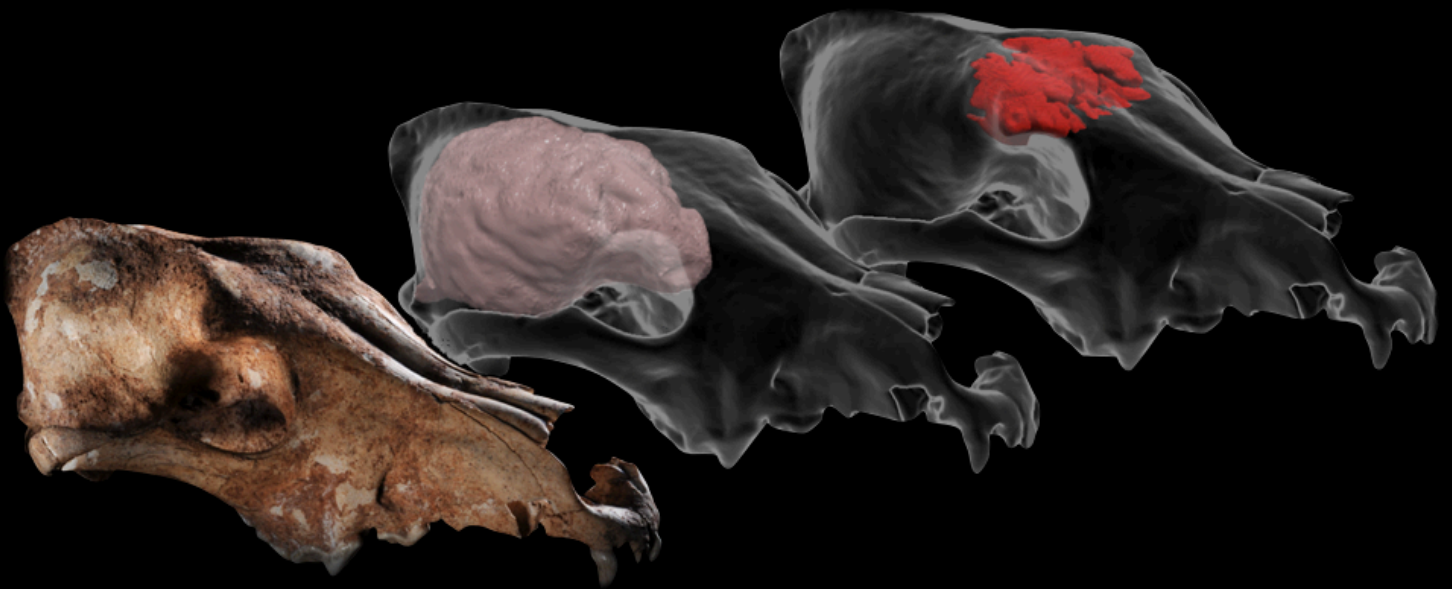
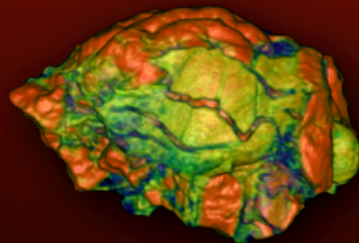
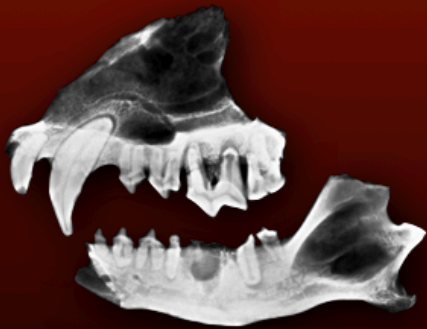




Analisi tomografiche nell'indagine paleobiologica dei grandi carnivori pleistocenici italiani



DAWID ADAM IURINO



Dottorato di Ricerca in Scienze della Terra
XXVI CICLO

Dipartimento di Scienze della Terra

Sapienza Università di Roma



Dottorato di Ricerca in Scienze della Terra

XXVI CICLO

**Analisi tomografiche nell'indagine paleobiologica dei grandi
carnivori pleistocenici italiani**

DAWID ADAM IURINO

A.A. 2012-2013

Tutor Dott. Raffaele Sardella

Coordinatore dottorato Prof. Laura Corda

*A tutti i giovani che con sacrificio e dedizione
si occupano di ricerca in questo paese.*

*A Titti e Micetta,
due splendidi felini che mi hanno tenuto
compagnia per oltre 20 anni.*

INDICE

Prefazione	8
<i>Capitolo 1. Introduzione</i>	9
1.1 Scopo della tesi	9
1.2 Tomografia computerizzata in paleontologia	9
1.2.1 Cenni storici	14
1.2.2 Limiti e problematiche tecniche	16
1.2.3 Potenzialità e campi di applicazione	17
1.3 I carnivori	18
1.4 I grandi carnivori pleistocenici italiani	19
1.4.1 Canidae	19
1.4.2 Hyaenidae	22
1.4.3 Felidae	24
<i>Capitolo 2. La paleopatologia</i>	32
2.1 Obiettivi dell'indagine paleopatologica	32
2.2 Introduzione alla paleopatologia	32
2.2.1 Cenni storici	34
2.2.2 Paleopatologia animale	37
2.3 Processi tafonomici e conservazione delle ossa	38
2.4 Le patologie	40
2.4.1 I denti	40
2.4.2 Le ossa del cavo orale	41
2.4.3 Osteomieliti	44
2.4.4 Fratture e lesioni	45
2.5 Tecniche tomografiche nell'indagine paleopatologica	45
2.5.1 Sezioni virtuali	46
2.5.2 Densimetria ossea	47
2.6 Materiali e metodi	48
2.6.1 Acquisizione dati tomografici	48
2.6.2 Software utilizzati	48
2.6.3 Materiale fossile	49

2.6.4	Materiale di confronto	49
2.7	Identificazione, diagnosi e inferenze delle paleopatologie: Casi studio	50
2.7.1	<i>Cuon alpinus</i> di San Sidero (Puglia)	50
2.7.2	<i>Canis lupus</i> di Grotta Romanelli (Puglia)	58
2.7.3	<i>Crocuta crocuta</i> di San Sidero (Puglia)	62
2.7.4	Tracce di predazione	65
2.7.5	<i>Acinonyx pardinensis</i> di Pantalla (Umbria)	69
2.7.6	<i>Meles meles</i> di Ingarano (Puglia)	70
2.8	Considerazioni conclusive	75
 <i>Capitolo 3. La paleoneurologia</i>		77
3.1	Obiettivi dell'indagine paleoneurologica	77
3.2	Introduzione alla paleoneurologia	77
3.2.1	Cenni storici	79
3.2.2	Endocast: definizione ed utilizzo in paleoneurologia	80
3.3	Processi tafonomici e conservazione delle cavità endocraniche	83
3.4	L'encefalo dei carnivori	84
3.4.1	Le aree funzionali	87
3.5	Materiali e metodi	89
3.5.1	Acquisizione dati tomografici	89
3.5.2	Software utilizzati	90
3.5.3	Materiale fossile	90
3.5.4	Materiale di confronto	91
3.6	Realizzazione ed analisi degli endocast: Casi studio	91
3.6.1	Casi problematici	91
3.6.2	<i>Megantereon cultridens</i> del Valdarno Superiore	92
3.6.3	<i>Homotherium latidens</i> di Pirro Nord	94
3.6.4	<i>Panthera pardus</i> dei Prati Fiscali (Roma, Lazio)	96
3.6.5	<i>Canis lupus</i> di Grotta Romanelli (Puglia)	98
3.6.6	<i>Felis</i> sp. aff. <i>Felis chaus</i> di Ingarano (Puglia)	101

3.6.7 <i>Crocota crocuta</i> di Melpignano (Puglia)	108
3.6.8 Machairodontini	111
3.7 Considerazioni conclusive	124
<i>Capitolo 4. Le ricostruzioni</i>	127
4.1 Obiettivi delle ricostruzioni	127
4.2 Introduzione	127
4.2.1 Perché ricostruire un organismo estinto	129
4.2.2 Cos'è possibile ricostruire	129
4.2.3 Ricostruzioni 3D: tipologie e applicazioni	131
4.3 Materiali e metodi	133
4.3.1 Acquisizione dati tomografici	133
4.3.2 Software utilizzati	133
4.3.3 Materiale fossile	135
4.3.4 Materiale di confronto	135
4.4 Realizzazione di ricostruzioni e inferenze: casi studio	135
4.4.1 <i>Acinonyx pardinensis</i> di Pantalla (Umbria)	135
4.4.2 <i>Canis lupus</i> di Grotta Romanelli (Puglia)	145
4.4.3 <i>Lynx issiodorensis</i> e <i>Lutra</i> sp. di Pantalla (Umbria)	147
4.4.4 <i>Felis</i> sp. aff. <i>Felis chaus</i> di Ingarano (Puglia)	152
4.5 Considerazioni conclusive	153
4.6 Conclusioni generali	155
Bibliografia	158
Appendice	180
Ringraziamenti	186

PREFAZIONE

La presente tesi di dottorato è il risultato della mia attività triennale di ricerca sulle applicazioni tomografiche in ambito paleontologico. Quando ho iniziato il lavoro nel 2010 in Italia il settore della paleontologia virtuale applicata alle faune quaternarie era ed è tuttora un settore in fase di lento sviluppo con pochissimi lavori pubblicati, per lo più frutto di collaborazioni con enti di ricerca e università estere. Sebbene le potenzialità e la versatilità di questi sistemi siano nettamente superiori ai metodi di indagine convenzionali, le ragioni della loro scarsità nell'ambito della ricerca paleontologica nazionale, sono dovute sostanzialmente alla mancanza di figure professionali capaci di operare in questo settore. In termini pratici, questo tipo di analisi richiede una conoscenza dell'anatomia e della morfologia, integrate da una conoscenza tecnica degli strumenti tomografici e soprattutto dei software per la formattazione e l'elaborazione di immagini mediche.

Partendo da questo importante gap, ho ritenuto interessante approfondire queste tematiche nel tentativo di acquisire le competenze necessarie per realizzare il primo lavoro in Italia avente come soggetto i carnivori pleistocenici italiani (le ragioni della scelta di questo Ordine di mammiferi sono discusse nel capitolo 1.3). Data la grande mole di informazioni acquisite, ho ritenuto opportuno selezionare e sviluppare tre tematiche principali discusse nei seguenti capitoli:

- ♣ *Capitolo 2 (La paleopatologia)*: individuazione e analisi di anomalie e patologie ossee del cranio.
- ♣ *Capitolo 3 (La paleoneurologia)*: realizzazione ed analisi di calchi encefalici (endocast).
- ♣ *Capitolo 4 (Le ricostruzioni)*: realizzazione di ricostruzioni bi- e tridimensionali come supporto per la ricerca.

I dati presentati in questa tesi sono anche il risultato di fruttuose collaborazioni avviate durante gli ultimi tre anni e che hanno portato, o porteranno nel prossimo futuro, alla pubblicazione di alcuni articoli su riviste peer-reviewed.

INTRODUZIONE

1.1 Scopo della tesi

Il complesso mosaico di conoscenze della storia evolutiva dei carnivori è il risultato di indagini specifiche riguardanti diversi aspetti anatomici, morfo-funzionali, filogenetici e biocronologici di questi mammiferi. L'obiettivo della tesi è quello di ampliare queste conoscenze proponendo ed applicando nuove metodologie di indagine utilizzate per analizzare in dettaglio l'autoecologia dei grandi carnivori pleistocenici italiani. I reperti presi in considerazione in questo lavoro riguardano unicamente crani provenienti da diversi siti paleontologici italiani datati tra 1.8 e 0.4 ma. Le località considerate sono l'area del Valdarno Superiore (Toscana), Pantalla (Umbria), Pirro Nord, Ingarano, San Sidero, Melpignano, Grotta Romanelli (Puglia).

Combinando la versatilità delle immagini tomografiche con i software di *medical imaging* e grafica 3D, sono stati indagati due settori ad oggi ancora ampiamente inesplorati nei carnivori: la paleopatologia e la paleoneurologia. Lo studio delle tracce patologiche e di anomalie riscontrate su ossa fossili è il campo d'indagine della paleopatologia, mentre la paleoneurologia comprende l'analisi neuroanatomica degli endocast o calchi encefalici. Inoltre per consentire e facilitare le analisi, la computer grafica è stata largamente utilizzata nella produzione di ricostruzioni e modelli 3D inediti come supporto per la ricerca.

1.2 Tomografia computerizzata in paleontologia

Lo strumento fondamentale delle discipline evuzionistiche è stato per molto tempo la comparazione descrittiva, strettamente centrata e influenzata dall'esperienza soggettiva dei singoli ricercatori. L'introduzione della statistica e della biometria (soprattutto dagli anni '30 del secolo scorso) e le facilitazioni di elaborazione dati introdotte con la diffusione di software e computer

(soprattutto negli ultimi 20 anni) hanno dato il via a una seconda fase analitica in questi settori, dove attraverso un approccio sistemico le ipotesi evolutive possono essere interpretate e verificate in termini probabilistici e sperimentali. Oyvind Hammer, un paleontologo e matematico norvegese, ha introdotto il termine "paleontologia computerizzata" nel 1996, per indicare l'uso di modelli matematici, simulazioni virtuali e computer grafica in paleontologia (Mallison, 2011). Le analisi cladistiche utilizzano insiemi di caratteri ereditabili per produrre inferenze filogenetiche. Le analisi fenetiche analizzano la variabilità biologica del prodotto dell'espressione genica (fenotipo) per caratterizzare le affinità funzionali e strutturali degli organismi. In entrambi i casi le metodologie e il substrato concettuale sono spesso comuni, sviluppati sulla base di impostazioni logico-formali che trovano espressione nell'applicazione di algoritmi, statistica multivariata e software dedicati. Negli anni '70 Hounsfield ha progettato e sviluppato la tecnologia tomografica, introducendo nella radiologia e nei settori biomedici uno degli strumenti diagnostici più importanti (Chhem, 2008). L'uso di radiografie per l'analisi anatomica e morfologica delle strutture interne è limitato da due fattori principali. Il primo è la sovrapposizione dei volumi, che vengono sottoposti ad un fascio radioattivo e restituiscono un'immagine dove tutte le strutture coinvolte sono proiettate e "schiacciate" su un piano, perdendo l'informazione volumetrica della terza dimensione. Il secondo limite riguarda un errore di parallasse, dovuto appunto alla geometria del fascio radioattivo e alla sua proiezione. La distorsione è minima se lo scopo è diagnostico, ma su uno studio morfologico può alterare sensibilmente i risultati (Chhem, 2008). La tomografia computerizzata elimina questi vincoli utilizzando un fascio radioattivo planare, che attraversa solamente una singola sezione dell'intero volume. La sorgente radioattiva compie un giro di 360° intorno alla sezione esaminata, e il sensore ricevente (in posizione opposta alla sorgente) ottiene così informazioni multiple su ogni singola unità irradiata da tutte le direzioni possibili (Iurino et al. 2013a). Queste unità volumetriche (voxels) sono rappresentate lungo il piano di scansione dalla risoluzione del fascio (in pixel), e per la profondità dallo spessore del fascio (in mm). L'integrazione di tutte queste informazioni permette l'assegnazione ad ogni singola unità volumetrica di un codice proporzionale al potere di "attenuazione" di quell'unità sui raggi X. Una scala cromatica di grigi rappresenta su uno schermo la densità di ogni voxel. Convenzionalmente si utilizza una scala (unità Hounsfield) che va da -1000 per l'aria, a 0 per l'acqua, a 3095 per i materiali più densi (Chhem, 2008; Iurino et al. 2013a). La scala può ovviamente essere estesa o ricalibrata secondo le necessità specifiche. Le varie sezioni

(lastre) possono essere consecutive, spaziate tra di loro, o anche parzialmente sovrapposte (embricate). Dopo ogni sezione l'oggetto viene fatto avanzare per produrre la sezione successiva. In alternativa, da qualche anno si usa un fascio non laminare ma spirale, che gira intorno all'oggetto mentre questo si muove (tomografia spirale, o elicoidale). Lo spazio residuo tra le eliche della spira viene calcolato secondo interpolazione dei dati contigui. Lo spessore delle slides varia secondo le necessità, ma di solito si usano spessori di 1 mm o inferiori. I dati raccolti possono essere utilizzati come singole slides tomografiche, o assemblati sequenzialmente per ricostruire i volumi tridimensionali (Iurino & Sardella, 2013). In questo caso delle sezioni alternative a quelle di scansione possono essere ricavate per interpolazione, e avere delle slides secondo differenti piani di taglio (riformattazione multiplanare). Nel caso di ricostruzioni tridimensionali, sarà sufficiente selezionare una finestra di valori per i coefficienti di attenuazione e quindi considerare per ogni sezione tomografica solo quei pixel che presentano le densità desiderate (segmentazione). Così sarà possibile ricostruire virtualmente solo alcuni tessuti, o alcune strutture, escludendo altre componenti morfologiche (Bruner & Manzi, 2006).

Verso la fine degli anni '80 il grado di risoluzione di questa tecnologia è aumentato sensibilmente rendendo la tomografia funzionale anche sul piano della ricerca biologica, e nella decade successiva entra di fatto tra le tecniche di analisi maggiormente utilizzate in biologia evolutiva. La paleontologia dei vertebrati è forse una delle discipline che più di altre ha trovato un riscontro applicativo di questa nuova metodologia di analisi (Fig. 1a,b) (Bruner & Manzi, 2006). Spesso i fossili vengono rinvenuti inclusi in matrici di sedimento o risultano fortemente mineralizzati rendendo la loro morfologia scarsamente analizzabile. La matrice geologica che li include è spesso difficile o impossibile da eliminare senza danneggiarli, e in genere ne permea le cavità interne e gli spazi profondi, occultandone le strutture. Ovviamente non sono consigliabili analisi invasive, che possano compromettere l'integrità del fossile. Per la stessa ragione, un reperto ha una limitata mobilità, e può essere spostato o trasportato solo con difficili accortezze logistiche e amministrative. Tutti questi limiti sono ovviamente un ostacolo non indifferente nella produzione e nella diffusione delle informazioni che un reperto potenzialmente contiene, dalla sua analisi anatomica alla sua disponibilità in contesti museologici e didattici (Bruner & Manzi, 2006; Iurino et al., 2013). La scansione tomografica di un fossile diviene quindi il passaggio necessario per superare questi limiti. La procedura è simile a quella applicata in campo biomedico, con qualche

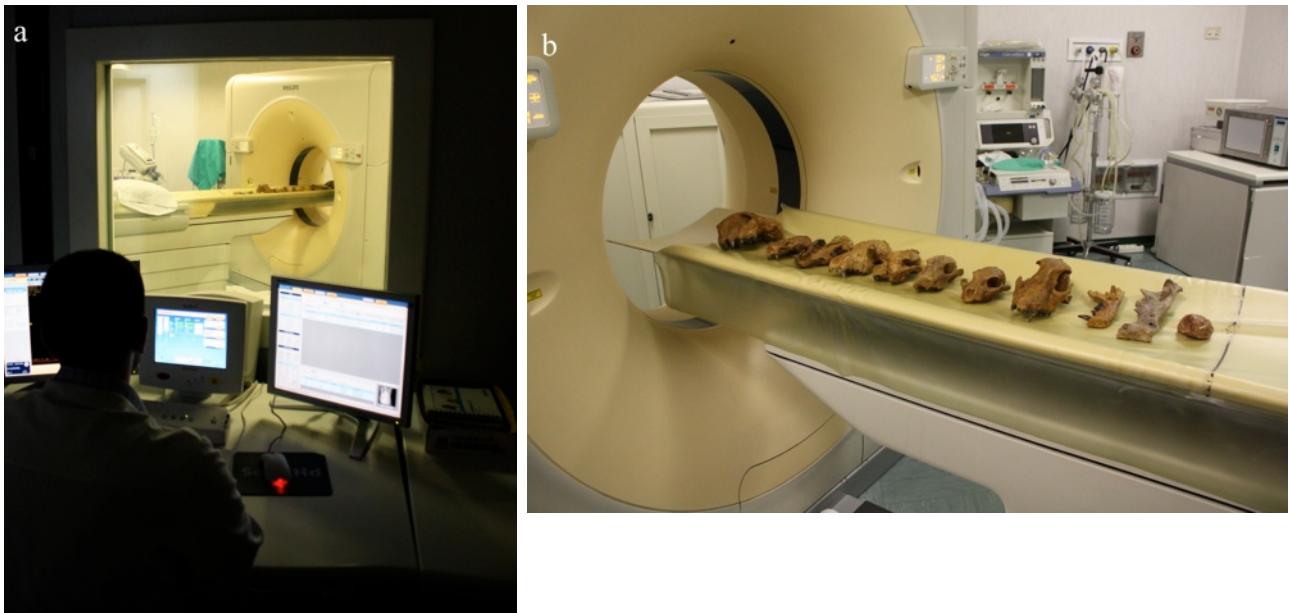


Fig. 1) Scansione tomografica dei carnivori fossili provenienti dal sito di Pantalla (Umbria). a) Fase preliminare della scansione, impostazione e regolazione del tomografo. b) Realizzazione della scansione.

accorgimento dovuto alla particolare costituzione minerale dei reperti (Fig. 1a,b). Spesso infatti le matrici fossili sono troppo impermeabili ai fasci radioattivi, o ai volumi troppo spessi e densi. Come conseguenza, il segnale può essere eliminato o alterato, e il prodotto grafico risulterà artefatto (Chhem, 2008; Iurino et al., 2013a). Un primo apporto allo studio del fossile proviene dall'analisi del suo spettro di attenuazione, che descrive la distribuzione delle densità nel volume considerato. In Fig. 2 viene mostrato lo spettro di attenuazione dell'endocast (calco encefalico) naturale di *Homotherium latidens* proveniente dal sito di Pirro Nord (Puglia) e risalente al Plestocene Inferiore. Il calco dell'encefalo è costituito da sedimento avvolto da porzioni ossee del cranio. Lo spettro rivela due fasi. La fase meno densa corrisponde alla matrice fossile (colore rosso), mentre quella più densa corrisponde alla matrice sedimentologica di cui è costituito l'endocast (colore giallo) (Fig. 2). I due picchi sono chiaramente separabili, e questo indica la possibilità di escludere il sedimento semplicemente lavorando sulle differenze di densità. Questa fase dello studio prelude ad una analisi dettagliata dello stato di conservazione del reperto. Fratture interne, aree di maggiore o minore fragilità, collanti, sostanze artificiali secondarie e inclusioni di varia natura, possono essere utilizzate per ottimizzare e guidare la conservazione o il recupero del reperto. Il passo successivo consiste nella ricostruzione virtuale delle strutture interne. In paleontologia dei vertebrati e in particolare nello studio dell'anatomia del cranio vengono così assemblati virtualmente i seni

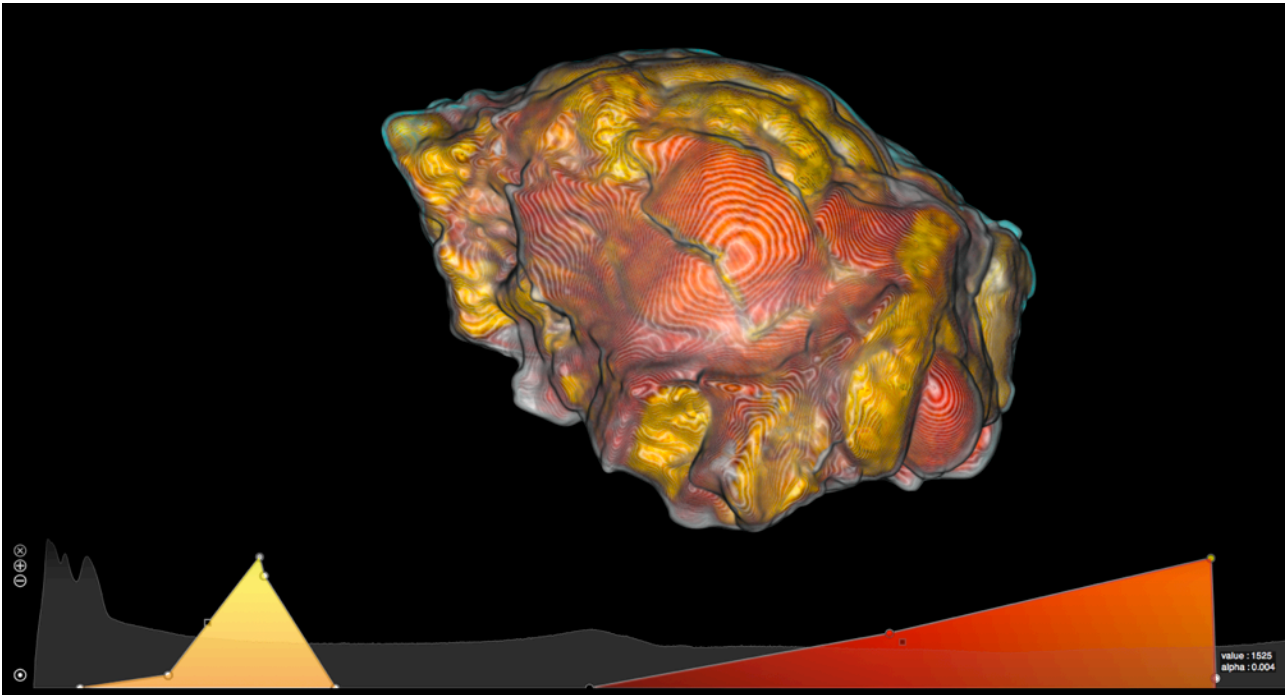


Fig. 2) Spettro di attenuazione dell'endocast naturale di *Homoterium latidens* di Pirro Nord (Puglia). Il colore rosso presente sul modello 3D indica il tessuto osseo fossilizzato, mentre il colore giallo indica la componente di sedimento che costituisce il calco encefalico naturale.

paranasali (seni frontali, mascellari e sfenoidali), le strutture dentarie (radici, smalto), le strutture dell'orecchio interno (labirinto, coclea), gli spessori cranici, e altre strutture incluse negli strati profondi. L'apporto principale delle tecniche di elaborazione di immagini tomografiche è stata la possibilità di accedere e ricostruire le strutture encefaliche, cioè l'anatomia e la morfologia della cavità endocranica (Bruner & Manzi, 2006, Chhen, 2008; Bruner, 2008; Iurino et al., 2013a). Oltre alle finalità propriamente scientifiche, queste tecniche offrono la possibilità di implementare didattica e divulgazione. Reperti incompleti possono essere ricostruiti a partire dalle strutture disponibili o da reperti morfologicamente affini. Sulle repliche virtuali è possibile condurre operazioni di ricostruzione dei tessuti molli (morphing) seguendo per la paleontologia umana le metodologie dell'antropologia forense. Inoltre è possibile ottenere dei calchi fisici degli oggetti ricostruiti virtualmente utilizzando resine sintetiche che polimerizzano sotto esposizione laser. Il processo è esattamente l'inverso della tomografia: si parte dall'oggetto virtuale per ottenere delle lastre e polimerizzare la resina stratificandola (stereolitografia) (Iurino et al., 2013a).

1.2.1 Cenni storici

"... di gran lunga il più grande progresso tecnico è stato fatto quando la radiologia ha cominciato ad essere utilizzata per l'esame di reperti antropologici e paleontologici. "... "L'esame Roentgenologico, inoltre, ha il grande vantaggio di consentire al ricercatore di esaminare ossa senza distruggerle e di ispezionare le mummie senza scartarle".

