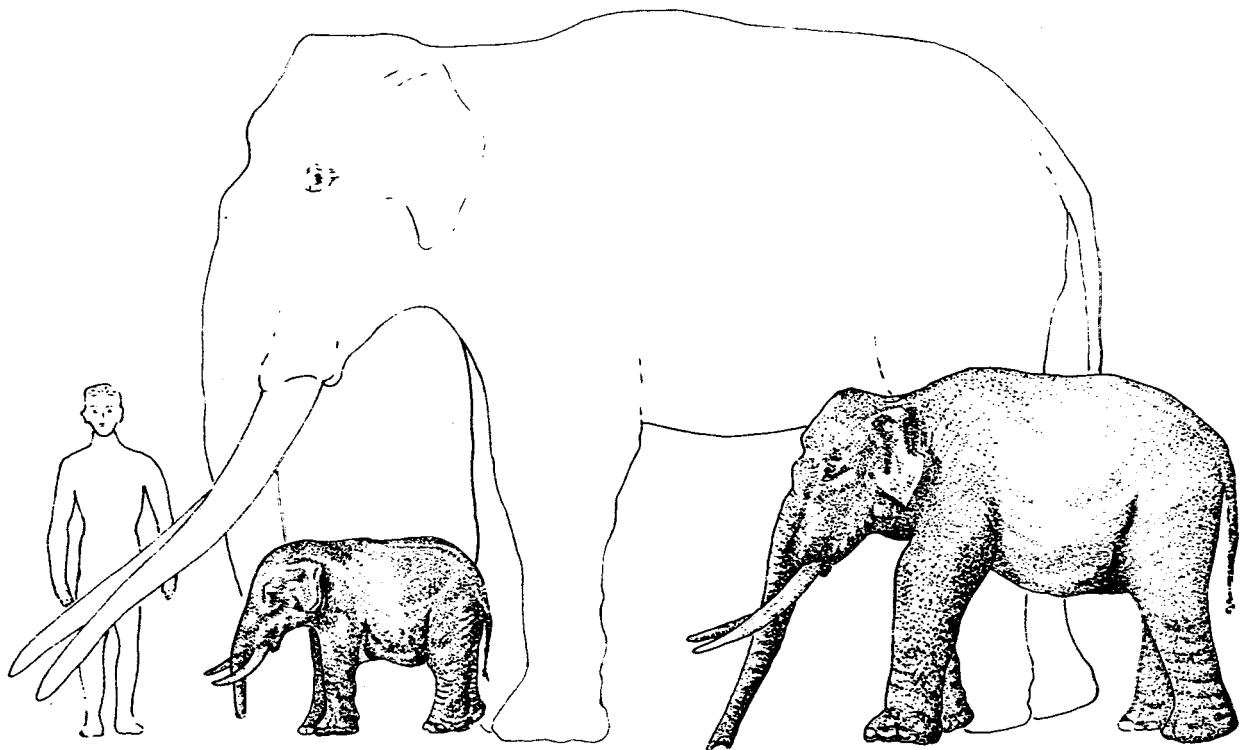


AUGUSTO AZZAROLI

Lezioni di  
**PALEONTOLOGIA  
DEI VERTEBRATI**



PITAGORA EDITRICE BOLOGNA

## Perissodattili e Iracoidi

### GENERALITÀ

Il nome di Perissodattili designa animali dalle dita impari, perché la struttura degli arti è tipicamente mesassonica.

I Perissodattili sono rappresentati oggi dagli equidi, dai tapiri e dai rinoceronti: sette generi in tutto, divisi fra tre famiglie. Nel passato sono stati molto più numerosi e costituiscono uno degli ordini più interessanti tra i placentali per la ricchezza dei fossili e per le osservazioni che consentono sulle modalità dell'evoluzione. L'ordine è monofiletico ed è contraddistinto fino dall'inizio della sua evoluzione da una serie di caratteri chiaramente individuati. I Perissodattili sono adattati a una dieta erbivora e nei molari le cuspidi tendono a confluire unendosi in creste e realizzando una dentatura detta per questo carattere *lofodonte*: protocono e paracono sono più o meno uniti in un *protolofo*, metacono e ipocono in un *metalof*, paracono e metacono in un *ectolofo*, realizzando una figura approssimativamente a  $\pi$  alquanto asimmetrico (Fig. 7.1). Anche nei molari inferiori si formano un *protolofide* e un *metalofide*, mentre il paraconide tende a regredire.

Il femore è sempre provvisto di un terzo trocantere, in genere bene sviluppato. L'astragalo è caratteristico: l'articolazione con la tibia ha forma di puleggia, quella con il navicolare ha perduto l'originaria forma emisterica ed ha assunto una forma a sella, che consente movimenti solo nel piano sagittale (Fig. 7.2). Le ossa del carpo hanno assunto una disposizione alternata, ri-

sultando in una maggiore solidità rispetto al carpo seriato dei fenacodontidi. Le estremità hanno perduto il primo dito; nelle forme più primitive la mano conserva quattro dita, di cui il terzo in genere più sviluppato. Nel corso dell'evoluzione le dita della mano si riducono generalmente a tre, e nel caso degli equidi a uno. Il piede è tridattilo fino dalla prima comparsa dell'ordine e tale rimane, salvo negli equidi evoluti in cui l'arto diventa monodattilo al pari della mano.

I Perissodattili compaiono nell'Eocene inferiore in Europa occidentale e nell'America settentrionale, e i loro rappresentanti più antichi rivelano nello scheletro degli arti uno spiccato adattamento alla corsa. Mostrano inoltre analogie, ma anche significative differenze dai fenacodontidi, dai quali sono derivati. *Phenacodus* è già troppo specializzato per essere l'antenato dei Perissodattili, ma *Tetraclaenodon*, del Paleocene medio dell'America settentrionale, rappresenta il più probabile antenato. Le principali analogie tra Perissodattili e fenacodontidi sussistono nella dentatura, di tipo bunodonte nei fenacodontidi, con la quale la dentatura lofodonte ancora poco differenziata dei Perissodattili primitivi mostra notevole somiglianza; nella presenza del terzo trocantere nel femore e nella struttura mesassonica degli arti. *Tetraclaenodon* e *Hyracotherium*, il più antico perissodattilo, sono separati da un intervallo di tempo di circa 5 m.a. nel quale non conosciamo fossili che documentino le fasi della transizione. Durante questi 5 m.a. sono avvenuti cambiamenti importanti: i denti sono diventati lofodonti, sia pure in una

