

MANDIBOLE E GEOMETRIA: PUÒ LO STUDIO DELLA FORMA AIUTARE A COMPRENDERE L'EVOLUZIONE DELLE MARMOTTE?

Andrea Cardini
via Porpora 125, I-20131 Milano
alcardini@interfree.it

Riassunto

Nel Miocene, circa 9.5 milioni di anni fa, da una linea di sciuridi nordamericani si staccò un ramo di scoiattoli terrestri, il genere *Marmota*, in cui la specializzazione per la sopravvivenza in habitat periglaciali portò ad un aumento della taglia corporea e, in parallelo, alla dispersione ritardata dei cuccioli e all'evoluzione della socialità. Oggi le marmotte sono i più grossi mammiferi ibernanti, occupano ambienti montani o praterie a latitudini elevate, in tutto l'Oloartico, e comprendono specie con diversi livelli di socialità. Le società più complesse si trovano in quelle specie che vivono in habitat estremi, ovvero con stagionalità pronunciata. La variazione nelle forme di socialità, correlabile a parametri ambientali ed ai ritmi di accrescimento, fa delle marmotte un taxon di elezione per lo studio dell'evoluzione delle società mammaliane. Alla centralità delle marmotte nella ricerca sociobiologica non corrisponde, però, un confrontabile interesse per la comprensione della loro evoluzione morfologica e filogenesi. D'altra parte non è possibile eseguire comparazioni interspecifiche corrette senza tenere conto dei rapporti filogenetici tra le specie coinvolte. Questa esigenza ha di recente contribuito a promuovere studi che mirano a ricostruire i rapporti di parentela delle marmotte. La morfometria geometrica traduce in termini quantitativi le intuizioni di D'Arcy Thompson sullo studio della geometria della forma degli organismi e la sua applicazione allo studio della mandibola delle marmotte conferma l'efficacia di questa tecnica come potente strumento di analisi post-cladistica e di indagine delle 'tendenze' dell'evoluzione morfologica: fornisce conferme dei gruppi tassonomici proposti dalle indagini filogenetiche molecolari e permette di proporre modelli che correlano variazione della forma, eco-etologia e storia evolutiva delle marmotte.

Mandibole, ontogenesi e filogenesi in *Marmota*

Può lo studio della forma di una mandibola aiutare a comprendere l'evoluzione delle marmotte? La ricerca, che verrà descritta, parte da questo interrogativo, in apparenza molto specifico per ambito scientifico e scelta del gruppo tassonomico. In realtà, il problema affrontato è più generale ed investe il dibattuto rapporto tra morfologia e DNA nella ricostruzione filogenetica e la possibilità di adottare nuove tecniche di analisi morfologica, in grado di confrontare la forma geometrica degli organismi.

La sistematica sta vivendo un periodo di rivoluzione in seguito all'applicazione delle tecniche di indagine molecolare agli studi filogenetici: *gene tree* che cercano di chiarire i rapporti di parentela tra i taxa, a qualunque livello (dalle sottospecie ai phyla), compaiono

sempre più di frequente nella letteratura scientifica. Di fronte al proliferare delle ricerche molecolari, i morfologi non sono rimasti a guardare. I cladogrammi e dendrogrammi morfologici, spesso integrati da dati paleontologici, rafforzano o mettono in dubbio le ricostruzioni molecolari mentre le tecniche si mescolano e si affinano. Quando le differenze tra gli esemplari confrontati si fanno sottili, come accade in un genere giovane come *Marmota* e, a maggior ragione, negli studi intraspecifici, la cladistica morfologica cede il passo alla morfometria, che ‘prende le misure’ degli organismi, così da cogliere differenze di forma che variano in modo continuo tra gli individui (l’opposto dei caratteri meristici impiegati nelle analisi di massima parsimonia). Ed anche in morfometria non è mancata una rivoluzione (Bookstein, 1991; Rohlf & Marcus, 1993; Corti *et al.*, 2000; Rabello *et al.*, 2000) che, nel corso degli ultimi due decenni, sta portando i ricercatori del settore ad abbandonare misure di lunghezza, spessore o rapporti tra distanze, adoperati nelle metodiche tradizionali, a favore della morfometria geometrica. Questa tecnica costruisce immagini ‘stilizzate’, bidimensionali o tridimensionali, degli organismi, o dei loro organi, e se ne serve per confrontare le variazioni di forma e quantificare le differenze morfologiche tra gli individui. L’accuratezza analitica della morfometria geometrica è, inoltre, arricchita dalla possibilità di valutare visivamente la divergenza morfologica prodotta dai processi evolutivi, ad esempio adottando reticoli di deformazione per localizzare le aree anatomiche di rimodellamento morfologico. L’efficacia della morfometria geometrica è intuibile anche dalla flessibilità di applicazione, che la rende ideale per la comparazione di specie e popolazioni attuali, così come di forme fossili, e persino per la verifica di modificazioni anatomiche associate a particolari patologie. Riferimenti bibliografici sulle analisi geometriche della forma in ambito biomedico si possono trovare in Bookstein, 1991, 1997, e in Gharaibeh *et al.*, 2000, mentre, per la validità della morfometria geometrica in paleontologia, un esempio per tutti è il recentissimo confronto dell’ontogenesi del cranio in *Homo neanderthalensis* e *H. sapiens*, con l’onore della copertina di Nature (Ponce de León & Zollikofer, 2001).

Chi sono le marmotte?

Quali sono le ragioni per cui è interessante applicare le più moderne tecniche morfometriche proprio alle marmotte?

Il genere *Marmota* (Blumenbach, 1779) annovera 14 specie oloartiche (Fig. 1) di grossi roditori terrestri, imparentati con gli scoiattoli (Rodentia, Sciuridae), e fortemente affini ai cani delle praterie (*Cynomys*), ai citelli o scoiattoli terricoli (*Spermophilus*) ed agli ‘scoiattoli antilope’ (*Ammospermophilus*). I quattro generi citati vengono inclusi nella tribù Marmotini (Simpson, 1945).

L’antenato delle marmotte viveva in Nord America nel Miocene e potrebbe essersi originato durante una recente (circa 10 milioni di anni fa) radiazione degli scoiattoli terricoli (Mein, 1992; Thomas & Martin, 1993). Alla fine del Pliocene o all’inizio del Pleistocene, *Marmota* giunse nel continente eurasiatico attraverso la Beringia (Mein, 1992; Rumiantsev & Bibikov, 1994). È in questo periodo che la documentazione fossile, estremamente scarsa nel Terziario, si fa più abbondante e diversificata (Lyapunova *et al.*, 1992; Mein, 1992; Armitage, 2000) e testimonia la presenza delle marmotte nelle aree periglaciali, simili alle attuali steppe o tundre, sia in pianura che in montagna (Zimina & Gerasimov, 1973, cit. in Armitage 2000 e Steppan *et al.*, 1999). Sul finire del Pleistocene, le marmotte arretrarono dalle pianure per rifugiarsi ad altitudini elevate, dove le fredde praterie, adatte alla loro

sopravvivenza, non erano soprafatte dall'avanzata delle foreste, successiva allo scioglimento dei ghiacciai a bassa quota.

Lo spiccato adattamento al freddo, evidente già negli antenati delle marmotte moderne, caratterizza anche le specie attuali, che vivono in ambiente montano o in pianure a latitudini elevate. Nel terreno delle praterie, talora gelato, le marmotte scavano complessi sistemi di tane (Pigozzi, 1984) e, durante il giorno, vanno in cerca di erba e fiori che costituiscono il loro alimento preferito (Barash, 1989; Armitage, 2000). La mancanza di risorse alimentari, più che il freddo, rende necessaria l'ibernazione per sopravvivere durante il lungo inverno sulle montagne o nella tundra e fa delle marmotte i più grossi mammiferi ibernanti.

La corta stagione attiva e l'aumento dimensionale, che migliora l'efficienza termica in climi freddi, hanno avuto profonde influenze sulla biologia delle marmotte (Armitage, 1981, 1999, 2000). Solo *M. monax*, che vive nelle pianure nordamericane, arriva ai due terzi della dimensione di un adulto nel primo anno di vita (Armitage, 1999). Per tutte le altre specie, l'impossibilità di raggiungere una taglia corporea sufficientemente grossa nell'arco di una sola stagione riproduttiva determina la dispersione ritardata dei cuccioli. La presenza di una o più generazioni di subadulti nella tana parentale ed il vantaggio dell'ibernazione sociale, che accresce la probabilità di sopravvivenza dei piccoli durante l'inverno (Arnold, 1990, 1992), hanno promosso l'evoluzione di società complesse (Armitage, 1999, 2000; Blumstein & Armitage, 1999): nelle specie a socialità più elevata, come la marmotta alpina, individui sessualmente maturi possono convivere con la coppia dominante come 'aiutanti al nido' (l'aiuto è soprattutto il contributo alla riduzione di perdita di calore nei cuccioli durante l'ibernazione), guadagnando in fitness indiretta, se imparentati con i riproduttori. Anche la possibilità di ereditare tana e territorio degli individui dominanti o, per i maschi, l'eventualità di assicurarsi un accesso diretto alla riproduzione grazie a copule 'extra-coppia' (infedeltà femminile) (Goossens, 1998) possono spiegare la convivenza di adulti subordinati e dominanti. In un pionieristico lavoro, pubblicato su Science nel 1974, Barash mostrò come nelle marmotte il livello di socialità variabile (tra specie ma anche, almeno in *M. flaviventris*, tra popolazioni della stessa specie) sia correlabile all'asprezza ambientale: in breve, gruppi sociali complessi sono più comuni negli ambienti più difficili, come l'alta montagna o le steppe siberiane, con estati brevissime e inverni lunghi e gelidi. Anche grazie a questa intuizione, il genere *Marmota* ha acquisito un ruolo centrale per la comprensione dell'evoluzione delle società mammaliane (Barash, 1989; Blumstein & Armitage, 1999).

Il costante e fruttuoso interesse dei sociobiologi per le marmotte non è andato di pari passo con l'attenzione rivolta alla comprensione della loro evoluzione morfologica e filogenesi. Ma non si possono eseguire confronti interspecifici corretti prescindendo dai rapporti filogenetici tra le specie in studio (Felsenstein, 1985; Harvey & Pagel, 1991). Stimolati dalla necessità di inserire gli studi eco-etologici delle marmotte in un contesto filogenetico, alcuni teriologi hanno, di recente, proposto studi molecolari che si servono delle sequenze del citocromo b mitocondriale, e di sequenze parziali del gene per la subunità quattro della NADH deidrogenasi, per ricostruire la filogenesi di questo genere (Kruckenhauser *et al.*, 1999; Steppan *et al.*, 1999). Ed i primi risultati innovativi non si sono fatti attendere (Fig. 6). Poca sorpresa per la conferma della monofilia delle marmotte, ma del tutto inattesa è la scoperta di due linee filetiche distinte in *Marmota*: il sottogenere *Petromarmota*, che raggruppa le quattro specie neartiche presenti sulle Montagne Rocciose, ed il sottogenere *Marmota*, in cui confluiscono tutte le specie paleartiche più le rimanenti due specie nordamericane, ossia *M. broweri* e *M. monax*. Tra l'altro, sulla base di questa ricostruzione filogenetica, è stato suggerito che il grado elevato di socialità riscontrabile

nelle specie di marmotte che vivono negli habitat più ‘aspri’ si sia evoluto due volte, in modo indipendente e, dunque, convergente (Kruckenhauser *et al.*, 1999; Armitage, 2000).

Le filogenesi molecolari di *Marmota* hanno posto le basi per chiarire le relazioni di parentela tra le specie di un genere la cui sistematica è stata tradizionalmente controversa ed instabile. Solo negli anni sessanta, con gli studi carilogici (ricordo Hoffmann & Nadler, 1968, ma numerose altre citazioni si trovano in Lyapunova *et al.*, 1992, e Steppan *et al.*, 1999), si è arrivati a definire l'attuale numero di 14 specie. In precedenza, venivano descritte da tre a sei specie, con numerosi ecotipi (si veda Steppan *et al.*, 1999). Tutt'oggi, alcuni studiosi ritengono, sulla base di studi immunogenetici, morfologici e comportamentali, in particolare quelli sui gridi di allarme, che differenti popolazioni all'interno di *M. camtschatica* e di *M. caudata* potrebbero rappresentare specie diverse (Armitage, 2000). Ai dubbi degli studiosi di filogenesi delle marmotte si aggiungono quelli dei biogeografi. Esemplare, per intuire la complessità e l'incertezza nella ricostruzione della storia evolutiva delle marmotte, è il caso della marmotta dell'Alaska (*M. broweri*). Quando Howell (1915), per primo, provò a definire le linee filetiche americane, *M. broweri* non era ancora stata descritta, fatto che avvenne solo vent'anni dopo (Hall & Gillmore, 1934). In seguito, autori diversi hanno avvicinato la marmotta dell'Alaska ora a *M. caligata* ora a *M. camtschatica*. Gromov *et al.* (1965, citato in Steppan *et al.*, 1999) consideravano *M. broweri* come un rappresentante delle specie asiatiche nel Neartico. Anche Hoffmann & Nadler (1968) ritennero, in base a caratteri cromosomici e morfologici, che la marmotta artica si fosse originata in Asia, e Hoffmann *et al.* (1979) la inclusero, insieme a *M. camtschatica*, in un unica superspecie, avendo scoperto che caratteri craniometrici e comportamentali, oltre a quelli cromosomici, sono affini nelle due specie. Negli anni '80, *M. broweri* venne classificata da Hall (1981) come sottospecie di *M. caligata*, mentre negli anni '90 è stata proposta l'ipotesi, opposta a quella di Gromov *et al.* (op. cit.), che sarebbe stata *M. camtschatica* ad essersi originata nel Neartico, per poi migrare in Asia attraverso la Beringia. E neppure la filogenesi molecolare di Steppan *et al.* (op. cit.) ha potuto chiarire in maniera definitiva la posizione sistematica della marmotta artica: le ipotesi secondo cui *M. broweri* sarebbe l'adelphotaxon di *M. camtschatica* o di *M. caligata* sono entrambe rigettate, *M. broweri* viene accorpata alle specie Paleartiche, ma i suoi rapporti filogenetici restano in larga misura irrisolti, visto che si colloca nella politomia basale del sottogenere *Marmota*. Curiosamente, la marmotta dell'Alaska è l'unica tra le marmotte neartiche parassitata dalla pulce *Oropsylla silantiewi* (Bibikov, 1993), che infesta tutte le specie paleartiche, tranne la marmotta alpina.

Perché studiarle? *Interplay* forma-DNA e modelli di evoluzione morfologica negli sciuridi

Delineati i principali problemi della sistematica di *Marmota*, l'interrogativo successivo sarà quale contributo possa dare lo studio della morfologia delle marmotte alla comprensione dell'evoluzione di questo gruppo di sciuridi.

L'analisi morfologica delle marmotte offre, innanzitutto, la possibilità di appurare la corrispondenza tra evoluzione molecolare e morfologica. La verifica ‘post-cladistica’ (Smith, 1990) dei gruppi monofiletici individuati dai *gene tree* (Kruckenhauser *et al.*, 1999; Steppan *et al.*, 1999), servendosi di caratteri indipendenti da quelli molecolari già analizzati, confermerebbe la classificazione delle marmotte in due sottogeneri, mentre discrepanze tra i risultati delle due analisi solleverebbero interrogativi sulle modalità di evoluzione

morfologica, lasciando in sospeso il problema della veridicità della ricostruzione filogenetica molecolare.