(Sigerist, 1951)

La paleoradiologia è lo studio dei materiali bioarcheologici e paleontologici con metodi di *medical imaging*, come la radiografia, la tomografia computerizzata (CT), la risonanza magnetica (MRI), le micro-CT e la tomografia microscopica al sincrotrone (SRXTM) (Chhem, 2004). Le mummie umane e animali sono stati i primi oggetti di natura archeologica ad essere indagati tramite raggi X da Koenig nel 1896 (Fig. 3a,b) (Koenig, 1896). Negli anni successivi questa tecnologia, sebbene ancora rudimentale, fu spesso impiegata per lo studio delle mummie egiziane e peruviane tanto che il primo trattato di paleoradiologia è stato pubblicato negli anni '30 del secolo scorso (Moodie, 1930). In particolare, l'uso dei raggi X risultava essere uno strumento capace di fornire al ricercatore informazioni utili per il riconoscimento di mummie false da quelle originali, per la determinazione dell'età degli individui sulla base dello sviluppo osseo, per diagnosticare eventuali patologie e infine per la ricerca di corredi funerari, il tutto senza danneggiare i reperti (Fig. 4a,b) (Moodie, 1930, Chhem, 2007). Inoltre, furono realizzati anche diversi tentativi di analisi radiologiche su reperti umani risalenti al Paleolitico (Gorjanović Kramberger, 1901-1902).

L'ingresso in scena delle prime apparecchiature tomografiche nei primi anni Settanta del Novecento e il loro continuo e rapido miglioramento delle prestazioni tecniche, ha radicalmente cambiato il mondo del *medical imaging*, con dispositivi in grado di restituire immagini ad alta definizione condizione fondamentale per la diagnosi medica e per l'analisi morfologica. La prima scansione CT su materiale archeologico - una mummia egiziana - fu eseguita il 27 settembre 1976 presso l'Ospedale di Sick Children di Toronto; in particolare l'oggetto della scansione fu l'encefalo conservato e disseccato di Nakht, un tessitore 14enne morto 3200 anni fa in Egitto (Lewin & Harwood Nash, 1977 a, b).

Attualmente, le nuove generazioni di CT scanner con le loro capacità di *rendering* tridimensionali e l'ampia scelta di strumenti virtuali per le analisi dei reperti digitalizzati, sono divenute un

potentissimo mezzo di ricerca sia, ovviamente, in campo biomedico sia in quello paleobiologico (Chhem, 2008).

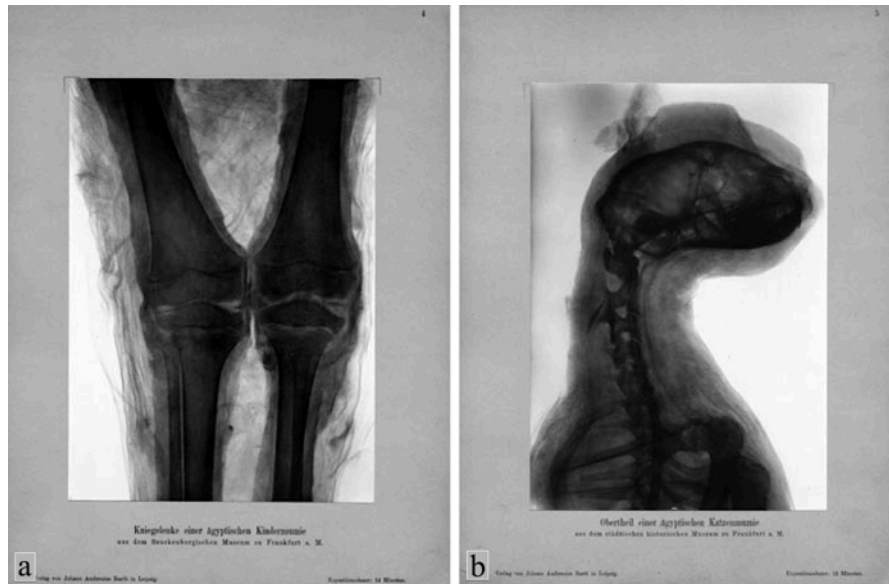


Fig. 3) Koenig: radiografie di mummie egiziane (1896). a) Mummia umana. b) Mummia di gatto. Da Cheem e Brothwell (2008).

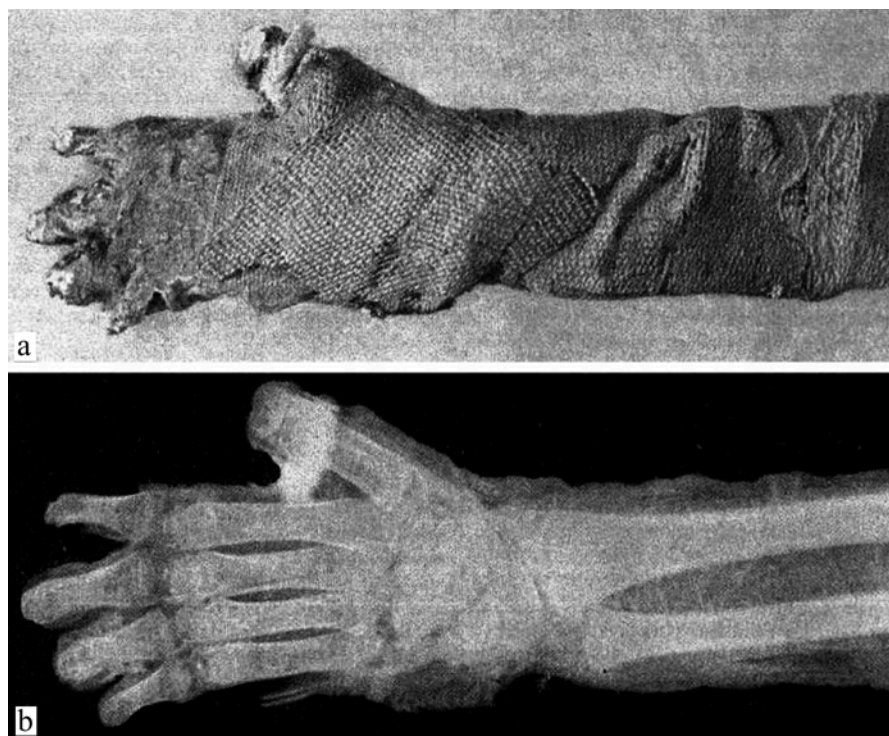


Fig. 4) Londe: radiografia di un avambraccio di mummia (1897). a) Immagine della mummia. b) Radiografia dell'avambraccio. Da Cheem e Brothwell (2008).

1.2.2 Limiti e problematiche tecniche

Anche se queste modalità di indagine sono attualmente in rapida espansione, ci sono diverse problematiche legate alla loro attuazione. Gli istituti in grado di disporre di costose apparecchiature CT sono spesso pochi e non sempre di facile accesso. Inoltre le analisi tomografiche sono costose sia in termini di materiali (hardware, software, scansioni), sia in termini di competenza e know-how (Iurino et al., 2013a). Un ulteriore problema relativo ai limiti tecnici di questi dispositivi, consiste nell'impossibilità di eseguire digitalizzazioni di oggetti molto grandi, poiché tali macchine sono state progettate per gli esseri umani, la scansione di uno scheletro articolato di un grande mammifero o il cranio di un pachiderma risulta al momento infattibile. Inoltre con le normali CT mediche i fossili fortemente mineralizzati risultano altamente radiopachi al passaggio dei raggi X, restituendo immagini notevolmente disturbate. Quest'ultimo problema può essere in parte superato grazie alle scansioni che sfruttano la tecnologia al sincrotrone, la cui capacità di discernere materiali di diversa densità è nettamente superiore rispetto alle comuni CT mediche (Sutton, 2008; Iurino et al., 2013a).

Purtroppo anche le immagini tomografiche non sono prive di errori e difetti di visualizzazione. Alcuni oggetti digitalizzati presentano un profilo offuscato e un aspetto sgranato, compromettendo la lettura e l'interpretazione delle immagini stesse. Questi problemi sono causa di diversi fattori come ad esempio la struttura e la matrice dei volumi (voxel), le proprietà dei raggi X e gli errori di dispersione dei raggi X (Abel et al., 2012). Il “beam hardening artefact” (indurimento del fascio) si verifica comunemente durante la scansione di oggetti particolarmente densi come i fossili ed è causato dalla variazione di energia dei raggi X che penetrano l'oggetto (Iurino et al., 2013a). L'hardening è il processo di assorbimento selettivo dei raggi X a bassa energia che restituisce immagini in cui la superficie esterna di un corpo sembra essere molto più densa del suo interno. Questo è dovuto principalmente alla presenza di minerali metallici che permeano il fossile e che sono fortemente radiopachi ai raggi X, provocando una dispersione dei raggi o un loro anomalo assorbimento (Ronan et al., 2010, 2011; Abel et al., 2012). È possibile ridurre questo artefatto con l'utilizzo di alcuni filtri capaci di assorbire i raggi X a bassa energia riducendo le anomalie nelle immagini visualizzate (Abel et al., 2012).

1.2.3 Potenzialità e campi di applicazione

L'analisi computerizzata e l'imaging digitale forniscono un chiaro esempio di multidisciplinarietà, in cui l'anatomia, l'informatica, la statistica e la biofisica, solo per citarne alcune, sono chiamate a interagire insieme (Zollikofer & Ponce de León, 2005).

Il successo e la versatilità di queste tecnologie in campo scientifico è testimoniata non solo dal crescente numero di articoli riguardanti queste tematiche o che sfruttano queste tecnologie, ma anche dalla nascita di riviste scientifiche di settore come *Palaeontologia Electronica*, *PLOS Computational Biology*, *Evolutionary Computation*, *Journal of Computational Biology* e molte altre ancora. Sono sorti inoltre numerosi siti internet con ampi data base di immagini tomografiche di specie attuali e fossili, fruibili e scaricabili dalla comunità scientifica (www.digimorph.org).

Le immagini digitali (ricostruzioni e immagini tomografiche) oltre ad essere utilizzate per la ricerca scientifica, trovano ampio utilizzo anche in campo didattico e divulgativo come è già stato accennato, sotto forma di video, pannelli multimediali e stereolitografie (stampe tridimensionali a base di resine) (Mallison, 2011; Iurino et al., 2013a).

In un momento storico in cui le persone si interfacciano con la realtà attraverso un numero crescente di dispositivi multimediali, l'abilità dei ricercatori e dei divulgatori scientifici, dovrebbe essere quella di adattare la divulgazione paleontologica ai moderni sistemi di comunicazione. In questo contesto, l'uso di immagini dinamiche, attraenti e di facile fruizione, è un percorso obbligatorio per musei e centri che si occupano di divulgazione e ricerca. Pertanto, le ricostruzioni tridimensionali di animali fossili, nei prossimi anni, saranno il più importante strumento di interfaccia tra la ricerca paleontologica e la divulgazione di queste disciplina.

Non ultimo la tomografia computerizzata deve essere vista anche come uno strumento indispensabile per analizzare le condizioni di conservazione dei reperti fossili e per pianificare le attività di restauro. Molti fossili appartenenti a vecchie collezioni museali, hanno subito in passato interventi di restauro con tecniche fortemente invasive come l'inserimento di assi metallici all'interno delle ossa, verniciature e applicazione di stucchi. Dunque, da parte dei nuovi restauratori è richiesta una conoscenza altamente dettagliata dei reperti. In questo contesto l'utilizzo di immagini tomografiche per la valutazione dello stato di conservazione e degli interventi effettuati in passato è ormai prassi comune, come d'altronde avviene diffusamente in campo artistico e archeologico (Bruner & Manzi, 2006; Iurino et al., 2013a).

1.3 I carnivori

Tra i vari gruppi di mammiferi pleistocenici i carnivori sono forse uno degli Ordini più interessanti da analizzare, in quanto molte specie appartenenti a questo gruppo si trovano ai vertici delle reti trofiche, influenzano le dinamiche di popolazione delle prede, presentando un'ampia gamma di adattamenti e, da quando sono comparsi i nostri antichi progenitori, tra carnivori e umani si sono instaurati complessi rapporti di interazione (predazione, competizione, sfruttamento delle risorse trofiche) (Ewer, 1973; Turner & Antón, 1997). Infine la complessiva rarità dei resti fossili dei carnivori se confrontati ai dati relativi agli erbivori, impone una particolare attenzione e l'utilizzo di un'ampia e diversificata gamma di metodologie (Turner & Antón, 1997).

Sebbene la storia evolutiva e l'ecologia di questi mammiferi sono stati oggetto di numerosi studi (Van Valkenburgh, 1999, 2007), alcune tematiche e i loro effetti sull'autoecologia di questi carnivori rimangono ampiamente inesplorati. Ad esempio in ambito paleontologico studi patologici e di neuroanatomia sono nel complesso relativamente pochi, incentrati su pochi taxa, generalmente quelli meglio rappresentati a livello fossile, e condotti da un ristretto numero di specialisti (Radinsky, 1981a,b,1982,1985; Lyras & Van Der Geer, 2003).

Attualmente i carnivori sono rappresentati da 271 specie appartenenti a 129 generi distribuiti in 12 famiglie (Bininda-Emonds et al., 1999; Nowak, 2005). Questo gruppo di mammiferi ha ricevuto particolari attenzioni da parte dei ricercatori poiché presenta il più alto numero di possibili adattamenti ecologici e morfologici alla vita in ambienti terrestri e acquatici (Gittleman, 1985; Nowak, 2005). Praticamente essi occupano ogni habitat presente sulle terre emerse, dai deserti alla tundra artica, dalle foreste tropicali alle aree antropizzate. Inoltre hanno colonizzato con successo quasi tutti gli ambienti acquatici, dalle acque interne agli oceani. La grande variabilità tra i membri di questo Ordine viene generalmente espressa in termini di peso corporeo che oscilla dai 100 g delle donnole (*Mustela nivalis*) ai circa 800 kg negli orsi polari (*Ursus maritimus*) (Gittleman, 1985). Sebbene il termine “carnivori” lasci intendere una dieta basata unicamente sulla carne, questi mammiferi presentano in realtà una vasta gamma di adattamenti alimentari, comprendendo forme insettivore, onnivore o del tutto erbivore (Ewer, 1973). Di norma le specie appartenenti allo stesso genere, condividono la stessa morfologia di base e le medesime abitudini alimentari, in sintesi possiedono caratteristiche ecologiche tendenzialmente simili. Esistono però diverse eccezioni: tra le

iene, tipici predatori e saprofiti, il protele (*Proteles cristatus*) è un mirmecofago, ossia ha un'alimentazione quasi esclusivamente a base di termiti, come anche l'otocione (*Otocyon megalotis*), una specie della famiglia Canidae (Sacco & Van Valkenburgh, 2004). Trai i carnivori, i Felidi sono probabilmente il gruppo più omogeneo in termini comportamentali, morfologici e alimentari essendo tutti degli ipercarnivori (Ewer, 1973). La variabilità degli adattamenti degli attuali carnivori è il frutto di oltre 58 milioni di anni di evoluzione, quindi quello che possiamo apprezzare altro non è che una piccola frazione della diversità che ha caratterizzato questo Ordine nel corso del tempo. I carnivori fossili sono stimati in 352 generi (McKenna & Bell, 1997) comprendendo famiglie oggi del tutto estinte come Nimravidae e Amphicyonidae.

Anche se la posizione tassonomica di alcune forme estinte risulta enigmatica, l'evoluzione morfologica dei carnivori è stata oggetto di numerosi studi a partire dai primi anni cinquanta (Crusafont-Pairó & Truyols-Santonja, 1956, 1957, 1958). I pattern osservati nell'evoluzione dei carnivori, convergono nell'affermare che questo gruppo si è evoluto grazie ad una complessa interazione di fattori sostanzialmente guidati dalla dicotomia tra vincoli filogenetici e adattamenti ambientali (Werdelin, 1996; Van Valkenburgh, 2007).

1.4 I grandi carnivori pleistocenici italiani

I carnivori si presentano con forme e dimensioni molto diverse, tanto che alcuni autori li raggruppano in due categorie: “grandi” carnivori e “piccoli” carnivori. Convenzionalmente la soglia tra le due categorie è stata definita con il peso di 7 kg (Van Valkenburgh, 1985, 1988, 1989). Nel presente lavoro ci si attiene a questa definizione.

Di seguito sono riportate in sintesi le principali informazioni riguardanti i carnivori studiati.

1.4.1 Canidae (Gray, 1821)

I reperti fossili italiani sono di grande importanza per comprendere la storia evolutiva dei canidi pleistocenici europei. Ad esempio nel sito di Coste San Giacomo è registrata la prima presenza europea di *Canis etruscus* che fissa l'inizio del wolf event (Torre et al., 1992; Rook, 1993; Rook & Torre, 1996a, Sardella et al., 2013). Inoltre buona parte delle descrizioni dei canidi villafranchiani a nostra disposizione provengono da materiali fossili del bacino del Valdarno Superiore (Del Campana, 1913). L'attribuzione tassonomica di alcune specie in anni recenti è stata oggetto di

cambiamenti e controversie tra gli specialisti e le dinamiche evolutive di alcune forme deve essere ancora chiarita (Sardella et al., 2013). In particolare, il materiale fossile italiano dei canidi di taglia media provenienti da diverse associazioni galeriane è ancora oggetto di differenti interpretazioni.

Canis etruscus (Forsyth Major, 1877)

Il lupo etrusco è il rappresentante più abbondante della famiglia dei canidi del Villafranchiano Superiore europeo (Cherin et al., 2013). Gli esemplari del Valdarno Superiore sono stati descritti per la prima volta da Del Campana (1913), successivamente sono stati revisionati da Torre (1967) e Rook (1993) che hanno fornito numerosi dati riguardanti la dentatura e la diagnosi della specie. Il cranio di *Canis etruscus* assomiglia a quello del moderno lupo: i nasali sono allungati, è presente una cresta sagittale moderatamente sviluppata, le bulle timpaniche sono meno sviluppate rispetto a quelle degli sciacalli attuali, le proporzioni del palato sono simili a quelle del lupo. La dentatura di *Canis etruscus* è più sciacallina e differisce da quella del lupo soprattutto per la morfologia del ferino inferiore (m1) dove il paracono non supera in altezza il p4 (nel lupo viene osservato esattamente il contrario) (Cherin et al., 2013). Le proporzioni dei denti superiori sono relativamente simili a quelle del lupo attuale, con l'unica differenza di un deuterococono più sviluppato nel P4 in *Canis etruscus*. Lo scheletro post-craniale morfologicamente è simile a quello di *C. lupus* con proporzioni corporee compatibili con quelle dei lupi di piccola taglia con un peso stimato di circa 21 kg (Meloro, 2007).

Le ricostruzioni paleoecologiche di questo canide sono state effettuate principalmente sulla base dei reperti provenienti da Venta Micena (Spagna) (Palmqvist et al., 1999, 2002). Il materiale fossile spagnolo sembrerebbe appartenere ad una forma di dimensioni più piccole rispetto a quella italiana, suggerendo ad alcuni autori di considerarli come *Canis* aff. *arnensis* (Rook, 1993). Palmqvist et al. (1999, 2003) hanno ipotizzato una dieta onnivora per questo carnivoro ma, in base ai dati attualmente disponibili per il record fossile italiano, non ci sono sufficienti prove per suffragare questa ipotesi. *Canis etruscus* è considerato un canide sociale che cacciava in branco (Cherin et al. 2013).

Canis lupus (Linnaeus, 1758)

Il lupo anatomicamente moderno è ben rappresentato nei siti italiani a partire dalla parte finale del

Pleistocene Medio. Il cranio con mandibola completi proveniente dal sito di Polledrara di Cecanibbio (Roma) rappresentano il più antico ritrovamento certo del lupo moderno in Italia, il bioevento che caratterizza l'inizio della Età a Mammiferi Aureliano (Gliozzi et al., 1997). Questa specie è attualmente distribuita in Nord America, Europa e Asia sebbene a livello locale i suoi areali siano più o meno compromessi dall'attività antropica. In Italia è presente sull'Appennino e recentemente ha colonizzato anche le Alpi (Boitani, 2000). Insieme allo speoto (*Speothos venaticus*), al cuon (*Cuon alpinus*) e al licaone (*Lycaon pictus*), il lupo è considerato come un canide dalla dentatura ipercarnivora (Van Valkenburgh, 1991), contraddistinta dal restringimento del talonide del ferino inferiore con una più spiccata funzione tranciante. Il cranio del lupo è caratterizzato da una forte cresta sagittale e nucale, lo scalino frontale si presenta più marcato nelle popolazioni più nordiche di grande taglia, rispetto a quelle di latitudini inferiori, dove è molto meno marcato come, ad esempio, in *C. lupus pallipes* (Sardella et al., 2013). L'ecologia degli attuali lupi è stata oggetto di approfondite e numerose ricerche dalle quali è evidente per questo carnivoro l'elevata capacità di adattamento ad ambienti molto diversi, dalle foreste a latifoglie fino a zone semi desertiche. La massa corporea media per questa specie è di circa 38 kg, ma varia a seconda della latitudine e del sesso, con i maschi sensibilmente più grandi delle femmine. Riguardo alla variabilità latitudinale è seguita la regola di Bergmann secondo la quale le popolazioni nordiche hanno dimensioni e pesi nettamente superiori in confronto alle popolazioni meridionali e di aree sub tropicali. Questa variabilità è stata riscontrata anche nelle forme del Pleistocene Superiore. Soprattutto durante il Riss, il lupo presenta dimensioni ridotte, mentre nel Pleistocene Superiore le forme europee divengono più grandi, con dimensioni simili a quelle degli attuali lupi siberiani (Kurten, 1968; Sardella et al., 2013). Questa condizione però non è riscontrata in tutte le popolazioni europee; ad esempio, i fossili di *C. lupus* del Pleistocene Superiore provenienti dal sud Italia continuano a conservare dimensioni mediamente inferiori a quelle delle forme continentali contemporanee (Sardella et al., 2013). Il lupo è un predatore estremamente adattabile e le sue prede variano da piccoli roditori fino a ungulati di taglia medio-grande. Vive in nuclei familiari il cui numero di individui può variare da 3 a 36 e mostra complessi comportamenti sociali e una struttura fortemente gerarchizzata dei branchi (Nowak, 2005).

Cuon alpinus (Pallas 1811)

Il *Cuon* o lupo rosso, è un canide sociale di medie dimensioni, con mantello bruno-rossastro, generalmente caratterizzato da una macchia bianca ben visibile che si estende dalla gola al ventre, caratteristica questa che varia a seconda della regione geografica, e una folta coda scura (Fig. x) (Iurino et al., 2013b). Il *Cuon* attuale, ha un peso corporeo di circa 15-17 kg per i maschi e 10-13 kg per le femmine (Fox, 1971, 1984; Venkataraman & Johnsingh, 2004). Oggi la distribuzione di questo carnivoro comprende alcune aree del sud-est asiatico (India, Malesia, Sumatra e Java), mentre in tempi storici questa comprendeva la Cina, la Mongolia e la Russia orientale. Durante il Pleistocene Superiore questa specie era diffusa anche in tutta l'Eurasia e Nord America (Baryshnikov, 1996; Ripoll et al., 2010; Brugal & Boudadi-Maligne, 2011; Petrucci et al., 2013). *Cuon alpinus* oggi occupa una vasta gamma di habitat, sebbene preferisca quelli di foresta e di boscaglia (Nowak, 2005). La dentatura del *Cuon* è quella di un tipico ipercarnivoro come il licaone, lo speoto e il lupo (Thenius, 1954a, b; Macdonald & Sillero-Zubiri, 2010). Sono cacciatori molto abili, organizzati in branchi di 5-10 individui, raramente 30 con forte struttura gerarchica (Davidar, 1973, 1975; Fox, 1984; Iurino et al., 2013b). Le prede sono tendenzialmente mammiferi di taglia medio-grande come cervi, cinghiali e antilopi, ma non vengono disdegnati piccoli mammiferi, uccelli e rettili (Davidar, 1973, 1975; Fox 1984; Venkataraman et al., 1995).

In Italia, la presenza di *Cuon* è stata segnalata dal tardo Pleistocene Medio all'Olocene, con fossili costituiti per lo più da denti, frammenti dello splancocranio e frammentari resti post-craniali (Del Campana, 1923; Fabiani, 1923, Boule & De Villeneuve, 1927; Del Campana, 1954; Bedetti et al., 2004), ma una recente revisione restringe la sua presenza al Pleistocene Superiore (Petrucci et al., 2012).

1.4.2 Hyaenidae (Gray, 1869)

La penisola italiana rappresenta un interessante scenario per la storia evolutiva delle iene plio-pleistoceniche. Questi carnivori possiedono una struttura corporea robusta con il treno anteriore molto massiccio e rialzato rispetto al treno posteriore, conferendo a questi animali un profilo spiovente in norma laterale. Sono abili predatori anche se la struttura del cranio e dei denti mostra uno spiccato adattamento alla masticazione e al consumo di ossa, mettendo in risalto le loro abitudini saprofaghe. Le iene quindi si nutrono tanto di carcasse, quanto di prede cacciate

attivamente. Le prede abituali sono costituite da grandi erbivori e l'abitudine di questi predatori di trasportare e accumulare porzioni delle carcasse presso le tane, che generalmente si sviluppano in complessi carsici, nel corso del tempo ha portato alla formazione di importanti accumuli di ossa. Dallo studio di questi siti si possono ricavare grandi quantità di dati utili per considerazioni paleoecologiche e paleodemografiche (González, 2011).

In Italia sono state descritte diverse specie di iene fossili, a partire dai cosiddetti ienidi dog-like, con struttura corporea simile a quella di un canide, molto diffuse nel Miocene e rappresentate nel Pliocene e nel Pleistocene Inferiore da *Chasmaporthetes lunensis*, per passare poi alle “iene giganti” come *Pachycrocuta brevirostris*, di grandi dimensioni e caratterizzata da un rostro particolarmente raccorciato e robusto. *Pliocrocuta perrieri* risulta meno abbondante rispetto a *P. brevirostris* e come suggerito da Turner (1990), il suo range biocronologico europeo non è limitato al Villafranchiano Medio. Questa specie infatti riappare nel Pleistocene Medio in varie località (L'Escale, Lunel Viel, Mosbach) e anche in Italia, dove del materiale descritto da Caloi e Palombo (1986) è stato rinvenuto in prossimità del GRA a Roma. Da molti autori questo materiale è attribuito ad una specie distinta *Hyaena prisca* (Sardella, 2004), mentre altri come Werdelin e Solounias (1991) lo mettono in sinonimia con la specie *P. perrieri*. L'ultimo ienide del Plio-Pleistocene che si ritrova nella penisola italiana è la iena maculata (*Crocuta crocuta*), la sua presenza è segnalata a partire dalla fine del Pleistocene Inferiore divenendo molto comune nella parte finale del Pleistocene Superiore.

Crocuta crocuta (Erxleben, 1777)

La iena maculata è forse uno dei carnivori più rappresentativi del Pleistocene italiano. Diversi autori suggeriscono che la forma pleistocenica sia rappresentata dalla sottospecie *C. crocuta spelaea* (Goldfuss, 1832), sebbene sia interessante notare come le analisi molecolari non supportino tale divisione (Rohland et al., 2005). Quel che invece risulta evidente è la differenza morfologiche tra le forme moderne, attualmente presenti nell'Africa sub-sahariana, e quelle pleistoceniche. Kurten (1968) ha mostrato una distribuzione clinale nella lunghezza dei carnassiali inferiori, con le dimensioni più piccole nelle popolazioni prossime alle latitudini equatoriali e dimensioni maggiori nelle popolazione del Sud Africa e del nord Europa.

Il materiale fossile italiano è stato ampiamente studiato (soprattutto gli esemplari del Pleistocene

Superiore), sebbene manchino ancora studi sistematici riguardanti la morfologia. La morfologia del cranio di questa specie mostra un forte adattamento alla masticazione di ossa, determinando un metacono allungato sia sul carnassiale superiore e nel p4 inferiore, un allargamento dei premolari (P3 - p3), un ispessimento mandibolare in prossimità della regione p3-m1 e una cresta sagittale molto sviluppata (Kruuk, 1972; Werdelin, 1989; Biknevičius & Van Valkenburgh, 1996).