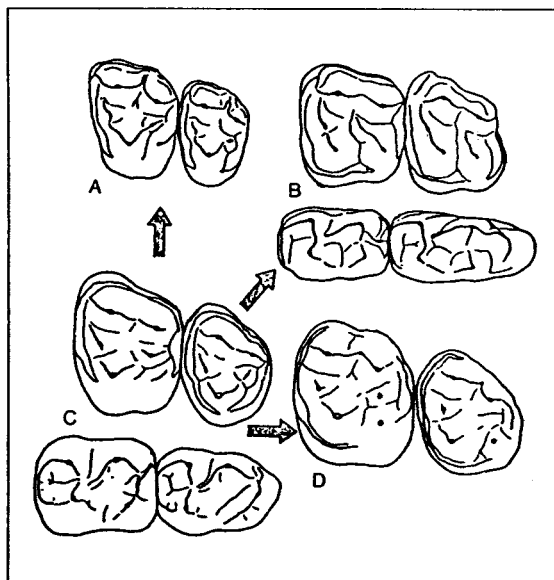


Figura 7.1. Origine della dentatura dei Perissodattili, dalla dentatura dei fenacodontidi. B: *Hyracotherium*, Eocene inferiore, il più primitivo tra i Perissodattili, ultimi due molari superiori e inferiori. A, C, D: ultimi molari superiori di fenacodontidi: *Tetraclaenodon* (C, con i molari inferiori), *Ectocyon* (A), *Phenacodus* (D).

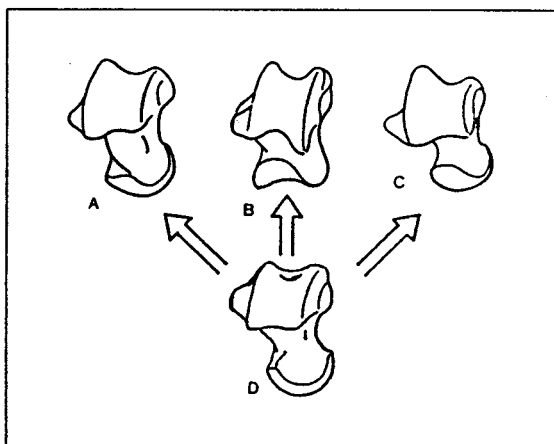


Figura 7.2. Astragali di fenacodontidi (A, C, D) e di un Perissodattile primitivo (B); notare la forma della faccetta articolare per il navicolare.

forma poco accentuata; il carpo ha assunto la caratteristica disposizione alternata, l'articolazione distale dell'astragalo ha assunto la forma a sella, metacarpi e metatarsi si sono ridotti di numero, si sono allungati e ravvicinati realizzando l'estremità allungata dei quadrupedi corridori

(Figg. 7.3, 7.4).

I Perissodattili si suddividono in tre sottordini: gli Ippomorfi, oggi rappresentati dagli equidi e in passato dalle famiglie dei paleoteridi e dei brontoteridi, entrambe estinte nel Terziario inferiore; gli Ancilopodi, dalle unghie stranamente trasformate in artigli, estinti; i Ceratomorfi, rappresentati oggi dai tapiri e dai rinoceronti, con varie famiglie estinte. I più antichi Perissodattili sono alquanto uniformi ma i caratteri della dentatura permettono di distinguere le varie linee evolutive fino dal loro inizio.

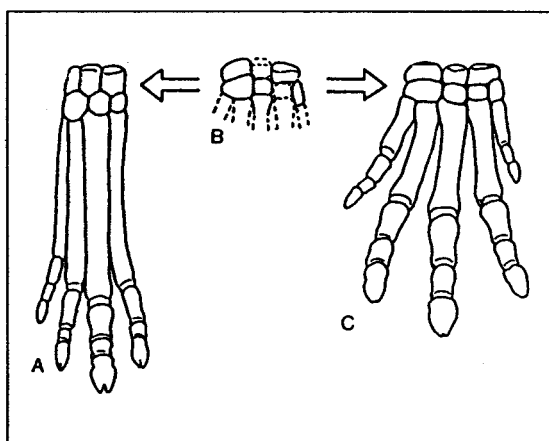


Figura 7.3. Mani destre di *Hyracotherium* (A) e *Phenacodus* (C) e carpo di *Tetraclaenodon* (B).

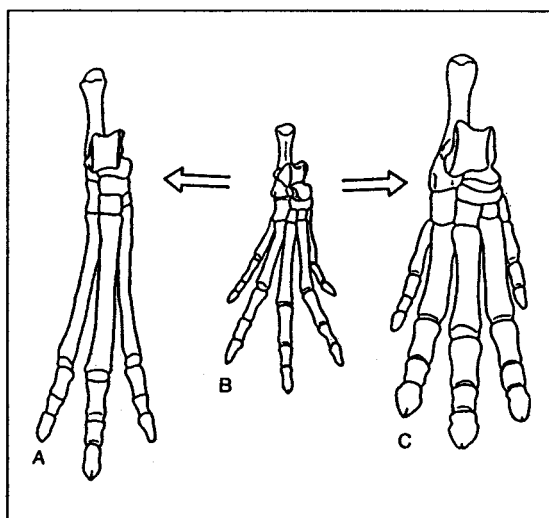


Figura 7.4. Piedi destri di *Hyracotherium* (A), *Tetraclaenodon* (B) e *Phenacodus* (C).