Lo studio dei modelli di evoluzione della forma negli sciuridi è, d'altra parte, uno dei 'punti caldi' nell'analisi morfologica dei mammiferi. Il cranio degli sciuridi sembra essere una struttura conservata nell'evoluzione, a causa della forte integrazione tra le ossa craniche, e, allo stesso tempo, 'propensa' a modificazioni convergenti (Roth 1996). Negli sciuridi il cranio si modificherebbe con variazioni correlate tra le sue parti, cosicché le differenze interspecifiche rispecchierebbero soprattutto cambiamenti nelle proporzioni. Congruenti con questa ipotesi sono gli studi di Hafner (1984), Roth (1996) e Velhagen & Roth (1997). Adoperando caratteri scheletrici (cranio e mandibola, ma anche caratteri post-craniali) questi studiosi hanno trovato raggruppamenti di sciuridi che riflettono la taglia degli scoiattoli o la loro specializzazione ecologica più che le relazioni filogenetiche. A conclusioni differenti sono giunti alcuni ricercatori nordamericani che hanno concentrato la loro attenzione sui marmotini e si sono serviti di tecniche di analisi geometrica della forma. Swiderski & Jansa (1999) hanno trovato, per alcune specie di marmotini e scoiattoli arboricoli, una buona corrispondenza tra i cladogrammi basati sul citocromo b e gli alberi costruiti servendosi di caratteri craniometrici. I due autori ritengono che l'incapacità di cogliere il 'segnale filogenetico' presente nella morfologia del cranio degli sciuridi sia in gran parte dovuta all'inefficienza delle tecniche morfometriche tradizionali rispetto alla morfometria geometrica. In un lavoro precedente, sulla morfologia della scapola degli sciuridi, Swiderski (1993) aveva anche rilevato come quest'osso non si modifichi esclusivamente come una struttura integrata, bensì, almeno per certi aspetti, come un'insieme di parti anatomiche discrete.

Sebbene gli sciuridi siano un interessante modello per studiare le modalità di evoluzione morfologica e, in passato, siano già stati eseguiti studi morfometrici sulle marmotte, nessuno ha mai coinvolto tutte le specie del genere *Marmota* e solo da pochissimo si è provato ad applicare metodi di analisi geometrica della forma ai marmotini (si veda quanto detto sopra). In effetti, i caratteri metrici sono stati utilizzati ampiamente nelle descrizioni di specie e sottospecie (ad esempio nella revisione di Howell, 1915, del genere *Marmota*, o nel lavoro di Ognev, 1947, sulle marmotte eurasiatiche) o per valutare la divergenza morfologica intraspecifica (Pole & Bibikov, 1992), ma solo di rado sono stati sottoposti ad un'analisi sistematica che permettesse di confrontare in maniera quantitativa le differenze tra le specie. L'unica ricerca che abbia coinvolto un numero abbastanza elevato di specie, è la già citata analisi craniometrica delle marmotte anfiberingiche, che condusse Hoffmann *et al.* (1979) a ritenere *M. broweri* affine alle marmotte asiatiche e lontana da *M. caligata*, *M. olympus* e *M. vancouverensis*.

La morfometria geometrica è un potente strumento per verificare la congruenza tra morfologia ed evoluzione molecolare e per studiare i modelli ontogenetici (ad esempio, l'allometria) e i meccanismi evolutivi che possono influenzare il cambiamento della forma (tra questi, l'omoplasia determinata da dimensioni, o ecologia, simili e la deriva genetica come 'acceleratore' della velocità di evoluzione morfologica). Come già accennato, la congruenza tra fenogramma della morfologia mandibolare e cladogramma del citocromo b costituirebbe una forte prova a sostegno della validità dell'indagine molecolare ma anche dell'impiego di caratteri scheletrici nello studio dell'evoluzione degli sciuridi. Una risoluzione più accurata delle relazioni filogenetiche delle marmotte è indispensabile non solo per gli etologi, che ne studiano le società, ma anche per i conservazionisti impegnati a individuare le popolazioni da salvaguardare. L'acquisizione di conoscenze più accurate sulla biologia delle marmotte consente di rilevare le peculiarità di ciascuna specie e,

dunque, di comprenderne l'unicità e il valore conservazionistico. E le marmotte sono, davvero, al centro dell'attenzione dei biologi conservazionisti: la marmotta di Vancouver (*M. vancouverensis*) è una delle specie animali a maggior rischio di estinzione e sopravvive nell'omonima isola con una popolazione di meno di 50 individui, mentre negli zoo si cerca di far riprodurre i pochi esemplari catturati per permettere future reintroduzioni (Bryant, 1997); la marmotta di Menzbier (*M. menzbieri*) è composta da una popolazione poco numerosa, residente in una ridotta area montana del Tian Shan occidentale, a sud delle steppe siberiane: le conoscenze sulla biologia e sullo stato conservazionistico di questa specie sono molto limitate, ma è anch'essa considerata tra le specie 'vulnerabili' (Hoffmann *et al.*, 1993); infine, *M. caudata* e *M. himalayana* compaiono tra le specie inserite nell'Appendice III del CITES indiano.

Perché analizzare la mandibola?

A questo punto, chiarito l'interesse scientifico dello studio delle marmotte e le potenzialità di uno studio geometrico della loro forma, resta da decidere quale carattere morfologico impiegare.

La mandibola è un carattere scheletrico particolarmente adatto per un'indagine preliminare, poiché mescola semplicità e alto contenuto informativo. Ed infatti, la mandibola è già stata adoperata in svariate ricerche morfometriche su roditori (Thorpe *et al.*, 1982; Atchley *et al.*, 1992; Corti *et al.*, 1996; Velhagen & Roth, 1997; Astua de Morales *et al.*, 2000; Duarte *et al.*, 2000; Corti & Rohlf, 2001; Klingenberg *et al.*, 2001): la relativa semplicità anatomica facilita l'applicazione delle tecniche di morfometria geometrica bidimensionale (si veda più avanti), mentre la funzione alimentare a cui è legata e i rapporti anatomici con la scatola cranica la rendono, almeno potenzialmente, una ricca fonte di informazione morfologica e filogenetica (Thorington & Darrow, 1996; Velhagen & Roth, 1997). Numerosi studi genetici ed embriologici sulla mandibola dei roditori (Atchley *et al.*, 1992, Cheverud *et al.*, 1997, e Klingenberg *et al.*, 2001, ne presentano un sintesi) forniscono, inoltre, le basi per comprendere i meccanismi di sviluppo che modellano la forma di quest'osso, costituendo dei potenziali bersagli per la selezione naturale.

Struttura della ricerca

Individuato il taxon di interesse, il carattere da studiare e la tecnica analitica, si può dare inizio al confronto morfologico. Vista però la scarsità di riferimenti bibliografici, prima di intraprendere una complessa comparazione interspecifica, è opportuno indagare in modo approfondito la forma mandibolare di una specie di marmotta.

La marmotta dal ventre giallo (*M. flaviventris*) è stata scelta a questo scopo. Solo per questa specie è, infatti, reperibile in letteratura un metodo di stima dell'età, non invasivo, basato sull'usura dentaria (Van Vuren & Salsbury, 1992). L'identificazione di classi d'età, pur approssimative, è il prerequisito necessario per studiare come la mandibola vari tra i sessi e, soprattutto, durante la crescita. La variazione intraspecifica della mandibola di *M. flaviventris* è, inoltre, un campo di ricerca promettente, dato che la marmotta dal ventre giallo è, in assoluto, la specie più studiata da ecologi ed etologi. I risultati dell'analisi morfologica potranno, dunque, essere 'ancorati' all'approfondita conoscenza dell'ecologia e del comportamento di questa marmotta.

Nella prima delle due sezioni che seguono verrà illustrata la variazione della forma mandibolare nella marmotta dal ventre giallo (dati non pubblicati), mentre nella seconda

verrà effettuato un confronto delle mandibole degli adulti di tutte le specie di *Marmota* (dati non pubblicati). Una descrizione metodologica precederà l'esposizione dei risultati della ricerca. Per rendere più scorrevole la lettura, cercherò di tradurre in termini qualitativi metodi e risultati dell'analisi morfometrica, mantenendomi, comunque, il più possibile aderente alla trattazione quantitativa e suggerendo riferimenti bibliografici per un approfondimento delle tematiche discusse.

Tecnica di indagine: da Thompson a Bookstein, senza dimenticare Dürer e Galton

D'Arcy Thompson nel suo celebre libro *On growth and form* (1917) spiegò in dettaglio come la morfologia di animali, piante e microrganismi possa sovente essere descritta con modelli geometrici. Nella sua trattazione, famosissimi sono i reticoli di trasformazione (Fig. 2a). Sovrapponendo delle griglie alle immagini di un cranio di primate, Thompson illustrava mediante la deformazione delle maglie del reticolo le modificazioni morfologiche che 'trasformano un cranio umano in quello di uno scimpanzé' (Fig. 2a₁): il neurocranio si riduce, la mascella si fa più prominente e la mandibola si irrobustisce ed ingrossa. La descrizione dei cambiamenti di forma tramite reticoli di deformazione è elegante, intuitiva ed efficace nel portare alla luce le aree di marcato rimodellamento morfologico. Ma questa tecnica affascinante, che prende spunto dai lavori di artisti, come Dürer (1471-1528), o scienziati, come Galton (1822-1911), che se ne erano serviti per analizzare la fisionomia umana, era approssimativa e incapace di quantificare le differenze osservate. Questa è la ragione per cui i reticoli di trasformazione sono rimasti inutilizzati fino all'ultimo decennio del ventesimo secolo.

Nel 1991, Fred Bookstein pubblica *Morphometric tools for landmark data* e, sulla strada tracciata in studi svolti negli anni '80, delinea i metodi che permettono di realizzare un'analisi quantitativa della forma geometrica di un organismo (o dei suoi organi). I reticoli di trasformazione di Thompson, grazie ad un algoritmo preso a prestito dall'ingegneria meccanica, divengono un potente strumento di analisi quantitativa della forma. Le idee rivoluzionarie di Bookstein e di altri scienziati fondano un nuovo ramo delle scienze morfologiche, la *morfometria geometrica* (Rohlf & Marcus, 1993). Il fascino visivo degli studi della geometria della forma e la loro efficacia nell'individuare i cambiamenti morfologici durante lo sviluppo di un organismo, nei confronti interspecifici ed anche nelle patologie umane hanno portato alla rapida diffusione di questo metodo in svariati settori delle scienze biologiche.

La morfometria geometrica è stata, dunque, una scelta quasi obbligata per studiare l'evoluzione morfologica della mandibola nel genere *Marmota*.

Ma come si realizza (in breve) uno studio di morfometria geometrica?

Il primissimo passo, dopo il reperimento del campione da analizzare, è l'individuazione di punti di riferimento (*landmark*) topograficamente corrispondenti sulle mandibole. L'insieme delle coordinate cartesiane dei punti scelti servirà a schematizzare la forma della mandibola così che dal campione di mandibole reali si otterrà un equivalente campione di mandibole 'stilizzate'. L'emimandibola delle marmotte è un osso molto appiattito (quasi sempre inferiore al centimetro di spessore) e questo ne permette lo studio in due dimensioni. In pratica, anziché immagazzinare l'informazione delle coordinate tridimensionali dell'oggetto studiato, le emimandibole vengono fotografate in condizioni

standardizzate, le foto sono digitalizzate e i landmark sono rilevati sulle immagini computerizzate (si può adoperare il programma TpsDig che appartiene a una serie di applicazioni per la morfometria geometrica ideate da Rohlf, 2001). La scelta dei landmark è, ovviamente, fondamentale per la realizzazione di una ricerca accurata; i landmark selezionati dovranno essere facili da individuare, localizzabili con esattezza e corrispondenti (si parla di omologia topografica) sugli esemplari confrontati. Per la mandibola delle marmotte, le estremità dei processi, il forame mentale e gli alveoli dei denti si rivelano landmark adeguati (Fig. 3a; si consulti la Figura 3b per la definizione delle regioni anatomiche della mandibola).

Una volta che su tutti gli esemplari (o meglio sulle loro foto) siano stati digitalizzati i punti di riferimento, le mandibole delle marmotte sono descritte dalla matrice di coordinate x , y dei rispettivi landmark. Prima di procedere al confronto morfologico, è necessario standardizzare le dimensioni e riallineare le mandibole in modo da minimizzare le differenze tra le configurazioni di landmark dovute al posizionamento degli esemplari durante il processo di acquisizione dei dati. In estrema sintesi (Fig. 4): a) le configurazioni dei landmark di ogni esemplare sono ridimensionate in modo che tutte abbiano taglia unitaria (più rigorosamente, *centroid size*, una misura delle distanze complessive dei landmark dal baricentro della configurazione, uguale ad uno); b) le mandibole stilizzate sono traslate in modo che il baricentro coincida per tutte e, quindi, ruotate in modo da minimizzare la distanza complessiva dei landmark di ogni mandibola dai corrispondenti landmark della mandibola media dell'intero campione (procedimento chiamato *generalized Procrustes allignement* o GPA). Come risultato delle operazioni descritte nei punti a) e b), la pura forma (*shape*) delle mandibole è stata separata dalla loro taglia (*size*). Dopo il GPA le configurazioni delle mandibole si vengono a trovare in uno spazio geometrico curvo, dunque non euclideo. Poiché la maggior parte delle analisi statistiche che permettono di confrontare la forma degli esemplari sono eseguite in uno spazio euclideo, è necessario riportare gli esemplari in tale spazio mediante un'approssimazione (proiezione nello spazio tangente allo spazio della forma) che si è dimostrata trascurabile in tutti gli studi finora realizzati (Marcus *et al.*, 2000).

Se il punto di partenza dell'analisi geometrica della forma era visuale (le foto delle mandibole e la digitalizzazione dei landmark), lo è anche quello di arrivo: le mandibole stilizzate, di dimensione standard e riallineate, sono raffigurate in modo da evidenziare le differenze morfologiche con reticoli di deformazione. Mediante un algoritmo adoperato in meccanica per descrivere deformazioni di sottili fogli metallici (*thin plate spline* o TPS) ed eseguendo delle operazioni matriciali, si costruiscono delle combinazioni lineari delle coordinate dei landmark (semplificando, si può dire che gli assi del sistema di riferimento sono ruotati opportunamente, lasciando immutate le posizioni relative dei punti nello spazio). Le nuove variabili prendono il nome di variabili della forma e consentono la realizzazione di reticoli di deformazione che illustrano visivamente il cambiamento di forma tra la media del campione ed uno, o l'altro, degli esemplari studiati. In Figura 2b, per analogia con il lavoro di Thompson (1917), è rappresentata la 'trasformazione' di un cranio umano in quello di uno scimpanzé; sarebbe, però, più corretto mostrare la deformazione del cranio medio, tra uomo e scimpanzé, nell'uno o l'altro dei due primati.

Le variabili della forma, prodotte dal TPS, si possono suddividere in due tipi: la componente uniforme (o affine) descrive cambiamenti di forma omogenei su tutta la superficie della mandibola (le maglie del reticolo restano parallele, come accade negli stiramenti o compressioni della griglia di deformazione); la componente non uniforme (*partial warps*) rappresenta, invece, tutti le modificazioni morfologiche locali, ovvero

quelle che deformano in modo differente le diverse regioni del reticolo. Componente uniforme e non uniforme possono essere studiate separatamente oppure unite in un'unica matrice che definisce il cambiamento complessivo della forma nel campione analizzato.

La matrice numerica delle variabili della forma viene adoperata per la verifica statistica delle differenze morfologiche tra gli esemplari e può essere analizzata con le stesse tecniche utilizzate in morfometria tradizionale (analisi della varianza e discriminante, analisi delle componenti principali, *cluster analysis* ecc.). Per descrizioni e approfondimenti delle metodologie statistiche, sarebbe utile la consultazione dei manuali di Manly (1994), Fabbri (1997), Hair *et al.* (1998), Moore & McCabe (1998), ma anche gli *help* dei programmi Statistica (1993) e NTSYS (Rohlf, 1997), che, insieme con SPSS (1999), sono stati adoperati per la maggior parte delle analisi. Preziose indicazioni sulle applicazioni statistiche nella sistematica sono riportate anche nella *review* di Marcus (1990) sulla morfometria tradizionale.

