

PALEOECOLOGIA E SUCCESSIONE DELLE FAUNE A TETRAPODI DEL PALEOZOICO SUPERIORE E MESOZOICO: INTRODUZIONE

Un esempio di sostituzione ecologica a livello globale.

IL CONCETTO DI SOSTITUZIONE ECOLOGICA

Selezione naturale e origine di nuove specie sono associate con la sostituzione dei taxa e incremento delle nicchie ecologiche nel tempo. Sembrerebbe che i predatori si sviluppino successivamente alla radiazione di un nuovo gruppo di potenziali prede.

Le estinzioni giocano un ruolo fondamentale, sia che siano causate da modifiche ambientali, catastrofi o arrivo di forme più "evolute" da altre aree. In tutti i casi i taxa estinti vengono in gran parte sostituiti da equivalenti ecologici. "La sostituzione ecologica sembra essere una caratteristica dell'evoluzione". (Newell, 1963) .

Le popolazioni di un ecosistema evolvono in risposta a stimoli diversi e a volte una popolazione viene sopraffatta da un competitore più efficiente allo stesso livello trofico, spesso un immigrato (esclusione competitiva).

Questo si riscontra particolarmente nelle faune insulari, meno frequentemente in aree continentali (a parte interventi umani).

Nicchia viene qui usata nel senso di Elton (1927): “il suo posto nell’ambiente biotico le sue relazioni con il cibo e I nemici ... la nicchia di un animale può essere in gran parte definita dalle sue dimensioni ed abitudini alimentari”.

In molti casi si può usare in senso ampio come equivalente di zona adattativa.

La nicchia di un animale può variare durante l’ontogenesi, ad es, stadio larvale acquatico ed adulto terrestre, la variazione di dimensioni con la crescita fa cambiare la tipologia dei predatori.

I casi di animali arrivati su isole per caso o introduzioni forzate, forniscono modelli che indicano come le immigrazioni naturali siano responsabili dell’ estinzione di parte delle faune endemiche continentali, specialmente se ci sono cambiamenti ambientali tali da favorire I nuovi arrivati.

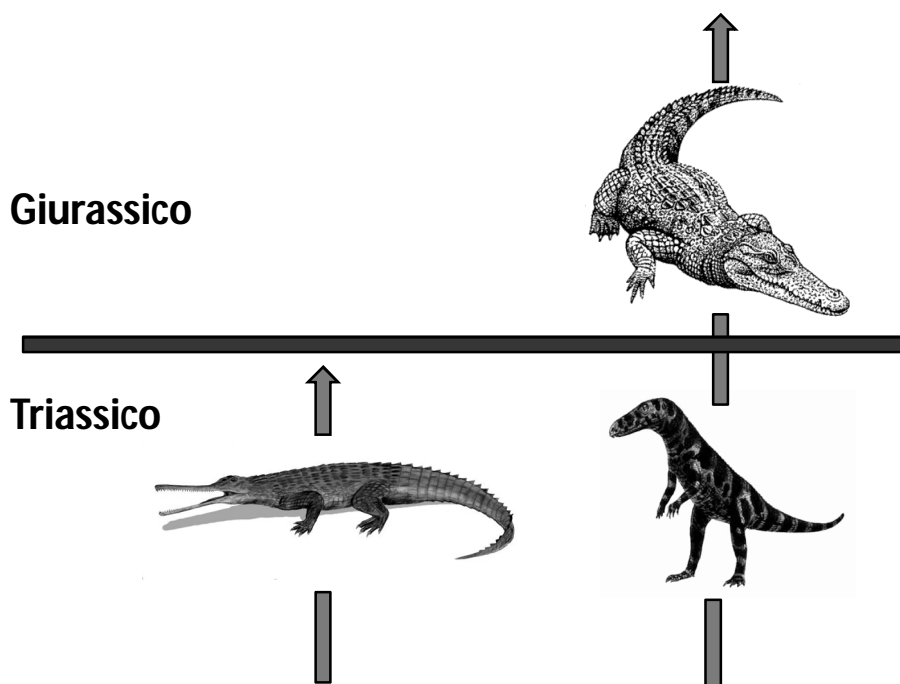
Immigrazioni o ampliamenti d areale, possono essere avviati da sovrappopolazione o riduzione delle risorse, apertura di nuove vie o estensione dell'habitat favorevole.

Gli immigrati stessi potrebbero non essere in grado di competere con successo nel nuovo habitat ed estinguersi, oppure la nicchia della specie immigrata e di quella endemica possono modificarsi in modo da ridurre la competizione.

I vertebrati fossili vengono studiati secondo due linee: (1) ricostruzione della morfologia, della filogenesi e della tassonomia

(2) interpretazione della morfologia funzionale e modo di vita dei diversi animali e comprensione della struttura degli antichi ecosistemi, resa possibile dai progressi nelle conoscenze ed interpretazioni di antichi habitat e della dieta dei diversi animali

La sostituzione ecologica completa ha luogo quando si ha la sostituzione in una nicchia occupata da un altro animale. Questo implica una estinzione locale dell'ultimo. Così possiamo affermare che i cocodrilli hanno "sostituito" ecologicamente i fitosauri all'inizio del Giurassico o che gli ornitiscini hanno sostituito i prosauropodi come grossi erbivori alla fine del Triassico.



Le sostituzioni hanno chiaramente luogo in tempi e luoghi differenti. Una famiglia può impiegare diversi milioni di anni a sostituire totalmente un'altra famiglia.

La radiazione delle forme e lo sviluppo di nuovi taxa dipende ampiamente dalla sostituzione ecologica. Tuttavia il processo di estinzione e sostituzione ecologica interagiscono ed è difficile stabilire chi inizia.

Le conoscenze sulla distribuzione temporale e sull'ecologia dei vertebrati fossili è incompleta, ma è comunque possibile speculare sulle maggiori sostituzioni ecologiche del passato.

Molto rare e poco conosciute sono ad esempio le faune triassiche di altopiano composte da piccoli rettili e proto-mammiferi.

Problemi associati con queste ricostruzioni:

- (1) Assenza di riferimenti a faune locali
- (2) definizione degli habitat;
- {3} interpretazione del modo di vita degli animali estinti
- (4) Scelta dei taxa;
- (5) Scarse informazioni sull'abbondanza relativa delle varie forme;
- (6) Incompletezza del record fossile
- (7) modifiche delle condizioni ambientali nel tempo.

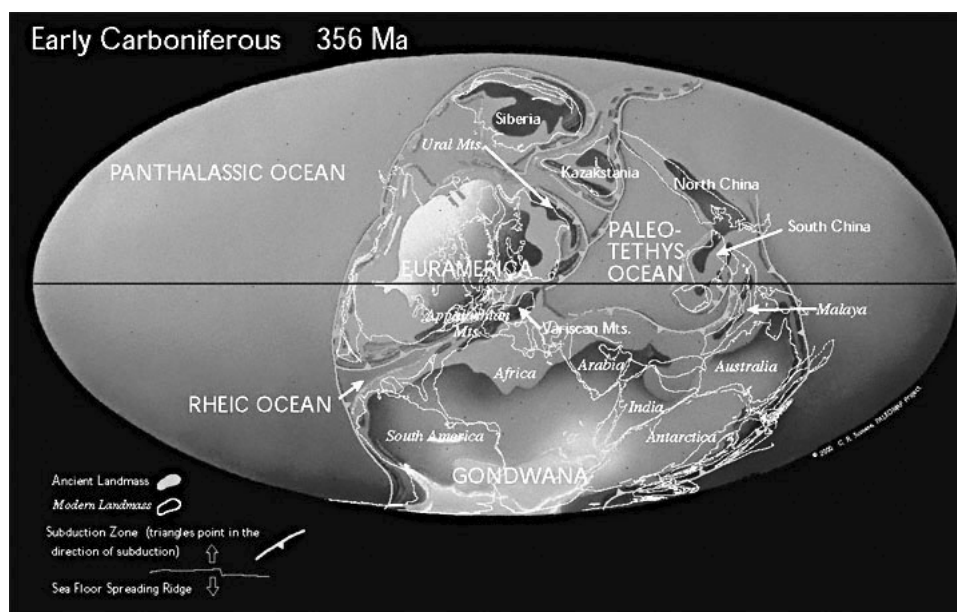
L'interscambio faunistico a livello continentale fu possibile grazie all'esistenza del supercontinente Pangea per gran parte del Paleozoico e del Mesozoico.

