UNIVERSITÀ POLITECNICA DELLE MARCHE

DIPARTIMENTO SCIENZE DELLA VITA E DELL'AMBIENTE

Corso di Laurea

SCIENZE BIOLOGICHE

TITOLO TESI (Italiano)

EVOLUZIONE DELLE PIUME

TITOLO TESI (Inglese)

EVOLUTION OF FEATHERS

Relatore:
Chiar.mo Prof.
VINCENZO CAPUTO BARUCCHI

Laureando:
MICHELE MARIA NEGRI

Sessione Autunnale - Dicembre 2020

Anno Accademico 2019-2020

Università Politecnica delle Marche
Facoltà di Scienze
Corso di Laurea in Scienze Biologiche

Tesi di Laurea

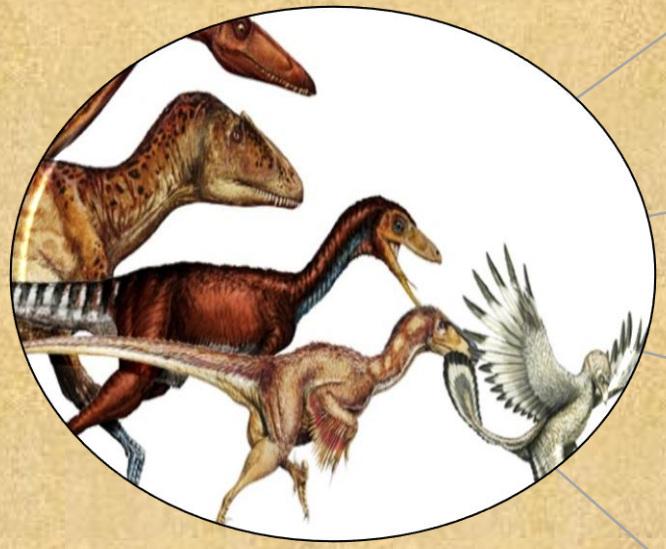
EVOLUZIONE DELLE PIUME

Relatore:
Ch.mo Prof. Vincenzo Caputo Barucchi

Laureando:
Michele Maria Negri

Anno Accademico 2019-20

Domande salienti



Quando comparvero le piume?

Da quali strutture preesistenti si svilupparono?

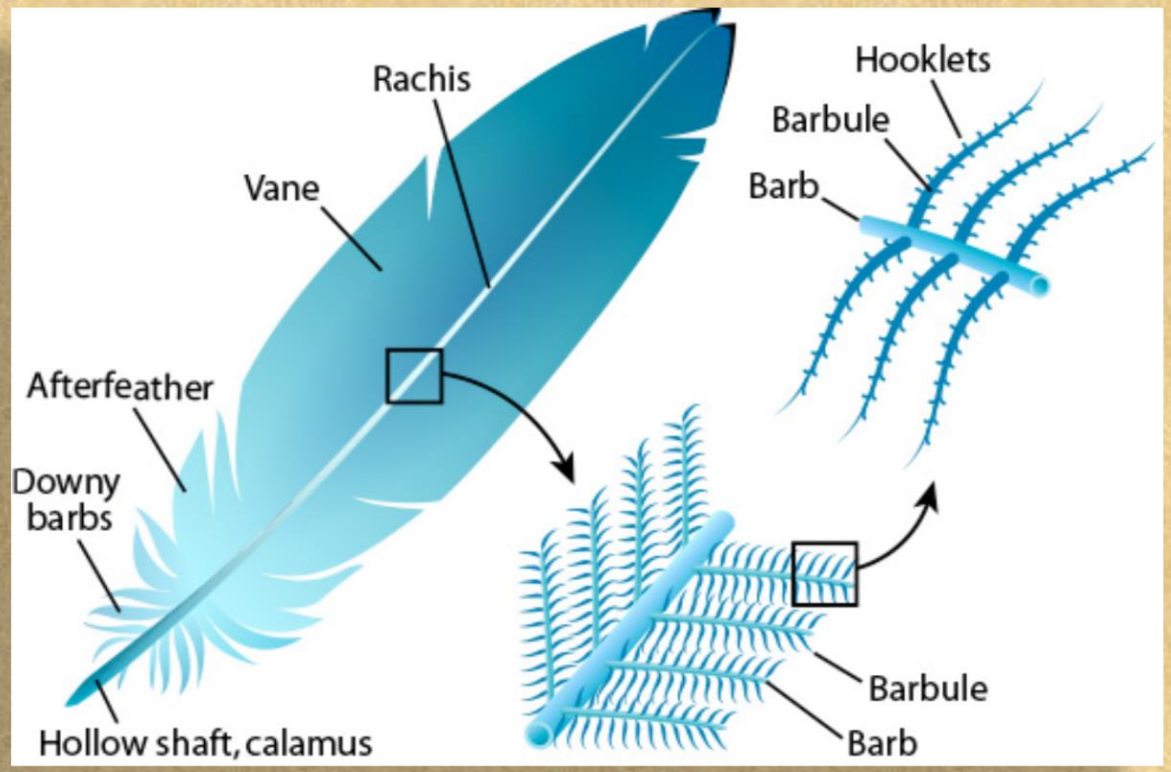
Come erano strutturate le piume?

Le piume rappresentavano solo il mezzo per il volo?

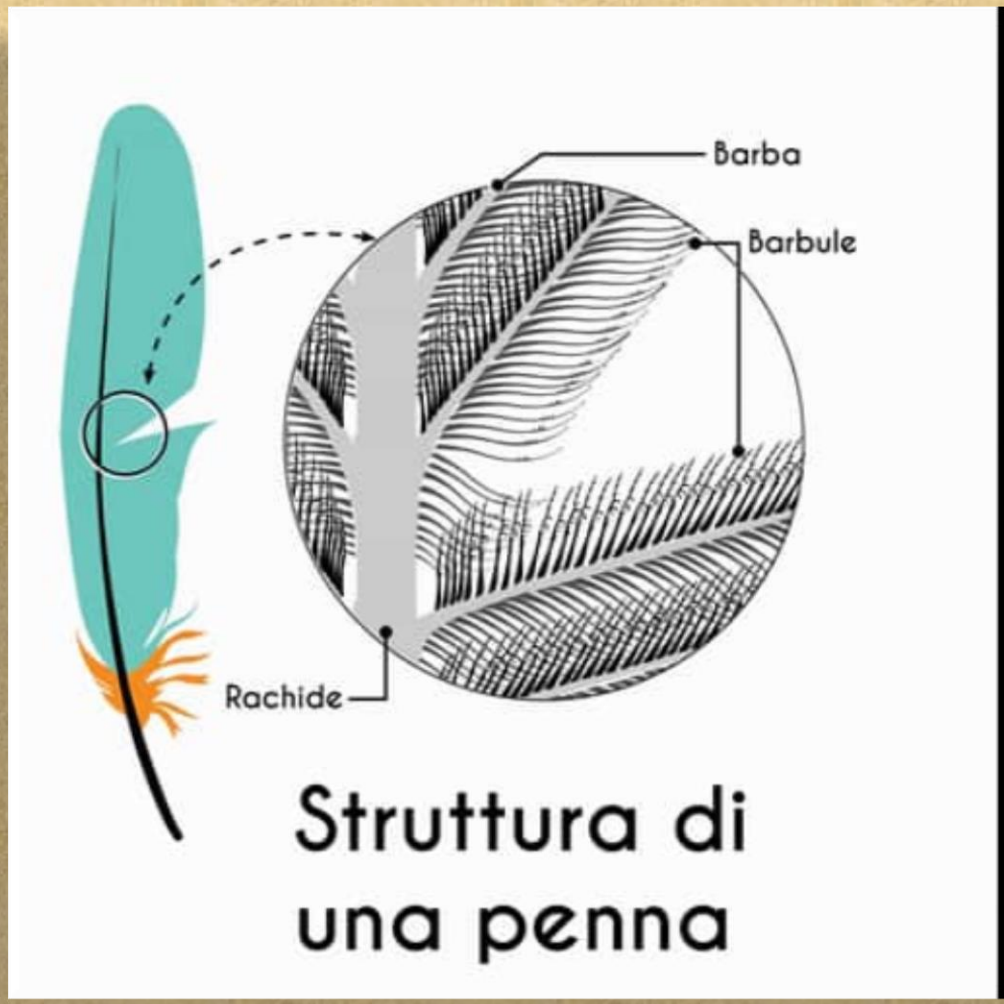
Penne-Piume presenti negli uccelli moderni

Negli uccelli vi sono sei differenti tipi di penne-piume a diversa localizzazione e con diverse funzioni.

