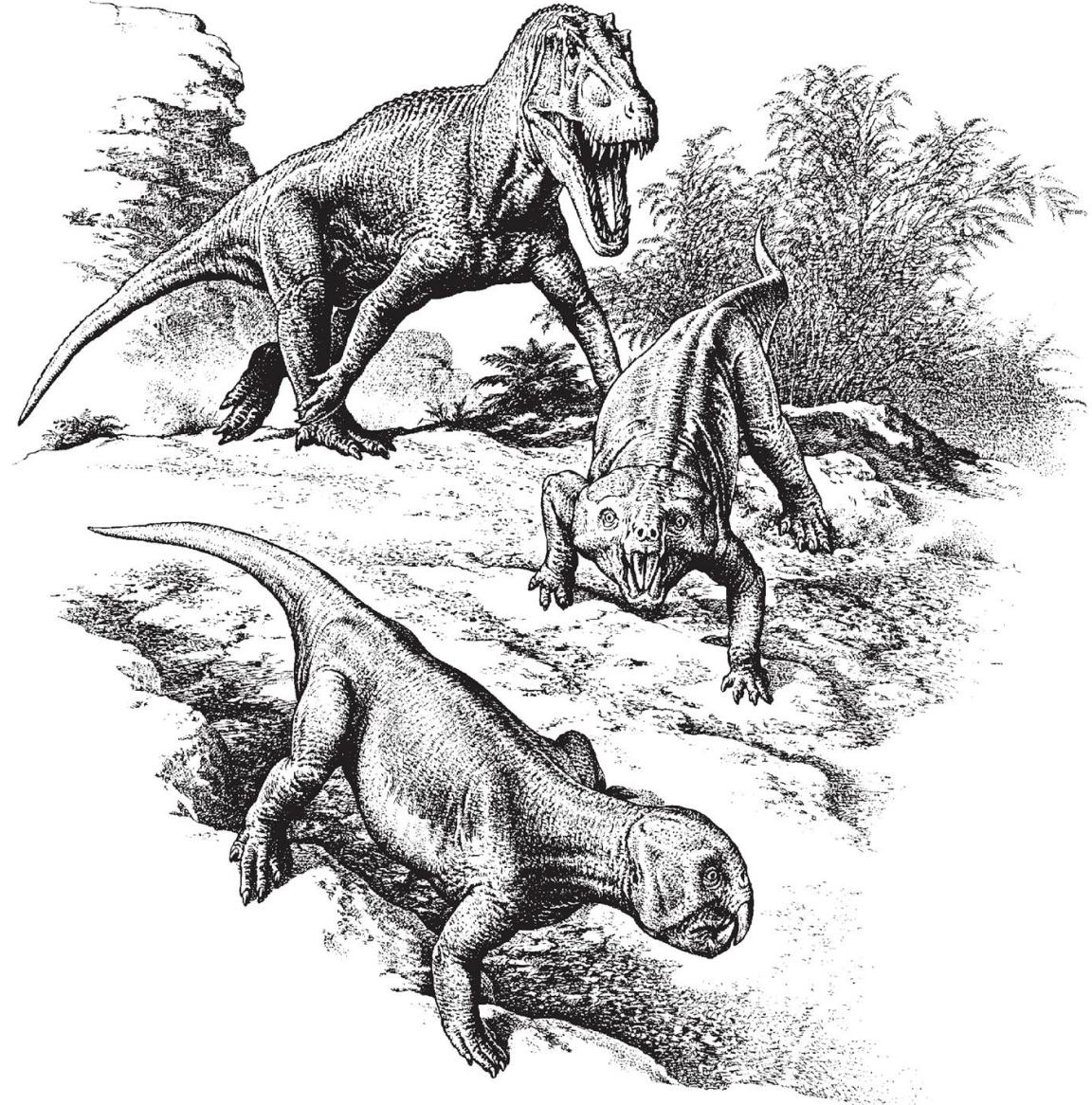




## 6.9 L'età dei rettili





# 6.9 L'età dei rettili

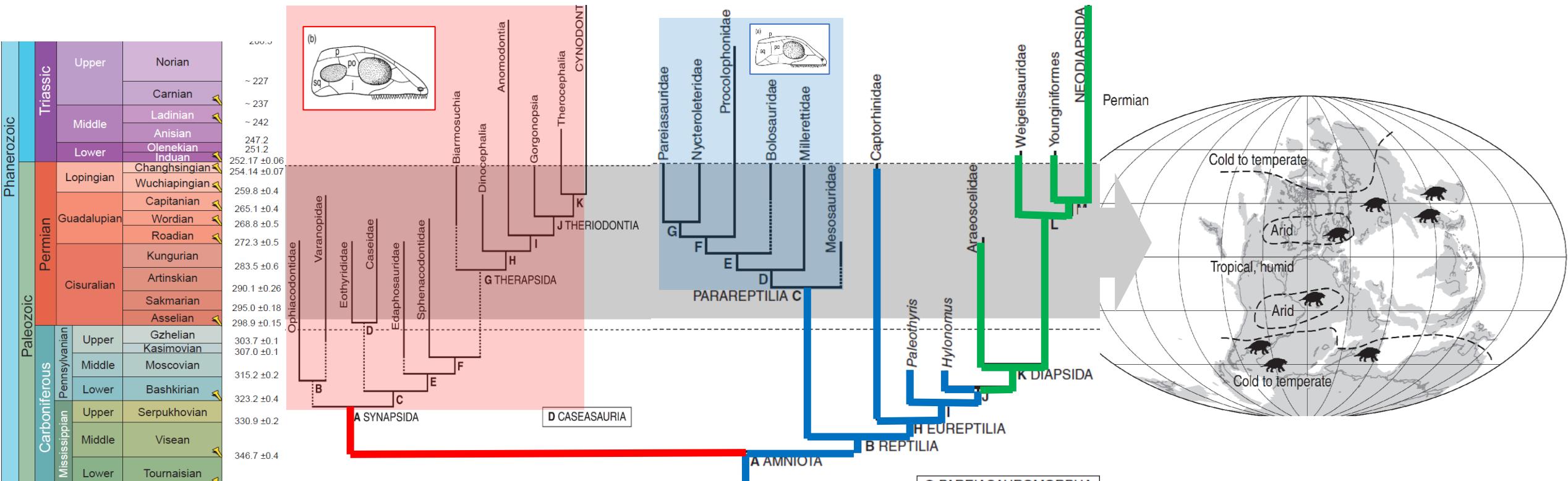
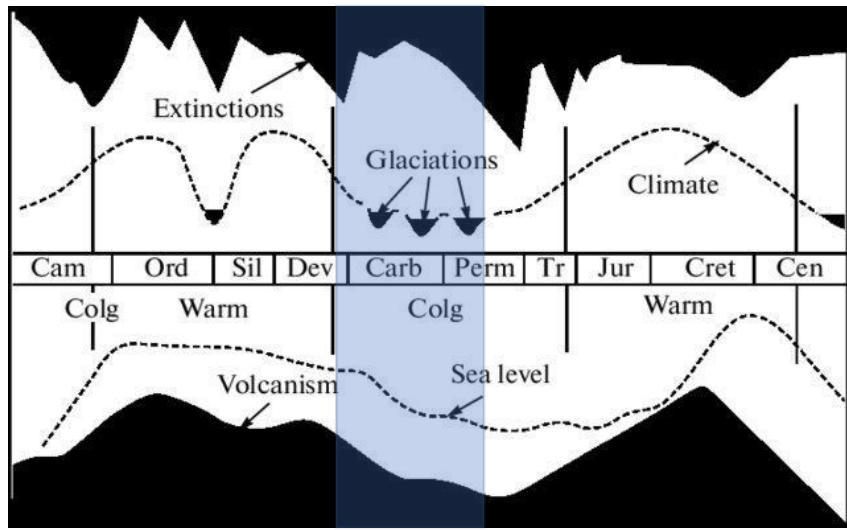


## 6.9.1 La radiazione terrestre



# La radiazione Permiana degli amnioti

- Dopo la definitiva terrestrializzazione degli amnioti nel Carbonifero, la radiazione che li porterà a dominare gli ambienti terrestri inizia nel **Permiano** (299-252 Ma) ad opera principalmente di un gruppo di rettili anapsidi (**Parareptilia**) e dei sinapsidi (**Synapsida**).
- La radiazione terrestre di questi due gruppi è favorita da due fattori abiotici:
  - 1) Scioglimento della calotta glaciale che copriva il globo (dopo l'estinzione Devoniana).
  - 2) Le terre emerse si uniscono nel supercontinente Pangea.



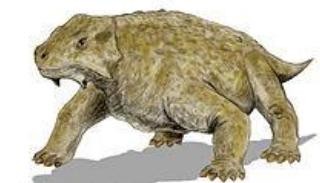
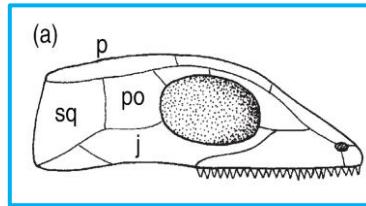
clade Amniota

classe Reptilia

sottoclasse Parareptilia

Carbonifero Sup. - Triassico Sup. (306 - 201 Ma)

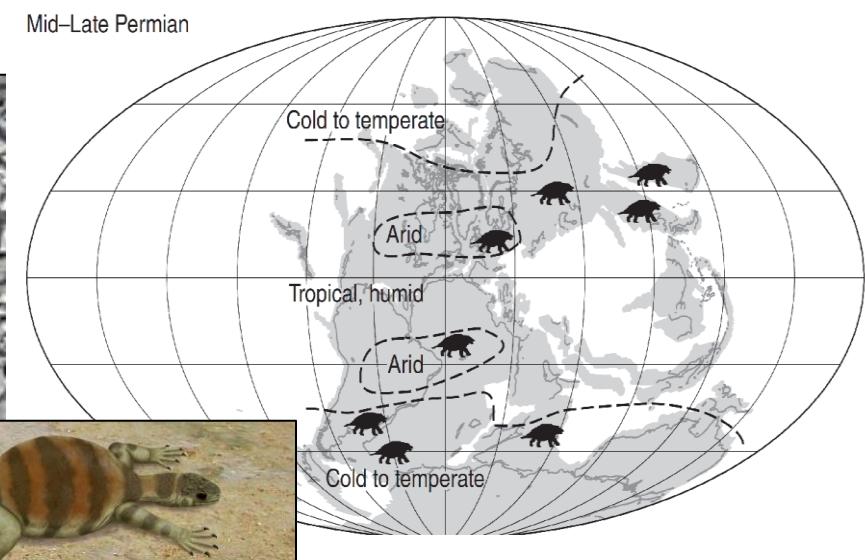
- Clade di rettili anapsidi principalmente terrestri.
- Recenti studi filogenetici hanno identificato il Sud Africa come il luogo di origine di Parareptilia.
- *Mesosaurus* è il primo amniote a riadattarsi ad uno stile di vita acquatico. I mesosauri sono noti da Sud Africa, Namibia e Brasile, e questa distribuzione è una delle prove della presenza del supercontinente Pangea, e della successiva deriva dei continenti.



*Bradysaurus*



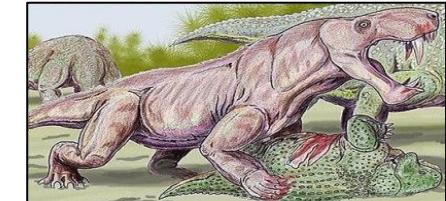
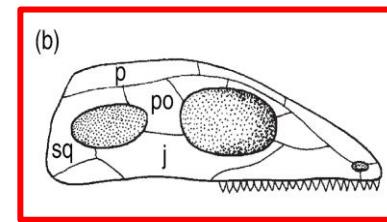
*Eunotosaurus*



clade Amniota

clade Synapsida

Carbonifero Sup. (323 Ma) - Attuale



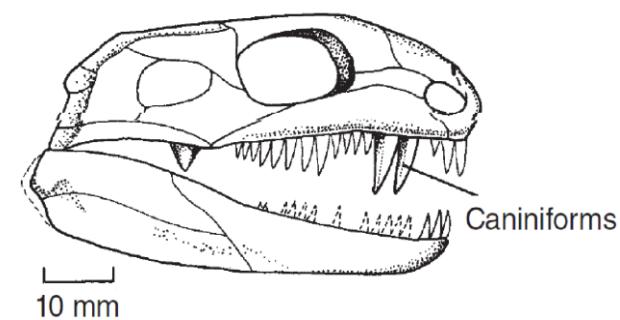
Un tempo definiti "rettili simili a mammiferi", i sinapsidi in realtà non sono rettili!

Caratteri anatomici:

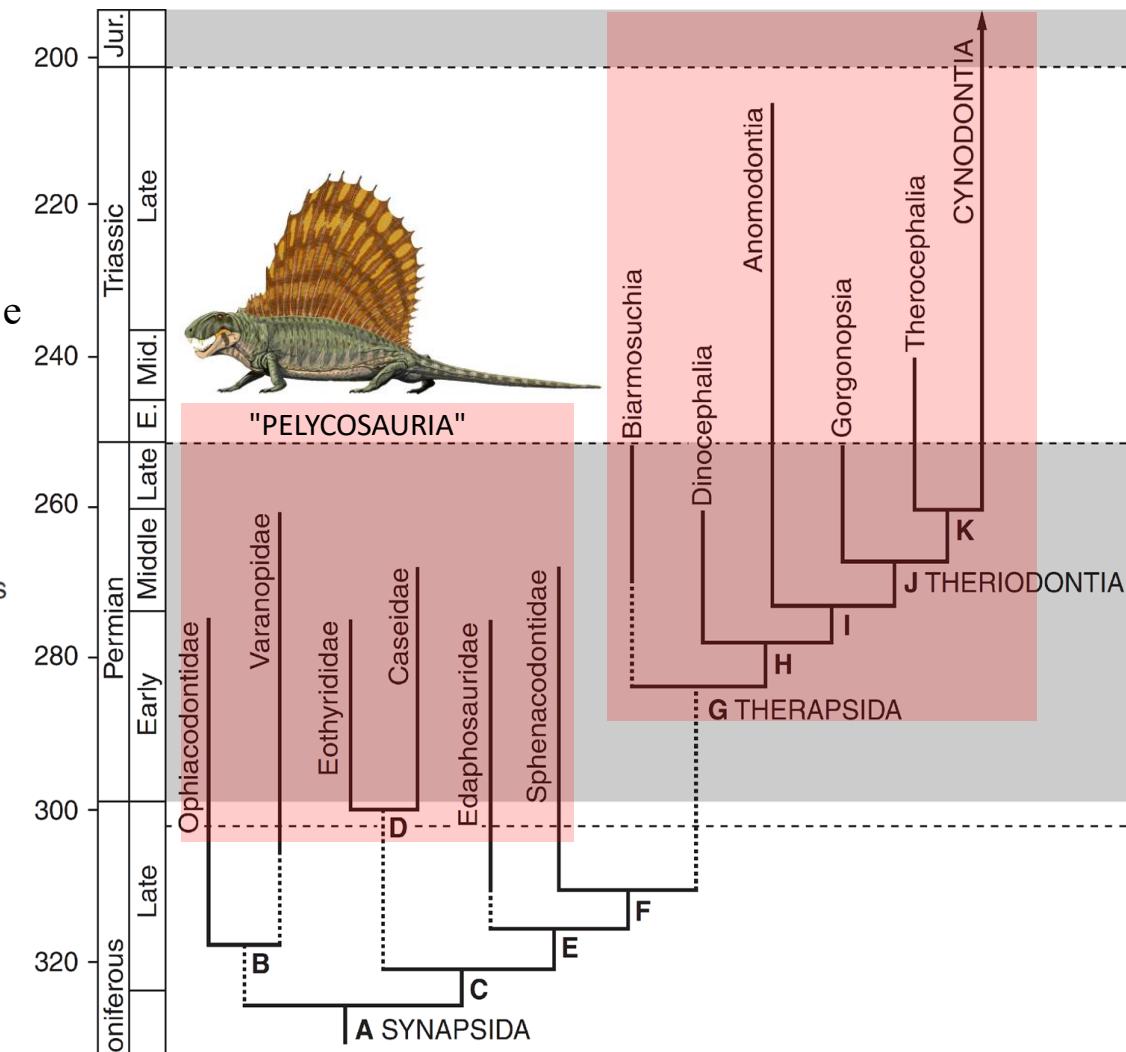
- una sola finestra temporale (inferiore)
- **denti differenziati con canini sul mascellare**
- i più derivati svilupperanno un palato secondario, peli, orecchio medio e interno, e omeotermia.

Due i maggiori gruppi:

**"Pelycosauria" e Therapsida**

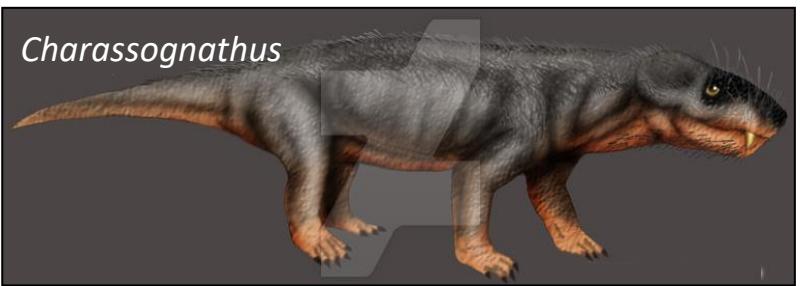


- Raggiunsero grandi dimensioni nel Permiano.
- All'estinzione Permiana solo alcuni terapsidi sopravvissero.
- Tra questi, i **cinodonti**, dai quali, superando anche l'estinzione Triassica, si evolveranno i mammiferi.





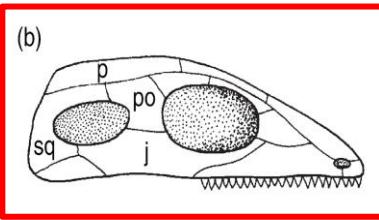
*Lystrosaurus*



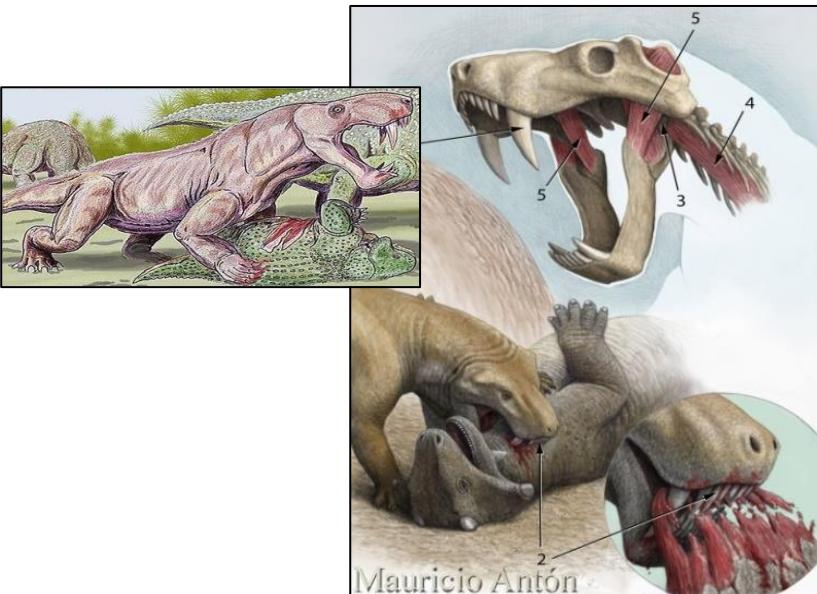
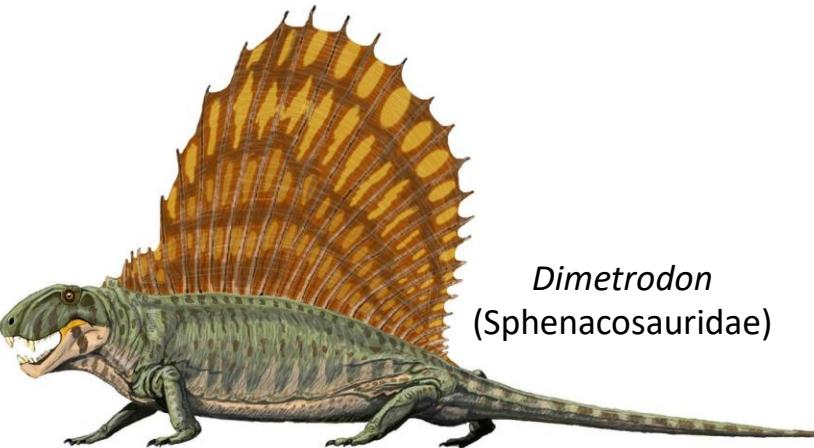
*Charassognathus*



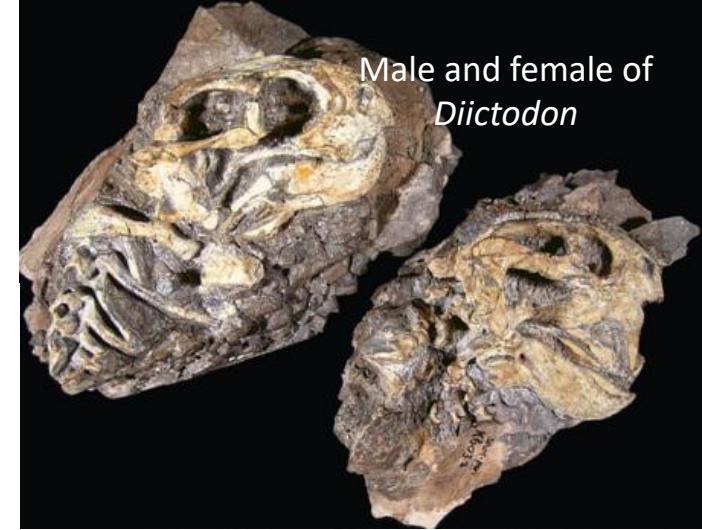
*Thrinaxodon*



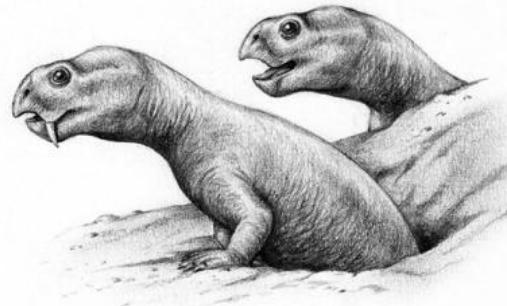
*Dimetrodon*  
(Sphenacosauridae)



Mauricio Antón



Male and female of  
*Diictodon*

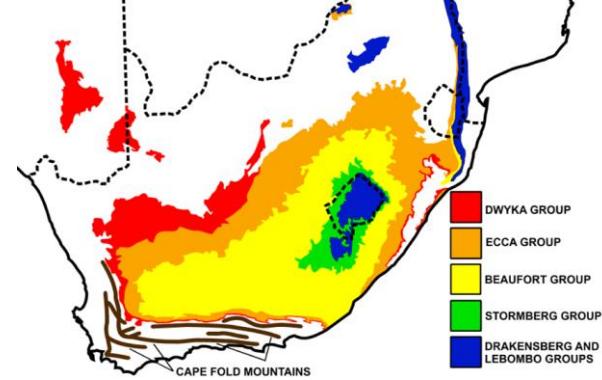
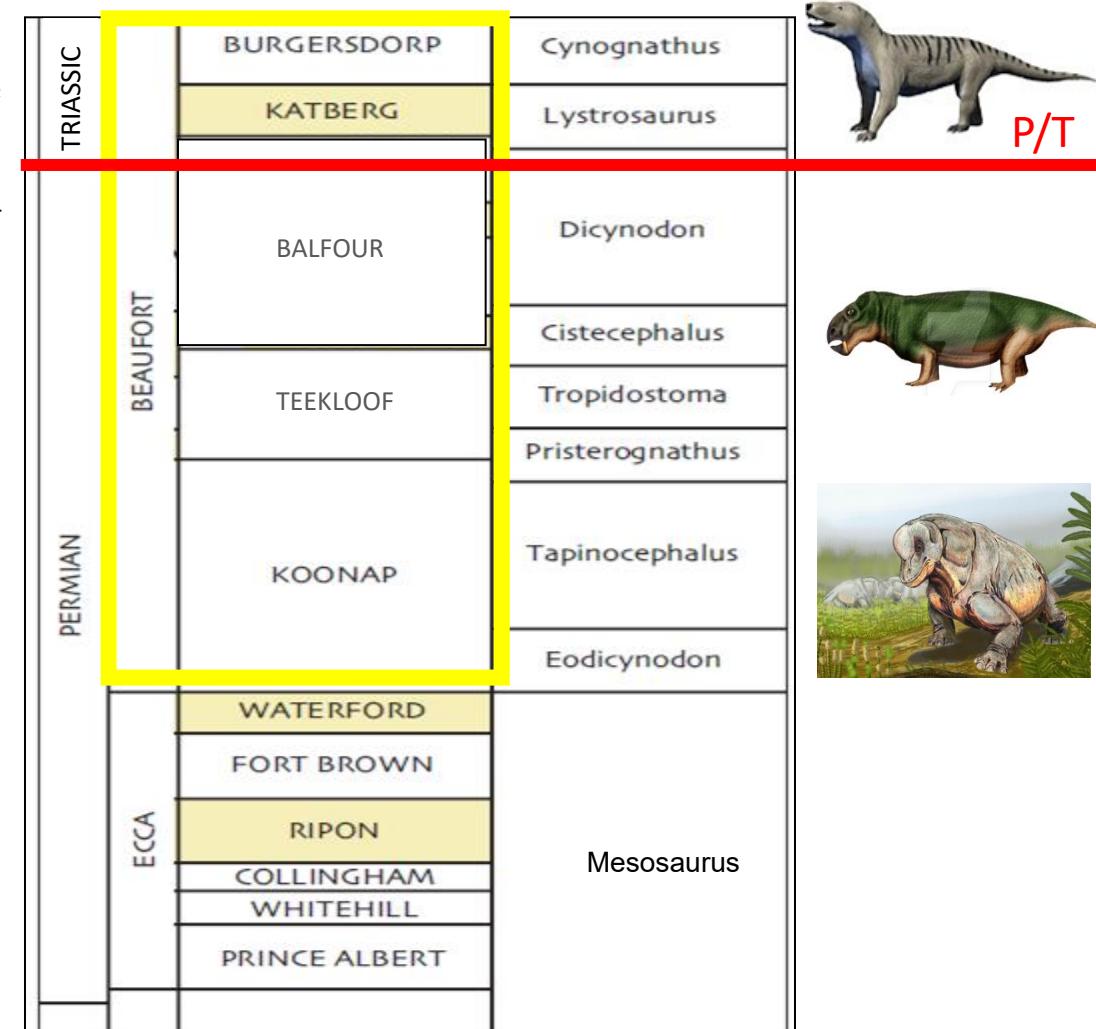


*Aleurognathus* (Gorgonopsia)

## La radiazione Permiana degli amnioti

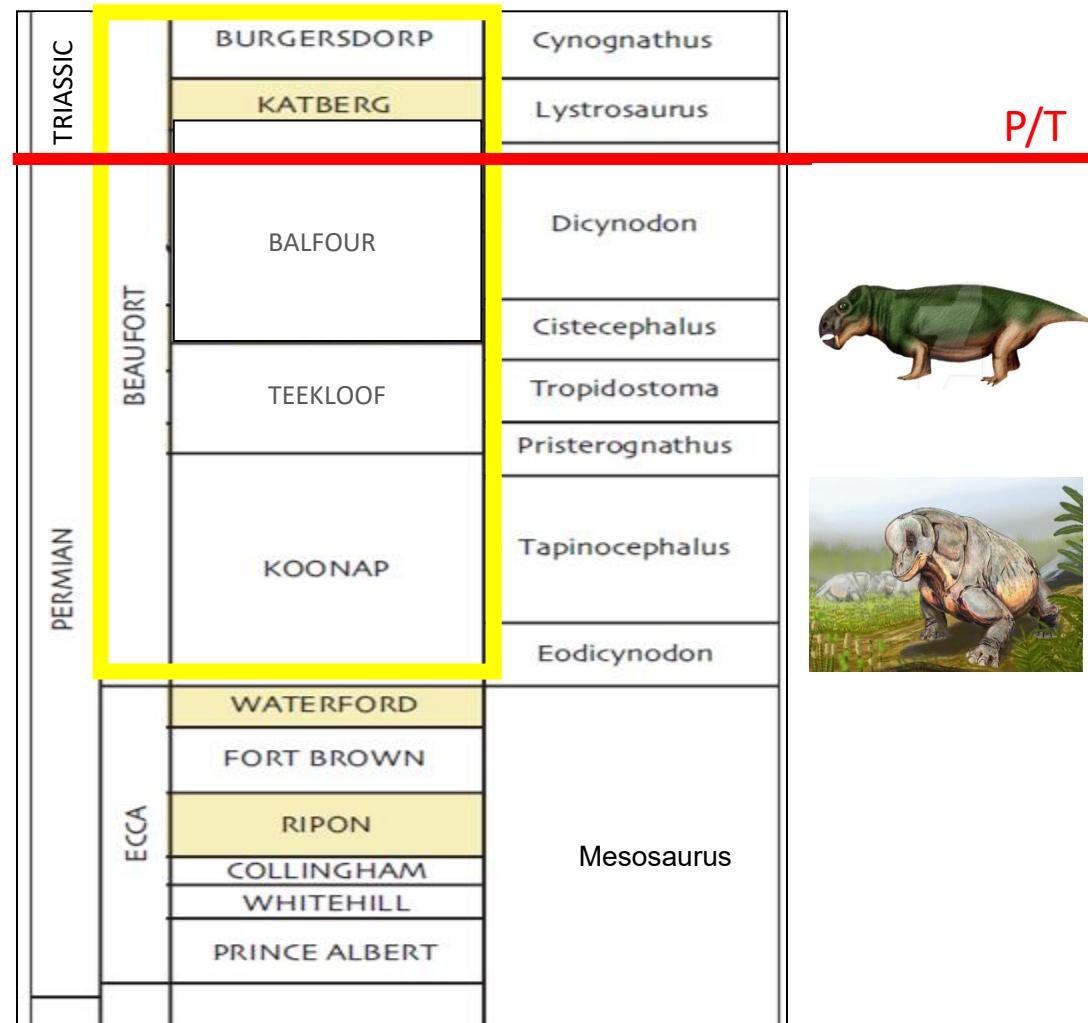
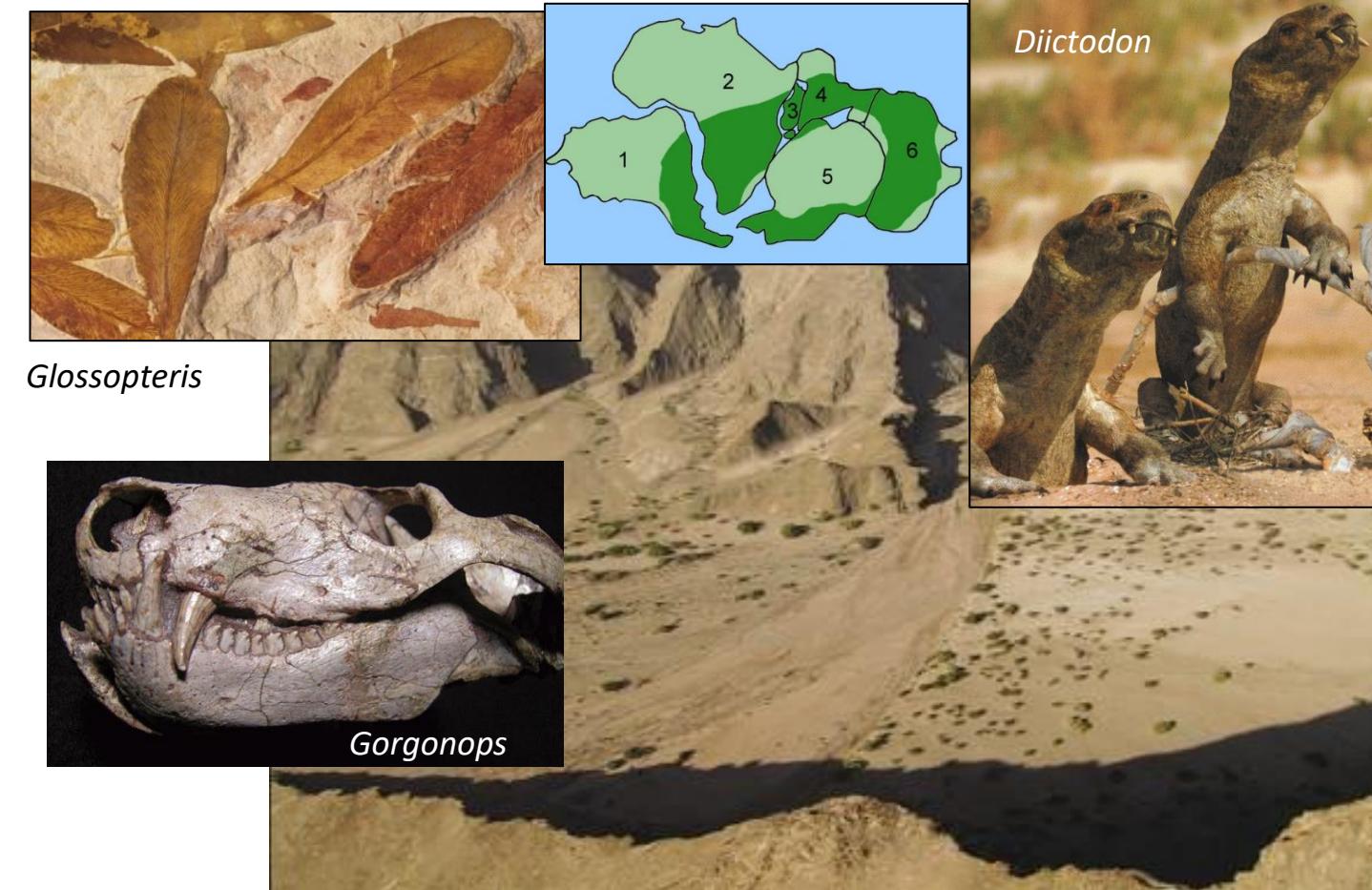
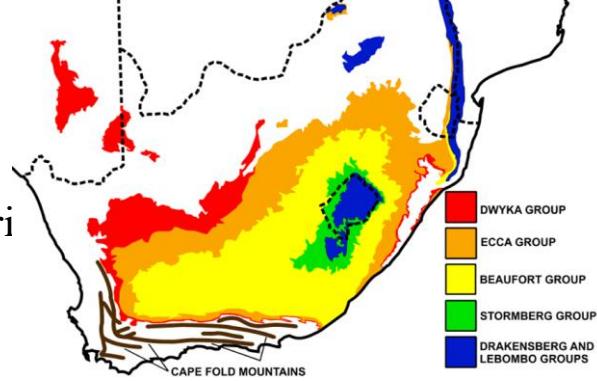
- E' ben documentata in località come il **Bacino del Karoo (Sud Africa)** dove una sequenza ininterrotta di sedimenti terrestri copre 100 milioni di anni dal Permiano Inferiore al Giurassico Inferiore.
- L'importanza del bacino del Karoo in paleontologia è dovuta al fatto che possiamo vedere l'evoluzione delle faune terrestri senza interruzioni prima, durante e dopo l'estinzione di massa Permo-Triassica (P/Tr).

- Particolarmente importanti sono le rocce del **Beaufort Group**.
- I sedimenti sono rappresentati da argille e arenarie di origine terrestre che indicano la presenza di estese pianure alluvionali in un clima caldo e secco dal **Permiano Medio al Triassico Inf.-Medio.**



## Prima del limite P/Tr

- Paleoambiente: pianure alluvionali semi-aride dominate da piante del genere *Glossopteris*.
- L'erbivoro sinapside *Diictodon* è il componente principale dell'intera fauna (69%). Gli altri sinapsidi erbivori come *Dicynodon* e *Lystrosaurus* rappresentano circa il 27%.
- I grandi sinapsidi carnivori (ad es. gorgonopsidi) rappresentano il 4%.

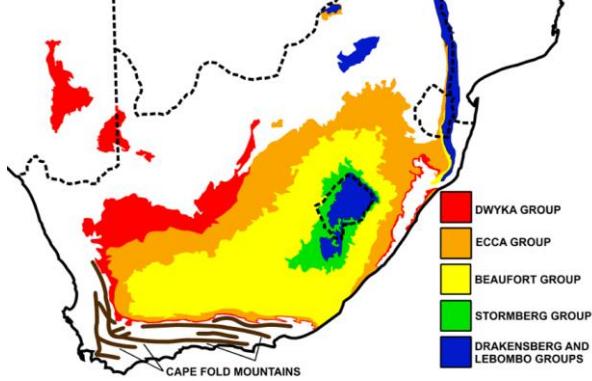
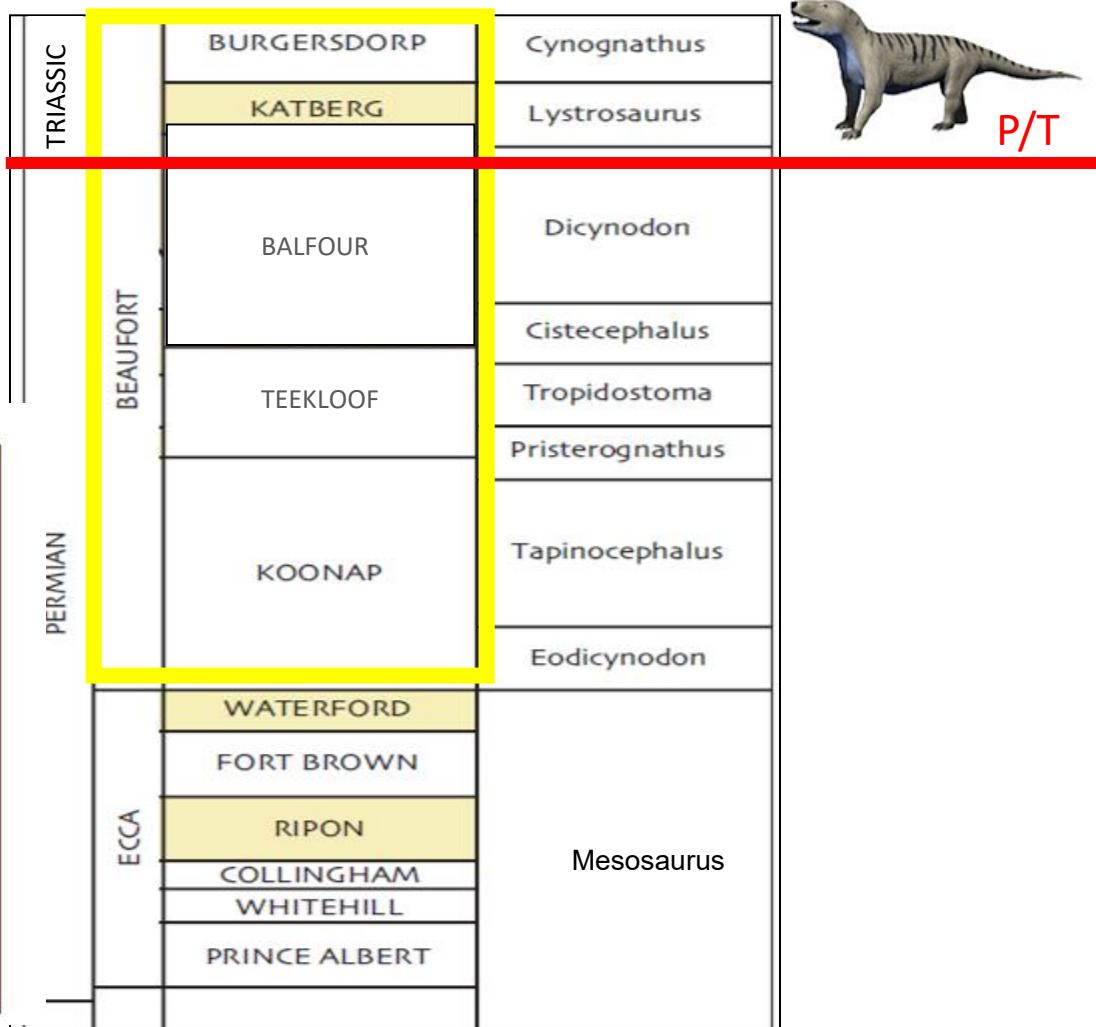
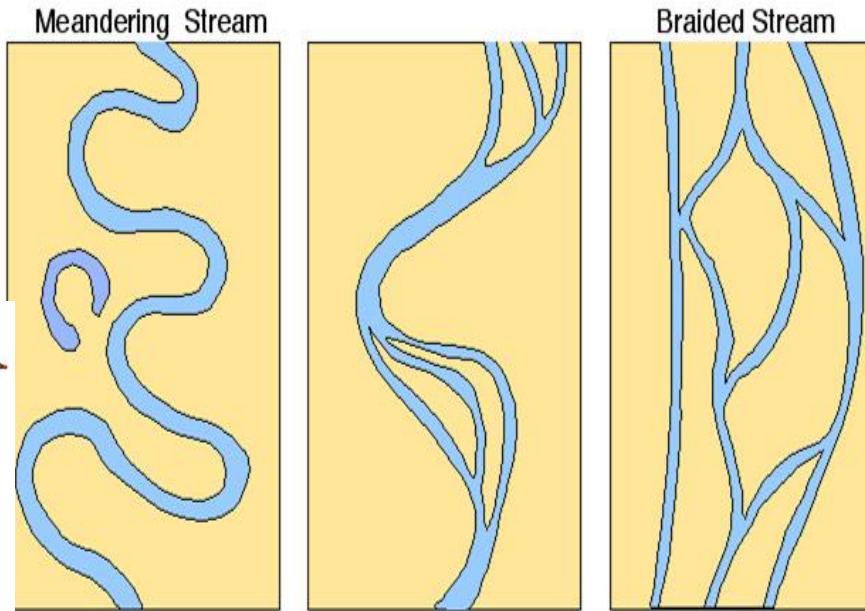


## Dopo il limite P/Tr

- Paleoambiente: c'è una rapida transizione nella topografia e geografia dei depositi alluvionali. Da ambienti con fiumi a meandri si passa a fiumi **a flussi intrecciati** in risposta al clima che diventa più arido.
- La scomparsa dei pollini di gimnosperme coincide con la **devastazione delle foreste a livello globale**.
- Il 70% dei vertebrati terrestri del Permiano si estingue, inclusi *Diictodon* e *Dicynodon*.
- Il sinapside erbivoro sopravvissuto *Lystrosaurus* diventa ora il componente principale della fauna (è un disaster taxon).
- I grandi sinapsidi carnivori permiani (gorgonopsidi) sono sostituiti da piccoli **sinapsidi cynodonti**.

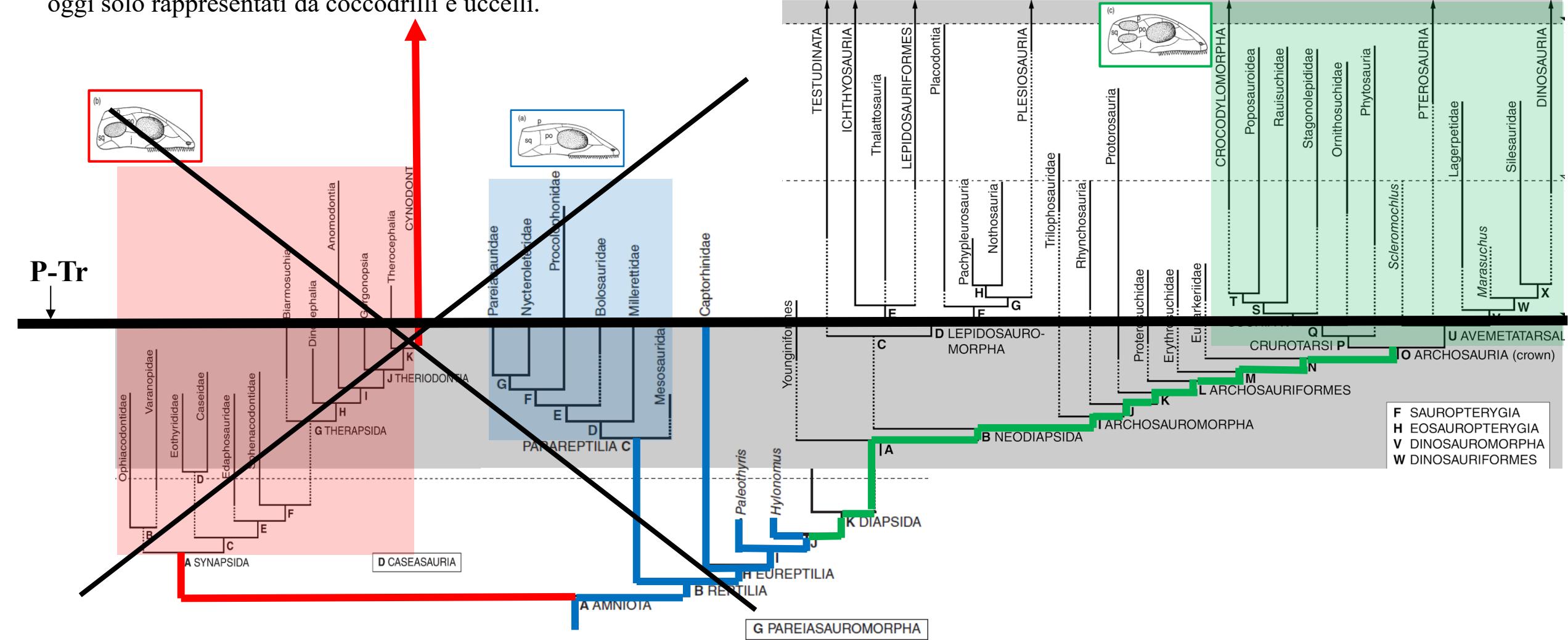


*Lystrosaurus*



## Dopo il limite P/Tr

- La grande estinzione di massa Permo-Triassica fa estinguere buona parte degli anapsidi **parareptilia** e quasi tutti i **sinapsidi** (eccetto i cinodonti, relegati a piccole nicchie).
  - La radiazione terrestre nel Mesozoico, a partire dal Triassico, ora riprende grazie alla radiazione dei rettili **diapsidi arcosauri (Archosauria)** oggi solo rappresentati da coccodrilli e uccelli.