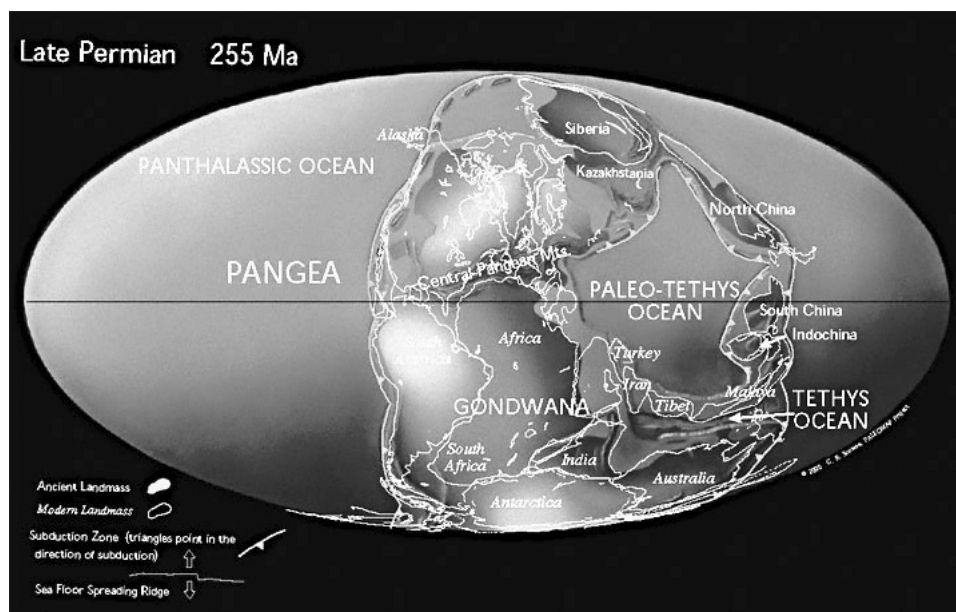
Faune locali e Pangea

Mappe e schemi come quelli presentati di seguito non avrebbero significato in un contesto ecologico attuale in quanto ogni continente ha una sua fauna propria .

Al contrario nel Paleozoico Superiore (soprattutto Permiano) e nel Mesozoico la maggior parte dei continenti erano in contatto reciproco.

Nel Carbonifero invece i continenti settentrionali erano separati dal supercontinente meridionale di Gondwana.





Incompletezza del record fossile

Ci sono molti “vuoti” fra le faune conosciute, dovute a

- non-fossilizzazione,
- perdita per erosione,
- seppellimento profondo,
- trasgressioni marine,
- subduzione crostale

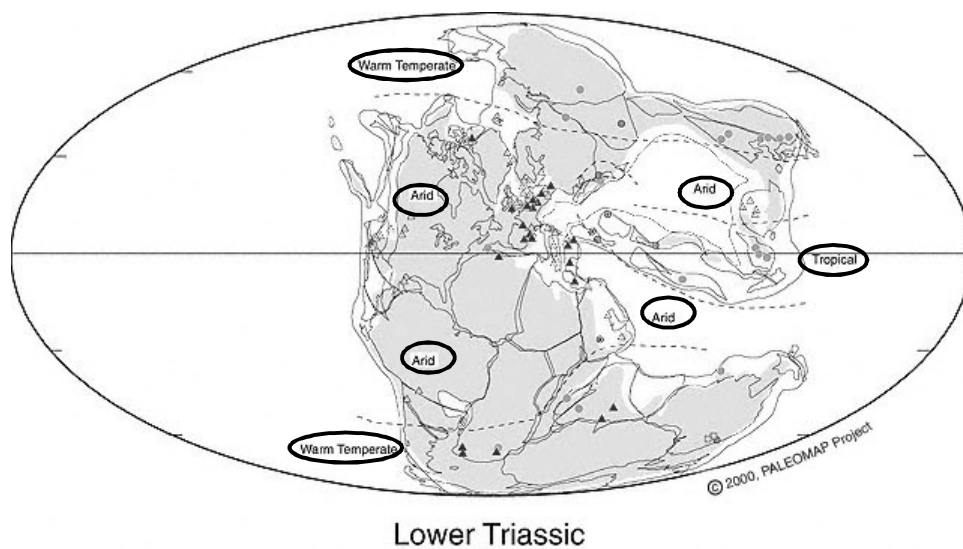
e distribuzione geografica dei paleontologi dei vertebrati.

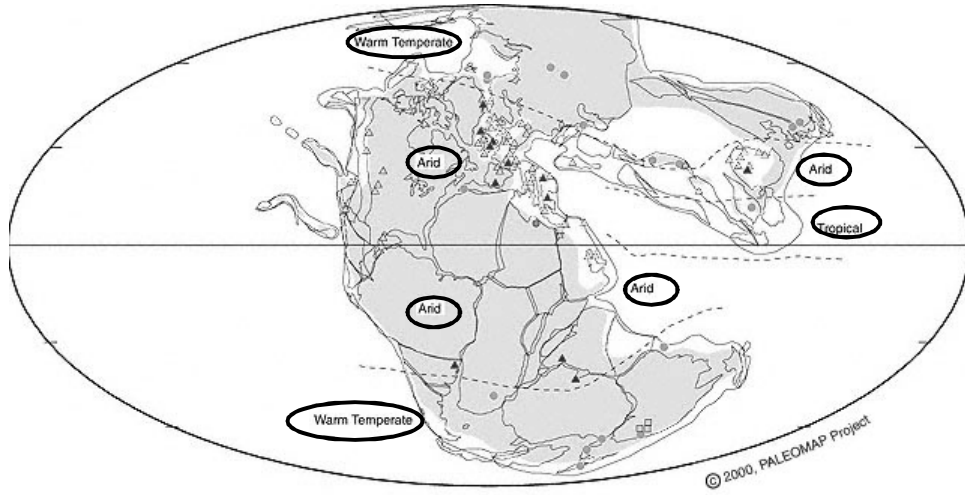
Modifiche delle condizioni ecologiche nel tempo.

I cambiamenti climatici nel Paleozoico Superiore e nel Mesozoico hanno giocato un ruolo importante nell'estinzione e nella sostituzione ecologica.. Il Permiano sembra aver avuto un clima uniforme con condizioni umide ed aride nelle diverse zone. L'incremento graduale l'aridità può aver favorito lo sviluppo dei Rettili a scapito degli Anfibi.

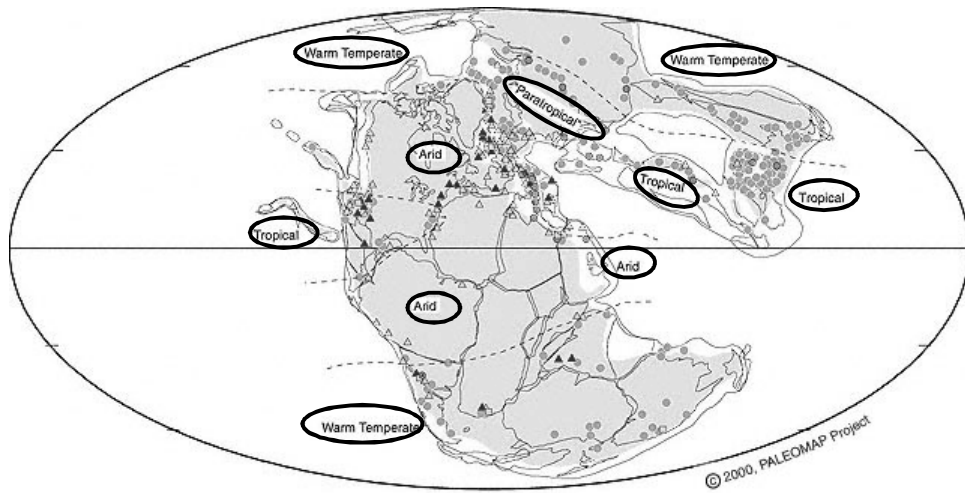
Le zone aride si estesero progressivamente nel Triassico Inferiore e Medio, con testimonianze di condizioni monsoniche con possibili siccità in alcune aree. Questi fattori potrebbero essere associati al declino dei rettili-mammiferi ed alla loro sostituzione da parte degli arcosauri.

I climi del Giurassico e del Cretacico sembrano essere stati caldi ed umidi .
I cambiamenti biologici implicanti ad es. modifiche delle fonti di cibo sembrano anch'essi importanti nell'iniziare o sostenere le radiazioni dei taxa. Questo porta a chiedersi se il numero di nicchie disponibili sia aumentato nel tempo.

