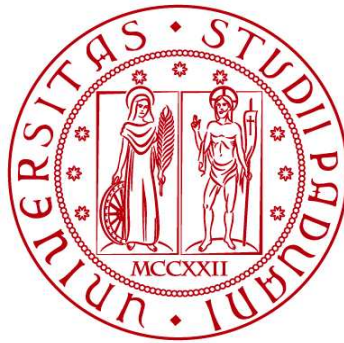


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia



ELABORATO DI LAUREA

**La dinastia dei tiranni di *T. rex* & Co.: storia
evolutiva della famiglia Tyrannosauridae**

Tutor: Prof.ssa Francesca Cima
Dipartimento di Biologia

Laureando: Matteo Zucca

ANNO ACCADEMICO 2025/2026

INDICE

	pag.
INTRODUZIONE.....	1
CAPITOLO 1 – Origine, filogenesi e distribuzione.....	1
CAPITOLO 2 – Classificazione.....	4
CAPITOLO 3 – Morfologia.....	5
3.1 Cranio e dentatura.....	5
3.1.1 <i>Albertosaurinae</i>	5
3.1.2 <i>Tyrannosaurinae</i>	7
3.2 Scheletro post-craniale.....	13
3.3 Tegumento.....	14
CAPITOLO 4 – Fisiologia.....	15
4.1 Sensi.....	15
4.2 Crescita.....	16
4.3 Termoregolazione.....	18
CAPITOLO 5 – Ecologia.....	18
5.1 Ruolo ecologico e comportamento alimentare.....	18
5.2 Socialità.....	19
CONCLUSIONI.....	20
BIBLIOGRAFIA.....	20

INTRODUZIONE

I tirannosauridi sono uno dei gruppi di dinosauri più studiati grazie all'abbondanza di reperti fossili ritrovati in tutto l'emisfero settentrionale. Delle caratteristiche peculiari li hanno resi i più carismatici e rappresentati nella cultura di massa, dai documentari più avvincenti, ai film di avventura, ai libri con trame romanzate o scientificamente più approfonditi.

Crani imponenti e cinetici, sensi eccezionali e strutture ossee per il miglioramento della corsa sono solo alcuni degli adattamenti che hanno permesso la rapida ascesa di questi saurisci teropodi celurosauri, portando piccoli e rapidi cacciatori a evolversi in quelli che potrebbero essere stati i più grandi predatori terrestri mai esistiti (Hutchinson *et al.*, 2011).

Il presente elaborato vuole ripercorrere la storia evolutiva della famiglia Tyrannosauridae, studiandone la filogenesi e gli adattamenti morfologici. L'attenzione verrà infine posta sulla fisiologia e le ipotesi comportamentali degli animali che più hanno plasmato l'idea che abbiamo di "dinosaurio".

CAPITOLO 1 – Origine e filogenesi

Stabilire le relazioni filogenetiche di organismi estinti è sempre stato complicato per diverse ragioni, dalla mancanza di reperti fossili alla vastità temporale che caratterizza molte linee evolutive. I tirannosauridi sono tra i dinosauri meglio conosciuti, ciò nonostante la loro origine crea ancora dibattiti, e la validità dei generi è spesso fonte di discussione tra i paleontologi.

Analisi morfologiche e molecolari mostrano che la famiglia Tyrannosauridae si sia evoluta a partire dal clade Tyrannosauroidae, che comprende tre gruppi principali di teropodi predatori (Figg. 1 e 2).

Il primo è quello dei Proceratosauridae, una famiglia che include specie di piccole dimensioni del Giurassico Medio – Cretaceo Inferiore come *Guanlong* della Formazione Shishugou in Cina e *Proceratosaurus* dell'Inghilterra dotate di creste craniali elaborate. Il secondo è costituito da una serie di taxa comprendenti specie di piccole dimensioni, sempre vissute nel Giurassico Superiore – Cretaceo Inferiore come *Dilong* proveniente da Liaoning in Cina ed *Eotyrannus* della Formazione Wessex sulla costa sud-occidentale dell'Isola di Wight). Infine, il terzo gruppo comprende la famiglia Tyrannosauridae e i suoi parenti più stretti, sviluppatasi nel Cretaceo Superiore (Brusatte e Carr, 2016).

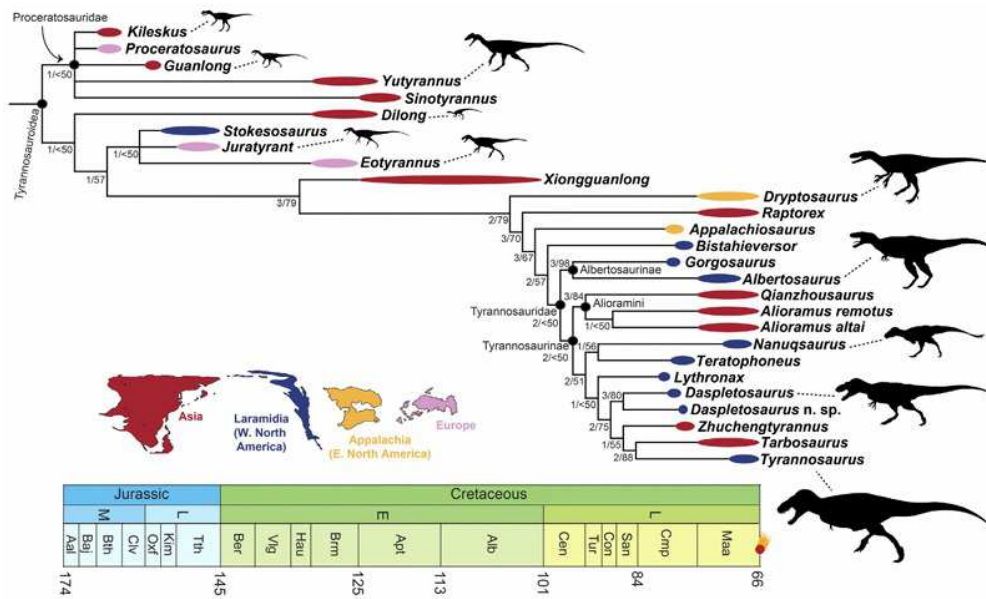


Figura 1. Albero filogenetico del clade Tyrannosauroidea ottenuto dalle analisi di parsimonia. I numeri presenti alle diramazioni indicano i valori di Bremer e Jackknife che misurano l'affidabilità dei cladi, mentre le linee colorate rappresentano epoca (stimata) e area geografica di ogni taxon (Brusatte e Carr, 2016).

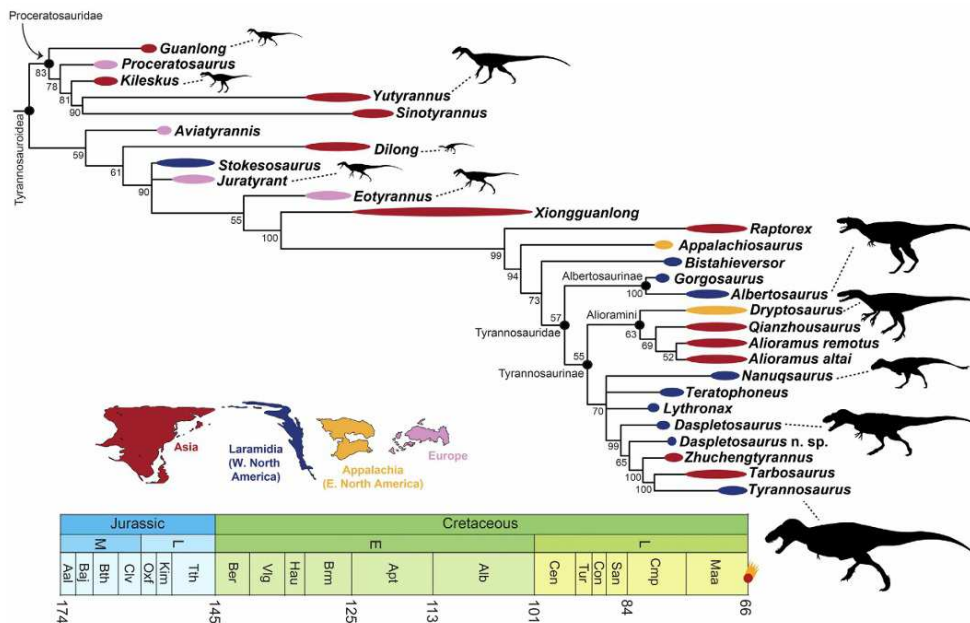


Figura 2. Albero filogenetico del clade Tyrannosauroidea ottenuto dalle analisi molecolari. I numeri presenti alle diramazioni indicano le probabilità a posteriori di ciascun clade. Sono presenti differenze rispetto alle analisi di parsimonia che riguardano principalmente la posizione di alcuni generi basali e derivati. Tuttavia, la maggior parte dei generi rimangono invariati, il che sembra confermarne le relazioni filogenetiche (Brusatte e Carr, 2016).

Come si osserva in Fig. 3, i tirannosauridi erano distribuiti in tutto l'emisfero settentrionale, con la maggior parte delle specie occupanti Asia, e Laramidia (l'attuale America Nord-occidentale). A seconda di quale classificazione si segua per *Dryptosaurus* potrebbero essersi diffusi anche nell'Appalachia (l'attuale America Nord-orientale), ma analisi tassonomiche più recenti tendono a escluderlo (Loewen *et al.*, 2013).