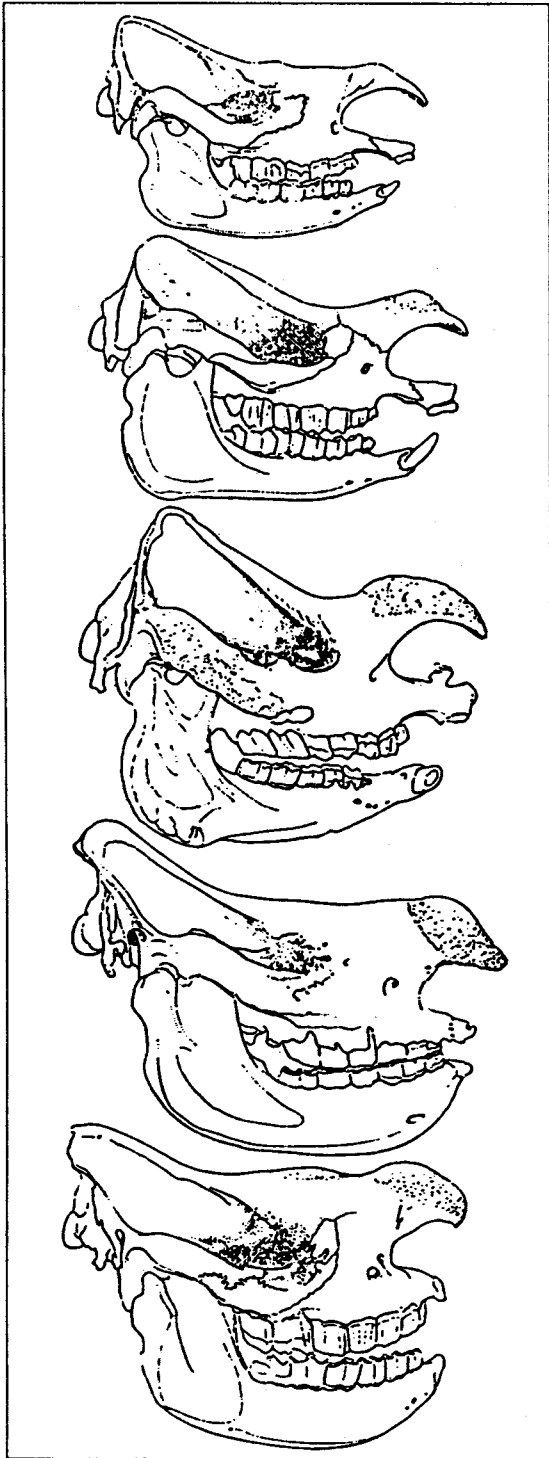


Figura 7.79. Crani di rinoceronti viventi. Dall'alto in basso: *Dicerorhinus sumatrensis*, *Rhinoceros sondaicus*, *Rhinoceros unicornis*, *Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*.

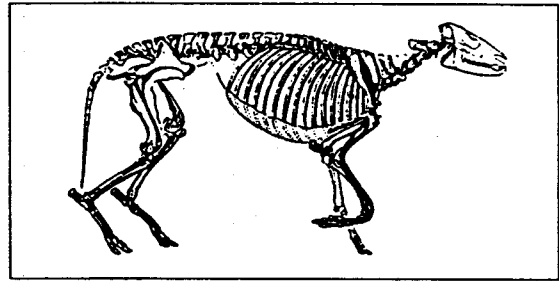


Figura 7.80. Scheletro di *Hyrachius agrarius*, Eocene dell'America settentrionale. Altezza al dorso circa 65 cm.

### Rinocerontidi

I rinocerontidi devono il loro nome ai caratteristici corni impiantati sul naso, ma questi corni mancano in tutti i rinocerontidi primitivi e anche in alcune sottofamiglie fortemente specializzate. I corni sono formati interamente di sostanza cornea simile a quella dei peli e non si conservano allo stato fossile: la loro presenza può essere rivelata da caratteristiche aree d'impianto rugose sul cranio.

I rinocerontidi sono in generale animali di grandi dimensioni, con arti di regola tridattili, pelle spessa e generalmente nuda, e sono buoni corridori malgrado la pesantezza delle forme. La dentatura il più delle volte è primitiva, di regola con un terzo molare superiore ridotto; gli incisivi possono essere variamente modificati e spesso mancano.

Oggi i rinoceronti sono rappresentati da due generi, con una specie ciascuno, in Africa, e da due generi, con complessivamente tre specie nell'Asia meridionale (Fig. 7.79). I rinoceronti africani, *Diceros bicornis*, il rinoceronte nero, e *Ceratotherium simum*, il rinoceronte bianco, portano entrambi due corni sostenuti da ossa nasali robuste. *Diceros* ha cranio breve, labbro superiore prensile appuntito e vive brucando foglie e fronde di arbusti; *Ceratotherium* ha cranio allungato, denti più ipsodonti, labbro superiore largo e si nutre essenzialmente di erbe. Malgrado le notevoli differenze nel cranio, i due rinoceronti africani sono strettamente imparentati. *Rhinoceros*, con le specie *Rh. unicornis* dell'In-

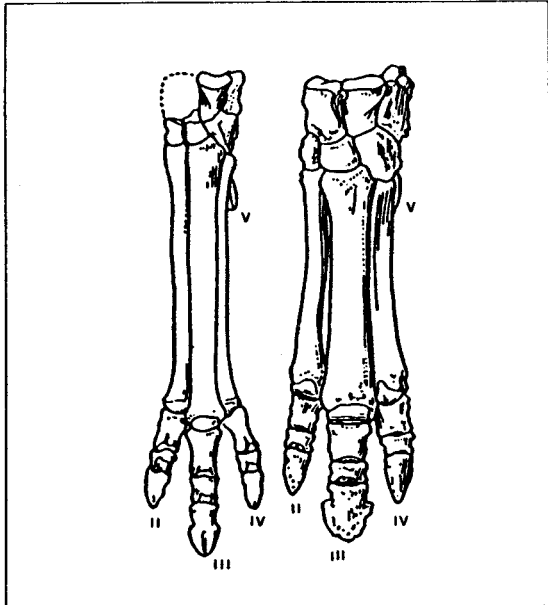


Figura 7.81. Mani sinistre di *Triplopus*, a sinistra, e di *Hyracodon*, a destra.

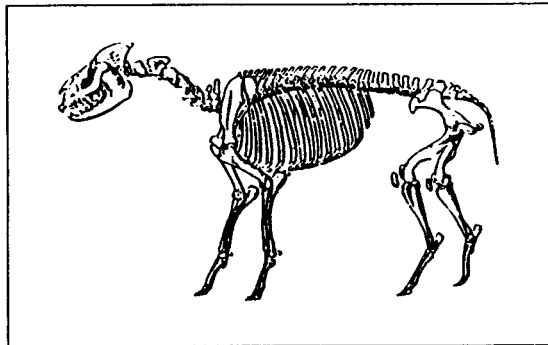


Figura 7.82. Scheletro di *Hyracodon*, Oligocene dell'America settentrionale. Statura alla spalla circa 80 cm.

dia nord-orientale e del Nepal e *Rh. sondaicus* di Giava, ha abitudini semiacquatiche ed è caratterizzato da un cranio tozzo, con un solo corno, e da una spessa corazza cutanea. *Dicerorhinus sumatrensis*, confinato alla parte meridionale di Sumatra, è di statura relativamente piccola e porta due corni nasali poco sviluppati; i nasali sono allungati e la pelle conserva una rada pelliccia.

I rinocerontidi sono probabilmente originari dell'America settentrionale ma in questo continente non sono sopravvissuti oltre il Miocene, mentre presto si sono diffusi al Vecchio Mondo.

