

Alma Mater Studiorum – Università di Bologna

**DOTTORATO DI RICERCA IN
SCIENZE DELLA TERRA**

Ciclo XXVII

Settore Concorsuale di afferenza: 04/A2

Settore Scientifico disciplinare: GEO/01

**Anatomia, paleobiologia e filogenesi di *Macrocnemus
bassanii* Nopcsa 1930 (Reptilia, Protorosauria)**

Presentata da: Franco Saller

Coordinatore Dottorato

Prof. Jo De Waele

Relatore

Prof. Silvio Renesto

Esame finale anno 2016

INDICE

Parte I - Introduzione	pag.3
SCOPO DELLA TESI	pag.4
IL COMPENSORIO PALEONTOLOGICO DEL MONTE SAN GIORGIO	pag.10
MATERIALI	pag.19
DISTRIBUZIONE STRATIGRAFICA DEGLI ESEMPLARI	pag.23
Parte II - Anatomia	pag.25
OSTEOLOGIA	pag.27
RILEVAZIONE DELLE PROPORZIONI DEGLI ARTI	pag.42
ONTOGENESI	pag.54
INDIVIDUAZIONE DEI POSSIBILI MORFOTIPI	pag.71
STRUTTURA DELLA CODA	pag.74
REGIONE CERVICALE	pag.77
QUADRATO	pag.81
EPIFISI	pag.85
STERNO	pag.87
NARICE E REGIONE NASALE	pag.91
Parte III - Morfologia funzionale e paleoecologia	pag.94
RICOSTRUZIONE DELLA MUSCOLATURA E DELLA FUNZIONALITA' DEL COLLO E DEL TRONCO DI <i>Macrocnemus bassanii</i>	pag.96
RICOSTRUZIONE DELLA MUSCOLATURA E DELLA FUNZIONALITA' DELLA CODA DI <i>Macrocnemus bassanii</i>	pag.112
LA LOCOMOZIONE DI <i>Macrocnemus bassanii</i>	pag.117
RICOSTRUZIONE DELLA MUSCOLATURA DELLA MASTICAZIONE E DELL'ALIMENTAZIONE DI <i>Macrocnemus bassanii</i> , <i>Tanystropheus meridensis</i> e <i>Langobardisaurus pandolfii</i>	pag.128
Parte IV - Sistematica filogenetica	pag.141
INTRODUZIONE STORICA	pag.142
<i>Macrocnemus bassanii</i> e <i>Cosesaurus aviceps</i>	pag.147
RELAZIONI FILOGENETICHE DEI PROTOROSAURIA	pag.154
CONCLUSIONE	pag.161
TAVOLE	pag.162
APPENDICE 1	pag.172
APPENDICE 2	pag.181
APPENDICE 3	pag.184
BIBLIOGRAFIA	pag.197

Parte I

Introduzione

SCOPO DELLA TESI

Macrocnemus bassanii Nopcsa 1930 è un rettile protorosauro di medie dimensioni (circa 1 metro di lunghezza) proveniente dai giacimenti del Monte San Giorgio, databili al Triassico medio (Anisico-Ladinico). È un animale caratterizzato da corporatura leggera, arti posteriori notevolmente più lunghi di quelli anteriori, coda lunga e collo allungato. Il giacimento del Monte San Giorgio è una località fossilifera inserita nella World Heritage List dell'UNESCO in cui affiora una successione geologica che copre gran parte del Triassico medio.

Sono stati rinvenuti esemplari di questo rettile, alcuni dei quali anche relativamente completi, ma la conoscenza di questo taxon non è ancora sufficientemente progredita perché gli studi approfonditi effettuati su di esso sono datati o comunque limitati, riguardando solo alcuni aspetti parziali della sua anatomia, morfologia funzionale o tafonomia. Ad un'iniziale descrizione ad opera di Nopcsa (1930) ha fatto seguito un'ampia monografia che descriveva in dettaglio gli esemplari ritrovati fino ad allora in Italia e in Svizzera (Peyer, 1937). Dopo la pubblicazione del lavoro di Peyer, nel 1938 venne ritrovato un esemplare quasi completo, attualmente custodito nel Museo di Paleontologia dell'Università di Zurigo. Il cranio di questo esemplare è stato oggetto, molti anni dopo, di una descrizione molto dettagliata (Kuhn-Schnyder, 1962) anche se veniva tralasciata la descrizione dello scheletro postcraniale, che pure è in condizioni di conservazione eccellenti.

In seguito è apparsa una pubblicazione in cui è stata svolta una rapida revisione del materiale già descritto e anche di quello ancora non descritto, ritrovato successivamente al lavoro di Peyer o da quest'ultimo non studiato, e nella quale l'autore ha analizzato in maggior dettaglio la struttura e la funzionalità dell'arto posteriore (Rieppel, 1989). Infine è stato pubblicato un articolo che si è occupato di un aspetto particolare di alcuni esemplari di *Macrocnemus bassanii* e cioè dei resti di pelle e tessuto molle (Renesto & Avanzini, 2002).

In anni recenti sono state scoperte due nuove specie appartenenti al genere *Macrocnemus*. Si tratta della specie *Macrocnemus obristi* Fraser & Furrer 2013 che è stata descritta in un articolo del Swiss Journal of Geoscience (Fraser & Furrer 2013) e della specie *Macrocnemus fuyuanensis* Li, Zhao & Wang 2007 che è stata oggetto di due pubblicazioni (Li, Zhao & Wang, 2007; Jiang, Rieppel, Fraser, Motani, Hao, Tintori, Sun & Sun, 2011).

Nonostante persistano alcune lacune nella conoscenza del taxon esso è stato inserito in numerose matrici cladistiche intese a indagare la filogenesi dei Protorosauria o, più in generale, degli Arcosauromorpha, solitamente basandosi su lavori precedenti e quindi senza riesaminare il materiale disponibile. Attualmente permangono ancora varie incertezze nei rapporti filogenetici tra i vari taxa facenti parte dei Protorosauria, dovute soprattutto al tentativo di includervi alcuni generi nella documentazione dei quali, sebbene sia abbastanza sicura l'appartenenza al gruppo in questione, sono presenti delle lacune che non consentono di stabilire con sufficiente precisione alcuni caratteri. Tra questi generi di posizione sistematica incerta compare anche *Macrocnemus* per cui si comprende come una sua più approfondita conoscenza sia essenziale per chiarire la sua posizione all'interno del clade dei Protorosauria ed anche le relazioni filogenetiche con e tra gli altri generi di questo gruppo. La recente scoperta di due ulteriori specie dello stesso taxon, rispettivamente in Cina e in Svizzera, ma in un comprensorio diverso dal Monte San Giorgio,

conferisce ulteriore importanza allo studio di *Macrocnemus bassanii* poiché ha interessanti implicazioni per lo studio della paleobiogeografia dei rettili del Triassico medio.

Oltre a questo aspetto una revisione completa del materiale già descritto e uno studio dettagliato di quello ancora non studiato approfonditamente si rendono necessari per cercare di risolvere alcuni punti controversi dell'anatomia e della morfologia funzionale di *Macrocnemus bassanii*, in particolare per il cranio. Si ritiene inoltre di fondamentale importanza verificare, data la grande variabilità degli esemplari attualmente conosciuti, se essi sono variazioni ontogenetiche o geografiche del medesimo taxon o se si è in presenza di specie diverse, come è stato proposto per altri membri dei Protorosauria.

I PROTOROSAURIA

I Protorosauria sono un gruppo di rettili diapsidi vissuti dal Permiano medio fino alla fine del Triassico (250 - 210 milioni di anni fa). Il più antico rappresentante conosciuto di questi rettili è *Protorosaurus* del Permiano medio della Germania. Le relazioni all'interno del gruppo non sono sempre del tutto risolte, a causa dell'elevato numero di dati mancanti in alcuni taxa, particolarmente *Kadimarkara*, *Malerisaurus langstoni* e *Trachelosaurus*. Vi sono anche generi di posizione sistematica incerta, come *Boreoprincea*, solitamente incluso nel gruppo dei Protorosauria, ma che sembra essere un arcosauroomorfo basale (Benton & Allen, 1997). Anche *Prolacerta* non è più incluso in questo raggruppamento ma, in base a recenti analisi filogenetiche, è ritenuto il sister taxon degli Archosauriformes (Dilkes, 1998; Modesto & Sues, 2004). *Macrocnemus*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus* e *Tanytrachelos* costituiscono invece un clade ben supportato dai dati, nel quale potrebbe essere eventualmente incluso anche l'enigmatico genere *Cosesaurus*. Già le forme più primitive, come *Protorosaurus*, erano contraddistinte da un allungamento, per quanto moderato, delle vertebre cervicali, che erano in media circa due volte più lunghe di quelle dorsali. Questo carattere si sviluppò notevolmente nei Protorosauria Triassici, in cui il collo raggiunse una lunghezza pari o spesso superiore a quella del tronco. Nel genere *Tanystropheus*, del medio e tardo Triassico dell'Europa, la lunghezza di una vertebra cervicale supera di tre o quattro volte quella di una vertebra dorsale e il collo complessivamente aveva una lunghezza più che doppia di quella del tronco. I caratteri che definiscono il gruppo dei Protorosauria sono la barra temporale inferiore incompleta, 7 - 12 vertebre cervicali allungate (da due a sei volte più lunghe delle dorsali), spine neurali cervicali basse e allungate, ischio breve che non si estende oltre il limite posteriore della lama iliaca (Benton, 1985).

I Protorosauria sono classificati, insieme ad Arcosauriformi, Rincosauri e Trilofosauridi, all'interno degli Arcosauroomorfi, uno dei due grandi gruppi in cui è suddivisa la sottoclasse dei Diapsidi. I Protorosauria sembrano essere il sister group degli Arcosauriformi, con cui condividono alcuni caratteri derivati come muso lungo e stretto, lungo almeno la metà della lunghezza del cranio, nasali più lunghi dei frontali, coste cervicali parallele all'asse longitudinale del collo, munite di un processo anteriore e che si assottigliano all'estremità distale, denti ricurvi posteriormente e compressi in direzione labiolinguale, denti posteriori situati sul dentale posti anteriormente rispetto ai denti mascellari posteriori (Evans, 1987).

In base alla classificazione più recente i Protorosauria comprendono i seguenti taxa (secondo Sennikov 2011):

Protorosauria Lydekker, 1888 [Prolacertiformes Camp, 1945]

Protorosauridae Lydekker, 1888

Eorasaurus olsoni (Sennikov, 1997)

Protorosaurus speneri (von Meyer, 1830)

Prolacertidae Parrington, 1935

Prolacerta broomi (Gow, 1975)

Boreopricea funerea (Tatarinov, 1978)

Macrocnemus bassanii (Peyer, 1937)

Microcnemus efremovi (Huene, 1940)

Rhombopholis scutulata (Benton & Walker, 1996)

Vritramimosaurus dzerzhinskii (Sennikov, 2005)

Malutinisuchus gratus (Ochev, 1986)

Pamelaria dolichotrachela (Sen, 2003)

Malerisaurus robinsonae (Chatterjee, 1980)

Malerisaurus langstoni (Chatterjee, 1986)

Tanystropheidae Gervais, 1858

Langobardisaurus pandolfii (Renesto, 1994)

Amotosaurus rotfeldensis (Fraser & Rieppel, 2006)

Augustaburiania vatagini (Sennikov, 2011)

Protanystropheus antiquus (Sennikov, 2011)

Tanystropheus longobardicus (Peyer, 1931)

Tanystropheus conspicuus (Wild, 1973)

Tanystropheus meridensis (Wild, 1980)

Tanystrachelos ahynis (Olsen, 1979)

Dinocephalosaurus orientalis (Li, 2003)

Sono considerati Protorosauria *incertae sedis* i generi *Fuyuansaurus acutirostris* Fraser, Rieppel & Chun, 2013, *Prolacertoides jumusarensis* Yang, 1973, *Trachelosaurus fischeri* Broili, 1918. Molti autori includono nei Protorosauria i taxa *Jesairosaurus lehmani* Jalil, 1997, *Aenigmastropheus parringtoni* Ezcurra, Scheyer & Butler, 2014, *Kadimakara australiensis* Bartholomai, 1979 e *Cosesaurus aviceps* Ellenberger & Villalta, 1974. Come detto sopra, recentemente si è compreso che *Prolacerta broomi*, che ancora compare in questa classificazione, non è più incluso nei Protorosauria.

I Protorosauria presentano una notevole variabilità di dimensioni, dai 40 cm circa di lunghezza di *Langobardisaurus pandolfii*, agli oltre 5 m di *Tanystropheus longobardicus* ed anche la loro ecologia è varia. *Macrocnemus* e *Langobardisaurus* vengono infatti considerati terrestri, mentre *Tanystropheus* e *Tanytrachelos* acquatici o semiacquatici, rispettivamente di ambiente marino e fluviale. In figura 1.1 sono illustrate le relazioni filogenetiche tra gli arcosauromorfi primitivi, inclusi alcuni generi di protorosauri.

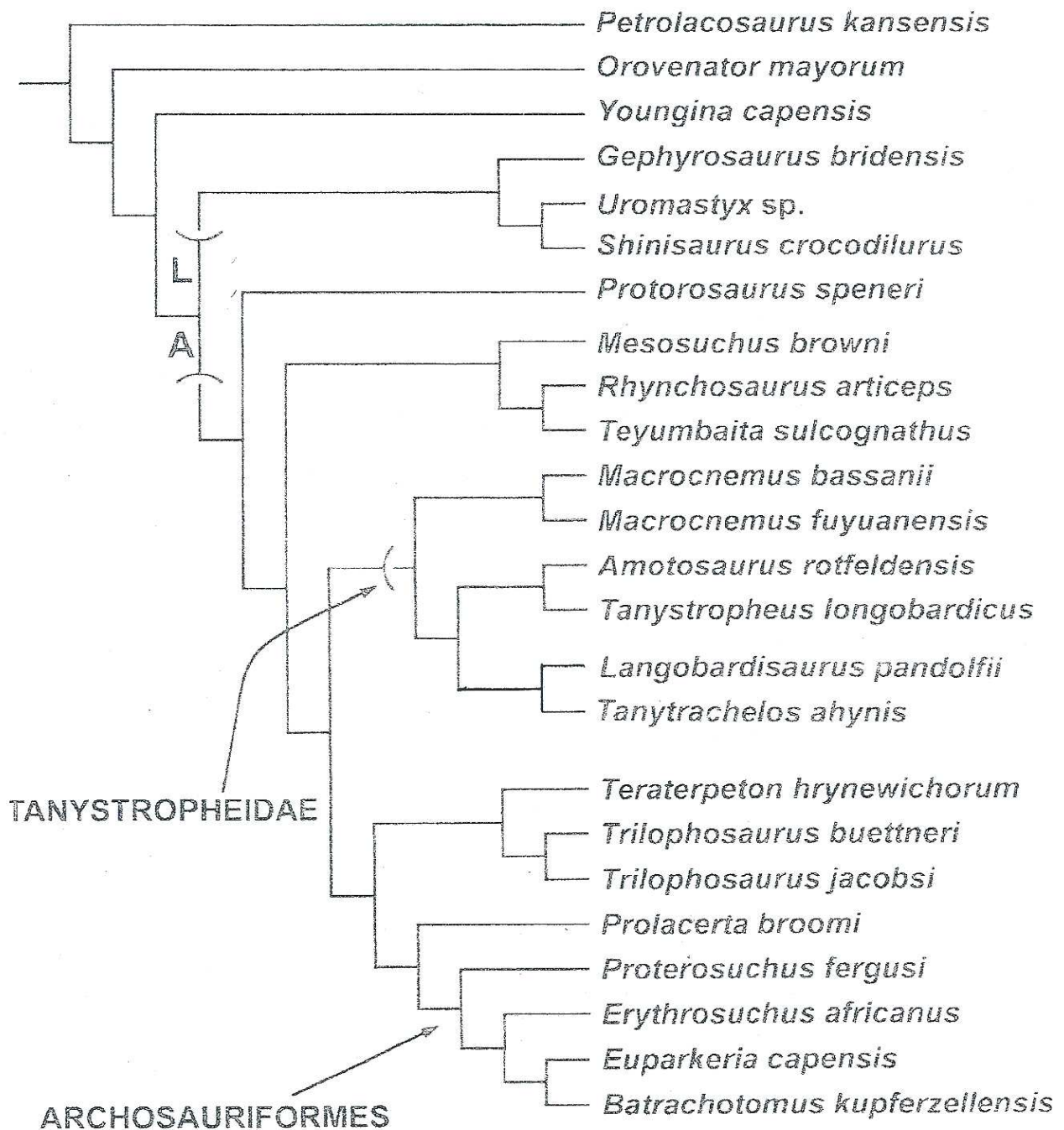


fig.1.1 Relazioni filogenetiche tra i primi arcosauromorfi. A, Archosauromorpha, L, Lepidosauromorpha; (modificata da Pritchard et. al., 2015)

FASI DELLA RICERCA

Questa ricerca si è articolata nelle seguenti fasi:

- Studio dell'osteologia di *Macrocnemus bassanii* tramite l'analisi di tutti gli esemplari esistenti, che sono conservati nel Museo di Storia Naturale di Milano e nel Museo Paleontologico dell'Università di Zurigo. In questo modo si è ottenuta una ricostruzione che ha permesso di

chiarire per quanto possibile alcuni aspetti ancora poco noti della sua anatomia, in particolare la struttura della regione nasale, le caratteristiche del quadrato e l'eventuale presenza di placche sternali. Lo studio ha richiesto l'esecuzione di fotografie degli esemplari, la rilevazione delle misure dei caratteri anatomici degli scheletri, la valutazione degli aspetti anatomici significativi dal punto di vista tassonomico e morfofunzionale, l'identificazione degli eventuali resti di parti molli (pelle). Per lo svolgimento di questo studio si è utilizzato calibro elettronico, righello, macchina fotografica e microscopio ottico stereoscopico, corredato di camera lucida quando necessario. Attualmente vengono spesso eseguite tomografie assiali computerizzate per studiare resti fossili conservati in lastre di roccia. Nel caso di *Macrocnemus bassanii* l'estrema compressione dei fossili avrebbe reso poco significativa la realizzazione di tomografie assiali computerizzate per cui, anche in considerazione del loro costo, si è preferito non eseguirle. Non è stato possibile eseguire l'osservazione particolareggiata dei denti e delle striature di masticazione eventualmente presenti su di essi con il microscopio elettronico. Questa operazione avrebbe richiesto di staccare i denti dalle mascelle, danneggiando così irrimediabilmente gli esemplari. Esistono solo pochi esemplari di *Macrocnemus bassanii* per cui un'operazione distruttiva come questa non può effettivamente essere eseguita. Per lo stesso motivo non si è potuto sezionare parti di alcune ossa lunghe, un intervento che avrebbe ugualmente arrecato dei danni agli esemplari.

- Ricostruzione, nei limiti della documentazione disponibile, della serie ontogenetica e identificazione della presenza di eventuali morfotipi nell'ambito della specie.
- Analisi completa dell'intero scheletro in modo da ricostruire nella maniera più attendibile il modo di vita dell'animale. Per quanto riguarda il cranio e la dentatura se ne è confrontata la struttura con quella dei Protorosauria di dimensioni simili *Tanystropheus meridensis* Wild 1980 e *Langobardisaurus pandolfii* Renesto e Dalla Vecchia 2000, al fine di stabilire le differenti specializzazioni alimentari.
- Verifica della distribuzione stratigrafica degli esemplari. Gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* sono stati rinvenuti negli strati della Grenzbitumenzone. Solo un esemplare proviene dagli strati di Cassina, più recenti della Grenzbitumenzone. Storicamente le due faune venivano trattate come un'unica associazione, nonostante le età e le condizioni climatiche fossero differenti. È opportuno quindi rilevare, in base alla distribuzione stratigrafica degli esemplari, se vi sono differenze morfologiche, e il loro tipo ed entità, tra esemplari attribuibili a livelli stratigrafici differenti per accertare se possono esistere eventuali specie distinte.
- Valutazione dei rapporti tassonomici tra *Macrocnemus bassanii* e le altre specie appartenenti al genere recentemente scoperte, *Macrocnemus obristi* Fraser & Furrer 2013 e la specie cinese *Macrocnemus fuyuanensis* Li, Zhao & Wang 2007, nonché fra il genere *Macrocnemus* e generi ad esso molto affini come *Amotosaurus* Fraser & Rieppel 2006, e *Cosesaurus* Ellenberger & Villalta 1974. Questa parte, che costituisce una fase successiva allo studio degli esemplari di *Macrocnemus bassanii*, ha richiesto inizialmente una revisione dell'osteologia dei Protorosauria ad esso affini allo scopo di verificare le somiglianze o differenze fra questi taxa secondo le modalità seguite anche per *Macrocnemus bassanii*, tramite cioè osservazione diretta degli esemplari per quanto riguarda *Macrocnemus obristi*, *Amotosaurus rotfeldensis* e *Cosesaurus aviceps* che si trovano rispettivamente in Svizzera, in Germania e in Spagna. Per quanto riguarda *Macrocnemus*

fuyuanensis che, come detto più sopra, si trova in Cina, stanti le difficoltà per un esame “first hand” si sono utilizzate le fonti reperibili in letteratura.

- Inquadramento dei risultati in una revisione globale dei Protorosauria. La sistematica dei Protorosauria è stata oggetto di numerose ricerche e interpretazioni e presenta ancora degli aspetti che sono oggetto di dibattito tra gli specialisti (Benton, 1985; Benton & Allen, 1997; Dilkes, 1998; Rieppel et al. 2007). Per chiarire questo punto sono state utilizzate alcune matrici di caratteri compilate da altri autori (Dilkes, 1998; Pritchard et al., 2015) che sono state però modificate da chi scrive eliminando alcuni taxa e includendone altri per meglio adattare agli scopi della presente trattazione. Sono state redatte le stringhe degli stati dei caratteri per i taxa *Macrocnemus bassanii*, *Langobardisaurus*, *Amotosaurus* e *Cosesaurus*. E' stata inoltre verificata la stringa degli stati dei caratteri per *Macrocnemus fuyuanensis*. *Macrocnemus obristi* non è stato incluso nelle matrici perchè i reperti disponibili per questo taxon sono molto scarsi e quindi avrebbero introdotto una notevole incertezza nell'analisi filogenetica.

IL COMPENSORIO PALEONTOLOGICO DEL MONTE SAN GIORGIO

Nella zona di Besano - Monte San Giorgio (fig. 1.2), un'area situata a cavallo del confine italo-svizzero, tra la Lombardia e il Canton Ticino, è stata rinvenuta una delle più ricche faune a vertebrati del mondo risalente al Medio Triassico. La zona del Monte San Giorgio non è in realtà costituita da un unico sito ma si tratta di un'area relativamente piccola in cui affiora una successione di sei livelli fossiliferi principali che copre gran parte del Triassico Medio.

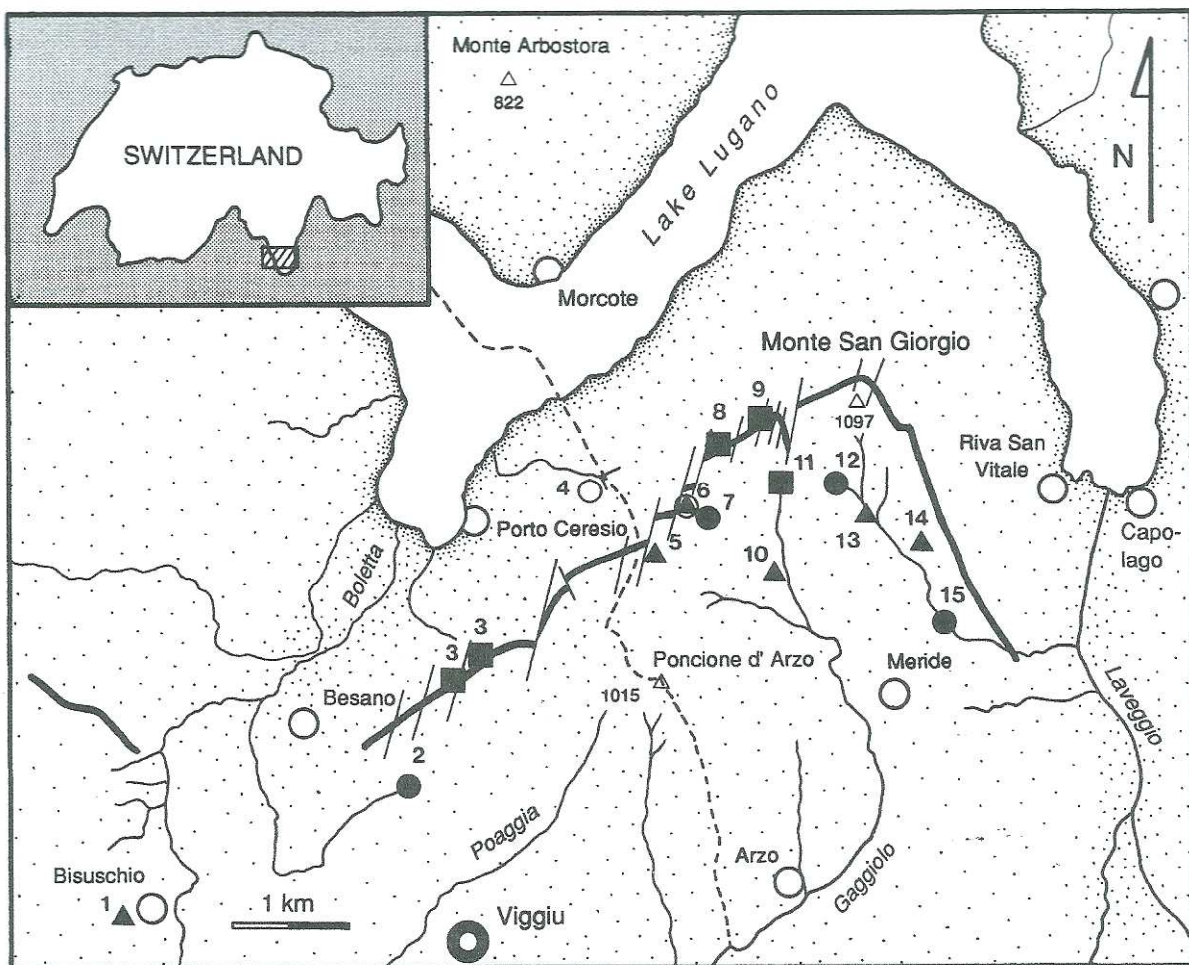


fig.1.2 L'area del Monte San Giorgio con le principali località fossilifere (da Sander, 1989). I numeri indicano le zone degli scavi e i simboli la loro posizione stratigrafica. ■ Grenzbitumenzone ▲ orizzonte di Cava Inferiore ○ orizzonte di Cava superiore ● orizzonte di Alla Cascina. 1 Ronca sopra Bisuschio, 2 Cà del Frate; 3 Cave di Besano; 4 Cà del Monte; 5 Acqua Ferruginosa; 6 Acqua del Ghiffo; 7 Road Crocifisso-Serpiano; 8 Cava Tre Fontane; 9 Punto 902; 10 Val Porina inferiore; 11 Miniera Val Porina; 12 Alla Cascina; 13 Val Serrata (Cava Don Luigi); 14 Cascinello; 15 Val Serrata sotto grotta Böögga. La linea nera spessa rappresenta l'affioramento degli strati della Grenzbitumenzone. La linea sottile a tratti rappresenta il confine italo-svizzero.

Questi sei livelli principali si possono ulteriormente suddividere in base alle associazioni faunistiche che contengono. L'affioramento principale si trova a nordest di Varese. In direzione ovest, fino al lago Maggiore, vi sono ulteriori bacini coevi più o meno bene affioranti. Verso est non vi sono più affioramenti risalenti al Triassico Medio fino al gruppo delle Grigne, in cui, intorno al 1850, furono rinvenuti alcuni pesci e rettili del Ladinico (Lombardo et al., 2008).

La successione del Triassico del Monte San Giorgio inizia con la Formazione di Servino, risalente all'Olenekiano (Renesto & Stockar, 2015). Essa si presenta come breccia arkosica, con clasti di origine riolitica, caratterizzata da una granulometria variabile e componenti spigolose immerse in una matrice sempre d'origine vulcanica a granulometria assai più fine. Rappresenta la trasgressione marina con cui inizia la sedimentazione triassica nel sudalpino. La Formazione di Servino a sua volta ricopre una successione vulcanica permiana costituita prevalentemente di gneiss e filliti. Al di sopra della Formazione di Servino si trova una sequenza fluviale-deltaica datata al tardo Anisico, denominata Formazione di Bellano (Sommaruga et al., 1997). I sedimenti del tardo Anisico testimoniano la progressiva trasgressione di un mare epicontinentale poco profondo. Questa situazione e il clima subtropicale che allora caratterizzava la zona del Monte San Giorgio crearono le condizioni ideali per la formazione di una piattaforma carbonatica, la Dolomia del Salvatore (Zorn, 1971), a nord di un'area emersa attualmente sepolta sotto la pianura padana (Picotti et al., 2007).

Durante l'ultima fase dell'Anisico e nel Ladinico, mentre più a nord continuava la sedimentazione in un ambiente caratterizzato da acque poco profonde, nella zona del Monte San Giorgio si formava un ampio bacino intrapiattaforma di 30-100 metri di profondità e 10-20 km di ampiezza, nel quale la circolazione dell'acqua era limitata (Furrer, 1995). L'ambiente di deposizione si trovava entro la zona subtropicale, tra i 10 e i 35 gradi di latitudine nord, ed era caratterizzato da un clima monsonico. La sedimentazione in questo bacino risultava nella deposizione della Formazione di Besano, denominata anche Grenzbitumenzone (zona limite bituminosa), indicata spesso con l'acronimo GBZ, che si trova sopra la Dolomia del Salvatore.

La circolazione dell'acqua era assente al fondo del bacino e ovunque modesta, a causa del ridotto riciclo dell'acqua dovuto alla grande estensione della piattaforma, e questo induceva una mancanza di ossigeno sul fondo del bacino e di conseguenza la decomposizione della materia organica era incompleta. In questo modo si è formato un sedimento ricco di materiale organico (fino al 40%) da cui hanno poi avuto origine gli strati di argille bituminose di oggi. In questo ambiente anossico gli scheletri degli animali potevano conservarsi bene anche perchè non vi potevano vivere animali spazzini e non era presente una forte corrente. Per questa ragione gli scheletri di vertebrati si sono conservati abbastanza bene articolati. Alcune ossa sono deformate o rotte per la compressione diagenetica.

La Formazione di Besano ha uno spessore complessivo di 16 metri, costituito da un'alternanza di strati chiari di dolomia derivanti da fanghi provenienti dalla piattaforma del Salvatore, e strati scuri più sottili di scisto bituminoso che presentano una stratificazione assai fine (laminazione), tuttavia discontinua. Il processo di deposizione di questi ultimi sedimenti richiede un lasso di tempo assai lungo, tanto che in pochi millimetri sono racchiusi migliaia di anni (1-5 mm/1000 anni) (Furrer, 1995). La Formazione di Besano include nella sua parte superiore terminale il limite tra Anisico e

Ladinico (Mundil et. al., 2010). Un livello di ceneri vulcaniche situato pochi metri al di sotto di questo limite ha fornito una datazione di $242.1 \pm 0,6$ milioni di anni (Stockar & Renesto, 2011).

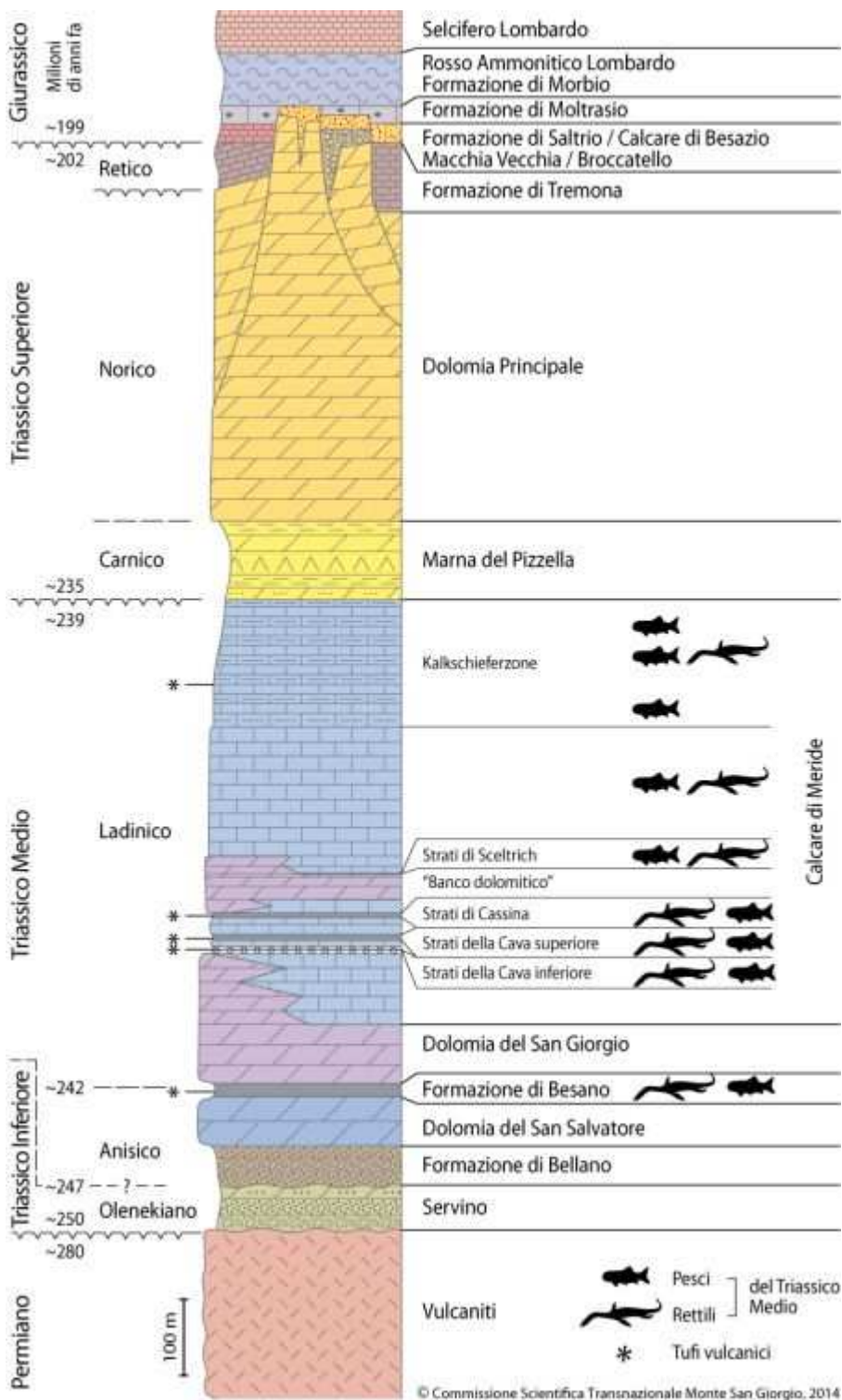


fig.1.3 sezione stratigrafica dei sedimenti del Triassico Medio del Monte San Giorgio (da Renesto & Stockar, 2015 modificato dalla Commissione Scientifica Transnazionale del Monte San Giorgio, 2014).

Essa è uno dei migliori esempi al mondo di un particolare tipo di giacimento fossilifero chiamato Konservat-Lagerstätte. In questi tipi di giacimenti prevalgono esemplari in eccezionale stato di conservazione, come ad esempio vertebrati con tutte le parti del corpo articolate e anche con buona conservazione dei tessuti molli, mineralizzati o sotto forma di impronte. La loro importanza scientifica è notevole: la maggior parte di ciò che si sa sulla storia evolutiva degli invertebrati, delle piante e degli stessi vertebrati si deve in gran parte a questi tipi di giacimenti.

La Formazione di Besano digrada verso l'alto nella Dolomia del San Giorgio, che ha uno spessore di 60 metri. Sopra quest'ultima si trova la Formazione del Calcare di Meride, che risale al Ladinico e ha uno spessore di 400-600 metri. La Formazione di Besano, la Dolomia del San Giorgio e il calcare di Meride sono stati depositati nello stesso bacino (fig. 1.3). La Formazione di Besano e la Dolomia media del Salvatore sono approssimativamente coeve e rappresentano un bacino e una facies di acque poco profonde. La Dolomia del San Giorgio e il Calcare di Meride sono coevi alla Dolomia superiore del Salvatore.

La Formazione del Calcare di Meride ha inizio col Calcare di Meride Inferiore, che si estende per 90-150 metri e costituisce un'unità geologica assai omogenea, con stratificazioni di spessore variabile interrotte da alcuni livelli di calcari laminati relativamente ricchi in sostanza organica e da altri costituiti da bentonite giallastra, una roccia tufacea derivante dalla diagenesi di ceneri vulcaniche sui fondali del mare triassico. Raramente sono presenti veri e propri black shales.

La parte superiore della Formazione del Calcare di Meride Inferiore contiene tre orizzonti a tetrapodi fossili, denominati rispettivamente orizzonte di Cava inferiore, di Cava superiore e di Cassina (fig. 1.3). Ognuno di essi ha prodotto differenti associazioni di vertebrati e consiste di calcari finemente laminati con intercalati livelli di ceneri vulcaniche (Stockar et al., 2012). Mediamente quindi circa 180 metri di roccia carbonatica, massiccia o a strati (Dolomia di San Giorgio e Calcare di Meride Inferiore), separano la Grenzbitumenzone dall'orizzonte di Cava Inferiore (Sander, 1989). Quest'ultimo ha uno spessore medio di circa 1,2 metri e si trova direttamente sopra uno spesso strato di ceneri tufacee. La datazione dell'orizzonte di Cava Inferiore indica un'età di $241,02 \pm 0,13$ milioni di anni (Stockar et al., 2012), quindi circa un milione di anni più recente della Grenzbitumenzone (Stockar et al., 2012). Uno spessore di 6 – 10 metri di carbonati a laminazione sottile si trova tra l'orizzonte di Cava Inferiore e quello di Cava Superiore. L'orizzonte di Cava Superiore ha uno spessore medio di circa 4 metri. Secondo la datazione più recente ha un'età di $241,07 \pm 0,13$ milioni di anni (Stockar et al., 2012). Sopra di esso vi sono 20 o 30 metri di carbonati a laminazione sottile e quindi l'orizzonte di Cassina, di circa 2 metri di spessore medio. L'età degli strati dell'orizzonte di Cassina è stimata in $240,63 \pm 0,13$ milioni di anni (Stockar et al., 2012). Gli strati di Cassina hanno prodotto fossili di rettili appartenenti a quattro diverse specie: vari pachipleurosauridi della specie *Neusticosaurus edwardsii* (Carroll & Gaskill, 1985; Sander, 1989), tre esemplari di *Ceresiosaurus lanzi*, un notosauro di grandi dimensioni (Rieppel 1998, 2007; Haenni, 2004) e i protorosauri *Macrocnemus bassanii* (Peyer, 1937) e *Tanystropheus meridensis* (Wild, 1980). La fauna di pesci è dominata dall'attinopteriglio *Saurichthys* (Rieppel, 1985).

La parte più alta del Calcare di Meride Inferiore è delimitata da un banco di dolomia (Dolomitband) (Frauenfelder, 1916) di circa 30 metri di spessore. Al di sopra si trova la porzione della Formazione del Calcare di Meride denominata Calcare di Meride Superiore costituita da strati alternati di

calcare e di marna con un crescente contenuto di argilla verso la sommità, dove è documentato un paleoambiente con forti variazioni stagionali di salinità e del livello dell'acqua insieme all'influenza di un'area emersa molto vicina (Stockar & Renesto, 2011). La parte superiore della Formazione del Calcere di Meride comprende la cosiddetta Kalkschieferzone (Sander, 1989) che ha uno spessore di 120 metri e rappresenta l'ultimo stadio evolutivo del bacino intrapiattaforma (fig. 1.3), seguito poi dalla regressione del Carnico. La palinoflora ritrovata nella Kalkschieferzone è di tipo ladinico e pertanto si può escludere che la Kalkschieferzone si estenda anche nel Carnico. La Kalkschieferzone è costituita da sottili strati di marne laminate e argilliti e contiene una fauna peculiare di pesci, crostacei e altri artropodi. Essa registra la tardiva evoluzione del bacino intrapiattaforma, progressivamente sepolto da un apporto crescente di materiale siliciclastico, con forti variazioni stagionali di salinità e del livello dell'acqua (Furrer, 1995).

Alla base del Calcere di Meride Superiore, subito al di sopra della Dolomitband, è stato di recente individuato un nuovo strato fossilifero, denominato "livello Scheltrich". La sua indagine è iniziata nel 2010, anno della sua scoperta, ad opera del MCSN. Il nome "Livello Scheltrich" è stato coniato dal dr. Rudolf Stockar (MCSN) e deriva dalla località tipo (Val Scheltrich, versante SW del Monte San Giorgio). Si tratta di un livello dello spessore di pochi decimetri, costituito da calcari laminati scuri ricchi in sostanza organica. Questo livello non è mai stato esplorato in passato. In esso sono stati rinvenuti altri fossili, attualmente in studio, tra cui pesci attinopterigi, piante e bivalvi

STORIA DEGLI SCAVI

Il geologo **Giulio Curioni**, tra i fondatori della Società Italiana di Scienze Naturali, fu il primo a metà Ottocento ad accennare alla presenza di pesci fossili negli scisti bituminosi di Besano, sul versante italiano del Monte San Giorgio, quando a quei sedimenti rocciosi si stavano interessando i tecnici incaricati di provvedere all'illuminazione di Milano.

La prima pubblicazione sui fossili del Monte San Giorgio è però di Emilio Cornalia, paleontologo e direttore del Museo civico di storia naturale di Milano, che nel 1854 descrisse il rettile marino *Pachypleura Edwardsii* (oggi *Neusticosaurus Edwardsii*) e che fu anche il primo ad attribuire correttamente le formazioni fossilifere del Monte San Giorgio al periodo Triassico. Fino ad allora esse erano infatti ritenute di età giurassica. Dopo il rinvenimento di alcuni rettili, tra cui anche il primo ittiosauro, presero avvio le campagne di scavo. La prima fu organizzata nel 1863 dalla Società italiana di scienze naturali e guidata dall'abate Antonio Stoppani. Con l'ausilio dell'esplosivo furono portati alla luce frammenti di pesci e di rettili, tra cui anche il secondo esemplare di ittiosauro. Una seconda campagna fu invece organizzata nel 1878 dal Museo civico di storia naturale di Milano sotto la direzione di Emilio Cornalia, che ritrovò altri rettili e le prime ammonoidi.

Sono di quegli anni anche le descrizioni dei primi pesci e rettili famosi, in particolare quelle di *Macrocnemus bassanii* Nopcsa 1930, di *Askeptosaurus italicus* Nopcsa 1925 e di *Tribelesodon* (oggi *Tanystropheus*) *longobardicus* Bassani 1886. Purtroppo, questo patrimonio di inestimabile valore scientifico e storico andò quasi interamente perduto in una sola notte durante il bombardamento angloamericano di Milano dell'agosto 1943, che rase al suolo l'allora Museo civico di storia naturale insieme a gran parte delle sue collezioni.

All'inizio del Novecento iniziarono a emergere i primi reperti anche sul versante svizzero, grazie all'attività industriale della Società Anonima Miniere Scisti bituminosi di Meride e Besano entrata in esercizio nel 1907. Dalla roccia veniva ricavata una pomata, il saurolo, usata in medicina quale antisettico. La zona di estrazione era localizzata dapprima in località Tre Fontane e, dal 1917, anche in località Miniera Val Porina. Un' importante serie di scavi, coordinati da Bernhard Peyer, paleontologo dell'Università di Zurigo, venne condotta in diverse località della montagna tra il 1924 e il 1938. Grazie ad essi vennero alla luce moltissimi invertebrati, pesci e rettili, tra cui anche fossili simbolo del Monte San Giorgio, come *Ceresiosaurus calcagnii* e *Ticinosuchus ferox*.

Dopo una pausa legata agli eventi bellici, nel 1950 le ricerche ripresero in territorio svizzero sotto la direzione di Emil Kuhn-Schnyder, allievo e successore di Peyer. Le nuove campagne di scavo si protrassero fino al 1968 in località Mirigioli. Meglio noto come "Punto 902", con 240 mq di superficie e 16 m di spessore, questo scavo rappresenta il più esteso e sistematico tra gli scavi aperti sul Monte San Giorgio. Grazie a Emil Kuhn-Schnyder nel 1956 venne fondato l'Istituto Paleontologico, e nel 1965 il Museo Paleontologico dell'Università di Zurigo dove è tuttora conservata la maggiore collezione di fossili del Monte San Giorgio.

Sempre nella Formazione di Besano altri scavi ebbero luogo anche nel periodo 1983-1984 ancora ad opera dell'Università di Zurigo, ma condotti questa volta da Hans Rieber, interessato specialmente agli ammonoidi e ai bivalvi.

Sul versante italiano del Monte San Giorgio i lavori paleontologici ripresero nel 1975 ad opera del Museo civico di storia naturale di Milano, sotto la guida di Giovanni Pinna e Giorgio Teruzzi, inizialmente in località Rio Ponticelli sopra Besano. Da queste ricerche nel 1993 in località Sasso Caldo sopra Besano venne alla luce un rettile marino di 6 m di lunghezza, *Besanosaurus*, il più grande finora noto sul Monte San Giorgio. Queste indagini furono anche le ultime nella Formazione di Besano, perché nel frattempo l'interesse dei ricercatori si era rivolto a livelli fossiliferi più recenti appartenenti al Calcare di Meride (strati di Cava inferiore, di Cava superiore, di Cassina e della Kalkschieferzone).

Le prime indagini paleontologiche nella formazione del Calcare di Meride risalgono in verità già agli anni '30 del XX secolo, ad opera di Bernhard Peyer. Le ricerche divennero più intense e sistematiche dagli anni '70 del XX secolo in poi, dopo le investigazioni di Emil Kuhn-Schnyder negli strati di Cassina (1971-1975).

A partire dagli anni '90 del XX secolo le indagini nella formazione del Calcare di Meride furono svolte da diverse istituzioni in varie parti del Monte San Giorgio, cofinanziate e coordinate dal Museo Cantonale di Storia Naturale di Lugano Naturale (Dipartimento del Territorio del Cantone Ticino), l'istituzione responsabile della gestione delle attività di ricerca, nonché della custodia dei campioni di fossili provenienti dal sito del Monte San Giorgio. Un gruppo del Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università di Milano (UNIMI), guidato da Andrea Tintori, ha effettuato scavi dal 1997 al 2003 nella Kalkschieferzone, dapprima in località Ca' del Frate/Besnasca, in territorio italiano a nord di Viggù (in collaborazione con il Museo civico di Induno Olona) e in seguito anche a Meride lungo le gole del Gaggiolo, in territorio svizzero. Dagli scavi sono emersi molti nuovi pesci attinopterigi, rarissimi rettili, resti di piante, piccoli crostacei e anche i primi insetti fossili attribuiti ai generi *Tintorina* e *Notocupes*. Sul versante svizzero del Monte San Giorgio, un gruppo dell'Istituto e Museo di Paleontologia dell'Università di Zurigo, guidato da Heinz Furrer, condusse

invece nuovi importanti lavori tra il 1994 e il 2005, principalmente negli strati di Cava inferiore e Cava superiore presso Acqua del Ghiffo, e nella Kalkschieferzone. Vennero alla luce numerosi fossili di pesci e soprattutto di rettili in perfetto stato di conservazione, due esemplari giovanili di *Ceresiosaurus calcagnii* e in particolare del piccolo rettile marino del genere *Neusticosaurus*: straordinarie lastre con oltre 20 esemplari ancora in posizione sono oggi esposte nel Museo di storia naturale di Lugano (*N. pusillus*) e nel Museo dei fossili del Monte San Giorgio a Meride (*N. peyeri*).

Dal 2006, in seguito al mutato quadro giuridico e all'inserimento del Monte San Giorgio nella Lista del Patrimonio mondiale dell'UNESCO, il Museo Cantonale di Storia Naturale ha attivato nuove campagne di scavo, assumendo in proprio il coordinamento dell'attività di ricerca sul lato svizzero del Monte San Giorgio. Sotto la guida di Rudolf Stockar, un nuovo scavo è stato aperto nel 2006 negli strati di Cassina, al fine di indagare strato per strato la sequenza fossilifera (Renesto & Stockar, 2009; Stockar, 2010; Stockar & Kustatscher, 2010; Stockar & Renesto, 2011). Il nuovo sito (Coordinate Nazionali svizzere: 716'990 / 85'150) si trova circa 50 metri a nord dello sperone scavato negli anni settanta dal Museo paleontologico dell'Università di Zurigo. Qui gli strati di Cassina rappresentano una sequenza di quasi 3 metri, compresa tra calcari dolomitici di diverso spessore e strati di dolomia. Lo scavo si sviluppa su una superficie di circa 40 metri quadrati. La sezione studiata è composta principalmente da livelli intercalati e finemente laminati di scisti e di calcari ricchi in materiale organico, con intercalati calcari micritici più spessi e strati di cineriti.

Negli anni successivi lo stesso Museo ha varato una serie di scavi nella Kalkschieferzone e negli strati di Sceltrich, un affioramento fossilifero del Calcare di Meride mai studiato in precedenza. Le nuove indagini hanno finora portato alla luce molti nuovi pesci attinopterigi, ma anche nuove piante e invertebrati marini e terrestri (tra cui la conifera *Elatocladus cassinae*, l'insetto *Dasyleptus triassicus* e il crostaceo decapode *Meridecaris ladinica*). Grazie a metodi di indagine più accurati e all'impiego di tecnologie più sofisticate rispetto al passato, si è inoltre potuto analizzare nel dettaglio gli organismi unicellulari del plancton, il ruolo delle comunità batteriche, nonché le spore e i pollini fossili di piante terrestri. Il materiale raccolto viene conservato presso il Museo Cantonale di Storia Naturale di Lugano (MCSN).

Da ricordare infine anche il ritrovamento nel 1996 in una cava di Saltrio, sul lato italiano del Monte San Giorgio, in provincia di Varese, dei resti fossili di un nuovo dinosauro, poi ricostruiti e studiati dal paleontologo Cristiano Dal Sasso del Museo civico di storia naturale di Milano, al quale è stato dato provvisoriamente il nome di *Saltriosaurus*. Con almeno 8 metri di lunghezza il "Saltriosaurus" è il più grande dinosauro carnivoro scoperto in Italia.

EVOLUZIONE DELL'AMBIENTE DEL MONTE SAN GIORGIO

L'ambiente del Monte San Giorgio doveva essere di tipo marino. Mano a mano che si risale nella successione stratigrafica si rileva però anche una progressiva tendenza a passare da un ambiente sicuramente marino con scarso influsso del continente nella Grenzbitumenzone ad uno in cui vi è invece un sempre maggiore apporto di organismi terrestri o di acqua dolce nei sedimenti della formazione del Calcare di Meride e nella Kalkschieferzone. In quest'ultima sembra si siano verificate rapide variazioni sia laterali che verticali delle condizioni ambientali, in particolare per quanto concerne la salinità. L'ambiente di deposizione della Kalkschieferzone era un bacino o una

grande laguna con afflusso di acqua dolce durante la stagione umida, caratterizzato da forti variazioni stagionali della salinità e del livello dell'acqua (Furrer, 1995). Questo spiegherebbe almeno in parte le differenti associazioni fossili che si succedono nei siti scavati e studiati in dettaglio.

I pesci ritrovati nella zona del Monte San Giorgio sono prevalentemente marini. Non è sempre facile determinare con sicurezza per un pesce fossile se esso fosse marino o dulciacquicolo. Quelli rinvenuti nella Grenzbitumenzone sono molto probabilmente tutti marini, in particolare squali e celacantidi. Nella Grenzbitumenzone si ritrovano frequentemente lamellibranchi e ammoniti. Queste ultime sono invertebrati tipicamente marini. Anche nella formazione del Calcare di Meride, associate con i pesci, si ritrovano delle ammoniti, sebbene piuttosto raramente, e questo porta a pensare che i pesci rinvenuti in questa formazione siano anch'essi quasi certamente marini. Maggiore incertezza si ha per le specie ritrovate nella Kalkschieferzone. In essa infatti la tanatocenosi presenta molti invertebrati continentali o comunque di incerta provenienza e in particolare non sono mai stati trovati resti di invertebrati esclusivi dell'ambiente marino come ammoniti, daonelle etc. I pesci da soli infatti non permettono di distinguere tra la natura marina o dulciacquicola dell'ambiente in cui vivevano. Alcuni di essi sono stati infatti rinvenuti in altre unità coeve considerate marine ma altri, come ad esempio *Dipteronotus* e un redfieldiforme di recente scoperta, sembrano essere associati in altri giacimenti ad ambienti continentali o parali (Lombardo nov. 2013). Nella Grenzbitumenzone i crostacei sono molto rari. Sono stati finora ritrovati due esemplari attribuiti al genere *Antrimpos* e rari esemplari del genere *Halycine*. Si tratta in entrambi i casi di crostacei di ambiente marino. Il genere *Halycine* si ritrova anche negli strati del Calcare di Meride. La situazione cambia profondamente nella Kalkschieferzone dove si ritrovano numerosissimi resti di crostacei del genere *Schimperella* e di conostraci. *Schimperella* non fornisce indicazioni certe ed univoche sul tipo di ambiente. Nella Kalkschieferzone questo genere presenta una distribuzione discontinua e spesso superfici di mortalità di massa. A differenza di *Schimperella* i conostraci sono esclusivi delle acque dolci, spesso in situazioni effimere come pozze temporanee. Le loro uova sono in grado di sopravvivere all'asciutto anche per vari anni per poi svilupparsi quando la pozza si riempie di nuovo. Essendo bentonici i conostraci non potevano vivere nel luogo dove si sono fossilizzati. Vi sono stati probabilmente trasportati da tempeste o da forti venti (Tintori, 1992). La zona era infatti caratterizzata da un clima monsonico.

Per i rettili la questione si pone in termini meno complicati poiché è molto più facile distinguere le forme di ambiente marino, presenti anche con centinaia di individui per specie, da quelle terrestri, molto più rare. Il rinvenimento di alcuni rettili terrestri dimostra che dovevano esserci delle terre emerse in prossimità del bacino di deposizione e gli animali terrestri che si sono in esso fossilizzati hanno dovuto esservi trasportati post-mortem grazie al galleggiamento dovuto ai gas di decomposizione. Il trasporto è stato molto probabilmente di breve durata perché la maggioranza degli scheletri sono ben articolati anche quando si tratta di animali di taglia piuttosto ridotta e struttura leggera come *Macrocnemus*. Il rinvenimento di predatori di grandi dimensioni come *Ticinosuchus* induce a ritenere che l'estensione delle terre emerse limitrofe alla zona di deposizione non dovesse essere piccola perché esse dovevano sostenere una popolazione di erbivori abbastanza numerosa tale da poter sostenere predatori così grandi.

Nel giacimento del Monte San Giorgio sono stati ritrovati anche insetti (Bechly & Stockar, 2011; Krzeminski & Lombardo, 2001). Gli insetti sono sicuramente animali di terraferma. Alcuni, come i moderni efemerotteri, hanno bisogno di bacini di acqua dolce per potersi riprodurre. Alcuni coleotteri sono stati rinvenuti sia nella formazione del Calcare di Meride che nella Kalkschieferzone (Krzeminski & Lombardo, 2001). In quest'ultima c'è una maggiore varietà specifica e oltre a forme adulte si sono ritrovate anche delle larve acquatiche. La presenza di insetti fa ritenere che la terra emersa con pozze di acqua dolce non si trovasse a più di qualche chilometro di distanza dal sito di Meride. Questo è confermato anche dai ritrovamenti di vegetali terrestri che suggeriscono la presenza in prossimità di terre emerse. La macroflora appare abbastanza diversificata. In particolare sono stati rinvenuti frammenti dell'equiseto *Equisetites*, felci con semi appartenenti al genere *Ptilozamites*, cicadali del genere *Taeniopteris* e conifere dei generi *Voltzia*, *Elatocladus* e *Pelourdea* (Stockar e Kustatscher, 2010). Il clima caldo e di tipo monsonico della regione era probabilmente caratterizzato da tempeste ricorrenti che interessavano le foreste costiere e trasportavano frammenti di piante in mare.

MATERIALI

Lo studio oggetto della presente trattazione è basato sui materiali elencati di seguito. Tutti gli esemplari, a parte *Macrocnemus fuyuanensis* e *Tanystropheus meridensis*, sono stati esaminati direttamente dall'autore. Gli esemplari sono individuati da un numero di catalogo assegnato dall'istituzione di appartenenza.

Macrocnemus bassanii

Esemplari conservati nel Palaeontologisches Institut und Museum, University of Zuerich, Zurigo, Svizzera (PIMUZ)

PIMUZ T4822: è un esemplare quasi completo, ritrovato nello scavo di Alla Cascina, presso Meride, nel 1933. Manca solo parte della zona pettorale e la punta della coda. La descrizione di *Macrocnemus bassanii* effettuata da Peyer (Peyer 1937) è basata principalmente su questo esemplare, perchè era il meglio conservato tra quelli all'epoca disponibili.

PIMUZ T1534: ritrovato nel 1957 nello scavo di Mirigioli, presso Meride, è un esemplare non ancora preparato e quindi nemmeno descritto. Si tratta di materiale postcraniale disarticolato.

PIMUZ T2470: rinvenuto nel 1960 nello scavo di Mirigioli, presso Meride, è stato descritto solo parzialmente (Rieppel, 1989). Comprende materiale postcraniale disarticolato, in particolare parte del cinto pelvico in buono stato di conservazione, con ilio e ischio ancora in connessione anatomica.

PIMUZ T2472: si tratta di uno scheletro pressochè completo, ritrovato nello scavo di Cava Tre Fontane nel 1938. Il cranio è stato oggetto di un'accurata descrizione (Kuhn - Schnyder 1962) mentre lo scheletro postcraniale, nonostante la relativa completezza e il buon livello di conservazione, risulta a tutt'oggi descritto solo in parte (Rieppel, 1989).

PIMUZ T2473: si tratta di un calco dell'originale descritto da Peyer (Peyer, 1937) e andato distrutto durante la seconda guerra mondiale. E' un esemplare frammentario ma comprende un arto posteriore ben conservato.

PIMUZ T2474: esemplare ritrovato nello scavo Cava Tre Fontane e comprendente cranio, regione anteriore del tronco e arti anteriori. Descritto da Peyer nella sua monografia sulla fauna triassica delle Alpi del Ticino (Peyer 1937).

PIMUZ T2475: esemplare frammentario proveniente dallo scavo di Miniera Valporina, rinvenuto nel 1933 e descritto da Peyer nella sua già citata monografia (Peyer, 1937).

PIMUZ T2476: calco dell'originale descritto da Peyer (Peyer, 1937), all'epoca conservato al Museo di Storia Naturale di Milano con il numero di catalogo MSNM V457 e andato distrutto durante la seconda guerra mondiale. E' un esemplare completamente disarticolato.

PIMUZ T2477: rinvenuto nello scavo di Cava Tre Fontane nel 1936 e descritto da Peyer nella sua già citata monografia (Peyer, 1937). Si tratta di resti frammentari comprendenti cranio e buona parte dello scheletro postcraniale, tranne la regione pettorale.

PIMUZ T2809: esemplare ancora non preparato, ritrovato nello scavo di Miniera Valporina nel 1933 e costituito solamente da un frammento della coda.

PIMUZ T2812: esemplare frammentario rinvenuto nello scavo di Cava Tre Fontane. Non è ancora stato preparato e comprende solamente frammenti della colonna vertebrale.

PIMUZ T2813: è un esemplare non preparato costituito da materiale postcraniale frammentario, ritrovato nello scavo di Cave di Besano nel 1935.

PIMUZ T2814: si tratta di un reperto costituito dalle porzioni anteriori perfettamente conservate della mascella superiore e inferiore. Ritrovato nello scavo di Cava Tre Fontane nel 1937 non è stato ancora descritto.

PIMUZ T2815: scheletro incompleto e disarticolato, a tutt'oggi non descritto, rinvenuto nello scavo di Miniera Valporina nel 1933.

PIMUZ T2816: resti in parte descritti (Rieppel, 1989), comprendenti soprattutto frammenti della coda e dell'arto posteriore. Ritrovato nello scavo di Miniera Valporina nel 1935.

PIMUZ T4355: esemplare pressochè completo, rinvenuto nello scavo di Cava Tre Fontane nel 1938 e descritto solo parzialmente (Rieppel, 1989).

PIMUZ T4823: calco dell'olotipo, originariamente custodito al Museo Civico di Storia Naturale di Milano e andato distrutto durante la seconda guerra mondiale. Esemplare in cattivo stato di conservazione, descritto da Peyer (Peyer, 1937). Comprende cranio, collo, tronco, parti degli arti e la porzione anteriore della coda.

esemplari conservati nel Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Italia (MSNM)

MSNM BES SC111: esemplare proveniente dallo scavo di Sasso Caldo. Scheletro pressochè completo e descritto da Premru nella sua tesi di laurea (Premru, 1991).

Macrocnemus obristi

esemplari conservati nel Palaeontologisches Institut und Museum, University of Zuerich, Zurigo, Svizzera (PIMUZ)

PIMUZ AIII/1467: esemplare ritrovato nel 2009 nella località di Ducanfurrga, presso Davos. Comprende la zona posteriore della colonna vertebrale e la maggior parte di entrambi gli arti posteriori. In esso la coda è conservata quasi completamente e le vertebre caudali sono articolate.

PIMUZ AIII/722: esemplare rinvenuto nel 1991 sul pendio occidentale del ghiacciaio del monte Ducan, presso Davos. Si tratta del piede destro, con le ossa articolate, esposto in vista dorsale. Mancano solo la quarta e quinta falange del IV dito.

Macrocnemus fuyuanensis

esemplare conservato presso il Geological Museum of Peking University, Beijing, Cina (GMPKU)

GMPKU-P-3001: si tratta di uno scheletro quasi completo cui manca però quasi completamente la coda, tranne che per tre vertebre caudali.

esemplare conservato presso l'Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Accademia Cinese delle Scienze, Beijing, Cina (IVPP)

IVPP V15001: reperto costituito da uno scheletro quasi completo. E' l'unico esemplare del genere *Macrocnemus* in cui la coda è conservata completamente.

Langobardisaurus pandolfii

esemplari conservati nel Museo Civico di Scienze Naturali "E. Caffi", Bergamo, Italia (MCSNB)

MCSNB 2883: olotipo, scheletro parziale in vista ventrale. Mancano gli arti anteriori e parti della colonna vertebrale.

MCSNB 2883: scheletro completo esposto in vista ventrale.

esemplari conservati nel Museo Friulano di Scienze Naturali, Udine, Italia (MFSN)

MFSN 1921: scheletro quasi completo, esposto sul suo lato dorsale e mancante solo della parte distale della coda.

MFSN 26829: esemplare che conserva l'arto posteriore destro quasi completo e parti dell'arto posteriore sinistro. Vi sono anche porzioni della colonna vertebrale e forse del cinto pelvico, ma sono ancora inglobate nella matrice.

esemplare conservato nella Paleontological Collection of the Department of Geology and Palaeontology, University of Innsbruck, Innsbruck, Austria (P)

P10121: si tratta dell'impronta di uno scheletro completo e articolato, cui manca solo la parte distale della coda.

Cosesaurus aviceps:

esemplare conservato nel Museu de Ciencias Naturals, Barcellona, Spagna

MGB V1: si tratta di un'impronta praticamente completa dello scheletro.

Tanystropheus meridensis

Esemplari conservati nel Palaeontologisches Institut und Museum, University of Zuerich, Zurigo, Svizzera (PIMUZ)

PIMUZ T3901: olotipo, cranio con le prime sei vertebre cervicali.

Oltre agli esemplari elencati l'autore ha esaminato anche i fossili di *Amotosaurus rotfeldensis* che non verrà comunque trattato specificatamente in questo studio, sia per la sua minore correlazione con *Macrocnemus* che per lo stato non molto buono di conservazione degli esemplari.

Amotosaurus rotfeldensis

esemplari conservati nel Staatliches Museum fuer Naturkunde, Stoccarda, Germania (SMNS)

SMNS 50830: olotipo. Resti frammentari comprendenti alcune vertebre cervicali articolate, elementi del cinto pettorale e pelvico, vertebre dorsali sparse e ossa dermiche del cranio.

SMNS 54810: resti frammentari disarticolati comprendenti parte di un cranio, elementi degli arti anteriori e posteriori e dei cinti pettorale e pelvico, un piede, vertebre cervicali e dorsali.

SMNS 50691: esemplare frammentario comprendente resti di un cranio in vista ventrale, parti dell'arto anteriore e del cinto pettorale

SMNS 90601: si tratta solamente di un mascellare e di un osso jugale.

SMNS 90600: resti frammentari comprendenti solamente elementi della regione caudale prossimale e di quella sacrale.

SMNS 54784a: esemplare comprendente un cranio parzialmente conservato in vista ventrale, insieme al collo e alle vertebre dorsali anteriori. Palatali, pterigoidi, vomeri e denti sul soffitto della bocca abbastanza ben visibili.

SMNS 54784b: esemplare comprendente un cranio parzialmente conservato in vista ventrale, insieme al collo e alle vertebre dorsali anteriori. Palatali, pterigoidi, vomeri e denti sul soffitto della bocca abbastanza ben visibili.

SMNS 54783a: resti frammentari comprendenti elementi degli arti anteriori e posteriori, vertebre cervicali e dorsali, mano, piede e parte del cranio in vista ventrale con zigrino

SMNS 54783b: resti frammentari comprendenti vertebre cervicali e dorsali, piede e parte del cranio in vista laterodorsale

DISTRIBUZIONE STRATIGRAFICA DEGLI ESEMPLARI

In questa sezione gli esemplari di *Macrocnemus* vengono raggruppati secondo l'epoca geologica di appartenenza e per ognuno di essi viene indicata la provenienza. Vengono riportati in questa sede anche gli esemplari PIMUZ T2809, PIMUZ T2812, PIMUZ T2813, PIMUZ T2814, PIMUZ T4823, PIMUZ T4833, PIMUZ T4834, nonostante il loro stato di conservazione sia talmente scadente da non permettere di trarre da essi alcuna informazione utile, e anche l'esemplare PIMUZ T1534. Quest'ultimo non è stato per ora oggetto di alcun intervento di preparazione e quindi, analogamente ai precedenti, non può fornire alcuna informazione.

Tardo Anisico:

PIMUZ T2470: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Mirigioli, località Meride, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2472: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Cava Tre Fontane, località Serpiano, Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2473: (Formazione di Besano, membro media GBZ*, scavo Cave di Besano, località Besano, Lombardia, Italia).

PIMUZ T2474: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Cava Tre Fontane, località Serpiano, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2475: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Miniera Valporina, località Meride, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2476: (Formazione di Besano, membro media GBZ*, scavo Cave di Besano, località Besano, Lombardia, Italia)

PIMUZ T2477: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Cava Tre Fontane, località Serpiano, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2815: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Miniera Valporina, località Meride, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2816: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Miniera Valporina, località Meride, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T4355: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Cava Tre Fontane, località Serpiano, Canton Ticino, Svizzera)

MSNM BES SC111: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Sasso Caldo, località Besano, Lombardia, Italia)

PIMUZ T4823: (Formazione di Besano, membro media GBZ*, scavo Cave di Besano, località Besano, Lombardia, Italia)

PIMUZ T2809: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Miniera Valporina, località Meride, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2812: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Cava Tre Fontane, località Serpiano, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T2813: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Cave di Besano, località Besano, Lombardia, Italia)

PIMUZ T2814: (Formazione di Besano, membro media GBZ, scavo Cava Tre Fontane, località Serpiano, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ T4833: (Formazione di Besano, membro media GBZ*, scavo Cave di Besano, località Besano, Lombardia, Italia)

PIMUZ T4834: (Formazione di Besano, membro media GBZ*, scavo Cave di Besano, località Besano, Lombardia, Italia)

PIMUZ T1534: è il calco dell'esemplare MSNM BES SC111

* Dr. Heinz Furrer com. pers., 2012

Ladinico inferiore:

PIMUZ T4822: (Formazione di Meride, membro Cassina, scavo Cassina, località Meride, Canton Ticino, Svizzera)

PIMUZ AIII/1467: (Formazione di Prosanto superiore, località Davos, Grigioni, Svizzera)

PIMUZ AIII/722: (Formazione di Prosanto superiore, località Davos, Grigioni, Svizzera)

Ladinico tardo - Carnico inferiore:

IVPP V15001: (Formazione di Falang, membro Zhuganpo, località Huabi, Yunnan, Cina)

GMPKU-P-3001: (Formazione di Falang, membro Zhuganpo, località Huabi, Yunnan, Cina)

Parte II

Anatomia

L'osteologia di *Macrocnemus bassanii* è già stata oggetto di descrizioni anche molto dettagliate in precedenti pubblicazioni (Peyer 1937, Rieppel 1989). In questa seconda parte l'osteologia di *Macrocnemus bassanii* viene descritta in generale e ci si sofferma su alcuni aspetti ancora non completamente conosciuti dell'anatomia.

Questi aspetti non sono stati ancora oggetto di studi sufficientemente approfonditi e in alcuni casi sono anche controversi. Un loro attento esame può portare non solo ad una migliore conoscenza dell'anatomia di *Macrocnemus bassanii* ma può essere utile per risolvere alcune questioni legate alla sua posizione sistematica e alla sua ecologia nonché per determinare l'esistenza di eventuali morfotipi differenti.

Nella fattispecie vengono dapprima esaminate le proporzioni degli arti dei vari esemplari di *Macrocnemus bassanii* e quindi ne viene studiata l'ontogenesi per determinare lo stadio di sviluppo di ciascun individuo. Queste due fasi sono importanti per individuare eventuali morfotipi differenti e per comprendere i cambiamenti di *Macrocnemus bassanii* con l'accrescimento. Successivamente vengono studiati alcuni particolari dell'osteologia e cioè:

- la struttura della coda
- la struttura della regione cervicale
- la forma e la mobilità del quadrato
- l'eventuale presenza di epifisi
- la possibile presenza di placche sternali
- il margine della narice esterna e la regione nasale

i primi due punti, in particolare lo studio del collo, sono fondamentali per chiarire quella che poteva essere la postura abituale e la modalità di locomozione di *Macrocnemus bassanii*. La peculiare costituzione del collo è il maggiore enigma dell'intero gruppo dei Protorosauria. Il terzo punto è importante per capire quale fosse il tipo di masticazione e come funzionasse l'articolazione della mandibola con il cranio e in particolare può servire per il confronto con il protosauro affine *Langobardisaurus pandolfii*, in cui la mobilità del quadrato e il tipo di masticazione non sono ancora ben compresi. Tutti e tre insieme questi punti sono poi determinanti per comprendere la nicchia ecologica di *Macrocnemus bassanii* e per confrontarne la modalità di vita con quella degli altri protosauri di dimensioni simili.

Gli ultimi tre punti hanno invece soprattutto valenza sistematica.

OSTEOLOGIA

Macrocnemus bassanii è un rettile diapside di costituzione piuttosto leggera, con arti posteriori più lunghi di quelli anteriori e collo allungato. La coda è lunga e assottigliata verso l'estremità posteriore. In nessun esemplare la coda è conservata completamente per cui le dimensioni complessive di questa specie possono essere solo stimate ma non misurate con precisione. Per l'esemplare PIMUZ T4355, uno dei più completi, si può stimare una lunghezza di 75-80 cm. Il femore di PIMUZ T4355 misura 65,5 mm. Il femore di PIMUZ T2470, l'esemplare più grande, molto incompleto, misura 95 mm. Quindi si può ritenere che esistessero esemplari ben più grandi di 80 cm. La coda è conservata quasi completamente nell'esemplare PIMUZ AIII/1467, appartenente alla specie affine *Macrocnemus obristi*, dal quale si può stimare che il numero totale delle vertebre caudali fosse di 52 o 53. La conservazione dell'intera coda si ha solo nell'esemplare IVPP V15001, appartenente alla specie affine *Macrocnemus fuyuanensis*. La lunghezza totale dell'esemplare IVPP V15001 è di 116,5 cm. Probabilmente le dimensioni degli esemplari più grandi di *Macrocnemus bassanii* dovevano essere molto simili.

CRANIO

Il cranio è abbastanza ben conservato negli esemplari PIMUZ T4822, PIMUZ T4355 e MSNM BES SC111 (fig. 2.3) e anche nell'esemplare PIMUZ T2472 (fig. 2.1), sebbene in quest'ultimo le ossa craniche siano disarticolate. Il premascellare ha due processi posteriori lunghi e stretti, che circondano il solco nasale rispettivamente medialmente e lateralmente, formandone quasi l'intero margine. Il solco nasale circonda la narice, analogamente a *Macrocnemus fuyuanensis*. I denti sono tecodonti, appuntiti, appiattiti in direzione labiolinguale e lievemente ricurvi in direzione posteriore. L'osso mascellare ha forma triangolare e posteriormente è a contatto con il prefrontale, il lacrimale e lo jugale. In questo modo il mascellare è escluso dal margine anteriore dell'orbita. I denti hanno la stessa forma di quelli del premascellare, ma sono più fitti. Quelli nella zona centrale sono un po' più grandi. Il mascellare si prolunga orizzontalmente in direzione posteroventrale, giungendo fino a circa sotto la metà dell'orbita. Non è chiara la conformazione dell'osso nasale perchè è molto mal conservato in tutti gli esemplari. Molto probabilmente le due ossa nasali si allargavano posteriormente. Qui contattavano i frontali, che sono ossa pari unite da una sutura diritta. Il frontale ha forma allungata e costituisce parte del margine dorsale dell'orbita. Lungo il margine dell'orbita il frontale è ispessito. Posteriormente i frontali si saldano ai parietali con una sutura frastagliata. Il margine dell'orbita è formato, nella sua parte anterodorsale, dal prefrontale. Quest'ultimo presenta un processo posterodorsale. La porzione anteroventrale del margine dell'orbita è costituita dal lacrimale. Il lacrimale è un osso di piccole dimensioni, di forma irregolare, posto tra jugale, mascellare e prefrontale. La porzione posterodorsale del margine dell'orbita è formata dal postfrontale, che impedisce così il contatto tra frontale e postorbitale. Il postfrontale presenta un processo sottile, allungato in direzione ventrale e che raggiunge il postorbitale, e uno più breve e tozzo in direzione orizzontale posteriore che contatta il parietale. Dorsalmente il postfrontale contatta il frontale. Il postfrontale costituisce una piccola parte del margine anteromediale dell'apertura temporale superiore.



fig.2.1 *Macrocnemus bassanii*. Cranio dell'esemplare PIMUZ T2472. La barra di scala equivale a 10 mm

I due parietali sono ampi e piatti e formano la gran parte del tetto cranico. La sutura fra i parietali è diritta. Al centro di una zona lievemente depressa si vede una piccola concavità, indicata in fig. 2.2 da una linea gialla. La posizione asimmetrica rispetto alla linea di sutura dei parietali fa ritenere che non si tratti del forame parietale, la cui presenza non può essere accertata con sicurezza anche secondo altri autori (Kuhn-Schnyder, 1962). Nella specie affine *Macrocnemus fuyuanensis* il forame parietale è chiuso, ridotto ad una lieve depressione all'estremità anteriore della cresta sagittale che si trova in corrispondenza della linea di sutura tra i parietali (Da-Yong Jiang et al., 2011). Anteriormente il parietale contatta il frontale e il postfrontale ma, diversamente da quanto ritenuto da precedenti autori (Kuhn-Schnyder, 1962) non raggiunge il postorbitale. Non è rilevabile con sicurezza un sopratemporale (Kuhn-Schnyder, 1962). L'osso parietale costituisce il margine mediale dell'apertura temporale superiore. Il margine laterale è formato dallo squamoso e dal

postorbitale. Quest'ultimo ha forma allungata, a mezzaluna, e possiede tre processi. Quello dorsale contatta il margine posteriore del postfrontale e forma il margine anteriore dell'apertura temporale superiore, quello ventrale raggiunge il ramo posteriore dello jugale e costituisce il contorno posteriore dell'orbita. Infine il processo posteriore del postorbitale è orizzontale e, insieme al processo anteriore dello squamoso, anch'esso orizzontale, forma il margine laterale dell'apertura temporale superiore. Lo jugale ha forma allungata, a mezzaluna, e costituisce il margine ventrale dell'orbita, inserendosi tra questo e il processo orizzontale posteriore del mascellare. Anteriormente lo jugale raggiunge il lacrimale. Lo squamoso ha quattro processi. Due sono diretti verticalmente rispetto all'asse longitudinale dello squamoso, rispettivamente uno in direzione dorsale e l'altro in direzione ventrale. Quello dorsale raggiunge il parietale e forma parte del margine posteriore dell'apertura temporale superiore. Il breve processo diretto ventralmente termina con un'estremità libera. Nell'esemplare MSNM BES SC111 esso si protende verticalmente verso il basso, in PIMUZ T2472 e in PIMUZ T2475 è leggermente obliquo in direzione anteroventrale (Kuhn-Schnyder, 1962; Peyer, 1937). Un altro processo, orizzontale, è diretto anteriormente, a formare, insieme al processo posteriore del postorbitale, il margine laterale dell'apertura temporale superiore, come già visto. Il quarto processo è orientato posteriormente, è leggermente incurvato verso il basso e raggiunge l'opistotico (Kuhn-Schnyder, 1962). Nell'esemplare PIMUZ T2472 (fig. 2.2) si vede una cavità abbastanza profonda sulla superficie mediale dello squamoso, indicata in figura dalla linea di colore bianco, che doveva probabilmente servire per l'articolazione con il quadrato (Kuhn-Schnyder, 1962).

