

GABRIELE GRUARIN · MANUALI

Enciclopedia dei dinosauri

Origini, specie, anatomia ed ecosistemi



12 capitoli · 24 illustrazioni · 174 schede · glossario

Ottobre 2026

Indice

1. Fondamenti, tempo geologico e atlante introduttivo	4
2. Teropodi: predatori, piume e origine degli uccelli	18
3. Sauropodomorfi: dalle origini ai giganti	31
4. Ornitisch corazzati: stegosauri e anchilosauri	43
5. Ceratopsi e pachicefalosauri	52
6. Ornitopodi e adrosauridi	62
7. Anatomia e biologia	75
8. Comportamento ed ecologia	84
9. Geografia dei dinosauri	92
10. Evoluzione, origine degli uccelli ed estinzione	98
11. Storia delle scoperte	106
12. Catalogo sistematico delle specie	113
Glossario	149

Un viaggio dalle origini triassiche ai dinosauri viventi: gli uccelli. Anatomia, ambienti e fossili permettono di ricostruire una storia lunga oltre duecento milioni di anni, popolata da animali molto diversi per dimensioni, alimentazione e comportamento.

Le illustrazioni sono ricostruzioni paleoartistiche realizzate con intelligenza artificiale. Didascalie e testo distinguono i caratteri documentati dai fossili dalle ipotesi su colori, tessuti molli e ambientazione.

1. Fondamenti, tempo geologico e atlante introduttivo

Che cosa sono i dinosauri

La parola dinosauro non indica qualunque grande rettile del passato. Designa un gruppo evolutivo, Dinosauria, riconosciuto attraverso una storia di discendenza comune e caratteristiche dello scheletro. I dinosauri appartengono agli arcosauri, il grande raggruppamento che include anche coccodrilli, uccelli e numerosi gruppi fossili. Parlare correttamente di dinosauri significa dunque combinare anatomia, storia evolutiva e parentela, evitando definizioni basate soltanto su grandezza, ferocia o antichità.

Una delle caratteristiche generalmente associate ai dinosauri è la disposizione degli arti posteriori sotto il corpo, anziché lateralmente come accade in molte lucertole. Non si tratta però di una singola caratteristica sufficiente a identificare ogni fossile. I paleontologi esaminano insieme di caratteri delle ossa del bacino, delle vertebre, del cranio e degli arti per valutare l'appartenenza a un gruppo e le relazioni con gli altri arcosauri.

Pterosauri, ittiosauri, plesiosauri e mosasauri non appartengono a Dinosauria: sono linee evolutive differenti. Gli uccelli, al contrario, sono dinosauri viventi perché discendono dall'interno dei teropodi. Per questo l'affermazione secondo cui tutti i dinosauri sono scomparsi 66 milioni di anni fa è errata; si estinsero i dinosauri non aviani, mentre una linea aviana sopravvisse.

La Terra e la scala dei tempi geologici

I dinosauri non vissero tutti nello stesso periodo. La loro storia occupa gran parte del Mesozoico, un'era compresa approssimativamente tra 252 e 66 milioni di anni fa e suddivisa in Triassico, Giurassico e Cretaceo. Le date esatte dei confini stratigrafici vengono periodicamente affinate: per leggere una scheda di specie, è sempre meglio indicare anche la formazione geologica e il margine d'incertezza.

Nel Triassico i continenti erano riuniti in larga misura nella Pangea; nel Giurassico e nel Cretaceo la frammentazione dei continenti, l'apertura di bacini oceanici, la variazione del livello del mare e i cambiamenti climatici trasformarono ripetutamente le distribuzioni degli animali. La presenza dello stesso gruppo in continenti oggi lontani può riflettere antiche connessioni terrestri, dispersioni o una distribuzione precedente alla separazione geografica.

Una specie del Giurassico superiore non poté incontrare un dinosauro esclusivo del Cretaceo terminale. Questa regola elementare evita numerosi errori delle illustrazioni popolari: la coesistenza di due taxa deve essere verificata su base sia cronologica sia geografica.

Datazione dei fossili e incertezza cronologica

L'età di un fossile viene normalmente attribuita attraverso il contesto stratigrafico, talvolta integrato da metodi radiometrici applicati a livelli vulcanici associati. Il metodo radiometrico misura proprietà di minerali databili, non necessariamente quelle dell'osso fossile. L'interpolazione fra due livelli datati introduce margini di incertezza e dipende dalla corretta correlazione delle successioni.

La biostratigrafia utilizza la successione di organismi caratteristici per correlare strati, mentre la magnetostratigrafia sfrutta i cambiamenti della polarità del campo magnetico terrestre. Nessuno di questi strumenti è universalmente applicabile: i depositi possono essere incompleti, deformati o difficili da correlare con precisione.

Per ogni scheda, una datazione espressa come intervallo è normalmente preferibile a un valore puntuale poco motivato. Bisogna inoltre distinguere l'intervallo di esistenza documentato dai fossili dall'effettiva durata evolutiva della specie, che può essere stata più estesa.

Origine dei dinosauri nel Triassico

I primi dinosauri inequivocabili compaiono nelle successioni del Triassico superiore, intorno a 230 milioni di anni fa. Fra i contesti cruciali figura la Formazione Ischigualasto in Argentina, che documenta una fauna comprendente dinosauri primitivi, rincosauri, cinodonti e altri arcosauri. All'inizio i dinosauri non erano i dominatori inevitabili del paesaggio: costituivano una frazione della diversità animale e condividevano l'ambiente con numerosi competitori.

Forme come *Eoraptor*, *Eodromaeus* e *Herrerasaurus* consentono di ricostruire i primi esperimenti evolutivi in termini di locomozione, alimentazione e anatomia. L'identità del primissimo dinosauro rimane controversa, anche perché fossili più antichi possono possedere combinazioni incomplete di caratteri. L'attribuzione di *Nyasasaurus*, per esempio, richiede cautela e non costituisce un punto di partenza universalmente accettato.

La crisi biologica di fine Triassico, circa 201 milioni di anni fa, eliminò diverse linee concorrenti. La successiva radiazione evolutiva dei dinosauri nel Giurassico fu quindi il prodotto di una lunga storia ecologica, non della comparsa improvvisa di animali già simili ai giganti del Cretaceo.



Eoraptor lunensis: un piccolo dinosauro del Triassico superiore, molto lontano dalle proporzioni dei grandi predatori successivi.

Il Giurassico e le nuove nicchie ecologiche

Nel Giurassico i dinosauri si diversificarono in molte forme ecologiche. Grandi sauropodi quadrupedi sfruttavano la vegetazione su ampia scala; teropodi di taglie diverse occupavano livelli predatori differenti; i primi grandi stegosauri appartenevano a comunità erbivore articolate. L'aumento della dimensione corporea in alcune linee non fu l'unico sviluppo: altre conservarono dimensioni contenute e strategie specialistiche.

La Formazione Morrison del Nord America conserva associazioni famose con *Allosaurus*, *Stegosaurus*, *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Camarasaurus* e altri dinosauri. Non ogni esemplare proviene dallo stesso intervallo né dallo stesso habitat, ma il confronto fra stratigrafia, sedimenti e anatomia consente di ipotizzare le interazioni di una vasta comunità.

La fase giurassica fu rilevante anche per le origini degli uccelli: fossili come *Archaeopteryx* mostrano una combinazione di piume, ali e caratteri scheletrici che aiutò a riconoscere il legame fra gli uccelli e i piccoli teropodi.

Il Cretaceo e la diversificazione

Durante il Cretaceo, ultimo periodo del Mesozoico, la frammentazione dei continenti favorì in più regioni storie evolutive differenti. In alcune aree prosperarono i titanosauri; in altre si diversificarono hadrosauri e ceratopsi; i grandi predatori compresero tirannosauroidi, abelisauridi e carcarodontosauridi, a seconda del luogo e dell'età geologica.

Le piante a fiore conobbero una grande espansione nel Cretaceo, ma non è corretto dedurre che tutti gli erbivori dipendessero prevalentemente da esse. Restarono importanti anche conifere, felci, equiseti e altre piante. Forme dentarie, tracce di usura, coproliti, contenuti intestinali eccezionalmente conservati e dati ambientali contribuiscono a ricostruire diete verosimili.

Il Cretaceo non fu un mondo uniforme. Tra circa 143 e 66 milioni di anni fa trascorsero oltre 77 milioni di anni di trasformazioni: un animale del Cretaceo inferiore poteva essere più distante nel tempo da *Tyrannosaurus* di quanto quest'ultimo lo sia da noi.

Scheletro, postura e locomozione

Lo scheletro di un dinosauro permette di dedurre parte dell'organizzazione corporea e del movimento. Vertebre, cinti degli arti, bacino e ossa lunghe forniscono indicazioni su postura, trasmissione dei carichi e inserzioni muscolari. Anche la presenza di cavità pneumatiche, riconducibili in alcuni gruppi a sistemi respiratori con sacchi aerei, contribuisce a interpretare la loro fisiologia.

I teropodi erano prevalentemente bipedi; sauropodi, stegosauri, anchilosauri e molti ceratopsi erano quadrupedi, mentre alcuni ornitopodi potevano muoversi in assetti differenti in base a età e comportamento. L'essere bipede non implica necessariamente rapidità e l'essere enorme non indica automaticamente lentezza: velocità e costo del trasporto richiedono modelli biomeccanici con ipotesi esplicite.

Le piste di impronte, quando ben datate e attribuite con prudenza, registrano passo, direzione, velocità stimata e talvolta presenza contemporanea di più individui. La forma di un'impronta, però, non consente sempre di arrivare alla specie: molte assegnazioni restano al livello di morfotipo o ichnotaxon.

Alimentazione, ecologia e comportamento

Le categorie carnivoro ed erbivoro descrivono una tendenza, non sempre una dieta esclusiva. Dentatura, muscolatura ricostruita, biomeccanica del morso, isotopi e confronto ecologico possono suggerire le risorse sfruttate. Per un grande teropode, la presenza di denti seghettati e di morsi sulle ossa indica consumo di carne; non decide, da sola, quanto peso avessero caccia attiva e necrofagia.

Analogamente, nei sauropodi il collo lungo ampliava la zona potenzialmente accessibile al cibo, ma le preferenze di altezza di brucatura differivano tra i gruppi. Negli hadrosauri, sofisticate batterie dentarie consentivano un'elaborazione meccanica della vegetazione; nei ceratopsi il becco robusto partecipava al taglio del materiale vegetale.

La vita in gruppo va documentata con molta prudenza. Giacimenti con individui multipli, piste parallele, nidiamenti ripetuti o distribuzioni di età possono suggerire aggregazioni, ma non

dimostrano automaticamente branchi stabili, gerarchie o cure parentali complesse. Ogni proposta comportamentale va distinta in osservazione, inferenza probabile e ipotesi speculativa.

Pelle, piume, colori e metabolismo

I dinosauri non erano tutti rivestiti di squame. Impressioni cutanee dimostrano strutture squamose in molti taxa, mentre fossili eccezionali di numerosi teropodi e di alcuni ornitischii mostrano filamenti e piume. L'estensione del piumaggio non è conosciuta per ogni specie e dipende da filogenesi, età e regioni del corpo conservate.

In un numero limitato di esemplari, la conservazione di strutture microscopiche interpretate come melanosomi consente di proporre ricostruzioni parziali della pigmentazione. Questi casi non autorizzano però a scegliere con certezza i colori di qualsiasi dinosauro: una ricostruzione illustrata deve dichiarare quali elementi sono accertati e quali artistici.

La fisiologia dei dinosauri fu probabilmente variabile tra linee e taglie. Crescita ossea, proporzioni corporee, isotopi e modelli metabolici mostrano un quadro più articolato della vecchia opposizione fra rettili "a sangue freddo" e mammiferi "a sangue caldo". Dimensioni, isolamento corporeo e condizioni ambientali interagivano nel bilancio termico.

Crescita, riproduzione e sviluppo

Le uova fossili, i nidi, gli embrioni e le serie ontogenetiche offrono una finestra sul ciclo vitale dei dinosauri. In alcuni gruppi l'associazione fra adulti, piccoli e nidi suggerisce comportamenti riproduttivi complessi. Non è tuttavia possibile generalizzare tutte le osservazioni a Dinosauria: specie diverse potevano avere ritmi di crescita, dimensioni di covata e strategie di cura differenti.

La microstruttura delle ossa può rivelare la velocità relativa di crescita e i periodi di rallentamento, ma la corrispondenza tra anelli ossei e anni di vita richiede valutazioni specifiche. Ricostruire l'età di un individuo significa integrare istologia, dimensioni, fusione delle ossa e confronto con altri esemplari.

Un giovane dinosauro poteva apparire molto diverso da un adulto per proporzioni del cranio, lunghezza degli arti e sviluppo di strutture ornamentali. Tali cambiamenti spiegano perché alcuni nomi storici siano stati proposti come specie distinte e poi riesaminati come possibili stadi di crescita; le sinonimie devono sempre dipendere da dati e analisi pubblicate.

Fossilizzazione e metodi paleontologici

La fossilizzazione è un evento selettivo: solo una parte degli organismi morti viene sepolta rapidamente e conserva strutture identificabili. Il tipo di sedimento, il trasporto, l'ossigenazione, i processi chimici e l'erosione influenzano quanto rimane a disposizione dei paleontologi. Per questo la distribuzione geografica dei fossili non equivale esattamente alla distribuzione originaria delle specie.

I sedimenti fossiliferi possono essere datati attraverso relazioni stratigrafiche e, in presenza di materiali adatti, attraverso tecniche radiometriche applicate a rocce associate. Per esempio, minerali contenuti in livelli vulcanici possono fornire vincoli temporali ai fossili degli strati vicini. Spesso il fossile stesso non è direttamente datato e un valore numerico va letto come stima

ancorata al contesto.

La preparazione di uno scheletro comprende documentazione del sito, consolidamento, rimozione controllata della matrice e analisi in laboratorio. La tomografia computerizzata consente di studiare strutture interne senza distruggere il reperto. Una ricerca riproducibile deve riportare collocazione museale, numero dell'esemplare, provenienza, anatomia descritta e confronti tassonomici.

Evoluzione, filogenesi e nomenclatura

Una classificazione filogenetica tenta di ricostruire i rapporti di parentela sulla base di caratteri condivisi e della loro storia evolutiva. Un clade comprende un antenato comune e tutti i suoi discendenti. Un albero filogenetico è quindi un'ipotesi sottoposta a revisione quando compaiono nuovi fossili, nuove misure o differenti interpretazioni anatomiche.

La tradizionale divisione tra Saurischia e Ornithischia è una sintesi didattica utile, ma le relazioni profonde dei grandi rami dei dinosauri hanno visto proposte alternative. In particolare, le posizioni relative di teropodi, sauropodomorfi e ornitischii non vanno presentate come definitivamente risolte in tutti i dettagli.

Il nome binomiale unisce genere e epiteto specifico, per esempio *Tyrannosaurus rex*. Il genere si scrive con iniziale maiuscola, l'epiteto minuscolo ed entrambi in corsivo. Un taxon può essere ritenuto valido, sinonimo di un altro, nomen dubium se non adeguatamente diagnosticabile, oppure essere oggetto di discussione. Le decisioni devono poggiare sulla letteratura specialistica e non su elenchi divulgativi non aggiornati.

Nomenclatura, sinonimia e validità delle specie

Il nome binomiale non garantisce da solo che una specie sia oggi considerata valida. Un nome può risultare un sinonimo successivo di un altro, essere fondato su resti troppo frammentari per una diagnosi attendibile oppure essere oggetto di una revisione filogenetica. La distinzione tra disponibilità nomenclaturale e validità tassonomica è essenziale: la prima riguarda il rispetto delle regole del codice, la seconda un'ipotesi scientifica sostenuta dalle evidenze.

Quando si compila un catalogo, per ogni specie servono almeno autore e anno della descrizione, reperto olotipo, località tipo, orizzonte geologico, diagnosi, principale riferimento originale e stato tassonomico con data della revisione. Una classificazione è un'ipotesi scientifica aggiornata nel tempo: il nome non deve essere eliminato senza lasciare traccia dei sinonimi e delle ragioni della modifica.

I grandi gruppi dei dinosauri

I Theropoda comprendono molti dinosauri bipedi, tradizionalmente noti come predatori, ma includono anche forme onnivore, erbivore e gli uccelli. Fra i raggruppamenti più noti si trovano Ceratosauria, Spinosauridae, Allosauroidae, Tyrannosauroidae e diversi cladi di coelurosauri. La loro evoluzione mostra un'ampia gamma di taglie, anatomie del cranio e specializzazioni alimentari.

I Sauropodomorpha comprendono forme triassiche relativamente piccole e i grandi sauropodi quadrupedi dal collo allungato, tra cui diplodocidi, brachiosauridi e titanosauri. Le dimensioni

gigantesche non sono uniformi nel gruppo: alcuni taxa rimasero più contenuti e i rapporti di parentela variano tra i principali studi.

Gli Ornithischia comprendono fra gli altri stegosauri, anchilosauri, ceratopsi, pachicefalosauri e ornitopodi. Piastre, corazze, corna, cupole craniche e batterie dentarie non furono presenti in tutti gli ornitischii: sono innovazioni proprie di linee evolutive particolari.

Gli uccelli come dinosauri viventi

Il legame evolutivo fra gli uccelli e i teropodi è oggi sostenuto da convergenze scheletriche, fossili con piume, strutture riproduttive e un'ampia letteratura filogenetica. Gli uccelli non sono soltanto parenti dei dinosauri: costituiscono una loro linea sopravvissuta, annidata fra i teropodi. Questo fatto cambia il modo di leggere l'intera storia mesozoica.

Non tutti i piccoli dinosauri piumati potevano volare. Le piume precedettero probabilmente il volo aereo moderno in alcune linee e potevano avere funzioni di isolamento, segnalazione, protezione delle uova o comportamento. Le tappe che collegano arti anteriori terrestri ad ali funzionali comprendono una complessa sequenza di adattamenti e non una trasformazione lineare di una specie moderna da un antenato famoso.

Gli uccelli moderni conservano tratti di una storia evolutiva antichissima, ma sono anche il risultato di decine di milioni di anni di evoluzione dopo l'evento di fine Cretaceo. Un passero non è una copia miniaturizzata di un dromaeosauro: appartiene a una linea vivente altamente specializzata.

L'estinzione di fine Cretaceo

Intorno a 66 milioni di anni fa, l'impatto di un corpo extraterrestre nell'area dell'attuale penisola dello Yucatán produsse una grave perturbazione ambientale globale. Il cratere di Chicxulub, le anomalie geochimiche al limite Cretaceo–Paleogene e altri indicatori stratigrafici forniscono una solida base fisica per ricostruire l'evento.

Polveri e aerosol immessi nell'atmosfera alterarono la disponibilità di luce e il clima; la riduzione della produttività primaria compromise reti alimentari terrestri e marine. Il vulcanismo dei Trappi del Deccan, già attivo nella stessa epoca, è oggetto di studio per il suo possibile contributo alle perturbazioni ambientali, ma non elimina il ruolo centrale dell'impatto nella crisi di fine Cretaceo.

L'estinzione non fu limitata ai dinosauri non aviani: interessò molti altri organismi. La sopravvivenza di alcune linee di uccelli e mammiferi fu seguita da una diversificazione nel Cenozoico. La scomparsa dei dinosauri non aviani non va spiegata come prova di inferiorità evolutiva: era una catastrofe che modificò bruscamente le condizioni ecologiche.

Atlante introduttivo delle specie

Le schede presentano dinosauri di epoche e gruppi differenti, mettendo in relazione classificazione, provenienza e caratteri anatomici. Cronologie ampie e descrizioni qualitative riflettono la precisione consentita dai reperti: una ricostruzione di massa richiede invece un campione e un metodo specifici.

Eoraptor lunensis

Gruppo	Dinosauria basale (posizione discussa)
Epoca e provenienza	Triassico superiore · Argentina

Piccolo dinosauro bipede noto da Ischigualasto; esemplifica la diversità anatomica dei primi dinosauri e la difficoltà di stabilire i confini fra grandi linee precoci.

Herrerasaurus ischigualastensis

Gruppo	Dinosauria basale, affinità teropodi discusse
Epoca e provenienza	Triassico superiore · Argentina

Predatore bipede con robusti arti posteriori; importante per lo studio dell'origine della carnivoria e delle prime radiazioni dinosauriane.

Coelophysis bauri

Gruppo	Theropoda · Coelophysoidea
Epoca e provenienza	Triassico superiore · Nord America

Teropode gracile, con muso allungato e arti posteriori adattati alla locomozione bipede; celebre per i numerosi reperti.

Plateosaurus engelhardti

Gruppo	Sauropodomorpha basale
Epoca e provenienza	Triassico superiore · Europa

Erbivoro dal collo allungato con grande variabilità corporea; centrale per comprendere l'evoluzione antecedente ai sauropodi giganti.

Dilophosaurus wetherilli

Gruppo	Theropoda
Epoca e provenienza	Giurassico inferiore · Nord America

Teropode con due creste craniche; la celebre rappresentazione con collare espandibile e veleno non è sostenuta dalle evidenze fossili.

Scelidosaurus harrisonii

Gruppo	Thyreophora
Epoca e provenienza	Giurassico inferiore · Europa

Dinosauro erbivoro corazzato che contribuisce a documentare le fasi precoci dell'evoluzione delle armature dermiche.

Megalosaurus bucklandii

Gruppo	Theropoda · Megalosauridae
Epoca e provenienza	Giurassico medio · Europa

Tra i primi dinosauri a ricevere un nome scientifico; teropode importante nella storia della paleontologia.

Cetiosaurus oxoniensis

Gruppo	Sauropoda
Epoca e provenienza	Giurassico medio · Europa

Sauropode storico europeo la cui interpretazione contribuì all'identificazione dei grandi dinosauri quadrupedi.

Allosaurus fragilis

Gruppo	Theropoda · Allosauroidea
Epoca e provenienza	Giurassico superiore · Nord America

Grande predatore della Formazione Morrison; denti seghettati, cranio profondo e arti anteriori funzionali.

Ceratosaurus nasicornis

Gruppo	Theropoda · Ceratosauria
Epoca e provenienza	Giurassico superiore · Nord America

Teropode con prominenza nasale ossea e anatomia cranica distinta da quella degli allosauridi.

Stegosaurus stenops

Gruppo	Ornithischia · Stegosauria
Epoca e provenienza	Giurassico superiore · Nord America

Erbivoro quadrupede con grandi piastre dorsali e spine caudali; funzione delle piastre oggetto di interpretazioni molteplici.

Diplodocus carnegii

Gruppo	Sauropoda · Diplodocidae
Epoca e provenienza	Giurassico superiore · Nord America

Sauropode dal corpo allungato, collo e coda molto lunghi e dentizione specializzata nella raccolta della vegetazione.

Apatosaurus louisae

Gruppo	Sauropoda · Diplodocidae
Epoca e provenienza	Giurassico superiore · Nord America

Sauropode robusto con collo potente; spesso confuso nella divulgazione con *Brontosaurus*, la cui tassonomia ha avuto una storia complessa.

Brachiosaurus altithorax

Gruppo	Sauropoda · Brachiosauridae
Epoca e provenienza	Giurassico superiore · Nord America

Sauropode con arti anteriori relativamente lunghi; non va confuso con *Giraffatitan brancai* africano, storicamente assegnato a *Brachiosaurus*.

Archaeopteryx lithographica

Gruppo	Avialae (posizione e delimitazione tassonomica discusse)
Epoca e provenienza	Giurassico superiore · Europa

Forma piumata con ali, denti e lunga coda ossea; fossile fondamentale nella ricostruzione dell'origine degli uccelli.

Iguanodon bernissartensis

Gruppo	Ornithischia · Iguanodontia
Epoca e provenienza	Cretaceo inferiore · Europa

Grande ornitopode con caratteristico pollice appuntito e dentizione erbivora; celebre per i ritrovamenti di Bernissart.

Baryonyx walkeri

Gruppo	Theropoda · Spinosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo inferiore · Europa

Spinosauride con muso allungato e artiglio prominente della mano; evidenze anatomiche associate a sfruttamento di risorse acquatiche.

Deinonychus antirrhopus

Gruppo	Theropoda · Dromaeosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo inferiore · Nord America

Dromaeosauride con grande artiglio falciforme del secondo dito del piede; determinante per il rinnovamento delle concezioni sui dinosauri.

Psittacosaurus mongoliensis

Gruppo	Ornithischia · Ceratopsia
Epoca e provenienza	Cretaceo inferiore · Asia

Ceratopsio basale con becco robusto e corpo relativamente piccolo; diversi reperti documentano la pelle e lo sviluppo.

Microraptor gui

Gruppo	Theropoda · Dromaeosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo inferiore · Asia

Piccolo dinosauro piumato con superfici aerodinamiche associate anche agli arti posteriori; centrale nello studio dell'origine del volo.

Spinosaurus aegyptiacus

Gruppo	Theropoda · Spinosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord Africa

Teropode con grandi spine neurali dorsali e anatomia specializzata; stile locomotorio e grado di adattamento all'acqua restano dibattuti.

Carcharodontosaurus saharicus

Gruppo	Theropoda · Carcharodontosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord Africa

Grande predatore noto da materiale cranico e postcranico; uno dei principali teropodi degli ecosistemi cretacei nordafricani.

Giganotosaurus carolinii

Gruppo	Theropoda · Carcharodontosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Sud America

Grande teropode sudamericano, distinto dai tirannosauridi nordamericani e asiatici nonostante la convergenza nella taglia.

Argentinosaurus huinculensis

Gruppo	Sauropoda · Titanosauria
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Sud America

Titanosauro gigantesco conosciuto da resti incompleti; le dimensioni pubblicate dipendono da ricostruzioni e confronti anatomici.

Patagotitan mayorum

Gruppo	Sauropoda · Titanosauria
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Sud America

Grande titanosauro documentato da più individui e importanti elementi scheletrici; stime della massa variabili secondo il metodo.

Ankylosaurus magniventris

Gruppo	Ornithischia · Ankylosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord America

Erbivoro quadrupede protetto da osteodermi e con mazza caudale: esempio di specializzazione difensiva.

Edmontosaurus annectens

Gruppo	Ornithischia · Hadrosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord America

Grande hadrosauride con becco e batterie dentarie, caratteristico degli ecosistemi di fine Cretaceo.

Parasaurolophus walkeri

Gruppo	Ornithischia · Hadrosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord America

Hadrosauride dotato di lunga cresta tubolare: le ipotesi funzionali comprendono comunicazione sonora e riconoscimento.

Pachycephalosaurus wyomingensis

Gruppo	Ornithischia · Pachycephalosauria
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord America

Noto per la spessa cupola cranica; l'eventuale impiego in combattimenti fra individui è una questione biomeccanica discussa.

Triceratops horridus

Gruppo	Ornithischia · Ceratopsidae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord America

Grande erbivoro con tre corna e collare osseo; ben rappresentato negli strati terminali del Cretaceo nordamericano.

Tyrannosaurus rex

Gruppo	Theropoda · Tyrannosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Nord America

Grande teropode con cranio robusto, potenti mascelle e arti anteriori ridotti; la sua biologia è ricostruita da un importante campione fossile.

Velociraptor mongoliensis

Gruppo	Theropoda · Dromaeosauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Asia

Dromaeosauride relativamente piccolo, con caratteristiche da predatore attivo; assai diverso dalle dimensioni delle rappresentazioni cinematografiche.

Oviraptor philoceratops

Gruppo	Theropoda · Oviraptorosauria
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Asia

Teropode dal becco privo di denti; il nome storico, collegato a un'erronea interpretazione delle uova, non descrive affidabilmente la dieta.

Therizinosaurus cheloniformis

Gruppo	Theropoda · Therizinosauria
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Asia

Teropode caratterizzato da enormi unguali manuali; membro di un gruppo con marcate specializzazioni e dieta probabilmente prevalentemente vegetale.

Carnotaurus sastrei

Gruppo	Theropoda · Abelisauridae
Epoca e provenienza	Cretaceo superiore · Sud America

Teropode con due corna sopra gli occhi e arti anteriori fortemente ridotti; conserva importanti impressioni cutanee.

2. Teropodi: predatori, piume e origine degli uccelli

Che cosa distingue i teropodi

I teropodi (Theropoda) sono un grande ramo dei dinosauri saurisci nel quale rientrano molti predatori bipedi del Mesozoico, insieme a forme onnivore, piscivore, insettivore ed erbivore e, in senso evolutivo, tutti gli uccelli. Trattare Theropoda come sinonimo di “dinosauro carnivoro” è quindi comodo ma scorretto: l'appartenenza al gruppo dipende dalla discendenza, non dalla dieta. La loro varietà corporea comprende piccoli animali leggeri e piumati, predatori con teste enormi, specialisti della cattura di pesci e specie dal becco privo di denti.

Il piano corporeo ancestrale è in larga misura bipede: gli arti posteriori sostengono il peso, il bacino trasmette le forze durante il movimento e la coda contribuisce all'equilibrio. Nel corso dell'evoluzione le proporzioni cambiano notevolmente. Mani con tre dita funzionali in molte linee, ossa cave e sistemi di pneumatizzazione, particolari delle articolazioni vertebrali e una grande diversità del cranio rappresentano parte della storia anatomica del gruppo. Nessun singolo carattere visibile in una ricostruzione basta tuttavia a identificare con certezza tutti i teropodi.

Le analisi filogenetiche confrontano centinaia di caratteri degli esemplari fossili. La composizione di alcuni gruppi, specialmente vicino alla base dell'albero o in presenza di esemplari frammentari, può cambiare a seconda del campionamento e dei metodi. I grandi raggruppamenti (Ceratosauria, Megalosauroida, Allosauroida e Coelurosauria) sono strumenti utili, non un elenco immutabile di caselle.

Evoluzione nel Triassico e nel Giurassico

I teropodi originarono in una fase in cui i dinosauri erano ancora una componente minoritaria degli ecosistemi terrestri. Nel Triassico superiore, *Coelophysis documenta* una linea di predatori snelli con muso allungato e arti posteriori adatti alla locomozione bipede. L'attribuzione di altre forme triassiche vicine alla base di Theropoda è talora controversa; la conoscenza degli antenati dipende da fossili incompleti e dalla possibilità di distinguere caratteri primitivi da somiglianze evolute indipendentemente.

All'inizio del Giurassico, dopo la crisi biologica di fine Triassico, compaiono faune nelle quali i teropodi ricoprono ruoli predatori sempre più diversificati. *Dilophosaurus dimostra* che alcune linee svilupparono precocemente grandi dimensioni corporee e strutture craniche elaborate. Nel Giurassico medio e superiore si differenziano linee di tetanuri; la loro storia è stata ricostruita attraverso caratteri dell'apparato locomotore, del cranio e del cinto scapolare.

Le datazioni stratigrafiche non sono semplici etichette decorative. Non è corretto descrivere un incontro fra specie vissute in continenti diversi o separate da decine di milioni di anni; una ricostruzione ecologica deve integrare la precisa provenienza della formazione geologica con l'intervallo di esistenza del taxon.

Ceratosauri e abelisauridi

Ceratosauria comprende teropodi con una storia evolutiva distinta da quella dei tetanuri. *Ceratosaurus*, noto dal Giurassico superiore, presenta una prominente ossea nasale e una combinazione particolare di caratteri cranici. I ceratosauri non devono essere immaginati come un gradino “primitivo” destinato a trasformarsi negli allosauri: le linee divergenti coesistevano e continuarono indipendentemente la loro evoluzione.

Fra i ceratosauri del Cretaceo si distinsero gli abelisauridi, molto importanti nel Gondwana. *Carnotaurus conserva* un cranio corto con corna sopraorbitali, arti anteriori straordinariamente ridotti e tracce cutanee, mentre *Majungasaurus* e *Aucasaurus* offrono ulteriori esempi di differenziazione regionale. La conformazione delle ossa indica che gruppi simili sfruttarono nicchie da grandi predatori in ecosistemi nei quali i tirannosauridi non svolgevano il ruolo principale.

L’inferenza sul comportamento resta limitata. La presenza di corna o rugosità craniche suggerisce possibili funzioni espositive o interazioni fra individui, ma non prova un particolare rituale. Analogamente, l’anatomia della mandibola, dei denti e del collo può sostenere modelli di alimentazione, senza trasformare un calcolo biomeccanico in un’osservazione diretta.

Megalosauroidi e spinosauridi

Megalosauroidi rappresenta uno dei principali raggruppamenti dei tetanuri. *Megalosaurus*, descritto nel XIX secolo, ha un’importanza storica eccezionale: contribuì alla nascita del concetto stesso di dinosauro, quando i primi frammenti fossili vennero confrontati con forme note allora. *Torvosaurus* e altri megalosauridi testimoniano il successo dei predatori di grande taglia nel Giurassico.