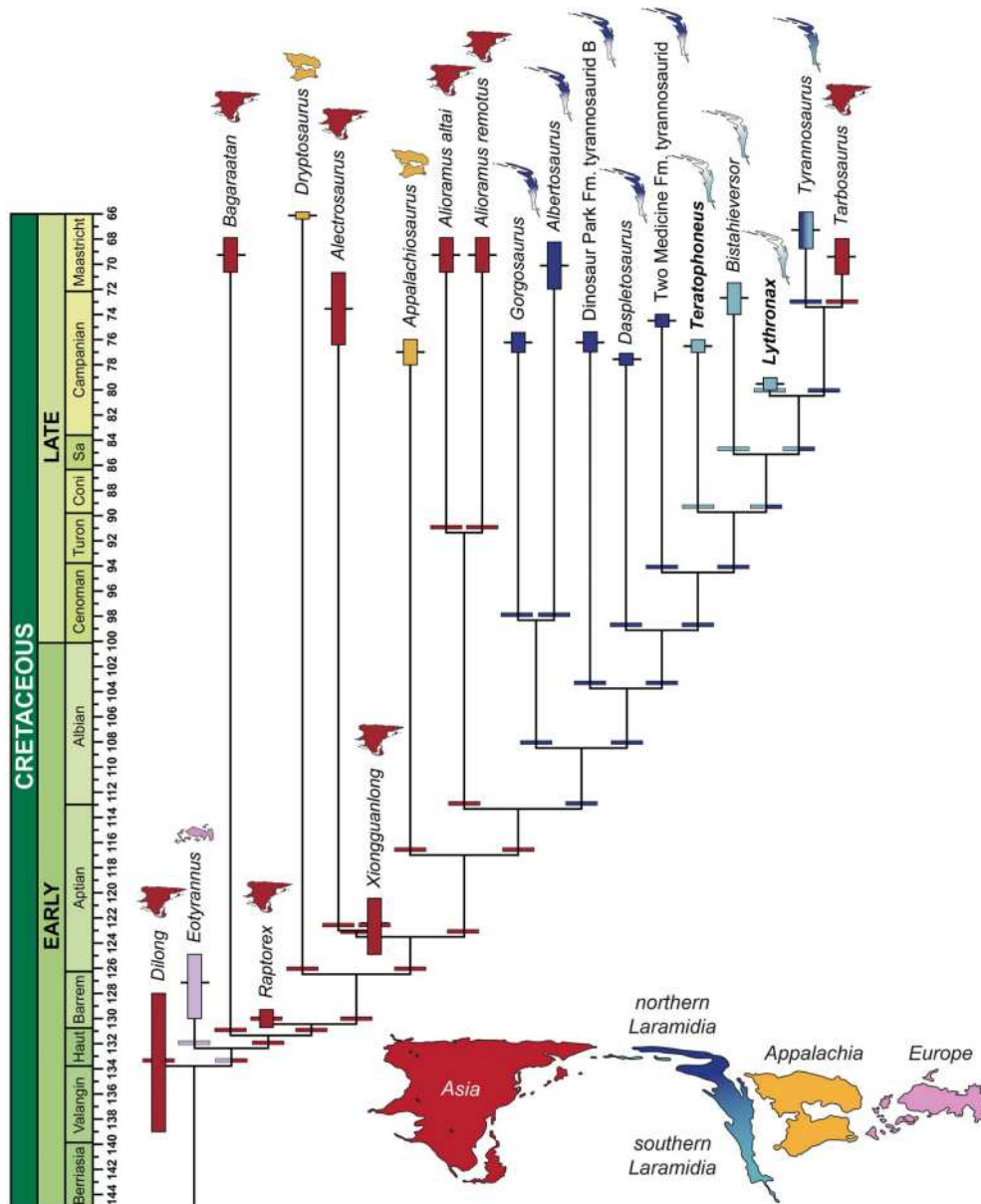


Figura 3. Mappa degli areali derivati dalle analisi di Dispersione-Estinzione-Cladogenesi. I rettangoli indicano i *range* stratigrafici con incertezza associata, le barre nere ne rappresentano la mediana, mentre le barre larghe rappresentano l'areale ricostruito con maggiore probabilità relativa (Brusatte e Carr, 2016).

CAPITOLO 2 – Classificazione

Tutti gli autori concordano nel suddividere la famiglia Tyrannosauridae in due sottofamiglie: Albertosaurinae e Tyrannosaurinae (Fig. 4).

La prima comprende tirannosauridi di grandi dimensioni, ma con scheletri leggeri, crani più corti e tibie più lunghe e comprende i generi *Albertosaurus* e *Gorgosaurus*.

La seconda comprende un numero di specie decisamente maggiore e con differenze morfologiche sostanziali. Nel primo gruppo (tribù o clade a seconda delle classificazioni), quello degli Alioramini, comprendente *Alioramus remotus*, *Alioramus altai*, *Qianzhousaurus* e, a seconda della fonte, *Dryptosaurus*, il cranio è particolarmente lungo e basso, con la parte preorbitale che occupa più dei 2/3 del totale e almeno 18 denti sul dentale (Lu Junchang *et al.*, 2014). Un secondo gruppo, quello dei Teratophoneini, comprende *Teratophoneus curriei*, *Lithronax argestes* e *Lytronax dynastes*. Il terzo gruppo, quello dei Daspletosaurini, comprende *Thanatotheristes degrootorum* e le tre specie di *Daspletosaurus* conosciute (*D. horneri*, *D. wilsoni* e *D. torosus*), caratterizzati da dimensioni notevoli e corpi sempre più massicci. Infine, il gruppo dei Tirannosaurini, con specie massicce e crani robusti la cui struttura verrà trattata approfonditamente nel Capitolo 3, comprende le specie *Zhuchengtyrannus magnus*, *Tarbosaurus bataar* e *Tyrannosaurus rex* (Scherer *et al.*, 2023).

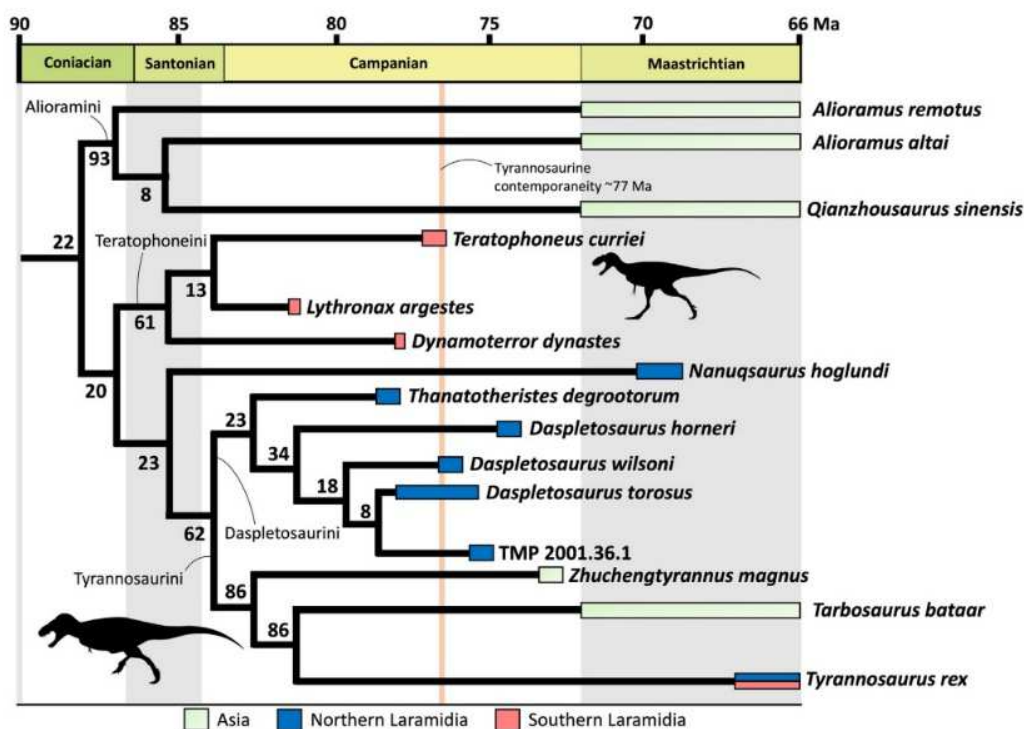


Figura 4. Albero filogenetico della sottofamiglia Tyrannosaurinae, comprendente quattro raggruppamenti principali. I numeri alla base delle ramificazioni sono i valori di *bootstrap*, indicanti l'affidabilità dei dati. I colori indicano la distribuzione geografica, mentre il lasso temporale delle ramificazioni non è rappresentato con precisione (Scherer *et al.*, 2023).

CAPITOLO 3 – Morfologia

La famiglia Tyrannosauridae ha una serie di caratteristiche comuni che vengono sfruttate come elementi diagnostici per l'identificazione, dalla struttura del cranio a quella del piede. Tuttavia, se per alcune specie i ritrovamenti fossili sono abbondanti, per altre sono conosciute soltanto alcune ossa del cranio. Per questo motivo, in questo capitolo verranno citate le neomorfie identificative comuni ai tirannosauridi, ma solo quelle del cranio saranno qui trattate per l'identificazione delle varie specie.

3.1 Cranio e dentatura

Il cranio dei tirannosauridi è tra i meglio conosciuti dalla comunità scientifica, grazie a fossili completi ritrovati per quasi tutte le specie. Questo ha consentito un'ampia comprensione dei caratteri morfologici che li accomunano.

In particolare, l'osso premascellare è più esteso lungo l'asse dorso-ventrale rispetto all'asse antero-posteriore, i nasali sono fusi ed è presente un'importante cresta sagittale, probabilmente fondamentale per l'attacco dei potenti muscoli masticatori. Altre caratteristiche includono una cresta nucale formata dalle ossa parietali, processi a forma di linguetta sul sopraoccipitale, e un profondo recesso basisfenoide. Il palato dei tirannosauridi è unico, grazie a dei vomeri fusi ed espansi in una grossa placca che ricorda la forma di un diamante. La mandibola è riconoscibile per la presenza di un'ampia finestra sul soprangolare e un processo retroarticolare ridotto. Anche la loro dentatura è un fattore importante per il riconoscimento, a causa dei denti premascellari sempre ricurvi, seghettati e robusti come quelli posteriori ma più corti e a forma di D.

La vera difficoltà nell'identificazione di questi teropodi risiede negli stadi giovanili. Infatti, la maggior parte delle caratteristiche anatomiche sono condizionate dalle dimensioni, piuttosto che dall'età. Alcuni esempi a dimostrazione includono le orbite che, nei giovani, sono grandi e rotondeggianti indipendentemente dal genere e la finestra mascellare che, sempre nei giovani, è più piccola e collocata centralmente rendendosi quindi simile a quella degli albertosaurini. La comunità paleontologica sembra concordare sull'analisi quantitativa dei denti come miglior indicatore per il riconoscimento delle specie (Currie, 2003). Questo sistema sarà poi sfruttato da alcuni ricercatori per ridare validità al genere *Nanotyrannus* (Zanno e Napoli, 2025). Ulteriori distinzioni possono essere fatte tra i generi osservando attentamente le differenze tra i vari ritrovamenti.

3.1.1 *Albertosaurinae*

In questa sottofamiglia *Albertosaurus sarcophagus* del Cretaceo Superiore (Maastrichtiano) del Nord America occidentale (Fig. 5) è leggermente più grande e robusto della specie coeva e sintopica *Gorgosaurus libratus*, con i processi mediani dei nasali che si espandono posteriormente invece di restringersi e un

condilo occipitale orientato più ventralmente. L'osso lacrimale non si inserisce nel frontale e il prefrontale è esposto dorsalmente solo limitatamente (Currie, 2003).