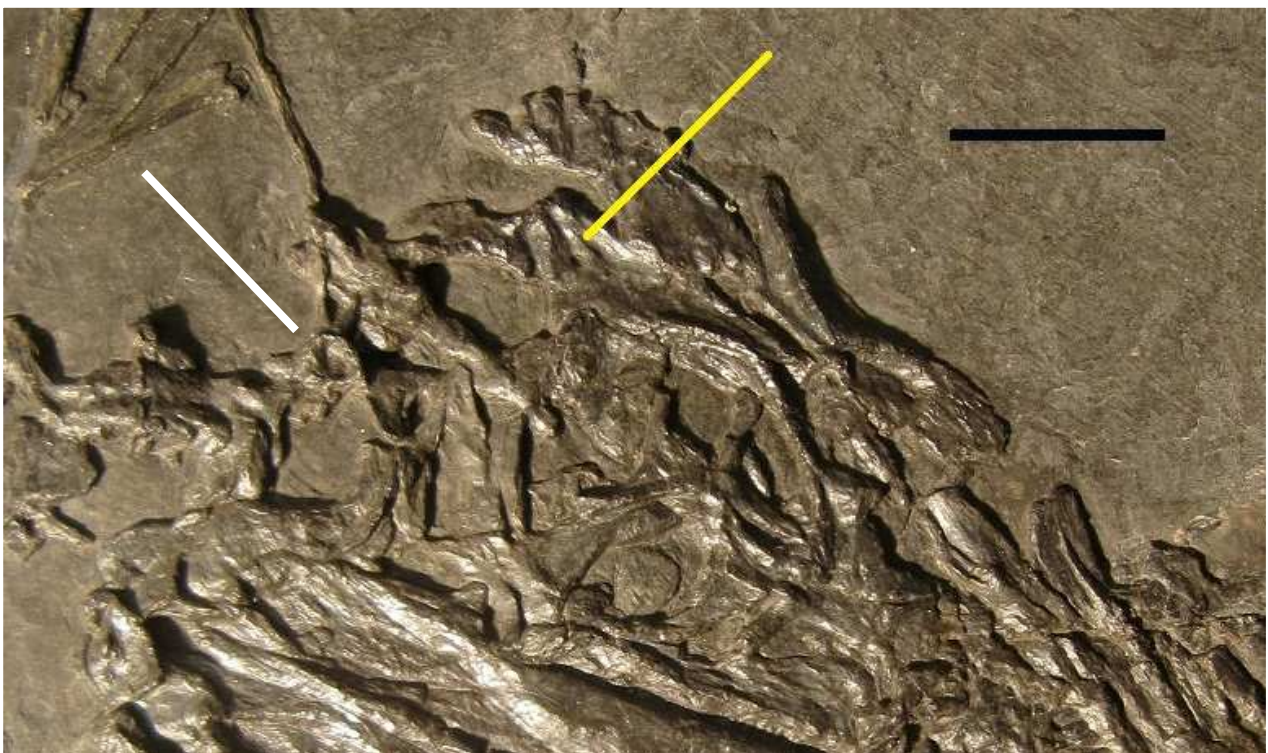


fig.2.2 *Macrocnemus bassanii*. Dettaglio del cranio dell'esemplare PIMUZ T2472. La linea gialla indica la concavità nell'osso parietale. La linea bianca indica la cavità nella superficie mediale dello squamoso. La barra di scala equivale a 10 mm

Il quadrato (fig. 2.1; fig.2.3) è robusto, incurvato, concavo posteriormente e convesso anteriormente. Presenta un'espansione sul margine convesso. La concavità posteriore suggerisce la possibile presenza di una membrana timpanica. Il condilo per la mandibola è a forma di sella, corrispondente alle due concavità vicine dell'articolazione mandibolare (Kuhn-Schnyder, 1962). Queste sembrano allungate in direzione anteroposteriore. La parte prossimale del quadrato si inserisce in un'insenatura dello squamoso, delimitata dal processo anteriore e da quello ventrale di quest'ultimo osso. L'apertura temporale inferiore è delimitata anteriormente dal processo ventrale del postorbitale e dallo jugale, dorsalmente dallo squamoso e dal processo posteriore del postorbitale e posteriormente dal quadrato. In nessuno degli esemplari di *Macrocnemus bassanii* si rileva il quadratojugale, per cui l'apertura temporale inferiore è aperta ventralmente. Questa circostanza, insieme al tipo di articolazione con lo squamoso e con la mandibola, è indicativa di una discreta libertà di oscillazione del quadrato in direzione anteroposteriore.

Le ossa palatali non sono ben conservate in alcun esemplare. Nell'esemplare PIMUZ T2476, benchè le ossa del cranio siano disarticolate, si riescono a vedere comunque vari dettagli. I vomeri sono di forma allungata e si allargano posteriormente. Formano il margine mediale delle narici interne (Kuhn-Schnyder, 1962). Sul lato mediale c'è una fila di circa venti denti, piccoli e bassi, da cui si diparte, nella zona posteriore del vomere, una fila di denti laterale con circa dieci denti, più piccoli di quelli della fila mediale (Peyer, 1937). I denti sono conici con punta arrotondata.

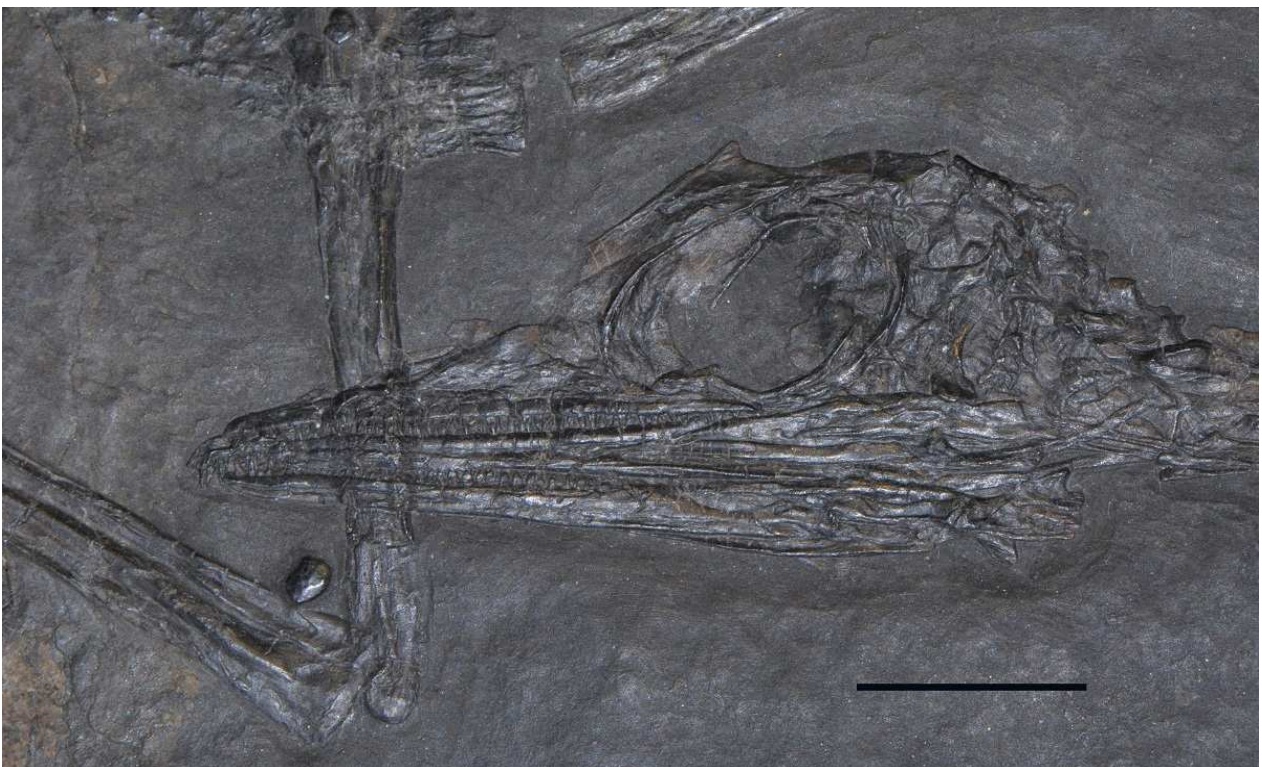


fig.2.3 *Macrocnemus bassanii*. Cranio dell'esemplare MSNM BES SC111. La barra di scala equivale a 10 mm.

Posteriormente il vomere si collega al palatino, che forma il margine posteriore delle coane. Il margine laterale del palatino è più corto di quello mediale. Entrambi i margini sono muniti di una

fila di denti. Quella del margine laterale comprende dieci denti, di forma analoga a quella dei denti del vomere (Kuhn-Schnyder, 1962). Lo pterigoide è un osso molto sviluppato in lunghezza che raggiunge la maggiore estensione trasversale dietro al palatino. Qui esso si trova in contatto con l'ectopterigoide che delimita una finestra suborbitale che è circondata, internamente, dietro dallo pterigoide e davanti dal palatino, e, esternamente, dal mascellare (Kuhn-Schnyder 1962). Sul margine mediale dello pterigoide si trova una fila di venti-venticinque denti, di cui quelli situati posteriormente sono i più massicci. Anteriormente questa fila di denti sembra dividersi in due file di denti più piccoli (Peyer, 1937). Un'altra fila di denti è presente sul margine laterale, ma solamente lungo il suo terzo posteriore. Entrambe queste file di denti convergono posteriormente. L'ectopterigoide è stato individuato esaminando l'esemplare PIMUZ T2472 ai raggi X, ma non è stato possibile determinarne la forma (Kuhn-Schnyder, 1962). Anche l'epipterigoide è visibile solo ai raggi X. La sua identificazione con un elemento diritto e sottile non è sicura (Peyer, 1937; Kuhn-Schnyder, 1962).

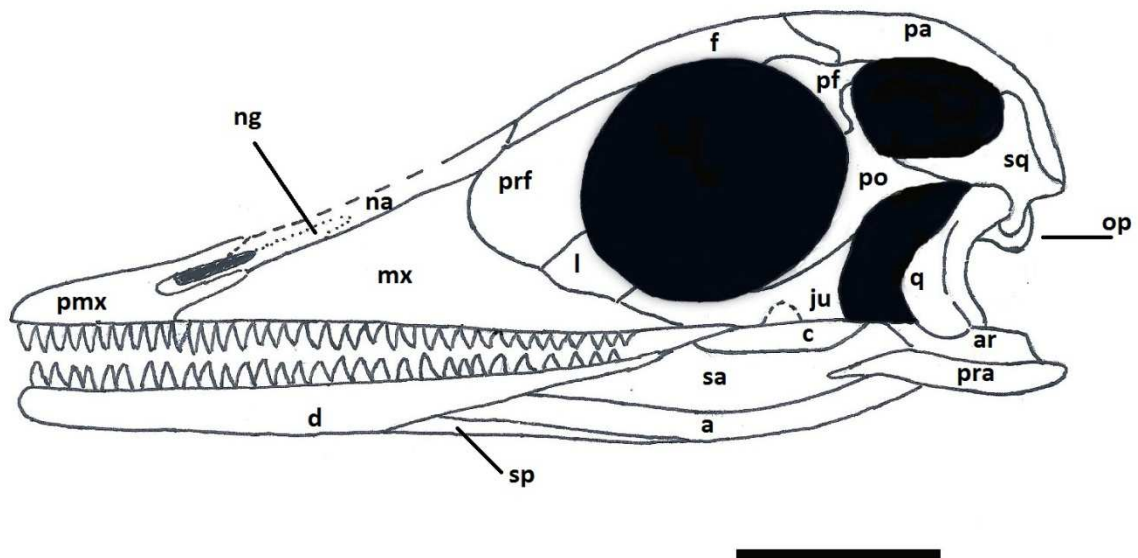


fig.2.4 Ricostruzione del cranio di *Macrocnemus bassanii* in vista laterale sinistra. Abbreviazioni: a,angolare; ar,articolare; c,coronoide; d,dentale; f,frontale; ju,jugale; l,lacrimale; mx,mascellare; na,nasale; ng,nasal groove; op,opistotico; pa,parietale; pmx,premascellare; po,postorbitale; pof,postfrontale; pra,prearticolare; prf,prefrontale; q,quadrato; sa,surangolare; sp,spleniale; sq,squamoso. La barra di scala equivale a 10 mm.

Il parasfenoide è un osso lungo e sottile che si rastrema anteriormente. Il basisfenoide è di forma triangolare con la base orientata posteriormente e due processi basipterigoidei ben sviluppati. Non si rileva il sfenetmoide. L'opistotico è un osso abbastanza sottile, di forma approssimativamente rettangolare. L'identificazione di basioccipitale, esoccipitale, supraoccipitale e prootico non è sicura per via delle cattive condizioni di conservazione.

Ossa sclerotiche sono presenti negli esemplari PIMUZ T4822 e PIMUZ T4355 (fig. 2.5; fig 2.6) e probabilmente anche in PIMUZ T2472 (Kuhn-Schnyder, 1962). L'orbita ha forma quasi circolare.

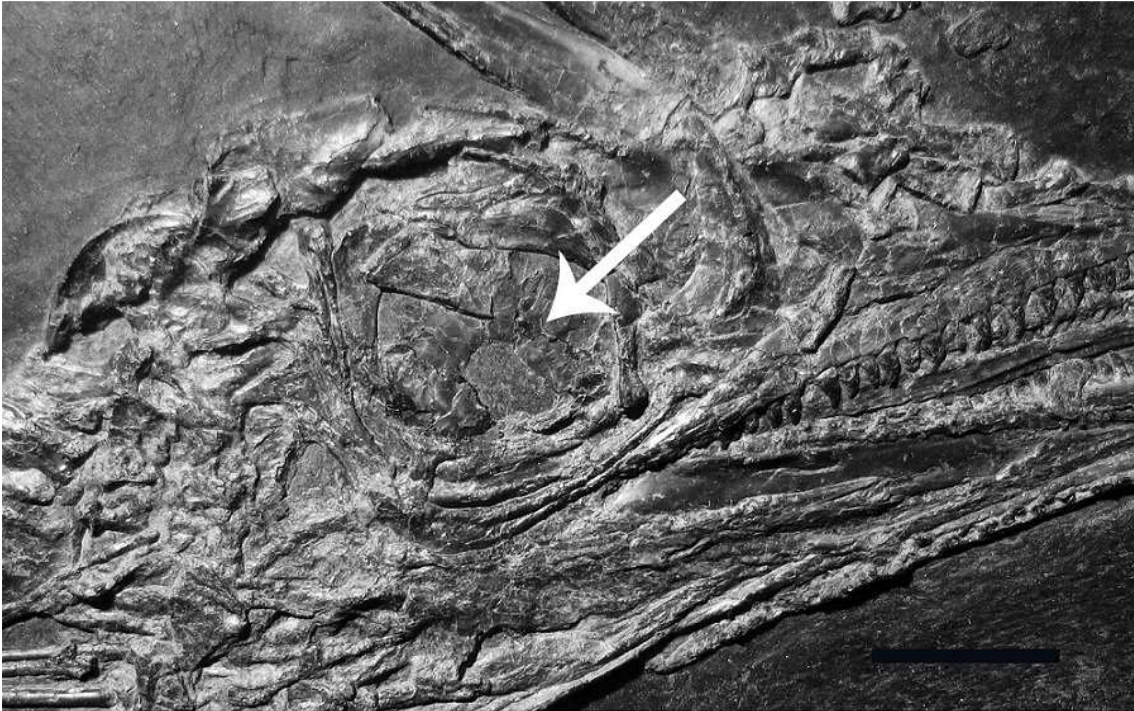


fig.2.5 *Macrocnemus bassanii*. Cranio dell'esemplare PIMUZ T4355. La freccia bianca indica l'interno dell'orbita con le placche sclerotiche. La barra di scala equivale a 10 mm.

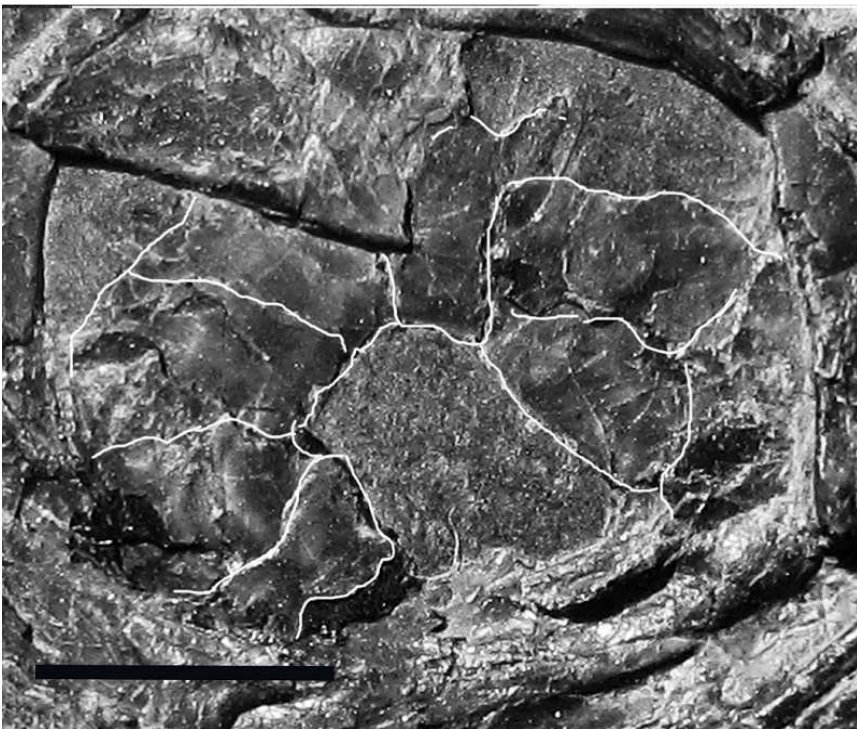


fig.2.6 *Macrocnemus bassanii*. Cranio dell'esemplare PIMUZ T4355. Particolare dell'orbita con le placche sclerotiche evidenziate da un contorno bianco. La barra di scala equivale a 5 mm.

MANDIBOLA

Il dentale è il più grande elemento della mandibola. E' un osso allungato, piuttosto sottile. I denti sono piccoli, fitti, appiattiti labiolingualmente, lievemente incurvati in direzione caudale e con una

sola punta (fig. 2.1). Sono probabilmente in numero di 30. Sembrano esserci quattro denti più grossi e meno ravvicinati in posizione anteriore. Il dentale si rastrema posteriormente, per circa un terzo della sua lunghezza totale, formando una sutura obliqua con le altre ossa della mandibola. L'angolare è un osso sottile che contatta da dietro il dentale e lo spleniale. I margini del surangolare non sono ben visibili. Esso confina posteriormente con l'articolare, posteroventralmente con il prearticolare, anteriormente con il dentale e dorsalmente con il coronoide e. Il coronoide si inserisce sul surangolare e si estende più in direzione posteriore che in direzione anteriore (Kuhn-Schnyder, 1962). Forma un processo coronoide abbastanza sviluppato. Sul lato mediale della mandibola si trova lo spleniale che ha la forma di un triangolo allungato longitudinalmente. Il contatto col dentale sembra avvenire lungo una linea obliqua. Posteriormente allo spleniale il prearticolare forma il margine ventrale della fossa meckeliana (Kuhn-Schnyder, 1962). L'articolare possiede una cavità leggermente concava (fig. 2.3) e suddivisa in due superfici articolari fra loro molto vicine. Vi è inoltre un processo retroarticolare abbastanza allungato in direzione posteriore.

DENTATURA

Per esaminare la dentatura si considerano gli esemplari nei quali i denti sono almeno in parte conservati. Si tratta degli esemplari PIMUZ T2472, PIMUZ T2475, PIMUZ T2477, PIMUZ T2814, PIMUZ T2815, PIMUZ T4355 (fig. 2.7), PIMUZ T4822, PIMUZ T2476 (fig. 2.8), MSNM BES SC111.



fig.2.7 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4355. Particolare della parte anteriore del muso in cui sono visibili i denti. La barra di scala equivale a 10 mm.

In tutti gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* la forma dei denti è la stessa. I denti non sono molto grandi e lievemente incurvati all'indietro (fig. 2.1), con una sola punta acuminata. Sono compressi

in direzione labiolinguale. Di solito i denti anteriori sono leggermente più grandi degli altri mentre quelli posteriori sono più piccoli. Nella parte centrale della bocca i denti sono più fitti.

Negli esemplari di grandi dimensioni ci sono circa 11 denti sul premascellare. Gli esemplari di taglia media possiedono probabilmente anch'essi lo stesso numero di denti sul premascellare, se nel conto si includono anche gli spazi liberi in cui dovevano esserci dei denti che non si sono conservati. PIMUZ T4822, che è un individuo di dimensioni medie, e il piccolo MSNM BES SC111 hanno solo 8 denti sul premascellare. Probabilmente questo è dovuto al loro stadio di sviluppo ancora immaturo.

Negli esemplari più grandi ci sono circa 25 denti sul mascellare. L'incertezza nel loro numero può essere dovuta al livello di conservazione. Laddove sono presenti degli spazi tra i denti questi sono sempre inclusi nel conteggio e conteggiati come denti. Negli esemplari di dimensioni intermedie i denti mascellari sono circa 25. In MSNM BES SC111 ci sono 35 denti mascellari (fig. 2.3). Questo dato è un po' anomalo perchè solitamente il numero dei denti cresce con le dimensioni. Se si considera il rapporto tra la lunghezza del mascellare e quella mesiodistale del singolo dente (scelto in posizione centrale lungo il mascellare) si ottengono i valori elencati nella tabella seguente:

BES SC 111	40.22
PIMUZ T4822	28.6
PIMUZ T2477	33.9
PIMUZ T4355	30.9

Si nota che solo nell'esemplare di piccola taglia BES SC111 i denti sono più numerosi ma più piccoli come dimensioni relative, negli altri esemplari la dimensione relativa dei denti rimane costante con l'aumentare della lunghezza dell'osso mascellare.

Sul dentale, negli esemplari più grandi, sono presenti 25-30 denti. Gli esemplari di taglia inferiore possiedono tutti circa 30 denti sul dentale.

Denti palatali su vomere, palatino e pterigoide sono osservabili in PIMUZ T2476 (fig. 2.8) e probabilmente in PIMUZ T2472, in PIMUZ T2475, in PIMUZ T2477 e, almeno secondo Peyer, in PIMUZ T4822 (Peyer, 1937). Essi sono più piccoli degli altri denti e hanno una punta arrotondata. Negli altri esemplari la volta del palato non è visibile. La forma di questi denti è uguale sia negli esemplari più grandi che in quelli di dimensioni intermedie. Il loro numero non può essere determinato con certezza.



fig.2.8 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2476. Particolare della dentatura. La barra di scala equivale a 10 mm.

COLONNA VERTEBRALE E COSTE

Vertebre: le vertebre cervicali sono 8. L'atlante non è visibile in nessun esemplare. L'epistrofeo è ben conservato nell'esemplare PIMUZ T2476 (fig. 2.9). Le vertebre cervicali sono allungate (fig. 2.10), come è tipico dei Protorosauria. Le spine neurali sono basse. Non c'è sutura visibile tra gli archi neurali e i rispettivi centri vertebrali. La lunghezza delle vertebre cresce da quelle anteriori fino a quelle centrali, poi si riduce verso quelle posteriori.

Le vertebre dorsali sono 16 e la loro lunghezza decresce lievemente procedendo in direzione posteriore. Le spine neurali non sono particolarmente elevate in tutte le vertebre presacrali, neppure in quelle della regione dorsale anteriore.

Vi sono due vertebre sacrali. Il numero delle vertebre caudali è congetturale. Si può stimare il loro numero in 45 - 50 basandosi sul confronto con le specie affini *Macrocnemus fuyuanensis* e *Macrocnemus obristi*. I processi trasversi delle vertebre caudali anteriori sono molto prominenti, e sporgono lateralmente oltre le pleurapofisi delle sacrali e l'ala dorsale dell'ilio che a sua volta si articola con le pleurapofisi delle sacrali. Posteriormente i processi trasversi si riducono e nella XIII vertebra sono appena rudimentali. Le spine emali sono relativamente piccole. La coda non è quella tipica di un animale acquatico. Per la sua importanza per lo studio morfofunzionale la coda viene trattata in dettaglio in uno specifico capitolo.



fig.2.9 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2476. Epistrofeo. La barra di scala equivale a 10 mm.

Coste: Le coste cervicali di *Macrocnemus bassanii* sono allungate e orientate lungo l'asse longitudinale della colonna vertebrale (fig. 2.10). La loro estremità prossimale è espansa e possiede due superfici articolari sul suo lato mediale. Il piano di articolazione giace ad angolo retto rispetto all'asse longitudinale della costa. Il tubercolo si articola con un processo trasverso che si proietta in direzione ventrolaterale da sotto le prezigapofisi. Il capitolo si articola con una parapofisi che si proietta pressoché lateralmente dall'estremità prossimale della vertebra. Anteriormente la testa prossimale della costa forma un processo anteriore libero. Non si è conservata un'eventuale costa dell'atlante mentre poco si può vedere della lunghezza di quella dell'epistrofeo. La lunghezza delle coste cervicali aumenta procedendo verso il centro del collo e poi torna a ridursi avvicinandosi alla parte posteriore. La particolare costituzione del collo è uno degli aspetti più peculiari dei Protorosauria. Per la sua importanza per lo studio morfofunzionale il collo viene pertanto esaminato in modo approfondito in un successivo capitolo.

Le coste dorsali anteriori sono dicocefale, quelle posteriori sono invece olocefale. Non è chiaro dai fossili l'esatto punto di transizione ma nell'esemplare PIMUZ T2472 si vede che le ultime nove o forse dieci vertebre dorsali sono olocefale (Rieppel 1989). Le coste delle ultime cinque vertebre sono molto più corte e sono ridotte a elementi pressoché dritti che si proiettano lateralmente, definendo così una regione lombare. Le pleurapofisi delle coste sacrali sono espanse nella loro porzione distale, tanto da entrare in contatto e racchiudere un forame. La pleurapofisi della seconda sacrale è biforcata distalmente, un carattere che si osserva anche in *Prolacerta* e in vari Lepidosauri fossili ed attuali.



fig.2.10 *Macrocnemus bassanii* esemplare MSNM BES SC111. Collo. La barra di scala equivale a 10 mm.

CINTI E ARTI

Cinto pettorale: il coracoide ha forma ovale con un margine dorsale diritto che si solleva in un processo glenoideo posteriore (Rieppel, 1989). Il forame coracoideo è di poco anteroventrale al processo glenoideo. La scapola è espansa posteriormente e possiede anch'essa un processo glenoideo che si unisce a quello del coracoide (Rieppel, 1989). L'interclavicola ha forma romboidale con un lungo processo posteriore e due ali laterali piuttosto espanse (fig.2.13). Anteriormente vi sono due brevi proiezioni per l'articolazione con le clavicole. La clavicola è un osso lievemente incurvato con un'estremità appuntita

Arto anteriore: l'omero è lievemente incurvato medialmente e piuttosto sottile con una porzione distale espansa e recante due superfici articolari separate per il radio e l'ulna. Manca sia un forame entepicondilare che un forame ectepicondilare. L'ulna non possiede un olecrano ossificato ed è più sottile del radio (Rieppel, 1989). C'è incertezza sul numero dei carpali: sembrano esserci sei carpali ossificati (esemplare PIMUZ T2474) e sembrano identificabili l'intermedio, il primo e il quarto carpale distale. I metacarpali aumentano in lunghezza dal primo al quarto dito (fig.2.12), il quinto è di nuovo più corto. La formula falangea è primitiva, 2-3-4-5-3.



fig.2.12 *Macrocnemus bassanii* esemplare MSNM BES SC111. Mano. La barra di scala equivale a 5 mm

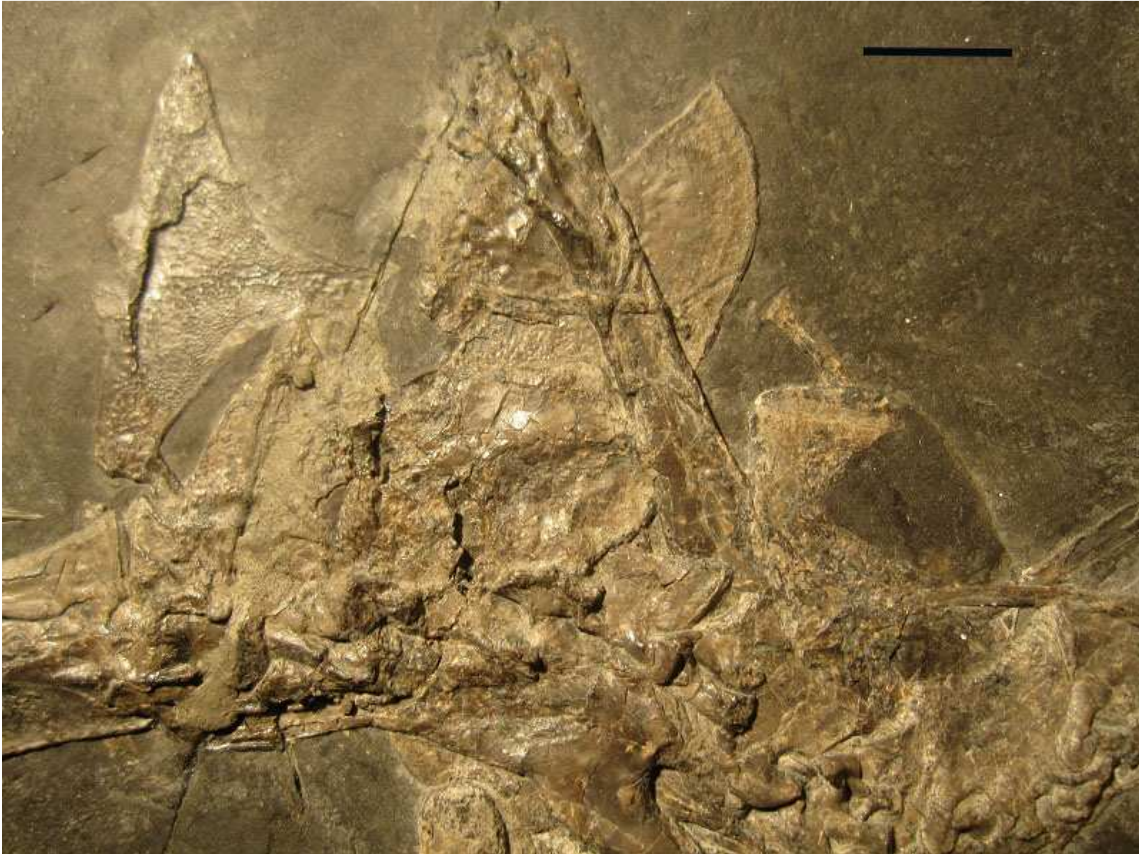


fig.2.13 *Macrocnemus bassanii* esemplare PIMUZ T4355. Cinto pettorale. La barra di scala equivale a 10 mm.

Cinto pelvico: l'ilio è espanso in una lama dorsale che si articola con le ampie pleurapofisi delle due vertebre sacrali. L'ilio possiede un marcato processo preacetabulare (fig. 2.12). Il margine dell'acetabolo è molto massiccio e forma una sorta di orlo sporgente che ne circonda quasi completamente la parte superiore. L'ischio si prolunga in direzione posteriore con un processo che termina con un'estremità ottusa (Peyer, 1937). Pube e ischio sono separati da una finestra tiroidea. Essi possiedono rispettivamente una concavità posteriore e una concavità anteriore che costituiscono gran parte del margine della finestra tiroidea. Il cinto pelvico nel complesso appare di misura piuttosto ridotta se paragonato ai grandi arti posteriori.



fig.2.12 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822, particolare del cinto pelvico. La barra di scala equivale a 10 mm.

Arto posteriore: il femore presenta una curvatura sigmoidale. La sua estremità articolare prossimale si trova in linea con l'asse longitudinale dell'osso, indicando una postura divaricata (fig. 2.13). L'estremità articolare distale del femore è un poco deflessa ventralmente. Le superfici articolari per tibia e fibula all'estremità distale del femore si estendono anche ventralmente, indicando che lo zeugopodio poteva flettersi relativamente al femore (fig. 2.13). Piccole ossa che ricoprono l'estremità distale del femore, visibili nell'esemplare PIMUZ T4355 (fig. 2.15), sono molto probabilmente ossa sesamoidi. Gli elementi dello zeugopodio sono notevolmente allungati.

C'è uno stretto spazio interosseo. La tibia è molto più massiccia della fibula ed entrambe le sue estremità sono notevolmente ispessite. I metatarsali aumentano in lunghezza dal primo al quarto dito, mentre il quinto è corto e uncinato. La formula falangea del piede è primitiva, 2-3-4-5-4.

Nell'esemplare PIMUZ T4822 si ha il maggior numero di tarsali ossificati, ben sei, due prossimali, che racchiudono un forame, e quattro distali (fig. 2.14). L'elemento più grande ha i contorni arrotondati, si trova distalmente alla fibula ed è identificabile come il calcagno. L'astragalo si trova tra la tibia e la fibula, ha forma allungata, prossimalmente contatta il lato tibiale della parte distale della fibula e il suo lato mediale porta una superficie articolare per l'estremità distale della tibia. Inoltre vi sono il primo, il terzo e il quarto tarsale distale e il centrale. Il quarto tarsale distale è il più grande dei tarsali distali e si trova in posizione distale rispetto al calcagno, prossimale rispetto al quarto metatarsale e mediale rispetto all'estremità prossimale del quinto metatarsale, che ha forma ad uncino.

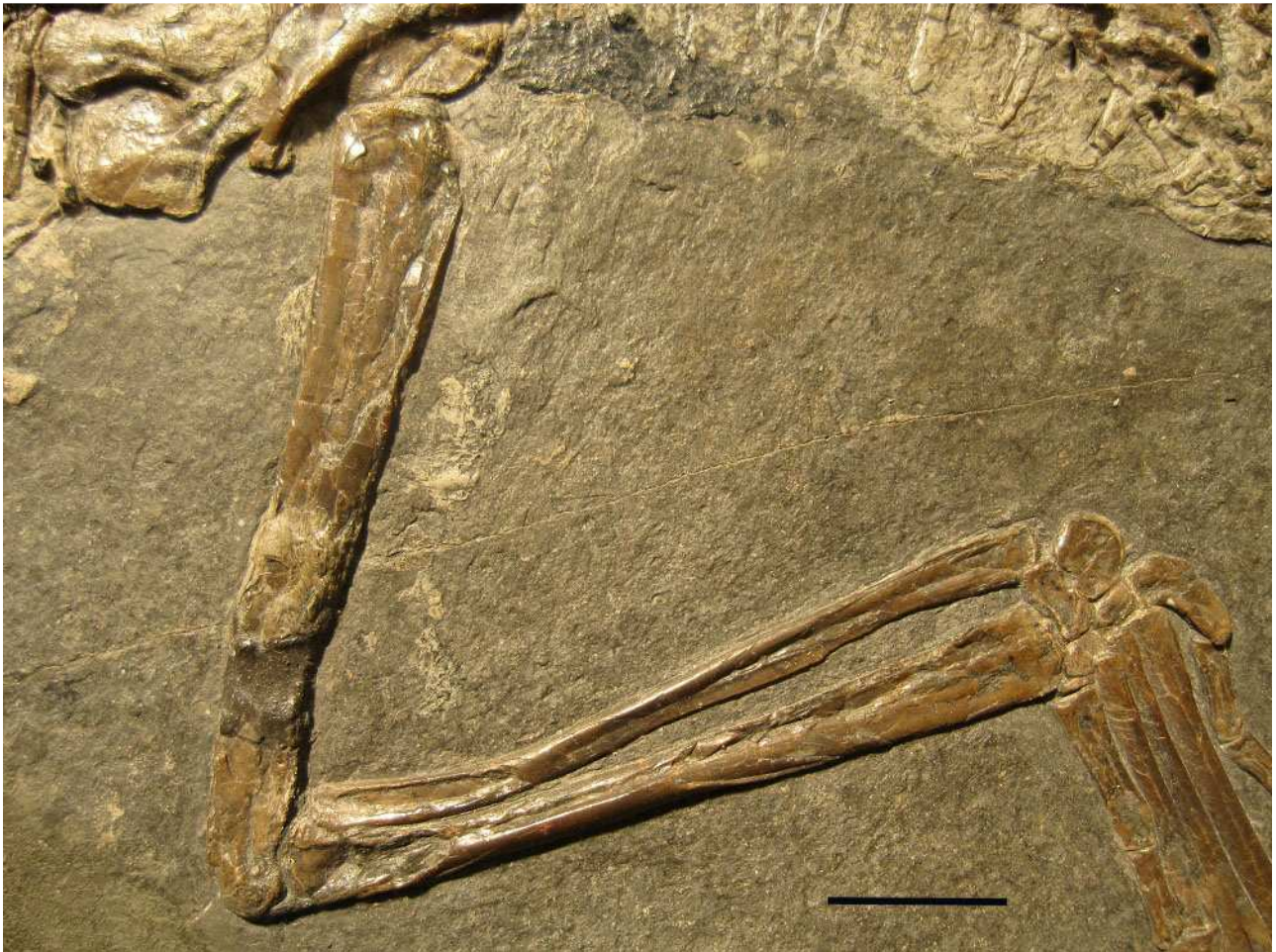


fig.2.13 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822, arto posteriore. La barra di scala equivale a 10 mm.

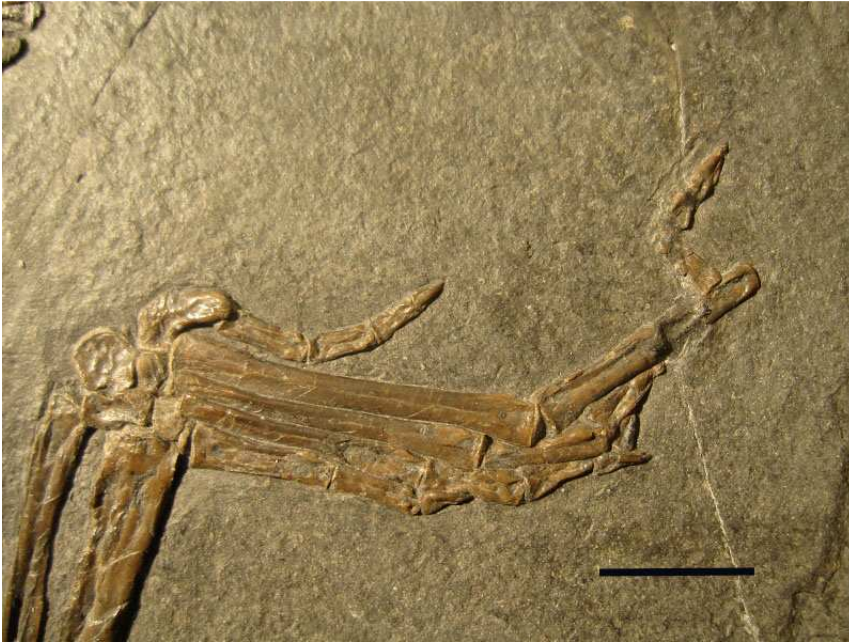


fig.2.14 *Macrocnemus bassanii*. Esempio PIMUZ T4822. Piede. La barra di scala equivale a 10 mm.

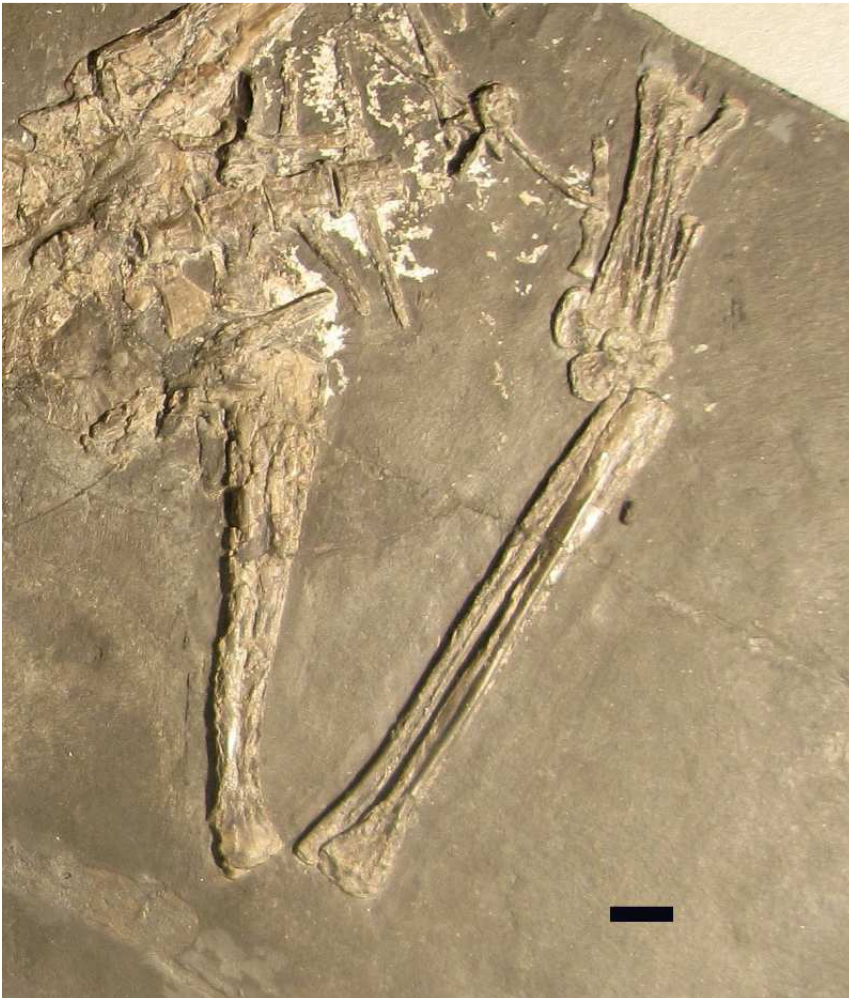


fig.2.15 *Macrocnemus bassanii*. Esempio PIMUZ T4355. Arto posteriore. La barra di scala equivale a 10 mm.

RILEVAZIONE DELLE PROPORZIONI DEGLI ARTI

Nella trattazione che segue i vari esemplari sono stati suddivisi in classi in base alle dimensioni del femore, che dovrebbero essere indicative di quelle dell'intero scheletro.

Si riportano nella tabella 1 le dimensioni in millimetri delle ossa lunghe dei vari esemplari di *Macrocnemus bassani*.

TAB.1	BES	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ	PIMUZ
	SC111	T2476	T2815	T2472	T2473	T2470	T2474	T2475	T2477	T4822	T2816	T4355					
hu dx	25.9			55.1			46.8										
hu sx	26.66		57.37	58.1				36.84					52.36				
ra dx	23.96	47.9		51.32			45.53										
ra sx	23.96							34.19					47.08				
ul dx	24.6	47.9		53.1			42.42		32.84								
ul sx	24.6			52.6?				34.58					48.42				
fe dx		71.5	72.89	71.9		93.97			45.54	47.61	35.4						
fe sx	34.42	70.5	75.92	69.9						47.12		65.49					
ti dx	37.82	71.5	79.9	76.3	66.64	92.95				44.7	38.8						
ti sx	38.52		79.9	76					47.93	45.54		72.73					
fi dx	36.89	69	70.65	72	66.08	89.52				43.6	36.82						
fi sx	36.55		77.3	73.1					47.2	43.57		70.7					
IV mc	6.38			15.2			12.94	10.39	10.87			13.51					
IV mt	18.52		39,99	35.5	33.1	46.33			26.43	24.27	19.25	31.9					

PIMUZ T2476, PIMUZ T2472, PIMUZ T2815 hanno dimensioni del femore simili. PIMUZ T4355, benché un po' più piccolo, può anch'esso rientrare in questo raggruppamento. Di PIMUZ T2473 non è rilevabile la lunghezza del femore ma quella della tibia, della fibula e del IV metatarsale e i valori di queste ultime sono paragonabili a quelli omologhi degli altri 4 esemplari. E' presumibile che siano quindi esemplari adulti di taglia simile (si rimanda al capitolo sull'ontogenesi).

Si calcolano i seguenti rapporti tra le lunghezze:

lunghezza femore/lunghezza omero L fe/L hu

lunghezza tibia/lunghezza ulna L ti/L ul

lunghezza femore/lunghezza tibia L fe/L ti

lunghezza femore/lunghezza fibula L fe/L fi

lunghezza femore/lunghezza IV metatarsale L fe/L IVmt

lunghezza tibia/lunghezza IV metatarsale L ti/L IVmt

Per PIMUZ T2476, PIMUZ T2472, PIMUZ T2815, PIMUZ T4355 e PIMUZ T2473 i valori di questi rapporti sono riuniti nella tabella 2:

TAB. 2	PIMUZ T2472	PIMUZ T2476	PIMUZ T2815	PIMUZ T4355	PIMUZ T2473
L fe/L hu	1.25	n.p.	1,32 sx	1,25	n.p.
Lti/Lul	1.44	1.49	n.p.	1.5	n.p.
L fe/L ti	0.93	0.99	0.93	0.9	n.p.
L fe/L fi	0.98	1.03	0.96	0.93	n.p.
L fe/L IVmt	2	n.p.	1.86	2.05	n.p.
L ti/L IVmt	2.15	n.p.	2	2.28	2.01

PIMUZ T2470 è l'esemplare più grande, nettamente più grosso di quelli del gruppo precedente. I valori dei rapporti di lunghezza per PIMUZ T2470 sono elencati nella tabella 3:

TAB. 3	PIMUZ T2470
L fe/L hu	n.p.
Lti/Lul	n.p.
L fe/L ti	1.01
L fe/L fi	1.05
L fe/L IVmt	2.03
L ti/L IVmt	2.01

PIMUZ T2474 sembra anch'esso formare un gruppo a sé stante. Le sue dimensioni sono minori di quelle dei sei esemplari precedenti ma superiori a tutti gli altri. Sfortunatamente non sono rilevabili le misure delle lunghezze delle ossa dell'arto posteriore.

PIMUZ T2477, PIMUZ T4822 e PIMUZ T2475 (tab. 4) hanno dimensioni tra loro comparabili.

TAB.4	PIMUZ T2477	PIMUZ T4822	PIMUZ T2475
L fe/L hu	n.p.	n.p.	n.p.
L ti/L ul	1.46	n.p.	n.p.
L fe/L ti	0.95	1.05	n.p.
L fe/L fi	0.96	1.09	n.p.
L fe/L IVmt	1.72	1.95	n.p.
L ti/L IVmt	1.81	1.86	n.p.

Poche misure sono rilevabili sull'esemplare PIMUZ T2816. Dalle lunghezze delle ossa della gamba, da quelle dei metatarsali e dell'unica vertebra caudale prossimale sembra che le dimensioni di PIMUZ T2816 siano simili a quelle di MSNM BES SC 111. Si può quindi ritenere, sebbene con una certa incertezza dovuta alla cattiva conservazione di PIMUZ T2816, che questi due esemplari costituiscano un raggruppamento dimensionale distinto dagli altri. I valori dei rapporti di lunghezza sono riuniti nella tabella 5:

TAB.5	MSNM BES SC 111	PIMUZ T2816
L fe/L hu	1.29	n.p.
Lti/Lul	1.57	n.p.
L fe/L ti	0.89	0.91
L fe/L fi	0.94	0.96
L fe/L IVmt	1.86	1.84
L ti/L IVmt	2.08	2.02

Si riportano infine in tabella 6 i valori medi dei rapporti di lunghezza calcolati per tutti gli esemplari.

TAB.6	Valori medi <i>Macrocnemus bassanii</i>
Lfe/L hu	1.28
L ti/L ul	1.49
L fe/L ti	0.95
L fe/L fi	0.99
L fe/L IVmt	1.91
L ti/L IVmt	2.02

Di seguito (fig. 2.16; fig. 2.17) sono rappresentati in forma grafica per tutti gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* i valori dei rapporti di lunghezza elencati nelle tabelle.

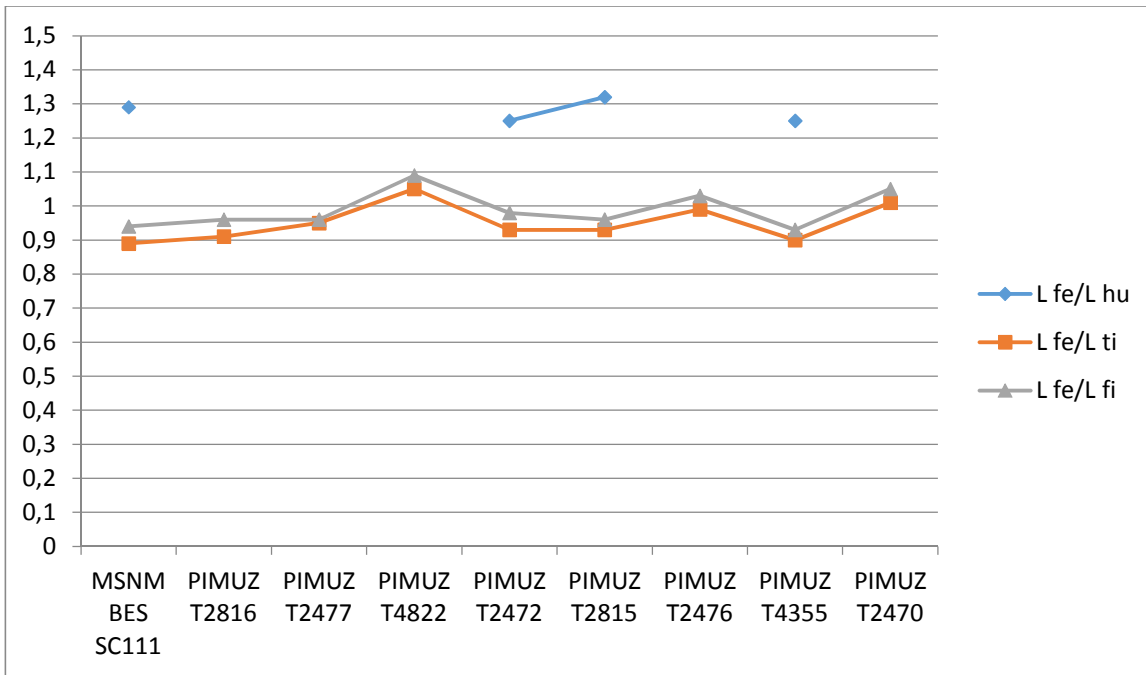


fig.2.16 grafico dei rapporti di lunghezza tra i segmenti degli arti di *Macrocnemus bassanii*. In ascissa sono riportati gli esemplari, in ordinata i valori dei rapporti di lunghezza

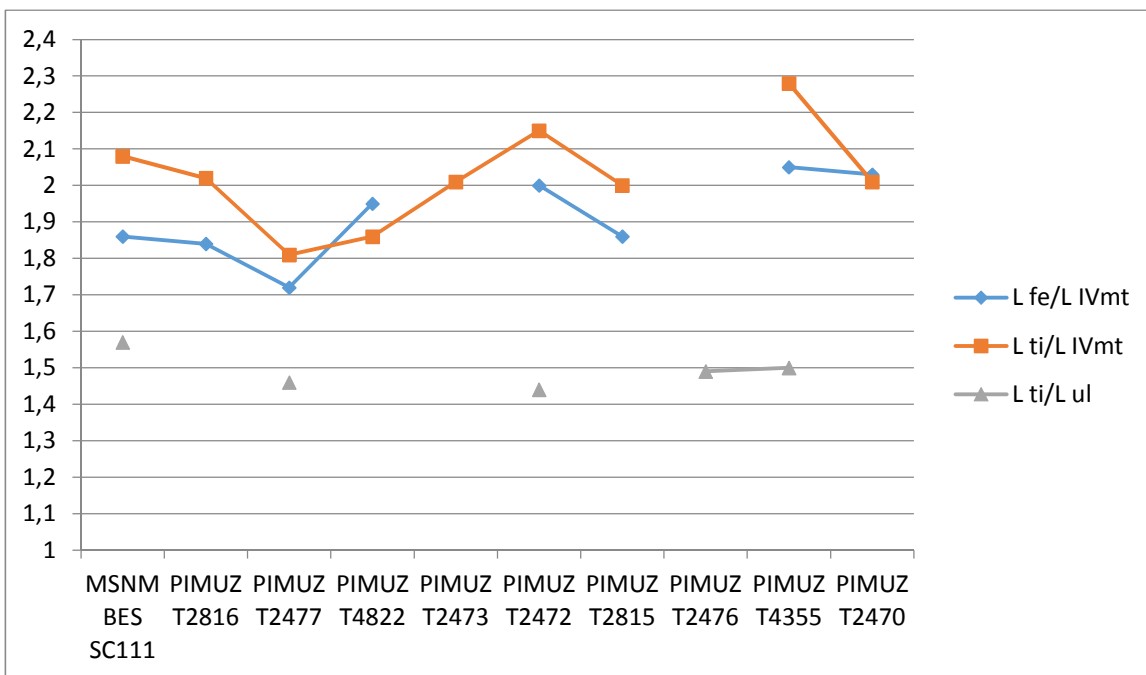


fig.2.17 grafico dei rapporti di lunghezza tra i segmenti degli arti di *Macrocnemus bassanii*. In ascissa sono riportati gli esemplari, in ordinata i valori dei rapporti di lunghezza

Analizzando i rapporti di lunghezza riportati nelle tabelle e i grafici che li rappresentano si può notare che:

- i valori del rapporto L fe/L hu sono praticamente gli stessi per tutti gli esemplari in cui sono rilevabili (MSNM BES SC 111, PIMUZ T2472, PIMUZ T2815, PIMUZ T4355), compreso MSNM BES SC 111 che ha dimensioni nettamente inferiori agli altri cinque. Lo stesso vale per i valori del rapporto

L ti/L ul. Sembra quindi che il rapporto di proporzionalità tra la lunghezza dell'arto posteriore e quella dell'arto inferiore sia costante indipendentemente dalle dimensioni assolute degli esemplari.

- Solo PIMUZ T4822 ha un valore del rapporto L fe/L ti (e anche L fe/L fi) che si discosta abbastanza decisamente da quello degli altri esemplari. Lo scostamento dal valor medio è infatti superiore al +10% per T4822.
- PIMUZ T2477 si discosta invece di circa il -10% dal valor medio del rapporto L fe/L IVmt. Anche lo scostamento di PIMUZ T4355 è piuttosto elevato ma comunque inferiore al +10%. Nel complesso i valori di questo rapporto di lunghezze appaiono abbastanza dispersi per cui lo scostamento degli esemplari citati non è molto significativo.
- PIMUZ T2477 e PIMUZ T4822 presentano una notevole divergenza dal valore medio del rapporto L ti/L IVmt, inferiore al -10%. Anche in PIMUZ T4355 lo scostamento è abbastanza elevato, sfiorando il +10%. PIMUZ T4355 è un esemplare di taglia piuttosto grande mentre PIMUZ T4822 e PIMUZ T2477 appartengono a una classe diversa che comprende individui di dimensioni più piccole.

Pertanto si deduce che le uniche variazioni significative riscontrabili si ritrovano nei rapporti L fe/L ti, L fe/L IVmt e L ti/L IVmt. Per i rapporti L fe/L ti e L ti/L IVmt l'esemplare PIMUZ T4822 si discosta nettamente dal valor medio. Questo significa che in PIMUZ T4822 la tibia era relativamente più corta sia rispetto al femore che rispetto al IV metatarsale che negli altri esemplari. PIMUZ T4822 è tra gli esemplari di dimensioni medio-piccole.

In PIMUZ T2477 il IV metatarsale è allungato rispetto sia alla tibia che, in misura minore, al femore. Anche PIMUZ T2477 è un esemplare di taglia medio-piccola, appartenente allo stesso raggruppamento di PIMUZ T4822.

E' comunque abbastanza singolare il fatto che la tibia sia sensibilmente più corta rispetto al IV metatarsale solo in PIMUZ T4822 e in PIMUZ T2477. Sono entrambi esemplari di taglia piuttosto ridotta. Negli altri esemplari appartenenti al medesimo raggruppamento dimensionale il rapporto tra la lunghezza della tibia e quella del IV metatarsale sfortunatamente non è rilevabile. Non è pensabile attribuire questa particolarità allo stadio di sviluppo perché in tal caso si dovrebbe riscontrare una variazione progressiva nell'andamento di questo rapporto di lunghezze a partire dagli esemplari di taglia più piccola fino a quelli più grandi. In realtà si vede che non è così ma che i valori del rapporto Lti/LIVmt sono pressoché simili per tutti gli altri esemplari. Qualunque possa essere la ragione per cui PIMUZ T2477 e PIMUZ T4822 manifestano una certa deviazione dai valori medi per i rapporti di lunghezze citati essi non possono in nessun caso costituire una popolazione distinta perché PIMUZ T2477 risale al Tardo Anisico della Formazione di Besano mentre PIMUZ T4822 appartiene alla Formazione di Meride del Ladinico inferiore.

In PIMUZ T4355 si osserva un allungamento della tibia rispetto al IV metatarsale, una tendenza opposta a quella appena segnalata per PIMUZ T2477 e PIMUZ T4822. Sebbene in misura più lieve si rileva un accorciamento del IV metatarsale anche rispetto al femore. E' un esemplare di dimensioni piuttosto grandi, probabilmente adulto. In esso si rileva quindi un'allometria negativa del piede rispetto alla tibia e in generale a tutto l'arto posteriore. Gli altri esemplari di taglia paragonabile a PIMUZ T4355 non mostrano però un andamento simile nelle proporzioni tra la tibia

e il IV metatarsale e inoltre non si può individuare alcuna tendenza particolare nell'insieme degli esemplari di *Macrocnemus bassanii* al variare delle dimensioni. Pertanto non si può attribuire l'allungamento della tibia ad un particolare stadio di sviluppo ontogenetico.

Per lo studio dell'arto anteriore si possono considerare ancora come appartenenti ad uno stesso gruppo gli esemplari PIMUZ T2472, PIMUZ T2476, PIMUZ T2815, PIMUZ T4355, che hanno dimensioni delle ossa dell'arto anteriore comparabili (tab. 7).

Si calcolano i seguenti rapporti tra le lunghezze:

lunghezza omero/lunghezza ulna L hu/L ul

lunghezza omero/lunghezza IV metacarpale L hu/L IVmc

lunghezza ulna/lunghezza IV metacarpale L ul/L IVmc

TAB.7	PIMUZ T2472	PIMUZ T2476	PIMUZ T2815	PIMUZ T4355
L hu/L ul	1.07	n.p.	n.p.	1.08
L hu/L IVmc	3.72	n.p.	n.p.	3.88
L ul/L IVmc	3.48	n.p.	n.p.	3.58

PIMUZ T2474 ha dimensioni inferiori ai quattro esemplari elencati qui sopra ma maggiori di quelle degli altri esemplari. Costituisce un gruppo dimensionale a sè stante. I rapporti di lunghezza sono riportati in tabella 8:

TAB.8	PIMUZ T2474
L hu/L ul	1.03
L hu/L IVmc	3.62
L ul/L IVmc	3.28

PIMUZ T2475 e PIMUZ T2477 hanno anch'essi dimensioni fra loro comparabili. I valori dei rapporti di lunghezza per questi esemplari sono elencati nella tabella 9:

TAB.9	PIMUZ T2475	PIMUZ T2477
L hu/L ul	1.06	n.p.
L hu/L IVmc	3.55	n.p.
L ul/L IVmc	3.33	3.02

MSNM BES SC 111 è l'esemplare più piccolo (tab. 10):

TAB.10	MSNM BES SC 111
L hu/L ul	1.08
L hu/L IVmc	4.18
L ul/L IVmc	3.86

In tabella 11 si indicano i valori medi per i rapporti di lunghezza calcolati

TAB.11	Valori medi <i>Macrocnemus bassanii</i>
L hu/L ul	1.06
L hu/L IVmc	3.79
L ul/L IVmc	3.42

Di seguito (fig. 2.18) sono rappresentati in forma grafica per tutti gli esemplari i valori dei rapporti di lunghezza elencati nelle tabelle

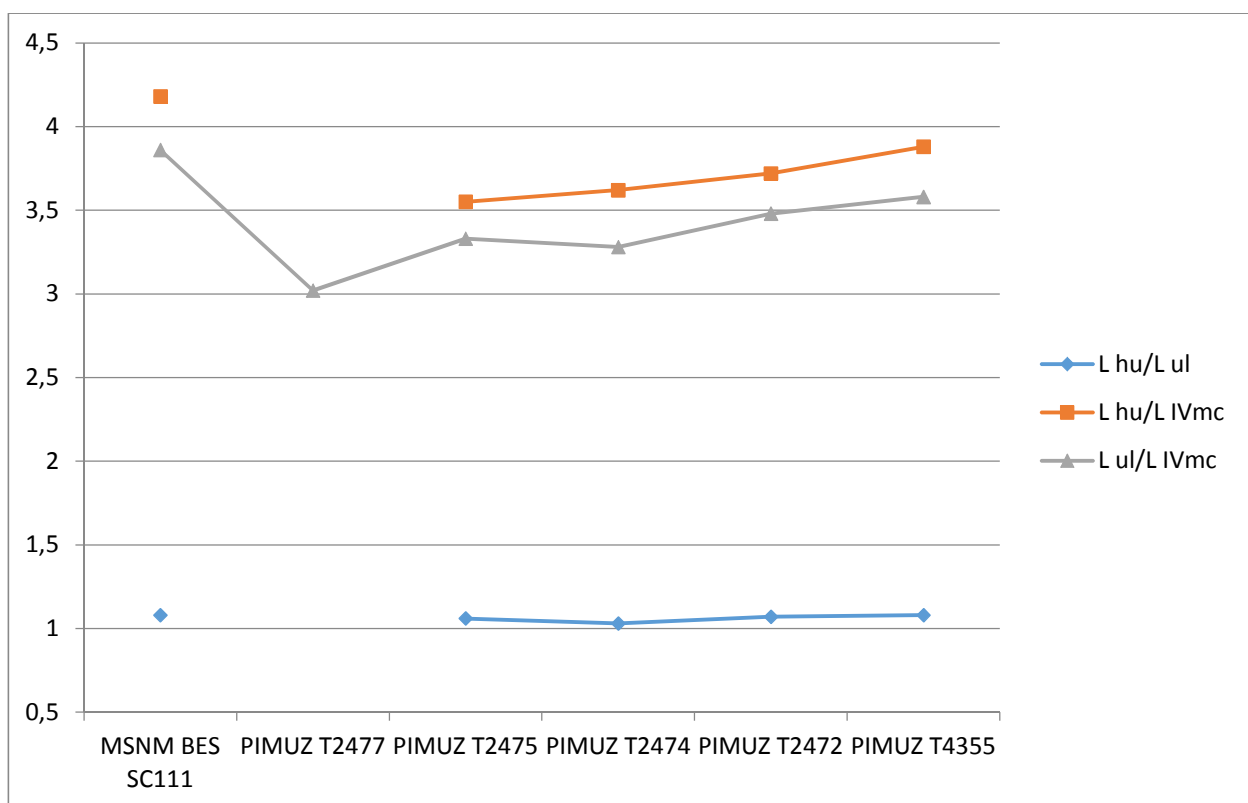


fig.2.18 grafico dei rapporti di lunghezza tra i segmenti dell'arto anteriore di *Macrocnemus bassanii*. In ascissa sono riportati gli esemplari, in ordinata i valori dei rapporti di lunghezza

Come si può vedere dal grafico l'esemplare MSNM BES SC111 manifesta un allungamento dell'omero e dell'ulna relativamente al IV metacarpale entrambi superiori al +10% mentre PIMUZ

T2477 mostra invece un accorciamento dell'ulna rispetto al IV metacarpale anch'esso inferiore al -10%. A parte l'anomalia costituita da MSNM BES SC111 si nota un aumento costante della lunghezza dell'omero rispetto a quella del IV metacarpale man mano che crescono le dimensioni degli esemplari. E'una tendenza che non è stata notata in alcuno dei generi per cui si è potuto disporre della serie ontogenetica completa (Caldwell, 1994; Currie et.al., 1984). E' singolare come la lunghezza relativa dell'omero in relazione a quella del IV metacarpale sia praticamente uguale in MSNM BES SC111, che è l'esemplare di dimensioni più piccole, e in IVPP V15001, che ha dimensioni molto più grandi e appartiene alla specie affine *Macrocnemus fuyuanensis*. L'omero relativamente più lungo rispetto al IV metacarpale è una delle caratteristiche che definiscono la specie *Macrocnemus fuyuanensis*. MSNM BES SC111 è sicuramente un giovane. Sfortunatamente non ci sono altri esemplari giovani con cui confrontarlo per questo parametro.

Nella tabella 12 vengono elencati i valori della lunghezza standard (stl) e i valori dei rapporti tra le lunghezze dei vari segmenti degli arti e la lunghezza standard per gli esemplari per i quali questi dati sono disponibili.

TAB.12	stl	Lhu/stl	Lul/stl	LIVmc/stl	Lfe/stl	Lti/stl	LIVmt/stl
MSNM BES SC 111	16	1.67	1.54	0.4	2.15	2.40	1.16
PIMUZ T2477	22		1.49	0.49	2.07	2.18	1.2
PIMUZ T4822	23				2.06	1.96	1.06
PIMUZ T2475	24	1.53	1.44	0.43			
PIMUZ T2474	29	1.61	1.46	0.45			
PIMUZ T2472	32	1.77	1.66	0.47	2.22	2.38	1.11
PIMUZ T2815	33	1.74			2.25	2.42	1.21
PIMUZ T2476	34		1.41		2.09	2.10	
PIMUZ T4355	35	1.50	1.38	0.39	1.87	2.08	0.91
v.m.	27.56	1.64	1.48	0.44	2.10	2.22	1.11

Di seguito (fig. 2.19) questi rapporti sono rappresentati in forma grafica per tutti gli esemplari per i quali sono rilevabili.

Dal grafico si rileva che:

- PIMUZ T2472 ha una deviazione maggiore del +10% dal valor medio per i rapporti Lul/stl
- PIMUZ T4355 ha una deviazione inferiore al -10% dal valor medio per il rapporto Lfe/stl, LIVmt/stl e LIVmc/stl
- PIMUZ T4822 ha una deviazione inferiore al -10% dal valor medio per il rapporto Lti/stl
- PIMUZ T2477 ha una deviazione maggiore del +10% dal valor medio per il rapporto LIVmc/stl. Anche lo scostamento del rapporto LIVmt/stl è piuttosto elevato, avvicinandosi anch'esso al +10%.
- MSNM BES SC111 possiede una deviazione prossima al -10% per il rapporto LIVmc/stl

Si nota pertanto che in PIMUZ T2472 l'arto anteriore presenta un allungamento dell'ulna rispetto alla lunghezza standard. Poichè anche i rapporti Lhu/stl e LIVmc/stl hanno valori piuttosto alti si

deduce che l'arto anteriore mostra un allungamento rispetto agli altri esemplari. L'esemplare PIMUZ T4355 mostra invece una riduzione del IV metacarpale nonché del femore e del IV metatarsale rispetto alla lunghezza standard, cioè complessivamente dell'arto posteriore. In questo modo si comprende come l'apparente allungamento della tibia rispetto al piede in PIMUZ T4355 sia in realtà dovuto ad un reale accorciamento del IV metatarsale. Anche il femore e la mano in questo esemplare sono più corti.

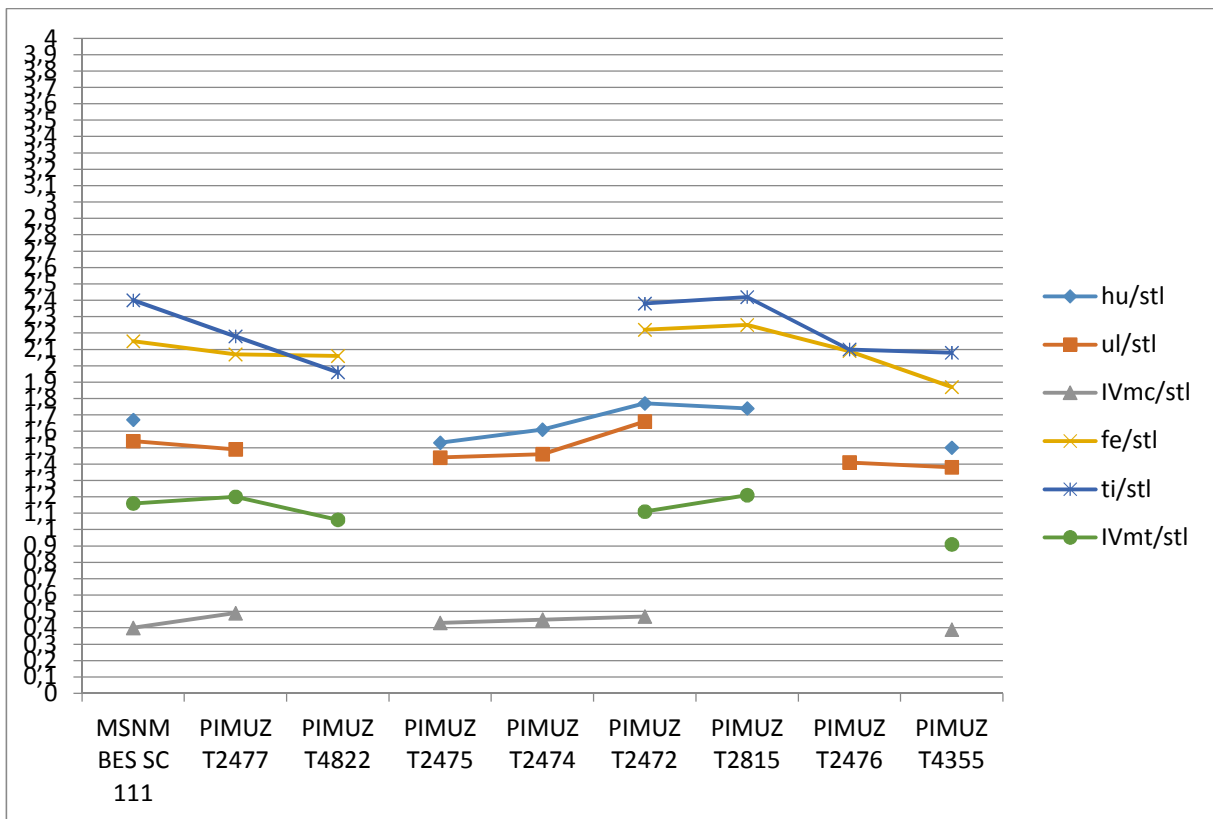


fig.2.19 grafico dei rapporti di lunghezza tra i segmenti degli arti di *Macrocnemus bassanii* e la lunghezza standard stl. In ascissa sono riportati gli esemplari, in ordinata i valori dei rapporti di lunghezza

In PIMUZ T4822 si registra un accorciamento della tibia relativamente alla lunghezza standard che conferma come l'elevato valore del rapporto L_{fe}/L_{ti} e quello basso per il rapporto L_{ti}/L_{IVmt} per questo esemplare siano oggettivamente dovuti ad un accorciamento della tibia. In PIMUZ T2477 si nota un allungamento del IV metacarpale rispetto alla lunghezza standard. Esso aveva quindi una mano più lunga, circostanza che spiega perchè in PIMUZ T2477 il rapporto L_{ul}/L_{IVmc} risulta basso. Anche il IV metatarsale presenta un cospicuo allungamento relativamente alla lunghezza standard (stl) che dà conto dell'apparente accorciamento di femore e tibia. Infine in MSNM BES SC111 si rileva una riduzione della lunghezza della mano che chiarisce come mai i valori dei rapporti L_{hu}/L_{IVmc} e L_{ul}/L_{IVmc} fossero così elevati, cioè superiori al +10%. Non è cioè l'omero ad esser particolarmente allungato quanto la mano ad essere più corta.

Infine in tabella 13 si opera un confronto tra le lunghezze complessive degli arti e tra queste e la lunghezza standard, per verificare le conclusioni raggiunte.

TAB.13	Arto post	Arto ant	Arto post/arto ant	Arto post/stl	Arto ant/stl
MSNM BES SC 111	91.46	57.64	1.59	5.69	3.58
PIMUZ T2477	119.9			5.45	
PIMUZ T4822	116.75			5.08	
PIMUZ T2475		81.81			3.41
PIMUZ T2474		102.16			3.52
PIMUZ T2472	183.70	123.4	1.46	5.7	3.9
PIMUZ T2815	194.29			5.89	
PIMUZ T4355	170.12	114.29	1.49	4.86	3.27
PIMUZ T2470	233.25				
PIMUZ T2816	93.49				

riportando in un grafico i dati di tabella 13 si può osservare che:

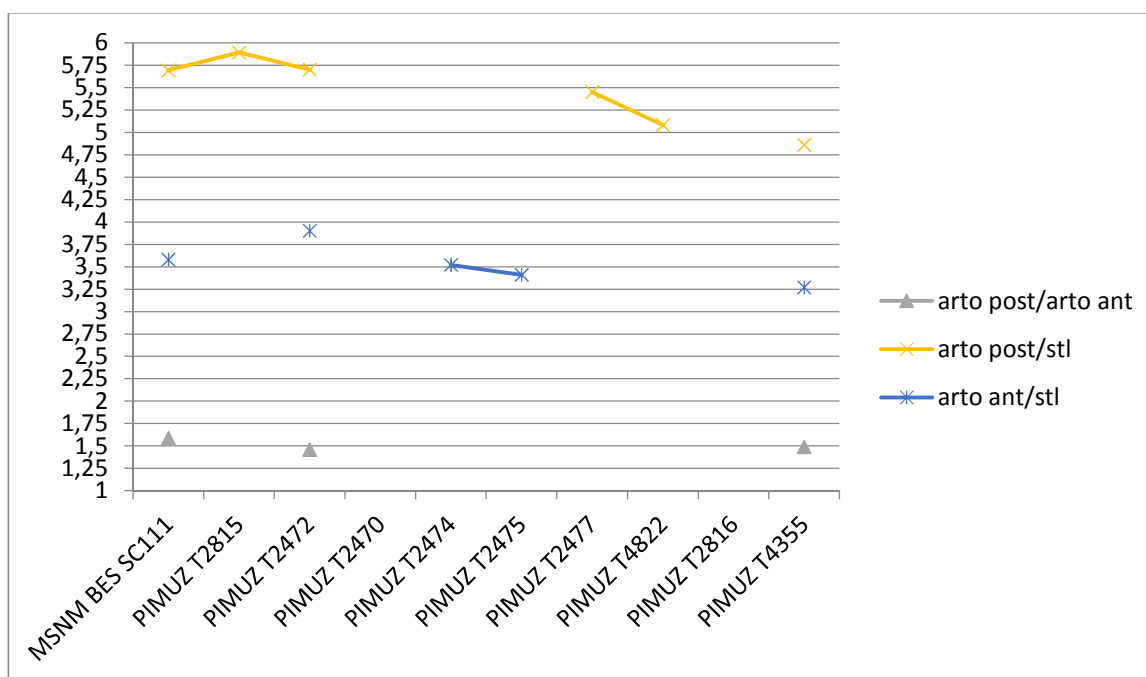


fig.2.20 nel grafico sono riportati in ascissa gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* e in ordinata i valori del rapporto tra le lunghezze degli arti anteriore e posteriore e dei rapporti tra le loro lunghezze rispettive e la lunghezza standard (stl)

l'andamento del rapporto arto post/arto ant è pressoché lo stesso in tutti gli esemplari. Per il rapporto arto ant/stl si osserva uno scostamento dal valor medio maggiore del + 10% nell'esemplare PIMUZ T2472. Questo conferma quanto già ricavato in base alle valutazioni espresse nelle tabelle precedenti, e cioè che l'arto anteriore in PIMUZ T2472 mostra un

allungamento. Per il rapporto arto post/stl si nota invece uno scostamento inferiore al -10% in PIMUZ T4355. La riduzione della lunghezza dell'arto posteriore in PIMUZ T4355 era comunque già stata rilevata nel corso della trattazione. Il valore del rapporto arto post/stl è piuttosto basso in PIMUZ T4822, confermando la riduzione di lunghezza dell'arto posteriore in questo esemplare, dovuta alla brevità della tibia. I dati della tabella 14 non aggiungono quindi informazioni di rilievo a quanto già stabilito nelle pagine precedenti.