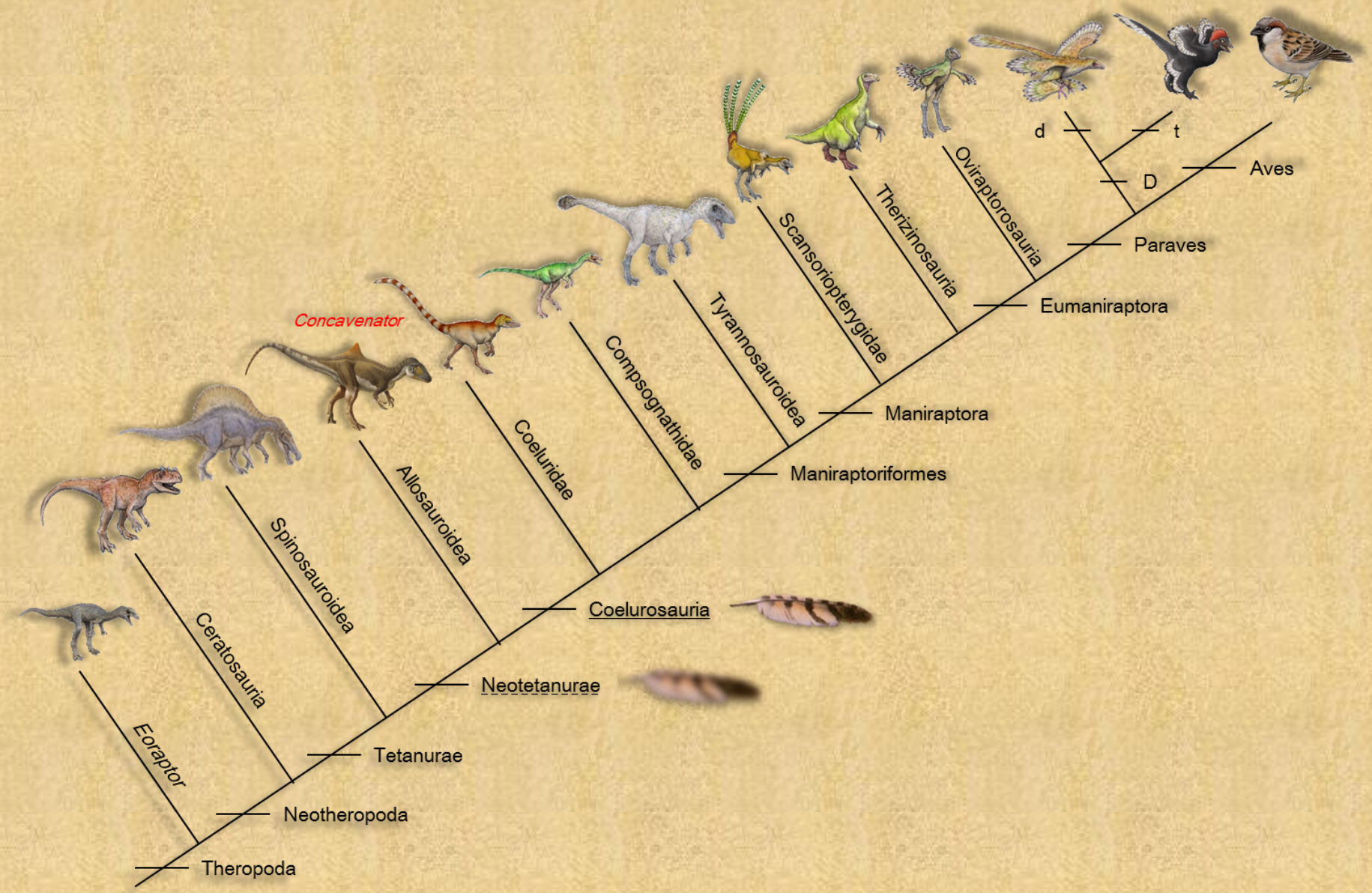
La figura sottostante ne descrive schematicamente la struttura anatomica.



Differenza strutturale tra penne e piume

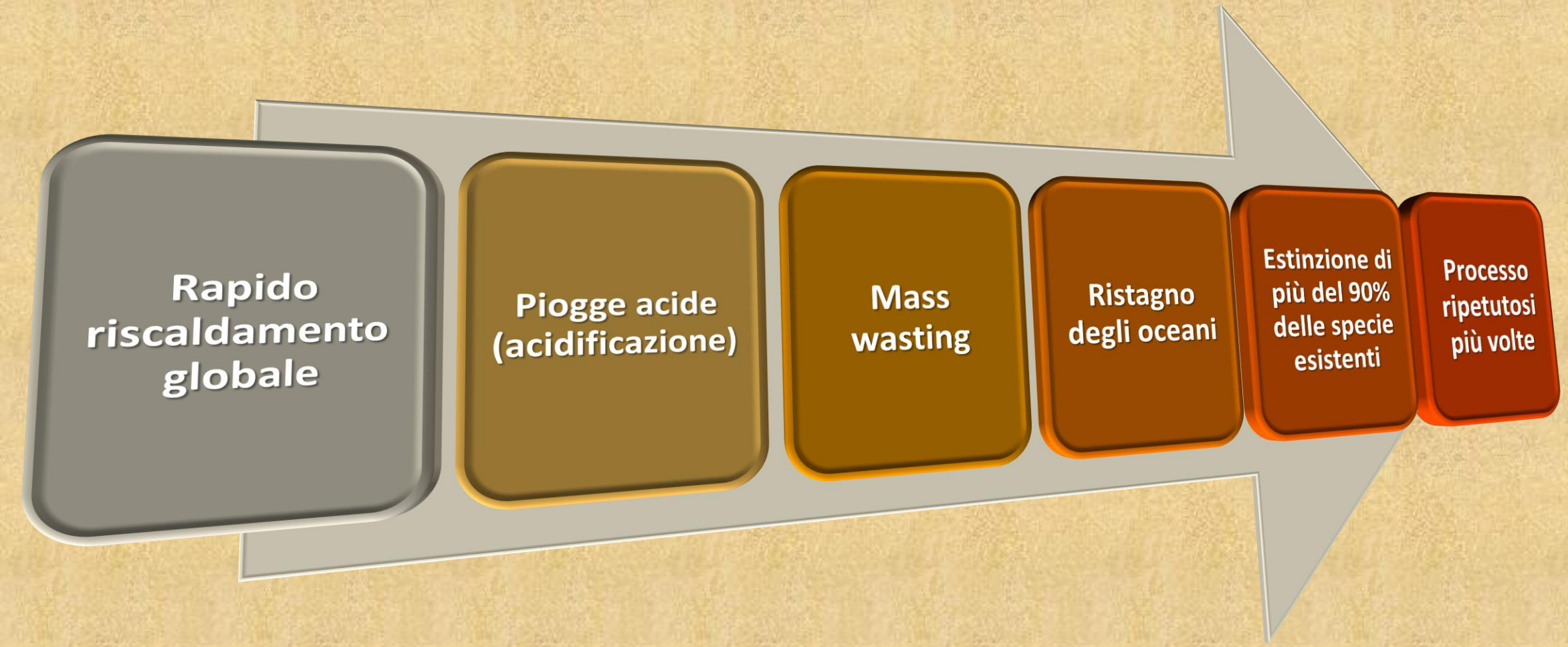


Comparsa delle piume nei dinosauri (1)



Comparsa delle piume nei dinosauri (2)

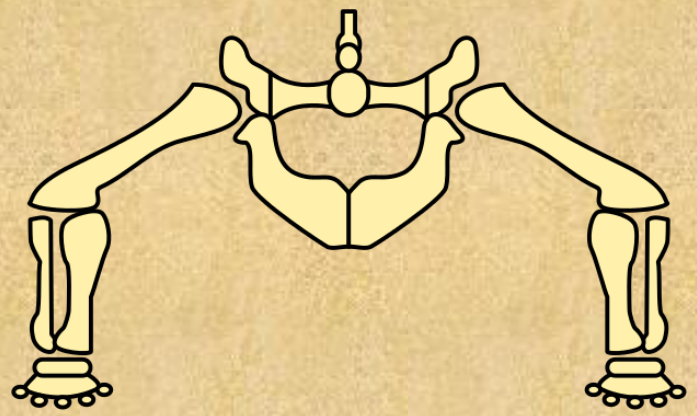
Catastrofe del Permeano
e fenomeni di estinzione di massa



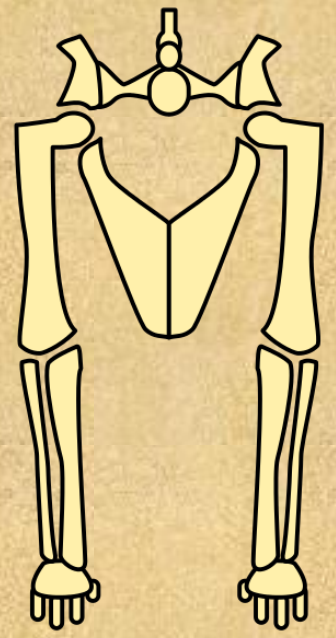
Cambio della postura (1)

Cambio della postura (2)

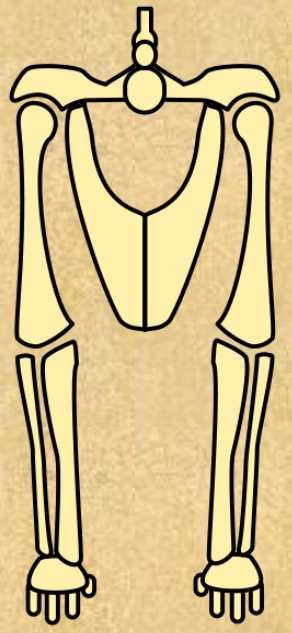
Il passaggio dalla posizione orizzontale (sprawling) a quella verticale (erect) garantisce una <u>locomozione migliore</u>, <u>capacità di respirare durante la corsa</u> e implica modificazioni a livello fisiologico-metabolico



Sprawling



Erect
(dinosaurs, mammals)



Pillar-erect
(rauisuchaians)

Cambio della postura (3)

