



UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI PARMA

Dottorato di ricerca in Scienze della Terra

Ciclo XXII

Una nuova analisi filogenetica del gruppo Coelurosauria (Saurischia – Theropoda)

Coordinatore:

Prof. Luigi Torelli

Tutor:

Dr.ssa Paola Monegatti

Co-tutor:

Dr. M. Signore

Dottorando: Vincenzo Santaniello

Indice

Introduzione.....	pp.1
Materiali e metodi.....	pp.2
Capitolo I: Tecniche utilizzate in filogenesi.....	pp.18
1.1.Il criterio di Parsimonia di Wagner.....	pp.19
1.2.Parsimonia di Fitch.....	pp.24
1.3.Metodologie di individuazione e ricerca degli alberi più parsimoniosi: metodi esatti e metodi euristici.....	pp.28
1.4.Gli algoritmi euristici.....	pp.29
1.5.L'analisi bootstrap.....	pp.37
1.6.Stime ed indici statistici applicati ai cladogrammi.....	pp.38
1.7.Gli alberi di consenso.....	pp.44
Capitolo II: il gruppo Coelurosauria, descrizione dei suoi sottogruppi.....	pp.47
2.1.Tyrannosauroida.....	pp.49
2.2. Compsognathidae.....	pp.51
2.3.Ornithomimosauria.....	pp.53
2.4.Therizinosauroida.....	pp.55
2.5.Oviraptosauria.....	pp.57

2.6. Alvarezsauridae.....	pp.59
2.7. Troodontidae.....	pp.60
2.8. Dromaeosauridae.....	pp.62
2.9. Aves.....	pp.65
Capitolo III: Discussione e conclusioni.....	pp.68
3.1. Run test A	pp.71
3.2. Run test B	pp.87
3.3. Analisi dei caratteri.....	pp.92
3.4. L'esclusione di alcuni OTUs dai runtest.....	pp.97
3.5. Conclusioni.....	pp.103
Bibliografia.....	pp.108
Ringraziamenti.....	pp.120

Introduzione

Diversi studi hanno coinvolto il gruppo dei dinosauri teropodi Coelurosauria, sia dal punto di vista morfoadattativo, che filogenetico, rappresentando quegli animali da anni oggetto di grande interesse a causa del loro diretto coinvolgimento nel passaggio evolutivo rettili – uccelli.

Da quando i test filogenetici sono diventati più accurati, inoltre, si sono intensificati proprio i lavori di filogenesi, già a partire dal pionieristico lavoro di cladistica svolto da Gauthier (1986), fino al recente lavoro svolto da Senter (2007). Il presente lavoro entra con maggior dettaglio in ciò che fu trovato nel lavoro passato di filogenesi dello scrivente (Santaniello 2006, tesi di laurea), riguardante lo studio cladistico su di uno dei taxa più interessanti fra i celurosauri, e di posizione incerta, ossia *Scipionyx samniticus*; il lavoro svolto chiarisce meglio la posizione filetica di quest'ultimo taxon, conferma alcuni risultati di recenti lavori, e mostra alcune novità. Verrà ipotizzato un nuovo raggruppamento sistematico sulla base di alcuni caratteri sinapomorfici, tra cui appare determinante anche un nuovo carattere introdotto per la prima volta nel presente studio.

Materiali e metodi

Lo studio svolto è stato condotto sui 54 campioni di fossili di celurosauri e sul fossile di *Allosaurus fragilis*, custodito al museo di paleontologia di Napoli, utilizzato nell'analisi come outgroup. Il materiale concernente gli OTU (tab. A) comprende olotipi, modelli cast e stereofotografie di esemplari originali e calchi. Le misurazioni e lo studio eseguito su tali esemplari è stato effettuato tramite calibro di 160 mm, stereo microscopi ottici dei vari musei dove sono custoditi le collezioni oggetto di questo studio e indagini con stereofotografie.

Il dataset della matrice, oltre che quindi composto da 54 ingroup e 1 outgroup, è costituito da 205 caratteri, di cui il 41% circa risulta essere composto da caratteri quantitativi (86 caratteri su 205 totali), 10 caratteri posti secondo il modello di Wagner – i.e. ordinati (vedere capitolo I), mentre i restanti 195 sono tutti pesati egualmente (modello di Fitch – capitolo I). I caratteri nuovi, introdotti per la prima volta in un'analisi filogenetica, sono 4, di tipo quantitativo, e riguardano l'area craniale, cinto scapolare e cinto pelvico, mentre si annoverano 21 caratteri modificati da caratteri presi da precedenti lavori filogenetici. I caratteri dell'area craniale, contando i modificati, i nuovi e quelli presi da

altri lavori, sono in tutto 62, quelli relativi allo scheletro assiale 32, cinto scapolare 8, arti anteriori 19, cinto pelvico 23, arti posteriori 52. I caratteri non nuovi, i 21 modificati e i restanti 180 caratteri, sono stati presi per la maggior parte dai seguenti tre lavori: Holtz (1998), Macovicky (2005) e Senter (2007). In particolare i caratteri che vanno dal 149 al 205 della presente matrice, sono stati presi da Senter (2007) e riguardano gli ultimi 57 caratteri della matrice di Senter (2007) , ad esclusione del 357, già incluso precedentemente nella matrice dello scrivente (carattere 66). L'analisi filogenetica, svolta nell'ultimo periodo del presente studio , è stata svolta tramite il software Paup 4.0 per Windows (Swofford, 2001), sviluppando 20 unità di run test con random seed diversi, producendo 300.000 cladogrammi tra maggiormente parsimoniosi e non. Sono state effettuate analisi per procedure euristiche, eseguendo i metodi di sequenze di aggiunta random, as is, e simple associati alle procedure TBR, SPR e NNI. Di queste 20 unità di run test, 2 hanno prodotto le 14.238 MPR (*most parsimonious reconstruction*) maggiormente attendibili e con 20 repliche random associate al metodo TBR, e che verranno descritte con maggior dettaglio nel capitolo III. Lo stesso software accennato sopra è stato utilizzato per l'analisi

bootstrap secondo procedura euristica random e TBR. Gli alberi raffigurati nel capitolo III sono file di immagine modificati tramite il programma Treeview 1.6.6 (Roderic D.M.Page, 1996).

Tabella A – OTUs (*operational taxonomic units*) utilizzati nell'analisi

<i>Allosaurus fragilis</i>	MARSH, 1887
<i>Ornitholestes hermanni</i>	OSBORN, 1903
<i>Coelurus fragilis</i>	MARSH, 1879B
<i>Proceratosaurus bradley</i>	WOODWARD, 1910
<i>Tanycolagreus topwilsoni</i>	CARPENTER ET AL, 2005
<i>Scipionyx samniticus</i>	DAL SASSO & SIGNORE, 1998
<i>Compsognathus longipes</i>	WAGNER, 1861
<i>Sinosauropteryx prima</i>	JI Q. & JI SHUAN, 1996
<i>Huaxiaognathus orientalis</i>	HWANG, ET AL, 2004
<i>Juravenator starkii</i>	GÖHLICH & CHIAPPE, 2006
<i>Pelecanimimus polyodon</i>	PEREZ ET AL, 1994
<i>Ornithomimus edmonticus</i>	STERNBERG, 1933
<i>Struthiomimus altus</i>	LAMBE, 1902
<i>Gallimimus bullatus</i>	OSMOLSKA ET AL 1972
<i>Archaeornithomimus asiaticus</i>	GILMORE, 1933
<i>Harpymimus okladnikovii</i>	BARSBOLD & PERLE, 1984
<i>Guanlong wuacaii</i>	XU ET AL, 2006
<i>Dilong paradoxus</i>	XU ET AL, 2004
<i>Tyrannosaurus rex</i>	OSBORN, 1905
<i>Gorgosaurus libratus</i>	LAMBE, 1914
<i>Tarbosaurus bataar</i>	MALEEV, 1955
<i>Alectrosaurus olseni</i>	GILMORE, 1933
<i>Caudipteryx zoui</i>	JI QIANG ET AL, 1998
<i>Oviraptor philoceratops</i>	OSBORN, 1924
<i>Rinchenia mongoliensis</i>	BARSBOLD, 1997
<i>Ingenia yanshini</i>	BARSBOLD, 1981
<i>Citipati osmolskae</i>	CLARK ET AL 2001
<i>Conchoraptor gracilis</i>	BARSBOLD, 1981
<i>Falcarius utahensis</i>	KIRKLAND ET AL 2005
<i>Erlikosaurus andrewsi</i>	BARSBOLD & PERLE, 1980
<i>Segnosaurus galbinensis</i>	PERLE, 1979
<i>Alxasaurus elesitaiensis</i>	RUSSELL & DONG, 1993A
<i>Beipiaosaurus inexpectus</i>	XU ET AL, 1999
<i>Troodon formosus</i>	LEIDY, 1856
<i>Saurornithoides mongoliensis</i>	OSBORN, 1924
<i>Sinornithoides youngi</i>	RUSSELL & DONG, 1993B
<i>Velociraptor mongoliensis</i>	OSBORN, 1924
<i>Bambiraptor feinbergi</i>	BURNHAM ET AL 2000
<i>Tsaagan mangas</i>	NORELL ET AL, 2006
<i>Microraptor zhaoianus</i>	XU, ZHOU, WANG, 2000
<i>Sinornithosaurus millenii</i>	XU, WANG & WU, 1999
<i>Dromaeosaurus albertensis</i>	MATTHEW & BROWN, 1922
<i>Deinonychus antirrhopus</i>	OSTROM, 1969
BMNHC-ph 000772	
BMNHC-ph 000759	
<i>Mononykus olecranus</i>	PERLE ET AL, 1993
<i>Shuvuuia deserti</i>	CHIAPPE ET AL, 1998
<i>Archaeopteryx lithographica</i>	VON MEYER, 1861
<i>Archaeopteryx bavarica</i>	WELLNHOFER, 1993

<i>Wellnhoferia grandis</i>	ELZANOWSKI, 2001
<i>Jeholornis prima</i>	<u>ZHOU & ZHANG, 2002</u>
<i>Confuciusornis sanctus</i>	HOU ET AL, 1995
<i>Eoalulavis hoyasi</i>	SANZ ET AL, 1996
<i>Concornis lacustris</i>	SANZ & BUSCALIONI, 1992
<i>Iberomesornis romerali</i>	SANZ & BONAPARTE, 1992

Tabella B Termini tassonomici utilizzati nel presente lavoro

SAURISCHIA	SEELEY, 1888
THEROPODA	MARSH, 1881
COELUROSAURIA	HUENE, 1914
TYRANNOSAUROIDEA	WALKER, 1964
TYRANNOSAURIDAE	OSBORN, 1906
COMPSOGNATHIDAE	COPE, 1871
ARTOMETATARSALIA	HOLTZ, 1994
ORNITHOMIMOSAURIA	BARSBOLD, 1976B
ORNITHOMIMIDAE	MARSH, 1890
COELURIDAE	RAUHUT 2003
THERIZINOSAUROIDEA	<u>RUSSELL & DONG, 1993A</u>
MANIRAPTORIFORMES	HOLTZ, 1996B
OVIRAPTOSAURIA	BARSBOLD, 1976B
OVIRAPTORIDAE	BARSBOLD, 1976A
MANIRAPTORA	GAUTHIER, 1986
ALVAREZSAURIDAE	BONAPARTE, 1991
TROODONTIDAE	GILMORE, 1924
PARAVES	SERENO, 1997
AVES	LINNEO, 1758
AVIALAE	GAUTHIER, 1986
DROMEOSAURIDAE	<u>MATTHEW & BROWN, 1922</u>
DROMEOSAURINAE	SETER, 2007
MICRORAPTORIA	SETER ET AL, 2004

Lista dei caratteri

(da Holtz, 1998, Makovicky 2005; per i caratteri 149-205 vedere Senter, 2007, caratteri 303-360 eccetto il 357). N.b i caratteri in grassetto sono quelli nuovi, mentre quelli senza nota bibliografica sottintendono Holtz, 1998. **O** = ordinato

CRANIALI

1. Forma del cranio: 0, oreinirostral; 1, allungato e platyrostral, con la sezione trasversale paraconorale triangolare ottusa; 2, corto e platyrostral, con la sezione trasversale paracoronale triangolare acuta – Holtz ,1998 **O**
2. **Cranio in visione laterale:0, Subrettangolare (rapporto misura dorsoventrale contatto nasale premascellare (o eventualmente punto medio delle narici) – base del premascellare/ parietale squamoso – punta inferiore quadrato, maggiore del 45%-50%); 1, subtriangolare – rapporto compreso tra il 30-44%; 2, fortemente triangolare, rapporto inferiore al 30%.**
3. **Becco nella regione anteriore del cranio: 0, assente; 1, presente**
4. Numero dei denti premascellari : 0, quattro; 1, tre; 2, cinque; 3, sette; 4,sei; 5, zero, eventualmente sostituiti da una ranfoteca – Holtz 1998, **modificato**
5. Secondo dente del premascellare:0, all'incirca equivalente per taglia agli altri denti premascellari; 1, più grande del terzo e del quarto dente; 2, assente – Currie 1995 **modificato**
6. Denti sul dentale e sul mascellare: 0, grandi; 1, piccoli – (25-30 denti sul dentale); 2, assenti. Macovicky 2005 modificato
7. Dentelli (seghettatura dei denti): 0, grandi;1, piccoli; 2, assenti ; **modificato** Holtz 1998 e Macovicky 2005 (vedere Farlow et al.1991per le grandezze)
8. Piastre interdentalie dei dentali: 0, assenti; 1, presenti
9. Forma del premascellare: arrotondata e corta, con un corto processo nasale; 1, lunga e appuntita, con un lungo processo nasale – Holtz , 1998
10. Processo mascellare del premascellare: 0, contatta il nasale da formare il bordo esterno delle narici esterne; 1, processo mascellare ridotto tale che il mascellare partecipa broadly alle narici esterne; 2, processo mascellare del premascellare si estende posteriormente da separare il mascellare dal nasale posteriore alle narici. Macovicky 2005
11. Contatto premascellare/nasale:0, premascellare e nasale si toccano sotto le narici; 1, premascellare e nasale non si toccano sotto le narici – Holtz, 1998
12. Gap subnasale: 0, assente;1, presente
13. Finestra premascellare: 0, assente; 1, presente Macovicky 2005
14. Fossa anteorbitale del mascellare:0, 10-25% della lunghezza rostro-caudale della cavità anteorbitale; 1, maggiore del 25% della lunghezza rostro-caudale della cavità anteorbitale; 2, inferiore al 10%. **Modificato** da Sereno et al 1994
15. Finestra mascellare: 0, assente;1, tonda – rapporto misura superoinferiore/anteroposteriore della finestra uguale o maggiore di 0,9 ; 2, allungata e moderatamente bassa – rapporto 0,9 e 0,7; 3, allungata e bassa – rapporto inferiore a 0,7 – **modificato** Witmer 1997
16. Posizione della finestra mascellare rispetto alla premascellare: 0, la premascellare posta rostralmente alla mascellare; 1, la premascellare posta dorsalmente alla mascellare – Witmer,1997
17. Regione della sinfisi del premascellare: 0, a forma di V in visione ventrale; 1, a forma di U; 2, a forma di Y.- Holtz 1994
18. Contatto nasale / cavità anteorbitale: 0, il nasale è escluso dalla cavità anteorbitale; 1, il nasale contatta la cavità anteorbitale – Holtz, 1998
19. Fusione dei nasali: 0, assente i nasali sono separati; 1, presente i nasali sono fusi

20. Processo anterodorsale del lacrimale: 0, assente, lacrimale a forma di L; 1, presente, lacrimale a forma di T; 2, processo anterodorsale molto più lungo del processo posteriore –modificato da Makovicky e Sues, 1998
21. Slot ventrale del lacrimale nei confronti dello jugale: 0, assente; 1, presente. – sereno et al, 1996, da Holtz 1998
22. Barra suborbitale del lacrimale: 0, assente; 1, presente.
23. Prefrontale: 0, grande e ben visibile sul cranio (lungo rostrocaudalmente dal 35% al 80-90% della lunghezza dorsoventrale del lacrimale); 1, piccolo e corto (lungo fino a circa il 30%-35% del lacrimale); 2, assente **Modificato** da Macovicky 2005
24. Sutura dei frontali: 0, ben visibile, frontali non fusi; 1, assente, frontali fusi
25. Sutura del frontale col parietale sulla superficie dorsale del cranio: 0, linea dritta trasversalmente; 1, frontali separati medialmente al livello suturale dal processo rostrale dei parietali; 2, frontali e parietali fusi, sutura indistinguibile
26. Parietali : 0, separati; 1, fusi
27. Lunghezza dell'orbitale: 0, subeguale o maggiore della lunghezza della finestra interna anterorbitale; 1, più corta dell'anterorbitale
28. Forma dell'orbita: 0, rotonda; 1, ovale o a chiave, rotonda dorsalmente e strozzata ventralmente
29. Margini dell'orbitale: 0, smussati; 1, margini con un orlo rialzato
30. Prominenze postorbitali: 0, assenti; 1, presenti
31. Contatto lacrimale- postorbitale: 0, nessun contatto tra i due; 1, contatto presente
32. Contatto postorbitale –jugale: 0, presente; 1, assente
33. Flange dello squamoso che ricopre la testa del quadrato in visione laterale: 0, assente; 1, presente
34. Jugale: 0, non partecipa ai margini interni della finestra anterorbitale; 1, vi partecipa
35. Jugale: 0, assieme al postorbitale contribuisce equamente alla barra postorbitale; 1, processo ascendente dello jugale ridotto e processo discendente del postorbitale ventralmente allungato
36. Jugale: 0, separato dal quadratojugale; 1, entrambi uniti e indistinguibili l'uno dall'altro
37. Quadratojugale: 0, a forma di L; 1, a forma di T
38. Contatto quadratojugale-squamoso: 0, la punta del ramo dorsale del quadratojugale contatta la punta del ramo lateroventrale dello squamoso; 1, ramo dorsale del quadratojugale non tocca lo squamoso; 2, esteso contatto tra il quadratojugale e squamoso
39. Articolazione quadrato –squamoso: 0, quadrato si articola solo con lo squamoso e questi tocca sia il quadratojugale che il postorbitale; 1, il quadrato si articola sia con il prootico che con lo squamoso, e questi non tocca ne il quadratojugale e ne il postorbitale
40. Sutura quadrato – quadratojugale: 0, presente, non fusi; 1, assente, fusi
41. Forame del quadrato: 0, piccolo e chiuso all'interno del ramo dorsale del quadrato; 1, ridotto o assente; 2, grande e situato tra il quadrato e il quadratojugale
42. Ramo dorsale del quadrato: 0, inferiore all'altezza dell'orbitale; 1, maggiore dell'altezza dell'orbitale
43. Forame magno: 0, subcircolare, leggermente più lungo che alto; 1, ovoidale, più alto che lungo makovicky and sues 1998
44. Palatini ed ectopterigoidi: 0, separati dallo pterigoide; 1, prendono contatto; 2, esteso contatto – **modificato** Currie 1995
45. Forma dei palatini: 0, subrettangolari o trapezoidali; 1, tettradiati col processo dello jugale; 2, triradiati, processo jugale assente – Harris, 1998)

MANDIBOLA

46. Dentale: 0, subtriangolare in visione laterale; 1, orlo dorsale e ventrale del dentale subparalleli Currie 1995
47. Estremità del dentale: 0, arrotondata; 1, squadrata, con una ampia punta-Sereno et al 1996
48. Sinfisi dei dentali: 0, dentali separati; 1, dentali fusi
49. Regione della sinfisi dei dentali: 0, dritta; 1, medialmente ricurva Clarke Norell e Perle 1994
50. Metà rostrale della mandibola: 0, ventralmente convessa o dritta; 1, concava – Russel e Dong 1993a
51. Forame rostrale del soprangolare: 0, assente o molto ridotto; 1, abbastanza grande
52. Spleniale: 0, non esteso sulla superficie laterale della mandibola; 1, ben esposto e a forma di un ampio triangolo fra il dentale e l'angolare sulla superficie laterale della mandibola. Currie 1995
53. Ossificazione del coronoide: 0, grande; 1, in forma di lama sottile; 2, coronoide assente
54. Processo retroarticolare : 0, corto e profondo; 1, sottile e allungato; 2, ridotto o assente **modificato** Makovicky, 2005
55. Finestra mandibolare esterna: 0, grande ed ovale orizzontalmente; 1, suddivisa da un processo spinoso rostrale del soprangolare; 2, ridotta o assente **modificato** Holtz, 1998
56. Superficie dell'articolazione mandibolare : 0, lunga quanto l'estremità distale del quadrato; 1, 2 o più volte lunga della superficie del quadrato, favorendo i movimenti anteroposteriori della mandibola.

SCHELETRO ASSIALE

57. Lunghezza del collo – regione cervicale, dal atlante all'ultima cervicale: 0, non è pari a due volte la lunghezza del cranio; 1, il doppio o più del doppio della lunghezza del cranio
58. Vertebre cervicali: 0, ≤ 10 ; 1, ≥ 11 **modificato** Makovicky 2005
59. Tavola di spine nell'epistrofeo (estremità distale espansa delle spine neurali sulla 2da cervicale): 0, assente; 1, presente
60. Forma delle spine neurali dell'epistrofeo: 0, svasate trasversalmente ; 1, compresse mediolateralmente –Makovicky e Sues 1998
61. Epipofisi delle vertebre cervicali: 0, posizionate al di sopra, distalmente, delle faccette delle postzigapofisi; 1, posizionate in maniera prossimale alle faccette delle postzigapofisi Makovicky e Sues 1998
62. Spine neurali delle vertebre cervicali: 0, lunghe in senso anteroposteriore; 1, corte e accentrate sull'arco neurale, di modo che conferiscono all'arco in questione la forma di X in visione dorsale. Makovicky e Sues 1998
63. Centri cervicali: 0, presenza di almeno un paio di aperture pneumatiche; 1, due paia di aperture pneumatiche Gauthier 1986
64. Vertebre cervicali pleurocele: 0, assenti; 1, almeno un paio presenti; 2, due paia presenti. Holtz da vedere se renderlo come in Holtz Ordinato
65. Vertebre cervicali e della regione anteriore del tronco: 0, acele o piatte alle estremità; 1, opistocole; 2, anficole; 3, enterocole **modificato** Makovicky, 2005
66. Costole cervicali: 0, separate, non fuse, coi centri negli adulti; 1, fuse coi centri negli adulti Gauthier 1986
67. Costole cervicali: 0, lunghe dalle 2 alle 3 volte la lunghezza dei centri; 1, > 4 volte la lunghezza dei centri ed esili; 2, < 2 volte la lunghezza dei centri ed ampie; 3, < 2 volte la lunghezza dei centri ed esili. Holtz
68. Processi ventrali (ipapofisi) delle vertebre cervicodorsali: 0, assenti; 1, presenti come piccole protusioni; 2, molto ben sviluppati Gauthier 1986

69. Spine neurali delle dorsali: 0, $\leq$ altezza dei centri; 1, pari al doppio dell'altezza dei centri; 2, $>$ del doppio dell'altezza dei centri
70. Articolazioni accessorie "ipofene – ipantro" delle dorsali: 0, presenti; 1, assenti.
71. Rapporto forame/ faccetta articolare craniale (diametro verticale) delle dorsali: 0, all'incirca tra 0,1 – 0,3; 1, 0,4 o maggiore Chiappe Norell e Clarke 1996
72. Forma dei centri delle dorsali: 0, cilindrica, spessore della sezione centrale $>60\%$ dell'altezza della faccia craniale; 1, a clessidra, spessore della sezione centrale $< 60\%$ dell'altezza della faccia craniale Holtz 1994
73. Estremità dei centri delle dorsali: 0, piatte; 1, biconvesse o acele
74. Colonna dorsale: 0, molto più lunga della lunghezza del femore; 1, pressochè uguale alla lunghezza del femore holtz
75. Numero delle vertebre sacrali: 0, 5 o meno di 5; 1, 6; 2, 7 o più **modificato** Makovicky 2005 **O**
76. Condizione pleurocele (sacche aeree, depressioni laterali dei centri) delle vertebre sacrali: 0, assente; 1, presente solo tra le prime vertebre sacrali; 2, presente in tutte le sacrali Makovicky 2005
77. La prima vertebra sacrale: 0, estremità piatte; 1, procele; chiappe norell clarke 1996
78. Zigapofisi delle sacrali: 0, separate; 1, fuse a formare una lamina sinuosa in visione dorsale Makovicky 2005
79. Sinsacro (fusione delle vertebre sacrali alle ossa iliache) : 0, assente; 1, presente
80. Numero delle vertebre caudali: 0, 45 o più; 1, tra 44 e 30; 2, meno di 25 **O**
81. Condizione pleurocele delle vertebre caudali: 0, assente; 1 presente sui centri; 2, presente sugli archi neurali
82. Spine neurali delle caudali: 0, presenti solo dalla X vertebra in poi; 1, presenti solo dalla I – IX vertebra
83. Centri delle vertebre caudali I-V :0, alti e ovali in sezione trasversale ; 1, a forma di scatola; 2, compressi lateralmente con una chiglia ventrale **modificato** Gauthier 1986
84. Zigapofisi delle caudali prossimali: 0, corte; 1, allungate
85. Caudali della regione media: 0, corte prezigapofisi, all'incirca $< \frac{1}{2}$ della lunghezza dei centri; 1, moderate prezigapofisi, comprese tra $\frac{1}{2}$ e 1 rispetto alla lunghezza dei centri; 2, prezigapofisi estremamente lunghe, $>$ lunghezza dell'intero centro
86. Caudali della regione distale: 0, corte prezigapofisi, comprese tra $\frac{1}{3}$ e 1 rispetto alla lunghezza dei centri; 1, prezigapofisi estremamente lunghe, con un estensione che copre 10 o più centri vertebrali; 2, prezigapofisi estremamente ridotte, $< \frac{1}{3}$ lunghezza dei centri (Archaeopteryx); 3, pigostilo Makovicky 2005 **modificato** **O**
87. Lunghezza delle vertebre caudali distali: 0, lunghe quanto le prossimali; 1, $>130\%$ prossimali; 2, abbastanza più corte delle prossimali ($< 130 - 90\%$ prossimali) **O**
88. Archi emali delle vertebre caudali distali:0, semplici; 1, anteriormente biforcate; 2, biforcate ad entrambe le estremità Makovicky 2005

CINTO SCAPOLARE

89. Ipocleideo sulla furcula: 0, assente; 1, presente Macovicky 2005
90. **Lama scapolare: 0, moderatamente lunga (fino a 6 volte la misura dell'ampiezza); 1, lunga e sottile (da 7 a 10 volte la misura dell'ampiezza); molto lunga e sottile (più di 10 volte la misura dell'ampiezza) O**
91. Acromion sulla scapola: 0, prominente; 1, ridotto o assente
92. Scapola e coracoide: 0, separati; 1, fusi a formare lo scapolocoracoide Makovicky 2005
93. Scapola e coracoide: 0, formano un arco continuo in visione anteriore e posteriore; 1, coracoide si inflette medialmente , sicchè lo scapolocoracoide assume forma di L Makovicky 2005