Per ampliare il campione per l'arto posteriore si può considerare per la misura di quest'ultimo solo la lunghezza del femore e della tibia, escludendo il IV metatarsale.

TAB.14	lunghezza arto posteriore (mm)
MSNM BES SC111	72,94
PIMUZ T2816	74,2
PIMUZ T4822	92,31
PIMUZ T2477	93,47
PIMUZ T4355	138,22
PIMUZ T2476	143
PIMUZ T2472	148,2
PIMUZ T2815	155,82
PIMUZ T2470	186,92

Se si considerano le classi dimensionali viste all'inizio del capitolo si vede che gli esemplari di piccola taglia MSNM BES SC111 e PIMUZ T2816 hanno valori della lunghezza dell'arto posteriore molto simili e così anche gli esemplari di taglia media PIMUZ T4822 e PIMUZ T2477, mentre sembrano esserci due raggruppamenti per quelli più grandi. Infatti il valore medio della lunghezza dell'arto posteriore del gruppo costituito da PIMUZ T4355 e PIMUZ T2476 è quasi del 9% inferiore al valore medio della lunghezza dell'arto posteriore del gruppo formato da PIMUZ T2472 e PIMUZ T2815.

CONCLUSIONE

Dall'esame dei dati presentati in queste pagine non si notano differenze sostanziali nelle proporzioni degli arti dei vari esemplari di *Macrocnemus bassanii*. Riprendendo quanto già detto precedentemente si può affermare che:

- nell'esemplare PIMUZ T4822 si rileva una riduzione della lunghezza della tibia rispetto agli altri esemplari e quindi un accorciamento complessivo dell'arto posteriore.
- l'esemplare PIMUZ T2472 presenta un allungamento dell'arto anteriore, dovuto a una maggiore lunghezza sia dell'omero che, soprattutto, dell'ulna.
- nell'esemplare PIMUZ T4355 si rileva una riduzione della lunghezza del femore e soprattutto del IV metatarsale e quindi dell'arto posteriore.
- l'esemplare PIMUZ T2477 mostra un allungamento del piede e soprattutto della mano.
- L'esemplare MSNM BES SC111 manifesta una riduzione della lunghezza della mano.

PIMUZ T4355 e PIMUZ T2472 sono individui di grossa taglia mentre PIMUZ T4822 e PIMUZ T2477 sono di taglia media. Inoltre PIMUZ T4822 è l'unico esemplare rinvenuto in località Alla Cascina (Ladinico inferiore) e quindi è localmente e temporalmente separato dagli altri. Gli altri tre esemplari (PIMUZ T2472, PIMUZ T4355, PIMUZ T2477) provengono invece tutti dalla località Cava tre Fontane, risalente al Tardo Anisico. Questi tre esemplari possiedono effettivamente qualche variazione tutto sommato abbastanza rilevante in taluni rapporti di lunghezze ma il fatto che riguardino rapporti di lunghezze tra segmenti degli arti diversi per ciascun esemplare e che quindi essi non costituiscano un gruppo con una tendenza comune fa ritenere che si tratti di variazioni individuali piuttosto che di morfotipi particolari.

ONTOGENESI

Per studiare l'ontogenesi di *Macrocnemus bassanii* è stato esaminato il livello di ossificazione di alcuni distretti scheletrici che sono particolarmente significativi in relazione al grado di sviluppo di un rettile diapside. Si è fatto riferimento a studi precedenti riguardanti lo sviluppo sia di alcuni diapsidi permiani che attuali (Caldwell, 1994) e in particolare i cambiamenti ontogenetici nel genere *Thadeosaurus*, il cui sviluppo è ben rappresentato nella documentazione fossile (Currie et al., 1984). Si può ritenere con un buon grado di affidabilità che la sequenza dello sviluppo scheletrico in *Macrocnemus bassanii* sia confrontabile con quella dei rettili citati, poichè questa sequenza è ampiamente conservata tra i lepidosauri attuali (Caldwell, 1994). Nei paragrafi seguenti gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* verranno analizzati in dettaglio con l'intento di stabilire il loro grado di sviluppo ontogenetico. Elencando gli esemplari in ordine decrescente in base alle loro dimensioni si cercheranno possibili correlazioni tra le dimensioni e il grado di sviluppo scheletrico e si cercherà di vedere se le differenze di dimensione sono collegate all'età.

DENTATURA

Nei rettili attuali non si ha riduzione nel numero dei denti con la crescita, a meno che non siano eterodonti. In *Macrocnemus bassanii* il numero dei denti su premaxillare, maxillare e dentale è pressochè uguale nei vari esemplari. Solo in MSNM BES SC111 ci sono 35 denti sul maxillare, un numero ben superiore ai 25 circa che si rinvengono negli altri esemplari.

CRANIO

Gli esemplari in cui il cranio è conservato sono PIMUZ T2815, PIMUZ T2472, PIMUZ T2475, PIMUZ T2477, PIMUZ T4355, PIMUZ T4822, PIMUZ T2476, MSNM BES SC111. Con la crescita e l'età ci possono essere alcuni cambiamenti nella forma di alcune ossa del cranio dovuti soprattutto all'accrescimento della massa dei muscoli della masticazione ed allo spostamento dei loro punti di inserzione. Anche alcune proporzioni possono cambiare, solitamente infatti un cranio e un'orbita relativamente più grandi sono correlate ad un livello di sviluppo precoce. Per meglio quantificare queste caratteristiche si considerano i rapporti tra la lunghezza del cranio e la lunghezza standard, tra la lunghezza del diametro dell'orbita e la lunghezza del cranio, tra la lunghezza del rostro e la lunghezza del cranio e infine tra la lunghezza del cranio e la lunghezza muso-cloaca. Quest'ultimo rapporto non è stato rilevato a causa dell'impossibilità di misurare la lunghezza muso-cloaca in molti degli esemplari di *Macrocnemus bassanii*.

In alcuni esemplari di *Macrocnemus bassanii* il cranio è disarticolato e talvolta non è facile identificare le singole ossa. In altri, le ossa del cranio sono conservate in connessione anatomica ma molte di esse sono almeno parzialmente coperte da altre ossa o distorte.

Nel paragrafo seguente il cranio di ciascun esemplare verrà analizzato cercando di rilevare le variazioni nella forma e struttura di alcune ossa particolari al fine di correlare queste variazioni al grado di sviluppo.

Premascellare: quest'osso è ben conservato in PIMUZ T2815, PIMUZ T2472, PIMUZ T2475, PIMUZ T4822, PIMUZ T2477 e MSNM BES SC111. In ognuno di essi il processo mascellare ha circa la stessa lunghezza relativa.

Mascellare: in tutti gli esemplari quest'osso ha una forma subtrapezoidale.

Dentale: non si può trarre alcuna conclusione precisa in merito alla lunghezza del dentale relativamente al cranio perchè o il cranio è disarticolato oppure l'estremità posteriore del dentale non è visibile.

Orbita: in PIMUZ T2472, PIMUZ T4822 e MSNM BES SC111 l'orbita è subcircolare, in PIMUZ T4355 ha invece una forma più quadrata. Molto probabilmente la forma reale dell'orbita è quella subcircolare e il contorno un po' diverso che si ritrova in PIMUZ T4355 è dovuto quasi certamente a deformazione. In questo esemplare il postorbitale dx è infatti spinto un po' al di sotto del frontale dx che è rotto. Questa situazione avvicina il margine posteriore al margine anteriore rendendo più quadrato il contorno dell'orbita che in vita doveva probabilmente essere di forma più circolare.

Il cranio di PIMUZ T2472 è quasi completamente disarticolato e anche negli altri esemplari la regione oculare non è conservata perfettamente. In MSNM BES SC111 l'orbita è più grande relativamente al cranio e ha forma più ovale rispetto a quella degli altri esemplari. In PIMUZ T2472 e in PIMUZ T4822, nonostante la differenza di dimensioni, l'orbita ha le stesse proporzioni e la stessa ampiezza relativamente al cranio. PIMUZ T4355 ha l'orbita più piccola e più quadrata tra tutti gli esemplari ma questa situazione, come detto prima, è probabilmente dovuta alle condizioni di fossilizzazione. Nella tabella seguente (tab. 15) sono riportati i valori del rapporto tra il diametro orizzontale e il diametro verticale dell'orbita e i valori del rapporto tra il diametro orizzontale e la lunghezza del cranio.

TAB. 15	$\varnothing_{\text{orizz}}/\varnothing_{\text{vert}}$	$\varnothing_{\text{orizz}}/\text{lunghezza cranio}$
MSNM BES SC 111	12.65/7.1=1.78	12.65/36.16=0.35
T4822	12.42/11.48=1.08	12.42/50.69?=0.25
T4355	14.72/15.42=0.95	14.72/73.77?=0.2
T2472	18.37/17.28=1.06	18.37/70.88?=0.26

Finestre temporali: sfortunatamente la conservazione del cranio nei vari esemplari non è sufficientemente buona da consentire conclusioni precise. Si può comunque tentare qualche valutazione qualitativa. Le finestre temporali sembrano piccole rispetto al cranio in PIMUZ T2472 e in PIMUZ T4355. Entrambi questi crani, soprattutto PIMUZ T2472, sono disarticolati nella parte posteriore, per cui non si può dare una valutazione precisa della forma delle finestre temporali. In PIMUZ T4822 e in MSNM BES SC111 la finestra temporale superiore sembra di forma circolare e più grande relativamente al cranio che negli altri esemplari in cui è conservata.

Quadrato: è piuttosto robusto e incurvato, soprattutto in PIMUZ T2476, e presenta un marcato spigolo laterale. Quest'osso è sovente deformato in varia misura, per cui è complicato fare un confronto tra i vari esemplari. Comunque solo nell'esemplare MSNM BES SC111 la curvatura del

quadrato è meno pronunciata. Gli altri esemplari dove il quadrato è in buone condizioni sono tutti di grandi dimensioni.

Sutura fronto-parietale: c'è una sutura fronto-parietale diritta in PIMUZ T4355 e obliqua in PIMUZ T4822 e in MSNM BES SC111. Quindi, con l'aumento delle dimensioni corporee, la sutura fronto - parietale tende a raddrizzarsi.

Complessivamente dall'esame del cranio dei vari esemplari di *Macrocnemus bassanii* non si ottengono informazioni significative per lo studio della sua ontogenesi. Un risultato abbastanza sicuro è che negli individui giovani l'orbita è relativamente più grande rispetto al cranio e ha una forma più ovale che circolare. Sfortunatamente però vi è un solo esemplare sicuramente giovane. Comunque questo andamento nelle dimensioni dell'orbita è tipico per la maggior parte dei vertebrati. Si riscontra ad esempio anche in *Tanystropheus* (Wild, 1973). In *Macrocnemus bassanii* con l'aumentare delle dimensioni la sutura fronto - parietale tende a divenire diritta mentre la finestra temporale superiore tende a divenire più schiacciata dorsoventralmente e relativamente più piccola. Una tendenza analoga, sebbene meno chiara ed attendibile, sembra ci sia anche nel quadrato, che è più incurvato negli esemplari di grandi dimensioni. Anche lo spigolo laterale è meno marcato. Anche questi andamenti sono stati riscontrati in *Tanystropheus* dove è stato osservato il legame tra le tendenze menzionate non solamente con le dimensioni ma anche con lo stadio di sviluppo (Wild, 1973).

Infine nella tabella seguente sono elencati i valori del rapporto lunghezza rostro/lunghezza cranio. Come lunghezza del rostro viene presa la distanza tra l'estrema punta anteriore del premaxillare e il margine anteriore dell'orbita. Il valore del rapporto lunghezza rostro/lunghezza cranio può essere calcolato con sicurezza solo per MSNM BES SC111 (negli altri quattro esemplari PIMUZ T4822, PIMUZ T2477, PIMUZ T4355, PIMUZ T2472 ci sono incertezze nelle misure dovute alla non buona conservazione del cranio stesso e alla difficoltà nel determinare il punto in cui termina il processo retroarticolare). Come si vede dai valori elencati nella tabella sottostante (tab. 16), in cui gli esemplari sono riportati in ordine crescente di dimensioni, non c'è una correlazione tra il valore di questo rapporto e le dimensioni dei singoli esemplari.

TAB. 16	lunghezza rostro/lunghezza cranio
MSNM BES SC 111	0.47
PIMUZ T4822	0.53
PIMUZ T2477	0.46
PIMUZ T4355	0.54
PIMUZ T2472	0.5
v.m.	0.5

I valori del rapporto tra la lunghezza del cranio e la lunghezza standard (stl) sono riportati nella tabella seguente (tab. 17). Anche in questo caso non si può ricavare una correlazione tra il valore di questo rapporto e le dimensioni degli esemplari.

TAB.17	lunghezza cranio/lunghezza standard
MSNM BES SC 111	2.31
PIMUZ T4822	2.2
PIMUZ T2477	2
PIMUZ T4355	2.11
PIMUZ T2472	2.21
v.m.	2.17

SCHELETRO POSTCRANIALE

Anche nello scheletro postcraniale ci possono essere cambiamenti legati allo sviluppo e all'aumento di dimensioni anche se di solito, nei rettili diapsidi, questi non sono così notevoli e importanti dal punto di vista ontogenetico come quelli del cranio. Queste variazioni riguardano principalmente il cinto pelvico e quello pettorale ma anche gli arti e le vertebre. Causa di queste variazioni è soprattutto l'aumento delle masse muscolari che si inseriscono su queste ossa e lo spostamento dei loro punti di inserzione. Inoltre, per valutare il grado di sviluppo ontogenetico, è fondamentale considerare anche le sequenze di ossificazione degli elementi del carpo e del tarso. Queste sequenze sono conservate nella maggior parte dei rettili attuali.

Ilio: Non ci sono differenze nella forma dell'ilio tra esemplari di dimensioni diverse.

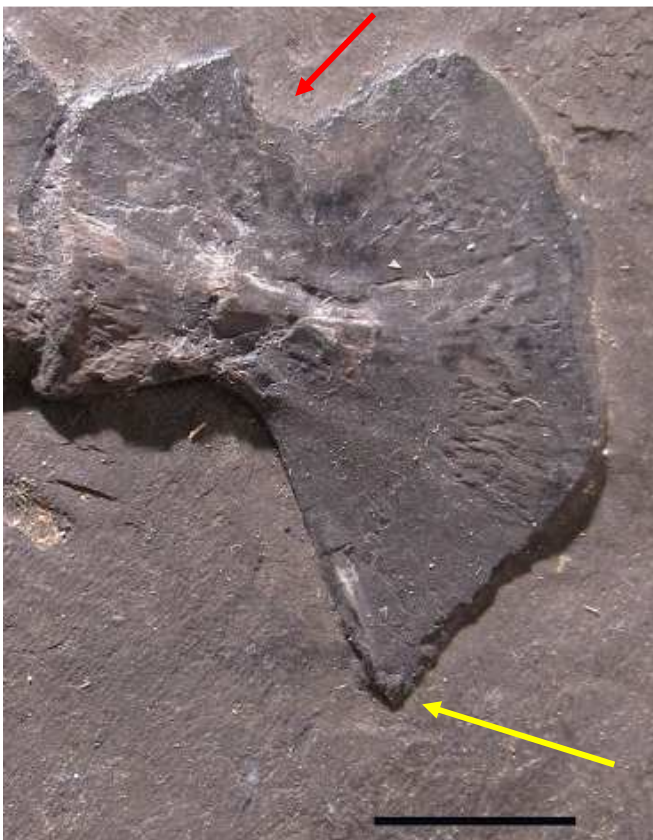


fig.2.21 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2470. Ischio. La freccia rossa indica la concavità anteriore dell'ischio, la freccia gialla il processo. La barra di scala equivale a 10 mm.

Ischio: nell'ischio c'è una concavità, indicata nelle immagini (fig. 2.21; fig.2.22) dalla freccia rossa, che costituisce il margine posteriore della finestra tiroidea. Questa concavità è più profonda negli esemplari PIMUZ T2470, PIMUZ T2472 e PIMUZ T2815 di quanto non lo sia in PIMUZ T2476. Nei più piccoli PIMUZ T4822 e MSNM BES SC111 questa parte dell'ischio è coperta. Nell'esemplare PIMUZ T2477 l'ischio non è in condizioni molto buone e quindi nulla può essere detto in merito alla forma di questa concavità. Si nota un processo, indicato nelle immagini (fig. 2.21; fig.2.22) dalla freccia gialla, che è molto ridotto in PIMUZ T2470 mentre è chiaramente sviluppato in PIMUZ T2472, PIMUZ T2476, PIMUZ T2815 e, seppure in modo meno marcato, in MSNM BES SC 111.

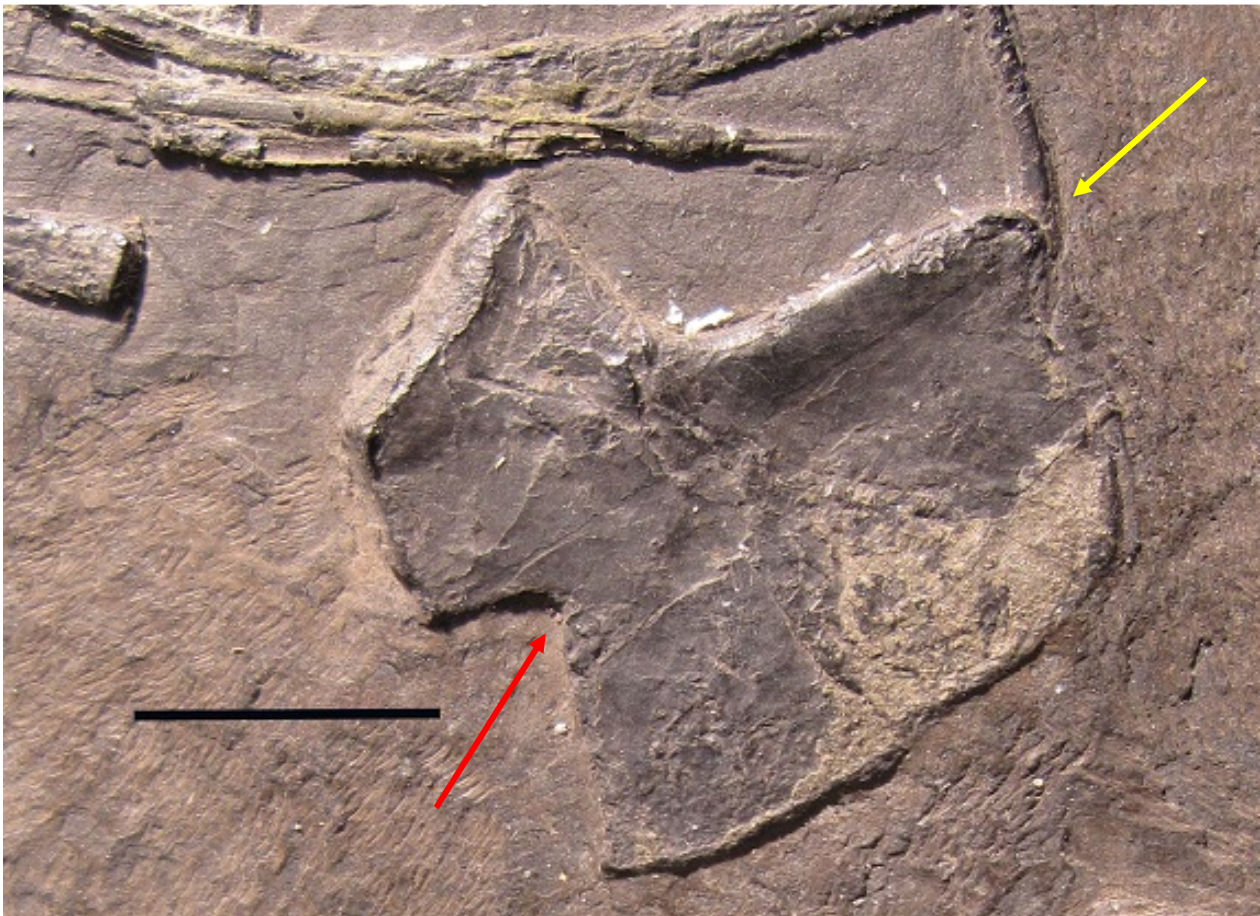


fig.2.22 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2815. Ischio. La freccia rossa indica la concavità dell'ischio, la freccia gialla il processo. La barra di scala equivale a 10 mm.

Pube: le ossa pubiche degli esemplari PIMUZ T2477 e PIMUZ T2815 non sono in buone condizioni e quindi questi esemplari non possono essere qui considerati. In MSNM BES SC111, l'esemplare più piccolo, si vedono due concavità piuttosto ampie nel pube, una anteriore e l'altra in posizione posteriore. La cavità posteriore costituisce la porzione anteriore della finestra tiroidea. Il pube di PIMUZ T4822, un esemplare di taglia media, non è altrettanto ben conservato di quello di MSNM BES SC111. Ha una forma simile ma le estremità sono più arrotondate. La concavità anteriore è un po' meno profonda in PIMUZ T2475, un altro esemplare di dimensioni medie, mentre è chiaramente visibile in PIMUZ T2476, l'osso pubico del quale è però fortemente distorto. Infine, in

PIMUZ T2472, un esemplare di grande taglia, non c'è concavità anteriore (fig. 2.23) e il margine dorsale della cavità posteriore è dritto. Con l'aumento delle dimensioni la concavità anteriore tende quindi a ridursi fino a scomparire.

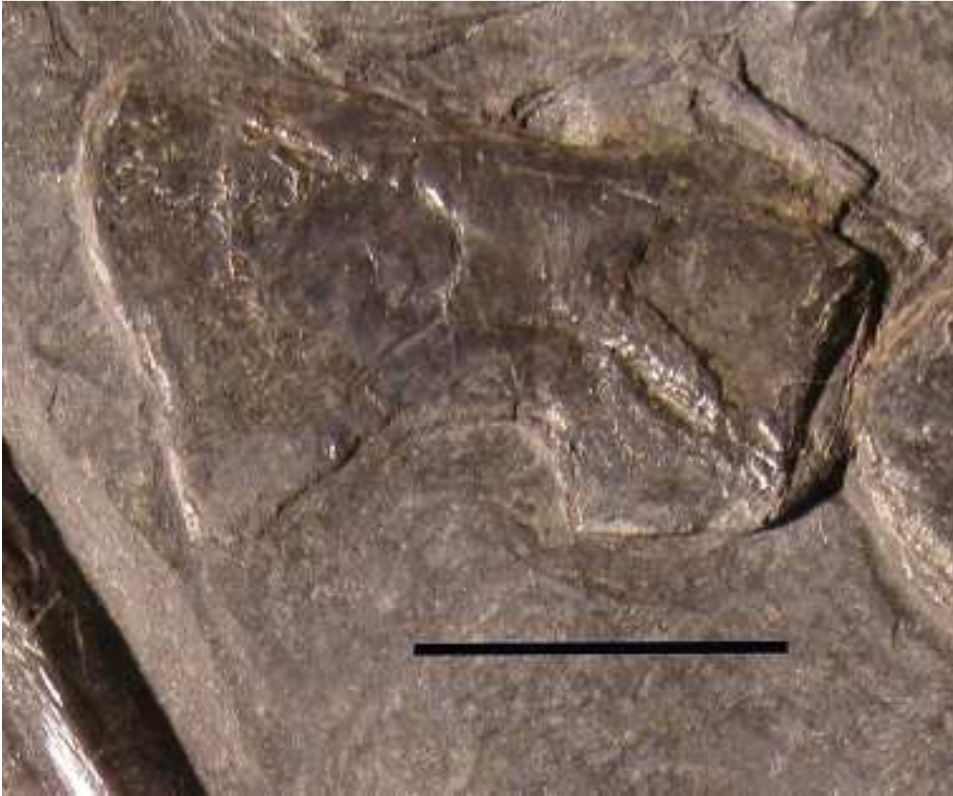


fig.2.23 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2472. Pube. Si noti la concavità posteriore. La barra di scala equivale a 10 mm.

Coracoide: in PIMUZ T4355 è conservata solo una piccola porzione del coracoide e quello che si riesce a vedere è sostanzialmente solo il contorno. In MSNM BES SC111 il coracoide è parzialmente coperto dalle altre ossa ma la sua forma sembra comunque meno ovale e il margine più incurvato di quello di un esemplare più maturo come PIMUZ T2475. Il coracoide di MSNM BES SC111 è più simile a quello di PIMUZ T2814. Sfortunatamente sono conservati troppo pochi elementi dello scheletro di quest'ultimo. In PIMUZ T2475 la porzione posteriore del coracoide è relativamente più lunga, il processo glenoideo è più robusto e chiaramente separato dalla lama del coracoide e complessivamente la forma della lama del coracoide è ovale. Sembra quindi che lo stadio di sviluppo del coracoide sia più avanzato in PIMUZ T2475.

Scapola: in MSNM BES SC 111 la scapola è parzialmente coperta dalle altre ossa e la sua forma non può essere delineata con precisione. In PIMUZ T4355 e in PIMUZ T2476 la scapola non è perfettamente conservata ma si vede comunque che rispetto a PIMUZ T2475 la lama scapolare di questi due grandi esemplari sembra più espansa, con una forma a mezzaluna, ed è anche più allungata posteriormente. La scapola di PIMUZ T2476 e quella di PIMUZ T4355 sembrano corrispondere ad uno stadio di sviluppo più avanzato di quella di PIMUZ T2475.

Femore: nella maggior parte degli esemplari di grandi dimensioni (PIMUZ T2470, PIMUZ T2476, PIMUZ T2815, PIMUZ T4355) il femore (fig. 2.24) possiede una chiara curvatura sigmoidale, che è tipicamente una caratteristica da adulto. Questa curvatura sigmoidale è presente anche in PIMUZ T2472, seppure un po' meno marcata. Negli esemplari di taglia più piccola il femore non presenta curvatura sigmodale.



fig.2.24 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2470. Femore. La barra di scala equivale a 10 mm.

Omero: negli esemplari di medie dimensioni quest'osso (fig. 2.25) non è in buone condizioni di conservazione e la strozzatura centrale della diafisi omerale è meno pronunciata rispetto agli esemplari più grandi. In PIMUZ T4355, PIMUZ T2815 e PIMUZ T2472 la diafisi omerale si incurva leggermente in direzione mediale. Nel piccolo MSNM BES SC111 non c'è curvatura della diafisi ma la sua strozzatura centrale è altrettanto pronunciata di quella degli esemplari di grandi dimensioni.

Radio: anche negli esemplari più grandi non c'è alcuna curvatura mediale del radio o, in ogni caso, essa è di modestissima entità. Lo spazio interosseo fra ulna e radio sembra ridotto ma le condizioni di conservazione di queste ossa nei vari esemplari non permettono di esserne completamente certi.

Vertebre: Le misure delle vertebre non sono perfettamente precise perchè spesso i confini delle singole vertebre non sono ben chiari. Si rileva comunque una lieve tendenza ad una riduzione dell'altezza relativamente alla lunghezza delle vertebre dorsali e cervicali con le dimensioni. Non ci sono altri cambiamenti nelle vertebre con la taglia.



fig.2.25 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2815. Omero. La barra di scala equivale a 10 mm.

Carpio: ossa carpali sono conservate solo in PIMUZ T2474, PIMUZ T2472, PIMUZ T4355, PIMUZ T2477 e in MSNM BES SC111. Date le condizioni disarticolate e incomplete del carpo dei vari esemplari l'identificazione dei pochi elementi presenti è spesso incerta ed è possibile che molti elementi non si siano conservati anziché semplicemente non essersi ancora ossificati. Il carpo di MSNM BES SC111 sembra essere quello con il minor grado di sviluppo. Sono presenti infatti solo l'ulnare, di forma arrotondata, e il quarto carpale distale, che però in questo esemplare è molto piccolo e pertanto probabilmente non ancora del tutto ossificato. Questi sono i primi carpali a ossificare nei rettili attuali. PIMUZ T2477 desta molti dubbi per le cattive condizioni di conservazione. Si rilevano infatti solo due carpali distali, piuttosto piccoli e di forma arrotondata. In base alla posizione si può forse interpretare l'elemento più piccolo come il secondo carpale distale e l'altro come il terzo carpale distale. Questi carpali ossificano successivamente ai carpali prossimali (Caldwell, 1994), in particolare il secondo carpale distale, che ossifica per ultimo, e quindi la loro presenza farebbe ritenere PIMUZ T2477, che è un esemplare di medie dimensioni, un individuo ormai maturo. Il carpo è infatti l'ultimo distretto degli arti a ossificare. Potrebbe però non essere così se i due elementi sono in realtà due carpali prossimali poco ossificati e scivolati in un'altra posizione, diversa da quella loro propria.

PIMUZ T2474 (fig. 2.26), un esemplare di dimensioni relativamente grandi, ha il carpo con il maggior numero di elementi. Le condizioni di conservazione non sono buone. Si individuano sei carpali. Nel carpo destro si rileva un elemento grande e rotondo, probabilmente l'ulnare e sotto a

questo un altro elemento, più piccolo e di forma tondeggiante, probabilmente il quarto carpale distale. Il carpo sinistro è meglio conservato. Si vede un elemento in prossimità dell'ulna che è interpretabile come l'intermedio. Le ossa carpali vicine ai metatarsali sono invece il primo carpale distale e il quarto carpale distale. La forma del quarto carpale distale è arrotondata perlomeno superiormente e il contorno del primo carpale distale non è ben chiaro. Si vedono altri tre carpali, ma non è possibile identificarli. I carpali non formano un insieme compatto e il primo carpale distale non è all'apparenza completamente ossificato. Considerato che i carpali ossificano generalmente più tardivamente dei tarsali lo stadio di sviluppo di PIMUZ T2474 deve essere quello di un adulto. In PIMUZ T4355 si riconoscono due carpali. Un elemento di forma poligonale posto tra l'ulna e il radio e pertanto interpretabile come l'intermedio e un elemento di forma arrotondata, più piccolo, che potrebbe essere il quarto carpale distale. L'identificazione è incerta perchè la mano non è ben conservata e molti elementi sembrano fuori della loro sede naturale. La presenza dell'intermedio fa pensare ad uno stadio di sviluppo abbastanza avanzato anche per PIMUZ T4355. In PIMUZ T2472 si osserva un solo carpale, piuttosto ridotto e dal contorno squadrato, forse identificabile con il secondo carpale distale per via della sua posizione. Se è realmente così PIMUZ T2472 sembrerebbe pienamente maturo.



fig.2.26 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2474. Carpo. La barra di scala equivale a 10 mm.

Una probabile sequenza di sviluppo del carpo in *Macrocnemus bassanii* sarebbe quindi ulnare – quarto carpale distale – intermedio – primo carpale distale. La sequenza dei primi tre elementi è

confermata anche da altri studi sul carpo di diapsidi fossili (Caldwell, 1994; Caldwell, 1996; Currie & Carroll, 1984). Non è del tutto certo che il quarto elemento a ossificare in *Macrocnemus bassanii* sia il primo carpale distale perchè in PIMUZ T2474 vi sono altri carpalii non identificabili che potrebbero essersi ossificati anche precedentemente. Nei mosasauroidi il quarto elemento a ossificare è il terzo carpale distale (Caldwell, 1996), in *Hovasaurus boulei* e in *Claudiosaurus germaini* è invece il centrale laterale (Caldwell, 1994) mentre in *Thadeosaurus colcanapi* è probabilmente il radiale (Currie & Carroll, 1984). Nei diapsidi attuali come *Cyrtodactylus pubisulcus* la sequenza è in parte differente. Ossificano dapprima l'ulnare e il quarto carpale distale e successivamente il radiale, il terzo carpale distale e quindi il primo carpale distale (Rieppel, 1992a). In *Lacerta vivipara* dopo l'ulnare e il quarto carpale distale ossificano il terzo carpale distale e il centrale e dopo questi il secondo carpale distale e il radiale (Rieppel, 1992b). Gli elementi che dovrebbero ossificare successivamente al primo carpale distale non sono identificabili con sicurezza in nessun esemplare di *Macrocnemus bassanii*. Si nota che i carpalii che si distinguono bene sono quasi tutti di forma tondeggiante. Difficilmente questo può essere attribuito ad una condizione di sviluppo precoce perchè l'inizio dell'ossificazione di tutti e tre gli elementi prossimali avviene nel carpo dei diapsidi adulti (Rieppel, 1993) e quindi PIMUZ T2474 e probabilmente anche PIMUZ T4355 erano esemplari adulti. E' probabile che il carpo di *Macrocnemus bassanii* fosse poco sviluppato e poco robusto, infatti non forma mai un insieme compatto.

Tarso: cinque elementi del tarso sono conservati in PIMUZ T4355, PIMUZ T2473 e PIMUZ T2472 (fig. 2.27). In PIMUZ T4822 ci sono probabilmente sei tarsali, in PIMUZ T2477, PIMUZ T2816, MSNM BES SC111 ci sono solo quattro tarsali. In PIMUZ T2470, che è l'esemplare più grande, ci sono solo due tarsali. Essi non sono identificabili. Questo esemplare è però molto incompleto e disarticolato, in particolar modo il piede, e quindi è molto probabile che la maggior parte delle ossa del piede sia andata perduta. Il calcagno è sempre di forma arrotondata, in tutti gli esemplari. L'astragalo è di forma pressoché rettangolare, allungato, tranne che in PIMUZ T4355, PIMUZ T2816 e in PIMUZ T2472 dove ha una forma un poco più tozza. In PIMUZ T2473, che è anch'esso un esemplare di grande taglia come PIMUZ T2472 e PIMUZ T4355, l'astragalo ha forma rettangolare. Quindi calcagno e astragalo non presentano variazioni di forma riconducibili a cambiamenti nella taglia. Gli altri tarsali hanno contorni poligonali, a parte il centrale di PIMUZ T2472 e di MSNM BES SC111 che sono di forma arrotondata.

I quattro tarsali che si ritrovano negli esemplari di taglia più piccola (PIMUZ T2816, MSNM BES SC111) e anche in PIMUZ T2477, che è invece di taglia media, sono i primi a ossificare. In base alla loro posizione è possibile identificarli come calcagno, astragalo, quarto tarsale distale e centrale. Probabilmente PIMUZ T2477 rappresenta uno stadio un po' più precoce dell'altro esemplare di taglia media, PIMUZ T4822, in cui si ritrovano sei tarsali. Negli esemplari di taglia maggiore (PIMUZ T4355, PIMUZ T2473, PIMUZ T2472) ci sono cinque tarsali (fig. 2.27). Sempre in considerazione della loro posizione possono essere identificati come calcagno, astragalo, quarto tarsale distale, centrale e terzo tarsale distale. Il numero di tarsali aumenta quindi con il crescere delle dimensioni. Solo PIMUZ T4822 (fig. 2.28) apparentemente non segue questa tendenza in quanto ha sei tarsali mentre gli esemplari più grandi ne possiedono solo cinque. I tarsali di PIMUZ T4822 sono gli stessi riscontrati negli esemplari più grandi e inoltre vi è anche il primo tarsale distale. E' possibile che a un certo punto della crescita si sviluppasse un sesto tarsale e che successivamente

questo si fondesse con un altro degli elementi tarsali in modo che alla fine dello sviluppo i tarsali fossero in effetti solo cinque. Questo fenomeno è stato riscontrato in *Hovasaurus boulei* (Caldwell, 1994) in cui a un certo punto dello sviluppo il quinto tarsale distale si ingrandisce e si fonde con il quarto. In seguito anche il secondo tarsale distale si fonde con il primo. Indizi di una ossificazione tardiva del quinto tarsale distale e di una sua fusione con il quarto tarsale distale sono stati riscontrati anche in *Thadeosaurus colcanapi* (Currie & Carroll, 1984).



fig.2.27 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2472. Tarso. La barra di scala equivale a 5 mm.

In *Hovasaurus boulei*, *Claudiosaurus germani* e *Thadeosaurus colcanapi* generalmente ossificano per primi il calcagno e l'astragalo e quindi il quarto tarsale distale e poi il centrale (Caldwell, 1994; Currie & Carroll, 1984). La sequenza di sviluppo del tarso in *Macrocnemus bassanii* fino a questo punto era molto probabilmente la stessa. Successivamente ossificavano il terzo e il primo tarsale distale, ma non è possibile stabilire in che ordine. In *Thadeosaurus colcanapi* (Currie & Carroll 1984) il terzo tarsale distale ossifica prima del primo e così anche in *Claudiosaurus germani* (Caldwell, 1994) e in *Ceresiosaurus* e *Lariosaurus* (Rieppel, 1989). Una probabile sequenza di ossificazione del tarso in *Macrocnemus bassanii* sarebbe quindi calcagno - astragalo - quarto tarsale distale - centrale - terzo tarsale distale - primo tarsale distale. Col proseguire dello sviluppo il primo tarsale distale si sarebbe probabilmente fuso con il centrale (Rieppel, 1989).

Esistono anche sequenze di sviluppo differenti. In *Hovasaurus boulei* dopo il centrale compaiono il primo, il secondo e il terzo tarsale distale. Non è conosciuto l'ordine in cui questi elementi

ossificano. Successivamente compare il quinto tarsale distale (Caldwell, 1994). Nei mosasauroidi la sequenza di ossificazione del tarso inizia con l'astragalo e prosegue con il calcagno o con il quarto tarsale distale (Caldwell, 1996). Anche in vari diapsidi attuali l'andamento è diverso da quello che si riscontra in *Macrocnemus bassanii*. Nel gekkonide *Cyrtodactylus pubisulcus* (Rieppel, 1992a) la sequenza di sviluppo del tarso è astragalo - calcagno - quarto tarsale distale - terzo tarsale distale mentre nel lacertide *Lacerta vivipara* (Rieppel, 1992b) è astragalo - quarto tarsale distale - calcagno - terzo tarsale distale.

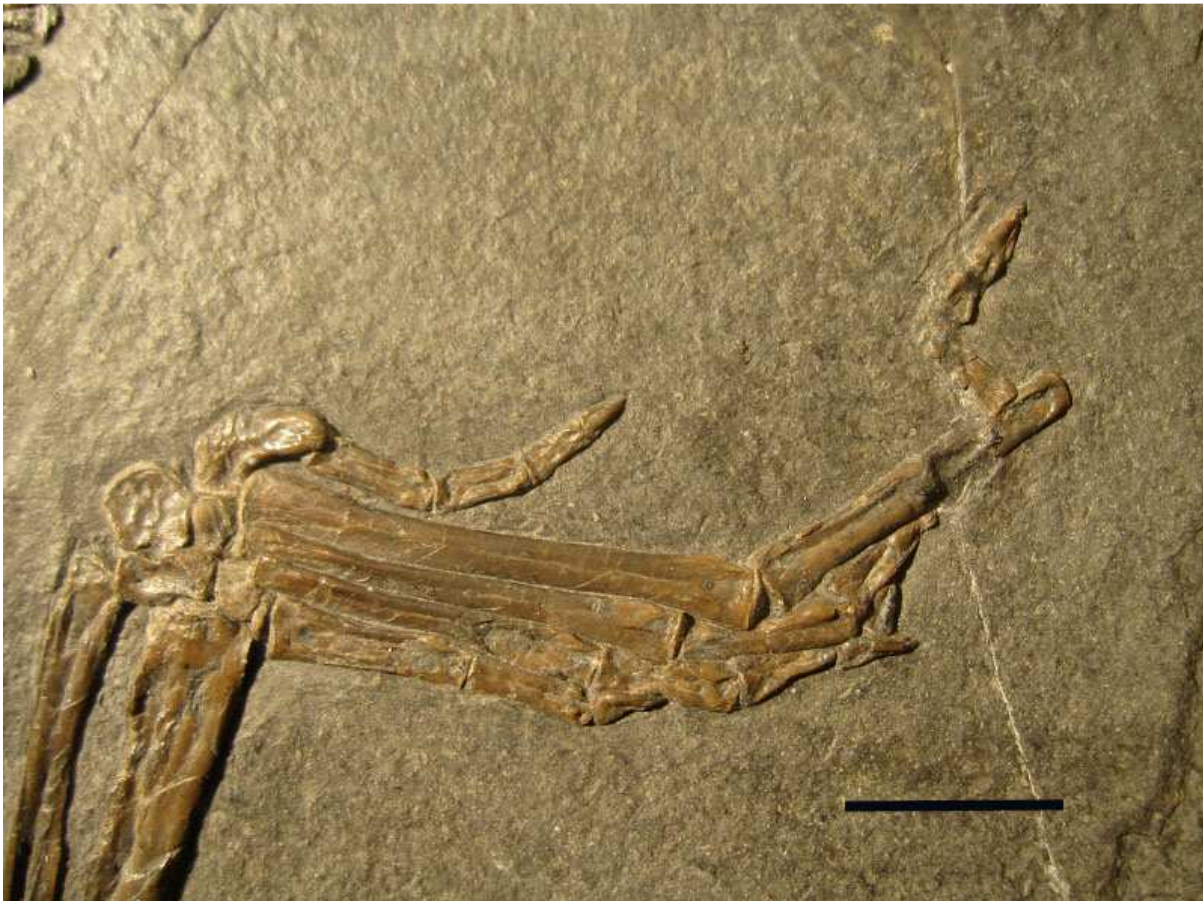


fig.2.28 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822. Piede. La barra di scala equivale a 10 mm.

Metatarsali: In tutti gli esemplari i metatarsali (fig. 2.28) formano un insieme compatto con lunghezza che aumenta dal primo al quarto. Il quinto metatarsale è corto e uncinato.

Lo studio dello scheletro postcraniale produce qualche risultato interessante. Mentre non ci sono cambiamenti nella forma dell'ilio con l'aumento delle dimensioni, l'ischio possiede una concavità anteriore che diviene gradualmente più profonda con l'aumento delle dimensioni, e un processo che è presente solamente negli esemplari grandi ma che scompare in PIMUZ T2470 e non mostra quindi correlazioni con le dimensioni. Anche il pube possiede una concavità anteriore che è obliterata negli esemplari di grande taglia. In questi ultimi il contorno dei coracoidi è più ovale e la lama scapolare è più espansa e allungata posteriormente, con una forma a mezzaluna. Il forame

coracoide è comunque sempre completamente racchiuso da osso, in tutti gli esemplari. Il femore diviene sigmoidale e l'omero acquisisce una lieve curvatura mediale al crescere delle dimensioni. Le vertebre dorsali e cervicali manifestano la tendenza a divenire meno alte relativamente alla lunghezza. Tutti gli esemplari, anche i più piccoli, possiedono almeno quattro tarsali piuttosto bene ossificati che formano un insieme compatto. Parte del carpo è conservata in cinque esemplari, ma solo in uno di essi ci sono più di due elementi carpali. Un carpo costituito da meno di tre elementi solitamente indica che l'esemplare non ha ancora raggiunto l'età adulta. Negli individui adulti gli elementi carpali distali sono completamente ossificati e comincia anche l'ossificazione di quelli prossimali (Rieppel, 1993). In base all'identificazione degli elementi del carpo è probabile che qualche carpale sia andato perduto negli esemplari PIMUZ T2472, PIMUZ T4355 e PIMUZ T2477. Comunque i carpali, anche nell'esemplare PIMUZ T2474, in cui se ne individuano sei, sono sempre piccoli e tondeggianti e non ben articolati fra loro. Questo scarso sviluppo dei carpali riduce la mobilità della mano. La lunghezza della mano non mostra alcuna correlazione con l'aumento delle dimensioni. Nella tabella seguente (tab. 17) si considera la lunghezza del quarto metacarpale riferita alla lunghezza standard (stl). Si può vedere che questo rapporto ha il valore più basso in PIMUZ T4355, un esemplare di grandi dimensioni, il valore più alto in PIMUZ T2477, che ha dimensioni medie, e un valore intermedio tra questi due in MSNM BES SC111, che è un esemplare di taglia piccola.

TAB.17	L IVmc/stl	L IVmc/omero	L IVmc/ulna	L IVmc/femore
MSNM BES SC111	0.41	0.24	0.26	0.18
PIMUZ T2477	0.49	---	0.33	0.24
PIMUZ T4355	0.36	0.26	0.29	0.21

Nella tabella seguente si riassume quanto appena descritto:

Esemplari più piccoli	Esemplari più grandi
Orbita relativamente più grande	Orbita relativamente più piccola
Forma dell'orbita ovale	Forma dell'orbita quasi circolare
Sutura frontoparietale obliqua	Sutura frontoparietale meno obliqua
Quadrato meno incurvato	Quadrato più incurvato
Finestra temporale superiore più grande e meno compressa dorsoventralmente	Finestra temporale superiore più piccola e più compressa dorsoventralmente
Concavità anteriore dell'ischio meno profonda	Concavità anteriore dell'ischio più profonda
Concavità anteriore del pube presente	Concavità anteriore del pube oblitterata
Lama scapolare poco espansa e meno allungata posteriormente	Lama scapolare più espansa e allungata posteriormente
Assenza di curvatura sigmoidale del femore	Curvatura sigmoidale del femore
Assenza di curvatura mediale dell'omero	Lieve curvatura mediale dell'omero
Vertebre dorsali e cervicali più alte relativamente alla lunghezza	Vertebre dorsali e cervicali più basse relativamente alla lunghezza

OSSIFICAZIONE COMPLESSIVA

In questo paragrafo, invece di considerare le variazioni con la taglia nella forma delle ossa di particolari regioni dello scheletro, si esaminerà il livello complessivo di ossificazione di ciascun esemplare. Uno scheletro più ossificato, con meno spazio disponibile per il tessuto cartilagineo, è indicativo di uno stadio di sviluppo più maturo.

I caratteri anatomici più significativi che sono in generale indicativi del raggiungimento dell'età adulta sono (Rieppel, 1993):

- Contatto tra mascellare e prefrontale
- Contatto tra parietale e squamoso
- Completa fusione degli archi neurali e dei processi trasversi ai rispettivi centri vertebrali (se essi sono invece suturati questo significa che l'esemplare in oggetto non è un adulto)
- Completa fusione di tutte le coste ai corrispondenti centri vertebrali
- Assenza dello strato cartilagineo tra il segmento dorsale e ventrale delle coste
- Assenza di spazio tra le estremità prossimali degli arti e i rispettivi cinti
- Forma arrotondata delle estremità prossimali degli arti
- Inizio dell'ossificazione delle epifisi distali di ulna e radio
- Inizio dell'ossificazione di ciascuno dei tre elementi carpali prossimali (un ridotto numero di carpali significa che l'esemplare non è adulto)

Le grandi dimensioni, il femore con curvatura sigmoidale ed estremità arrotondate e il grado di ossificazione complessivo fanno ritenere che PIMUZ T2470 sia un adulto. Le stesse caratteristiche si riscontrano nell'esemplare PIMUZ T2476 e, insieme alle due coste sacrali fuse ai rispettivi centri e all'orbita relativamente piccola e di forma circolare, anche in PIMUZ T2472. Anche in PIMUZ T4355 il femore ha curvatura sigmoidale ed estremità arrotondate, non c'è spazio libero tra l'estremità prossimale del femore e l'ilio, l'estremità prossimale della tibia è allargata e ha la consueta forma a "T", i processi trasversi delle vertebre caudali sono completamente fusi ai rispettivi centri e l'orbita è quasi circolare. Questi tre esemplari dovevano pertanto essere pienamente sviluppati. L'esemplare PIMUZ T2474 è molto incompleto ma l'avanzato livello di sviluppo del carpo, che comprende cinque o forse anche sei elementi, induce a ritenerlo un esemplare ormai adulto. I caratteri illustrati per questi esemplari si ritrovano anche in PIMUZ T2815 dove però il pube mantiene una forma piuttosto ovale, priva di concavità, che è più tipica dei giovani (Currie & Carroll, 1984). Sembra quindi che lo stadio di sviluppo di PIMUZ T2815 non fosse ancora pienamente adulto. Le condizioni di conservazione di PIMUZ T2473 non permettono di valutarne lo stadio di sviluppo. Questo dato è incerto anche per PIMUZ T2475. Le sue dimensioni, minori di quelle degli esemplari ritenuti adulti, e la quasi totale assenza di curvatura mediale dell'omero inducono comunque a ritenerlo non completamente adulto. PIMUZ T4822 ha un femore con una curvatura sigmoidale appena accennata e la forma delle ossa pelviche, in particolare del pube (Currie & Carroll, 1984), suggerisce che esse non siano ancora pienamente ossificate. L'orbita è quasi circolare e relativamente più grande in paragone a quella di PIMUZ T4355, che pure ha dimensioni maggiori. PIMUZ T4822 è un esemplare di dimensioni medie. Queste sue caratteristiche anatomiche inducono a ritenerlo un individuo subadulto. Anche

l'esemplare PIMUZ T2477 non sembra avere raggiunto lo stadio adulto. Il femore non presenta curvatura sigmoidale, i due carpali conservati hanno entrambi forma rotonda, l'omero è diritto e le sue estremità non sono molto espanse. Gli elementi conservati dell'esemplare PIMUZ T2816 sono troppo pochi per una valutazione precisa del suo stadio di sviluppo ma le ridotte dimensioni, la mancanza di curvatura sigmoidale del femore e la sua estremità prossimale solo leggermente arrotondata fanno ritenere che si tratti di un giovane. MSNM BES SC 111 è un esemplare giovane. Alcune coste dorsali, le due coste caudali più anteriori e la pleurapofisi della seconda sacrale sono staccate dai rispettivi centri e non mostrano alcun segno di frattura per cui si può pensare che non fossero completamente fuse ai rispettivi centri vertebrali. I tarsali costituiscono una struttura compatta ma ce ne sono solo quattro, il calcagno, l'astragalo, il quarto tarsale distale e il centrale, invece di cinque come negli esemplari più grandi di *Macrocnemus bassanii*. Il centrale ha forma arrotondata. Il femore non presenta curvatura sigmoidale. Il pube e il coracoide sembrano meno ossificati di quelli degli esemplari di grande taglia (Currie & Carroll, 1984).

Di seguito (fig. 2.29) si riportano in un grafico gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* mettendo in relazione le loro dimensioni con lo stadio di sviluppo ricavato per ciascuno di essi.

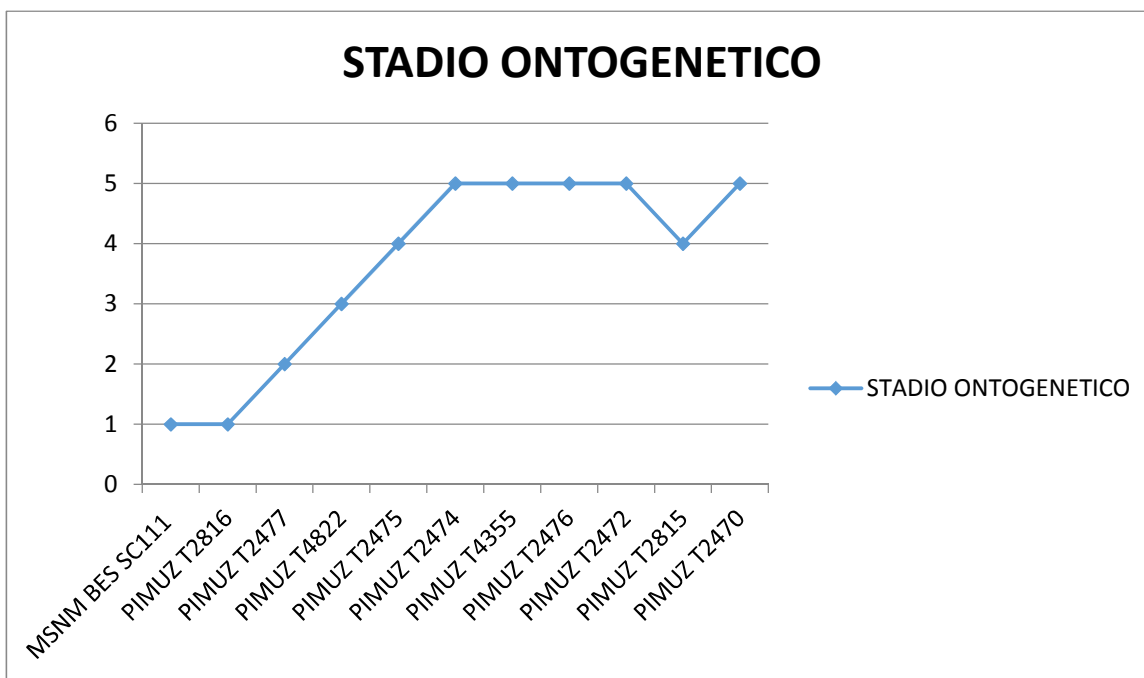


fig.2.29 grafico rappresentante lo stadio ontogenetico per ciascun esemplare di *Macrocnemus bassanii*. In ascissa gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* ordinati secondo le dimensioni crescenti in base alla lunghezza del femore, in ordinata lo stadio ontogenetico stimato, secondo questa codifica: 1-giovane, 2-abbastanza giovane, 3-subadulto, 4-non pienamente, adulto 5-adulto. La posizione di T2475 è incerta perché incerta, più che per gli altri, è la valutazione del suo grado di sviluppo

ALLOMETRIE DI CRESCITA

Un organo o un elemento scheletrico può crescere con una velocità che può essere diversa dalla velocità di crescita dell'intero organismo. A causa di questo fenomeno i rapporti dimensionali tra

alcune parti dello scheletro di un animale possono cambiare con l'età. Eventuali differenze in questi rapporti tra i vari esemplari possono fornire preziosi indizi per valutare il loro grado di sviluppo o le loro relazioni sistematiche.

Normalmente come misura di riferimento per le dimensioni del corpo viene scelta la lunghezza della porzione presacrale della colonna vertebrale, la lunghezza del femore, la lunghezza della ptc (penultima vertebra dorsale) o anche la lunghezza standard. Nei Protorosauri e in altri animali, come cigni o giraffe, particolari settori del corpo come il collo, il cranio, l'omero, il radio, il femore e la tibia spesso mostrano un'allometria positiva relativamente al resto del corpo (Wild, 1973), ma questo succede di solito dopo che l'animale ha raggiunto una certa dimensione. In *Tanystropheus* il collo mostra un'allometria positiva molto precoce. In *Macrocnemus bassanii* il collo è conservato completamente solo negli esemplari MSNM BES SC111 e PIMUZ T4355. Il rapporto tra la lunghezza del collo e la lunghezza standard è 3,44 in MSNM BES SC111 e 4,14 in PIMUZ T4355. Quindi anche in questi protosauri il collo sembra presentare una crescita allometrica positiva con le dimensioni del corpo. Per corroborare meglio questo risultato si è cercato di estendere il numero di esemplari. Non disponendo per questi ultimi della misura della lunghezza totale del collo si sono considerate le ultime cinque vertebre cervicali. Ricavando il rapporto tra la somma delle loro lunghezze e la lunghezza standard si sono potuti includere tre esemplari anziché due. Per ampliare ulteriormente il campione è stato infine preso in considerazione il rapporto tra la lunghezza della sesta vertebra cervicale e la lunghezza standard. In questo modo si sono potuti includere sette esemplari in questo studio. In tutti e tre i casi descritti, cioè sia che siano stati inclusi due esemplari, oppure tre, oppure sette, si nota la lunghezza del collo ha una tendenza allometrica positiva con l'aumento delle dimensioni. Questo significa che esemplari più grandi possiedono colli proporzionalmente più lunghi rispetto agli esemplari più piccoli. Quest'allometria positiva non è comunque molto forte. Questo risultato è rappresentato nel grafico della pagina seguente (fig. 2.30).

Durante la crescita la muscolatura per la masticazione diviene più massiccia e anche i suoi punti di inserzione possono cambiare. Come conseguenza si possono avere delle variazioni morfologiche sostanziali nelle ossa del cranio, nella mandibola e nell'apparato ioideo. Insieme a questi cambiamenti si produce una nuova configurazione del morso. Essa può consistere in una variazione della forma dei denti accompagnata di solito da un aumento del numero dei denti sul dentale, sul mascellare e sul premascellare con spesso una riduzione totale del loro numero sul palatino e sullo pterigoide. In *Macrocnemus bassanii* il numero dei denti su queste ossa è circa lo stesso nei vari esemplari, nonostante le differenze di dimensioni. I denti sulle ossa della volta palatale sono presenti sia in individui giovani che adulti, quindi non c'è una loro scomparsa con la crescita. Non sembrano esserci variazioni allometriche nelle ossa del cranio.

In base a studi precedenti riguardanti rettili permiani e attuali (Caldwell, 1994) è noto che passando dallo stadio giovanile allo stadio adulto esiste un'allometria positiva dell'omero rispetto al femore, del radio rispetto alla tibia e una leggera allometria positiva della tibia rispetto al femore. Invece c'è un'allometria negativa del radio rispetto all'omero. Complessivamente questo vuol dire che nei rettili adulti l'arto anteriore diviene più lungo relativamente all'arto posteriore.

A differenza di molti rettili permiani e attuali in *Macrocnemus bassanii* con l'aumento delle dimensioni corporee non si riscontra un'allometria positiva dell'omero rispetto al femore, del

radio rispetto alla tibia e della tibia rispetto al femore, nè un'allometria negativa del radio rispetto all'omero (per i dati numerici su questo aspetto si rimanda al capitolo sul rilevamento delle proporzioni degli arti). Quindi con la crescita l'arto anteriore non aumenta proporzionalmente di lunghezza rispetto all'arto posteriore.

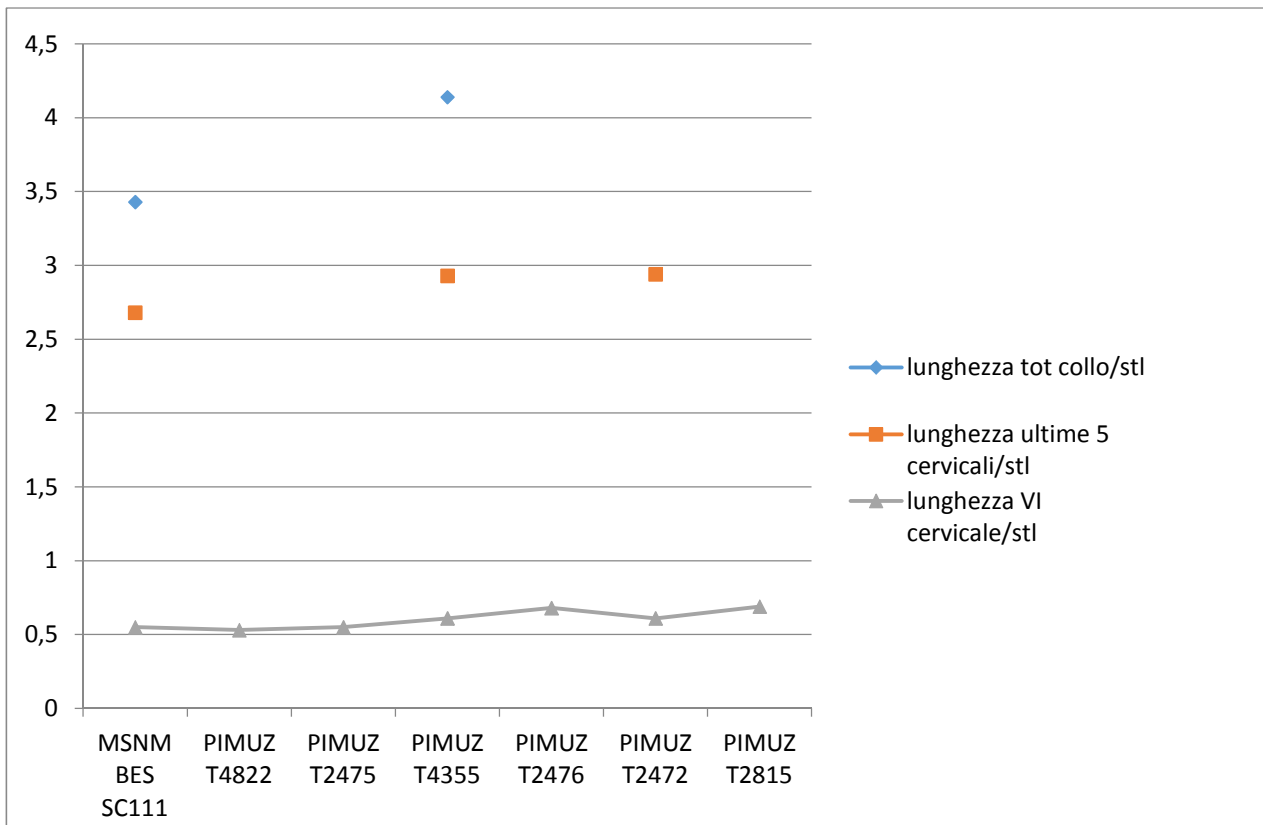


fig.2.30 grafico dell'andamento della lunghezza del collo rispetto alle dimensioni degli esemplari di *Macrocnemus bassanii*. In ascissa sono riportati gli esemplari, in ordinata i valori dei rapporti tra la lunghezza del collo e di alcuni suoi segmenti e la lunghezza standard (stl)

INDIVIDUAZIONE DEI POSSIBILI MORFOTIPI

Confrontando gli esemplari esaminati si nota immediatamente che ci sono grandi differenze nelle dimensioni. La spiegazione più semplice sarebbe quella di attribuire queste differenze allo stadio di sviluppo. Gli esemplari più grandi sarebbero anche quelli con un'età più matura. Questa deduzione è a prima vista confermata da quanto riscontrato con lo studio dell'ontogenesi. In quella sede si è potuto vedere come all'incremento delle dimensioni corrisponde un aumento dell'età stimata per ciascun esemplare. Lo studio delle proporzioni degli arti ha però prodotto qualche risultato che merita una più attenta riflessione. Sono stati infatti ricavati alcuni rapporti tra le lunghezze dei vari segmenti degli arti che per taluni esemplari si discostano in maniera abbastanza netta dal valore medio per gli stessi rapporti calcolato sulla totalità degli esemplari.

In PIMUZ T2472 c'è un allungamento dell'ulna e quindi dell'arto anteriore, in PIMUZ T4355 c'è una riduzione della lunghezza del piede e pertanto dell'arto posteriore, in PIMUZ T4822 si rileva un accorciamento dell'arto posteriore dovuto ad un accorciamento della tibia, in PIMUZ T2477 una riduzione della lunghezza sia del piede che della mano e infine in MSNM BES SC111 un accorciamento della mano. Si tratta di esemplari di dimensioni diverse, grandi (PIMUZ T2472, PIMUZ T4355), di media taglia (PIMUZ T2477, PIMUZ T4822) o piccoli (MSNM BES SC111) e provenienti da orizzonti temporali e da località di scavo differenti. PIMUZ T2472, PIMUZ T4355 e PIMUZ T2477 risalgono infatti al Tardo Anisico di Cava Tre Fontane, MSNM BES SC111 alla transizione Anisico - Ladinico di Sasso Caldo e PIMUZ T4822 al Ladinico inferiore di Cassina. Come si è visto essi mostrano delle variazioni nei rapporti tra le lunghezze degli arti che, oltre a non essere particolarmente cospicue, non superiori al 10% circa in valore assoluto, sono diverse in ogni esemplare. Non si può distinguere un gruppo di esemplari cioè che manifesti la stessa tendenza e che magari appartenga alla stessa località ed epoca geologica. Anzi, esemplari di una medesima località ed epoca geologica hanno tendenze differenti uno dall'altro, a riprova del fatto che si deve trattare solo di variazioni individuali. Alcune di queste anomalie sono anche spiegabili in altro modo. La mano corta di MSNM BES SC111 è un tratto connesso alla sua giovane età. L'arto anteriore in molti rettili si allunga con l'accrescimento. Inoltre non bisogna dimenticare che gli esemplari sono troppo pochi per costituire un campione statisticamente rilevante. Un punto un po' interlocutorio è rappresentato da PIMUZ T4822 che è localmente e temporalmente separato dagli altri esemplari citati. Come detto sopra esso presenta una riduzione della lunghezza della tibia superiore al 10% rispetto al valor medio degli altri esemplari (fig. 2.31). Questo accorciamento non è comunque di entità così grande da poter far pensare con sicurezza che esso superi la normale variabilità individuale. In base allo studio dello sviluppo ontogenetico di PIMUZ T4822 sembra che esso fosse un subadulto ormai prossimo a raggiungere il pieno sviluppo. Può darsi quindi che il suo arto inferiore avrebbe potuto crescere maggiormente se l'individuo avesse raggiunto il completo sviluppo. Bisogna però rammentare che tipicamente l'arto inferiore ha una maggiore lunghezza relativa negli individui giovani che in quelli adulti. E' un adattamento per rendere migliori le loro prestazioni nella corsa allo scopo di sfuggire ai predatori (Pounds et al., 1983). Pertanto in PIMUZ T4822 sarebbe da aspettarsi con maggior probabilità un'ulteriore tendenza all'accorciamento. Il fatto che PIMUZ T4822 sia un esemplare isolato obbliga a essere

molto cauti nel fare generalizzazioni, nel parlare cioè di una popolazione distinta piuttosto che semplicemente di un individuo un po' particolare. Non si hanno altri esemplari coevi che manifestino le stesse caratteristiche. Una caratteristica particolare di PIMUZ T4822 è la presenza di un solco nasale, che non è visibile in nessun altro esemplare di *Macrocnemus bassanii* e che è condiviso anche da *Macrocnemus fuyuanensis* (esemplare GMPKU-P-3001). Un solco nasale si ritrova anche nei protorosauri *Tanystropheus* (esemplare PIMUZ 2819) e *Dinocephalosaurus*. Si potrebbe comunque ipotizzare che si tratti di un morfotipo diverso, probabilmente una variazione temporalmente e localmente delimitata nell'ambito della specie *Macrocnemus bassanii*, dovuta forse a condizioni ambientali diverse o al prolungato isolamento di una particolare popolazione di questi animali. PIMUZ T4822 è infatti l'esemplare di *Macrocnemus bassanii* più recente mai ritrovato. Circa 1.500.000 anni lo separano dagli esemplari di Besano e almeno 500.000 anni da *Macrocnemus obristi*.

Forse il Ladinico inferiore ha effettivamente rappresentato una fase di evoluzione per il genere *Macrocnemus*, se consideriamo che i pochi esemplari attribuibili a quest'epoca, appunto PIMUZ T4822 e soprattutto PIMUZ AIII/1467, appartenente alla specie affine *Macrocnemus obristi*, presentano tutti qualche peculiarità più o meno spiccata rispetto agli esemplari "classici" di *Macrocnemus bassanii*, che risalgono tutti al Tardo Anisico.



fig.2.31 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare T4822. Arto posteriore sinistro. La barra di scala equivale a 10 mm.

DIMORFISMO SESSUALE

Sebbene difficile è possibile tentare di rilevare eventuali differenze legate al dimorfismo sessuale. In questo caso si dovrebbero ritrovare due varianti principali per qualche carattere e queste dovrebbero distribuirsi con frequenza pressochè identica. Qualche dato in tal senso emerge se viene considerato come carattere la lunghezza dell'arto posteriore (tab.14 del capitolo sulle proporzioni degli arti). Se si considerano le classi dimensionali viste all'inizio del capitolo si vede che gli esemplari di piccola taglia MSNM BES SC111 e PIMUZ T2816 hanno valori della lunghezza dell'arto posteriore molto simili e così anche gli esemplari di taglia media PIMUZ T4822 e PIMUZ T2477, mentre sembrano esserci due raggruppamenti per quelli più grandi. Infatti il valore medio della lunghezza dell'arto posteriore del gruppo costituito da PIMUZ T4355 e PIMUZ T2476 è quasi del 9% inferiore al valore medio della lunghezza dell'arto posteriore del gruppo formato da PIMUZ T2472 e PIMUZ T2815. Una possibile causa all'origine della ripartizione in questi due gruppi potrebbe effettivamente essere costituita da una differenza legata al dimorfismo sessuale, in cui uno dei due sessi possiede un arto posteriore più corto, insieme probabilmente a una taglia inferiore. Questo risultato è ulteriormente corroborato se, oltre alla lunghezza dell'arto posteriore, si considerano le proporzioni di questo e cioè il rapporto tra la lunghezza dell'arto posteriore e la lunghezza standard (stl) per ciascun esemplare. Si ottiene la seguente tabella (tab. 18):

TAB. 18	lunghezza arto post	stl	lunghezza arto post/stl
PIMUZ T2472	148,2	32	4,63
PIMUZ T2815	155,82	33	4,72
PIMUZ T2476	143	34	4,21
PIMUZ T4355	138,22	35	3,95

Da qui si vede come anche in questo caso si ha ancora la stessa ripartizione in due gruppi che si era trovata prima. Non si può pensare che i raggruppamenti costituiscano invece due popolazioni separate, perchè PIMUZ T2472 e PIMUZ T4355 appartengono allo scavo di di Cava Tre Fontane, PIMUZ T2476 è stato ritrovato nello scavo di Cave di Besano e PIMUZ T2815 nello scavo di Miniera Valporina.

Naturalmente non si può affermare con assoluta sicurezza che i due raggruppamenti visti siano realmente dovuti a dimorfismo sessuale. Un campione di soli quattro individui è troppo esiguo per avere un significato statistico e inoltre le differenze nelle lunghezze dell'arto posteriore nei vari esemplari potrebbero essere semplicemente dovute a variabilità individuale intraspecifica.

STRUTTURA DELLA CODA

Tra tutti gli esemplari di *Macrocnemus bassanii* esistenti non ve n'è alcuno in cui la coda sia conservata interamente. La porzione terminale della coda si rinviene solo nell'esemplare PIMUZ AIII/1467 che però appartiene alla specie affine *Macrocnemus obristi*. La sua coda, che è quasi completamente conservata, doveva contare 52 o 53 vertebre. E' ragionevole comunque ritenere che il numero di vertebre caudali nelle due specie fosse molto simile, molto probabilmente identico. La coda è conservata completamente solo nell'esemplare IVPP V15001 della specie affine *Macrocnemus fuyuanensis*, ritrovata in Cina. Procedendo dal bacino verso l'estremità posteriore della coda (fig. 2.32) la lunghezza dei centri vertebrali rimane approssimativamente costante per buona parte della coda (circa le prime 20 vertebre) e poi diminuisce gradualmente. Le vertebre hanno forma cilindrica, sono lievemente più sottili al centro e un po' espanse alle estremità. I processi trasversi sono presenti solo sulle prime 13 o 14 vertebre. Sono robusti e lunghi circa il doppio dei rispettivi centri vertebrali (fig. 2.32) nelle vertebre caudali anteriori. Quelli della prima vertebra caudale sono un poco rivolti all'indietro. In *Macrocnemus obristi* i processi trasversi sono lievemente espansi distalmente e sono presenti fino alla XXVII vertebra. I processi trasversi delle vertebre successive alla prima sono ancora rivolti posteriormente, ma in misura molto lieve, forse anche a causa di eventuali deformazioni dei fossili. A partire dalla VIII vertebra i processi trasversi divengono dritti, formando un angolo di 90° con l'asse longitudinale del centro vertebrale, e più brevi, lunghi poco meno dei corrispondenti centri vertebrali.

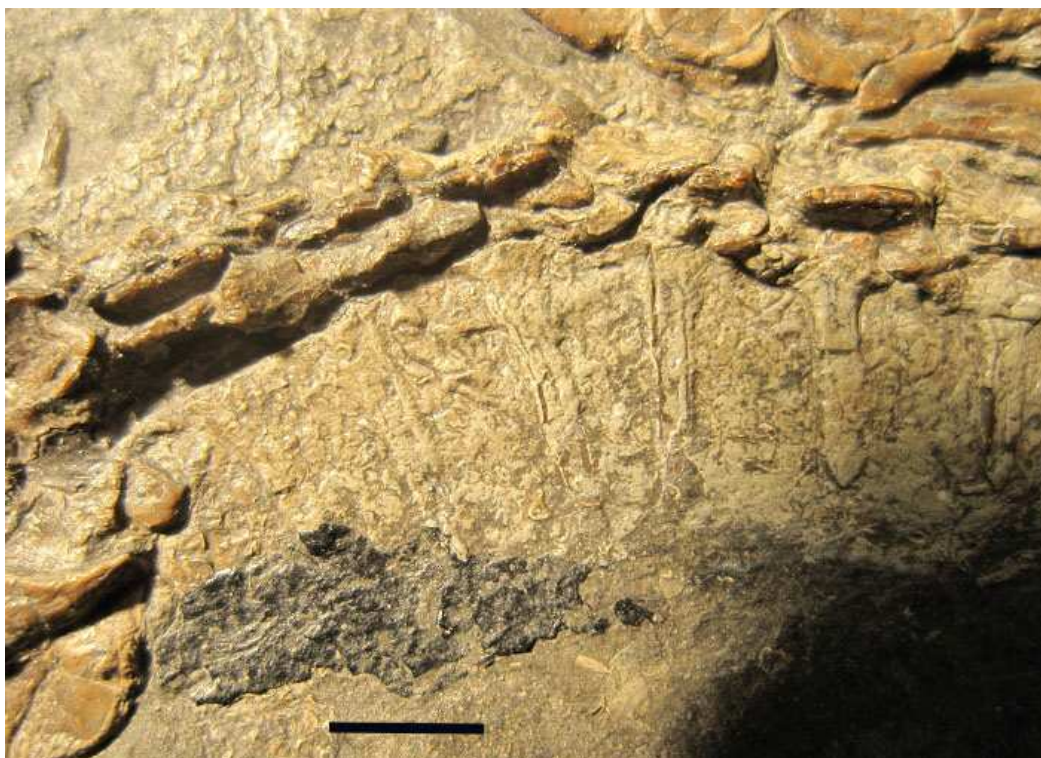


fig.2.32 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822. Vertebre caudali anteriori in vista dorsale. La barra di scala equivale a 5 mm.

Gradualmente si riducono procedendo verso l'estremità posteriore della coda fino a scomparire del tutto dopo la XIV vertebra (fig. 2.33). *Macrocnemus bassanii* possedeva quindi una coda che non era compressa lateralmente, come è invece negli animali prevalentemente acquatici. Le zigapofisi delle prime nove vertebre caudali anteriori sembrano orizzontali, che significa che la porzione anteriore della coda poteva oscillare nel piano orizzontale piuttosto che in quello verticale. Gli archi neurali sono abbastanza elevati, robusti, meno lunghi del rispettivo centro. Sono sormontati da spine neurali anch'esse abbastanza elevate e robuste. La struttura delle vertebre caudali anteriori è molto simile a quelle delle vertebre dorsali. Sfortunatamente solo pochissime vertebre caudali anteriori sono osservabili di lato, e in pochissimi esemplari, principalmente in PIMUZ T4822 e in MSNM BES SC111 (fig. 2.34). Sembra comunque che la tendenza sia quella di una graduale riduzione dell'altezza degli archi neurali e delle spine neurali mano a mano che si procede dalla zona sacrale verso l'estremità della coda. In base ai calchi fatti sulla controlastra dell'esemplare PIMUZ T4822 si è potuta accertare l'assenza di una chiglia ventrale e che la superficie ventrale di queste vertebre è arrotondata (Peyer, 1937). Dopo la IX vertebra gli archi neurali divengono bassi e appiattiti, lunghi quanto i centri vertebrali e con le spine neurali che superano appena la quota delle zigapofisi. Nelle vertebre successive le prezigapofisi e le postzigapofisi hanno piani articolari orientati quasi verticalmente, quindi nella porzione centrale e terminale della coda era favorito il movimento verticale, non quello orizzontale.



fig.2.33 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822. Porzione centrale della coda. La barra di scala equivale a 10 mm.