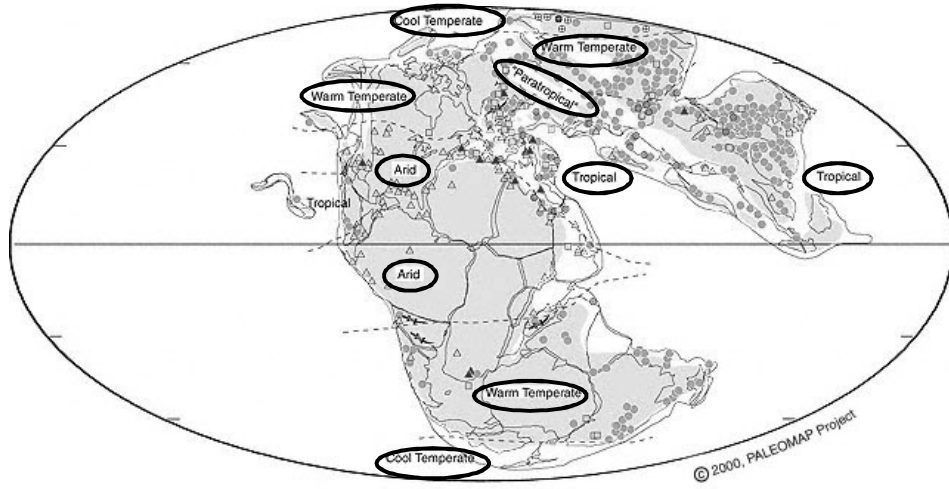




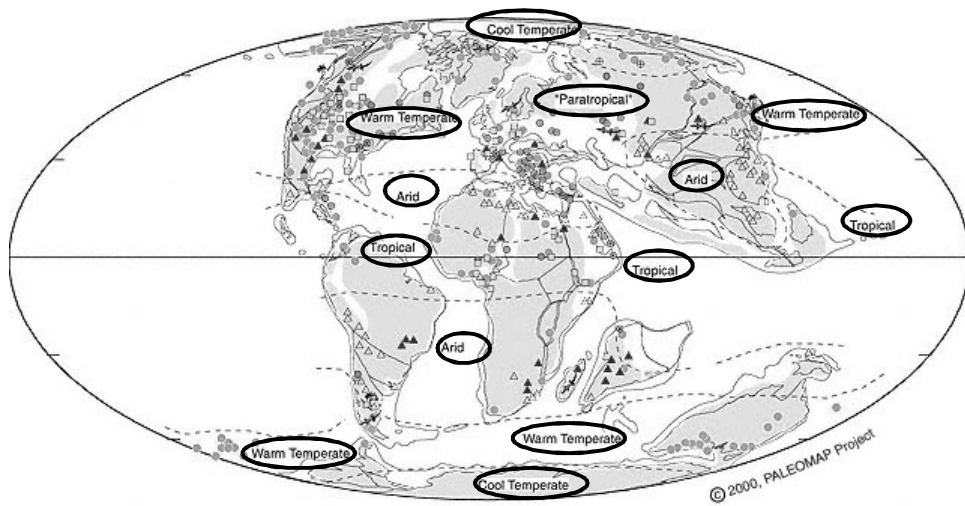
Middle Triassic



Upper Triassic



Lower Jurassic



Upper Cretaceous

NUMERO DI NICCHIE NEL TEMPO

Due principali radiazioni biologiche nel Mesozoico portarono alla comparsa di nuove specializzazioni fra i rettili. La **radiazione dei pesci ossei teleostei** nei mari giurassici e cretaci è accompagnata da un **aumento della varietà dei rettili piscivori**. Lo sviluppo di **nuovi gruppi di piante fibrose** è accompagnata da una **proliferazione di dinosauri erbivori**, apparentemente adattati ad alimentarsi di queste nuove piante.

Questi due esempi potrebbero

- 1) rappresentare un reale incremento della biomassa oppure
- 2) solamente una diversificazione di nicchie.

Diverse testimonianze geochimiche e biologiche indicherebbero un reale incremento della biomassa tramite creazione di nuove nicchie. Quindi la comparsa di nuovi adattamenti.

Il numero di nicchie occupate o disponibili sarebbe aumentato nel tempo.

I Tetrapodi si possono considerare sviluppati in tre stadi o "livelli":

- (1) anfibi (legati all'acqua) ,
- (2) rettili (svincolati dall'acqua, fino all'aridità in ambienti caldi)
- (3) mammiferi (condizioni più fredde e abitudini notturne).

Ciascun livello rappresenta la radiazione di un gruppo di animali in nuovi habitat o set di nicchie.

Nessuno di questi habitat era presente nel Devoniano Inferiore, mentre oggi sono tutti presenti. Questa stratificazione di livelli viene definita da alcuni come *anagenesi*.

TREND GENERALI

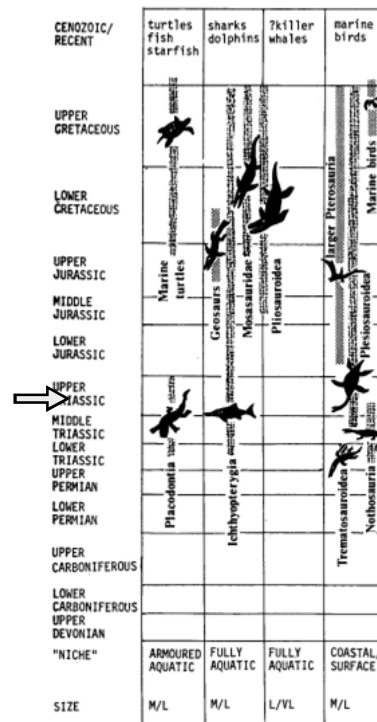
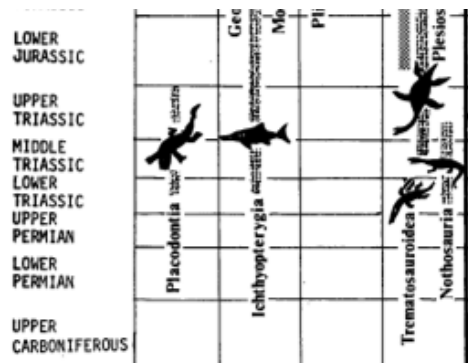
Le figure riassumono le nicchie e le distribuzioni temporali della maggior parte dei tetrapodi del Paleozoico Superiore e del Mesozoico. I ruoli ecologici della maggior parte dei gruppi vengono specificati ulteriormente nella seconda parte. Le principali suddivisioni degli habitat sono **marino**, **acqua dolce**, **bassopiano** ed **altopiano**.

Marino

E' interessante notare che i Tetrapodi non hanno svolto alcun ruolo importante nei mari fino al Triassico. Gli adattamenti alla vita marina sono tutti secondari (ossia derivati da antenati terrestri o di acqua dolce) sia negli anfibi che nei rettili .

Occupazione delle nicchie per gli habitat marini e d'acqua dolce nel Paleozoico Superiore e Mesozoico.

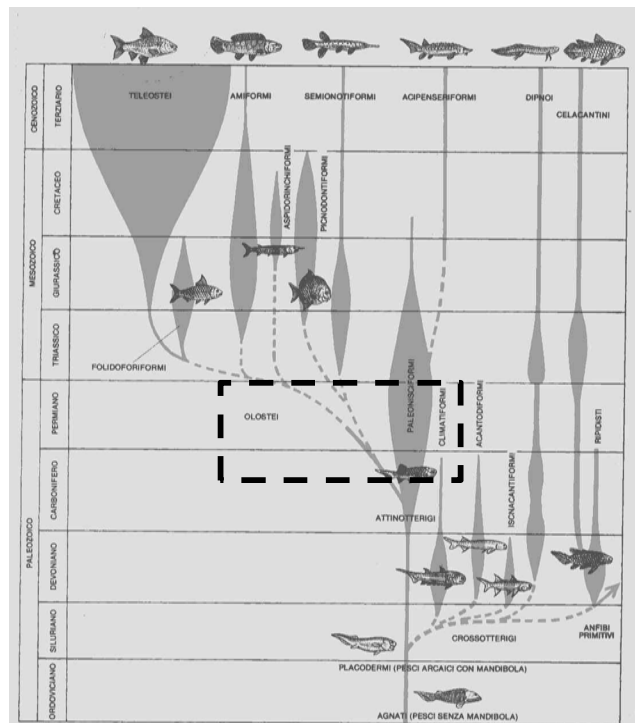
Categorie basate sulle lunghezze approssimative degli animali: **meno di 25 cm: piccoli; 25--200 cm: medi; 2--5 m: grandi; oltre 5 m: molto grandi.**



Nel Devoniano I grossi placodermi come *Dunkleosteus* erano probabilmente efficaci predatori di pesci

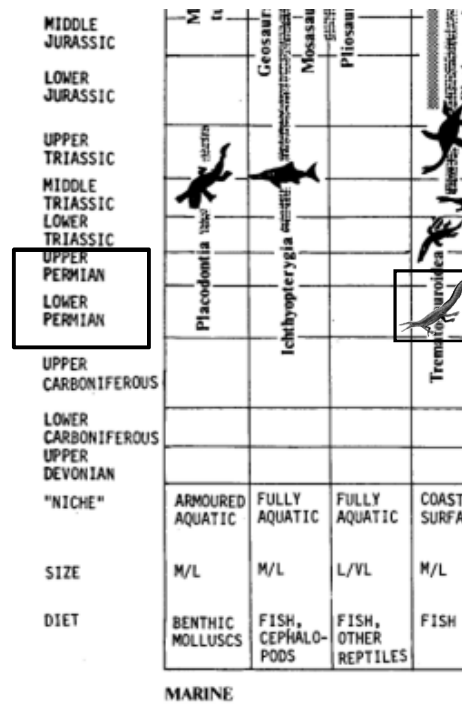
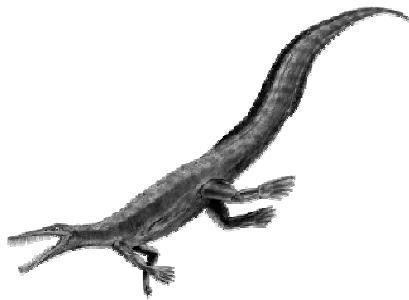
Gli Euripteridi sembrano essere stati adattati a frantumare I robusti pesci corazzati del Paleozoico Medio. Con l'estinzione di Agnati e Placodermi, nel Carbonifero, si estinguono anche gli Euripteridi.