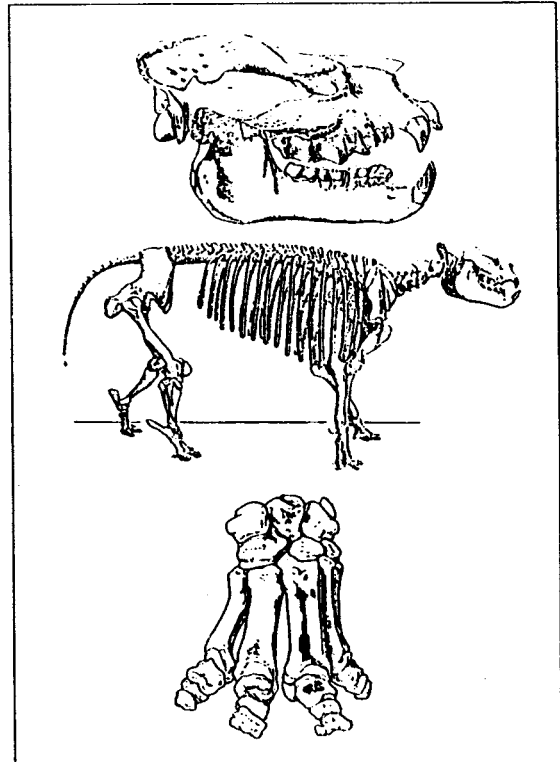


Figura 7.83. Cranio, scheletro e particolare della mano di *Metamynodon planifrons*, Oligocene superiore dell'America settentrionale. Altezza alla spalla m 1,40.

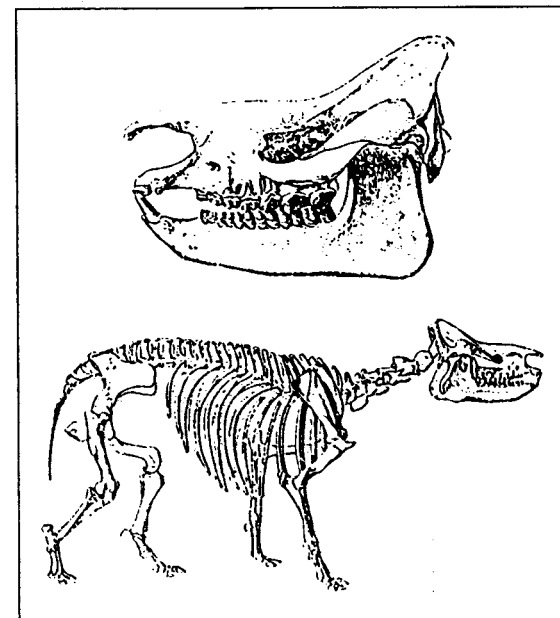


Figura 7.84. Cranio e scheletro di *Aceratherium tridactylum*, Oligocene superiore dell'America settentrionale. Altezza al dorso circa 125 cm.

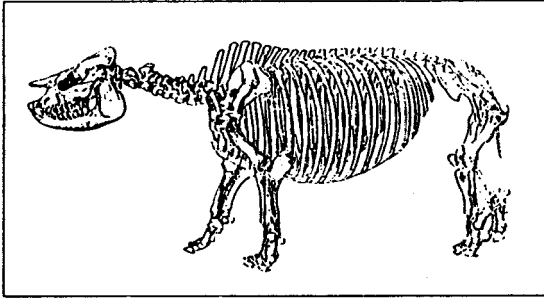


Figura 7.85. *Aphelops fossiger*, Miocene medio dell'America settentrionale. Altezza al garrese 120 cm.

La loro storia, ricca e complessa, è conosciuta in modo alquanto frammentario.

Gli iracodontidi, con *Hyrachius* e *Triplopus*, dell'Eocene, e *Hyracodon*, dell'Oligocene dell'America settentrionale (Figg. 7.80, 7.81, 7.82) sono piccoli rinoceronti corridori; *Hyrachius* aveva ancora mano a quattro dita.

Gli aminodontidi, con complessivamente nove generi, di cui i più interessanti sono *Amyrnodon*, *Metamyndon* (Fig. 7.83) e *Cadurcotherium*, sono una sottofamiglia aberrante staccatasi pro-

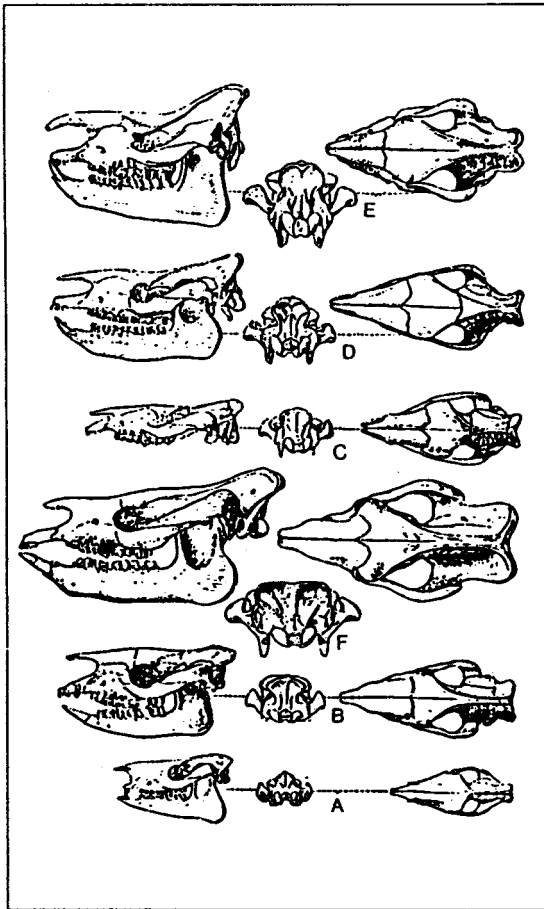


Figura 7.86. Evoluzione del cranio nei rinocerontidi nordamericani dall'Eocene medio all'Oligocene superiore. Scala 1/10. A: *Hyrachius agrarius*, Eocene medio; B: *Aceratherium trigonodum*, Oligocene inferiore; C: *Aceratherium copei*, Oligocene inferiore; D: *Caenopus occidentale*, Oligocene medio; E: *Aceratherium tridactylum*, Oligocene superiore; F: *Aceratherium platycephalum*, Oligocene superiore.