Gli studi teorici ed applicativi di morfometria geometrica sono numerosissimi e in crescente aumento, spesso con innovazioni e revisioni dei risultati ottenuti in passato. Il sito internet <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> è la fonte più completa e aggiornata non solo per il *software* morfometrico ma anche per la bibliografia. Tra gli svariati articoli sull'argomento, descrizioni introduttive sulle modalità di realizzazione di uno studio di morfometria geometrica si possono trovare in Rohlf & Marcus (1993), Bookstein (2000), O'Higgins (2000) e, con maggior dettaglio, in Bookstein (1996), Rohlf *et al.* (1996) e Rohlf (1998a). Infine, per una rigorosa descrizione matematica del metodo, il testo di riferimento rimane il libro di Bookstein (1991), anche se non mancano manuali più recenti come quello di Dryden & Mardia (1998).

Quali specie studiare e dove trovarle

Tra le ragioni che potrebbero aver scoraggiato morfologi e teriologi dall'intraprendere un'analisi comparativa della forma ossea delle marmotte, la difficoltà di reperire esemplari di tutte le specie ha verosimilmente avuto la sua parte. Specie che vivono in areali circoscritti (come la marmotta di Vancouver e la marmotta olimpica) o in regioni remote (come la marmotta dell'Alaska e la marmotta di Menzbier) sono assenti o poco numerose anche nelle più grandi collezioni osteologiche del mondo, ossia quelle dei Musei di Storia Naturale di Washington e Londra. La collaborazione del Museo di Zoologia dei Vertebrati di Berkeley, che ha prestato i suoi preziosissimi crani di marmotta di Vancouver, è stata, perciò, essenziale per riuscire a includere nell'analisi anche questa specie, prossima all'estinzione. Una settimana al Museo Zoologico di San Pietroburgo mi ha, poi, consentito di raccogliere dati sulla marmotta di Menzbier e di incrementare il numero di esemplari dei campioni delle marmotte asiatiche. Infine, di grande aiuto è stata la possibilità di disporre della collezione privata di crani di marmotta alpina di Dino Scaravelli, probabilmente la più grande del genere in Italia, senza dimenticare alcuni crani fotografati al Museo di Storia Naturale di Milano o ricevuti in prestito dal Parco Nazionale del Gran Paradiso e da Luigi Sala del Dipartimento di Biologia Animale dell'Università di Modena e Reggio Emilia.

Il campione complessivo comprende più di 500 mandibole. Di questi, 72 esemplari di *Marmota flaviventris*, di tutte le età, sono stati adoperati per studiare la variazione della mandibole durante la crescita post-natale, mentre 388 adulti di tutte le specie viventi di marmotte hanno formato il campione per la comparazione interspecifica. Cinquantatré mandibole di altri generi di sciuridi (cani delle praterie e citelli, appartenenti alla stessa tribù delle marmotte, i marmotini, *chipmunk*, della tribù tamiini, e lo scoiattolo comune, della

tribù sciurini) sono state incluse nell'analisi come termine di confronto ('*outgroup*'). In Tabella 1 sono riportate le dimensioni campionarie di ogni specie (a *M. flaviventris* si aggiungano i 10 esemplari subadulti, adoperati solo nello studio intraspecifico), il nome latino e quello comune delle specie analizzate nonché l'età di raggiungimento della maturità sessuale.

Fotografia delle mandibole

Le emimandibole sinistre sono state fotografate 'in pianta', con un obiettivo per macrofotografia (180 mm APO MACRO), mantenendo il rapporto di riproduzione fotografica costante (distanza focale 1 m) così da preservare l'informazione sulla taglia. Le condizioni di fotografia sono state mantenute immutate per tutti gli esemplari grazie all'utilizzo di uno stativo repro portatile, con relativa illuminazione. La pellicola negativa (35 mm BN 50 ISO) è stata successivamente sviluppata e scansionata ad alta risoluzione (480 dpi, ingrandimento 210%).

Stima dell'età degli esemplari

Per stimare l'età delle marmotte dal ventre giallo è stata misurata la distanza tra paraconide e protoconide del premolare inferiore sinistro ed utilizzata la relazione lineare tra usura dentaria ed età descritta da Van Vuren & Salsbury (1992), che consente di individuare 5 classi d'età (dopo il quarto anno di vita viene meno la linearità della correlazione e, dunque, l'ultima classe d'età comprende individui anziani di quattro o più anni). I risultati di questo procedimento sono illustrati nella Tabella 2.

Per tutte le altre specie di marmotte non esiste un metodo, non invasivo, di stima dell'età. L'eterogeneità dei campioni di ciascuna specie è stata ridotta mediante un criterio di classificazione che determina due gruppi d'età, seppur grossolanamente, ossia presunti subadulti e adulti. Il metodo combina l'informazione su forma e taglia della mandibola (variabili ragionevolmente correlate con l'età, come si dimostrerà in *M. flaviventris*) con l'usura del premolare. Nella marmotta dal ventre giallo, dove l'età degli animali può essere stimata con la retta di regressione sopra citata ed è, perciò, possibile verificare la correttezza della classificazione 'subadulti/adulti', l'analisi statistica delle informazioni morfologiche mandibolari e di usura dentaria consente di ottenere un campione di presunti adulti in cui non sono mai presenti più del 5% di subadulti (il metodo prevede una cluster analysis della forma, seguita dalla regressione logistica dei due gruppi, evidenziati dal dendrogramma, sulla taglia mandibolare e sulla distanza tra paraconide e protoconide del premolare). L'efficienza di questa tecnica nel riconoscere e 'rimuovere' gli esemplari giovanili è confermata in sottocampioni casuali della marmotta dal ventre giallo, che simulano le ridotte dimensioni campionarie di alcune delle altre specie di *Marmota*. Che gli adulti siano identificati con discreta approssimazione è corroborato anche dal fatto che pressoché tutti gli esemplari classificati come sessualmente maturi hanno molari e premolari completamente emersi. Nelle specie in cui la maturità sessuale viene raggiunta tardivamente (3 o 4 anno di età), è, comunque, probabile che animali di due o tre anni possano erroneamente esser attribuiti al gruppo degli adulti, ma è, d'altra parte, verosimile che morfologicamente siano più simili agli adulti che agli *juvenile* (primo anno di vita) e agli *yearling* (secondo anno d'età). La generale omogeneità della forma mandibolare riscontrata nei presunti adulti di ogni specie, e la rimozione di possibili esemplari anomali (*outlier*), contribuiscono a far ritenere valido il sistema impiegato per la discriminazione degli adulti.

VARIAZIONE INTRASPECIFICA DELLA MANDIBOLA: CRESCITA E DIMORFISMO SESSUALE NELLA MARMOTTA DAL VENTRE GIALLO

Domande....

Comprendere, con un certo approfondimento, le modalità con cui la mandibola varia durante la crescita e tra i sessi nella marmotta dal ventre giallo è utilissimo in previsione di un più ampio confronto interspecifico. Ma anche a prescindere da ciò, vi sono molteplici ragioni di interesse nello studio della morfologia mandibolare di *M. flaviventris*.

Ecologia ed etologia della marmotta dal ventre giallo sono state investigate da numerosissimi studi. Kenneth Armitage, il maggior esperto mondiale di marmotte, ha dedicato quarant'anni di attività scientifica allo studio della marmotta dal ventre giallo (si vedano, tra gli altri, gli articoli di Armitage & Johns, 1982, Armitage 1997a, 2000, Blumstein & Armitage, 1998, 1999, Armitage & Schwartz, 2000, e la relativa bibliografia). *Marmota flaviventris* riveste un ruolo chiave nella comprensione dell'evoluzione delle società di marmotte poiché la complessità sociale sembra variare ampiamente tra colonie situate ad altitudine differente (la marmotta dal ventre giallo vive nelle praterie delle Montagne Rocciose dalla zona collinare fino a quasi 4000 m slm). Secondo Barash (1974, 1989) il grado di socialità di *M. flaviventris* aumenta con la quota delle colonie e Blumstein & Armitage (1999) hanno rilevato che, per quanto di solito gli adulti di questa specie ibernino da soli, le cure alloparentali, come la termoregolazione sociale, sono più comuni nelle popolazioni di alta quota. La variazione intraspecifica della socialità in funzione dell'altitudine, che, con la latitudine, determina la lunghezza della stagione attiva, è stata finora rilevata solo nella marmotta dal ventre giallo e rappresenta un dato a favore dell'ipotesi che l'asprezza ambientale sia stata uno dei principali 'motori' per l'evoluzione della socialità negli antenati delle marmotte (Barash, 1974, 1989; Armitage, 2000). Le ricerche sociobiologiche sono state integrate da studi più spiccatamente ecologici, alcuni dei quali hanno indagato la variazione stagionale del peso di *M. flaviventris* e le preferenze alimentari di questa specie (Armitage *et al.*, 1976; Armitage, 1979, 1994, 1997b; Carey, 1985, Frase & Armitage, 1989). Scarsissimi sono stati, invece, gli studi morfologici (Poole, dati non pubblicati) e i caratteri craniometrici sono serviti più che altro per le descrizioni tassonomiche (Howell, 1915; Frase & Hoffmann, 1980; Hall, 1981).

Le marmotte dal ventre giallo vivono in colonie in cui, in genere, un maschio difende un territorio al cui interno si trovano uno o più harem di femmine. In ciascun harem, formato da femmine per lo più imparentate, solo la dominante si riproduce; il comportamento delle femmine è amichevole tra i membri dello stesso harem, neutro nei confronti dei maschi ed ostile verso gli altri harem. Il maschio difende vigorosamente il suo territorio dagli altri maschi e mostra comportamenti ostili anche nei confronti dei suoi giovani figli; quest'ultimi lasciano la tana parentale a un anno di età, mentre le femmine spesso vi rimangono a lungo (matrilinee). La maturità sessuale è raggiunta a due anni. La dieta consiste principalmente di graminacee e dicotiledoni, di cui, spesso, vengono mangiati solo i fiori, e, dopo lo svezzamento, non varia apprezzabilmente con l'età.

Prima di enunciare gli obiettivi della ricerca, vengono richiamate in estrema sintesi le nozioni introduttive sulla biologia di *M. flaviventris*: i maschi e le femmine hanno ruoli sociali differenti; la dieta non cambia durante la crescita ma si modifica il comportamento

individuale (dispersione degli yearling, inizio attività riproduttiva e cure parentali, territorialità); si sa pochissimo di come vari la morfologia in funzione dell'età o del sesso. Partendo da queste premesse, ecco gli interrogativi cui lo studio morfologico della mandibola cercherà di dare risposta:

1) Quali sono i cambiamenti della forma mandibolare, ammesso che ve ne siano, durante l'accrescimento post-natale delle marmotte dal ventre giallo?

2) I maschi e le femmine sono caratterizzati dai medesimi modelli di modificazione della mandibola nonostante la differente ecologia comportamentale?

3) La morfometria geometrica fornisce indizi utili ad identificare importanti fattori di rimodellamento della mandibola di *M. flaviventris*? In particolare, allometria ed azione epigenetica dei muscoli della masticazione contribuiscono a plasmare la morfologia della mandibola? E, poi, la dieta influenza la forma della mandibola? A proposito di quest'ultimo quesito, si ricorda che variazioni nella dieta degli scoiattoli arboricoli sono talora correlabili con modificazioni morfologiche a carico dell'apparato masticatore: gli scoiattoli del Vecchio Mondo che si nutrono prevalentemente di frutti duri hanno un morso degli incisivi più potente di quello di specie che mangiano anche frutti morbidi (Thorington & Darrow, 1996), mentre la dieta non sembra influire sulla morfologia dei muscoli della masticazione negli scoiattoli del Nuovo Mondo (Ball & Roth, 1995). Cosa accade, allora, nella marmotta dal ventre giallo, in cui tanto i giovani quanto gli adulti mangiano le stesse piante?

.... E risposte

L'analisi della varianza della forma e della taglia rispetto al sesso e all'età permette la verifica statistica dell'entità della variazione morfologica nel campione di mandibole di *M. flaviventris*. Le differenze tra le cinque classi d'età sono cospicue sia per la dimensione della mandibola (com'era d'attendersi) sia per la forma (e pertanto è evidente che la mandibola si modifica durante la crescita). Al contrario, il dimorfismo sessuale è minimo e scompare del tutto se si rimuove la frazione di variazione morfologica tra i sessi che è spiegata dalle diverse dimensioni di maschi e femmine (analisi della covarianza, con la taglia della mandibola come covariante). Ancor più interessante è che, eliminata la percentuale di variazione della forma mandibolare che dipende dall'aumento della taglia durante la crescita, anche le differenze morfologiche tra le classi d'età non sono più apprezzabili (con l'eccezione della componente uniforme che descrive un accorciamento relativo della mandibola ed un concomitante allungamento in direzione dorso-ventrale negli esemplari di età crescente).

Le dimensioni della mandibola sembrano, dunque, contribuire profondamente nel produrre il cambiamento di forma durante la crescita. Se l'allometria, ossia l'accrescimento differenziale delle varie regioni della mandibola all'aumentare della taglia, ha un ruolo importante nel modellare quest'osso, ci si può aspettare che dimensione e forma siano correlate. E ciò è quanto effettivamente si osserva. La regressione lineare delle variabili della forma sul logaritmo della taglia mandibolare è infatti altamente significativa e spiega più del 30% del cambiamento morfologico prodotto durante l'accrescimento post-natale.

Ma quali sono le significative modificazioni morfologiche della mandibola prodotte dall'accrescimento? I reticoli di deformazione ci vengono in aiuto per individuare e descrivere le aree di spiccato rimodellamento della forma (Fig. 5). Prima, però, una doverosa riflessione su un'impresione semantica frequente nelle descrizioni delle griglie di deformazione. Nel rappresentare la trasformazione della forma A nella forma B mediante reticoli di deformazione, non bisognerebbe parlare di landmark che si spostano dalla

posizione che avevano nella forma di riferimento A a quella occupata in B. I landmark non cambiano di posizione, è lo spazio compreso tra di essi che si modifica allungandosi, comprimendosi, curvandosi e così via (Bookstein, 1996). Per brevità, si seguirà tuttavia a fare uso della terminologia inesatta degli 'spostamenti dei landmark' nelle trasformazioni della forma. Si consideri implicito il riferimento alla descrizione, corretta, del cambiamento di forma come deformazione delle regioni delimitate dai landmark. Chiusa questa digressione, ritorno a illustrare la morfologia delle mandibole di *M. flaviventris*. Ho già accennato al relativo accorciamento longitudinale e allungamento dorso-ventrale della mandibola negli adulti; questi cambiamenti di forma interessano in modo omogeneo l'intera mandibola e producono una struttura ossea più robusta, adatta alle maggiori sollecitazioni che accompagnano l'aumento della massa corporea. Ulteriori evidenti variazioni morfologiche durante l'accrescimento sono, invece, localizzabili in aree specifiche della mandibola. Il processo angolare si allunga posteriormente e verso il basso, mentre il processo coronoide si solleva e si spinge in avanti; come conseguenza, aumenta la superficie di inserzione di importanti muscoli della masticazione come il massetere anteriore profondo e il massetere superficiale (Fig. 3c). Infine, nella regione dell'alveolo dell'incisivo il diastema si fa più concavo, grazie anche al sollevamento della fila dei molari, e la sinfisi mandibolare diviene più ampia.

Le aree in corrispondenza delle inserzioni dei muscoli e degli alveoli dei denti sono quelle maggiormente interessate dal cambiamento morfologico durante la crescita di *M. flaviventris*. Atchley *et al.* (1992) considerano la regolazione dei processi di proliferazione cellulare delle condensazioni mesenchimatiche in corrispondenza dei molari e dell'incisivo, durante l'embriogenesi, e l'azione morfogenetica determinata dall'accrescimento dei denti due importanti fattori causali nelle modificazioni di forma a carico della porzione anteriore del ramo della mandibola; l'ipertrofia muscolare, d'altro canto, può essere anch'essa un fattore causale, ereditabile ma epigenetico, che contribuisce a rimodellare la mandibola dei roditori. La terza area di rilevante significato embriologico della mandibola, ossia il ramo, sembra meno coinvolta nei processi di modificazione morfologica di *M. flaviventris*. La presenza di un solo landmark 'affidabile' che descriva questa regione anatomica induce, però, cautela nell'interpretazione dei relativi cambiamenti di forma.