I pesci ossei palaeoniscidi sostituirono I pesci primitivi nel Permo-Carbonifero . Predatori di questi pesci pelagici più veloci sembra non si siano sviluppati fino al tardo Permiano e diversificati soprattutto nel Triassico.

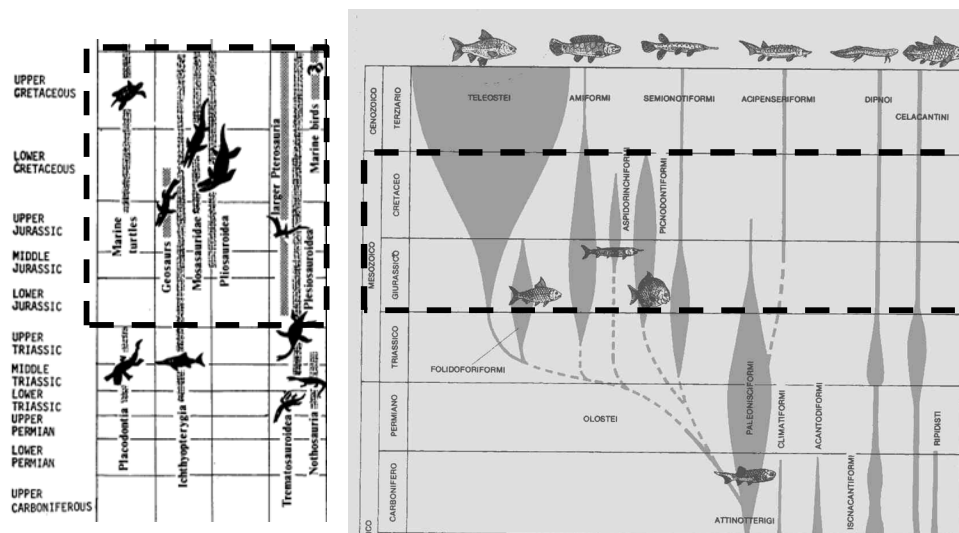
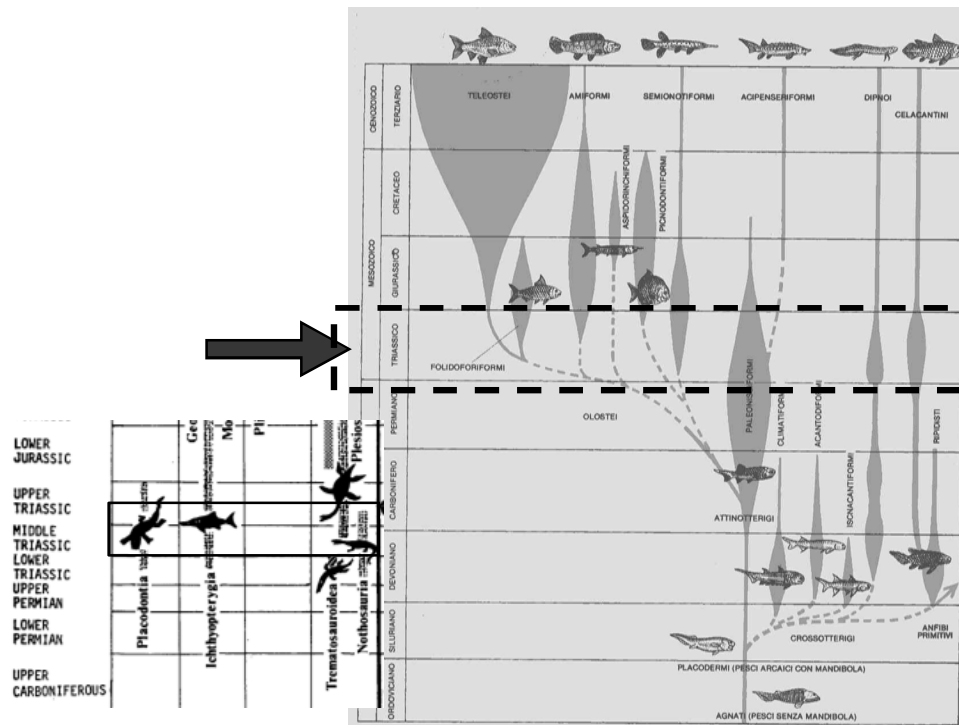


Quando un gruppo viene sostituito, i suoi predatori possono non essere in grado di adattarsi alla nuova fonte di cibo ed estinguersi. Occorre del tempo perchè si evolvano predatori di nuovi gruppi e questo può parzialmente spiegare la mancanza/scarsità di predatori di pesci nel record fossile del Permiano.

Mesosaurus era un ?anapside acquatico, marino costiero, di 1m circa di lunghezza probabilmente filtratore .
Uno dei primissimi rettili a tornare all'acqua. I suoi enti rivelano un adattamento a nutrirsi di piccoli invertebrati

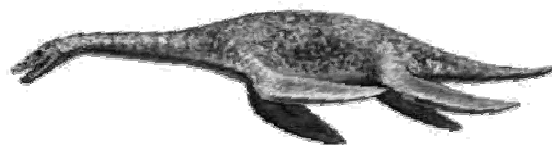
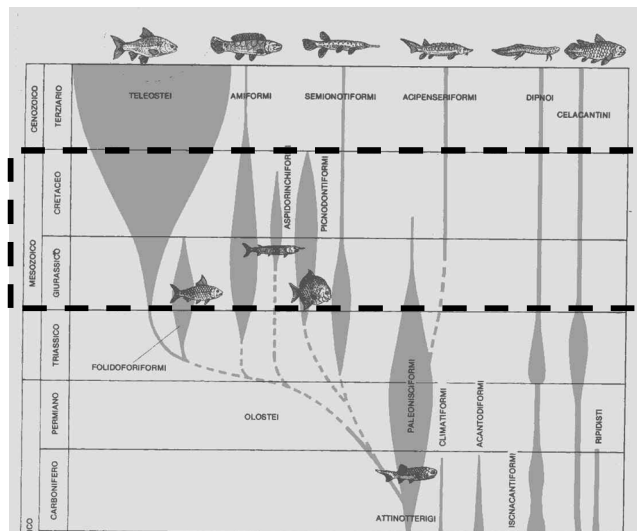
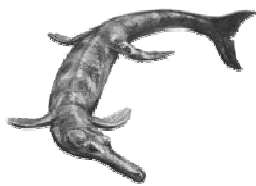
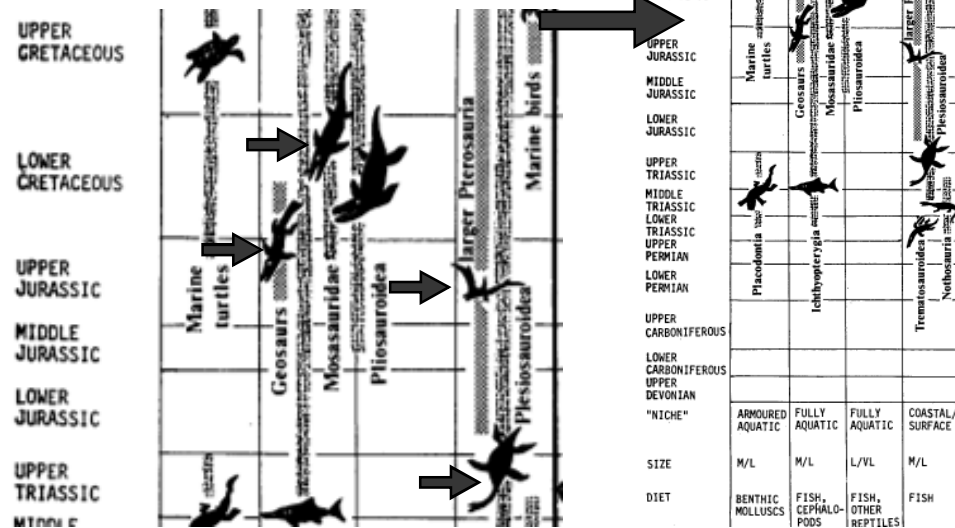


Il ruolo di predatori di pesci in superficie, di pesci e cefalopodi nelle massa d'acqua e di durofagi al fondo vengono apparentemente tutti occupati **dai tetrapodi** per la prima volta nel **Triassico Inferiore** da **notosauri**, **ittiosauri** e **placodonti**, rispettivamente, che sembrano aver occupato nuove nicchie. Questi gruppi compaiono con adattamenti abbastanza spinti e le loro origini rimangono poco chiare. Anche gli Anfibi sviluppano un gruppo apparentemente marino I Trematosauri .



