ampia varietà di nicchie ecologiche.



4. Separazione di quadrato, articolare e angolare (formazione dell'orecchio medio)

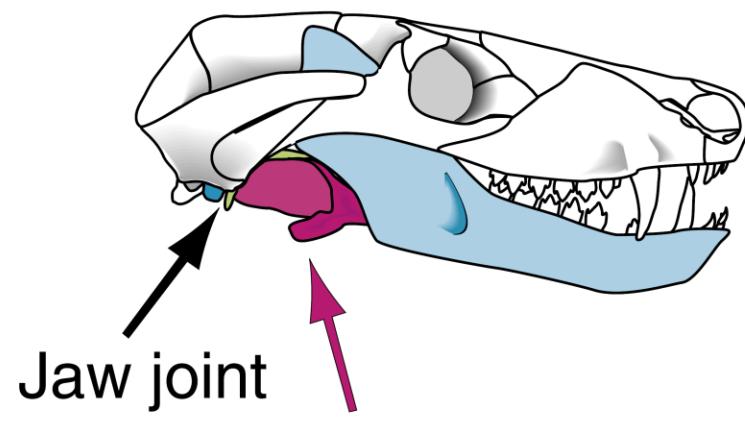
- Alcune ossa della mandibola e del cranio dei sinapsidi primitivi (**quadrato, articolare**, e **angolare**) erano probabilmente già coinvolti nella conduzione del suono. Una grande membrana timpanica sorretta dall'angolare doveva essere già presente.
- Nel corso dell'evoluzione, **quadrato, articolare** e **angolare** si riducono e si separano progressivamente dal cranio e dalla mandibola, diventando rispettivamente **incudine, martello** e **anello ectotimpanico** (sorregge il timpano), spostandosi in un passaggio auditivo interno.
- La staffa era già presente, in quanto evolutasi dall'iomandibola dei pesci già nei primi tetrapodi (vedasi capitolo "La conquista delle terre emerse").



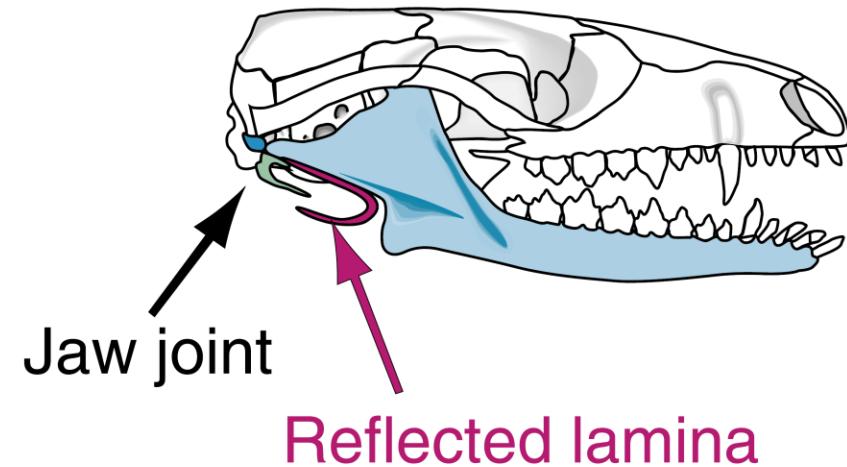
... di conseguenza...

5. L'articolazione della mandibola al cranio avviene tramite il solo **dentale**.

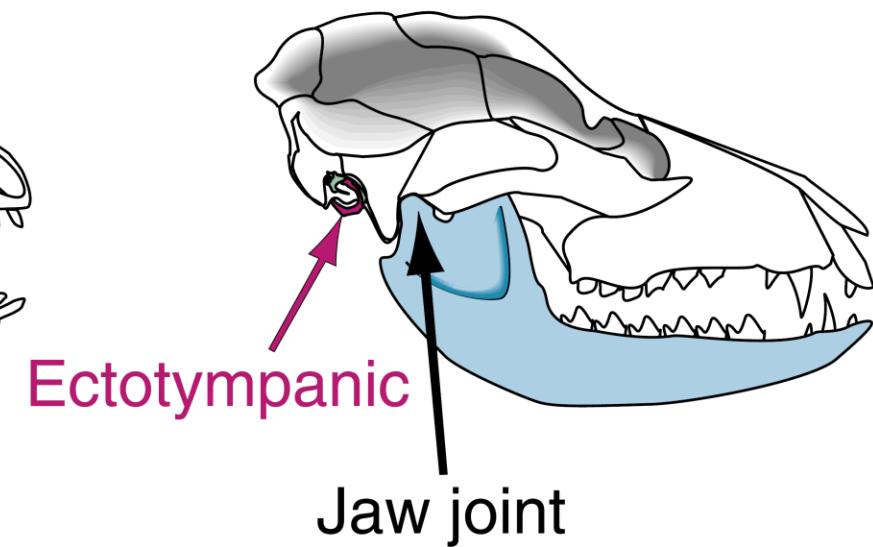
Thrinaxodon



Morganucodon



Mammalia



Cos'è un mammifero ?

Amniote caratterizzato dalla presenza di:

6. Elevato quoziante di encefalizzazione (EQ > 0.5)

- Il EQ è una stima dell'intelligenza di un organismo ed è calcolato come il rapporto tra il fattore di encefalizzazione (C) e il suo valore medio nel gruppo in esame, dove il fattore di encefalizzazione C è calcolato come il rapporto tra il peso del cervello e il peso del corpo elevato a una costante.
- I moderni mammiferi (Monotremata, Marsupialia, Placentalia) hanno EQ > 0.5, superiore a quello di altri amnioti.
- L'elevata encefalizzazione può anche essere dimostrata attraverso la **girificazione della corteccia cerebrale (circonvoluzioni)**, presente in mammiferi con alto EQ.

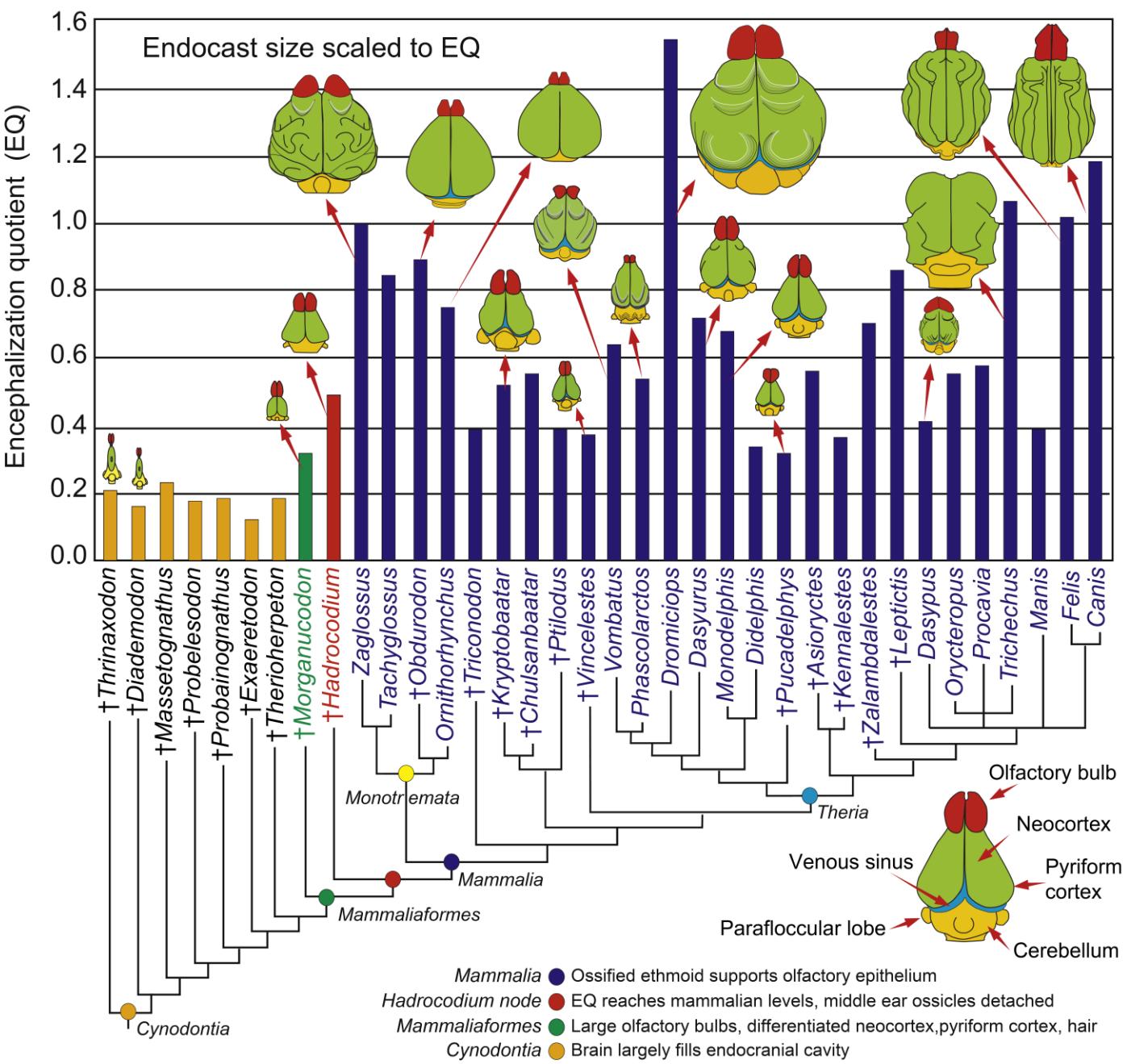


FIGURE 11.35 Patterns of brain evolution in phylogeny of basal Triassic cynodonts and selected crown Mammalia. Encephalization quotient (EQ) is shown as a histogram, and selected endocasts are scaled to EQ. From Rowe, T.B., Macrini, T.E., Luo, Z.-X., 2011. Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *Science* 332, 955–957. <https://doi.org/10.1126/science.1203117>.

6. Elevato quoziente di encefalizzazione (EQ > 0.5)

- La girificazione della corteccia cerebrale sembra concomitante alla comparsa dei **turbanati** (struttura ossea che si forma nella cavità nasale) che a loro volta sostengono un **grande epitelio olfattivo**.
- Per questo la girificazione della corteccia cerebrale sembra essere correlata allo sviluppo dell'olfatto, dal momento che i primi mammiferi erano forse attivi di notte (compare la **notturnalità**) e la scarsa visibilità doveva dunque essere compensata da altri sensi (l'olfatto in primis).



Cos'è un mammifero ?

Amniote caratterizzato dalla presenza di:

1. Ghiandole mammarie (dentatura difidonte)



2. Palato secondario completo



3. Completa occlusione molare



4. Separazione di quadrato, articolare e angolare (formazione dell'orecchio medio)



5. Articolazione della mandibola al cranio avviene tramite il solo dentale



6. Elevata encefalizzazione (tracce di girificazione o turbinati)



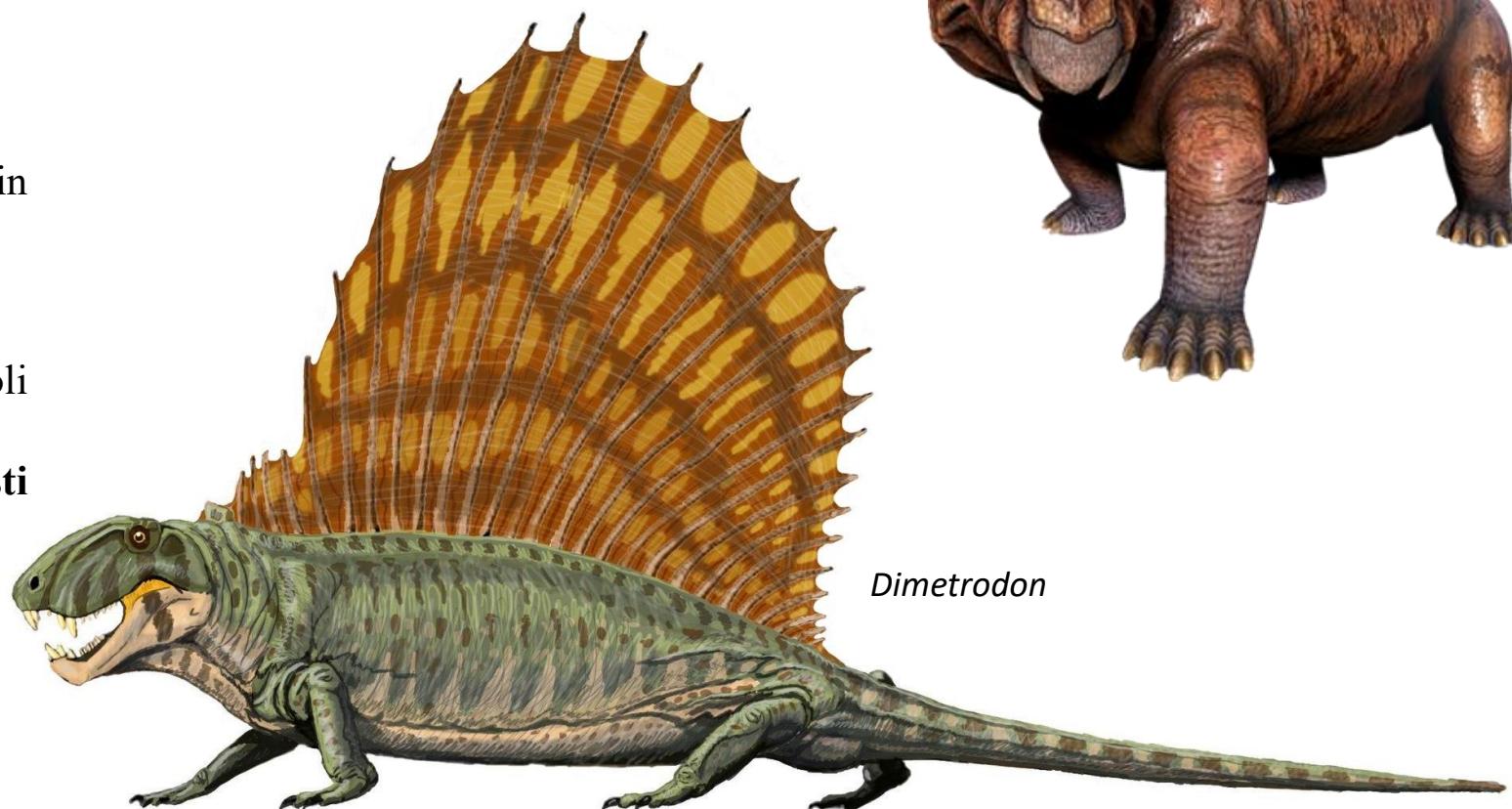
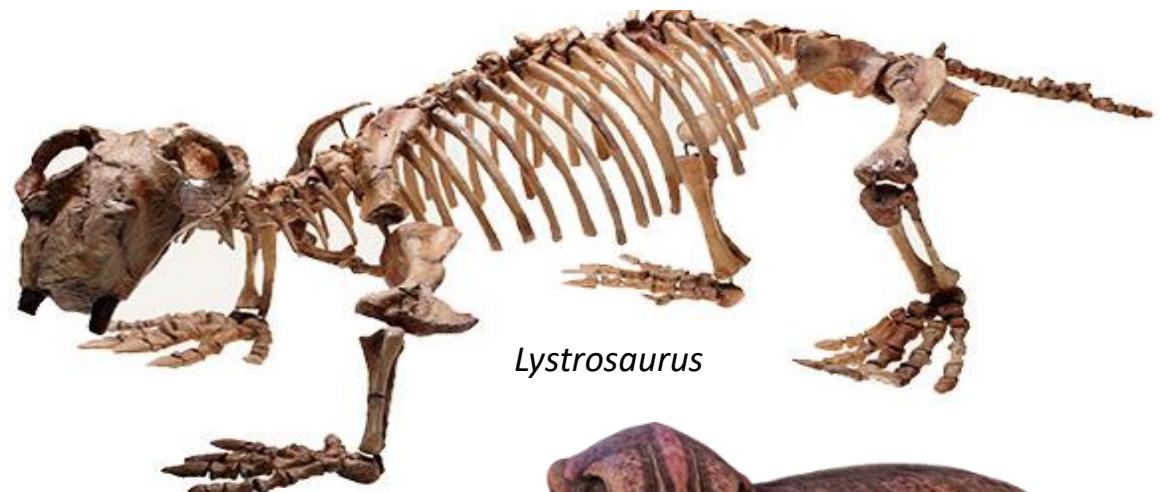
Nei fossili si cercherà di capire se erano presenti i caratteri 1 e 6 tramite il riconoscimento di (...)

clade Amniota

clade Synapsida

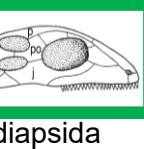
Carbonifero Sup. (323 Ma) - Attuale

- L'evoluzione dei mammiferi avviene all'interno del clade Synapsida
- Gruppo monofiletico di amnioti, sister di Reptilia.
- Un tempo definiti "rettili simili a mammiferi", in realtà non sono rettili!
- All'estinzione Permiana solo alcuni piccoli dicinodonti e **cinodonti** sopravvissero, e **questi ultimi porteranno ai mammiferi attuali.**



clade Amniota

clade Synapsida

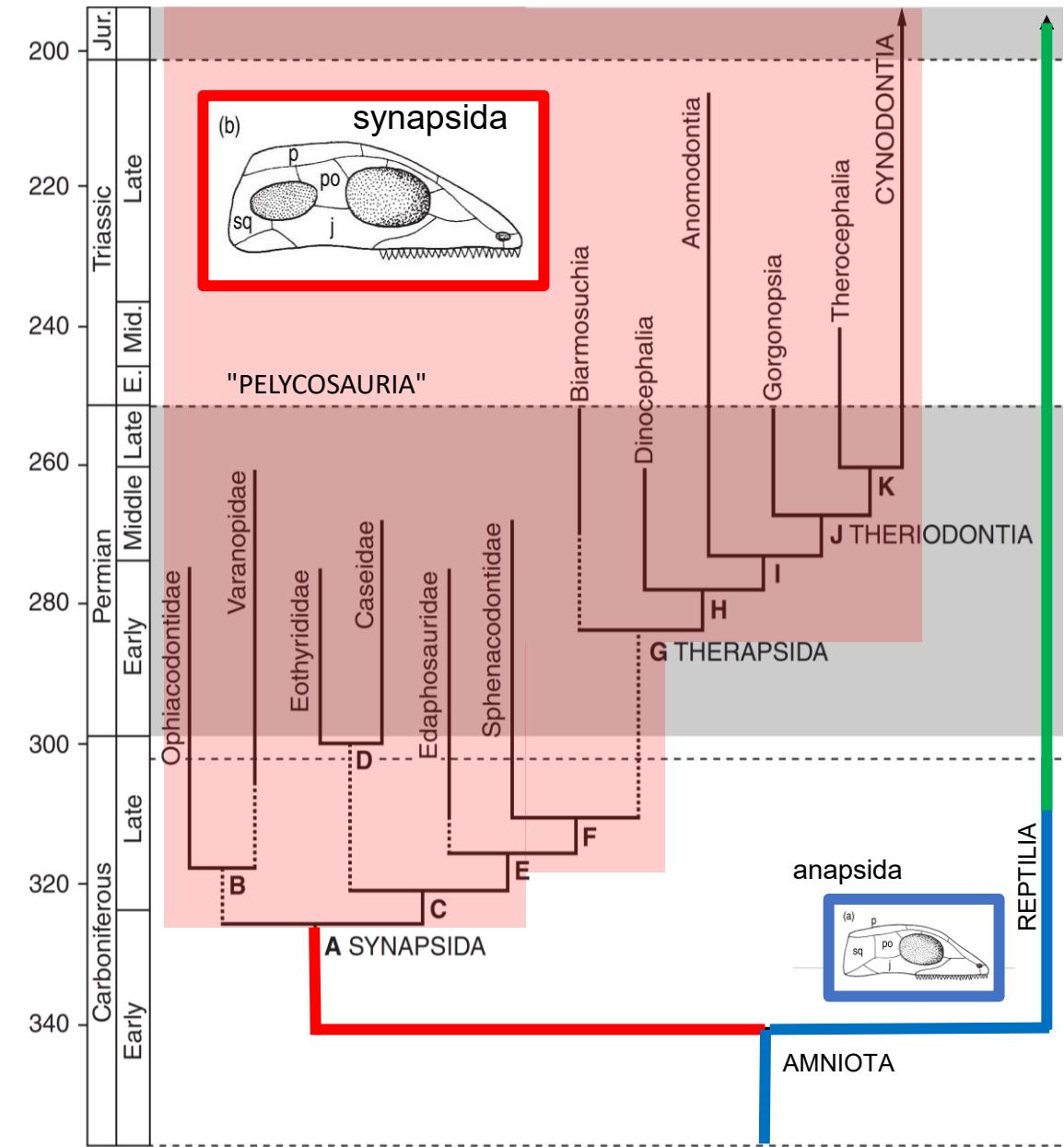


Caratteristiche:

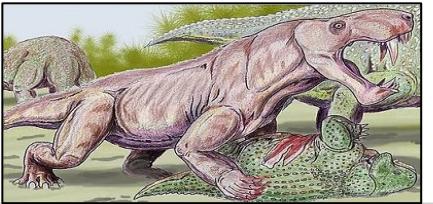
- **condizione sinapsida:** una sola finestra temporale inferiore circondata da postorbitale, squamoso, e jugale (condizione che si ritrova in tutti i sinapsidi e comparsa una sola volta negli amnioti).

La presenza di finestre temporali può essere spiegata con queste ipotesi:

- alleggerire il cranio senza sacrificare la forza.
- risparmio energetico (utilizzando meno osso).
- fornire punti di attacco per i muscoli della mascella. Avere punti di attacco più lontani dalla mascella avrebbe permesso ai muscoli di divenire più lunghi e quindi di esercitare una forte trazione su un'ampia gamma di movimenti della mascella senza essere allungati o contratti oltre la loro gamma ottimale.



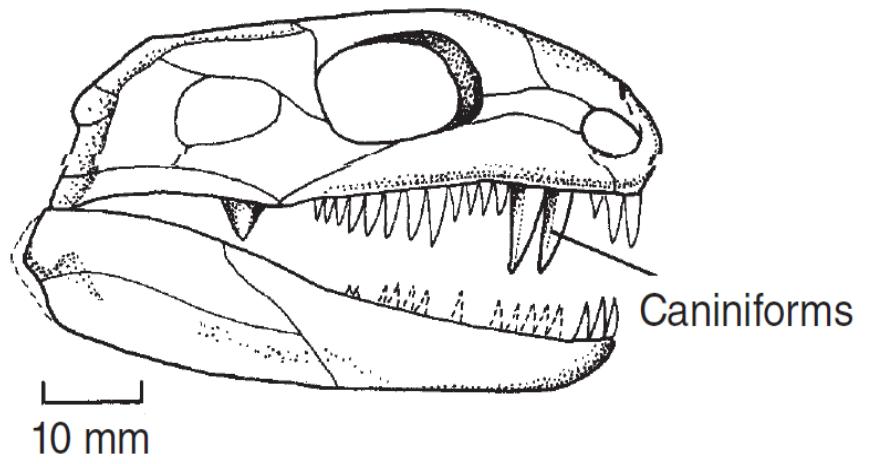
clade Amniota



clade Synapsida

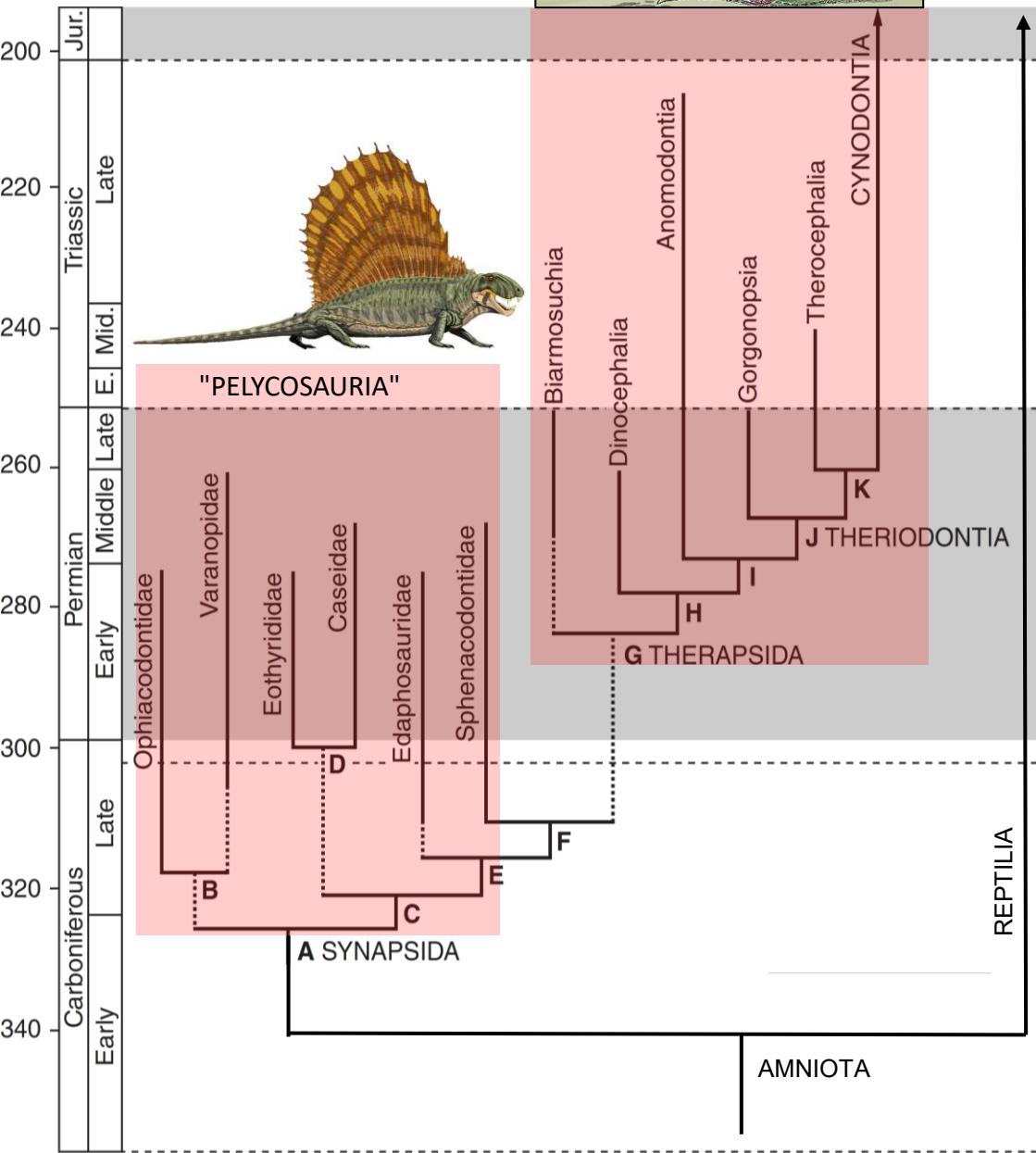
Caratteristiche:

- denti differenziati con canini sul mascellare
- palato secondario osseo in formazione
- i sinapsidi più derivati svilupperanno un palato secondario completo, peli, orecchio medio ed endotermia.



Due maggiori gruppi all'inizio della radiazione:

- **"Pelycosauria"**
- **Therapsida**



clade Amniota

clade Synapsida

"Pelycosauria"

Carbonifero Sup. - Permiano Medio (323 - 260 Ma)

- Gruppo parafiletico di sinapsidi primitivi

Caratteristiche:

- dimensioni medio-grandi (20-100 kg)
- postura primitiva (sprawling)
- ectotermici (a distribuzione geografica tropicale)
- allometria positiva delle dimensioni del cranio
- parte posteriore del cranio corta
- coda lunga

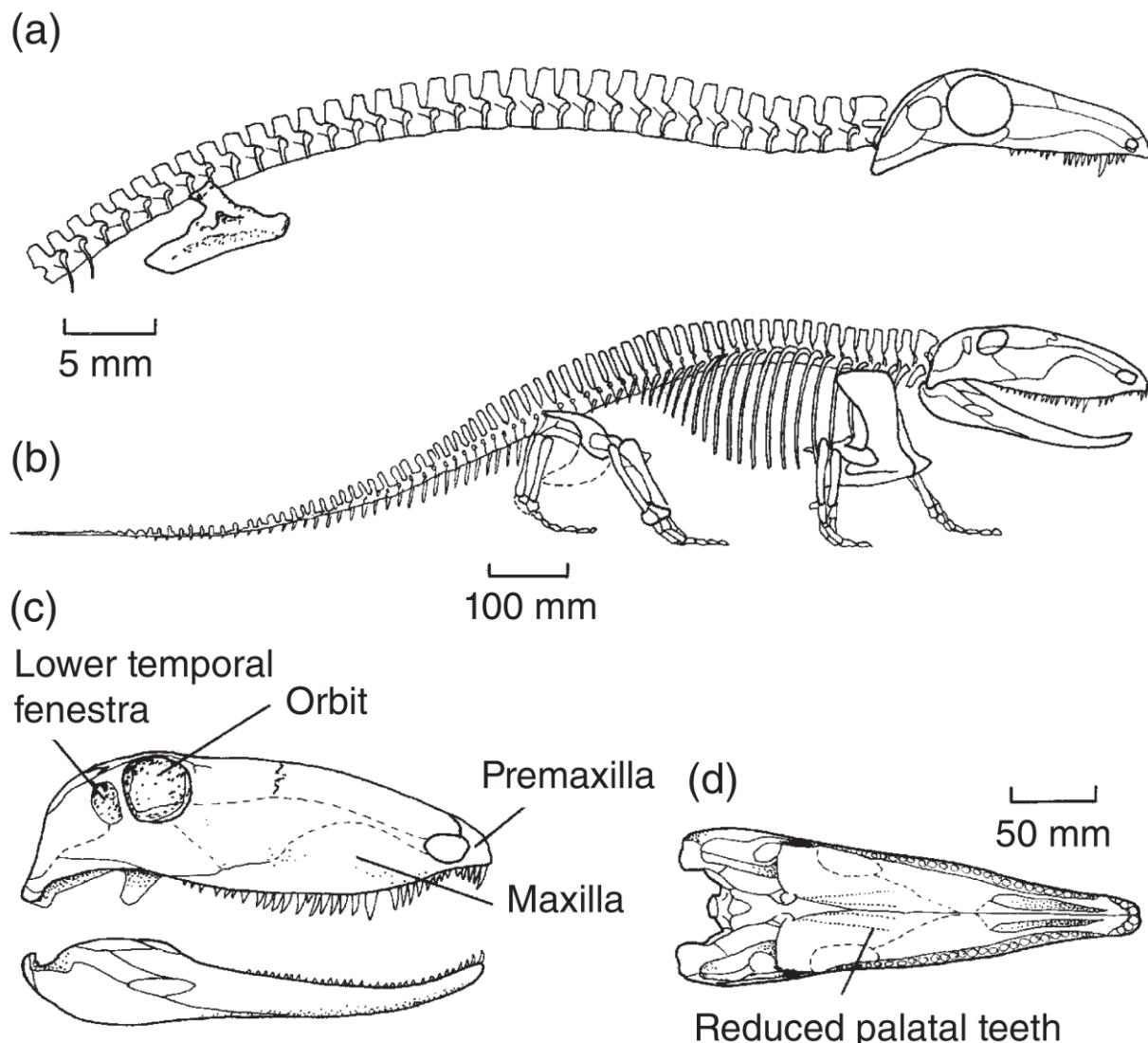
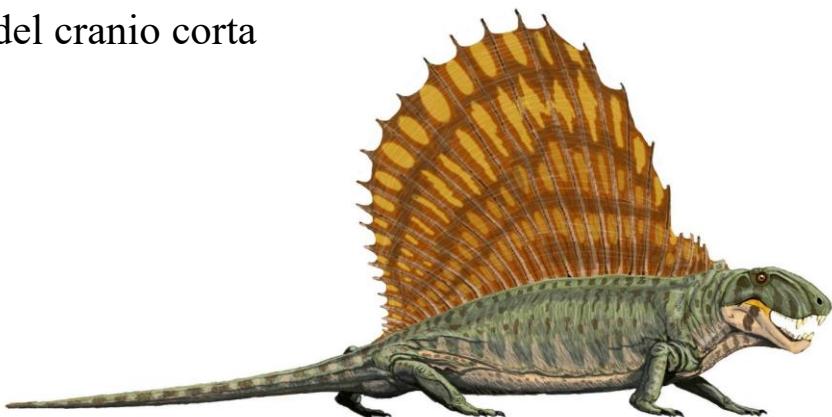


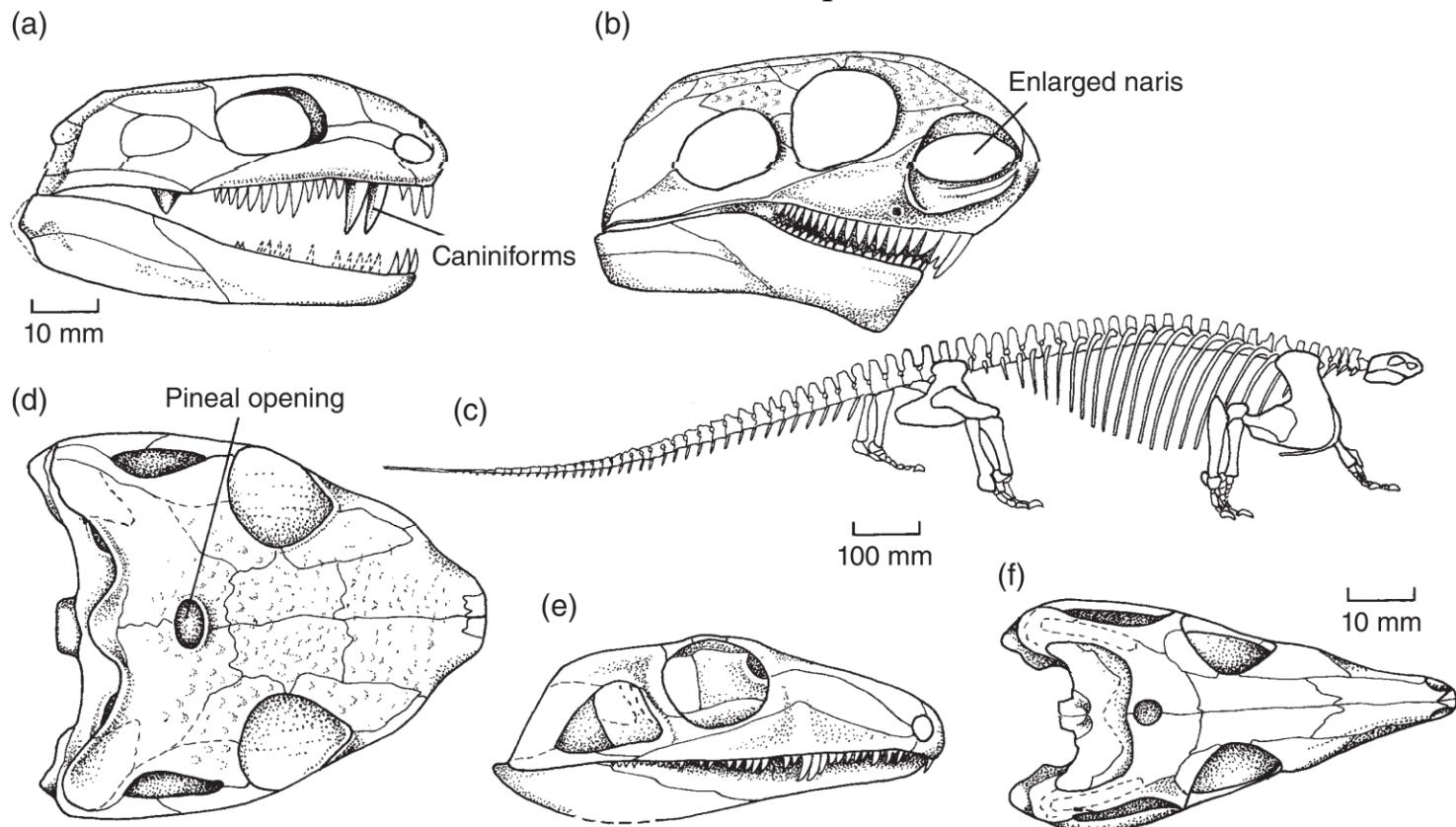
Figure 5.14 The ophiacodonts (a) *Archaeothyris* and (b-d) *Ophiacodon*: (a) partial skull and skeleton in lateral view; (b) skeleton; (c,d) skull in lateral and ventral views. Source: Adapted from Romer and Price (1940) and Reisz (1989).

clade Amniota

clade Synapsida

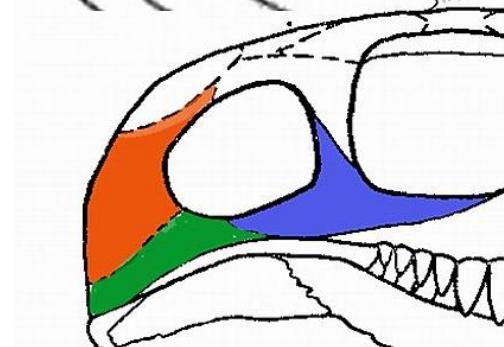
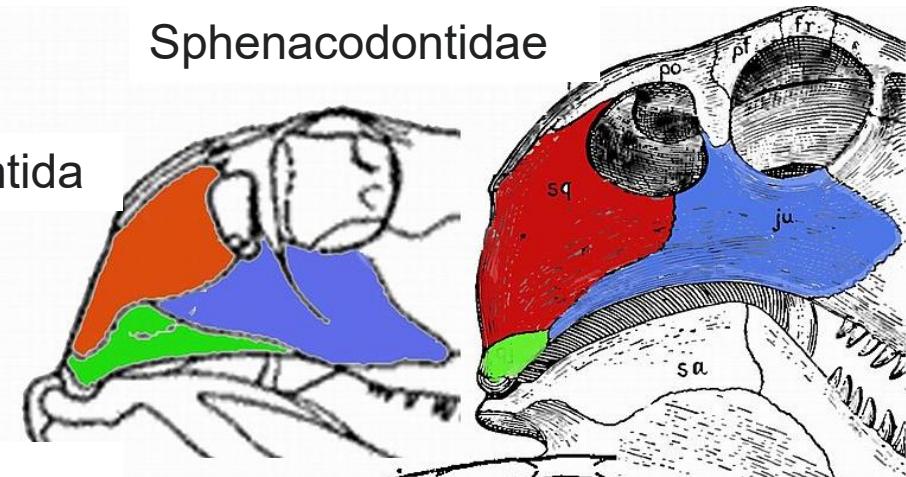
"Pelycosauria"

- i vari gruppi si distinguono principalmente per la diversa conformazione e dimensioni delle ossa che circondano la finestra temporale