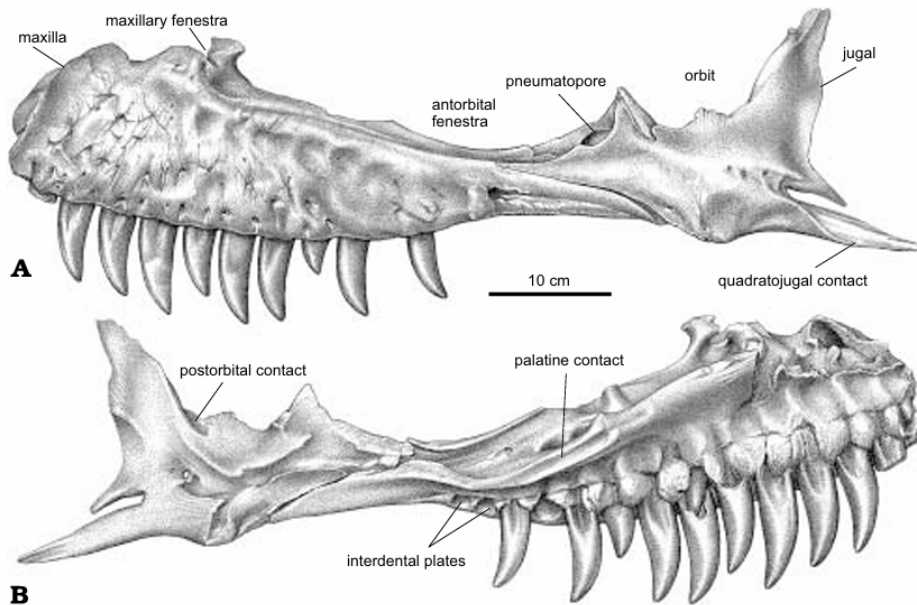


Figura 5. Mascella sinistra e giugale di *Albertosaurus sarcophagus* in vista laterale (A) e mediale (B)(Currie, 2003).

Gorgosaurus libratus (Fig. 6) ha una scatola cranica più lunga e stretta rispetto ad *Albertosaurus*, con dei tubercoli basali larghi e spessi. L'osso lacrimale ha una protuberanza ben definita, che col crescere dell'esemplare tende a passare da affilata a massiccia (Currie, 2003).

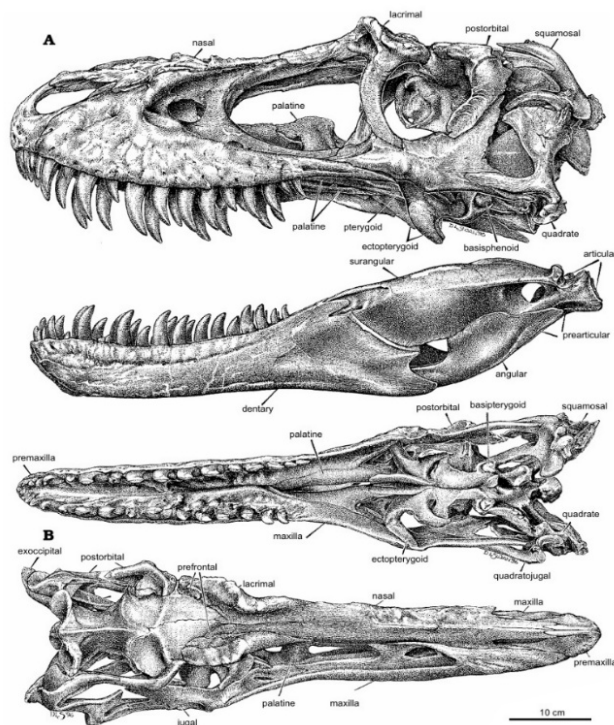


Figura 6. Cranio di *Gorgosaurus libratus* in vista laterale (sopra), palatina (centro) e dorsale (sotto). Sono ben visibili tutti i caratteri anatomici tipici di un tirannosauride, dalla robustezza della zona posteriore ai famosi denti “a banana” (Currie, 2003).

3.1.2 Tyrannosaurinae

Tra gli Alioramini, i fossili di *Alioramus remotus* del Cretaceo Superiore (Maastrichtiano) della Mongolia sono scarsi, ma è stato possibile distinguerlo da altri tirannosaurini grazie al numero di denti straordinariamente elevato: 16-17 sul mascellare e 18 sul dentale (Currie, 2003). *Qianzhousaurus sinensis* del Cretaceo Superiore (Maastrichtiano) della Cina (Fig. 7) ha un premascellare lungo il 2,2% della lunghezza del cranio, ovvero la metà rispetto agli altri tirannosauridi, e la mascella presenta una grande apertura pneumatica ovoidale (Lü *et al.*, 2014).

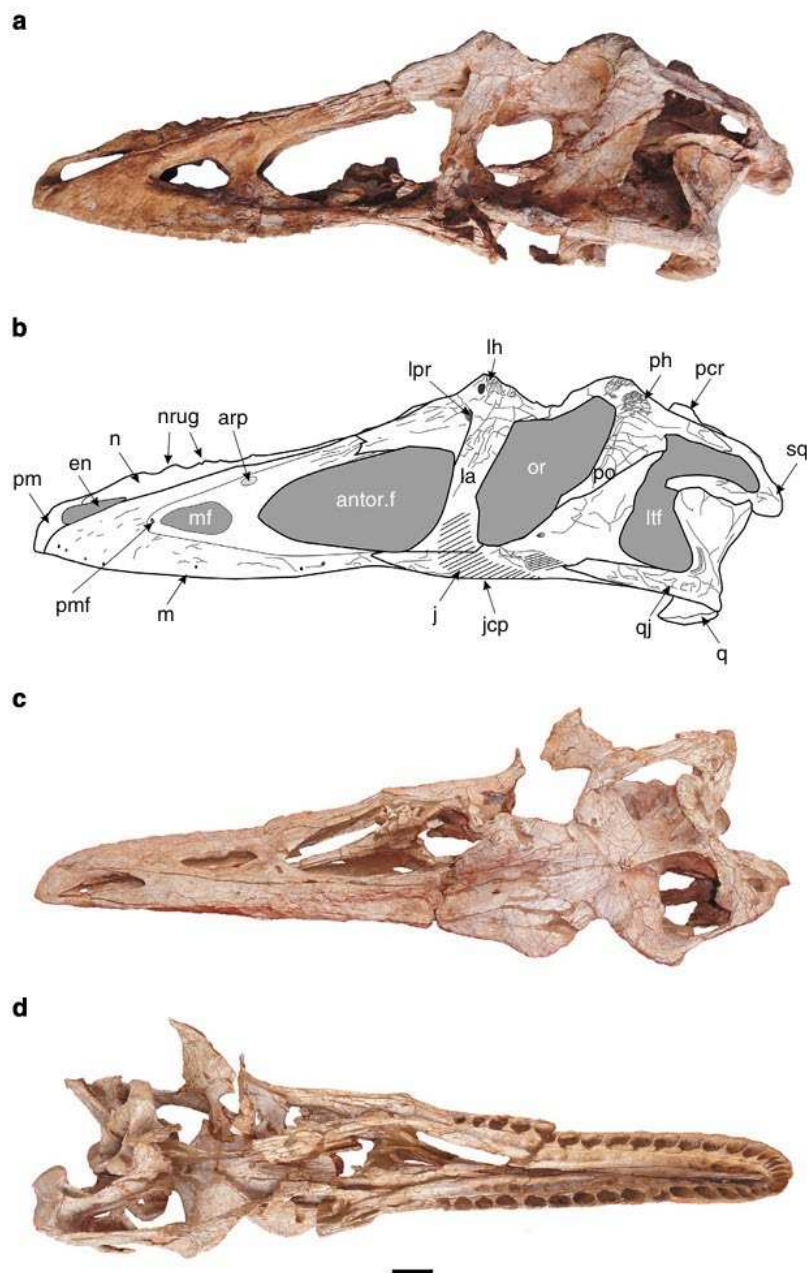


Figura 7. Cranio di *Qianzhousaurus sinensis* in vista laterale (A e B), dorsale (C) e ventrale (D). Lunghezza della barra: 5 cm (Lü *et al.*, 2014).

Tra i Teratophoneini, *Lythronax argestes* del Cretaceo Superiore (Campaniano) del Nord America (Fig. 8) ha un rostro corto e la regione postorbitale particolarmente allargata, garantendo una visione binoculare ben sviluppata. Le superfici di contatto tra prefrontale e postorbitale sul frontale sono separate unicamente da un solco dorsoventrale stretto e profondo, rendendo le due ossa quasi contigue. Infine, presenta una caratteristica flangia ossea sull'osso giugale sotto l'orbita. Rappresenta di per sé un ritrovamento importante, perché dimostra che già 80 milioni di anni fa le caratteristiche di questa famiglia di dinosauri erano marcate (Loewen *et al.*, 2013).

