

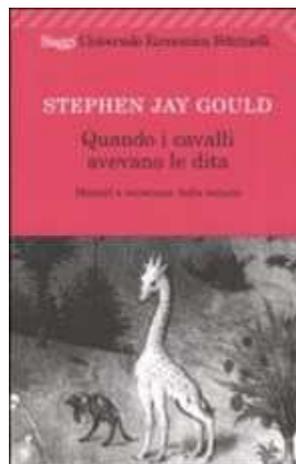
Associazione Lupo della steppa



53. Bioculture: In cammino...

[Tornate all'indice degli articoli](#)
[Tornate alla sala saggistica](#)

Quando capita di stare molte ore in piedi rincorrendo gli impegni, ed alla fine della giornata diventa faticoso sostenere ancora il peso del proprio corpo, è di grande sollievo disporre di una sedia, di un letto, di una vasca di acqua tiepida dove recuperare le forze e temprarsi. Ma dopo un certo tempo che si rimane fermi, seduti o distesi, rinasce una insoddisfazione che spinge nuovamente a muoversi, a spostarsi, quasi che fatica e riposo fossero due aspetti imprescindibili della quotidianità.



Una lunga storia biologica ha attraversato, in milioni di anni, le popolazioni animali adattandole, sotto la spinta della selezione naturale, a soddisfare almeno due funzioni essenziali alla vita, alimentarsi e riprodursi; essa ha strutturato i corpi in modo da permettere loro di esplorare l'ambiente alla ricerca di un cibo adeguato e di un possibile partner. Per rendere possibile questo si è dovuto contrastare l'effetto che la forza di gravità esercita su ogni corpo determinandone il peso; gli apparati di locomozione sono un adattamento che consente agli animali di spostarsi dove l'occorrenza richiede. Nei vertebrati ossa e muscoli sono impiegati per sorreggere le parti molli dei corpi e nello stesso tempo per consentire il movimento. Come ogni struttura biologica essi necessitano di un continuo esercizio e risulta dannosa sia una loro prolungata inattività sia un eccessivo utilizzo. Questa è forse una delle ragioni della nostra insofferenza che ci spinge ad alternare il riposo all'esercizio fisico.

I pesci, e comunque gli organismi che vivono nell'acqua, riescono con più facilità a contrastare l'effetto della gravità in quanto ricevono, per il principio di Archimede, una spinta verticale dal basso verso l'alto, di intensità pari al peso del volume di fluido spostato.

Quando i primi tetrapodi, gli antichi progenitori dei vertebrati terrestri, circa trecentosettanta milioni di anni fa, iniziarono a colonizzare le terre, si pose loro un problema complesso, connesso alla difficoltà di muoversi in un elemento diverso dall'acqua; la densità dell'aria nell'atmosfera è infatti oltre settecento volte minore di quella dell'acqua e questo fa sì che risulti molto debole la spinta di Archimede! I loro parenti più prossimi furono i crossopterigi osteolepiformi, pesci ossei presenti nelle acque dolci di quei paesaggi del medio Devoniano; essi possedevano modifiche strutturali che, veicolate da una forte pressione selettiva naturale, gli permisero di sopravvivere anche in assenza temporanea di acqua quando

prolungate siccità causarono stagnazioni periodiche di laghi e acque interne. In quelle antiche popolazioni di pesci le pinne erano irrobustite da ossa che sarebbero state costitutive degli arti dei tetrapodi primitivi e che erano adattate a sostenere il peso del pesce nell'acqua molto bassa. Alcuni loro discendenti, veri fossili viventi appartenenti ai due ordini dei dipnoi e degli crossopterigi, sono ancora presenti nei mari anche se in numero esiguo come il celacanto (*Latimeria chalumnae*) che era considerato estinto fino a che ne venne pescato uno nel 1939 lungo le coste del Sud Africa; altri esemplari furono successivamente localizzati nelle acque profonde delle isole Comoro, nell'Oceano Indiano.