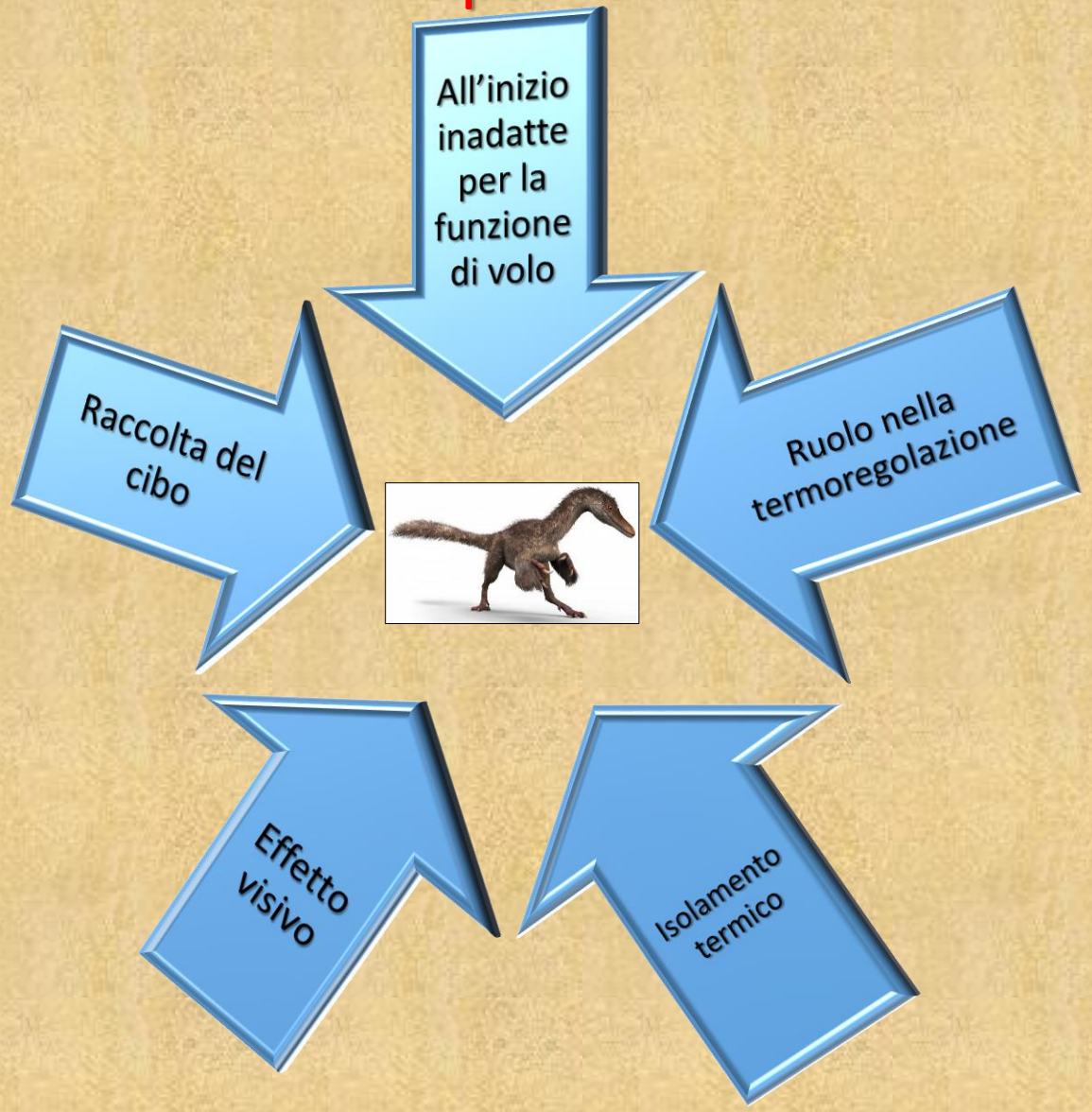
Principali implicazioni strutturali e fisiologiche

Cambio della postura (4)

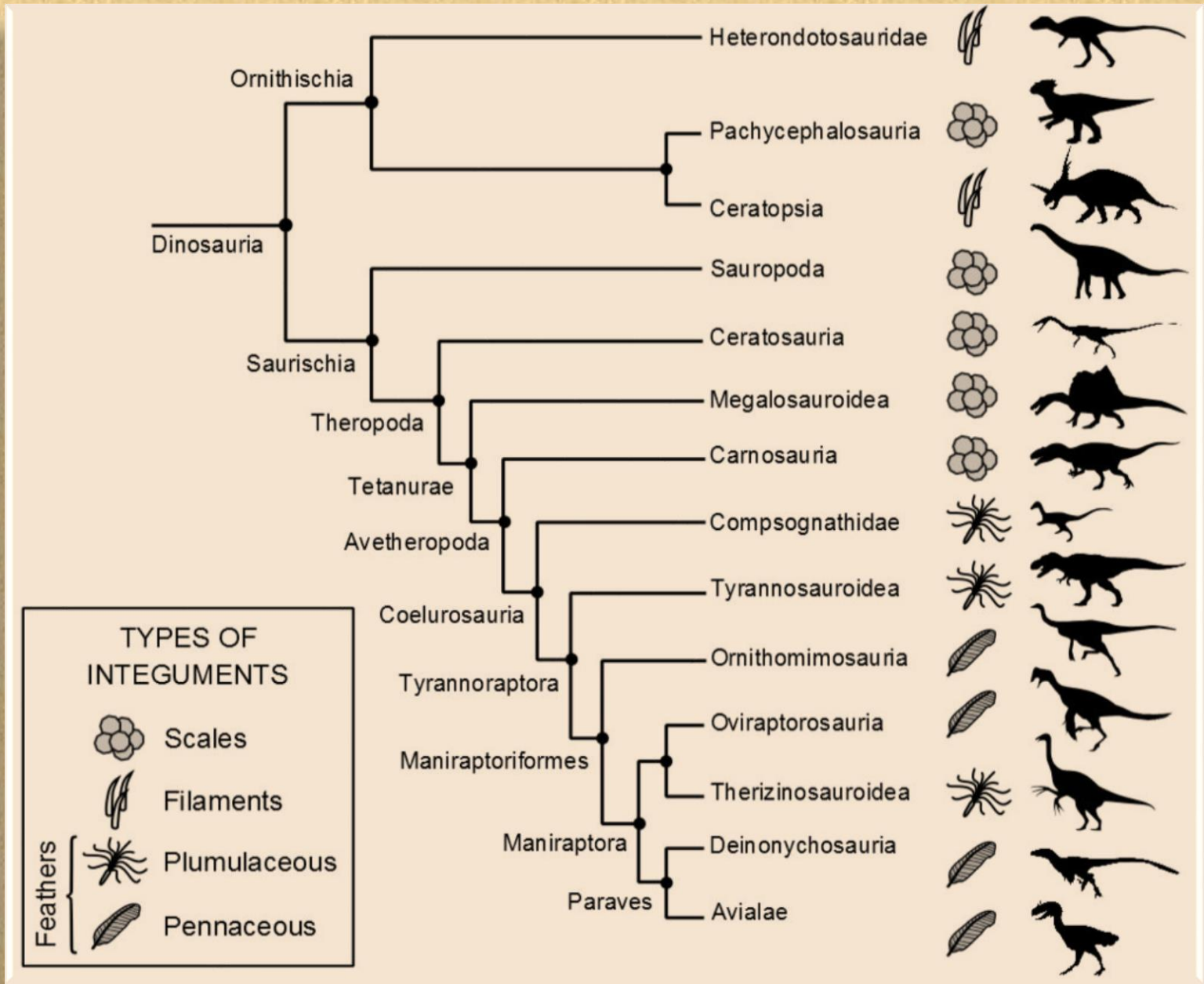
Principali implicazioni strutturali e fisiologiche

Comparsa e diversificazione delle piume (1)

