

STUDI E SAGGI

- 133 -



MARCELO R. SÁNCHEZ-VILLAGRA

# Embrioni nel tempo profondo

Il registro paleontologico dell'evoluzione biologica

Edizione italiana a cura di  
MASSIMO DELFINO

FIRENZE UNIVERSITY PRESS  
2014

Embrioni nel tempo profondo : il registro paleontologico dell'evoluzione biologica / Marcelo R. Sánchez-Villagra. – Firenze : Firenze University Press, 2014.  
(Studi e saggi ; 133)

<http://digital.casalini.it/9788866556527>

ISBN 978-88-6655-648-0 (print)  
ISBN 978-88-6655-652-7 (online PDF)

Progetto grafico di copertina: Alberto Pizarro Fernández, Pagina Maestra snc

Immagine di copertina: *Besanosaurus leptorhynchus* Dal Sasso & Pinna 1996 è un ittiosauro di quasi sei metri di lunghezza rinvenuto nel Triassico medio di Besano in Provincia di Varese. Si tratta di una femmina gravida che conserva nel suo addome i resti di tre o quattro embrioni. Disegno originale di Fabio Fogliazza su bozzetto di Cristiano Dal Sasso.

Traduzione italiana di Massimo Delfino e Liana Marino

*Certificazione scientifica delle Opere*

Tutti i volumi pubblicati sono soggetti ad un processo di referaggio esterno di cui sono responsabili il Consiglio editoriale della FUP e i Consigli scientifici delle singole collane. Le opere pubblicate nel catalogo della FUP sono valutate e approvate dal Consiglio editoriale della casa editrice. Per una descrizione più analitica del processo di referaggio si rimanda ai documenti ufficiali pubblicati sul catalogo on-line della casa editrice ([www.fupress.com](http://www.fupress.com)).

*Consiglio editoriale Firenze University Press*

G. Nigro (Coordinatore), M.T. Bartoli, M. Boddi, R. Casalbuoni, C. Ciappei, R. Del Punta, A. Dolfi, V. Fargion, S. Ferrone, M. Garzaniti, P. Guarnieri, A. Mariani, M. Marini, A. Novelli, M. Verga, A. Zorzi.

© 2014 Firenze University Press  
Università degli Studi di Firenze  
Firenze University Press  
Borgo Albizi, 28, 50122 Firenze, Italy  
<http://www.fupress.com/>  
*Printed in Italy*

*Una delle poche frontiere che restano nella biologia evuzionistica è quella che riguarda l'integrazione del registro paleontologico con le nuove scoperte sull'evoluzione dello sviluppo. Pochi hanno avuto l'audacia di avventurarsi in questo paesaggio scientifico ancora scarsamente conosciuto. In questo libro, Marchelo Sánchez ha approntato una campo base per le generazioni successive di studiosi che saranno in grado di esplorare un territorio intellettuale ancora selvaggio e instabile.*

*Günther P. Wagner, Yale University*



## SOMMARIO

RINGRAZIAMENTI	XI
PREFAZIONE ALL'EDIZIONE ITALIANA	XV
PREFAZIONE ALL'EDIZIONE ORIGINALE	XIX
<b>CAPITOLO 1</b>	
<b>FOSSILI, ONTOGENESI E FILOGENESI</b>	<b>1</b>
1. L'estinzione di gran parte della vita sulla Terra	3
2. Il registro paleontologico e quello che ci racconta sull'evoluzione	5
3. Il rapporto tra la paleontologia e le discipline biologiche dello sviluppo	8
4. Parallelismi tra i cambiamenti morfologici documentati dai fossili e quelli dello sviluppo ontogenetico	13
5. L'ontogenesi solitamente non ricapitola la filogenesi	17
6. Evoluzione dei processi ontogenetici	18
7. L'ontogenesi e le condizioni che consentono la vita	22
8. Ontogenesi e filogenesi	24
9. L'ontogenesi e la ricostruzione dell'albero della vita	26
<b>CAPITOLO 2</b>	
<b>EVO-DEVO, PLASTICITÀ E MODULI</b>	<b>29</b>
1. Plasticità fenotipica e variazione	31
2. Modularità e integrazione	34
3. Sopravvivere qui e ora: moduli persi e sostituiti	36
<b>CAPITOLO 3</b>	
<b>ONTOGENESI FOSSILI DEI VERTEBRATI</b>	<b>39</b>
1. Individui appena schiusi e neonati fossili	40
2. Viviparità nei vertebrati fossili	42
3. Uova, cure parentali e comportamento di cova	48
4. Gli embrioni fossili dei mammiferi	50
5. Embrione o ultimo pasto?	51

6. Embrioni in decomposizione e fossilizzati	52
<b>CAPITOLO 4</b>	
<b>OSSA E DENTI AL MICROSCOPIO</b>	55
1. Sezioni di ossa fossili ricche di informazioni	57
2. Modelli di crescita dei dinosauri e origine degli uccelli	62
3. Le ossa dei moa	64
4. Sviluppo delle ossa e locomozione nelle specie estinte e nelle iguane delle Galápagos	65
5. Ossa, cellule e geni	69
6. La natura dei denti	70
7. Denti e cicli biologici	72
8. L'usura dei denti	74
<b>CAPITOLO 5</b>	
<b>PROPORZIONI, CRESCITA E TASSONOMIA</b>	77
1. Serie di crescita nei fossili e problemi tassonomici	83
<b>CAPITOLO 6</b>	
<b>MODALITÀ DI CRESCITA E DIVERSIFICAZIONE</b>	89
1. L'acidificazione degli oceani nel passato e oggi	91
2. Le principali modalità di evoluzione larvale negli oceani	92
3. Cambiamento climatico ed evoluzione dello sviluppo nei mammiferi	94
4. Squali giurassici	97
5. Sopravvivenza e diversificazione nella linea dei mammiferi primitivi	98
6. Le isole come esperimenti nell'evoluzione dei cicli vitali	99
<b>CAPITOLO 7</b>	
<b>I FOSSILI E LA GENETICA DELLO SVILUPPO</b>	105
1. I numeri delle vertebre	107
2. A proposito di <i>Saurichthys</i> e dei pesci mutanti	111
<b>CAPITOLO 8</b>	
<b>'ANELLI MANCANTI' E L'EVOLUZIONE DELLO SVILUPPO</b>	117
1. Occhi di pesci piatti	119
2. Ali di pipistrello	122
3. Gusci di tartaruga	125
4. Zampe di balena	128
<b>CAPITOLO 9</b>	
<b>LO SVILUPPO DEI MAMMIFERI E DEGLI ESSERI UMANI</b>	131
1. L'evoluzione dello sviluppo all'origine della diversità dei mammiferi viventi	138



2. Il registro paleontologico degli ominidi	139
3. Oltre l'ipotesi della fetalizzazione	141
4. Piccoli di Neanderthal e crescita	142
5. La tempistica degli eventi dei cicli vitali	143
<b>CAPITOLO 10</b>	
<b>TRILOBITI, MOLLUSCHI E ALTRI ORGANISMI</b>	147
1. Trilobiti!	148
2. Biomineralizzazione	151
3. Sulle conchiglie dei molluschi	153
4. Vongole longeve e non	157
5. Conservazioni inusuali	158
<b>CAPITOLO 11</b>	
<b>SULLE RADICI E I FIORI: IL REGISTRO PALEONTOLOGICO E L'ONTOGENESI DELLE PIANTE</b>	161
1. La vita delle piante terrestri e i loro cicli vitali	163
2. Innovazioni e l'origine di nuovi gruppi di piante	166
3. Le piante erbacee	169
<b>EPILOGO</b>	171
<b>LA RIVINCITA DEGLI IMMATURI - IL CONTRIBUTO ITALIANO ALLA PALEONTOLOGIA DELLO SVILUPPO</b>	173
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	185



## RINGRAZIAMENTI

### *Edizione originale*

Vorrei ringraziare l'Università di Zurigo e la sua Facoltà di Scienze, così come l'Istituto di Paleontologia, per aver messo a mia disposizione un ambiente ricco di ispirazione, stimoli e supporto, nel quale ho potuto scrivere questo libro.

Ringrazio, oltre ai miei colleghi di istituto, i membri attuali e passati del mio laboratorio per tutto ciò che ho imparato da loro: Ingmar Werneburg, Laura Wilson, Torsten Scheyer, Christian Mitgutsch, Massimo Delfino, Jasi Hugi, Christian Kolb, Dai Koyabu, James Neenan, Fredy Carlini, Sandrine Ladeveze, Corinne Wimmer, Jan Prochel, Peter Menke, Madeleine Geiger, Katja Polachowski, Fiona Straehl, Patricia Meier, Vera Weisbecker, Fernando Galliari, Lisa Rager, Thomas Schmelzle e Anjali Goswami. Ringrazio anche i numerosi colleghi a Zurigo e all'estero che hanno discusso idee e fornito informazioni: Lennart Olsson, Shigeru Kuratani, Mike Richardson, Hiroshi Nagashima, Hugo Bucher, Tom Kemp, John Spice, Norberto Giannini, Johannes Müller, Rainer Schoch, Shige Kuraku, Andreas Wagner, Inés Horovitz, Orangel Aguilera, Lionel Hautier, Renaud Lebrun, Anjali Goswami, Norm MacLeod, Rick Madden, Martin Sander, Kathleen Smith, Paul Taylor, Rafael Jiménez, Nico Goudemand, Claude Monnet, Michael Hautmann, Christian Klug, Heinz Furrer, Richard Hoffmann, Kenneth de Baets, Thomas Martin, Claudia Hoffmann, Alexander Nützel, Fredy Carlini, Karin Niffeler e Séverine Urdy. Ringrazio coloro che hanno contribuito al fascicolo monografico della rivista *Seminars in Cell and Developmental Biology* di cui ho curato l'edizione nel 2010, per aver ispirato questo libro.

Rob Asher a Cambridge, Inghilterra, Laura Wilson e Torsten Scheyer a Zurigo, e Ann-Christin Honnen a Berlino, tre revisori anonimi e specialmente Michel Laurin, hanno gentilmente letto in modo critico il testo e fornito utili suggerimenti.

Torsten Scheyer, Christian Mitgutsch, James Neenan, Lisa Rager, Kevin de-Carli (Zurigo) e Nigel Hughes (Riverside) hanno gentilmente ri-

visto alcuni capitoli. Torsten Scheyer e Jasi Hugi hanno fornito i suggerimenti di cui avevo bisogno per il capitolo relativo alla paleoistologia; Christian Mitgutsch su questioni storiche e relative all'ontogenesi. Zhe-Xi Luo ha condiviso informazioni relative ai «mammiferi primitivi» con la sua tipica collegialità e buon umore. Séverine Urdy (Zurigo) ha generosamente fornito importanti commenti e idee a proposito di molluschi e crostacei. Nonostante il loro contributo, sono interamente responsabile per le informazioni inappropriate o inaccurate che dovessero essere eventualmente ancora presenti.

Per l'aiuto relativo agli aspetti grafici e di formattazione del testo, ringrazio Morana Mihaljevic, Kevin de-Carli, Rosi Roth e Torsten Scheyer. Madeleine Geiger, Katja Polachowski, Fiona Straehl e Claudia Joehl hanno preparato con perizia alcune delle figure. John A. Long (Los Angeles), Matt Friedman (Oxford), Jasmina Hugi (Zurigo), Joachim Haug (New Haven), Pancho Goin (La Plata), Zhe-Xi Luo (Pittsburgh), Torsten Scheyer (Zurigo), Christian Klug (Zurigo), Christoph Zollikofer e Marcia Ponce de León (Zurigo), Loic Costeur (Basilea), e Rainer Schoch (Stoccarda) hanno generosamente consentito l'utilizzo di alcune figure.

Heike Götzmann, per quanto riguarda le questioni amministrative, e Heinrich Walter, per quelle informatiche, hanno fornito una assistenza che è stata tanto eccezionale quanto decisiva per la conclusione di questo lavoro.

Ringrazio anche il direttore del mio Istituto, Hugo Bucher, per il suo sostegno.

Wolfgang Maier, a Tubinga, ha ispirato nel corso degli anni il mio interesse per l'ontogenesi ed è stato un mentore che ho molto apprezzato.

Peter Holzwarth a Zurigo, Rob Asher a Cambridge, Ann-Christin Honnen a Kiel e Berlino, e mia madre, Gloria Villagra, a Puerto La Cruz e Buenos Aires hanno fornito supporto morale.

Negli ultimi anni il mio lavoro è stato sostenuto principalmente dal Consiglio Nazionale della Ricerca Svizzero (SNF) e dalla Università di Zurigo.

Marcelo Sánchez

### *Edizione italiana*

Le versione italiana di questo volume ha beneficiato del prezioso contributo di Adriana Bellati che ha rivisto integralmente il testo da una prospettiva strettamente biologica e migliorato la nostra traduzione.

David Alba, Saverio Bartolini, Anna Bonardi, Andrea Cau, Ornella Delfino, Stefano Dominici, Marco Ferretti, Brunello Fogagnoli, Azzurra Fragale, Andrea Gerbaudo, Gerardo Marino, Massimo Meregalli, Giorgia Palaia, Edoardo Razzetti, Lorenzo Rook, Torsten Scheyer, Daniele Seglie

e Chiara Tinelli hanno rivisto almeno parte del testo in italiano, oppure hanno fornito informazioni che ci hanno consentito di tradurre in modo più appropriato alcuni concetti e di contestualizzare alcuni argomenti discussi nel libro. Anche se in alcuni casi, pochi, non abbiamo seguito i loro consigli, ci è stato sicuramente utile conoscere la loro opinione.

Ingmar Werneburg ha gentilmente messo a nostra disposizione, ancora prima che fosse pubblicata, la versione finale della traduzione tedesca, grazie alla quale abbiamo potuto confrontarci con un tentativo diverso di traduzione.

Marco Avanzini, Massimo Bernardi, Fabio Bona, Giuseppe Fusco, Giorgio Carnevale, Carla Castellacci, Andrea Cau, Cristiano Dal Sasso, Fabio Marco Dalla Vecchia, Stefano Dominici, Federico Fanti, Evelyn Kustatscher, Simone Maganuco, Edoardo Martinetto, Paul A. Mazza, Alessandro Minelli, Giulio Pavia, Marco Pavia, Gian Luigi Pillola, Paolo Piras, Pasquale Raia, Lorenzo Rook, Elena Vassio e Marta Zunino, hanno fornito o suggerito materiale bibliografico o discusso argomenti che sono confluiti nel capitolo dedicato al contributo italiano agli argomenti discussi in questo libro.

Heinrich Walter si è occupato della composizione grafica della versione finale del testo.

Cristiano Dal Sasso ha gentilmente fornito il disegno interpretativo di *Besanosaurus*, realizzato da Fabio Fogliazza, da cui è stata tratta l'immagine della copertina curata da Agnese Matteini.

Fulvio Guatelli e i suoi collaboratori, Elisa Logli in particolare, hanno reso possibile la pubblicazione di questo libro con i tipi della *Firenze University Press*.

A tutte queste persone va il nostro riconoscimento.

Massimo Delfino e Liana Marino



## PREFAZIONE ALL'EDIZIONE ITALIANA

Crampiolo, 2 settembre 2012

«Che senso ha tradurlo in italiano?»

Me lo sono sentito chiedere varie volte quando alcuni mesi fa ho iniziato a lavorare alla traduzione italiana di questo libro e a curarne la pubblicazione. La domanda non è priva di senso perché molti dei suoi potenziali lettori potrebbero benissimo leggere la versione originale inglese. Credo di non essere stato in grado di dare una risposta soddisfacente e questa è forse la ragione per cui alcune persone hanno continuato a fare la stessa domanda fino a quando hanno perso spontaneamente interesse per il «problema».

Primo Levi, credo in uno dei suoi bellissimo libri dedicati al piacere di fare il proprio lavoro, aveva scritto di non essere capace di controbattere prontamente quando qualcuno esprimeva una critica, ma di trovare argomenti e parole adatte solo più tardi, al termine della discussione, forse mentre scendeva le scale. Quando, alcuni anni fa, ho letto quelle sue affermazioni, mi trovavo a Zurigo. Marcelo Sánchez mi aveva invitato a collaborare con lui per sviluppare, nell'arco di circa un anno, la sezione relativa ai rettili del progetto *Developmental Palaeontology*. Mi ero trasferito a Zurigo da Firenze, dove avevo preparato la mia tesi di laurea e quella di dottorato e poi trascorso in modo intermittente molti anni collaborando con Lorenzo Rook, ma soprattutto dove, dopo anni di nomadismo dettato da contratti post-dottorato, avevo appena messo qualche radice. Però, per una ragione inspiegabile avevo portato con me numerosi libri di scrittori piemontesi, piemontesi come me. Fenoglio, Pavese e soprattutto Levi. Libri che ho letto con grande emozione e affetto nella mia microscopica ma efficiente stanzina del *Kinderspital*, un misto fra una residenza per ricercatori e un ospedale!

Mi ha fatto quindi sorridere quando, in questi mesi in cui ho tradotto *Embryos in Deep Time* in collaborazione con Liana Marino, sono venute a galla, con calma, sia la frase di Levi, sia le ragioni per cui ho deciso, forse almeno in parte inconsapevolmente, che tradurre questo libro in italiano sarebbe stata una ottima opportunità. Peccato che queste ragioni non mi

siano venute in mente quando mi veniva chiesto: «Che senso ha tradurlo in italiano?»

Bene, le risposte potrebbero essere almeno tre.

*Uno.* La paleontologia è una disciplina con due anime principali: una geologica e una biologica. Penso di non sbagliare quando affermo che quella geologica è decisamente più applicativa di quella biologica, e infatti la paleontologia nasce storicamente come strumento della geologia per studiare le rocce sedimentarie. Non c'è sondaggio esplorativo per la ricerca di idrocarburi che non preveda il coinvolgimento di un paleontologo in grado di collaborare all'identificazione della roccia «buona» sulla base del suo contenuto di microfossili. È forse per questa ragione che, in Italia, chi si occupa in ambito accademico di Paleontologia e Paleobiologia ricade nel Settore Scientifico Disciplinare GEO/01, e che condivide lo stesso settore concorsuale con chi si occupa di Geologia Strutturale, Geologia Stratigrafica e Sedimentologia. Per il paleontologo che non è coinvolto negli aspetti applicativi della sua disciplina, tale raggruppamento è a dir poco sorprendente. I Settori Scientifici Disciplinari BIO/01 (Botanica Generale), BIO/05 (Zoologia) e BIO/08 (Antropologia) sembrano essere isole lontane e misteriose. Se penso a un fossile, il resto di un essere che è stato vivente o un suo prodotto intrappolato in una roccia, la prima cosa che mi viene in mente è BIO, non GEO! Le ragioni di questi raggruppamenti sono però immediatamente comprensibili se si considera che chi va a «rovistare» fra rocce e sedimenti dove i fossili si possono nascondere è per tradizione il geologo, non lo zoologo, e che quindi i fossili confluiscono naturalmente nei Dipartimenti di Geologia, altrimenti detti di Scienze della Terra, e non in quelli di Biologia o Zoologia. Inoltre, per quanto ne so, in Italia, almeno sino ad ora, non è mai stato trovato un solo resto di un vertebrato fossile durante lo svolgimento di un progetto di carattere zoologico finanziato dal Ministero dell'Istruzione, dell'Università e della Ricerca.

Penso quindi che la traduzione in italiano di questo libro, dedicato al contributo che la paleontologia può offrire alla biologia evuzionistica dello sviluppo, possa concorrere a bilanciare localmente i rapporti fra l'anima geologica e quella biologica della paleontologia (rapporti che per chi lavora in un Dipartimento di Scienze della Terra sembrano spesso sbilanciati verso la prima) semplicemente riassumendo in modo parziale e sintetico quanto rilevanti possano essere i risultati delle indagini paleontologiche per alcune discipline biologiche.

*Due.* Altre ragioni che hanno influito sulla decisione di lavorare all'edizione italiana di questo libro sono strettamente personali. L'anno scorso ho assistito a una serie di interessanti conferenze sulla figura di Michele Lessona (1823-1894) organizzate al Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino. Come erpetologo ero interessato alla figura di questo zoologo a cui fu dedicata da un suo altrettanto celebre studente, Lorenzo Camerano, la *Rana lessonae*, ora *Pelophylax lessonae*, una delle rane verdi più comuni in Italia. Quel pomeriggio ho scoperto un uomo eccezionale. Lessona non



fu solo il grande naturalista che già conoscevo, ma si laureò in medicina, si occupò di politica, divenne Rettore dell'Università di Torino ed ebbe una lunga e produttiva attività di divulgatore, traducendo in italiano anche alcune delle opere di Darwin. Pare, inoltre, che avesse coinvolto l'intera famiglia in questa frenetica attività di traduzione e divulgazione. Confesso di aver trovato questo ultimo aspetto particolarmente interessante e di aver pensato che sarebbe stata una buona idea quella di coinvolgere qualcuno nella traduzione di un libro divulgativo per il piacere di condividere tale esperienza. Il giorno in cui ho ricevuto in omaggio da Marcelo il suo ultimo libro, *Embryos in Deep Time*, mi è quindi sembrata una bella sfida quella di provare a tradurlo in collaborazione con Liana. Svelerò quindi che è stata un'esperienza molto particolare passare un'estate a lavorare insieme a questa traduzione, non continuamente lo ammetto, nei posti più disparati, dalle spiagge della Toscana alle Alpi piemontesi.

Altra ragione decisamente personale, è che nel libro ho ritrovato il gruppo di persone che ha lavorato nel *Marcelo's Lab* nel mio stesso periodo, persone con cui ho condiviso pranzi in mensa, ore di lavoro e di svago, accomunati dal fatto di essere tutti in qualche modo, temporaneamente o permanentemente, degli esuli. Fra gli altri, Ingmar Werneburg, allora giovanissimo studente di dottorato, è ora ritornato con una borsa post-dottorato in Germania (ma non nella sua amatissima Turingia!), dove continua il suo eccellente lavoro sugli aspetti morfofunzionali dello scheletro e della muscolatura delle tartarughe; Laura Wilson, che dopo la laurea in Gran Bretagna si è prima trasferita a Zurigo per il dottorato e poi a Sydney per il post-dottorato, dove sono sicuro continuerà anche i suoi allenamenti sportivi piuttosto impegnativi; Christian Mitgutsh (e il suo umorismo, almeno per me, spesso incomprensibile!) che al termine del suo periodo 'zurighese' non è rientrato a Jena, ma si è spostato in Giappone, a Kobe, per lavorare con Shigeru Kuratani; Torsten Scheyer, mio ex-compagno di ufficio, che da Bonn, dove ha condotto i suoi studi di dottorato (quando non era in giro per il mondo a trapanare scheletri attuali e fossili di tartarughe per studiarne la microstruttura), si è subito trasferito a Zurigo dove ancora lavora. Una cosa che spesso tendiamo a non considerare è che dietro gli articoli scientifici che leggiamo, e che in alcuni casi confluiscono in un libro divulgativo come questo, ci sono delle persone e le loro storie. Questo libro rappresenta per me un modo per continuare a collaborare con Marcelo e le persone che hanno lavorato e ancora lavorano nel suo gruppo di ricerca: in qualche modo tiene traccia delle storie di queste e di altre persone.

*Tre.* Fra pochi mesi mi attende un compito tanto onorevole quanto oneroso. Dopo numerosi anni in cui il corso di Paleontologia per Scienze Naturali della mia Università è stato tenuto dal Prof. Giulio Pavia, la titolarità del corso passerà a me. Tra un tentativo e l'altro di fare ricerca, fra un Consiglio di Dipartimento e un congresso, ho iniziato a preparare le lezioni. E sebbene non inserirò questo libro divulgativo fra i libri di testo, perché in effetti non lo è, suggerirò di consultarlo come lettura supple-

mentare. Sono certo che questo piccolo libro racchiuda in sé, talora in modo entusiasticamente disordinato, una moltitudine di spunti che potrebbero consentire, anche a uno studente 'distratto', di appassionarsi alla paleontologia. Una disciplina che, come ha scritto chiaramente Federico Masini alcuni anni fa, rappresenta senza dubbio l'unico strumento che gli esseri umani hanno per accedere direttamente «alla dimensione temporale e geografica degli eventi biologici realizzatisi nel passato». Inclusi quegli aspetti che sono stati spesso trascurati anche dai paleontologi stessi: i processi di crescita degli organismi estinti.

Massimo Delfino  
Dipartimento di Scienze della Terra  
Università di Torino

e

Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont  
Universitat Autònoma de Barcelona

## PREFAZIONE ALL'EDIZIONE ORIGINALE

La diversità della vita è rappresentata generalmente per mezzo degli alberi evolutivi: uno schema ramificato che culmina con figure di animali e piante. Questo è positivo, perché gli alberi comunicano la storia comune che gli organismi, compresi noi, condividono. Esiste tuttavia un limite in queste rappresentazioni. Gli organismi raffigurati sono entità statiche: generalmente adulti che esprimono le caratteristiche riconoscibili della loro specie. In realtà, gli organismi cambiano nel corso della loro vita. Se volessimo raffigurare la biologia della biodiversità, potremmo mostrare per ogni organismo un film ad alta velocità delle diverse fasi del suo ciclo biologico: per un organismo pluricellulare sessuato, dalla fecondazione alla morte. I cambiamenti che si verificano nel corso della vita sono numerosi e complessi, ed esistono discipline scientifiche differenti che si dedicano a ciascuna fase di questo processo. Chi si occupa di embriologia, per esempio, studia i primi passi della divisione cellulare e della formazione di un embrione. Molte ricerche in questo campo riguardano, tra le varie cose, la gastrulazione, fase in cui si formano i foglietti germinativi e si stabilisce il piano corporeo dell'organismo maturo. I biologi dello sviluppo tendono a studiare il momento in cui si manifestano e si originano i tessuti e gli organi. Anatomisti comparati e zoologi generalmente si occupano dei cambiamenti che si verificano dopo la nascita e che alcuni biologi preferiscono chiamare «crescita», differenziandoli dallo sviluppo. Per tutte queste discipline, la biologia molecolare ha offerto metodi e concetti per affrontare un'intera nuova serie di domande che riguardano le basi meccanicistiche dell'evoluzione della storia della vita, anche rilanciando vecchie domande poste dai morfologi.

Lo sviluppo individuale è un campo di ricerca molto fertile della biologia. Cosa dire però riguardo al fatto che la maggior parte delle specie rappresentate sull'albero della vita sono estinte, e che quindi non possiamo assistere ai loro processi di crescita? Qualcuno potrebbe pensare che la biologia dello sviluppo abbia bisogno della paleontologia quanto un pesce ha bisogno di una bicicletta. Si potrebbe anche affermare che il registro paleontologico tace a proposito di numerosi aspetti dell'evoluzione e della genetica dello sviluppo. Non credo che le cose siano esattamente così e ho scritto questo libro per spiegarne il motivo. Di certo i resti paleontologici

tacciano largamente su argomenti di rilievo, quali per esempio la gastrulazione, ed è dunque importante definire i confini verso cui si può spingere la paleontologia. A tal proposito mi vengono in mente i contributi che, negli anni '80 del ventesimo secolo, un famoso anatomista specializzato sui pesci ha fornito alle discussioni sul ruolo dei fossili, rispetto alle molecole, nel ricostruire l'albero della vita. Colin Patterson (1933-98), figura fondamentale nello studio dei fossili, lavorò per decenni presso il Dipartimento di Paleontologia del Museo di Storia Naturale di Londra, sostenendo fortemente la supremazia delle informazioni relative alle specie viventi rispetto a quelle relative ai fossili nell'indagare i rapporti evolutivi. Nonostante sia stato molto criticato dalla maggior parte dei colleghi paleontologi, le sue idee furono successivamente apprezzate e nel 1996 gli fu conferita la *Romer-Simpson Medal*, il più alto riconoscimento della *Society of Vertebrate Palaeontology*. Il ruolo della paleontologia nella ricostruzione dell'albero della vita è ampiamente riconosciuto dalla maggior parte dei biologi nonostante i limiti imposti dal lavorare con dati frammentari, aspetto che contrasta fortemente con l'ampia banca dati di informazioni (per esempio di carattere genomico) attualmente disponibile per un gran numero di specie viventi.

L'integrazione delle informazioni derivanti dalla paleontologia e dall'embriologia ha una lunga tradizione. Durante l'epoca vittoriana, per esempio, Thomas Huxley fornì importanti contributi in entrambi i campi. Fra le altre cose, fu il primo a suggerire che gli uccelli sono imparentati con i dinosauri e scoprì aspetti fondamentali relativi alle prime fasi del ciclo biologico degli cnidari, il gruppo a cui appartengono coralli e meduse. Molti ricercatori, in realtà, continuano a fornire importanti contributi in questi due campi. Per esempio, Phil Donoghue, di Bristol, studia i conodonti, vertebrati basali estinti da circa 200 milioni di anni, e ha anche un programma di ricerca che riguarda i microRNA e il loro ruolo nella diversificazione morfologica. I suoi studi paleontologici, insieme a quelli molecolari e a quelli relativi allo sviluppo, stanno fornendo un contributo importante per migliorare la comprensione della storia della vita.

In questo libro analizzo cosa possiamo imparare sullo sviluppo direttamente dal registro paleontologico. I fossili non sono solo oggetti statici che derivano da animali defunti. Con occhio clinico e un appropriato bagaglio di informazioni e concetti, possiamo imparare molto sulla riproduzione e lo sviluppo degli animali estinti. Sembrerebbe che la fotografia istantanea di alcuni stadi di sviluppo che un fossile fornisce sia circondata da così tante incognite che l'interpretazione dell'anatomia, spesso incompleta, rimane, nel migliore dei casi, speculativa. Esiste però un metodo nello studio dei fossili incompleti e le ipotesi proposte dalla maggior parte dei paleontologi sono basate su prove evidenti.

Questo libro è rivolto a persone che hanno una conoscenza generale della biologia e un interesse per i fossili e per l'evoluzione. Le note e i riferimenti bibliografici alla fine del libro possono aiutare a chiarire e approfondire i diversi argomenti trattati. Mi scuso per la natura parziale

dei riferimenti citati perché alcuni degli argomenti, qui affrontati in modo molto generale, hanno avuto invece una lunga storia di ricerche e di valutazioni ben ponderate. Molti esempi sono presi dal mio lavoro e da quello dei miei più stretti collaboratori perché sono quelli che conosco meglio. In fin dei conti, ogni libro presenta una visione personale su un argomento e questo libro non costituisce un'eccezione.



## CAPITOLO 1

### FOSSILI, ONTOGENESI E FILOGENESI

La storia dell'uomo è un puntino effimero nello spazio e la sua prima lezione è la modestia.

Will Durant e Ariel Durant, *The Lessons of History*

Ricordo che da bambino rimasi molto colpito da un'affermazione, erroneamente attribuita a Thomas Huxley, secondo cui se le scimmie fossero lasciate sole davanti a delle macchine da scrivere, schiaccerebbero i tasti a caso e, dato loro tempo a sufficienza, scriverebbero l'intera *Enciclopedia Britannica*. Possedevo una versione sintetica dell'*Enciclopedia* in spagnolo, quindici spessi volumi, e pertanto avevo un'idea della vastità di tale testo. Lessi questa asserzione per la prima volta in un libretto sul creazionismo che ne evidenziava l'assurdità<sup>1</sup>, ma per me un senso lo aveva: un fatto poco probabile, eppure, dato un tempo smisurato, avrebbe potuto verificarsi. Mentre scrivevo questo libro ho deciso di esaminare un poco l'argomento e ho scoperto che questo esperimento immaginario sulle scimmie e le macchine da scrivere è stato ampiamente trattato sotto punti di vista filosofici e statistici e ripreso in vari racconti divulgativi. In realtà, si tratta di uno tra i più noti esperimenti immaginari, risalente a un saggio del 1913 del matematico francese Émile Borel. Da allora è diventato un'immagine popolare della matematica della probabilità. Apparentemente, la probabilità che le scimmie trascrivano l'*Enciclopedia Britannica* o i lavori di Shakespeare è infinitesimamente piccola.

Perché tutto questo è importante ai fini di una discussione sull'evol-

<sup>1</sup> Gli anti-evolutionisti hanno spesso usato metafore analoghe all'immagine delle scimmie che scrivono a macchina. Georges Mivart, nel suo libro anti-darwiniano del 1871, *On the Genesis of Species*, ha dichiarato: «Ci sono cose così improbabili che il senso comune le considera impossibili. Per esempio, non è impossibile che una poesia e una proposizione matematica possano essere ottenute scuotendo una scatola ed estraendone casualmente le lettere, ma si tratta di un fatto improbabile a un livello tale che non può essere distinto dall'impossibilità».

zione e sullo sviluppo?<sup>2</sup> Sono due i punti chiave da discutere: la lunghezza del tempo e la probabilità che durante il suo corso si manifestino dei cambiamenti evolutivi.

Il tempo geologico non è infinito, ma è molto lungo, o profondo, e considerando che è nella profondità delle rocce che possiamo imparare molto sul passato remoto, si tratta di un concetto ricco di informazioni. Il termine “tempo profondo” nacque con il famoso resoconto di geologia dello scrittore americano John MacPhee, intitolato *Basin and Range*, in cui l'autore trattava di come i geologi sviluppino intellettualmente ed emotivamente un senso di vastità del tempo<sup>3</sup>. Anche la riflessione sulla vastità della biodiversità estinta solleva una prospettiva trascendente e potrebbe rappresentare il principale contributo che geologi e paleontologi possono offrire alla conoscenza che gli esseri umani hanno dell'universo.

L'inserimento di fossili datati negli alberi evolutivi e stime di carattere molecolare hanno permesso di sapere che la vita ebbe origine tra 3,5 e 3,2 miliardi di anni fa, e che la vita pluricellulare risale almeno a 700 milioni di anni fa<sup>4</sup>. Una delle maggiori conquiste del ventesimo secolo in campo geochimico è stato lo sviluppo di numerosi metodi di datazione delle rocce. Metodi basati sugli isotopi di diversi elementi chimici, che consentono di stabilire con certezza una dimensione temporale assoluta per la lunga storia della Terra e della vita. Questo non è un dettaglio trascurabile perché si dice che l'evoluzione della biodiversità abbia avuto bisogno di lunghi periodi di tempo. Già secondo Darwin era importante raccogliere informazioni sull'antichità della Terra e della vita. Egli era infatti interessato al fatto che ci fosse stato «abbastanza» tempo affinché strutture davvero complesse, quali ad esempio l'occhio, potessero essersi evolute. La successiva scoperta delle mutazioni e della loro «casualità» sembrerebbe a prima vista giustificare le preoccupazioni di Darwin.

L'evoluzione non avviene per caso e le scimmie davanti alle macchine da scrivere non costituiscono una buona analogia per i processi evolutivi. Uno dei punti principali trattati nei recenti libri evoluzionistici riguarda la non casualità e la prevedibilità dell'evoluzione. Non si tratta di una conclusione teorica, ma piuttosto di qualcosa che è emerso dai caratteri osservati sia nei fenotipi e nei genotipi dei viventi, sia nei fossili. Il fatto che le mutazioni a carico di particolari geni abbiano un'alta probabilità di essere selezionate ripetutamente in lignaggi indipendenti di organismi sottoposti a condizioni ambientali simili si chiama «adattamento geni-

<sup>2</sup> *Evidence and Evolution* di Sober (2008) presenta una discussione sulla probabilità evolutiva e sull'analogia dell'«uragano che si abbatte su una discarica».

<sup>3</sup> La scoperta pre-darwiniana del «tempo profondo» è stata discussa da Gould in *Time's Arrow Time's Cycle* (1988) (traduzione italiana: *La Freccia del Tempo, il Ciclo del Tempo, Mito e Metafora nella Scoperta del Tempo Geologico*, 1989).

<sup>4</sup> Una discussione sui fossili più antichi è presentata in Brasier et al. (2002) mentre la vita pluricellulare più antica è stata trattata in Lin et al. (2006) e Maloof et al. (2010).



pico parallelo». Le traiettorie genetiche di evoluzione adattativa sono in parte prevedibili ed è quindi possibile ricostruire e comprendere i processi molecolari che molto probabilmente hanno agito in specie estinte, nonostante la contingenza dell'evoluzione. È possibile ricostruire lo sviluppo delle specie estinte anche grazie a principi che si è scoperto essere condivisi da grandi gruppi di specie, principi che riguardano anche gli stessi geni coinvolti nello sviluppo. Anche la diversità, in termini sia di specie sia di varietà di forma, è vasta, come il tempo profondo nel quale si è evoluta.

### *1. L'estinzione di gran parte della vita sulla Terra*

La teoria dell'evoluzione fornisce una spiegazione razionale alla ricca biodiversità che ci circonda. Ogni giorno, in tutto il mondo, sempre più persone vivono nelle città, ma anche coloro che raramente si confrontano con la natura sono consapevoli almeno in parte di questa diversità grazie alla televisione o a una visita allo zoo. Sono stati descritti circa 1,5 milioni di specie e si stima che sul pianeta ne viva un numero compreso tra 10 milioni e 100 milioni. Questo enorme numero di specie è comunque solo una piccola parte del numero totale di quelle che sono esistite. Stime per difetto suggeriscono che si sia estinto il 99% dell'intera diversità della vita esistita sulla Terra<sup>5</sup>. Nonostante il lavoro dei paleontologi, la maggior parte di questa diversità del passato resta perlopiù non documentata. Si tratta dei resti di quelle specie che non esistono più e attendono di essere scoperte e studiate.

La porzione di questa grande diversità più direttamente evidente per noi è costituita dai vertebrati, il gruppo degli animali provvisti di spina dorsale a cui apparteniamo. Esistono circa 59'000 specie di vertebrati viventi, ma ne sono state descritte molte di più. Da un punto di vista paleontologico, alcuni gruppi di vertebrati sono più conosciuti rispetto ad altri; per esempio, sono stati descritti circa 550 generi di dinosauri, ma si stima che ne siano esistiti circa 1'850. Non tutti i generi e le specie di organismi fossili descritti in passato sono validi. Da una parte, infatti, i paleontologi rivedono continuamente le loro decisioni sulla tassonomia, dall'altra nuovi studi sulla variazione e l'anatomia aiutano a ridefinire i criteri su cui basare le decisioni relative all'identità dei fossili. Uno studio del 2003 concluse che i 4'399 generi di mammiferi fossili allora validi rappresentavano l'80% del numero totale di generi descritti sino ad allora. Nel 1945 si stimava che rappresentassero il 67%, come riportato dal paleontologo americano George Gaylord Simpson in un articolo che è ormai un classico nel suo settore. Insomma, vengono descritti sempre più generi validi di

<sup>5</sup> Si veda Benton (2009a) per una spiegazione dei calcoli che consentono di stimare la percentuale delle specie estinte e altre grandezze importanti che riguardano la misura della biodiversità.

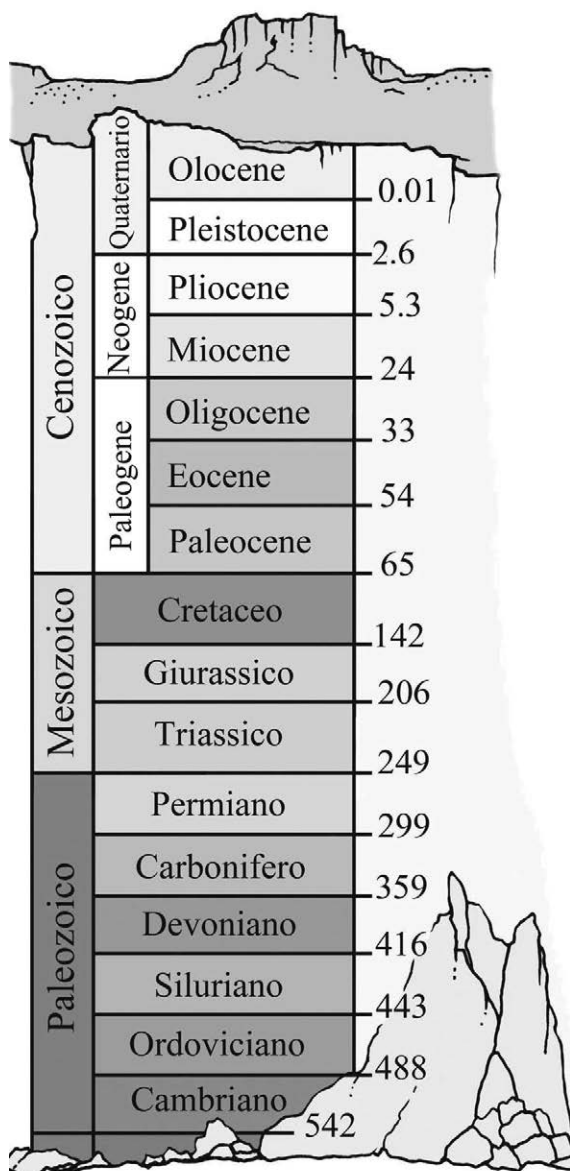


Figura 1.1. Le principali ere e periodi geologici discussi nel testo e la loro età in milioni di anni.

mammiferi e altri vertebrati estinti.

Il caso dell'evoluzione del nostro genere, *Homo*, spiega le controversie e le opinioni divergenti sulla tassonomia delle forme fossili. Tuttavia, su molte questioni c'è un sostanziale accordo. Per esempio, molti antropologi sostengono che circa 2 milioni di anni fa almeno cinque diverse specie umane abitavano il pianeta. Noi siamo l'ultimo ramo di un albero evolutivo che, da quando i nostri antenati si sono separati dagli scimpanzé, circa 7 milioni di anni fa, è stato molto più ricco di quanto lo sia ora.

I numeri che presento qui servono semplicemente a illustrare il fatto che, se desideriamo comprendere l'evoluzione della biodiversità, è fondamentale guardare al passato. È ovvio il ruolo della paleontologia per descrivere la biodiversità estinta, ma esistono molti altri modi, oltre alla mera descrizione, con cui questa scienza fornisce il suo contributo alla biologia evolutiva.

## 2. *Il registro paleontologico e quello che ci racconta sull'evoluzione*

Nuovi settori di indagine nati negli ultimi decenni con l'emergere della biologia molecolare hanno generato nella comunità scientifica un grande e ben giustificato entusiasmo. In alcuni ambienti ci si è anche interrogati se fosse opportuno che vecchie discipline come la paleontologia continuassero a esistere. Nel contesto di tali discussioni, molti miei colleghi hanno riflettuto sui molteplici aspetti specifici che la paleontologia da sola può affrontare per aiutare le altre discipline biologiche e stabilire un programma di ricerca integrato. Questi aspetti includono i seguenti punti:

1. I fossili forniscono una scala temporale per l'evoluzione. Il ritrovamento dei più antichi rappresentanti di un gruppo di organismi in rocce di cui si conosce l'età precisa, fornisce informazioni sull'età minima in cui si è verificata la sua separazione dagli altri gruppi appartenenti allo stesso clade. Se conosciamo le sequenze di DNA di due specie viventi e dunque sappiamo in che misura esse differiscono, e se sappiamo quando queste si sono separate nel registro paleontologico, possiamo stabilire il tasso di cambiamento del DNA. Questo tasso può essere dunque utilizzato per stimare le date di divergenza di altri gruppi correlati per i quali non sono ancora stati ritrovati dei fossili.
2. I fossili forniscono informazioni sulla distribuzione storica degli organismi nello spazio. Questo aspetto fu notato dal giovane Charles Darwin durante il suo viaggio intorno al mondo, quando annotò la presenza di fossili di molluschi marini nelle Ande, cosa che indicava ovviamente i cambiamenti radicali avvenuti nel tempo geologico. Fondamentali scoperte successive hanno permesso di ottenere informazioni altrettanto importanti: il rinvenimento di parenti fossili dell'ornitorinco in Sud America, avvenuto alcuni anni fa, ha fornito una significativa evidenza delle presuppunte connessioni faunistiche con

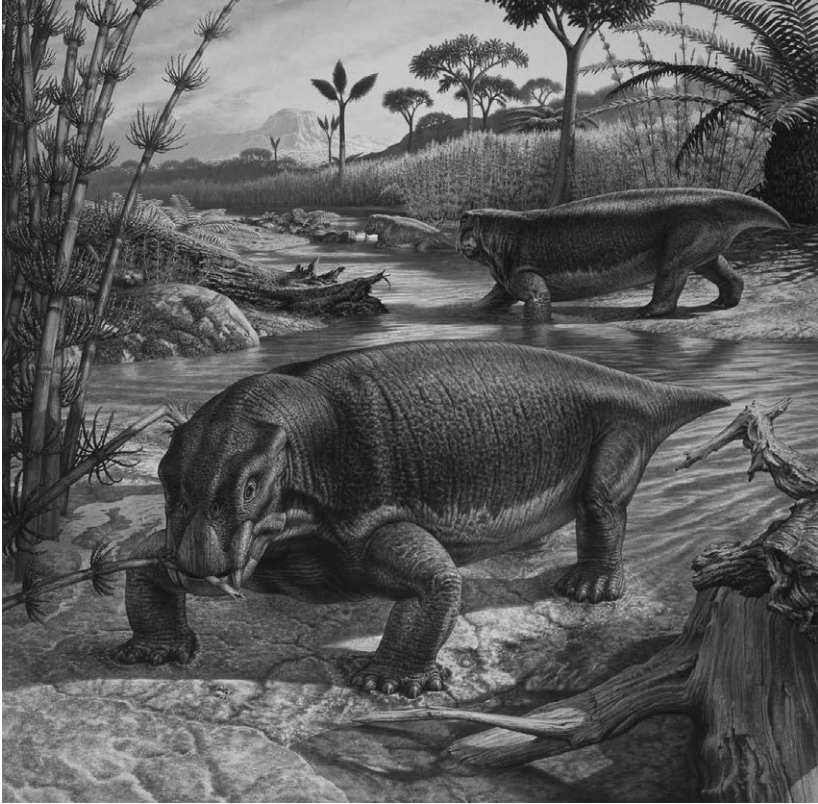


Figura 1.2. Ricostruzione di *Lystrosaurus* del Triassico inferiore. Illustrazione di John Sibbick, Bath. Da Furrer e Haffner (2009).

l'Australia; una prova indipendente della deriva dei continenti è stata fornita dalla distribuzione nei continenti meridionali di *Lystrosaurus* (un parente dei mammiferi primitivi, della taglia di un cane) nel Triassico, e di rettili marini estinti, chiamati mesosauri, nel Permiano. Un altro esempio è costituito dai fossili ritrovati sulle isole, che documentano l'antica presenza di numerose forme successivamente colpite in modo significativo dall'arrivo dell'uomo e portate in molti casi all'estinzione in tempi preistorici, come ad esempio i diversi lemuri giganti trovati nei sedimenti delle grotte del Madagascar. La lista degli esempi è davvero molto lunga ed è perciò indiscutibile l'importanza dei fossili nel risolvere (e creare) puzzle biogeografici, o nel fornire elementi utili alla verifica di ipotesi basate esclusivamente su specie viventi.

3. I fossili possono documentare la successione in cui si è originato l'insieme di caratteristiche che ora contraddistinguono un gruppo moderno di organismi o una specie. Per esempio, fra le varie peculiarità che li contraddistinguono, i mammiferi moderni sono caratterizzati dal possedere in modo esclusivo peli, ghiandole mammarie e due generazioni di denti. Tuttavia, sappiamo che queste caratteristiche non si sono generate tutte contemporaneamente, come documentato da un cospicuo registro fossile che si estende sino a circa 315 milioni di anni fa (il tempo minimo di separazione delle linee evolutive di mammiferi e rettili dal loro ultimo antenato comune, stabilito in base ai fossili).
4. I fossili che documentano l'origine dei gruppi di specie viventi sono fondamentali per valutare le relazioni di parentela tra gli organismi. Per esempio, i dinosauri estinti del gruppo dei teropodi chiariscono l'origine degli uccelli, e senza di essi sarebbe più difficile comprendere come un pollo possa essere più strettamente imparentato con una tartaruga che con un mammifero. I fossili migliorano la precisione della ricostruzione dell'albero evolutivo attraverso la consapevolezza che le caratteristiche possono evolvere in parallelo, come la temperatura costante del corpo negli uccelli e nei mammiferi. Essi possono anche fornire informazioni dirette per stabilire a cosa le prime piume e i primi peli di questi animali assomigliassero all'inizio della loro evoluzione. I fossili spesso documentano l'antica presenza di organismi con un mosaico unico di caratteri, per noi molto significativo per comprendere l'origine e la funzione delle caratteristiche degli organismi viventi. I teropodi mostrano una singolare combinazione di caratteristiche che non potremmo conoscere se osservassimo solo le specie viventi. Chi avrebbe potuto immaginare che animali non volatori vissuti nel Cretaceo, come *Tyrannosaurus rex*, possedessero piume colorate?<sup>6</sup>

Il registro fossile, per quanto limitato, dovrebbe essere tenuto in grande considerazione perché è la più importante sorgente di informazioni per quanto riguarda ciò che realmente è successo durante le ampie scale temporali in cui si sono verificate le maggiori transizioni. Esempi di questioni evolutive fondamentali che possono essere affrontate con studi paleontologici potrebbero essere i seguenti:

- L'evoluzione procede a un tasso relativamente costante mediante l'aumento esponenziale delle linee evolutive di organismi, punteggiata solo da eventi di estinzione? O procede attraverso eventi di speciazione esplosivi, tra cui le radiazioni adattative, restando per il resto relativamente costante?

<sup>6</sup> La conservazione delle piume colorate è stata riportata per alcune specie di dinosauri, tra cui *Anchiornis huxleyi* (Li et al. 2010) e *Sinosauropteryx prima* (Zhang et al. 2010).

- Come può un grande numero di caratteri di un determinato fenotipo cambiare radicalmente senza perdere l'integrazione strutturale e funzionale che ogni organismo vitale deve possedere?

Per mostrare l'importanza dei fossili ho fatto riferimento all'origine delle piume e dei peli. Questi vengono considerati «novità evolutive»: caratteristiche molto diverse e innovative che in qualche modo hanno portato a, o sono correlate con, un nuovo capitolo nella storia evolutiva. Un altro esempio è costituito dall'evoluzione delle mani e dei piedi, come è stato documentato nei più antichi rappresentanti del gruppo a cui appartengono i vertebrati terrestri. Ciò su cui i biologi si sono trovati d'accordo e che hanno rimarcato ripetutamente è che, per capire queste innovazioni, bisogna sapere come si sono sviluppate nella storia individuale dell'organismo che le possiede. Riconosciamo la mano umana come un insieme flessibile costituito di scheletro, muscoli, pelle, nervi, vasi sanguigni e altri tessuti. Per comprenderne l'origine, dobbiamo ripercorrere all'indietro la nostra vita fino al periodo fetale, momento in cui i suoi vari componenti iniziano a formarsi. Quali sono i loro rapporti con le altre parti del corpo? Quali geni sono coinvolti nel loro sviluppo? Come si uniscono muscoli, tendini e ossa? Come affermato dal biologo evolucionista Günter Wagner, la spiegazione delle novità evolutive coincide con l'individuazione dei cambiamenti nello sviluppo che le rendono possibili. C'è un altro viaggio nel tempo che dobbiamo fare per capire l'origine della mano, ma è un viaggio nel tempo geologico piuttosto che nel tempo in cui un individuo si sviluppa. I primi vertebrati fossili con mani e piedi muscolari sono vissuti circa 400 milioni di anni fa. Studiando quei fossili possiamo apprendere in quale contesto ecologico si sono evolute le mani e la combinazione delle caratteristiche anatomiche che questi animali possedevano. Sappiamo che i più antichi vertebrati con mani e piedi avevano più di cinque dita su ciascun arto ed erano acquatici. Ora immaginiamo di poter tornare indietro nel tempo geologico e poi nel tempo dello sviluppo ontogenetico di animali ora estinti per comprendere come le loro mani si siano originate. Questo ipotetico viaggio riassume l'incontro di due discipline che in un primo momento sembrerebbero abbastanza diverse: la paleontologia e la biologia dello sviluppo. La loro relazione è tuttavia estremamente stretta. Possiamo andare indietro nella storia di queste discipline e delle loro relazioni e vedere come siano stati riconosciuti da tempo i parallelismi tra il cambiamento individuale ed evolutivo sulla base di quanto documentato dai fossili.

### *3. Il rapporto tra la paleontologia e le discipline biologiche dello sviluppo*

Interi discipline o idee nascono o si consolidano nel canone della conoscenza umana grazie agli sforzi e ai risultati di persone eccezionali che hanno avuto l'interesse, l'iniziativa e l'opportunità di dedicarsi a un par-

ticolare argomento. Questo è stato di sicuro il caso di Georges Cuvier, spesso citato come il padre della paleontologia. Cuvier è stato educato soprattutto a Stoccarda ed è vissuto a Parigi tra la fine del 1700 e l'inizio del 1800<sup>7</sup>. Nell'arco di alcuni decenni, ha documentato l'anatomia di centinaia di fossili, stabilendo che estinzioni e cambiamenti negli organismi nel corso del tempo geologico sono stati eventi reali. È vissuto prima di Darwin e non è mai stato in sintonia con le idee evolutive del suo maestro Jean-Baptiste Lamarck, o con quelle del suo collega, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, persona molto interessata allo sviluppo. Statue o busti di tutte queste glorie del passato della scienza francese possono essere ammirate a Parigi da qualsiasi turista visitando il magnifico Museo Nazionale di Storia Naturale e il *Jardin des Plantes*. L'importanza del lavoro di Cuvier sull'anatomia è stata ampiamente riconosciuta e la sua posizione politica di spicco durante e dopo il regno di Napoleone ha contribuito ulteriormente alla sua visibilità e alla diffusione del suo lavoro enciclopedico.

L'opera magna di Cuvier, *Leçons d'anatomie*, è stata tradotta in tedesco da un famoso anatomista che lavorava ad Halle, Johann Friedrich Meckel il Giovane (da non confondere con il nonno, anch'egli anatomista). Anche il lavoro di Meckel riguardava i confronti anatomici, ma si trattava di confronti tra embrioni, perché egli era soprattutto interessato alle malformazioni durante lo sviluppo. Ciò che Cuvier ha fatto per i fossili a Parigi, Meckel lo ha fatto per gli embrioni ad Halle, accumulando una vasta collezione di feti di diversi vertebrati. La sua eredità si ritrova oggi anche nella terminologia anatomica di base: la cartilagine di Meckel, una delle principali caratteristiche della mandibola negli embrioni umani, e il diverticolo di Meckel, una parte dell'intestino tenue presente in alcune persone. Il compito di Meckel fu quello di completare il lavoro di Cuvier sull'anatomia occupandosi di embriologia. Con lui si aprì una lunga tradizione di biologi interessati agli embrioni. Meckel ha riconosciuto un parallelo tra le differenze che intercorrono, da una parte, tra gli adulti di organismi viventi e fossili, e dall'altra, tra embrioni della stessa specie a diversi intervalli temporali, nel corso dello sviluppo ontogenetico. Comprendere la misura, la veridicità o la significatività di questa visione affascinante è ciò a cui ha teso buona parte della biologia per circa un paio di secoli.

È un peccato che Cuvier e Meckel non siano vissuti a sufficienza per vedere un fossile che avrebbe dato loro la possibilità di riflettere allo stesso tempo sull'estinzione e sulle malformazioni. Un gruppo di paleontologi francesi e cinesi che lavoravano nel Nord della Cina, ha pubblicato nel 2007 la scoperta di un esemplare molto particolare di coristodero, un rappresentante di un gruppo di rettili semiacquatici di affinità incerte. Rinvenuto in rocce del Cretaceo, famose per aver dato alla luce spettacolari fossili

<sup>7</sup> Cuvier era nato a Montbéliard, in Francia, vicino al confine con la Svizzera, in una regione che poco prima della sua nascita apparteneva al Württemberg. Per una sua biografia dettagliata si veda Taquet (2006).

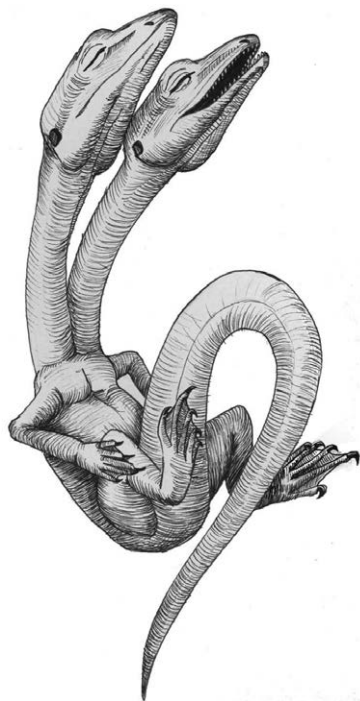


Figura 1.3. Ricostruzione di un embrione a termine, o neonato, di un rettile coristodero del Cretaceo della Cina. La condizione a due teste è chiamata biforcazione assiale anteriore. La lunghezza totale dell'animale, coda esclusa, era di circa 40 mm. Disegno di Madeleine Geiger basato sul lavoro di Buffetaut et al. (2007).

di dinosauri piumati e mammiferi primitivi, questo esemplare possedeva due teste, ognuna connessa dalle vertebre cervicali al resto dello scheletro, anch'esso completamente conservato. Esemplari morfologicamente simili e rannicciati allo stesso modo, ma con una sola testa, suggeriscono che si trattasse di un embrione malformato. L'attribuzione di questi fossili ai Choristodera si è basata soprattutto sulla presenza di un collo lungo e di arti corti, due tratti caratteristici di questo gruppo già noti in numerosi esemplari adulti, piuttosto completi, rinvenuti nella stessa formazione. La malformazione «due teste/due colli» è comune nei rettili viventi ed è chiamata biforcazione assiale. Questa condizione non è necessariamente fatale, infatti esistono molti casi di tartarughe e serpenti con biforcazione assiale che sono sopravvissuti in cattività per molti anni. Certamente i coristoderoi condividevano con i rettili viventi un sistema di sviluppo nel quale questo tipo di anomalia poteva verificarsi.

Le opportunità per studiare le malformazioni dello sviluppo nei fossili sono più frequenti negli invertebrati, di cui i paleontologi possono raccogliere e studiare centinaia se non migliaia di esemplari. I fossili dei vertebrati sono più rari e nella maggior parte dei casi la loro preparazione richiede molto più tempo. I parallelismi tra l'embriologia e la paleontolo-



gia sono stati più comunemente cercati non attraverso fossili eccezionali, ma piuttosto confrontando la morfologia degli embrioni fossili. Questo è stato anche l'approccio di alcuni scienziati con una visione del mondo anti-evoluzionista, sia prima sia dopo Darwin. Per esempio, il naturalista di origine svizzera Louis Agassiz, allievo di Cuvier, cercò le relazioni tra le *gradations* dei *taxa*, i cambiamenti nello sviluppo, e la successione geologica dei fossili. Per *gradation* intendeva che, in un modo o nell'altro, esiste una sorta di *continuum* di differenze tra gli organismi e che, esaminando la natura tali differenze, sarebbe possibile trasformare mentalmente un *taxon* in un altro.

Agassiz aveva compreso che l'esame dello sviluppo ontogenetico individuale e lo studio dei fossili distribuiti nel tempo geologico aveva fornito confronti illuminanti per comprendere queste trasformazioni, pur non ritenendo che il meccanismo fondamentale fosse l'evoluzione. Si può leggere un esempio di questo nella sua opera principale, *Recherches sur les poissons fossils*, pubblicato in numerosi volumi tra il 1833 e il 1843. Agassiz sosteneva che nel registro paleontologico, l'evoluzione morfologica della coda degli adulti dei pesci attinopterigi, gruppo a cui appartengono quasi tutte le specie viventi di pesci ossei, eccetto i celacanti e i dipnoi, seguiva in parallelo lo sviluppo della coda, dagli embrioni agli adulti, delle specie attuali del gruppo. I giovani hanno una coda semplice, gli stadi successivi ne hanno una eterocerca (in cui la parte superiore è più grande di quella inferiore) e l'adulto ha invece una coda omocerca, quindi simmetrica. Questo cambiamento è simile alla sequenza che Agassiz osservava nei fossili.

Che le differenze, come pure le somiglianze tra le specie, siano il risultato di una discendenza con modificazioni da un antenato comune tramite l'evoluzione è stato accettato da molti altri biologi dopo Darwin, e in particolare dall'intellettuale tedesco Ernst Haeckel, che aveva venticinque anni quando nel 1859 fu pubblicata per la prima volta *L'origine delle specie*. Come sostenuto dal suo più recente ed esaustivo biografo, in Europa, Inghilterra inclusa, è stato maggiore il numero di persone che hanno appreso l'evoluzione grazie a Haeckel di quelle che ne sono venute a conoscenza grazie allo stesso Darwin o ad altri autori. Haeckel è stato il primo, dopo il 1859, a pubblicare bene in vista un albero evolutivo con gruppi reali di organismi e non semplicemente dei gruppi immaginari. Haeckel è stato anche colui che ha divulgato il concetto secondo cui «l'ontogenesi ricapitola la filogenesi», e alla fine ne è stato considerato il principale promulgatore fino ai giorni nostri<sup>8</sup>. Questa massima racchiude l'idea che lo sviluppo on-

<sup>8</sup> La citazione vera di Ernst Haeckel (1834-1919), del 1866, è «*Die Ontogenese ist eine kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenese, bedingt durch die physiologischen Funktionen der Vererbung (Fortpflanzung) und Anpassung (Ernährung)* [L'ontogenesi è una sintesi breve e rapida della filogenesi, determinata dalla funzione fisiologica dell'ereditabilità (riproduzione) e dall'adattamento (alimentazio-

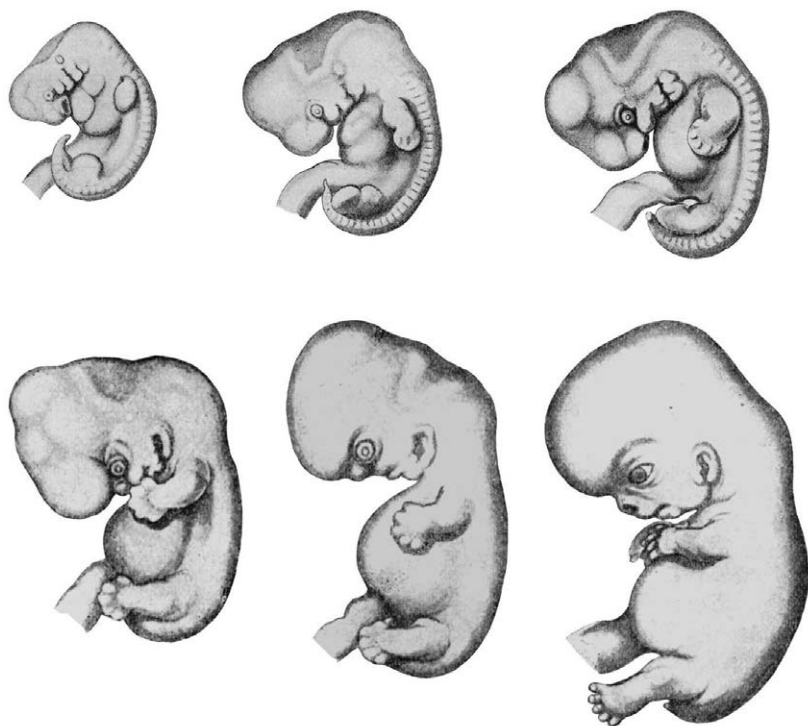


Figura 1.4. Embrione umano ritratto a età differenti durante i primi tre mesi di sviluppo come illustrato nel classico lavoro di F. Keibel (1906), che riprende parzialmente quello di Wilhelm His. Immagini non in scala.

togenetico in qualche modo rifletta le differenze tra le specie. Essa deriva da un'idea la cui storia risale perfino al principale maestro di Cuvier, Carl Friedrich Kiemeyer, di Tubinga, le cui lezioni, stando a quel che si dice, attiravano intere folle. Il parallelismo tra sviluppo ed evoluzione è stato un classico oggetto di studio e discussione nella biologia tedesca e se ne ritrova traccia nella lingua tedesca: lo stesso termine, *Entwicklung*, può essere utilizzato per indicare sia lo sviluppo evolutivo sia quello individuale<sup>9</sup>.

ne)». Il termine *Phylogenese* è stato introdotto da Haeckel perché era l'equivalente tedesco di «ecologia» e altri termini. Un altro biologo tedesco molto influente, Willi Hennig (1913-76), è noto per una grande quantità di termini importanti introdotti nella sistematica, il campo della biologia che si dedica alla ricostruzione degli alberi evolutivi e della classificazione. Non è una coincidenza che loro e altri tedeschi siano responsabili di così tanti termini fondamentali utilizzati oggi in biologia, perché nuove idee richiedono nuovi termini.

<sup>9</sup> Richards ha discusso i termini tedeschi *Evolution* e *Entwicklung* in *The Mea-*

#### 4. *Parallelismi tra i cambiamenti morfologici documentati dai fossili e quelli dello sviluppo ontogenetico*

Nelle prime fasi dello sviluppo, la mano di un feto umano sembra una pagaia e somiglia superficialmente a quella dei nostri antenati acquatici. Esistono molti altri esempi di similitudini generali tra i cambiamenti morfologici documentati dai fossili e i cambiamenti dello sviluppo ontogenetico. La più famosa è quella che riguarda l'evoluzione e lo sviluppo della nostra mandibola e del nostro orecchio medio, una caratteristica che abbiamo in comune con tutti gli altri mammiferi. Questo caso è spesso citato come l'ultima conquista della biologia comparata e perciò vale la pena esaminarlo in dettaglio.

I mammiferi hanno un singolo osso che forma la mandibola, chiamato dentale, un nome adatto perché vi sono collocati i denti. Al contrario, tutti gli altri vertebrati presentano numerose ossa nelle mandibole. I mammiferi hanno tre ossicini auricolari, mentre altri vertebrati con un tipo di orecchio simile ne hanno solo uno. Anche se potremmo pensare che le nostre mandibole e le nostre orecchie non sono collegate, in realtà lo sono. I mammiferi sono anatomicamente stravaganti, ma possiamo dedurre, in base a una visione darwiniana della biologia evoluzionistica, che i nostri antichi antenati, a un certo punto della loro storia, debbano essere stati simili ad altri vertebrati. Infatti, i fossili mostrano che il nostro comune antenato con i rettili, vissuto almeno 315 milioni di anni fa circa, possedeva numerose ossa nella mandibola e un orecchio medio semplice con un solo ossicino auricolare. I primi fossili che mostrano le trasformazioni che hanno portato all'anatomia dei mammiferi viventi sono stati trovati in Sudafrica e in Russia negli anni '40 del diciannovesimo secolo, e fossili dei più antichi antenati dei mammiferi sono stati scoperti in seguito in tutti i continenti.

Nel corso della storia dei mammiferi, le ossa della mandibola, eccetto il dentale, hanno subito una riduzione nelle dimensioni, determinando l'evoluzione di un'articolazione tra il dentale e il cranio. Le ossa coinvolte nell'articolazione della mandibola primitiva si sono ridotte gradualmente sempre di più, sino a separarsi dalla mandibola nella sua versione più evoluta. L'articolazione si è conservata, ma con la funzione differente di trasmettere le onde sonore, specializzandosi alla fine per la conduzione di suoni ad alta frequenza. Nei mammiferi, l'articolare e il quadrato della mandibola originaria sono chiamati, quali elementi dell'orecchio, *malleus* e *incus*, o più colloquialmente, martello e incudine. Insieme alla staffa, essi formano i tre ossicini dell'orecchio medio dei mammiferi. La connessione tra gli ossicini forma un sistema di leve, grazie al quale le onde sonore ad

*ning of Evolution* (1992), un lavoro che ha fornito molte informazioni storiche e interpretazioni sulla tradizione dello studio della morfologia in Europa in riferimento all'evoluzione e allo sviluppo.

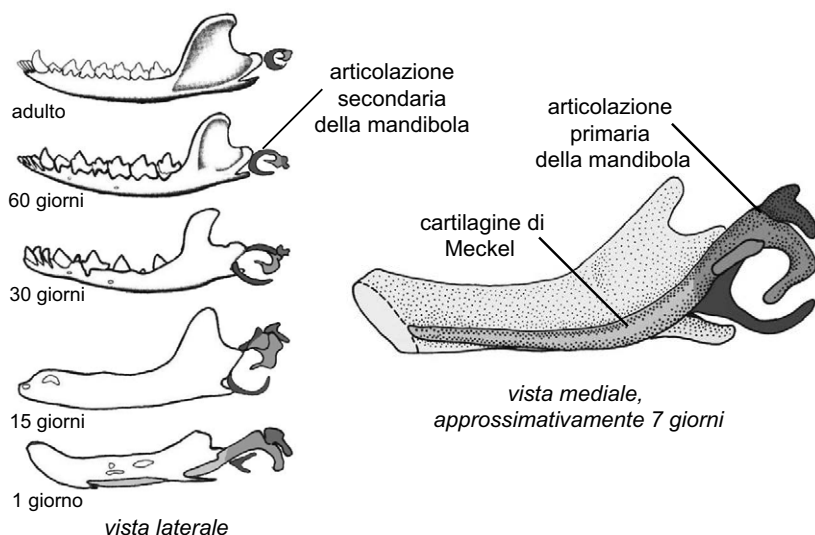


Figura 1.5. Sviluppo della mandibola e degli ossicini dell'orecchio medio nel mammifero marsupiale *Monodelphis domestica*. La serie mostra una diminuzione graduale nella taglia relativa degli elementi che diventeranno nell'adulto gli ossicini dell'orecchio. La vista mediale della mandibola illustra la lunga ed evidente cartilagine di Meckel che si rimpicciolisce progressivamente durante la crescita dell'animale. Immagini non in scala. Modificato da Rowe (1996) e Luo (2007, 2011).

alta frequenza vengono trasmesse alle cellule dell'orecchio interno e quindi al cervello per l'elaborazione finale. Gli ossicini auricolari dei mammiferi, che una volta facevano parte dell'apparato masticatorio o del cranio dei nostri antenati estinti, e ancora oggi di quelli dei nostri cugini viventi, pesci compresi, non sono molto più grandi di piccoli sassolini.

In alcuni mammiferi è stato documentato che durante le prime fasi dello sviluppo esistono due articolazioni della mandibola: quella originaria dei vertebrati provvisti di mascelle e ancora caratteristica dei rettili, e quella nuova, tipica dei mammiferi, tra il dentale, il nostro unico osso della mandibola, e l'osso squamoso del cranio. Le ossa dell'orecchio medio sono unite tramite la cartilagine di Meckel alla parte interna dell'osso dentale. Alcune specie del tardo Triassico mostrano esattamente questo arrangiamento: due articolazioni della mandibola contemporaneamente. L'organismo fossile ritrovato per primo che mostra questa notevole caratteristica proviene dal Sudafrica ed è stato chiamato *Diarthrognathus* nel 1958 da A.W. «Fuzz» Crompton dell'Università di Harvard<sup>10</sup>. Un altro

<sup>10</sup> A. W. Crompton ha lavorato intorno alla metà del ventesimo secolo sui mammiferi primitivi del Bacino del Karoo in Sudafrica, una regione conosciuta per i più

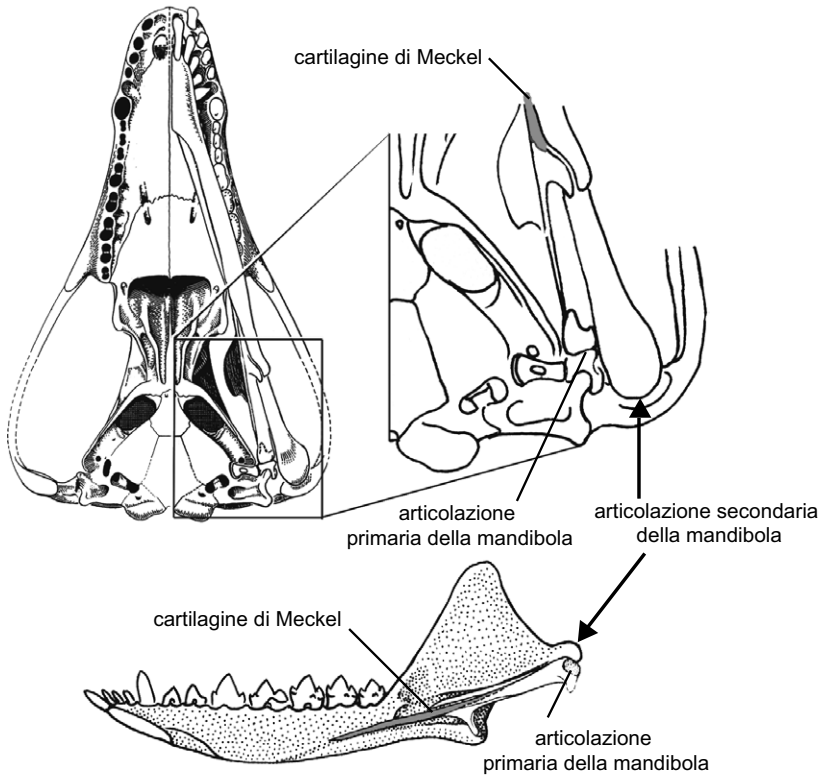


Figura 1.6. L'articolazione mandibolare nel «mammifero primitivo» *Morganucodon*. Il cranio è mostrato in vista ventrale e la mandibola in vista mediale. La lunghezza del cranio è approssimativamente di 2.5 cm. Modificato da Luo (2007) grazie alla cortesia dell'autore.

mammifero primitivo ben noto tra i paleontologi è *Morganucodon*, risalente al tardo Triassico/Giurassico iniziale, che possedeva solo la tipica articolazione dei mammiferi fra dentale e squamoso, ma mostrava residui

importanti ritrovamenti del mondo relativi alle origini dei mammiferi. Crompton era nato a Durban nel 1927 e aveva studiato a Stellenbosch e poi a Cambridge. Dopo aver prestato servizio come direttore del *South African Museum* a Città del Capo per molti anni, si era spostato negli Stati Uniti dove è stato professore a Yale e poi ad Harvard. Ho avuto la possibilità di incontrare il Professor Crompton nell'estate del 1995 a una festa organizzata da uno dei miei tutori di dottorato alla *Duke University*, Kathleen Smith, che a sua volta aveva avuto Crompton come tutore ad Harvard. Un altro mio tutore della *Duke*, Rich Kay, mi disse spesso quanto era stato importante il lavoro di Crompton per il suo dottorato. Così, su entrambi i fronti, Crompton è in un certo senso il mio «nonno» accademico.

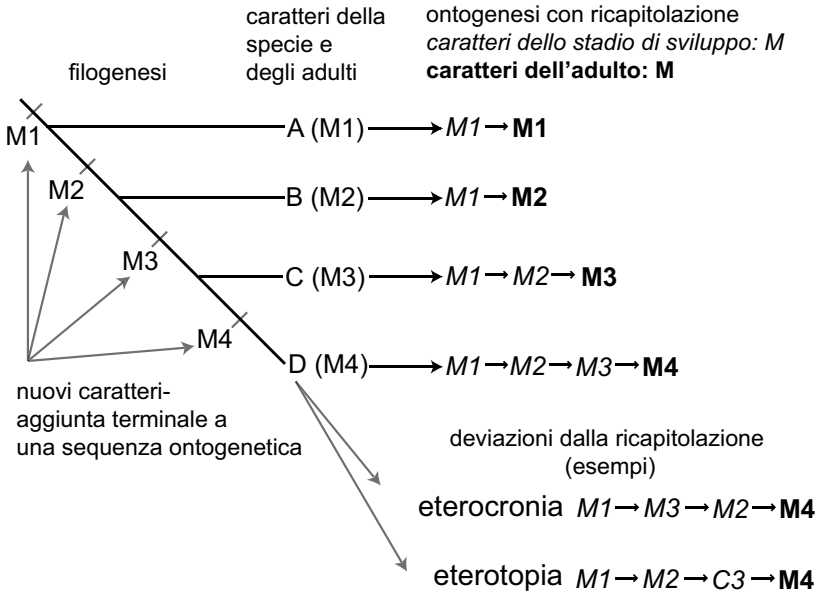


Figura 1.7. Aggiunte terminali nell'evoluzione delle sequenze ontogenetiche conducono alla ricapitolazione ontogenetica. Tuttavia ci sono delle deviazioni da questo modello. Modificato da Wägele (2005).

visibili della 'vecchia anatomia mandibolare'. *Morganucodon* era piccolo, della grandezza di un toporagno, e nonostante sia ora conosciuto in Eurasia, Africa e Nord America, è stato originariamente descritto esclusivamente in giacimenti dell'Inghilterra e del Galles.