Dunque, le mandibole delle marmotte dal ventre giallo sono più robuste e con muscoli più efficienti negli adulti, benché la dieta non vari con l'età. Per di più, la persistente significatività delle differenze morfologiche omogenee (uniformi) tra le classi d'età, anche quando sia stato rimosso l'effetto dell'aumento di taglia (vedere l'analisi della covarianza descritta sopra), indica che l'irrobustimento della mandibola è più che proporzionale all'incremento dimensionale. La spiegazione adattativa, se di adattamento si tratta, di questo ragguardevole potenziamento strutturale va, forse, cercata nell'emergere di nuovi moduli comportamentali al raggiungimento della maturità sessuale. Prima di indagare le possibili conseguenze del 'divenire adulti' sull'uso della mandibola, concluderò il discorso sul rapporto dieta-mandibola con un osservazione che vuole, più che altro, suggerire future direzioni di ricerca. Quando i piccoli, dopo uno svezzamento di circa 30-40 giorni, escono dalla tana, iniziano a nutrirsi degli stessi fiori e piante che mangeranno da adulti. Tuttavia, almeno per tutto il periodo di svezzamento, le marmotte neonate vengono allattate. La forma slanciata della mandibola degli juvenili, con i processi angolare e coronoide accorciati e, dunque, con un ridotto 'ingombro' nella regione posteriore, potrebbe facilitare l'apertura della bocca per permettere un allattamento più efficace (Emerson & Bramble, 1993). Se la misurazione dell'angolo di apertura della mandibola, rispetto alla

scatola cranica, confermasse che il ridotto sviluppo dei processi angolare e coronoide consente di aumentare tale angolo, la forma della mandibola degli juveniles sarebbe in parte spiegabile come conseguenza di un adattamento al tipo di dieta delle prime settimane di vita.

Ma, come detto, la mandibola non serve solo per alimentarsi. Le marmotte adoperano il morso dei poderosi incisivi come un'arma nelle interazioni agonistiche con i conspecifici e nella difesa dai predatori. Il principale proiettore della mandibola è il massetere superficiale, che coopera col massetere anteriore profondo nel produrre il morso degli incisivi. Il rapporto tra il braccio di leva dei masseteri e la leva di carico nel morso (Fig. 3a) dà una stima dell'efficienza meccanica dei muscoli nel protrarre la mandibola: maggiore è il rapporto, migliore è l'efficienza meccanica. Mentre per il massetere anteriore profondo il rapporto tra le leve non varia apprezzabilmente tra le classi d'età, il massetere superficiale accresce la propria efficienza in modo più che proporzionale alle differenze di taglia delle mandibole. Anche la lunghezza della sinfisi mandibolare (Fig. 3a), ossia il punto di applicazione della forza nel morso degli incisivi, si accresce significativamente alla maturità sessuale. Allora, davvero, gli adulti hanno morsi più efficienti dei giovani e l'aumento è tale da far supporre l'acquisizione di una nuova funzione (o il suo miglioramento) alla maturità sessuale. Secondo Armitage (comunicazione personale) un morso più potente e una mandibola più robusta nelle marmotte adulte sono modificazioni morfologiche correlabili ai conflitti tra gli individui sessualmente maturi.

Possiamo, a questo punto, dare una risposta ai tre interrogativi che hanno chiuso il precedente paragrafo.

1) La mandibola della marmotta dal ventre giallo va incontro a considerevoli modificazioni durante la crescita post-natale. Diviene più compatta e robusta e i cambiamenti della forma riguardano soprattutto i processi angolare e coronoide e le regioni dell'osso contigue agli alveoli dei denti.

2) I maschi hanno mandibole più grandi delle femmine, ma la divergenza morfologica tra i sessi è minima e i processi di modificazione della forma durante la crescita seguono in larga misura un comune modello allometrico. Le differenze sociobiologiche tra i sessi di *M. flaviventris* non sembrano comportare importanti differenze della forma mandibolare e il dimorfismo, che interessa quasi esclusivamente la taglia, è in rapporto con la spiccata competizione sessuale tra i maschi per assicurarsi i territori abitati da harem di femmine.

3) La terza domanda racchiudeva una parziale anticipazione della sua risposta. La crescita allometrica modella la mandibola delle marmotte dal ventre giallo e, verosimilmente, quella della maggior parte delle specie del genere (risultati non presentati). Molecole regolatrici, i morfogeni, che stabiliscono le direzioni e la velocità di proliferazione cellulare (Lawrence, 2001), sono i probabili protagonisti del controllo differenziale della crescita allo scopo di modificare la forma in funzione della taglia. Ma l'allometria non spiega da sola la variazione morfologica della mandibola di *M. flaviventris*. L'ampliamento delle superfici di inserzione dei muscoli, specialmente dei masseteri che proiettano la mandibola, li candida come importanti fattori epigenetici nel plasmare la morfologia di quest'osso. Tra le variabili ecologiche che possono influenzare lo sviluppo della mandibola e offrire interpretazioni adattative dei cambiamenti di forma, vi sono dieta e comportamento agonistico. Le abitudini alimentari potrebbero contribuire a spiegare la morfologia mandibolare negli juveniles, che sono allattati nelle prime settimane di vita, mentre i conflitti tra marmotte dovrebbero avere maggior peso dopo la maturità sessuale. In effetti, l'irrobustimento della mandibola e il potenziamento del morso degli incisivi negli adulti

sono solo in parte spiegabili come un adeguamento all'aumento di taglia corporea. Verosimile è che questi cambiamenti siano funzionali alla crescente importanza della mandibola come arma di difesa/offesa nei conflitti degli adulti: le femmine in grado di difendere se stesse e la propria prole dai predatori e dai tentativi di infanticidio da parte di conspecifici (Armitage & Johns, 1982; Brody & Melcher, 1985; Armitage, 1986; Barash, 1989) e i maschi capaci di conquistare e mantenere il possesso di un territorio avranno maggiori probabilità di riprodursi con successo e, dunque, di trasmettere i propri geni alle generazioni successive.

Chiusa la discussione sulla mandibola di *M. flaviventris*, e acquisita qualche nozione in più sui modelli di variazione della forma scheletrica nelle marmotte, è possibile proseguire con i confronti interspecifici della morfologia mandibolare di *Marmota*.

EVOLUZIONE MORFOLOGICA E FILOGENESI DI *MARMOTA*: COSA 'DICONO' LE MANDIBOLE DEGLI ADULTI

Morfologia *versus* DNA' e 'congruenza *versus* convergenza

Nel trattare l'evoluzione morfologica della mandibola di *Marmota* comincerò subito a presentare e discutere i risultati dello studio. La lunga introduzione sulla biologia delle marmotte fornisce lo sfondo culturale per la comparazione interspecifica delle mandibole. Prima di iniziare l'esposizione della ricerca desidero, tuttavia, richiamare gli interrogativi che l'hanno ispirata:

1) Morfologia e DNA vanno d'accordo? Ossia, la forma della mandibola suggerisce raggruppamenti fenetici congruenti con la filogenesi molecolare (Steppan *et al.*, 1999)? O, ancora, in parole più semplici, se la specie A e la specie B hanno mandibole più simili tra loro che con una terza specie C, è perché A e B sono più strettamente imparentate che con C?

2) E in parallelo con la precedente domanda: la mandibola delle marmotte è una struttura propensa alla convergenza, come sembra comune negli sciuridi (Hafner, 1984; Roth, 1996, Velhagen & Roth, 1997), così che dimensioni o ecologia simili sono più importanti nel determinare la forma della mandibola rispetto alla vicinanza filogenetica?

Una risposta positiva al primo interrogativo, e negativa al secondo, suggerirebbe la necessità di approfondire l'indagine, coinvolgendo un maggior numero di sciuridi, per comprendere se modelli di evoluzione morfologica differenti caratterizzino taxa diversi (ad esempio, gli scoiattoli terricoli opposti a quelli arboricoli) o se, come proposto da alcuni studiosi (Swiderski & Jansa, 1999), non sia la maggior efficacia della morfometria geometrica a permettere di cogliere il segnale filogenetico della forma ossea degli sciuridi.

Ma, prima di provare a dare delle risposte alle due domande ispiratrici di questa ricerca, bisogna accertare l'eventuale presenza di dimorfismo sessuale nella mandibola delle marmotte adulte. Due le ragioni per iniziare con l'analisi della variazione morfologica tra i sessi in *Marmota*: innanzitutto, la verifica del modello emerso in *M. flaviventris*, con i maschi più grandi delle femmine ma con differenze di forma della mandibola trascurabili; e poi, la necessità di decidere se nel confronto interspecifico le differenze tra maschi e femmine siano trascurabili rispetto a quelle tra esemplari di specie diverse e, dunque, sia possibile lavorare con un unico campione che includa individui di entrambi i sessi.

Le analisi della varianza della taglia e delle variabili morfologiche rispetto al sesso e alla specie di appartenenza indicano che il dimorfismo sessuale è significativo, ma le

differenze tra le specie sono maggiori di quelle tra i sessi in ciascuna specie (interazione sesso $\times$ specie non significativa). I maschi hanno sempre mandibole più grandi di quelle femminili. Questo dato è congruente con l'osservazione di Barash (1989) sulla maggiore taglia corporea maschile in tutte le specie di *Marmota* ed è spiegabile, come in *M. flaviventris*, con la forte competizione sessuale per le femmine. Il dimorfismo della forma mandibolare, seppur presente, è modesto e riguarda, in realtà, un numero limitato di specie, come suggerito anche dall'analisi delle trasformate canoniche (CVA) eseguita sui gruppi di specie separati in base al sesso. La CVA permette di confrontare l'entità delle differenze tra coppie di gruppi (distanze quadratiche di Mahalanobis) e proprio questo test indica che, mentre le differenze morfologiche tra le specie sono pressoché sempre significative, solo *M. caligata* e *M. sibirica* rivelano un apprezzabile dimorfismo sessuale. Un'ulteriore conferma, viene, infine, dalle analisi della varianza della forma eseguite una specie alla volta: *M. caligata* è l'unica marmotta con un marcato dimorfismo sessuale, sebbene in altre quattro specie si riscontrino leggere differenze tra i sessi. Ed, in effetti, è sufficiente escludere *M. caligata*, *M. sibirica* e *M. vancouverensis* dall'analisi della varianza della forma (sesso $\times$ specie) nel genere *Marmota*, perché solo la divergenza morfologica interspecifica resti significativa. Ho, perciò, deciso di trascurare il dimorfismo sessuale, che si è dimostrato di minore entità rispetto alla diversità interspecifica della forma mandibolare. Adoperando, dunque, sia esemplari maschili che femminili, ho calcolato per ogni specie la mandibola media e mi sono servito delle forme medie per ricostruire le relazioni di similarità morfologica tra le marmotte. Con quali risultati?

In Figura 6 viene confrontato il gene tree del citocromo b di *Marmota* (Steppan *et al.*, 1999) con il dendrogramma delle mandibole medie (ottenuto mediante una cluster analysis UPGMA della matrice delle distanze di Procuste, che misurano le differenze tra le mandibole calcolate nello spazio della forma). La congruenza tra i due alberi è modesta se si guardano i rami terminali, ma un'osservazione più attenta rivela interessanti somiglianze. Le marmotte del sottogenere *Marmota* hanno mandibole abbastanza simili, specialmente all'interno del gruppo di specie paleartiche di cui fa parte la marmotta alpina, caratterizzato dai processi coronoide e angolare 'piegati' verso l'interno (Fig. 7a). Le marmotte di questo sottogenere sono, inoltre, dotate tutte di un numero diploide di 38 cromosomi (Barash, 1989; Kruckenhauser *et al.*, 1999), ad eccezione di *M. camtschatica* ($2n = 40$) e *M. broweri* ($2n = 36$). E non è probabilmente un caso che la marmotta dell'Alaska (*M. broweri*), che ha una posizione tassonomica lungamente dibattuta e risulta basale al sottogenere *Marmota* nel cladogramma molecolare, sia quella con la mandibola più dissimile del suo gruppo. *Marmota broweri* si distingue non solo per l'insolita morfologia del processo angolare, che si distende verso il basso e si accorcia, ma anche per il pronunciato sollevamento della fila dei molari (Fig. 7a). Se la peculiare forma della mandibola di *M. broweri* è un indizio della sua antica origine, la morfologia si affianca al dato molecolare nel rigettare l'ipotesi che *M. broweri* rappresenti una recente ricolonizzazione del Neartico da parte di una popolazione di *M. camtschatica* (Hoffmann & Nadler, 1968; Hoffmann *et al.*, 1979). Anche le due specie più importanti, per estensione dell'areale e consistenza numerica, del sottogenere *Petromarmota*, cioè *M. caligata* e *M. flaviventris*, sono simili per forma della mandibola, e questo nonostante la prima sia una delle marmotte più grandi mentre la seconda è la più piccola. Sia *M. caligata* che *M. flaviventris* hanno il processo angolare che si prolunga all'indietro, mentre il coronoide si piega in avanti e il forame mentale si sposta caudalmente. Le altre due specie di *Petromarmota*, *M. olympus* e *M. vancouverensis*, che sopravvivono in regioni circoscritte e con popolazioni piccole (o prossime all'estinzione), hanno, invece, morfologie della mandibola insolite. La deriva genetica può avere avuto un

ruolo nel modellare la forma di entrambe queste specie e, sicuramente, i colli di bottiglia attraverso i quali è passata la giovane (meno di 100.000 anni di età secondo Bryant, 1997), ma poco numerosa popolazione della marmotta di Vancouver hanno lasciato tracce visibili anche ad una prima osservazione: *M. vancouverensis* è, infatti, l'unica specie melanica di marmotta. Così, non sorprende che la marmotta di Vancouver abbia una sequenza del citocromo b quasi identica a quella di *M. caligata* (Steppan *et al.*, 1999) ma la mandibola più atipica di tutto il genere. Curioso è, invece, che la marmotta olimpica si raggruppi tra le specie del sottogenere *Marmota*, anche se, almeno nella metà ventrale della mandibola, ci sono delle somiglianze con *M. caligata* e *M. flaviventris* (in particolare il processo angolare molto allungato). A conclusione di questa descrizione dei rapporti fenetici tra le mandibole delle marmotte, è opportuno un cenno alla buona corrispondenza tra i gruppi di similarità morfologica del dendrogramma e le relazioni di contiguità tra mandibole medie nel grafico di ordinazione di Figura 7b. Questo diagramma è stato realizzato con una tecnica (*multi dimensional scaling* o MDS) che permette di raffigurare nel piano o in tre dimensioni le posizioni relative degli esemplari, minimizzando l'approssimazione che viene introdotta quando si rappresenta uno spazio multidimensionale (le 14 variabili della forma) in un ridotto numero di dimensioni. La ragione per affiancare al dendrogramma un altro tipo di descrizione dei rapporti di somiglianza tra le mandibole delle marmotte è che entrambe le tecniche comportano una perdita di informazione nel tentativo di semplificare complesse relazioni multivariate in modo da consentirne la visualizzazione. Combinandole si ottiene una descrizione fenetica più accurata. Un solo esempio: nel dendrogramma la marmotta olimpica appare, seppure debolmente, somigliante alle mandibole del cluster [*M. monax* (*M. baibacina*, *M. sibirica*)]; quando, però, si osserva il grafico di ordinazione, si nota che *M. olympus* è vicina al gruppo di mandibole del sottogenere *Marmota*, ma non contigua a [*M. monax* (*M. baibacina*, *M. sibirica*)] e, comunque, con una spiccata individualità lungo l'asse verticale.