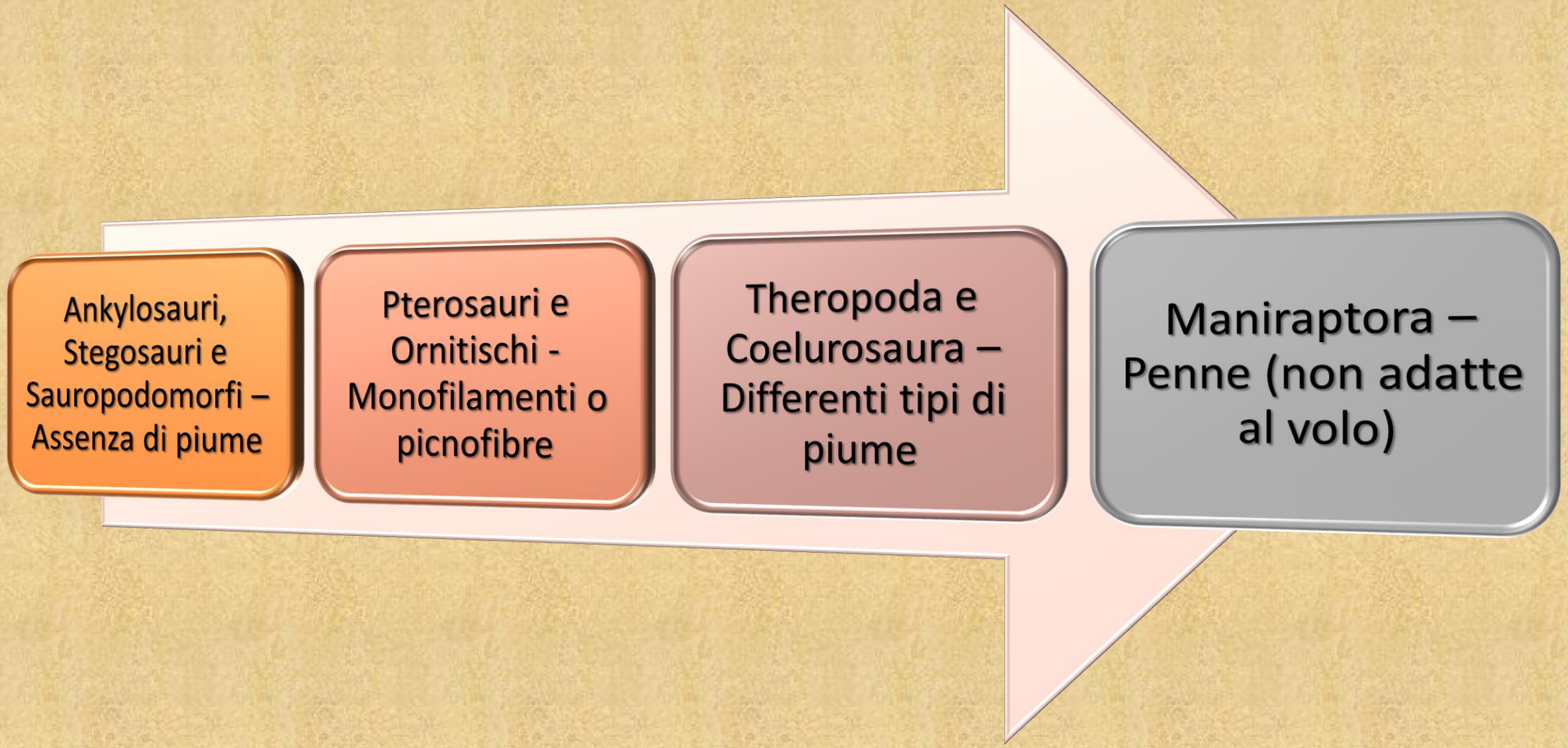
Principali funzioni



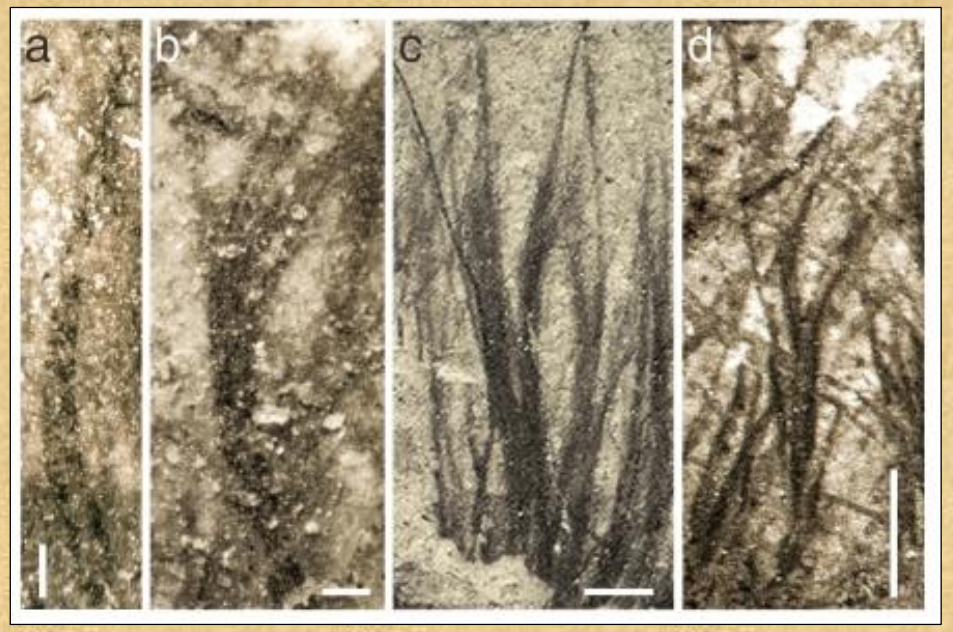
Comparsa e diversificazione delle piume (2)

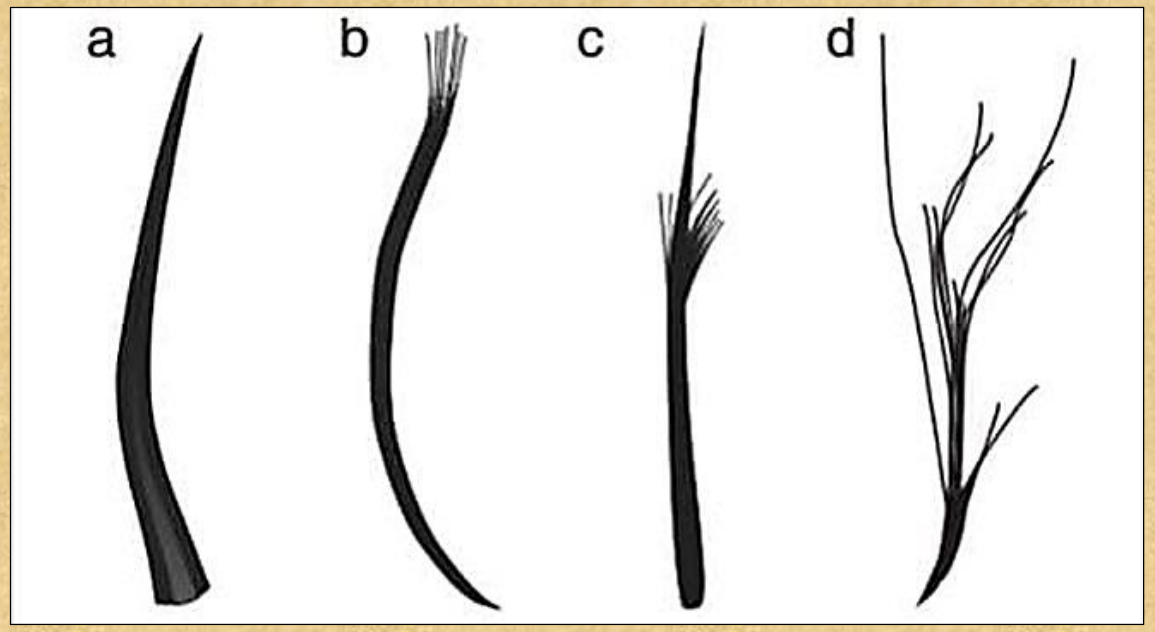


Comparsa e diversificazione delle piume (3)



Comparsa e diversificazione delle piume (4)





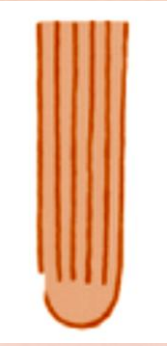
Quattro diversi tipi di picnofibre rinvenuti nei resti fossili di due pterosauri in Mongolia: i primi due sono monofilamenti con un andamento ricurvo che li fa intrecciare fra loro in piccole strutture simili a spazzole, mentre gli ultimi due hanno caratteristiche che li fanno assomigliare a penne. Analisi effettuata con microscopia elettronica a scansione. Le picnofibre contenevano inoltre melanosomi, cellule produttrici del pigmento melanina, che dovevano conferire all'animale una tinta color zenzero.

Yang, Z., Jiang, B., McNamara, M.E. *et al.* Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nat Ecol Evol* 3, 24–30 (2019)

Comparsa e diversificazione delle piume (5)

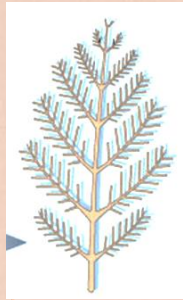
Protopiume presenti nei dinosauri e scomparse con l'evoluzione

Piuma a setola
(bristle-type feather)



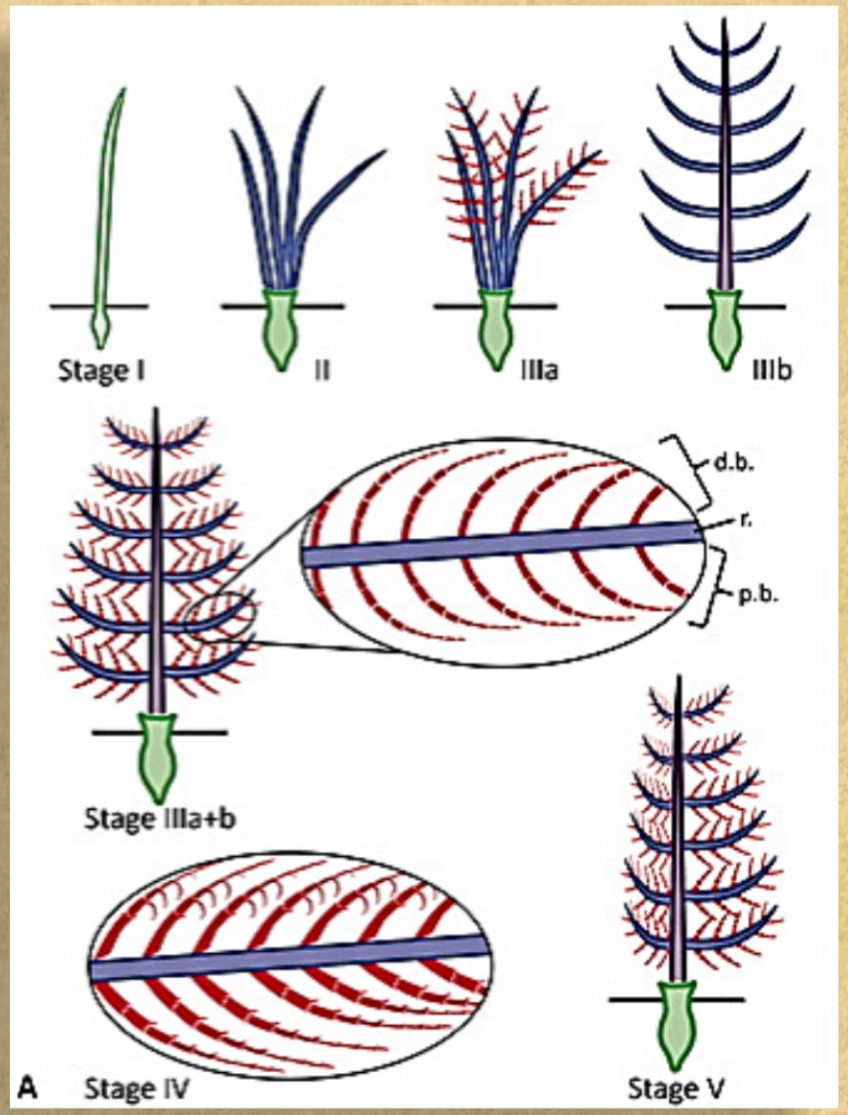
Piuma a pennello
(brush feather)

Piuma a nastro
(ribbon-like feather)