Sia per le condizioni di conservazione che soprattutto per la giacitura in vista dorsale della quasi totalità delle vertebre caudali non è facile identificare emapofisi. Probabilmente ve ne sono alcune

negli esemplari PIMUZ T4822, PIMUZ T2475 e PIMUZ T2476 (Peyer,1937) e nell'esemplare PIMUZ T2815. Sono comunque ridotte (Rieppel 1989). In *Macrocnemus obristi* si nota un'emapofisi molto piccola sulla XLII vertebra e sicuramente non ve ne sono sulle ultime dieci caudali (Fraser et. al., 2013).



fig.2.34 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822. Vertebre caudali anteriori in vista laterale. La barra di scala equivale a 10 mm.

Apparentemente la prima vertebra caudale prossimale può ruotare di circa 16° prima di urtare contro il processo posteriore della pleurapofisi della seconda sacrale. Questo indica una limitata capacità di oscillazione della base della coda. La parte mediana e terminale della coda, sia per la sua sottigliezza che per il tipo di connessione tra le vertebre, poteva oscillare più liberamente, in maniera simile a una frusta.

REGIONE CERVICALE

Le vertebre cervicali in *Macrocnemus* sono otto. Tutte o alcune di esse sono visibili negli esemplari MSNM BES SC111, PIMUZ T4355, PIMUZ T4822, PIMUZ T2472, PIMUZ T2815, PIMUZ T2476. Il collo è conservato completamente e con le vertebre articolate fra loro solo in MSNM BES SC111 e in PIMUZ T4355 (fig. 2.35). In PIMUZ T4822 esso è conservato quasi completamente poiché manca solo parte della VIII vertebra. Nell'esemplare PIMUZ T2472 si rinviene solo un tratto del collo, costituito dalle vertebre dalla IV (quest'ultima conservata solo parzialmente) all'VIII, articolate fra loro. Un breve tratto di 3 vertebre, di cui una incompleta, si ritrova in PIMUZ T2815. Nell'esemplare PIMUZ T2476 sono conservate sei vertebre disarticolate. Si tratta di due gruppi di tre vertebre ciascuno. In uno di essi si riconoscono l'epistrofeo e la III vertebra cervicale e vi è inoltre un'ulteriore vertebra conservata solo parzialmente. Le vertebre dell'altro gruppo sono meno facilmente identificabili ma è probabile che si tratti della V, VI e VII vertebra (Peyer, 1937).

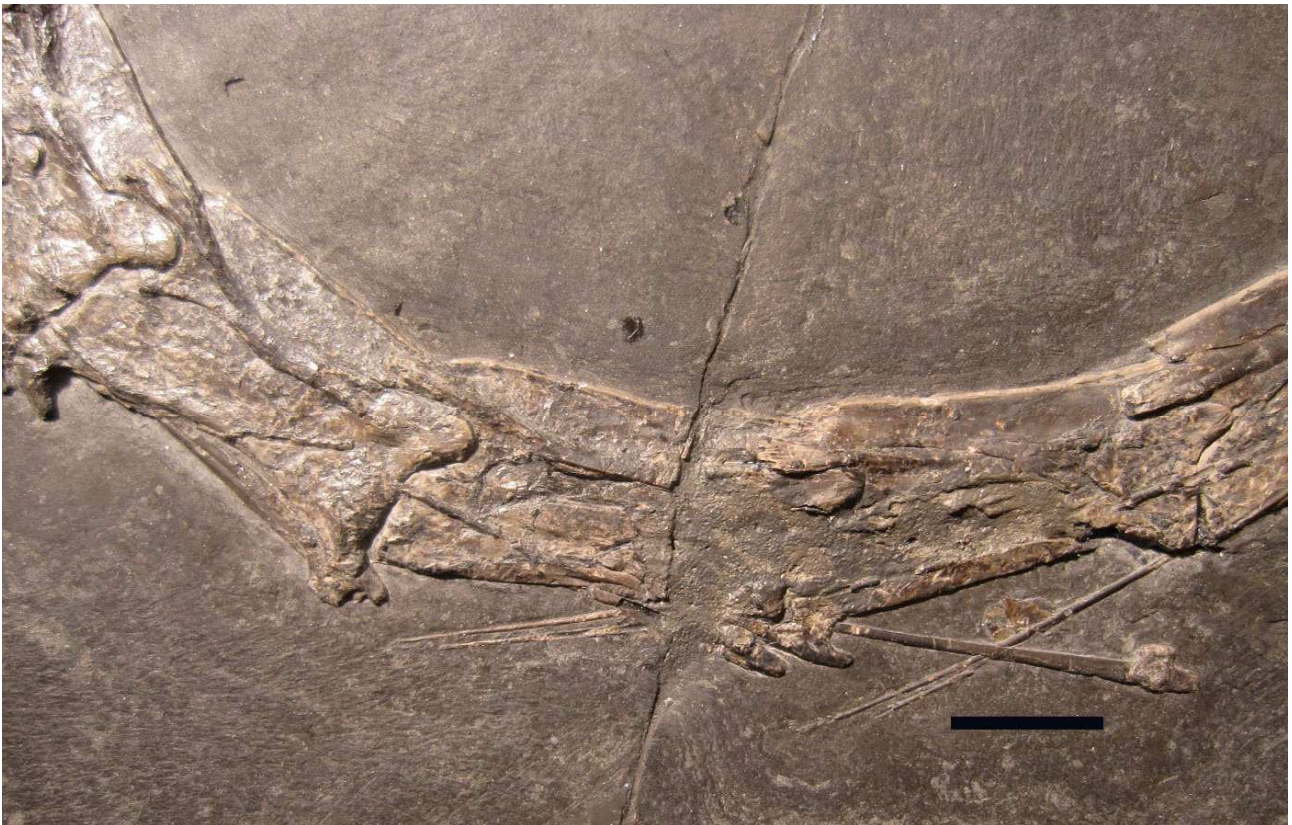


fig.2.35 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4355. Regione centrale del collo. La barra di scala equivale a 10 mm.

Le vertebre cervicali hanno forma allungata (fig. 2.36), in esse cioè la lunghezza è sensibilmente superiore all'altezza. La loro lunghezza cresce gradualmente a partire dalla I fino alla IV - V vertebra e poi lentamente diminuisce fino all'VIII. Le zigapofisi sporgono in direzione longitudinale oltre la lunghezza dei centri vertebrali. Le prezigapofisi e le postzigapofisi sono collegate da una

cresta che decorre orizzontalmente lungo il corpo vertebrale. In due esemplari (PIMUZ T2472 e MSNM BES SC111) si rileva inoltre una lieve cresta orizzontale posta ad una quota corrispondente a circa la metà dell'altezza del corpo vertebrale. Le postzigapofisi di ciascuna vertebra si articolano in un piano orizzontale con le prezigapofisi (le postzigapofisi si trovano sopra le prezigapofisi) della vertebra posteriore immediatamente successiva. Gli archi neurali sono bassi e lunghi solitamente quanto l'intero rispettivo corpo vertebrale. Anche le spine neurali sono poco elevate.

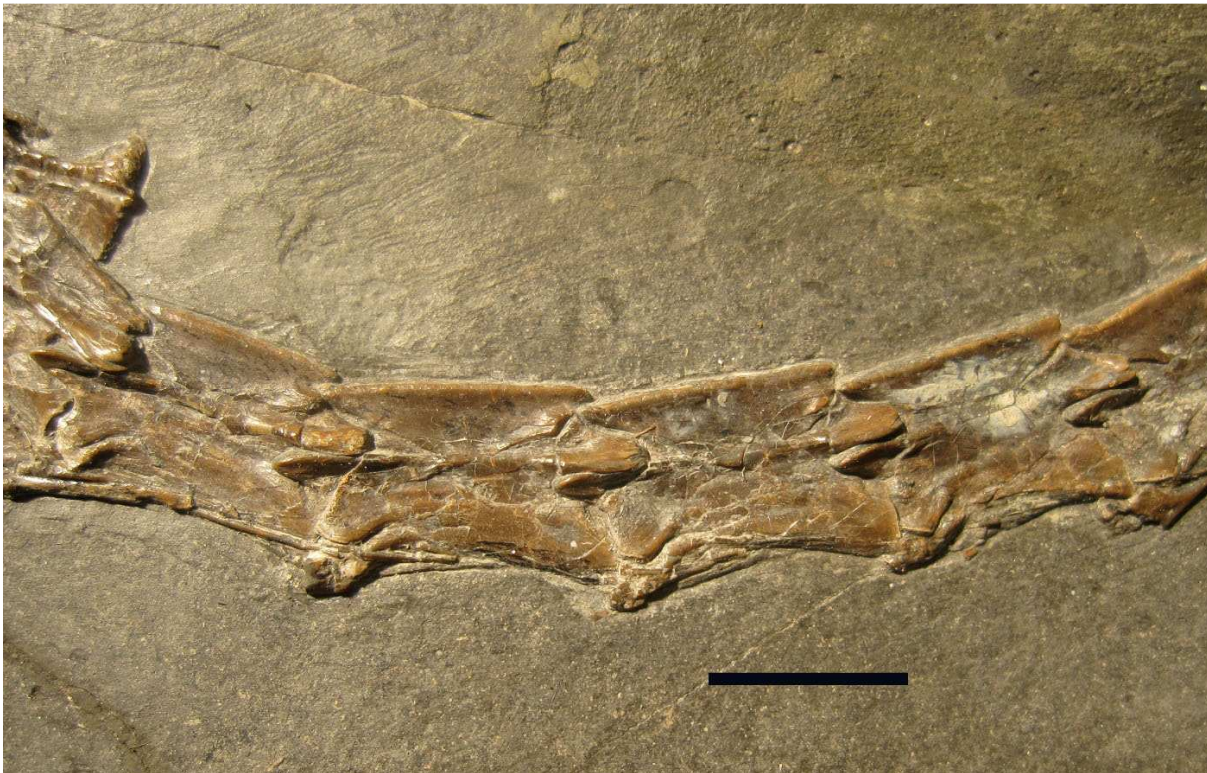


fig.2.36 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822. Vertebre cervicali in vista laterale. La barra di scala equivale a 10 mm.

La spina neurale dell'epistrofeo, ben visibile nell'esemplare PIMUZ T2476 (fig. 2.37), ha circa la stessa lunghezza del corpo vertebrale. Il suo margine dorsale risale gradualmente dalla parte posteriore della vertebra verso l'estremità anteriore, dove raggiunge la sua massima altezza. Il margine anteriore della spina neurale è quasi verticale. Le spine neurali delle altre vertebre cervicali sono molto diverse da quella dell'epistrofeo. Il loro margine dorsale è infatti diritto, orizzontale e allargato. La lunghezza delle spine neurali è pressoché uguale a quella dei rispettivi centri vertebrali. L'estremità anteriore di ciascuna spina neurale si inserisce in una cavità situata nel margine posteriore della spina neurale che lo precede (Peyer, 1937). In questo modo l'escursione dorsale della porzione centrale del collo era fortemente limitata (fig. 2.35). Le spine neurali sono più brevi alla base che alla sommità e di conseguenza il loro margine anteriore è inclinato posteroventralmente e quello posteriore anteroventralmente. In questo modo si viene a creare un'insenatura a entrambe le estremità di ciascuna vertebra. L'insenatura anteriore è occupata dalle postzigapofisi della vertebra immediatamente precedente.



fig.2.37 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2476. Epistrofeo in vista laterale. La barra di scala equivale a 10 mm.

Le coste sono sottili e dirette parallelamente all'asse longitudinale della colonna vertebrale (fig. 2.35). Sono diritte e la loro lunghezza ha un andamento simile a quello della lunghezza delle vertebre. Esse divengono infatti gradualmente più lunghe procedendo dalla parte anteriore verso la sezione centrale del collo per poi gradualmente ridursi. Le coste delle vertebre più anteriori non superano la lunghezza del rispettivo centro vertebrale mentre quella della III e della VI vertebra sono circa una volta e mezza più lunghe (nell'esemplare PIMUZ T4355 le coste della III vertebra cervicale sono lunghe il doppio del rispettivo centro cervicale) e quelle della IV e V vertebra arrivano a misurare due volte la lunghezza dei rispettivi centri vertebrali, raggiungendo l'estremità posteriore della vertebra successiva. Dalla VI vertebra in poi la lunghezza delle coste comincia gradualmente a diminuire. Sono più lunghe quindi le coste della parte centrale del collo e questa zona doveva pertanto presentare una maggiore rigidità. Le coste della VII vertebra sono lunghe quanto il rispettivo centro. Le coste dell'VIII e ultima vertebra cervicale sono invece più massicce di quelle delle altre vertebre, lievemente incurvate e un poco più brevi del centro vertebrale (fig. 2.38), forse per facilitare la flessione dorsale del collo in corrispondenza della giunzione tra l'VIII vertebra cervicale e la I vertebra dorsale.

Le coste cervicali sono dicocefale. La loro estremità prossimale è espansa e possiede due superfici articolari, situate sul suo lato mediale, per la connessione con i centri vertebrali. Il piano di articolazione forma quindi un angolo retto con l'asse longitudinale della costa. Il tuberculum si articola con i processi trasversi delle vertebre e il capitulum con le parapofisi, situate all'estremità

anteriore dei centri vertebrali. Esse si proiettano verso l'esterno in direzione ventrolaterale. Le coste cervicali si prolungano anteriormente a formare un processo anteriore.



fig.2.38 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4355. Regione posteriore del collo. La barra di scala equivale a 10 mm.

I processi trasversi mediante cui le coste si articolano alle vertebre sono situati in prossimità dell'estremità anteriore di ciascun arco neurale, vicino al margine ventrale. La superficie di articolazione con le coste nei fossili appare orientata leggermente in direzione ventrale. In vista laterale il contorno ventrale dei centri vertebrali è concavo. Questa concavità è più accentuata nella VI e soprattutto nella VII e VIII vertebra.

QUADRATO

In *Macrocnemus bassanii* il quadrato è conservato negli esemplari PIMUZ T2475, PIMUZ T4822, PIMUZ T2472, PIMUZ T2476, PIMUZ T4355 e MSNM BES SC111. In PIMUZ T2475 il quadrato non è ben conservato e molti dettagli non sono visibili. Anche in PIMUZ T4822 (fig. 2.40) il quadrato non è ben conservato, è fratturato e parzialmente coperto. Le condizioni di conservazione sono migliori in PIMUZ T4355 (fig. 2.39), in PIMUZ T2476 e in PIMUZ T2472 (fig. 2.41) ma soprattutto in MSNM BES SC111 (fig. 2.42) che è l'unico esemplare in cui il quadrato è conservato nella sua sede originale e ancora articolato con lo squamoso. Il quadrato di *Macrocnemus bassanii* ha struttura robusta e forma curva. Il margine concavo è rivolto posteriormente. La sua concavità potrebbe corrispondere all'alloggiamento per la membrana timpanica. L'articolazione con la mandibola ha forma a sella. Il suo contorno arrotondato ben si adatta alla lieve concavità che le corrisponde nell'osso articolare. Questo aspetto è visibile negli esemplari MSNM BES SC111 e PIMUZ T2472. Nell'esemplare MSNM BES SC111 il quadrato sinistro è visibile perfettamente di lato e l'estremità ventrale a sella mostra un dettaglio non visibile negli altri fossili. Si tratta di una sorta di solco poco profondo che apparentemente separa in due parti l'estremità articolare (fig. 2.42). All'estremità dorsale del quadrato si osservano due spigoli ossei che si prolungano verso il basso. Uno corre lungo il margine concavo e l'altro, più marcato, si trova invece circa a metà dello spessore dell'osso ed è grosso modo parallelo al margine convesso del quadrato. Queste due strutture tendono a confluire e a scomparire poco al di sotto della metà della lunghezza dorsoventrale del quadrato (fig. 2.39). In PIMUZ T2472 entrambi gli squamosi sono osservabili dal lato mediale.

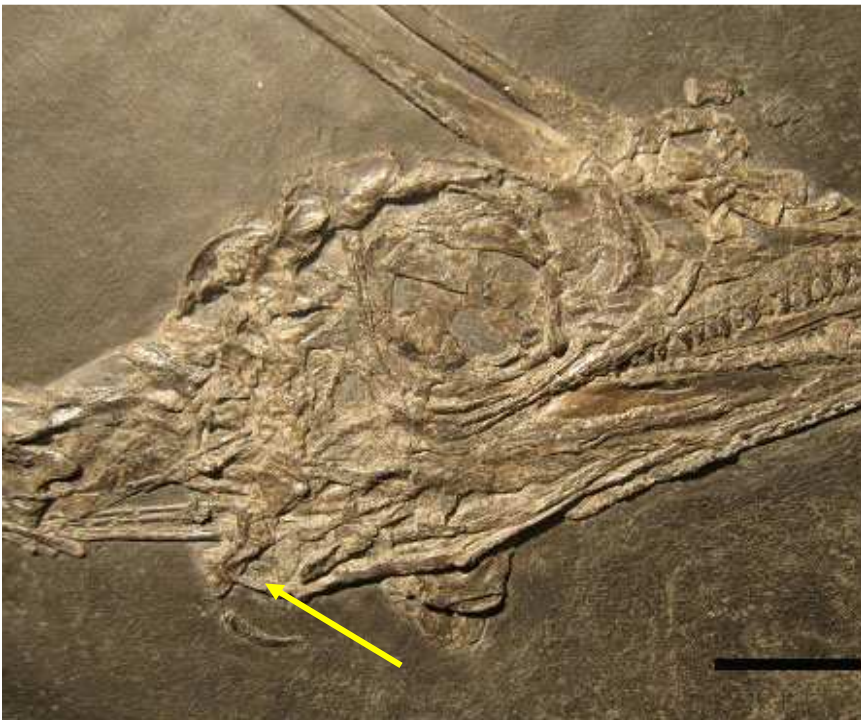


fig.2.39 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4355. Parte posteriore del cranio con il quadrato indicato dalla freccia gialla. La barra di scala equivale a 10 mm.

In ognuno di essi si nota una cavità tondeggiante abbastanza profonda che doveva servire ad articolare lo squamoso con il condilo dorsale del quadrato (fig. 2.41). Sfortunatamente non è possibile determinare la forma del condilo dorsale del quadrato perché esso non è ben visibile in alcun esemplare.

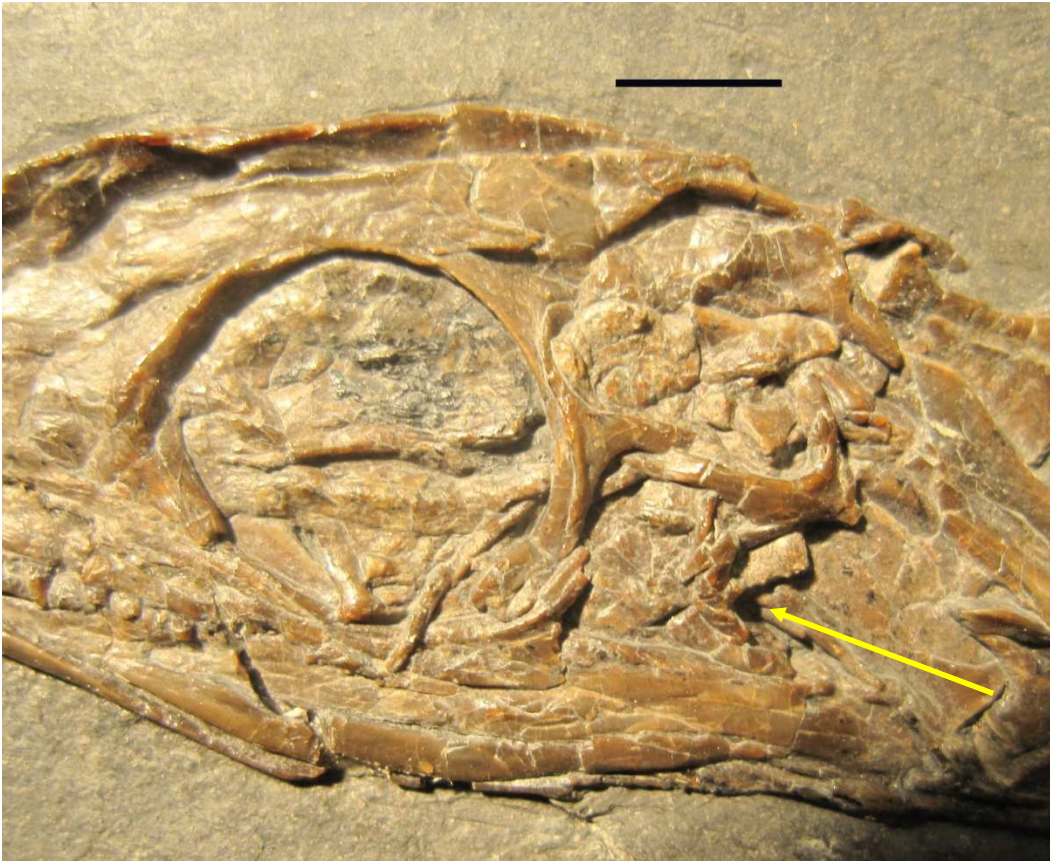


fig.2.40 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822. Particolare della porzione posteriore del cranio. La freccia indica il quadrato. La barra di scala equivale a 5 mm.

In ogni caso il fatto che la forma della cavità dello squamoso sia pressochè circolare lascia ritenere che l'articolazione con il quadrato consentisse a quest'ultimo una certa mobilità, nel senso che il quadrato poteva oscillare lungo un arco di cerchio che aveva il suo centro di rotazione nel punto in cui esso si articolava dorsalmente con lo squamoso. Questa conclusione sulla mobilità del quadrato è supportata anche da quanto si osserva nell'esemplare MSNM BES SC111 (fig. 2.42). Qui si può vedere come l'estremità dorsale del quadrato sia circondata dal processo anteriore e da quello ventrale dello squamoso. L'inserimento del quadrato nell'insenatura dello squamoso delimitata da questi due processi sembra comunque tale da poter consentire una certa libertà di movimento al quadrato stesso. Complessivamente le caratteristiche dell'articolazione del quadrato con la mandibola, la cavità per il condilo dorsale presente nello squamoso e infine la mancanza di un'arcata temporale inferiore indicano una certa mobilità del quadrato. A sostegno di

questa ricostruzione si può anche addurre il fatto che il quadrato, nella maggior parte degli esemplari, è disarticolato ma non ha subito grossi danni.

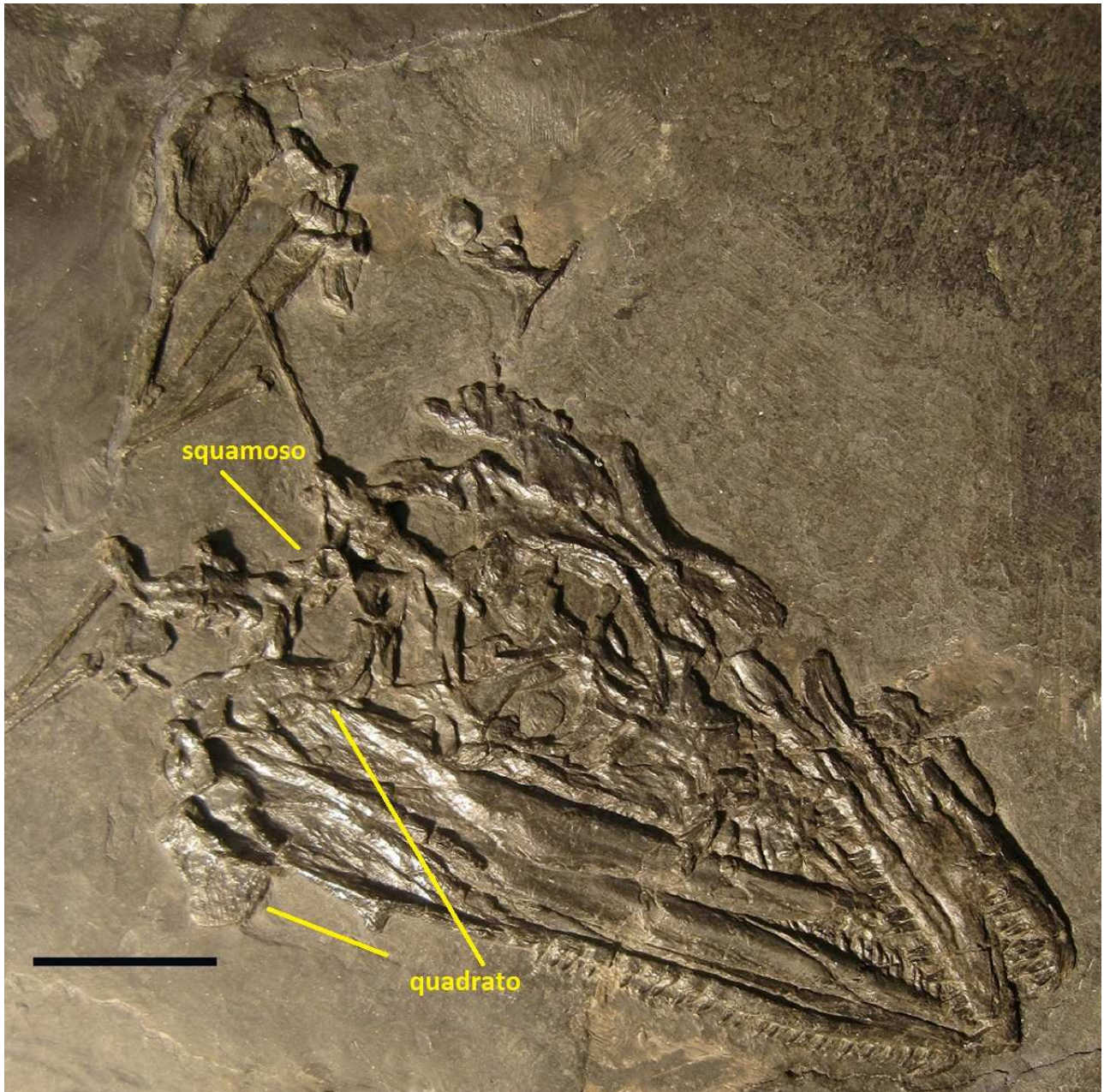


fig.2.41 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2472. Cranio. Le linee gialle indicano il quadrato sinistro, il quadrato destro e lo squamoso. Lo squamoso è visibile dal lato mediale. Si noti la cavità di forma circolare. La barra di scala equivale a 10 mm.

Se anche, come sembra, il quadrato di *Macrocnemus bassanii* era mobile, non è semplice quantificarne il grado di mobilità, cioè poter dire se esso era effettivamente streptostilico. Alcuni autori parlano di possibile streptostilia o perlomeno di una condizione anatomica intermedia che stava evolvendo in quella direzione (Kuhn-Schnyder, 1962), altri, come Benton e Evans, ritengono che ci fosse una certa mobilità tra quadrato e squamoso ma escludono la streptostilia (Benton,

1985; Evans, 1988). Questa è negata anche per la specie affine *Macrocnemus fuyuanensis* (Jiang et. al., 2011).

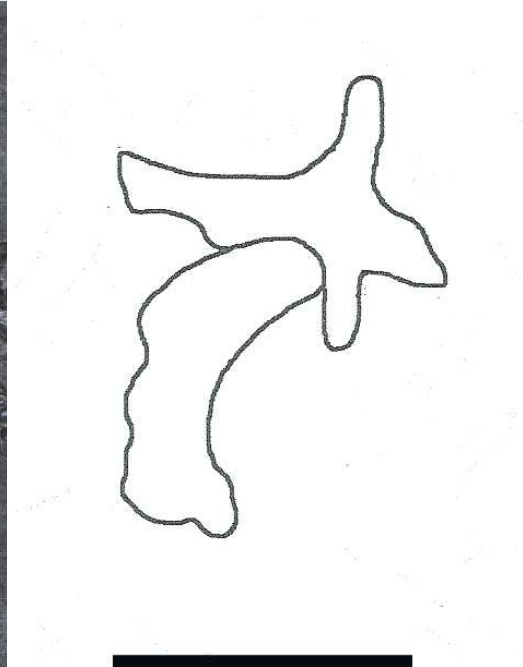
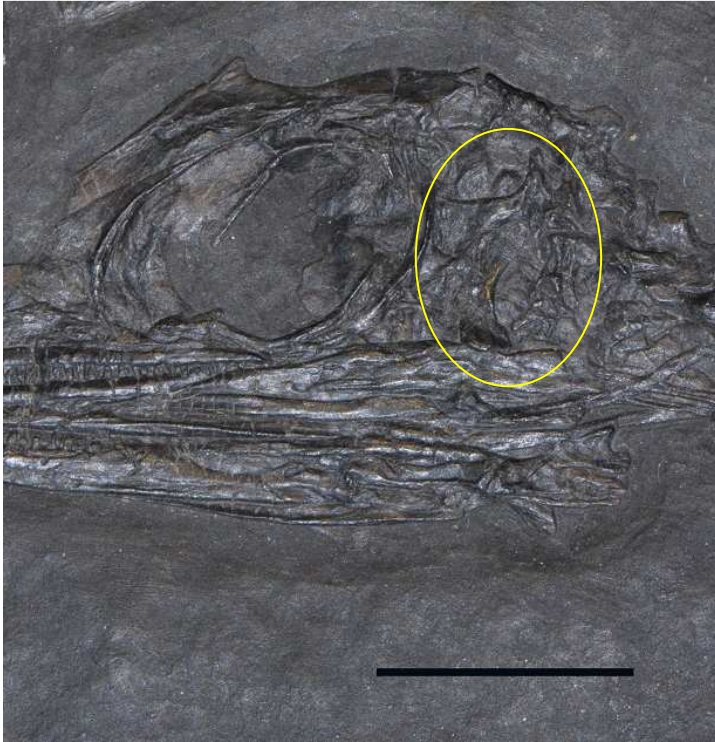


fig.2.42 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare MSNM BES SC111. A sinistra particolare della parte posteriore del cranio. L'ellisse racchiude la regione del quadrato. La barra di scala equivale a 10 mm. A destra particolare dell' articolazione tra squamoso e quadrato. La barra di scala equivale a 5 mm

In sostanza quindi quello che si può affermare con sicurezza in base ai reperti e ai dati disponibili attualmente per *Macrocnemus bassanii* è che il quadrato era dotato di una certa mobilità in direzione anteroposteriore. Sembra invece che sia da escludere una vera streptostilia.

EPIFISI

Nei rettili lepidosauri, come anche nei mammiferi, le estremità di tutte le ossa lunghe, possiedono terminazioni prossimali e distali rivestite di cartilagine, denominate epifisi, che sono chiaramente distinguibili dalla diafisi per via di una netta separazione rispetto ad essa che ha l'aspetto di una cresta trasversale. Questi rivestimenti cartilaginei delle estremità delle ossa lunghe costituiscono delle zone di allungamento delle ossa stesse e in tal modo permettono la crescita dell'organismo. Le epifisi sono in sostanza dei centri separati di ossificazione situati in corrispondenza delle terminazioni delle ossa lunghe. L'aspetto esteriore delle epifisi è quello di superfici lisce. Alla fine dello sviluppo scheletrico le epifisi si fondono con le rispettive diafisi, impedendo di fatto qualsiasi ulteriore accrescimento del corpo.

La rilevazione della presenza di eventuali epifisi nei fossili è resa difficile dalla oggettiva difficoltà di distinguere caratteristiche così labili e dalle condizioni di conservazione degli esemplari che, anche se complessivamente abbastanza buone, non sempre permettono di accertarne o meno l'esistenza.



fig.2.43 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare MSNM BES SC111. Cinto pettorale ed estremità prossimale dell'omero. La barra di scala equivale a 5 mm.

In MSNM BES SC111, esemplare in cui lo stato di conservazione delle estremità degli arti è particolarmente buono e completo, si riscontrano su entrambe le estremità dell'omero (fig. 2.43) e del femore e sulla terminazione prossimale di tibia e fibula delle strutture che sono state

interpretate come epifisi da altri autori (Premru, 1991). Sfortunatamente nell'unico altro esemplare che probabilmente è attribuibile ad uno stadio di sviluppo giovanile paragonabile a quello di MSNM BES SC111, e cioè PIMUZ T2816, le estremità delle ossa lunghe non sono conservate. In PIMUZ T2477, un esemplare che rappresenta uno stadio ontogenetico solo di poco più avanzato di MSNM BES SC111, e che è abbastanza ben conservato, non sono visibili strutture interpretabili come epifisi. Strutture che possono eventualmente essere interpretabili nello stesso senso sono presenti anche negli esemplari PIMUZ T2472 e PIMUZ T4822. In PIMUZ T2472 si può notare una cresta trasversale nella parte terminale distale della tibia (fig. 2.44). Nelle estremità delle altre ossa lunghe di questo esemplare non ci sono strutture che possono fare pensare alla presenza di epifisi. Questo fa pensare, insieme alle caratteristiche complessive da adulto di PIMUZ T2472 (si veda per un approfondimento la sezione sull'ontogenesi), che quasi sicuramente la cresta trasversale all'estremità della tibia sia riconducibile ad altre cause.



fig.2.44 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2472. Estremità distale della tibia. La barra di scala equivale a 5 mm.

In PIMUZ T4822 si riscontrano strutture che potrebbero far pensare ad epifisi nelle estremità distali del femore e della tibia. Purtroppo l'arto anteriore qui non è conservato.

In tutti gli altri esemplari, anche se in relativamente buono stato di conservazione, non sono visibili caratteristiche interpretabili come epifisi. Tra l'altro i vari esemplari sono rappresentativi di condizioni di sviluppo ontogenetico differenti benché siano in netta maggioranza gli adulti.

Il fatto che strutture simili ad epifisi siano presenti in alcuni esemplari, giovani o comunque non ancora completamente sviluppati, ma solo in alcuni distretti scheletrici e che non vi siano in altri esemplari appartenenti al medesimo stadio ontogenetico mentre sono riscontrabili in un esemplare adulto fa ritenere che non si tratti realmente di epifisi. Molto probabilmente queste strutture sono in realtà linee di frattura situate alle estremità di alcune ossa lunghe le cui diafisi, essendo cave, sono collassate durante il processo di fossilizzazione.

STERNO

La presenza o meno delle placche sternali in *Macrocnemus bassanii* è un aspetto di importanza fondamentale non solamente per la conoscenza dell'anatomia di questo genere di rettile ma anche per il suo significato dal punto di vista sistematico. Le piastre sternali sono doppie (destra-sinistra) nei lepidosauromorfi, e sono posizionate caudalmente ai coracoidi, connesse all'estremità posteriore dell'interclavicola. La differenza fra il cinto pettorale degli arcosauromorfi e dei lepidosauromorfi è costituita soprattutto dall'assenza delle piastre sternali negli arcosauromorfi e quindi anche nei Protorosauria. Nei fossili di *Macrocnemus bassanii* elementi del cinto pettorale sono conservati negli esemplari PIMUZ T2475, PIMUZ T2472, PIMUZ T4355, PIMUZ T2815 e MSNM BES SC111. Le condizioni di conservazione sono diverse nei vari esemplari e hanno dato luogo a qualche difficoltà per ottenere una ricostruzione sufficientemente precisa del cinto stesso e per identificarne con una certa sicurezza le varie componenti.

Nell'esemplare PIMUZ T2815 sono riconoscibili alcuni elementi del cinto pettorale i quali, benché incompleti, consentono comunque una loro identificazione. Sono visibili infatti i due coracoidi e una scapola, tutti conservati solo parzialmente.

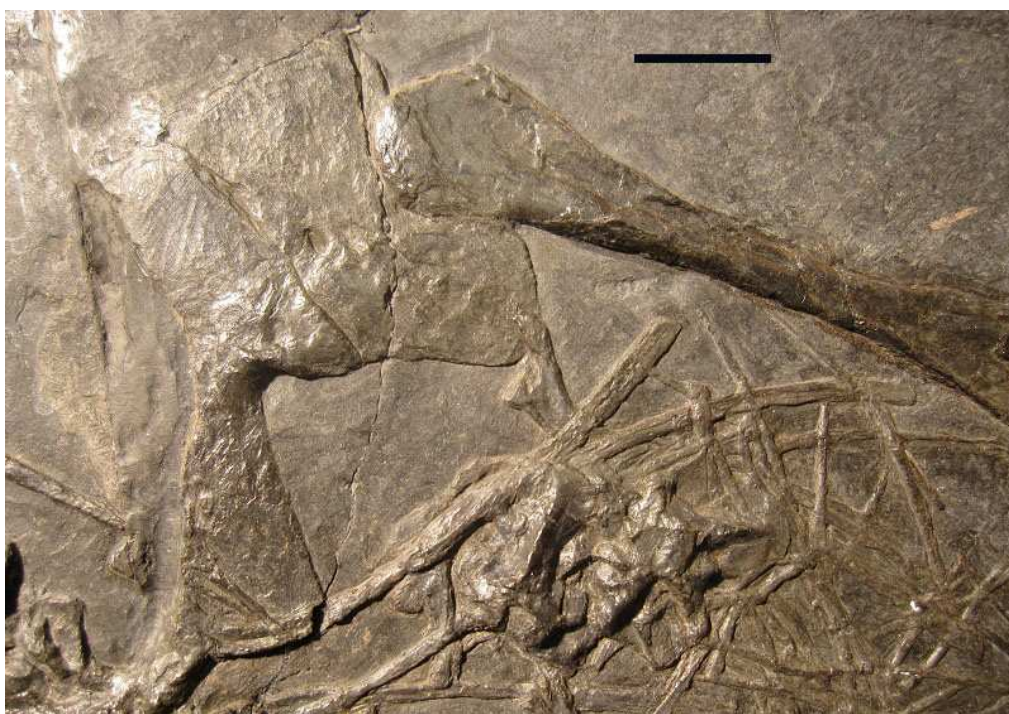


fig.2.45 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2472. Cinto pettorale. Sono visibili una scapola parzialmente conservata e un coracoide solcato da una vistosa frattura. La barra di scala equivale a 10 mm.

Nell'esemplare PIMUZ T2472 si identificano entrambe le scapole e uno dei coracoidi. Di una delle scapole è rimasta solo una porzione ridotta (fig. 2.45) mentre l'altra è conservata quasi interamente (fig. 2.46). Il coracoide, anch'esso mal conservato e fratturato in due parti, è comunque riconoscibile per la presenza del forame coracoide.

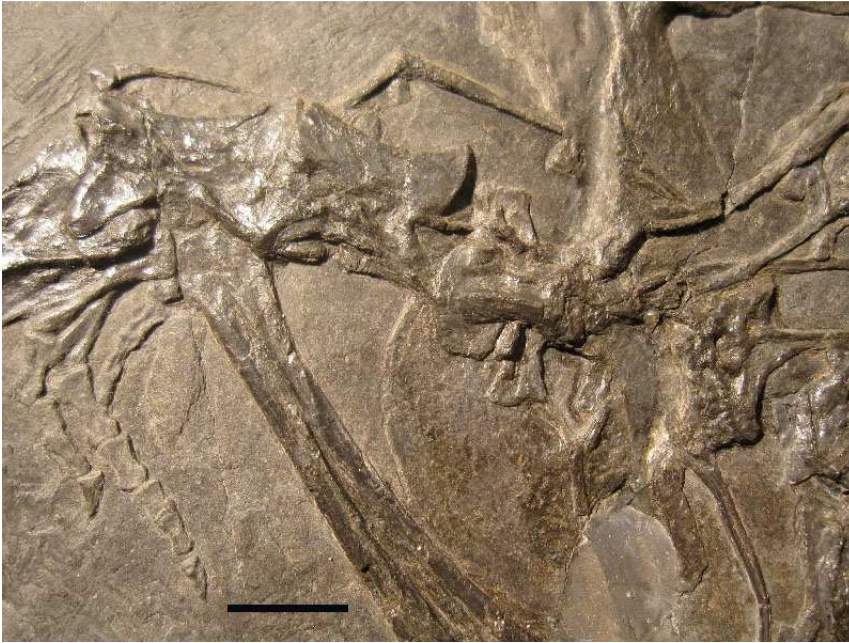


fig.2.46 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2472. Scapola. La barra di scala equivale a 10 mm.

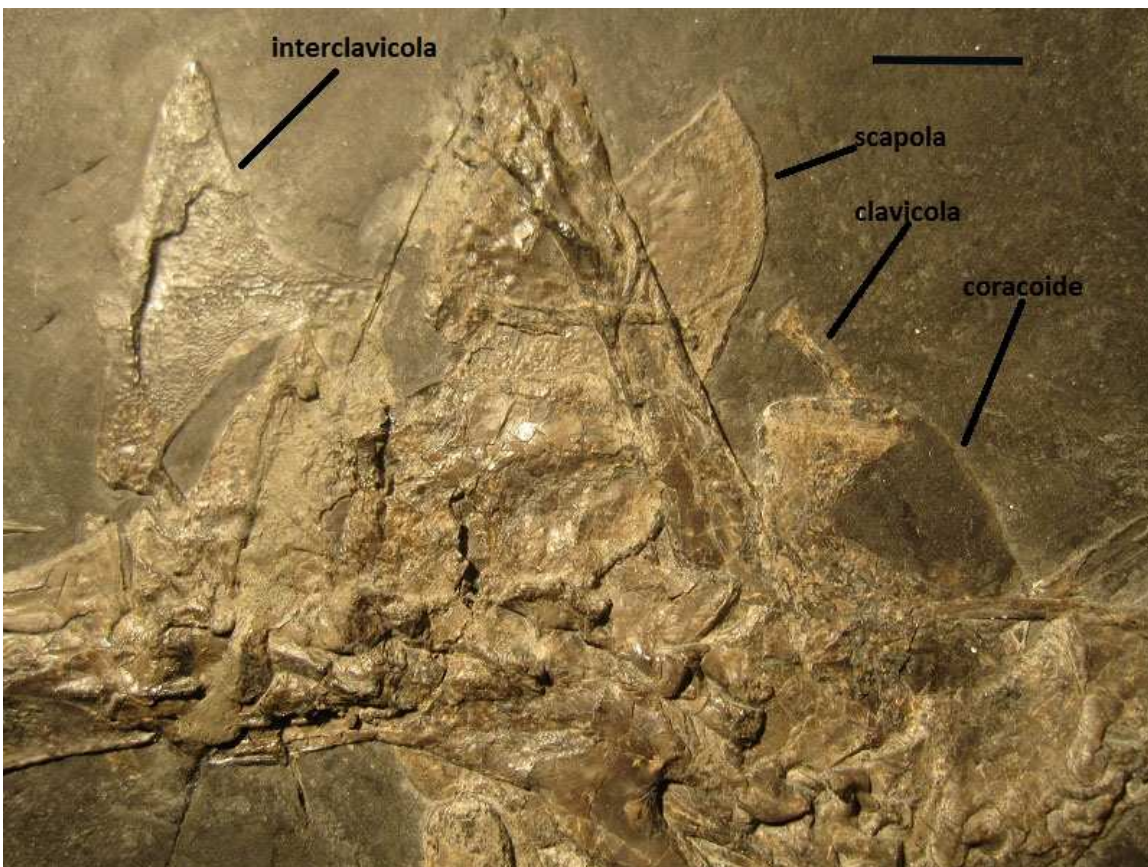


fig.2.47 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4355. Cinto pettorale. La barra di scala equivale a 10 mm.

Nell'esemplare PIMUZ T4355 (fig. 2.47) si distinguono le scapole, l'interclavicola praticamente completa tranne una piccola porzione centrale del processo posteriore, parte di una clavicola e parte di un coracoide. A lato dell'omero altri autori hanno riconosciuto una possibile placca sternale (Premru, 1991). L'osso in questione è mal conservato. Si tratta con ogni probabilità non di una placca sternale ma della III vertebra dorsale che è distorta e il cui contorno non è chiaramente distinguibile da quello della porzione di scapola ad essa adiacente.

Nell'esemplare MSNM BES SC111 (fig. 2.48) la regione pettorale è meglio conservata. Si distinguono entrambe le scapole, i due coracoidi, parte di una clavicola e dell'interclavicola. Altri autori vi hanno riscontrato una placca sternale, posta posteriormente ai coracoidi (Premru, 1991). Questo è forse dovuto ad un errore nell'identificazione dell'interclavicola che veniva ritenuta essere la scapola sinistra. Una più attenta analisi ha permesso di stabilire che l'osso ritenuto erroneamente una delle placche sternali era invece la scapola sinistra.

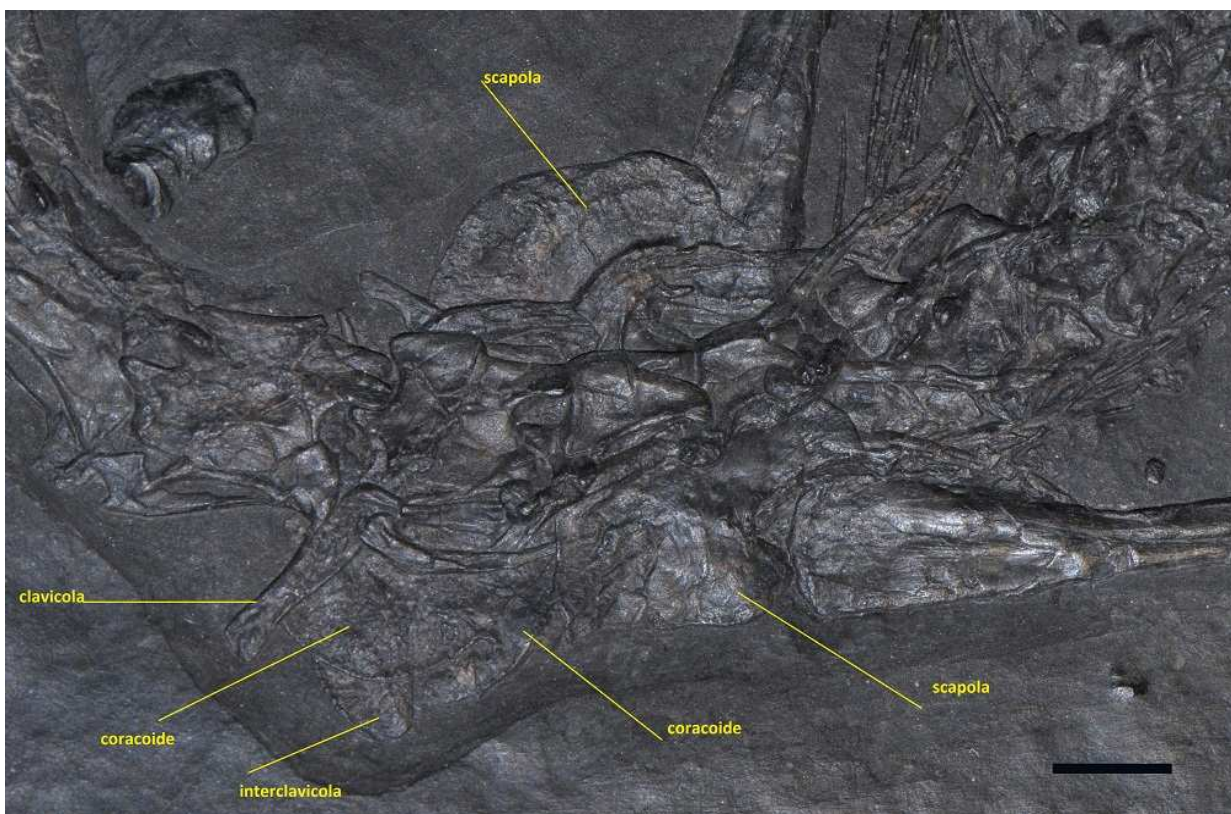


fig.2.48 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare MSNM BES SC111. Cinto pettorale. La barra di scala equivale a 5 mm.

Infine, nell'esemplare PIMUZ T2475, sono rilevabili vari elementi del cinto pettorale ma questo è completamente disarticolato. Si riscontrano le due scapole, un coracoide e l'interclavicola, indicate in figura da linee gialle (fig. 2.49). Subito dietro l'interclavicola si trova un elemento piatto, indicato in figura dalla freccia gialla, la cui interpretazione non è facile. Esso è conservato solo in parte. E' parzialmente sovrapposto al processo posteriore dell'interclavicola e all'estremità dell'omero. Quasi sicuramente si tratta di uno dei due coracoidi.

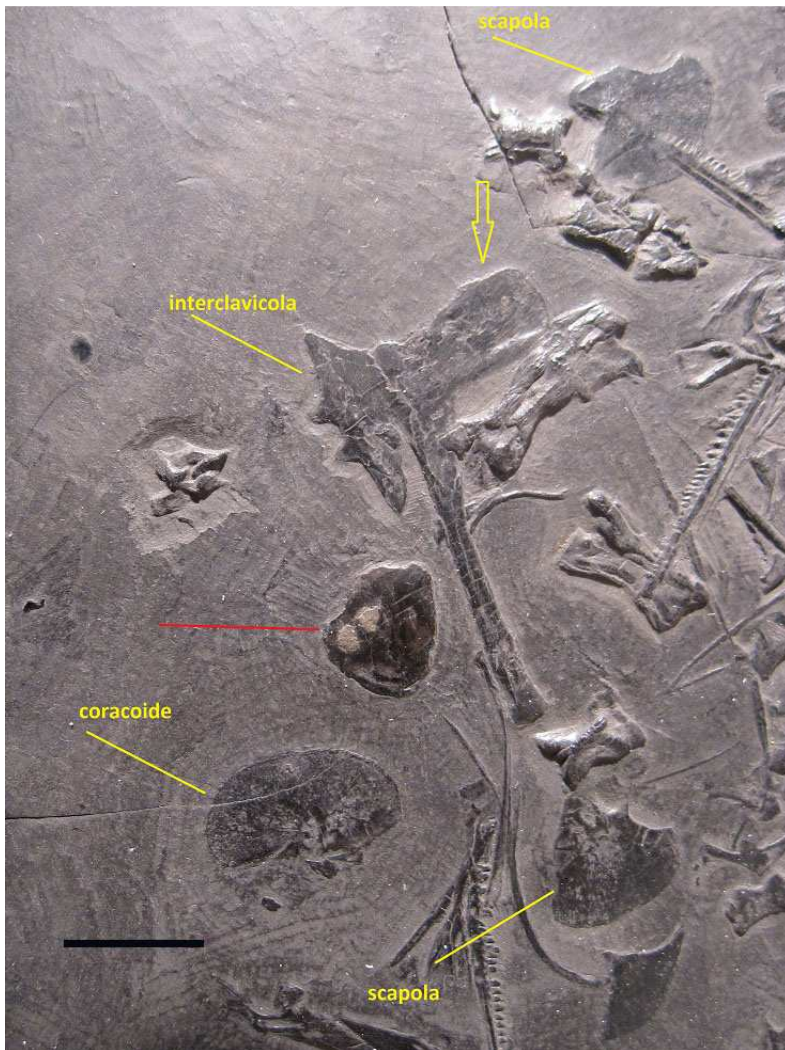


fig.2.49 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T2475. Cinto pettorale. L'elemento indicato dalla linea rossa è molto probabilmente un coprolite, quello indicato dalla freccia gialla è invece di più incerta interpretazione perchè molto danneggiato. Quasi sicuramente si tratta dell'altro coracoide. La barra di scala equivale a 5 mm.

In base al materiale fossile attualmente disponibile si è indotti a ritenere che *Macrocnemus bassanii* non possedesse placche sternali. In alcuni degli esemplari, come PIMUZ T2815 e PIMUZ T2472, la conservazione decisamente incompleta del cinto pettorale potrebbe far pensare che l'assenza di placche sternali sia forse dovuta non ad una loro reale mancanza ma piuttosto alla loro non conservazione. Il livello di conservazione e la percentuale di completezza del cinto pettorale degli esemplari PIMUZ T4355 e MSNM BES SC111 rendono però difficilmente sostenibile un'obiezione del genere. E' molto probabile che in *Macrocnemus bassanii* le placche sternali fossero effettivamente assenti.

NARICE E REGIONE NASALE

La parte anteriore del cranio è conservata negli esemplari di *Macrocnemus bassanii* PIMUZ T2472, PIMUZ T2814, PIMUZ T2477, PIMUZ T4355, BES SC111 e PIMUZ T4822 e nell'esemplare di *Macrocnemus fuyuanensis* GMPKU-P-3001.

Nell'esemplare PIMUZ T2814 non sono chiari i contorni delle ossa del muso per cui non si può stabilire quali ossa formino i contorni dell'apertura della narice. Negli esemplari PIMUZ T2472, PIMUZ T2477 e PIMUZ T4355 le ossa della parte anteriore del cranio sono in buono stato di conservazione ma sfortunatamente sono disarticolate fra loro. Per questo motivo non è possibile neppure in questo caso ricostruire in maniera veramente attendibile il contorno dell'apertura della narice esterna e stabilire con sicurezza da quali ossa esso era costituito.

Nell'esemplare MSNM BES SC111 l'apertura della narice esterna è delimitata sia lateralmente che medialmente dal premaxillare, forse solo una ridottissima porzione del suo contorno posteriore è formata dal maxillare. L'osso nasale non ha contatti con la narice e non forma nessuna parte del suo margine. In questo esemplare la parte anteriore del muso è in cattive condizioni di conservazione. In particolare si rinviene solo una porzione ridotta dell'osso nasale che inoltre è scivolato verso l'alto a causa della deformazione del fossile. Non è possibile quindi trarre conclusioni attendibili.

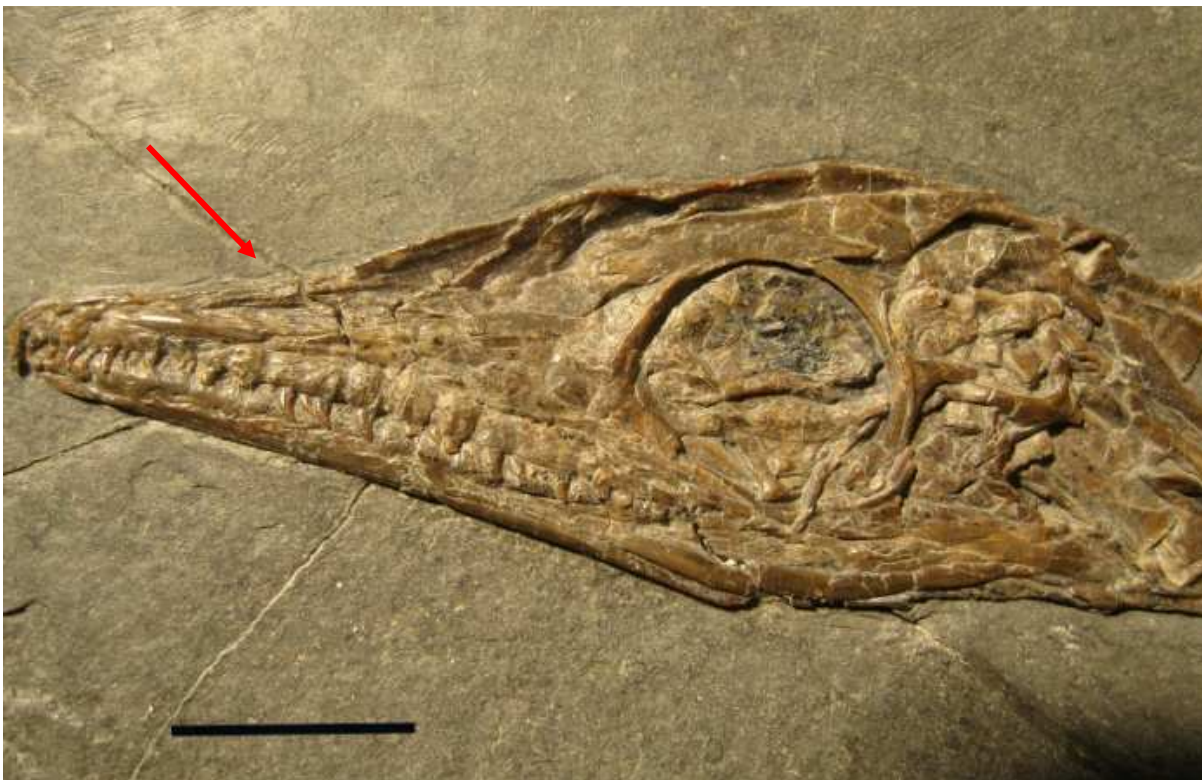


fig.2.50 *Macrocnemus bassanii*. Esemplare PIMUZ T4822. Porzione rostrale del cranio. La zona del solco nasale è indicata dalla freccia rossa. La barra di scala equivale a 10 mm.

In PIMUZ T4822 (fig. 2.50) la narice esterna è situata in un solco nasale piuttosto ampio e allungato che si trova nella parte anteriore del muso. Questo solco è delimitato anteriormente, lateralmente

e medialmente dai due processi del premascellare, che si biforca in direzione posteriore. Il margine posteromediale e quello posterolaterale del solco nasale sono costituiti dall'osso nasale. Non è chiara la conformazione della parte anteriore dell'osso nasale. Medialmente al solco nasale esso raggiunge il premascellare ma lateralmente sembra che l'osso mascellare si interponga per un breve tratto tra l'osso nasale e il premascellare e costituisca una piccola parte del margine laterale del solco nasale.

Le non perfette condizioni di conservazione della regione nasale in tutti gli esemplari di *Macrocnemus bassanii*, anche in PIMUZ T4822 che presenta una frattura proprio in questa zona, non permettono di distinguere con certezza dove termina il processo laterale del premascellare e quindi non è possibile stabilire con totale sicurezza se l'osso mascellare formi effettivamente parte del margine del solco nasale. Lateralmente il nasale confina col mascellare e posteriormente con il frontale e il prefrontale ma non con il lacrimale.

In *Macrocnemus fuyuanensis* la narice è visibile nell'esemplare GMPKU-P-3001. La narice esterna è una stretta apertura situata nella parte anteriore del solco nasale (Jiang et. al., 2011). Questo è allungato in direzione longitudinale e occupa due terzi della superficie dorsale del muso. Un solco analogo che racchiude la narice esterna si trova anche nell'esemplare di *Tanystropheus longobardicus* PIMUZ T2819 e in *Dinocephalosaurus* (Jiang et. al., 2011). Il premascellare costituisce il margine anteriore, laterale e mediale del solco nasale, solo il margine posteriore è formato dall'osso nasale. L'osso nasale è largo, a forma di piastra, e contatta posterolateralmente il prefrontale e lateralmente il lacrimale e il mascellare.

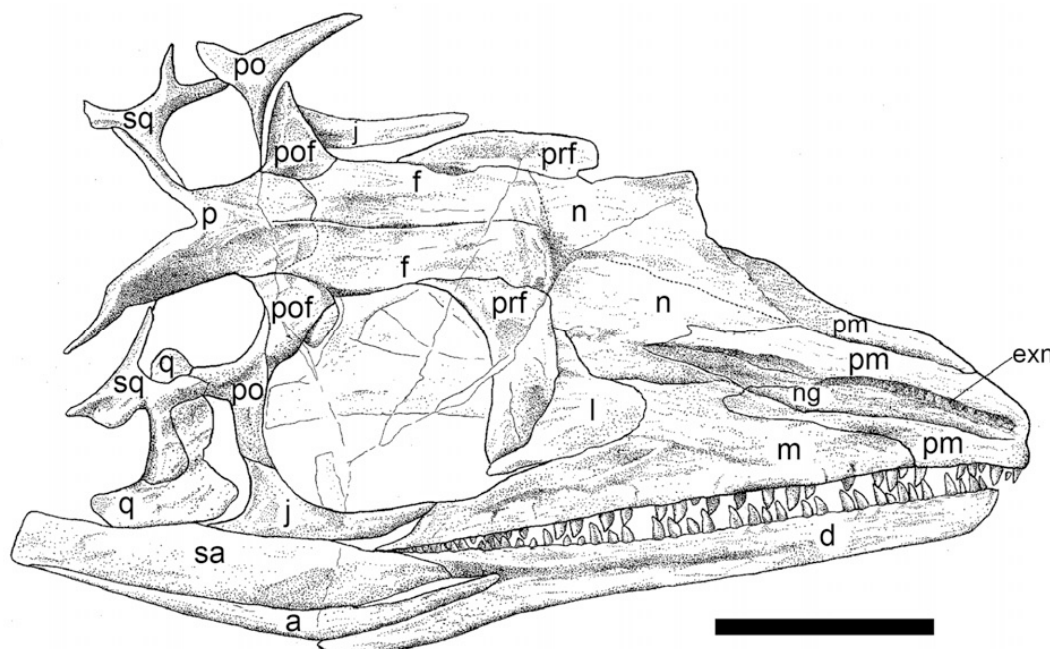


fig.2.44 *Macrocnemus fuyuanensis*, esemplare GMPKU-P-3001, ricostruzione del cranio. Abbreviazioni: a,angolare; d,dentale; exn,narice esterna; f,frontale; ju,jugale; l,lacrimale; m,mascellare; n,nasale; ng,nasal groove; p,parietale; pm,premascellare; po,postorbitale; pof,postfrontale; prf,prefrontale; q,quadrato; sa,surangolare; sq,squamoso. La barra di scala equivale a 20 mm. (da Jiang et. al., 2011)

Anteriormente il nasale si biforca. Il suo processo laterale delimita il margine posterolaterale del solco nasale. Il processo mediale ne forma invece il margine posteromediale e si assottiglia fino a formare un'estremità appuntita lungo la linea mediana del cranio, estendendosi un po' più anteriormente del processo laterale. Il mascellare raggiunge posteriormente la metà dell'orbita, formandone il margine anteroventrale. Il suo basso processo ascendente costituisce solo una piccola parte del margine del solco nasale, insinuandosi tra il nasale e il premascellare. Dorsalmente il mascellare contatta il nasale formando una sutura leggermente curva (Jiang et. al., 2011).

In *Macrocnemus bassanii* e in *Macrocnemus fuyuanensis* la conformazione della narice e del solco nasale è pertanto analoga. Sembrano invece esserci alcune differenze nella struttura della regione nasale.

Il premascellare circonda quasi completamente il margine laterale della narice esterna negli arcosauroomorfi, negli pterosauri comprende invece solo metà del margine laterale mentre nei lepidosauroomorfi non forma il margine laterale.

Morfologia funzionale e paleoecologia

Argomento della III parte è lo studio della morfologia funzionale di due distretti fondamentali per comprendere quale era la postura abituale e la modalità di locomozione di *Macrocnemus bassanii*: la coda e soprattutto il collo, che possiede caratteristiche anatomiche molto peculiari, tipiche del gruppo dei Protorosauria. Dopo avere esaminato la loro anatomia scheletrica nella II parte di questo lavoro se ne ricostruisce ora per entrambi la muscolatura e si cerca di capire il modo in cui potevano muoversi e la posizione in cui venivano mantenuti. Questi aspetti sono basilari per determinare come *Macrocnemus bassanii* camminava e correva. Il tipo di locomozione di un animale, insieme all'alimentazione, ne definiscono il ruolo ecologico. Nella seconda sezione si esamina pertanto la struttura del cranio e la dentatura e si ricostruisce la muscolatura della masticazione di *Macrocnemus bassanii* e dei Protorosauria ad esso simili per dimensioni *Langobardisaurus pandolfii* e *Tanystropheus meridensis*. In questo modo si può stabilire per ciascuno di essi il tipo di alimentazione e determinare il ruolo ecologico e quindi valutare similitudini e differenze nell'ecologia di questi tre taxa di Protorosauria.

RICOSTRUZIONE DELLA MUSCOLATURA E DELLA FUNZIONALITA' DEL COLLO E DEL TRONCO DI *Macrocnemus bassanii*

MUSCOLATURA EPIASSIALE

Le superfici di origine e di inserzione della muscolatura che agisce su collo e tronco sono altamente conservative nei Rettili (Tschanz 1986). Pertanto si può ricostruire la muscolatura di un rettile estinto con ragionevole sicurezza basandosi su quella di rettili attuali di dimensioni e di caratteristiche anatomiche simili e filogeneticamente vicini ad esso.

La muscolatura del tronco e del collo è ripartita in tre sistemi paralleli alla colonna vertebrale (fig. 3.1), denominati rispettivamente sistema longissimo, iliocostale e transversospinale (Tschanz 1986). Questi sistemi sono separati da fasci di tessuto connettivo. La muscolatura, che è strutturata in modo unitario nel tronco, si suddivide nella porzione anteriore del collo.

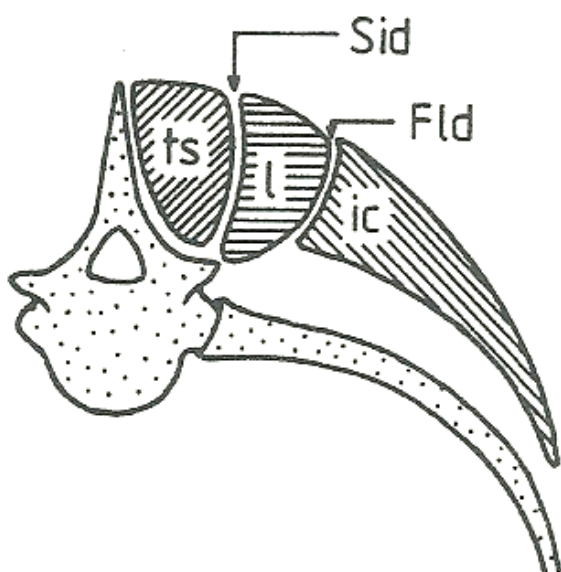


fig.3.1 sezione trasversale della colonna vertebrale. Abbreviazioni: Sid Septum intermuscolare dorsi, Fld Fascia lumbo-dorsalis, ts sistema transversospinale l sistema longissimo, ic sistema iliocostale (da Tschanz 1986, ripreso da Gasc 1981)

Sistema iliocostale

forma il sistema laterale della muscolatura epiassiale e il passaggio dal tronco al collo avviene senza soluzione di continuità.

M.iliocostalis dorsi

Origine: da brevi tendini che si diramano lateralmente dalle placche tendinee superficiali che avvolgono il M. longissimus dorsi e anche dalla fascia lombo-dorsale che avvolge il M. longissimus dorsi.

Inserzione: sulle placche tendinee trasversali ai fasci muscolari e che a loro volta si inseriscono sugli spigoli dorsali delle coste.

In sostanza le fibre muscolari si estendevano in direzione anteroventrale dai lati degli archi neurali/spine neurali agli spigoli dorsali delle coste, che si inseriscono sui centri ad una quota al di sotto delle zigapofisi. Nelle vertebre dorsali gli archi neurali sono abbastanza elevati, per cui l'azione muscolare di irrigidimento in questo settore doveva risultare abbastanza efficace.

M.iliocostalis cervico-capitis

costituisce la prosecuzione anteriore del M.iliocostalis dorsi nel settore del collo.

ha andamento analogo al M.iliocostalis dorsi ma nella regione cervicale. Qui gli archi neurali sono poco elevati per cui l'azione muscolare non doveva essere molto efficace.

M.iliocostalis cervicis

Origine: da brevi tendini che si diramano lateralmente dalle placche tendinee superficiali che avvolgono il M. longissimus dorsi e dalla fascia lombo-dorsale che avvolge il M. longissimus.

Inserzione: le fibre muscolari hanno andamento anteroventrale sotto il M.longissimus cervico-capitis. Il fascio più anteriore si inserisce su un robusto processo laterale dell'arco neurale dell'atlante e i successivi sul processo trasverso della III cervicale e sulle coste della IV e della V vertebra cervicale.

l'azione muscolare è quella di flettere lateralmente il collo. Le coste cervicali sono sottili, per cui non doveva trattarsi di un muscolo potente

M.iliocostalis capitis

Origine: da un breve tendine del M. longissimus all'altezza della IV vertebra cervicale.

Inserzione: su un robusto tendine dello spigolo laterale del tubercolo sfenoccipitale del basioccipitale, insieme con il M.longissimus capitis.

l'andamento delle fibre muscolari è anteroventrale ma un po' più inclinato di quelle del M.iliocostalis cervicis. L'azione muscolare è quella di flettere lateralmente il cranio e la parte anteriore del collo. Le superfici di inserzione sono poco visibili, è difficile valutare la forza del muscolo.

Sistema longissimo

forma la parte centrale della muscolatura longitudinale epiassiale. E' separato dal sistema iliocostale dalla Fascia lumbo-dorsalis e dal sistema transversospinale dal robusto septum intermuscolare dorsi.

M.longissimus dorsi

Origine: dal contorno laterale delle prezigapofisi delle vertebre dorsali.

Inserzione: le fibre hanno andamento anterodorsale e terminano su un robusto tendine che prosegue in direzione anteromediale e si inserisce sul septum intermuscolare dorsi, che è una banda tendinea che si attacca a tutte le zigapofisi.

Le zigapofisi delle vertebre dorsali sono ben sviluppate e con piano di articolazione orizzontale. L'azione del muscolo, se si contraeva da un solo lato, era di piegare il dorso lateralmente, se si contraevano ambo i lati, di sollevare il dorso verticalmente o comunque di irrigidirlo nel piano sagittale. Era un muscolo abbastanza sviluppato.

M.longissimus cervico-capitis

è in realtà un complesso muscolare formato dai quattro fasci muscolari principali elencati sotto e che costituisce la prosecuzione anteriore del M.longissimus dorsi nella regione cervicale.

M.articulo-parietalis

Origine: da un placca tendinea che attraversa il M.longissimus cervico-capitis in direzione lateroposteriore. Questa placca si inserisce sulle prezigapofisi della IV e V vertebra cervicale.

Inserzione: su una placca tendinea sul margine posteriore del parietale, laterale all'inserzione del M. spinalis capitis.

Il cranio di *Macrocnemus* si allargava posteriormente ma non è chiaro in che misura, per cui non si può stabilire quanto fosse laterale l'inserzione rispetto all'asse longitudinale del collo. Le superfici di origine e di inserzione sono abbastanza ampie. L'azione muscolare poteva consistere anche nella flessione laterale del cranio ma era più efficace nel suo sollevamento

M.transversalis cervicis

si trova in posizione lateroventrale rispetto al M.articulo-parietalis

Origine: dalla stessa placca tendinea del M.longissimus cervico-capitis da cui ha origine anche il M.articulo-parietalis, però, diversamente da questo, dalla superficie ventrale della placca.

Inserzione: sull'estremità laterale del processo paroccipitale dell'esoccipitale e anche sullo spigolo ventrale del processo paroccipitale, ventralmente all'inserzione del M. obliquus capitis magnus.

Muscolo non particolarmente sviluppato, destinato al sollevamento del cranio. Non doveva essere molto efficace perchè il suo braccio di leva è ridotto

M. transversalis capitis:

non è solitamente un muscolo potente. Corre in direzione anteriore, ventralmente al M. transversalis cervicis.

Origine: dalle prezigapofisi della III e IV vertebra cervicale. Secondo Oelrich sui processi trasversi delle cervicali.

Inserzione: sullo spigolo laterale del tubercolo sfenoccipitale del basioccipitale, insieme all'iliocostalis capitis.

L'azione era quella di flettere ventralmente il cranio

M.longissimus cervicis:

Origine: dalle prezigapofisi della IV, V e VI.

Inserzione: su un robusto tendine al processo laterale dell'arco dell'atlante, insieme ai fasci più anteriori dell'iliocostalis cervicis.

L'atlante non è visibile quindi è difficile trarre deduzioni sulla forza di questo muscolo. La sua azione era la flessione laterale della porzione anteriore del collo.

Sistema transversospinale

forma il sistema mediale della muscolatura epiassiale e il passaggio dal tronco al collo avviene senza soluzione di continuità.

M.semispinalis dorsi:

è la porzione più laterale del complesso transversospinale

Origine: dalle postzigapofisi.

Inserzione: su robusti tendini alle estremità posteriori delle punte delle spine neurali.

Irrigidisce e contribuisce a sollevare il tronco. Le spine neurali delle vertebre dorsali sono discretamente elevate. L'azione di questo muscolo doveva essere abbastanza efficace.

M.spinalis dorsi:

Origine: dal margine posteriore degli archi neurali, alla base delle spine neurali.

Inserzione: su brevi tendini alle estremità anteriori delle spine neurali della successiva vertebra in direzione posteriore.

Irrigidisce e contribuisce a sollevare il tronco. Le spine neurali delle vertebre dorsali sono discretamente elevate. L'azione di questo muscolo doveva essere abbastanza efficace.

M. semispinalis/spinalis cervico-capitis:

costituisce la prosecuzione del M.semispinalis dorsi e del M.spinalis dorsi nella regione cervicale.

Origine: i fasci muscolari che compongono il M. semispinalis/spinalis cervico-capitis hanno origine dal margine posteriore degli archi neurali delle vertebre cervicali.

Inserzione: i fasci muscolari hanno inserzione sulle postzigapofisi della vertebra cervicale immediatamente seguente, in direzione anteriore, a quella di origine.

Irrigidisce e contribuisce a estendere il collo. Gli archi neurali delle vertebre cervicali, sebbene allungati, sono relativamente bassi e questo riduce il braccio di leva di questo muscolo e quindi la sua efficacia. Le zigapofisi sono robuste ma la superficie disponibile per l'inserzione dei fasci muscolari non è molto ampia. Non era un muscolo molto potente.

M.spinalis capitis:

si trova dorsalmente al precedente

Origine: con robusti tendini dalle punte delle spine neurali delle due ultime cervicali e delle prime quattro dorsali.

Inserzione: sullo spigolo posteriore del parietale.

l'azione è quella di sollevare il capo. Le spine neurali sono basse nelle vertebre cervicali e non particolarmente elevate anche nelle dorsali anteriori, pertanto non si trattava di un muscolo molto robusto.

Mm.interneurales, Mm.interarcuales:

sono muscoli corti, che si estendono tra due vertebre consecutive, medialmente e ventralmente al resto della muscolatura transversospinale.

Origine: dai margini posteriori delle spine neurali e dallo slargo degli archi neurali in prossimità delle zigapofisi.

Inserzione: sui margini anteriori delle spine neurali (Mm.interneurales) e sulle superfici laterodorsali degli archi neurali (Mm.interarcuales).

L'azione di questi gruppi muscolari consisteva nell'irrigidire e estendere collo e tronco. Probabilmente poco sviluppati, soprattutto nel collo, i Mm.interneurales per via della scarsa altezza delle spine neurali e più potenti, principalmente, i Mm.interarcuales.

Mm.interarticulares:

si trovano lateralmente ai muscoli interarcuales e si estendono tra le zigapofisi di vertebre consecutive

Origine: dalle superfici rivolte posteriormente delle postzigapofisi.

Inserzione: sugli spigoli anteriori delle postzigapofisi della successiva vertebra in direzione posteriore e sulle prezigapofisi di questa vertebra e della successiva in direzione posteriore.

gruppi muscolari che hanno l'azione di irrigidire e estendere collo e tronco. Data la loro posizione laterale rispetto all'asse longitudinale della colonna vertebrale, qualora contratti da una sola parte, possono flettere lateralmente il collo. Lo sviluppo non è particolarmente cospicuo perchè le zigapofisi non offrono comunque grandi superfici di inserzione.

MUSCOLATURA OCCIPITALE

M.rectus capitis posterior:

Origine: sullo spigolo anterodorsale della spina neurale dell'epistrofeo.

Inserzione: sulla superficie dorsale del sopraoccipitale e sulla parte mediale del processo paroccipitale dell'esoccipitale.

L'azione consisteva nel sollevare il cranio. La spina neurale dell'epistrofeo non è molto alta e quindi non offriva una buona superficie di attacco alle fibre muscolari, per cui non doveva trattarsi di un muscolo potente.

M.obliquus capitis magnus:

si trova in posizione laterale rispetto al precedente

Origine: sulla superficie laterale della spina neurale dell'epistrofeo e da una placca tendinea che esce dal M. semispinalis/spinalis cervicis.

Inserzione: sull'estremità distale del processo paroccipitale dell'esoccipitale, subito laterale all'inserzione del M.rectus capitis posterior.

l'azione era la flessione laterale del cranio

M.obliquus capitis inferior:

si trova in posizione ventrale rispetto al M.obliquus capitis magnus

Origine: sulla superficie laterale della spina neurale dell'epistrofeo, ventralmente all'origine del M.obliquus capitis magnus.