94. Coracoide: 0, in visione laterale subcircolare, con una poco profonda lama ventrale; 1, subquadrangolare con una estesa lama ventrale; 2, lama poco profonda con un processo posteroventrale allungato. Makovicky 2005
95. Carena sternale: 0, assente; 1, presente
96. Grandezza dello sterno: 0, lunghezza craniocaudale all'incirca pari a quella del coracoide; 1, molto più grande del coracoide

ARTI ANTERIORI

97. Cresta deltopettorale dell'omero: 0, larga e distinta, estremità prossimale dell'omero di forma quadrangolare in visione anteriore; 1, cresta meno pronunciata, a formare un arco più che un quadrato; 2, assai poco sviluppata, estremità prossimale dell'omero con orli arrotondati; 3, cresta estremamente allungata e rettangolare; 4, estremità prossimale dell'omero molto estesa, e di forma triangolare in visione anteriore Makovicky, 2005
98. Rapporto arti anteriori (omero + radio + mano) / arti posteriori (femore + tibia + piede): 0, < 50%; 1, compreso tra il 50% e il 120%; 2, > 120% Gauthier 1986
99. Rapporto arti anteriori/ regione presacrale della colonna vertebrale: 0, < 75%; 1, compreso tra il 75% e il 200%; 2, > 200% Gauthier 1986 **O**
100. Mano/ piede: 0, < 100%; 1, > 100%
101. Omero: 0, inferiore per lunghezza alla scapola; 1, più lungo della scapola Makovicky 2005
102. Omero/ulna: 0, > 100%; 1, ≤ 100%
103. Ulna/ femore: 0, < 1; 1, ≥ 1 Makovicky 2005
104. Radio/ omero: 0, compreso tra il 50% e il 75%; 1, < 50%; 2, > 76%
105. Mano/ (omero + radio): 0, < 66%; 1, > 66%
106. Carpali distali: 0, non fusi ai metacarpale; 1, fusi ai metacarpale, a formare il carpometacarpo Makovicky 2005
107. Carpale distale semilunare: 0, ben sviluppato, che ricopre tutte le estremità prossimali dei metacarpali I e II; 1, piccolo, ricopre la metà delle basi dei metacarpali I e II; 2, ricopre le intere basi di tutti i metacarpali Makovicky 2005
108. Metacarpale I: 0, ≤ ½ lunghezza del metacarpale II, e più lungo prossimodistalmente che ampio trasversalmente; 1, subuguale in lunghezza al metacarpale II; 2, molto corto e molto più ampio trasversalmente che lungo prossimodistalmente. Makovicky 2005
109. Metacarpale III: 0, subuguale al metacarpale II; 1, < metacarpale II; 2, > metacarpale II;
110. Larghezza del metacarpale III: 0, > 50% larghezza del metacarpale II; 1, < 50% larghezza del metacarpale II. Gauthier 1986
111. Metacarpale II: 0, molto inferiore alla lunghezza dell'omero; 1, all'incirca il 50% o più dell'omero;
112. Dito più lungo della mano: 0, dito III; 1, dito II; 2, dito I holtz
113. Dito III: 0, presente e con falangi ; 1, ridotto a non più che ad un processo esile del metacarpale III; 2, assente **modificato** Makovicky 2005
114. Rapporto delle lunghezze della falange 3 del dito III/ (falange 1+falange 2) del dito III: 0, < 100%; 1, > 100% Gauthier 1986
115. Pollice: 0, termina all'incirca alla metà della falange 2 del dito II; 1, termina all'incirca alla metà della falange 1 del dito II; termina a metà o dietro la falange 3 del dito II. Holtz 2004
116. Falange 1 del pollice: 0, inferiore o subuguale alla lunghezza del metacarpale II; 1, > lunghezza del metacarpale II
117. Grandezza dell'unguale del pollice: 0, subuguale agli unguali delle altre dita; 1, maggiore degli altri unguali delle altre dita. Makovicky 2005
118. Unguali della mano: 0, fortemente curvi, con un grosso tubercolo flessore; 1, debolmente curvi con un piccolo tubercolo flessore disposto distalmente

dall'estremità articolare; 2, o dritti con un piccolo tubercolo flessore disposto distalmente dall'estremità articolare Makovicky 2005

119. Labbro prossimodorsale dell'unguale: 0, assente; 1, presente. Questo labbro è una sorta di rialzo dorsale e prossimale all'articolazione dell'unguale col dito, presente in *Velociraptor mongoliensis* e *Deinonychus antirrhopus*. Makovicky 2005

CINTO PELVICO

120. Regione preacetabolare dell'ileo: 0, inferiore o lunga quanto quella postacetabolare; 1, molto più lunga (quasi i 2/3 della lunghezza totale dell'ileo) della postacetabolare. Makovicky 2005
121. Estremità anteriore dell'ileo: 0, di poco arrotondata o dritta; 1, fortemente convessa, o lobata; 2, appuntita all'angolo anterodorsale con la linea anteroventrale concava Makovicky 2005 **O**
122. Lunghezza dell'ileo: 0, marcatamente inferiore a quella del femore (all'incirca lunghezza ileo compresa tra 1,4 e 1,5 volte < lunghezza femore); 1, subeguale a quella del femore holtz
123. Ala postacetabolare dell'ileo: 0, squadrata in visione laterale; 1, acuminata. Makovicky 2005
- 124. Rapporto larghezza acetabolo/ lunghezza ileo: 0, compreso tra 0,3 e 0,15; 1, compreso tra 0,14 e 0,12; 2, ≤ 0,11**
125. Struttura dell'ischio: 0, dritta; 1, nella regione ventrodistale curva anteriormente; 2, ad uncino posteriormente Makovicky 2005
126. Lunghezza dell'ischio: 0, > 2/3 del pube; 1, ≤ 2/3 pube Makovicky 2005
127. Estremità distali degli ischi: 0, formano una sinfisi; 1, si avvicinano l'uno all'altro ma senza formare una sinfisi; 2, ampiamente separate Makovicky 2005
128. "Stivale" dell'ischio (estremità distale espansa): 0, presente; 1, assente Makovicky 2005
129. Orientazione del pube: 0, "propube"; 1, pube verticale; 2, "opistopube" (pube rivolto posteriormente) Makovicky 2005 **O**
130. "Stivale" del pube: 0, si proietta anteriormente e posteriormente; 1, si proietta poco o non si proietta affatto anteriormente; 2, non si proietta anteroposteriormente. Makovicky 2005 **O**
131. Struttura del pube: 0, dritta; 1, all'estremità distale curva anteriormente, sicché la superficie anteriore della struttura risulti concava; 2, curva posteriormente, rendendo anteriormente la superficie convessa Makovicky 2005 (vedere anche Calvo et al 2004)
132. "Apron" (sorta di sinfisi o chiusura) dei pubi: 0, lunga la metà dell'intero pube; 1, < 1/3 del pube; 2, assente, i pubi non si toccano. **Modificato** Makovicky 2005

ARTI POSTERIORI

133. Grande trocantere del femore: 0, separato dal piccolo trocantere da una profonda incisione; 1, trocanteri separati da una piccola fenditura; 2, completamente fusi (o assenti) a formare un'unica cresta trocanterica. Makovicky 2005
134. Piccolo trocantere: 0, di forma alare; 1, cilindrica in sezione trasversale
135. Quarto trocantere sul femore: 0, presente; 1, assente
136. Superficie mediana dell'estremità prossimale della fibula: 0, di forma concava lungo l'asse; 1, piatta.
137. Astragalocalcagno: 0, assente, astragalo e calcagno separati; 1, presente, astragalo fuso al calcagno.
138. Tibiotarso: 0, assente, tarsali prossimali separati dalla tibia; 1, presente, astragalocalcagno fusi alla tibia
139. Fibula: 0, raggiunge e tocca i tarsali prossimali; 1, corta, non è in contatto con i tarsali prossimali Makovicky 2005

140. Metatarsale IV: 0, subuguale in lunghezza al metatarsale II; 1, più lungo del metatarsale II e all'incirca uguale al metatarsale III. Holtz 1994
141. Artometatarso: 0, assente; 1, la parte prossimale del metatarsale III appare molto più ristretta rispetto a quella dei metatarsali II e IV, ma ancora esposta lungo il metapodio - subartometatarso; 2, presente, con il metatarsale III acuminato e non esposto lungo la parte prossimale del metapodio; 3, artometatarso con la parte prossimale del metatarso completamente persa. Makovicky 2005
142. Dita del piede II e IV: 0, subuguali in lunghezza e più corte del dito III; 1, dito IV più lungo del II e all'incirca uguale al dito III; 2, dito II più lungo del IV e prossimo alla lunghezza del dito III. Gauthier 1986
143. Lunghezza falangi 1 + 2 del dito I: 0, maggiore della falange 1 del dito III; 1, subuguale alla falange 1 del dito III; 2, Dito I assente o vestigiale **modificato** da Sereno et al 1996
144. Lunghezza del metatarsale I: 0, non ridotta; 1, ridotta; 2, assente **modificato** Gauthier 1986
145. Posizione del metatarsale in linea verticale: 0, tocca i tarsali distali; 1, posizionato in corrispondenza della metà circa del metatarsale II; 2, posizionato in corrispondenza della parte distale del metatarsale II; 3, assente **modificato** Gauthier 1986
146. Dito II: 0, non iperestensibile; 1, iperestensibile Holtz 1994
147. Unguale del dito II: 0, all'incirca della stessa lunghezza dell'unguale del dito III; 1, molto maggiore dell'unguale del dito III Holtz 1994
148. Struttura del piede: 0, simmetrica; 1, asimmetrica, con un sottile metatarsale II ed un robusto metatarsale IV. Senter et al 2004 vedi anche Makovicky et al 2005

MATRICE

Allosaurus_fragilis

0002001100001010010010000011000000000200000001000001000000000001100100000
000000000011000000000000000010101101002010000000000000000000000000000001020
00

Ornitholestes_hermanni

0000001000001110000010000000000000000200?0??0000100?0000??00?10001000000
000?010?00000?1100000??110?0001?????????0000001000011?00001?00?00???00001
0010?0?101?0?????0????000000100000??0??1101??00000000

Coelurus_fragilis

??10?101?100000???????0
??0?20????0???0???000??011101010????????????11000000?????????????????????
????????????????????????????????0?11????????0??0

Proceratosaurus_bradley

0?000000000001101???10????100000011?0200100??100000?000?????????????????
??010010
110000000000011??1?0?1??00000?00??0?000???0??

Tanycolagreus_topwilsoni

???0???0???????0????????????00?02????????0?0????????????0000???0?0??
?0??0???10000?01?0000100101010?20100????????10000000000001?000?????0100
10110000000000011??1?0?1??00000?00??0?000???0??

?100000100011?11?1?0?000??001000?10001?0?0?0?10010?02?0?001000???0?000?0000?
??0????0????100?0001?1?100010?011010100000000000100010?00?????????????01001
0????????????????????000?0??0?00??0??110??000??????0

0?0000001??10110?0?000?001000000???0???0?????100?000??0?00????0110000??1000?
?000010???01?10?000?0???10001???1?0???20000?00??0?00?0?0???0???001?1101001001
01??10110000000000??0?00?00010?000000??1110?000??0000

010000001??1?11?100000000?0000000100?100??0??0000000?0000??00?1120000??1?00
 ???0001010101?100000?00000000100111021?20010?0000000011?000000000011110100
 1001010?1?110000000000?10000??010000000001110000?0???000

010000?01200?11?11?(01)00?00?0?0001?10?????????110?0????2?00????1?0(01)00??1
00????0(01)?10001010100000?00000000100111010??0100000000000110000?000?00011
10000100101??10110000000?0001000?00010000000000?10000?0???000

```

??00001000000210?000112020000000?11002???????10??00?0?2?001??111100?1??010?0
??00?1?00010?100??0?2100000010?1100100(12)000001100???????1?100001001110000
1001010?1?110000000000?10000??010000000001110000?0???000

```

1?0301201200013??101100???001000?1??????????000?0?0??2?111?01?1?0300??00????
 ???????????11??200??1?0?2100100010101000????????????????????????????????
 ?????????????1100??0?0???????011111?0??0?00??0

121522201200013?110000000000100001100000100??0000110?0001001?1010130000000
10000?00001000?11102??2110000000?10001012101000101100000000000000020023000
00001010?111?0???10000110000?000200000?0011?11100??000100

```
121522201200013?1100000000001000011000001002?000011020001001?1010130000000
100000000001000?11102??2110000000110001012101000101100000000000000020023000
00001010?11110??10000110000?000200000?0011?1110010?00100
```

```
121522201200013?110000000000100001100000100210000110200010011101013000000
0100?0000001000?11102??21100000001100010121010001011000000000000002002300
0000010101111?0???10000110000000020000?0011?1110010000100
```

??111013000000100?0?
0000100??11102??2110?00000?100010121010??1011?0000000000000010023000?00010
100?11?0?????????0000?000100?00???11??1?001????10?

```
121522?0120001??110000000?00100001?????????0000100??0?100??11101300000001
00?0000?0100??1100???01100000001000010121020??1010?????00???00001002??000??
??0????01?0???000000010000?00?1?0000?0000??110?00?0?000
```

Guanlong_wuacaii

000000100000011?111010100?100000010002?????000000?00000100102200?1??0010
00?????01?????100020?000?00011000110100??000011000?1110?000??0000012000?00
01010?10110000000000010???0?01?00??0?0?0000100?0???000

Dilong_paradoxus

0000001?0?001120001010100?100100110002?020??000000??0?00??01021???1??001?
?????0???0???00002000000100110?0110100210000011??0?1?10?0???0000012000?00
01010?10110000000000010???0?01?00??0?0?0000100?0???000

Tyrannosaurus_rex

00000001010??12?1010100011110100010002002010000000100200001000?2(01)001100
001000001000110001000000?10001001101111012?000000110000110010100?000020012
00001001001010110?0000000???00010000000000001000010000000100

Gorgosaurus_libratus

00000011010011201010100011100000010002002010000000100200001000?2000110000
1000001000110001000000?10001001101111012?000000110000110010100?00002001200
00100100101011000000000???00010001000000001000010000000100

Tarbosaurus_bataar

00000001010011101010100011110100010002002010000000100200001000?2000110000
1000001000110001000000?10001001101111012?000000110000110010100?00002001200
001001001010110?0000000???00010000000000001000010000000100

Alectrosaurus_olseni

??0?0?0??????????1????????????02????????????????????????????????????
??00?030012000?????1?0?0110
00000000???????0?1?00000?????????0????0??

Caudipteryx_zoui

?100?22?00001?1010?0??20???0?000?10012?0?????1??11?????00????00200?????10???
02??1???0?0100?000?010000201000101001000?000102?(01)1101011??000010211??000
001011?1011000000000???010000010000000000110101?0??0001

Oviraptor_philoceratops

0105222010001110110100101????000?10002101?0??001110020110?101101200000??0??
?????????????1?0??1100?1??00210010101000010000?10??????????0??0????????????
????????????????1000?????????00?100?10?01?0?10??1

Rinchenia_mongoliensis

010522201?00?110110100001?000000?1?002101??1??011100?11????????1????0????????
???1???2??1??1??1?0?1?000210??0101000000000?10?????1?????0???0?????00?????
1????????????????????????0?????1???1?????1110?11

Ingenia_yanshini

010522201?????1????????????????????????011?00?1?1?????????????????1?????
?????2?01?01?1?00?1?0???000000200?100000?1020110011110110?0?????000001011
?101?00?????00100010000000000000101?1010110110011

Citipati_oscanskae

0005222010000?1?11000010?1001000011000001001000110001111?1?111010002?0????
12??01????2?01?0101000?1?0002100000010000000000102??100112110000?0?????0??
???1??101?00000001011001000001?00000100?10?01?11100?1

Conchoraptor_gracilis

000522201000?1?100000201100000000000000?0??00110?0?111??????0??2?????11
?????1?????1?0101000?1?00021?????1000000000010????001?111?0?0?0????00?????
?1???110??????0?0001000000????0??0?10?0??011001?

Falcarius_utahensis

?0?110?????????????????0?????????????0?00?00?????11??11110???000000010?0
100100201?1?01???010100001000110100200000011021?110000001000000211000021?1
01????0?0?00?000010???000000000000?0?0?0?????00?

Beipiaosaurus_inexpectus

????101??1????????????????1??
?????????0?0?0?????0?0??10???00?00?????????00010?????1????1????11?0????
0?1????0?00???????1???0?0?0?0?0?????00?

Alxasaurus_elsesitaiensis

????101?????????????????????????????????????0??1?????????????0???0???0?????
???2?1?1?????0???0???000???10???00000?1?00?12???0????0?0??110001?001???00??
?????00000?0?1?000?010001?0???000?????0?

Erlikosaurus_andrewsi

110521010110010?100000000100000000001200200110001100200010??001200?????????
?????????????????0??2001000?????????
0?0?001100001?????????0??111100???1?????0100??0

Segnosaurus_galbinensis

??000?100?00?????????????????0?????
????????01?0?0?????????????????0?????00?1?00?1200????0001020010001000100?0?
010011???01?????001??11?01?0?????01????0?0

Troodon_formosus

1100?10011101?301002002001001000?00??00??0?000010???????1?110201?1?0?00?10
0?0?0110?0?1???????0???00??0?????????????1?????1?0?111?00?1211?111?????
???11?101011110?????0?101?0?000??0????10???1??

Saurornithoides_mongoliensis

1100010011100?30100200?00?001000?00??00???1000010?1?0???1??1?2?1????00??0
0???0?001?0?111???121102111?0011??1
???1??01011110????100?0??0??0?01????000?10?

Sinornithoides_youngi

1100010?1110?13???010?2???001?????00???????00000???0?0?11110201?1?0?000??0
?0101101212??1?11??0000000100000010100000?0?0???1???111?00?1?11?111?0??
?11?1111100011111000010???210000000001?010110????0?

Velociraptor_mongoliensis

0100101002101120100100200000010000001200200101000001100000110102001110010
0100101011021020111110001100002100011110100101020110111210011000001010021
1002001011?001100000111000001200101100000100001010110000000

Bambiraptor_feinbergi

0000?0100?10113010010020000011000000120020???100000??0000???01020011100010
1001010110210201101101011000021010111101001010201101?1210011000001010?211
00201101101?100001001100?001200101100000100001011110???000

Tsaagan_mangas

0100101002101130100100200000010000101200201??10000011000??110102?????????
????????????11?11???
????????????????????????????????0?01????0000??0

Microraptor_zhaoianus

0100?000???????00????????????????????100?0?1???????01????21??0100??11
20111211201111?0101100002101011110000101011011122001110??012121211002111
110?1?100001201110000020?11210000010001?0101?0???00?

Sinornithosaurus_millenii

0100?0100??011301001002000??01??0??01??020??110000?0?00?????10???1?1?0???10
0101011?21?2011011000??0000210101111010010102011?111210??10000?1210?2110?2
11111??1?100001201?0000012??112?000001000110101?0???0??

Dromaeosaurus_albertensis

0000?0100???1???1?0???0000001000000120020???10000000000?????10???1?1?0???10
????????????????????????????????????1????????????????????????????????
???????0111????????????????0?01????0000??0

Deinonychus_antirrhopus

0100?01000?0112010010020000001000000120020?0110000??0000001111020011100000
000???01?12102?11011??0?0000210001111010010102011011120001110000101002110
0000101100011000101110000012?0000100000100001010110000000

BMNHC_000772

010??0?00?1????????2000???100???0????111????????00111102001110?00??001
020111211?0?????0?0111?002100011110100101????????111000010?02?????????
0?1?1000012011100000??1?21?00001000110101?0???00?

BMNHC_000759

?20100101?1011??0?100?0000011000?001????100?0?0100?00111?020??11?000??
???20111212?????010110110200001011011000?02011????210?111010?00??02100020
1101101?100001001100?000?000021?00001000110101?0???100

Mononykus_olecranus

?????1??1?010?101111?0??1??
?2?????20002???000001111220002??20110????00???2?0?111101021002000? ?????111
??1?00000000???0?00???001100?1???1?00????10?

Shuvuuia_deserti

221211101110??0?0000100011101001?0???0111?0?101000002000???1110010?10111111
0??10??2??2?0?20002???0000011112200020?201100???00021220?1111101021002000?0
???1?111?000?0010011000?00002?001100012111101?0?0?100

Archaeopteryx_litographica

221000?01110113000000020000000010000?10100??11000000200000?1?101100?0????1
0???0101100211020011000121010210000111011000111011012111011110010001002100
02010011?1011011120010000010000121000000000110101?0000000

Archaeopteryx_bavarica

?????021????????????????????01??????21000001200000?1?101100?0????10???0
2011002110200110001210102100001110110001110110121110111100100010021000201
0011?1011011120010000010000121000000?001?0101????00?

Wellnhoferia_grandis

?????1?1?????0?????????0????????????????10000??????0?1?101100?0????10???02
01?0021??20011000121010210?0011101100001?01101?111011?1?0100?000210002???01
1?1?110111200?000001??001210000000001?0101?????0?

Jeholornis_prima

?1522??11?0?????1?1?????0?????0?????10?100120???0?????????????1????2
?????22??100?20002?11112010000010110000121110???210???1?010?0101200002???01?
?1?1?01112000100101?0?111000000000?10101?0??1?00

Confuciusornis_sanctus

221522201110??1?010???20001000?0110???0?0??0100010?200001????30??1110002?
??120111?3?02011?0?111110020110111100?00001111?11122212?1111110101200002
???011?1?1101112000101101??0011?000000000?10?01?0??10?2

Eoalulavis_hoyasi

??112?12??????2??11??
??????1200?2?04??11?20??
????????????????????00???0?0?01???????

Concornis_lacustris

??
??????12?0?2103???1010?0?01????????????1110???1????11?10??12??0?????11?1?1?0
111200?0??10?????1?00000?00??0?01????0??

Iberomesornis_romerali

??1?2??11??110010?021
11??32?1????201?????1?????????????1?0110????????00?10?????0?????11?1?1?
0111200?0??10?????1?0?000????????1????0??

CAPITOLO I :

TECNICHE UTILIZZATE IN

FILOGENESI

1.1 Il Criterio di Parsimonia di Wagner.

Le tecniche di elaborazione dei cladogrammi sono varie, ma tutte di base sono fondate sul Principio di Parsimonia. Il principio di Parsimonia può essere sintetizzato nel seguente modo: è preferibile formulare un'ipotesi riguardante qualunque dato osservato, quanto più semplice possibile. Tradotto in termini di applicazioni cladistiche: il cladogramma più semplice e meno 'costoso', in termini di cambiamenti di stato, risulta essere il più probabile per un'interpretazione dei rapporti filogenetici all'interno di un gruppo di organismi presi in esame. Uno dei primi criteri di parsimonia fu sviluppato da W.H.Wagner (1961, 1963) e prende il nome appunto di Criterio di Parsimonia di Wagner. Con questo metodo si esaminano i caratteri "ordinati", per i quali la probabilità di trasformazione da uno stato ad uno immediatamente successivo viene stimata con lo stesso valore di una inversione da uno stato ad un altro immediatamente antecedente. Ad esempio la probabilità, considerando dei caratteri multistato, che lo stato 1 si trasformi nello stato 2 è uguale a quella di una inversione dello stato 3 al 2, ma un eventuale passaggio dalla condizione 3 alla 1 ad esempio richiederebbe una probabilità doppia rispetto ai casi precedenti

(avrebbe come intermedio lo stato 2), proprio perchè i caratteri vengono analizzati come ordinati. Ne consegue da ciò il fatto che la 'lunghezza' dell'albero (intesa come numero di 'steps', di cambiamenti di stato) è indipendente dalla posizione del nodo della radice, per cui su di un cladogramma non radicato, usando il criterio di Parsimonia di Wagner, si può porre il nodo della radice in ogni suo punto senza cambiarne la lunghezza.

L'analisi parsimoniosa di un albero, secondo il criterio di Wagner, viene eseguita secondo 2 fasi: in una prima fase, definita come 'analisi ascendente', si elabora la lunghezza dell'albero partendo dai punti terminali corrispondenti ai taxa per poi giungere al nodo della radice, mentre, nella successiva, denominata 'analisi discendente', si procede in maniera inversa e cioè partendo dal nodo della radice per arrivare ai taxa. Negli esempi sottostanti viene eseguita dapprima l'analisi ascendente.

Nella figura 2.1 è rappresentato un albero non radicato per un carattere multistato, con 6 taxa, 'A', 'B', 'C', 'D', 'E' ed 'F',

i quali a loro volta sono affiancati da parentesi contenenti il corrispondente stato del carattere.

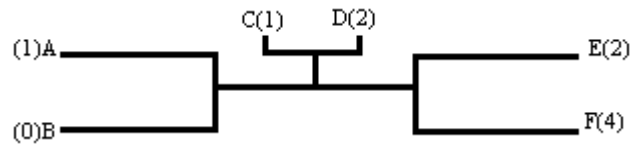


Fig. 1.1- modificata da Forey *et al.* (1992)

Per quanto affermato in precedenza riguardo al criterio di Parsimonia di Wagner, si può radicare un albero ‘unrooted’ scegliendone un qualunque punto dove porre il nodo della radice, che in questo esempio viene rappresentata dal taxon A, mentre la linea del taxon B raffigura l’outgroup.

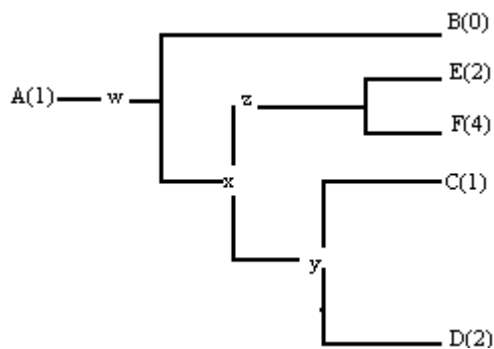


Fig. 1.2- modificata da Forey *et al.* (1992)

Ad ogni nodo interno viene assegnato uno stato secondo il criterio seguente: ad un nodo viene attribuito uno stato pari ad uno stesso valore posseduto dai due nodi, o due taxa, immediatamente successivi ad esso. Se però, i due nodi o i due taxa in questione hanno due stati del carattere diversi, al nodo che li precede vengono assegnati entrambi i valori e la lunghezza

dell'albero in quel punto sarà uguale alla differenza tra i suddetti valori degli stati: in questo caso, secondo il linguaggio insiemistico, l'intersezione degli insiemi dei valori suddetti risulta 'vuota'.

Ad esempio al nodo 'z' viene assegnato l'insieme degli stati (2-4), e poiché tra E(2) ed F(4) la differenza è $4-2 = 2$ e l'intersezione dei valori dei loro stati è perciò vuota, la lunghezza dell'albero in quel punto risulta pari a 2.