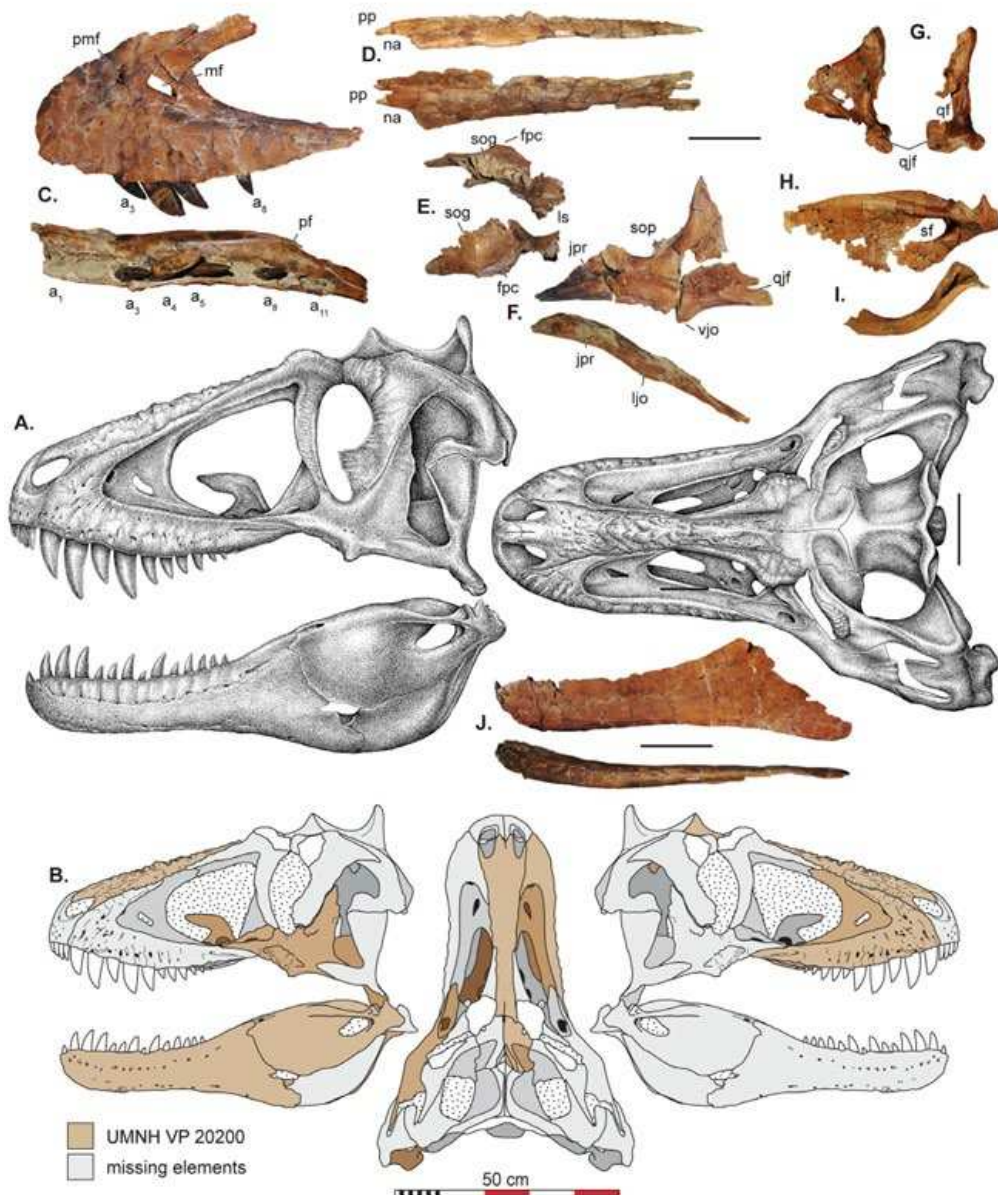


Figura 8. Ricostruzione del cranio di *Lythronax argestes* a partire dagli elementi recuperati (A e B). Tra questi sono presenti mascella (C), nasale (D), frontale e laterosfenoide (E), giugale (F), quadrato e surangolare (G), prearticolare (I) e dentale (J) (Loewen *et al.*, 2013).

Dynamoterror dynastes del Cretaceo Superiore (Campaniano) della Formazione Menefee nel Nuovo Messico si distingue dalle altre specie di teratophoneini per la vicinanza tra i processi prefrontonasale e prefrontolacrimale, separati solo da un solco superficiale. Oltre a ciò, la parte posteriore della sutura tra frontale e postorbitale è subrettangolare, concava e sporge lateralmente. Questa autapomorfia andrebbe considerata con cautela, essendosi rivelata particolarmente condizionata dall'età dell'individuo (McDonald *et al.*, 2018). Infine, *Teratophoneus curriei* del Cretaceo Superiore (Campaniano) del Nord America (Fig. 9) presenta una mascella insolitamente corta, con una conseguente riduzione degli alveoli dentali a 12 e 14 rispettivamente nella mascella e nel dentale. L'accorciamento estremo prosegue anche nella parte posteriore del cranio, dove il recesso basisfenoide è quasi chiuso e il forame basisfenoide forma una semplice fossa piuttosto che un'ampia apertura. Il cranio profondo e corto rappresenta una caratteristica unica, poiché in questa specie avviene già a uno stadio subadulto, mentre negli altri tirannosauridi rimane un carattere tardivo (Carr *et al.*, 2011).

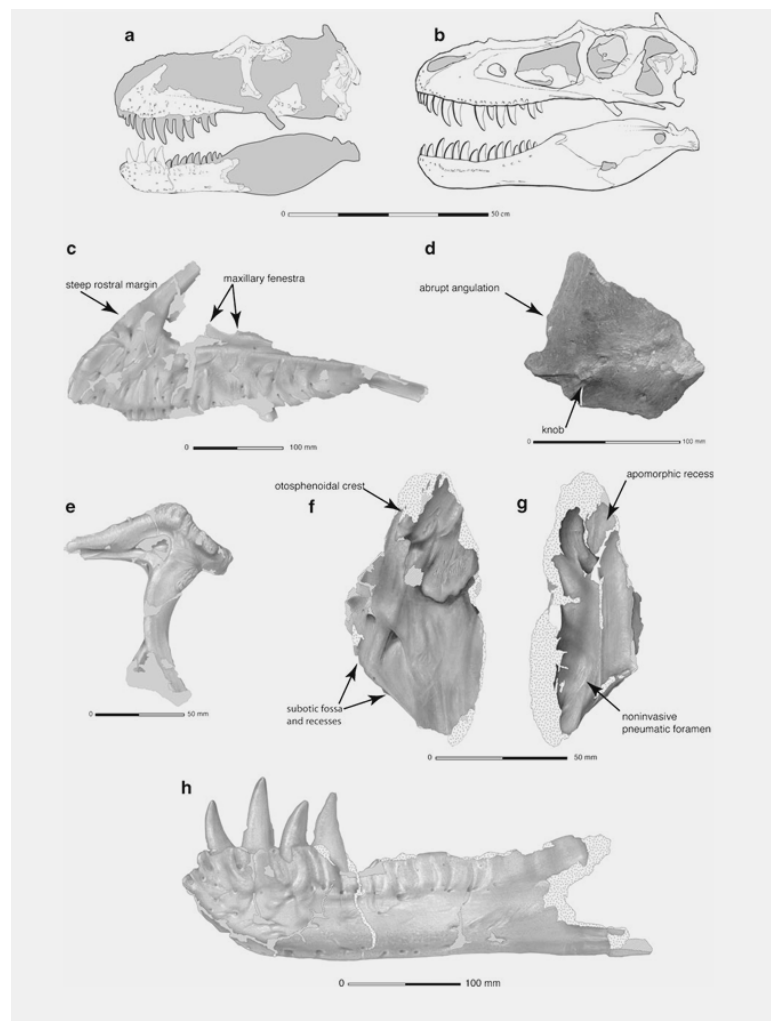


Figura 9. Cranio di *Teratophoneus curriei* (a) in confronto con quello di *Albertosaurus libratus* (b). Sono inoltre rappresentati mascella sinistra (c), giugale destro (d), lacrimale (e), basisfenoide destro (f e g) e dentale sinistro (h) (Carr *et al.*, 2011).

Tra i Daspletosaurini, il genere *Daspletosaurus* del Cretaceo Superiore (Campaniano) del Nord America (Fig. 10) si distingue per la mancanza del processo suborbitale dell'osso postorbitale, che non si sviluppa a nessuna età e presenta una cresta rugosa ispessita a forma di C che si apre verso l'orbita. La protuberanza del lacrimale viene sostituita da una cresta gonfia e allungata, mentre l'apertura pneumatica è piccola e rotonda. La regione postorbitale del cranio è più espansa lateralmente rispetto alla sottofamiglia Albertosaurinae, indicando una migliore vista e potenza mandibolare (Carr *et al.*, 2017).

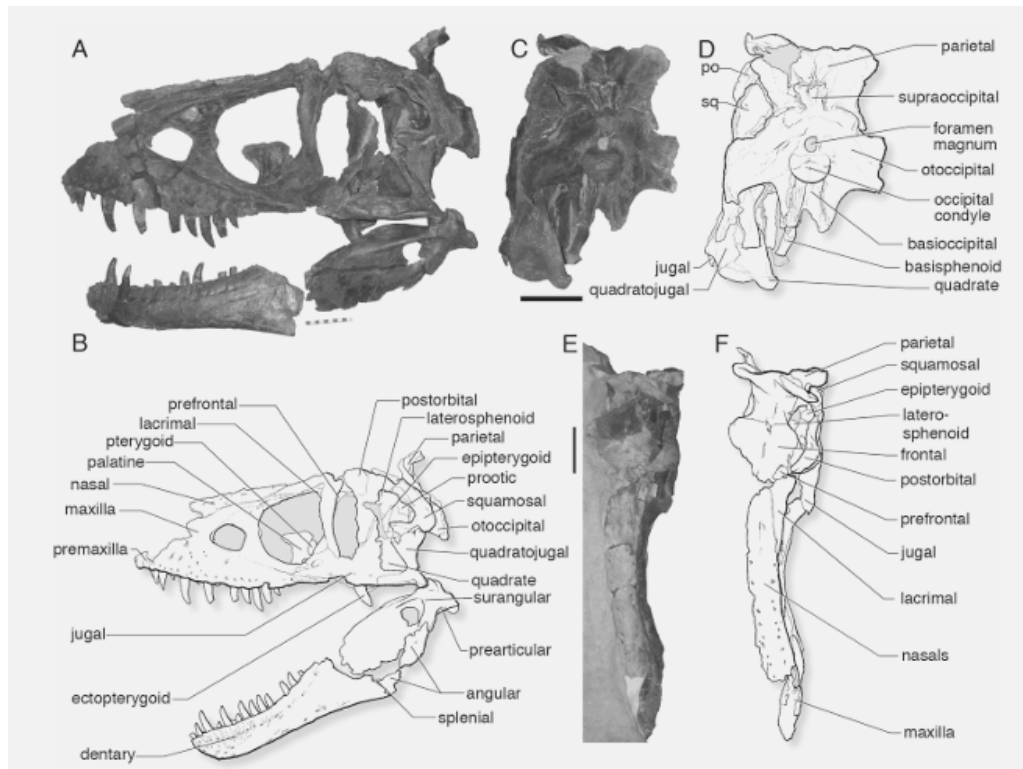


Figura 10. Cranio di *Daspletosaurus horneri*, sia in visione laterale (A e B), che in visione dorsale (E e F). Viene poi posta l'attenzione sulla regione occipitale (C e D). Lunghezza della barra: 10 cm (Carr *et al.*, 2017).

Thanatotheristes degrootorum del Cretaceo Superiore (Campaniano) della Formazione Foremost in Alberta, Canada (Fig. 11), presenta una singola fila di creste orientate verticalmente sotto la cresta orbitale, a differenza di altre specie che hanno file doppie di creste intrecciate. L'osso giugale ha un margine arrotondato e gonfio, piuttosto che assottigliato, e la cresta sagittale del frontale raggiunge la cresta sopratemporale rimanendo ampia e arrotondata. Infine, si distingue da *Daspletosaurus* per la mancanza dell'escrescenza rugosa sul dentale e delle grandi proiezioni ossee della sinfisi mandibolare (Voris *et al.*, 2020).

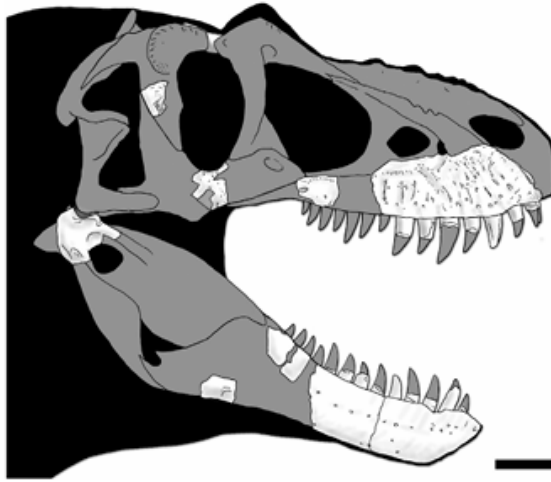


Figura 11. Ricostruzione del cranio di *Thanatotheristes*, con le ossa ritrovate colorate di bianco. Lunghezza della barra: 10 cm (Voris *et al.*, 2020).