Inserzione: sulla superficie dorsale dell'arco neurale dell'atlante, medialmente all'inserzione del M.longissimus cervicis.

l'azione era la flessione laterale del cranio

MUSCOLATURA IPOASSIALE

si possono distinguere due parti, la muscolatura subvertebrale, che interessa solo il collo, e quella intercostale

muscolatura subvertebrale

M.rectus capitis anterior:

Origine: si compone di due fasci muscolari. Un fascio ha origine dalla porzione prossimale della costa della VII cervicale, l'altro dalle superfici ventrali dei centri delle prime sei vertebre cervicali.

Inserzione: tramite un robusto tendine, sullo spigolo lateroventrale del tubercolo sfenoccipitale del basioccipitale. Il secondo fascio sulla superficie posteriore del tubercolo sfenoccipitale e, medialmente a questo, sulla cresta ventrale del basioccipitale.

l'azione era la flessione ventrale del collo. Le aree di origine non sono molto estese, quelle di inserzione sono poco visibili. Probabilmente non era un muscolo potente.

M.longus colli:

Origine: dalle superfici ventrali dei centri e in parte dai processi trasversi delle vertebre cervicali e dalle porzioni prossimali delle coste cervicali

Inserzione: sulla superficie ventrale dell'epistrofeo e delle vertebre successive tramite una placca tendinea.

l'azione consisteva nella flessione ventrale del collo. Le aree di origine e di inserzione non sono molto estese, per cui l'azione muscolare non doveva essere particolarmente efficace.

muscolatura intercostale

strato laterale

M.obliquus externus:

decorre lateralmente e in parte ventralmente al M.iliocostalis dorsi

Origine: dalla placca tendinea del M.iliocostalis dorsi.

Inserzione: sulla muscolatura addominale ventrale.

M.intercostalis externus:

Origine: dalle coste.

Inserzione: sulle coste.

l'azione era di irrigidire il tronco e il collo. Risultava abbastanza efficace nel tronco perchè qui le coste sono abbastanza robuste

M.levator costae:

Origine: dalle superfici posteriori dei processi trasversi.

Inserzione: sui margini anteriori delle coste posteriori successive.

l'azione era di irrigidire il tronco e il collo. Risultava abbastanza efficace nel tronco perchè qui le coste sono abbastanza robuste

strato mediale

M.intercostalis internus:

Origine: dalle superfici ventrali delle coste.

Inserzione: sulle superfici ventrali delle coste.

l'azione era la flessione ventrale di collo e tronco

M.obliquus internus:

è una sottile lamella posta sotto tutte le coste.

M.transversus:

Origine: dalle superfici ventrali dei centri vertebrali.

Inserzione: sullo spigolo ventrale delle coste.

L'azione era la flessione ventrale del collo. Le superfici di inserzione delle fibre muscolari sono ridotte per cui l'azione di questo muscolo non era molto efficace.

INTERPRETAZIONE FUNZIONALE

Il collo, il tronco e la coda di un animale sono sottoposti a forze e momenti di flessione che dipendono dalla postura e dalla distribuzione della massa corporea. I momenti di flessione che agiscono lungo l'asse longitudinale del corpo hanno effetto soprattutto nel piano sagittale a meno che non avvengano rapide accelerazioni laterali (Christian & Heinrich, 1998). Se il collo viene mantenuto in una postura orizzontale pressochè rettilinea i momenti di flessione sono tipicamente più elevati alla sua base e decrescono gradualmente verso la testa. Solo in posizione verticale il collo è sottoposto a momenti di flessione deboli ed è preponderante l'azione della forza dovuta al peso che si scarica longitudinalmente lungo il collo stesso, gravando i dischi intervertebrali. In questo caso le sollecitazioni di taglio sulle cartilagini intervertebrali sono pressochè costanti lungo l'intero collo.

Fintantochè il collo non è orientato in prossimità della verticale, i momenti di flessione agenti lungo di esso devono essere controbilanciati in corrispondenza dei giunti intervertebrali dalla tensione nei muscoli epiassiali, nei tendini e nei legamenti che sono posizionati dorsalmente ai centri vertebrali.

La forza, che indichiamo con F , dovuta a un muscolo, a un tendine o ad un legamento e che agisce in un piano sagittale, al di sopra dell'asse trasverso di un giunto intervertebrale, produce un momento flessorio ($F * h$) intorno a quel giunto, dove h è il braccio di leva della forza stessa (fig. 3.2). Il braccio di leva è la distanza tra la retta di azione della forza e l'asse del giunto. Con buona approssimazione si può assumere che l'asse trasverso di un giunto intervertebrale passi attraverso il centro del disco intervertebrale e che i bracci di leva della forza esercitata dai muscoli epiassiali siano con buona approssimazione uguali alle distanze verticali tra i centri dei dischi intervertebrali e la linea che collega le sommità delle spine neurali. Questa forza F si produce nei muscoli, nei tendini o nei legamenti epiassiali per generare un momento che si oppone a quello provocato sui vari elementi del collo dall'azione della gravità. Più intensa è l'azione della gravità, che dipende dalla postura del collo e dalla distribuzione della massa lungo di esso, e più forte dovrà essere il momento prodotto dalla forza epiassiale per controbilanciarne l'effetto. A sua volta questo implica una più intensa forza nelle strutture muscolotendinee epiassiali che si traduce in una maggiore compressione dei dischi intervertebrali. A causa delle forze di compressione molto più alte che agiscono lungo il collo quando questo si trova in una posizione vicina all'orizzontale, l'utilizzo frequente di posizioni di questo tipo richiederebbe, nei due terzi posteriori del collo, dischi intervertebrali con superfici decisamente più ampie di quelli dei dischi anteriori o bracci di leva molto più lunghi per la muscolatura e i legamenti epiassiali, in pratica quindi spine neurali più alte (Christian & Dzemski, 2007). In *Macrocnemus bassanii* la sezione dei dischi intervertebrali è costante lungo l'intera colonna vertebrale cervicale e le spine neurali sono basse.

Dalla ricostruzione della muscolatura di *Macrocnemus bassanii* si può vedere come i muscoli più efficaci per irrigidire il tronco fossero il *M.iliocostalis dorsii*, coadiuvato in questa azione dal *M.longissimus dorsii*, che doveva essere un po' meno robusto del precedente, e soprattutto dai *Mm.interarcuales*, muscoli brevi ma potenti che si estendevano tra coppie di vertebre contigue e

che svolgevano un'azione di irrigidimento e di estensione del collo e soprattutto del tronco. La muscolatura per la flessione dorsale del collo non era particolarmente sviluppata. L'azione più efficace nel sollevamento del cranio era svolta dal M.articulo-parietalis. La flessione ventrale del collo era demandata invece soprattutto al M.longus colli e al M.transversus.

Complessivamente i vari gruppi muscolari elencati non sembrano molto potenti in *Macrocnemus bassanii*. Il M.longus colli non era in grado di produrre una rapida ed efficace flessione ventrale del collo e inoltre questa sarebbe stata ostacolata dalla scarsa flessibilità del collo stesso e dalla resistenza dovuta alle coste allungate della sua porzione centrale. La flessione dorsale del collo e soprattutto del tronco avveniva con minore difficoltà ma non era comunque agevole. E' quindi ipotizzabile che l'animale, una volta conseguita una postura prossima alla verticale, tendesse a mantenerla perchè il frequente passaggio da una postura orizzontale e a una verticale avrebbe comportato un grande dispendio di energia.

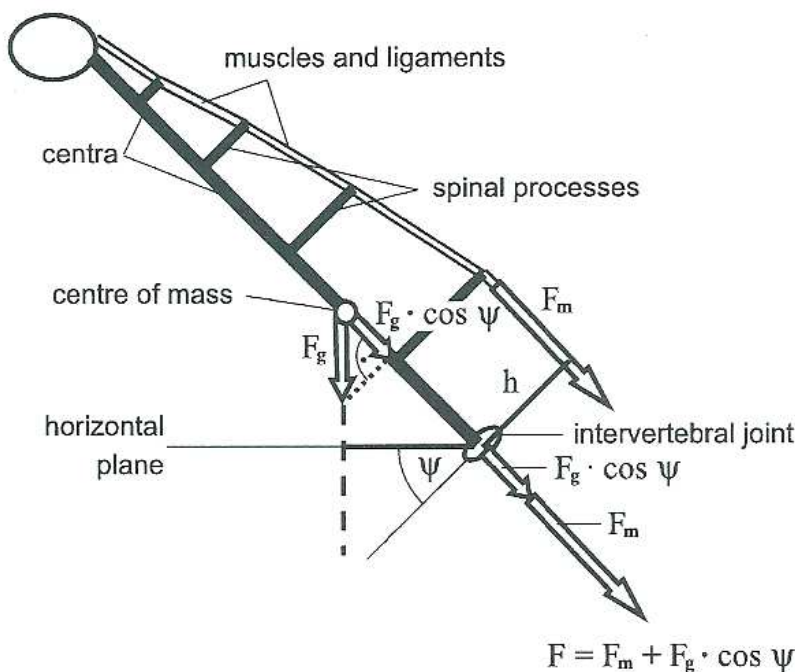


fig.3.2 determinazione della forza di compressione che agisce su un giunto tra due centri vertebrali. F_m forza muscolare; F_g peso; F forza di compressione totale, ψ angolo tra il giunto intervertebrale e il piano orizzontale (da Christian & Dzemski, 2007)

In base all'architettura delle vertebre dorsali, in particolare gli archi neurali abbastanza alti, si può ritenere che in *Macrocnemus bassanii* esse fossero collegate da robusti legamenti, di fondamentale importanza per contribuire al mantenimento della posizione obliqua o quasi

verticale del tronco una volta che essa fosse stata conseguita grazie alla muscolatura. La muscolatura era importante per svolgere un ruolo attivo nei movimenti del collo, cioè per spostare il collo da una posizione all'altra. In questo poteva essere coadiuvata da un eventuale ritorno elastico dei tendini o dei legamenti che collegavano le vertebre cervicali fra di loro e al tronco. Il mantenimento del collo nelle posture abituali, che venivano assunte frequentemente e mantenute per lunghi periodi, era effettuato però non dai muscoli, perchè questo avrebbe comportato un continuo e insostenibile dispendio di energia, ma dai tendini e dai legamenti. Questi ultimi, diversamente dai muscoli, esercitano forza in maniera passiva, senza dispendio energetico. La tensione che si sarebbe prodotta in essi a causa del peso del collo stesso e delle sollecitazioni tra le sue componenti sarebbe stata tale da equilibrare l'azione della forza di gravità nelle posizioni corrispondenti alle posture abituali. Queste sono sostanzialmente tre: la posizione che un animale assume quando si nutre, quella che assume quando cammina o corre e infine quella che mantiene naturalmente in stato di quiete.

Per ricostruire queste posizioni in un animale estinto è per forza di cose necessario studiare l'anatomia degli animali attuali che sono ad esso vicini filogeneticamente e/o simili per dimensioni e struttura fisica. Molti degli studi attualmente disponibili riguardano soprattutto uccelli, perchè essi sono molto vicini filogeneticamente ai dinosauri che sono spesso oggetto di analisi volte a determinarne la postura. Esistono comunque anche analisi dettagliate della muscolatura del tronco e del collo dei rettili diapsidi attuali. Soprattutto per quanto riguarda il collo, le conclusioni di queste indagini si possono estendere con soddisfacente attendibilità anche ai rettili diapsidi fossili (Dzemeski & Christian, 2007; Tsuihiji, 2007). Oltre a questo sarebbe auspicabile anche poter effettuare delle rilevazioni precise sulle ossa degli animali estinti in esame per determinarne con la maggiore precisione possibile la forma ed il peso ma, nel caso dei fossili di *Macrocnemus bassanii*, che non è possibile estrarre completamente dalla matrice rocciosa che li ingloba, e che in molti esemplari hanno subito una forte compressione diagenetica, si possono solamente eseguire delle valutazioni qualitative.

Gli studi sul collo degli struzzi (Christian & Dzemeski, 2007), su quello del gallo e del germano reale (Landolt, van den Berge & Zweers, 1989) e su altri animali viventi, in particolare la lepre (Vidal, Graf & Berthoz, 1986), illustrano che esistono due principali legamenti posti lungo la porzione dorsale del collo. Quello complessivamente più forte è denominato ligamentum nuchae (fig. 3.3) e si snoda per tutta la lunghezza del collo, al di sopra delle sommità delle spine neurali. Alcune sue porzioni si inseriscono sulle spine neurali mentre altre attraversano diversi giunti intervertebrali, in particolare nella sezione craniale del collo. Questo legamento non raggiunge comunque direttamente il capo. Il secondo legamento (fig. 3.3) è costituito in realtà da una serie di brevi legamenti che connettono gli archi neurali delle vertebre fra loro adiacenti. Nei vari gruppi animali questo legamento viene indicato con nomi diversi. In questa sede verrà indicato come ligamentum elasticum.

I legamenti non possono produrre attivamente delle forze e quindi non sono in grado di effettuare un controllo efficace dei movimenti, ma semmai di limitarli o comunque di contrastare la forza di gravità e di immagazzinare energia elastica. Il ligamentum nuchae è sufficientemente robusto nei mammiferi ungulati da sostenere il collo, anche se questo è piuttosto pesante, come nei cavalli o nei bovini. In questi animali le vertebre dorsali anteriori hanno cospicui archi e spine neurali e i

fasci del ligamentum nuchae si inseriscono dorsalmente sulle vertebre cervicali, i cui archi neurali sono bassi e allungati, mantenendo il collo in una posizione abituale prossima alla verticale. Negli animali attuali in cui è stata studiata la dinamica del collo si è riscontrato che i movimenti del collo non coinvolgono tutte le sue sezioni o perlomeno non le coinvolgono tutte nello stesso modo. Nello struzzo ad esempio la posizione assunta durante la nutrizione coinvolge la flessione ventrale della parte anteriore del collo mentre il movimento del collo nel piano sagittale riguarda essenzialmente la porzione basale del collo stesso.

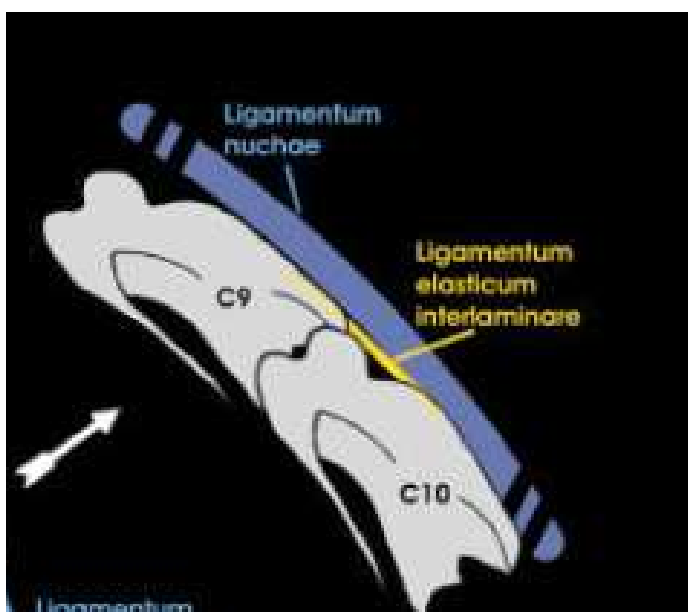


fig.3.3 andamento del ligamentum nuchae e del ligamentum elasticum nello struzzo *Struthio camelus* (da Christian & Dzemski, 2007)

Questa specializzazione nei movimenti è analoga a quella seguita anche da altri animali che dispongono di un collo allungato e molto probabilmente anche *Macrocnemus bassanii* doveva comportarsi in maniera simile perchè le vertebre cervicali anteriori e quelle posteriori sono più corte di quelle centrali, situazione che indica come la parte centrale del collo fosse meno flessibile delle due porzioni terminali. Ad aumentare la rigidità della porzione centrale del collo contribuivano anche le coste che erano sensibilmente più lunghe di quelle delle altre vertebre cervicali, avendo una lunghezza pari a quella di due corpi vertebrali. E'vero che erano sottili e quindi abbastanza elastiche ma si estendevano oltre la lunghezza del rispettivo centro. In corrispondenza della V e VI vertebra cervicale c'erano così due coste che affiancavano ciascun centro e formavano in pratica una sorta di fascio che aveva sicuramente una rigidità superiore di quella di una sola costa. La ricostruzione della flessibilità del collo è un buon indicatore per determinarne la postura nelle varie situazioni abituali, particolarmente per ricostruirne i movimenti durante le fasi di localizzazione e presa del cibo. Limitare i movimenti ad una porzione soltanto del collo, riuscendo comunque sempre a svolgere le funzioni necessarie, ha inoltre il vantaggio di ridurre il consumo energetico. In tal senso è anche interpretabile la distribuzione della massa muscolare negli animali con collo allungato. Questa è solitamente piuttosto cospicua in

corrispondenza della zona cervicale anteriore perchè qui si concentrano i muscoli necessari ai complessi movimenti del capo, ma diviene decisamente più leggera nella regione immediatamente retrostante e aumenta poi di nuovo gradualmente verso la parte basale del collo (Christian & Dzemski, 2007). Una tale distribuzione della muscolatura del collo ha la conseguenza di spostare il suo centro di massa più verso il tronco e quindi di ridurre il momento verso il basso esercitato dal peso del collo e al contempo, concentrando la massa del collo in prossimità della transizione da collo a tronco e cioè dove avviene la rotazione nel piano sagittale quando esso viene sollevato, ne riduce apprezzabilmente il momento di inerzia e quindi ancora l'energia richiesta per il suo sollevamento mentre ne rende più agile e veloce il movimento. L'insieme della lunghezza del collo e di quella del capo è circa 1,3 volte quella del tronco in *Macrocnemus bassanii*. Anche la testa è piuttosto grande e pesante. Oltre a questo nella porzione anteriore del collo dovevano trovare posto anche i muscoli atti a muovere la testa. Questa conformazione induce a ritenere che il centro di massa del sistema collo + capo si trovasse in una posizione un po' più anteriore rispetto al punto intermedio tra l'estremità del muso e il giunto intervertebrale tra l'ultima cervicale e la prima vertebra dorsale e di conseguenza risultava piuttosto elevato il momento di inerzia del collo rispetto al suo centro di rotazione, cioè al confine tra collo e tronco, punto rispetto al quale il collo veniva sollevato o abbassato, di fatto "ruotato" se per approssimazione lo consideriamo come una barra rigida. Anche il momento flessorio in direzione ventrale risultava elevato. In questo modo non doveva essere agevole per *Macrocnemus bassanii* muovere il collo con grande rapidità nel piano sagittale e nemmeno sostenerlo in posizione orizzontale. In animali che dispongono di strutture lunghe per trasmettere le forze, tipicamente coste cervicali lunghe e robuste, la massa muscolare viene spostata caudalmente, cosicché il peso del collo, specialmente quello delle sezioni craniale e mediana viene ridotto (Christian & Dzemski, 2007). Più la massa muscolare che controlla il collo è concentrata verso il tronco e più il collo stesso diviene leggero e quindi minore diventa anche la forza necessaria per sostenerlo in posizione orizzontale. E'una soluzione che *Macrocnemus bassanii* sembra non avere adottato. Le sue coste non sono sufficientemente lunghe ed erano probabilmente anche troppo sottili affinché le forze agenti sul collo potessero scaricarsi lungo di esse. Anche la differenza nelle dimensioni tra le vertebre cervicali è ridotta, molto meno pronunciata di quella che si nota in altri animali a collo lungo. La distribuzione della massa muscolare non doveva pertanto presentare notevoli variazioni lungo il collo.

La flessione ventrale del collo è limitata in primo luogo dal ligamentum elasticum, oppure, se è coinvolta una lunga sezione del collo, dal ligamentum nuchae. La flessione dorsale è invece limitata dalle vertebre per le quali le postzigapofisi, quando l'angolo tra le vertebre diviene inferiore a un certo valore, arrivano a toccare il centro della vertebra immediatamente posteriore. Complessivamente il collo di *Macrocnemus bassanii* non doveva essere molto flessibile perchè il numero delle vertebre è ridotto ed esse sono di forma allungata. Questo ne limitava la rapidità nei movimenti. La flessibilità in direzione ventrale era maggiore nella parte anteriore del collo perchè qui le vertebre, soprattutto l'epistrofeo, sono un po' più corte. La parte centrale doveva essere la più rigida, perchè qui sia le vertebre che le coste cervicali sono più lunghe. Questo ne limitava le possibilità di flessione e soprattutto quelle di torsione e di movimento laterale. La flessibilità aumenta nuovamente nella porzione terminale del collo, in prossimità del tronco, perchè in questa zona le vertebre, e anche le coste, tornano a essere più brevi che nella regione centrale.

Osservando i fossili, in cui il collo è incurvato dorsalmente nella tipica posizione post mortem, si può trovare una conferma di quanto detto finora. Si può vedere infatti come la zona costituita dalla IV e V vertebra sia praticamente diritta mentre la zona formata dalla VI - VII - VIII vertebra manifesti una chiara curvatura in direzione dorsale. Considerata la particolare conformazione delle vertebre cervicali di *Macrocnemus bassanii* la flessione dorsale doveva essere limitata, oltre che dalle postzigapofisi, anche dagli archi neurali. Come si è detto sopra questi erano bassi e, nella parte centrale del collo, lunghi circa quanto i corpi vertebrali. Di conseguenza la flessione dorsale massima della regione centrale doveva essere ridotta, perchè anche un angolo abbastanza piccolo tra due vertebre contigue avrebbe portato gli archi neurali a contatto fra loro e le postzigapofisi a toccare il centro vertebrale successivo, di fatto bloccando ogni ulteriore possibilità di flessione dorsale. Un'ulteriore limitazione alla flessibilità dorsale del collo era costituita dall'orientamento orizzontale delle superfici articolari delle zigapofisi che ostacolava il movimento del collo in direzione verticale. L'angolo β tra le superfici articolari delle zigapofisi (fig. 3.4) misurato in un piano trasversale all'asse longitudinale del collo era di circa 180° e questo ostacolava anche la rotazione del collo attorno al proprio asse longitudinale (Tschanz 1986).

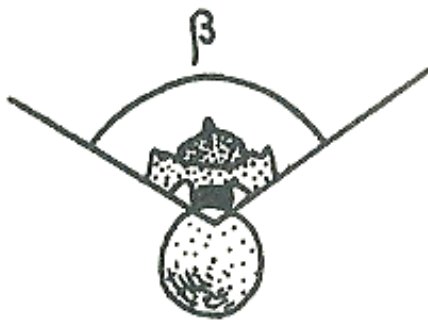


fig.3.4 angolo β nel piano trasversale tra le superfici articolari delle zigapofisi (da Tschanz 1986)

Chiaramente la massima curvatura possibile nell'animale vivo poteva discostarsi in una certa misura da quella che si può ricostruire semplicemente sulla base dei resti fossili. Infatti, nell'animale vivo, sono presenti le cartilagini intervertebrali che di fatto distanziano tra loro le singole vertebre, rendendo così il collo un po' più flessibile. Inoltre, secondo gli studi effettuati sul collo di vari animali viventi, la presenza delle masse muscolari riduce la flessibilità complessiva del collo (Cobley, Rayfield & Barrett, 2013). Anche il grado di sovrapposizione delle zigapofisi introduce un ulteriore elemento di incertezza. Si è potuto verificare in base a rilevazioni compiute sugli struzzi che il modello ONP 50 (osteological neutral pose 50%) che prevedeva di calcolare la flessibilità massima del collo presupponendo un grado minimo di sovrapposizione delle superfici articolari delle zigapofisi del 50% non trova effettivo riscontro nella realtà, perlomeno non in tutti gli animali studiati (Cobley, Rayfield & Barrett, 2013). Secondo altri studi, che hanno esaminato

vari animali viventi tra cui anche gli struzzi, la massima escursione ventrale tra vertebre adiacenti viene raggiunta quando l'area di contatto tra le superfici articolari delle zigapofisi diminuisce fino a ridursi a circa un terzo della massima area di contatto (Christian & Dzemski, 2007). Si possono quindi distinguere tre zone nel collo di *Macrocnemus bassanii*: una zona anteriore, subito dietro al cranio, formata dalle prime tre vertebre, caratterizzata da una discreta flessibilità in direzione ventrale, una zona centrale, costituita dalla IV, V e VI vertebra, dotata invece di una certa rigidità e solo di una limitata capacità di flessione dorsale e infine una porzione posteriore costituita dalle ultime due vertebre, in grado di curvarsi più efficacemente in direzione dorsale.

Complessivamente le caratteristiche del collo di *Macrocnemus bassanii* non erano adatte a sostenerlo abitualmente in posizione orizzontale. Il momento flessorio esercitato in avanti e in basso rispetto al cinto pettorale dal centro di massa del sistema collo + capo estesi orizzontalmente era molto grande e anche se l'espansione tabulare alla sommità delle spine neurali avrebbe potuto fornire una buona inserzione ai legamenti questi ultimi avrebbero potuto irrigidire il collo ma la loro azione non sarebbe stata molto efficace nel mantenerlo sollevato in posizione orizzontale, perchè l'azione di sollevamento, per essere veramente utile, avrebbe dovuto avere origine dalle vertebre dorsali anteriori. Anche queste però non erano dotate di archi neurali sufficientemente elevati. Inoltre anche le coste cervicali erano troppo sottili e non abbastanza lunghe per poter contribuire in maniera efficace all'irrigidimento e al sostegno del collo.

Per poterlo fare le coste avrebbero dovuto prolungarsi per tutta la lunghezza del collo a formare un fascio che tutte insieme avrebbero reso sufficientemente robusto da contribuire in maniera sostanziale al sostegno del collo quando esso era mantenuto in posizione orizzontale (Tschanz 1986). D'altra parte una simile struttura si sarebbe opposta alla flessione dorsale del collo grazie all'energia elastica che quest'ultima avrebbe accumulato nel fascio stesso. Se il collo fosse stato abitualmente mantenuto in posizione orizzontale la forte contrazione della muscolatura epiassiale cervicale, necessaria ad equilibrare il peso del collo che tendeva a fletterlo verso il basso, avrebbe esercitato un'altrettanto forte compressione sui dischi intervertebrali e molto probabilmente anche sulle coste le quali, considerata la loro costituzione non molto robusta, non sembravano adatte a sopportare forti sollecitazioni. Non si può escludere un qualche contributo delle coste cervicali per opporsi ai momenti che tendevano a piegare il collo quando esso si trovava nelle posture abituali ma è molto difficile che esse potessero fungere da strutture principali per contrastare questi momenti di flessione e le forze di compressione esercitate longitudinalmente sul collo dalla tensione prodotta nella muscolatura epiassiale come reazione a questi stessi momenti se il collo veniva mantenuto in posizione orizzontale. Oltre a questo le inevitabili deviazioni del carico lungo l'asse longitudinale del collo, dovute ai movimenti dell'animale, avrebbero causato la frattura delle sottili costole. La resistenza alle forze di compressione non poteva venire esercitata efficacemente neppure dai giunti intervertebrali. Anche questi ultimi non sono costruiti in modo tale da sembrare in grado di sostenere abitualmente queste sollecitazioni. In posizione orizzontale le forze di compressione divengono più intense verso la parte posteriore del collo e quindi i dischi intervertebrali qui avrebbero dovuto avere una superficie più grande che nella parte anteriore e centrale (Christian, 2002). Le sezioni intervertebrali in *Macrocnemus*

bassanii differiscono molto poco tra le vertebre cervicali anteriori e quelle posteriori e quindi anche la differenza tra le superfici dei dischi intervertebrali doveva essere molto piccola.

Anche dal punto di vista energetico era più conveniente mantenere il collo in una posizione prossima alla verticale. Complessivamente il collo di *Macrocnemus bassanii* era poco flessibile, in particolare nel piano sagittale, ma la postura quasi verticale poteva essere comunque conseguita, soprattutto in virtù dell'azione dei robusti Mm. interarcuales. Il M. semispinali/spinalis cervicis, che nei rettili diapsidi è il principale flessore dorsale del collo, in *Macrocnemus bassanii* non era molto sviluppato. Il raddrizzamento del collo in posizione prossima alla verticale era però facilitato dalla peculiare conformazione dell'ultima vertebra cervicale le cui coste erano più corte e più robuste di quelle di tutte le altre vertebre cervicali. Una volta portato il collo in posizione verticale lo sforzo per mantenerlo in tale posizione risultava sicuramente inferiore a quello necessario per mantenerlo in posizione orizzontale e quindi è probabile che la posizione verticale del collo fosse la postura abituale di *Macrocnemus bassanii*.

Il collo di *Macrocnemus bassanii* era però comunque troppo rigido per essere mantenuto in una posizione analoga a quella tipica della maggior parte degli uccelli, come gli struzzi o i cigni, in cui c'è una forte flessione dorsale alla base del collo e quindi una flessione in direzione ventrale nella sua porzione centrale, che si accentua ancora di più nella parte terminale. Questa postura ad " S " del collo è fondamentale per gli uccelli, perchè consente loro di portare il baricentro del corpo molto indietro, in corrispondenza delle pelvi e direttamente sopra gli arti posteriori e quindi di mantenersi in equilibrio, perchè sono bipedi e praticamente privi di coda. Una simile architettura del corpo implica però che i femori degli uccelli debbano trovarsi in posizione praticamente orizzontale. Nei rettili, nei dinosauri e in particolare in *Macrocnemus bassanii*, quando si trovavano in posizione bipede, i femori dovevano essere tenuti in una postura più eretta, con il corpo più sollevato dal terreno. Questa circostanza, insieme alla già menzionata rigidità del collo dovuta principalmente al ridotto numero di vertebre, non consentivano a *Macrocnemus bassanii* di mantenere il collo in una postura del tipo di quella degli struzzi, cioè con ripiegatura ad S e diretta verticalmente. Come si è già detto il collo difficilmente sarebbe potuto venire mantenuto in posizione orizzontale per lunghi periodi. La posizione più probabile per il collo sarebbe stata lievemente obliqua rispetto alla verticale, con il collo sollevato dorsalmente alla sua base, poi praticamente diritto con le vertebre allineate nella sua regione centrale e infine flessione ventralmente nella sua parte distale. In nessuno dei fossili di *Macrocnemus bassanii* è visibile l'atlante nè l'articolazione tra esso e l'epistrofeo. La testa appare inserita praticamente lungo una retta coincidente con l'asse longitudinale dell'epistrofeo. L'angolo tra le zigapofisi della II e III vertebra cervicale e quello tra la III e la IV è di circa 30 gradi. Se i piani articolari delle zigapofisi si portavano a pieno contatto, nella connessione indicata spesso come ZA (zygapophyseal alignment), si sarebbe avuta una flessione orizzontale del capo di circa 60 - 65 gradi rispetto all'asse longitudinale della regione centrale del collo, di poco inclinato rispetto alla verticale, e in tal modo la testa si sarebbe trovata in una posizione pressochè parallela al terreno. Questa doveva essere la posizione della testa durante la locomozione. E' un'ipotesi ragionevole perchè durante la locomozione le sollecitazioni sulla colonna cervicale erano più forti e per sopportarle adeguatamente era preferibile adottare una postura con allineamento delle zigapofisi. La posizione della testa era molto probabilmente analoga anche in stato di quiete. Infatti, quando

l'animale era fermo, la postura del collo doveva essere simile, solo ancora un po' più prossima alla verticale. Si è potuto constatare (Taylor et. al., 2009) che in animali fra loro anche molto diversi come primati, gatti, conigli, roditori e uccelli la colonna vertebrale cervicale viene mantenuta in posizione elevata, prossima alla verticale, in situazione di riposo. La parte centrale del collo è abitualmente piuttosto rigida, la massima estensione del collo ha luogo in corrispondenza della giunzione cervico - dorsale mentre la sua massima flessione avviene in corrispondenza della giunzione cranio - cervicale. Sono proprio queste due giunzioni che sono principalmente coinvolte nel sollevamento e nell'abbassamento della testa e del collo. Negli amnioti attuali il collo, in condizioni di quiete, non è mantenuto in ONP ma è solitamente esteso al massimo, spesso più di quanto sembri possibile in base alle sole vertebre, mentre il capo è in posizione di massima flessione.

In una posizione lievemente obliqua rispetto alla verticale il sostegno del collo sarebbe stato molto meno problematico rispetto al suo mantenimento in posizione orizzontale. Il momento esercitato dal centro di massa del collo e che tendeva a portare il collo verso il basso si sarebbe ridotto a circa un terzo di quello che esso avrebbe esercitato con il collo mantenuto in posizione orizzontale (Christian & Dzemski 2007). Si sarebbero ridotte nella stessa maniera anche le forze di compressione sui dischi intervertebrali.

VANTAGGI DELLA POSTURA VERTICALE DEL COLLO

Non è facile avanzare delle ipotesi fondate a supporto della ricostruzione della postura del collo di *Macrocnemus bassanii* descritta nelle pagine precedenti. La conformazione e la postura abituale del collo di un animale hanno implicazioni importanti per la sua ecologia ma possono d'altra parte essere correlate anche al suo comportamento. Soprattutto per quest'ultimo aspetto ogni possibile interpretazione deve per forza contenere anche una componente speculativa perchè non c'è modo di studiare il comportamento di una specie estinta e si è quindi costretti a basarsi su analogie con organismi moderni. Di seguito si elencano quelli che possono essere i principali vantaggi connessi a una postura quasi verticale del collo e si cerca di individuare quelli che meglio concordano con le caratteristiche complessive di *Macrocnemus bassanii*:

- aumento del volume di spazio accessibile con la bocca (alimentazione)
- miglioramento della capacità di avvistare predatori e/o prede
- manifestazione di dominanza legata all'intimidazione di rivali e predatori
- corteggiamento

La postura del collo quasi verticale avrebbe sicuramente consentito a *Macrocnemus bassanii* di raggiungere le sue prede con maggiore facilità, soprattutto se abbinata ad una postura bipede abituale. In posizione quadrupede e con il collo disteso orizzontalmente il cranio si sarebbe trovato solo a pochissimi centimetri da terra e quindi lo spazio che sarebbe stato raggiungibile dalla bocca del rettile sarebbe stato molto limitato ed esso non avrebbe potuto fare altro che ghermire di tanto in tanto qualche insetto, in particolare quelli più lenti. I piccoli vertebrati, più veloci, gli sarebbero probabilmente quasi sempre sfuggiti. Mantenere stabilmente il collo in prossimità della verticale avrebbe chiaramente reso accessibile un volume di spazio più ampio ma questo non

avrebbe cambiato di molto le cose perchè comunque l'incremento del volume di spazio accessibile non sarebbe stato molto grande, soprattutto se si considera la relativa lentezza negli spostamenti dovuta alla postura quadrupede.

L'unico vero vantaggio, sebbene non decisivo, sarebbe forse consistito in una migliore visione dell'ambiente circostante e quindi della capacità di avvistare le potenziali prede e gli eventuali predatori. Solo se unita ad una postura bipede la posizione quasi verticale del collo avrebbe rappresentato un vantaggio consistente. La capacità di esplorare l'ambiente circostante e lo spazio accessibile in questa maniera sarebbero migliorati notevolmente ma soprattutto sarebbe cambiata radicalmente la rapidità e agilità di *Macrocnemus bassanii*, che si sarebbe trasformato da lento predatore da agguato a cacciatore attivo.

La questione della postura del collo si ricollega a quella più generale e forse anche più fondamentale del motivo per cui si è evoluto un collo allungato. Una ragione potrebbe essere stata quella di impiegarlo come strumento per determinare la dominanza in modo non cruento nei rapporti intraspecifici, analogamente a quanto fa la tartaruga gigante delle Galapagos *Geochelone nigra* (Taylor et. al., 2011) e anche il già menzionato *Chlamydosaurus kingi*. E' un'ipotesi ragionevole perchè in realtà qualunque organismo compete più intensamente con i propri conspecifici. Ovviamente in questo caso il collo sarebbe stato sollevato in posizione verticale solo quando necessario e cioè durante i confronti con i rivali. Il collo sollevato, insieme alla postura bipede, avrebbero decisamente accresciuto l'imponenza di *Macrocnemus bassanii* e la sua capacità di intimidire eventuali competitori e forse anche predatori. In *Chlamydosaurus kingi* la posizione bipede con il collo verticale è utilizzata anche per dissuadere i predatori. E' più problematico fare ipotesi sul suo utilizzo nell'ambito del rituale di corteggiamento, ammesso che questo vi fosse. In base al materiale disponibile per *Macrocnemus bassanii* non si può accertare l'esistenza o meno di dimorfismo sessuale. Sempre in *Chlamydosaurus kingi* è stato documentato l'utilizzo della posizione bipede con il collo verticale e clamide dispiegato nei maschi durante i loro tentativi di conquista delle femmine (Shine & Lambeck, 1989), sebbene queste, pur avendo dimensioni inferiori, presentino le stesse caratteristiche (clamide e collo che può essere facilmente portato in verticale). E' possibile che *Macrocnemus bassanii* si comportasse in modo simile.

Infine non è da escludere che una caratteristica che è stata selezionata per una determinata ragione non possa poi trovare anche un altro utilizzo a fianco di quello originale. Quindi un collo allungato potrebbe essere stato selezionato dall'evoluzione per i vantaggi che conferiva nelle dispute intraspecifiche ed essersi poi rivelato utile anche per aumentare l'abilità venatoria e/o l'avvistamento dei predatori o viceversa.

RICOSTRUZIONE DELLA MUSCOLATURA E DELLA FUNZIONALITA' DELLA CODA DI *Macrocnemus bassanii*

MUSCOLATURA

I principali muscoli caudali dei rettili sono quattro: M.spinalis, M.longissimus, M.ilioischiocaudalis, M.caudofemoralis (fig. 3.5) . Essi variano in grandezza e proporzioni relative tra i vari taxa di rettili ma le loro inserzioni e posizioni sono conservative (Scott Persons IV & Currie, 2011).

M.spinalis: è il muscolo più dorsale e si estende per tutta la lunghezza della coda. Si inserisce sulle punte dorsali e sull'intera superficie laterale delle spine neurali. E' ritenuto uno stabilizzatore della colonna vertebrale (Ritzman et al., 2012).

M.longissimus: costituisce la massa principale della muscolatura caudale epiaassiale e si estende anch'esso per l'intera lunghezza della coda. Anteriormente si inserisce sulla superficie dorsale dei processi trasversi e sulle superfici laterali degli archi neurali. Posteriormente, dopo che i processi trasversi scompaiono, si inserisce solo sulle facce laterali degli archi neurali. La sua funzione è di estensore della coda quando si contrae in maniera bilaterale, di flessore laterale quando invece si contrae in maniera unilaterale. Sia il M.spinalis che il M.longissimus sono continui coi loro omologhi nella regione dorsale.

M.ilio-ischiocaudalis: si compone in realtà di 2 parti, una che ha origine dall'ilio e l'altra dalla superficie ventrolaterale dell'ilio (Ritzman et al., 2012). E' un muscolo relativamente sottile anteriormente, dove si inserisce, nella sua porzione dorsale, sulle punte laterali e sulle superfici ventrali dei processi trasversi, si avvolge intorno al M.caudofemoralis e si inserisce, nella sua porzione ventrale, sulle estremità delle spine emali. Posteriormente esso diviene più spesso mano a mano che il M.caudofemoralis si assottiglia. Dopo che questo scompare il M.ilioischiocaudalis si inserisce sulla totalità delle superfici laterali dei centri e delle spine emali. La sua funzione è di flessore ventrale della coda quando si contrae in maniera bilaterale, di flessore laterale quando invece si contrae in maniera unilaterale (Ritzman et. al., 2012).

M.caudofemoralis: è il solo tra i muscoli caudali a non essere suddiviso da miofasci e assomiglia più a un muscolo degli arti che a uno assiale. Il M.caudofemoralis è il principale retrattore del femore e il principale propulsore dell'arto posteriore

Si inserisce tramite un tendine sul quarto trocantere del femore e tramite un altro, più sottile, sul giunto del ginocchio. Si compone di 2 parti, il M.caudofemoralis brevis che ha origine da entrambi i lati delle vertebre caudali più anteriori e il M.caudofemoralis longus che ha origine, medialmente al M.ilioischiocaudalis, sulle superfici laterali delle vertebre caudali e sulle intere superfici laterali degli archi emali (ma non sulle superfici ventrali o sulle estremità laterali dei processi trasversi). Il M.caudofemoralis non si estende mai per l'intera lunghezza della coda, anzi solitamente raggiunge solo il primo terzo o al massimo la metà di questa, riducendosi gradualmente fino a scomparire. Contemporaneamente aumenta la grandezza relativa del M.ilioischiocaudalis che viene a inserirsi sull'intera superficie laterale sia degli archi emali che dei centri vertebrali. La scomparsa dei processi trasversi delle vertebre caudali è talvolta un buon indicatore del punto in cui scompare

anche il *M.caudofemoralis longus*. In molti squamati però il *M.caudofemoralis longus* scompare in un punto lungo la coda in cui i processi trasversi sono ancora presenti. La dissezione della coda di vari taxa di rettili attuali ha dimostrato che l'ampiezza dei processi trasversi non è un buon indicatore della larghezza del *M.caudofemoralis* in quanto questo alla base della coda si estende ben oltre il limite rappresentato dalle estremità dei processi trasversi mentre, in prossimità del punto in cui scompare, la sua ampiezza è ben minore della distanza tra le estremità dei processi trasversi. Da osservazioni sulla coda del caimano si è riscontrato che la sezione del *M.caudofemoralis* raggiunge la sua larghezza massima in corrispondenza della metà della sua altezza ipoassiale (Scott Persons IV & Currie, 2011). L'azione del *M.caudofemoralis longus* era quella di retrazione del femore quando la coda era bloccata e, se invece era bloccato l'arto posteriore, di flessore ventrale della coda, qualora la contrazione era bilaterale, o di flessore laterale della coda, quando la contrazione era unilaterale (Ritzman et. al., 2012).

La più grande massa relativa del *M.caudofemoralis* rispetto alla muscolatura totale della coda si ritrova nel caimano attuale e in *Basiliscus vittatus*, dovuta alle sue abitudini di corsa bipede. Benchè sia di fondamentale importanza per la locomozione e sia il più potente retrattore del femore, il *M.caudofemoralis* non è il solo muscolo coinvolto nella retrazione del femore ma vi partecipano anche il *M.adductor femoris*, il *M.puboischiofemoralis externus* e il *M.ischiotrochantericus* (Scott Persons IV & Currie, 2011). Il *M.caudofemoralis* ha comunque una massa che supera di oltre il doppio quella del secondo principale muscolo retrattore dell'arto posteriore.

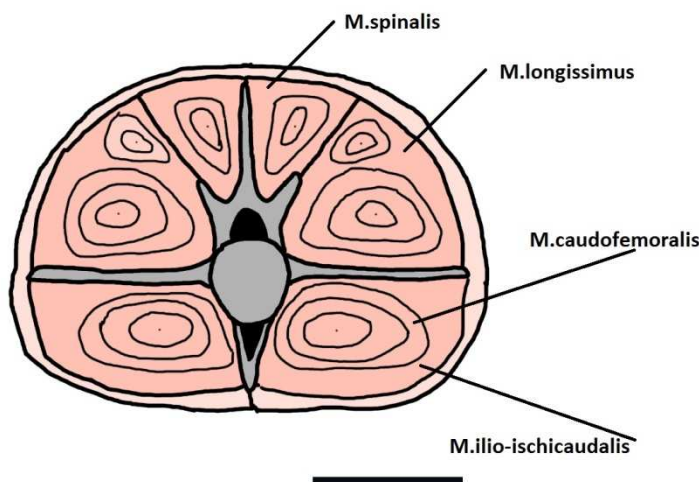


fig.3.5 Sezione prossimale della coda di *Macrocnemus bassanii* e ricostruzione della muscolatura. La barra di scala equivale a 10mm.

FUNZIONE DELLA CODA IN *Macrocnemus bassanii*

Il numero esatto di vertebre caudali di *Macrocnemus bassanii* non è conosciuto. Considerato che in *Macrocnemus obristi*, in cui la coda è conservata quasi completamente, vi sono 53 vertebre caudali e che in *Macrocnemus fuyuanensis*, in cui la coda è conservata integralmente, ve ne sono 44, è plausibile che in *Macrocnemus bassanii* il numero delle vertebre caudali dovesse aggirarsi intorno a 50.

In *Macrocnemus bassanii* il M.spinalis non doveva essere molto sviluppato, tranne che nella porzione più anteriore della coda, dove le spine neurali sono piuttosto elevate. La situazione era diversa per il M.longissimus. Nelle vertebre caudali anteriori gli archi neurali sono piuttosto alti e allungati e i processi trasversi sono anch'essi lunghi e robusti. Complessivamente essi offrivano buone superfici di inserzione al M.longissimus. La contrazione del M.longissimus doveva attuare un efficace irrigidimento della porzione basale della coda ma non poteva probabilmente sollevarla di molto sopra il piano orizzontale perchè la sua azione era ostacolata dalle superfici articolari orizzontali delle zigapofisi delle vertebre caudali anteriori. Dopo la terza vertebra caudale gli archi neurali divengono progressivamente più bassi e verso la metà della coda si elevano solo di poco al di sopra dei rispettivi centri vertebrali. Verso la metà della coda scompaiono anche i processi trasversi. Nella regione distale della coda lo sviluppo del M.longissimus era pertanto molto più ridotto. In questa regione anche le dimensioni e il peso delle vertebre diminuiscono sensibilmente e inoltre la conformazione delle loro zigapofisi, i cui piani articolari sono prossimi alla verticale, avrebbe favorito il movimento verticale della coda. Il M.longissimus doveva quindi poter flettere dorsalmente con efficacia la parte terminale della coda.

Il M.ilioischiocaudalis non disponeva di ampie superfici di inserzione perché il bacino di *Macrocnemus bassanii* è relativamente piccolo in confronto alla grandezza degli arti posteriori e perché anche gli archi emali sono ridotti. Solo alla base della coda esso poteva avere inserzioni migliori considerato che qui i processi trasversi erano lunghi e massicci. Quindi in questa zona si può ritenere che il M.ilioischiocaudalis fosse abbastanza sviluppato. Procedendo verso l'estremità posteriore della coda la massa del M.ilioischiocaudalis si riduce perché scompaiono i processi trasversi. Questa riduzione è in parte compensata dal fatto che nella parte della coda in cui scompaiono i processi trasversi scompare anche il M.caudofemoralis longus e quindi il M.ilioischiocaudalis poteva espandersi sulle superfici laterali dei centri.

Il M.caudofemoralis ha origine sulle superfici laterali degli archi emali e delle vertebre caudali e inserzione sul IV trocantere del femore e sul giunto del ginocchio. I processi trasversi scompaiono approssimativamente dopo la XV vertebra caudale. Anche se le due cose non sono direttamente correlate il M.caudofemoralis normalmente termina in prossimità della zona della coda in cui non vi sono più i processi trasversi. Negli esemplari di *Macrocnemus bassanii* gli archi emali sono piccoli e manca un evidente quarto trocantere sul femore e pertanto il M. caudofemoralis non disponeva di grande superfici di inserzione. Esso doveva comunque estendersi ampiamente in senso laterale (fig. 3.5) perché, perlomeno nella parte anteriore della coda, doveva oltrepassare le estremità laterali dei processi trasversi che in *Macrocnemus bassanii* sono lunghi (Scott Persons IV & Currie, 2011). La sua contrazione avvicina il femore alla parte prossimale della coda. Il femore di *Macrocnemus bassanii* è abbastanza robusto per cui il M.caudofemoralis doveva essere

abbastanza sviluppato anche se complessivamente la sua massa relativa era minore di quella che si ritrova in molte lucertole.

Quindi la coda di *Macrocnemus bassanii*, più larga che alta nella zona anteriore, diveniva appiattita lateralmente nella zona di transizione dove il M.caudofemoralis e i processi trasversi delle vertebre caudali scompaiono e quindi a sezione pressochè rotonda verso la fine man mano che spine neurali e archi emali si riducono.

Complessivamente i muscoli della zona anteriore della coda dovevano poter svolgere un'azione efficace, anche se non erano particolarmente sviluppati. Il M.caudofemoralis longus era il muscolo più grosso in questa regione, come è tipico dei rettili, ma la sua massa relativa era minore di quella che si ritrova in altri taxa. Nei rettili attuali il M.caudofemoralis è particolarmente massiccio in animali come *Basiliscus vittatus*, in relazione alla sua capacità di muoversi su due zampe (Scott Persons IV & Currie, 2011). La massa del M.caudofemoralis è cospicua anche in *Chlamydosaurus kingi*, anch'esso un rettile facoltativamente bipede dotato di spine emali lunghe. Un grande M.caudofemoralis è importante per migliorare equilibrio e agilità in un rettile, soprattutto se bipede. Una massiccia coda, lunga e muscolosa, soprattutto nella sua parte anteriore, sposta il centro di massa del corpo più posteriormente, all'incirca direttamente sopra la zona pelvica, riducendo così la massa muscolare necessaria per raggiungere velocità elevate e per sostenere il tronco. Inoltre una coda lunga bilancia la porzione presacrale del corpo. Col centro di massa più vicino alle pelvi i muscoli della gamba sono meno tesi per sostenere il peso dell'animale, migliorandone di fatto il bilanciamento e l'agilità nelle rotazioni. *Macrocnemus bassanii* sembrerebbe in una certa misura sfavorito perchè la massa relativa del suo M.caudofemoralis era probabilmente inferiore a quella di molte lucertole attuali che sono in grado, di tanto in tanto, di assumere la postura bipede. Si deve però considerare che la posizione del centro di massa è determinata anche dall'angolo di inclinazione dorsoventrale del tronco e dalla curvatura del collo. Il collo veniva molto probabilmente mantenuto in posizione prossima alla verticale. *Macrocnemus bassanii* doveva essere in grado di portarsi in posizione bipede con una certa facilità ma non teneva la schiena orizzontale. Esso doveva assumere invece una postura molto inclinata del dorso. Una colonna vertebrale orizzontale limita infatti la protrazione e la retrazione del femore e di conseguenza non si può passare dalla camminata alla corsa. Per la locomozione bipede dei rettili è essenziale l'estensione della colonna vertebrale e anche quella della coda in modo che la muscolatura deputata alla retrazione del femore possa lavorare in maniera ottimale (Tarsitano, 1983). Il mantenimento di una postura più eretta, non lontana dalla verticale, riduceva la massa muscolare richiesta per il M.caudofemoralis per generare una elevata velocità (Scott Persons IV & Currie, 2011). Con questa postura il centro di massa del corpo veniva spostato più indietro, all'incirca sopra il cinto pelvico, nonostante la massa muscolare della porzione basale della coda fosse meno cospicua che in altre lucertole facoltativamente bipedi. Inoltre un grande M. caudofemoralis longus funziona in pratica come uno stabilizzatore passivo che rende la base della coda meno mobile durante la camminata o la corsa. Questo aumenta l'inerzia rotazionale della coda e quindi limita la manovrabilità dell'animale e rende più dispendioso mantenere una frequenza di oscillazione laterale della coda sufficientemente alta. Rettili bipedi veloci e agili come i celurosauri hanno infatti code più sottili, brevi e leggere e un M. caudofemoralis longus meno massiccio. Eventualmente, per ridurre ulteriormente l'inerzia rotazionale della coda, *Macrocnemus*

bassanii avrebbe anche potuto mantenere sollevata la sua porzione posteriore, come avrebbe potuto fare facilmente grazie all'orientamento subverticale delle superfici articolari delle zigapofisi di questa zona della coda. A circa un terzo della lunghezza della coda, procedendo in direzione posteriore, le superfici articolari delle zigapofisi delle vertebre divengono subverticali. La parte centrale e posteriore della coda poteva quindi flettersi solo nel piano verticale e non in quello laterale. Quando necessario la metà posteriore della coda poteva così venire flessa dorsalmente e irrigidita in maniera efficace grazie all'azione del M.longissimus e del M.spinalis.

In base a misure condotte sull'esemplare PIMUZ A III 1467, appartenente alla specie *Macrocnemus obristi*, la coda poteva oscillare lateralmente di un angolo non superiore ai 16° perché altrimenti il processo trasverso della prima vertebra caudale avrebbe urtato il processo lateroposteriore della pleurapofisi della seconda vertebra sacrale. Nell'esemplare PIMUZ T4355 questo angolo di oscillazione sembra anche più ridotto. Inoltre le zigapofisi sporgevano in direzione longitudinale rispetto al centro vertebrale e questo limitava ulteriormente l'oscillazione laterale della coda. Nella sua porzione anteriore la coda doveva pertanto essere rigida e capace solo di oscillazioni laterali di ampiezza ridotta.

LA LOCOMOZIONE DI *Macrocnemus bassanii*

L'anatomia di *Macrocnemus bassanii* presenta alcuni aspetti peculiari. La tibia è allungata e c'è una notevole differenza tra la lunghezza dell'arto posteriore e quella dell'arto anteriore. Questa costituzione ha portato fin dalle prime ricostruzioni a rappresentare *Macrocnemus bassanii* in postura bipede, con gli arti posti sotto il corpo e andatura digitigrada (Nopcsa, 1930). Pochi anni dopo, nella sua monografia su *Macrocnemus bassanii*, Peyer non ha descritto la modalità di locomozione e la postura di *Macrocnemus bassanii* (Peyer, 1937). Successivamente Rieppel ha criticato l'idea di Nopcsa che *Macrocnemus bassanii* avesse una postura eretta e un'andatura digitigrada (Rieppel, 1989) e ha proposto che esso fosse semplicemente un bipede facoltativo che manteneva gli arti posteriori in posizione divaricata. La crescita allometrica negativa per il femore trovata da Rieppel basandosi su un gruppo di soli tre esemplari e facendo riferimento alla lunghezza muso-cloaca (Rieppel, 1989) non è supportata da questo studio che ha considerato un maggior numero di esemplari e ha utilizzato come parametro di riferimento la lunghezza standard. Non vi è nemmeno allometria positiva del femore con l'aumento delle dimensioni. I segmenti dell'arto posteriore sono invece tutti allungati rispetto ai loro omologhi dell'arto anteriore. Confrontando i valori medi si riscontra che il femore è più lungo dell'omero in media del 28% (dal 25% al 32% a seconda dell'esemplare considerato), la tibia è più lunga dell'ulna del 49% (dal 44% al 57% a seconda dell'esemplare) e il quarto metatarsale supera il quarto metacarpale mediamente di ben il 152%. L'allungamento dell'arto posteriore rispetto a quello anteriore è dovuto quindi principalmente allo zeugopodio e al metatarso. A riprova di quanto detto si possono considerare i rapporti tra diversi segmenti dello stesso arto in cui si nota che in media l'omero è più lungo dell'ulna del 6% (dal 3% all'8% a seconda dell'esemplare) e del quarto metacarpale del 279%. L'ulna supera invece il quarto metacarpale del 242%. Quindi la mano e l'avambraccio non sono allungati. Il femore è più lungo del quarto metatarsale mediamente del 93% mentre la tibia supera il femore mediamente dell'8% (dal -5% al 12% a seconda dell'esemplare) e il quarto metatarsale del 108%.

In genere nelle lucertole quadrupedi, quando corrono, il corpo è sostenuto da due zampe opposte diagonalmente e la zampa posteriore contatta il terreno in anticipo rispetto a quella anteriore diagonalmente opposta. Con l'aumento della velocità aumenta la percentuale di tempo in cui il corpo è sostenuto dagli arti posteriori perché questi sono più lunghi degli anteriori che non riescono di conseguenza a seguirne la frequenza di passo. Con qualsiasi velocità superiore alla "camminata", una modalità in cui ci sono fasi in cui tutte e quattro le zampe sono in contatto col terreno, i due arti anteriori non sono mai in contatto simultaneo col terreno. Questo indica che il supporto del corpo durante la locomozione, particolarmente quando questa diviene più veloce, è soprattutto una funzione degli arti posteriori. Aumentando ancora la velocità cresce anche la lunghezza del passo e, a un certo punto, si ha che, a causa della loro maggiore lunghezza, gli arti posteriori sopravanzano quelli anteriori e il piede tende a contattare il terreno prima della mano. L'aumento della lunghezza del passo per gli arti anteriori è infatti limitato, oltre che dalla loro minore lunghezza, anche per il fatto che nelle lucertole, diversamente dai mammiferi cursori, non

c'è oscillazione verticale della corda dorsale e il cinto pettorale rimane praticamente immobile. Via via che la velocità cresce, aumenta quindi la differenza di lunghezza tra la falcata degli arti posteriori e quella degli arti anteriori e aumenta l'intervallo in cui il corpo è sostenuto solo dagli arti posteriori. Alla fine si ha una transizione tranquilla verso l'andatura bipede (Snyder, 1952). L'andatura bipede non viene necessariamente conseguita per aumentare la velocità ma è piuttosto una conseguenza dell'interferenza degli arti posteriori con quelli anteriori o del fatto che questi ultimi non riescono a tenere il passo degli arti posteriori. Questo si verifica in quei taxa di lucertole in cui gli arti posteriori sono notevolmente più lunghi di quelli anteriori. Nelle lucertole attuali capaci di andatura bipede, come *Crotaphytus* o *Amphibolurus*, si osserva che durante l'andatura quadrupede rapida la lunghezza del passo sia dell'arto posteriore che di quello anteriore eguaglia quasi esattamente la lunghezza del corpo (muso-cloaca) mentre nell'andatura bipede il passo realizzato dagli arti posteriori è circa 3 volte più lungo della lunghezza muso-cloaca (Snyder, 1952). Le ragioni di questo incremento sono la lunghezza dell'arto (maggiore per l'arto posteriore), la distanza attraverso cui questo è mosso (che dipende dall'angolo che il femore forma con la verticale e dalla flessione orizzontale del tronco) e la distanza coperta dall'acetabolo durante la fase di sospensione in cui gli arti non sono in contatto col terreno. Nell'incremento di velocità è decisivo l'aumento di lunghezza del passo molto più che l'aumento della sua frequenza. Nella lunghezza del passo la flessione orizzontale del corpo gioca un ruolo analogo alla flessione verticale nei mammiferi corridori. Il grado di flessione della colonna aumenta con la velocità. Il tronco si flette orizzontalmente dallo stesso lato della gamba posteriore che sta venendo protratta (nel senso che il corpo forma una convessità dal lato della gamba che viene protratta). La flessione è maggiore nel momento in cui la gamba tocca il terreno per iniziare la fase propulsiva. La flessione del tronco ha lo scopo di allungare il passo. Al crescere della velocità aumenta sia la lunghezza del passo che la flessione del tronco. La flessione del tronco porta il piede verso la linea mediana, un vantaggio per i cursori perchè consente di distendere maggiormente l'arto e di aumentare la lunghezza del passo. Sebbene probabilmente la maggior parte delle lucertole passi all'andatura bipede solo dopo avere raggiunto la massima velocità consentita dall'andatura quadrupede alcuni generi fra cui *Basiliscus* possono passare all'andatura bipede direttamente da una posizione di riposo o da un'andatura quadrupede lenta.

Nelle lucertole l'azione degli arti posteriori è praticamente la stessa sia nei bipedi che nei quadrupedi e il bipedismo facoltativo è stato conseguito da alcune specie ma senza le modifiche anatomiche sostanziali dei mammiferi, come la testa del femore differenziata e rivolta medialmente e la presenza di un collo del femore. I principali cambiamenti scheletrici delle lucertole capaci di bipedismo riguardano la postura degli arti, la coda che diviene più grande e pesante, le ossa e i muscoli delle pelvi e degli arti posteriori.

Generalmente, nelle lucertole che sono in grado di adottare l'andatura bipede, l'arto posteriore è relativamente molto più lungo di quello anteriore e sia esso che la coda sono lunghi anche rispetto al tronco. Negli iguanidi l'allungamento dell'arto posteriore coinvolge tutti i segmenti, soprattutto quelli prossimali. Negli agamidi non c'è solitamente un allungamento dell'arto posteriore o, se c'è, riguarda soprattutto il piede. Con la postura bipede un arto posteriore più lungo può consentire una maggiore velocità.

Anche l'allungamento dei metatarsali, in particolare del quarto, può incrementare la velocità ma solo se la postura è digitigrada. La postura digitigrada del piede aumenta l'altezza dell'anca che a sua volta rende il passo più lungo. È la strategia seguita dalle lucertole attuali, che si affidano più a una postura digitigrada del piede che alla completa estensione dell'arto posteriore per aumentare la lunghezza del passo e quindi la velocità (Berman et. al., 2000). In *Macrocnemus bassanii* l'arto posteriore è sensibilmente allungato relativamente a quello anteriore ma, diversamente dagli iguanidi, l'allungamento è dovuto soprattutto allo zeugopodio e al metatarso.

La coda rappresenta una variabile importante. Una coda lunga e pesante sposta il centro di massa del corpo verso la zona pelvica, contribuendo a bilanciare il peso della regione presacrale. Nelle lucertole bipedi c'è una riduzione della lunghezza della regione presacrale che tipicamente costituisce il 23-33% della lunghezza totale mentre raggiunge il 30-46% nelle specie quadrupedi. In concomitanza alla riduzione della lunghezza presacrale si ha un aumento della lunghezza della coda, che nelle specie capaci di bipedismo costituisce il 65-76% della lunghezza totale. Nelle specie esclusivamente quadrupedi la coda non supera invece il 53-68% della lunghezza totale del corpo (Snyder, 1962). Il numero di vertebre caudali di *Macrocnemus bassanii* doveva aggirarsi intorno a 50. La coda era quindi lunga. Dalla forma delle vertebre caudali si può ricostruire una coda larga e non molto spessa alla base, che a circa un terzo della sua lunghezza diviene sottile e appiattita lateralmente per poi acquisire una forma a sezione cilindrica nella sua porzione terminale.

Coda e arto posteriore allungati si ritrovano anche in vari taxa di rettili attuali che non sono adattati alla corda bipede veloce ma che possiedono specializzazioni differenti. Si tratta di specie arboricole, arrampicatrici e saltatrici. Queste modalità di vita richiedono però anche un altro adattamento, e cioè le penultime falangi del piede allungate (Berman et. al., 2000). Questo allungamento non si riscontra in *Macrocnemus bassanii* per cui si può escludere per esso una modalità di locomozione arboricola e la rigidità e lunghezza del collo unitamente alla relativa gracilità del tronco escludono con sicurezza un adattamento al salto (Hildebrand et. al., 1985). Altri adattamenti anatomici delle lucertole capaci di bipedismo facoltativo sono la lieve riduzione della larghezza interacetabulare (pelvi più strette), un ilio più lungo con processo preacetabulare più sviluppato e processi trasversi delle sacrali più massicci e meglio fusi alle vertebre. Il processo preacetabulare è un carattere tipico delle lucertole bipedi in quanto serve da inserzione per il legamento iliopubico che a sua volta è correlato alla muscolatura del tronco deputata al sollevamento del tronco stesso. Queste stesse peculiarità strutturali si ritrovano anche in *Macrocnemus bassanii* (Rieppel, 1989). Nelle lucertole bipedi si riscontra però anche una considerevole riduzione della lunghezza dell'arto anteriore, in termini assoluti, non solo relativamente all'arto posteriore. Questa riduzione è dovuta soprattutto ad un accorciamento della mano, in misura minore a quello degli altri segmenti (Snyder, 1962). In questo modo la porzione presacrale del corpo viene alleggerita. In *Macrocnemus bassanii* l'arto anteriore è corto relativamente a quello posteriore ma non rispetto all'intero corpo (Rieppel, 1989). Gli arti anteriori partecipano diversamente alla locomozione quadrupede a seconda della velocità, dell'attitudine alla corsa bipede e della specie. Normalmente le mani hanno postura plantigrada e le zampe anteriori hanno la funzione di esercitare una forza diretta sia dorsalmente per sostenere il corpo che diretta posteriormente per la sua propulsione. Solo a piena velocità di corsa il ruolo propulsivo svolto dagli arti anteriori si riduce quasi del tutto e le mani mostrano una tendenza ad assumere

una postura digitigrada che si limita al sostegno del corpo. Nelle specie con arti posteriori lunghi la postura delle mani è invece sempre digitigrada, qualunque sia la velocità purchè superiore a quella di camminata. In *Macrocnemus bassanii* questa tendenza a ridurre il ruolo degli arti anteriori nella locomozione sembra ancora più marcata. Solo nell'esemplare PIMUZ T2474 sono conservati sei elementi del carpo ma essi non costituiscono una struttura compatta e non sono in contatto fra di loro. Negli altri esemplari sono conservati solo pochi carpali che hanno forma tondeggiante. Nel suo insieme il carpo di *Macrocnemus bassanii* sembra debole, poco adatto per contribuire alla propulsione del corpo e anche per sostenerne in parte il peso.

Le superfici articolari distali del femore di *Macrocnemus bassanii* hanno forma a troclea e sono pressochè simmetriche, e sono poste in un piano perpendicolare all'asse longitudinale del femore. Questa conformazione suggerisce che quando l'arto posteriore era completamente esteso gli assi longitudinali delle ossa lunghe dovevano essere allineati e che durante la flessione del ginocchio essi stavano nello stesso piano. Questo indica che l'arto posteriore era tenuto in posizione quasi verticale quando veniva esteso e quindi il femore doveva venire portato vicino al corpo. In questo modo l'arto posteriore doveva poter oscillare in maniera simile ad un pendolo. Nei rettili con postura divaricata la situazione è differente. I condili femorali distali sono asimmetrici e quello posteriore/laterale è più grande e più allungato distalmente del condilo anteriore/mediale. In *Macrocnemus bassanii* La testa del femore non è piegata in direzione mediale come avviene negli animali che possiedono una postura bipede eretta, come i mammiferi o molti dinosauri, ma è in linea con l'asse longitudinale dell'osso, come avviene negli animali con postura divaricata dell'arto posteriore. Essa è però abbastanza sottile e nei fossili (esemplari PIMUZ T4355 e PIMUZ T4822) appare bloccata contro la porzione anteriore dell'ilio che presenta un'espansione diretta verso l'esterno, per trasmettere al cinto pelvico e quindi allo scheletro assile una spinta propulsiva evidentemente forte, proveniente dall'arto posteriore durante la locomozione. Fa pensare a una disposizione del femore prossima alla verticale. L'ilio è espanso in una lama dorsale che si articola con le pleurapofisi delle due vertebre sacrali, che sono molto espanse e distalmente sovrapposte ma non fuse fra loro, come invece accade talvolta nelle lucertole bipedi. La struttura risultante è robusta, nonostante sia nel complesso ridotta in relazione alle dimensioni dell'arto posteriore, e la sospensione dell'arto posteriore allo scheletro assile è ben sviluppata, adatta a resistere a sollecitazioni forti, probabilmente quelle dovute all'andatura bipede.

L'articolazione prossimale della tibia in *Macrocnemus bassanii* è espansa, con un profilo un po' a "T", una struttura che le conferisce una maggiore resistenza, probabilmente connessa al fatto che con una postura bipede le sollecitazioni sulla tibia sarebbero maggiori. Anche tarso e metatarso, entrambi compatti e ben ossificati, sembrano anch'essi strutturati per sopportare carichi intensi. Alcuni tarsali distali sono infatti ridotti e il calcagno e l'astragalo sono a stretto contatto in tutti gli esemplari in cui sono conservati.

Nelle lucertole attuali il trocantere interno è grande e posizionato vicino e subito sotto la testa del femore. In questo modo limita l'adduzione del femore e quindi la sua oscillazione nel piano sagittale. In altri rettili, come *Alligator*, il trocantere interno è piccolo e posto più distalmente e quindi l'adduzione della coscia non forza la sua protuberanza contro l'ischio come accade invece nelle lucertole. In *Macrocnemus bassanii* non c'è un trocantere interno.

Le dita del piede dal terzo al quinto dito formano una struttura simmetrica nelle lucertole bipedi. La linea che congiunge le estremità distali dei metatarsali incontra l'asse longitudinale del corpo ad angolo retto. Un metatarso simmetrico permette così di distribuire il peso del corpo in modo uniforme sul piede quando questo è diretto in avanti (Brinkman, 1980). In *Macrocnemus bassanii* non c'è invece simmetria nel metatarso ma le dita aumentano in lunghezza dal primo al quarto dito e poi il quinto è di nuovo più corto. All'inizio della fase propulsiva, per distribuire il peso in modo uniforme sul piede, la linea congiungente le estremità distali dei metatarsali dal primo al quarto dito avrebbe dovuto essere diretta perpendicolarmente all'asse longitudinale del corpo. Questo avrebbe richiesto che *Macrocnemus bassanii* ruotasse il piede di circa 60°. E'una modalità che si ritrova nelle lucertole attuali come *Iguana*. Queste ultime sono dotate di un giunto mesotarsale per la rotazione del piede e di un processo situato sul margine esterno del quinto metatarsale sul quale si inseriscono i muscoli coinvolti nella rotazione del piede, in particolare il muscolo peroneus brevis (Brinkman, 1980). Entrambe queste strutture non sono presenti nel piede di *Macrocnemus bassanii*. Come ipotesi alternativa per la rotazione del piede è stato proposto che questa avesse luogo tra lo zeugopodio e la parte prossimale del tarso (Rieppel, 1989). Questa soluzione appare però poco convincente perchè la mancanza del processo esterno del quinto metatarsale non avrebbe consentito l'inserzione di una muscolatura sufficientemente potente per un'efficace rotazione del piede all'inizio della fase propulsiva. Inoltre il tipo di rotazione proposto non si osserva nelle lucertole attuali. La conformazione dell'arto posteriore di *Macrocnemus bassanii* fa piuttosto pensare che questo fosse mantenuto esteso nello stesso piano durante la locomozione bipede, con il femore addotto in posizione prossima alla verticale e che il piede toccasse il terreno solo con le due dita più lunghe del piede, il terzo e il quarto, mantenendosi in postura digitigrada. Durante la retrazione della gamba si ha un movimento di reorientamento dell'asse del ginocchio che viene compensato da un complesso movimento rotatorio del giunto mesotarsale. L'adduzione del femore e la rotazione del suo asse lungo contribuiscono a ridurre questi movimenti rotatori (Rewcastle, 1980). L'assenza di giunto mesotarsale nel piede di *Macrocnemus bassanii* non rendeva possibile compiere questo movimento rotatorio compensativo per cui il femore doveva essere mantenuto in posizione molto prossima alla verticale. Con il femore addotto in posizione prossima alla verticale e con il piede che toccava il terreno in postura digitigrada solo con le due dita più lunghe del piede il peso dell'animale si sarebbe distribuito uniformemente sul piede senza che fosse necessaria una sua rotazione e si sarebbe inoltre sfruttata appieno la lunghezza del piede stesso per aumentare la lunghezza del passo e quindi la velocità. Un piede allungato costituisce un vantaggio solo se viene associato a un'andatura digitigrada, altrimenti diviene un impedimento. Nella lucertola attuale *Dipsosaurus dorsalis* si è osservato che l'orientazione del femore cambia decisamente con l'aumento della velocità (Irschick & Jayne, 1999), aiutata in questo dalla rotazione del bacino (Snyder, 1954; Snyder, 1962). Di conseguenza a velocità più alta l'orientazione del piede è diretta più anteriormente, il piede tocca il terreno più vicino al piano sagittale e solo le dita più lunghe, cioè il III e il IV dito, contattano il terreno.

In *Macrocnemus bassanii* il quinto metatarsale è differenziato per fornire un'adeguata leva per la flessione plantare del piede che risulta in una forza propulsiva. La forza propulsiva prodotta dalla flessione plantare del piede cresce con l'aumento della lunghezza e della rigidità del metatarso.

Nelle lucertole la lunghezza funzionale del metatarso durante la fase iniziale della flessione plantare del piede è costituita dalla distanza tra il processo esterno del quinto metatarsale e la linea che congiunge le estremità distali dei primi tre metatarsali, che funzionano come un'unica unità (Brinkman, 1980). In *Macrocnemus bassanii*, che correva in postura digitigrada, erano il terzo e quarto metatarsale che formavano un'unità. In tutti gli esemplari il metatarso è compatto e costituisce una struttura rigida e le dita sono lunghe, in modo da fornire un'elevata spinta all'inizio della fase propulsiva. L'esemplare PIMUZ T2472 mostra sul quinto metatarsale due evidenti tubercoli plantari, uno laterale e uno in posizione mediale. Su quest'ultimo trovava una robusta inserzione il gastrocnemio, un muscolo coinvolto nella flessione del metatarso e che doveva essere abbastanza potente. La lunghezza funzionale del metatarso in *Macrocnemus bassanii* è costituita dalla distanza tra il margine esterno del quinto metatarsale (non c'è un processo esterno rilevabile) e la linea congiungente le estremità distali del terzo e del quarto metatarsale. In questo modo la lunghezza funzionale del metatarso, e quindi la leva che agiva sulla flessione plantare, doveva essere anche più lunga che in posizione plantigrada, perchè coinvolgeva solo il terzo e il quarto dito e, insieme al gastrocnemio ben sviluppato, doveva attuare un'efficace flessione plantare.

Nelle lucertole capaci di alta velocità il quinto dito del piede ha un'orientazione marcatamente differente da quella delle altre dita e il suo artiglio contatta il terreno lateralmente e posteriormente rispetto agli artigli delle altre dita. Questa caratteristica si riscontra anche in *Macrocnemus bassanii*. Un'ulteriore dimostrazione della sua buona attitudine alla corsa.

La lunghezza del metatarso è molto significativa per raggiungere alte velocità, molto di più di quella del femore o della stessa tibia. Se la punta del piede è orientata lateralmente la flessione plantare del piede quando esso tocca terra contribuisce in misura minima alla propulsione in avanti (Rieppel, 1989). Per sfruttare al meglio la lunghezza del piede la punta del piede di *Macrocnemus bassanii* doveva essere orientata in avanti durante la locomozione. In questo modo la flessione plantare del piede poteva contribuire in modo sostanziale alla spinta propulsiva.

Si ritiene che generalmente gli adattamenti per la corsa implicino soprattutto un aumento della lunghezza relativa dei metapodiali (metatarsali e metacarpali) e una riduzione della lunghezza dei propodiali (omero e femore). Nelle lucertole il femore è sempre più lungo dello zeugopodio. Questa condizione permane anche negli iguanidi, in cui vi è un lieve incremento della lunghezza relativa dell'arto posteriore. L'adattamento dell'arto posteriore per la corsa è sicuramente più spinto in *Macrocnemus bassanii* in cui la tibia è generalmente più lunga del femore. Non è solo la lunghezza dell'arto che influenza la velocità nella corsa ma anche la distribuzione della massa lungo l'arto stesso è molto importante. Soprattutto la massa della parte distale dell'arto influenza la prestazione locomotoria perchè un piede più pesante richiede una maggiore forza per essere recuperato durante il passo, soprattutto per un plantigrado per il quale gli arti non si muovono come un pendolo. A meno che un animale non divenga digitigrado c'è più danno che vantaggio nell'allungamento del piede. Nelle lucertole capaci di assumere un'andatura bipede si osserva una lieve tendenza verso un raggruppamento più prossimale della muscolatura degli arti e un corrispondente aumento nella lunghezza dei tendini. In questo modo le porzioni distali degli arti divengono più leggere e richiedono un minore dispendio di energia per il loro movimento. Questo

risparmio può compensare il dispendio energetico maggiore dovuto alla maggiore lunghezza degli arti posteriori delle lucertole bipedi.

In un bipede che corre il lavoro necessario per sollevare il centro di gravità e accelerare le gambe può venire ridotto se può essere ridotto l'effetto del momento d'inerzia attorno all'acetabolo. Questo può avvenire senza cambiare la lunghezza totale dell'arto ma se viene aumentata la lunghezza relativa dei segmenti distali o se il loro peso viene ridotto. Vale la seguente equazione:

$$V_0 L_i = V_i L_0$$

dove V_0 è la velocità prodotta al piede, L_i la lunghezza del braccio di potenza, V_i la velocità all'inserzione muscolare e L_0 la lunghezza del braccio di carico. Per aumentare V_0 è quindi necessario aumentare L_0 cioè allungare i segmenti distali dell'arto e ridurre L_i cioè spostare l'inserzione del muscolo più vicina al fulcro (Snyder, 1962).