Ophiacodontida

Sphenacodontidae



Caseidae

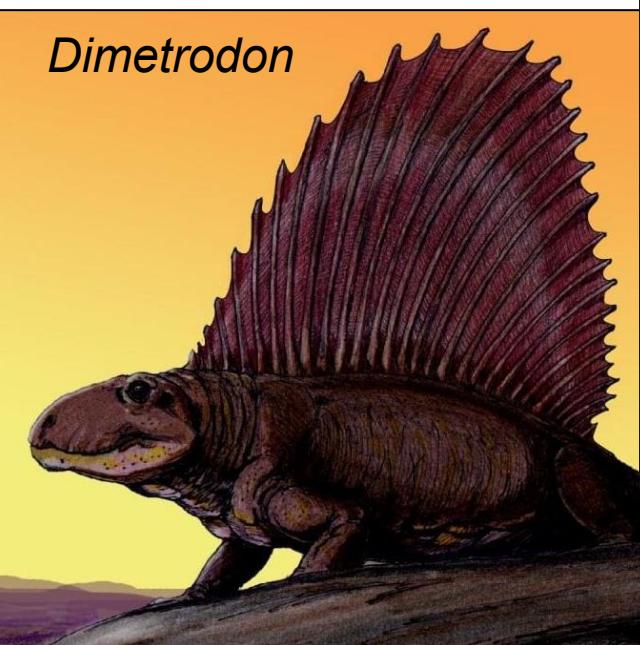
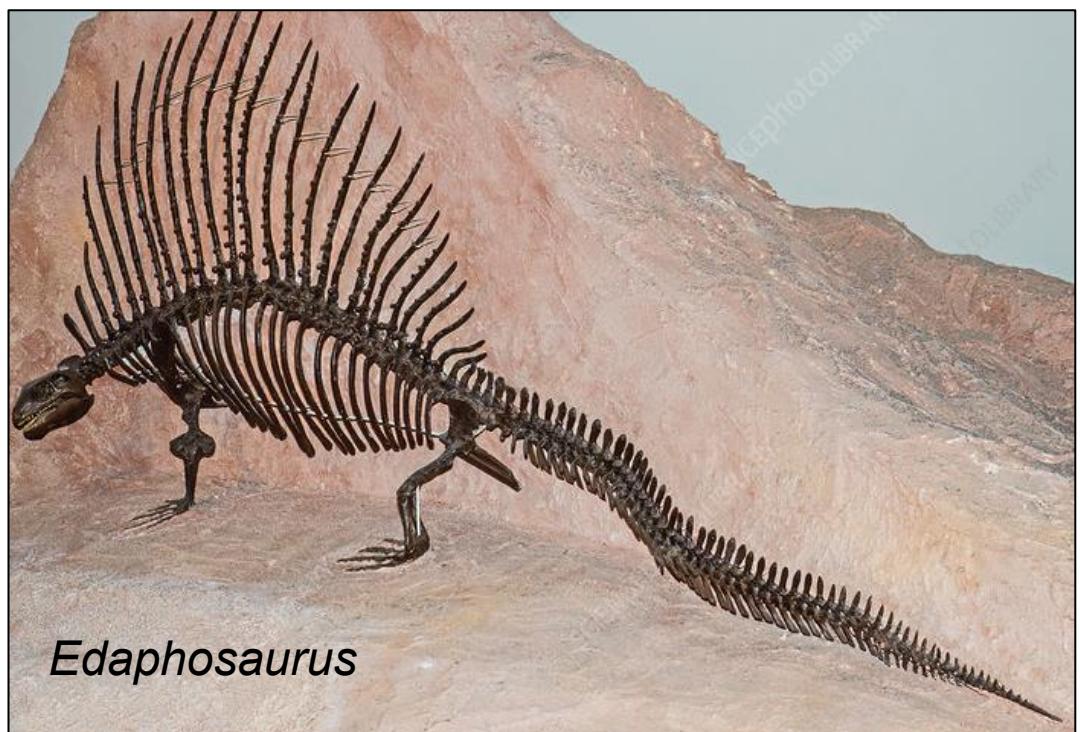
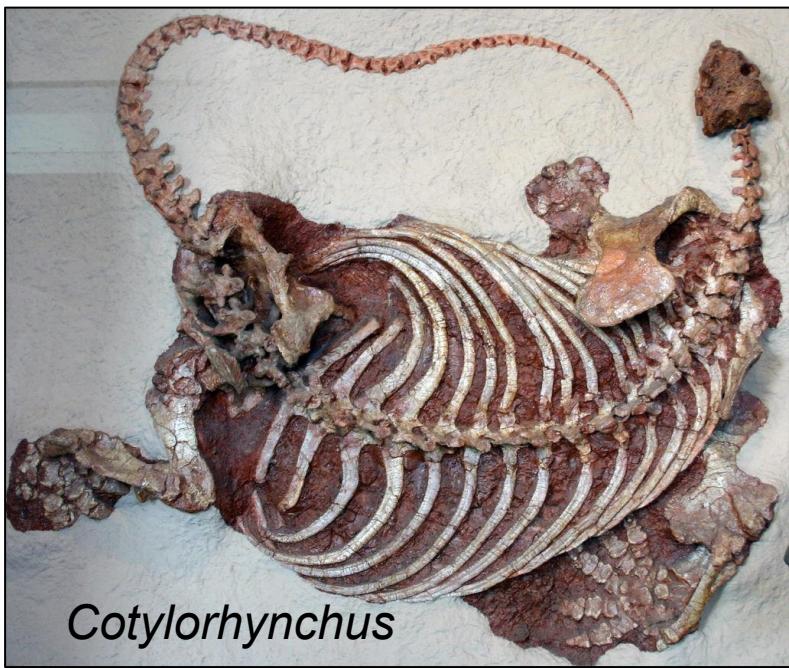
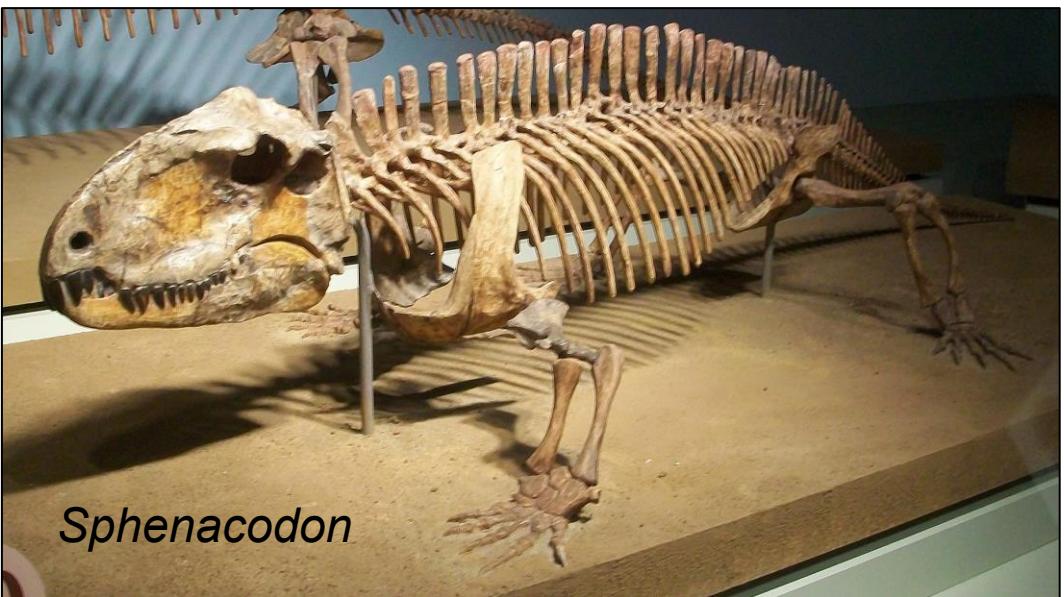
quadratojugale, squamoso, jugale

Figure 5.15 Three early synapsids: (a,b) skull of the varanopid *Varanops* in lateral and dorsal views; (c) skull of the eothyridid *Eothyris*; (d–f) skeleton and skull of the caseid *Cotylorhynchus* in lateral and dorsal views. Source: Adapted from Romer and Price (1940).

clade Amniota

clade Synapsida

"Pelycosauria"



clade Amniota

clade Synapsida

clade Therapsida

Permiano Inf. (280 Ma) - Attuale

- Gruppo monofiletico di sinapsidi avanzati che porterà ai mammiferi.

Caratteristiche:

- dimensioni da medie a molto grandi (10 kg - 7 ton)
- tasso metabolico più elevato (e quindi distribuzione geografica più ampia, incluse subtropicale e temperata)
- postura più efficiente (inizialmente quasi parasagittale) grazie anche ad un cleitro e clavicola separati, sterno ossificato, acetabolo profondo
- articolazione della mandibola spostata più anteriormente
- meno denti dietro ai canini e denti palatali assenti

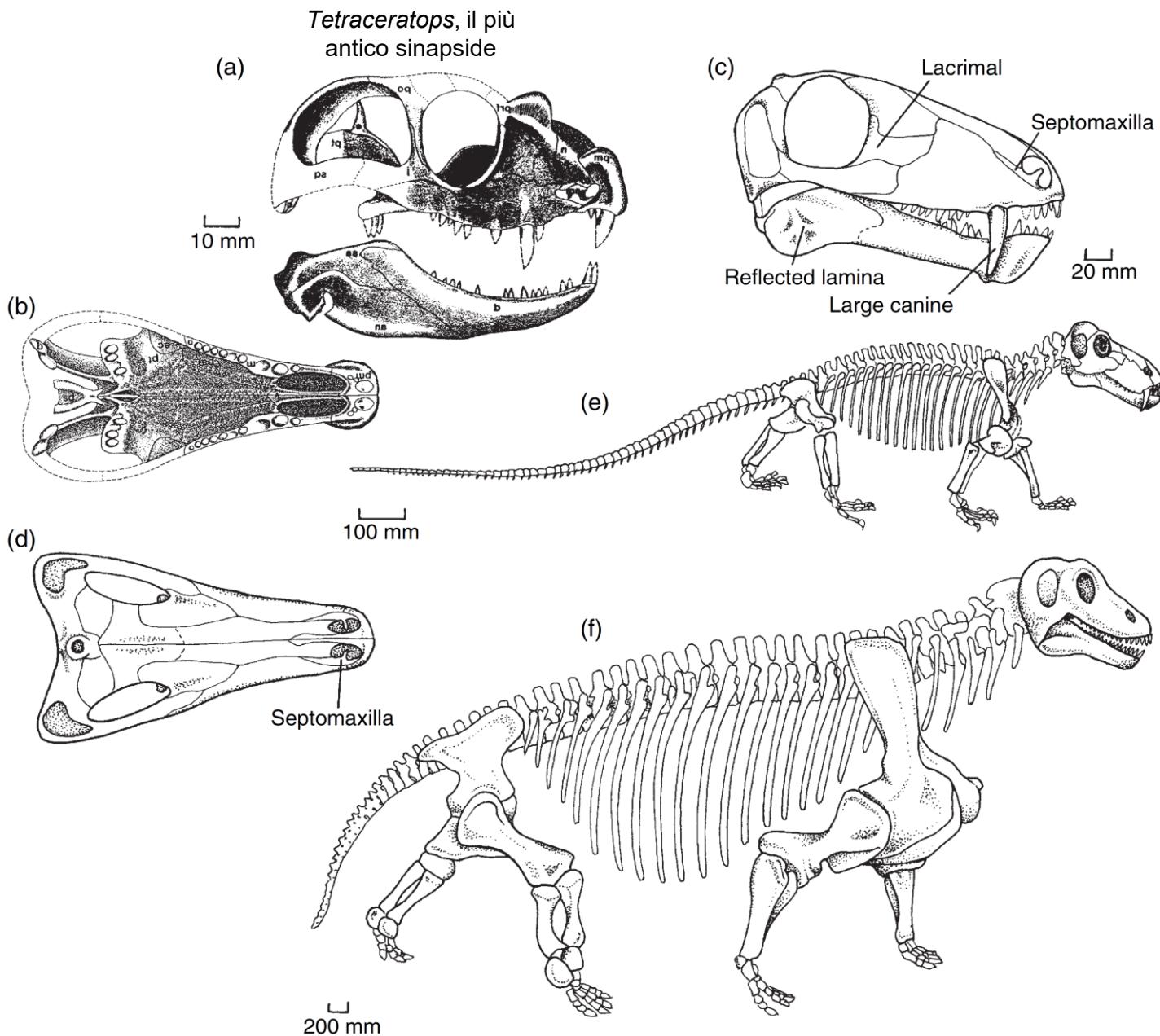


Figure 5.18 Early therapsids: (a,b) skull of *Tetraceratops* in lateral and ventral views; (c,d) skull of *Biarmosuchus* in lateral and dorsal views; (e) carnivorous dinocephalian *Titanophoneus*; (f) herbivorous dinocephalian *Moschops*. Source: (a,b) Adapted from Laurin and Reisz (1996). (c,d) Adapted from Battail and Surkov (2000). (e,f) Adapted from Gregory (1951).

clade Amniota

clade Synapsida

clade Therapsida

Nel Permiano troviamo 4 maggiori gruppi :

- **Dinocephalidae:** erbivori e carnivori massicci, con postura non ancora completamente parasagittale, per cui vi è un enorme sviluppo della scapola.
- **Gorgonopsia:** predatori con arti posteriori quasi parasagittali; cinto pettorale e coda ridotti; riduzione ulteriore dell'angolare; ampliamento del palato secondario (ancora incompleto).

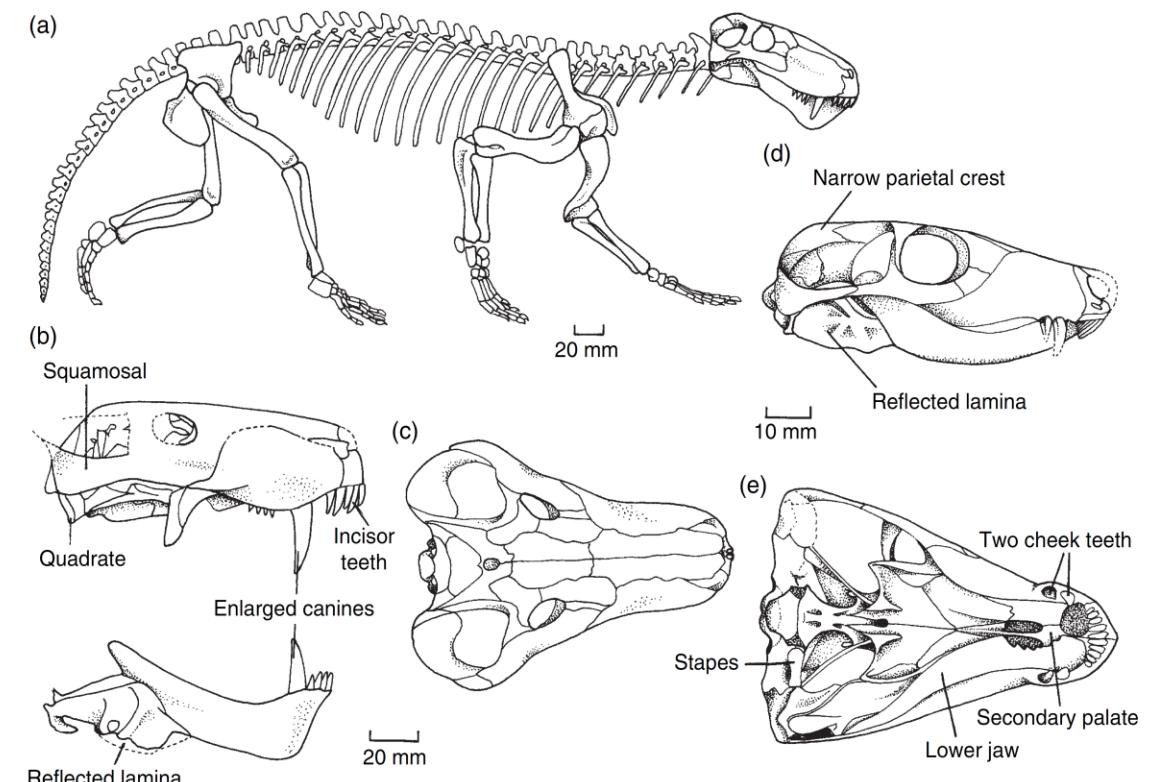
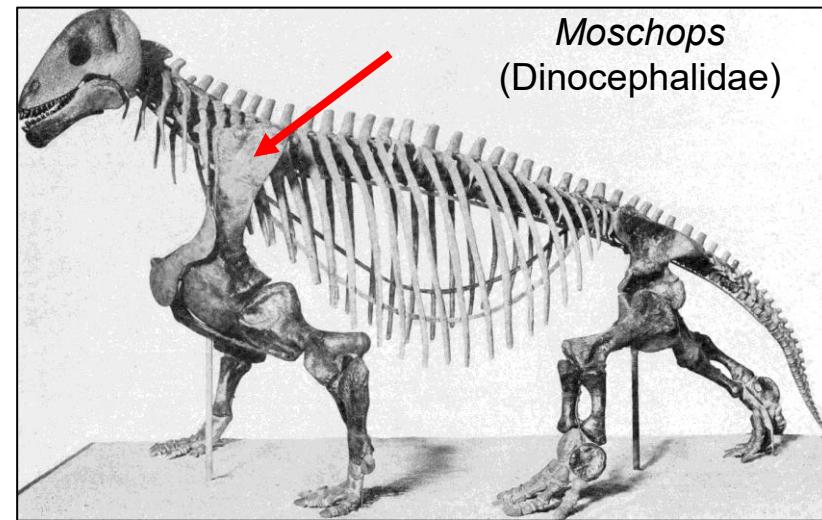
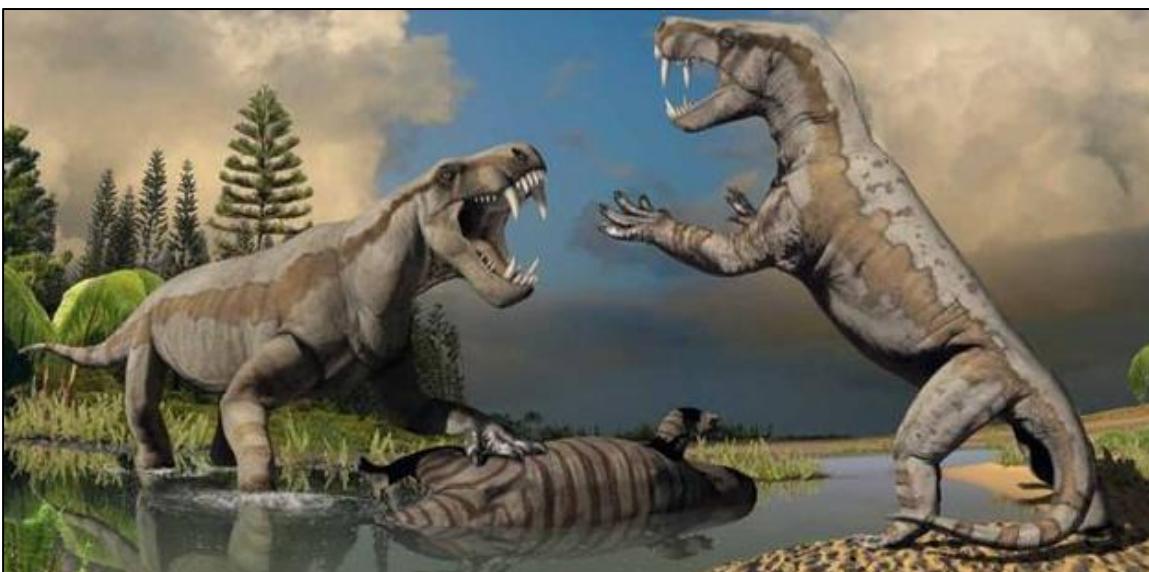
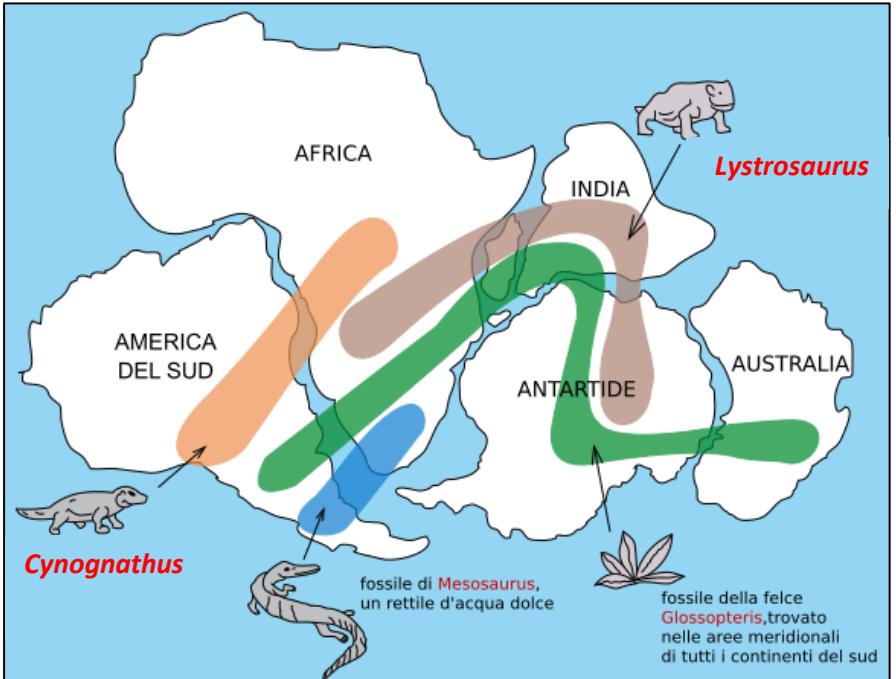
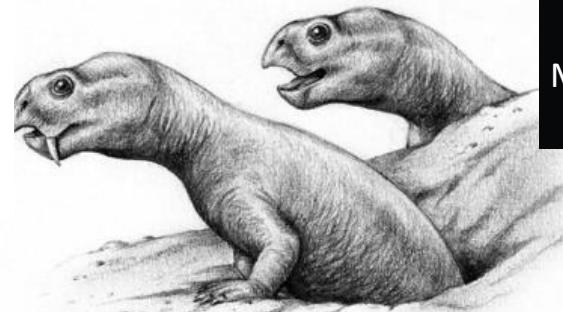


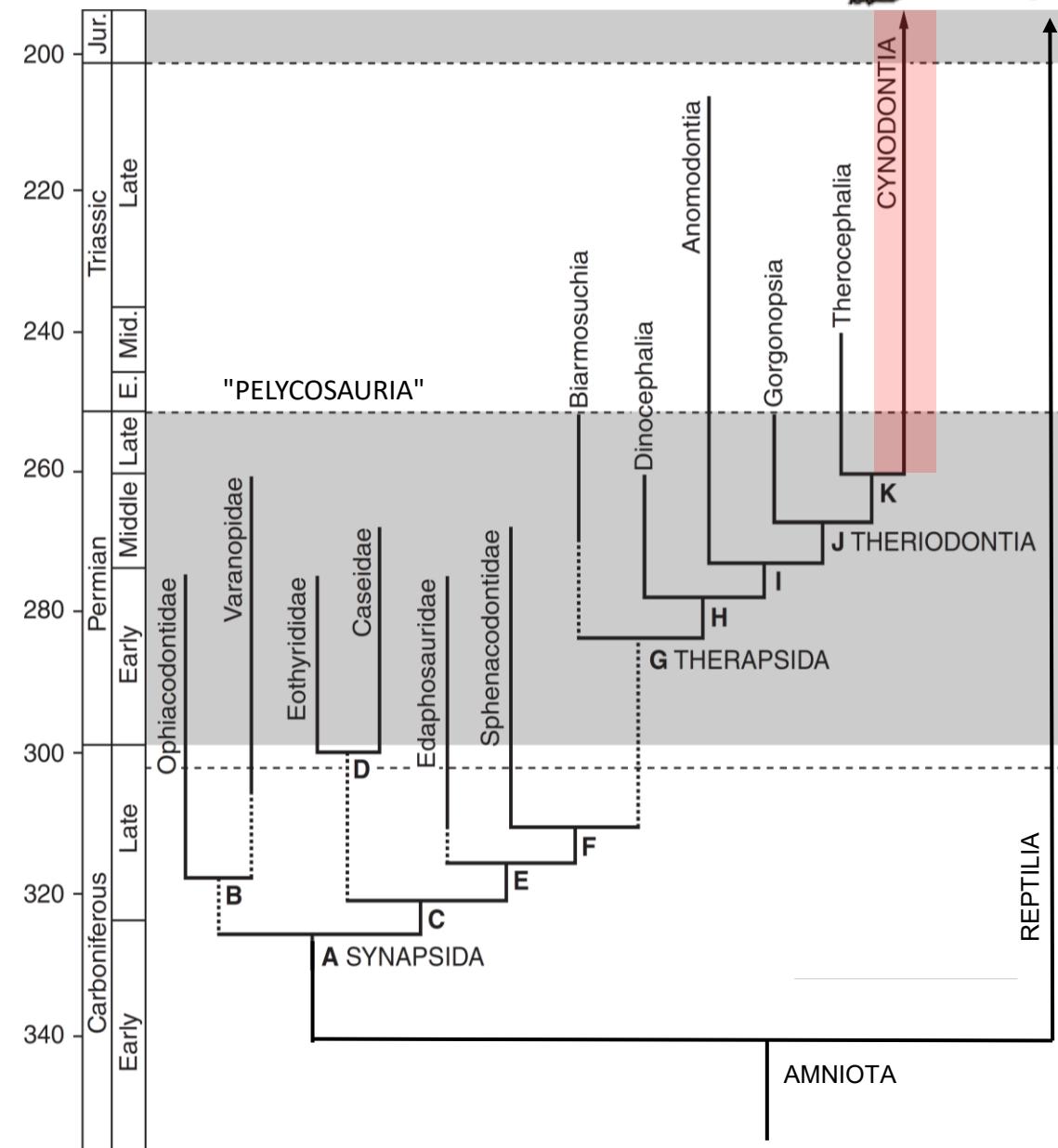
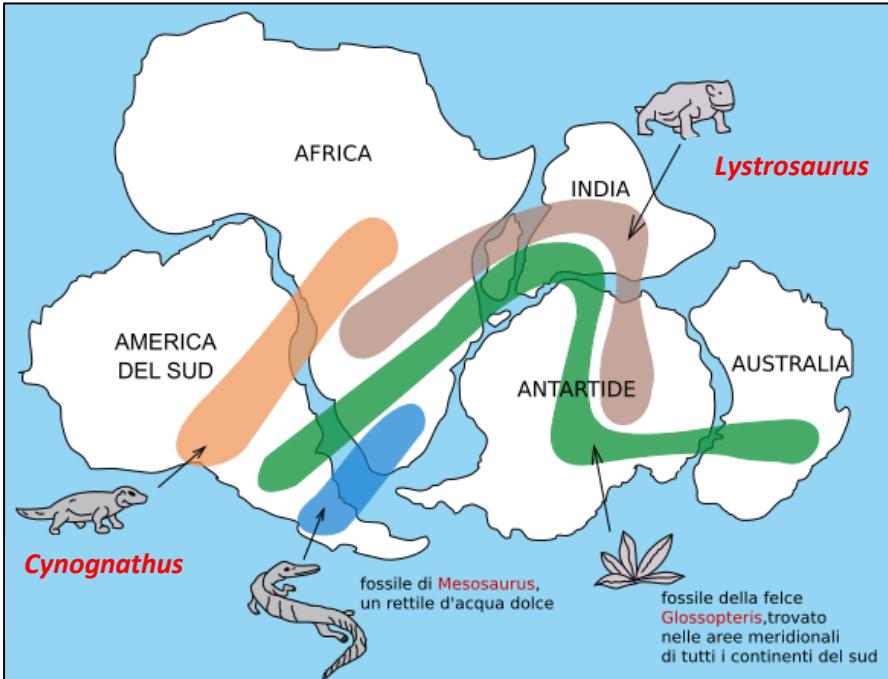
Figure 5.22 The gorgonopsians (a) *Lycaenops*, (b) *Arctognathus*, and (c) *Leontocephalus*; (d,e) the therocephalian *Theriognathus*. Source: (a) Adapted from Broom (1932). (b,c) Adapted from Kemp (1969). (d,e) Adapted from Brink (1956).

- **Dicynodontia:** erbivori dominanti nel Permiano, caratterizzati da due grossi canini che usavano per scavare alla ricerca di cibo; molti scavavano tane dove sono stati occasionalmente ritrovati.
- Quasi tutti i dicinodonti si estinsero alla fine del Permiano, gli ultimi nel Triassico Superiore.



- **Cynodontia** (letteralmente "denti da cane"):

comparsi nel Permiano Superiore (260 Ma), è il lignaggio dei terapsidi che, attraversando diverse fasi, porterà ai mammiferi.





6.11.1 I cinodonti e l'acquisizione dei caratteri mammaliani



clade Synapsida

clade Therapsida

clade Cynodontia

Permiano Sup. (260 Ma) - Attuale

Nei cinodonti più basali notiamo già alcuni caratteri dei mammiferi:

- aumentata ampiezza arcate zigomatiche: consente un aumento della massa muscolare degli adduttori mascellari
- dentale si sviluppa per almeno i 3/4 della mandibola
- denti semi-differenziati
- palato secondario quasi completo (legato alla necessità di respirare in continuazione, anche mentre si mangia, il che indica metabolismo elevato)
- probabilmente coperti di pelo

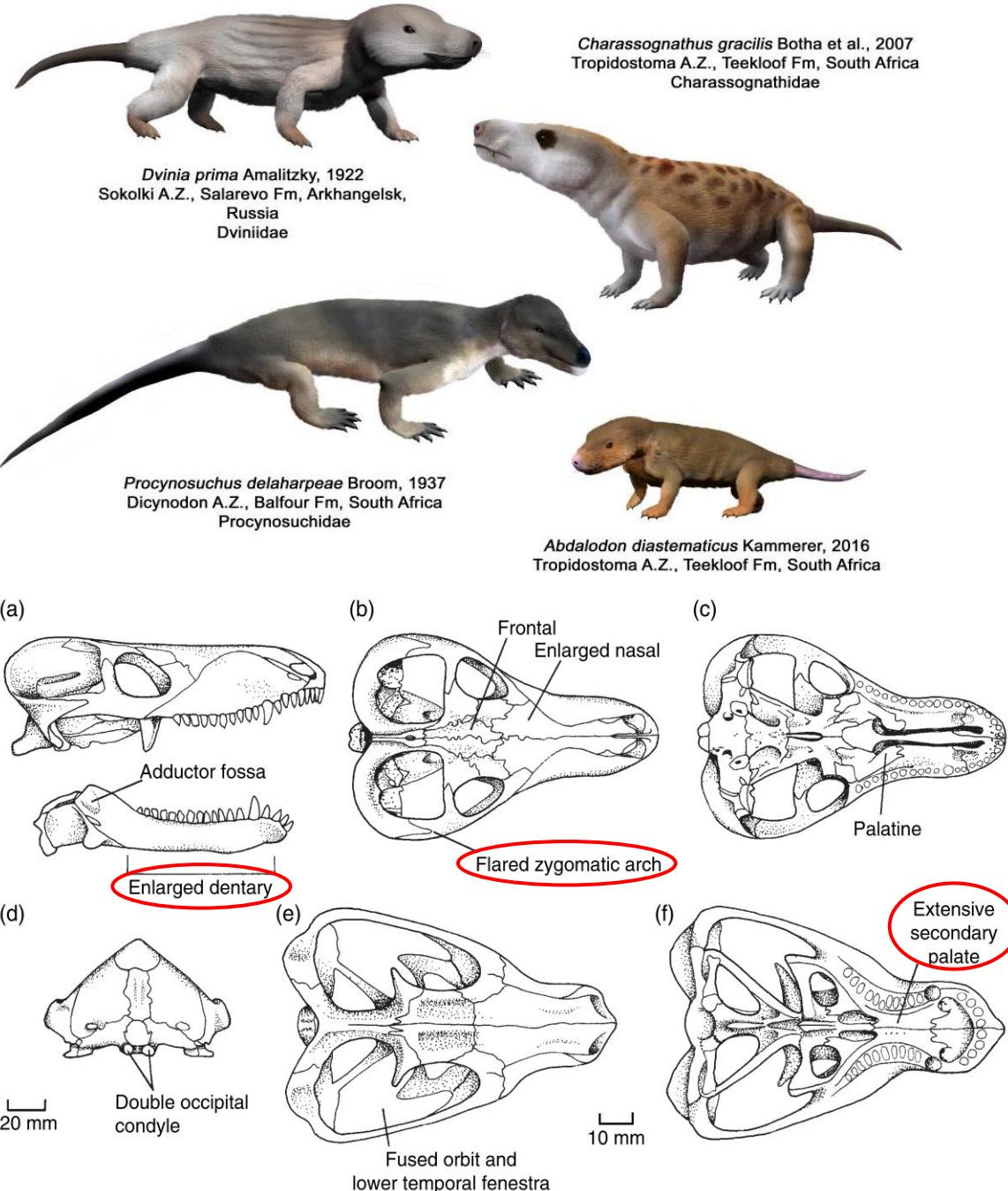
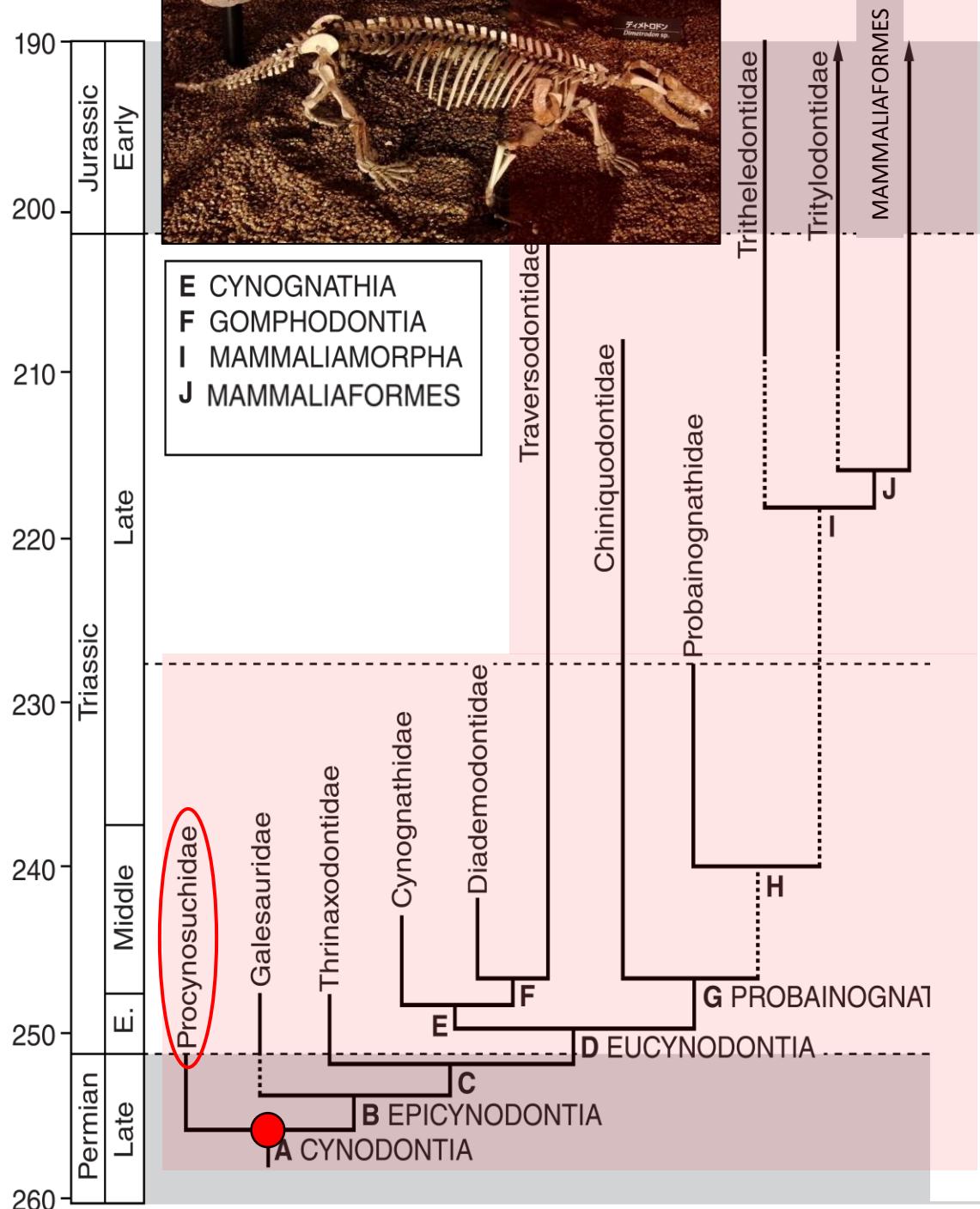


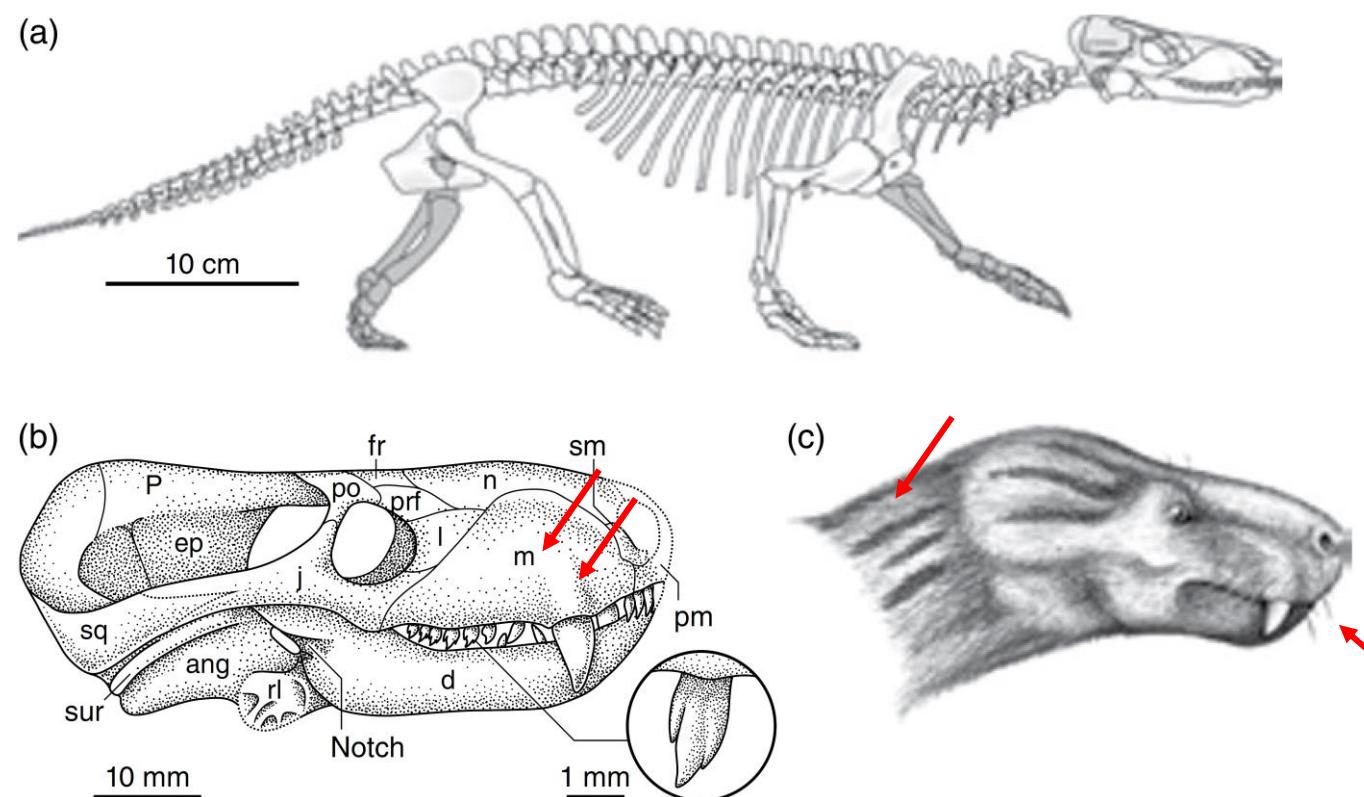
Figure 5.23 The early cynodont *Procynosuchus*, skull in (a) lateral, (b) dorsal, (c) ventral, and (d) occipital views; (e, f) the herbivorous therocephalian *Bauria*, skull in dorsal and ventral views. Source: (a-d) Adapted from Kemp (1979). (e,f) Adapted from Carroll (1987).