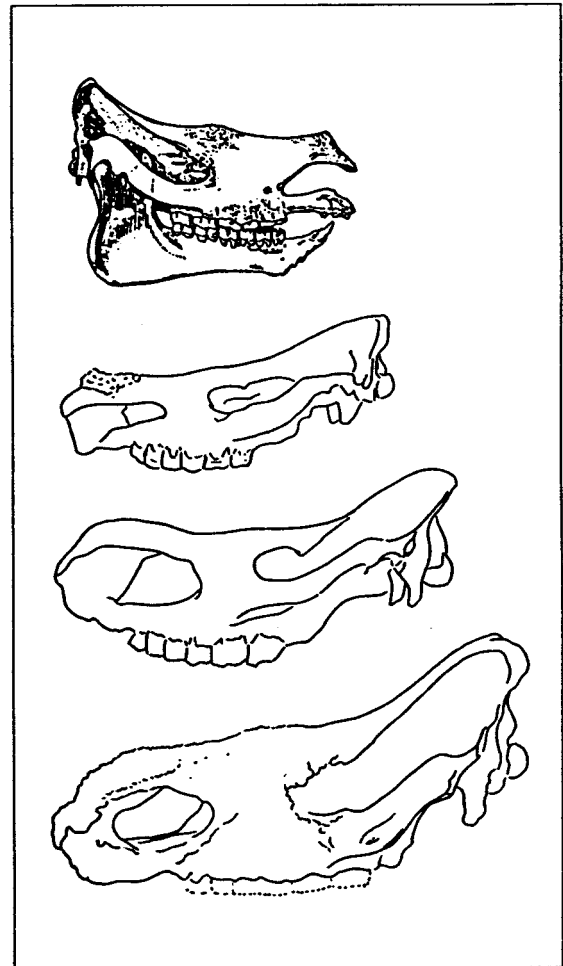


Figura 7.87. Crani di varie specie di *Dicerorhinus*. Dall'alto in basso: D. *schleiermacheri*, Miocene superiore dell'Europa centrale; D. *etruscus*, Pliocene superiore-Pleistocene inferiore dell'Europa occidentale; D. *hemitoechus*, Pleistocene superiore dell'Europa; D. *kirchbergensis*, Pleistocene medio e superiore dell'Eurasia.

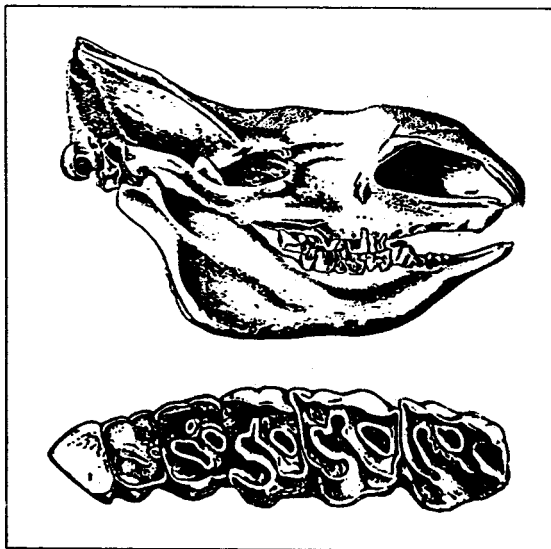


Figura 7.88. Cranio e dentatura superiore di *Coelodonta antiquitatis*, Pleistocene superiore della Russia. Lunghezza del cranio 67 cm.

tabilmente da *Hyrachius* nell'Eocene. Sono privi di corni nasali, hanno forme corporee pesanti e, fatto insolito tra i rinoceronti, hanno canini grandi e robusti. La mano conserva quattro dita e in *Metamynodon* assume forma parassonica, analogamente a quanto è avvenuto nei brontoteridi più evoluti. Gli aminodontidi compaiono in

depositi lacustri e fluviali e dovevano condurre una vita semiacquatica, occupando l'ambiente e imitando il modo di vita degli ippopotami.

La storia degli aminodontidi si è conclusa nell'Oligocene nell'America settentrionale; in Asia sono sopravvissuti fino al Miocene inferiore. *Metamynodon*, un genere altamente evoluto, poteva raggiungere un metro e mezzo alla spalla.

*Aceratherium* (Fig. 7.84) è un genere primitivo alquanto diffuso tra l'Oligocene e il Miocene tanto nell'America settentrionale che nel Vec-

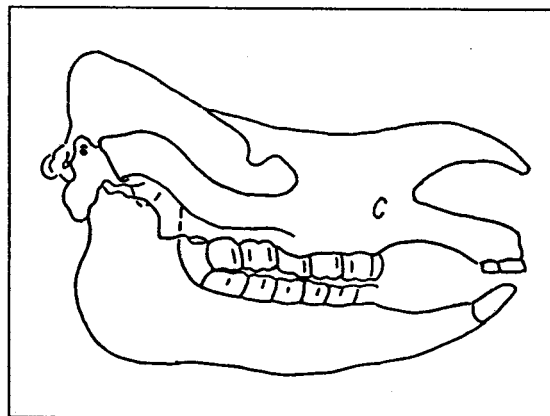


Figura 7.90. Ricostruzione del cranio di *Gaidatherium browni*, Miocene medio del Pakistan settentrionale. Lunghezza del cranio 50 cm.

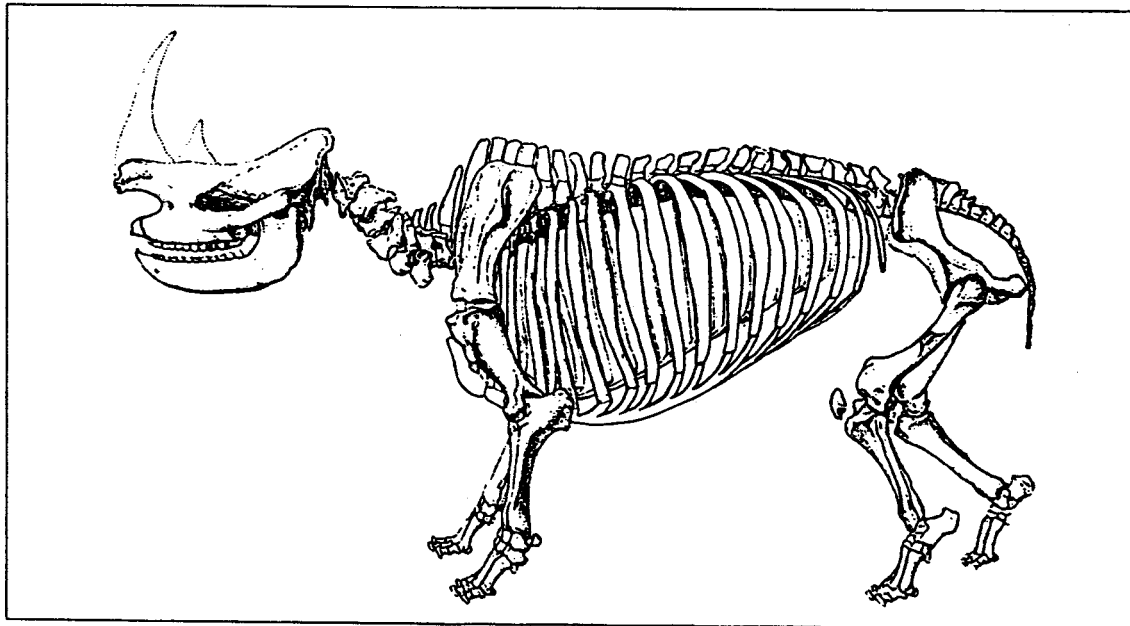


Figura 7.89. Scheletro di *Diceros pachynathus*, Miocene superiore della Grecia. Altezza al garrese m 1,40.

chio Mondo. Comprende specie di media statura e la struttura dei nasali mostra che neppure in queste si erano ancora sviluppati i caratteristici corni. Questo genere sembra collocarsi all'origine di numerose linee evolutive variamente differenziate.