Si inizia ad intravedere una risposta alla prima domanda, quella della congruenza tra cladogramma molecolare e fenetica della mandibola. Ma la rimanderò per presentare ancora qualche risultato e avere più 'carne al fuoco' per rispondere insieme a tutti due gli interrogativi (congruenza con la filogenesi o convergenza morfologica?).

In Figura 7a, a fianco del dendrogramma, sono disegnate le mandibole che più somigliano alla media di ciascuna specie. Le mandibole sono in scala e questo fornisce una prima idea delle dimensioni relative. Solo amplificando le differenze di taglia (le rette di Figura 7a) è, tuttavia, possibile verificare se ci siano raggruppamenti con mandibole di dimensioni simili. Se esistono gruppi siffatti, e non rispecchiano la filogenesi molecolare, si potrebbe trattare di convergenza morfologica dettata dalla comparabile taglia della mandibola. Ma, si vede subito, che non ci sono cluster di mandibole delle stesse dimensioni. E lo stesso vale (risultati non presentati) per le specie 'outgroup', di cui parlerò tra poco. La forma, dunque, non riflette le dimensioni, come accadeva negli studi di Hafner (1984), Roth (1996) e Velaghen & Roth (1997). E' anche improbabile che i raggruppamenti fenetici della mandibola siano fortemente correlati con l'ecologia delle diverse specie (ipotesi della convergenza prodotta dalla somiglianza ecologica). Un paio di esempi: *M. baibacina* e *M. flaviventris* abitano in montagna, ma anche in aree collinari a bassa quota (Barash, 1989), eppure le loro mandibole sono molto diverse; analogamente, *M. broweri*, *M. camtschatica* e *M. sibirica* vivono in praterie caratterizzate dal permafrost (Barash, 1989), ma, di nuovo, non hanno morfologie mandibolari somiglianti. Ed i cluster non sembrano rispecchiare nemmeno l'età di maturazione sessuale (Tab. 1) o il grado di socialità: *M. monax* è solitaria, mentre *M. flaviventris* ha società con gruppi di femmine imparentate e ibernazione spesso

solitaria; un gradino più in alto, nella scala di complessità sociale, si collocano *M. caligata*, *M. olympus* e *M. vanouverensis*, caratterizzate dall'ibernazione sociale e con una famiglia formata da un maschio con una o più femmine e i loro piccoli; ancora più complesse sono le società delle restanti specie, in cui le cure alloparentali sono frequenti e si possono avere adulti subordinati e poliandria.

Poco sopra è già stato anticipato il prossimo argomento di discussione, ossia cosa accade quando si considerino altri sciuridi, oltre alle marmotte, nella comparazione delle mandibole. La morfologia di quest'osso (Fig. 6) si dimostra efficace nel riconoscere i principali generi e tribù analizzati, con la sola eccezione dello 'scoiattolo di roccia' (*Spermophilus variegatus*) che, a dispetto della filogenesi ma anche delle grosse dimensioni corporee, si colloca relativamente vicino ai piccolissimi tamiini, anziché tra gli altri citelli o, almeno, all'interno dei marmotini. Più difficile è, però, un confronto accurato con la filogenesi degli sciuridi campionati. Manca, infatti, una ricostruzione consolidata dei rapporti di parentela tra i generi di questa famiglia. E', comunque, altamente improbabile la vicinanza filogenetica di sciurini e tamiini, poiché quest'ultimi sono verosimilmente prossimi ai marmotini (Hafner, 1984; Roth, comunicazione personale). La relativa somiglianza delle mandibole delle marmotte e dei citelli potrebbe essere invece una 'traccia' della supposta origine delle marmotte da una linea di *Spermophilus* (Thomas & Martin, 1993; Harrison, comunicazione personale).

È arrivato il momento di concludere e rispondere alle due domande con cui ho aperto il paragrafo. Nel farlo, partirò dal presupposto che il gene tree del citocromo b delle marmotte sia uno specchio affidabile delle relazioni filogenetiche di questo taxon.

La mandibola delle marmotte, e in generale degli sciuridi campionati, contiene un segnale filogenetico, rilevabile con tecniche geometriche di analisi della forma, a livello di categorie intermedie della gerarchia tassonomica, mentre, se si confrontano le ramificazioni terminali degli alberi, la corrispondenza viene meno. I raggruppamenti fenetici non sembrano essere il risultato di un'evoluzione convergente che tenda a produrre forme simili in specie di taglia o ecologia comparabile. L'ipotesi che le ossa degli sciuridi, e il cranio in particolare, siano propense alla convergenza morfologica a causa della forte integrazione tra le parti scheletriche (Roth, 1996) è, quindi, rigettata per la mandibola delle marmotte. Questo risultato è coerente con gli studi di Swiderski (1993) e Swiderski & Jansa (1999), rispettivamente, sulla scapola di scoiattoli arboricoli e terricoli e sul cranio dei marmotini. È, però, difficile attribuire con sicurezza all'efficacia analitica della morfometria geometrica l'aver prodotto parziali congruenze tra fenetica morfologica e filogenesi molecolari. Infatti, la mia ricerca e, in parte, quelle di Swiderski e colleghi, si sono concentrate sugli scoiattoli terricoli (i marmotini), mentre quelle di Roth (1996) e Velaghen & Roth (1997) hanno coinvolto soprattutto scoiattoli arboricoli. Non si può, perciò, escludere che modelli di evoluzione morfologica distinti caratterizzino differenti gruppi di sciuridi. Unico dato a far pesare il piatto della bilancia leggermente a favore della maggiore accuratezza delle tecniche geometriche di indagine morfologica è uno studio di Hafner (1984). Infatti, benché fossero inclusi sia marmotini che scoiattoli arboricoli, l'analisi dei caratteri scheletrici realizzata con tecniche tradizionali da questo autore ha prodotto cluster che riflettono le dimensioni corporee (specie piccole, medie o grandi) o la specializzazione ecologica dei taxa (ad esempio 'arrampicatori' o scavatori, abitanti di zone desertiche o di foreste ecc.). Dunque, almeno in questa ricerca, l'uso di metodi incapaci di cogliere la geometria della forma porta a (apparenti?) convergenze osteologiche anche negli scoiattoli terricoli e insinua il dubbio della minore efficacia descrittiva della morfometria tradizionale.

Allometrie evolutive: uno studio difficile

E le allometrie? Il ruolo dell'accrescimento differenziale nel plasmare la forma delle mandibole nelle marmotte è stato trattato nello studio sull'ontogenesi post-natale di *M. flaviventris*, mentre nulla è stato detto circa la possibilità che l'allometria evolutiva abbia contribuito a produrre la divergenza morfologica delle mandibole durante l'evoluzione dei marmotini. Occorrerebbe tuttavia sottolineare che lo studio delle allometrie evolutive è particolarmente complesso e sarà oggetto di ulteriori approfondimenti. Mi limiterò ad introdurre in questa sede il problema e a proporre un'analisi preliminare semplificata.

Innanzitutto, utilizzerò un modello lineare per descrivere l'eventuale relazione tra forma della mandibola e taglia. Subito si pone un'alternativa, lo studio può essere eseguito sull'intero campione oppure sulle forme medie di ogni specie. Nel primo caso, le specie potrebbero 'pesare' diversamente sull'esito della regressione lineare a seconda della dimensione campionaria e, così, portare a risultati artefatti. Nel secondo, si riduce drasticamente il numero di punti 'attraverso' i quali deve passare la retta e le conseguenze sono meno facilmente prevedibili. La prima strategia ha, però, almeno un vantaggio: è possibile verificare con un test delle pendenze comuni (Rohlf, 1998b) se un'unica retta sia adatta a descrivere per tutte le specie l'eventuale relazione forma-taglia o se almeno due specie siano caratterizzate da rette con diverso coefficiente angolare. Se questo test viene eseguito sul campione delle marmotte si dimostra che la pendenza della retta di regressione non è la stessa per tutte le 14 specie. Poca sorpresa, allora, se, benché la regressione della forma sulla taglia (al solito, trasformata in logaritmo) sia significativa, la relazione lineare è in grado di spiegare solo il 5% della variazione morfologica totale nel campione di mandibole. Più interessante è che, adoperando solo le forme medie e, dunque, con soli 14 punti, la regressione lineare sulla taglia mandibolare sia ancora un modello inadeguato a spiegare le differenze di forma (rende conto solo dell'8% della variazione). Ma se, a questo punto, si aggiungono le specie 'outgroup', allora la frazione di variazione della forma mandibolare spiegata da differenze di dimensioni sale inaspettatamente al 12%, per il campione intero, e addirittura al 39%, se si adoperano le mandibole medie. Cos'è successo? Le marmotte sono molto più grandi di tutti gli altri sciuridi e, di conseguenza, includendo le specie 'outgroup' si vengono ad avere due 'nuvole' di punti, una per *Marmota*, e l'altra per i restanti sciuridi. È, quasi, come avere due soli punti e, come noto, per due punti passa una sola retta!

Si può quindi provare a rendere il campione un po' più omogeneo servendosi delle forme medie e includendo nell'analisi tutte le specie 'outgroup' ma solo tre rappresentanti delle marmotte: la specie più piccola, *M. flaviventris*, la più grande, *M. himalayana*, ed una di taglia intermedia, *M. bobak*. In questo modo, si riduce il peso delle marmotte nella regressione lineare. E, in effetti, la percentuale di variazione morfologica dipendente dalla taglia mandibolare scende al 30%, ma rimane comunque altamente significativa. Se, per ridurre il numero di variabili da analizzare, dato che ora il campione è piccolo ($n = 13$), mi servo della prima componente principale (PC1) delle variabili della forma (una combinazione lineare delle medesime, in grado di riassumere il 70% della variazione morfologica totale) ed eseguo una regressione semplice di PC1 sulla taglia della mandibola, il risultato è del tutto simile (31% di variazione attribuibile a differenze di taglia).

Si può concludere che l'allometria evolutiva contribuisce a produrre le differenze osservate tra le mandibole degli sciuridi, ma altri processi (quelli che spiegano il rimanente 70% della variazione complessiva) hanno maggior importanza nel plasmare la forma di quest'osso. ... Ma è davvero questa la conclusione? Tecniche come la regressione lineare

(ma anche l'analisi della varianza, la CVA ecc.) assumono che gli esemplari confrontati siano statisticamente indipendenti (più rigorosamente, campionati indipendentemente da una distribuzione normale con la stessa media e varianza). Questa assunzione è violata nelle comparazioni interspecifiche, poiché alcune specie sono più strettamente imparentate tra loro che con altre e questo significa che la comune storia evolutiva ha introdotto una correlazione tra gli esemplari confrontati. Quando non si tenga conto di questa correlazione, i gradi di libertà utilizzati per calcolare gli intervalli di confidenza, che permettono di decidere se le differenze osservate siano o meno significative, sono sovrastimati; il numero di gradi di libertà aumentato in modo spurio restringe gli intervalli di confidenza e accresce la probabilità che i confronti diano risultati significativi. Non approfondirò il complesso problema dell'indipendenza statistica nelle comparazioni interspecifiche, rimandando a pubblicazioni sull'argomento come il lavoro di Felsenstein (1985) o il manuale di Harvey & Pagel (1991). Proverò, tuttavia, ad illustrare cosa può accadere se non si tenga conto della gerarchia tassonomica nel realizzare comparazioni interspecifiche e, in particolare, una regressione lineare. Felsenstein (1985) ha elaborato un metodo per realizzare confronti interspecifici statisticamente indipendenti quando siano noti i rapporti filogenetici tra le specie in studio. Supponendo che la filogenesi delle tre specie di marmotte *M. flaviventris*, *M. himalayana* e *M. bobak* e degli sciuridi 'outgroup' si possa esprimere come {*Sciurus* [(*Tamias*, *Eutamias*) (*Spermophilus*, *Cynomys*, *Marmota*)]} e servendomi di differenti opzioni del programma PDAP (Garland *et al.*, 1993) per stimare la lunghezza dei rami dell'albero filogenetico, si possono calcolare i confronti indipendenti di Felsenstein per la taglia e la forma (PC1) della mandibola. Se questi valori, da cui si sono rimosse le correlazioni filogenetiche, sono adoperati nella regressione lineare 'forma-taglia', la dimensione della mandibola risulta in grado di spiegare solo il 6-12% della variazione della forma ed il risultato è non significativo. Dunque, l'allometria evolutiva non è un meccanismo rilevante nel processo di divergenza morfologica della mandibola che accompagna gli eventi di speciazione negli sciuridi.

I risultati dell'analisi delle allometrie evolutive sono, come accennato, del tutto preliminari e vanno letti esclusivamente come esempio delle difficoltà che si incontrano nel realizzare un simile studio. Tra le righe, si è lasciato comprendere che il problema dell'indipendenza statistica affligge anche i test del dimorfismo sessuale di taglia e forma delle marmotte. Non disponendo per *Marmota* di una filogenesi consolidata, in cui siano note anche le lunghezze dei rami dell'albero necessarie per applicare la tecnica di Felsenstein, e seguendo la traccia di studi morfometrici analoghi (uno per tutti, Rohlf *et al.*, 1996, indicato da Rohlf (1998) come il modello per le analisi di morfometria geometrica) ho trascurato la violazione dell'assunzione di indipendenza statistica dei campioni. La grande entità delle differenze interspecifiche rispetto al modesto dimorfismo sessuale della forma mandibolare è, comunque, un buon auspicio per la validità dei risultati anche in assenza di 'correzioni' della non-indipendenza.

Conclusione e prospettive

L'analisi della geometria della forma mandibolare nelle marmotte ha prodotto contributi interessanti per la comprensione di aspetti ontogenetici, filogenetici e morfofunzionali di questo taxon. In breve:

- il dimorfismo sessuale della mandibola riguarda più che altro le maggiori dimensioni maschili ed è legato alla competizione tra i maschi per la conquista degli harem di femmine;

- l'allometria è un importante meccanismo per produrre modifiche morfologiche durante la crescita, mentre il suo ruolo nel determinare la divergenza della forma mandibolare durante l'evoluzione degli sciuridi è meno chiaro;
- i muscoli agiscono come fattore epigenetico nel modellare la mandibola e il potenziamento dei morsi nelle marmotte adulte (almeno in *M. flaviventris*) sembra in rapporto al comportamento agonistico;
- la mandibola contiene un segnale filogenetico a livelli intermedi della gerarchia tassonomica e può offrire utili indicazioni per la conferma post-cladistica di raggruppamenti filitici non consolidati, come i sottogeneri *Marmota* e *Petromarmota*, di recentissima creazione;
- la mandibola dei marmotini non dà sostegno all'ipotesi che lo scheletro degli sciuridi sia una struttura propensa all'evoluzione convergente;
- la deriva genetica (colli di bottiglia, effetto del fondatore) sembra capace di accelerare la velocità di evoluzione morfologica così da produrre forme fortemente insolite come la mandibola della marmotta di Vancouver.

Lo studio dell'evoluzione morfologica in *Marmota* ha preso piede dall'analisi di un osso relativamente semplice come la mandibola. Ora, sulla traccia di questa ricerca e con lo stimolo degli affascinanti risultati ottenuti, è necessario ampliare l'indagine. Il ruolo dell'allometria ontogenetica (quanto trovato in *M. flaviventris* vale anche in altre specie?) e l'analisi delle allometrie evolutive (significative o no?) sono aspetti che meritano approfondimenti. Ma, soprattutto, sarà interessante verificare l'analisi della mandibola con un carattere molto più complesso: il cranio. In una prima fase, si confronterà la morfologia del lato ventrale della scatola cranica e saranno indagati i modelli di co-variazione con la mandibola; in seguito, verrà analizzata anche la visione laterale e dorsale del cranio così da completare la ricerca.