I tetrapodi che corrono bipedi hanno arti posteriori allungati e arti anteriori deputati ad altri compiti. Quelli che invece hanno solo una tendenza al bipedismo, come certe lucertole, manifestano un allungamento degli arti posteriori mentre quelli anteriori sono poco o nulla modificati. L'allungamento degli arti posteriori nei corridori comporta però lo spostamento del centro di massa dell'arto più lontano dal fulcro (punto attorno a cui l'arto oscilla) e in tal modo cresce il carico sopportato dai muscoli che muovono l'arto. Per contrastare questo problema l'allungamento dell'arto si realizza mediante l'allungamento dei suoi segmenti distali (metapodio ed epipodio) e non del propodio perché quest'ultimo è il più pesante e quindi mantenerlo corto mantiene il centro di massa dell'intero arto più vicino al fulcro, cioè al cinto pelvico. Inoltre vi è un compattamento e una fusione delle ossa del piede se non addirittura una riduzione e una perdita delle ossa del piede. Più analiticamente il carico sui muscoli è proporzionale all'inerzia I dell'arto che a sua volta è data dal prodotto della sua massa per il raggio di girazione: $I = mD^2$

Il raggio di girazione D è dato dalla distanza del centro di massa dal fulcro e pertanto varia con la lunghezza dell'arto e con la distribuzione della sua massa. È più basso quando il peso è più prossimale e più alto quando esso è più distale. Essendo elevato al quadrato esso è il fattore più importante da considerare per comprendere le proporzioni dei vari segmenti dell'arto posteriore. Inoltre, poiché il momento angolare $L = mD^2\omega$ si conserva, in assenza di forze applicate si ha che una riduzione di D implica un aumento di ω e quindi della velocità di oscillazione dell'arto.

Entrambe queste tendenze si ritrovano nei mammiferi cursori mentre in iguanidi e agamidi capaci di bipedismo c'è solo un lieve alleggerimento dei segmenti distali e solo negli iguanidi c'è un deciso allungamento dell'arto ma questo però si verifica grazie a un allungamento della porzione prossimale. Anche sotto questo aspetto l'adattamento in *Macrocnemus bassanii* presenta una maggiore specializzazione. La tibia e il piede sono infatti decisamente allungati rispetto al femore e in questo modo si ha quindi che la massa complessiva dell'arto posteriore è concentrata maggiormente nella sua parte prossimale, per cui era possibile mantenere un'elevata frequenza del passo.

In una lucertola con andatura quadrupede i tre punti di appoggio costituiti dalle zampe che contemporaneamente toccano il substrato formano un triangolo che realizza la base di supporto dell'animale, entro cui viene a trovarsi il suo centro di massa. Più velocemente si muove un

animale e più piccola può essere la sua base di supporto. Questo rende più precario il mantenimento dell'equilibrio ma in compenso si ha che il centro di massa non può muoversi molto dalla posizione che ha perché dopo un tempo molto breve l'animale che corre stabilisce rapidamente una nuova base di supporto. In pratica la base di supporto, in particolare nei bipedi, è piccola e l'equilibrio precario ma l'animale non fa in tempo a perdere l'equilibrio perché il suo centro di massa non ha il tempo di uscire dalla posizione di equilibrio perché l'animale si muove rapidamente e stabilisce poco dopo una nuova base di supporto e pertanto ritrova temporaneamente l'equilibrio. Le lucertole corridori (che in certe fasi hanno solo due arti che toccano il terreno) con arti posteriori lunghi posizionano i loro piedi quasi sotto la linea mediana del corpo. La base di supporto viene così a essere costituita solo da una mano e un piede, cioè diviene una linea di supporto, che rimane pressoché sempre sotto il centro di massa del corpo mentre l'animale procede in avanti (Snyder, 1962). Il bipedismo rettiliano sarebbe difficilmente realizzabile senza una coda lunga e relativamente pesante che agisce come un contrappeso per la testa e il tronco e come un meccanismo di compensazione per gli spostamenti del centro di gravità. Ogni passo di un vertebrato bipede cambia il centro di gravità e lo porta momentaneamente fuori equilibrio. Nell'uomo la compensazione per la perdita di equilibrio avviene grazie al movimento delle braccia, negli uccelli grazie al movimento avanti e indietro di testa e collo. Nelle lucertole l'entità dell'oscillazione degli arti anteriori è piccola e quindi la compensazione avviene soprattutto grazie ai movimenti della coda. Il centro di gravità è posto normalmente nel mezzo del tronco, a metà strada tra la regione pettorale e quella pelvica. Nelle lucertole, quando si portano in andatura bipede, aumenta decisamente l'inclinazione del tronco con l'orizzontale (circa 25° in *Amphibolurus*, fino a 75° in *Gambelia*) e si riduce la massima rotazione del femore. L'inclinazione dipende dal grado di flessione di zeugopodio e coscia (se il corpo è orizzontale allora collo e capo sono tenuti sollevati per non fare toccare terra alla punta della coda). L'inclinazione sopra l'orizzontale del corpo, insieme al bilanciamento dovuto ad una coda lunga e pesante sposta il centro di massa più indietro, al di sopra della zona pelvica. Il peso e la lunghezza della coda sono importanti per le lucertole per conservare la postura semieretta. Senza dubbio una coda abbastanza lunga era importante per *Macrocnemus bassanii* come è dimostrato anche dal fatto che in essa non c'è traccia di suture di autotomia. A prima vista può apparire un controsenso ma se una coda massiccia e pesante può favorire il conseguimento della postura bipede bilanciando efficacemente il peso della porzione presacrale del corpo ne è contemporaneamente una delle ragioni della impossibilità di mantenerlo a lungo. Una coda pesante che funge da bilanciere è stata critica per l'origine del bipedismo facoltativo in tutti i sauri (Gatesy, 1990) ma costituisce a sua volta un fattore di peggioramento delle prestazioni locomotorie (Losos, 1990). L'andatura bipede viene conseguita con un aumento della velocità e questa richiede per il suo mantenimento una frequenza di oscillazione della coda pari a quella del passo. Con una coda lunga e pesante questo movimento avrebbe richiesto una grande quantità di energia e molto difficilmente sarebbe potuto venire mantenuto per lunghi periodi. La porzione centrale e terminale della coda di *Macrocnemus bassanii* poteva flettersi solo nel piano sagittale mentre la porzione basale poteva compiere solo oscillazioni laterali di ampiezza limitata a causa del processo lateroposteriore della pleurapofisi della seconda vertebra sacrale che di fatto ne limitava il movimento. Inoltre era relativamente più leggera rispetto alla coda delle altre lucertole

capaci di bipedismo perchè il *M.caudofemoralis* era un po' meno massiccio. Queste circostanze le permettevano probabilmente di oscillare con una frequenza pari a quella del passo a velocità anche sostenuta senza consumare troppa energia. La riduzione del peso della porzione basale della coda ne avrebbe però ridotto l'utilità per equilibrare il peso della regione presacrale. Il collo allungato di *Macrocnemus bassanii* era strutturato in modo tale che era sicuramente molto più conveniente dal punto di vista energetico mantenerlo in una posizione prossima alla verticale. In questo modo il centro di massa dell'intero animale si sarebbe trovato più indietro, pressochè sulla verticale del cinto pelvico. Questa situazione avrebbe favorito il conseguimento e il mantenimento di una postura bipede. La posizione bipede, anche da fermo, si riscontra in alcuni rettili attuali come *Basiliscus* e *Amphibolurus* (Snyder, 1949; Snyder, 1952) che in ogni caso non sono in grado di mantenerla per più di qualche secondo, e ancor più *Chlamydosaurus* che invece è in grado di rimanervi per tempi anche lunghi, addirittura appoggiandosi anche sulla base della coda, in posizione tripodale (Snyder, 1952). La posizione eretta tripodale può venire assunta anche da varie specie di varano, in caso di difesa (Snyder, 1952). Questi rettili, incluso *Chlamydosaurus*, che sembra essere il meglio adattato alla locomozione bipede, non possiedono comunque caratteristiche così specializzate come quelle di *Macrocnemus bassanii*, come il collo così allungato con archi e spine neurali entrambi bassi.

Macrocnemus bassanii era con ogni probabilità non un bipede facoltativo ma un bipede abituale, capace di conseguire e mantenere molto a lungo la postura bipede con collo quasi verticale non solo durante la corsa ma quasi sicuramente anche da fermo (fig. 3.6). Nei rettili con postura divaricata degli arti la locomozione bipede è più efficiente dal punto di vista energetico della locomozione quadrupede (Hotton, 1980) e inoltre la capacità di correre sulle sole zampe posteriori permette di avere un passo più lungo e di raggiungere una maggiore velocità, fattori di primaria importanza per sfuggire ai predatori e/o per catturare la preda. *Macrocnemus bassanii* poteva mantenere il collo in posizione prossima alla verticale anche stando sulle quattro zampe ma questa posizione doveva essere comunque poco frequente perchè poco o per nulla vantaggiosa. Portare il collo in posizione quasi verticale e quindi la testa ad una quota più elevata non avrebbe costituito un vantaggio se questa condizione non fosse stata abbinata alla postura bipede. Pertanto si ritiene che una postura quadrupede, divaricata, con collo disteso orizzontalmente sarebbe stata utilizzata solo per brevi periodi perchè dispendiosa dal punto di vista energetico, mentre una postura sempre quadrupede ma con il collo sollevato verticalmente sarebbe stata anch'essa impiegata di rado perchè comunque poco vantaggiosa. Naturalmente la postura bipede era lievemente diversa quando l'animale era fermo rispetto a quando camminava. In questo ultimo caso il collo si doveva portare in una posizione un poco più abbassata, come del resto doveva fare anche il dorso.

In base agli studi condotti sugli animali attuali, la situazione in cui le zigapofisi sono perfettamente allineate fra di loro è quella che permette di fornire la stima più attendibile per determinare la postura del collo durante la locomozione (Christian & Dzemski, 2007). In questa fase infatti le forze che agiscono sul collo sono maggiori che durante la posizione di quiete. Proprio per resistere a queste maggiori sollecitazioni solitamente le zigapofisi si devono articolare in modo ottimale durante la locomozione, anzichè durante una situazione di quiete. Nei vertebrati attuali studiati l'inclinazione del collo rispetto all'orizzontale, rappresentata dalla linea congiungente la testa e il

giunto intervertebrale in corrispondenza della transizione collo - dorso, è di circa 20 gradi inferiore nella postura con zigapofisi articolate, cioè durante la fase di locomozione.

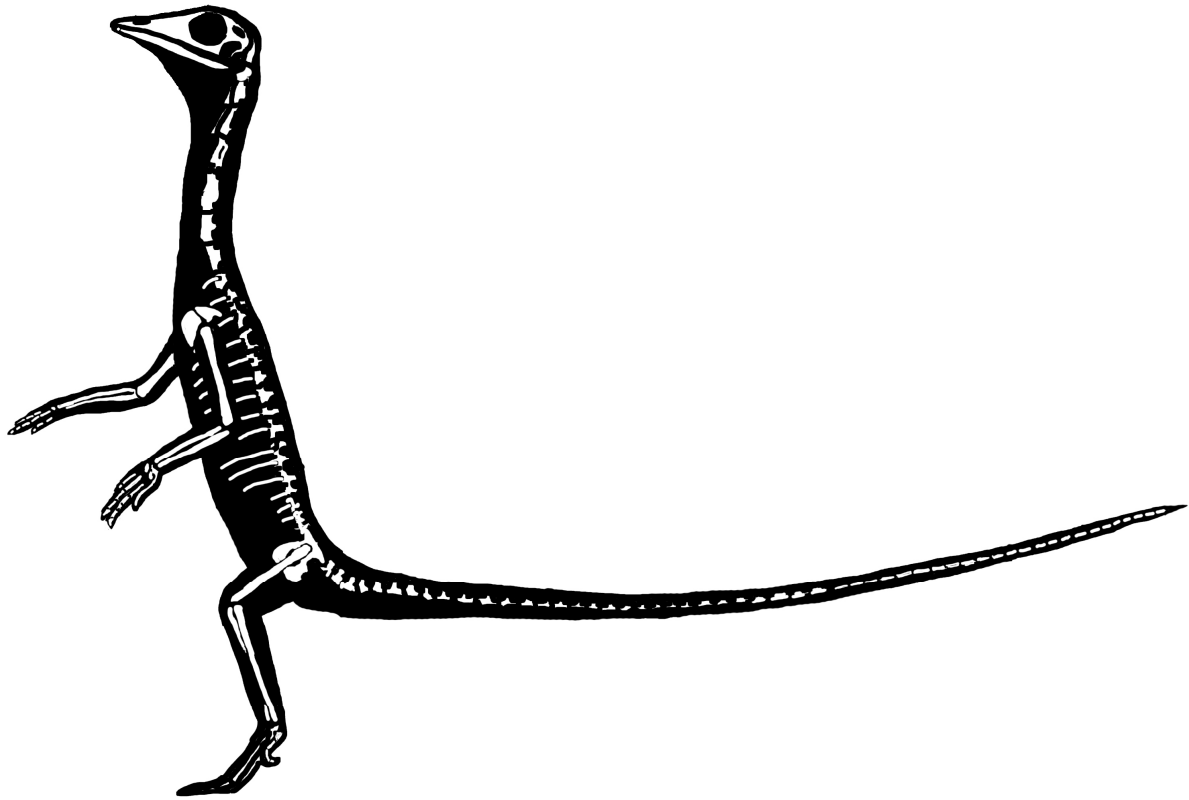


fig.3.6 ricostruzione della postura abituale di *Macrocnemus bassanii*

LA LOCOMOZIONE DI *Langobardisaurus pandolfii*

Le caratteristiche anatomiche correlate al bipedismo che sono state descritte per *Macrocnemus bassanii* si riscontrano anche in *Langobardisaurus pandolfii*. Sfortunatamente la documentazione fossile per questo prolacertiforme non è altrettanto ben conservata come in *Macrocnemus bassanii*. Anche in *Langobardisaurus pandolfii* si osserva una coda piuttosto lunga, costituita da 44 vertebre, un sacro compatto e la presenza di un piccolo processo preacetabulare sull'ilio (Renesto et al., 2001). Il femore non ha una testa ripiegata in direzione mediale e le vertebre cervicali sono basse e allungate. Come per *Macrocnemus bassanii* anche per *Langobardisaurus pandolfii* non doveva essere agevole sostenere il collo in posizione orizzontale perchè questo era piuttosto lungo e la testa era grande e pesante. Gli archi neurali e le spine neurali basse non avrebbero fornito superfici di inserzione sufficientemente ampie per potenti legamenti. Inoltre il complesso testa + collo orizzontale avrebbe spostato il centro di massa del corpo in avanti rispetto alle zampe posteriori e quindi avrebbe probabilmente reso instabile l'intero animale. Le vertebre cervicali

anteriori e centrali di *Langobardisaurus pandolfii* possiedono delle coste allungate e incurvate posteriormente, in direzione parallela all'asse longitudinale del collo, che si sovrapponevano parzialmente e in questo modo formavano una sorta di fascio che irrigidiva il collo. Una volta portato il collo in posizione prossima alla verticale questo vi poteva essere mantenuto con molta più facilità rispetto alla posizione orizzontale. In questo modo il centro di massa di *Langobardisaurus pandolfii* veniva a trovarsi sopra la base della coda (Renesto et al. 2001). La moderna lucertola *Chlamydosaurus kingii* possiede anch'essa un collo piuttosto lungo, sebbene non come *Langobardisaurus pandolfii* o *Macrocnemus bassanii*, che porta in posizione verticale quando corre sulle sole zampe posteriori. In questa specie sono presenti delle barre di sostegno nel collo che hanno funzione analoga alle coste di *Langobardisaurus pandolfii* (Shine & Lambeck 1989). Come nelle altre lucertole facoltativamente bipedi anche in *Langobardisaurus pandolfii* si riscontra un netto allungamento degli arti posteriori rispetto a quelli anteriori, dovuto soprattutto allo zeugopodio e al metapodio. Le vertebre caudali prossimali possiedono dei cospicui processi trasversi che permettono di dedurre che il muscolo caudofemoralis si estendeva lateralmente ma dalla mancanza di spine emali nelle prime nove vertebre caudali (Renesto et al., 2001) consegue che la massa relativa di questo muscolo era minore di quella che si ritrova nella maggior parte delle lucertole. Il muscolo caudofemoralis è il principale retrattore dell'arto posteriore. Non c'è un quarto trocantere sul femore. Portando il collo in posizione prossima alla verticale e sollevando quindi anche il tronco era più facile equilibrare il peso della regione presacrale e in questo modo anche una coda un poco più leggera poteva servire da bilanciante. La coda di *Langobardisaurus pandolfii* era lunga ma si assottigliava nella sua parte mediana e distale in cui le prezigapofisi di ogni vertebra si sovrapponevano per un certo tratto al centro vertebrale precedente (Renesto et al., 2001), conferendole quindi maggiore rigidità. D'altra parte una coda più rigida e leggera può oscillare lateralmente con maggiore frequenza e un minore dispendio di energia rispetto a una coda massiccia e flessibile. La frequenza di oscillazione della coda uguaglia la frequenza del passo e quindi una coda con queste caratteristiche poteva consentire un'andatura abbastanza rapida. Complessivamente la tendenza a mantenere il collo in posizione vicina alla verticale, la cospicua differenza di lunghezza tra l'arto posteriore e quello anteriore, le qualità di relativa rigidità e leggerezza della coda e il metatarso compatto e simmetrico (la prima falange del V dito è molto allungata) inducono a ritenere che *Langobardisaurus pandolfii* fosse in grado di assumere la postura bipede con facilità e quindi che potesse ricorrervi frequentemente.

RICOSTRUZIONE DELLA MUSCOLATURA DELLA MASTICAZIONE E DELL'ALIMENTAZIONE DI *Macrocnemus bassanii*, *Tanystropheus meridensis* e *Langobardisaurus pandolfii*

Macrocnemus bassanii, *Tanystropheus meridensis* e *Langobardisaurus pandolfii* appartengono ai tre generi di Protorosauria meglio conosciuti. Tutti questi taxa condividono la medesima architettura scheletrica generale, caratterizzata da un collo lungo costituito dall'allungamento delle singole vertebre piuttosto che da un aumento del loro numero e da una grande disparità di lunghezza tra l'arto posteriore e quello anteriore. *Tanystropheus meridensis* era un rettile acquatico o semiacquatico di medie dimensioni (circa 1,5 metri di lunghezza). *Macrocnemus bassanii* e *Langobardisaurus pandolfii* erano rettili terrestri di taglia un po' più piccola.

La ricostruzione della muscolatura della masticazione è basata sull'assunto che le aree di origine e di inserzione degli adduttori delle mascelle e il ruolo che essi svolgono nella meccanica della masticazione è costante nei diapsidi attuali (Haas, 1973; Schumacher, 1973). È ragionevole ipotizzare che la situazione nei diapsidi fossili non fosse molto diversa. Si ha così un contesto filogenetico che permette la ricostruzione degli adduttori delle mascelle nei diapsidi fossili (Witmer, 1997). Per questo motivo l'analisi della anatomia cranica *Langobardisaurus pandolfii*, *Tanystropheus meridensis* e *Macrocnemus bassanii*, insieme a un dettagliato confronto con la morfologia del cranio dei diapsidi attuali può consentire una ricostruzione affidabile della loro muscolatura della masticazione e dell'azione che questa svolgeva.

I muscoli coinvolti nella masticazione nei rettili attuali sono l'adduttore mandibolare esterno, normalmente suddiviso nelle tre parti adduttore mandibolare esterno superficiale (MAMES), adduttore mandibolare esterno mediale (MAMEM) e adduttore mandibolare esterno profondo (MAMEP), l'adduttore mandibolare posteriore (MAMP), lo pseudotemporale (MPS), lo pterigoideo, suddiviso in una porzione superficiale (MPTS) e una profonda (MPTP) e il muscolo depressore della mandibola (DM). Lo pseudotemporale, lo pterigoideo profondo e lo pterigoideo superficiale costituiscono il complesso degli adduttori interni delle mascelle.

Macrocnemus bassanii

- Cranio basso e con struttura piuttosto leggera
- Muso allungato
- Apertura temporale superiore ampia
- Apertura temporale inferiore piccola e aperta inferiormente
- Denti piccoli, omodonti, appiattiti in direzione labiolinguale, appuntiti e con le punte rivolte posteriormente, che terminano prima dell'orbita (negli esemplari di taglia più piccola e probabilmente più giovani essi si estendono fino alla porzione anteriore dell'orbita). I denti mandibolari sono posti più lingualmente rispetto a quelli mascellari e pertanto, quando la bocca veniva chiusa, le due file di denti dovevano scivolare lateralmente l'una rispetto all'altra.

- Processo coronoide ben delineato ma non molto elevato, più alto che in *Tanystropheus meridensis* ma decisamente più basso rispetto a *Langobardisaurus bassanii*, comunque sufficientemente sviluppato per permettere l'inserzione di un adduttore abbastanza potente (Kuhn-Schnyder, 1962)
 - Processo retroarticolare moderatamente lungo, che si estende comunque ben oltre l'articolazione mandibolare (è più lungo negli esemplari di piccola taglia e probabilmente più giovani)
 - Articolazione mandibolare posta pressoché al livello del piano occlusale delle mascelle
 - Quadrato robusto e con una cospicua flangia anteriore
- Il muscolo adduttore mandibolare esterno superficiale (MAMES) ha tipicamente origine da jugale, quadrato, postorbitale e squamoso e si inserisce su coronoide, soprangolare e articolare. Il postorbitale e lo squamoso di *Macrocnemus bassanii* formano il margine inferiore dell'apertura temporale superiore che è ampia e quindi offrivano un'estesa superficie per l'attacco di MAMES. Lo stesso può dirsi per il quadrato che ha una cospicua flangia espansa in direzione anteriore. Di contro la mandibola di *Macrocnemus bassanii* non è molto profonda ma il processo coronoide è ben delineato, seppur non molto elevato. Quindi l'area di origine di MAMES offriva una buona superficie di attacco e anche quella di inserzione era abbastanza estesa e pertanto si può ritenere che lo sviluppo di questo muscolo fosse piuttosto cospicuo. L'andamento delle fibre era di poco inclinato anteroventralmente. In questo modo la massima forza veniva esercitata quando le mascelle erano prossime alla chiusura e veniva prodotta principalmente una compressione nella parte posteriore della bocca.
- Il muscolo adduttore mandibolare esterno mediale (MAMEM) ha solitamente origine da quadrato, parietale, squamoso e sopratemporale. La presenza di quest'ultimo osso è molto controversa in *Macrocnemus bassanii*. L'apertura temporale superiore è grande e quindi il parietale, che ne costituisce il margine dorsale, poteva fornire una superficie di attacco abbastanza estesa per MAMEM. Anche la flangia anteriore del quadrato e il processo anteriore dorsale dello squamoso fornivano punti di attacco abbastanza buoni. L'inserzione è su coronoide, surangolare e articolare ma in posizione mediale rispetto a MAMES. Come detto sopra quest'area offriva una superficie per l'inserzione di MAMEM non estesa quanto quella di origine ma comunque abbastanza ampia. Il grado di sviluppo di questo muscolo era probabilmente abbastanza cospicuo, complessivamente simile a quello di MAMES. L'andamento delle fibre muscolari era, almeno in parte, ancora meno inclinato che in MAMES, a causa dell'origine più alta sul cranio. Anche in questo caso la massima forza veniva esercitata quando le mascelle erano prossime alla chiusura e veniva prodotta principalmente una compressione nella parte posteriore della bocca.
- Il muscolo adduttore mandibolare esterno profondo (MAMEP) ha tipicamente origine da parietale, esoccipitale e prootico e si inserisce anch'esso su coronoide, surangolare e articolare. L'esoccipitale non possiede caratteristiche particolari e il prootico è mal conservato negli esemplari di *Macrocnemus bassanii*. Il margine dorsale dell'apertura temporale superiore aveva uno sviluppo piuttosto lungo e poteva fornire una superficie di attacco abbastanza estesa per MAMEP. Complessivamente questa doveva essere comunque meno ampia di quelle per MAMES e MAMEM. La superficie di inserzione era un po' meno estesa di quella di origine e pertanto si

ritiene che MAMEP presentasse uno sviluppo medio, inferiore a quello di MAMES e di MAMEM. L'andamento delle fibre muscolari era orientato in direzione più anteroventrale rispetto a MAMES e MAMEM perché l'area di origine era situata più posteriormente. La massima compressione doveva venire probabilmente esercitata all'inizio del movimento di chiusura delle mascelle.

- Il muscolo adduttore mandibolare posteriore (MAMP) ha origine dalla porzione anteriore del quadrato e dal prootico e si inserisce sulla superficie mediale di surangolare e articolare. Il quadrato di *Macrocnemus bassanii* è piuttosto robusto con una flangia espansa in direzione anteriore mentre surangolare e articolare non sono molto profondi. Presumibilmente doveva trattarsi di un muscolo abbastanza potente. Le fibre muscolari correvano in direzione anteroventrale e quindi la massima forza veniva esercitata quando le mascelle cominciavano il movimento di chiusura.
- Il muscolo pseudotemporale (MPS) ha origine, con entrambe le sue porzioni, superficiale e profonda, dal parietale, dall'epipterigoide e dal prootico e si inserisce su coronoide e articolare. Il coronoide è posto anteriormente rispetto all'apertura temporale superiore per cui l'andamento delle fibre muscolari doveva essere inclinato in direzione anteroventrale. L'epipterigoide è un elemento a forma di asta, peraltro di non certa identificazione. L'ampio margine dell'apertura temporale superiore e il marcato processo coronoide garantivano buoni punti di origine e inserzione per MPS, perlomeno per la sua porzione più anteriore che doveva quindi essere un muscolo potente. La massima forza di compressione veniva esercitata quando le mascelle iniziavano il movimento di chiusura.
- Il muscolo pterigoideo (MPT) ha origine dallo pterigoide, ectopterigoide e processo basipterigoide e si inserisce sulla parte posteriore della mandibola, sull'articolare e sul processo retroarticolare. Il processo basipterigoide è massiccio e lo pterigoide è molto lungo e termina posteriormente con un'ala che si estende in direzione ventrale e all'esterno, verso il quadrato. Le superfici per l'origine delle fibre muscolari erano quindi estese e robuste e lo stesso valeva per la zona di inserzione poiché il processo retroarticolare è allungato. L'andamento delle fibre muscolari era quindi inclinato in direzione posteroventrale e il muscolo doveva essere ben sviluppato e potente. La massima compressione veniva esercitata quando le mascelle cominciavano il movimento di chiusura.
- Il muscolo depressore della mandibola (MDM) ha origine dalla superficie posteriore del parietale e inserzione sull'area dorsale del processo retroarticolare. Le sue fibre hanno decorso verticale. Il processo retroarticolare è lungo in *Macrocnemus bassanii* e si prolunga ben oltre il condilo occipitale per cui il depressore mandibolare doveva essere un muscolo forte e ben sviluppato che doveva permettere una veloce apertura della bocca.

Da quanto descritto sopra sembra che MAMES e MAMEM fossero ben sviluppati e che esercitassero la maggiore compressione nella parte posteriore della bocca, quando questa era chiusa. MAMEP era probabilmente meno forte. I muscoli più potenti dovevano però essere MAMP, MPS e MPT, che esercitavano la loro maggior forza quando le fauci iniziavano a chiudersi, nella porzione anteriore della bocca. Infine anche MDM era potente e consentiva quindi un veloce movimento di apertura della bocca. Un morso potente soprattutto nella parte anteriore della bocca e una veloce apertura e chiusura delle mascelle sono indicativi di un adattamento ad una

modalità di vita da predatore e di un'alimentazione carnivora o insettivora. Questa deduzione è corroborata anche dalla forma dei denti, appiattiti in direzione labiolinguale, appuntiti e con le punte ricurve all'indietro. I denti inferiori scorrevano medialmente rispetto a quelli superiori quando la bocca si chiudeva, svolgendo così un'azione di taglio. Inoltre la mobilità del quadrato, consentendo probabilmente un movimento in direzione anterioposteriore della mandibola, rendeva ancora più efficace questa azione. Il cranio piuttosto basso, il muso allungato e l'articolazione mandibolare posta allo stesso livello del piano oclusale delle mascelle sono anch'esse caratteristiche associate ad un'alimentazione predatoria. I denti di *Macrocnemus bassanii* sono però piccoli e fittamente ravvicinati, più simili a quelli di un insettivoro che di un carnivoro. In tal senso è comprensibile il fatto che il morso fosse discretamente potente anche nella parte posteriore della bocca, quando le mascelle erano ormai serrate. Forse questa seconda fase serviva a fessurare e sezionare più in profondità prede coriacee, sfruttando la forte compressione e il contemporaneo movimento in direzione anteroposteriore della mandibola.

***Langobardisaurus pandolfii* (fig. 3.7, fig. 3.8)**

- Cranio robusto, corto e alto, di forma subtriangolare
- estremità della mascella superiore edentula e appuntita, lievemente incurvata ventralmente
- muso appuntito che forma una struttura simile a un becco
- frontali subtrapezoidali ed espansi caudolateralmente, indicando che il cranio si allargava al livello del margine caudale dell'orbita
- parietali robusti, ben suturati o forse fusi, che formano una bassa cresta sagittale
- apertura temporale superiore piccola, stretta e di forma ellittica, proporzionalmente più breve che in *Macrocnemus bassanii* o in *Tanystropheus meridensis*
- apertura temporale inferiore aperta inferiormente
- quadrato robusto e subrettangolare con una lamina mediale ben sviluppata
- mandibola profonda e robusta, che diviene più alta al livello della sutura tra premascellare e mascellare, dentale massiccio con porzione rostrale edentula e appuntita
- processo coronoide alto e robusto, di forma subrettangolare. La sua altezza è circa uguale a quella del dentale
- articolare allungato in direzione craniocaudale e basso in direzione dorsoventrale. Superficie articolare per il quadrato molto vicina al processo coronoide, anch'essa allungata in direzione craniocaudale. Processo retroarticolare allungato e lievemente incurvato dorsalmente nella sua estremità posteriore
- presenza di diastema all'estremità rostrale delle mascelle
- denti tri o bicuspidati, quelli mandibolari posti più lingualmente rispetto a quelli mascellari e pertanto, quando la bocca veniva chiusa, le due file di denti cuspidati dovevano scivolare lateralmente l'una rispetto all'altra. In ogni emiarcata i denti cuspidati sono seguiti da un dente molariforme allungato in direzione rostrocaudale

Dentatura: la punta rostrale del premaxillare in vita era probabilmente coperta da una ranfoteca. Il diastema all'estremità rostrale delle mascelle superiore è seguito da sette o otto denti massicci. Questi sono tutti tricuspidi negli esemplari più grandi mentre, in quelli di dimensioni minori, alcuni denti sono bicuspidi e più compressi in direzione labiolinguale. Posteriormente a questi denti si trova un grande dente molariforme che è allungato in direzione rostrocaudale e la cui superficie occlusale è coperta da piccole cuspidi (sul lato labiale del molariforme superiore si contano 15 cuspidi). La dentatura sul dentale è uguale a quella della mascella superiore. I denti sono posti lingualmente rispetto ai margini esterni di entrambe le mascelle, cosicché in direzione labiale c'è una piccola mensola ossea. Il dente molariforme superiore ha superficie occlusale inclinata laterodorsalmente. Esso è posto in posizione più linguale rispetto alla fila dei denti tricuspidi per cui occludeva col dente molariforme mandibolare, per compiere un'azione di schiacciamento o di macinazione.

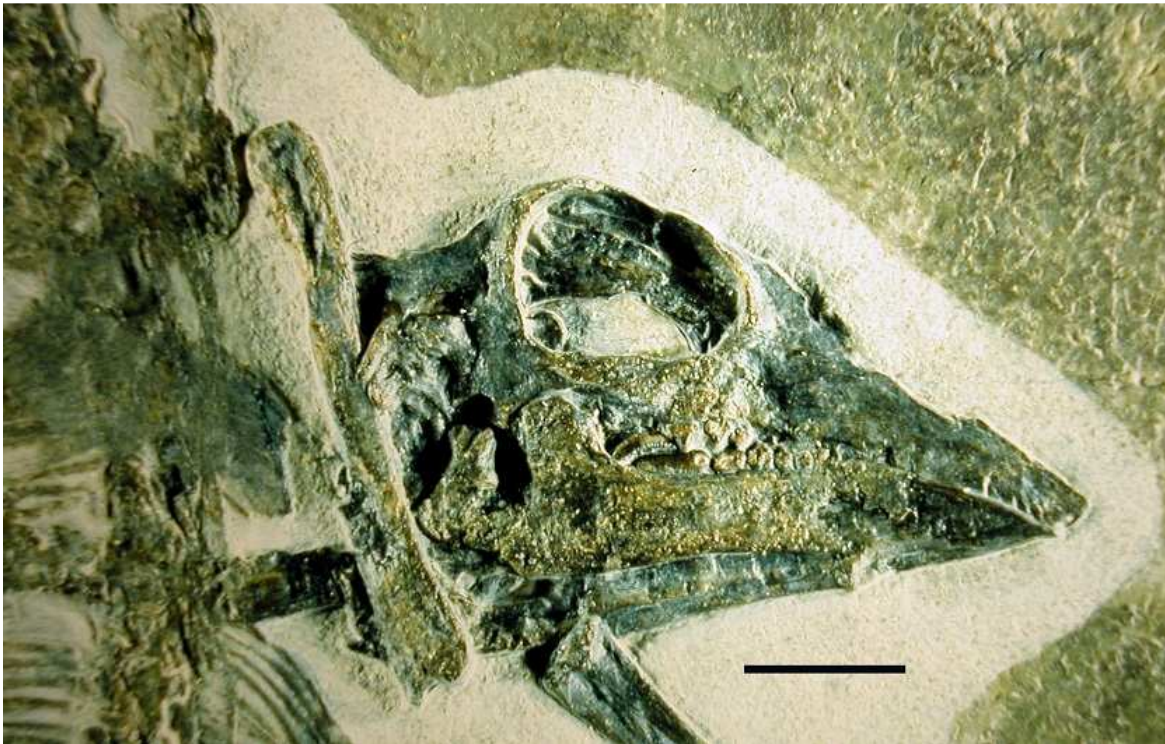


fig.3.7 *Langobardisaurus pandolfii*. Cranio dell'esemplare MFSN 1921. La barra di scala equivale 10 mm.

- Il muscolo adduttore mandibolare esterno superficiale (MAMES) ha tipicamente origine da jugale, quadrato, postorbitale e squamoso e si inserisce su coronoide, surangolare e articolare. In *Langobardisaurus pandolfii* le fibre muscolari erano orientate con direzione piuttosto ripida, quasi verticale, a causa della regione temporale che è elevata e non allungata caudalmente. MAMES esercitava la sua massima forza quando le mascelle erano prossime alla chiusura, producendo principalmente un'azione di compressione nella parte posteriore della bocca. L'altezza e la robustezza del processo coronoide suggeriscono che questo muscolo doveva essere ben sviluppato anche se l'apertura temporale superiore era piuttosto ridotta. Una sorta di mensola longitudinale presente sulla superficie laterale del dentale, proprio al di sotto dell'orbita, potrebbe

avere offerto un'area più ampia per l'inserzione della porzione più rostrale di MAMES, come si riscontra anche negli squamati non ofidi (Rieppel, 2002), in cui MAMES si espande rostroventralmente sulla superficie laterale della mascella inferiore. Questa conformazione è probabilmente collegata alla perdita dell'arcata temporale inferiore in *Langobardisaurus pandolfii*. L'arcata temporale inferiore aperta ventralmente sembra infatti essere correlata all'espansione del MAMES (Rieppel & Gronowski, 1981). Queste caratteristiche portano ad avere un MAMES più sviluppato e quindi un morso più potente.

- Il muscolo adduttore mandibolare esterno mediale (MAMEM) ha solitamente origine da quadrato, parietale, squamoso e sopratemporale. L'inserzione è su coronoide, surangolare e articolare ma in posizione mediale rispetto a MAMES. Le fibre muscolari di MAMEM avevano inclinazione abbastanza ripida, solo leggermente anteroventrale, e quindi potevano esercitare la loro massima forza quando le mascelle erano prossime alla chiusura. Nel caso di *Langobardisaurus pandolfii* la presenza di un processo coronoide alto e robusto indica che le fibre muscolari dovevano potersi inserire sulla parte alta del coronoide stesso. In questo modo il braccio di leva di questo muscolo rispetto all'articolazione mandibolare diviene più grande (Reilly, McBrayer & White, 2000). Si tratta di un muscolo ben sviluppato che esercitava una compressione soprattutto nella parte posteriore della bocca.

- Il muscolo adduttore mandibolare esterno profondo (MAMEP) ha tipicamente origine da parietale, esoccipitale e prootico e si inserisce anch'esso su coronoide, surangolare e articolare. La parte caudale del cranio non è visibile in *Langobardisaurus pandolfii*. Il parietale comunque è abbastanza massiccio e presenta anche una bassa cresta sagittale. MAMEP si inseriva probabilmente sulla superficie mediale del processo coronoide. MAMEP doveva essere abbastanza ben sviluppato. Esso era orientato diagonalmente e quindi la forza che esercitava era massima all'inizio della fase di chiusura della bocca.

- Il muscolo adduttore mandibolare posteriore (MAMP) ha origine dalla porzione anteriore del quadrato e dal prootico e si inserisce sulla superficie mediale di surangolare e articolare. Il quadrato in *Langobardisaurus pandolfii* è mal conservato, ma il suo aspetto può essere ricostruito, seppure con approssimazione. Si tratta di un osso massiccio con una lamina mediale ben sviluppata che avrebbe potuto fornire un'adeguata area di inserzione per questo muscolo. Le fibre muscolari di MAMP erano inclinate rostroventralmente per evitare un eccessivo stiramento durante la fase di apertura della bocca e la massima forza poteva venire esercitata all'inizio della fase di chiusura delle mascelle.

- Il muscolo pseudotemporale (MPS) ha origine, con entrambe le sue porzioni, superficiale e profonda, dal parietale, dall'epipterigoide (un processo ascendente del palatoquadrato) e dal prootico e si inserisce su coronoide e articolare. Prootico ed epiterigoide non sono visibili in *Langobardisaurus pandolfii* ma il parietale munito di una cresta sagittale, il coronoide massiccio e l'articolare allungato garantivano ampie superfici di attacco per le fibre muscolari di MPS. Il cranio è alto e quindi le fibre muscolari dovevano avere un andamento quasi verticale e si inserivano immediatamente dietro ai denti molariformi. Questo muscolo avrebbe esercitato la sua massima forza nella zona posteriore della bocca, quando le mascelle erano prossime alla chiusura.

- Il muscolo pterigomandibolare (MPT) ha origine dallo pterigoide, ectopterigoide e processo basipterigoide e si inserisce sulla parte posteriore della mandibola, sull'articolare e sul processo

retroarticolare. Le aree di origine non sono visibili. Le superfici di inserzione sono piuttosto ampie. L'andamento delle fibre muscolari era quindi inclinato in direzione posteroventrale. Nonostante l'incertezza sulle aree di origine il MPT sembra abbastanza sviluppato e potente. La massima compressione veniva esercitata quando le mascelle cominciavano il movimento di chiusura.

- Il muscolo depressore della mandibola (MDM) ha origine dalla superficie posteriore del parietale e inserzione sull'area dorsale del processo retroarticolare. Le sue fibre hanno decorso verticale. Il processo retroarticolare è lungo anche se non come in *Macrocnemus bassanii*. Il depressore mandibolare doveva essere un muscolo mediamente sviluppato.

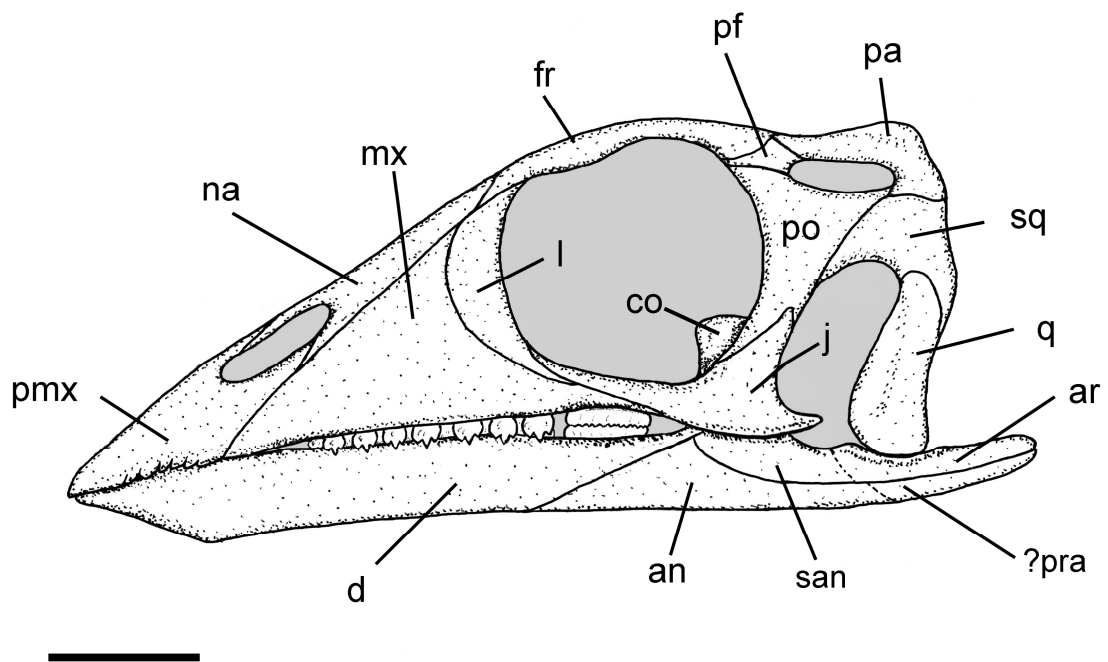


fig.3.8 *Langobardisaurus pandolfii*. Ricostruzione del cranio. Abbreviazioni: an,angolare; ar,articolare; co,coronoide; d,dentale; fr,frontale; j,jugale; l,lacrimale; mx,mascellare; na,nasale; pa,parietale; pf,postfrontale; pmx,premascellare; po,postorbitale; ?pra,prearticolare; q,quadrato; san,surangolare; sq,squamoso. La barra di scala equivale a 5 mm. (da Saller et al., 2013).

In base a questa analisi si rileva che MAMES e MAMEM e anche MPS erano muscoli ben sviluppati e potenti che esercitavano la maggiore compressione nella parte posteriore della bocca, quando questa era vicina a chiudersi. Considerata la struttura del cranio di *Langobardisaurus pandolfii* la compressione doveva essere forte. MAMEP, MAMP e MPT esercitavano la loro maggior forza quando le fauci iniziavano a chiudersi, nella porzione anteriore della bocca, ed erano meno sviluppati dei precedenti. Anche MDM non era particolarmente potente e quindi il movimento di apertura della bocca non era molto veloce. Una forte compressione nella regione posteriore della bocca, i denti molariformi allungati in direzione anteroposteriore e muniti di piccole cuspidi, il posizionamento dell'articolazione mandibolare al di sotto del piano oclusale dei denti e la sua

capacità di movimento in direzione anteroposteriore, sebbene limitata, sono indicativi di un morso adatto a sminuzzare e macinare cibi coriacei come i vegetali. In tal senso è interpretabile anche la funzione dei muscoli che agivano all'inizio della fase di chiusura della bocca, soprattutto nella parte anteriore o che avevano il compito di aprire le fauci. Questi erano meno potenti, come ci si aspetterebbe in un vegetariano che non deve ghermire la preda con un morso rapido e improvviso nè tenerla sotto controllo dopo averla afferrata. Anche la forma dei denti, non solo di quelli molariformi, conferma questa interpretazione. I denti inferiori scorrevano medialmente rispetto a quelli superiori quando la bocca si chiudeva, svolgendo così un'azione di taglio, resa più efficace dal fatto che i denti erano muniti di cuspidi appuntite. I denti molariformi si chiudevano con forza sul cibo vegetale già tagliato e svolgevano un'azione di macinazione grazie al movimento anteroposteriore della mandibola e alle crenulazioni che ricoprivano la loro superficie. La conformazione della loro superficie, il loro allungamento in direzione anteroposteriore e il fatto che, diversamente dai denti cuspidati più anteriori, le loro superfici occludessero, supporta questa conclusione. Per un'alimentazione durofaga sarebbero serviti piuttosto denti con una superficie liscia e sezione quadrata piuttosto che allungata, perchè quest'ultima avrebbe sottoposto i denti stessi ad uno sforzo differenziale qualora avessero tentato di frantumare cibi duri, rischiando in tal modo di rompersi. Attualmente sono molto rare le lucertole totalmente vegetariane. La maggior parte di esse sono invece vegetariane prevalenti che si nutrono cioè soprattutto di vegetali ma che talvolta integrano la loro dieta con insetti e altri invertebrati. La struttura dei denti e della muscolatura della masticazione di *Langobardisaurus pandolfii* era ben adattata anche per svolgere questo compito. I denti cuspidati avrebbero potuto facilmente fessurare gli esoscheletri coriacei di invertebrati come scorpioni e onischi e la forte compressione esercitata dai denti molariformi avrebbe permesso di frantumarli completamente e di spapparne il contenuto.

Tanystropheus meridensis (fig. 3.9, fig. 3.10)

- Cranio con profilo più basso di quello di *Langobardisaurus pandolfii*
- Muso allungato
- Apertura temporale inferiore aperta inferiormente
- Denti anteriori monocuspidi appiattiti lateralmente, appuntiti e con le punte lievemente ricurve all'indietro. I denti superiori si incastrano negli spazi posti tra quelli inferiori. A partire da circa metà bocca i denti divengono tricuspidi. La stessa situazione si rileva anche negli esemplari piccoli di *T. longobardicus* mentre in quelli grandi i denti sono tutti monocuspidi. I denti si estendono fin sotto la porzione anteriore dell'orbita (Wild, 1980).
- Il processo retroarticolare non è ben visibile in *Tanystropheus meridensis*. La zona è infatti in parte coperta dallo jugale che è spostato dalla sua sede. Sembra comunque abbastanza allungato, simile a quello che si ritrova negli esemplari piccoli di *Tanystropheus longobardicus*. In questi infatti esso è lungo e si estende oltre l'articolazione mandibolare
- Articolazione mandibolare posta circa alla stessa quota del piano occlusale delle mascelle, forse lievemente più in basso
- Il quadrato è molto simile a quello di *Tanystropheus longobardicus* (Nosotti, 2007). Ha una concavità posteriore ed è più massiccio dorsalmente dove forma una superficie articolare curva

per lo squamoso (Wild, 1973). Secondo Wild il quadrato di *Tanystropheus* è streptostilico (Wild, 1973) ma nel caso di *Tanystropheus meridensis* lo stato di conservazione non permette di verificare questa condizione. La flangia anteriore è abbastanza sviluppata, anche se non quanto quella di *Macrocnemus bassanii*

- Il muscolo adduttore mandibolare esterno superficiale (MAMES) ha tipicamente origine da jugale, quadrato, postorbitale e squamoso e si inserisce su coronoide, surangolare e articolare. Postorbitale e squamoso non sono chiaramente identificabili in *Tanystropheus meridensis* e di conseguenza non è possibile nemmeno determinare l'ampiezza dell'apertura temporale superiore. Lo jugale presenta un processo abbastanza allungato in direzione posteriore e il quadrato ha una flangia abbastanza cospicua espansa in direzione anteriore. Complessivamente essi offrivano superfici discretamente buone per l'attacco di MAMES. La mandibola non è molto profonda e non c'è processo coronoide. Quindi l'area di inserzione disponibile per MAMES non era molto estesa. Pertanto si può ritenere che lo sviluppo di questo muscolo non fosse particolarmente cospicuo e che l'andamento delle fibre muscolari fosse quasi verticale, solo di poco inclinato anteroventralmente. In questo modo la massima forza veniva esercitata quando le mascelle erano prossime alla chiusura e veniva prodotta principalmente una compressione nella parte posteriore della bocca.

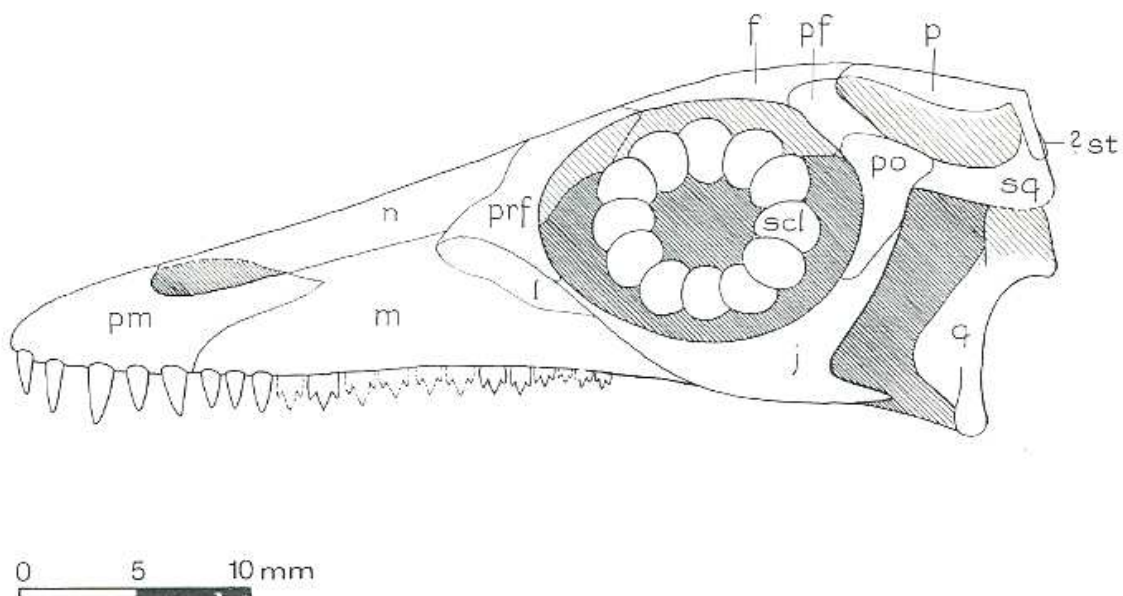


fig.3.9 *Tanystropheus meridensis*. Ricostruzione del cranio dell'esemplare PIMUZ T3901. Abbreviazioni: f, frontale; j, jugale; l, lacrimale; m, mascellare; n, nasale; p, parietale; pm, premascellare; po, postorbitale; pf, postfrontale; prf, prefrontale; q, quadrato; scl, piastre sclerotiche; sq, squamoso; st, supratemporale. La barra di scala equivale a 10 mm (da Wild, 1980)

- Il muscolo adduttore mandibolare esterno mediale (MAMEM) ha solitamente origine da quadrato, parietale, squamoso e sopratemporale. L'esistenza di quest'ultimo osso in *Tanystropheus* è molto incerta. Wild ritiene di averlo identificato in un esemplare di grossa taglia di *Tanystropheus longobardicus* (Wild, 1973) mentre negli esemplari piccoli della medesima specie e in *Tanystropheus meridensis* la presenza di quest'osso non è sicura (Wild, 1980). Il cranio di *Tanystropheus meridensis* non è molto elevato e quindi anche il parietale non è particolarmente esteso. Come detto sopra la conformazione dell'apertura temporale superiore non è ben nota. La superficie di origine di MAMEM probabilmente non era pertanto molto ampia. L'inserzione è su coronoide, surangolare e articolare ma in posizione mediale rispetto a MAMES. Quest'area non offriva una grande superficie per l'inserzione di MAMEM. Il grado di sviluppo di questo muscolo non era quindi molto cospicuo, forse inferiore a quello di MAMES. L'andamento delle fibre era all'incirca come quello di MAMES, cioè con solo una leggera inclinazione anteroventrale. Anche in questo caso la massima forza veniva esercitata quando le mascelle erano prossime alla chiusura e veniva prodotta principalmente una compressione nella parte posteriore della bocca.
- Il muscolo adduttore mandibolare esterno profondo (MAMEP) ha tipicamente origine da parietale, esoccipitale e prootico e si inserisce anch'esso su coronoide, surangolare e articolare. Esoccipitale e prootico non sono visibili in *Tanystropheus meridensis*. In base alle considerazioni già esposte per MAMEM si può ritenere che sia l'area di origine che quella di inserzione non rendessero disponibili superfici molto estese per l'attacco delle fibre muscolari pertanto si ritiene che MAMEP presentasse uno sviluppo relativamente ridotto, probabilmente inferiore a quello di MAMEM e MAMES. Le fibre muscolari erano inclinate in direzione anteroventrale. La massima compressione doveva venire probabilmente esercitata all'inizio del movimento di chiusura delle mascelle.
- Il muscolo adduttore mandibolare posteriore (MAMP) ha origine dalla porzione anteriore del quadrato e dal prootico e si inserisce sulla superficie mediale di surangolare e articolare. Il quadrato di *Tanystropheus meridensis* è piuttosto robusto con una flangia abbastanza espansa in direzione anteriore mentre surangolare e articolare non sono molto profondi. Presumibilmente doveva trattarsi di un muscolo non particolarmente potente. Le fibre muscolari correvano in direzione anteroventrale e quindi la massima forza veniva esercitata quando le mascelle cominciavano il movimento di chiusura.
- Il muscolo pseudotemporale (MPS) ha origine, con entrambe le sue porzioni, superficiale e profonda, dal parietale, dall'epipterigoide e dal prootico e si inserisce su coronoide e articolare. L'andamento delle fibre muscolari era di poco inclinato in direzione anteroventrale. L'epipterigoide è un processo verticale dello pterigoide che non è visibile nei fossili di *Tanystropheus meridensis* (Wild, 1980). Anche il prootico non è visibile. Il margine della finestra temporale superiore poteva offrire un buon punto di inserzione ma comunque il cranio non è elevato, l'osso articolare non è molto profondo e il processo coronoide è assente, per cui lo pseudotemporale non doveva essere un muscolo grande. La massima forza di compressione veniva esercitata nella parte posteriore della bocca, quando questa era prossima alla chiusura.
- Il muscolo pterigoideo (MPT) ha origine dallo pterigoide, ectopterigoide e processo basipterigoide e si inserisce sulla parte posteriore della mandibola, sull'articolare e sul processo retroarticolare. La zona di origine non è visibile in *Tanystropheus meridensis* mentre il processo

retroarticolare, benché non ben conservato, sembra piuttosto allungato. L'andamento delle fibre muscolari era quindi inclinato in direzione posteroventrale e doveva trattarsi di un muscolo abbastanza ben sviluppato. La massima compressione veniva esercitata quando le mascelle cominciavano il movimento di chiusura.

- Il muscolo depressore della mandibola (MDM) ha origine dalla superficie posteriore del parietale e inserzione sull'area dorsale del processo retroarticolare. Le sue fibre hanno decorso verticale. Il processo retroarticolare sembra abbastanza allungato in *Tanystropheus meridensis* per cui si può concludere che il depressore mandibolare doveva essere un muscolo forte e ben sviluppato che doveva permettere una veloce apertura della bocca.

Da quanto descritto sopra sembra che MAMES, MAMEM e MPS non fossero particolarmente sviluppati e che esercitassero la loro maggior forza di compressione nella parte posteriore della bocca, quando questa era prossima alla chiusura. MAMEP era probabilmente ancor meno sviluppato e anche MAMP non era molto potente. Questi ultimi due muscoli esercitavano la maggior compressione quando le mascelle iniziavano il movimento di chiusura. MPT era invece più potente ed esercitava anch'esso la sua maggior forza quando le mascelle iniziavano a chiudersi, probabilmente verso la zona anteriore della bocca. Permetteva quindi una rapida chiusura della bocca e di afferrare e trattenere efficacemente la preda. Infine MDM era anch'esso ben sviluppato e consentiva quindi un veloce movimento di apertura della bocca. Un morso potente soprattutto nella parte anteriore della bocca più che in quella posteriore e una veloce apertura e chiusura delle mascelle sono indicativi di un adattamento ad una modalità di vita da predatore. I denti anteriori di *Tanystropheus meridensis* sono grandi e appuntiti e lievemente ricurvi all'indietro. Quelli superiori si inseriscono negli spazi posti tra quelli inferiori costituendo un complesso adatto a trattenere prede particolarmente sfuggenti, una situazione che si ritrova tipicamente nei piscivori (negli esemplari di piccola taglia di *Tanystropheus longobardicus* i denti più anteriori sono addirittura procumbenti, una configurazione che ricorda quella del moderno gaviale o dei notosauridi). I denti situati più posteriormente sono tricuspidi e appiattiti in senso labiolinguale. Questi denti sembrerebbero adatti a fessurare oggetti coriacei, come gli esoscheletri di insetti catturati dai denti anteriori (Wild, 1973). La somiglianza dei denti tricuspidi con quelli della moderna iguana marina ha fatto anche pensare a una dieta erbivora (Cox, 1985). Il collo poco mobile di *Tanystropheus* avrebbe però reso difficile cacciare efficacemente insetti o strappare alghe dalle rocce (Taylor, 1989), un compito per il quale anche i denti anteriori sarebbero poco adatti. I denti tricuspidi avrebbero funzionato bene anche per fessurare gli esoscheletri dei crostacei o per afferrare prede scivolose come i pesci e tranciarne la carne. Quelli superiori sono inseriti più lateralmente rispetto a quelli inferiori e in questo modo, quando la bocca veniva chiusa, veniva esercitata un'azione di taglio, simile a quella dei denti ferini dei carnivori (Nosotti, 2007). Denti mascellari tricuspidi si ritrovano infatti nei Focidi, che si nutrono tutti di pesci e, molte specie, anche di crostacei e calamari (Miyazaki, 2002; Scheffer, 1969). L'architettura del cranio, che era piuttosto basso e con il muso allungato, e l'articolazione mandibolare posta all'incirca allo stesso livello del piano occlusale delle mascelle, sono anch'esse compatibili con un'alimentazione piscivora.



fig.3.10 *Tanystropheus meridensis*. Cranio dell'esemplare PIMUZ 3901. La barra di scala equivale a 10 mm (da Nosotti, 2007)

Complessivamente la dentatura di *Tanystropheus meridensis* ricorda quella di *Eudimorphodon ranzii*, un pterosauro triassico che si ritiene fosse piscivoro. I denti anteriori di *Eudimorphodon ranzii* sono grandi, appuntiti e procumbenti mentre gli altri denti sono fitti, appuntiti e tricuspidi. Pertanto si può ritenere che anche *Tanystropheus meridensis* fosse piscivoro, benché i suoi denti tricuspidi, sebbene simili a quelli di *Eudimorphodon ranzii*, presentino cuspidi centrali meno grandi e acuminate.

ECOLOGIA DI *Macrocnemus bassanii* E DEI PROTOROSAURIA AFFINI *Langobardisaurus pandolfii* e *Tanystropheus meridensis*

Macrocnemus bassanii era un protorosauro di taglia media che si muoveva agilmente su due zampe. Si nutriva in prevalenza di insetti e di invertebrati ma talvolta anche di piccoli vertebrati. Le sue prede venivano ingoiate intere o dopo essere state solo brevemente processate. L'andatura prevalentemente bipede ed eretta gli consentiva di correre e di muoversi rapidamente, nonchè di esplorare l'ambiente circostante in cerca di prede o per scoprire in tempo eventuali predatori, che non dovevano mancare nell'ambiente in cui viveva. Era insomma un cacciatore attivo e dinamico.

Langobardisaurus pandolfii era di taglia un poco inferiore ma la sua costituzione fisica era simile a quella di *Macrocnemus bassanii*. Anch'esso doveva essere un animale agile e veloce, capace di muoversi con facilità in maniera bipede. La principale differenza con *Macrocnemus bassanii* consisteva nel cranio più compatto e massiccio e nella dentatura molto peculiare, adatta a

triturare il cibo vegetale o comunque ad un'alimentazione di tipo coriaceo e fibroso. A differenza di *Macrocnemus bassanii*, con cui probabilmente condivideva l'ambiente di vita, *Langobardisaurus pandolfii* era un tranquillo rettile prevalentemente vegetariano che sfruttava la sua agilità per sfuggire ai predatori.

Tanystropheus meridensis era poco più grande di *Macrocnemus bassanii* e viveva in ambiente acquatico. Doveva nutrirsi di piccoli pesci e forse anche di crostacei.

Questi tre taxa di Protorosauria rappresentano adattamenti ad ambienti di vita molto diversi come quello acquatico e quello terrestre, e specializzazioni alimentari anch'esse notevolmente diversificate. Nel loro insieme costituiscono una testimonianza del successo evolutivo e della versatilità di questo gruppo di rettili.

Parte IV

Sistematica filogenetica

INTRODUZIONE STORICA

La classificazione dei Protorosauria e in particolare del genere *Macrocnemus* è stata oggetto di ripetute revisioni nel corso del tempo che si sono rese necessari in seguito sia alla scoperta di nuovi fossili che all'avvento della metodologia cladistica. Una prima ricerca sulle relazioni sistematiche tra il genere *Macrocnemus* e il genere *Tanystropheus* fu pubblicata da Peyer nell'ambito della sua monografia su *Macrocnemus bassanii* (Peyer, 1937) in cui venivano descritte le numerose similitudini tra i due generi. L'ordine dei Protorosauria fu istituito da Lydekker nel 1888. Successivamente Camp (1945) stabilì l'ordine dei Prolacertiformi per includervi *Protorosaurus*, *Prolacerta*, *Tangasaurus* e *Youngina*. Romer (1956) inserì *Prolacerta* e *Macrocnemus* nei Protorosauria ma considerò *Protorosaurus* e *Tanystropheus* come euriapsidi. Prima della diffusione della metodologia cladistica Wild e altri paleontologi classificavano i Protorosauria insieme a molti altri diapsidi primitivi, come ad. es. *Youngina*, nel gruppo degli Eosuchia, a sua volta ritenuto ancestrale ai diapsidi evoluti. Wild (1980) ha incluso nel gruppo *Protorosaurus*, *Prolacerta*, *Macrocnemus* e *Tanystropheus* e Chatterjee (1980) vi ha aggiunto *Petrolacosaurus*, *Malerisaurus* e *Tanytrachelos*. In seguito è stato riconosciuto che il lungo collo di *Petrolacosaurus*, formato da sei vertebre, non costituisce una sinapomorfia con quello di *Prolacerta* che ha otto vertebre cervicali, per cui *Petrolacosaurus* non è più ritenuto un protosauro. Benton (1985), nella sua revisione cladistica dei diapsidi, ha incluso i Protorosauria negli Archosauromorpha e ha separato in un primo tempo gli pterosauri dagli Archosauria per assegnare loro una posizione indipendente nell'ambito sempre degli Archosauromorpha, ma successivamente li ha fatti rientrare negli Ornithodira. Gli Archosauria furono contestualmente individuati come il sister group dei Protorosauria (Benton, 1985). La prima comprensiva analisi dei Protorosauria li considerava un gruppo monofiletico (Evans, 1987) e riuniva *Tanytrachelos* e *Tanystropheus longobardicus* in uno stesso gruppo sulla base di vari caratteri condivisi tra cui il fatto di avere entrambi dodici vertebre cervicali (fig. 4.1). *Tanystropheus antiquus* Wild 1980, che ha solo otto vertebre cervicali ed è tra l'altro considerato una specie dubbia, veniva ritenuto più distante filogeneticamente. *Cosesaurus* veniva riconosciuto come il sister group del raggruppamento (*Tanytrachelos Tanystropheus*). *Macrocnemus*, che era ritenuto fino a quel momento il sister taxon di *Prolacerta* (Wild, 1980; Benton, 1985), veniva ora interpretato come il sister taxon del raggruppamento (*Cosesaurus(Tanytrachelos Tanystropheus)*). *Boreoprincea* risultava essere il sister taxon di quest'ultimo clade. Veniva evidenziata la debolezza nella diagnosi di appartenenza ai Protorosauria per *Prolacerta* e *Protorosaurus*, che venivano a costituire una tricotomia basale con tutti gli altri Protorosauria. Invece veniva ritenuto insufficiente per l'inclusione nei Protorosauria il numero di caratteri anatomici individuati nei generi *Kadimarkara*, *Prolacertoides*, *Tracheleosaurus* e *Malerisaurus*. Fino a quando non saranno ritrovati esemplari in condizioni di conservazione migliori non sarà possibile stabilire con sicurezza la posizione filogenetica di questi taxa.

Questi generi erano esclusi anche nell'analisi di Jalil (Jalil, 1997), che comprendeva anche *Langobardisaurus* e *Jesairosaurus*. Nell'analisi di Jalil, *Tanystropheus longobardicus* e

Tanytrachelos venivano ricompresi nello stesso gruppo e *Cosesaurus* veniva riconosciuto come il loro sister taxon (fig. 4.2), come già ricavato da Evans (1987). Diversamente da Evans *Boreoprincea* risultava essere il sister group del clade (*Cosesaurus*(*Tanytrachelos* *Tanystropheus*)). *Langobardisaurus* veniva raggruppato con questo clade e *Macrocnemus* risultava il sister taxon del gruppo (*Langobardisaurus* (*Boreoprincea*(*Cosesaurus*(*Tanytrachelos* *Tanystropheus*)))). *Jesaiosaurus* e *Malerisaurus* venivano ritenuti appartenenti ai Protorosauria e inclusi in uno stesso clade. *Prolacerta* risultava esser il sister taxon di tutti i generi sopraelencati. *Protorosaurus* era sempre la forma più primitiva.

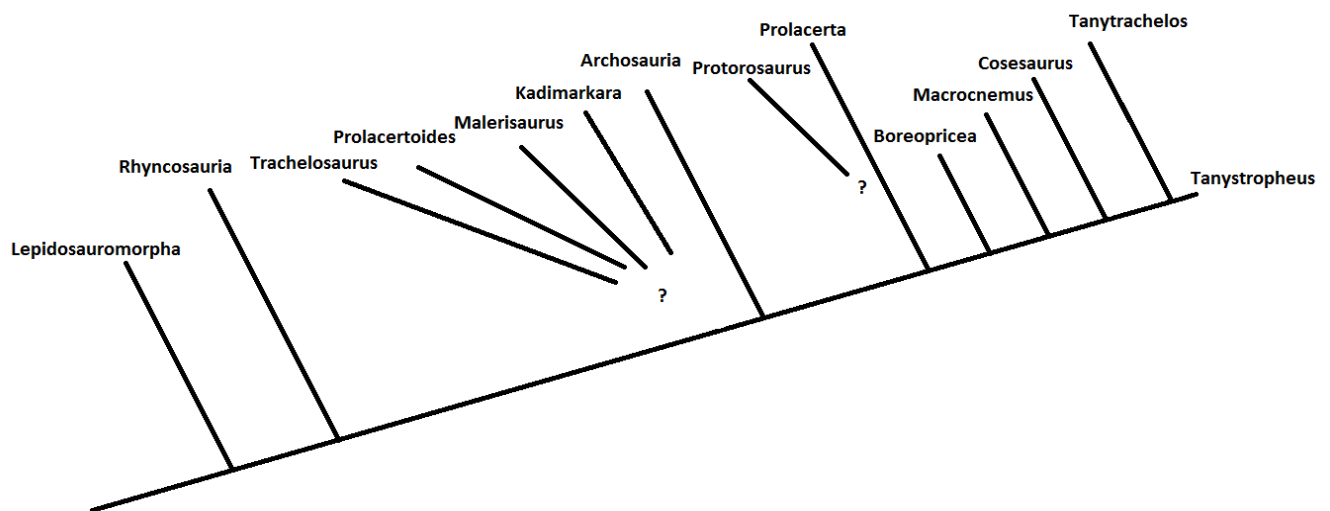


fig. 4.1 Cladogramma delle relazioni filogenetiche dei Protorosauria (Da Evans, 1987)

Dilkes (1998) concluse che i Protorosauria, così come definiti in precedenza, costituissero un gruppo parafiletico (fig. 4.3). Secondo Dilkes *Prolacerta* è più strettamente affine agli Archosauriformes piuttosto che a qualunque altro taxon abitualmente considerato come appartenente ai Protorosauria. Veniva riconosciuta l'appartenenza di *Tanystropheus*, *Langobardisaurus* e *Macrocnemus* allo stesso clade. In esso *Langobardisaurus* risultava più vicino a *Tanystropheus* che a *Macrocnemus* ma qualsiasi ipotesi sulle relazioni filogenetiche all'interno di questo gruppo era scarsamente supportata. Anche l'esistenza stessa del gruppo dei Protorosauria risultava scarsamente supportata. L'analisi di Rieppel, Fraser e Nosotti (2003), combinando i dati di Benton & Allen, di Jalil e di Dilkes, considera il clade costituito da *Drepanosaurus* e *Megalancosaurus* come il sister group del clade formato da *Macrocnemus*, *Langobardisaurus* e dai Tanistropheidi. *Boreoprincea* risulta essere un arcosauromorfo basale piuttosto che un prolacertiforme. Appare poco chiara la posizione di *Prolacerta* e *Protorosaurus*, che costituiscono una tricotomia non risolta con il clade formato da *Euparkeria* e *Proterosuchus* e con gli altri Protorosauria. Secondo i risultati ricavati da Rieppel, Fraser e Nosotti (2003) i Protorosauria non costituirebbero un gruppo monofiletico.

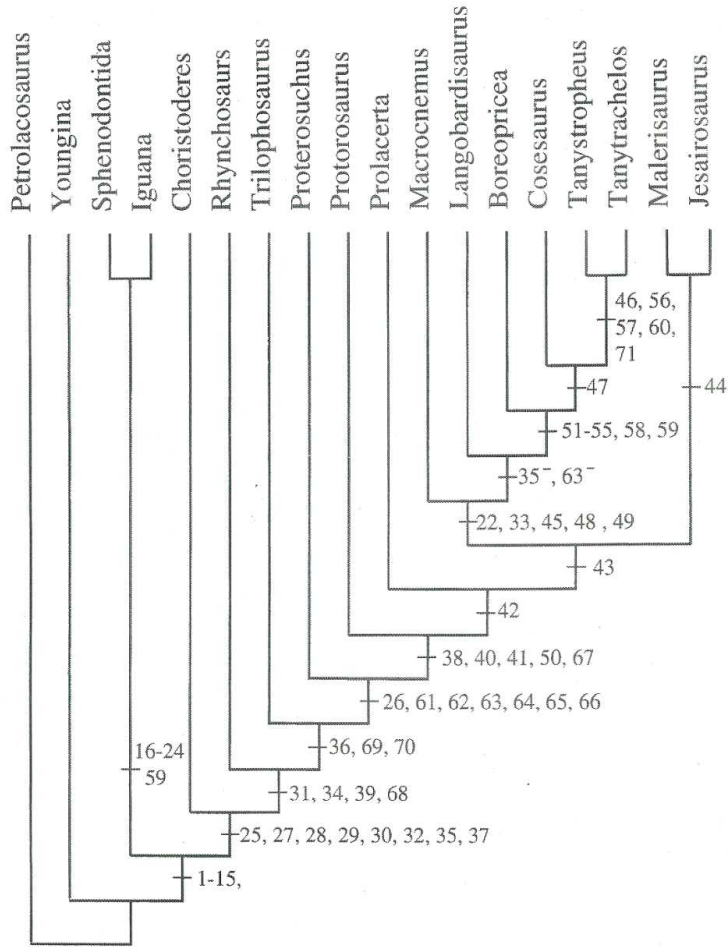


fig.4.2 Relazioni filogenetiche dei Protorosauria e di alcuni primitivi arcosauromorfi (da Jalil, 1997)

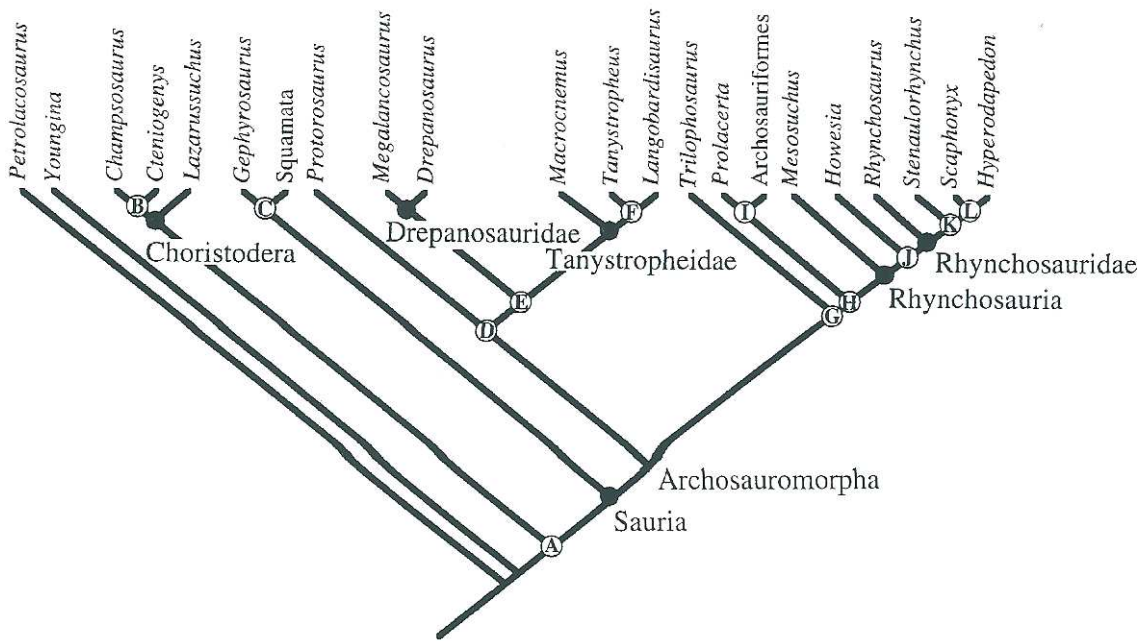


fig.4.3 Interrelazioni fra gli arcosauromorfi basali secondo Dilkes (1998)

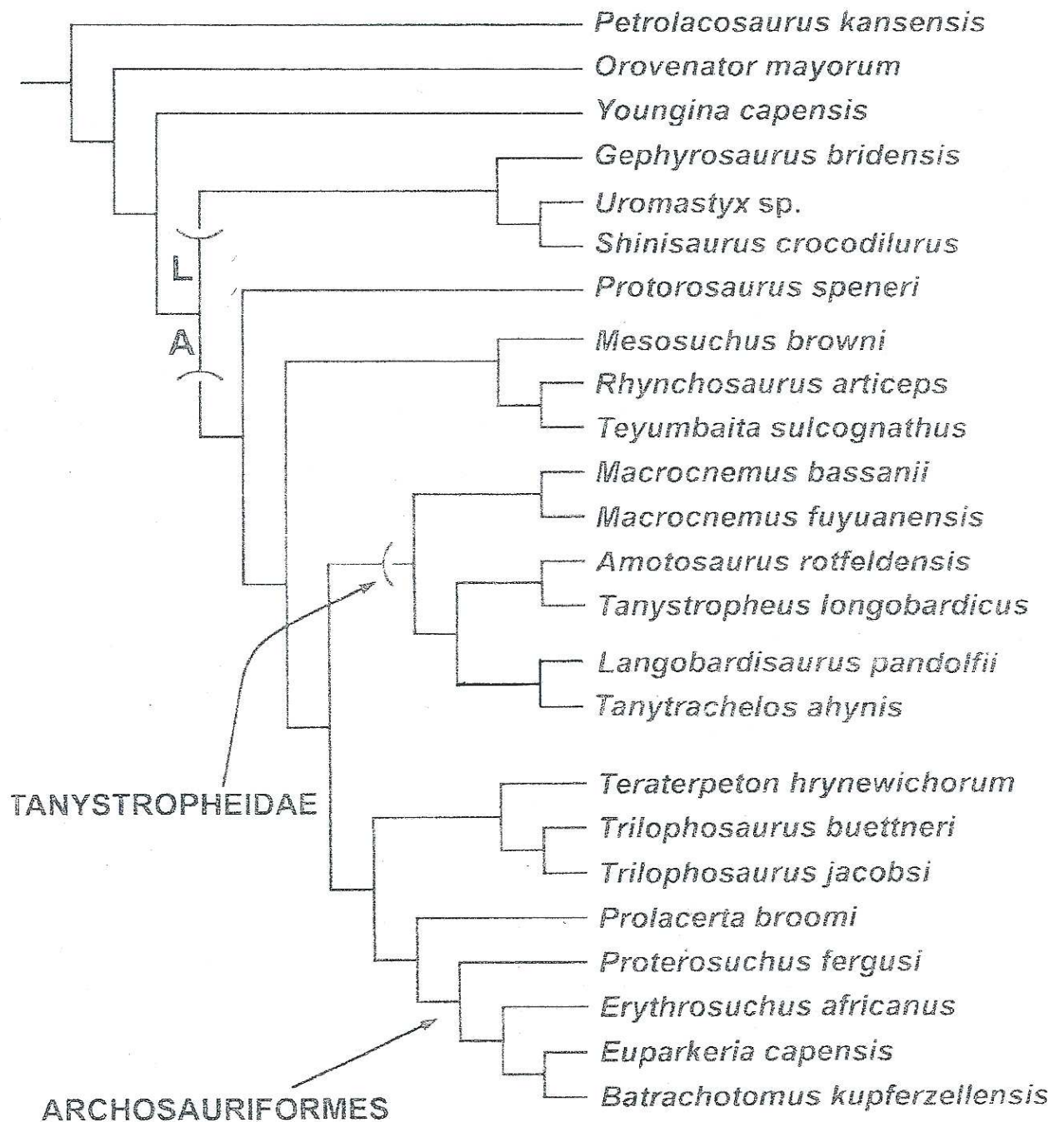


fig.4.4 Relazioni filogenetiche tra i primi arcosauomorfi. A, Archosauromorpha, L, Lepidosauromorpha; (modificata da Pritchard et. al., 2015)

Pritchard et. al. (2015) hanno elaborato un'analisi considerando 24 taxa di rettili diapsidi, tra cui *Amotosaurus* (che comprendeva esemplari attribuiti da Wild a *Tanystropheus antiquus*) ma non *Cosesaurus*, per studiare le affinità filogenetiche dei fossili ritrovati ad Hayden Quarry (USA). Come nello studio di Dilkes (1998) anche qui è emerso che *Prolacerta* è il sister taxon degli Archosauriformes e *Protorosaurus* è l'arcosauomorfo più basale. Da quest'analisi è risultato che *Langobardisaurus* è il sister taxon del clade formato da *Tanytrachelos* e dal taxon di Hayden

Quarry e che *Amotosaurus* e *Tanystropheus longobardicus* formano un clade che è il sister group di (*Langobardisaurus*(*Tanytrachelos*, *Hayden Quarry taxon*)). *Macrocnemus bassanii* e *Macrocnemus fuyuanensis* formano anch'essi un clade che è il sister group di (((*Amotosaurus*, *Tanystropheus*) (*Langobardisaurus*(*Tanytrachelos*, *Hayden Quarry taxon*))).