La radiazione dei **Teleostei** nel **Giurassico** e **Cretacico**, con quella di Ammoniti e Belemniti, ha portato alla successiva grande radiazione dei rettili marini:

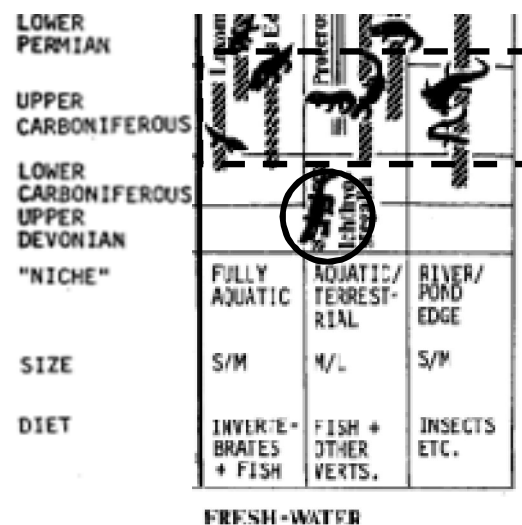
Mosasauri, geosauri (coccodrilliformi), grandi pterosauri, elasmosauri, pliosauri e uccelli marini si sono pienamente sviluppati nel tardo Mesozoico per sfruttare le nuove fonti di cibo.



L'estinzione di quasi tutti i rettili marini, ad eccezione delle tartarughe, delle ammoniti e la sostituzione dei foraminiferi veniva spiegata prima con un abbassamento generalizzato delle temperature dovuto a cause geografiche, poi con l'impatto del meteorite + vulcanesimo del Deccan, con conseguente "inverno nucleare+acidificazione delle acque".

Acque dolci

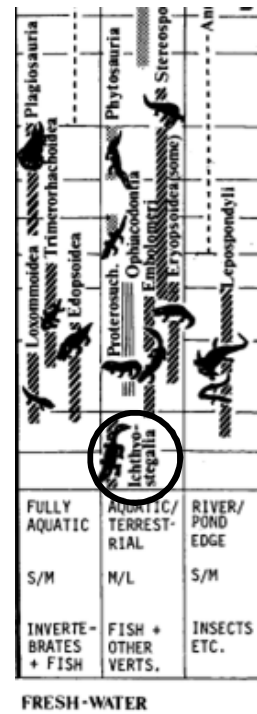
Durante il Devoniano ed il Carbonifero, molti gruppi di anfibi svolsero un ruolo da "coccodrillo" ossia predatori medio grandi in ambienti d'acqua dolce e limitrofi, prevalentemente piscivori.



Ichthyostegalia (Devoniano)

Il sistema della linea laterale indica una vita prevalentemente acquatica. Il corpo idrodinamico e la coda piatta suggerisce una buona capacità di nuoto. Si nutrivano di pesci.

Durante il Carbonifero ed il Permiano vissero degli anfibi apparentemente completamente acquatici, di dimensioni medio piccole che vivevano forse al fondo che presumibilmente si cibavano di invertebrati e piccoli pesci.



Questa nicchia non fu così ben definita dopo il Triassico, venendo occupata apparentemente da alcuni cheloni, pesci predatori (es. Luccio) e mammiferi (es. Lontra). Molti anuri e urodeli si nutrono di insetti acquatici e volanti. Alcuni piccoli anfibi Permiani (Lepospondyli) possono aver condotto un'esistenza simile, ma nel Mesozoico non si conoscono molti tetrapodi di questo tipo.

Eyropoidi

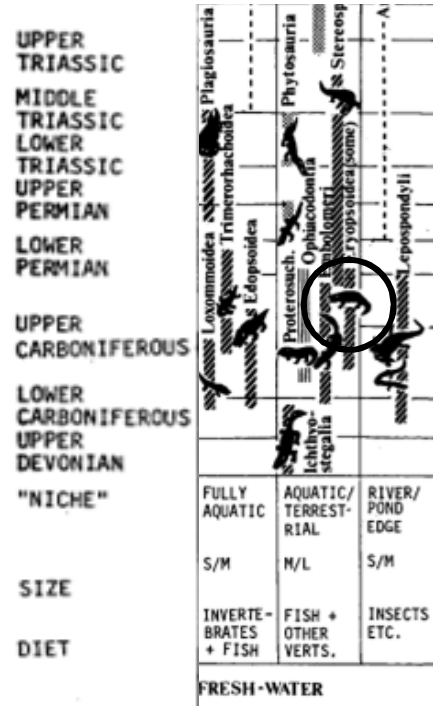
Con alcuni eyropoidi si raggiunsero grandi dimensioni, da 1,5 e oltre.

Stereospondyli

Capitosaurus era piscivoro, *Paracyclotosaurus* forse era un predatore di pesci che catturava per suzione

Plagiosauri

erano grossi anfibi comparabili come modalità di apertura delle fauci alle rane pescatrici



"Leptospondyli"

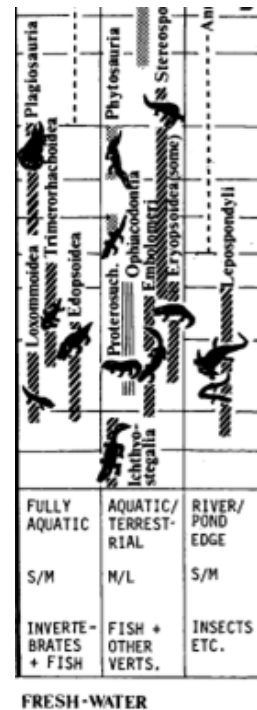
Somigliavano agli attuali urodeli come dimensioni e modo di vita

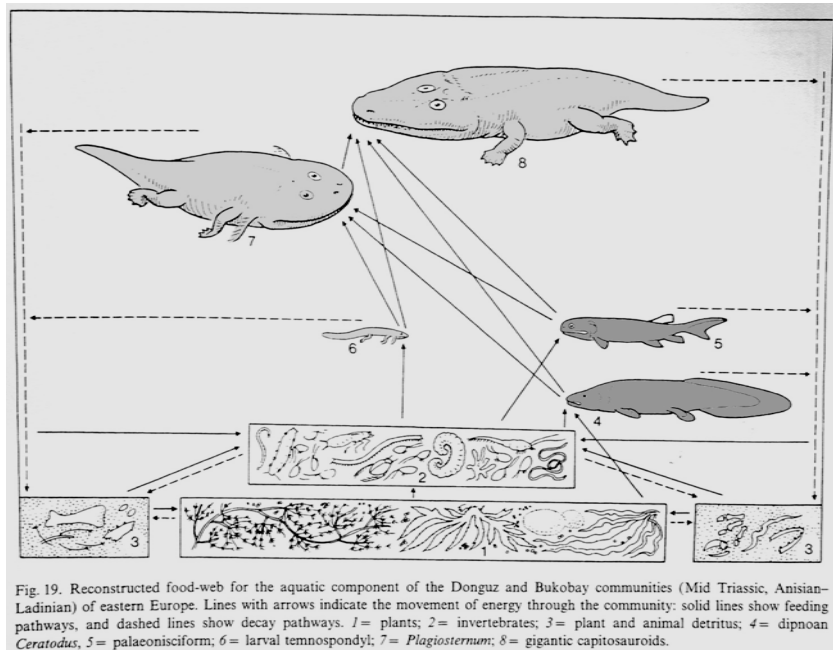
Gli **Aistopodi** erano serpentiformi e i **Nectridea** dovevano essere buoni nuotatori). *Diplocaulus* aveva quel peculiare adattamento nel cranio a cui è stata attribuita una funzione idrodinamica

Loxommatoidea. La presenza di linea laterale e i lunghi denti acuminati indicano che si tratta di predatori acquatici.

Edopsoidea: Forme primariamente acquatiche (**colosteidi**)

Trimerorhachoidea: animali acquatici di fiumi e paludi.





nel Permo-Triassico, si affiancarono molti gruppi di rettili. Dal Giurassico Medio i veri coccodrilli hanno sostituito tutti questi gruppi, ma alcuni dinosauri quasi certamente predavano anche in acqua (gli spinosauri?)

Synapsida
 Pelycosauria
 Ophiacodontia
 I primi sinapsidi erano predatori acquatici o semiacquatici

Choristodera

Gruppo vario e longevo dal Triassico all'inizio Terziario con forme semiacquatiche e coccodrilliformi.

PALEOECOLOGIA E SUCCESSIONE DELLE FAUNE A TETRAPODI DEL PALEOZOICO SUPERIORE E MESOZOICO: AMBIENTI TERRESTRI

Occupazione delle nicchie nel tempo negli habitat di bassopiano del Paleozoico e del Mesozoico.