Stesso discorso per quanto concerne lo stato da assegnare al nodo 'y': tra C(1) e D(2) la differenza è $2-1 = 1$ e l'intersezione è vuota.

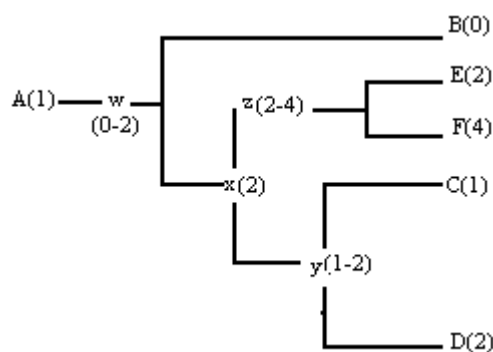


Fig. 1.3- modificata da Forey *et al.* (1992)

Procedendo verso il taxon A, si giunge al nodo 'x'. Lo stato da assegnare a quest'ultimo sarà 2, poiché l'intersezione degli insiemi dei valori dei nodi derivati y (1-2) e z (2-4) non è vuota ,

ma comprende appunto il valore 2 e non ci sarà alcun incremento per quanto riguarda la lunghezza dell'albero.

Per quanto concerne il nodo 'w', l'intersezione degli insiemi degli stati del taxon B(0) e del nodo x(2) è vuota, ragion per cui il valore da assegnare sarà rappresentato dal gruppo (0- 2).

La lunghezza totale del cladogramma risulterà pari alla somma delle differenze effettuate in precedenza, e cioè 5, per cui tanti saranno i passaggi richiesti in tutto l'albero.

Ad ogni modo questa tecnica non esclude ambiguità, in quanto alcuni nodi interni possono avere più di uno stato contemporaneamente. Ecco perché, nel criterio di Parsimonia di Wagner, si procede in seguito ad un'ulteriore analisi definita precedentemente 'discendente', e che cioè parte dalla radice per poi giungere ai punti terminali dell'albero, rappresentati dai taxa.

Se un nodo ha un gruppo di stati ambiguo, ad esso viene assegnato lo stato che risulti uguale o almeno quanto più prossimo allo stato del suo immediato predecessore. Di fatti al nodo w (0-2) della figura 2.3 della pagina precedente, viene assegnato lo stato '1', poiché come predecessore più vicino ad esso, risulta il taxon A, che possiede lo stato 1 (vedere figura

1.4).

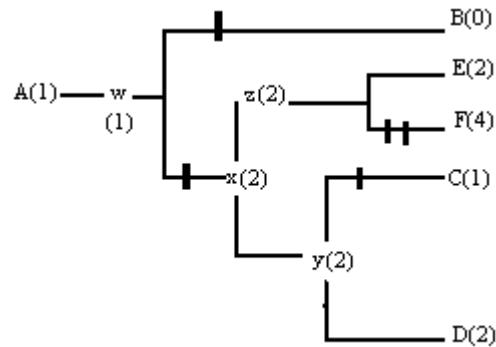


Fig. 1.4- modificata da Forey *et al.* (1992)

Procedendo via di seguito, ai nodi y (1- 2) e z (2- 4), ai quali fa capo l'internodo x (2), è assegnato lo stato 2.

Da notare nella figura che la lunghezza dell'albero, come nell'esempio in precedenza, non cambia: consta sempre di 5 passaggi, raffigurati dalle barre scure sui rami del cladogramma .

1.2 Parsimonia di Fitch

Fitch (1971) ampliò il criterio di Parsimonia di Wagner adottando alcune variazioni, ma lasciando la possibilità

agli stati dei caratteri di seguire trasformazioni di inversione libera, proprio come nel criterio di Parsimonia di Wagner. Tali variazioni rappresentano le regole chiave per l'applicazione del

criterio di Parsimonia di Fitch e possono essere riassunte in tre punti:

1. uno stato può cambiare in un qualunque altro stato, a prescindere dall'ordine (ad es. $0 \rightarrow 2$ o $3 \rightarrow 1$) comportando il costo di uno 'step' per quanto riguarda la lunghezza dell'albero, e laddove l'intersezione di due gruppi di stati derivati è vuota, al nodo immediatamente precedente viene assegnato il valore corrispondente all'unione di tali gruppi e la lunghezza dell'albero si accresce di una unità
2. se il 'set' di stati del nodo della radice non ha almeno un valore incluso in quello del successivo internodo, un solo passaggio è richiesto in quel punto dell'albero
3. un valore del set di stati di un nodo interno può essere arbitrariamente assegnato ad esso, se il nodo antecedente non ha valori comuni ad esso, e comunque il principio di massima parsimonia viene rispettato.

La figura 1.5 rappresenta l'albero dell'esempio utilizzato per il Criterio di Parsimonia di Wagner: i nodi z (2,4), y (1,2), x (2), e w (0,2) hanno gli stessi set di stati assegnati con la medesima tecnica della Parsimonia di Wagner.

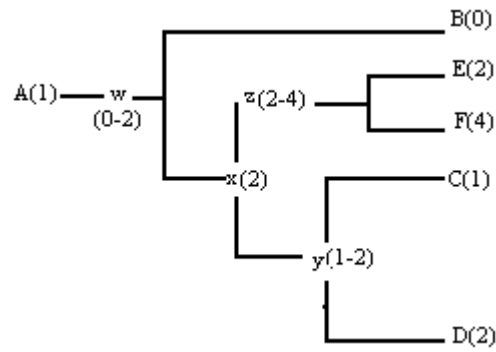


Fig. 1.5- modificata da Forey *et al.* (1992)

Procedendo con una analisi di tipo ‘discendente’ (dalla radice ai taxa terminali), gli stati attribuiti ai nodi sono 2 (w), 2(y), 2(z). Al nodo w viene assegnato arbitrariamente lo stato 2, in quanto, come citato in precedenza, se la radice non ha valori in comune col successivo internodo, quest’ultimo può assumere uno dei valori (0 o 2) attribuitigli con il procedimento ‘ascendente’, taxa-radice.

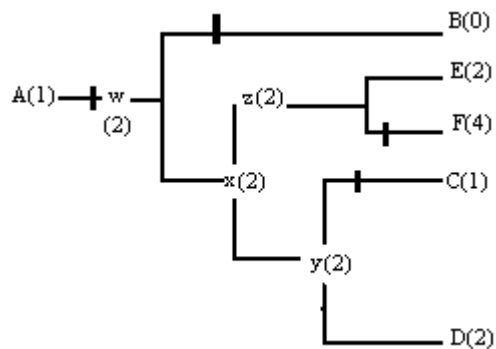


Fig. 1.6- modificata da Forey *et al.* (1992)

Nel caso in cui gli fosse stato attribuito lo stato 0, il costo in termini di lunghezza dell'albero non sarebbe comunque cambiato, proprio per quanto affermato in precedenza riguardo all'utilizzo di caratteri non ordinati: nell'albero, infatti, si sarebbe ottenuto sempre un totale di quattro trasformazioni di stati.

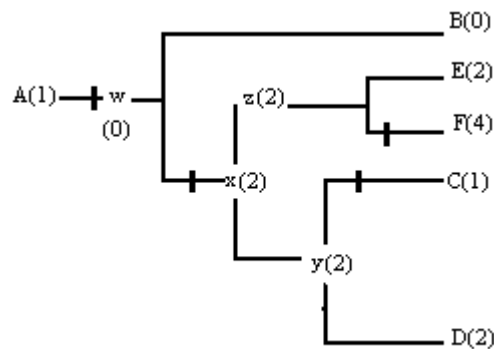


Fig.1.7- modificata da Forey *et al.* (1992)

Sarebbe stato possibile creare un albero alternativo, uguale dal punto di vista del principio di parsimonia al precedente, se al nodo w si fosse assegnato il valore 1 (come nel taxon A).

Sarebbero cambiati di conseguenza anche x (1) e y (1), ma il numero totale di 'steps' sarebbe risultato nuovamente 4.

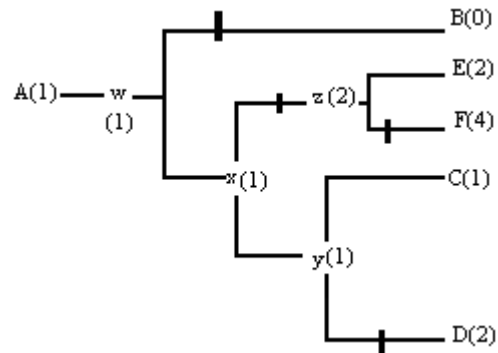


Fig. 1.8- modificata da Forey *et al.* (1992)

Gli algoritmi della Parsimonia di Wagner e di Fitch sono utili per alberi biforcanti e per analizzare casi in cui la probabilità di una trasformazione di uno stato di un carattere sia ‘simmetrica’ (cioè, ad esempio, che il passaggio da 0 ad 1 è uguale al passaggio da 1 a 0). In molti casi però talune trasformazioni hanno una rilevanza maggiore rispetto ad altre, ragion per cui sono necessari altri criteri ed altri algoritmi.

1.3 Metodologie di individuazione e ricerca degli alberi più parsimoniosi: metodi esatti e metodi euristici.

Le tecniche di ricerca degli alberi più parsimoniosi, che si avvalgono dei criteri di Parsimonia precedentemente discussi, si suddividono in due categorie: gli algoritmi ‘esatti’ ed ‘euristici’. I

metodi esatti ricercano alberi parsimoniosi operando con non più di venti taxa, garantendo una ricerca esauriente degli alberi parsimoniosi, mentre gli algoritmi ‘euristici’ elaborano analisi con un numero di dati troppo elevato per una ricerca di tipo ‘esatta’. Nei successivi paragrafi verranno descritte le tecniche utilizzate nel presente studio, ovvero gli algoritmi euristici.

1.4 Gli algoritmi euristici

Le procedure, adibite alla valutazione ed elaborazione di alberi parsimoniosi con un numero di taxa elevato, vengono definite ‘euristiche’. Queste tecniche sono state scelte per analizzare e costruire gli alberi, applicandole ai dati mostrati nel paragrafo dei materiali e metodi. In particolare, come verrà discusso successivamente, sono stati ricercati alberi parsimoniosi per lo più con la tecnica della ‘sequenza aggiuntiva’ casuale e semplice, combinata col procedimento di riarrangiamento dei rami ‘TBR’ e ‘SPR’.

La ricerca euristica, o anche definita come ‘la scalata della collina’, a differenza dell’esaustiva, procede per approssimazione di calcoli e si serve di stime dell’errore nell’individuazione dell’albero più parsimonioso. In linea di massima si seguono due

procedure nella ricerca di tipo euristico: in una viene minimizzata la lunghezza dell'albero iniziale aggiungendovi gradualmente un taxa per volta durante la fase di costruzione dell'albero, mentre nell'altra si 'modella' l'albero riordinandolo con vari sistemi al fine di ridurre sempre la lunghezza. Entrambi i metodi, di 'aggiunta' e di 'riordino', possono essere combinati e utilizzati contemporaneamente in un algoritmo che effettua un'analisi euristica.

- Le sequenze di aggiunta

Partendo da un albero con un numero minimo di taxa, ad esempio tre, si procede aggiungendovi un quarto taxon su uno dei tre rami dell'albero, tale che la lunghezza dell'albero sia la più breve possibile. A seguire si aggiunge un quinto taxon su uno dei quattro rami e così via.

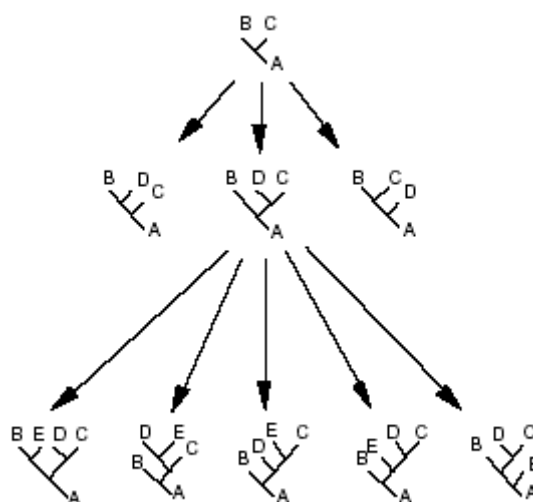


Fig. 1.9

Nella figura viene rappresentata una sequenza di aggiunta dei cinque taxa A B C D E.

Sono quattro le diverse tecniche di sequenze di aggiunta:

1. Così come è (“As is”). Ai tre taxa del primo albero vengono aggiunti man mano i restanti taxa nell’ordine in cui essi appaiono nel set completo.
2. Casuale (“Random”). Viene ‘randomizzato’ il set di taxa, ossia creata una nuova serie di elementi nel set in maniera casuale, e di seguito costruiti gli alberi con lo stesso metodo di aggiunta sopra citato.
3. Semplice (“simple”). Questa tecnica si basa sull’algoritmo di Farris 1970 e sul calcolo della ‘distanza di Manhattan’, detta anche ‘indice di avanzamento’ (Farris 1970). Si sceglie un taxon di riferimento quale ipotetico antenato comune. Quindi si calcolano gli indici di avanzamento, ossia le distanze tra questo taxon e i restanti, e si elabora il cladogramma con i primi due taxa e il taxon ancestrale di riferimento, cioè prendendo in considerazione i due indici più bassi. Di seguito si

procede nella costruzione dell'albero aggiungendovi i rimanenti taxa nell'ordine degli indici di avanzamento, dai più bassi ai più alti.

4. Il più vicino ("Closest"). A differenza dei metodi di sequenza sopraesposti, in cui l'ordine di aggiunta dei taxa è predeterminato rispetto alla costruzione dell'albero, in questo vengono innanzitutto calcolate le lunghezze di tutti i possibili alberi con tre taxa, e quello con la lunghezza inferiore viene scelto quale albero iniziale. Si calcola poi l'incremento causato da ogni attacco sui rami dai vari taxa non ancora piazzati e la combinazione taxon/ramo che determina l'ultimo incremento alla lunghezza dell'albero viene scelta come passaggio successivo.

Nessuno di questi metodi di sequenze di aggiunta può garantire un risultato ottimale: ognuno di essi presenta dei vantaggi e degli svantaggi.

Il modello della sequenza del 'Così come è ' o 'As is ', dal nome originale in inglese, è una tecnica di elaborazione rapida, ma la probabilità di costruire un albero ottimale dal punto di vista della parsimonia, risulta molto bassa. Il metodo della sequenza de 'Il più vicino ' è, al contrario del precedente, abbastanza rigoroso nel determinare alberi quanto più parsimoniosi possibili, ma per

l'eccessiva quantità di calcoli impiega molto tempo nella costruzione dei cladogrammi con un set di dati numericamente alto.

Inoltre nel calcolo delle sequenze di aggiunta si creano le cosiddette 'isole di alberi', ovvero l'algoritmo crea dei gruppi di topologie di alberi 'riordinati' (alberi 'spezzettati' e risistemati, con rami divisi da altri), e i membri di tali alberi possono trovarsi in differenti isole.

Il problema è 'comporre' un albero quanto più parsimonioso possibile con talvolta questi membri sparsi in differenti isole, e tale ricerca, a meno che in una stessa isola non sia già presente la tipologia ottimale di albero parsimonioso, risulta assai difficile se non impossibile quando gli alberi sono suddivisi in isole troppo differenti tra di loro.

Una delle tecniche, che risolve in gran parte il problema, è quella della sequenza di aggiunta "Casuale" o "random".

Tramite quest'ultimo modello l'algoritmo crea diversi alberi di partenza, e ripete per almeno una centinaia di volte, il computo degli alberi e la ricerca delle diverse tipologie. Per cui, se alla

centesima volta si trovano ancora isole e tipologie nuove, è probabile che ulteriori alberi devono essere ricercati.

- Lo scambio dei rami.

Precedentemente sono state accennate le isole degli alberi, in cui si trovano alberi riordinati dall'algoritmo.

Il riordino degli alberi è utilizzato allo scopo di elevare il numero delle possibili combinazioni di alberi e di conseguenza aumentare la probabilità di trovare alberi parsimoniosi.

Lo scambio dei rami comprende tre metodi algoritmici essenziali:

a- L'interscambio del ramo più vicino (NNI, dall'inglese "nearest neighbour interchange"). L'esempio della pagina successiva mostra chiaramente il procedimento di tale metodo. Ogni albero comprende dei 'sottoalberi' raffigurati in questo caso da (A + B) e C sul lato sinistro, D e (E + (F + G)), sul lato destro. I primi possono scambiarsi di posizione con questi ultimi, generando nuovi alberi, come mostrato nelle figure in basso. Nell'albero non radicato della figura di sinistra, C viene scambiato con D, mentre nella figura di destra, il sottoalbero (E + (F + G)) si scambia con C.

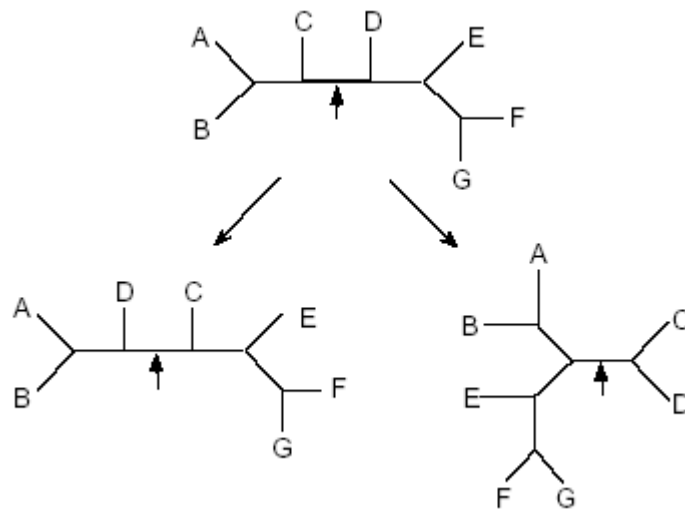


Fig. 1.10– modificata da Forey *et al.* (1992)

b- Tranciatura e riattacco di un sottoalbero (SPR, dall'inglese “subtree pruning and regrafting”). L'albero con questo metodo viene spezzato in due al livello di un nodo, dividendosi da un lato in un sottoalbero con un ramo libero e in un altro senza ramo. La figura 2.18 mostra il taglio al livello del nodo che connette il ramo di C col sottoalbero (A + B); si ottengono due sottoalberi, (A + B) e C + D + E + F + G

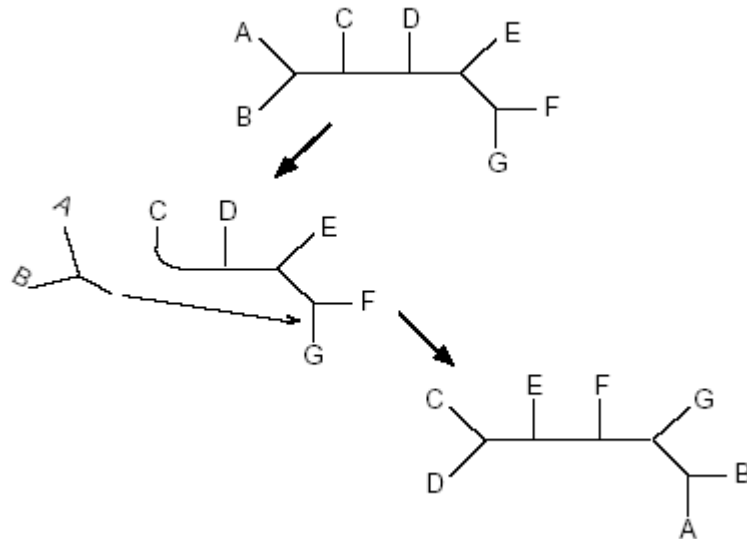


Fig. 1.11 – modificata da Forey *et al.* (1992)

Di seguito il sottoalbero (A + B), dalla parte del ramo libero, viene attaccato al ramo del taxon G arrangiando così l'albero in uno nuovo.

c- Divisione e riconnessione dell'albero (TBR, dall'inglese “tree bisection and reconnection”). L'algoritmo procede con la divisione a metà di un albero, effettuando un taglio fra due nodi. Dalla figura si nota che, dopo la divisione, si creano due sottoalberi ((A + B) + C) e (D + (E (F + G))), che possono

essere ricongiunti tramite l'attacco di due rami qualunque. In questo caso l'attacco avviene tra il ramo di B e quello di G.

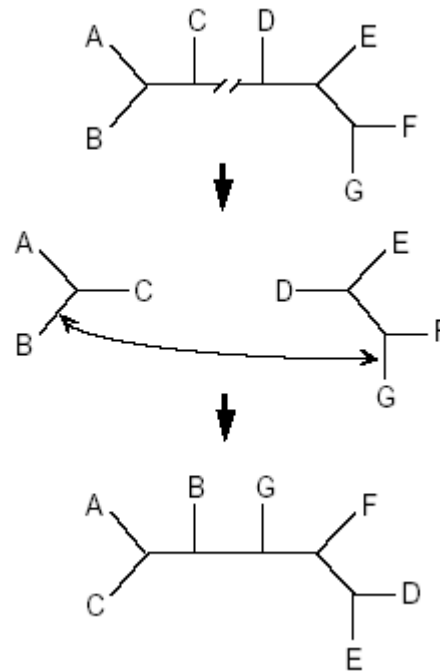


Fig. 1.12 – modificata da Forey *et al.* (1992)

1.6 L'analisi Bootstrap

Nel *bootstrap* un insieme di n caratteri viene campionato r volte con sostituzioni e duplicazioni di stringhe (serie) di dati, generando r insiemi di dati contenenti n caratteri. Per ciascun set di dati viene quindi stimata la filogenesi secondo i procedimenti standard di parsimonia. Per le r filogenesi ottenute viene determinato un albero di consenso contenente i gruppi monofiletici che si presentano più frequentemente e la loro frequenza è utilizzata come intervallo

fiduciale. I valori (o frequenze) bootstrap definiscono quelli che possono essere i limiti fiduciali degli alberi.

1.5 Stime ed indici statistici applicati ai cladogrammi

La lunghezza di un albero, come già accennato nelle pagine precedenti, si misura col numero di cambiamenti o trasformazioni di uno stato in un altro di un carattere. La lunghezza minima è quella preferita per la costruzione di un cladogramma che sia concorde al principio di Parsimonia. Ovviamente non viene analizzato un solo carattere nel computo della lunghezza dell'albero, ma al fine di ottenere dei legami filogenetici attendibili si utilizzano almeno una decina di caratteri; questo dipende anche dal numero di taxa presi in esame. La lunghezza dell'intero albero risulterà pari alla sommatoria delle lunghezze misurate una per volta per ogni carattere posto sull'albero, supponendo i caratteri sempre indipendenti tra di loro. E' ovvio che la lunghezza di un albero aumenta col numero dei caratteri, col numero degli stati dei caratteri e col numero dei taxa. Un'elevata quantità di dati può quindi creare, oltre che una dispersione di parsimonia dell'albero,

anche un incremento delle omoplasie, ovvero delle inversioni e dei parallelismi dei caratteri, il che porterebbe ad una valutazione non sufficientemente attendibile delle parentele fra i taxa.

Per avere una stima delle omoplasie di un albero, si calcola l'indice di consistenza (CI, dall'inglese consistency index).

Questo è il rapporto fra il numero minimo 'm' di possibili cambiamenti degli stati dei caratteri e il complesso dei cambiamenti degli stati dei caratteri osservati sull'albero.

L'esempio rappresentato in figura 1.13 chiarisce il concetto di indice di consistenza.

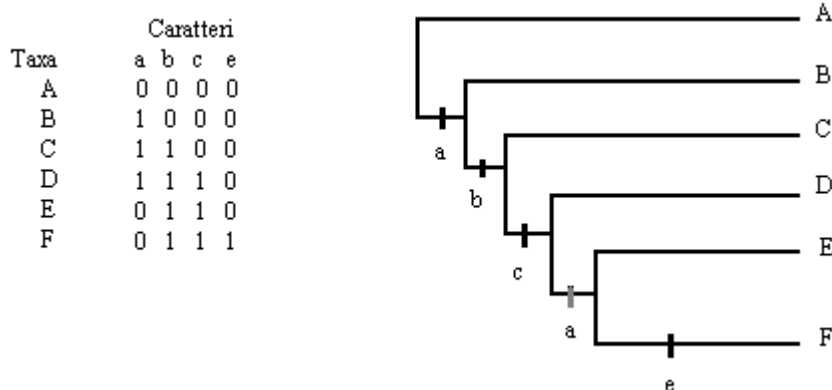


Fig. 1.13

La matrice in alto a sinistra è caratterizzata da sei taxa con quattro caratteri binari. Sull'albero in alto a destra vengono invece raffigurati i cambiamenti degli stati dei caratteri della

matrice, ed in particolare la barra nera indica una trasformazione da stato 0 a stato 1, ossia la presenza (1) del carattere, indicato con la lettera in basso alla corrispondente barra; la barra grigia, al contrario, ne indica l'assenza (0), e quindi una trasformazione inversa, da stato 1 a stato 0.

Essendo quattro il numero dei caratteri, il valore di 'm' sopra citato, e cioè il numero minimo dei possibili cambiamenti degli stati dei caratteri, è proprio pari a quattro. Ad ogni modo, da come si può notare dalla figura dell'albero, il carattere 'a' cambia due volte, facendo riscontrare un numero complessivo di cambiamenti pari a cinque; per cui il CI, indice di consistenza, secondo quanto affermato in precedenza, sarà il risultato del rapporto $4/5$, e cioè 0,80.

Più il valore del CI si avvicina allo 0, più il numero di omoplasie di un albero si accresce e viceversa; ragion per cui se il CI è uguale ad 1, l'albero è completamente parsimonioso.

Il CI può essere calcolato anche per un solo carattere. Nell'esempio della figura 1.13, per il carattere 'a' si ottiene un CI uguale a 0,50, poiché il numero minimo di cambiamenti possibili per un carattere binario, quale 'a', è 1 e il totale effettivo dei

cambiamenti dello stesso carattere risulta invece pari a 2, per cui $CI = 1/2 = 0,50$.

Altri indici vengono utilizzati per quantificare l'attendibilità filogenetica di un cladogramma. Uno di questi è l'indice di ritenzione (RI, dall'inglese "retention index"), il quale è designato per aggirare una limitazione del CI.

Il CI può variare a seconda della posizione dei taxa sull'albero e quindi a seconda delle relazioni di parentela fra loro stessi.

Considerando la figura 1.14, il CI per il carattere 'b' è uguale ad uno, per cui il carattere è pienamente informativo per quanto riguarda il principio di Parsimonia. Se però l'ordine dei taxa e, quindi la loro posizione filogenetica, venisse modificato costruendo un altro cladogramma, cambierebbe il anche il CI.