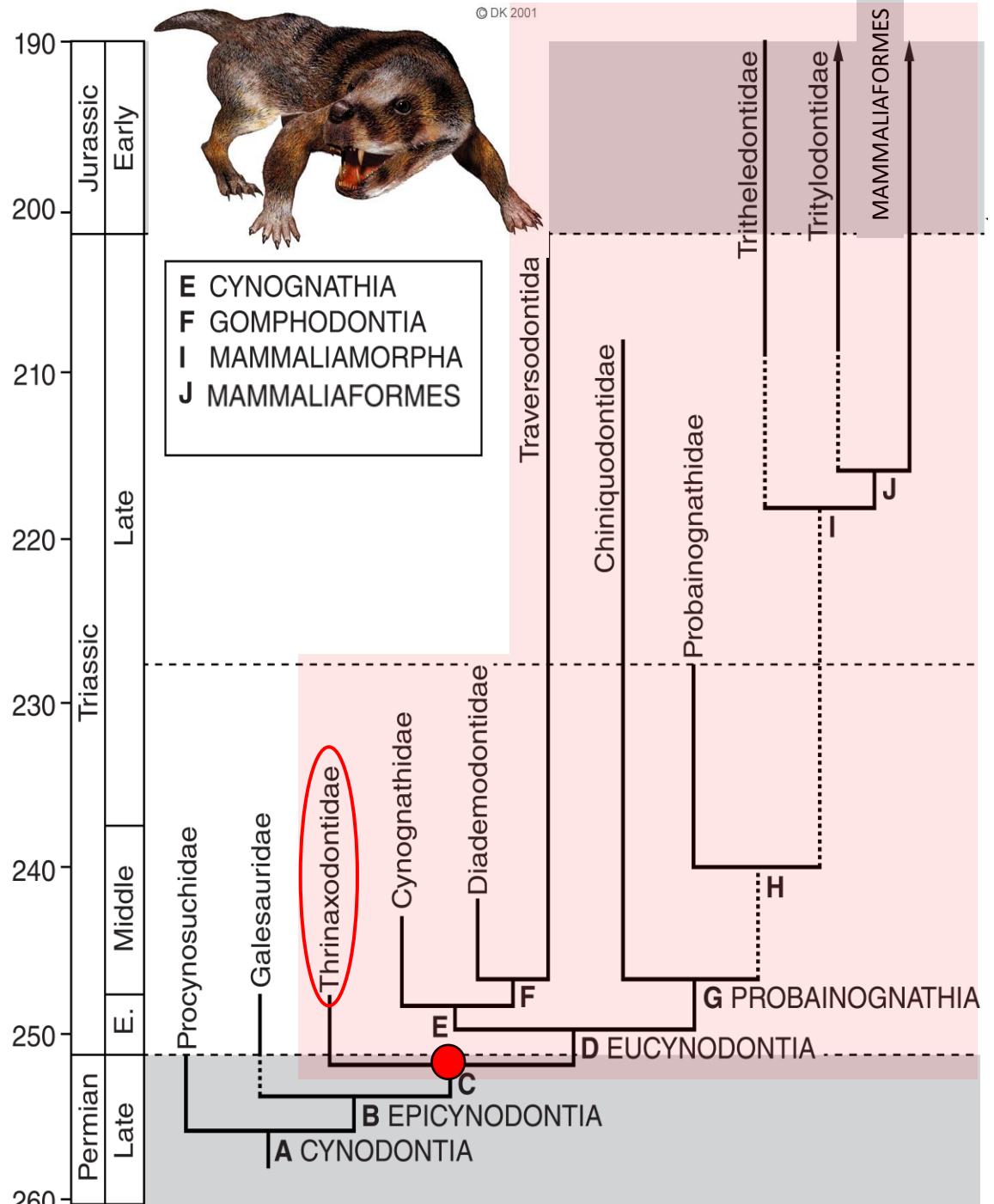
Charassognathus gracilis Botha et al., 2007
Tropidostoma A.Z., Teekloof Fm, South Africa
Charassognathidae



I primi sinapsidi cinodonti fossili come *Procynosuchus* provengono dal Permiano Medio-Superiore di Russia, Africa e Germania. Essi mostrano già caratteri che si vedranno in tutti i successivi cinodonti:

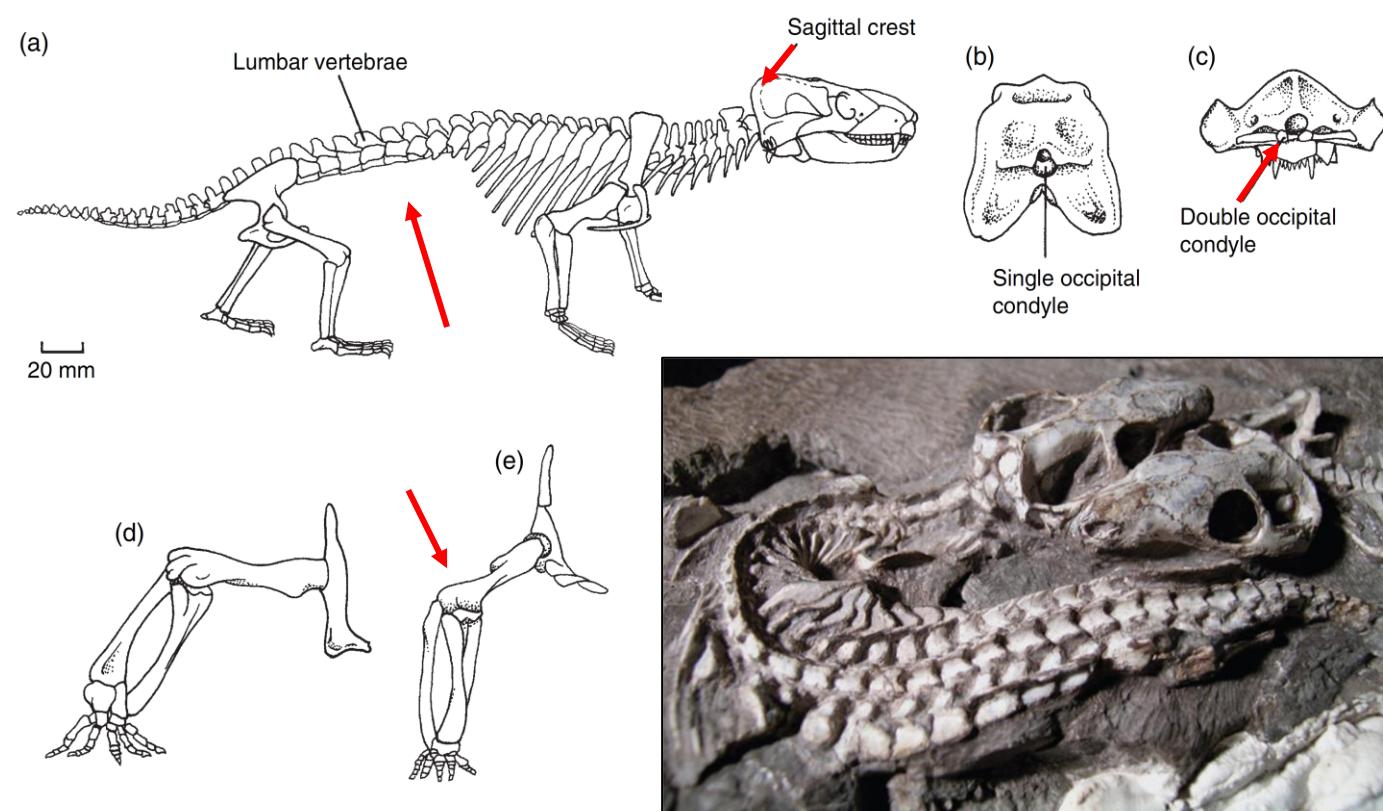
- **postura semi-eretta**
- **foramina sul muso** che indicano la presenza di vibrissae (e probabile pelo)
- **postcanini multicuspидati**

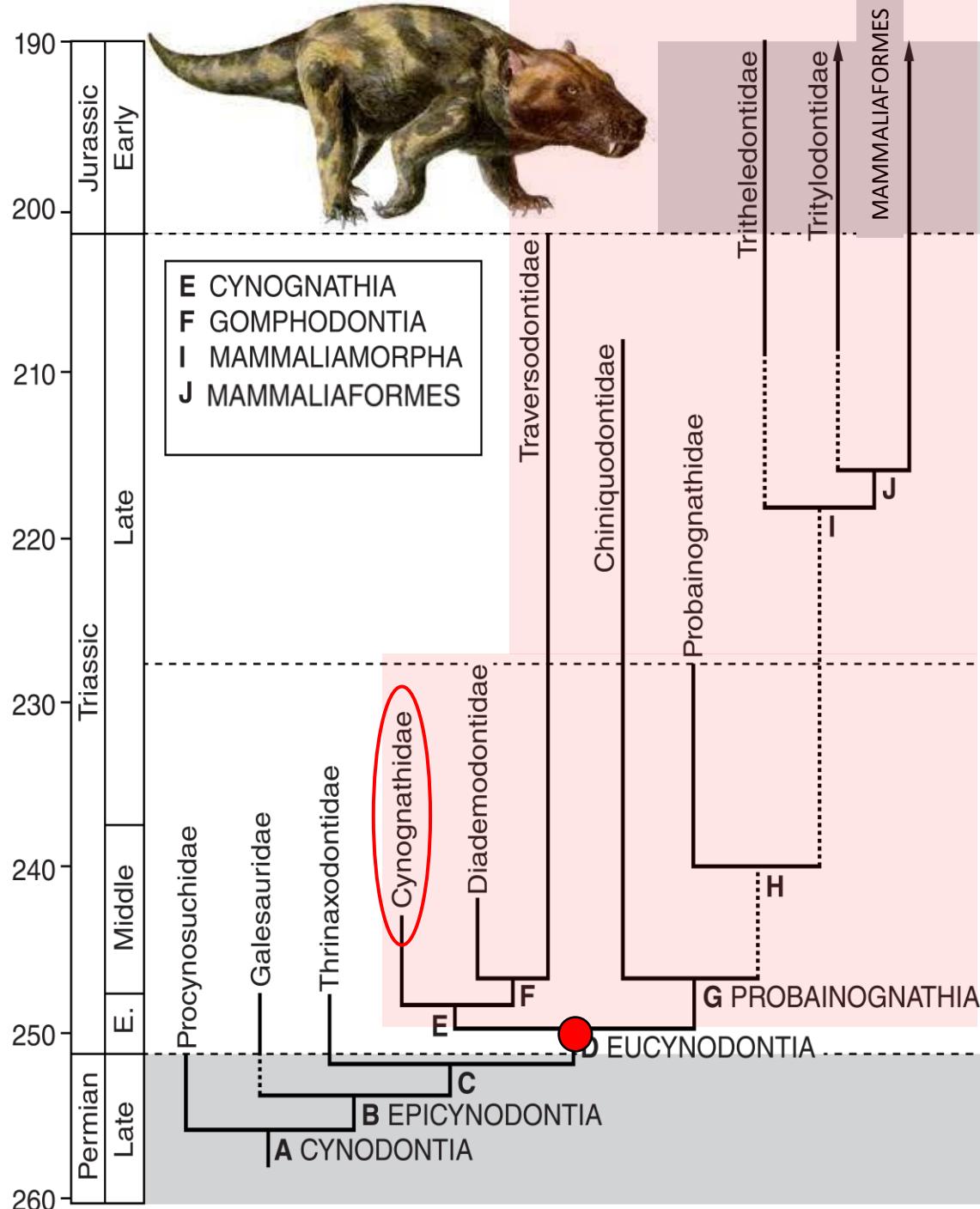




A partire dal Triassico Inf.-Medio, i cinodonti come *Thrinaxodon* acquisiscono:

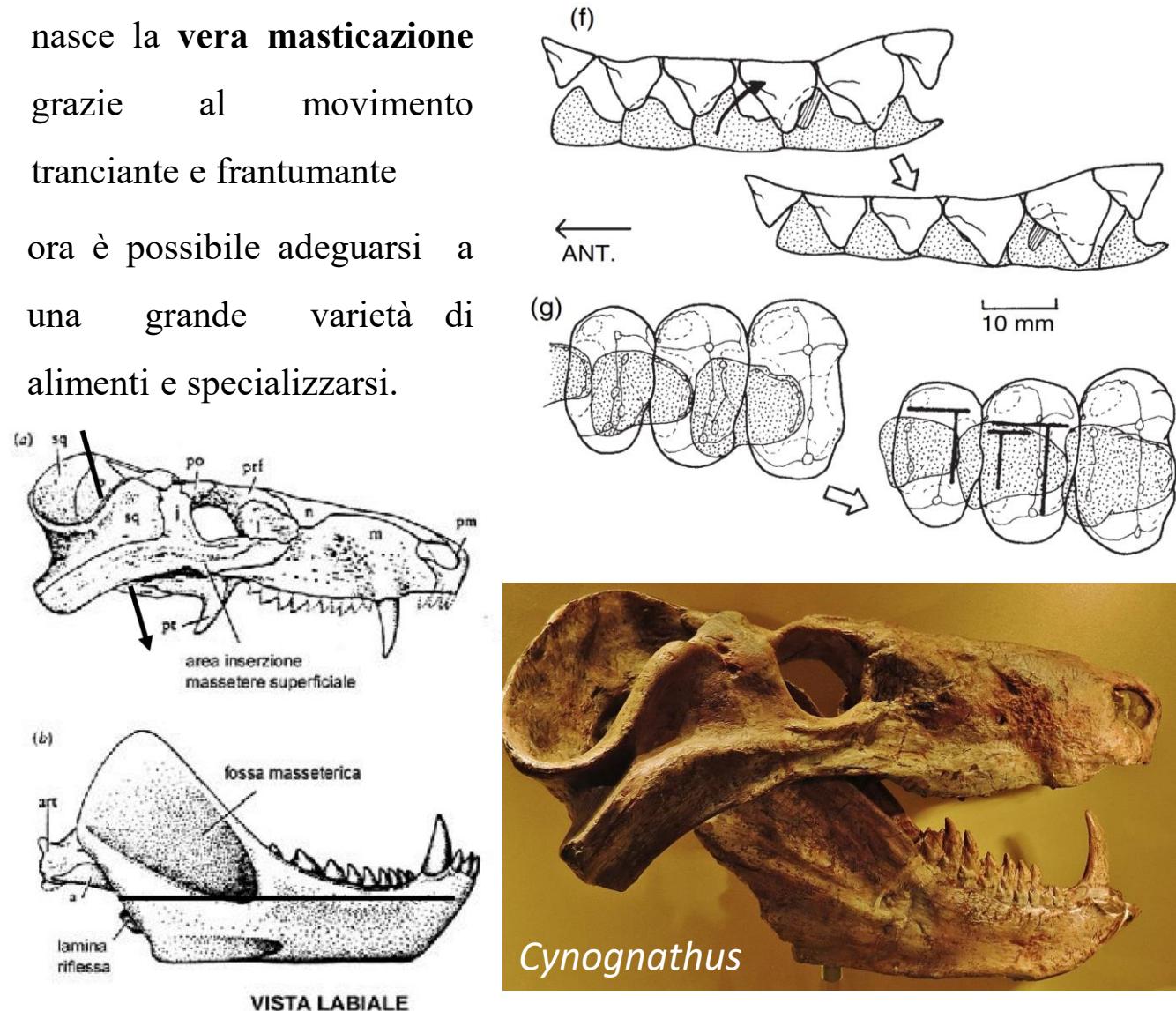
- **cresta sagittale** per una più efficace inserzione dei muscoli masticatori
- doppio condilo occipitale (migliore mobilità della testa)
- **postura eretta** grazie al ri-orientamento delle articolazioni degli arti
- si crea la **regione lombare** della colonna vertebrale (vertebre senza coste) legata alla presenza del **diaframma (respirazione efficiente)**

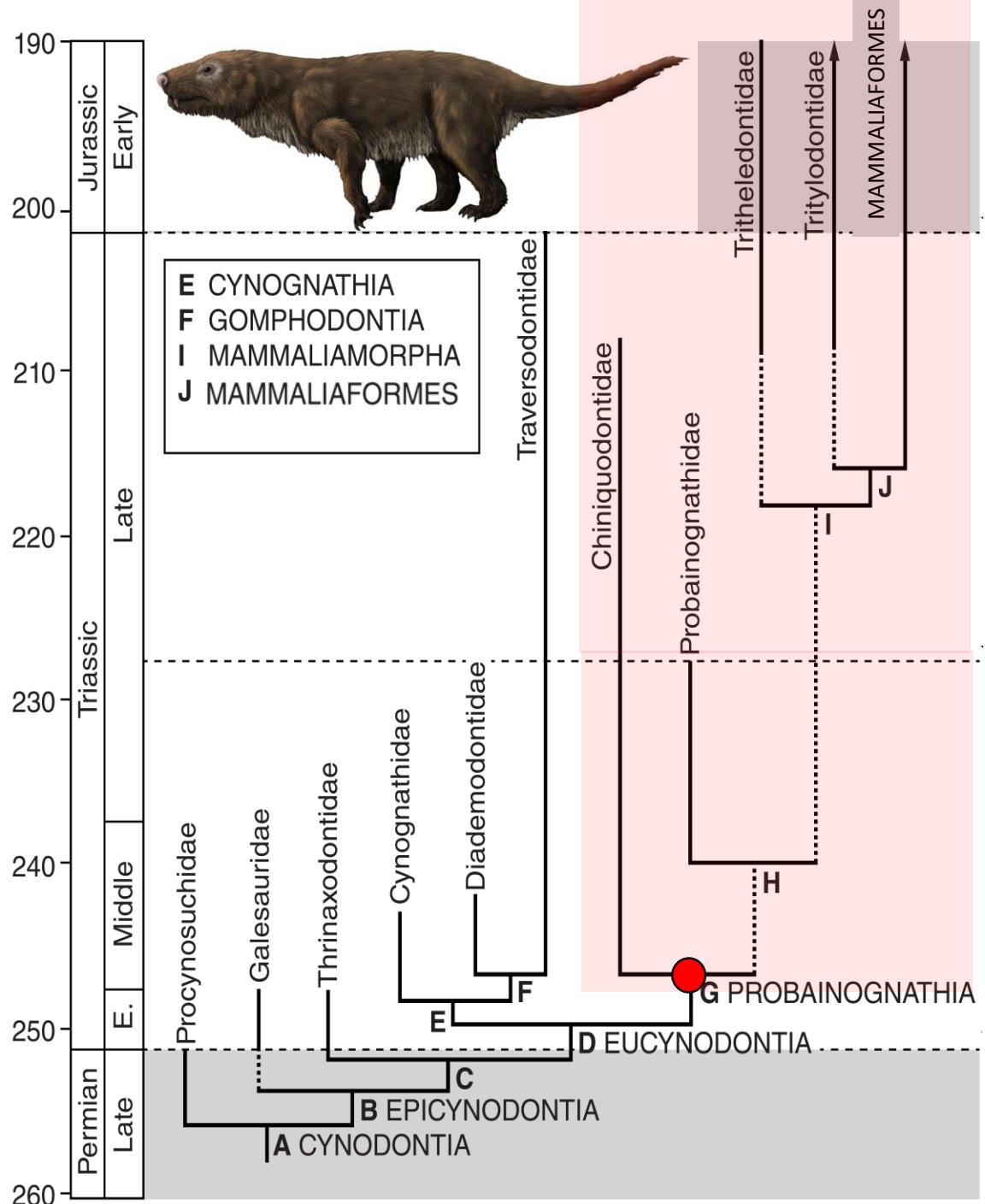




I cinodonti più evoluti (**Eucynodontia**) come *Cynognathus* sono caratterizzati dallo sviluppo di una **dentatura più complessa**:

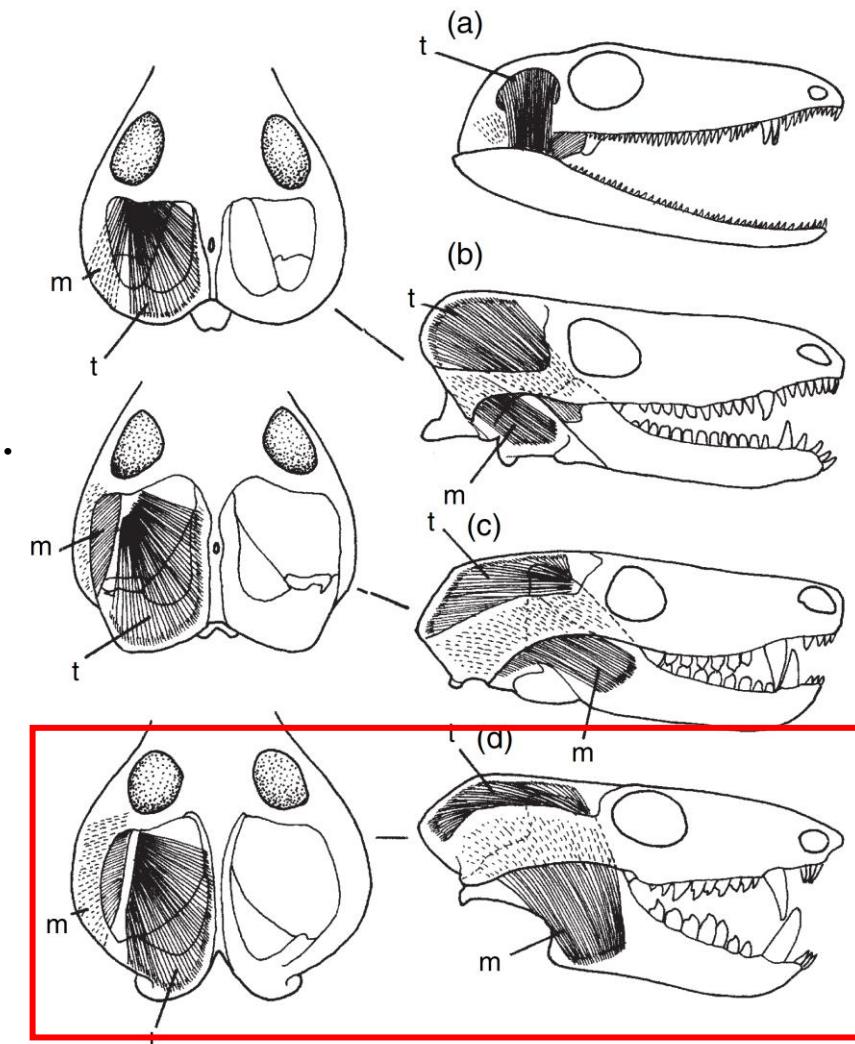
- occlusione dentale quasi completa
- nasce la **vera masticazione** grazie al movimento tranciante e frantumante
- ora è possibile adeguarsi a una grande varietà di alimenti e specializzarsi.

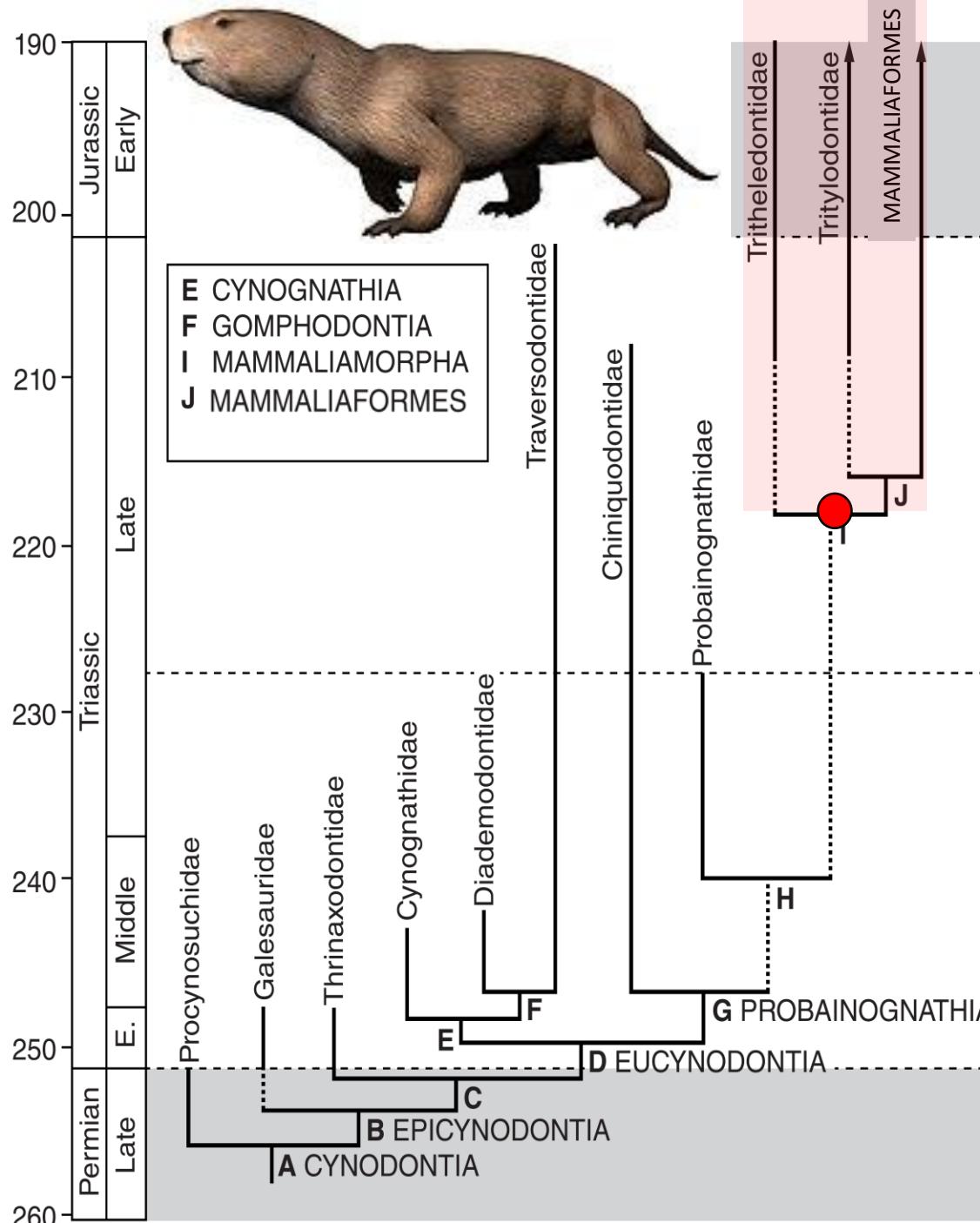




A partire dai cinodonti **Probainognathia**:

- aumento dell'ampiezza delle arcate zigomatiche che consente un aumento della massa muscolare degli aduttori mascellari
- Mentre nei rettili e nei cinodonti primitivi i denti sono continuamente sostituiti, ora, forse a causa della complessità dell'occlusione dentaria, questo non può più più avvenire. Si ha così una **riduzione a due soli cicli di sostituzione dentaria...**
- ...nasce la **dentatura difidonte** (denti da latte e permanenti) e, indirettamente, è possibile supporre la presenza di **ghiandole mammarie**.





Nel Triassico Superiore compaiono i primi cinodonti **Mammaliamorphia**:

- ulteriore **riduzione delle ossa mandibolari**, ad eccezione del dentale
- denti con radice multipla**
- cinti modificati per consentire grande flessibilità alla colonna vertebrale (migliora la respirazione diaframmatica).

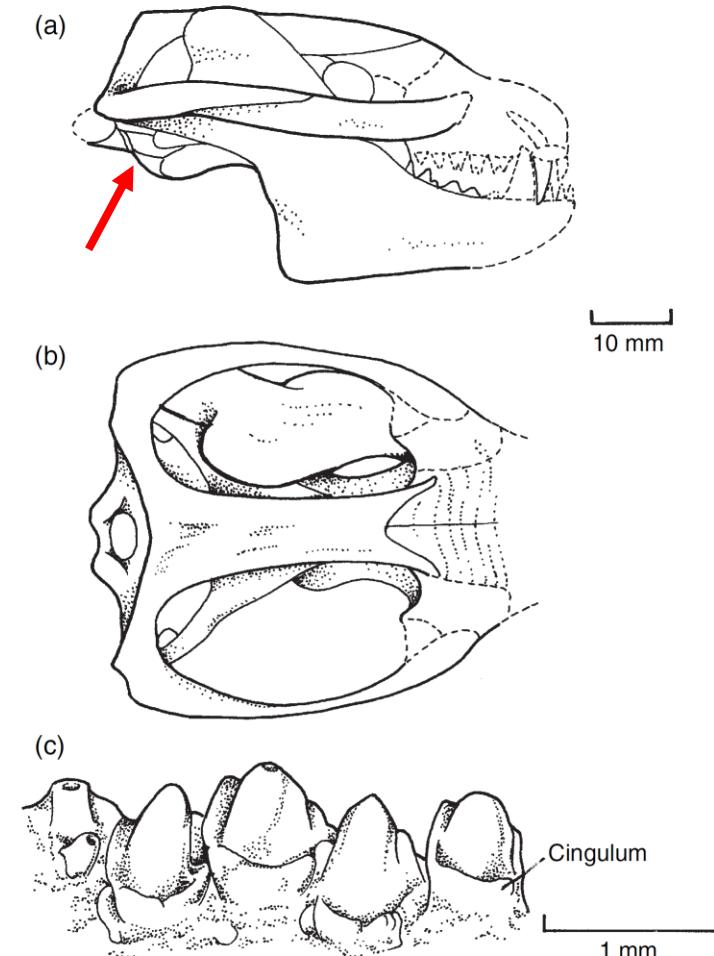
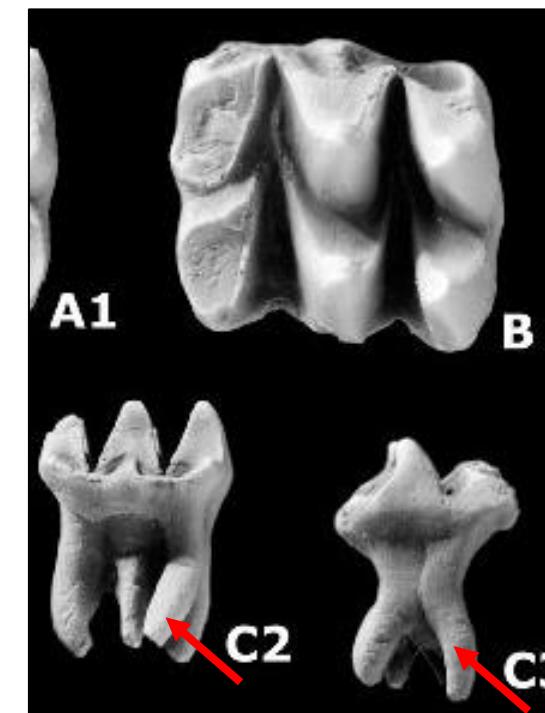
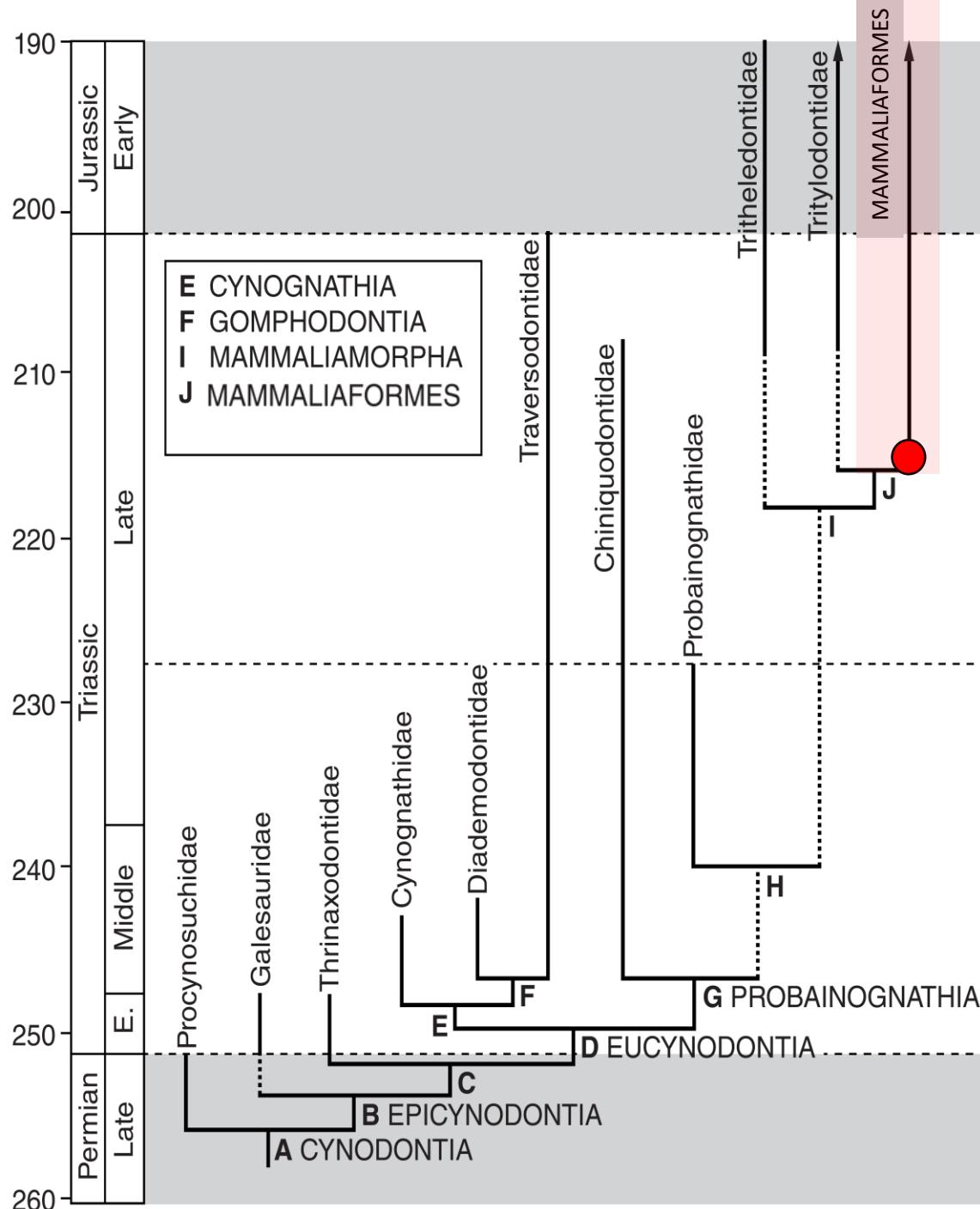
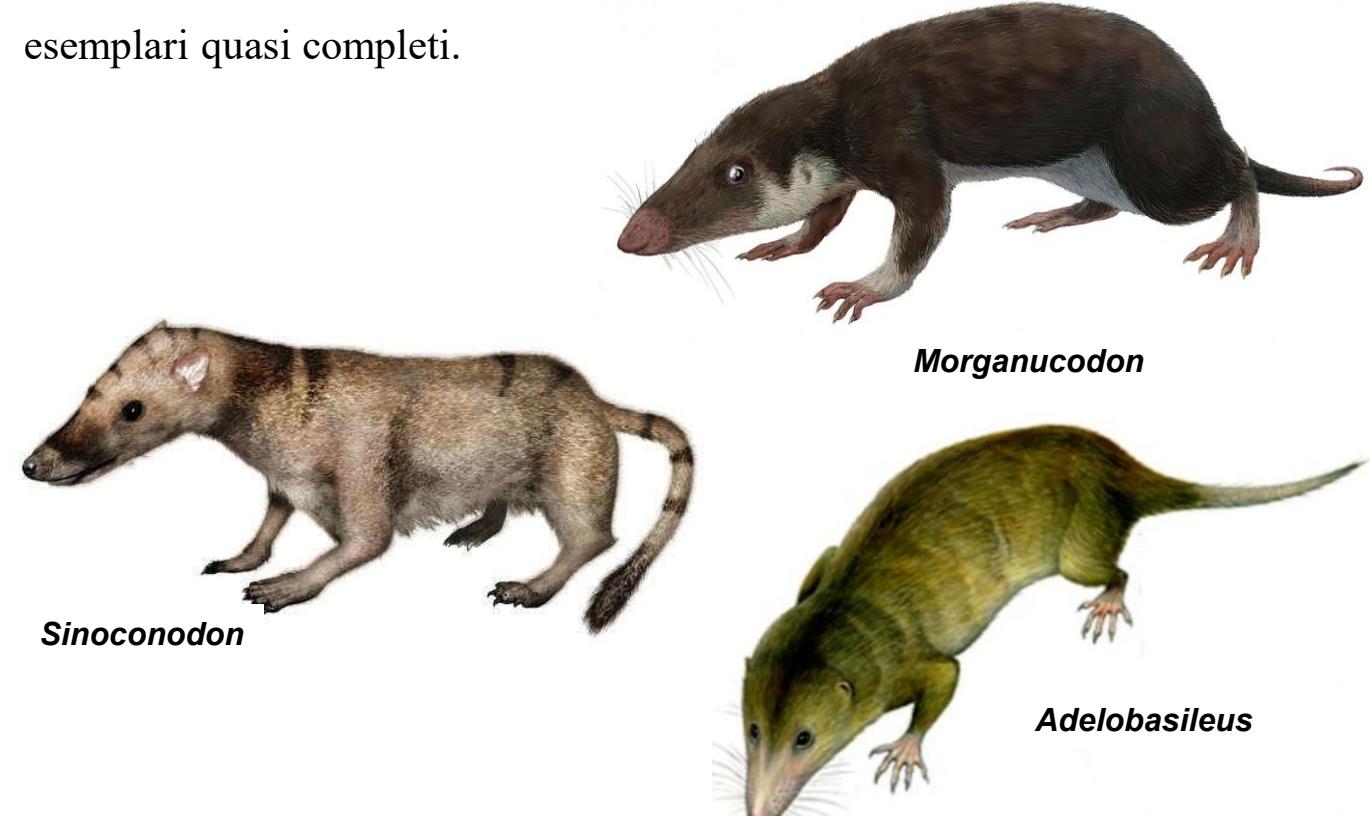


Figure 10.6 The tritylodonts: (a,b) *Diarthrognathus* skull in lateral and dorsal views; (c) teeth of *Pachygenelus*, both from the Early Jurassic of South Africa. Source: (a,b) Adapted from Kemp (1982). (c) Adapted from Gow (1980).