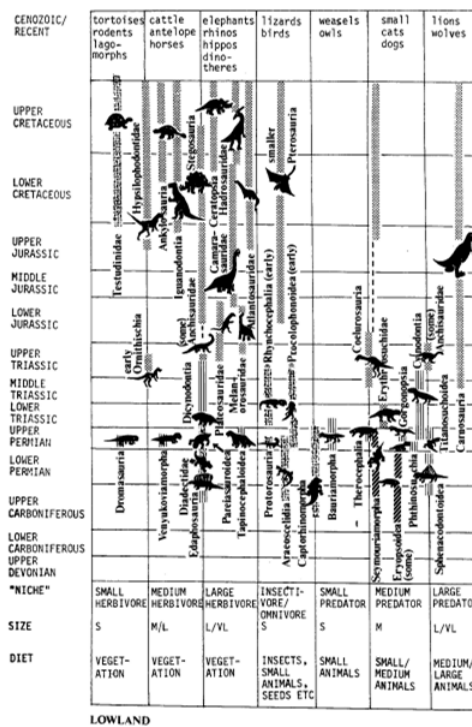
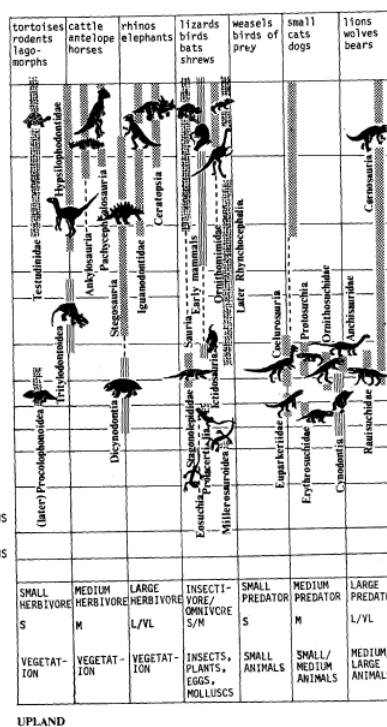
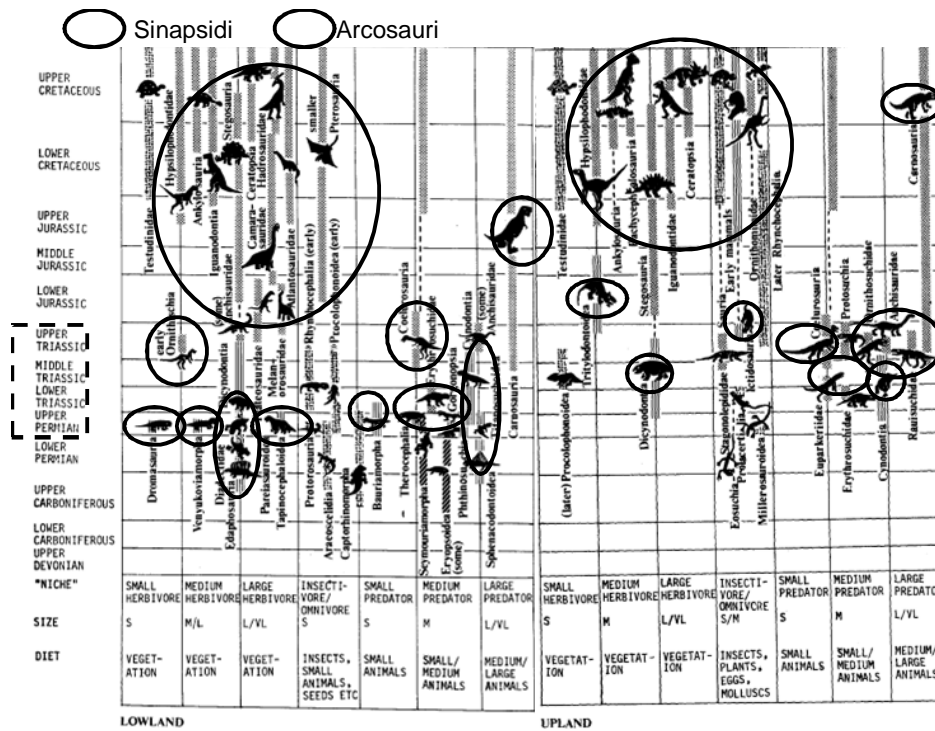


Fig.2. Occupazione delle nicchie nel tempo negli habitat di altopiano del Paleozoico e del Mesozoico.

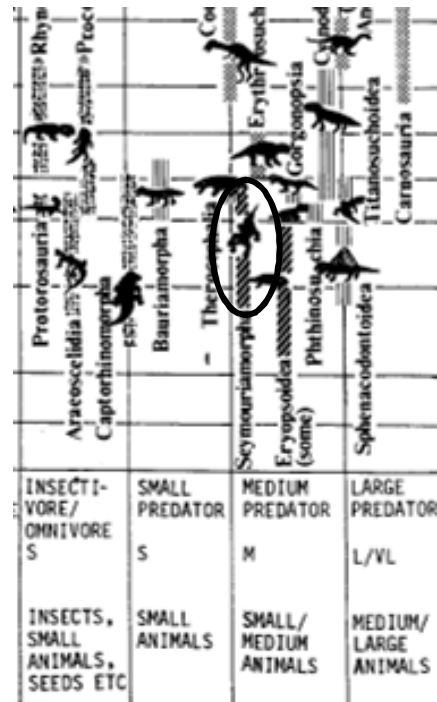


Un trend ecologico fondamentale durante il Mesozoico Inferiore fu la sostituzione dei rettili-mammiferi (Sinapsidi) da parte degli Arcosauri in fasi successive, prima i carnivori, poi gli erbivori, praticamente in tutte le nicchie.



Ambienti terrestri

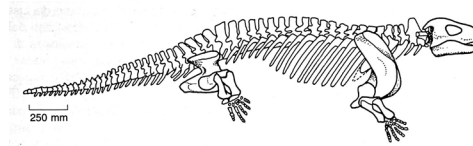
I *Seymouriamorpha* permiani dovevano somigliare a grosse salamandre e nutrirsi di invertebrati. Gli adulti dovevano essere completamente terrestri.



Parareptilia

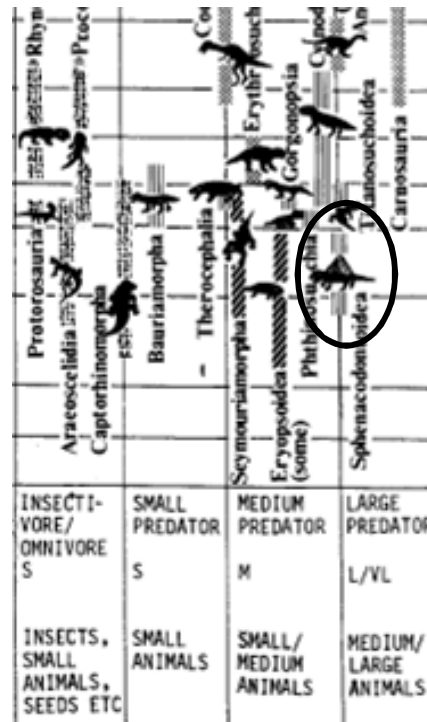
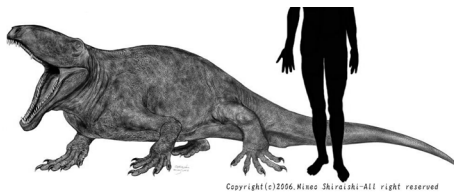
Gli anapsidi primitivi si cibavano di piccoli invertebrati. L'alimentazione e l'ecologia generale doveva essere simile a quella delle lucertole iguanidi. *Limnoscelis* più grosso, era probabilmente piscivoro.

I Diadectidae erano massicci erbivori terrestri.