Macrocnemus bassanii* e *Cosesaurus aviceps

Per approfondire le relazioni filogenetiche dello studio fino qui illustrato sono stati esaminati direttamente due generi di Protorosauria che si ritiene presentino affinità con *Macrocnemus bassanii*. Si tratta di *Amotosaurus rotfeldensis* Fraser & Rieppel 2006 e di *Cosesaurus aviceps* Ellenberger & De Villalta 1974. Per quanto concerne il primo, dalla sua osservazione diretta non sono emersi ulteriori caratteri utili rispetto alla esauriente descrizione di Fraser & Rieppel, 2006, per cui per la sua descrizione si rimanda all'articolo originale. *Cosesaurus aviceps* viene invece qui di seguito ridescritto.

Cosesaurus aviceps

Cosesaurus aviceps (fig. 4.5) è un piccolo rettile diapside (14 cm. di lunghezza totale) conosciuto da un solo esemplare, risalente al Ladinico (Triassico medio) del giacimento di Montral Alcover (Spagna). E' conservata solamente l'impronta dello scheletro quasi completo. Per questo motivo è molto difficile dare una descrizione precisa della sua anatomia. A causa della forma del cranio vagamente simile a quella degli uccelli, della morfologia complessiva e in particolare degli arti allungati, ma soprattutto per la supposta presenza di impronte di penne, Ellenberger e De Villalta (1974) ed Ellenberger (1978, 1993) hanno considerato *Cosesaurus* un antenato degli uccelli. Di conseguenza Ellenberger (1978, 1993) ha interpretato molte delle caratteristiche dell'osteologia di *Cosesaurus* come se esse fossero di tipo aviano, descrivendo una scapola sottile ed allungata, una furcula, uno sterno carenato, mascelle simili ad un becco, un pube rivolto posteriormente e un rivestimento di penne sulla coda simile a quello di *Archaeopteryx*. Queste interpretazioni non sono però mai state sostenute da altri autori.

Sanz e Lopez-Martinez (1984) hanno considerato *Cosesaurus* molto vicino filogeneticamente a *Macrocnemus*, però non ne hanno dato una descrizione completa e non hanno studiato l'esemplare in dettaglio. Analogamente Padian e Chiappe (1998) hanno ritenuto *Cosesaurus* come appartenente ai Protorosauria ma nemmeno loro ne hanno fornito una descrizione dettagliata.

In anni più recenti Peters (2000, 2009) ha ridescritto *Cosesaurus* e lo ha considerato imparentato sia con i Protorosauria che con gli Pterosauri. Secondo la sua interpretazione *Cosesaurus* condividerebbe con gli Pterosauri la presenza di un prepube, di uno pterioide e quella di uno sterno. Inoltre secondo Peters (2009) le impressioni di penne rilevate da Ellenberger sarebbero in realtà impronte di tessuti molli che avrebbero potuto costituire un primitivo patagio e forse anche delle actinofibrille.

DESCRIZIONE

Cranio (fig. 4.6; fig. 4.7): il rostro di *Cosesaurus* è relativamente corto rispetto al cranio. Il valore del rapporto tra la lunghezza del rostro e quella del cranio è analogo a quello degli esemplari di piccole dimensioni di *Macrocnemus bassanii*. L'orbita è piuttosto grande, con dimensioni relative analoghe a quelle degli esemplari piccoli di *Macrocnemus bassanii*. Può trattarsi di caratteri collegati a un possibile stadio ontogenetico giovanile.

Il premascellare è lungo e stretto, con un'estremità appuntita e un processo posterodorsale ben sviluppato in direzione posteriore che forma l'intero margine mediale della narice. Non sembra presente il processo posteroventrale che circonda lateralmente la narice caratteristico dei Protorosauria per cui il margine laterale di quest'ultima sembra essere costituito dal solo osso mascellare. Il margine ventrale del premascellare è dritto e porta 6 - 7 piccoli denti di forma conica, leggermente appiattiti in senso labiolinguale. Dalla presenza di uno spazio si può ipotizzare che i denti del premascellare siano probabilmente sette. Posteriormente a questi sette denti il margine dell'osso premascellare si rialza a formare una piccola incisura, che corrisponde al contatto tra mascellare e premascellare.

L'osso mascellare è subtriangolare, con un processo dorsale ben sviluppato e il suo margine ventrale porta 18 denti ma contando anche gli spazi vuoti tra di essi probabilmente il loro numero reale dovrebbe essere 20 o 24. Gli ultimi quattro denti mascellari sono più grandi di quelli che li precedono, di forma subtriangolare e compressi in direzione labiolinguale, larghi alla base e appuntiti alla sommità. Tutti gli altri denti sono molto più sottili e ravvicinati.

Il prefrontale è ampio, a forma di mezzaluna e forma la maggior parte del margine anteriore dell'orbita. La sua estremità dorsale contatta il frontale mentre il margine anteriore convesso raggiunge il confine posteriore del mascellare. Il nasale forma la porzione posteriore del margine della narice. I frontali si restringono alla loro estremità rostrale, dove essi incontrano i prefrontali, e si allargano in direzione caudale. Il margine laterale del frontale è concavo e costituisce la maggior parte del margine dorsale dell'orbita.

Alla base dell'orbita si rileva una depressione che è stata interpretata come una finestra antorbitale da Ellenberger (1977) e da Peters, che distingue addirittura tre finestre antorbitali (Peters, 2000). Mentre la presenza di una depressione è certa, le condizioni di conservazione e la difficoltà di individuare le suture fra i vari elementi rendono difficile proporre una sua interpretazione affidabile. Se si trattasse realmente di una finestra antorbitale, questa circostanza, unitamente allo scarso sviluppo del processo subnariale del premascellare, sarebbero elementi a sostegno dell'ipotesi di un'affinità con gli pterosauri. L'analisi dello scheletro postcraniale offre però ben poco spazio a questa interpretazione.

Il postorbitale è triradiato, con processi dorsali e ventrali che incontrano il frontale e lo jugale rispettivamente. C'è inoltre un breve processo caudale ma la sua forma non può essere descritta in dettaglio. Lo jugale è un osso sottile e allungato con un processo suborbitale anteriore e un processo posteriore che si spinge fin dietro il postorbitale. La porzione dorsale del quadrato è poco visibile. Esso ha un margine caudale concavo e un margine craniale convesso. Uno spesso condilo forma l'articolazione con la mandibola. I parietali sono ampi e leggermente convessi dorsalmente, dando così alla volta cranica un contorno arrotondato. I margini del lacrimale non sono visibili con chiarezza ma esso forma il margine anteroventrale dell'orbita. Nella regione occipitale le singole ossa, incluso lo squamoso, non sono distinguibili.

Lo squamoso è un osso piuttosto grande ma non è visibile con chiarezza.

Mandibola: il dentale è un osso stretto e molto allungato con l'estremità anteriore appuntita e leggermente incurvata verso il basso. Il dentale porta 20 - 22 denti piccoli, appuntiti e ravvicinati. Posteriormente il dentale forma un processo coronoide di forma simile a quello di *Macrocnemus* ma proporzionalmente più alto, ma non altrettanto elevato e subrettangolare quanto quello di

Langobardisaurus. Il processo retroarticolare è ben sviluppato, formato dalla fusione di articolare e prearticolare.

Colonna vertebrale e coste: La colonna vertebrale (fig. 4.5) consiste di 8 vertebre cervicali, 16 dorsali e non meno di 30 caudali; il numero delle vertebre caudali doveva essere più alto perchè le ultime vertebre che sono conservate non sembrano essere vertebre terminali ma sono ancora piuttosto grosse e lunghe. Molto probabilmente il numero delle vertebre caudali doveva essere tra 40 e 50. L'impronta della coda diviene gradualmente meno chiara e già le ultime cinque vertebre caudali rilevabili sono a malapena distinguibili dalla matrice rocciosa che le circonda. E' incerto il numero delle vertebre sacrali. Secondo Ellenberger (1977) sono tre, secondo Peters (2000) addirittura quattro. Questo anticiperebbe il processo di sacralizzazione delle dorsali osservato negli pterosauri. Le condizioni di conservazione non consentono di determinare con sicurezza quante siano effettivamente le vertebre sacrali. Anche se lo spazio tra l'ultima vertebra dorsale e la prima caudale è più grande di quello corrispondente alla lunghezza di due sole vertebre sacrali non si rilevano più di due coste allargate e quindi le vertebre sacrali non dovrebbero a loro volta essere più di due, come nei Protosauria e negli altri diapsidi primitivi. Atlante ed epistrofeo non sono ben visibili. Le altre cervicali sono circa il 30% più lunghe che alte, con spine neurali basse e centri sottili con margine ventrale concavo. Solo nella V cervicale si riescono a distinguere le prezigapofisi e le postzigapofisi. Il loro piano di articolazione è orizzontale. Le coste sono visibili sulla IV e V vertebra cervicale. Esse sono molto sottili e la loro lunghezza è circa pari a due volte quella del rispettivo centro vertebrale. Sono disposte parallelamente all'asse longitudinale dei centri, come è tipico dei Protosauria. Il collo di *Cosesaurus* era meno allungato di quello di *Macrocnemus*. Il rapporto tra la lunghezza del collo e la lunghezza standard vale 4,37 in PIMUZ T4355 (*Macrocnemus* adulto), 3,68 in MSNM BES SC111 (*Macrocnemus* giovane) ed è di poco inferiore a 2 in *Cosesaurus*. Anche il rapporto lunghezza cranio/lunghezza collo è prossimo a 1, molto maggiore di quello che si rileva in *Macrocnemus*. Questo potrebbe essere un indizio di età giovanile perchè in molti rettili il collo presenta una crescita allometrica positiva con le dimensioni. In *Longisquama*, *Preondactylus* e nella maggior parte degli pterosauri il valore di questo rapporto è ancora maggiore (Peters, 2000).

I centri delle vertebre dorsali hanno altezza e lunghezza pressochè uguali e archi neurali relativamente bassi sebbene più alti di quelli delle cervicali. Le poche coste dorsali conservate sono sottili, curve e non molto lunghe. Le condizioni di conservazione non permettono di distinguere l'articolazione delle coste dorsali anteriori con le vertebre. Solo nella regione posteriore del tronco le coste sembrano olocefale. Le due ultime vertebre dorsali hanno coste più brevi, diritte e orientate lateralmente per cui si può individuare una regione lombare. Le vertebre sacrali hanno forma simile alle dorsali e coste massicce ed espanse distalmente, soprattutto quelle della seconda sacrale. La pleurapofisi della seconda vertebra non è articolata con la lama iliaca. Nessuna costa sacrale presenta un processo posteriore.

Le vertebre caudali sono allungate, con margine ventrale concavo e basse spine neurali. Le prime 10 vertebre caudali sono esposte in vista dorsale e portano coste ben sviluppate che si proiettano posterolateralmente e la cui lunghezza diminuisce gradualmente fino alla decima vertebra. La XI vertebra non è ben visibile. Dalla XII le vertebre sono esposte in vista laterale e su alcune di esse (XIII, XIV e XV) si distinguono delle spine emali molto ridotte.

Cinto pettorale: nell'iniziale interpretazione di Ellenberger veniva ritenuto che *Cosesaurus* avesse una furcula. In base all'osservazione diretta dell'esemplare si può affermare che si tratta in realtà delle due clavicole che hanno forma quasi diritta. L'interclavicola non è ben conservata e pertanto non se ne può stabilire la forma. La struttura un po' incurvata che si vede intersecare l'estremità distale destra dell'interclavicola non è quella che Ellenberger (1977) identificava come la carena ossificata dello sterno, ma è una parte del coracoide destro. Una struttura analoga è visibile nella parte sinistra dell'esemplare, dal lato opposto dell'interclavicola. Si tratta del coracoide sinistro. Le scapole sono strutture lunghe e sottili. Molto probabilmente le scapole e il coracoide si articolavano in corrispondenza della parte espansa di quest'ultimo. Non si vedono le placche sternali a suo tempo individuate da Ellenberger (Ellenberger, 1977, 1993).

Cinto pelvico: L'ilio è allungato e ha un processo preacetabolare abbastanza allungato, simile a quello dell'esemplare PIMUZ T4822 di *Macrocnemus bassanii*. Nella metà sinistra del cinto pelvico si vede un ulteriore processo anteriore.

Arti: l'arto anteriore (fig. 4.5) è molto più corto dell'arto posteriore, non raggiungendo approssimativamente più del 50-55% della lunghezza di quest'ultimo, un rapporto inferiore anche a quello dell'esemplare giovanile di *Macrocnemus* MSNM BES SC111. L'omero ha una larga estremità prossimale con una superficie articolare piatta per il glenoide. La diafisi è diritta e si restringe leggermente verso la metà dell'osso, quindi si espande moderatamente in corrispondenza della sua estremità distale che possiede una superficie articolare per il radio e l'ulna lievemente convessa. Il radio e l'ulna sono ossa diritte e sottili, lievemente espanse a entrambe le estremità, con uno spazio interosseo molto piccolo. Sull'ulna non sembra esserci un olecrano ossificato. Non si rilevano ossa carpali. Potrebbe essere dovuto alla loro mancata conservazione oppure esse potevano non essersi ancora ossificate. I metacarpali formano un insieme molto compatto. La formula falangea della mano è 2-3-4-3+-3. La lunghezza della mano destra è di circa 7 mm ed è perciò più lunga dell'avambraccio. Complessivamente il braccio senza la mano misura mm 16,60. Il femore è lungo, sottile e diritto. L'estremità prossimale è allargata e la superficie articolare leggermente convessa. La diafisi si restringe gradualmente fino all'estremità distale dove essa forma un'articolazione a troclea per la tibia e la fibula. Tibia e fibula sono anch'esse entrambe diritte, lunghe e sottili, con estremità prossimali lievemente espanse. Queste due ossa sono quasi parallele una all'altra e racchiudono uno spazio interosseo molto piccolo. Le superfici articolari distali per i tarsali prossimali di tibia e fibula sono quasi piatte. Il tarso non è completamente conservato, si riconoscono l'astragalo, il calcagno, un grande quarto tarsale distale e un ulteriore elemento non identificabile con sicurezza, probabilmente il centrale. Il centrale e l'astragalo non sono a contatto, mentre il calcagno e il quarto tarsale distale sì. I primi quattro metatarsali sono molto lunghi, diritti, leggermente espansi a entrambe le estremità e costituiscono una struttura molto compatta. Si sovrappongono lievemente uno all'altro in corrispondenza delle loro estremità prossimali e la loro lunghezza aumenta gradualmente dal primo al quarto. Il quinto metatarsale è, come negli arcosauromorfi, molto più corto ed espanso in direzione mediolaterale, a formare una sorta di uncino. In posizione prossimolaterale esso presenta una piccola superficie articolare per il quarto tarsale distale e una più ampia superficie articolare prossimale per il calcagno. La prima falange del quinto dito è allungata e di aspetto metapodiale come in *Tanystropheus*, *Langobardisaurus* e *Tanytrachelos*. Il quarto dito è il più

lungo, mentre il primo è notevolmente più corto degli altri. La prima falange è la più lunga in ogni dito del piede. La formula falangea dovrebbe essere 2-3-4-4-4. La falange ungueale è piccola e triangolare.

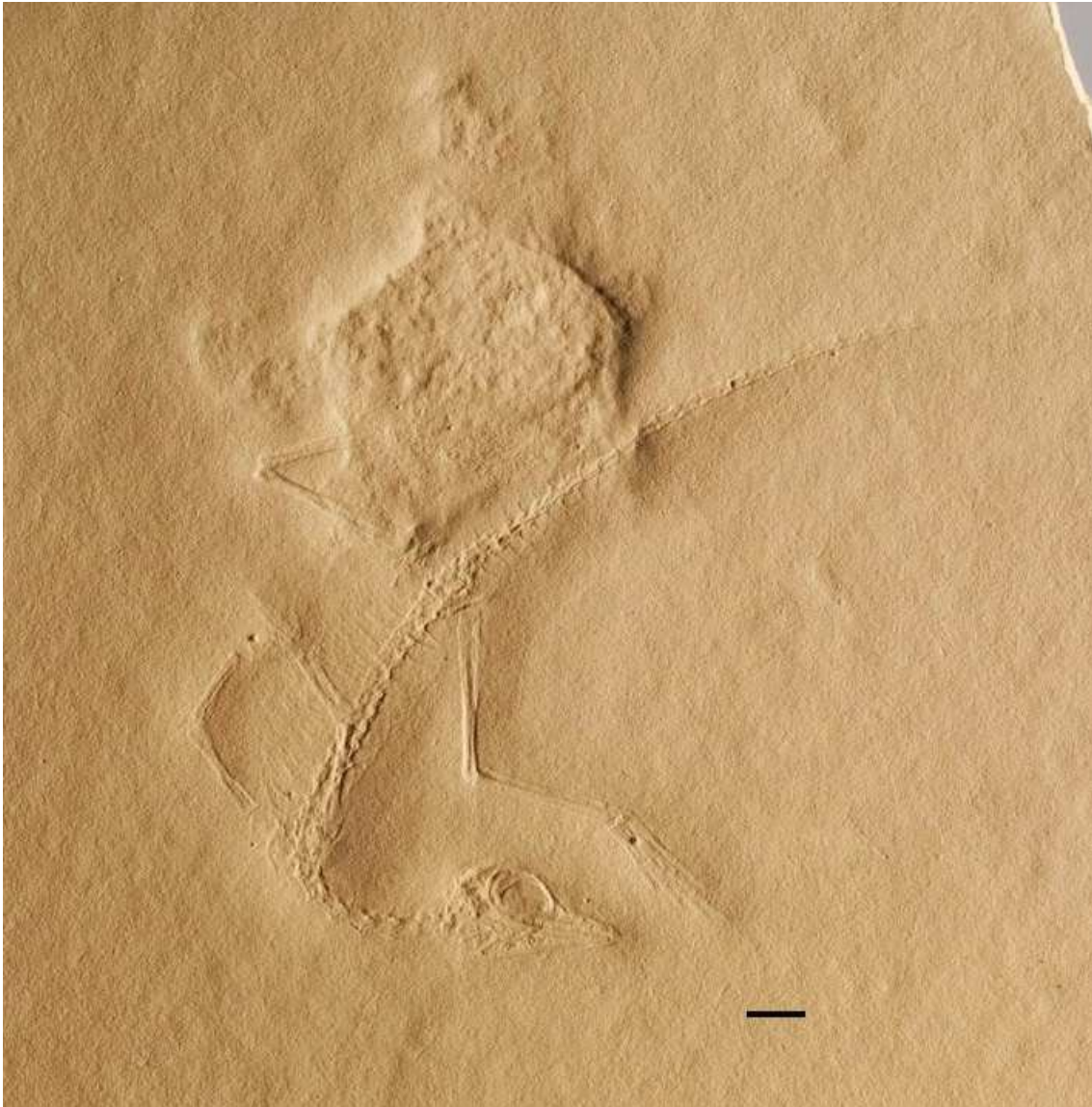


fig. 4.5 *Cosesaurus aviceps*. Esemplare MGB V1. La barra di scala equivale a 5 mm.

Peculiarità

Sia Peters che Sanz & Lopez-Martinez ritengono che *Cosesaurus* e *Macrocnemus* siano molto vicini filogeneticamente. La falange prossimale del quinto dito del piede allungata e il dentale lievemente incurvato che si ritrovano in *Cosesaurus* non si riscontrano in *Macrocnemus* e ricordano semmai quelli di *Langobardisaurus*. Il coracoide di *Macrocnemus* ha una forma che ricorda la metà di un ovale ed è molto più espanso di quello di *Cosesaurus*.

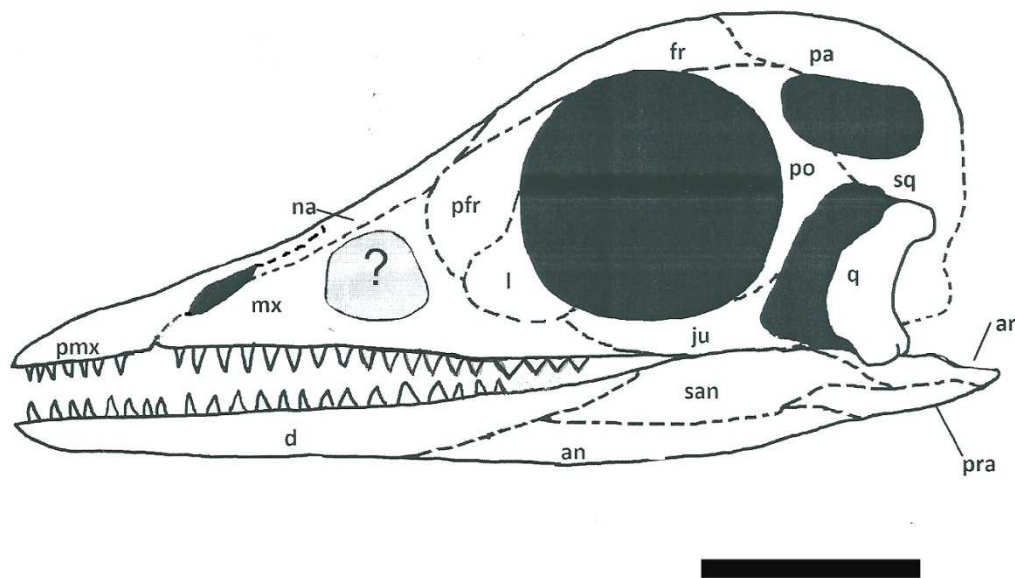


fig. 4.6 Ricostruzione del cranio di *Cosesaurus aviceps* in vista laterale sinistra. I margini delle ossa indicati a tratteggio non sono visibili con certezza nel fossile. Abbreviazioni: an,angolare; ar,articolare; d,dentale; fr,frontale; ju,jugale; l,lacrimale; mx,mascellare; na,nasale; ng,nasal groove; pa,parietale; pmx,premaxillare; po,postorbitale; pra,prearticolare; prf,prefrontale; q,quadrato; san,surangolare; sq,squamoso. La barra di scala equivale a 5 mm.

ECOLOGIA DI *Cosesaurus aviceps*

La dentatura di *Cosesaurus aviceps*, insieme alle sue piccole dimensioni, fanno ritenere che esso fosse un insettivoro. I quattro denti posteriori del mascellare, dalla forma triangolare e appiattita in senso labiolinguale, dovevano probabilmente agire come delle lame per tagliare le prede i cui esoscheletri erano stati già fessurati dall'azione dei denti anteriori appuntiti. E'probabile che anche la mandibola possedesse dei denti posteriori simili a lame ma questi non si sono conservati. La scarsa ossificazione delle ossa carpali, la morfologia delle ossa lunghe, lo sviluppo e la compattezza del tarso, simile a quella di *Macrocnemus* e di *Langobardisaurus* possono essere indizio di un possibile adattamento alla postura bipede. Come in *Macrocnemus* e in *Langobardisaurus* la coda era lunga, larga e massiccia alla base, in grado di bilanciare il peso della parte presacrale del corpo. Le falangi prossimali del piede superano in lunghezza un terzo della lunghezza del rispettivo metatarsale e questo è un adattamento, insieme all'arto posteriore e alla coda allungati, che si riscontra in molti squamati arboricoli. Un rettile con arto posteriore molto più lungo di quello anteriore può essere bipede ma anche saltatore o arboricolo (Berman, 2000). Per *Cosesaurus* si può escludere che fosse un saltatore per via del collo lungo e la scarsa robustezza del sacro privo di compattezza ma le falangi prossimali del piede abbastanza lunghe e soprattutto la mano, che era lunga quanto l'avambraccio, potrebbero essere interpretate come adattamenti ad una vita arborea. Tra i rami degli alberi un animale di taglia così ridotta avrebbe potuto trovare cibo e

soprattutto riparo. Lo sviluppo della mano e del piede in *Trilophosaurus* sono interpretati nello stesso modo (Spielmann et. al., 2008).

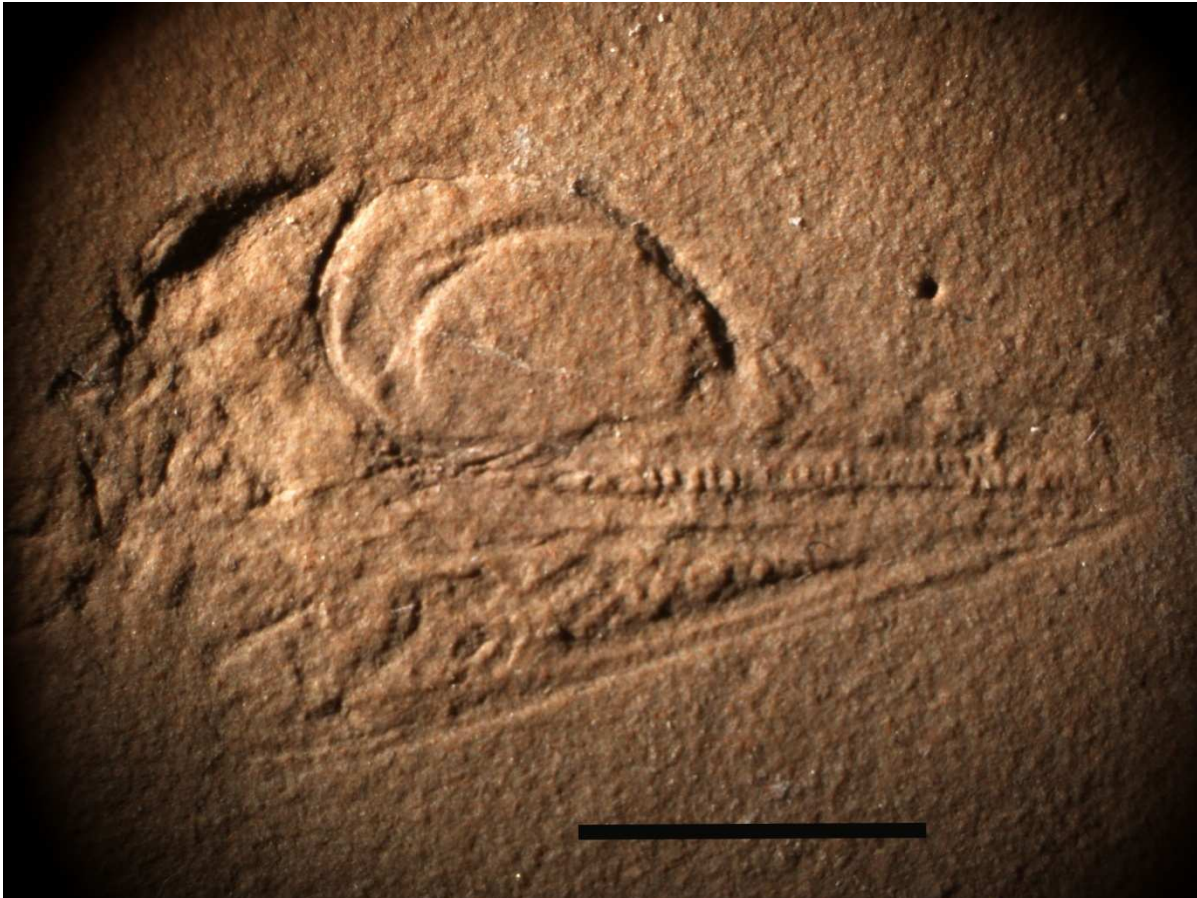


fig. 4.7 *Cosesaurus aviceps*. Esemplare MGB V1. Cranio in vista laterale. La barra di scala equivale a 5 mm.

RELAZIONI FILOGENETICHE DEI PROTOROSAURIA

Per analizzare la filogenesi dei Protorosauria sono state eseguite due analisi, utilizzando il dataset per gli arcosauroomorfi di Dilkes (1998) e il dataset di Pritchard et. al. (2015).

La matrice di Dilkes originale considera 23 taxa e 144 caratteri. *Petrolacosaurus* è considerato l'outgroup di questo gruppo di taxa. Per meglio perseguire gli scopi di questa analisi sono stati tolti i Drepanosauridi *Megalancosaurus* e *Drepanosaurus* perchè non è possibile definire lo stato di molti dei loro caratteri, e sono stati aggiunti i generi *Tanytrachelos*, *Amotosaurus* e *Cosesaurus*. Le stringhe di caratteri dei taxa *Macrocnemus*, *Langobardisaurus*, *Amotosaurus* e *Cosesaurus* sono state redatte da chi scrive dopo l'osservazione diretta degli esemplari. La stringa dei caratteri di *Tanytrachelos* è stata invece redatta in base ai dati reperibili in letteratura. I due taxa *Macrocnemus bassanii* e *Macrocnemus obristi* sono stati unificati perchè per *Macrocnemus obristi* i dati sono insufficienti. L'analisi della parsimonia è stata condotta utilizzando il software TNT (Goloboff et al., 2008a; Goloboff et al., 2008b) che consente una rapida ed esauriente ricerca. In particolare è stato usato il parsimony ratchet (Nixon, 1999). Utilizzando il set di caratteri di Dilkes dopo 556.851 riordinamenti si sono ottenuti sei cladogrammi ugualmente parsimoniosi con un best score di 365 (i cladogrammi sono riportati nell'appendice 1). L'indice di consistenza per ciascun cladogramma è 0.458 e l'indice di ritenzione è 0.657. In tutti questi sei cladogrammi i Protorosauria formano un gruppo monofiletico e *Prolacerta* risulta non appartenente ai Protorosauria ma essere il sister-group degli Archosauriformes. In tutti i cladogrammi i Tanystropheidae risultano anch'essi un gruppo monofiletico e *Macrocnemus* è il sister-group del gruppo costituito da *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus* e *Cosesaurus*. In tre dei sei cladogrammi *Tanystropheus* e *Cosesaurus* formano un clade. Tramite applicazione dello strict consensus (majority rule) viene confermata la monofilia dei Protorosauria, individuata dalle sinapomorfie dei caratteri 82 e 135, la non appartenenza di *Prolacerta* al gruppo dei Protorosauria, la monofilia dei Tanystropheidae, individuata dalle sinapomorfie dei caratteri 26, 85, 87, 99, 100, 105, 134, 143, e si ricava che *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus* e *Cosesaurus* formano una politomia, definita dalle sinapomorfie dei caratteri 119 e 138 (fig.4.7).

Per maggiore chiarezza si riportano gli stati dei caratteri che definiscono le sinapomorfie che individuano i gruppi citati. Il programma TNT comincia a contare partendo da 0 e non da 1 per cui i numeri dei caratteri qui riportati corrispondono a quelli della mappa delle sinapomorfie ricavata con TNT incrementati di un'unità (Tschopp, pers. com.):

Protorosauria

82. spine neurali cervicali lunghe e basse con lunghezza pari a circa 5 volte l'altezza.

135. astragalo di forma allungata.

Tanystropheidae

26. superficie parietale stretta e senza cresta sagittale. In *Langobardisaurus* è presente una cresta sagittale, mentre in *Cosesaurus* la superficie parietale è ampia. Si tratta probabilmente di reversioni.

85. spine neurali dorsali basse, con altezza uguale a 5 volte la lunghezza

87. costa della seconda vertebra sacrale biforcuta con processo caudale con estremità ottusa. In *Tanystropheus* non c'è biforcazione, si tratta probabilmente di una reversione del carattere.

99. lama scapolare bassa con profonda concavità caudale.

100. cinto pelvico con forame otturatore.

105. contributo relativo degli elementi del pube all'acetabolo approssimativamente uguale per ogni elemento

134. margine craniale degli archi neurali cervicali che presenta un'insenatura che forma una sporgenza

143. estremità distali delle spine neurali cervicali che presentano un'espansione che forma una tavola appiattita. In *Cosesaurus* non c'è questa espansione. Si tratta probabilmente di una reversione del carattere.

clade costituito da *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus*, *Cosesaurus*

119. primo tarsale distale assente.

138. prima falange del quinto dito significativamente più lunga del primo metatarsale.

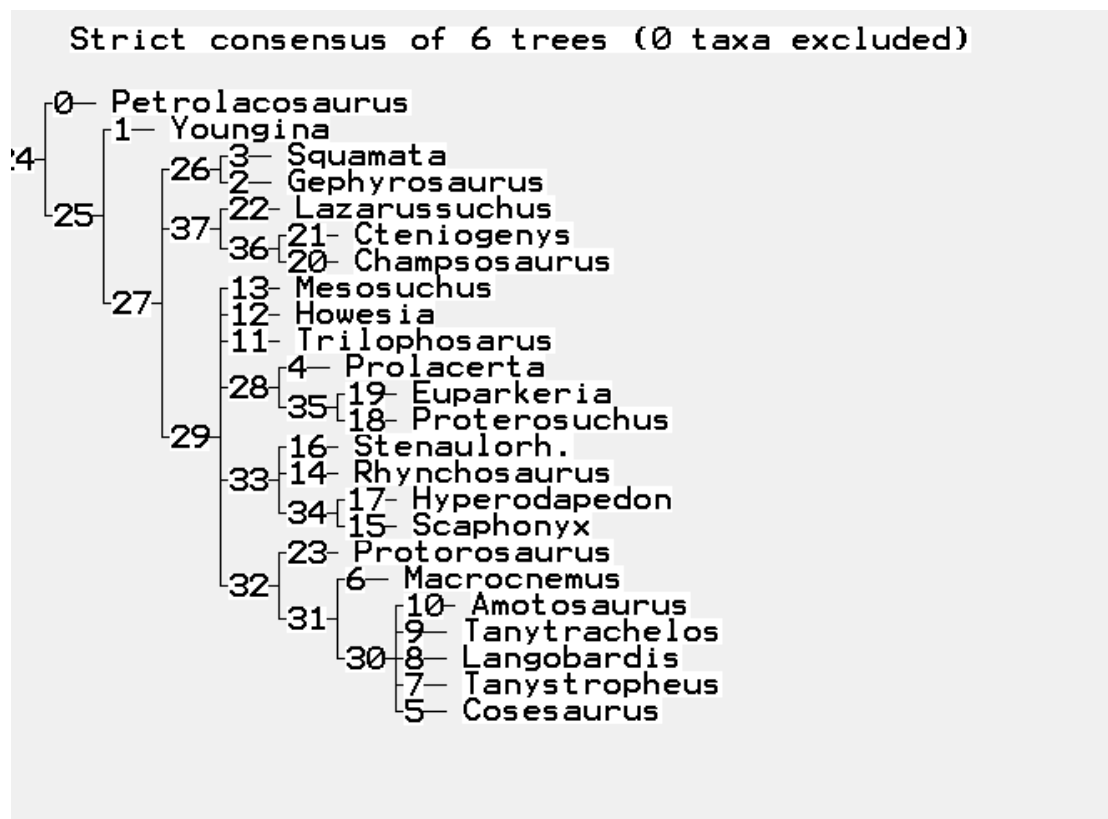


fig. 4.7 Strict consensus tree costruito sull'insieme dei sei cladogrammi ottenuti dalla matrice di Dilkes modificata

Utilizzando ancora la matrice di Dilkes ma aggiungendovi questa volta *Megalancosaurus*, che è il meglio documentato tra i taxa appartenenti ai Drepanosauridae, si ottiene una matrice di 25 taxa. *Petrolacosaurus* è l'outgroup del gruppo di taxa della matrice. Sempre con il software TNT, dopo 686.448 riordinamenti si ricavano quattro cladogrammi (i cladogrammi sono riportati nell'appendice 2) ugualmente parsimoniosi con un best score di 397. L'indice di consistenza per ciascun cladogramma è 0.443 e l'indice di ritenzione è 0.638. *Prolacerta* è sempre escluso dal gruppo dei Protorosauria ed è come prima il sister-group degli Archosauriformes. In due dei cladogrammi *Tanytrachelos* e *Tanystropheus* formano un clade. In due cladogrammi i Protorosauria costituiscono un gruppo monofiletico e *Megalancosaurus* è il sister-group del raggruppamento Choristodera + Archosauromorpha. Negli altri due cladogrammi *Protorosaurus* non fa parte dei Protorosauria ma è il sister-group del raggruppamento Trilophosauria + Rhyncosauria + Archosauriformes. *Macrocnemus*, *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus* e *Cosesaurus* formano un gruppo monofiletico (Tanystropheidae) che è il sister-group del raggruppamento costituito da *Protorosaurus* e dai Trilophosauria + Rhyncosauria + Archosauriformes. *Megalancosaurus* in questi due cladogrammi è il sister-group degli Archosauromorpha. In tutti i quattro cladogrammi *Macrocnemus* è il sister-group del gruppo costituito da *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus* e *Cosesaurus*. Tramite applicazione dello strict consensus (majority rule) i Protorosauria risultano un gruppo parafiletico e *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus* e *Cosesaurus* formano una politomia, individuata dalle sinapomorfie dei caratteri 119 e 138. Anche con lo strict consensus i Tanystropheidae sono un gruppo monofiletico, individuato dalle sinapomorfie dei caratteri 85, 87, 99, 100, 105, 143. *Protorosaurus* forma un tricotomia con i Tanystropheidae e il raggruppamento Trilophosauria + Rhyncosauria + Archosauriformes. *Prolacerta* è il sister-group degli Archosauriformes. *Megalancosaurus* forma una tricotomia con i Choristodera e gli Archosauromorpha (fig.4.8). *Megalancosaurus* è quindi filogeneticamente distante dai Protorosauria.

Con l'inclusione di *Megalancosaurus* viene comunque confermata la non appartenenza di *Prolacerta* ai Protorosauria e la sua prossimità filogenetica agli Archosauriformes. I Tanystropheidae costituiscono sempre un gruppo monofiletico al cui interno anche in questo caso *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus* e *Cosesaurus* formano una politomia definita dalle sinapomorfie dei caratteri 119 e 138. Le relazioni tra questi cinque taxa rimangono pertanto irrisolte. Un cambiamento importante si ha con i Protorosauria che divengono un gruppo parafiletico e pertanto privi di un reale significato sistematico.

Per maggiore chiarezza si riportano gli stati dei caratteri che definiscono le sinapomorfie che individuano i gruppi citati:

Tanystropheidae

85. spine neurali dorsali basse, con altezza uguale a 5 volte la lunghezza

87. costa della seconda vertebra sacrale biforcuta con processo caudale con estremità ottusa. In *Tanystropheus* non c'è biforcazione, si tratta probabilmente di una reversione

99. lama scapolare bassa con profonda concavità caudale.

100. cinto pelvico con forame otturatore.

105. contributo relativo degli elementi del pube all'acetabolo approssimativamente uguale per ogni elemento

143. estremità distali delle spine neurali cervicali che presentano un'espansione che forma una tavola appiattita. In *Cosesaurus* non c'è questa espansione. Si tratta probabilmente di una reversione del carattere.

clade costituito da *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus*, *Cosesaurus*

119. primo tarsale distale assente.

138. prima falange del quinto dito significativamente più lunga del primo metatarsale.

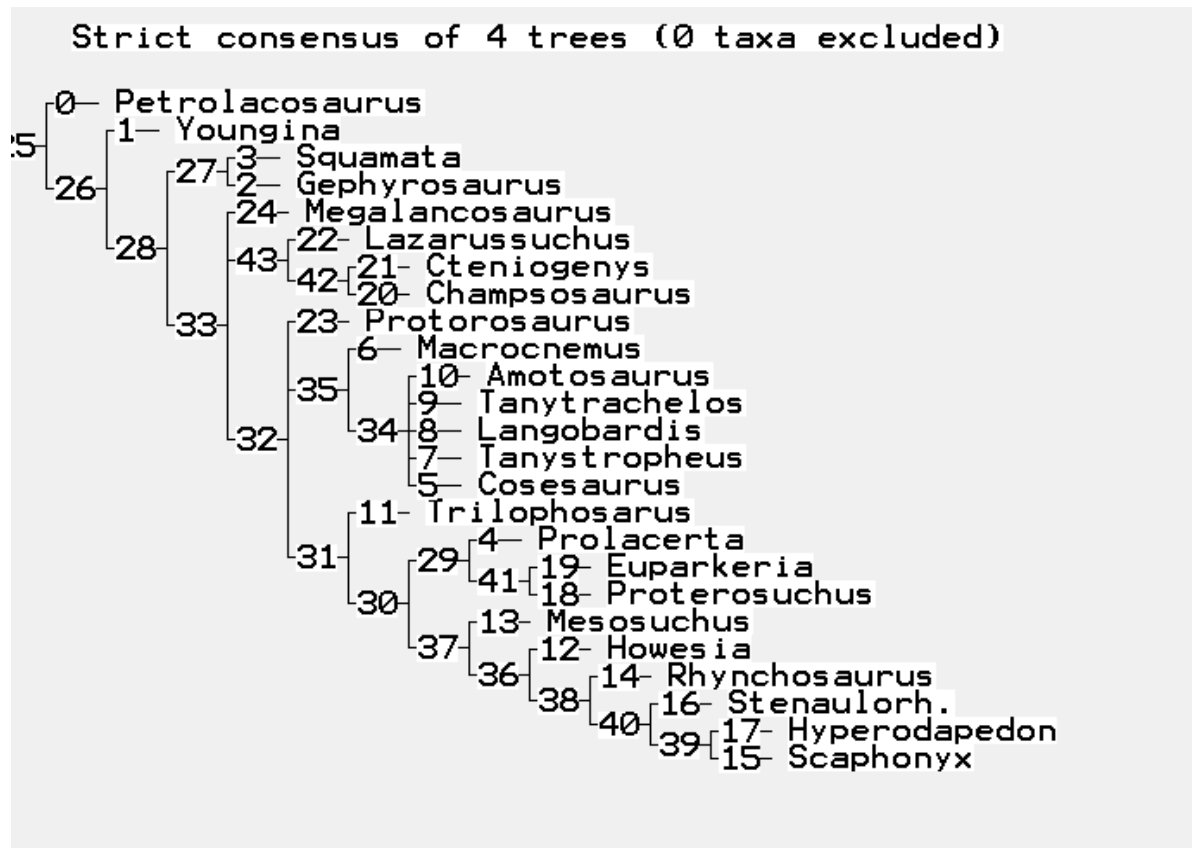


fig. 4.8 Strict consensus tree costruito sull'insieme dei quattro cladogrammi ottenuti dalla matrice di Dilkes modificata e includendovi i Drepanosauridae.

Per chiarire le relazioni all'interno del gruppo dei Tanistropheidae si è utilizzato il dataset di Pritchard et. al. che si compone di 201 caratteri e 25 taxa (Pritchard et. al., 2015). *Petrolacosaurus* è considerato come outgroup. Sono inclusi due taxa di diapsidi basali (*Orovenator mayorum* and *Youngina capensis*), tre di lepidosauromorfi (*Gephyrosaurus bridensis*, *Shinisaurus crocodilurus* e *Uromastyx sp.*), e 19 di arcosauromorfi. I due taxa *Macrocnemus bassanii* e *Macrocnemus obristi*

sono stati unificati perchè per *Macrocnemus obristi* i dati sono insufficienti. E' stato stato escluso lo Hayden quarry taxon e inserito il genere *Cosesaurus*. Utilizzando questa più ampia ed aggiornata matrice, integrata dai dati ottenuti nel presente studio, dopo 578.222 riordinamenti si ottengono tre cladogrammi egualmente parsimoniosi con un best score di 454 (i cladogrammi sono riportati nell'appendice 3). L'indice di consistenza per ciascun cladogramma è 0.456 e l'indice di ritenzione è 0.612. I Protorosauria si confermano un gruppo parafiletico e i Tanystropheidae un gruppo monofiletico. *Amotosaurus* e *Tanystropheus* formano un clade. *Langobardisaurus* e *Cosesaurus* costituiscono anch'essi un clade. Protorosaurus è il sister-group degli altri Archosauromorpha. In uno dei cladogrammi i Tanystropheidae sono il sister-group del raggruppamento che comprende ((*Trilophosaurus*, *Teraterpeton*) + *Prolacerta* + Archosauriformes) mentre negli altri due cladogrammi essi sono il sister-group del raggruppamento (Rhynchosauria + *Prolacerta* + (*Trilophosaurus*, *Teraterpeton*) + Archosauriformes). Applicando lo strict consensus (majority rule) (fig 4.9), i Protorosauria risultano sempre un gruppo parafiletico e i Tanystropheidae un gruppo monofiletico, individuato dalle sinapomorfie dei caratteri 12, 99, 115, 132, 145, 176, 194, 196. Vengono confermati il clade costituito da *Amotosaurus* e *Tanystropheus*, individuato dalla sinapomorfia del carattere 118, e il clade formato da *Langobardisaurus* e *Cosesaurus*, definito dalle sinapomorfie dei caratteri 101, 129 e 181. I Tanystropheidae formano una tricotomia insieme ai Rhynchosauria e al raggruppamento (*Prolacerta* + (*Trilophosaurus*, *Teraterpeton*) + Archosauriformes). *Prolacerta* non appartiene ai Protorosauria. *Protorosaurus* è il sister-group degli altri Archosauromorpha, confermandosi come l'archosauromorfo più basale. Con la matrice di Pritchard le interrelazioni all'interno dei Tanystropheidae vengono pertanto risolte. *Cosesaurus* e *Langobardisaurus* formano un clade che è il sister group di (*Tanytrachelos* (*Amotosaurus*, *Tanystropheus*)). *Macrocnemus* è il sister group del clade formato da ((*Langobardisaurus*, *Cosesaurus*) + (*Tanytrachelos* (*Amotosaurus*, *Tanystropheus*))). *Cosesaurus* risulta quindi filogeneticamente più vicino a *Langobardisaurus* anziché a *Tanystropheus* e *Tanytrachelos*, come invece era stato ricavato da Jalil (Jalil, 1997). La posizione filogenetica di *Macrocnemus* è invece sostanzialmente la stessa di quella delle classificazioni precedenti (Jalil, 1997; Dilkes, 1998; Pritchard et. al., 2015). Esso risulta ancora una volta essere il sister-group degli altri Tanystropheidae. In tutti gli alberi ottenuti da questa matrice *Cosesaurus* risulta sempre più vicino agli altri Tanystropheidae piuttosto che a *Macrocnemus*, contrariamente a quanto sostenuto da Sanz (Sanz & Lopez-Martinez, 1984). Oltre ad essere molto vicini filogeneticamente *Cosesaurus* e *Langobardisaurus* sono entrambi rettili terrestri mentre *Tanystropheus* e *Tanytrachelos* sono acquatici. E' da notare infine che comunque si consideri la finestra antorbitale di *Cosesaurus*, inserendo nella stringa di *Cosesaurus* il valore dello stato del carattere corrispondente alla sua assenza o alla sua presenza, questa variabilità non influenza la posizione di *Cosesaurus* nè nelle matrici di Dilkes nè in quella di Pritchard.

Per maggiore chiarezza si riportano gli stati dei caratteri che definiscono le sinapomorfie che individuano i gruppi citati:

Tanystropheidae

12. il lacrimale non raggiunge il nasale.

99. denti palatali piccoli e di forma conica. In *Tanytrachelos* i denti palatali sono piccoli e di forma simile a un bottone. Probabilmente si tratta di una reversione.

115. margine anteriore delle spine neurali delle vertebre cervicali anteriori in vista laterale che presenta un processo anterodorsale che forma un'incisione anteriore nel margine stesso.

132. seconda costa sacrale con un processo posteriore appuntito distalmente.

145. la lama scapolare si incurva posterodorsalmente.

176. l'ischio ha un processo posteriore che si estende dal suo margine posterodorsale (spina ischii sensu El-Toubi, 1949).

194. secondo tarsale distale assente. il secondo tarsale distale è presente solo in *Amotosaurus*. Si tratta probabilmente di una reversione.

196. il margine prossimale postassiale del V metatarsale ha forma liscia e curva.

clade costituito da *Amotosaurus*, *Tanytrachelos*, *Langobardisaurus*, *Tanystropheus*, *Cosesaurus*

33. processo discendente dello squamoso assente.

109. forma della superficie ventrale delle vertebre cervicali anteriori (esclusa la carenatura) appiattita.

124. coste delle vertebre dorsali posteriori fuse alle vertebre.

193. primo tarsale distale assente.

198. quinto metatarsale senza concavità lungo il margine preassiale, che risulta in un quinto metatarsale massiccio.

199. quinto dito del piede con falange prossimale allungata, più lunga di tutte le altre falangi prossimali.

clade costituito da *Langobardisaurus* e *Cosesaurus*

101. vertebre presacrali con superficie articolare anteriore di forma piana.

129. vertebre dorsali con spine neurali lunghe e basse, più corte in altezza dorsoventrale che in lunghezza anteroposteriore.

181. espansione limitata dei condili distali del femore oltre la circonferenza della diafisi.

clade costituito da *Tanytrachelos*, *Amotosaurus* e *Tanystropheus*

22. forame pineale presente.

127. espansione delle spine neurali delle vertebre dorsali con marcate striature trasversali sul dorso.

162. quarto dito della mano con quattro falangi.

184. nel piede il centrale è assente come ossificazione distinta ma è fuso con l'astragalo.

clade costituito da *Amotosaurus* e *Tanystropheus*

118. le spine neurali delle vertebre cervicali centrali sono depresse dorsoventralmente nel loro punto medio anteroposteriore, lasciandole poco più che creste dorsali lungo la linea centrale.

In conclusione, dallo studio dei risultati ottenuti dall'applicazione di queste tre matrici, si ricava che i Protorosauria sono un gruppo parafiletico e quindi non hanno alcun significato sistematico. Viene confermato che i Tanystropheidae costituiscono un gruppo monofiletico e che *Prolacerta*

non appartiene a questo raggruppamento ma che è invece filogeneticamente vicino agli Archosauriformes. Infine, con l'applicazione della matrice redatta da Pritchard, che contiene un maggiore numero di caratteri, vengono chiarite le relazioni tra i taxa dei Tanystropheidae, in particolare la posizione filogenetica del genere *Macrocnemus* rispetto al genere *Cosesaurus*.

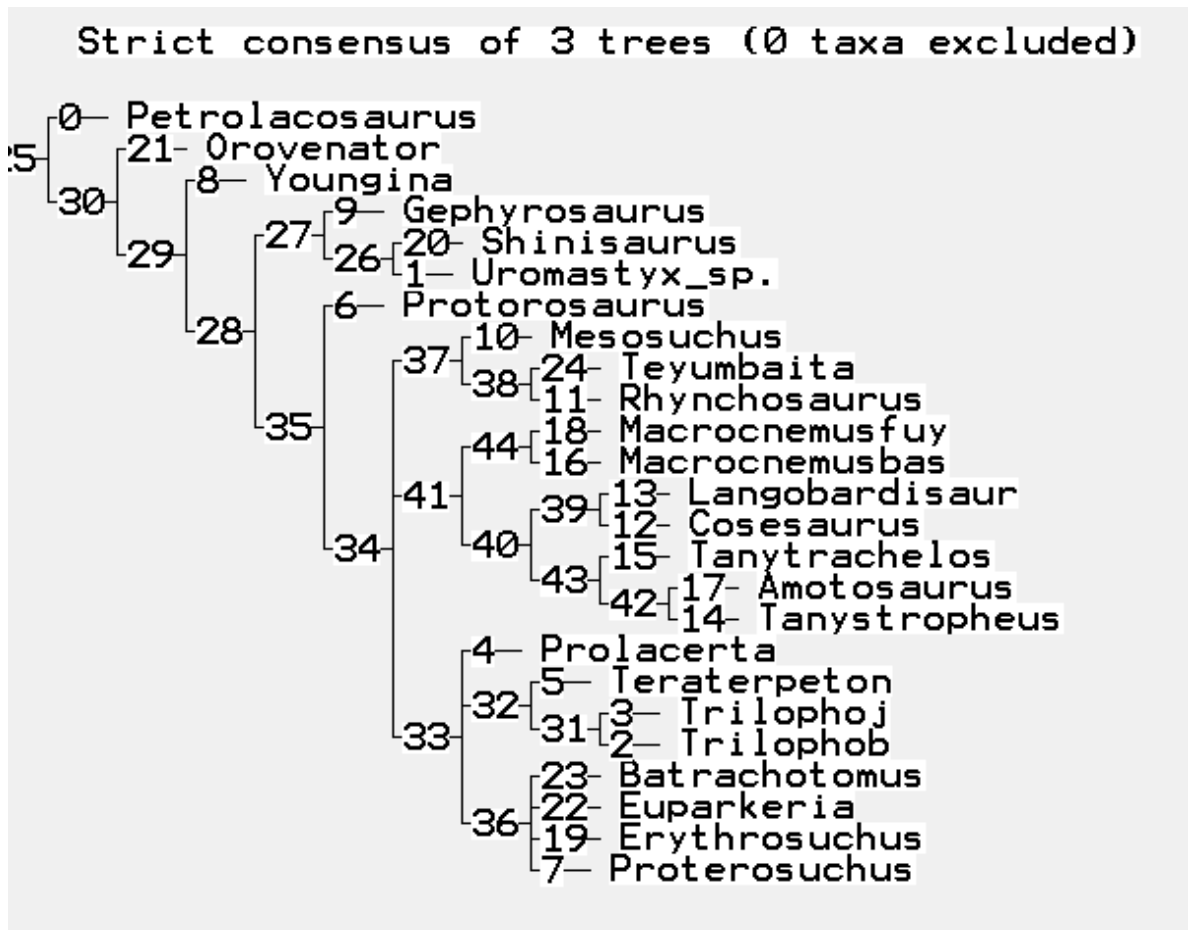


fig. 4.9 Strict consensus tree costruito sull'insieme dei tre cladogrammi ottenuti dalla matrice di Pritchard et. al. modificata

CONCLUSIONE

Questo lavoro ha studiato in dettaglio tutti gli esemplari esistenti della specie *Macrocnemus bassanii*. E' stata confermata l'assenza di placche sternali. Non sono state riscontrate epifisi in alcun esemplare e si è accertato che non c'è streptostilia del quadrato ma che questo probabilmente era dotato di una certa mobilità in direzione anteroposteriore. Sono state individuate le ossa che formano il margine del solco nasale che a sua volta circonda la narice.

C'è ancora una conoscenza incompleta della regione nasale che potrà essere colmata solo quando saranno ritrovati nuovi fossili di questa specie.

Lo studio dell'osteologia della coda e del collo e la ricostruzione della loro muscolatura ha permesso di comprendere meglio la loro funzione e il loro ruolo nella locomozione di *Macrocnemus bassanii*. Si è potuto in questo modo comprendere che questo rettile era un bipede abituale e risulta ora più chiaro il significato adattativo del collo allungato. Questo ha consentito di definire con maggiore precisione la nicchia ecologica occupata da *Macrocnemus bassanii* e di chiarire meglio il tipo di vita che conduceva e la sua attività di predatore.

La ricostruzione della muscolatura della masticazione e lo studio della dentatura di *Macrocnemus bassanii* e dei Protorosauria di dimensioni simili, *Langobardisaurus pandolfii* e *Tanystropheus meridensis*, ha mostrato le loro diverse specializzazioni alimentari e la diversificazione dei ruoli ecologici di questo gruppo di rettili.

Infine lo studio dell'osteologia di *Macrocnemus bassanii*, *Langobardisaurus pandolfii*, *Amotosaurus rotfeldensis* e *Cosesaurus aviceps* per la determinazione dello stato di alcuni caratteri significativi dal punto di vista filogenetico ha permesso di comprendere più a fondo le relazioni sistematiche tra questi taxa e la loro posizione all'interno del gruppo degli Archosauromorpha. E' stato confermato che il gruppo dei Protorosauria, essendo parafiletico, non ha valore sistematico. Si è riscontrato inoltre che *Macrocnemus* e *Cosesaurus* sono filogeneticamente più distanti di quanto fino ad oggi ritenuto e che *Cosesaurus* è invece vicino a *Langobardisaurus*.

TAVOLE



tav.1 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T4822. La barra di scala equivale a 20 mm.



tav.2 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T4355. La barra di scala equivale a 20 mm.



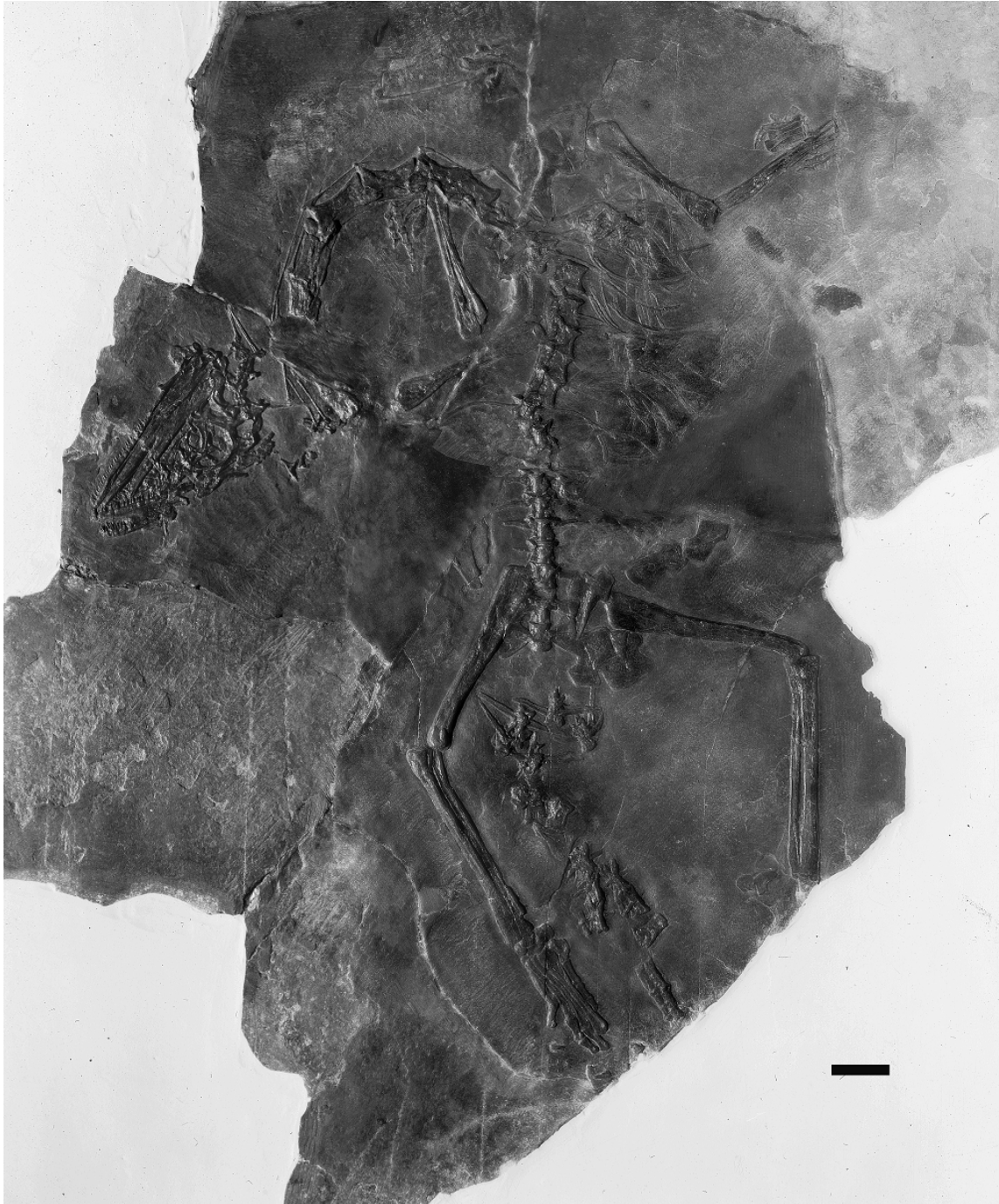
tav.3 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T2475. La barra di scala equivale a 20 mm.



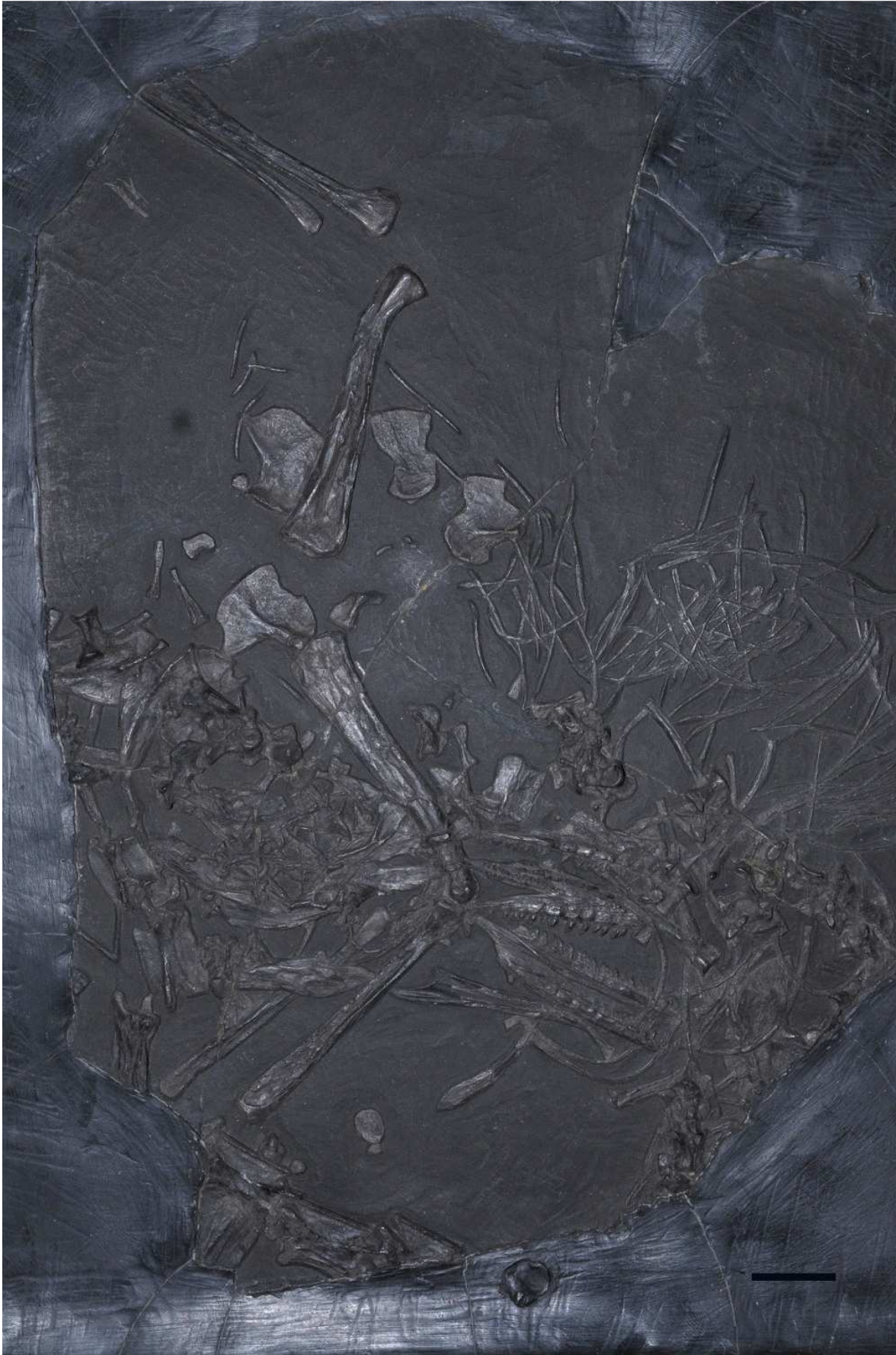
tav.4 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T2473. La barra di scala equivale a 10 mm.



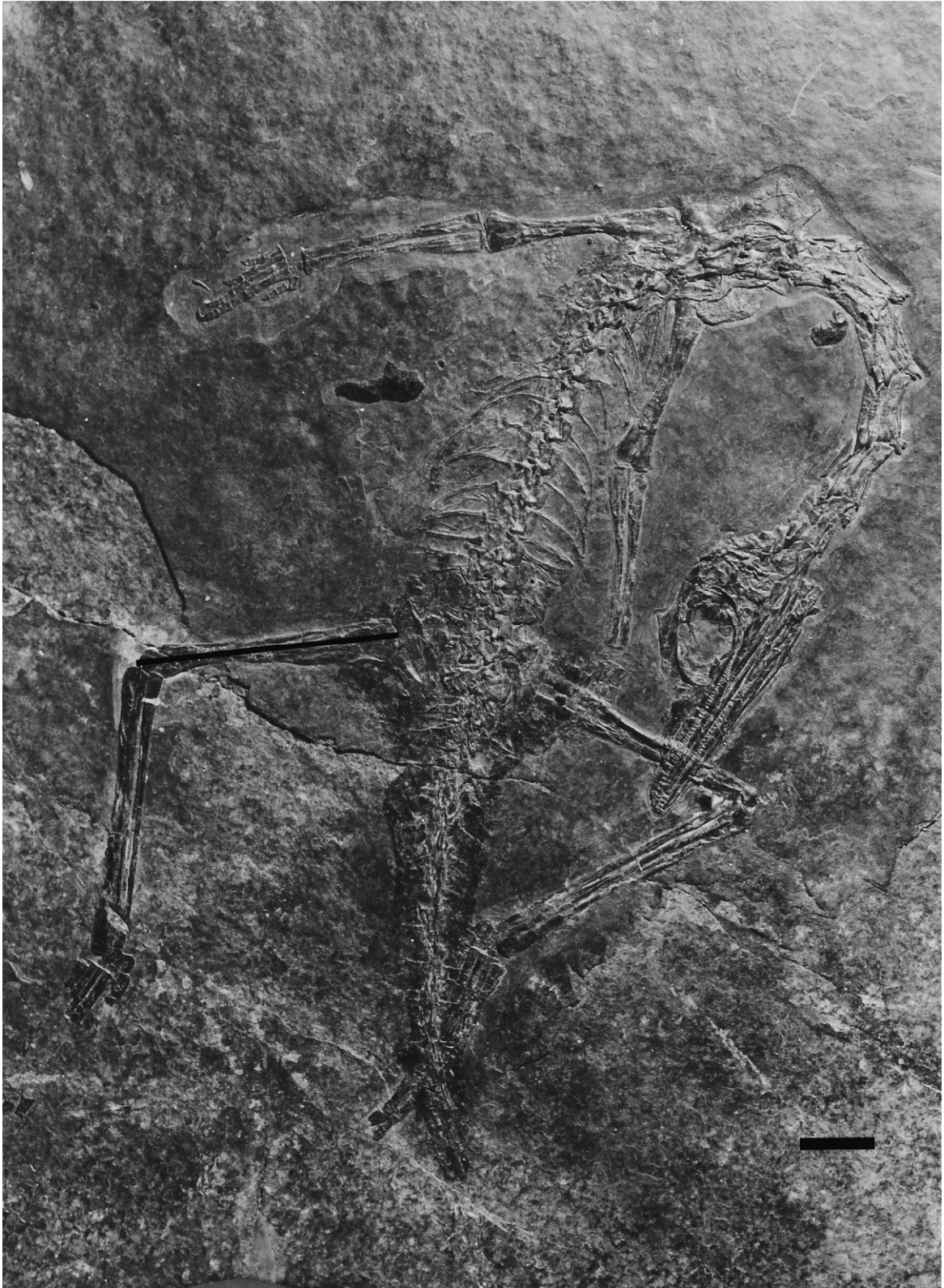
tav.5 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T2477. La barra di scala equivale a 10 mm.



tav.6 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T2472. La barra di scala equivale a 20 mm.



tav.7 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T2476. La barra di scala equivale a 20 mm.



tav.8 *Macrocnemus bassanii*: esemplare MSNM BES SC111. La barra di scala equivale a 10 mm.



tav.9 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T4823, oltipo. La barra di scala equivale a 10 mm.



tav.10 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T2474. La barra di scala equivale a 10 mm.



tav.11 *Macrocnemus bassanii*: esemplare PIMUZ T2816. La barra di scala equivale a 10 mm.

APPENDICE 1

Lista dei caratteri (Dilkes 1998)

1. Dimensions of skull. Midline length greater than maximum width (0) or midline length less than maximum width (1).
2. Relative length of snout. <50% of total skull length (0) or >50% of total skull length (1).
3. Upper temporal fenestra. Oval in outline and not elongated caudally (0) or elongated caudally with inner surface of parietal and squamosal facing dorsally (1).
4. Lower temporal fenestra. Present and closed ventrally (0), present and open ventrally (1) or absent (2).
5. Antorbital fenestra. Absent (0) or present (1).
6. Shape of premaxilla. Horizontal ventral margin (0) or down-turned ventral margin (1).
7. Premaxilla and prefrontal. No contact (0) or contact present (1).
8. Shape of maxillary ramus of premaxilla. Contributes only to ventral border of external naris (0) or extends as a posterodorsal process to form caudal border of external naris (1).
9. Premaxilla and cranial part of dentary. Teeth present (0) or edentulous (1).
10. External nares. Separate (0) or single, medial naris (1).
11. External nares location. Marginal (0) or close to midline (1).
12. External nares shape. Rounded (0) or elongate (1).
13. Shape of cranial margin of nasal at midline. Strongly convex with anterior process (0) or transverse with little convexity (1).
14. Septomaxilla. Present (0) or absent (1).
15. Lacrimal. Contacts nasal and reaches external naris (0), contacts nasal but does not reach naris (1) or does not contact nasal or reach naris (2).
16. Maxilla. Horizontal ventral margin (0) or convex ventral margin (1).
17. Form of suture between premaxilla and maxilla above dentigerous margin. Simple vertical or diagonal contact (0) or notch present in maxilla (1).
18. Ratio of lengths of nasal and frontal. ≤ 1.0 (0) or > 1.0 (1).
19. Ratio of lengths of frontals and parietals. > 1.0 (0) or ≤ 1.0 (1).
20. Shape of dorsal surface of frontal next to sutures with postfrontal and parietal. Flat to slightly concave (0) or longitudinal depression with deep pits is present (1).
21. Shape of dorsal surface of postfrontal. Flat or slightly concave towards raised orbital rim (0) or depression present with deep pits (1).
22. Postorbital and parietal contact. Present (0) or absent (1).
23. Ratio of lengths of anteroventral and posterodorsal processes of postorbital. > 1.0 (0) or < 1.0 (1).
24. Postfrontal. Excluded from upper temporal fenestra (0) or entering upper temporal fenestra (1).
25. Median contact of parietals. Suture present (0) or parietals fused with loss of suture (1).
26. Parietal table. Broad (0), constricted without sagittal crest (1) or sagittal crest present (2).
27. Parapineal foramen. Present (0) or absent (1).
28. Shape of median border of parietal. Level with skull table (0) or drawn downwards to form ventrolateral fange (1).
29. Postparietal. Present (0) or absent (1).
30. Tabular. Present (0) or absent (1).
31. Supratemporal. Present (0) or absent (1).

32. Subtemporal process of jugal. Robust with height 45% of length (0) or slender with height 55% of length (1).
33. Lateral surface of jugal above maxilla. Continuous (0) or lateral shelf present (1).
34. Anteroventral process of squamosal. Broad ventrally with distal width that is approximately equal to dorsoventral height (0), narrow ventrally with distal width less than dorsoventral height (1) or absent (2).
35. Quadratojugal. Present with anterior process (0), present without anterior process (1) or absent (2).
36. Quadrate. Covered laterally (0) or exposed laterally (1).
37. Quadrate emargination. Absent (0), present without conch (1) or present with conch (2).
38. Contact between vomer and maxilla. Absent (0) or present (1).
39. Contact between ectopterygoid and jugal. Restricted with area of contact approximately equal to or less than contact between ectopterygoid and pterygoid (0) or ectopterygoid expanded caudally (1).
40. Contact between ectopterygoid and maxilla. Absent (0) or present (1).
41. Elements contributing to lateral border of suborbital fenestra. Ectopterygoid, palatine and maxilla (0) or ectopterygoid and palatine contact to exclude maxilla (1).
42. Shape of ectopterygoid along suture with pterygoid. Transversely broad (0), posteroventrally elongate and does not reach lateral corner of transverse flange (1) or posteroventrally elongate and reaches corner of transverse flange (2).
43. Orientation of basiptyergoid processes. Anterolateral (0) or lateral (1).
44. Parasphenoid teeth. Present (0) or absent (1).
45. Foramen for entrance of internal carotid arteries. Lateral wall of braincase (0) or ventral surface of parasphenoid (1).
46. Club-shaped ventral ramus of opisthotic. Absent (0) or present (1).
47. Lateral surface of prootic. Continuous and slightly convex (0) or crista prootica present (1).
48. Anterior inferior process of prootic. Absent (0) or present (1).
49. Abducens foramina. In dorsum sella (0) or between prootic and dorsum sella (1).
50. Laterosphenoid. Absent (0) or present (1).
51. Position of occipital condyle. Even with craniomandibular joint (0), cranial to craniomandibular joint (1) or caudal to craniomandibular joint (2).
52. Paroccipital process. Ends freely (0) or reaches suspensorium (1).
53. Post-temporal fenestra. Large (0) or small (1).
54. Supraoccipital. Plate-like (0) or pillar-like (1).
55. Tooth implantation. Subthecodont (0), ankylothecodont (1) or pleurodont (2).
56. Caniniform teeth. Present (0) or absent (1).
57. Serrated teeth. Absent (0) or present (1).
58. Curvature of teeth. Absent (0) or present (1).
59. Cross-sectional shape of teeth. Oval (0) or laterally compressed (1).
60. Maxillary tooth plate. Absent (0) or present (1).
61. Number of tooth rows on maxilla. Single row (0) or multiple rows (1).
62. Number of grooves on maxilla. None (0), one (1) or two (2).
63. Location of maxillary teeth. Only on occlusal surface (0) or on occlusal and lingual surfaces (1).
64. Number of tooth rows on dentary. One (0), two (1) or more than two (2).
65. Jaw occlusion. Single-sided overlap (0), flat occlusion (1) or blade and groove (2).
66. Vomerine teeth. Present (0) or absent (1).
67. Palatine teeth. Present (0) or absent (1).