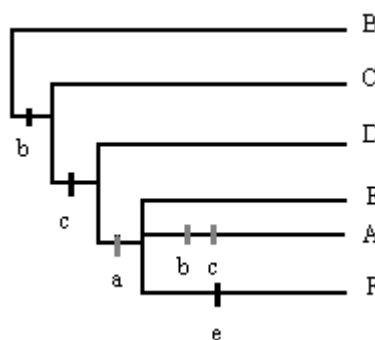


Fig. 1.14

Stavolta, in questo nuovo albero, la lunghezza totale è di sei passaggi, contro i cinque dell'albero della figura 1.13. Il carattere

‘b’ cambia due volte, per cui il suo CI è uguale a 0,50, ed il CI dell’intero albero risulta pari al valore del rapporto $4/6 = 0,66$, contro lo 0,80 della figura 1.13.

Il RI corregge queste variazioni comparando l’effettivo numero di cambiamenti del carattere col massimo numero possibile di cambiamenti.

$RI = (Max_l - L) / (Max_l - Min_l)$ dove Max_l sta per massima lunghezza possibile dell’albero, cioè la misura della lunghezza che si ottiene se lo stato derivato del carattere si originasse indipendentemente in ogni taxon in cui esso compare.

In figura 1.14 quattro sono i taxa in cui lo stato derivato ‘1’ del carattere b compare, mentre cinque risultano gli effettivi cambiamenti del carattere sull’albero, per cui $Max_l = 4 + 5 = 9$

L è la lunghezza effettiva, od anche il numero di cambiamenti effettivi, e Min_l è il numero minimo di cambiamenti possibili del carattere.

RI, per il carattere b, risulta uguale a $(9-5)/(9-4) = 0,80$.

RI uguali a valori alti, implicano una concentrazione di cambiamenti degli stati maggiore al livello dei nodi interni

dell'albero; al contrario, per RI bassi, si ottiene una frequenza di cambiamenti degli stati dei caratteri maggiore al livello dei rami dei taxa terminali dell'albero. Il prodotto tra $RI \times CI$ rappresenta un altro indice statistico utilizzato in cladistica, l'indice di consistenza ripesato (RCI, dall'inglese rescaled consistency index).

Inoltre in un'analisi cladistica viene calcolato un indice generale della stima delle omoplasie, definito appunto indice di omoplasie (HI, dall'inglese homoplasy index), il cui valore è pari alla differenza $1 - CI$, dove CI sta per indice di consistenza. Infine si ricorda un altro indice molto usato negli studi filogenetici: l'indice di decadimento o supporto di Bremer (Bremer, 1994). Tale indice è rappresentato da numeri interi maggiori o uguali ad 1, e che rappresenta quante tappe in più sono richieste per trovare alberi privi di un particolare gruppo. Ad esempio se il più parsimonioso degli alberi che mostra il clade ABC riportasse 138 steps, mentre il più parsimonioso degli alberi privato del clade ABC (collassato), riportasse 143 steps, l'indice di decadimento è dato dalla differenza $143 - 138 = 5$, ossia 5 steps perché il clade ABC decada o collassi (mostrando politomia, vedere paragrafo successivo). L'indice di decadimento fornisce una misura relativa

di quanto l'omoplasia in un dato intacchi il sostegno per un particolare gruppo.

1.6 Gli alberi di consenso

Spesso le analisi compiute secondo il Principio di Parsimonia permettono di trovare molteplici alberi, tutti con la stessa lunghezza ma con collegamenti differenti fra i taxa. A volte anche metodi di analisi diversi permettono di trovare alberi che mostrano topologie differenti e quindi storie differenti per gli stessi taxa. Inoltre studi che utilizzano diversi tipi di carattere (es. sequenze dei geni, morfologia) permettono di trovare ancora altri alberi. Spesso i sistematici piuttosto che scegliere tra i diversi alberi trovati, preferiscono vedere quali gruppi sono presenti in tutti gli alberi più corti o quali sono quelli ottenuti con vari metodi di analisi oppure con differenti tipi di matrici del carattere. Le informazioni in comune tra questi alberi potrebbero essere riassunte utilizzando un albero di consenso. Di seguito vengono descritte le due tipologie di alberi di consenso sviluppati nella presente analisi.

- *Alberi di stretto consenso*

Gli alberi di stretto consenso contengono solo quei gruppi monofiletici che sono comuni a tutti gli alberi.

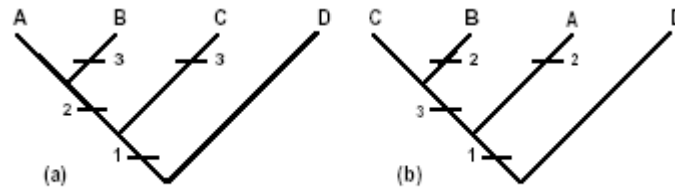


Fig. 1.15

Nella figura 1.15 della pagina precedente vengono rappresentati due alberi ugualmente parsimoniosi, di lunghezza pari a quattro. Un albero di stretto consenso, che riassume le storie filetiche dei due precedenti cladogrammi contenendone tutti i gruppi comuni ai due alberi sopra citati, è quello rappresentato in figura 1.16 in basso.

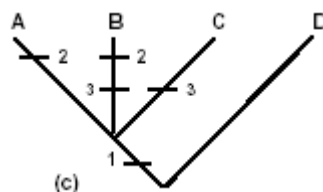


Fig. 1.16

Da notare che le trasformazioni dei caratteri stavolta sono cinque. In generale la lunghezza dell'albero di consenso è maggiore di un qualunque altro albero parsimonioso. Ciò accade in generale per qualunque albero di consenso, poiché questi presenta molte più ambiguità, politomie, che un qualsiasi altro albero; ragion per cui sarà meno risolto di un albero parsimonioso non di consenso, e per questo i caratteri dovranno cambiare più volte su di un albero di consenso.

- *Alberi di consenso della regola di maggioranza al 50%*

Quando si comparano molti alberi, può essere interessante sapere se un clade appare nella maggioranza degli alberi anche se non in tutti. Un albero di consenso definito con la regola di maggioranza deve contenere tutti i gruppi che appaiono almeno nel 50% degli alberi considerati. Se un clade è presente nella maggioranza degli alberi più parsimoniosi, questo clade figurerà nell'albero ottenuto con la regola di maggioranza, con l'aggiunta dell'indicazione della percentuale degli alberi più parsimoniosi che hanno riportato quel particolare clade. Tale struttura di consenso viene utilizzata quando si procede ad esempio con l'analisi bootstrap, fornendo per tanto quelle percentuali in forma di frequenza bootstrap utili per la valutazione di stabilità di ogni raggruppamento cladistico.

CAPITOLO II:

IL GRUPPO COELUROSAURIA,

DESCRIZIONE DEI SUOI

SOTTOGRUPPI

Il nome Coelurosauria fu dato da Von Huene (1914 a), ed è definito come stem group che include *Passer domesticus* e tutti i taxa che condividono lo stesso ancestor più recente piuttosto che quello con *Allosaurus fragilis*, oppure definito come il clade che include gli uccelli attuali e tutti i teropodi che condividono un ancestor più prossimo agli uccelli che ad *Allosaurus fragilis* (Gauthier, 1986). Tale gruppo di dinosauri fa parte dell'ordine Saurischia (Seeley, 1888), e sottordine Theropoda (Marsh, 1881). La diagnosi di Coelurosauria è incerta, spesso cambia, ma sostanzialmente si riferisce a quei teropodi che posseggono un osso sacro esteso, una coda irrigidita distalmente e, in generale, la tibia più lunga del femore. Recenti ritrovamenti fossili provano che almeno alcuni gruppi di celurosauri fossero ricoperti, in vita, da una sorta di piumaggio. Nella presente analisi, come verrà illustrato nel capitolo successivo, alcune fra le più stabili sinapomorfie che distinguono tale gruppo sono : fossa anterorbitale del mascellare maggiore del 25% della cavità anterorbitale (14.1), regione della sinfisi del premascellare a forma di U, il forame del quadrato non limitato al solo ramo dorsale del quadrato (41.1 e 41.2). I sottogruppi inclusi all'interno di Coelurosauria e inseriti nel lavoro di filogenesi

dello scrivente sono: Tyrannosauroida, Compsognathidae, Ornithomimosauria, Therizinosauroida, Oviraptosauria, Alvarezsauridae, Troodontidae, Dromaeosauridae e Aves.

1.1. Tyrannosauroida

I tirannosauroidi fanno parte del più distinguibile e meglio conosciuto gruppo di teropodi del Mesozoico. Sono caratterizzati da un grande cranio con una dentizione eterodonte e abbastanza specializzata, un alta pneumatizzazione del basicranio, e gli arti anteriori fortemente ridotti (sia per le dimensioni che per il numero delle dita), mentre gli arti posteriori sono caratterizzati dall'artometatarso (carattere 141) che sarà descritto nel capitolo successivo. Recenti scoperte e analisi filogenetiche, tra cui anche la presente, hanno rivelato la presenza di ulteriori taxa al di fuori del clade Tyrannosauridae sensu strictu, ma molto più prossimi a quest'ultimo gruppo che al resto degli altri teropodi. Tra queste presenze si segnalano quelle relative ai taxa *Dilong paradoxus* e *Guanlong wuacaii*, che nel presente lavoro come descritto successivamente, sono i diretti sister group dei Tyrannosauridae, mentre altri come *Alectrosaurus olseni*, *Proceratosaurus bradleyi* e *Tanycolagreus topwilsoni* si collocano quali outgroup dei

sopracitati tyrannosauroidi, rappresentando la parte basale dell'intero clade tyrannosauroidea secondo l'analisi svolta dallo scrivente, e secondo un recente lavoro eseguito in particolare su *Proceratosaurus bradley* (Rauhut et al 2009). Ragion per cui il clade Tyrannosauroidea viene definito, secondo i risultati della presente analisi, come quel node based group che comprende l'ancestor condiviso da *Proceratosaurus bradley* e *Tyrannosaurus rex*, e tutti i discendenti di tale ancestor. *Proceratosaurus bradley* è noto per il suo cranio parzialmente completo (mascella superiore e inferiore, ma manca il "tetto" craniale – fig.2.1). Appartiene alla Formazione del Grande Oolite del Gloucestershire, Inghilterra del Bathoniano (Woodward, 1910). Si distingue per la presenza di denti premascellari e medio dentali molto più piccoli di quelli della parte distale delle mascelle. *Guanlong wuacaii* è un tyrannosauoride più avanzato rispetto a *Proceratosaurus bradley*, proviene dal Oxfordiano superiore di parte della Formazione Shishugou - Cina (Xu et al, 2006). L'olotipo è rappresentato da uno scheletro pressoché completo, e con il cranio distinguibile per la presenza di una cresta nasale (Fig. 2.2)



Fig. 2.1 *Proceratosaurus bradley*



Fig.2.2 *Guanlong wuacai*, cranio. La freccia indica la cresta nasale. Foto di Jonah Choiniere , Ph.D. Candidate The George Washington University

1.2. Compsognathidae

Il gruppo Compsognathidae viene definito come quel clade comprendente *Compsognathus longipes* e tutti i taxa che condividono un più prossimo ancestor con tale taxon che con *Passer domesticus*. Denominato per la prima volta da Cope (1871), tale clade , costituito da piccoli celurosauri, è noto per le forme del Tardo Giurassico europeo, e per quelle del Cretacico inferiore della Cina. I compsognatidi sono caratterizzati da: nasale escluso dalla cavità anteorbitale (18.0 eccetto *Huaxiagnathus orientalis*), spine neurali delle vertebre caudali presenti solo dalla I alla IX vertebra (82.1), pube verticale (129.1), lunghezza della falange 1 + lunghezza della falange 2 del dito I sub uguale alla falange 1 del dito III (143.1) e il diametro delle falangi non unguali del dito III minore $\leq$ della metà del diametro delle falangi non unguali del dito II (173.1 - eccetto *Compsognathus longipes* - corrispondente al carattere

327 da Senter, 2007) Ultimi ritrovamenti , quali *Huaxiagnathus orientalis* e *Juravenator starkii* (fig.2.3), hanno contribuito ad una migliore comprensione anatomica e filogenetica di tale clade. Il primo fa parte della fauna cretacica della provincia di Liaoning, della formazione Yixian – Cina, e mostra quasi tutti i caratteri nello scheletro, tranne che per la parte distale della coda (Hwang et al, 2004); il secondo appartiene ai terreni a calcari laminati del Kimmeridgiano della bassa Franconia, Schamhaupten Ovest, Baviera – Germania; è un individuo subadulto che mostra strutture anatomiche interessanti, tra le quali delle tracce di tegumento nella parte mediodistale della coda (Golic & Chiappe, 2006). *Huaxiagnathus orientalis*, nel lavoro dello scrivente, forma il clade *Huaxiagnathus orientalis* + (*Sinosauropteryx prima* + *Compsognathus longipes*), mentre risulta outgroup di quest’ultimo raggruppamento il taxon *Juravenator starkii*.



Fig.2.3 *Juravenator starkii*

1.3. Ornithomimosauria

Il gruppo ornithomimosauria è caratterizzato da forme di dimensioni medio/grandi di celurosauri note a partire dal Cretacico inferiore dei terreni dell'Asia centrale e del Nord America. Marsh (1890b) descrisse il primo ornithomimide, *Ornithomimus velox*, ed istituì il nome Ornithomimidae. Osborn (1917) studiò il secondo ornithomimide, *Struthiomimus*. Il clade viene definito nella presente analisi come node based group che include l'ancestor condiviso da *Pelecanimimus polyodon* (Fig.2.4) e da *Struthiomimus altus* e tutti i discendenti di tale ancestor. Alcune caratteristiche di tale raggruppamento individuate già da studi passati riguardano la regione craniale, con la parte anteriore relativa alle mascelle priva di denti – ornithomimidi avanzati - una struttura rigonfia e cuneiforme all'interno del cranio (bulla – fig.3.9 struttura interna all'orbita) e lunghi arti anteriori. Per quanto concerne l'analisi presente, e come verrà poi descritto con maggior dettaglio nel capitolo successivo, alcune sinapomorfie che caratterizzano il clade in questione sono: cranio in visione laterale fortemente triangolare (2.2 anche alcuni Paraves), assenza , anche per i basali con denti, di seghettatura dentaria (7.2 – anche oviraptoridi e

Confuciusornis), lunga e appuntita forma del premascellare, con un lungo processo nasale (9.1) ,processo mascellare del premascellare che si estende posteriormente in modo tale da separare il mascellare dal nasale (10.2), finestra mascellare estremamente allungata e bassa (15.3, anche alcuni troodontidi e dromeosauridi), costole cervicali esili e non lunghe quanto il doppio della lunghezza dei centri delle vertebre cervicali, e metatarsale I assente (144.2 e 145.3). Come verrà descritto successivamente, la presenza dell'artometatarso (141.2 fig. 2.5a e 2.5b) non sarà considerata sinapomorfica per gli Ornithomimosauria in quanto pressoché uguale a quella dei Tyrannosauridae.



Fig 2.4 Cranio di *Pelecanimimus polyodon*



Fig2.5 a Artometatarso di *Gorgosaurus libratus*

Fig2.5b Artometatarso di *Struthiomimus altus*, con particolare a dx

Therizinosauroida

I terizinosauri sono un gruppo che relativamente di recente sono stati confermati come appartenenti al gruppo dei dinosauri carnivori, in quanto in passato alcuni studi e per la mancanza di materiale fossile e per le tecniche filogenetiche non ancora del tutto ampliate, venivano collocati fra Sauropodomorpha (Von Huene ,1932) e Ornithischia (Seeley, 1888) quale gruppo Saurischia *sedis mutabilis* (Barsbold & Maryanska 1990) ; tale ipotesi fu poi nuovamente modificata, e , come accennato in precedenza, molti lavori e nuove scoperte confermarono l'ipotesi originaria dell'appartenenza ai teropodi (Perle 1979, Barsbold 1979). Il nome deriva dalla specie *Therizinosaurus cheloniformis*, che nella presente analisi non è stato introdotto, in quanto risulta assai povero di caratteri (pochi elementi relativi agli arti anteriori). Tra l'altro tale taxon ha suscitato molte ipotesi riguardo alla sua collocazione sistematica, benché in un recente lavoro sia stata confermata la sua posizione all'interno del gruppo in questione (Russell & Dong, 1993 a). Alcune specie trovate recentemente, soprattutto quelle asiatiche, come *Alxasaurus elesitaiensis*, hanno messo in evidenza alcuni caratteri del tutto sinapomorfici con i teropodi, escludendo

perciò qualunque ipotesi che li considerava sauropodomorfi. Infatti, la presenza di tre dita col metacarpale I corto, carpale semilunare che tocca metacarpale I come in *Alxasaurus* , e il primo metatarsale che non tocca il tarso come in *Beipiaosaurus inexpectus*, sono ottimi esempi di sinapomorfie condivise coi teropodi. Il gruppo Therizinosauroidea, nel presente lavoro, viene definito come node based group che comprende l'ancestor condiviso da *Falcarius utahensis* e *Segnosaurus galbiensis*, e tutti i taxa che discendono da tale ancestor. Alcuni caratteri diagnostici del clade Therizinosauroidea sono l'assenza di denti premaxillari (4.5), assenza di finestra mascellare (15.0), lunghezza della regione cervicale il doppio o più di quella relativa al cranio (57.1 – anche negli ornithomimidi, ma il rapporto collo/cranio risulta comunque minore rispetto a quello dei terizinosauri), superficie mediana della fibula di forma piatta (136.1 - anche negli Alvarezsauridae e in *Confuciusornis sanctus*).

1.5. Oviraptosauria

Il gruppo Oviraptosauria comprende alcuni teropodi maniraptorini del Cretacico, ed erano dotati di lunghi arti posteriori, mani raschianti, e raramente eccedevano i 2 metri di lunghezza. Il cranio oviraptoride ha alcune peculiarità, uniche fra i dinosauri, quali ,ad esempio, in alcune forme una cresta ben pronunciata, una forte pneumatizzazione e una “ranfoteca”, una sorta di becco senza denti non allungato, formato da un alto e corto premascellare (fig.2.6). Il clade viene definito come stem-based group che include tutti i maniraptorini prossimi a *Oviraptor philoceratops* che a *Passer domesticus* (Sereno,1998; Maryanska et al, 2002). Nella presente analisi vengono individuati con le seguenti sinapomorfie: ipapofisi delle vertebre cervicodorsali ben sviluppati (68.2 eccetto per *Oviraptor philoceratops*), struttura dell'ischio ad uncino posteriormente (125.2), parte distale del pube curva anteriormente (131.1) , dito I del piede assente (143.2), contatto palatino-pterigoide-ectopterigoide si inarca sotto il margine ventrale della guancia (205.2 vedere anche capitolo III del presente lavoro). Nel presente studio sono stati inseriti nel dataset i taxa appartenenti al sottogruppo degli Oviraptoridae (*Oviraptor philoceratops*, *Rinchenia mongoliensis*,

Citipati osmolskae, *Conchoraptor gracilis* e *Ingenia yanshini* – fig 2.6-) il taxon esterno quest’ultimo gruppo , ossia *Caudipteryx zoui*, in quanto esemplari abbastanza completi e per il cranio che per la parte postcraniale, e quindi con un buon grado di attendibilità per quanto concerne lo “scoring” dei caratteri.



Fig.2.6 *Ingenia yanshini* – cranio, con anteriormente la ranfoteca

1.6. Alvarezsauridae

Il gruppo degli Alvarezsauridae comprende forme del Cretacico alquanto particolari e controverse per certi aspetti, che spesso nelle passate analisi filogenetiche assumevano posizioni sugli alberi sempre differenti tra un'analisi ed un'altra. Hanno sicuramente alcuni caratteri sinapomorfici degli uccelli, come il pube che tende verso la parte posteriore e si dispone quasi parallelo all'ischio, la fibula ridotta ad una piccola struttura sottile e tracce di proto piume. Senter (2007) ipotizza tale clade come esterno al gruppo degli Aves, collocandolo, in un recente lavoro, al di fuori del gruppo Oviraptorosauria + Paraves, mentre la maggior parte degli studi lo posiziona quale clade basale del gruppo degli Avialae. Nell'analisi presente il clade appare sister group della monofiletia sviluppatasi con il gruppo Troodontidae (vedere capitolo III), condividendo alcune sinapomorfie, fra le quali si ricordano: stivale del pube che non si proietta anteroposteriormente (130.2), presenza arto metatarso (141.2), condilo fibulare della tibia ben sviluppato (157.1 corrispondente al carattere 311, Senter 2007), e fibula corta che non tocca i tarsali (139.1)

1.7. Troodontidae

Il gruppo troodontidae è composto da piccoli celurosauri maniraptorari appartenenti ai depositi cretacici dell'Asia e del nord America. Questi teropodi hanno una dentatura seghettata (fig.2.7 a , b), mani raptoriali, ed un grande artiglio a falce sul II dito del piede, indicativo di un comportamento altamente specializzato per la predazione. Inoltre i troodontidi posseggono uno dei più grandi gradi di encefalizzazione fra i teropodi non aviani, come lo dimostrano le dimensioni posteriori del cranio, un grande sviluppo sensoriale, sottolineato dalle grandi orbite oculari e un orecchio medio ben sviluppato. *Troodon formosus* è stato uno dei primi dinosauri descritti del Nord America (Leidy 1856); ben otto esemplari sono noti dal Cretacico del deserto del Gobi in Mongolia, ed alcuni resti frammentari sarebbero da addurre a tale clade , anche se al momento l'ipotesi di appartenenza ai troodontidi di tali resti non è ancora del tutto confermata. Sebbene molte recenti riguardino resti assai poveri di materiale, alcune di esse hanno comunque contribuito alla comprensione anatomica e soprattutto comportamentale di questi celurosauri, soprattutto con dei ritrovamenti di uova e nidiate. Molti autori hanno considerato tale clade incluso fra i Deinonychosauria

(Gauthier, 1986; Sereno, 1997, 1999 a; Macovicky & Sues, 1998), oppure come sister group degli ornithomimidi (Holtz, 1994, 1998 a), inclusi fra gli Avialae (Forster et al , 1998) oppure come clade appartenente a quello dei terizinosauroidi + oviraptosauri (Russel & Dong, 1993; Norell et al, 2000, 2001), mentre nell'analisi dello scrivente sono stati inclusi nel gruppo dei Paraves formando un sottogruppo monofiletico assieme agli Avarezsauridae (capitolo III).



Fig.2.7a *Sauronithoides mongoliensis*, cranio. In basso, fig 2.7b, particolare dei denti seghettati



Fig. 2.7b *Sauronithoides mongoliensis*, punta premaxillare

1.8. Dromeosauridae

I dromeosauridi sono quei piccoli dinosauri carnivori strettamente imparentati col gruppo degli Avialae. Il primo dromeosauride descritto è stato *Dromeosaurus albertensis* (Matthew & Brown, 1922), il cui materiale si basa per lo più su un cranio parzialmente conservato con mandibola e resti di piedi in maniera frammentaria. Questo esemplare è stato rinvenuto nel 1914 da Brown dai depositi del tardo Cretacico (Campaniano) di ciò che risulta essere ora il Dinosaur Provincial Park nello stato dell'Alberta, Canada. Successivamente un altro dromeosauride molto rappresentativo di tale clade viene scoperto nei terreni delle arenarie rosse del Campaniano inferiore della Formazione di Djadoktha, Mongolia, dalla spedizione scientifica dell'American Museum of Natural History: *Velociraptor mongoliensis* (Osborn 1924) (fig. 2.8). L'esemplare viene rinvenuto con un cranio quasi completo, mascelle inferiori e il primo dito della mano. In seguito viene scoperto un piede. Lo studio fatto da Ostrom (1969) su *Deinonychus antirrhopus* del Cretacico inferiore del Montana –USA, fornisce per la prima volta informazioni complete sulla regione postcraniale dei dromeosauridi.

Il clade Dromeosauridae è un node based group che include tutti i discendenti dell'ancestor condiviso da *Microraptor zhaoianus*, *Sinornithosaurus millennii* e *Velociraptor mongoliensis*. Nella presente analisi sono stati introdotti due esemplari finora non ancora classificati e nominati (tab. A dei materiali e metodi) (capitolo III), e che rientrano l'uno nel gruppo Microraptoria, l'altro nei Dromeosauridae quale outgroup dei Dromeosaurinae. Il clade Dromeosauridae può essere definito secondo alcune sinapomorfie riscontrate nel presente lavoro: prominenze postorbitali (30.1 anche in alcuni tyrannosauridi), costole cervicali 4 volte la lunghezza dei centri delle vertebre cervicali (67.1 e C.I =1,0), vertebre caudali della regione media con prezigapofisi estremamente lunghe, maggiori della lunghezza dei centri (85.2), caudali della regione distale con prezigapofisi lunghe, con una estensione che copre 10 volte o più la lunghezza dei centri (86.1 anche in *Sinosauropteryx* e *Huaxiagnathus*), archi emali biforcati ad entrambe le estremità (88.2 anche in *Sinornithoides youngi*), labbro prossimo dorsale dell'unguale delle dita della mano (119.1 anche in *Archaeopteryx*), estremità anteriore dell'ileo appuntita all'angolo anterodorsale con la linea anteroventrale concava (121.2 anche in *Jeholornis*), superficie

laterale dell'ischio con il margine longitudinale che divide la superficie in una parte anteriore e una posteriore (176.2 corrispondente al carattere 330 da Senter, 2007), falange 1 del dito II del piede più corta della falange 1 del dito IV (188.1 corrispondente al carattere 342, da Senter, 2007) .



Fig.2.8 *Velociraptor mongoliensis*, cranio.

1.9. Aves

Gli uccelli si sono evoluti dai piccoli dinosauri carnivori circa 150 milioni di anni fa. La maggior parte dei caratteri associati agli uccelli – penne, sterno, furcula, arti, etc. – si sono evoluti nei dinosauri carnivori per scopi non collegati con l'origine degli uccelli o per il volo. Alcuni maniraptor , come i dromeosauri, cominciano ad esprimere quei caratteri intermedi tra i dinosauri e gli uccelli ; caratteri che li rendono più leggeri, atti a compiere balzi dal suolo, arti adattati all'arrampicamento sugli alberi per poi effettuare planate: passaggi evolutivi che hanno coinvolto e tuttora coinvolgono molti studi, essendo ancora non del tutto svelati i processi morfo-adattativi di questi animali mesozoici.