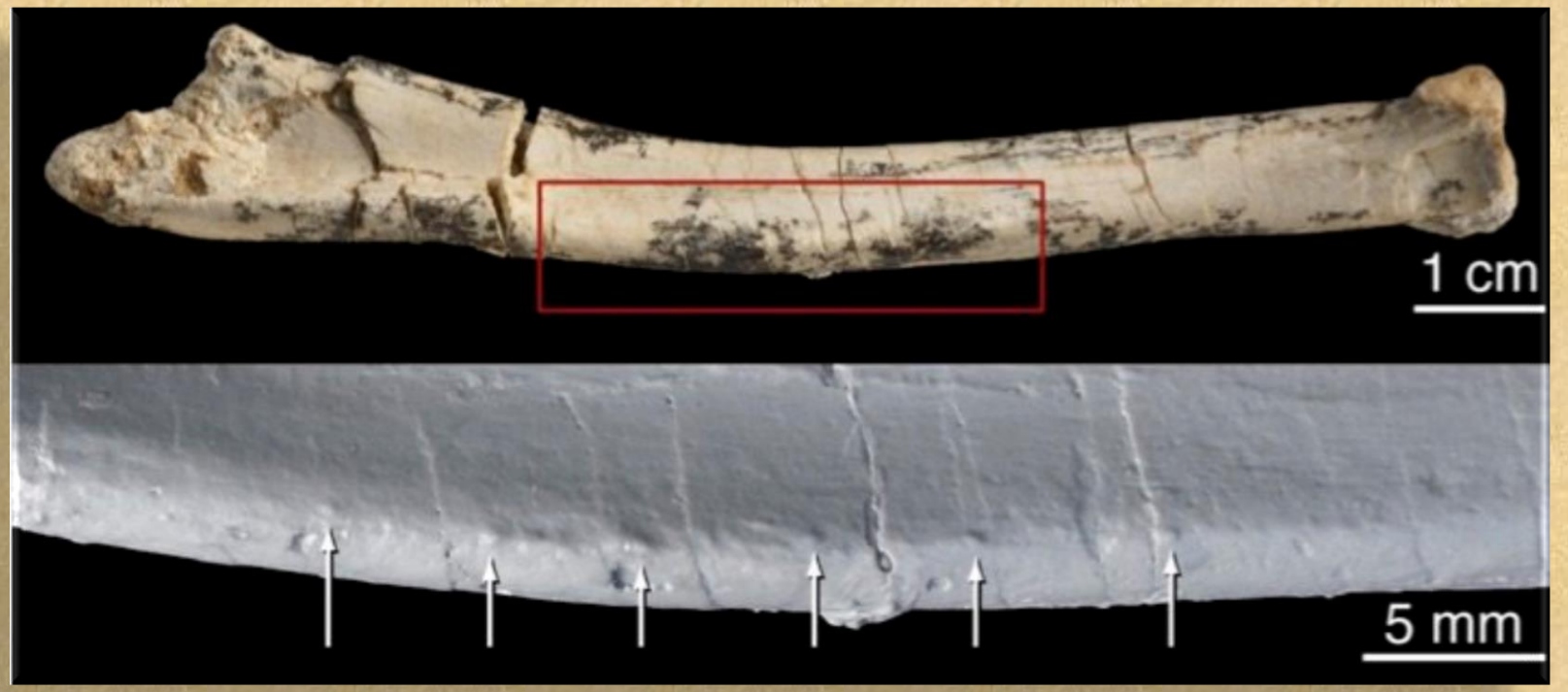
Penna aperta (open
pennaceous feather)

Attuale modello evolutivo delle piume



Stadio I: caratterizzata da un unico filamento
Stadio II: caratterizzato da un ciuffo di filamenti (barbe) nella fase.
Stadio III: alcuni filamenti si uniscono a formare un rachide (fusto centrale) (IIIa), e barbule (rami secondari segmentati) derivano dalle barbe (IIIb); quindi, queste caratteristiche si combinano per produrre ramificazioni terziarie (IIIa + b).
Stadio IV: le barbule si differenziano producendo barbule distali con uncini a ciascun nodo per incastrare le punte adiacenti e formare una penna chiusa.
Stadio V: comprende un'ampia gamma di sottocomponenti aggiuntivi. La maggior parte degli uccelli moderni possiede piume di stadio IV o V
In verde, calamo o equivalenti; in blu, barbe; in viola, rachide; in rosso barbule
(da: McKellar et al. 2011).

Evoluzione della struttura e funzione delle piume



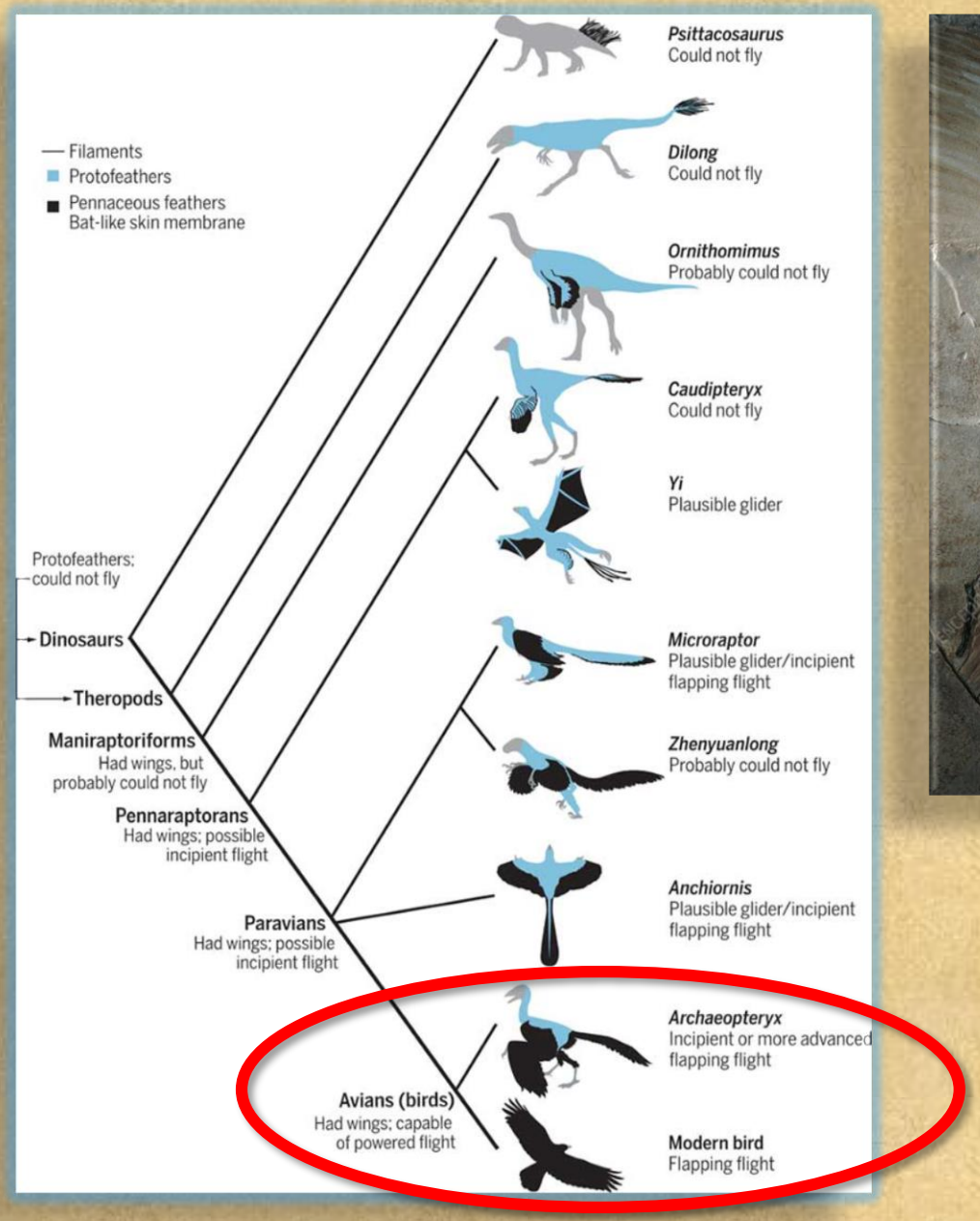
Nel clade dei Maniraptora compaiono le prime penne remiganti comunque non ancora adatte al volo

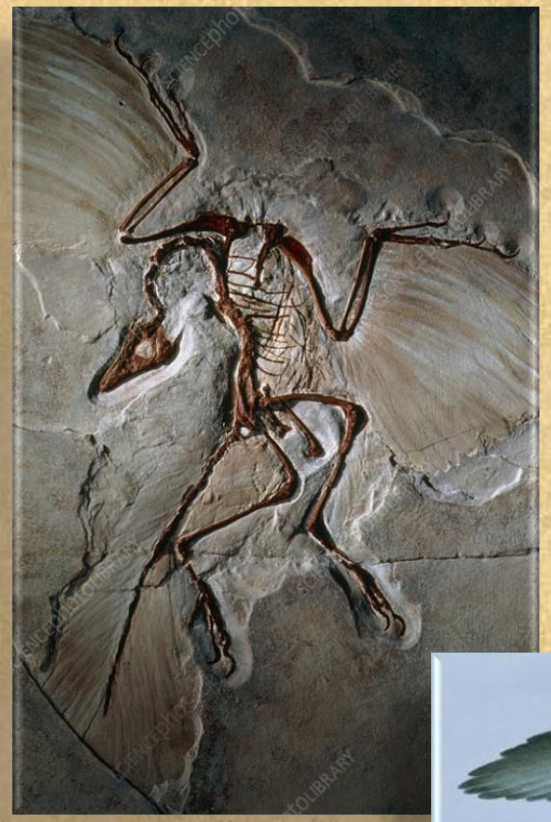
Studi sull'ulna dei Velociraptor hanno evidenziato la presenza di papille ossee (nella foto indicate da frecce) dove erano ancorate le penne remiganti