Anche se mostra abitudini e qualità da saprofago specializzato, la iena maculata è un predatore attivo molto efficace (Kruuk, 1972; Schaller 1972). La sua anatomia postcraniale gli fornisce un'elevata resistenza durante gli inseguimenti su lunghe distanze. La strategia di caccia riflette una complessa socialità in cui le femmine sono dominanti e più grandi dei maschi, i branchi possono contare fino a diverse decine di esemplari (Kruuk, 1972). *C. crocuta* preda generalmente mammiferi di grandi dimensioni malati o in difficoltà, ma occasionalmente, soprattutto durante la stagione riproduttiva degli ungulati, si nutre di cuccioli e individui giovani.

Altra abitudine interessante di questo carnivoro è quella di utilizzare grotte naturali come tane o rifugi temporanei, dove vengono trasportate le carcasse delle prede per alimentare i cuccioli o per consumare il pasto lontano dai kleptoparassiti (leoni). Il ripetersi di questo comportamento per lunghi periodi di tempo, ha favorito la formazione di ricchi depositi ossiferi nel corso del Pleistocene (Kurten, 1968; Kruuk 1972).

1.4.3 Felidae (Gray, 1821)

I grandi felini sono presenti nella penisola italiana con un'ampia varietà di forme durante il Pleistocene. Tra le “tigri dai denti a sciabola” i generi più rappresentativi sono *Homotherium* e *Megantereon*. I reperti italiani contano numerosi individui rappresentati per lo più da denti e ossa postcraniali, sebbene nel corso degli ultimi decenni sono stati portati alla luce diversi crani più o meno completi, anche se gli esemplari fossili meglio conservati provengono dalle località francesi (ad esempio Senèze) (Kurten, 1968; Turner & Antón, 1997). Questi grandi felini caratterizzano le associazioni del Villafranchiano e del Galeriano con diverse specie: *Homotherium crenatidens*, *Megantereon cultridens* sostituito dalla forma più avanzata *Megantereon whitei*. Recentemente la specie *Homotherium latidens* da molti autori è stata messa in sinonimia con *H. crenatidens*, mentre le differenze fra le due forme di *Megantereon* sono state oggetto di un lungo dibattito. Palmqvist et al. (2007) hanno dimostrato come *M. cultridens* e *M. whitei* presentino caratteristiche

sufficientemente diverse da giustificare la separazione e considerarle come due specie separate. Altri felini Villafranchiani sono il ghepardo gigante (*Acinonyx pardinensis*), la lince (*Lynx issiodorensis*) e il giaguaro *Panthera gombaszoegensis*. Per quest'ultima specie, vale la pena ricordare che Del Campana (1916) ha descritto il fossile del Valdarno Superiore come una forma distinta (*Panthera toscana*), ma attualmente è accettata la sinonimia con *P. gombaszoegensis* (O'Regan & Turner, 2004). *A. pardinensis* è rappresentato da diverse ossa lunghe, frammenti di cranio e due crani completi provenienti dal sito di Pantalla (Umbria), questi ultimi mostrano alcune differenze con gli altri fossili europei e sono più simili alle forme cinesi (*Sivapanthera linxiaensis*) (Cherin et al., 2014). Per quel che riguarda la lince, Werdelin (1981) ha suggerito una sottospecie per il materiale fossile del Valdarno Superiore (*Lynx issiodorensis valdernensis*). Questa ipotesi è stata confermata in seguito da Cherin et al., (2013). È interessante notare come Morales et al. (2003) propongono di inserire questa lince nel genere *Caracal*, ma gli autori non hanno fornito una chiara diagnosi per la specie in funzione di tutto il materiale europeo, ma solo quello spagnolo con i fossili di Layna. La linea evolutiva della lince sembrerebbe ben rappresentata nel Pleistocene Medio da linci di piccole dimensioni come *Lynx pardinus*. Data la somiglianza delle forme pleistoceniche con l'attuale *L. pardinus*, attualmente presente in poche aree della penisola iberica, Raia e Meiri (2006) considerano il record italiano come *L. pardina spelaeus*. Contemporaneamente, Testu (2006) suggerisce come tale nome specifico non sia valido, mentre la nomenclatura corretta per descrivere le forme del Pleistocene Medio risulterebbe *Lynx spelaeus*.

Durante il Pleistocene Medio le forme villafranchiane vengono sostituite dalle moderne panterine che si diffondono in tutta l'Eurasia, in particolare forme strettamente affini a *Panthera leo* e *Panthera pardus*. Entrambe queste specie risultano molto abbondanti nei siti italiani del Pleistocene Superiore (Sotnikova & Nikolskiy, 2006). Il leopardo pleistocenico non mostra caratteristiche morfologiche diverse dalla specie attuale, che per di più è fortemente polimorfica, mentre numerose distinzioni di specie e sottospecie sono state proposte per il leone. La sottospecie *P. leo spelaea* (Kurten, 1968) proposta sulla base delle maggiori dimensioni corporee delle forme pleistoceniche, attualmente è oggetto di dibattito tra gli specialisti (Sotnikova et al., 2006). Anche recenti studi effettuati su base molecolare mostrano come i leoni pleistocenici abbiano caratteristiche che li differenziano dalle attuali forme africane ed asiatiche, pertanto secondo Burger et al. (2004) *P. leo spelaea* risulta essere una forma tassonomicamente valida.

Acinonyx pardinensis (Croizet & Jobert, 1828)

Il ghepardo gigante è ben rappresentato tra i reperti fossili Villafranchiani d'Italia. Questa specie è stata rinvenuta a Triversa, a Montopoli, a Pantalla, a Olivola, a Casa Frata e a Pirro Nord. La sua distribuzione geografica comprende tutta l'Eurasia (Kurten, 1968). Morfologicamente, *Acinonyx pardinensis* ricorda i moderni ghepardi africani (*A. jubatus*) sebbene esistano differenze importanti nell'anatomia del cranio oltre alle diverse dimensioni corporee. *A. pardinensis* infatti è grande circa il doppio delle forme attuali (Ficcarelli, 1984; Turner & Antón, 1997; Argant, 2004; Cherin et al., 2014). Il cranio possiede i nasali alti e allargati, orbite elevate e ben sviluppate, un rostro accorciato rispetto alle moderne panterine ma più lungo dei moderni ghepardi. La dentatura superiore è caratterizzata da canini brevi, un P3 con una ridotta cuspidale laterale che è più sviluppata in *A. jubatus* e un carnassiale superiore con un paracono ridotto. La mandibola di *A. pardinensis* è simile a quella di *A. jubatus* e differisce solo per la morfologia del p3 e per le dimensioni generali. Il materiale post-craniale è ben rappresentato soprattutto nei siti di St. Vallier, Olivola e Dmanisi. La loro morfologia è simile a quella di ghepardo moderno e questo suggerirebbe, secondo diversi autori, un adattamento locomotorio non molto diverso tra la forma fossile e quella attuale (Hemmer et al., 2011). La questione al momento è controversa, infatti le stime di massa corporea di *A. pardinensis* oscillano tra i 67 e i 90 kg (Argant, 2004), rendendo questo predatore troppo massiccio e pesante per compiere accelerazioni comparabili a quelle messe in atto da *A. jubatus* (Cherin et al., 2014).

Homotherium latidens (Owen, 1846)

Per molto tempo gli specialisti hanno dibattuto sulla possibilità che il genere *Homotherium* in Italia fosse rappresentato da due specie distinte *Homotheriu crenatidens* e *Homotherium latidens*. In un recente lavoro Antón et al., (2013) dimostrano come le differenze di taglia e quelle morfologiche del cranio e dei canini, rientrino nella variabilità intraspecifica, facendo quindi rientrare la specie *H. crenatidens* in *H. latidens*. Questa specie è rappresentata in diverse località italiane: Pievefosciana, Olivola, Valdarno Superiore, Pirro Nord, Slivia, Venosa Notarchirico, Monte Peglia e Domegliara, e la sua prima apparizione in Europa risale a circa 3 milioni di anni fa, divenendo uno degli elementi più importanti tra i carnivori plio-pleistocenici. Resti di *Homotherium* sono diffusi anche in diversi

siti europei tra cui: Kvabebi (Georgia), Choukoutien (Repubblica Popolare Cinese), Atapuerca TD10 (Spagna), Senèze (Francia), Hundsheim (Austria) e Gombaszog (Slovacchia) (Sardella & Iurino, 2012). Nel Pleistocene Medio con l'ingresso delle moderne panterine (leoni e leopardi) in Europa, le testimonianze fossili di questi grandi predatori si riducono fortemente. L'anatomia morfo-funzionale di questa specie è stata ampiamente studiata nel tentativo di comprendere il comportamento predatorio di questo carnivoro (Antón & Galobart, 1999; Antón et al., 2004, 2005). Il cranio risulta allungato in particolar modo la regione splancnica e la cresta sagittale sono robuste e sviluppate. L'architettura scheletrica post-craniale di questi machairodontini ricorda molto quella tipica delle iene, con profilo antero-posteriore spiovente, dovuto agli arti anteriori più lunghi e robusti di quelli posteriori (Ballesio, 1963).

La massa corporea stimata di questo carnivoro supera di poco i 200 kg (Turner & Antón, 1997). Il comportamento sociale di *Homotherium* è stato oggetto di molteplici speculazioni, legate principalmente a due fattori: le grandi dimensioni delle sue prede e la tipologia dell'habitat in cui probabilmente viveva, costituito per lo più da spazi aperti. Per alcuni autori questo tipo di informazioni lasciano intendere un comportamento sociale e predatorio simile a quello attualmente osservato nei leoni. A tal proposito si può citare un ben noto caso studio della Friesenhahn Cave, in Texas, interpretata da diversi autori come una tana di *H. serum*, data la grande quantità di resti di giovani mammut e bisonti adulti rinvenuti insieme a quelli di *Homotherium* (Meade, 1961; Graham, 1976; Marean & Erhardt, 1995).

Altri autori come Rawn-Schatzinger (1992) proposero che *Homotherium* fosse un cacciatore solitario, avanzando una serie di dubbi e perplessità riguardo alle ipotesi della grotta texana, vista la limitata disponibilità di spazio offerto da tale rifugio per un branco di *Homotherium*. Secondo l'autore, inoltre, la mancanza di patologie sulle ossa di *Homotherium* ritrovate nella grotta indicherebbe un tipo di vita solitaria dal momento che un'eventuale vita di gruppo avrebbe favorito la sopravvivenza nella tana anche di individui feriti e malati, favorendo così la deposizione di ossa con evidenti patologie. Marean e Ehrhardt (1995) considerano queste argomentazioni come insufficienti a sostenere l'attività solitaria di questi machairodontini, pertanto la questione rimane ancora irrisolta.

Megantereon cultridens (Cuvier, 1824)

Megantereon cultridens è un altro rappresentante dei machairodontini plio-pleistocenici italiani, presente in diverse località: Valdarno Superiore, Pirro Nord e Villafranca d'Asti. In Europa i siti principali che hanno restituito resti di *Megantereon cultridens* sono: Senéze, Haute Loire, Perrier, Les Etouaires (Francia) e Villaroya (Spagna). Turner (1987) ha fornito una dettagliata descrizione di questo carnivoro mettendolo in sinonimia con *M. whitei*, considerando le differenze di taglia tra le due forme come dimorfismo sessuale.

Lo status tassonomico di queste due forme è stato ampiamente dibattuto tra gli specialisti (Sardella, 1998; Palmqvist et al., 2007) e attualmente molti autori tendono a considerarle come specie separate, con *M. cultridens* diffuso in Eurasia dal Pliocene all'inizio del Pleistocene e *M. whitei*, originario del continente africano, diffuso in Eurasia a partire dalle associazioni faunistiche di Farneta (Villafranchiano Superiore) (Palmqvist et al., 2007).

Megantereon cultridens è facilmente distinguibile da *Homotherium* sp. per le sue dimensioni più piccole e i canini non crenulati. La presenza di un processo mandibolare sviluppato è un tratto distintivo di questo genere, inoltre i secondi premolari (superiori e inferiori) non sono presenti. Il collo è lungo e gli arti sono relativamente corti e proporzionalmente più robusti che in *Homotherium*. Tali caratteristiche fornirebbero utili indicazioni circa le strategie di caccia adottate da questo predatore. Alcuni autori interpretano le proporzioni corporee di *M. cultridens* come adattamento ad ambienti chiusi (boscosi) in cui l'animale predava grandi erbivori tramite agguati (Turner & Antón, 1997). Le dimensioni di *M. cultridens* sono ridotte rispetto a *H. crenatidens*, con un peso stimato di circa 70 kg, sebbene in proporzione *M. cultridens* risulta più robusto di *H. crenatidens* (Turner & Antón, 1997).

Lynx issiodorensis (Croizet & Jobert, 1862)

Lynx issiodorensis è un altro tipico carnivoro Villafranchiano ampiamente diffuso in Europa. In Italia è presente nel Valdarno Superiore, nella Val di Chiana, Pirro Nord e Pantalla (Cherin et al., 2013). Il materiale fossile del Valdarno Superiore è stato studiato da Fabrini (1896) che ha fornito un'accurata descrizione sia della morfologia craniale che post-craniale. Successivamente altri autori come Kurten (1978) e Cherin et al. (2013) hanno realizzato analisi comparative tra *L. issiodorensis* e le linci attuali. Il cranio è molto grande con strette arcate zigomatiche, la cresta occipitale è ben

sviluppata come lo è anche la mandibola che possiede inoltre una fossa masseterica molto profonda. Quest'ultima caratteristica indica la presenza di un muscolo masseterico particolarmente sviluppato in questa specie, con importanti ripercussioni sulla forza del morso, molto potente per un felino di circa 20 kg di peso (Cherin et al., 2013).

La storia evolutiva delle linci pleistoceniche è ancora dibattuta, e sono state proposte diverse cronosottospecie *L. issiodorensis issiodorensi*, *L. issiodorensis valdarnensis*, *L. pardinus spelaea* e *L. pardinus pardinus* (Werdelin, 1981). Cherin et al. (2013) in un recente lavoro dimostrano come il materiale proveniente da Pantalla (Umbria), costituito da un cranio intero e da una emimandibola, sia compatibile con la cronosottospecie *L. issiodorensis valdarnensis* avvalorando l'ipotesi che questi carnivori mostrassero un articolato pattern di morfologie nel corso del Pleistocene.

Sono state avanzate diverse ipotesi riguardo le abitudini predatorie di questo felino e della sua paleoecologia. Probabilmente, data la sua somiglianza con le moderne linci, *L. issiodorensis* predava principalmente lagomorfi e altri mammiferi di piccola/media taglia, sebbene occasionalmente fosse in grado di abbattere ungulati di media taglia (Kurten, 1978).

Panthera pardus (Linnaeus, 1758)

Il leopardo è una specie rara nella documentazione fossile italiana (Kotsakis & Palombo, 1979). Per il Pleistocene Medio la sua prima segnalazione è in Valdemino (Galeriano), nel Aureliano il leopardo è segnalato a Capri e Prati Fiscali (Roma) (Palombo et al., 2003). La distribuzione di questo felino diverrà più ampia nel Pleistocene Superiore, dove i suoi resti saranno in alcuni casi molto numerosi come nella Caverna degli Equi dove sono stati segnalati almeno 100 esemplari (Del Campana, 1947). Il cranio di questo predatore presenta un muso corto con una regione post-orbitale più sviluppata rispetto al giaguaro, le orbite sono circolari e le bulle timpaniche allungate. I premolari superiori sono variabili in numero in quanto non sono rari i casi di polidonzia (denti soprannumerari). I canini superiori sono ben sviluppati e allungati. La mandibola mostra un profilo generalmente curvo con un lungo diastema tra il canino e il p3, in alcuni esemplari si osserva un breve diastema tra il P3 e il P4. La fossa masseterica è ben sviluppata e può raggiungere l'estremità posteriore del m1 suggerendo un forte sviluppo della muscolatura masticatoria. I premolari non presentano morfologie particolari (nel p3 la cuspidi anteriore può non essere presente, mentre il p4 possiede tre cuspidi ben evidenti), l'M1 mostra una tipica morfologia da ipercarnivoro senza

metaconidae e il protoconidae è generalmente rialzato rispetto al paraconidae (Testu, 2006). Sulla base del materiale fossile del Pleistocene Superiore, Del Campana (1947), ha dimostrato che non esistono differenze significative nella morfologia dello scheletro post-craniale tra i leopardi pleistocenici e quelli attuali, sebbene di recente Diedrich (2013) ipotizza l'esistenza di ben quattro sottospecie per il Pleistocene, rispettivamente: *P. pardus begoueni* (Pleistocene inferiore), *P. pardus sickenbergi* (Pleistocene medio inferiore), *P. pardus antiqua* (Pleistocene medio superiore) e *P. pardus spelaea* (Pleistocene superiore). L'arto posteriore è proporzionalmente più lungo della zampa anteriore (Lewis, 1997), e questo conferirebbe buone capacità di arrampicatore a questo carnivoro. Il leopardo attuale è una specie con un marcato dimorfismo sessuale, dove i maschi più grandi possono raggiungere i 70 kg. Inoltre la specie è considerata fortemente polimorfica a causa della sua ampia distribuzione geografica. L'adattamento di questo carnivoro ad habitat molto diversi ha avuto ripercussioni importanti sul pattern del mantello e sulle dimensioni corporee (Diedrich, 2013). Probabilmente la stessa variabilità esisteva per le forme pleistoceniche.

Felis chaus (Schreber, 1777)

Questo felino è segnalato in pochi siti del Pleistocene europeo (Stuttgart-Untertiirkheim, Germania) ed è rappresentato da pochi fossili (Kurten, 1968). Le sue dimensioni sono superiori a quelle di un gatto selvatico e inferiori a quelle di una lince. I resti fossili attualmente attribuiti a *F. chaus* provenienti da Stuttgart-Untertiirkheim sono incerti, trattandosi di piccoli frammenti post-craniali non diagnostici per effettuare un'attribuzione tassonomica. Essi risultano troppo grandi per appartenere a *F. silvestris* e troppo piccoli per *Lynx* sp. pertanto sono stati attribuiti, per il momento, a *F. chaus* (Kurten, 1968). Un fossile attualmente in fase di studio (discusso in questa tesi), proveniente dal sito di Ingarano (Pleistocene Superiore), costituito da un cranio intero, potrebbe rivelarsi il reperto più completo e meglio conservato che si conosca in Europa di questa particolare specie. Riguardo all'anatomia e alla paleobiologia delle forme pleistoceniche per il momento risulta azzardato avanzare ipotesi, a meno che non si faccia riferimento alla forma attualmente esistente (Kurten, 1968). Questa mostra un'ampia distribuzione geografica che comprende tutta l'Asia e alcune ristrette regioni del Nord Africa (foce del Nilo). Come il leopardo anche *F. chaus* è un felino fortemente polimorfico, con le forme asiatiche più grandi di quelle mediorientali e africane, il peso varia da 7 a 16 kg (Nowak, 2005). Si può ipotizzare che questa condizione fosse presente anche

durante il Pleistocene, ma per maggiori informazioni bisognerà attendere i risultati delle ricerche attualmente in corso.

- Capitolo 2 -

LA PALEOPATOLOGIA

- In:
- Iurino, D.A., Danti, M., Della Sala, S.W. and Sardella, R. 2013. Modern techniques for ancient bones: Vertebrate Palaeontology and medical CT analysis. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, (online).
 - Iurino, D.A., Fico, R., Petrucci, M. and Sardella, R. 2013. A pathological Late Pleistocene canid from San Sidero (Italy): implications for social- and feeding-behaviour. *Naturwissenschaften*. 100 (3): 235-243.
 - Iurino D.A. and Sardella R. (2013). Medical CT scanning and the study of hidden oral pathologies in fossil carnivores. *Paläontologische Zeitschrift*. (in press).
 - Iurino D.A. (2013). Body size reduction and tooth agenesis in Late Pleistocene *Meles meles* (Carnivora, Mammalia) from Ingarano (Southern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. (in press).

2.1 Obiettivi dell'indagine paleopatologica

Al fine di verificare e comprendere la natura patologica o traumatica di alcune anomalie presenti sulle ossa fossili dei carnivori pleistocenici italiani, sono state adottate nuove modalità di indagine basate su analisi tomografiche e *medical imaging*. I crani fossili esaminati sono quindi stati studiati sotto un profilo patologico, allo scopo di realizzare accurate diagnosi. L'identificazione delle anomalie e la loro interpretazione hanno fornito interessanti spunti per la ricostruzione del comportamento alimentare e sociale di alcune specie.

2.2 Introduzione alla paleopatologia

Il termine *patologia* deriva dalla lingua greca πάθος, *pathos*, "sofferenza" e -λογία, *-logia*, "studio". Nel gergo corrente medico, è anche sinonimo di malattia, sia dell'uomo che degli animali o delle piante (DiMaio & DiMaio, 2001).

La paleopatologia è la disciplina che si occupa dello studio di tracce patologiche su antichi resti scheletrici, utilizzando un ampio spettro di metodi, dall'osservazione diretta a quella radiologica, istopatologica, biochimica isotopica, e non ultimo l'analisi del DNA antico. Ciascuna di queste

modalità di indagine presenta indubbi vantaggi legati alla facilità di acquisizione di nuovi dati, ma anche svantaggi dovuti alla distruzione irreversibile dei campioni durante le analisi. In paleontologia ogni fossile ritrovato, patologico o meno, rappresenta un pezzo unico. Pertanto negli ultimi anni le indagini tomografiche in ambito paleopatologico si sono intensificate, essendo questi metodi non invasivi e soprattutto non distruttivi (Rothschild & Martin, 2006; Saab, 2008).

Anomalie dentarie, denti soprannumerari, fratture, traumi, tumori, tubercolosi e infezioni batteriche sono solo alcune delle malattie che lasciano tracce sulle ossa fossilizzate, ma la loro identificazione non è sempre possibile tramite una semplice osservazione esterna del campione (Tinalli & Rook, 2007). L'analisi delle caratteristiche patologiche è influenzata dal grado e dal tipo di fossilizzazione, dallo stato di conservazione e dalla dimensione del fossile (Iurino et al., 2013b). In generale tutte le lesioni ossee possono essere classificate come distruttive, formative o più comunemente come una combinazione di entrambe (Resnick & Kransdorf, 2005). Inoltre la loro forma, dimensione, numero e posizione all'interno dell'osso e la loro collocazione sullo scheletro, sono elementi utili per la diagnosi differenziale. Diverse anomalie ossee sono inoltre in grado di fornire importanti indicazioni sul metabolismo, sulla fisiologia, sulla dieta, sul comportamento e sull'ontogenesi di uomini ed animali del passato, nonché sull'origine e la diffusione di patologie nel corso del tempo (Dettwyler, 1991; Iurino et al., 2013b; Iurino & Sardella, 2013).

Le ricerche paleopatologiche hanno confermato che le lesioni ossee di varia natura, compaiono tanto oggi quanto nel passato, in tutti i gruppi tassonomici. Manifestazioni di processi patologici simili a quelli osservati oggi sono stati documentati sulle ossa di cetacei fossili (Moodie, 1930), dinosauri (Rothschild et al., 1997), plesiosauri (Hopley, 2001) e di mammiferi pleistocenici (Brothwell, 1968; Rooney, 1997). Questi studi hanno dimostrato come le evidenze scheletriche delle malattie sono costanti e riconoscibile nel tempo e nei diversi taxa.

Molti aspetti della vita animale e umana sono fortemente dipendenti dalle condizioni di salute. Gli individui con evidenti disabilità causate da patologie o lesioni, il più delle volte non sono in grado di svolgere appropriatamente alcune attività di base, come il foraggiamento, la locomozione, la difesa e la riproduzione (Iurino et al., 2013b). Pertanto l'identificazione di queste condizioni nei reperti fossili apre una finestra sul passato, offrendoci la possibilità di ricostruire l'autoecologia o le ultime fasi di vita degli individui affetti. Nel caso dei mammiferi sociali, gli individui patologici a seconda delle loro condizioni, possono risultare elementi non produttivi all'interno del branco, con

ripercussioni negative sull'economia di tutto il gruppo (Iurino et al., 2013b). Malgrado ciò tracce di guarigione da malattie relativamente gravi, sono state rinvenute su ossa fossili di mammiferi sociali, favorendo la nascita di diverse teorie riguardanti il comportamento altruistico o le cure rivolte a individui feriti e/o malati da parte dei membri del gruppo (Dettwyler, 1991; Palmqvist et al. 1999; Iurino et al. 2013b). La comprensione e l'interpretazione delle condizioni di salute delle faune fossili, rappresenta quindi una valida fonte di informazioni per le ricostruzioni paleoecologiche.

2.2.1 Cenni storici

La storia delle malattie è un argomento che ha catturato l'attenzione di molti studiosi ormai da lungo tempo, ed è interessante notare come la medicina e paleontologia si sono intrecciate fin dall'inizio. Per essere precisi i primi riferimenti a delle ossa patologiche antiche precedono, se pur di poco, la nascita della paleontologia moderna avvenuta nel XVII° secolo grazie ad Agostino Scilla e Stenone. Infatti già nel 1583 nel testo *De Corporis Humani Structura et Usa*, dell'Anatomista svedese Felix Platter, delle ossa di proboscideato sono state erroneamente interpretate come testimonianza del gigantismo umano. Il naturalista tedesco Johann Friederich Esper nel 1774 diagnosticò erroneamente un osteosarcoma su un femore di orso delle caverne (*Ursus spelaeus*), in seguito interpretato correttamente come frattura e conseguente formazione di callo osseo (Fig. 5). Questo avvenimento è stato considerato dall'antropologo fisico Ubelaker nel 1982, come l'episodio che sancisce la nascita della paleopatologia. Un altro notevole contributo è stato dato da Cuvier nel 1822, con la descrizione di una lesione rimarginata sulla cresta occipitale di un cranio fossile di iena. Cuvier sebbene fosse un esponente di primo piano nel campo dell'anatomia comparata, non riuscì a fornire una diagnosi soddisfacente della lesione (Moodie, 1967), poiché trascurò il significato biologico e patologico di ciò che aveva descritto (Ortner, 2003).

Le primissime ricerche in campo paleopatologico pertanto si sono focalizzate sullo studio di materiali fossili piuttosto che di sub-fossili o reperti archeologici (Roberts & Manchester, 2005). Questi lavori hanno portato a due importanti innovazioni teoriche. La prima, riguardo l'origine antica delle relazioni tra malattie e vita degli animali, incluso l'uomo (Ackerknecht, 1955). La seconda ha evidenziato come le analisi delle patologie su reperti antichi (fossili e sub-fossili)

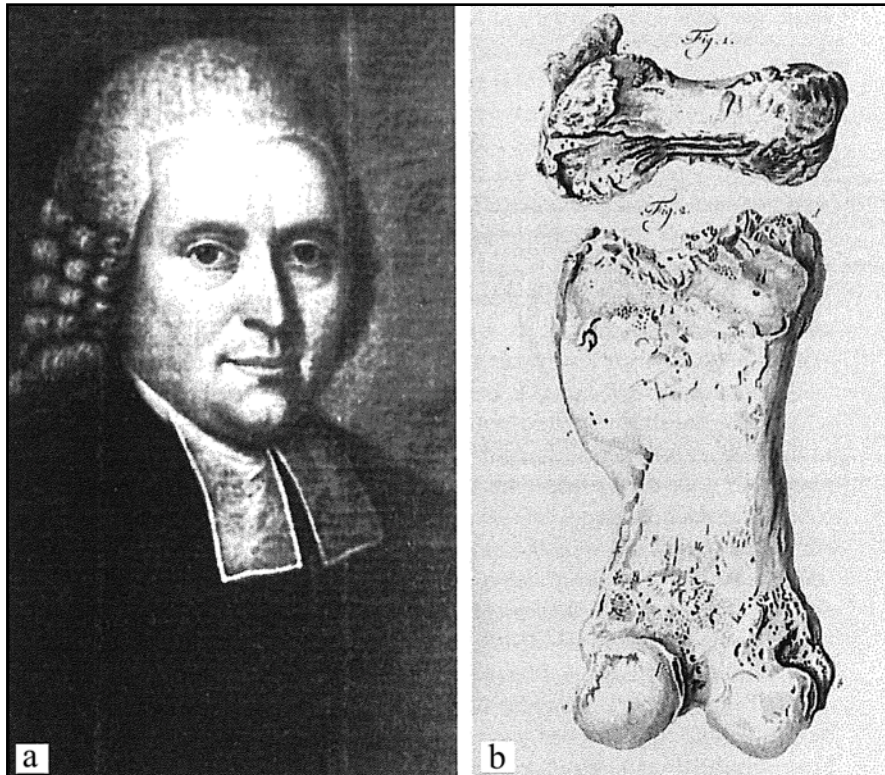


Fig. 5) Frattura del femore e callo osseo di un orso delle caverne (*Ursus spelaeus*). a) Ritratto di John Friedrich Esper (1774). b) Illustrazione del femore paleopatologico. Da Aufderheide e Martin (2006).

rappresentassero un valido strumento per comprendere le condizioni di salute e il decorso di patologie e/o traumi in popolazioni o singoli individui vissuti in passato (Iurino et al., 2013a,b).