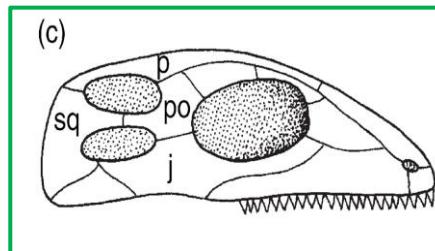
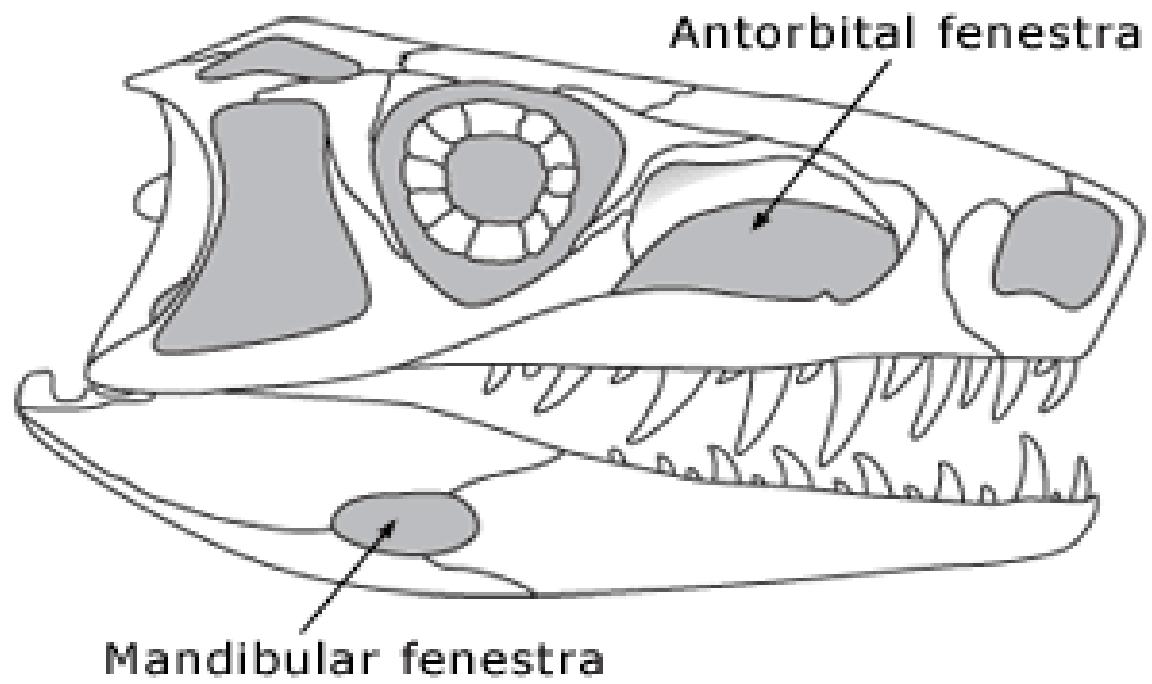
classe Reptilia

infraclass Archosauromorpha

clade **Archosauria**

*Caratteri anatomici distintivi:*

- **Finestra temporale inferiore più ampia di quella superiore**
- **Finestra antorbitale**
- **Finestra mandibolare**
- **Denti tecodonti** (impiantati in alveoli situati sul margine delle mascelle)
- **Postura parasagittale** (arti colonnari sotto al corpo)



*Ornitosuchus* (Crutotarsi)



*Allosaurus* (Dinosauria)

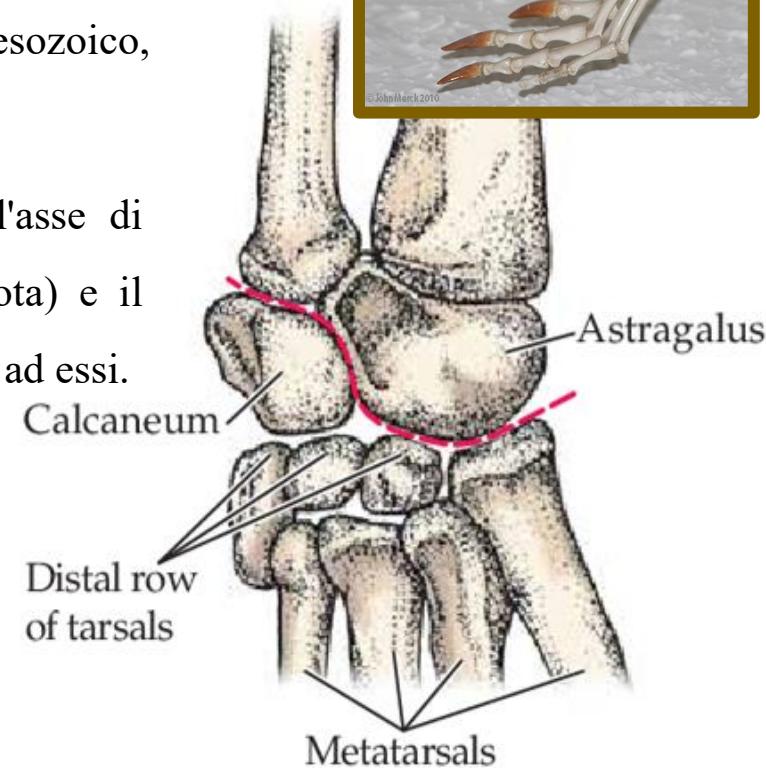
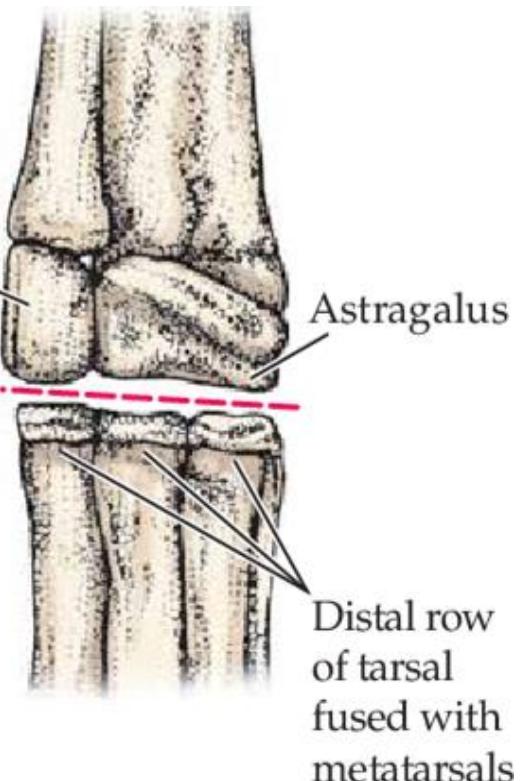
classe Reptilia

infraclasse Archosauromorpha

clade Archosauria

Gli arcosauri comprendono due maggiori gruppi che domineranno gli ambienti terrestri e aerei del Mesozoico, che si distinguono per la diversa conformazione l'articolazione della caviglia:

- I **Crurotarsi** (che includono i coccodrilli) possiedono **l'articolazione crurotarsale**, in cui l'asse di flessione corre tra due ossa della caviglia: l'astragalo (osso unicamente presente negli Amniota) e il calcagno. Tibia, fibula e astragalo sono fissi, mentre calcagno, tarsali e metatarsali ruotano rispetto ad essi.

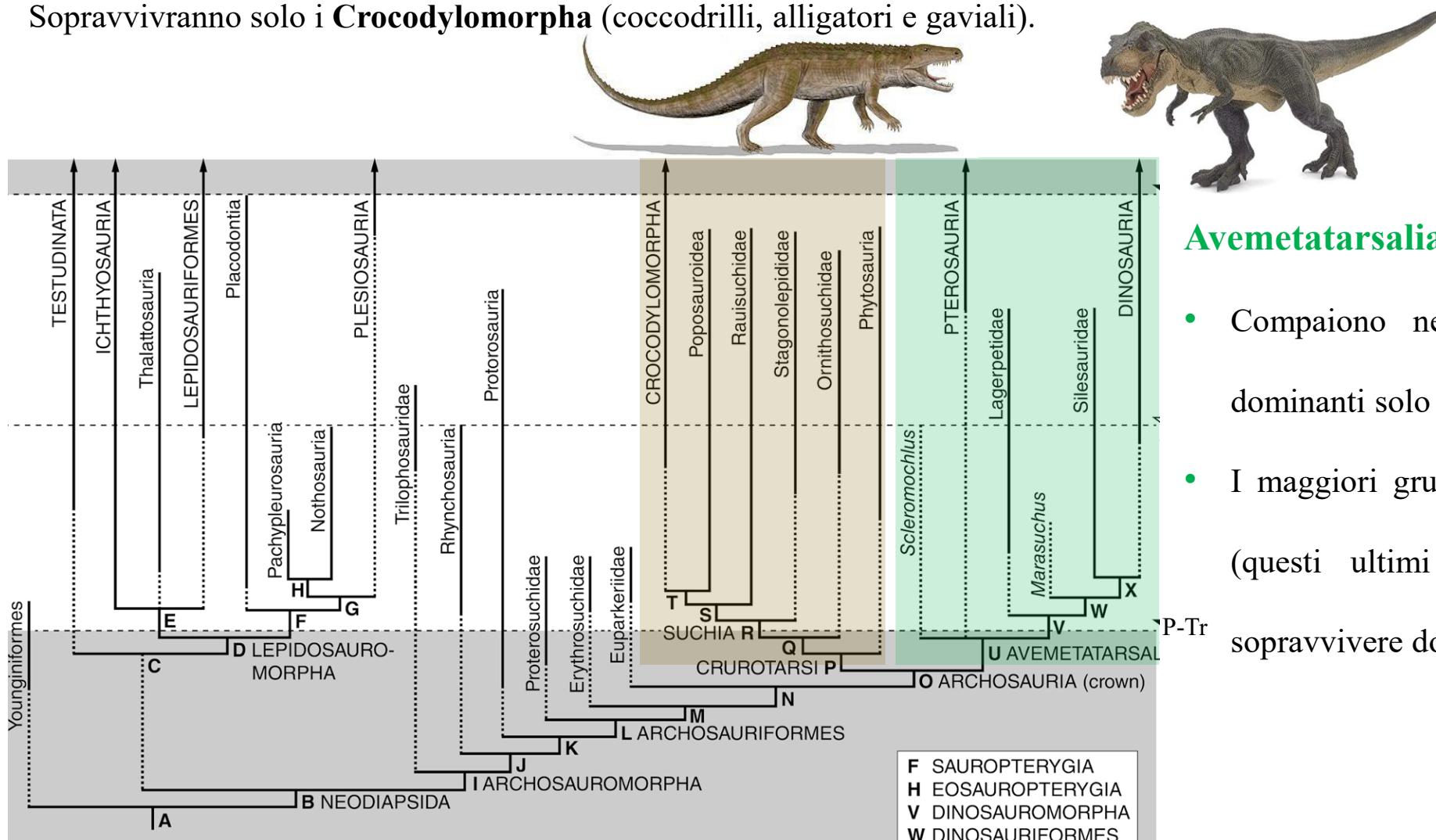


- Gli **Aemetatarsalia** (dinosauri e pterosauri) possiedono invece **l'articolazione mesotarsale**, in cui l'asse di flessione della caviglia corre tra i tarsali+metatarsali ed entrambe le ossa della caviglia (astragalo e il calcagno) che sono fisse, mentre a ruotare rispetto ad esse sono i soli tarsali e metatarsali.



# Crurotarsi

- Compaiono nel Triassico Inferiore, domineranno per tutto il Triassico, e la maggior parte di essi si estingue alla fine dello stesso periodo.
  - Sopravviveranno solo i **Crocodylomorpha** (coccodrilli, alligatori e gaviali).



## Avemetatarsalia

- Compaiono nel Triassico Inferiore ma saranno dominanti solo tra il Giurassico e il Cretaceo.
  - I maggiori gruppi sono **Pterosauria** e **Dinosauria** (questi ultimi includono gli uccelli, i soli a sopravvivere dopo l'estinzione di fine Cretaceo).

classe Reptilia

infraclass Archosauromorpha

clade Archosauria

clade **Crurotarsi**

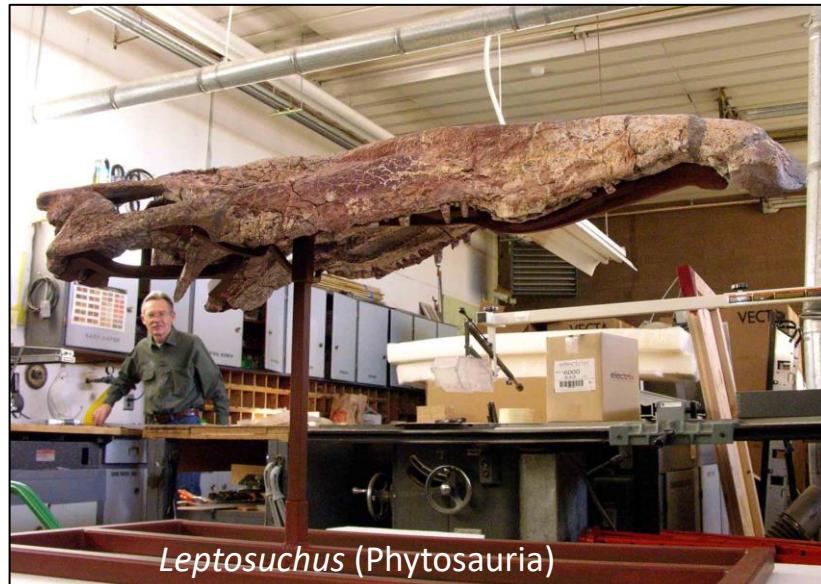
Triassico Inf. - Attuale

Dominanti nel Triassico con:

- Phytosauria: simili a coccodrilli, occupavano le stesse nicchie ecologiche.
- Aetosauridae: erbivori fino a 5 m, protetti da spesse armature e spine.
- Rauisuchia: grandi predatori fino a 6 m di lunghezza.
- Ornitosuchidae: con postura bipede, molto simili ai dinosauri teropodi.
- Crocodylomorpha (gli unici a superare il Triassico Sup. e ancora presenti).



*Deinosuchus*  
(Crocodylomorpha)



*Leptosuchus* (Phytosauria)



*Postosuchus* (Rauisuchia)



*Desmatosuchus*  
(Aetosauridae)

classe Reptilia

infraclass Archosauromorpha

clade Archosauria

clade **Avemetatarsalia**

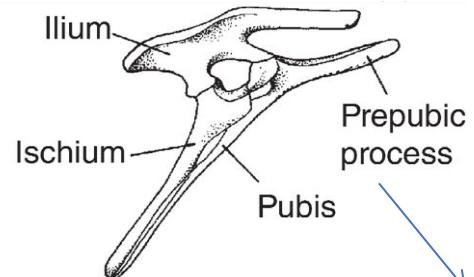
superordine **Dinosauria**

Triassico Sup. - Attuale

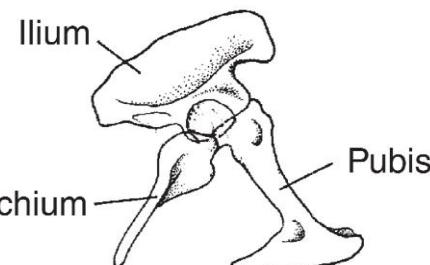
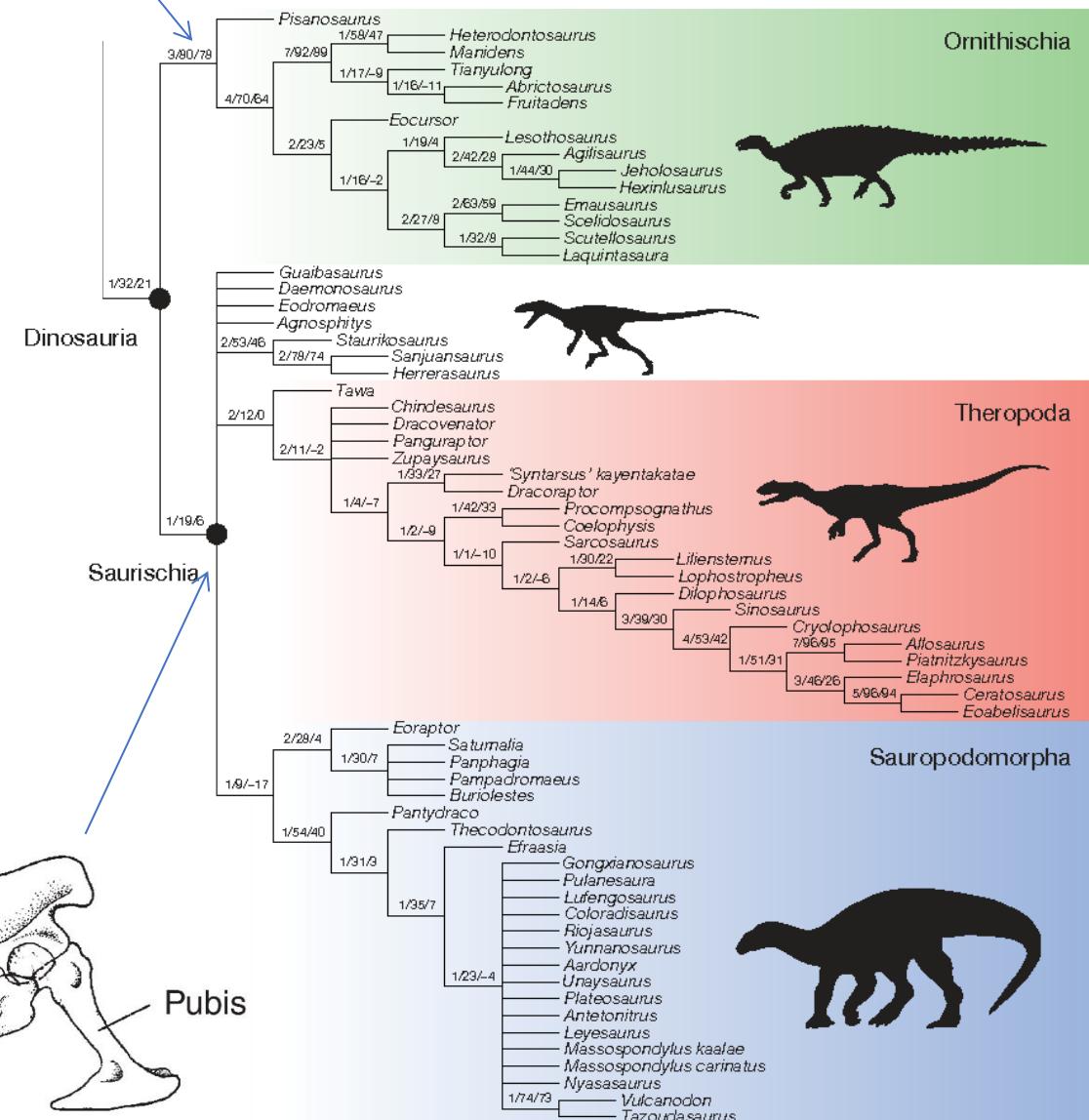
- E' il gruppo di arcosauri che ha dominato gli ambienti terrestri per il resto del Mesozoico (Giurassico e Cretaceo).
- All'estinzione di massa di fine Cretaceo, i dinosauri non aviani si estinsero, mentre il gruppo dei dinosauri aviani (Aves) sopravvisse e vive ancora oggi.

Per lungo tempo il clade è stato tradizionalmente suddiviso in due maggiori gruppi (ordini) sulla base della conformazione del bacino:

- **Ornitischia** (bacino da uccello): Stegosauria, Ankylosauria, Ornithopoda, Pachycephalosauria, Ceratopsia.
- **Saurischia** (bacino da rettile): Theropoda e Sauropodomorpha. Ischium



Filogenesi tradizionale di Dinosauria



classe Reptilia

infraclasse Archosauromorphia

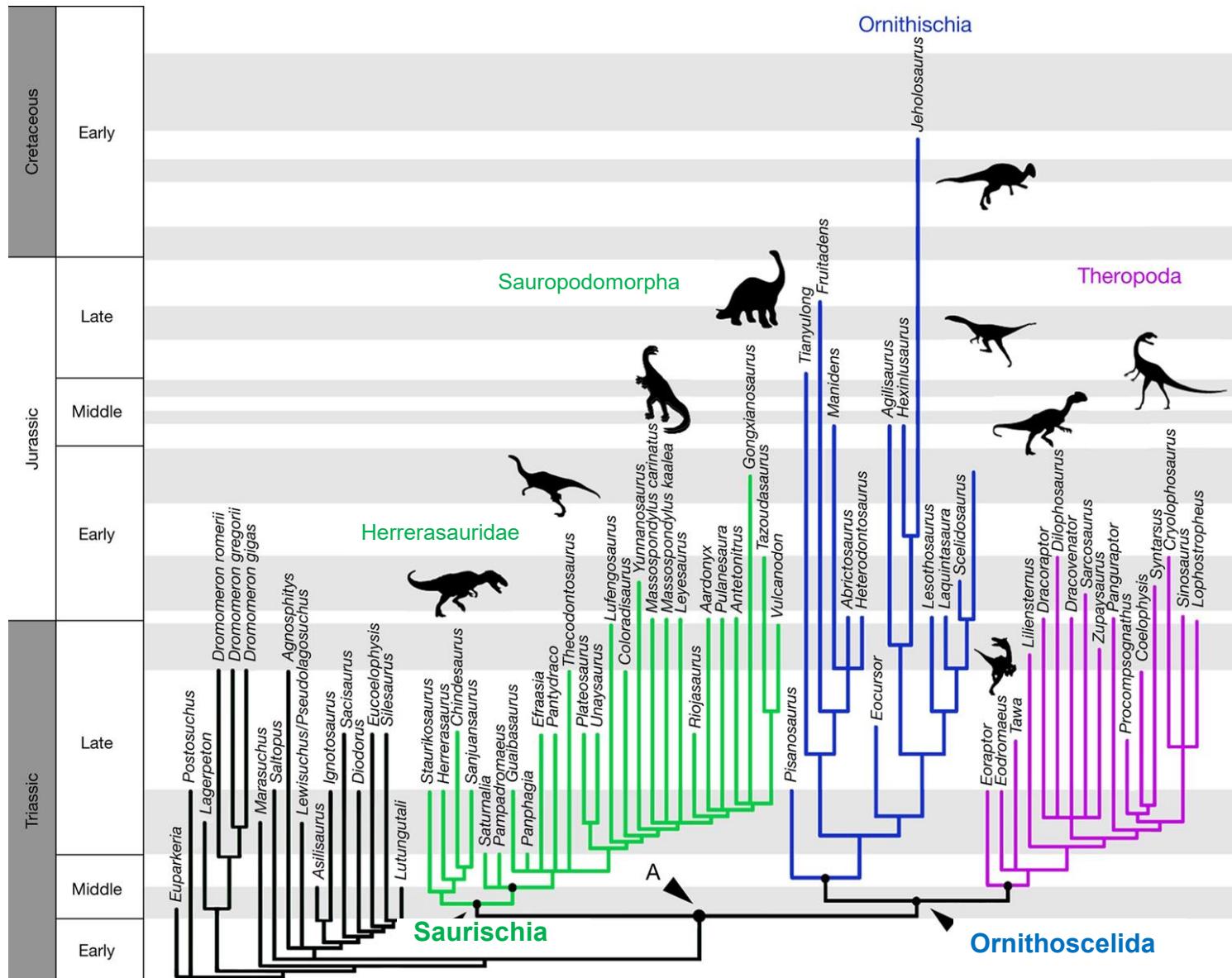
clade Archosauria

clade Avemetatarsalia

superordine Dinosauria

Una recente ipotesi ha proposto invece la loro classificazione in:

- **Ornithoscelida:** Theropoda + Ornithischia
- **Saurischia:** Sauropodomorpha + Herrerasauridae  
(questi ultimi prima considerati teropodi o esclusi da Dinosauria).
- Secondo lo studio, i dinosauri ornitischii avrebbero molte più caratteristiche "da uccello".
- Sarebbero quindi più strettamente imparentati con i dinosauri teropodi (uccelli inclusi) che con i dinosauri sauropodomorfi, di fatto "rompendo" la tradizionale classificazione dei dinosauri.





- Un recente studio (Cerny & Siminoff 2023: *Scientific Report*) dimostra che entrambe le filogenesi risultano statisticamente indistinguibili con i dataset attuali, ovvero, **nessuna è nettamente meglio supportata dell'altra.**



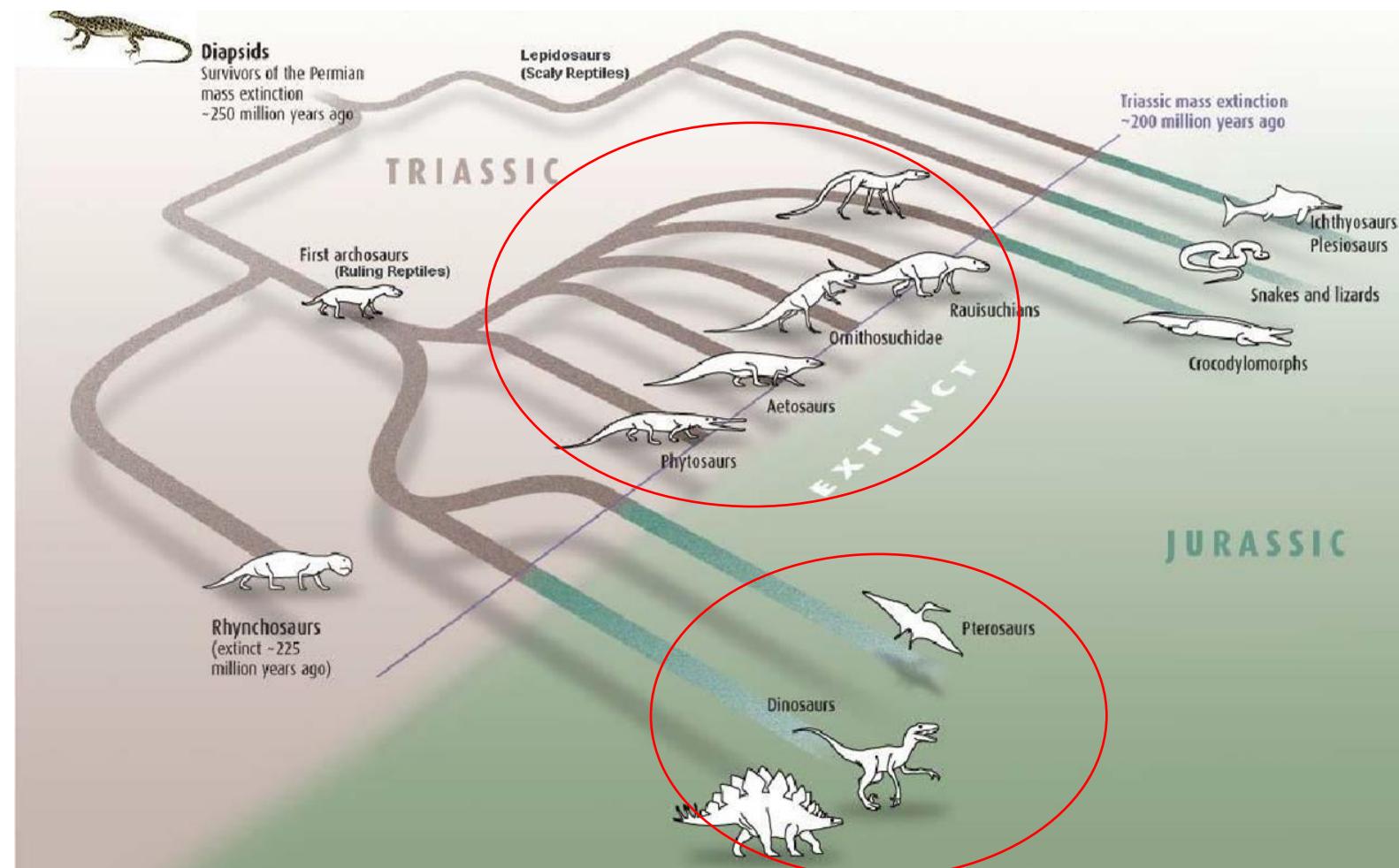
# La radiazione Mesozoica degli Arcosauri

La radiazione mesozoica degli arcosauri avvenne in due fasi consecutive:

## 1) Radiazione dei Crurotarsi (Triassico)

## 2) Radiazione di Avemetatarsalia (dal Giurassico)

- Questi ultimi, oltre alle terre emerse, conquisteranno l'aria (pterosauri).
- Nei mari invece non dominano gli arcosauri ma, come vedremo, alcuni gruppi di Lepidosauromorpha (Ichthyosauria e Plesiosauria).

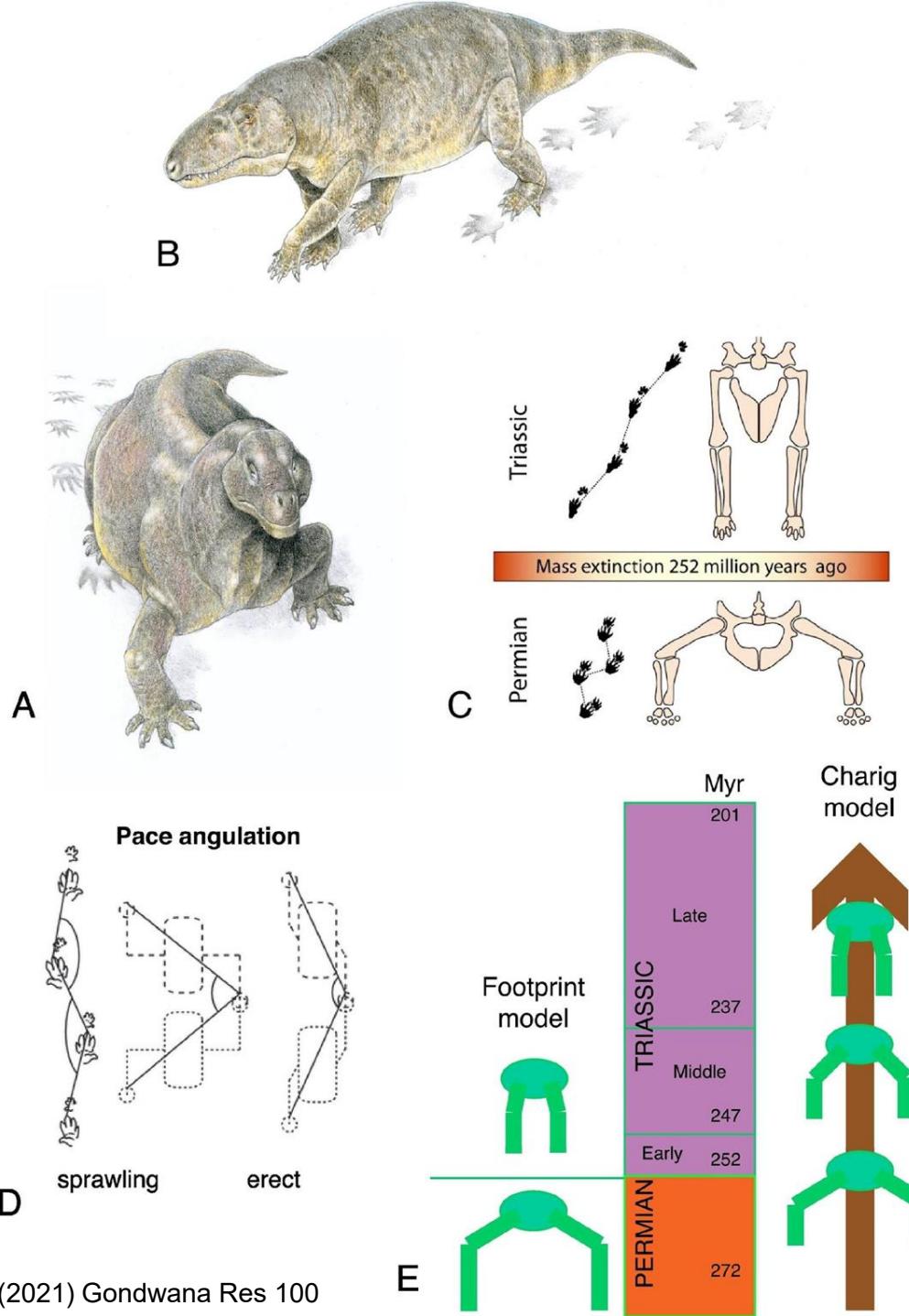


# La radiazione Mesozoica degli Arcosauri

- La radiazione terrestre degli arcosauri avviene principalmente grazie ad un importante fattore anatomico: **il cambiamento posturale**.
- Da una postura **sprawling** (con arti posizionati lateralmente al corpo) degli anapsidi e sinapsidi primitivi nel Permiano, si passa ad una postura **parasagittale** (con arti colonnari posizionati sotto al corpo) che permise agli arcosauri triassici (crurotarsi e dinosauri) una postura più eretta e movimenti più rapidi e fluidi.
- Ciò avrebbe consentito loro di percorrere lunghe distanze e conquistare tutta la Pangea.



*Postosuchus* (Crurotarsi)



# La radiazione Mesozoica degli Arcosauri

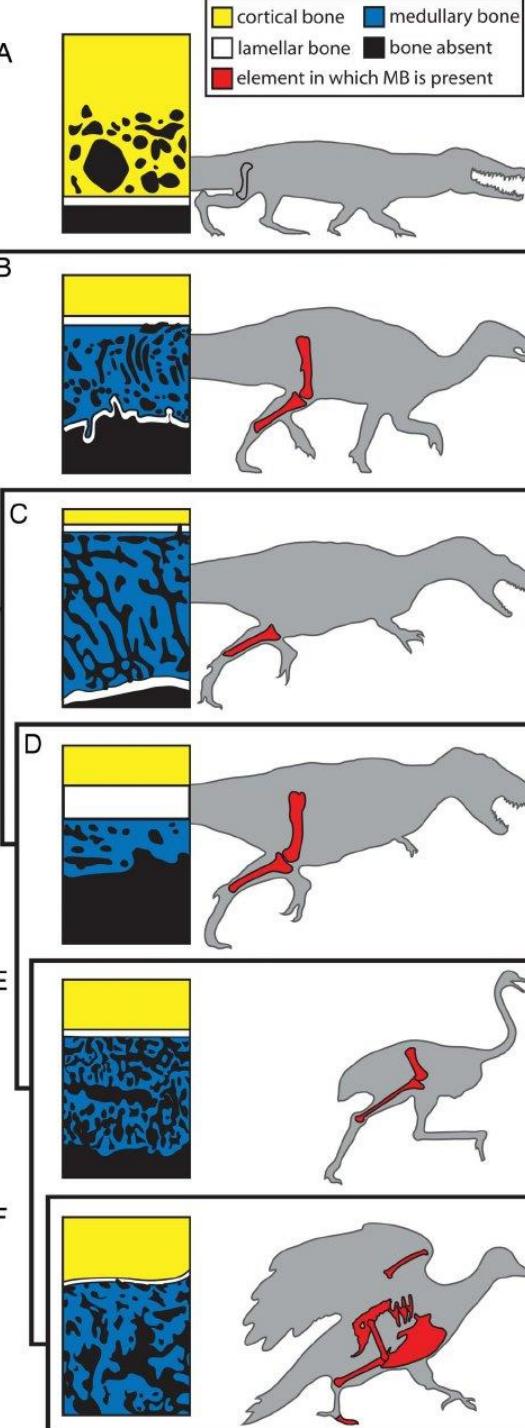
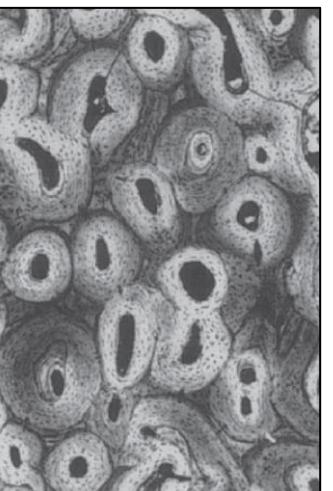
- Il cambiamento posturale è concomitante con un altro adattamento, **il passaggio dall'ectotermia** (tipica degli animali a sangue freddo, come i pesci e i tetrapodi basali) **all'endotermia** (tipica degli animali a sangue caldo), per cui i due fattori sono probabilmente correlati.
- In particolare, per i crutotarsi e i Coelurosauria, il gruppo di dinosauri teropodi che porterà agli uccelli, si parla di **endotermia** in senso stretto.

Le evidenze che crurotarsi e celurosauri fossero endotermi si riscontrano in:

- Piume e penne:** nuovi ritrovamenti confermano che anche molti dinosauri non aviani, possedevano piumaggio, la cui presenza implica una qualche forma di endotermia.
- Isotopi  $^{13}\text{C}$  e  $^{18}\text{O}$ :** misurati sulle ossa, mostrano che il corpo di alcuni dinosauri poteva raggiungere i  $38^\circ\text{ C}$ .
- Istologia:** le ossa di alcuni crurotarsi e dei celurosauri sono più simili a quelle dei mammiferi che non a quelle dei rettili attuali.

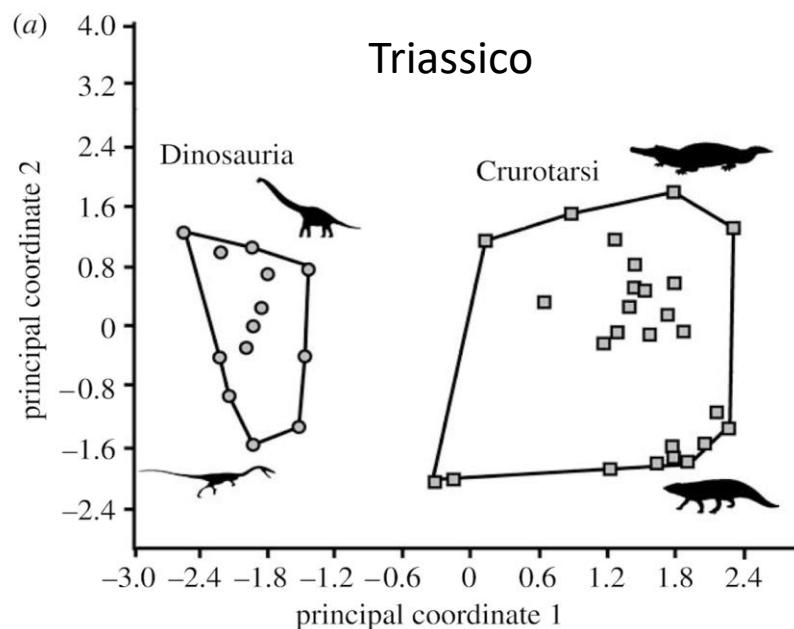
## Vantaggi della postura eretta ed endotermia:

- sempre attivi (anche di notte)
- più velocità e fluidità nei movimenti (nella predazione e fuga da predatori)
- aumentata competizione rispetto agli animali ectotermi.

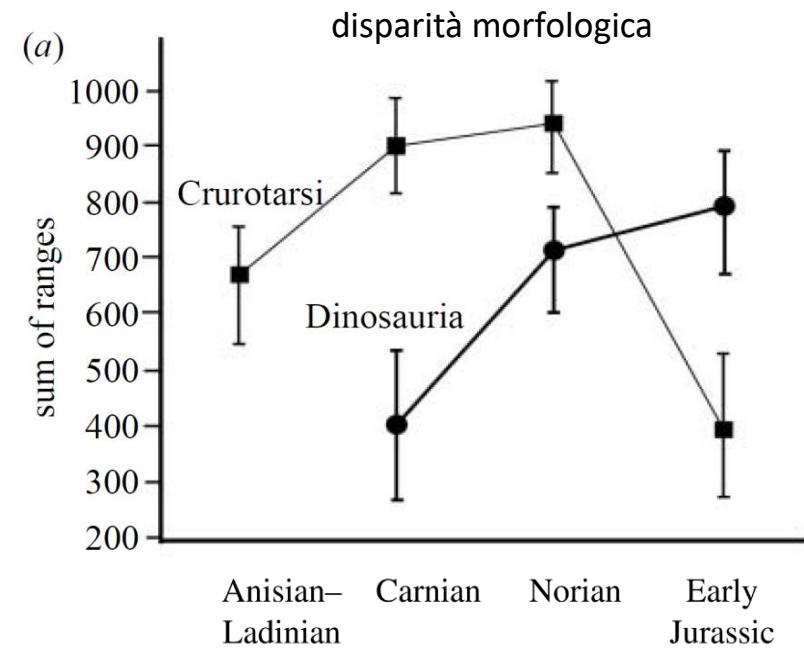
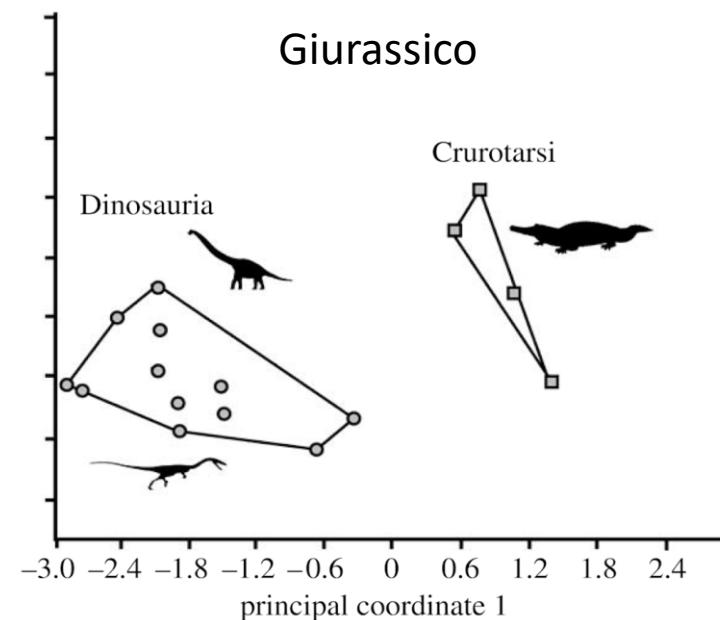


# La radiazione Mesozoica degli Arcosauri

- Per tutto il Triassico, i crurotarsi mostrano alti livelli di biodiversità e disparità morfologica e hanno dominato le terre emerse con forme che arrivavano a diversi metri di lunghezza.
- Durante il Triassico, i dinosauri erano rimasti di piccole dimensioni e occupavano le stesse nicchie o nicchie diverse senza competere con i crurotarsi come dimostra sia la diversa occupazione del morfospazio, sia l'aumento della disparità per entrambi i gruppi durante il Triassico Superiore.
- Dall'inizio del Giurassico, mentre la disparità dei dinosauri continua a crescere, si assiste ad un crollo nella diversità e disparità dei crurotarsi, la maggior parte dei quali si estinguerà alla fine del Triassico.