Tradizionalmente, alcuni mammaliamorfa **mammaliaformi** (famiglia Morganucodontidae) che compaiono all'inizio del Mesozoico sono stati a lungo considerati come i primi veri mammiferi (classe Mammalia):

- *Adelobasileus* (Triassico Sup., Texas) solo rappresentato da una porzione di cranio, identificato come "mammifero" grazie alla presenza dell'**alisfenoide**.
- *Sinoconodon* (Giurassico Inf., Cina), rappresentato da un solo cranio, molto simile a quello di *Adelobasileus*; dentatura indifferenziata, scarsa occlusione.
- *Morganucodon* (Trias Sup.-Giurassico Inf., Cina e UK), rappresentato da esemplari quasi completi.



sottordine Cynodontia

clade Mammaliamorpha

clade Mammaliaformes

famiglia Morganucodontidae

genere *Morganucodon*

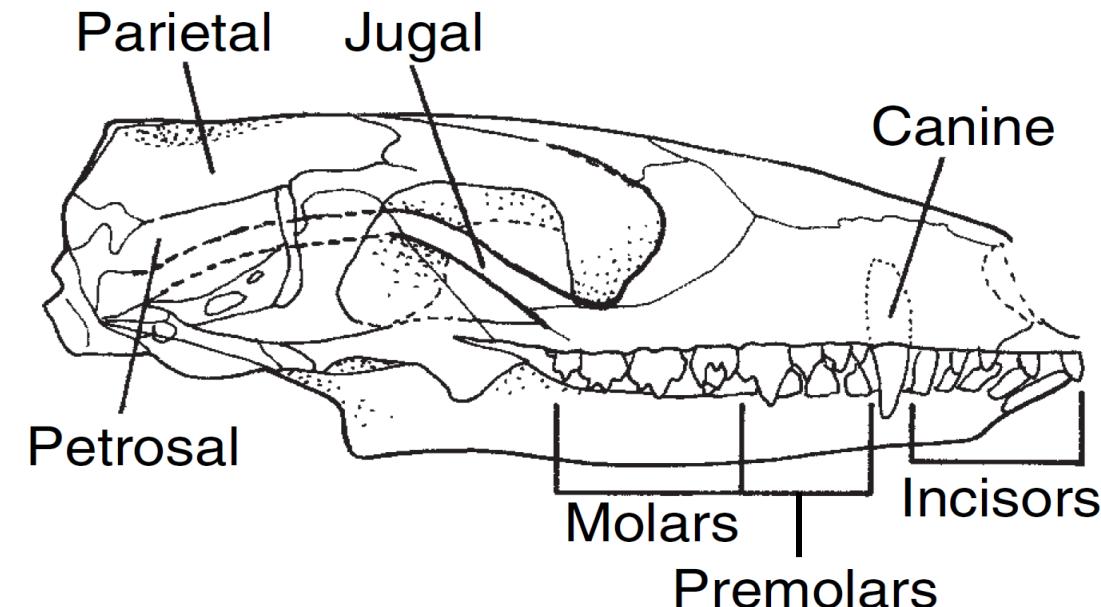
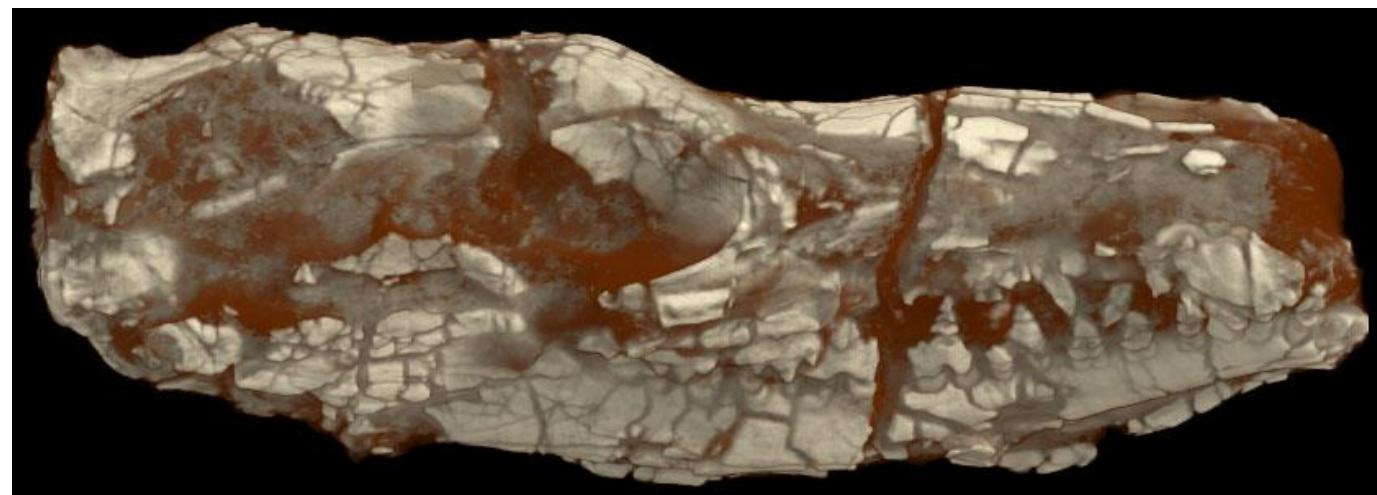


- Triassico Sup. - Giurassico Inf. (205-167 Ma), Cina e UK

- **Dentatura difiodonte.**

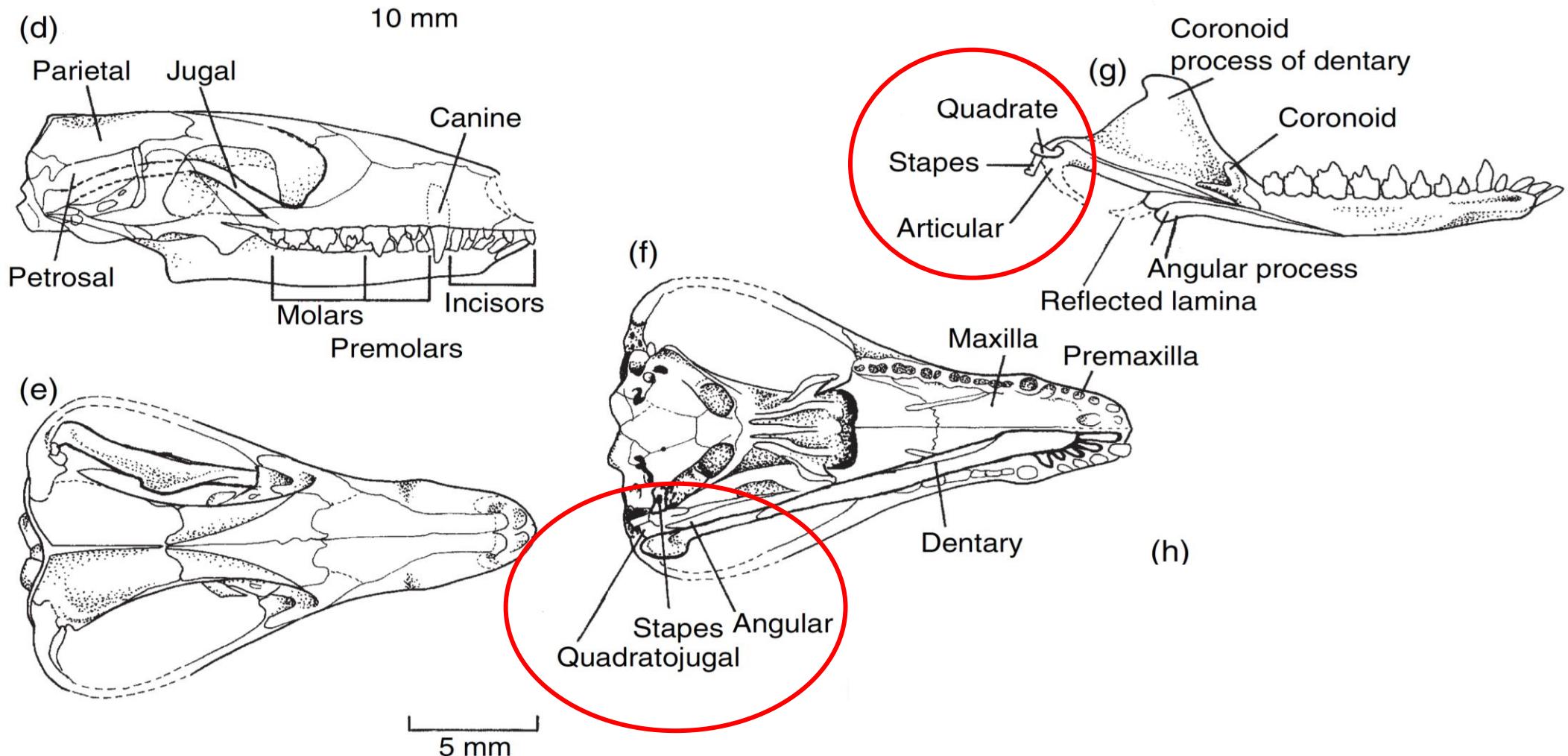
- Denti completamente differenziati in **incisivi, canini, premolari e molari**.

- Le tre cuspidi allineate permettono il solo scorrimento tranciante tra molari superiori e inferiori (ma vi è una buona occlusione dentale).



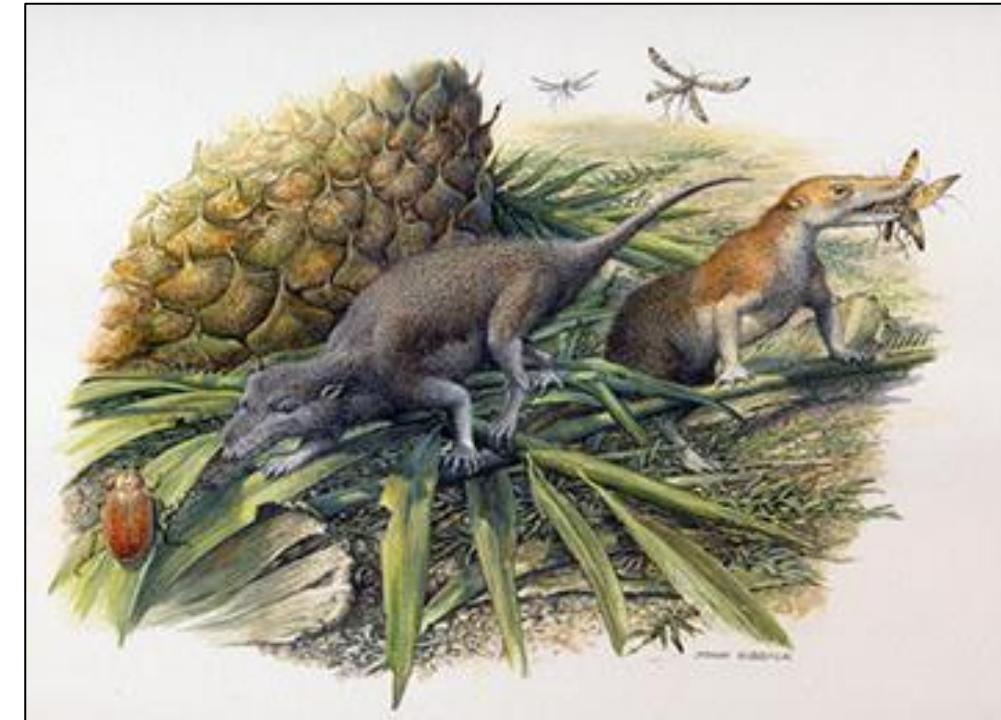
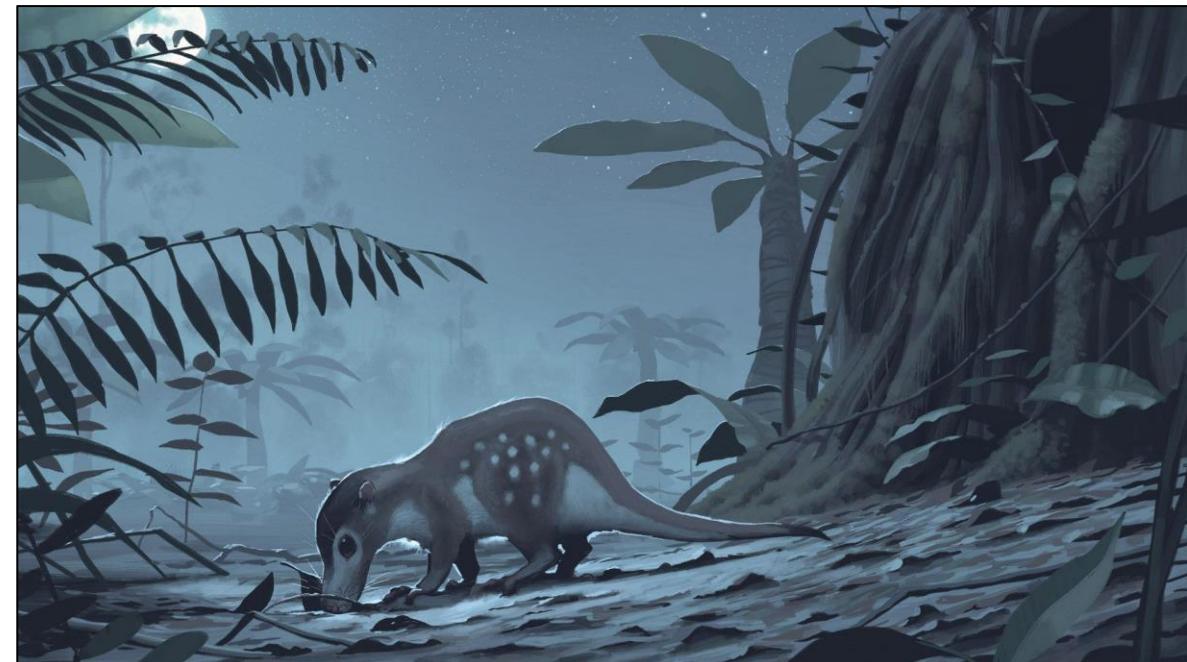
... ma...

- Le ossa dell'orecchio medio sono evolute ma **NON** ancora completamente separate dalla mandibola. Quindi...
- L'articolazione mandibola-cranio **NON** è ancora supportata dal solo dentale.



Paleoecologia e Paleobiologia

- La presenza di dentatura difiodonte (decidua e permanente) potrebbe dimostrare che i morganucodontidi ritardavano la comparsa dei denti permanenti fino a quando la testa era vicina alla sua dimensione adulta, indicando così che i giovani si nutrivano di latte.
- Erano quindi già presenti le **ghiandole mammarie !**



- I morganucodontidi adulti erano probabilmente **insettivori attivi, forse notturni**, come dimostrerebbe la presenza di ossa dell'orecchio più evolute (ma non ancora separate dalla mandibola) e grandi occhi controllati da un grande cervello (=scatola cranica voluminosa).
- Tuttavia **NON** sono ancora presenti turbinati, né girificazione della corteccia cerebrale ($QE < 0.5$).

Cos'è un mammifero ?

Amniote caratterizzato dalla presenza di:

1. Ghiandole mammarie



2. Palato secondario completo



3. Completa occlusione molare



4. Separazione di quadrato, articolare e angolare (formazione dell'orecchio medio)



5. Articolazione della mandibola al cranio avviene tramite il solo dentale



6. Elevata encefalizzazione



Morganucodon NON è ancora un "vero" mammifero

sottordine Cynodontia

clade Mammaliamorpha

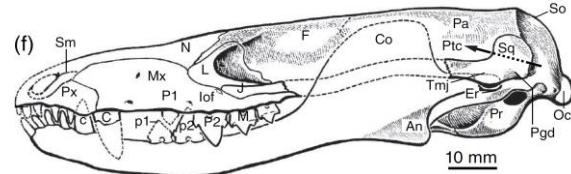
clade Mammaliaformes

famiglia Morganucodontidae

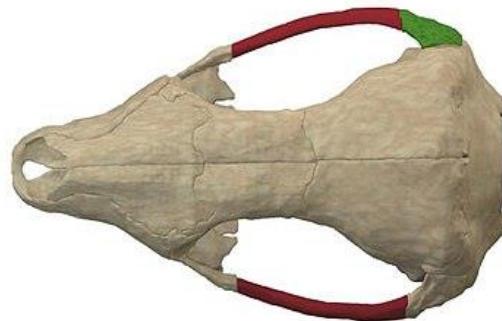
genere *Hadrocodium*

Giurassico Inf. (195 Ma), Cina

- E' il primo mammaliaforme in cui le ossa che compongono l'orecchio medio sono **separate dalla mandibola**.
- Ne consegue che il **dentale è articolato direttamente al cranio**.
- Tuttavia, **NON** sono ancora presenti i turbinati né girificazione della corteccia cerebrale.



C



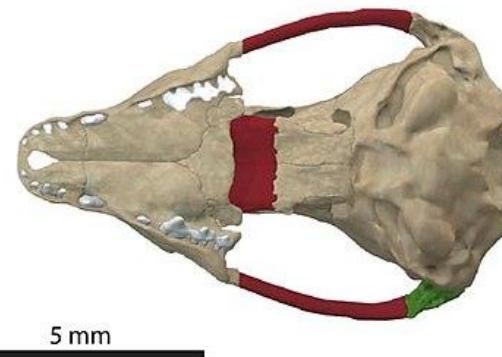
D



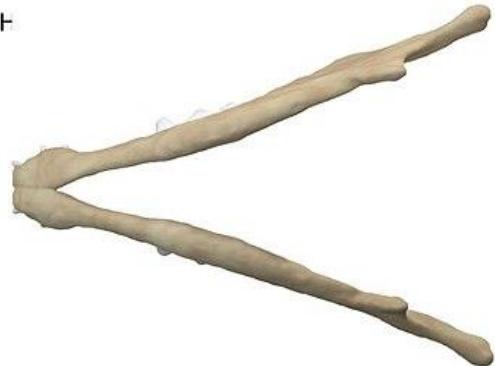
E



G



H



■ Preserved elements ■ Reflected elements ■ Reconstructed elements

Cos'è un mammifero ?

Amniote caratterizzato dalla presenza di:

1. Ghiandole mammarie



2. Palato secondario completo



3. Completa occlusione molare



4. Separazione di quadrato, articolare e angolare (formazione dell'orecchio medio)



5. Articolazione della mandibola al cranio avviene tramite il solo dentale



6. Elevata encefalizzazione



Hadrocodium NON è ancora un "vero" mammifero





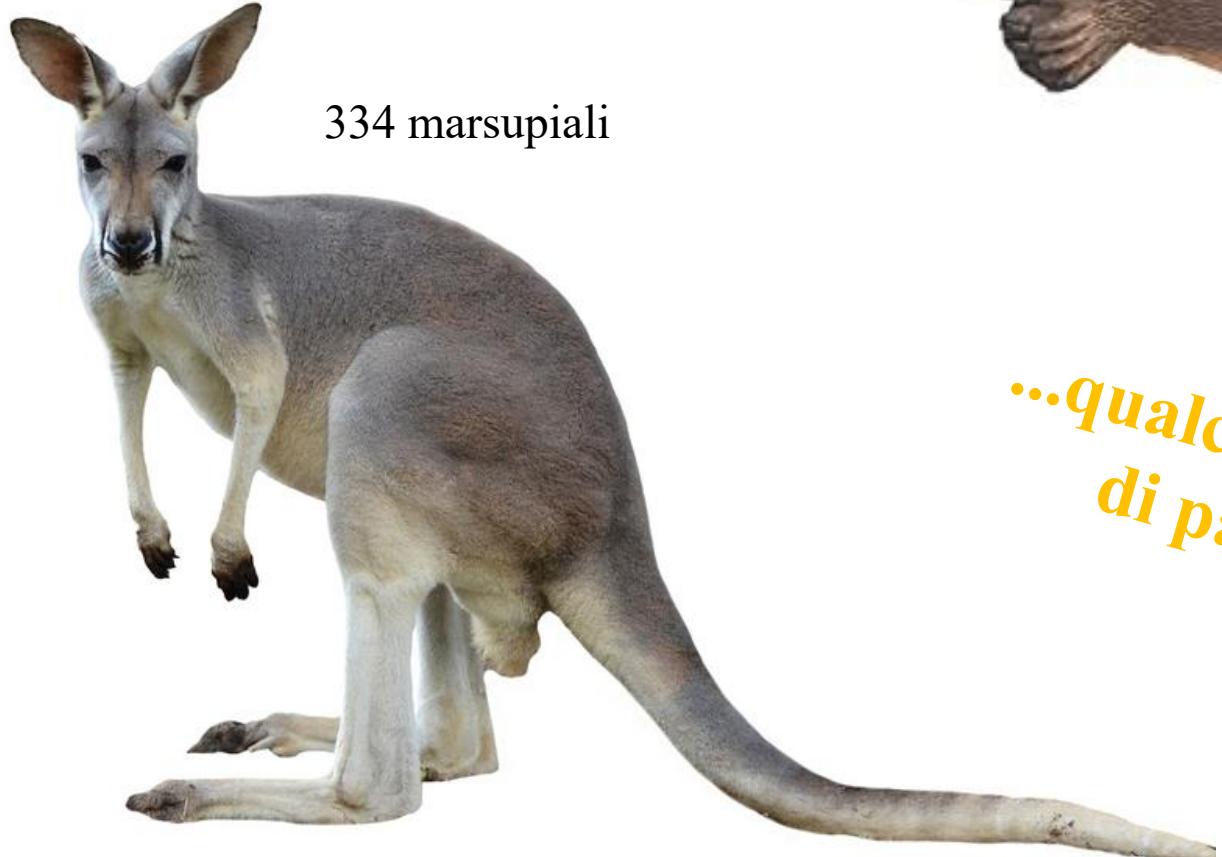
Allora quando compare
il primo mammifero ?

- Recentemente è stato suggerito che i morganucodontidi non possono essere considerati veri mammiferi (crown Mammalia).
- Tutti questi sei caratteri li troviamo solo in Monotremata, Marsupalia e Placentalia attuali e fossili.
- In realtà, **il più recente "antenato" comune di tutti i moderni mammiferi non è ancora stato scoperto.**
- Per questo il clade Mammalia è attualmente definito su base cladistica come il clade costituito dal più recente antenato comune dei monotremi viventi (echidna e ornitorinco) e dei mammiferi Theria (marsupiali e placentati) e tutti i discendenti di quell'antenato.



6.11.2 Mammalia

Oggi esistono oltre 5400 specie di mammiferi di cui:



334 marsupiali



5 monotremi



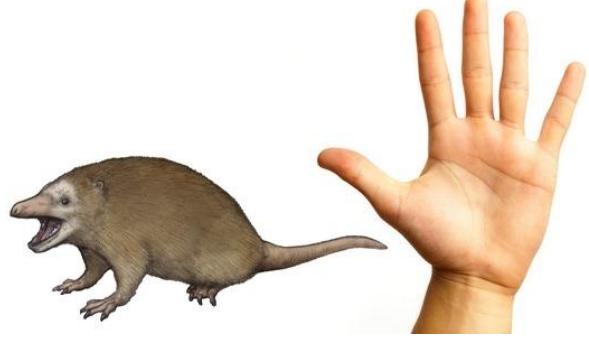
~5100 placentali

*...qualche minuto
di pausa...*

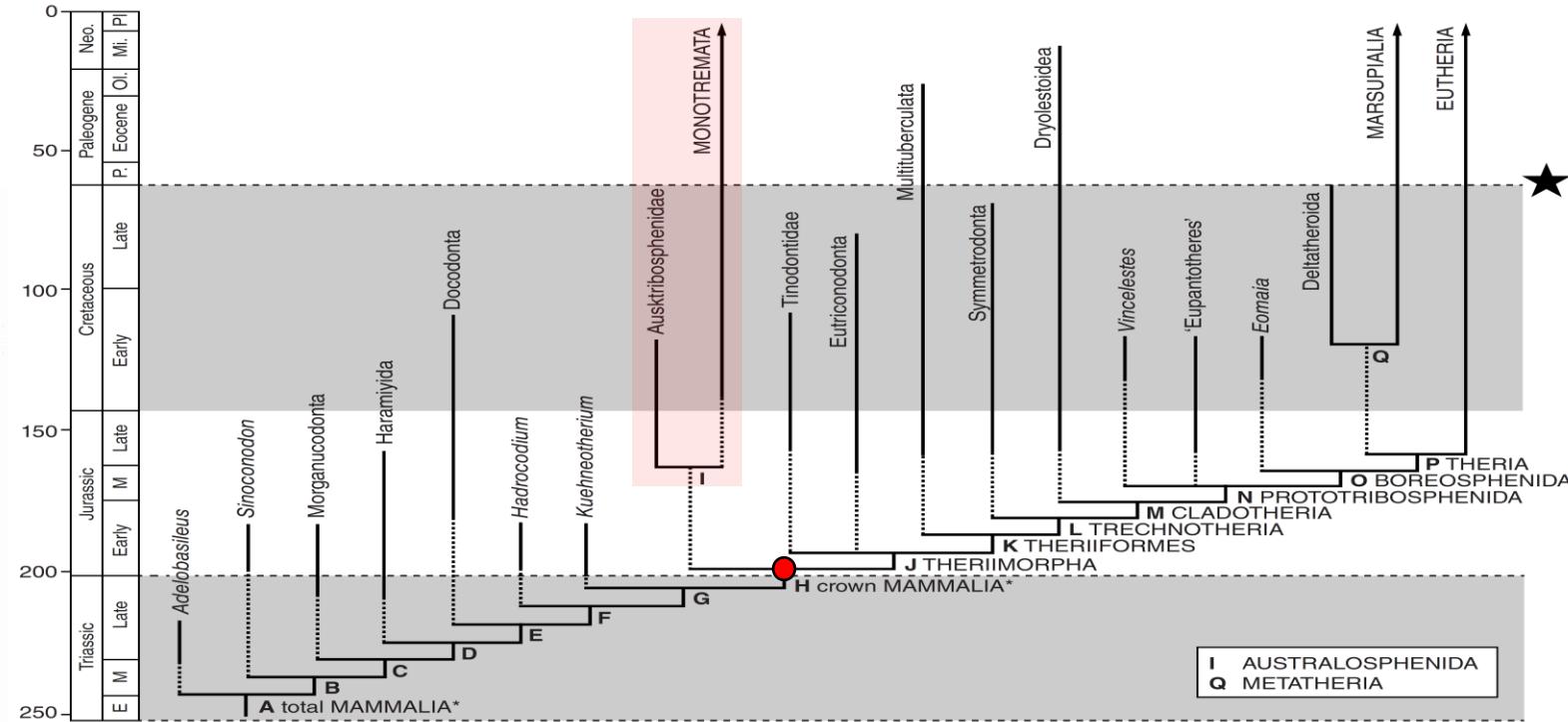
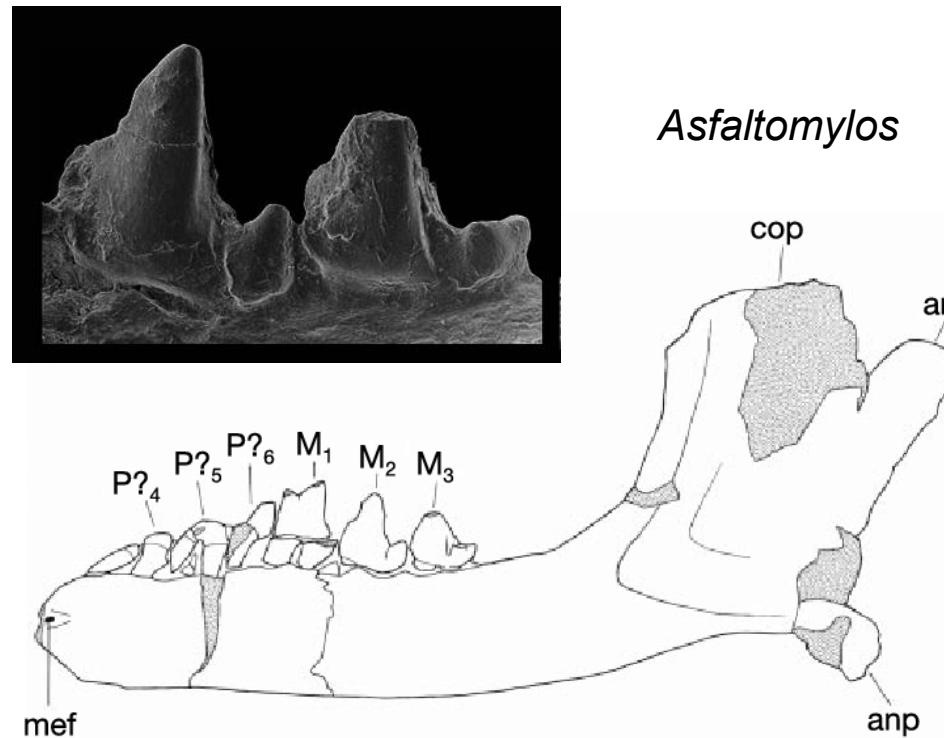
classe Mammalia

infraclassse **Australosphenida**

Giurassico Inferiore (179 Ma) - Attuale



- *Asfaltomylos* è il più antico vero mammifero e proviene dal **Giurassico Inferiore** (179 Ma) dell'Argentina.
- Appartiene al clade chiamato **Australosphenida**, che contiene i monotremi e i loro parenti più prossimi di tre famiglie estinte, i cui fossili sono stati trovati nel Giurassico del Madagascar e in Argentina, così come nel Cretaceo dell'Australia.
- Gli Australosphenida hanno denti simili ai molari dei Theria (Marsupialia e Placentalia), ma è un caso di convergenza evolutiva.



classe Mammalia

infraclass Australosphenida

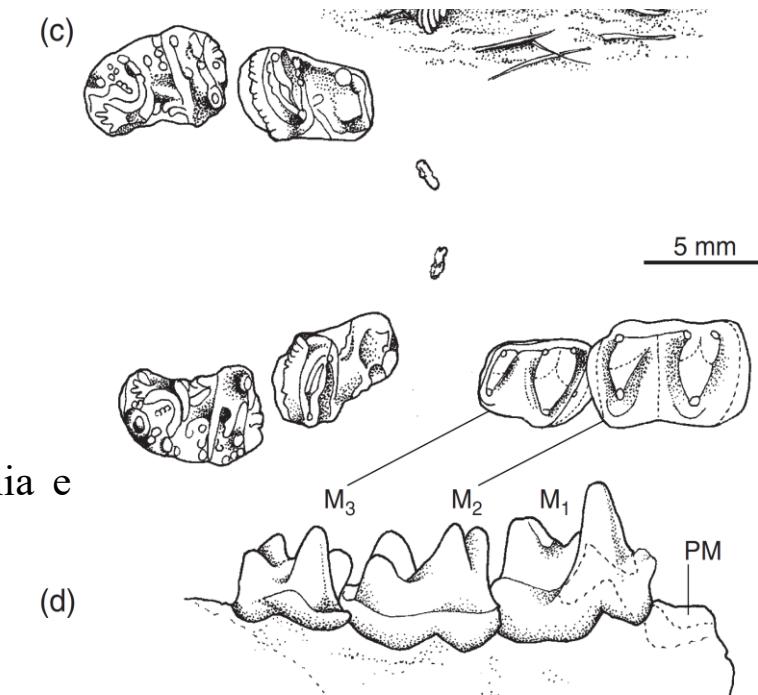
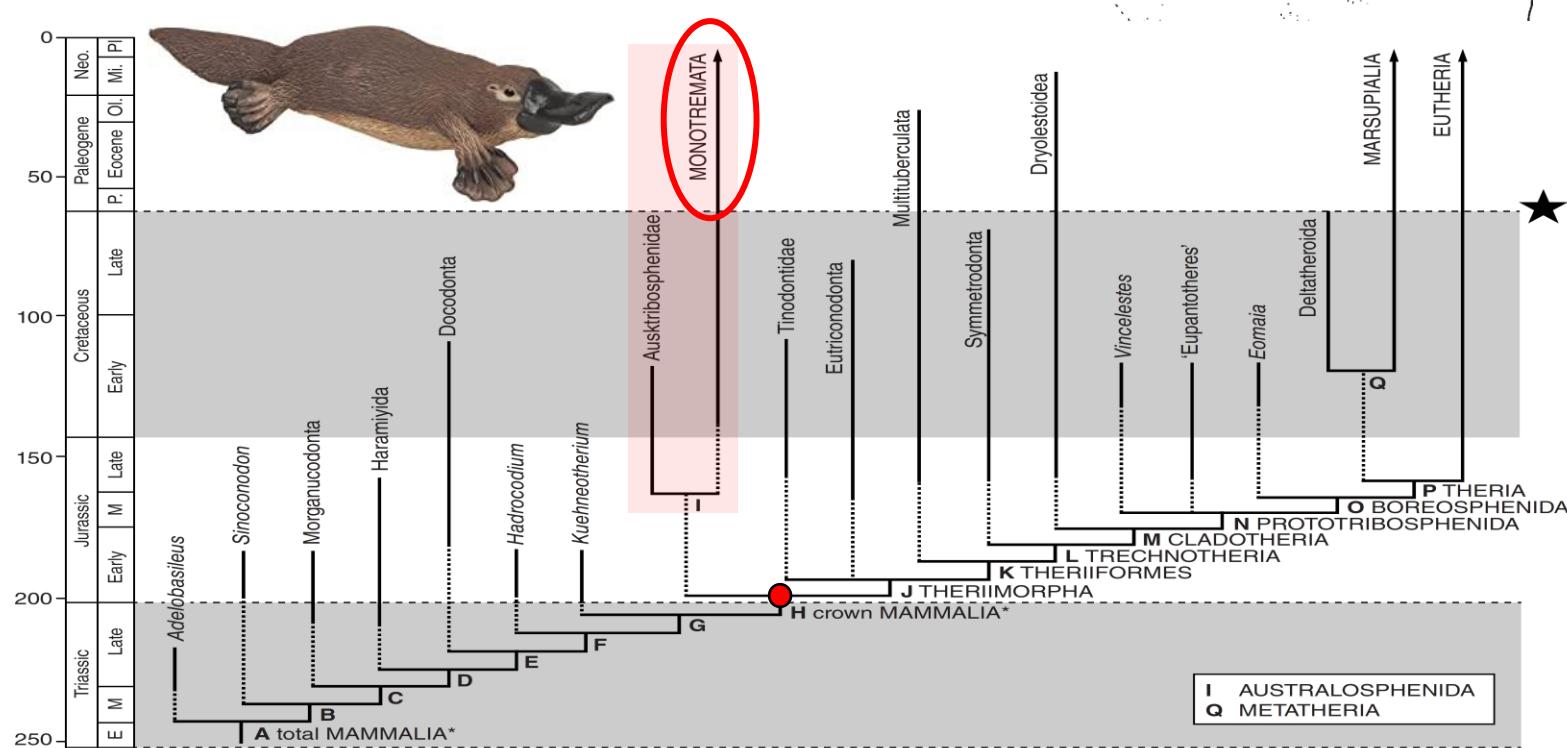
ordine Monotremata

Cretaceo Inferiore (145 Ma) - Recent

Oggi rappresentati solo da *Platypus* (ornitorinco) e *Tachyglossus* (echidna), vivono solo in Australia e Nuova Guinea.