Esemplare fossile di Microraptor

Le frecce indicano la presenza di penne remiganti

Evoluzione della funzione delle piume – volo battente



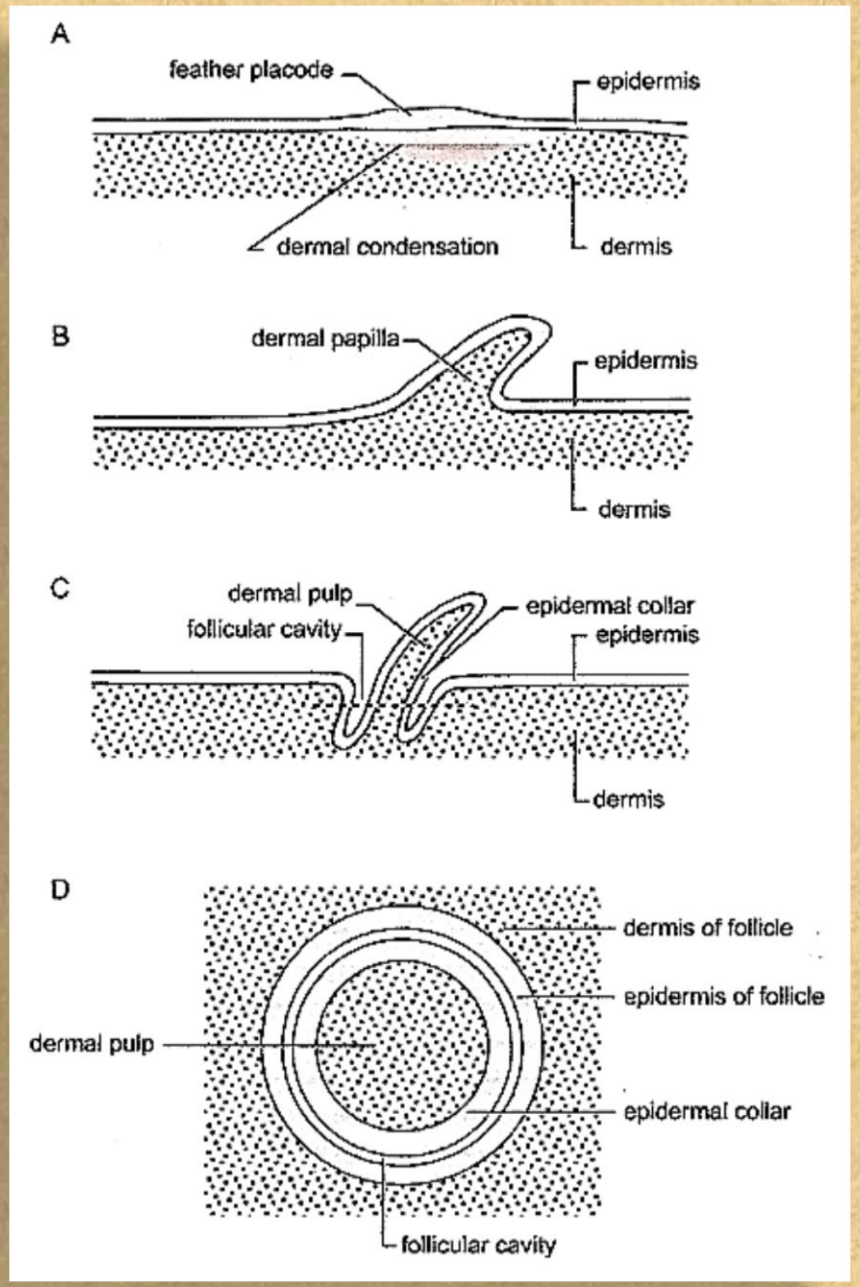


Solamente nei Dinosauri aviani le piume iniziano ad avere funzioni di volo simile a quello degli attuali uccelli (Archaeopteryx)

Biologia dello sviluppo delle piume

- Le piume rappresentano una innovazione evolutiva associata ad un complesso adattamento cutaneo
- Le piume originano da un placode associato a cellule dermiche
- Il placode è presente in tutti i vertebrati e tutte le appendici cutanee si formano da esso
- Il placode origina da un processo di modellazione controllato dall'attivazione e dall'inibizione di varie molecole
- Comparazioni genomiche dimostrano che le regioni proteine-codificanti coinvolte nella modellazione sono parte essenziale per il processo di sviluppo
- Questo meccanismo di controllo ebbe origine con la comparsa dei Vertebrati circa 500 Ma

Schema morfologico dello sviluppo di un follicolo di piuma



(A) Sviluppo del placode epidermico della piuma e condensazione dermica.

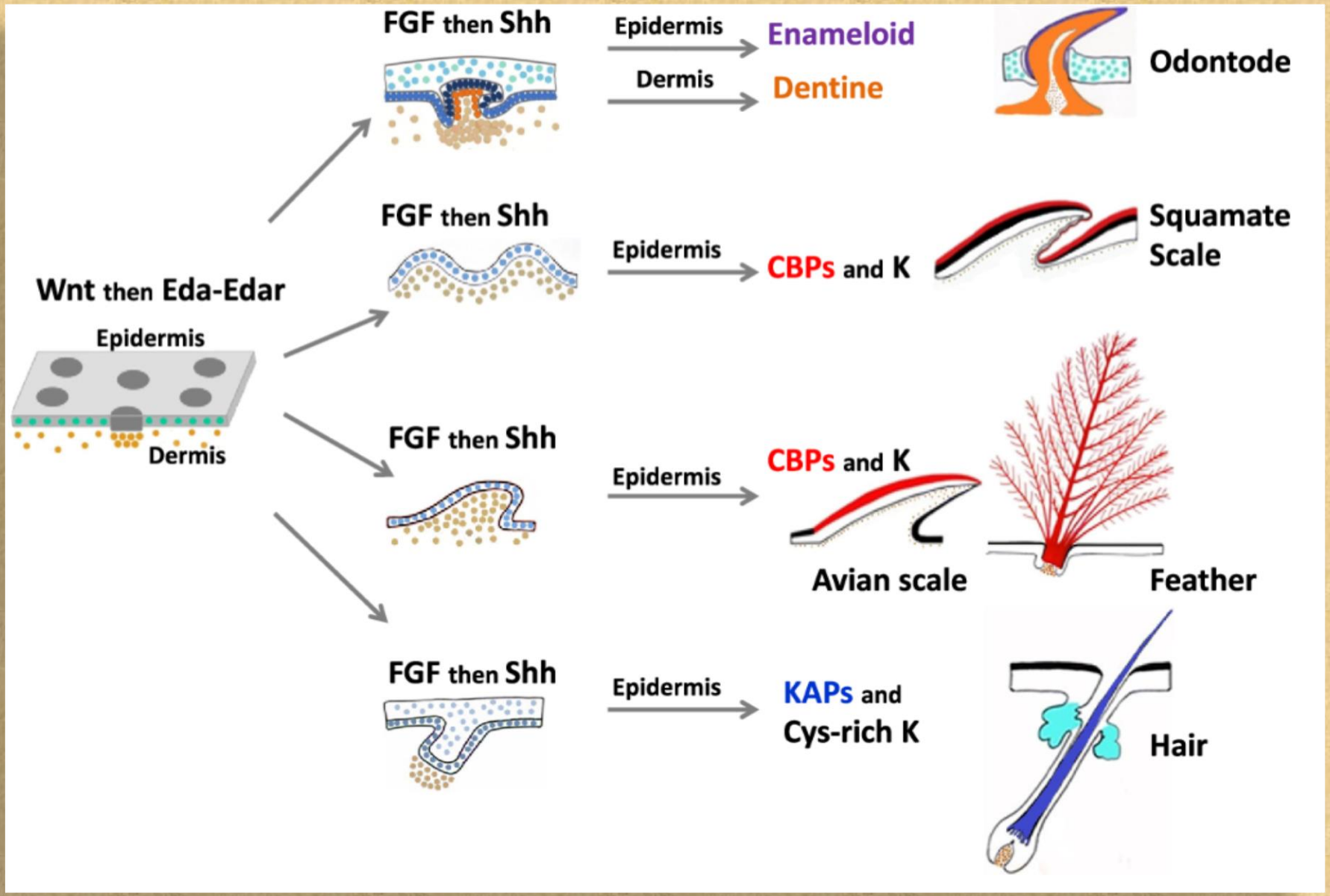
(B) Sviluppo di una papilla mediante proliferazione delle cellule del derma.

(C) Formazione del follicolo mediante invaginazione di un cilindro di tessuto epidermico attorno alla base della papilla della piuma.

(D) Sezione trasversale del follicolo della piuma come indicato dalla linea tratteggiata in C. Il follicolo è costituito da una serie di strati di tessuto: dalla periferia al centro il derma del follicolo, l'epidermide del follicolo (strato epidermico esterno), la cavità o lume del follicolo (spazio tra gli strati epidermici), il colletto del follicolo (strato epidermico interno) e la polpa dermica (tessuto al centro del follicolo). La proliferazione dei cheratinociti delle piume e la maggior parte della crescita della piuma avviene nel colletto del follicolo o epidermico

(da: Prum 1999).

Segnali molecolari (1)



Da Benton et al. The Early Origin of Feathers. Trends Ecol Evol. 2019

Segnali molecolari (2)

La formazione di placodi è controllata da vie di segnalazione ectodermiche-mesenchimali che sono rimaste conservate nel processo evolutivo (Wnt e sistema Eda-Edar). L'architettura di scaglie, piume e peli dipende da vie di segnale molto simili che vengono però espresse in modo diverso nello spazio e nel tempo

Wnt + Eda – Edar → **FGF20 e Shh (target di Eda)**

Mutazioni a carico del sistema Eda-Edar → Assenza di denti e scaglie in Zebrafish → Assenza di denti e peli nell'uomo

Segnali molecolari (3)

Inibizione della via Shh → Formazione delle piume inibita

- La formazione di scaglie, piume e peli dipende da vie-segnale simili espresse in modo diverso nello spazio-tempo
- Assenza di piumaggio in alcune parti del corpo in alcuni dinosauri (Kulindadromeus e Tyrannosaurus)
- Durante la loro evoluzione i Theropoda hanno ridotto il piumaggio sostituendolo con scaglie
- Nei Theropoda queste scaglie rappresentano una derivazione secondaria da piume
- Alcuni Mammiferi del Cretaceo (pangolino e topi) presentano scaglie morfologicamente simili
- Negli uccelli odierni inibizione della formazione di piume alle zampe che sono ricoperte di scaglie

Morfogenesi negli uccelli
(vie molecolari coinvolte)

BMP:NOGGIN	Formazione delle barbe
Shh	Crescita delle barbe
BMP:NOGGIN (alti livelli)	Formazione del rachide (fusione delle creste delle barbe)
GDF10 e GREM1	Regolazione mesenchimale delle penne
RA	Modulazione dell'angolatura barba/rachide

Genetica dell'evoluzione delle piume (1)