Fin da quando i primi tetrapodi come *Ichthyostega* e *Acanthostega* si mossero sulla terra, nel Devoniano superiore, circa trecentosettanta milioni di anni fa, la resistenza alla spinta verso il basso indotta dalla gravità costituì il più importante fattore di selezione al modellamento del loro apparato locomotore; i loro arti che sostituivano le pinne pettorali e pelviche dei pesci, furono caratterizzati dalla presenza di tre segmenti che si sono mantenuti in gran parte negli attuali vertebrati terrestri. Il segmento più proximale, corrispondente al braccio e alla coscia, fu costituito dall'omero nell'arto anteriore e dal femore in quello posteriore; nel tratto intermedio, dopo il gomito o il ginocchio, si selezionarono due ossa, radio e ulna per l'avambraccio, tibia e perone per la gamba; ad essi fece seguito, nel terzo segmento, un osso ulnare, uno intermedio e uno radiale nel polso, e un osso tibiale, uno intermedio e uno fibulare nella cavaglia, tutti distalmente connessi, insieme ad altri piccoli ossicini, con le dita. Nell'ambito di questo piano strutturale, nel corso del tempo, gli arti sono stati sottoposti a differenti adattamenti; in presenza di estesi cambiamenti degli habitat e di piccole ma significative variazioni dei processi ontogenetici che pilotano la formazione dell'individuo dall'uovo all'adulto, nuovi bisogni si sono affermati e i processi selettivi naturali hanno avvantaggiato quei gruppi che hanno potuto modificare le loro nicchie ecologiche riadattando anche i loro organi di locomozione ai nuovi ambienti colonizzati. Sebbene i processi ontogenetici legati allo sviluppo dell'embrione impongano dei limiti al loro rimodellamento, piccoli cambiamenti possono realizzarsi perché esiste una variazione individuale capace di conferire la necessaria plasticità all'interno di riconoscibili piani strutturali. Ogni pur piccola loro modifica richiede comunque numerose generazioni e una spinta propulsiva di tipo direzionale pilotata dalla selezione naturale; essa tende a favorire nuovi assetti morfologici e comportamentali quando si è in presenza di una fitness non più competitiva a causa di un ambiente che si è andato modificando o perché sono sopraggiunti nuovi bisogni.

Un esempio molto conosciuto è quello dei cetacei, comprendenti balene e delfini, i cui progenitori erano degli erbivori artiodattili simili agli attuali ippopotami; essi vissero nell'eocene, circa trentacinque milioni di anni fa, e possedevano zampe più adatte al nuoto che ai movimenti sulla terra. Successivi riadattamenti alla vita acquatica furono accompagnati dalla selezione di grandi pinne pettorali sostenute da ossa omologhe a quelle degli arti anteriori dei mammiferi terrestri; gli arti posteriori dei cetacei si ridussero a piccoli e semplici vestigia, quasi galleggianti nei tessuti molli della regione pelvica, non collegati alla colonna vertebrale.

Ogni struttura anatomica è un'acquisizione parzialmente ottimizzata ad un determinato tessuto ambientale ed è frutto di compromessi momentanei, soggetti a future verifiche ad opera dei processi selettivi naturali. Non deve pertanto destare stupore se anche a livello dell'apparato locomotore possono esistere incongruenze come la presenza di elementi che hanno perso la loro funzionalità e sono mantenuti in quanto è troppo costoso per la selezione disfarsene oppure perché non impongono, in termini energetici, particolari costi. In un futuro più o meno lontano essi potranno essere soggetti a una lenta esautorazione o anche essere cooptati a svolgere altre funzioni non previste né programmabili. In tale caso sono, a posteriori, identificati come preadattamenti, ovvero exattamenti, come è successo per le ali degli uccelli. Il rivestimento di penne e piume, derivante dalla trasformazione delle originarie scaglie dei loro antenati, può avere avuto inizialmente una funzione termoregolatrice o avere soddisfatto il senso estetico dei potenziali partner. Un processo evolutivo a cascata avrebbe successivamente pilotato tali strutture verso l'attuale funzione connessa al volo, senza peraltro annullare quelle precedenti.

Gli uomini hanno acquisito in tempi relativamente recenti la locomozione bipede e ciò è stato frutto di arrangiamenti nella posizione delle ossa del bacino e di tutta la colonna vertebrale, per i quali ancora oggi paghiamo un prezzo in termini di scoliosi, ernie del disco e altri disturbi connessi a tale postura.