Condividono molti caratteri primitivi che li collocano alla base dell'albero dei mammiferi:

- una cloaca (da cui il nome: "singolo orifizio")
- interclavica e coracoide nel cinto pettorale
- oviparità
- ghiandole mammarie assenti (ma producono latte)
- padiglione auricolare assente
- omeotermia meno efficiente rispetto ai Theria

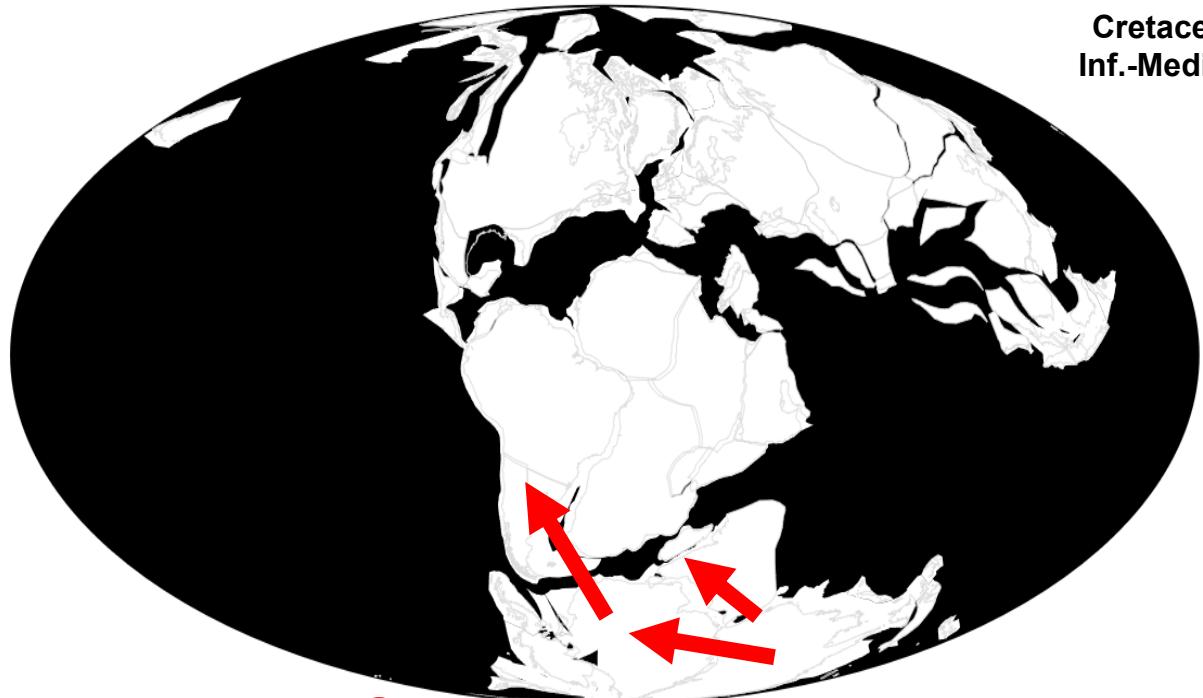
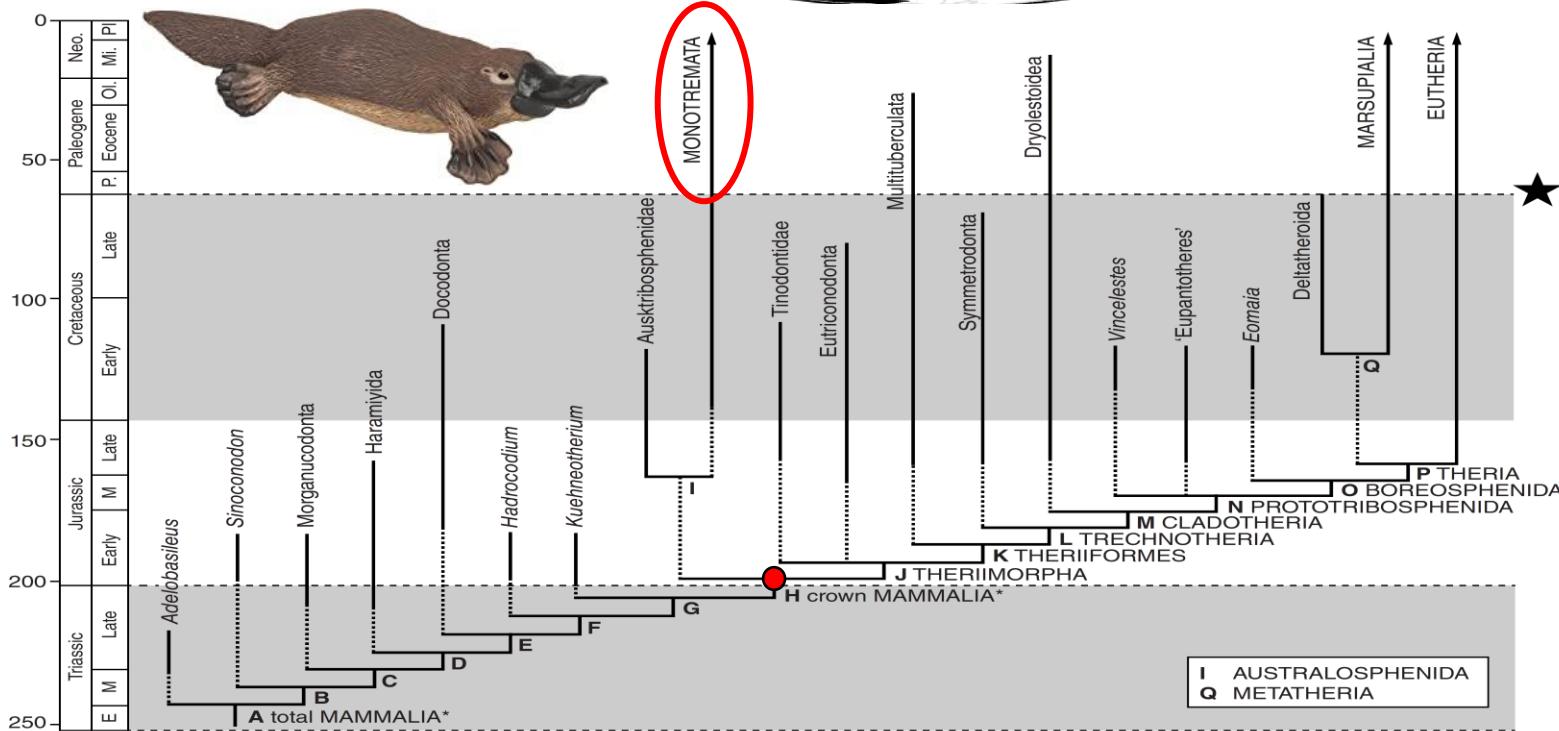


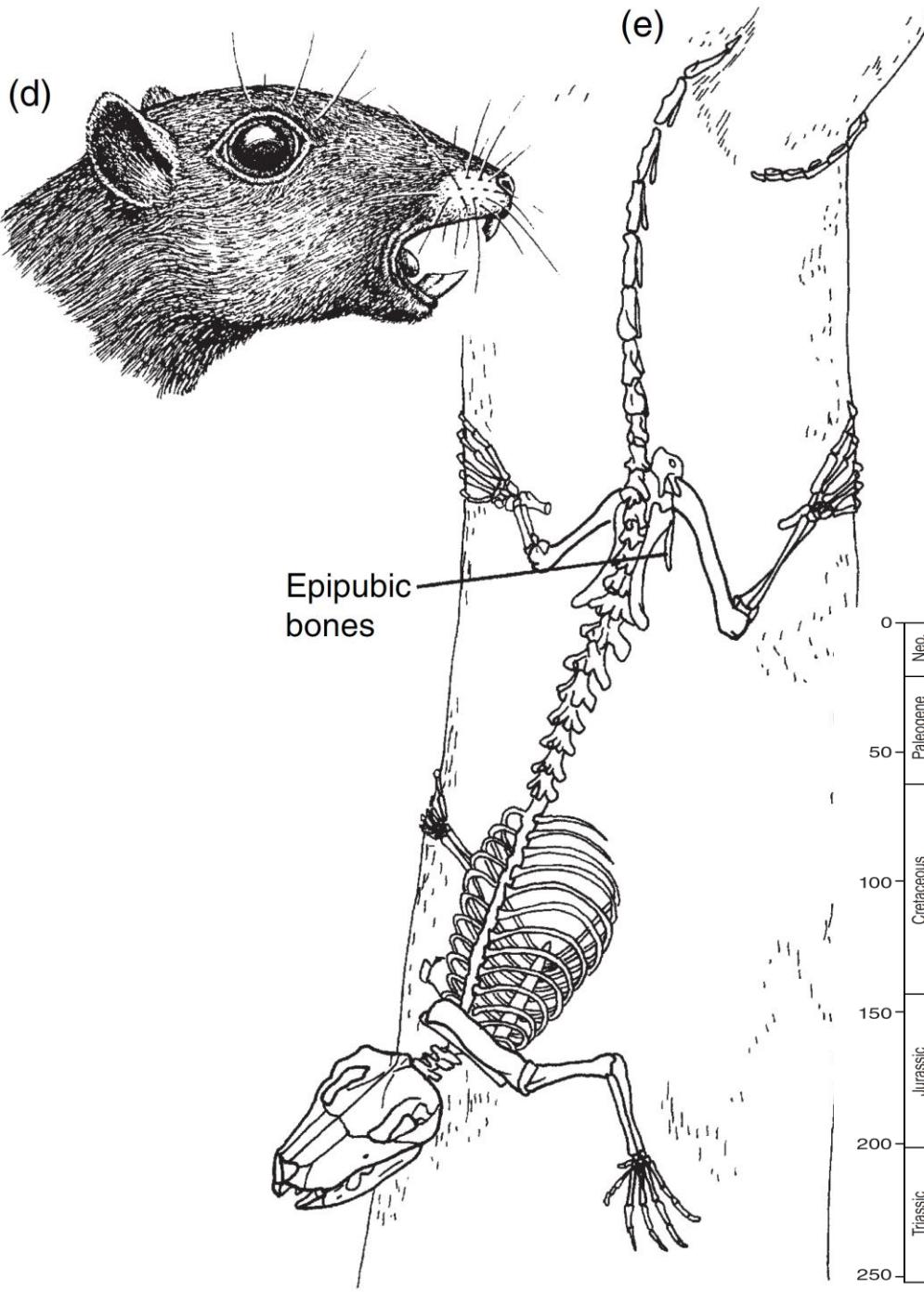
classe Mammalia

infraclasse Australosphenida

ordine Monotremata

- I fossili più antichi di monotremi provengono dal Cretaceo Inf. (145 Ma) dell'Australia, piazzando così l'origine del gruppo in Australia, con successiva migrazione in Antartide, Madagascar e Sud America, dove successivamente si estinguono, persistendo solo in Australia e Nuova Guinea.



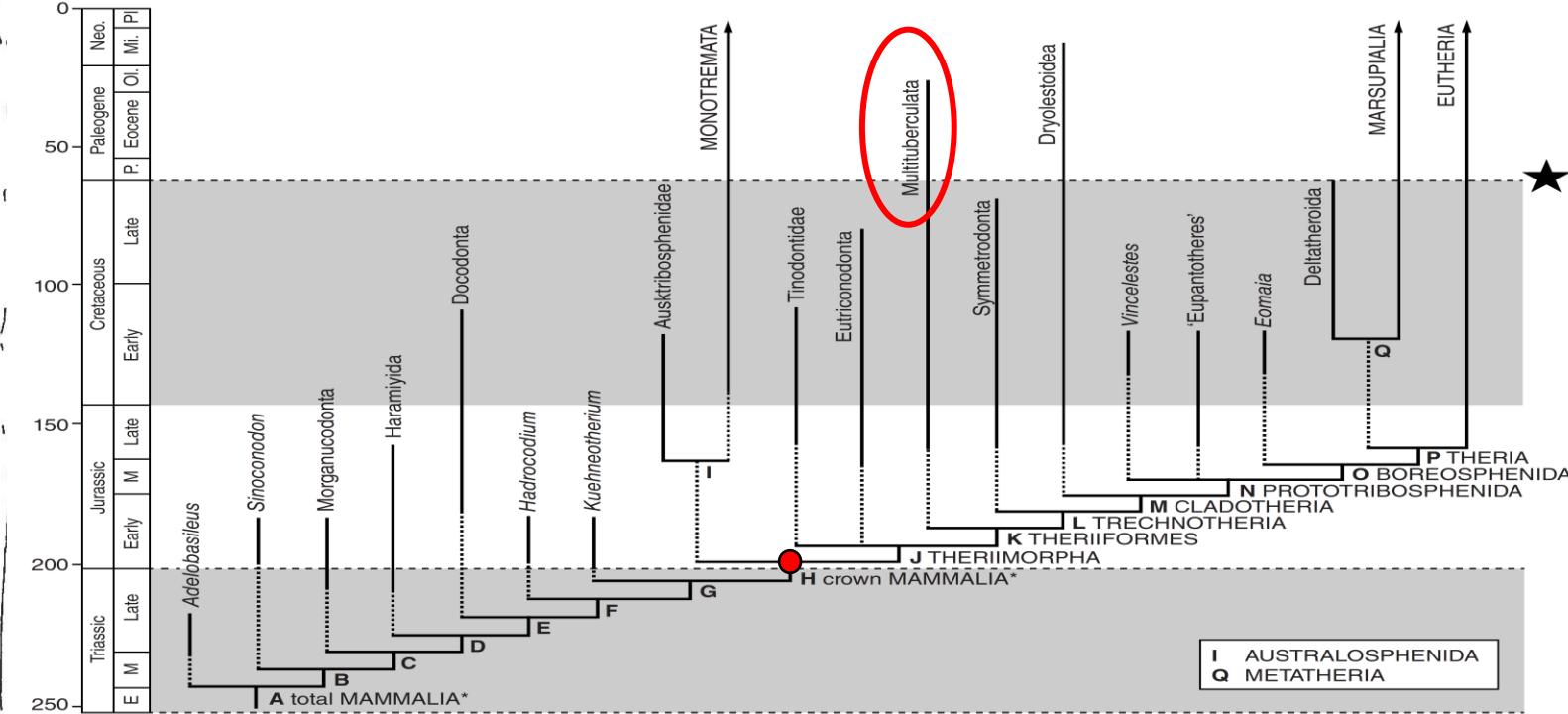


classe Mammalia

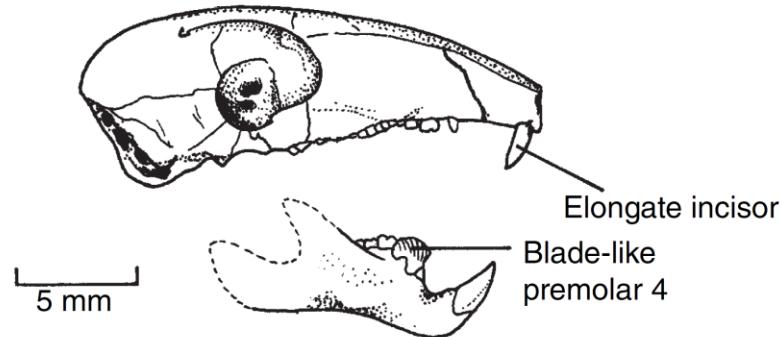
ordine Multituberculata

Giurassico Medio - Oligocene (174 - 33 Ma)

- Rappresentano il più grande e diversificato gruppo di mammiferi mesozoici, con taglia e morfologia simile ai roditori.

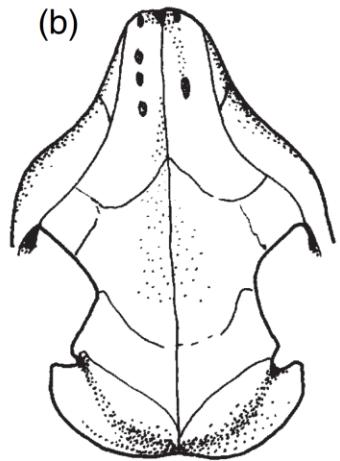


(a)

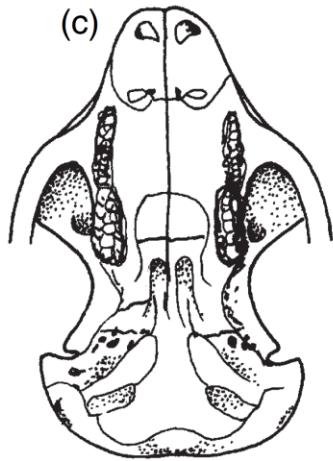


classe Mammalia

(b)



(c)



ordine Multituberculata

Caratteri principali:

- Dentatura peculiare con incisivi molto sviluppati, diastema, premolari grandi con creste taglienti.
- Molari trituranti con una serie di piccole cuspidi che sembrano **tubercoli**, da cui il nome del gruppo.



classe Mammalia

ordine Multituberculata

Diventano il gruppo di mammiferi più diversificato nel Mesozoico, adattandosi a diverse nicchie ecologiche:



- Alcuni avevano adattamenti per la **locomozione arborea** (artigli, reversibilità dell'articolazione del piede per poter scendere rapidamente dai tronchi anche a testa avanti, coda prensile): es. *Ptilodus*.





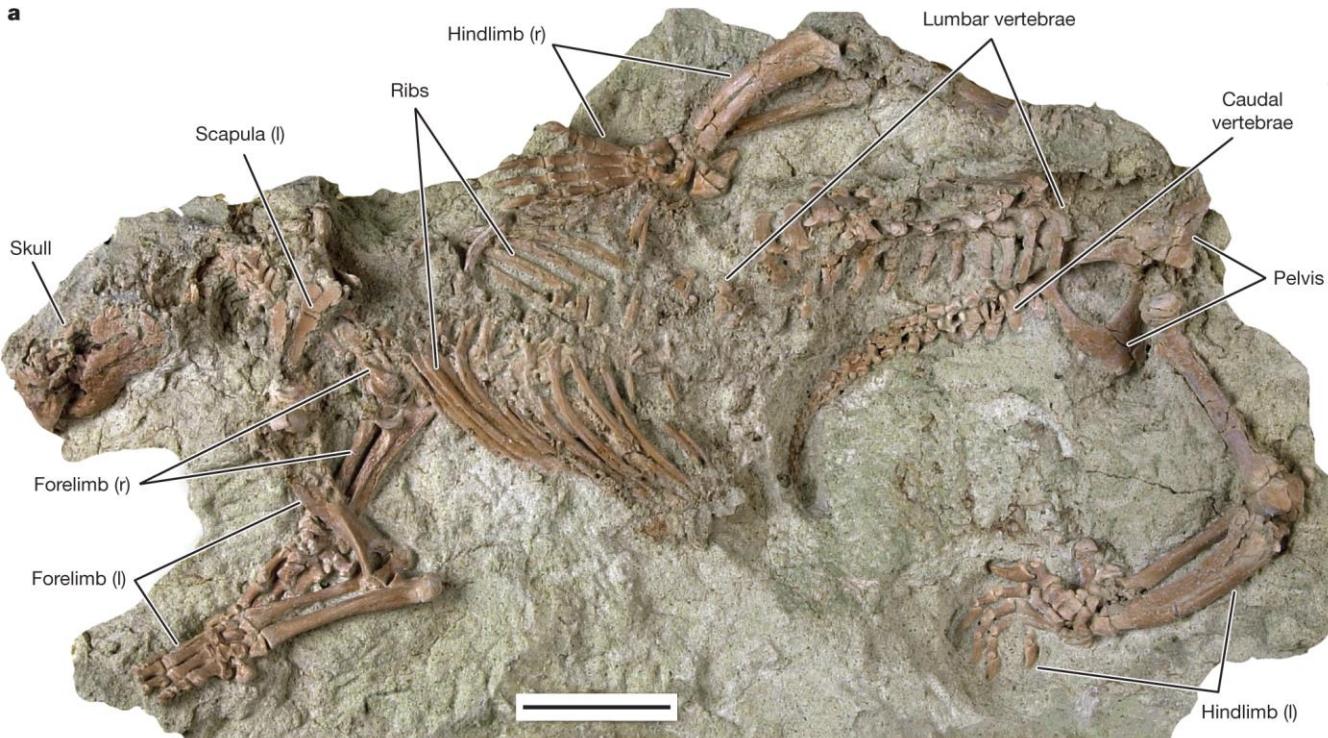
classe Mammalia

ordine Multituberculata

- Altri erano specializzati per la **dieta erbivora** (premolari ridotti, molari trituranti ampi, incisivi con smalto solo nella parte anteriore): es. *Taeniolabis*.

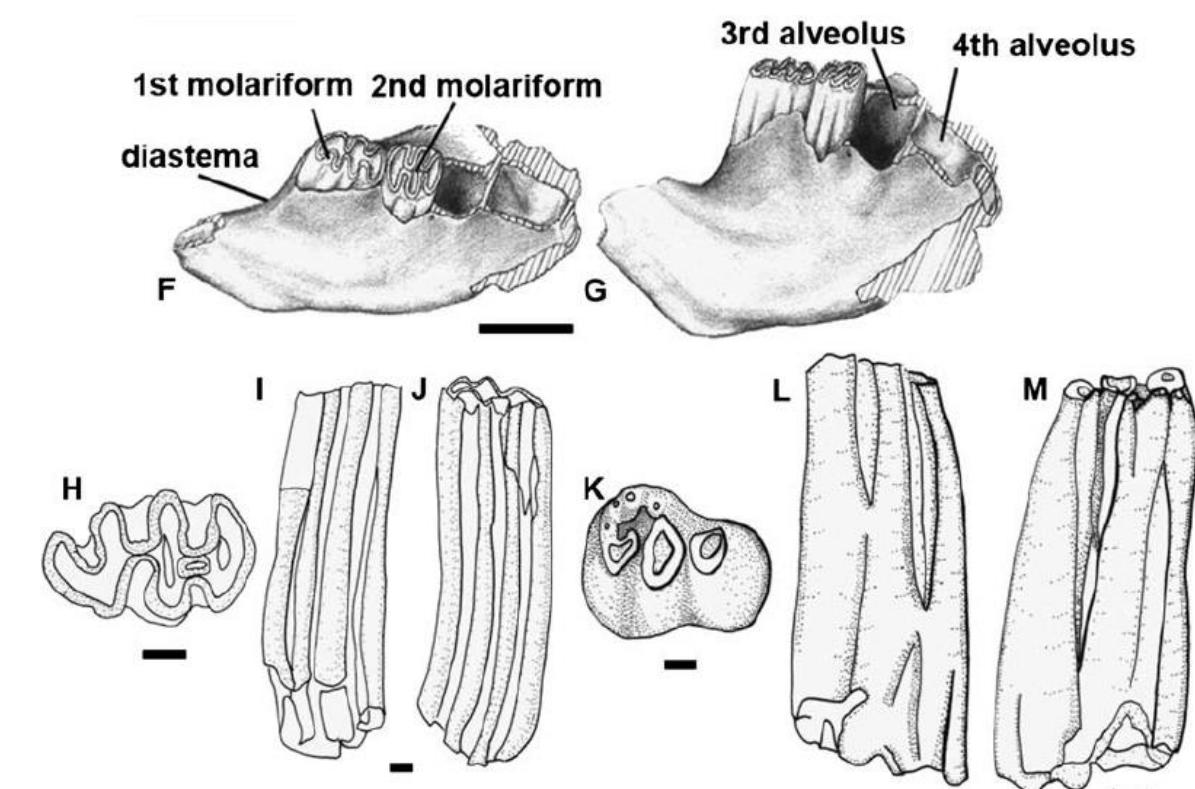
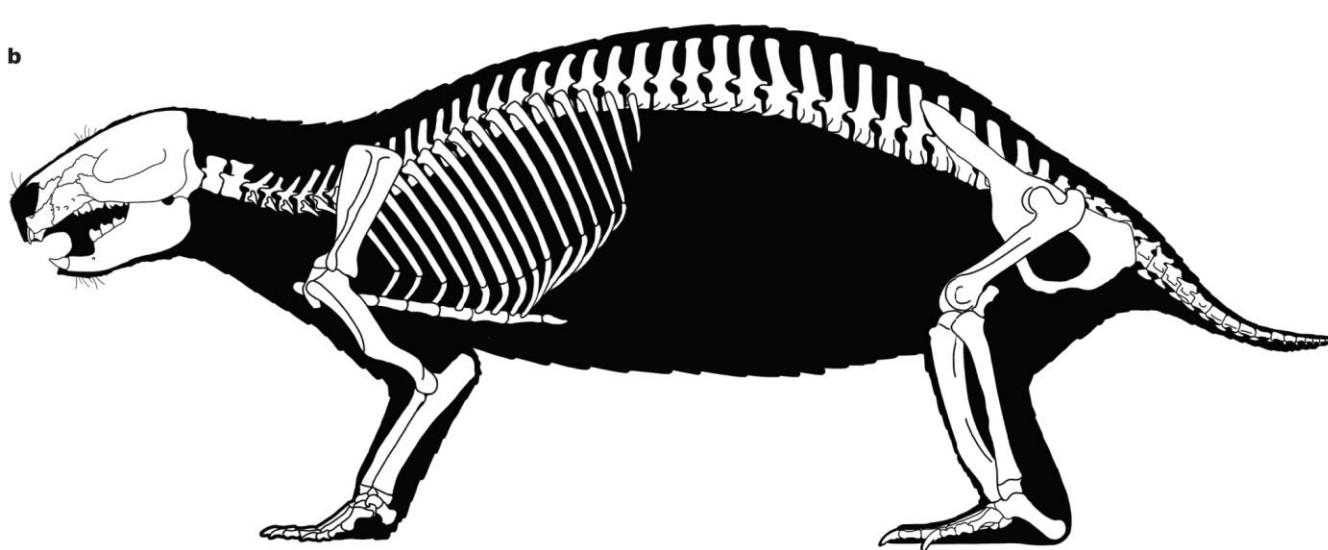


classe Mammalia



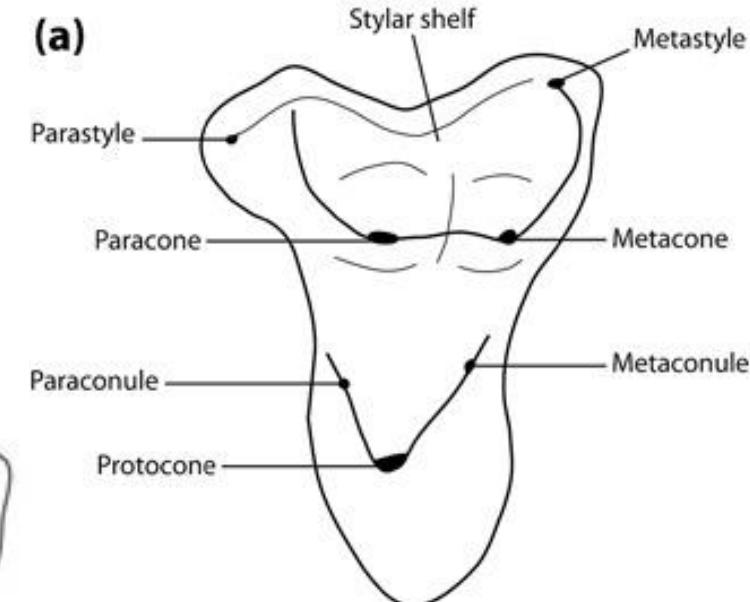
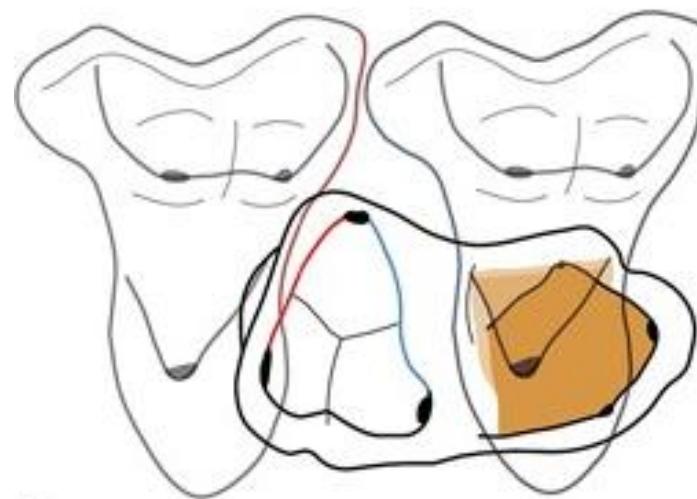
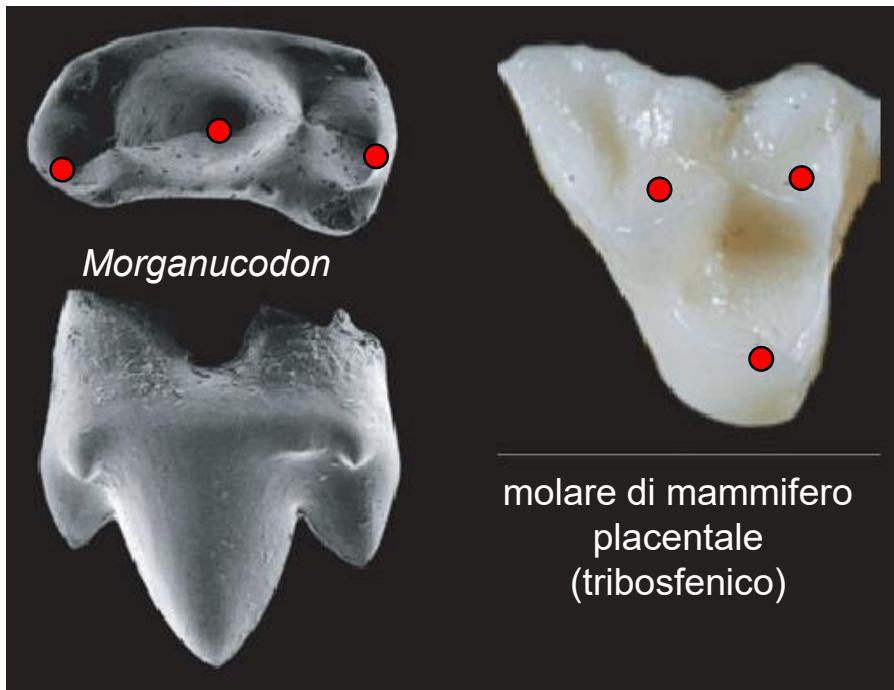
ordine Multituberculata

- Altri come i Gondwanatheria avevano una corona altissima con cui brucavano le erbe coriacee delle praterie



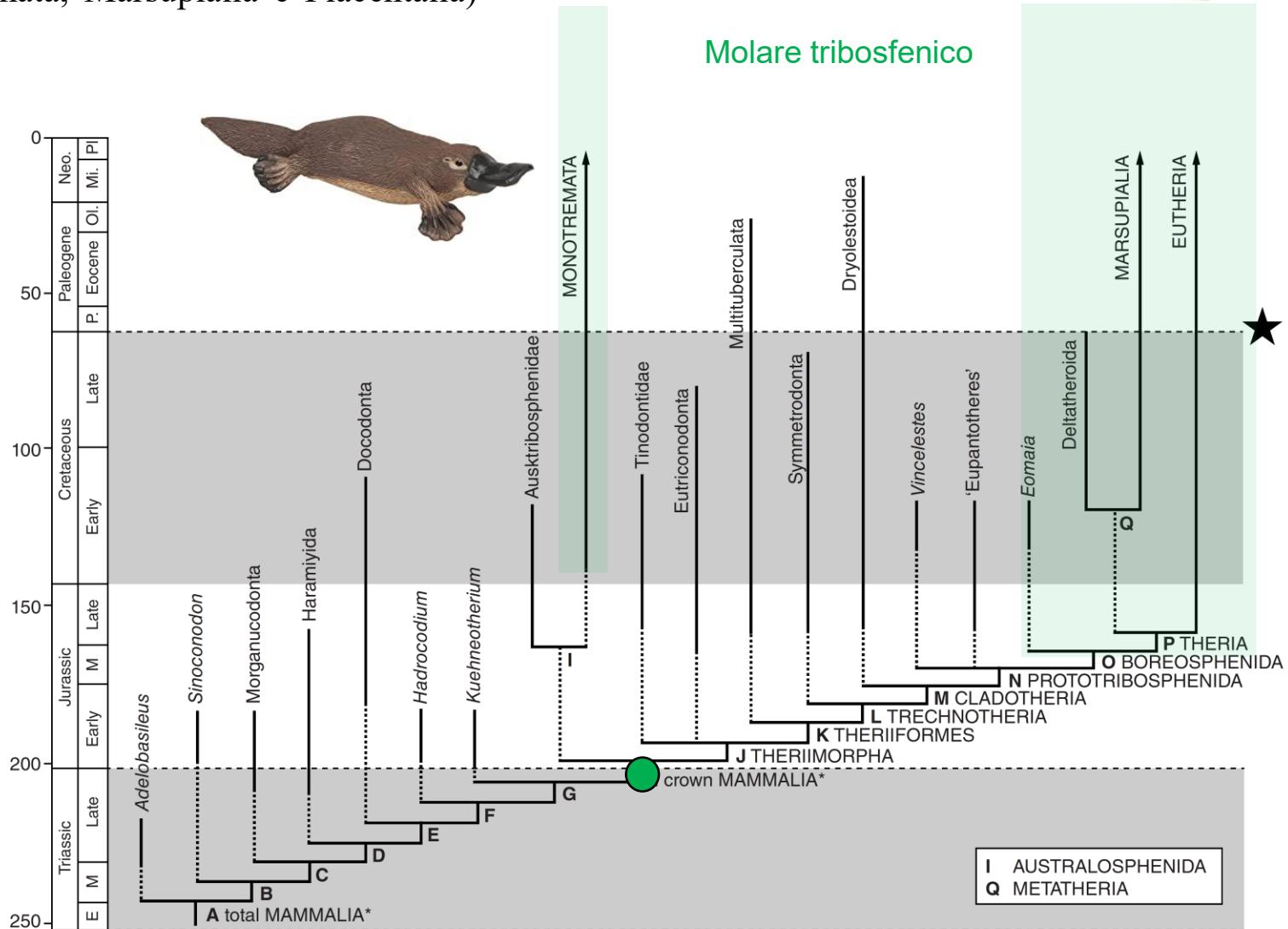
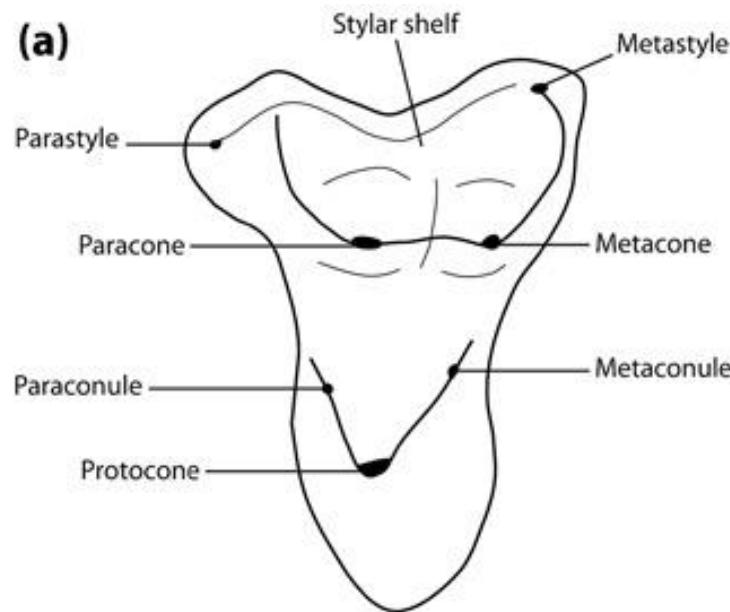
Il molare tribosfenico

- Nei mammaliaformi come *Morganucodon* i molari hanno ancora tre cuspidi allineate che permettono il solo scorrimento tranciante tra molari superiori e inferiori.
- L'ulteriore step nell'evoluzione dei mammiferi è l'acquisizione del **molare tribosfenico**, letteralmente: "cuneo che strofina", ovvero le tre cuspidi non sono allineate ma creano una triangolazione.
- Le cuspidi occludono in fosse nel dente opposto per **triturare** il cibo, mentre i margini taglienti (in rosso e blu) lo **tagliano e affettano**.



Il molare tribosfenico

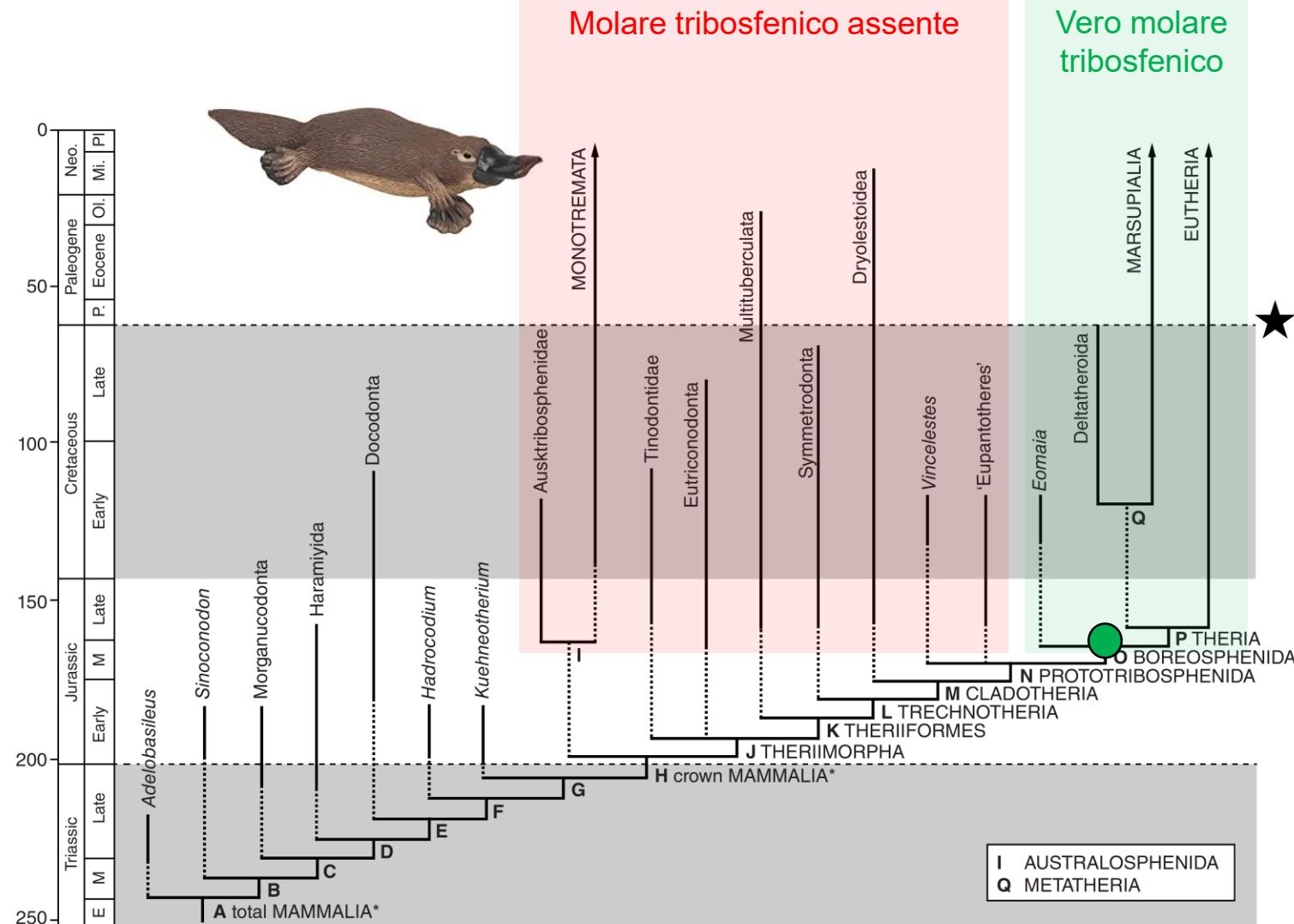
Prima della scoperta di mammiferi mesozoici estinti, si pensava che il molare tribosfenico fosse un carattere comune a tutti i mammiferi (Monotremata, Marsupialia e Placentalia) poiché i loro denti erano molto simili.



Dopo la scoperta di mammiferi mesozoici estinti vicini a Theria, sono sorti dubbi che il molare tribosfenico supporti la monofilia dei mammiferi attuali.



- Recenti studi dimostrano che il molare dei monotremi e di altri mammiferi non-Theria, **NON** è omologo né morfologicamente, né funzionalmente a quello dei Theria, ma è un caso di convergenza evolutiva.
- Il vero molare tribosfenico è un carattere esclusivo dei soli Boreosphenida che includono i Theria attuali (Marsupalia e Placentalia) e alcuni stem-Theria (es. *Eomaia*).**



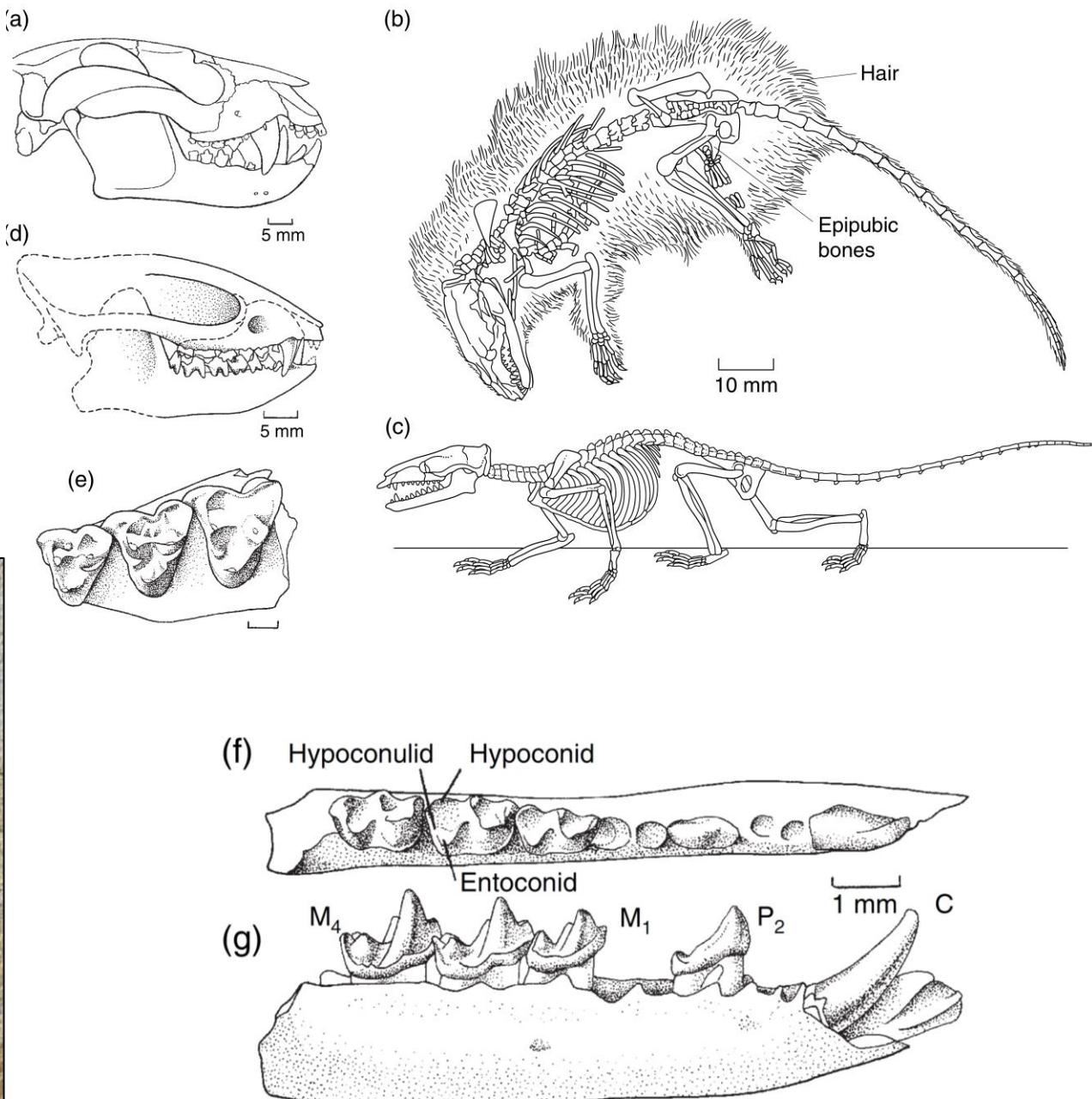
Classe Mammalia

clade Boreosphenida

- Alcuni mammiferi stem-Theria come *Eomaia* (Cretaceo Inf.) mostrano già il molare tribosfenico.
- Eomaia* presenta un mix di caratteri primitivi da monotremo e più derivati da marsupiale e placentale.
- Lunghi fino a 20 cm, pesanti circa 20-50 g.