Alla luce dell'inatteso 'segnale filogenetico' emerso nello studio della mandibola di *Marmota* e delle indicazioni che ha fornito sulle modalità di evoluzione morfologica negli sciuridi, l'analisi geometrica della morfologia cranica di *Marmota* si delinea come un campo di indagine particolarmente promettente. E cercare di conoscere la storia evolutiva delle marmotte ha un'importanza che va oltre gli interessi di morfologi, filogenetisti e sociobiologi, poichè la comprensione dei molteplici aspetti della biologia di un gruppo tassonomico è il presupposto fondamentale per la sua conservazione e tutela.

Ringraziamenti

Moltissime sono le persone a cui debbo riconoscenza per l'aiuto ricevuto nel corso di questo studio. Ma preferisco rimandare ai lunghi ringraziamenti della mia tesi di dottorato e limitare, qui, il mio grazie al Prof. Paolo Tongiorgi, che ha creduto nella mia capacità di portare a termine questo lavoro, più di quanto non ci credessi io stesso.

Bibliografia

- Armitage K. B., 1979 - Food selectivity by yellow-bellied marmots. *J. Mammal.*, 51: 177-178.
- Armitage K. B., 1981 - Sociality as a life history tactic of ground squirrels. *Oecologia*, 48: 36-49.
- Armitage K. B., 1986 - Marmot polygyny revisited: determinants of male and female reproductive strategies. *In*: D. I. Rubenstein & R. W. Wrangham (eds), *Ecological aspects of social evolution*. Princeton University Press, pp. 303-331.
- Armitage K. B., 1994 - Seasonal mass gain in yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *In*: III International Conference on Marmots, Abstracts. Aussois, p. 22.
- Armitage K. B., 1997a - Social dynamics of yellow-bellied marmots: strategies for evolutionary success. *In*: V. Yu. Rumiantsev, A. A. Nikol'skii & O. V. Brandler (eds), *Holarctic marmot as a factor of biodiversity*, III International Conference on Marmots, Abstracts. Cheboksary, p. 128.
- Armitage K. B., 1997b - Survivorship and the effects of supplemental food on juvenile yellow-bellied marmot growth rate. *In*: V. Yu. Rumiantsev, A. A. Nikol'skii, O. V. Brandler (eds), *Holarctic marmot as a factor of biodiversity*, III International Conference on Marmots, Abstracts. Cheboksary, p. 200.
- Armitage K. B., 1999 - Evolution of sociality in marmots. *J. Mammal.*, 80: 1-10.
- Armitage K. B., 2000 - The evolution, ecology, and systematics of marmots. *Oecol. Montana*, 9: 1-18.
- Armitage K. B., Johns D. W., 1982 - Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow-bellied marmots. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 11: 55-63.
- Armitage K. B., Schwartz O. A., 2000 - Social enhancement of fitness in yellow-bellied marmots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 97: 12149-12152.
- Armitage K. B., Downhower J. F., Svendsen G. E., 1976 - Seasonal changes in weights of marmots. *Am. Midl. Nat.*, 96: 36-51.
- Arnold W., 1990 - The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 27: 229-237.
- Arnold W., 1992 - Social evolution and obligatory group hibernation in marmots. *In*: B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi & E. Macchi (eds), *Proc. 1st International Symposium on Alpine Marmot and gen. Marmota*. Torino, pp. 41-54.
- Astua de Morales D., Hingst-Zaher E., Marcus L. F., Cerqueira R., 2000 - A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape changes in the skull of *Calomys expulsus*. *Hystrix*, 11: 115-130.
- Atchley W. R., Cowley D. E., Vogl C., McLellan T., 1992 - Evolutionary divergence, shape change, and genetic correlation structure in the rodent mandible. *Syst. Biol.*, 41: 196-221.
- Ball S. S., Roth V. L., 1995 - Jaw muscle of New World squirrels. *J. Morphol.*, 224: 265-291.
- Barash D. P., 1974 - The evolution of marmot society: a general theory. *Science*, 185: 415-420.
- Barash D. P., 1989 - *Marmots. Social behavior and ecology*. Stanford University Press, Palo Alto, California, 360 pp.
- Bibikov D. I., 1993 - Historiya i pouti rasseleniya sourkov (*Marmota*) [History and dispersal of marmots (*Marmota*)]. *In*: D. I. Bibikov, A. A. Nikolskii, V. Yu.

- Rumiantsev & V. V. Suntsov (eds), Mejdounarodnoe V Sovechtchanie po sourkam stran SNG [Proceedings of the V International Conference on marmots of the CIS-states], Gaidary, Ukraine, Moscow, pp. 5-6, 43-44. (Abstract in English).
- Blumstein D. T., Armitage K. B., 1997 - Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls. *Am. Nat.*, 150: 179-200.
- Blumstein D. T., Armitage K. B., 1998 - Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids. *Behav. Ecol.*, 9: 8-19.
- Blumstein D. T., Armitage K. B., 1999 - Cooperative breeding in marmots. *Oikos*, 84: 369-382.
- Bookstein F. L., 1991 - Morphometric tools for landmark data. Cambridge University Press, Cambridge, 435 pp.
- Bookstein F. L., 1996 - Combining the tools of geometric morphometrics. *In*: L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in morphometrics*. New York, Plenum Press, pp. 131-151.
- Bookstein F. L., 1997 - Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1: 225-243.
- Bookstein F. L., 1997 - Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, 1: 225-243.
- Bookstein F. L., 2000 - Morphometrics. *In*: {\sl Encyclopedia of Life Sciences}, Macmillan, {\tt www.els.net}.
- Brody A. K., Melcher J., 1985 - Infanticide in yellow-bellied marmots. *Anim. Behav.*, 33: 673-674.
- Bryant A. A., 1997 - Status report on species at risk in Canada: Vancouver Island marmot, *Marmota vancouverensis*. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, 29 pp.
- Carey H. V., 1985 - Nutritional ecology of yellow-bellied marmots in the White Mountains of California. *Holarct. Ecol.*, 8: 259-264.
- Cheverud J. M., Routman E. J., Irschick D. J., 1997 - Pleiotropic effects of individual gene loci on mandibular morphology. *Evolution*, 51: 2006-2016.
- Corti M., Rohlf F. J., 2001 - Chromosomal speciation and phenotypic evolution in the house mouse. *Biol. J. Linn. Soc.*, 73:99-112.
- Corti M., Marcus L. F., Hingst-Zaher E., 2000 - Introduction to symposium: geometric morphometrics in mammology. *Hystrix*, 11: 3-7.
- Corti M., Fadda C., Simson S., Nevo E., 1996 - Size and shape variation in the mandible of the fossorial rodent *Spalax ehrenbergi*. *In*: L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice (eds), *Advances in morphometrics*. New York, Plenum Press, pp. 303-320.
- Dryden I. L., Mardia K. V., 1998 - Statistical shape analysis. John Wiley, London.
- Duarte L. C., Monteiro L. R., Von Zuben F. J., Dos Reis S. F., 2000 - Variation in the mandible shape in *Thrichomys apereoides* (Mammalia: Rodentia): geometric analysis of a complex morphological structure. *Syst. Biol.*, 49: 563-578.
- Emerson S. B., Bramble D. M., 1993. Scaling, allometry and skull design. *In*: J. Hanken & B. K. Hall (eds), *The skull*. Vol. 3, Functional and evolutionary mechanisms. Chicago, The University of Chicago Press, pp. 385-421.
- Fabbris L., 1997 - Statistica multivariata: analisi esplorativa dei dati. Milano, McGraw-Hill Libri Italia, pp. 125-161, 301-353.
- Felsenstein J., 1985 - Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.*, 126:1-25.

- Frase B. A., Armitage K. B., 1989 - Yellow-bellied marmots are generalist herbivores. *Ethol. Ecol. Evol.*, 1: 353-366.
- Frase B. A., Hoffmann R. S., 1980 - *Marmota flaviventris*. *Mamm. Species*, 135: 1-8.
- Garland T. Jr., Dickerman A. W., Janis C. M., Jones J. A., 1993 - Phylogenetic analysis of covariance by computer simulation. *Syst. Biol.* 42:265-292.
<http://www.wisc.edu/zoology/faculty/fac/Garland/Garland.html>
<http://cnas.ucr.edu/~bio/> oppure
- Gharaibeh W. S., Rohlf F. J., Slice D. E., De Lisi L. E., 2000 - A geometric morphometric assessment of change in midline brain structural shape following a first episode of schizophrenia. *Biol. Psychiatry*, 48: 398-405.
- Goossens B., Graziani L., Waits L. P., Farand E., Magnolon S., Coulon J., Bel M-C., Taberlet P., Allainé D., 1998 - Extra-pair paternity in the monogamous Alpine marmot revealed by nuclear DNA microsatellite analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 43: 281-288.
- Gromov I. M., Bibikov D. I., Kalabukhov N. I., Meier M. N., 1965 - Nazemnye belitchi (Marmotinae) [Ground squirrels (Marmotinae)]. *In: Fauna SSSR, Mlekopitayushtchie, [Fauna of the USSR, Mammals]* Nauka, Moscow, vol.3(2), 466 pp.
- Hafner D. J., 1984 - Evolutionary relationships of the Nearctic Sciuridae. *In: J. O. Murie & G. R. Michener (eds), The biology of ground-dwelling squirrels.* Univiversity of Nebraska Press, Lincoln, pp. 3-23.
- Hair J. H., Anderson R. E., Tatham R. L., Black W. C., 1998 - Multivariate data analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 730 pp.
- Hall R. E., 1981 - The mammals of North America, Vol. I. New York, John Wiley and Sons, pp. 371-373.
- Hall E. R., Gilmore R. M., 1934 - *Marmota caligata broweri*, a new marmot from northern Alaska. *Can. Field-Nat.*, 48: 57-59.
- Harvey P. H., Pagel M. D., 1991 - The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, New York, pp. 115-170.
- Hoffman R. S., Nadler C. F., 1968 - Chromosomes and systematics of some North American species of the genus *Marmota* (Rodentia : Sciuridae). *Experientia*, 24 : 740-742.
- Hoffmann R. S., Koepl J. W., Nadler C. F., 1979 - The relationship of the amphiberigian marmots (Mammalia, Sciuridae). *Occas. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kans.*, 83, 56 pp.
- Hoffmann R. S., Anderson C. G., Thorington R. W. J., Heaney L. R., 1993 - Family Sciuridae. *In: D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds), Mammal species of the world.* Smithsonian Institution Press, Washington D. C., pp. 419-465.
- Howell A. H., 1915 - Revision of the American marmots. *North American Fauna*, 37: 1-80.
- Klingenberg C. P., Leamy L. J., Routman E. J., Cheverud J. M., 2001 - Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics. *Genetics*, 157: 785-802.
- Kruckenhauser L., Pinsker W., Haring E., Arnold W., 1999 - Marmot phylogeny revisited: molecular evidence for a diphyletic origin of sociality. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 37: 49-56.
- Lawrence P. A., 2001 - Morphogens: how big is the big picture? *Nature Cell Biol.*, 3: E151-E154.
- Lyapunova E. A., Boyeskorov G. G., Vorontsov N. N., 1992 - *Marmota camtschatica* Pall. - Nearctic element in palearctic *Marmota* fauna. *In: B. Bassano, P. Durio, U. Gallo*

- Orsi & E. Macchi (eds), Proc. 1st International Symposium on Alpine Marmot and gen. *Marmota*. Torino, pp. 185-191.
- Manly B. F. J., 1994 - Multivariate statistical methods. A primer. Second edition. London, Chapman & Hall, 215 pp.
- Marcus L. F., 1990 - Traditional morphometrics. In: F. J. Rohlf & F. L. Bookstein (eds), Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. Univ. Michigan Mus.-Zool. Spec. Publ., Ann Arbor, pp. 77-122.
- Marcus L. F., Hingst-Zaher E., Zaher H., 2000 - Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix*, 11: 27-48.
- Mein P., 1992 - Taxonomy. In: B. Bassano, P. Durio, U. Gallo Orsi & E. Macchi (eds), Proc. 1st International Symposium on Alpine Marmot and gen. *Marmota*. Torino, pp. 6-12.
- Moore D. S., McCabe G. P., 1998 - Introduction to the practice of statistics. Third Edition. New York, Freeman & Company, pp. 537-565.
- O'Higgins P., 2000 - The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J. Anat.*, 197: 103-120.
- Ognev S. I., 1947 - Mammals of the USSR and adjacent countries. Rodents, vol. 4-5. Academy of Sciences of the USSR, Moscow.
- Pigozzi G., 1984 - The den system of the Alpine marmot (*Marmota m. marmota*) in the National Park of Stelvio, northern Italy. *Z. Säugetierk.*, 49: 13-21.
- Pole S. B., Bibikov D. I., 1991 - Dynamics of population structure and mechanisms of maintaining optimal population density of the grey marmots. In: V. Yu. Rumiantsev (ed.), Population structure of the marmot. USSR Theriological Society, Moscow, pp. 148-171.
- Ponce de León M. S., Zollikofer C. P. E., 2001 - Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature*, 412: 534-538.
- Rabello L. R., Bordin B., Furtado dos Reis S., 2000 - Shape distances, shape spaces and the comparison of morphometric methods. *Trends Ecol. Evol.*, 15: 217-220.
- Rohlf F. J., 1997 - NTSYS-pc, version 2.01d. Exeter Software, Setauket, New York.
- Rohlf F. J., 1998a - On applications of geometric morphometrics to study of ontogeny and phylogeny. *Syst. Biol.*, 47: 147-158.
- Rohlf F. J., 1998b - TpsRegr 1.20. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York.
- Rohlf F. J., 2001 - Serie TPS. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, New York. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf F. J., Marcus L. F. 1993 - A revolution in morphometrics. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 129-132.
- Rohlf F. J., Loy A., Corti M., 1996 - Morphometric analysis of Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial-warp scores. *Syst. Biol.*, 45: 344-362.
- Roth V. L., 1996 - Cranial integration in the Scuridae. *Am. Zool.*, 36: 14-23.
- Rumiantsev V. Yu., Bibikov D. I., 1994 - Marmots in Europe: history and prospects. In: V. Yu. Rumiantsev (ed.), Actual problems of marmot investigations. ABF, Publishing House, Moscow, pp. 193-214.
- Smith G. R., 1990 - Homology in morphometrics and phylogenetics. In: F. J. Rohlf & F. L. Bookstein (eds), Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. The University of Michigan Museum of Zoology, Special Publications, 2: 325-338.
- SPSS for Windows, 1999 - SPSS Inc., versions 9.0.1, 10.0.6. SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA.

- Statistica for Windows, 1993 - StatSoft Inc., version 4.5. StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma, USA.
- Steppan S. C., Akhverdyan M. R., Lyapunova E. A., Fraser D. G., Vorontsov N. N., Hoffmann R. S., Braun M. J., 1999 - Molecular phylogeny of the marmots (Rodentia, Sciuridae): tests of evolutionary and biogeographic hypotheses. *Syst. Biol.*, 48: 715-734.
- Swiderski D. L., 1993 - Morphological evolution of the scapula in the tree squirrels, chipmunks and ground squirrels (Sciuridae): an analysis using thin-plate splines. *Evolution*, 46: 1854-1873.
- Swiderski D. L., Jansa S. A., 1999 - Comparison of levels of homoplasy in morphology and cytochrome b sequences from marmotine squirrels. *In: The joint meeting of the Society for the study of evolution, the American Society of Naturalists, the Society of Systematic Biologists, Abstracts.*
- Thomas W. K., Martin S. L., 1993 - A recent origin of marmots. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2: 330-336.
- Thompson D'A. W., 1917 - On growth and form. Cambridge University Press, London, 793 pp.
- Thorington R. W., Darrow K., 1996 - Jaw muscles of Old World squirrels. *J. Morphol.*, 230: 145-165.
- Thorpe R. S., Corti M., Capanna E., 1982 - Morphometric divergence of Robertsonian populations/species of *Mus*: a multivariate analysis of size and shape. *Experientia*, 38: 920-923.
- Van Vuren D., Salsbury C. M., 1992 - The relation between premolar wear and età in yellow-bellied marmots, *Marmota flaviventris*. *Can. Field-Nat.*, 106: 134-136.
- Velhagen W. A., Roth V. L., 1997 - Scaling the mandible in squirrels. *J. Morphol.*, 232: 107-132.
- Zimina R. P., Gerasimov I. P., 1973 - The periglacial expansion of Marmots (*Marmota*) in middle Europe during Pleistocene. *J. Mammal.*, 54: 327-340.