Tra le strutture "in attesa" di essere meglio ottimizzate alla funzione svolta o definitivamente esautorate, vi è il perone, detto anche fibula, che con la tibia è osso costitutivo della gamba. Se disgraziatamente succede di subire una frattura composta della tibia e del perone non si abbia meraviglia se il chirurgo ortopedico vi dice che la tibia verrà operata mentre al perone si lascerà tutto il tempo di risaldarsi da solo;

se si porta il proprio cane da un chirurgo veterinario in seguito allo stesso tipo di trauma si sentirà ripetere la medesima cosa! Il perone ha perso la sua originaria funzione portante che ora è svolta interamente dalla tibia; si direbbe che è in pensionamento, in una situazione che può sia permanere tale, sia preludere ad una sua ulteriore riduzione o, fatto più raro, ad una sua riutilizzazione in un altro ruolo.

Dai documenti fossili sembra che l'esautorazione del perone si sia realizzata più volte in varie linee filetiche e in tempi geologici successivi. Una sommaria ricerca di questi eventi può essere un modo particolare di attraversare la paleontologia imbattendosi in alcuni progenitori degli attuali vertebrati terrestri.

Dopo i primi tetrapodi del Devoniano superiore, a partire dall'inizio del Carbonifero, cioè circa trecentosessanta milioni di anni fa, e per altri centocinquanta milioni di anni, ebbero ampia diffusione i Temnospondili. Si trattava di predatori semiacquatici con dimensioni del corpo ragguardevoli in alcuni gruppi, superando il metro e sessanta come in *Eryops*, mentre in altri non andavano oltre i quaranta centimetri come in *Cacops*. Erano ancora molto dipendenti dall'acqua dove soltanto si potevano schiudere le loro uova; tale condizione li fa raggruppare tra gli anamni, come gli attuali anfibi. Probabilmente camminavano, come i loro progenitori del Devoniano, fermandosi spesso per appoggiare il capo e il ventre sul terreno in quanto, avendo una postura non eretta ma laterale, i loro arti si stendevano trasversalmente ai lati del corpo; tibia e perone avevano ruoli funzionali simili e si articolavano in maniera indipendente ma integrata col femore e le ossa del piede, in particolare col tibiale e il fibulare. Tale disposizione si ritrova, dopo milioni di anni, negli urodeli, uno degli attuali ordini di anfibi, comprendente salamandre e tritoni, ma si è profondamente modificata negli anuri, a cui appartengono le rane. In questi animali si è avuta una spinta selettiva verso forme di locomozione che hanno privilegiato il salto e il nuoto; ciò ha permesso a loro di soffermarsi nelle vicinanze di uno stagno e di poterlo raggiungere con un rapido balzo all'approssimarsi di un predatore. In connessione a questa specifica forma di locomozione si è affermata, attraverso una specializzazione degli arti, la fusione del perone alla tibia e dell'ulna al radio. È interessante notare come questa morfologia fosse già presente in alcune rane, come *Vieraella*, risalenti al primo Giurassico dell'Argentina, circa duecento milioni di anni fa, mentre era del tutto assente in forme più antiche (*Triadobatrachus*), ritrovate in alcuni fossili del Madagascar e risalenti a duecentocinquanta milioni di anni, nel Triassico inferiore.

Analogamente a quanto osservato nei Temnospondili, anche nei primi vertebrati amniotici presenti a partire dal Carbonifero e adattati a deporre uova sul terreno e completamente svincolati dall'acqua, il perone aveva una funzione di sostegno analoga a quella della tibia. In particolare tibia e perone erano articolati rispettivamente con l'astragalo e il calcagno, assimilabili al tibiale e al fibulare. Con la transizione al Permiano, quindi a ridosso dell'ultimo periodo del Paleozoico, si affermarono per diffusione e ruolo ecologico i Pelicosauri. Si tratta di rettili sinapsidi, i cosiddetti rettili-mammifero, che seppero trarre vantaggio dall'importante radiazione degli insetti terrestri avvenuta nel Carbonifero. Le forme più ancestrali avevano in genere una lunghezza di qualche decina di centimetri ma successivamente, per tutto il Permiano, le loro dimensioni aumentarono notevolmente. Vi furono molte forme erbivore come *Cotylorhynchus* e *Edaphosaurus* dalla schiena a vela, ma non mancarono grandi carnivori, gli Sfenacodontidi come *Dimetrodon*, lungo circa tre metri e dotato anche lui di una grande vela dorsale con funzione termoregolatrice, in grado di permettergli di passare velocemente all'attività diurna mentre le sue prede senza vela erano ancora assopite. Nella seconda metà del Permiano i Pelicosauri si irradiarono in un altro grande raggruppamento di sinapsidi, i Terapsidi, tra cui si può ricordare *Robertia* che aveva la taglia di un maiale, e *Kannemeyeria* dalle dimensioni di un ippopotamo, entrambi Dicinodonti; *Moschops*, un Tapinocephalo lungo cinque metri presentava una caratteristica interessante: mentre gli arti anteriori erano proiettati lateralmente in una postura allungata, come si osservava generalmente nei rettili-mammiferi, gli arti posteriori erano in posizione ravvicinata sotto il corpo facendo assumere all'animale una postura eretta derivata. Tibia e perone continuavano comunque ad avere una analoga funzione di sostegno del corpo.