Brusatte et al. (2008) *Biol Lett* 4:733-736



# La radiazione Mesozoica degli Arcosauri

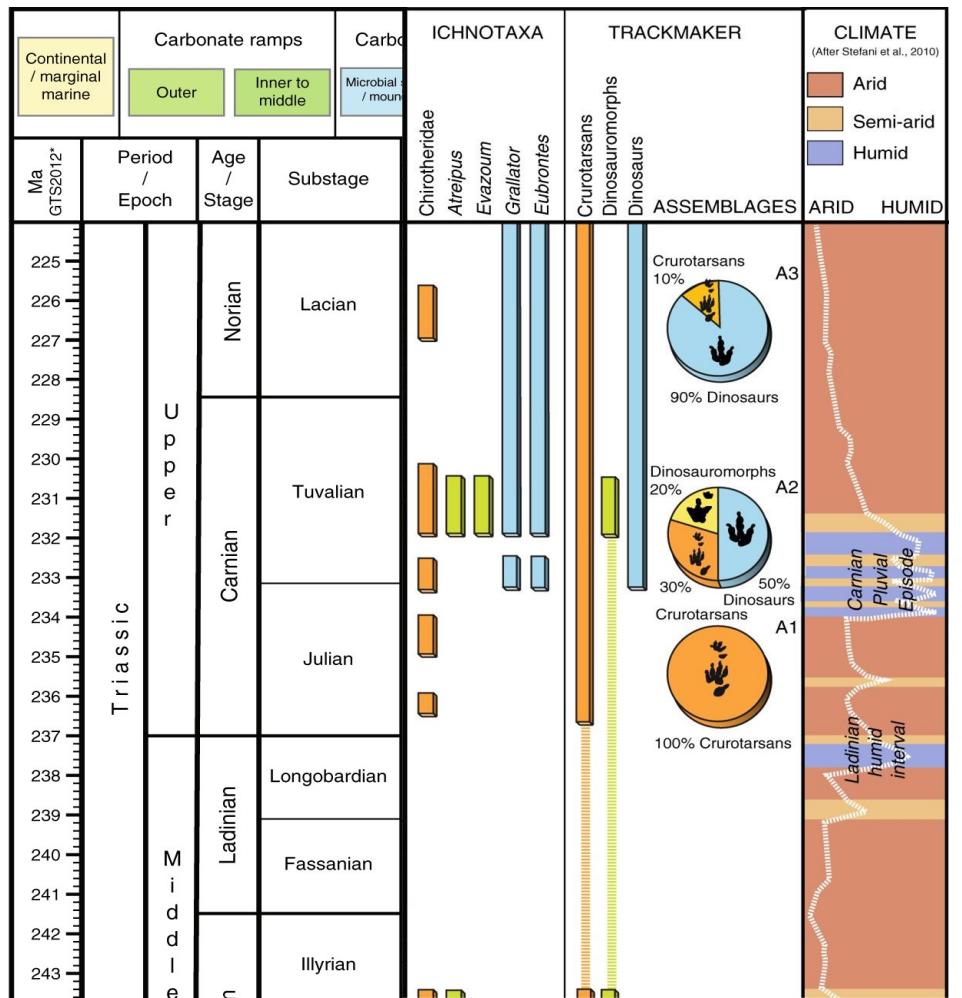
L'estinzione dei grandi crurotarsi a fine Triassico avvenne in due ondate successive:

- 1) la prima ondata avvenne durante l'**Episodio Pluviale Carnico (Trias Sup., 233 Ma)**, evento in cui si assiste ad un incremento delle precipitazioni che si protrassero per circa un milione di anni. Questo è dimostrato anche dall'aumento nella frequenza delle impronte e piste fossili, in quanto le condizioni ambientali umide favoriscono, anche in ambienti terrestri, la loro formazione.



*Ricostruzione di un ecosistema italiano (Dolomiti) durante l'Episodio Pluviale Carnico ©D. Bonadonna/MUSE*

Bernardi et al. (2018)  
*Nat Comm.* 9:1499

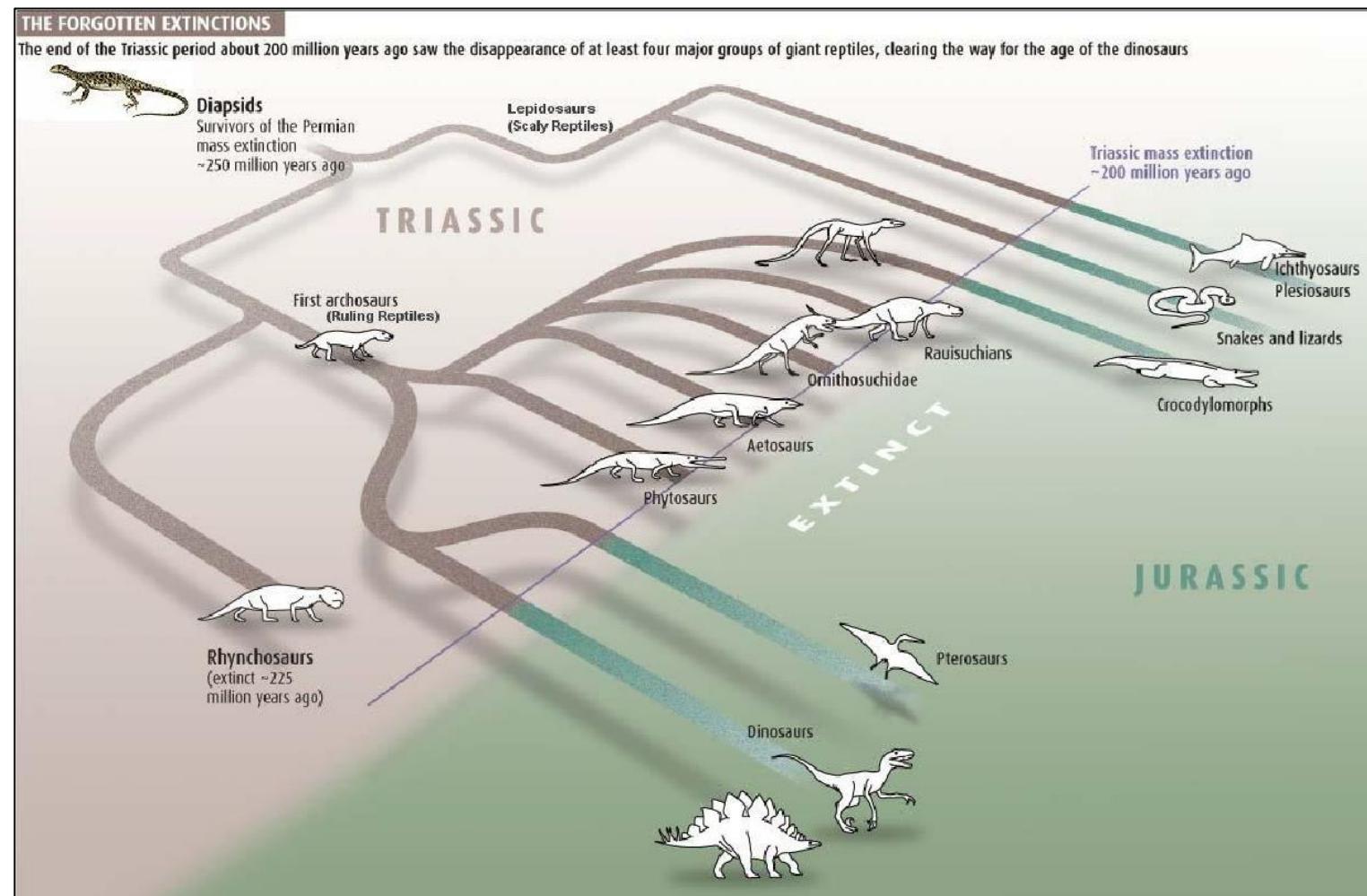
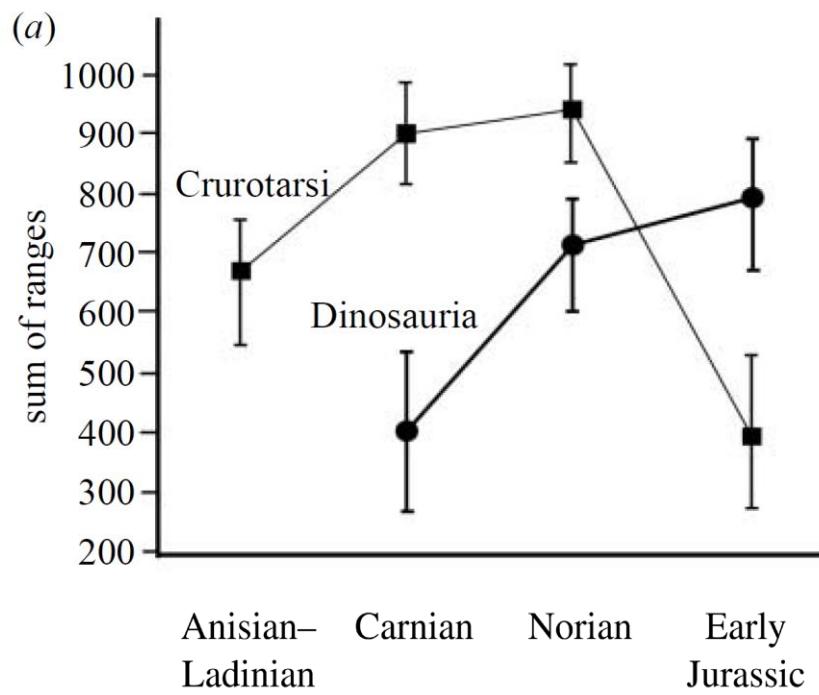


# La radiazione Mesozoica degli Arcosauri

2) La seconda ondata di estinzione iniziò circa 18 milioni di anni dopo, con **l'estinzione di massa di fine Triassico (215-201 Ma)**.

I due eventi resero vacanti numerose nicchie ecologiche terrestri, consentendo ai **dinosauri** di occuparle, diversificarsi e assumere ruoli chiave a partire dal Giurassico fino alla fine del Cretaceo (66 Ma).

Brusatte et al. (2008) *Biol Lett* 4:733-736





## 6.9.2 La conquista dell'aria



## Le origini del volo

- Il volo si è evoluto in maniera indipendente in tre diversi gruppi di vertebrati, rendendolo uno dei casi più sorprendenti di **convergenza evolutiva**: **Pterosauria** (rettili), **Aves** (uccelli) e **Chiroptera** (mammiferi).
- L'evoluzione del volo nei vertebrati è ben documentata con forme di transizione (ad eccezione che nei chiroterri).



## Le origini del volo

- Benché l'ala si sia evoluta in modo indipendente nei tre diversi cladi per una stessa funzione (il volo attivo), la loro struttura è molto differente.
- Ciò è principalmente dovuto al fatto che la loro evoluzione ha dovuto rispettare diversi **vincoli imposti dalla filogenesi, dall'anatomia, e dalla biomeccanica**.



- Così, negli pterosauri l'ala è sostenuta da un solo dito ipertrofico (il quarto).
- L'ala degli uccelli è il risultato di un'estensione di tutte le ossa dell'arto anteriore.
- Nei pipistrelli a sostenere l'ala sono 4 dita su 5.

# Le origini del volo

## Le diverse ipotesi sul perché...

Perché ?  
Come ?

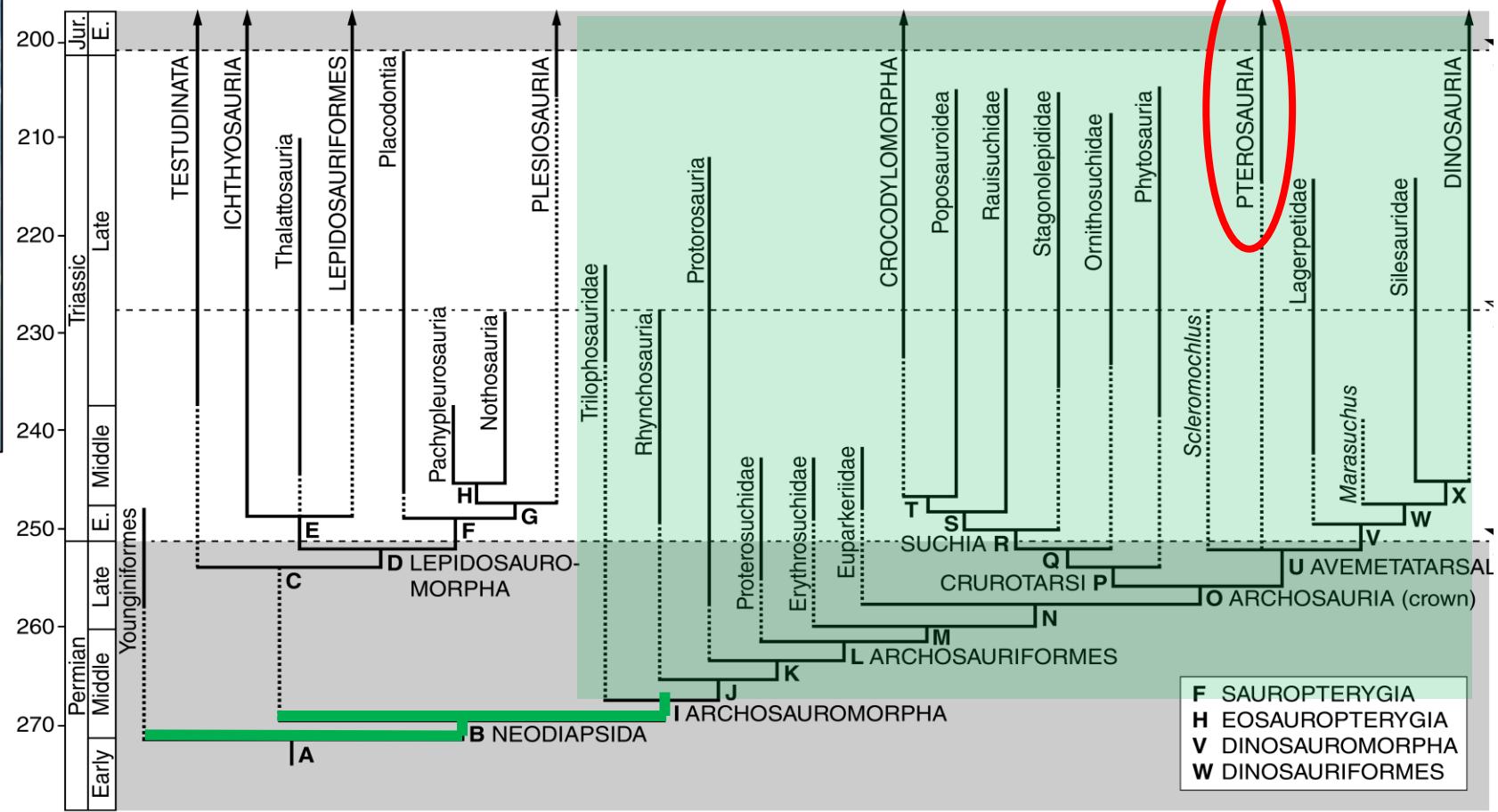
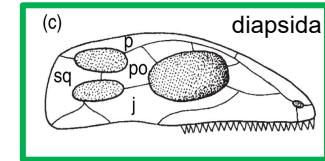
1. Per accedere a nuove fonti di cibo (prede volanti o veloci).
2. Per fuggire dai predatori.
3. Per spostarsi da un posto all'altro (saltando o planando).
4. Le ali erano inizialmente usate come display sessuale (ali più grandi erano preferite dai potenziali partner).

Tutte le ipotesi sono egualmente possibili (anche tutte insieme) ma non possono essere verificate direttamente perché è difficile inferire il comportamento degli organismi dai fossili (se non raramente). Una soluzione potrebbe essere analizzare:

- **Prove filogenetiche:** le forme ancestrali da cui derivano stavano effettivamente cercando di risolvere una delle ipotesi?
- **Il paleoambiente:** erano presenti alberi che avrebbero facilitato il saltare, planare e volare?
- **Il cibo disponibile:** erano presenti prede volanti o veloci?

# Origine del volo negli Pterosauri

- A partire dal **Triassico Superiore**, mentre i crurotarsi dominavano ancora le terre, un altro gruppo di arcosauri più vicino ai dinosauri (ma non sono dinosauri!) produrranno adattamenti e innovazioni che consentiranno loro di sfruttare una nicchia ecologica inesplorata, **l'aria**.
- Questi furono i rettili volanti dell'ordine **Pterosauria**, che divennero di fatto i primi vertebrati a volare.



clade Archosauria

clade Avemetatarsalia

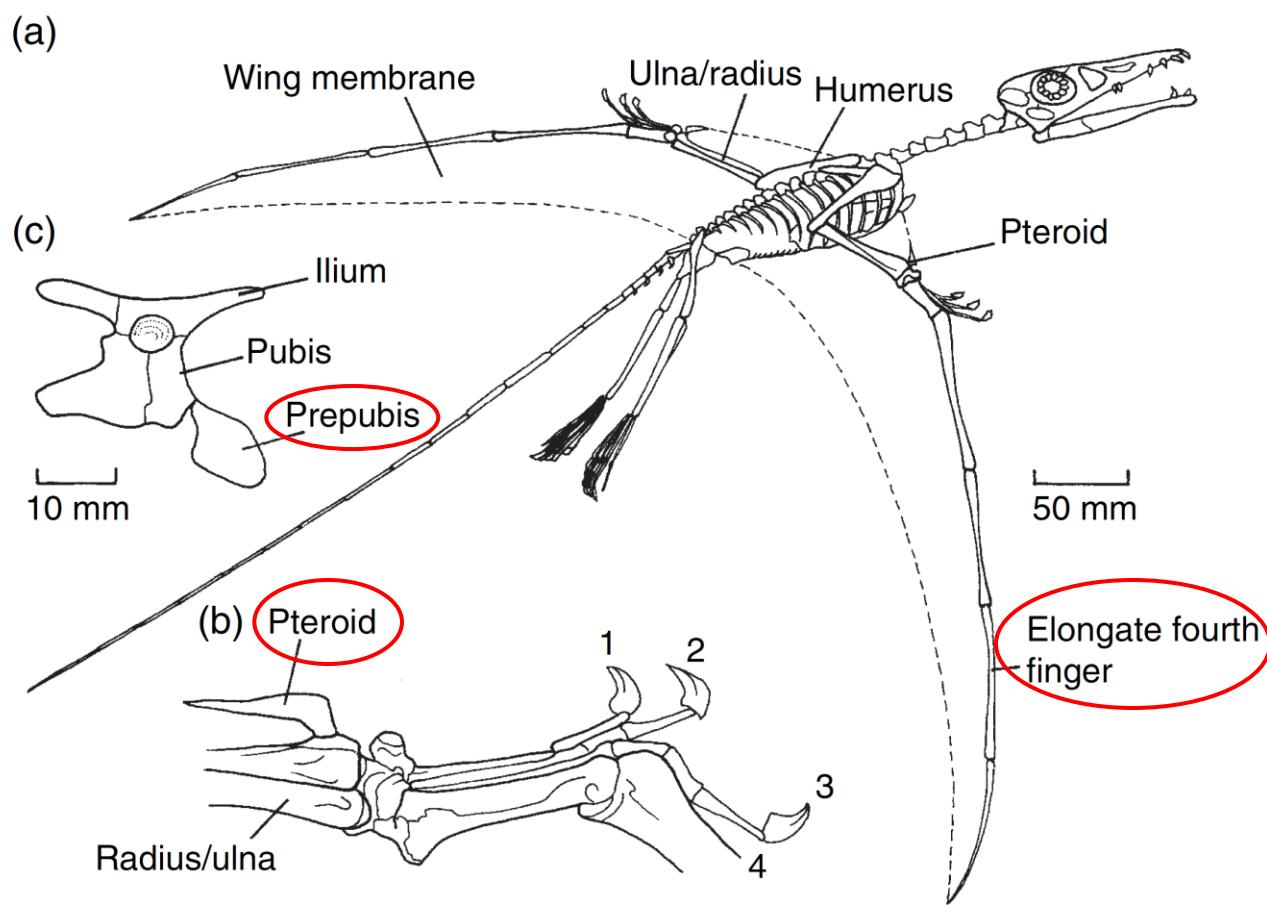
superordine Pterosauria

Triassico Sup. - Cretaceo Sup. (210 - 66 Ma)

Caratteri anatomici:

- corpo corto, collo lungo, e testa grande
- arto anteriore modificato: tre dita corte con artigli e un **quarto dito allungato che sostiene una membrana alare.**
- **lo pteroide**, un piccolo osso del polso che sosteneva una piccola membrana collegata con l'omero.
- bacino piccolo con un elemento nuovo, il **prepube**, articolato al pube per sostenere le viscere.
- cinque lunghe dita nei piedi (con un dito divergente)
- coda irrigidita da tendini ossificati (timone durante il volo)

*Eudimorphodon*, il più antico pterosauro (Cene BG, Italia)



clade Archosauria

clade Avemetatarsalia

superordine Pterosauria

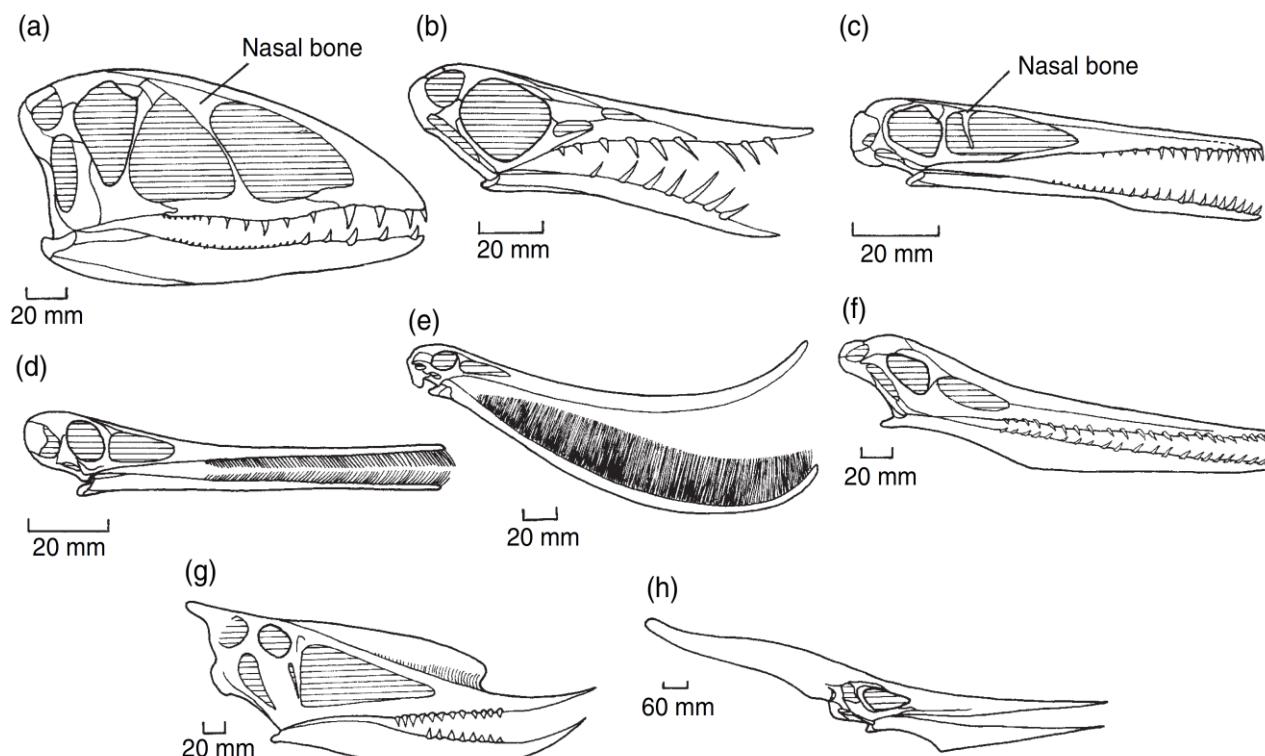
Nelle forme grandi e giganti come *Pteranodon* e *Quetzalcoatlus* (anche 15 m di apertura alare) troviamo anche:

- foramina pneumatici sulle vertebre per alleggerire il peso
- fusione del bacino con il sacro per sostenere il peso a terra



Diverse forme di dentatura riflettono diverse modalità trofiche:

- Ad esempio, *Ctenochasma* e *Pterodaustro* (d, e) avevano numerosissimi denti lunghi e sottili su ciascuna mascella (anche 500) per filtrare il plankton dall'acqua.
- In *Dsungaripterus* e *Pteranodon* (g, h) le fauci portano pochi denti o ne sono prive; probabilmente pescavano “a traino” immersando il becco e ingoavano la preda così rapidamente che i denti erano inutili.



- Pterosauri giganti come *Quetzalcoatlus* (15 m) potrebbero essere stati superpredatori terrestri in grado di predare anche individui giovani o piccoli dinosauri.



## Anatomia del volo

Un tempo si pensava che gli pterosauri non fossero buoni volatori e che erano costretti a decollare da scogliere o dopo una breve corsa (ipotesi poco probabili).

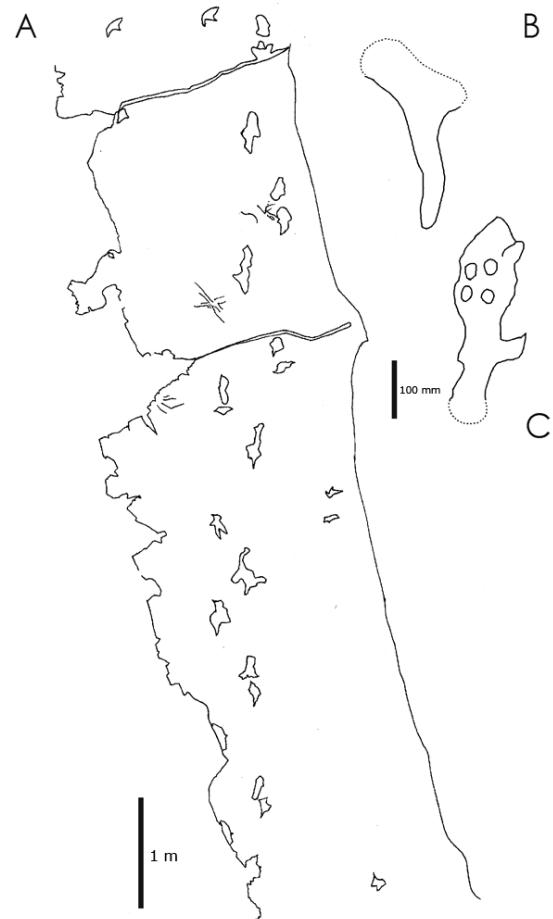


Molte prove oggi smentiscono l'ipotesi. Tra queste, la presenza di:

- ali e adattamenti aerodinamici per il volo (ossa leggere e cave)
- membrana alare rinforzata da actinofibrille per dare rigidità e resistenza
- endotermia provata da peli corti (solo gli animali endotermici hanno un isolamento esterno)
- flocculo: regione del cervello che integra i segnali di articolazioni, muscoli, pelle e organi di equilibrio (presente anche negli uccelli)

## La più probabile ipotesi sul decollo:

- Decollo a partire da posa quadrupede con uno slancio "a catapulta" (come i pipistrelli)



## La più probabile ipotesi sulla camminata:

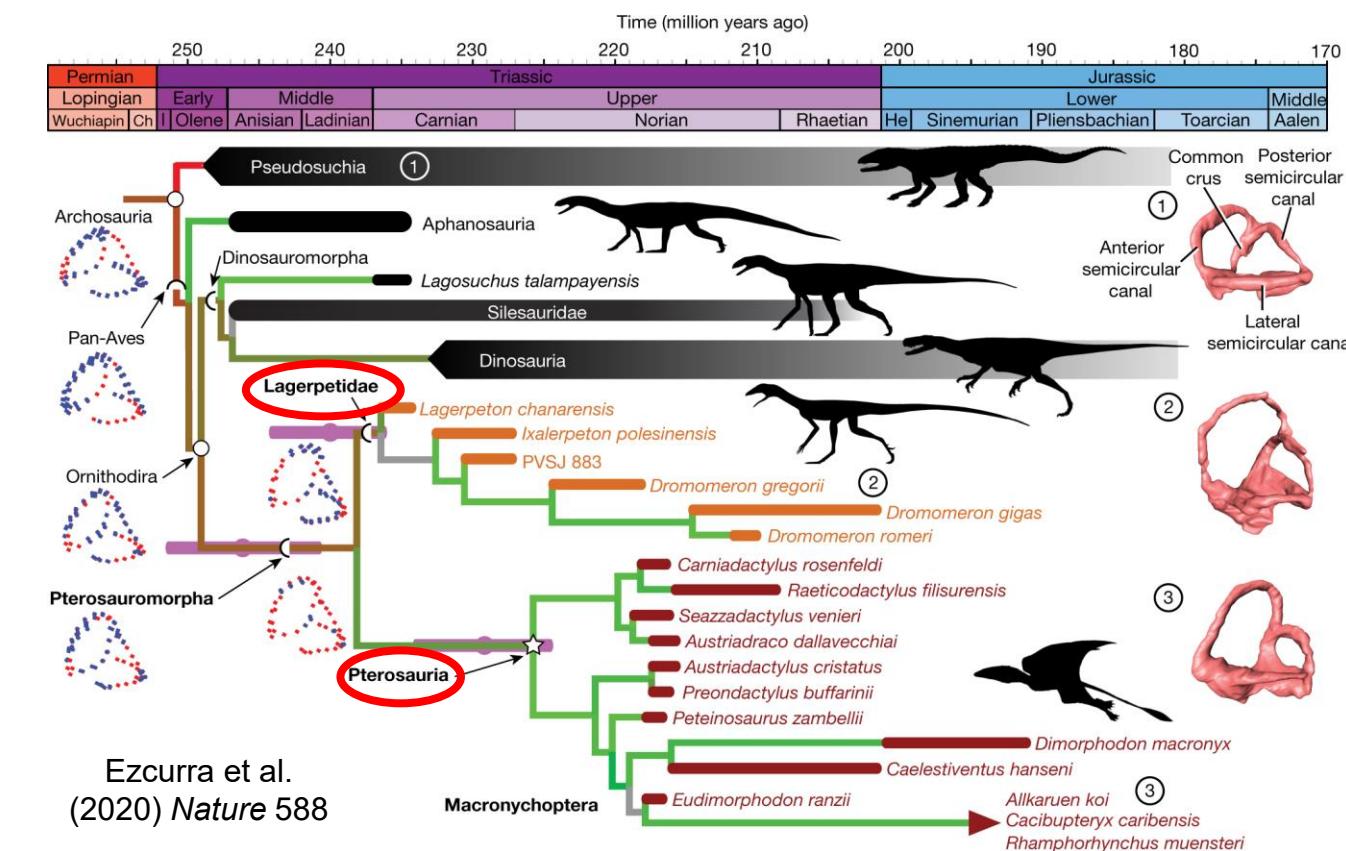
- Camminata quadrupede (dimostrata da tracce fossili ed esperimenti bio-meccanici).



# Origine degli Pterosauri

Una recente ipotesi (2020), suggerirebbe che gli pterosauri avrebbero avuto un antenato comune con i lagerpetidi (un piccolo gruppo di arcosauri forse arboricoli, simili per convergenza alle lucertole) con i quali formerebbero il clade Pterosauromorpha (Lagerpetidae+Pterosauria).

Sarebbero dunque derivati da piccoli arcosauri arboricoli simili a lucertole.



ben 33 caratteri in comune tra  
Lagerpetidae e Pterosauria !



## Origine degli Pterosauri

Quindi, se guardiamo alle prove filogenetiche, il paleoambiente, e il cibo disponibile si evince che l'origine del volo negli pterosauri potrebbe aver avuto origine...

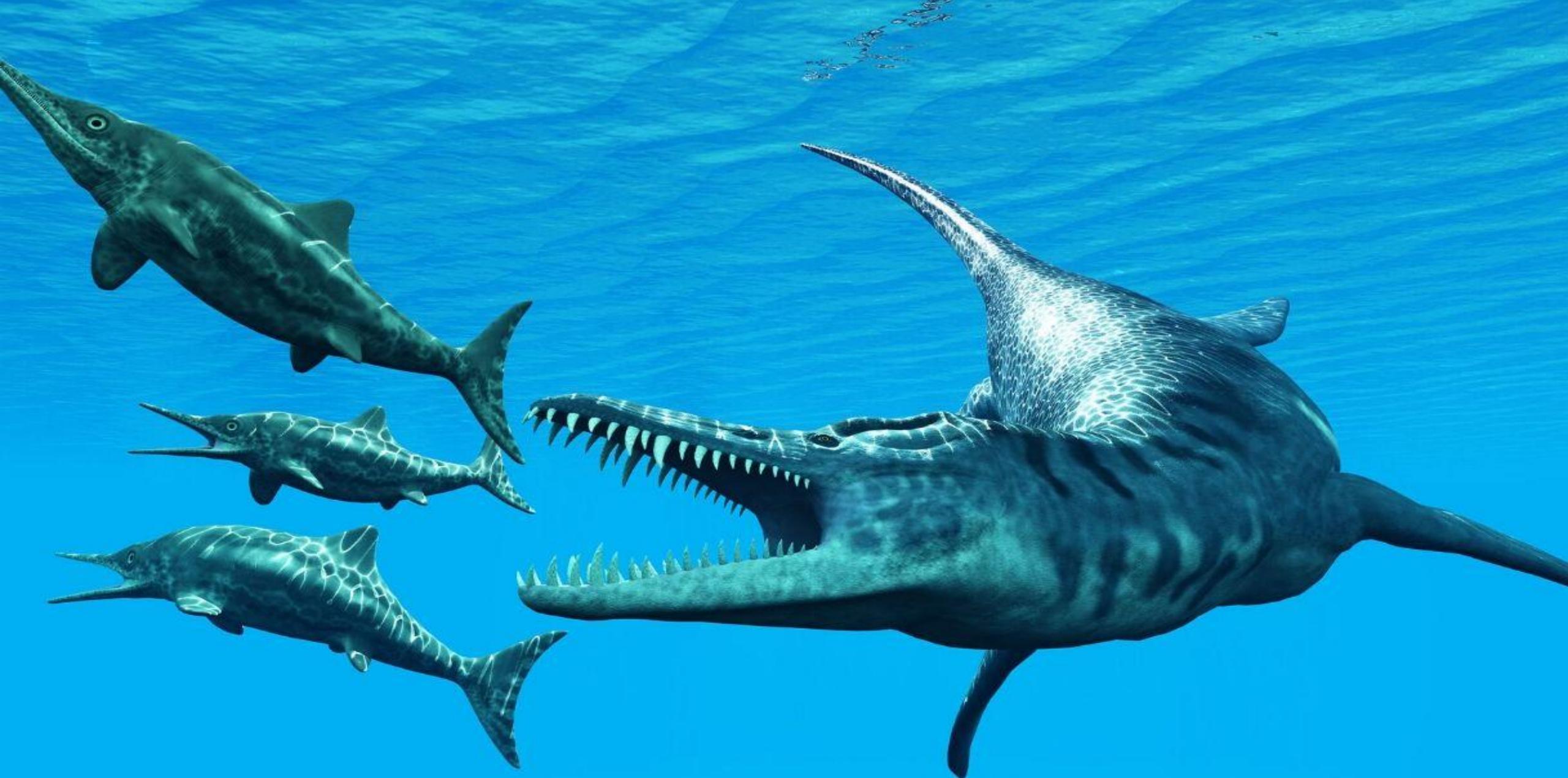
Le diverse ipotesi sul perchè...

1. Per accedere a nuove fonti di cibo (prede volanti o veloci). 
2. Per fuggire dai predatori. 
3. Per spostarsi da un posto all'altro (saltando o planando). 
4. Le ali erano inizialmente usate come display sessuale (ali più grandi erano preferite dai potenziali partner). 





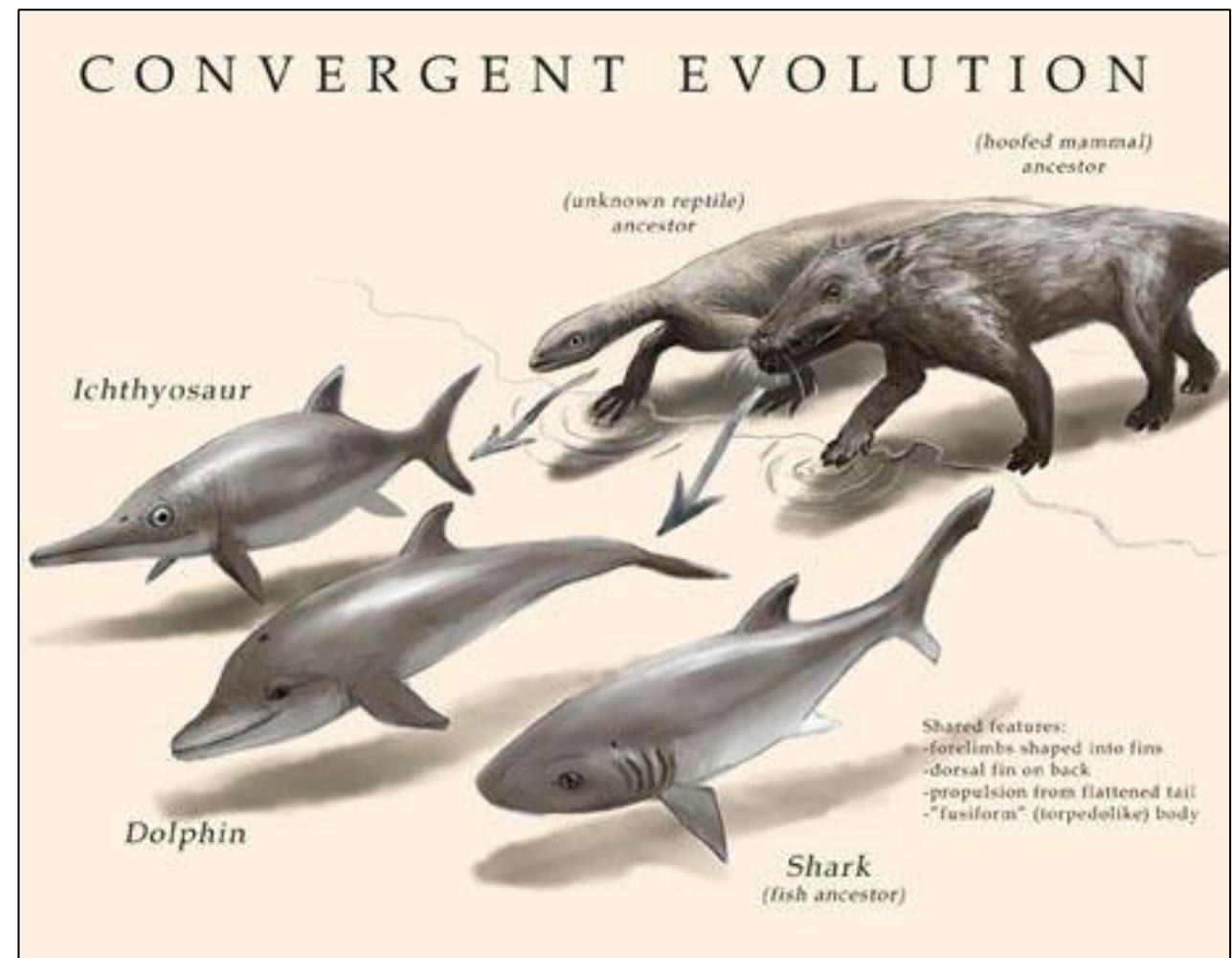
## 6.9.3 Il ritorno all'acqua



# Gli adattamenti per il nuoto

Gli adattamenti per il "ritorno" all'acqua degli amnioti si sono evoluti in maniera indipendente in diversi gruppi, risultando in diverse forme di **convergenza evolutiva**:

- **Ittiosauri** (rettili lepidosauromorfi) - Triassico-Cretaceo
- **Plesiosauri** (rettili lepidosauromorfi) - Triassico-Cretaceo
- Mosasauri (rettili lepidosauromorfi) - Cretaceo Sup.
- tartarughe marine (rettili lepidosauromorfi) - dal Cretaceo ad oggi
- Hesperornites (Aves) - Cretaceo Sup.
- pinguini (Aves) - Cenozoico
- pinnipedi (mammiferi) - Cenozoico
- **Cetacei (mammiferi)** - Cenozoico

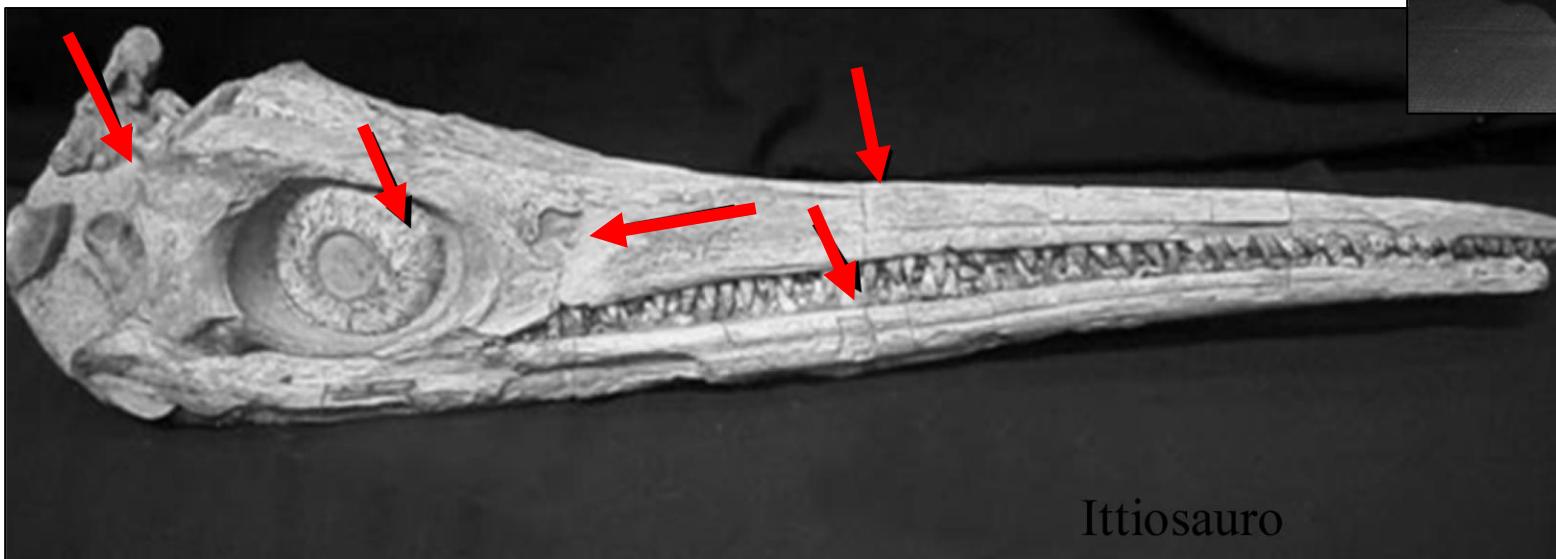


# Gli adattamenti per il nuoto

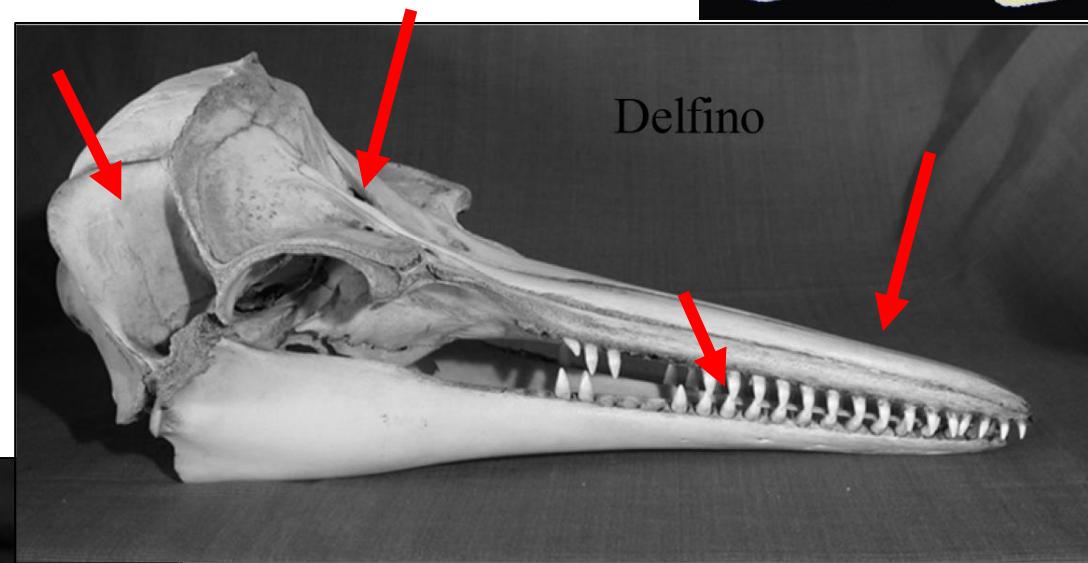
1. Rostro lunghissimo, denti indifferenziati e conici, regione postorbitale accorciata, grandi orbite, narici arretrate