Una di queste, con *Aphelops* del continente nordamericano (Fig. 7.85) e altri generi diffusi nel Vecchio Mondo, riconduce a un adattamento alla vita semiacquatica, con tronco allungato e arti brevi. A differenza degli aminodontidi la mano è tridattila e i canini sono rudimentali o mancanti, mentre i secondi incisivi inferiori sono sviluppati a forma di robuste zanne.

*Caenopus*, dell'Oligocene medio dell'America settentrionale (Fig. 7.86) potrebbe ugualmente essere derivato da *Aceratherium* ma ha evoluto in direzione diversa: sembra collocarsi

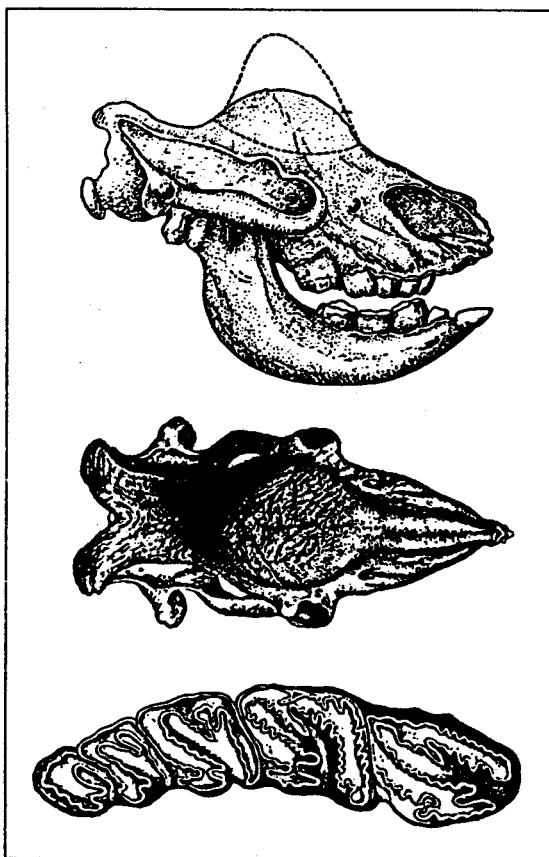


Figura 7.91. Cranio e dentatura superiore di *Elasmotherium sibiricum*, Pleistocene superiore dell'Europa orientale e Asia occidentale. Lunghezza del cranio 76 cm.



Figura 7.92. *Sinotherium lagrelii*, elasmoteride del Miocene superiore della Cina: primo molare superiore e primi due molari inferiori sinistri.

all'origine di una linea evolutiva che con *Dicerorhinus* si è largamente sviluppata dal Miocene al Quaternario in Eurasia e si è spinta fino in Africa (Fig. 7.87). Le varie specie di questo genere possiedono due corni, uno impiantato sull'estremità dei nasali, l'altro tra la radice del naso e i frontali. I nasali, alquanto allungati, sono liberi nelle specie primitive, come gli eurasiatici *D. schleiermachersi* e *D. orientalis*, entrambi miocenici, e il vivente *D. sumatrensis* (Fig. 7.79); ma nelle specie più evolute, come *D. etruscus*, del Pliocene superiore e Pleistocene inferiore europeo, *D. hemithoechus* e *D. kirchbergensis* del Pleistocene superiore, sono rinforzati da un setto nasale parzialmente ossificato e saldato ai premaxillari (Fig. 7.87). *Dicerorhinus etruscus* è di statura modesta e forme relativamente leggere, e doveva essere un buon corridore; le altre specie hanno forme più pesanti.

Questa linea evolutiva si chiude con *Coelodonta antiquitatis*, il rinoceronte lanoso del Pleistocene superiore dell'Eurasia (Fig. 7.88): un animale che, per quanto legato ai climi freddi, si è spinto durante l'ultima glaciazione quaternaria fino alla Spagna e all'Italia meridionale.

*Coelodonta antiquitatis*, vissuto fino alle ultime fasi della glaciazione quaternaria, è conosciuto anche per parti di carcasse conservate nei ghiacci della Siberia e per numerose raffigurazioni lasciate dai cacciatori del tardo Paleolitico. Aveva una folta pelliccia lanosa; il lungo corno nasale era stranamente appiattito lateralmente e si ritiene che fosse usato per spalare la neve e liberare l'erba e i muschi durante i mesi invernali.



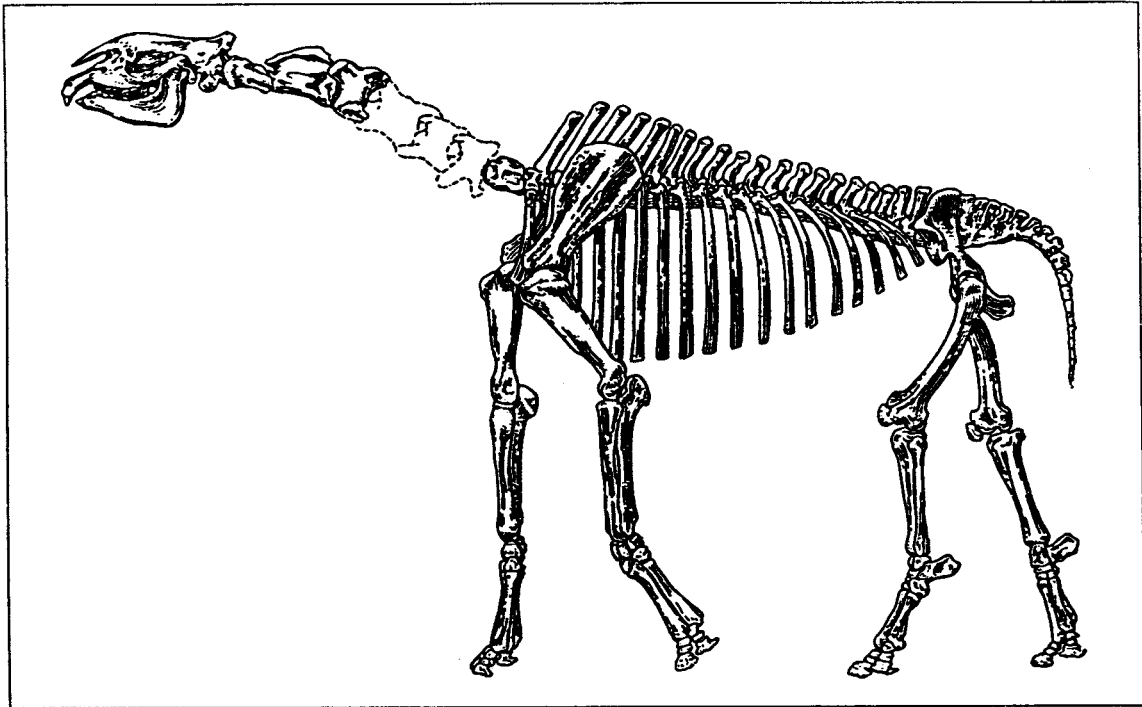


Figura 7.93. *Indricotherium transouralicum*, Oligocene del Kazakhstan. Statura al garrese circa m 4.25.