Questo notevole esempio del registro paleontologico, riguardante il parallelismo tra ontogenesi e filogenesi, non significa che l'una possa essere utilizzata per riempire i vuoti dell'altra. Esistono molte somiglianze generali, ma sono comuni anche le deviazioni. Quando presenti, le somiglianze sono a volte sensazionali, ma diventano di poco conto a un esame più approfondito. I giovani dei marsupiali, quando sono ancora nel marsupio della madre, possiedono una doppia articolazione della mandibola allo stadio in cui il cranio non si è ancora ossificato, e la morfologia dei muscoli e dei tessuti molli è ancora scarsamente sviluppata. Questa è tuttavia ben diversa dall'anatomia dell'adulto di *Diarthrognathus* (con due articolazioni mandibolari), che si aggirava circa 200 milioni di anni fa in quella che è oggi la regione sudafricana del Karoo<sup>11</sup>.

<sup>11</sup> I confronti tra embrioni e adulti sono complicati, e un minuzioso studio dei

### 5. *L'ontogenesi solitamente non ricapitola la filogenesi*

È un fatto ampiamente accettato che l'ontogenesi non sia semplicemente un riassunto della filogenesi, anche se esistono molti parallelismi generali. Per capire cosa si intende per "ricapitolazione", così come definito analiticamente da Haeckel, possiamo usare un semplice grafico. Perché avvenga una vera ricapitolazione, dovrebbe verificarsi un'aggiunta alla fine della sequenza o traiettoria di sviluppo originaria o ancestrale. La Fig. 1.7 mostra quattro specie, ognuna caratterizzata da una comune traiettoria di sviluppo che consiste nel primo passo, M1–M1. In ciascuna specie si aggiunge un nuovo stadio alla fine della sequenza. In questo caso ideale, la specie con la condizione più specializzata, la specie «D», trattiene nella sua ontogenesi la sequenza delle trasformazioni evolutive verificatesi attraverso aggiunte terminali.

Come sosteneva lo stesso Haeckel, nell'evoluzione si manifestano deviazioni dallo schema ipotetico della ricapitolazione. Per cambiamenti si intende che i caratteri nelle sequenze possono spostarsi, uno o più caratteri possono essere cancellati, o può comparire un carattere del tutto nuovo. Questi cambiamenti sono a volte molto radicali o sono considerati così importanti da rappresentare una novità evolutiva, come l'origine dei peli nei mammiferi o delle piume nei dinosauri. Ci sono diversi tipi di deviazione dalla ricapitolazione, tra cui l'eterocronia – cambiamenti nella scansione temporale degli eventi – e l'eterotopia – cambiamenti nella posizione spaziale di una struttura.

Alcuni paleontologi hanno studiato le trasformazioni evolutive documentate dai fossili e le hanno confrontate direttamente con le trasformazioni ontogenetiche, quantificando la presenza o la mancanza di parallelismi. Per esempio, i cambiamenti nello sviluppo del cranio dell'embrione dell'alligatore sono molto simili a quelli osservati in una serie di fossili di antichi coccodrilli. Questa somiglianza non è solo superficiale, ma è supportata da una correlazione statisticamente significativa che riguarda l'ordine in cui i cambiamenti discreti dello stesso carattere avvengono in entrambe le serie. Quindi, senza dubbio, per alcune strutture e per alcuni animali esistono dei parallelismi tra l'ontogenesi e il registro paleontologi-

dettagli anatomici rivela molto spesso differenze significative (Meng, Wang, e Li 2011). La doppia articolazione della mandibola di *Diarthrognathus* è espressa nel suo nome, ma non è totalmente chiaro come funzionasse esattamente tale doppia articolazione, nonostante siano state presentate ipotesi ben argomentate (Crompton e Hylander 1986). Luo et al. (2007) hanno discusso come una cartilagine di Meckel ossificata e un orecchio medio relativamente grande possano avere avuto una funzione nei mammiferi primitivi del Mesozoico chiamati eutriconodonti, in particolare in *Yanoconodon* della Cina. Un'analisi di questo e altri argomenti correlati è presentata da Luo (2011). Non sono mai stati studiati gli aspetti funzionali della biomeccanica della mandibola di un marsupiale nella fase in cui è ancora nella tasca della madre.

co del cambiamento morfologico, ma si tratta di eccezioni.

## 6. *Evoluzione dei processi ontogenetici*

Nel corso dell'evoluzione, ogni intervallo cronologico dello sviluppo di un organismo è soggetto a dei cambiamenti. Bisogna aspettarselo, perché gli organismi sono esposti agli stress ambientali in ogni stadio contingente della loro vita. Un girino affronta sfide nello sfuggire ai predatori o procurarsi il cibo, e nel corso dell'evoluzione potrebbero quindi comparire delle specializzazioni nello stadio larvale. Infatti, per quanto riguarda le rane e altri anfibi<sup>12</sup> come le salamandre, è stata documentata una straordinaria diversità delle morfologie dell'embrione e delle caratteristiche specie-specifiche di sviluppo. Christian Mitgutsch, che in passato ha lavorato nel mio laboratorio a Zurigo, e il suo supervisore di dottorato Lennart Olsson, a Jena, Germania, dove Haeckel trascorse la sua lunga e celebrata carriera accademica, hanno scoperto che nei primi stadi embrionali degli anuri, il gruppo di anfibi che comprende anche le rane e i rospi, c'è una grande diversità circa i tempi di sviluppo dei precursori cellulari di molte strutture del cranio. Questi studiosi hanno ottenuto tali risultati tracciando il movimento delle cellule dalla cresta neurale, che negli embrioni dei vertebrati è un raggruppamento di cellule responsabile dello sviluppo di molti tessuti propri dei vertebrati stessi. Questi tessuti comprendono, per esempio, parti dei denti e molte ossa del cranio. Il lavoro di Mitgutsch e Olsson ha prodotto belle immagini di embrioni che mostrano, in diverse specie, flussi di cellule che migrano in tempi differenti e in diverse proporzioni (Fig. 1.8).

I più antichi vertebrati terrestri che hanno popolato la Terra offrono un bellissimo esempio paleontologico dei cambiamenti che avvengono nei diversi stadi dell'ontogenesi. Tra questi animali c'erano alcuni antenati delle rane attuali, delle salamandre e delle cecilie, un gruppo di anfibi privi di zampe.

I più diversificati tra questi primi anfibi erano i temnospondili, un gruppo vissuto dal Carbonifero inferiore, circa 340 milioni di anni fa, al Cretaceo inferiore, circa 120 milioni di anni fa. Questi organismi hanno convissuto per buona parte della loro esistenza con i dinosauri terrestri. I più piccoli misuravano circa 30 centimetri, ma alcune forme erano simili ai cocodrilli e raggiungevano i 7 metri di lunghezza. Sono stati descritti molti temnospondili larvali o giovanili, che hanno consentito di rilevare una grande diversità nelle ecologie larvali e negli schemi di crescita. Tutti i giovani di temnospondili si sviluppavano in acqua, ma l'ambiente acqua-

<sup>12</sup> Utilizzo il termine *anfibi* riferendomi a ogni vertebrato non amniotico dotato di zampe. In questo caso, ho scelto di utilizzare un termine non monofiletico perché manca un termine migliore. Per una panoramica sulle differenti idee relative alle origini degli anfibi attuali si veda Anderson et al. (2008), Marjanović e Laurin (2009) e Sigurdson e Green (2011).



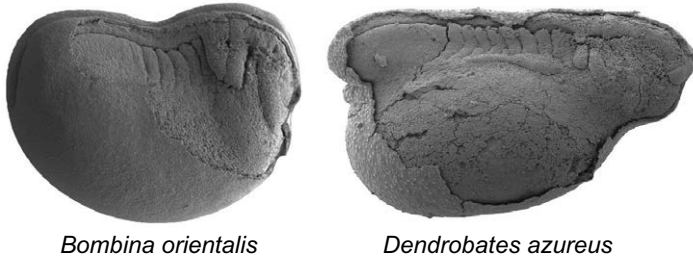


Figura 1.8. Gradi differenti dello sviluppo dei somiti (segmenti ripetuti di tessuto embrionale) negli embrioni degli anuri *Bombina orientalis* e *Dendrobates azureus* all'inizio della migrazione delle cellule della cresta neurale. Fotografie concesse cortesemente da Christian Mitgutsch e Lennart Olsson.

tico a un certo punto è cambiato. Alcuni gruppi 'hanno preferito', o semplicemente sono riusciti a sopportare, l'acqua salmastra o anche marina, altri si sono confinati nei laghi<sup>13</sup>. Queste larve erano tutte carnivore, come si osserva dalla loro dentizione e, in qualche caso, dalle forti mascelle. La presenza di altri organismi fossili nei siti dove furono trovati questi resti eccezionali, unita alle considerazioni derivanti da analisi dettagliate sull'anatomia masticatoria o sul contenuto stomacale dei temnospondili, mostrano che alcuni di essi cacciavano pesci, mentre altri mangiavano vari piccoli anfibii.

La notevole conservazione nel registro paleontologico dei diversi stadi di vita dei temnospondili si spiega in parte con la loro grande taglia, che da un lato ne aumenta la possibilità di conservazione e dall'altro li rende più facilmente visibili ai paleontologi che lavorano sul campo<sup>14</sup>. Un gruppo correlato è quello dei lepospondili, con esemplari piccoli come gli anfibii più antichi: tra i 5 e i 20 centimetri di lunghezza. La loro ontogenesi è quasi completamente sconosciuta e questo costituisce una sfida per i paleontologi che provano a identificare con precisione le loro relazioni e l'origine degli anfibii viventi utilizzando i dati relativi allo sviluppo.

Una notevole variazione nei percorsi ontogenetici è stata dimostrata nei branchiosauridi, un gruppo di vertebrati simili ai tritoni. Quasi tutte le venti specie di questo gruppo conservavano negli stadi adulti caratteristiche larvali (neoteniche) quali le branchie esterne o i denticoli delle branchie. Altre specie subivano una metamorfosi e gli adulti perdevano

<sup>13</sup> Per una discussione sui tipi di ambienti in cui abitavano i temnospondili, si veda Laurin e Soler-Gijón (2010). Molti di questi probabilmente tolleravano l'acqua salata.

<sup>14</sup> Per la taglia dei temnospondili si veda Steyer e Damiani (2005).

le loro caratteristiche larvali. Tutti i membri del gruppo erano piccoli, diversamente da altri temnospondili. Migliaia di esemplari di certi branchiosauridi sono noti in siti della Germania, tra cui uno nel bacino della *Thüringer Wald*, dove Ralf Werneburg ha studiato per molti anni fossili di temnospondili quali i branchiosauridi. Alcune specie di branchiosauridi hanno caratteristiche che li collocano tra le forme di acqua corrente; altre, con branchie esterne visibili, sono descritte come forme di acqua ferma. Un argomento di discussione tra gli esperti è se in alcuni casi le due forme possano manifestarsi come ecomorfotipi differenti della stessa specie. Se così fosse, si tratterebbe di un caso di «plasticità fenotipica» (un argomento di cui parlerò nel Capitolo 2), che costituisce un passo avanti nella variazione ontogenetica.

Come nell'esempio che abbiamo visto sopra, ogni stadio durante lo sviluppo di un individuo può essere soggetto a dei cambiamenti. Questo è stato dimostrato sperimentalmente per molte specie di vertebrati e i loro stadi costituenti. Molti progetti di ricerca hanno focalizzato l'attenzione sul fatto che non solo gli adulti si evolvono, ma lo fanno tutti gli stadi dell'ontogenesi. Molti ricercatori hanno discusso dati e opinioni per criticare l'idea naïf della ricapitolazione, secondo cui le trasformazioni ontogenetiche ed evolutive si rispecchiano perfettamente. È importante sottolineare che il desiderio di esaminare gli aspetti fondamentali relativi a come lo sviluppo si è evoluto, ha portato a studiare organismi di molti gruppi, aprendo la via a numerose scoperte di grande rilievo. Per esempio, Mike Richardson e, più di recente, Ingmar Werneburg hanno documentato la morfologia esterna di embrioni di pesci, serpenti, rane, uccelli, lucertole e mammiferi, compresi gli esseri umani. Questi organismi mostrano, in finestre temporali di sviluppo più o meno comparabili, differenze sostanziali nelle proporzioni e nelle forme dei loro corpi. Questo esempio è uno fra i tanti che illustrano le differenti caratteristiche fisiologiche e morfologiche che si manifestano in diverse specie nel corso del tempo in cui un individuo si sviluppa<sup>15</sup>.

<sup>15</sup> Richardson e colleghi hanno confrontato differenti tipi di vertebrati e quantificato il cambiamento morfologico, ma non hanno trovato alcun dato che possa sostenere l'idea della ricapitolazione o quella dello stadio filotipico (Bininda-Emonds, Jeffery e Richardson 2003). Due recenti lavori hanno affermato che c'è una sorta di stadio filotipico a livello genomico, fornendo dati e analisi approfondite per specie di moscerini della frutta del genere *Drosophila* (Kalinka et al. 2010) e per i pesci zebra appartenenti al genere *Danio* (Domazet-Lošo e Tautz 2010). Questi lavori a livello genomico riguardavano specie strettamente correlate, mentre il lavoro morfologico che questi autori hanno utilizzato per confrontare i loro risultati molecolari riguardava *taxa* notevolmente lontani, come tutti i vertebrati (in opposizione a specie di un genere di moscerino). Più recentemente, Irie e Kuratani (2011) hanno esaminato la questione del periodo filotipico confrontando somiglianze del trascrittoma, utilizzando quattro diversi test statistici, nel topo (*Mus musculus*), nel gallo (*Gallus gallus*), in una rana (*Xenopus laevis*), e nel pesce zebra (*Danio rerio*). Hanno confrontato l'insieme di tutte le molecole di RNA prodotte nell'intera po-

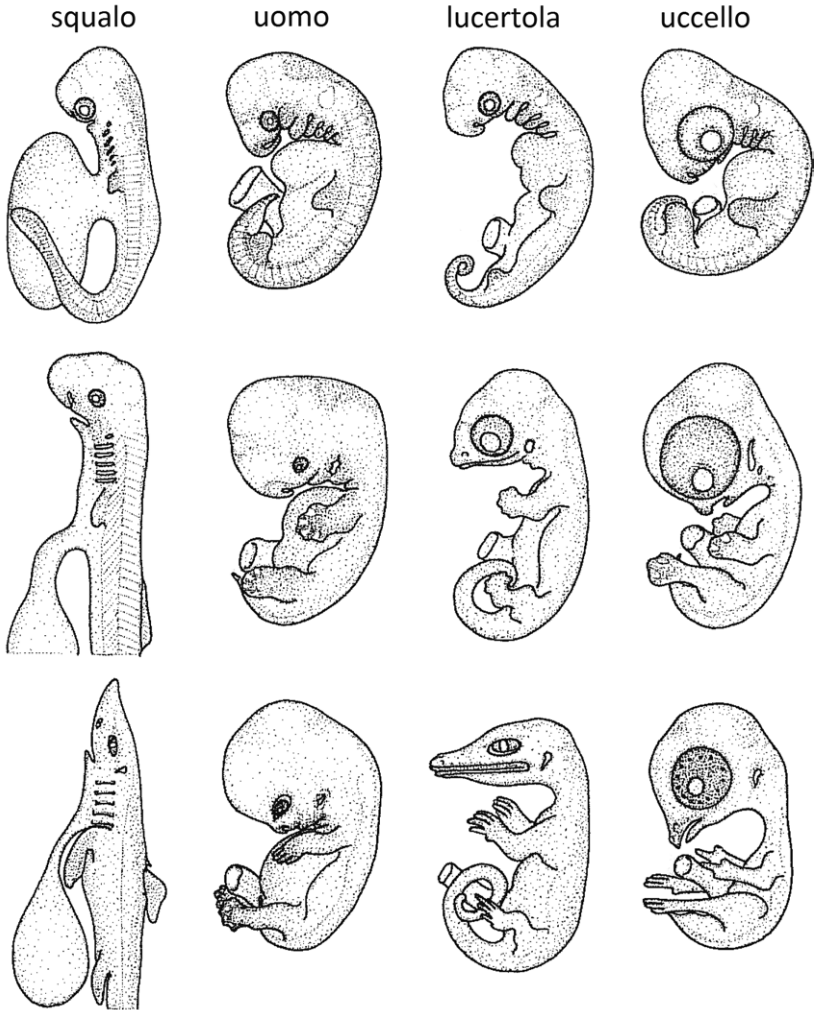


Figura 1.9. Tre fasi dello sviluppo negli squali, nei primati umani, nelle lucertole e negli uccelli. Modificato da Westheide e Rieger (2009).

polazione di cellule in un determinato momento, insieme che riflette, quindi, quali geni sono espressi attivamente a quello stadio. Irie e Kuratani (2011) hanno concluso che il più alto grado di somiglianza tra le specie si verifica al momento degli stadi tra neurula e *pharyngula*.

## 7. L'ontogenesi e le condizioni che consentono la vita

Se lo sviluppo racconta una storia, allora è come quelle storie di fantasmi che i bambini raccontano attorno a un falò, in cui ognuno aggiunge un frammento, costruendo su ciò che è venuto fuori precedentemente. Non c'è un singolo narratore e non c'è dialogo interno. C'è solo quello che è successo, quello che sta succedendo in questo momento, e quello che verrà dopo.

Mark S. Blumberg, *Freaks of Nature*

È proprio come ha scritto Blumberg che avvengono i cambiamenti nei tessuti durante l'ontogenesi di un embrione vivente. Da questa prospettiva, è come se gli adulti fossero quasi un incidente o piuttosto solo una delle diverse fotografie istantanee della vita. Questo non significa che le caratteristiche di uno stadio dello sviluppo siano casuali; sono il risultato di processi che in molti casi possiamo quantificare e prevedere: il prodotto di meccanismi ben coordinati e deterministici in cui la plasticità e l'opportunità giocano un ruolo di prim'ordine per determinare il risultato. Esiste un sistema di sviluppo genetico che opera in un contesto ambientale. Questo sistema si cela dietro il dispiegarsi fenotipico dello sviluppo, che è regolato dalle leggi fisiche e chimiche che operano in natura.

La spiegazione dell'esistenza di una caratteristica morfologica a qualsiasi livello dello sviluppo che non sia quello adulto è generalmente data in termini di uno stadio futuro a cui l'organismo tende. Come sostenuto da John Reiss nel suo libro *Not by Design*, il significato di una caratteristica dovrebbe essere ricercato nelle necessità che sussistono quando tale caratteristica è presente, non in termini di uno stadio futuro verso cui essa conduce. Per comprendere questo principio di base, è molto utile fare riferimento all'idea delle *conditions d'existence* proposta da Cuvier. Le condizioni a cui fa riferimento Cuvier sono le caratteristiche di un essere vivente senza le quali questo non potrebbe sopravvivere, e potremmo quindi tradurre *conditions d'existence* con «le condizioni che consentono la vita». Un organismo non può esistere senza soddisfare le proprie *conditions d'existence*. Questo potrebbe suonare tautologico o banale, ma come molte grandi verità, l'idea diventa fondamentale solo dopo che è stata pienamente apprezzata.

Questa idea presenta importanti implicazioni per la struttura concettuale che usiamo per esaminare l'evoluzione dello sviluppo. Per esempio, quando si considerano gli aspetti ecologici della diversificazione evolutiva, il termine «nicchia» è spesso utilizzato come se dovesse esistere esternamente e come se fosse una meta verso cui un gruppo di organismi mira. Come già detto, una nicchia non esiste indipendentemente dagli organismi, che di fatto la creano. Per tutta la

vita un organismo influenza ed è anche influenzato dal proprio ambiente<sup>16</sup>.

Se si formasse una nuova isola, prima o poi, per caso, alcuni organismi la raggiungerebbero. Non lo farebbero seguendo un piano o un obiettivo, semplicemente proverebbero a sopravvivere. Molti biologi non sono così ingenui da pensare che gli organismi seguano un piano, ma una storia è spesso costruita intorno a un piano predefinito. La selezione naturale limita ciò che si evolve 'scegliendo' senza un piano tra i molti esperimenti che lo sviluppo ha prodotto in un nuovo contesto ambientale. Dal momento che gli organismi sono un mosaico di caratteri, tutti uniti fra loro ma qualcuno significativamente più di altri, lo sviluppo evolverà in un modo complesso con l'azione della selezione naturale. I cambiamenti evolutivi nelle specie delle isole sono spiegati talvolta come il risultato di un'interruzione o un ritardo dello sviluppo, in cui la forma insulare semplicemente rassomiglia allo stadio giovanile del suo antenato. Gli organismi sono tuttavia dei mosaici.

Ogni organo o parte, nonostante sia integrato con il resto, è governato da diverse regole di crescita relativa. Una specie insulare potrebbe avere una generale somiglianza con un giovane della specie ancestrale, ma questa potrebbe essere solo superficiale o valida soltanto per alcune caratteristiche. Il mosaico si genera durante il tempo evolutivo a causa delle *conditions d'existence* che ogni stadio di sviluppo deve soddisfare.

Fin qui ho discusso di diversi parallelismi tra la biologia dello sviluppo e la paleontologia in termini di soggetto e di approccio. Un altro aspetto riguarda la visione teleologica, che ritiene che dietro il cambiamento esista un disegno, un disegno per il meglio. È questa la visione che ha dominato in entrambe le discipline.

L'idea di un disegno e un obiettivo è associata alla teleologia, un termine derivato dai filosofi greci, che per primi hanno discusso sulle questioni di finalità e scopo nella vita in diversi contesti. A meno che uno accetti i dogmi di molte religioni o altre forme di credenza spirituale, la teleologia non trova posto in alcuna discussione scientifica sull'evoluzione. Eppure, cercare una storia e ignorare i principi di auto-organizzazione della vita hanno portato nel passato a una concezione teleologica di essa.

Una visione teleologica della vita non è supportata dallo studio dei dati paleontologici. Il registro paleontologico mostra numerosi schemi morfologici paralleli. Esempi classici sono costituiti dall'albero evolutivo 'a cespuglio', fortemente ramificato, dei cavalli, che risale all'inizio dell'Eocene, circa 55 milioni di anni fa, o da quello dell'uomo, con le cinque specie di ominidi che hanno vissuto contemporaneamente circa 2 milioni di anni

<sup>16</sup> Per una trattazione un po' datata ma ancora attuale di false dicotomie, importante per comprendere il concetto di «nicchia ecologica» come non totalmente indipendente dall'organismo, si veda *The Dialectical Biologist* di Levins e Lewontin (1985) (traduzione italiana: *Il Biologo Dialettico* 1985).

fa e delle quali solo una è attualmente rappresentata da discendenti viventi. Forme di pensiero teleologico, che per gli standard attuali appaiono piuttosto bizzarre, sono state numerose nella storia della biologia. In molti casi è stato sostenuto che sia esistita qualche sorta di forza vitalistica che ha prodotto un cambiamento evolutivo in una direzione predeterminata, innescato da un'intrinseca proprietà degli organismi. Ne sono esempio il principio di perfezionamento innato di Lamarck e l'idea di ortogenesi. Quest'ultima è stata trattata in un intero libro dall'influente biologo Theodor Eimer. Queste idee di vitalismo e di forze innate che guidano la vita hanno fortemente influenzato i paleontologi. L'evoluzione per aritogenesi, un modello di ortogenesi che prevede un miglioramento continuo, fu sostenuta, per esempio, da Henry F. Osborn, figura di spicco della paleontologia americana, per molti anni presidente del Museo Americano di Storia Naturale di New York, nei primi decenni del ventesimo secolo<sup>17</sup>.

### 8. Ontogenesi e filogenesi

Per capire ulteriormente la relazione tra l'ontogenesi e la filogenesi sono utili alcune rappresentazioni grafiche. Cito qui le due che preferisco. La prima è del botanico tedesco Walter Zimmermann (1892-1980), che, in aggiunta al suo lavoro sulla morfologia delle piante, fu un originale e influente scrittore a proposito della teoria dell'evoluzione e dei metodi per la classificazione biologica. Nella versione di un diagramma di Zimmermann qui riprodotta (Fig. 1.10), compaiono delle spirali di ontogenesi che contengono differenti stadi di vita che cambiano nel corso del tempo geologico. In questo caso illustrato dall'origine degli uccelli, la filogenesi è l'evoluzione dei percorsi ontogenetici. Zimmermann ha usato l'emblematico *Archaeopteryx*, ritenuto «l'anello mancante fra i rettili e gli uccelli» del Giurassico della Baviera, di cui mostra una ricostruzione pochi gradi al di sotto dell'ontogenesi degli uccelli attuali. Zimmermann chiamò "ologenesi" l'intero spettro di cambiamento nel tempo, includendo la filogenesi e l'ontogenesi, un termine mai accettato nella terminologia standard del mio campo di ricerca.

Un altro schema (Fig. 1.11) che illustra bene l'evoluzione fu prodotto da Wolfgang Maier, un tempo mio mentore presso l'Università di Tubinga. Tra i suoi principali contributi in questa disciplina ci sono le ricerche sull'anatomia dei mammiferi prossimi alla nascita, momento in cui i neonati affrontano nuove sfide ambientali. Come Maier tiene a far notare, specie diverse hanno evoluto morfologie diverse durante questa finestra di sviluppo. Questo vale anche per altri stadi, per l'intera storia della vita,

<sup>17</sup> Forme di pensiero teleologico hanno dominato la visione anglo-americana post-Darwiniana intorno al 1900 e nei primi decenni del ventesimo secolo (Bowler 1983).

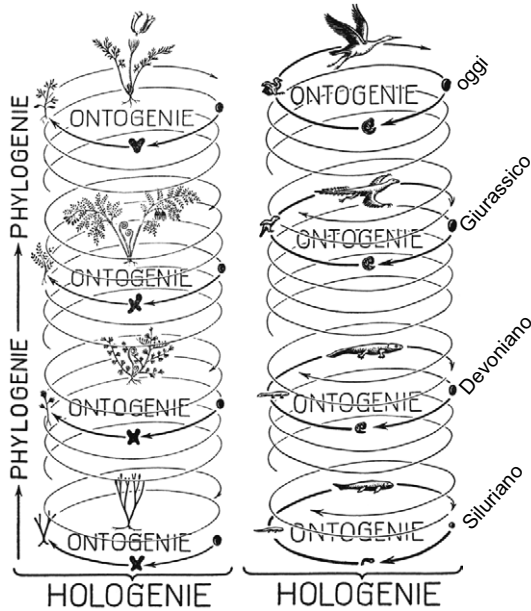


Figura 1.10. Le relazioni fra ontogenesi e filogenesi, come illustrato da Walter Zimmermann. Modificato da Zimmermann (1968).

dallo zigote alla morte. La selezione naturale agisce in ogni stadio, e il pacchetto di geni, strutture e funzioni che operano a diversi livelli di organizzazione biologica, cambia durante l'evoluzione. In alcuni casi questo cambiamento è graduale e porta, in modo cumulativo nel corso del tempo geologico, a una grande trasformazione evolutiva. I cambiamenti genetici sono trasmessi alle generazioni successive attraverso la riproduzione sessuale.

Molte sono le variabili che possono essere utilizzate per caratterizzare le ontogenesi rappresentate in termini astratti in queste figure. Tra queste ci sono la durata dello stadio embrionale e giovanile, l'età alla maturazione, lo stato alla schiusa o alla nascita, e la longevità riproduttiva. Tutte riguardano la storia della vita di un animale e ognuna può evolversi. Analogamente, queste variabili evolvono anche nelle piante. Nel caso delle specie viventi, per questioni di conservazione è importante la capacità di correlare queste variabili a studi di dinamica di popolazione, in quanto possono dare informazioni sulle strategie di gestione per quegli organismi considerati a rischio. Da un punto di vista evolutivo, la conoscenza di queste variabili può aiutarci a comprendere perché gruppi particolari si sono

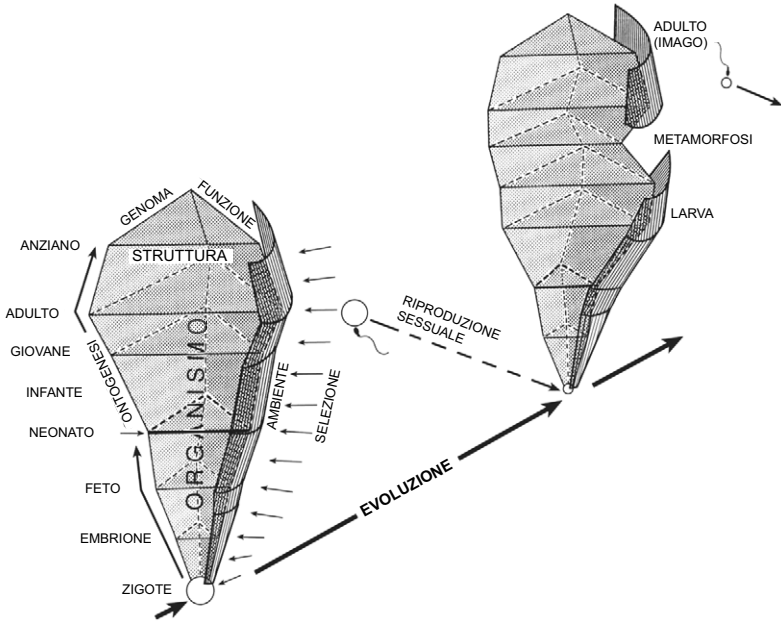


Figura 1.11. Le relazioni fra ontogenesi e filogenesi, come illustrato da Wolfgang Maier. Modificato da Maier (1999).

estinti, mentre altri hanno proliferato o sono semplicemente sopravvissuti. Alcune di queste variabili sono correlate anche alle maggiori innovazioni anatomiche, derivanti da un lungo periodo di gestazione, quali le grandi dimensioni del cervello umano. I fossili sono la chiave per risalire a quando queste caratteristiche si sono generate, anche se non possono fornire informazioni su alcune variabili, come la durata della gestazione. Questo avviene perché grandi quantità di dati sperimentali hanno mostrato una stretta associazione tra alcune caratteristiche anatomiche che si sono conservate nel registro paleontologico e certe caratteristiche del ciclo vitale. Come per i vertebrati terrestri primitivi discussi precedentemente, i fossili eccezionali sono l'oggetto di studio principale e più ovvio per documentare l'evoluzione dei cicli biologici nel passato geologico.

### 9. L'ontogenesi e la ricostruzione dell'albero della vita

A partire dal lavoro pionieristico di Ernst Haeckel, e utilizzando la teoria dell'evoluzione come impalcatura, la ricostruzione dell'albero della vita è stata un settore di ricerca molto importante. La storia degli approcci



di studio e delle questioni affrontate è lunga e complessa. Una questione emersa più volte nelle discussioni è come incorporare nell'albero l'informazione ontogenetica.

La deduzione dei rapporti tra le specie attraverso l'utilizzo della morfologia spesso deriva dal confronto fra caratteristiche diverse. Per quanto riguarda i vertebrati, gli specialisti esaminano attentamente le ossa, i muscoli e i nervi degli animali adulti. Tuttavia, i caratteri ereditabili e variabili inter-specificamente, necessari per lo studio della ricostruzione dell'albero, sono presenti a ogni stadio nel ciclo di vita di un animale, e quindi non c'è alcun motivo per cui debbano essere considerati solo gli adulti. L'ontogenesi è dunque importante, ma come dovrebbe essere usata esattamente? Molti sistematici, i biologi che si occupano di classificazione e della ricostruzione dell'albero della vita, concorderebbero con le seguenti affermazioni, che mirano a riassumere ciò che è ampiamente accettato:

1. Nelle analisi filogenetiche, un approccio basato sullo studio dei soli stadi adulti è potenzialmente fuorviante rispetto a uno che incorpora un ampio segmento del ciclo vitale delle specie studiate. Questo aspetto è collegato all'aggiunta di un ulteriore livello di complessità nell'analisi delle caratteristiche degli organismi, che va oltre l'estrema atomizzazione di una somiglianza morfologica superficiale<sup>18</sup>. Un esempio dell'importanza che rivestono gli stadi giovanili nella comprensione delle relazioni tra gli organismi è fornito dagli animali studiati dallo stesso Charles Darwin, i cirripedi, che, avendo gusci calcarei allo stadio adulto, furono a lungo considerati dei molluschi. Tuttavia, le loro larve somigliano a quelle dei crostacei e ora si sa che i cirripedi appartengono a questo gruppo.
2. L'ontogenesi da sola non può essere usata come criterio per stabilire la direzione del cambiamento evolutivo in una caratteristica. I sistematici cercano di scoprire quali caratteristiche sono ancestrali e quali sono specializzate; in altre parole cercano di scoprire la polarità del cambiamento. Se le trasformazioni evolutive avvenissero sempre attraverso aggiunte di fasi alla fine della sequenza ontogenetica originaria o attraverso il prolungamento di una traiettoria ontogenetica, come il caso ideale sopra illustrato, i confronti tra le ontogenesi rivelerebbero la direzione delle trasformazioni. Le ricapitolazioni rappresentano però l'eccezione, piuttosto che la regola, e i confronti tra i gruppi strettamente correlati a quelli a cui ci si interessa servono a ricostruire la rete di relazioni di parentela. Una volta stabilita la radice della rete, è possibile ottenere un albero di relazioni attraverso cui determinare la polarità.

<sup>18</sup> Rieppel e Kearney (2002) hanno presentato una discussione approfondita degli aspetti positivi che può avere l'analisi accurata di caratteristiche morfologiche complesse nello studio delle relazioni evolutive.

Non tutti i gruppi di organismi sono governati da processi di crescita simili, così come non è universale la natura dell'indipendenza o delle relazioni morfometriche tra le parti. Le differenze a cui mi riferisco sono uno dei principali soggetti di studio nel laboratorio del mio collega di Zurigo, Hugo Bucher, che insieme a Claude Monnet e altri, sta sviluppando nuovi modelli matematici per studiare la crescita di molluschi estinti, quali le ammoniti. Nei molluschi, come per esempio anche nei brachiopodi, la forma della conchiglia è prodotta dalla crescita per accrezione, vale a dire per accrescimento periferico dell'apertura il cui diametro si espande progressivamente generando una serie di curve. Al contrario, nei trilobiti e in altri artropodi, si verificano la muta e l'aggiunta di segmenti. Negli echinodermi, che comprendono stelle marine e ricci di mare, l'originaria simmetria bilaterale è stata modificata in quella pentaradiale, determinando modificazioni nel processo di crescita. Come ho descritto nel Capitolo 9, l'origine della forma nelle ammoniti, trilobiti ed echinodermi è chiaramente diversa, e questo deve essere preso in considerazione nel ricostruire le loro storie evolutive. Quando vengono condotti studi numerici di filogenesi o la ricostruzione dell'albero evolutivo, la forma complessa degli organismi è spesso suddivisa in caratteristiche (processo che chiamiamo atomizzazione)<sup>19</sup>. In queste analisi, comunque, deve essere considerata la crescita, e per i sistematici è una grande sfida capire come integrare al meglio questa fonte di informazioni.

<sup>19</sup> Per un esempio estetico e non problematico di atomizzazione, questa volta nella *Nouvelle Vague* cinematografica, si veda Brigitte Bardot nella scena iniziale di *Le Mépris-Il disprezzo* di Jean-Luc Godard (1963).

## CAPITOLO 2

### EVO-DEVO, PLASTICITÀ E MODULI

La disciplina che unisce lo studio dell'evoluzione a quello della genetica dello sviluppo è stata battezzata «biologia evuzionistica dello sviluppo», o «Evo-Devo». Pochi aspetti della biologia evuzionistica, o forse nessuno, hanno ricevuto così tanta attenzione da parte dei ricercatori e dei filosofi della biologia. L'Evo-Devo si propone di fornire un nuovo tipo di sintesi delle conoscenze che riguardano la comprensione dell'origine della biodiversità. Per questa ragione, è importante valutare quali siano i contributi della paleontologia in questo ambito. Il fulcro dell'Evo-Devo è controverso. Alcuni ritengono che spieghi l'evoluzione della capacità di evolvere, che potremmo definire evolvibilità. Molti pensano che spieghi le novità evolutive, o innovazioni, intese come drastici cambiamenti morfologici, come per esempio l'evoluzione degli occhi, dei denti, degli arti, o del guscio delle tartarughe<sup>1</sup>. Altri vedono l'Evo-Devo come una cometa di passaggio, una disciplina che sarà sostituita da una ulteriore fusione di campi o da un nuovo ordinamento di gruppi di ricercatori e argomenti dettati forse dalla crescita della genomica<sup>2</sup>. In ogni caso, non si può negare che queste discussioni hanno generato molte riflessioni e portato nuovi impulsi agli studi evolutivi dello sviluppo.

<sup>1</sup> Il concetto di «innovazione evolutiva» è trattato estesamente da Gerd Müller e Stuart Newman (2005), che hanno discusso i loro punti di vista sull'importanza dell'auto-organizzazione nell'origine della forma, e la differenza qualitativa tra le innovazioni e l'evoluzione di nuove caratteristiche. In un recente libro piuttosto ambizioso che riguarda soprattutto il genotipo, A. Wagner (2011) ha presentato una descrizione dettagliata dei principi e delle basi della teoria dell'innovazione evolutiva, fornendo anche esempi di un possibile programma di ricerca.

<sup>2</sup> Duboule (2010) ha utilizzato la metafora della cometa che passa per riferirsi all'Evo-Devo. Discussioni sugli obiettivi dell'Evo-Devo si possono trovare in uno dei libri di testo in cui è stata fondata (Hall 1999) o in *The Shape of Life* di Raff (1996). Hendrikse, Parsons e Hallgrímsson (2007) hanno proposto l'«evolvibilità» come soggetto principale, mentre Müller (2007) ha proposto le innovazioni evolutive. Olsson, Levit e Hoßfeld (2010) hanno presentato una visione storica che si concentra su pionieri tedeschi e russi dell'Evo-Devo dal tempo di Ernst Haeckel.

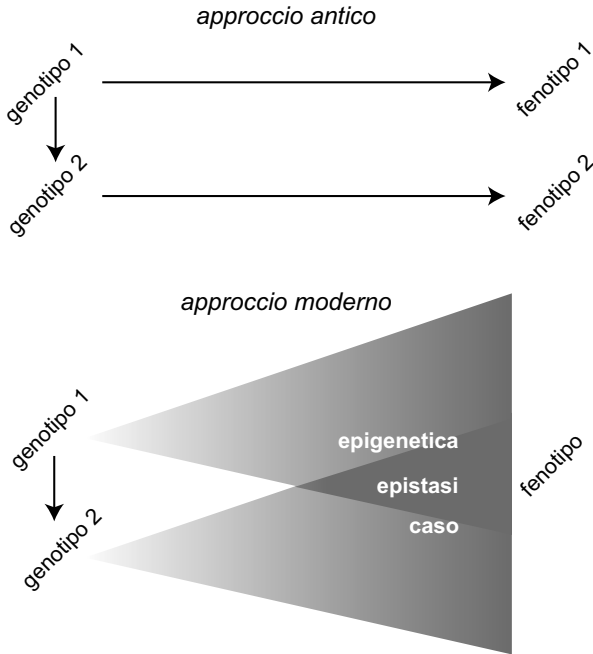


Figura 2.1. Punti di vista antichi e moderni sulle relazioni tra genotipo e fenotipo. Da una figura simile in Sholtis e Weiss (2005).

Agli inizi dell'Evo-Devo, l'interesse era incentrato particolarmente su cosa avessero in comune gruppi lontanamente imparentati, come le mosche e gli esseri umani, o caratteristiche diverse, come i denti e gli arti. Un'importante scoperta, per esempio, è che l'occhio di una mosca e quello di un vertebrato si siano formati attraverso meccanismi molecolari simili. Un'altra conquista significativa è la scoperta che molte molecole sono condivise nello sviluppo dei denti e degli arti. Queste strutture hanno forme e colori differenti quando compaiono, ed è questo che le rende affascinanti. L'Evo-Devo ha spostato l'importanza dal cercare di capire perché gli organismi sono così diversi, al chiarire come questa disparità e diversità si possa essere generata, considerato il diffuso conservatorismo genetico che caratterizza questi organismi. Capire la relazione tra genotipo e fenotipo è un punto centrale di questa impresa.

In passato molti biologi avevano supposto l'esistenza di un rapporto uno a uno tra genotipo e fenotipo, in base al quale una mutazione porta direttamente a un nuovo fenotipo. È stato provato che questo non è corretto a tutti i livelli di organizzazione, anche a quello molecolare. Già cento anni fa alcuni biologi introdussero il concetto di «norma di reazione», il

fenomeno in base al quale lo stesso genotipo è capace di produrre diversi fenotipi a seconda delle interazioni con l'ambiente esterno<sup>3</sup>. In passato, questa idea è stata largamente dimenticata dalla corrente principale dei biologi evuzionisti, ma ora è un concetto chiave degli studi evolutivi incentrati sulla biologia dello sviluppo. Il nuovo campo di ricerca battezzato biologia ecologica dello sviluppo, come presentato magistralmente in un libro di testo di Scott Gilbert e David Epel, ha sintetizzato molto l'interazione tra l'ambiente e lo sviluppo individuale.

Due aspetti della diversità che sono diventati argomenti centrali delle indagini di Evo-Devo sono la plasticità fenotipica e la modularità. Cosa significhino questi due importanti concetti e come la paleontologia possa avere un ruolo nell'affrontare questi argomenti sarà discusso nelle sezioni che seguono.

### 1. Plasticità fenotipica e variazione

Lo sviluppo non è un fiume di informazioni genetiche che scorre inesorabilmente a valle verso la creazione della forma biologica, ma è piuttosto un insieme di fiumi, affluenti e gorghi – un processo turbolento e ciclico che implica la regolazione genica e la sintesi proteica.

Mark S. Blumberg, *Freaks of Nature*

Niente nella variazione ha un senso se non alla luce dello sviluppo.

Jukka Jernvall

La variazione ha una componente non genetica e la plasticità fenotipica si riferisce a quella variazione indotta dagli effetti dell'ambiente. Tali effetti possono essere fattori fisici come la temperatura, o fattori biotici come le interazioni con le altre specie, o stimoli quali l'alimentazione. Questo è certamente molto importante, perché la variazione è ciò su cui agisce la selezione naturale. Un tasso di variazione maggiore può significare più evoluzione e più diversificazione<sup>4</sup>.

La plasticità fenotipica negli schemi di crescita associata a fattori ambientali è stata riportata per alcune specie di dinosauri, tra cui il prosauropode *Plateosaurus*. In periodi di abbondanza o clima favorevole gli animali crescevano più velocemente. Tale tipo di plasticità non è caratteristico

<sup>3</sup> Un problema centrale per Schmalhausen (1884-1963) è stato la norma di reazione di Woltereck (1909), il fenomeno secondo il quale uno stesso genotipo è in grado di produrre fenotipi diversi a seconda degli *input* ambientali esterni (Schoch 2009).

<sup>4</sup> Seguo alcuni colleghi nel fare una distinzione tra variazione e variabilità. Le differenze osservate costituiscono la variazione, mentre la variabilità è la tendenza di un sistema a generare differenze (Wagner, Booth e Bagheri 1997).

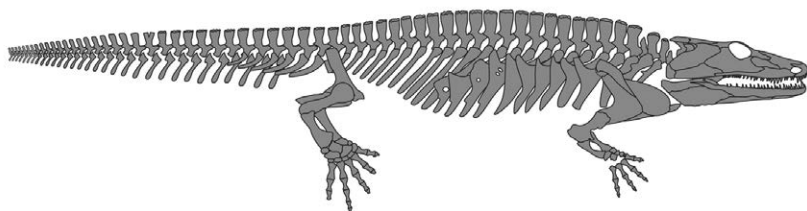


Figura 2.2. Scheletro di *Sclerocephalus haeuseri* dal Bacino di Saar-Nahe, Germania Sud-occidentale, risalente a circa 297 milioni di anni di anni fa. Immagine pubblicata grazie alla cortesia di Rainer Schoch (Stoccarda).

di tutti i prosauropodi. È assente, per esempio, in un suo parente stretto, *Massospondylus*. Questo tipo di indagine può essere intrapresa solo per quelle specie di cui è conosciuta una quantità di fossili necessaria per produrre, con tecniche di paleoistologia, curve di crescita per stimare l'età di singoli esemplari.

La plasticità fenotipica è stata ipotizzata per diversi gruppi di vertebrati terrestri primitivi del Paleozoico sulla base di accurati studi anatomici e paleoecologici di centinaia di esemplari. Rainer Schoch a Stoccarda ha dimostrato con fossili eccezionali di temnospondili che la stessa specie era capace di cambiare la propria strategia ontogenetica a seconda delle condizioni ambientali, cosa conosciuta per molte salamandre attuali. L'animale in questione, *Sclerocephalus*, raggiungeva una taglia massima di 2 metri e somigliava superficialmente a uno strano cocodrillo. Nei laghi grandi e poco profondi, che avevano poca disponibilità di cibo, lo *Sclerocephalus* troncava il suo sviluppo per produrre adulti di piccole dimensioni che si nutrivano di piccole prede. Nei laghi ecologicamente più complessi, con maggiore abbondanza e diversità di prede, *Sclerocephalus* estendeva la sua fase di crescita, diventava più grande, e poteva anche avventurarsi sulla terraferma, anche se i contenuti del suo stomaco dimostrano che era principalmente un predatore acquatico. In un altro lago fossile che conserva squali voraci molto grandi, sono state trovate solo larve, ad indicare che gli adulti vivevano altrove, forse per evitare i predatori. In questi vertebrati del Paleozoico, la connessione tra le condizioni ecologiche e i cambiamenti nell'ontogenesi è stata dedotta quindi sulla base di solide prove.

*Sclerocephalus* aveva apparentemente una strategia di sviluppo plastica, mentre altri antichi vertebrati terrestri, anch'essi conosciuti sulla base di centinaia di esemplari rinvenuti in differenti località, avevano strategie non altrettanto plastiche. La conservazione di questi organismi e la scoperta dei loro fossili si deve a circostanze eccezionali. Le paludi e i laghi sono spesso buoni depositi per i fossili e in qualche caso le condizioni anossiche nel fondo fangoso di queste acque, con un basso riciclo biologico, hanno portato a una fossilizzazione eccellente delle ossa e anche dei tessuti molli delle carcasse di quegli animali. Poiché in questi fossili lo

stato ontogenetico di un individuo non può essere valutato direttamente come oggi si fa con una rana o una salamandra, i paleontologi devono basarsi su accurati confronti anatomici fra numerosi esemplari e, anche se l'attribuzione specifica di individui fossili che rappresentano stati ontogenetici differenti può essere problematica, in genere possiamo identificare questi animali con una certa sicurezza.

I paleontologi sono per tradizione interessati alla variazione, a causa delle necessità legate alla tassonomia. Per definire i limiti specifici fra i fossili, bisogna infatti stabilire l'ampiezza massima della variazione morfologica che caratterizza una specie. Per questo scopo è utile stimare o misurare alcune caratteristiche in quanti più individui possibile e sono fondamentali i confronti con specie viventi appropriate, così come è importante prendere in considerazione la variazione ontogenetica. Altro aspetto importante è conoscere l'albero evolutivo in cui la nuova specie andrebbe inserita, identificando quindi le caratteristiche derivate che la distinguono.

La forma e la taglia delle ossa variano all'interno di una specie e anche all'interno di una popolazione, ma non tutti gli elementi dello scheletro variano nella stessa misura. Un fattore che può influire sull'intensità della variazione è l'origine dello sviluppo di un osso. Alcune ossa sono formate da precursori cartilaginei e, poiché fanno parte della struttura primaria dello scheletro, in molti casi sono fortemente integrate in un modulo scheletrico, costituiscono quindi un gruppo di ossa che evolve più o meno all'unisono. Altre ossa, invece, non hanno precursori cartilaginei e sono quelle che si formano dal tessuto connettivo, come la patella del ginocchio umano, presente anche in molte altre specie di mammiferi. La patella e le altre ossa conosciute come sesamoidi non si articolano saldamente con le altre e sono maggiormente interessate dalla attività dei muscoli e dei tendini presenti attorno all'area in cui si formano. Ci si aspetta, quindi, che i sesamoidi siano più variabili, sia per taglia sia per forma, rispetto alle altre ossa. Queste previsioni sono state verificate e confermate in uno studio sui mammiferi del Pleistocene condotto da Kristina Raymond e Don Prothero, che hanno misurato quasi duemila ossa provenienti da due località fossili: Rancho La Brea a Los Angeles e San Josecito Cave a Nuevo León, in Mexico. Le ossa appartenevano a sei specie di mammiferi: la tigre con i denti a sciabola *Smilodon fatalis*, il leone dell'Era Glaciale *Panthera atrox*, il bisonte *Bison antiquus*, il cavallo *Equus occidentalis*, il cammello *Camelops hesternus*, e i bradipi terrestri *Paramylodonharrani* e *Nothrotheriops shastensis*. Raymond e Prothero hanno confrontato statisticamente la variazione in diverse dimensioni di 989 ossa intra-membranose, tra cui la patella e altri sesamoidi, con quella di 811 ossa encondrali, principalmente astragali, di taglia confrontabile. Per ventuno delle ventisette misure effettuate, è stata rilevata una variabilità significativamente più alta nelle ossa intra-membranose rispetto a quelle encondrali.

## 2. Modularità e integrazione

I concetti di modularità e integrazione sono centrali nel discorso che riguarda l'evoluzione e lo sviluppo. I moduli costituiscono un sottoinsieme di caratteristiche morfologiche che sono più integrate tra di loro rispetto al resto delle caratteristiche dell'organismo. Per esempio, le cuspidi di un molare hanno molto più a che fare le une con le altre che ognuna di loro con la forma del dente canino, o certamente con qualche altro aspetto dell'anatomia dello scheletro. Darwin stesso ha riconosciuto l'integrazione tra le parti e ha enumerato molti esempi di queste correlazioni di crescita nel primo capitolo de *L'Origine delle Specie*.

Tutte le caratteristiche in un organismo sono integrate, ma alcune lo sono più di altre; dunque l'integrazione non è omogenea. Il nostro modo di atomizzare l'anatomia di un organismo è senza dubbio correlato a questo aspetto. Un molare potrebbe essere pensato come una singola struttura senza dividerla in varie parti, quali, per esempio, le cuspidi, il colletto e la radice. A prescindere da questo aspetto soggettivo, è intuitivamente ovvio che i muscoli e le strutture collegate e le ossa nella regione del ginocchio saranno integrati tra di loro più strettamente di quanto ognuno di loro lo sarà con le strutture del collo.

Questa integrazione non è direttamente osservabile e deve essere dedotta da modelli statistici di variazione delle caratteristiche studiate. Lo scopo è quello di delimitare i moduli quantificando l'interazione tra le caratteristiche: i cosiddetti schemi di covariazione. Trattandosi di un settore di ricerca in rapida crescita, i dettagli su come questo venga realizzato sono diversi e dibattuti. Esistono moduli morfologici in diversi contesti: di sviluppo, genetico, funzionale ed evolutivo. I metodi per studiarli variano a seconda dei casi.

Il primo esame quantitativo della modularità su grande scala è stato presentato da Everett Olson e Robert Miller nel loro libro del 1958, *Morphological Integration*, nel quale hanno definito un programma di ricerca e presentato i primi approcci statistici per quantificare le correlazioni tra i tratti morfologici. Olson e Miller hanno dato grande risalto ai fossili facendo, per esempio, riferimento all'evoluzione apparentemente modulare delle cuspidi dentali nella linea del mammifero eocenico *Hyposodus*. Hanno osservato una «progressiva perdita in specie successive» del paraconide, una delle piccole cuspidi nei denti inferiori dei mammiferi, che appare essere indipendente da altri cambiamenti nella forma dei denti. Un lavoro molto più recente, sviluppato nel laboratorio di Jukka Jernvall a Helsinki, ha mostrato che diverse caratteristiche della cuspidi nei molari dei mammiferi sono altamente integrate a causa della connessione del loro sviluppo. Queste osservazioni hanno implicazioni per la ricostruzione degli alberi evolutivi, che viene condotta nel caso dei mammiferi fossili soprattutto sulla base di caratteri dentali che dovrebbero essere invece indipendenti fra loro.



Molti ricercatori hanno in corso programmi di ricerca per studiare la modularità. Tra questi Chris Klingenberg, che si occupa di un'ampia varietà di gruppi di vertebrati e invertebrati, e Gabriel Marroig, che si è specializzato sui mammiferi. Marroig e i suoi colleghi hanno studiato migliaia di crani di alcuni gruppi di mammiferi e hanno eseguito sofisticate analisi che necessitavano di grandi campioni per fornire risultati rilevanti da un punto di vista statistico. Combinando i loro dati con le genealogie conosciute degli individui in esame e gli alberi evolutivi, nel caso di interi gruppi, Marroig è stato capace di esaminare la relazione tra il patrimonio genetico delle popolazioni e la variazione morfologica del cranio. La principale scoperta di questa ricerca è che il fattore più importante che determina l'evolubilità di un gruppo di organismi è la sua gamma di variazione di taglia.

Il modello di integrazione e dei moduli scoperto negli adulti riflette associazioni che si originano durante lo sviluppo e che hanno basi genetiche e sono ereditabili. Ciò significa che studiando gli individui adulti possiamo apprendere indirettamente informazioni sul loro sviluppo. Questo apre ovviamente un settore di ricerca per la paleontologia.

Anche Anjali Goswami ha studiato la modularità nei crani dei mammiferi, ma nelle sue analisi ha incorporato i fossili allo scopo di esaminare il significato della modularità in modelli evolutivi a larga scala. In uno studio ampiamente citato dai colleghi, ha esaminato 105 specie, di cui otto fossili. Ha utilizzato punti di repere (punti di riferimento) corrispondenti a caratteristiche del cranio che sono comparabili (e quindi omologhe) nelle specie analizzate. Alcune di queste caratteristiche possono essere i limiti tra le ossa. Questo insieme di dati tridimensionali viene poi analizzato statisticamente con test che rivelano quali caratteri sono significativamente correlati con gli altri e cambiano all'unisono. Anjali ha identificato sei moduli del cranio: uno facciale anteriore, uno attorno ai molari, uno attorno all'orbita, uno attorno alla parete laterale del cranio, uno per la volta del cranio e uno per la base del cranio. Quasi tutti i fossili esaminati da Anjali si conformano a questo modello standard di moduli, comprese forme dai denti a sciabola con un cranio molto specializzato. La tigre dai denti a sciabola, *Smilodon fatalis*, un *taxon* estinto, mostra un modello di integrazione cranica diverso da tutte le altre specie studiate: lo scheletro facciale e i canini enormi formano due moduli separati invece di un singolo gruppo anteriore, orale-nasale. Perché questa deviazione? Alcuni aspetti del modello di crescita di *Smilodon* sono probabilmente associati a un nuovo modello di modularità. In *Smilodon* c'è una peculiare cronologia nella successione dei denti. Il canino a sciabola deciduo spuntava in giovane età, permettendo così, molto probabilmente, di cacciare in quella fase della vita dell'individuo e influenzando quindi precocemente la correlazione tra le parti del cranio durante la sua formazione. Nelle altre forme fossili provviste di denti a sciabola, la comparsa tardiva del canino deciduo a forma di sciabola, determinava conseguentemente la successiva conservazione del modello ancestrale di integrazione del cranio.

Dati oggettivi mostrano che la stessa modularità evolve, come proporzioni tra le parti che variano durante la crescita (un fenomeno definito allometria). I fossili possono aumentare moltissimo lo spazio morfologico, o morfospazio, che conosciamo sulla base degli organismi viventi, ma possono anche semplicemente confermare i modelli derivati dallo studio delle sole specie viventi.

Dal momento che per necessità i paleontologi dei vertebrati focalizzano la loro attenzione esclusivamente sullo scheletro, molti altri aspetti dell'anatomia e quindi dello sviluppo, che potrebbero comportarsi in maniera diversa, non vengono considerati. A causa della modularità, le regioni anatomiche possono comportarsi in maniera differente e indipendente le une dalle altre. Per esempio, nelle scimmie, incluse le antropomorfe, il gruppo di mammiferi a cui noi apparteniamo, lo scheletro è generalmente simile in tutte le specie, mentre il sistema digerente è estremamente variabile, compresi gli adattamenti per la fermentazione nella regione anteriore oppure posteriore dell'intestino.

### 3. *Sopravvivere qui e ora: moduli persi e sostituiti*

Tutto nella vita è una questione di alternative. La cosa non riguarda l'*optimum* universale, ma il meglio a livello locale. Un buon esempio di questo «principio» è l'auto-amputazione. Tale atto consiste nella recisione da parte di un animale di una o più delle sue appendici, motivata dal fatto che è meglio perdere una coda o un arto, in altre parole un modulo, piuttosto che la vita, soprattutto se è possibile rigenerare successivamente l'appendice stessa. Questo fenomeno avviene in molti gruppi di vertebrati, ad esclusione dei mammiferi. Le salamandre possono rigenerare anche gli arti, mentre le lucertole, più vicine a noi nell'albero della vita, possono rigenerare la coda, ma non sono in grado di ricostituire gli arti.

Le code, come aveva notato già nel 1913 Edwin S. Goodrich, sono un modulo dell'organismo caratterizzato spesso da un grado di variazione più ampio se confrontato con quello di altre parti della regione assiale dei vertebrati. Non tutti gli animali hanno una coda, ma quando questa è presente, può essere molto importante, fra le altre cose, per la locomozione, per l'immagazzinamento di grassi, o per la difesa dai predatori. Produrre una coda costa energia e sicuramente gioca un ruolo nel definire le *conditions d'existence* di cui abbiamo discusso precedentemente. Per quanto riguarda l'autotomia caudale, alcune lucertole e salamandre, afferrate per la coda, perdono una parte di essa e possono quindi fuggire. La coda staccata, che spesso continua a dibattersi, distrae l'attenzione del predatore dalla fuga dell'animale. In una specie di lucertola, lo scinco *Scincella lateralis*, gli individui che hanno perso la coda ritornano nel luogo dove l'hanno persa e, se la trovano, la ingeriscono per recuperare molte delle energie perdute. Le lucertole possono solo parzialmente rigenerare le loro code, poiché la struttura originaria costituita di vertebre è sostituita da una bac-

chetta cartilaginea. La coda rigenerata potrebbe inoltre apparire diversa, più sottile o più spessa, o di colore differente. La comunità medica è molto interessata a questo fenomeno, data l'importanza della rigenerazione dei tessuti per gli esseri umani che hanno subito amputazioni. A differenza delle grandi abilità di rigenerazione degli anfibi, le capacità parziali nelle lucertole sono un modello più interessante, perché presentano da un lato la possibilità di rigenerazione tissutale nella coda, dall'altro l'impossibilità di tale rigenerazione degli arti.

Per comprendere come funziona l'autotomia caudale, è utile capire come si è evoluta. Questa capacità si è evoluta solo una volta o più volte indipendentemente? Quali gruppi la posseggono e cosa hanno in comune? Queste domande restano ancora senza risposta. Per quanto riguarda gli animali estinti, è molto difficile, se non impossibile, stabilire quali specie non erano capaci di rigenerare un'appendice, perché in questo caso una prova negativa non costituisce una prova.

Tuttavia, il registro paleontologico fornisce una prova dell'autotomia caudale, che può essere dedotta nei fossili che conservano un particolare tipo di piano di frattura nelle vertebre della coda. Nelle prime fasi di sviluppo, i segmenti embrionali originari, detti somiti, subiscono una risegmentazione: la metà posteriore si unisce a quella anteriore del segmento successivo e così via. Il piano di frattura si colloca in corrispondenza del limite tra le strutture risultanti dei due precursori embrionali, che si fondono nelle prime fasi dello sviluppo. Considerando che questa caratteristica può essere identificata anche nelle vertebre fossilizzate della coda, essa è stata documentata per una varietà di gruppi, tra cui i captorinidi del Permiano e altri gruppi di rettili basali, forse nei rettili marini detti mesosauri, nel prolacertiforme *Tanystropheus*<sup>5</sup>, nei rinocefali, nelle lucertole e nei coccodrilli marini del Giurassico, e anche in una lucertola della Germania vissuta nell'Eocene medio. Poiché non tutti i rettili caratterizzati dall'autotomia rigenerano la coda e, in ogni caso, nelle code rigenerate le vertebre vengono sostituite da una bacchetta cartilaginea e non da ossa che possono fossilizzare, fino a poco tempo fa potevamo solo immaginare che la rigenerazione avvenisse anche nei *taxa* fossili. Il bavarese Helmut Tischlinger, che per anni si è specializzato nell'utilizzo della luce ultravioletta a onde lunghe per riconoscere le strutture nei fossili, è stato capace di scoprire nuovi aspetti di fossili noti da lungo tempo, come le impressioni dei tessuti molli nell'esemplare di *Archaeopteryx* conservato a Berlino. Con questa tecnica ha recentemente rivelato che in alcuni fossili di lucertola si è conservato un alone che corrisponde all'antica presenza di una coda costituita esclusivamente di tessuti molli. Tischlinger ha quindi scoperto che non solo l'autotomia, ma anche la rigenerazione era già presente in alcuni squamati tardo-giurassici della Germania.

<sup>5</sup> Renesto (2005) ha contestato l'interpretazione di Wild (1974) dell'anatomia caudale del rettile prolacertiforme *Tanystropheus*, sottolineando la mancanza di prove dei piani di frattura nelle vertebre caudali.



## CAPITOLO 3

### ONTOGENESI FOSSILI DEI VERTEBRATI

La maggior parte dei resti fossili dei vertebrati è rappresentata da parti mineralizzate del loro scheletro. Poiché lo scheletro nell'embrione e in altri stadi giovanili è tutt'al più solo parzialmente formato, non ci sorprende che la maggior parte dei fossili appartengano a individui subadulti o adulti. Il fatto che questi ultimi siano anche più grandi rispetto agli altri stadi di vita fa inoltre sì che i loro resti si possano trovare con maggiore facilità. I fossili di embrioni e di individui giovani, tuttavia, esistono. In una recente ricerca sui rettili, il mio collega Massimo Delfino e io abbiamo individuato centinaia di articoli scientifici che documentano tali esemplari ([www.developmental-palaeontology.net](http://www.developmental-palaeontology.net)). Nella maggior parte dei casi si tratta di dinosauri. Alcuni fossili sono interpretati come individui appena schiusi dall'uovo o neonati ma, vista l'incertezza di queste interpretazioni, è preferibile riferirsi ad essi come individui «prossimi alla nascita» o «perinatali».

L'identificazione di un fossile come embrione è incontestabile quando questo viene rinvenuto all'interno di un uovo fossile. Più complicato è il caso delle specie vivipare, vale a dire quelle che non depongono le uova, ma partoriscono piccoli vivi, come fanno gli esseri umani. In questo caso, riconoscere un feto da un ultimo pasto può essere difficile quando ci si occupa di resti risalenti a molti milioni di anni fa. Un feto è un piccolo scheletro dentro uno più grande, e questo piccolo scheletro non mostra segni di danneggiamento associati alla digestione. Sono certamente fondamentali l'anatomia e la taglia dello scheletro più piccolo per determinarne l'appartenenza alla stessa specie di quello più grande, ma non di rado esistono interpretazioni contrastanti.

Anche l'identificazione tassonomica degli embrioni e degli stadi giovanili rappresenta una sfida. In alcuni casi l'associazione con individui adulti è così chiara che gli embrioni possono essere attribuiti con certezza a una determinata specie. In altri casi non è possibile identificarli con precisione, ma ci si deve limitare ad attribuirli a un gruppo sovra-specifico in base alla presenza di qualche particolare caratteristica diagnostica di quel clade. In molti casi gli individui inizialmente attribuiti a specie di-

verse si rivelano essere, con molta probabilità, stadi ontogenetici differenti della stessa specie. Fossili eccezionali di non adulti rappresentano immagini istantanee di stadi effimeri dello sviluppo, e si può apprendere molto sui processi di crescita se si dispone di una serie di essi o se si ha la fortuna di ritrovare un esemplare che rappresenti uno stadio critico della crescita, come quello di poco precedente o immediatamente successivo alla nascita.

### *1. Individui appena schiusi e neonati fossili*

Quando si studiano le fasi della vita di un organismo relative al periodo perinatale è particolarmente importante studiare le strategie alternative di maturazione precoce (precocità) o di immaturità (altricialità). Queste condizioni di sviluppo degli individui appena schiusi o neonati sono legate a molti parametri ecologici e comportamentali. Nel caso dei mammiferi, alcuni neonati sono molto immaturi, privi di peli e con gli occhi chiusi. È questo il caso dei criceti al termine di un periodo di gestazione di circa sedici giorni. Altri piccoli sono invece più maturi e nascono con gli occhi aperti, come i porcellini d'India che vengono partoriti dopo sessanta o settanta giorni di gestazione. Nei porcellini d'India neonati e in altri roditori strettamente imparentati, i denti sono già parzialmente consumati alla nascita, poiché i movimenti della mandibola iniziano già nell'utero. Estremi analoghi di vari stadi di sviluppo al momento della nascita si osservano negli uccelli<sup>1</sup>. Gli uccelli altriciali comprendono pinguini, gabbiani, cicogne, rapaci, pappagalli, colibrì e i passeriformi, tutti fortemente dipendenti dalle cure parentali. Uccelli precoci sono le anatre, i limicoli, i tetraonidi, gli hoatzin e i tacchini. Vari aspetti dell'anatomia possono essere confrontati al momento della nascita, come il grado di differenziazione del cervello o il livello di alcune prestazioni fisiologiche. Quando ci si occupa di fossili, il punto di riferimento è rappresentato dalla differenziazione scheletrica. Tra le lucertole, i gechi appena nati sono molto meno ossificati rispetto alla maggior parte delle altre specie, compresi i tegu e le specie apode.

Grazie a fossili eccezionali che rappresentano stadi perinatali, i paleontologi hanno la possibilità di imparare molto sulla strategia riproduttiva e il comportamento durante la fase di cova. Riguardo a questo aspetto, i dinosauri sono stati studiati molto di più di ogni altro gruppo di verte-

<sup>1</sup> Il tempo di incubazione è molto variabile nelle varie specie di uccelli perché si tratta di una delle caratteristiche legate all'ampio spettro delle condizioni di altricialità e precocità che caratterizza questi animali. La durata dell'incubazione dello struzzo, *Struthio*, è di circa 42 giorni, mentre quella dei polli è 21. Nonostante il kiwi (*Apteryx*) sia un piccolo parente stretto degli uccelli non volatori di grandi dimensioni, questo ha dei tempi di incubazione molto più lunghi che raggiungono gli 80 giorni.

brati. Un esempio è costituito dagli embrioni di uno dei primi dinosauri mai descritti. *Massospondylus*, un dinosauro prosauropode del Giurassico inferiore, fu nominato nel 1854 da Richard Owen, colui che per primo introdusse il termine Dinosauria. Circa 120 anni dopo, uova di questo animale furono rinvenute in Sudafrica e solo nei decenni successivi, in particolare nel 2005, ne furono descritti gli embrioni, i più antichi embrioni di dinosauro mai trovati. *Massospondylus* appartiene a un gruppo strettamente correlato ai sauropodi giganti, come *Diplodocus*, che fece la sua comparsa più tardi. Trattandosi dei più grandi animali che abbiano mai camminato sulla Terra, lo studio del loro schema di crescita è ovviamente molto interessante.

Sono stati ritrovati piccoli scheletri splendidamente conservati di embrioni di *Massospondylus*. Quelli prossimi alla schiusa non avevano denti e questo aspetto suggerisce che non avessero modo di nutrirsi in modo indipendente. Avevano inoltre quattro arti di uguale lunghezza, cosa che indica che fossero inizialmente quadrupedi, mentre si ipotizza che gli adulti fossero bipedi in modo facoltativo. Il cranio e gli occhi erano in proporzione enormi se comparati con quelli degli adulti, come è comune in altri vertebrati molto giovani, nonostante i crani dei giovani fossero più alti e più stretti. Data la mancanza di denti e la presenza di altri segni di «immaturità» anatomica, Robert Reisz e i suoi collaboratori hanno ipotizzato che fossero necessarie cure post-natali, un comportamento già riportato anche per altri dinosauri. Molte sono le informazioni disponibili sul ciclo biologico di *Massospondylus*, grazie ai numerosi scheletri ritrovati che rappresentano i diversi stadi di crescita. Stimando il cambiamento della taglia corporea e le variazioni dell'età assoluta grazie all'utilizzo delle tecniche istologiche, sappiamo che *Massospondylus* cresceva di circa 35 chilogrammi l'anno e continuava a crescere ancora a circa quindici anni di età<sup>2</sup>.

Sono conosciuti embrioni ben conservati nelle uova di molti altri tipi di dinosauri, che documentano una certa diversità delle strategie riproduttive. Tra questi ci sono quelli dei teropodi terizinosauroidi del Cretaceo superiore della Cina. A differenza del prosauropode *Massospondylus*, questi teropodi erano molto precoci, o maturi, alla schiusa, perché avevano un grado di ossificazione molto avanzato della colonna vertebrale, delle coste, della cintura pelvica e degli arti inferiori, in cui tibia e fibula erano già apparentemente co-ossificate.

L'utilizzo della scansione a tomografia computerizzata (TC) ha notevolmente facilitato lo studio delle uova contenenti embrioni. Questa tecnica ci permette di osservare l'interno dell'uovo senza romperlo, uno sguardo senza interferenze. Il suo utilizzo in paleontologia è ormai piuttosto comune e sia io che i miei studenti utilizziamo la TC per diversi tipi

<sup>2</sup> Il ciclo vitale di *Massospondylus* è ben conosciuto grazie a numerosi scheletri che rappresentano differenti stadi di crescita. (Chinsamy-Turan 2005).

di progetti. Il fossile viene posizionato con molta attenzione su una piattaforma, una sorta di ciambella gigante con uno stretto letto centrale, che scivola nello scanner. Generalmente sono gli uomini ad essere sottoposti alla TC, ma i fossili sono soggetti più facili: non si muovono, non soffrono di claustrofobia, e non hanno bisogno di trattenere il respiro mentre vengono scansionati.

Un ottimo esempio di studio basato sulla TC riguarda i fossili provenienti dall'isola del Madagascar di un uccello recentemente estinto. *Aepyornis*, l'uccello elefante, era uno straordinario animale che raggiungeva un'altezza di circa 4 metri e una massa corporea di circa 400 chilogrammi. Con un volume che superava i 7 litri, le sue uova risultano essere le più grandi di tutti gli uccelli fossili o viventi, persino più grandi delle uova sinora ritrovate di sauropodi e teropodi. Resti di questi animali, tra cui anche i gusci d'uovo, provengono da depositi che risalgono a sole poche migliaia di anni fa. Così recenti che gli uccelli elefante potrebbero aver convissuto con gli europei che occuparono il Madagascar negli ultimi secoli.

Negli adulti di *Aepyornis* le ossa del cranio sono fuse. Negli embrioni agli stadi che generalmente si rinvenivano come fossili, le singole ossa, così come la forma e l'estensione dei loro contatti, possono essere riconosciute più facilmente. Questo è un aspetto importante quando si confrontano crani di gruppi differenti per seguire la loro evoluzione morfologica. Una caratteristica singolare dell'embrione dell'uccello elefante è la robustezza delle sue ossa: i piccoli degli struzzi e dei nandù appena schiusi sono gracili a confronto.

In uno studio sull'uccello elefante, i miei colleghi sono stati in grado di ricomporre un insieme confuso di ossa in una ricostruzione affidabile del cranio embrionale e con essa risolvere alcuni problemi relativi all'identità degli elementi del cranio adulto. Hanno verificato il grado di differenziazione dello scheletro in uno stadio avanzato dell'embrione: in che misura erano mineralizzati gli elementi ossei? Esistevano già le proporzioni della taglia e le relazioni spaziali propri degli elementi ossei dell'adulto?

## 2. Viviparità nei vertebrati fossili

Nei vertebrati si è evoluta, numerose volte in parallelo, una grande varietà di strategie riproduttive. Un esempio è costituito dalla placentazione, condizione in cui un organo mette in connessione il corpo materno con l'embrione che si sta sviluppando e favorisce l'assorbimento degli elementi nutritivi, lo scambio gassoso e l'eliminazione dei prodotti di rifiuto. Le placentate non sono esclusive dei mammiferi, ma sono al contrario molto diffuse anche tra i principali gruppi di vertebrati, eccetto gli uccelli, le tartarughe e i coccodrilli.

L'evoluzione indipendente di una caratteristica apparentemente eccezionale quale la placentazione si riscontra anche per la viviparità, ossia la



strategia per cui l'embrione si sviluppa all'interno del corpo della femmina, ma non dentro un uovo, come accade invece nella ovoviviparità. In quest'ultima, l'uovo che contiene l'embrione è trattenuto nel corpo materno dove si schiude prima di essere espulso. Questo garantisce, fra le altre cose, protezione all'embrione durante tutto il suo sviluppo, consentendo di massimizzare il successo riproduttivo del genitore. La viviparità si è evoluta diverse volte in maniera indipendente nella maggior parte dei gruppi di vertebrati (solamente nelle lucertole e nei serpenti, circa ottanta volte)<sup>3</sup>. Di certo noi e altri mammiferi placentati siamo vivipari, come tutti i marsupiali, il gruppo che comprende gli opossum, i canguri, i koala e i loro parenti. Al contrario, l'ornitorinco e l'echidna, specie viventi che appartengono a una radiazione di mammiferi a noi lontanamente legati e un tempo molto più rappresentati di adesso, depongono le uova.

Un prerequisito per l'evoluzione della viviparità è la presenza di un meccanismo che permetta il verificarsi della fecondazione all'interno del corpo, dove l'embrione alla fine si svilupperà. È stato dimostrato che i maschi di alcuni pesci placodermi, i più antichi pesci provvisti di mascelle, che vissero nel Paleozoico, avevano appendici simili a un gancio, che ricordano gli pterigopodi degli squali attuali. Questo suggerisce che essi praticavano la fecondazione interna. Vista la premessa fatta, non è molto sorprendente, ma è certamente gratificante, che la più antica testimonianza della viviparità, datata nel tardo Devoniano, circa 380 milioni di anni fa, sia stata riportata per una femmina di placoderma, che conserva un feto di dimensioni pari a un terzo della sua taglia corporea di adulto. Il fossile chiave era molto ben conservato e grazie alla tomografia computerizzata ad alta risoluzione è stato possibile visualizzare una struttura che può essere interpretata come un cordone ombelicale provvisto di vasi sanguigni. Questi e altri straordinari fossili provengono dalla *Gogo Formation*, in Australia occidentale<sup>4</sup>.

Alcuni dei fossili più belli che documentano con chiarezza la viviparità appartengono a un gruppo di rettili marini, tutti altamente specializzati

<sup>3</sup> È poco probabile che alcuni dettagli della plasticità riproduttiva dei vertebrati estinti siano descritti e dimostrati su basi solide. Un esempio è costituito dai rettili, i cui cladi attuali hanno modalità riproduttive singolari di cui è difficile trovare prove nel registro paleontologico. È possibile citare il caso del lacertide vivente *Zootoca vivipara* che ha una strategia riproduttiva bimodale; anche se è generalmente vivipara, si è scoperto che alcune popolazioni alla periferia meridionale del suo areale sono ovipare (si veda, per esempio, Surget-Groba et al. 2006). Questo indica che la viviparità e l'oviparità sono tratti biologici che, in alcuni cladi e anche in una singola specie, potrebbero essere correlati all'evoluzione delle condizioni ecologiche locali.

<sup>4</sup> Il pesce placoderma con appendici simili a pterigopodi è *Incisoscutum ritchiei* (Ahlberg et al. 2009). La testimonianza più antica di viviparità è stata riportata da Long et al. (2008) in una femmina del placoderma *Materpiscis attenboroughi*. Una panoramica generale sull'importanza e della diversità della straordinaria *Gogo Formation* dell'Australia occidentale è presentata da Long e Trinajstić (2010).

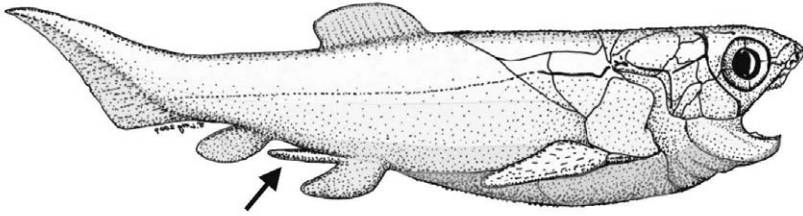


Figura 3.1. Una ricostruzione del pesce placoderma *Incisoscutum ritchiei*, con appendici simili agli pterigopodi degli squali attuali (Ahlberg et al. 2009). Pubblicato grazie alla cortesia di John A. Long (Los Angeles).

per il nuoto, che ha popolato i mari nell'era Mesozoica. L'evoluzione della viviparità in questi rettili acquatici è stata ricollegata alla perdita della capacità di deporre le uova sulla terraferma, realizzatasi parallelamente a grandi cambiamenti morfologici di adattamento secondario alla vita in ambiente acquatico. Una condizione simile a quella che si può osservare oggi nelle balene e nei trichechi, i cui antenati erano però già vivipari.