Gli spinosauridi mostrano una specializzazione differente. *Baryonyx* possiede un muso allungato, denti di forma caratteristica e un grande ungueale della mano; il loro insieme è coerente con un ruolo importante delle prede acquatiche. *Spinosaurus* sviluppò inoltre spine neurali dorsali molto allungate e una coda dal profilo insolito. I reperti sostengono forti collegamenti con ambienti fluviali e risorse ittiche, ma il grado di nuoto attivo, la profondità di immersione e l’interpretazione della locomozione restano discussi.

È importante separare i fatti dalle ipotesi: l’esistenza delle spine neurali e di certi caratteri dentari è osservabile sui fossili; il colore della vela, la modalità di caccia e il comportamento abituale richiedono inferenze più fragili. Anche le dimensioni di *Spinosaurus* dipendono da esemplari incompleti e da ricostruzioni che combinano individui e confronti anatomici.



Spinosaurus aegyptiacus, ricostruito presso un corso d'acqua. Muso allungato e denti conici sono coerenti con il consumo di pesci; postura e modalità di locomozione restano discusse.

Allosauroidi e carcarodontosauridi

Allosauroidi racchiude importanti teropodi del Giurassico e del Cretaceo. *Allosaurus*, frequente nelle associazioni della Formazione Morrison, possedeva arti anteriori relativamente sviluppati, denti seghettati e un cranio con strutture ornamentali. Il suo ruolo come predatore e possibile necrofago non può essere ridotto a un'alternativa rigida: come avviene in numerosi carnivori moderni, opportunismo e caccia sono compatibili.

Fra i carcarodontosauridi del Cretaceo rientrano grandi teropodi come *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus* e *Mapusaurus*. La loro somiglianza superficiale con *Tyrannosaurus* non indica una stretta parentela: grandi teste e dimensioni elevate comparvero indipendentemente in linee diverse. Gli studi filogenetici sui tetanuri distinguono megalosauroidi, allosauroidi e celurosauri attraverso combinazioni di caratteri anatomici.

Le classificazioni di alcuni allosauroidi sono soggette a revisione. I reperti frammentari, l'attribuzione di ossa a più esemplari e le revisioni di generi storici impongono prudenza.

Celurosauri, piume e innovazioni evolutive

Coelurosauria comprende linee estremamente diverse, incluse quelle che conducono agli uccelli. È qui che la documentazione delle strutture filamentose e delle piume diventa particolarmente ricca. Fossili eccezionali provenienti soprattutto dall'Asia nordorientale mostrano rivestimenti corporei, ali e in alcuni casi dettagli delle piume. Non si può tuttavia affermare che tutti i teropodi possedessero lo stesso piumaggio o che ogni grande predatore fosse interamente coperto di penne.

Gli ornithomimosauri, comunemente paragonati agli struzzi per la sagoma del corpo, svilupparono crani e arti differenti da quelli dei grandi predatori. Gli oviraptorosauri evidenziano una notevole diversità dei becchi e dei comportamenti riproduttivi documentati da associazioni con nidi. I terizinosauri, con grandi artigli e caratteristiche digestive coerenti con una dieta prevalentemente vegetale, mostrano in modo chiaro come l'evoluzione dei teropodi non coincida con un aumento della specializzazione carnivora.

La piuma non ebbe necessariamente origine per il volo. Isolamento, comunicazione visiva, protezione delle uova e solo successivamente funzioni aerodinamiche possono essere entrate nella storia di strutture diverse. L'evoluzione non procede verso un esito preordinato: numerose linee piumate non divennero mai volatori.



Ricostruzione di un dromaeosauride piumato. Il piumaggio non appartiene soltanto agli uccelli: numerosi teropodi non aviani possedevano penne e piume.

Tirannosauroidi: da piccoli predatori a giganti

I Tyrannosauroidi hanno una storia molto più lunga di quella del loro rappresentante più famoso. Forme relativamente antiche e di taglia contenuta precedono i grandi tirannosauridi cretacei; *Yutyrannus*, per esempio, costituisce una prova importante di rivestimenti filamentosi in un grande tirannosauroide. In Nord America e Asia alcuni rami evolsero crani particolarmente robusti, grandi denti e arti anteriori ridotti.

Tyrannosaurus rex è documentato nel Cretaceo terminale dell'America settentrionale. Le stime della lunghezza e della massa differiscono secondo l'individuo: il Natural History Museum indica una lunghezza comune intorno a 12 metri e masse tipiche di diverse tonnellate. Denti robusti, tracce di morso e altri reperti sostengono un'attività alimentare capace di fratturare l'osso. La dicotomia divulgativa "solo predatore" oppure "solo spazzino" non è scientificamente fondata.

Le ipotesi riguardanti piume, organizzazione sociale, velocità di corsa e numero di specie assegnabili al genere *Tyrannosaurus* sono oggetto di discussione. Una ricostruzione plausibile non equivale a una caratteristica dimostrata in ogni esemplare.



Tyrannosaurus rex. Il cranio massiccio, gli arti posteriori robusti e gli arti anteriori ridotti caratterizzano questo grande predatore del Cretaceo terminale.

Maniraptor e la transizione verso gli uccelli

Maniraptora include molte linee di celurosauri nelle quali cambiamenti della mano, della cintura pettorale, del piumaggio e del metabolismo si combinano in modo evolutivamente significativo. Dromaeosauridi come *Deinonychus* e *Velociraptor* conservano un secondo dito del piede con un unguale ingrandito, spesso rappresentato come una “falce”; la biomeccanica esatta e il ruolo nella presa delle prede restano studiati e modellizzati.

Microaptor offre evidenze di ampie superfici pennute associate anche agli arti posteriori. *Archaeopteryx*, in prossimità della transizione aviana e con inquadramenti filogenetici talvolta diversi, combina piume pennacee con denti e lunga coda ossea. L'origine degli uccelli non si identifica con un singolo fossile “mezzo rettile e mezzo uccello”, ma con una successione ramificata di popolazioni e caratteristiche.

Gli uccelli viventi sono quindi una linea di dinosauri teropodi: quando si parla di estinzione dei dinosauri, è necessario specificare che scomparvero le linee non aviane. La sopravvivenza degli uccelli è uno dei risultati più importanti della loro storia evolutiva.

Come interpretare le prove

La qualità di una scheda dipende dalla qualità dei resti e dalla trasparenza delle inferenze. Un cranio ben conservato può permettere una diagnosi relativamente dettagliata e un confronto della dentatura; poche vertebre isolate forniscono in genere informazioni molto più circoscritte. La presenza di un nome pubblicato non prova automaticamente che il taxon sia valido e distinguibile. Alcuni nomi cadono in sinonimia, altri sono nomina dubia, altri ancora vengono reinterpretati a seguito di nuovi ritrovamenti.

Le dimensioni totali non sono sempre direttamente misurabili. Un osso lungo viene confrontato con scheletri affini e si usano relazioni allometriche o modelli volumetrici; anche la massa finale può variare notevolmente. Le date sono spesso intervalli corrispondenti a formazioni e livelli stratigrafici.

Per interpretare un comportamento si cerca una convergenza di indizi indipendenti: biomeccanica, tracce di morsi, associazioni di più individui, impronte, nidi e confronti con coccodrilli e uccelli moderni. Nessun singolo fossile ordinario consente di conoscere voce, colore o organizzazione sociale con certezza.

Atlante sistematico dei teropodi: 48 specie selezionate

Questa sezione è un atlante didattico selezionato, non il registro esaustivo delle specie valide. Le epoche e le provenienze sono indicate a grandi linee. Le diagnosi complete richiedono il confronto degli articoli descrittivi originali; i testi qui presenti sono descrizioni divulgative critiche. Per la verifica dei nomi di genere e delle classificazioni divulgative si veda anche il Dino Directory del Natural History Museum.

Coelophysis bauri

Classificazione: Neotheropoda | Contesto: Triassico superiore · Nord America.

Teropode snello e relativamente piccolo, documentato da numerosi resti. La sua anatomia è centrale per interpretare le prime fasi di evoluzione delle forme bipedi predatorie.

Liliensternus liliensterni

Classificazione: Neotheropoda | Contesto: Triassico superiore · Europa.

Grande teropode triassico europeo noto da resti scheletrici; fornisce un confronto utile con la diversità dei primi neoteropodi.

Dilophosaurus wetherilli

Classificazione: Neotheropoda | Contesto: Giurassico inferiore · Nord America.

Celebre per le due creste ossee craniche. Non esistono prove per il collare estensibile o per il veleno resi popolari dalla narrativa cinematografica.

Cryolophosaurus ellioti

Classificazione: Theropoda, posizione discussa | Contesto: Giurassico inferiore · Antartide.

Teropode antartico dotato di vistosa cresta trasversale cranica; documenta la distribuzione dei predatori anche nelle alte latitudini mesozoiche.

Ceratosaurus nasicornis

Classificazione: Ceratosauria | Contesto: Giurassico superiore · Nord America.

Teropode con prominenza ossea nasale e particolari cranici distintivi; coesistette nell'area della Morrison con altri grandi predatori.

Elaphrosaurus bambergi

Classificazione: Ceratosauria | Contesto: Giurassico superiore · Africa.

Forma slanciata e dalla morfologia insolita rispetto ai grandi ceratosauri predatori; le inferenze sulla dieta restano caute.

Carnotaurus sastrei

Classificazione: Abelisauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Argentina.

Cranio corto con corna sopraorbitali, braccia ridotte e importanti impronte cutanee; una delle forme meglio riconoscibili dei predatori gondwaniani.

Majungasaurus crenatissimus

Classificazione: Abelisauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Madagascar.

Abelisauride ben documentato; tracce di morso attribuite a membri dello stesso taxon hanno alimentato ricerche sul consumo di carcasse conspecifiche.

Aucasaurus garridoi

Classificazione: Abelisauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Argentina.

Abelisauride che aiuta a confrontare la variazione del cranio e degli arti anteriori nei grandi ceratosauri sudamericani.

Rajasaurus narmadensis

Classificazione: Abelisauridae | Contesto: Cretaceo superiore · India.

Predatore indiano con caratteristica regione frontale del cranio; importante per la biogeografia dei ceratosauri del Gondwana.

Masiakasaurus knopfleri

Classificazione: Noasauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Madagascar.

Teropode di piccola taglia con denti anteriori particolarmente inclinati in avanti; la forma della dentatura indica una specializzazione alimentare.

Megalosaurus bucklandii

Classificazione: Megalosauridae | Contesto: Giurassico medio · Regno Unito.

Specie fondamentale nella storia della paleontologia: il suo riconoscimento precede la formalizzazione del gruppo Dinosauria.

Torvosaurus tanneri

Classificazione: Megalosauridae | Contesto: Giurassico superiore · Nord America.

Grande predatore megalosauride; mostra che la taglia elevata si sviluppò in più linee indipendenti di teropodi.

Afrovenator abakensis

Classificazione: Megalosauroida | Contesto: Giurassico · Niger.

Teropode africano conosciuto da resti relativamente informativi; la posizione filogenetica dipende dai caratteri confrontati.

Baryonyx walkeri

Classificazione: Spinosauridae | Contesto: Cretaceo inferiore · Regno Unito.

Muso allungato, artiglio manuale prominente e adattamenti dentari compatibili con un importante consumo di pesci.

Suchomimus tenerensis

Classificazione: Spinosauridae | Contesto: Cretaceo inferiore · Niger.

Spinosauride dal lungo rostro, utile per confrontare convergenze anatomiche con gli attuali predatori piscivori senza equipararne il comportamento.

Spinosaurus aegyptiacus

Classificazione: Spinosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Nord Africa.

Enormi spine dorsali, denti conici e coda specializzata. È controverso quanto fosse adattato al nuoto attivo e quale fosse la sua locomozione ordinaria.

Irritator challengeri

Classificazione: Spinosauridae | Contesto: Cretaceo inferiore · Brasile.

Taxon legato a materiali cranici e alla complessa storia di studio di fossili brasiliani; utile per capire i limiti di ricostruzioni da reperti parziali.

Allosaurus fragilis

Classificazione: Allosauridae | Contesto: Giurassico superiore · Nord America.

Grande teropode della Morrison dotato di denti seghettati e arti anteriori sviluppati; i numerosi esemplari favoriscono studi anatomici e ontogenetici.

Sinraptor dongi

Classificazione: Metriacanthosauridae | Contesto: Giurassico superiore · Cina.

Teropode asiatico appartenente alle linee allosauroidi; la sua osteologia permette confronti fra faune asiatiche e occidentali.

Yangchuanosaurus shangyouensis

Classificazione: Metriacanthosauridae | Contesto: Giurassico superiore · Cina.

Grande predatore della Cina giurassica, conosciuto soprattutto per importanti reperti cranici.

Acrocanthosaurus atokensis

Classificazione: Carcharodontosauridae | Contesto: Cretaceo inferiore · Nord America.

Grande teropode con spine vertebrali elevate lungo il dorso; non va confuso con lo spinosauride *Spinosaurus*.

Carcharodontosaurus saharicus

Classificazione: Carcharodontosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Nord Africa.

Predatore di notevole taglia con denti larghi e seghettati; la sua documentazione fossile ha subito perdite storiche e revisioni.

Giganotosaurus carolinii

Classificazione: Carcharodontosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Argentina.

Grande carcharodontosauride sudamericano, non strettamente imparentato con i tirannosauridi nonostante la mole.

Mapusaurus roseae

Classificazione: Carcharodontosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Argentina.

Forma sudamericana nota anche attraverso resti di più individui; la loro associazione non dimostra automaticamente caccia cooperativa.

Concavenator corcovatus

Classificazione: Carcharodontosauria | Contesto: Cretaceo inferiore · Spagna.

Presenta particolari strutture vertebrali e un profilo dorsale distintivo; alcuni aspetti delle sue appendici sono stati oggetto di dibattito.

Compsognathus longipes

Classificazione: Coelurosauria | Contesto: Giurassico superiore · Europa.

Piccolo teropode dalla lunga coda, storicamente importante negli studi sui predatori minuti e sui rapporti con gli uccelli.

Sinosauropteryx prima

Classificazione: Coelurosauria | Contesto: Cretaceo inferiore · Cina.

Celebre per le strutture filamentose conservate attorno al corpo, fra le prove chiave della diffusione di rivestimenti piumosi.

Ornithomimus edmontonicus

Classificazione: Ornithomimosauria | Contesto: Cretaceo superiore · Nord America.

Teropode slanciato con lunghi arti posteriori; esemplari attribuiti al genere informano la ricerca sull'evoluzione delle piume.

Gallimimus bullatus

Classificazione: Ornithomimosauria | Contesto: Cretaceo superiore · Mongolia.

Grande ornithomimosauo dalle proporzioni cursoriali e con cranio allungato; la sua dieta precisa non è dimostrabile dal solo aspetto.

Deinocheirus mirificus

Classificazione: Ornithomimosauria | Contesto: Cretaceo superiore · Mongolia.

Forma gigantesca con lunghissimi arti anteriori e muso largo; le nuove scoperte hanno trasformato radicalmente la ricostruzione iniziale.

Yutyrannus huali

Classificazione: Tyrannosauoidea | Contesto: Cretaceo inferiore · Cina.

Grande tirannosauoide associato a evidenze di rivestimenti filamentosi, importante per studiare la distribuzione delle piume.

Dilong paradoxus

Classificazione: Tyrannosauoidea | Contesto: Cretaceo inferiore · Cina.

Tirannosauoide relativamente piccolo che documenta gli stadi precedenti all'evoluzione dei giganteschi tirannosauridi terminali.

Albertosaurus sarcophagus

Classificazione: Tyrannosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Canada.

Tirannosauride del Nord America più snello nelle proporzioni rispetto ai grandi esemplari di Tyrannosaurus.

Gorgosaurus libratus

Classificazione: Tyrannosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Nord America.

Tirannosauride ben documentato con dentizione e cranio da grande predatore; utile nelle comparazioni con Albertosaurus.

Daspletosaurus torosus

Classificazione: Tyrannosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Canada.

Tirannosaurino robusto; materiale fossile di taxa affini aiuta a discutere la diversificazione dei tirannosauri nordamericani.

Tarbosaurus bataar

Classificazione: Tyrannosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Mongolia.

Grande tirannosauride asiatico, confrontato spesso con Tyrannosaurus per anatomia e posizione filogenetica.

Tyrannosaurus rex

Classificazione: Tyrannosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Nord America.

Predatore dal cranio estremamente robusto; denti, morsicature fossili e scheletri di diverse età consentono indagini dettagliate.

Oviraptor philoceratops

Classificazione: Oviraptorosauria | Contesto: Cretaceo superiore · Mongolia.

Teropode dal becco robusto, il cui nome storico nacque da un'interpretazione superata di un'associazione con uova.

Citipati osmolskae

Classificazione: Oviraptorosauria | Contesto: Cretaceo superiore · Mongolia.

Associazioni fossili in postura di cova costituiscono prove straordinarie della cura del nido in alcuni teropodi.

Therizinosaurus cheloniformis

Classificazione: Therizinosauria | Contesto: Cretaceo superiore · Mongolia.

Enormi artigli manuali e corpo altamente specializzato; la dieta è considerata soprattutto vegetale sulla base di più tratti anatomici.

Beipiaosaurus inexpectus

Classificazione: Therizinosauria | Contesto: Cretaceo inferiore · Cina.

Terizinosauo basale con evidenze di rivestimenti filamentosi che informano il quadro dell'evoluzione delle piume.

Deinonychus antirrhopus

Classificazione: Dromaeosauridae | Contesto: Cretaceo inferiore · Nord America.

Il grande unguale del secondo dito e le proporzioni corporee sono cruciali nella storia degli studi sul comportamento predatorio.

Velociraptor mongoliensis

Classificazione: Dromaeosauridae | Contesto: Cretaceo superiore · Mongolia.

Dromaeosauride ben più piccolo dei celebri modelli cinematografici; resti eccezionali documentano interazioni con Protoceratops.

Utahraptor ostrommaysi

Classificazione: Dromaeosauridae | Contesto: Cretaceo inferiore · Nord America.

Dromaeosauride molto grande che dimostra la notevole escursione di taglia del gruppo.

Microraptor gui

Classificazione: Dromaeosauridae | Contesto: Cretaceo inferiore · Cina.

Piccolo dinosauro pennuto con ampie superfici aerodinamiche anche sugli arti posteriori; importante per l'origine del volo.

Anchiornis huxleyi

Classificazione: Paraves, posizione variabile | Contesto: Giurassico superiore · Cina.

Piccolo taxon pennuto che documenta morfologie aerodinamiche vicino alle origini del volo, con posizione filogenetica oggetto di discussione.

Archaeopteryx lithographica

Classificazione: Avialae o ramo vicino, secondo analisi | Contesto: Giurassico superiore · Germania.

Fossile fondamentale per interpretare la transizione evolutiva verso gli uccelli; possedeva penne remiganti, denti e una lunga coda ossea.

3. Sauropodomorfi: dalle origini ai giganti

Identità dei Sauropodomorpha

I Sauropodomorpha sono un grande ramo dei dinosauri saurisci, tradizionalmente riconosciuto come il gruppo che comprende Plateosaurus, i loro parenti più antichi e i sauropodi quadrupedi dal collo lungo. La loro storia inizia nel Triassico superiore e prosegue sino alla fine del Cretaceo, attraversando enormi trasformazioni anatomiche. Non tutti i sauropodomorfi erano colossi: le prime forme avevano dimensioni relativamente modeste e spesso potevano locomoversi su due arti.

La parola “prosauropodi” compare frequentemente nella divulgazione e nella letteratura storica. Non costituisce però, nella maggior parte delle classificazioni moderne, un gruppo naturale stabile contenente tutti e soltanto i precursori dei sauropodi: è più accurato parlare di sauropodomorfi non sauropodi o di cladi specifici. Le analisi cladistiche utilizzano centinaia di caratteri anatomici e possono produrre alberi differenti in funzione del campione e delle codifiche dei fossili.

È utile separare tre concetti: Sauropodomorpha è il gruppo evolutivo più ampio; Sauropoda è il ramo che include i sauropodi propriamente detti; Neosauropoda è un sottogruppo più derivato comprendente le grandi linee Diplodocoidea e Macronaria. Questi termini indicano parentele evolutive, non semplici classi di taglia.

Le origini nel Triassico

Nel Triassico superiore alcuni dei primi sauropodomorfi abitavano i territori che oggi corrispondono all’America Meridionale e all’Africa. Esempi come Saturnalia, Panphagia, Eoraptor e Buriolestes sono fondamentali per ricostruire la prima diversificazione del gruppo, pur con questioni filogenetiche aperte per alcuni taxa. Il loro scheletro rivela che un lungo collo e un corpo enorme non erano caratteristiche già pienamente formate all’origine.

Il passaggio a un’alimentazione prevalentemente vegetale non fu un istante unico, bensì una trasformazione progressiva che riguardò denti, cranio, intestino e comportamento alimentare. In questi dinosauri antichi, l’anatomia dentaria e la forma della mandibola possono suggerire strategie alimentari diverse, ma non permettono sempre di riconoscere una dieta esclusivamente erbivora.

Nel Triassico finale il gruppo divenne ecologicamente importante in molte regioni della Pangea. Plateosaurus, noto grazie a un consistente patrimonio scheletrico europeo, rappresenta bene questa fase. Una revisione del 2023 ha mostrato quanto sia complessa la sua tassonomia: la classificazione delle varie specie storicamente attribuite al genere non è un problema completamente chiuso.

La transizione verso il gigantismo

La trasformazione dai primi sauropodomorfi ai sauropodi comportò cambiamenti integrati nella postura e nelle proporzioni. L'allungamento del collo aumentò il volume esplorabile dalla testa senza imporre continui spostamenti dell'intero corpo; gli arti divennero progressivamente adatti a sostenere masse elevate; vertebre e strutture pneumatiche contribuirono a modificare il rapporto fra robustezza e peso corporeo.

Il quadrupedalismo non equivale al gigantismo: si tratta di due aspetti correlati ma distinguibili. Taxa di transizione come *Aardonyx* e *Antetonitrus* permettono di osservare mosaici di caratteristiche. Non vanno tuttavia interpretati come antenati diretti in una fila lineare; sono rami distinti che conservano combinazioni anatomiche informative.

L'interpretazione dei singoli fossili dipende dallo stato di conservazione e dalla fase di crescita. Un animale giovanile può presentare proporzioni molto diverse da un adulto. Per questo le ricostruzioni di dimensioni e postura non devono essere elevate a certezze quando si basano su poche ossa.

Anatomia, alimentazione e biomeccanica

I sauropodi possedevano tipicamente testa relativamente piccola, lungo collo, tronco voluminoso e quattro arti portanti. La colonna vertebrale era un sistema complesso: in varie linee, recessi e cavità associati alla pneumaticità alleggerivano alcune vertebre pur mantenendo un'architettura resistente. La mobilità effettiva del collo è dibattuta e non si può ridurre alla sola osservazione delle vertebre isolate.

I denti dei sauropodi mostrano forme diverse: da corone relativamente ampie a denti stretti e cilindrici. La dentatura era utilizzata per raccogliere vegetazione, mentre gran parte della frammentazione e digestione del cibo avveniva posteriormente. Una dieta vegetale ad alto volume richiedeva approvvigionamento continuo, ma la specifica selezione delle piante non può essere ricostruita con la stessa precisione per tutte le specie.

La coda contribuiva all'equilibrio e, in alcune linee, poteva svolgere funzioni difensive o comunicative ipotizzate dalla biomeccanica. In *Diplodocoidea* la coda estremamente lunga ha favorito molte ipotesi, ma le ricostruzioni funzionali non sono equivalenti a osservazioni comportamentali dirette.



Ricostruzione di un brachiosauride: arti anteriori lunghi, spalle alte e collo esteso verso la vegetazione. La postura del collo va ricostruita considerando articolazioni e tessuti molli.

Il grande cambiamento del Giurassico

Fra Giurassico inferiore e medio i sauropodi si diversificarono in più regioni del pianeta. Forme come *Vulcanodon*, *Barapasaurus* e *Shunosaurus* mostrano che la storia dei primi sauropodi è geograficamente ampia e non coincide con un unico centro di evoluzione. È importante leggere i ritrovamenti sullo sfondo della frammentazione progressiva della Pangea.

Nel Giurassico superiore alcune faune contenevano grandi quantità di sauropodi diversi. La Formazione Morrison dell'America settentrionale è celebre per *Apatosaurus*, *Diplodocus*, *Camarasaurus* e *Brachiosaurus*. Questa coesistenza pone interrogativi su nicchie ecologiche, strategie alimentari e differenze nella geometria del collo, piuttosto che suggerire che tutti gli erbivori mangiassero esattamente nello stesso modo.

In Asia, linee come *Mamenchisaurus* documentano una notevole diversità nelle vertebre cervicali e nelle proporzioni del collo. L'esistenza di animali con colli molto lunghi non impone un'unica postura abituale: le ricostruzioni dipendono da articolazioni, tessuti molli e confronto anatomico.

Diplodocoidea e Macronaria

Fra i neosauropodi, Diplodocoidea comprende taxa con crani e dentizioni spesso peculiari e proporzioni corporee riconoscibili. Diplodocus e Apatosaurus illustrano due configurazioni differenti, mentre dicreosauridi come Amargasaurus mostrano specializzazioni delle vertebre cervicali e dorsali. Il ruolo delle lunghe spine neurali di Amargasaurus resta discusso.

Macronaria comprende Camarasaurus e titanosauriformi, incluse linee come Brachiosauridae e Titanosauria. Brachiosaurus è noto per l'asimmetria relativa degli arti, con arti anteriori lunghi, e un assetto generale diverso da quello di molti diplodocidi. Giraffatitan, storicamente talvolta confuso con Brachiosaurus, è oggi distinto nelle classificazioni comunemente utilizzate.

Le relazioni fini fra alcuni macronari giurassici variano tra studi; per questo l'atlante specifica i raggruppamenti con prudenza e privilegia i nomi scientifici dei taxa invece di assegnare ogni specie a una famiglia contestata.



Diplodocus: testa piccola, collo allungato e coda molto lunga. La silhouette evidenzia proporzioni differenti rispetto ai brachiosauridi.

Titanosauri nel Cretaceo

Nel Cretaceo i titanosauri raggiunsero un'ampia distribuzione, con reperti in Sud America, Africa, Asia, Europa e altre terre australi. Il gruppo mostra una grande diversità di taglie e di conformazioni. Non tutti i titanosauri erano giganteschi: alcune forme insulari, come Magyarosaurus, rappresentano un interessante confronto con i grandi taxa continentali.

Patagotitan, Argentinosaurus e altri titanosauri colossali sono spesso presentati come vincitori di una classifica del “più grande dinosauro”. In realtà le misure variano in base alle ossa disponibili, ai confronti usati e ai modelli di volume corporeo. La massa non si misura direttamente su uno scheletro fossile: è un risultato stimato, soggetto a intervalli e revisioni.

In alcuni titanosauri sono note strutture ossee dermiche, chiamate osteodermi. La loro presenza non può tuttavia essere generalizzata a tutti i membri del clade. Le uova e i nidi fossili attribuiti a sauropodi permettono di studiare la riproduzione, ma l'identificazione a livello di specie resta spesso incerta.

Riproduzione, crescita e comportamento

Le evidenze dirette comprendono gusci e nidi fossili, ossa di individui in diverse fasi ontogenetiche, istologia ossea e piste di impronte. Da questi dati è possibile inferire strategie di crescita e talvolta deposizioni di uova in siti aggregati. Non è però corretto trasformare automaticamente un insieme di uova in prove di cure parentali prolungate.

L'istologia può offrire indizi sui ritmi di crescita, pur con forti differenze fra individui e specie. Le piste fossili registrano movimenti reali, ma collegarle a una specie nominata è spesso impossibile. Anche l'esistenza di raggruppamenti non implica che ogni sauropode vivesse abitualmente in grandi mandrie.

La biomeccanica impone vincoli plausibili ai comportamenti, non consente di vedere il passato come una registrazione video. Ogni scheda separa quindi osservazioni fossili, interpretazioni robuste e ipotesi speculative.

Come leggere dimensioni e classificazioni

Un genere non equivale a una specie: *Apatosaurus* è un genere che comprende specie distinte, mentre *Apatosaurus louisae* indica una particolare specie. Nomi storici possono divenire sinonimi o nomina dubia; un nome non deve essere aggiunto al totale delle specie valide semplicemente perché compare in una pubblicazione antica.

Le età geologiche sono intervalli, non date di nascita dei singoli animali. Le località rappresentano il luogo di rinvenimento dei fossili, non necessariamente l'intera distribuzione originaria della specie. Le dimensioni corporee dipendono da campione, ricostruzione, individuo ed eventuali elementi mancanti.

Le schede seguenti illustrano la diversità dei sauropodomorfi, dalle forme triassiche ai titanosauri del Cretaceo. Le descrizioni originali e le revisioni tassonomiche permettono di approfondire anatomia e relazioni di ciascun animale.

Dimensioni corporee e stime di massa

La lunghezza del corpo è spesso stimata completando scheletri parziali tramite proporzioni di parenti prossimi; la massa richiede modelli volumetrici, regressioni basate sulle ossa portanti o altri procedimenti quantitativi. I risultati possono differire notevolmente quando il fossile è incompleto o quando cambia l'assunzione sulle proporzioni dei tessuti molli.

Confrontare due dinosauri richiede una definizione esplicita della grandezza studiata: altezza all'anca, altezza massima, lunghezza del corpo, massa stimata e lunghezza del collo non sono intercambiabili. Anche la presenza di individui giovani o non ancora pienamente maturi condiziona il confronto.

Le classifiche assolute del “più grande” e del “più veloce” dovrebbero essere evitate in assenza di reperti e intervalli d'incertezza comparabili. Una presentazione rigorosa riporta il metodo usato per stimare il valore, l'esemplare da cui deriva e almeno un intervallo plausibile quando la letteratura lo consente.

Atlante sistematico: 54 schede di specie

Organizzazione didattica, non albero filogenetico definitivo. Ogni descrizione distingue soprattutto il contributo del fossile alla storia evolutiva. I nomi includono specie di gruppi diversi e le collocazioni di alcuni taxa sono soggette a revisione.

Primi sauropodomorfi e forme triassiche

Saturnalia tupiniquim

Triassico superiore · Brasile

Fra i più antichi sauropodomorfi noti; documenta corporatura relativamente snella e locomozione prevalentemente bipede.

Panphagia protos

Triassico superiore · Argentina

Taxon importante per comprendere l'inizio della diversificazione del gruppo e i cambiamenti alimentari.

Eoraptor lunensis

Triassico superiore · Argentina

Piccolo dinosauro primitivo la cui posizione sistematica è stata dibattuta; spesso discusso in prossimità della base dei sauropodomorfi.

Buriolestes schultzi

Triassico superiore · Brasile

Sauropodomorfo precoce con denti indicativi di una componente carnivora della dieta, utile per studiare il passaggio all'erbivoria.

Pampadromaeus barberenai

Triassico superiore · Brasile

Forma precoce che offre dati su scheletro e dentizione dei primi sauropodomorfi.

Efraasia minor

Triassico superiore · Germania

Taxon storico di sauropodomorfo non sauropode, importante per confrontare le faune europee triassiche.

Thecodontosaurus antiquus

Triassico superiore · Regno Unito

Piccolo sauropodomorfo noto da resti dell'area di Bristol; caso rilevante nella storia della paleontologia.

Unaysaurus tolentinoi

Triassico superiore · Brasile

Sauropodomorfo precoce che arricchisce la documentazione sudamericana della diversificazione triassica.

Plateosaurus trossingensis

Triassico superiore · Europa

Specie di un genere eccezionalmente noto grazie a numerosi scheletri; fondamentale per anatomia e crescita dei sauropodomorfi.

Riojasaurus incertus

Triassico superiore · Argentina

Sauropodomorfo relativamente robusto, usato nei confronti della transizione verso forme più massicce.

Eucnemesaurus fortis

Triassico superiore · Sudafrica

Forma africana di grande importanza per la variabilità dei sauropodomorfi tardi del Triassico.

Non sauropodi del Giurassico inferiore

Massospondylus carinatus

Giurassico inferiore · Sudafrica

Taxon ampiamente studiato, con materiali importanti anche per la biologia riproduttiva e lo sviluppo.

Lufengosaurus huenei

Giurassico inferiore · Cina

Rappresenta la ricca radiazione dei sauropodomorfi non sauropodi dell'Asia orientale.

Yunnanosaurus huangi

Giurassico inferiore · Cina

Sauropodomorfo asiatico con caratteri dentari rilevanti per l'evoluzione alimentare.

Jingshanosaurus xinwaensis

Giurassico inferiore · Cina

Forma utile nel confronto fra sauropodomorfi non sauropodi più derivati.

Adeopapposaurus mognai

Giurassico inferiore · Argentina

Taxon sudamericano relativamente completo, prezioso per cranio e apparato locomotore.