Tabelle

Tab. 1 - Specie analizzate nella comparazione interspecifica della mandibola: dimensioni dei campioni, nomi comuni, età della dispersione e della riproduzione.

tribù	genere e specie	n adulti	nome comune ⁽¹⁾	età		
				disper- sione	1 ^a ripro- duzione	biblio- grafia ⁽²⁾
'ingroup'						
marmotini	<i>Marmota</i>	388				
	<i>baibacina</i>	19	marmotta grigia	≥3	2-4	a; g
	<i>bobak</i>	21	bobak o marmotta della steppa	≥3	3 ⁽³⁾	e; f
	<i>broweri</i>	3	marmotta di Brower o artica	≥3		g
	<i>caligata</i>	44	marmotta ' canuta'	2	3	e; f
	<i>camtschatica</i>	20	marmotta dal cappuccio nero	≥3	3	d; g
	<i>caudata</i>	35	marmotta rossa o dalla lunga coda	≥3	3	d; g
	<i>flaviventris</i>	62	marmotta dal ventre giallo	1	2	e; f
	<i>himalayana</i>	33	marmotta himalayana			
	<i>marmota</i>	51	marmotta alpina	2 ⁽⁴⁾	2 ⁽⁵⁾	e; f; d
	<i>menzbieri</i>	7	marmotta di Menzbier		3-4	a
	<i>monax</i>	55	<i>woodchuck</i> o <i>groundhog</i>	0	1	e; f
	<i>olympus</i>	10	marmotta olimpica	2	3	e; f
	<i>sibirica</i>	20	marmotta mongolica o tarbagan	≥3	2	e; f
	<i>vancouverensis</i>	8	marmotta di Vancouver	2	3	e; f
'outgroup'						
	<i>Spermophilus</i>	16	citelli o scoiattoli terricoli			
	<i>beldingi</i>	3		0	1	d; c
	<i>citellus</i>	6				
	<i>eversmanni</i>	2				
	<i>richardsoni</i>	3		0		c
	<i>variegatus</i>	2		0	1	d; c
	<i>Cynomys</i>	6	cani delle praterie			
	<i>ludovicianus</i>	5		1	1	d; c
	<i>leucurus</i>	1		0	1	d; c
tamiini	<i>Tamias</i>		<i>chipmunk</i> orientali			
	<i>striatus</i>	3				
	<i>Eutamias</i>		<i>chipmunk</i>			
	<i>sibiricus</i>	2			1	b
sciurini	<i>Sciurus</i>					
	<i>vulgaris</i>	4	scoiattolo comune		1	b

⁽¹⁾ Da Barash (1989) e Hafner (1984). ⁽²⁾ Secondo: a, Rymalov, comunicazione personale; b, Ognev (1947); c, Blumstein & Armitage (1997); d, Blumstein & Armitage (1998); e, Armitage (1999); f, Blumstein & Armitage, 1999; g, Armitage (2000). ⁽³⁾ Rymalov (comunicazione personale) ha osservato che la riproduzione inizia in genere a 3-4 anni, raramente a 2 anni d'età. ⁽⁴⁾ In Armitage (2000) si afferma che la dispersione avviene a 3 o più anni d'età. ⁽⁵⁾ Blumstein & Armitage (1998) riportano 3 anni come età della prima riproduzione.

Tab. 2 - Intervalli di usura dentaria e classi d'età corrispondenti in *M. flaviventris*.

intervalli PAPR (mm)	età stimata ⁽¹⁾ (anni)	classe d'età ⁽²⁾	<i>n</i>
≤1.5	0	juvenile	3
1.6-2.0	1	yearling (età dispersione)	7
2.1-2.5	2	adulti (inizio riproduzione)	21
2.6-3.0	3	adulti	18
≥3.1	≥4	adulti	23

⁽¹⁾ Un periodo di attività di quattro mesi corrisponde a un anno d'età. Gli esemplari con distanza tra paraconide e protoconide del premolare inferiore sinistro (PAPR) < 1.5 mm (il limite inferiore della classe 1) sono giovani dell'anno zero (classe 0). Quattro esemplari non stati classificati poiché privi di premolare inferiore sinistro, ma uno di essi è stato ugualmente incluso nella classe 0, poiché catalogato come juvenile nella collezione museale e caratterizzato dalla taglia della mandibola più piccola tra tutti gli individui del campione. ⁽²⁾ Secondo Armitage, 1999.

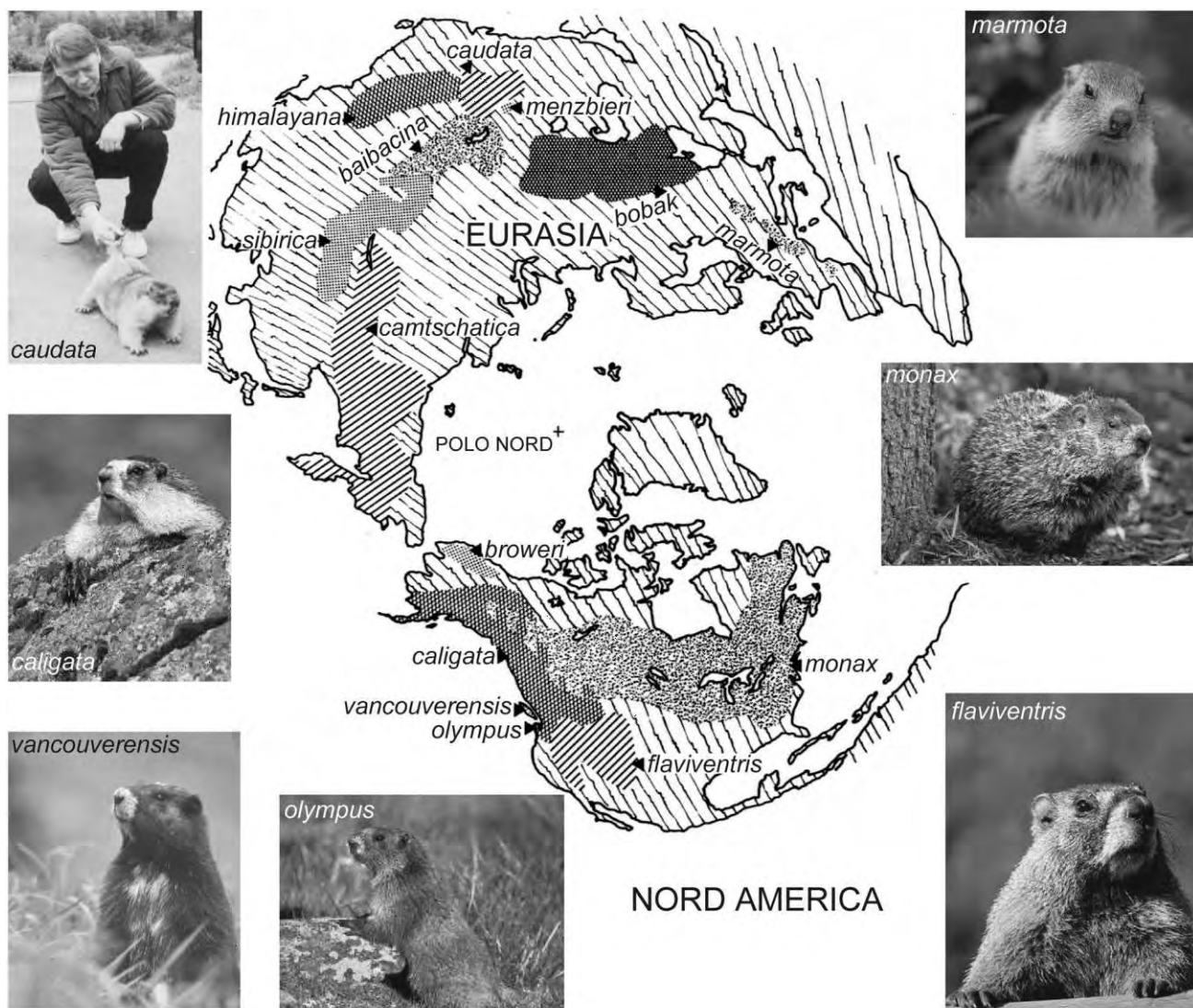


Fig. 1 - Distribuzione geografica delle marmotte.

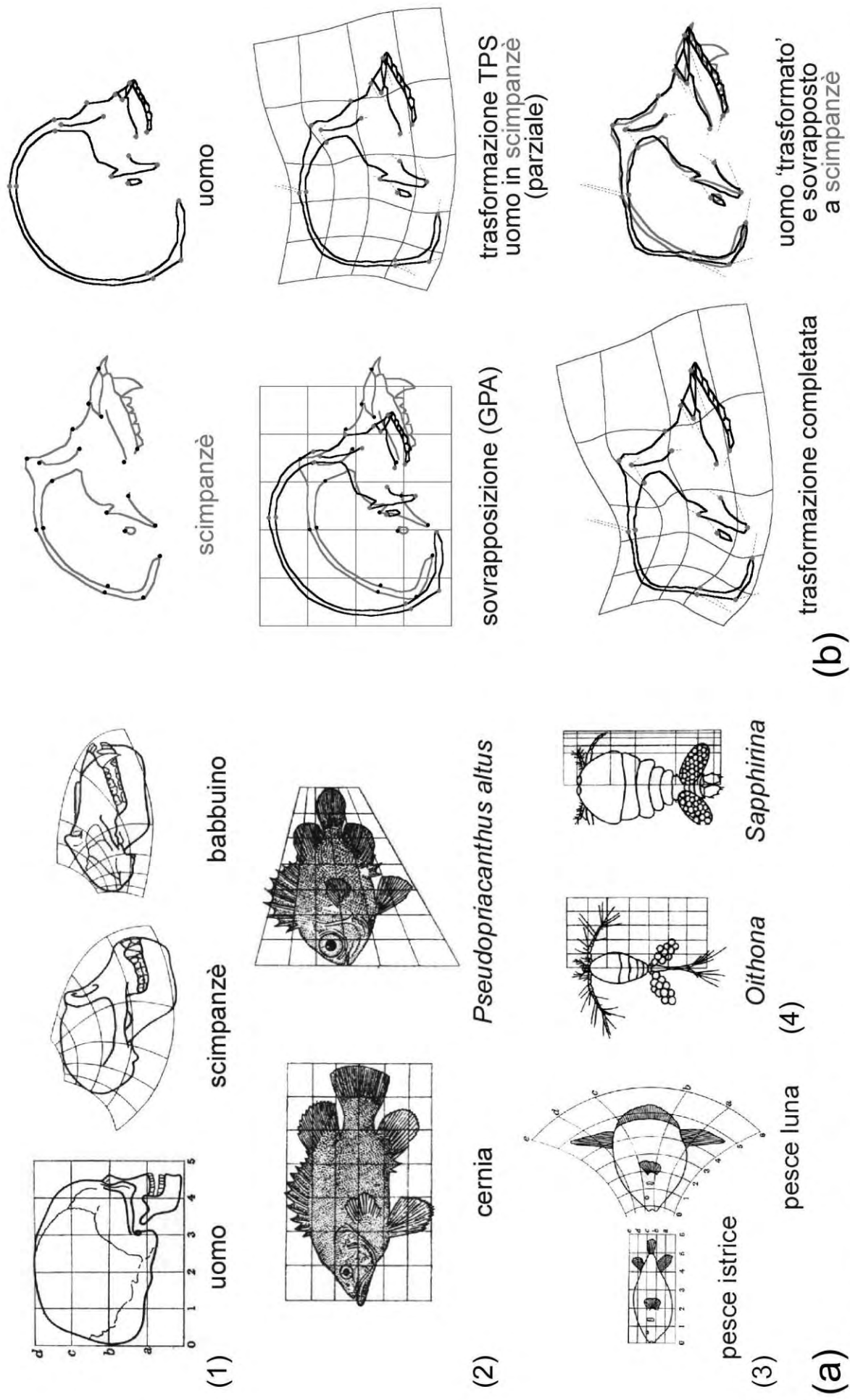


Fig. 2 - a) Reticoli di trasformazione di D'Arcy Thompson: 1) primati; 2) percoidei; 3) tetraodontiformi; 4) copepodi. b) Tecniche di morfometria geometrica: sovrapposizione (GPA) e trasformazione (TPS) di un cranio umano in quello di uno scimpanzè.

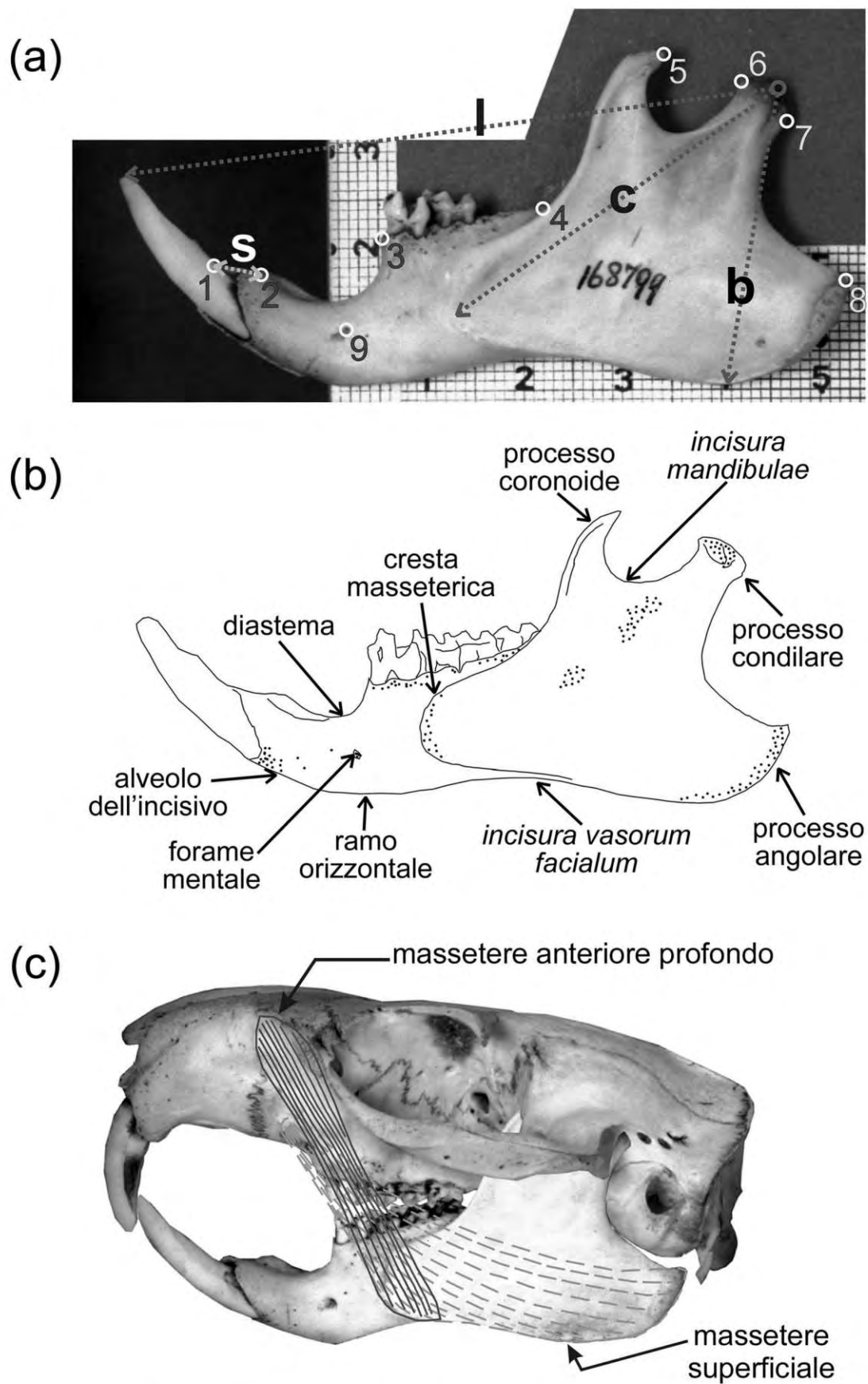


Fig. 3 - a) Emimandibola di *M. flaviventris* con la configurazione dei landmark adoperati per descriverne la forma; le linee tratteggiate indicano la lunghezza (s) della sinfisi e le leve muscolari nel morso degli incisivi: b, braccio di leva del massetere superficiale; c, braccio di leva del massetere anteriore profondo; l, leva di carico. b) Regioni anatomiche della mandibola. c) Muscoli protrattori della mandibola.