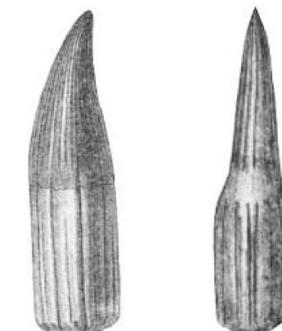
Ichthyosauria



Ittiosauro

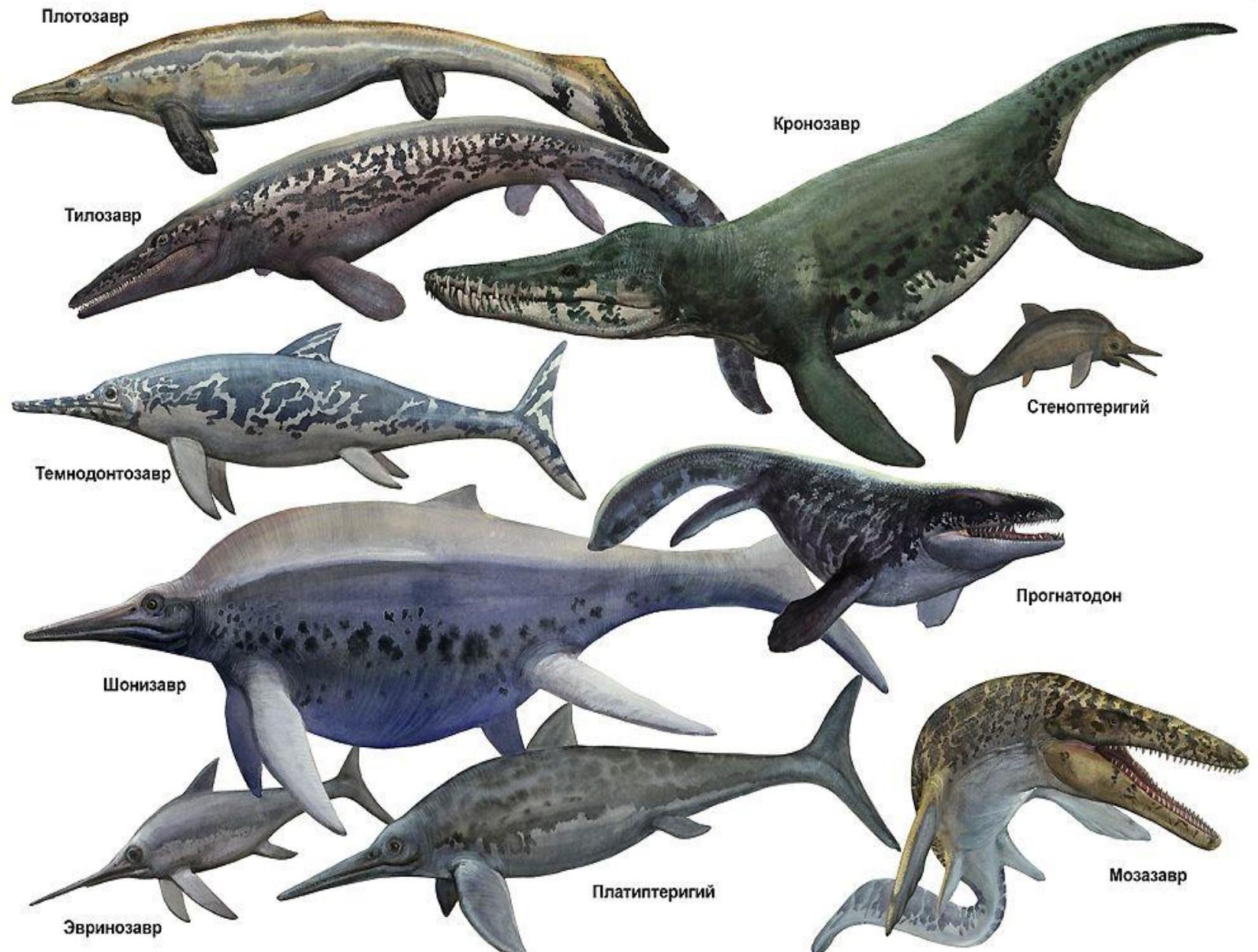


Cetacea



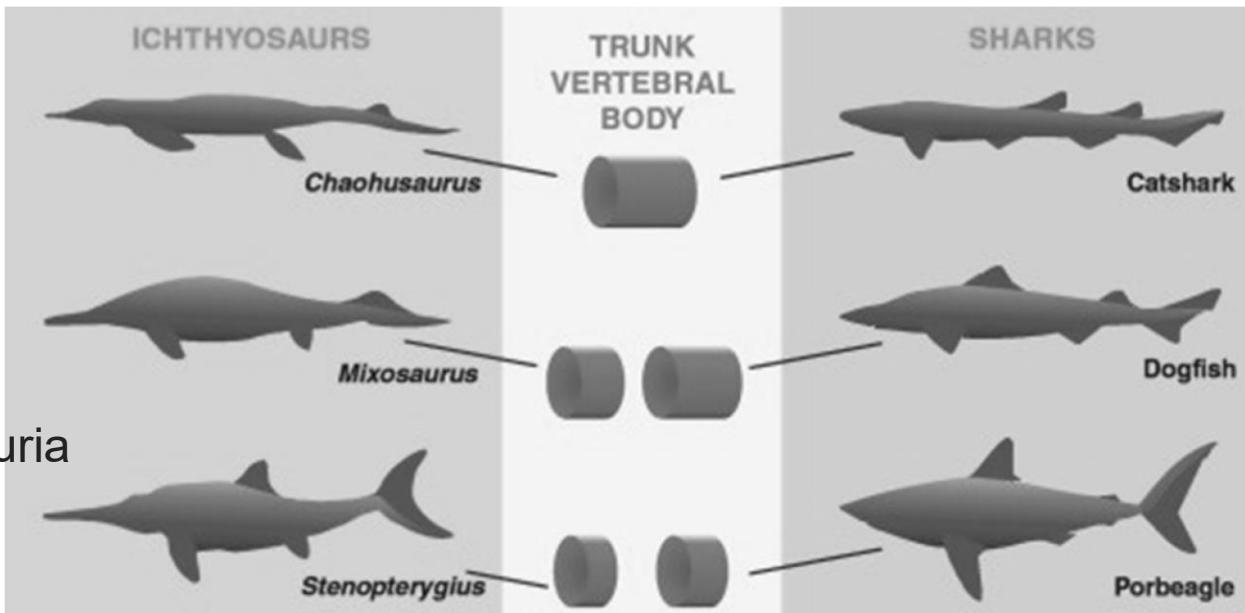
# Gli adattamenti per il nuoto

## 2. Riduzione e perdita di un collo funzionale

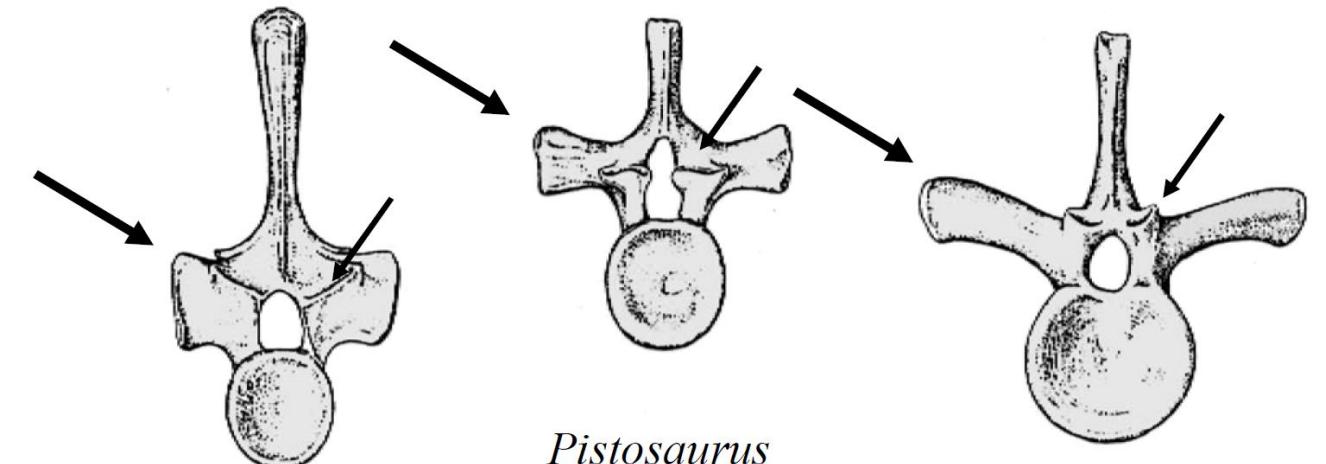


# Gli adattamenti per il nuoto

3. Accorciamento delle vertebre, riduzione delle zigapofisi, e allungamento dei processi trasversi

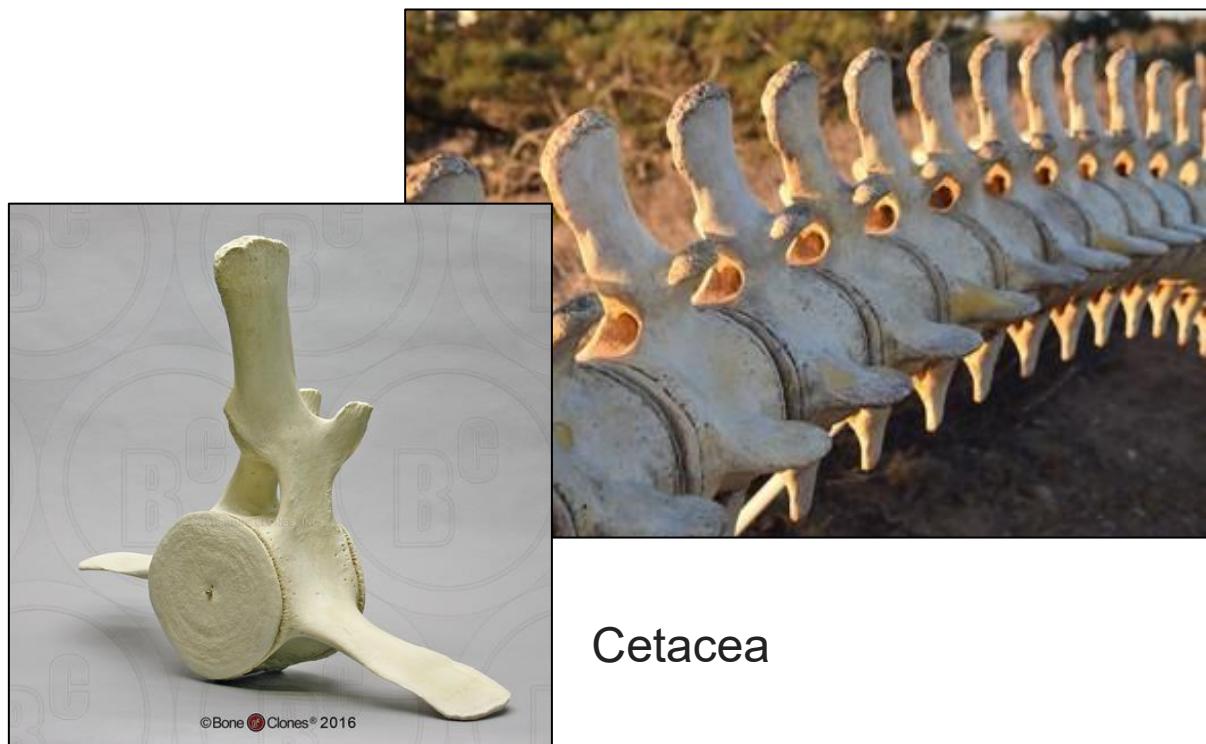


## Plesiosauria



*Neusticosaurus*

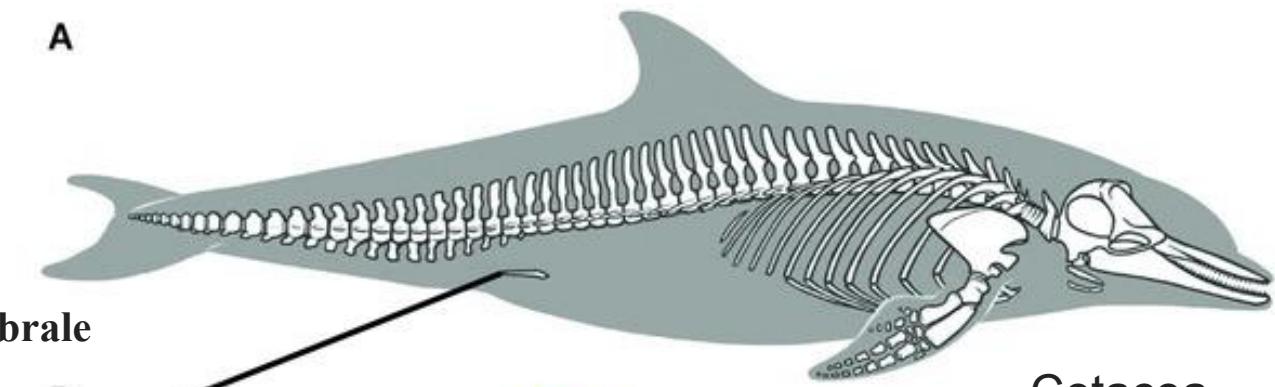
*Cryptocleidus*



*Cetacea*

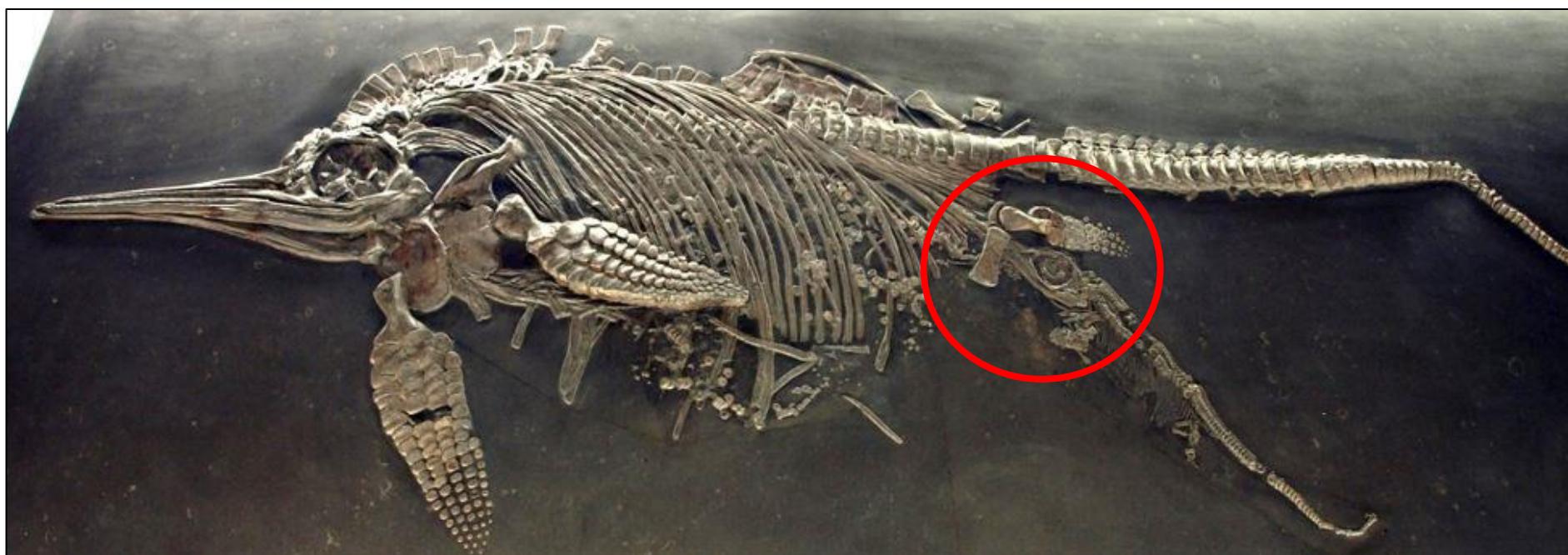
# Gli adattamenti per il nuoto

4. Distacco e atrofizzazione del cinto pelvico dalla colonna vertebrale



5. Atrofizzazione o perdita arti posteriori

Ichthyosauria

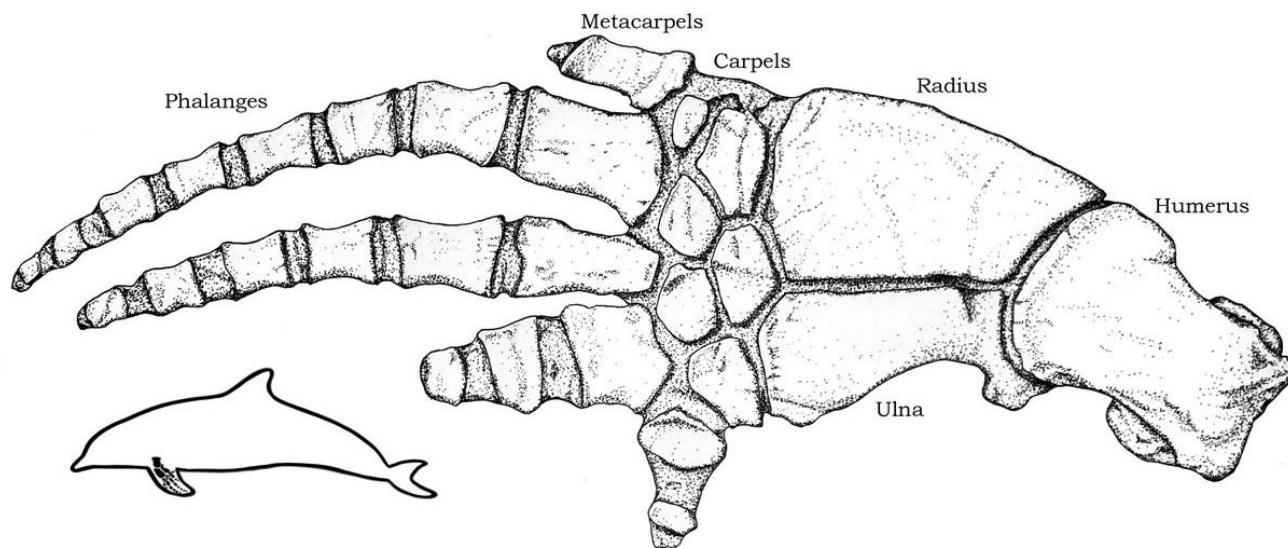


# Gli adattamenti per il nuoto

## 6. Arti anteriori trasformati in natatoie

Ichthyosuria

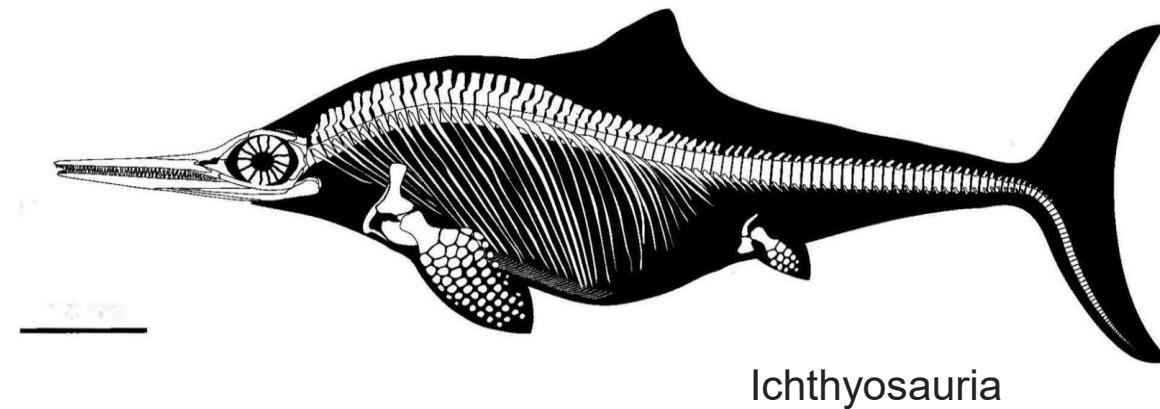
Cetacea



# Gli adattamenti per il nuoto

## 7. Pinna caudale bilobata

- Negli ittiosauri la colonna vertebrale si immette nel lobo ventrale e i due lobi sono verticali, mentre nei cetacei i lobi sono simmetrici e orizzontali, e la colonna vertebrale non si immette in nessuno dei due lobi.
- Questa differenza è dovuta a diversi constraint anatomici.
- In entrambi i gruppi, la pinna dorsale non è sorretta da elementi scheletrici.



Ichthyosauria



## nasal openings

external nares located in a posterior position

ISBN 9780520252783, p. 20; DOI 10.1201/b11001-4, p. 100

## eyes

eyes adapted for underwater and low-light vision, and increased pressure environment

ISBN 9780195369748, pp. 159-160; ISBN 9780226503400, p. 276

## sleep behavior

hemispheric sleep strategy with one part of the brain sleeping at a time

DOI 10.1007/s12549-011-0067-z, p. 76; DOI 10.1007/s12052-009-0139-y, p. 231

## ears

dense and massive auditory ossicles

ISBN 9781461270249, pp. 72, 100; ISBN 9781489901613, p. 296

## neck

very short cervical region

ISBN 9781475769180, p. 1323; ISBN 9780520247789, p. 247

## bone structure

reduced bone density, increase in spongy (cancellous) bone

ISBN 9780123735539, p. 125; DOI 10.1038/ncomms5789; jstor.org/stable/2400968

## dorsal fin

fish-like dorsal fin used for stabilizing the body

ISBN 9781570034589, p. 6; ISBN 9780253011831, p. 101

## spine

reduced interlocking of vertebrae

ISBN 9781855857377, p. 31; ISBN 9780226702360, p. 126

## pelvis

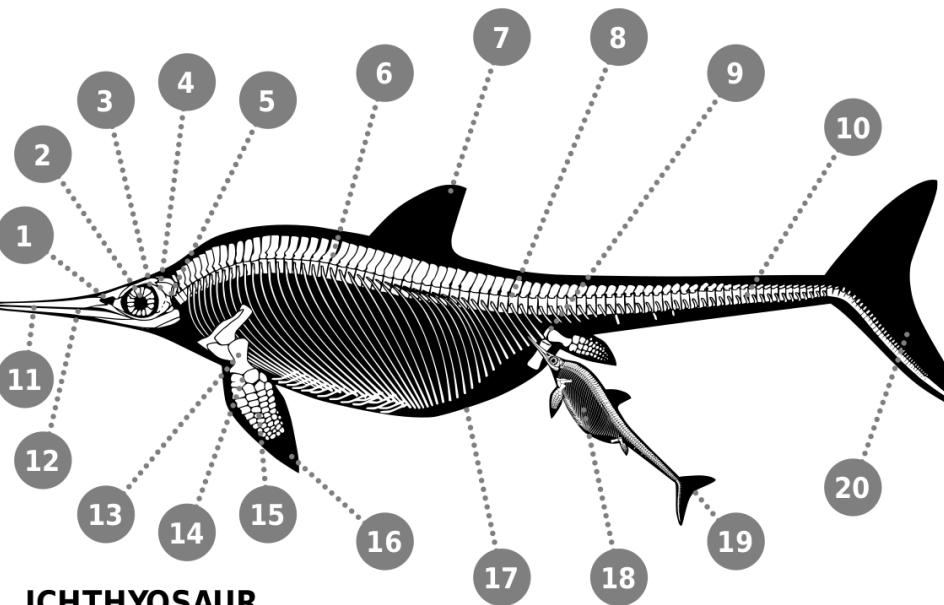
reduced pelvic girdle, not attached to the vertebral column

DOI 10.1080/02724634.2011.595464, p.1015; ISBN 9788171417223, p. 279

## tail

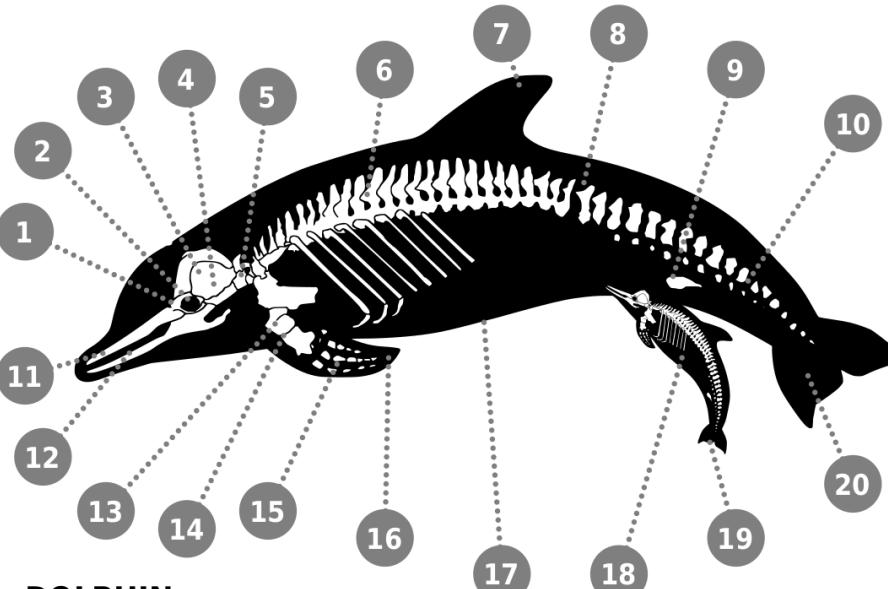
increased number of vertebrae, esp. in the caudal region

ISBN 9780300121124, p. 19; ISBN 9783899370072, p. 57; ISBN 9780761478829, p. 31



## ICHTHYOSAUR

Image based on DOI 10.1371/journal.pone.0088640  
by Ryosuke Motani, Da-yong Jiang, Andrea Tintori, Olivier Rieppel, Guan-bao Chen



## DOLPHIN

Image based on [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dolphin\\_anatomy\\_blank.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Dolphin_anatomy_blank.png)  
by User:Shib077

## skull

a hydrodynamic, elongated, protruding rostrum

DOI 10.1371/journal.pone.0019480; ISBN 9781405157780, p. 17

## teeth

a homodont dentition consisting of numerous conical teeth

ISBN 9780674207691, p. 225; ISBN 9780520216563, p. 252

## upper forelimb bones

short and robust humeri

ISBN 9780520243224, p.91; ISBN 9780124402805, p.46; ISBN 9780674021839, p.476

## elbow

non-functional (not rotational) elbow joint

DOI 10.1017/S0016756813000782; DOI 10.1201/b11001-4, p. 100

## finger bones

increased number of phalanges in the forelimb (hyperphalangy)

DOI 10.1002/ar.20532; PMID 15032905; ISBN 9781421400402, p. 208

## front flippers

pectoral fins used to steer and balance the animal

ISBN 9780801871351, p. 122; ISBN 9780632051496, p. 405

## skin

flexible and smooth (scaleless and hairless) skin

DOI 10.1080/002411601753293042; ISBN 9780895779762, p. 83

## viviparity

young born live, underwater, with an innate ability to swim

ISBN 9781118407554, p. 258; ISBN 9780123735539, p. 428

## fetal position

tail-first instead of head-first delivery

ISBN 9781118407554, p. 258; ISBN 9780123735539, p. 229

## tail fluke

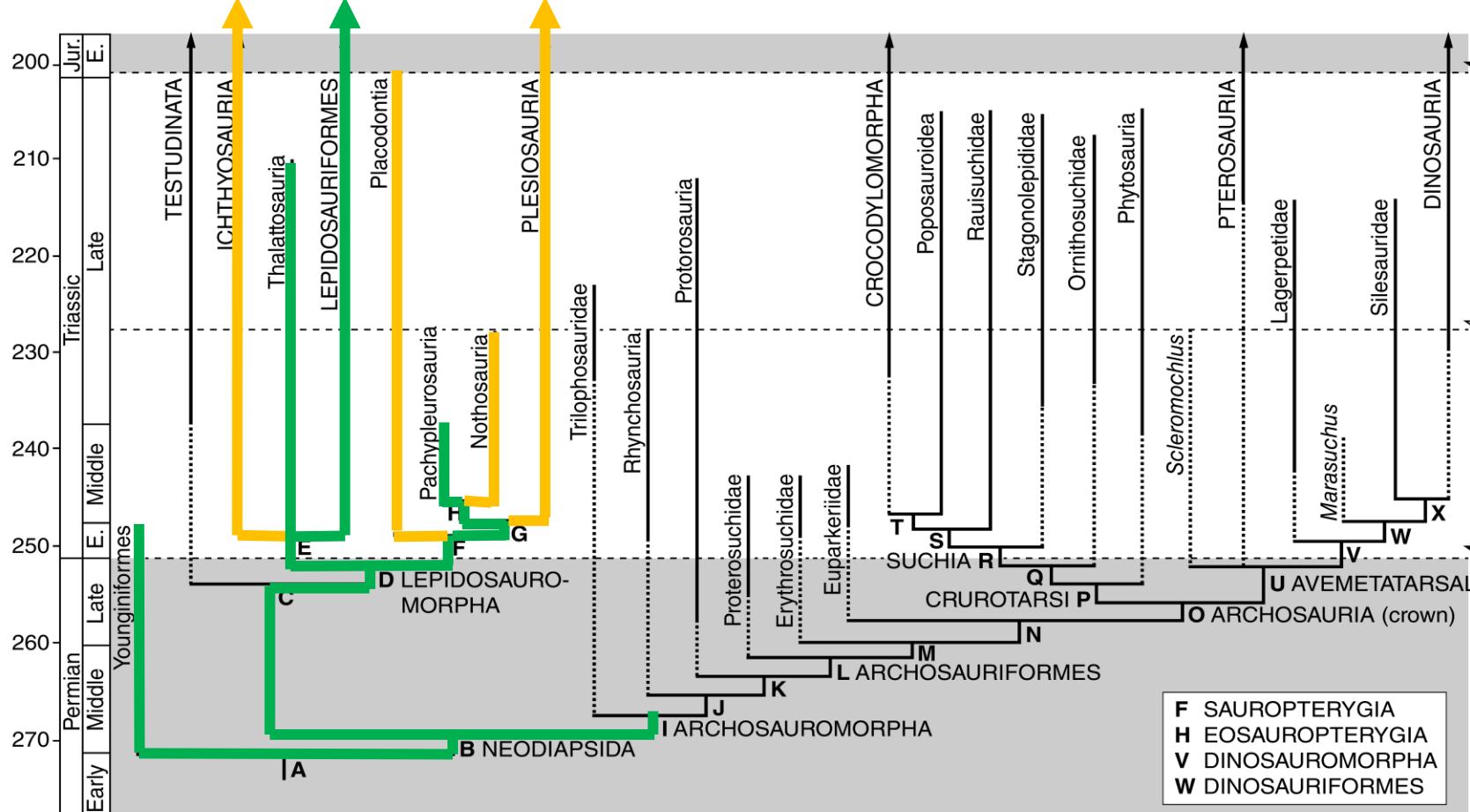
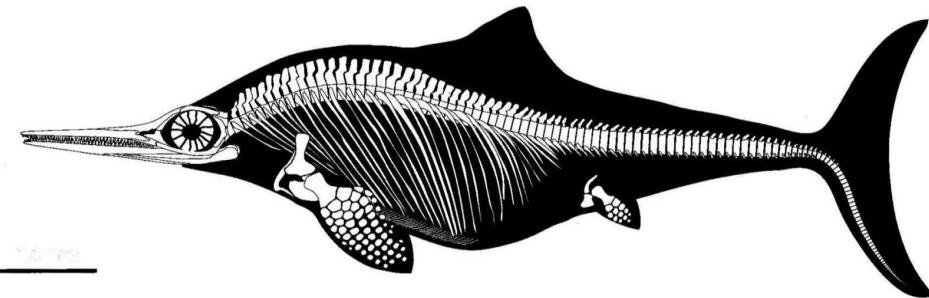
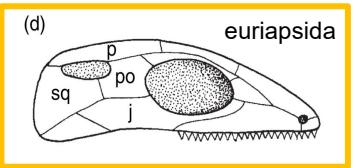
a two-lobed fish-like caudal fluke used for propulsion

ISBN 9780521460781, p. 135-138; ISBN 9780120885527, pp. 190-193

# classe Reptilia

## infraclassle Lepidosauromorpha

- A partire dal Triassico Inferiore, un gruppo di rettili non-arcosauri ma **lepidosauromorfi** (Ichthyosuria e Plesiosauria, oltre ad altri cladi minori) produrranno in maniera indipendente adattamenti e innovazioni che consentiranno loro di sfruttare l'acqua.
- Erano tutti accomunati dal possedere un cranio con condizione euriapsida (unica finestra temporale, quella superiore).

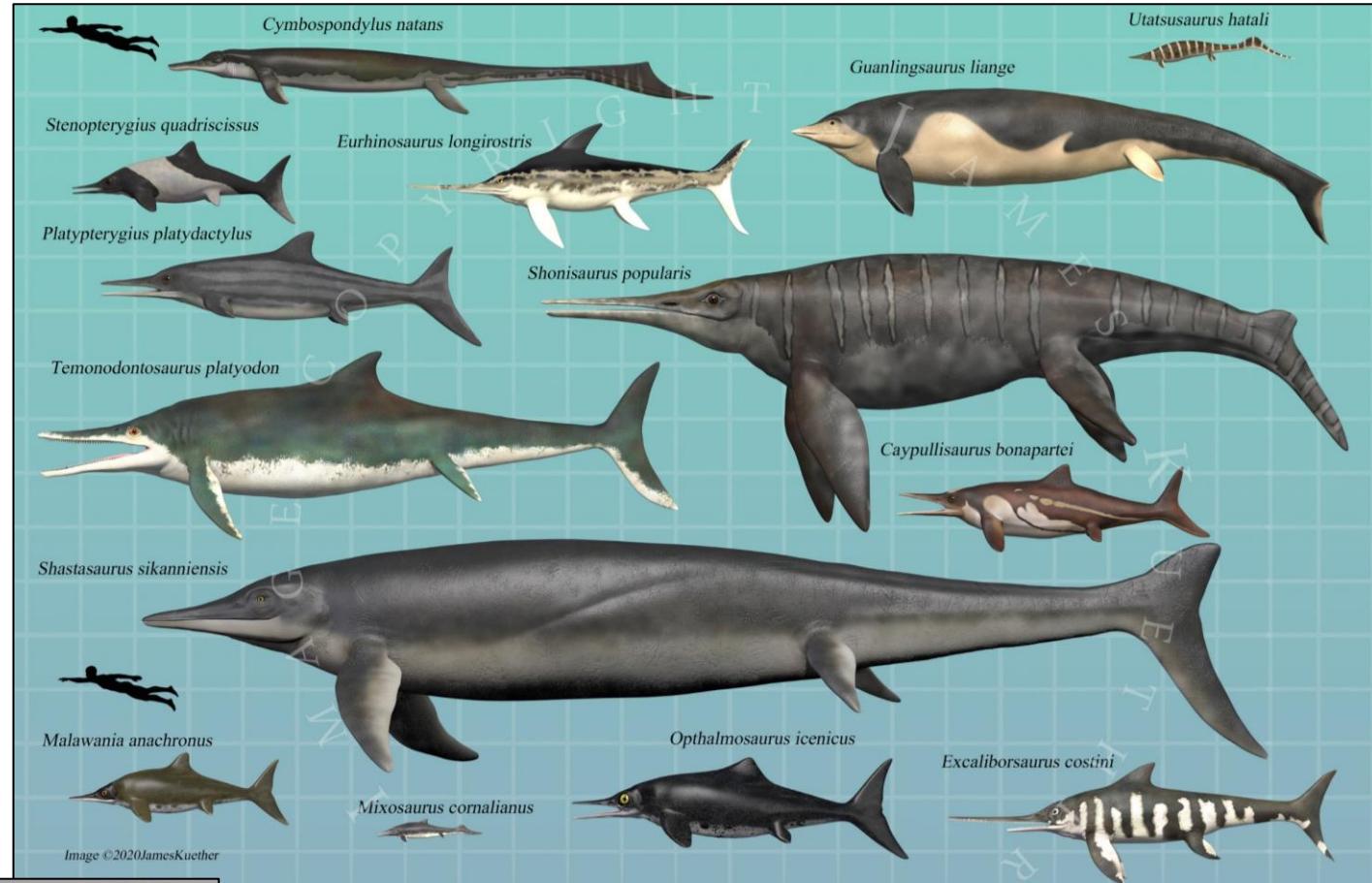


classe Reptilia

infraclassle Lepidosauromorpha  
ordine Ichthyosuria

Triassico Inf. - Cretaceo Sup. (250 - 90 Ma)

- Prevalentemente piscivori.
- Diventarono i rettili marini più adattati alla vita acquatica (avendo infine acquisito una forma del corpo da pesce)

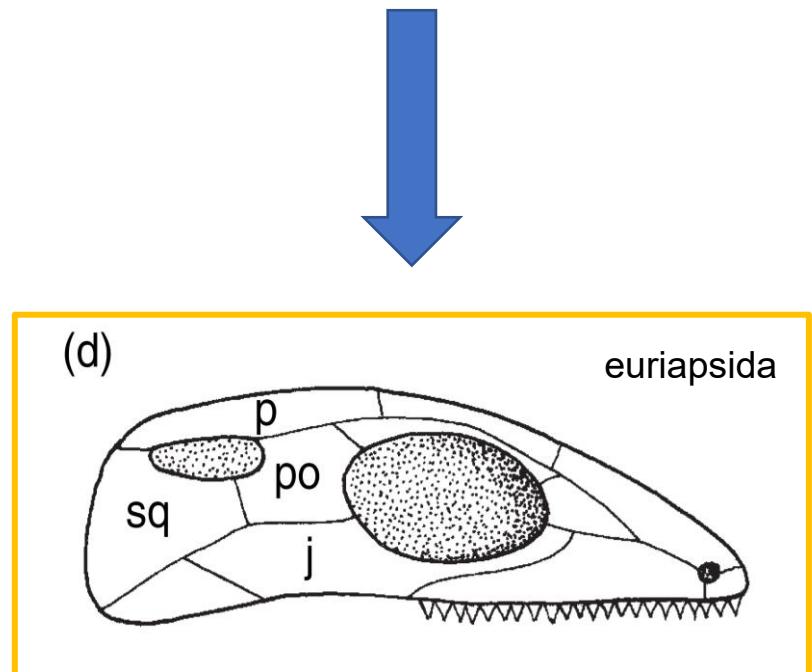
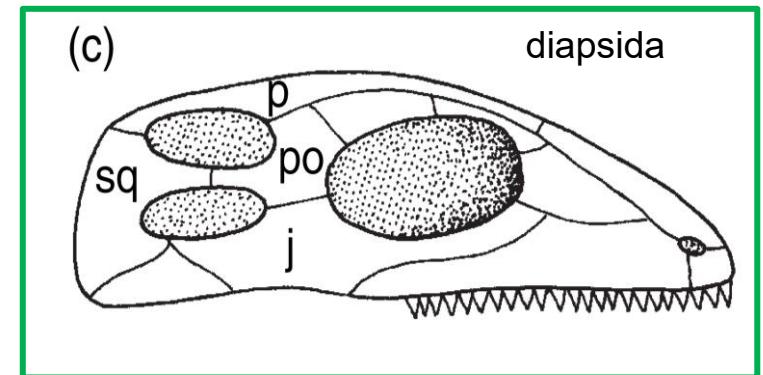
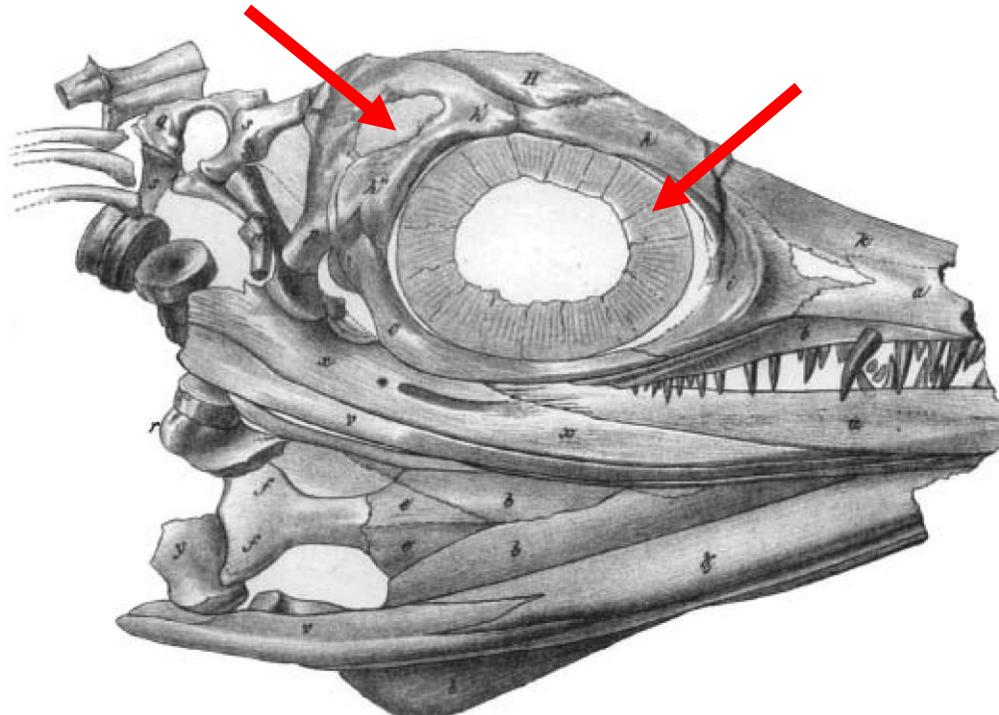


*Stenopterygius*

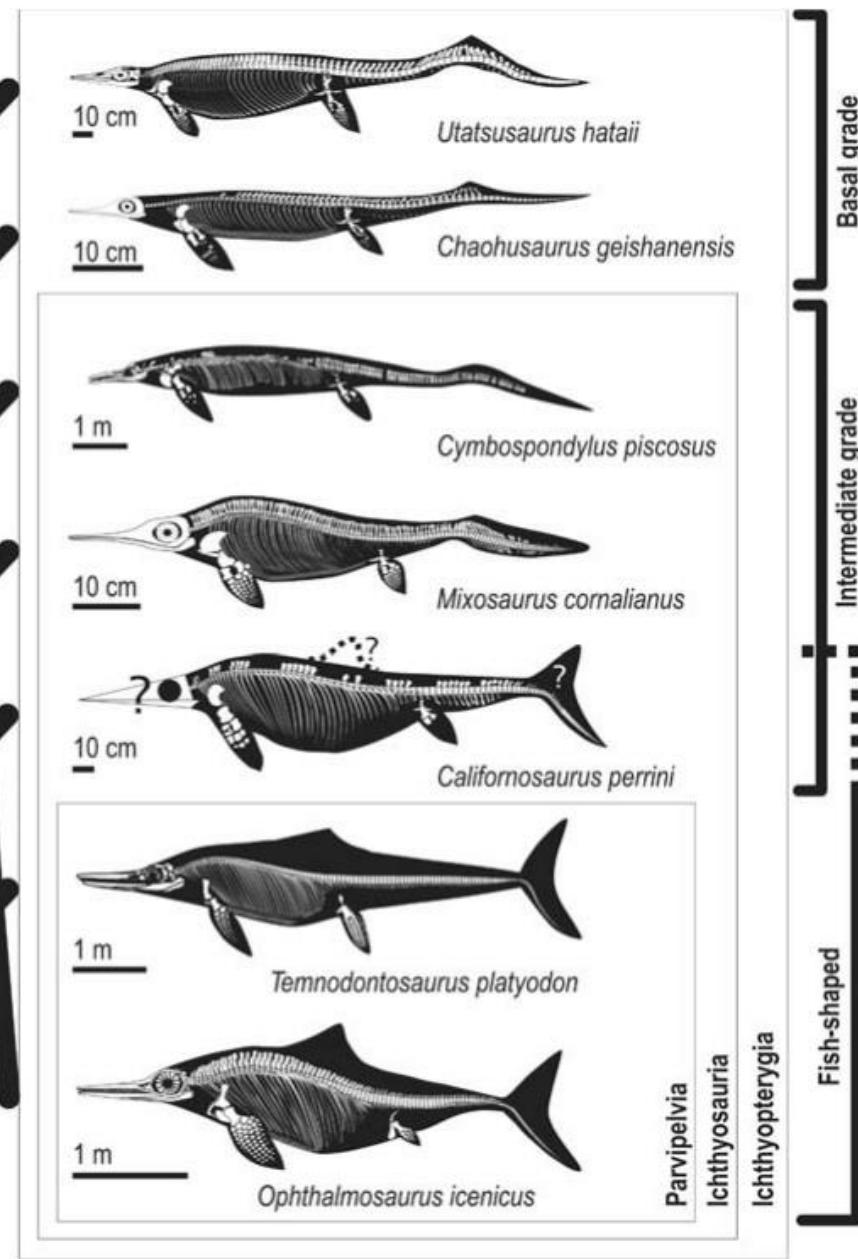
- Rapida radiazione e massima diversità già nel Triassico Superiore con forme giganti (ma ancora "rettilomorfe")
- Minore diversità dal Giurassico per la competizione con grandi pesci teleostei e i Plesiosauri (ma le forme sono ora completamente adattate, con corpi pisciformi)

## Evoluzione degli ittiosauri: il cranio

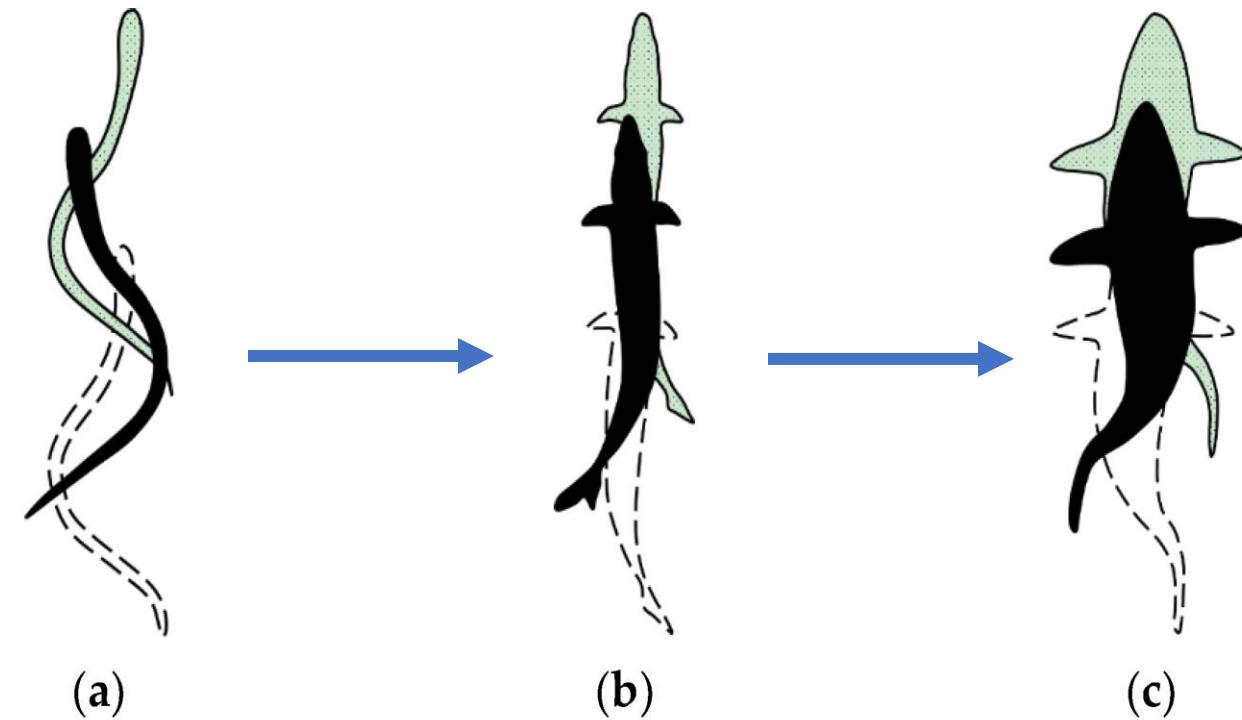
- Il cranio degli ittiosauri, inizialmente diapside nei loro antenati terrestri, si è modificato fino alla perdita della finestra inferiore (assumendo la condizione euriapsida).
- Gli occhi molto grandi si sono evoluti per la ricerca della preda, a differenza dei cetacei che usano l'ecolocazione (sonar) e degli squali che usano elettorecettori sul muso (ampolle di Lorenzini)
- Un robusto anello sclerotico osseo sosteneva l'occhio per resistere alla pressione idrostatica a grandi profondità.