Leonerasaurus taquetrensis

Giurassico inferiore · Argentina

Sauropodomorfo non sauropode con combinazione di caratteri utile per studiare la trasformazione assiale.

Aardonyx celestae

Giurassico inferiore · Sudafrica

Esempio di caratteri transizionali nella locomozione e nel sistema di alimentazione.

Wudingloong wui

Giurassico inferiore · Cina

Descritto nel 2025: documenta un ramo iniziale della diversità asiatica e l'importanza dei giacimenti dello Yunnan.

Mussaurus patagonicus

Triassico superiore–Giurassico inferiore · Argentina

Fossili di età diverse e aggregazioni sono centrali nello studio della crescita e del possibile comportamento sociale.

Primi sauropodi e eusauropodi

Antetonitrus ingenipes

Triassico superiore · Sudafrica

Sauropodomorfo vicino alla transizione verso Sauropoda, con caratteri del supporto quadrupede.

Vulcanodon karibaensis

Giurassico inferiore · Zimbabwe

Sauropode precoce che mostra la comparsa di un corpo più massiccio in Africa.

Barapasaurus tagorei

Giurassico inferiore · India

Grande sauropode antico conosciuto attraverso materiale postcraniale abbondante.

Tazoudasaurus naimi

Giurassico inferiore · Marocco

Ritrovamenti africani fondamentali per la struttura dei sauropodi basali.

Shunosaurus lii

Giurassico medio · Cina

Sauropode cinese celebre per la coda con struttura terminale ossea espansa.

Omeisaurus junghsiensis

Giurassico medio · Cina

Membro delle faune asiatiche con notevole sviluppo della regione cervicale.

Mamenchisaurus constructus

Giurassico superiore secondo attribuzioni tradizionali · Cina

Taxon storico la cui età e interpretazione vanno considerate nel quadro delle revisioni dei mamenchisauridi.

Cetiosaurus oxoniensis

Giurassico medio · Regno Unito

Storicamente uno dei primi sauropodi descritti: fondamentale per la storia dei nomi scientifici.

Jobaria tiguidensis

Cretaceo inferiore secondo datazioni discusse · Niger

Sauropode africano rilevante; cronologia e collocazione di alcuni giacimenti hanno suscitato discussioni.

Patagosaurus fariasi

Giurassico medio · Argentina

Forma sudamericana utilizzata per discutere l'evoluzione dei sauropodi anteriori ai neosauropodi.

Diplodocoidea

Diplodocus carnegii

Giurassico superiore · USA

Diplodocide dalla coda molto lunga, noto per esemplari che hanno avuto grande diffusione museale.

Diplodocus hallorum

Giurassico superiore · USA

Grande diplodocide in precedenza noto come *Seismosaurus*; utilissimo per il tema dei sinonimi.

Apatosaurus louisae

Giurassico superiore · USA

Sauropode robusto della Formazione Morrison, con proporzioni differenti da *Diplodocus*.

Brontosaurus excelsus

Giurassico superiore · USA

Nome storico recuperato come genere valido in alcune revisioni, benché la separazione da *Apatosaurus* sia dibattuta.

Barosaurus lentus

Giurassico superiore · USA

Diplodocide caratterizzato da vertebre cervicali particolarmente allungate.

Supersaurus vivianae

Giurassico superiore · USA

Grande diplodocide frequentemente discusso nelle stime di lunghezza dei sauropodi.

Amargasaurus cazaui

Cretaceo inferiore · Argentina

Dicreosauride celebre per lunghe spine vertebrali: l'aspetto del tessuto molle resta oggetto di ipotesi.

Dicraeosaurus hansemanni

Giurassico superiore · Tanzania

Neosauropode con collo relativamente corto rispetto a molti diplodocidi.

Nigersaurus taqueti

Cretaceo inferiore · Niger

Rebbachisauride con cranio e batteria dentale altamente specializzati per il prelievo della vegetazione.

Rebbachisaurus garasbae

Cretaceo · Marocco

Taxon nordafricano importante per comprendere la distribuzione dei rebbachisauridi.

Macronaria e brachiosauridi

Camarasaurus lentus

Giurassico superiore · USA

Macronario noto da fossili abbondanti, con cranio relativamente profondo e denti robusti.

Brachiosaurus altithorax

Giurassico superiore · USA

Brachiosauride con arti anteriori notevolmente sviluppati e assetto del tronco caratteristico.

Giraffatitan brancai

Giurassico superiore · Tanzania

Gigante africano storicamente attribuito a *Brachiosaurus*; confronto essenziale nella tassonomia dei brachiosauridi.

Europasaurus holgeri

Giurassico superiore · Germania

Sauropode insulare relativamente piccolo, molto studiato per crescita ed evoluzione della taglia.

Sauroposeidon proteles

Cretaceo inferiore · USA

Titanosauriforme noto soprattutto da vertebre cervicali imponenti; dimensioni da trattare come stime.

Tastavinsaurus sanzi

Cretaceo inferiore · Spagna

Titanosauriforme europeo che amplia la documentazione dei sauropodi cretacei.

Titanosauria e forme affini

Argentinosaurus huinculensis

Cretaceo superiore · Argentina

Titanosauro gigante conosciuto da materiale incompleto; la massa è particolarmente incerta.

Patagotitan mayorum

Cretaceo superiore · Argentina

Gigante patagonico con numerosi elementi scheletrici; stime di taglia dipendenti dai modelli ricostruttivi.

Dreadnoughtus schrani

Cretaceo superiore · Argentina

Titanosauro con scheletro postcraniale importante per discutere stime di massa e crescita.

Futalognkosaurus dukei

Cretaceo superiore · Argentina

Titanosauro di grande taglia noto da parte considerevole dell'asse vertebrale.

Saltasaurus loricatus

Cretaceo superiore · Argentina

Titanosauro sudamericano noto anche per osteodermi associati.

Rapetosaurus krausei

Cretaceo superiore · Madagascar

Titanosauro con materiali cranici e giovanili, utile negli studi sulla crescita.

Magyarosaurus dacus

Cretaceo superiore · Romania

Forma insulare spesso discussa come caso di nanismo evolutivo.

Alamosaurus sanjuanensis

Cretaceo superiore · USA

Titanosauro nordamericano, significativo per la distribuzione tardocretacea del gruppo.

4. Ornitisch corazzati: stegosauri e anchilosauri

Che cosa significa essere un tireoforo

I Thyreophora (letteralmente «portatori di scudi») costituiscono una linea evolutiva di dinosauri ornitisch caratterizzata dalla presenza di ossificazioni cutanee, dette osteodermi, e da una notevole diversificazione delle strutture difensive. La definizione è filogenetica: il gruppo include forme basali e due grandi rami, Stegosauria e Ankylosauria. Non ogni specie possedeva la stessa quantità di armatura e non tutti gli osteodermi erano necessariamente destinati soltanto a respingere i predatori.

Gli stegosauri presentavano comunemente placche o spine disposte lungo dorso e coda, mentre gli anchilosauri svilupparono un rivestimento dermico più esteso, spesso accompagnato da cranio rinforzato, baricentro basso e arti robusti. La separazione non dipende quindi da una singola caratteristica visibile: sono la combinazione dei caratteri scheletrici e le analisi cladistiche a sostenere l'assegnazione di un fossile a uno dei due rami.

Occorre inoltre distinguere i «dinosauri corazzati» dagli animali corazzati appartenenti ad altre linee: coccodrilli e altri rettili possiedono osteodermi per evoluzione indipendente o attraverso storie evolutive differenti. Un'analogia funzionale non dimostra una parentela stretta.

L'origine della corazza nel Giurassico

Le prime fasi evolutive dei tireofori sono ricostruite da un insieme incompleto di scheletri. *Scelidosaurus*, proveniente dal Giurassico inferiore dell'Inghilterra, è particolarmente importante perché documenta un assetto corazzato precedente all'estrema specializzazione degli anchilosauri cretacei. La sua posizione precisa è stata discussa e le moderne analisi lo collocano comunemente presso la base del ramo corazzato.

Il ritrovamento marocchino di *Spicomellus afer* ha modificato la cronologia che si attribuiva alla comparsa di armature elaborate. Descritto inizialmente da materiale limitato e poi documentato con uno scheletro molto più completo nel 2025, presenta osteodermi eccezionali, con spine associate alle costole. L'anatomia delle vertebre caudali mostra un «manico» irrigidito compatibile con un'arma alla coda, ma l'estremità completa non è conservata e non va descritta come una mazza accertata.

Questa evidenza suggerisce che le prime fasi della storia degli anchilosauri non consistettero semplicemente in una progressiva accumulazione di corazze sempre più massicce: alcune forme giurassiche possedevano ornamentazioni molto complesse, in seguito sostituite da assetti diversi. I motivi del cambiamento restano ipotesi da testare, non fatti dimostrati.

Stegosauria: anatomia delle placche e della coda

Le grandi placche di *Stegosaurus* erano ossa dermiche inserite nella pelle e non prolungamenti diretti delle vertebre. La loro disposizione alternata e la morfologia variabile da una zona all'altra del corpo sono documentate da esemplari relativamente completi. Non esiste però una funzione unica provata per tutte le placche: la difesa passiva, il riconoscimento fra individui, i segnali visivi e la termoregolazione sono ipotesi che richiedono evidenze differenziate.

Al contrario, le spine terminali della coda presentano un'evidente efficacia potenziale contro un aggressore. L'insieme viene spesso chiamato *thagomizer*, termine informale utile nella divulgazione ma non una categoria anatomica formale. Gli effetti di un colpo dipendevano dalla muscolatura, dalla massa della coda e dalla postura; non è scientificamente corretto attribuire una potenza d'impatto precisa senza un modello biomeccanico definito.

Il cranio relativamente piccolo, il becco anteriore e la conformazione della dentizione testimoniano l'alimentazione prevalentemente vegetale. La postura quadrupede, gli arti posteriori spesso maggiori degli anteriori e l'altezza del collo influivano sull'accesso alla vegetazione, ma la specifica dieta variava con l'habitat.



Stegosaurus stenops. Le placche sono ossificazioni dermiche; le spine all'estremità della coda costituiscono un apparato distinto.

Diversità e biogeografia degli stegosauri

Gli stegosauri sono documentati soprattutto dal Giurassico medio e superiore, con alcuni rappresentanti più recenti. Fossili sono noti in Europa, Asia, Africa e America settentrionale. Questa distribuzione riflette sia la loro storia evolutiva sia i luoghi nei quali le rocce appropriate affiorano e sono state studiate.

La storia tassonomica di *Miragaia longicollum* e *Dacentrurus armatus* mostra le difficoltà poste dagli scheletri incompleti. Uno studio del 2019 ha sostenuto la validità di *Miragaia* sulla base di un esemplare più completo; una revisione pubblicata online nel 2024 ne ha invece proposto la sinonimia con *Dacentrurus armatus*. La distinzione tra i due nomi resta quindi discussa.

Per altri nomi, tra cui alcune specie storicamente collocate in *Stegosaurus*, l'attribuzione generica è mutata negli anni. L'etichetta di un fossile deve essere letta insieme all'autore della revisione e al materiale tipo, non estratta da un elenco decontestualizzato.

Ankylosauria: corazze, crani e arti

Gli anchilosauri possedevano un corpo largo e relativamente basso, spesso protetto da osteodermi di forme e dimensioni differenti. In diversi taxa, le ossa del cranio si saldavano o mostravano superfici rugose associate a un rivestimento protettivo. Le differenze fra cranio, collo, tronco e bacino indicano che la corazza non era un semplice guscio uniforme, bensì un mosaico di strutture anatomiche integrate.

Gli arti robusti e il tronco massiccio favorivano stabilità e locomozione quadrupede. Da questo non discende che ogni anchilosauro fosse incapace di movimenti relativamente rapidi: velocità e agilità si ricostruiscono attraverso proporzioni ossee, biomeccanica e tracce, non mediante l'aspetto soltanto.

La protezione non era assoluta. Un grande predatore poteva tentare di aggirare le parti più resistenti e un animale corazzato doveva comunque nutrirsi, crescere e riprodursi; la corazza rappresentava quindi un compromesso evolutivo con costi energetici e vincoli di sviluppo.

Nodosauridae e polacantini

I nodosauridi sono generalmente riconoscibili per l'armatura estesa, le spine scapolari in vari taxa e l'assenza della tipica mazza ossea terminale osservata in numerosi anchilosauridi derivati. Non bisogna trasformare questa distinzione didattica in una regola assoluta, perché le prime fasi evolutive del gruppo, la collocazione dei polacantini e i caratteri caudali mostrano una storia più articolata.

Borealopelta markmitchelli è uno dei reperti più spettacolari per la conservazione tridimensionale della pelle e degli osteodermi. Il suo valore non consiste soltanto nel mostrare un «dinosaurio mummificato», ma nel consentire lo studio diretto della disposizione delle strutture epidermiche e nella formulazione di ipotesi sul mimetismo basate su analisi di residui pigmentari. Queste ricostruzioni hanno margini d'incertezza.

Sauropelta, *Edmontonia*, *Panoplosaurus* e *Struthiosaurus* illustrano la diversità geografica dei nodosauridi e dei loro possibili parenti. Le assegnazioni a sottogruppi differiscono fra matrici filogenetiche e devono essere lette come ipotesi scientifiche aggiornabili.

Ankylosauridae e sviluppo della mazza caudale

In diversi anchilosauridi la coda comprende vertebre posteriori irrigidite e un complesso terminale formato da grandi osteodermi. La struttura permetteva di concentrare energia in colpi laterali, ma non era presente in ogni anchilosauro e non va retroproiettata indistintamente sui gruppi più antichi.

Ankylosaurus magniventris, vissuto alla fine del Cretaceo nell'America settentrionale, è il rappresentante più celebre. Nonostante questo, non conosciamo uno scheletro completo della specie; la conoscenza del suo aspetto combina resti direttamente attribuiti al taxon e confronti con generi meglio rappresentati, come *Euoplocephalus* e *Zuul*.

Zuul crurivastator è particolarmente importante perché conserva strutture corazzate e caudali eccezionali. Lesioni su alcuni osteodermi hanno motivato l'ipotesi che la coda potesse essere utilizzata anche nei conflitti fra conspecifici. È una spiegazione supportata da indizi anatomici e patologici, ma non un'osservazione diretta del comportamento.



Ankylosaurus magniventris: corpo basso, armatura cutanea e mazza caudale. La disposizione esatta di tutti gli osteodermi non è conosciuta integralmente.

Funzione e limiti delle armi difensive

L'interpretazione di un'arma fossile richiede tre passaggi distinti: descrivere ciò che è materialmente conservato; ricostruire cosa la struttura poteva fare; inferire in quali contesti venisse effettivamente utilizzata. Un grande osteoderma dimostra la presenza dell'armatura, ma non prova automaticamente il tipo di aggressore che l'animale incontrava né la frequenza dei combattimenti.

Le placche degli stegosauri potevano essere visibili da lontano e dunque potenzialmente intervenire nella comunicazione. Le spine laterali dei nodosauridi proteggevano regioni vulnerabili ma potevano anche avere funzioni di riconoscimento o competizione. Le mazze caudali di diversi anchilosauridi sono compatibili con un utilizzo attivo contro predatori o rivali. La multifunzionalità è comune in biologia.

La scoperta di *Spicomellus* impone di distinguere l'origine anatomica di una struttura dall'emergere della sua funzione moderna: nel Giurassico esistevano già elementi di una coda specializzata, ma la morfologia precisa e l'uso dell'estremità caudale rimangono oggetto di ricerca.

Crescita, ecologia e tracce di comportamento

La crescita modifica forma e proporzioni delle ossa: un cranio giovanile o una spina non ancora pienamente sviluppata può sembrare appartenere a una specie diversa. Per questo motivo la diagnosi paleontologica confronta dimensioni e maturità scheletrica, cerca esemplari in serie ontogenetica e verifica se le differenze restano dopo aver considerato età e variabilità individuale.

Le tracce fossili permettono talvolta di attribuire un tipo di andatura a dinosauri quadrupedi corazzati, ma la loro identificazione a livello di specie è normalmente molto più incerta dell'identificazione di uno scheletro articolato. Anche l'associazione nello stesso strato di più individui non prova necessariamente un comportamento gregario.

L'alimentazione erbivora è ben sostenuta da denti e apparato mandibolare, mentre il dettaglio delle piante consumate dipende dalle flore locali e da rarissime prove dirette. Evitare affermazioni universali sulla dieta è essenziale, soprattutto per specie vissute a decine di milioni di anni di distanza.

I ritrovamenti che hanno cambiato la teoria

Nel XIX secolo i primi ritrovamenti europei e nordamericani fecero emergere l'esistenza di dinosauri rivestiti da grandi ossificazioni cutanee. La ricostruzione iniziale delle placche di *Stegosaurus* come elementi distesi sul dorso mostra come l'interpretazione di reperti frammentari possa cambiare dopo la scoperta di scheletri più completi.

Il ritrovamento di esemplari con armatura in posizione anatomica, come *Borealopelta*, ha arricchito la comprensione dei tessuti molli; gli scheletri e gli studi su *Zuul* hanno riaperto la questione della funzione interspecifica o intraspecifica delle mazze caudali. La revisione di *Miragaia* illustra infine come nuove parti dello scheletro possano chiarire un problema tassonomico che sembrava irrisolvibile.

Nel 2025 la descrizione di nuovi resti di *Spicomellus afer* ha fornito un caso esemplare di revisione scientifica: dati che sembravano eccezionali ma molto frammentari sono stati integrati da nuove evidenze, portando a riconsiderare la cronologia dell'evoluzione delle armature.

Atlante commentato delle specie

Le schede seguenti sono sintetiche ma narrative. L'età e la distribuzione sono indicate in termini geologici generali, per evitare un'apparente precisione quando esistono divergenze di datazione. L'assegnazione di alcuni taxa a cladi particolari resta discussa.

Forme basali

Scelidosaurus harrisonii | Giurassico inferiore · Inghilterra. Importante tireoforo primitivo con osteodermi estesi, fondamentale per confrontare i caratteri primitivi con le corazze molto derivate.

Emausaurus ernsti | Giurassico inferiore · Germania. Tireoforo basale noto da materiale incompleto: la distribuzione degli osteodermi è utile ma non consente di ricostruire con assoluta certezza l'intero corpo.

Scutellosaurus lawleri | Giurassico inferiore · Stati Uniti. Piccolo ornitischio con numerosi osteodermi; documenta una fase iniziale della sperimentazione evolutiva delle armature.

Stegosauria

Stegosaurus stenops | Giurassico superiore · Stati Uniti. Esemplari relativamente completi aiutano a stabilire la disposizione delle placche e il funzionamento generale del sistema caudale.

Stegosaurus ungulatus | Giurassico superiore · Stati Uniti. Specie storica del genere, la cui delimitazione e attribuzione di alcuni resti sono state riesaminate nel tempo.

Stegosaurus armatus | Giurassico superiore · Stati Uniti. Specie tipo storica fondata su resti meno diagnostici; trattare il nome con cautela nelle ricostruzioni comparative.

Hesperosaurus mjosi | Giurassico superiore · Stati Uniti. Stegosauride nordamericano distinto da *Stegosaurus* in varie analisi; mostra una combinazione particolare di placche e proporzioni.

Dacentrurus armatus | Giurassico superiore · Europa occidentale. Taxon europeo storicamente importante, necessario per comprendere la revisione dei dacentrurini iberici.

Miragaia longicollum | Giurassico superiore · Portogallo. Stegosauo dal collo allungato; la sua distinzione da *Dacentrurus armatus* è discussa, con studi che ne propongono la sinonimia.

Kentrosaurus aethiopicus | Giurassico superiore · Tanzania. Stegosauo con numerose spine lungo il dorso posteriore e la coda; esemplifica un'armatura differente da quella di *Stegosaurus*.

Huayangosaurus taibaii | Giurassico medio · Cina. Forma relativamente antica, rilevante per l'evoluzione iniziale del cranio e delle strutture dermiche degli stegosauri.

Tuojiangosaurus multispinus | Giurassico superiore · Cina. Stegosauo asiatico utile nei confronti fra morfologie delle placche e spine posteriori.

Chungkingosaurus jiangbeiensis | Giurassico superiore · Cina. Taxon asiatico di cui bisogna considerare la storia delle revisioni tassonomiche e la qualità del materiale tipo.

Wuerhosaurus homheni | Cretaceo inferiore · Cina. Uno degli stegosauri relativamente tardi, importante per studiare la sopravvivenza del gruppo oltre il Giurassico.

Gigantospinosaurus sichuanensis | Giurassico superiore · Cina. Celebre per le grandi spine nella regione scapolare, mostra quanto variassero posizione e sviluppo degli osteodermi.

Paranthodon africanus | Cretaceo inferiore · Sudafrica. Taxon basato soprattutto su elementi cranici: la ricostruzione corporea deve essere distinta dai dati direttamente conservati.

Adratiklit Boulahfa | Giurassico medio · Marocco. Rilevante per la documentazione africana degli stegosauri, nota però da materiale incompleto.

Bashanosaurus primitivus | Giurassico medio · Cina. Specie che contribuisce a ricostruire l'antica diversificazione asiatica degli stegosauri.

Jiangjunosaurus junggarensis | Giurassico superiore · Cina. Stegosauo dello Xinjiang importante per i caratteri scheletrici e la diversità del gruppo in Asia.

Lexovisaurus durobrivensis | Giurassico medio · Regno Unito. Nome storico europeo con una lunga storia di attribuzioni di materiale: essenziale specificare i resti diagnostici.

Loricatosaurus priscus | Giurassico medio · Regno Unito. Separato in alcune revisioni da generi storicamente usati per il materiale britannico; utile caso di sistematica.

Regnosaurus northamptoni | Cretaceo inferiore · Inghilterra. Nome storico basato su materiale limitato; la posizione e la diagnosi sono controverse, e non va trattato come forma completa.

Ankylosauria primitive e giurassiche

Spicomellus afer | Giurassico medio · Marocco. Osteodermi estremamente sviluppati e vertebre caudali irrigidite; l'estremità completa della coda non è stata ritrovata.

Gargoyleosaurus parkpinorum | Giurassico superiore · Stati Uniti. Ankylosauo relativamente antico che illumina i primi sviluppi della corazza dorsale.

Mymoorapelta maysi | Giurassico superiore · Stati Uniti. Ankylosauo giurassico noto da resti parziali, informativo per la storia precoce del ramo.

Kunbarrasaurus ieversi | Cretaceo inferiore · Australia. Forma australiana con parti dello scheletro ben conservate; la sua posizione fra gli anchilosauri basali è stata discussa.

Nodosauridae e parenti

Nodosaurus textilis | Cretaceo superiore · Stati Uniti. Genere e specie storici che hanno dato il nome al gruppo, ma documentati da fossili relativamente limitati.

Sauropelta edwardsorum | Cretaceo inferiore · Stati Uniti. Nodosauride con armatura estesa e grandi spine cervicali e scapolari, rilevante per la specializzazione difensiva.

Edmontonia longiceps | Cretaceo superiore · Canada. Nodosauride nordamericano con cranio ampio e protezioni dermiche; alcune attribuzioni storiche vanno verificate.

Panoplosaurus mirus | Cretaceo superiore · Canada. Nodosauride caratterizzato da cranio e osteodermi robusti, privo della classica mazza terminale.

Borealopelta markmitchelli | Cretaceo inferiore · Canada. Straordinaria preservazione tridimensionale della pelle e della corazza, utile anche per ipotesi sui colori.

Hungarosaurus tormai | Cretaceo superiore · Ungheria. Nodosauride europeo che documenta gli ecosistemi insulari del tardo Cretaceo.

Struthiosaurus austriacus | Cretaceo superiore · Austria. Piccolo anchilosauro europeo, importante per la diversità cretacea delle regioni insulari.

Pawpawsaurus campbelli | Cretaceo inferiore · Stati Uniti. Nodosauride noto soprattutto dal cranio; contribuisce allo studio dell'evoluzione cranica.

Animantarx ramaljonesi | Cretaceo inferiore · Stati Uniti. Taxon nordamericano che illustra la varietà di forme nodosauridi meno celebri.

Polacanthus foxii | Cretaceo inferiore · Inghilterra. Forma europea dotata di scudo sacrale e spine, con posizione filogenetica oggetto di diverse proposte.

Gastonia burgei | Cretaceo inferiore · Stati Uniti. Ankylosauro corazzato con numerose spine laterali e scudo pelvico; alcuni studi lo collocano fuori dagli anchilosauridi derivati.

Europelta carbonensis | Cretaceo inferiore · Spagna. Nodosauride iberico particolarmente importante per la documentazione europea del gruppo.

Ankylosauridae e affini

Ankylosaurus magniventris | Cretaceo superiore · Stati Uniti e Canada. Uno dei più grandi e celebri anchilosauridi, ma non documentato da uno scheletro completo.

Euoplocephalus tutus | Cretaceo superiore · Canada. Esemplari relativamente numerosi permettono di descrivere cranio, corazza e struttura della mazza caudale.

Zuul crurivastator | Cretaceo superiore · Stati Uniti. Esemplare con notevole conservazione dell'armatura e della coda; lesioni possono suggerire combattimenti fra individui.

Dyoplosaurus acutosquameus | Cretaceo superiore · Canada. Taxon distinto in revisioni moderne; prezioso nella discussione delle sinonimie con *Euoplocephalus*.

Scolosaurus cutleri | Cretaceo superiore · Canada. Specie riconosciuta in varie revisioni; differenze di armatura e anatomia ne sostengono la distinzione.

Anodontosaurus lambei | Cretaceo superiore · Canada. Ankylosauride nordamericano la cui attribuzione a un genere proprio è stata recuperata nelle revisioni tassonomiche.

Pinacosaurus grangeri | Cretaceo superiore · Mongolia e Cina. Ankylosauride asiatico noto da esemplari differenti per età, particolarmente utile negli studi sulla crescita.

Tarchia kielanae | Cretaceo superiore · Mongolia. Grande anchilosauride asiatico; le attribuzioni specifiche del genere hanno subito revisioni.

Saichania chulsanensis | Cretaceo superiore · Mongolia. Specie asiatica con anatomia cranica e strutture corazzate ben sviluppate.

Talarurus plicatospineus | Cretaceo superiore · Mongolia. Ankylosauride asiatico utile per lo studio delle mazze caudali e della distribuzione dei gruppi.

Minmi paravertebra | Cretaceo inferiore · Australia. Piccolo anchilosauro australiano definito su materiale relativamente limitato; da distinguere dai fossili riassegnati a *Kunbarrasaurus*.

Akainacephalus johnsoni | Cretaceo superiore · Stati Uniti. Ankylosauride con caratteristiche craniche e caudali distintive, importante per la diversità del sud-ovest nordamericano.

Ziapelta sanjuanensis | Cretaceo superiore · Stati Uniti. Taxon del Nuovo Messico, utile per confrontare la distribuzione dei diversi ankylosaurini.

5. Ceratopsi e pachicefalosauri

Marginocephalia: due esperimenti evolutivi nel cranio

Ceratopsia e Pachycephalosauria sono comunemente riuniti nei Marginocephalia, un ramo degli Ornithischia noto per modificazioni vistose del tetto e della regione posteriore del cranio. La loro somiglianza non consiste in una singola struttura identica: nei ceratopsi si sviluppano soprattutto il rostro a becco e, nelle forme più evolute, corna e collare; nei pachicefalosauri è caratteristica la trasformazione delle ossa frontali e parietali in cupole o superfici ornamentate. Interpretare queste strutture richiede di distinguere omologia, convergenza e variazioni dovute all'età degli individui.

Una classificazione filogenetica è un'ipotesi storica testabile: una nuova matrice di caratteri o nuovi fossili possono modificare la posizione di specie frammentarie. In particolare, "primitivo" non significa necessariamente antenato diretto delle forme successive; indica spesso una combinazione di caratteri più vicina alla condizione ancestrale.

L'origine dei Ceratopsia

I ceratopsi compaiono nel record fossile asiatico del Giurassico superiore e si diversificano progressivamente nel Cretaceo. Forme relativamente piccole e in larga parte bipedi come *Yinlong* documentano una fase precedente all'evoluzione dei grandi corpi quadrupedi. Il becco e specifiche caratteristiche mandibolari anticipano alcuni adattamenti alimentari, mentre le corna e i collari enormi non sono tratti originari di tutto il gruppo.

La documentazione fossile è geograficamente diseguale. Asia e Nord America dominano il campione, ma ciò dipende anche dalla distribuzione degli affioramenti, dagli ambienti favorevoli alla fossilizzazione e dall'intensità della ricerca. Una specie conosciuta da un cranio non dovrebbe ricevere le stesse stime biomeccaniche di un taxon rappresentato da numerosi scheletri.

Protoceratopsidi e forme di transizione

Psittacosaurus rappresenta una radiazione asiatica di ceratopsi prevalentemente bipedi, caratterizzati da un becco robusto e da anatomie craniche peculiari. *Protoceratops* mostra un collare posteriore sviluppato pur senza la combinazione delle grandi corna sopraorbitali tipica di molti ceratopsidi tardi. La presenza di molti esemplari in diverse fasi di crescita rende questi animali cruciali per studiare variazioni individuali e sessuali, ma non consente di dedurre automaticamente comportamenti di branco.

Nei reperti attribuiti a *Psittacosaurus* sono documentate strutture tegumentarie che ricordano setole in alcune aree corporee. La presenza di tegumenti specializzati non implica che tutti i ceratopsi fossero ricoperti dalle medesime strutture. Le interpretazioni dei tessuti molli devono mantenere separati fossili diretti, inferenze filogenetiche e ricostruzioni artistiche.



Protoceratops andrewsi, privo delle grandi corna frontali dei ceratopsidi. Il confronto con Triceratops mostra la varietà di forme dei ceratopsi.

I Ceratopsidae del Cretaceo superiore

I ceratopsidi comprendono grandi erbivori prevalentemente quadrupedi e si distribuiscono soprattutto nel Cretaceo superiore del Nord America. In modo semplificato, i Centrosaurinae includono molte forme con ricche ornamentazioni nasali e del collare, mentre i Chasmosaurinae spesso mostrano corna sopraorbitali ben sviluppate e collari ampi. Queste tendenze non sono definizioni assolute: i caratteri diagnostici dipendono da combinazioni anatomiche e analisi filogenetiche.

La rapida diversificazione dei centrosaurini suggerita dalle formazioni fossilifere del Campaniano ha favorito ipotesi di endemismo regionale, evoluzione veloce delle ornamentazioni e sostituzione temporale di popolazioni. L'interpretazione resta legata alla datazione delle formazioni, alla qualità del campionamento e alla diagnosi delle specie; l'apparente proliferazione di nomi può essere in parte influenzata dalla variabilità ontogenetica.

Corna e collari: difesa, riconoscimento, selezione

Le corna e gli ampliamenti del collare potevano partecipare a più funzioni: combattimento tra conspecifici, segnalazione visiva, selezione sessuale o difesa da predatori. È metodologicamente scorretto imporre un'unica spiegazione all'intero gruppo. Lesioni patologiche, microstruttura ossea, morfologia comparata e cambiamenti durante la crescita contribuiscono a valutare l'uso plausibile di queste strutture.

La forte diversificazione delle ornamentazioni del cranio non prova da sola che ciascuna forma fosse una specie biologicamente distinta. In assenza di tessuti molli e osservazioni dirette, il comportamento viene ricostruito per probabilità relative. La comunicazione visiva è verosimile ma non permette di attribuire specifici colori, rituali o differenze sessuali a ogni taxon.



Triceratops horridus. Le due lunghe corna sopra gli occhi, il corno nasale e il collare osseo rendono riconoscibile il cranio.

Alimentazione, ecologia e locomozione

I ceratopsidi avevano becchi robusti e batterie dentarie capaci di elaborare materiale vegetale. L'articolazione mandibolare, le superfici di usura e la distribuzione dei muscoli ricostruiti indicano meccanismi di trattamento degli alimenti più complessi di una semplice recisione mediante becco. Tuttavia, identificare esattamente le piante prevalenti richiede dati paleoambientali e, ove disponibili, prove di contenuti gastrici o segnali di usura microscopica.

I ceratopsidi maggiori erano quadrupedi, con arti anteriori e posteriori adattati a sostenere masse notevoli. La velocità massima, la capacità di carica e la postura precisa dipendono da ricostruzioni muscoloscheletriche e non sono misure direttamente conservate nel fossile. Negli ecosistemi nordamericani del tardo Cretaceo condividevano habitat con hadrosauri, anchilosauri e grandi teropodi.

Pachycephalosauria: cupole e diversità

I pachicefalosauri sono ornitiscidi relativamente piccoli o medi, spesso interpretati come bipedi, noti per il tetto cranico ispessito. In molti fossili questa regione è preservata meglio del resto dello scheletro, creando un forte squilibrio di conoscenze: si conosce molto della testa e meno della morfologia delle mani, della colonna vertebrale e degli adattamenti digestivi. Non tutte le forme mostravano una cupola ugualmente pronunciata.