Tra tutti i gruppi di rettili marini del Mesozoico, gli ittiosauri erano i più altamente specializzati e somigliavano superficialmente ai delfini. Anche i mosasauri, probabili parenti dei serpenti, erano rettili marini<sup>5</sup>. Questi gruppi si estinsero nel Cretaceo, alla fine del quale, circa 65 milioni di anni fa, si estinsero anche tutti i dinosauri, ad eccezione degli uccelli.

Negli ittiosauri e nei mosasauri si è affermata sicuramente la viviparità, testimoniata da numerosi rinvenimenti di resti fetali nella cavità addominale delle madri. L'orientamento degli embrioni negli ittiosauri e nei mosasauri mostra che questi nascevano di coda e che la testa emergeva per ultima, come succede negli mammiferi attuali completamente acquatici, quali le balene e i lamantini. Embrioni di ittiosauri sono documentati per specie che sono vissute in tutti i periodi del Mesozoico: Triassico, Giurassico e Cretaceo.

Un gruppo diverso di rettili estinti, comprendente forme fondamentalmente acquatiche, è costituito dai sauroterigi, e in particolare dai plesiosauri, organismi dal lungo collo e di grandi dimensioni. L'evidenza della viviparità in questo gruppo è soprattutto indiretta e si basa sulla loro morfologia scheletrica<sup>6</sup>. In particolare, vale la pena di considerare la forma

<sup>5</sup> Lee (2009) ha condotto un'analisi dettagliata di dati morfologici e molecolari per analizzare le affinità dei serpenti con altri squamati, scoprendo che i mosasauri erano effettivamente più strettamente imparentati con i serpenti che a qualsiasi gruppo di lucertole.

<sup>6</sup> Le caratteristiche scheletriche possono essere indicative delle differenti strate-

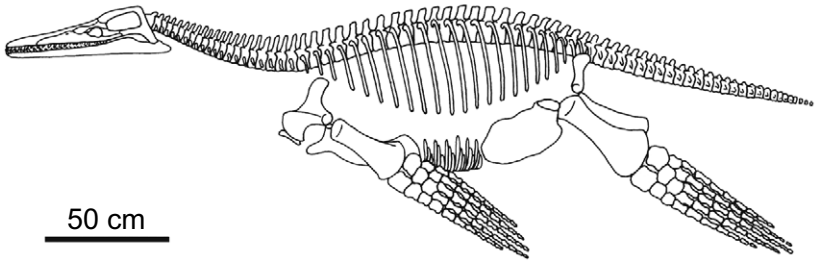


Figura 3.2. Il plesiosauro pliosauride *Peloneustes philarchus* del Giurassico superiore dell'Inghilterra, che mostra una connessione lassa tra le ossa del cinto pelvico e la colonna vertebrale. Modificato da Andrews (1913) e Sander (1994).

della cintura pelvica, perché fornisce una prova della larghezza del canale del parto. Nei sauroterigi, come negli ittiosauri e nei mosasauri, non c'è una connessione solida tra le ossa dell'anca e la colonna vertebrale. Questa morfologia è con molta probabilità legata all'adattamento al nuoto, perché permette arresti improvvisi o virate molto nette. Si ipotizza che questo tipo di articolazione lassa permettesse a questi animali di massimizzare anche le dimensioni del canale del parto.

I requisiti fisiologici per produrre un uovo interno piuttosto che esterno all'utero sono certamente molto diversi. La differenza principale consiste nelle modalità di assunzione dell'ossigeno necessario alla crescita, che deve avvenire o all'interno di un liquido o all'esterno, in ambiente subaereo. Potrebbe perciò sembrare che l'evoluzione della viviparità sia un passo evolutivo difficile o poco probabile, eppure questa strategia riproduttiva si è evoluta molte volte indipendentemente e sono noti anche casi di reversione evolutiva. Una filogenesi molecolare dei serpenti appartenenti al gruppo dei boidi suggerisce che l'evoluzione dalla viviparità all'oviparità deve essersi verificata in *Eryx jayakari*, il boa delle sabbie arabe. Una prova ulteriore che in queste specie la strategia di deporre uova sia stata persa e poi riacquisita secondariamente è fornita anche dall'assenza del dente dell'uovo, struttura utilizzata invece dagli altri serpenti ovipari per sgusciare da esso. Non si conoscono ancora prove paleontologiche di questo cambiamento.

Nonostante le testimonianze dell'evoluzione ripetuta della viviparità nei fossili, la maggior parte dei pochi gruppi di rettili marini attuali è ovipara. I rettili marini o semimarini attuali sono l'iguana marina delle Galapagos, le tartarughe marine, le sessantadue specie di serpenti marini e i

gie riproduttive. Per esempio, si sostiene che lo stretto canale pelvico e la sinfisi pubica fusa dei Multituberculata, un grande clade di mammiferi estinti, suggeriscano che questi partorivano figli altriciali invece di deporre le uova.

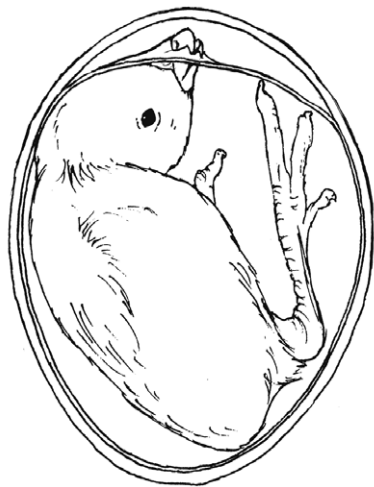


Figura 3.3. Embrione di uccello in procinto di schiudere dal suo uovo ritratto mentre respira. Disegno di Claudia Joehl.

pinguini (gli uccelli sono rettili!). Le iguane delle Galapagos sono lucertole straordinarie che brucano alghe sul fondo dell'acqua fredda del mare, ma per il resto sono in gran parte terrestri e ovipare. Molti di noi hanno visto documentari sulle femmine delle tartarughe marine che usano le loro pinne per salire e scendere dalla spiaggia al fine di deporre le uova e ricoprirle di sabbia. Al contrario, la maggior parte dei serpenti marini è vivipara.

Nessuna prova di viviparità è mai stata trovata per i dinosauri e sembra poco probabile che si sia verificata, nonostante tale sistema riproduttivo non possa essere del tutto escluso per questo gruppo. Né i dinosauri viventi (ossia gli uccelli), né l'attuale gruppo più strettamente imparentato con i dinosauri (ossia i coccodrilli) hanno alcun rappresentante viviparo, nemmeno nei loro rispettivi registri paleontologici. Questo aspetto fornisce un puzzle di prim'ordine per i biologi evuzionisti, ma sembra legato al ruolo che il guscio dell'uovo ha nel fornire importanti minerali all'embrione durante lo sviluppo.

La misteriosa assenza di viviparità tra le circa 9'300 specie di uccelli viventi e tra tutte quelle fossili finora conosciute, non può essere spiegata con l'insufficienza di tempo geologico in cui questa avrebbe potuto evolversi, perché la lunga storia evolutiva degli uccelli risale al Giurassico, quando vissero l'*Archaeopteryx* e altri dinosauri teropodi specializzati. Le spiegazioni di questa assenza di viviparità chiamano in causa fattori morfologici e fisiologici apparentemente incompatibili con essa. Per esempio, gli uccelli hanno polmoni altamente specializzati, con capillari piccoli che hanno bisogno di molto tempo prima di essere riempiti d'aria dopo che sono stati occupati dal liquido amniotico dell'uovo durante lo sviluppo. Per questo motivo la maggior parte delle uova degli uccelli ha una camera

d'aria in cui l'embrione all'ultimo stadio infila il proprio becco per iniziare a riempire d'aria i polmoni. In una strategia vivipara, un uccello appena schiuso avrebbe un improvviso bisogno di aria nei polmoni: una sfida fisiologica apparentemente inadatta alla sua anatomia.

La conservazione generalizzata dell'oviparità negli uccelli deve riflettere fondamentali caratteristiche aviane che hanno regolarmente impedito ciò che è successo numerose volte in molti altri gruppi. Tali fattori ipotetici comprendono il volo, un uovo con un guscio duro e isolante che impedisce la perdita d'acqua, la modalità di determinazione del sesso, gli ostacoli immunologici e un modo particolare di sviluppo dei polmoni. Esistono pro e contro per ognuno di questi fattori<sup>7</sup>. Assolutamente ragionevole sembra essere il fattore del volo. Quale madre vorrebbe trasportare i piccoli in volo? Tuttavia, nessuno dei molti e diversi gruppi di uccelli che hanno perso la capacità di volare ha mai evoluto la viviparità, e i pipistrelli gravidi sono in grado di volare.

Forse nessuna singola caratteristica aviana da sola è incompatibile con la viviparità, o con la condizione precedente alla sua evoluzione, quella della ritenzione dell'uovo. È forse un insieme di caratteristiche che genera tale incompatibilità. Tra queste ci devono essere l'endotermia, l'incubazione e le cure parentali, l'escrezione di acido urico come componente principale delle scorie azotate, pulcini prevalentemente altriciali e gusci d'uovo calcarei. I biologi hanno modellizzato matematicamente i costi della ritenzione dell'uovo, che comprendono una riduzione della frequenza riproduttiva, l'incremento della mortalità della madre e il ridotto investimento paterno, concludendo che per gran parte degli uccelli questi superino i potenziali benefici. Forse alcuni di questi fattori spiegano anche la mancanza di viviparità nei dinosauri, nelle tartarughe e nei cocodrilli<sup>8</sup>.

Sappiamo che anche gli antenati estinti degli uccelli deponevano uova. Rari fossili documentano non solo la presenza di uova, ma forniscono anche indizi della attività di cova ad esse associata.

<sup>7</sup> La discussione sui vincoli o limiti per la viviparità negli uccelli mi ricorda quella sull'«estinzione» dei dinosauri. Sono state proposte molte ipotesi. Un grande asteroide che ha colpito la Terra in quella che oggi è la Penisola dello Yucatán deve essere stata una delle cause (Schulte et al. 2010), insieme con un alto grado di attività vulcanica, che ha prodotto i drammatici cambiamenti climatici responsabili della catena di eventi di estinzione verificatisi per un lungo periodo di tempo.

<sup>8</sup> La mancanza generale di viviparità è valida anche per cocodrilli e tartarughe, ma alcune spiegazioni suggerite per gli uccelli non si applicano per questi altri due gruppi. Blackburn e Evans (1986) hanno presentato un'analisi dei potenziali motivi della mancanza di viviparità negli uccelli, e tutti indicano fattori fisiologici o biomeccanici fondamentali che in qualche modo vincolano o limitano l'evoluzione potenziale di una nuova strategia riproduttiva.



Figura 3.4. Uno scheletro post-craniale, parziale, ma articolato, di un dinosauro oviraptoride del tardo Cretaceo della Mongolia, conservatosi sopra un nido. Modificato da Clark, Norell e Chiappe (1999). Immagine gentilmente concessa dall'*American Museum of Natural History*.

### 3. Uova, cure parentali e comportamento di cova

Lo studio delle uova fossili ha rivelato strategie diverse nella costruzione di un guscio capace di garantire sicurezza, mantenere i liquidi e consentire lo scambio di gas con l'esterno<sup>9</sup>. Morfologie diverse caratterizzano i diversi gruppi e sulla base dell'istologia del guscio stesso è stato sviluppato

<sup>9</sup> I primi articoli che trattano dei gusci di uovo di dinosauro sono stati pubblicati intorno alla metà del diciannovesimo secolo. Da allora, grazie a numerose scoperte, è stata prodotta una grande quantità di dati sulla diversità dei gusci delle uova e sulla loro ultrastruttura (Carpenter 1999).

un sistema nomenclaturale di classificazione, o paratassonomia. La presenza dell'embrione nelle uova fossili ha aperto la via per un abbinamento almeno parziale tra la paratassonomia delle uova e la tassonomia sulla base di caratteristiche scheletriche.

L'attribuzione delle uova a una particolare specie può essere effettuata anche tramite l'associazione di uno scheletro adulto con le uova, aspetto che potrebbe fornire prova di un comportamento di cova oppure di un evento di predazione. L'esempio classico di confusione tra i due è quello dell'*Oviraptor*, un dinosauro del Cretaceo della Mongolia. I fossili furono originariamente rinvenuti durante le famose spedizioni nel Deserto del Gobi, condotte dall'*American Museum of Natural History* di New York, negli anni '20 del ventesimo secolo. Un resoconto di queste spedizioni è fornito in *Into the Jungle* di Sean Carroll e in *Dinosaurs of the Flaming Cliffs* di Mike Novacek. Nel 1923, lo scheletro di un dinosauro senza denti fu rinvenuto sulla sommità di un gruppo di uova rotte. Successivamente, Henry Fairfield Osborn, al tempo presidente del Museo di New York, conìò un nome evocativo per il nuovo animale, *Oviraptor philoceratops*: *ovi* significa «uovo», *raptor* «ladro» e *philoceratops* «predilezione per i ceratopsidi». Il fatto che il cranio fosse posto direttamente sul nido fu interpretato come una testimonianza di colpevolezza. Il suo possessore, ostacolato da una tempesta di sabbia, sarebbe diventato un fossile nell'atto stesso di rubare un uovo dal nido. Grazie a nuovi studi effettuati negli ultimi due decenni da Mark Norrell e colleghi dello stesso istituto, ora sappiamo che le associazioni degli scheletri adulti di *Oviraptor* con gruppi di uova non si spiegano con un comportamento di predazione ma, al contrario, con pratiche di deposizione o cure parentali.

Un tipo di cura parentale è la cova delle uova, in cui il genitore porta il suo corpo a stretto contatto con le uova per prolungati periodi di tempo, aumentandone la temperatura. Il tipico esempio è l'immagine familiare di un uccello genitore che siede sulle uova: il corpo sopra al nido, le zampe posteriori piegate verso il basso, l'addome ampiamente in contatto con le uova e le ali piegate all'indietro lungo i lati del corpo. Si ha una chiara prova che alcuni dinosauri covavano le uova come fanno ora gli uccelli. Quando il genitore restava al nido o con le uova, molto probabilmente lo difendeva attivamente contro conspecifici o predatori. Oltre a molte altre specie di dinosauri che ora sappiamo aver sviluppato cure parentali, anche l'*Oviraptor* si prendeva cura delle sue uova.

Tra i rettili attuali, la cova delle uova in un nido è nota solo nei serpenti boidi ed è diffusa nei pitoni. La maggior parte dei serpenti, quando si trova attorno a un nido, è in cerca di cibo. Un esempio proviene dal Cretaceo dell'India occidentale, dove i resti di uno scheletro quasi completo del serpente *Sanajeh indicus* sono stati rinvenuti nel nido di un dinosauro sauro-pode avvolti attorno a un uovo schiuso da poco. Il rinvenimento di altri individui associati a covate di uova nello stesso sito paleontologico supporta la scoperta che questi serpenti si alimentassero di piccoli dinosauri. Tali fossili si formano in circostanze davvero speciali. Evidentemente, in

questa occasione l'azione di deposizione e seppellimento del sedimento a grana fine è stata inusualmente rapida, probabilmente a causa di una tempesta.

Esistono altri tipi di cova oltre a quello delle uova in un nido. Tra i vertebrati, i pesci e le rane forniscono molti esempi differenti. La cova nei pesci e negli anfibi riguarda casi in cui gli embrioni sono conservati da qualche parte sul corpo o al suo interno, ma non negli ovidotti. C'è una grande diversità per quanto riguarda le zone in cui si verifica la cova: nello stomaco, nelle sacche dorsali posizionate sulla schiena, nelle sacche vocali, nelle sacche inguinali, o in bocca<sup>10</sup>.

Il temnospondilo *Trimerorhachis*, comune nelle rocce del Permiano del Texas, fornisce molto probabilmente un esempio di uno speciale tipo di cova per un vertebrato terrestre fossile. Resti di individui molto piccoli furono rinvenuti nella zona delle sacche della faringe di un adulto, suggerendo che l'animale stava covando quando morì e si conservò come fossile. Un'interpretazione alternativa è il comportamento cannibalistico nei confronti dei propri piccoli. Sembra però più probabile che questo predatore con denti aguzzi e forti mascelle si nutrisse di pesci e di altri vertebrati, e non di giovani della propria specie attraverso le branchie<sup>11</sup>.

#### 4. Gli embrioni fossili dei mammiferi

Nel registro paleontologico, gli embrioni dei mammiferi non sono famosi quanto quelli dei dinosauri e di altri rettili. Gli embrioni fossilizzati dei mammiferi sono molto rari e la loro identificazione è oggetto di controversie, oppure costituiscono solo una curiosità, a causa della loro scarsa conservazione. Gli embrioni sono rari anche in località conosciute per la conservazione straordinaria di mammiferi adulti. La maggior parte dei mammiferi adotta una strategia riproduttiva che li porta a partorire giovani altriciali, immaturi, e questo rende improbabile il ritrovamento degli embrioni. Più comuni sono i fossili dei feti dei mammiferi di specie che hanno adottato la strategia di produrre giovani precoci: gestazione più lunga, numero ridotto di figli e maggiore massa corporea dell'adulto. Probabilmente non conosceremo mai la lunghezza della gestazione di una specie estinta, ma in molti casi possiamo conoscerne il numero di figli. Per esempio, gli embrioni di cavallo di una località tedesca dell'Eocene

<sup>10</sup> Per un riassunto sulle strategie riproduttive di anfibi e rettili, si veda Zug, Vitt e Caldwell (2001). Per una recente rassegna sulle strategie riproduttive dei pesci si veda Cole (2010).

<sup>11</sup> Olson (1979) ha discusso le prove a favore dell'ipotesi che *Trimerorhachis* molto probabilmente covasse le uova in bocca. Witzmann (2009) ha descritto un esemplare del temnospondilo *Apateon gracilis* del Permiano inferiore della Sassonia, che aveva un individuo conspecifico quasi completo nel suo tratto digestivo; si tratta probabilmente di un caso di cannibalismo.



suggeriscono che le madri avessero un solo feto: i cavalli primitivi avevano già evoluto la strategia di produrre pochi figli, probabilmente oggetto di intense cure parentali. Questa è la tipica strategia degli ungulati gregari e si adatta alle ipotesi, basate sulla frequenza dei loro fossili in alcune località, che i cavalli dell'Eocene vivessero in branco. In un caso, una struttura di tessuto molle, originariamente non mineralizzata, che circonda il feto, è stata interpretata con certezza come una placenta<sup>12</sup>.

Un numero ridotto di figli è stato documentato anche in altri fossili eccezionali di mammiferi. Lo scheletro di un oreodonte dell'Oligocene del Sud Dakota, *Merycoidodon culbertsoni*, parente estinto degli ungulati artiodattili (cetartiodattili), mostra nella sua regione pelvica due crani, fragili ma abbastanza completi, di quelli che furono descritti come 'gemelli' nell'utero.

I fossili più recenti di embrioni di mammifero sono quelli di alcuni bradipi terrestri giganti, ora estinti, del Pleistocene del Sud America e quelli dei mammut della Siberia. Le loro ossa non completamente formate rivelano dettagli anatomici che ne risolvono l'identificazione, poichè nell'adulto le stesse ossa sono molto modificate se confrontate con quelle di altre specie. In alcuni casi, i crani degli adulti, a causa della fusione dei singoli elementi o dei cambiamenti nelle proporzioni, presentano parti inaspettate se confrontati con altri membri della stessa famiglia, o sono privi di un elemento previsto nell'anatomia generale. Per esempio, a prima vista, il cranio di un essere umano adulto manca di un osso premaxillare, sebbene, come scoperto nel diciannovesimo secolo da Goethe, sia l'obliterazione di una sutura a spiegare l'apparente mancanza di un osso che è in realtà presente nel nostro cranio.

### 5. Embrione o ultimo pasto?

Un raro scorcio sull'evoluzione del ciclo biologico di un mammifero molto particolare è stato offerto dalla scoperta di una balena del Pakistan di 47,5 milioni di anni, *Maiacetus inuus*, ritrovata con un individuo più piccolo all'interno della sua cavità corporea. Gli autori dello studio hanno interpretato questo ritrovamento come quello di una femmina gravida prossima al parto, con il piccolo conservatosi nella posizione che in vita avrebbe assunto nell'utero materno. La posizione cefalica del presunto feto sarebbe quindi simile a quella dei mammiferi terrestri, indicando che questi animali, diversamente dalle balene attuali, partorivano a terra. L'insieme di denti ben sviluppati nel feto è stato interpretato come un segno di precocità, o relativa maturità al momento della nascita, suggerendo che

<sup>12</sup> Franzen (2006) ha segnalato un individuo gravido del «cavallo primitivo» *Propalaeotherium voighti* dell'Eocene medio di Eckfeld, in Germania, che ha conservato strutture di tessuti molli interpretati come resti di placenta.

i neonati di *Maiacetus* fossero probabilmente attivi immediatamente dopo la nascita. Come altri cetacei *stem*, *Maiacetus* aveva quattro arti a forma di pinna modificati per il nuoto, ma che allo stesso tempo permettevano, probabilmente, di sostenere il peso dell'animale a terra.

Tuttavia, alcuni colleghi con ampia esperienza nel campo dell'anatomia dei cetacei, hanno contestato l'ipotesi che si trattasse di un feto di *Maiacetus*. Rispetto alla serie di vertebre dell'individuo più vecchio, la posizione dell'individuo più piccolo è troppo vicina alla testa delle presunta madre, a livello dello stomaco. Anche l'assenza delle vertebre della sua coda è più coerente con una spiegazione alternativa: l'individuo piccolo sarebbe in realtà una preda di quello più grande. Qualunque sia l'esito di questa discussione, questo esempio mostra come sia importante esaminare il destino delle carcasse degli animali morti, ovvero come queste si decompongano e inizino il processo di fossilizzazione. Il campo che si dedica a questo tipo di studio, la tafonomia, sta assumendo un ruolo di spicco negli studi degli embrioni fossili e di altri importanti reperti fossilizzati che conservano i tessuti molli.

## 6. *Embrioni in decomposizione e fossilizzati*

Grazie agli studi tafonomici ora sappiamo come interpretare al meglio i dettagli anatomici di fossili cruciali. Esaminando le modalità di decomposizione *post-mortem*, sappiamo che le componenti anatomiche caratterizzate da proprietà chimiche differenti vengono perse a diversi stadi di disfacimento. Possono anche verificarsi dei cambiamenti topografici delle strutture anatomiche, rendendo più impegnativa l'interpretazione di fossili apparentemente completi.

Un settore importante riguarda il tasso e la sequenza di decomposizione di singoli elementi morfologici in alcune specie di vertebrati basali. Un esempio è fornito dal lavoro di Robert Sansom, Mark Purnell e loro colleghi a Leicester. Il loro obiettivo era quello di interpretare l'anatomia di antichi fossili di cordati, esaminando cosa accadesse dopo la morte a specie analoghe ancora attuali. Nonostante questo lavoro non riguardi gli embrioni o le caratteristiche ontogenetiche, viene qui menzionato perché semplifica l'approccio tafonomico e si occupa anche di indagare le caratteristiche dei primi rappresentanti estinti di un gruppo, cosa importante per comprendere l'origine dei sistemi di sviluppo che generano tali caratteristiche. Nel processo di decomposizione, le strutture dei tessuti molli tendono a decomporsi, ma non tutti gli elementi scompaiono con la stessa velocità. Sansom e colleghi hanno studiato la decomposizione negli anfossi morti di recente, *Branchiostoma lanceolatum*, e nelle lamprede, *Lamprolaima fluviatilis*. Particolare attenzione venne data agli occhi, alla coda e al precursore della spina dorsale, detto notocorda. I corpi vennero lasciati a decomporsi in scatole di plastica trasparenti riempite di acqua salata e incubate a 25° C, per un periodo di tempo che raggiunse i duecento giorni.

I ricercatori registrarono il processo di decomposizione per ogni caratteristica anatomica, segnando i cambiamenti secondo un semplice sistema di classificazione. Il risultato fu che le caratteristiche più resistenti alla decomposizione risultarono essere quelle condivise da tutti i vertebrati, come la notocorda. Le caratteristiche evolutesi più recentemente, invece, si decomponavano prima. Questo è decisamente spiacevole, perché sono queste ultime caratteristiche che distinguono animali strettamente correlati all'interno di un gruppo e forniscono quindi molte informazioni per quanto riguarda la ricostruzione dell'albero evolutivo.

Lo studio ha mostrato che con attenti studi anatomici e chimici è possibile comprendere se un fossile rappresenti un cordato primitivo o un vertebrato decomposto. Alcuni dei fossili del Cambriano, che questo studio tafonomico cercava di interpretare, possono essere stati più strettamente imparentati con i vertebrati di quanto si pensasse in precedenza, ma probabilmente non saremo mai in grado di saperlo, date le bizzarrie delle distorsioni tafonomiche. I sedimenti del pianeta sono ricchi di fossili da scoprire ed estremamente numerosi sono i fossili contenuti in centinaia di armadi nei musei. Tutti questi fossili non presentano però la sfida interpretativa che queste forme del Cambriano invece offrono.

Un altro esempio di studi tafonomici, questa volta più attinenti alla materia di questo libro, riguarda il processo di decomposizione e la tafonomia di minuscoli embrioni. Questi studi sono stati avviati grazie alle scoperte, fatte negli ultimi due decenni, di embrioni di animali pluricellulari del Cambriano della Cina. Si tratta di fossili simili ai moderni embrioni degli animali marini nella disposizione delle cellule e nella forma, ma minuscoli e difficili da studiare. Anche la loro natura organica può essere contestata e in effetti in alcuni casi è stata seriamente messa in discussione.

Gli studi che hanno fornito maggiori informazioni per quanto riguarda gli stadi di sviluppo degli embrioni del Cambriano, dallo zigote alla fase precedente la schiusa, hanno riguardato l'utilizzo delle tecniche di acquisizione di immagini al sincrotrone, una svolta tecnologica che permette di esaminare fossili minuscoli a livello cellulare<sup>13</sup>. Le rocce vengono trattate chimicamente per sciogliere il carbonato di calcio che circonda i fossili composti da fosfato di calcio. Un compito laborioso, se si pensa che ognuno di questi fossili misura meno di mezzo millimetro di lunghezza. Considerando queste limitazioni e visto che poco è stato fatto per cercare tali piccoli fossili cellulari, la conoscenza tassonomica e filogenetica degli embrioni fossili è molto limitata. Infatti in molti casi non è chiara l'identificazione di animali rappresentati a diversi stadi ontogenetici. Alcuni studi molto dettagliati hanno rivelato le modalità di segmentazione

<sup>13</sup> Un sincrotrone «è un dispositivo per impartire velocità molto alte a particelle dotate di carica per mezzo di una combinazione di un campo elettrico ad alta frequenza e di un campo magnetico a bassa frequenza» (*Merriam Webster's Collegiate Dictionary*, X ed.).

cellulare, vale a dire lo schema in cui le cellule si dividono per creare delle aggregazioni nelle prime fasi dello sviluppo. Tuttavia, non è facile capire se alcune caratteristiche hanno un'origine biologica o geologica. Studi tafonomici hanno fornito prove di quali stadi embrionali si possano conservare, e per quanto tempo e in quali condizioni questi organismi, per la maggior parte cambriani, abbiano vissuto. Studi pionieristici sono stati quelli di Elisabeth Raff e colleghi, che hanno condotto esperimenti con embrioni e larve di ricci di mare, uno dei gruppi di organismi preferiti dai biologi dello sviluppo perché molte sono le informazioni disponibili circa le prime fasi della loro ontogenesi. Raff e colleghi scoprirono che la conservazione degli embrioni non era in gran parte influenzata dalla taglia e che in diverse circostanze era possibile avvenisse la mineralizzazione di strutture minute, che potevano quindi essere studiate. Alcune condizioni chimiche erano più inclini a determinare la conservazione di una precisa anatomia cellulare rispetto ad altre. Alcuni stadi avevano un potenziale di conservazione minimo. Simili esperimenti vengono condotti attualmente su specie differenti, ma ancora molto resta da fare prima di arrivare alla redazione di un protocollo preciso e comune per comprendere come minuscole e complesse strutture organiche del passato remoto si possano essere sviluppate. Un metodo di analisi generale può essere improponibile se si considera, oltre alle stranezze della conservazione geologica, la diversificazione dei processi di sviluppo e la diversità tassonomica del passato. Se non altro, l'approccio sperimentale sulle specie viventi ci fornirà solide informazioni e ci permetterà quindi di essere più critici su cosa possiamo ottenere con l'utilizzo di nuovi strumenti di imaging, consentendo una migliore comprensione dei processi di fossilizzazione.

## CAPITOLO 4

### OSSA E DENTI AL MISCROSCOPIO

Per quanto possa sembrare strano, il microscopio è, oltre al martello, lo strumento più importante per la maggior parte dei paleontologi. Gran parte di coloro che studiano la biodiversità estinta lavorano per l'industria petrolifera, analizzando pollini molto piccoli di piante fossili o foraminiferi estinti. Questi ultimi sono un gruppo di organismi unicellulari molto importanti per le correlazioni stratigrafiche tra le sezioni geologiche. Il microscopio consente ai paleontologi anche lo studio della microstruttura dei tessuti fossilizzati, in particolare le ossa, che è diventato un importante soggetto di ricerca per ciò che riguarda lo sviluppo nei *taxa* estinti.

Lo studio dei tessuti viventi, o istologia, è un campo molto vasto e riguarda in gran parte l'identificazione di patologie; è infatti un'importante procedura diagnostica, per esempio negli studi sul cancro. Studi comparativi dei tessuti di diversi organismi vengono effettuati da secoli e sono sempre più precisi grazie ai progressi tecnologici che consentono di realizzare sezioni sottili di strutture complesse, delicate e spesso piccole, di forme e consistenze diverse. Si deve allo svizzero Wilhelm His (1831-1904), originario di Basilea, il lavoro pionieristico sui tessuti a livello microscopico. His ha inventato il microtomo, un dispositivo meccanico che consiste in una lama disposta in modo appropriato per tagliare sezioni sottili di tessuti, che verranno poi analizzate al microscopio. Con questa innovazione tecnologica, egli fu in grado di scoprire le origini embrionali di differenti tipi di tessuti animali. Che io sappia, His non ha studiato la microstruttura delle ossa fossili, ma si è occupato di embrioni e tessuti molli. È stato lui, in seguito a importanti scoperte, a coniare il termine dendriti, i prolungamenti di collegamento delle cellule nervose. Sezioni istologiche preparate fondamentalmente con lo stesso metodo introdotto da His circa 150 anni fa, sono attualmente utilizzate nello studio degli embrioni delle specie viventi che, a causa delle loro piccole dimensioni, sono difficili da studiare mediante una classica dissezione anatomica<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Considerando il ruolo di Wilhelm His per quanto riguarda l'invenzione del

I paleontologi hanno compreso abbastanza presto che le sezioni sottili potevano rivelare importanti dettagli anatomici dei fossili. Lo specialista inglese di pesci fossili, William Johnson Sollas (1849-1936), professore di geologia a Oxford, e sua figlia Igera, hanno aperto la strada a questo studio pubblicando nel 1903 un resoconto su un pesce di affinità incerte, risalente al Devoniano. La loro svolta tecnologica è consistita nell'affettare un campione in sequenza, disegnare le sezioni ottenute e quindi riprodurle in un modello di cera, più grande dell'originale. Inizialmente Sollas aveva realizzato modelli di stelle serpentine fossili (ofiuroidi) e graptoliti, un gruppo di invertebrati estinti imparentati con gli enteropneusti, che sono stati poi esposti alla *British Association* nel 1901<sup>2</sup>. Egli ha realizzato modelli di molti fossili, ma sembra che ne siano sopravvissuti pochi. Sebbene la preparazione dei modelli di cera richieda molto tempo, il metodo di Sollas è stato magistralmente utilizzato in seguito dalla scuola degli anatomisti comparati svedesi. Per esempio, la produzione di un famoso modello di cera della testa di *Eusthenopteron*, un animale importante per comprendere la transizione pesci/vertebrati terrestri, ha richiesto il lavoro di due tecnici per quindici anni. Oggi, una fotocamera digitale abbinata ad hardware e software appropriati può fare lo stesso lavoro in alcuni giorni.

Il successivo avanzamento tecnologico è stato presentato in un articolo del 1970 dai francesi Cécile Poplin e Armand J. de Ricqlès, che hanno inventato una tecnica per tagliare al microtomo i fossili. L'obiettivo che si erano preposti era quello di individuare una tecnica per tagliare i fossili in sezioni da montare su un vetrino, come si fa nel metodo istologico standard. Non era una sfida banale, visto che i fossili hanno una composizione chimica dei tessuti diversa, sono porosi, fragili, friabili, di composizione eterogenea e meno resilienti alla tensione rispetto all'osso fresco. La nuova tecnica prevedeva l'impregnazione dei fossili con resina, sottovuoto, per rendere più stabili le sezioni sottili in modo da conservare il profilo delle diverse strutture. Quindi anche se la struttura chimica cambiava e le componenti originali venivano sostituite, si conservavano i limiti tra le diverse strutture istologiche, che potevano così essere studiate ottenendo interessanti risultati.

Questo avanzamento nella tecnica di utilizzo del microtomo fu il primo passo verso la sostituzione del metodo di levigatura seriale che sacrificava i fossili originali. La tecnica più innovativa per visualizzare la struttura interna di un fossile non richiede alcuna sezione. Con la potente tomografia computerizzata ad alta risoluzione è possibile studiare dettagli

microtomo e varie scoperte che riguardano le cellule animali, è una strana coincidenza che lo studio dei tessuti si chiami istologia, termine che deriva dal greco *his*, e che significa «tessuto».

<sup>2</sup> Forey ha presentato un resoconto dettagliato del metodo di Sollas nella *newsletter* del dipartimento del Museo di Storia Naturale di Londra (vol. 3, no. 1 [2005]; [www.nhm.ac.uk/resources-rx/files/sis\\_31-6316.pdf](http://www.nhm.ac.uk/resources-rx/files/sis_31-6316.pdf)).

di microanatomia anche senza tagliare i fossili.

### 1. Sezioni di ossa fossili ricche di informazioni

La ragione per cui lo studio istologico delle ossa fossili può fornire informazioni risiede nel fatto che l'osso è un tessuto vivente che subisce molti episodi successivi di riassorbimento e ricostruzione. Beneficiamo di questo fenomeno dopo aver avuto un incidente in cui ci siamo rotti un osso, ne soffriamo invece in vecchiaia a causa dell'osteoporosi. Il cambiamento della microstruttura delle ossa nel corso della vita consente ai paleontologi di scoprire molto sulla vita di un organismo del passato. La chiave è separare l'effetto dell'accrescimento primario dell'osso dai processi secondari di rimodellamento avvenuti durante la crescita.

La registrazione meno disturbata del processo di crescita dello scheletro di un vertebrato si trova spesso a livello della regione centrale della diafisi delle ossa lunghe, quali l'omero nel braccio o il femore nella gamba. Le ossa vengono immerse in resina sintetica e quindi sezionate. Le sezioni vengono poi molate e lucidate per raggiungere il giusto spessore, generalmente 0,06-0,08 millimetri. Queste sezioni sottili vengono poi analizzate al microscopio in diverse condizioni di illuminazione e con l'applicazione di appositi filtri.

L'oggetto di studio dei paleontologi che si occupano di microstruttura è generalmente rappresentato da piccoli frammenti di ossa che non interessano ad altri specialisti, perchè i curatori dei musei, che devono autorizzare il campionamento, sono spesso disturbati dalla modalità, molto invasiva e anzi, almeno parzialmente, distruttiva, di preparazione delle sezioni sottili. In genere non è quindi possibile campionare elementi scheletrici ben conservati e facilmente identificabili. Questo comporta il problema che spesso l'esatta provenienza anatomica di un campione non sia nota con certezza, sebbene sia possibile identificare la specie a cui il frammento è appartenuto. Nonostante questa difficoltà, il numero delle nuove scoperte ottenute con lo studio delle sezioni sottili dei fossili sta crescendo in maniera esponenziale.

Sono stato introdotto alla paleoistologia da un collega più giovane che ha iniziato a lavorare nel mio laboratorio poco dopo il mio arrivo all'Università di Zurigo, Torsten Scheyer, e dal suo tutore di dottorato, Martin Sander di Bonn, un esperto mondiale nel campo. A Tubinga avevo assistito a una conferenza tenuta da Sander sui sauroptidi, i dinosauri più grandi, nella quale mostrava come la paleoistologia potesse fornire importanti informazioni sui modelli di crescita e sulla costruzione delle ossa in questi animali. Pensai che questo approccio potesse essere utilizzato per analizzare *Stupendemys geographicus*, la più grande tartaruga mai esistita, un membro estinto di un gruppo gondwaniano che avevamo raccolto durante un mio progetto in Venezuela. Sander mi indirizzò a Scheyer, con il quale studiai *Stupendemys* e altri animali, soprattutto mammiferi e rettili

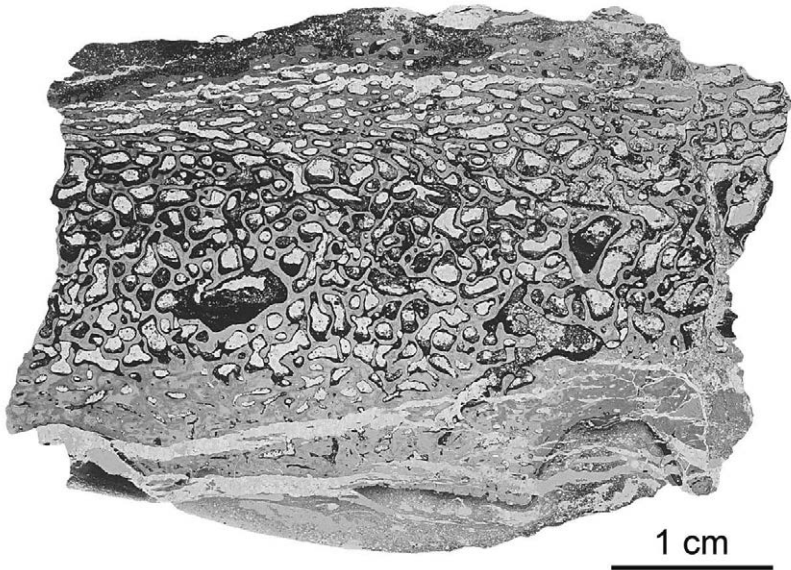


Figura 4.1. Sezione sottile di un frammento di carapace di *Stupendemys geographicus* del tardo Miocene della Formazione di Urumaco, Venezuela. L'esemplare si trova nella collezione della *Universidad Francisco de Miranda* a Coro (Venezuela; UNEFM-CIAPP-2002-01).

marini, come sarà descritto in seguito.

Il guscio di *Stupendemys geographicus* è tra i più spessi e grandi gusci di tartaruga conosciuti. Un esemplare raggiunge i 3,3 metri di lunghezza. Da un punto di vista istologico, mostra una struttura a sandwich ben sviluppata con strati esterni costituiti da osso compatto resistente alle tensioni che circonda un reticolo di osso spugnoso interno. Questo tipo di struttura era importante per ridurre al minimo il peso del guscio, mantenendo la stabilità durante la crescita. La registrazione delle tracce di crescita era incompleta a causa dell'azione degli agenti atmosferici che i campioni studiati avevano inevitabilmente subito e che, in generale, caratterizzano il giacimento paleontologico di Urumaco in Venezuela da cui provenivano i fossili<sup>3</sup>. Nonostante questo, il tipo di tessuto e lo spessore tra i segni di crescita sono confrontabili con quelli delle tartarughe viventi che hanno

<sup>3</sup> Si veda Sánchez-Villagra, Aguilera e Carlini (2010) per una panoramica sul sito fossile di Urumaco in Venezuela e per informazioni circa la paleobiologia di *Stupendemys* e molti altri vertebrati del Neogene.



una 'normale,' quindi lenta, modalità di crescita. Supponendo un tasso di crescita simile a quello della maggior parte delle tartarughe marine viventi con caratteristiche istologiche comparabili, l'esemplare che abbiamo studiato dovrebbe aver impiegato tra i 60 e i 110 anni per sviluppare un carapace di tale gigantesca grandezza.

L'organizzazione tissutale osservabile negli animali attuali serve come riferimento per comprendere le caratteristiche istologiche rilevabili nelle ossa fossili. Gli osteblasti sono le cellule responsabili della formazione delle ossa. Ci sono spazi chiamati lacune, connessi tra di loro attraverso dei canalicoli, responsabili della distribuzione di sostanze nutrienti e ossigeno. Queste e altre strutture fondamentali delle ossa possono essere osservate anche nei fossili. Gli osteoblasti e gli osteociti, i vasi sanguigni o canali vascolari e le fibre di collagene vengono in molti casi distrutti durante il processo di fossilizzazione, ma la loro posizione e forma possono essere registrate perfettamente<sup>4</sup>. Numerosi studi sui vertebrati viventi hanno chiarito che i tessuti ossei hanno caratteristiche differenti negli animali che crescono velocemente rispetto a quelli che crescono lentamente. Una crescita veloce determina la produzione di un tessuto osseo ricco di vasi sanguigni, che indica una maggiore fornitura di ossigeno e di sostanze nutrienti all'osso in formazione. Una crescita lenta si riflette in una struttura meno vascolarizzata, spesso interrotta da linee concentriche simili agli anelli di accrescimento di un albero. Questa differenza fondamentale – cioè che il tasso di crescita influenza il tipo di tessuto depositato – fu stabilita da Rodolfo Amprino dell'Università di Torino nel 1947, ed è ora conosciuta come la «regola di Amprino». Lo studio dell'istologia delle ossa è continuato dopo la pubblicazione di Amprino, e i paleontologi hanno seguito la sua idea provando a ricostruire aspetti della fisiologia e dei cicli vitali nelle specie fossili.

Nella microstruttura delle ossa si ritrovano anche tracce che rivelano informazioni sulla durata della vita, l'età e la maturità. Questi aspetti sono argomento di studio della scheletrocronologia. La stima dell'età è possibile grazie all'interpretazione dei segni di crescita, che possono essere rappresentati da anelli, formati in seguito a un rallentamento della crescita e linee di arresto della crescita (dette comunemente LAGs, *Lines of Arrested Growth*), che si formano tra le zone di crescita più rapida delle ossa. Nella maggior parte dei casi, la traccia di un rallentamento (anello) e il segno di un arresto della crescita sono depositati ogni anno durante la stagione più fredda o durante quella più secca, che incidono sull'alimentazione e la fisiologia degli animali, insieme a variabili quali le malattie e la ciclicità riproduttiva. Sappiamo, inoltre, che la formazione dei segni di crescita può essere irregolare, a causa delle variabili a cui l'individuo è andato incontro

<sup>4</sup> Le fibre di collagene non vengono sempre distrutte durante la fossilizzazione. Per esempio, i fossili del Devoniano, quali *Eusthenopteron*, possono mantenere una matrice di collagene ben conservata (Zylberberg, Meunier e Laurin 2010).

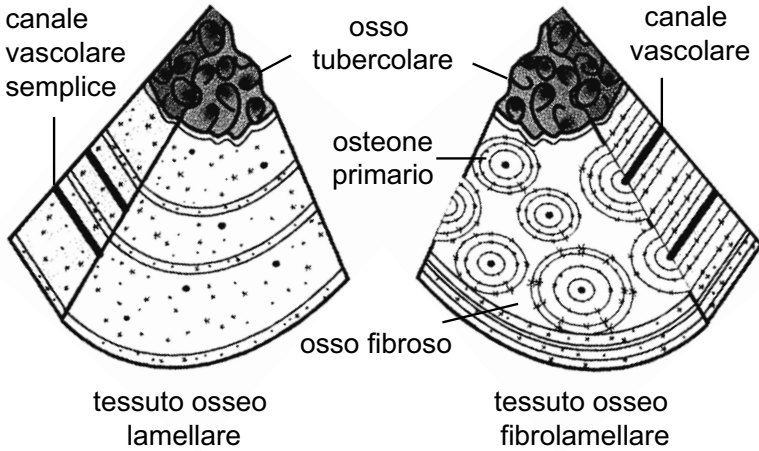


Figura 4.2. Rappresentazione schematica di due tipi fondamentali dell'istologia delle ossa. Questi sono generalmente presenti nei «rettili» ectoterme (a sinistra) e negli uccelli e mammiferi endoterme (a destra). Modificato da Chiappe (2007).

nell'arco di una stagione. Alcune variazioni rispetto allo schema tipico si osservano quando si registra un breve periodo di crescita tra l'anello e la LAG, o quando si formano due anelli (più una LAG) nel corso di un unico ciclo di crescita principale. Oltre all'età, anche la maturità sessuale può essere stimata sulla base della microstruttura delle ossa. Una diminuzione nell'ampiezza delle zone di crescita rapida, spesso accompagnata da una variazione nel tipo di tessuto osseo che si è depositato, può significare che è stata raggiunta la maturità sessuale. Nel migliore dei casi possono essere studiati numerosi esemplari che rappresentano una serie di crescita. Dati provenienti da diversi elementi scheletrici, infatti, sono di gran lunga i più affidabili per dedurre con certezza i modelli di crescita dei vertebrati estinti. I cicli di crescita sono contati in ogni osso per stimare l'età minima dell'animale; l'ampiezza degli anelli di accrescimento viene analizzata per dedurre l'età della maturità sessuale. Quando si osserva un diverso grado di riassorbimento del tessuto nelle ossa dello stesso individuo, per stimarne l'età minima si utilizza l'osso con la minima quantità di riassorbimento e il massimo numero di cicli di crescita.

Lo smantellamento e il rimodellamento del tessuto osseo sono dovuti a cellule chiamate osteoclasti<sup>5</sup>. Si tratta di un processo intenso che richiede

<sup>5</sup> Per uno studio sulla funzione degli osteoclasti, anche a livello molecolare, si veda Witten e Huyseune (2009).

molta energia. Lo sviluppo delle ossa è quindi strettamente collegato al metabolismo. La cosa interessa direttamente gli esseri umani: gli studi di medicina molecolare più recenti hanno rivelato che l'obesità, il diabete e l'osteoporosi sono tutte condizioni interconnesse<sup>6</sup>. Esperimenti sui topi di laboratorio sono stati importanti in questo contesto. Molto di ciò che sappiamo sul modo in cui le ossa crescono e cambiano deriva principalmente da studi di riferimento che analizzano le ossa di animali di cui i ricercatori conoscono il genere, i cicli vitali, le condizioni di vita e la dieta. In molte specie di vertebrati, per esempio, la gravidanza può portare a un esteso rimodellamento dei tessuti ossei<sup>7</sup>. Questo è stato documentato per molte specie di rettili, come tartarughe e coccodrilli. A seconda del gruppo, sembra che alcune ossa piuttosto che altre siano fonte di calcio. Tra queste vi è la fibula, la più sottile delle due ossa lunghe, che anche noi esseri umani abbiamo nelle gambe. In alcune specie di coccodrilli gli osteodermi delle femmine che depongono le uova svolgono una funzione di riserva di calcio durante l'oogenesi. Questa strategia probabilmente caratterizzava almeno alcuni rettili estinti, quindi, di regola, non si suggerisce di utilizzare gli osteodermi per la scheletrocronologia, dal momento che potrebbe essersi verificato un rimodellamento. Nel caso delle tartarughe, si penserebbe al guscio come un eccellente serbatoio, ma le specie studiate finora non mostrano un utilizzo di questa risorsa da parte delle femmine. Forse il guscio è troppo importante per l'integrità biomeccanica dell'animale e vengono invece utilizzate le ossa lunghe, per esempio il femore. Questo fenomeno, che si verifica durante l'oogenesi, è analogo a ciò che succede negli esseri umani durante la gravidanza e l'allattamento, periodi caratterizzati dalla diminuzione della densità di minerali nelle ossa delle madri.

Gli uccelli producono gusci d'uovo duri, costituiti per più del 90% da cristalli di carbonato di calcio. Nelle cavità midollari delle ossa di questi animali si forma prima dell'ovulazione un particolare tessuto osseo effimero che rappresenta una risorsa di calcio grazie alla quale la madre è in grado di produrre il guscio dell'uovo. Questo tipo di osso si chiama osso midollare, ed è stato descritto per *Tyrannosaurus rex* e per altre specie che appartengono ai principali gruppi di dinosauri. Questa scoperta è stata importante non solo per stabilire che gli uccelli si sono originati dai dinosauri, ma anche, e in misura più rilevante, per ricostruire con maggior precisione le curve di crescita di molte specie di dinosauri, utilizzando un segnale affidabile per la maturità riproduttiva, che coincide con una transizione da una fase di accelerazione a una di rallentamento della crescita.

<sup>6</sup> Katsnelson (2010) ha riassunto alcuni recenti sviluppi nello studio della relazione tra il metabolismo e la crescita delle ossa.

<sup>7</sup> Esiste molta letteratura clinica e medica sulla diminuzione della densità della componente minerale delle ossa durante la gravidanza; si veda, per esempio, [www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10548640](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10548640).

## *2. Modelli di crescita dei dinosauri e l'origine degli uccelli*

Possediamo molte informazioni sull'ontogenesi dei tessuti ossei nei dinosauri, ma molte meno su quella delle specie dei mammiferi. Un'importante questione legata agli studi paleoistologici è stata se i dinosauri, da un punto di vista fisiologico, somigliassero più strettamente a rettili ectotermi o a uccelli e mammiferi endotermi. Negli anni '60 e '70 del ventesimo secolo, Armand de Ricqlès e i suoi colleghi di Parigi scoprirono che l'osso dei dinosauri non era quello tipico dei rettili, ma risultava invece ben vascolarizzato, come quello degli uccelli e dei mammiferi. Da un punto di vista generale, questo ha suggerito che i dinosauri crescessero rapidamente e che la crescita fosse supportata da un alto metabolismo di base. Queste scoperte hanno contribuito a cambiare il paradigma dei dinosauri: da giganti lenti, scialbi e a sangue freddo, a creature colorate, dinamiche e a sangue caldo. Molti studi, comunque, hanno mostrato che una crescita rapida non può essere correlata semplicemente all'endotermia, il così detto «sangue caldo», per cui non si è trovata una risposta semplice alla questione che riguarda l'endotermia e l'ectotermia. È emerso, invece, uno schema unico, ricco e diversificato, sia in termini di crescita sia in termini di fisiologia.

Conosciamo molti tipi diversi di dinosauri: hanno abitato il pianeta Terra per un lungo periodo di tempo, circa 160 milioni di anni, e raggiunto dimensioni massime che negli adulti andavano da circa 1 chilogrammo a 75 tonnellate (se vogliamo essere precisi, dobbiamo però considerare che alcuni dinosauri sono sopravvissuti e si sono evoluti negli uccelli). De Ricqlès, Jacques Castanet, Jack Horner e altri colleghi in tutto il mondo, hanno campionato diverse ossa e realizzato numerosi confronti con analoghi viventi, incrementando il bagaglio di informazioni disponibili sull'argomento e sviluppando la tecnica della scheletrocronologia che ha fornito informazioni importanti circa il tasso di crescita. Per esempio, Kevin Padian e i suoi colleghi hanno osservato come in molte specie di dinosauri ci siano diversi tipi di osso nella corteccia, caratteristica che riflette cambiamenti nel tasso di crescita; sembra, infatti, che la crescita rallenti o cessi nell'ultima fase della vita. Sappiamo che, anche se le strategie di crescita dei dinosauri variavano molto, questi animali crescevano a velocità sostanzialmente più rapida dei rettili non aviani attualmente esistenti. Anche i più grandi dinosauri raggiungevano la taglia adulta in meno di tre decenni. Le ossa lunghe dei grandi dinosauri e pterosauri sono, nella maggior parte dei casi, costituite di ossa fibrolamellari ben vascolarizzate che riflettono un rapido tasso di crescita. Questo tipo di tessuto osseo è presente nelle vacche, nei cavalli, negli alci e in altri grandi mammiferi, così come negli uccelli di grandi dimensioni. Tuttavia, gli uccelli primitivi e molti dinosauri non possiedono sempre questo tipo di osso, e se lo hanno, non è necessariamente presente in tutta la corteccia.

Sono state condotte molte ricerche paleontologiche sui dinosauri sau-

ropodi<sup>8</sup>. Un interesse speciale per questi animali è giustificato dal fatto che sono stati i più grandi animali terrestri mai esistiti. Il registro istologico delle ossa degli arti è stato usato da Martin Sander e dai suoi studenti di Bonn per analizzare il tasso del metabolismo e capire se le taglie grandi fossero state raggiunte grazie a un aumento del tasso di crescita o a un prolungamento del periodo di accrescimento. Le grandi forme giurassiche, potenzialmente endoterme, crescevano apparentemente in fretta, certamente in modo più rapido rispetto alle più antiche specie di sauro-podi. *Mamenchisaurus*, un sauro-pode del tardo Giurassico della Cina, cresceva a una velocità media massima di 2 tonnellate ogni anno, una notevole conquista metabolica. Alcune specie mostrano una certa plasticità nello sviluppo, infatti nella stessa specie possono essere riconosciuti diversi «stadi» ontogenetici sulla base di differenti tipi di microstruttura ossea.

Utilizzando come riferimento i rettili viventi, con il loro tasso metabolico basso, si stima che all'enorme sauro-pode del Giurassico *Apatosaurus* sarebbero stati necessari fino a 120 anni per raggiungere la sua gigantesca taglia finale. Tuttavia, studiando l'istologia delle ossa, sappiamo che *Apatosaurus* doveva raggiungere la sua taglia finale in poco tempo, dai dieci ai venti anni, una modalità di crescita più simile a quella degli uccelli e dei mammiferi endoterme.

Anche altri tipi di dinosauri sono stati oggetto di studio della paleoistologia. Tra questi vi sono di certo i carismatici teropodi, il gruppo a cui appartengono non solo *Tyrannosaurus rex*, ma anche gli uccelli. C'è grande interesse nel determinare quando e come la modalità endotermica di crescita degli uccelli si sia originata.

*Tyrannosaurus* aveva una massa corporea adulta di circa 5 tonnellate e un tasso di crescita massimo di 2,1 chilogrammi al giorno<sup>9</sup>. Nella massa e nel tasso di crescita, *T. rex* era simile all'attuale elefante africano, viveva fino a ventotto anni e raggiungeva una maturità scheletrica in circa due decenni. Come in altri teropodi terrestri, ma diversamente dagli uccelli moderni, la sua maturità sessuale si verificava ben prima che gli animali raggiungessero la loro taglia finale. *T. rex* raggiungeva la sua enorme taglia come facevano i sauro-podi giganti, e quindi principalmente attraverso un'accelerazione del tasso di crescita rispetto a quella dei suoi antenati.

Le riduzioni della taglia corporea avvenute durante la transizione evolutiva da dinosauri teropodi non aviani a uccelli sono documentate da numerosi fossili piuttosto completi. Studiando la paleoistologia, Kevin Padian e colleghi hanno cercato di comprendere i cambiamenti nel processo di crescita sottintesi a questo cambiamento di taglia. La loro conclusione è

<sup>8</sup> La descrizione di Monty Python dei dinosauri sauro-podi può risultare familiare: «sottili da un lato, molto-molto più spessi nel mezzo, e poi di nuovo stretti all'altra estremità» ([www.youtube.com/watch?v=cAYDiPizDIIs](http://www.youtube.com/watch?v=cAYDiPizDIIs)).

<sup>9</sup> Per uno studio riguardante *Tyrannosaurus*, si veda, per esempio, Erickson et al. (2004).

stata che tra le cause della riduzione della taglia collegata all'origine degli uccelli vi sia stato un troncamento della fase di crescita rapida dei loro antenati.

### 3. *Le ossa dei moa*

Altri rettili e uccelli sono stati oggetto di ricerche di carattere paleoistologico, soprattutto quelli che mostrano adattamenti estremi. Sulla base di questi, sappiamo che il prolungamento della crescita è stato uno dei meccanismi coinvolti nell'evoluzione di due forme spettacolari molto grandi: *Deinosuchus*, il crocodilomorfo gigante del tardo Cretaceo del Nord America, e *Varanus (Megalania) priscus*, un varano del Pleistocene dell'Australia, la cui taglia era circa il doppio di quella di un suo parente stretto: il varano di Komodo. Molti animali insulari presentano singolari adattamenti delle loro caratteristiche biologiche, che possono essere chiariti con lo studio della microstruttura delle loro ossa fossili. Uno di questi è il moa.

I moa erano uccelli erbivori e non volatori endemici della Nuova Zelanda. Delle undici specie raggruppate in sei generi, quelle più grandi, *Dinornis robustus* e *D. novaezealandiae*, raggiungevano quasi 4 metri di altezza (con il collo teso) e pesavano circa 230 chilogrammi. I moa appartengono al gruppo dei ratiti, che comprende lo struzzo africano, l'emù australiano, il kiwi della Nuova Zelanda e il nandù del Sud America. Probabilmente colpiti pesantemente dalla caccia dei Maori, sembra che i moa si estinsero circa 500 anni fa. Questi uccelli avevano una strategia riproduttiva di tipo K piuttosto estrema. Contrariamente agli altri gruppi di uccelli, tra cui anche altri ratiti, avevano una lunga gestazione e producevano pochi figli. Queste caratteristiche erano inoltre associate a un lungo periodo di crescita e al raggiungimento della maturità sessuale in tarda età.

Studiando la paleoistologia di numerose ossa lunghe, Samuel Turvey e colleghi hanno documentato, in quattro dei sei generi di moa, varie pause annuali di crescita, o linee di arresto della crescita, rivelando che in quegli individui la taglia adulta finale veniva raggiunta solo dopo molti anni di crescita discontinua. Tuttavia nelle forme giganti di moa, in cui le femmine pesavano oltre 200 chilogrammi e i maschi fino a 85 chilogrammi, è presente un'organizzazione microscopica delle ossa diversa da quella comune nelle altre specie più piccole. In queste forme la crescita era accelerata: i livelli esterni delle ossa sono ricchi di vasi sanguigni e mostrano poche o nessuna LAG. Le specie di *Dinornis* crescevano in tre anni, mentre i moa più piccoli, come quelli del genere *Euryapteryx*, non raggiungevano la taglia adulta fino a nove anni. La crescita lenta e il tardo raggiungimento della maturità sessuale evolsero in un ambiente privo di predatori e forse con poche risorse o scarsa competizione, sebbene questa sia solo una congettura. L'arrivo dell'uomo, come in altri tristi casi analoghi, portò rapidamente all'estinzione questi animali, la cui biologia era inadatta a sostenere

un'intensa attività predatoria. Attualmente anche il kakapo della Nuova Zelanda, l'unico pappagallo al mondo che ha perso la capacità di volare, potrebbe essere analogamente condannato all'estinzione a causa della distruzione dell'habitat e di altre pressioni legate all'uomo<sup>10</sup>.

#### 4. Sviluppo delle ossa e locomozione nelle specie estinte e nelle iguane delle Galápagos

Ogni giorno, per andare nel mio ufficio, ho il piacere di passare attraverso le vetrine del nostro Museo. Vetrine che mostrano serie di crescita o scheletri completi di adulti di ittiosauri, placodonti, pachipleurosauri e plesiosauri. Questi fossili sono bellissimi, e nonostante fossero originariamente lontani dalla mia specializzazione tassonomica principale, ho sviluppato per loro un certo interesse. Esistono collezioni eccezionali di rettili marini del Triassico di Monte San Giorgio, una località del Canton Ticino, la regione del Sud della Svizzera in cui si parla italiano<sup>11</sup>. Grazie ad alcuni esemplari di ittiosauro sono state registrate le più antiche testimonianze della viviparità di questo gruppo. Gli altri rettili marini appartengono a un clade che mostra diversi gradi di adattamento alla vita acquatica. I plesiosauri erano probabilmente vivipari ed esclusivamente acquatici, alcuni placodonti, invece, erano al massimo semi-acquatici. I pachipleurosauri di Monte San Giorgio comprendono specie diverse che differiscono nel loro stile di vita acquatico. I 'pachys' (come sono informalmente chiamati dagli addetti ai lavori) sono molto eleganti. La testa e il corpo in generale sono allungati e gli arti di solito si conservano nel

<sup>10</sup> Si veda *Last Chance to See* di Adams e Carwardine (1990) (traduzione italiana: *L'ultima Occasione*, 1991) per un resoconto divulgativo del caso del kakapo.

<sup>11</sup> Monte San Giorgio è una delle località più importanti al mondo per i rettili marini ed è anche per questo che è entrato a far parte del Patrimonio Mondiale dell'UNESCO nel 2003. Molti decenni di raccolte hanno portato alla luce una fauna diversificata di pesci e rettili quali ittiosauri, placodonti, talattosauri, protosauri, rauisuchi e notosauri (Furrer 2003). Serie ontogenetiche sono note soprattutto per tre gruppi: pachipleurosauri, notosauri e ittiosauri. Il tipo di ossificazione prenatale e postnatale è stato studiato dettagliatamente nell'ittiosauro *Mixosaurus cornalianus* (Brinkmann 1996). Nei notosauri, in particolare nei pachipleurosauri di piccola taglia, gli embrioni sono stati descritti sia all'interno delle femmine gravide, sia isolati al di fuori del corpo della femmina adulta (Sander 1988). Alcune delle specie di Monte San Giorgio, rappresentate da serie ontogenetiche straordinariamente ben conservate, sono state oggetto di dettagliati studi morfometrici e di descrizione morfologica (per esempio, Sander 1989 su *Neusticosaurus peyeri*). Nonostante questo, esiste una controversia circa il significato tassonomico di alcune delle serie di individui, che riguarda la validità delle nuove specie contro l'alternativa della variazione ontogenetica (per esempio, O'Keefe e Sander 1999). Nei casi in cui le prove non siano inequivocabili vi è ancora il problema di non avere una verifica indipendente per identificare le serie di crescita come tali. Questa verifica può essere fornita tuttavia dalla paleoistologia (Scheyer, Klein e Sander 2010).

modo in cui, molto probabilmente, erano posizionati durante la locomozione, vale a dire vicino al corpo. Con molta probabilità si cibavano di pesci e calamari. In base alla forma e alle articolazioni delle ossa, è chiaro che la propulsione nell'acqua avveniva con movimenti ondulatori in cui la coda doveva avere un ruolo importante. Anche la microstruttura delle ossa è importante per capire la locomozione in questi animali; il peso e la sua azione di zavorra devono aver avuto un ruolo fondamentale. Le ossa nei pachipleurosauri erano pesanti perché compatte e servivano per contrastare la spinta di galleggiamento generata dai polmoni pieni d'aria, facilitando quindi l'immersione e la ricerca del cibo sott'acqua. Infatti, il nome comune in tedesco per questo gruppo è *Dickrippensaurier*, che significa «lucertola dalle coste spesse», così come il nome «pachipleurosaurio» che può essere anche tradotto come «grosso pleurosaurio» o «lucertola dai fianchi spessi». Una questione di grande interesse è come le ossa di questi animali si siano sviluppate.

Jasmina Hugi ha studiato questo argomento nel mio laboratorio esaminando l'istologia delle serie di crescita di quattro specie di pachipleurosauri. Jasmina ha scoperto che si verificava una continua mineralizzazione delle ossa dopo la schiusa, e questa era guidata da tre processi:

1. il nucleo della cartilagine calcificata non veniva mai interamente riassorbito, così che non si formava alcuna cavità midollare, oppure si formava una cavità molto piccola;
2. la deposizione dell'osso incominciava contemporaneamente in diverse zone nel nucleo della cartilagine;
3. la corteccia dell'osso cresceva in spessore a causa della continua aggiunta periferica di materiale, senza alcun riassorbimento, o quasi, dello strato interno dell'osso, che si formava intorno alla diafisi.

Come confrontare i pachipleurosauri con analoghe specie viventi? Lo studio delle specie attuali è molto importante per interpretare i dati paleontologici. Non esistono rappresentanti viventi dei pachipleurosauri, e i loro parenti più stretti sono il gruppo a cui appartengono le lucertole e i serpenti. L'allungamento graduale del corpo e la riduzione degli arti si sono verificati molte volte nell'evoluzione delle lucertole. Molti esempi si trovano negli scinchi (*Scincidae*) il gruppo di lucertole più diversificato, con circa 1'200 specie, di cui la metà vivipare. Gli scinchi sono terrestri, ma molte forme che hanno ridotto in parte o nettamente gli arti, sono fossorie e vivono in habitat sabbiosi dove attuano un tipo di locomozione che somiglia al nuoto. Per questo motivo nel mio laboratorio abbiamo analizzato lo sviluppo dello scheletro di diverse specie di scinchi e le abbiamo confrontate con quelle dei pachipleurosauri. Al tempo stesso volevamo anche analizzare come la crescita di un rettile vivente potesse essere influenzata dalla vita in acqua. L'unica lucertola vivente che nuota regolarmente in acqua è l'iguana marina delle Galápagos, *Amblyrhynchus cristatus*. Tra i parenti stretti di *Amblyrhynchus* ci sono diverse specie di



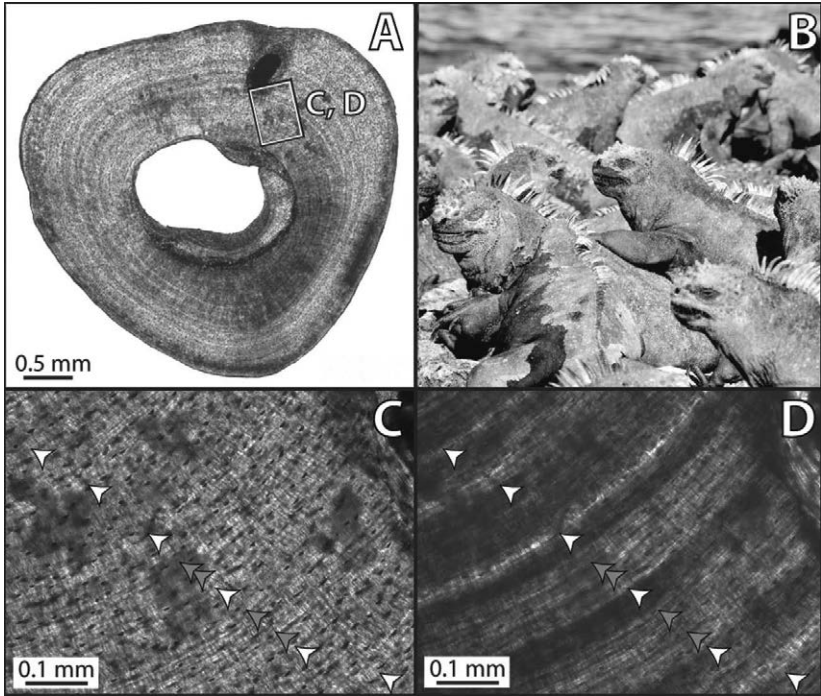


Figura 4.3. Microstruttura delle ossa lunghe di un maschio adulto di iguana marina, *Amblyrhynchus cristatus* (individuo proveniente dal Museo di Scienze Naturali di Berlino; NKMB 30260). A: sezioni trasversali diafisarie del radio, che mostrano la spessa corteccia priva di vasi sanguigni. B: gruppo di iguane marine che si scaldano sulla riva (foto di Ursina Koller). C: sezione del radio a luce normale trasmessa. Le linee di arresto di crescita annuale (LAG) sono indicate dalle frecce bianche, mentre quelle di arresto sub-annuale sono indicate dalle frecce grigie. D: sezione a luce polarizzata. È distintamente visibile l'alternanza chiara e scura dei cicli di crescita. Immagine gentilmente concessa da Jasmina Hugi.

iguana terrestri con cui possono essere effettuati dei confronti, compresa l'iguana terrestre delle Galápagos, *Conolophus subcristatus*.

Jasmina Hugi, per la sua tesi di dottorato a Zurigo, ha studiato le iguane delle Galápagos e altre iguane. Per questo suo lavoro abbiamo dovuto convincere diversi curatori dei musei sparsi in tutto il mondo a 'prestarci' ossa degli arti di questi animali che fosse possibile tagliare. Siamo riusciti nell'impresa anche grazie al fatto che le iguane, come la maggior parte dei metazoi, presentano una simmetria corporea bilaterale, e quindi studiare un lato in maniera distruttiva lascia comunque l'altro lato intatto. Ai curatori dei musei ricordo sempre questo aspetto quando chiedo il permesso

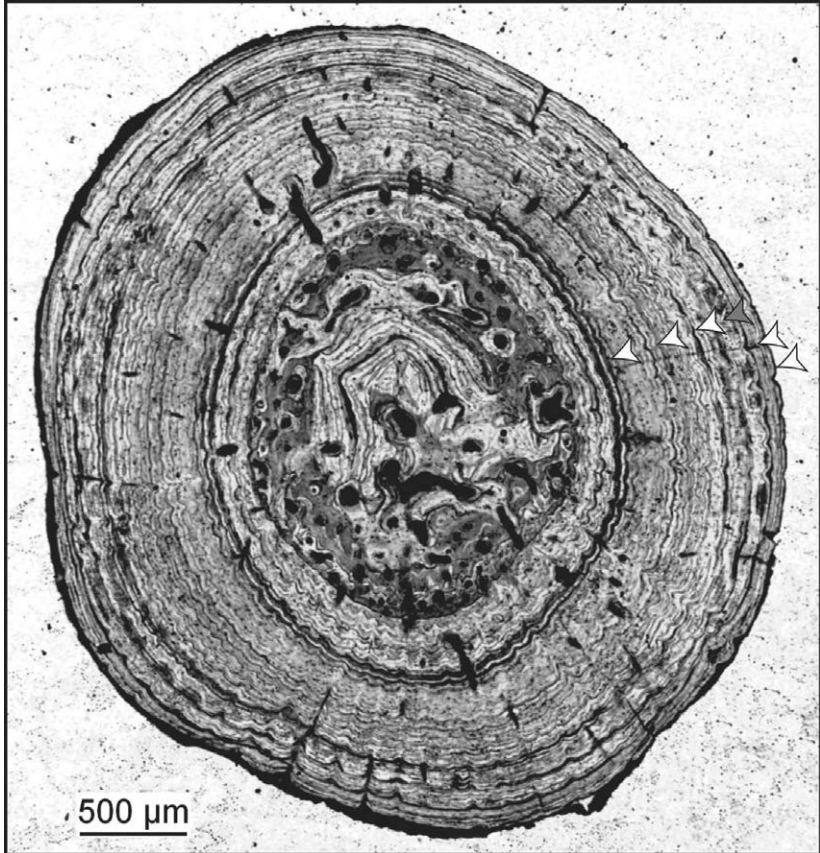


Figura 4.4. Sezione dell'omero che mostra la compattezza dell'osso e le linee di crescita in un adulto di pachipleurosauro, *Neusticosaurus pusillus*, del Triassico di Monte San Giorgio, Canton Ticino, Svizzera (Istituto e Museo Paleontologico dell'Università di Zurigo, T4178). Fotografia in luce trasmessa normale di K. Waskow. L'individuo mostra sei linee di arresto di crescita (freccie bianche e grigie). È stato stimato che la maturità sessuale fosse raggiunta fra i tre e i quattro anni grazie alla brusca diminuzione dello spessore del quarto ciclo di crescita (l'unica freccia grigia). I due LAG più esterni sono ravvicinati. La regione midollare è interamente riempita di cartilagine calcificata, che è in parte rimodellata. Immagine gentilmente concessa da Jasmina Hugi.

di prendere dei campioni di esemplari che sono stati affidati a loro. Per i nostri studi effettuiamo solo un piccolo carotaggio nel centro della diafisi delle ossa degli arti. Le ossa delle iguane ci hanno fornito molte informazioni sull'adattamento e l'evoluzione della crescita. L'iguana marina è unica, tra le lucertole viventi, per la compattezza delle sua ossa e per il suo

ciclo biologico. Le lucertole completamente terrestri mostrano un equilibrio nella crescita delle ossa e nei processi di riassorbimento: questo permette alle ossa di crescere senza perdere stabilità o resistenza. Nell'iguana marina abbiamo registrato un processo di crescita più lento, in cui le ossa sviluppano una densità più alta. Un ulteriore aumento della densità delle ossa si ottiene con processi di rimodellamento, che vanno successivamente a sostituire il tessuto osseo fibroso del primo anno di vita con un osso lamellare più denso. L'iguana marina ha un'istologia dell'osso che mostra tassi di crescita alti e costanti, che riflette tassi metabolici relativamente alti in confronto alle altre iguane.

La scheletrocronologia, che si basa sul conteggio degli arresti della crescita e dei cicli di accrescimento che li separano, fornisce stime dell'età della maturità sessuale e l'età minima al momento della morte. I dati scheletrocronologici delle iguane corrispondevano con le informazioni sul ciclo vitale ottenute dagli studi effettuati sul campo. Come le altre grandi iguane, l'iguana marina raggiunge la maturità sessuale abbastanza tardivamente: le femmine all'età di tre o cinque anni, mentre i maschi sono sessualmente maturi dai sei agli otto anni. Le linee di crescita delle ossa che abbiamo studiato mostrano la modalità di crescita prevista. È stato rassicurante riscontrare una corrispondenza tra i dati provenienti dalle ossa e quelli di campo forniti dagli erpetologi.

Abbiamo trovato una differenza fondamentale tra l'iguana marina e i pachipleurosauri. Nell'iguana si forma una cavità midollare, ma l'osso ha un peso sufficiente da consentire all'animale di immergersi. Nei pachipleurosauri, invece, mancava una cavità midollare, e la compattezza dell'osso si sviluppava per aggiunta di strati attorno a un centro cartilagineo mineralizzato. Questo confronto fra animali viventi e fossili fornisce un ulteriore esempio per quanto riguarda la variazione dei meccanismi di sviluppo, che può essere interpretata, quindi, come il risultato di diversi gradi di adattamento all'ambiente acquatico e di diversi punti di partenza (intesi come condizioni diverse nei rispettivi antenati) nell'evoluzione.

### 5. Ossa, cellule e geni

Per quanto possa sembrare strano, i dati paleoistologici possono produrre indirettamente delle informazioni circa il genoma dei vertebrati estinti. Questo perché esiste una forte correlazione nelle specie viventi tra la dimensione della cellula e quella del genoma. La taglia della cellula si può quantificare nelle sezioni sottili delle ossa fossilizzate, misurando le lacune degli osteociti, vale a dire lo spazio occupato in vita dalle cellule responsabili della formazione delle ossa. Tali stime sono state effettuate su dozzine di specie di dinosauri, negli pterosauri, e in altri rettili estinti e vertebrati terrestri del Paleozoico. L'interesse di queste stime è piuttosto limitato, perché la sola taglia della cellula è un aspetto molto riduttivo delle caratteristiche del genoma, ma è comunque importante quando si

effettuano ampi confronti tra gruppi.

La dimensione del genoma è presumibilmente correlata al tasso metabolico nei tetrapodi, i vertebrati con arti muscolari che vivono sulla terraferma o che hanno secondariamente colonizzato l'ambiente acquatico. Le cellule più piccole hanno una efficienza energetica migliore e consentono una velocità di metabolismo più elevata, che a sua volta è legata all'omeotermia. È necessario esaminare più a fondo queste relazioni negli organismi viventi che usiamo come riferimento per studiare i loro parenti estinti, e bisogna capire molto di più sul significato della dimensione del genoma prima di definire quale sia il pieno potenziale della paleoistologia in questo settore. Stabilire una relazione tra l'evoluzione della dimensione del genoma e la diversificazione morfologica non è affatto semplice. Anche la sola duplicazione dei geni, che una volta si pensava fosse strettamente correlata alla diversità morfologica, non ha chiare relazioni con la complessità generale. La duplicazione genica è il raddoppiamento di una parte del genoma, e quindi la produzione di copie addizionali dei geni esistenti, che consente alle nuove copie di acquisire nuove funzioni<sup>12</sup>.

## 6. *La natura dei denti*

Georges Cuvier si vantava di poter ricostruire un intero mammifero a partire da un solo dente. Un'esagerazione, ma probabilmente ogni paleontologo esperto di mammiferi, se ne avesse la possibilità, sceglierebbe un dente, piuttosto che qualsiasi altra parte del corpo, per ottenere informazioni su una specie estinta. I denti sono un elemento dello scheletro dei vertebrati che, a causa del loro alto contenuto minerale, si conserva come fossile più facilmente rispetto al resto dello scheletro. Infatti lo smalto è la sostanza più dura del corpo dei mammiferi, perché contiene idrossiapatite in quantità, per unità di volume, più grandi rispetto all'osso.