## Evoluzione degli ittiosauri: corpo (e nuoto)



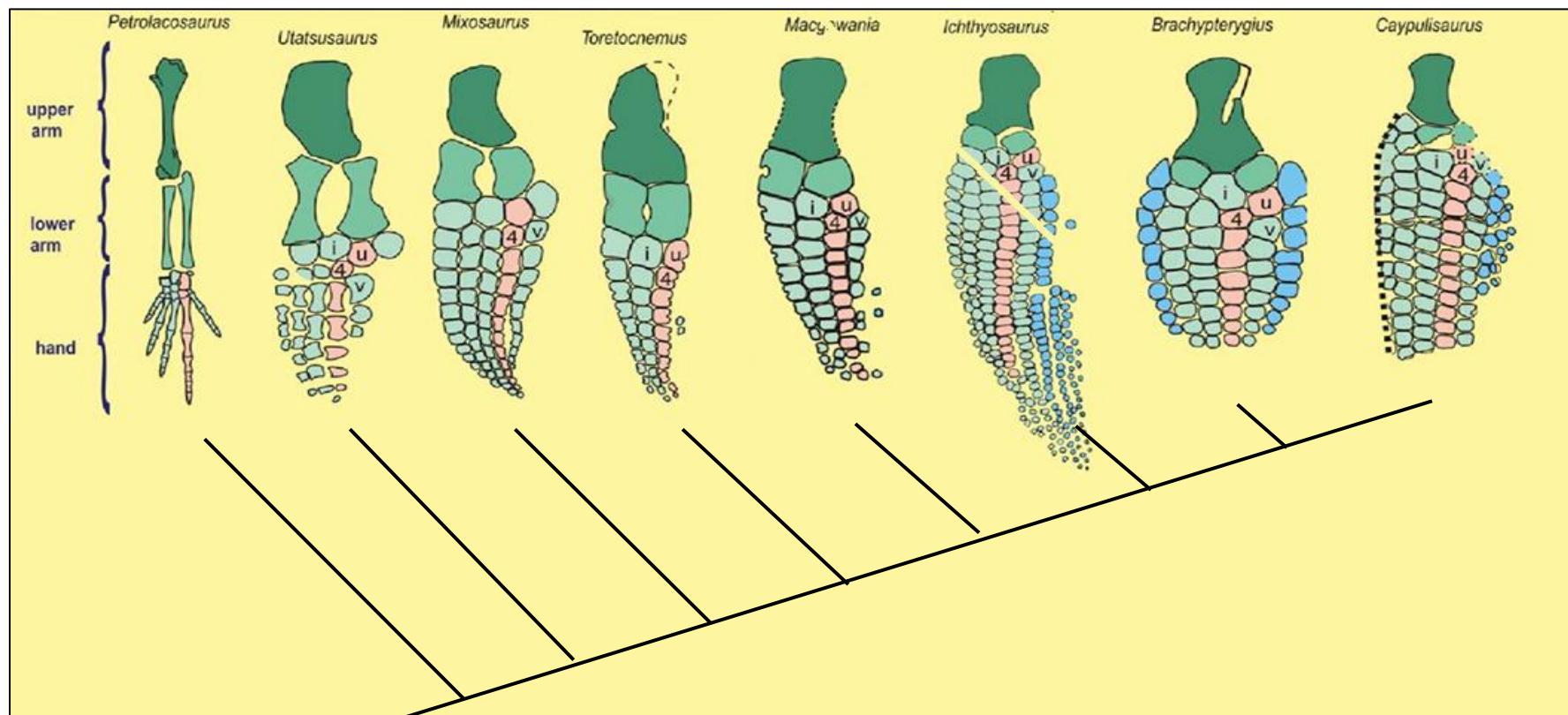
- La forma del corpo degli ittiosauri passa gradualmente da rettiliforme (basale) a pisciforme (evoluto).
- Contemporaneamente, il nuoto passa da **anguilliforme** (nelle forme basali), in cui quasi tutto il corpo è coinvolto nella propulsione, a **carangiforme** o subcarangiforme (intermedio), a **tunniforme** (nelle forme evolute) in cui la propulsione è generata dalla sola parte posteriore del corpo e dalla coda.



# Evoluzione degli ittiosauri: gli arti

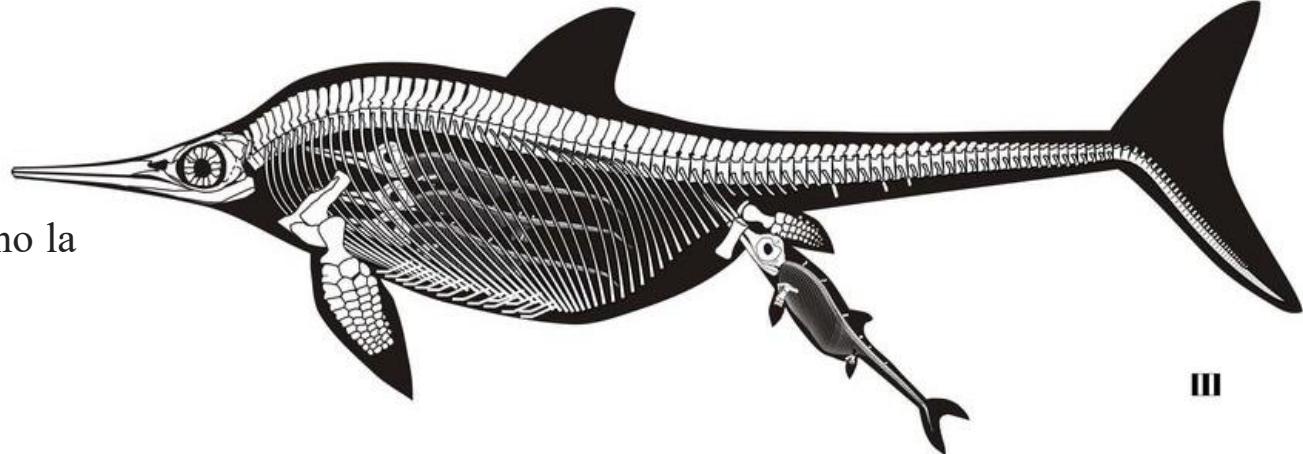
Nel corso dell'evoluzione degli ittiosauri si assiste a:

- **Iperfalangia:** aumento del numero di falangi
- **Iperdattilia:** aumento del numero di dita
- **Accorciamento degli elementi prossimali** (omero, radio, ulna)
- **Perdita di identità** degli elementi del **carpo** e **metacarpo** (diventano piccoli come le falangi)
- In forme evolute, **perdita di identità anche di radio e ulna**
- Perdita della mobilità articolare



## Evoluzione degli ittiosauri: la viviparità

- Numerosi fossili mostrano che gli ittiosauri erano vivipari.
- Il distacco del cinto pelvico e la trasformazione degli arti impediscono la locomozione terrestre (come nei cetacei attuali).
- Impossibile quindi tornare a terra a deporre le uova.
- Fino a poco tempo fa si pensava che la viviparità negli ittiosauri si fosse evoluta successivamente al passaggio in acqua.
- Questo perché fossili giurassici eccezionali mostrano un parto di tipo **podalico** (convergente con i cetacei), con i nascituri che uscivano "di coda" per evitare di annegare durante il parto.

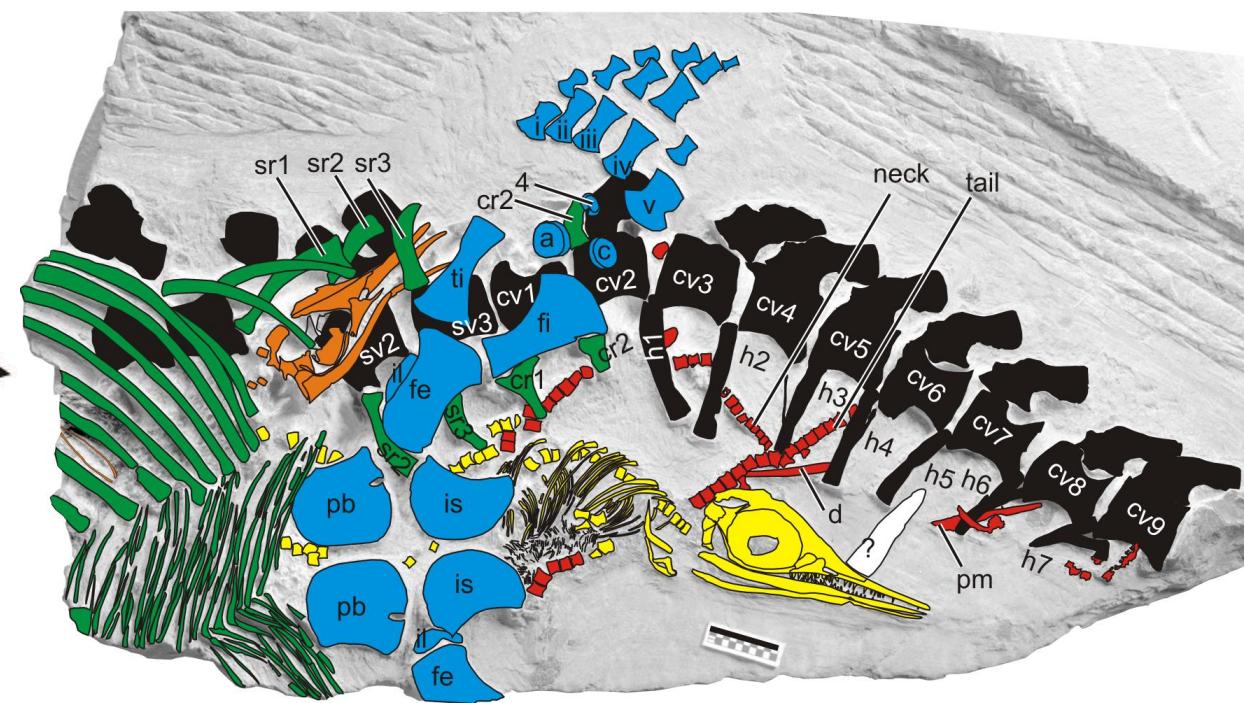
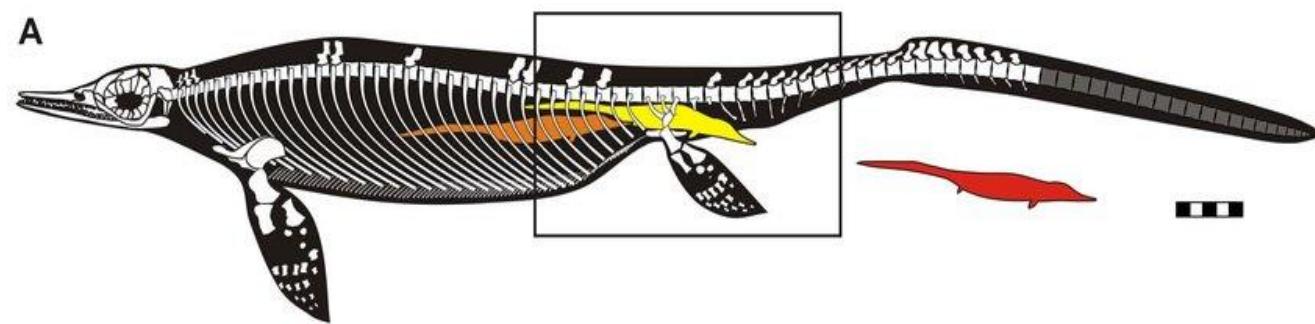


III



## Evoluzione degli ittiosauri: la viviparità

- Ma il recente ritrovamento di uno dei più antichi fossili di ittiosauri (*Chaohusaurus*) del Triassico Inferiore (248 Ma) mostra però che gli embrioni degli ittiosauri più primitivi uscivano "di testa" (parto cefalico).
- Il fossile dunque dimostra che il parto podalico si è evoluto solo successivamente, e che quindi **la viviparità negli ittiosauri ha avuto probabilmente origine già in antenati terrestri i cui nascituri potevano subito respirare aria appena usciti dal corpo.**



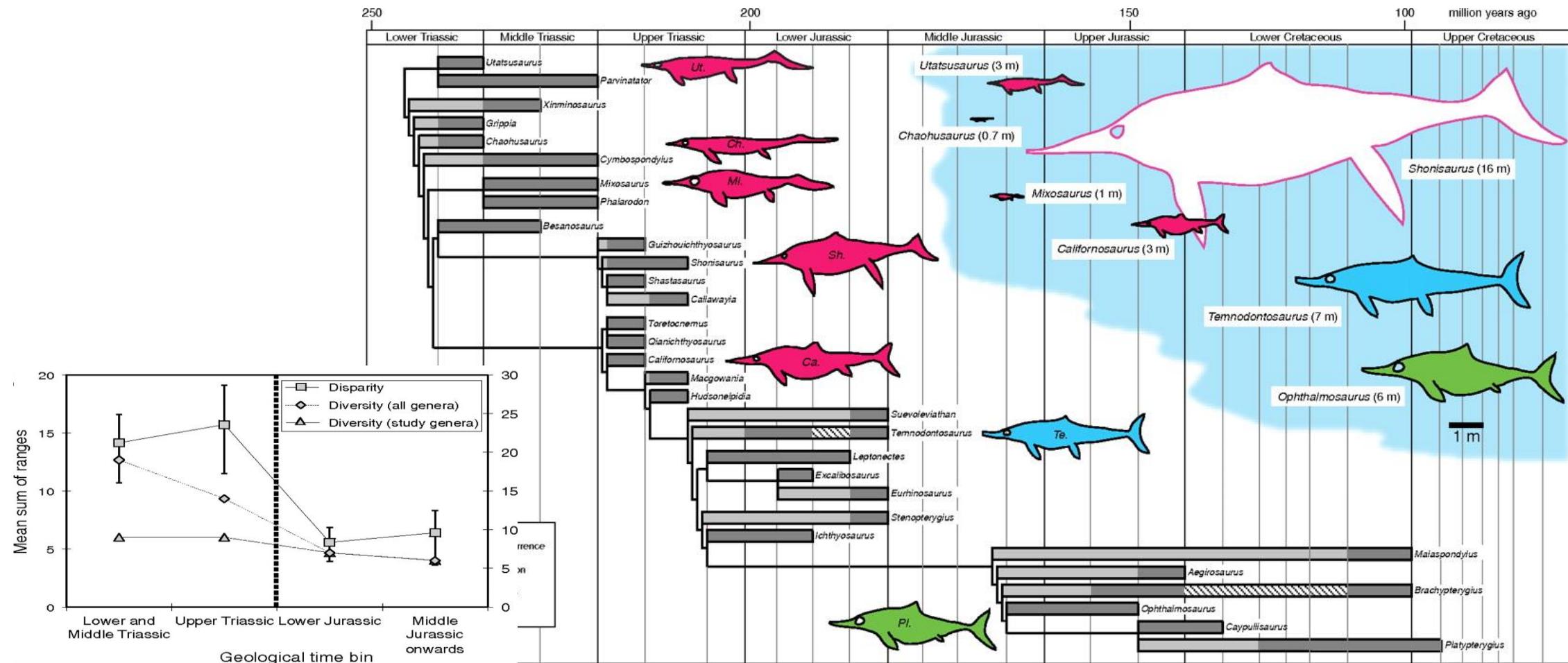
# Paleobiologia, evoluzione, estinzione degli ittiosauri

## Triassico:

- massima diversità e disparità morfologica
- forme basali, rettiliformi, meno adattate al nuoto
- vivevano prevalentemente in acque poco profonde
- forme piccole, ma alcuni divennero i più grandi mai esistiti (30 m).

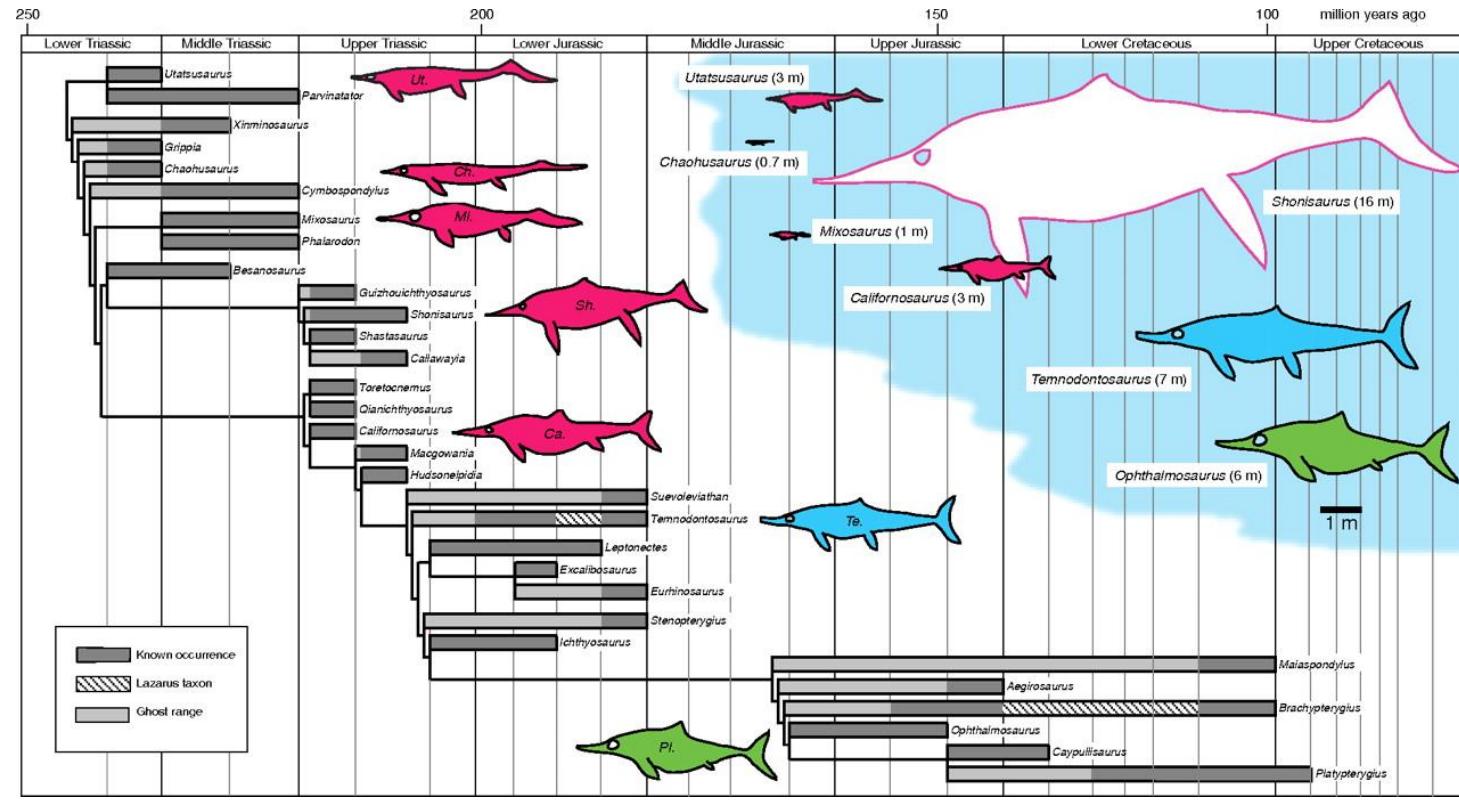
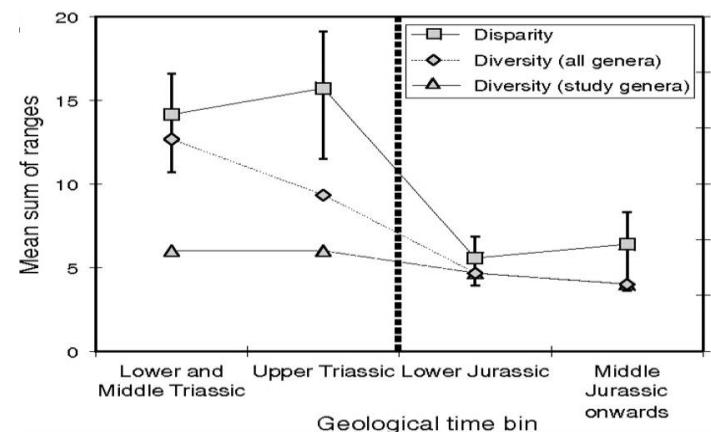
## Giurassico - Cretaceo:

- bassa diversità e disparità morfologica
- forme più evolute, pisciformi, molto adatte al nuoto
- si adattano ad acque profonde e molto profonde
- dimensioni medie



# Paleobiologia, evoluzione, estinzione degli ittiosauri

- Fino a poco tempo fa si pensava che l'**estinzione** degli ittiosauri (avvenuta nel Cretaceo Superiore, circa 90 Ma fa), concomitante alla comparsa degli squali moderni, fosse stata causata dalla competizione con essi.
- Studi recenti mostrano in realtà che gli ittiosauri giurassici e cretacei erano già in declino e mostrano bassi tassi di origine già dal Cenomaniano (100-94 Ma; Cretaceo Superiore), in concomitanza invece con profondi cambiamenti dei parametri ambientali.
- **I cambiamenti climatici furono dunque la più probabile causa di estinzione degli ittiosauri (e non la competizione con gli squali).**



classe Reptilia

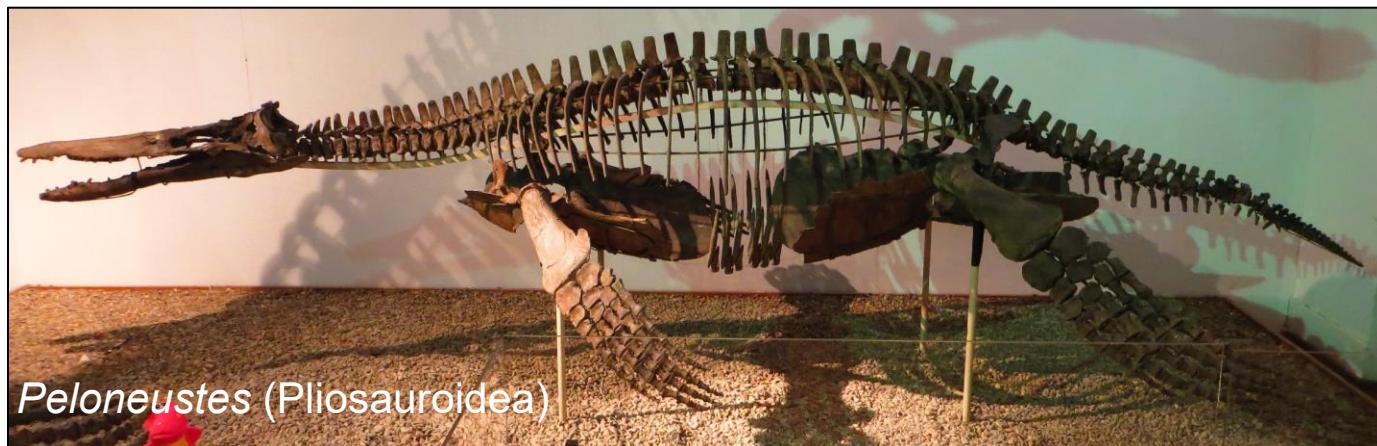
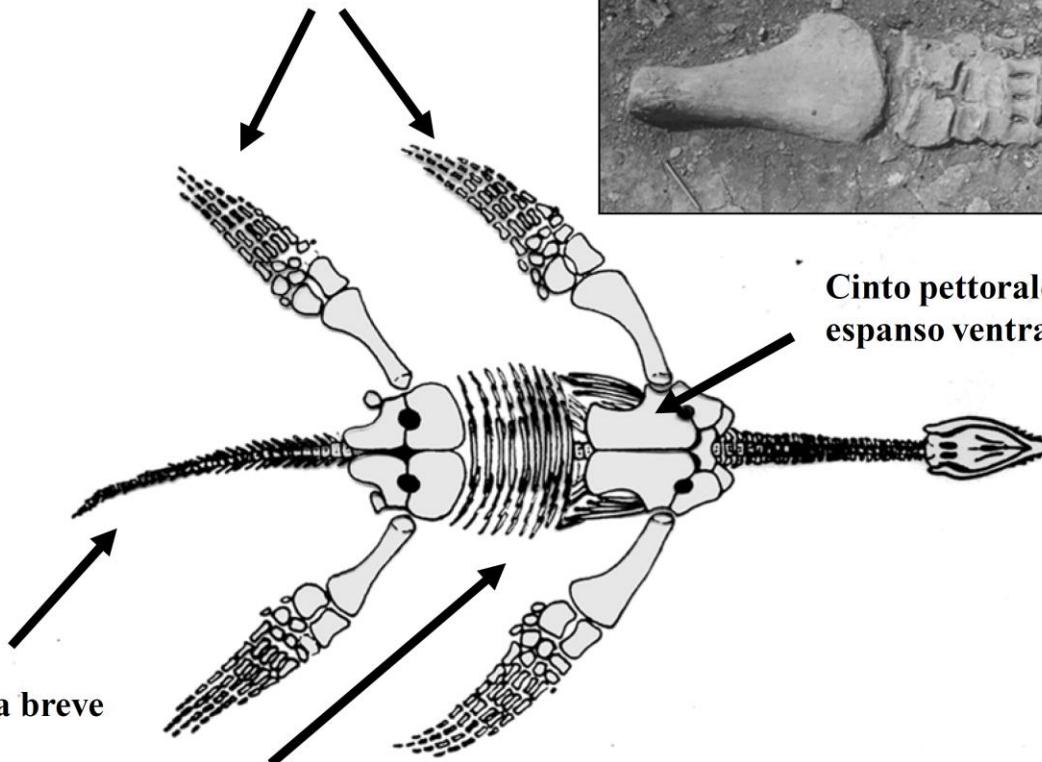
infraclassle Lepidosauromorpha

Ordine Plesiosauria

Triassico Inf. - Cretaceo Sup. (204 - 66 Ma)

- Notevole adattamento al nuoto (sebbene inferiore rispetto agli ittiosauri più evoluti)
- Corpo ampio e piatto dorso-ventralmente; fino a 20 m di lunghezza

Arti trasformati in natatoie



*Peloneustes* (Pliosauroidea)

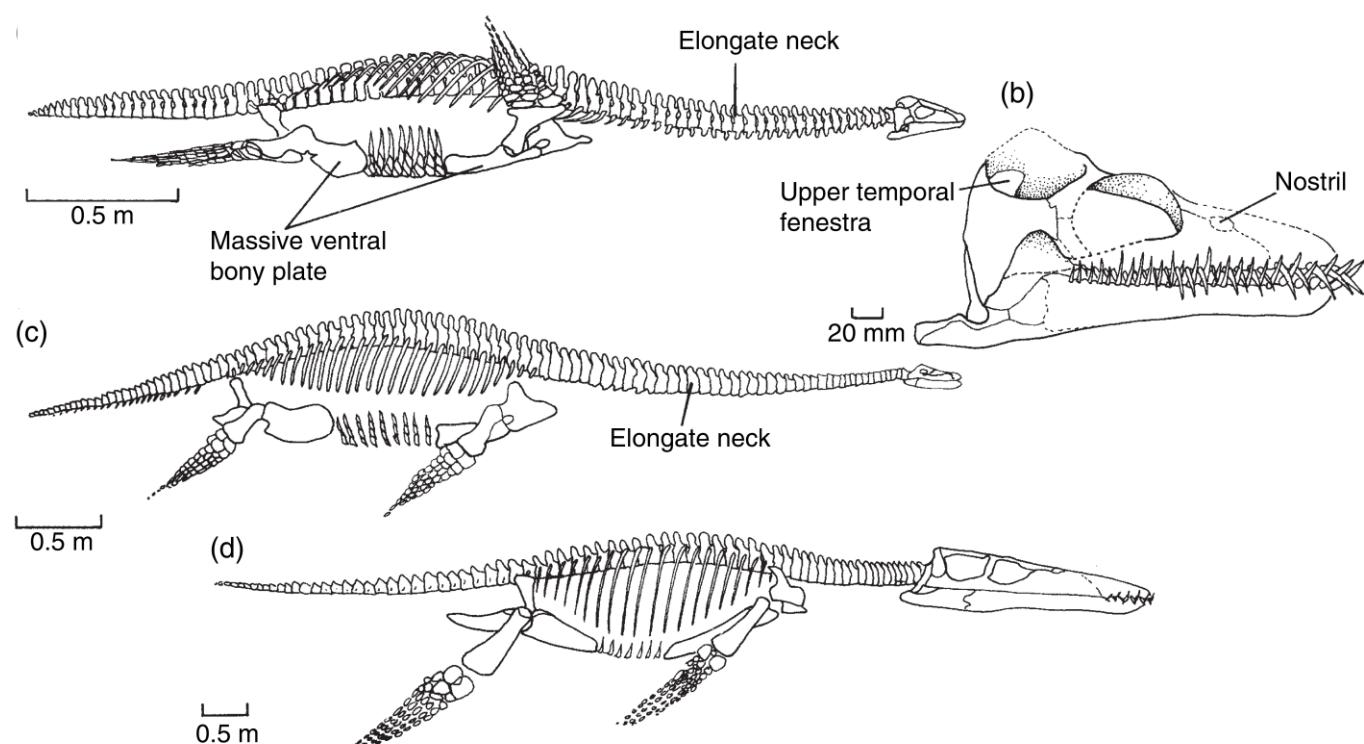
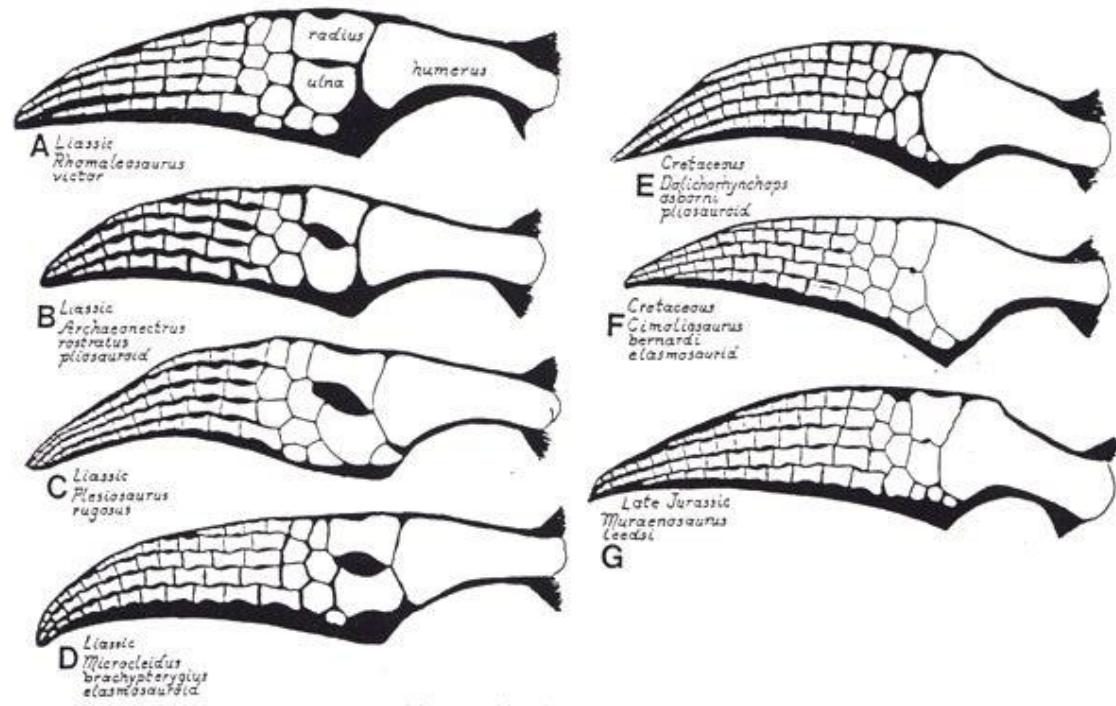
- Tronco completamente rigido grazie ad ampi cinti e ai gastralia (coste ventrali)
- Collo lungo e funzionale; coda corta e non modificata per il nuoto.

classe Reptilia

infraclassle Lepidosauromorpha

Ordine Plesiosauria

- La propulsione per il nuoto è generata dalle natatorie anteriori, e non dalla parte posteriore del corpo, né dalla coda.

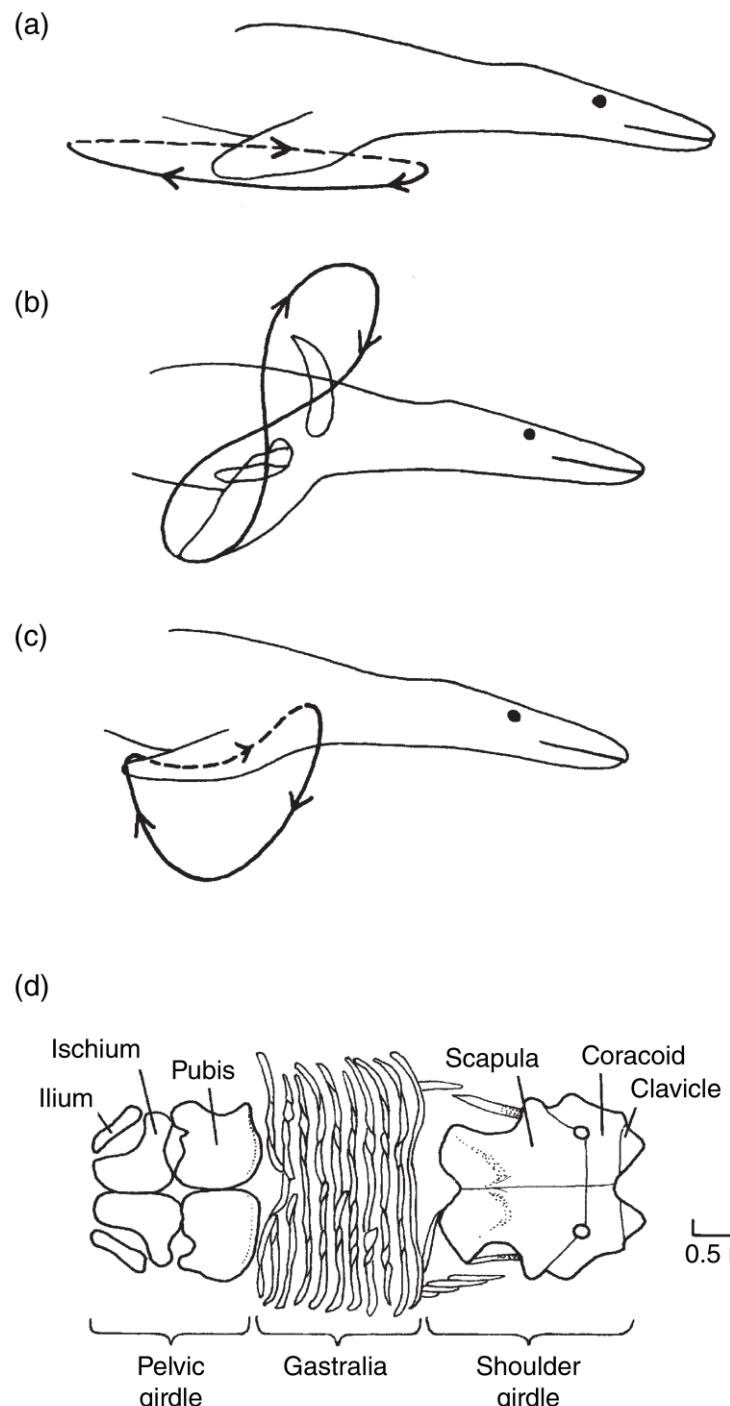


- I plesiosauri erano caratterizzati da **iperfalangia** (numerose falangi) ma non iperdattilia (sempre 5 dita).

Sono stati proposti **tre modelli di nuoto** che tengono conto del fatto che i cinti pettorali e pelvici insieme ai gastralia formano una rigida unità ventrale immobile:

- A) **canottaggio**, in cui le natatorie anteriori si muovono avanti e indietro (poco credibile perché inefficiente)
- B) **volo subacqueo** come nelle tartarughe marine e nei pinguini, in cui la natatoria descrive una **figura a forma di otto** (la più probabile)
- C) **mezzo volo**, una versione modificata del volo subacqueo in cui la natatoria descrive una figura a forma di mezzaluna, come nelle foche (poco probabile per via dei constraint anatomici).

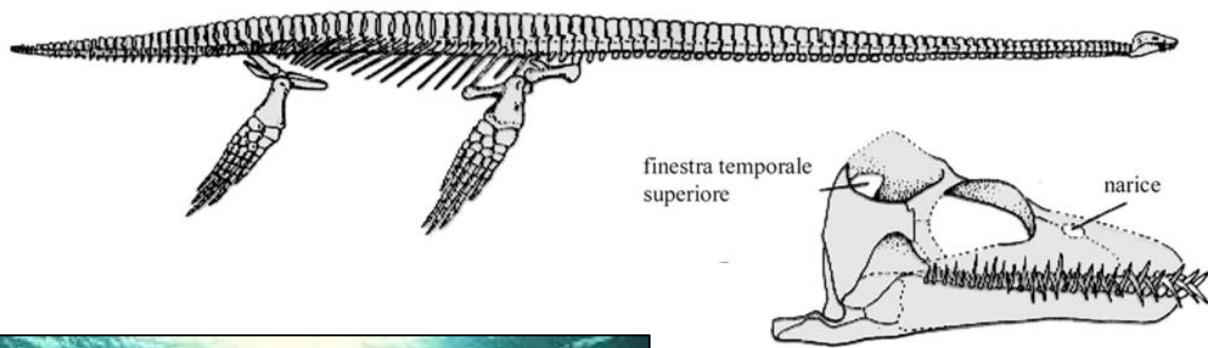
- Gli arti posteriori erano invece usati per la manovrabilità e stabilità.



# Ordine Plesiosauria

## Sottordine Plesiosauroidea

- Testa estremamente piccola
- Estremo allungamento del collo (oltre 70 vertebre) ma rigido, poco adatto a grandi movimenti laterali, mentre i movimenti verticali del collo erano impossibili.



- Piscivori
- La piccola testa e il lungo collo permettevano di entrare nel banco di pesci senza essere immediatamente visti

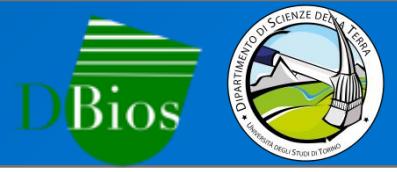
## Sottordine Pliosauroidea

- Cranio estremamente grande (anche 1/3 del corpo)
- Collo corto ma funzionale
- Grandi predatori al vertice della catena alimentare marina





## 6.10 Origine degli uccelli



...qualche minuto  
di pausa...