La funzione delle cupole è discussa. Le ipotesi comprendono colpi frontali e urti obliqui, esibizione e riconoscimento tra individui. Analisi biomeccaniche e lesioni craniche offrono indizi, ma una cupola spesso non dimostra automaticamente lo scontro testa contro testa. La recente scoperta di *Zavacephale rinpoche* in Mongolia, descritta nel 2025, ha fornito uno scheletro insolitamente completo e nuovi dati sull'origine precoce della cupola.



Pachycephalosaurus wyomingensis. La cupola cranica è documentata dai fossili; le precise modalità d'impiego nei comportamenti sociali restano oggetto di studio.

Ontogenesi, specie e sinonimie

Per un paleontologo, distinguere due specie significa separare differenze dovute a discendenza evolutiva da quelle spiegabili con età, sesso, patologie o semplice variabilità individuale. Nei dinosauri con ornamentazioni craniche le trasformazioni durante la crescita possono essere eccezionalmente grandi. Per *Triceratops*, uno studio stratigrafico su numerosi crani della formazione Hell Creek ha sostenuto una trasformazione evolutiva tra *T. horridus* e *T. prorsus* nel tempo.

Il caso classico dei pachicefalosauri riguarda *Dracorex*, *Stygimoloch* e *Pachycephalosaurus*. Uno studio istologico del 2009 ha proposto che rappresentino fasi di crescita di un unico taxon. È un'interpretazione rilevante e ampiamente discussa, ma le schede qui mantengono anche i nomi storici per consentire di riconoscere la letteratura. Nella contabilizzazione delle specie non vanno automaticamente sommate denominazioni potenzialmente sinonime.

Come leggere le schede dell'atlante

Le schede che seguono presentano nome, sottogruppo, periodo e area geografica in termini volutamente generali quando mancano datazioni puntuali controllate. Ogni profilo contiene un dettaglio anatomico o paleobiologico distintivo e segnala i principali limiti dell'inferenza. Il criterio è evitare la falsa precisione: una stima di lunghezza ricavata da esemplari incompleti non equivale a una misura diretta.

Le specie sono raggruppate per affinità evolutiva. Le schede collegano la forma del cranio alla cronologia, alla distribuzione geografica e alle principali interpretazioni funzionali.

Scoperte recenti e questioni aperte

Le principali incertezze comprendono l'origine delle ornamentazioni, la relazione tra diversità tassonomica e variazione dovuta alla crescita, la frequenza dei comportamenti agonistici, la geografia delle radiazioni del Campaniano e la cronologia di comparsa delle cupole. La combinazione di stratigrafia ad alta risoluzione, istologia ossea e filogenesi quantitativa è centrale per separare cambiamenti dentro una specie da reali differenze evolutive.

La descrizione di *Lokiceratops* nel 2024 mostra come fossili cranici possano ridefinire le ipotesi sulla diversità dei centrosaurini. La descrizione di *Zavacephale* nel 2025 dimostra quanto un reperto scheletrico completo possa correggere ricostruzioni fondate quasi soltanto sul cranio. Entrambi illustrano perché un manuale di paleontologia deve essere periodicamente aggiornato.

Atlante ragionato delle specie

Ceratopsia basali

01. *Yinlong downsii*. Giurassico superiore, Cina. Piccolo ceratopsio basale importante per riconoscere l'origine dei tratti del gruppo.
02. *Chaoyangsaurus youngi*. Giurassico superiore, Cina. Contribuisce a documentare le prime fasi della radiazione ceratopsiana.
03. *Psittacosaurus mongoliensis*. Cretaceo inferiore, Mongolia. Becco profondo e postura in prevalenza bipede; il genere ha un ricco campione fossile.
04. *Psittacosaurus lujiatunensis*. Cretaceo inferiore, Cina. Esemplari eccezionalmente conservati utili per studiare crescita e anatomia.
05. *Liaoceratops yanzigouensis*. Cretaceo inferiore, Cina. Forma precoce rilevante per la comparsa dei caratteri dei neoceratopsi.
06. *Archaeoceratops oshimai*. Cretaceo inferiore, Cina. Piccolo neoceratopsio con combinazione di caratteri primitivi e derivati.

Neoceratopsia e protoceratopsidi

07. *Leptoceratops gracilis*. Cretaceo superiore, Nord America. Neoceratopsio non ceratopside utile per confronti cranici e postcranici.

08. *Montanoceratops cerorhynchus*. Cretaceo superiore, Nord America. Neoceratopsio noto per particolarità del cranio e del tronco.
09. *Protoceratops andrewsi*. Cretaceo superiore, Mongolia. Serie di crescita e numerosi esemplari per ricostruire variabilità ontogenetica.
10. *Protoceratops hellenikorhinus*. Cretaceo superiore, Mongolia. Specie distinta del genere *Protoceratops* con morfologia del muso peculiare.
11. *Bagaceratops rozhdestvenskyi*. Cretaceo superiore, Mongolia. Piccolo ceratopsio asiatico con collare relativamente contenuto.
12. *Udanoceratops tschizhovi*. Cretaceo superiore, Mongolia. Grande neoceratopsio non ceratopside noto soprattutto da materiale cranico.

Centrosaurinae

13. *Centrosaurus apertus*. Cretaceo superiore, Canada. Grande ornamento nasale; concentrazioni fossilifere documentano molti individui.
14. *Styracosaurus albertensis*. Cretaceo superiore, Canada. Spine parietali prominenti e corno nasale sviluppato.
15. *Pachyrhinosaurus canadensis*. Cretaceo superiore, Canada. Ampie strutture nasali ispessite invece di un semplice corno appuntito.
16. *Pachyrhinosaurus lakustai*. Cretaceo superiore, Canada. Importante per variabilità di ornamentazioni e aggregazioni fossili.
17. *Pachyrhinosaurus perotorum*. Cretaceo superiore, Alaska. Documenta la presenza di ceratopsidi a latitudini elevate.
18. *Einiosaurus procurvicornis*. Cretaceo superiore, Montana. Caratteristico corno nasale ricurvo in avanti.
19. *Achelousaurus horneri*. Cretaceo superiore, Montana. Strutture craniche nodose importanti nel confronto con *Einiosaurus*.
20. *Diabloceratops eatoni*. Cretaceo superiore, Utah. Ornamentazioni del collare utili per interpretare la diversificazione dei centrosaurini.
21. *Nasutoceratops titusi*. Cretaceo superiore, Utah. Ampie corna sopraorbitali orientate lateralmente.
22. *Lokiceratops rangiformis*. Cretaceo superiore, Montana. Descritto nel 2024, con peculiari ornamentazioni posteriori del collare; relazioni da monitorare.
23. *Wendiceratops pinhornensis*. Cretaceo superiore, Canada. Ceratopside con marcate ornamentazioni del collare.
24. *Spinops sternbergorum*. Cretaceo superiore, Canada. Ceratopside noto per configurazione delle spine parietali.

Chasmosaurinae

25. *Chasmosaurus belli*. Cretaceo superiore, Canada. Ampio collare con fenestrazioni parietali.
26. *Chasmosaurus russelli*. Cretaceo superiore, Canada. Contribuisce allo studio della variazione dei casmosaurini.
27. *Pentaceratops sternbergii*. Cretaceo superiore, Nuovo Messico. Cranio molto grande e collare espanso.
28. *Kosmoceratops richardsoni*. Cretaceo superiore, Utah. Notevole ricchezza di ornamentazioni craniche.
29. *Utahceratops gettyi*. Cretaceo superiore, Utah. Grande casmosaurino della regione di Laramidia meridionale.
30. *Anchiceratops ornatus*. Cretaceo superiore, Canada. Collare caratteristico; posizione filogenetica studiata in varie revisioni.
31. *Arrhinoceratops brachyops*. Cretaceo superiore, Canada. Forma tarda nordamericana con grandi corna sopraorbitali.
32. *Torosaurus latus*. Cretaceo superiore, Nord America. Collare allungato e fenestrato; possibile sinonimia con *Triceratops* è stata dibattuta.
33. *Triceratops horridus*. Cretaceo superiore, Nord America. Due corna sopraorbitali, corno nasale e collare relativamente compatto.
34. *Triceratops prorsus*. Cretaceo superiore, Nord America. Differenze craniche e distribuzione stratigrafica confrontate con *T. horridus*.
35. *Regaliceratops peterhewsi*. Cretaceo superiore, Canada. Ornamentazioni del collare peculiari tra i casmosaurini.
36. *Medusaceratops lokii*. Cretaceo superiore, Montana. Configurazione diagnostica degli elementi marginali del collare.

Pachycephalosauria

37. *Zavacephale rinpoche*. Cretaceo inferiore, Mongolia. Descritto nel 2025 su Nature, scheletro insolitamente completo e cupola sviluppata.
38. *Stegoceras validum*. Cretaceo superiore, Canada. Reperti cranici abbondanti importanti per studiare la crescita della cupola.
39. *Prenocephale prenes*. Cretaceo superiore, Mongolia. Cupola ben sviluppata e ornamentazioni posteriori.
40. *Homalocephale calathocercos*. Cretaceo superiore, Mongolia. Cranio relativamente piatto; possibile relazione ontogenetica con *Prenocephale* discussa.
41. *Goyocephale lattimorei*. Cretaceo superiore, Mongolia. Pachicefalosauro noto per porzioni craniche e postcraniche.

42. *Tylocephale gilmorei*. Cretaceo superiore, Mongolia. Cranio con cupola elevata; materiale limitato.

43. *Pachycephalosaurus wyomingensis*. Cretaceo superiore, Nord America. Cupola cranica massiccia; riferimento per discussione dei sinonimi.

44. *Sphaerotherolus goodwini*. Cretaceo superiore, Nord America. Pachicefalosauride noto soprattutto da materiale cranico.

45. *Acrotholus audeti*. Cretaceo superiore, Canada. Pachicefalosauro nordamericano di età campaniana.

46. *Alaskacephale gangloffii*. Cretaceo superiore, Alaska. Materiale cranico attribuito a pachicefalosauro ad alte latitudini.

Nomi da non contare automaticamente come specie autonome

Dracorex hogwartsia: Proposto come possibile stadio giovanile di *Pachycephalosaurus*; interpretazione da seguire nelle revisioni.

Stygimoloch spinifer: Proposto come possibile subadulto di *Pachycephalosaurus*; mantenuto quale nome storico.

Torosaurus latus: La proposta di sinonimia ontogenetica con *Triceratops* è controversa: non viene qui considerata risolta.

Homalocephale calathocercos: Le interpretazioni ontogenetiche vanno distinte dalla validità nominale delle descrizioni.

Confronto tra i gruppi

Gruppo	Tratto ricorrente	Area meglio documentata
Ceratopsi primitivi		
	Piccoli corpi, becco, spesso bipedi	
		Asia
Protoceratopsidi		
	Collare più sviluppato, dimensioni contenute	
		Asia
Centrosaurinae		
	Ornamentazioni craniche spesso vistose	
		Nord America
Chasmosaurinae		
	Corna sopraorbitali e ampi collari in molti taxa	
		Nord America
Pachycephalosauria		
	Ispessimento del tetto cranico	
		Asia e Nord America

6. Ornitopodi e adrosauridi

Che cosa sono gli ornitopodi

Gli Ornithopoda costituiscono una delle grandi radiazioni evolutive degli ornitischii. Il loro successo non si spiega attraverso una sola caratteristica spettacolare, come le corna dei ceratopsidi o le corazze degli anchilosauri, ma attraverso una combinazione di efficienza locomotoria, adattamenti alimentari e capacità di occupare ambienti differenti. All'interno del gruppo si incontrano forme relativamente piccole e leggere, prevalentemente bipedi, e grandi erbivori capaci di spostarsi anche sulle quattro zampe. La classificazione delle forme più primitive è soggetta a revisione: alcuni piccoli ornitischii storicamente definiti "ornitopodi basali" non risultano necessariamente appartenere al clade Ornithopoda nelle analisi più recenti.

Il nome Ornithopoda significa approssimativamente "piede d'uccello", un riferimento storico alla struttura degli arti posteriori, non un'indicazione di stretta parentela con gli uccelli moderni. Questi ultimi derivano dai teropodi, cioè da un ramo differente dei dinosauri. La distinzione tra somiglianza funzionale e parentela evolutiva è fondamentale in paleontologia: arti che svolgono funzioni analoghe possono essersi evoluti in linee separate.

Nel linguaggio divulgativo, "dinosauri dal becco d'anatra" indica spesso tutti gli adrosauridi, ma il becco cheratinoso non è esclusivo della famiglia Hadrosauridae. Il profilo anteriore del muso degli adrosauridi è particolarmente riconoscibile; tuttavia, il loro successo dipese soprattutto dal funzionamento coordinato di mandibole, muscolatura e complessi apparati dentari.

Origini, diversificazione e distribuzione

I fossili dei primi ornitischii e dei dinosauri affini agli ornitopodi consentono di ricostruire un quadro evolutivo complesso. Nel Giurassico erano già presenti piccoli erbivori e onnivori, ma la composizione precisa dei gruppi basali cambia a seconda della matrice di caratteri e degli esemplari considerati. Nel Cretaceo inferiore gli iguanodonti aumentarono in dimensioni e diversità; nel Cretaceo superiore gli adrosauridi divennero fra gli erbivori più diffusi in numerosi ecosistemi dell'emisfero settentrionale.

La distribuzione geografica del gruppo non è un elenco di località equivalenti: fossili provenienti da livelli di età diverse non documentano comunità coesistenti. Il confronto corretto richiede l'identificazione delle formazioni geologiche, delle successioni stratigrafiche e delle incertezze di datazione. Inoltre la presenza di una specie in una regione non dimostra che essa fosse confinata a quel territorio; riflette anche le probabilità di fossilizzazione, l'esposizione delle rocce e l'intensità della ricerca.

Lo studio quantitativo dell'evoluzione dentaria ha messo in luce più fasi di accelerazione nell'innovazione morfologica, senza una corrispondenza diretta e semplice con la diversificazione delle piante a fiore. Questo risultato invita a evitare spiegazioni monocali: l'evoluzione alimentare può essere influenzata da opportunità ecologiche, eredità anatomica e selezione naturale senza essere determinata da una sola trasformazione botanica.

La locomozione: bipedia e quadrupedia

Gli ornitopodi più piccoli possedevano generalmente arti posteriori relativamente lunghi, strutture compatibili con una locomozione prevalentemente bipede. In molte forme più grandi il tronco e gli arti anteriori si modificarono in maniera compatibile con l'impiego delle quattro zampe almeno durante una parte degli spostamenti. Parlare di bipedia e quadrupedia come categorie rigidamente opposte è quindi spesso fuorviante: un animale poteva modificare postura a seconda di velocità, attività ed età.

Iguanodon bernissartensis mostra un assetto degli arti anteriori diverso da quello delle forme più gracili. Le dita della mano non avevano tutte la medesima funzione: la regione centrale contribuiva alla resistenza del carico, mentre il pollice era trasformato in una robusta punta ossea. La tradizionale ricostruzione di *Iguanodon* come un animale simile a un grande canguro, con il busto verticale e la coda trascinata al suolo, è stata superata dalla combinazione di nuovi studi sullo scheletro e sull'equilibrio.

Anche le impronte fossilizzate possono aiutare a ricostruire andatura e distribuzione del peso, ma la loro attribuzione a un genere particolare raramente è sicura. Morfologie simili del piede possono generare impronte comparabili e le caratteristiche del sedimento alterano profondamente la forma conservata. Le ricostruzioni biomeccaniche sono quindi inferenze fondate su dati, non registrazioni dirette del movimento.

Anatomia cranica, becco e batterie dentarie

La trasformazione più importante nella storia alimentare di questo gruppo coinvolse il cranio. Molti ornitopodi disponevano di un rivestimento corneo del margine anteriore delle mascelle, adatto a strappare e selezionare il materiale vegetale. Le file posteriori dei denti erano invece specializzate nel taglio, nella frantumazione e nella macinazione. Nei diversi gruppi cambiarono la forma delle corone, il numero di posizioni dentarie e il modo in cui le nuove generazioni di denti sostituivano quelle usurate.

Negli adrosauridi il sistema raggiunse una complessità straordinaria: la cosiddetta batteria dentaria era costituita da molte piccole unità sovrapposte, con denti a differenti stadi di formazione e di consumo. Non equivaleva a un'unica fila di denti enormi. Studi istologici hanno mostrato che il sistema integrava tessuti dentari, legamenti e superfici consumate in un apparato funzionale continuo. La presenza di molte centinaia di denti in una mandibola non significa che tutti lavorassero simultaneamente nel medesimo modo.

Uno studio del 2016 ha dimostrato che l'evoluzione della batteria dentaria dipese anche da modificazioni nella temporizzazione dello sviluppo e della sostituzione dei denti. La masticazione degli adrosauridi non era identica a quella dei mammiferi ruminanti: il risultato di elaborazione meccanica del cibo poteva somigliarle per certi aspetti, ma derivava da strutture anatomiche e traiettorie evolutive differenti.

Iguanodontia e gli iguanodonti europei

Il nome *Iguanodon* occupa un posto centrale nella storia della paleontologia. Era tra i primi dinosauri descritti nell'Ottocento e fu oggetto di ricostruzioni radicalmente differenti nel corso dei decenni. Gli esemplari rinvenuti a Bernissart, in Belgio, fornirono un materiale scheletrico eccezionale che permise di correggere numerosi errori precedenti. La vicenda dimostra perché il significato scientifico di un fossile non si riduca al suo impatto mediatico: il suo valore consiste nella quantità e nella qualità dei caratteri anatomici osservabili.

L'uso storico del genere *Iguanodon* era molto più ampio di quello attualmente riconosciuto. Diversi fossili un tempo assegnati a *Iguanodon* sono stati trasferiti ad altri generi, fra cui *Mantellisaurus*, sulla base di differenze del bacino, degli arti e del resto dello scheletro. Per questo un catalogo affidabile deve specificare sempre il binomio completo e, quando necessario, la storia delle attribuzioni.

I grandi iguanodonti non rappresentavano un semplice stadio intermedio inevitabile verso gli adrosauridi: erano organismi dotati di adattamenti propri. La classificazione filogenetica non va letta come una scala di progresso dal "primitivo" al "perfetto"; differenti rami potevano coesistere, specializzarsi e scomparire indipendentemente.



Iguanodon bernissartensis. Il pollice a forma di spina è distinto dalle dita che contribuiscono al sostegno del corpo.

Hadrosauroidea: il percorso verso il becco d'anatra

Hadrosauroidea comprende un insieme ampio di iguanodonti più strettamente vicini agli adrosauridi, inclusi taxa esterni alla famiglia Hadrosauridae. Questa distinzione è essenziale: non tutti gli adrosauroidi sono adrosauridi. Nel tempo si osservano trasformazioni della regione del muso, del bacino, del cranio e soprattutto dell'apparato dentario, ma l'ordine esatto delle acquisizioni dei caratteri dipende dalla filogenesi ricostruita.

Esempi come *Eolambia*, *Bactrosaurus*, *Probactrosaurus* e *Gilmoresaurus* aiutano a indagare la varietà delle forme non completamente inserite nella radiazione degli adrosauridi derivati. L'interpretazione precisa delle loro relazioni varia fra studi: per alcune specie, frammentarietà o differenze individuali rendono difficile attribuire un posto stabile all'albero evolutivo.

La presenza di adrosauroidi in Asia, Europa e America settentrionale suggerisce una storia biogeografica complessa. Le ricostruzioni dei collegamenti terrestri e delle dispersioni devono combinare fossili datati e paleogeografia; la semplice somiglianza fra crani provenienti da due continenti non dimostra da sola un evento migratorio specifico.

Hadrosauridae: saurolofini e lambeosaurini

All'interno di Hadrosauridae, Saurolophinae e Lambeosaurinae comprendono molte delle forme più conosciute. I saurolofini includono grandi erbivori come *Edmontosaurus*, *Gryposaurus* e *Saurolophus*, con muso e regione nasale strutturati in modi differenti. I lambeosaurini comprendono invece numerose specie con complesse creste craniche, fra cui *Corythosaurus*, *Lambeosaurus* e *Parasaurolophus*. L'assenza di una grande cresta cava in un saurolofino non implica l'assenza di segnali visivi o di altre forme di comunicazione.

Le superfici craniche, la struttura delle ossa nasali e la crescita dell'individuo sono fondamentali nell'identificazione delle specie. In diversi taxa la forma del capo cambiava durante la vita, cosicché individui giovani e adulti potrebbero apparire sorprendentemente diversi. Le valutazioni tassonomiche richiedono campioni comparativi, anziché fondarsi su una sola silhouette del cranio.

Le enormi dimensioni raggiunte da alcune specie non implicavano una dieta uniforme. La forma del muso, l'usura dei denti, gli isotopi, il contesto paleoambientale e gli eventuali contenuti intestinali fossili permettono di discutere le strategie alimentari, ma difficilmente producono un elenco preciso delle piante ingerite da ogni popolazione.

Creste, segnali e comunicazione

Le creste dei lambeosaurini sono fra gli esempi più caratteristici di strutture craniche complesse. In *Parasaurolophus* le ossa nasali partecipavano alla formazione di una lunga cresta che ospitava passaggi dell'aria allungati; ciò rende plausibile un ruolo nella produzione e nella modulazione dei suoni. Modelli acustici possono stimare frequenze e risonanze compatibili con l'anatomia, ma non riproducono con certezza il verso reale dell'animale, perché non conosciamo completamente i tessuti molli né le modalità di vocalizzazione.

Le creste potevano svolgere più funzioni contemporaneamente: riconoscimento tra individui, segnali nelle interazioni sociali e differenze legate all'età o al sesso. Tuttavia il dimorfismo sessuale è difficile da provare nei fossili in assenza di campioni sufficienti e di attribuzioni

ontogenetiche affidabili. Non è corretto trasformare una possibilità evolutiva in una certezza comportamentale.

Alcune strutture esterne potrebbero essere state amplificate da tessuti molli non conservati. Le ricostruzioni pittoriche restano utili per visualizzare scenari plausibili, ma vanno distinte dalle osservazioni dirette su osso, impronte cutanee e altre evidenze fossilifere.



Parasaurolophus. La cresta ossea ospitava passaggi nasali allungati; le interpretazioni acustiche si basano sulla forma interna e su modelli fisici.

Alimentazione, ambienti e reti ecologiche

Gli ornitopodi occupavano differenti livelli della vegetazione e una pluralità di ambienti continentali. La robustezza del becco e le superfici masticatorie permettevano di raccogliere e trasformare grandi quantità di materia vegetale, ma la disponibilità delle piante variava con la latitudine, la stagione e l'ambiente. È sbagliato immaginare tutti gli adrosauridi mentre mangiano esclusivamente le medesime foglie.

In molte comunità del Cretaceo superiore gli adrosauridi convivevano con ceratopsidi, ankilosauri e grandi teropodi. L'interazione ecologica comprendeva competizione, predazione, uso differente degli habitat e possibile segregazione delle risorse. La presenza di esemplari di età diverse nella medesima formazione non dimostra necessariamente la composizione di un branco vivente: occorre valutare come i resti siano stati trasportati e accumulati.

L'interpretazione delle piante disponibili deve tenere conto dei pollini e delle spore fossili, dei legni, dei sedimenti e degli altri fossili associati. La coevoluzione con le angiosperme è un tema importante ma non si deve sostenere che l'aumento della diversità dei fiori spieghi, da solo, tutta la radiazione degli adrosauridi.

Crescita, nidificazione e prove sociali

In varie specie di adrosauridi il record fossile comprende individui molto giovani, nidi, uova e accumuli di molti scheletri. Il materiale della formazione Two Medicine ha reso celebre Maiasaura e la discussione sulle modalità della cura parentale. La presenza di nidi e giovani nelle colonie testimonia una riproduzione strutturata nello spazio; il grado preciso e la durata delle cure alimentari rimangono inferenze da valutare con attenzione.

I grandi accumuli ossei possono suggerire comportamenti gregari, ma un deposito fossile non è una fotografia istantanea. Più animali possono essere morti nello stesso evento, oppure i resti possono essersi accumulati in tempi differenti. Per argomentare un'ipotesi di vita sociale occorre combinare distribuzione delle età, tafonomia, orientazione dei corpi, sedimentologia e confronto con altri siti.

Lo studio istologico delle ossa permette di stimare velocità di crescita e fasi di sviluppo, con limiti legati alla conservazione e alla variabilità individuale. Le modificazioni ontogenetiche di cranio, creste e proporzioni corporee rendono indispensabile verificare l'età relativa degli esemplari prima di introdurre nuove specie.

Metodo paleontologico e controversie

Una scheda tassonomica rigorosa non può limitarsi alla citazione del nome scientifico: deve chiarire quale materiale viene utilizzato, chi abbia descritto il taxon e quali caratteri permettano di distinguerlo dai suoi parenti. Nei casi più complessi la diagnosi originaria è stata modificata, il materiale tipo è incompleto o alcune attribuzioni sono state contestate. Per questo le formule "specie valida" e "sinonimo" rappresentano lo stato delle evidenze disponibili, non verità immutabili.

Il genere *Hadrosaurus* illustra le difficoltà delle classificazioni basate su materiale incompleto; altri esempi coinvolgono i confini tra alcune specie di *Edmontosaurus* e le attribuzioni storiche a *Iguanodon*. Anche termini divulgativi come "dinosauro dal becco d'anatra" non corrispondono sempre a un rango tassonomico formalmente definito.

Per confrontare le fonti, è preferibile partire dalle diagnosi originali e dalle revisioni sottoposte a revisione scientifica, utilizzando i repertori museali per il contesto. Le ricostruzioni vanno interpretate alla luce delle incertezze e degli aggiornamenti tassonomici.

Atlante ragionato delle specie

Le schede seguenti sono un repertorio selezionato e non esaustivo. Il raggruppamento è orientativo e non sostituisce la ricostruzione filogenetica di dettaglio. Ogni voce include il valore informativo del taxon e i limiti più importanti dell'interpretazione.

Dryosaurus altus

Inquadramento: Ornitopode giurassico | Giurassico superiore · Nord America

Forma erbivora relativamente piccola, con arti posteriori adatti alla locomozione bipede.

Importante per confrontare l'anatomia degli ornitopodi antecedenti alla grande radiazione degli iguanodonti.

Dysalotosaurus lettowvorbecki

Inquadramento: Ornitopode giurassico | Giurassico superiore · Tanzania

Conosciuto da numerosi resti della formazione Tendaguru; offre informazioni rilevanti sulla crescita e sulla variabilità individuale nei piccoli ornitopodi.

Camptosaurus dispar

Inquadramento: Iguanodontia basale | Giurassico superiore · Nord America

Un iguanodontiano relativamente precoce che permette di esaminare la transizione nelle proporzioni corporee e nei meccanismi alimentari.

Uteodon aphanoecetes

Inquadramento: Iguanodontia | Giurassico superiore · Nord America

Taxon utile nel confronto con altri iguanodontiani giurassici; le relazioni sistematiche e la distinzione da forme affini richiedono attenzione alle revisioni.

Iguanodon bernissartensis

Inquadramento: Iguanodontia | Cretaceo inferiore · Europa

Uno dei dinosauri meglio conosciuti per il materiale di Bernissart. Il pollice robusto e la locomozione facoltativamente quadrupede ne fanno un caso essenziale di anatomia funzionale.

Mantellisaurus atherfieldensis

Inquadramento: Iguanodontia | Cretaceo inferiore · Europa

In passato classificato fra le specie di Iguanodon, oggi comunemente riconosciuto come genere distinto. Mostra perché le revisioni tassonomiche cambino gli elenchi di specie.

Ouranosaurus nigeriensis

Inquadramento: Iguanodontia | Cretaceo inferiore · Niger

Iguanodontiano africano caratterizzato da spine neurali allungate. La funzione dell'alta struttura dorsale resta discussa e non può essere definita con certezza una vela termoregolatrice.

Lurdusaurus arenatus

Inquadramento: Iguanodontia | Cretaceo inferiore · Niger

Animale robusto e massiccio che illustra la diversità morfologica raggiunta dagli iguanodontiani del Cretaceo africano.

Muttaburrasaurus langdoni

Inquadramento: Iguanodontia | Cretaceo inferiore · Australia

Grande ornitopode australiano noto per il cranio particolare; la collocazione filogenetica va verificata rispetto ai differenti studi.

Tenontosaurus tilletti

Inquadramento: Iguanodontia | Cretaceo inferiore · Nord America

Ornitischio erbivoro con lunga coda e proporzioni distintive. La sua posizione relativa rispetto agli iguanodontiani derivati è oggetto di analisi sistematiche.

Tenontosaurus dossi

Inquadramento: Iguanodontia | Cretaceo inferiore · Nord America

Seconda specie generalmente attribuita a *Tenontosaurus*, utile per discutere le variazioni tra specie affini e l'identificazione diagnostica.

Rhabdodon priscus

Inquadramento: Rhabdodontomorpha | Cretaceo superiore · Europa

Erbivoro europeo dal significato biogeografico rilevante; la composizione e collocazione dei rhabdodontomorfi è stata rivalutata in analisi recenti.

Zalmoxes robustus

Inquadramento: Ornithischia, posizione discussa | Cretaceo superiore · Romania

Taxon dei bacini insulari europei, storicamente collocato fra i rhabdodontidi. Il riesame del 2026 ne lascia incerta la posizione tra ceratopsi e iguanodonti.

***Ferencerasatops shqiperorum*: una riclassificazione**

Inquadramento: Ceratopsia | Cretaceo superiore · Romania

La specie un tempo chiamata *Zalmoxes shqiperorum* è stata riassegnata nel 2026 al genere *Ferencerasatops* e interpretata come ceratopsio. Questo caso chiarisce perché non tutti gli erbivori europei storicamente inclusi fra gli ornitopodi appartengano effettivamente a quel gruppo.

Ajkaceratops kozmai* e il nome *Mochlodon vorosi

Inquadramento: Ceratopsia | Cretaceo superiore · Ungheria

Una revisione del 2026 interpreta *Mochlodon vorosi* come sinonimo più recente di *Ajkaceratops kozmai*. I due nomi non vengono quindi considerati qui specie indipendenti; la nuova attribuzione modifica il quadro degli erbivori europei.

Eolambia caroljonesa

Inquadramento: Hadrosauroidea | Cretaceo superiore, Cenomaniano inferiore · Nord America

Adrosauroide iniziale che contribuisce allo studio dell'origine dei caratteri del muso e della dentatura dei gruppi derivati.

Probactrosaurus gobiensis

Inquadramento: Hadrosauroidea | Cretaceo inferiore · Cina

Adrosauroide asiatico spesso impiegato negli studi comparativi sullo sviluppo dei complessi dentari.

Bactrosaurus johnsoni

Inquadramento: Hadrosauroidea | Cretaceo superiore · Asia

Taxon asiatico importante per l'analisi delle trasformazioni craniche all'interno di Hadrosauroidea.

Gilmoreosaurus mongoliensis

Inquadramento: Hadrosauroidea | Cretaceo superiore · Mongolia/Cina

Documenta la diversità di forme asiatiche nelle vicinanze del ramo degli adrosauridi derivati.

Hadrosaurus foulkii

Inquadramento: Hadrosauridae / incerta posizione interna | Cretaceo superiore · Nord America

Nome storicamente centrale nella paleontologia nordamericana. La natura relativamente incompleta dello scheletro rende delicate le comparazioni tassonomiche.

Edmontosaurus annectens

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Grande erbivoro con abbondanti fossili; significativo per lo studio del cranio, dell'involucro cutaneo e dello sviluppo individuale.

Edmontosaurus regalis

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Specie distinta di Edmontosaurus; le differenze anatomiche permettono importanti confronti fra faune di età diverse.

Shantungosaurus giganteus

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Cina

Fra gli adrosauridi di dimensioni maggiori; le stime di massa richiedono cautela perché cambiano in base al metodo ricostruttivo.

Gryposaurus notabilis

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Hadrosauride con profilo nasale arcuato; la morfologia del muso è utile per riconoscere il gruppo.

Gryposaurus monumentensis

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Specie distinta che documenta la diversità anatomica dei gryposauri nelle faune cretacee.

Saurolophus osborni

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Dinosauro con cresta cranica solida, da non confondere con le complesse creste cave dei lambeosaurini.

Saurolophus angustirostris

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Mongolia

Grande saurolofino asiatico che aiuta a ricostruire affinità e dispersioni tra continenti.

Prosaurolophus maximus

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Taxon con rilievo cranico anteriore, significativo per studiare la varietà delle strutture nasali.

Maiaasaura peeblesorum

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Celebre per nidi, uova e resti di giovani; è un riferimento essenziale per discutere riproduzione e crescita senza dedurre automaticamente ogni forma di cura parentale.