Il primo esemplare riconosciuto come uccello è stato *Archaeopteryx litographica*. Al momento si contano dieci esemplari di tale specie, appartenenti ai terreni, del tardo Giurassico, a calcari litografici di Solnhofen, Baviera, Germania. Per questo, il nome Aves, dato per la prima volta da Linneo nel 1758, ora viene definito come quel gruppo che include *Archaeopteryx* e gli uccelli attuali, più tutti i discendenti dell'ancestor comune ad *Archaeopteryx* e agli uccelli attuali (Padian & Chiappe 1997, 1998a, 1998b). Gauthier (1986)

restrinse il campo del nome Aves agli uccelli del crown group (Neornithes – Padian & Chiappe 1997, 1998), includendo invece *Archaeopteryx* nel clade Avialae. Quest'ultimo gruppo è definito come stem based group comprendente l'ancestor comune agli uccelli e a tutti i maniraptorini più prossimi ad *Archaeopteryx* che a *Deinonychus*. Ad ogni modo, nella presente analisi, viene utilizzato il nome Aves quale node group includente l'ancestor comune ad *Archaeopteryx* (Fig.2.9) , *Eoalulavis* e tutti i neorniti, più tutti i discendenti di tale ancestor. Alcune delle principali sinapomorfie del clade in questione, individuate nella ricostruzione filogenetica dello scrivente, sono: assenza articolazioni iposfene-ipantro (70.1 anche negli alvarezsauridi), rapporto mano/piede maggiore del 100% (100.1 anche in *Falcarius utahensis* e il microraptoride BMNHC-000762) , lunga regione preacetabolare dell'ileo, pari ai 2/3 del totale dell'ileo (120.1 C.I = 1,0), presenza dell'apron, lungo appena meno di 1/3 della lunghezza del pube (132.1 anche in *Ingenia* e *Citipati*), astragalo calcagno fuso alla tibia – tibiotarso (138.1 anche in *Ingenia*), alluce inverso in modo che la sua superficie plantare si affacci medialmente o anteriormente (163.1 corrispondente al carattere 317, da Senter 2007), e la lunghezza della falange II-2

del piede maggior o uguale alla falange II-1 (166.2 – anche i microraptoridi - corrispondente al carattere 320, da Senter 2007).



Fig.2.9 *Archaeopteryx bavarica*

CAPITOLO III: DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

Come già accennato nella sezione dedicata ai materiali e metodi, il dataset della presente analisi filogenetica consta di 205 caratteri e 55 OTUs, di cui 54 ingroup e il taxon *Allosaurus fragilis* utilizzato invece come outgroup. I test effettuati sono stati dell'ordine delle 20 unità, producendo all'incirca 300.000 ricostruzioni filogenetiche, annoverando quelle maggiormente parsimoniose e non. Le run che verranno descritte con maggior dettaglio nelle successive sezioni del presente capitolo, comprendono 20.000 cladogrammi trovati col metodo euristico TBR, dei quali 20.000, 14.238 sono le soluzioni maggiormente parsimoniose ricercate con l'algoritmo precedentemente detto. I random seed, che hanno generato tali soluzioni maggiormente parsimoniose sono rappresentati dai seguenti due numeri: il "40796161", che ha prodotto 4.238 alberi MPR (most parsimonious reconstruction), e il "312293771", che invece ne ha prodotti 10.000. In entrambi i casi il numero che esprime il grado di parsimonia, e cioè la lunghezza dell'albero in termini di steps dei caratteri, è pari a 768, ma, come vedremo, la topologia dei cladogrammi presenti nell'una e nell'altra run cambia e verrà assunta come miglior possibile interpretazione filogenetica quella che nell'albero di consenso mostra il minor numero di politomie.

Il run test che ha prodotto 4238 alberi MPR verrà indicato con la lettera A, e , come si vedrà successivamente, ha sviluppato alberi di consenso con un numero inferiore di politomie rispetto a quello che ha prodotto 10000 alberi MPR, e che verrà indicato con la lettera B. In basso vengono mostrati i quadri delle analisi effettuate, e che riassumono i risultati prodotti tramite indici e numero di alberi MPR ritrovati nelle “isole” (tree islands) dall’algoritmo euristico associato alla modalità di riarrangiamento rami TBR.

Tree length = 768

Consistency index (CI) = 0.3477

Homoplasy index (HI) = 0.6523

CI excluding uninformative characters = 0.3434

HI excluding uninformative characters = 0.6566

Retention index (RI) = 0.7068

Rescaled consistency index (RC) = 0.2457

RUNTEST A

Tree-island profile:

Island	Size	First tree	Last tree	Score	First replicate	Times hit
1	4238	1	4238	768	1	1
2	5762	-	-	769	1	1

RUNTEST B

Tree-island profile:

Island	Size	First tree	Last tree	Score	First replicate	Times hit
1	10000	1	10000	768	1	1

3.1 Run test A

Alcuni dei risultati della presente analisi coincidono con quelli della maggior parte delle analisi precedenti. Ad esempio, i risultati di molte analisi di altri autori che includono il gruppo Tyrannosauroida, mostrano quest'ultimo clade in posizione basale all'interno del gruppo Coelurosauria (Perez-Moreno et al. 1994; Sues 1997; Forster et al. 1998; Makovicky & Sues 1998; Xu et al. 1999b, 2002a,b; Currie & Carpenter 2000; Norell et al. 2001; Allain 2002; Clark et al. 2002a; Hwang et al. 2002, 2004; Maryanska et al. 2002; Makovicky et al. 2003, 2005; Calvo et al. 2004; Senter et al. 2004; Xu & Norell 2004; Xu & Wang 2004; Kirkland et al. 2005; Mayr et al. 2005; Xu & Zhang 2005; Gohlich & Chiappe 2006; Senter 2007; Novas et al. 2008), proprio come nell'analisi svolta dallo scrivente. In quelle analisi dove invece il clade Tyrannosauroida non viene posizionato come gruppo basale dei Coelurosauria, comunque il clade non viene incluso nel gruppo Aves, Dromaeosauridae, Troodontidae, Therizinosauridae, Oviraptorosauria, Alvarezsauridae e, solitamente, Ornithomimosauria (Sereno 1999b; Novas & Pol 2002; Rauhut 2003; Holtz et al. 2004; Rauhut & Xu 2005). Inoltre va rilevato che sia nel runtest A che in quello B, tale gruppo

occupa sempre la posizione basale all'interno dei Coelurosauria. Si nota però una prima novità all'interno dell'analisi A e riguardante i Tyrannosauroida (Fig 3.2), e cioè la posizione abbastanza stabile di *Alectrosaurus olseni* e molto più basale rispetto ad analisi precedenti (Holtz et al 2004). Già in Holtz et al, 2004, *Alectrosaurus olseni* risultava un basale fra i Tyrannosauroida, ma non in tutte le soluzioni parsimoniose, tant'è che altre MPR lo collocano, in suddetto lavoro, quale diretto outgroupgroup dei Tyrannosauridae, od anche all'interno del gruppo Tyrannosauridae e all'interno del clade Albertosaurinae (Fig 3.1)

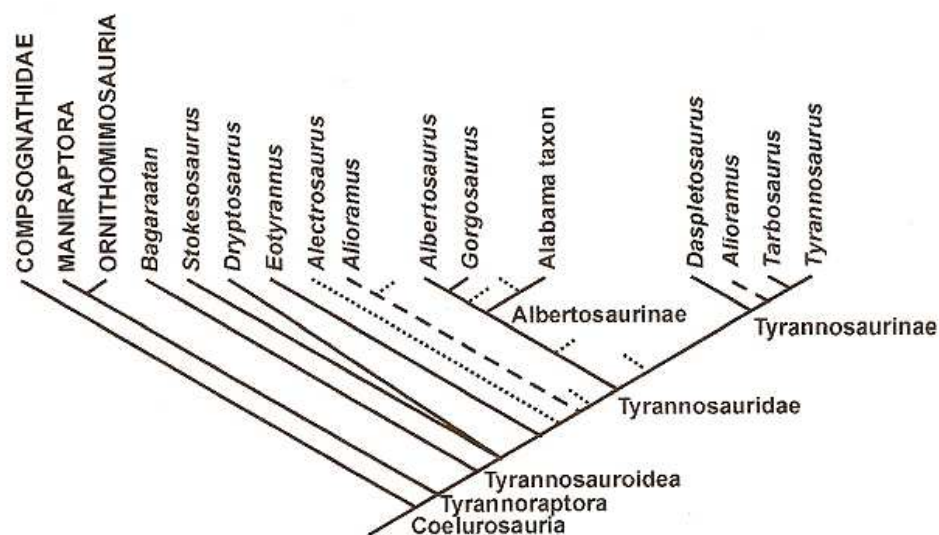


Fig.3.1 modificata da Holtz et al (2004)

N. B Le linee tratteggiate indicano le sette posizioni ugualmente parsimoniose di *Alectrosaurus olseni*.

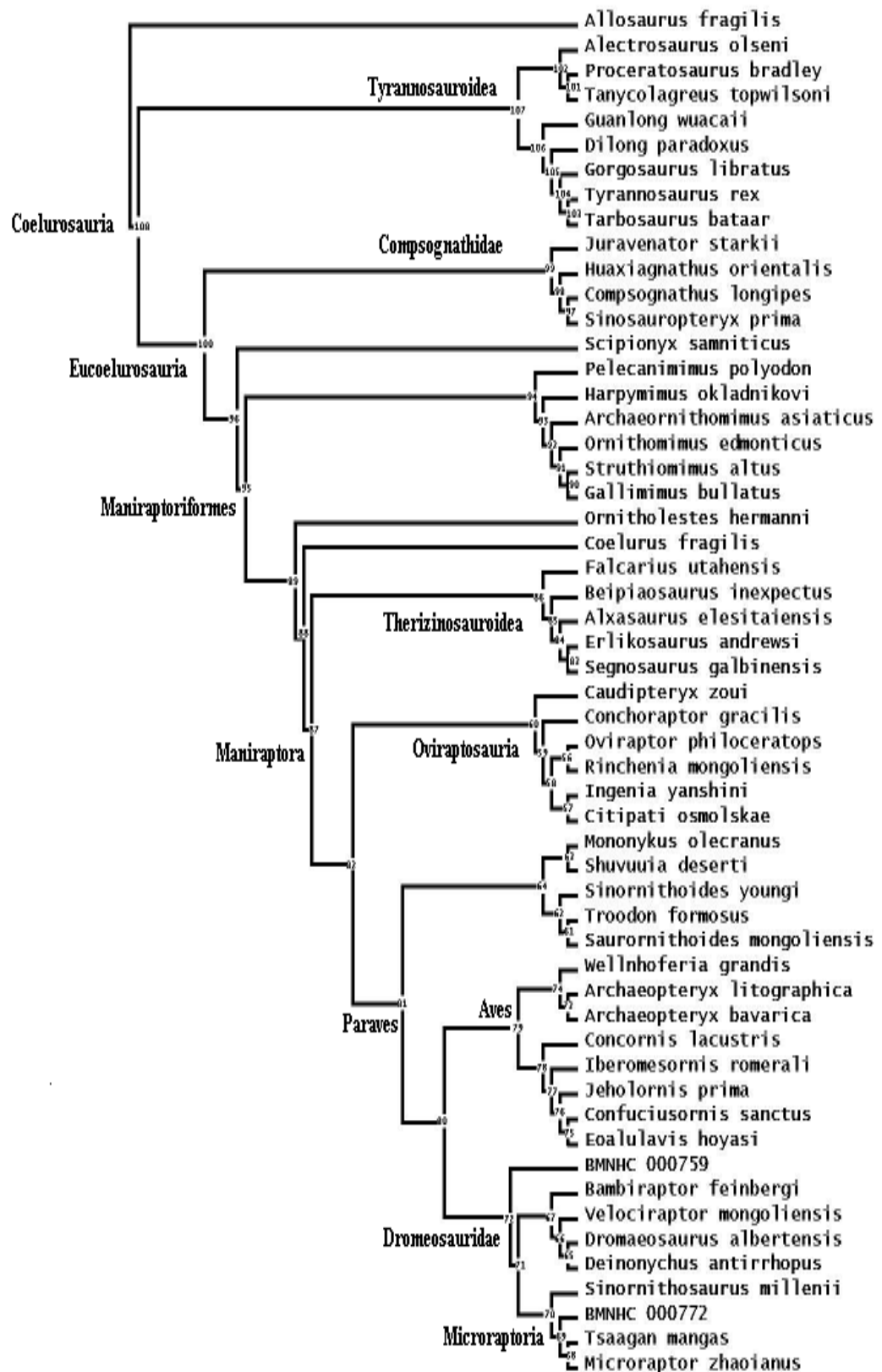


Fig.3.2 Albero #1 dei 4238 alberi MPR del run test A

I nodi all'interno dell'albero di figura 3.2 sono stati numerati, a partire dal 108 sino al 56, mentre i vari taxa sono numerati dall'1 al 55 come mostrato nella tabella A della sezione dedicata ai materiali e metodi.

Come detto in precedenza, si nota in posizione basale rispetto alla famiglia Tyrannosauridae, il taxon *Alectrosaurus olseni*, che, a sua volta, risulta sistergroup del clade monofiletico formato dai due celurosauri basali *Proceratosaurus bradley* e *Tanycolagreus topwilsoni*. Proprio questi ultimi due taxa, assieme ad *Alectrosaurus olseni*, formano un gruppo monofiletico a parte rispetto ai Tyrannosauridae e che possono essere considerati comunque parte del gruppo Tyrannosauroida (ancestor - nodo 107). Infatti, alcune delle sinapomorfie possedute dall'intero clade, segnalate dalla presente analisi come caratteri non omoplasici, sono:

il possesso di nasali fusi (19.1), il rapporto radio/omero inferiore al 50% (104.1) e il contatto dei pubi interrotto da una piccola fessura (177.1, corrispondente al carattere 331, da Senter 2007).

Il carattere riguardante la particolare struttura del metatarso di alcuni tyrannosauroida, "l'artometatarso" (Holtz, 1994), può essere considerato un parallelismo, ovvero un carattere che nel

corso dell'evoluzione si è evoluto indipendentemente in diversi rami filogenetici. Infatti, osservando sempre l'albero di figura 3.2, e la tabella 3.a delle sinapomorfie, il carattere artometatarso, con il metatarsale III acuminato e non esposto interamente nella parte prossimale (141.2) è posseduto dai Tyrannosauridae (nodo 104), dagli Ornithomimosauria (nodo 94), dal clade Troodontidae + Alvarezsauridae (nodo 64) ed in forma ancor più marcata, con il metatarsale III completamente perso nella parte prossimale (141.3) dal basale *Alectrosaurus olsenii*. Tale carattere è stato utilizzato per individuare un clade a se stante (stem based group), come gli Arctometatarsalia (Holtz, 1994, 1996, 1998), e che nella presente analisi viene considerato un gruppo parafiletico, per cui non utilizzato per individuare gruppi sugli alberi. Il gruppo Coeluridae, nella presente analisi, non viene preso in considerazione, in quanto appare anch'esso parafiletico, come del resto in alcune precedenti analisi (Holtz et al 2004; Rauhut & Xu Xing, 2005;), mentre in altre il gruppo viene segnalato come monofiletico (Rauhut 2003; Senter 2007). Il taxon che per alcune analisi rientra nell'ipotetico gruppo dei Coeluridae (Rauhut 2003; Senter 2007), e cioè *Coelurus fragilis*, nella presente analisi è stato trovato in posizione molto più avanzata,

quale outgroup diretto dei Maniraptora (nodo 87), confermando le ipotesi di ricostruzione filogenetica (figura 3.3)

Tabella 3.a relativa al gruppo Tyrannosauoidea (run test A)

Nodi	caratteri	Steps	CI	Change
node_108 --> node_107	19	1	1.000	0 --> 1
COELUROSAURIA --> TYRANNOSAURIDEA	23	1	0.286	0 --> 1
	26	1	0.250	0 --> 1
	41	1	0.333	0 --> 2
	62	1	0.167	0 --> 1
	64	1	0.333	1 --> 2
	69	1	0.250	0 --> 1
	74	1	0.250	0 --> 1
	80	1	0.250	0 --> 1
	89	1	0.250	0 --> 1
	104	1	0.333	0 ==> 1
	122	1	0.200	0 --> 1
	123	1	0.333	0 --> 1
	127	1	0.400	0 --> 1
	128	1	0.250	0 --> 1
	173	1	0.200	0 --> 1
	177	1	1.000	0 ==> 1
	195	1	0.333	0 --> 1
node_107 --> node_102	7	1	0.182	1 ==> 0
	35	1	0.200	0 --> 1
	98	1	0.333	0 --> 1
	105	1	0.200	1 --> 0
	117	1	0.167	0 --> 1
	174	1	1.000	0 --> 1
node_101 --> Proceratosaurus	41	1	0.333	2 --> 1
node_102 --> Alectrosaurus ol	141	1	0.375	0 ==> 3
node_107 --> node_106	43	1	0.500	0 --> 1
	46	1	0.167	1 ==> 0
	94	1	0.286	0 --> 2
	190	1	0.250	0 --> 1
node_106 --> Guanlong wuacaii	65	1	0.300	1 ==> 2
	107	1	0.222	1 ==> 0
	129	1	0.250	0 ==> 1
node_106 --> node_105	8	1	0.200	0 --> 1
	10	1	0.286	0 --> 1
	13	1	0.143	0 --> 1
	15	1	0.375	1 ==> 2
	18	1	0.167	1 ==> 0
	30	1	0.333	0 --> 1
	90	1	0.333	1 ==> 0
	101	1	0.200	0 ==> 1
	133	1	0.400	0 --> 1
node_105 --> Dilong paradoxus	17	1	0.200	1 ==> 0
	33	1	0.500	0 ==> 1
	116	1	0.333	0 ==> 1
node_105 --> node_104	23	1	0.286	1 --> 0
TYRANNOSAURIDAE	25	1	0.500	0 ==> 1
	51	1	0.333	0 ==> 1
	54	1	0.500	0 ==> 2
	62	1	0.167	1 --> 0
	65	1	0.300	1 ==> 0
	94	1	0.286	2 --> 0
	97	1	0.571	0 ==> 1
	108	1	0.286	0 ==> 1
	113	1	1.000	0 ==> 2
	115	1	0.250	2 ==> 0
	121	1	0.333	0 ==> 1
	123	1	0.333	1 --> 0
	130	1	0.200	1 ==> 0
	131	1	0.667	0 ==> 1
	141	1	0.375	0 ==> 2
	150	1	0.286	0 ==> 1
	155	1	0.333	1 ==> 0
	156	1	0.333	0 ==> 1
	203	1	0.250	0 ==> 1
node_104 --> node_103	7	1	0.182	1 ==> 0
	28	1	0.500	0 ==> 1
	181	1	0.182	1 ==> 0
node_103 --> Tarbosaurus bata	15	1	0.375	2 ==> 1
node_104 --> Gorgosaurus libr	30	1	0.333	1 --> 0

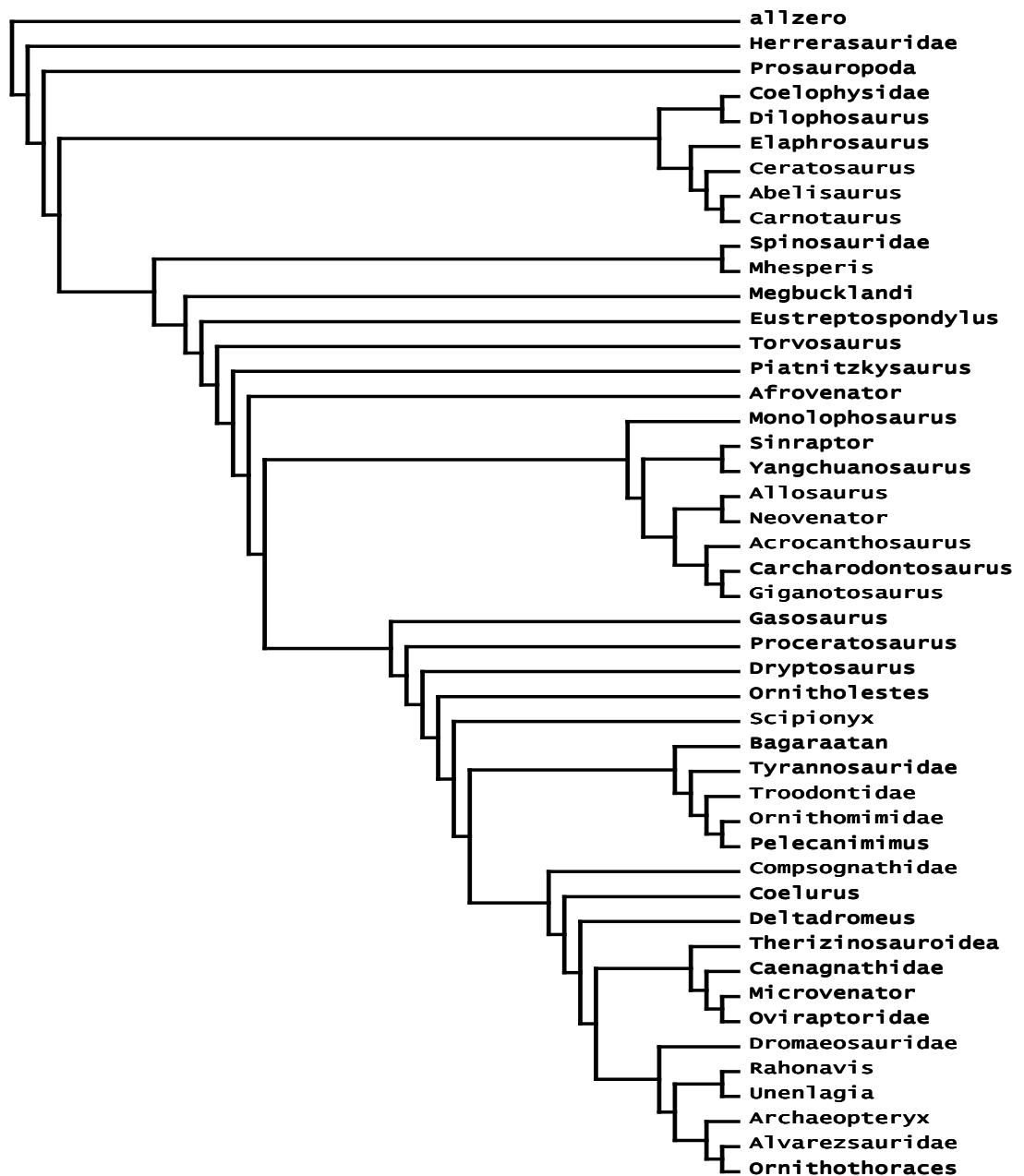


Figura 3.3 Modificato da Santaniello, 2006.

eseguita durante il lavoro di tesi dello scrivente (Santaniello, 2006). Inoltre, proprio come nel lavoro di tesi precedentemente nominato, anche nella presente analisi il taxon *Scipionyx samniticus* risulta posizionato quale sister group dei Maniraptoriformes, avvalorando l'ipotesi secondo cui, essendo il fossile un hatchling (forma non adulta), possa aver sviluppato da adulto una morfologia molto più avanzata dei celurosauroi basali (Holtz 1998) nonostante ne condivida alcuni caratteri (Dal Sasso & Signore, 1998). *Scipionyx samniticus*, al contempo, riscontra molte apomorfie dei celurosauroi avanzati, fra le quali l'assenza del coronoide (53.2), un aumento degli arti anteriori rispetto alla lunghezza della regione presacrale (99.1), aumento della falange 3 del dito III rispetto alla somma delle falangi 1 e due del dito III (114.1) e il dito I che termina all'incirca a metà della falange 2 del dito II (115.0)(Tab 3 b).

Tabella 3.b

Branch	Character	Steps	CI	Change
node_100 --> node_96	1	1	0.333	0 --> 1
Manirapt.+Scipionyx	13	1	0.143	0 --> 1
	29	1	0.167	0 --> 1
	53	1	0.500	0 ==> 2
	65	1	0.300	1 --> 0
	99	1	0.500	0 ==> 1
	114	1	0.200	0 ==> 1
	115	1	0.250	2 ==> 0
	195	1	0.333	0 --> 1

Benché fra le varie analisi di altri autori spesso il gruppo Ornithomimosauria abbia oscillato tra posizione più avanzata e più basale, in quasi tutte si esclude , come del resto anche nella presente analisi, tale gruppo dal clade che invece raggruppa Aves, Dromaeosauridae, Troodontidae, Alvarezsauridae, Therizinosauridae ed Oviraptorosauria (Gauthier 1986; Sues 1997; Forster et al.1998; Makovicky & Sues 1998; Xu et al. 1999a, b, 2000, 2002a, b;Norell et al. 2001; Clark et al. 2002a; Hwang et al.2002,2004; Maryanska et al.2002; Novas & Pol2002; Makovicky et al.2003; 2005; Rauhut 2003; Calvo et al.2004; Holtz et al. 2004; Xu & Norell 2004; Xu & Wang 2004;Kirkland et al. 2005; Mayr et al. 2005; Rauhut & Xu 2005;Xu & Zhang2005). Il clade degli Ornithomimosauria risulta , inoltre, anche molto stabile cladisticamente, in quanto presenta indici molto alti di frequenza bootstrap e di decadimento (Bremer support)(Fig.3.4) e che sono di gran lunga maggiori rispetto agli indici di uno dei più completi lavori di filogenesi svolti di recente, quello di Senter (2007)(Fig.3.5).