La fine del Permiano, circa duecentocinquanta milioni di anni fa, fu caratterizzata dalla più grande estinzione di massa che sia stata documentata. Non si sa se essa fu bruscamente causata da eventi catastrofici come la caduta di un asteroide o l'eruzione violenta di più vulcani, o se si ebbero consistenti variazioni climatiche legate alla deriva dei continenti che si riunirono tutti insieme nella grande *Pangea*. Comunque sia, si passò da un clima caldo e umido a uno torrido e secco, con una imponente modifica della vegetazione; al posto degli arbusti a foglia larga si affermarono piante di tipo nordico, dominate dalle conifere. Divenute le piante più alte e più rade, i grandi rettili-mammiferi erbivori, del Paleozoico, non

potendo probabilmente innalzarsi sui loro arti posteriori per brucare la vegetazione alta, videro la loro fonte di cibo fortemente limitata. Con l'avvento del Mesozoico la dominanza ecologica fu assunta da altri rettili appartenenti al gruppo dei diapsidi. Inizialmente si diffusero ampiamente i Rincosauri, carnivori quadrupedi tra cui si annovera *Euparkeria* che assumeva talvolta un'andatura bipede senza che ciò risultasse associato a significative differenze nel ruolo di sostegno del corpo esercitato dalla tibia e dal perone. Nel giro di qualche milione di anni da questo ramo di rettili si diversificarono da una parte un raggruppamento che avrebbe portato ai coccodrilli e dall'altra uno comprendente dinosauri, pterosauri e uccelli.

Fu proprio in questo periodo che si affermò in maniera indipendente in diversi gruppi filitici una postura non più laterale o parzialmente tale ma completamente eretta nella quale gli arti erano raccolti verticalmente sotto al corpo. Essa fu favorita dai processi selettivi naturali in quanto permetteva di essere più veloci riuscendo a compiere falcate più lunghe, e nello stesso tempo di spendere meno energia nel sostenere il peso del corpo. Predatori e prede, in un processo di reciproca corsa evolutiva, furono adattati a tale postura. I dinosauri a partire dalla fine del Triassico furono i dominatori della Terra e lo fecero per centosessantacinque milioni di anni fino alla loro estinzione, al termine del Cretaceo, sessantacinque milioni di anni fa. I primi gruppi ad affermarsi furono forme carnivore dalle dimensioni relativamente modeste, ma già caratterizzate dalla locomozione bipede. Tra i Teropodi, dinosauri saurischii carnivori, si può ricordare il *Tyrannosaurus*, diffuso nel Nord America e nell'Asia centrale durante il Cretaceo superiore, forse il più grande predatore mai esistito sulla Terra con l'imponente corpo di quattordici metri, enorme zampe e piccolissime braccia di cui è incerta la funzione dal momento che non riuscivano neanche a raggiungere la bocca. Non mancarono forme molto più piccole come *Compsognathus* lungo circa un metro che presentava alcuni caratteri che si riproporranno tra gli uccelli.

Con l'acquisizione dell'andatura bipede, funzionale all'attività predatoria, si ebbero notevoli modifiche degli arti posteriori: in particolare la tibia divenne il principale osso di sostegno della gamba articolandosi da una parte col femore e dall'altra con un ampio astragalo avvolgente, carattere che si ritroverà negli uccelli corridori, mentre il perone, o fibula, fu ridotto spesso ad un sottile bastoncino connesso a un calcagno piccolo e squadrato. Tali caratteristiche in genere si mantennero anche quando i Sauroropodomorfi, dinosauri saurischii erbivori, riacquistarono la locomozione quadrupede. Alcuni gruppi raggiunsero dimensioni imponenti come il *Brachiosaurus*, un dinosauro di ventitre metri, dal collo di giraffa e con arti anteriori più lunghi di quelli posteriori, il Titanosauro *Argentinosaurus* e i Diplodocidi *Supersaurus* e *Seismosaurus* che arrivavano a pesare più di cento tonnellate e il cui corpo era sostenuto da arti simili a tronchi d'albero.