Nanuqsaurus hoglundi del Cretaceo Superiore (Maastrichtiano) della Formazione Prince Creek dell'Alaska (Fig. 12) presenta uno sperone parietale biforcuto, che separa le ossa parietali fuse. Si tratta di una caratteristica presente anche in *Tarbosaurus* e *Tyrannosaurus*, ma l'articolazione tra le ossa nasali e la mascella è molto robusta, scongiurando la possibilità di un esemplare giovanile di queste due specie. (Fiorillo e Tykoski, 2014).

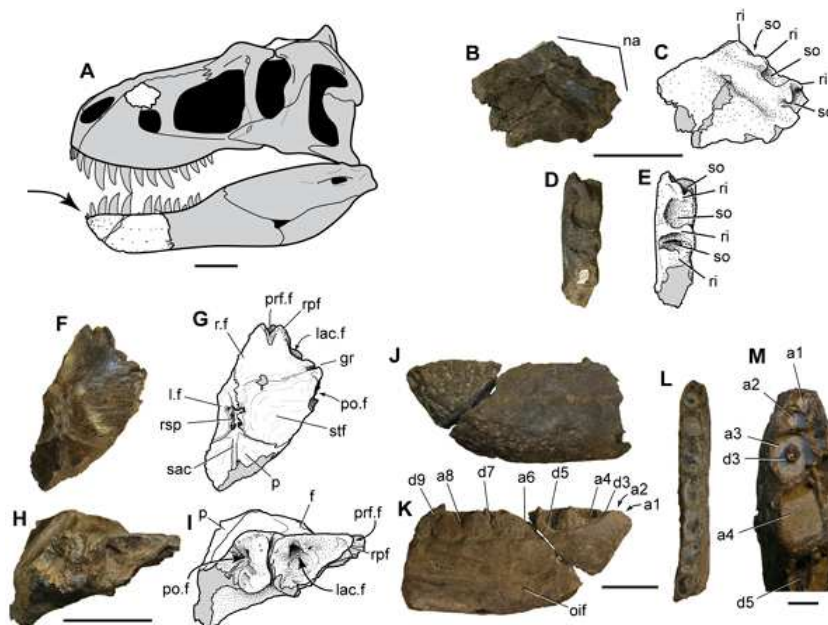


Figura 12. *Nanuqsaurus hoglundi*. Ricostruzione del cranio (A) basata sugli elementi ritrovati, tra cui mascella (B, C, D ed E), volta cranica (F, G, H e I) e dentale parziale (J, K, L e M) (Fiorillo e Tykoski, 2014).

Tra i Tirannosaurini, *Zhuchengtyrannus magnus* del Cretaceo Superiore (Campaniano) di Shandong in Cina (Fig. 13) è un teropode di grosse dimensioni, distinguibile grazie a una protuberanza orizzontale sulla superficie laterale del processo ascendente della mascella, oltre che a una tacca arrotondata sul margine anteriore della finestra mascellare (Hone *et al.*, 2011).

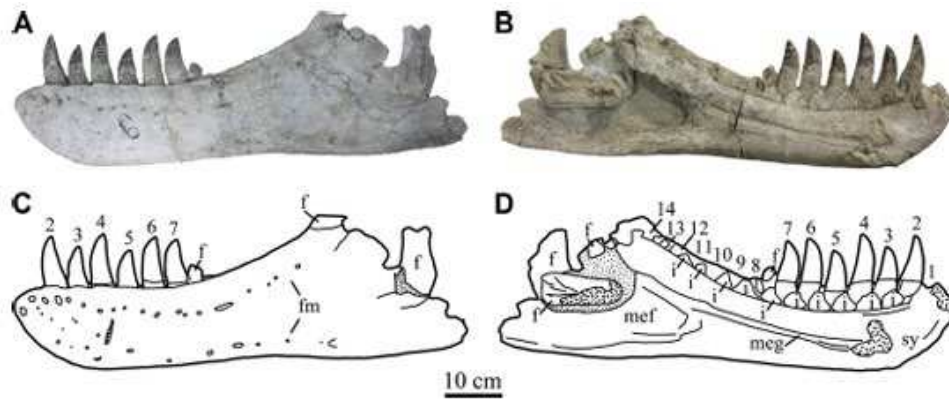


Figura 13. Dentale sinistro di *Zhuchengtyrannus magnus* in vista laterale (A e C) e mediale (B e D) (Hone *et al.*, 2011).

In *Tyrannosaurus rex* del Cretaceo Superiore (Maastrichtiano) del Nord America occidentale (Fig. 14) la regione postorbitale è enormemente allargata rispetto al muso che si restringe e permette una visione binoculare eccellente. La finestra mascellare è notevolmente ingrandita e il margine anteriore coincide con quello della fossa antiorbitale. Altre caratteristiche uniche sono i nasali estremamente ridotti nella regione posteriore e i denti mascellari ridotti a 11-12.

Tarbosaurus bataar del Cretaceo Superiore (Maastrichtiano) di Mongolia e Cina (Fig. 14) presenta un unico meccanismo di bloccaggio delle mascelle, derivato e più rigido rispetto a *T. rex*. Il lacrimale non possiede aperture pneumatiche accessorie.

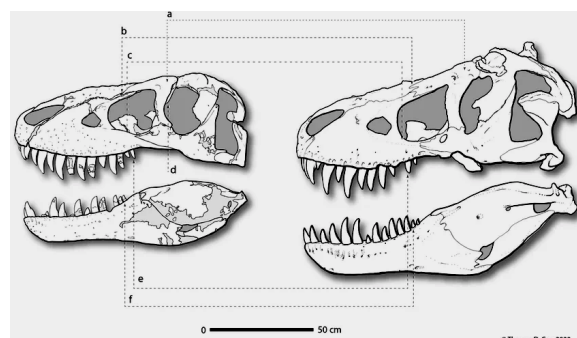


Figura 14. Confronto tra i crani di *Tarbosaurus bataar* (a sinistra) e *Tyrannosurus rex* (a destra) che evidenzia differenze specifiche nel processo sopraorbitale (a) e nel ramo rostrale (b) dell'osso lacrimale, nel ramo orizzontale della mascella superiore (c), nel ramo ventrale dell'osso prefrontale (d) e nel numero di denti della mascella superiore (e) e del dentale (f) (Carr *et al.*, 2022).

3.2 Scheletro post-craniale

Una delle caratteristiche più evidenti e dibattute tra i tirannosauridi è sicuramente la lunghezza degli arti anteriori. Infatti, l'intero arto anteriore di *Tyrannosaurus* è circa il 50% del femore, proporzione che risulta particolarmente curiosa se rapportata al cinto scapolare (Fig. 15). Omero, radio e ulna sono ridotti anche se provvisti in vita di una muscolatura potente e, nella mano, vi è un minor numero di dita: due sole funzionali e artigliate e un terzo dito atrofizzato rappresentato dal terzo metacarpo vestigiale (Guinard, 2014).

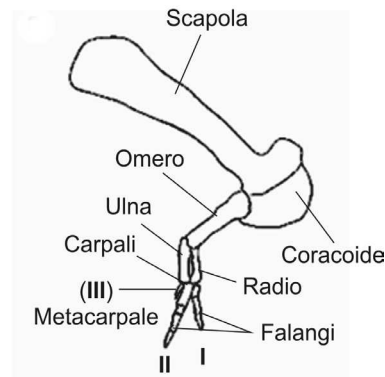


Figura 15. Arto anteriore di *T. rex* in proporzione al cinto scapolare (Guinard, 2014, modificato).

Le varie funzioni ipotizzate dai paleontologi, non sempre spiegabili con la selezione naturale, di questi arti così ridotti ma non vestigiali perché comunque dotati di ampie aree di inserzione muscolare includono:

a) Presa ravvicinata: servivano per afferrare e mantenere ferme le prede nella lotta corpo a corpo (Carpenter e Smith, 2001).

b) Gancio da taglio: gli artigli affilati potevano essere usati per ribaltare e dilaniare le prede (Krauss e Robinson, 2013).

c) Supporto posturale: potevano aiutare l'animale a spingersi o a fare leva per rialzarsi da terra dopo essersi sdraiato (Newman, 1970).

d) Presa durante l'accoppiamento: potevano avere un ruolo per mantenere la stabilità durante il rapporto sessuale (Osborn e Brown, 1906).

e) Ecologia comportamentale: il grande cranio e le mascelle fornivano tutti i meccanismi predatori necessari e, durante l'alimentazione di gruppo sulle carcasse, la riduzione degli arti sarebbe stata selezionata per tenere gli arti anteriori lontani dalle mascelle dei grandi predatori conspecifici, evitando lesioni, perdita di sangue, amputazioni, infezioni e morte (Padian, 2022).

f) Bilanciamento: necessità di compensare l'estremo aumento delle dimensioni del cranio (Carbone *et al.*, 2011).

Altra caratteristica comune è l'arctometatarso. Si tratta di una struttura specializzata del piede di alcuni teropodi celurosauri (tirannosauridi, ornitomimosauri e troodontidi), in cui il terzo metatarsale si riduce e comprime nella regione prossimale, assumendo invece una forma triangolare nella regione distale. I metatarsali II e IV si stringono attorno a quello centrale (Fig. 16).

Durante la fase di appoggio, sarebbe stato proprio il terzo metatarsale a ricevere per primo le forze di reazione del suolo, che lo avrebbero spinto antero-dorsalmente rispetto agli altri. Questo avrebbe disteso i legamenti intermetatarsali distali, che agendo come elementi elastici, avrebbero portato i metatarsali esterni verso quello centrale, rendendo l'arctometatarso un'unità strutturale unica nel momento di massimo carico. Gli autori concludono che si tratti di un adattamento alla stabilità e alla resistenza, non solo alla dissociazione dei segmenti corporei per distribuire il carico, ma anche alle forze di taglio che si generano nello stacco da terra. Questo renderebbe i tirannosauridi dei teropodi più agili e capaci di inseguimenti prolungati rispetto ad altri teropodi in cui non è presente l'arctometatarso (Snively e Russel, 2002).