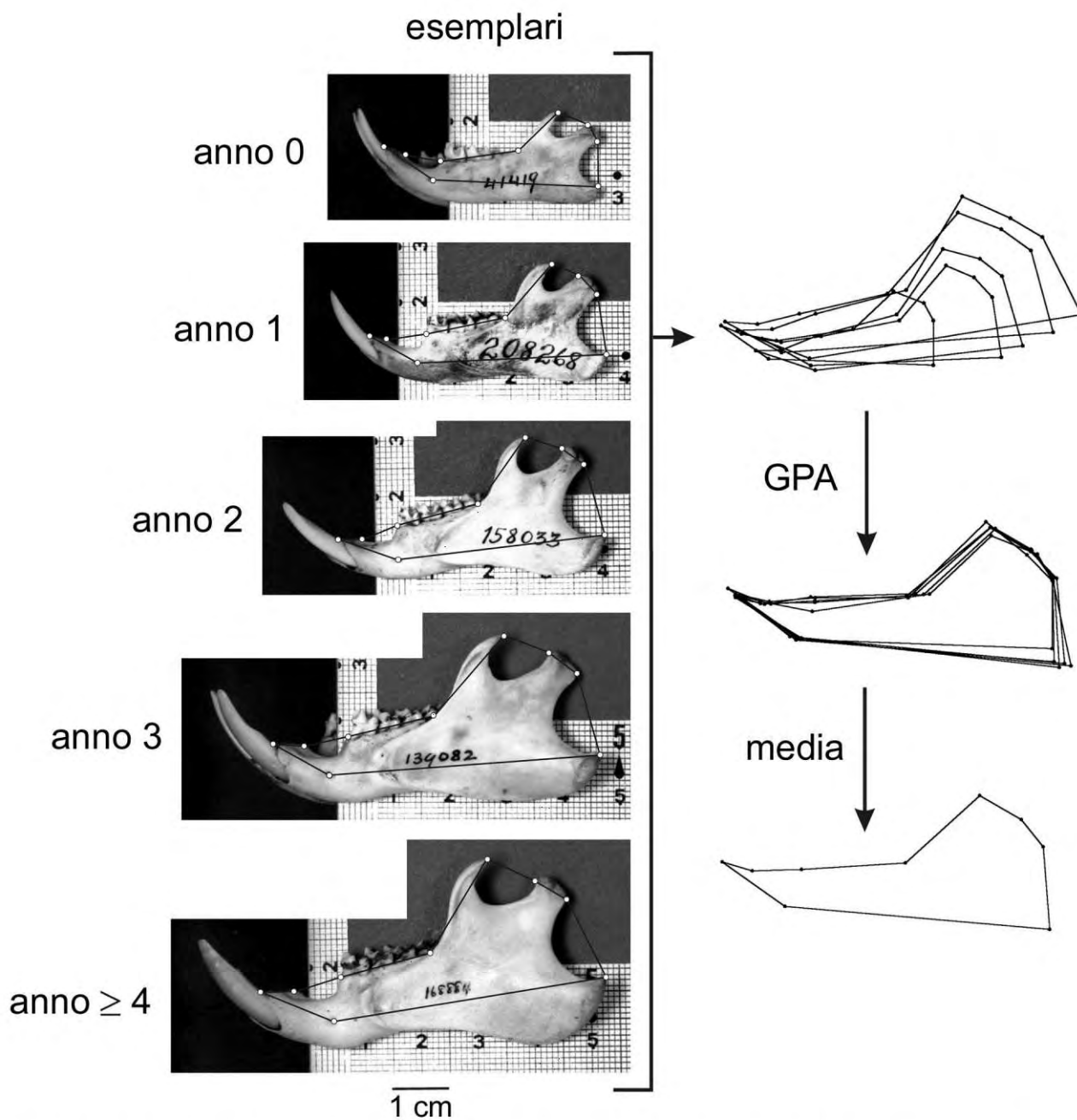


Fig. 4 - Standardizzazione della taglia e riallineamento (GPA) di cinque mandibole di marmotta dal ventre giallo.

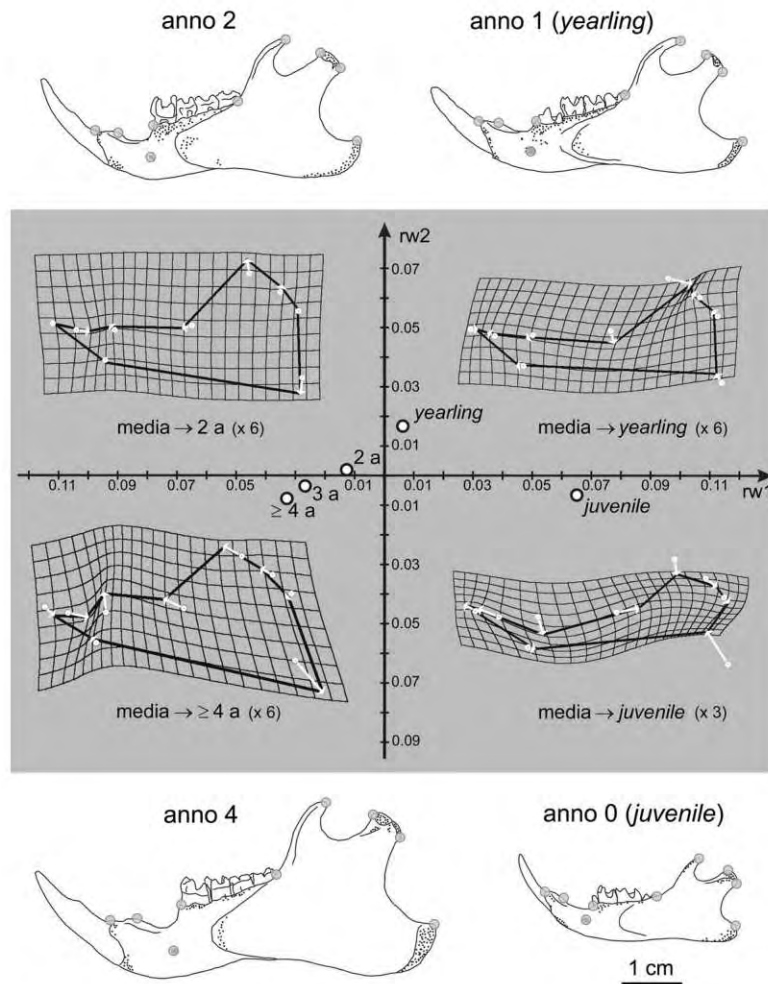


Fig. 5 - Descrizione dei cambiamenti di forma durante la crescita della mandibola di *M. flaviventris* servendosi dei reticoli di trasformazione per le mandibole medie di ogni classe d'età (eccetto quella di tre anni poiché è quasi identica a quella di quattro); le deformazioni sono state amplificate (si veda il fattore in parentesi) per renderle più evidenti, mentre i vettori di spostamento indicano le direzioni delle deformazioni rispetto alla mandibola media dell'intero campione. Accanto alle mandibole medie sono state disegnate delle mandibole reali rappresentative delle rispettive classi d'età. Le posizioni della mandibole medie nel diagramma cartesiano rispecchiano l'entità delle loro differenze di forma (i due assi *rw1* e *rw2* rappresentano complessivamente il 98% della variazione morfologica delle cinque mandibole medie).

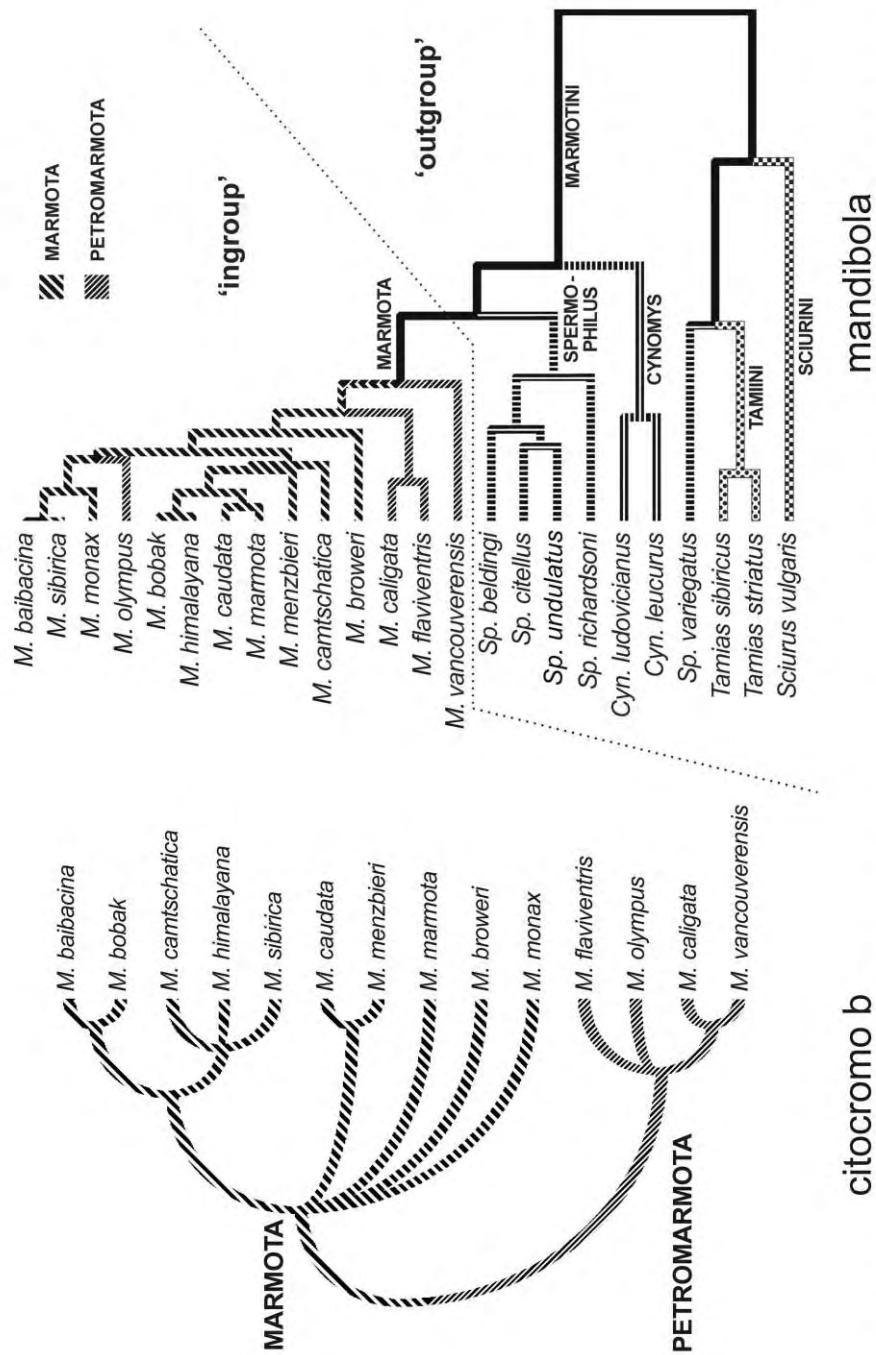


Fig. 6 - Gene tree del citocromo b mitocondriale delle 14 specie *Marmota* confrontato con il dendrogramma (UPGMA) della mandibola medie delle marmotte e degli sciuridi 'outgroup'.

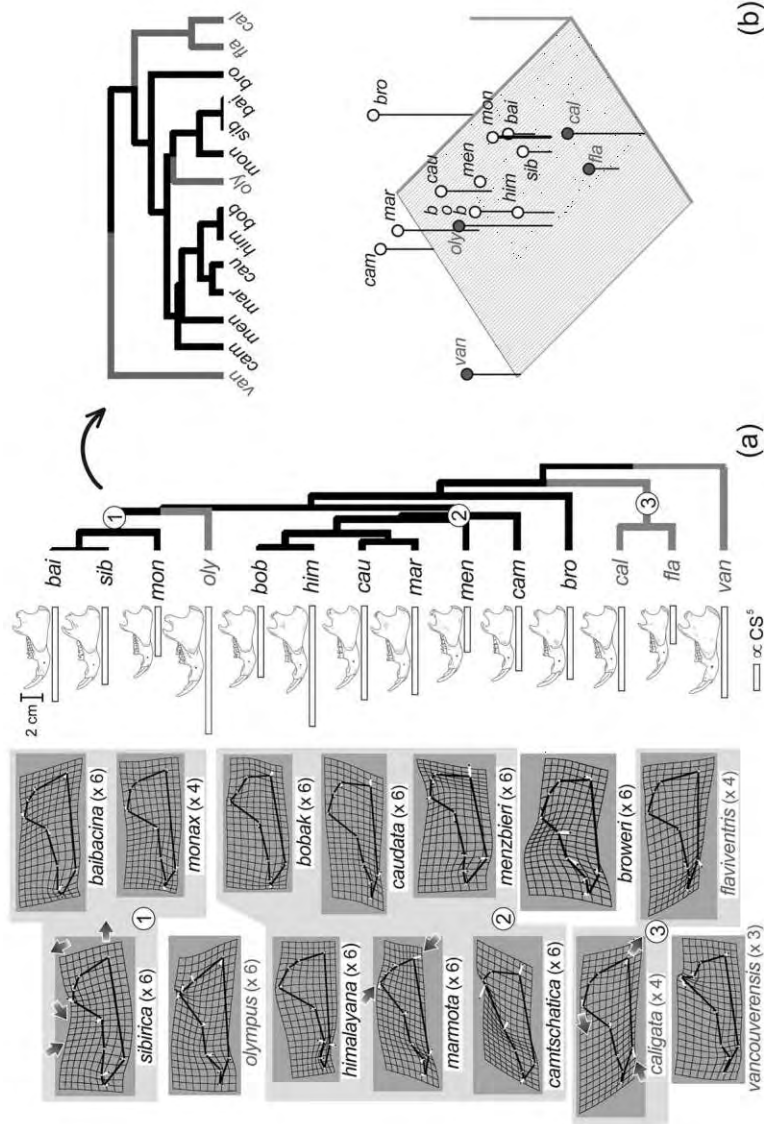


Fig. 7 - a) Deformazioni TPS delle mandibole medie di ogni specie di marmotta (in parentesi il fattore di amplificazione delle deformazioni). A fianco il dendrogramma già presentato in Fig. 6, ma qui limitato al solo genere *Marmota* (le specie sono abbreviate dalle prime tre lettere del nome latino). Per tre cluster, evidenziati anche dalla numerazione progressiva, le frecce aiutano a individuare i cambiamenti comuni alle specie che ne fanno parte. Le rette a fianco del dendrogramma sono proporzionali alle dimensioni medie (centroid size o CS) delle mandibole di ciascuna specie, mentre le mandibole disegnate sono gli esemplari reali più simili alla mandibola media della propria specie. b) Grafico di ordinazione (*multidimensional scaling* o MDS) delle mandibole medie confrontato col dendrogramma già presentato a fianco e in Fig. 6 (la topologia è identica ma riarrangiata per facilitare l'individuazione delle corrispondenze tra dendrogramma e grafico di ordinazione).