Verso la metà del XIX secolo, l'interesse per le paleopatologie su materiali fossili ha subito un rapido declino, a favore della ricerca paleopatologica su materiale umano proveniente da contesti archeologici. Warren (1822) e Gross (1855) si dedicarono allo studio delle deformazioni artificiali dei crani umani, segnando di fatto il passaggio degli studi patologici dal fossile al materiale umano recente (Ortner, 2003). Probabilmente le ragioni di questo cambiamento non sono dovute soltanto alla crescente curiosità rivolta verso la nostra specie, ma soprattutto alla considerevole differenza numerica tra i reperti fossili scoperti fino a quel momento e quelli archeologici. Quest'ultimi sovrastavano per numero e per qualità di conservazione i primi. Inoltre in quel momento storico la figura del “naturalista ottocentesco”, che era contemporaneamente medico, zoologo, paleontologo ecc... era ormai di fatto scomparsa lasciando il campo agli specialisti di differenti settori delle scienze naturali. In questo contesto coloro che continuarono a dedicarsi allo studio delle paleopatologie furono principalmente medici, antropologi fisici e archeologi. Questo trend si

accentuò ulteriormente nei primi anni del 1900, grazie ai lavori effettuati sulle mummie da parte degli anatomisti Grafton Elliot Smith, Warren Dawson e di Sir Marc Armand Ruffer. Quest'ultimo in particolare ebbe enorme successo grazie alle prime indagini di carattere medico sulle mummie egizie (Fig. 6). Inoltre Sir Armand Ruffer, considerato da molti il “padre” della paleopatologia, nel 1913 fu il primo a dare una definizione di questa disciplina, come "la scienza che si occupa dello studio delle malattie rinvenute su antichi resti umani e animali" (Swinton, 1981). A tal proposito non mancano le controversie; secondo Rogers e Waldron (1995) infatti, il primo ad usare il termine “paleopatologia” fu il Dr. Schufeldt in un articolo sull'osteologia degli uccelli, in *Popular Science Monthly* (1893).

Va registrato come negli ultimi decenni, grazie alla diffusione di nuove tecnologie biomediche e ad una crescente interdisciplinarietà nei lavori paleontologici, l'interesse degli studiosi verso le evidenze patologiche su fossili è nuovamente aumentato, come dimostrato dalla crescente letteratura scientifica su questo tema (Reistz et al., 2011; Iurino et al., 2013a).

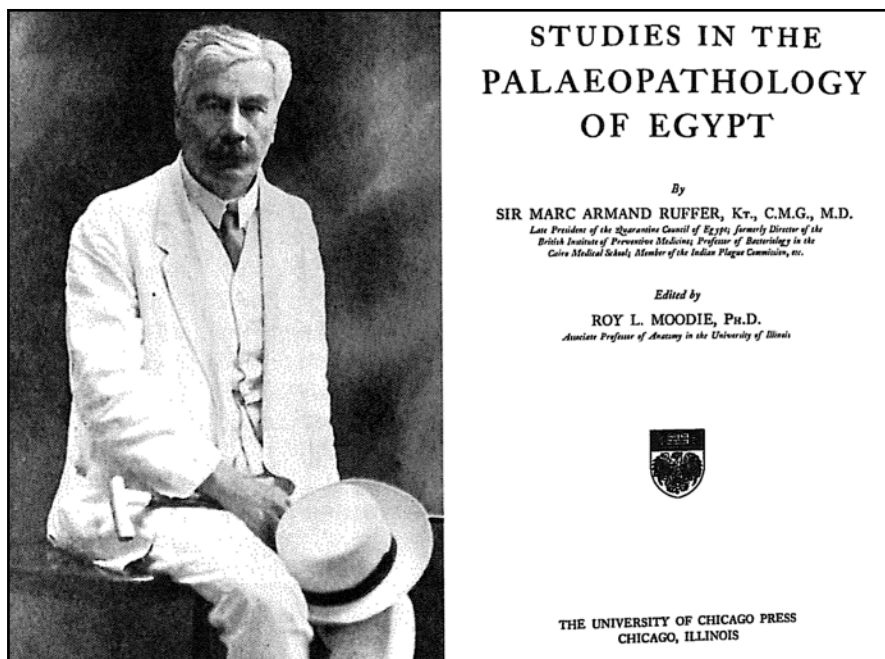


Fig. 6) Sir Marc Armand Ruffer. Foto ritratto e copertina del libro pubblicato nel 1921 dello stesso autore.

2.2.2 Paleopatologia animale

La distinzione tra paleopatologia animale e umana risulta essere una convenzione di natura accademica storicamente accettata, mirata a separare gli studi effettuati su resti umani da quelli animali. Nonostante questo, da un punto di vista strettamente medico e delle metodologie di indagine questa differenza non sussiste (Rothschild & Martin, 2006). È infatti noto come ogni taxon o addirittura ogni individuo possa reagire diversamente alla stessa malattia, date le differenti caratteristiche metaboliche, fisiologiche, comportamentali e anatomiche. Pertanto è possibile affermare come il decorso di una malattia possa essere sia specie-specifico, sia individuo-specifico (Iurino et al. 2013a). Ciò non toglie che i criteri e le modalità di indagine restino assolutamente le medesime quando si indagano ossa animali o umane. Una seconda causa che potrebbe giustificare tale separazione va ricercata nell'enorme divario presente in letteratura tra le informazioni relative ai resti umani e quelle su animali patologici. Riguardo questi ultimi, i lavori sono fondamentalmente limitati agli animali domestici provenienti da contesti archeologici e quindi materia di studio degli archeozoologi (Hesse & Wapnish, 1985; Thomas et al., 2002.; Vann, 2008). Trattandosi quindi di animali allevati soggetti ad inbreeding, traumi e lesioni dovute allo sfruttamento come bestiame da lavoro, sia la tipologia che la frequenza delle patologie risulta enormemente superiore rispetto a quelle osservate in animali selvatici, storicamente poco conosciute (Hesse & Wapnish, 1985). Sebbene negli ultimi anni l'interesse per la paleopatologia degli animali selvatici stia aumentato, la letteratura è ancora in gran parte concentrata sugli animali domestici e sulle problematiche associate alla domesticazione (es. Higham et al, 1981;. Baker & Brothwell, 1980; Baker, 1984; Bartosiewicz et al., 1994; Cupere et al., 2000; Bathurst & Barta, 2004; Fabiš, 2004).

Tra gli autori che maggiormente hanno contribuito allo sviluppo di questo settore di ricerca vanno ricordati Moodie (1921), Brothwell e Sandison (1967), Tasnadi-Kubacska (1962) e Rothschild e Martin (2006), i cui lavori rappresentano uno dei più importanti punti di riferimento per questo tipo di studi.

Un valido contributo per la paleopatologia animale è giunto con l'istituzione dell'International Council for Archaeozoology (ICAZ) Animal Palaeopathology Working Group (APWG) nel 1999. L'APWG ha creato un forum per la discussione multidisciplinare dei metodi e dei progressi nel campo della paleopatologia animale.

Come accennato nel capitolo precedente, negli ultimi anni questo settore di ricerca ha subito una rapida impennata suscitando forte interesse nella comunità scientifica in particolare in settori come l'Etologia, la medicina veterinaria e la Paleoecologia.

2.3 Processi tafonomici e conservazione delle ossa

La Tafonomia è la disciplina che si occupa di comprendere e analizzare in dettaglio le fasi di transizione di un organismo dalla biosfera alla litosfera (Lyman, 1994).

Per conservarsi fino ad oggi le ossa fossili sono state soggette a diversi processi biologici, chimici e fisici che spesso ne complicano notevolmente l'aspetto macroscopico e le caratteristiche strutturali. Mentre la paleopatologia si sforza di interpretare tutti i cambiamenti ante-mortem del sistema scheletrico, la Tafonomia ha come obiettivo l'indagine dei fenomeni peri- e post-mortem, precedenti e successivi alla copertura del corpo. Questo fa sì che entrambe le discipline debbano avere come base di comparazione i fenomeni che coinvolgono le specie attualmente viventi (Lyman, 1994). Pertanto ognuna di queste discipline condiziona l'altra, dal momento che nessun fossile era “normale” in vita e non tutti i cambiamenti che ha subito sono il risultato di condizioni patologiche. Quindi, per poter ricavare delle informazioni da una occorre conoscere l'altra.

I processi tafonomici hanno inizio con la morte dell'individuo (Lyman, 1994), tuttavia, i disturbi strutturali peri-mortem sono difficilmente distinguibili dai cambiamenti post-mortem su quello che viene definito “osso fresco” (Lyman, 1994). Per questa ragione gli eventi peri-mortem vengono inclusi nelle analisi tafonomiche ed esclusi da quelle patologiche.

Un attento esame macroscopico dei fossili è importante per distinguere i cambiamenti di origine patologica da quelli tafonomici. Sebbene fondamentali, queste operazioni spesso si rivelano molto complicate in quanto alcune tracce tafonomiche e patologiche possono apparire simili (Baker & Brothwell, 1980). Se originatesi in condizioni post-mortem, queste tracce sono indicate generalmente come “pseudopatologie” (Wells, 1967), prodotte dall'azione degli agenti atmosferici sulle ossa prima del seppellimento, o durante le operazioni di scavo e studio (Ortner, 2003). Per

determinare l'origine patologica di certe strutture è quindi fondamentale capire se si tratta di fenomeni precedenti o successivi la morte dell'animale.

Sulla base di questo principio, si tenta ad esempio di determinare se le fratture presenti su un fossile siano avvenute in vita o meno. L'osso fresco è un tessuto relativamente elastico in grado di sopportare forti pressioni prima di giungere al punto di rottura (Lyman, 1994). L'osso secco, ossia quello di un animale morto da qualche tempo, perde gran parte delle sue proprietà elastiche, ed è quindi meno resistente alle forze di pressione e torsione (Lyman, 1994). Sebbene sia complesso determinare con precisione le cause esatte di queste lesioni, è possibile comprendere se il danno è avvenuto su un osso fresco (animale in vita) o secco (qualche tempo dopo la morte e la decomposizione dei tessuti molli).

Le fratture subite in corrispondenza o subito dopo il momento della morte appaiono relativamente simili a quelle avvenute in vita. Le tracce di riparazione come calli ossei e tessuto di neoformazione in prossimità della lesione, rappresentano quindi il principale strumento di distinzione tra fratture ante- e post-mortem (Rothschild & Martin, 2006).

La proliferazione del tessuto osseo è sempre il risultato di eventi ante-mortem. Pertanto qualsiasi prova di deposizione ossea e la conseguente nascita di morfologie anomale può essere considerata di natura patologica. Non sono rare però concrezioni sedimentarie e depositi minerali, come ad esempio il biossido di manganese, che si depositano sulla superficie ossea e sono facilmente confondibili con i tessuti di neoformazione o con anomalie della superficie dell'osso (Rothschild & Martin, 2006). Quanto detto per le fratture vale anche per altre tipologie di lesioni come le osteomieliti, i tumori, le lesioni dentarie che possono essere confuse con processi tafonomici. Alcuni reperti fossili risultano fortemente inglobati in matrici di sedimento che possono mascherare la forma anatomicamente corretta delle ossa, dando loro un aspetto anomalo (Iurino et al., 2013a).

Inoltre è importante comprendere come un campione di fossili non è rappresentativo delle comunità animali in vita e delle loro caratteristiche (Klein & Cruz-Uribe, 1984), dal momento che si verifica un'inevitabile perdita di informazioni durante la transizione dal vivo al fossile (Klein & Cruz-Uribe; 1984, Lyman, 1994).

2.4 Le patologie

Il numero e la tipologia delle patologie nei vertebrati è estremamente ampio, per questa ragione di seguito verranno riportate alcune informazioni generali sulle principali categorie di patologie del cavo orale osservate su materiale fossile.

2.4.1 I denti

A livello fossile le informazioni riguardanti lo stadio ontogenetico di sviluppo di un individuo, gli aspetti paleodemografici, quelli alimentari e quelli legati alle condizioni di salute sono ricavabili dallo studio dei denti. Lo spessore dello smalto dentale fornisce indicazioni di tipo tassonomico, funzionale, filogenetico e ontogenetico, rivelando i tempi di maturazione e di eruzione dei denti, consentendo studi comparativi sui pattern di sviluppo tra le faune attuali e quelle del passato (Conroy & Vannier, 1991; Schwartz, 2000; Olejniczak et al., 2008). Inoltre le micro tracce di usura presenti sullo smalto dentale rivelano abitudini alimentari e particolari pattern comportamentali (uso di gastroliti ecc.). L'indagine tomografica è in grado di rivelare la presenza o il principio di patologie non visibili esternamente nel caso in cui la forma e le dimensioni dei denti siano normali. Nei casi in cui l'evidenza patologica è macroscopica e inconfutabile, l'indagine tomografica può rivelare maggiori dettagli, facilitando e aumentando l'attendibilità delle diagnosi (Miles & Grigson, 2003).

Di seguito sono elencate alcune delle principali patologie che riguardano i denti:

- Posizioni anomale dei denti, eruzioni parziali o del tutto mancanti. In quest'ultimo caso si può parlare di agenesi dentale qualora venisse confermata l'assenza degli alveoli.
- Deformazione e fusione dei denti. Queste possono riguardare sia la corona (parte emersa del dente), sia le radici (parte inserita nell'alveolo) o anche entrambe contemporaneamente. Per le radici risulta indispensabile l'indagine CT.

- Carie, usure e traumi delle corone possono provocare la perdita di questa porzione del dente, e sul fossile si distinguono dalle agenesi per la presenza delle radici negli alveoli.
- Le fratture più o meno profonde frequentemente causano l'esposizione della polpa e innescano infezioni batteriche che coinvolgono l'intero sistema radicale dei denti (lesioni apicali).

2.4.2 Le ossa del cavo orale

Negli animali giovani, le mascelle e le mandibole di norma si presentano in buono stato di salute e prive di anomalie, tuttavia in rari casi le infezioni e i traumi possono colpire anche le classi di età più giovani. A tal proposito un esempio è dato dall'osteopatia cranio mandibolare dei canidi, una tipica malattia proliferativa del tessuto osseo che si verifica in animali giovani e produce un rigonfiamento alla base della mandibola che può essere bilaterale, ma non simmetrico (Johnson & Watson, 2000).

La bocca per gli animali rappresenta uno strumento di predazione, di elaborazione del cibo, di comunicazione, di difesa e molto altro ancora. Questo porta la mandibola, il premaxillare e il maxillare che costituiscono le principali ossa del cavo orale, ad entrare in contatto con patogeni e oggetti di varia natura rendendo queste ossa e i tessuti connessi soggette ad un elevato numero di traumi e malattie (Iurino & Sardella, 2013).

Di seguito sono riportate in elenco le patologie più comuni che interessano il tessuto osseo del cavo orale:

La periodontite. È un'infezione di origine batterica che interessa i tessuti che supportano o sono associati ai denti, e in particolare coinvolge l'area alveolare circostante le radici (DeBowes, 2000; Pejčić et al., 2007). Si manifesta come una successione di fasi di perdita e neoformazione di tessuto osso causando l'esposizione delle radici, la perdita dei denti e il riassorbimento degli alveoli (Fig. 7a,b). Le infezioni peridontali possono essere accentuate dalla forte usura dei denti, presenza di tartaro, fratture, microtraumi da alimenti ed età avanzata (Iurino et al., 2013b; Iurino & Sardella, 2013).

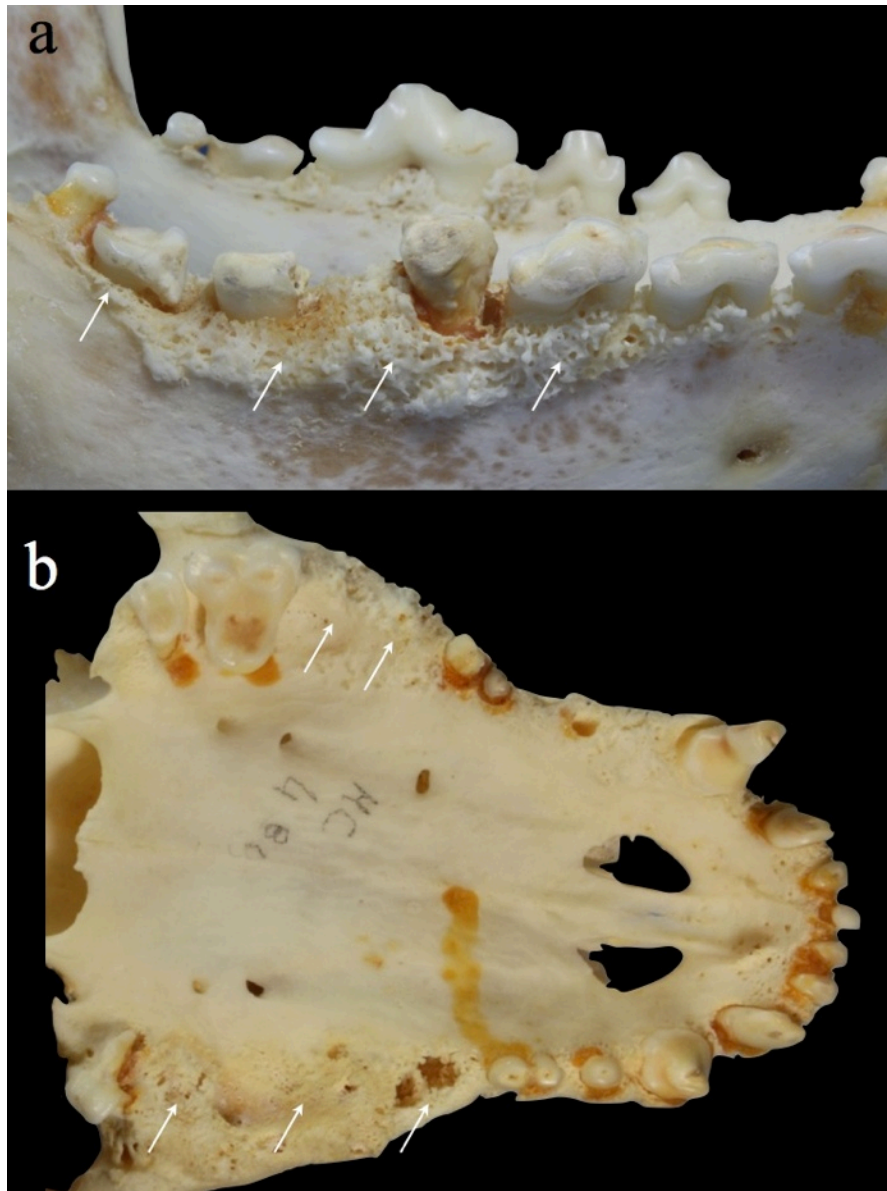
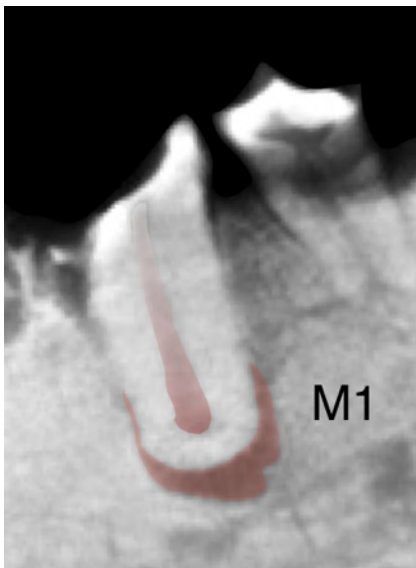


Fig. 7) Periodontite. a) Mandibola di licaone (*Lycaon pictus*) (MC 841), le frecce indicano l'abbondante quantità di tessuto osseo spugnoso conseguenza dell'intesa attività batterica che ha innescato processi di distruzione e rigenerazione dell'osseo. b) Palato di licaone (*Lycaon pictus*) (MC 841), le frecce indicano le aree in cui la periodontite ha provocato la caduta dei denti e il conseguente riassorbimento degli alveoli.

Lesione apicale. Come conseguenza di profonde carie, traumi o dell'esposizione della polpa, dovuta a logoramento della corona dentale, si innesca un'infezione nell'osso circostante l'apice della radice. Questa condizione si traduce nella degenerazione del tessuto osseo fino a formare piccole cavità di forma semicircolare per poi originare ascessi e infine la perdita di uno o più denti (Fig. 8) (Iurino et al., 2013b; Iurino & Sardella, 2013).

Ascesso alveolare. Rappresenta una raccolta circoscritta con contenuto purulento che dalla zona periapicale di un dente affetto da patologia infettiva dei tessuti interni (necrosi pulpale), tende a migrare verso la superficie, comparando di solito come tumefazione ben delimitata in corrispondenza della mucosa alveolare della bocca (Iurino et al., 2013b; Iurino & Sardella, 2013). Questa condizione è conseguenza diretta delle lesioni apicali. Fin quando i denti non vengono del tutto persi la camera di ascesso non può essere esaminata se non tramite raggi X (Fig. 9).



migrare verso la superficie, comparando di solito come tumefazione ben delimitata in corrispondenza della mucosa alveolare della bocca (Iurino et al., 2013b; Iurino & Sardella, 2013). Questa condizione è conseguenza diretta delle lesioni apicali. Fin quando i denti non vengono del tutto persi la camera di ascesso non può essere esaminata se non tramite raggi X (Fig. 9).

Perdita dei denti ante-mortem. Questo solitamente avviene in seguito ai processi sopra descritti. Tuttavia, può essere il risultato di traumi accidentali (masticazione di oggetti duri, combattimenti ecc...) (Fig. 7b) (Iurino et al., 2013b; Iurino & Sardella, 2013).

Fig. 8) Lesione apicale. Sezione tomografica di una mandibola fossile di *Cuon alpinus* (SS 2004/2) proveniente dal sito del Pleistocene Superiore di San Sidero (Puglia). Con il colore rosso è evidenziata l'area interessata dalla lesione apicale nel primo molare inferiore.



Fig. 9) Ascesso alveolare su mandibola di coyote (*Canis latrans*) (MC 432).

2.4.3 Osteomieliti

L'osteomielite è un'infiammazione dell'apparato scheletrico che coinvolge contemporaneamente sia l'osso, sia la cavità midollare. Questo tipo di infiammazioni sono causate da batteri come lo *Staphylococcus aureus* e diversi generi di gram negativi come *Klebsiella* sp., *Enterobacter* sp. e *Pseudomonas* sp. Sebbene raramente può essere causata anche da funghi, virus e parassiti. Si presenta in forma acuta quando la durata dei sintomi è inferiore alle due settimane, subacuta, quando perdurano per oltre due settimane e cronica, per periodi superiori alle sei settimane. La forma acuta si presenta con formazione di pus, e necrosi ossea più o meno estesa. L'osso necrosato costituisce il cosiddetto sequestro, che viene contenuto in uno spazio scavato nell'osso e delimitato da tessuto osseo di reazione. Tale cavità può mettersi in comunicazione con l'esterno mediante orifizi fistolosi (Fig. 10). L'osteomielite cronica invece può assumere due aspetti: quello dell'ascesso cronico dell'osso e quello dell'osso condensante. Il primo è caratterizzato da una cavità più o meno grande che ha sede nella metafisi di un osso (generalmente lungo) e che contiene pus e solo raramente un sequestro. La seconda forma è caratterizzata da uno stato reattivo del tessuto



Fig. 10) Ampia fistola odontopatica su mascellare destro di iena (*Hyaena* sp.) (MC 337).

osseo che porta alla formazione di osso iperostotico (forte accrescimento osseo), con conseguente scomparsa del canale midollare e dei canali di Havers. L'osteomielite cronica, in entrambe le forme, si manifesta clinicamente con dolori e con aumento di volume del segmento osseo interessato

(Auferheide & Rodriguez-Martin, 2006; Rothschild & Martin, 2006 , Waldron, 2009).

2.4.4 Fratture e lesioni

Le fratture possono essere classificate come complete o incomplete. Viene definita completa quando la lesione interessa tutto lo spessore dell'osso, in caso contrario si definisce incompleta (Auferheide & Rodriguez-Martin, 2006). Possono essere composte (senza dislocazione di frammenti) o scomposte (con dislocazione di frammenti). In contesto paleopatologico, la difficoltà principale non è quella di differenziare una frattura dalle altre lesioni ossee, quanto identificare le fratture avvenute ante-mortem (prima della morte), peri-mortem (vicino al momento della morte), e post-mortem (dopo la morte) (Roberts & Manchester, 2005). La distinzione tra lesioni ante-mortem da quelle peri-e post-mortem sono relativamente facili grazie alla “prova di guarigione”, vale a dire la presenza di un callo osseo e tessuto di neoformazione sulle fratture ante-mortem. La distinzione delle lesioni peri-mortem (ancora senza formazione di callo osseo) da quelle post-mortem è molto più complessa, e talvolta impossibile (Lovell, 1997). L'analisi dell'area di frattura, della sua collocazione e della direzione sono essenziali in quanto rivelano i meccanismi con cui è avvenuta la lesione. Nella maggior parte dei casi, le fratture post-mortem, hanno margini taglienti e non corrispondono alle tipologie descritte nella classificazione utilizzata in contesto clinico (Rothschild & Martin, 2006).

2.5 Tecniche tomografiche nell'indagine paleopatologica

Negli ultimi anni la paleontologia e la paleoantropologia si sono avvalse di strumentazioni sempre più sofisticate come le CT (Tomografia Computerizzata) e software dedicati che hanno consentito di ampliare enormemente la capacità d'indagine sui reperti fossili (Iurino et al., 2013b). Dai modelli virtuali è possibile ricavare importanti informazioni che altrimenti non si otterrebbero con tecniche di indagine convenzionali, come l'architettura interna delle ossa o di parti scheletriche inglobate in matrici di sedimento. Sono rilevabili dati sulla densità scheletrica, dello smalto dentale e la possibilità di effettuare prove di assemblaggio virtuale dei frammenti scheletrici senza dover manipolare gli originali (Iurino et al., 2013a,b; Iurino & Sardella, 2013). Oltre alla visualizzazione

di tutte queste componenti è possibile effettuare misurazioni di aree, distanze, volumi e angoli sia delle parti superficiali che di quelle interne. Di recente questa tecnologia ha trovato inoltre largo impiego in campo paleopatologico (Rothschild & Martin, 2006; Sutton, 2008). L'osservazione delle immagini CT consente di rilevare rapidamente e senza grandi difficoltà ogni tipo di anomalia ossea, sia superficiale che interna. Mediante l'applicazione di alcuni strumenti, come ad esempio i filtri densimetrici è possibile comprendere la natura patologica di alcune anomalie, inoltre è possibile visualizzare solo gli oggetti aventi una data densità, permettendo quindi di isolare i denti dalla mandibola, essendo smalto e dentina più densi del tessuto osseo (Sutton, 2008). I denti così isolati possono essere visualizzati sia come immagini bidimensionali sia come oggetti 3D, potendo in tal modo osservare quelle parti e quei dettagli altrimenti non visibili e che potenzialmente possono essere affetti da patologie (Iurino et al., 2013b).