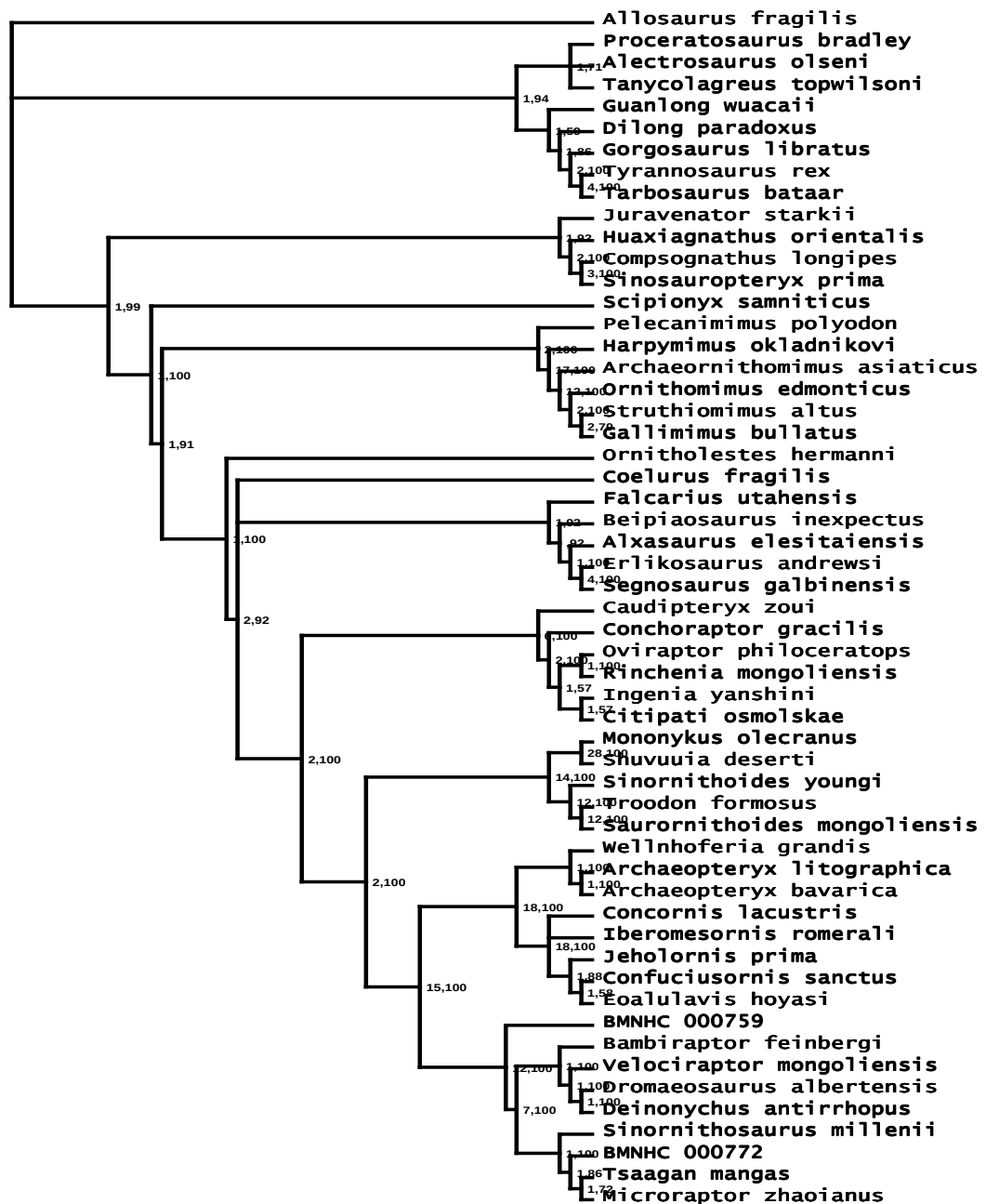


Fig.3.4 Albero di consenso della regola della maggioranza al 50%. A livello dei nodi, sono segnati i seguenti indici e frequenze: a destra della virgola le frequenze bootstrap, a sinistra l'indice di decadimento (Bremer support)

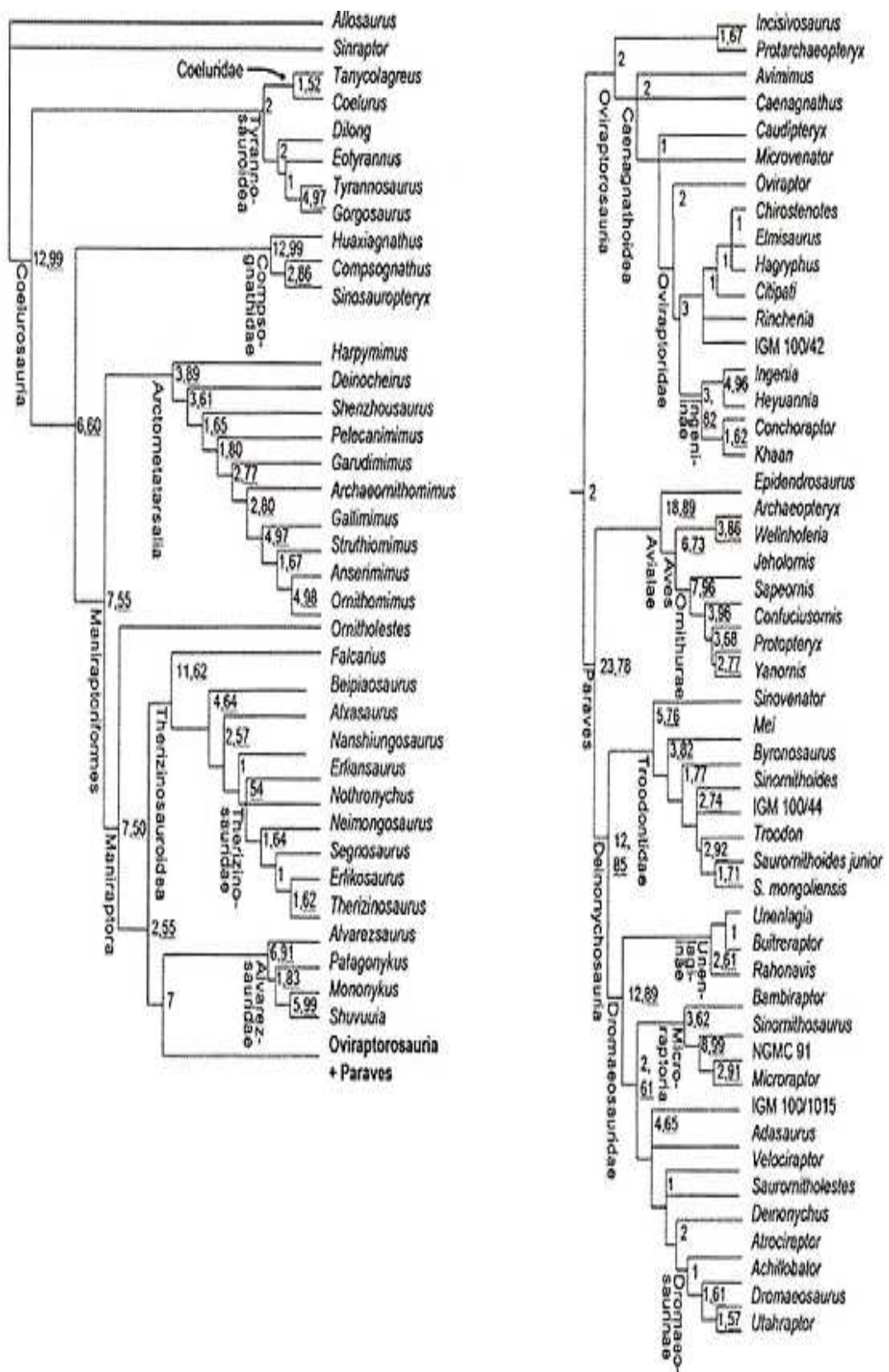


Fig.3.5 Modificato da Senter, 2007

In posizione alquanto stabile e basale viene individuato anche il gruppo dei Compsognathidae (nodo 99 Fig.3.2), che rientra fra i Coelurosauria per i caratteri primitivi per la esclusione dei nasali dalla cavità anteorbitale (18.0), per la finestra orbitale maggiore di quella anteorbitale (21.0), assenza di ipapofisi delle vertebre cervicodorsali (68.0) e per le corte zigapofisi delle caudali prossimali (84.0); mentre invece appare come apomorfia tipica dei Compsognathidae l'assenza della finestra mandibolare esterna (55.2). Come sarà spiegato successivamente, il clade Compsognathidae occupa in realtà la posizione più basale del nuovo node-based group individuato nel lavoro dello scrivente, e che viene indicato col nome di Eucoelurosauria (nodo 100, Fig.3.2 e Fig.3.4).

I gruppi Oviraptosauria e Therizinosauroida risultano assai ravvicinati (fig.3.2) come anche evidenziato in precedenti analisi, il che sta probabilmente a dimostrare che esiste un antenato comune ai due cladi (Sues1997; Holtz1998; Makovicky & Sues1998; Xu et al.1999a,2002a,b;Norell et al. 2001;Clark et al. 2002a;Hwang et al. 2002, 2004; Makovicky et al.2003,2005; Rauhut 2003; Calvo et al.2004; Holtz et al.2004; Xu & Norell 2004; Xu & Wang 2004 ; Kirkland et al.2005; Mayr et

al.2005;Rauhut & Xu 2005;Xu & Zhang 2005); benché in quest'ultime analisi i due gruppi risultano essere l'uno sistergroup dell'altro, mentre nella presente analisi il gruppo Therizinosauroida risulta outgroup rispetto al clade che ha come ancestor il nodo 82, da cui si diparte anche il ramo del clade Oviraptorosauria (Fig.3.2). Entrambi i gruppi presentano, ad ogni modo, delle sinapomorfie soprattutto al livello del cinto pelvico: *Falcarius utahensis* e gli oviraptoridi presentano una struttura ischiatica a forma di uncino posteriormente (125.2), lo stivale dell'ischio presente (128.1), carattere posseduto anche da *Segnosaurus galbiensis*, ed entrambi i cladi sono accomunati dall'ala postacetabolare dell'ileo acuminata (123.1) e dallo stivale del pube che si proietta anteriormente e posteriormente (130.0). Altra novità per quanto riguarda la topologia dell'albero del run test A, è la posizione abbastanza avanzata del gruppo Alvarezsauridae, rispetto a quella più basale individuata da analisi precedenti (Martin, 1997; Chiappe et al.1996, 1998; Novas 1996; Norell et al. 2001; Chiappe 2002;Clark et al. 2002a; Hwang et al. 2002, 2004; Novas & Pol 2002, 2005; Xu et al. 2002b; Makovicky et al. 2003; Calvo et al. 2004; Xu & Norell 2004; Xu & Wang 2004; Kirkland et al. 2005; Mayr et al.2005;

Senter 2007). Il clade occupa la posizione di sister group dei Troodontidae (Fig.3.2 e 3.4), formando assieme a quest'ultimi un clade monofiletico (nodo 64) e rientrando quindi nel gruppo dei Paraves (nodo 81). Tale struttura trova alcuni riscontri anche in altri lavori, (Serenio 1999b; Norell et al. 2001; Chiappe 2002; Clark et al. 2002a;Hwang et al. 2002, 2004; Novas & Pol2002,2005;Xu et al.2002a,b;Makovicky et al.2003, 2005; Calvo et al. 2004; Holtz et al. 2004; Xu & Norell 2004;Xu & Wang 2004; Kirkland et al. 2005; Mayr et al. 2005;Xu & Zhang 2005) benché per quanto concerne questi ultimi , a differenza del lavoro dello scrivente, la posizione degli Alvarezsauridae varia molto. Il clade monofiletico Troodontidae + Alvarezsauridae è caratterizzato in particolar modo dai seguenti caratteri: riduzione degli arti anteriori rispetto alla regione presacrale (99.0), presenza di artometatarso (141.2), sezione trasversale dei metatarso più profonda in senso cranio-caudale che in senso medio-laterale (159.1, corrispondente al carattere 313 da Senter, 2007). Inoltre tale clade è ben supportato da un alto indice di decadimento (14) e dal massimo del valore della frequenza bootstrap (100) (Fig.3.4). Anche nei gruppi più avanzati dei coelurosauri sono state riscontrate delle novità filogenetiche, sia

per quanto riguarda i cladi relativi ai Dromeosauridae che per gli Aves. Molte analisi in passato non sono riuscite a risolvere le politomie che si presentavano all'interno del gruppo Dromaeosauridae (Norell et al. 2001; Clark et al. 2002a; Hwang et al. 2002, 2004; Makovicky et al. 2003; Calvo et al. 2004; Mayr et al. 2005); lo studio fatto dallo scrivente risolve le politomie del clade Dromeosauridae, così come si può notare dall'albero di stretto consenso del run test A (fig 3.6). Per la sua quasi totale completezza di caratteri, un buon contributo a tale risultato lo ha sicuramente fornito il dromeosauride non ancora classificato, "BMNHC/000759", fossile completo che potrebbe rappresentare un buon intermedio con gli Aves, condividendone alcuni caratteri (2.2; 112.1; 145.2; 150.2).

Il nodo 72 (fig.3.2) da cui si diparte il ramo del clade BMNHC/000759 e del clade Dromaeosauridae ha inoltre un indice di decadimento alto, 12, e 100 come valore di frequenza bootstrap, evidenziando ancora una volta la solidità, da un punto di vista cladistico, di tale raggruppamento. Da notare, infine, la posizione di *Tsaagan mangas*, che, a differenza dell'analisi fatta da Norell et al. (2006), che lo pone nel raggruppamento di

Velociraptor e Deinonychus , nella presente analisi si colloca nel clade dei Microraptoria.

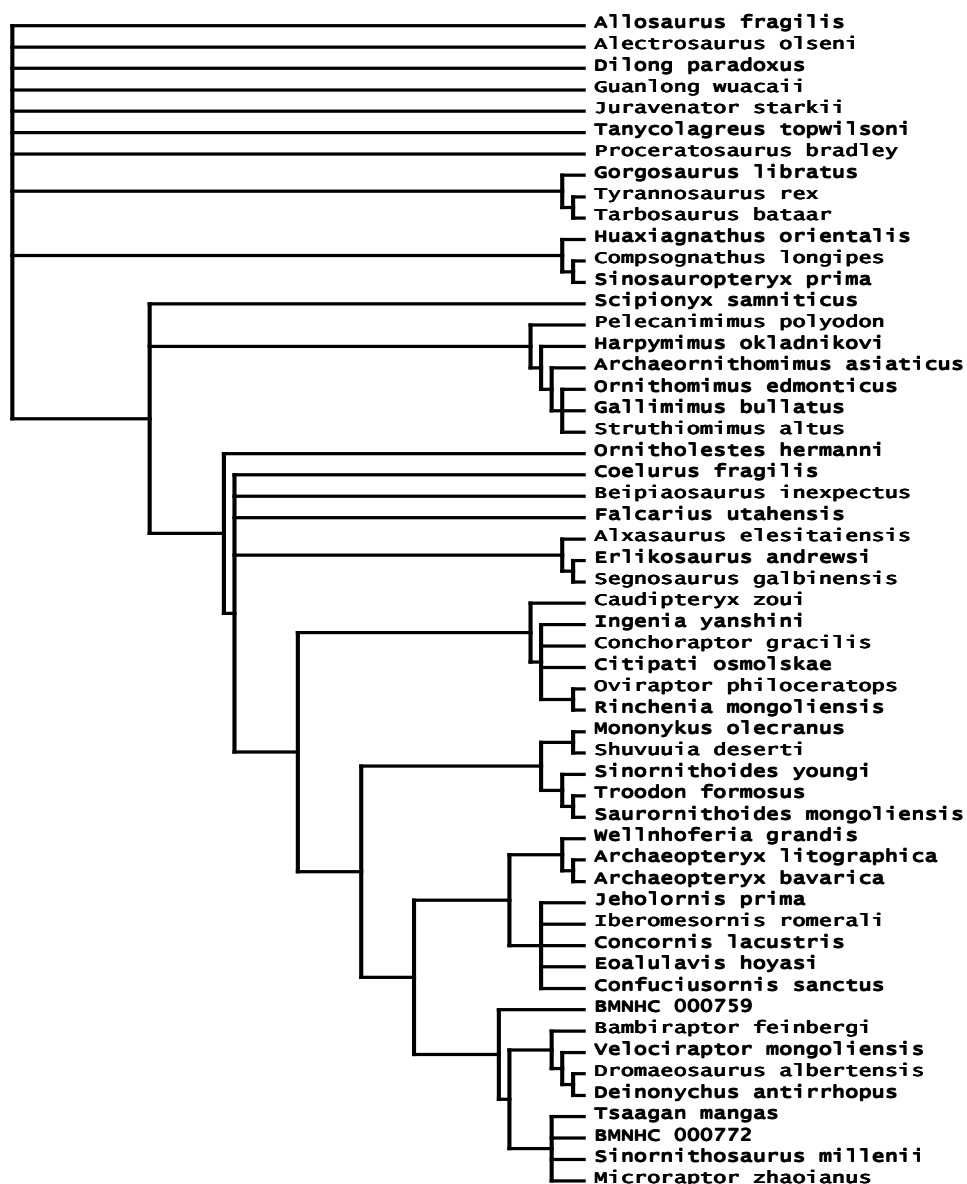


Fig.3.6. Albero di stretto consenso dei 4238 MPR del run test A

3.2. Run test B

Il run test B, come accennato in precedenza, ha prodotto 10000 MPR sempre di lunghezza pari a 768 steps, ma la topologia cambia in alcuni punti di uno degli alberi, e l'albero di consenso, sia quello di stretto consenso che quello della regola di maggioranza al 50%, presentano in realtà un numero maggiore di politomie rispetto agli alberi di consenso del run test A e indici di decadimento più bassi, facendo propendere per l'albero del run test A come miglior ipotesi filogenetica del gruppo Coelurosauria.

Alcuni gruppi, già descritti nel paragrafo precedente, vengono ritrovati all'incirca nelle stesse posizioni di quelle dell'albero di fig 3.2, come ad esempio i Tyrannosauroidae e i Compsognathidae in posizione basale rispetto al resto dei celurosauroi, il clade Alvarezsauridae ancora una volta non incluso nel gruppo degli Aves, come alcune analisi hanno riportato (Chiappe et al. 1996, 1998, Novas 1996, Forster et al. 1996, 1998, Holtz 1998 e Ji et al. 1998), benché si posizioni, diversamente da quanto riscontrato con il run test A, quale sister group degli Ornithomimosauria, come nel lavoro di Martin (1997), la posizione avanzata di *Coelurus fragilis* e l'inclusione

di *Tsagaan mangas* nel clade Microraptora. Anche tramite il Run Test B si evidenzia un possibile nuovo raggruppamento sistematico, Eucoelurosauria, stem – based group che includerebbe il taxon *Juravenator starkii* e tutti i cladi che condividono un ancestor comune con tale taxon piuttosto che con quello del gruppo Paraves (nodo 81)

Il run test B, come già detto in precedenza, ha però sviluppato alberi il cui consenso riporta un numero maggiore di politomie rispetto a quello elaborato fra tutte le MPR del run test A. Il numero di rami collassanti dell'albero di stretto consenso del run test B è infatti pari a 33 (Fig.3.7), due in più rispetto a quello del run test A (Fig.3.3), mentre l'albero di consenso della regola di maggioranza al 50% (Fig.3.8) mostra un numero ancor maggiore rispetto a quello del run test A (Fig.3.4):

24 rami collassanti contro i 12 del consenso del run test A.

In figura 3.8 a e 3.8 b vengono raffigurati i grafici dei segnali rispettivamente delle frequenze bootstrap e degli indici di decadimento degli alberi di consenso della regola di maggioranza al 50% dei run test A e B; tali grafici evidenziano e rafforzano il concetto espresso in precedenza, e che cioè il run test A ha un segnale molto più forte rispetto a quello B.

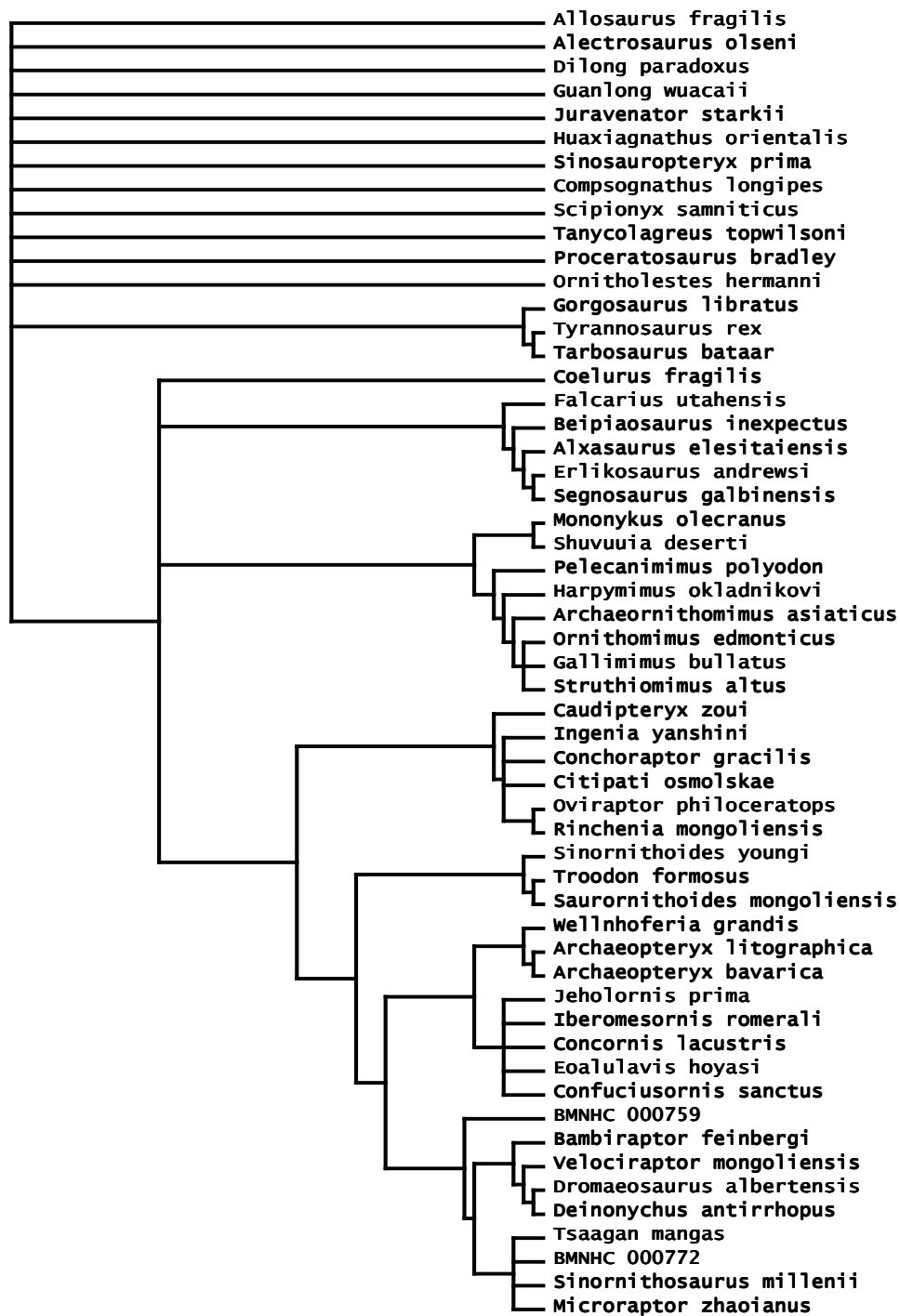


Fig.3.7 Albero di stretto consenso delle 10000 MPR del run testB

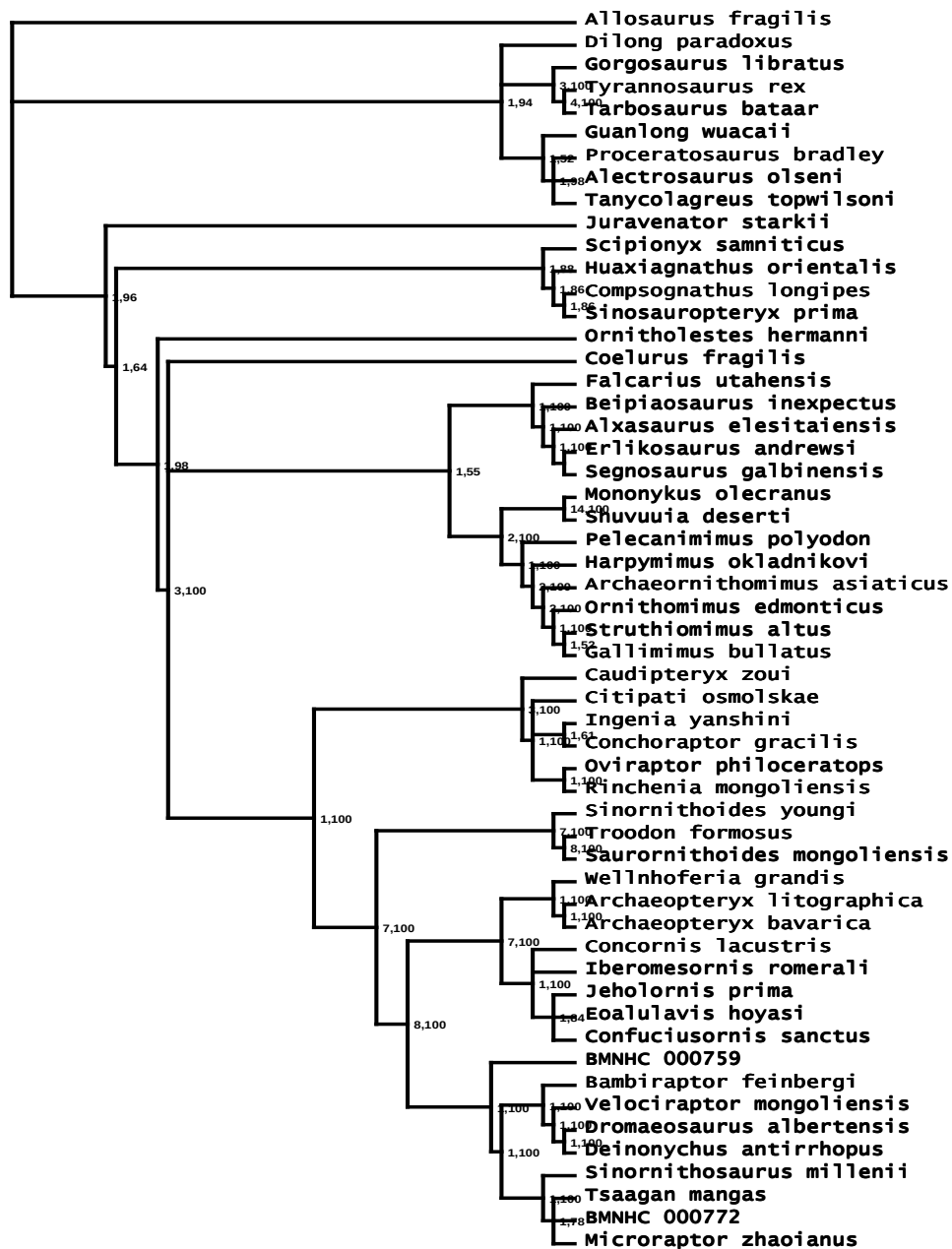


Fig.3.4 Albero di consenso della regola della maggioranza al 50% Run test

B. A livello dei nodi, sono segnati i seguenti indici e frequenze: a destra della virgola le frequenze bootstrap, a sinistra l'indice di decadimento (Bremer support)

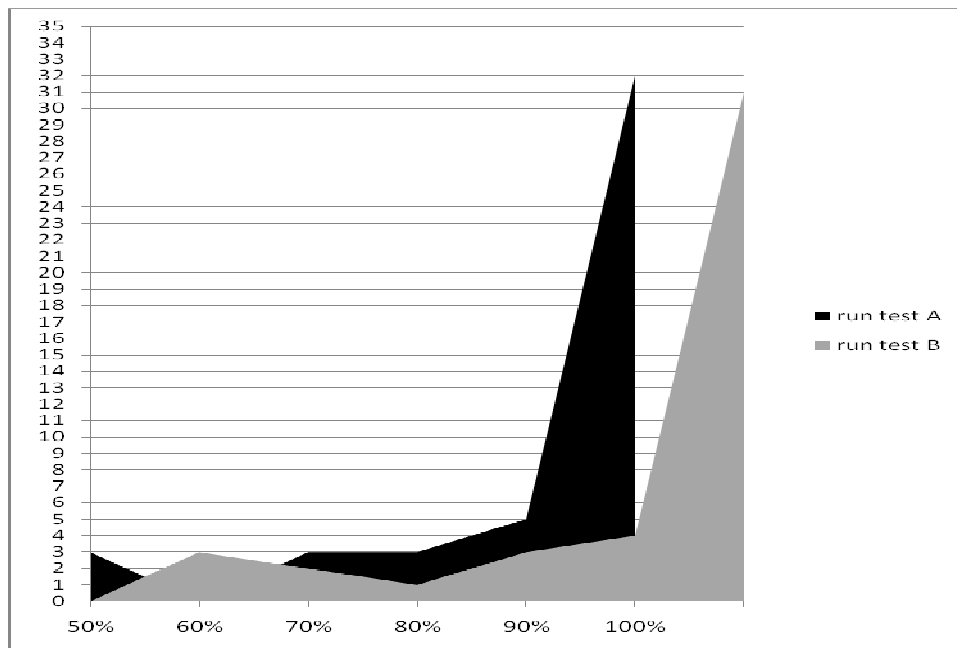


Fig 3.8a segnale delle frequenze bootstrap.