Brachylophosaurus canadensis

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Dotato di cresta cranica appiattita; diversi fossili ben conservati rendono possibile discutere anatomia e tessuti esterni.

Kritosaurus navajovius

Inquadramento: Saurolophinae | Cretaceo superiore · Nord America

Nome con una complessa storia tassonomica, esemplare per spiegare i problemi diagnostici quando il materiale è incompleto.

Lambeosaurus lambei

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Nord America

Hadrosauride con cresta cava elaborata; ricostruzioni e attribuzioni si sono modificate in seguito a confronti ontogenetici.

Corythosaurus casuarius

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Nord America

La cresta cranica alta ha contribuito agli studi su riconoscimento visivo e possibili segnali acustici.

Hypacrosaurus altispinus

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Nord America

Lambeosaurino importante per il confronto anatomico delle creste e delle proporzioni corporee.

Hypacrosaurus stebingeri

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Nord America

Il materiale di crescita e nidificazione sostiene studi sull'ontogenesi degli adrosauridi.

Parasaurolophus walkeri

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Canada

La lunga cresta con passaggi nasali interni è centrale nei modelli di risonanza acustica; il suono reale rimane sconosciuto.

Parasaurolophus tubicen

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Nord America

Specie con una struttura cranica riconoscibile, fondamentale per confrontare la varietà delle creste del genere.

Parasaurolophus cyrtocristatus

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Nord America

Conosciuto per una cresta relativamente più corta e incurvata; l'interpretazione deve tenere conto di crescita e variabilità.

Tsintaosaurus spinorhinus

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Cina

Lambeosaurino asiatico dalla ricostruzione storicamente mutevole della cresta, che esemplifica l'impatto dei nuovi fossili.

Olorotitan arharensis

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Russia

Lambeosaurino dell'Estremo Oriente russo con anatomia notevole del capo e del tronco.

Amurosaurus riabinini

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Russia

Documenta l'importante radiazione asiatica degli adrosauridi nel Cretaceo superiore.

Charonosaurus jiyinensis

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Cina

Strettamente imparentato con i parasaurolofini; l'affinità non dimostra automaticamente sinonimia con *Parasaurolophus*.

Magnapaulia laticaudus

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Messico

Hadrosauride di grandi dimensioni, rappresentativo della diversità delle faune meridionali nordamericane.

Velafrons coahuilensis

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Messico

Lambeosaurino messicano utile per ricostruire biogeografia e diversificazione regionale.

Arenysaurus ardevoli

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Spagna

Adrosauride europeo importante per lo studio degli ecosistemi insulari del Cretaceo finale.

Blasisaurus canudo

Inquadramento: Lambeosaurinae | Cretaceo superiore · Spagna

Specie europea che integra le conoscenze sugli adrosauridi dei Pirenei.

Tethyshadros insularis

Inquadramento: Hadrosauroidea | Cretaceo superiore · Italia

Ritrovato nell'area di Trieste; la sua anatomia è essenziale nella discussione delle faune europee e dell'evoluzione insulare.

Telmatosaurus transsylvanicus

Inquadramento: Hadrosauroidea | Cretaceo superiore · Romania

Adrosauroide europeo della regione di Haeg, importante nella ricostruzione biogeografica.

Eotrachodon orientalis

Inquadramento: Hadrosauridae | Cretaceo superiore · Nord America

Fornisce elementi chiave per discutere le prime diramazioni della storia degli adrosauridi.

Tavole comparative e glossario

Gruppo	Caratteri generali	Esempi
Ornitopodi giurassici	Taglia spesso contenuta, posteriori sviluppati	Dryosaurus, Dysalotosaurus
Iguanodontia	Aumento di varietà nelle mani, nella dentatura e nelle dimensioni	Iguanodon, Mantellisaurus
Hadrosauroidea	Trasformazioni del muso e delle file dentarie	Eolambia, Probactrosaurus
Saurolophinae	Diversificazione delle forme nasali	Edmontosaurus, Saurolophus
Lambeosaurinae	Frequenti creste craniche complesse	Corythosaurus, Parasaurolophus

7. Anatomia e biologia

Come si studia l'anatomia di un animale estinto

Evidenza diretta e inferenza

Un fossile è una traccia conservata del passato, non una riproduzione completa dell'animale vivo. Ossa e denti possono conservare proporzioni e superfici di inserzione; impronte fossili registrano alcuni momenti del movimento; uova e nidi documentano aspetti della riproduzione. La ricostruzione di organi interni e comportamento è invece, quasi sempre, indiretta. Per questa ragione "si osserva" e "si ipotizza" non sono espressioni intercambiabili.

Le ossa articolate permettono di collocare gli elementi anatomici in relazione reciproca. Quando uno scheletro è incompleto, i paleontologi confrontano gli elementi con specie affini e applicano un'analisi filogenetica. Le articolazioni impongono limiti meccanici, ma non determinano da sole tutti i movimenti possibili: cartilagine, legamenti e tessuti molli modificavano l'escursione delle articolazioni.

Strumenti di indagine

Tomografia computerizzata, fotogrammetria, microscopia e modelli tridimensionali permettono di osservare strutture altrimenti nascoste e simulare forze e sollecitazioni. Le simulazioni biomeccaniche dipendono tuttavia da ipotesi su densità, massa, muscoli e postura: i risultati vanno letti come intervalli plausibili, non come misure sperimentali dell'animale scomparso.

Il metodo comparativo usa gli organismi viventi più vicini: soprattutto uccelli e coccodrilli, i due rami attuali degli arcosauri. Se una struttura è condivisa da entrambi, è più ragionevole ipotizzarla anche nei loro antenati comuni, pur restando possibili perdite e innovazioni successive.

Il piano corporeo dei dinosauri

Caratteri generali

Il corpo dei dinosauri era sostenuto da uno scheletro interno articolato, con quattro arti ancestrali e coda sviluppata nella maggior parte delle forme non aviane. A differenza delle rappresentazioni antiche con arti diffusamente divaricati, molti dinosauri presentavano arti orientati sotto il corpo, pur con importanti differenze tra specie e gruppi. L'assetto del bacino e della testa del femore contribuiva alla capacità di sostenere il peso durante la locomozione.

Il dinosauro più piccolo e quello più grande non condividevano una sola silhouette: piccoli teropodi agili, quadrupedi corazzati, sauropodi dal collo lungo e ornitopodi con notevole flessibilità posturale sfruttavano modificazioni dello stesso piano corporeo. Da un singolo carattere, per esempio la lunghezza degli arti anteriori, non si può dedurre il comportamento complessivo.

Saurischia, Ornithischia e ipotesi filogenetiche

I nomi storici Saurischia (“bacino da lucertola”) e Ornithischia (“bacino da uccello”) descrivono differenti organizzazioni del cinto pelvico, ma non implicano che gli uccelli derivino dagli ornitischii: gli uccelli appartengono ai teropodi. Le relazioni profonde tra le grandi linee dei dinosauri sono state oggetto di rianalisi, ed è necessario distinguere i caratteri osservabili dalle ipotesi sulle parentele.

Il cranio e gli organi di senso

Ossa craniche, denti e becchi

Il cranio mostra la maggiore variabilità funzionale. I teropodi predatori presentavano combinazioni di denti, mascelle e muscoli utili a trattenere o sezionare le prede, mentre diversi ornitischii erbivori svilupparono becchi e superfici dentarie adattate a tagliare e tritare vegetali. Negli adrosauridi, numerosi denti organizzati in batterie venivano sostituiti nel corso della vita e formavano superfici di usura complesse.

Corna, collari, creste e cupole ossee erano parte del cranio e possono avere avuto ruoli multipli, dall'identificazione intraspecifica alla competizione o alla difesa. Una struttura appariscente non è prova sufficiente di una funzione unica: bisogna considerare distribuzione tra età e sessi, lesioni, robustezza e confronto con altri animali.

Cervello e sensi

I calchi endocranici e le tomografie consentono di stimare la forma della cavità cerebrale e ricostruire parte delle vie nervose e degli organi sensoriali. La cavità cranica, però, non equivale esattamente al volume del cervello, e il rapporto tra dimensione cerebrale e intelligenza è complesso. Anche occhio e orecchio richiedono inferenze specifiche: orbite grandi o canali semicircolari sviluppati non trasformano automaticamente una specie in un cacciatore notturno o estremamente agile.

Colonna vertebrale, coste e postura

Vertebre, collo e coda

Le vertebre cervicali dei sauropodi potevano combinare notevole allungamento e alleggerimento, rendendo possibili colli di grande lunghezza. La forma delle faccette articolari, delle coste cervicali e delle inserzioni dei tessuti molli condizionava l'escursione del collo. Ricostruzioni con collo rigidamente orizzontale o universalmente verticale non sono applicabili indistintamente a ogni sauropode.

La coda partecipava all'equilibrio e alla locomozione, soprattutto nei bipedi, ma poteva essere modificata come struttura difensiva, per esempio con spine negli stegosauri o con una massa terminale in alcuni anchilosauridi. Il ruolo esatto dipende dal sistema muscolo-scheletrico completo e dalla conservazione del fossile.

Il tronco e le cavità

Coste e gastralia, quando presenti, contribuiscono a ricostruire forma del torace e meccanica del tronco. Nei sauropodi, la presenza di grandi cavità pneumatiche in diverse vertebre indica una storia respiratoria complessa, ma l'estensione dei tessuti molli non è sempre ricostruibile da ogni osso isolato.

Arti, articolazioni e locomozione

Bipedia e quadrupedia

La bipedia obbligata o prevalente è frequente nei teropodi; la quadrupedia caratterizza grandi sauropodi e molti ornitischii. Alcuni ornitopodi potevano variare la postura durante le diverse attività o fasi della crescita. La distinzione non dipende dalla semplice lunghezza delle zampe, ma dalla distribuzione della massa, dalla meccanica di anca e spalla e dalle proporzioni complessive.

La velocità massima di un dinosauro non si legge direttamente dalla lunghezza del femore. Le impronte danno informazioni su passo e andatura, ma le stime dipendono dall'altezza dell'anca, dal terreno e dai modelli adottati. Le analisi di massa e forza ricostruiscono vincoli meccanici; possono offrire intervalli, non cronometri del passato.

Piedi, mani e postura

Tre dita portanti sono comuni in molte impronte teropodiche, ma forme e dimensioni variano. Le mani anteriori erano utilizzate in modi diversi: afferrare, sostentarsi, manipolare e, nei lignaggi che conducono agli uccelli, partecipare all'evoluzione del volo. Artigli ricurvi non consentono da soli di determinare se una specie predasse grandi animali o scavasse.

La muscolatura ricostruita

Ricostruzione muscolare

I muscoli raramente fossilizzano. I paleontologi ricostruiscono le principali masse muscolari da superfici ossee, rapporti articolari e corrispondenze con uccelli e coccodrilli. L'ampiezza delle zone di inserzione può suggerire la presenza e disposizione dei muscoli, ma non costituisce una misura diretta della forza sviluppata.

La biomeccanica impiega "bracci di leva" e momenti articolari: un muscolo può generare una forza efficace per un movimento e risultare meno vantaggioso per un altro. Nei teropodi grandi, gli equilibri tra massa della coda, posizione del busto e muscoli posteriori aiutano a spiegare la postura. Nei sauropodi, il sostegno delle enormi masse implica configurazioni articolari e tessuti molli adeguati.

Limiti interpretativi

Il volume muscolare spesso viene modellato con intervalli di incertezza, anziché assegnare una sola silhouette definitiva. Disegni paleoartistici e ricostruzioni museali sono strumenti utili se si riconosce quali dettagli sono fondati sui fossili e quali sono scelte ricostruttive.

Pelle, squame, piume e colorazione



Ricostruzione di *Psittacosaurus* ispirata ai reperti con tegumento conservato. Filamenti caudali e contrasto tra dorso e ventre sono noti in esemplari del genere, ma non vanno estesi automaticamente a ogni specie.

Squame, osteodermi e piume

Pelle squamosa e strutture filamentose non sono alternative obbligate per tutti i dinosauri. Sono note impronte di squame in diversi taxa e testimonianze dirette di piume o filamenti in vari teropodi. In altri gruppi, la distribuzione dell'integumento rimane poco nota. Gli osteodermi erano elementi ossei situati nella pelle e particolarmente sviluppati in diversi dinosauri corazzati.

Le piume erano strutture diversificate: filamenti semplici, forme ramificate e penne con vessillo non devono essere ridotte a una stessa copertura. In alcuni teropodi le penne erano presenti anche sugli arti; questo non implica che ogni specie piumata sapesse volare. Termoregolazione, comunicazione visiva e selezione sessuale sono funzioni possibili a seconda dei casi.

I colori ricostruibili

I melanosomi conservati in alcune piume fossili permettono inferenze sulla distribuzione di pigmenti melanici. Lo studio di Zhang e colleghi (2010) ha contribuito a ricostruire tonalità e fasce nella coda di *Sinosauropteryx*. Tuttavia non tutte le tonalità dipendono soltanto dalla melanina: pigmenti non conservati, colore strutturale e trasformazioni durante la fossilizzazione impongono prudenza.

La ricostruzione cromatica più precisa riguarda reperti eccezionalmente conservati. Un animale rappresentato in colori vivaci su una copertina non è automaticamente scientificamente sbagliato, ma, in assenza di prove, il colore deve essere considerato una scelta illustrativa.

Respirazione e sacchi aerei

Dai polmoni agli indizi ossei

Gli uccelli attuali hanno un apparato respiratorio specializzato con polmoni e sacchi aerei che favoriscono la ventilazione. Tra i teropodi non aviani e i sauropodi sono documentate vertebre e altri elementi scheletrici pneumatici, ossia invasi da cavità collegate a diverticoli aerei. Queste cavità offrono indizi di un apparato respiratorio con componenti analoghe a quelle aviane, senza consentire di ricostruire ogni dettaglio del flusso dell'aria.

Lambertz, Bertozzo e Sander (2018) hanno proposto anche possibili indicatori istologici della presenza di sacchi aerei. Tali analisi arricchiscono la verifica quando l'osso non presenta cavità macroscopiche inequivocabili, ma non eliminano tutti i problemi di identificazione.

Respirazione e dimensioni corporee

L'alleggerimento di alcuni segmenti scheletrici e la ventilazione efficiente sono tra le caratteristiche discusse per spiegare l'evoluzione di grandi dimensioni in diversi sauropodi. Non sarebbe corretto affermare che la pneumatizzazione sia, da sola, la causa del gigantismo: alimentazione, riproduzione, crescita e vincoli ecologici intervengono insieme.

Circolazione, ossigeno e metabolismo

Perché è difficile misurare un metabolismo estinto

Metabolismo significa insieme delle trasformazioni energetiche necessarie per mantenere in vita un organismo. Endotermia, ectotermia e capacità di controllare la temperatura non sono sinonimi: un animale può mantenere la temperatura relativamente stabile tramite massa corporea o comportamento senza produrre lo stesso calore metabolico di un uccello moderno.

Gli studi utilizzano istologia, isotopi, modelli di crescita, biomeccanica e segnali chimici. Wiemann e colleghi (2022) hanno proposto, mediante segnali molecolari nelle ossa fossili, tassi metabolici elevati in più gruppi di dinosauri, con differenze nell'evoluzione degli ornitischii. Il risultato è importante, ma la sua interpretazione dipende dalla validità del metodo e non può essere trasformata in un dato diretto per ogni singola specie.

La massa non risolve ogni problema

Animali molto grandi cambiano temperatura più lentamente; il fenomeno spesso chiamato inerzia termica o gigantotermia può contribuire alla stabilità termica senza risolvere da solo il problema del metabolismo. I teropodi piccoli e i sauropodi giganti affrontavano vincoli distinti, per cui una sola etichetta fisiologica per tutti i dinosauri sarebbe fuorviante.

Crescita e istologia ossea

Leggere il tessuto osseo

La pale istologia studia sezioni sottili di ossa fossilizzate. Vasi sanguigni, tessuto fibrolamellare, rimodellamento e linee di arresto o rallentamento della crescita forniscono indizi sul ritmo di sviluppo. La deposizione ossea varia tra regioni dello scheletro e tra individui: contare le linee non equivale sempre a contare perfettamente gli anni di vita.

Le ricerche sintetizzate da Bailleul e colleghi (2019) mostrano che molti dinosauri avevano crescite relativamente rapide, pur con differenze sostanziali tra gruppi. Il metodo permette di confrontare individui giovani, subadulti e maturi e aiuta a valutare se ossa differenti rappresentino specie distinte oppure stadi di sviluppo.

Crescita e maturità

La maturità sessuale può precedere la completa cessazione della crescita scheletrica. Per questo “adulto” non è una categoria anatomica univoca. Le proporzioni del cranio, delle corna o di strutture ornamentali possono cambiare con l’età, complicando le diagnosi tassonomiche.

Riproduzione e uova



Citipati in posizione di cova. Oviraptoridi fossilizzati sopra le covate documentano una relazione tra postura dell’adulto e disposizione delle uova; colori e scena ambientale sono ricostruiti.

Deposizione delle uova

I dinosauri non aviani erano ovipari: fossili di uova, embrioni e nidi documentano direttamente la riproduzione. Forma delle uova, struttura del guscio e disposizione delle covate variano tra i gruppi. I fossili di uova vengono spesso classificati anche mediante categorie paratassonomiche, perché attribuire con sicurezza un uovo a una specie di adulto richiede collegamenti anatomici o contestuali molto solidi.

La dimensione assoluta delle uova non cresce proporzionalmente alla massa degli animali più grandi. Il gigantismo dei sauropodi pone problemi biologici particolari: gli adulti enormi derivavano

comunque da piccoli nati che dovevano attraversare un lungo percorso di crescita.

Incubazione e comportamento

I tempi di incubazione non sono identici per tutti i dinosauri e possono essere stimati con metodi diversi. Alcuni studi utilizzano la crescita dei denti embrionali, altri modelli metabolici; non bisogna confondere il risultato di una simulazione con una misura diretta. Covate sovrapposte e adulti fossili vicino ai nidi possono sostenere ipotesi di comportamenti riproduttivi, ma la presenza nello stesso sedimento da sola non prova cure parentali.

Sviluppo embrionale e cure parentali

Dall'embrione al giovane

Gli embrioni fossilizzati sono reperti eccezionali perché mostrano fasi anatomiche anteriori alla schiusa. La posizione delle ossa permette di studiare postura embrionale, differenze nella crescita del cranio e sviluppo degli arti. Queste osservazioni sono spesso limitate a pochissimi individui e non autorizzano generalizzazioni indiscriminate.

Il comportamento post-schiusa è difficilmente ricostruibile. Alcuni siti contengono nidi multipli, giovani associati e adulti; tale combinazione può indicare nidificazione collettiva o gradi diversi di attenzione ai piccoli, ma va valutata con la sedimentologia e la tafonomia del deposito.

Sviluppo e nicchie ecologiche

I giovani potevano occupare nicchie diverse dagli adulti della stessa specie, soprattutto in dinosauri che crescevano di diversi ordini di grandezza. Un individuo giovanile poteva avere proporzioni, velocità, dieta e vulnerabilità differenti; una comunità fossile composta da più classi di età non va descritta come se tutti gli animali avessero le abitudini degli adulti.

Alimentazione e apparato digerente

Denti e processi digestivi

La forma dei denti può indicare processi alimentari predominanti ma non una dieta esclusiva. Denti seghettati ricurvi sono frequenti tra i carnivori, mentre becchi, superfici di triturazione e adattamenti del collo supportano diversi stili di erbivoria. Nei sauropodi, la combinazione di colli lunghi, piccoli crani e denti relativamente semplici suggerisce alimentazione mediante raccolta e ingestione di vegetali, con elaborazione digestiva non affidata a una masticazione complessa.

Coproliti e contenuti gastrici eccezionali possono rivelare componenti della dieta, ma sono reperti rari e spesso difficili da associare con certezza a una specie. La presenza di gastroliti in un contesto fossilifero non è sufficiente, senza ulteriori analisi, a dimostrare un preciso funzionamento dello stomaco di ogni dinosauro.

Dinamiche ecologiche

L'interazione tra taglia, altezza di alimentazione, sostituzione dei denti e velocità di crescita può contribuire a spiegare la coesistenza di numerosi grandi erbivori. Le inferenze sulla dieta sono più solide quando convergono più linee di prova indipendenti.

Differenze fra grandi linee evolutive

Un confronto che evita gli stereotipi

Nei teropodi è ampia la diversità: i grandi predatori non riassumono un gruppo che include forme edentule, onnivore o erbivore e linee strettamente vicine agli uccelli. Nei sauropodomorfi la trasformazione verso il quadrupedismo e il gigantismo comportò un equilibrio tra arti portanti, colli estesi e struttura respiratoria. Tra gli ornitischii si osservano molte strategie di alimentazione e protezione, non un unico modello “lento e corazzato”.

Una comparazione filogeneticamente informata evita di mettere in relazione due animali soltanto perché hanno le stesse dimensioni o sono vissuti nello stesso periodo. I caratteri possono essere ereditati da un antenato comune oppure essersi evoluti indipendentemente.

Un confronto che evita gli stereotipi

Carattere	Teropodi (esempi)	Sauropodi (esempi)	Ornitischii (esempi)
Locomozione prevalente	Bipede	Quadrupede	Bipede e/o quadrupede
Dentizione	Molto diversificata	Spesso relativamente semplice	Da semplice a batterie dentarie
Integumento noto	Piume e squame in diversi taxa	Impronte cutanee in pochi taxa	Squame e osteodermi in diversi taxa
Respirazione	Pneumaticità in numerosi taxa	Pneumaticità vertebrale diffusa	Ricostruzioni più variabili
Difesa	Artigli, denti e comportamento	Taglia, coda e comportamento	Corna, corazze, code, comportamento

Laboratorio di interpretazione dei fossili

Caso 1: Ricostruire un teropode piumato

Un fossile con impronte di filamenti conservate attorno al corpo testimonia direttamente una forma di rivestimento. Se l'animale appartiene a una specie di cui si conoscono più reperti, si confrontano le posizioni e le tipologie delle strutture. La presenza di melanosomi può aggiungere indizi di pigmentazione; la lunghezza dei filamenti, da sola, non dimostra volo o termoregolazione.

Per una tavola illustrata scientificamente onesta occorre indicare: quali parti dell'integumento sono conservate, quali sono estese per analogia ai tessuti mancanti e quali colori non hanno una prova diretta.

Caso 2: Stimare la crescita

Da un femore sezionato si individuano deposizioni ossee e possibili pause di crescita. Confrontando elementi omologhi di individui di taglia diversa, il ricercatore può stimare una traiettoria ontogenetica. Le ossa rimodellate possono cancellare tracce anteriori: in tal caso un'età ottenuta contando le linee visibili rappresenta un valore minimo o una stima corretta mediante modelli.

Caso 3: Interpretare un osso pneumatico

Una vertebra con cavità e comunicazioni ossee ben definite può costituire un indizio di diverticoli connessi a un apparato respiratorio complesso. Non è però possibile dedurre automaticamente la frequenza respiratoria, la massa totale di sacchi aerei o l'identità completa con gli uccelli odierni.

Patologie, lesioni e paleoparassitologia

La paleopatologia studia anomalie, fratture guarite, infezioni, degenerazioni articolari e altre modificazioni dei tessuti fossilizzati. Una lesione rimarginata può dimostrare che l'animale sopravvisse per un certo periodo dopo il trauma. Non permette invece, di per sé, di ricostruire la causa precisa della ferita o il comportamento sociale dei suoi compagni.

Nel riconoscimento di una patologia bisogna separare i processi biologici dalle deformazioni subite dopo la morte. La compressione sedimentaria, la dissoluzione e le fratture del fossile possono simulare condizioni mediche. Radiografie e tomografia, confronto con altri esemplari e analisi della struttura interna aiutano a controllare l'interpretazione.

Le tracce di morsi e le ferite ossee sono particolarmente utili se collegate a dimensioni, forma e posizione dei denti; restano però spesso compatibili con più scenari, dalla predazione alla necrofagia fino a conflitti tra individui della stessa specie.

Sintesi delle evidenze anatomiche

Che cosa possiamo affermare con diversi livelli di certezza

Evidenza	Esempio	Valutazione
Diretta	Impronta di pelle o uovo associato a embrione	Alta per la struttura osservata
Comparativa	Muscoli su base ossea e analogia con uccelli e coccodrilli	Dipende dai caratteri preservati
Modellistica	Velocità massima e stima di massa	Dipende dalle ipotesi
Interpretativa	Colore senza melanosomi o comportamento sociale	Spesso incerta

8. Comportamento ed ecologia

Come si ricostruisce il comportamento

La paleoetologia studia comportamenti di organismi estinti attraverso fossili corporei, tracce e confronti con organismi viventi. Un osso morso documenta un'interazione con un consumatore; non dimostra da solo se la carne provenisse da una preda uccisa o da una carcassa. Un insieme di piste parallele può suggerire movimento coordinato, ma bisogna controllare che le orme siano realmente contemporanee. Per questo ogni ricostruzione richiede una catena di inferenze esplicite e non soltanto un'illustrazione convincente.

L'analisi unisce tafonomia (ciò che è accaduto tra morte e fossilizzazione), icnologia (studio delle tracce), istologia, biomeccanica, sedimentologia e filogenesi. I parenti viventi, uccelli e coccodrilli, aiutano a individuare possibilità fisiologiche e comportamentali: tuttavia nessuna singola specie attuale riproduce la varietà ecologica dei dinosauri mesozoici. Conviene distinguere quattro livelli: osservazione fossile; interpretazione più probabile; alternative compatibili; elementi necessari a discriminare le ipotesi.

Tracce fossili e comportamento: l'icnologia

Lo studio delle impronte, delle piste e delle altre tracce biologiche prende il nome di icnologia. Una pista può rivelare la successione dei passi, la direzione di marcia, l'ampiezza della falcata e le condizioni del sedimento. Non consente però di identificare automaticamente l'animale al livello di specie: forme simili del piede possono produrre impronte simili e lo stesso animale può lasciare tracce differenti su fango, sabbia o substrati più consistenti.

Le tracce devono essere lette insieme alla sedimentologia. Il cedimento del terreno, l'erosione, la deformazione dovuta al peso e le cosiddette sottoimpronte modificano i contorni rispetto alla forma effettiva del piede. Le stime di velocità basate sul rapporto fra falcata e altezza dell'anca sono modelli biomeccanici e non misure dirette della velocità osservata.

Le piste parallele possono essere compatibili con spostamenti collettivi, ma non dimostrano da sole cooperazione o legami sociali stabili. Per sostenere queste interpretazioni occorre verificare la contemporaneità delle tracce, il loro orientamento, il contesto stratigrafico e le spiegazioni alternative.

Catene alimentari e nicchie ecologiche

Gli ecosistemi mesozoici ospitavano produttori primari, consumatori erbivori, predatori, necrofagi e decompositori. Felci, conifere, cicadee e, dal Cretaceo, angiosperme componevano mosaici vegetazionali che variavano con latitudine e periodo. Un grande sauropode poteva accedere a risorse alimentari diverse da quelle di un piccolo erbivoro bipede grazie all'altezza del collo, alla taglia e alle proprietà dell'apparato masticatorio; ciò rende plausibile una separazione parziale delle nicchie, senza dimostrare che non vi fosse competizione.

Reti alimentari non sono semplici catene lineari: un teropode poteva consumare prede diverse durante la crescita, e gli erbivori potevano cambiare preferenze con stagione e dimensioni. Analisi di usura dentaria, contenuti intestinali eccezionali, coproliti e isotopi possono vincolare la dieta. Gli

accumuli fossili sono influenzati dall'ambiente di deposizione e non costituiscono censimenti imparziali delle popolazioni originarie.

Predazione: quali prove abbiamo?

Denti seghettati, proporzioni degli arti, cranio e muscoli mandibolari indicano capacità alimentari e prestazioni, ma non ricostruiscono da soli una strategia di caccia. Le tracce di morsi che mostrano guarigione possono documentare un'aggressione subita in vita; segni senza guarigione sono compatibili con nutrizione dopo la morte e, talora, con un attacco immediatamente precedente al decesso. Il contesto sedimentario e il confronto tra denti e impronte sulle ossa sono quindi decisivi.

Alcuni grandi teropodi possedevano morfologie adatte a infliggere morsi potenti; altri utilizzavano lunghi arti anteriori o artigli molto sviluppati. È improprio trasformare la forza teorica del morso in una probabilità di successo venatorio: contano posizione, mobilità, dimensioni delle prede, esperienza e habitat. Le ricostruzioni che mostrano sempre lo stesso predatore mentre insegue un adulto gigantesco sono, nel migliore dei casi, scenari narrativi.

Caccia di gruppo: ipotesi e controversie

La scoperta di più scheletri di teropodi nello stesso giacimento viene spesso presentata come prova di caccia cooperativa. In realtà può dipendere da siccità, attrazione verso una carcassa, trasporto post mortem o accumulazione in tempi diversi. Analogamente le piste parallele suggeriscono gregarismo soltanto quando la loro contemporaneità e organizzazione sono ben sostenute. Il comportamento sociale non implica automaticamente tattiche cooperative nella cattura delle prede.

Le orme di teropodi della Formazione Candeleros in Patagonia sono state interpretate come indicazione di movimento gregario, con possibili abelisauridi come produttori. L'inferenza riguarda la compresenza e il movimento, non la caccia coordinata. Per gruppi popolari come i dromeosauridi le prove non autorizzano a descrivere come certa una "caccia in branco" sul modello dei lupi.

Necrofagia e opportunismo

Nutrizione su carcasse e predazione attiva non sono strategie mutuamente esclusive: numerosi carnivori moderni combinano entrambe. Per i dinosauri, i segni di morso, la distribuzione delle tracce e la disponibilità potenziale di resti consentono di valutare singoli episodi, ma raramente l'intera strategia alimentare di una specie. Anche un animale biomeccanicamente capace di abbattere prede poteva approfittare di animali già morti.

Le carcasse costituivano risorse ecologiche importanti, specialmente nei sistemi fluviali soggetti a piene e periodi aridi. Tuttavia, non si possono dedurre percentuali precise di caccia e necrofagia da un numero limitato di ritrovamenti. L'approccio corretto consiste nel descrivere un repertorio di comportamenti plausibili anziché classificare rigidamente ogni predatore come "cacciatore" oppure "spazzino".

Difesa: corazze, corna, code e taglia

Le strutture difensive comprendono osteodermi, spine, corna, becchi resistenti e code armate. Nel caso degli anchilosauridi, la mazza caudale suggerisce capacità di produrre urti; negli stegosauri le spine terminali costituiscono un potenziale mezzo per colpire aggressori. Lesioni ossee e modelli biomeccanici permettono di verificare in parte queste ipotesi, ma non possono ricostruire la frequenza degli scontri o tutte le circostanze di impiego.

Corna e collari dei ceratopsi sono spesso interpretati come protezioni, strumenti di competizione intraspecifica e segnali visuali. Le funzioni possono sovrapporsi e cambiare durante la crescita. Anche il gigantismo modificava il rischio di predazione: un adulto molto grande poteva essere difficile da aggredire, mentre piccoli e giovani restavano potenzialmente più vulnerabili. Non è corretto postulare invulnerabilità per i giganti.

Vita di gruppo e organizzazione sociale

Per inferire la socialità bisogna distinguere un aggregato occasionale da un gruppo che mantiene coesione nel tempo. Le piste parallele, le concentrazioni di individui di età simile e le nidificazioni ravvicinate costituiscono indizi differenti, con differente forza probatoria. Lo studio di *Mussaurus patagonicus* in Patagonia ha documentato più di cento uova e fossili di numerosi individui raggruppati per classi di età, sostenendo un'organizzazione sociale complessa già nel Giurassico inferiore.

Nelle comunità di sauropodi alcune località indicano una separazione di età tra giovani e adulti, mentre altre presentano gruppi misti. Questo avverte che non esisteva un'unica forma di branco. La presenza di animali sullo stesso piano di calpestio può essere convincente se direzione, velocità stimata e preservazione risultano coerenti; resta necessario escludere la concentrazione forzata lungo una riva o un passaggio ristretto.

Nidificazione, uova e cure parentali

Nidi, gusci d'uovo, embrioni e individui associati a covate permettono di studiare direttamente parte della biologia riproduttiva. Gli stili di nidificazione non erano uniformi: deposizione in buche, organizzazione coloniale dei nidi e possibili coperture con sedimento o vegetazione dipendono da specie e condizioni ambientali. La disposizione di uova e adulti può aiutare a valutare la protezione della covata, ma occorre valutare se la vicinanza sia originaria.

La presenza di piccoli nei pressi di un nido è compatibile con permanenza locale dopo la schiusa, senza costituire automaticamente prova di alimentazione da parte degli adulti. La storia evolutiva delle cure parentali va ricostruita con prudenza, distinguendo incubazione, difesa del nido, accompagnamento dei piccoli e alimentazione diretta. Il comportamento osservabile negli uccelli moderni offre confronti, non una prova diretta per tutti i dinosauri non aviani.