Diadectes

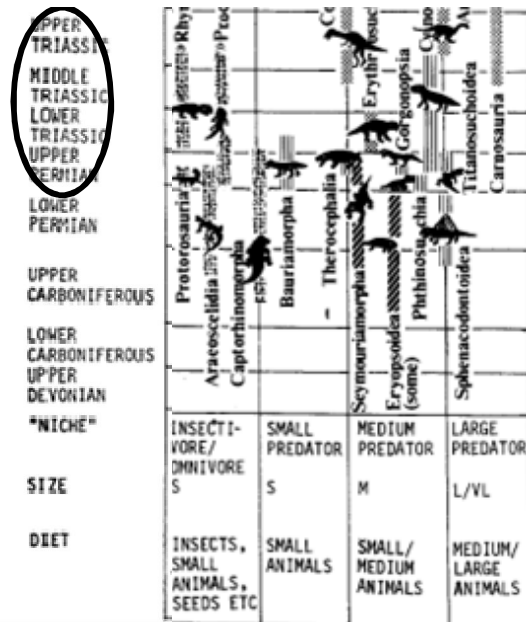
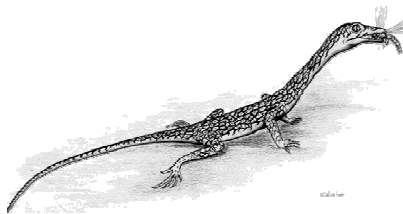
Gli sfenacodonti del Permiano Inf. erano grossi predatori terrestri



Protrosauria/Prolacertiformes

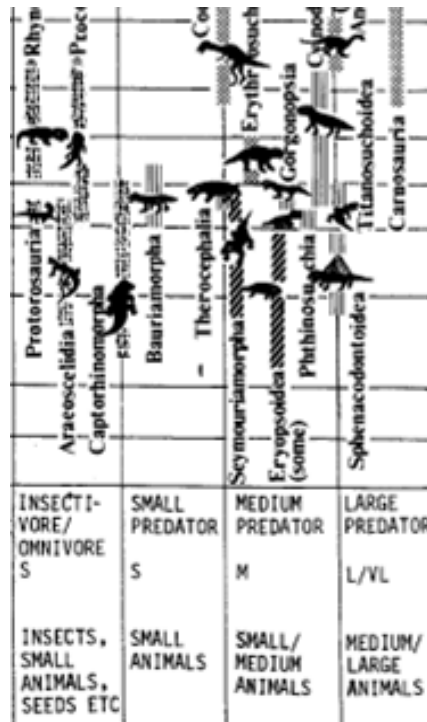
Macrocnemus cacciava artropodi e piccoli vertebrati

Tanystropheus era semiacquatico e si nutriva di pesci e cefalopodi

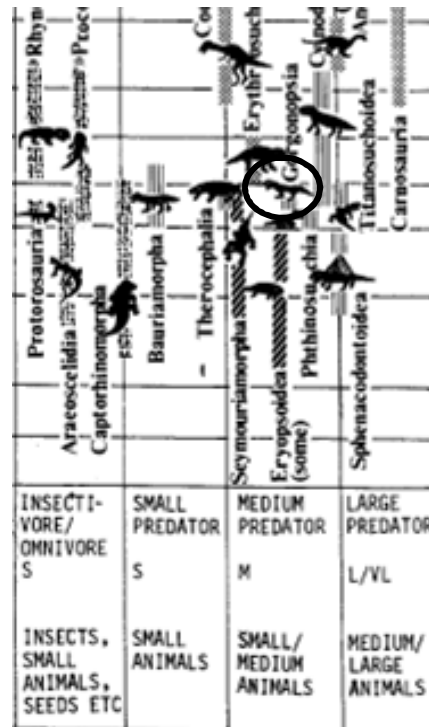
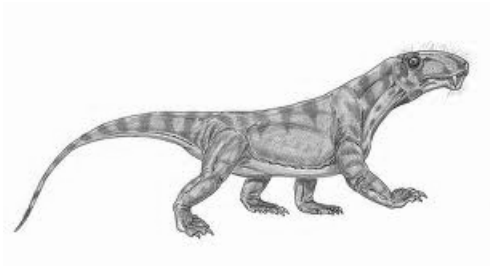


Therapsida

Carnivori terrestri



Therio dontia
 Gorgonopsi: Carnivori dai "Denti a sciabola" in grado di aggredire grossi erbivori come i dicinodonti.



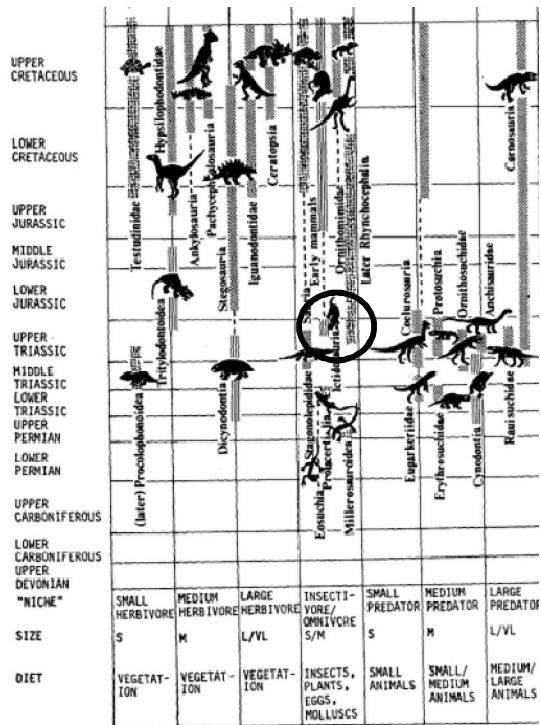
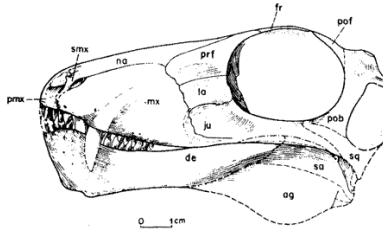
Cynodontia:
Cynognathus predatori attivi

I diademodontidi cinodonti erbivori con denti bulbosi

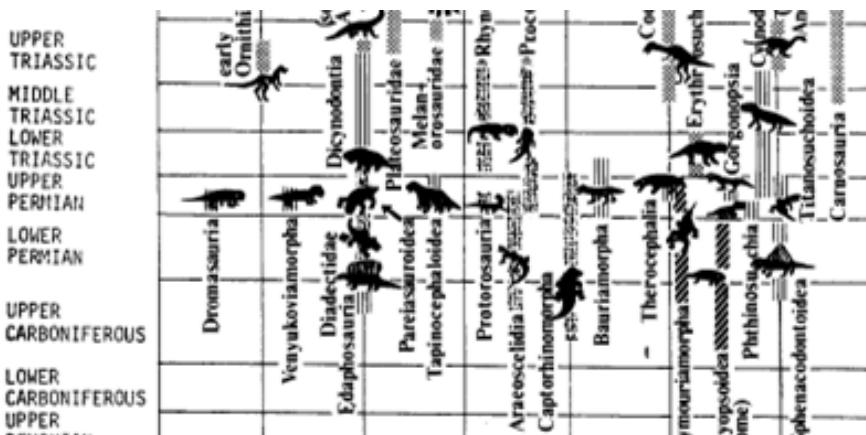
Therocephalia: robusti carnivori



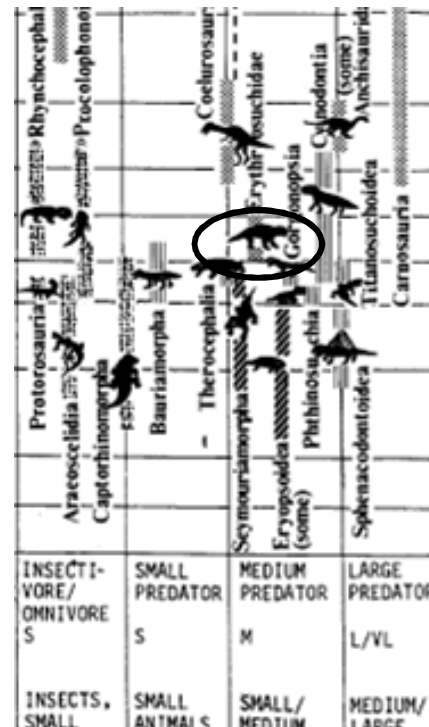
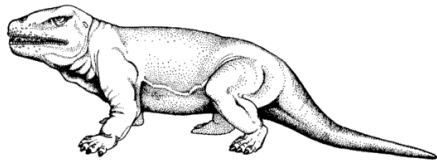
Ictidosauria: erbivori e carnivori di dimensioni medio piccole



I primi Arcosauri erano predatori e sostituirono I Terapsidi carnivori nel Triassico Inferiore e Medio. I primi Dinosauri sostituirono la maggior parte dei terapsidi erbivori nel Triassico Medio e Superiore.



Erythrosuchidae: Tozzi predatori di ambiente palustre.



I **Terapsidi** del permiano Superiore e del Triassico erano probabilmente **endotermi**, mentre gli **Arcosauri** primitivi erano probabilmente **ectotermi** (se grossi, **omeotermi inerziali**). In condizioni di caldo ed aridità (che sembrano essere state diffusissime nel Triassico) un ectotermo è avvantaggiato rispetto ad un endotermo

perchè:

consuma meno acqua

necessita di meno cibo

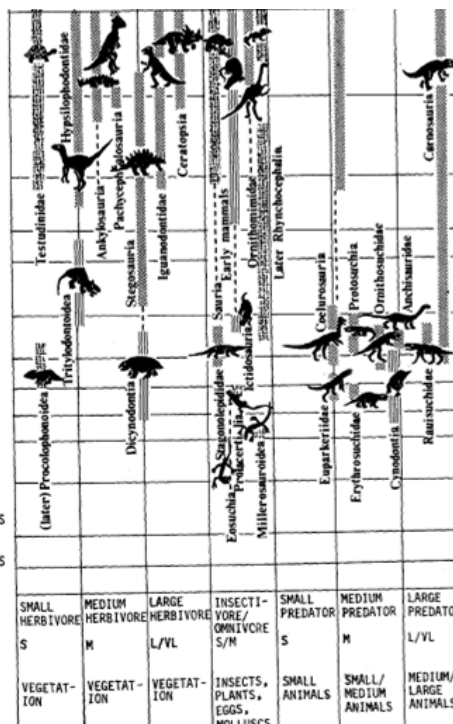
ha un range più ampio di tolleranza alle variazioni di temperatura.