Una serie di fossili documenta i cambiamenti nei tessuti scheletrici nella fase più antica della storia dell'evoluzione dei vertebrati, ma l'origine dei denti è per diverse ragioni una questione controversa. La prima ragione è che l'albero evolutivo degli animali coinvolti, alcuni dei vertebrati più basali, è ancora instabile e non c'è accordo fra le possibili ricostruzioni alternative della sequenza degli eventi che si sono verificati. In realtà alcuni autori, dopo aver revisionato l'anatomia e le relazioni dei placodermi, pesci corazzati provvisti di mascelle, molto diversificati nel Devoniano,

<sup>12</sup> In molti gruppi di organismi è stata ricercata una correlazione tra le duplicazioni geniche e specifiche regioni corporee caratterizzate da una grande complessità. Questa correlazione è stata riportata per lo sviluppo dell'occhio e la fototrasduzione negli animali pluricellulari. I geni sono stati duplicati a un tasso più alto nel gruppo con la più grande varietà di morfologie oculari, i Pancrustacea (Rivera et al. 2010).

hanno sostenuto che i denti si evolsero probabilmente più di una volta<sup>13</sup>.

Prima di approfondire l'argomento in questione bisogna porsi una domanda ancor più fondamentale: cos'è esattamente un dente? È evidente che più ci avviciniamo all'origine dei vertebrati e più sfocate diventano le definizioni. Questo perché non tutte le caratteristiche, per esempio la posizione dei denti nel cranio e dei tessuti coinvolti, sono comparse contemporaneamente o nella forma che è propria delle specie viventi finora studiate. Nei vertebrati più antichi non esiste uno schema chiaro di distribuzione dei tessuti dei denti. I conodonti probabilmente producevano lo smalto (un problema non completamente risolto), ma altri vertebrati privi di mascelle possedevano un tessuto simile denominato smaltoide<sup>14</sup>. Questo deve essere stato presente negli ultimi antenati comuni fra i vertebrati provvisti di mascelle, divenendo in seguito, insieme ad altri tessuti dentali di nuova formazione, più complesso nel corso dell'evoluzione.

Un'altra questione consiste nel fatto che il criterio per definire i denti può riguardare le loro modalità di sviluppo oppure aspetti genetici, o entrambi, e questi possono essere solo dedotti dai fossili. Moya Smith e colleghi hanno effettuato un'importante scoperta circa il momento e il luogo di comparsa del gene chiamato *sonic hedgehog*, famoso, tra le altre ragioni, per essere un regolatore fondamentale della produzione dei denti. I loro studi nel gattuccio, un piccolo squalo, hanno mostrato che, così come accade nei topi, i luoghi di espressione di questo gene corrispondono nel tempo e nello spazio alla formazione dei denti e delle cuspidi. Il fatto che ci sia uno schema condiviso tra queste specie lontanamente correlate suggerisce che l'ultimo antenato comune dei vertebrati viventi provvisti di mascelle avesse lo stesso modello di sviluppo genetico. Le cose sono però complicate. Come hanno mostrato Jukka Jernvall e i suoi collaboratori, i denti sono poligenici, il che significa che molteplici mutazioni a carico di geni differenti possono influenzare la forma dei denti. Questo è particolarmente vero per i mammiferi, in cui oltre trenta geni differenti

<sup>13</sup> Zerina Johanson ha effettuato importanti scoperte sull'origine dello sviluppo di alcune strutture anatomiche nei placodermi, un gruppo vicino al nodo basale tra i vertebrati privi di mascelle, gli agnati, e quelli con mascelle, i gnatostomi. Stadi ontogenetici diversi di *Cowralepis mclachlani* conservano porzioni dello scheletro branchiale, che, grazie alle loro relazioni topografiche con la muscolatura ipobranchiale e la loro comparsa tardiva durante l'ontogenesi, illustrano le potenziali origini embrionali dalla cresta neurale e la formazione degli elementi vertebrali.

La cava di Merriganowry nel Nuovo Galles del Sud contiene migliaia di strati in scisti a grana fine con molti placodermi e ci si aspetta quindi di trovare in futuro serie ontogenetiche piuttosto complete.

<sup>14</sup> Gli elementi dei conodonti, i «denti» dei vertebrati molto basali, sono stati tradizionalmente studiati perché i risultati della loro analisi hanno delle importanti applicazioni in biostratigrafia. L'estrazione dalla roccia di questi microfossili non calcarei, composti di apatite, spesso comporta l'utilizzo di una soluzione di acido acetico. Per quanto riguarda il collocamento dei conodonti nell'albero della vita, si veda Turner et al. (2010).

sono coinvolti, come è stato scoperto nei topi, che costituiscono un classico modello di studio. I meccanismi genetici non sono semplici e devono esistere alcune differenze tra le specie. Fattori impossibili da studiare direttamente nei fossili.

Un tipico dente di vertebrato è costituito di tessuti che si originano da differenti foglietti germinativi o da cellule diverse nelle prime fasi embrionali<sup>15</sup>. Sono fondamentali due tessuti: lo smalto, che si origina dall'ectoderma, il foglietto più esterno dell'embrione, e la dentina, che deriva dalla cresta neurale. Le cellule della cresta neurale si formano nelle prime fasi embrionali, aggregandosi lungo la linea medio-dorsale del tubo neurale in una sequenza antero-posteriore, da dove migrano per formare molti tipi di tessuti, tra cui la dentina dei denti. Lo sviluppo dei denti incomincia dall'interazione, ripiegamento e differenziazione dei due foglietti nella pelle, così come avviene anche per le squame, i capelli e le piume. Alcuni aspetti dell'anatomia dello sviluppo di queste strutture sono omologhi, perché condividono alcuni schemi di sviluppo e genetici, e questi schemi devono essere esistiti nell'ultimo antenato comune delle specie che presentano denti e specializzazioni tegumentarie, tra cui squame, piume e peli.

### *7. Denti e cicli biologici*

I denti fossili possono fornire alcuni indizi della scansione cronologica degli eventi del ciclo biologico di un individuo. Non è un caso che i denti siano l'oggetto di studio preferito nel campo dell'ontogenesi. La morfologia della cuspidè dei denti si sviluppa dalla punta verso il basso, secondo una modalità di accrescimento che ricorda quella delle conchiglie dei molluschi o delle corna dei ruminanti (il gruppo degli ungulati artiodattili che comprende vacche, giraffe e cervi). Il programma di eruzione dentale è correlato anche con gli eventi del ciclo vitale dell'organismo, come discuterò nel Capitolo 8 in relazione ai nostri antenati umani.

I denti dei mammiferi sono stati oggetto di numerosi studi relativi ai cicli biologici. Negli anni '60 del ventesimo secolo si cominciò a porre una certa attenzione sull'utilizzo degli strati di cemento e dentina dei denti per stimare l'età degli organismi. Questi strati si depositano secondo cicli regolari, e quelli che sono correlati a cicli stagionali annuali possono

<sup>15</sup> I denti, come molti aspetti dell'anatomia scheletrica, da un punto di vista dello sviluppo derivano, almeno in parte, dalle cellule ectomesenchimali. Queste sono cellule pluripotenti che si originano nella cresta neurale e migrano nell'embrione verso numerosi siti, differenziandosi in vario modo. Alcuni esempi sono rappresentati dalle cellule che formano la cartilagine chiamate condroblasti, dalle cellule che formano le ossa, dette osteoblasti, da quelle che producono la dentina dei denti, gli odontoblasti, e dalle cellule del tessuto connettivo. I percorsi genetici sono simili e tutti coinvolgono una molecola chiamata ectodisplasia.



Figura 4.5. Sostituzione dei denti (freccia) nel rinoceronte estinto *Brachypotherium brachypus*, del Miocene medio di Oerlikon, Cantone di Zurigo, Svizzera. Foto gentilmente concessa dal Museo Paleontologico dell'Università di Zurigo.

essere contati per restituire l'età assoluta degli individui. Gli strati nella dentina e nel cemento sono visibili anche con un microscopio standard, grazie all'utilizzo di semplici tecniche istologiche. Le differenze nel tasso metabolico, in parte determinate dalla stagionalità ambientale, causano la periodicità della deposizione degli strati. Queste tracce nei denti si presentano, generalmente, come strati spessi depositati durante la stagione di crescita relativamente rapida (estate) e bande più sottili corrispondenti alla fase di crescita scarsa. Il cemento e la dentina raramente subiscono un rimodellamento o riassorbimento, e per questo motivo possono essere, in molti casi, strumenti scheletrocronologici migliori rispetto alle ossa, che sono, invece, oggetto di considerevoli cambiamenti e obliterazioni durante la crescita<sup>16</sup>.

<sup>16</sup> In alcuni cladi di mammiferi sia i segni presenti nel cemento sia quelli della dentina forniscono stime attendibili dell'età, cosa che invece in altri gruppi fa solo uno di questi due tessuti o nessuno di essi. Klevezal (1996), una traduzione di un lavoro originariamente in russo, esamina ampiamente gli aspetti tecnici della determinazione dell'età in molti mammiferi.

Esistono numerosi esempi di studi sul ciclo vitale delle specie estinte di mammiferi. Alcuni riguardano specie che convissero con gli esseri umani in un passato non troppo remoto, come i mammut e i cervi giganti. Le zanne di mastodonti e mammoth, costituite di dentina, sono caratterizzate da strutture lamellari che crescevano gradualmente, come gli altri denti. La loro analisi può dunque fornire informazioni circa l'età, i tassi di crescita, l'età di raggiungimento della maturità sessuale dei singoli animali e i profili di mortalità a livello di popolazione. Questo tipo di lavoro è stato condotto da Dan Fisher, che ha studiato anche il contesto paleoambientale utilizzando l'analisi degli isotopi stabili delle zanne. Con questi metodi si possono ottenere informazioni sulla temperatura e la dieta nei diversi periodi di vita dell'animale.

In uno studio recente, l'analisi istologica dei denti del cervo gigante *Megaloceros* (un animale estinto), ha stabilito che l'età di morte di numerosi individui di una popolazione dell'Irlanda era compresa tra gli otto e i quattordici anni. Questo dato è simile alla media dell'età di morte della maggior parte delle altre specie di cervi. La grande taglia del *Megaloceros*, in particolare i suoi immensi palchi, così come il suo eccezionale grado di compattezza del cranio, avrebbe fatto pensare a una notevole longevità di questi animali e a un prolungamento della crescita in confronto ai loro antenati. Le stime dell'età fornite dalle analisi dentarie contraddicono questa previsione. Ancora una volta, un mosaico di modalità e velocità diverse nell'evoluzione dello sviluppo delle parti di un animale rende lo studio comparato della storia biologica più complesso e interessante di quanto ci si potesse inizialmente aspettare<sup>17</sup>.

### 8. L'usura dei denti

La morfologia dei denti può cambiare radicalmente durante la vita di un individuo, in alcuni casi fino alla scomparsa delle cuspidi e all'esposizione dei tessuti dentali originariamente rivestiti dallo smalto quando l'individuo era più giovane. Il grado di usura può essere utilizzato per stabilire l'età relativa di individui fossilizzati, ma questo approccio introduce un certo margine di imprecisione derivante, per esempio, dalla variazione degli schemi e dei tassi di usura dei denti anche all'interno di singole po-

<sup>17</sup> Azorit et al. (2004) hanno studiato il cervo rosso, *Cervus elaphus*, e discusso considerazioni metodologiche importanti per una scheletrocronologia basata sui segni rinvenibili nei denti. Discrepanze nelle stime dell'età possono risultare da fluttuazioni nutrizionali stagionali o differenze geografiche e fisiologiche tra le specie, ma la mancanza di un metodo standardizzato per contare i segni dentali è la fonte più importante di incongruenze. Riportano che la stima dell'età varia a seconda dei denti, e che essa è più affidabile nei molari che negli incisivi. Suggestiscono inoltre che l'età dovrebbe essere stimata per tutti i tipi di denti in ogni specie e, quando possibile, anche in differenti popolazioni.





Figura 4.6. Serie dei denti inferiori in tre individui di *Dremotherium feignouxi*, un ruminante privo di palchi, dalla località di Montaigu-le-Blin (Allier Basin, Francia centrale), del Miocene inferiore. Si notino i cambiamenti significativi nella forma dei denti dovuti all'usura nel corso della vita. Fotografia gentilmente concessa da Loïc Costeur (Basilea).

polazioni, oppure a livello regionale<sup>18</sup>. L'usura dei denti dipende da due cause: l'abrasione, prodotta dal cibo o dalle particelle che lo accompagnano, e l'attrito prodotto dal contatto tra i denti.

Nei vertebrati con più generazioni di denti la semplice sostituzione è un'ovvia strategia per far fronte all'usura. Tuttavia, i mammiferi, caratterizzati da un massimo di due generazioni di denti, hanno evoluto strategie alternative. Specialmente negli erbivori, che sono esposti a materiali abrasivi, la longevità dei denti è cruciale per contrastarne l'usura. Per questo si sono evolute (diverse volte in numerosi gruppi) strategie per avere denti più alti e anche denti a crescita continua.

Lo studio dei modelli di usura ha una lunga tradizione nella paleontologia dei mammiferi, ed è stato condotto per comprendere aspetti di natura funzionale e biologica. Anche alcuni tra i più antichi mammiferi, come *Haldanodon exspectatus* del tardo Giurassico del Portogallo, sono stati studiati sotto questo profilo, dimostrando di aver avuto una dieta che comprendeva materiali abrasivi. Un singolare esempio di adattamento

<sup>18</sup> Anders et al. (2011) hanno introdotto un sistema di riferimento di classi di età relative in cui collocare stadi di usura di mammiferi sia viventi sia estinti.

per controbilanciare l'usura dei denti è stato registrato in *Hyaenodon*, un mammifero creodonte che visse in un lungo intervallo del Cenozoico ed ebbe un'ampia distribuzione in vari continenti. *Hyaenodon* era carnivoro e aveva una dentizione tagliente in cui i denti carnassiali (o ferini) superiori e inferiori dovevano serrarsi saldamente tra loro per produrre l'azione di taglio. Allo scopo di preservare questa forte stretta nonostante l'usura, si verificava una rotazione mediale dei denti superiori. Sono stati registrati anche dei casi notevoli in cui i denti superiori negli individui più vecchi appaiono ruotati quasi di novanta gradi, e la corona dello smalto è interamente svanita. Questa particolare specializzazione deve aver aiutato a prolungare la durata media della vita di *Hyaenodon*<sup>19</sup>. Anche alcune specie estinte di carnivori placentati e marsupiali mostrano questa specializzazione.

<sup>19</sup> La rotazione mediale dei denti superiori durante la vita di *Hyaenodon* è stata riportata da Mellett (1969).

## CAPITOLO 5

### PROPORZIONI, CRESCITA E TASSONOMIA

Quando l'anatomia delle strutture microscopiche era poco conosciuta, si pensava comunemente che le uova contenessero individui completamente formati, ma molto piccoli. Secondo questa teoria, nota come preformismo, gli esseri umani si sviluppavano da versioni miniaturizzate dette *homunculi* (Fig. 5.1), mentre tutte le altre specie da analoghi *animalcules*. Quest'idea ci sembra ridicola ora, ma a quel tempo non esisteva il microscopio e non erano state comprese le trasformazioni evolutive tra gli organismi. Senza una moderna conoscenza della biologia, è difficile trovare sensato il fatto che una cellula uovo e uno spermatozoo possano rappresentare insieme l'informazione e la capacità di sopravvivere e di svilupparsi in un intero organismo. Ora sappiamo che le prime fasi dell'ontogenesi di organismi complessi coinvolgono semplici cellule che si dividono ripetutamente, sviluppandosi alla fine in un organismo riconoscibile come tale. Aver scoperto questo processo e i meccanismi che sono alla sua base a diversi stadi di organizzazione, è una conquista scientifica eccezionale.

Due aspetti dell'ontogenesi, dal concepimento alla morte, sono trattati in modo separato: sviluppo e crescita. Lo sviluppo riguarda la differenziazione cellulare e la formazione dello schema corporeo di base, inclusi i cambiamenti strutturali fondamentali e la prima comparsa delle principali caratteristiche morfologiche. Inizia con il concepimento e termina approssimativamente con la formazione dei principali tessuti del corpo. La crescita è l'ultima fase dell'ontogenesi, durante la quale la taglia aumenta. Questa fase si costruisce sullo schema embrionale, che è stato già definito durante lo sviluppo. A causa della conservazione differenziale delle strutture durante la fossilizzazione, la maggior parte di quello che la paleontologia può dire sull'ontogenesi riguarda la crescita. Indirettamente può dire molto di più, come discuterò nel decimo capitolo.

La crescita, nei fossili e nelle forme viventi, riguarda i cambiamenti nella taglia e nella forma. Un'importante area di ricerca si è occupata di capire le leggi matematiche che governano questi cambiamenti. Uno degli approcci più antichi per raggiungere tale scopo è stato quello dello studioso D'Arcy Thompson (1860-1948), professore di zoologia molto apprezzato.

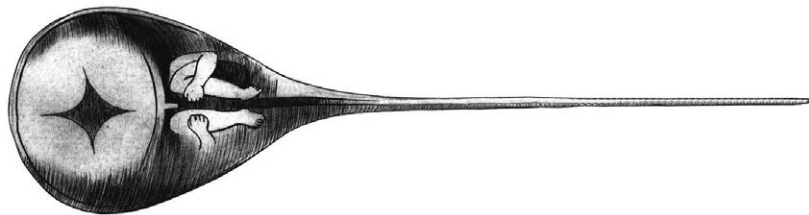


Figura 5.1. L'«Homunculus» come illustrato da Nicolas Hartsoekers (1694). Si noti che l'embrione è già preformato nello spermatozoo. Disegno di Madeleine Geiger.

zato dell'Università di St. Andrews, in Scozia. Egli era anche un esperto di matematica e greco, e tra i vari lavori a cui si dedicò compare anche la traduzione classica della *Historia animalium* di Aristotele. Thompson descrisse il suo metodo nel libro *Crescita e Forma*, pubblicato per la prima volta nel 1917, dove presentava griglie di trasformazione capaci di riassumere le differenze di forme complesse in termini geometrici semplici. Una versione precedente più semplice di queste griglie, che riguardava le differenze delle proporzioni nella faccia umana, compare in uno scritto di Albrecht Dürer. Alcuni esempi che Thompson utilizzò nelle sue analisi delle griglie di trasformazione riguardavano i fossili, tra cui una serie di generi fossili di cavallo, *Archeopteryx*, rinoceronti estinti e dei resti della cintura scapolare di plesiosauro appartenenti a un giovane e a un adulto.

L'approccio geometrico di Thompson ha ottenuto molta attenzione ed elogi e ha influenzato altri campi della conoscenza<sup>1</sup>, ma per lungo tempo non ha goduto di miglioramenti significativi. È solo negli ultimi decenni che sono stati sviluppati algoritmi appropriati per trattare informazioni geometriche complesse: a partire dagli anni '80 del ventesimo secolo è fiorita la disciplina della morfometria geometrica e sono stati sviluppati metodi sofisticati e programmi informatici per confrontare specie differenti e tracciarne i cambiamenti durante la crescita. Per quanto riguarda i vertebrati, questo studio ha interessato soprattutto i crani. Nell'approccio geometrico viene registrata la posizione di molti punti di reperi, detti *landmarks*, e si misura quanto nell'insieme essi differiscano tra le specie o in diversi stadi di una serie di crescita. Ci sono vari tipi di approccio basati sui *landmarks*, ognuno con una diversa struttura matematica, che comprendono deformazioni, sovrapposizioni e metodi lineari basati sulla distanza<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> *On Growth and Form* (traduzione italiana: *Crescita e Forma*) di Thompson ha influenzato molto il lavoro di Claude Lévi-Strauss fornendo uno dei principi dello strutturalismo in antropologia, la trasformazione (Wilcken 2010).

<sup>2</sup> Per una introduzione ai metodi morfometrici e il loro utilizzo in paleonto-

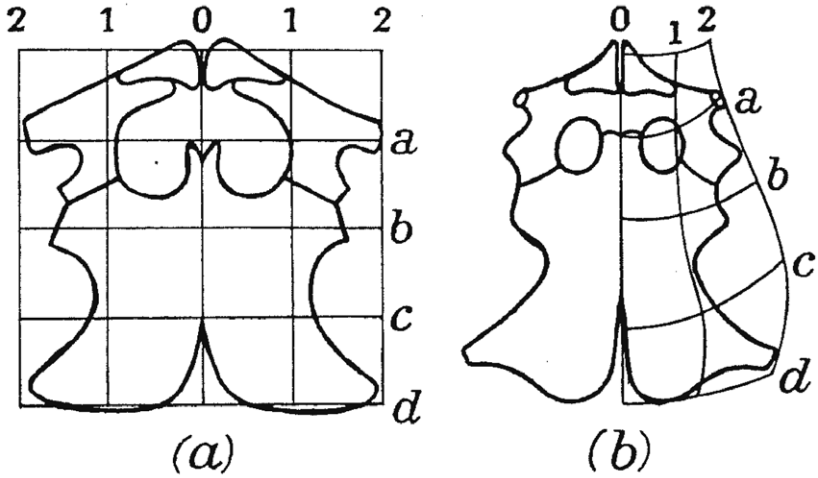


Figura 5.2. Cintura scapolare del plesiosauro *Cryptocleidus*, in stadi giovanili (a) e adulti (b). Da *Crescita e Forma* di D'Arcy Thompson (1917).

Un approccio matematico alternativo e più semplice rispetto a quello geometrico di Thompson, fu sviluppato all'incirca nello stesso periodo. Questo approccio ebbe anche un rilevante impatto negli studi sulla crescita. Nel 1936, Julian Huxley e Georges Teissier hanno pubblicato contemporaneamente in inglese e francese un articolo che presentava una semplice, ma elegante equazione che riassume il rapporto tra due grandezze misurate. Questa relazione fu espressa come

$$y = x^a$$

o in forma logaritmica,

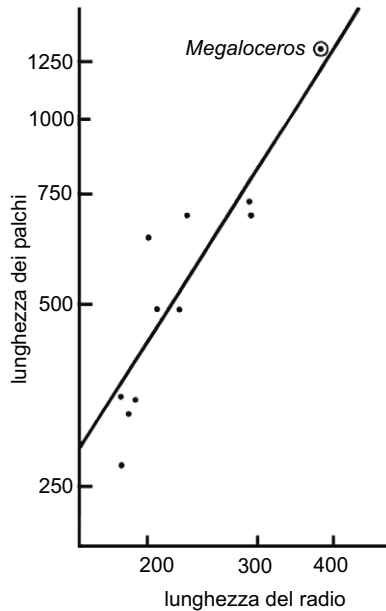
$$\log y = a \log x,$$

dove  $a$  è l'esponente per bilanciare la legge.

Il percorso matematico di crescita, o traiettoria ontogenetica, viene spesso rappresentato come una linea retta in seguito a una trasformazione logaritmica. Le variabili da calcolare sono la direzione o l'inclinazione, e la posizione o intercetta con l'asse verticale del grafico (Fig. 5.3).

logia, si veda l'eccellente serie di contributi di Norm MacLeod nella *Palaeontology Newsletter* della *Palaeontological Association*.

Figura 5.3. Un classico esempio di studio della crescita allometrica per comprendere se le proporzioni del corpo sono diverse in specie diverse, è quello che riguarda il megacero, *Megaloceros giganteus*, un cervo gigante estinto che apparentemente possedeva corna enormi. Rappresentando in un grafico la taglia del corpo e quella del palco di specie diverse di cervi, Gould (1974) ha dimostrato che il megacero ricade nella stessa traiettoria ontogenetica di crescita degli altri. Dunque, la dimensione dei palchi di questo «gigante» è in realtà adatta a un cervo della sua taglia. La lunghezza del palco è messa a confronto con la lunghezza delle ossa degli arti anteriori. I punti rappresentano le diverse specie.



I parametri importanti nell'analisi di crescita sono il tasso, la durata, l'inizio e la fine. L'evoluzione comprende interruzioni, cambiamenti e riassetti di questi parametri. La crescita può comportare delle modificazioni nella forma a causa di cambiamenti della taglia, che non è in rapporto uno a uno con la forma. Quando la relazione della taglia con la forma è costante si ha la condizione di isometria, un caso raro, dato che più spesso ci troviamo di fronte a casi di allometria, un termine coniato da Huxley e Teissier nel loro articolo del 1936, per indicare i cambiamenti della forma dipendenti dalla taglia<sup>3</sup>. A causa dell'allometria, individui della stessa specie possono avere forme diverse a diversi stadi di crescita. Ne consegue anche che le specie possono variare nella forma, se ognuna possiede diverse relazioni allometriche durante la crescita, oppure se prevalgono le stesse relazioni di crescita, ma questa viene troncata o prolungata. In scala ontogenetica, la variazione tra due specie può essere completamente attribuita a differenze nella taglia, perché entrambe si collocano su una comune traiettoria di crescita. Le differenze insorgono in seguito all'interruzione o al prolungamento della crescita. Viceversa, un cambiamento nello schema

<sup>3</sup> Gayon (2000) ha discusso in dettaglio la storia del concetto dell'allometria e dei numerosi precursori di Huxley e Tessier che hanno coniato questo termine nel 1936.

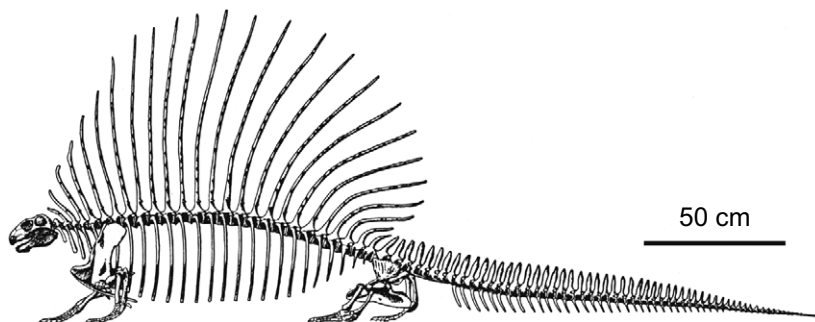


Figura 5.4. Il «pelicosauro» *Edaphosaurus boanerges*. Modificato da Romer e Price (1940) e Sander (1994).

di crescita può essere dedotto quando la variazione non si colloca su una singola traiettoria comune.

L'approccio matematico sviluppato da Huxley e Teissier ha avuto diversi precursori alla fine del diciannovesimo secolo, ma solo nel ventesimo secolo la comunità biologica ha adottato e utilizzato il nuovo strumento numerico<sup>4</sup>. Subito dopo la pubblicazione dell'equazione di crescita, i paleontologi hanno iniziato ad analizzare l'evoluzione delle specie estinte su questa base. L'approccio allometrico è stato adottato con entusiasmo nei circoli paleontologici e ha consentito molti studi sulle serie evolutive di *taxa* in cui l'acquisizione di una particolare caratteristica era vista come risultato della crescita allometrica. Ne sono un esempio le corna degli oreodonti (parenti estinti del cammello), la lunghezza del rostro nei cavalli dall'Eocene ad oggi, le creste della testa nei dinosauri *Protoceratops* e le spine neurali allungate, che formano una vela nei pelicosauri, antichi parenti molto lontani dei mammiferi, risalenti al Carbonifero superiore e Permiano inferiore del Texas (Fig. 5.4). Questi studi affermavano che tali aspetti erano regolati da semplici relazioni allometriche dirette e costanti. Revisioni successive di molti di questi studi mostrarono risultati diversi. Quando sono stati scoperti nuovi fossili, e alberi evolutivi attendibili hanno iniziato a essere disponibili per vari gruppi, si è capito che le allometrie stesse erano passibili di evoluzione, che gli organismi erano mosaici di caratteristiche che crescevano con tassi differenti e che questi cambiamenti erano guidati da caratteristiche ecologiche.

Un buon esempio di tali revisioni è costituito dall'evoluzione delle corna in una serie filogenetica di brontoteri, lontani parenti estinti dei cavalli e dei tapiri. I loro ornamenti del cranio hanno un'allometria positiva,

<sup>4</sup> La generalizzazione multivariata della allometria introdotta da Jolicoeur (1963) ha rappresentato un importante progresso.

come nel caso di altri gruppi di vertebrati estinti. Questa crescita differenziale comporta cambiamenti della forma; deviazioni dall'isometria nelle traiettorie di crescita causano cambiamenti significativi nelle proporzioni e possono generare nuove morfologie. L'aumento graduale delle corna nel tempo geologico fu in un primo momento interpretato come una semplice estensione di una traiettoria comune di crescita. Lavori successivi hanno mostrato che furono coinvolti altri cambiamenti, come ad esempio un inizio anticipato dello sviluppo e un'accelerazione nel tasso di crescita. Questi cambiamenti nelle traiettorie di crescita possono essere visti come risposte a una forma corporea più massiccia e alle maggiori sollecitazioni a cui le corna venivano sottoposte.

Un classico esempio dell'evoluzione delle proporzioni allometriche è costituito dai parenti senza corna dei brontotteri, i cavalli. L'evoluzione del cranio dei cavalli ha coinvolto nuovi modelli di crescita associati a nuove diete. Questi modelli sono ben conosciuti e possono essere rappresentati su di un albero evolutivo complesso ricco di 'rami laterali', la maggior parte dei quali conduce a specie estinte, mentre altri terminano con specie strettamente imparentate con il cavallo attuale. L'unico genere moderno, *Equus*, è l'ultimo sopravvissuto di quella che fu una radiazione adattativa molto diversificata nel corso degli ultimi 55 milioni di anni, e che comportò l'estinzione di circa tre dozzine di generi e di alcune centinaia di specie. Circa 20 milioni di anni fa, i cavalli hanno dato origine a una diversificazione esplosiva per quanto riguarda la morfologia dei denti. Molti cladi hanno evoluto denti a corona alta, ben adattati al pascolo nelle estese praterie degli ambienti aperti diffusi a quell'epoca. Fino a quel punto del tempo geologico, i cavalli dovevano avere un peso corporeo compreso tra 5 e 50 chilogrammi. Al contrario, negli ultimi 20 milioni di anni, essi hanno sviluppato taglie corporee diverse. Alcuni gruppi sono diventati più grandi, altri hanno mantenuto una taglia relativamente stazionaria, e altri nel tempo sono diventati più piccoli. A causa di questi percorsi evolutivi divergenti, lo schema dei cambiamenti nell'evoluzione dei cavalli non è lineare, ma diversificato e cespuglioso<sup>5</sup>.

Si pensa che i cambiamenti nelle proporzioni del cranio dei cavalli siano stati guidati da cambiamenti nella crescita allometrica. Le proporzioni tra gli adulti di specie estinte sono diverse e correlate ad aspetti funzionali. In particolare, si è affermata la presenza, da una parte, di mascelle più grandi per aumentare la superficie di attacco dei muscoli, dall'altra, di denti con corona molto alta, collocati più anteriormente rispetto alla articolazione della mandibola. I rapporti allometrici tra le variabili del cranio che si manifestano durante la crescita individuale dei cavalli viventi non sono gli stessi di quelli registrati tramite i confronti tra gli individui adulti di diverse specie estinte.

<sup>5</sup> G. G. Simpson (1953) aveva già discusso la non linearità del registro paleontologico del cavallo nel suo classico *The Major Features of Evolution*.



A prescindere da tendenze particolari e dal gruppo di vertebrati studiato (per esempio cavalli, brontoteri, ippopotami, rettili, anfibi o pesci) esistono sempre alcuni schemi di crescita comuni. La regione del capo dove il cervello e gli organi sensoriali sono posizionati, cresce con allometria negativa: questi organi, durante la crescita dell'animale, hanno uno sviluppo minore in rapporto all'aumento della taglia corporea. Il muso, la regione anatomica legata alle mascelle, cresce invece con allometria positiva, diventando quindi più grande in rapporto all'aumento della taglia corporea. Questo schema generale si riscontra anche negli esseri umani; i bambini, per esempio, hanno occhi relativamente grandi e una bocca piccola.

A livello di popolazioni diverse di una singola specie, la crescita allometrica può generare anche diversità morfologiche significative, come avviene nelle razze di cani. I canidi in generale, a cui appartengono non solo i cani ma anche volpi e lupi, sono caratterizzati da una crescita fortemente allometrica del cranio. I felini, al contrario, sono caratterizzati da una crescita isometrica del cranio, e di conseguenza gatti di razza diversa mostrano meno differenze da un punto di vista morfologico. Ciò che è variabile in un gruppo può essere stabile in un altro.

### *1. Serie di crescita nei fossili e problemi tassonomici*

Il mezzo ottimale per studiare lo sviluppo dello scheletro è quello che viene definito serie longitudinale, in cui lo stesso individuo viene studiato durante il corso della sua vita. Se questa serie è disponibile per diversi individui, possiamo avere un'idea di ciò che succede durante la crescita di una particolare specie. Questo tipo di studio è molto raro nei vertebrati per ovvie difficoltà logistiche e a causa delle tecniche che è necessario applicare. Lo studio di una serie longitudinale è certamente impossibile in paleontologia. Una serie di crescita nei fossili rappresenta solo un campione statico di individui della stessa specie a diversi stadi di sviluppo. Questi possono essere riconosciuti semplicemente in base alla taglia, o al grado di fusione delle suture del cranio o dell'ossificazione in alcune parti dello scheletro. Una valutazione indipendente dell'età o dello stadio ontogenetico di un fossile può essere fornita da prove istologiche (si veda il Capitolo 4). Per quanto riguarda i vertebrati fossili è possibile disporre di una serie di crescita affidabile, vale a dire una serie di individui di taglia diversa per varie specie che rappresentano la maggior parte dei gruppi principali. Tuttavia, l'identificazione delle serie ontogenetiche nei fossili non è banale. Può essere compiuta con molta facilità quando sono disponibili grandi numeri di individui in un'area stratigraficamente controllabile, una situazione molto rara. Identificazioni tassonomiche errate dipendono dalla distorsione indotta dallo stato di conservazione e dalla scarsa considerazione della variazione ontogenetica. Ci sono molti casi di *taxa* identificati sulla base della descrizione di individui giovani, che successi-

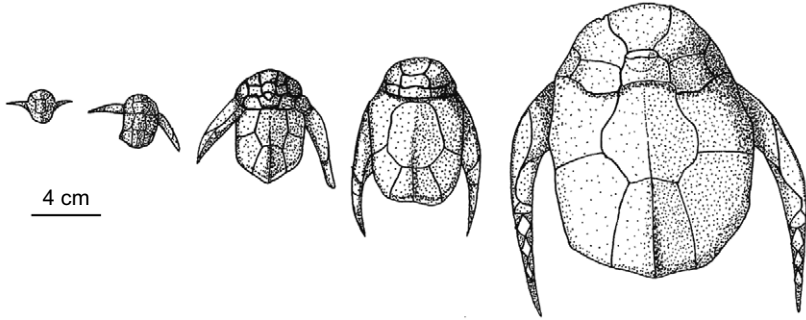


Figura 5.5. Serie di crescita del pesce placoderma *Bothriolepis canadensis* del tardo Devoniano da Miguasha, Canada, di cui si conservano le corazze cefaliche e toraciche. Il campione complessivo comprende più di 6'700 individui. L'individuo più grande sulla destra è lungo circa 20 cm. La scala grafica è 4 cm. Disegno basato su Cloutier (2010).

vamente si rivelano essere *junior synonyms*, sinonimi più recenti, di *taxa* precedentemente già descritti sulla base di individui adulti<sup>6</sup>. Per esempio, uno studio morfometrico dettagliato sui crani di mammiferi primitivi ha mostrato che esemplari precedentemente attribuiti a quattro specie in due generi rappresentano invece, probabilmente, differenti stadi ontogenetici di un'unica specie. Un altro esempio riguarda quello che è forse il più famoso organismo estinto: *Archaeopteryx*. Dopo aver effettuato misurazioni su esemplari di taglia differente, si è scoperto che questi appartenevano alla stessa traiettoria morfometrica, e sono stati quindi attribuiti a un'unica specie, *Archaeopteryx lithographica*. Questo tipo di approccio sta diventando la regola nella paleontologia dei vertebrati. Altri esempi riguardano, tra gli altri, fossili di bradipi, capibara e ittiosauri.

L'importanza di considerare la crescita nel processo di identificazione tassonomica è resa molto chiara dallo studio dei cervi. I palchi sono molto frequenti nel registro paleontologico di questi animali, perché sono robusti e grandi, e spesso le persone comuni li collezionano. Nella maggior parte delle specie di cervi, i palchi cambiano notevolmente nel corso della durata della vita. Costituiscono un soggetto estremamente importante per gli studi ontogenetici perché vengono cambiati ogni anno e la loro complessità aumenta progressivamente: ogni anno viene prodotto un palco

<sup>6</sup> La considerazione dei cambiamenti ontogenetici ha portato alla revisione tassonomica di numerosi *taxa*. Fra i tanti, possiamo ricordare i bradipi terrestri (Cartelle e De Iuliis 2006), gli ungulati endemici del Sud America (Billet, de Muizon e Quispe 2008) e gli ittiosauri (Motani e You 1998).

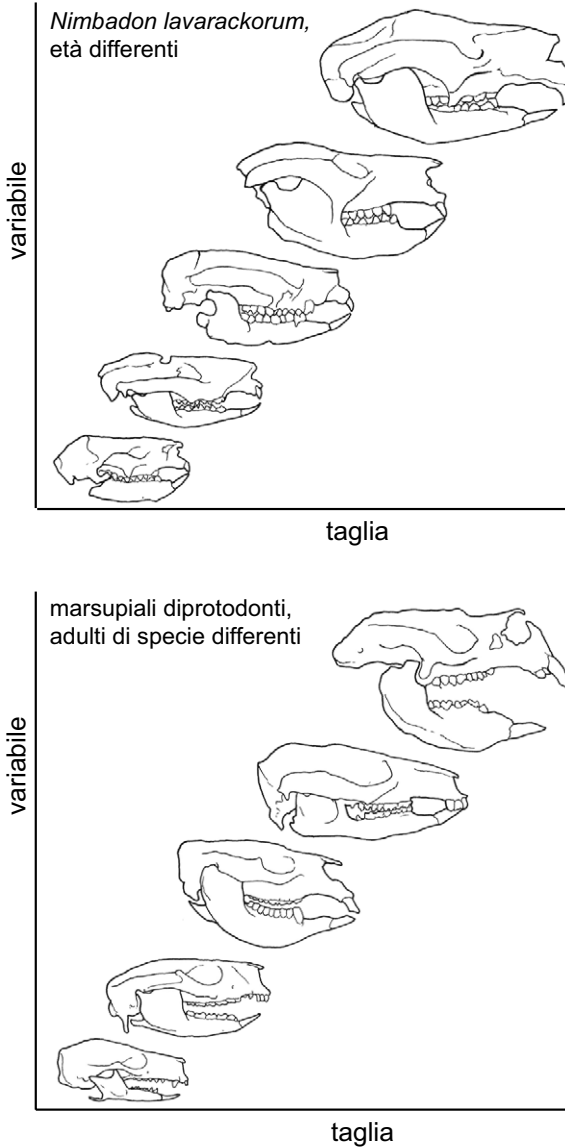


Figura 5.6. Allometria intra-specifica (in alto) e inter-specifica (in basso). L'esempio intra-specifico è quello di una serie di crescita eccezionale del fossile marsupiale *Nimbadon lavarackorum*, un parente del vombato (basato su Black et al. 2010). L'esempio inter-specifico comprende crani adulti di diverse specie di marsupiali diprotodonti. Si tratta dei membri dell'«ordine» dei mammiferi che mostrano la più grande varietà di taglie: da circa 15 grammi a circa 3 tonnellate dei *Diprotodon* del Pleistocene, il marsupiale più grande che sia mai esistito.

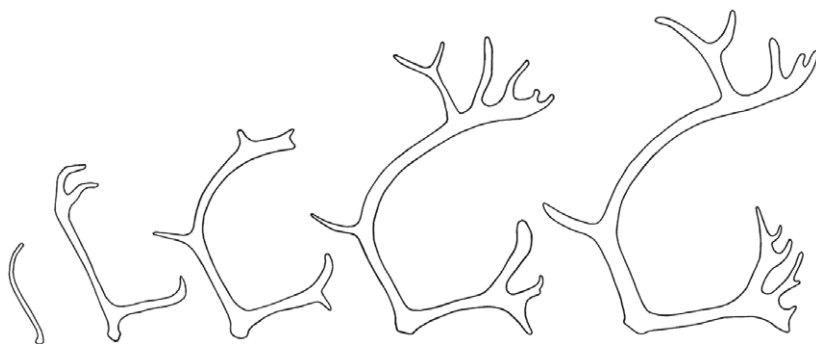


Figura 5.7. Sagome delle corna dello stesso esemplare di renna alla taglia massima raggiunta in cinque anni consecutivi. L'individuo è stato chiamato Wally dai custodi del Parco Nazionale dei Cairngorms, in Scozia. T. Smith (2006) ha pubblicato un resoconto sullo stato della popolazione introdotta a cui questo individuo apparteneva.

più complesso di quello precedente (fino al raggiungimento della configurazione tipica dello stadio di maturità). Consideriamo ora i palchi come fossili. Palchi isolati o più comunemente frammenti di palco si trovano spesso nei musei di tutto il mondo e talora ne riempiono molte vetrine. È necessaria un'attenta considerazione del cambiamento che avviene durante l'ontogenesi e della variazione individuale per identificare tassonomicamente in modo corretto i palchi fossili isolati. In passato, numerose specie nuove sono state descritte sulla base di esemplari isolati, causando una sovrastima del numero delle specie dei cervi fossili.

Durante la vita dei singoli individui, si registra anche nei denti una variazione della taglia e della forma e i paleontologi misurano questa variazione per prendere delle decisioni sulla validità dei *taxa* fossili. Per esempio, le specie attuali dei più grandi roditori viventi, i capibara, sono state utili come riferimento per valutare la variazione tra esemplari di roditori estinti del Sud America e studiarne quindi la tassonomia. Questo studio ha evidenziato delle sinonimie, e quindi la non validità, di alcune specie già descritte in precedenza con un nome diverso. È importante considerare che i denti rappresentano un caso speciale negli studi sulla crescita, in virtù del fatto che non subiscono nessun rimodellamento durante la vita, ma possono tuttavia presentare un cambiamento di forma a causa dell'usura.

L'analisi dell'istologia delle ossa è legata allo studio delle serie di crescita del fossile, perché può fornire una valutazione indipendente dell'età relativa e a volte anche assoluta di un campione. Negli ultimi anni è diventato sempre più frequente fornire dati istologici nel descrivere una nuo-

va specie di dinosauro, anche quando è disponibile un solo esemplare. Il prendere in considerazione la variazione ontogenetica sta rendendo la tassonomia più solida, riducendo la componente essenzialmente tipologica. Bisogna però sottolineare che la considerazione dello studio ontogenetico non era del tutto assente nei lavori dei primi paleontologi. Per esempio, Othniel C. Marsh, paleontologo americano del diciannovesimo secolo, ha utilizzato il grado di chiusura delle suture nel cranio nei brontoteri per determinare se un individuo rappresentasse un esemplare adulto o giovane. Le suture, i limiti di contatto tra le ossa, si obliterano e quindi scompaiono quando l'animale cresce, e la sequenza in cui questo si verifica può essere specie-specifica.



## CAPITOLO 6

### MODALITÀ DI CRESCITA E DIVERSIFICAZIONE

Il terreno più fertile per l'espansione della sintesi moderna (dell'evoluzione) poggia probabilmente sulla teoria emergente relativa al ruolo che i fattori biotici intrinseci hanno nello stabilire differenti tassi di origine e di estinzione, e su come queste fondamentali variabili macroevolutive riassumano la diversificazione della diversità globale.

David Jablonski, *Origination Patterns and Multilevel Processes in Macroevolution*

I fossili forniscono potenzialmente una prova diretta di come i cambiamenti nelle strategie di crescita possano aver interessato le modalità di diversificazione nel corso del tempo geologico. Nuove strategie possono aver permesso ad alcune specie di sfruttare nuove opportunità ecologiche o possono aver contribuito alla loro scomparsa. La comunità dei paleontologi che lavora sugli invertebrati è molto interessata agli schemi evolutivi dei gruppi vissuti nel passato, comunemente noti come dinamiche dei cladi. Questo tipo di ricerca implica, in molti casi, l'utilizzo di grandi banche dati e modelli matematici basati su numerose variabili.

I tassi di diversificazione, vale a dire quanto velocemente o lentamente il numero di specie in un gruppo è cambiato nel tempo geologico, sono stati tradizionalmente associati a fattori ambientali esterni. Due fattori esterni vengono in genere invocati per spiegare gli eventi evolutivi: la Regina Rossa e il Buffone di Corte. Mentre nell'ipotesi della Regina Rossa i principali promotori di cambiamenti sono le interazioni biotiche, in quella del Buffone di Corte sono più importanti le perturbazioni fisiche o abiotiche, come i cambiamenti climatici<sup>1</sup>. I fattori «intrinseci», quelli lega-

<sup>1</sup> Un'analisi del modello della «Regina Rossa» in opposizione a quello del «Buffone di Corte» è stata presentata da Benton (2009:728): «Il Modello della Regina Rossa [Van Valen 1973] deriva da Darwin, che ha visto l'evoluzione principalmente come un equilibrio di pressioni biotiche, in particolare la competizione, ed è descritto in questa frase che la Regina Rossa dice ad Alice in *Attraverso lo Specchio*: 'bisogna correre più che si può per rimanere nello stesso posto'. Secondo il modello

ti alla storia evolutiva di un organismo e quindi associati alla sua fisiologia e sviluppo, sono anch'essi oggetto di interesse crescente.

Studi che riguardano molti gruppi vissuti in diversi periodi geologici hanno mostrato che la dicotomia tra fattori estrinseci e intrinseci è falsa. Le variabili tipiche dei cicli vitali evolvono canalizzate dalle caratteristiche interne degli organismi coinvolti, che a loro volta si modificano e sono influenzati dall'ambiente. Un esempio su grande scala di questa relazione è costituito dalla comparsa dei batteri fotosintetici che, come documentato dai sedimenti inorganici di cui conosciamo l'età, hanno modificato l'atmosfera nel corso del tempo geologico rilasciando ossigeno. Il rilascio di ossigeno da parte dei primi batteri fotosintetici ha avuto un effetto «innesco» a livello geologico, perché l'ossigeno è coinvolto nell'alterazione chimica delle rocce, ma ha soprattutto influenzato notevolmente la vita degli organismi, ora estinti, che allora abitavano un pianeta con condizioni atmosferiche completamente differenti da quelle attuali. La quantità di ossigeno nell'atmosfera è stata infatti molto inferiore o molto maggiore rispetto a oggi, in diversi periodi del tempo profondo.

Vale la pena di riflettere sul significato di tempo profondo per comprendere l'evoluzione dello sviluppo nei grandi cladi. Sia le previsioni teoriche, sia i dati sperimentali hanno mostrato che semplici correlazioni causali nello strutturarsi della biodiversità sono solo un'eccezione. La causa della propensione verso la speciazione o la resistenza all'estinzione non può essere ridotta a una singola caratteristica; in ogni caso considerare le variabili dei cicli vitali biologici rappresenta sempre un passo fondamentale.

Alcune delle differenze ambientali tra il mondo attuale e quello del passato riguardano variabili che sono cambiate gradualmente nel corso del tempo geologico. Altre, invece, sono dovute a eventi catastrofici improvvisi, mai documentati nel corso della storia umana, almeno da quando esistono documenti scritti. Alcuni di questi eventi coincidono con i momenti in cui si sono verificati eventi di estinzione di massa significativi, come l'estinzione dei dinosauri (non aviani). A questi eventi è spesso associato un vulcanismo eccezionalmente attivo. Per quanto riguarda l'estinzione della fine del Cretaceo, gli effetti dell'impatto dell'asteroide che si abbatté sulla Penisola dello Yucatán sono ampiamente noti, ma altrettanto rilevante è stato senza dubbio l'effetto degli eventi che causarono la formazione dei *Deccan traps* del sub-continente indiano, una delle più grandi zone vulcaniche della Terra. I *Deccan traps* sono giganteschi *plateau* di lava che

del Buffone di Corte [Barnosky 2001], raramente si verificano eventi di evoluzione, speciazione e estinzione, se non in risposta a imprevedibili cambiamenti nell'ambiente fisico, che ricordano il capriccioso comportamento del giullare di corte durante il Medioevo. Nessun modello è stato proposto come esclusivo». Per casi studio in cui sono stati esplorati modelli alternativi, si veda Barnosky (2001) e Goin, Abello e Chornogubsky (2010).



ricoprono la crosta continentale: mezzo milione di chilometri quadrati di roccia vulcanica, più di dieci volte la superficie della Svizzera. Il singolare paesaggio a cui danno origine è caratterizzato da diversi livelli orizzontali, o *trap*, ognuno formato da un'unica colata lavica che si estende per molti chilometri. I *Deccan traps* si formarono in seguito a eventi vulcanici di magnitudo non comparabile con nessun altro evento registrato nel corso della storia umana. Anche l'eruzione del Vesuvio, con le sue ben note conseguenze per Pompei, impallidisce al confronto<sup>2</sup>.

Le datazioni radiometriche indicano che le eruzioni che hanno causato i *Deccan traps* si sono verificate per una durata di circa 2 milioni di anni, circa 66 milioni di anni fa. Queste eruzioni vulcaniche non solo hanno ricoperto di lava una vasta area, ma hanno rilasciato anche grandi quantità di anidride solforosa e polveri sottili nell'atmosfera. I cambiamenti climatici che ne sono derivati hanno influito su larga scala sulla vegetazione e sui mari. Il plancton marino è stato probabilmente decimato e questo deve avere innescato una reazione di eventi a causa della caratteristica interconnessione degli elementi di un ecosistema. Complesse reti di interazioni ecologiche furono molto probabilmente gettate nel caos. Un fenomeno ancora più grande di estinzione della biodiversità si verificò al passaggio tra il Permiano e il Triassico e fu associato agli eventi di eruzione che portarono alla formazione dei *trap* della Siberia. Queste eruzioni durarono solo 1 milione di anni circa, ma furono più estese rispetto a quelle associate ai *Deccan traps*. Le rocce vulcaniche che furono prodotte in questa occasione ricoprono attualmente circa 2 milioni di chilometri quadrati, meno di un terzo della superficie originaria stimata, ma comunque approssimativamente pari all'intera superficie dell'Europa occidentale. I cambiamenti nella composizione chimica degli oceani associati a questa grande attività vulcanica hanno avuto un grande impatto globale sull'evoluzione dei cicli biologici.

I principali eventi di estinzione hanno influito notevolmente sulla storia della vita sulla Terra: la ripresa dei gruppi che non si estinsero completamente è attualmente oggetto di grande interesse e richiede una conoscenza dettagliata dell'ambiente e degli organismi che hanno caratterizzato il pianeta Terra successivamente ai fenomeni di estinzione.

### 1. L'acidificazione degli oceani nel passato e oggi

Il Triassico inferiore, che seguì la più grande estinzione di massa mai avvenuta, quella della fine del Permiano, fu caratterizzato da una significativa instabilità ambientale. Grazie al lavoro dei geochimici sappiamo che

<sup>2</sup> Per un brillante resoconto e una superba descrizione dei *Deccan trap* e del vulcanesimo, si veda *Earth: An Intimate History* (2004) di Fortey (traduzione italiana: *Terra. Una Storia Intima*, 2005).

i livelli di acidità nell'oceano e la quantità di ossigeno nell'atmosfera subiscono un'oscillazione, influenzando il metabolismo e quindi le modalità di crescita di differenti gruppi di organismi, inclusi quelli che costruiscono strutture di carbonato di calcio, come i coralli costruttori di barriere (si veda il Capitolo 10). L'acidificazione degli oceani (una diminuzione del pH dell'acqua) ha interessato le modalità di crescita di ammoniti e altri molluschi, di coralli e della maggior parte (se non tutti) degli altri tipi di invertebrati marini. L'attività vulcanica, di cui esistono testimonianze dirette, ha comportato un rilascio relativamente improvviso di metano e un aumento della concentrazione di anidride carbonica, non solo nell'atmosfera ma anche negli oceani, riducendo la soprassaturazione del carbonato di calcio marino e quindi il potenziale di calcificazione degli organismi che vivevano a tutti i livelli della colonna d'acqua (benthos, plancton). Il mio collega Helmut Weissert dell'ETH, il Politecnico Federale di Zurigo, e molti altri hanno studiato questa crisi della biocalcificazione. Lo studio dei fossili degli invertebrati marini e del loro ciclo vitale è spesso studiato parallelamente ai cambiamenti oceanici, unendo geochimica e paleontologia.

Come si è verificato già nel Triassico inferiore, anche oggi le acque marine in tutto il mondo si stanno acidificando, perché gli oceani assorbono le quantità crescenti di anidride carbonica che sono presenti nell'atmosfera. Si ritiene che questa acidificazione dell'oceano costituisca una grande minaccia per gli ecosistemi marini nel futuro prossimo. Esperimenti mostrano che questo cambiamento altera la capacità di riprodursi e crescere in almeno alcune specie di copepodi, gasteropodi, ricci di mare e ofiure. Dato che il cambiamento si sta verificando molto rapidamente, molte specie sono a rischio di sopravvivenza, sebbene non tutti i gruppi siano ugualmente interessati da tale fenomeno. In Svezia, Sam Dupont e colleghi hanno ottenuto prove sperimentali che le larve delle stelle marine *Crossaster* sono influenzate positivamente dall'acidificazione dell'oceano: quando allevate a un pH basso, le larve crescono più velocemente, senza effetti visibili sulla sopravvivenza o sulla scheletogenesi. Questa è stata la prima segnalazione di un effetto positivo dell'acidificazione degli oceani sul tasso di crescita degli invertebrati. Effetti differenti sul ciclo vitale degli organismi devono essere responsabili del risultato degli eventi di estinzione in termini di vittime e di sopravvissuti, così come della ripresa successiva di questi ultimi. Per citare Arnaud Brayard e colleghi, nella sopravvivenza dei cladi sono coinvolti sia i buoni geni, sia la buona fortuna.

## *2. Le principali modalità di evoluzione larvale negli oceani*

Molte specie di invertebrati marini che abitano il fondo del mare hanno uno stadio larvale libero che si può disperdere e che è quindi morfologicamente ed ecologicamente molto diverso dallo stadio adulto sessile. La maggior parte degli invertebrati marini, prima di fissarsi e metamor-

fosare in individui giovanili, segue una delle due strategie possibili per lo sviluppo larvale. Nel caso della planctotrofia, le larve si alimentano nella colonna d'acqua per un periodo di settimane o mesi. Nella strategia alternativa, invece, le larve lecitotrofe non si alimentano, perché utilizzano le sostanze di riserva presenti nel tuorlo dell'uovo per il breve periodo che trascorrono nella colonna d'acqua. Come si può comprendere esaminando la distribuzione di queste strategie nell'albero evolutivo delle specie viventi, devono essere avvenuti molteplici cambiamenti durante l'evoluzione, anche all'interno di singoli gruppi. La domanda che guida buona parte delle ricerche relative a questi aspetti degli invertebrati è se questi cambiamenti siano distribuiti casualmente o se si concentrino in specifici periodi di tempo. È comunemente accettato che essi siano stati guidati molto probabilmente da cambiamenti ambientali o da fenomeni di predazione sul fondo dell'oceano. Oltre a un interesse accademico per questi aspetti dell'evoluzione, lo scopo di queste ricerche è anche quello di conoscere meglio il flusso dei nutrienti e le interazioni ecologiche negli oceani che, tra le varie cose, hanno conseguenze importanti anche per la pesca.

Lo studio dei fossili può fornire informazioni dirette sui principali cambiamenti del passato associati a nuove strategie di ciclo vitale nelle comunità degli organismi marini. Un buon esempio è l'origine della planctotrofia nel periodo di transizione dal Cambriano all'Ordoviciano, avvenuto circa 490 milioni di anni fa. Questo momento della storia della Terra è molto importante perché si registrò un notevole aumento nella biodiversità globale, in cui si verificò la comparsa di tutti i principali gruppi di organismi ancora esistenti. La prova diretta dell'evoluzione delle strategie larvali deriva dai gasteropodi fossili. Allora, come oggi, alcune specie si sviluppavano direttamente e nelle larve lecitotrofiche la maggiore quantità di tuorlo corrispondeva a gusci più grandi. I gusci larvali raramente si conservano come fossili, perché sono sottili e piccoli (generalmente meno di 1 millimetro), ma sono comuni i loro calchi naturali. In tedesco si chiamano *Steinkerne* (nuclei di pietra), e vengono ritrovati in molti casi come prodotto collaterale del lavoro dei paleontologi che per studiare i conodonti, probabili vertebrati molto basali, trattano la roccia con sostanze chimiche e ne osservano il residuo. Dato che la taglia degli *Steinkerne* riflette la quantità del tuorlo contenuto nell'uovo, possiamo dedurre con certezza se l'animale era planctotrofico. Alexander Nützel e colleghi hanno misurato centinaia di questi *Steinkerne* del tardo Cambriano e dell'Ordoviciano inferiore ritrovando le forme planctotrofiche nella fase di transizione fra questi periodi, circa 490 milioni di anni fa.

L'Ordoviciano inferiore è caratterizzato dalla diversificazione degli organismi bentonici sospensivori, che aderiscono al fondale e si nutrono delle particelle in sospensione. Alcuni ricercatori hanno ipotizzato che questa caratteristica abbia innescato l'evoluzione della planctotrofia, come strategia per sfuggire alla predazione. È ovvio che questo scenario plausibile prevede che la quantità dei nutrienti negli oceani fosse sufficiente per garantire la vita delle larve natanti; sembra infatti che gli eventi tettonici

nell'Ordoviciano inferiore abbiano interessato apparentemente le dinamiche degli oceani in modo tale da poter generare un simile effetto.

I biologi interessati alla vita negli oceani incominciano a mostrare una grande attenzione al lavoro dei paleontologi in questo campo, che cercano di capire le condizioni in cui gli organismi vivevano nel passato, e quindi di prevedere quali potrebbero essere gli effetti dei cambiamenti globali sugli organismi. Il flusso di informazioni si muove in entrambe le direzioni, visto che in ultima analisi è lo studio attento dei cicli vitali delle specie viventi che determinerà una comprensione più dettagliata dell'evoluzione delle strategie larvali nel registro paleontologico.

### *3. Cambiamento climatico ed evoluzione dello sviluppo nei mammiferi*

La valutazione dell'evoluzione della diversità nel corso del tempo geologico in relazione ai cambiamenti ambientali ha dimostrato che nelle faune dei vertebrati ci sono stati episodi di cambiamenti influenzati dal clima, ma anche episodi in cui non ne è stata registrata traccia alcuna. In occasione dei mutamenti climatici del Neogene, che hanno determinato la trasformazione di grandi aree del Nord America in deserti o habitat molto aridi, si sono originati molti nuovi gruppi di mammiferi. È stato ipotizzato che questo sia avvenuto contemporaneamente in diversi cladi, attraverso simili cambiamenti ontogenetici. Per esempio, la locomozione saltatoria è diffusa in vari ambienti aridi in tutto il mondo, anche se il caso maggiormente conosciuto è quello dei canguri in Australia. Questo tipo di locomozione è legata alle diverse proporzioni degli arti, che evolvono attraverso tassi di crescita differenti, o iniziano la loro crescita in momenti diversi nelle diverse specie<sup>3</sup>. Questo significa che i cambiamenti climatici alla fine potrebbero avere un effetto simultaneo sui modelli di sviluppo in gruppi differenti, che evolvono simili adattamenti a nuovi tipi di ambiente.

Il cambiamento climatico può comportare cambiamenti evolutivi nella taglia, spesso legati a modificazioni del ciclo vitale. Per esempio, i cavalli, una volta molto diffusi e abbondanti nelle faune del Nord America, mostrano una rapida diminuzione della taglia prima della loro estinzione avvenuta in Alaska durante il Pleistocene. È possibile che la selezione naturale abbia operato sui tratti del ciclo vitale, portando a cambiamenti evolutivi nella taglia corporea. Questi cambiamenti possono essere rivelati dallo studio della crescita e della longevità che si registrano nella microstruttura dei denti. Da un punto di vista morfologico, a causa delle relazioni allometriche, i cambiamenti della taglia

<sup>3</sup> Nel laboratorio di Karen Sears ([www.life.illinois.edu/sears/Home.html](http://www.life.illinois.edu/sears/Home.html)) si sta lavorando alacremente su come si sviluppino le differenze negli arti delle specie di mammiferi (si veda anche Richardson et al. 2009).

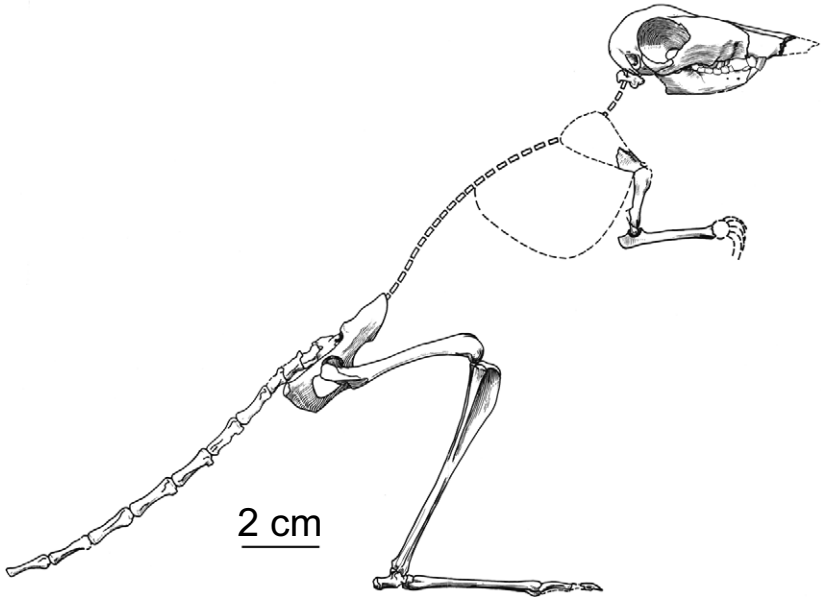


Figura 6.1. I mammiferi saltatori si sono evoluti in maniera indipendente in molte aree desertiche del mondo intorno alla fine del Miocene. Un esempio è il marsupiale *Argyrolagus scagliai* dell'Argentina. La coda era probabilmente molto più lunga, e qui sono illustrate solo le vertebre conservate dell'individuo del *Museo Municipal di Mar del Plata*. Le forme esistenti, e probabilmente anche quelle estinte, sviluppano grandi differenze nelle proporzioni degli arti attraverso variazioni nei tassi di differenziazione scheletrica. Modificato da Simpson (1970).

corrispondono in molti casi a cambiamenti della forma delle strutture anatomiche degli organismi. Numerosi fenomeni di questo tipo si sono verificati parallelamente in molti gruppi, circa 3 milioni di anni fa, ma fenomeni analoghi sono occorsi probabilmente in diversi momenti in altri continenti.

L'evoluzione dei mammiferi nel Sud America è un argomento di studio molto ricco nella paleontologia dei vertebrati, ma solo recentemente la conoscenza della cronologia e il campionamento delle faune è migliorato al punto tale da permetterci di esaminare gli schemi evolutivi con una certa sicurezza. Pancho Goin, Fredy Carlini, e i colleghi di La Plata, hanno recentemente riscontrato un ricambio nei mammiferi in coincidenza con un improvviso calo globale della temperatura tra la fine dell'Eocene e l'inizio dell'Oligocene. Hanno battezzato l'evento *Bisa-*

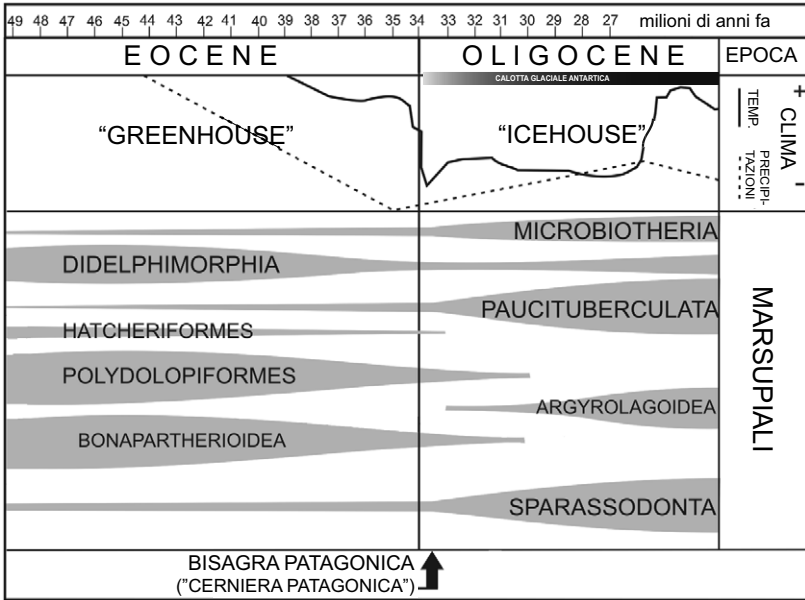


Figura 6.2. Schema generale di estinzione e diversificazione di molti gruppi di mammiferi marsupiali in corrispondenza dei significativi cambiamenti climatici registrati al passaggio fra l'Eocene e l'Oligocene, denominati *Bisagra Patagónica* da Pancho Goin e colleghi. Modificato da Goin, Abello e Chornogubsky (2010).

*gra Patagónica* (Cerniera Patagonica), perché è stato registrato nel Sud dell'Argentina. Molti gruppi di armadilli e di parenti dei marsupiali si sono estinti alla fine dell'Eocene, e molti nuovi tipi di questi animali sono apparsi nell'Oligocene<sup>4</sup>. Ciò che è rilevante nei gruppi dell'Oligocene inferiore è la loro nuova strategia di ontogenesi dentaria, quella in cui i denti mostrano una crescita continua. Questa caratteristica comprende una nuova serie di cambiamenti metabolici e del ciclo biologico e, come sta studiando Rick Madden, probabilmente si è generata in risposta all'usura dei denti prodotta in gran parte dalle ceneri vulcaniche presenti nel cibo.

Diversamente dagli esempi sopraccitati, il calo significativo nella temperatura che si è verificato nel Nord America al tempo della *Bisagra Patagónica* in Argentina (al passaggio tra l'Eocene e l'Oligocene, circa 34 milioni di anni fa), ha avuto apparentemente pochi effetti sull'evoluzione

<sup>4</sup> Per un resoconto dell'evoluzione dei marsupiali argirolagidi, si veda Simpson (1970) e Sánchez-Villagra et al. (2000).

dei mammiferi. Grazie alle magnifiche raccolte di resti di numerose specie di mammiferi provenienti dai sedimenti del *White River Group*, negli Stati Uniti occidentali, Don Prothero e colleghi hanno mostrato che la grande maggioranza delle specie di mammiferi non ha subito cambiamenti morfologici, nonostante le ben note variazioni climatiche. Uno studio della superficie dei denti ha rivelato che devono essere avvenuti cambiamenti nella dieta, sebbene l'aspetto dei denti sia rimasto invariato. D'altra parte, gli effetti del cambiamento climatico tra l'Eocene e l'Oligocene, anche se manifestatisi a livello globale, potrebbero essere stati differenti su scala locale, mentre anche altri fattori locali di rilievo, come il vulcanismo, potrebbero aver giocato un ruolo importante.

L'impatto della temperatura sull'evoluzione dello sviluppo è ben documentato in molti studi sperimentali basati sulle specie attualmente viventi. Il registro paleontologico, invece, fornisce delle prove indirette. Sappiamo per esempio, che nell'Eocene, milioni di anni prima dei raffreddamenti dell'Oligocene, la temperatura era così alta da consentire lo sviluppo anche alle alte latitudini di faune molto diversificate, con le stesse caratteristiche di quelle che attualmente vivono nei tropici. Nell'attuale Nord-Est della Colombia è vissuto fra circa 58 e 60 milioni di anni un serpente gigante degno di nota: *Titanoboa cerrejonensis* aveva una lunghezza corporea stimata di 13 metri e una massa di 1'140 chilogrammi. Nel corso del tempo geologico, quando le temperature aumentavano e diminuivano, anche la taglia massima degli animali a 'sangue freddo' aumentava e diminuiva e i serpenti, il cui metabolismo è influenzato dalla temperatura media ambientale, non facevano eccezione. Jason Head e collaboratori hanno calcolato che un serpente della taglia di *Titanoboa* avrebbe avuto bisogno di una temperatura media annuale tra 30°C e 34°C per sopravvivere. In confronto, la temperatura media annua dell'odierna Cartagena sulla costa della Colombia è di circa 28°C.

#### 4. Squali giurassici

La modalità riproduttiva e la capacità di evolvere per adattarsi in poche generazioni possono cambiare durante il tempo evolutivo come risposta ai cambiamenti ambientali di natura abiotica e biotica, associati a cambiamenti interni dell'organismo. Un esempio è rappresentato dalla iniziale diversificazione e radiazione degli squali moderni e dei batoidi nel Giurassico inferiore, come studiato da Jürgen Kriwet e colleghi. Nel periodo successivo all'estinzione di massa della fine del Triassico, si verificò una rapida diversificazione opportunistica e una radiazione ecologica degli squali e dei loro parenti, caratterizzati da piccola taglia corporea, vita breve e oviparità. È probabile che siano stati questi stessi tratti del ciclo vitale a causare tale fenomeno, permettendo il rapido affermarsi di innovazioni ecologiche relative alla struttura corporea. In uno studio riguardante squali, razze e chimere attuali, è stato dimostrato

che il rischio di estinzione è più alto nelle specie vivipare che in quelle ovipare, anche se per quest'ultime i tassi di predazione sono più alti, sia delle uova, sia degli adulti. Le specie vivipare hanno infatti un'attitudine evolutiva molto bassa e sono più inclini all'estinzione di quelle ovipare perché le femmine gravide possono essere uccise. Nel Giurassico inferiore, l'oviparità ha permesso agli squali e ai loro parenti di adattarsi meglio alle condizioni ambientali in mutamento. Il vivere a lungo e la viviparità rende quindi la maggior parte delle specie di squali viventi altamente vulnerabile a fenomeni di estinzione.

### 5. Sopravvivenza e diversificazione nella linea dei mammiferi primitivi

Poche specie dei lontani antenati dei mammiferi sono sopravvissute all'estinzione del Permo-Triassico, circa 250 milioni di anni fa. La maggior parte delle linee evolutive si estinse in tale circostanza e quasi tutte presentavano una dieta carnivora. Fra i pochi nostri antichi parenti sopravvissuti c'era *Lystrosaurus*, il tetrapode maggiormente diffuso nel Triassico inferiore durante la ripresa che seguì l'estinzione. *Lystrosaurus* appartiene ai dicinodonti, un gruppo che prende il nome dalla dentatura specializzata a due zanne. Questi erbivori erano grandi, con una taglia che variava da quella di un ratto a quella di un bue, e diversificati, con circa settanta generi descritti sino ad ora. *Lystrosaurus* non è solo sopravvissuto alla crisi del Permiano, ma durante il Triassico inferiore era anche molto diffuso da un punto di vista geografico e numericamente abbondante.

Jennifer Botha-Brink ha stabilito, grazie a uno studio paleoistologico, che *Lystrosaurus* e altri dicinodonti avevano tassi di crescita elevati se confrontati con quelli di altre specie contemporanee. L'istologia di più di cento campioni di ossa di dicinodonti mostra canali allargati nei microcortici che possono aver aumentato l'apporto di ossigeno e nutrienti, facilitando una assimilazione più efficiente dei nutrienti e incrementando quindi la crescita delle ossa. *Lystrosaurus* e i suoi parenti più stretti crescevano più rapidamente rispetto ai loro cugini. Un tasso di crescita eccezionalmente rapido ha contribuito probabilmente alla sopravvivenza di *Lystrosaurus* durante l'estinzione avvenuta alla fine del Permiano e anche alla sua abbondanza nel Triassico inferiore, durante la fase di recupero successiva all'estinzione. La crescita accelerata dei dicinodonti può aver permesso loro di raggiungere rapidamente la taglia corporea che garantiva una protezione contro la predazione. Inoltre, l'istologia delle ossa ha suggerito un raggiungimento in tempi rapidi della maturità sessuale, che avrebbe fornito a *Lystrosaurus* una certa resilienza alle perturbazioni ambientali. Questa scoperta riguardante il loro ciclo vitale potrebbe spiegare la quantità dei fossili ritrovati per questi animali, che sono molto abbondanti nelle rocce in cui sono presenti pochi altri organismi erbivori.



## 6. Le isole come esperimenti nell'evoluzione dei cicli vitali

Le isole si collocano fra i soggetti di studio preferiti dai biologi evuzionisti perché sono un ottimo esperimento naturale con cui è possibile verificare delle ipotesi. In uno spazio con limiti ben definiti, è più facile documentare le variabili fisiche e biologiche principali ed esaminare come esse influenzino i processi evolutivi. Studi classici sulle popolazioni delle isole sono quelli sui fringuelli delle Galápagos, sulle lucertole *Anolis* dei Caraibi e sulle drosofile (conosciute anche come moscerini della frutta) delle Hawaii. Anche i laghi (isole di acqua in un mare di terra), come il Lago Vittoria in Africa, sono luoghi in cui possono essere condotti ottimi esperimenti naturali, perché certi gruppi di pesci possono sopravvivere solo in alcuni di essi<sup>5</sup>.

Le isole sono anche un soggetto interessante per studiare lo sviluppo e i fossili. Numerose specie si sono estinte recentemente, nelle ultime centinaia o migliaia, e non milioni, di anni. Nella maggior parte dei casi, la causa dell'estinzione è stato l'impatto negativo dell'uomo.

Esistono diversi tipi di isole: antiche o giovani, piccole o grandi, oceaniche o continentali. Le isole continentali sono quelle che un tempo erano collegate a una vicina terra emersa. Generalmente poggiano sulla piattaforma continentale e potrebbero diventare, o sono state, collegate alla terraferma tramite un istmo. Bali, Cuba e la maggior parte delle isole del Mediterraneo sono continentali. Un'isola oceanica è invece l'isola per eccellenza. Non è mai stata collegata alla terraferma e si è originata attraverso alcuni processi geologici (più comunemente eruzioni vulcaniche), sollevandosi dal fondo del mare. Le Galápagos, le Hawaii, le Mauritius, e Réunion sono tutte isole vulcaniche. Quello che è interessante è l'isolamento che si verifica sulle isole, e con esso le condizioni peculiari che hanno portato all'evoluzione di diversi cicli biologici, di cui molto può essere documentato nel registro paleontologico.

Tra i mammiferi fossili troviamo alcuni dei casi più spettacolari, o almeno alcuni dei più noti, di evoluzione in ambiente insulare<sup>6</sup>. Uno studio ha calcolato che il tasso di evoluzione morfologica nei mammiferi, soprattutto roditori, può essere tre volte maggiore per le popolazioni delle isole rispetto a quelle della terraferma<sup>7</sup>. Per lungo tempo sono stati sup-

<sup>5</sup> Una famosa introduzione all'argomento dell'evoluzione sulle isole è rappresentata dal libro *The Song of the Dodo* di Quammen (1997).

<sup>6</sup> Van der Geer e colleghi (2010) hanno presentato un'indagine approfondita sull'evoluzione dei mammiferi delle isole fornendo numerosi esempi di evoluzione avvenuta in tempi rapidi. Nel loro compendio, in cui vengono citati numerosi lavori originali sull'argomento, la rilevanza ecologica delle caratteristiche morfologiche delle specie insulari è discussa nel contesto dei dati paleoecologici.

<sup>7</sup> Millien (2006) ha esaminato la letteratura relativa al registro paleontologico dei mammiferi, ha unito i suoi risultati con i dati provenienti dalle specie viventi e calcolato che nei mammiferi i tassi di evoluzione morfologica sono maggiori per le

posti cambiamenti accelerati nelle isole, e sono stati effettuati diversi studi quantitativi, tra i quali, per esempio, quello di Adrian Lister sulla popolazione di cervo rosso nell'isola di Jersey. Il registro paleontologico presenta numerosi cambiamenti radicali e mostra casi che sono ormai dei classici: elefanti della taglia di un pony, topi della taglia di un coniglio, ippopotami della taglia di un maiale e cervi della taglia di un cane. A seguito dell'isolamento riproduttivo si evolvono taglie anomale insieme a cambiamenti nei cicli biologici<sup>8</sup>. A causa della crescita allometrica, le variazioni nella taglia danno origine a forme differenti degli organismi. Una prospettiva ontogenetica nello studio dell'evoluzione morfologica dei mammiferi delle isole è dunque quella più intuitiva.