Eomaia



Classe Mammalia

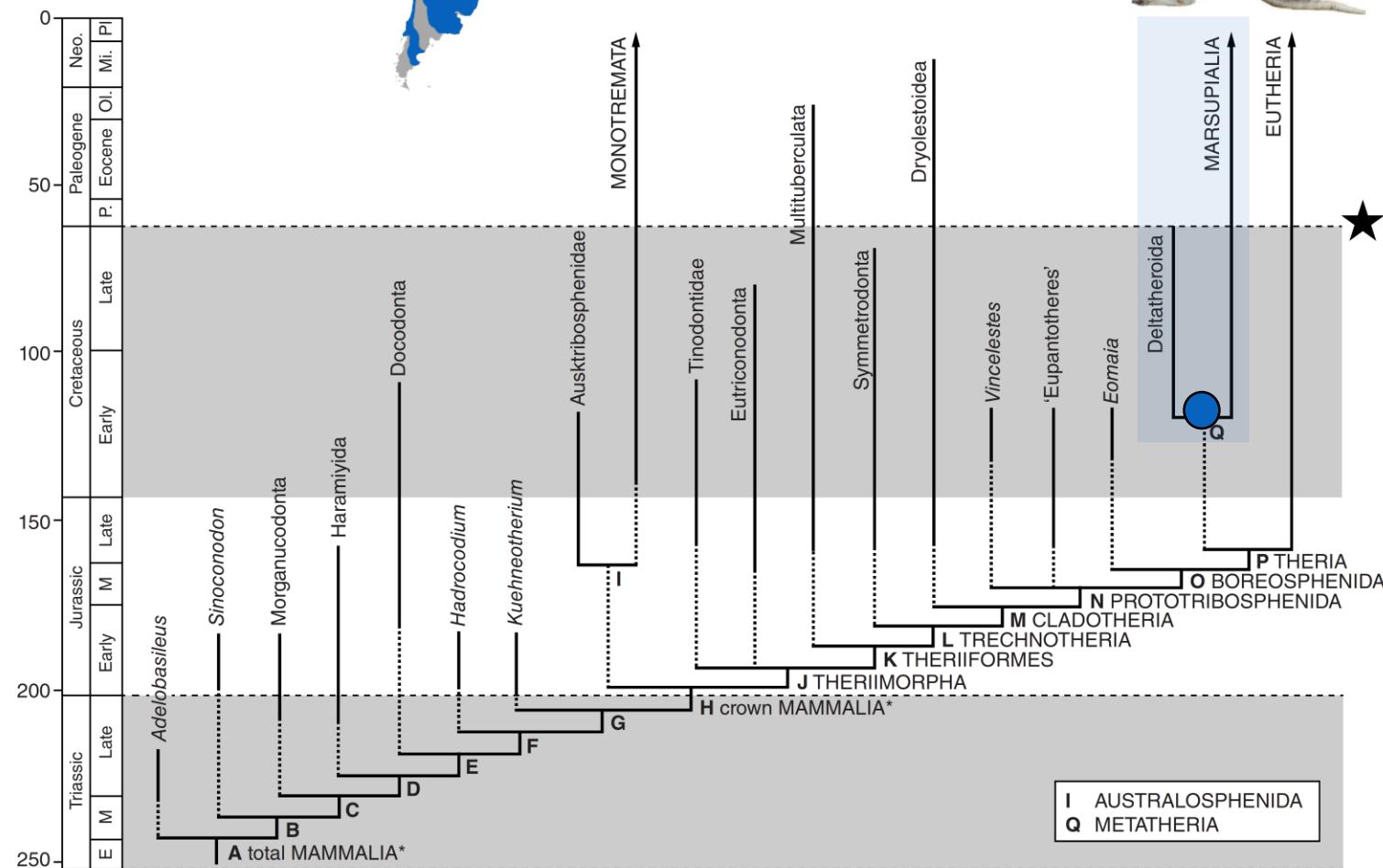
clade Boreosphenida

sottoclasse Theria

Infraclass Marsupialia

Cretaceo Inf. (130 Ma) - Attuale

- I marsupiali fanno parte di un clade più ampio (Metatheria) che include più di 60 specie che si ritrovano a partire dal Cretaceo Inferiore.
- Oggi distribuiti solo in America e Australia
- Fossili in Europa, Americhe, N. Africa, Asia centrale e Antartide.



Classe Mammalia

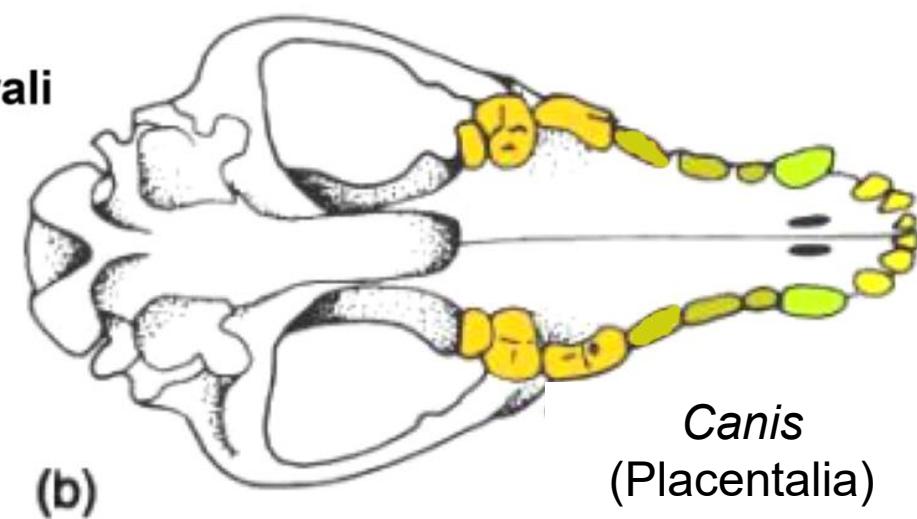
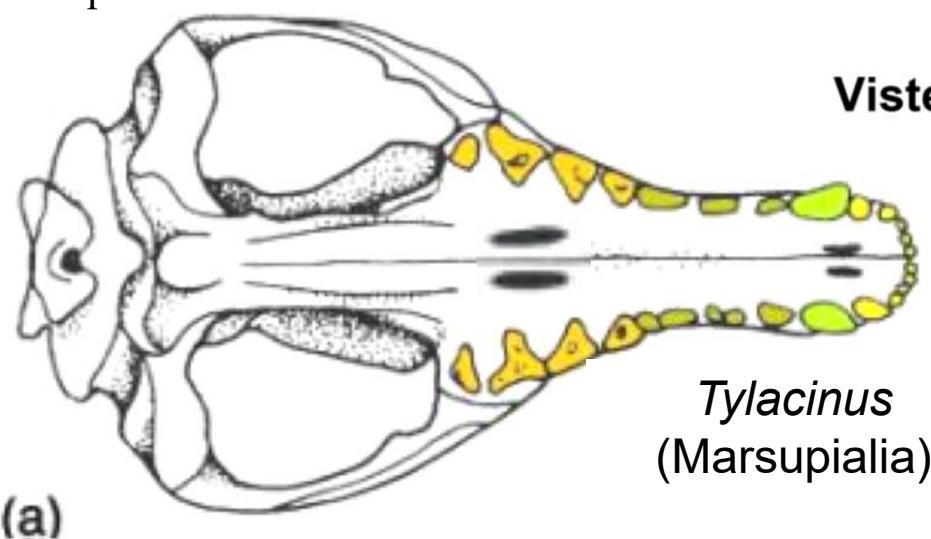
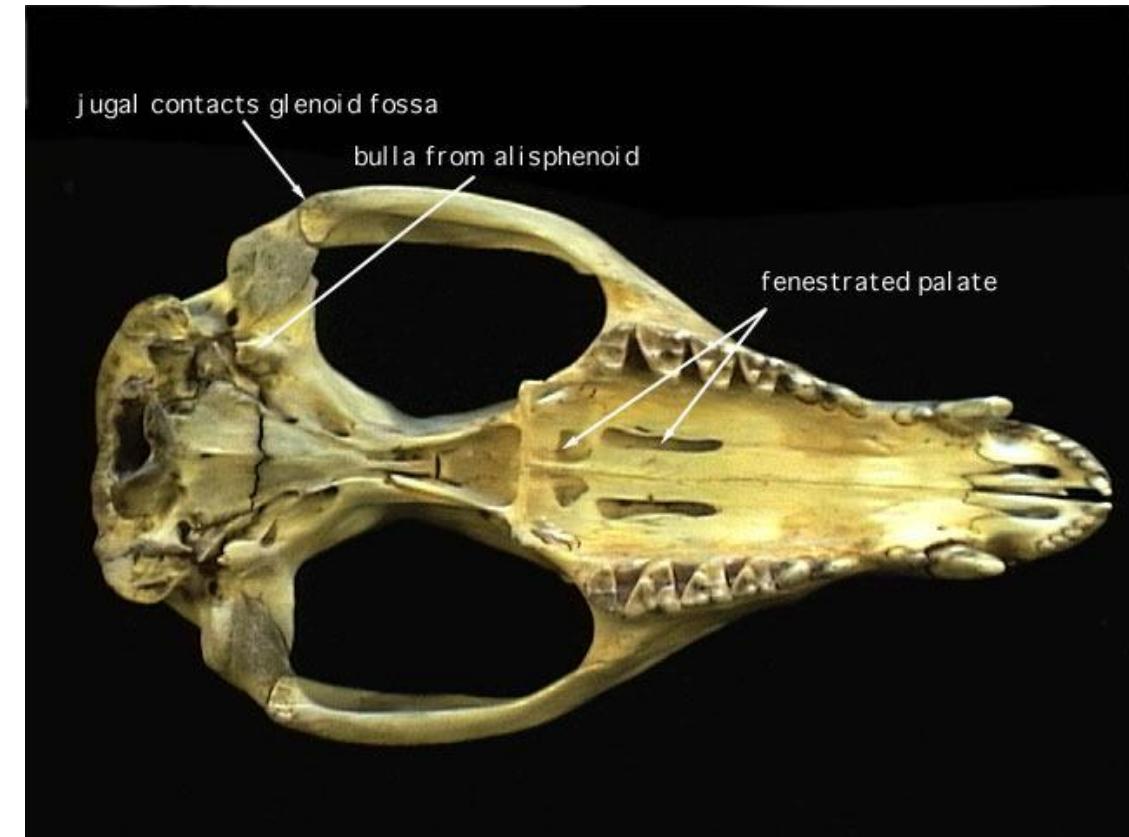
clade Boreosphenida

sottoclasse Theria

Infraclass Marsupialia

Caratteri:

- Molare tribosfenico
- Palato fenestrato posteriormente
- Numero incisivi superiori diverso da quello degli incisivi inferiori
- 3 premolari, 4 molari (vs. 2-5 premolari, 3 molari nei placentali)
- Forame lacrimale spostato anteriormente



Classe Mammalia

clade Boreosphenida

sottoclasse Theria

Infraclass Marsupialia

- Marsupio
- Doppio tratto riproduttivo nelle femmine (2 uteri)
- Placenta poco sviluppata
- Nascita precoce (organi abbozzati e non tutti funzionali)
- Il nascituro si arrampica nel marsupio e l'allattamento dura fino al completo sviluppo



Classe Mammalia

clade Boreosphenida

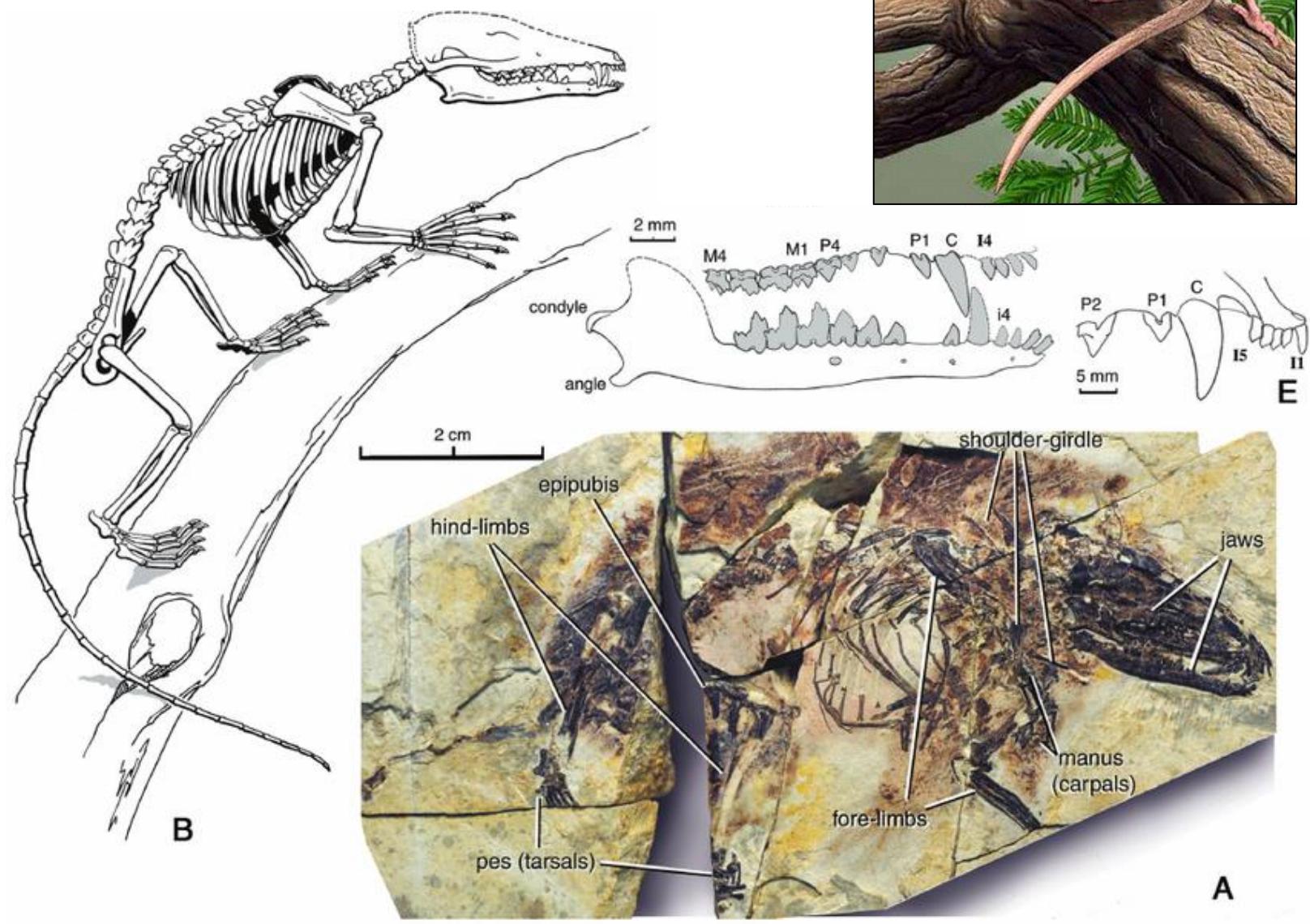
sottoclasse Theria

Infraclass Marsupialia

genere *Sinodelphys*

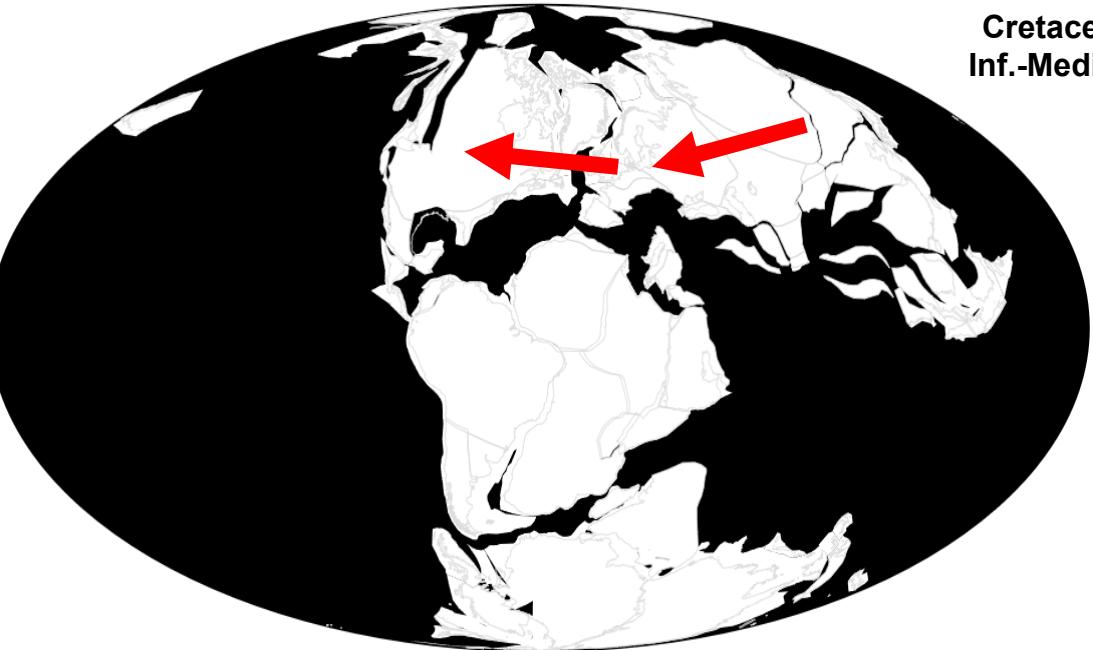
Cretaceo Inf. (130 Ma); Cina

- Il più antico marsupiale, arboricolo, lungo 14 cm, peso 30 g, simile ad un opossum.
- *Sinodelphys*, essendo stato ritrovato in Cina, rivoluziona le precedenti ipotesi sull'origine, evoluzione e radiazione dei marsupiali.



Cretaceo
Inf.-Medio

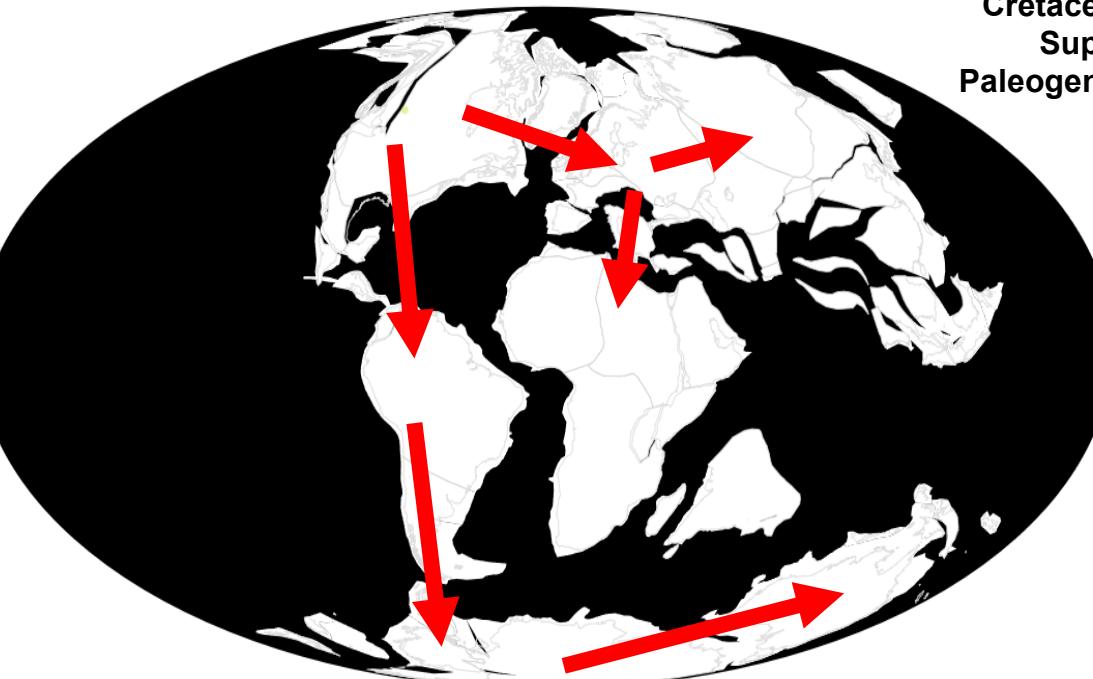
- *Sinodelphis* suggerirebbe infatti un'origine dei marsupiali in Asia nel Cretaceo Inferiore, e successiva dispersione in Europa e Nord America tra il Cretaceo Medio e Superiore, dove ebbero una grande diversificazione.



- Tra il Cretaceo Superiore e il Paleogene, i marsupiali nordamericani si diffusero in Sud America, e nuovamente in Eurasia, dove sopravvissero fino al Miocene, e in Africa.

- In Australia i marsupiali fossili sono noti soltanto dall'Eocene Inferiore (c. 50 Ma).
- L'ipotesi più probabile del loro arrivo in Australia, è quella di una rottura dal Sud America all'Australia attraverso l'Antartide a partire dal Cretaceo Superiore, ipotesi confermata dal ritrovamento di fossili paleogenici in Antartide.

Cretaceo
Sup.-
Paleogene



I MARSUPIALI AUSTRALIANI

- A partire dall'Eocene si diversificarono in una grande varietà di forme, occupando le stesse nicchie ecologiche che in America ed Eurasia erano occupate dai placentali, dando origine a forme molto simili ai placentali, fornendo diversi esempi di **convergenza evolutiva**.

pecora



canguro

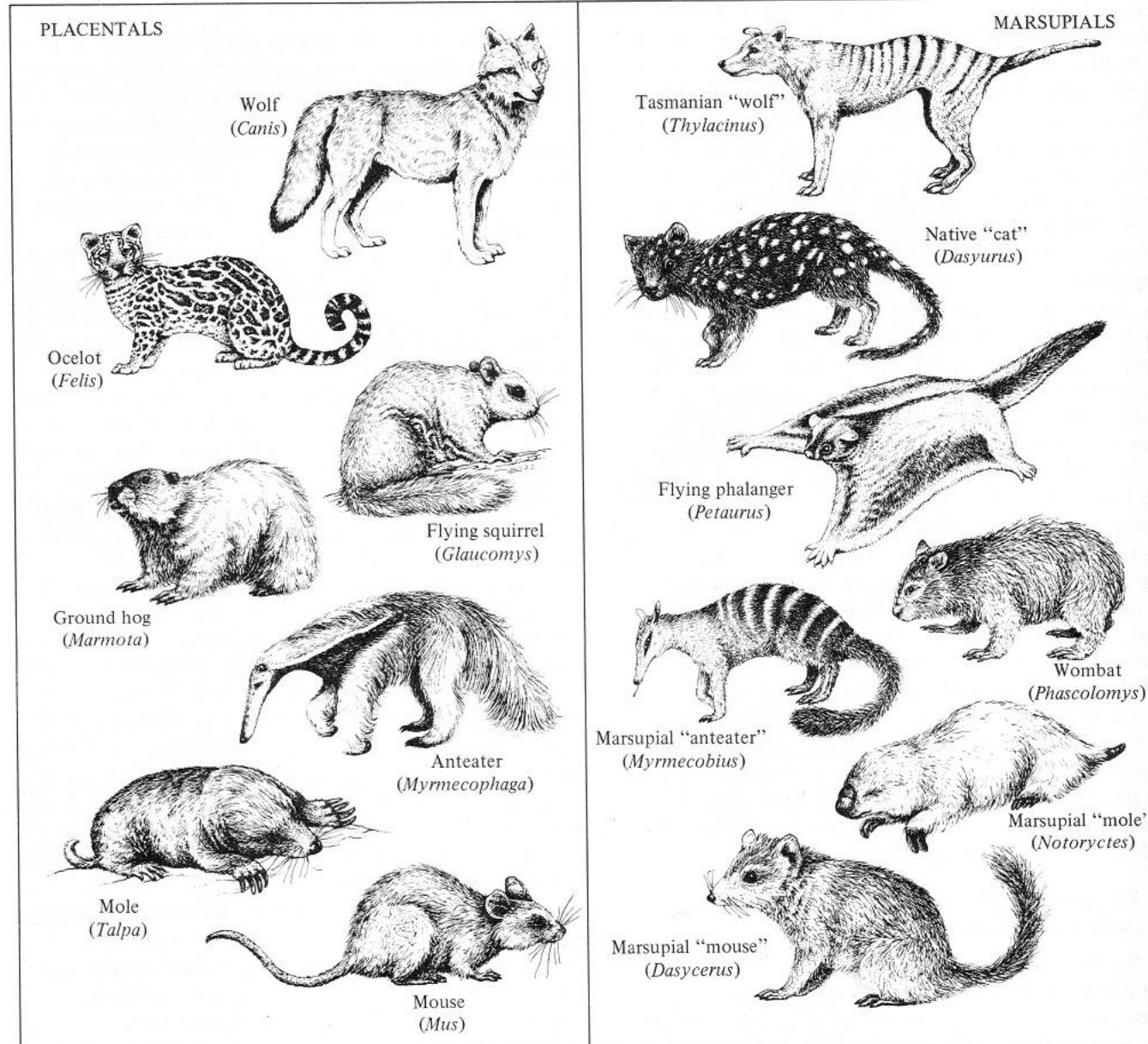
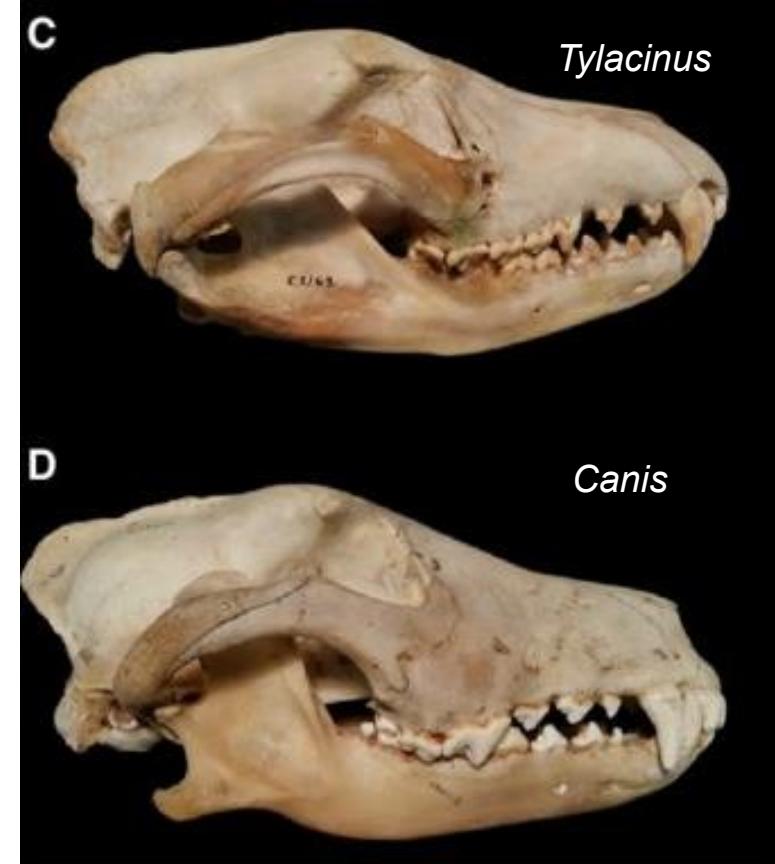


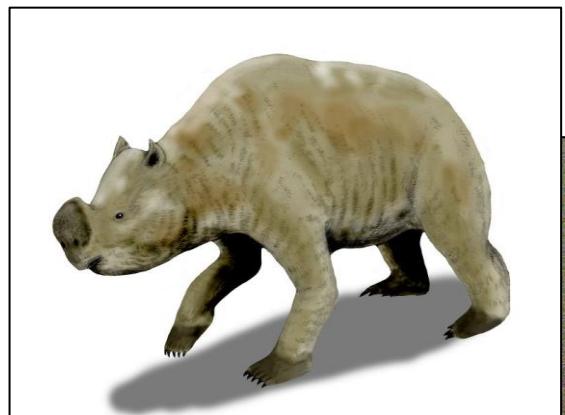
Fig. 18.9 Examples of convergence between the marsupials of Australia (right) and the placental mammals of other continents (left). The marsupials all diverged from a common ancestor, and the diversity among them results from adaptive radiation. Reprinted with permission from Jeffry J. W. Baker and Garland E. Allen, *Study of Biology*, 4e, © 1982. Reading, Massachusetts: Addison-Wesley (Fig. 24.7).

I MARSUPIALI AUSTRALIANI

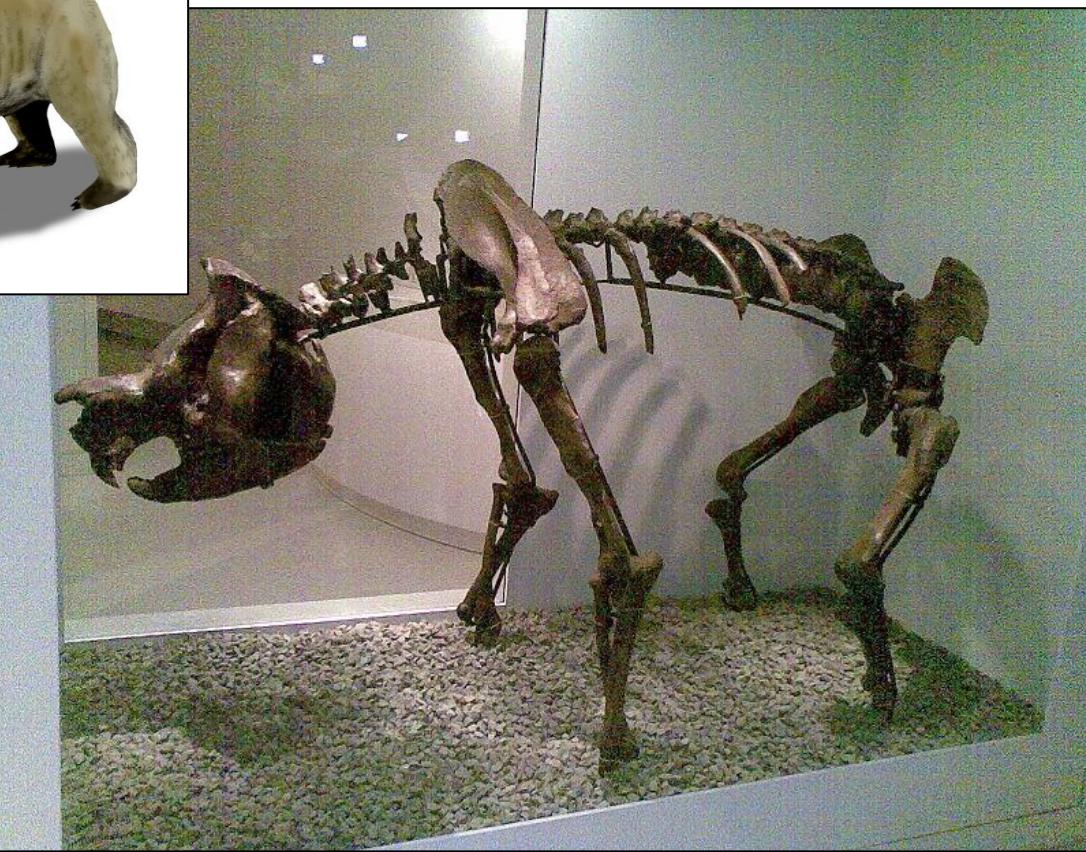


I MARSUPIALI AUSTRALIANI

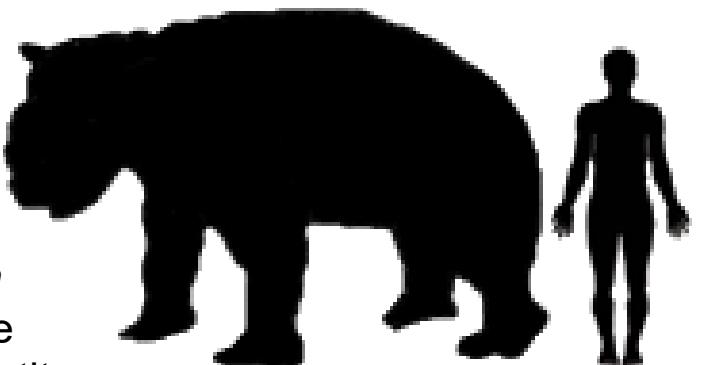
- I marsupiali australiani si diversificarono durante tutto il Cenozoico.
- Nel Pleistocene (2.5 Ma) furono parte della cosiddetta **Megafauna**, rappresentata da vertebrati dal peso superiore ai 40 kg fino a 3 tonnellate, che si estinse intorno a 46.000 anni fa.



Zigomaturus
(Marsupalia)



Diprotodon
il più grande
marsupiale esistito



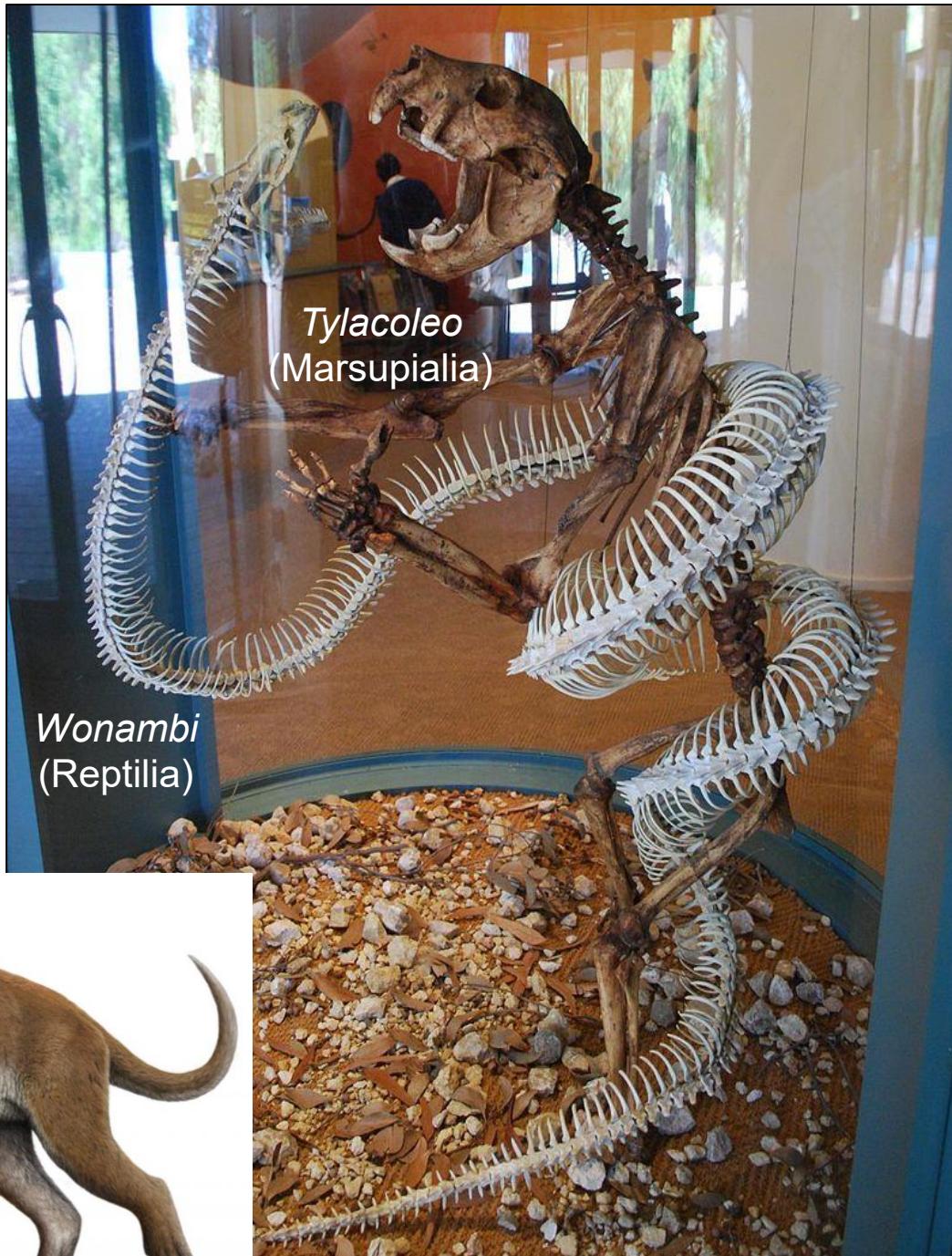
I MARSUPIALI AUSTRALIANI

Macropus
(Marsupialia)



Procoptodon
(Marsupialia)

Tylacoleo
(Marsupialia)

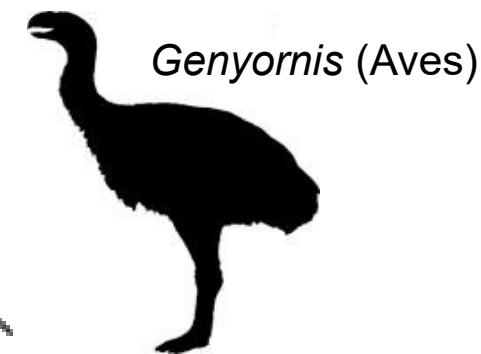


Tylacoleo
(Marsupialia)

Wonambi
(Reptilia)

I MARSUPIALI AUSTRALIANI

Megalania
(Reptilia)



Genyornis (Aves)



I MARSUPIALI AUSTRALIANI

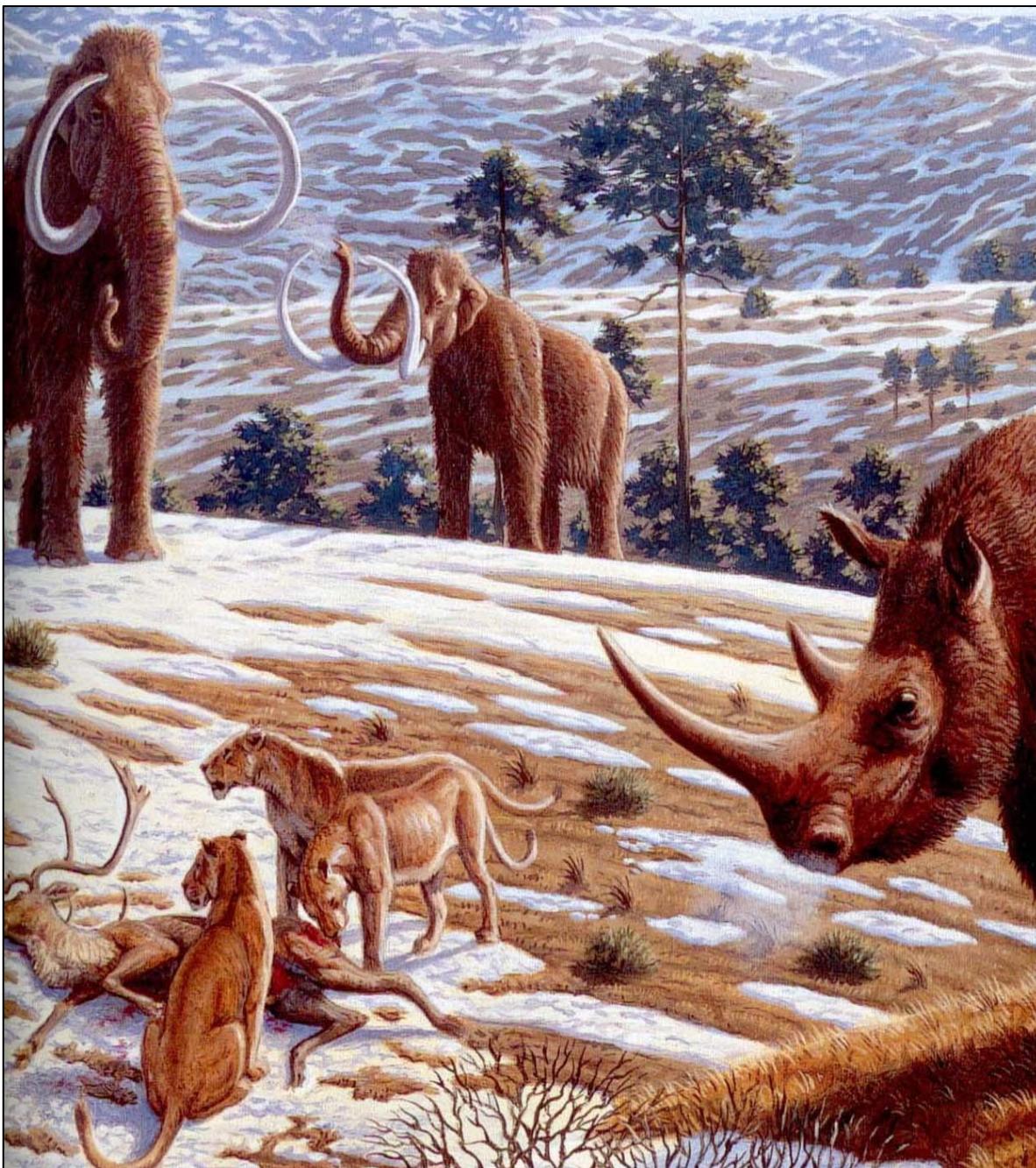
Esistono due principali teorie sull'estinzione della Megafauna australiana:

1. estinzione causata da cambiamenti climatici (passando da caldo umido a secco e freddo)
2. estinzione causata dall'arrivo in Australia dell'uomo (*Homo sapiens*) circa 60.000 anni fa (... che si portò dietro cani, ratti, conigli, ecc) causando un disastro ecologico.