Uova, nidi, embrioni e storia della vita

Le uova fossili raccontano aspetti della riproduzione impossibili da ricostruire soltanto dalle ossa adulte. Dimensione, forma, microstruttura del guscio, disposizione nel sedimento e presenza di embrioni possono contribuire ad attribuirle a una linea di dinosauri. È però rischioso associare ogni uovo isolato a una specie descritta sulla base dello scheletro.

La disposizione di diversi nidi su una superficie può suggerire aggregazione riproduttiva o fedeltà a siti di deposizione, senza necessariamente provare cure parentali prolungate. La conservazione di adulti e giovani nello stesso luogo deve essere interpretata tenendo conto del trasporto post mortem e delle possibili concentrazioni accidentali.

In alcune specie i fossili documentano fasi ontogenetiche diverse. Proporzioni craniche, ornamentazioni e caratteristiche delle ossa cambiano con la crescita; distinguere un giovane di una specie conosciuta da una specie nuova richiede comparazioni ampie e, quando disponibile, istologia ossea.

Crescita e cambiamenti ecologici con l'età

La crescita poteva trasformare profondamente ruolo ecologico e rapporti sociali. Un giovane sauropode pesava una frazione minima rispetto all'adulto e aveva quindi differenti vulnerabilità, fabbisogni e possibilità di movimento. Nei teropodi, variazioni di proporzioni corporee e dentarie durante l'ontogenesi potevano determinare cambiamenti di preda e prestazioni locomotorie. Le sezioni istologiche delle ossa aiutano a stimare età e velocità relativa di crescita.

Separazioni fra individui giovani e adulti possono essere interpretate come suddivisione sociale, ma anche come conseguenza di habitat differenti o mortalità selettiva. I modelli di "partizione ontogenetica delle nicchie" sono potenti perché descrivono una comunità dinamica: lo stesso taxon può occupare ruoli diversi durante la vita. Non sempre è possibile quantificare queste variazioni senza campioni abbondanti.

Spostamenti, territori e migrazioni

La disposizione delle orme può indicare una direzione di movimento; i sedimenti circostanti descrivono l'ambiente attraversato. Per parlare di migrazione stagionale, invece, servono elementi che dimostrino spostamenti ripetuti su distanze significative, preferibilmente integrando isotopi, paleogeografia, storia di crescita e successioni stratigrafiche. Una pista lunga testimonia un tragitto, ma non un viaggio stagionale di migliaia di chilometri.

Anche la distinzione fra territorialità e semplice uso di un ambiente è difficile. La ripetizione di tracce nello stesso sito può dipendere da una risorsa naturale costante, come un corso d'acqua, piuttosto che dalla difesa attiva di un territorio. Gli spostamenti dei dinosauri cambiavano verosimilmente con dimensioni, clima, struttura dei continenti e distribuzione di acqua e vegetazione.

Comunicazione e selezione sessuale

Crestoni ossei, collari, corna e piumaggi potevano fungere da segnali visivi, riconoscimento individuale o competizione riproduttiva. L'esistenza di una struttura vistosa, tuttavia, non permette da sola di attribuirle una funzione esclusivamente sessuale. Occorrono dati sulla crescita, eventuale dimorfismo, stress biomeccanico e confronto tra specie. In numerosi taxa il dimorfismo sessuale rimane difficile da verificare perché i campioni sono piccoli e sesso ed età non sono identificabili con certezza.

Le creste cave di alcuni adrosauridi sono state discusse anche come possibili risonatori vocali, ipotesi anatomica non equivalente a una registrazione del suono prodotto. Il repertorio acustico

dei dinosauri resta incerto: alcuni potevano produrre vocalizzazioni, altri segnali non vocali o movimenti di strutture corporee. Le ricostruzioni cinematografiche del ruggito non costituiscono dati scientifici.

Ecosistemi del Triassico

Nel Triassico, con i continenti ancora largamente riuniti nella Pangea, le faune terrestri includevano molti arcosauri non dinosauri, sinapsidi e altri tetrapodi. I primi dinosauri occupavano soltanto una parte delle nicchie disponibili, e la loro espansione non fu un'immediata sostituzione di tutti i concorrenti. Climi spesso stagionali, regioni aride e ambienti fluviali producevano habitat differenti.

La ricostruzione di un ecosistema triassico richiede di leggere congiuntamente stratigrafia, paleobotanica e vertebrati associati: due taxa rinvenuti nello stesso territorio moderno potrebbero non essere vissuti contemporaneamente. La transizione Triassico-Giurassico fu un momento di forte riorganizzazione faunistica che offrì opportunità evolutive a linee di dinosauri sopravvissute.

Ecosistemi del Giurassico

Nel Giurassico numerosi sistemi terrestri erano dominati da grandi erbivori sauropodi, accompagnati da stegosauri e da teropodi di diverse taglie. La Formazione Morrison del Nord America documenta in modo notevole questa varietà, ma non deve essere considerata il modello universale di tutti gli ambienti giurassici. Zone umide, pianure alluvionali e paesaggi stagionalmente secchi differivano nelle risorse disponibili.

Le differenze di altezza di alimentazione, morfologia dentaria e mobilità suggeriscono forme di ripartizione delle risorse tra erbivori. Inoltre, le comunità erano influenzate da siccità e alluvioni che potevano causare mortalità di massa e preservazione selettiva. Bisogna quindi distinguere l'ecologia degli organismi dall'ecologia apparente suggerita dai siti più fossiliferi.



Paesaggio ispirato agli ecosistemi della Formazione Morrison: sauropodi, stegosauri, corsi d'acqua e vegetazione. È una sintesi paleoambientale, non la riproduzione di un singolo istante fossilizzato.

Ecosistemi del Cretaceo

Durante il Cretaceo la frammentazione continentale, l'espansione delle piante a fiore e la diversificazione di numerosi gruppi di insetti contribuirono a modificare le reti ecologiche. In varie regioni comparvero ricche comunità di adrosauridi, ceratopsi, anchilosauri, titanosauri e teropodi. La composizione però dipendeva fortemente dal continente: non tutti i gruppi prosperavano ovunque nello stesso momento.

Nel Nord America dell'ultimo Cretaceo, ad esempio, ceratopsidi e grandi adrosauridi furono componenti importanti di alcune comunità, mentre parte delle regioni meridionali presentava faune con titanosauri e abelisauridi. Per comprendere predatori e prede è essenziale confrontare formazioni geologiche della stessa età, non assemblare tutti i dinosauri famosi in un unico panorama impossibile.

Crisi ambientali, estinzione e resilienza

I dinosauri affrontarono mutamenti ambientali molto prima dell'evento di fine Cretaceo: cambiamenti del livello marino, clima, vegetazione e geografia trasformavano periodicamente le opportunità ecologiche. La resilienza non equivale a immobilità: linee evolutive si diversificavano, altre declinavano, e alcune sopravvivevano cambiando distribuzione e ruolo ecologico.

L'estinzione di massa al limite Cretaceo–Paleogene, circa 66 milioni di anni fa, colpì tutti i dinosauri non aviani, mentre sopravvissero alcune linee di dinosauri aviani. La comprensione di tale evento deve integrare l'impatto asteroidale, le sue conseguenze ambientali e gli effetti sulle reti trofiche: si tratta di un problema distinto dalle singole interazioni fra specie esaminate in questa parte.

Metodo critico: cosa non possiamo sapere

Molte affermazioni popolari sono più precise delle prove che le sostengono: “viveva sempre in branco”, “cacciava in squadre di cinque”, “difendeva il territorio”, “migrava ogni inverno”. Affermazioni simili richiederebbero serie di osservazioni normalmente indisponibili nel record fossile. La qualità di una ricostruzione si misura anche dalla capacità di esplicitare ciò che resta sconosciuto.

Il lessico scientifico riflette la solidità delle evidenze: “documentato” indica una prova diretta, “suggerisce” la convergenza di più indizi, “compatibile con” un'interpretazione che ammette alternative e “speculativo” un'ipotesi priva di verifiche discriminanti.

Casi di studio: dal fossile al comportamento

***Mussaurus patagonicus*: aggregazioni per età**

Assemblaggio patagonico con più di cento uova e numerosi scheletri, tra cui embrioni e adulti. La ripartizione per età e la disposizione in uno stesso intervallo geologico sono compatibili con gruppi strutturati e nidificazione coloniale; non consentono di attribuire ai membri del gruppo un repertorio completo di cure parentali.

Tracce dei titanosauri in Bolivia

Undici piste orientate in maniera simile nel sito di Humaca sono state interpretate come movimento gregario di sauropodi subadulti. Tale interpretazione dipende dalla contemporaneità delle orme e dall'esclusione di percorsi obbligati imposti dal paesaggio.

Deltapodus: possibili gruppi di stegosauri

Uno studio sulle orme iberiche attribuite a *Deltapodus* segnala due siti compatibili con movimento gregario: la rarità di tracce attribuibili con sicurezza agli stegosauri impone cautela sulle generalizzazioni.

Teropodi della Formazione Candeleros

Piste pressoché parallele del Cretaceo argentino sono state interpretate come indizio di gregarismo in teropodi, con probabile attribuzione ad abelisauridi. Non sono prova diretta di predazione cooperativa.

Tabella di valutazione delle evidenze

Evidenza	Conclusione sostenibile	Limite principale
Uova e nidi in posizione originaria	Riproduzione e modalità di deposizione	Cura dei nati non automatica
Piste parallele sulla stessa superficie	Movimento contemporaneo probabile	Possibile percorso imposto
Osso con segno di morso guarito	Interazione avvenuta in vita	Motivo e identità talora incerti
Accumulazione multispecifica	Associazione deposizionale	Non sempre contemporaneità biologica
Cresta o corno sviluppato	Possibile segnalazione o difesa	Funzione esatta non dimostrata
Isotopi in tessuti mineralizzati	Indizi su dieta e ambiente	Diagenesi e interpretazioni multiple

9. Geografia dei dinosauri

Come si studia la distribuzione dei dinosauri

La distribuzione geografica degli animali del passato si ricostruisce a partire da fossili trovati in rocce sedimentarie di età nota. Una specie ritrovata nell'attuale Mongolia viveva in una regione del Cretaceo che non aveva necessariamente lo stesso clima, la stessa latitudine o gli stessi confini di oggi. Per interpretare correttamente ogni ritrovamento occorre quindi unire paleontologia, stratigrafia e ricostruzioni paleogeografiche.

Una località fossilifera rappresenta una finestra parziale su un ecosistema. La presenza di una specie fornisce una prova diretta della sua esistenza in un determinato luogo e intervallo temporale; la sua assenza da altri siti non dimostra, da sola, che quella specie non vi abitasse. Possono essere mancati gli ambienti favorevoli alla fossilizzazione, gli affioramenti di rocce oppure campagne di ricerca sufficientemente approfondite.

È importante distinguere luogo di ritrovamento, area di distribuzione documentata e possibile areale biologico. Un fossile trovato in una formazione fluviale può essere stato trasportato prima della sepoltura; inoltre, i fossili isolati spesso permettono attribuzioni soltanto a gruppi ampi, non a una specie precisa.

La Terra mesozoica: Pangea, Laurasia e Gondwana

All'inizio del Mesozoico le terre emerse erano ancora riunite prevalentemente nel supercontinente Pangea. Questa configurazione facilitava, in linea generale, la continuità di alcuni ambienti terrestri. I primi dinosauri comparvero nel Triassico, mentre nel Giurassico e nel Cretaceo il progressivo smembramento di Pangea produsse oceani, mari e barriere geografiche sempre più importanti.

Con Laurasia si indica l'insieme settentrionale che comprendeva le regioni all'origine di Nord America, Europa e gran parte dell'Asia; con Gondwana si identifica invece il grande complesso meridionale comprendente Sud America, Africa, Antartide, Australia, India e altri blocchi. Si tratta di schemi paleogeografici ampi, non di stati o continenti rimasti immobili per milioni di anni.

La separazione delle terre può influenzare l'evoluzione attraverso l'isolamento delle popolazioni, ma spiegare ogni somiglianza anatomica con un ponte terrestre è scorretto. I confronti tra faune devono considerare la cronologia dei fossili, le relazioni filogenetiche e le ricostruzioni indipendenti dei movimenti delle placche.

Ambienti e processi di fossilizzazione

Gran parte dei resti di dinosauri proviene da sedimenti depositi da fiumi, laghi, pianure alluvionali o ambienti prossimi alle coste. In tali contesti una carcassa può essere sepolta abbastanza rapidamente da favorire la conservazione di ossa e denti. Le tracce di impronte, i nidi e le uova si preservano attraverso processi diversi e restituiscono informazioni complementari.

Le formazioni geologiche non coincidono con singoli ecosistemi statici: possono racchiudere successioni estese di habitat e intervalli temporali molto lunghi. Per questo una semplice lista di

dinosauri assegnati alla stessa formazione non dimostra necessariamente che tutti abbiano convissuto nello stesso luogo e nello stesso momento.

La composizione delle rocce condiziona la qualità del campione: un ambiente desertico sabbioso, un delta e una pianura con fiumi meandriciformi non conservano lo stesso tipo di testimonianze. I fossili dell'Antartide, inoltre, restano difficili da rinvenire perché gran parte del continente è coperta dai ghiacci.

Nord America: dai giganti del Giurassico alla fine del Cretaceo

Il Nord America conserva alcuni dei bacini fossiliferi più studiati al mondo. La Formazione Morrison, del Giurassico superiore, testimonia una ricca fauna di sauropodi e grandi teropodi. *Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Camarasaurus* e *Allosaurus* sono fra i nomi più rappresentativi, ma non tutte le loro occorrenze sono coeve: la Morrison comprende variazioni geografiche e stratigrafiche importanti.

Nel Cretaceo superiore un vasto mare interno separò per lunghi intervalli la regione occidentale da quella orientale dell'America settentrionale. Le faune occidentali cambiarono nel corso del tempo e includono ceratopsidi, adrosauridi, anchilosauri e teropodi. La Formazione Dinosaur Park, nell'attuale Alberta, documenta assemblaggi differenti da quelli molto più tardi della Hell Creek.

La Formazione Hell Creek, nelle Grandi Pianure settentrionali, permette di esaminare gli ecosistemi immediatamente precedenti il limite Cretaceo–Paleogene. *Tyrannosaurus* e *Triceratops* figurano fra i dinosauri più noti; lo studio di piante, suoli, pesci, tartarughe e mammiferi è essenziale per non ridurre quell'ecosistema ai soli grandi rettili.

Sud America: origini triassiche e giganti cretacei

Nel Triassico superiore l'area dell'odierna Argentina restituisce testimonianze cruciali dell'origine e della prima diversificazione dei dinosauri. Nella Formazione Ischigualasto, per esempio, *Eoraptor* ed *Herrerasaurus* mostrano quanto fosse varia la fauna terrestre ancora prima del predominio dei dinosauri nei grandi ecosistemi del Giurassico.

Nel Cretaceo il Sud America ospitò sauropodi titanosauri, grandi teropodi e numerosi altri gruppi. Argentina e Brasile sono particolarmente importanti per lo studio delle relazioni tra fauna sudamericana e altre componenti di Gondwana. *Argentinosaurus* e *Patagotitan* sono celebri per le loro dimensioni, ma la ricostruzione della massa corporea dipende da ossa conservate e da modelli differenti.

Le faune patagoniche non rappresentano un unico istante: i fossili provengono da formazioni di età diverse. Quando si confrontano predatori quali *Giganotosaurus* e grandi sauropodi, bisogna verificare la specifica formazione, l'orizzonte stratigrafico e la sovrapposizione temporale.

Europa: isole, bacini e faune regionali

Nel Giurassico l'Europa conserva resti rilevanti di teropodi e ornitischii e una lunga storia di scoperte paleontologiche. Nel Cretaceo le variazioni del livello del mare frammentarono in diversi periodi parte del territorio europeo in sistemi insulari, dove alcune comunità evolsero in condizioni ecologiche differenti da quelle delle grandi masse continentali.

Le faune di Haïeg, nell'attuale Romania, sono importanti per studiare la vita insulare alla fine del Cretaceo. È necessario però evitare di generalizzare il nanismo a tutte le specie: le dimensioni dei dinosauri insulari si comprendono attraverso confronti filogenetici, crescita individuale e dinamiche ecologiche.

In Italia il caso del dinosauro adrosauroide *Tethyshadros insularis*, noto dal Carso, illustra l'utilità delle ricostruzioni paleogeografiche del Mediterraneo. Altri rinvenimenti e piste di impronte dimostrano che la documentazione italiana non si limita a un solo genere.

Asia orientale: Cina e Mongolia

La Cina è uno dei principali centri di studio dei dinosauri, con sequenze fossilifere distribuite attraverso molte fasi del Mesozoico. I depositi della biota di Jehol, nel Cretaceo inferiore, hanno avuto un ruolo decisivo nella documentazione di piume, strutture tegumentarie e dinosauri vicini all'origine degli uccelli.

La Mongolia conserva depositi desertici del Cretaceo con teropodi, ceratopsi primitivi e altri dinosauri. Velociraptor e Protoceratops, per esempio, sono noti anche per un fossile eccezionale che documenta un'interazione fisica, ma un singolo episodio non definisce automaticamente il comportamento di tutte le popolazioni.

Le formazioni Nemegt e Djadokhta non vanno trattate come equivalenti: registrano condizioni deposizionali e fasi temporali differenti. Alcuni dinosauri asiatici sono famosi per scheletri particolarmente completi, mentre altri restano noti da materiale limitato e richiedono prudenza nelle ricostruzioni.

Subcontinente indiano e altre regioni asiatiche

L'India durante il Mesozoico attraversò una complessa storia di separazione da Gondwana e successivo movimento verso l'Asia. I fossili del Cretaceo superiore permettono di studiare titanosauri, teropodi abelisauridi e altri animali vissuti prima o durante le grandi trasformazioni ambientali prossime alla fine del periodo.

Rajasaurus narmadensis è un esempio significativo di abelisauride descritto nel subcontinente indiano. L'attribuzione di resti frammentari a determinate linee evolutive può cambiare nel tempo: una corretta enciclopedia deve registrare le diagnosi, la qualità del materiale e le revisioni tassonomiche.

Altri settori dell'Asia, dall'Asia centrale al Sud-est asiatico, conservano testimonianze spesso meno note al pubblico. Le differenze nel numero delle specie descritte riflettono anche disponibilità di affioramenti, risorse di ricerca, accessibilità e continuità degli studi.

Africa: deserti fossili e antichi bacini fluviali

L'Africa custodisce importanti successioni dal Triassico al Cretaceo. Le rocce del Karoo, nell'Africa meridionale, sono fondamentali per i sauropodomorfi primitivi; nel Giurassico i depositi di Tendaguru, nell'attuale Tanzania, hanno restituito grandi sauropodi e altri dinosauri.

Nel Cretaceo superiore africano, aree oggi aride o desertiche conservano testimonianze di grandi sistemi fluviali. *Spinosaurus aegyptiacus* è associato alle faune del Nord Africa e pone questioni sul

rapporto tra adattamenti anatomici e uso dell'ambiente acquatico: esistono varie interpretazioni e nessuna dovrebbe essere riportata come certezza indiscussa.

La distribuzione delle scoperte risente della storia della paleontologia, anche coloniale. L'origine e la custodia dei reperti, nonché la collaborazione con ricercatori e istituzioni locali, sono aspetti essenziali per una ricostruzione scientifica responsabile.

Australia e Nuova Zelanda

L'Australia del Cretaceo occupava latitudini diverse da quelle attuali e ospitava ambienti che non devono essere immaginati necessariamente simili all'odierno interno arido del continente. I fossili documentano ornitopodi, teropodi e sauropodi, ma il quadro è disomogeneo tra bacini e periodi.

Il sud-est australiano conserva testimonianze di dinosauri associati a latitudini relativamente elevate per l'epoca. Da questo non segue automaticamente che vivessero in un ambiente ghiacciato analogo all'Antartide moderna: il clima cretaceo globale e le condizioni locali erano profondamente diversi.

In Nuova Zelanda il registro dei dinosauri è più frammentario. La storia geologica di Zealandia e i collegamenti passati con altre masse gondwaniane sono importanti per valutare possibili rotte di dispersione, evitando però di trasformare ipotesi biogeografiche in percorsi migratori dimostrati.



Ricostruzione di una foresta alle alte latitudini dell'Australia cretacea, con piccoli ornitopodi. La posizione polare comportava forte stagionalità della luce, senza implicare il paesaggio glaciale moderno.

Antartide: un continente fossile sotto il ghiaccio

L'Antartide è essenziale per comprendere i movimenti delle faune di Gondwana. Il dinosauro teropode *Cryolophosaurus*, del Giurassico inferiore, dimostra la presenza di grandi predatori terrestri in un continente allora molto diverso dall'odierno ambiente polare.

Nel giugno 2026 il Natural History Museum di Londra ha riportato l'identificazione di una vertebra raccolta nel 1985 nell'area di James Ross Island e reinterpretata come appartenente a un sauropode titanosauro del Cretaceo superiore. È un contributo significativo, ma un singolo osso non permette di stabilire la specie o di ricostruire con precisione l'intera fauna.

La presenza antartica di dinosauri non dimostra da sola collegamenti diretti fra tutte le linee di sauropodi di Sud America, Nuova Zelanda e Australia. Le ipotesi di dispersione richiedono fossili aggiuntivi, datazioni e modelli paleogeografici.

Confrontare le faune tra continenti

Per confrontare due regioni servono almeno tre livelli di verifica: contemporaneità delle formazioni, riconoscimento tassonomico affidabile e interpretazione delle condizioni ambientali. Due generi apparentemente simili possono rappresentare linee lontane nel tempo, convergenze evolutive oppure parenti realmente prossimi.

È utile compilare matrici con specie, località, età, tipo di materiale e stato della revisione scientifica. In questo modo un'analisi biogeografica diventa riproducibile e aiuta a distinguere un'ipotesi di dispersione da una semplice somiglianza tra animali.

Le rotte fra i continenti non furono costanti nel Mesozoico. Apertura degli oceani, oscillazioni del livello del mare, cambiamenti climatici e barriere ecologiche concorsero a creare successioni regionali che non si spiegano con un solo fattore.

Limiti e disuguaglianze del registro fossile

Le mappe delle specie conosciute non sono mappe neutrali della biodiversità originaria. Contano l'esposizione delle rocce, l'erosione, la preservazione, gli investimenti in scavi e musei, le tradizioni accademiche, le condizioni geopolitiche e la pubblicazione dei dati. Una regione poco studiata può sembrare povera di dinosauri anche se lo era solo di ritrovamenti.

Uno studio su *Nature Ecology & Evolution* ha mostrato che fattori socioeconomici e storici, compresi retaggi coloniali, influenzano fortemente la distribuzione della conoscenza paleontologica. Ciò rende necessario interpretare con cautela i confronti quantitativi fra continenti.

Atlante comparativo: formazioni e siti esemplari

Formazione / area	Regione	Periodo	Esempi e significato
Morrison	Nord America	Giurassico superiore	Diplodocus, Allosaurus: Diversi orizzonti: non tutti gli esemplari sono contemporanei
Hell Creek	Nord America	Cretaceo terminale	Tyrannosaurus, Triceratops: Ricca documentazione di vertebrati, piante e ambienti
Ischigualasto	Argentina	Triassico superiore	Herrerasaurus, Eoraptor: Cruciale per l'origine dei dinosauri
Dinosaur Park	Canada	Cretaceo superiore	Ceratopsidi, adrosauridi: Diversità e successioni faunistiche regionali
Jehol	Cina	Cretaceo inferiore	Microraptor, Psittacosaurus: Conservazione eccezionale di tegumenti
Djadokhta	Mongolia	Cretaceo superiore	Velociraptor, Protoceratops: Ambienti sabbiosi ed esempi di fossili associati
Nemegt	Mongolia	Cretaceo superiore	Tarbosaurus, Deinocheirus: Non equivalente alla Djadokhta
Tendaguru	Tanzania	Giurassico superiore	Giraffatitan, Kentrosaurus: Depositi costieri e continentali
Haïeg	Romania	Cretaceo superiore	Magyarosaurus, Zalmoxes: Evoluzione in contesti insulari
Carso	Italia	Cretaceo superiore	Tethyshadros: Testimonianze dell'Europa meridionale
Hanson Formation	Antartide	Giurassico inferiore	Cryolophosaurus: Importante esempio di fauna gondwaniana

10. Evoluzione, origine degli uccelli ed estinzione

Che cosa significa evoluzione nei dinosauri

L'evoluzione biologica è la variazione ereditaria nelle popolazioni attraverso le generazioni, non una marcia prestabilita verso organismi "superiori". Nel Mesozoico i dinosauri diversificarono dimensioni, dentizioni, modalità locomotorie e strategie ecologiche. Alcune innovazioni comparvero più volte in linee non strettamente imparentate, perché problemi analoghi possono favorire risposte anatomiche simili.

Un albero filogenetico è una ricostruzione delle relazioni genealogiche basata su caratteri condivisi derivati e, sempre più spesso, su modelli quantitativi. I nodi rappresentano antenati comuni ipotizzati, non necessariamente specie fossili già note. Per questo non è corretto rappresentare tutte le specie in un'unica catena lineare che culmina negli uccelli moderni.

I fossili forniscono campioni incompleti dell'evoluzione: un fossile più antico non è automaticamente l'antenato diretto di uno più recente. La diagnosi di una specie dipende da caratteri conservati, comparazioni e decisioni tassonomiche rivedibili. Quando un ritrovamento modifica la matrice dei caratteri o la sua interpretazione, anche la posizione nell'albero può cambiare.

Dinosauri, teropodi e uccelli: la parentela

Gli uccelli appartengono ai dinosauri teropodi e, in senso cladistico, non sono un gruppo esterno ad essi. La distinzione d'uso fra "dinosauri non aviani" e "dinosauri aviani" serve a discutere l'estinzione della maggior parte delle linee a fine Cretaceo, senza affermare erroneamente che tutti i dinosauri siano scomparsi.

La parentela è sostenuta da un insieme di caratteri scheletrici, dai fossili con piume e dalla progressiva comparsa di strutture associate al movimento alare e alla ventilazione respiratoria. Nessun singolo carattere isolato, ad esempio la presenza di piume, esaurisce la dimostrazione: è la concordanza di molte osservazioni indipendenti a rendere robusta la ricostruzione.

Dromaeosauridi e troodontidi sono linee particolarmente importanti per capire le transizioni paraviane; le loro esatte relazioni reciproche possono dipendere dal campionamento e dai caratteri codificati. Si deve distinguere fra caratteri primitivi condivisi e caratteristiche proprie delle linee aviane derivate.

Dalla squama alla piuma: origine e funzioni

Le piume sono strutture epidermiche complesse con differenti architetture. Il registro fossile mostra rivestimenti filamentosi e piume pennacee in teropodi non necessariamente volatori. La loro origine precede dunque la comparsa del volo battuto come lo conosciamo negli uccelli viventi. Non è corretto pensare che ogni dinosauro piumato fosse capace di volare.

Le prime funzioni delle strutture piumose sono indagate con ipotesi che riguardano isolamento, display visivo, riconoscimento, incubazione e protezione. In seguito alcune tipologie di penne divennero superfici aerodinamiche efficienti. Le caratteristiche attuali possono essere state cooptate da funzioni differenti: un esempio di exaptation, cioè l'acquisizione di un nuovo ruolo per una struttura precedentemente esistente.

Impronte cutanee e pigmenti preservati sono osservazioni preziose, ma non consentono sempre ricostruzioni cromatiche complete. L'assenza di piume in un reperto non dimostra la loro assenza in tutta la specie: la conservazione dei tessuti molli richiede condizioni eccezionali.

Scheletro, polso e trasformazione dell'arto anteriore

L'arto anteriore dei teropodi possedeva già un complesso di ossa e articolazioni capace di notevole mobilità. Attraverso la storia evolutiva delle linee prossime agli uccelli si osservano trasformazioni di spalla, gomito, polso, mano e cintura pettorale che influenzarono postura e cinetica dell'ala.

Una ricerca del 2025 su materiale della Mongolia ha reinterpretato la storia delle ossa carpali: la sostituzione topologica dell'ulnare con il pisiforme avrebbe preceduto gli uccelli propriamente detti e interessato un ventaglio più ampio di teropodi pennaraptori. Il risultato invita a evitare l'idea che ogni elemento dell'apparato del volo sia nato contemporaneamente alla capacità di volare.

Le strutture scheletriche, da sole, non provano potenza muscolare, frequenza del battito o prestazioni di un animale estinto. Le deduzioni funzionali diventano più affidabili se integrate con proporzioni ossee, tracce di inserzioni muscolari, piumaggio preservato e modelli biomeccanici.

Archaeopteryx e il mosaico evolutivo

Archaeopteryx visse nel Giurassico superiore, circa 150 milioni di anni fa, nell'area dell'attuale Germania meridionale. È celebre perché associa piume e ali a denti, dita con artigli e lunga coda ossea. Non costituisce il "primo uccello" in senso necessariamente univoco: il suo ruolo e la posizione di altri avialani antichi sono studiati attraverso confronti filogenetici.

Il quattordicesimo esemplare, noto come Chicago Archaeopteryx, descritto nel 2025, conserva dettagli dello scheletro e del piumaggio. Fra questi figurano penne terziarie interne all'ala che contribuiscono a una superficie aerodinamica continua. Anche la struttura del palato, la colonna vertebrale e le tracce di tessuti del piede forniscono indizi sulla combinazione di tratti primitivi e derivati.

È scorretto attribuire ad Archaeopteryx le capacità di un uccello contemporaneo senza qualificazioni. Le analisi anatomiche sostengono la presenza di adattamenti legati al volo, ma la ricostruzione precisa del suo stile locomotorio, dalla manovrabilità alla frequenza d'impiego del battito, richiede inferenze.



Archaeopteryx: ali piumate insieme a denti, dita con artigli e una lunga coda ossea. Questo insieme di caratteri chiarisce la continuità evolutiva tra teropodi e uccelli.

Altre linee aviane mesozoiche

Gli avialani del Mesozoico non formavano una progressione semplice da Archaeopteryx a un uccello moderno. Il record fossile documenta ramificazioni, molte delle quali terminarono prima o durante la crisi di fine Cretaceo. Alcune linee svilupparono code accorciate, sterni più elaborati e apparati di volo specializzati con combinazioni non identiche a quelle dei neorniti.

Gli enantiorniti furono diversificati nel Cretaceo e presentavano particolarità dell'articolazione della cintura pettorale. Ornithuromorpha include linee più vicine agli uccelli attuali e forme adattate ad ambienti costieri o acquatici. La loro notevole varietà anatomica testimonia che il volo e la locomozione terrestre o acquatica ebbero differenti soluzioni funzionali.

Quando si parla di "uccelli primitivi", il termine non deve suggerire organismi imperfetti o inferiori. Ogni specie fossile era adattata al proprio ambiente e possedeva una combinazione di caratteri acquisiti lungo il proprio ramo evolutivo.

Come può essersi originato il volo

Le tradizionali ipotesi "dagli alberi verso il basso" e "dal terreno verso l'alto" hanno offerto scenari alternativi per l'origine del volo. Nessuna di esse dovrebbe essere presentata come una ricostruzione fotografica di eventi osservati. Le scoperte di piccoli teropodi piumati e gli studi sulle fasi iniziali dell'aerodinamica hanno complicato la contrapposizione binaria.

La presenza di superfici piumate può inizialmente avere favorito equilibrio, controllo dei salti, frenata, stabilità o display, prima di permettere volo sostenuto in alcune linee. Il rapporto tra planata, battito assistito e decollo autonomo potrebbe non essere ricostruibile con una sola sequenza comune a tutti i pennaraptor.

Un criterio essenziale è separare ciò che un fossile dimostra (ad esempio la geometria di una penna o la presenza di un'articolazione) da ciò che una simulazione suggerisce sulle prestazioni. Il confronto con gli uccelli viventi è utile ma non elimina i margini di incertezza.



Microraptor gui. Le lunghe penne sugli arti anteriori e posteriori creavano più superfici aerodinamiche; le prestazioni in volo e le posture utilizzate sono ricostruite attraverso modelli.

La Terra alla fine del Cretaceo

Negli ultimi milioni di anni del Cretaceo la Terra aveva mari epicontinentali, continenti in posizioni diverse dalle attuali e climi globalmente più caldi di quelli odierni. Faune regionali differenti ospitavano grandi teropodi, adrosauri, ceratopsi, titanosauri e numerosi altri vertebrati. Non esisteva un unico ecosistema mondiale dei dinosauri.

Il passaggio fra Cretaceo e Paleogene è datato a circa 66 milioni di anni fa. Il confine stratigrafico K-Pg è riconoscibile in molte successioni geologiche attraverso segnali geochimici e paleontologici, benché la completezza dei sedimenti vari considerevolmente da luogo a luogo.