## Gli uccelli (Aves)

- Il più specializzato e anatomicamente/fisiologicamente "modificato" gruppo di amnioti.
- Presenti dalle 9.000 a 18.000 specie, delle quali oltre 100 estinte in tempi storici.
- Volano, ma non solo... nuotano, corrono, si arrampicano, ecc.
- Evoluzione da un gruppo di dinosauri teropodi (Coelurosauria): quindi filogeneticamente **sono dei dinosauri !**



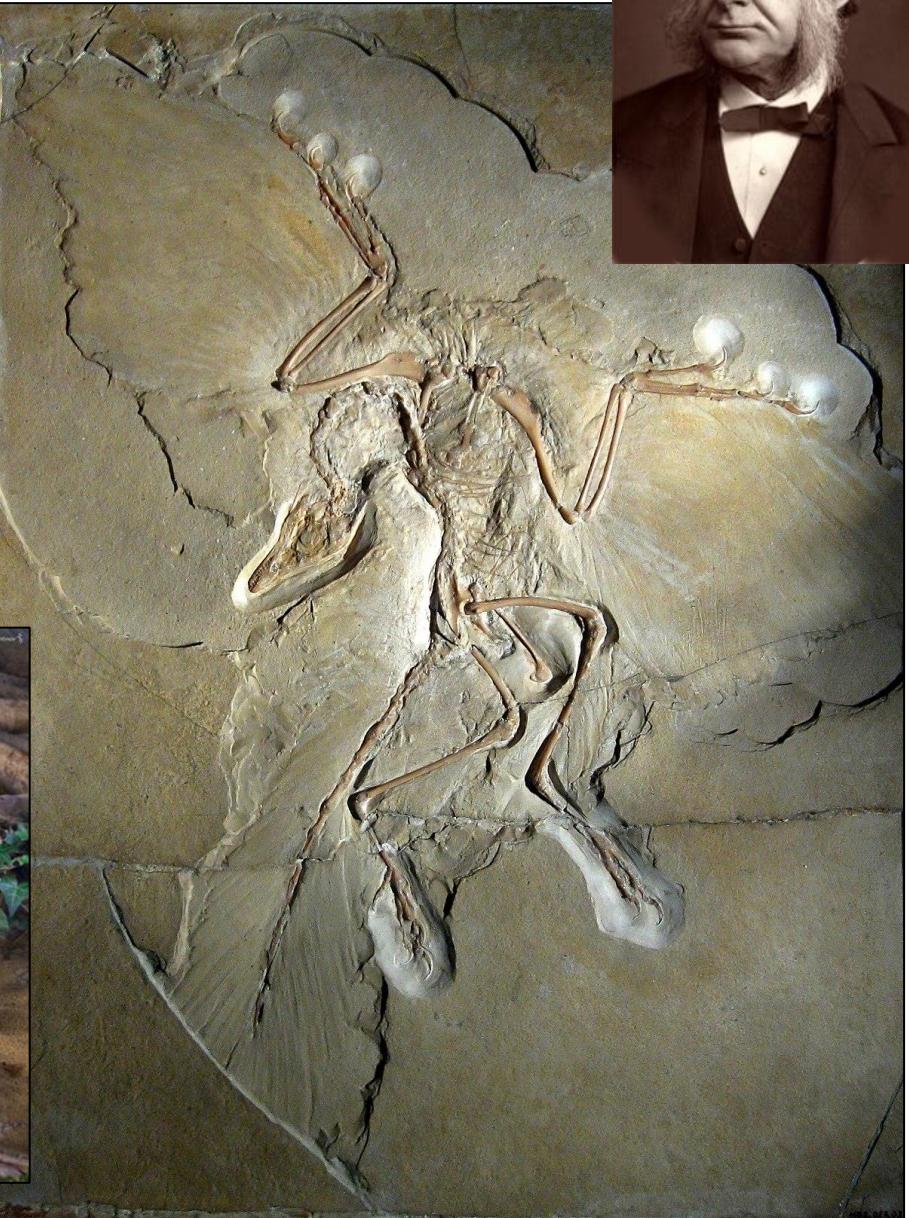
# Cenni storici della Teoria

Thomas Huxley



L'idea che gli uccelli derivano dai dinosauri risale già al XIX secolo:

- Il biologo britannico **Thomas Huxley** (1825-1895) studiando il fossile di uno strano uccello con ancora alcune caratteristiche "da rettile", *Archaeopteryx*, suppose che gli uccelli potessero derivare da piccoli dinosauri teropodi.
- *Archaeopteryx* risale al Giurassico Superiore (150-148 Ma)
- Fu scoperto nel 1860 nel giacimento di Solnhofen (Germania)
- E' forse il più famoso esempio di "anello mancante"
- 3 specie e 13 esemplari



## Cenni storici della Teoria

*Archaeopteryx* è già un uccello a tutti gli effetti dal momento possiede quei tratti, tipici

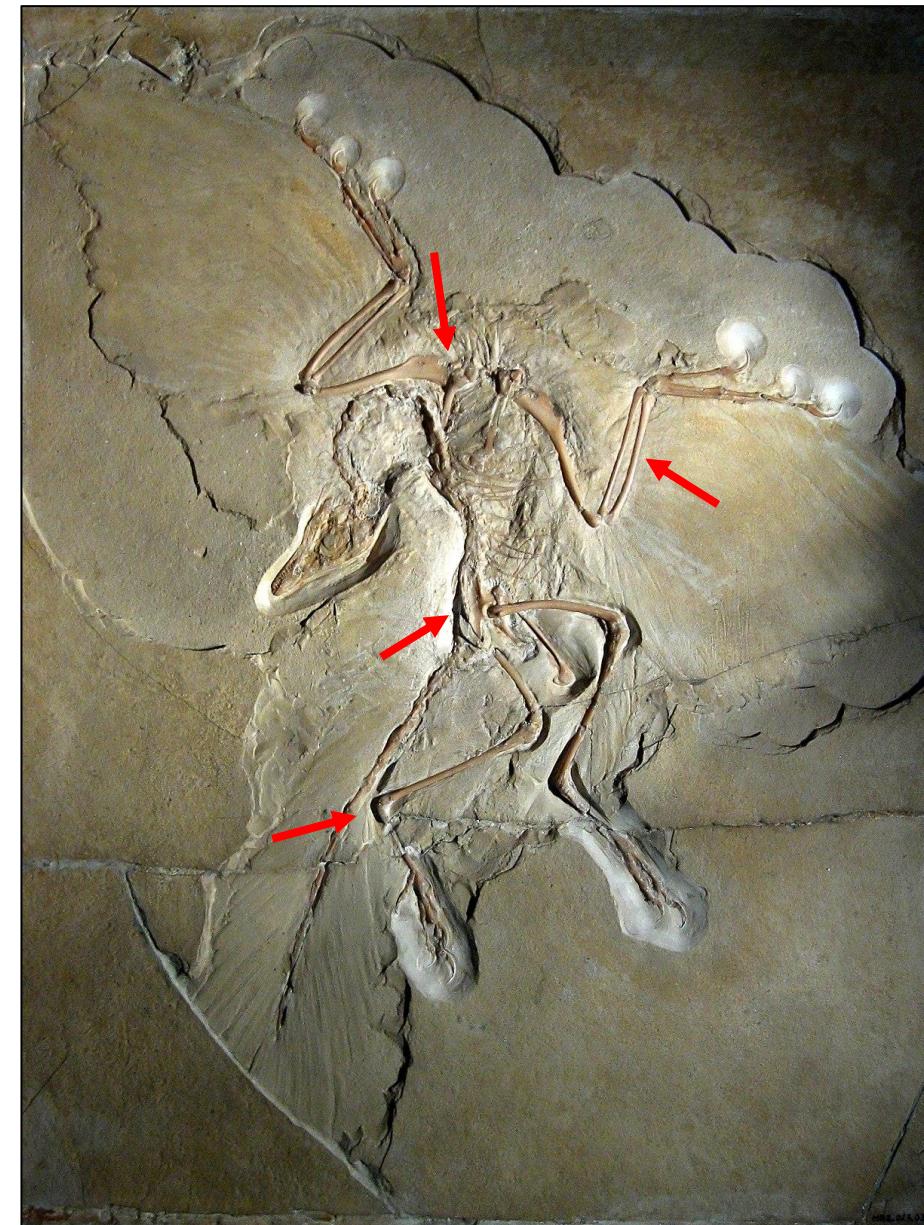
del clade Aves, che avrebbero permesso il volo attivo.

Allo stesso tempo però sono ancora assenti molti dei tratti che compariranno più avanti:

- becco
- sterno ampio, ossificato e carenato
- sinsacro
- pigostilo
- pube retroverso
- carpometacarpo, tibiotarso, e tarsometatarso

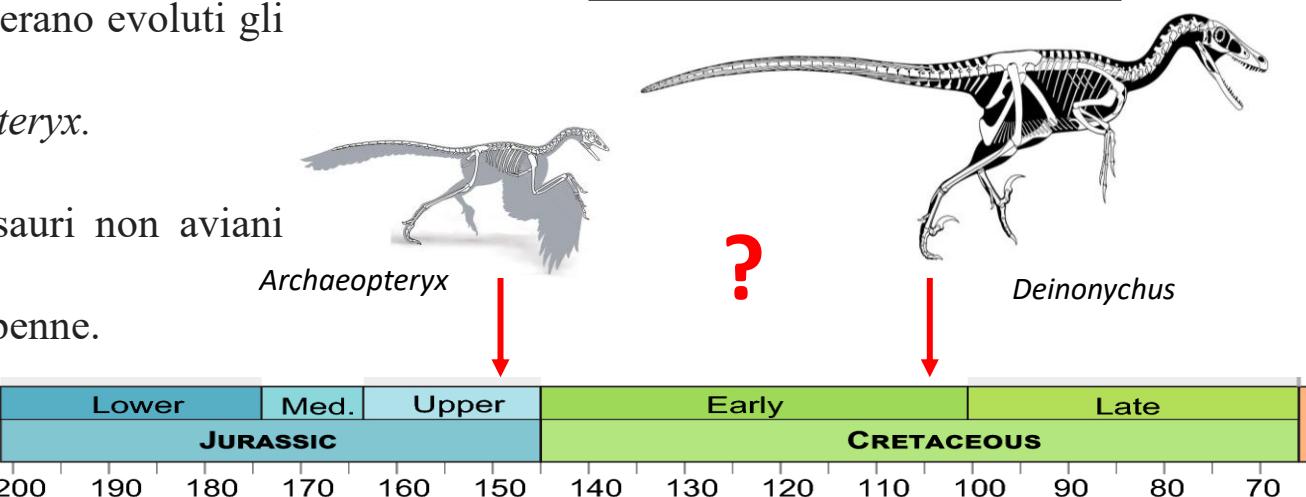
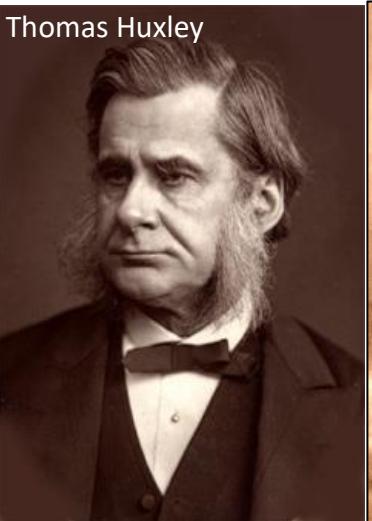
Inoltre, come nei rettili, sono ancora presenti:

- denti
- artigli negli arti anteriori
- coda lunga e rigida



## Cenni storici della Teoria

- Oltre ad Huxley, altri studiosi erano dello stesso parere, ad es. **Franz Nopcsa** (1877-1933) il quale suggerì che gli uccelli fossero un tipo di dinosauri. Per lungo tempo l'ipotesi rimase solo una teoria...
- Negli anni '60 del XX secolo l'ipotesi fu riproposta da **John Ostrom** (1928-2005). Grazie a osservazioni sull'anatomia di *Deinonychus* (Coelurosauria; Dromaeosauridae) e all'avvento dell'analisi cladistica, Ostrom dedusse che gli uccelli discendono direttamente da dinosauri teropodi celurosauri.
- Nonostante ciò, vi erano ancora obiezioni, soprattutto per la presenza del cosiddetto **"paradosso temporale"**: i dinosauri da cui Ostrom supponeva si erano evoluti gli uccelli (i teropodi celurosauri) erano molto più recenti di *Archaeopteryx*.
- Inoltre, fino agli anni '90, non erano ancora stati scoperti dinosauri non aviani piumati, e dunque si credeva che solo gli uccelli avessero piume e penne.



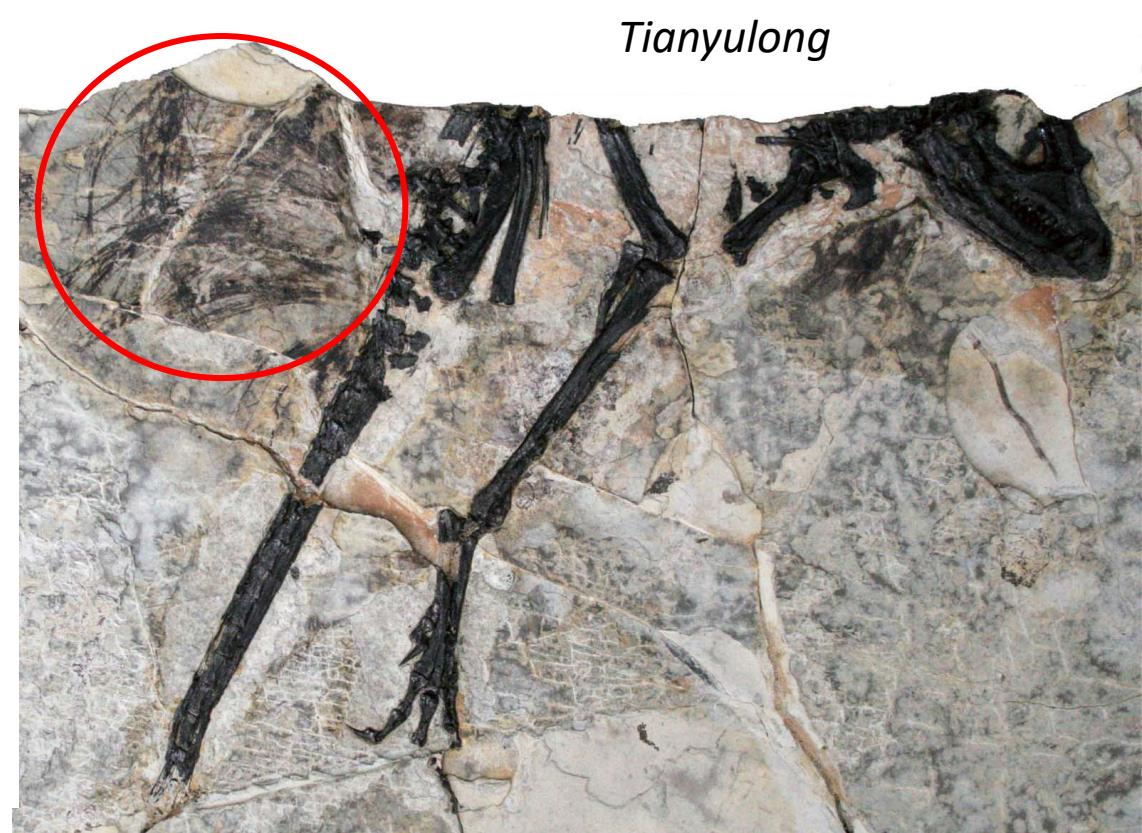
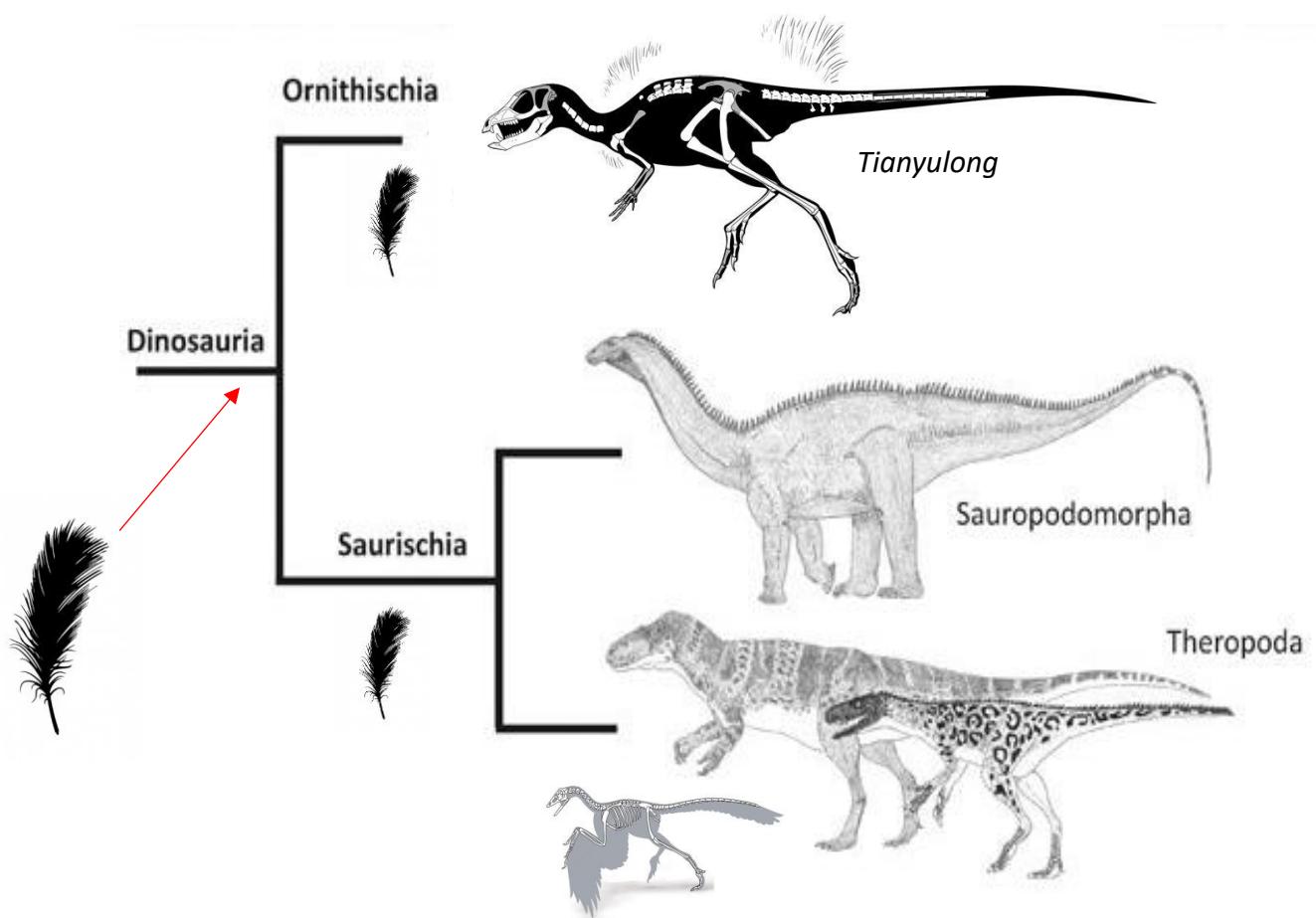
## La rivoluzione piumata

- La conferma alla teoria, chiamata "rivoluzione piumata", inizia a partire dal 1996, grazie alla scoperta di **dinosauri teropodi non aviani piumati** provenienti da **Jehol**, un Lagerstätte del **Cretaceo Inferiore** della Cina.



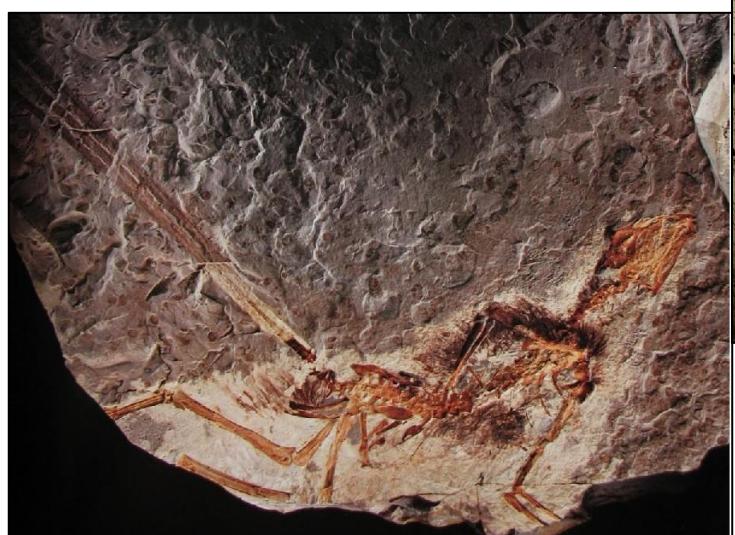
## La rivoluzione piumata

- Inoltre, il ritrovamento sempre a Jehol di un dinosauro ornitischio, *Tianyulong*, un erbivoro parente dei dinosauri con becco d'anatra che preserva delle "protopiume", suggerisce che le piume sono comparse nei dinosauri già all'inizio della loro radiazione, ben prima della separazione dei tradizionali gruppi "Ornithischia" e "Saurischia".
- **Tutto ciò prova inequivocabilmente che il piumaggio degli uccelli è stato ereditato dai dinosauri.**

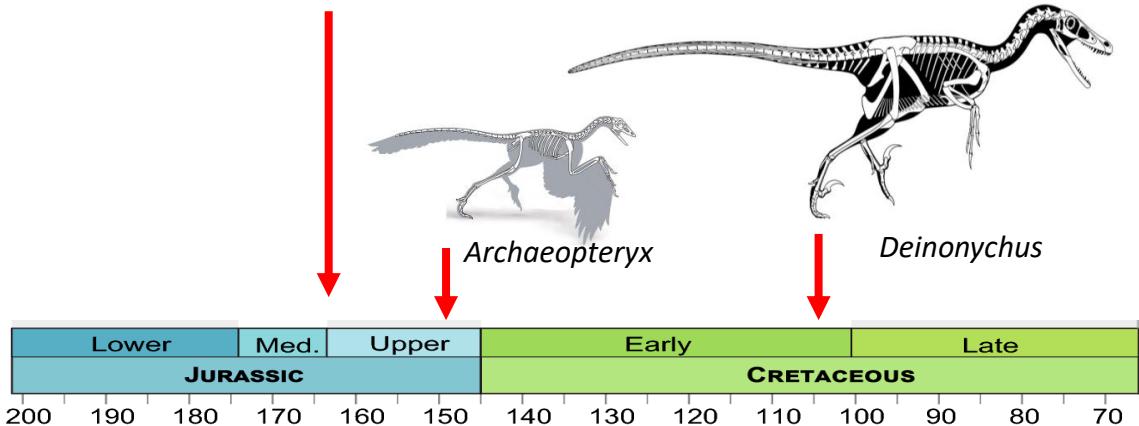


## La rivoluzione piumata

- Negli anni 2000 vengono scoperti altri dinosauri piumati da un'altra località cinese, **Yanliao**.
- I fossili di Yanliao provengono da rocce più antiche, formatesi nel **Giurassico Medio-Superiore** (168-159 Ma)
- Ora abbiamo **dinosauri non-aviani piumati** più vecchi di *Archaeopteryx*.
- E' la fine del paradosso temporale!



**Yanliao Biota**

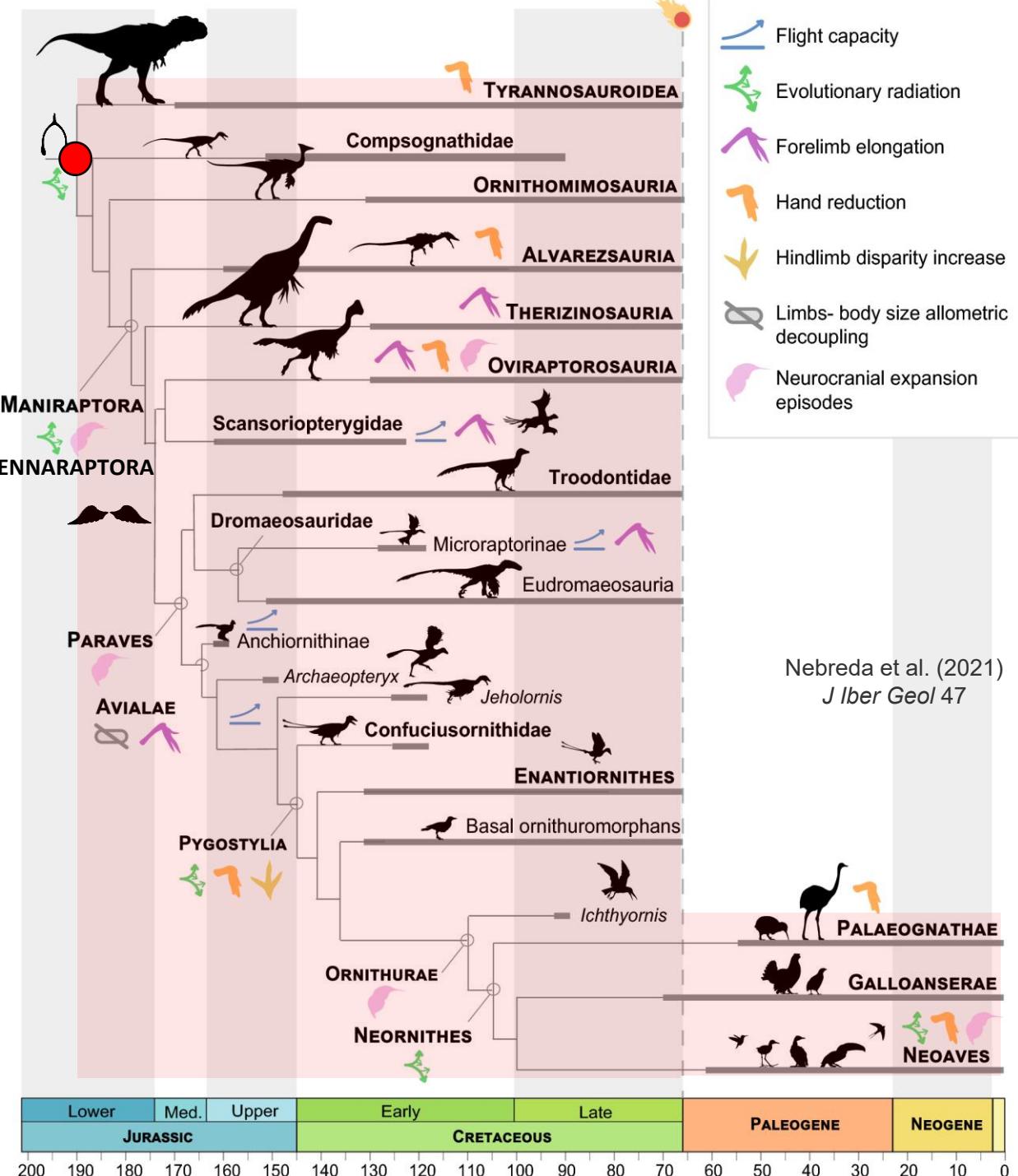
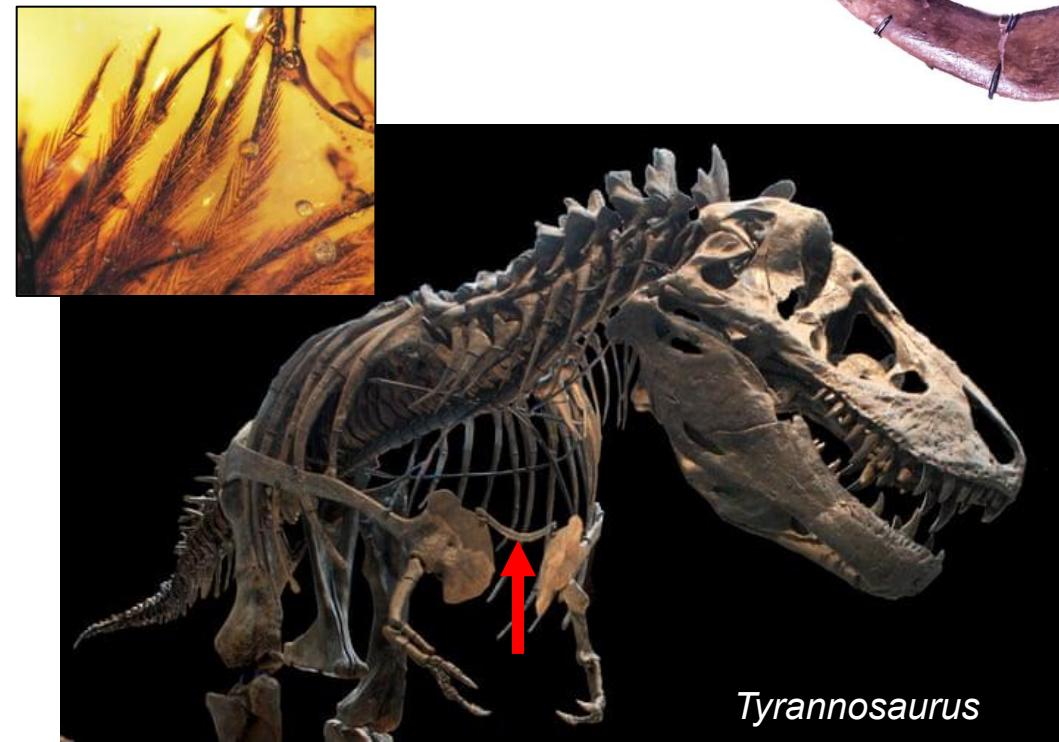


# Evoluzione dei caratteri

In **Coelurosauria** (il clade più inclusivo che comprende *Tyrannosaurus*

e gli uccelli moderni) sono già presenti:

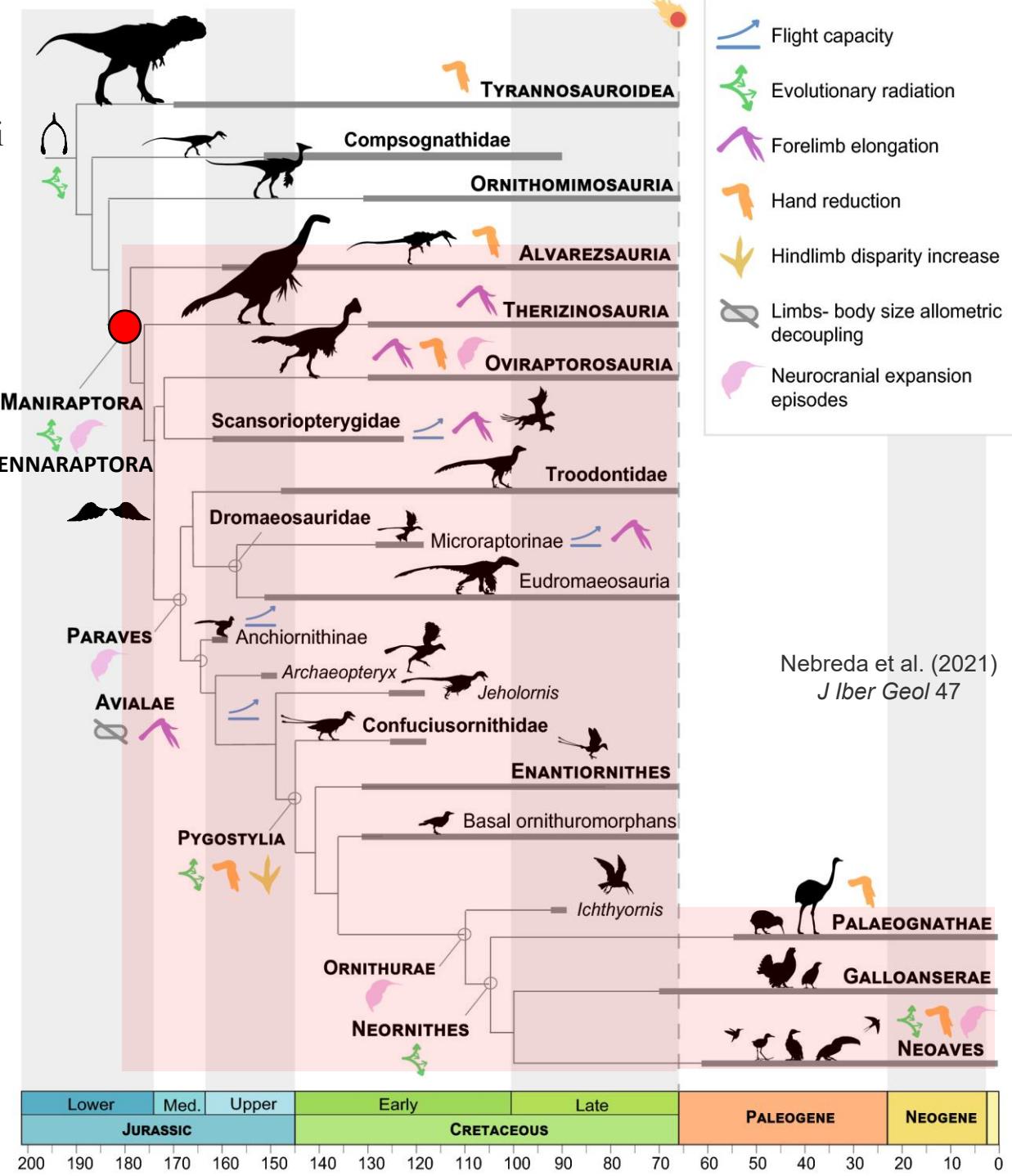
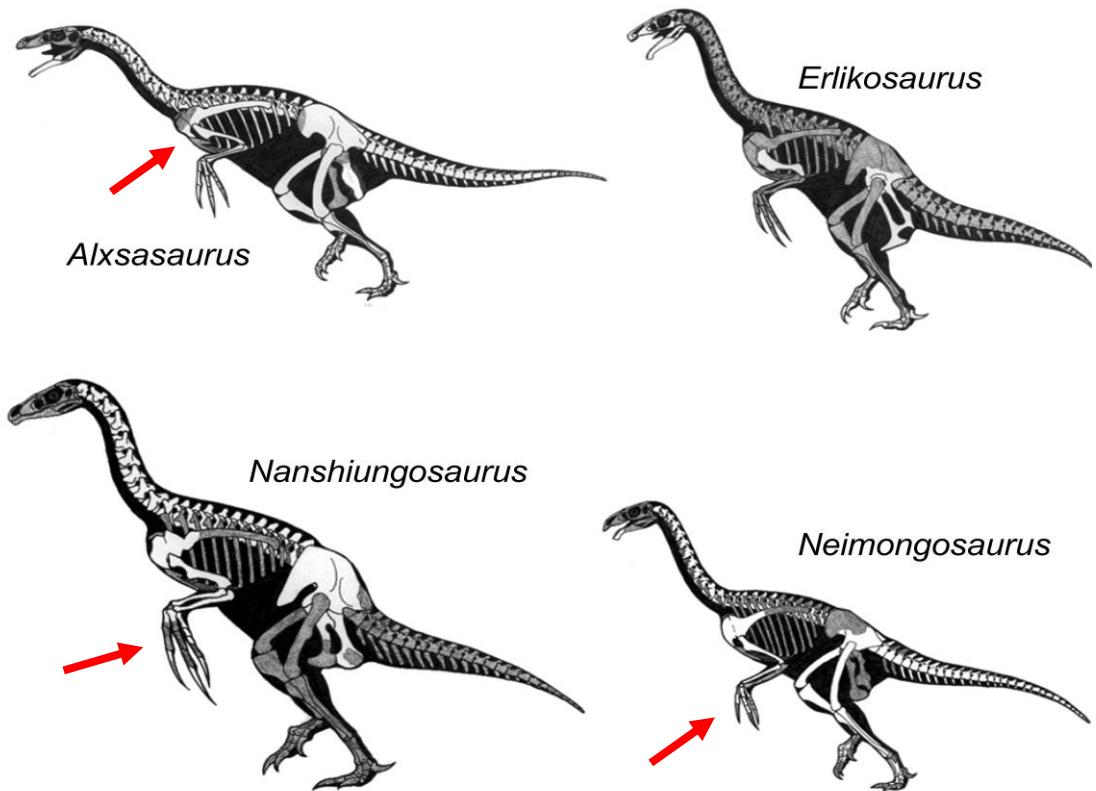
- postura bipede (già in Archosauria)
- protopiume filamentose (già in Dinosauria)
- **endotermia vera** (in Coelurosauria)
- **furcula** (in Coelurosauria)



# Evoluzione dei caratteri

In **Maniraptora** (il clade più inclusivo che comprende *Alvarezsaurus* e gli uccelli moderni):

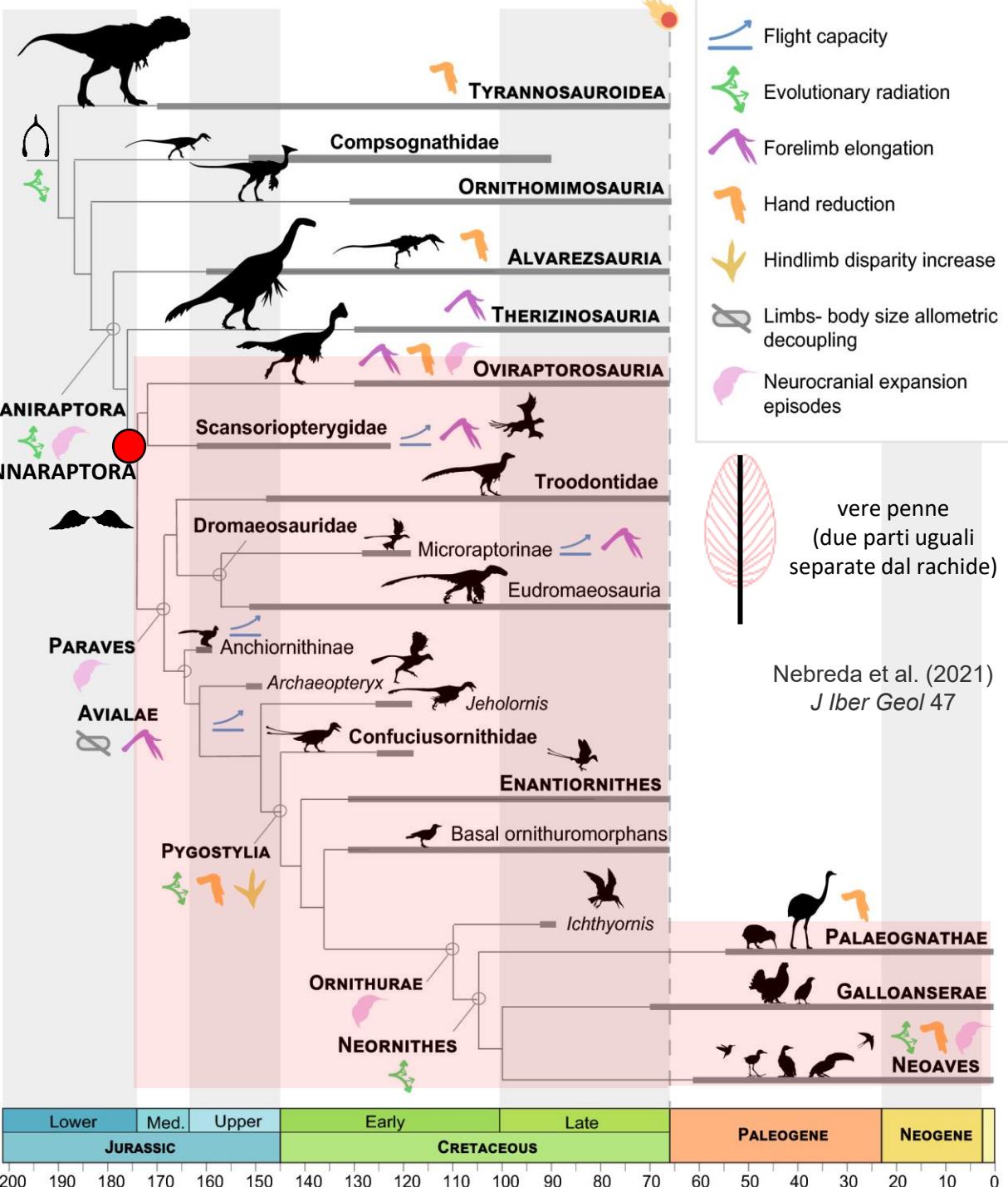
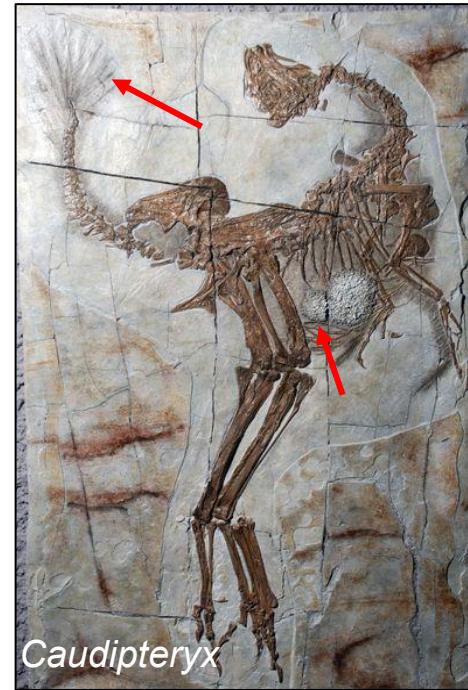
- aumento delle dimensioni del cervello (rispetto al corpo)
- allungamento degli arti anteriori
- ampio sterno osseo



# Evoluzione dei caratteri

In **Pennaraptora** (il clade più inclusivo che comprende *Oviraptor* e gli uccelli moderni):

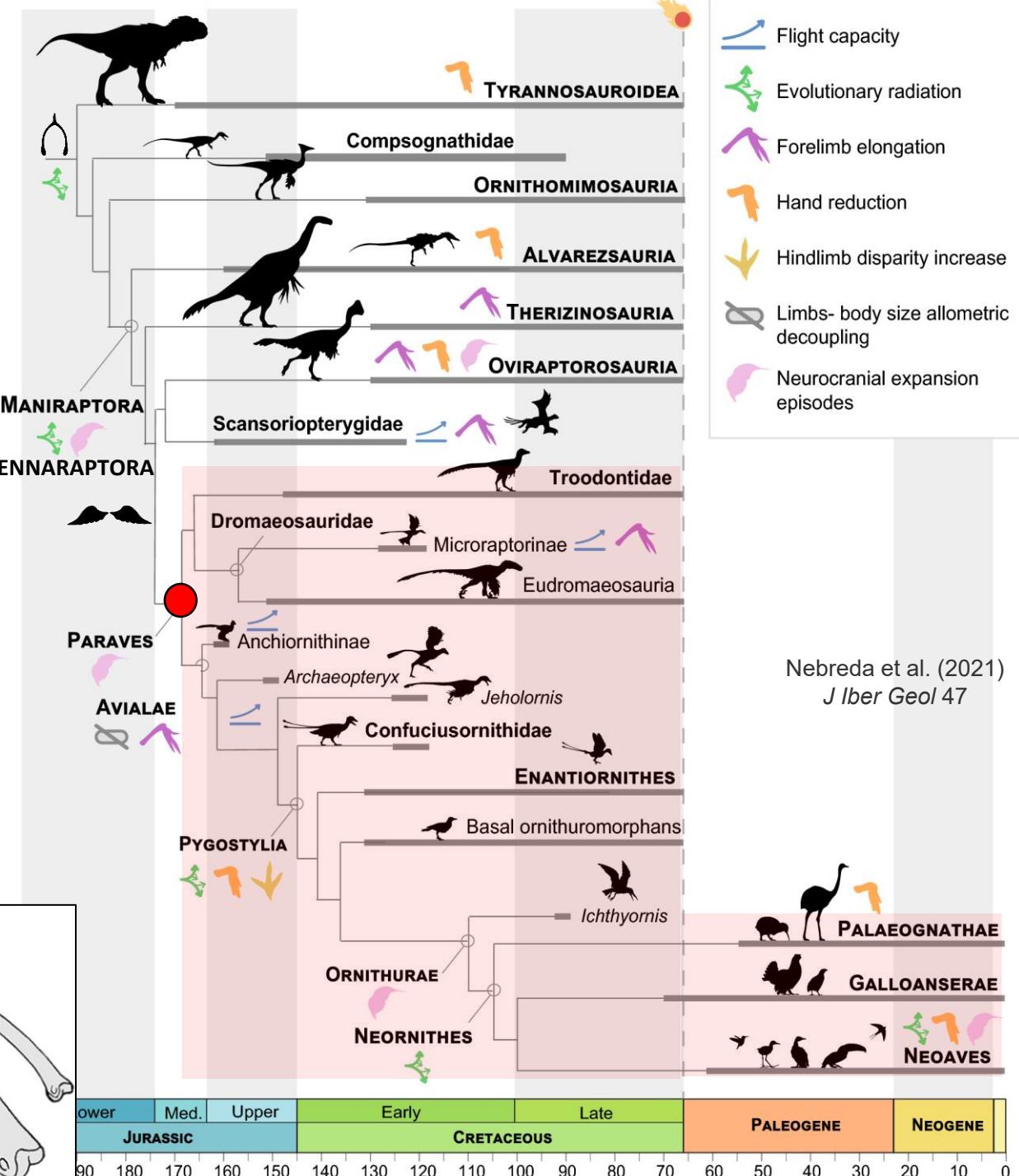
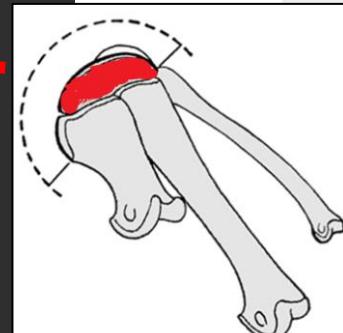
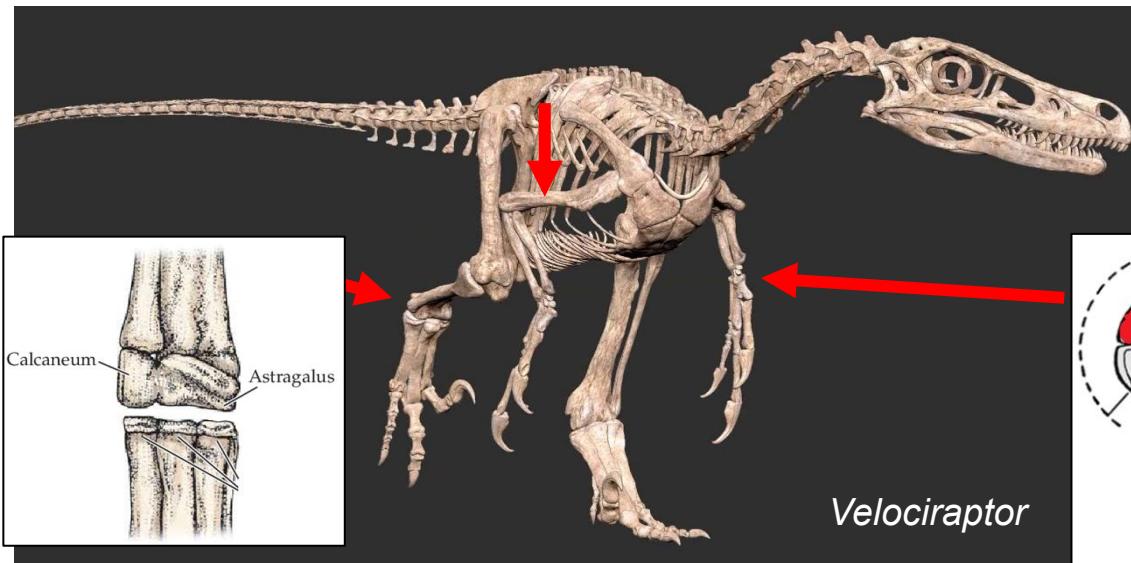
- **vere penne remiganti e timoniere** (due parti simmetriche separate dal rachide)
- **cure parentali (cova)**
- **riduzione taglia e peso**
- **volo planato**  
(in Scansoriopterygidae)