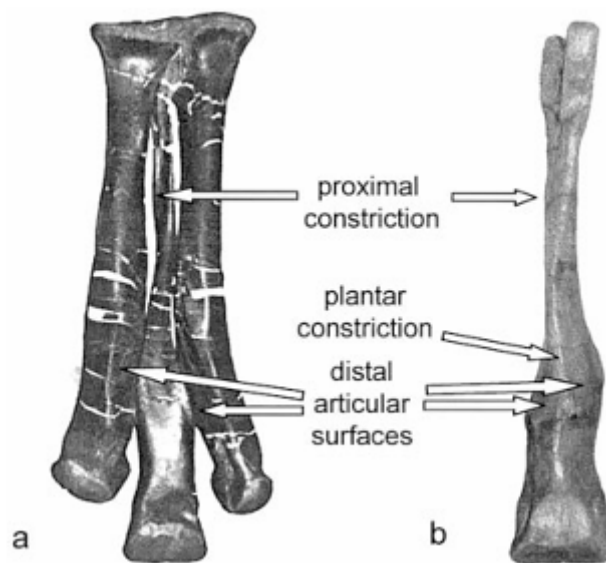


Figura 16. Sono riconoscibili l'arctometatarso sinistro di *Albertosaurus sarcophagus* (a) e terzo metatarsale di *Gorgosaurus libratus* (b) (Snively e Russel, 2002).

3.3 Tegumento

Il rivestimento della pelle è uno dei pochi ambiti riguardanti Tyrannosauridae dove oggi c'è abbastanza consenso tra studiosi. La loro pelle, a differenza di parenti lontani come *Dilong* o *Yutyrannus* (dotati di piumaggio filamentoso), era ricoperta da squame, almeno negli adulti (non si conoscono embrioni, piccoli e nidi di tirannosauridi). Le impronte cutanee rinvenute su vari generi di tirannosauridi del tardo Cretaceo – come *Gorgosaurus*, *Tarbosaurus* e lo stesso *T. rex* – mostrano una certa discrepanza con le evidenze rinvenute su *Yutyrannus*. Questo ha portato a ipotizzare che i tirannosauridi di grandi dimensioni abbiano intrapreso percorsi evolutivi distinti, perdendo progressivamente le piume per motivi legati alla taglia, alla termoregolazione e all'habitat.

Albertosaurus presentava squame poligonali sulla coda e sul ventre, oltre a caratteristiche squame coniche, rugose e più grandi associate alle costole gastrali.

Sia *Daspletosaurus* che *Gorgosaurus* erano ricoperti, almeno sulla coda e la parte inferiore dell'addome, da squame poligonali. In *T. rex* le squame, che ricoprivano diverse parti del corpo, come collo, bacino e coda, erano minuscole e poligonali, organizzate in *cluster* quadrangolari o triangolari separati da venature epidermiche. *Tarbosaurus* era dotato di squame granulari di piccole dimensioni e squame reticolate sulla pianta del piede (Hendrickx *et al.*, 2022).

CAPITOLO 4 – FISIOLOGIA

4.1 Sensi

Scansioni del neurocranio di *T. rex* e *Gorgosaurus* hanno permesso la ricostruzione delle loro capacità sensoriali. Gli emisferi cerebrali erano allargati, indicando una complessità neurologica avanzata. Studi precedenti (Brochu, 2000) hanno sovrastimato le dimensioni dei bulbi olfattivi, confondendo la cavità nasale con il tessuto neurale. Tuttavia, le dimensioni reali rimangono proporzionalmente più grandi rispetto a molti altri teropodi.

Anche equilibrio e udito sembrerebbero sviluppati, con una lagena allungata nell'orecchio interno e un sistema esteso di cavità pneumatiche nell'orecchio medio, garantendo un'ottima sensibilità alle basse frequenze. Si tratta di suoni di fondamentale importanza per un predatore di grandi dimensioni, perché si diffondono a grandi distanze. I canali semicircolari dell'orecchio interno sono allungati e arrotondati, come per gli altri celurosauri, indicando riflessi avanzati per permettere movimenti rapidi di occhi e testa. Nel dettaglio, lo sviluppo del canale semicircolare laterale in *T. rex* indica che i movimenti oculari e cefalici laterali erano cruciali, sia per l'interazione intraspecifica che per la predazione (Witmer e Ridgely, 2009).

In uno studio recente è stata analizzata la forma dell'orbita oculare, in relazione con le dimensioni dell'occhio e le necessità biomeccaniche del cranio specializzato di *T. rex*. L'orbita degli adulti infatti, non assume forma circolare, bensì ricorda il buco di una serratura, con la parte dorsale più allargata rispetto a quella ventrale. Le analisi suggeriscono che l'occhio non occupasse l'intera apertura, ma solamente la porzione superiore. Nei giovani le orbite erano circolari e potevano ospitare occhi proporzionalmente più grandi. Le caratteristiche riscontrate negli adulti si spiegano con due ragioni: costi e rischi. Infatti, se gli occhi avessero occupato l'intera orbita, avrebbero avuto un volume sette volte maggiore, con costi energetici pari al 15% del totale dispendio dell'animale. Inoltre, la struttura più robusta della cavità oculare sarebbe stata necessaria per sostenere le enormi forze esercitate dai muscoli mandibolari (Lautenschlager, 2022). Se sul definire "orbita utile" solo la parte superiore sono d'accordo diversi studiosi, sull'effettiva capacità visiva di *T. rex* ci sono due posizioni: chi sostiene che avesse delle pessime capacità (Horner, 1994) e chi pensa che fosse capace di una percezione della profondità straordinaria (Stevens, 2006). Quest'ultimo stima

il diametro dell'occhio a 91-119 mm, raggiungendo probabilmente il limite strutturale per i vertebrati terrestri. Le stime della precisione oculare variano molto in base all'animale odierno preso come riferimento, da leggermente meno di quella umana (basandosi sull'alligatore) a 13 volte superiore (basandosi su un aquila diurna). Oltre a ciò, il cranio di *T. rex* presenta una serie di adattamenti per favorire una visione migliore: rostro basso e stretto, ossa lacrimali e mascellari con veri e propri solchi e l'espansione postorbitale del cranio che permetteva l'orientazione frontale dei bulbi oculari con sovrapposizione dei campi visivi e conseguente visione stereoscopica (Stevens, 2006).

4.2 Crescita

La crescita dei tirannosauridi è fonte di dibattito all'interno della comunità scientifica. Fortunatamente l'abbondanza di fossili di *T. rex* in vari stadi adulti e non ha consentito lo studio della sua ontogenesi. Essa viene tendenzialmente divisa in 21 stadi di crescita, raggruppati in 5 categorie: 1) piccoli giovanili, caratterizzati da crani lunghi e bassi, 2) grandi giovanili, con un primo accenno di maturità sessuale, 3) subadulti, nei quali si osserva la fase di crescita rapida ed estrema, 4) giovani adulti, le cui dimensioni superano le dimensioni dei parenti più prossimi, e 5) adulti, la cui crescita rallenta, ma i cambiamenti morfologici continuano. Una scoperta fondamentale è sicuramente la “metamorfosi secondaria”: un breve intervallo, compreso tra i 13 e i 15 anni di età, in cui *T. rex* passava da una forma giovanile snella alla struttura robusta e profonda tipica degli adulti grazie a un tasso di crescita piuttosto rapido (Fig. 17). È proprio in questo *gap* di età che avvenivano i maggiori cambiamenti morfologici, soprattutto nelle ossa del cranio, con un mostruoso aumento della forza del morso. Contemporaneamente a ciò, veniva raggiunta la maturità sessuale che arrivava quindi prima di quella somatica e riconoscibile negli individui di sesso femminile per la presenza di osso midollare, un tessuto osseo specializzato che si sviluppa all'interno delle cavità delle ossa lunghe anche degli uccelli attuali e che serve da riserva di calcio per garantire la produzione e la calcificazione del guscio dell'uovo (Carr, 2020).

Sezioni trasversali di femori e tibie di 17 esemplari di *T. rex* sono state osservate in una recente analisi istologica. Sono stati sfruttati quattro modelli statistici, scoprendo che quello col supporto maggiore includeva tutti i segni di crescita visibili, compresi gli anelli di crescita visibili solo in luce polarizzata. Gli autori, grazie a una combinazione di modelli statistici e confronti biologici con specie odierne, hanno dimostrato che gli anelli di crescita ravvicinati rappresentano anni distinti piuttosto che eventi all'interno di un singolo anno difficile. I risultati di questo studio mostrerebbero il raggiungimento della taglia massima verso i 35-40 anni (Fig. 18), sconvolgendo ciò che si credeva precedentemente sulla crescita dei tirannosauridi e cioè che, seppur rallentando dopo il raggiungimento della maturità sessuale, continuassero a crescere per tutta la vita (Woodward *et al.*, 2026).

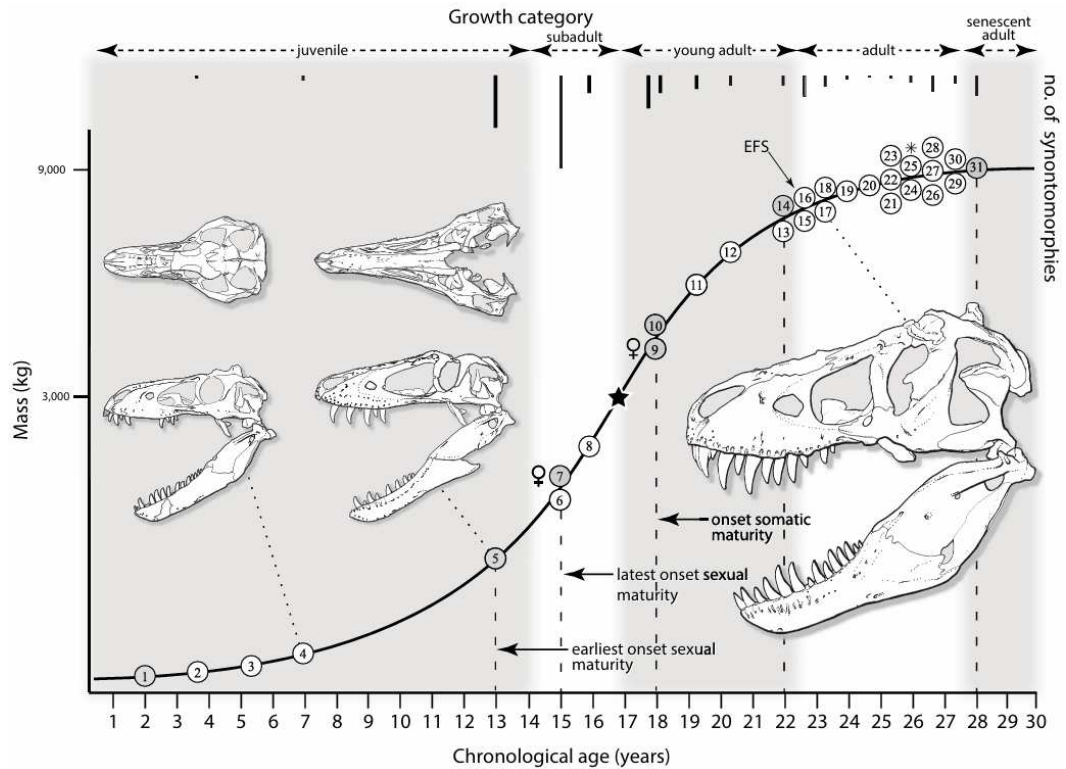


Figura 17. Ontogramma di *Tyrannosaurus rex*. Ogni cerchio rappresenta un individuo, mentre fasi di crescita, massa ed età sono rappresentate da linee. La stella indica il *benchmark* di 3000 kg, necessario a superare le specie affini, mentre i simboli femminili rappresentano gli unici individui di cui è certo il sesso. Infine, i crani in figura sono in scala, con quello adulto lungo 1,3 m (Erickson *et al.*, 2004).