Identificazione di 193 geni in totale per lo sviluppo delle piume

Associazione di questi geni con 13307 CNEE

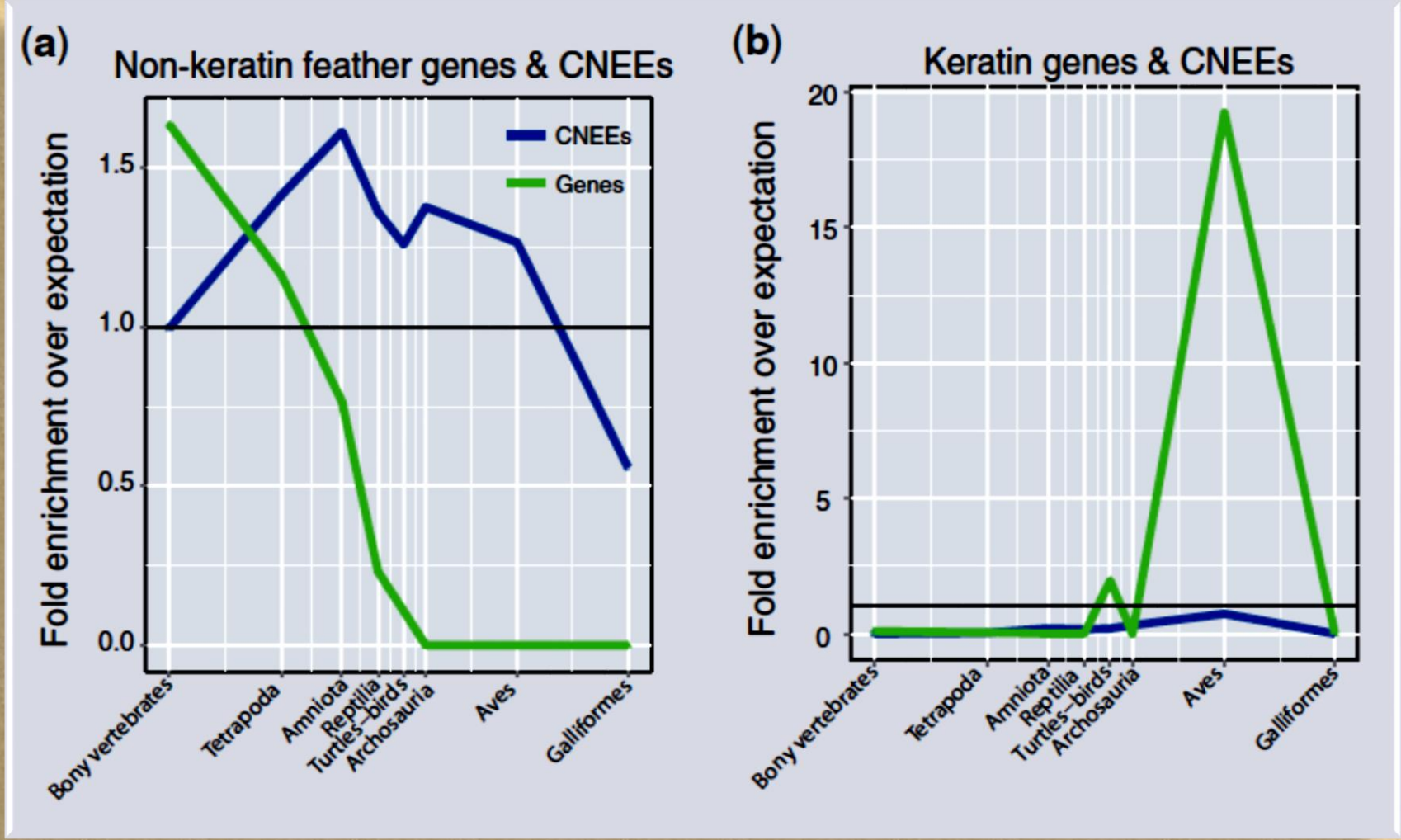
193 geni divisibili in 2 gruppi

67 geni cheratinici + CNEE cheratinici

126 geni non cheratinici + CNEE non cheratinici

Espansione di cluster di geni codificanti per cheratina sui cromosomi 25 (comparsa nelle tartarughe), 2 e 27 (comparsa negli Aves)

Genetica dell'evoluzione delle piume (2)



Dinamica evolutiva di geni non-cheratina per lo sviluppo delle piume & CNEE associati (n=126 geni) (a) e geni-cheratina & CNEE associati (n=67 geni) (b). La linea orizzontale nera indica l'aspettativa nulla del numero di nuovi geni (rispetto a tutti i geni nel genoma) o CNEE (distribuzione uniforme in tutto il genoma). I punti sopra questa linea indicano lignaggi su cui è sorto un numero di geni o CNEE superiore al previsto. In (b) il picco più grande è dovuto a espansione di cluster genici per cheratina sui cromosomi di pollo 2 e 27. Il picco piccolo nella tartaruga antenato è dovuto all'espansione di un cluster di geni-cheratina sul cromosoma 25

Da Lowe CB et al. Mol Biol Evol. 2015

BIBLIOGRAFIA (1)

- Benton MJ, Dhouailly D, Jiang B, McNamara M. The Early Origin of Feathers. Trends Ecol Evol. 2019 Sep;34(9):856-869
- Carney RM, Vinther J, Shawkey MD, D'Alba L, Ackermann J. New evidence on the colour and nature of the isolated Archaeopteryx feather. Nat Commun. 2012 Jan 24;3:637
- Lindgren J, Uvdal P, Sjövall P, Nilsson DE, Engdahl A, Schultz BP, Thiel V. Molecular preservation of the pigment melanin in fossil melanosomes. Nat Commun. 2012 May 8;3:824
- McNamara ME, Briggs DE, Orr PJ, Field DJ, Wang Z. Experimental maturation of feathers: implications for reconstructions of fossil feather colour. Biol Lett. 2013 Mar 27;9(3):20130184
- Barrett PM, Evans DC, Campione NE. Evolution of dinosaur epidermal structures. Biol Lett. 2015 Jun;11(6):20150229
- Lingham-Soliar T, Feduccia A, Wang X. A new Chinese specimen indicates that 'protofeathers' in the Early Cretaceous theropod dinosaur Sinosauropteryx are degraded collagen fibres. Proc Biol Sci. 2007 Aug 7;274(1620):1823-9

BIBLIOGRAFIA (2)

- McNamara ME, Zhang F, Kearns SL, Orr PJ, Toulouse A, Foley T, Hone DWE, Rogers CS, Benton MJ, Johnson D, Xu X, Zhou Z. Fossilized skin reveals coevolution with feathers and metabolism in feathered dinosaurs and early birds. Nat Commun. 2018 May 25;9(1):2072
- Wu P, Lai YC, Widelitz R, Chuong CM. Comprehensive molecular and cellular studies suggest avian scutate scales are secondarily derived from feathers, and more distant from reptilian scales. Sci Rep. 2018 Nov 13;8(1):16766
- Edwards NP, van Veelen A, Anné J, Manning PL, Bergmann U, Sellers WI, Egerton VM, Sokaras D, Alonso-Mori R, Wakamatsu K, Ito S, Wogelius RA. Elemental characterisation of melanin in feathers via synchrotron X-ray imaging and absorption spectroscopy. Sci Rep. 2016 Sep 23;6:34002
- Brusatte SL, O'Connor JK, Jarvis ED. The Origin and Diversification of Birds. Curr Biol. 2015 Oct 5;25(19):R888-98
- Yang, Z., Jiang, B., McNamara, M.E. *et al.* Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nat Ecol Evol* 3, 24–30 (2019)
- Lowe CB, Clarke JA, Baker AJ, Haussler D, Edwards SV. Feather development genes and associated regulatory innovation predate the origin of Dinosauria. Mol Biol Evol. 2015 Jan;32(1):23-8

Università Politecnica delle Marche

Facoltà di Scienze - Corso di Laurea in Scienze Biologiche

Tesi di Laurea

Evoluzione delle piume

Relatore: Ch.mo Prof. Vincenzo Caputo Barucchi

Laureando: Michele Maria Negri

Anno Accademico 2019-20

INTRODUZIONE

Quando si parla di piume è naturale associarle agli uccelli e alla loro attività più caratteristica: il volo. Studi e ricerche recenti hanno fatto comprendere il modo in cui questi annessi cutanei si sono originati e successivamente evoluti, nonché le funzioni che probabilmente avevano al momento della loro comparsa. La comparsa delle prime piume infatti avvenne già nella prima metà del Triassico (circa 80 milioni di anni fa), quindi non solo prima della comparsa dei primi uccelli ma prima ancora che i dinosauri non-aviani e pterosauri popolassero la Terra. E' interessante puntualizzare che i tipi di piume presenti in questi animali erano più numerosi delle tipologie che costituiscono il piumaggio degli uccelli moderni. Se in questi ultimi sono riconoscibili 7 tipi principali (penne remiganti, penne timoniere, penne di contorno, semipiume, piume, filopiume, setole), nei dinosauri esistevano perlomeno altri tre tipi poi scomparsi con l'evoluzione (piuma a pennello o brush feather, piuma a nastro o ribbon-like feather e penne aperta o open pennaceous feather). Queste piume non avevano comunque una funzione aereodinamica e non rendevano assolutamente possibile la funzione del volo. Quindi le piume che oggi vediamo devono essersi evolute da altri tipi ancestrali presenti negli pterosauri e nei dinosauri non-aviani, acquisendo quindi solo in seguito la loro peculiare funzione.