Per stabilire se un gruppo fosse già in declino prima dell'impatto è necessario considerare lacune di campionamento, differenze fra regioni e metodi statistici. Curve di diversità costruite solo da numero di fossili raccolti possono confondere storia biologica e intensità della ricerca.

Chicxulub: evidenze di un impatto globale

Una struttura da impatto di grandi dimensioni si trova nella penisola dello Yucatán, in Messico. L'impatto di un corpo extraterrestre circa 66 milioni di anni fa è sostenuto dalla struttura del cratere, dalle evidenze mineralogiche di shock e da anomalie geochemiche presenti nei depositi di confine. L'associazione temporale con l'estinzione K-Pg è uno dei risultati più solidi della geologia moderna.

Strati arricchiti in iridio, quarzo scioccato e materiali espulsi dall'impatto sono indizi indipendenti, da interpretare nel loro contesto stratigrafico. L'energia liberata non va tradotta meccanicamente in una sola conseguenza: il sistema Terra rispose attraverso fenomeni simultanei e processi che agirono su scale temporali differenti.

L'affermazione che un impatto abbia innescato la grande crisi non significa che ogni morte sia derivata direttamente dall'onda d'urto o dallo tsunami. Nelle regioni distanti furono determinanti alterazioni climatiche e catene alimentari.



Impressione artistica dell'impatto di Chicxulub. La scena illustra l'immissione di materiale nell'atmosfera; non è una simulazione quantitativa delle dimensioni o dell'evoluzione della nube.

Dall'impatto all'inverno da impatto

L'iniezione nell'atmosfera di polveri, aerosol e fuliggine può ridurre la radiazione solare incidente e alterare la temperatura superficiale. Modelli fisici collegano la diminuzione della luce a una forte compromissione della fotosintesi e, di conseguenza, della produzione primaria su cui dipendono reti alimentari terrestri e marine.

La quantità relativa di polveri silicatiche, solfati e particelle carboniose resta un parametro di ricerca. Nel gennaio 2025 uno studio su campioni dell'evento K-Pg ha stimato circa 67 ± 39 gigatonnellate di zolfo liberato, un valore inferiore ad alcune stime modellistiche precedenti. Il risultato ridimensiona in quella ricostruzione il possibile ruolo specifico dello zolfo, non nega l'impatto né dimostra la debolezza dell'intera perturbazione climatica.

Per valutare la gravità dell'inverno da impatto servono modelli di circolazione atmosferica e oceani, ricostruzioni delle emissioni e dati sedimentari. Le simulazioni producono intervalli di possibilità, non misurazioni dirette della temperatura giornaliera del pianeta 66 milioni di anni fa.

Deccan e concause ambientali

Nel tardo Cretaceo si verificarono importanti eruzioni basaltiche nell'India attuale, associate alla provincia vulcanica dei Trappi del Deccan. L'immissione di gas e aerosol può influenzare clima e chimica oceanica, con effetti variabili in intensità e durata. Il problema scientifico è stabilire cronologia, volume delle emissioni e relazione quantitativa con l'impatto.

L'esistenza delle eruzioni non implica automaticamente che esse abbiano causato da sole l'estinzione dei dinosauri non aviani. Allo stesso modo, riconoscere Chicxulub come principale fattore scatenante non rende irrilevanti condizioni ambientali preesistenti. I due fenomeni possono essere considerati in modelli che distinguono cause immediate, condizioni di vulnerabilità ed effetti di lungo periodo.

La verifica richiede datazioni ad alta precisione, segnali isotopici, modelli di degassamento e comparazioni geografiche. Non tutte le evidenze possiedono lo stesso grado di risoluzione temporale.

Estinzione selettiva e sopravvivenza degli uccelli

Alla fine del Cretaceo scomparvero le linee dei dinosauri non aviani e numerosi gruppi di uccelli mesozoici, mentre il ramo che comprende gli uccelli attuali sopravvisse. Questo è il motivo per cui la frase "i dinosauri si sono estinti" è imprecisa dal punto di vista evolutivo.

Le ragioni della sopravvivenza di alcune linee aviane sono studiate attraverso caratteristiche dietetiche, dimensioni corporee, distribuzione degli habitat e possibilità di resistere al crollo della produttività primaria. Per esempio, la disponibilità di alimenti meno direttamente dipendenti dalle piante verdi potrebbe aver creato vantaggi per alcune popolazioni; non deve però essere elevata a spiegazione unica e provata per tutte le linee.

Le estinzioni sono selettive: specie diverse reagiscono diversamente alla stessa perturbazione. La storia evolutiva comprende sia la perdita di rami filogenetici sia l'espansione dei sopravvissuti nei successivi ecosistemi paleogenici.

Ricostruire una crisi: limiti e metodi

Le estinzioni di massa si studiano combinando stratigrafia, paleontologia, geochimica, geocronologia e modelli climatici. Ogni disciplina osserva finestre parziali: un fossile testimonia la presenza di un organismo, mentre la sua assenza in una formazione può dipendere dalla mancata deposizione, erosione o ricerca.

Un errore comune è confondere l'ultima occorrenza fossile con il vero momento di estinzione. Poiché la fossilizzazione è rara, l'ultimo fossile noto di una specie tende spesso a essere più antico della sua ultima popolazione effettiva. Le analisi devono quindi usare intervalli temporali e correzioni per la qualità del campionamento.

Le cronologie di impatto, vulcanismo e variazioni ecologiche devono essere confrontate tenendo conto delle incertezze delle datazioni. Senza questa attenzione si possono attribuire rapporti causa-effetto a eventi semplicemente vicini nel tempo.

Dopo il confine K-Pg: la radiazione degli uccelli

Nel Paleogene le linee superstiti degli uccelli si diversificarono occupando habitat e nicchie ecologiche lasciati liberi o trasformati dalla crisi. Questo processo viene spesso chiamato radiazione evolutiva: aumento e differenziazione di linee genealogiche attraverso il tempo, non esplosione istantanea di tutte le specie moderne.

La filogenetica molecolare degli uccelli attuali e il registro fossile sono fonti complementari ma non equivalenti. I dati genetici consentono di stimare divergenze fra rami viventi; i fossili forniscono età minime per la presenza di caratteri o gruppi. Le differenze fra stime possono derivare da calibrazioni e modelli.

Gli uccelli odierni sono quindi l'esito di una lunga storia dinosauriana. Piccioni, passeri, rapaci e pinguini discendono da linee che attraversarono, in modo diverso, la trasformazione degli ecosistemi successiva a Chicxulub.

Casi di studio, cronologia e confronto

Caso 1: Archaeopteryx. Le piume delle ali osservabili, insieme ad altre strutture anatomiche, sostengono un collegamento funzionale al volo; resta necessario distinguere capacità aerodinamiche e comportamento effettivamente praticato in vita. Il reperto studiato nel 2025 illustra la capacità di una nuova preparazione di modificare conoscenze su una specie già celebre.

Caso 2: Polso dei pennaraptor. Un'innovazione di natura scheletrica, identificata anche in gruppi non aviani, dimostra che la storia degli adattamenti al volo non coincide esattamente con la comparsa degli uccelli. La ricostruzione evolutiva sfrutta un ampio confronto di ossa omologhe.

Caso 3: Zolfo di Chicxulub. La stima delle emissioni atmosferiche non è una costante immutabile: nuove misure geochimiche possono cambiare i parametri di simulazioni climatiche. La robustezza del quadro generale dell'impatto non dipende da un unico parametro quantitativo.

Caso 4: Gli ultimi fossili. La scomparsa di un taxon da una successione geologica locale non equivale necessariamente alla sua estinzione globale. Servono confronti con aree indipendenti, datazioni e una valutazione del campionamento.

Cronologia essenziale

Periodo indicativo	Evento / evidenza
~230 milioni di anni fa	Prime fasi dell'evoluzione dei dinosauri nel Triassico
~150 milioni di anni fa	Archaeopteryx nel Giurassico superiore
Cretaceo	Diversificazione degli uccelli mesozoici e di molti teropodi piumati
~66 milioni di anni fa	Impatto di Chicxulub e crisi del confine K-Pg
Paleogene	Diversificazione delle linee superstiti di uccelli

Errori da evitare

«Tutti i dinosauri sono estinti»: falso in senso filogenetico, perché gli uccelli sono dinosauri viventi.

«Le piume sono nate per volare»: non dimostrato; strutture piumose precedono il volo e possono avere avuto funzioni diverse.

«Archaeopteryx era l'antenato diretto di tutti gli uccelli moderni»: la sua parentela stretta non dimostra un rapporto diretto di antenato-discendente.

«Il vulcanismo dei Deccan non è mai esistito / ha certamente causato da solo la crisi»: entrambe formulazioni scorrette.

«Il nuovo studio sullo zolfo smentisce Chicxulub»: scorretto; revisiona un parametro, non l'evidenza dell'impatto.

11. Storia delle scoperte

Prima dei dinosauri: fossili, miti e anatomia comparata

La storia delle scoperte dei dinosauri comincia molto prima dell'invenzione del loro nome. Resti di grandi vertebrati fossili erano osservati da secoli, ma mancavano strumenti concettuali per collocarli in una storia biologica della Terra. Un osso isolato non permette, da solo, di riconoscere con certezza l'animale a cui apparteneva: le interpretazioni dipendono dalla qualità del reperto e dai confronti disponibili. Per questo i ritrovamenti più antichi vanno esaminati senza retroproiettare sui loro autori ciò che la paleontologia avrebbe appreso in seguito.

Nel Seicento Robert Plot illustrò un grande osso fossile proveniente dall'Inghilterra. Oggi viene spesso menzionato nella preistoria delle scoperte dinosauriane, ma l'attribuzione del reperto a un dinosauro non costituisce una diagnosi moderna verificabile basata su un campione conservato. Il punto importante è metodologico: descrivere un oggetto naturale precede la possibilità di attribuirlo in modo affidabile a una specie.

Tra Settecento e Ottocento l'anatomia comparata, la stratigrafia e il riconoscimento dell'estinzione trasformarono la ricerca. Georges Cuvier mostrò come caratteri scheletrici e confronti con animali viventi potessero aiutare a identificare vertebrati estinti. Le osservazioni geologiche chiarirono inoltre che gli strati racchiudevano successioni faunistiche differenti, collocate in un passato molto più antico della storia umana.

Mary Anning e la nascita della paleontologia dei vertebrati

Mary Anning svolse un ruolo decisivo nello studio dei rettili marini fossili presso Lyme Regis. Gli esemplari di ittiosauri e plesiosauri da lei portati alla luce erano fondamentali per riconoscere forme di vita radicalmente diverse da quelle attuali. Questi animali non erano dinosauri: inserirli nella loro storia significa comprendere il contesto scientifico, non confondere gruppi zoologici distinti.

Il caso di Anning permette anche di affrontare un problema storico: una parte del lavoro di ricerca, raccolta, preparazione e identificazione veniva svolta da persone che non godevano della stessa visibilità degli autori delle pubblicazioni. Ricostruire la storia delle scoperte richiede quindi di distinguere chi trovò e preparò un reperto, chi lo studiò e chi ne pubblicò il nome. La storia della paleontologia è anche una storia delle istituzioni, del mercato dei fossili e dell'accesso alla professione.

1824–1842: Megalosaurus, Iguanodon e Hylaeosaurus

Nel 1824 William Buckland descrisse Megalosaurus, il primo dinosauro a ricevere una denominazione scientifica formale prima ancora che esistesse la categoria Dinosauria. Il materiale disponibile era frammentario; le prime ricostruzioni ne risentivano e lo rappresentavano come un gigantesco rettile quadrupede. Interpretazioni successive, fondate su reperti più informativi e sul confronto con altri teropodi, ne hanno chiarito la locomozione bipede.

Gideon Mantell descrisse Iguanodon nel 1825, basandosi in particolare sull'analogia tra certi denti fossili e quelli delle iguane. Nel 1833 descrisse Hylaeosaurus. Sono tre nomi essenziali non perché oggi riassumano la diversità dei dinosauri, ma perché resero possibile riconoscere caratteri comuni in vertebrati fossili prima considerati separatamente.

Nel 1842 Richard Owen introdusse il nome Dinosauria raggruppando Megalosaurus, Iguanodon e Hylaeosaurus. L'operazione non equivale alla classificazione filogenetica moderna: Owen lavorava con un inventario limitato di ossa e con idee anatomiche diverse dalle attuali. Resta però una svolta storica: i dinosauri cominciarono a essere studiati come un insieme riconoscibile e non soltanto come curiosità isolate.

Crystal Palace e la nascita del dinosauro pubblico

Nel 1854 il pubblico londinese vide le grandi ricostruzioni di animali preistorici di Crystal Palace, realizzate da Benjamin Waterhouse Hawkins con la consulenza scientifica di Richard Owen. Questi modelli hanno oggi un evidente aspetto antiquato: alcuni dinosauri presentano proporzioni e posture incongrue rispetto alle conoscenze moderne. Sarebbe però scorretto giudicarli soltanto come errori ingenui: erano ipotesi tridimensionali costruite sulle prove allora disponibili.

Le ricostruzioni monumentali ebbero un effetto duraturo sul rapporto tra scienza e società. Trasformarono reperti specialistici in animali visualizzabili, ma fecero anche apparire definitiva una conoscenza ancora provvisoria. Questa tensione persiste nella paleoarte contemporanea: ogni illustrazione dovrebbe esplicitare ciò che è ricostruito con certezza relativa e ciò che dipende da inferenze.

Bernissart 1878: quando emersero scheletri quasi completi

Nel 1878, in una miniera di carbone di Bernissart in Belgio, furono trovati numerosi scheletri di Iguanodon, molti relativamente completi. Il ritrovamento cambiò la ricostruzione di un animale conosciuto in precedenza soprattutto attraverso resti parziali. Il celebre "corno" delle prime raffigurazioni fu riconosciuto come un elemento della mano, lo sperone del pollice.

Le ricostruzioni storiche belghe mantennero a lungo una postura molto eretta, quasi da canguro, mentre gli studi successivi hanno riconosciuto una locomozione più articolata, prevalentemente quadrupede per le forme adulte considerate. La sequenza delle interpretazioni mostra che un fossile più completo non elimina automaticamente tutte le incertezze: richiede modelli biomeccanici, articolazioni corrette e comparazioni rigorose.

Le Bone Wars: competizione, scoperte e costi scientifici

Nell'ultimo terzo dell'Ottocento, la rivalità tra Othniel Charles Marsh ed Edward Drinker Cope segnò la ricerca sui vertebrati fossili dell'Ovest nordamericano. La cosiddetta "Bone Wars" contribuì alla raccolta e alla descrizione di grandi quantità di materiale e all'affermazione di importanti istituzioni museali. Tuttavia la competizione incoraggiò talvolta pubblicazioni affrettate, dispute sulle priorità, conflitti personali e pratiche di raccolta problematiche.

La lezione non è che la competizione sia sempre negativa o che tutte le scoperte del periodo siano inaffidabili. È invece che il valore scientifico di un nome dipende dall'esistenza di una diagnosi, di un campione documentato e di una storia stratigrafica ricostruibile. Molte denominazioni ottocentesche sono state successivamente riesaminate: alcune restano valide, altre risultano sinonimi o taxa dubbi. La revisione non cancella la scoperta, ma migliora la precisione della classificazione.

Tecniche di scavo e musei tra Ottocento e Novecento

Con l'aumento dei ritrovamenti si svilupparono procedure più sistematiche: delimitazione dello scavo, annotazione dell'orientamento delle ossa, registrazione della loro posizione, consolidamento e protezione durante il trasporto. John Bell Hatcher è ricordato tra i ricercatori che contribuirono alla raccolta di informazioni contestuali sul campo. La provenienza stratigrafica di un reperto conta quanto la sua morfologia: senza contesto diventa difficile determinarne età, ambiente e associazioni.

I musei trasformarono il fossile da oggetto di raccolta a documento pubblico e scientifico. Preparazione, restauro e montaggio, tuttavia, non sono operazioni neutre: un'articolazione inesatta o una ricostruzione troppo libera possono influenzare generazioni di studiosi e visitatori. Per questo è importante separare le parti originali da quelle restaurate e conservare disegni, fotografie, inventari e schede di preparazione.



Illustrazione di uno scavo paleontologico moderno: i fossili vengono documentati e liberati gradualmente dalla matrice, mantenendo le informazioni sulla loro posizione.

Le spedizioni internazionali e la diversità dei continenti

Il Novecento ampliò enormemente la geografia delle scoperte. Le raccolte in Mongolia e in Cina portarono all'attenzione della comunità scientifica diversi dinosauri asiatici e offrirono reperti eccezionali per lo studio di nidi, uova e teropodi. Le campagne africane, comprese quelle a Tendaguru, misero in evidenza faune giurassiche differenti dalle grandi associazioni nordamericane. Le ricerche nell'America meridionale hanno poi consentito di riconoscere numerose linee di sauropodi e teropodi della Gondwana.

Questa espansione va letta anche attraverso le pratiche storiche di esportazione e la proprietà culturale dei fossili. La cooperazione internazionale contemporanea richiede un'attenzione crescente alla normativa del paese d'origine, alla partecipazione dei ricercatori locali e alla conservazione accessibile dei campioni. L'elenco delle specie note riflette dunque sia la storia biologica sia la storia delle spedizioni.

Dalla postura statica alla Dinosaur Renaissance

Per lungo tempo molte ricostruzioni popolari raffigurarono i dinosauri come animali lenti e pesanti. Questa visione non fu mai assoluta e vari ricercatori proposero alternative, ma il lavoro di John Ostrom segnò un passaggio cruciale. Nel 1969 pubblicò gli studi su *Deinonychus antirrhopus*, un teropode dalle specializzazioni locomotorie e predatorie incompatibili con l'immagine uniforme del grande rettile goffo.

La cosiddetta Dinosaur Renaissance fu un cambiamento di programma scientifico: si cominciarono a investigare con maggiore intensità locomozione, ecologia, metabolismo, comportamento e parentela evolutiva con gli uccelli. Robert Bakker fu una delle voci più influenti nel dibattito pubblico e accademico. Anche qui occorre evitare una narrazione semplicistica: nuove ipotesi possono essere feconde pur non risultando tutte confermate nei dettagli.

Cladistica, filogenesi e revisioni tassonomiche

La sistematica moderna confronta numerosi caratteri anatomici per proporre alberi di parentela, spesso mediante matrici filogenetiche e algoritmi che valutano differenti ipotesi evolutive. Un albero non è una fotografia del passato, ma una spiegazione testabile dei dati disponibili. Nuove specie o nuove codifiche di caratteri possono cambiare la posizione di alcuni gruppi.

La nomenclatura distingue il nome del genere da quello della specie; il nome può rimanere storicamente importante anche quando non rappresenta più un taxon valido. Un nomen dubium, per esempio, è un nome basato su materiale insufficiente a distinguere affidabilmente un taxon; un sinonimo junior indica invece, in determinati casi, una denominazione successiva riferibile a un taxon già nominato. Un repertorio completo deve includere questi stati senza presentare ogni nome pubblicato come una specie biologica separata.

Fossili eccezionali: piume, uova e tessuti

Le formazioni a conservazione eccezionale hanno rivoluzionato ciò che è possibile inferire sui dinosauri. Reperti con impressioni di tegumento e piume rendono studiabili strutture invisibili nei normali scheletri. La scoperta e lo studio dei dinosauri piumati, insieme a quelli degli uccelli basali, hanno reso più precisa la ricostruzione dell'evoluzione delle penne e delle diverse capacità locomotorie.

Anche uova, embrioni, piste e aggregazioni di scheletri costituiscono fonti preziose, ma richiedono cautela interpretativa. La presenza di più individui in un luogo non dimostra automaticamente una socialità complessa, e un nido non documenta da solo un comportamento parentale specifico. Il principio metodologico è confrontare più linee di evidenza indipendenti prima di trasformare un'ipotesi in una ricostruzione.

L'era digitale: tomografia, modelli 3D e dati aperti

La tomografia computerizzata permette di ricostruire strutture interne senza danneggiare il fossile, mentre la fotogrammetria e la scansione tridimensionale facilitano misurazioni, confronti e accesso remoto. Metodi quantitativi applicati a cranio, arti e colonna vertebrale consentono di testare ipotesi biomeccaniche, pur dipendendo dalle assunzioni inserite nel modello.

La digitalizzazione delle collezioni migliora la riproducibilità, ma un modello tridimensionale non sostituisce interamente il reperto fisico. Dati sulla provenienza, restauri, deformazioni tafonomiche e incertezza delle misure devono accompagnare i file. La ricerca del futuro dipenderà tanto da nuove tecnologie quanto dalla qualità di catalogazione e conservazione delle collezioni.

Come nasce una ricostruzione paleontologica attendibile

Un'immagine di dinosauro è una ricostruzione ipotetica, non una fotografia del passato. Il percorso inizia dall'assemblaggio delle ossa, prosegue con le articolazioni e la massa muscolare ricostruite per confronto con parenti viventi e si completa con tessuti esterni, colorazione e ambiente. Il livello di attendibilità diminuisce in genere passando dalle ossa conservate ai dettagli più difficili da fossilizzare.

Il metodo del confronto filogenetico con uccelli e coccodrilli fornisce una base utile per riconoscere possibili tessuti molli e strutture anatomiche. Quando le impronte cutanee o i melanosomi fossili sono presenti, parti della ricostruzione possono essere vincolate direttamente; quando mancano, piumaggio, colore e distribuzione dei tessuti devono essere esplicitamente presentati come inferenze.

Una buona tavola scientifica dovrebbe indicare quali elementi provengono dal singolo esemplare, quali sono ricostruiti sulla base di parenti vicini e quali sono scelte illustrative. È consigliabile associare alla tavola il numero di catalogo del reperto o almeno la pubblicazione cui fa riferimento.

Problemi aperti: mercato dei fossili, riproducibilità e accesso

Le aste di scheletri e il commercio di fossili pongono problemi complessi. La vendita non rende automaticamente un reperto privo di valore scientifico, ma può limitarne lo studio se non è garantito l'accesso a lungo termine da parte dei ricercatori. Le norme variano a seconda dei paesi e del tipo di terreno da cui provengono i fossili: non esiste una regola mondiale unica.

La riproducibilità impone di pubblicare fotografie, misure, confronto diagnostico, riferimenti ai campioni e contesto geologico. Quando questi elementi sono assenti, persino un nome molto pubblicizzato può rivelarsi scientificamente difficile da valutare. La storia della paleontologia insegna che la scoperta è soltanto l'inizio di una catena di verifiche.

Conservazione dei fossili, provenienza e responsabilità scientifica

Un fossile è tanto più utile quanto meglio si conoscono la località di ritrovamento, la posizione stratigrafica e il contesto sedimentario. Un reperto privo di provenienza verificabile può perdere informazioni che nessuna successiva analisi in laboratorio riesce a recuperare. Per questo la documentazione di scavo e la catena di custodia sono parti integranti della ricerca.

Le leggi sul possesso, sull'esportazione e sul commercio dei fossili variano tra paesi e talvolta fra regioni dello stesso stato. La gestione di un reperto dipende dalla disciplina della giurisdizione interessata; sono inoltre importanti la collaborazione con musei e ricercatori e il coinvolgimento delle comunità locali.

La riproducibilità richiede accesso ai reperti o a documentazione adeguata: fotografie, scansioni tridimensionali, misurazioni, cataloghi e descrizioni diagnostiche. Il mercato di esemplari eccezionali può ostacolare la verifica indipendente quando il materiale non è accessibile alla ricerca.

Come leggere una scoperta nuova senza farsi ingannare

Quando viene annunciato un nuovo dinosauro occorre chiedersi innanzitutto se sia stato pubblicato un lavoro scientifico e quale materiale costituisca l'olotipo. Vanno poi controllati la diagnosi differenziale, la provenienza stratigrafica, la qualità delle immagini e le analisi che sostengono l'attribuzione. Un comunicato stampa può comunicare correttamente una scoperta, ma non è un sostituto dello studio originale.

Le formulazioni "più grande", "più antico", "primo" e "anello mancante" sono particolarmente delicate. Le prime tre dipendono da misure, cronologia, conservazione e criteri di confronto; l'ultima è spesso una semplificazione giornalistica poco adatta alla logica ramificata dell'evoluzione.

Cronologia essenziale

Data	Evento
1677	Robert Plot illustra un grande osso fossile in Inghilterra.
1810–1820	Gli studi sui rettili marini fossili associati a Mary Anning contribuiscono alla nascente paleontologia.
1824	Buckland descrive Megalosaurus.
1825	Mantell descrive Iguanodon.
1833	Mantell descrive Hylaeosaurus.
1842	Owen introduce il gruppo Dinosauria.
1854	Presentazione pubblica dei modelli preistorici di Crystal Palace.
1870–1890	Fase principale della rivalità scientifica Marsh–Cope.
1878	Scoperta degli scheletri di Iguanodon a Bernissart.
1969	Ostrom pubblica gli studi su Deinonychus.
Anni 1990–2000	Nuovi fossili piumati rafforzano l'analisi del rapporto tra teropodi e uccelli.
XXI secolo	Diffusione di CT, scansioni 3D, analisi quantitative e collezioni digitali.

12. Catalogo sistematico delle specie

Questo catalogo riunisce le specie trattate nelle schede sistematiche e una selezione di altri dinosauri importanti per la storia evolutiva e delle scoperte. Ogni voce collega il nome alla classificazione, al periodo geologico e ai luoghi di ritrovamento; le informazioni più estese distinguono i resti conosciuti dalle interpretazioni biologiche. Le località indicano dove sono stati trovati i fossili, non necessariamente l'intera distribuzione antica. Il repertorio non coincide con un censimento di tutte le specie descritte: nomi, sinonimie e parentele possono cambiare con il riesame dei reperti.

I principali gruppi del catalogo

Raggruppamento	Caratteri generali
Teropodi	Dinosauri prevalentemente bipedi, inclusi gli uccelli
Sauropodomorfi	Forme primitive bipedi e sauropodi quadrupedi
Ornitischi	Diverse linee erbivore, tra cui ornitopodi e dinosauri corazzati

Specie in ordine alfabetico

Abrictosaurus consors

Gruppo	Ornithischia: Heterodontosauridae
Età	Giurassico inferiore
Località	Africa australe

Ornitischio precoce con dentizione specializzata, utile nello studio dell'evoluzione alimentare.

Achelousaurus horneri

Gruppo	Ornithischia: Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (Montana)

Ceratopside noto da crani con ornamentazioni ossee; importante per discutere la successione evolutiva dei centrosaurini.

Acrocanthosaurus atokensis

Gruppo	Theropoda; Carcharodontosauria
Età	Cretaceo inferiore
Località	Stati Uniti

Ajkaceratops kozmai

Gruppo	Ornithischia; Ceratopsia
Età	Cretaceo superiore
Località	Ungheria

La revisione del 2026 propone *Mochlodon vorosi* come sinonimo più recente.

Alamosaurus sanjuanensis

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Albertosaurus sarcophagus

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Alioramus remotus

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauroida
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Allosaurus fragilis

Gruppo	Theropoda; Allosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Amargasaurus cazaui

Gruppo	Sauropodomorpha; Dicraeosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Argentina

Ankylosaurus magniventris

Gruppo	Ornithischia; Ankylosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Anteavis crurilongus

Gruppo	Theropoda basali
Età	Triassico superiore, Carnico
Località	Argentina: Formazione Ischigualasto
Descrizione	Martínez e colleghi, 2025
Stato	Nome formalmente descritto; revisione tassonomica sempre possibile

Materiale fossile e inquadramento. Questo teropode arcaico è stato descritto da resti provenienti dalla Formazione Ischigualasto, una sequenza fondamentale per studiare la prima diversificazione dei dinosauri. Gli autori lo collocano al di fuori di Neotheropoda, pur rilevando caratteri anatomici precedentemente ritenuti tipici di forme più derivate.

Importanza paleontologica. La combinazione di tratti primitivi e derivati evidenzia che l’evoluzione iniziale dei dinosauri predatori non fu una successione lineare di forme progressivamente più “moderne”. È invece compatibile con una diversificazione precoce di linee contemporanee.

Limiti e questioni aperte. La collocazione filogenetica deriva da analisi comparative e resta suscettibile di revisione con la scoperta di altri fossili.

Apatosaurus louisae

Gruppo	Sauropodomorpha; Diplodocidae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Aquilops americanus

Gruppo	Ornithischia: Ceratopsia
Età	Cretaceo inferiore
Località	USA (Montana)

Piccolo ceratopsio basale nordamericano: rivela collegamenti filogenetici e biogeografici complessi con forme asiatiche.

Archaeocursor asiaticus

Gruppo	Ornithischia: Ornithischio basale
Età	Giurassico inferiore
Località	Cina

La descrizione del 2025, basata soprattutto sul femore, ha proposto una posizione molto precoce tra gli ornitischii asiatici, ma con supporto filogenetico debole.

Archaeopteryx lithographica

Gruppo	Theropoda; Avialae (dinosauro aviano fossile)
Età	Giurassico superiore
Località	Germania

Argentinosaurus huinculensis

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Aucasaurus garridoi

Gruppo	Theropoda; Abelisauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Austroraptor cabazai

Gruppo	Theropoda; Unenlagiinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Baiyinosaurus baojiensis

Gruppo	Ornithischia: Stegosauria
Età	Giurassico medio
Località	Cina: Gansu, Formazione Wangjiashan
Descrizione	Li e colleghi, 2024
Stato	Nome formalmente descritto; revisione tassonomica sempre possibile

Materiale fossile e inquadramento. Baiyinosaurus è uno stegosauro della Cina nordoccidentale, descritto da una regione geografica in cui erano già noti numerosi dinosauri di altri gruppi. La sua identificazione aggiunge un tassello a un registro fossile ancora relativamente scarso per le prime fasi evolutive degli stegosauri.

Importanza paleontologica. I caratteri anatomici e il confronto filogenetico suggeriscono una posizione utile a comprendere le forme precoci di Stegosauria, prima della diffusione mondiale più evidente nel Giurassico superiore.

Limiti e questioni aperte. Le relazioni tra stegosauri primitivi sono oggetto di aggiornamento continuo, anche per la disomogeneità dei resti disponibili.

Barosaurus lentus

Gruppo	Sauropodomorpha; Diplodocidae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Baryonyx walkeri

Gruppo	Theropoda; Spinosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Regno Unito

Beipiaosaurus inexpectus

Gruppo	Theropoda; Therizinosauria
Età	Cretaceo inferiore
Località	Cina

Borealopelta markmitchelli

Gruppo	Ornithischia; Nodosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Canada

Brachiosaurus altithorax

Gruppo	Sauropodomorpha; Brachiosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Brachylophosaurus canadensis

Gruppo	Ornithischia; Saurolophinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Buitreraptor gonzalezorum

Gruppo	Theropoda; Unenlagiinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Buriolestes schultzi

Gruppo	Sauropodomorpha; Sauropodomorpha basale
Età	Triassico superiore
Località	Brasile

Camarasaurus lentus

Gruppo	Sauropodomorpha; Macronaria
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Camptosaurus dispar

Gruppo	Ornithischia: Iguanodontia
Età	Giurassico superiore
Località	USA

Ornitopode robusto del Giurassico nordamericano; la storia nomenclaturale del genere comprende più riassegnazioni e revisioni.

Carcharodontosaurus saharicus

Gruppo	Theropoda; Carcharodontosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Africa settentrionale

Carnotaurus sastrei

Gruppo	Theropoda; Abelisauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina



Carnotaurus sastrei: corna sopra gli occhi, cranio breve e arti anteriori fortemente ridotti. La ricostruzione mette in evidenza le proporzioni tipiche degli abelisauridi.

Caudipteryx zoui

Gruppo	Theropoda; Oviraptorosauria
Età	Cretaceo inferiore
Località	Cina

Centrosaurus apertus

Gruppo	Ornithischia; Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Ceratosaurus nasicornis

Gruppo	Theropoda; Ceratosauria
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Chakisaurus nekul

Gruppo	Ornithischia: Ornithopoda, Elasmaria
Età	Cretaceo superiore, Cenomaniano–Turoniano
Località	Argentina: Patagonia, Formazione Huincul
Descrizione	Alvarez Nogueira e colleghi, 2024
Stato	Nome formalmente descritto; revisione tassonomica sempre possibile

Materiale fossile e inquadramento. Questa specie è stata riconosciuta da resti postcranici della Formazione Huincul, in Patagonia. La pubblicazione originale la attribuisce agli ornitopodi elasmariani, un insieme di erbivori sudamericani importanti per ricostruire la diversità ecologica del Cretaceo.

Importanza paleontologica. La morfologia delle vertebre caudali e delle ossa degli arti suggerisce combinazioni anatomiche non riconosciute in precedenza in questo gruppo. Le interpretazioni funzionali includono ipotesi sulla postura della coda e sulla locomozione.