Il successo degli Arcosauri potrebbe essere in gran parte dovuto ad una fisiologia “specializzata”, ma lo stato “specializzato” in quelle condizioni può essere stato l’**ectotermia** piuttosto che l’endotermia.

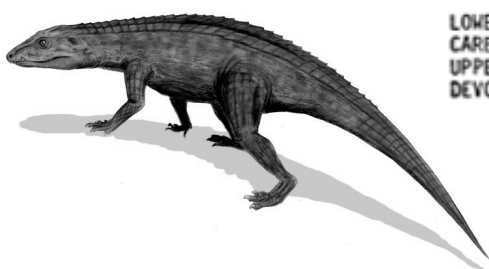
Euparkeriidae: Agili predatori di piccoli vertebrati.

Ornithosuchidae: Grossi predatori probabilmente simili come ecologia ai dinosauri teropodi

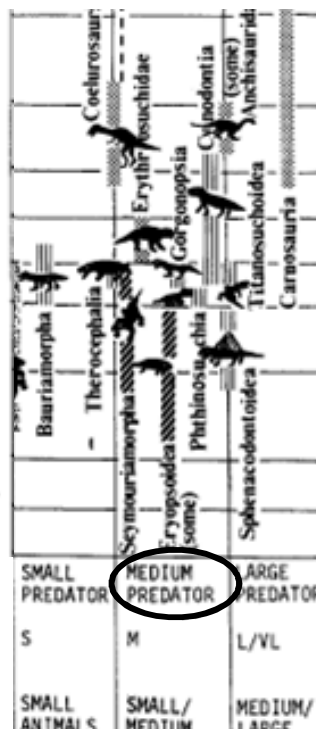
Rauisuchidae: Tra i più grandi predatori terrestri del Triassico.



Protosuchia
I coccodrilliformi primitivi erano agili carni terrestri..



LOWER JURASSIC
UPPER TRIASSIC
MIDDLE TRIASSIC
LOWER TRIASSIC
UPPER PERMIAN
LOWER PERMIAN
UPPER CARBONIFEROUS
LOWER CARBONIFEROUS
UPPER DEVONIAN

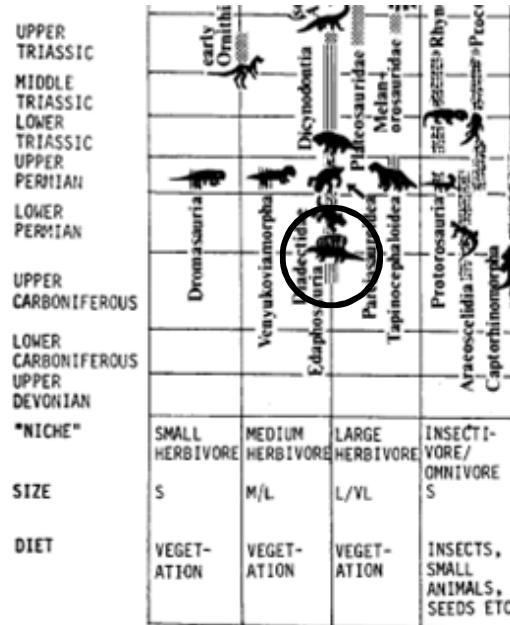


VEGETARIANI

I primi rettili-mammiferi erbivori sembrano essersi nutriti di piante acquatiche o di ripa, e successivamente svilupparono un ampio sistema digerente per assimilare grosse quantità di materiale vegetale a basso valore nutritivo .

Edaphosauria
 Erbviori terrestri o di ambiente palustre).

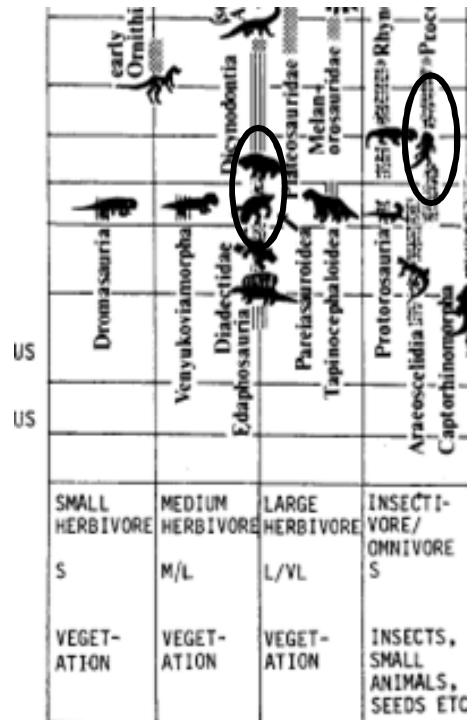
Caseidi erbivori terrestri, l'itestino era lunghissimo per assimilare le piante coriace e poco nutrienti.



Procolophonia Permotriassici

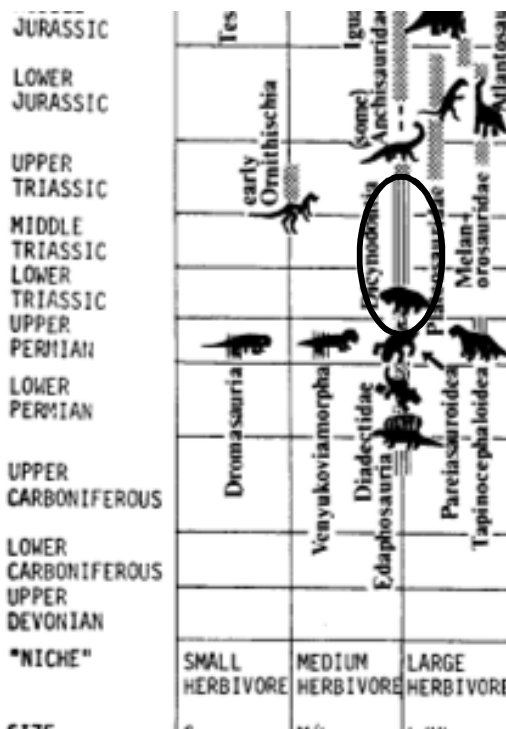
Dapprima insettivori, si ha un trend verso l'alimentazione vegetariana
Paraeiasauroidea: Grossi erbivori di pianura.

Trilophosauria
 Erano erbivori molto simili alle attuali iguane nell'aspetto generale, ma con peculiari adattamenti della dentatura,.

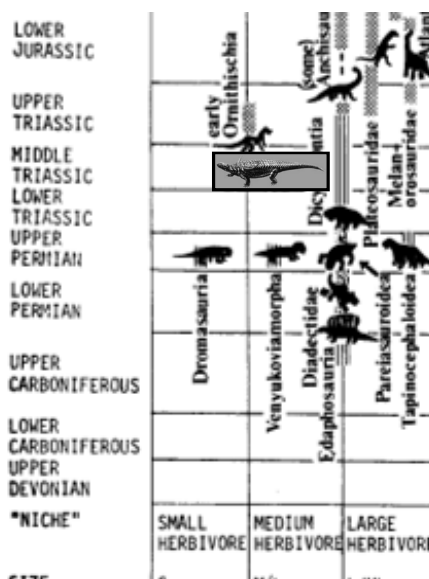
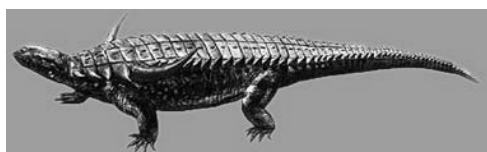


Dicynodontia: Erbivori di successo ed elevata diversità che svilupparono un processo masticatorio propalinale, abilità di scavo ed abitudini da terrestri a semiacquatiche secondo le specie. Dimensioni da roditore a bufalo

Tapinocefalidi ed Estemmenosuchidi erano grossi erbivori sinapisidi



Aetosauria: Arcosauri, tozzi erbivori od onnivori.



Rhynchocephalia
Insettivori , alcuni
generi divennero
erbivori



Alcuni dinosauri erbivori (soprattutto Ornithischi) erano
in grado di sfruttare la vegetazione di prateria

Mentre altri (Sauropodi)
occuparono una nuova nicchia non si sa se in di
vegetazione di aree umide o più probabilmente di foresta.

Nel Giurassico, la comparsa di molte nuove famiglie di
Coniferopsida, così come di Filicales e Bennettiales, sembra aver
dato luogo ad una radiazione degli ornitiscchi che potevano
assimilare questi vegetali coriacei (adrosauri, ceratopsi).