La tendenza generale nei mammiferi è quella di evolvere taglie più grandi se piccoli, e taglie più piccole se grandi, nell'arco di un breve tempo geologico<sup>9</sup>. Gli esempi possibili sarebbero molti. Uno di questi riguarda l'elefante estinto della Sicilia *Elephas falconeri*, che si stima abbia raggiunto un'altezza inferiore a 1 metro da adulto e una massa corporea di 100 chilogrammi, appena l'un per cento circa della massa del suo antenato sulla terraferma. Altri esempi relativi agli elefanti si ritrovano nelle Channel Islands, a circa venti miglia dalla costa della California meridionale. Si è evoluto lì *Mammuthus exilis*, una specie pigmea derivata da *Mammuthus columbi*, uno dei vari mammut che hanno vagato nel Nord America negli ultimi milioni di anni. Elefanti nani erano comuni nel Mediterraneo e sono stati trovati a Creta, Malta, Cipro e in Sicilia. Si è ipotizzato che i crani di questi animali possano aver ispirato la leggenda greca dei Ciclopi: i crani degli elefanti hanno un grande foro nella fronte, a cui si connette la proboscide, che potrebbe essere scambiato per un'orbita unica, enorme e collocata in posizione centrale<sup>10</sup>.

Lo studio dei mammiferi di isole differenti rivela somiglianze nelle

isole che per le popolazioni della terraferma di un fattore che può essere anche di 3 a 1.

<sup>8</sup> Le radiazioni adattive sono state documentate in alcune isole e in alcuni arcipelaghi (Losos e Ricklefs 2009). In questi casi, gli organismi analizzati avevano delle caratteristiche peculiari del ciclo vitale. Ne sono un esempio i tenrec del Madagascar, un gruppo di circa trenta specie attualmente viventi che sono strettamente imparentate con le talpe dorate, e appartengono al clade dei mammiferi chiamato Afrotheria. Alcune specie di tenrec raggiungono la maturità sessuale a soli quaranta giorni circa, mentre altri maturano piuttosto lentamente. Alcune di loro hanno figliate molto grandi (le femmine di una certa specie possono avere fino a trentadue feti, un numero decisamente estremo per i mammiferi) mentre altre specie producono figliate ridotte a uno o due piccoli. Qualcuna ha un tasso metabolico molto alto, mentre altre no (Nowak 1999).

<sup>9</sup> Alcuni ritengono che anche diverse specie di dinosauri rappresentino esempi di forme nane che vivevano sulle isole (si vedano riferimenti in Sander et al. 2010 e Stein et al. 2010).

<sup>10</sup> Leroi (2003) e Blumberg (2008) hanno spiegato l'anomalia dello sviluppo che conduce alla ciclopia negli esseri umani.

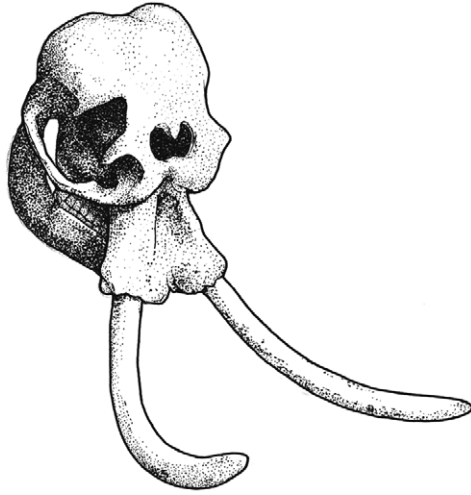


Figura 6.3. Il cranio dell'elefante nano *Elephas falconeri* del tardo Pleistocene delle Sicilia. Disegno di Claudia Joehl, realizzato sulla base di un individuo in esposizione al *Senckenberg Museum* di Francoforte.

specie che le abitano e negli adattamenti che esse hanno evoluto. Numerosi fossili documentano l'antica presenza durante il Pleistocene di elefanti, cervi e ippopotami estinti in numerose isole del Mediterraneo, e di cervi ed elefanti in isole del Giappone e dell'Asia Sud-orientale. Gli elementi tassonomici in comune si spiegano molto probabilmente con le capacità natatorie, per quanto riguarda le specie di grandi dimensioni, o la capacità di sopravvivere su zattere naturali, per quanto riguarda invece quelle piccole. Esistono anche parallelismi ecologici nelle condizioni riscontrate in mammiferi diversi in regioni differenti. Ogni isola è unica e naturalmente le differenti pressioni selettive e la contingenza storica hanno giocato un ruolo nel plasmare di volta in volta le comunità faunistiche e floristiche. Nonostante questo, i principi e i meccanismi in atto appaiono essere universali.

Il contesto ecologico dello sviluppo è importante per comprendere i casi di nanismo e gigantismo insulare, nei quali devono essere coinvolti dei bilanci tra costi e benefici per variabili interconnesse come taglia, longevità, età di riproduzione, tasso di crescita, risorse disponibili, competizione e necessità metaboliche.

Il modo in cui gli organismi sostengono la loro crescita dipende dai tassi di consumo alimentare e dispendio energetico. Una frazione del cibo assimilato viene ossidata per alimentare il metabolismo, mentre il resto viene sintetizzato e immagazzinato come biomassa. Sono stati sviluppati

modelli matematici, basati su misure fisiologiche di metabolismo e crescita, che hanno aiutato a stabilire come gli stessi principi generali di relazione operino in differenti tipi di animali<sup>11</sup>. Questo potrebbe spiegare perché osserviamo sviluppi morfologici paralleli registrati per fossili provenienti da isole diverse.

Ci sono due percorsi che portano alla rapida evoluzione dei cambiamenti della taglia nelle isole. Da una lato una riproduzione tardiva può portare a una taglia grande. Questa situazione è associata alla produzione di pochi figli. Dall'altro lato, un'ottimizzazione del metabolismo in presenza di condizioni alternative e differenti risorse, più limitate, può portare a una riproduzione precoce e a una piccola taglia.

Come affrontavano i mammiferi estinti la diversa disponibilità di risorse, generalmente più bassa, che incontravano sulle isole? I fossili documentano ripetutamente una notevole plasticità evolutiva nelle strategie fisiologiche e di sviluppo di numerosi gruppi. Un esempio è costituito da *Myotragus*, estintosi circa cinquemila anni fa, che è stato ampiamente studiato dal gruppo di ricerca di Meike Köhler e Salvador Moyà-Solà dell'Istituto Catalano di Paleontologia. L'antenato di *Myotragus*, un parente stretto di pecore e capre, è arrivato probabilmente nelle isole Baleari circa 6 milioni di anni fa, al tempo in cui il Mediterraneo era un insieme di laghi salati. *Myotragus* molto probabilmente si è evoluto in condizioni molto differenti rispetto a quelle della terraferma, con livelli di risorse bassi e assenza di predatori, diventando eccezionalmente piccolo: l'esemplare adulto più grande raggiungeva al massimo 45-50 centimetri al garrese, e pesava probabilmente non più di 50-70 chilogrammi. Come crescevano e che tipo di strategia energetica avevano? Studi istologici delle ossa lunghe di *Myotragus* hanno rivelato zone di osso lamellare in tutta la corteccia, un tipo di osso altrimenti comune solo tra i rettili viventi, come i coccodrilli, che sono ectotermi. L'istologia delle ossa rivela che *Myotragus* cresceva lentamente, con una velocità incostante, e raggiungeva la maturità scheletrica con un considerevole ritardo. Aveva anche una durata della vita estesa, se confrontata con quella dei suoi cugini. Non influenzato dalle attività dell'uomo, *Myotragus* aveva quindi una vita lunga e lenta.

Il pedomorfismo, vale a dire la ritenzione dei caratteri infantili o giovanili nell'adulto, è stato generalmente chiamato in causa per descrivere buona parte dell'evoluzione dei mammiferi insulari. Tuttavia, gli organismi sono assimilabili a dei mosaici, in cui ogni organo o parte, sebbene integrato con il resto, è governato da diverse regole di crescita relativa. Così, nonostante una forma insulare possa avere una generale somiglianza con un giovane del suo antenato, quest'ultima può essere solo superficiale, mentre molte caratteristiche mostreranno speciali adattamenti alla nuova ecologia e ai nuovi bisogni metabolici. Le proporzioni del corpo nelle

<sup>11</sup> Si veda Hou et al. (2008) per i modelli che riguardano i tassi di investimento metabolico e crescita in diversi tipi di animali.

forme insulari non possono essere quindi semplicemente spiegate come il risultato di un'interruzione, o ritardo, dello sviluppo che ha prodotto una somiglianza con lo stadio giovanile dell'antenato.

La scoperta di una nuova specie di ominide del Pleistocene dell'isola indonesiana di Flores, il famoso *Homo floresiensis*, fornisce un esempio importante di come sia necessario considerare l'ontogenesi quando si studiano i fossili, e dell'importanza dell'evoluzione 'a mosaico'. *H. floresiensis* era alto solo un metro circa ed era completamente bipede, con una capacità cranica ipotizzata simile a quella dello scimpanzé, 417 centimetri cubi in un corpo di circa 30 chilogrammi. Questa capacità cranica è sconcertante, dal momento che questa specie, vissuta molto recentemente, era capace di costruire strumenti. Il suo probabile antenato, *Homo erectus*, aveva una capacità cranica più grande, circa 900 centimetri cubi. Per questo alcuni studiosi hanno sostenuto che *H. floresiensis* non fosse altro che una popolazione di pigmei con una condizione patologica che comprendeva la microcefalia<sup>12</sup>. A parte questa alternativa, che è stata successivamente smentita, considerando i rapporti allometrici della capacità cranica con la taglia corporea, il volume del cervello di *H. floresiensis* eccede le aspettative, indipendentemente da quale specie di ominide, tra i candidati potenziali, si ipotizzi come suo antenato.

Esistono per altri animali esempi di estrema riduzione della capacità cranica che si colloca oltre l'intervallo previsto dai parametri allometrici, come mostrato da Adrian Lister e Eleanor Weston tramite un'analisi quantitativa sui fossili di ippopotamo del Madagascar. A livello di metabolismo, il tessuto cerebrale è dispendioso, ed è stato quindi ipotizzato che questo organo diventi più piccolo nelle linee in cui sia conveniente risparmiare energia. La mancanza di un semplice *scaling* ontogenetico (il mantenimento delle proporzioni durante l'ontogenesi) non è rara nei casi di riduzione nella taglia dovuta a rapidi processi evolutivi. Per esempio, Meike Köhler e Salvador Moyà-Solà hanno descritto una significativa riduzione del cervello e degli organi sensoriali in *Myotragus* durante il suo isolamento geografico nell'isola di Maiorca. Per citare un altro esempio, negli anni '80 del ventesimo secolo Louise Roth ha scritto che le specie nane insulari dei proboscidiati fossili non sono semplicemente più piccole e con rapporti conservati in scala (pedomorfici) nelle proporzioni post-craniali, ma mostrano anche deviazioni che rispondono probabilmente a costrizioni e adattamenti locomotori e metabolici, come è stato dimostrato anche per molte specie fossili delle isole del Mediterraneo.

Le caratteristiche osservate negli ippopotami, in *Myotragus* e probabilmente in *Homo floresiensis*, si sviluppano parallelamente nei processi di domesticazione, in cui si verifica la riduzione della capacità cranica e

<sup>12</sup> Jacob et al. (2006), tra gli altri, hanno sostenuto che *Homo floresiensis* rappresenti una popolazione di pigmei affetti da una condizione patologica. Lieberman (2009) ha presentato una panoramica generale sul significato di *H. floresiensis*.

degli organi sensoriali, come aveva già notato Darwin nel suo libro del 1868 sulla domesticazione. In un articolo, infatti, alcuni autori affermavano erroneamente che la morfologia di *Myotragus* è il risultato non di adattamenti al nuovo ambiente insulare, ma di adattamenti che derivano dalla domesticazione. La maturità a una taglia corporea piccola è un esempio di un'importante caratteristica biologica che gli allevatori tendono a selezionare. Apparentemente questa caratteristica è stata più sensibile alla selezione artificiale di quanto non lo siano caratteristiche di crescita relativa<sup>13</sup>.

Osservazioni interessanti sui fattori coinvolti nella rapida evoluzione documentata dai fossili sulle isole potrebbero essere ottenuti anche analizzando gli effetti della cattività negli zoo e in altri luoghi. Questo lavoro sarebbe analogo a quello portato avanti da Darwin quando studiò le variazioni determinate dalla domesticazione per ottenere informazioni generali sull'evoluzione.

La cattività ha un grande impatto sugli aspetti di base della biologia degli animali, quali la taglia corporea e la longevità. I cambiamenti avvenuti nel corso della vita di un individuo non sono certamente ereditabili, ma si potrebbe immaginare che la condizione di cattività, un sistema particolare di selezione, potrebbe condurre a cambiamenti evolutivi se mantenuta per alcune generazioni. In cattività quattro aspetti fondamentali della vita sono diversi rispetto alle condizioni naturali: disponibilità di cibo, mancanza di predazione, spazio limitato in cui vivere e habitat semplificato con minor diversità. Questi aspetti differiscono anche tra le popolazioni insulari e quelle di terraferma.

<sup>13</sup> La taglia corporea risponde apparentemente meglio di molte caratteristiche alla selezione artificiale degli allevatori di bestiame (Roth 1992).

## CAPITOLO 7

### I FOSSILI E LA GENETICA DELLO SVILUPPO

I processi ontogenetici non fossilizzano, ma le strutture che possono fossilizzare sono il risultato di un processo di sviluppo. I fossili di individui adulti possono dunque fornire informazioni che riguardano lo sviluppo grazie alla conservazione di fenotipi che hanno una chiara e immediata correlazione con uno specifico processo di sviluppo. Per ricostruire tale processo è importante accertarsi che le analisi siano basate su supposizioni corrette e si deve quindi considerare la collocazione del fossile nell'albero evolutivo della vita. Questo approccio è definito *extant phylogenetic bracketing*, che in italiano potremmo definire come inferenza filogenetica basata sul confronto tra organismi estinti e le specie attuali a loro più affini. È stato introdotto un metodo specifico per dedurre caratteristiche anatomiche dei tessuti molli e per ricostruire tratti del comportamento di organismi estinti, ma lo stesso può essere utilizzato anche per ricostruire le ontogenesi estinte. L'animale estinto viene confrontato con i suoi parenti viventi più vicini: si esamina la distribuzione di una caratteristica dello sviluppo fra i *taxa* attuali che circoscrivono il *taxon* estinto in un certo albero. Se la caratteristica esiste in tutte le specie viventi appartenenti a un gruppo in cui si colloca il fossile in questione, si può dedurre che essa sia esistita nel loro antenato comune e quindi anche nel fossile.

Per esempio, i dinosauri sono circoscritti dagli uccelli e dai coccodrilli e quindi una caratteristica riscontrata sia negli uccelli sia nei coccodrilli, come l'oviparità, dovrebbe essere probabilmente presente anche nei dinosauri. Dall'altra parte, una caratteristica assente sia negli uccelli sia nei coccodrilli, come la metamorfosi, dovrebbe essere probabilmente assente anche nei dinosauri. Le cose diventano più complicate se uno dei parenti viventi ha una caratteristica che l'altro non ha. Per esempio, i coccodrilli possiedono un osso principalmente lamellare, legato a una crescita lenta, mentre gli uccelli hanno un osso fibrolamellare e sono caratterizzati da fasi di crescita rapida. E i dinosauri? In questi casi ambigui, e anche al fine di verificare le deduzioni basate semplicemente sull'inferenza filogenetica, è fondamentale prendere in considerazione la conservazione delle caratteristiche che forniscono una prova diretta di un certo carattere. Nel

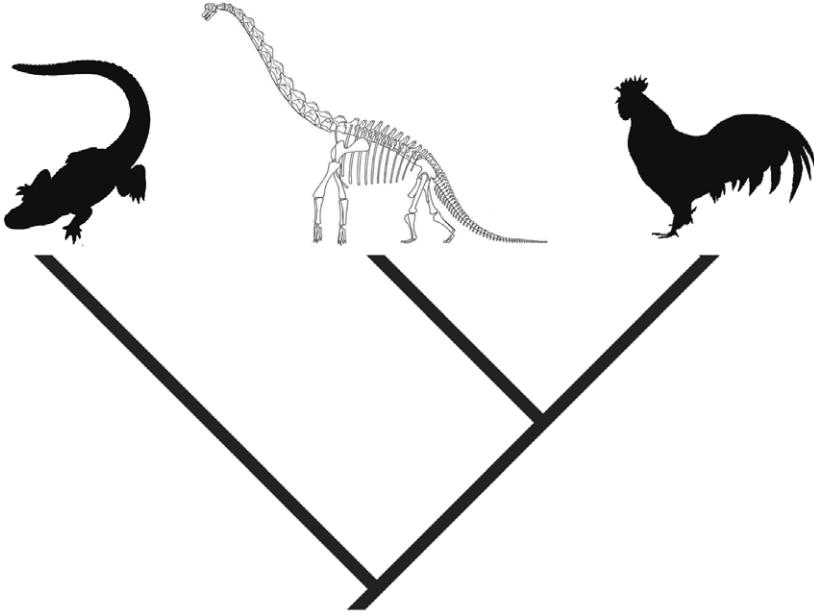


Figura 7.1. I dinosauri sono circoscritti filogeneticamente dai coccodrilli e dagli uccelli.

caso della crescita dei dinosauri, l'analisi dell'istologia dell'osso ha fornito una prova diretta e inequivocabile della presenza di osso fibrolamellare e ha quindi rivelato singolari curve di crescita con fasi di crescita rapida in alcune linee.

Ci si potrebbe interrogare circa il valore scientifico di conclusioni basate su organismi separati da molte centinaia di milioni di anni di evoluzione indipendente, ma tali conclusioni sono giustificate da prove sperimentali relative a organismi viventi. Una scoperta fondamentale degli ultimi decenni è che molti meccanismi e molecole dello sviluppo sono gli stessi in *taxa* diversi e filogeneticamente distanti. È ben noto che molti processi molecolari che controllano il cambiamento fenotipico sono molto più vecchi dei gruppi che esprimono quei fenotipi. Questo aspetto è stato definito da Sean Carroll «complessità ancestrale». Un conservatorismo di questo tipo è valido per specie molto diverse e lontanamente correlate. Ci sono livelli profondi o fondamentali, primitivi sia in termini di tempo geologico sia di tempo di sviluppo, a cui possono essere ricondotte strutture trovate negli adulti di organismi tanto distanti l'uno dall'altro in termini evolutivi, quanto possono esserlo le mosche e gli esseri umani. In questo caso si parla di «omologia profonda» di queste strutture, che significa identità, od omologia, a un certo livello di organizzazione (molecolare, cellulare) e a un certo livello di gerarchia nell'albero evolutivo della vita.



Usare il presente per dedurre il passato, come nel caso del *phylogenetic bracketing*, può sembrare limitante. Il biologo evoluzionista Mark Pagel ha scritto che questo approccio «condanna il passato a essere come il presente. Ancor peggio, forse, il passato che otteniamo guardando indietro è un passato molto ordinario, un passato mediocre». Tuttavia non abbiamo scelta, e questo non significa che non troviamo modelli significativi e anche sorprendenti guardando i fossili in questo modo. In ogni caso, cosa significano «ordinario» e «mediocre»? Non esistono trilobiti viventi, ma ci sono tutti i motivi per supporre che la segmentazione del corpo che hanno subito durante il loro sviluppo individuale fosse associata agli stessi processi registrati negli artropodi viventi.

Negli esempi che seguono, mi prefiggo di dimostrare in che modo possiamo imparare sull'evoluzione dello sviluppo studiando i fenotipi adulti di organismi estinti.

### 1. I numeri delle vertebre

Gli animali complessi sono in gran parte composti di parti che si ripetono e i vertebrati non sono un'eccezione. A prima vista non è una cosa ovvia, ma se esaminiamo il nostro scheletro o quello di qualsiasi altro vertebrato, notiamo la ripetizione seriale di vertebre che differiscono solo gradualmente per taglia e forma. Anche i tessuti che circondano queste vertebre, muscoli, nervi e vasi inclusi, sono strutture che si ripetono. Questi pacchetti di strutture, segmenti dell'intero organismo, si originano durante lo sviluppo da 'blocchi da costruzione', detti somiti, che si formano durante una particolare finestra temporale all'inizio dello sviluppo embrionale. Il tasso di segmentazione determina poi il numero di vertebre che avrà l'organismo adulto. Alcuni serpenti sviluppano centinaia di segmenti, mentre le tartarughe si fermano intorno a venticinque, con un numero fisso di diciotto prima del sacro (la parte della colonna vertebrale immediatamente anteriore alle ossa della coda). È come se esistesse un orologio della segmentazione, che a seconda della specie ha un ticchettio diverso. A volte ha un ticchettio più lungo o più corto all'interno della stessa specie, specialmente a livello della regione caudale, e possono esserci quindi variazioni nel numero delle vertebre.

La nostra colonna vertebrale è chiaramente suddivisa in regioni con caratteristiche diverse. Non abbiamo coste nel collo, nella zona cervicale. Abbiamo una regione toracica con grandi coste, che raggiungono medialmente lo sterno e costituiscono una gabbia dove il cuore, lo stomaco e gli altri organi sono ben protetti. Non abbiamo sterno o coste nella zona del ventre, e quindi abbiamo forti muscoli addominali che conferiscono una certa solidità alla regione lombare. Alcune vertebre, infine, sono fuse per formare la regione sacrale, a cui si attacca la pelvi, o cintura pelvica, seguita dalla regione caudale, o coda. I limiti tra le regioni corrispondono ai limiti nell'espressione di geni speciali che regolano il processo di sviluppo

e stabiliscono le identità regionali lungo l'asse del corpo. Questi geni sono membri della famiglia dei geni regolatori *Hox*.

Alla luce di queste informazioni relative allo sviluppo, un aspetto apparentemente banale quale il numero delle vertebre in differenti regioni dello scheletro acquisisce una nuova dimensione. I numeri riflettono due aspetti fondamentali delle prime fasi dello sviluppo: la formazione dei somiti (somitogenesi) e i limiti di espressione degli *Hox*. Le variazioni nei numeri delle vertebre di ciascun tratto devono quindi testimoniare una certa plasticità evolutiva in questi meccanismi. I mammiferi hanno un numero costante di vertebre poste anteriormente alla pelvi. Una giraffa e un topo hanno entrambi sette vertebre cervicali. Sia il koala, sia l'opossum, di fatto tutti i marsupiali, hanno dodici vertebre toracico-lombari e la variazione in questa regione è bassa fra gruppi diversi. I rettili, che includono gli uccelli, sono molto più diversificati per quanto riguarda questo aspetto. Un cigno ha circa venticinque vertebre del collo e le anatre sedici o meno. Tutte le tartarughe hanno diciotto vertebre presacrali (otto cervicali, dieci dorsali) e due sacrali, nonostante la tartaruga *stem Odontochelys* del Triassico della Cina avesse, secondo quanto riportato, solo nove vertebre dorsali.

Ho saputo dell'esistenza di questi moduli fissi da Shigeru Kuratani<sup>1</sup>. *Kuratani-sensei*, Kuratani il maestro, come sono solito chiamarlo quando a Kobe tento con scarso successo di integrarmi, ha avuto l'intuizione di analizzare la questione dei numeri delle vertebre nei vertebrati terrestri, realizzando una mappatura dei dati forniti in un classico studio da Sir Richard Owen, contemporaneo di Charles Darwin. Con Yuichi Narita ha scoperto quali cladi sono conservativi e quali sono plastici dal punto di vista dello sviluppo. Quando ho visitato il suo laboratorio nel 2006 e discusso la loro analisi, ho notato nel loro lavoro un altro schema peculiare. Nella maggior parte dei mammiferi di tutti i tipi, la somma delle vertebre della gabbia toracica e della regione del ventre, la regione toracico-lombare, è diciannove. Questo numero è costante sia nei marsupiali sia nei monotremi che depongono le uova, e in molti gruppi di mammiferi placentati, ed è stato probabilmente fissato nelle prime fasi dell'evoluzione dei mammiferi. Tuttavia, a parte poche altre eccezioni distribuite casualmente, un gruppo rilevante di placentati, gli Afrotheria, ha condiviso un aumento del numero totale di vertebre toraciche e lombari. Questo modello vale anche per le specie estinte più antiche e meno specializzate di ognuno di questi gruppi. Afrotheria, un gruppo inizialmente riconosciuto sulla base di prove di carattere molecolare, comprende diverse creature quali iraci, elefanti, dugonghi, tenrec e talpe dorate. Dopo aver notato questi schemi, Rob Asher

<sup>1</sup> Per un resoconto sul lavoro di Kuratani sulla morfologia evolutiva, che comprende saggi divertenti con aneddoti personali, si veda [www.cdb.riken.jp/emo/clm/0706n.html](http://www.cdb.riken.jp/emo/clm/0706n.html).

e Thomas Lehmann hanno scoperto che un ritardo dello sviluppo dentale è altrettanto diagnostico negli afroteri, sia estinti che viventi<sup>2</sup>.

L'origine dei numeri delle vertebre è associata a meccanismi impossibili da studiare direttamente nelle specie estinte, ma esiste un rapporto uno a uno tra il numero delle vertebre e sia la segmentazione, sia i limiti dei geni *Hox*. L'inferenza filogenetica basata sugli organismi attuali supporta chiaramente l'ipotesi che questi processi operino in tutti i vertebrati terrestri, fossili e viventi. Il ricco registro paleontologico dei vertebrati terrestri ci fornisce, inoltre, la possibilità di esaminare lo sviluppo nelle forme estinte. In questo modo possiamo analizzare la storia iniziale dei mammiferi e dei rettili per osservare i modelli di evoluzione e dare risposta a una serie di domande: quando si è evoluto il conservatorismo del numero delle vertebre nei mammiferi? Quale meccanismo è stato evolutivamente più plastico, la somitogenesi o il confine fra i geni *Hox*? Che tipo di limitazioni nella plasticità dello sviluppo producono gli adattamenti ecologici, come l'adattamento secondario alla vita acquatica, che caratterizza per esempio le balene e i rettili marini?

Per rispondere a queste domande, insieme con Johannes Müller e Torsten Scheyer, ho riunito un gruppo di esperti che hanno fornito informazioni aggiornate e complete sulla filogenesi e i numeri delle vertebre dei gruppi in cui sono specializzati. Con queste informazioni abbiamo condotto delle analisi che ci hanno portato a scoprire gradi diversi di plasticità dello sviluppo nell'evoluzione dei gruppi estinti e nella storia iniziale dei principali gruppi viventi. L'esame dei fossili ha mostrato che l'aumento e la riduzione del numero complessivo delle vertebre o il cambiamento dei confini tra le regioni, mantenendo invariato il numero complessivo di vertebre, si sono verificati indipendentemente in molte linee. Abbiamo fatto risalire la canalizzazione dello sviluppo o il conservatorismo nel numero delle vertebre presacrali dei mammiferi all'origine del gruppo, almeno 315 milioni di anni fa circa, quando il numero di vertebre cervicali variava tra cinque e sei. Il costituirsi del numero quasi costante di sette vertebre cervicali si è verificato circa 100 milioni di anni dopo, nel Giurassico. Questa scoperta ha messo in discussione l'ipotesi precedente che cercava di spiegare il conservatorismo, registrato inizialmente solo per i mammiferi viventi.

Per spiegare il conservatorismo del numero delle vertebre cervicali nei mammiferi era stata considerata l'elevata mortalità di feti e giovani umani con un numero anomalo di vertebre cervicali. Sono stati quindi ipotizzati

<sup>2</sup> Asher e Lehmann (2008) hanno riportato che nei mammiferi afroteri i numeri delle vertebre presacrali sovranumerarie coincidono con una eruzione dentaria ritardata, e che una simile associazione fenotipica è presente negli esseri umani affetti da una patologia genetica detta displasia cleidocranica. Sia il numero delle vertebre sia l'eruzione dentaria possono essere analizzate nei fossili, e l'esame dei rappresentanti *stem* ben conservati di gruppi chiave potrebbe rivelare cambiamenti fondamentali nei tipi di sviluppo che si sono verificati nell'evoluzione della placenta.



Figura 7.2. *Tanystropheus longobardicus*. Altre ricostruzioni di questo animale lo raffigurano con il collo, costituito da tredici vertebre, che si estende perpendicolare all'asse principale del corpo. Da Wild (1974) con modifiche di Christian Klug sulla base di Tschanz (1988).

effetti pleiotropici letali legati alle mutazioni nella regolazione da parte dei geni *Hox*, che influenzano non solo lo scheletro assiale, ma anche la proliferazione cellulare. Solo i mammiferi con un tasso metabolico basso mostrano deviazioni dal numero standard di vertebre cervicali, e questa caratteristica è legata anche a una minore incidenza di cancro. Tuttavia, i nostri risultati mettono in discussione questa ipotesi. I più antichi rappresentanti della linea evolutiva che porta ai mammiferi erano già piuttosto conservatori nel numero di vertebre del collo, e la loro fisiologia, come si osserva nel registro paleoistologico e in altri tratti anatomici, era ancora simile a quella dei rettili. Forse questo rappresenta un esempio di quello che Thomas Huxley chiamava «l'uccisione di una bella ipotesi da parte di un fatto sgradevole».

Un altro grande schema evolutivo che abbiamo registrato riguardo al numero di vertebre è quello relativo ai gruppi che vivono in un ambiente acquatico. In questi gruppi è presente una deviazione dal modello di sviluppo standard: si sviluppa un numero maggiore di vertebre presacrali. Questo fenomeno si riscontra in tutti i rettili e nei mammiferi. La diminuzione della regionalizzazione (che corrisponde alla scomparsa delle differenze nei numeri delle vertebre dei diversi settori della colonna) sembra promuovere una maggiore plasticità dello sviluppo<sup>3</sup>. Tuttavia, nel caso dei mammiferi acquatici, il numero delle vertebre del collo resta costante. Al contrario, nei rettili il numero totale delle vertebre aumenta (tramite somitogenesi). È anche presente una certa plasticità nel numero delle vertebre del collo, come si osserva in diversi gruppi estinti, quali i plesiosauri, che hanno molte vertebre del collo, o i pachipleurosauri e *Tanystropheus*, che ne hanno di meno. L'esempio dei dinosauri mostra chiaramente che il numero delle vertebre e la loro distribuzione nelle diverse regioni non sono determinati dalla taglia totale che l'animale raggiungeva da adulto:

<sup>3</sup> Lo sviluppo è meno plastico negli organismi con una regionalizzazione corporea accentuata. Ne è un esempio lo schema evolutivo dei segmenti nei trilobiti. I più antichi trilobiti hanno sviluppato variazioni nel numero dei segmenti più frequentemente dei trilobiti più recenti, caratterizzati da una maggiore regionalizzazione dei loro segmenti (Hughes 2005).

gli embrioni dei saurotopodi non raggiungevano la loro gigantesca taglia grazie a un alto tasso di somitogenesi.

## 2. A Proposito di *Saurichthys* e dei pesci mutanti

Ho discusso ampiamente di come i dati paleontologici possano migliorare la nostra comprensione circa l'evoluzione dei cicli vitali e dei meccanismi di sviluppo. Ciononostante, i dati su come lo sviluppo si sia evoluto possono fornire informazioni ai paleontologi? Le evidenze che derivano dall'integrazione dall'approccio bio-molecolare applicato alla biologia evolutiva dello sviluppo possono contribuire a comprendere la diversità nei *taxa* estinti? Dal momento che gli acidi nucleici e le proteine si conservano molto raramente nel corso del tempo geologico, la ricostruzione delle basi molecolari della variazione morfologica nei fossili si fonda su delle deduzioni. Esplorerò qui le basi di tali deduzioni analizzando l'esempio di un pesce fossile.

Nelle ricche collezioni dei vertebrati del Triassico medio conservate a Zurigo si trova un pesce degno di nota. Si chiama *Saurichthys*, «pesce lucertola», e somiglia superficialmente al luccio attuale, con una forma allungata e snella, caratteristica che ci indica che si trattava di un predatore. Questo genere occupa una posizione abbastanza basale nell'albero evolutivo dei pesci ossei, vicina, per citare i parenti viventi, agli storioni, ai pesci spatola e alle amie. A Zurigo sono esposte quattro specie provenienti da Monte San Giorgio, in Svizzera, ma questo genere aveva una distribuzione cosmopolita, con oltre trenta specie. Come già riconosciuto negli anni '80 del ventesimo secolo da Olivier Rieppel quando lavorava a Zurigo, le specie del nostro Museo sono caratterizzate principalmente da un diverso schema delle scaglie, per quanto riguarda numero e distribuzione. Le caratteristiche dell'ultimo ipotetico antenato comune alla radiazione delle specie di *Saurichthys* possono essere ricostruite con sicurezza grazie a molti altri fossili. La loro abbondanza è dovuta al fatto che questi organismi erano ricoperti interamente di scaglie romboidali, con numerosi raggi delle pinne estremamente segmentati e un grande numero di ossa dermiche nel cranio. Le specie di *Saurichthys*, che possono essere rintracciate nel tempo fino al loro ipotetico antenato, sono caratterizzate da diversi gradi di riduzione della lepidosi (il numero di file e l'estensione delle scaglie); la diminuzione del numero dei raggi delle pinne e dei loro segmenti; la diminuzione del numero delle ossa dermiche nel cranio e la loro forma, riflesse nella morfologia dell'opercolo; la riduzione della solidità di denti e mascelle. In effetti, le novità nei processi evolutivi sono in molti casi associate alla perdita di strutture. Ne sono un ottimo esempio la generale riduzione dell'esoscheletro in molte linee evolutive e la perdita

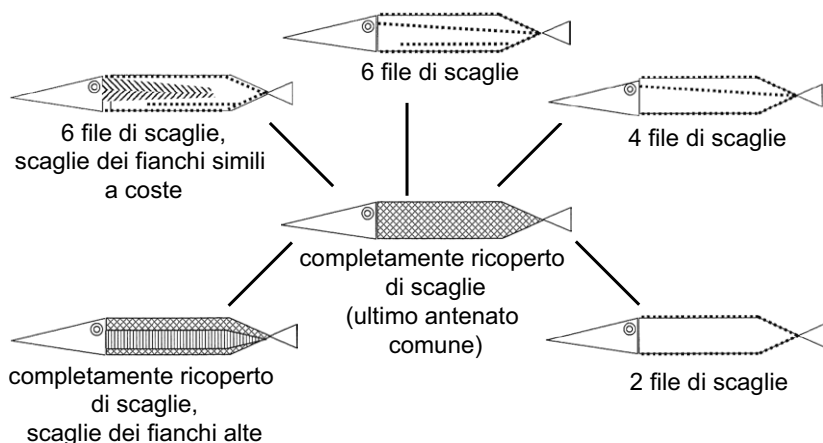


Figura 7.3. Schizzi relativi alla diversità dell'organizzazione delle scaglie di *Saurichthys*. L'ultimo antenato comune deve essere stato un pesce ricoperto interamente di scaglie romboidali uniformi. Modificato da Schmid e Sánchez-Villagra (2010).

della pesante corazza dei pesci del Siluriano e del Devoniano<sup>4</sup>. Non abbiamo tuttavia bisogno di andare così tanto indietro nel tempo. La perdita delle scaglie o la riduzione del loro numero non è rara in altri gruppi di pesci. Per esempio, negli storioni e nei pesci spatola (entrambi acipenseriformi), le scaglie ricoprivano completamente gli individui del Cretaceo superiore, ma nelle specie viventi ne osserviamo solo cinque file. La perdita delle scaglie si evolve indipendentemente almeno tredici volte nelle sanguinerole e nelle carpe (cipriniformi), numerose volte in vari osmeriformi, quali i peschi ghiaccio, e anche in vari ciprinodontiformi. In alcune specie è presente una variazione ancora maggiore. Le carpe domestiche, *Cyprinus carpio*, sono ad esempio caratterizzate da numerose varietà: la carpa cuoio, praticamente senza scaglie; la carpa specchio, con poche scaglie allargate; la carpa specchio 'lineare', con una sola fila di larghe scaglie sul fianco. Questi modelli di variazione e di cambiamento evolutivo hanno prodotto un grande interesse nel decifrare i meccanismi genetici alla base della riduzione delle scaglie<sup>5</sup>.

<sup>4</sup> Sire, Donoghue e Vickaryous (2009) hanno presentato una panoramica sulla riduzione generale dell'esoscheletro in molte linee di pesci del Siluriano e Devoniano. Negli storioni e nei pesci spatola (acipenseriformi) la copertura totale del corpo con scaglie documentata in individui del Cretaceo superiore si è ridotta a cinque file di scaglie nelle specie attuali (Grande e Hilton 2006).

<sup>5</sup> In alcuni casi la convergenza fenotipica tra i *taxa* lontanamente correlati va di

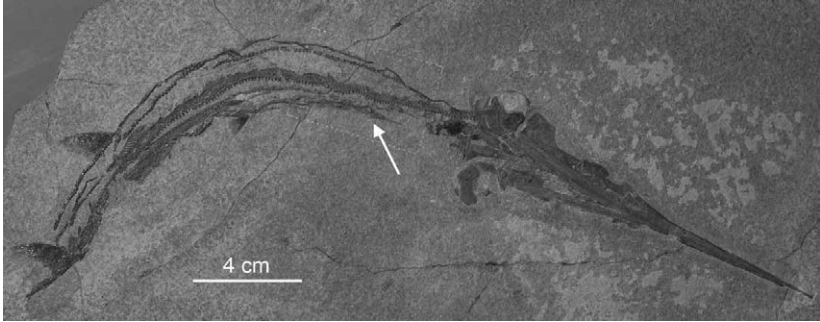


Figura 7.4. Individuo di *Saurichthys curionii* del Triassico di Monte San Giorgio, Svizzera (Istituto e Museo Paleontologico dell'Università di Zurigo).

Centinaia di esemplari di *Saurichthys* sono attualmente noti, alcuni dei quali hanno condotto alla scoperta della viviparità in questi animali. Ho sempre pensato che un giorno mi sarebbe piaciuto raccogliere delle informazioni e imparare a lavorare su questo pesce, ma il modo in cui accadde fu abbastanza inaspettato. La genetica dello sviluppo e un pacato e gentile medico di Basilea in pensione, Lieni Schmid, sono la chiave della storia.

Negli ultimi anni, Lieni Schmid si è unito a Rudolf Stockar e ai colleghi di Lugano per raccogliere esemplari di *Saurichthys* nelle rocce del Triassico della Svizzera meridionale. Ha frequentato anche corsi di Evo-Devo, in cui venivano discusse le ultime pubblicazioni che mettevano in relazione l'evoluzione morfologica con la genetica dello sviluppo. Tra questi c'erano studi relativi ad alcune specie di pesci che, essendo ben conosciuti da un punto di vista genetico, possono essere utilizzati come modelli per capire i cambiamenti evolutivi. Schmid aveva notato una somiglianza fra gli schemi morfologici mostrati dagli studi della genetica dello sviluppo dei pesci e quelli di *Saurichthys*. Mi raccontò la sua idea ed esaminammo la questione in modo approfondito. Il risultato di questo progetto è rappresentato da un articolo che riassumo qui di seguito.

Una serie di studi molto eleganti, che sono stati inclusi anche nei libri di testo, illustra i cambiamenti genetici e fenotipici a livello di popolazione inseriti in uno scenario ecologico. L'esempio maggiormente noto è l'impressionante variazione nell'organizzazione della lepidosi degli spinarelli (*Gasterosteus aculeatus*)<sup>6</sup>. Nelle specie viventi, sono state documentate ra-

pari passo con la convergenza molecolare (Gompel e Prud'homme 2009).

<sup>6</sup> Le deduzioni sull'evoluzione genetica dello sviluppo degli spinarelli fossili sono state proposte da Bell (2009) che ha contribuito a fare di questi pesci un famoso modello dell'evoluzione dello sviluppo.

pide diversificazioni morfologiche, generate da cambiamenti nei meccanismi regolatori e nelle interazioni tra geni che si esprimono nel momento in cui le condizioni ecologiche cambiano. Le popolazioni marine di spinarello sono caratterizzate dall'aver una fila di circa 36 piastre, o scaglie modificate, ai lati dei fianchi. In acqua dolce, è stata ripetutamente selezionata una mutazione nella via metabolica dell'ectodisplasina (una rete di interazioni a livello molecolare) che causa una riduzione di queste scaglie modificate da 36 a 0-7 negli individui omozigoti e a un numero variabile fra 36 e 7 negli eterozigoti. I fattori genetici molecolari che causano una riduzione della lepidosi sono stati studiati negli spinarelli sia in laboratorio sia sul campo, ma anche nei mutanti di molte altre specie di pesci.

Ci sono altri organismi mutanti per la via metabolica di segnalazione dell'ectodisplasina. Nel pesce del riso o medaka (*Oryzias latipes*) è stato dimostrato che una forma mutante caratterizzata dalla perdita delle scaglie è dovuta a una mutazione del recettore di questa via. Nel pesce zebra (*Danio rerio*) sono state identificate numerose mutazioni, sia nella molecola stessa di segnalazione, l'ectodisplasina, sia nel suo recettore, che determinano l'insorgenza di fenotipi con simili diminuzioni nel numero delle scaglie. Un altro meccanismo molecolare che porta alla riduzione nel numero delle scaglie è stato individuato in un pesce zebra mutante e nelle carpe domestiche. La causa è una mutazione che determina la perdita di funzionalità nel recettore-1 del fattore di crescita dei fibroblasti. È noto che i fattori di crescita dei fibroblasti sono importanti in tutti gli stadi dello sviluppo. Un organismo con mutazioni a carico di questo percorso può essere vitale solo se si verifica una duplicazione genica, in modo che gli effetti collaterali letali di una mutazione in un gene siano compensati dalla versione non mutata dello stesso gene, chiamato «paralogo» nella terminologia tecnica dei genetisti.

Schmid e io abbiamo ipotizzato che simili processi genetici siano alla base dei cambiamenti fenotipici in *Saurichthys* e nei mutanti di questi pesci. Il fondamento molecolare della diversificazione morfologica di *Saurichthys* avrebbe coinvolto, come meccanismo chiave, una mutazione o un cambiamento regolatore di un percorso di segnalazione. Ci sono buone ragioni per supporre che questi meccanismi operassero nei pesci del Triassico come fanno oggi.

L'analisi della sequenza dei geni che codificano per i componenti della via di segnalazione della ectodisplasina mostra che questi geni sono altamente conservati nei vertebrati. L'ectodisplasina è nota per controllare la formazione dei denti e delle ossa dermiche nei vertebrati gnatostomi, le scaglie nei pesci, le piume negli uccelli e i peli e le ghiandole dermiche nei mammiferi. Per quanto riguarda i fattori di crescita dei fibroblasti, essi sono essenziali nelle fasi iniziali dello sviluppo e sono apparentemente condivisi almeno da tutti i vertebrati. Questi percorsi di segnalazione sono esempi di quelle che sono state chiamate «proteine del kit degli attrezzi», che si sono conservate molto bene durante il corso dell'evoluzione.



In aggiunta alla riduzione del numero di scaglie, le specie di pesci sopra menzionate, per mutazione lungo la via dell'ectodisplasina o in quella del fattore di crescita dei fibroblasti, mostrano una tendenza ad avere le scaglie rimanenti allineate in un modo simile alla singola fila di scaglie di *Saurichthys*. Inoltre, le scaglie rimanenti sul fianco dei mutanti sono allungate in senso dorso-ventrale in modo confrontabile con le scaglie alte dei fianchi delle specie di *Saurichthys* in cui queste appaiono simili a coste. Le mutazioni nei componenti della via dell'ectodisplasina portano, almeno in alcuni pesci zebra mutanti, anche a una riduzione del numero e della complessità dei raggi delle pinne, in modo analogo a quanto è stato registrato in alcuni tipi morfologici di *Saurichthys*. Inoltre, una perdita dei denti e un'alterazione nelle proporzioni delle ossa dermiche è stata documentata per i pesci zebra mutanti: questi sono ulteriori cambiamenti negli organi che vengono modificati nella diversificazione di *Saurichthys*.

Le caratteristiche controllate dalle proteine del kit degli attrezzi, tra cui la lepidosi, la struttura dei raggi delle pinne e la dentizione, sono particolarmente importanti per proteggersi, predare e nutrirsi, e quindi in generale per l'adattamento. Un cambiamento in un gene principale dello sviluppo offre una buona possibilità per la speciazione simpatica. Più grande è l'effetto fenotipico di una singola mutazione, maggiore è la possibilità di immediato isolamento riproduttivo dei mutanti, a condizione che siano vitali e di successo. Le variazioni nei percorsi di segnalazione come noi li proponiamo per la diversificazione di *Saurichthys* potrebbero quindi fornire una spiegazione per una speciazione rapida. A differenza di un modello di evoluzione gradualista, un cambiamento in un gene principale dello sviluppo rappresenta una valida spiegazione per motivare le differenze essenziali tra le specie di *Saurichthys* nel contesto paleoecologico in cui si sono originate. Si inserisce bene in questo quadro il fatto che non siano mai stati trovati fossili intermedi, gradualmente differenziati, di *Saurichthys* e della maggior parte delle altre specie.

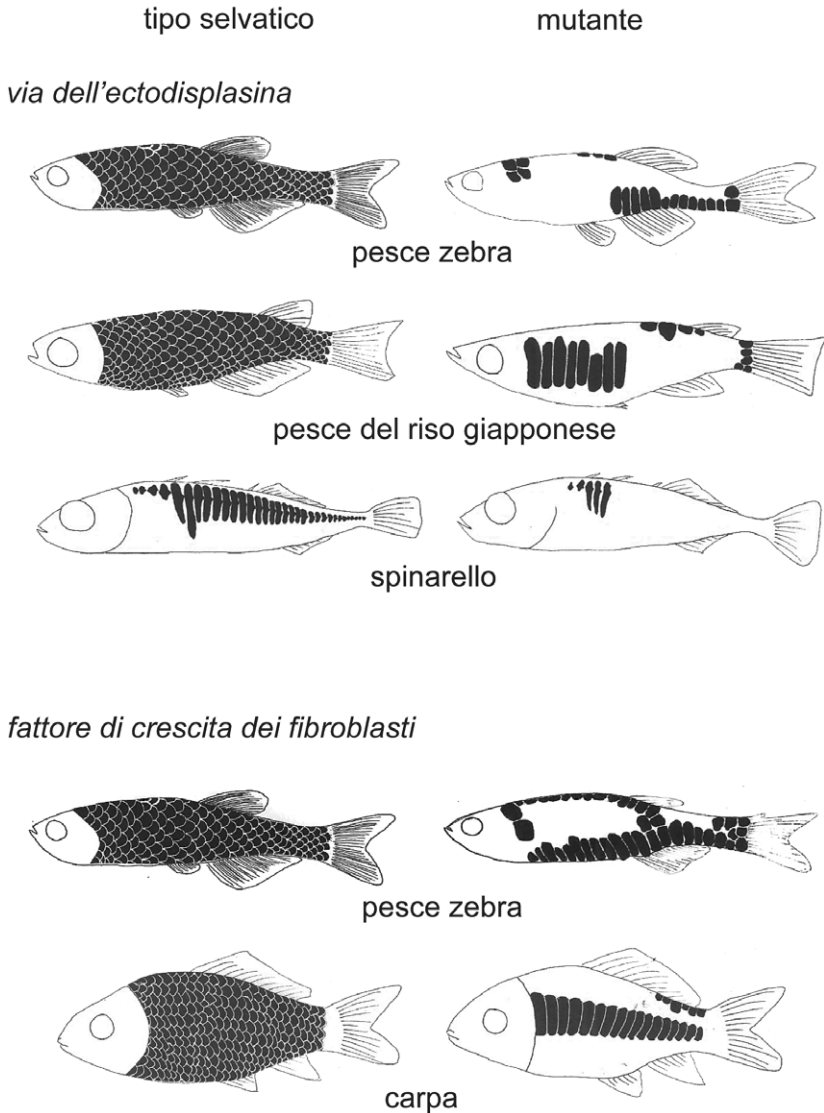


Figura 7.5. Disegni schematici di tipi selvatici e mutanti appartenenti a differenti specie modello di pesci utilizzate negli studi di genetica dello sviluppo. Via dell'ectodisplasia: pesce zebra e pesce del riso (o medaka) sulla base di Harris et al. (2008); spinarello sulla base di Colosimo et al. (2005). Via del fattore di crescita dei fibroblasti sulla base di Rohner et al. (2009). Immagini preparate da L. Schmid, modificate da Schmid e Sánchez-Villagra (2010).

## CAPITOLO 8

### ‘ANELLI MANCANTI’ E L’EVOLUZIONE DELLO SVILUPPO

Molte persone sono abituate a pensare all’evoluzione della vita in termini di una progressione simile a una scala, con un animale diverso su ogni gradino. Per quanto riguarda l’evoluzione dei vertebrati, probabilmente immaginano un pesce sul gradino più basso, una salamandra sul successivo, poi una lucertola, un topo, e infine, in cima, un essere umano. Sulla scia di questo mito medievale, è sembrato naturale supporre che gli animali ‘inferiori’ evolvessero in animali ‘superiori’. Se così fosse, dovremmo aspettarci di vedere degli ‘anelli’ di congiunzione fra loro, lungo tutto il percorso, su e giù per la «scala». Quest’idea della ‘Grande Catena della Vita’, o *Scala Naturae*, è un’immagine dell’evoluzione ancora comune nei mezzi di comunicazione di massa, nonostante gli scienziati abbiano da tempo realizzato che tale concetto non è corretto. Il mito della scala è sbagliato e non si adatta all’evoluzione. Invece di somigliare a una scala, l’evoluzione della vita è più simile a un cespuglio ramificato. Ogni ramo del cespuglio rappresenta una distinta linea evolutiva di organismi. Le aree dove due o più rami divergono da un singolo nodo del cespuglio indicano che diverse linee evolutive devono aver condiviso un antenato comune in un punto particolare della loro storia. Ogni specie vivente è un ‘anello mancante’, perché ogni specie è parte dell’albero della vita, con un mosaico di caratteri ‘primitivi’ che sono stati conservati, e di caratteristiche derivate, che documentano le trasformazioni. Da ogni specie si può imparare molto su questi cambiamenti.

Ciascuna delle milioni di specie di animali viventi condivide un antenato con tutte le altre. L’anello mancante è la specie ancestrale che ha dato origine a due gruppi attuali, per esempio, esseri umani da una parte, scimpanzé dall’altra. Tuttavia, non è ragionevole aspettarsi di trovare tale specie chiave, perché la sua identificazione richiederebbe la serie completa di fossili comprendente tutti gli antenati e i loro discendenti. Di certo possiamo ricostruire l’evoluzione degli uccelli dai dinosauri piumati, ma non conosciamo con precisione la specie estinta che è stata l’antenato diretto degli uccelli attuali. Il nostro obiettivo nel ricostruire la storia della vita non è cercare di immaginare come uno scimpanzé possa trasformarsi in

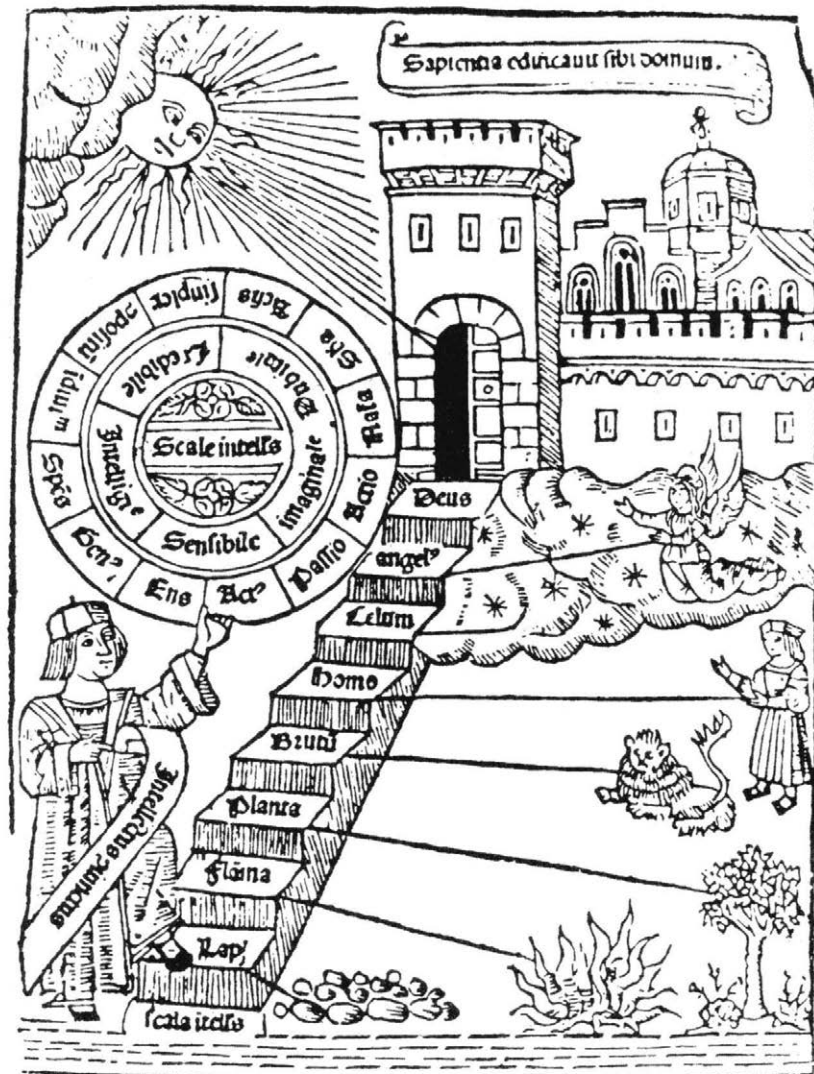


Figura 8.1. La Scala Naturae in una rappresentazione medievale. La «Grande Catena della Vita» è ampiamente discussa nel libro di Chris Buskes *Evolutionary Thinking*.

essere umano, perché questo certamente non è mai successo. Cerchiamo piuttosto di scoprire quali caratteristiche hanno ereditato scimpanzé ed esseri umani dal loro comune antenato, e quali caratteristiche queste due linee evolutive hanno sviluppato dopo che si sono separate. Alcuni autori

sostengono, correttamente, che il concetto di anello mancante non sia solo arcaico, ma che la sua ricerca sia anche un approccio antiquato allo studio della macroevoluzione.

Nella biologia evolutiva attuale il centro d'indagine si è spostato dal trovare *taxa* di transizione, al trovare caratteristiche di transizione condivise da forme strettamente correlate che hanno avuto un'origine comune. Oggi si conoscono molti esempi che forniscono informazioni non solo sulle trasformazioni anatomiche, ma anche sui contesti funzionali ed ecologici di quelle transizioni.

Particolarmente importanti in questo contesto sono le specie *stem*, quelle che documentano il tempo e il modo in cui si è evoluta l'acquisizione delle caratteristiche diagnostiche delle specie viventi<sup>1</sup>. Un esempio è fornito dalla nostra linea dei mammiferi. Secondo stime molecolari, supportate da prove fossili, l'ultimo antenato comune di tutti i mammiferi viventi, vale a dire l'ultimo antenato comune di un essere umano (un placentato), di un canguro (un marsupiale) e di un ornitorinco (un monotremo), visse almeno 220 milioni di anni fa. La storia delle origini dei mammiferi dal nostro ultimo antenato comune con i rettili va ulteriormente indietro nel tempo, almeno fino a 315 milioni di anni fa. I primi 100 milioni di anni della storia evolutiva sono documentati dalle specie *stem* dei mammiferi. Nell'albero evolutivo, queste si collocano tra l'ultimo antenato comune delle specie viventi di mammiferi e l'ultimo antenato comune con i loro parenti viventi più vicini, in questo caso i rettili.

Per molti dei *taxa* principali, i fossili forniscono un quadro piuttosto completo delle trasformazioni morfologiche coinvolte nella loro origine. In pochi decenni il registro paleontologico di molti gruppi è cambiato dall'essere quasi inesistente all'essere piuttosto diversificato. Ne è un esempio il caso dei mammiferi del Mesozoico.

Il fatto che vengano continuamente annunciate nuove scoperte di «forme di transizione» è un chiaro segno dei grandi progressi che sono stati fatti, e che si stanno facendo dai tempi di Darwin, nella documentazione degli stadi macroevolutivi dei vertebrati. Queste scoperte mostrano anche che l'evoluzione biologica non agisce sulla base di uno scopo e di un programma. Gli organismi soddisfano le loro *conditions d'existence* in ogni determinato momento in cui vivono e, come vedremo di seguito, questo è ciò che conta.

### 1. Occhi di pesci piatti

La grande diversità dei pesci attuali, circa trentamila specie, comprende molte forme con spiccate specializzazioni anatomiche, la cui origine

<sup>1</sup> Si veda Donoghue (2005) per una discussione sull'importanza dei gruppi *stem* e un resoconto storico dell'origine di questo concetto.

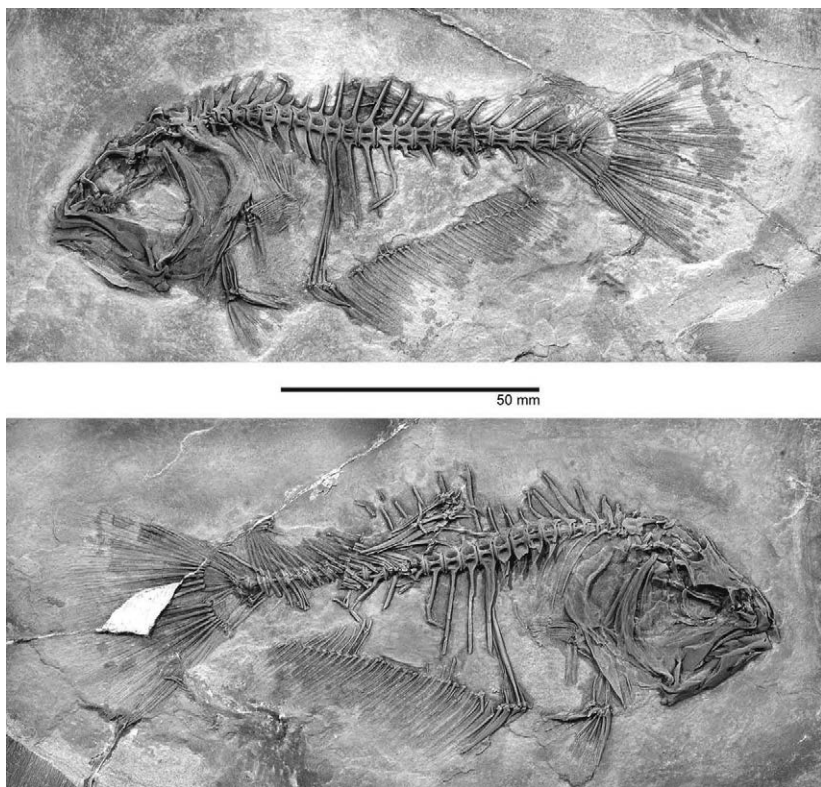


Figura 8.2. *Heteronectes chaneti*, dell'Eocene inferiore di Bolca (Verona). Su un lato (in basso), l'orbita è nella sua posizione normale, ma sull'altro lato (in alto) è collocata più dorsalmente, in prossimità della linea mediana della testa. Foto gentilmente concessa da Matt Friedman (Oxford).

in molti casi non è documentata dai fossili. Un tipico esempio è il gruppo dei pleuronettiformi, a cui appartengono gli ippoglossi, o halibut, e le platesse, (tristemente) noti da un punto di vista gastronomico, che presentano la particolarità di avere entrambi gli occhi sullo stesso lato del capo. Matt Friedman, dell'Università di Oxford, ha descritto fossili rinvenuti in rocce dell'Eocene dell'Italia e della Francia, vecchi di circa 50 milioni di anni, che mostrano una collocazione degli occhi intermedia tra quella dei pesci normali e quella dei pesci piatti: uno degli occhi è spostato verso il lato opposto del cranio, ma non lo raggiunge. La scoperta di pesci piatti *stem* con migrazione orbitale incompleta dimostra che l'origine del piano strutturale del corpo dei pesci piatti viventi si è verificata in modo graduale e progressivo. Questa origine evolutiva rassomiglia allo sviluppo

individuale dell'asimmetria dei pesci piatti, che prevede un grado crescente di migrazione orbitale che trasforma un embrione simmetrico in un adulto completamente asimmetrico. Visto che, in realtà, i fossili 'intermedi' erano adulti e non giovani, non è stata documentata una 'ontogenesi fossilizzata', ma i singoli fossili forniscono un bel confronto con i dati di sviluppo disponibili per questi animali. Resta comunque un mistero come queste forme intermedie utilizzassero l'occhio migrato solo parzialmente.

Il caso dei pesci piatti tocca una delle principali discussioni nella biologia dell'evoluzione, che affonda le sue radici in idee influenti e controverse, come quella dell'*hopeful monster*, il «mostro di belle speranze». Questo termine è stato introdotto da Richard Goldschmidt (1878-1958) che, con Hans Spemann e Viktor Hamburger, ha conferito alla Germania un ruolo preminente nella biologia dello sviluppo. Goldschmidt, che nel 1936 era diventato professore di zoologia all'Università della California, a Berkeley, aveva sottolineato la mancanza di 'forme intermedie' nell'evoluzione, proponendo come esempio il cranio asimmetrico dei pesci piatti. Le idee di Goldschmidt sono state ampiamente semplificate e diffamate da persone che hanno discusso di evoluzione graduale. A un certo punto era diventato la caricatura dello scienziato in errore e tuttora viene dipinto in questo modo in alcuni resoconti semplificati dei dibattiti relativi alla biologia evolutiva. In realtà, Goldschmidt aveva enfatizzato il ruolo dello sviluppo nell'origine dei suoi 'mostri di belle speranze', sostenendo che essi non erano comparsi semplicemente grazie a una mutazione genetica. Aveva posto enfasi non solo sui geni, ma anche sui sistemi epigenetici che emergono da una combinazione di fattori ambientali e genetici. Considerato in un primo momento un cattivo scienziato, Goldschmidt è diventato oggi una sorta di eroe<sup>2</sup>.

I fossili dei pesci piatti sembrerebbero confutare le idee di Goldschmidt. Di certo contraddicono la sua previsione riguardo questi pesci e forniscono elementi per le discussioni sui modi e i tempi dell'evoluzione. Le idee di Goldschmidt sono tuttavia rilevanti e supportate altrimenti da evidenze sperimentali. Inoltre, nonostante aspiriamo a descrivere principi generali, ogni storia evolutiva individuale è unica, e quindi bisogna stare attenti a non generalizzare. Questo esempio dei pesci piatti con forme intermedie, che Goldschmidt non avrebbe pensato potessero esistere, non è una prova a sostegno del gradualismo, ma è solo un esempio di come il registro paleontologico sia in alcuni casi il solo modo per verificare direttamente un'ipotesi evolutiva. Il caso del pipistrello è un esempio al con-

<sup>2</sup> Blumberg (2008) ha fornito un resoconto succinto ma utile sulle idee di Goldschmidt nel suo libro sulle anomalie dello sviluppo nel contesto della biologia evolutivista. In quello che è forse l'articolo più apprezzato di Pere Alberch, «The Logic of Monsters», pubblicato nel 1989, è stata presentata una visione integrativa (che è attualmente la più accettata) del tema che riguarda Goldschmidt e le innovazioni evolutive.

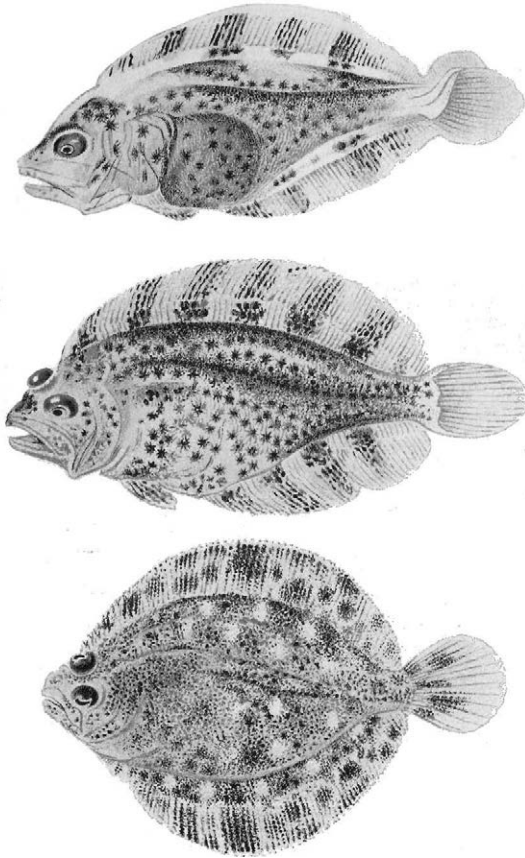


Figura 8.3. Migrazione dell'occhio durante lo sviluppo di un pesce piatto.

trario: quello in cui il silenzio del registro paleontologico può rivelare un vero e proprio modello evolutivo.

## 2. Ali di pipistrello

Molti aspetti nell'anatomia dei pipistrelli sono peculiari. Ne sono un esempio le specializzazioni dell'orecchio, che consentono in molte specie l'ecolocalazione, la capacità di sentire suoni ad alta frequenza per individuare la preda, i pericoli e la possibilità di avere informazioni sull'ambiente circostante. I fossili dell'Eocene del Nord America e dell'Europa mostrano che l'ecolocalazione si è affermata presto nell'evoluzione dei pipistrelli,



anche se successivamente al volo. Probabilmente le specializzazioni per percepire le alte frequenze si sono evolute nei pipistrelli più di una volta. Alcuni tipi di ecolocazione esistono anche nei toporagni e, in un modo e in un ambiente diverso, in alcuni cetacei. Tuttavia, l'aspetto veramente singolare dei pipistrelli è rappresentato dalle ali, che permettono loro di volare attivamente, cosa che tra i vertebrati si è evoluta solo negli uccelli e negli pterodattili, estintisi nel Cretaceo superiore. L'ala dei pipistrelli è unica perché consiste di dita molto lunghe, eccetto il pollice, e di una pelle mobile tesa tra di loro. A cosa somiglierebbero gli arti anteriori di un 'anello mancante'? Tra le specie viventi, molti mammiferi sono capaci di planare, e per questo scopo la pelle tra gli arti anteriori e posteriori è molto sviluppata. Planare sembrerebbe essere un primo passo verso il volo, un modo di muoversi attraverso l'aria utilizzando una piega della pelle. Ma le differenze sono enormi. L'abilità di battere in modo costante zampe anteriori con dita molto lunghe è qualcosa di diverso.

Studi molecolari esaustivi condotti sui mammiferi viventi forniscono chiare indicazioni che i pipistrelli sono i parenti più stretti di ungulati quali bovini ed equidi, con i quali formano un gruppo che comprende anche i carnivori, quali canidi e felidi. Le relazioni dei pipistrelli all'interno dei mammiferi viventi sono dunque risolte, ma la questione dell'origine della loro più singolare innovazione morfologica, quella che consente il volo attivo, resta ancora irrisolta.

La radiazione dei gruppi di mammiferi attuali incomincia a essere ben documentata da fossili risalenti ad alcune decine di milioni di anni fa, più recenti dell'estinzione dei dinosauri non aviani. Molti fossili dell'Eocene, magnificamente completi, sono classificati senza dubbi tra i più antichi pipistrelli. Tuttavia, questi avevano già le ali e pertanto non si conoscono forme evolutive intermedie, nonostante siano state svolte intense ricerche in depositi ricchi di fossili ben conservati. Forse questa innovazione evolutiva è sorta molto rapidamente e la biologia dello sviluppo fornisce alcuni indizi sui meccanismi che probabilmente l'hanno resa possibile.

Tra i mammiferi molto comunemente si verifica che nella fase iniziale dello sviluppo l'arto anteriore sia relativamente più grande rispetto a quello posteriore. Questo avviene in un momento dello sviluppo che alcuni colleghi definiscono filotipico, caratterizzato cioè da alcune comuni morfologiche, e forse genetiche, tra i differenti *taxa*. I pipistrelli e gli altri mammiferi attraversano quindi una fase iniziale in cui sono simili, in seguito alla quale incominciano a divergere. Questa condizione è stata documentata a fondo in alcune specie di pipistrello e nei topi. Nei pipistrelli, l'aumento della taglia delle dita degli arti anteriori è più rapida rispetto a quella delle dita degli arti posteriori, un caso, questo, di crescita allometrica degli arti. Nei topi, invece, mani e piedi crescono alla stessa velocità. L'allungamento dello sviluppo delle dita dei pipistrelli è raggiunto per via di un tasso di proliferazione e differenziazione accelerato delle cellule della cartilagine. Karen Sears e i suoi colleghi hanno scoperto che questo processo è associato a livelli più alti di *Bmp2*, una proteina mor-



Figura 8.4. Embrione del pipistrello della frutta, *Rousettus amplexicaudatus*, in un'immagine al microscopio elettronico a scansione. Foto di M. Sánchez. Modificata da Gianini, Goswami e Sánchez-Villagra (2006).

fogenetica delle ossa. Un altro lavoro comparativo ha anche rivelato quali molecole sono coinvolte nella persistenza della pelle tra le dita durante lo sviluppo, conducendo così alla formazione delle ali dell'adulto. Nelle prime fasi dello sviluppo embrionale, i vertebrati, noi compresi, hanno della pelle fra le dita. A un certo punto le cellule che costituiscono quella pelle cominciano a morire e le dita si separano. Per questo abbiamo dita mobili e non pagaie o ali, come i piedi delle anatre o le ali dei pipistrelli. Nel piede dell'anatra e nella mano del pipistrello la pelle non muore, ma si conserva e addirittura cresce. I meccanismi coinvolti in entrambi i casi sono analoghi, ma, come è stato scoperto da Scott Weatherbee e colleghi, le molecole coinvolte non sono le stesse. Si sa quindi che nei pulcini e nei topi, organismi modello negli studi di genetica dello sviluppo, le proteine morfogenetiche delle ossa (*Bmps*), che sono capaci di stimolare la crescita e la differenziazione cellulare, scatenano la morte delle cellule nel tessuto connettivo lasso indifferenziato (mesenchima) che separa le dita durante le fasi dello sviluppo embrionale, in cui le mani e i piedi hanno una forma a pagaia. Nei piedi delle anatre, la molecola *Gremlin* agisce come inibitore di quell'effetto dovuto a *Bmp* e conduce quindi alla formazione dei piedi palmati. Anche i pipistrelli hanno evoluto questo stesso meccanismo, ma in questo caso è coinvolta anche un'altra proteina, il fattore di crescita dei fibroblasti *Fgf8*, implicato anche in altri aspetti della morfogenesi.

L'importanza di tali scoperte consiste nel fornire prove oggettive del

semplice meccanismo coinvolto nello sviluppo innovativo delle ali. Grazie a esse, un'origine «improvvisa» dei pipistrelli sembra meno improbabile, e le prove fossili, o meglio la loro mancanza, potrebbero indicare precisamente questo. Esistono fossili di embrioni di pipistrello che possano fornire ulteriori informazioni? L'unico che conosco proviene dalla località eocenica di Messel, in Germania, famosa, tra le altre cose, per alcuni dei pipistrelli fossili più antichi e meglio conservati. Lo scheletro dell'embrione è già formato, e le ali sono più o meno visibili.

### 3. *Gusci di tartaruga*

Un altro particolare piano strutturale del corpo dei vertebrati, in questo caso un rettile, è quello delle tartarughe. Le principali specializzazioni dello scheletro sono la presenza di un guscio, la mancanza dei denti, una coda corta e una condizione anapside del cranio. I crani delle tartarughe non hanno finestre per l'inserzione dei muscoli, condizione tipica, invece, di altri vertebrati terrestri. Questa morfologia potrebbe essere secondaria o primaria: non possiamo dirlo, soprattutto perché non conosciamo esattamente la posizione delle tartarughe nell'albero evolutivo dei rettili<sup>3</sup>. Se si trovassero alla base dell'albero, sarebbe molto più probabile che i loro crani fossero semplicemente il risultato della conservazione della condizione primitiva, perché i rettili più antichi, ben documentati nel registro paleontologico, sono anapsidi. Se invece le tartarughe fossero strettamente imparentate (se fossero il *sister group*, il clade fratello) con le lucertole o con i coccodrilli, allora i loro crani sarebbero profondamente specializzati. I fossili fino ad ora rinvenuti non risolvono questo problema, neanche alcuni recentemente descritti e particolarmente spettacolari. Forse maggiori informazioni si potranno ottenere con prossimi ritrovamenti.

Li e colleghi hanno pubblicato nel 2008 la descrizione di un nuovo genere e di una nuova specie, *Odontochelys semitestacea*, proveniente da rocce della Cina risalenti a circa 220 milioni di anni fa. Questo animale aveva un cranio anapside, ma mostrava molte caratteristiche di transizio-

<sup>3</sup> Nonostante siano stati fatti grandi sforzi nell'ultimo secolo per comprendere la posizione delle tartarughe nell'albero della vita degli amnioti, le ipotesi proposte sino ad ora sono piuttosto controverse e molto discusse. Il mio ex studente di dottorato Ingmar Werneburg ha sostenuto la posizione basale delle tartarughe all'interno dei rettili, *sister group* del clade Archosauria/Lepidosauria (Werneburg e Sánchez-Villagra 2009). Questa conclusione conferma alcuni lavori precedenti sulla filogenesi dei vertebrati (per esempio, Gauthier, Kluge e Rowe 1988; Laurin e Reisz 1995), ma è in contrasto con la maggior parte degli studi molecolari recenti che indicano un rapporto potenziale fra le tartarughe e gli arcosauri. È importante sottolineare che in passato è stato ipotizzato che molti cladi estinti dei rettili possano essere stati parenti stretti delle tartarughe (per una sintesi, si veda Lyson et al. 2010).

ne, come la presenza di denti e una lunga coda<sup>4</sup>. Aspetto molto importante, *Odontochelys* è utile per dedicarsi allo studio del carattere esclusivo delle tartarughe, ossia il guscio.

Il guscio delle tartarughe consiste di una porzione dorsale detta carapace, una ventrale detta piastrone, e un ponte osseo che unisce le due. La parte ventrale è composta di coste ventrali espanse, fuse con alcune ossa molto modificate dell'originaria cintura scapolare dei vertebrati, quali le clavicole. L'origine della parte dorsale del guscio è molto più complicata, perché è il risultato della fusione delle coste con ossificazioni che si generano nello spessore della pelle e che sono quindi analoghe alle scaglie ossee, o osteodermi, di molti rettili. Ancora più significativo è il fatto che nelle tartarughe la scapola è posizionata sotto il carapace, una condizione unica; in tutti gli altri rettili e nei mammiferi, come gli esseri umani, la scapola è collocata fuori dalla gabbia toracica. La presenza del guscio e le relazioni anatomiche nelle tartarughe sono così uniche che è stato tradizionalmente evocato un cambiamento evolutivo saltatorio per spiegare la sua origine.

Allo scopo di comprendere lo sviluppo di tale particolare anatomia, Hiroshi Nagashima e colleghi hanno studiato il modo in cui il guscio si forma in relazione alla scapola e ai muscoli del corpo. Il loro studio anatomico ha mostrato che la novità nel guscio consiste in quello che i miei colleghi chiamano arresto assiale della crescita delle coste e nel ripiegamento dei muscoli in una posizione inusuale che accoglie il cinto scapolare. Questo aspetto è stato esaminato non con una aspettativa naïf di ricapitolazione, ma piuttosto per definire la posizione topografica e lo sviluppo dei muscoli nelle tartarughe viventi. Il loro lavoro ha fornito indizi per formulare un'ipotesi plausibile di trasformazione morfologica, verificabile attraverso i fossili.

*Odontochelys*, la più antica tartaruga fossile, è un 'anello mancante' per comprendere l'origine del guscio, perché possiede solo un mezzo guscio, corrispondente al piastrone. Sul lato dorsale, le coste larghe e corte di *Odontochelys* somigliano alle coste dell'ultima fase embrionale delle tartarughe esistenti. L'anatomia di *Odontochelys*, infatti, si adatta molto bene al modello che Nagashima e colleghi hanno presentato: le coste sono accorciate, così che, senza un guscio, la scapola non risulta in posizione superiore o dorsale rispetto alle coste, ma si trova invece davanti al primo paio di coste.

L'esempio delle tartarughe illustra tre punti fondamentali:

- i fossili sono di primaria importanza nel mostrare in che ordine sono sorte le innovazioni dello sviluppo: ad esempio, il guscio ventrale prima di quello dorsale;

<sup>4</sup> Si potrebbe ragionevolmente pensare che il cranio anapside di *Odontochelys* supporti o almeno sia in accordo con l'ipotesi che colloca le tartarughe al di fuori dei Diapsida.