Nb sull'asse X sono raffigurate le frequenze, sull'asse Y il numero di volte con cui si presentano le frequenze.

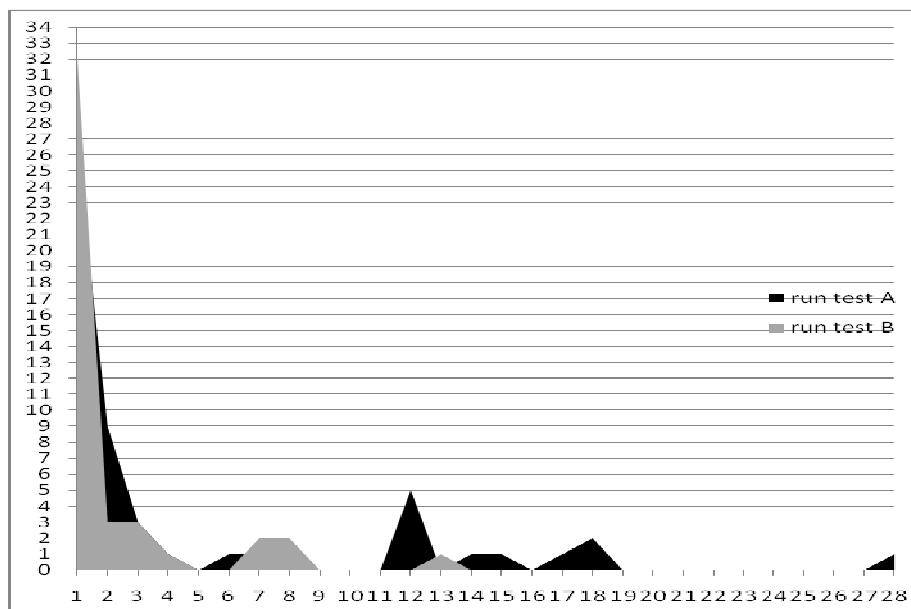


Fig 3.8b segnale degli indici di decadimento.

Nb sull'asse X sono raffigurati gli indici, sull'asse Y numero di volte con cui si presenta un indice

3.3. Analisi dei caratteri

L'analisi da cui sono scaturiti 4238 MPR, e cioè il run test A, ha prodotto risultati interessanti anche per quanto riguarda il valore assunto dai caratteri sugli alberi. Tra i 205 caratteri, ben 31 riportano il massimo valore – cioè 1- del C.I, indice di consistenza, ovvero la misura del grado di omoplasia di un carattere e quindi della sua validità da un punto di vista filogenetico. Alcuni di questi 31 caratteri sono stati decisivi per la separazione di alcuni cladi, e quindi per la stabilità dell'intero albero. L'aumento dello spessore della finestra anteorbitale rispetto alla lunghezza di tale finestra in senso rostro caudale (14.1), ben separa l'outgroup *Allosaurus fragilis* dall'intero clade dei Coelurosauria; il passaggio verso una lamina sinuosa delle zigapofisi delle vertebre sacrali (78.1) corrisponde al passaggio Maniraptoriformes – Maniraptora (nodo 89 fig 3.2); il clade Oviraptosauria + Paraves (nodo 82) possiede, come apomorfia altamente stabile, il piccolo trocantere di forma cilindrica in sezione trasversale (134.1), mentre le apomorfie che ben separano gli Oviraptosauria (nodo 60) dal resto dei Coelurosauria sono: la fusione dei dentali (48.1), la superficie articolare mandibolare lunga quasi il doppio di quella del quadrato (56.1),

la barra pterigoide-ectopterigoide-palatino che si inarca sotto il margine ventrale della guancia (201.1 corrispondente al 355 da Senter 2007) e la posizione anteriore della finestra mandibolare rispetto alla cavità orbitale (205.1 fig 3.9, corrispondente al 360 da Senter 2007).



Fig.3.9 posizione della finestra esterna mandibolare (carattere 205) : in alto *Struthiomimus altus* , in basso *Conchoraptor gracilis*. La finestra mandib. è cerchiata, l'orbitale è indicata dalla freccia.

Il gruppo Paraves (nodo 81 fig 3.2) è caratterizzato da una apomorfia dal valore del C.I uguale a 1 , ma è interessante sottolineare comunque anche la presenza di altre apomorfie con un C.I abbastanza alto. Queste ultime sono : la forma della finestra mandibolare estremamente ovoidale (15.3) (C.I 0,375) (fatta eccezione per *Velociraptor mongoliensis* - stato 2 e *Shuvuuia deserti* - stato 0) la presenza di lunghe vertebre caudali distali (87.1 con C.I 0,4), le dita IV e III del piede all'incirca simili per lunghezza e maggiori del dito II (142.1 C.I 0,5 eccetto per *Wellnhoferia grandis* – stato 0), nonché le vertebre medio caudali due volte più lunghe delle prossimali (182.1 con C.I. 1 e corrispondente al carattere 336 da Senter 2007). Il carattere concernente la posizione del metatarsale I in corrispondenza della parte distale del metatarsale II (145.2 con C.I 0,667) pure è posseduto dai Paraves, ma tale stato del carattere si origina indipendentemente anche nei Tyrannosauroidea, per cui viene considerato in questo caso un parallelismo. Nel presente lavoro di filogenesi viene ipotizzato un nuovo raggruppamento all'interno del gruppo Coelurosauria, e cioè il clade “Eucoelurosauria”, che, come accennato in precedenza, corrisponde allo stem – based group che includerebbe il taxon

Juravenator starkii e tutti i cladi che condividono un ancestor comune con tale taxon (Fig.3.2 nodo 100) piuttosto che con quello del gruppo Paraves (nodo 81).

Tale gruppo riporta le seguenti apomorfie : cranio in visione laterale di forma sub triangolare e triangolare (2.1 e 2.2 eccetto per *Ornitholestes hermanni* , *Conchoraptor gracilis* e *Citipati osmolskae*), la lunghezza della finestra orbitale pressochè uguale o maggiore di quella anterorbitale (27.0) , rapporto arti anteriori/regione presacrale tra il 50% e il 120% (98.1 C.I 0,33 eccetto per i compsognatidi *Sinosauropteryx prima* e *Huaxiagnathus orientalis* e per l'oviraptoride *Caudipteryx zoui*) , corte zigapofisi delle caudali prossimali (84.0) , metatarsale I posizionato in corrispondenza della metà circa del metatarsale II o assente (14.1 145.3 C.I 0,667) , assenza di denti premaxillari seghettati (192.1 corrispondente al carattere 346 da Senter 2007) e il processo sub lacrimale dello jugale non espanso in senso dorso ventrale (193.1 C.I 1,0 corrispondente al carattere 347 da Senter 2007).

Da come precedentemente detto, il carattere 2, relativo alla forma del cranio in visione laterale e introdotto per la prima volta in un'analisi filogenetica del gruppo Coelurosauria, costituisce, con

il suo stato 1, un apomorfia per il gruppo nuovo Eucoelurosauria, escludendo i sopracitati taxa e gli ornithomimosauria che presentano lo stato 2. Il carattere ha un indice C.I pari a 0,2, mentre gli altri due caratteri nuovi della matrice del presente lavoro, presenza/assenza del becco (3 Fig 3.10a) e dimensioni dell'acetabolo in rapporto all'ileo (124 Fig.3.10b) hanno un C.I rispettivamente pari a 0,5 e 0,33; mentre il 3 , con lo stato 1, risulta un apomorfia sia per gli ornithomimosauria che per gli Aves e gli Alvarezsauridae, risultando quindi un caso di parallelismo, il 124 ,all'interno dello stesso gruppo dei Paraves, risulta mancante soprattutto in alcuni Aves dove dovrebbe risultare presente con lo stato 2, cioè rapporto inferiore a 0,11 (QJiang et al 1998) e quindi sottolineare un passaggio evolutivo diretto tra Dromeosauridae e Aves.



3.4. L'esclusione di alcuni OTUs dai runtest.

Sono state svolte delle analisi, sempre partendo dallo stesso random seed del run test A, escludendo alcuni taxa di incertae sedis, quali, *Proceratosaurus bradley* e *Alectrosaurus olseni*, *Scipionyx samniticus*, *Coelurus fragilis* e *Juravenator starkii*, in modo tale da verificare in loro assenza il comportamento degli altri cladi. A parte l'analisi con l'esclusione di *Coelurus fragilis*, che ha prodotto all'incirca lo stesso risultato dell'albero del runtest A, le altre analisi hanno messo in evidenza nuove MPR in alcuni punti dell'albero. Escludendo ad esempio, una volta

Proceratosaurus bradley e in un'altra *Alectrosaurus olseni*, si nota che quando manca l'uno l'altro si lega ai Compsognathidae e gruppi affini, e viceversa, destabilizzando così il gruppo basale dei Tyrannosauroidae. (Fig. 3.11 a 3.11b). L'esclusione del taxon *Scipionyx samniticus* modifica la posizione dei Compsognathidae e degli Alvarezsauridae in particolar modo, rendendo entrambi i cladi più basali (fig 3.12 a), così come l'esclusione dell'altro taxon della forma non adulta, *Juravenator starkii*, produce la stessa modifica per quanto riguarda gli Alvarezsauridae, e causa l'inclusione di *Scipionyx samniticus* fra i Compsognathidae (Fig.3.12b). Tali modifiche sottolineano quanto sia rilevante la presenza dei suddetti taxa di incertae sedis, ai fini filogenetici e di distribuzione dei caratteri, e allo scopo, quindi, di evitare il problema del "long branch attraction" (Hendy & Penny, 1989), molto frequente tra gli studi filogenetici quando mancano nel dataset taxa intermedi.

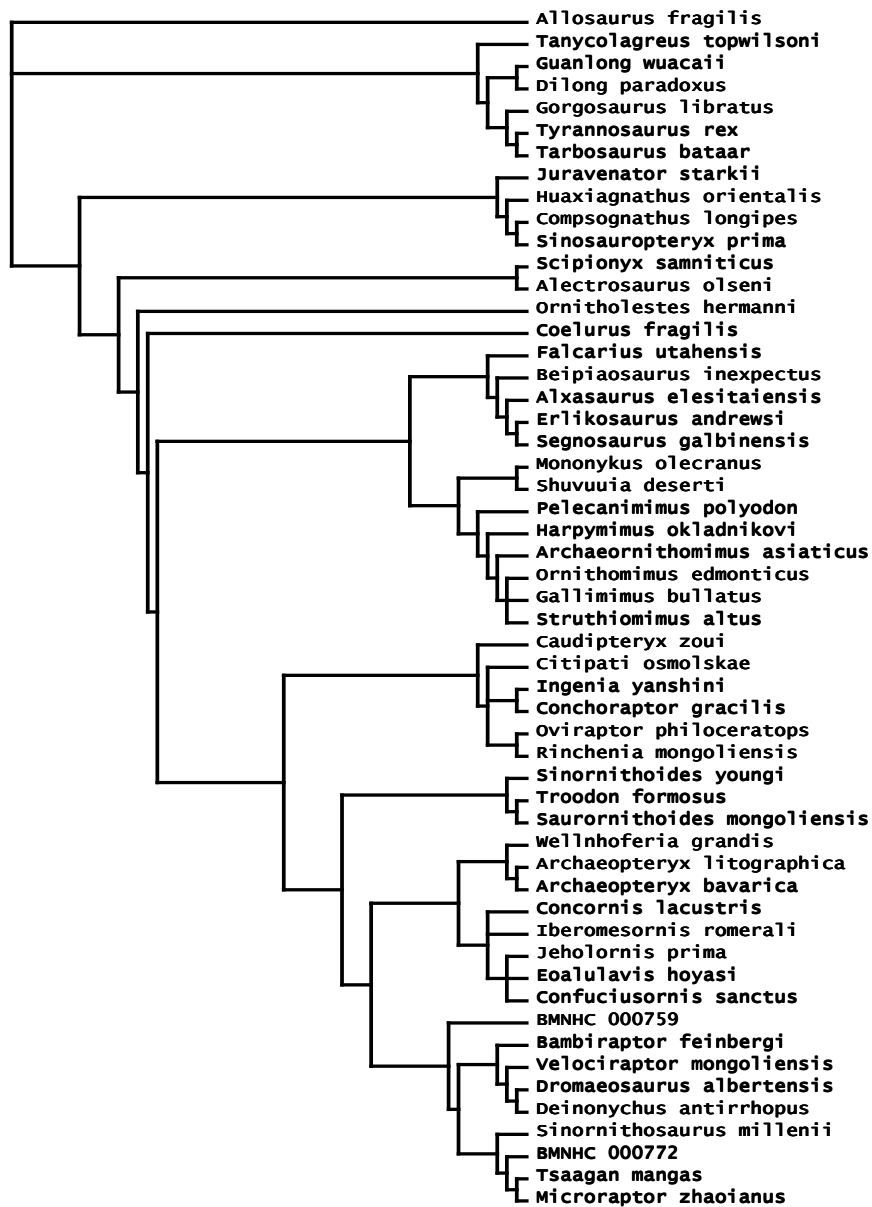


Fig .3.11a Albero di consenso della regola di maggioranza al
50% senza *Proceratosaurus bradley*

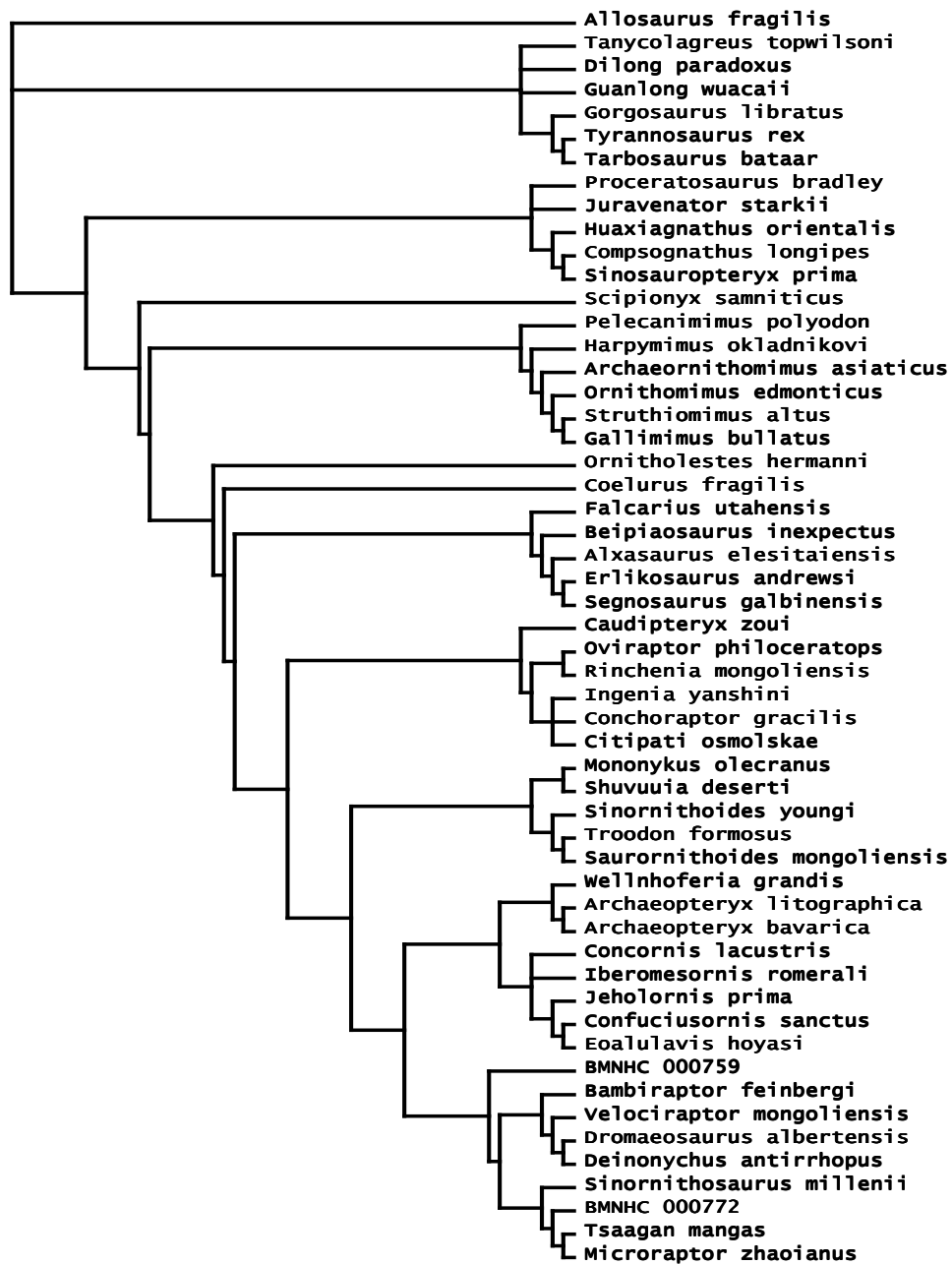


Fig 3.11b Albero di consenso della regola di maggioranza al
50% senza *Alectrosaurus olseni*

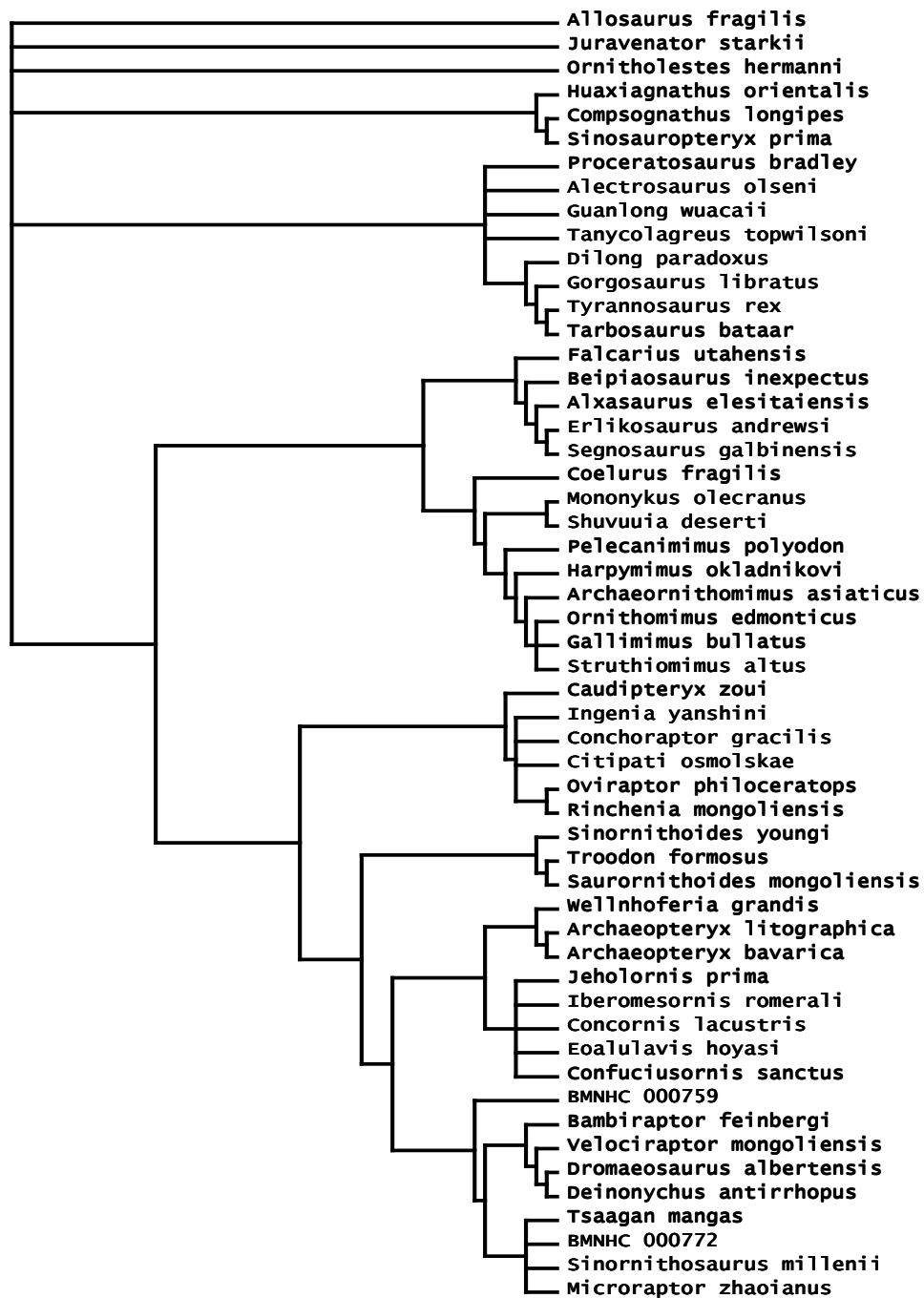


Fig.3.11a Albero di consenso della regola di maggioranza al 50%
 senza *Scipionyx samniticus*

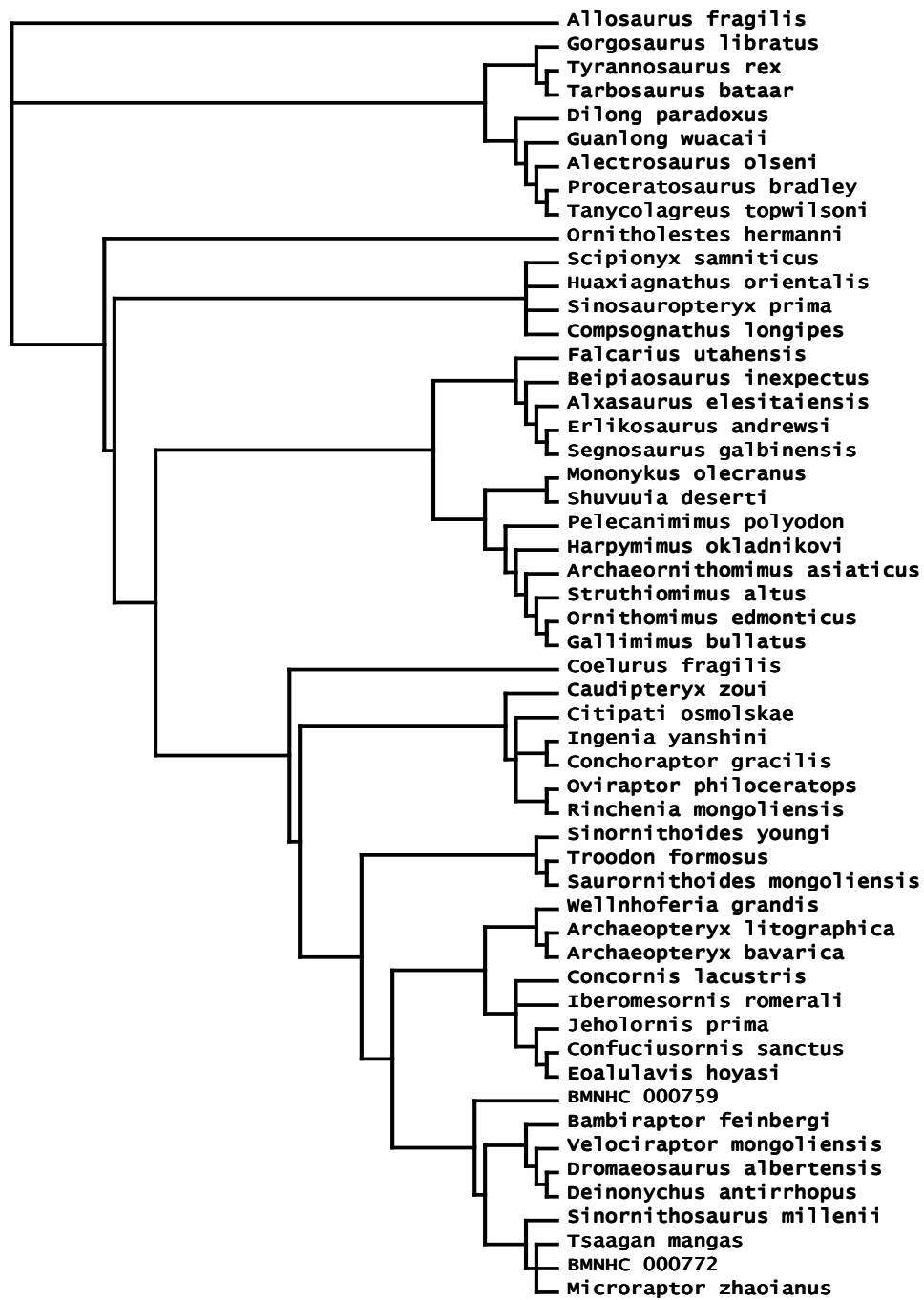


Fig.3.11b Albero di consenso della regola di maggioranza al

50% senza *Juravenator starkii*

3.5. Conclusioni

L'analisi svolta nel presente studio e che ha prodotto i 14.238 alberi maggiormente parsimoniosi, ha evidenziato alcune novità in merito alla filogenesi del gruppo sistematico dei dinosauri celurosauri. In particolare, come illustrato precedentemente, 4238 cladogrammi maggiormente parsimoniosi sviluppati nel run test A, mostrano valori ben più alti rispetto a quelli del run test B per quanto concerne gli alberi di consenso. La prima novità riguarda la posizione di *Proceratosaurus bradley*, che assieme ad *Alectrosaurus olseni* e a *Tanycolagreus topwilsoni*, si colloca all'interno del gruppo Tyrannosauroida, confermando tra l'altro un recente risultato di un lavoro svolto proprio sulla morfologia e la filogenesi di *Proceratosaurus bradley* (Rauhut et al 2009). *Proceratosaurus* mostra alcuni caratteri sinapomorfici coi Tyrannosauroida, già citati in precedenza, e influenza quindi anche la posizione di un altro taxon di incertae sedis quale *Alectrosaurus olseni*. In tal modo si rafforza l'ipotesi della discendenza del gruppo Tyrannosauridae da ancestor del Giurassico superiore. Altra novità che però conferma quanto già ipotizzato nella tesi di laurea dello scrivente (Santaniello, 2006), è la posizione del taxon italiano ritrovato in Campania nel

Lagerstätten a calcari fini di Pietraroja, ovvero *Scipionyx samniticus*. Il piccolo celurosauro si colloca in posizione molto più avanzata rispetto ad altre analisi (Holtz 1998, Holtz et al 2004), essendo outgroup del clade Maniraptoriformes. Inoltre tale posizione risulta coerente con la sua collocazione temporale all'interno del gruppo dei celurosauri (fig .3.12 a), facendo parte di quella radiazione avvenuta alla fine del Cretacico inferiore e che annovera alcuni celurosauri avanzati, tra cui: lo spagnolo *Pelecanimimus polyodon*, l'asiatico *Archaeornithomimus asiaticus*, anch'esso facente parte del gruppo Ornithomimosauria come *Pelecanimimus*, e il più avanzato ancora, *Falcarius utahensis*, del gruppo Therizinosauridae (Fig. 3.12b). Per quanto concerne invece il settore più avanzato della ricostruzione filogenetica del presente studio, come già accennato in precedenza, come novità si ritrova in una posizione abbastanza stabile il clade degli Alvarezsauridae, il quale, assieme al gruppo Troodontidae, costituisce un raggruppamento monofiletico, lasciando presupporre che tale gruppo possa aver avuto origine da un ancestor del Cretacico inferiore, alquanto simile al taxon *Sinornithoides youngi* (Fig. 3.12b) che presenta il numero maggiore di stati primitivi (73 stati codificati con lo 0). All'

interno degli stessi Paraves, in particolare tra il gruppo dei Dromeosauridae (Fig.3.2 nodo 72), il taxon *Tsaagan mangas* risulta sister group di *Microraptor zhaoianus* e, osservando lo stratocladogramma di figura 3.12b, potrebbe rappresentare uno dei cladi intermedi ai Dromeosaurinae, essendo parte della forte radiazione di suddetto gruppo del Cretacico superiore e condividendo con essi alcuni caratteri (Fig 3.2 nodo 67). Infine va sottolineata ancora una volta l'ipotesi del raggruppamento individuato per la prima volta nel presente studio e nominato Eucoelurosauria. Tale "stem group" includerebbe Compsognathidae + (*Scipionyx samniticus* + (Maniraptoriformes, ad esclusione dei Paraves)), per i caratteri già elencati e descritti. Il gruppo Eucoelurosauria, che risulta ben separato dai celurosauroi basali quali i Tyrannosauroidae, ha origine a partire dal Malm (Fig.3.12 a) con delle prime piccole forme, quali alcuni compsognatidi ritrovati nei terreni a calcari litografici della Baviera, in Germania e gli americani *Coelurus fragilis* e *Ornitholestes hermanni*, per poi occupare gran parte dei continenti del globo, con le forme asiatiche del Cretacico superiore degli oviraptoridi e di alcuni terizinosauridi, forme sia europee che ancora una volta americane, alcune delle quali

vengono annoverate fra gli ornitomimidi, e forme intermedie quali ad esempio *Scipionyx samniticus*.