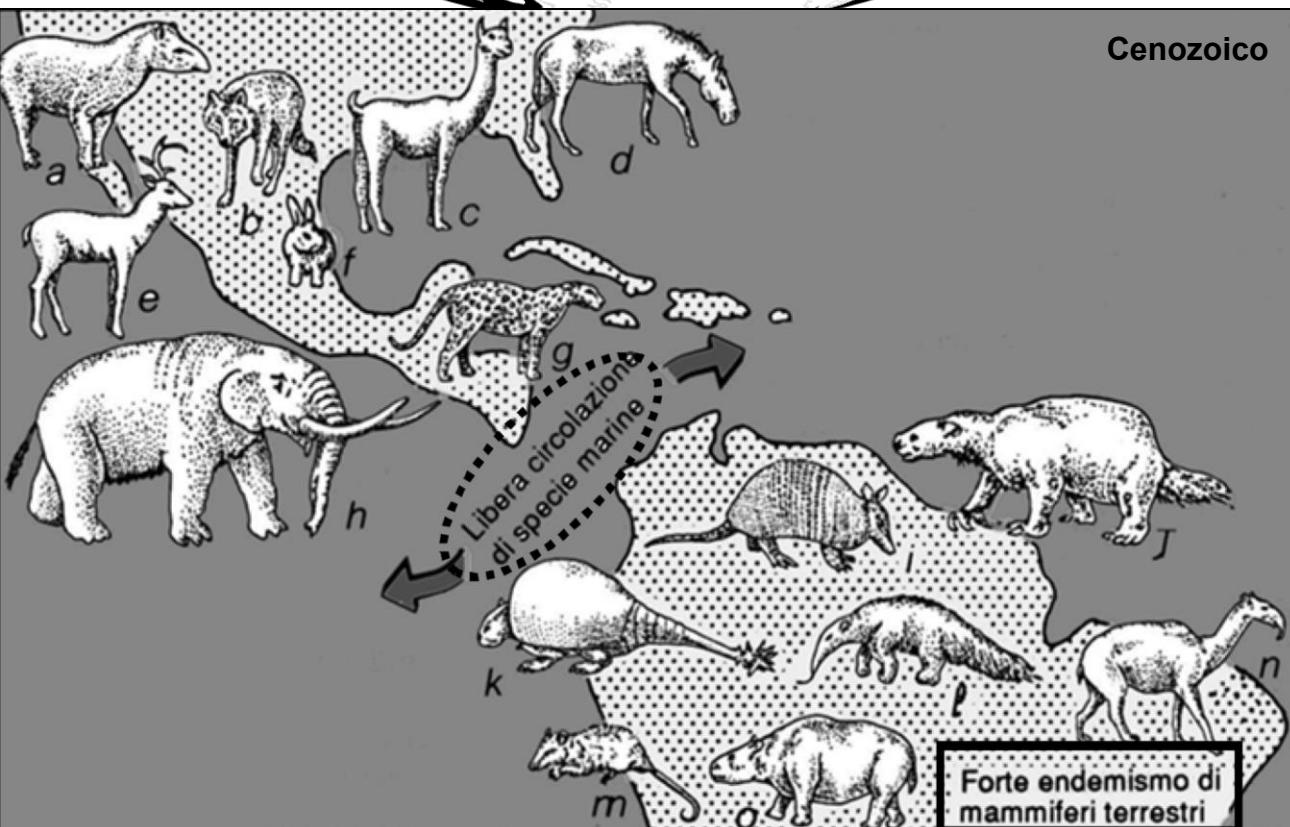
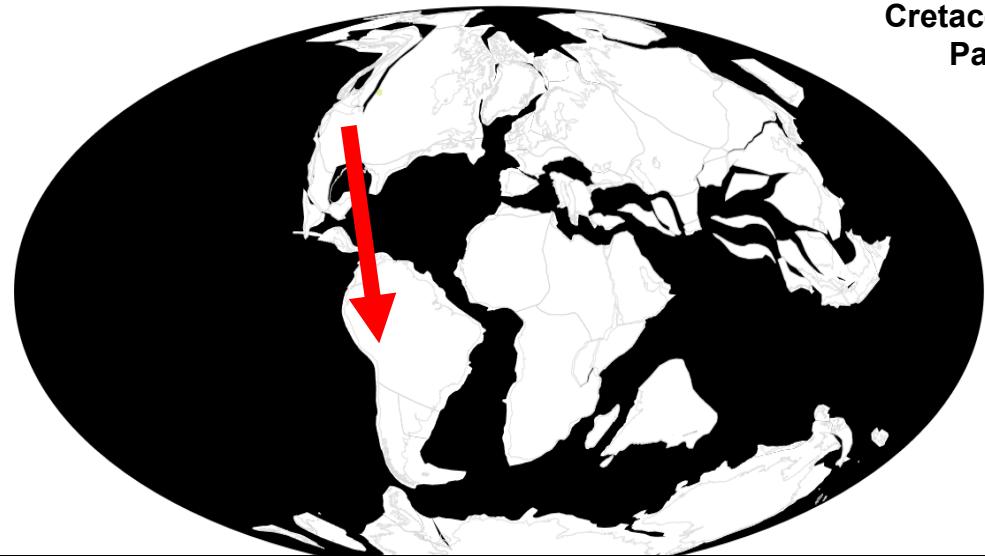
I MARSUPIALI AUSTRALIANI

- La Magafauna non è tipica solo dell'Australia, ma durante lo stesso periodo associazioni di animali di grossa taglia erano presenti anche in Europa e Nord America, dove era in corso un periodo di glaciazioni.
- L'estinzione della Megafauna circa 46.000 anni fa non ha coinvolto solo l'Australia, ma è stata un evento diffuso in tutto il mondo, innescato da fattori ambientali e climatici.
- In particolare, il **riscaldamento globale** avrebbe promosso l'aumento delle foreste in Europa e Nord America. Gli animali adattati al clima freddo come i mammuth sarebbero stati sostituiti da animali più piccoli come i cervi.



I MARSUPIALI SUDAMERICANI

- Dopo l'arrivo dei marsupiali dal Nord America tra il Cretaceo e il Paleogene, il Sud America rimase isolato per gran parte del Cenozoico, quindi si ebbe l'evoluzione e la diversificazione di una fauna endemica diversa da quella del Nord America.
- Nel frattempo in Nord America, i marsupiali si estinsero nel Miocene (tra i 25 e i 5 Ma) e le loro nicchie furono occupate dai placentali.
- Come i marsupiali australiani, anche quelli sudamericani andarono incontro a fenomeni di convergenza evolutiva o parallelismi, oltre allo sviluppo di adattamenti particolari.



I MARSUPIALI SUDAMERICANI

- Le 15 famiglie di marsupiali insettivori e carnivori fossili del Sud America mostrano notevoli convergenze con i toporagni, i felini (compresi quelli dai denti a sciabola) e i canidi.

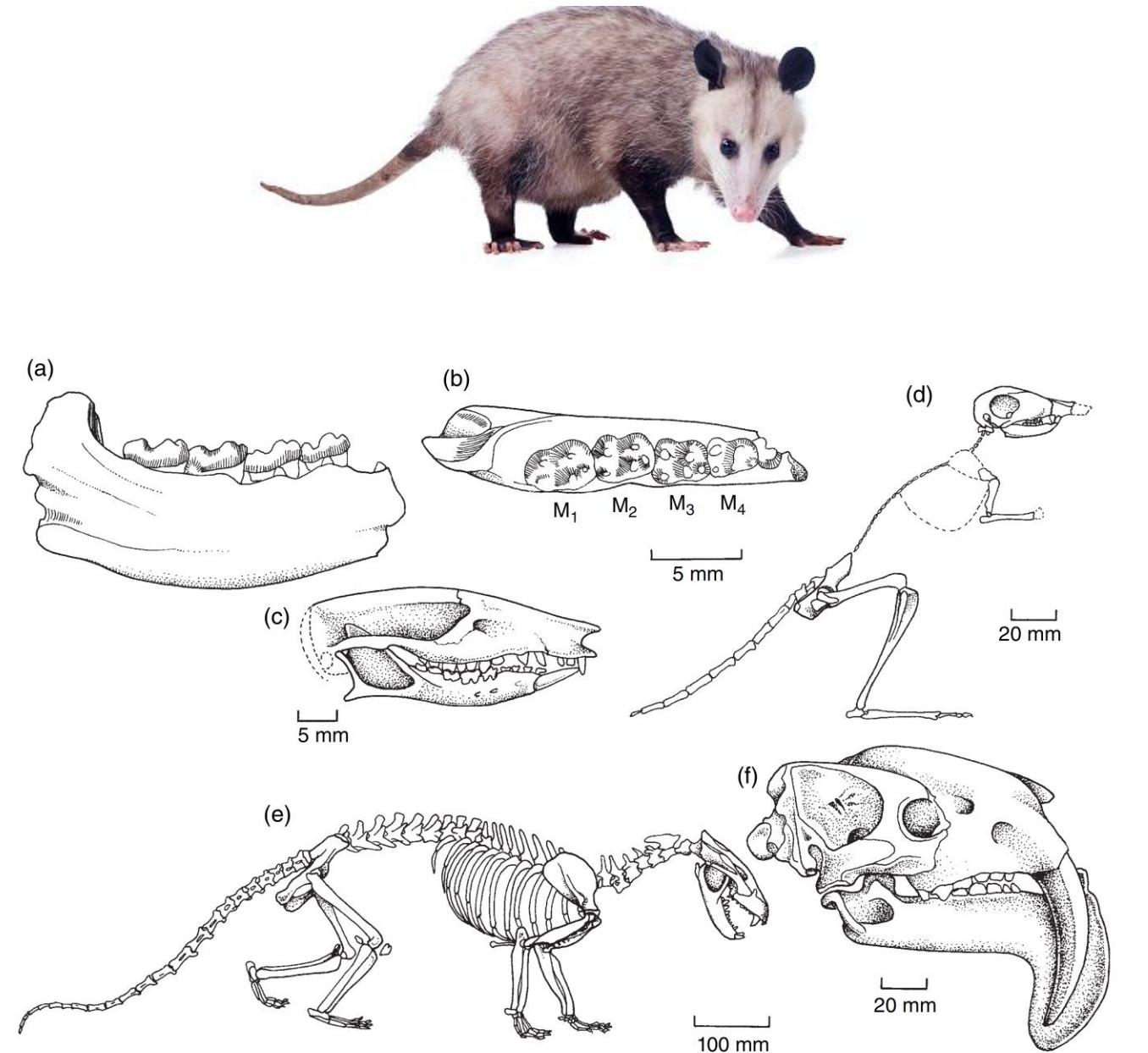
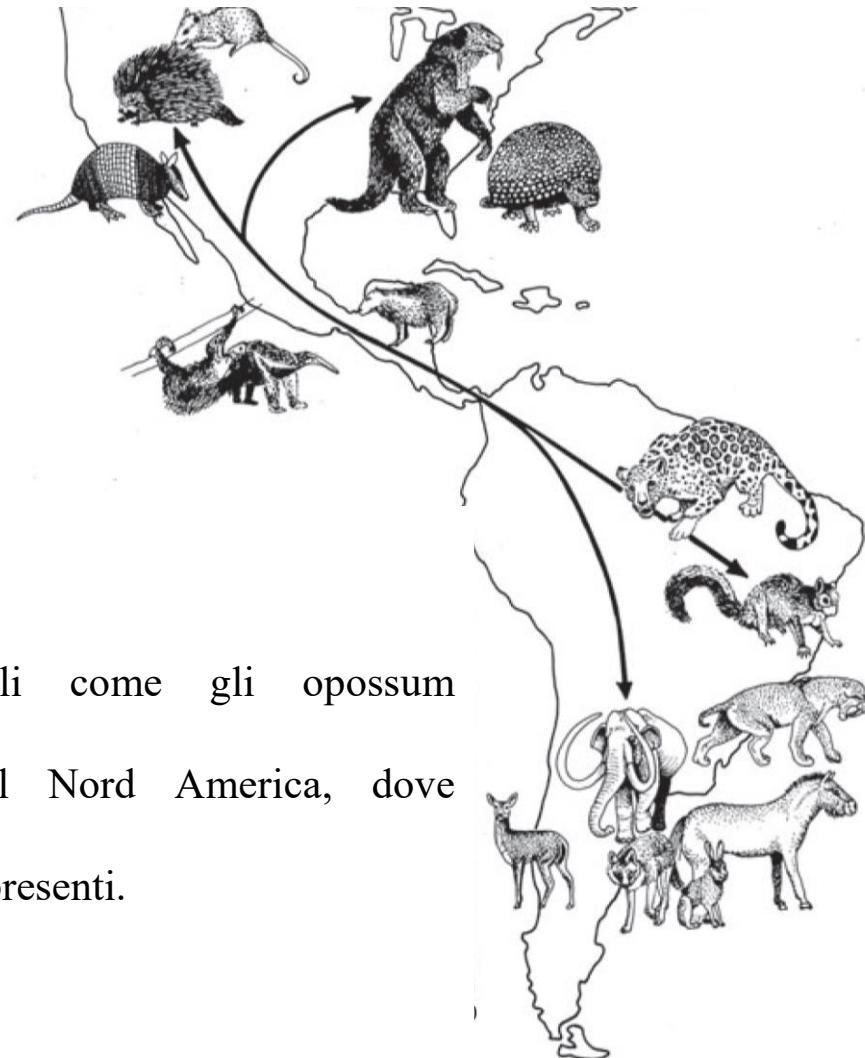


Figure 10.23 South American fossil marsupials: (a,b) the Palaeocene caroloameghinid *Roberthoffstetteria*, lower jaw fragment in lateral and occlusal views (c) the Oligocene to early Miocene caenolestid *Palaeothentes*; (d) the Pliocene argyrolagid *Argyrolagus*; (e) the early Miocene borhyaenid *Prothylacinus*; (f) the sabre-toothed Pliocene thylacosmilid *Thylacosmilus*. Abbreviations: M₁–M₄, molars. Source: (a,b) Adapted from Marshall and Muizon (1988). (c) Adapted from Marshall (1980). (d) Adapted from Simpson (1970). (e) Adapted from Sinclair (1906). (f) Adapted from Riggs (1934).

I MARSUPIALI SUDAMERICANI

- A partire dal **Pliocene (~3 Ma)**, a seguito della chiusura dell'Istmo di Panama, i marsupiali sudamericani e i placentali nordamericani furono i protagonisti del **Grande Intercambio Americano**.



- Alcuni marsupiali come gli opossum ricolonizzarono il Nord America, dove ancora oggi sono presenti.

Tempo	DAL NORD AMERICA AL SUD AMERICA	DAL SUD AMERICA AL NORD AMERICA
10.000 Superiori	<i>Homo sapiens</i>	
130.000	Lepri Conigli Scoiattoli Toporagni	Paca (<i>Cuniculus</i>) Formichieri Scimmie platirrine Bradipi arboricoli
Medio	Equidi (<i>Equus</i>)	Toxodonti (<i>Toxodon</i>)
730.000	Camelidi { <i>Vicugna?</i> <i>Hippocamelus</i>	
Inferiore	Mastodonti (<i>Stegomastodon</i>)	
1.700.000 Superiori	Equidi (<i>Hippidion</i>) Camelidi (<i>Lama</i>) Mastodonti (<i>Cuvieronius</i>) Orsi (<i>Arctodus, Tremarctos</i>) Tapiri (<i>Tapirus</i>) Felidi { Puma Giaguari <i>Smilodon</i> Canidi { Cani Lupi Volpi	Opossum (<i>Didelphis</i>) Bradipi terricoli
3.200.000	Mustelidi (puzzole) Tayassuidi (pecari)	Istrici Gliptodonti { <i>Glyptotherium</i> <i>Daedicurus</i> Dasypodonti (Armadillo) Capibara

I MARSUPIALI SUDAMERICANI

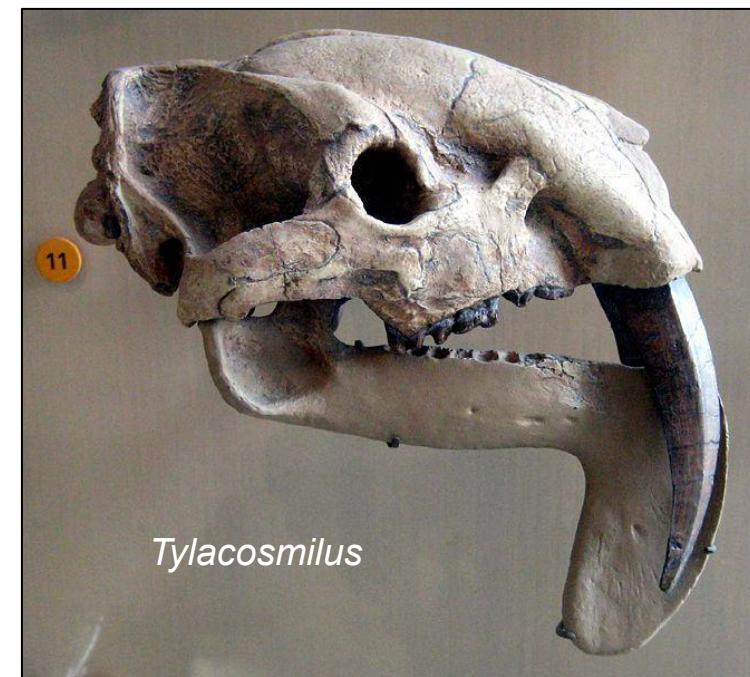
- Storicamente, si pensava che alcuni predatori ed erbivori marsupiali sudamericani si fossero estinti a seguito di questo evento, per la competizione con predatori ed erbivori placentali nordamericani, giunti in Sud America a seguito della chiusura dell'Istmo.

- La causa dell'estinzione dei taxa sudamericani veniva in particolare imputata alla competizione:

1) carnivori placentali più efficienti dei marsupiali = overkilling di erbivori + competizione

2) erbivori nordamericani più efficienti delle forme sudamericane = competizione

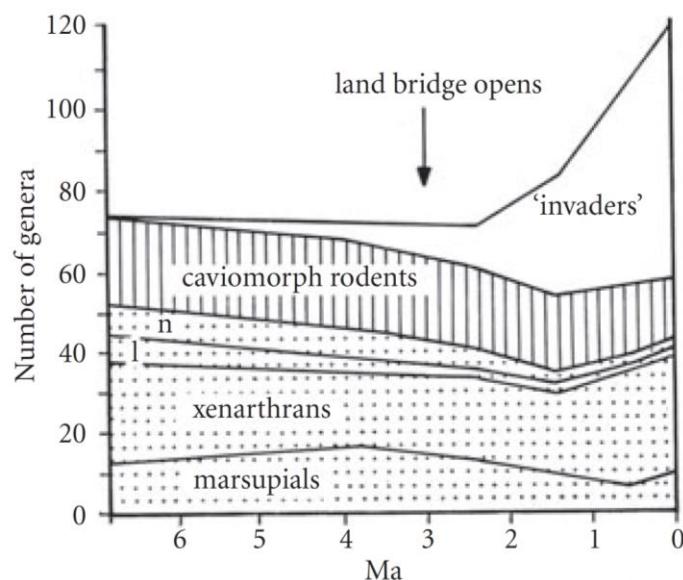
- Tuttavia, recenti analisi mostrano che i marsupiali sudamericani erano già in declino ben prima della chiusura dell'Istmo di Panama e dell'arrivo dei placentali nordamericani. La causa sarebbe dunque da imputare al cambiamento climatico/ambientale.



Tylacosmilus



Smilodon



L'ORIGINE DEI PLACENTALI

Juramaia

Classe Mammalia

clade Boreosphenida

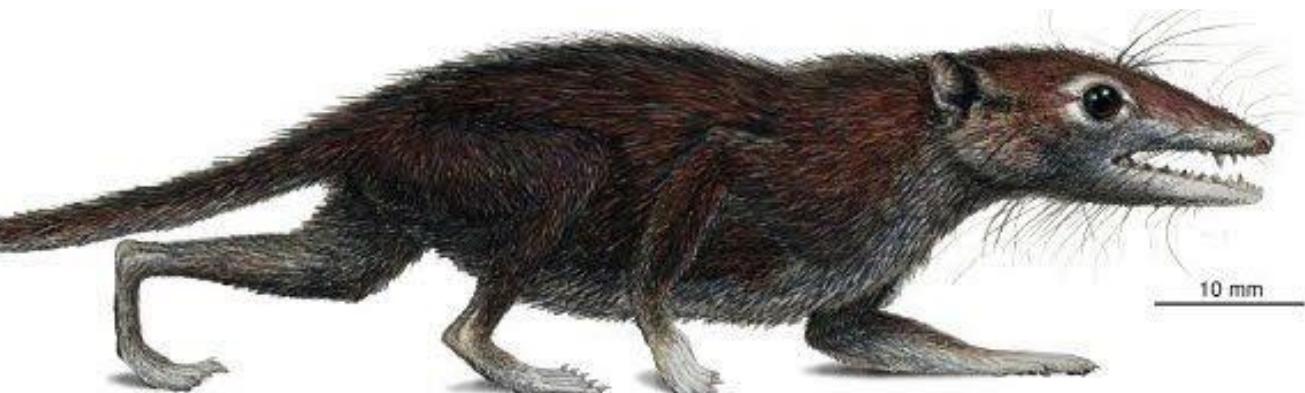
sottoclasse Theria

genere *Juramaia*

Giurassico Sup. (160 Ma); Cina

Gli attuali placentali hanno origine da alcuni Theria non-placentali come *Juramaia* del Giurassico Superiore che possiedono già caratteri da veri placentali:

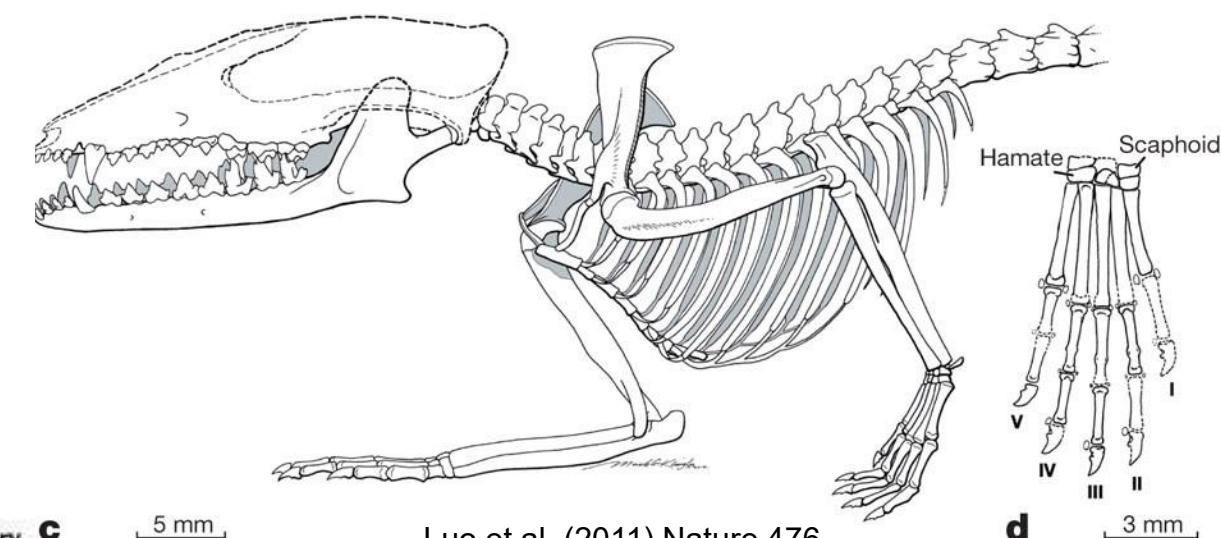
- **molare tribosfenico**
 - **4-5 premolari, 3 molari**



Mark A. Klingler / Carnegie Museum of Natural History C



a



Luo et al. (2011) Nature 476

L'ORIGINE DEI PLACENTALI

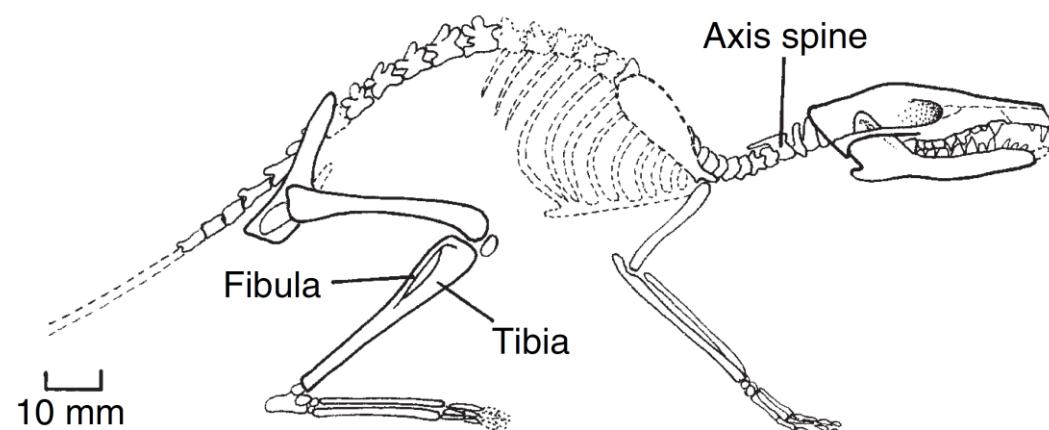
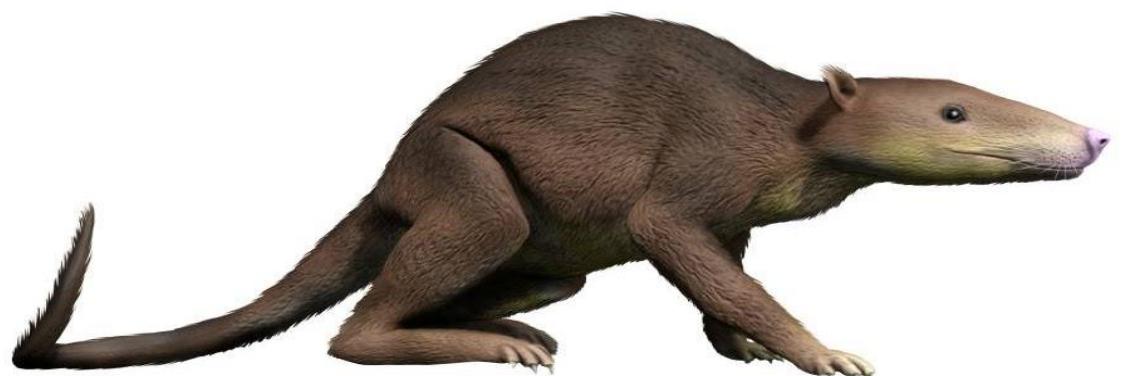
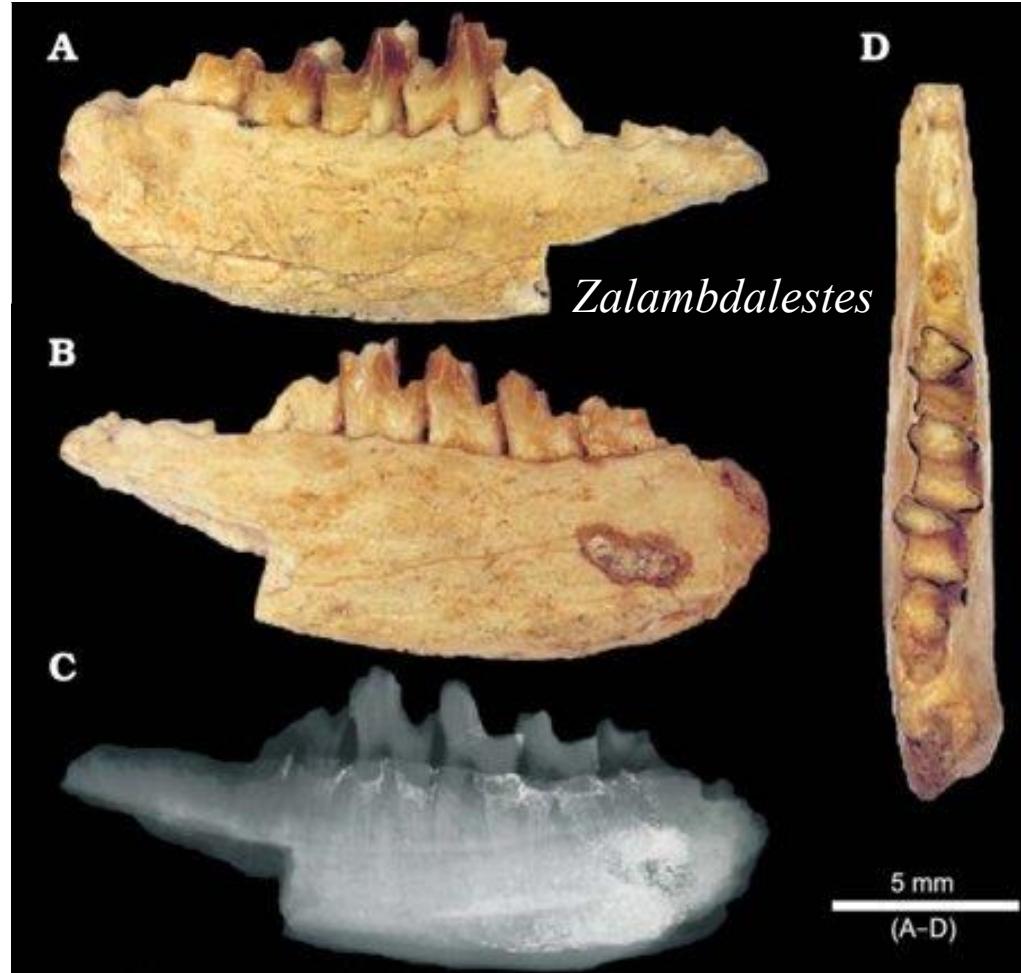
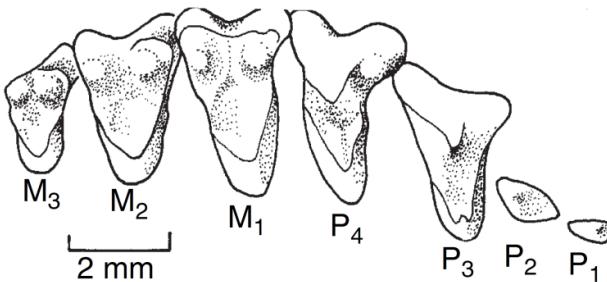
Classe Mammalia

clade Boreosphenida

sottoclasse Theria

genere *Zalambdalestes*

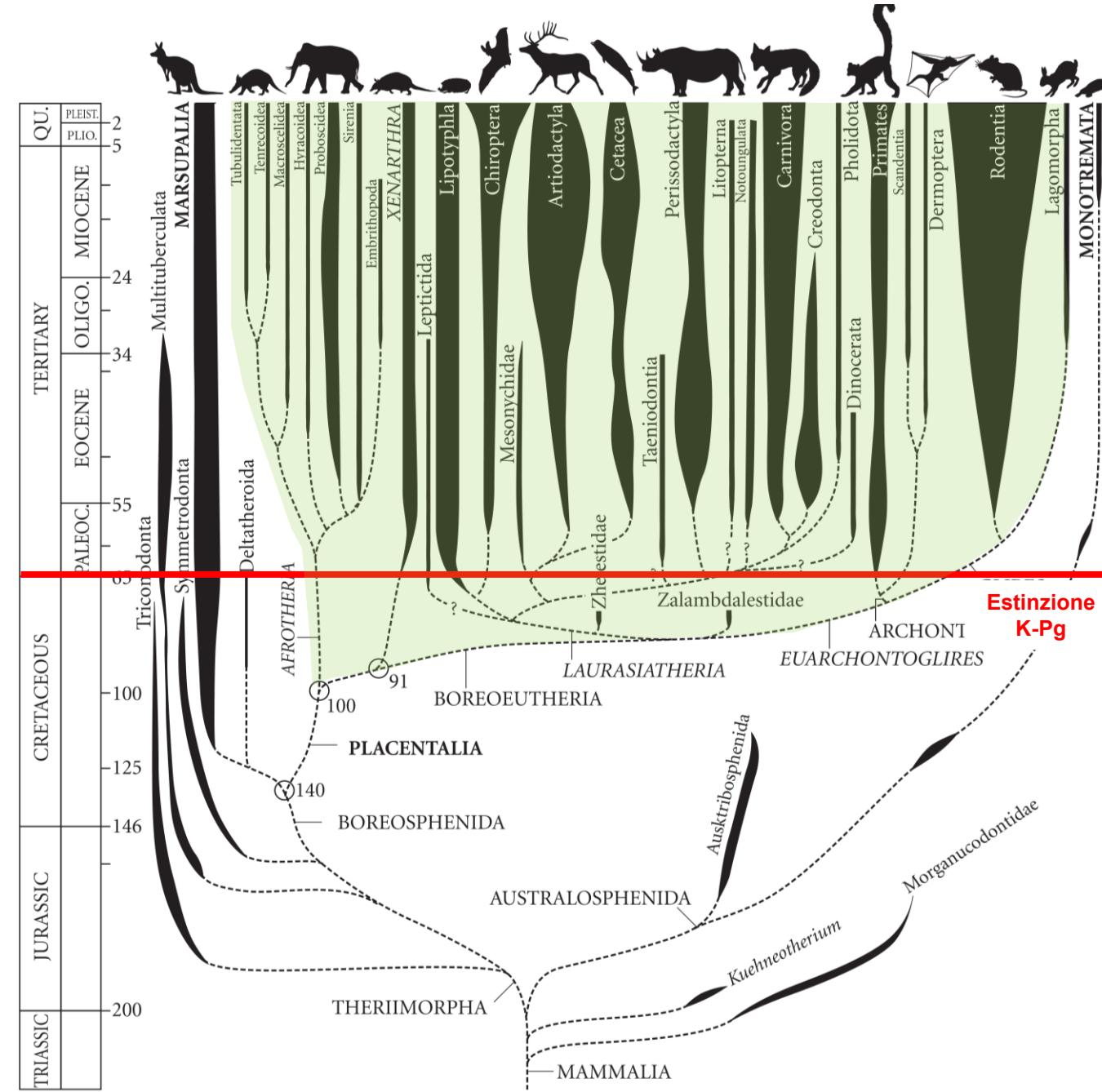
Cretaceo Sup. (100-66 Ma); Mongolia



- In altri come *Zalambdalestes* il cinto pettorale è di tipo moderno, privo di interclavola.
- Gli arti hanno postura perfettamente **parasagittale**, e la fossa glenoidea della scapola è orientata verso il basso e non di lato.
- Il grande sviluppo degli arti posteriori è forse collegato ad un adattamento al salto.