Di seguito sono descritti due degli strumenti virtuali maggiormente utilizzati per lo studio delle ossa patologiche antiche e recenti.

2.5.1 Sezioni virtuali

I software di diagnostica per immagini disponibili sul mercato e gli open source, si basano tutti sullo stesso principio fisico per la sezione dei campioni digitalizzati (vedi capitolo 1.2). Una scansione tomografica produce una sequenza di sezioni trasversali (fette o slices) del campione, che possono essere visualizzate singolarmente o assemblate a formare un oggetto 3D (Fig. 11a,b) (Iurino et al., 2013a). Nel primo caso è sufficiente scorrere le immagini e osservare le caratteristiche morfologiche che si discostano dalla norma (gonfiori, tessuto osseo spugnoso, cavità, fratture ecc..). Questo sistema permette un'analisi molto dettagliata di lesioni e patologie che si estendono su piccole superfici e per brevi spessori, ad esempio per la definizione della larghezza di una microfrattura lo scorrimento e l'osservazione delle singole slices si rivela estremamente efficace (Fig. 11a). Nei casi in cui le anomalie/lesioni/patologie riguardano superfici e spessori maggiori di una parte o del campione intero è possibile lavorare sulla sezione del modello 3D, con il vantaggio di avere una visione d'insieme del campione sezionato (Fig. 11b) (Iurino & Sardella, 2013). Tali modalità di visualizzazione consentono inoltre di indagare l'andamento del tessuto osseo in quei fossili completamente o parzialmente inglobati in matrici di sedimento a condizione che tra i due materiali esista una minima differenza di densità (Ronan et al, 2010;. Abel et al., 2012). Con

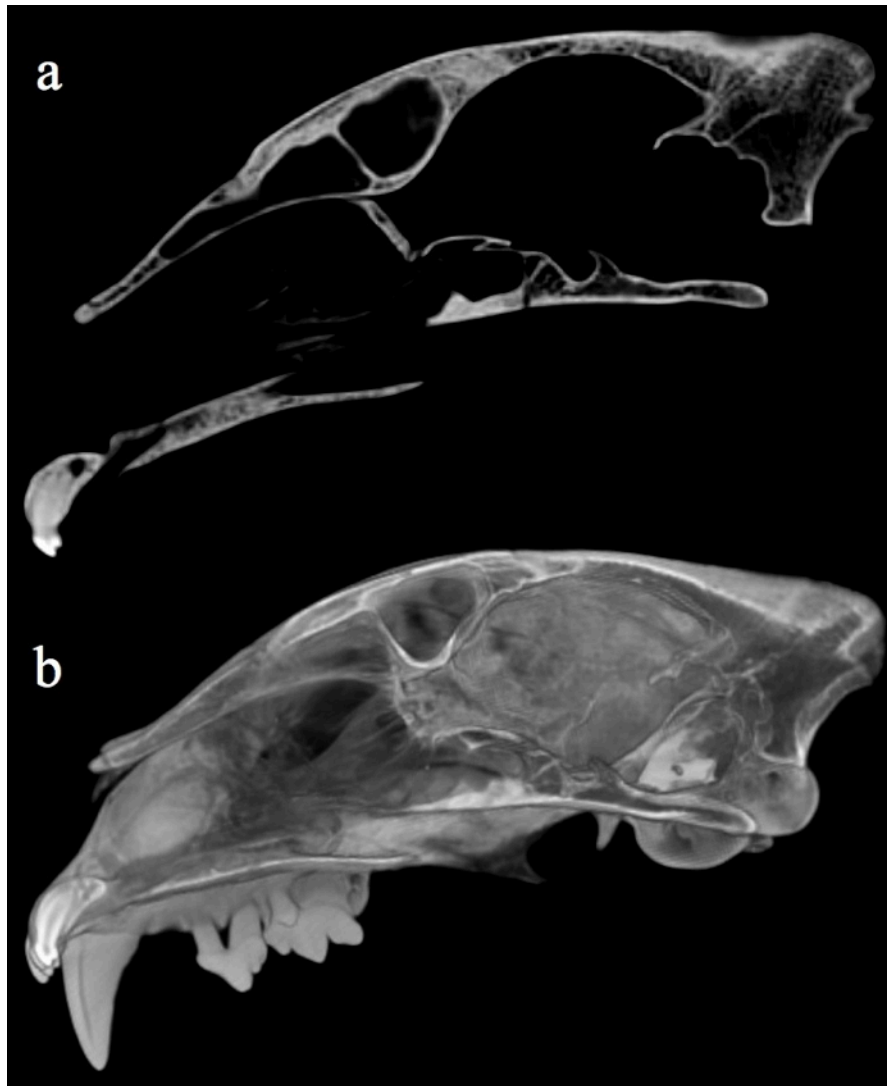


Fig. 11) Sezione virtuale di un cranio di giaguaro (*Panthera onca*) (MC 454). a) Visualizzazione di una singola fetta o slice. b) Visualizzazione 3D del cranio.

l'ausilio di questi sistemi di visualizzazione è quindi possibile discriminare le paleopatologie dalle pseudopatologie, oltre alla possibilità di esplorare quelle porzioni dello scheletro non visibili esternamente.

2.5.2 Densimetria ossea

I vari software di diagnostica per immagini hanno in dotazione un numero variabile di “filtri”, ossia modalità di visualizzazione delle immagini, capaci di esaltare alcuni parametri fisici dell'oggetto (Iurino & Sardella, 2013). Nello specifico i moduli di densimetria ossea rilevano in pochi istanti e

con elevato dettaglio la differente densità di un osso, mappandolo con un mosaico cromatico (Iurino & Sardella, 2013). Questo strumento risulta indispensabile nell'identificazione di tessuti ossei spugnosi, calli ossei, fratture e oggetti estranei all'osso.

2.6 Materiali e metodi

2.6.1 Acquisizione dati tomografici

Per limitare i trasporti e ridurre il rischio di danneggiamento dei fossili, le scansioni tomografiche sono state realizzate in due sedi distinte, a Roma presso l'Ospedale “M. G. Vannini” e a Firenze presso l'Azienda Ospedaliero-Universitaria Careggi.

Entrambe le apparecchiature utilizzate sono dei tomografi Philips Brilliance TC a 64 strati. Tutti i reperti sono stati scansionati per intero lungo il piano di sezione coronale anteroposteriore. Lo spessore delle slices è di 0.45 mm con un interslice space (spazio tra slices consecutive) di 0.20 mm per tutti i reperti. A causa delle dimensioni molto variabili sia dei fossili che dei reperti attuali, il numero di slices per ogni fossile digitalizzato risulta differente, vedi Tab. 1, mentre le dimensioni delle immagini prodotte risulta la stessa di 512 X 512 pixel.

2.6.2 Software utilizzati

Per la segmentazione, il *rendering* 3D, la misurazione dei reperti e la loro manipolazione virtuale sono stati utilizzati i seguenti software:

- OsiriX 3.9.4, 32-bit per MAC. Si tratta di un software per diagnostica di immagini open-source scaricabile gratuitamente dal sito www.osirix-viewer.com. È stato il software maggiormente utilizzato in questo lavoro, offrendo un pacchetto di strumenti indispensabili per la gestione e la manipolazione dei file DICOM. Tutte le operazioni di pulizia degli oggetti virtuali 3D (eliminazione del supporto in gomma su cui venivano posizionati i reperti durante le scansioni), le misure lineari, la produzione di video, e immagini delle sezioni dei crani, la produzioni di immagini con filtri di densità ossea e visualizzazione in trasparenza dei crani sono state realizzate con Osirix.

- ZBrush 4 della Pixologic per MAC. Si tratta di un software di grafica 3D, utilizzato ampiamente nella produzione cinematografica e di videogame grazie al suo vasto assortimento di strumenti ed opzioni per intervenire su oggetti 3D virtuali. Questo software è stato utilizzato per colorare, per aumentare le geometrie (numero di poligoni per unità di superficie) e per il *rendering* degli oggetti 3D.

2.6.3 Materiale fossile

Il materiale fossile utilizzato per l'indagine paleopatologica riguarda esclusivamente crani di carnivori pleistocenici italiani. L'intero campione di fossili digitalizzato costituito da 16 reperti, è stato sottoposto ad indagini tomografiche per l'individuazione di anomalie e tracce patologiche. I fossili esaminati provengono dal Museo di Paleontologia della Sapienza Università di Roma, dalla collezione presente nel Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma, dal Museo Nazionale Preistorico-Etnografico L. Pigorini, dalla collezione del Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università di Perugia e dal Museo di Paleontologia dell'Università di Firenze, (l'elenco completo dei reperti in Tab. 1).

2.6.4 Materiale di confronto

Al fine di acquisire maggiori conoscenze con la morfologia normale e quella patologica delle varie specie di grandi carnivori attuali, sono state visionate collezioni osteologiche contenenti reperti patologici. I campioni studiati, non sono stati utilizzati per un confronto di popolazione o per stabilire la frequenza delle patologie, bensì per il confronto morfologico delle patologie mirato a comprendere la gamma di cambiamenti osteologici associati alla malattia o alle diverse condizioni traumatiche.

La collezione osteologica del Museo Civico di Zoologia di Roma annovera un discreto numero di carnivori patologici (l'elenco completo è riportato in Tab. 2). Queste collezioni, per quanto interessanti ed utili, sono limitate, non essendo rappresentative di tutta la variabilità delle patologie riscontrate sul materiale fossile. Pertanto al fine di conoscere meglio l'aspetto macroscopico di una

più ampia gamma di condizioni patologiche, oltre che a servire come uno studio pilota per questa ricerca, sono state condotte analisi necroscopiche su carnivori (selvatici e domestici) presso l'Istituto Zooprofilattico Sperimentale del Lazio e della Toscana, (l'elenco completo degli animali dissezionati è riportato in Tab. 3).

2.7 Identificazione, diagnosi e inferenze delle paleopatologie: Casi studio

2.7.1 *Cuon alpinus* di San Sidero (Puglia)

Il fossile preso in considerazione per questa indagine appartiene ad un canide di media taglia, attribuito alla specie *Cuon alpinus* proviene dal sito del Pleistocene Superiore di San Sidero (Puglia), ed è costituito da un mascellare sinistro (SS 2004/1) e una mandibola sinistra (SS 2004/2) entrambi in buone condizioni di conservazione (Fig. 12). Il fossile è conservato presso il Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma.

I canidi mostrano una naturale predisposizione per le periodontiti acute, come conseguenza di gengiviti preesistenti (infiammazione del tessuto gengivale) (Strillou et al., 2010). Le periodontiti possono essere causate e aggravate da una dieta basata su cibi morbidi, che promuovono l'accumulo di placca e tartaro sopragengivale (Iurino et al., 2013b).

Questa patologia dalla forma acuta (a sviluppo precoce) può evolversi in cronica (a sviluppo lento) a causa del progressivo accumulo di batteri sulle superfici dentali. Il risultato è una distruzione irreversibile del tessuto connettivo protratta nel tempo (mesi/anni), che si traduce nella formazione di tasche parodontali e perdita di osso alveolare (Brown et al., 1989).

Per i reperti SS 2004/1 e SS 2004/2, l'ipotesi di una periodontite cronica è supportata dall'aumento diametrico dei pori dell'osso alveolare, ossia quelle cavità attraverso le quali si diramano i vasi sanguigni che irrorano il tessuto osseo. La forma, il diametro e l'architettura di questi vasi sono fortemente influenzate da una condizione patologica cronica (Iurino et al., 2013b).

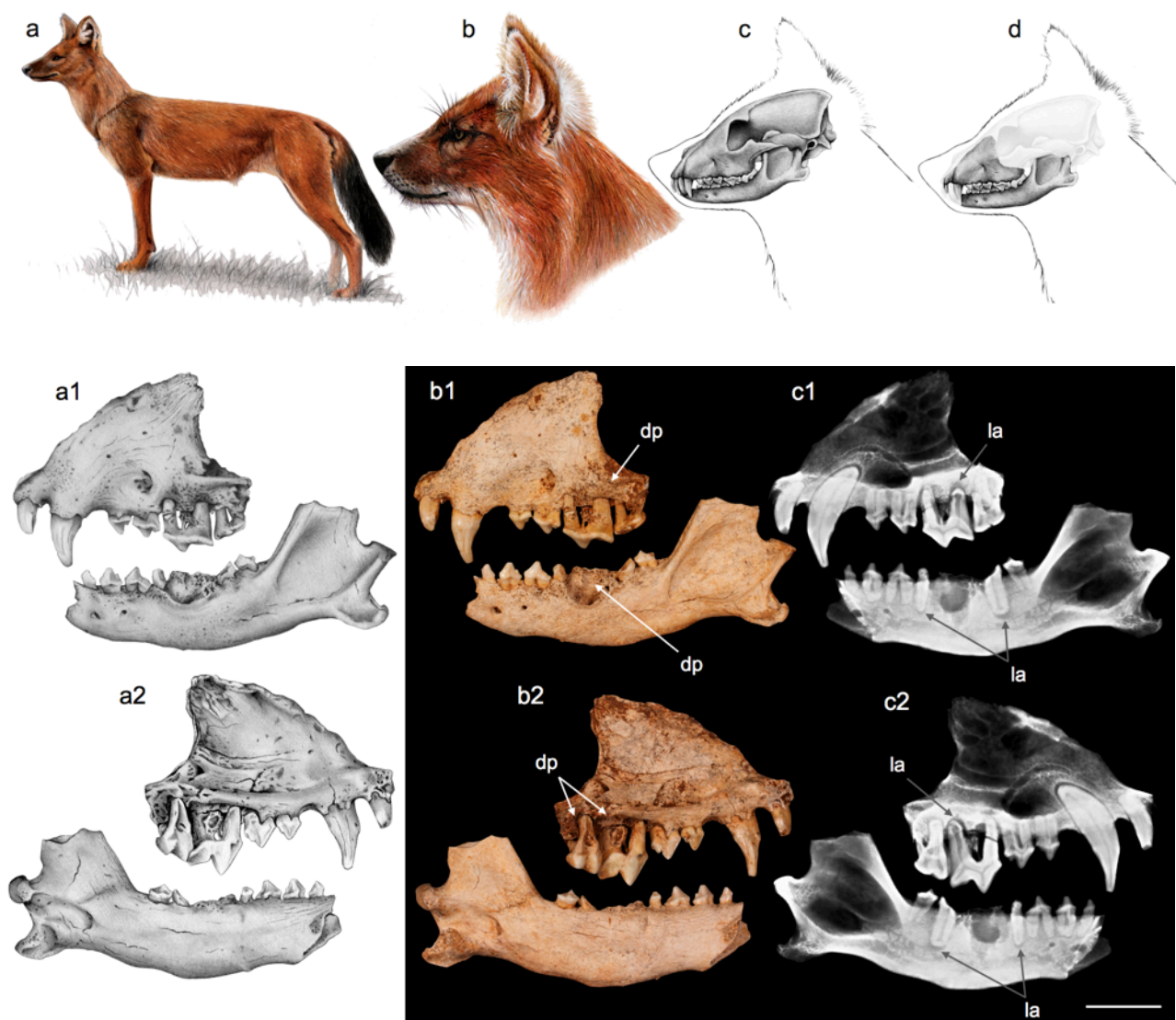


Fig. 12) *Cuon alpinus* del Pleistocene Superiore proveniente dal sito di San Sidero (Puglia). a) Ricostruzione dell'animale in vita, b) ricostruzione della testa, c) ricostruzione del cranio, d) illustrazione dei reperti SS 2004/1 e SS 2004/2. Il fossile è rappresentato da un mascellare sinistro (SS 2004/1) e da una emimandibola sinistra (SS 2004/2). a1) Illustrazione del fossile, norma buccale e a2) norma labiale. b1) Fotografia del fossile, norma buccale e b2) norma labiale. c1) Sezione tomografica del fossile, norma buccale e c2) norma labiale. dp) Danno peridontale, la) lesione apicale. Dimensione della barra, 30 mm.

Nei canidi, un'infezione cronica della cavità orale provoca un aumento del flusso sanguigno gengivale (da 200 a 400%) (Kaplan et al., 1982). Inoltre, la persistenza dell'infezione provoca un crescente sviluppo dei pori vascolari nelle ossa premaxillari, mascellari e mandibolari (Kaplan et al., 1982; Hock & Kim, 1987; Zoellner, 1990), come si può osservare nei reperti di *Cuon* SS

2004/1 e SS 2004.

La prevalenza e la gravità delle gengiviti e delle periodontiti nei canidi aumentano principalmente con l'età, sebbene fattori come l'origine dell'infezione, la genetica e la dieta possono far variare il decorso della patologia sia a livello specifico che individuale (Strillou et al., 2010). Studi veterinari su cani domestici rinselvatichiti mostrano come le periodontiti si originino con maggior frequenza e gravità in questi, piuttosto che nei cani soggetti a maggiori attenzioni e cure alimentari (Page & Schroeder, 1981).

I segni di un'osteomielite sono evidenti sui fossili SS 2004/1 e SS 2004/2. L'infezione batterica protratta nel tempo ha dato origine alla patologia, formando tasche gengivali e fistole odontopatiche, provocando la perdita parziale o totale dei denti e la retrazione del tessuto osseo di neoformazione (Fig. 13).

La faccia anteriore del canino superiore e quella posteriore del I3 sono fortemente usurati a causa di una malocclusione (Fig. 13i). L'analisi dell'immagine tomografica del mascellare mostra come la perdita del P1 abbia innescato il riassorbimento degli alveoli con formazione di tessuto osseo spugnoso. Questo suggerisce che l'animale sia sopravvissuto parecchi mesi dopo la perdita del dente, avvenuta per origine traumatica, a causa della mancanza di segni prodotti dalla periodontite (Fig. 13c). Lungo la superficie labiale, dal margine posteriore del P3 all'M1, vi è un chiaro distacco dell'osso dalle radici dentali, sintomo di una periodontite cronica (Fig. 13j) (Auferheide & Rodriguez-Martin, 2006; Waldron, 2009). Il processo osteomielitico distruttivo ha anche causato un significativo ispessimento dell'osso mascellare nel tratto compreso tra il P4 e l'M1. Una fistola odontopatica è presente sul palato vicino al P4, probabilmente essa ha messo in connessione un ascesso o granuloma apicale con la cavità orale (Fig. 13h). Del tartaro è ben visibile sulla superficie esterna del metastilo e del paracono del P4, ed è più abbondante sulla parte labiale del paracono e del metacono dell'M1 (Fig. 13k).

Mediante immagini radiografiche e tomografiche, sono identificabili dei bordi scuri intorno agli apici radicali del P4, M1 e P4. Queste bordi, rappresentano cavità denominate lesioni apicali e sono prodotte dall'attività batterica (Fig. 14). In alcuni casi, l'infiammazione si è sviluppata lungo le radici dentali (Carranza et al., 2011), come evidenziato nel P4 (Fig. 13j). Dalle stesse immagini si osserva una radice di piccole dimensioni e non funzionale presente sulla porzione labiale del

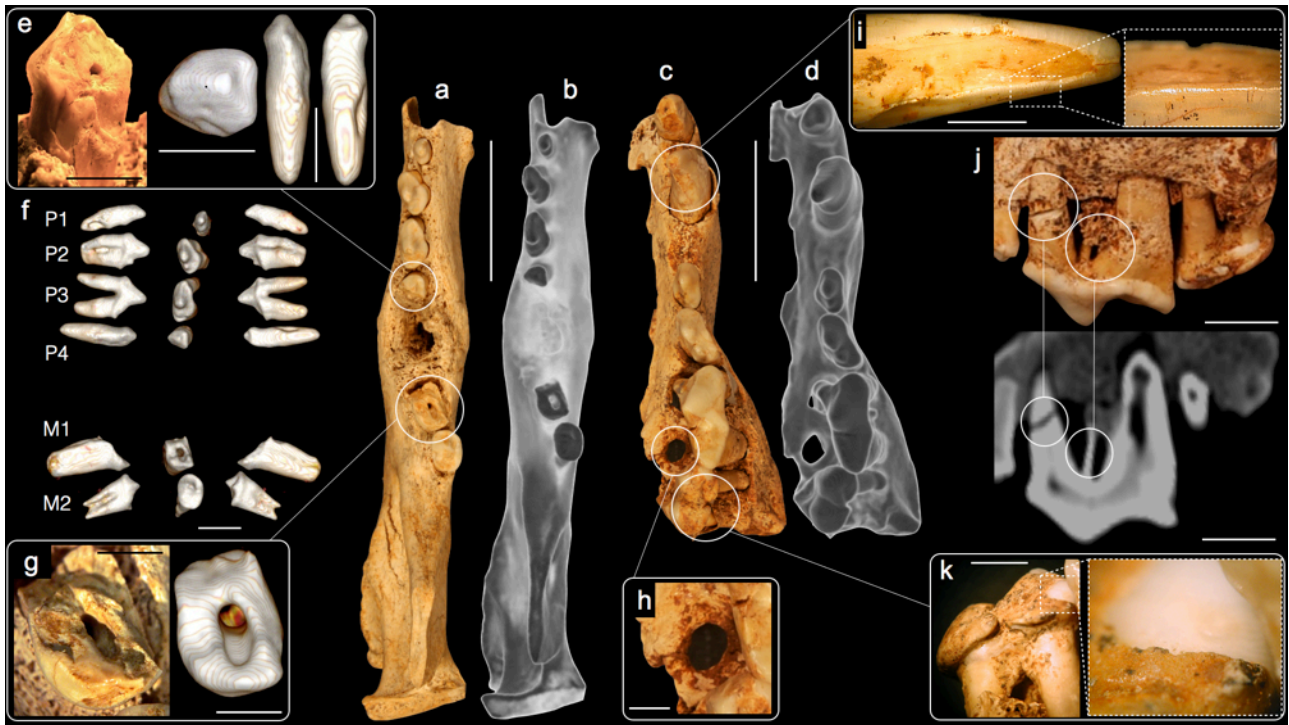
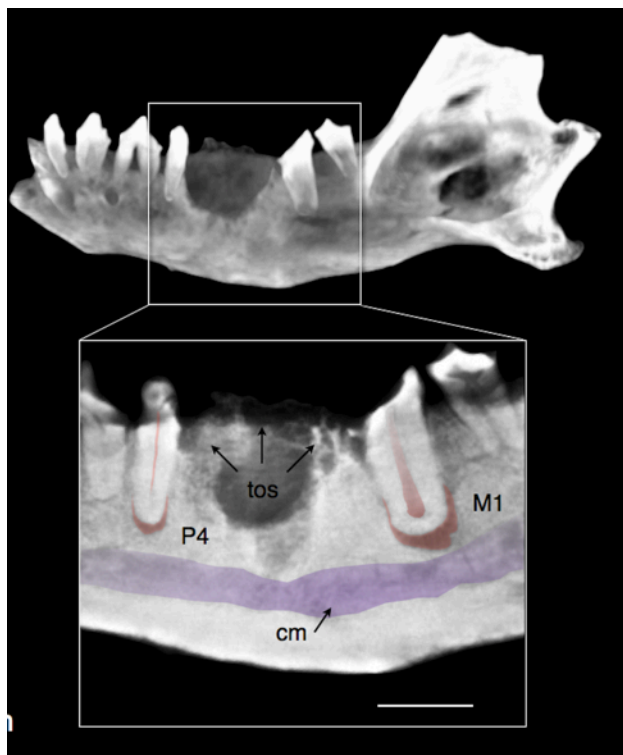


Fig. 13) *Cuon alpinus* del Pleistocene Superiore proveniente dal sito di San Sidero (Puglia). a,b) emimandibola sinistra (dimensione della barra, 30 mm). c,d) mascellare destro (dimensione della barra, 30 mm). a) foto in norma oclusale, b) immagine tomografica in norma oclusale, c) foto in norma oclusale, d) immagine tomografica in norma oclusale. e) p4 fratturato, da sinistra verso destra foto e immagine tomografica 3D. f) immagini tomografiche 3D dei denti mandibolari (dimensione della barra, 10 mm). g) m1 fratturato, da sinistra verso destra foto e immagine tomografica 3D (dimensione della barra, 5 mm). h) Fistola odontopatica (dimensione della barra, 5 mm). i) Usura del canino (dimensione della barra, 5 mm). j) Sulla sinistra, frattura postmortem della radice, sulla destra radice soprannumeraria (dimensione della barra, 10 mm). k) Tartaro su M1 (dimensione della barra, 5 mm).

carnassiale superiore (Fig. 13j). Tale condizione non è molto comune tra i mammiferi, ma è stata segnalata in alcuni carnivori (Verstraete et al., 1996). La frattura della radice anteriore del P4 è avvenuta post-mortem, con ogni probabilità durante il processo di fossilizzazione.

Nell'emimandibola gli alveoli del p4 e m1 sono parzialmente occlusi da osso spugnoso. Sul lato distale dell'm1 si denota la presenza di una tasca gengivale. L'ispessimento del ramo orizzontale è causato dall'alternanza dei processi distruttivi e rigenerativi del periostio che ne ha causato anche il rimodellamento (Fig. 13a,b-14). Le fratture che riguardano il P4, il p4 e l'm1 sono avvenute in vita, dal momento che sono complementari ai punti di occlusione e contemporaneamente coinvolte nella biomeccanica del morso (Fig. 13a-d). L'evento traumatico ha avuto luogo durante questa fase. La

frattura non ha causato l'immediata perdita dei denti, permettendo l'insorgenza di infezioni batteriche nei mesi successivi. Nei canidi attuali esiste una grande variabilità nel decorso delle periodontiti, ma sulla base del notevole diametro delle cavità lasciate dai vasi sanguigni, evidenti tra il p4 e l'm1, e l'esposizione alla maggior parte delle radici del P4 e dell'M1, la malattia che ha interessato il *Cuon* di San Sidero ha avuto inizio almeno 6 mesi prima della sua morte. La tempistica è stata stimata seguendo i modelli sperimentali forniti da Nyman et al. (1978) e Strillou



et al. (2010). Questi autori hanno sottolineato come la gravità della perdita di osso alveolare può essere classificata misurando la distanza tra il bordo superiore dell'osso alveolare e la giunzione cemento-smalto (Fig. 13j). Le misurazioni effettuate in casi naturali o sperimentali, hanno dimostrato che sono necessari almeno 4-6 mesi per provocare un'esposizione della radice di 5 mm (Strillou et al., 2010; Kinoshita et al., 1997; Pallua & Suschek, 2011). In SS 2004/2, la perdita dell'osso alveolare varia dai 3 ai 15 mm. Pertanto il tempo di sviluppo della periodontite può essere in definitiva stimato come superiore ai 6 mesi.

Fig. 14) Lesioni apicali su p4 e m1 di *Cuon alpinus* SS 2004/2. In rosso sono indicate le lesioni apicali, in viola il canale mandibolare. tos) tessuto osseo spugnoso. cm) canale mandibolare. Dimensione della barra, 10 mm.

Decorso della patologia

La patologia che ha interessato il *Cuon* di San Sidero ha provocato una malocclusione e compromesso la normale cinetica del morso. Tali condizioni sono la causa della forte usura dell'I3 sinistro e del canino superiore e inferiore, quest'ultimi coinvolti nella masticazione. Come osservato nei canidi attuali affetti dalla stessa patologia, la masticazione è stata probabilmente compensata dai denti contro-laterali (Pavlović et al., 2007; Lazar et al., 2008).