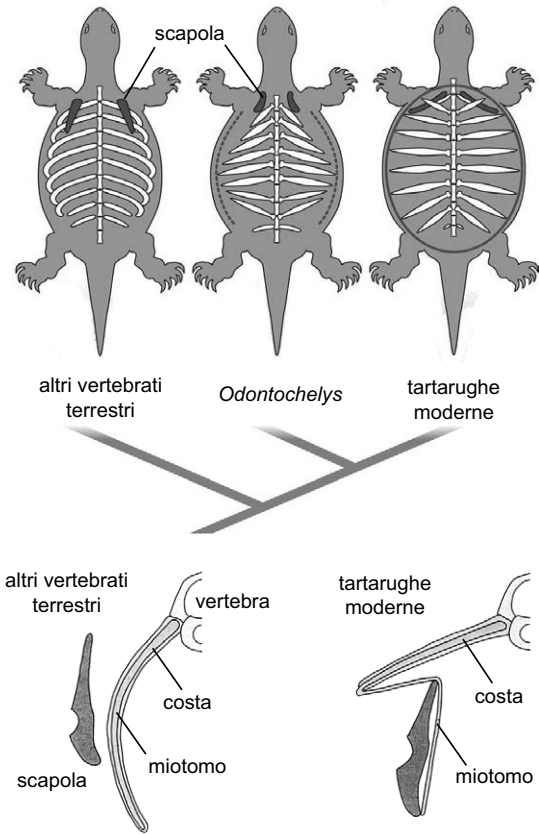


Figura 8.5. Il carapace delle tartarughe è composto da coste espanse e vertebre fuse con tessuto scheletrico derivante dalla pelle. Il piano del corpo è molto diverso rispetto a quello degli altri vertebrati terrestri, perché nelle tartarughe la scapola si trova all'interno della gabbia toracica. Hiroshi Nagashima e colleghi hanno ipotizzato che in *Odontochelys semitestacea*, del tardo Triassico di Guizhou, in Cina, la «cresta del carapace» embrionale (linea tratteggiata) possa essersi sviluppata solo temporaneamente e in maniera incompleta nell'embrione, inducendo una parziale crescita a ventaglio delle coste. Nello sviluppo della tartaruga, la singolare posizione della scapola conduce a un ripiegamento del miotomo nella regione della spalla.

- i fossili forniscono, insieme ai dati derivanti dall'embriologia, scenari concreti su come le innovazioni evolutive si sono originate;
- i fossili possono fornire molte informazioni su alcune caratteristiche e tacere su altre. Nel caso della tartaruga, possiamo imparare molto sul guscio, ma molto meno sul cranio.

Un altro aspetto da considerare nell'esempio delle tartarughe, e nello scenario saltatorio per l'origine del piano strutturale del loro corpo, è il «salto» simultaneo per produrre un insieme altamente integrato di caratteristiche a cui il guscio è legato, tra cui la muscolatura e il suo controllo neurale, l'anatomia degli arti e i meccanismi di ventilazione. Uno scenario plausibile è quello che rende possibile un cambiamento relativamente rapido, ma considera anche la potenziale correlazione tra i diversi aspetti

strutturali della tartaruga.

#### 4. Zampe di balena

L'origine delle balene non è stata conosciuta in dettaglio fino agli anni '80 del ventesimo secolo. Basandosi soltanto sugli studi anatomici, era difficile capire a quali gruppi di mammiferi terrestri potessero essere evolutivamente affini. Le balene fossili erano note fin dal diciannovesimo secolo, ma questo non aiutava a risolvere il puzzle, perché si trattava di animali già molto specializzati per far fronte alle richieste fisiologiche di una vita acquatica, dotati di pinne e code provviste di due lobi.

Una serie di notevoli scoperte effettuate dal gruppo di ricerca internazionale di Phil Gingerich e Hans Thewissen, ha recentemente fornito una serie abbastanza completa di trasformazioni nei fossili, che documenta i passi che hanno portato un ungulato terrestre perfettamente dotato di gambe a trasformarsi in un cetaceo privo di arti posteriori e provvisto dei soli residui della cintura pelvica. La maggior parte di quei fossili proviene dall'Eocene del sub-continente indiano e dell'Egitto. Parallelamente alle scoperte paleontologiche, le analisi molecolari hanno inequivocabilmente collocato le balene tra i parenti più stretti degli ippopotami, il che significa che le balene devono essere classificate fra gli artiodattili ungulati, a cui appartengono vacche, giraffe, cervi e maiali. Il registro paleontologico mostra che gli adattamenti acquatici delle balene e degli ippopotami devono essersi evoluti in modo indipendente.

I pakicetidi sono fra le linee più basali delle balene estinte. L'anatomia del loro orecchio è intermedia tra quella dei mammiferi terrestri e quella dei mammiferi completamente acquatici, il che significa che quest'organo poteva funzionare probabilmente in entrambi gli ambienti. Erano capaci di correre sulla terraferma, come indicato dall'anatomia scheletrica degli arti delle vertebre<sup>5</sup>. Le analisi chimiche del rapporto degli isotopi dell'ossigeno e gli studi delle rocce in cui i pakicetidi sono stati ritrovati, suggeriscono che vivevano nei fiumi o nelle loro vicinanze, e non in ambienti marini. Nella sequenza evolutiva delle balene, il fossile successivo che ha una certa importanza è *Ambulocetus*, un organismo dotato di un lungo collo, una coda e grandi piedi negli arti posteriori. Queste e altre caratteristiche suggeriscono che *Ambulocetus* avesse uno stile di vita anfibio e nuotasse come una lontra. I remingtonocetidi, da un punto di vista ecologico, erano simili agli attuali gaviai del Sud-Est asiatico, con i crani grandi e stretti, capaci di rapidi movimenti laterali per catturare i pesci. La morfologia della regione auricolare suggerisce che erano capaci di percepire i suoni sott'acqua. Molti altri fossili, come *Rhodocetus* e *Dorudon*,

<sup>5</sup> Le ossa osteosclerotiche dei pachiceti indicano che questi conducevano una vita già almeno anfibia.

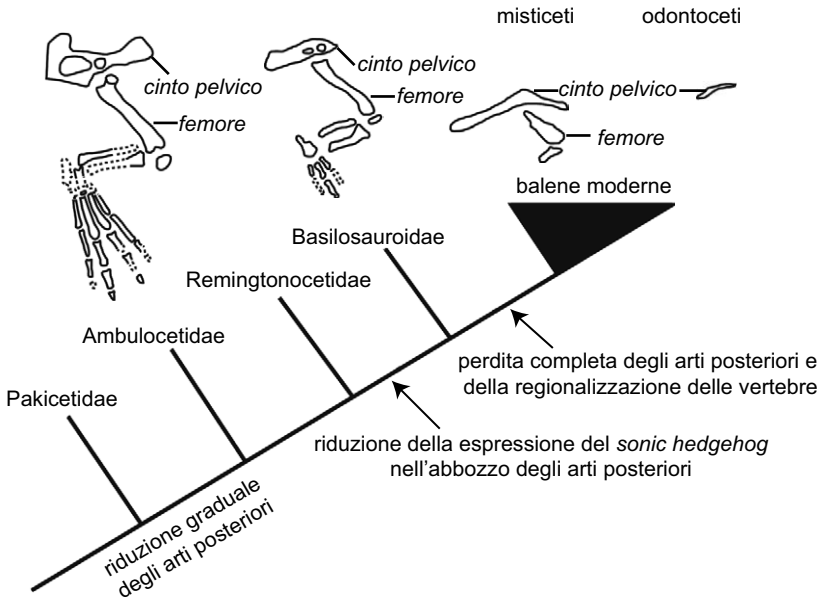


Figura 8.6. Riduzione graduale delle ossa degli arti posteriori durante l'evoluzione dei cetacei, con esempi relativi ai gruppi più rappresentativi. Modificato da Thewissen et al. (2006).

documentano ulteriori trasformazioni morfologiche, come la riduzione degli arti posteriori.

Cosa ci dicono i fossili delle balene sull'evoluzione dello sviluppo? Le principali trasformazioni evolutive, come quella di un nuovo piano corporeo adattato alla vita in un ambiente completamente differente, sono soggetti particolarmente importanti per gli studi relativi allo sviluppo, perché le innovazioni che osserviamo negli adulti ormai completamente formati sono il risultato di un processo ontogenetico che deve essere cambiato significativamente nel corso del tempo geologico. I fossili mostrano il tempo e il modo in cui le nuove caratteristiche si sono evolute: la sequenza in cui compaiono è particolarmente importante.

Hans Thewissen e colleghi, analizzando il sistema genetico dello sviluppo degli arti di una specie di delfino, hanno esaminato alcuni aspetti che conducono alla quasi totale riduzione degli arti posteriori. Nella maggior parte dei cetacei provvisti di denti, o odontoceti, gruppo a cui appartengono i delfini, l'unico elemento degli arti posteriori è il coxale, o osso innominato, mentre i cetacei dotati di fanoni, o misticeti, in genere hanno conservato anche alcune delle ossa prossimali degli arti posteriori.

Lo studio degli embrioni di delfino ha rivelato che molte delle molecole coinvolte nello sviluppo degli arti di altri mammiferi sono espresse anche in questo animale, ma con una tempistica o una posizione diversi. Per esempio, la cresta ectodermica apicale, il bordo distale dell'abbozzo dell'arto in cui si esprime il gene *Fgf8*, è solo una caratteristica transitoria nello sviluppo del delfino. Un'altra molecola importante, sonic hedgehog, che negli altri vertebrati terrestri media lo sviluppo di un'area fondamentale dell'abbozzo dell'arto, non è presente. Thewissen e collaboratori hanno ipotizzato un'associazione tra tale assenza e la perdita degli elementi distali degli arti, quali i piedi. Il registro del reale cambiamento evolutivo fornito dai fossili e la conoscenza della genetica dello sviluppo coinvolta nella riduzione degli arti posteriori offrono un scenario chiaro dei cambiamenti morfologici. Senza i fossili si potrebbero solo fare delle ipotesi riguardo ai cambiamenti che sono avvenuti nel corso del tempo. Con i fossili si possono addirittura ricostruire i potenziali meccanismi genetici coinvolti in questi cambiamenti.



## CAPITOLO 9

### LO SVILUPPO DEI MAMMIFERI E DEGLI ESSERI UMANI

Ci sono circa 5'300 specie di mammiferi attuali. Queste rappresentano solo una parte del numero di specie che sono esistite a partire dalla separazione della linea evolutiva che ha condotto ad essi, almeno 315 milioni di anni fa, quando rettili e mammiferi iniziarono a divergere. Sulla base dei fossili si stima che siano passati circa 100 milioni di anni fino alla comparsa, nel Giurassico, dell'antenato comune di tutti i mammiferi viventi<sup>1</sup>. Nonostante le 5'300 specie attuali sembrino essere piuttosto numerose, il loro numero non è così impressionante se confrontato con altri gruppi: ci sono circa il doppio di specie di uccelli, mentre gli osteitti sono circa cinque volte più numerosi. La particolarità dei mammiferi consiste tuttavia nella grande diversità ecomorfologica: si confronti la locomozione degli uomini, dei canguri, delle balene e dei pipistrelli, oppure la varietà di taglia che esiste fra un toporagno e una balenottera azzurra. Quello che i mammiferi hanno in comune sono un ciclo vitale e una fisiologia uniche tra i vertebrati, che comprendono una condizione endotermica energeticamente dispendiosa, cure parentali, produzione di latte e crescita definita. Queste e molte altre caratteristiche devono aver contraddistinto l'ultimo antenato comune dei mammiferi viventi. In seguito alla separazione dai rettili, quando sono apparse queste caratteristiche? Sono comparse in modo simultaneo? Se no, in quale sequenza? Chiunque siano i nostri antenati che presentavano tali caratteristiche, essi ebbero buona fortuna e buoni geni in due momenti critici nella storia geologica. Ho già discusso di come *Lystrosaurus* e i suoi parenti sopravvissero al passaggio tra il Permiano e il Triassico, una fase in cui molti gruppi di organismi scomparvero totalmente. I mammiferi sono sopravvissuti anche alla fine degli eventi del Cretaceo, quando la maggior parte dei dinosauri si è estinta.

Molte caratteristiche uniche dei mammiferi non sono direttamen-

<sup>1</sup> Reisz e Müller (2004) hanno fornito una rassegna sui fossili più antichi di numerosi gruppi e, sulla base dei fossili e dell'«orologio» molecolare, hanno discusso questioni legate alla stima degli eventi di divergenza nell'evoluzione.

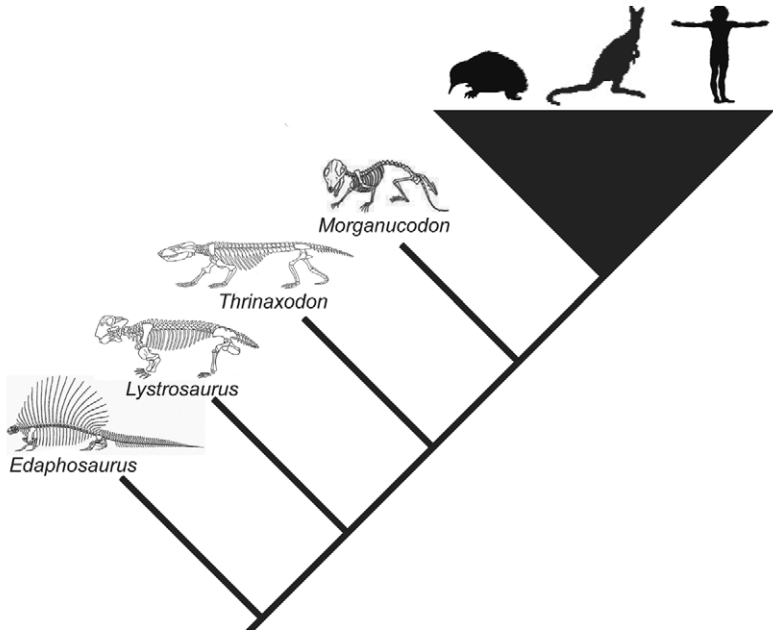


Figura 9.1. Dopo la divergenza dai rettili, non più tardi di 315 milioni di anni fa, c'è stata una lunga storia di "mammiferi stem" fino alla comparsa dell'ultimo antenato comune fra le specie viventi, avvenuta almeno 220 milioni di anni fa. Rappresentanti dei mammiferi viventi sono l'echidna (un monotremo), il canguro (un marsupiale) e l'uomo (un placentato). Le specie stem qui raffigurate sono tutte quelle menzionate nel testo, ma rappresentano solo una piccolissima parte della diversità dei percorsi evolutivi paralleli che sono stati intrapresi nel tempo profondo dell'evoluzione dei mammiferi.

te associate alle caratteristiche del loro ciclo vitale, come per esempio la presenza di tre ossicini auricolari, invece che un unico ossicino presente nei rettili e negli uccelli. Il modo in cui i dati embriologici e paleontologici documentano l'origine degli ossicini dei mammiferi combacia meravigliosamente bene, e la loro scoperta è uno dei più grandi traguardi dell'anatomia comparata. Come ho discusso nel Capitolo 8, Goldschmidt aveva posto l'accento sulla mancanza di forme intermedie nell'evoluzione e sull'importanza dell'epigenetica e, oltre agli occhi dei pesci piatti, il suo esempio principale fu l'orecchio medio dei mammiferi. Entrambi costituivano un cattivo esempio di un'idea altrimenti buona. Infatti, Goldschmidt avrebbe accolto positivamente le recenti prove riguardo al fatto che

l'origine dell'orecchio medio dei mammiferi è associata, da un punto di vista dello sviluppo, a un aumento delle dimensioni del cervello e molto probabilmente a molte altre caratteristiche, tra cui i cambiamenti nell'apparato masticatore. I cambiamenti concomitanti dello sviluppo mostrano che queste caratteristiche non possono essere comprese se non insieme. Durante l'ontogenesi dei mammiferi viventi, la crescita della neocorteccia è associata al distacco graduale degli elementi associati alla mandibola. Alcuni elementi della vecchia mandibola diventano relativamente sempre più piccoli quando si staccano e iniziano a formare i futuri elementi dell'orecchio medio, un esempio, questo, di crescita allometrica negativa. Un graduale cambiamento anatomico simile a quello degli embrioni è documentato dai fossili nella linea *stem* che ha condotto ai mammiferi viventi. Questi cambiamenti sono stati documentati da Tim Rowe, della Università del Texas, che ha studiato le immagini ottenute con la tomografia computerizzata dei fossili e ha ricostruito gli embrioni in corso di sviluppo delle specie viventi di marsupiali<sup>2</sup>.

L'accoppiamento, o la non indipendenza, delle strutture anatomiche nel corso dell'origine evolutiva dei mammiferi ha caratterizzato i tratti del loro ciclo vitale. La documentazione di quei cambiamenti evolutivi è limitata allo scheletro, perché i tessuti molli, tra cui gli organi quali il cuore o lo stomaco, si conservano raramente, se non mai. Non è quindi sorprendente che la maggior parte delle prove derivi dai denti e dall'istologia delle ossa.

La complicata modalità di occlusione dentaria nei mammiferi, dove i molari superiori e inferiori posseggono molte cuspidi che si occludono l'un l'altra in modo molto specializzato, è un tratto certamente correlato ad un elevato tasso metabolico, a sua volta associato ad alcuni tratti del ciclo vitale. Mentre la maggior parte dei rettili carnivori si limita a catturare la preda e, al massimo, dilaniarla con i denti prima di ingerirla, i mammiferi tendono a masticare quello che mangiano. Le secrezioni delle ghiandole salivari vengono mescolate al cibo, che viene quindi parzialmente trattato nella bocca, prima di essere digerito nello stomaco e assorbito nell'intestino.

L'evoluzione della lattazione nei mammiferi è collegata alle caratteristi-

<sup>2</sup> Rowe (1996) ha fornito prove embriologiche e paleontologiche che mostrano l'importanza dell'aumento della taglia del cervello nell'ontogenesi e nella filogenesi per comprendere l'origine dell'anatomia dell'orecchio medio dei mammiferi, anche se i dettagli di queste correlazioni sono complessi (Meng et al. 2003). Z.-X. Luo e colleghi hanno documentato i cambiamenti della taglia del cervello nell'evoluzione dei mammiferi primitivi, compreso il magnifico fossile di *Hadrocodium wui* che viveva nel Giurassico inferiore e misurava solo 3,2 centimetri di lunghezza, con un peso stimato di 2 grammi (Luo, Crompton e Sun 2001). La crescita delle dimensioni del cervello è stata in gran parte «guidata dall'aumento delle capacità olfattive, dal miglioramento nella sensibilità tattile (grazie ai peli del corpo) e dal coordinamento neuromuscolare» (Rowe, Macrini e Luo 2011: 955).

che dentarie, come l'eruzione ritardata dei primi denti funzionali. I mammiferi producono solo due generazioni di denti, una condizione chiamata difiodontia, che comprende una dentizione giovanile ed una adulta. La lattazione, molto probabilmente, si è originata quando la sostituzione dei denti è diventata difiodonte<sup>3</sup>. Questo aspetto era associato a sua volta a una crescita definita, in base alla quale il rapido sviluppo giovanile terminava al raggiungimento di una taglia adulta definita. Per i rettili, invece, la crescita è di base indefinita. Questo significa, per esempio, che un cocodrillo non smette mai di crescere e non smette mai di sostituire i suoi denti, anche se la velocità della crescita può rallentare con l'età.

Ogni specie attuale di mammifero ha una specifica formula dentaria, quindi un dato numero di incisivi, canini, premolari, e molari. Questa differenziazione della dentizione è specifica dei mammiferi, come lo è il fatto che il gruppo più posteriore dei denti, costituito dai molari, non viene sostituito. I fossili documentano quando si sono stabilite questa differenziazione dentaria e questa modalità di sostituzione.

Una serie di crescita del mammifero *stem* del Triassico, *Thrinaxodon*, mostra che questo animale aveva otto denti posteriori ai canini durante un qualche stadio giovanile e col procedere della crescita ne venivano aggiunti quattro in più. *Sinoconodon*, vissuto nel Triassico superiore, e considerato, come *Morganucodon*, uno dei primi mammiferi, aveva apparentemente un grado di crescita indeterminata e molteplici sostituzioni degli incisivi. Nel mammifero cretaceo *Gobiconodon* venivano sostituiti anche i 'molari'.

Grazie a una combinazione dei dati relativi allo schema di eruzione dentaria e un registro paleoistologico sempre più abbondante e dettagliato, è possibile tracciare l'origine delle caratteristiche del ciclo vitale dei mammiferi. Un aspetto importante negli studi paleoistologici è l'individuazione dell'osso fibrolamellare, perché questo indica una ontogenesi rapida e una crescita complessiva veloce, correlata anche all'endotermia (si veda il Capitolo 4). Questo tipo di osso si rileva nella maggior parte dei membri della linea dei mammiferi, anche se non nei più antichi. I nostri primi antenati erano, da un punto di vista fisiologico e di sviluppo, più simili ai rettili attuali che ai mammiferi. Un esempio è *Dimetrodon*, che aveva la caratteristica crescita indeterminata degli amnioti basali ed era privo dell'osso fibrolamellare.

Accanto alle informazioni dirette provenienti dall'istologia delle ossa, un modo indiretto di dedurre la presenza della crescita definita è attraverso gli studi di popolazione, nei casi in cui si disponga di un buon controllo stratigrafico. Questo richiede che siano disponibili molti fossili della stessa specie provenienti dallo stesso strato. Se nel campione tutti gli adulti

<sup>3</sup> Che la lattazione si sia originata molto probabilmente quando la modalità di sostituzione dei denti divenne difiodonte non implica una semplice causa-effetto. L'accoppiamento di queste e altre caratteristiche probabilmente si sviluppò in un modo combinato e graduale.

sono di taglia uguale, si può ipotizzare una crescita definita. Questo è ciò che è stato riportato per uno studio di popolazione di *Morganucodon*, del Triassico superiore/Giurassico inferiore, considerato da molti paleontologi uno dei primi mammiferi, a causa dell'insieme di caratteristiche anatomiche che presentava.

Nei mammiferi, la taglia è generalmente un buon indicatore dell'età degli individui immaturi, perché, al contrario di quanto avviene nei rettili, questa non è così tanto influenzata dai fattori ambientali, come la temperatura. Diversamente da *Morganucodon*, in *Dimetrodon*, così come nel suo parente stretto, *Ophiacodon*, gli animali adulti della stessa specie avevano invece taglie differenti<sup>4</sup>. La taglia è uno scarso indicatore dello stadio di sviluppo in questi antichi rappresentanti della nostra linea evolutiva, esattamente come nei rettili. Visto che la morfologia scheletrica ha supportato l'assegnazione di individui di taglie differenti alla stessa specie, tale osservazione implica che questi primi rappresentati della linea dei mammiferi non avessero un tipo di crescita da mammifero e che quindi la taglia non sia un buon indicatore dell'età in questo caso.

La tempistica dello sviluppo negli embrioni di pesci, anfibi e rettili è molto influenzata dalla temperatura a cui sono incubati gli embrioni. In molte specie, essa determina anche il sesso dell'individuo. A seconda della temperatura alla quale una tartaruga viene incubata, che ha una significativa influenza sul tasso metabolico e quindi sulla crescita, le taglie a «stadi» simili di sviluppo possono essere molto differenti.

I mammiferi, al contrario, sono caratterizzati da una temperatura interna più uniforme che deriva da un elevato tasso metabolico, la cosiddetta capacità omeostatica. Già i primi mammiferi del Giurassico erano caratterizzati da una plasticità di sviluppo ridotta, con una modalità di crescita più regolare rispetto all'alternanza di crescita rapida e lenta tipica dei rettili e dei più antichi rappresentanti della linea dei mammiferi. La capacità di arrestare o ridurre la crescita durante condizioni ambientali avverse deve aver caratterizzato, per esempio, *Dimetrodon*, come documentato dal registro paleontologico.

Tom Kemp, della Università di Oxford, ha definito «progressione correlata» l'evoluzione integrata dei caratteri sopra descritta. Egli ritiene che questo tipo graduale e quasi sinergico di evoluzione, che somiglia a una rete di interazioni che cambiano nel tempo, caratterizzi non solo gran parte dell'evoluzione dei mammiferi primitivi, ma anche l'origine di altri gruppi principali, come le tartarughe e i primi vertebrati dotati di arti, o tetrapodi. Questa idea ha un fascino notevole. Certamente il coordinamento dei cambiamenti a livello delle diverse parti del corpo è causato con tutta probabilità da una successione di piccoli cambiamenti progressivi invece che da un singolo passaggio. Secondo Kemp, i cambiamenti

<sup>4</sup> Brinkman (1988) ha descritto i cambiamenti nello scheletro post-craniale di due sinapsi basali, *Ophiacodon* e *Dimetrodon*.

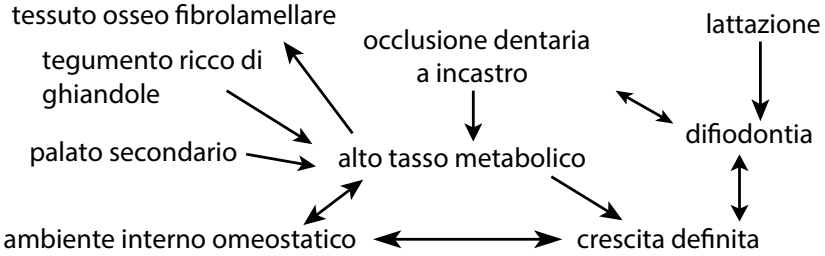


Figura 9.2. Illustrazione delle connessioni tra diverse caratteristiche dei mammiferi che di certo si sono evolute parallelamente e con uno schema di successione correlato.

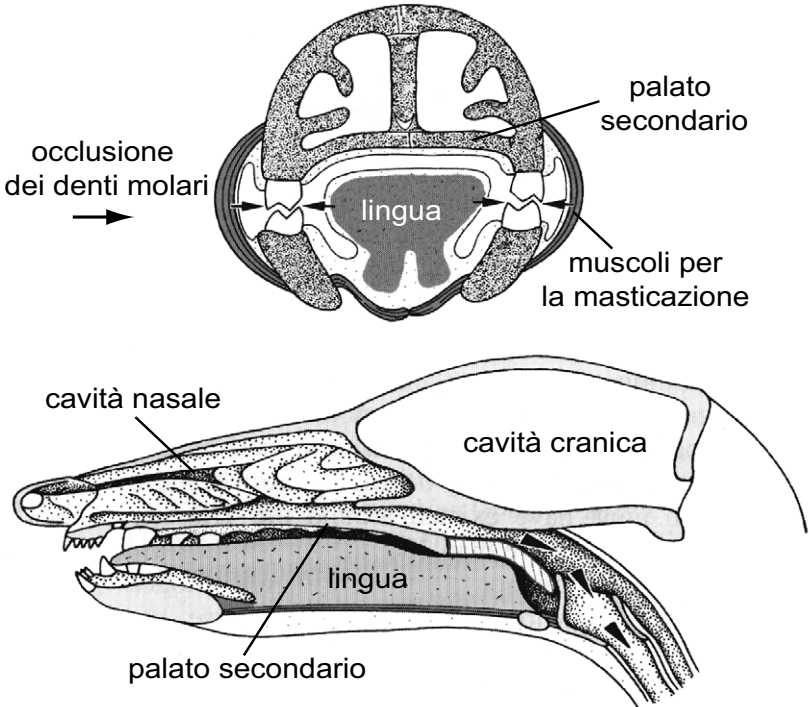


Figura 9.3. Alcune caratteristiche del cranio dei mammiferi, tra cui una grande lingua. I molari dotati di molte cuspidi occludono in un modo particolare, con l'azione coordinata dei muscoli della masticazione. Un palato secondario separa la bocca e la cavità nasale permettendo allo stesso tempo la masticazione e la respirazione. Modificato da Maier (1999).

nelle caratteristiche «evolvono in modo analogo a una serie di persone che camminano in avanti mano nella mano: ognuna può essere un passo davanti o dietro al successivo, ma senza mai rompere la linea».

Evidenze sperimentali che riguardano organismi tanto diversi quanto topi da laboratorio, piante, insetti, tartarughe e anche esseri umani, concorrono nel ricordarci che le caratteristiche non evolvono in isolamento, ma come parte dell'intero organismo. Esistono esperimenti in cui i ricercatori hanno provato a valutare il grado in cui la variazione della forma ha una base genetica. In situazioni di allevamento controllato, i ricercatori studiano l'effetto della selezione di una particolare caratteristica. In questi casi si osserva generalmente una risposta in altri aspetti della forma oltre a quelli relativi alla caratteristica selezionata.

Tutte le variabili sono integrate e sarebbe quindi sbagliato supporre che una particolare variabile debba avere avuto un ruolo primario nell'origine del tipo di ciclo vitale dei mammiferi. Il cambiamento in una variabile deve essere accompagnato da cambiamenti in altre variabili perché l'organismo funzioni, affinché le proprie condizioni di esistenza siano soddisfatte. La Figura 9.2 rappresenta questa idea di rete di relazioni. Il modello di correlazione e di interazioni nell'evoluzione, rappresentato nella figura, è confermato dall'evidenza sperimentale. Quando il registro paleontologico dell'evoluzione antica della linea dei mammiferi verrà campionato meglio e gli studi del ciclo vitale avranno una componente quantitativa maggiore, dovremmo essere in grado di perfezionare e completare i dettagli di questo schema. Se non supportata da prove dirette, la cui sola fonte è costituita dal registro paleontologico, l'idea intelligente della progressione correlata resta solo un'idea.

Il ciclo vitale e la fisiologia dei mammiferi sono correlate a molte caratteristiche anatomiche, alcune delle quali sono registrate come sottoforma di fossili. Queste ci mostrano che le caratteristiche diagnostiche dei mammiferi non si sono originate in modo simultaneo e alcune si sono evolute in maniera convergente in linee che alla fine si sono estinte. Un esempio di una caratteristica che si è evoluta indipendentemente molte volte è il palato secondario. Il palato secondario è una struttura orizzontale costituita di osso e tessuti molli che la nostra lingua può toccare quando viene spostata verso l'alto. È una separazione tra la cavità orale e quella nasale, che permette a noi mammiferi di respirare mentre mangiamo, e quindi di processare il cibo e produrre energia in modo efficiente, al fine di sostenere il nostro alto tasso metabolico<sup>5</sup>.

<sup>5</sup> Maier (1999) ha ipotizzato che la chiusura del palato secondario a livello mascellare si è evoluta indipendentemente nei terocefali precinodonti e nei cinodonti (inclusi i mammiferi).

### 1. *L'evoluzione dello sviluppo all'origine della diversità dei mammiferi viventi*

Circa 100 milioni di anni dopo la separazione della nostra linea evolutiva da quella dei rettili, si è originato l'ultimo antenato comune dei mammiferi attuali. Con esso sono state stabilite, per definizione, le caratteristiche diagnostiche dei Mammalia. L'evoluzione dei mammiferi ha tuttavia compreso ulteriori cambiamenti significativi e si sono verificati altri importanti eventi nell'evoluzione del ciclo vitale. Forse i più significativi hanno riguardato la basilare dicotomia nei mammiferi viventi, che è quella tra i monotremi, di cui l'ornitorinco e l'echidna sono gli unici rappresentanti viventi, e i marsupiali e i placentati. I monotremi depongono le uova, mentre i marsupiali e i placentati no. Questa differenza è una fra tante, e insieme al registro paleontologico e alle stime molecolari, mostra una profonda separazione delle due linee evolutive, che risale almeno al Giurassico. Che i monotremi abbiano ancora dei rappresentanti viventi è un fatto utile, perché questi ci permettono di esaminare qualcosa che somiglia ai più antichi marsupiali e placentati<sup>6</sup>, nonostante sia l'ornitorinco sia l'echidna siano forme altamente specializzate, come mostra non solo la loro anatomia, ma anche il loro genoma.

Le uova dei monotremi sono estremamente piccole e non hanno un guscio duro, quindi la loro probabilità di conservazione nel registro fossile è estremamente bassa. Si può supporre parsimoniosamente che anche la più antica specie *stem* della linea marsupiali-placentati deponesse le uova, ma non abbiamo fossili che lo documentino. La viviparità si è evoluta nella linea che porta all'ultimo antenato comune fra marsupiali e placentati. Alcuni autori hanno invece sostenuto che le differenze nell'anatomia riproduttiva e nella fisiologia tra i marsupiali e i placentati suggeriscano un'origine indipendente della viviparità nei due gruppi<sup>7</sup>.

Una questione più affrontabile da una prospettiva paleontologica riguarda la differenza tra marsupiali e placentati, a causa della sua relazione con le caratteristiche dei tessuti mineralizzati conservati nei fossili. I marsupiali attuali sono specializzati per quanto riguarda lo sviluppo dentario, perché solo l'ultimo premolare viene sostituito in ogni fila dentaria. Utilizzando la tomografia computerizzata a raggi X ad alta risoluzione, Richard Cifelli e colleghi hanno mostrato in *Alphadon*, specie *stem* del Cretaceo, una modalità di sostituzione dei denti simile a quella dei marsupiali. La stessa modalità è stata registrata anche nelle forme *stem* più complete del

<sup>6</sup> Per ridurre la quantità di termini, sto evitando i termini «metateri» per riferirmi ai marsupiali e alle loro specie *stem*, e «euteri» per i placentati e le loro specie *stem* (Rougier, Wible e Novacek 1998).

<sup>7</sup> Sharman (1970) e Zeller (1999) hanno suggerito che la viviparità nei marsupiali e placentati si è evoluta indipendentemente a partire da un antenato oviparo comune.



Paleocene, animali che vivevano in quello che oggi è l'Altopiano della Bolivia. Dal momento che questo tipo di sostituzione dentale è stato associato al modo di riproduzione marsupiale che comprende una gestazione di breve durata e una condizione molto altriciale (immatura) alla nascita, è stato ipotizzato che queste caratteristiche del ciclo vitale distinguessero i parenti basali dei marsupiali del Cretaceo e del Paleocene<sup>8</sup>.

## 2. Il registro paleontologico degli ominidi

Gli esseri umani sono dei mammiferi particolari e molto è stato documentato circa la loro origine da un punto di vista paleontologico. I paleoantropologi ritengono che siano rappresentate nel registro paleontologico venti specie della nostra linea evolutiva, gli ominini. Nonostante esse mostrino, nel corso del tempo, una generale tendenza evolutiva da caratteristiche simili a quelle delle scimmie antropomorfe a caratteristiche tipicamente umane, il nostro albero evolutivo ha molti rami, schemi evolutivi paralleli ed estinzioni. Gli esseri umani non sono il culmine di un'unica tendenza evolutiva che si è sviluppata in modo costante. In che modo le caratteristiche della scimmia antropomorfa ancestrale che abbiamo in comune con gli scimpanzé e i bonobo, vissuta circa 7 milioni di anni fa, si sono trasformate in quelle degli esseri umani moderni? Quando, nel corso dell'evoluzione degli ominini, è sorto per la prima volta un modello umano?

Sappiamo poco su come le specie fossili degli ominini crescevano e si sviluppavano dalla nascita alla morte, perché sono pochi gli individui fossili immaturi sufficientemente ben conservati. Il ritrovamento più emblematico è stato riportato nel 1925 da Raymond Dart. Si tratta del bambino di Taung, un *Australopithecus africanus* del Sudafrica con un'età stimata alla morte di tre o quattro anni. Sulla base dei pochi individui rinvenuti sino ad ora, abbiamo anche alcune informazioni su *Homo erectus*. Da Giava, per esempio, proviene un cranio incompleto di un individuo la cui età potrebbe variare approssimativamente tra uno e quattro anni. Esistono anche resti scheletrici di un *H. erectus* da Nariokotome, in Tanzania, di otto o nove anni, e di un adolescente di Dmanisi, in Georgia, con un'età compresa tra undici e tredici anni. Studi su alcuni di questi materiali hanno mostrato che la crescita del cervello in *H. erectus* era simile a uno scimpanzé e diversa da quella esseri umani attuali.

Il più antico ominide conosciuto è *Sahelanthropus tchadensis*. È rappresentato solo da un individuo adulto, ma secondo i miei colleghi di Zu-

<sup>8</sup> Van Nievelt e Smith (2005) hanno mostrato che in molte linee di placentati si è verificata un'alterazione del modello ancestrale di sostituzione dentaria simile a quella dei marsupiali, mettendo così in discussione la sua associazione con le strategie riproduttive.

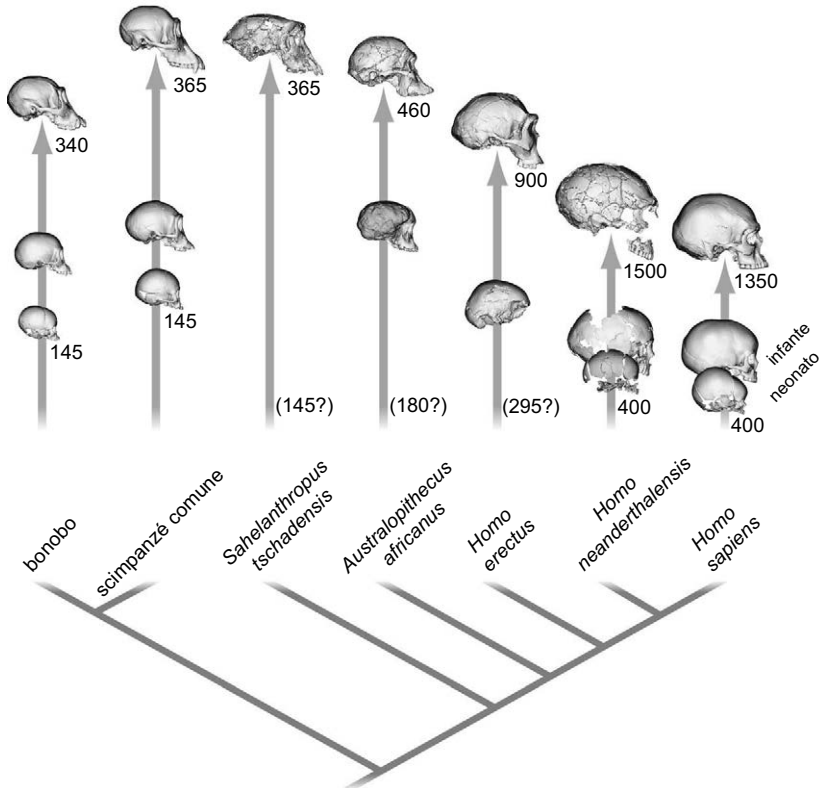


Figura 9.4. Sviluppo del cranio nelle specie della linea evolutiva umana, scimpanzé e bonobo. La traiettoria ontogenetica di ciascuna specie è indicata da una freccia grigia. Le specie esistenti e i Neanderthal sono rappresentati da neonati (infanti prima dell'eruzione del primo molare) e adulti; gli ominidi più antichi sono rappresentati da quegli individui fossili che meglio corrispondono a questi stadi di vita. I numeri indicano il volume endocraniale, un predittore del volume del cervello, in centimetri cubici. L'asse verticale rappresenta il tempo di crescita in un individuo. Si noti la tendenza evolutiva verso traiettorie ontogenetiche brevi. Modificato da una figura gentilmente concessa da Zollikofer e Ponce de León, originariamente presente in una loro pubblicazione del 2010.

rigo Christoph Zollikofer e Marcia Ponce de León, le analisi comparate di un cranio ben conservato di questo fossile con quello di una grande scimmia, e le allometrie ontogenetiche dell'uomo, suggeriscono che la traiettoria di crescita postnatale del cranio di *Sahelanthropus* fosse probabilmente simile a quella degli scimpanzé.

Lo studio comparato di esseri umani e grandi scimmie antropomorfe, che include le informazioni frammentarie che i fossili forniscono, dimostra che i tratti morfologici specie-specifici, quelli che ci permettono di distinguere le ossa di una specie da un'altra, si fissano prima della nascita. È quindi una sfortuna che fossili di individui prenatali non siano mai stati trovati. Dall'altro lato, molti degli aspetti che rendono unici gli esseri umani riguardano i cambiamenti nelle caratteristiche del loro ciclo biologico, per cui il periodo postnatale è essenziale, e fortunatamente di questo esistono evidenze fossili.

### 3. Oltre l'ipotesi della fetalizzazione

Cosa c'è di speciale nello sviluppo umano? Se confrontati con i nostri parenti più stretti, le grandi antropomorfe, noi uomini siamo contraddistinti da una serie di caratteri che comprende un lungo periodo di gestazione, neonati inermi con un cervello di grandi dimensioni, una lunga infanzia, l'eruzione tardiva dei molari, la crescita ritardata del corpo, il ritardo nell'inizio della fase riproduttiva, una fase di vita post-riproduttiva piuttosto lunga e un periodo di vita relativamente esteso.

Molte caratteristiche anatomiche degli uomini, come la peluria sparsa sul corpo, ricordano i primi stadi di sviluppo delle antropomorfe viventi. La forma del cranio degli uomini adulti attuali, così come quella dei Neanderthal, è in genere simile a quella dei piccoli di scimpanzé, bonobo e australopithecine, così come a quella dei piccoli degli ultimi ipotetici antenati comuni fra gli esseri umani e le scimmie antropomorfe. Questo ha condotto all'ipotesi della fetalizzazione, secondo cui l'anatomia dell'uomo adulto è simile alle forme immature delle specie ancestrali. Formulata nella prima metà del diciannovesimo secolo, questa ipotesi fu ribadita nel 1977 da Stephen Jay Gould in un suo libro che è ormai un classico, *Ontogenesi e Filogenesi*. Gould era interessato principalmente ai cambiamenti nella tempistica dei processi dello sviluppo, e gli esseri umani presentavano un ottimo caso di studio. Seguendo quanto discusso da altri autori precedenti, quali il biologo di Basilea Adolf Portmann, Gould affermava che gli uomini, nel primo anno di vita, sono essenzialmente 'feti extra-uterini'. La prima fase di vita postnatale degli uomini consiste di eventi che nelle antropomorfe si verificano nell'utero. Poiché si pensa che la crescita neurale degli uomini sia estesa al di là di quanto avveniva nelle scimmie antropomorfe ancestrali, è possibile che la 'nascita prematura' dell'uomo dipenda dal fatto che la testa del bambino sia particolarmente grande e che l'ampiezza pelvica della madre rappresenti un fattore limitante per uno sviluppo intra-uterino completo.

L'ipotesi della fetalizzazione ha dominato le analisi ontogenetiche comparate sull'evoluzione dell'uomo. Non tutte le caratteristiche degli

uomini possono però essere descritte secondo il modello della fetalizzazione. Molte caratteristiche dell'ontogenesi e del ciclo vitale delle grandi scimmie antropomorfe sono diverse negli uomini, ma non sempre per la fetalizzazione: negli uomini la crescita del cervello è, in termini assoluti, molto rapida durante i primi anni di vita, ma lenta nel raggiungere una data percentuale della grandezza del cervello adulto. Un altro punto significativo è che le madri possono riprodursi nuovamente molto prima che un bambino svezzato diventi indipendente, il che permette agli esseri umani di produrre più figli che possono sopravvivere, grazie al fatto che vengono allevati in un sistema di 'riproduzione cooperativa', in cui più individui forniscono loro le cure necessarie. Una situazione molto diversa da quella dalle grandi scimmie antropomorfe.

Il viso piccolo e la grande scatola cranica sono caratteristiche dello scheletro umano adulto che risultano da uno sviluppo lento del cranio, combinato con la crescita rapida e prolungata del cervello. La taglia del neurocranio dei neonati degli umani moderni e dei Neanderthal è simile a quella degli adulti di scimpanzé, bonobo e *Sahelanthropus*, ma dopo la nascita cresce circa quattro volte rispetto a quella di un adulto di scimpanzé. Lo schema generale della crescita del cranio umano deve essere già stato presente nell'ultimo antenato comune dei Neanderthal e degli esseri umani moderni, vissuto almeno mezzo milione di anni fa. Tuttavia, importanti differenze comparse nelle due specie in seguito alla loro separazione sono documentate nel registro paleontologico.

#### 4. Piccoli di Neanderthal e crescita

Molti aspetti dell'ontogenesi postnatale dei Neanderthal, i nostri più stretti parenti estinti, sono ben documentati. I fossili sono per la maggior parte frammentari e distorti, ma con l'utilizzo di metodi informatici è ora possibile ricostruire gran parte dei cambiamenti scheletrici dalla nascita all'età adulta.

Le differenze tra i crani degli esseri umani moderni e quelli dei Neanderthal sono già presenti nei neonati, come avviene negli scimpanzé e nei bonobo. Gli esseri umani moderni hanno una faccia piccola e una scatola cranica globulare, il mento è l'unico rilievo prominente del viso. I Neanderthal hanno invece visi più alti e sporgenti e un prominente sistema masticatorio.

Dopo la nascita, i Neanderthal e gli esseri umani moderni hanno seguito una modalità di crescita cranica simile, ma i tassi di sviluppo dell'uomo moderno sono stati leggermente più bassi, così che i crani dell'adulto hanno una forma più simile a quella degli adolescenti del Neanderthal. Un lavoro condotto a Lipsia nell'Istituto Max Planck ha rilevato differenze nella crescita relativa di alcune regioni craniche: gli esseri umani producono un rigonfiamento nella parte superiore e

laterale della testa (le regioni parietale e temporale) che determina la forma globulare del cervello.

### 5. *La tempistica degli eventi del ciclo vitale*

La tempistica di eruzione dentaria è un importante marcatore delle modalità di crescita e degli eventi dei cicli biologici<sup>9</sup>. Il momento di eruzione del primo molare superiore permanente (M1) è associato alla cessazione della crescita del cervello. Negli esseri umani moderni l'eruzione di M1 avviene, in media, in un intervallo di tempo tra 4,74 e 7,0 anni; in *Homo erectus* questo numero è circa 4,5 anni, più vicino all'età tipica degli scimpanzé selvatici, in cui M1 spunta a circa 4,0 anni.

Come negli altri mammiferi, gli esseri umani forniscono nutrizione e protezione immunitaria ai loro piccoli attraverso l'allattamento. Questo rappresenta un aspetto principale dell'investimento materno, che determina anche il ritardo delle nascite successive. La fine dell'allattamento, e con esso il cambiamento verso una dieta adulta, si chiama svezzamento. Questo miglioramento della capacità di processare il cibo coincide in gran parte con la comparsa di una dentizione permanente. L'eruzione dei primi molari, i primi denti permanenti che spuntano nella cavità orale nella maggior parte dei primati, è correlata in molte specie allo svezzamento. Questa correlazione è debole negli ominoidi, e rende quindi difficile trovare un modo semplice per ricostruire lo svezzamento nei fossili di cui si conservano dati relativi all'eruzione dentaria.

Sulla base del lavoro di Adolph Schultz (1891-1976) dell'Università di Zurigo, è stata proposta per i primati una relazione tra crescita, maturità e ordine di eruzione dei molari e della seconda generazione di denti non molari (premolari, canini, incisivi). Una crescita rapida, che comprende una maturità sessuale precoce e una durata breve della vita, è correlata con l'eruzione precoce dei molari e l'eruzione ritardata dei denti che li precedono nella fila dentaria. La crescita lenta, d'altra parte, è associata a

<sup>9</sup> Le sequenze di eruzione dentaria sono state correlate ai modelli di crescita non solo nei primati ma anche in altri mammiferi (Smith 1992). Questa potrebbe rappresentare un'area di ricerca molto fertile quando sarà stata effettuata una raccolta di dati completa, relativa quindi a numerose specie collocate in un contesto filogenetico, e tenendo anche in considerazione la variazione intra-specifica e i fattori ambientali che possono essere coinvolti. Sembra che nei mammiferi la fusione delle epifisi delle ossa post-craniali sia successiva in termini di tempo al completamento dell'eruzione dentaria (Smith 1992), mentre la maturità sessuale possa essere raggiunta con una tempistica che non ha una correlazione cronologica con la maturità dentaria e dello scheletro. Il modello generale è stato sintetizzato da Uhen (2000: 131) in questo modo: «I mammiferi che raggiungono la maturità sessuale dopo la maturità dentaria e scheletrica tendono a vivere rapidamente e morire giovani, mentre i mammiferi che raggiungono la maturità sessuale prima di quella dentale e scheletrica tendono a vivere lentamente e muoiono vecchi».

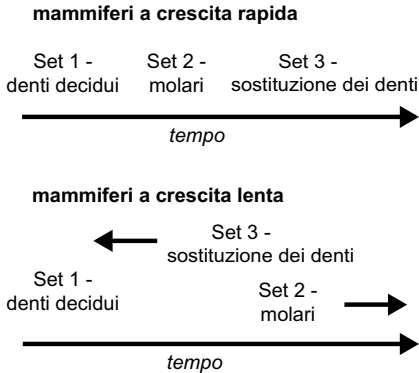


Figura 9.5. Secondo la «regola di Schultz», i mammiferi a crescita rapida hanno molari che erompono prima rispetto ai denti di sostituzione, mentre una eruzione precoce dei denti di sostituzione caratterizza i mammiferi a crescita lenta. Modificato da Godfrey et al. (2005).

una eruzione ritardata dei molari e all'eruzione precoce della dentizione secondaria. La «regola di Schultz» è stata esaminata minuziosamente e si è scoperto che le eccezioni abbondano, ma esiste comunque un modello generale. Gli ominoidi hanno un tasso di mortalità più basso rispetto al resto delle scimmie del Vecchio Mondo. In queste ultime, inoltre, è comune una riproduzione precoce, mentre gli ominoidi sono caratterizzati da una riproduzione postposta a età più mature. Questa dicotomia basale è riflessa nella tempistica dell'eruzione dentale.

L'istologia dei denti può rivelare anche informazioni sulla tempistica degli eventi del ciclo vitale. In passato questi aspetti sono stati studiati affettando campioni molto preziosi. Oggi le immagini realizzate negli studi che usano la tecnologia del sincrotrone (un particolare acceleratore di particelle che coinvolge campi magnetici ed elettrici) possono essere utilizzate per rivelare microscopiche linee di crescita interne senza dover utilizzare l'approccio più tradizionale e distruttivo della sezione istologica.

Studiando le linee di crescita incrementali, possono essere stabiliti, in modo preciso, i tassi e i tempi di sviluppo. Utilizzando questo approccio, è stato dimostrato che le australopithecine e i primi rappresentanti del genere *Homo* avevano brevi periodi di crescita, che erano più simili a quelli degli scimpanzé che a quelli degli esseri umani viventi. Uno dei punti principali è stato stabilire quando è sorta la condizione moderna, che prevede un'infanzia relativamente lunga. Questo aspetto è stato affrontato con lo studio di un bambino fossile proveniente dal Marocco, che visse circa 160 mila anni fa, confrontandolo con altri fossili e popolazioni di esseri umani viventi. Il fossile ha mostrato un grado di sviluppo dei denti equivalente a quello degli attuali bambini alla stessa età, circa otto anni, e un profilo moderno del ciclo vitale umano, con la condizione moderna dello sviluppo dentario prolungato.

Lo sviluppo individuale della capacità cognitiva durante la vita di un essere umano è un altro aspetto fondamentale per capire noi stessi, ma sfortunatamente i fossili forniscono nessuna o poche informazioni riguardo questo campo. Come sostengono Zollikofer e Ponce de León, «Qui, il registro archeologico potrebbe dare più informazioni, perché rappresenta una forma di comportamento cognitivo fossilizzato. Sfortunatamente, comunque, tace sull'età individuale dei produttori di utensili».





## CAPITOLO 10

### TRILOBITI, MOLLUSCHI E ALTRI ORGANISMI

Fino ad ora ho preso in considerazione soprattutto l'evoluzione dei vertebrati, ma nel regno animale esistono, oltre a questi, molti altri gruppi viventi o estinti. Lo scopo che mi prefiggo in questo capitolo è di presentare alcune delle scoperte che riguardano gli invertebrati e discutere il grande potenziale che presenta lo studio di questi animali. Per rendere giustizia alla paleontologia dello sviluppo degli invertebrati, sarebbe necessario trattare l'argomento in modo esaustivo, ma non sarà possibile farlo in queste pagine.

Lo scheletro dei vertebrati, ciò che più comunemente si conserva come fossile, si trova all'interno del corpo ed è quindi un endoscheletro. Molti altri animali sono invece caratterizzati da uno scheletro esterno che ricopre i tessuti molli, spesso chiamato esoscheletro. È presente negli artropodi, rappresentati, per esempio, da numerosissimi insetti, dalle aragoste, dai granchi e dalle trilobiti, che sono ormai estinte.

Come discusso precedentemente a proposito degli studi paleoistologici, l'endoscheletro dei vertebrati è soggetto a continue modificazioni durante la crescita dell'animale. La modificazione delle parti dell'endoscheletro dei vertebrati è uno dei quattro schemi fondamentali di crescita che possiamo osservare negli animali. Una cosa ben diversa è invece l'aggiunta di strati durante la crescita: una modalità, detta accrezione, che è tipica delle conchiglie mineralizzate. Fluttuazioni nell'ambiente e nel ciclo biologico dell'individuo sono riflesse nel tasso e nelle modalità di accrescimento per accrezione. Uno studio pionieristico di questo fenomeno, per esempio, ha permesso di scoprire che durante il Devoniano un anno durava circa 400 giorni, mentre nel Carbonifero superiore era costituito da circa 387 giorni. Negli anni '60 del ventesimo secolo John Wells notò che i sottili strati di crescita dei coralli riflettevano dei cicli di deposizione giornalieri, mentre gli strati più spessi riflettevano dei cicli annuali. Combinando queste informazioni fece quindi una scoperta sorprendente, successivamente confermata dagli astronomi: la velocità di rotazione della Terra diminuisce nel corso del tempo.

Un altro tipo di crescita non avviene tramite l'aggiunta di nuovi strati, ma consiste nell'aggiunta di elementi distinti. È quanto avviene ad esempio nei gusci dei ricci di mare che sviluppano una nuova piastra, o nel corpo delle trilobiti che aggiungevano un nuovo segmento corporeo. Il caso delle trilobiti è particolarmente rilevante per ciò che riguarda l'evoluzione dello sviluppo. Questi organismi, come gli altri artropodi, andavano incontro a fasi periodiche di muta. In questa modalità di sviluppo l'esoscheletro esistente, l'esuvia, viene ripetutamente perso, e al suo posto ne cresce uno nuovo. Dal momento che, una volta formatosi, l'esoscheletro non si può espandere, l'animale in questione deve passare attraverso 'stadi soffici', fasi in cui un esoscheletro vecchio e piccolo viene sostituito con uno nuovo e più grande. Assorbire minerali dall'esoscheletro che deve essere abbandonato può essere energeticamente vantaggioso (perché sprecare dei materiali di cui ci si è già appropriati?), ed è infatti quello che succede in molti artropodi viventi, ma che apparentemente non si verificava nelle trilobiti. Queste non riassorbivano i minerali dell'esoscheletro prima di abbandonarlo per costruirne uno nuovo e quindi, durante la loro vita, producevano un certo numero di esuvie mineralizzate. Le esuvie, se ritrovate fossili, possono confondere anche gli esperti perché non è facile identificare correttamente esuvie con morfologie differenti. Si tratta di resti di specie diverse, oppure è possibile ricondurle a stadi ontogenetici diversi della stessa specie? L'esoscheletro può variare molto a seconda degli stadi ontogenetici, e quindi sono necessari molti esemplari per riconoscere che campioni di esuvie fossili con morfologie diverse possono rappresentare in realtà stadi della stessa specie separati da vuoti corrispondenti ai periodi di crescita.

### *1. Trilobiti!*

Pochissimi gruppi di animali, forse i dinosauri e le ammoniti, possono competere con le trilobiti per rappresentare il gruppo di fossili per antonomasia. Il punto esclamativo utilizzato nel titolo è dunque giustificato, e fa riferimento all'omonimo libro di Richard Fortey. Questo gruppo molto diversificato è esistito dal Cambriano, circa 526 milioni di anni fa, fino alla fine del Permiano, circa 252 milioni di anni fa, quando si è verificato il più grande evento di estinzione di massa che abbia interessato il pianeta Terra. Lo scheletro calcitico delle trilobiti ha permesso a numerosi fossili di conservarsi in modo ottimale e sino ad ora sono state descritte circa 22 mila specie. Questo grande numero di specie, e quindi di individui, offre il potenziale per esplorare l'evoluzione dello sviluppo a diverse scale che vanno dal livello di popolazione a quello della storia complessiva di un clade.

Il piano strutturale del corpo delle trilobiti presentava una separazione fra il capo e il tronco. Il capo aveva una coppia di antenne più tre altre paia di appendici. È però il tronco l'elemento più utilizzato per gli studi sullo

sviluppo, attraverso l'analisi dell'evoluzione del numero dei suoi segmenti, la loro regionalizzazione e le loro modalità di crescita.

L'evoluzione dei segmenti del tronco delle trilobiti mostra una tendenza importante. Nelle fasi iniziali della loro evoluzione, durante il Cambriano, il numero di questi segmenti variava considerevolmente negli individui adulti, non solo tra generi diversi, ma anche tra specie diverse dello stesso genere, o addirittura tra individui appartenenti alla stessa specie. Tale variazione è diminuita nel corso dell'evoluzione delle trilobiti. Si è ipotizzato che questo cambiamento sia stato un 'consolidamento' dei sistemi di sviluppo, ovvero un aumento dei vincoli in seguito alla canalizzazione dello sviluppo. Dopo un periodo di 'sperimentazione' evolutiva, lo sviluppo si è più o meno fissato, coinvolgendo in questo processo i geni *Hox*. Sappiamo che non solo nei vertebrati, ma anche negli artropodi, i geni *Hox* svolgono un ruolo importante nella divisione del corpo in segmenti distinti, e si può supporre che il controllo della segmentazione e della regionalizzazione del corpo delle trilobiti possa essere stato raggiunto in modo analogo. Sappiamo anche che, per quanto riguarda l'aggiunta terminale di segmenti, negli insetti e nei crostacei numerose molecole rivestono ruoli simili, e possiamo quindi supporre che lo stesso meccanismo sia stato responsabile della crescita delle trilobiti.

Nel Capitolo 7 ho esaminato come alcuni gruppi di vertebrati presentino meccanismi genetici di segmentazione molto plastici, che danno origine a numeri di vertebre variabili, mentre altri gruppi siano molto più conservativi in tal senso. Una situazione analoga si verifica nelle trilobiti. Nigel Hughes, che ha condotto molti degli studi riguardanti l'evoluzione del loro sviluppo, ha documentato, infatti, casi di grande plasticità nello sviluppo dei segmenti nelle forme geologicamente più giovani. Evidentemente, se i limiti negli schemi di sviluppo esistono, non sono inviolabili.

Durante le fasi iniziali dell'evoluzione delle trilobiti c'era una scarsa regionalizzazione del tronco e tutti i segmenti apparivano più o meno simili fra loro, ma un cambiamento nel piano strutturale del corpo ha portato a un aumento della regionalizzazione nelle forme più recenti. Diversi tipi hanno evoluto indipendentemente una regione caudale distinta, chiamata pigidio, formata da numerosi segmenti del tronco fusi in un'unica unità. Questa innovazione aveva un significato ecologico: rendeva possibile l'arrotolamento del corpo in una postura difensiva simile a una capsula all'interno della quale tutte le parti molli risultavano efficacemente protette. La protezione dai predatori ha probabilmente rappresentato il principale fattore selettivo che ha condotto verso l'evoluzione dell'arrotolamento.

I segmenti coinvolti nella nuova regione caudale allargata erano in genere molto differenti dai precedenti segmenti del tronco, e nelle forme con questa caratteristica la variazione del numero dei segmenti è diminuito. Nei vertebrati esiste una situazione analoga. Gli animali con una regionalizzazione della colonna vertebrale scarsa o nulla hanno un numero di segmenti piuttosto variabile. Tra questi ci sono serpenti e balene, entrambi privi della cintura pelvica.

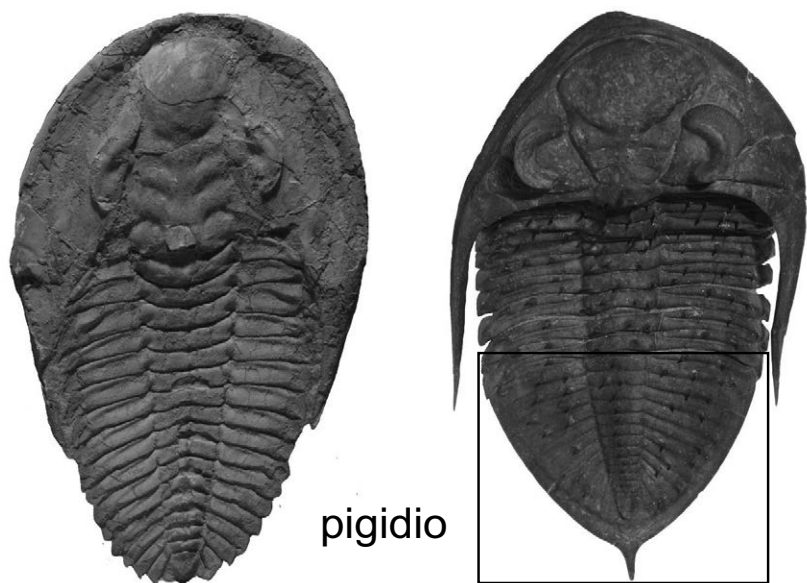


Figura 10.1. Due diversi piani strutturali del corpo delle trilobiti. A sinistra, *Cambropallas telesto* del Cambriano medio del Marocco: l'intero tronco è costituito da segmenti più o meno omogenei sino all'estremità dell'animale. A destra, *Zlichovaspis rugosa* del Devoniano inferiore/medio della regione del Maïder, Marocco, rappresenta un caso di regionalizzazione, in cui i segmenti posteriori (nel riquadro) sono piuttosto diversi dagli altri e costituiscono una piastra caudale. Fotografie gentilmente concesse da Christian Klug (Zurigo).

La differenza tra un numero dei segmenti nel tronco stabile e uno variabile può sembrare trascurabile, ma ha una particolare importanza per gli studi dello sviluppo, perché la variazione è l'elemento chiave per le potenzialità dell'evoluzione. Più in generale, quindi, se si esamina il rischio potenziale di estinzione di una specie o di un gruppo di organismi, la plasticità nello sviluppo può essere un fattore importante da prendere in considerazione. I ricercatori hanno scoperto, per esempio, che le trilobiti hanno mostrato una diminuzione di plasticità nel corso del tempo geologico, e alcune linee di ricerca molto attuali mirano a comprendere come questo aspetto abbia influenzato i loro schemi evolutivi.

L'evoluzione delle trilobiti nel tempo è stata studiata usando anche un approccio differente. Numerosi specialisti hanno provato per decenni a ricostruire parti dell'albero evolutivo delle trilobiti esaminando caratteristiche morfologiche, confrontando queste caratteristiche in specie diverse e conducendo infine delle analisi numeriche. Per questo tipo di studio viene

usato il metodo della cladistica, in cui la distribuzione delle caratteristiche è ottimizzata utilizzando il principio della parsimonia, al fine di produrre il 'miglior' albero evolutivo. In sintesi, la migliore ricostruzione possibile delle relazioni di parentela all'interno del gruppo analizzato è quella che prevede il minor numero di cambiamenti morfologici, vale a dire quella più parsimoniosa. Nel codificare un carattere per l'analisi di un gruppo di organismi si può notare che in alcune specie una certa morfologia è costantemente presente in tutti gli individui. Tuttavia, altri caratteri possono mostrare una morfologia variabile all'interno della stessa specie. Si tratta quindi di casi di polimorfismo. Nel 2007, Mark Webster ha pubblicato uno studio in cui è stato quantificato il grado di polimorfismo di 982 specie di trilobiti ben distribuite nel tempo geologico. Il risultato è che le specie più antiche, quelle più vicine alla base dell'albero evolutivo, risultano più polimorfiche rispetto alle specie successive, e quindi più derivate. Perché esiste uno schema così netto? Potrebbe essere il risultato di cambiamenti ambientali che nel tempo hanno presentato pressioni selettive diverse. Oppure potrebbe essere correlato a un 'restringimento interno' del sistema di sviluppo. In ogni caso, è interessante che Webster abbia scoperto uno schema simile a quello relativo alla variazione dei segmenti del corpo nel corso del tempo geologico.

In tutti questi studi sull'evoluzione è molto importante che siano disponibili delle definizioni attendibili delle specie. Le specie viventi possono essere definite sulla base dell'isolamento riproduttivo, che in linea teorica è possibile valutare sperimentalmente. Al contrario, tale isolamento non può essere valutato nel caso delle specie estinte. Fortunatamente, la tassonomia delle trilobiti ha basi molto solide, perché questi organismi sono spesso così abbondanti che centinaia o migliaia di individui possono essere studiati, misurando e valutando attentamente la variazione esistente fra di essi. Per definire i limiti morfologici delle specie, vengono quindi applicati i criteri validi anche per gli artropodi viventi.

## *2. Biomineralizzazione*

Gli studi che riguardano la paleontologia dello sviluppo possibili possono essere condotti anche su altri gruppi di invertebrati di cui si conoscono migliaia di individui. Molti gruppi costituiscono infatti materiale adatto per studi di carattere paleontologico grazie alle loro spiccate capacità di biomineralizzazione, che portano alla produzione di una conchiglia con un notevole potenziale di fossilizzazione<sup>1</sup>. La biomineralizzazione si

<sup>1</sup> Murdock e Donoghue (2011) hanno studiato il verificarsi della biomineralizzazione nell'intero spettro della filogenesi animale, considerando anche le forme estinte, e hanno concluso che questo processo si deve essere evoluto molte volte indipendentemente. La cooptazione dei meccanismi molecolari deve aver giocato probabilmente un qualche ruolo nel ripetersi di questa innovazione in molte linee

è evoluta molte volte indipendentemente in numerosi tipi diversi di organismi e il registro paleontologico fornisce informazioni che non possono essere trascurate<sup>2</sup>. Un classico esempio è quello che proviene dal *Chalk* dell'Inghilterra meridionale. Questo calcare bianco del Cretaceo forma le Bianche Scogliere di Dover e le corrispondenti scogliere francesi sul lato opposto del Canale della Manica. Se si osserva un campione di questa roccia a forte ingrandimento si può vedere che il *Chalk* è composto di milioni di coccoliti, ciascuno grande pochi millesimi di millimetri. Questi sono prodotti da alghe unicellulari chiamate coccolitofori. Anche alcune piante, dunque, possono biomineralizzare.

Il processo che produce silicati e carbonati nelle alghe, nei molluschi e in altri invertebrati, è fondamentalmente analogo a quello che produce lo scheletro dei vertebrati. I fosfati e i carbonati di calcio sono i composti più comuni nelle strutture prodotte attraverso la biomineralizzazione. Composti organici, come il collagene e la chitina, sono utilizzati insieme a questi per fornire il supporto strutturale alle ossa e alle conchiglie. I materiali risultanti hanno un'architettura complessa, anche su scala microscopica, e possono presentare una straordinaria resistenza all'usura o alla frattura. Gli scienziati che studiano i materiali e le strutture su scala nanometrica sono molto interessati a queste strutture organiche e utilizzano sofisticate tecniche di *imaging* per rivelare le strutture che gli organismi, sia fossili sia viventi, hanno sviluppato nel corso della loro evoluzione. Uno degli obiettivi è quello di ottenere informazioni che possano essere applicate alla sintesi artificiale di materiali ibridi organico-inorganici.

A livello più macroscopico, l'evoluzione della biomineralizzazione sta attirando sempre più attenzione perché la sua comprensione è fondamentale nello studio della evoluzione del ciclo vitale di grandi gruppi di organismi che abitano e abitavano gli oceani (si veda il Capitolo 5). I coralli, organismi che biomineralizzano molto attivamente, sono attualmente oggetto di un interesse particolare. L'aumento dei livelli di anidride carbonica atmosferica determina un innalzamento dell'acidità dell'acqua degli oceani, che a sua volta produce una decalcificazione degli scheletri di carbonato. Possono i coralli sopravvivere e riprendere la loro attività di biomineralizzazione se i livelli di anidride carbonica atmosferica diminuiscono? Cosa è successo a questi organismi nel passato geologico quando sono stati esposti a diverse pressioni selettive? L'analisi dei coralli del gruppo delle madrepora ha fornito alcune risposte. I loro antenati erano 'nudi', coralli simili ad anemoni che sono sopravvissuti all'estinzione di massa del

evolutive indipendenti, con l'utilizzo dello stesso apparato genetico per la produzione degli «attrezzi della biomineralizzazione».

<sup>2</sup> L'ultimo antenato comune degli animali con simmetria bilaterale, i Bilateria, non aveva un corpo mineralizzato, e la mineralizzazione di substrati scheletrici preesistenti potrebbe aver giocato un ruolo nella successiva comparsa della biomineralizzazione (Minelli 2007).

Permiano. Le prime madrepreore comparvero nel Triassico medio e rappresentano i primi coralli dopo l'evento di estinzione alla fine del Permiano. Fino alla recente scoperta pubblicata da Jaroslaw Stolarski e colleghi, si supponeva che le madrepreore formassero scheletri puramente aragonitici. Tuttavia, un fossile del Cretaceo superiore, eccezionalmente conservato, possiede uno scheletro esclusivamente calcitico. Ciò suggerisce che questi coralli potevano formare scheletri con differenti polimorfi del carbonato di calcio, cosa che fanno alcuni, ma non tutti, gruppi di organismi marini che producono carbonato. Lo studio delle proprietà geochimiche dei fossili ha quindi rivelato capacità insospettite di cambiare il sistema di biomineralizzazione. Cosa determina tale flessibilità? Come nel caso delle trilobiti discusso sopra, non tutti i gruppi sono stati ugualmente 'plastici' o flessibili dal punto di vista dello sviluppo. Come questo abbia influenzato gli schemi evolutivi e come possa aver inciso sul futuro degli ecosistemi marini attuali può essere studiato negli organismi dotati di conchiglia.

### 3. *Sulle conchiglie dei molluschi*

Grazie alla biomineralizzazione, le conchiglie dei molluschi costituiscono un ottimo materiale per la produzione di fossili. Infatti sono presenti a migliaia nelle collezioni paleontologiche e questa abbondanza di specie e di individui permette studi dettagliati degli schemi evolutivi sviluppatisi nel corso del tempo geologico. Per usufruire di questa ricca fonte di informazioni, dobbiamo essere in grado di caratterizzare morfologicamente e tassonomicamente questa diversità, riconoscendo, nominando e collocando le specie in solidi alberi filogenetici all'interno dei quali esaminare gli schemi evolutivi. Il problema è che ciascuna conchiglia ha pochi caratteri morfologicamente distinti che possono essere utilizzati per la sua caratterizzazione, e le convergenze nella forma e nell'ornamentazione sono molto comuni nel registro paleontologico. Il confronto fra differenti cladi di molluschi, quali ammoniti e gasteropodi, per esempio, ha mostrato che regole comuni stanno alla base della morfogenesi e della crescita della conchiglia. Dal momento che la conchiglia dei molluschi è altamente integrata dal punto di vista dello sviluppo, molte caratteristiche morfologiche variano in concomitanza. Questo alto livello di integrazione rende difficile, se non impossibile, definire proprietà che siano totalmente indipendenti le une dalle altre, ma allo stesso tempo significa anche che sviluppando modelli appropriati molti aspetti dell'evoluzione della forma della conchiglia potrebbero essere predetti. Uno studio intensivo di questo tipo è stato effettuato sui molluschi fossili più famosi, gli ammonoidi, che costituiscono un gruppo completamente estinto di cefalopodi, a cui appartengono polpi e calamari. L'unico cefalopode vivente con un guscio esterno, il nautilo, è un loro lontano parente.

L'ontogenesi del guscio degli ammonoidi è stata studiata in grande dettaglio, identificando tre aspetti di base: secrezione della conchiglia

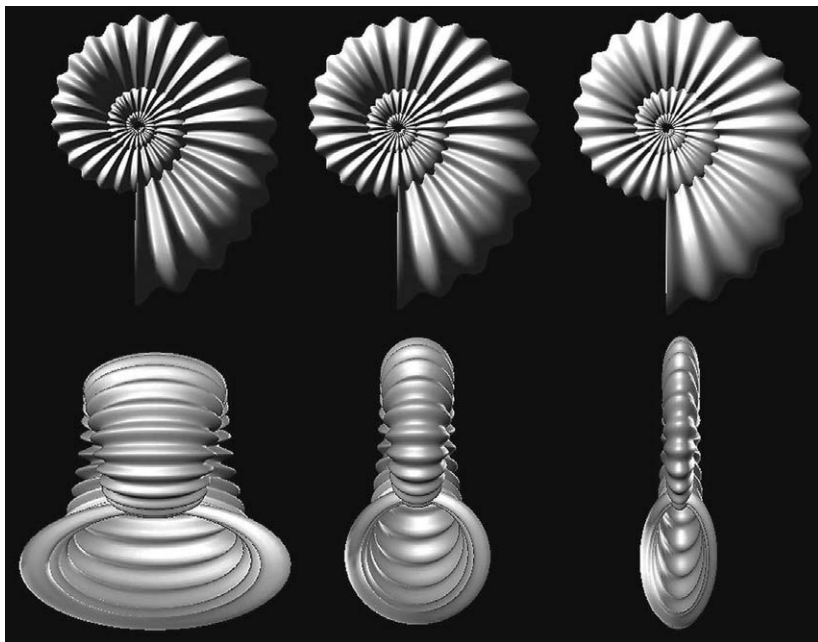


Figura 10.2. Modelli computerizzati di ipotetiche conchiglie di ammonoidi tratti da un lavoro di Hammer e Bucher (2005). La legge di Buckman è presentata come un caso di proporzionalità che mostra la correlazione di caratteristiche morfologiche. Vista laterale (in alto) e vista dell'apertura (in basso). A sinistra: conchiglia espansa lateralmente (depressa), in cui le coste laterali diventano proporzionalmente più grandi. Al centro: ammonoide con il tubo del guscio circolare e uguale ampiezza delle costolature laterali e ventrali. A destra: conchiglia compressa lateralmente con deboli coste laterali. Dal momento che la larghezza delle costolature ventrali resta costante durante la riduzione dell'asse laterale, si verifica un cambiamento nel rapporto tra l'ampiezza delle coste laterali e ventrali. Modificato da Hammer e Bucher (2005).

quando i tessuti molli aumentano di dimensione, secrezione di strati di deposizione addizionali sulla superficie interna delle camere della conchiglia, secrezione dei setti nella parte posteriore del corpo a formare le camere. Il primo passo nell'ontogenesi degli ammonoidi era lo stadio embrionale, che possedeva un guscio chiamato ammonitella. I fossili delle ammonitelle sono piccoli noduli che possono essere ritrovati nel caso di fossilizzazioni eccezionali all'inizio della spirale della conchiglia. L'ornamentazione della conchiglia, se presente, aumenta di complessità durante la crescita. Con questo termine si intende una varietà di caratteristiche tra cui coste concentriche e longitudinali, spine, tubercoli e carene. Tracce



evidenti presenti su alcune conchiglie di ammonoidi, suggeriscono che si sono verificati alcuni episodi di riassorbimento del guscio, in quanto questi fenomeni demarcano discontinuità nelle linee di crescita. L'ornamentazione negli ammonoidi è stata utilizzata per studi tassonomici ma, come è noto da tempo, il grado di ornamentazione è correlato ad altre caratteristiche del guscio. Le specie con ornamentazioni complesse sono anche le meno involute, e possiedono spirali pressochè circolari. Questa correlazione è conosciuta come la legge di Buckman, dal nome dell'autore che pubblicò per primo questa idea nel 1892. Øyvind Hammer e Hugo Bucher hanno concluso che i modelli di covariazione funzionano bene all'interno di una specie ma meno bene tra specie diverse e, con l'utilizzo di modelli computerizzati, hanno mostrato le proprietà geometriche del sistema che si origina dall'accoppiamento tra lo sviluppo delle coste e la forma dell'apertura del guscio (Fig. 10.2).

Lo studio della geometria della conchiglia, non solo degli ammonoidi ma anche dei molluschi in generale, ha tenuto occupati numerosi paleontologi per molto tempo. Negli anni '60 del ventesimo secolo, grazie all'utilizzo di un oscilloscopio, David Raup aprì la strada alla parametrizzazione computerizzata dell'avvolgimento del guscio della conchiglia, un lavoro che ha fornito una base per lo sviluppo del campo d'indagine della morfologia teorica. Il suo metodo, così come altri inizialmente utilizzati a tal scopo, era principalmente bidimensionale e supponeva l'esistenza di un asse di avvolgimento, tuttavia privo di un reale significato biologico, dato che quest'ultimo emerge a posteriori come risultato dell'accrescimento per accrezione. Inoltre, l'avvolgimento di molte conchiglie non può essere approssimato al semplice caso di avvolgimento attorno a un singolo asse, e i modelli tradizionali non considerano i cambiamenti ontogenetici della conchiglia o la tempistica dei processi di crescita. Gli approcci più innovativi provano ad affrontare la questione in modo diverso. Un recente modello sviluppato da Séverine Urdy e colleghi simula la forma dell'apertura e le allometrie non lineari durante la crescita. Variando i parametri del modello si può analizzare il modo in cui queste allometrie cambiano. Lo scopo è individuare delle regole che possano spiegare alcuni schemi evolutivi ricorrenti, così come la variazione intra-specifica.