*Diceros* porta ugualmente due corni ma differisce da *Dicerorhinus* per la forma più tozza del cranio, con nasali grossi e raccorciati e setto nasale non ossificato. Questo genere sembra essersi differenziato in Africa, dove è conosciuto a partire dal Miocene medio, e nel Miocene inferiore si è spinto anche fino all'Europa meridionale, probabilmente passando per il Medio Oriente (Fig. 7.89). *Ceratotherium*, limitato all'Africa e conosciuto a partire dal Miocene superiore, è derivato secondo ogni verosimiglianza da *Diceros*.

*Rhinoceros*, il rinoceronte unicorne, è confinato all'India e all'Asia di SE ed è conosciuto in India dal Pliocene. Un suo possibile antenato è *Gaioindatherium* (Fig. 7.90), del Miocene medio della regione subhimalayana.

La sottofamiglia degli elasmoteridi, a diffusione eurasiatica, è alquanto aberrante. Il suo rappresentante più noto, *Elasmotherium sibiricum*, vissuto nel Quaternario in Asia e nell'Europa orientale, aveva un unico grande corno frontale impiantato sopra una voluminosa protuberanza ossea (Fig. 7.91). I nasali, stretti, non por-

tavano corni ma erano sostenuti da un setto ossificato. I denti sono fortemente specializzati: vi sono solo due premolari, seguiti da tre molari di cui l'ultimo, fatto insolito nei rinoceronti, è il più sviluppato; sono ipsodonti, fasciati da una grossa lamina di smalto fortemente pieghettata e sono evidentemente adattati a una dieta di graminacee. *Elasmotherium sibiricum* raggiungeva la statura dei più grandi rinoceronti. Possibili antenati di *Elasmotherium* sono conosciuti nel Miocene della Cina (Fig. 7.92) e della Turchia e nel Miocene medio un elasmoteride, *Hispanotherium*, è migrato fino alla penisola iberica. Questa migrazione pone un non facile problema di paleogeografia in quanto *Hispanotherium* è diffuso nella Spagna centrale e in Portogallo ma manca del tutto nelle pur ricche faune mioceniche dell'Europa centrale, della Francia e anche della Spagna settentrionale. È stato ipotizzato che la migrazione sia avvenuta lungo la catena alpina, allora separata dal continente dal mare perialpino.

Gli indicoteridi, o rinoceronti giganti (Figg. 7.93, 7.94, 7.95, 7.96) sono ancora più aberranti degli elasmoteridi. Sono limitati all'Oligocene e

Miocene inferiore dell'Asia centrale e dell'Europa orientale e sono caratterizzati da una statura gigantesca, superiore a quella degli elefanti, con collo e arti lunghissimi. Il cranio, dal profilo fortemente convesso, non portava corni; nella dentatura spiccano gli incisivi, un solo paio nei premaxillari e nella mandibola, conici, gli inferiori diretti in avanti, i superiori verso il basso; molari e premolari non differiscono sensibilmente da quelli degli altri rinoceronti.

*Indricotherium*, dell'Oligocene dell'Asia centrale, superava i quattro metri di altezza al garrese; *Paraceratherium*, del Miocene inferiore, era ancora più grande, ma non se ne conoscono scheletri completi. L'enorme peso ha imposto una serie di nuovi adattamenti nell'apparato locomotore. Gli arti sono graviportali, a struttura colonnare: nella stazione eretta omero, radio-ulna e metacarpi sono allineati verticalmente gli uni sugli altri e altrettanto avviene della gamba, dove ginocchio e garretto sono completamente estesi, col calcagno stranamente deviato all'in-

dietro. Nelle ricostruzioni presentate dalla maggior parte dei trattati il garretto è figurato erroneamente flesso. Le falangi sono larghe e piatte.

Gli elefanti hanno sviluppato, al pari degli

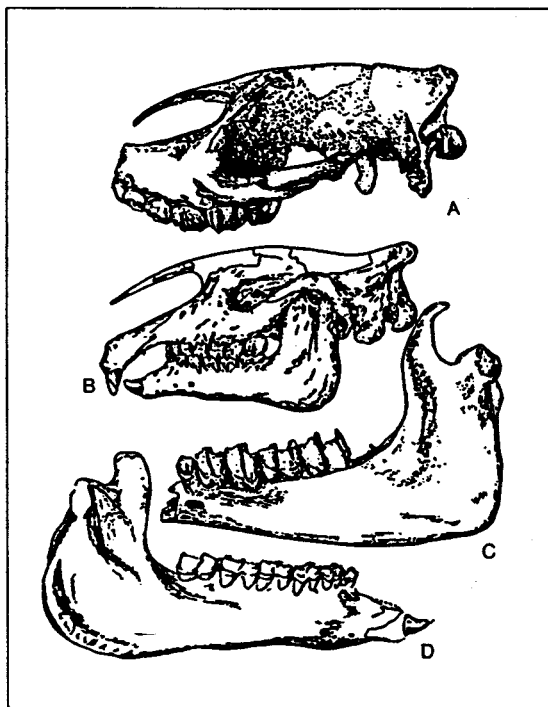


Figura 7.94. *Paraceratherium prohorovi*, cranio e mandibola; B, D, *Indricotherium transouralicum*, cranio e mandibola. Non in scala.