Gli effetti possono essere osservati principalmente sui denti anteriori dell'emimandibola e

dell'emimascellare sinistri, dove il lato posteriore dell'I3 e il lato anteriore del canino superiore sono stati pesantemente usurati da movimento anomalo del canino inferiore (Auftherheide & Rodriguez-Martin, 2006) (Fig. 13i). La causa delle fratture dentali non risulta chiara anche se i piani di frattura indicherebbero come causa una forte compressione (Neville et al., 2002). Ciò sarebbe confermato dalla posizione delle fratture che nel p4 e nell'm1 seguono i punti di minimo spessore del dente. Probabilmente, il trauma non si è verificato durante la predazione, quando sono gli

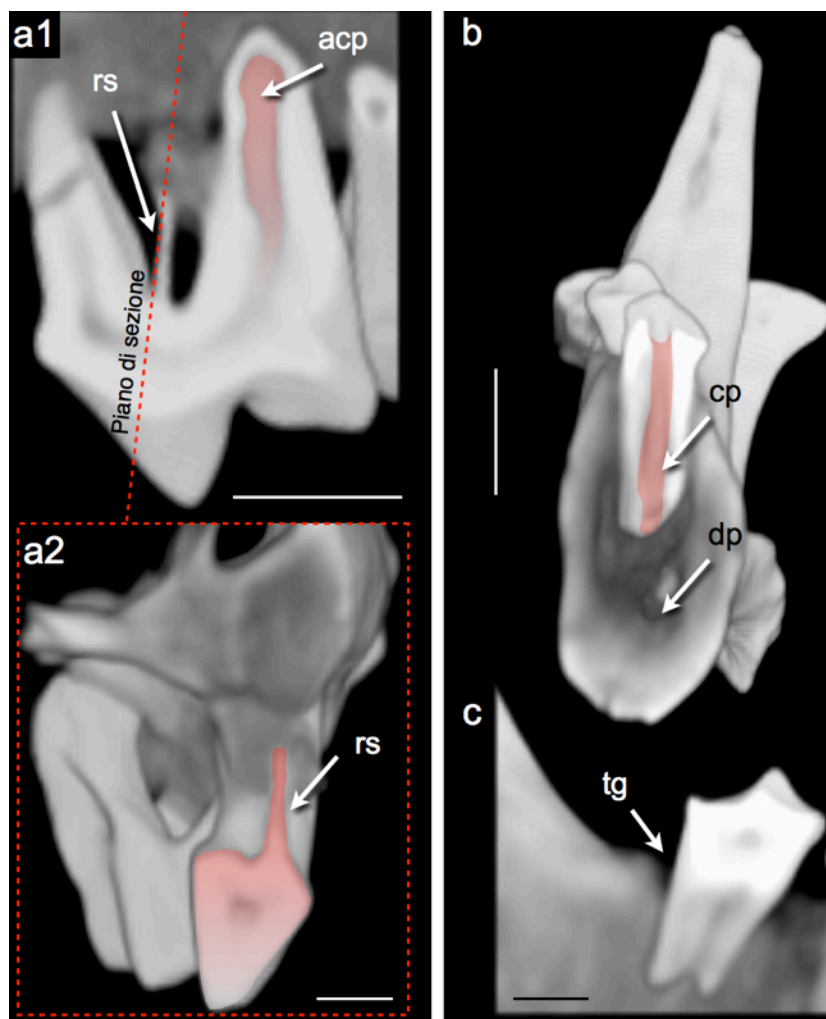


Fig. 15) Immagini tomografiche 3D dei reperti SS 2004/1 eSS 2004/2. a1) P4 con evidente allargamento della cavità pulpare (in rosso) (dimensione della barra, 10 mm). a2) Sezione coronale del P4 con in evidenza la radice soprannumeraria (in rosso) (dimensione della barra, 5 mm). b) Sezione coronale dell'm1 con in evidenza la cavità pulpare (in rosso) (dimensione della barra, 10 mm). c) norma linguale del m2 con in evidenza la tasca gengivale (dimensione della barra, 5 mm). rs) radice soprannumeraria, acp) allargamento della cavità pulpare, tg) tasca gengivale, dp) danno peridontale, cp) cavità pulpare.

incisivi e i canini ad essere maggiormente utilizzati (Ewer, 1973; Tumilson et al., 1989; Valkenburgh, 1996, 2009) ma durante la fase di alimentazione, momento in cui è stato masticato un oggetto duro. Poiché non vi è alcuna evidenza di fratture o segni di predazione sui reperti, si esclude la possibilità che l'evento traumatico iniziale sia stato causato da infortuni o da scontri con altri animali. Il trauma non ha causato direttamente il completo danneggiamento del p4 e dell'm1. Questi denti si sono rotti nel momento in cui il tessuto osseo sottostante si è ritirato, causando inoltre l'esposizione della loro cavità polpare che ha causato forte dolore all'animale (Fig. 13g,15b). Come conseguenza, l'assenza dell'occlusione ha portato l'abbassamento del P4. Il progredire della patologia può aver condotto l'animale alla morte, forse indirettamente tramite l'insorgenza di malattie associate, come si può osservare tra i carnivori attuali in condizioni simili (Verstraete et al., 1996. Lazar et al., 2008).

Eccetto il il terzo premolare e il canino superiore, con usure anomale, i restanti denti mostrano una leggera usura ad indicare che l'animale in questione fosse probabilmente un sub-adulto. Più in particolare il pattern di usura dentale osservato negli attuali *Cuon* (Durbin et al., 2004) e altri canidi (Ferrara, 1965; Gipson et al., 2000) suggerirebbe un'età compresa tra i 2 e i 4 anni. La definizione della diagnosi aiuta a ricostruire le ultime settimane di vita del *Cuon*. Esso, infatti, sarebbe potuto sopravvivere per un certo periodo predando piccoli animali e insetti, e mangiando sporadicamente materiale vegetale (Macdonald & Sillero-Zubiri, 2010). In ogni caso questo tipo di dieta non può consentire la sopravvivenza di un individuo isolato e malato per un periodo superiore a 6 mesi (Nyman et al., 1978; Strillou et al., 2010).

Inferenze sul comportamento alimentare

Efficienza nel procacciamento del cibo è di fondamentale importanza per un carnivoro, e la sua sopravvivenza a una malattia grave protratta per mesi dipende quindi da vari fattori (Valkenburgh, 1996, 2009). Molti canidi di grandi dimensioni, come i cuon, i licaoni e i lupi, sono specie caratterizzate da un'elevata socialità, e tale condizione è stata presa in considerazione per spiegare il possibile aiuto del branco nei riguardi di un individuo in difficoltà. L'ecologia comportamentale delle forme attuali fornisce informazioni utili per l'interpretazione di alcuni aspetti paleoecologici di specie fossili.

Un interessante caso studio è stato presentato da Palmqvist et al. (1999). Questi autori hanno analizzato il cranio di un grande canide ipercarnivoro proveniente dal sito di Venta Micena (Pleistocene Inferiore) in Spagna. Il fossile attribuito alla specie *Lycaon lycaonoides* (Martinez-Navarro & Rook, 2003), mostra la totale assenza dell'I1, I2, C1, P2, m2 e m3, e l'I3 e il P1 sono parzialmente fratturati. Gli autori hanno suggerito quindi che la sopravvivenza di questo individuo si debba ricondurre al comportamento cooperativo di questi canidi (Kruuk & Turner, 1967. Palmqvist et al., 1999).

L'analisi dettagliata del comportamento alimentare, in particolare, per quanto riguarda i canidi ipercarnivori (Thenius, 1954a,b; Ewer, 1973; Fox, 1984; Venkataraman et al., 1995; Macdonald & Sillero-Zubiri, 2010; Srivastav & Nigam, 2010) è stata realizzata al fine di verificare l'attendibilità di tale ipotesi.

In questi carnivori, e soprattutto tra i *Cuon* e i lupi, il cibo viene ripartito seguendo l'ordine gerarchico del branco, dove il maschio o la femmina dominante sono i primi ad alimentarsi (Fox, 1984; Srivastav & Nigam, 2010). Nei licaoni, caso unico tra i canidi, i cuccioli sono i primi ad avere accesso alla preda, seguiti dagli altri membri del branco (Malcolm & Marten, 1982). In tutti questi casi nessuna particolare attenzione è rivolta agli individui malati.

Secondo questo modello, si può ipotizzare che il *Cuon* di San Sidero, fosse ancora in grado di masticare e di essere parte attiva del branco, almeno durante la prima fase della malattia in cui probabilmente era uno degli ultimi ad avere accesso al cibo, avendo un'età di 2-4 anni. Con l'aggravarsi delle sue condizioni di salute, l'animale non fu più in grado di partecipare in modo efficace all'attività di caccia. Pertanto, l'aiuto degli altri membri del branco, attraverso il rigurgito di cibo sembrerebbe essere l'ipotesi più probabile da considerare, come suggerito nel caso del licaone di Venta Micena (Palmqvist et al., 1999; Martinez-Navarro & Rook, 2003).

Sebbene casi in cui i licaoni rigurgitano cibo verso altri adulti sono noti in letteratura (Kruuk & Turner, 1967; Estes & Goddard, 1967), episodi come questi sono da considerarsi eccezioni e non come manifestazione di un comportamento abituale. Tra i lupi, i licaoni e i *Cuon*, il rigurgito è una pratica principalmente indirizzata verso i cuccioli, le femmine in allattamento e in alcuni casi verso gli individui che rimangono di guardia alle tane (Malcolm & Marten, 1982; Fox, 1984; Courchamp & Macdonald, 2001; Courchamp et al., 2002). Al contrario, gli individui adulti sani o malati in

genere non ricevono alcuna assistenza diretta per quel che concerne la spartizione del cibo (Fentress & Ryon, 1982; Fox, 1984). Studi etologici hanno messo in evidenza come la pratica del rigurgito tra i membri del branco è strettamente legata al suo costo energetico (Malcolm & Marten, 1982; Courchamp & Macdonald, 2001; Courchamp et al., 2002). Ad esempio tra i canidi le dimensioni del branco hanno una grande influenza sia nella quantità di cibo rigurgitato, sia verso quali membri questa azione viene indirizzata. All'interno del branco, vi è una chiara relazione tra il numero di individui che effettuano le battute di caccia, la dimensione della preda e la quantità di cibo riportato alla tana da condividere con i cuccioli e le femmine. Nei periodi di scarsità di cibo, le sentinelle che rimangono a guardia delle tane non vengono alimentate per una questione di "priorità". D'altra parte, un maggior numero di individui impegnati nella caccia comporta di conseguenza una maggiore quantità di cibo portato alla tana, con un aumento di carne pro capite (Malcolm & Marten, 1982; Creel & Creel, 1995; Macdonald & Sillero-Zubiri, 2010; Courchamp & Macdonald, 2001; Courchamp et al., 2002).

Sulla base di queste informazioni, l'ipotesi di aiuto diretto del branco verso gli individui malati non può essere supportata. Una spiegazione plausibile consiste nel considerare l'intero branco come "ambiente protettivo" per gli individui con capacità ridotte. Pertanto, un animale patologico può sopravvivere all'interno del branco comportandosi come un "kleptoparassita intraspecifico," ricevendo indirettamente protezione dagli altri individui. Questa condizione può essere intesa come un aiuto passivo del branco, che fornisce protezione verso altri predatori, come grandi felini o iene (Courchamp & Macdonald, 2001). In conclusione la stima di oltre 6 mesi per il decorso patologico è in accordo con le dinamiche sociali di questi carnivori, in cui il *Cuon* patologico ha probabilmente ricevuto un aiuto "indiretto" del branco, senza però evidenze di un "diretto comportamento altruistico".

2.7.2 *Canis lupus* di Grotta Romanelli (Puglia)

I fossili presi in considerazione per questa indagine appartengono ad un canide di media taglia, attribuito alla specie *Canis lupus*. I reperti provengono dal sito del Pleistocene Superiore di Grotta Romanelli (Puglia) (40000 ± 3250 anni usando il metodo $^{230}\text{Th}/^{238}\text{U}$) (Fornaca-Rinaldi & Radmilli, 1968). Il materiale fossile è rappresentato da un cranio intero (P3580) in ottime condizioni di

conservazione e da diversi frammenti di cranio (P3581.1, P3581.2, P3582, P3583 e P3584). Tutto il materiale è conservato presso il Museo Nazionale Preistorico Etnografico “Luigi Pigorini” di Roma.

I reperti fossili di *Canis lupus* del Pleistocene Superiore provenienti da Grotta Romanelli mostrano due distinte anomalie ossee, entrambe interessanti per l'analisi paleopatologica. In particolare il frammento di rostro P3581.1 mostra un completo riassorbimento alveolare del primo incisivo, del canino destro e del P1 destro (Fig. 16a) compatibili con una periodontite (Iurino et al., 2013a). L'usura del P2 destro, l'unico dente presente, e le dimensioni del rostro, indicano che l'esemplare in questione fosse un maschio adulto (Sardella et al., 2013). Mediante la segmentazione virtuale del

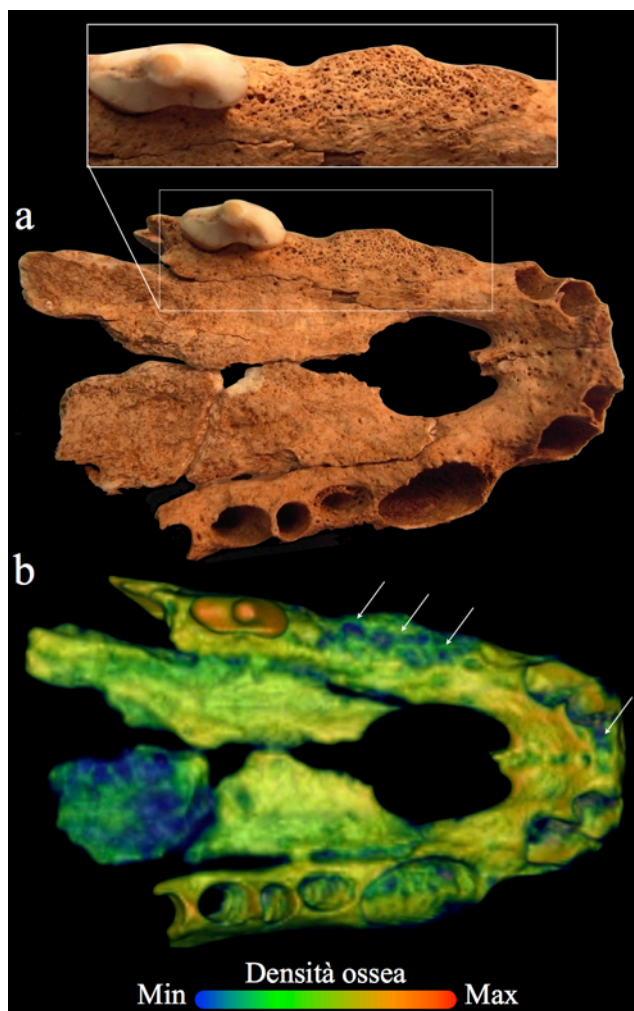


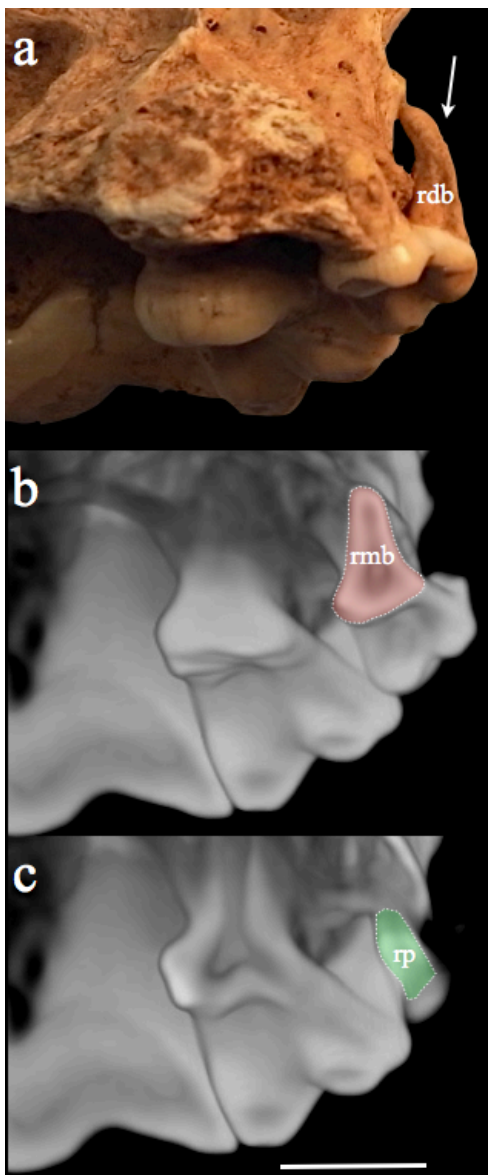
Fig. 16) Rostro di *Canis lupus* (P3581.1) di Grotta Romanelli (Puglia). a) Fotografia del rostro con in evidenza l'area di riassorbimento del canino e del primo premolare. b) Immagine tomografica 3D del rostro (P3581.1) con filtro di densità ossea. Le frecce indicano l'area di riassorbimento degli alveoli caratterizzate da minor densità.

reperto e grazie alla possibilità di visionare in trasparenza il tessuto osseo è stato possibile stabilire le condizioni cliniche di questo individuo, il decorso della patologia e la presenza di eventuali frammenti di radici negli alveoli. Il tessuto osseo di neoformazione che ha occluso gli alveoli, si presenta spugnoso con pori vascolari di grandi dimensioni. Questa condizione viene meglio intesa applicando al reperto digitalizzato un filtro di densità ossea, grazie al quale è possibile escludere la presenza di radici o loro frammenti all'interno delle cavità alveolari (Fig. 16b). Gli alveoli del P1 e del canino, nonostante siano di dimensioni significative, si presentano completamente occlusi ad indicare che l'animale è sopravvissuto per mesi/anni dopo la caduta dei denti (Fig. 16a,b). La perdita di un dente può essere conseguenza di un trauma o di una patologia (Iurino et al., 2013b). In questo esemplare, la mancanza di fratture, calli ossei o altri danni di tipo meccanico sul tessuto osseo, ne esclude l'origine traumatica a favore di quella patologica.

Sebbene i canini siano dei denti di primaria importanza nei carnivori, diversi casi riportati in letteratura mostrano come lupi, licaoni, iene e svariati grandi felini, siano perfettamente in grado di sopravvivere e di provvedere alla caccia pur non avendo uno o due canini (Pavlović et al., 2007; Lazar et al., 2008; Van Valkenburgh, 2009). Inoltre l'assenza di questi denti in carnivori sociali, dove l'abbattimento delle prede avviene grazie alla cooperazione degli altri individui del branco, riduce sensibilmente le conseguenze di questo handicap nell'esemplare patologico. Pertanto le conseguenze di questa periodontite non risultano tali da aver compromesso in modo importante il comportamento alimentare di questo individuo (vedi anche il caso del *Cuon alpinus* di San Sidero).

La seconda anomalia riguarda i reperti P3580 (cranio intero), P3581.2, P3582, P3583 e P3584 (porzioni di mascellare) in cui le radici disto-buccali degli ultimi molari sporgono notevolmente dal palato o addirittura risultano completamente esposte (Fig. 17). In tutti questi reperti il tessuto osseo del mascellare non sembra eroso da osteomieliti, da traumi e più in generale non mostra alcuna anomalia. Inoltre la presenza di questa condizione in tre esemplari diversi (numero minimo di esemplari stimato), con ogni probabilità di sesso ed età differenti, rende poco probabile l'ipotesi che si tratti di una condizione patologica, ma piuttosto di una caratteristica morfologica della popolazione rappresentata da questi fossili. I lupi del Pleistocene Superiore dell'Italia meridionale, compresi quindi quelli provenienti dal sito di Grotta Romanelli, risultano di dimensioni inferiori se confrontati con le forme sia coeve della penisola italiana, sia con quelle attuali (Fig. 18). La risposta del sistema scheletrico al processo di riduzione delle dimensioni corporee, è relativamente veloce se

confrontata con quella dei denti, strutture considerate generalmente come conservative (Clutton-Brock, 1987). In un taxon che mostra un trend di riduzione delle dimensioni corporee, le ossa del cranio tenderanno a ridursi, modificando anche le proprie proporzioni (la riduzione di taglia infatti è un processo allometrico e non lineare), mentre i denti tenderanno a preservare le proprie dimensioni, in quanto la loro risposta alla riduzione di taglia è molto più lenta. Come risultato si ha l'affollamento dentale (dall'inglese dental crowding) ossia la riduzione dei diastemi e della distanze tra ogni singolo dente, che risulteranno compressi lungo la mandibola o il mascellare. In casi



particolari, li dove la riduzione di taglia è avvenuta in tempi geologici molto rapidi, si osserva la perdita dei denti periferici (primi premolari e ultimi molari) o la parziale o totale esposizione delle radici degli ultimi molari, in quanto sulla mandibola e sul mascellare viene a mancare lo spazio fisico per accogliere questi denti (Clutton-Brock, 1987). Situazioni simili sono segnalate in mammiferi soggetti a nanismo insulare e nei canidi soggetti a domesticazione. Come la selezione naturale, anche quella artificiale è in grado di innescare particolari trend che hanno come conseguenza una riorganizzazione più o meno spinta del sistema scheletrico e delle forme e proporzioni delle singole ossa (Clutton-Brock, 1987). Sulla base di queste informazioni è possibile quindi verificare come l'anomala posizione delle radici dei molari dei lupi di Grotta Romanelli, sia compatibile con un fenomeno di riduzione di taglia e più in generale di endemismo (Sardella et al., 2013). Pertanto quella che inizialmente sembrava poter essere una patologia in realtà altro non è che una chiara traccia del processo di riduzione di taglia che ha interessato queste forme lupine del Pleistocene superiore del sud Italia.

Fig. 17) Dettagli dell'M2 di *Canis lupus* di Grotta Romanelli (Puglia). a) Foto dell'M2 con in evidenza (freccia bianca) la radice disto-buccale (ldb), b) sezione virtuale dell'M2, in evidenza (in rosso) la radice meso-buccale (rmb), c) sezione virtuale dell'M2, in evidenza (in verde) la radice palatale (rp). Dimensione della barra, 10 mm.

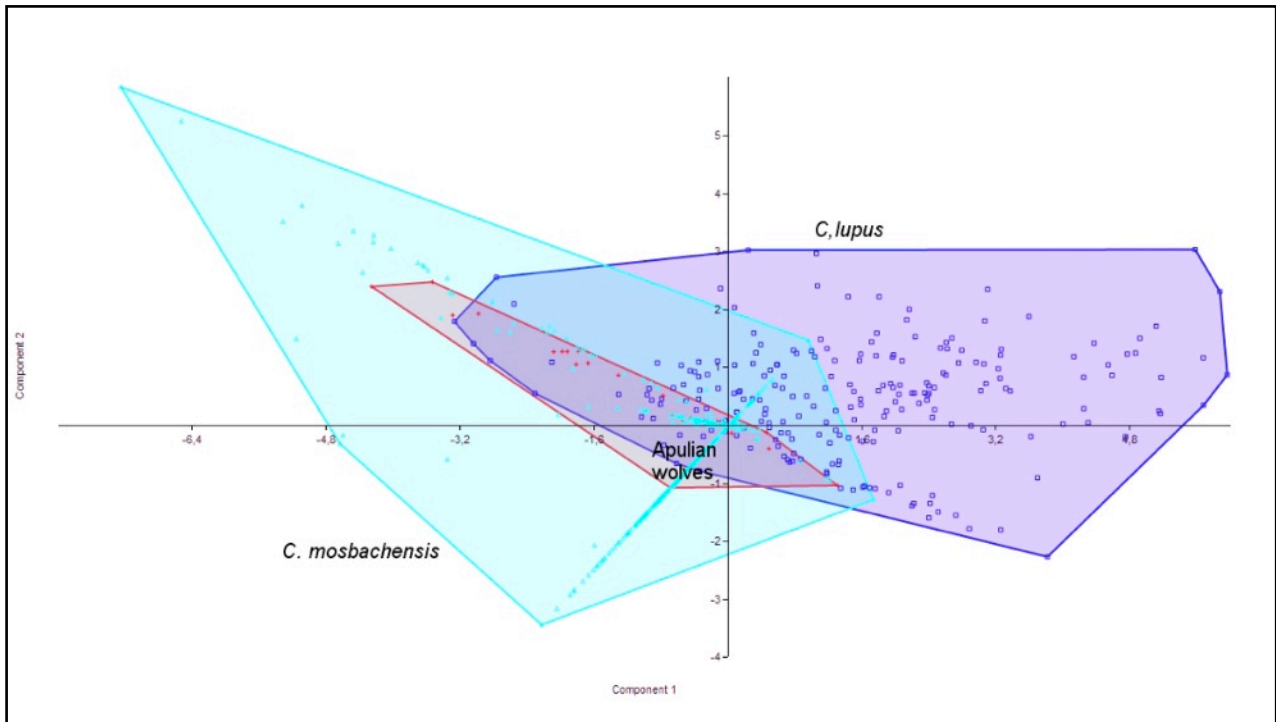


Fig. 18) Il grafico rappresenta la distribuzione di *Canis lupus*, *Canis mosbachensis* e i lupi pugliesi del Pleistocene Superiore sulla base del rapporto tra lunghezza e larghezza dei premolari e molari superiori. I lupi pugliesi pleistocenici risultano mediamente più piccoli dei corrispettivi attuali. (Per gentile concessione di D. Bertè).

2.7.3 *Crocota crocuta* di San Sidero (Puglia)

I fossili presi in considerazione per questa indagine appartengono a due esemplari di iena (*Crocota crocuta*). I reperti provengono dal sito del Pleistocene Superiore di San Sidero (Puglia). Il materiale fossile è rappresentato da due mascellari destri di cui uno patologico (SS 2004/10) e uno privo di anomalie (SS 2004/8) entrambi in buone condizioni di conservazione (Fig. 19). Il materiale è conservato presso il Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma.

Il reperto SS 2004/10, rappresenta un mascellare destro di *Crocota crocuta* del Pleistocene superiore proveniente da San Sidero (Puglia) con un riassorbimento alveolare del canino, del tutto simile a quello descritto per il rostro P3481.1 di Grotta Romanelli. Anche se questa condizione è chiaramente visibile esternamente al fossile, attraverso l'analisi tomografica è stato possibile definire il grado di riassorbimento e le caratteristiche della porosità ossea che hanno fornito informazioni importanti circa la tempistica della riossificazione (Fig. 19).