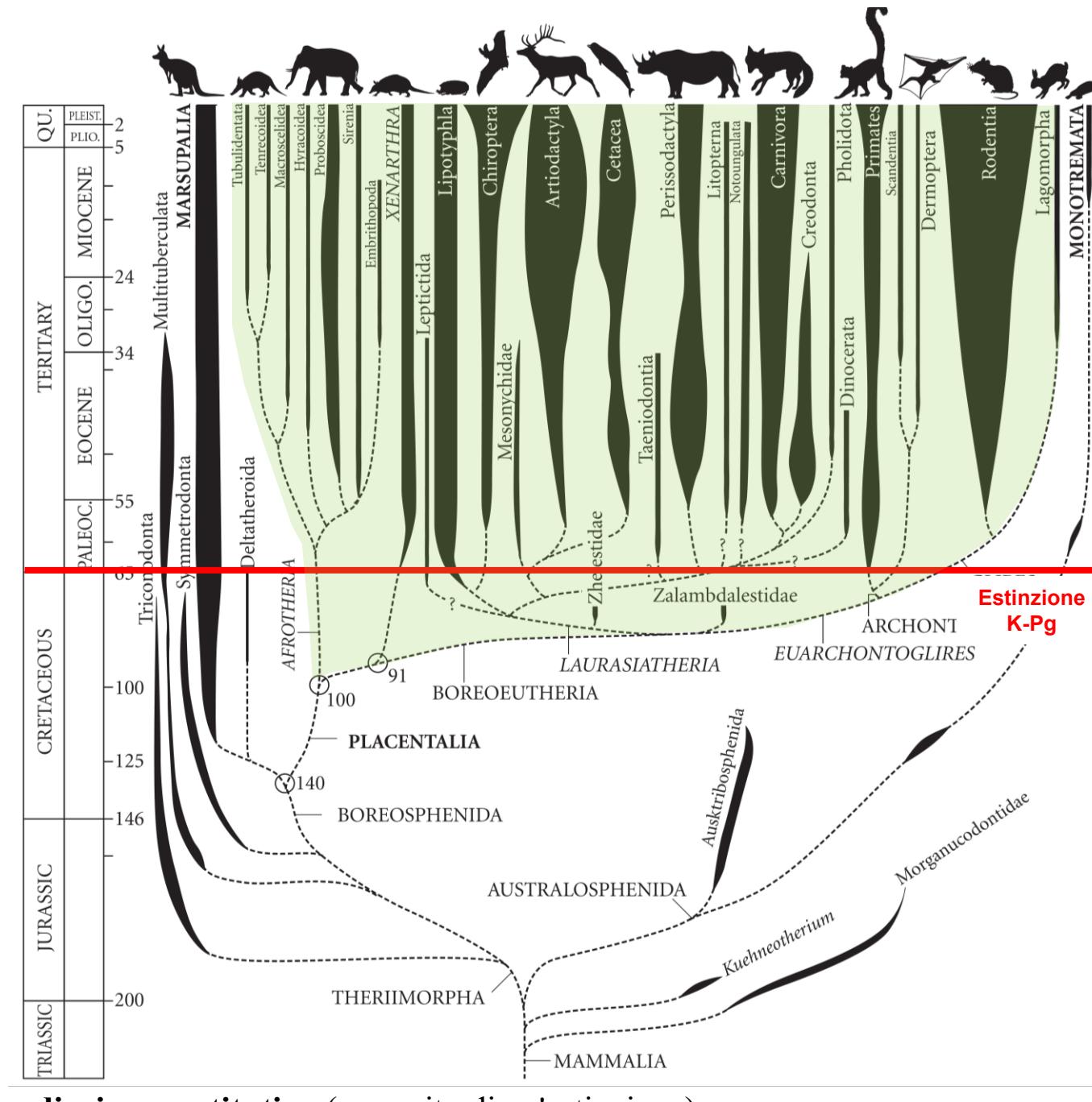
RADIAZIONE DEI MAMMIFERI PLACENTALI

Sono stati ipotizzati vari possibili modelli per la radiazione dei Placentalia, ma quello oggi più accreditato dalle evidenze fossili, chiamato **modello "miccia lunga"** sostiene che, sebbene l'antenato comune a tutti i Placentalia sarebbe emerso tra 120 e 100 milioni fa nel Cretaceo, la diversificazione esplosiva sarebbe avvenuta solo nel Paleogene, dopo l'estinzione di fine Cretaceo.



RADIAZIONE DEI MAMMIFERI PLACENTALI

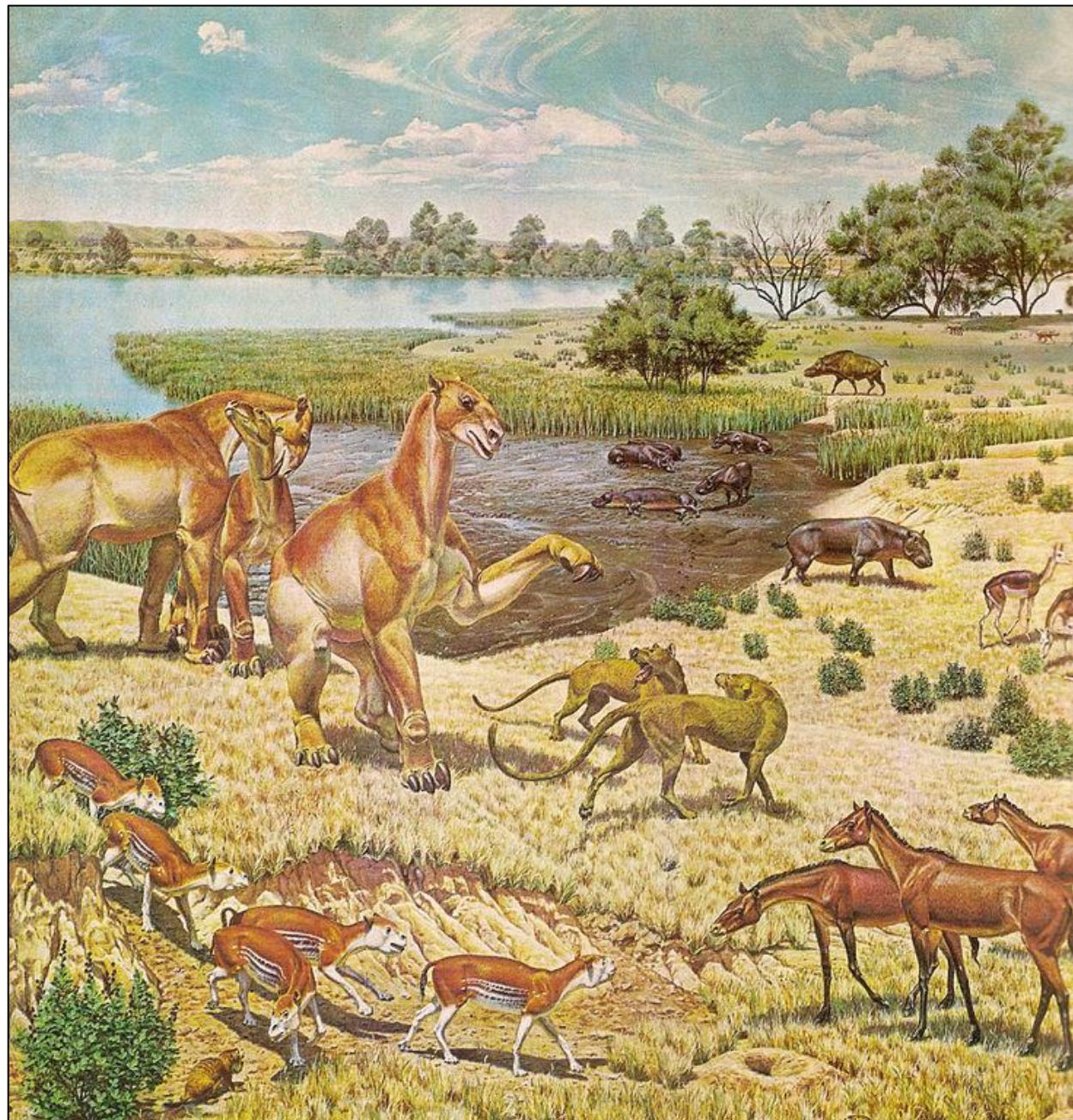
- Dal Giurassico Sup. alla fine del Cretaceo, i mammiferi placentali erano relegati in piccole nicchie ecologiche ed erano di piccole dimensioni.
- L'estinzione di fine Cretaceo** provoca in ambienti terrestri la scomparsa dei dinosauri non aviani e di alcuni gruppi di mammiferi non placentali.
- La causa del successo dei placentali fu considerato per lungo tempo come dovuta alla presenza di caratteri adattativi che garantivano loro un successo nella competizione.
- In realtà non ci fu competizione**, né prima né dopo l'estinzione, perché i mammiferi possedevano già prima dell'estinzione quei caratteri che vengono ritenuti "adattativi": sangue caldo, denti differenziati, cure parentali, intelligenza, ecc.
- Se seguiamo Benton (1991), quella dei placentali fu dunque una **radiazione sostitutiva** (a seguito di un'estinzione).



RADIAZIONE DEI MAMMIFERI PLACENTALI

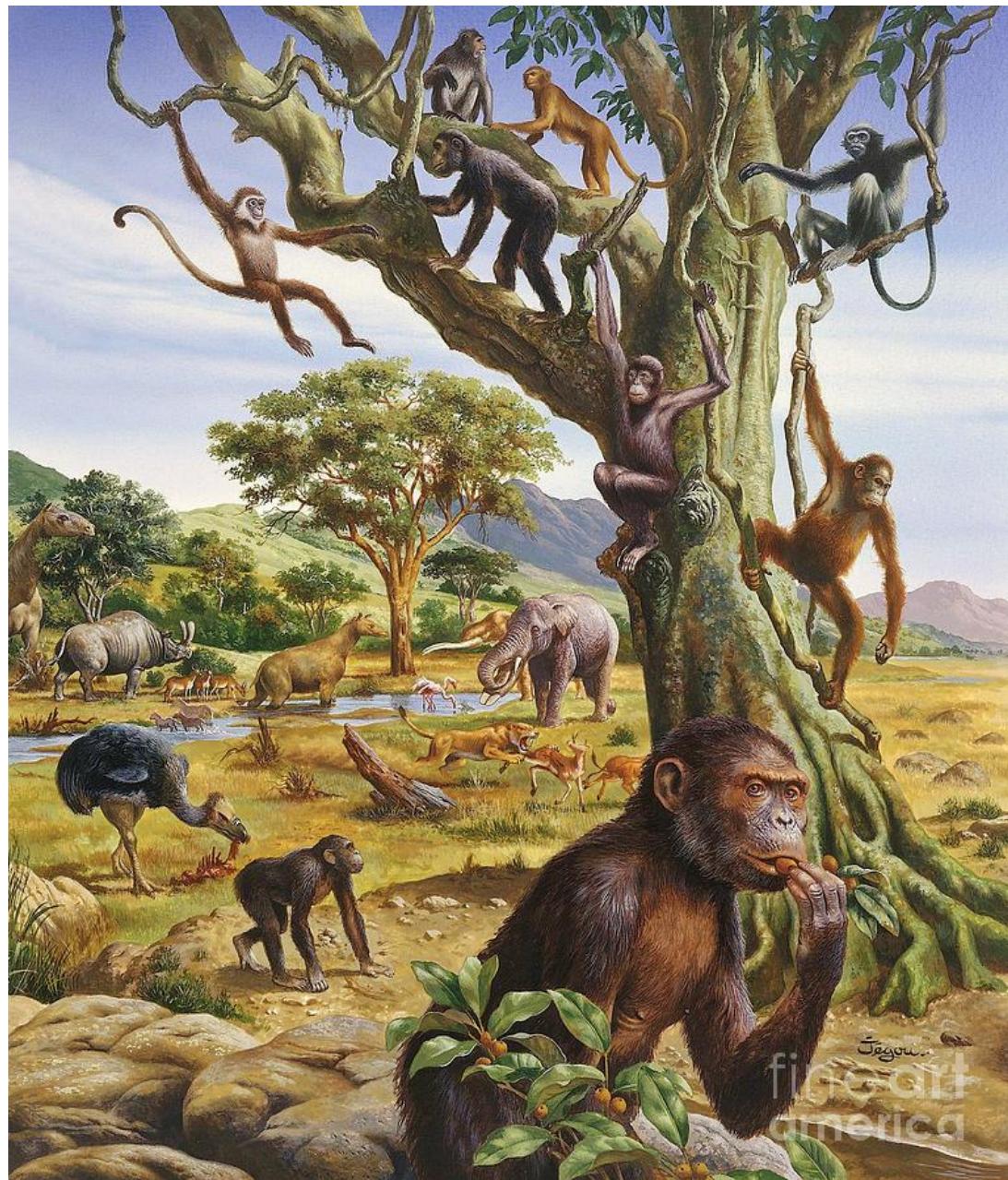
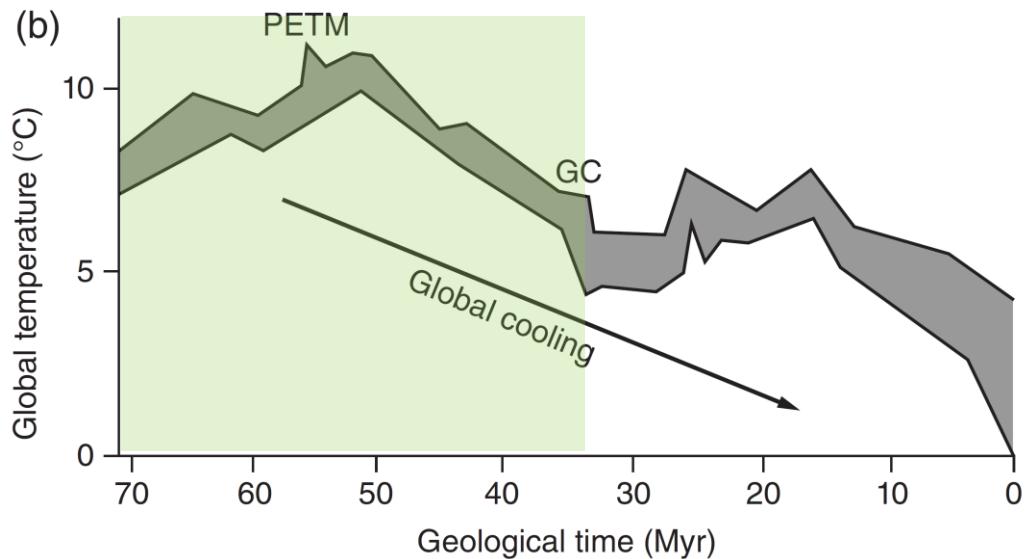
Nel corso del Cenozoico, i mammiferi placentali occuperanno quasi tutte le nicchie ecologiche degli ambienti terrestri:

- Piccoli erbivori ed insettivori
- Forme arboricole insettivore/onnivore
- Forme onnivore e vegetariane, che scavano alla ricerca di radici o pascolano/brucano
- Grandi erbivori
- Carnivori



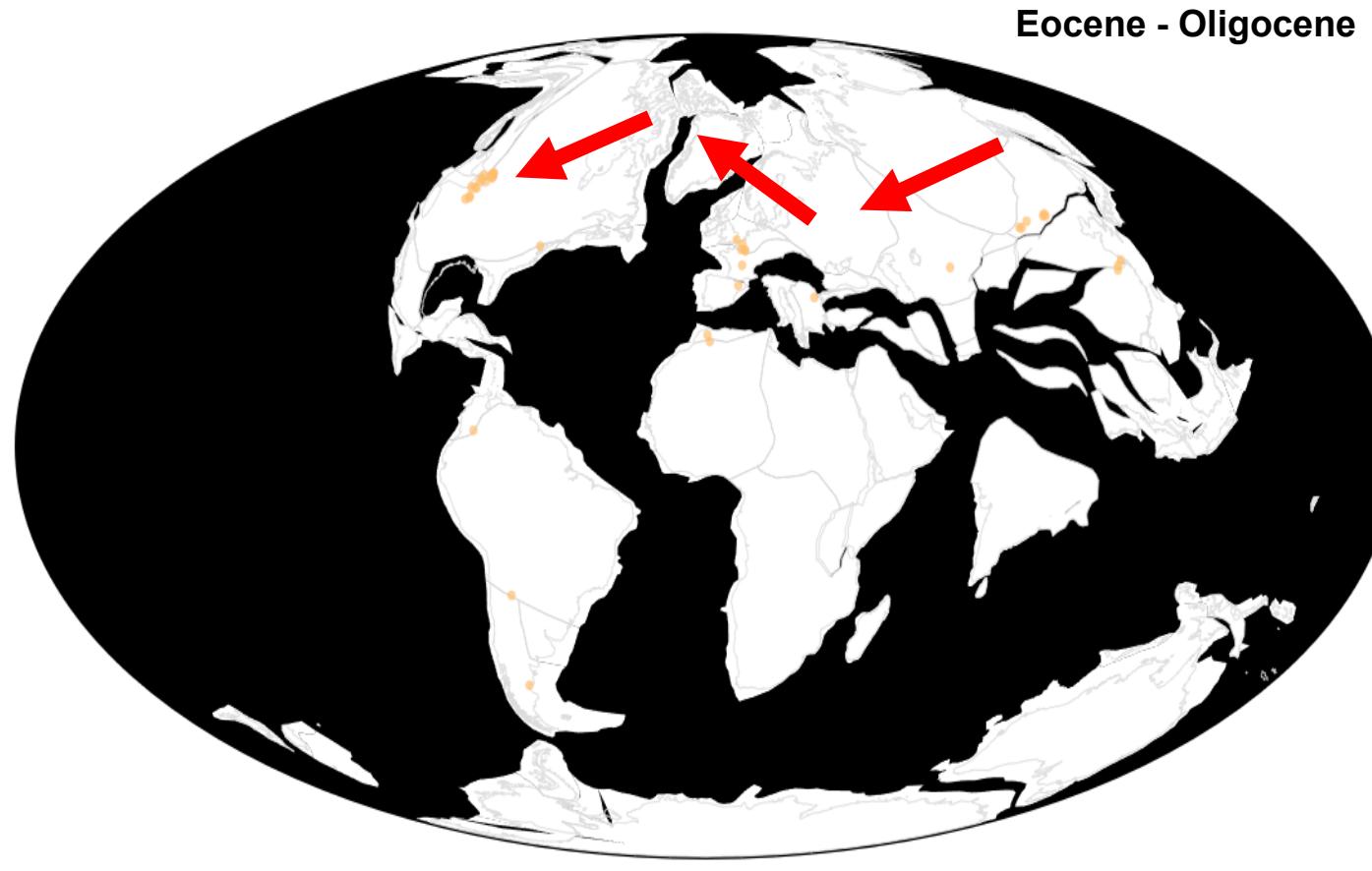
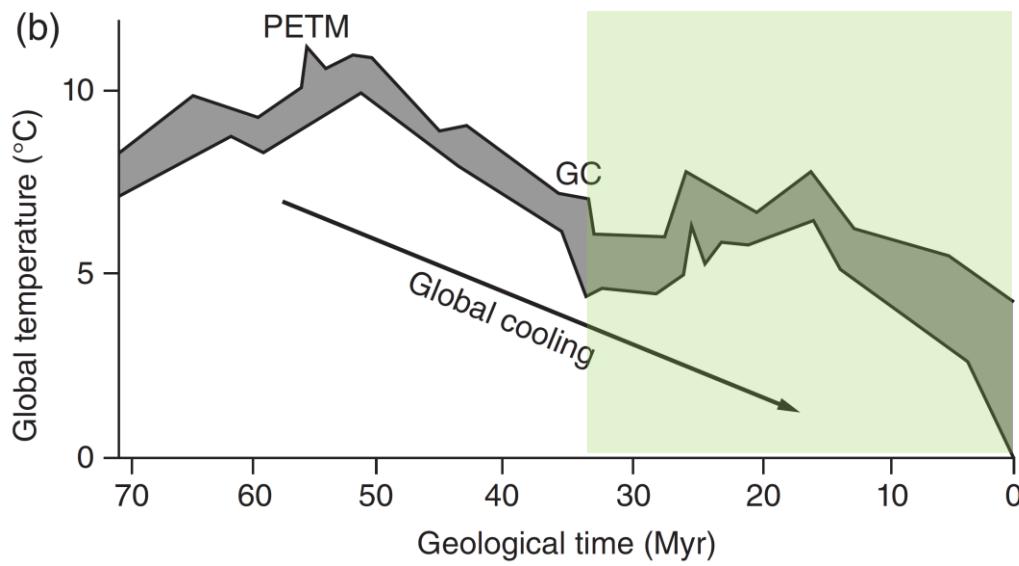
RADIAZIONE DEI MAMMIFERI PLACENTALI

- All'inizio del Paleogene si ebbe un incremento delle temperature causato dal rilascio di enormi quantità di metano dalle profondità oceaniche.
- L'aumento delle temperature culminò intorno ai 50 Ma fa (Paleocene-Eocene Terminal Maximum - PETM) e provocò la scomparsa di alcuni gruppi di mammiferi, favorendo la radiazione di perissodattili, artiodattili, euprimati e ienodonti.
- Successivamente, l'evoluzione dei placentali è stata influenzata dal progressivo raffreddamento del clima attraverso il resto del Cenozoico.



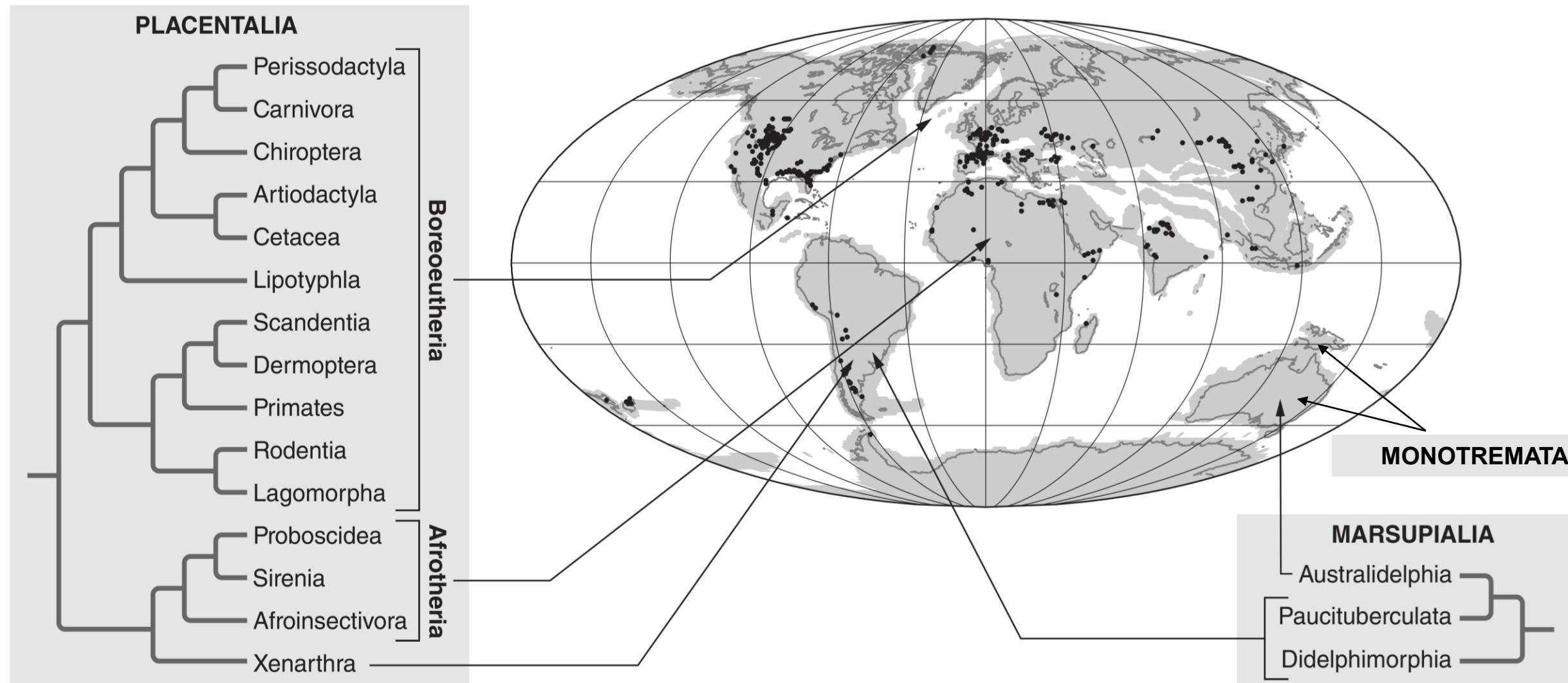
RADIAZIONE DEI MAMMIFERI PLACENTALI

- Un ulteriore ricambio faunistico si ebbe in Europa al limite tra Eocene e Oligocene (34 Ma), quando il 50% dei placentali nativi si estinse, venendo sostituiti da immigrati dall'Asia.
- Con il raffreddamento, e la conseguente formazione delle calotte polari e l'abbassamento del livello del mare, avvenne il collegamento terrestre tra Europa e Nord America, portando alla migrazione dei placentali europei verso il Nord America.

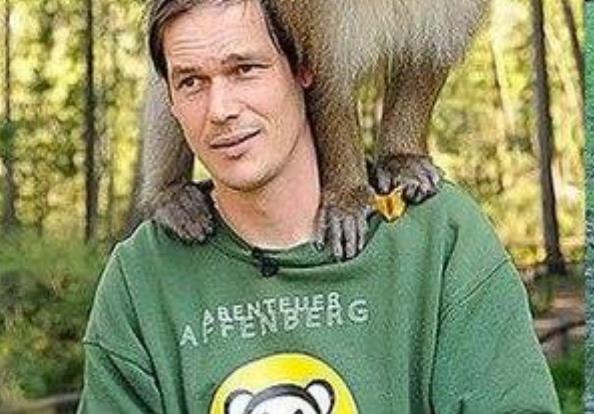
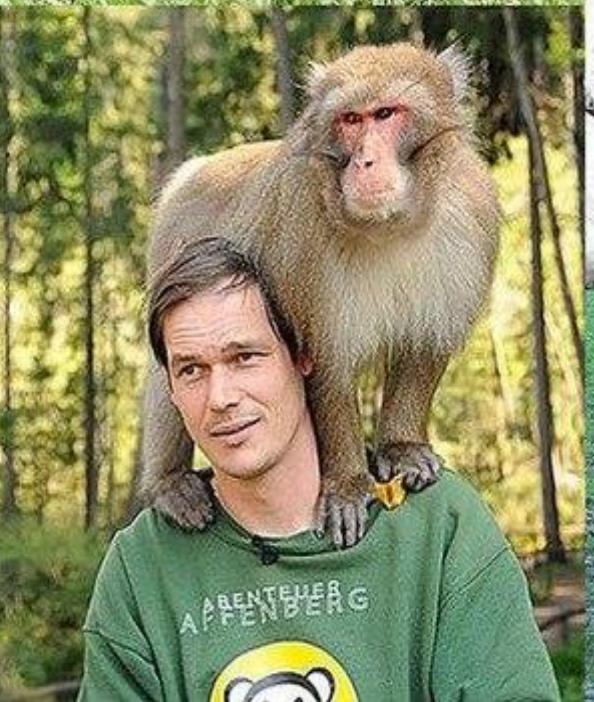


RADIAZIONE DEI MAMMIFERI PLACENTALI

- L'attuale distribuzione dei placentali (e degli altri mammiferi) si afferma tra Oligocene e Miocene (c. 33-15 Ma).
- Durante questo periodo, la distribuzione geografica delle terre emerse rispecchia sostanzialmente quella attuale, portando all'endemismo dei 3 maggiori gruppi di mammiferi placentali: Boreoeutheria, Afrotheria, Xenarthra.



Boreoeutheria



Afrotheria

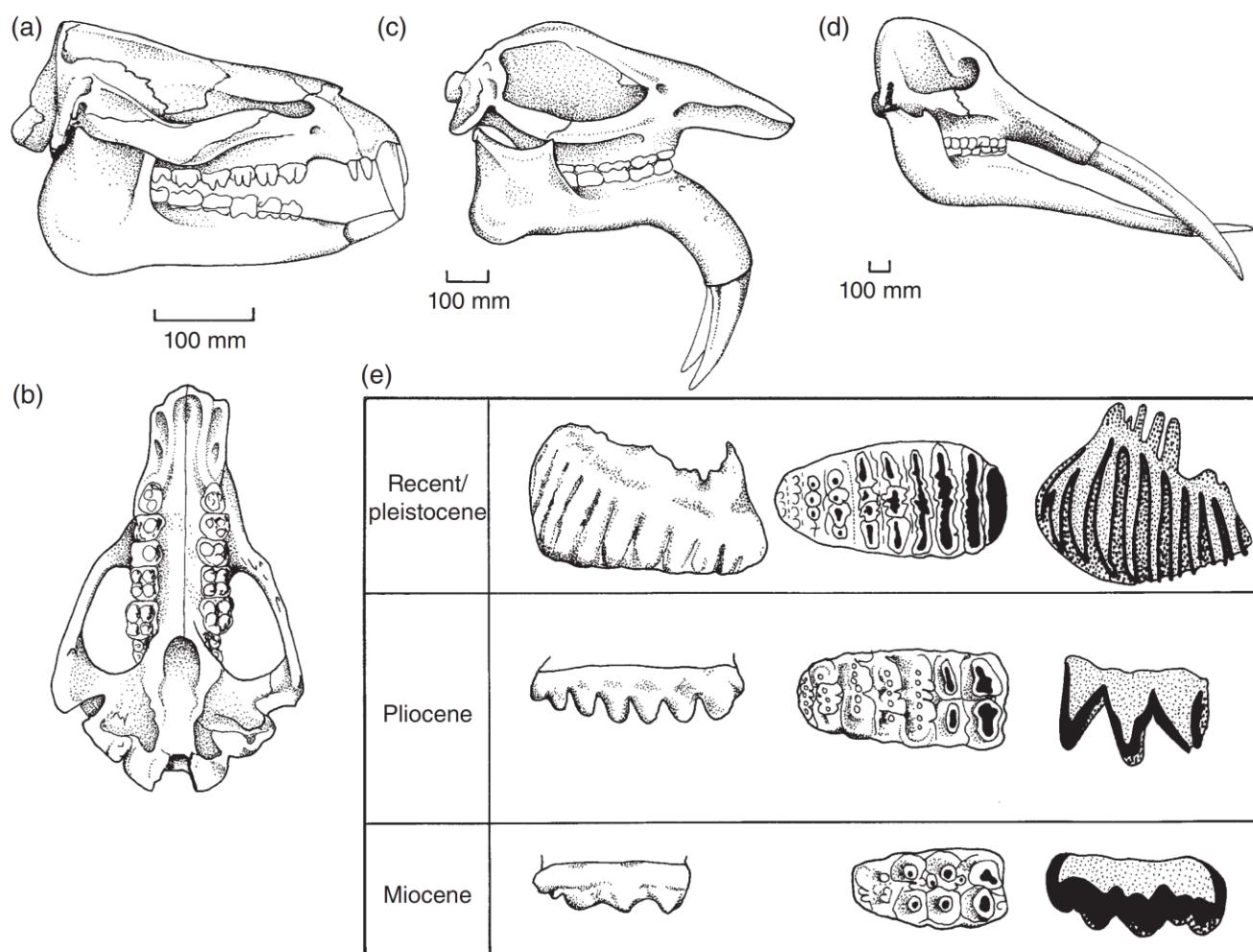
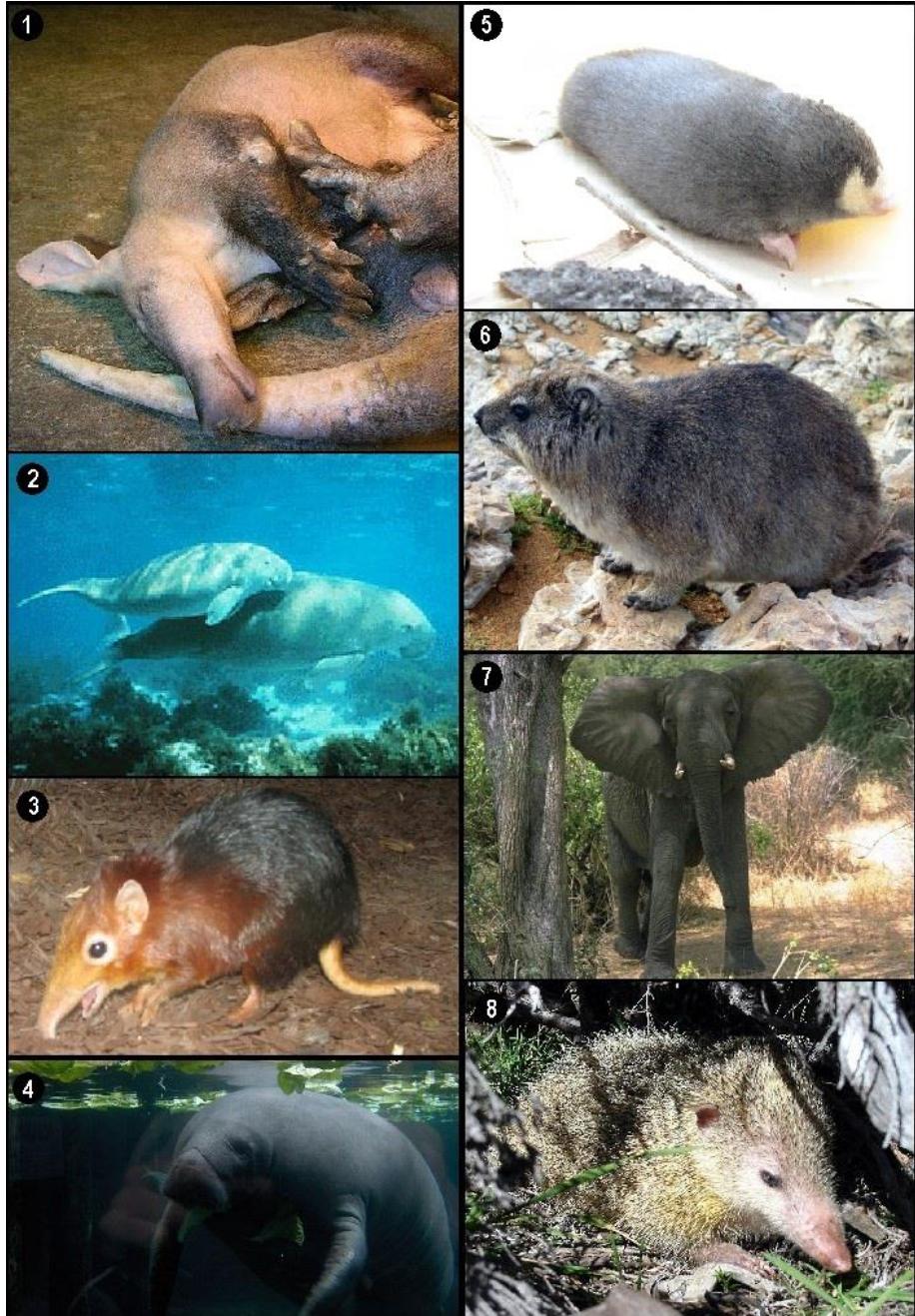


Figure 10.29 Proboscidean diversity: (a,b) early Eocene *Moeritherium*; (c) Miocene *Deinotherium*; (d) Miocene *Gomphotherium*; (e) evolution of elephant molars from the low mounded teeth of the Miocene *Gomphotherium* (bottom), through the more incized teeth of the Pliocene *Stegodon* (middle), to the deeply ridged teeth of the living *Elephas*; teeth are shown in lateral, occlusal and section views; enamel is black, cementum heavy stipple and dentine light stipple. Source: (a,b,d) Adapted from Andrews (1906). (c) Adapted from Flower and Lydekker (1891). (e) Adapted from Savage and Long (1986).

Xenarthra

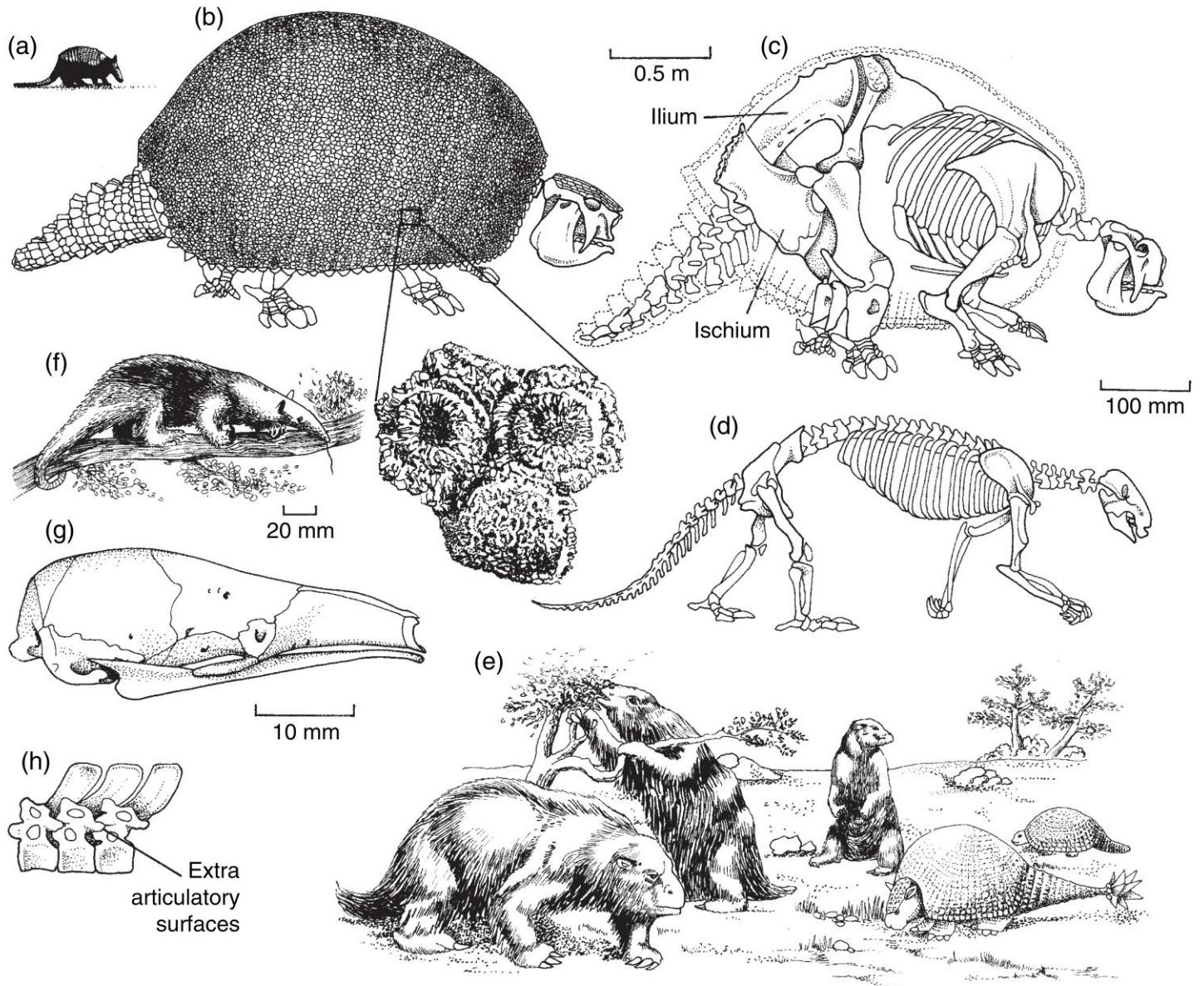


Figure 10.24 South American xenarthrans: (a) the modern armadillo *Dasypus* drawn to scale with (b) and (c) the Pleistocene glyptodont *Glyptodon*, showing the armour covering, a detail of the armour and the skeleton; (d) the Miocene sloth *Hapalops*; (e) a Pleistocene scene in South America showing the ground sloth *Megatherium* (left) and the glyptodont *Doedicurus*; (f,g) the living ant-eater *Tamandua*, life appearance and skull in lateral view; (h) dorsal vertebrae of the ant-eater *Myrmecophaga* to show extra articulating surfaces, the xenarthran condition. Source: (a-c,f) Adapted from Flower and Lydekker (1891). (d) Adapted from Matthew (1918). (e) Based on a painting by Charles Knight.



6.11.3 Specializzazioni e adattamenti nei mammiferi



*...alla prossima
lezione...*