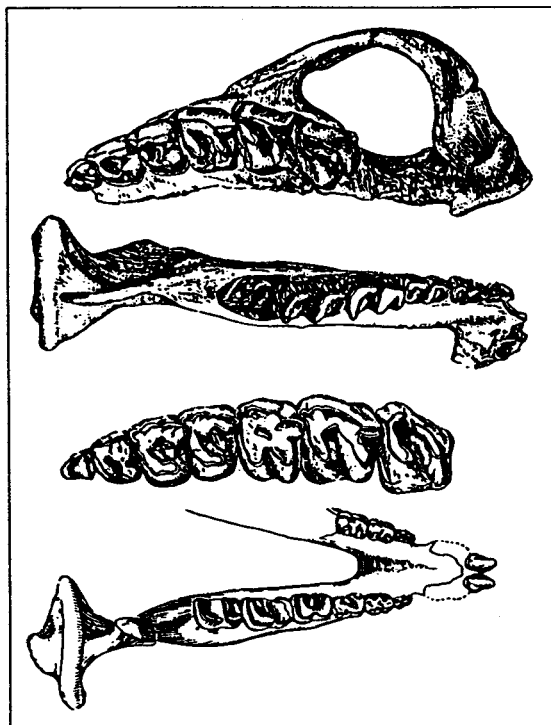


Figura 7.95. In alto, serie dentarie superiore e inferiore di *Paraceratherium prohorovi*; in basso, dentatura superiore e inferiore di *Indricotherium transouralicum*.

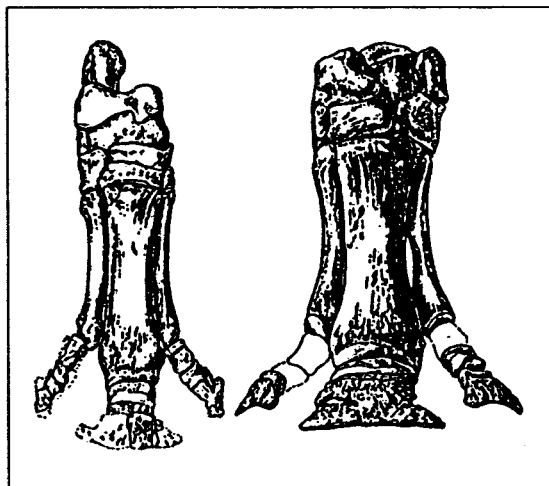


Figura 7.96. A sinistra piede destro di *Indricotherium transouralicum*; a destra, mano sinistra di *Paraceratherium prohorovi*.

indricoteridi, arti colonnari che consentono di sostenere l'enorme peso del corpo senza richiedere sforzo muscolare, ma i loro arti consistono di due segmenti allungati, rispettivamente omero-ulna e femore-tibia, con estremità appiattite e accorciate. L'arto graviportale a tre segmenti degli indricoteridi è unico nel suo genere e tradisce la derivazione da animali corridori, con metapodi allungati.

Gli indricoteridi sono i più grandi animali a vita compiutamente terrestre che siano vissuti sulla Terra. Certamente si nutrivano di foglie e fronde degli alberi, al pari delle giraffe, ma la struttura degli arti li rendeva inetti alla corsa.

La struttura graviportale della gamba ha portato a un'estrema riduzione del terzo trocantere del femore, analogamente a quanto è avvenuto nei brontoteridi evoluti dell'Oligocene americano.

## IRACOIDI

Gli Iracoidi sono un ordine poco numeroso di ungulati caratterizzati da una singolare attitudine

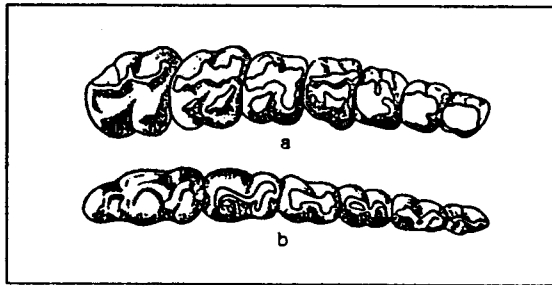


Figura 7.97. Dentatura superiore destra (a) ed inferiore sinistra (b) dell'Iracoide *Saghatherium*. Oligocene inferiore dell'Egitto.

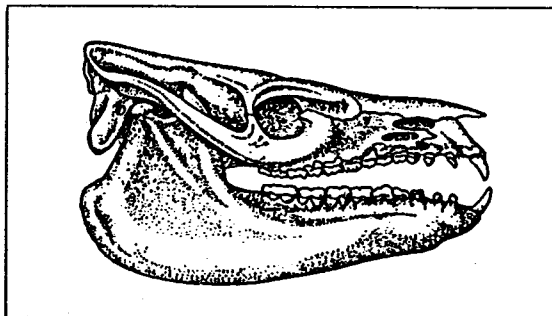


Figura 7.98. Cranio e mandibola di *Megalohyrax*, Iracoide dell'Oligocene inferiore egiziano.

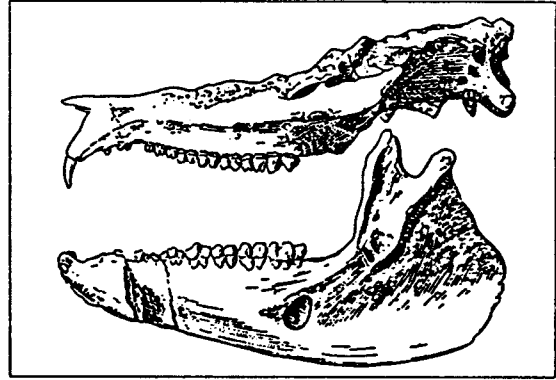


Figura 7.99. Cranio e mandibola di *Myohyrax*, Oligocene del Fayum, Egitto. Lunghezza circa 25 cm.

all'arrampicamento, sia sugli alberi che sulle rocce. Sono animali di dimensioni medio-piccole, vagamente somiglianti alle marmotte nell'aspetto esterno. L'ordine comprende attualmente due generi esclusivamente africani: *Dendrohyrax* e *Heterohyrax*, e il genere *Procavia*, diffuso in Africa e nell'Asia sud-occidentale.

Gli Iracoidi hanno un paio di incisivi superiori e due paia di incisivi inferiori robusti; i canini mancano, premolari e molari ricordano nella struttura i denti dei Perissodattili, con i tubercoli sviluppati in forma di creste.

La posizione sistematica di questo piccolo ordine è stata oggetto di interpretazioni controverse: considerati affini ai Perissodattili da eminenti studiosi del secolo scorso per i caratteri della dentatura – *Hyracotherium*, il più antico Ippomorfo, deve il nome all'evidente somiglianza della dentatura con gli Iracoidi – sono stati in seguito ritenuti imparentati piuttosto con i Proboscidi e i Sirenidi, ma recentemente le loro affinità con i Perissodattili sono state rivalutate. Con questi gli Iracoidi presentano marcate analogie oltre che nella dentatura, a struttura lofodonte: nella mancanza di un acromion nella spina scapolare; nella struttura mesassonica degli arti (la mano ha cinque o quattro dita, il piede è tridattilo); nella presenza di un rudimentale terzo trocantere nel femore; nella caratteristica forma dell'astragalo, con la faccetta articolare per il navicolare a forma di sella. A queste si aggiungono analogie anche più numerose nelle parti molli, non soggette a fossilizzarsi.