68. Teeth on palatine ramus of pterygoid. Present in two fields (0), present in one field (1), present in three fields (2) or absent (3).
69. Teeth on transverse range of pterygoid. Single row (0), multiple rows (1) or absent (2).
70. Depth of lower jaw measured at maximum height of adductor fossa relative to length of jaw from tip to articular. <25% (0) or >25% (1).
71. Jaw symphysis. Formed largely or wholly by dentary (0) or formed only by splenial (1).
72. Divergence of dentaries cranial to symphysis. Absent (0) or present (1).
73. Dentary/coronoid/surangular profile. Horizontal to convex (0) or concave caudal to coronoid (1).
74. Retroarticular process. Absent (0), present and small and formed by articular (1), present and large and formed by articular (2) or present and formed by fused articular and prearticular (3).
75. Uprturned retroarticular process. Absent (0) or present (1).
76. Lateral mandibular fenestra. Absent (0) or present (1).
77. Slender and tapering cervical ribs at low angle to vertebrae. Absent (0) or present (1).
78. Cervical rib accessory process. Absent (0) or present (1).
79. Postaxial cervical intercentra. Present (0) or absent (1).
80. Dorsal vertebrae intercentra. Present (0) or absent (1).
81. Ratio of lengths of centra of mid-cervical and mid-dorsal vertebrae. ≤ 1.0 (0), >1.0 and <1.5 (1) or >1.5 (2).
82. Dimensions of cervical neural spine. Tall with height and width approximately equal (0) or long and low with height 5 width (1).
83. Notochordal canal. Present in adult (0) or absent in adult (1).
84. Neural arches of mid-dorsals. Shallowly excavated (0) or deeply excavated (1).
85. Dorsal neural spine height. Tall (0) or low with height 5 times the length (1).
86. Trunk ribs. Most dichcephalous (0) or most holocephalous (1).
87. Second sacral rib. Not bifurcate (0), bifurcate with caudal process pointed bluntly (1) or bifurcate with caudal process truncated sharply (2).
88. Proximal caudal neural spine height. Moderately tall with height/length >1.0 and <2.0 (0), low with height/length <1.0 (1), tall with height/length >2.0 and <3.0 (2) or very tall with height/length >3.0 (3).
89. Ratio of lengths of caudal transverse processes and centra. ≤ 1.0 (0) or >1.0 (1).
90. Proximal caudal ribs. Recurved (0) or project laterally (1).
91. Distal width of haemal spine. Equivalent to proximal width (0), tapering (1) or wider than proximal width (2).
92. Gastralia. Absent (0) or present (1).
93. Cleithrum. Present (0) or absent (1).
94. Coracoid process. Small (0) or large (1).
95. Clavicular shape. Broad proximally (0) or narrow proximally (1).
96. Interclavicle proximal shape. Broad diamond (0) or gracile anchor (1).
97. Cranial margin of interclavicle. Smoothly convex (0) or notch present between clavicles (1).
98. Caudal stem of interclavicle. Little change in width along entire length (0) or expansion present (1).
99. Shape of scapular blade. Tall and rectangular (0), low with deep caudal concavity (1) or tall and very narrow (2).
100. Pelvic girdle. Unfenestrated (0) or obturator foramen present (1).
101. Acetabulum. Elongate (0) or circular (1).

102. Dorsal margin of ilium. Posterior process only (0), large posterior process and smaller anterior process (1), equally developed anterior and posterior processes (2) or large anterior projection (3).
103. Processus lateralis. Present (0) or absent (1).
104. Anterior apron of pubis. Absent (0) or present (1).
105. Relative contributions of pubic elements to acetabulum. Primarily the ilium (0) or approximately equal contributions from each element (1).
106. Femoral humeral ratio of lengths. 1:1 (0) or femur > humerus (1).
107. Entepicondylar foramen. Present (0) or absent (1).
108. Ectepicondylar foramen. Absent (0) or present (1).
109. Medial centrale of carpus. Present (0) or absent (1).
110. Femoral distal surfaces. Unequal (0) or equal (1).
111. Relative proportions of femur. Distal width/total length ≤ 0.3 (0) or distal width/total length >0.3 (1).
112. Number of proximal tarsals in a transverse row. Two consisting of astragalus and calcaneum (0) or three consisting of astragalus, calcaneum and centrale (1).
113. Astragalus-calcaneum articulation. Concave-convex absent (0) or concave-convex present (1).
114. Lepidosaurian ankle joint. Absent (0) or present (1).
115. Perforating foramen. Between astragalus and calcaneum (0) or between distal ends of tibia and fibula (1).
116. Lateral tuber of calcaneum. Absent (0) or present (1).
117. Centrale. Present and does not contact tibia (0) or present and contacts tibia (1).
118. Centrale. Present and contacts distal tarsal 4 (0) or present and does not contact distal tarsal 4 (1).
119. First distal tarsal. Present (0) or absent (1).
120. Second distal tarsal. Present (0) or absent (1).
121. Fifth distal tarsal. Present (0) or absent (1).
122. Fifth metatarsal. Straight (0), hooked without deflection (1) or hooked with deflection of proximal head (2).
123. Ratio of lengths of metatarsals I and IV ≥ 0.4 (0), <0.4 and ≥ 0.3 (1) or <0.3 (2).
124. Ratio of lengths of digits 3 and 4. ≤ 0.8 (0), >0.8 and <0.9 (1) or ≥ 0.9 (2).
125. Prefrontals. Separate along midline (0) or meet along midline (1).
126. Pterygoids. Join cranially (0) or remain separate (1).
127. Symphysis. Small (0) or extended caudally (1).
128. First caudal. Separate from sacrum (0) or incorporated in to sacrum (1).
129. Caudal zygapophysis. Inclined (0) or nearly or fully vertical (1).
130. Basicranial joint. Metakinetic (0) or fused (1).
131. Neurocentral sutures. Closed in adult (0) or open in adult (1).
132. Sacral and caudal ribs. Fused to centra (0) or free (1).
133. Odontoid prominence on atlas pleurocentrum. Absent (0), or present (1).
134. Cranial margin of cervical neural arch. Straight (0) or notched to form overhang (1).
135. Shape of astragalus. L-shaped with broad base (0) or elongate (1).
136. Crown of marginal teeth. Single point (0) or tricuspid (1).
137. Lumbar region. Not differentiated (0), ribs of last few presacrals project laterally and are not expanded (1) or ribs of last few presacrals fused or lost, project laterally and are not expanded distally (2).

138. First phalanx of digit 5. Shorter than or equal to length of first metatarsal (0) or significantly longer than the first metatarsal (1).
139. Distal ends of caudal neural spines. Not expanded (0) or expanded (1).
140. Distal ends of first five to six dorsal neural spines. Not expanded (0) or expanded (1).
141. Curvature of haemal spines. No curvature (0) or cranial curvature present (1).
142. Suture between ectopterygoid and pterygoid. Simple overlap of ectopterygoid and pterygoid (0) or complex overlap between ectopterygoid and pterygoid (1).
143. Distal ends of cervical neural spines. No expansion (0) or expansion present in form of flat table (1).
144. Pubic apron on ilium. Absent (0) or present (1).

Stenaulorh.

00000111111112100111010121111?11201110112011011?011011100011212211?20111210001000101?12
110?1011110012000110?1111011110011220000?000000000000???

Hyperodapedon

10000111111112100111111121111012011101121110111001011100011101211321111200001100100101
011110?10000120000101111?010110011220000100000000000000

Proterosuchus

01001101001101101100000000110101020111110111111111111001111000000002000002111100?0110112
11211011100011000110?10010011000111?01000000?00010000110

Euparkeria

010010010010011011000000001101110201111001110111111110011110000000020000211110000110122
11111011?00011110110?1001011??11110?0100?000000000000110

Champsosaurus

011000010110002001001011011111110000010100?100000021000100000000000010000000011100100101
1111101101001110011001001001???110?10111111100000000?00

Cteniogenys

011000000110??20111000100011???10?0?010100010?0000?1??0100000000?011000??????1100100???0
??????????10????10??????????????????101?11111??0?0?0??

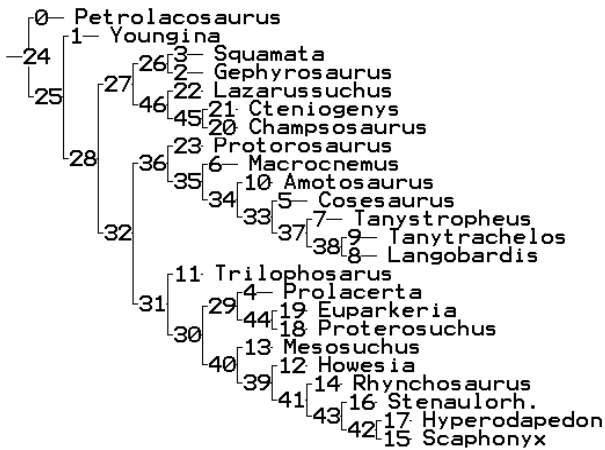
Lazarussuchus

01??000000110?20????????001?????????1??0?????????????01000000?0?0?????????01110000010??1?1
??11??0??0??110?100?0?1??1111??10111?00?0000000?10

Protosaurus

010100?100????20?10??0?1211??002?????????????????0??00100100000000??0000??0111?21??0102??2
1?????001??0110?100?00000001000??000?00?010?0000?00

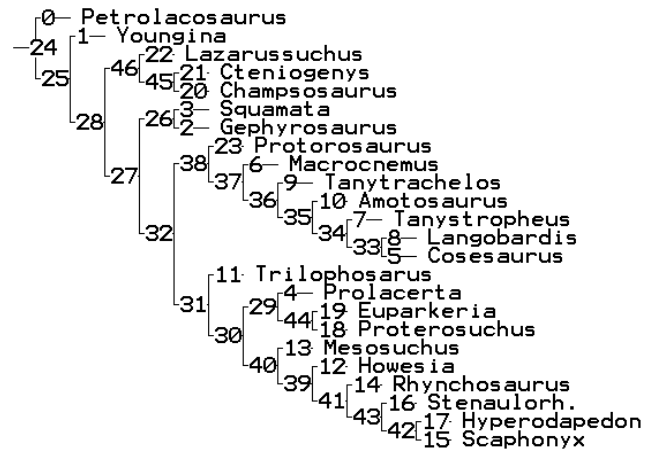
Cladogrammi ricavati dalla matrice



cladogramma 1

indice di consistenza = 0,458

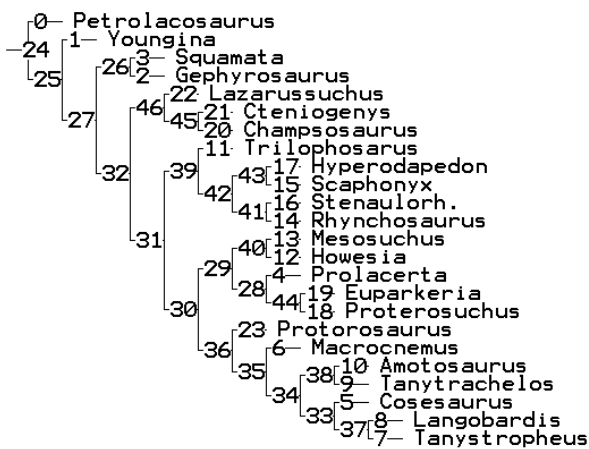
indice di ritenzione = 0,657



cladogramma 2

indice di consistenza = 0,458

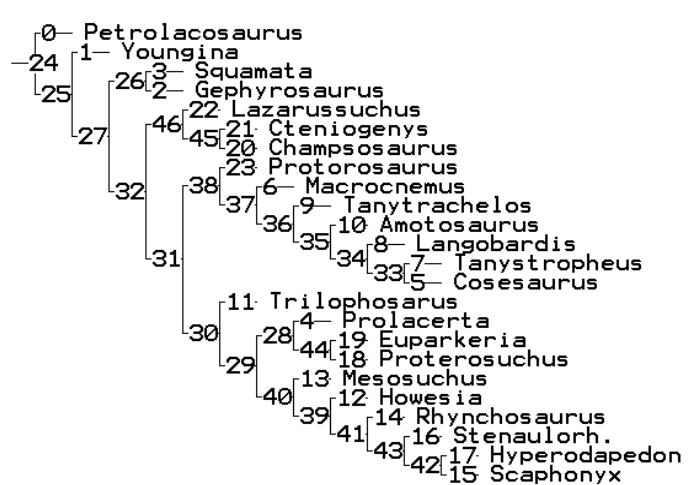
indice di ritenzione = 0,657



cladogramma 3

indice di consistenza = 0,458

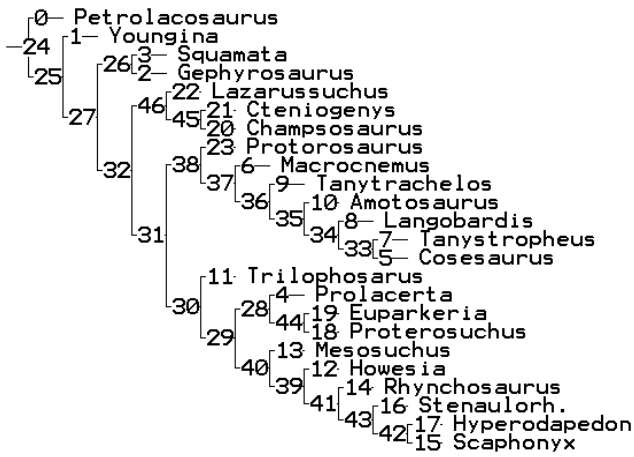
indice di ritenzione = 0,657



cladogramma 4

indice di consistenza = 0,458

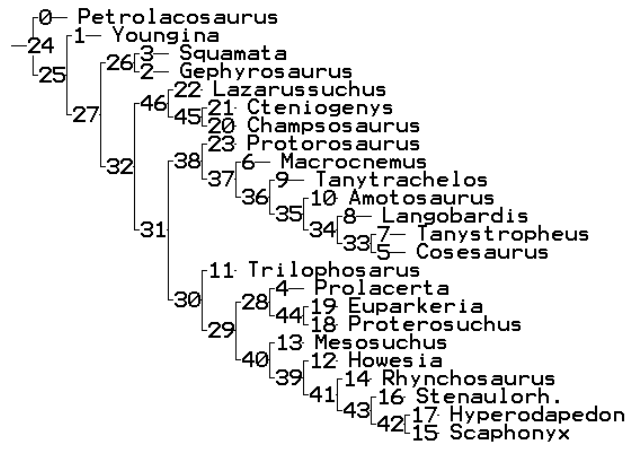
indice di ritenzione = 0,657



cladogramma 5

indice di consistenza = 0,458

indice di ritenzione = 0,657



cladogramma 6

indice di consistenza = 0,458

indice di ritenzione = 0,657

Rhynchosaurus

000?01111111121001??0101211110112011?011201101110110111000112122113201112?0???0
01?0103010110?1010011000110??01101011001111000010000000?000000

Scaphonyx

1000011111111210011111121111?01201110112111011?00101110001110021132111120000110
010010201?110?1?10012000110?1111011110011120000?00000000?000000

Stenaulorh.

00000111111112100111010121111?11201110112011011?011011100011212211?2011121000100
0101?12110?1011110012000110?1111011110011220000?000000000000???

Hyperodapedon

100001111111121001111112111101201110112111011100101110001110121132111120000110
0100101011110?10000120000101111?01011001122000010000000000000000

Proterosuchus

01001101001101101100000000110101020111110111111111111001111000000002000002111100?
011011211211011100011000110?10010011000111?01000000?00010000110

Euparkeria

010010010010011011000000001101110201111001110111111110011110000000002000021111000
011012211111011?00011110110?1001011??11110?0100?000000000000110

Champsosaurus

01100001011000200100101101111110000010100?10000002100010000000000001000000001110
01001011111101101001110011001001001???110?1011111100000000?00

Cteniogenys

011000000110??20111000100011???10?0?010100010?0000?1??0100000000?011000??????1100
100??0??????????10????10????????????????101?1111??0??0??0??

Lazarussuchus

01??000000110?20????????001?????????1??0?????????????01000000?0?0?????????011100000
10??1?1??11??0?0??110?100?0?1??1111??10111?00?0000000?10

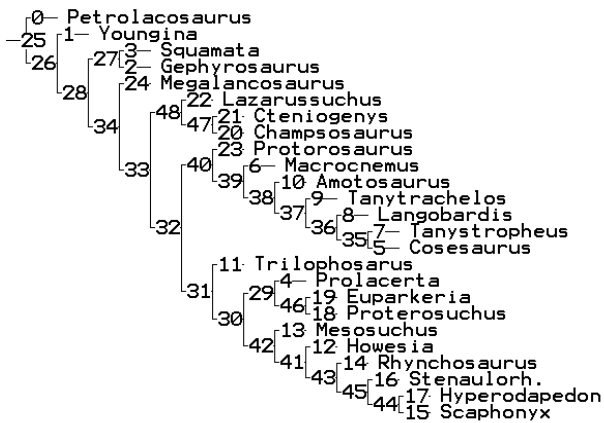
Protorosaurus

010100?100????20?10??0?1211??002?????????????????0??00100100000000??0000?0111?21??
0102??21?????001??0110?100?00000001000??000?00?010?0000?00

Megalancosaurus

010100010011??200000??001011?101?11?????????02??0100100000???0000100000020111030?2010
11102113?00110?10000011010000010002?001?00?10000111?00

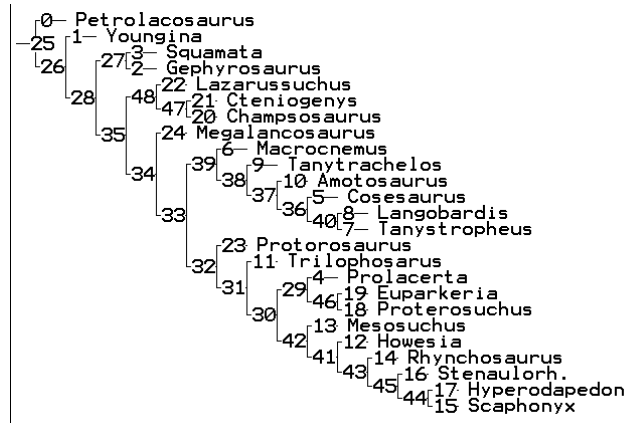
Cladogrammi ricavati dalla matrice



cladogramma 1

indice di consistenza = 0,443

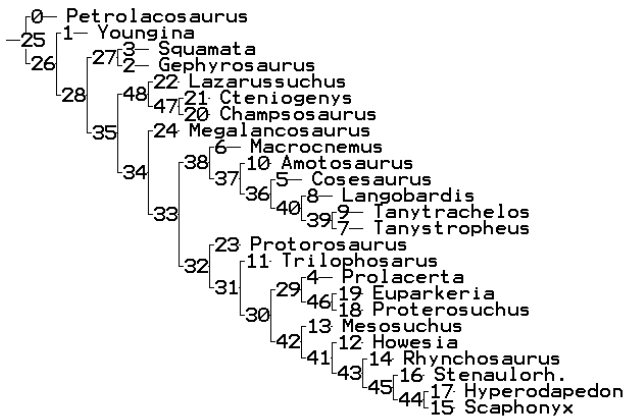
indice di ritenzione = 0,638



cladogramma 2

indice di consistenza = 0,443

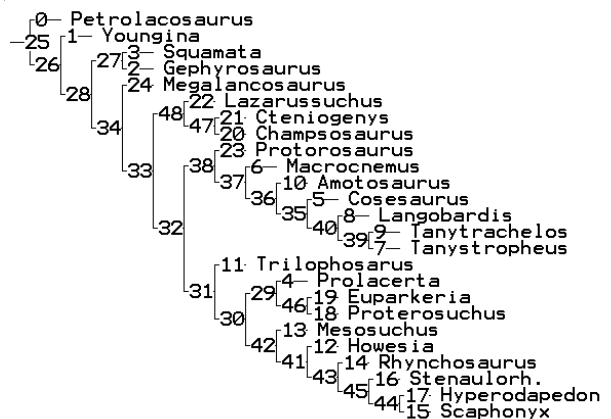
indice di ritenzione = 0,638



cladogramma 3

indice di consistenza = 0,443

indice di ritenzione = 0,638



cladogramma 4

indice di consistenza = 0,443

indice di ritenzione = 0,638

APPENDICE 3

Lista dei caratteri (Pritchard et al., 2015)

1. Premaxilla external sculpturing. Surface is smoothly sculptured (0) or premaxilla is marked by anteroventral striations (1).
2. Premaxilla, orientation of ventral margin. Horizontal, roughly inline with maxillary ventral margin (0) or slight downturn, such that the margin trends anteroventrally (1).
3. Premaxilla, anterodorsal process (=nasal process). Present, separating the nares (0) absent or reduced, creating a confluent external naris (1).
4. Premaxilla, posterodorsal process (=maxillary process, = subnarial process). Absent, such that premaxilla contributes a small ventral margin for the naris (0) or posterodorsal process present, framing the posteroventral margin of the naris (1).
5. Premaxilla, length of posterodorsal process (=maxillary process, = subnarial process). Short, failing to exclude maxilla from narial margin (0) or long, excluding maxilla from narial margin (1) or extremely long, reaching the anteriormost part of the prefrontal (2).
6. Premaxilla, posterodorsal process/maxilla contact. Contact is a simple, straight margin (0) or knob on the posterior margin of the posterodorsal process of the premaxilla fits into notch in the anterior surface of the maxilla (1).
7. Maxilla, orientation of ventral margin. Ventral margin of maxilla is horizontal (0) or ventral margin of maxilla is convex (1).
8. Maxilla, posterolateral surface. Directly adjacent to alveolar margin (0) or lateral process of maxilla present, creating distinct space between maxillary alveoli and posterolateral surface of the maxilla (1).
9. Nasal, orientation of contact with prefrontal. Oriented parasagittally (0) or oriented anterolaterally (1).
10. Prefrontal, contact with contralateral prefrontal. No contact, due to fronto-nasal contact (0) or prefrontals approach medially, constricting fronto-nasal contact (1)
11. Lacrimal, facial contribution. Forms a portion of lateral surface of the face, reaching anteriorly to the external naris (0) or forms a portion of the lateral surface of the face, but does not reach naris (1) or limited to orbital margin (2)
12. Lacrimal, anterior extension. Lacrimal extends dorsally to reach the ventral margin of the nasal externally (0) or lacrimal fails to reach nasal (1).
13. Antorbital fenestra. Absent (0) or present (1).
14. Frontals, degree of fusion. Frontals unfused to one another (suture patent) (0) or frontals fused in the midline (1).
15. Frontals, shape. Frontal maintains transverse width throughout its anteroposterior length (0) or frontals expand transversely posteriorly (1).
16. Frontal, shape of contact with parietal in dorsal view. Roughly transverse in orientation (0) or frontal exhibits posterolateral processes, forming anteriorly curved U-shaped contact (1).
17. Frontal and postfrontal, surface texture. Dorsal surface relatively smooth (0) or dorsal surface exhibits distinct pitting (1).
18. Postfrontal, medial contact with frontal and parietal. Postfrontal forms broad contact with midline skull elements, without bifurcation (0) or postfrontal bifid, fitting broadly across both parietal and frontal (1).

19. Parietals, degree of fusion. Parietals unfused to one another (patent suture) (0) or parietals fused in the midline (1).
20. Parietal, sagittal cresting. Parietal skull table flattened (0) or dorsal exposure of parietal forms a raised margin, elevated above lateral excavation for jaw adductor musculature (1) or thin, blade-like sagittal crest (2).
21. Parietal, orientation of post-temporal process. Roughly transverse (0) or strong posterolateral angling (1).
22. Pineal foramen. Present (0) or absent (1).
23. Pineal foramen, position. Entirely surrounded by parietals (0) or situated within the frontoparietal suture (1).
24. Postparietals. Absent (0) or present (1).
25. Postparietals, degree of fusion. Unfused to one another (0) fused as a midline interparietal (1).
26. Postorbital, presence of medial process. Medial process absent, with contributions of the frontal, parietal or postfrontal forming the posterodorsal orbital margin (0) present, postorbital contributing to posterodorsal orbital margin (1).
27. Postorbital, location of medial process. Situated deep to postfrontal (0) or dorsally excludes postfrontal from supratemporal fenestra margin (1).
28. Postorbital, length of posterior process. Contributes to less than one-half the length of the supratemporal bar (0) or contributes to more than one-half the length of the supratemporal bar (1).
29. Infratemporal fenestrae, conformation. Present, distinct opening framed by squamosal, postorbital and jugal (0) or postorbital, jugal, and squamosal fit against one another as a "lateral temporal plate" present, with squamosal extending anteriorly to slot into a notch on the jugal (1).
30. Jugal, ornamentation of lateral surface. Unornamented (0) or distinct anteroposteriorly running shelf present (1).
31. Jugal, ascending process relative to supratemporal bar. Process terminates ventral to bar (0) or process intersects between postorbital and squamosal within bar (1).
32. Jugal, posterior process. Absent (0) or present, but failing to contact the quadratojugal posteriorly (1) or present, contacting the quadratojugal posteriorly (2).
33. Squamosal, descending process. Present (0) or absent (1).
34. Squamosal, size of descending process. Forms massive flange that covers the quadrate entirely in lateral view (0) or anteroposteriorly slender (1).
35. Squamosal, posterior process. No posterior process (0) or posterior process, extending beyond quadrate contact (1).
36. Supratemporals. Absent (0) or present (1).
37. Tabulars. Absent (0) or present (1).
38. Quadratojugal. Present (0) or absent (1).
39. Quadratojugal, anterior process. Prominent anterior process for jugal articulation (0) or no anterior process (1).
40. Quadratojugal, anterior process. Paralleling dorsal and ventral borders (0) or anteriorly tapering anterior process (1).
41. Quadrate, posterior margin. Straight, vertical posterior margin (0) or concave, excavated posterior margin (1).
42. Quadrate foramen/quadratojugal foramen, position. Foramen positioned b/t quadrate and quadratojugal (0) or foramen positioned within the quadrate (1).

43. Quadrate, tympanic crest. Quadrate has no lateral expansion (0) or flattened tympanic crest projects from lateral surface of quadrate (1).
44. Palatal teeth. Present (0) or absent (1).
45. Vomerine teeth. Present (0) or absent (1).
46. Vomer, contact with maxilla. Vomer only contacts premaxilla(0) or vomer-premaxilla contact expands onto maxilla (1).
47. Palatine teeth. Present (0) or absent (1).
48. Pterygoid, anterior process dentition. Present (0) or absent (1).
49. Pterygoid, anterior process dentition. One field (0) or two fields (1) or three fields (2)
50. Pterygoid, transverse process dentition. Absent (0) or present (1).
51. Pterygoid, morphology of tooth row on transverse process. Multiple rows on transverse process (0) or one row on transverse process (1).
52. Pterygoid, contact with contralateral pterygoid. Pterygoids separated from one another in midline (0) or pterygoids have small midline contact anteriorly (1) or pterygoids meet broadly in the midline (2).
53. Pterygoid, transverse process. Lateral orientation in ventral view (0) or anterolateral orientation in ventral view (1).
54. Pterygoid, interpterygoid vacuity. Pterygoids meet to form anteriorly tapering space (0) or pterygoids meet to form anteriorly curved space (1).
55. Supraoccipital, posterior surface. Smooth posterior surface (0) or distinct dorsoventrally running crest in the midline (1).
56. Supraoccipital. Consists of a flattened posterior lamina(0) or pillar-like (1).
57. Opisthotic, ventral ramus. Ventral ramus is a slender process (0) or ventral ramus has distinct club-shaped expansion ventrally (1).
58. Opisthotic, paroccipital process. Ends freely (0) or contacts the suspensorium (1).
59. Exoccipital, morphology of dorsal surface. Exoccipital columnar throughout dorsoventral height, forming transversely narrow dorsal contact with more dorsal occipital elements (0) or dorsal portion of exoccipital exhibits dorsomedially inclined process that forms transversely broad contact with more dorsal occipital elements (1).
60. Exoccipital, contralateral contact dorsal to foramen magnum. Exoccipitals do not meet dorsal to foramen magnum, such that supraoccipital contributes to foramen magnum(0) or exoccipitals meet dorsal to foramen magnum, preventing supraoccipital contribution (1).
61. Exoccipital, contralateral contact on floor of foramen magnum. Absent, basioccipital contributes to floor of foramen magnum (0) or present, excluding basioccipital from floor of the foramen magnum (1).
62. Exoccipitals, fusion with opisthotic. Absent (0) or present (1).
63. Opisthotic, paroccipital process morphology. Unflattened and tapered (0) or anteroposteriorly-flattened distally (1).
64. Basioccipital, basal tubera. Absent (0) or present (1).
65. Parabasisphenoid, dentition on cultriform process. Absent (0) or present (1).
66. Parabasisphenoid, parasphenoid crests. Absent such that there is no ventral floor for the vidian canal (0) or present as prominent ventrolateral extensions of the caudoventral processes, framing the ventromedial floor of the vidian canal (1).
67. Parabasisphenoid, passage for internal carotid arteries. Within lateral wall of braincase (0) or within ventral surface of the parabasisphenoid (1).
68. Parabasisphenoid, conformation of ventral surface. Roughly planar (0) or distinct depression posterior to carotid canals (parabasisphenoid recess sensu Nesbitt, 2011) (1).

69. Parabasisphenoid, cultriform process. Extremely elongate, reaching to the level of the nares (0) or shorter, failing to reach nares (1).
70. Parabasisphenoid, basiptyergoid process orientation in transverse plane. Anterolateral (0) or lateral (1).
71. Parabasisphenoid, location of abducens foramina. Within the dorsum sella (0) or track across dorsal surface of dorsum sella (1), or within prootic (2).
72. Laterosphenoid ossification. Absent (0) or present (1).
73. Prootic, crista prootica. Present (0) or absent (1).
74. Prootic, anterior inferior process. Process present, sitting anterior to trigeminal foramen (0) or absent, trigeminal foramen unframed anteriorly (1).
75. Prootic, paroccipital contribution. Prootic does not contribute to anterior surface of paroccipital process (0) or prootic contributes laterally tapering lamina to the anterior surface of the prootic (1).
76. Stapes, dorsal process. Absent (0) or present (1).
77. Stapes, foramen for stapedia artery. Present (0) or absent (1).
78. Dentary, divergence at symphyseal region of mandible. Dentaries do not diverge (0) or dentaries diverge into prominent anterolateral processes (1).
79. Coronoid process. Absent (0) or present (1).
80. Surangular, lateral surface, foramen positioned near surangular-dentary contact. Absent (0) or present (1).
81. Surangular, lateral surface, foramen positioned directly anterolateral to glenoid fossa. Absent (0) or present (1).
82. Angular, exposure on lateral mandibular surface. Broadly exposed (0) or limited to posteroventral sliver by dentary and surangular (1).
83. Angular, exposure on lateral mandibular surface. Terminates anterior to the glenoid (0) or extends to the glenoid (1).
84. External mandibular fenestra (EMF). Absent (0) or present (1).
85. Splenial, contribution to mandibular symphysis. Splenials contribute to symphysis (0) or splenials fail to contribute (1).
86. Retroarticular process. Present (0) or absent (1).
87. Retroarticular process, composition. Articular only (0) or fused articular-prearticular (1).
88. Marginal dentition on anteriormost portions of premaxilla and dentary. Present (0) or absent (1).
89. Marginal dentition, enlarged caniniform teeth in maxilla. Present (0) or absent, maxillary teeth subequal in size (1).
90. Marginal dentition. Non-serrated (0) serrated (1).
91. Marginal dentition, posterior margin of tooth. Convex or straight (0) or concave (1).
92. Marginal dentition, arrangement. Single row of marginal teeth (0) or multiple zahnreihen in maxilla (1).
93. Marginal dentition, morphology of crown base. Tooth crown forms a single, pointed crown (0) or tooth crown forms a flattened platform with pointed cusps (1) or tooth crown has three, mesiodistally arranged cusps (2).
94. Marginal dentition, implantation. Teeth situated in shallow dental groove (pleurodony + thecodonty) (0) or teeth on dorsal surface of tooth-bearing bones (acrodonty) (1).
95. Marginal dentition, lingual surface. Teeth walled by minimal lingual wall (0) or no lingual wall (1).
96. Marginal dentition, lingual surface. Teeth walled by minimal lingual wall only (0) or interdental plates are present (1).

97. Marginal dentition, rooting. Tooth crowns are not attached to dentigerous bones when fully erupted (0) or teeth ankylosed to tooth-bearing elements when fully erupted (1).
98. Marginal dentition, tooth shape at crown base. Circular (0) or labiolingually compressed (1) or labiolingually wider than mesiodistally long (2).
99. Palatal dentition, morphology. Small, button-like teeth (0) or small, conical teeth (1).
100. Marginal dentition, procumbency. Antermost marginal teeth have similar apicobasal orientation to posterior teeth (0) or antermost teeth are procumbent (1).
101. Presacral vertebrae, shape of anterior articular surface. Planar (0) or concave (1).
102. Presacral vertebrae, shape of posterior articular surface. Planar(0) or concave(1) or convex (2).
103. Presacral vertebrae, development of posterior articular surface convexity. Moderate (0) or hemispherical (1).
104. Anterior cervical ribs, shaft shape. Tapering rapidly, roughly triangular in lateral view (0) or ribs taper gradually, elongate and splint-like in lateral view (1).
105. Cervical ribs, anterior process. Absent (0) or present (1).
106. Cervical vertebrae, intercentra. Present (0) or absent (1).
107. Anterior post-axial cervical vertebrae, shape of anterior articular surface. Subcircular, roughly equivalent in dorsoventral height and transverse width (0) or compressed, with a greater transverse width than dorsoventral height (1).
108. Cervical vertebrae, ventral keel. Present (0) or absent (1).
109. Anterior post-axial cervical vertebrae, shape of ventral surface excluding keel. Ventrally rounded (0) or ventral face flattened (1).
110. Cervical vertebrae, number of costal facets. One (0) or two (1).
111. Anterior post-axial cervical vertebrae, position of diapophysis (or dorsal margin of synapophyses). At or near dorsoventral level of pedicles (0) or further ventrally, near the dorsoventral midpoint of the centrum (1).
112. Anterior post-axial cervical vertebrae, relative location of costal facets. Facets distinctly offset from one another (0) or facets very closely appressed to one another with little or no finished bone separation (1).
113. Anterior post-axial cervical vertebrae, shape of neural spine base. Elongate, subequal in length to the neural arch (0) or short, spine restricted to posterior half of neural arch (1).
114. Anterior post-axial cervical vertebrae, neural spine shape in cross-section. Transversely narrow (0) or elliptical or circular (1).
115. Anterior post-axial cervical vertebrae, shape of anterior margin of neural spine in lateral view. Straight and linear (0) or anterodorsal process forming an anterior notch (1).
116. Anterior post-axial cervical vertebrae, anterior margin of neural spine, direction of inclination. Inclined posterodorsally (0) or inclined anterodorsally (1).
117. Cervical vertebra, transverse width of dorsal tip of neural spine. Transversely slender (0) or expanded transversely with a midline cleft (1).
118. Cervical vertebrae, relative location of dorsal margin of mid-cervical neural spines. Spines are equivalent in height and length to other cervical neural spines (0) or spines are dorsoventrally depressed at their anteroposterior midpoints, leaving them little more than midline dorsal ridges (1).
119. Cervical vertebra, dorsal surface of postzygapophyses. Smooth and rounded (0) or posteriorly pointed projections (epipophyses) present (1).
120. Anterior dorsal vertebrae, position of parapophysis (or ventral margin of dorsal synapophysis). Positioned partially on lateral margin of centrum (0) or positioned entirely on neural spine (1).

121. Posterior dorsal vertebra, position of parapophysis (or ventral margin of dorsal synapophysis) in trunk vertebrae. Positioned partially on lateral margin of centrum (0) or positioned entirely on neural arch (1).
122. Anterior dorsal vertebrae, number of pectoral costal facets. One (holocephaly) (0) or two (dichocephaly) (1) or three (tricephaly) (2).
123. Posterior dorsal vertebrae, costal facets. Single rib facet (0) or inverse-L rib facet (suggesting partial confluence of diapophysis and parapophysis)(1) or double rib facet (2).
124. Posterior dorsal vertebra, ribs and vertebrae. Unfused (0) or fused (1).
125. Dorsal vertebrae, neural spine, dorsal portion. Similar width as the more distal portion of the neural spine (0) or expanded transversely into a broadened tip (=spine table) (1).
126. Dorsal vertebrae, breadth of neural spine expansion. Little lateral expansion relative to the neural spine base (0) or transversely broad, much wider than neural spine base (1).
127. Dorsal vertebrae, texturing on dorsum of neural spine expansion. Marked by irregular rugosities (0) or marked by transverse striations (1).
128. Dorsal vertebrae, intercentra. Present (0) or absent (1).
129. Dorsal vertebrae, height of neural spines. Tall, greater in dorsoventral height than anteroposterior length (0) or long and low, lesser in dorsoventral height than anteroposterior length (1).
130. Dorsal vertebrae, accessory zygosphene-zygantrum articulations. Absent (0) or present (1).
131. Second sacral rib, shape. Rib is a single unit (0) or rib bifurcates distally into anterior and posterior processes (1).
132. Second sacral rib, morphology of posterior process. Terminally blunted (0) or sharp distally (1).
133. Anterior caudal vertebrae, shape of transverse processes. Processes curve posterolaterally (0) or processes straight (1).
134. Anterior caudal vertebrae, orientation of transverse processes. Base of process perpendicular to the long axis of the vertebra (0) or processes angled posterolaterally from base (1).
135. Caudal vertebrae, autotomic septa within the centrum. Absent (0) or present (1).
136. Chevron, shape of hemal spine. Tapers along its anteroposterior length (0) or maintains breadth along its length (1) or broadens distally, forming inverted T shape (2) or broadens distally, forming subcircular expansion (3).
137. Gastralia, ossification. Present (0) or absent (1).
138. Gastralia, pairs of lateral gastralia. Two (0) or one (1).
139. Epiphyses of limb elements, secondary ossification centers. Absent (0) or present (1).
140. Cleithrum. Present (0) or absent (1).
141. Clavicle, portion articulated with the interclavicle, shape. Broader than distal portion of clavicle (0) or similar in narrowness to the distal portion of the clavicle (1).
142. Interclavicle, shape. Transversely robust, forming broad diamond anteriorly (0) or transversely gracile anteriorly, forming anchor-like shape anteriorly (1).
143. Interclavicle, shape of anterior surface anteromedial to clavicular articulations. Smooth margin (0) or prominent notch in margin (1).
144. Interclavicle, shape of caudal stem. Slender, tapering (0) or marked expansion (1).
145. Scapula, scapular blade, orientation of the long axis. Blade oriented directly dorsally (0) or curves posterodorsally (1).
146. Scapula, morphology just distal to the glenoid fossa, lateral side. Prominent tubercle developed (0) or slight depression or smooth bone (1).
147. Coracoid, number of ossifications. Two (0) or one (1).

148. Coracoid, infraglenoid morphology. No development of coracoid posterventral to glenoid (0) or prominent post-glenoid process on coracoid, terminating in thickened margin (1).
149. Sternum, ossification of sternal plates. Absent (0) or present (1).
150. Humerus, ectepicondyle, presence of radial nerve groove. Absent (0) or present (1).
151. Humerus, ectepicondyle, morphology of radial nerve groove. Groove has no roof (0) or groove roofed, forming ectepicondylar foramen (1).
152. Humerus, ectepicondyle morphology. Prominent preaxial crest (0) or no crest (1).
153. Humerus, entepicondyle morphology. Entepicondylar foramen absent (0) or entepicondylar foramen present (1).
154. Humerus, entepicondyle morphology. Smooth margin between shaft and post-axial condyle (0) or prominent entepicondylar crest present (1).
155. Humerus, entepicondylar crest morphology. Crest exhibits a curved proximal margin (0) or crest exhibits a prominently angled proximal margin (1).
156. Humerus, distal condyle morphology. Distinct trochlear and capitular articulations (0) or low, double condyle (1).
157. Ulna, ossified olecranon process. Present (0) or absent (1).
158. Medial centrale of hand. Absent (0) or present (1).
159. Distal carpal five. Absent (0) or present (1).
160. Manual intermedium. Present (0) or absent (1).
161. Ulnare and intermedium, perforating foramen between elements. Present (0) or absent (1).
162. Manual digit four, phalangeal formula. Five phalanges (0) or four phalanges (1).
163. Puboischiadic plate, fenestration. No fenestra (0) or thyroid fenestra within plate (1).
164. Ilium, long axis of orientation for iliac blade. Horizontal orientation (0) or posterodorsal orientation (1).
165. Ilium, anteroventral process extending from anterior margin of pubic peduncle. Absent (0) or present, process draping across anterior surface of pubis (1).
166. Ilium, supra-acetabular crest. Crest absent, posterodorsal margin of acetabulum similar in development of anterodorsal margin (0) or prominent anterodorsal bony lamina frames the anterodorsal margin of the acetabulum (1).
167. Ilium, shape of supra-acetabular margin. Dorsalmost margin of acetabulum is unsculptured (0) or prominent, bulbous rugosity superior to acetabulum (1).
168. Ilium, acetabulum shape. Irregular, marked by posterodorsal invasion by finished bone (0) or roughly circular, no posterodorsal invasion (1).
169. Ilium, anterior margin of iliac blade, anterior process or tuber. Absent, smooth anterior margin (0) or process or tuber present (1).
170. Ilium, anterior process/tuber of ilium. Anterior process/tuber small, with anterodorsal margin of ilium curving smoothly into dorsal margin of iliac blade (0) or large and anteriorly projecting tuber, with dorsal margin of tuber nearly continuous with dorsal margin of iliac blade (1).
171. Ilium, development of posterior process. Weakly developed, failing to extend well posterior of acetabulum (0) or strongly developed, extending well posterior to the acetabulum (1).
172. Ilium, morphology of dorsal blade margin. Smoothly textured dorsal border (0) or distinct dorsoventral striations running from acetabulum to dorsal margin of iliac blade (1).
173. Pubis, morphology of symphysis. Pubic apron present, with distinct anteroventral downturn of the symphyseal region (0) or pubic apron absent, symphyseal region only in coronal plane (1).
174. Pubis, pubic tubercle. Absent (0) or present (1).

175. Pubis, lateral surface, development of a lateral tubercle (sensu Vaughn, 1955). Present (0) or absent (1).
176. Ischium, shape of posterior margin. Linear posterior margin (0) or posterior process extends from posterodorsal ischiadic margin (spina ischii sensu El-Toubi, 1949) (1).
177. Femur, profile in pre-axial view. Femoral shaft exhibits sigmoidal curvature (0) or femoral shaft linear with slight ventrodorsal curvature (1).
178. Femur, morphology of proximal end of head. Well-ossified convex head, hemispherical (0) or concave surface with groove (1).
179. Femur, development of internal trochanter crest. Trochanteric crest does not reach femoral head (0) or trochanteric crest reaches far proximally, continuous with the femoral head (1).
180. Femur, size of distal condyles (medial and lateral), comparison. About equal in size (0) or unequal, lateral condyle larger than the medial condyle (1).
181. Femur, expansion of distal condyles relative to femoral shaft. Distinct expansion beyond the circumference of the femoral shaft (0) or limited expansion beyond the circumference of the femoral shaft (1).
182. Femur, shape of medial tibial condyle in distal view. Medial surface is rounded and mound-like (0) or medial surface is triangular and sharply pointed (1).
183. Femur, fibula condyle, shape of ventral surface. Flattened and planar (0) or rounded and mound-like (1).
184. Pedal centrale. Absent as distinct ossification, fused to astragalus (0) or present as distinct ossification (1).
185. Astragalus-calcaneum, extent of co-ossification. Present as distinct ossifications (0) or co-ossified (1).
186. Astragalus-calcaneum, perforating foramen at contact. Distinct foramen situated between astragalus and calcaneum (0) or no foramen evident between astragalus and calcaneum (1).
187. Calcaneum, distal facet. Distal facet is little broader than is the proximal facet (0) or distal facet is markedly expanded, more than twice the breadth of the proximal facet (1).
188. Calcaneum, lateral margin. Calcaneum terminating in unthickened margin (0) or roughened tuberosity present laterally (1).
189. Calcaneum, expansion of lateral margin. Calcaneum has little postaxial expansion (0) or lateral wing of calcaneum is twice as broad or broader than the distal calcaneal facet (1).
190. Calcaneum, lateral projection. Ventrolateral margin of calcaneum projection coplanar with dorsolateral margin of projection (0) or ventrolateral margin of calcaneum "curls" externally (1).
191. Distal tarsal four, morphology of proximal contact. Smooth contact surface for proximal tarsals (0) or prominent process for contact with proximal tarsals (1).
192. Pedal centrale, contact with tibia. Absent (0) or present (1).
193. First distal tarsal. Present (0) or absent (1).
194. Second distal tarsal. Present (0) or absent (1).
195. Fifth distal tarsal. Present (0) or absent (1).
196. Metatarsal five, shape of proximal postaxial margin. Smooth, curved margin (0) or prominent, pointed process (outer process sensu Robinson, 1975) (1).
197. Metatarsal five, angling of primary shaft with proximal tarsal articulation. Metatarsal is straight, with proximal tarsal articulation forming straight line with primary shaft (0) or metatarsal is hooked, with proximal tarsal articulation forming right angle with primary shaft (1).

198. Metatarsal five, concavity along preaxial margin. Prominent concavity present (0) or concavity absent, creating blocky metatarsal five (1).
199. Pedal digits, morphology of digit five. Proximal phalanx shorter than proximal phalanx of digit four(0) or proximal phalanx elongate, longer than all other proximal phalanges (1).
200. Heterotopic ossifications. Absent in a minimum of 5 individuals (0) or present 81).
201. Classical calcaneal tuber character. Tuber absent (0) or tuber present (1).

matrice dei dati (da Pritchard et. al., 2015 modificata)

Petrolacosaurus 0000--
000000001000000101100002010110000000001010100000000010110000?0???1000000011-
00000000000011-0000010?100000000100--0000-00010?000100011?0100110001100?0100000-0-
110000010?-100000000000-0-0?0

Uromastyx_sp. 0000--00102-01100?101010-0??00101-0001--1111-0-----01-11010-
0101010010001100101101?01010100001---0-002100000000-100000000000--1110-
1011011111000110110011100110101110?11-101111000010001100001-111110000

Trilophob
00011001102-0000000201-0-100101-001000??1011-0-----10?01111011?1001111100010101?101000011000100?12--
1201110001110001001011110--0000-
10021?0111010011010101100100000001111011011001100111000110010011100?1

Trilophoj 0?0???01002-
000?00010???01??101?001??0?????????0????????????????????????????????01????0???1100010??12?-
?????????????????0??10?011????????0????????????????0?????????????
??????

Prolacerta 000110001010000100010{01}00-11000010011001-
10100001111100{01}01111001101111110000010011000100010100001110011-111000110000100000?000--
00010110????110100110010100-11????00001010010011001100111000110010011100?1

Teraterpeton 00010001101?000000001??0?0-
0101?001000??1010?0010?????10?100010?0???11?00????00?1000?0011000100?102-11-
?1101010?0001001???0???100?????0???111?00??
????

Protorosaurus 0000--0000100000001101-?011000010011001-
1010??????????10?00010?????????????001?000?000100000?00?010-1110??1110000000???000--0000-
?0010??1?110001?01010101010000000?????1?111?011????100000000001?10000

Proterosuchus 0101100000101010000111-1011100020011001-1010000111100-
10111111101111111000??0011001?00011100001110010-
1100101100000000??2?0110?0010100100?110110110010101011?????000111?11101100100011100011001
0011100?1

Youngina 0000--
0000100001010000010101000200010001000000011111000001000001010010001101000????0?000101000
00000010-??00?000-01010000??000--000101001???111000?10110111?0001??0110?010-
0?111?01?0???10000?000000-0-0?0

Gephyrosaurus 0000--00002-010001101000010000010000001-1010000110-
100????0000?10100?000?????01?0??0?0101000001-000010-00?000-00000?000?000--
?111011110??111000010?11011?????????1110011-10111?000000?01100?01????110??0

Mesosuchus 00112?00111-000010{01}11000-11100010011001-1010010110-
20?10110000110110111000???00?01100000100100??100010-?1101011?110000110?000--
00010110100?111100?1?0??1010110000?100??10011111001100001000110010011100?1

Rhynchosaurus 01112010111-0000101101-0-1110102001100001011-?-----
20?????????11001011100?????11??0?00001100100??10--10-??00?0100110100011?000--?000-
100100?1111101100101010110?000000?01111111001?-0??1000??0010010100?1

Cosesaurus 0000?000??1?00000?00?????0?00?????0?0??1?????????????????????????????????0?????00??0?0?010000
00?001?0111111?1111?0??00??0?0?0??10??11010?0111?01?1?0?0?00?11??0??1?0??1??1?????11101?0?
0?00000??10111-0

Langobardisaur 10011000?01?00000?0101???1?0?0011-
1?????1?????????????????????????????????0?????01??0?010?01000200?00?00211111?1111001?101???01??
001011110100011101?1?010100-11?0??0100?11111?11111101?0100?1?0011110111-0

Tanystropheus 00011000101100000001001??11000011-?10?????1?10000100-
1001???00?1010?011?00??100??0?010001000{02}001001011-
111001111001?01101?1111110011110100011101111010100-1100001100111101111101100000001000-
111011110

Tanytrachelos 0001?000?01?00000000?01??110?001?-?????1?1000?100-
100??????0?????????????????????0?0?01000000?0000121111101??10011?01????11?110?0-
100?000?????1?11010100-11????1100?11111111111100?0001??1??11?01111?

Macrocnemusbas 0001100010110001000111??1100001001?0???1?100?0110-
?????????????0???11?0?????00??0?010?010100000001011-1110?01110011000-
???01?010011110100011101111010100-11?00?010011110111?1101100?010000?001011010010

Amotosaurus ?0?????0?????0?????????????????0001?????????01?01?????????????????????????????????0?0??0100000
?????1001-
1110??11100??11?????????011?0?0?????????1?11?????????????????100??101?1??0??????000??0?-
101??1??

Macrocnemusfuy 0001100010110001001111-
??110000100100??1?10??1?????????????????????????????????00??010?0?01010000?00?011-
1110??1110011?00001001??10011110?000111??111??10??0-
1000??01001011010111101101001000?00010110100?0

Erythrosuchus 0001111000101010000111-
11110000200110000100??0?????100001?1111110010?111001??001100110001110000101-010-
0?00001101000000012100--0000-
1001000111100?10010101011?????0001111110110010000100??1000??1?00?0

Shinisaurus 0000--00101-011001101000---000001-01011-1110101100-01-
10010001110100110000101011110010101010001-000012100001000-1000000000000--1100-
1011111111000110010011100110101100010-1011100001000011010?1?001010000

Orovenator

0000--00?00000010000?00??11?00-

1????1???0?00??01211?0????????????1?00???0???1?01??0?00??010100000000010-
???00000??000?0?????????0????0??
???

Euparkeria

00011000001010010001?1-

111110002001000001010?00110?100??1?1?11110?11?11100?010011011?00011100001010010-
010000100?00?000??1??1100000-??0?0??11?00??0???1?0-11????000??11111??1?01?011100001100-
1111100?1

Batrachotomus

0001011010101000000111-0-1100002001000001011-0-----

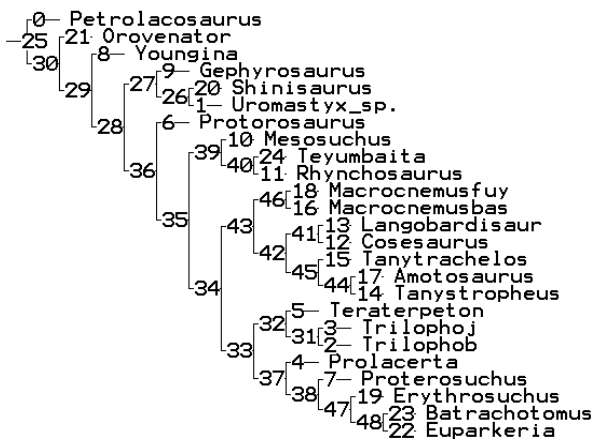
1001011101011?001?1010?1??00?100100001110000101-011-011000110{01}001001112101001000-
??0100011??0010010100010?????000101111101100??01??001011?0-??110??1

Teyumbaita

?1112010111-0000001201-0-1010102011?00001011-1-----20111011000110????1?000??1001100-

001100100??10--11-??10001001?0000101?0?0--100????0?0?01????0010?10100-
1????????????????????1010??10??????1?????????

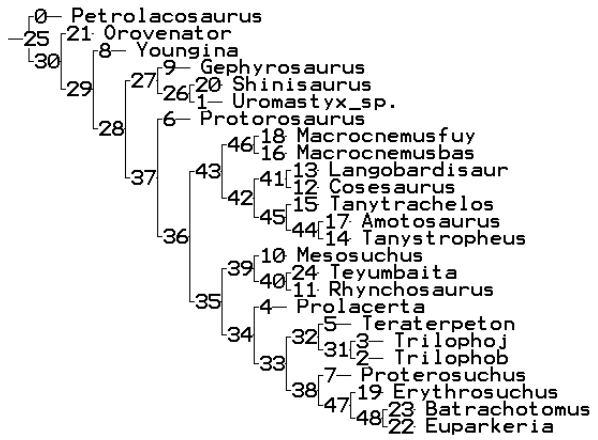
Cladogrammi ricavati dalla matrice



cladogramma 1

indice di consistenza = 0,456

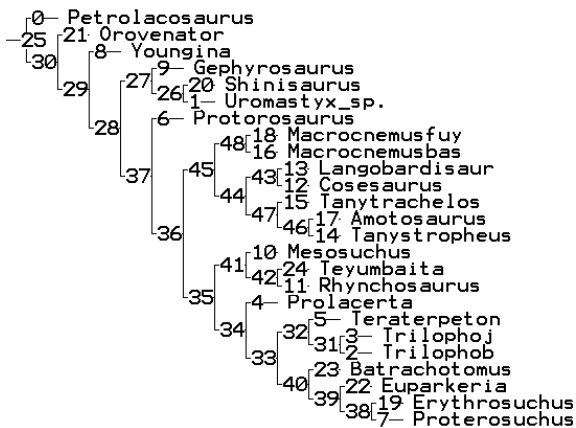
indice di ritenzione = 0,612



cladogramma 2

indice di consistenza = 0,456

indice di ritenzione = 0,612



cladogramma 3

indice di consistenza = 0,456

indice di ritenzione = 0,612

BIBLIOGRAFIA

- Bechly G., and Stockar R. 2011. The first Mesozoic record of the extinct apterygote insect genus *Dasyleptus* (Insecta: Archaeognatha: Monura: Dasyleptidae) from the Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland). *Palaeodiversity* 4: 23–37; Stuttgart 30 December 2011.
- Benton, M. J. 1985. Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 84:97–164.
- Benton, M. J., and J. L. Allen. 1997. *Boreopricea* from the Lower Triassic of Russia, and the relationships of the prolacertiform reptiles. *Palaeontology* 40:931–953.
- Berman DS, Reisz RR, Scott D, Henrici AC, Sumida SS, Martens T. 2000. Early Permian Bipedal Reptile. *Science* 290:969–972.
- Brack, P., Rieber, H., Nicora, A., & Mundil, R. 2005. The Global boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Ladinian Stage (Middle Triassic) at Bagolino (Southern Alps, Northern Italy) and its implications for the Triassic time scale. *Episodes*, 28, 233–244.
- Brinkman, D. 1980. Structural correlates of tarsal and metatarsal functioning in *Iguana* (Lacertilia; Iguanidae) and other lizards. *Canadian Journal of Zoology* 58:277- 289.
- Caldwell, M. W. 1994. Developmental constraints and limb evolution in Permian and extant lepidosauromorph diapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14:459–471.
- Caldwell, M. W. 1996. Ontogeny and phylogeny of the mesopodial skeleton in mosasauroid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 116: 407-436.
- Camp, C. L. 1945. *Prolacerta* and the protorosaurian reptiles. *American Journal of Science* 243:17-32, 84-101.
- Carroll, R. L., & Gaskill, P. (1985). The nothosaur *Pachypleurosaurus* and the origin of plesiosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 309, 343–393.
- Chatterjee, S. 1980. *Malerisaurus*, a new eosuchian reptile from the late Triassic of India. *Royal Society of London, Philosophical Transactions (B)* 291:163-200.
- Christian A., Heinrich W.D. 1998. The neck posture of *Brachiosaurus brancai*. *Foss Rec* 1: 73–80.
- Christian A. 2002. Neck posture and overall body design in sauropods. *Foss Rec* 5: 271–281.

Christian A., Dzemski G. 2007. Reconstruction of the cervical skeleton posture of *Brachiosaurus brancai* Janensch, 1914 by an analysis of the intervertebral stress along the neck and a comparison with the results of different approaches. *Foss Rec* 10: 38–49.

Cobley MJ, Rayfield EJ, Barrett PM 2013. Inter-Vertebral Flexibility of the Ostrich Neck: Implications for Estimating Sauropod Neck Flexibility. *PLoS ONE* 8(8): e72187. doi:10.1371/journal.pone.0072187

Cox B., 1975. The longest-necked lizard? *Nature, London*, 254:654-655.

Currie P.J. and R. L. Carroll. 1984. Ontogenetic Changes in the Eosuchian Reptile *Thadeosaurus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 4, No. 1 (Sep., 1984), pp. 68-84

Dilkes, D. W. 1998. The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 353:501–541.

Dzemski G., Christian A. 2007. Flexibility along the neck of the ostrich (*Struthio camelus*) and consequences for the reconstruction of dinosaurs with extreme neck length. *J Morphol* 268: 701–714.

Ellenberger P. 1977. Quelques précisions sur l'anatomie et la place systematique tres speciale de *Cosesaurus aviceps* (Ladinien supérieur de Montral, Catalogne). *Cuad. Geol. Ibér.*, 4: 169-188, Madrid.

Ellenberger P. 1978. L'Origine des Oiseaux. Historique et méthodes nouvelles. Les problèmes des Archaeornithes. La venue au jour de *Cosesaurus aviceps* (Muschelkalk supérieur) 1n: Aspects Modernes des Recherches sur l'Evolution. *Comp. Rend. coll. Montpellier* 12-16 Septembre 1977.Vol. 1. Bons, J. ed. Mémoires et travaux Ecole Pratique des Hautes Etudes, De l'Institut de Montpellier, 4: 91-117 [in French], Montpellier.

Ellenberger P. & de Villalta I.F. 1974 - Sur la presence d'un ancêtre probable des oiseaux dans le Muschelkalk supérieure de Catalogne (Espagne). Note preliminaire. *Acta. Geol. Hisp.*,9: 162-8, Barcelona.

Evans, S. E. 1987. The phylogeny of Prolacertiformes; pp. 76–80 in P. J. Currie and E. H. Koster (eds.), *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Drumheller, Alberta, 10–14 August 1987, Short Papers*. Tyrrell Museum of Paleontology, Occasional Papers 3.

Evans S. E. 1988. The early history and relationships of the Diapsida. In: M. J. Benton (ed.) *The phylogeny and classification of the tetrapods*: 221-260. Oxford: Clarendon Press.

- Fraser, N. C., and O. Rieppel. 2006. A new protorosaur (Diapsida) from the Upper Buntsandstein of the Black Forest, Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26:866–871.
- Fraser, N. C., and Furrer, H. 2013. A new species of *Macrocnemus* from the Middle Triassic of the eastern Swiss Alps. *Swiss J Geosci* 106:199–206
- Frauenfelder, A. 1916. Beitrage zur Geologie der Tessiner Kalkalpen. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 14, 247–367.
- Furrer, H. 1995. The Kalkschieferzone (Upper Meride Limestone; Ladinian) near Meride (Canton Ticino, Southern Switzerland) and the evolution of a Middle Triassic intraplateau basin. *Eclogae Geologicae Helvetiae*, 88, 827–852.
- Gatesy SM. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology* 16:170–186.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, and K. C. Nixon. 2008a. TNT: Tree analysis using New Technology, version 1.1. Willi Hennig Society. Available at <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris, and K. C. Nixon. 2008b. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.
- Haas G. 1973. Muscles of the jaws and associated structures in the Rhynchocephalia and Squamata. In: Gans C, Parsons TS, editors. *Biology of the reptilia*, Vol. 4. London: Academic Press. pp 285–490.
- Haenni, K. (2004). Die Gattung *Ceresiosaurus*. *Ceresiosaurus calcagnii* Peyer und *Ceresiosaurus lanzi* n. sp. (Lauriosauridae, Sauropterygia) (147 pp). Zuerich: Vdf Hochschulverlag ETH Zuerich.
- Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., Wake, D.B. 1985. *Functional vertebrate morphology*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London, England.
- Hotton, N. 1980. An alternative to dinosaur endothermy: the happy wanderers. Pp. 311-350. In Thomas, R. D. K., and E. C. Olson (eds.), *A Cold Look at the Warm-Blooded Dinosaurs*. American Association for the Advancement of Science Selected Symposium 28. Westview Press; Boulder, Colorado
- Irschick DJ, Jayne BC. 1999. Comparative three-dimensional kinematics of the hindlimb for high-speed bipedal and quadrupedal locomotion of lizards. *J Exp Biol* 202:1047–1065
- Jalil, N.-E. 1997. A new prolacertiform diapsid from the Triassic of North Africa and the interrelationships of the Prolacertiformes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17:506–525.

Jiang, D.-Y., O. Rieppel, N. C. Fraser, R. Motani, W.-H. Hao, A. Tintori, Y.-L. Sun, and Z.-Y. Sun. 2011. New information on the protorosaurian reptile *Macrocnemus fuyuanensis* Li et al., 2007, from the Middle/Upper Triassic of Yunnan, China, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31:6, 1230-1237.

Krzeminski, W. & Lombardo, C. 2001. New fossil Ephemeroptera and Coleoptera from the Ladinian (Middle Triassic) of Canton Ticino (Switzerland). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 107 (1): 69–78.

Kuhn-Schnyder, E. 1962. Ein weiterer Schaedel von *Macrocnemus bassanii* Nopcsa aus der anisichen Stufe der Trias des Monte San Giorgio (Kt. Tessin, Schweiz). *Palaeontologische Zeitschrift*, H. Schmidt-Festband: 110- 113.

Landolt R, Zweers G.A. 1985. Anatomy of the muscle-bone apparatus of the cervical system in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Neth J Zool* 35:611–670.

Li, C., L. J. Zhao, and L. T. Wang. 2007. A new species of *Macrocnemus* (Reptilia: Protorosauria) from the Middle Triassic of southwestern China and its palaeogeographical implication. *Science in China, Series D (Earth Sciences)* 50:1601–1605.

Lombardo, C. 2013. A new basal actinopterygian fish from the Late Ladinian of Monte San Giorgio (Canton Ticino, Switzerland). *Swiss Journal of Geosciences*, Vol. 106, Issue 2, pp. 219-230, November 2013.

Lombardo C., Rusconi M. & Tintori A. 2008. New perleidiform from the Lower Ladinian (Middle Triassic) of the northern Grigna (northern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* vol. 114 nr. 2 pp. 263-272 July 2008.

Losos, J. B. The Evolution of Form and Function: Morphology and Locomotor Performance in West Indian *Anolis* Lizards. *Evolution*, Vol. 44, No. 5 (Aug., 1990), pp. 1189-1203.

Miyazaki N., 2002. Ringed, Caspian and Baikal Seals. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Perrin W.F., Wuersig B. and Thewissen J.G.M. (eds.). *Academic Press*, San Diego: 1033-1037.

Modesto, S. P., and H.-D. Sues. 2004. The skull of the Early Triassic archosauromorph reptile *Prolacerta broomi* and its phylogenetic significance. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140:335–351.

Mundil, R., Palfy, J., Renne, P. R. & Brack, P. 2010. The Triassic timescale: New constraints and a review of geochronological data. In S.G. Lucas (Ed.) *The Triassic Timescale* (pp. 41–60). Special Publications of the Geological Society of London, 334.

Nixon K.C. 1999, The Parsimony Ratchet, a New Method for Rapid Parsimony Analysis. *Cladistics* 15, 407–414 (1999)

Nopcsa, F. Baron 1930: Notizen über *Macrochemus bassanii* nov.gen. et spec. – *Centralbl. Min.* 1930: 252-255.

Nosotti, S. 2007. *Tanystropheus longobardicus* (Reptilia, Protorosauria): re-interpretations of the anatomy based on new specimens from the Middle Triassic of Besano (Lombardy, northern Italy). *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 35:1–88.

Olsen, P. E. 1979. A new aquatic eosuchian from the Newark Supergroup (Late Triassic–Early Jurassic) of North Carolina and Virginia. *Postilla* 176:1–14.

Padian, K.; Chiappe, L.M. 1998. «The origin and early evolution of birds». *Biol. Rev.* **73**: 1–42.

Peters, D. 2000. A reexamination of four prolacertiforms with implications for pterosaur phylogenesis. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* vol.106 n.3 pp.293-336, Dicembre 2000

Peters, D. 2009. A reinterpretation of pteroid articulation in Pterosaurs - short communication *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (4):1327 - 1330, December 2009.

Peyer, B. 1937. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen XII. *Macrocnemus bassanii* Nopcsa. *Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen* 59:1–140.

Picotti, V., Capozzi, R., Bertozzi, G., Mosca, F., Sitta, A., & Tornaghi, M. 2007. The Miocene petroleum system of the Northern Apennines in the central Po Plain (Italy). In O. Lacombe, et al. (Eds.), *Thrust belts and foreland basins. From fold kinematics to hydrocarbon systems* (pp. 117–131). Heidelberg: Springer.

Pounds, J.A., Jackson, J.F. & Shively, S.H. 1983. Allometric Growth of the Hind Limbs of Some Terrestrial Iguanid Lizards. *American Midland Naturalist*, Vol. 110, No. 1. (Jul., 1983), pp. 201-207

Premru, E. 1991. Beschreibung eines neuen Fundes von *Macrocnemus bassanii* Nopcsa (Reptilia, Squamata, Prolacertiformes) aus der Grenzbitumenzone (Anis/Ladin) des Monte San Giorgio (Besano, I). *Diplomarbeit an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zuerich*, Zuerich:1-57

Pritchard, A. C., A. H. Turner, S. J. Nesbitt, R. B. Irmis, and N. D. Smith. 2015. Late Triassic tanystropheids (Reptilia, Archosauromorpha) from northern New Mexico (Petrified Forest Member, Chinle Formation) and the biogeography, functional morphology, and evolution of Tanystropheidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2014.911186.

Reilly, S.M., L.D. Mc Brayer & T.D. White. 2001. Prey processing in amniotes: biomechanical and

behavioral patterns of food reduction Comparative Biochemistry and Physiology Part A 128 Ž2001. 397-415

Reisz, R. R., S. P. Modesto, and D. M. Scott. 2011. A new Early Permian reptile and its significance in early diapsid evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 278:3731–3737.

Renesto, S., and F. M. Dalla Vecchia 2000. The unusual dentition and feeding habits of the prolacertiform reptile *Langobardisaurus* (Late Triassic, northern Italy). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:622–627.

Renesto, S., F. M. Dalla Vecchia and D. Peters 2001. Morphological Evidences For Bipedalism In The Late Triassic Prolacertiform Reptile *Langobardisaurus*. *Senckenbergiana lethaea* 81 (1) 125 – 136

Renesto, S., and M. Avanzini 2002. Skin remains in a juvenile *Macrocnemus bassanii* Nopcsa (Reptilia, Prolacertiformes) from the Middle Triassic of Northern Italy. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie, Abhandlungen* 224:31–48.

Renesto, S., & Stockar, R. 2009. Exceptional preservation of embryos in the actinopterygian *Saurichthys* from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Swiss Journal of Geosciences*, 102, 323–330.

Renesto, S., & Stockar, R. 2015. Prey content in a *Saurichthys* reveals the presence of advanced halecomorph fishes in the Middle Triassic of Monte San Giorgio. *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie, Abh.* 278/1, 95–107. Stuttgart.

Rewcastle, S. C. 1980. Form and function in lacertilian knee and mesotarsal joints; a contribution to the analysis of sprawling locomotion. *Journal of Zoology, London* 191:147-170.

Rieppel, O. and R. W. Gronowski. 1981. The loss of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 72:203–217.

Rieppel, O. 1989. The hind limb of *Macrocnemus bassanii* (Nopcsa) (Reptilia, Diapsida): development and functional anatomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9:373–387.

Rieppel, O. 1992a. Studies on skeleton formation in reptiles. I. The postembryonic development of the skeleton in *Cyrtodactylus pubisulcus* (Reptilia, Gekkonidae). *Journal of Zoology, London* 227: 87-100.

Rieppel, O. 1992b. Studies on skeleton formation in reptiles. III. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta vivipara* Jacquin (Reptilia, Squamata). *Fieldiana Zoology, New Series* 68: 1-25.

Rieppel O. 1993. Studies on Skeleton Formation in Reptiles. II. *Chamaeleo hoehnelii* (Squamata: Chamaeleoninae), with Comments on the Homology of Carpal and Tarsal Bones. *Herpetologica*, Vol. 49, No. 1 (Mar., 1993), pp. 66-78

Rieppel, O. 1998. The Status of Sauropterygian Reptile Genera *Ceresiosaurus*, *Lariosaurus* and *Silvestrosaurus* from the Middle Triassic of Europe. *Fieldiana: Geology*, 38, 1–46.

Rieppel, O. 2002. Feeding mechanics in Triassic stem group sauropterygians: the anatomy of a successful invasion of Mesozoic seas. *Zool. J. Linn. Soc.* 9:373–387.

Rieppel, O., N. C. Fraser, and S. Nosotti. 2003. The monophyly of Protorosauria (Reptilia, Archosauromorpha): a preliminary analysis. *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 135:33–63.

Rieppel, O. 2007. On the nothosaurian genera *Ceresiosaurus* and *Lariosaurus*. *Geologia Insubrica*, 10(2), 1–3.

Rieppel, O., C. Li, and N. C. Fraser. 2008. The skeletal anatomy of the Triassic protosaur *Dinocephalosaurus orientalis* Li, from the Middle Triassic of Guizhou Province, southern China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:95–110.

Ritzman, T.B., Stroik, L., Julik, E., Hutchins, E.D., Lasku, E., Denardo, D.F., Wilson-Rawls, J., Rawls, A., Kusumi, K., Fifer, R.E. 2012. The Gross Anatomy of the Original and Regenerated Tail in the Green Anole (*Anolis carolinensis*) *The Anatomical Record* 295(10):1596-1608.

Röhl, H.-J., Schmid-Röhl, A., Furrer, H., Frimmel, A., Oschmann, W. & Schwark, L. 2001. Microfacies, geochemistry and palaeoecology of the Middle Triassic Grenzbitumenzone from Monte San Giorgio (Canton Ticino, Switzerland). *Geologia Insubrica* 6, 1–13.

Romer, A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 772 pp.

Saller, F., Renesto, S. & Dalla Vecchia, F.M. 2013. First record of *Langobardisaurus* (Diapsida, Protorosauria) from the Norian (Late Triassic) of Austria, and a revision of the genus. *N. Jb. Geol. Palaeont. Abh.*, **268**:83-95; Stuttgart.

Sander, M. 1989. The Pachypleurosaurids (Reptilia: Nothosauria) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland) with the description of a new species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 325, 561–670.

Sanz J. L. & López-Martínez N. 1984. The prolacertid lepidosaurian *Cosesaurus aviceps* Ellenberger & Villalta, a claimed 'protoavian' from the Middle Triassic of Spain. *Geobios*, nr. 17, fasc. 6, pp. 747 - 753.

- Schumacher GH. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. In: Gans C, Parsons TS, eds. *Biology of the Reptilia*, Vol. 4. London: Academic Press, 101–199.
- Scheffer V.B., 1969. *Seals, Sea lions and Walruses*. *Stanford University Press*, Stanford.
- Scott Persons IV W., Currie P.J. 2011. The Tail of Tyrannosaurus: Reassessing the Size and Locomotive Importance of the M. caudofemoralis in Non-Avian Theropods. *The Anatomical Record* 294:119–131
- Sennikov, A. G. 2011. New Tanystropheids (Reptilia: Archosauromorpha) from the Triassic of Europe. *Paleontological Journal*, 2011, Vol. 45, No. 1, pp. 90–104
- Shine R. & Lambeck R. 1989. "Ecology of frillneck lizards, *Chlamydosaurus kingii* (Agamidae) in tropical Australia". *Australian Wildlife Research* 16: 491-500
- Snyder, R. C. 1949. Bipedal Locomotion of the Lizard *Basiliscus basiliscus*. *Copeia*, Vol. 1949, No. 2 (Jun. 30, 1949), pp. 129-137
- Snyder, R. C. 1952. Quadrupedal and Bipedal Locomotion of Lizards. *Copeia*, Vol. 1952, No. 2 (Jun. 26, 1952), pp. 64-70
- Snyder, R. C. 1954. The anatomy and function of the pelvic girdle and hind limb in lizard locomotion. *American Journal of Anatomy* 95:1-45.
- Snyder, R. C. 1962. Adaptations for bipedal locomotion of lizards. *American Zoologist* 2:191-203.
- Sommaruga, A., Hochuli, P. A., & Mosar, J. 1997. The Middle Triassic (Anisian) conglomerates from Capo San Martino, South of Lugano-Paradiso (Southern Alps, Switzerland). *Geologia Insubrica*, 2, 1–14
- Spielmann, J.A., Spencer G., Rhinehart L.F. & Heckert B. 2008. The Late Triassic Archosauromorph *Trilophosaurus*: Bulletin 43 Bulletin new mexico museum of natural history and science 43: 1-144
- Stockar, R. 2010. Facies, depositional environment, and palaeoecology of the Middle Triassic Cassina beds (Meride Limestone, Monte San Giorgio, Switzerland). *Swiss J Geosci* (2010) 103:101–119
- Stockar, R. & Kustascher, E. 2010. The Ladinian flora from the Cassina beds (Meride Limestone, Monte San Giorgio, Switzerland): preliminary results. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* vol.116 n.2 pp.173-188 July 2010.

Stockar, R. & Renesto, S. 2011. Co-occurrence of *Neusticosaurus edwardsii* and *N. peyeri* (Reptilia) in the Lower Meride Limestone (Middle Triassic, Monte San Giorgio). *Swiss J Geosci* 2011

Stockar, R. Baumgartner, P. & Condon, D. 2012. Integrated Ladinian chronostratigraphy and geochronology of Monte San Giorgio (southern Alps, Switzerland). *Swiss J Geosci* 105:85–108

Tarsitano, S. 1983. Stance and gait in theropod dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 28:251-264.

Taylor M.A., 1989. Neck and neck. *Nature*, London 341(6244): 688-689.

Taylor M.P., Wedel M.J. and Naish D., 2009. Head and neck posture in sauropod dinosaurs inferred from extant animals. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54(2):213–220.

Taylor M.P., Hone D.W.E., Wedel M.J. and Naish D. 2011. The long necks of sauropods did not evolve primarily through sexual selection. *Journal of Zoology*, 285(2):150–161. doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00824.x

Tintori A., 1992: Fish taphonomy and Triassic anoxic basins from the Alps: a case history. *Riv. ital. Paleont. Strat.* 97/3-4, 393-408.

Tschanz K., 1986. Funktionelle Anatomie der Halswirbelsaeule von *Tanystropheus longobardicus* aus der Trias (Anis/Ladin) des Monte San Giorgio (Tessin) auf der basis vergleichend morphologischer Untersuchungen an der Halsmuskulatur rezenter Echsen. Ph.D. Dissertation, Zuerich: Universitaet Zuerich.

Tsuihiji T., 2007. Homologies of the longissimus, iliocostalis, and hypaxial muscles in the anterior presacral region of extant Diapsida. *J Morphol* 268: 986– 1020.

Wild R., 1973. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIII. *Tanystropheus longobardicus* (Bassani) (Neue Ergebnisse). *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 95:1–162.

Wild R., 1980. *Tanystropheus* (Reptilia: Squamata) and its importance for stratigraphy. *Memoires de la Societe Geologique de France* 139:201–206.

Wild R., 1980. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XXIV. Neue Funde von *Tanystropheus* (Reptilia, Squamata). *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft* 102:1–44.

Witmer, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 3. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17 (Suppl. to no. 1): 1–73.

Zorn, H. (1971). Palaeontologische, stratigraphische und sedimentologische Untersuchungen des Salvatoredolomits (Mitteltrias) der Tessiner Kalkalpen. Schweizerische Palaeontologische Abhandlungen, 91, 1–90.