POSSIBILI CAUSE DELLA COMPARSA DELLE PIUME

Se non è stata la necessità di librarsi in volo, le cause della loro comparsa devono essere altre. Probabilmente la loro origine è legata all'estinzione di massa avvenuta alla fine del Permiano. Questo evento catastrofico ha portato ad rapido riscaldamento globale, alla precipitazione di piogge acide e alla stagnazione degli oceani e dei mari. Questi eventi si sono verificati non una ma più volte: in queste condizioni la vita si è dovuta riprendere ed è stata repressa ripetutamente, portando all'estinzione di oltre il 90% delle specie (sia terrestri che acquatiche). I vertebrati di media stazza che vivevano a terra hanno modificato il loro ritmo fisiologico ed ecologico mediante l'aumento del metabolismo e una migliorata capacità di procurarsi il cibo. Questa selezione ha portata a quella situazione definita come "corsa agli arti" tra arcosauri e sinapsidi, che ha portato al cambiamento della postura da quella "tentacolare" a quella eretta. Lo studio della microstruttura delle ossa mostra che arcosauri e sinapsidi del Triassico possedevano piccoli canali corticali e lacune cellulari dove venivano prodotti eritrociti di piccole dimensioni che rendevano possibile una elevata capacità aerobica. La presenza di isotopi di ossigeno ritrovati nei reperti fossili suggeriscono che l'endotermia si è evoluta in questi animali. Dinosauri e pterosauri possedevano sacchi aeriferi come negli uccelli che garantivano la unidirezionalità del flusso d'aria, incrementando la loro

attività e resistenza (competizione preda/predatore). Il cambio della postura e del ritmo fisiologico-metabolico (endotermia) ha permesso una migliore locomozione e la capacità di respirare durante la corsa. La presenza di endotermia nei sinapsidi e arcosauri ha quindi portato allo sviluppo di appendici cutanee isolanti (peli oppure piume) la cui funzione fondamentale era la termoregolazione. Le piume quindi avevano inizialmente lo scopo principale di assicurare una copertura isolante, necessaria soprattutto nelle specie più piccole con basso rapporto massa-superficie, oltre che garantire un effetto visivo e ornamentale ma non erano ancora adatte per il volo.

DIVERSIFICAZIONE MORFOLOGICA DELLE PIUME

Come si sono diversificate le piume nel corso dell'evoluzione?
Negli pterosauri e nei dinosauri ornitischi sono stati ritrovati i seguenti tipi di piume:

a) Piume a monofilamento (picnofibre) molto simili ai peli dei mammiferi
b) Piume a setola
c) Piume ad aculei
d) Filamenti trapuntati o a grappolo,

Tutti i tipi sopra menzionati avevano probabilmente funzioni di copertura, protezione e ornamentale.
Nei dinosauri teropodi è stata ritrovata una varietà di piumaggio più ampia.
Nel clade dei coelurosauri sono state rinvenute le stesse tipologie dei gruppi precedenti.
Nel clade dei maniraptora compaiono le prime penne. Lo studio dell'ulna di un Velociraptor ha confermato la presenza di papille ossee, luogo di inserzione delle penne remiganti. Tuttavia non sembra fossero usate ancora per un volo battente ma piuttosto per il volo planato. Solo con i dinosauri aviani si inizia a parlare di un vero e proprio volo battente, come nel caso dell'Archeopterix. Tuttavia non in tutti i dinosauri sono state ritrovate evidenze della presenza di piume, come nel caso degli Ankylosauri, degli Stegosauri, dei sauropodomorfi e anche nel Tyrannosaurus rex. In altri dinosauri, come ad esempio nel Mulindradomeus, viene riportata l'assenza di piume in alcune parti del corpo, in particolar modo a livello delle zampe e coda, dove il piumaggio era sostituito da scaglie.

MECCANISMI MOLECOLARI NELLO SVILUPPO DELLE PIUME

Le piume sono una innovazione evolutiva associata ad un complesso adattamento cutaneo. Durante il loro sviluppo, le piume, come tutte le appendici cutanee di tutti i vertebrati, si originano da una struttura detta placode, associato alle cellule dermiche. Il placode origina da una complessa attività di modellazione regolata dall'attivazione e dall'inibizione di varie molecole. Comparazioni genomiche mostrano che le regioni proteine codificanti coinvolte nella attività di modellazione sono una parte essenziale per lo sviluppo, un controllo che ha origine con la comparsa dei vertebrati (circa 500 Ma). La formazione dei placodi è controllato da vie di segnalazione ectoderma-mesenchimali che sono rimaste conservate nelle specie, genericamente dalle vie Wnt e Eda-Edar. Mutazioni a carico del sistema Eda-Edar possono causare per esempio l'assenza di denti e scaglie nei zebrafish e l'assenza di denti e peli nell'uomo; gli studi condotti hanno potuto così riscontrare una omologia nella formazione di appendici cutanee.
Durante la morfogenesi negli uccelli diverse vie molecolari vengono coinvolte nella formazione della piuma.
<u>La formazione delle barbe</u> viene controllata da sistemi proteici coinvolti nello sviluppo di vari tessuti corporei fra i quali il tessuto osseo, nervoso e muscolare; particolarmente importanti sono le proteine del sistema BMP (Bone morphogenetic protein) e la proteina Noggin (che funziona come inibitore di alcune BMP).
<u>La crescita delle barbe</u> è controllata dalla proteina Shh (o sonic hedgehog, una delle tre proteine della famiglia delle hedgehog).

La formazione del rachide è data dalla fusione delle creste delle barbe ad alte concentrazioni di complesso proteico BMP:Noggin.
L'angolatura barba-rachide viene infine modulata dall'acido retinico (RA).
Altre molecole quali GDF10 e GREM1 sono invece coinvolte nella regolazione mesenchimale delle penne.
Le piume sono il principale annesso cutaneo che caratterizza gli uccelli moderni; ciononostante esse non si formano su tutto il corpo e molte specie a livello delle zampe presentano scaglie. Da un punto di vista molecolare queste scaglie sono però più simili alle piume che alle scaglie presenti in alcuni altri animali come per esempio gli alligatori. Infatti in queste parti del corpo degli uccelli la formazione di piumaggio viene inibita mediante l'inibizione della via Shh (uno dei target di Eda insiame a FGF20). Quindi possiamo desumere che le scaglie che gli uccelli (e conseguentemente dei dinosauri) sono di derivazione secondaria dalle piume. Queste tipologia di scaglie sono presenti anche in alcuni mammiferi odierni (quali pangolino e topi) ed erano presenti nei mammiferi del periodo cretaceo. Queste scoperte ci hanno fatto capire che l'architettura delle scaglie, dei peli e delle piume è modulata da vie di segnalazione sostanzialmente simili tra loro, ma che possiedono dinamiche di espressione diverse da un punto di vista spaziale e temporale.

GENETICA DELL'EVOLUZIONE DELLE PIUME

Lo sviluppo delle piume negli uccelli odierni è controllato da 193 geni associati a 13307 CNEE (elementi non esonici conservati). Questi 193 geni possono essere divisi in due gruppi: 67 geni cheratinici (con CNEE cheratinici associati) per la sintesi di β-cheratina e 126 geni non cheratinici (con CNEE non cheratinici associati).
Studi di genetica comparata hanno permesso di ipotizzare la dinamica evolutiva di questi due gruppi.
Per quanto riguarda i geni non cheratinici si stima che l'86% dei geni regolatori e il 100% dei geni strutturali erano presenti prima dell'origine dei Dinosauria. Il processo evolutivo che conduce agli uccelli moderni è peraltro caratterizzato dalla riduzione delle dimensioni e del peso corporei per rendere più agevole la funzione del volo (miniaturizzazione del dinosauro): questo avviene grazie alla regolazione dell'attività del fattore di crescita insulino-simile (IGF) mediante variazioni dell'espressione di proteine leganti specifiche.
Per quanto riguarda i cluster di geni codificanti per la β-cheratina si è verificata una espansione sul cromosoma 25 in corrispondenza con la comparsa di progenitori della tartaruga e sui cromosomi 2 e 27 in corrispondenza della comparsa degli Aves.

BIBLIOGRAFIA

- Benton MJ, Dhouailly D, Jiang B, McNamara M. The Early Origin of Feathers. Trends Ecol Evol. 2019 Sep;34(9):856-869
- Carney RM, Vinther J, Shawkey MD, D'Alba L, Ackermann J. New evidence on the colour and nature of the isolated Archaeopteryx feather. Nat Commun. 2012 Jan 24;3:637
- Lindgren J, Uvdal P, Sjövall P, Nilsson DE, Engdahl A, Schultz BP, Thiel V. Molecular preservation of the pigment melanin in fossil melanosomes. Nat Commun. 2012 May 8;3:824
- McNamara ME, Briggs DE, Orr PJ, Field DJ, Wang Z. Experimental maturation of feathers: implications for reconstructions of fossil feather colour. Biol Lett. 2013 Mar 27;9(3):20130184
- Barrett PM, Evans DC, Campione NE. Evolution of dinosaur epidermal structures. Biol Lett. 2015 Jun;11(6):20150229
- Lingham-Soliar T, Feduccia A, Wang X. A new Chinese specimen indicates that 'protofeathers' in the Early Cretaceous theropod dinosaur Sinosauropteryx are degraded collagen fibres. Proc Biol Sci. 2007 Aug 7;274(1620):1823-9

- McNamara ME, Zhang F, Kearns SL, Orr PJ, Toulouse A, Foley T, Hone DWE, Rogers CS, Benton MJ, Johnson D, Xu X, Zhou Z. Fossilized skin reveals coevolution with feathers and metabolism in feathered dinosaurs and early birds. Nat Commun. 2018 May 25;9(1):2072
- Wu P, Lai YC, Widelitz R, Chuong CM. Comprehensive molecular and cellular studies suggest avian scutate scales are secondarily derived from feathers, and more distant from reptilian scales. Sci Rep. 2018 Nov 13;8(1):16766
- Edwards NP, van Veelen A, Anné J, Manning PL, Bergmann U, Sellers WI, Egerton VM, Sokaras D, Alonso-Mori R, Wakamatsu K, Ito S, Wogelius RA. Elemental characterisation of melanin in feathers via synchrotron X-ray imaging and absorption spectroscopy. Sci Rep. 2016 Sep 23;6:34002
- Brusatte SL, O'Connor JK, Jarvis ED. The Origin and Diversification of Birds. Curr Biol. 2015 Oct 5;25(19):R888-98
- Yang, Z., Jiang, B., McNamara, M.E. *et al.* Pterosaur integumentary structures with complex feather-like branching. *Nat Ecol Evol* 3, 24–30 (2019)
- Lowe CB, Clarke JA, Baker AJ, Haussler D, Edwards SV. Feather development genes and associated regulatory innovation predate the origin of Dinosauria. Mol Biol Evol. 2015 Jan;32(1):23-8