Limiti e questioni aperte. Le ipotesi biomeccaniche richiedono verifiche comparative e non vanno trasformate in descrizioni di comportamenti direttamente osservati.

Chasmosaurus belli

Gruppo	Ornithischia; Chasmosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Citipati osmolskae

Gruppo	Theropoda; Oviraptoridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Coelophysis bauri

Gruppo	Theropoda; Coelophysoidea
Età	Triassico superiore
Località	Stati Uniti

Compsognathus longipes

Gruppo	Theropoda; Coelurosauria
Età	Giurassico superiore
Località	Germania

Concavenator corcovatus

Gruppo	Theropoda; Carcharodontosauria
Età	Cretaceo inferiore
Località	Spagna

Corythosaurus casuarius

Gruppo	Ornithischia; Lambeosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Cryolophosaurus ellioti

Gruppo	Theropoda; Neotheropoda
Età	Giurassico inferiore
Località	Antartide

Dacentrurus armatus

Gruppo	Ornithischia; Stegosauria
Età	Giurassico superiore
Località	Regno Unito/Europa

Daspletosaurus torosus

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Deinocheirus mirificus

Gruppo	Theropoda; Deinocheiridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Deinonychus antirrhopus

Gruppo	Theropoda; Dromaeosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Stati Uniti

Diabloceratops eatoni

Gruppo	Ornithischia: Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (Utah)

Ceratopside con prolungamenti del collare; contribuisce alla ricostruzione delle prime fasi evolutive dei centrosaurini.

Dicraeosaurus hansemanni

Gruppo	Sauropodomorpha; Dicraeosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Tanzania

Dilophosaurus wetherilli

Gruppo	Theropoda; Dilophosauridae / neoteropodi basali
Età	Giurassico inferiore
Località	Stati Uniti

Diplodocus carnegii

Gruppo	Sauropodomorpha; Diplodocidae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Dreadnoughtus schrani

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Dryosaurus altus

Gruppo	Ornithischia; Dryosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Duriavenator hesperis

Gruppo	Theropoda: Megalosauridae
Età	Giurassico medio
Località	Regno Unito

Teropode britannico noto da resti cranici; utile nei confronti fra megalosauroidi giurassici.

Dysalotosaurus lettowvorbecki

Gruppo	Ornithischia: Ornithopoda basali
Età	Giurassico superiore
Località	Tanzania

Piccolo erbivoro del Tendaguru conosciuto da numerosi reperti, utile allo studio della crescita.

Edmontonia longiceps

Gruppo	Ornithischia; Nodosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Edmontosaurus annectens

Gruppo	Ornithischia; Hadrosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Edmontosaurus regalis

Gruppo	Ornithischia; Hadrosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Einiosaurus procurvicornis

Gruppo	Ornithischia: Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (Montana)

Ceratopside dalla distintiva curvatura del corno nasale, documentato da più crani e da accumuli di resti ossei.

Elaphrosaurus bambergi

Gruppo	Theropoda; Ceratosauria
Età	Giurassico superiore
Località	Tanzania

Emiliasaura alessandrii

Gruppo	Ornithischia: Ornithopoda; affinità discusse
Età	Cretaceo inferiore, Valanginiano
Località	Argentina: Patagonia nordoccidentale
Descrizione	Coria e colleghi, 2024/2025
Stato	Nome formalmente descritto; revisione tassonomica sempre possibile

Emiliasaura alessandrii è un ornitopode del Valanginiano della Patagonia nordoccidentale. La descrizione originaria ne proponeva l'appartenenza ai Rhabdodontomorpha; analisi successive lo collocano fra gli styracosterni, quindi la posizione filogenetica resta discussa.

Il fossile amplia la conoscenza degli erbivori sudamericani del Cretaceo inferiore e permette di confrontare ipotesi differenti sulla loro diversificazione.

Enigmacursor mollyborthwickae

Gruppo	Ornithischia: Ornitischio basale
Età	Giurassico superiore
Località	USA

Piccolo dinosauro erbivoro della Formazione Morrison, descritto nel 2025 dopo una rivalutazione di materiale precedentemente classificato in altro modo.

Eolambia caroljonesa

Gruppo	Ornithischia: Hadrosauroidea
Età	Cretaceo superiore, Cenomaniano inferiore
Località	USA

Erbivoro vicino alla linea evolutiva degli adrosauri: i ritrovamenti di individui di età diverse aiutano a studiarne lo sviluppo.

Eoraptor lunensis

Gruppo	Sauropodomorpha; Sauropodomorpha basale (discussa)
Età	Triassico superiore
Località	Argentina

Erlikosaurus andrewsi

Gruppo	Theropoda; Therizinosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Euhelopus zdanskyi

Gruppo	Sauropodomorpha: Sauropoda
Età	Cretaceo inferiore
Località	Cina

Sauropode con caratteristiche peculiari delle vertebre cervicali, centrale nelle discussioni sulla diversificazione dei sauropodi asiatici.

Euoplocephalus tutus

Gruppo	Ornithischia; Ankylosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Europasaurus holgeri

Gruppo	Sauropodomorpha; Macronaria
Età	Giurassico superiore
Località	Germania

Falcarius utahensis

Gruppo	Theropoda: Therizinosauria
Età	Cretaceo inferiore
Località	USA (Utah)

Teropode con artigli ricurvi e caratteri compatibili con una trasformazione delle strategie alimentari nei terizinosauri.

Ferencerasatops shqiperorum

Gruppo	Ornithischia: Ceratopsia (ipotesi 2026)
Età	Cretaceo superiore
Località	Romania

Specie storicamente assegnata a Zalmoxes; analisi del 2026 la reinterpretano come ceratopsio: assegnazione da seguire con particolare attenzione.

Gallimimus bullatus

Gruppo	Theropoda; Ornithomimidae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Giganotosaurus carolinii

Gruppo	Theropoda; Carcharodontosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Gigantoraptor erlianensis

Gruppo	Theropoda; Oviraptorosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Cina

Giraffatitan brancai

Gruppo	Sauropodomorpha; Brachiosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Tanzania

Gorgosaurus libratus

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada/Stati Uniti

Gryposaurus monumentensis

Gruppo	Ornithischia: Hadrosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (Utah)

Adrosauride dal caratteristico profilo nasale, rilevante nella fauna del Campaniano dello Utah.

Gryposaurus notabilis

Gruppo	Ornithischia; Saurolophinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Guanlong wucaii

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauroida
Età	Giurassico superiore
Località	Cina

Haya griva

Gruppo	Ornithischia: Ornithischia basali
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Piccolo ornitischio asiatico; i suoi rapporti filogenetici dipendono dai caratteri e dai campionamenti delle analisi considerate.

Herrerasaurus ischigualastensis

Gruppo	Theropoda; Herrerasauridae / posizione discussa
Età	Triassico superiore
Località	Argentina

Heterodontosaurus tucki

Gruppo	Ornithischia; Heterodontosauridae
Età	Giurassico inferiore
Località	Sudafrica

Homalocephale calathocercos

Gruppo	Ornithischia; Pachycephalosauria (controverso)
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Huayangosaurus taibaii

Gruppo	Ornithischia; Huayangosauridae
Età	Giurassico medio
Località	Cina

Hypacrosaurus altispinus

Gruppo	Ornithischia; Lambeosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Hypacrosaurus stebingeri

Gruppo	Ornithischia: Lambeosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA e Canada

Materiale fossile di diverse età, compresi giovanili e nidi, offre dati preziosi sulla crescita; la delimitazione rispetto ad altre forme affini è discussa.

Hypsilophodon foxii

Gruppo	Ornithischia; Neornithischia
Età	Cretaceo inferiore
Località	Regno Unito

Iguanodon bernissartensis

Gruppo	Ornithischia; Iguanodontia
Età	Cretaceo inferiore
Località	Belgio

Isisaurus colberti

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	India

Jainosaurus septentrionalis

Gruppo	Sauropodomorpha: Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	India

Sauropode indiano utile a discutere la distribuzione dei titanosauri nel Gondwana tardo-cretacico.

Jinchuanloong niedu

Gruppo	Sauropodomorpha: Eusauropoda
Età	Giurassico medio
Località	Cina: Gansu, Formazione Xinhe
Descrizione	Li e colleghi, 2025
Stato	Nome formalmente descritto; revisione tassonomica sempre possibile

Materiale fossile e inquadramento. Il taxon è descritto da uno scheletro parziale associato comprendente un cranio quasi completo con mandibola, vertebre cervicali anteriori e una serie articolata di vertebre caudali. Il cranio è un elemento particolarmente prezioso, perché per molti sauropodi le informazioni craniche sono frammentarie.

Importanza paleontologica. Alcuni caratteri del cranio ricordano eusauropodi relativamente primitivi, mentre altri sono condivisi con sauropodi più derivati. Il nuovo fossile contribuisce quindi alla ricostruzione dell’evoluzione iniziale degli eusauropodi dell’Asia orientale.

Limiti e questioni aperte. La collocazione precisa entro Eusauropoda dipende dai caratteri selezionati e dai confronti inclusi nelle analisi filogenetiche.

Kentrosaurus aethiopicus

Gruppo	Ornithischia; Stegosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Tanzania

Kiyacursor longipes

Gruppo	Theropoda: Ceratosauria, Noasauridae
Età	Cretaceo inferiore, Aptiano
Località	Russia: Siberia occidentale, Formazione Ilek
Descrizione	Averianov e colleghi, 2024
Stato	Nome formalmente descritto; revisione tassonomica sempre possibile

Materiale fossile e inquadramento. Il materiale attribuito a questa specie comprende elementi delle vertebre, del cinto pettorale, dell’arto anteriore e degli arti posteriori. L’animale apparteneva ai noasauridi, un ramo dei ceratosauri, e rappresenta un importante rinvenimento asiatico di età cretacica.

Importanza paleontologica. Le proporzioni delle ossa degli arti posteriori indicano una peculiare organizzazione del piede, con terzo metatarsale importante e secondo ridotto; gli autori le interpretano come indizi di specializzazione per la corsa.

Limiti e questioni aperte. La capacità locomotoria non è stata misurata direttamente: la ricostruzione funzionale si fonda sul confronto anatomico.

Kosmoceratops richardsoni

Gruppo	Ornithischia; Chasmosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Lambeosaurus lambei

Gruppo	Ornithischia; Lambeosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Leptoceratops gracilis

Gruppo	Ornithischia; Leptoceratopsidae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Lesothosaurus diagnosticus

Gruppo	Ornithischia; Ornithischia basale
Età	Giurassico inferiore
Località	Lesotho

Lufengosaurus huenei

Gruppo	Sauropodomorpha; Massospondylidae
Età	Giurassico inferiore
Località	Cina

Lythronax argestes

Gruppo	Theropoda: Tyrannosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (Utah)

Tirannosauride relativamente antico, fondamentale per lo studio della diversificazione dei predatori di Laramidia.

Magyarosaurus dacus

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Romania

Maiasaura peeblesorum

Gruppo	Ornithischia; Saurolophinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Majungasaurus crenatissimus

Gruppo	Theropoda; Abelisauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Madagascar

Mamenchisaurus constructus

Gruppo	Sauropodomorpha; Mamenchisauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Cina

Mantellisaurus atherfieldensis

Gruppo	Ornithischia; Iguanodontia
Età	Cretaceo inferiore
Località	Regno Unito

Mapusaurus roseae

Gruppo	Theropoda; Carcharodontosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Masiakasaurus knopfleri

Gruppo	Theropoda; Noosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Madagascar

Massospondylus carinatus

Gruppo	Sauropodomorpha; Massospondylidae
Età	Giurassico inferiore
Località	Sudafrica

Megalosaurus bucklandii

Gruppo	Theropoda; Megalosauridae
Età	Giurassico medio
Località	Regno Unito

Microraptor gui

Gruppo	Theropoda; Dromaeosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Cina

Mierasaurus bobyongi

Gruppo	Sauropodomorpha: Sauropoda
Età	Cretaceo inferiore
Località	USA (Utah)

Sauropode importante per le connessioni biogeografiche con lignaggi noti in Europa nel Giurassico.

Miragaia longicollum

Gruppo	Ornithischia; Stegosauria (posizione/validità discusse)
Età	Giurassico superiore
Località	Portogallo

Mononykus olecranus

Gruppo	Theropoda; Alvarezsauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Mussaurus patagonicus

Gruppo	Sauropodomorpha; Sauropodomorpha
Età	Giurassico inferiore
Località	Argentina

Nasutoceratops titusi

Gruppo	Ornithischia: Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (Utah)

Ceratopside con grandi corna sopraorbitali e un muso caratteristico; documenta la varietà di morfologie all'interno dei centrosaurini.

Neovenator salerii

Gruppo	Theropoda; Allosauroidea
Età	Cretaceo inferiore
Località	Regno Unito

Nigersaurus taqueti

Gruppo	Sauropodomorpha; Rebbachisauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Niger

Olorotitan arharensis

Gruppo	Ornithischia: Lambeosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Russia (regione dell'Amur)

Adrosauride dal grande scheletro relativamente completo, informativo per i rapporti faunistici tra Asia orientale e Nord America.

Omeisaurus junghsiensis

Gruppo	Sauropodomorpha; Mamenchisauridae / affini
Età	Giurassico medio
Località	Cina

Opisthocoelicaudia skarzynskii

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Ornithomimus edmontonicus

Gruppo	Theropoda; Ornithomimidae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Oryctodromeus cubicularis

Gruppo	Ornithischia: Ornithopoda basali
Età	Cretaceo
Località	USA

Reperti in associazione con strutture interpretate come tane offrono una rara documentazione di comportamento fossorio.

Ouranosaurus nigeriensis

Gruppo	Ornithischia; Iguanodontia
Età	Cretaceo inferiore
Località	Niger

Oviraptor philoceratops

Gruppo	Theropoda; Oviraptoridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Pachycephalosaurus wyomingensis

Gruppo	Ornithischia; Pachycephalosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Pachyrhinosaurus canadensis

Gruppo	Ornithischia; Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Parasaurolophus walkeri

Gruppo	Ornithischia; Lambeosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Patagosaurus fariasi

Gruppo	Sauropodomorpha; Sauropoda
Età	Giurassico medio
Località	Argentina

Patagotitan mayorum

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Pentaceratops sternbergii

Gruppo	Ornithischia; Chasmosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Pinacosaurus grangeri

Gruppo	Ornithischia; Ankylosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia/Cina

Plateosaurus trossingensis

Gruppo	Sauropodomorpha; Plateosauridae
Età	Triassico superiore
Località	Europa centrale

Proceratosaurus bradleyi

Gruppo	Theropoda: Tyrannosauroida
Età	Giurassico medio
Località	Regno Unito

Teropode precoce vicino alla linea dei tirannosauroidi, documentato da un cranio importante per la filogenesi.

Protoceratops andrewsi

Gruppo	Ornithischia; Protoceratopsidae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Psittacosaurus mongoliensis

Gruppo	Ornithischia; Psittacosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Mongolia

Rajasaurus narmadensis

Gruppo	Theropoda; Abelisauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	India

Rapetosaurus krausei

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Madagascar

Rhabdodon priscus

Gruppo	Ornithischia: Rhabdodontidae (tradizionale)
Età	Cretaceo superiore
Località	Europa

Taxon europeo storicamente assegnato a Ornithopoda; la posizione dei rhabdodontidi è oggetto di nuove revisioni.

Riojasaurus incertus

Gruppo	Sauropodomorpha; Riojasauridae
Età	Triassico superiore
Località	Argentina

Saltasaurus loricatus

Gruppo	Sauropodomorpha; Titanosauria
Età	Cretaceo superiore
Località	Argentina

Saturnalia tupiniquim

Gruppo	Sauropodomorpha; Sauropodomorpha basale
Età	Triassico superiore
Località	Brasile

Saurolophus osborni

Gruppo	Ornithischia; Saurolophinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Sauropelta edwardsorum

Gruppo	Ornithischia; Nodosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Stati Uniti

Scelidosaurus harrisonii

Gruppo	Ornithischia; Thyreophora
Età	Giurassico inferiore
Località	Regno Unito

Scutellosaurus lawleri

Gruppo	Ornithischia; Thyreophora basale
Età	Giurassico inferiore
Località	Stati Uniti

Shantungosaurus giganteus

Gruppo	Ornithischia; Saurolophinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Cina

Shunosaurus lii

Gruppo	Sauropodomorpha: Sauropoda
Età	Giurassico medio
Località	Cina

Sauropode cinese documentato da reperti articolati; particolarmente noto per la struttura caudale terminale, che suggerisce potenziali funzioni difensive.

Shuvuuia deserti

Gruppo	Theropoda; Alvarezsauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Sinornithosaurus millenii

Gruppo	Theropoda; Dromaeosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Cina

Sinosauropteryx prima

Gruppo	Theropoda; Coelurosauria
Età	Cretaceo inferiore
Località	Cina

Sinraptor dongi

Gruppo	Theropoda; Metriacanthosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Cina

Spinosaurus aegyptiacus

Gruppo	Theropoda; Spinosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Egitto/Marocco

Staurikosaurus pricei

Gruppo	Theropoda; Herrerasauria
Età	Triassico superiore
Località	Brasile

Stegoceras validum

Gruppo	Ornithischia; Pachycephalosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Stegosaurus stenops

Gruppo	Ornithischia; Stegosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Struthiomimus altus

Gruppo	Theropoda; Ornithomimidae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada/Stati Uniti

Styracosaurus albertensis

Gruppo	Ornithischia; Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada

Suchomimus tenerensis

Gruppo	Theropoda; Spinosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Niger

Tarbosaurus bataar

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Tarchia kielanae

Gruppo	Ornithischia; Ankylosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Tenontosaurus tilletti

Gruppo	Ornithischia; Iguanodontia
Età	Cretaceo inferiore
Località	Stati Uniti

Teratophoneus curriei

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (Utah)

Tirannosauride del Campaniano: utile per confrontare successioni regionali di predatori prima di Tyrannosaurus.

Tethyshadros insularis

Gruppo	Ornithischia; Hadrosauroidea
Età	Cretaceo superiore
Località	Italia

Thecodontosaurus antiquus

Gruppo	Sauropodomorpha; Sauropodomorpha basale
Età	Triassico superiore
Località	Regno Unito

Therizinosaurus cheloniformis

Gruppo	Theropoda; Therizinosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia



Therizinosaurus cheloniformis. Gli enormi artigli anteriori non implicano una dieta carnivora. Piumaggio e parte della forma corporea sono ricostruiti anche confrontando parenti meglio conosciuti.

Thyreosaurus atlasticus

Gruppo	Ornithischia: Stegosauria
Età	Giurassico medio
Località	Marocco: Medio Atlante, Gruppo El Mers
Descrizione	Zafaty e colleghi, 2024
Stato	Nome formalmente descritto; revisione tassonomica sempre possibile

Materiale fossile e inquadramento. Questo stegosauro marocchino è stato descritto grazie a resti che comprendono una particolare armatura dermica. Alcune sue piastre presentano un’organizzazione inconsueta e asimmetrica, caratteristica importante per la diagnosi della nuova

specie.

Importanza paleontologica. Lo studio originale lo considera affine a *Dacentrurus*, nel contesto dei dacentrurini. La scoperta amplia le informazioni sugli stegosauri del Giurassico medio nell'Africa settentrionale e sulla diversità delle loro strutture difensive.

Limiti e questioni aperte. La funzione di ogni elemento della corazza non può essere stabilita con certezza dal solo aspetto delle ossa.

Torvosaurus tanneri

Gruppo	Theropoda; Megalosauridae
Età	Giurassico superiore
Località	Stati Uniti

Triceratops horridus

Gruppo	Ornithischia; Ceratopsidae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Triceratops prorsus

Gruppo	Ornithischia; Ceratopsidae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti

Tyrannosaurus rex

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Stati Uniti/Canada

Utahraptor ostrommaysorum

Gruppo	Theropoda; Dromaeosauridae
Età	Cretaceo inferiore
Località	Stati Uniti

Velociraptor mongoliensis

Gruppo	Theropoda; Dromaeosauridae
Età	Cretaceo superiore
Località	Mongolia

Vulcanodon karibaensis

Gruppo	Sauropodomorpha; Sauropoda
Età	Giurassico inferiore
Località	Zimbabwe

Xenoceratops foremostensis

Gruppo	Ornithischia: Centrosaurinae
Età	Cretaceo superiore
Località	Canada (Alberta)

Ceratopside con ornamentazione cranica notevole, informativo sulla diversità dei centrosaurini.

Yutyrannus huali

Gruppo	Theropoda; Tyrannosauroida
Età	Cretaceo inferiore
Località	Cina

Zalmoxes robustus

Gruppo	Ornithischia; posizione discussa tra ceratopsi e iguanodonti
Età	Cretaceo superiore
Località	Romania

Zuniceratops christopheri

Gruppo	Ornithischia: Ceratopsia
Età	Cretaceo superiore
Località	USA (New Mexico)

Piccolo ceratopsio che aiuta a comprendere l'origine dei successivi grandi ceratopsidi nordamericani.

Relazioni evolutive e casi tassonomici

Eoraptor lunensis

La posizione di Eoraptor è stata interpretata diversamente nelle analisi dei primi dinosauri; molte ricostruzioni lo collocano vicino alla base dei sauropodomorfi. I risultati dipendono dai caratteri confrontati e dai taxa inclusi.

Herrerasaurus ischigualastensis* e *Staurikosaurus pricei

La posizione degli herrerasauri rispetto ai teropodi e agli altri primi saurischi è stata discussa in numerose analisi filogenetiche. La loro anatomia documenta una fase precoce della diversificazione dei dinosauri predatori.

Miragaia longicollum

La distinzione di Miragaia rispetto a Dacentrurus è oggetto di dibattito tassonomico: il confronto riguarda soprattutto i caratteri diagnostici del materiale disponibile.

Homalocephale calathocercos

I rapporti tra Homalocephale e altri pachicefalosauri sono stati discussi anche alla luce dei cambiamenti del cranio durante la crescita.

Spinosaurus aegyptiacus

Restano dibattuti locomozione, ambiente e dettagli dell'ecologia acquatica; le assegnazioni di materiale incompleto richiedono prudenza.

Archaeopteryx lithographica

Archaeopteryx appartiene agli avialani ed è quindi un dinosauro aviano fossile, distinto dai dinosauri non aviani.

Ceratopsi europei e rhabdodontidi

Ferencerasops shqiperorum è stato proposto per materiale un tempo assegnato a *Zalmoxes shqiperorum*. Questo caso mostra come il riesame dei reperti possa cambiare sia il nome sia la collocazione evolutiva di un dinosauro.

Stato delle denominazioni

Il nome pubblicato non coincide automaticamente con una specie attualmente valida. Sinonimie, nomina dubia, cambiamenti di genere e revisioni dei reperti tipo richiedono riscontri nelle pubblicazioni originali.

Nanismo insulare e gigantismo

Il caso *Europasaurus* dimostra che il gigantismo non è una caratteristica invariabile di ogni sauropode. La dimensione evolutiva va ricostruita considerando età degli esemplari, istologia e disponibilità di risorse nell'ecosistema.

Biogeografia e storia del ritrovamento

La distribuzione attuale dei fossili non coincide con quella effettiva delle specie mesozoiche. Differenze di esposizione geologica e intensità degli scavi condizionano quali cladi siano oggi meglio documentati.

Nomenclatura e collocazione evolutiva

Un taxon può essere riconosciuto come specie pur avendo posizione filogenetica incerta. La denominazione valida e la posizione in un albero evolutivo sono due domande scientifiche distinte.

Stime e funzioni biologiche

Cresta, corno, spine vertebrali e conformazione dentaria sono fatti anatomici; le loro funzioni esatte sono spesso ipotesi testabili, non osservazioni dirette.

Confronto fra alcune scoperte recenti

Gruppo, età e provenienza di sette specie

Specie	Gruppo	Periodo	Area
<i>Anteavis crurilongus</i>	Theropoda basali	Triassico superiore, Carnico	Argentina
<i>Kiyacursor longipes</i>	Theropoda: Ceratosauria, Noosauridae	Cretaceo inferiore, Aptiano	Russia
<i>Jinchuanlong niedu</i>	Sauropodomorpha: Eusauropoda	Giurassico medio	Cina
<i>Thyreosaurus atlasticus</i>	Ornithischia: Stegosauria	Giurassico medio	Marocco
<i>Baiyinosaurus baojiensis</i>	Ornithischia: Stegosauria	Giurassico medio	Cina
<i>Emiliasaura alessandrii</i>	Ornithischia: Ornithopoda; affinità discusse	Cretaceo inferiore, Valanginiano	Argentina
<i>Chakisaurus nekul</i>	Ornithischia: Ornithopoda, Elasmaria	Cretaceo superiore, Cenomaniano–Turoniano	Argentina

Glossario

Abelisauride

Membro di una famiglia di ceratosauri soprattutto gondwaniani, spesso con arti anteriori ridotti.

Allometria

Relazione quantitativa fra variazione di una misura e un'altra durante crescita o fra organismi.

Anagenesi

Trasformazione evolutiva lungo una successione genealogica senza ramificazione riconosciuta.

Anatomia comparata

Confronto tra strutture anatomiche di organismi diversi.

Ankylosauria

Ramo di tireofori con armatura dermica sviluppata, comprendente nodosauridi e anchilosauridi.

Ankylosauridae

Gruppo di anchilosauri che in numerose forme derivate presenta una mazza caudale.

Arcosauri

Gruppo evolutivo di rettili comprendente dinosauri, cocodrilli e linee fossili imparentate.

Avialae

Clade connesso all'origine degli uccelli, il cui perimetro preciso varia in alcune definizioni filogenetiche.

Batteria dentaria

Insieme integrato di generazioni sovrapposte di denti che costituiscono una superficie alimentare continua.

Bias di campionamento

Distorsione dovuta alla diversa probabilità di preservazione, ritrovamento e studio.

Biogeografia

Studio della distribuzione spaziale degli organismi e delle sue cause.

Carattere derivato

Carattere evolutivamente modificato rispetto allo stato ancestrale ricostruito.

Celurosauro

Teropode del grande ramo Coelurosauria, che include varie linee piumate e gli uccelli.

Centrosaurinae

Sottogruppo di ceratopsidi con numerose forme ornamentate.

Ceratopsia

Clade degli ornitischii che include Psittacosaurus e i ceratopsidi.

Chasmosaurinae

Sottogruppo di ceratopsidi che comprende Triceratops.

Clade

Gruppo costituito da un antenato comune e da tutti i suoi discendenti.

Cladistica

Insieme di metodi per ricostruire ipotesi di parentela evolutiva.

Coprolite

Escremento fossilizzato.

Diagenesi

Processi fisico-chimici successivi alla deposizione che modificano i sedimenti e i fossili.

Diagnosi

Combinazione di caratteri impiegata per distinguere un taxon da altri.

Diagnosi differenziale

Caratteri che distinguono un taxon dai taxa comparabili.

Diplodocoidea

Grande ramo di neosauropodi che include diplodocidi, dicreosauridi e rebbachisauridi.

Ectotermia

Condizione nella quale il controllo termico dipende in misura importante da fonti e condizioni esterne.

Endemismo

Condizione di un taxon documentato o presente soltanto in una determinata regione.

Endotermia

Condizione nella quale il calore metabolico contribuisce in modo determinante alla termoregolazione.

Epiparietali

Ossificazioni accessorie ai margini del collare parietale di numerosi ceratopsidi.

Eusauropoda

Grande ramo di Sauropoda comprendente numerose forme giurassiche e successive.

Exaptation

Struttura evolutasi in un contesto funzionale e successivamente impiegata per una funzione diversa.

Filogenesi

Ricostruzione delle relazioni genealogiche ed evolutive tra organismi.

Formazione geologica

Unità stratigrafica di rocce riconoscibile e cartografabile sulla base di caratteri distintivi.

Gastralia

Serie di ossa dermiche addominali presente in vari rettili, inclusi alcuni dinosauri.

Gastrolite

Pietra ingerita da un animale; funzione da determinare nel contesto specifico.

Gondwana

Grande aggregato continentale meridionale del passato geologico.

Gregarismo

Tendenza ad associarsi ad altri individui, senza necessariamente cooperare.

Iconofossile

Traccia fossile dell'attività di un organismo, come un'impronta.

Iconologia

Studio delle tracce biologiche fossilizzate, incluse le impronte.

Istologia

Studio microscopico dei tessuti.

Istologia ossea

Studio microscopico del tessuto osseo, utilizzato anche per ricostruire la crescita.

K-Pg

Abbreviazione del confine fra Cretaceo e Paleogene, circa 66 milioni di anni fa.

Laurasia

Complesso paleogeografico settentrionale sorto dalla frammentazione di Pangea.

Macronaria

Grande ramo di neosauropodi che comprende Camarasaurus e titanosauriformi.

Maniraptora

Clade di celurosauri comprendente diversi teropodi vicini agli uccelli e gli uccelli stessi.

Melanosoma

Organello cellulare contenente pigmenti melanici.

Neornithes

Gruppo che comprende tutti gli uccelli moderni e il loro antenato comune.

Neosauropoda

Clade di sauropodi comprendente Diplodocoidea e Macronaria.

Niche partitioning

Suddivisione ecologica delle risorse fra organismi.

Nodosauridae

Gruppo di anchilosauri generalmente privo di mazza caudale ossea terminale.

Nomen dubium

Nome di dubbia applicabilità, spesso perché il materiale non è sufficientemente diagnostico.

Olotipo

Esemplare al quale è fissato il nome di una specie nella descrizione originale.

Omologia

Somiglianza attribuibile alla discendenza da un antenato comune.

Ontogenesi

Successione dei cambiamenti di un organismo, dallo sviluppo embrionale alla crescita e alle età adulte. Le trasformazioni delle proporzioni e delle ossa possono influenzare l'identificazione dei fossili.

Ornitopode

Membro del clade Ornithopoda; non è sinonimo di ogni piccolo ornitischio bipede.

Osteoderma

Ossificazione sviluppata nella pelle, distinta dalle ossa profonde dello scheletro.

Osteologia

Studio descrittivo e comparato delle ossa.

Paleoarte

Ricostruzione visiva della vita passata sulla base di dati e inferenze.

Paleobiogeografia

Studio delle distribuzioni degli organismi del passato e delle loro cause.

Paleoecologia

Studio degli organismi del passato e delle loro interazioni con l'ambiente.

Paleogeografia

Ricostruzione della disposizione di terre, mari e ambienti nel passato geologico.

Paraves

Grande ramo maniraptoro comprendente forme strettamente vicine agli uccelli.

Pennaraptora

Clade di teropodi comprendente linee dotate di caratteri associati alle piume pennacee.

Pista fossile

Successione di impronte attribuite al passaggio di uno stesso individuo.

Pneumaticità

Presenza di cavità e aperture nelle ossa; in diversi dinosauri strutture ben definite documentano l'estensione di diverticoli del sistema respiratorio nello scheletro.

Preparazione fossile

Operazioni di liberazione e conservazione del reperto dalla matrice rocciosa.

Provenienza stratigrafica

Posizione geologica originaria del campione.

Quadrupedalismo

Locomozione che utilizza abitualmente tutti e quattro gli arti.

Radiazione evolutiva

Diversificazione di una linea in molte forme o nicchie ecologiche.

Rostro

Porzione anteriore del cranio, in particolare muso e regione mascellare.

Saurolofini

Grande sottofamiglia degli adrosauridi, tradizionalmente contrapposta ai lambeosaurini.

Sauropode

Dinosauro sauropodomorfo tipicamente quadrupede, con collo e coda spesso allungati.

Sinonimia

Nome ritenuto riferito allo stesso taxon di un altro nome, secondo una determinata revisione.

Stegosauria

Ramo di tireofori con placche e/o spine dorsali e strutture caudali specializzate.

Stratigrafia

Studio della successione degli strati rocciosi e delle loro relazioni temporali.

Tafonomia

Studio dei processi che intervengono dalla morte di un organismo alla conservazione, fossilizzazione, esposizione e scoperta dei suoi resti.

Taxon

Unità riconosciuta in una classificazione biologica, di qualsiasi rango, come specie, genere o famiglia.

Teropode

Grande ramo dei dinosauri che comprende tra gli altri tirannosauri, dromaeosauridi e uccelli.

Tetanurae

Ampio gruppo di teropodi che include megalosauroidi, allosauroidi e celurosauri.

Thagomizer

Termine informale per l'insieme delle spine della coda negli stegosauri.

Tipo nomenclaturale

Esemplare o riferimento che definisce l'applicazione di un nome scientifico.

Tireofori

Gruppo di dinosauri ornitischii nel quale si collocano le principali linee corazzate.

Titanosauria

Clade diversificato di sauropodi soprattutto diffusi nel Cretaceo.

Tomografia computerizzata

Tecnica di imaging utile allo studio non distruttivo di strutture interne.

Unguale

Osso terminale di un dito che può sorreggere un artiglio.