# Evoluzione dei caratteri

In **Paraves** (il clade più inclusivo che comprende *Velociraptor* e gli uccelli moderni):

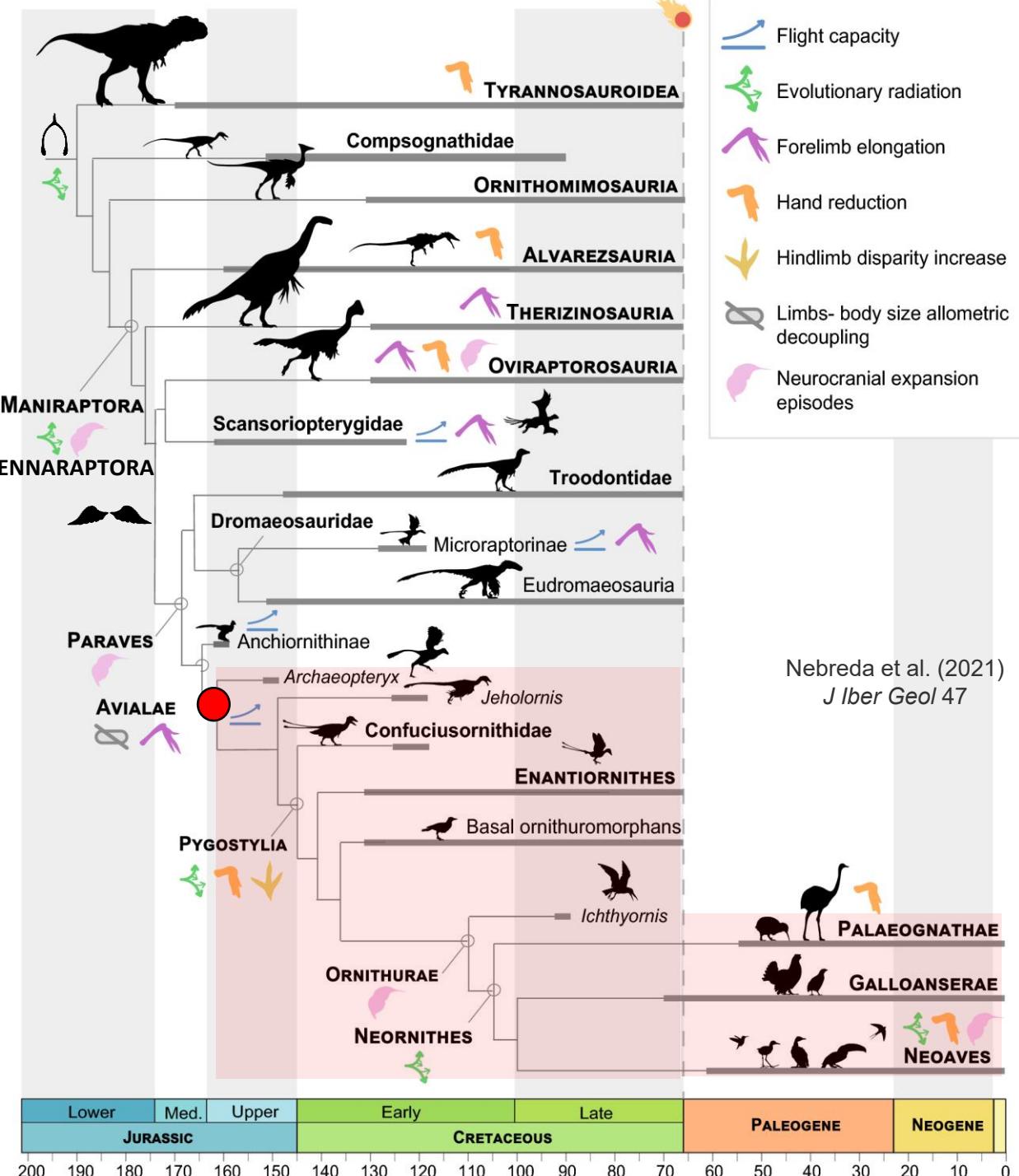
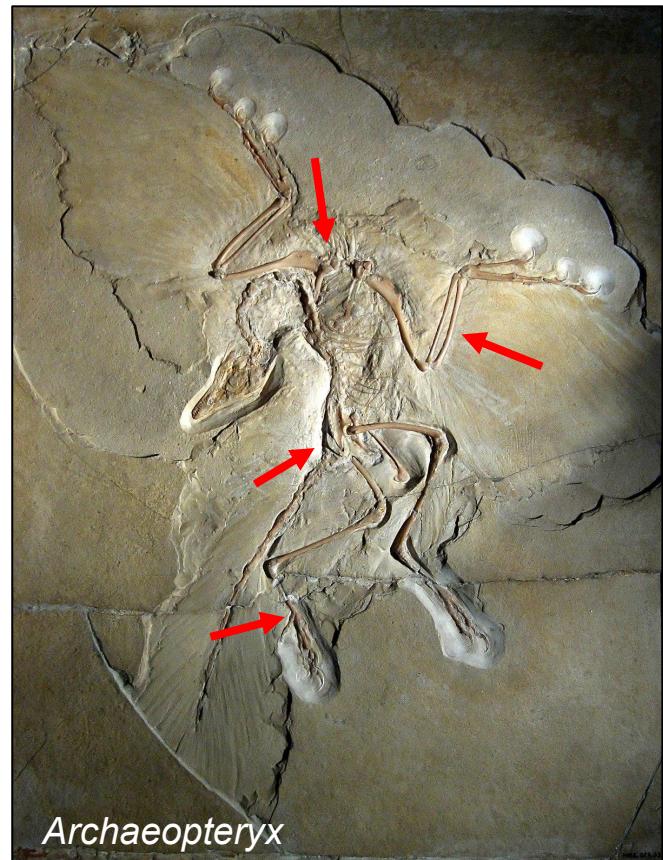
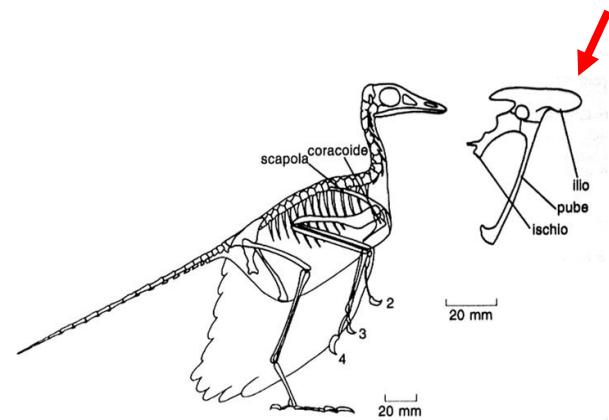
- calcagno e astragalo fusi tra loro
- ulteriore aumento dimensioni cervello
- **metacarpale semilunato**
- omero più lungo della scapola



# Evoluzione dei caratteri

In **Aves** (=**Avialae**) (il clade più inclusivo che comprende *Archaeopteryx* e gli uccelli moderni):

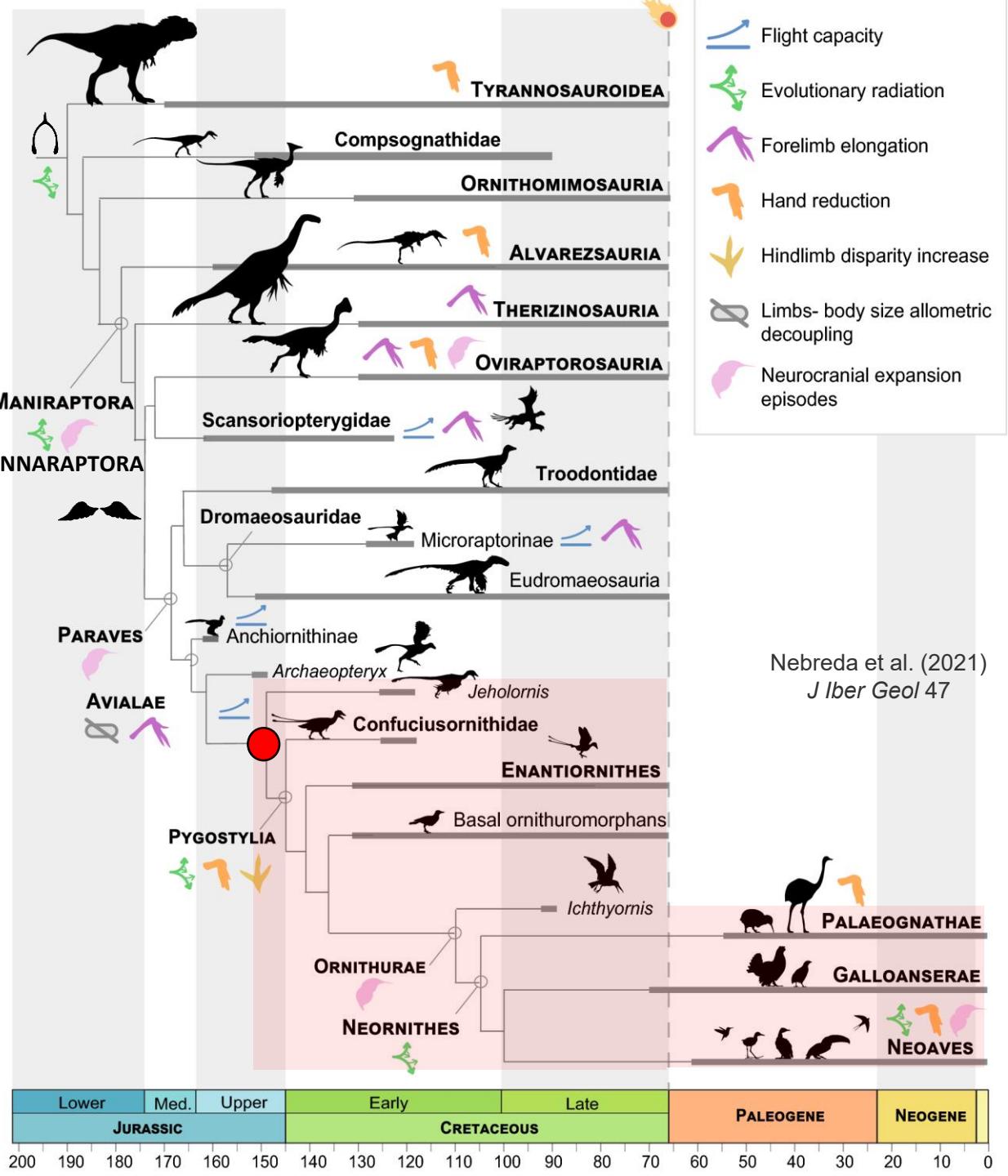
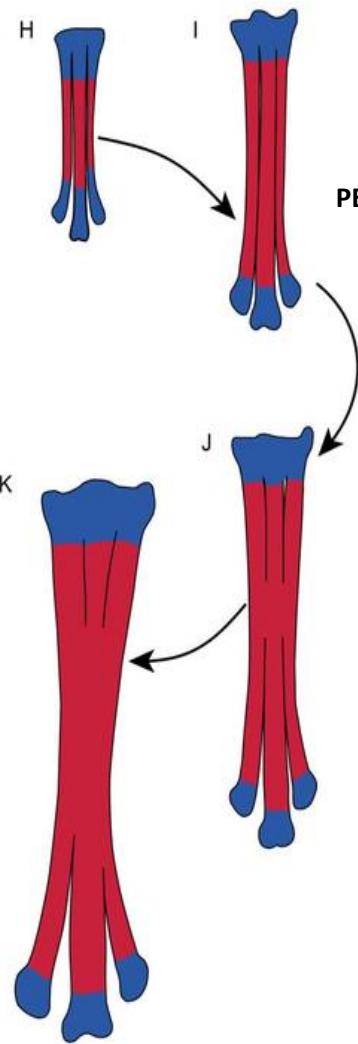
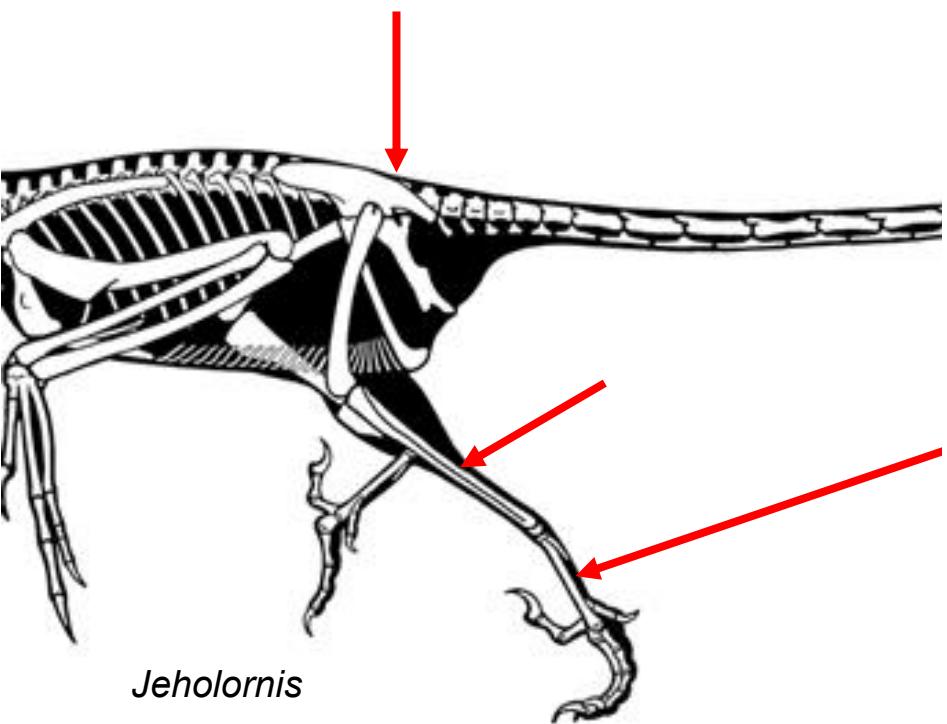
- metatarsale I articolato con la superficie mediale del metatarsale II nella sua porzione distale
- porzione preacetabolare dell'ileo 2/3 più lunga rispetto alla parte postacetabolare
- scapola fusa col coracoide
- ulna più lunga del femore
- **caratteri delle penne che consentono il volo attivo.**



# Evoluzione dei caratteri

Nel clade più inclusivo che comprende *Jeholornis* e gli uccelli moderni:

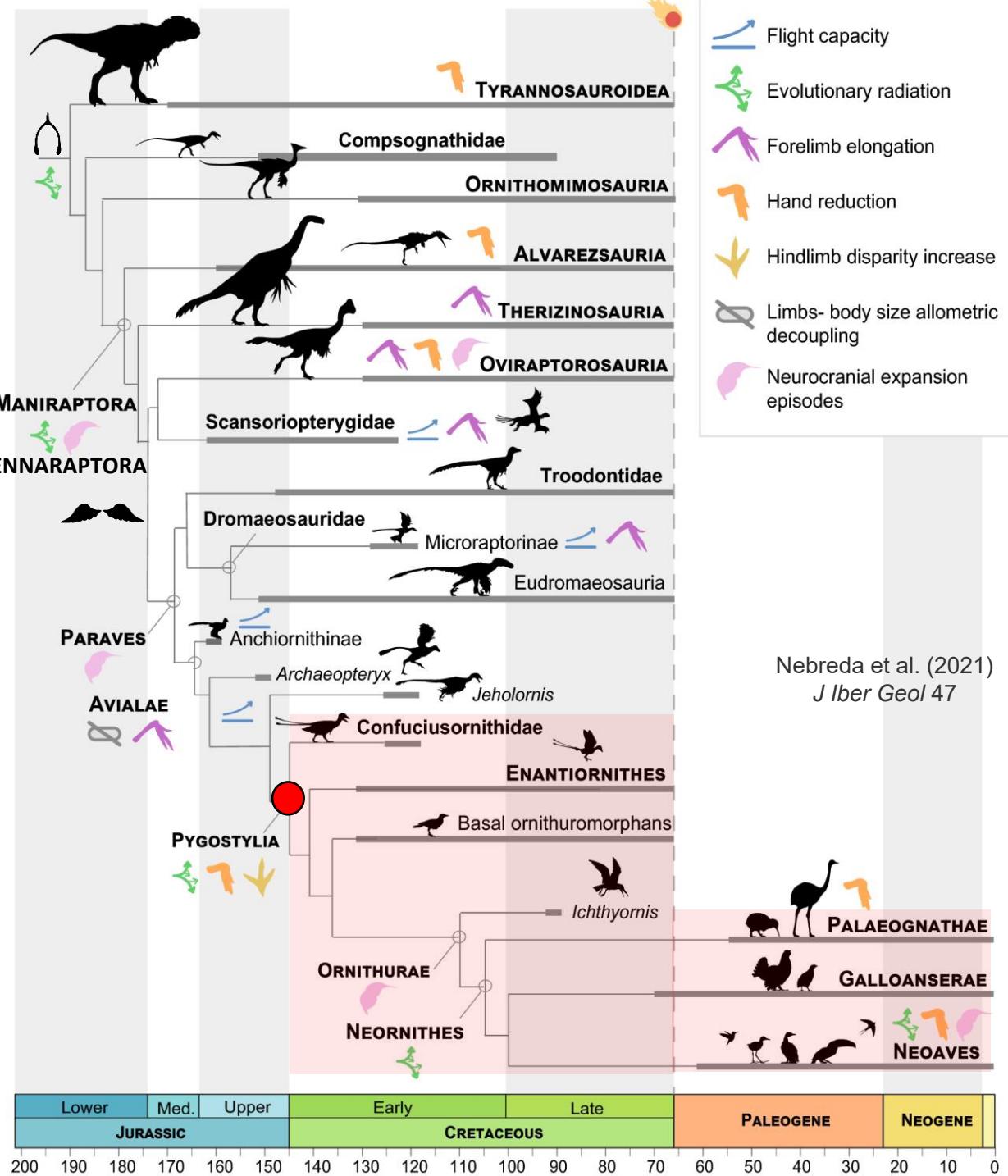
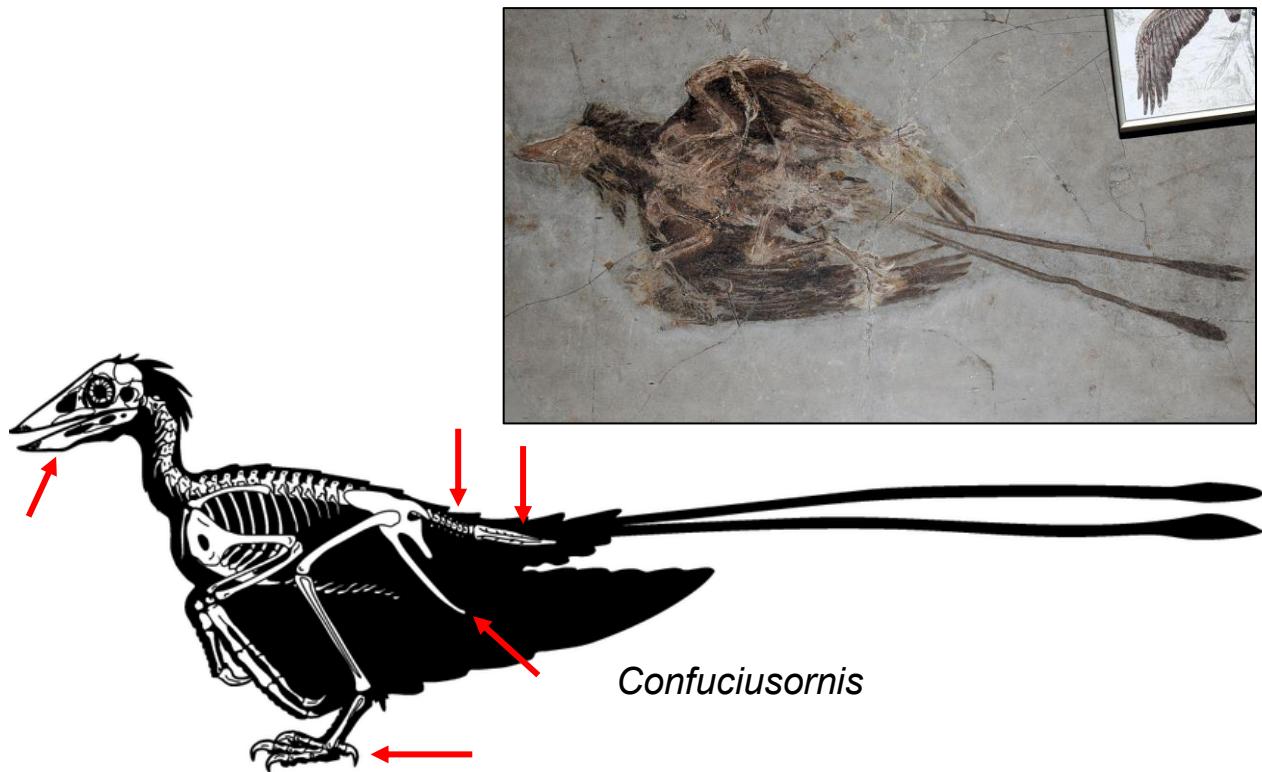
- i tarsali si fondono a formare il **tarsometatarso**
- **aumento vertebre sacrali (6-7)**
- **riduzione fibula**



# Evoluzione dei caratteri

In **Pygostilia** (il clade più inclusivo che comprende *Confuciusornis* e gli uccelli moderni):

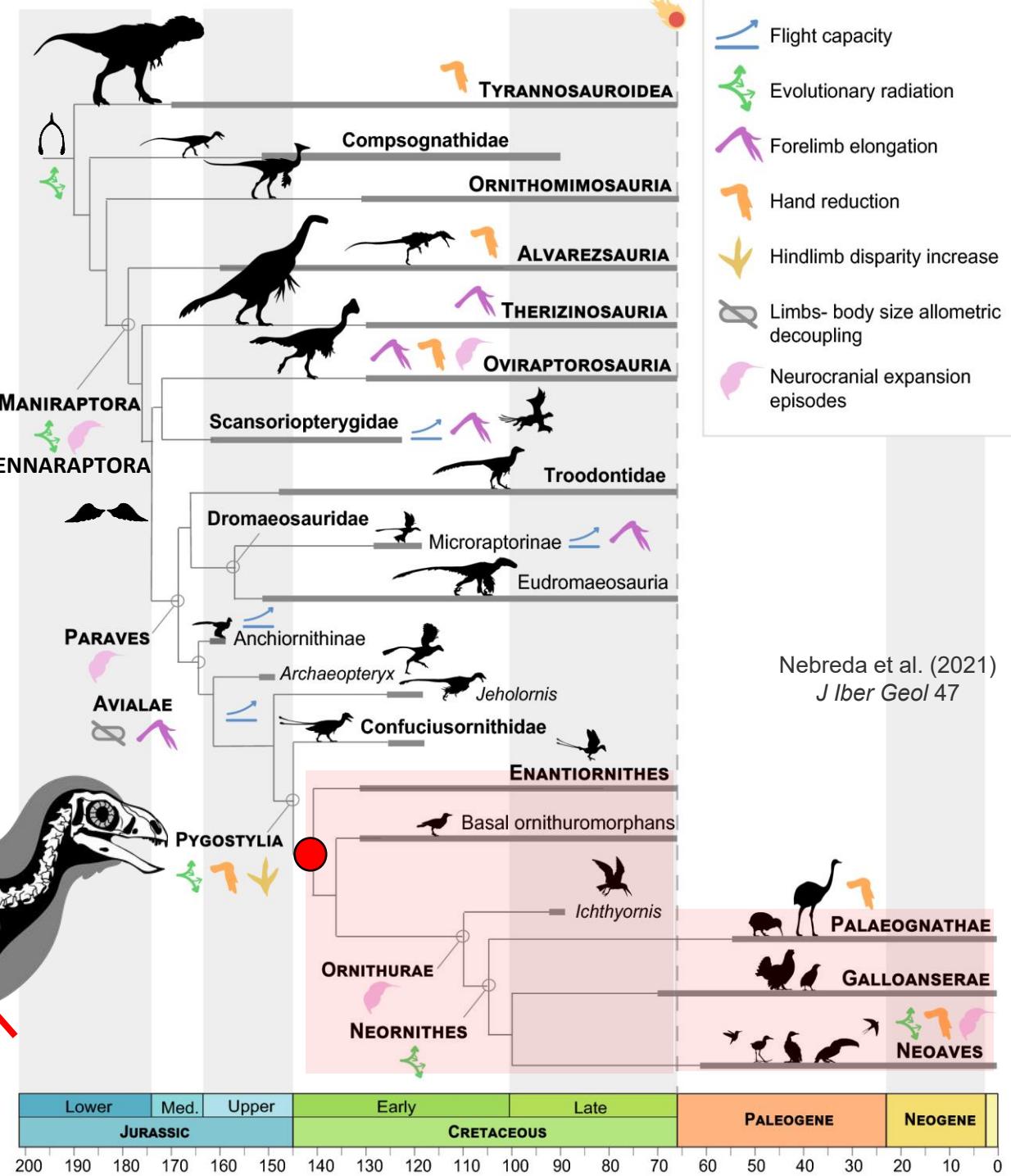
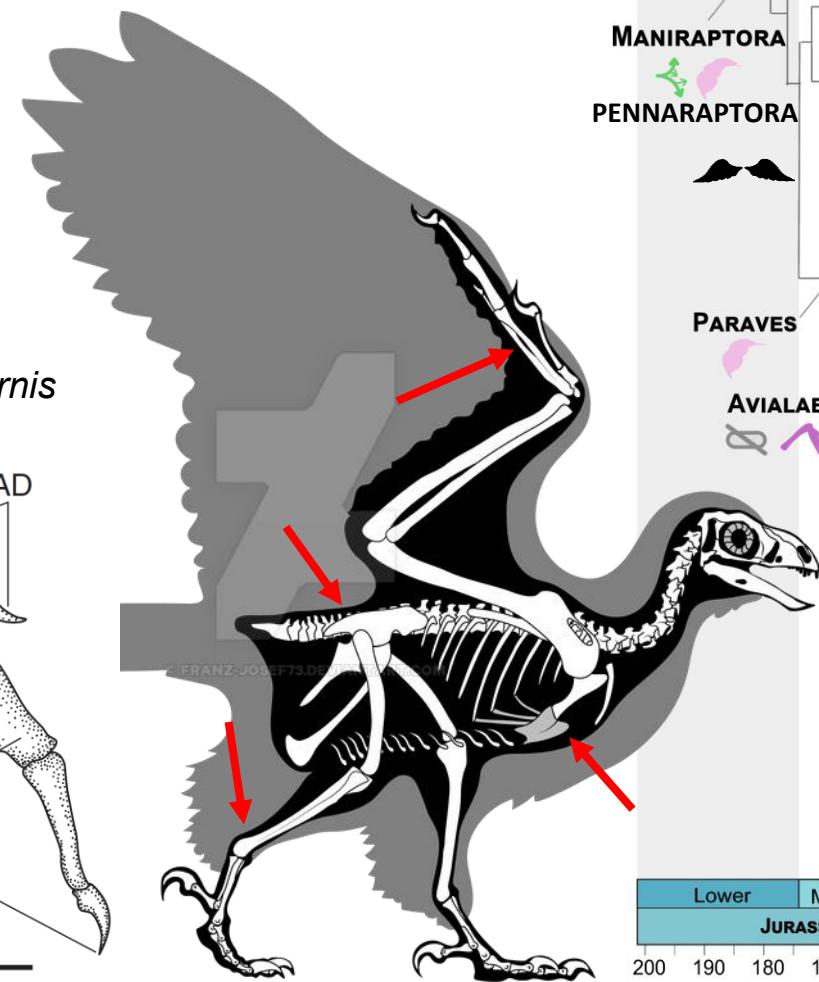
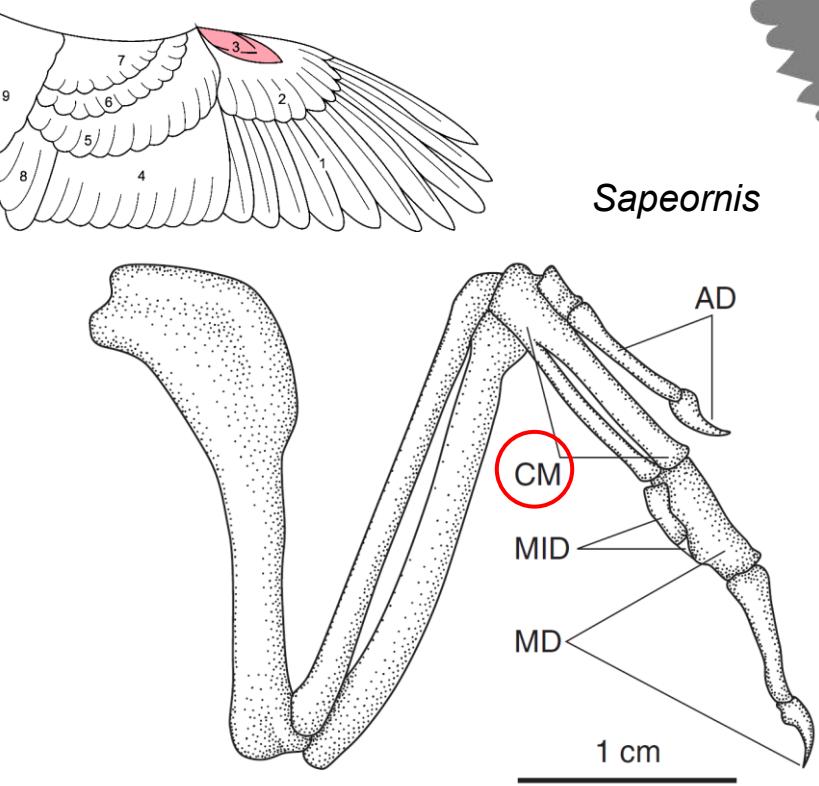
- **pigostilo** (vertebre caudali fuse)
- **coda abbreviata** (meno di otto vertebre caudali libere)
- dentale subtriangolare
- **alluce riflesso** (non più retroverso)
- **pube completamente retroverso**



# Evoluzione dei caratteri

In **Ornithothoraces** (il clade più inclusivo che comprende *Enantiornis* e gli uccelli moderni):

- **carpometacarpo (CM)** (carpali e metacarpali fusi)
- **tibiotarso** (astragalo e calcagno fusi alla tibia)
- **sterno carenato**
- **alula** (penna per evitare lo stallo)

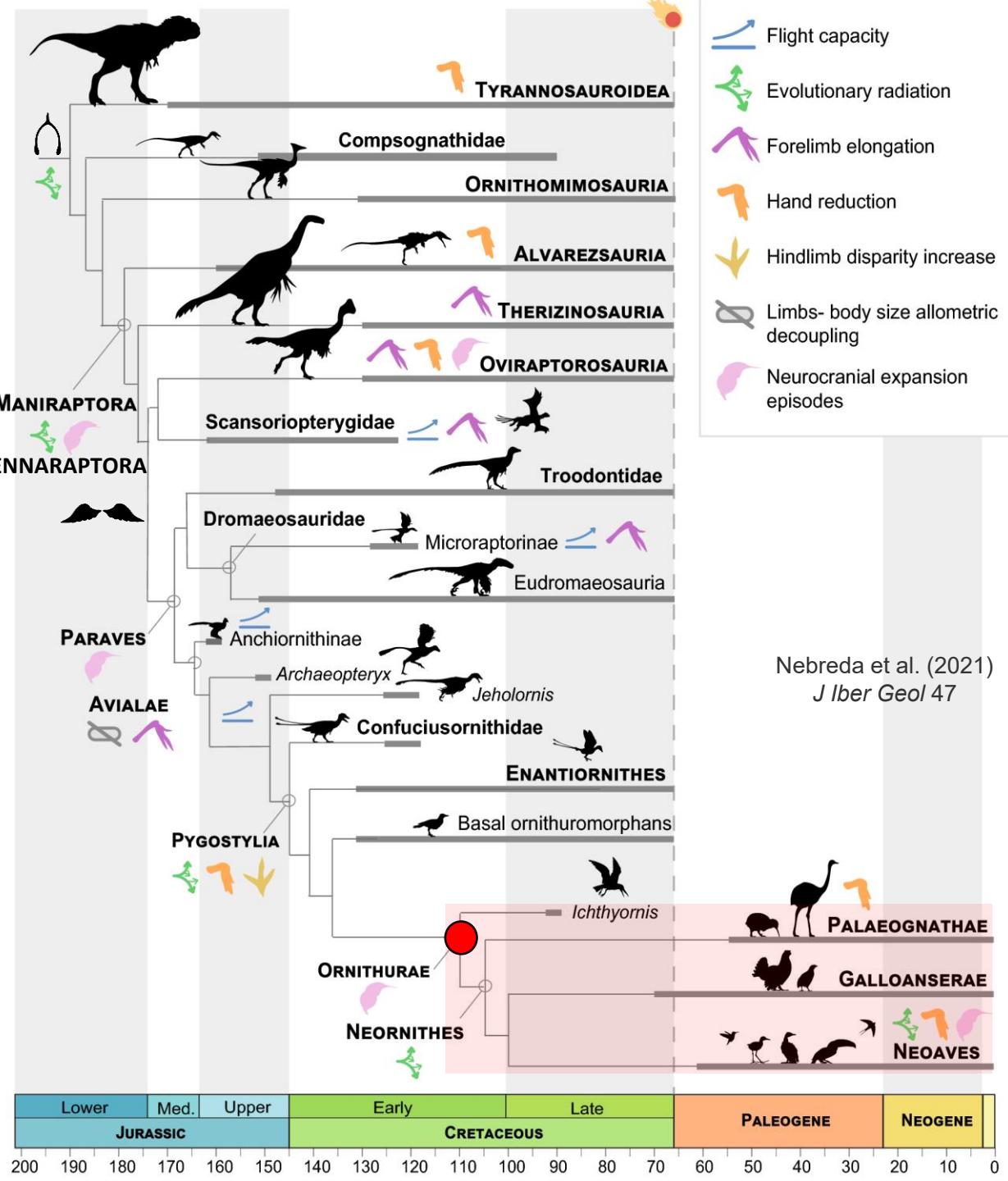
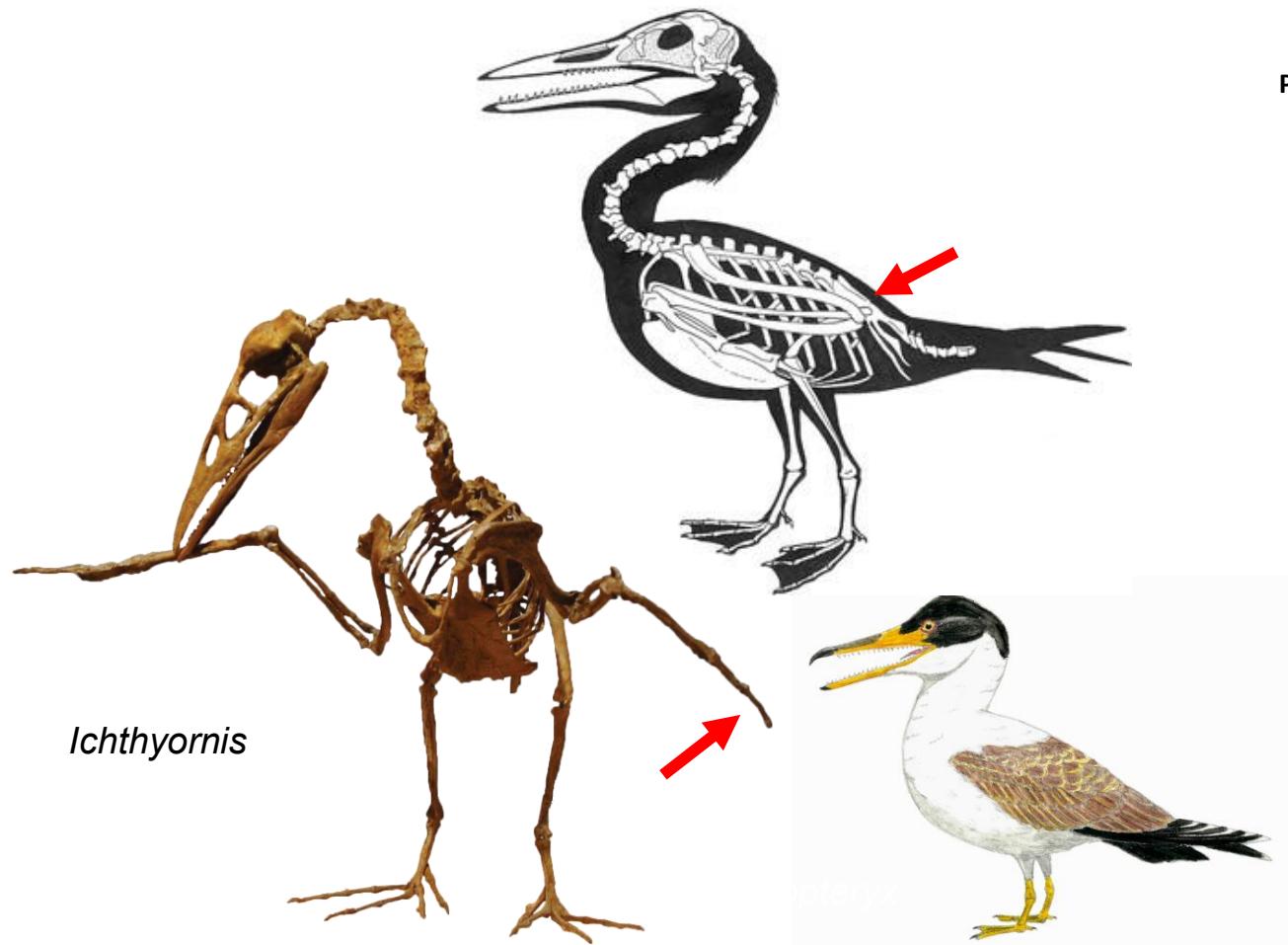


Nebreda et al. (2021)  
J Iber Geol 47

# Evoluzione dei caratteri

In **Ornithurae** (il clade più inclusivo che comprende *Ichthyornis* e gli uccelli moderni):

- **sinsacro** (vertebre sacrali fuse al bacino)
- **perdita degli artigli della mano**



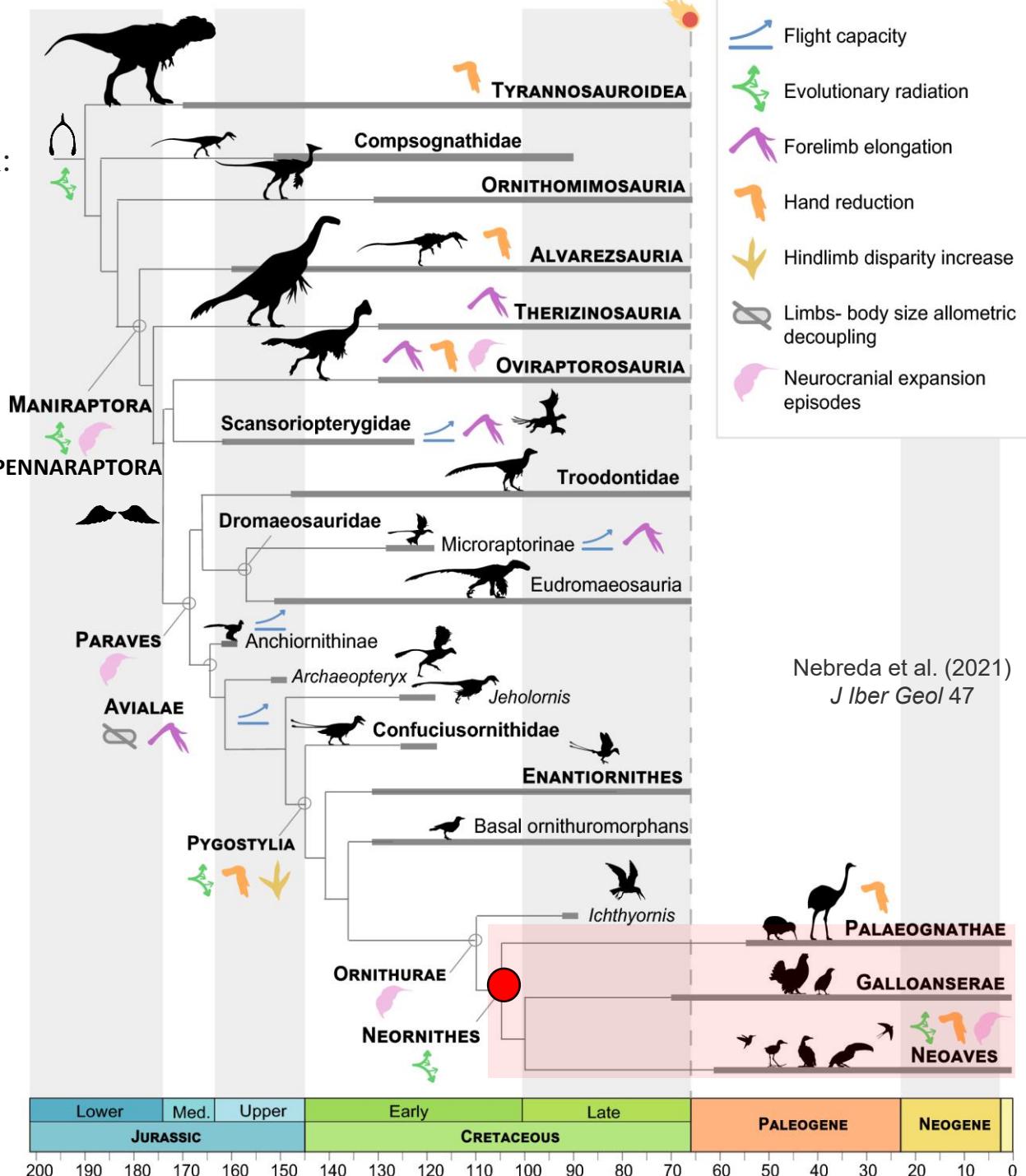
# Evoluzione dei caratteri

In **Neornithes**, il clade più inclusivo che comprende tutti gli uccelli viventi:

- **denti assenti**
- **becco corneo** (ricoperto da cheratina)
- 11 o più vertebre sacrali



Palaeognathae



# Definire Aves: cos'è un uccello ?

Definizione morfologica:

- deBeer (1954): amnioti con piumaggio, pube retroverso, alluce retroverso, e furcula.