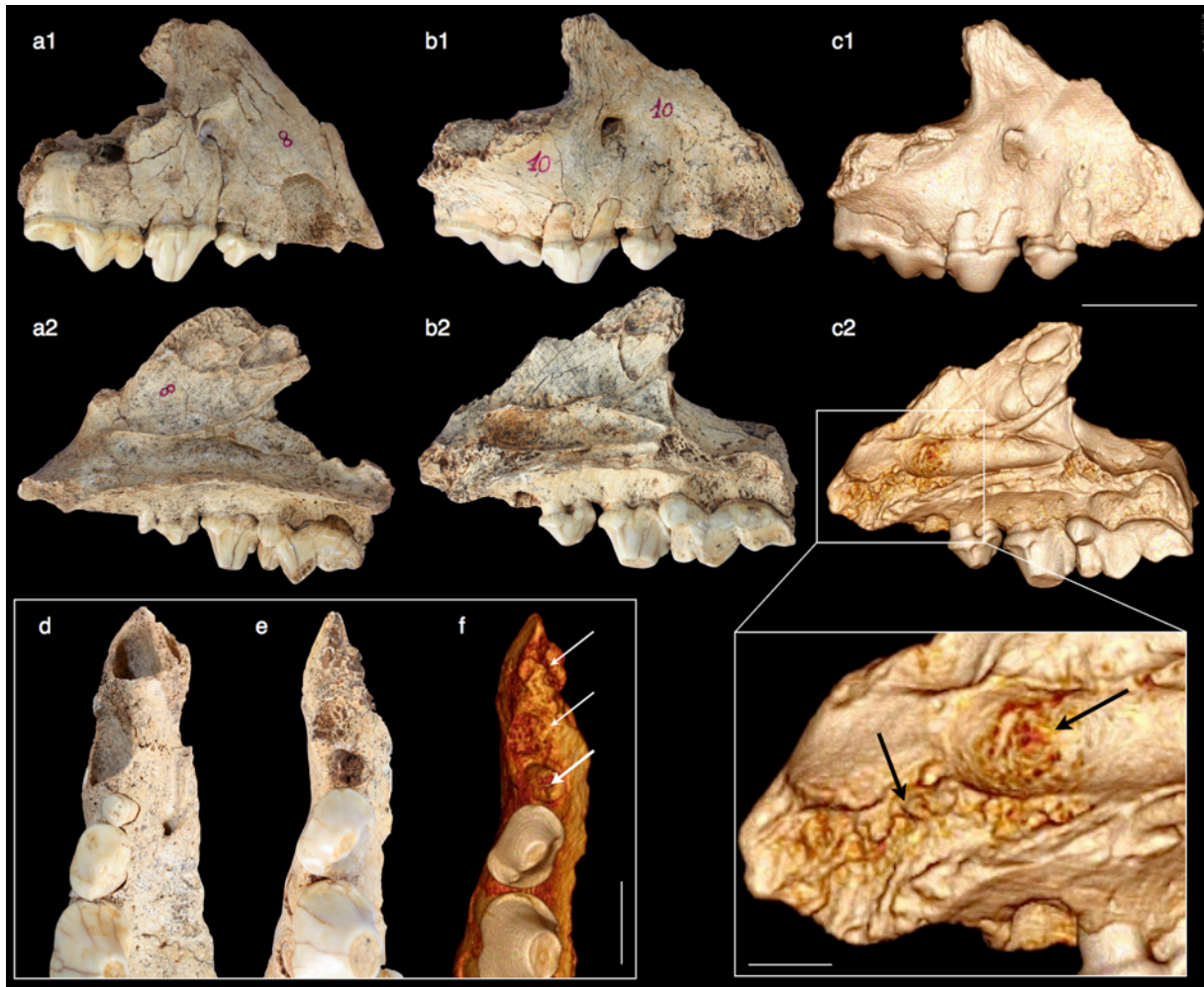


Fig. 19) *Crocuta crocuta* del Pleistocene Superiore di San Sidero (Puglia). a1-a2) Mascellare destro di *Crocuta crocuta* (SS 2004/8), a1) foto norma buccale, a2) foto norma linguale. Mascellare patologico destro di *Crocuta crocuta* (SS 2004/10), b1) foto norma buccale, b2) foto norma linguale. Modello 3D del mascellare patologico destro SS 2004/10, c1) norma buccale, c2) norma linguale con in evidenza (freccie nere) i danni sul tessuto osseo dovuti alla periodontite. d) foto in norma occulsale di SS 2004/8, e) SS 2004/10 ed f) modello 3D di SS 2004/10 con in evidenza (freccie bianche) gli alveoli riassorbiti. a1-c2) Dimensioni della barra, 40 mm, c2) dimensioni della barra, 10 mm, d-f) dimensioni della barra, 20 mm.

Le sezioni virtuali del campione e l'applicazione di un filtro di densità ossea, hanno evidenziato come l'area di riassorbimento sia caratterizzata da tessuto osseo spugnoso, meno denso rispetto a quello circostante (Fig. 20), e l'assenza di eventuali frammenti di radice nell'alveolo (Iurino et al., 2013b). La parete anteriore delle coane, confinante con l'alveolo del canino, è interessata da irregolarità di superficie non osservate su esemplari sani (Fig. 19). Queste irregolarità vengono risaltate dalle immagini tomografiche e sono compatibili con una periodontite. La perdita del canino

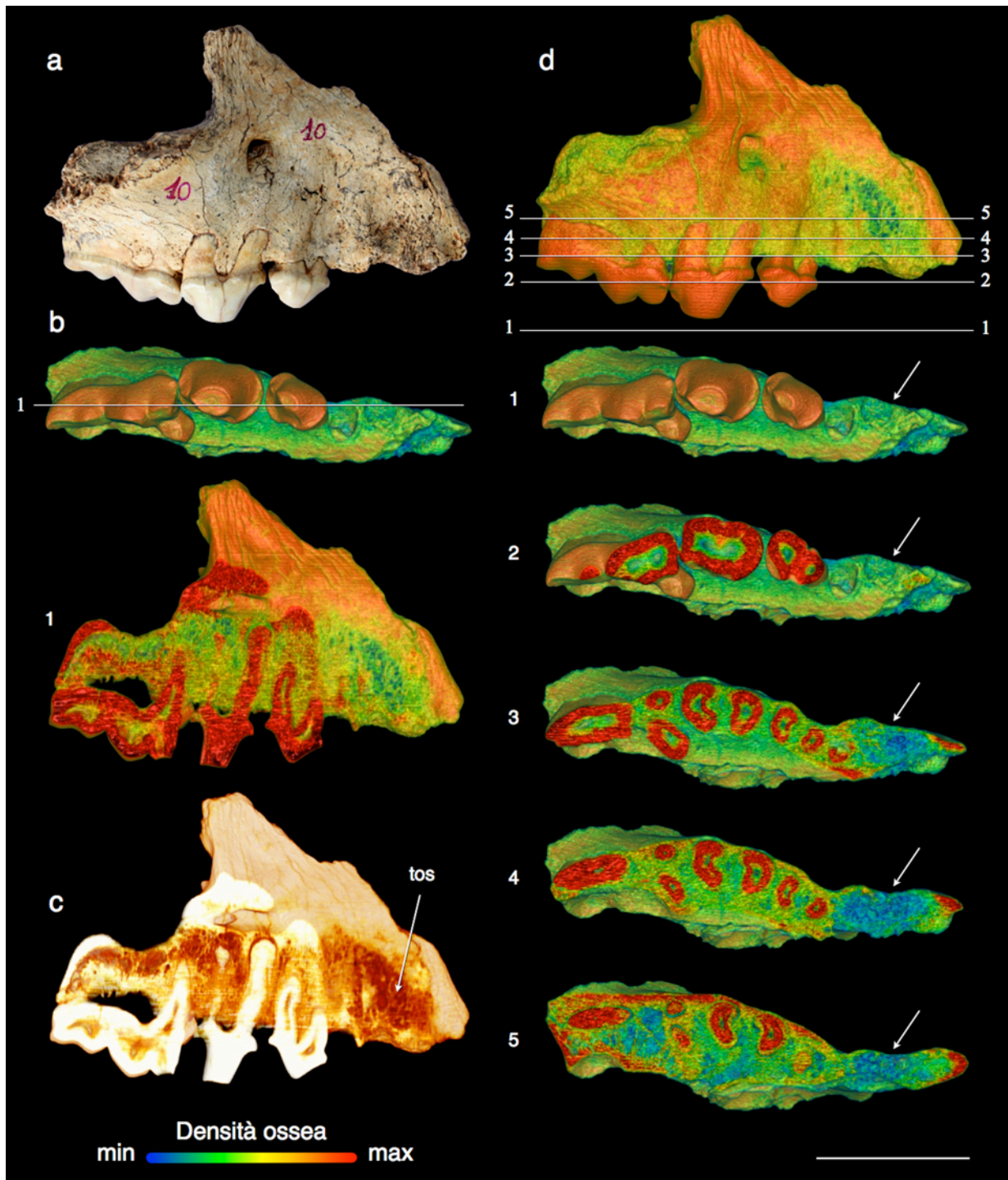


Fig. 20) Immagini tomografiche di *Crocuta crocuta* del Pleistocene Superiore di San Sidero (SS 2004/10). a) Foto del mascellare, b) sezioni virtuali 3D del mascellare in norma oclusale con filtro di densità ossea, c) sezione virtuale 3D del mascellare senza filtro applicato. d) Sezione virtuale 3D del mascellare in norma buccale con filtro di densità ossea. tos) tessuto osseo spugnoso. Dimensione della barra, 40 mm.

ha provocato l'assottigliamento dell'emimandibola come risulta chiaro dal confronto di SS 2004/10

con l'esemplare sano SS 2004/8 proveniente dallo stesso sito (Fig. 19). Anche in questo caso l'assenza di frammenti di radice all'interno dell'alveolo, fratture, calli ossei e altre lesioni, escludono l'origine traumatica della perdita del dente a favore di una causa patologica. La patologia in questione è una periodontite, che ha innescato l'erosione del tessuto osseo circostante il canino, provocando da prima la morte del dente, recidendone nervi e vasi e successivamente la caduta. La periodontite inoltre ha interessato altre porzioni del mascellare lasciando evidenti tracce (Fig. 19).

C. crocuta preda generalmente in gruppi piuttosto numerosi, quindi l'inefficienza di un individuo viene compensata dagli altri membri del branco durante le fasi di abbattimento delle prede (Kruuk, 1972). Si tratta inoltre di carnivori saprofagi, ben adattati al consumo di carcasse anche in avanzato stato di decomposizione. Durante il consumo del cibo, questi carnivori, che si nutrono anche di ossa e altri tessuti duri, utilizzano quasi unicamente i premolari e i molari per masticare ossa o tessuti molli (Ewer, 1973). Pertanto, la conseguenza della perdita di un canino sulle capacità alimentari di questo individuo sono state probabilmente minime. Questa conclusione trova conferma anche dal grado di riossificazione dell'alveolo, che ha richiesto un tempo di almeno due anni e che quindi testimonia la sopravvivenza dell'animale dopo la caduta del dente.

2.7.4 Tracce di predazione

I fossili presi in considerazione per questa indagine appartengono a due specie *Canis etruscus* (SBAU 337628, SBAU 337646) e di *Lynx issiodorensis* (SBAU 337653), provenienti dal sito del Villaranchiano Superiore di Pantalla (Umbria) (1.8-1.7 Ma) (Rook & Martínez-Navarro, 2010). Il materiale si è preservato in ottime condizioni ed è conservato presso il Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università di Perugia.

In alcuni casi le ossa fossili presentano tracce di predazione o dell'intervento di grandi saprofagi. Al momento dell'uccisione della preda o durante il consumo di questa, i denti dei predatori possono intaccare e lasciare tracce più o meno evidenti sul tessuto osseo. Si tratta di lesioni che non presentano alcun principio di guarigione, pertanto vengono considerate come lesioni peri-mortem (Reisz, 2006)). Esistono casi in cui le lesioni sono seguite da guarigione, lasciando intendere che l'animale sia sopravvissuto all'attacco dei predatori (Iurino et al., 2013b), questo tipo di situazione

non è stata osservata sul materiale studiato. Sebbene non si tratti di vere e proprie patologie, questo tipo di lesioni modificano in ogni modo il profilo e la forma naturale delle ossa e possono essere considerate pertanto come anomalie (Iurino et al., 2013a). La loro casistica risulta molto ampia, e le tracce dipendono ad esempio dal tipo di predatore che interviene sulle ossa, dal tipo di osso e dalla dimensione di quest'ultimo. Infatti le conseguenze della masticazione di un grande predatore su un osso di piccole dimensioni, ad esempio una falange, risultano ben diverse da quelle lasciate su un osso di dimensioni considerevolmente più ampie, come ad esempio un omero. Nel primo caso l'intervento di un grande carnivoro, per esempio una iena, causerà la frantumazione più o meno estesa dell'osso se non addirittura la sua completa distruzione (González, 2011). Nel secondo caso si osserveranno tracce di consumo soprattutto lungo le epifisi (sia distali che prossimali) essendo l'osso di dimensioni troppo grandi per essere consumato nella sua totalità (González, 2011). Una situazione analoga si osserva al variare delle dimensioni delle prede, quando queste sono molto piccole, generalmente vengono consumate per intero con molta facilità, oltre a considerare il fatto che frammenti piccoli possono essere trasportati e consumati da un numero maggiore di saprofagi anche di piccole dimensioni. È possibile distinguere due differenti tipologie di tracce di azioni da parte dei predatori, ossia vere e proprie tracce di predazione, che consistono nei fori prodotti dai canini, soprattutto sul cranio o in prossimità di questo, e tracce di masticazione, ossia il deterioramento delle ossa craniali e post-craniali durante il consumo della carcassa (Bishop, 1975). Questo tipo di distinzione risulta fondamentale per ricostruire le dinamiche di contatto tra ossa e predatori.

Dal sito del Villaranchiano Superiore di Pantalla (Umbria) provengono diversi reperti sottoposti ad indagine tomografica corrispondenti ai seguenti taxa: *Canis etruscus*, *Vulpes* sp., *Lynx issiodorensis*, *Acinonyx pardinensis*, *Lutra* sp., *Sus* cf. *S. strozzi*, *Axis nestii*, *Leptobos* aff. *L. furtivus*, *Equus* sp. (Gentili et al., 1997; Cherin et al., 2013a,b). Tra questi, i crani di *Canis etruscus* SBAU 337628, SBAU 337646 e di *Lynx issiodorensis* SBAU 337653, presentano sulla loro superficie dei fori compatibili con tracce di predazione da parte di un grande felino, probabilmente *A. pardinensis* (Fig. 21). Tracce simili non sono state individuate sulle ossa di erbivori provenienti dallo stesso sito. Sebbene questi fori siano ben visibili in superficie, sono state realizzate analisi tomografiche, ricostruzioni 3D e simulazioni virtuali nel tentativo di comprendere le dinamiche di predazione.

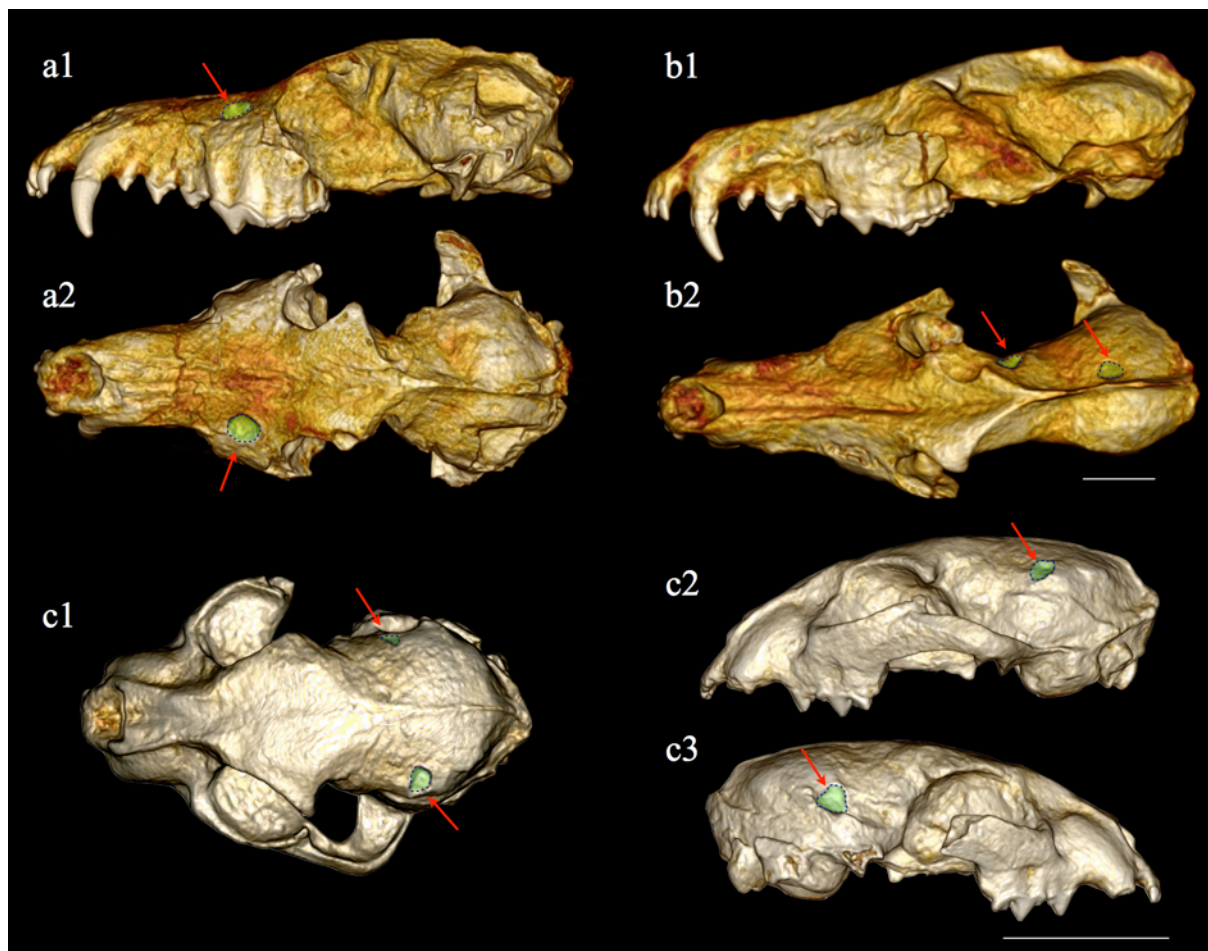


Fig. 21) Tracce di predazione su crani fossili di *Canis etruscus* e *Lynx issiodorensis* del sito di Pantalla (Umbria). a1-a2) Modello 3D di *Canis etruscus* (SBAU 337628), a1) norma buccale, a2) norma dorsale. b1-b2) Modello 3D di *Canis etruscus* (SBAU 337646), b1) norma buccale, b2) norma dorsale. Dimensione della barra, 30 mm. c1-c3) Modello 3D di *Lynx issiodorensis* (SBAU 337653), c1) norma dorsale, c2) norma buccale sinistra e c3) norma buccale destra. Dimensione della barra, 50 mm. Le circonferenze in verde indicate da frecce rosse mostrano le tracce di predazione.

Nelle aree circostanti i fori non sono state riscontrate tracce di guarigione di alcun tipo, e la mancanza di deposizione ossea indicherebbe che le lesioni sono avvenute in fase peri-mortem. Le lesioni inoltre si presentano di forma sub-circolare, compatibile con la sezione di un canino di un grande felino. Per verificare quindi la compatibilità tra i canini di *A. pardinensis* e i fori presenti sui crani, sono state misurate le loro aree e circonferenze oltre alla distanza tra i punti centrali dei fori e gli apici dei canini, utilizzando il software di Diagnostica per Immagini OsiriX. Come si nota dai dati raccolti in tabella (Tab. 4), la distanza media tra i fori sui crani e tra gli apici dei canini dei ghepardi riportano lo stesso valore di circa 38 mm, così come anche le aree dei singoli fori e delle

sezioni dei canini sono perfettamente compatibili. Inoltre i fori sono presenti lungo la parte caudale dei crani e in prossimità del rostro, a indicare tipologie di morso tipiche dei grandi felini. Questi infatti abbattano le prede di taglia medio/piccola inserendo i canini tra le vertebre cervicali, causandone la rottura e l'immediata morte della preda (morso alla nuca) (Leyhausen, 2001). In queste circostanze spesso i canini dei predatori colpiscono l'area occipitale o parietale del cranio della preda lasciando evidenti tracce. Un secondo metodo utilizzato dai felini per abbattere la preda è quello di morderla sul rostro in modo da occludere le vie respiratorie provocandone la morte per soffocamento (Leyhausen, 2001). In accordo con Leyhausen (2001) vi è una terza tipologia di morso, comunemente utilizzata su prede di grande taglia ma che non lascia traccia sulle ossa, come nei primi due casi, si tratta del morso alla gola utilizzato per soffocare la preda. Sono state realizzate alcune simulazioni virtuali utilizzando i modelli 3D dei crani per confermare quanto detto in precedenza e proporlo in forma visiva (Fig. 22). Il modello completo del cranio di *A. pardinensis*, ricostruito digitalmente (Cherin et al., 2013), (vedi capitolo 4.4.1) è stato utilizzato per realizzare una serie di simulazioni di occlusione sui modelli digitalizzati di *C. etruscus* e di *L. issiodorensis* in corrispondenza dei fori. L'intera operazione è stata eseguita su ZBrush e ha consentito di posizionare i crani in modo tale da simulare l'azione del morso. Sulla base di queste immagini è stato quindi possibile confermare l'ipotesi iniziale, ossia che i fori presenti sui crani altro non sono che le tracce dei canini di un grande felino, in questo caso appare molto probabile che si possa trattare di *A. pardinensis*.

La presenza di tracce di predazione sui crani di *C. etruscus* e di *L. issiodorensis* da parte di un grande ghepardo apre una finestra su quelle che erano i possibili rapporti di predazione e competizione tra i grandi carnivori del Villafranchiano Superiore. Una simile combinazione di carnivori è osservabile in Nord America con il *Puma concolor*, il *Canis latrans* e la *Lynx rufus* (Macdonald & Sillero-Zubiri, 2010). Qui tra il 12% e il 62% delle linci vengono uccise dai coyote e dai puma (Knick, 1990; Koehler & Hornocker, 1991). Le uccisioni in questo ed altri casi, come quelle riportate per i giovani di licaone e di *Cuon* ad opera dei leopardi, avvengono il più delle volte non solo per ragioni di competizione ma soprattutto perché i grandi felini considerano i carnivori di dimensioni più piccoli come prede. Sono noti anche casi in cui i leoni uccidono, ghepardi, sciacalli, iene e altri carnivori senza però consumare i loro corpi. Le dinamiche alla base di questi

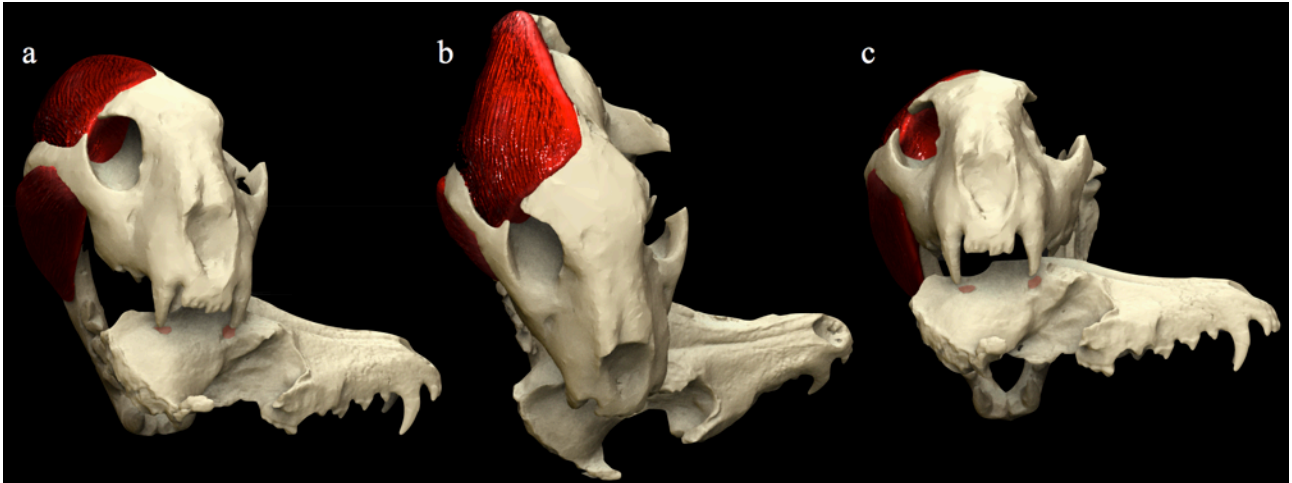


Fig. 22) Simulazione 3D del morso di *Acinonyx pardinensis* su *Canis etruscus* (a-c). I fossili digitalizzati e utilizzati per la ricostruzione sono SBAU 337646 e SBAU 337624 provenienti dal sito di Pantalla (Umbria). a) Norma trasversale, b) norma dorsale e c) norma frontale.

comportamenti sono spesso molto complesse e vanno oltre i semplici rapporti di predazione/competizione. Quello che risulta interessante, ai fini di un'indagine paleontologica, è la possibilità di confermare la presenza di alcune lesioni come tracce di predazione, e mediante gli strumenti virtuali dei software di *medical imaging* e grafica 3D poter ricostruire le possibili dinamiche tra prede e predatori.

2.7.5 *Acinonyx pardinensis* di Pantalla (Umbria)

Il fossile preso in considerazione per questa indagine appartiene ad un felino di grandi dimensioni attribuito alla specie *Acinonyx pardinensis*. Il materiale è costituito da un cranio in ottime condizioni di conservazione (SBAU 337624) proveniente dal sito del Villaranchiano Superiore di Pantalla (Umbria) (1.8-1.7 Ma) (Rook & Martínez-Navarro, 2010). Il materiale è conservato presso il Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università di Perugia.

Il cranio SBAU 337624 mostra un'escrescenza anomala sul mascellare destro, alla base dell'arcata zigomatica (Fig. 23a). Questo gonfiore è stato considerato inizialmente come il risultato di una patologia, probabilmente un tumore, e pertanto non è stato rimosso durante le fasi di restauro del reperto (Cherin, comunicazione personale).

Dopo aver sottoposto il cranio a scansione CT l'analisi delle immagini tomografiche ha consentito di indagare in dettaglio la presunta natura patologica del gonfiore. Come mostrato nella (Fig. 23b), in seguito all'applicazione di un filtro di densità ossea, è stato possibile riconoscere una superficie di discontinuità tra il gonfiore e il mascellare del carnivoro, oltre a notare la diversa risposta cromatica del gonfiore rispetto al tessuto osseo. Queste informazioni consentono quindi di escludere l'origine patologica del gonfiore, trattandosi in realtà di sedimento. La ragione che hanno portato ad un'erronea interpretazione iniziale, è dovuta alla presenza di una scheggia ossea posta sulla superficie del gonfiore (Fig. 23a), che ad un'analisi superficiale sembrerebbe essere parte del cranio. In realtà il frammento osseo è connesso al reperto SBAU 337624 da una matrice di sedimento, evento che ha avuto luogo durante la fossilizzazione (Cherin et al., 2013).

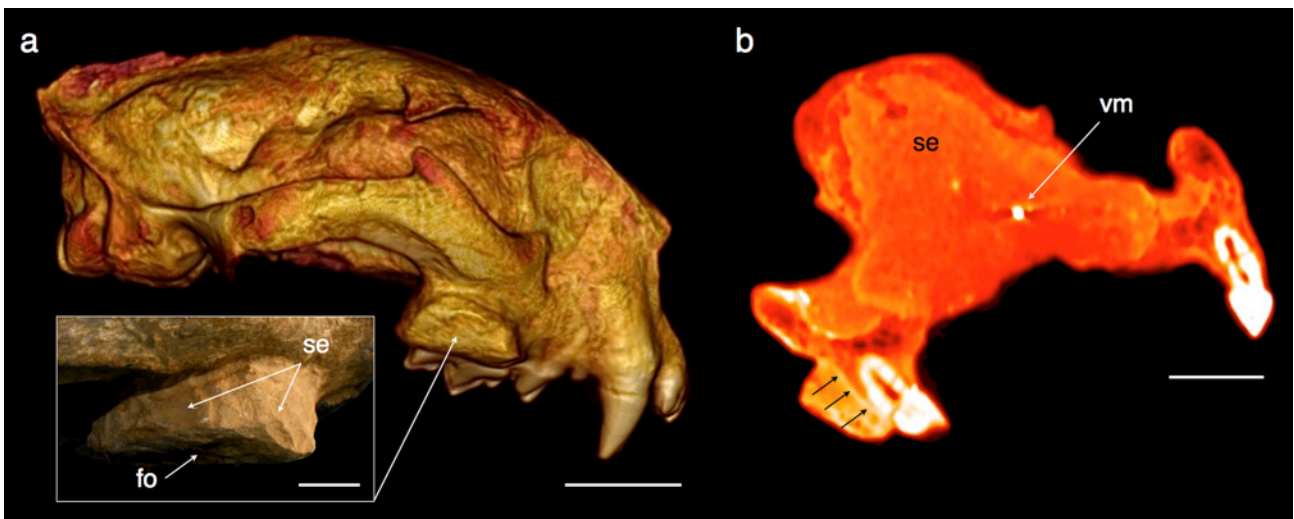


Fig. 23) Cranio di *Acinonyx pardinensis* (SBAU 337624) di Pantalla (Umbria). a) Modello 3D del cranio con in evidenza l'escrescenza sul mascellare destro. Dimensione della barra, 30 mm. b) Dettaglio dell'escrescenza. Dimensione della barra, 10 mm. c) Sezione coronale del cranio con in evidenza (freccie nere) la differente densità del tessuto osseo e dell'escrescenza. La freccia bianca indica una vena di sedimento concrezionato che attraversa l'interno del cranio. Dimensione della barra, 30 mm.