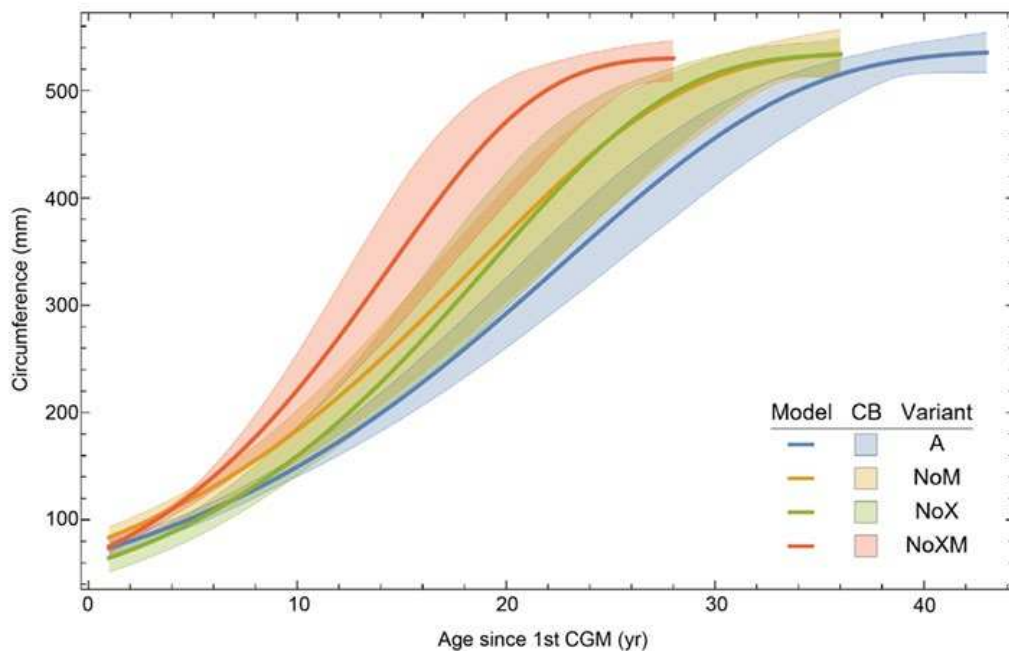


Figura 18. Modelli di crescita per ogni variante del *dataset* con le bande di confidenza al 95% (Woodward *et al.*, 2026).

4.3 Termoregolazione

La termoregolazione nei tirannosauridi ha originato grandi dibattiti per anni, con ipotesi altalenanti tra una classica ectotermia, l'endotermia e modelli intermedi come la gigantotermia.

In uno studio di Wiemann *et al.* del 2022, è stato utilizzato un metodo innovativo basato sull'analisi dei prodotti di lipossidazione avanzata presenti nei femori. Si tratta di sottoprodotti di respirazione cellulare e stress metabolico, e la loro quantificazione permette, tramite spettroscopia, di ricostruire i tassi metabolici. I risultati sfatano l'ipotesi della gigantotermia nei tirannosauridi, il cui tasso metabolico elevato si colloca stabilmente negli intervalli di confidenza definiti per gli endotermi moderni. Tuttavia, *T. rex* ha mostrato il tasso metabolico più basso tra tutti i saurisci campionati (Wiemann *et al.*, 2022). Questo potrebbe trovare spiegazione nel fatto che, essendo il tasso metabolico collegato alla velocità di crescita, potrebbe essere correlato con il raggiungimento della massa massima a età più avanzate a conferma delle ipotesi più recenti sul tasso di crescita.

CAPITOLO 5 – Ecologia

5.1 Ruolo ecologico e comportamento alimentare

Per anni si è indagato sul ruolo ecologico dei tirannosauridi, specie considerando le importanti differenze tra gli stadi giovanili e gli esemplari adulti. Sul comportamento alimentare del *T. rex* è nato un dibattito: cranio e denti erano progettati per generare uno dei morsi più potenti che si conoscano tra i vertebrati. Alcuni paleontologi ipotizzarono che *T. rex* fosse un necrofago obbligato. I fattori a sostegno dell'ipotesi erano l'ottimo olfatto, gli arti anteriori ridotti, occhi piccoli e un morso particolarmente potente, capace di sprigionare una forza di 64000 Newton equivalenti a circa 6,5 t di pressione presumibilmente per frantumare le ossa e nutrirsi del midollo osseo (Horner, 1994). Tuttavia studi più recenti lo considerano un predatore al vertice della catena alimentare, capace di cacciare adrosauri, ceratopsidi, anchilosauri e forse anche sauropodi. Nel presente elaborato è stato messo in evidenza come la vista di *T. rex* fosse eccezionale e questo entra in diretto contrasto con l'idea di questo predatore come spazzino obbligato. Oltretutto, sensi sviluppati e forza fisica sono adattamenti comuni alla predazione attiva di grandi vertebrati. Cruciale per la soluzione di questo problema è stato lo studio del ritrovamento di due vertebre caudali di un adrosauro con un dente di *T. rex* incastrato (DePalma *et al.*, 2013). Il fossile è stato esaminato recentemente, confermando la rimarginazione della ferita grazie a una grave proliferazione ossea infettiva, indicatore che l'esemplare fosse vivo quando il trauma è stato inflitto (Bertoazzo *et al.*, 2025).

Alcuni ricercatori, sfruttando tecniche non distruttive, hanno studiato la risposta allo stress delle mascelle durante il morso di tirannosauridi in stadio giovanile, sub-adulto e adulto. Lo studio ha evidenziato una resistenza di gran lunga maggiore negli adulti, evidenziando l'impossibilità per stadi giovanili di infliggere morsi sufficienti a rompere le ossa (Rowe e Snively, 2021). Le conclusioni sembrerebbero sostenere l'ipotesi di due nicchie ecologiche differenti con cambio di dieta con l'età: gli esemplari più giovani erano specializzati nella caccia a prede veloci e di piccole dimensioni, quelli adulti erano capaci, invece, di affrontare grandi prede armate e difficili da abbattere.

Infine, vi è da sottolineare che in alcuni casi ma comunque in percentuale significativa era possibile anche il cannibalismo, come ha dimostrato uno studio su decine di reperti di *T. rex* provenienti da diverse collezioni museali, in cui sono evidenti ossa di arti che mostrano segni di morsi attribuibili ad altri *T. rex* (Longrich *et al.*, 2010).

5.2 Socialità

Uno dei problemi più difficili da risolvere essendo particolarmente difficile studiare l'ecologia di animali estinti è la possibilità di comportamenti sociali al di là della semplice ricerca del partner per la riproduzione.

Nello Utah meridionale, nella Formazione Kaiparowits, sono stati ritrovati resti di una singola specie, *Teratophoneus curriei*. Ne sono stati trovati almeno quattro di diverse classi di età: un adulto, un subadulto e due giovani, con la possibilità che fosse presente anche un esemplare molto piccolo. Le cause della morte non sono certe, ma i paleontologi che hanno analizzato le ossa sembrano concordare su un evento di inondazione stagionale. Le analisi degli isotopi stabili e degli elementi di terre rare sembrano indicare che i fossili rappresentino animali vissuti nello stesso arco temporale, che potrebbe suggerire un comportamento gregario abituale (Titus *et al.*, 2021).

Un altro studio ha analizzato oltre 300 lesioni da morso intraspecifico sui resti cranici di individui appartenenti alla famiglia Tyrannosauridae. Primo dato ad emergere è la costanza nella posizione e nell'orientamento tra le diverse specie, indicando che non fossero ferite accidentali, ma il risultato di un comportamento ripetitivo, probabilmente parte di scontri ritualizzati. Altro fattore determinante è la totale assenza di cicatrici facciali nei giovani, con le prime che compaiono in esemplari la cui lunghezza del cranio è la metà rispetto all'adulto, dimostrando la loro correlazione con l'inizio della maturità sessuale. Infine, aggressore e vittima tendono a mostrare un impressionante isometria (98%), suggerendo ulteriormente uno scontro con intenzioni non letali (Brown *et al.*, 2022). Lesioni da morso intraspecifiche non aiutano a risolvere l'ipotesi di comportamenti gregari, ma la loro diffusione aiuta sicuramente ad avere un'idea più completa dei comportamenti sociali di questa famiglia.

CONCLUSIONI

La quantità di fossili attribuiti alla famiglia Tyrannosauridae ha permesso di averne una conoscenza impareggiabile tra i dinosauri. Si trattava di teropodi predatori, tutti caratterizzati da adattamenti unici per infliggere il morso più potente tra gli animali terrestri (Bates e Falkingham, 2012): crani alti e allargati posteriormente, arti anteriori ridotti e grandi denti “a banana”. L’arctometatarso li rendeva capaci di sostenere inseguimenti prolungati e, insieme a un orecchio interno sviluppato, più agili di altri teropodi. Erano probabilmente dotati di una vista tra le migliori del regno animale, oltre a un olfatto capace di individuare odori anche a grandi distanze. Tuttavia, ancora ci sono grandi dubbi riguardanti non solo la loro crescita, ma anche le loro interazioni intraspecifiche, specialmente riguardanti eventuali comportamenti gregari e nulla si conosce sulle relazioni dei piccoli con gli adulti. È proprio questo che rende questa famiglia di teropodi celurosauri un esempio perfetto per rappresentare ciò che rende la paleontologia una scienza affascinante: si conosce così tanto di un gruppo di animali esistito decine di milioni di anni fa, grazie a ritrovamenti che hanno resistito alle più grandi forze della natura, ma al contempo mancano fin troppe informazioni per poter dire di conoscerli davvero.