Problemi:

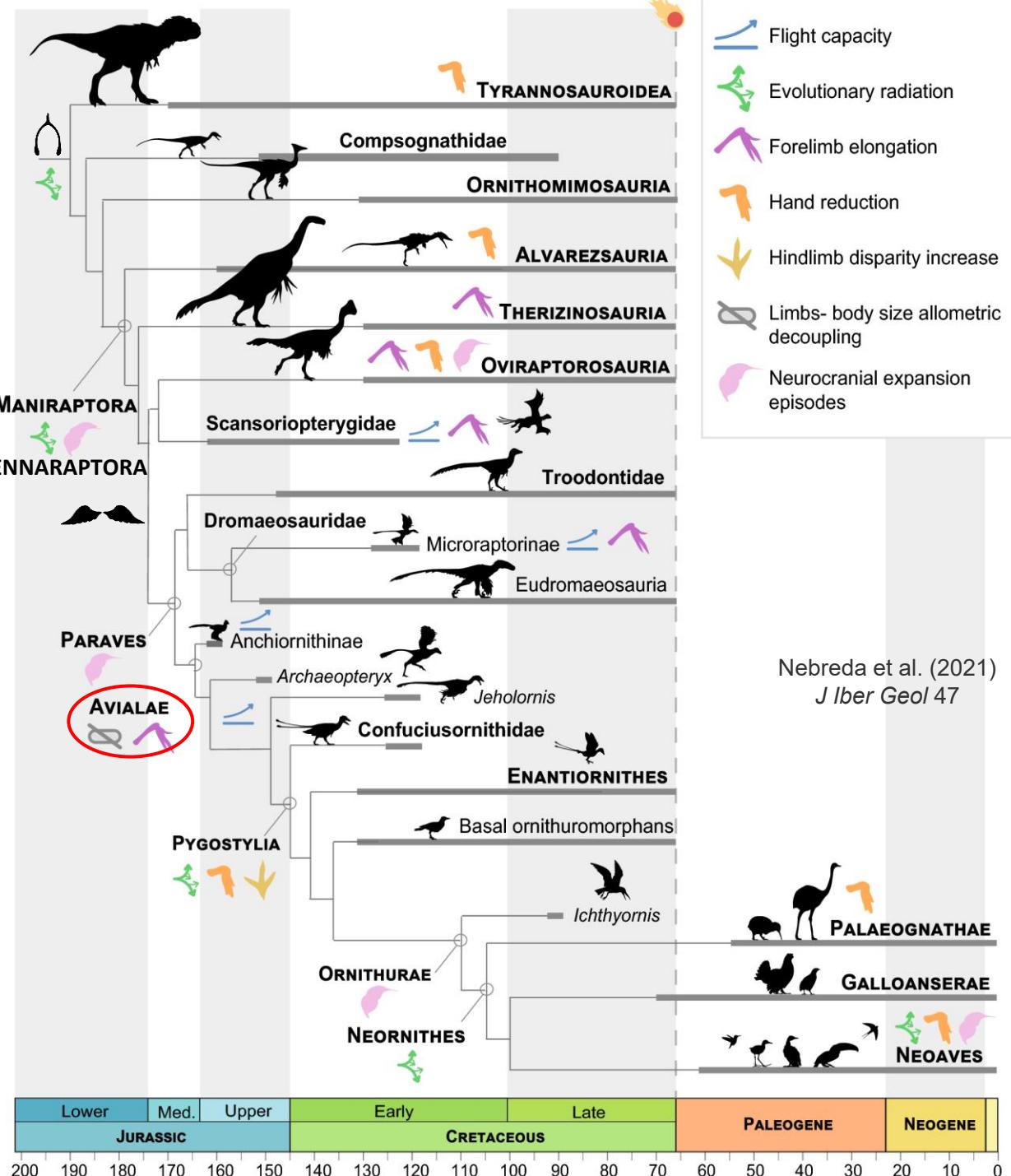
- alluce e pube retroversi non ancora presenti nei primi Aves
- piumaggio e furcula non sono caratteri unici di Aves

Definizione cladistica (sulla base del nodo)

- Padian & Chiappe (1997): il clade più inclusivo che comprende *Archaeopteryx* e tutti i suoi "discendenti".

Oggi si tende a unire o sostituire la definizione cladistica con la definizione fisiologica:

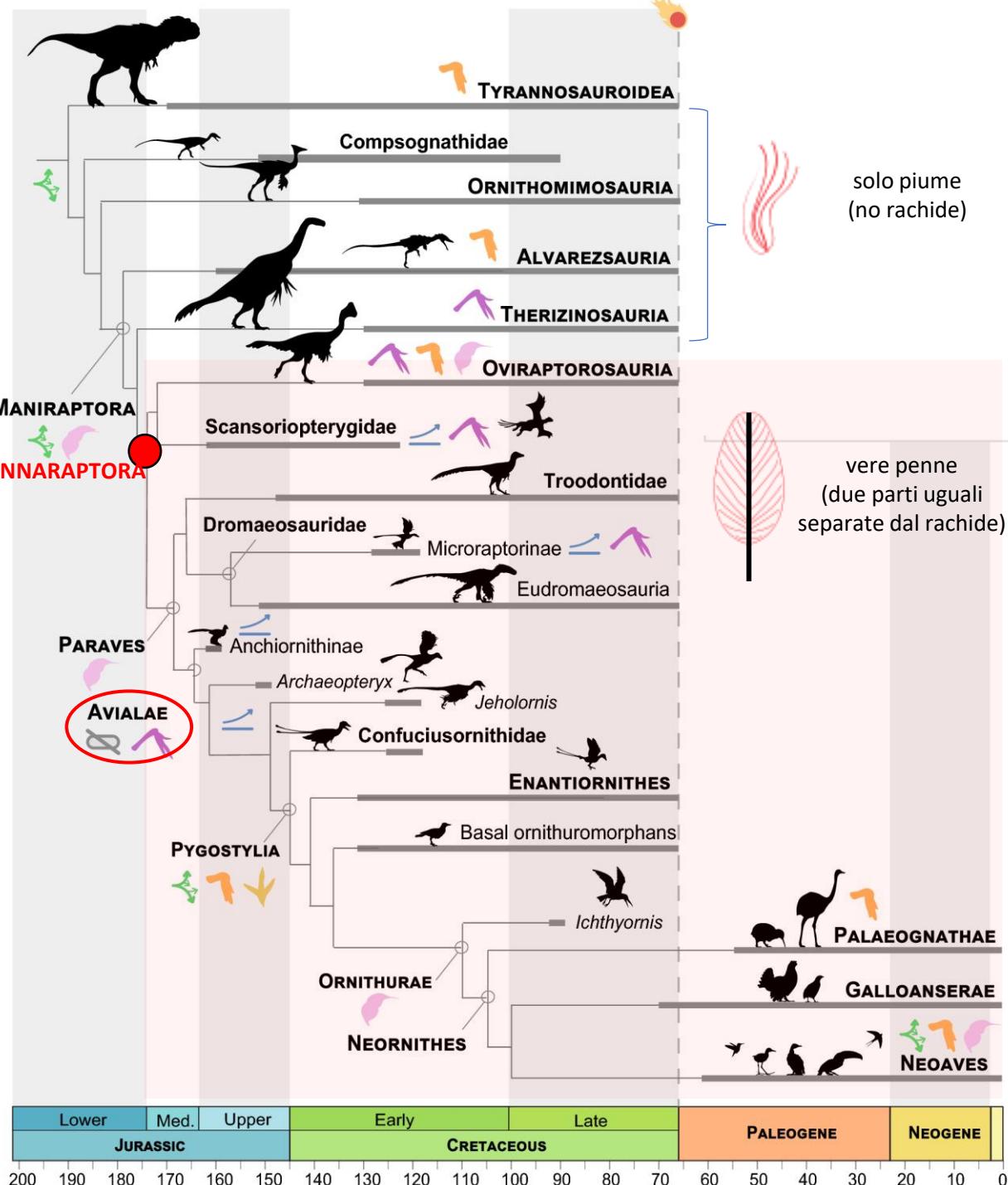
- **La comparsa del volo attivo.**



# Quale struttura ha permesso allora il volo attivo?

## LE PENNE ? (non proprio)

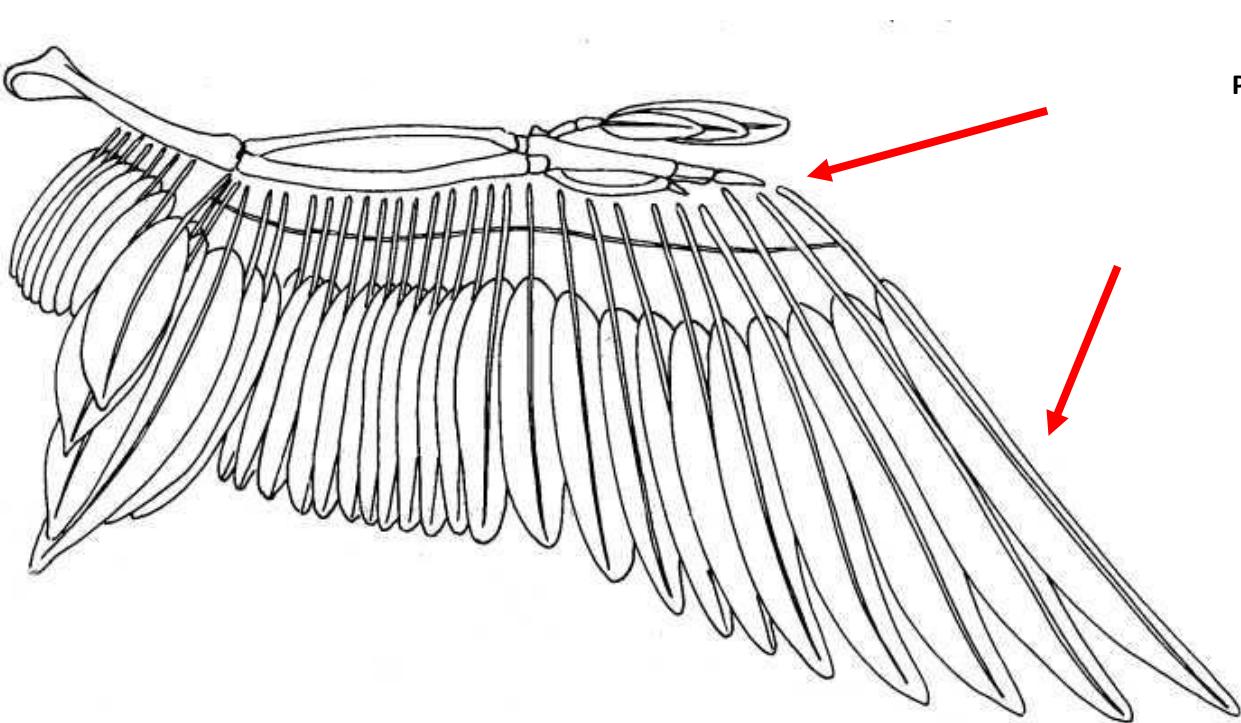
- Oltre che in Aves, le penne vere le troviamo già in tutti i **Pennaraptora** (anche in Oviraptorosauria, Scansoriopterygidae, Troodontidae e Dromaeosauridae).
- Oltre che per la termoregolazione, in questi dinosauri le penne dovevano avere funzione di display sessuale, ma di sicuro non erano dei volatori attivi perché la struttura delle loro "protoali" non era ancora adatta. Le penne però sono strutture che hanno del potenziale, ovvero sono "preadattate" al volo.
- Dunque, **NON sono state le penne in sé l'innovazione che ha prodotto il volo... ma...**



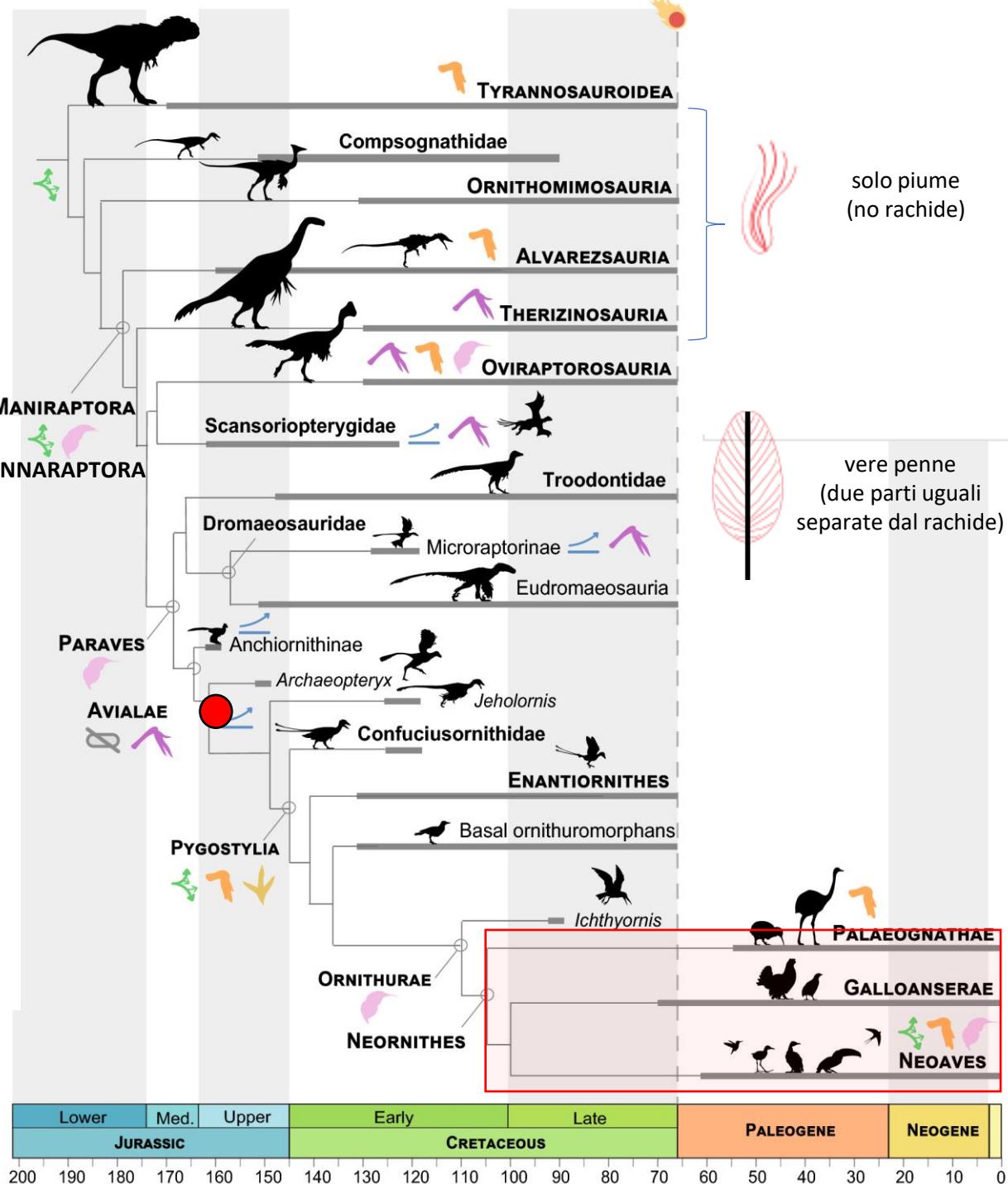
# Quale struttura ha permesso allora il volo attivo?

... se guardiamo l'ala di un uccello attuale notiamo che:

1. **Le penne coprono tutta l'ala, fino alla punta delle dita**
2. **Sono asimmetriche rispetto al rachide**
3. **Le penne della "mano" (dette primarie) sono più lunghe**

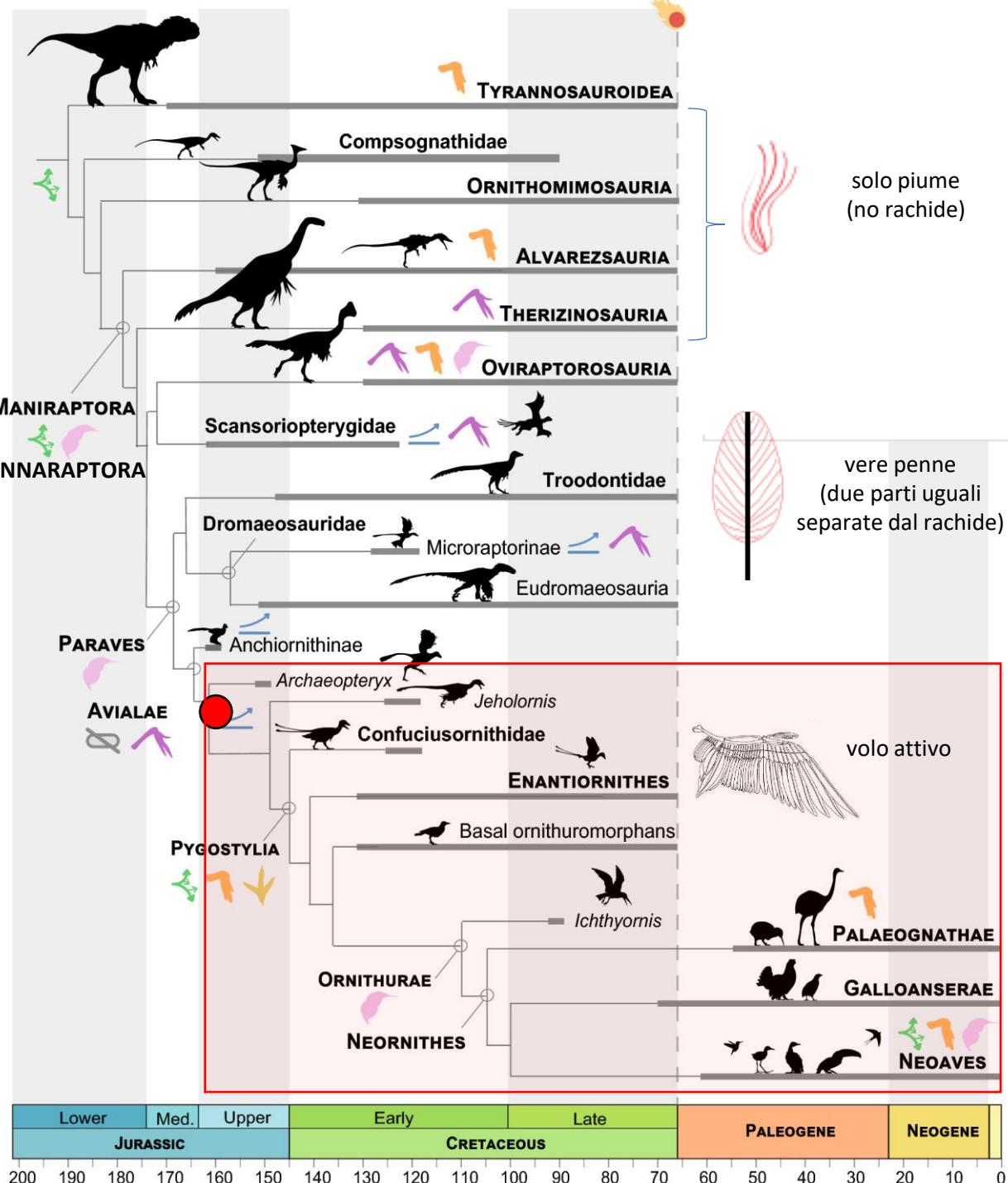
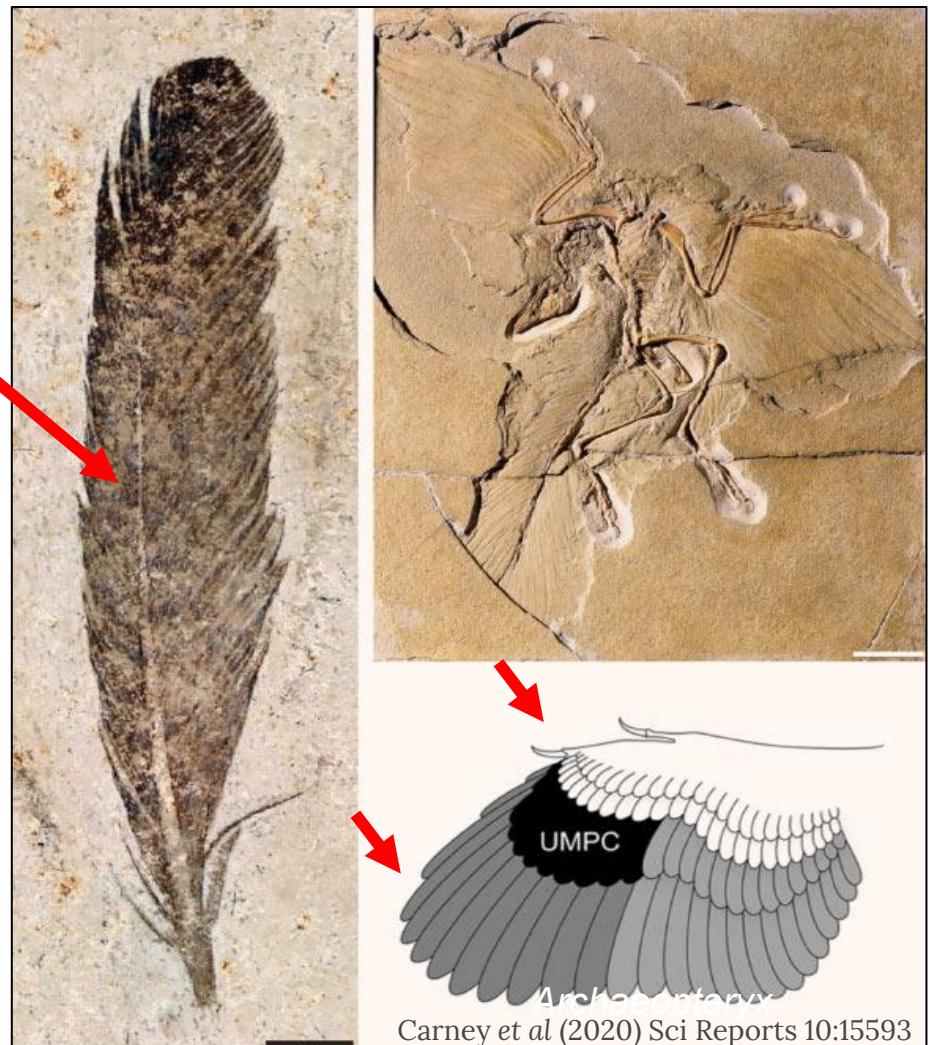


Grazie a studi ed esperimenti di morfologia funzionale, è stato dimostrato che è proprio questa conformazione dell'ala a creare portanza e permettere il volo attivo!



## Quale struttura ha permesso allora il volo attivo?

- ... e questa conformazione è presente in Aves solo a partire da *Archaeopteryx*!
- Ecco perché *Archaeopteryx* è considerato il primo uccello.

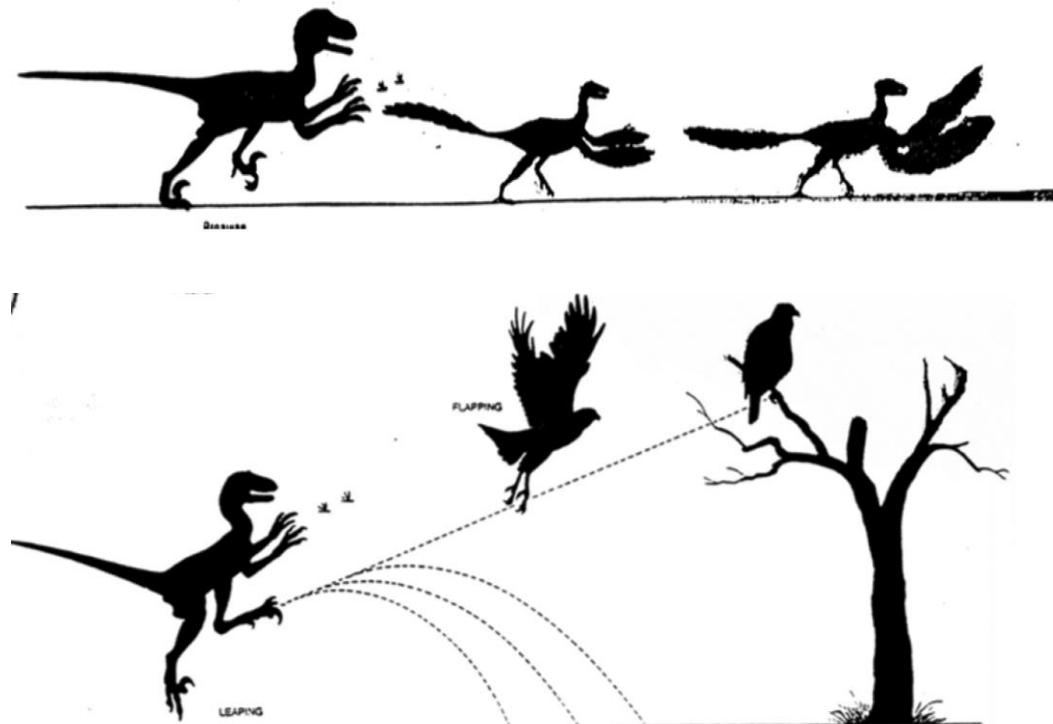


## Come è avvenuta la comparsa del volo attivo? Due ipotesi...

### *Ground up (origine diretta del volo)*

Gli antenati degli uccelli usavano le ali per "correre svolazzando" o saltellare. Le ali avrebbero ad un certo punto di creato portanza e aiutato nel decollo

**Critiche:** servono enormi quantità di velocità e forza per raggiungere il decollo. Modalità poco efficiente o impossibile da un punto di vista energetico

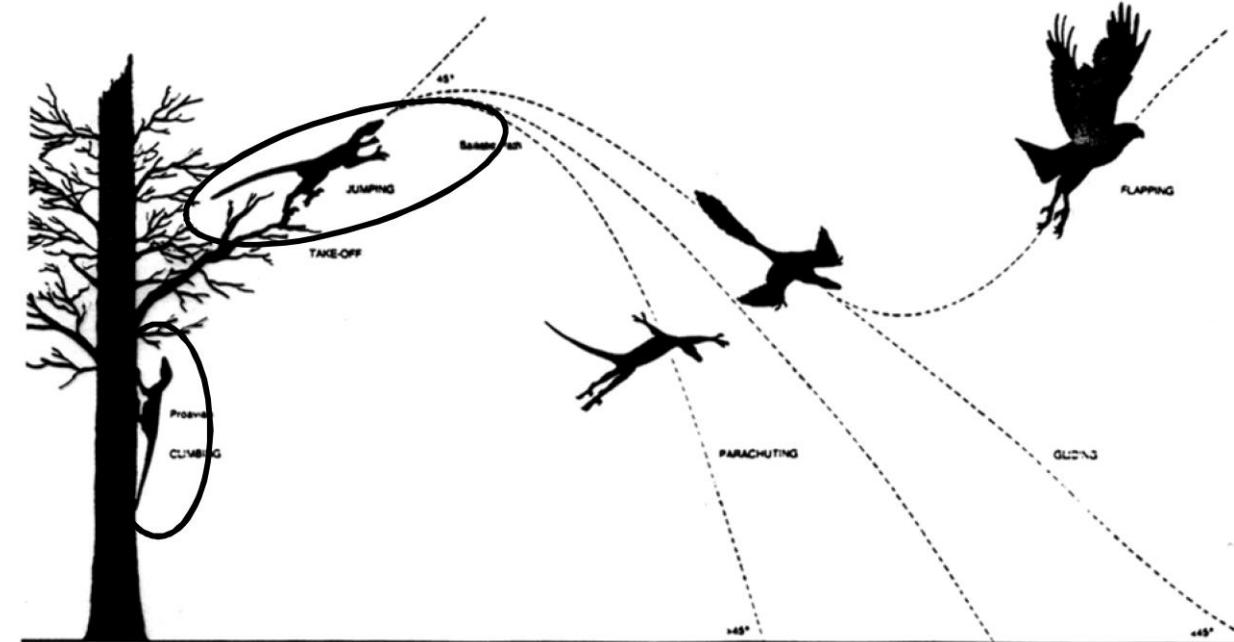


### *Trees down (origine indiretta del volo)*

Suggerisce che gli antenati degli uccelli avrebbero dovuto prima arrampicarsi. A questo punto le ali potevano essere usate per scivolare giù dapprima planando e, successivamente, volando.

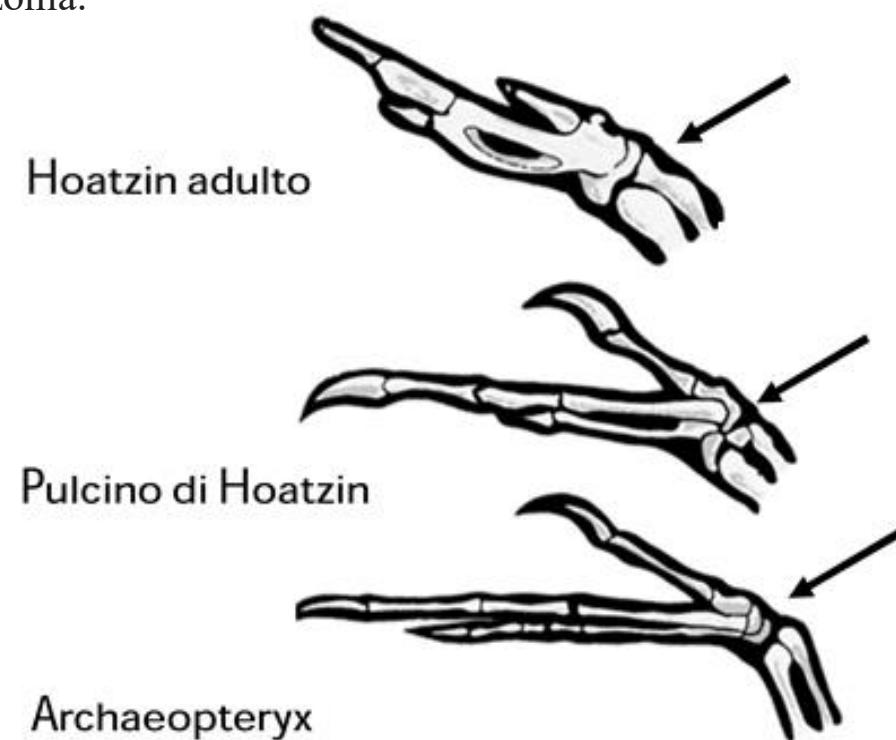
Nessuna velocità e poca forza per decollare.  
Poco dispendio energetico.

### **Ipotesi più probabile**



## Come è avvenuta la comparsa del volo attivo? Due ipotesi...

- L'ipotesi *Trees down* è corroborata dalla ***Ontogenetic Transitional Wing Hypothesis***: le transizioni anatomiche (ad es. fusione ossa carpali, perdita degli artigli) e comportamentali (arrampicarsi, saltare, volo planato) che avrebbero portato al volo attivo possono essere osservate durante le diverse fasi dello sviluppo ontogenetico di alcuni uccelli attuali, in particolare dell'hoatzin (*Opisthocomus hoazin*), un bellissimo uccello tropicale odierno dell'Amazzonia.



# Come è avvenuta la comparsa del volo attivo?

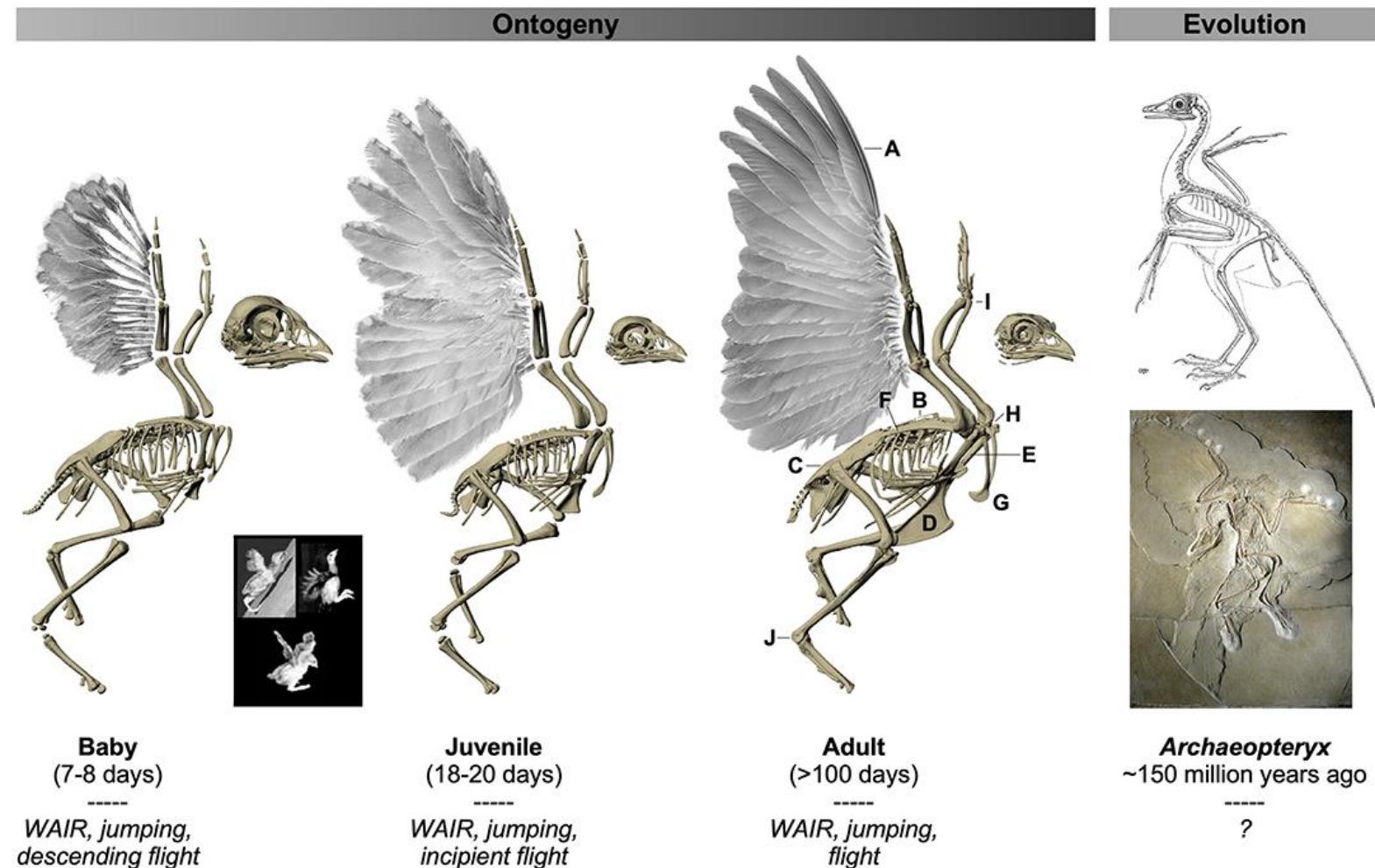
Non solo nell'hoatzin, ma in tutti gli uccelli è possibile riconoscere, durante l'ontogenesi, le principali transizioni comportamentali che si suppone siano avvenute nell'evoluzione del volo. Queste includono:

- WAIR (wing-assisted incline running): corsa assistita/aiutata dalle ali lungo pendii inclinati
- Salto
- Volo planato
- Volo incipiente
- Volo attivo

Heers et al (2021) *Front. Ecol. Evol.*  
doi:10.3389/fevo.2020.573411

L'ontogenesi degli uccelli odierni dimostrerebbe che i dinosauri teropodi con "ali" e cinti pettorali rudimentali **potrebbero aver acquisito comportamenti simili agli uccelli attuali ancora prima di acquisire anatomie da uccelli.**

**L'ipotesi *Trees down* è dunque possibile!**



## L'evoluzione del volo: un caso di esattamento (o preadattamento)

La comparsa del volo (ed evoluzione degli uccelli) si può ritenere dunque uno dei più straordinari esempi di **preadattamento**: tutte le strutture che permetteranno il volo erano nate in origine per una funzione diversa:

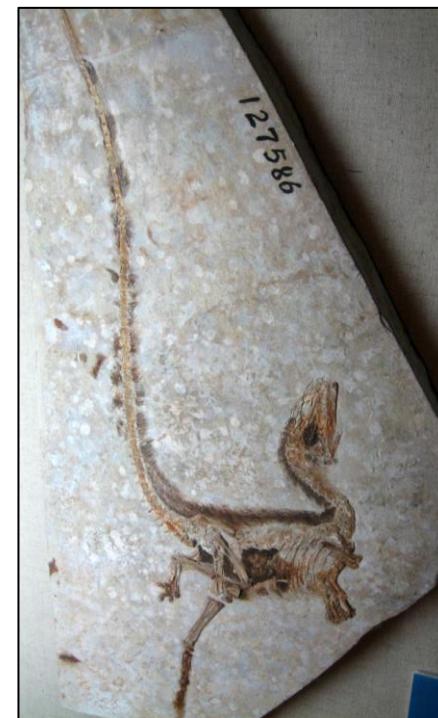
**Protopiume e piume** erano già presenti nei dinosauri teropodi come rivestimento cutaneo che garantiva **l'isolamento termico...**



L'isolamento termico è anche utile per tenere al caldo le uova... **Nascono le cure parentali (cova)**



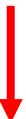
Dalle protopiume si evolveranno **penne remiganti e timoniere** utili come **display sessuale**



# L'evoluzione del volo: un caso di preadattamento

Nonostante le penne, il peso è ancora eccessivo per volare...

La selezione naturale seleziona allora le piccole taglie  
**(riduzione taglia e peso)...**

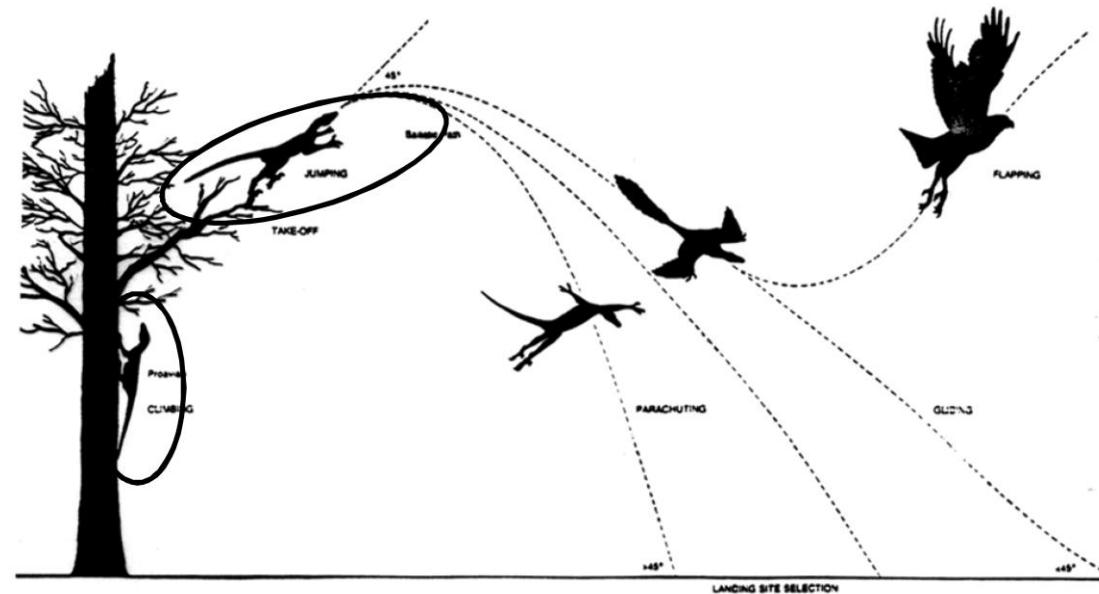
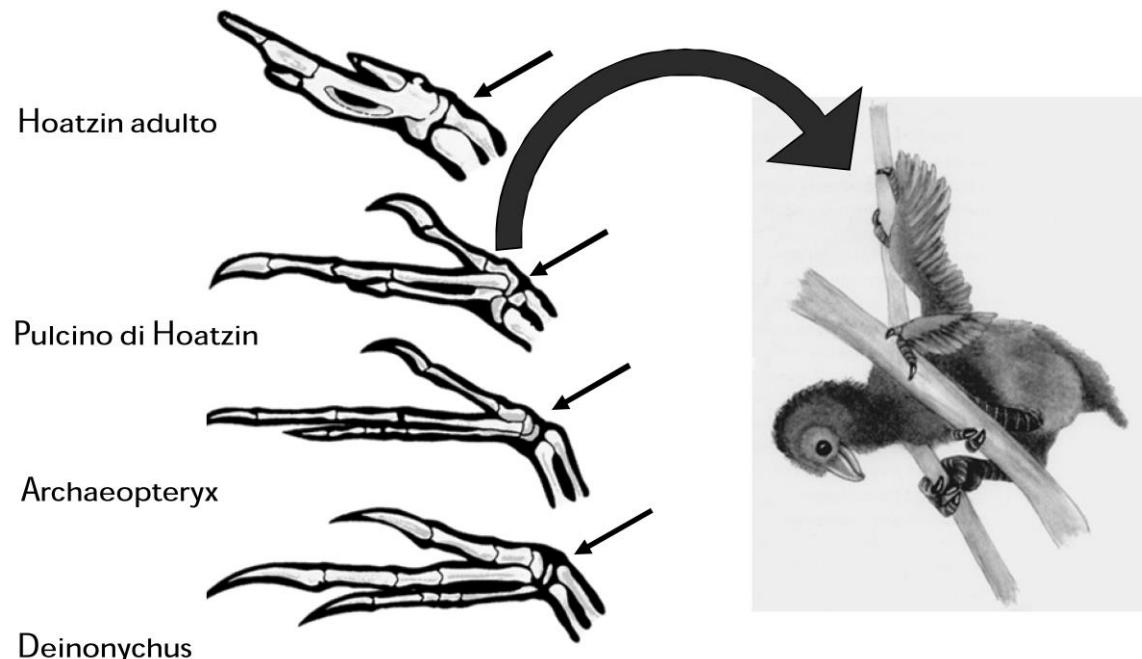


Con un peso minore, **artigli e metacarpale semilunato**  
permettono ora di arrampicarsi sugli alberi...



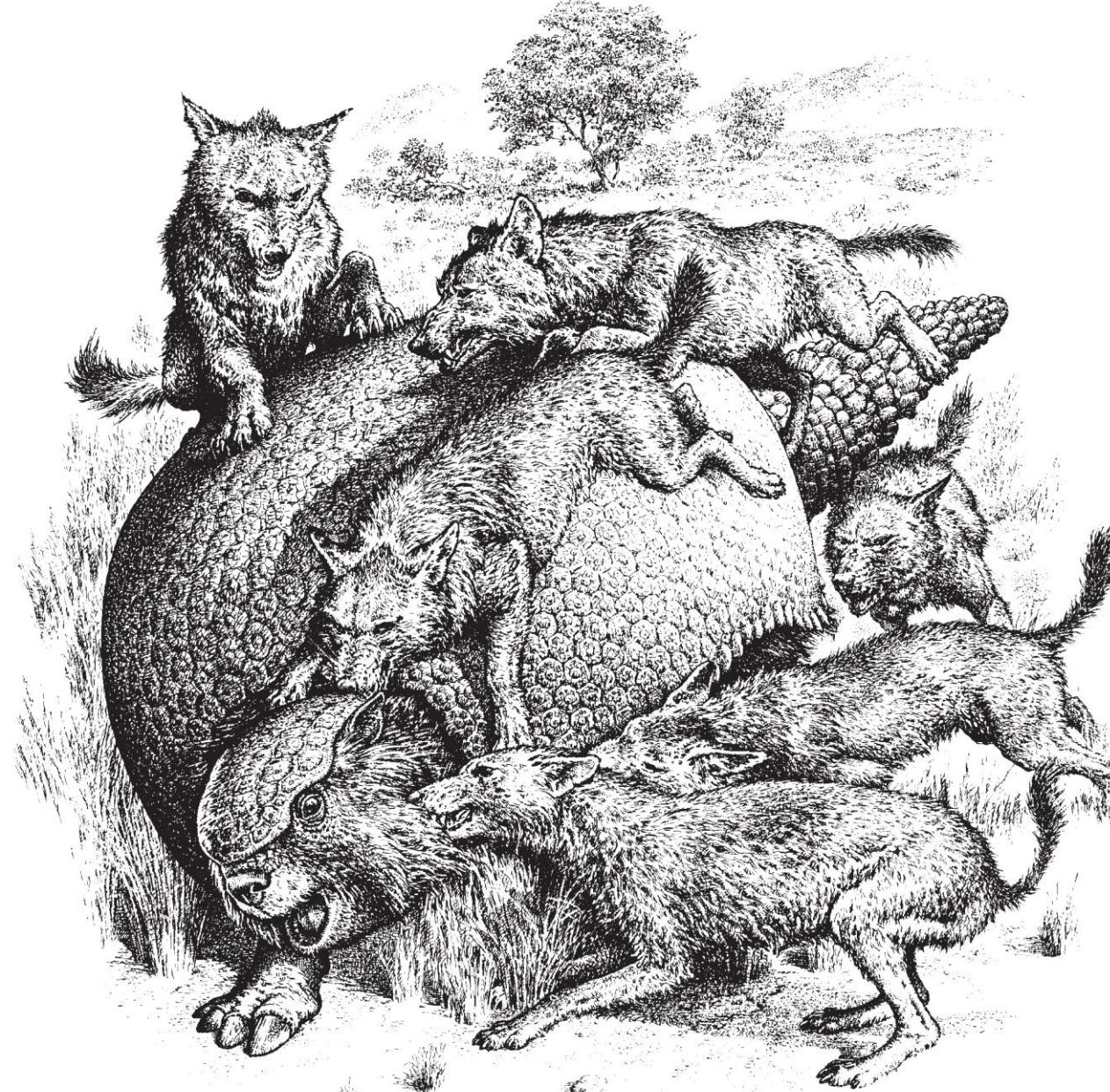
Grazie alle **grandi penne remiganti asimmetriche**, che coprono  
**tutta l'ala fino alla punta delle dita**, con quelle della mano più  
**lunghe che permettono una superficie portante maggiore**, ora è  
possibile provare a saltare giù da un albero con un volo planato per  
catturare prede volanti o fuggire dai predatori...

Da qui al volo attivo il passo è breve.





## 6.11 L'evoluzione dei mammiferi



*...alla prossima  
lezione...*