L'aspetto biologico di questi studi sulla crescita comprende una dettagliata analisi del mantello, il tessuto molle ed elastico che secerne la conchiglia. Il mantello non fossilizza, ma gli studi sulle sue proprietà, capacità e plasticità fenotipica durante la vita dell'individuo dovrebbero avere un grande interesse per i paleontologi. I fossili forniscono un enorme insieme di dati morfologici che possono essere quantificati con metodi morfometrici sempre più sofisticati e realistici. Un esempio è il metodo utilizzato da Claude Monnet (che non ha alcuna relazione con il quasi omonimo e celebre pittore Claude Monet!) e colleghi. I parametri morfometrici, provenienti dall'acquisizione tridimensionale di immagini con l'utilizzo della tomografia computerizzata, sono utilizzati, da un lato, per descrivere la geometria delle conchiglie dei molluschi durante la loro ontogene-

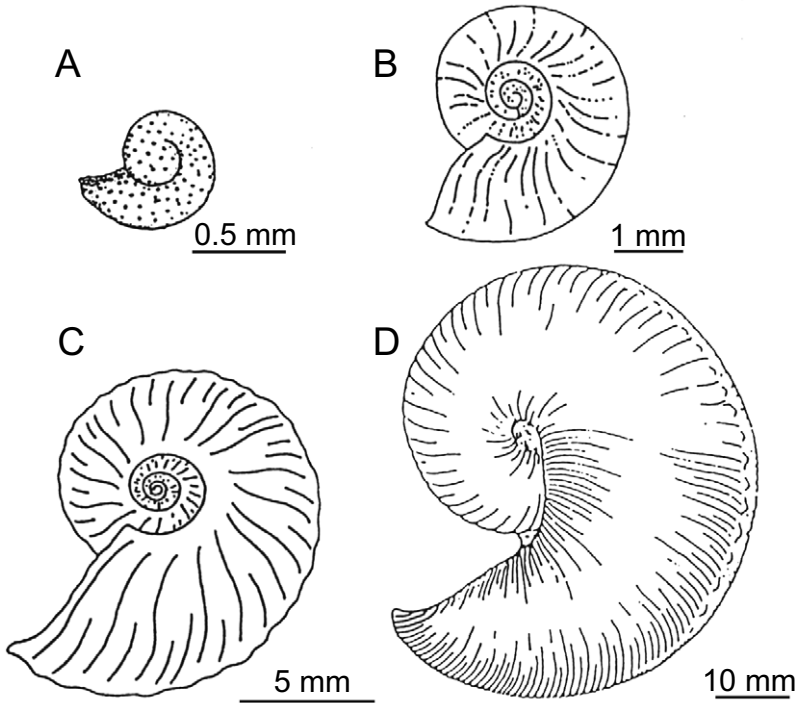


Figura 10.3. Disegni schematici in vista laterale di quattro stadi dell'ontogenesi dell'ammonoide del Cretaceo superiore *Hoplospharites nicoletti*. A) ammonitella; B) neanconca, la prima fase post-embriionale; C) giovane; D) adulto. Si noti l'aumento graduale dell'ornamentazione. La conchiglia giovane è più schiacciata e involuta rispetto alla neanconca. Modificato da Bucher et al. (1996).

si, dall'altro, per effettuare confronti tra le specie. Una 'scheletrizzazione' della conchiglia virtuale in 3D permette l'estrazione di una linea centrale, utilizzata come riferimento per sezionare trasversalmente il guscio e analizzare la forma del tubo mediante la morfometria geometrica. Sulla base dei dati ottenuti in questo modo, è possibile confrontare le traiettorie ontogenetiche dei differenti individui. Metodi analoghi sono stati utilizzati da Chris Kruszyński e colleghi per quantificare la variazione morfologica nelle madrepre.

Qualsiasi modello sviluppato per comprendere l'evoluzione della forma della conchiglia dovrebbe tenere conto dell'ambiente, perché è stato dimostrato sperimentalmente, nelle popolazioni naturali, che questo influenza il tasso di crescita. Le variabili esterne comprendono la disponibilità di cibo, il tipo di substrato, la salinità, l'ossigeno disciolto nell'acqua, la torbidità, la temperatura, la densità della popolazione e le interazioni

ecologiche. È stato dimostrato, per esempio, che, in presenza di predatori le specie viventi dei gasteropodi possono rallentare la loro velocità di crescita, modificando la produzione del guscio in modo da ispessirlo localmente invece di aumentarne semplicemente le dimensioni. L'aumento di spessore relativo, caratteristica spesso considerata come un meccanismo di difesa, è indotto in alcuni casi anche dalla scarsità di cibo. Questo è un altro esempio di plasticità fenotipica e della gamma dei possibili fenotipi associati a un genotipo, argomenti trattati nel Capitolo 2. Uno dei parametri principali del ciclo vitale particolarmente influenzato dall'ambiente è la longevità.

#### 4. *Vongole longeve e non*

La longevità è una variabile fondamentale del ciclo biologico. In alcuni casi è possibile stimare la longevità dei fossili contando gli strati annuali di deposizione derivanti dalla crescita per accrezione. Lo studio delle specie viventi ha mostrato che la longevità è generalmente influenzata dalla temperatura a cui gli animali vivono e anche questa variabile può essere stimata nei fossili.

Gli organismi che vivono a latitudini elevate, e quindi a temperature più fredde, tendono a vivere più a lungo. Alle basse temperature, che caratterizzano per esempio le fredde regioni meridionali degli oceani, le reazioni chimiche avvengono a velocità bassa. Anche gli scambi metabolici sono lenti, determinando una vita senza forti sollecitazioni. Inoltre la temperatura dell'acqua e il contenuto di sali più o meno costanti non presentano grandi sfide per i meccanismi di regolazione cellulare. In ogni cellula che genera energia con l'aiuto dell'ossigeno, i processi metabolici producono collateramente sostanze chimiche chiamate radicali che possono avere degli effetti negativi sull'organismo. Un metabolismo più basso, al freddo, produce quindi meno prodotti collaterali dannosi, che devono essere trasformati o eliminati. Meno un organismo soffre fattori di stress, più a lungo può vivere.

Per alcuni invertebrati marini, un ambiente freddo può servire a limitare la produzione di radicali pericolosi. Altre specie, invece, hanno evoluto altri metodi per prolungare la loro vita. Per esempio, il mollusco bivalve *Arctica islandica*, la vongola oceanica, si seppellisce per giorni nel fondale impoverito di ossigeno, dove interrompe il suo metabolismo, e il suo sistema circolatorio riduce a un decimo la sua attività. Quando emerge da questo stato di pausa, i mitocondri iniziano a funzionare normalmente, producendo nuovamente i radicali. Al tempo stesso si attivano alcuni geni che producono enzimi capaci di combattere i prodotti chimici pericolosi, generati dal metabolismo che si è riattivato. Grazie a questa strategia, questo bivalve può raggiungere un'età che supera i duecento anni. I vertebrati non hanno questa possibilità e quando la disponibilità di ossigeno è bassa, invece di diminuire il metabolismo, i mitocondri producono ancora più radicali.

Le modalità di crescita e le loro relazioni con la temperatura sono state studiate in numerosi fossili. Un esempio interessante è fornito da un'altra vongola, la *Cucullaea raea*, risalente all'Eocene dell'Isola di Seymour, in Antartide. Durante l'Eocene, le temperature erano molto più elevate rispetto a quelle attuali anche in Antartide. Le conchiglie di questi organismi crescevano molto lentamente e solo durante gli inverni australi, in condizioni di totale oscurità. Sorprendentemente, essi interrompevano la crescita durante l'estate australe quando il cibo era più abbondante, perché probabilmente impiegavano tutta l'energia e le risorse disponibili nella riproduzione. Grazie al loro metabolismo lento e ai lenti tassi di crescita, questi bivalvi vivevano estremamente a lungo. Alcuni esemplari mostrano linee di crescita che testimoniano oltre cento anni di vita. Come *Arctica islandica*, anche questi organismi vivevano più a lungo della maggior parte degli esseri umani.

### 5. Conservazioni inusuali

Le tracce fossili sono quasi l'unico registro dei biota costituiti da organismi a corpo molle, o comunque dei tessuti molli degli organismi provvisti anche di strutture rigide e mineralizzate. Fortunatamente solo «quasi», perché in alcuni rari siti paleontologici la conservazione degli invertebrati comprende qualcosa di più del normale esoscheletro o della conchiglia. In questi casi i più minuti dettagli del corpo intero, compresi gli occhi e le appendici, sono fossilizzati in differenti stadi di sviluppo. La loro scoperta e il loro studio sono difficili, perché si tratta di fossili generalmente piccoli e fragili. Con le nuove tecniche di *imaging* e programmi informatici di ricostruzione tridimensionale, stanno venendo tuttavia alla luce molte informazioni inaspettate. Questi particolari giacimenti paleontologici sono distribuiti in tutto il mondo e comprendono la *Crato Formation* del Cretaceo del Brasile, il sito giurassico di *Solnhofen* in Baviera, *Rhynie Chert* del Devoniano della Scozia, e l'*Orsten Lagerstätten*, presente in tutto il mondo, ma studiato soprattutto in Svezia, con un'età che si estende dal Cambriano inferiore all'Ordoviciano inferiore.

Le scoperte e le descrizioni di diversi stadi ontogenetici di numerosi *taxa* stanno arricchendo rapidamente la letteratura sull'argomento. Negli anni a venire l'aumentare di queste informazioni, e quindi la loro analisi e sintesi, influenzeranno notevolmente la nostra comprensione delle fasi più antiche dell'evoluzione di molti gruppi di artropodi. Molti gruppi di ricerca internazionali, come quelli di Mark Sutton e Derek Briggs, utilizzano sofisticati programmi informatici di ricostruzione tridimensionale per studiare fossili minuscoli e fragili che contengono dettagliate informazioni morfologiche. L'esempio che riporto qui riguarda un antico crostaceo del Cambriano medio della Svezia, *Henningsmoenicaris scutula*. Joachim Haug e colleghi hanno identificato dieci stadi ontogenetici di questo animale e hanno creato quello che loro chiamano un «modello 4D», in cui

la quarta dimensione è rappresentata dal tempo profondo. Questi stadi documentano la scansione temporale e la modalità con cui i segmenti del corpo e le loro appendici aumentavano. Il primo stadio ha quattro segmenti che sorreggono appendici, e man mano questo numero aumenta fino a sette, stadio dopo il quale si verifica una differenziazione delle regioni del tronco.

Haug e colleghi hanno documentato lo sviluppo di occhi composti, riconosciuti a partire dal quinto dei dieci stadi della crescita. Ognuno degli stadi successivi documenta il cambiamento della morfologia degli occhi che sono inizialmente sessili e poi pedunculati. La bella morfologia delle ricostruzioni di questi organismi ci offre non solo una rappresentazione estetica dei cambiamenti nella forma avvenuti circa 520 milioni di anni fa, ma anche dati importanti per comprendere i primi eventi di diversificazione nell'evoluzione dei crostacei e di altri artropodi. Quali modalità di sviluppo hanno caratterizzato le origini dei principali gruppi di artropodi, tra cui le trilobiti? Sistemi di sviluppo condivisi in differenti gruppi sono un segno di parentela evolutiva, o si sono evoluti indipendentemente in ciascuno di essi? Haug e colleghi hanno notato che la modalità in cui i segmenti posteriori del tronco si uniscono in *Henningsmoenicaris* durante l'ontogenesi è presente anche nelle trilobiti: compaiono nuovi segmenti che vengono uniti a quello precedente, contrariamente alla modalità che si riscontra nei crostacei più recenti. Questi e altri aspetti di scansione temporale relativa negli eventi ontogenetici possono essere mappati sugli alberi evolutivi per comprendere quanto lo sviluppo sia stato conservativo oppure plastico nelle più antiche fasi dell'evoluzione degli animali pluricellulari.

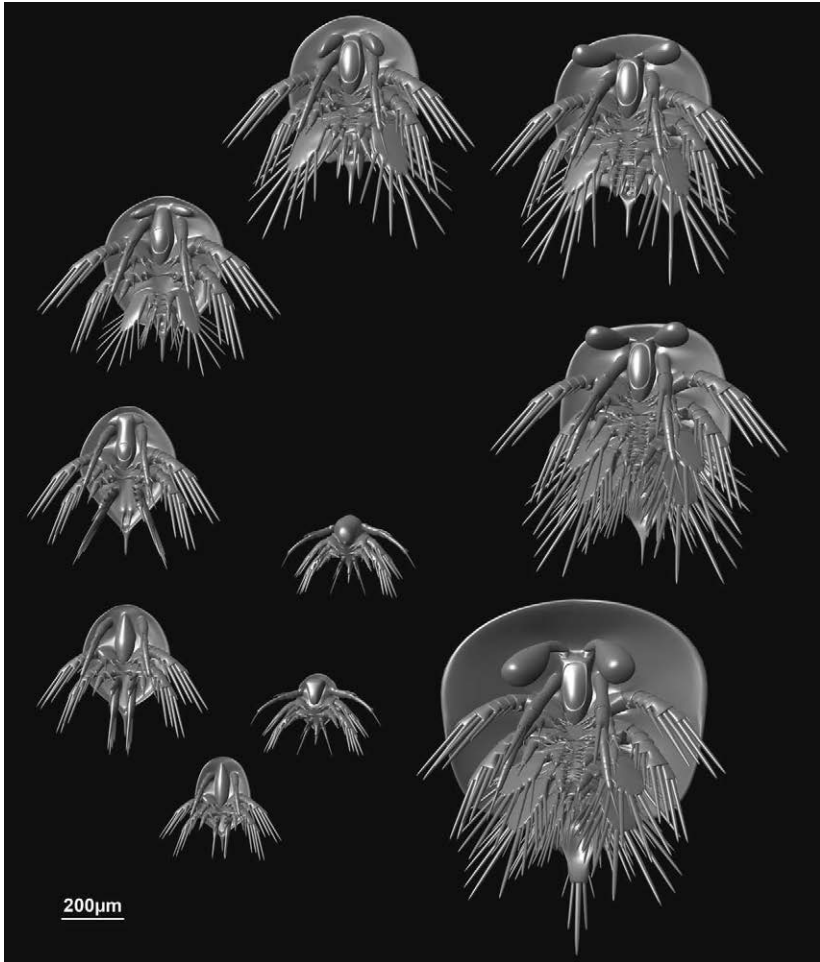


Figura 10.4. Modello 4D di *Henningsmoenicaris scutula*, un crostaceo stem del Cambriano della Svezia. Immagine gentilmente concessa da Joachim Haug (Greifswald).

## CAPITOLO 11

### SULLE RADICI E I FIORI: IL REGISTRO PALEONTOLOGICO E L'ONTOGENESI DELLE PIANTE

Lo sviluppo delle piante differisce da quello degli animali per molti aspetti. In primo luogo, le pareti cellulari delle piante sono rigide e quindi impediscono le migrazioni cellulari che avvengono, per esempio, nella cresta neurale dei vertebrati. Negli animali non esiste niente di simile alle estremità delle radici e dei germogli che crescono continuamente nel corso della vita di una pianta. I tre strati tissutali che sono alla base dello sviluppo delle piante non hanno alcuna relazione con quelli degli embrioni animali. Il tessuto dermico forma gli strati protettivi esterni; il tessuto di sostegno forma lo strato intermedio, con funzioni multiple come la fotosintesi o l'immagazzinamento degli zuccheri; i tessuti vascolari, infine, formano le strutture responsabili del trasporto dei nutrienti e dell'acqua.

La paleontologia dello sviluppo delle piante è un argomento di studio particolarmente ricco, data la varietà delle importanti problematiche evoluzionistiche coinvolte, quali l'origine e l'evoluzione delle spore, delle radici e delle foglie, strutture evolute molte volte indipendentemente<sup>1</sup>. Anche l'origine degli schemi di ramificazione rappresenta una questione molto stimolante.

Gli studi paleontologici relativi all'ontogenesi delle piante si spingono oltre l'analisi degli anelli di crescita del legno o di altri testimoni diretti dei processi di crescita. Per esempio, i sistemi vascolari osservabili nei fossili forniscono una serie di informazioni sulle antiche dinamiche di crescita che hanno dato origine alle forme bellissime dei cespugli e degli alberi. I meccanismi che sono alla base di queste dinamiche di crescita sono oggi molto meglio conosciuti di un tempo grazie a numerosi lavori relativi alla fisiologia vegetale. Ne è un esempio il ruolo dell'auxina, un ormone che stimola la formazione delle cellule nei germogli ascellari o nelle radici laterali<sup>2</sup>. Questi modelli vascolari sono cambiati durante l'evoluzione? Che

<sup>1</sup> Si veda Boyce (2010).

<sup>2</sup> Si veda Dubrovsky et al. (2008).

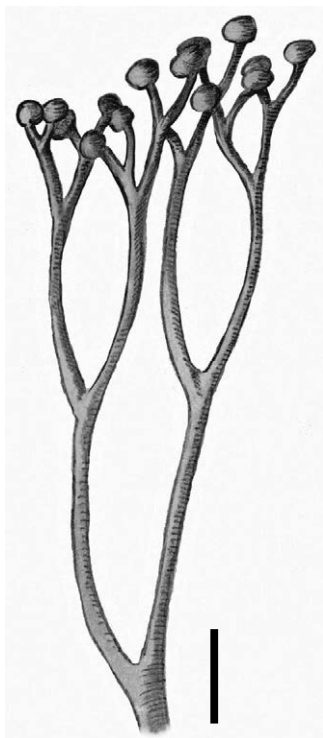


Figura 11.1. Ricostruzione di *Cooksonia caledonica* proveniente dal Siluriano della Scozia (modificata da Taylor e Taylor 1993). Questa pianta era costituita da piccoli steli che si separavano dicotomicamente e terminavano con organi che producevano spore. Fossili di piante simili a *Cooksonia* testimoniano la presenza di questa morfologia fino all'inizio del Devoniano, circa 410 milioni di anni fa.

tipo di deduzioni possiamo fare sul ruolo che l'auxina ha avuto nei processi evolutivi che sono avvenuti nel corso del tempo geologico?

Informazioni sullo sviluppo e sui cicli vitali si possono ottenere anche osservando i modelli evolutivi principali. Per esempio, il registro paleontologico delle licofite, il gruppo di piante vascolari più antico e tuttora vivente, mostra uno spettro morfologico piuttosto ridotto: le foglie sono molto simili fra loro per tutto l'arco di 420 milioni di anni in cui è avvenuta la loro evoluzione. Al contrario esiste una diversità molto ricca nelle foglie delle felci e delle spermatofite. Lo spettro limitato della forma della foglia delle licofite non può essere correlato a una diversità ecologica limitata, perché queste piante, nel corso della loro lunga storia evolutiva, hanno occupato una grande varietà di habitat, da quelli acquatici a quelli aridi. In che modo gli schemi di crescita hanno influenzato questi modelli evolutivi contrastanti? La conoscenza dell'origine della vita sulla terra e della diversificazione esplosiva delle piante vascolari nel Paleozoico può beneficiare anche di una analisi interdisciplinare che integri lo studio dei meccanismi di sviluppo ontogenetico in una prospettiva paleontologica.



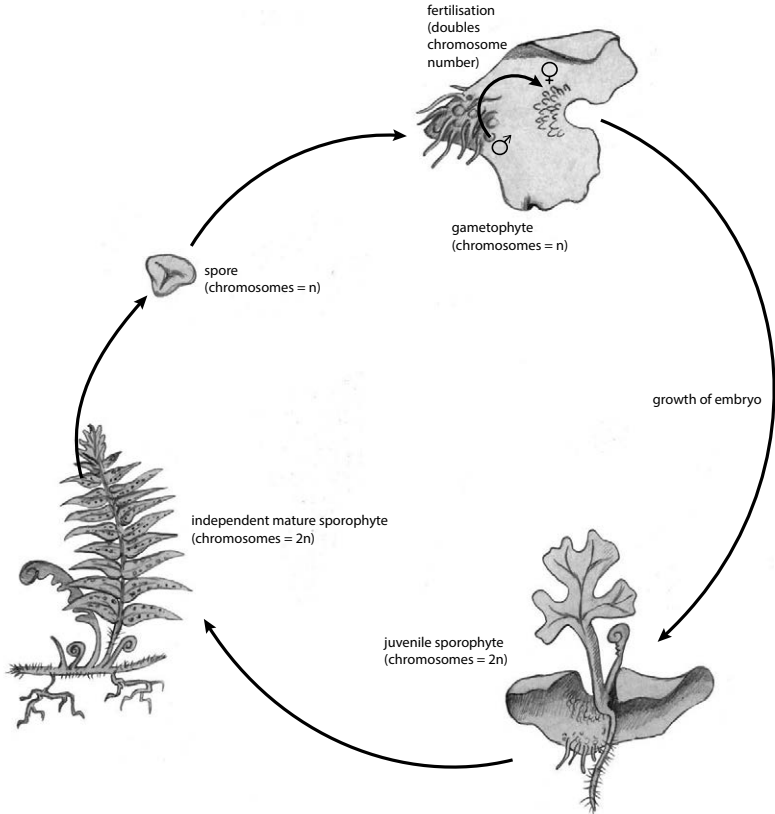


Figura 11.2. L'alternanza di generazioni in una pianta (embriofita).

### 1. La vita delle piante terrestri e i loro cicli vitali

Le piante terrestri hanno permesso ad altre forme di vita pluricellulare di vivere al di fuori dell'acqua, hanno modificato il terreno e, a livello planetario, sono state i principali agenti di cambiamenti relativi all'atmosfera e quindi al clima. Per questo motivo la comprensione dell'origine delle piante terrestri è una questione di prim'ordine della biologia evolutiva. La vita sulla terra ha richiesto una serie di innovazioni, tra cui le radici per l'approvvigionamento di acqua e nutrienti invece di una struttura che forniva solo supporto statico, un sistema vascolare negli steli per trasportare acqua dalle radici alle foglie, e una cuticola cerosa sulle foglie e sugli steli per limitare la disidratazione.

Le piante terrestri fossili più antiche, le epatiche, hanno circa 472 mi-

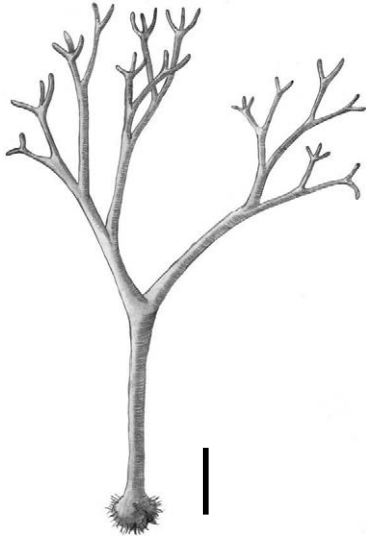


Figura 11.3. Ricostruzione di *Horneophyton lignieri*, una pianta devoniana rinvenuta nel Rhynie Chert (modificata da Taylor e Taylor 1993).

lioni di anni. Sono semplici piante prive di stelo o radici, che si sono evolute da alghe verdi pluricellulari d'acqua dolce<sup>3</sup>. Le epatiche, così come le piante evolutesi successivamente che ancora vivono sulla Terra, producono un grande numero di spore o di granuli di polline protetti da una parete resistente. Le spore fossili delle epatiche costituiscono le testimonianze più antiche della vita delle piante sulla Terra. Un fossile particolarmente famoso tra i paleobotanici è *Cooksonia*, la più antica pianta provvista di uno stelo con tessuto vascolare che si conosca, e che rappresenta quindi un esempio di transizione tra le forme non vascolari e vascolari. I primi fossili macroscopici di *Cooksonia* risalgono al Siluriano, circa 425 milioni di anni fa, e la maggior parte dei ritrovamenti proviene dalla Gran Bretagna. Questa pianta aveva una morfologia semplice: era alta pochi centimetri ed era priva di foglie, fiori e radici.

Gli organismi generalmente descritti come piante hanno una vita caratterizzata dall'alternanza di generazioni sessuali (gametofita) e asessuali (sporofita). La fase sessuale produce un embrione, quella asessuale produce spore. Come questo ciclo si sia originato nel corso dell'evoluzione è una delle numerose questioni che i fossili possono contribuire a chiarire.

I fossili permettono di tracciare l'ontogenesi delle spore. Un esempio è fornito dal Rhynie Chert, un deposito devoniano che conserva anche i

<sup>3</sup> Si veda Wellman (2010).



Figura 11.4. Ricostruzione di *Asteroxylon mackiei*, una pianta devoniana rinvenuta nel Rhynie Chert (modificata da Taylor e Taylor 1993).

gametofiti delle prime piante terrestri<sup>4</sup>. La roccia sedimentaria (*chert*) di questa località è costituita principalmente di cristalli di silice molto sottili e piccoli che si sono depositati in una zona di sorgenti calde, tra 412 e 400 milioni di anni fa, in quello che oggi è Rhynie, un villaggio a circa 50 chilometri a nord di Aberdeen, in Scozia.

Nelle briofite, che comprendono epatiche, muschi e antocerote, il gametofito è molto sviluppato e lo sporofito dipende da esso. Nelle piante vascolari, invece, lo sporofito è più sviluppato mentre il gametofito è ridotto (in particolar modo nelle spermatofite, le piante che producono semi). La disidratazione, tipica dell'ambiente terrestre, ostacola la riproduzione sessuale e favorisce la fase sporofitica, le cui spore impermeabili si possono disperdere meglio. Sembra che gli sporofiti e i gametofiti conservati nel Rhynie Chert sostengano questa ipotesi<sup>4</sup>.

I fossili di quelli che devono essere stati alcuni dei più antichi gametofiti rappresentano individui unisessuali e non ermafroditi. Questo è stato stabilito grazie alla presenza di due tipi di gametofiti che sono stati interpretati come rappresentanti di due sessi differenti della stessa specie.

Studi anatomici sulle più antiche piante terrestri hanno permesso di scoprire che queste avevano già costituito un'associazione reciprocamente vantaggiosa con i funghi. Grazie a tale associazione, che caratterizza quasi tutte le piante viventi, i vegetali guadagnano un accesso migliore

<sup>4</sup> Si veda Taylor et al. (2005).

ad acqua e nutrienti mentre i funghi acquisiscono carbonio direttamente dai prodotti della pianta a cui sono associati. Questa e altre osservazioni anatomiche che forniscono informazioni sulla fisiologia possono servire a creare un collegamento tra la storia degli ambienti della terra e l'evoluzione delle piante<sup>5</sup>, ma le innovazioni evolutive sono certamente legate ai processi di ontogenesi.

Poiché le prestazioni fisiologiche sono regolate da leggi biofisiche, è possibile ricostruire importanti aspetti della fisiologia delle piante vascolari fossili sulla base della loro anatomia. È stato ricostruito il flusso dei fluidi in alcune delle più antiche piante vascolari che sono vissute nelle foreste tropicali del tardo Paleozoico<sup>5</sup>. Per quanto riguarda le angiosperme, le piante che producono fiori, è stata misurata la densità dei vasi in individui appartenenti a specie fossili e viventi ed è stato proposto che la densità dei vasi particolarmente alta nelle angiosperme rispetto a quella delle felci, dei pini e dei loro parenti, corrisponda a un aumento della capacità fotosintetica. Questo è il risultato della riduzione della distanza tra gli stomi, aperture regolabili che consentono l'ingresso dell'aria, e il sistema vascolare. La traspirazione è diventata quindi più efficace, permettendo alle piante con questa innovazione di espandersi nelle foreste pluviali<sup>6</sup>. È possibile anche quantificare il numero e la distribuzione degli stomi per fornire informazioni sulla fisiologia delle forme estinte, così come le condizioni atmosferiche in cui gli individui si sono sviluppati.

I principali cambiamenti nelle comunità vegetali nel corso del tempo geologico comprendono cambiamenti nella biologia dello sviluppo degli organismi coinvolti. All'inizio del Triassico le piante predominanti erano licopodi erbacei e arborei ma, come mostrato dallo studio dei pollini, poco dopo si è verificato un cambiamento e la vegetazione terrestre è stata dominata dalle gimnosperme (le conifere, quali i pini e gli abeti). Peter Hochuli e colleghi hanno interpretato questo cambiamento come conseguenza di variazioni climatiche che hanno portato da condizioni stabili di umidità a condizioni più aride<sup>7</sup>. Numerosi fossili del Triassico medio delle Alpi meridionali, in Veneto e Friuli Venezia Giulia, documentano le nuove comunità di piante che sono vissute circa 225 milioni di anni fa.

## *2. Innovazioni e l'origine di nuovi gruppi di piante*

Studi molecolari e morfologici, alcuni comprendenti anche dei fossili, sono serviti a ricostruire l'albero evolutivo delle piante e hanno permesso di individuare le caratteristiche che dovevano avere gli antenati comuni

<sup>5</sup> Si veda Knoll (2012).

<sup>6</sup> Si veda Boyce et al. (2009).

<sup>7</sup> Si veda Galfetti et al. (2007).



Figura 11.5. Ricostruzione di *Archaeoфраuctus sinensis*, rinvenuta nel Cretaceo della Cina (modificata da Taylor e Taylor 1993).

dei gruppi attuali<sup>8</sup>. Come per gli animali, la sequenza di acquisizione di caratteri morfologici può rivelare molto sugli aspetti dello sviluppo durante l'evoluzione delle linee principali delle piante.

L'evoluzione dei semi, assenti nelle briofite e nelle felci, è stato un evento evolutivo centrale che ha portato alla comparsa delle gimnosperme e delle angiosperme e ha permesso alle piante di sfruttare più efficacemente gli habitat aridi proteggendo, in un seme chiuso, l'embrione dall'ambiente esterno. Il registro paleontologico delle gimnosperme *stem* è ricco<sup>9</sup> e sappiamo che le prime piante terrestri con i semi risalgono al tardo Devoniano. Le angiosperme sono antiche quanto le gimnosperme *crown* che risalgono al Carbonifero. I fossili delle angiosperme *stem* sono meno abbondanti, ma sono comunque significativi.

Le angiosperme, o piante con fiori, sono oggi il gruppo di maggiore successo, con oltre 260.000 specie. Si pensa alle angiosperme come piante appariscenti che producono fiori, ma sono molte le caratteristiche e le particolarità sia riproduttive sia ontogenetiche che contraddistinguono questo gruppo. Nonostante esistano fossili eccezionali di fiori, la maggior parte delle angiosperme nel registro paleontologico si riconosce per altre caratteristiche, quali i vasi del legno e le venature reticolari di foglie e polline, nonostante nessuna di esse, presa singolarmente, sia una caratte-

<sup>8</sup> Si veda Endress e Doyle (2009).

<sup>9</sup> Si veda Kenrick e Crane (1997).

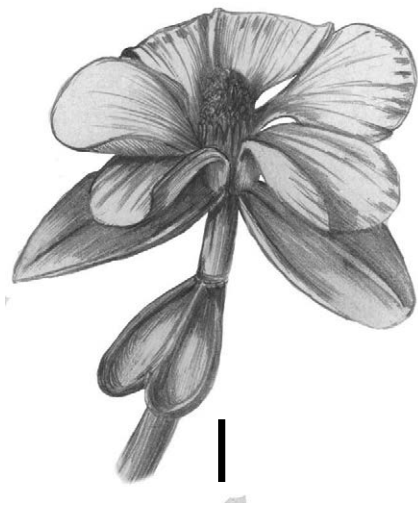


Figura 11.6. Ricostruzione di *Archaeanthus linnenbergeri*, rinvenuta nel Cretaceo della Cina (modificata da Taylor e Taylor 1993).

ristica esclusiva di questo gruppo. Le più antiche angiosperme ben conservate provengono dal Cretaceo inferiore, e fra queste possiamo ricordare *Archaeofructus* della Formazione di Liaoning in Cina. Esistono tuttavia dei resti fossili più antichi che risalgono al Giurassico e al Triassico. Studi sugli alberi evolutivi delle specie viventi hanno suggerito che le più antiche angiosperme erano piccole piante erbacee con cicli di vita rapidi, e questa ipotesi trova conferma nei ritrovamenti fossili<sup>10</sup>. La conoscenza dell'origine dei fiori è dunque avanzata notevolmente da quando Goethe nel suo *Viaggio in Italia* ha fatto riferimento a *Urpflanze* come all'organismo comune per antonomasia da cui deriva l'intera diversità delle piante<sup>11</sup>. Parallelamente agli studi paleontologici e di botanica comparata, i genetisti dello sviluppo hanno studiato il processo molecolare che sta alla base della crescita delle radici, germogli, foglie e fiori delle angiosperme. Questo lavoro è stato svolto utilizzando soprattutto un organismo modello chiamato arabetta comune (*Arabidopsis*), una piccola pianta da fiore, parente del ben più noto cavolo.

<sup>10</sup> Si veda Soltis et al. (2005).

<sup>11</sup> Si veda Goethe (1817).

### 3. *Le piante erbacee*

Le interazioni fra animali e piante sono state uno degli argomenti chiave della biologia evolutiva, e anche in questo settore risulta utile una prospettiva ontogenetica. Un esempio è costituito dalla diversificazione delle piante erbacee e dall'evoluzione parallela dei grandi mammiferi erbivori che le consumano. Le piante erbacee, angiosperme a crescita rapida provviste di fiori ridotti, ospitano dei fitoliti, piccole strutture silicee che hanno l'effetto di renderle un cibo meno desiderabile per i mammiferi a causa del loro effetto abrasivo. Nel corso dell'evoluzione, i mammiferi erbivori hanno trovato il modo di aggirare questo meccanismo di difesa, per esempio con denti a lunga durata, con una corona alta o addirittura a crescita continua. La maggior parte delle piante erbacee ha evoluto altri meccanismi per diventare meno appetitosa, per esempio la conservazione di foglie ormai morte associate a quelle giovani in crescita. È stato mostrato che l'accumulo delle foglie morte riduce la disponibilità di luce e l'assorbimento di anidride carbonica e determina anche altri effetti negativi nella produttività della pianta, come la diminuzione della fissazione dell'azoto. Tuttavia, nella competizione evolutiva contro gli erbivori voraci questa specializzazione ontogenetica deve essere stata abbastanza vantaggiosa. È significativo che la capacità di perdere le foglie morte, il cui distacco si verifica in una zona di frattura alla base della lamina fogliare, sia più diffusa nelle erbe della Nuova Zelanda, dove, come dimostrato dal registro paleontologico, i mammiferi erbivori erano originariamente assenti a causa del prolungato isolamento di queste isole<sup>12</sup>.

<sup>12</sup> Si veda Antonelli et al. (2011).





## EPILOGO

### ESISTE UNA MORALE PER LA PALEONTOLOGIA DELLO SVILUPPO?

La storia della vita è una storia di cambiamenti. Buona parte di questa storia è registrata dai fossili nel tempo profondo, tempo in cui una grande diversità di organismi si è originata ed è svanita. Esiste un messaggio morale da cogliere? Certamente no. Non esiste una morale intrinseca in un fatto o un'ipotesi scientifica. Non molto tempo fa la nostra comprensione dell'evoluzione, compresa quella degli esseri umani, è stata dominata dall'idea del gene egoista. Più recentemente, gli antropologi hanno dimostrato che noi esseri umani siamo grandi scimmie cooperative e che tale inclinazione è radicata biologicamente. Questa nuova conoscenza della biologia non cambia l'imperativo morale che possiamo scegliere liberamente per guidare le nostre azioni.

Dal momento che ogni cosa è cambiamento e che prima o poi saremo destinati a scomparire, sia come individui sia come specie, qual è lo scopo? O senza pensare alla vastità del tempo – dal momento che noi esseri umani non siamo altro che grandi scimmie antropomorfe molto particolari, niente altro che biologia – perchè combattere contro la nostra natura? Albert Camus, nonostante la sua visione esistenzialista della vita, ha intuito un beneficio nell'istinto di andare avanti, e lo ha discusso ne *Il mito di Sisifo*. Sisifo era condannato a spingere in eterno un masso sulla cima di un monte, masso che ripetutamente rotolava indietro ritornando al punto di partenza. Cerchiamo di apprezzare quindi l'atto stesso di spingere.

La biologia non fornisce lezioni esistenziali, ma può portare a riflettere. La vastità del tempo e la consapevolezza che la grandezza della biodiversità ci rende semplicemente una di tante specie in un gigantesco albero della vita, ispirano modestia. La varietà dei colori e dei cambiamenti che avvengono durante la vita – il più grande spettacolo sulla Terra – ispira soggezione. L'ambiente e lo sviluppo sono intrecciati. Il fenotipo non è semplicemente il risultato del genotipo e l'ambiente può influenzare il cambiamento nello sviluppo. Anche i fossili, nella loro incompletezza, lo dimostrano, se sappiamo come interpretarli. Noi, gli esseri umani, rappresentiamo solo un ramo del vasto albero della vita, ma un ramo con la

capacità di modificare l'ambiente a una velocità che fino ad ora solo gli eventi geologici principali hanno potuto raggiungere.

Il modo in cui continueremo a influenzare l'ambiente determinerà il destino di tutte le ontogenesi intorno a noi: con modestia riguardo a ciò che ognuno di noi può raggiungere, forse agendo localmente per dare un piccolo contributo, guidati da un imperativo morale, indipendentemente da, o addirittura nonostante, la biologia, la chimica e la fisica.

## LA RIVINCITA DEGLI IMMATURI - IL CONTRIBUTO ITALIANO ALLA PALEONTOLOGIA DELLO SVILUPPO

E' piuttosto curioso che io mi sia ritrovato a collaborare al progetto 'Developmental Palaeontology' e quindi a lavorare all'edizione italiana di questo libro, perché i resti degli individui immaturi sono sempre stati per me un 'problema' poco interessante, se non una seccatura. Il mio approccio iniziale alla paleontologia è stato piuttosto tradizionale e parte della mia attività di ricerca è stata basata sull'identificazione e la contestualizzazione in termini biogeografici dei resti di anfibi e rettili neogenici e quaternari. Anche per quanto riguarda l'Europa, che da un punto di vista paleontologico è una delle regioni meglio studiate, identificare resti fossili di *taxa* attuali dell'herpetofauna, o dei loro parenti estinti più recenti, è un processo ostacolato da ampie lacune nella conoscenza della loro morfologia scheletrica. Nella migliore delle ipotesi si conosce l'osteologia degli adulti mentre quella delle forme giovanili è in molti casi assolutamente sconosciuta. Che io sappia, per l'Europa non esiste nulla di comparabile allo studio recentemente pubblicato da Zbyněk Roček e colleghi (2012) a proposito dei caratteri diagnostici che possono essere utili per identificare esemplari della rana estinta *Liaobatrachus* appartenenti a vari stadi ontogenetici.

In genere quando si inizia a lavorare con il materiale fossile proveniente da una nuova località si tende a identificare i resti che mostrano le caratteristiche diagnostiche di una serie di *taxa*, mentre tutto quanto non presenta tali caratteristiche viene scartato e raggruppato nella categoria degli 'indeterminati' (nel mio caso, per esempio, anuri indeterminati o serpenti indeterminati). In questo gruppo si ritrovano i resti di tutti quegli individui adulti che per qualche ragione hanno espresso un fenotipo diverso da quello 'tipico', quello che sappiamo riconoscere come caratteristico di un certo *taxon*, ma anche alcuni resti di non adulti che al momento della morte non avevano ancora espresso le caratteristiche adulte che consideriamo diagnostiche della loro specie. Ecco perché i resti degli immaturi possono essere una seccatura: rappresentano un organismo a cui non possiamo dare un nome e sono quindi un'occasione persa, una perdita di informazioni. Quando, sulla base di un insieme di caratteristiche non codificabili (quelle che gli ornitologi anglosassoni chiamano "jizz"), si ha la

senso che il resto che non si riesce a riconoscere sia appartenuto a un *taxon* diverso da quelli già identificati in quel giacimento paleontologico, la cosa può essere addirittura frustrante.

Fortunatamente non tutti i resti di organismi immaturi rappresentano un problema e questo libro avrà certamente aiutato i lettori (e me prima di loro!) a capire come questi rappresentino una preziosa risorsa di informazioni. Dalla mia prospettiva questo libro rappresenta quindi una sorta di 'rivincita degli immaturi'!

Mi rendo conto che la prospettiva contingente a parte del mio lavoro è piuttosto miope. Stadi ontogenetici non adulti, o strutture pluricellulari che intervengono nei processi riproduttivi, sono estremamente importanti per altri settori della paleontologia: ne sono un esempio i pollini, le spore e i semi dei vegetali, così come le conchiglie larvali dei molluschi. I paleobotanici si occupano di questi aspetti molto più frequentemente dei paleozoologi. Le discipline della paleopalinologia e della paleocarpologia si occupano esclusivamente di questo, sebbene, in genere, non studino i processi di crescita, ma semplicemente applichino le informazioni derivanti dall'identificazione tassonomica dei resti studiati. I pollini sono delle strutture riproduttive rilasciate dalle piante in quantità enormi e caratterizzate dall'essere molto resistenti e molto piccole (sono costituiti solo da tre cellule aploidi maschili circondate da una parete protettiva). Studiando il contenuto pollinico di piccoli campioni di sedimento, i paleopalinologi possono studiare la variazione della composizione pollinica in una determinata colonna stratigrafica (lo spettro pollinico) e quindi ottenere informazioni sulle variazioni del paesaggio vegetale e del clima verificatesi in un determinato luogo durante un preciso intervallo di tempo. I paleocarpologi invece utilizzano il seme, quindi un embrione dormiente, per identificare la presenza di un *taxon* in un certo luogo e in un certo momento della storia della Terra. I paleocarpologi rappresentano forse l'unica categoria di paleontologi che lavora esclusivamente con gli embrioni.

Nel corso di una proficua chiacchierata con Elena Vassio, paleocarpologa del mio Dipartimento, mi sono reso conto che anche per quanto riguarda i semi esistono però problemi di identificazione degli immaturi. Anche i semi vanno incontro ad un percorso ontogenetico, un percorso che parte dalla fecondazione e termina con la formazione di un embrione quiescente che chiamiamo, appunto, seme. Per molti gruppi di piante la morfologia di un seme maturo è conosciuta sufficientemente bene (la sistematica delle piante superiori attuali è basata anche sui semi!), ma in molti casi poco si sa della morfologia che caratterizza i vari stadi della sua crescita. Identificare correttamente la specie di appartenenza di un seme fossile (e prima ancora, attuale) immaturo può essere difficile, o impossibile, e i paleocarpologi concentrano quindi la loro attività sullo studio dei semi maturi, adulti, e non su quelli immaturi. Elena mi ha anche fatto notare che il registro paleontologico ci fa capire che le piante che producono semi sono comparse successivamente a quelle che si riproducono in altri modi, ma queste si sono rapidamente diversificate e ora hanno certamente

un ruolo dominante sulla terra ferma. Il fatto che l'embrione sia quindi protetto da una struttura resistente alle sollecitazioni meccaniche e chimiche, che possa avere un lungo periodo di quiescenza, e che possa essere trasportato anche su lunghe distanze deve aver giocato un ruolo importante nel determinare il successo di questi organismi. In questo caso, più che di una 'rivincita degli immaturi' si potrebbe parlare di una 'vincita' dovuta agli immaturi.

Il caso delle conchiglie larvali dei molluschi è invece differente. La conchiglia dei gasteropodi può essere pensata come un cono avvolto a spirale. Visto che il mantello dell'animale produce nuova conchiglia allungando il cono, e quindi allargandone progressivamente l'apertura, è facile intuire che se ci sposta dall'apertura verso l'apice della spirale si incontrano via via porzioni di conchiglia più vecchie, testimoni di stadi ontogeneticamente più giovani. L'apice stesso è costituito da una conchiglia larvale, la protoconca, che è caratterizzata da una forma, un avvolgimento e una ornamentazione che possono essere diversi da quelli della conchiglia che segue, detta teleoconca. Chi si occupa di sistematica dei gasteropodi attuali e fossili utilizza proprio le caratteristiche larvali della protoconca per identificare a livello specifico i rappresentanti di numerosi gruppi. In questo caso la porzione non adulta della conchiglia è più ricca di informazioni di quella adulta.

Nei capitoli precedenti sono stati citati alcuni dei resti fossili italiani che hanno contribuito alla crescita della paleontologia dello sviluppo. È interessante che sia la copertina della versione inglese sia quella della versione tedesca ospitino un fossile italiano. Si tratta di *Heteronectes chaneiti* dell'Eocene inferiore di Monte Bolca in provincia di Verona, un pesce osseo con caratteristiche intermedie fra quelle di un pesce tipico (che ha gli occhi disposti in modo simmetrico sui due lati della testa) e quelle di un pesce piatto (che ha entrambi gli occhi su un solo lato del corpo). La descrizione di questa forma intermedia è stata pubblicata su *Nature* (Friedman 2008), una delle riviste scientifiche più prestigiose, e ha avuto una certa risonanza mediatica: ne ha discusso anche il periodico divulgativo *National Geographic*, ed è addirittura entrata nel dibattito relativo all'infondatezza dell'*Intelligent Design*.

Ma quale è il contributo italiano alla paleontologia dello sviluppo? Il registro fossile italiano ha fornito resti significativi di organismi non adulti? La comunità scientifica italiana sta partecipando allo studio dei processi di crescita degli organismi estinti?

Per quanto riguarda la paleobotanica, oltre ai lavori sui frutti e sui semi della già citata Elena Vassio e del suo 'maestro' Edoardo Martinetto (si veda per esempio Martinetto e Vassio 2010), si possono citare i lavori di carattere stratigrafico e paleoambientale basati sui pollini e pubblicati da numerosi ricercatori italiani, quali Adele Bertini dell'Università di Firenze, e quelli relativi a foglie (e altre strutture vegetali) di Evelyn Kustatscher del Museo di Scienze Naturali dell'Alto Adige a Bolzano. I lavori di Evelyn e dei suoi collaboratori sono stati implicitamente citati nel Capitolo 11 a

proposito delle comunità vegetali del Triassico medio del versante meridionale delle Alpi, ma due suoi lavori recenti sono particolarmente interessanti. Il primo riguarda la comprensione delle relazioni di parentela di *Lugardonia paradoxa*, una pianta proveniente dal Triassico medio delle Dolomiti, di cui si conoscono esclusivamente gli strobili e le spore. Gli strobili somigliano morfologicamente a quelli delle gimnosperme, ma lo studio delle spore, effettuato con tecniche di microscopia elettronica a scansione e a trasmissione, suggerisce che si possa trattare di una pteridofita, ossia di una felce, che aveva sviluppato delle strutture riproduttive macroscopiche attualmente non più osservabili nei rappresentanti attuali del suo gruppo. Il nome specifico di questa pianta fa riferimento proprio al paradosso della apparente affinità degli strobili con le gimnosperme e quella delle spore contenute negli strobili stessi con le pteridofite (Kustatscher et al. 2009). Più recentemente Evelyn è stata coinvolta nello studio di una serie ontogenetica di una ginkgofita estinta del Triassico medio della Francia (Bauer et al. 2013) che ha consentito di stabilire come lo sviluppo dei semi di *Ginkgo biloba* sia sostanzialmente identico a quello dei suoi parenti del Triassico.

Il contributo italiano più significativo alla paleontologia dello sviluppo è forse quello che riguarda i protozoi e gli invertebrati. Caratteristiche vincenti di questi gruppi potrebbero riguardare il fatto che si tratta in genere di organismi piccoli e facilmente manipolabili (è sicuramente più pratico avere sul tavolo di lavoro 1000 foraminiferi che un solo elefante!) e spesso disponibili in grandi quantità. Fra questi gli organismi più utilizzati sono quelli caratterizzati da strutture scheletriche che durante la crescita conservano testimonianze degli stadi ontogenetici precedenti. Ne sono un esempio i foraminiferi, i cui modelli di crescita sono stati studiati sotto diversi profili da numerosi autori, fra cui Andrea Benedetti e Francesco Schiavinotto dell'Università 'Sapienza' di Roma e Antonino Briguglio del Museo di Storia Naturale di Vienna. In particolare sono state analizzate le potenzialità paleobiologiche di parametri legati alle dimensioni delle camere embrionali di *Nephrolepidina*, e la crescita di queste ultime è stata messa in relazione con la profondità di un bacino siciliano che questi foraminiferi attualmente estinti hanno abitato durante l'Oligocene (Benedetti e Pignatti 2013). Andrea ha recentemente presentato alla Società Geologica Italiana una ricerca finalizzata a conoscere il modello di crescita delle camerette equatoriali di *Nephrolepidina* e ha proposto che la loro crescita seguisse i rapporti della sezione aurea (Benedetti 2012). All'ultimo congresso della Società Paleontologica Italiana, Antonino ha anticipato i risultati preliminari di una ricerca che, studiando le variazioni del volume delle camere nel corso dell'ontogenesi del foraminifero estinto *Nummulites fabianii* e confrontandole con quelle di alcuni foraminiferi attuali, ha permesso di stimare la durata del calendario lunare dell'Eocene terminale-Oligocene iniziale. Tale sorprendente legame è dovuto al fatto che questi protozoi vivono (e vivevano) in simbiosi con alghe foto sintetiche unicellulari la cui efficienza dipende da parametri ambientali

che possono oscillare in relazione alle fasi lunari, le maree e fenomeni stagionali (Briguglio e Hohenegger 2013). Quest'ultima ricerca è stata effettuata con tecniche di tomografia computerizzata che consentono non solo di visualizzare le strutture interne del foraminifero mediante una rappresentazione tridimensionale, ma possono essere utilizzate per misurare caratteri morfologici e parametri (volume, densità e porosità) che non si potrebbero ottenere mediante la tecnica delle sezioni sottili, tradizionalmente applicata allo studio dei foraminiferi.

Stefano Dominici (Università di Firenze), appassionato studioso delle opere di Giovanni Brocchi (1772-1826) e del suo contributo alla conoscenza dell'evoluzione, mi ha segnalato quella che potrebbe essere la più antica trattazione di una serie ontogenetica in un fossile. Nel Tomo Secondo della *Conchiologia Fossile Subapennina*, Brocchi (1814) ha descritto e figurato diverse fasi della crescita del gasteropode estinto *Conus antidualvianus* citando esplicitamente <<individui giovani, adulti e invecchiati>>, e sottolineando in modo semplice e chiaro differenze morfologiche associate agli stadi ontogenetici di questa specie.

Molto interessanti sono certamente alcuni lavori relativi alle trilobiti pubblicati da Giuseppe Fusco e Alessandro Minelli dell'Università di Padova. Di questi artropodi si è già discusso nel Capitolo 10, ma è grazie agli studi padovani di morfometria che è stato possibile dimostrare come ipotesi relative ai modelli di sviluppo e ai meccanismi che li controllano possano essere verificate in organismi estinti. Questi studi, dall'approccio analitico piuttosto complesso e pubblicati su riviste prestigiose come *Evolution*, si basano sia sull'analisi dettagliata dello sviluppo di specie modello (Fusco et al. 2004), sia su un'analisi comparativa a livello dell'intero gruppo (Hughes et al. 2006; Fusco et al. 2012). Grazie ai loro risultati è stato chiarito che sebbene la scansione temporale degli eventi che caratterizzavano lo sviluppo di questi organismi potesse variare notevolmente da specie a specie, le transizioni morfologiche erano generalmente regolari, di portata limitata e distribuite su un numero di stadi più elevato di quello della maggior parte degli artropodi viventi. E' stato inoltre suggerito che i percorsi ontogenetici post-embryonali costituissero un carattere relativamente labile durante l'evoluzione delle trilobiti.

Per quanto riguarda i vertebrati, numerose sono le segnalazioni di resti di organismi non adulti ritrovati in territorio italiano, ma pochi sono stati i progetti di ricerca che hanno affrontato lo studio dei loro processi di crescita. Oltre ai già citati pesci dell'Eocene del veronese che sono stati collocati in un contesto ontogenetico e filogenetico, molto interessanti sono gli studi relativi ai pesci ritrovati non in territorio politicamente italiano, ma in una regione in cui si parla anche italiano, il Canton Ticino della vicina Svizzera. Alcuni di questi studi sono stati citati nel Capitolo 7. In un articolo pubblicato alcuni anni fa da Silvio Renesto e Rudolf Stockar (2009) sono stati descritti resti di embrioni contenuti in esemplari adulti di *Saurichthys* provenienti da Triassico medio di Monte San Giorgio. Questo materiale, frutto di scavi recenti e conservato presso il Museo

Cantonale di Storia Naturale di Lugano, rappresenta uno dei rari casi di conservazione dei tessuti molli embrionali e testimonia ulteriormente che questo pesce estinto era viviparo.

A parte alcuni dettagli relativi all'evoluzione ontogenetica dei brachiosauridi permiani della Sardegna (Werneburg et al. 2007), non sono a conoscenza di lavori che si occupano significativamente di tematiche relative allo sviluppo degli anfibi fossili italiani, mentre numerosi sono i lavori di descrizione di esemplari di rettili immaturi.

Interessanti sono le diverse opinioni sulla identificazione tassonomica di alcuni resti di pterosauri provenienti dal Triassico superiore dell'Italia settentrionale, che secondo Wild (1979) rappresentavano dei giovani di *Eudimorphodon ranzii*, e che con l'esemplare tipo (adulto) costituivano quindi una serie ontogenetica, ma che secondo Fabio Marco Dalla Vecchia (2009), attualmente ricercatore dell'Istituto Catalano di Paleontologia di Barcellona, appartengono addirittura ad un altro genere, *Carniadactylus rosenfeldi* e a un *taxon* non identificabile con precisione sulla base del materiale attualmente disponibile. Questo è un ottimo esempio delle difficoltà che gli esemplari immaturi pongono, soprattutto se rari o mal conservati, ai tentativi di identificazione tassonomica.

Silvio Renesto, dell'Università dell'Insubria di Varese, ha descritto resti giovanili di numerosi rettili estinti del Triassico delle Alpi italiane: il pachipleurosauride *Neusticosaurus pusillus* e il prolacertiforme *Macrocnemus bassanii* ritrovati a Besano (Varese; si veda il Capitolo 4 per le ricerche svolte a Zurigo sulla microstruttura delle ossa dei pachipleurosauri), un fitosauro da Ponte Giurino (Bergamo) riferibile probabilmente al genere *Mystriosuchus*, e il sauroterigio *Lariosaurus* da Viggiù (Varese) (Renesto 1993, 2006, 2008; Renesto e Avanzini 2002). L'esemplare giovanile di *Macrocnemus bassanii*, conservato presso il Museo di Storia Naturale di Milano, è stato riconosciuto come tale non solo perché molto più piccolo dei numerosi adulti di questa specie che già si conoscono, ma soprattutto perché il cranio è particolarmente grande se confrontato con il corpo e le orbite sono particolarmente sviluppate. Curiosamente questo esemplare condivide con un altro resto giovanile della stessa specie, ospitato nelle collezioni dell'Istituto e Museo di Paleontologia di Zurigo, la presenza di tracce di squame che si sono conservate alla base della coda. La conservazione delle squame è un evento molto raro, ma quando avviene si tratta generalmente di impronte delle squame. In questo caso, invece, si sono conservate le squame stesse per un processo di fosfatizzazione forse innescato dalla presenza di abbondante massa muscolare in quell'area. Per quanto riguarda *Lariosaurus*, un rettile marino appartenente al gruppo forse parafiletico dei notosauri, Renesto ha sottolineato che la scarsa conoscenza della morfologia dei giovani delle specie già descritte ostacola l'identificazione del resto giovanile che ha esaminato, ma che in realtà alcune differenze osservate potrebbero rappresentare, più che caratteri diagnostici di una particolare specie, caratteri sessualmente dimorfici in individui di una stessa specie, un aspetto già proposto per altri rettili marini di cui si



conoscono bene resti sia giovanili sia adulti. Più interessante in termini di paleontologia dello sviluppo, è il caso dei resti che potrebbero essere appartenuti a un individuo giovanile di *Mystriosuchus*. Questo esemplare è rappresentato da vertebre caudali caratterizzate dall'aver la sutura neurocentrale aperta, per cui il corpo vertebrale è separato dall'arco neurale. Nei coccodrilli attuali è stata descritta una precisa sequenza caudo-craniale di ossificazione: gli esemplari molto giovani hanno le suture neurocentrali delle vertebre caudali posteriori chiuse, ma tutte le suture delle vertebre a loro anteriori sono aperte; durante la crescita la chiusura delle suture inizia a manifestarsi nelle vertebre caudali anteriori e poi via via in quelle precedenti fino alle prime vertebre cervicali. Visto che sappiamo che le tutte vertebre dei fitosauri adulti hanno suture neurocentrali completamente obliterate e che quelle caudali giovanili di Viggìu le hanno aperte, si può supporre che la stessa sequenza di ossificazione che osserviamo oggi nei coccodrilli attuali fosse già presente nei fitosauri triassici quali *Mystriosuchus*, che dei coccodrilli attuali era un lontano parente. La cosa mi interessa particolarmente perché alcuni anni fa ho avuto l'occasione di descrivere insieme a Cristiano Dal Sasso del Museo di Storia Naturale di Milano, una coppia di piccoli scheletri privi di testa ritrovati in Provincia di Lecco, in rocce formatesi da sedimenti marini risalenti al Giurassico inferiore (Delfino e Dal Sasso 2006). L'assenza del cranio, la regione più ricca di informazioni, ha reso impossibile una identificazione precisa, sebbene si tratti di coccodrilli marini probabilmente appartenenti al genere *Pelagosaurus*. Anche in questo caso le vertebre caudali distali hanno la sutura neurocentrale chiusa, mentre tutte quelle precedenti hanno le suture aperte. I casi di *Mystriosuchus* e di *Pelagosaurus* contribuiscono a chiarire che la progressione caudo-craniale di chiusura delle suture neurocentrali delle vertebre, che attualmente caratterizza i coccodrilli, ma non i loro parenti più stretti, gli uccelli, debba essere un carattere affermatosi precocemente nella linea evolutiva dei coccodrilli, anticamente ricca di specie ed assai diversificata da un punto di vista morfologico, come testimoniato dai resti fossili.

Oltre che di questi due giovani 'coccodrilli', Cristiano si è occupato in almeno altri due casi di resti fossili di esemplari immaturi. Il più famoso fossile italiano di un non adulto è certamente quel "piccolo rettile schiacciato in una lastra di calcare non più grande di una pizza" chiamato *Scipionix samniticus* dagli specialisti e conosciuto come *Ciro* dal grande pubblico. La scoperta di questo giovane dinosauro ritrovato nel 1981 a Pietraroia in Provincia di Benevento, e la sua successiva riscoperta, sono state descritte in modo avvincente da Cristiano nel libro 'Dinosauri Italiani' (Dal Sasso 2001). Cristiano e Marco Signore hanno avuto il merito di portare un fossile italiano sulla copertina di uno dei più prestigiosi periodici scientifici internazionali, *Nature* (Dal Sasso e Signore 1998). Conosciamo i dettagli più minuti della anatomia di *Ciro* grazie alla sua descrizione originale e a una dettagliatissima monografia recentemente pubblicata da Cristiano con il prezioso contributo di Simone Maganuco

(Dal Sasso e Maganuco 2011). Questo fossile eccezionale è lungo poco più di una spanna, circa 23 cm, ma conserva quasi tutto lo scheletro presacrale e la parte prossimale della coda. Si stima che il suo possessore fosse lungo circa 50 cm e che la coda fosse originariamente presente, ma sia andata persa durante il recupero del resto. Perché si tratta di un giovane e non di un adulto di una specie di piccole dimensioni? Le ragioni sono molte e fra queste possiamo ricordare che le proporzioni del capo e del tronco sono quelle tipiche di un dinosauro (o di un uccello) molto giovane o addirittura di un embrione. Inoltre i denti mostrano una morfologia e una organizzazione che non è compatibile con quella di un adulto e alcune ossa dello scheletro post-craniale non sono ancora fuse, come si osserva invece negli adulti. *Ciro* rappresenta quindi uno di quei casi relativamente rari in cui una nuova specie di vertebrato viene descritta sulla base di resti giovanili e non di adulti. La ragione è dovuta semplicemente al fatto che non esistono altri resti di *S. samniticus*. La 'pizza' di calcare che sostiene lo scheletro di questo giovane dinosauro ospita anche una sorta di 'cigliolina sulla torta': si sono conservati anche parte dell'intestino tenue e del colon, fasci di muscolatura striata alla base della coda, anelli tracheali cartilaginei a forma di U (tipici di molti vertebrati attuali giovani) e le unghie cornee. La posizione del fegato potrebbe essere tradita da una macchia rossa che avrebbe preso il colore dei pigmenti del sangue che conteneva. Insomma, *Ciro* non solo è probabilmente il più celebre resto fossile non adulto ritrovato in Italia, ma rappresenta il primo resto fossile (non solo un'impronta) di un dinosauro ritrovato in Italia. Si tratta inoltre dell'unico esemplare conosciuto della sua specie e del suo genere, di uno dei pochi giovani di dinosauro che siano mai stati descritti, e del dinosauro di cui si conoscono meglio i tessuti molli. Una lunga serie di primati!

Meno conosciuto del precedente è lo studio che ha consentito di descrivere un nuovo genere di ittiosauro, *Besanosaurus leptorhynchus*, che ha conservato al suo interno i resti di alcuni embrioni (Dal Sasso e Pinna 1996). Si tratta di un fossile risalente al Triassico medio ritrovato in provincia di Varese, presso Besano, che è rappresentato da numerose lastre prelevate separatamente, ma che una volta unite hanno dato origine ad un fossile spettacolare lungo circa 6 metri. La grandissima lastra che ospita il besanosauo può essere ammirata nel Museo di Storia Naturale di Milano, ma un suo calco è visibile nell'interessante Museo Civico dei Fossili di Besano. Sebbene gli embrioni del besanosauo siano stati solo marginalmente menzionati in letteratura e per ora non siano stati oggetto di studi approfonditi, la spettacolarità di questo fossile gli ha garantito la copertina della versione italiana di questo libro.

Gli esempi relativi ai cambiamenti ontogenetici negli uccelli fossili italiani sembrano essere scarsi, ma mi è stato suggerito un articolo interessante che riguarda un particolare tipo di osso. L'osso midollare degli uccelli, che, come discusso nel Capitolo 4, rappresenta una riserva temporanea di calcio per le femmine che devono produrre le uova, è stato descritto da Ursula Göhlich (Museo di Storia Naturale di Vienna) e da Marco Pa-

via, mio collega presso l'Università di Torino, per *Palaeortyx volans*, una specie estinta di quaglia ritrovata nei riempimenti risalenti al Miocene superiore delle fessure carsiche del Gargano, quando quest'area non era il promontorio che oggi conosciamo, ma faceva parte di un arcipelago di isole. I fagianidi attuali sono degli scarsi volatori e tendenzialmente non colonizzano le isole, ma le caratteristiche morfologiche di questa specie dimostrano che poteva volare meglio di altre (ecco il perché del nome specifico!). La presenza di osso midollare, che indica attività riproduttiva, unita a resti ossei di individui giovani, ha consentito a questi autori di proporre che *P. volans* non solo visitasse l'arcipelago a cui apparteneva il Gargano, ma che vi si riproducesse anche (Göhlich e Pavia 2008).

Molto più numerosi sono i lavori che riguardano gli aspetti di paleontologia dello sviluppo nei mammiferi. Le isole italiane, anche quelle 'fossili' che ora sono unite alla penisola, hanno restituito un grande numero di resti di organismi estinti, alcuni dei quali sono caratterizzati da taglie inusuali: elefanti nani e porcospini giganti, fra gli altri. Questi organismi avevano certamente delle modalità di crescita diverse da quelle dei loro antenati e dei loro parenti attuali di taglia 'normale', ma queste sono state studiate raramente, privilegiando invece studi che hanno approfondito la relazione fra la taglia e le caratteristiche ecologiche delle isole in cui queste taglie particolari si sono sviluppate. Ne sono un esempio i lavori di Pasquale Raia (Università di Napoli) e colleghi che hanno esplorato da un punto di vista ecologico aspetti quali 'la rapida vita dei giganti nanizzati', l'effetto dell'abbondanza delle prede sulla taglia dei carnivori e le relazioni fra la taglia degli erbivori e la presenza di competitori e predatori (Raia et al. 2003, 2010; Raia e Meiri 2006).

Più focalizzato allo studio della crescita di un mammifero insulare è stato il progetto di Lorenzo Rook e Paul O'Higgins (2005) che ha esaminato la morfologia facciale di *Macaca majori* in un contesto ontogenetico comparato. *M. majori* è un primate estinto che sino ad ora è stato rinvenuto esclusivamente in Sardegna, nei siti pleistocenici di Capo Figari, Is Oreris e Monte Tuttavista. I resti fossili dei primati sono in genere piuttosto rari ma, sorprendentemente, si conoscono più di 250 esemplari di questa specie. Anche se si tratta di individui non completi, il campione comprende esemplari di età differenti ed è quindi stato possibile confrontare con tecniche di morfometria geometrica la morfologia e la traiettoria ontogenetica di *M. majori* con quelle di tre specie attuali appartenenti allo stesso genere. Uno degli scopi del lavoro di Rook e O'Higgins era quello di chiarire se *M. majori* fosse una specie valida o se, come proposto da alcuni, fosse semplicemente una sottospecie di *Macaca sylvanus*, la bertuccia che attualmente abita l'Africa nord-occidentale e, forse perché introdotta, anche la rocca di Gibilterra. Sebbene la morfologia facciale adulta e i cambiamenti durante la crescita nella forma e taglia della faccia di *M. majori* somiglino molto a quelli delle specie attuali studiate, i resti fossili differiscono per il grado di espansione laterale che viene acquisito durante l'ontogenesi e per la taglia relativa delle radici degli zigomi. Gli autori

hanno quindi concluso che queste differenze avvalorano l'ipotesi che *M. majori* possa essere considerata una specie distinta da *M. sylvanus*. Altro progetto che ha coinvolto Lorenzo è quello relativo a *Oreopithecus bambolii*, un primate ominoide vissuto durante il Miocene superiore, intorno agli 8 milioni di anni fa, in un'area insulare che occupava il paleo-Tirreno e di cui oggi si conservano tracce nel giacimento di Fiume Santo in Sardegna e nella zona di Montebamboli nella Toscana meridionale. Si pensa che *Oreopithecus* fosse una forma molto specializzata morfologicamente, che fosse imparentata con *Dryopithecus*, una scimmia antropomorfa che ha abitato l'Europa durante il Miocene, e che fenomeni di neotenia possano aver contribuito alla sua differenziazione morfologica. Un tratto neotenico sarebbe per esempio la faccia relativamente corta che ben lo distingue da *Dryopithecus*. In un lavoro molto interessante svolto in collaborazione con David Alba, Salvador Moyà-Solà e Meike Köhler (Istituto Catalano di Paleontologia Miquel Crusafont, Barcellona), è stata presa in considerazione l'anatomia cranica e dentaria di *Oreopithecus* per valutare, in una prospettiva ontogenetica, se i caratteri utilizzati per ricostruire le sue relazioni di parentela fossero corretti (Alba et al. 2001).

Per quanto riguarda i mammiferi non insulari, molto numerose sono le citazioni di esemplari non adulti. Ne sono un esempio i resti giovanili di un felide di grandi dimensioni proveniente dal Pleistocene medio del veronese e recentemente descritti da Fabio Bona e Raffaele Sardella (2012), rispettivamente dell'Università di Milano e di Roma 'Sapienza'. Paul Mazza (1995) (Università di Firenze), nel descrivere una serie ontogenetica di una specie estinta di ippopotamo, *Hippopotamus antiquus*, rinvenuta nel Pleistocene di Colle Curti, ha discusso l'ontogenesi funzionale della dentizione degli ippopotami sottolineando differenze significative nella serie dentaria coinvolta nella masticazione del cibo.

Di tutt'altra natura sono i lavori relativi alle impronte fossili. Queste, rispetto ai resti organici fossilizzati, hanno il pregio di fornire importanti informazioni relative al comportamento degli organismi che le hanno lasciate. Consentono, per esempio, di capire come questi si muovevano, quali attività svolgevano, se si spostavano in gruppo oppure conducevano vita solitaria. Nello studio della struttura di popolazione e nell'ontogenesi di un certo organismo estinto bisogna considerare che la taglia delle impronte è proporzionale alla taglia dell'organismo che le ha lasciate e quindi alla sua età. Come rimarcato in un articolo di Marco Avanzini del Museo delle Scienze di Trento (Avanzini e Lockley 2002), una icnocenosi (una associazione di impronte fossili) può fornire più informazioni sulla distribuzione delle taglie in una popolazione di quanto non possano fare i resti di strutture organiche ritrovati in un certo giacimento. Questo perché le associazioni di impronte fossili hanno registrato la composizione della popolazione quando questa era viva e soprattutto riguardano individui transitati in un certo luogo durante un intervallo di tempo molto breve, da pochi giorni a poche settimane. Nello studio condotto da Marco, è emerso che le rocce del Triassico medio delle Alpi meridionali hanno conservato

una serie ontogenetica di impronte dell'*ichnotaxon Isochirotherium delicatum* che consente di ricostruire la variazione nel corso della crescita dei tessuti molli che hanno impresso le tracce e di rilevare che in quella precisa area geografica, e in quel preciso momento, erano più comuni gli esemplari di taglia, e quindi di età, media rispetto a quelli molto piccoli e giovani oppure a quelli molto grandi e quindi vecchi.

Sebbene questa rassegna sia incompleta e basata principalmente sulle pubblicazioni che conosco meglio o sul lavoro dei ricercatori con cui sono maggiormente in contatto (e che in molti casi mi hanno gentilmente suggerito gli articoli di cui erano a conoscenza), credo che quanto riportato sia sufficiente a chiarire che anche in Italia esiste un panorama molto diversificato di resti fossili di non adulti e di ricercatori che, magari anche inconsapevolmente, hanno contribuito o stanno contribuendo a incrementare le nostre conoscenze in ambito della paleontologia dello sviluppo. Anche solo semplicemente citando la presenza di resti di esemplari non adulti che in futuro potranno essere oggetto di studi mirati alla comprensione dei loro processi di crescita.

Grazie a queste poche pagine, spero che uno studente interessato agli aspetti della paleontologia trattati in questo libro possa avere delle indicazioni generali su chi in Italia si sta occupando, anche marginalmente, di paleontologia dello sviluppo. Come sottolineato da Henry Gee, editore capo di *Nature* e autore del libro *Tempo profondo* (Gee 2006), uno dei soggetti più promettenti nell'ambito delle ricerche paleontologiche è l'integrazione dei fossili nel contesto della biologia evolutiva dello sviluppo, un settore in cui la paleontologia può contribuire, insieme alla biologia molecolare e alla genetica, allo scopo comune di chiarire le origini delle novità morfologiche (Gee 2001). Per il momento sembra che nessuno in Italia abbia abbracciato in modo significativo questo approccio e forse la comunità che si occupa di biologia evuzionistica, più di quella strettamente paleontologica, ha il bagaglio culturale, la possibilità e l'interesse per occuparsi di evoluzione dello sviluppo integrando le informazioni che il registro paleontologico può offrire. Ma la comunità paleontologica, talora impegnata più in problematiche di carattere geologico che biologico e quindi generalmente poco concentrata sullo studio dei processi di crescita, ha certamente una profonda conoscenza degli organismi estinti, delle loro relazioni filogenetiche e del contesto cronologico e paleogeografico da cui provengono, e può quindi svolgere un ruolo essenziale nel comprendere l'evoluzione dello sviluppo nel corso del tempo.

di Massimo Delfino



## BIBLIOGRAFIA

- Abdala F., Giannini N.P. (2000), Gomphodont cynodonts of the Chañares Formation: the analysis of an ontogenetic sequence. *J Vertebr Paleontol* 20, 501-506.
- Adams D., Carwardine M. (1990), *Last chance to see*. London: Pan Books.
- Alba D.M., Moyà-Solà S., Köhler M., Rook L. (2001), Heterochrony and the cranial anatomy of *Oreopithecus*: some cladistic fallacies and the developmental constraints in phylogenetic analysis. In: DeBonis L., Koufos G.D., Andrews P. (a cura di) *Phylogeny of the Neogene hominoid primates of Eurasia*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Ahlberg P., Trinajstić K., Johanson Z., Long J.A. (2009), Pelvic claspers confirm chondrichthyan-like internal fertilization in arthrodirans. *Nature* 460, 888-889.
- Alberch P. (1989), The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios* 12, 21-57.
- Amprino R. (1947), La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Arch Biol* 58, 315-330.
- Anders U., Koenigswald W. v., Ruf I., Smith B.H. (2011), Generalized individual dental age stages for fossil and extant placental mammals. *Paläont Z* 85, 321-339.
- Anderson J.S., Reisz R.R., Scott D., Fröbisch N.B., Sumida S.S. (2008), A stem batrachian from the early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature* 453, 515-518.
- Andrews C.W. (1913), *A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay, based on the Leeds Collection in the British Museum (Natural History)*, London. London: British Museum.
- Antonelli A., Humphreys A.M., Lee W.G., Linder H.P. (2011), Absence of mammals and the evolution of New Zealand grasses. *Proc Roy Soc B* 278, 695-701.
- Asher R.J., Bennett N., Lehmann T. (2009), The new framework for understanding placental mammal evolution. *Bioessays* 31, 853-864.

- Asher R.J., Lehmann T. (2008), Dental eruption in afrotherian mammals. *BMC Biology* 6, 14.
- Avanzini M., Lockley M. (2002), Middle Triassic archosaur ontogeny and population structure: interpretation based on *Isochirotherium delicatum* fossil footprints (Southern Alps - Italy). *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol* 185(3-4), 391-402.
- Azorit C., Muñoz-Cobo J., Hervás J., Analla M. (2004), Aging through growth marks in teeth of Spanish red deer. *Wildlife Soc B* 32, 702-710.
- Balanoff A., Rowe T. (2007), Osteological description of an embryonic skeleton of the extinct elephant bird, *Aepyornis* (Palaeognathae: Ratiidae). *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 9, 1-53.
- Barnosky A.D. (2001), Distinguishing the effects of the Red Queen and Court Jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains. *J Vertebr Paleontol* 21, 172-185.
- Bauer K., Grauvogel-Stamm L., Kustatscher E., Krings M. (2013), Fossil ginkgophyte seedlings from the Triassic of France resemble modern *Ginkgo biloba*. *BMC Evol Biol* 13, 177, doi:10.1186/1471-2148-13-177.
- Bell M.A. (2009), Implications of a fossil stickleback assemblage for Darwinian gradualism. *J Fish Biol* 75, 1977-1999.
- Benedetti A. (2012), Andrea Evolutionary trends in *Nephrolepidina*: neanic acceleration and Golden Selection. *Rend Online Soc Geo. It* 21, 1062-1064.
- Benedetti A., Pignatti J. (2013), Conflicting evolutionary and biostratigraphical trends in *Nephrolepidina praemarginata* (Douvillé, 1908) (Foraminiferida). *Hist Biol* 25(3), 363-383.
- Benton M.J. (2000), Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? *Biol Rev* 75, 633-648.
- (2004), *Vertebrate palaeontology*. III ed. Malden, MA: Blackwell.
- (2009a), Paleontology and the history of life. In: Ruse M., Travis J. (a cura di) *Evolution: the first four billion years*. Cambridge, MA: Belknap Press.
- (2009b), The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323, 728-732.
- (2010), Studying function and behavior in the fossil record. *PLoS Biology* 8: e1000321.
- Billet G.A., Muizon C. de, Quispe B.M. (2008), Late Oligocene mesotheriids (Mammalia, Notoungulata) from Salla and Lacayani (Bolivia): implications for basal mesotheriid phylogeny and distribution. *Zool J Linn Soc-Lond* 152, 153-200.
- Bininda-Emonds O.R.P., Jeffery J.E., Richardson M.K. (2003), Inverting the hourglass: quantitative evidence against the phylotypic stage in vertebrate development. *Proc Roy Soc B* 270(1513), 341-346.