BIBLIOGRAFIA

- Bates, K.T., Falkingham, P.L. (2012). Estimating maximum bite performance in *Tyrannosaurus rex* using multi-body dynamics. *Biol. Lett.* 8, 660–664. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0056>
- Bertozzo, F., Tanke, D.H., Conti, S., Manucci, F., Arnott, G., Godefroit, P., Ruffell, A., Fowler, D., Freedman Fowler, E.A., Bolotsky, I.Y., Bolotsky, Y.L., Murphy, E. (2025). Deciphering causes and behaviors: A recurrent pattern of tail injuries in hadrosaurid dinosaurs. *iScience* 28, 113739. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2025.113739>
- Brochu, C.A. (2000). A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. *J. Vertebr. Paleontol.* 20, 1–6. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2000\)020\[0001:ADREFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2000)020[0001:ADREFT]2.0.CO;2)
- Brown, C. M., Currie, P. J., Therrien, F. (2022). Intraspecific facial bite marks in tyrannosaurids provide insight into sexual maturity and evolution of bird-like intersexual display. *Paleobiology* 48, 12–43. <https://doi.org/10.1017/pab.2021.29>
- Brusatte, S., Carr, T. (2016). The phylogeny and evolutionary history of tyrannosauroid dinosaurs. *Sci. Rep.* 6, 20252. <https://doi.org/10.1038/srep20252>
- Brusatte, S. L., Norell, M. A., Carr, T. D., Erickson, G. M., Hutchinson, J. R., Balanoff, A. M., Bever, G. S., Choiniere, J. N., Makovicky, P. J., Xu, X. (2010).

Tyrannosaur paleobiology: New research on ancient exemplar organisms. *Science* 329, 1481–1485. <https://doi.org/10.1126/science.1193304>

Carbone, C., Turvey, S.T., Bielby, J. (2011). Intra-guild competition and its implications for one of the biggest terrestrial predators, *Tyrannosaurus rex*. *Proc. Biol. Sci.* 278, 2682–2690. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2497>

Carpenter, K., Smith, M. (2001). Forelimb Osteology and Biomechanics of *Tyrannosaurus rex*. In: Darren Tanke e Kenneth Carpenter (a cura di), *Mesozoic vertebrate life*, Bloomington, Indiana University Press, pp. 90–116.

Carrano, M.T., Benson, R.B.J., Sampson, S.D. (2012). The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *J. Syst. Palaeontol.* 10, 211–300. <https://doi.org/10.1080/14772019.2011.630927>

Carr, T. (2020). A high-resolution growth series of *Tyrannosaurus rex* obtained from multiple lines of evidence. *PeerJ* 8, e9192. <https://doi.org/10.7717/peerj.9192>

Carr, T. D., Williamson, T. E., Britt, B.B., Stadtman, K. (2011). Evidence for high taxonomic and morphologic tyrannosauroid diversity in the Late Cretaceous (late Campanian) of the American Southwest and a new short-skulled tyrannosaurid from the Kaiparowits Formation of Utah. *Naturwissenschaften* 98, 241–246. <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0762-7>

Carr, T.D., Varricchio, D.J., Sedlmayr, J.C., Roberts, E.M., Moore, J.R. (2017). A new tyrannosaur with evidence for anagenesis and crocodile-like facial sensory system. *Sci. Rep.* 7, 44942. <https://doi.org/10.1038/srep44942>

Carr, T., Napoli, J., Brusatte, S., Holtz, T., Hone, D., Williamson, T., Zanno, L. (2022). Insufficient evidence for multiple species of *Tyrannosaurus* in the Latest Cretaceous of North America: A comment on “The tyrant lizard king, queen and emperor: Multiple lines of morphological and stratigraphic evidence support subtle evolution and probable speciation within the North American genus *Tyrannosaurus*”. *Evol. Biol.* 49, 327–341. <https://doi.org/10.1007/s11692-022-09573-1>.

Campione, N.E., Evans, D.C., Brown, C.M., Carrano, M.T. (2014). Body mass estimation in non-avian bipeds using a theoretical conversion to quadruped stylopodial proportions. *Methods Ecol. Evol.* 5, 913–923. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12226>

Currie, P. (2003). Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. *Acta Palaeontol. Pol.* 48, 191–226. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511608377.023>.

DePalma, R.A., Burnham, D.A., Martin, L.D., Rothschild, B.M., Larson, P.L. 2013. Physical evidence of predatory behaviour in *Tyrannosaurus rex*. *PNAS* 110, 12560–12564. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216534110>

- Erickson, G.M., Currie, P.J., Inouye, B.D., Winn, A.A. (2006). Tyrannosaur life tables: An example of non-avian dinosaur population biology. *Science* 313, 213–217. <https://doi.org/10.1126/science.1125721>
- Fiorillo, A.R., Tykoski, R.S. (2014). A diminutive new tyrannosaur from the top of the world. *PloS ONE* 9, e91287. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091287>
- Guinard, G. (2014). Introduction to evolutionary teratology, with an application to the forelimbs of Tyrannosauridae and Carnosaurinae (Dinosauria: Theropoda). *Evol. Biol.* 42. <https://doi.org/10.1007/s11692-014-9296-1>
- Hendrickx, C., Bell, P.R., Pittman, M., Milner, A.R., Cuesta, E., O'Connor, J., Loewen, M., Currie, P.J., Mateus, O., Kaye, T.G., Delcourt, R. (2022). Morphology and distribution of scales, dermal ossifications, and other non-feather integumentary structures in non-avian theropod dinosaurs. *Biol. Rev.* 97, 960–1004. <https://doi.org/10.1111/brv.12829>
- Hone, D. Wang, K., Sullivan, C. Zhao, X., Chen, S., Li, D. Ji, S., Ji, Q., Xu, X. (2011). A new, large tyrannosaurine theropod from the Upper Cretaceous of China. *Cret. Res.* 32, 495–503. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2011.03.005>
- Horner, J. (1994). Steak knives, beady eyes, and tiny little arms (a portrait of *T. rex* as a scavenger). *Paleontol. Soc. Spec. Publ.* 7. 157–164. [10.1017/S2475262200009497](https://doi.org/10.1017/S2475262200009497)
- Hutchinson, J.R., Bates, K.T., Molnar, J., Allen, V., Makovicky, P.J. (2011). A computational analysis of limb and body dimensions in *Tyrannosaurus rex* with implications for locomotion, ontogeny, and growth. *PloS ONE* 6, e26037. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026037>
- Krauss, D., Robinson, J. (2013). The biomechanics of a plausible hunting strategy for *Tyrannosaurus rex*. In: *Tyrannosaurid Paleobiology*, Indiana University Press, Bloomington, pp. 252–264.
- Loewen, M.A., Irmis, R.B., Sertich, J.J.W., Currie, P.J., Sampson, S.D. (2013). Tyrant dinosaur evolution tracks the rise and fall of Late Cretaceous oceans. *PLoS ONE* 8, e79420. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079420>
- Longrich, N.R., Horner, J.R., Erickson, G.M., Currie, P.J. (2010). Cannibalism in *Tyrannosaurus rex*. *PLoS ONE* 5, e13419. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013419>
- Lü, J., Yi, L., Brusatte, S.L., Yang, L., Li, H., Chen, L. (2014). A new clade of Asian late Cretaceous long-snouted tyrannosaurids. *Nat. Commun.*, 5, 3788. <https://doi.org/10.1038/ncomms4788>
- McDonald, A.T., Wolfe, D.G., Dooley, A.C., Jr (2018). A new tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Upper Cretaceous Menefee Formation of New Mexico. *PeerJ*, 6, e5749. <https://doi.org/10.7717/peerj.5749>

- Morrison, C., Scherer, C.R., O'Callaghan, E.V., Layton, C., Boisvert, C., Rolando, M.A., Durrant, L., Salas, P., Allain, S.J.R., Gascoigne, S.J.L. (2025). Rise of the king: Gondwanan origins and evolution of megaraptoran dinosaurs. *R. Soc. Open Sci.* 12, 242238. <https://doi.org/10.1098/rsos.242238>
- Newman, B.H. (1970). Stance and gait in the flesh-eating *Tyrannosaurus*. *Biol. J. Linn. Soc.* 2, 119–123 <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1970.tb01707.x>
- Osborn, H.F., Brown, B. (1906). *Tyrannosaurus*, Upper Cretaceous carnivorous dinosaur. *Bull. Am. Mus. Natl. Hist.* 22, 281–296.
- Padian, K. (2022). Why tyrannosaurid forelimbs were so short: An integrative hypothesis. *Acta Palaeontol. Pol.* 67: 63–76. <https://doi.org/10.4202/app.00921.2021>
- Rowe, A.J., Snively, E. (2020). Biomechanics of juvenile tyrannosaurid mandibles and their implications for bite force. *Anat. Rec.* 303, 2575–2591. <https://doi.org/10.1002/ar.24400>
- Saveliev, S., Alifanov, V. (2007). A new study of the brain of the predatory dinosaur *Tarbosaurus bataar* (Theropoda, Tyrannosauridae). *Paleontol. J.* 41. 281–289. <https://doi.org/10.1134/S0031030107030070>
- Scherer, C.R., Voiculescu-Holvad, C. (2023). Re-analysis of a dataset refutes claims of anagenesis within *Tyrannosaurus*-line tyrannosaurines (Theropoda, Tyrannosauridae). *Cretac. Res.* 155, 105780. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105780>
- Snively, E. Russell, A. (2003). Kinematic model of tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) arctometatarsus function. *J. Morphol.* 255, 215–227. <https://doi.org/10.1002/jmor.10059>
- Stevens, K. (2006). Binocular vision in theropod dinosaurs. *J. Vertebr. Paleontol.* 26, 321–330. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26\[321:BVITD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[321:BVITD]2.0.CO;2)
- Titus, A.L., Knoll, K., Sertich, J.J.W., Yamamura, D., Suarez, C.A., Glasspool, I. J., Ginouves, J.E., Lukacic, A.K., Roberts, E.M. (2021). Geology and taphonomy of a unique tyrannosaurid bonebed from the upper Campanian Kaiparowits Formation of Southern Utah: Implications for tyrannosaurid gregariousness. *PeerJ* 9, e11013. <https://doi.org/10.7717/peerj.11013>
- Voris, J., Therrien, F., Zelenitsky, D., Brown, C. (2020). A new tyrannosaurine (Theropoda:Tyrannosauridae) from the Campanian Foremost Formation of Alberta, Canada, provides insight into the evolution and biogeography of tyrannosaurids. *Cretac. Res.* 110, 104388. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104388>
- Wiemann, J., Menéndez, I., Crawford, J.M., Fabbri, M., Gauthier, J.A., Hull, P.M., Norell, M.A., Briggs, D.E.G. (2022). Fossil biomolecules reveal an avian

metabolism in the ancestral dinosaur. *Nature* 606, 522–526. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04770-6>

Witmer, L.M., Ridgely, R.C. (2009). New insights into the brain, braincase, and ear region of tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. *Anat. Rec.* 292, 1266–1296. <https://doi.org/10.1002/ar.20983>

Woodward, H.N., Myhrvold, N.P., Horner, J.R. (2026). Prolonged growth and extended subadult development in the *Tyrannosaurus rex* species complex revealed by expanded histological sampling and statistical modeling. *PeerJ* 14, e20469. <https://doi.org/10.7717/peerj.20469>

Zanno, L.E., Napoli, J.G. (2025). *Nanotyrannus* and *Tyrannosaurus* coexisted at the close of the Cretaceous. *Nature* 648, 357–367. <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09801-6>