Anche tra i dinosauri ornitischii prevalsero inizialmente le forme bipedi come l'Ornitopode *Hypsilophodon* dai piedi di corridore e con unghie simili a zoccoli. Tra i Ceratopsidi furono bipedi le forme primitive come *Psittacosaurus*, mentre i successivi raggruppamenti presentarono un'andatura quadrupede come *Centrosaurus*, caratterizzato dalla presenza di un grande corno che ricorda quello dei rinoceronti, o, tra i dinosauri corazzati, *Euoplocephalus* che aveva grosse masse ossee, delle vere mazze, all'estremità della coda capaci di rendere inoffensivo con un solo colpo qualsiasi possibile predatore. Negli Stegosauri dalle grandi piastre triangolari disposte sul dorso in fila doppia e affondate fra i muscoli, gli arti posteriori erano più lunghi di quelli anteriori a testimonianza di una discendenza da forme bipedi. Tutti questi elementi possono spiegare perché anche tra i dinosauri quadrupedi il perone rivestisse un ruolo secondario e la tibia fosse il principale osso portante della gamba. Particolarmente interessante è il caso del *Terrestriuchus*, vissuto nel Triassico superiore e considerato un lontano parente degli attuali coccodrilli. Misurava mezzo metro ed aveva un corpo snello e sottile; i suoi arti posteriori erano più lunghi di quelli anteriori a riprova della sua andatura bipede. Successive spinte selettive favorirono quelle forme che si adattarono meglio ad ambienti palustri o marini, facendo fare ai coccodrillomorfi un percorso inverso verso una locomozione quadrupede, più adatta al loro modo di vita semiacquatico.

Gli uccelli, animali bipedi per eccellenza con arti anteriori utilizzati come ali, presentano una marcata riduzione del perone, ormai ridotto ad una spina, la fibula, mentre la tibia è fusa con il calcagno e l'astragalo. Nei Ratiti, gli attuali struzzi, l'astragalo presenta un processo ascendente che si incunea nella tibia, proprio come osservato nei dinosauri teropodi, mentre negli altri uccelli tale ruolo è svolto dal calcagno, probabilmente per un successivo rimodellamento del tibia-tarso. Una tibia dritta e una fibula molto sottile si ritrovano comunque già in *Archaeopteryx*, il più certo e riconosciuto antenato degli uccelli, vissuto circa centocinquanta milioni di anni fa, nel Giurassico superiore.

L'affermazione dei dinosauri nel corso del Mesozoico aveva coinciso con un forte ridimensionamento del ruolo ecologico dominante prima svolto dai rettili-mammiferi. Nel Permiano superiore, verso la fine del Paleozoico, ma ancora per buona parte del Triassico, nel primo Mesozoico, vi fu una presenza diffusa dei Cinodonti, ultimi rappresentanti dei rettili-mammiferi e veri antenati dei mammiferi. Le prime forme furono prevalentemente carnivore come *Thrinaxodon* che aveva arti ravvicinati al corpo e una postura ancora non del tutto eretta; già comunque era presente un ruolo di sostegno più preminente della tibia rispetto al perone. I raggruppamenti successivi di mammiferi primitivi furono caratterizzati per tutto il resto del Mesozoico, oltre che da una postura eretta, da una progressiva e marcata riduzione delle dimensioni corporee. Si trattava di animali dalla taglia molto piccola, simile a quella di un topo, di una talpa o di una donnola. È interessante osservare come fossero frequenti forme che presentavano gli arti posteriori relativamente più lunghi di quelli anteriori. *Zalamdalestes*, un mammifero placentato dalle dimensioni di un riccio, vissuto nel Cretacico superiore, era uno specialista nei salti come la lepore; il perone era ridotto ad una sottile scheggia, in gran parte fuso con la tibia probabilmente per un adattamento al salto come già osservato nelle rane. Altri piccoli mammiferi insettivori furono i Leptictidi come *Leptictidium*; alto appena venti centimetri e vissuto dal Cretaceo superiore all'Oligocene, tra settanta e venticinque milioni di anni fa, poteva utilizzare sia un'andatura bipede per la corsa, sia una postura quadrupede per muoversi lentamente.