Appare dunque interessante una comprensione in maggior dettaglio di ciò che si profila come un nuovo aspetto riguardante tale gruppo, quale la sua radiazione, avvenuta in un periodo alquanto breve su due continenti diversi e la conseguente espansione biogeografica, in risposta ad eventuali cambiamenti paleo climatici. Saranno a tal proposito necessari ulteriori studi e nuove scoperte, che potranno eventualmente rafforzare e dare conferma, quindi, dell'ipotesi del gruppo sistematico Eucoelurosauria.

Bibliografia

ALLAIN, R. 2002. Discovery of a megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**:548–563.

BARSBOLD, R. (1976a) “On a new Late Cretaceous family of small theropods (Oviraptoridae fam. n.) of Mongolia”. *Dokl. Akad. Nauk. S.S.S.R.*, **226**, 685-688

BARSBOLD, R. (1976b). On the evolution and systematics of the late Mesozoic carnivorous dinosaurs. *Trans. Joint Soviet-Mongolian Paleontol. Expeditions* **3**, 68-75. [In Russian]

BARSBOLD, R. and PERLE, A. (1979). [Modification of the saurischian pelvis and parallel evolution of the carnivorous dinosaurs]. *Sovm. Sov.-Mong. Paleontol. Eksped. Trudy* **8**: 39-44.

BARSBOLD, R. and PERLE, A. (1980). Segnosauria, a new infraorder of carnivorous dinosaurs. *Acta Palaeontol. Polonica* **25**, 185-195

BARSBOLD, R. (1981). The toothless carnivorous dinosaurs of Mongolia. *Sovm. Sov.-Mong. Paleontol. Eksped. Trudy* **15**, 28-39 [In Russian].

BARSBOLD, R. and PERLE, A. (1984). The first record of a primitive ornithomimosaur from the Cretaceous of Mongolia. *Paleontol. J.* **18**, 118-120.

BARSBOLD, R., MARYANSKA, T., and OSMOLSKA, H. (1990) Oviraptorosauria In Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H., eds., *The Dinosauria*, Berkeley: University of California Press, p. 249-258.

BARSBOLD, R. (1997). Mongolian Dinosaurs. In *Encyclopedia of Dinosaurs* (J. Currie and K. Padian, Eds.), pp. 447-450 Academic Press, San Diego, California/London, UK

- BONAPARTE, J.F. (1991) "Los vertebratos fósiles de la Formación Rio Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina." *Rev. Museo Argent. Cienc. Nat. "B. Rivadavia", Paleontol.*, **4**, 17-123
- BREMER K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics* **10**: 295-304.
- BURNHAM, D. A., DERSTLER, K. L., CURRIE, P. J., BAKKER, R. T., ZHOU Z. & OSTROM J. H. (2000). "Remarkable new birdlike dinosaur (Theropoda: Maniraptora) from the Upper Cretaceous of Montana," *University of Kansas Paleontological Contributions* **13**: 1-14.
- CALVO, J.O., PORFIRI, J.D. & KELLNER, A.W., (2004) On a new maniraptoran dinosaur (Theropoda) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. NS* **62**: 549–566.
- CARPENTER, K., MILES, C. & CLOWARD, K. 2005. New small theropod from the Upper Jurassic Morrison Formation of Wyoming. Pp. 23–48 in Carpenter, K.(ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington.
- CHIAPPE, L. M.; NORELL, M. A & CLARK, J. M. (1996) "Phylogenetic position of *Mononykus* (Aves: Alvarezsauridae) from the late Cretaceous of the Gobi Desert" *Memoirs of the Queensland Museum* , **39**(3), pp 557-582
- CHIAPPE, L.P., NORELL, M.A. & CLARK, J.M. (1998). The Skull of a Relative of the Stem-group Bird *Mononykus*. *Nature*. **392**: 275-278
- CHIAPPE, L. M. 2002. Basal bird phylogeny, problems and solutions. Pp. 448–239 in Chiappe, L. M. & Witmer, L. M. (eds) *Mesozoic Birds. Above the Heads of Dinosaurs*. University of California Press, Berkeley.
- CLARK, J.M.; PEARL, A. & NORELL, M.A. (1994) "The skull of *Erlicosaurus andrewsi* , a Late Cretaceous "segnosaurus" (Theropoda: Therizinosauridae) from Mongolia. *Am. Museum Novit.*, **3115** , 1-39

- CLARK, J. M., NORELL, M. A. & BARSBOLD, R. (2001). "Two new oviraptorids (Theropoda: Oviraptorosauria), Upper Cretaceous Djadokhta Formation, Ukhaa Tolgod, Mongolia," *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**(2): 209–213.
- CLARK, NORELL, M. A. & MAKOVICKY, P. J. 2002a. Cladistic approaches to the relationships of birds to other theropod dinosaurs. Pp. 31–60 in Chiappe, L. M. & Witmer, L. M. (eds) *Mesozoic Birds. Above the Heads of Dinosaurs*. University of California Press, Berkeley.
- COPE, E.D.(1871) "On the homologies of some of the cranial bones of the Reptilia, and on the systematic arrangement of the class" *Proc.Am Ass. Adv. Sci.*, 19th Mgt., Troy, 1870, 194-247
- CURRIE, P.J. (1995) New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *J. Vertebr. Paleontol.* **15**, 576-591
- CURRIE & CARPENTER, K.2000.A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas* **22**:207–246.
- DAL SASSO, C. & SIGNORE, M.(1998) "Exceptional soft-tissue preservation in a theropod dinosaur from Italy" *Nature*, **392**, 383-387
- ELZANOWSKI, A. (2001) A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontologica Polonica* **46**, 4, 519-532.
- FARLOW, J.O, BRINKMAN, D.L., ABLER, W.L., CURRIE, P.J. (1991). Size, shape, and serration density of theropod dinosaur lateral teeth. *Modern Geology*. **16**: 161-198.
- FARRIS, J.S.(1970)"Methods for computing Wagner trees" *Systematic Zoology*, **19**, 83-92
- FITCH, W.M. (1971) "Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology" *Systematic Zoology*, **20**, 406-16.
- FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J.; KITCHING, I. J.; SCOTLAND, R. W.; SIEBERT, D. J. and WILLIAMS, D.M. (1992) "Cladistics" Clarendon Press-Oxford, pp.3-129

- FORSTER, C.A., CHIAPPE, L.M., KRAUSE, D.W. & SAMPSON, S.D. 1996. The first Cretaceous bird from Madagascar. *Nature* **382**:532–534.
- FORSTER, C.A.; SAMPSON, S.D.; CHIAPPE, L.M. & KRAUSE, D.W. (1998) “The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar”. *Science*, **279**, 1915-1919
- GAUTHIER, J.A. (1986) “Saurischian monophyly and the Origin of birds” in PADIAN, K. (Ed.), “The Origin of Birds and the Evolution of Flight”, *Mem. Calif. Acad. Sci.*, **8**, 1-40
- GILMORE, C.W. (1924) “On *Troodon validus*, an orthopodous dinosaur from the Belly River Cretaceous of Alberta”. *Can. Bull. Dept. Geol., Univ. Alberta*, **1**, 1-43
- GILMORE, C.W. (1933) On the dinosaurian fauna of the Iren Dabasu Formation. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* **67**, 23-78
- GÖHLICH, U. B., and CHIAPPE, L. M. (2006) A new carnivorous dinosaur from the Late Jurassic Solnhofen archipelago: *Nature*, v. **440**, p. 329-332.
- HARRIS, J.D. (1998) - A reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*, its phylogenetic status, and paleobiogeographic implications, based on a new specimen from Texas. *Bull. New Mexico Mus. Nat. Hist. Sci.*, **13**: 1-75.
- HENDY M D & PENNY D (1989) A framework for the quantitative study of evolutionary trees. *Systematic Zoology* **38**:297-309.
- HOLTZ, T.R.Jr. (1994). The arctometatarsalian pes, an unusual structure of the metatarsus of Cretaceous Theropoda (Dinosauria: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*. **14** (4): 480-519.
- HOU, L. ZHOU, Z. MARTIN, L.D. and FEDUCCIA, A. (1995) A beaked bird from the Jurassic of China. *Nature* **377**, 618-619
- HUENE, F. von (1914). Das natürliche System der Saurischia. *Zentralblatt Mineral. Geol. Paläontol. B.* **1914**, 154-158
- HOLTZ, T.R., JR. (1994) - The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *J. Paleontol.*, **68**: 1100-1117.
- HOLTZ, T.R.Jr. (1996b). Phylogenetic Taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *J. Paleont.* **70** (3): 536-538.

- HOLTZ, T.R. Jr (1998) “ A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs” *Gaia*, revista de geociencias, Ed.Museu Nacional de Historia Natural Universidade de Lisboa,5-63 154-158
- HOLTZ, T. R., MOLNAR, R. E., and CURRIE, P. J. (2004) Basal tetanurae, Chapter 4: In: *The Dinosauria*, Second Edition, edited by Weishampel, D.B., Dodson, P., and Osmolska, H., California University Press, p. 71-110.
- HOLTZ 2004. Tyrannosauroidae. Pp. 111–136 in Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmolska, H. (eds) *The Dinosauria*, 2nd edn. University of California Press, Berkeley
- HUENE, F. von (1932). Die fossile Reptile-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monogr. Geol. Palaeontol.* (Pt. I and II, Ser. I) **4**, 1-361
- HWANG, S. H., NORELL, M. A., JI, Q. & GAO, K. 2002. New specimens of *Microraptor zhaoianus* (Theropoda: Dromaeosauridae) from Northeastern China. *American Museum Novitates* **3381**:1–44
- HWANG, S. H., NORELL, M. A., JI, Q. & GAO, K. 2004. A large compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. *Journal of Systematic Palaeontology* **2**:13–30.
- JI, Q. and JI, S. (1996). "On discovery of the earliest bird fossil in China and the origin of birds." *Chinese Geology*, **10**(233): 30-33.
- JI Q., CURRIE, P.J., NORELL, M.A. and JI, S.-A. (1998) Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* **393**: 753-761
- KIRKLAND, J. I., ZANNO, L. E., SAMPSON, S. D., CLARK, J. M., and DEBILEUX, D. (2005) A primitive therizinosauroid dinosaur from the Early Cretaceous of Utah: *Nature*, **435**, p. 84-87.
- LAMBE, L. M. (1902). New genera and species from the Belly River Series (mid-Cretaceous). *Contrib. Canadian Palaeontol. Geol. Surv. Can.* **3**: 25-81

LAMBE, L. M. (1914). On a new genus and species of carnivorous dinosaur from the Belly River Formation of Alberta with a description of the skull of *Stephanosaurus marginatus* from the same horizon. *Ottawa Nat.* **28**: 13-20.

LEIDY, J. (1856). Notices of the remains of extinct reptiles and fishes, discovered by Dr. F.V. Hayden in the badlands of the Judith River, Nebraska Territory. *Proc Acad. Nat. Sci.* **1856**, 72-72

LINNEO, C. (1758) “*Systema Naturae per Regna Trium Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*”. Editio decimal, reformata, Tomus I: Regnum Animale. Laurentii Salvii, Holmiae, 824.

MAKOVICKY, P.J. and SUES, H.-D. (1998) “Anatomy and Phylogenetic Relationships of the Theropod Dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana” *American Museum Novitates* **3240**, pp 1-27

MAKOVICKY, Norell, M. A., Clark, J. M. & Rowe, T. 2003. Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *American Museum Novitates* **3402**: 1–32.

MAKOVICKY, Apestegui, S. & Agnolín, F. L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* **437**: 1007–1011.

MALEEV, E. A. (1955). [New carnivorous dinosaurs from the Upper Cretaceous of Mongolia]. *Doklady Akad. Nauk S.S.S.R.* 104: 779-783. (In Russian)

MARSH, O.C. (1877) “Notice of some new dinosaurian reptiles from the Jurassic Formation. *Am. J. Sci.*, **14**(3), 514-516

MARSH, O.C. (1879b) “Notice of new Jurassic reptiles (Coeluria)” *Am. J. Sci.*, **21**(3), 339-340

MARSH, O. C. (1881) Jurassic birds and their allies. *Amer. Jour. Sci.* **XXII** (3) 337-340

MARSH, O.C. (1890) “Description of new dinosaurian reptiles” *Am. J. Sci.*, **39**(3), 81-86

- MARTIN, L. D.(1997).Thedifference between dinosaurs and birds as applied to Mononykus. Pp.337–343in Wolberg,D.L.,Stump,E.&Rosenberg,G. (eds) Dinofest International. Proceedings of a Symposium Held at Arizona University. Academy of Natural Sciences, Philadelphia.
- MARYANSKA, T., OSMOLSKA, H. & WOLSAN, M. 2002. Avialan status for Oviraptorosauria. *Acta Palaeontologica Polonica* **47**: 97–116.
- MATTHEW, W. D. & BROWN, B.1923.Preliminary notices of skeletons and skulls of Deinodontidae from the Cretaceous of Alberta. *American Museum Novitates* **89**:1–9.
- MATTHEW, W.D. and BROWN, B. (1922). The family Deinodontidae with notice of a new genus from the Cretaceous of Alberta. *Am. Museum Nat. Hist. Bull.* **46**, 367-385
- MAYR,G., POHL, B.& PETERS,S.D. (2005) A well-preserved Archaeopteryx specimen with theropod features. *Science* **310**:1483–1486.
- MEYER H. VON (1861) *Archaeopteryx lithographica* (Vogelfeder) und *Pterodactylus* von Solnhofen. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, geologie und Päléontologie*, **1861**: 678-679; Stuttgart
- NORELL, M. A., MAKOVICKY, P. J. & CLARK, J. M.2000. A new troodontid from Ukhaa Tolgod, Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **20**: 7–11.
- NORELL, CLARK, J. M. & MAKOVICKY, P. J. 2001. Phylogenetic relationships among coelurosaurian dinosaurs. Pp. 49–67 in Gauthier, J. & Gall, L. F. (eds) *New Perspectives on the Origin and Evolution of Birds*. Yale University Press, New Haven.
- NORELL, M.A., CLARK, J.M., TURNER, A.H., MAKOVICKY, P.J., BARSBOLD, R., and ROWE, T. (2006) A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Omnogov, Mongolia). *American Museum Novitates* **3545**: 1-51.
- NOVAS 1996. Alvarezsauridae, Cretaceous basal birds from Patagonia and Mongolia. *Memoirs of the Queensland Museum* **39**:675–702.

NOVAS & POL, D.(2002). Alvarezsaurid relationships reconsidered. Pp.121–125 in Chiappe,L.M.& Witmer, L.M.(eds) Mesozoic Birds. Above the Heads of Dinosaurs. University of California Press, Berkeley.

NOVAS & POL, D (2005). New evidence on deinonychosaurian dinosaurs from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* **433**:858–861.

NOVAS, F.E., EZCURRA, M.D., LECUONA, A. (2008) *Orkoraptor burkei* nov. gen. et sp., a large theropod from the Maastrichtian Pari Aike Formation, Southern Patagonia, Argentina, *Cretaceous Research*

OSBORN, H.F. (1903) “*Ornitholestes hermanni*, a new comsognathoid dinosaur from the Upper Jurassic. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.*, **19**, 281-296

OSBORN, H. F. (1905). *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bull. Am. Mus. Nat. Inst.* **21**: 259-265

OSBORN, H.F. (1906) “*Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur (second comm.)”. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.*, **22**, 281-296

OSBORN, H. F. (1917). The "ostrich" dinosaur and the "tyrant" dinosaur. *Amer. Mus. Jour.* XVII 5-13, 10 illustrations

OSBORN, H.F. (1924). Three new Theropoda, Protoceratops zone, central Mongolia. *Amer. Mus. Novitates* **144**, 1-12

OSMOLSKA, H., RONIEWICZ, E., and BARSBOLD, R. (1972). A new dinosaur *Gallimimus bullatus*, n. gen. n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontol.. Polonica* **27**, 103-143

OSTROM, J.H (1969) “ Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an Unusual Theropod from the Lower Cretaceous of Montana” *Bull. Peabody Museum Nat. Hist.*, **30**, 1-162

Padian, K and Chiappe, L. (1997) The origin and early evolution of birds. *Biological Reviews* **73**; 1-42 (1997).

PADIAN, K. & CHIAPPE, L.M. (1998a). The origin and early evolution of birds. *Biol. Rev.* **73**: 1-42.

- PADIAN, K. & CHIAPPE, L.M. (1998b). The Origin of Birds and Their Flight. *Scientific American*. February: 28-37.
- PEREZ- MORENO, B.P.; SANZ, J.L.; BUSCALIONI, A.D.; MORATALLA, J.J.; ORTEGA, F. & RASSKIN-GUTMAN, D. (1994) "A unique multitoothed ornithomimosaur dinosaur from the Lower Cretaceous of Spain". *Nature*, **370**, 363-367
- PERLE A. (1979). Segnosauridae - A new family of theropods from the Late Cretaceous of Mongolia. *Sovm. Soviet-Mongolian Paleontol. Eksped. Trudy* **8**, 45-55
- RAUHUT (2003) The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology*. **69**, 1-213.
- RAUHUT & Xu, X. 2005. The small theropod dinosaurs *Tugulusaurus* and *Phaedrolosaurus* from the Early Cretaceous of Xinjiang, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**:107–118
- RAUHUT, O.W.M., A.C. MILNER, and S. MOORE-FAY. 2009. Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. *Zoological Journal of the Linnean Society*
- RUSSEL and DONG, (1993a). "The affinities of a new theropod from the Alxa Dessert, Inner Mongolia, People's Republic of China" *Canadian Journal of Earth Sciences* .**30** no.10 & 11 pp. 2107-21
- RUSSELL, D.A. & DONG, Z.M (1993b). A nearly complete skeleton of a new troodontid dinosaur from the Early Cretaceous of the Ordos Basin, Inner Mongolia, People's Republic of China. *Can. J. Earth Sci.* **30**, 2163-2173.
- PERLE A., NORELL, M.A., CHIAPPE, L.M. and CLARK, J.M. (1993). Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia *Nature* **362**, 632-626
- SANTANIELLO, V. (2006) *Scipionyx samniticus*: analisi cladistica all'interno del gruppo dei Dinosauri teropodi. Tesi di Laurea
- SANZ, J.L., and BUSCALIONI, A.D. (1992). A new bird from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain, and the early radiation of birds. *Palaeontology* **35**(4), 829-845

- SANZ, J.L., and BONAPARTE, J.F. (1992). A new order of birds (class Aves) from the Early Cretaceous of Spain. In Papers in Avian Paleontology. Honoring Pierce Brodkorb (K.E. Campbell, Ed.), Science Ser., Vol **36**, pp. 39-49. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles.
- SANZ, J.L., CHIAPPE, L.M., PÉREZ-MORENO, B.P., BUSCALIONI, A.D., MORATALLA, J.J., ORTEGA, F. and POYATO-ARIZA, F.J. (1996). A new Lower Cretaceous bird from Spain: Implications for the evolution of flight. *Nature*
- SEELEY, H.G. (1888) The classification of the Dinosauria. Rep. Br. Assoc. Adv. Sci. **1887**, 698-699
- SENER, P., R. BARSBOLD, B. B. BRITT, and D. A. BURNHAM (2004) Systematics and evolution of Dromaeosauridae (Dinosauria, Theropoda). *Bulletin of Gunma Museum of Natural History* **8**:1-20.
- SENER, 2007 . A new look at the phylogeny of Coelurosauria (Dinosauria – Theropoda)
- SERENO, P. C.; WILSON, J.A.; LARSSON, H. C.E.; DUTHEIL D.B. & SUES, H.-D. (1994) “Early Cretaceous dinosaurs from Sahara” *Science*, **255**, 451-476
- SERENO, P.C.; DUTHEIL, D.B.; IAROCHE, M.; LARSSON, HANS C.E.; LYON, G.H., MAGWENE, P.M.; SIDOR, C.A.; VARRICCHIO, D.J. & WILSON, J.A. (1996) “Predatory Dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous Faunal Differentiation” *Science*, **272**, 986-991
- SERENO, P.C. (1997) “The origin and evolution of dinosaurs”. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, **25**, 435- 489
- SERENO, P.C. (1998) - A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *N.Jb. Geol. Paläontol., Abhandl.*, **210**: 41-83.
- SERENO (1999a). A rationale for dinosaurian taxonomy. *Journal of Vertebrate Paleontology* **19**: 788–790.
- SERENO 1999b. The evolution of dinosaurs. *Science* **284**:2137–2147.

- STERNBERG, C. H. (1933). A new *Ornithomimus* with complete abdominal cuirass. *Can. Field-Nat.* **47**: 79-83.
- SUES, H.-D. 1997. On *Chirostenotes*, a Late Cretaceous oviraptorosaur (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**: 698–716.
- SWOFFORD, D. L. 2001. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4.0b10 for 32-Bit Microsoft Windows. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- PAGE, R.D.M. (1996) TreeView: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biological Sciences*, **12**, 357-358.
- WAGNER, A. 1861. Neue Beiträge zur Kenntnis der urweltlichen Fauna des lithographischen Schiefers; V. *Compsognathus longipes* Wagner. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften*. **9**: 30–38.
- WAGNER, W.H.Jr. (1961) “Problems in the classification of ferns”. *Recent Advances in Botany*, **1**, 841-4
- WAGNER, W.H.Jr. (1963) “Biosystematics and taxonomic categories in lower vascular plants” *Regnum Vegetabile*, **27**, 63-71.
- WELLNHOFER, P. (1993). Das siebte Exemplar von *Archacopteryx* aus den Solnhofener Schichten. *Archacopteryx* **11**, 1-48.
- WALKER, A. D. (1964) “Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of the carnosaurs”. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, **248**, 53-134
- WITMER, L.M. (1997) “The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity”. *Mem. Soc. Vertebr. Paleontol.*, **3**, 1-73
- WOODWARD, A.S. (1910) “On a skull of *Megalosaurus* from the Great Oolite of Minchinhampton (Gloucestershire)”. *Quat. J. Geol. Soc. London*, **66**, 111-115
- XU, X. TANG, Z.-L. & WANG X.-L. (1999a) A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China. *Nature* **399**: 350-354

- XU X., WANG, X.-L. and WU, X.-C. (1999b) A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China," *Nature* **401**, September 16, 1999, pp. 262-266
- XU, X., ZHOU, Z. & WANG, X. (2000) The smallest known non-avian theropod dinosaur *Nature* **408**, 705 – 708
- XU, CHENG, Y., WANG, X. & CHANG, C. 2002a. An unusual oviraptorosaurian dinosaur from China. *Nature* **419**:291–293.
- XU ,NORELL, M.A., WANG,X., MAKOVICKY, P.J. & WU, X. 2002b. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China. *Nature* **415**:780–784.
- XU, X., NORELL, M.A., KUANG, X. WANG, X., ZHAO, Q. & JIA, C. (2004) Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* **431**:680-684
- XU & WANG, X. 2004.A new dromaeosaur (Dinosauria:Theropoda) from the Early Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning. *Vertebrata Palasiatica* **42**:111–119.
- .XU ,KUANG,X.,WANG,X.,ZHAO,Q.&JIA,C.(2004).Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* **431**:680–684.
- XU & ZHANG, F.2005. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus. *Naturwissenschaften* **92**:173–177
- XU, X., CLARK, J.M., FORSTER, C.A., NORELL, M.A., ERICKSON, G.M., EBERTH, D.A. JIA, C. and ZHAO, Q. (2006). A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature* **439**: 715-718
- ZHOU Z. & ZHANG F. (2002) A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China," *Nature* **418**: 405–409

Ringraziamenti

Ringrazio per l'assistenza datami per l'accesso alle collezioni museali: Dr. Ebert M. del Jura Museum di Eichstatt, e il Dr. D.Hone e Dr. O. Rauhut del Bayerische Staatssammlung für Geology und Paläontologie, Monaco – Baviera, Germany; la Dr. A.D Buscalioni e il Dr. L. Sanz della Università Autonoma di Madrid – Spagna; Dr. H. Ketchum e Dr.S.Chapman del Natural History Museum di Londra – UK; Dr. C. Mehling e Dr. M. Norell dell' American Museum of Natural History di New York – USA ; Dr. M. Del Re del Museo di Paleontologia di Napoli; Dr. G. Maglio del Museo di Città della Scienza di Napoli.

Ringrazio inoltre Jonah Choiniere, Phd candidate della G. Washington University – USA per avermi fornito del prezioso materiale relativo ad olotipi introdotti nella matrice; l'Università degli Studi di Parma che mi ha dato l'opportunità del dottorato; la mia carissima famiglia e tutti coloro che mi sono stati vicino in questi anni.