- Bininda-Emonds O.R.P., Jeffery J.E., Sánchez-Villagra M.R., Hanken J., Colbert M., Pieau C., Selwood L., Cate C.T., Raynaud A., Osabutey C.K., Richardson M.K. (2007), Forelimb-hind limb developmental timing across tetrapods. *BMC Evol Biol* 7, 182.
- Black K.H., Archer M., Hand S.J., Godthelp H. (2010), First comprehensive analysis of cranial ontogeny in a fossil marsupial from a 15-million-year-old cave deposit in northern Australia. *J Vertebr Paleontol* 30, 993-1011.
- Blackburn D.G., Evans H.E. (1986), Why are there no viviparous birds? *Am Nat* 128, 165-190.
- Blumberg M.S. (2008), *Freaks of Nature*. Oxford: Oxford University Press.
- Bolk L. (1926), *Das Problem der Menschenwerdung*. Jena: Fischer Verlag.
- Bona F., Sardella R. (2012), The Middle Pleistocene large felids (Mammalia) from Breccia di Soave (Verona, N-E Italy). *Riv Ital Paleont Stratigr* 118, 193-199.
- Borel E. (1913), Mécanique statistique et irréversibilité. *J Phys-Paris*. V serie. 3, 189-196.
- Botha-Brink J., Angielczyk K.D. (2010), Do extraordinarily high growth rates in Permo-Triassic dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) explain their success before and after the end-Permian extinction? *Zool J Linn Soc-Lond* 160, 341-365.
- Bowler P.J. (1983), *The eclipse of Darwinism: anti-Darwinian evolutionary theories in the decades around 1900*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Boyce C.K. (2010), The evolution of plant development in a paleontological context. *Curr Opin Plant Biol* 13, 102-107.
- Boyce C.K., Brodribb T.J., Feild T.S., Zwieniecki M.A. (2009), Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proc Roy Soc B* 276, 1771-1776.
- Brasier M.D., Green O.R., Jephcoat A.P. *et al.* (2002), Questioning the evidence for earth's oldest fossils. *Nature* 416, 76-81.
- Brayard A., Escarguel G., Bucher H., Monnet C., Brühwiler T., Goudeман N., Galfetti T., Guex J. (2009), Good genes and good luck: ammonoid diversity and the end-Permian mass extinction. *Science* 325, 1118-1121.
- Briguglio A., Hohenegger J. (2013), Reconstructing moon calendar by growth quantification of larger Foraminera by X-ray computed tomography. In: Baldanza A., Monaco P. (a cura di). Volume dei Riassunti "XIII Giornate di Paleontologia" della Società Paleontologica Italiana. Perugia. 23-25 maggio 2013. Società Paleontologica Italiana: Perugia.

- Brinkman D. (1988), Size-independent criteria for estimating relative age in *Ophiacodon* and *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria) from the Admiral and lower Belle Plains Formations of west-central Texas. *J Vertebr Paleontol* 8, 172-180.
- Brinkmann W. (1996), Ein Mixosaurier (Reptilia, Ichthyosauria) mit Embryonen aus der Grenzbitumenzone (Mitteltrias) des Monte San Giorgio (Schweiz, Kanton Tessin). *Eclogae geol Helv* 89, 1321-1344.
- Brocchi G. (1814), *Conchiologia fossile subapennina con osservazioni geologiche sugli Apennini e sul suolo adiacente*. Tomo I e II. Milano: Stamperia Reale.
- Bryant H.N. (1995), The threefold parallelism of Agassiz and Haeckel, and polarity determination in phylogenetic systematics. *Biology and Philosophy* 10, 197-217.
- Bryant H.N., Russell A.P. (1992), The role of phylogenetic analysis in the inference of unrepresented attributes of extinct taxa. *Philos T Roy Soc B* 337, 405-418.
- Bucher H., Landman N.H., Guex J., Klofak S.M. (1996), Mode and rate of growth in ammonoids. In: Landman N.H., Tanabe K., Davis R. A. (a cura di) *Ammonoid paleobiology. Topics in Geobiology* 13, 407-461.
- Buckman S.S. (1887-1907), *A monograph of the ammonites of the Inferior Oolite Series*. London: Palaeontographical Society.
- Buffetaut E., Li J., Tong H., Zhang H. (2007), A two-headed reptile from the Cretaceous of China. *Biol Letters* 3, 80-81.
- Bürgin T. (1999), Middle Triassic marine fish faunas from Switzerland. In: Arratia G.H., Schultze H.P. (a cura di) *Mesozoic fishes 2 — systematics and fossil record*. Munich: Pfeil Verlag.
- Butler P.M. (1995), Ontogenetic aspects of dental evolution. *Int J Dev Biol* 39, 25-34.
- Camus A. (1942), *Le mythe de Sisyphe*. Paris: Gallimard.
- Canoville A., Laurin M. (2010), Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on paleobiological inferences. *Biol J Linn Soc* 100, 384-406.
- Carlini A.A., Ciancio M.R., Scillato-Yané G.J. (2010), Middle Eocene — early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America: Faunal succession at Gran Barranca — biostratigraphy and paleoecology. In: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G., Kay R.F. (a cura di) *The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Carroll L. (1871), *Through the looking-glass*. London: Macmillan.
- Carroll S.B. (2008a), Evo-devo and an expanding evolutionary synthesis: a genetic theory of morphological evolution. *Cell* 134, 25-36.

- (2008b), *Into the jungle: great adventures in the search for evolution*. San Francisco: Benjamin Cummings.
- Carpenter K. (1999), *Eggs, nests, and baby dinosaurs: a look at dinosaur reproduction*. Bloomington: Indiana University Press.
- Cartelle C., De Iuliis G. (2006), *Eremotherium laurillardii* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. *J Syst Palaeontol* 4, 199-209.
- Carter A.M. (2008), What fossils can tell us about the evolution of viviparity and placentation. *Placenta* 29, 930-931.
- Castanet J. (1994), Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* 40, 174-192.
- Chiappe L.M. (2007), *Glorified dinosaurs: the origin and early evolution of birds*. New York: Wiley-Liss.
- Chiappe L.M., Coria R.A., Dingus L., Jackson F., Chinsamy A., Fox M. (1998), Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396, 258-261.
- Chiappe L.M., Marugán-Lobón J., Ji S., Zhou Z. (2008), Life history of a basal bird: morphometrics of the early Cretaceous *Confuciusornis*. *Biol Letters* 4, 719-723.
- Chinsamy-Turan A. (2001), Dinosaur growth — egg to adult. In: *Encyclopedia of life sciences*. New York: Wiley.
- (2005), *The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Chinsamy-Turan A., Hurum J.H. (2006), Bone microstructure and growth patterns of early mammals. *Acta Paleontol Pol* 51, 325-338.
- Chritz K.L., Dyke G.J., Zazzo A., Lister A.M., Monaghan N.T., Sigwart J.D. (2009), Palaeobiology of an extinct Ice Age mammal: stable isotope and cementum analysis of giant deer teeth. *Palaeogeogr Palaeoclimatol* 282, 133-144.
- Cifelli R.L., Muizon C. de (1998), Tooth eruption and replacement pattern in early marsupials. *CR Acad Sci II A* 326, 215-220.
- Clark J.M., Norell M.A., Chiappe L.M. (1999), An oviraptorid skeleton from the late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avian-like brooding position over an oviraptorid nest. *Am Mus Novit* 3265, 1-36.
- Cleal C.J., Thomas B.A. (2009), *Introduction to plant fossils*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cloutier R. (2010), The fossil record of fish ontogenies: insights into developmental patterns and processes. *Semin Cell Dev Biol* 21, 400-413.

- Coates M.I., Ruta M. (2007), Skeletal changes in the transition from fins to limbs. In: Hall B.K. (a cura di) *Fins to limbs*. Chicago: University of Chicago Press.
- Cole K.S. (a cura di) (2010), *Reproduction and sexuality in marine fishes: patterns and processes*. Berkeley: University of California Press.
- Colosimo P.F., Hosemann K.E., Balabhadra S., Villarreal G. Jr., Grimwood J., Schmutz J., Myers R. M., Schluter D., Kingsley D.M. (2005), Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of ectodysplasin alleles. *Science* 307, 1928-1933.
- Crompton A.W., Hylander W.L. (1986), Changes in mandibular function following the acquisition of a dentary-squamosal jaw articulation. In: Hotton III N., Maclean P., Roth J.J., Roth E.C. (a cura di) *The ecology and biology of mammal-like reptiles*. Washington, DC: Smithsonian Institution.
- Crompton A.W., Luo Z.-X. (1993), Relationships of the Liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri*, and *Dinnetherium*. In: Szalay F.S., M.J. Novacek, McKenna M.C. (a cura di) *Mammal phylogeny*. New York: Springer.
- Curry K.A. (1999), Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria: Sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *J Vertebr Paleontol* 19, 654-665.
- Cuvier G. (1835-39), *Leçons d'anatomie comparée*. Vols. 1-6. Reprint (1980). Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Dal Sasso C. (2001), *Dinosauri italiani*. Venezia: Marsilio.
- Dal Sasso C., Maganuco S. (2011), *Scipionyx samniticus* (Theropoda: Compsognathidae) from the Lower Cretaceous of Italy. Osteology, ontogenetic assessment, phylogeny, soft tissue anatomy, taphonomy and palaeobiology. *Mem Soc Ital Sci Nat Museo Civico St Nat Milano* 37(1), 5-281.
- Dal Sasso C., Pinna G. (1996), *Besanosaurus leptorhynchus* n. gen. n. sp., a new shastasaurid ichthyosaur from the Middle Triassic of Besano (Lombardy, N. Italy). *Paleontol lombarda* 4, 3-23.
- Dal Sasso C., Signore M. (1998), Exceptional soft-tissue preservation in a theropod dinosaur from Italy. *Nature* 392, 383-387.
- Dalla Vecchia F.M. (2009), Anatomy and systematics of the pterosaur *Carniadactylus* gen. n. *rosenfeldi* (Dalla Vecchia, 1995). *Riv Ital Paleontol Stratigr* 115(2), 159-188.
- Darwin C.R. (1868), *The variation of animals and plants under domestication*. London: John Murray.
- Dawkins R. (2009), *The greatest show on earth: the evidence for evolution*. New York: Simon and Schuster.

- De Beer G. (1962), *Embryos and ancestors*. III ed. London: Clarendon Press.
- Delfino M., Dal Sasso C. (2006), Marine reptiles (Thalattosuchia) from the Early Jurassic of Lombardy (Northern Italy). *Geobios* 39, 346-354.
- Delfino M., Sánchez-Villagra M.R. (2010), A survey of the rock record of reptilian ontogeny. *Semin Cell Dev Biol* 21, 432-440.
- Dewar E. (2007), The taxonomic stability of large mammals in the White River Chronofauna masked their changing dietary ecology. *J Vertebr Paleontol* 27, 68A.
- Dobzhansky T. (1973), Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am Biol Teach* 35, 125-129.
- Domazet-Lošo T., Tautz D. (2010), A phylogenetically based transcriptome age index mirrors ontogenetic divergence patterns. *Nature* 468, 815-818.
- Donoghue P.C.J. (2005), Saving the stem-group – a contradiction in terms. *Paleobiology* 31, 553-558.
- Donoghue P.C.J., Graham A., Kelsh R.N. (2008), The origin and evolution of the neural crest. *Bioessays* 30, 530-541.
- Donoghue P.C.J., Purnell M.A. (2005), Genome duplication, extinction, and vertebrate evolution. *Trends Ecol Evol* 20, 312-319.
- Duboule D. (1994), Temporal colinearity and the phylotypic progression: a basis for the stability of a vertebrate Bauplan and the evolution of morphologies through heterochrony. *Development* 1994 Suppl, 135-142.
- (2010), The evo-devo comet. *EMBO Rep* 11, 489.
- Dubrovsky J.G., Sauer M., Napsucially-Mendivil S., Ivanchenko M.G., Friml J., Shishkova S., Celenza J., Benková E. (2008), Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells. *Proc Natl Acad Sci USA* 105(25), 8790-8794.
- Dupont S., Lundve B., Thorndyke M. (2010), Near future ocean acidification increases growth rate of the lecithotrophic larvae and juveniles of the sea star *Crossaster papposus*. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 314, 382-389.
- Dupré J. (2010), The conditions of existence. [Review of John Reiss's *Not by Design*.] *Am Sci* 98, 170.
- Durant W., Durant A. (1968), *The lessons of history*. New York: Simon and Schuster.
- Edgren R.A. (1960), A seasonal change in bone density in female musk turtles, *Sternotherus odoratus* (Latreille). *Comp Biochem Phys A* 1, 213-217.
- Endress P.K., Doyle J.A. (2009), Reconstructing the ancestral flower and its initial specializations. *Am J Bot* 96, 22-66.

- Erickson G.M., Makovicky P.J., Currie P.J., Norell M.A., Yerby S.A., Brochu C.A. (2004), Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. *Nature* 430, 772-775.
- Fleagle J.G. (1999), *Primate adaptation and evolution*. II ed. New York: Academic Press.
- Fortey R. (1998), *Life: an unauthorised biography*. New York: HarperCollins.
- (2000), *Trilobites!* London: HarperCollins.
- (2004), *Earth: an intimate history*. London: Vintage Books.
- Fox D.L., Fisher D.C. (2001), Stable isotope ecology of a late Miocene population of *Gomphotherium productus* (Mammalia, Proboscidea) from Port of Entry Pit, Oklahoma, USA. *Palaios* 16, 279-293.
- Franzen J.L. (2006), A pregnant mare with preserved placenta from the Middle Eocene maar of Eckfeld, Germany. *Palaeontographica (A)* 278, 27-35.
- Friedman M. (2008), The evolutionary origin of flatfish asymmetry. *Nature* 454, 209-212.
- Furrer H. (2003), Der Monte San Giorgio im Südtessin — Vom Berg der Saurier zur Fossil — Lagerstätte internationaler Bedeutung. *Neujahrsblatt der N G Z* 206, 1-64.
- Fusco G., Hughes N.C., Webster M., Minelli A. (2004), Exploring developmental modes in a fossil arthropod: growth and trunk segmentation of the trilobite *Aulacopleura konincki*. *Am Nat* 163, 167-183.
- Fusco G., Garland T. Jr., Hunt G., Hughes N.C. (2012), Developmental trait evolution in trilobites. *Evolution* 66(2), 314-329.
- Galfetti T., Hochuli P.A., Brayard A., Bucher H., Weissert H., Vigran J.O. (2007), Smithian-Spathian boundary event: evidence for global climatic change in the wake of the end-Permian biotic crisis. *Geology* 35, 291-294.
- Galis F. (1999), Why do almost all mammals have seven cervical vertebrae? Developmental constraints, Hox genes and cancer. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 285, 19-26.
- García V.B., Lucifora L.O., Myers R.A. (2008), The importance of habitat and life history to extinction risk in sharks, skates, rays and chimaeras. *P Roy Soc Lond B Bio* 275, 83-89.
- Garstang W. (1922), The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law. *Zool J Linn Soc-Lond* 35, 81-101.
- Gauthier J.A., Kluge A.G., Rowe T. (1988), Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4, 105-209.
- Gayon J. (2000), History of the concept of allometry. *Am Zool* 40, 748-758.

- Gee H. (2001), So you want to be a science journalist! *Palaeontol Ass Newsllett* 48, 61-62.
- (2006), *Tempo profondo. Antenati, fossili, pietre*. Torino: Einaudi.
- Giannini N., Goswami A., Sánchez-Villagra M.R. (2006), Development of integumentary structures in *Rousettus amplexicaudatus* (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) during late-embryonic and fetal stages. *J Mammal* 87, 993-1001.
- Gilbert S.F., Epel D. (2008), *Ecological developmental biology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Gingerich P.D., ul-Haq M., Koenigswald W. von, Sanders W.J., Smith B.H., Zalmout I.S. (2009), New protocetid whale from the Middle Eocene of Pakistan: birth on land, precocial development, and sexual dimorphism. *PLoS ONE* 4: e4366.
- Göbbel L., Schultka R. (2002), Das wissenschaftliche Programm von Johann Friedrich Meckel d. J. (1781-1833) und seine Bedeutung für die Entwicklung der Wissenschaft vom Leben. *Ann Anat* 184, 519-522.
- Godfrey L.R., Samonds K.E., Wright P.C., King S.J. (2005), Schultz's unruly rule: dental developmental sequences and schedules in small-bodied, folivorous lemurs. *Folia Primatol* 6, 77-99.
- Goethe J.W. (1817), *Viaggio in Italia*. (1983) Milano: Mondadori.
- Göhlich U., Pavia M. (2008), A new species of *Palaeortyx* (Aves: Galliformes: Phasianidae) from the Neogene of Gargano, Italy. *Oryctos* 7, 95-108.
- Goin F.J., Abello M.A., Chornogubsky L. (2010), Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure. In: Madden R.H., Carlini A.A., Vucetich M.G., Kay R.F. (a cura di) *The paleontology of Gran Barranca: evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Goldschmidt R. (1933), Some aspects of evolution. *Science* 15, 539-547.
- Gompel N., Prud'homme B. (2009), The causes of repeated genetic evolution. *Dev Biol* 332, 36-47.
- Goodrich E.S. (1913), Metameric segmentation and homology. *Q J Microsc Sci* 59, 227-248.
- Gostling N.J., Donoghue P.C.J., Bengtson S. (2007), The earliest fossil embryos from to mature. *Evol Dev* 9, 206-207.
- Gostling N.J., Thomas C.W., Greenwood J.M., Dong X., Bengtson S., Raff E.C., Raff R.A., Degnan B.A., Stampanoni M., Donoghue P.C.J. (2008), Deciphering the fossil record of early bilaterian development in the light of experimental taphonomy. *Evol Dev* 10, 339-349.
- Goswami A. (2006), Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *Am Nat* 168, 270-280.

- Goswami A., Milne N., Wroe S. (2011), Biting through constraints: cranial morphology, disparity, and convergence across living and fossil carnivorous mammals. *P Roy Soc Lond B Bio* 278, 1831-1839.
- Gould S.J. (1974), The origin and function of “bizarre” structures: antler size and skull size in the “Irish elk,” *Megaloceros giganteus*. *Evolution* 28, 191-220.
- (1977), *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, MA: Belknap Press.
- (1988), *Time's arrow time's cycle*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Gould S.J., Eldredge N. (1993), Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366, 223-227.
- Grande L., Hilton E.J. (2006), An exquisitely preserved skeleton representing a primitive sturgeon from the upper Cretaceous Judith River formation of Montana. *J Paleontol* 80, 1-39.
- Gray S.W. (1946), Relative growth in a phylogenetic series and in ontogenetic series of one of its members. *Am J Sci* 244, 792-807.
- Gregory T.R. (2005), Genome size evolution in animals. In: Gregory T.R. (a cura di) *The evolution of the genome*. Boston: Elsevier Academic Press.
- Guthrie R.D. (2003), Rapid body size decline in Alaskan Pleistocene horses before extinction. *Nature* 426, 169-171.
- Haeckel E. (1866), *Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin: Reimer.
- (1874), *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*. Leipzig: Engelmann.
- Hafner J.C., Hafner M.S. (1988), Heterochrony in rodents. In: McKinney M.L. (a cura di) *Heterochrony in evolution: a multidisciplinary approach*. New York: Plenum Press.
- Hall B.K. (1999), *Evolutionary developmental biology*. II ed. New York: Springer.
- (2002), Palaeontology and evolutionary developmental biology: a science of the 19th and 21st centuries. *Palaeontology* 45, 647-669.
- (2005), *Bones and cartilage*. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Hammer O., Bucher H. (2005), Buckman's first law of covariation: a case of proportionality. *Lethaia* 38, 67-72.
- Harris M.P., Rohner N., Schwarz H., Perathoner S., Konstantinidis P., Nüsslein-Volhard C. (2008), Zebrafish eda and edar mutants reveal conserved and ancestral roles of ectodysplasin signaling in vertebrates. *PLoS Genetics* 4: e1000206.



- Haug J.T., Maas A., Waloszek D. (2010), †*Henningsmoenicaris scutula*, †*Sandtorpia vestrogothiensis* gen. et sp. nov. and heterochronic events in early crustacean evolution. *Earth Env Sci T R So* 100, 311-350.
- Haug J.T., Waloszek D., Haug C., Maas A. (2010), High-level phylogenetic analysis using developmental sequences: the Cambrian †*Martinssonia elongata*, †*Musacaris gerdgeyeri* gen. et sp. nov. and their position in early crustacean evolution. *Arthropod Struct Dev* 39, 154-173.
- Head J.J., Bloch J.I., Hastings A.K., Bourque J.R., Cadena E.A., Herrera F.A., Polly P.D., Jaramillo C.A. (2009), Giant boid snake from the Palaeocene Neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457, 715-717.
- Hendrikse J.L., Parsons T.E., Hallgrímsson B. (2007), Evolvability as the proper focus of evolutionary developmental biology. *Evol Dev* 9, 393-401.
- Hoekstra H.E., Coyne J.A. (2007), The locus of evolution: evodevo and the genetics of adaptation. *Evolution* 61, 995-1016.
- Horder T.J. (2008), A history of evo-devo in Britain: theoretical ideals confront biological complexity. *Annals of the History and Philosophy of Biology* 13, 101-174.
- Hou C., Zuo W., Moses M.E., Woodruff W.H., Brown J.H., West G.B. (2008), Energy uptake and allocation during ontogeny. *Science* 322, 736-739.
- Houck M.A., Gauthier J.A., Strauss R.E. (1990), Allometric scaling in the earliest fossil bird. *Science* 247, 195-198.
- Hughes N.C. (2005), Trilobite construction: building a bridge across the micro- and macroevolutionary divide. In: Briggs D.E.G. (a cura di) *Evolving form and function: fossils and development: proceedings of a symposium honoring Adolph Seilacher for his contributions to paleontology, in celebration of his 80th birthday*. New Haven: Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Hughes N.C., Minelli A., Fusco G. (2006), The ontogeny of trilobite segmentation: a comparative approach. *Paleobiology* 32(4), 602-627.
- Humphrey L.T. (2010), Weaning behaviour in human evolution. *Semin Cell Dev Biol* 21, 453-461.
- Irie N., Kuratani S. (2011), Comparative transcriptome analysis reveals vertebrate phylotypic period during organogenesis. *Nat Commun* 2:248, Doi: 10.1038/ncomms1248
- Jablonski D. (2010), Origination patterns and multilevel processes in macroevolution. In: Pigliucci M., Müller G.B. (a cura di) *Evolution: the extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press.

- Jackson J.B.C., Lidgard S., McKinney F.K. (a cura di) (2001), *Evolutionary patterns: growth, form, and tempo in the fossil record*. Chicago: University of Chicago Press.
- Jacob T., Indriati E., Soejono R.P., Hsu K., Frayer D.W., Eckhardt R.B., Kuperavage A.J., Thorne A., Henneberg M. (2006), Pygmoid Australomelanesian *Homo sapiens* skeletal remains from Liang Bua, Flores: Population affinities and pathological abnormalities. *P Natl Acad Sci USA* 103, 13421-13426.
- Janis C., Fortelius M. (1988), On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biol Rev* 63, 197-230.
- Jenkins F.A., Schaff C.R. (1988), The early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana. *J Vertebr Paleontol* 8, 1-24.
- Johanson Z., Kearsley A., den Blaauwen J., Newman M., Smith M.M. (2010), No bones about it: an enigmatic Devonian fossil reveals a new skeletal framework — a potential role of loss of gene regulation. *Semin Cell Dev Biol* 21, 414-423.
- Jolicoeur P. (1963), The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19, 497-499.
- Kalinka A.T., Varga K.M., Gerrard D.T., Preibisch S., Corcoran D.L., Jarrells J., Ohler U., Bergman C.M., Tomancak P. (2010), Gene expression divergence recapitulates the developmental hourglass model. *Nature* 468, 811-814.
- Katsnelson A. (2010), The bones of contention. *Nature* 466, 914-915.
- Kavanagh K.D., Evans A.R., Jernvall J. (2007), Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. *Nature* 449, 427-432.
- Keibel F. (1906), Die Entwicklung d. äußeren Körperform d. Wirbeltierembryonen, insbes. d. menschl. Embryonen aus d. ersten 2 Monaten. In: Hertwig O. (a cura di) *Handbuch der Vergleichenden und Experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*. Vol. 1. Jena: Fischer Verlag.
- Kemp T.S. (2007a), The concept of correlated progression as the basis of a model for the evolutionary origin of major new taxa. *P Roy Soc Lond B Bio* 274, 1667-1673.
- (2007b), The origin of higher taxa: macroevolutionary processes, and the case of the mammals. *Acta Zool-Stockholm* 88, 3-22.
- Kenrick P., Crane P.R. (1997), *The origin and early diversification of land plants: a cladistic study*. *Smithsonian Series in Comparative Evolutionary Biology*. Washington; Smithsonian Institution Press.
- Kenrick P., Davis P.G. (2004), *Fossil plants*. Washington; Smithsonian Institution Press.

- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L., Luo Z.-X. (2004), *Mammals from the Age of Dinosaurs: origins, evolution, and structure*. New York: Columbia University Press.
- Kiessling W., Aberhan M., Villier L. (2008), Phanerozoic trends in skeletal mineralogy driven by mass extinctions. *Nat Geosci* 1, 527-530.
- Kingsley D.M., Peichel C.L. (2007), The molecular genetics of evolutionary change in sticklebacks. In: Östlund-Nilsson S., Mayer I., Huntingford F.A. (a cura di) *Biology of the three-spined stickleback*. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Klein N., Scheyer T., Tütken T. (2009), Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. *Fossil Record* 12, 121-131.
- Klevezal G.A. (1996), *Recording structures of mammals: determination of age and reconstruction of life history*. Rotterdam: Balkema.
- Klingenberg C.P. (2010), There's something afoot in the evolution of ontogenies. *BMC Evol Biol* 10, 221.
- Knoll A.H. (2012), Systems paleobiology. *Geol Soc Amer Bull* 125, 3-13.
- Köhler M., Moyá-Solá S. (2004), Reduction of brain and sense organs in the fossil insular bovid *Myotragus*. *Brain Behav Evolut* 63, 125-140.
- Kolb C., Sánchez-Villagra M.R., Scheyer T.M. (2011), The palaeohistology of the basal ichthyosaur *Mixosaurus* Baur, 1887 (Ichthyopterygia, Mixosauridae) from the Middle Triassic: Palaeobiological implications. *C R Palevol* 10, 403-411.
- Kondo S., Kuwahara Y., Kondo M., Naruse K., Mitani H., Wakamatsu Y., Ozato K., Asakawa S., Shimizu N., Shima A. (2001), The medaka rs-3 locus required for scale development encodes ectodysplasin: a receptor. *Curr Biol* 11, 1202-1206.
- Kopper J.S., Waldren W.H. (1967), Balearic prehistory: a new perspective. *Archaeology* 20, 108-115.
- Kriwet J., Kiessling W., Klug S. (2009), Diversification trajectories and evolutionary life-history traits in early sharks and batoids. *P Roy Soc Lond B Bio* 276, 945-951.
- Kruszyński K.J., Kaandrop J.A., van Liere R. (2007), A computational method for quantifying morphological variation in scleractinian corals. *Coral Reefs* 26, 831-840.
- Kryžanowsky S.G. (1939), Das Rekapitulationsprinzip und die Bedingungen der historischen Auffassung der Ontogenese. *Acta Zool-Stockholm* 20, 1-87.
- Kundrát M., Cruickshank A.R.I., Manning T.W., Nudds J. (2008), Embryos of therizinosauroid theropods from the Upper Cretaceous of China: diagnosis and analysis of ossification patterns. *Acta Zool-Stockholm* 89, 231-251.

- Kuraku S., Meyer A. (2009), The evolution and maintenance of Hox gene clusters in vertebrates and the teleost-specific genome duplication. *Int J Dev Biol* 53, 765-773.
- Kustatscher E., Hemsley A., Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. (2009), *Lugardonia paradoxa* gen. et sp. nov., a new strobilus from the Anisian flora of Kühwiesenkopf, the Dolomites, Italy and its affinities with emphasis on spore ultrastructure. *Rev Palaeobot Palynology* 156, 90-97.
- Lalueza-Fox C., Shapiro B., Bover P., Alcover J.A., Bertranpetit J. (2002), Molecular phylogeny and evolution of the extinct bovid *Myotragus balearicus*. *Mol Phylogenet Evolut* 25, 501-510.
- Larsson H.C.E. (1998), A new method for comparing ontogenetic and phylogenetic data and its application to the evolution of the crocodilian secondary palate. *Neues Jahrb Geol P-A* 210, 345-368.
- Laurin M. (2010), The subjective nature of Linnaean categories and its impact in evolutionary biology and biodiversity studies. *Contrib Zool* 79, 131-146.
- Laurin M., Reisz R. (1995), A reevaluation of early amniote phylogeny. *Zool J Linn Soc-Lond* 113, 165-223.
- Laurin M., Soler-Gijón R. (2010), Osmotic tolerance and habitat of early stegocephalians: indirect evidence from parsimony, taphonomy, paleobiogeography, physiology, and morphology. In: Vecoli M., Clément G. (a cura di) *The terrestrialization process: modelling complex interactions at the biosphere-geosphere interface*. London: Geological Society of London.
- Lee M.S.Y. (2009), Hidden support from unpromising data sets strongly unites snakes with anguimorph "lizards." *J Evolution Biol* 22, 1308-1316.
- Leroi A.M. (2003), *Mutants: on genetic variety and the human body*. New York: Viking Penguin.
- Lewins R., Lewontin R. (1987), *The dialectical biologist*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Li C., Wu X., Rieppel O., Wang L., Zhao L. (2008), An ancestral turtle from the late Triassic of southwestern China. *Nature* 456, 497-501.
- Li Q.-G., Gao K.-Q., Vinther J., Shawkey M.D., Clarke J.A., D'Alba L., Meng Q., Briggs D.E.G., Prum R.O. (2010), Plumage color patterns of an extinct non-avian dinosaur. *Science* 327, 1369-1372.
- Lieberman D.E. (2009), *Homo floresiensis* from head to toe. *Nature* 459, 41-42.
- Lin J.-P., Gon III S.M., Gehling J.G. et al. (2006), A *Parvancorina*-like arthropod from the Cambrian of South China. *Historical Biology* 18, 33-45.

- Lister A.M. (1989), Rapid dwarfing of red deer on Jersey in the last Interglacial. *Nature* 342, 539-542.
- Lockley M.G., Meyer C.A., Santos V.F. (1994), Trackway evidence for a herd of juvenile sauropods from the late Jurassic of Portugal. *Gaia* 10, 43-48.
- Long J.A. (2010), *The rise of fishes: 500 million years of evolution*. II ed. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Long J.A., Trinajstić K. (2010), The late Devonian Gogo Formation Lagerstätte of Western Australia — exceptional early vertebrate preservation and diversity. *Annu Rev Earth Pl Sc* 38, 255-279.
- Long J.A., Trinajstić K., Young G.C., Senden T. (2008), Live birth in the Devonian period. *Nature* 453, 650-652.
- Losos J.B., Ricklefs R.E. (2009), Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457, 830-836.
- Luo Z.-X. (2007), Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* 450, 1011-1019.
- (2011), Developmental patterns in Mesozoic evolution of mammal ears. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42, 355-380.
- Luo Z.-X., Chen P., Li G., Chen M. (2007), A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals. *Nature* 446, 288-293.
- Luo Z.-X., Crompton A.W., Sun A.-L. (2001), A new mammalia form from the early Jurassic and evolution of mammalian characteristics. *Science* 292, 1535-1540.
- Luo Z.-X., Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L. (2004), Evolution of dental replacement in mammals. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 36, 159-175.
- Lynch V.J., Wagner G.P. (2009), Did egg-laying boas break Dollo's law? Phylogenetic evidence for reversal to oviparity in sand boas (*Eryx*: Boidae). *Evolution* 61, 207-216.
- Lyson T.R., Bever G.S., Bhullar B.-A.S., Joyce W.G., Gauthier J.A. (2010), Transitional fossils and the origin of turtles. *Biol Letters* 6, 830-833.
- MacNamara K.J. (1997), *Shapes of time*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Maier W. (1999), On the evolutionary biology of early mammals. With methodological remarks on the interaction between ontogenetic adaptation and phylogenetic transformation. *Zool Anz* 238, 55-74.
- Maloof A.C., Rose C.V., Beach R., Samuels B.M., Calmet C.C., Erwin D.H., Poirier G.R., Nan Yao *et al.* (2010), Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia. *Nat Geosci* 3, 653.
- Marjanović D., Laurin M. (2009), The origin(s) of modern amphibians: a commentary. *Evol Biol* 36, 336-338.

- Marroig G., Shirai L.T., Porto A., de Oliveira F.B., De Conto V. (2009), The evolution of modularity in the mammalian skull II: Evolutionary consequences. *Evol Biol* 36, 136-148.
- Marsh O.C. (1887), Notice of new fossil mammals. *Am J Sci* 34, 323-324.
- Martin T., Nowotny M. (2000), The docodont *Haldanodon* from the Guimarota coal mine. In: Martin T., Krebs B. (a cura di) *Guimarota: a Jurassic ecosystem*. Munich: Pfeil Verlag.
- Martinetto E., Vassio E. (2010), Reconstructing "Plant Community Scenarios" by means of palaeocarpological data from the CENOFITA database, with an example from the Ca' Viettone site (Pliocene, Northern Italy). *Quat Int* 225, 25-36.
- Mazza P. (1995), New evidence on the Pleistocene hippopotamuses of western Europe. *Geologica Romana* 31, 64-241.
- McFadden B. (2005), Fossil horses: evidence of evolution. *Science* 307, 1728-1730.
- McKenna M.C., Bell S.K. (1997), *Classification of mammals above the species level*. New York: Columbia University Press.
- Mellet J.S. (1969), Carnassial rotation in a fossil carnivore. *Am Midl Nat* 82, 287-289.
- Meng J., Hu Y., Wang Y., Li C.-K. (2003), The ossified Meckel's cartilage and internal groove in Mesozoic mammaliaforms: implications to origin of the definitive mammalian middle ear. *Zool J Linn Soc-Lond* 138, 431-448.
- Meng J., Wang Y., Li C. (2011), Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodontan. *Nature* 472, 181-185.
- Merks R.M.H., Hoekstra A.G., Kaandorp J.A., Sloot P.M.A., Hogeweg P. (2006), Problem-solving environments for biological morphogenesis. *Comput Sci Eng* 8, 61-72.
- Mihlbachler M.C. (2008), Species taxonomy, phylogeny, and biogeography of the Brontotheriidae (Mammalia: Perissodactyla). *B Am Mus Nat Hist* 311, 1-475.
- Mikhailov K.E. (1991), Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Paleontol Pol* 36, 193-238.
- Millien V. (2006), Morphological evolution is accelerated among island mammals. *PLoS Biology* 4: e321.
- Minelli A. (2007), *The development of animal form: ontogeny, morphology, and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mitgutsch C., Olsson L., Haas A. (2009), Early embryogenesis in discoglossoid frogs: a study of heterochrony at different taxonomic levels. *J Zool Syst Evol Res* 47, 248-257.
- Mivart G.J. (1871), *On the genesis of species*. New York: Appleton.

- Motani R., You H. (1998), The forefin of *Chensaurus chaoxianensis* (Ichthyosauria) shows delayed mesopodial ossification. *J Paleontol* 72, 133-136.
- Müller G.B. (2007), Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nat Rev Genet* 8, 943-49.
- Müller G.B., Newman S.A. (2005), The innovation triad: an evodevo agenda. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 304, 487-503.
- Müller J., Scheyer T.M., Barrett P., Werneburg I., Head J.J., Ericson P.G.P., Pol D., Sánchez-Villagra M.R. (2010), Homeotic effects, somitogenesis, and the evolution of vertebral numbers in recent and fossil amniotes. *P Natl Acad Sci USA* 107, 2118-2123.
- Myers T.S., Fiorillo A.R. (2009), Evidence for gregarious behavior and age segregation in sauropod dinosaurs. *Palaeogeogr Palaeocl* 274, 96-104.
- Murdock D.J.E., Donoghue P.C.J. (2011), Evolutionary origins of animal skeletal biomineralization. *Cells Tissues Organs* 194, 98-102.
- Nagashima H., Sugahara F., Takechi M., Ericsson R., Ohya K.Y., Narita Y., Kuratani S. (2009), Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. *Science* 325, 193-196.
- Neill W.T. (1971), *The last of the ruling reptiles: alligators, crocodiles, and their kin*. New York: Columbia University Press.
- Novacek M. (1996), *Dinosaurs of the Flaming Cliffs*. New York: Anchor Books.
- Nowak R.M. (1999), *Walker's mammals of the world*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Nützel A., Lehnert O., Frýda J. (2006), Origin of planktotrophy: evidence from early molluscs. *Evol Dev* 8, 325-330.
- Ogg J.G., Ogg G., Gradstein F.M. (2008), *The concise geologic time scale*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Okada N., Takagi Y., Seikai T., Tanaka M., Tagawa M. (2001), Asymmetrical development of bones and soft tissues during eye migration of metamorphosing Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Cell Tissue Res* 304, 59-66.
- O'Keefe F.R., Sander P.M. (1999), Paleontological paradigms and inferences of phylogenetic pattern: a case study. *Paleobiology* 25, 518-533.
- Olson E.C. (1979), Aspects of the biology of *Trimerorhachis* (Amphibia, Temnospondyli). *J Paleontol* 53, 1-17.
- Olson E.C., Miller R.A. (1958), *Morphological integration*. Chicago: University of Chicago Press.
- Olsson L., Levit G.S., Hoßfeld U. (2010), Evolutionary developmental biology: its concepts and history with a focus on Russian and German contributions. *Naturwissenschaften* 97, 951-969.

- Organ C.L., Brusatte S.L., Stein K. (2009), Sauropod dinosaurs evolved moderately sized genomes unrelated to body size. *P Roy Soc Lond B Bio* 276, 4303-4308.
- Organ C.L., Canoville A., Reisz R.R., Laurin M. (2011), Paleogenomic data suggest mammal-like genome size in the ancestral amniote and derived large genome size in amphibians. *J Evolution Biol* 24, 372-380.
- Organ C.L., Shedlock A.M., Meade A., Pagel M., Edwards S.V. (2007), Origin of avian genome size and structure in non-avian dinosaurs. *Nature* 446, 180-184.
- Osborn J., Crompton A.W. (1973), The evolution of mammalian from reptilian dentitions. *Breviora* 399, 1-18.
- Padian K., Angielczyk K.D. (2007), "Transitional forms" versus transitional features. In: Petto A.J., Godfrey L. (a cura di) *Scientists confront Intelligent Design and Creationism*. New York: Norton.
- Pagel M.D. (1991), Constructing "everyanimal." Review of *Body Size in Mammalian Paleobiology*, Edited by J. Damuth & B. J. MacFadden, Cambridge University Press, 1990. *Nature* 351, 532-533.
- Pantalacci S., Chaumot A., Benoît G., Sadier A., Delsuc F., Douzery E.J., Laudet V. (2008), Conserved features and evolutionary shifts of the EDA signaling pathway involved in vertebrate skin appendage development. *Mol Biol Evol* 25, 912-928.
- Payne J.L., Lehrmann D.J., Wie J., Orchard M.J., Schrag D.P., Knoll A.H. (2004), Large perturbations of the carbon cycle during recovery from the end-Permian extinction. *Science* 305, 506-509.
- Peterson K.J., Summons R.E., Donoghue P.C.J. (2007), Molecular palaeobiology. *Palaeontology* 50, 75-809.
- Ponce de León M.S., Golovanova L., Doronichev V., Romanova G., Akazawa T., Kondo O., Ishida H., Zollikofer C.P.E. (2008), Neanderthal brain size at birth provides insights into human life history evolution. *P Natl Acad Sci USA* 105, 13764-13768.
- Poplin C., de Ricqlès A.J. (1970), A technique of serial sectioning for the study of undecalcified fossils. *Curator* 13, 6-19.
- Portmann A. (1941), Die Tragzeiten der Primaten und die Dauer der Schwangerschaft beim Menschen: ein Problem der vergleichenden Biologie. *Rev Suisse Zool* 48, 511-518.
- Prothero D. (2009), *Greenhouse of the dinosaurs: evolution, extinction, and the future of our planet*. New York: Columbia University Press.
- Quammen D. (1997), *The song of the dodo: island biogeography in an age of extinction*. New York: Scribner's.
- Radinsky L. (1984), Ontogeny and phylogeny in horse skull evolution. *Evolution* 38, 1-15.
- Raff R.A. (1996), *The shape of life*. Chicago: University of Chicago Press.



- (2007), Written in stone: fossils, genes, and evo-devo. *Nat Rev Genet* 8, 911-920.
- Raff E.C., Villinski J.T., Turner F.R., Donoghue P., Raff R.A. (2006), Experimental taphonomy shows the feasibility of fossil embryos. *P Natl Acad Sci USA* 103, 5846-5851.
- Raup D.M. (1961), The geometry of coiling in gastropods. *P Natl Acad Sci USA* 47, 602-609.
- Ray S., Bandyopadhyay S., Bhawal D. (2009), Growth patterns as deduced from bone microstructure of some selected neotherapsids with special emphasis on dicynodonts: phylogenetic implications. *Palaeoworld* 18, 53-66.
- Raymond K.R., Prothero D.R. (2010), Comparative variability of intermembranous and endochondral bones in Pleistocene mammals. *Palaeontol Electron* 13(1), 4A.
- Reid R.E.H. (1997), How dinosaurs grew. In: Farlow J.O., Brett-Surman M.K. (a cura di) *The Complete Dinosaur*. Bloomington: Indiana University Press.
- Reiss J.O. (2009), *Not by design: retiring Darwin's watchmaker*. Berkeley: University of California Press.
- Reisz R.R., Head J.J. (2008), Turtle origins out to sea. *Nature* 456, 450-451.
- Reisz R.R., Müller J. (2004), The fossil record and molecular time scales: a paleontological perspective. *Trends Genet* 20, 237-241.
- Reisz R.R., Scott D., Sues H.-D., Evans D.C., Raath M.A. (2005), Embryos of an early Jurassic prosauropod dinosaur and their evolutionary significance. *Science* 309, 761-764.
- Raia P., Meiri S. (2006), The island rule in large mammals: paleontology meets ecology. *Evolution* 60(8), 1731-1742.
- Raia P., Barbera C., Conte M. (2003), The fast life of a dwarfed giant. *Evol Ecol* 17, 293-312.
- Raia P., Carotenuto F., Meiri S. (2010), One size does not fit all: no evidence for an optimal body size on islands. *Glob Ecol Biogeogr* Doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00531.x
- Renesto S. (1993), A juvenile *Lariosaurus* (Reptilia, Sauropterygia) from the Kalkschieferzone (Uppermost Ladinian) near Viggiù (Varese, Northern Italy). *Riv Ital Paleontol Stratigr* 99, 199-212.
- (2005), A new specimen of *Tanystropheus* (Reptilia: Protorosauria) from the Middle Triassic of Switzerland and the ecology of the genus. *Riv Ital Paleontol Stratigr* 111, 377-394.
- (2006), Peculiar preservation of a juvenile pachypleurosaurid from Besano (Italy). *Riv Ital Paleontol Stratigr* 112, 373-382.

- (2008), Remains of a juvenile phytosaur from the Late Triassic of Northern Italy. *Riv Ital Paleontol Stratigr* 114, 155-160.
- Renesto S., Avanzini M. (2002), Skin remains in a juvenile *Macrocnemus bassanii* Nopcsa (Reptilia, Prolacertiformes) from the Middle Triassic of Northern Italy. *Neues Jahrb Geol Paläontol-Abh* 224(1), 31-48.
- Renesto S., Stockar R. (2009), Exceptional preservation of embryos in the actinopterygian *Saurichthys* from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Swiss J Geosci* 102, 323-330.
- Richards R.J. (1992), *The meaning of evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- (2008), *The tragic sense of life: Ernst Haeckel and the struggle over evolutionary thought*. Chicago: University of Chicago Press.
- Richardson M.K., Gobes S., van Leewen A., Poelman A., Pieau C., Sánchez-Villagra M.R. (2009), Heterochrony in limb evolution: developmental mechanisms and natural selection. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 312, 639-664.
- Richardson M.K., Hanken J., Gooneratne M.L., Pieau C., Raynaud A., Selwood L., Wright G.M. (1997), There is no highly conserved embryonic stage in the vertebrates: implications for current theories of evolution and development. *Anat Embryol* 196, 91-106.
- Richardson M.K., Keuck G. (2002), Haeckel's ABC of evolution and development. *Biol Rev* 77, 495-528.
- Richtsmeier J.T. (2003), Growth. In: Hall B.K., Olson W. (a cura di) *Key concepts and approaches in evolutionary developmental biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Ricklefs R.E. (2007), Tyrannosaur ageing. *Biol Letters* 3, 214-217.
- Ricqlès A. de (1976), On bone histology of fossil and living reptiles with comments on its functional and evolutionary significance. In: Bellairs A. d'A., Cox C.B. (a cura di) *Morphology and biology of reptiles Linnean Society symposium*. London: Academic Press.
- Ricqlès A. de, Meunier F.J., Castanet J., Francillon-Vieillot H. (1991), Comparative microstructure of bone. In: Hall B.K. (a cura di) *Bone*. Vol. 3. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Rieppel O. (2001), Turtles as hopeful monsters. *Bioessays* 23, 987-991.
- Rieppel O., Kearney M. (2002), Similarity. *Biol J Linn Soc* 75, 59-82.
- Rieppel O., Jiang D.-Y., Fraser N.C., Hao W.-C., Motani R., Sun Y.-L., Sun Z.-Y. (2010), *Tanystropheus* cf. *T. longobardicus* from the early Late Triassic of Guizhou Province, southwestern China. *J Vertebr Paleontol* 30, 1082-1089.
- Rivera A.S., Pankey M. S., Plachetzki D.C., Villacorta C., Syme A.E., Serb J.M., Omilian A.R., Oakley T.H. (2010), Gene duplication and the ori-

- gins of morphological complexity in pancrustacean eyes, a genomic approach. *BMC Evol Biol* 10, 123.
- Roček Z., Wang Y., Dong L. (2012), Post-metamorphic development of Early Cretaceous frogs as a tool for taxonomic comparisons. *J Vertebr Paleontol* 32(6), 1285-1292.
- Rohner N., Bercsényi M., Orbán L., Kolanczyk M.E., Linke D., Brand M., Nüsslein-Volhard C., Harris M.P. (2009), Duplication of *fgfr1* permits Fgf signaling to serve as a target for selection during domestication. *Curr Biol* 19, 1642-1647.
- Rohner N., Harris M., Bercsényi M., Orban L., Nüsslein-Volhard C. (2008), Fibroblast growth factor signaling in skeletal evolution. *Dev Biol* 319, 499.
- Romer A.S. (1948), Relative growth in pelyco-saurian reptiles. In: Du Toit A.L. (a cura di) *Robert Broom commemorative volume. Special Publication of the Royal Society of South Africa*.
- Romer A.S., Price L.W. (1940), Review of the Pelycosauria. *Geol S Am S* 28, 1-538.
- Rook L., O'Higgins P. (2005), A comparative study of adult facial morphology and its ontogeny in the fossil macaque *Macaca majori* from Capo Figari, Sardinia, Italy. *Folia Primatol* 76, 151-171.
- Roth V.L. (1992), Inferences from allometry and fossils: dwarfing of elephants on islands. In: Futuyma D., Antonovics J. (a cura di) *Oxford surveys in evolutionary biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Rougier G.W., Wible J.R., Novacek M.J. (1998), Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history. *Nature* 396, 459-463.
- Rowe T. (1996), Brain heterochrony and origin of the mammalian middle ear. In: Ghiselin M., Pinna G. (a cura di) *New perspectives on the history of life*. San Francisco: California Academy of Sciences.
- Rowe T.B., Macrini T.E., Luo Z.-X. (2011), Fossil evidence on origin of the mammalian brain. *Science* 332, 955-957.
- Sánchez-Villagra M.R. (2010a), Developmental palaeontology in synapsids: the rock record of ontogeny in mammals and their closest relatives. *P Roy Soc Lond B Bio* 277, 1139-1147.
- (2010b), Suture closure as a paradigm to study late growth in recent and fossil mammals: a case study with giant deer and dwarf deer skulls. *J Vertebr Paleontol* 30, 1895-1898.
- (a cura di) (2010c), Developmental vertebrate palaeontology. *Semin Cell Dev Biol* 21, 399-470.
- (2011), Missing Links — Zeugnisse der Vergangenheit. In: Reyer U., Schmid-Hempel P. (a cura di) *Darwins langer Arm — Evolutionstheorie heute*. Zürich: VDF Hochschulverlag.

- Sánchez-Villagra M.R., Aguilera O.A., Carlini A.A. (a cura di) (2010), *Uruguay and Venezuelan palaeontology: the fossil record of the Northern Neotropics*. Bloomington: Indiana University Press.
- Sánchez-Villagra M.R., Goswami A., Weisbecker V., Mock O., Kuratani S. (2008), Conserved relative timing of cranial ossification patterns in early mammalian evolution. *Evol Dev* 10, 519-530.
- Sánchez-Villagra M.R., Kay M.F., Anaya-Daza F. (2000), Cranial anatomy and paleobiology of the Miocene marsupial *Hondalagus altiplus* and a phylogeny of argyrolagids. *Palaeontology* 43, 287-301.
- Sander P.M. (1988), A fossil reptile embryo from the Middle Triassic of the Alps. *Science* 239, 780-783.
- Sander P.M. (1989), The Pachypleurosaurids (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with the description of a new species. *Philos T Roy Soc B* 325, 561-666.
- (1994), *Reptilien*. Stuttgart: Enke.
- Sander P.M., Christian A., Clauss M., Fechner R., Gee C.T., Griebeler E.-M., Gunga H.-C., Hummel J., Mallison H., Perry S.F., Preuschoft H., Rauhut O.W.M., Remes K., Tütken T., Wings O., Witzel U. (2010), Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biol Rev* 86, 117-155.
- Sander P.M., Klein N. (2005), Developmental plasticity in the life history of a prosauropod dinosaur. *Science* 310, 1800-1802.
- Sansom R., Gabbott S., Purnell M. (2010), Non-random decay of chordate characters causes bias in fossil interpretation. *Nature* 463, 797-800.
- Scheyer T.M. (2007), Skeletal histology of the armor of the Placodontia: the occurrence of "postcranial fibro-cartilaginous bone" and its developmental implications. *J Anat* 211, 737-753.
- Scheyer T.M., Klein N., Sander P.M. (2010), Developmental palaeontology of Reptilia as revealed by histological studies. *Semin Cell Dev Biol* 21, 462-470.
- Scheyer T.M., Sánchez-Villagra M.R. (2007), Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. *Acta Paleontol Pol* 52, 137-154.
- Schmid L., Sánchez-Villagra M.R. (2011), The potential genetic bases of morphological evolution in the Triassic fish *Saurichthys*. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 314, 519-526.
- Schoch R.R. (2009), Life-cycle evolution as response to diverse lake habitats in Paleozoic amphibians. *Evolution* 63, 2738-2749.
- (2010), A fresh look at an early theory of evolution and development: a new translation of Schmalhausen's Factors of Evolution. *Acta Zool Stockholm* 91, 495-496.

- Schöne B.R., Houk S.D., Castro A.D.F., Fiebig J., Oschmann W., Kronke I., Dreyer W., Gosselck F. (2005), Daily growth rates in shells of *Arctica islandica*: assessing sub-seasonal environmental controls on a long-lived bivalve mollusk. *Palaios* 20, 78-92.
- Schulte P.L., Alegret I., Arenillas J.A. *et al.* (2010), The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Science* 327, 1214-1218.
- Schwartz J.H. (1999), *Sudden origins: fossils, genes, and the emergence of species*. New York: John Wiley & Sons.
- Schwartz G.T., Godfrey L.R., Mahoney P. (2007), Inferring primate growth, development, and life history from dental microstructure: the case of the extinct giant Malagasy lemur, *Megaladapis*. In: Bailey S.E., Hublin J.-J. (a cura di) *Dental perspectives on human evolution: state of the art research in dental anthropology*. New York: Springer.
- Schweitzer M.H., Elsey R.M., Dacke C.G., Horner J.R., Lamm E.T. (2007), Do egg-laying crocodylian (*Alligator mississippiensis*) archosaurs form medullary bone? *Bone* 40, 1152-1158.
- Sears K.E., Behringer R.R., Rasweiler J.J., Niswander L.A. (2006), Development of bat flight: morphologic and molecular evolution of bat wing digits. *P Natl Acad Sci USA* 103, 6581-6586.
- Sewertzoff A.N. (1927), Über die Beziehung zwischen der Ontogenese und der Phylogenese der Tiere. *Jena Zeitschr Naturwiss* 63, 51-180.
- Sharman G.B. (1970), Reproductive physiology of marsupials. *Science* 167, 1221-1228.
- Sholtis S., Weiss K. (2005), Phenogenetics: genotype-phenotype interactions and variation. In: Hallgrímsson B., Hall B.K. (a cura di) *Variation*. New York: Academic Press.
- Shubin N. (2008), *Your inner fish: a journey into the 3.5-billion-year history of the human body*. New York: Pantheon Books.
- Shubin N., Tabin C., Carroll S. (2009), Deep homology and the origins of evolutionary novelty. *Nature* 457, 818-823.
- Sigurdson T., Green D.M. (2011), The origin of modern amphibians: a re-evaluation. *Zool J Linn Soc-Lond* 162, 457-469.
- Simpson G.G. (1945), The principles of classification and a classification of mammals. *B Am Mus Nat Hist* 85, 1-350.
- (1953), *Major features of evolution*. New York: Columbia University Press.
- (1970), The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bull Mus Comp Zool* 139, 1-86.
- Sire J., Donoghue P.C.J., Vickaryous M.K. (2009), Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates. *J Anat* 214, 409-440.

- Smith A.B. (1998), What does palaeontology contribute to systematic in a molecular world? *Mol Phylogenet Evolu* 9, 437-447.
- Smith B.H. (1992), Life history and evolution of human maturation. *Evol Anthropol* 1, 134-142.
- Smith T. (2006), *The real Rudolph: a natural history of reindeer*. Phoenix Mill, UK: Sutton.
- Smith T.M., Tafforeau P., Reid D.J., Grün R., Eggin S., Boutakiout M., Hublin J.J. (2007), Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *P Natl Acad Sci USA* 104, 6128-6133.
- Sober E. (2008), *Evidence and evolution: the logic behind the science*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sollas W.J., Sollas I.B.J. (1903), An account of the Devonian fish *Palaeospondylus gunni* Traquair. *Philos T Roy Soc B* 196, 267-294.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Endress P.K., Chase M.W. (2005), *Phylogeny and evolution of angiosperms*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Stein K., Csiki Z., Curry Rogers K., Weishampel D.B., Redelstorff R., Carballido J.L., Sander P.M. (2010), Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *P Natl Acad Sci USA* 107, 9258-9263.
- Stern D.L., Orgogozo V. (2009), Is genetic evolution predictable? *Science* 323, 746-751.
- Steyer J.S., Damiani R. (2005), A giant brachyopoid temnospondyl from the Upper Triassic or Lower Jurassic of Lesotho. *B Soc Geol Fr* 176, 243-248.
- Stolarski J., Meibom A., Przeniosto R., Mazur M. (2007), A Cretaceous scleractinian coral with a calcitic skeleton. *Science* 318, 92-94.
- Surget-Groba Y., Heulin B., Guillaume C.-P., Puky M., Smajda B., Semenov D., Orlova V., Kupriyanova L., Ghira I. (2006), Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity. *Biol J Linn Soc* 87, 1-11.
- Suzuki H.K. (1963), Studies on the osseous system of the slider turtle. *Ann NY Acad Sci* 109, 351-410.
- Taquet P. (2006), *Georges Cuvier: naissance d'un génie*. Paris: Odile Jacob.
- Taylor T.N., Kerp H., Hass H. (2005), Life history biology of early land plants: deciphering the gametophyte phase. *PNAS* 102, 5892-5897.
- Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M. (2008), *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. II ed. New York: Academic Press.
- Thewissen J.G., Cohn M.J., Stevens L.S., Bajpai S., Heyning J., Horton W.E. Jr. (2006), Developmental basis for hind limb loss in dolphins

- and origin of the cetacean body plan. *P Natl Acad Sci USA* 103, 8414-8118.
- Thewissen J.G.M., Cooper L.N., George J.C., Bajpai S. (2009), From land to water: the origin of whales, dolphins, and porpoises. *Evo-Devo Outreach* 2, 272-288.
- Thewissen J.G.M., McLellan W.A. (2009), *Maiacetus*: displaced fetus or last meal? *PloS ONE* 4: e4366.
- Tischlinger H., Wild R. (2009), Den Schwanz verloren-das Leben gerettet! *Fossilien* 4, 203-209.
- Tschanz K. (1988), Allometry and heterochrony in the growth of the neck of Triassic prolacertiform reptiles. *Palaeontology* 31, 997-1011.
- Turner S., Burrow C.J., Schultze H.-P., Blicek A., Reif W.-E., Rexroad C.B., Bultynck P., Nowlan G.S. (2010), False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited. *Geodiversitas* 32, 545-594.
- Turvey S.T., Green O.R., Holdaway R.N. (2005), Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa. *Nature* 435, 940-943.
- Uhen M.D. (2000), Replacement of deciduous first premolars and dental eruption in archaeocete whales. *J Mammal* 81, 123-133.
- Ungar P.S. (2010), *Mammal teeth: origin, evolution and diversity*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Urduy S., Goudemand N., Bucher H., Chirat R. (2010), Allometries and the morphogenesis of the molluscan shell: a quantitative and theoretical model. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 314, 208-302.
- Van der Geer A., Lyras G., Vos J. de, Dermitzakis M. (2010), *Evolution of island mammals: adaptation and extinction of placental mammals on islands*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Van Nievelt A.F.H., Smith K.K. (2005), To replace or not to replace: the significance of reduced tooth replacement in marsupial and placental mammals. *Paleobiology* 31, 324-346.
- Van Valen L.M. (1973), An evolutionary law. *Evol Theor* 1, 1-30.
- Vinogradov A.E., Anatskaya O.V. (2006), Genome size and metabolic intensity in tetrapods. *P Roy Soc Lond B Bio* 273, 27-32.
- Vrba E.S. (1996), Climate, heterochrony, and human evolution. *J Anthrop Res* 52, 1-28.
- (2004), Ecology, evolution, and development: perspectives from the fossil record. In: Hall B.K., Pearson R.D., Müller G.B. (a cura di) *Environment, development, and evolution: towards a synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press.
- (2005), Mass turnover and heterochrony events in response to physical change. *Paleobiology* 31, 157-174.

- Wägele J.-W. (2005), *Foundations of phylogenetic systematics*. Munich: Pfeil Verlag.
- Wagner A. (2011), *The origins of evolutionary innovations*. Oxford: Oxford University Press.
- Wagner G.P., Booth G., Bagheri H. (1997), A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51, 329-347.
- Wang S.C., Dodson P. (2006), Estimating the diversity of dinosaurs. *P Natl Acad Sci USA* 103, 13601-13605.
- Weiss K.M., Buchanan A.V. (2009), *The Mermaid's Tale: four billion years of cooperation in the making of living things*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Wellman C.H. (2010), The invasion of the land by plants: when and where? *New Phytol* 188, 306-309.
- Werneburg I. (2009), A standard system to study vertebrate embryos. *PLoS ONE* 4: e5887.
- Werneburg I., Sánchez-Villagra M.R. (2009), Time of organogenesis supports basal sauropsid position of turtles in the amniote tree of life. *BMC Evol Biol* 9, 82.
- Werneburg R. (2009), The Permotriassic branchiosaurid *Tungussogyrius* Efremov, 1939 (Temnospondyli, Dissorophoidea), from Siberia restudied. *Fossil Record* 12, 105-120.
- Werneburg R., Ronchi A., Schneider J.V. (2007), **The Early Permian Branchiosaurids (Amphibia) of Sardinia (Italy): systematic palaeontology, palaeoecology, biostratigraphy and palaeobiogeographic problems.** *Paleogeogr Paleoclimatol Paleoecol* 252, 383-404.
- Westheide W., Rieger R. (a cura di) (2009), *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbeltiere*. II ed. Heidelberg: Spektrum.
- Weston E.M., Lister A.M. (2009), Insular dwarfism in hippos and a model for brain size reduction in *Homo floresiensis*. *Nature* 459, 86-88.
- Wilcken P. (2010), *Claude Lévi-Strauss: the poet in the laboratory*. London: Bloomsbury.
- Wild R. (1974), E. Kuhn-Schnyder und B. Peyer: Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). *Schweiz Pal Abh* 95, 1-162.
- Wild R. (1979), Die Flugsaurier (Reptilia, Pterosauria) aus der Oberen Trias von Cene bei Bergamo, Italien. *Boll Soc Pal Ital* 17(2), 176-256.
- Wilson L.A.B., Sánchez-Villagra M. R. (2010), Diversity trends and their ontogenetic basis: an exploration of allometric disparity in rodents. *P Roy Soc Lond B Bio* 277, 1227-1234.
- Wissler L., Funk H., Weissert H. (2003), Response of early Cretaceous carbonate platforms to changes in atmospheric carbon dioxide levels. *Paleogeogr Palaeocl* 200, 187-205.



- Witmer L.M. (1995), The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. In: Thomason J.J. (a cura di) *Functional morphology in paleontology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Witten P.E., Huyseune A. (2009), A comparative view on mechanisms and functions of skeletal remodelling in teleost fish, with special emphasis on osteoclasts and their function. *Biol Rev* 84, 315-346.
- Witzmann F. (2009), Cannibalism in a small growth stage of the early Permian branchiosaurid *Apateton gracilis* (Credner, 1881) from Saxony. *Fossil Record* 12, 7-11.
- Woltereck R. (1909), Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderungen, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh Dtsch Zool Ges* 19, 110-172.
- Xiao-Chun W., Zhan L., Bao-Chun Z., Zhi-Ming D. (2003), A polydactylous amniote from the Triassic period. *Nature* 426, 516.
- Zeller U. (1999), Marsupial reproduction: origin and evolutionary transformations. *Zool Anz* 238, 117-130.
- Zhang F., Kearns S.L., Orr P.J., Benton M.J., Zhou Z., Johnson D., Xu X., Wang X. (2010), Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* 463, 1075-1078.
- Zimmerman W. (1968), *Evolution und Naturphilosophie*. Berlin: Duncker & Humblot.
- Zollikofer C.P.E., Ponce de León M.S. (2010), The evolution of hominid ontogenies. *Semin Cell Dev Biol* 21, 432-440.
- Zug G.R., Vitt L.J., Caldwell J.P. (2001), *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. II ed. New York: Academic Press.
- Zylberberg L., Meunier F.J., Laurin M. (2010), A microanatomical and histological study of the postcranial dermal skeleton in the Devonian sarcopterygian *Eusthenopteron foordi*. *Acta Paleontol Pol* 55, 459-470.



STUDI E SAGGI  
Titoli Pubblicati

ARCHITETTURA, STORIA DELL'ARTE E ARCHEOLOGIA

- Benelli E., *Archetipi e citazioni nel fashion design*  
Benzi S., Bertuzzi L., *Il Palagio di Parte Guelfa a Firenze. Documenti, immagini e percorsi multimediali*  
Biagini C. (a cura di), *L'Ospedale degli Infermi di Faenza. Studi per una lettura tipomorfologica dell'edilizia ospedaliera storica*  
Bologna A., *Pier Luigi Nervi negli Stati Uniti 1952-1979. Master Builder of the Modern Age*  
Fрати M., *"De bonis lapidibus concis": la costruzione di Firenze ai tempi di Arnolfo di Cambio. Strumenti, tecniche e maestranze nei cantieri fra XIII e XIV secolo*  
Gregotti V., *Una lezione di architettura. Rappresentazione, globalizzazione, interdisciplinarietà*  
Maggiora G., *Sulla retorica dell'architettura*  
Mantese E. (a cura di), *House and Site. Rudofsky, Lewerentz, Zanuso, Sert, Rainer*  
Mazza B., *Le Corbusier e la fotografia. La vérité blanche*  
Mazzoni S. (a cura di), *Studi di Archeologia del Vicino Oriente. Scritti degli allievi fiorentini per Paolo Emilio Pecorella*  
Messina M.G., *Paul Gauguin. Un esotismo controverso*  
Pireddu A., *In abstracto. Sull'architettura di Giuseppe Terragni*  
Tonelli M.C., *Industrial design: latitudine e longitudine*

CULTURAL STUDIES

- Candotti M.P., *Interprétations du discours métalinguistique. La fortune du sūtra A 1.1.68 chez Patañjali et Bhartṛhari*  
Nesti A., *Per una mappa delle religioni mondiali*  
Nesti A., *Qual è la religione degli italiani? Religioni civili, mondo cattolico, ateismo devoto, fede, laicità*  
Pedone V., *A Journey to the West. Observations on the Chinese Migration to Italy*  
Pedone V., *Perspectives on East Asia*  
Rigopoulos A., *The Mahānubhāva*  
Squarcini F. (a cura di), *Boundaries, Dynamics and Construction of Traditions in South Asia*  
Vanoli A., *Il mondo musulmano e i volti della guerra. Conflitti, politica e comunicazione nella storia dell'islam*

DIRITTO

- Allegretti U., *Democrazia partecipativa. Esperienze e prospettive in Italia e in Europa*  
Cingari F. (a cura di), *Corruzione: strategie di contrasto (legge 190/2012)*  
Curreri S., *Democrazia e rappresentanza politica. Dal divieto di mandato al mandato di partito*  
Curreri S., *Partiti e gruppi parlamentari nell'ordinamento spagnolo*  
Federico V., Fusaro C. (a cura di), *Constitutionalism and Democratic Transitions. Lessons from South Africa*  
Fiorita N., *L'Islam spiegato ai miei studenti. Otto lezioni su Islam e diritto*  
Fiorita N., *L'Islam spiegato ai miei studenti. Undici lezioni sul diritto islamico*  
Fossum J.E., Menéndez A.J., *La peculiare costituzione dell'Unione Europea*  
Gregorio M., *Le dottrine costituzionali del partito politico. L'Italia liberale*  
Palazzo F., Bartoli R. (a cura di), *La mediazione penale nel diritto italiano e internazionale*  
Ragno F., *Il rispetto del principio di pari opportunità. L'annullamento della composizione delle giunte regionali e degli enti locali*

- Sorace D. (a cura di), *Discipline processuali differenziate nei diritti amministrativi europei*  
 Trocker N., De Luca A. (a cura di), *La mediazione civile alla luce della direttiva 2008/52/CE*  
 Urso E., *La mediazione familiare. Modelli, principi, obiettivi*  
 Urso E., *Le ragioni degli altri. Mediazione e famiglia tra conflitto e dialogo. Una prospettiva comparatistica e interdisciplinare*

## ECONOMIA

- Bardazzi R. (edited by), *Economic multisectoral modelling between past and future. A tribute to Maurizio Grassini and a selection of his writings*  
 Bardazzi R., Ghezzi L. (edited by), *Macroeconomic modelling for policy analysis*  
 Ciappei C. (a cura di), *La valorizzazione economica delle tipicità rurali tra localismo e globalizzazione*  
 Ciappei C., Citti P., Bacci N., Campatelli G., *La metodologia Sei Sigma nei servizi. Un'applicazione ai modelli di gestione finanziaria*  
 Ciappei C., Sani A., *Strategie di internazionalizzazione e grande distribuzione nel settore dell'abbigliamento. Focus sulla realtà fiorentina*  
 Garofalo G. (a cura di), *Capitalismo distrettuale, localismi d'impresa, globalizzazione*  
 Laureti T., *L'efficienza rispetto alla frontiera delle possibilità produttive. Modelli teorici ed analisi empiriche*  
 Lazzeretti L. (a cura di), *Art Cities, Cultural Districts and Museums. An Economic and Managerial Study of the Culture Sector in Florence*  
 Lazzeretti L. (a cura di), *I sistemi museali in Toscana. Primi risultati di una ricerca sul campo*  
 Lazzeretti L., Cinti T., *La valorizzazione economica del patrimonio artistico delle città d'arte. Il restauro artistico a Firenze*  
 Lazzeretti L., *Nascita ed evoluzione del distretto orafa di Arezzo, 1947-2001. Primo studio in una prospettiva ecology based*  
 Simoni C., *Approccio strategico alla produzione. Oltre la produzione snella*  
 Simoni C., *Mastering the Dynamics of Apparel Innovation*

## FILOSOFIA

- Baldi M., Desideri F. (a cura di), *Paul Celan. La poesia come frontiera filosofica*  
 Barale A., *La malinconia dell'immagine. Rappresentazione e significato in Walter Benjamin e Aby Warburg*  
 Berni S., Fadini U., *Linee di fuga. Nietzsche, Foucault, Deleuze*  
 Borsari A., *Schopenhauer educatore? Storia e crisi di un'idea tra filosofia morale, estetica e antropologia*  
 Brunkhorst H., *Habermas*  
 Cambi F., *Pensiero e tempo. Ricerche sullo storicismo critico: figure, modelli, attualità*  
 Cambi F., Mari G. (a cura di), *Giulio Preti: intellettuale critico e filosofo attuale*  
 Casalini B., Cini L., *Giustizia, uguaglianza e differenza. Una guida alla lettura della filosofia politica contemporanea*  
 Desideri F., Matteucci G. (a cura di), *Dall'oggetto estetico all'oggetto artistico*  
 Desideri F., Matteucci G. (a cura di), *Estetiche della percezione*  
 Di Stasio M., *Alvin Plantinga: conoscenza religiosa e naturalizzazione epistemologica*  
 Giovagnoli R., *Autonomy: a Matter of Content*  
 Honneth A., *Capitalismo e riconoscimento*  
 Mindus P., *Cittadini e no: Forme e funzioni dell'inclusione e dell'esclusione*  
 Sandrini M.G., *La filosofia di R. Carnap tra empirismo e trascendentalismo. (In appendice: R. Carnap Sugli enunciati protocollari, Traduzione e commento di E. Palombi)*  
 Solinas M., *Psiche: Platone e Freud. Desiderio, sogno, mania, eros*  
 Trentin B., *La Città del lavoro. Sinistra e crisi del fordismo*, a cura di Iginio Ariemma  
 Valle G., *La vita individuale. L'estetica sociologica di Georg Simmel*

## LETTERATURA, FILOLOGIA E LINGUISTICA

- Bastianini G., Lapini W., Tulli M., *Harmonia. Scritti di filologia classica in onore di Angelo Casanova*
- Bresciani Califano M., *Piccole zone di simmetria. Scrittori del Novecento*
- Dei L. (a cura di), *Voci dal mondo per Primo Levi. In memoria, per la memoria*
- Ferrara M.E., *Il realismo teatrale nella narrativa del Novecento: Vittorini, Pasolini, Calvino*
- Filipa L.V., *Altri orientalisti. L'India a Firenze 1860-1900*
- Francese J., *Leonardo Sciascia e la funzione sociale degli intellettuali*
- Franchini S., *Diventare grandi con il «Pioniere» (1950-1962). Politica, progetti di vita e identità di genere nella piccola posta di un giornalino di sinistra*
- Francovich Onesti N., *I nomi degli Ostrogoti*
- Frau O., Gragnani C., *Sottoboschi letterari. Sei case studies fra Otto e Novecento. Mara Antelling, Emma Boghen Conigliani, Evelyn, Anna Franchi, Jolanda, Flavia Steno*
- Galigani G., *Salomé, mostruosa fanciulla*
- Gori B., *La grammatica dei clitics portoghesi. Aspetti sincronici e diacronici*
- Keidan A., Alfieri L. (a cura di), *Deissi, riferimento, metafora*
- Lopez Cruz H., *America Latina aportes lexicos al italiano contemporaneo*
- Masciandaro F., *The Stranger as Friend: The Poetics of Friendship in Homer, Dante, and Boccaccio*
- Pestelli C., *Carlo Antici e l'ideologia della Restaurazione in Italia*
- Rosengarten F., *Through Partisan Eyes.. My Friendships, Literary Education, and Political Encounters in Italy (1956-2013). With Sidelights on My Experiences in the United States, France, and the Soviet Union*
- Totaro L., *Ragioni d'amore. Le donne nel Decameron*

## PEDAGOGIA

- Mariani A. (a cura di), *L'orientamento e la formazione degli insegnanti del futuro*

## POLITICA

- Caruso S., *Homo oeconomicus. Paradigma, critiche, revisioni*
- De Boni C., *Descrivere il futuro. Scienza e utopia in Francia nell'età del positivismo*
- De Boni C. (a cura di), *Lo stato sociale nel pensiero politico contemporaneo. 1. L'Ottocento*
- De Boni C., *Lo stato sociale nel pensiero politico contemporaneo. Il Novecento. Parte prima: da inizio secolo alla seconda guerra mondiale*
- De Boni C. (a cura di), *Lo stato sociale nel pensiero politico contemporaneo. Il Novecento. Parte seconda: dal dopoguerra a oggi*
- Gramolati A., Mari G. (a cura di), *Bruno Trentin. Lavoro, libertà, conoscenza*
- Ricciuti R., Renda F., *Tra economia e politica: l'internazionalizzazione di Finmeccanica, Eni ed Enel*
- Spini D., Fontanella M. (a cura di), *Sognare la politica da Roosevelt a Obama. Il futuro dell'America nella comunicazione politica dei democrats*
- Tonini A., Simoni M. (a cura di), *Realtà e memoria di una disfatta. Il Medio Oriente dopo la guerra dei Sei Giorni*
- Zolo D., *Tramonto globale. La fame, il patibolo, la guerra*

## PSICOLOGIA

- Aprile L. (a cura di), *Psicologia dello sviluppo cognitivo-linguistico: tra teoria e intervento*
- Barni C., Galli G., *La verifica di una psicoterapia cognitivo-costruttivista sui generis*
- Luccio R., Salvadori E., Bachmann C., *La verifica della significatività dell'ipotesi nulla in psicologia*

## SOCIOLOGIA

- Alacevich F., *Promuovere il dialogo sociale. Le conseguenze dell'Europa sulla regolazione del lavoro*
- Battiston S., Mascitelli B., *Il voto italiano all'estero. Riflessioni, esperienze e risultati di un'indagine in Australia*
- Becucci S., Garosi E., *Corpi globali. La prostituzione in Italia*
- Bettin Lattes G., *Giovani Jeunes Jovenes. Rapporto di ricerca sulle nuove generazioni e la politica nell'Europa del sud*
- Bettin Lattes G. (a cura di), *Per leggere la società*
- Bettin Lattes G., Turi P. (a cura di), *La sociologia di Luciano Cavalli*
- Burroni L., Piselli F., Ramella F., Trigilia C., *Città metropolitane e politiche urbane*
- Catarsi E. (a cura di), *Autobiografie scolastiche e scelta universitaria*
- Leonardi L. (a cura di), *Opening the European Box. Towards a New Sociology of Europe*
- Nuvolati G., *Mobilità quotidiana e complessità urbana*
- Nuvolati G., *L'interpretazione dei luoghi. Flânerie come esperienza di vita*
- Ramella F., Trigilia C. (a cura di), *Reti sociali e innovazione. I sistemi locali dell'informatica*
- Rondinone A., *Donne mancanti. Un'analisi geografica del disequilibrio di genere in India*

## STORIA E SOCIOLOGIA DELLA SCIENZA

- Angotti F., Pelosi G., Soldani S. (a cura di), *Alle radici della moderna ingegneria. Competenze e opportunità nella Firenze dell'Ottocento*
- Cabras P.L., Chiti S., Lippi D. (a cura di), *Joseph Guillaume Desmays Dupallans. La Francia alla ricerca del modello e l'Italia dei manicomi nel 1840*
- Cartocci A., *La matematica degli Egizi. I papiri matematici del Medio Regno*
- Guatelli F. (a cura di), *Scienza e opinione pubblica. Una relazione da ridefinire*
- Massai V., *Angelo Gatti (1724-1798)*
- Meurig T.J., *Michael Faraday. La storia romantica di un genio*
- Schettino V., *Scienza e arte. Chimica, arti figurative e letteratura*

## STUDI DI BIOETICA

- Baldini G., Soldano M. (a cura di), *Nascere e morire: quando decido io? Italia ed Europa a confronto*
- Baldini G., Soldano M. (a cura di), *Tecnologie riproduttive e tutela della persona. Verso un comune diritto europeo per la bioetica*
- Bucelli A. (a cura di), *Produrre uomini. Procreazione assistita: un'indagine multidisciplinare*
- Costa G., *Scelte procreative e responsabilità. Genetica, giustizia, obblighi verso le generazioni future*
- Galletti M., Zullo S. (a cura di), *La vita prima della fine. Lo stato vegetativo tra etica, religione e diritto*
- Mannaioni P.F., Mannaioni G., Masini E. (a cura di), *Club drugs. Cosa sono e cosa fanno*

## PALEONTOLOGIA, SCIENZE NATURALI

- Sánchez-Villagra M. R., *Embrioni nel tempo profondo. Il registro paleontologico dell'evoluzione biologica*