Con la scomparsa dei dinosauri che segnò la fine dell'era mesozoica e l'avvio di quella cenozoica, i mammiferi furono proiettati dai processi selettivi naturali ad avere un posto preminente nelle comunità ecologiche terrestri. Un'estesa irradiazione zoologica li portò ad assumere differenti ruoli in una molteplice varietà di nicchie ecologiche. Il destino del perone fu tuttavia segnato proprio da quella storia precedente che si svolse nei meandri del Mesozoico, lì dove i primi progenitori dei mammiferi erano stati cacciati dall'invasiva presenza dei dinosauri; la sua funzione di sostegno venne assunta praticamente per intero dal suo compagno di viaggio, la tibia. Essa manterrà tale ruolo praticamente in tutti i mammiferi tuttora viventi.

La postura eretta e la tendenza al bipedismo furono determinanti non solo per la riqualificazione della tibia rispetto al perone ma anche per l'evoluzione della coppia corrispondente presente nell'arto anteriore, cioè il radio e l'ulna. Poggiare il peso del proprio corpo del tutto o prevalentemente sugli arti posteriori limitò l'uso di quelli anteriori nella locomozione, e probabilmente contribuì a conservare equilibrato il ruolo svolto dal radio e dall'ulna senza la prevalenza dell'uno sull'altro. Ciò avvenne anche quando parteciparono ad altre funzioni; nei rettili diapsidi del Mesozoico per ben due volte, una nell'evoluzione dei pterosauri e una in quella degli uccelli, i processi selettivi naturali spinsero verso la specializzazione degli arti anteriori in ali; inizialmente avevano una funzione termoregolatrice o erano utili indicatori di fitness nella scelta del partner; successivamente divennero uno strumento per il volo. Nei rettili cinodonti, i primi veri antenati dei mammiferi, gli arti anteriori mantennero a lungo un'estensione laterale rispetto al corpo anche quando gli arti posteriori furono posti direttamente al di sotto del corpo; considerando che tutto questo si accompagnò alla presenza di un poderoso muscolo gluteo, si desume che la principale spinta propulsiva nella locomozione fu fin d'allora svolta dagli arti posteriori: in termini automobilistici si può dire che la trazione dominante fu quella posteriore.

Un ulteriore utilizzo degli arti anteriori fu quello di diventare strumenti per afferrare, trattenerne, manipolare, acquistando soprattutto nei primati il ruolo di supporto alle mani. Tutte queste trasformazioni comunque si realizzarono senza stravolgimenti del radio e dell'ulna, con alcune eccezioni importanti come quella dei pipistrelli in cui le due ossa appaiono fuse insieme. I maggiori adattamenti dell'arto anteriore furono soprattutto a carico delle ossa della mano con numerose fusioni, riduzioni e trasformazioni come è rilevabile negli arti degli artiodattili, come i bovini ed i cervi, e dei perissodattili, come i cavalli.

La storia delle ossa dell'avambraccio e della gamba si vorrebbe a questo punto conclusa non perché in realtà siano finiti i processi di cambiamento e di adeguamento a cui sottostanno i corpi sotto la spinta dei processi selettivi naturali, ma perché non ci è dato sapere verso quali nuove direzioni essi saranno indirizzati: quello che si può affermare è che il viaggio continua e si è tuttora in cammino...



Sul tema affrontato in questo articolo si suggeriscono le seguenti letture

- F.H. Pough, J.B. Heiser, W.N. McFarland, *Biologia evolutiva e comparata dei vertebrati*, Milano, Ambrosiana, 1993, pp. 935 [fuori commercio]
- M. J. Benton, [Paleontologia dei vertebrati](#), Milano, Lucisano Editore, 2000, pp. 504
- A.S. Romer, [Anatomia comparata dei vertebrati](#), Edises, 1978, pp. 539
- S.J. Gould, [Quando i cavalli avevano le dita: misteri e stranezze della natura](#), Milano, Feltrinelli, 1984, pp. 415

Torna in [biblioteca](#)