2.7.6 *Meles meles* di Ingarano (Puglia)

Il fossile preso in considerazione per questa indagine appartiene ad un mustelide di media taglia, attribuito alla specie *Meles meles* proviene dal sito del Pleistocene Superiore di Ingarano (Puglia) (40.000 ± 2.000 anni usando il metodo $^{39}\text{Th}/^{234}\text{U}$) (Capasso Barbato et al., 1992; Bedetti & Pavia, 2007). Il materiale in buone condizioni di conservazione è costituito da una porzione anteriore di

rostro (ING 2000/12). Il fossile è conservato presso il Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma.

Sebbene non si tratti di un “grande” carnivoro, le informazioni ottenute dallo studio di questo reperto di tasso europeo vanno ad ampliare il ventaglio delle conoscenze patologiche riguardanti i mammiferi pleistocenici oltre a rappresentare un interessante caso di applicazione dei metodi tomografici nello studio paleontologico.

Il fossile proviene dal livello E del sito di Ingarano (Puglia) ed è rappresentato da un frammento di rostro, costituito dai premascellari, dalla porzione anteriore dei mascellari superiori e dalla porzione anteriore dei nasali (Fig. 24a-f). La dentatura non è completa e alcuni denti risultano parzialmente frammentati. Tutti gli incisivi sono ben conservati e moderatamente usurati (Fig. 24c,d,f). I canini sono parzialmente danneggiati, in particolare, quello destro è mancante della porzione apicale, mentre quello sinistro manca completamente della porzione distale (Fig. 24a,b). Sul bordo anteriore del canino destro è ben evidente un'area d'usura dovuta all'attrito con il canino inferiore, probabilmente a causa di una malocclusione (Fig. 24c). I primi e secondi premolari sono totalmente assenti formando quindi un ampio diastema tra i canini e i terzi premolari (Fig. 24f). Sul mascellare sinistro si nota un piccolo frammento del P3, mentre solo una piccola porzione della radice anteriore del P3 è visibile su quello destro.

In norma laterale, il fossile mostra una frattura molto evidente che taglia le ossa nasali e mascellari lungo un piano verticale continuo (Fig. 24a,b). In norma frontale vi è una linea di frattura profonda che interessa i premascellari causando l'esposizione di un'ampia porzione della radice dell'I3 (Fig. 24c). Nella stessa norma, la cavità nasale è completamente riempita di sedimento pertanto non è possibile vedere i turbinati, mentre risultano molto ben conservati e visibili in norma caudale (Fig. 24c,d). In norma dorsale la porzione rostrale del nasale sinistro è danneggiata ed entrambi i premascellari mostrano una porosità ossea di probabile origine patologica (osteomielite) (Villalta et al., 2013a) (Fig. 24e). In norma ventrale la porzione anteriore delle coane è danneggiata, entrambi i P1 e P2 sono assenti e non vi è alcuna traccia di riassorbimento alveolare (Fig. 4f) (Iurino, 2013).

Il tasso ha una grande capacità di adattamento, quindi la sua presenza nel record fossilifero non fornisce alcuna informazione paleoecologica significativa. Ad ogni modo mediante l'analisi delle

dimensioni del rostro e la presenza-assenza dei denti periferici è stato possibile ricavare interessanti informazioni di carattere ecologico e paleoambientale.

Il fossile ING 2000/12 mostra una dentatura anomala, con i primi e secondi premolari superiori del tutto mancanti (Fig. 24f). I denti non sembrano essere caduti in vita, in quanto non vi è alcuna traccia di riassorbimento alveolare in corrispondenza dei P1 e dei P2, lasciando intendere che i denti non siano mai eruttati (agenesi simmetrica) (Fig. 25a1-d3). Inoltre, la struttura interna del rostro è stata indagata mediante analisi tomografiche che hanno confermato la completa assenza delle radici dei primi e secondi premolari, anche grazie all'applicazione dei filtri di densità ossea che hanno evidenziato la mancanza di tessuto osseo spugnoso all'interno del mascellare tra i canini e i terzi premolari (Iurino et al., 2013b, Iurino & Sardella, 2013) (Fig. 25d1-d3). L'agenesi dei premolari superiori è riportata in un gran numero di mammiferi, esseri umani inclusi (Elzay & Hughes, 1969; Kvam, 1985; Wederlin, 1987; Hancox, 1988; Verstraete, 1996; Vastardis, 2000; Drehmer et al., 2004), e viene segnalata nelle forme asiatiche di tasso (Baryshnikov & Potapova, 1990; Baryshnikov et al., 2003). Casi di agenesi dentale nei mustelidi riguardano soprattutto i denti periferici (primi premolari e ultimi molari) (Ruprecht, 1978). Il pattern di variazione della dentatura nei tassi Palearctici risulta di difficile interpretazione. Tale condizione potrebbe essere il risultato e l'effetto dell'azione combinata di diversi fattori genetici con quelli climatici, ecologici, trofici e filogenetici. Il processo di accorciamento del rostro è osservato anche in altri carnivori, come nelle volpi e in altri canidi, e può rappresentare una tendenza in questi taxa (Szuma, 1994). Come nei canidi anche nei tassi l'agenesi dentale può essere dovuta a una tendenza generale di riduzione del numero di denti. Inoltre è interessante notare come i tassi asiatici abbiano dimensioni del cranio sensibilmente più piccole di quelli europei (Lynch, 1994), mostrando una tendenza maggiore nella perdita dei primi premolari superiori (Baryshnikov & Potapova, 1990; Szuma, 1994; Baryshnikov et al., 2003). In Europa centrale la presenza del primo premolare superiore in questi mustelidi varia dal 70% al 75%, nei tassi del Kazakistan è pari a circa il 2%, mentre in quelli giapponesi sono completamente assenti (Szuma, 1994). Sebbene ING 2000/12 rappresenti solo una porzione del rostro, sono state rilevate alcune misure come la lunghezza e la larghezza dei canini superiori (Tab. 5). Il grado di usura degli incisivi superiori suggerisce che questo esemplare fosse un animale adulto (Iurino, 2013). Le dimensioni del rostro e dei canini risultano estremamente ridotte se confrontate con quelle dell'attuale *Meles meles* (tasso europeo) e *Meles leucurus* (tasso asiatico),

mentre sono del tutto simili a quelli di *Meles anakuma* (tasso giapponese) (Tab. 5) (Abramov & Puzachenko, 2004). Pertanto l'esemplare di Ingarano mostra le stesse dimensioni ridotte e la perdita dei P1 del tasso insulare giapponese, con l'aggiunta dell'agenesi dei P2. Questa informazione consente di rafforzare le considerazioni riportate da Neal e Cheeseman (1996) circa la variazione clinale delle dimensioni corporee, con direzione nord-sud nell'attuale *Meles meles*. Secondo Baryshnikov et al. (2003) i tassi di Rodi e Creta classificati come *M. meles*, sono di piccole dimensioni, mostrando l'assenza dei primi premolari caratteristica osservata in *M. anakuma*. La stessa caratteristica si ritrova nelle popolazioni più orientali del continente asiatico. Questa condizione indica un fenomeno di convergenza adattativa tra le popolazioni di *M. meles* insulari e peninsulari. Probabilmente la penisola italiana durante il Pleistocene Superiore era l'area continentale in cui la riduzione delle dimensioni corporee del tasso europeo è stata più alta. Diversi studi genetici e paleontologici indicano la regione mediterranea come possibile rifugio durante gli ultimi episodi glaciali. In alcuni casi, l'isolamento geografico ha prodotto caratteristici pattern morfologici e genetici, soprattutto nei mammiferi di piccole e medie dimensioni (Bilton et al., 1998; Sommer & Nadachowski, 2006). Quindi una possibile spiegazione delle peculiarità dell'individuo ING 2000/12, può essere dovuta ad un processo di endemizzazione. Molteplici fattori, come la regola di Bergman, la limitazione delle risorse e dell'areale, la competizione intra- ed interspecifica, la composizione delle faune peninsulari nei rifugi glaciali sono chiamati in causa per comprendere ed interpretare la riduzione delle dimensioni corporee mostrata da alcuni mammiferi peninsulari e insulari. L'individuazione di un fenomeno di endemizzazione nel record paleontologico in un contesto non insulare risulta problematica. Va specificato però che la tendenza di riduzione delle dimensioni corporee e la perdita dei denti periferici osservati nei mammiferi fossili sono elementi utili per intercettare questo fenomeno, e il tasso di Ingarano mostra contemporaneamente queste caratteristiche. In ogni caso l'esiguità del campione suggerisce di prendere in considerazione l'ipotesi di endemizzazione di questo mustelide del Pleistocene Superiore con cautela. Futuri studi sui vertebrati fossili del sito di Ingarano contribuiranno a verificare la validità di tale ipotesi.

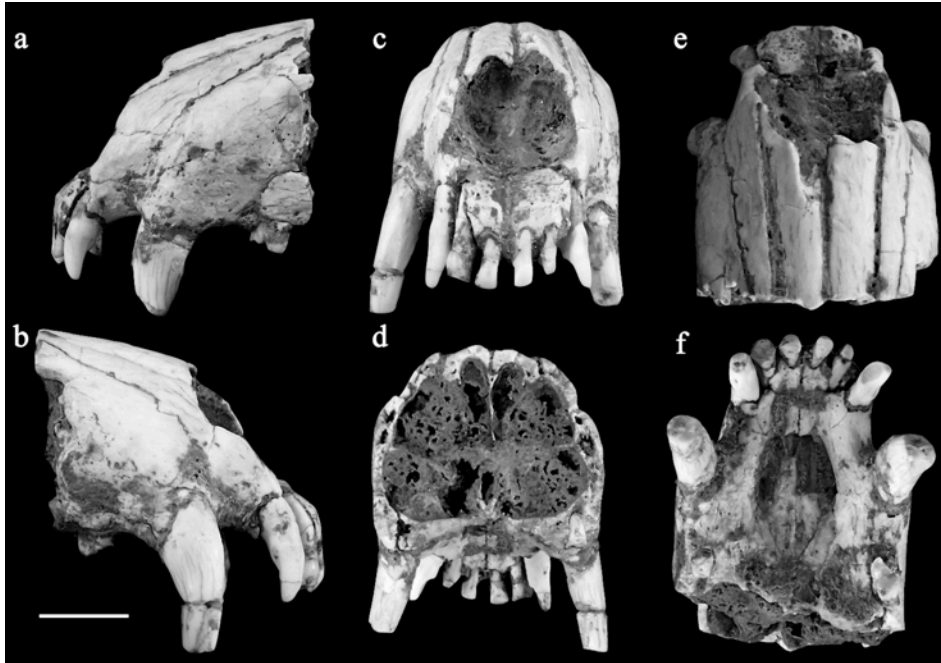


Fig. 24) Rostro di *Meles meles* (ING 2000/12) proveniente dal sito di Ingarano (Puglia). a) Foto norma buccale sinistra, b) foto norma buccale destra, c) foto norma frontale, d) foto norma caudale, e) foto norma dorsale, f) foto norma occlusale. Dimensione della barra, 10 mm.

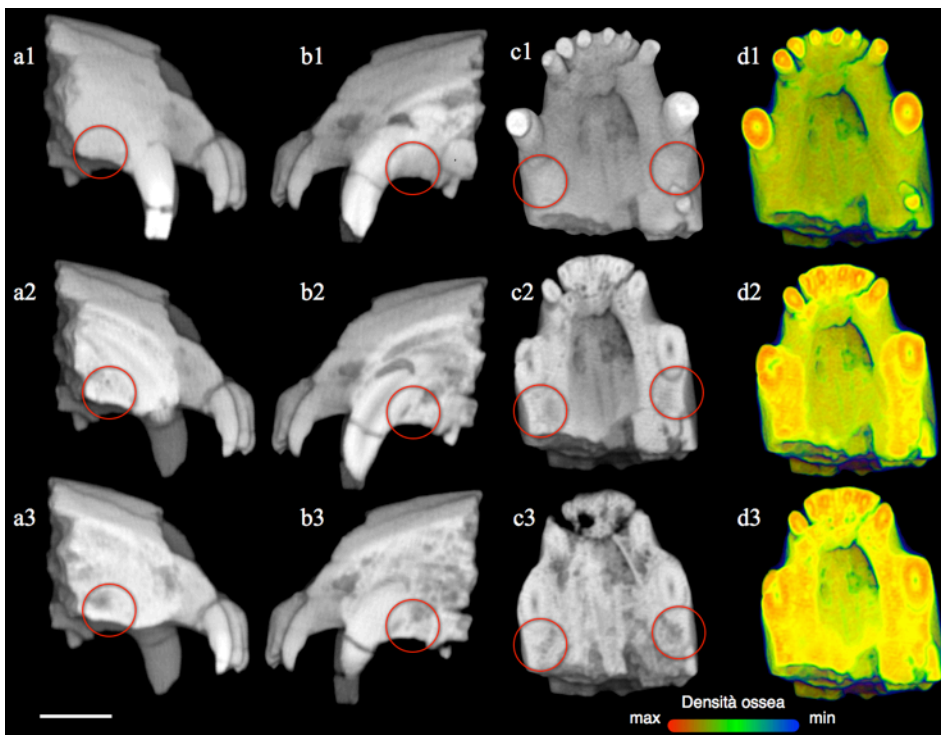


Fig. 25) Sezione virtuale 3D di *Meles meles* ING 2000/12. a1-a3) Sequenza di segmentazione in norma buccale destra. b1-b3) Sequenza di segmentazione in norma buccale sinistra. c1-c3) Sequenza di segmentazione in norma occlusale. d1-d3) Sequenza di segmentazione in norma occlusale con applicazione di filtro di densità ossea. I cerchi rossi evidenziano le aree interessate dall'agenesi del P1 e P2. Dimensione della barra, 10 mm.

2.8 Considerazioni conclusive

Le condizioni di salute alterate di un individuo sono in grado di limitare drasticamente le sue capacità, influenzando di riflesso l'economia del branco nelle specie sociali. Questo presupposto rende l'indagine paleopatologica uno strumento fondamentale per comprendere meglio le dinamiche di predazione, di competizione, il decorso delle patologie e le cause di morte nei carnivori fossili. Dal momento che la paleontologia dispone di un limitato numero di campioni è di fondamentale importanza massimizzare il ventaglio di informazioni ricavabili da essi. Pertanto nello studio dei vertebrati fossili, l'attenzione non deve essere rivolta solo all'analisi della morfologia normale, ma anche e soprattutto della morfologia anomala. Come dimostrato nei casi studio, le anomalie spesso sono in grado di rivelare malattie e/o eventi traumatici che in misura diversa hanno influenzato la vita dell'animale. In alcuni casi lo studio di queste anomalie ossee è in grado di aumentare notevolmente il dettaglio delle ricostruzioni degli avvenimenti che hanno caratterizzato la morte e/o la vita degli animali studiati. In altre parole riuscendo a definire una malattia e stabilendo il suo decorso è possibile ricostruire le condizioni dell'animale e le sue attività, con una risoluzione temporale estremamente elevata (giorni/mesi). Inoltre l'utilizzo di immagini tomografiche bi- e tridimensionali ha notevolmente facilitato e velocizzato le operazioni di studio, fornendo dati non ricavabili mediante analisi convenzionali.

Riassumendo lo studio delle paleopatologie condotto sui carnivori della penisola italiana, ha consentito di:

- Realizzare accurate diagnosi dei reperti patologici, fattore di cruciale importanza per sviluppare ipotesi quanto più attendibili sulle inferenze delle malattie e dei traumi sulla vita degli carnivori fossili.
- Ricostruire le ultime fasi di vita di alcuni esemplari, rivelando le complesse dinamiche che legano il decorso di una patologia alla morte o alla sopravvivenza di un individuo.
- Riconoscere e discriminare le anomalie di origine patologica da quelle post-mortem (pseudopatologie) dovute ai processi di fossilizzazione o di restauro.

- Individuare possibili processi di endemizzazione sulla base di peculiari dimensioni corporee e morfologie dentali in alcune specie peninsulari del Pleistocene Superiore (*Canis lupus* e *Meles meles*).
- Ricostruire e comprendere le dinamiche sociali e il comportamento alimentare di alcuni canidi del Pleistocene Superiore.
- Ricostruire e comprendere le dinamiche di competizione e predazione tra i carnivori fossili delle associazioni del Villafranchiano Superiore.

Questi risultati rivestono un ruolo importante non solo nell'ambito della ricerca strettamente paleontologica, ma rappresentano il punto di partenza per indagini in numerose altre discipline quali la paleoecologia, le scienze veterinarie, l'antropologia forense, l'etologia, la patologia solo per citarne alcune.

- Capitolo 3 -

LA PALEONEUROLOGIA

- In: - Iurino, D.A., Danti, M., Della Sala, S.W. & Sardella, R. 2013. Modern techniques for ancient bones: Vertebrate Palaeontology and medical CT analysis. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, (online).
- Sardella R., Bertè D., Iurino D.A., Cherin M. & Tagliacozzo A. 2013. The wolf from Grotta Romanelli (Apulia, Italy) and its contribution in clarifying the evolutionary history of *Canis lupus* in the Late Pleistocene of southern Italy. *Quaternary International*. (online).

3.1 Obiettivi dell'indagine paleoneurologica

Per la prima volta è stata condotta un'analisi morfo-funzionale dei calchi encefalici delle principali specie di carnivori pleistocenici italiani.

I fossili studiati provengono dai siti di Pirro Nord, Ingarano, Grotta Romanelli (Puglia) e dall'area del Valdarno Superiore (Toscana), risalenti tutti al Pleistocene e datati tra 1.8 e 0.4 ma. Le indagini sono state condotte utilizzando tecniche di *medical imaging* e grafica 3D assolutamente non invasive e non distruttive. L'utilizzo dei modelli virtuali estremamente versatili e dettagliati, ha consentito la realizzazione di analisi comparative degli encefali fossili con quelli delle specie attuali, rivelando nuove ed interessanti informazioni sulle capacità senso-percettive di alcune specie di carnivori pleistocenici.

3.2 Introduzione alla paleoneurologia

Le ossa del cranio, in particolare quelle che costituiscono la scatola cranica o neurocranio, non crescono ad auto-espansione, ma in risposta alle pressioni di crescita dell'encefalo (Moss & Young, 1960; Enlow, 1990). La crescita della massa cerebrale separa le ossa lungo le suture, inducendo gli osteoblasti a "colmare il vuoto" promuovendo la deposizione di tessuto osseo ectocraniale, mentre sulla superficie endocranica i processi osteoclastici consentono uno spostamento degli elementi

ossei. Questa corrispondenza tra la superficie interna del neurocranio e l'encefalo fa sì che la cavità endocranica risulti essere una perfetta impronta della superficie cerebrale, conservandone il volume e i dettagli delle strutture accessorie come i nervi, i vasi sanguigni e le meningi (Fig. 26). In tal modo è possibile effettuare inferenze circa l'anatomia superficiale dell'encefalo direttamente dagli endocast (calchi encefalici) ricavati dai crani fossili. Questo tipo di approccio è la base della palaeoneurologia, ossia la disciplina che si occupa dell'analisi e della comparazione degli endocast sia naturali che artificiali (Falk, 1987; Bruner, 2008; Iurino et al., 2013a). Le variazioni dell'organizzazione cerebrale, dei sistemi vascolari, delle superfici corticali, della capacità cranica, vengono analizzate nei fossili con tecniche di imaging digitale (tomografia computerizzata) e successivamente comparati con quelli delle forme attuali più prossime.

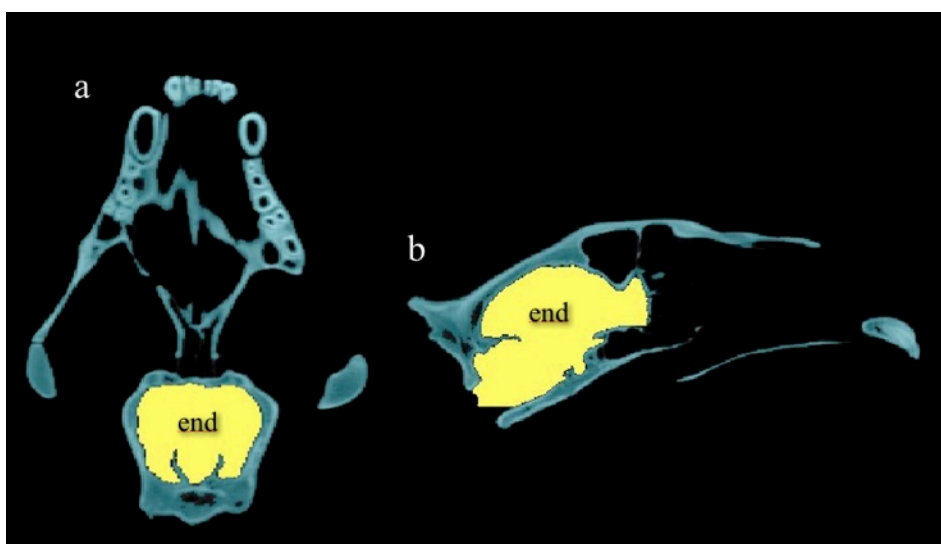


Fig. 26) Riempimento virtuale della cavità encefalica mediante lo strumento “*cavity fill*” disponibile sul software Mimics. a) Norma occulsale, b) norma buccale.

Le principali informazioni ricavabili da un calco encefalico sono la morfologia dell'encefalo stesso, le relazioni tra questo e le altre strutture interne al cranio, le relazioni tra le singole aree funzionali (area visiva, uditiva, motoria ecc..) e le volumetrie (Falk, 1987; Iurino et al., 2013a). Data la stretta relazione strutturale tra l'encefalo e la superficie interna della volta cranica, quest'ultima risulta essere un valido indicatore delle caratteristiche del tessuto molle preesistente. Va ricordato però come un'impronta di un oggetto non rappresenta l'oggetto stesso, ma un'informazione parziale di quest'ultimo. Pertanto, al fine di ampliare lo spettro di informazioni necessarie per una corretta interpretazione dei calchi encefalici, è essenziale realizzare analisi comparative con materiale in

vivo. La ricerca palaeoneurologica trova infatti ampio supporto negli studi sperimentali delle neuroscienze. I dati prodotti dagli studi neontologici forniscono informazioni fondamentali per le comparazioni tra il materiale fossile e quello in vivo, offrendo la possibilità di effettuare inferenze circa i processi funzionali basati sull'assetto morfologico.

L'utilizzo di tecnologie biomediche in ambito paleoneurologico costituiscono attualmente una fonte ricca di nuove informazioni, capaci di incrementare esponenzialmente la qualità e la quantità delle ricerche.

3.2.1 Cenni storici

I primi veri e propri studi di paleoneurologia, vennero condotti nei primi anni del secolo scorso ad opera di Johanna Gabrielle Ottelie Edinger (1897-1967), indiscutibilmente riconosciuta come pioniera nel campo della paleoneurologia, nonché la sua fondatrice. Il suo primo articolo fu pubblicato nel 1921, ed era incentrato sulla descrizione di un endocast naturale di *Nothosaurus*. Nel 1929 questa disciplina fu formalmente definita con la pubblicazione di “*Die fossilen Gehirne – I cervelli fossili*”, in questo testo per la prima volta l'autrice realizzò una serie di studi su animali estinti da un punto di vista paleoneurologico. In quegli anni venne alla luce il fossile del Bambino di Taung (*Australopithecus africanus*) rinvenuto più precisamente nel 1924 da un operaio che lavorava in una cava presso Taung, in Sud Africa e studiato da Raymond Dart (1925). Questo fossile presenta un porzione di endocast naturale ben evidente che diede un importante contributo sia agli studi paleoantropologici che a quelli paleoneurologici.

Altra importante figura di questa disciplina è stato Leonard Radinsky (1937-1985), grazie ai suoi studi comparativi sugli endocast dei carnivori e degli equidi. È stato uno dei primi ad applicare analisi morfometriche e ad effettuare considerazioni filogenetiche sulla base delle morfologie encefaliche. Studiò gli endocast di 15 generi di felidi fossili e li confrontò con quelli di 27 specie attuali, fornendo per la prima volta un importante volume di dati morfometrici, ancora oggi largamente utilizzati, che gli consentirono di sviluppare ipotesi innovative circa l'evoluzione di questo gruppo (Radinsky, 1975). Nel lavoro, “*Evolution of the Felid brain*” (1975), oltre a riportare i dati sui cambiamenti morfo-funzionali ed evolutivi dei felidi, per la prima volta nella letteratura scientifica descrisse l'endocast di *Homotherium*.

Attualmente questa disciplina è in rapida espansione soprattutto in campo paleoantropologico, sebbene studi di questa natura vengano condotti su molteplici taxa attuali ed estinti.

3.2.2 Endocast: definizione ed utilizzo in paleoneurologia

Un calco encefalico o endocast altro non è che il calco della cavità endocranica, ossia una rappresentazione 3D dello spazio interno della cavità cranica (Bruner, 2008; Iurino et al., 2013a). Le cavità del cranio che possono essere utilizzate per ricavare endocast sono diverse, come ad esempio i seni frontali e le cavità nasali. Con il termine endocast che letteralmente significa “calco interno”, si fa riferimento quindi al calco di una qualunque cavità del cranio. In questo lavoro, come d'altronde avviene in campo paleoneurologico, il termine endocast verrà inteso unicamente per indicare i calchi encefalici.

E' importante sottolineare che la cavità cranica, oltre ad accogliere l'encefalo, è la sede di altri tessuti molli, come le meningi, i vasi sanguigni e i nervi (Bruner, 2008). Questi elementi, lasciando le proprie impronte sulla volta interna della cavità cranica, andranno a far parte dell'endocast. Pertanto i calchi encefalici non rappresentano direttamente e unicamente l'encefalo, ma quest'ultimo compreso di meningi, vasi e nervi. Essendo gli endocast dei calchi non possono in alcun modo fornire informazioni dirette sulla struttura interna dell'encefalo come la morfologia, il numero, la densità o la connettività dei neuroni (Deacon, 1990). Questi dati possono essere ottenuti unicamente dagli encefali in vivo.

Fatte queste premesse, vediamo ora quali sono le principali categorie di endocast e come essi vengono prodotti.

Sulla base della loro origine si distinguono due tipologie di endocast (Falk, 1987):

- Naturali: costituiti in roccia e prodotti dalla naturale deposizione e sedimentazione di materiale inorganico all'interno della cavità encefalica (Fig. 27).
- Artificiali: prodotti quindi dall'uomo mediante l'utilizzo di lattice o silicone versato nella cavità da riempire, o in tempi moderni attraverso la digitalizzazione dei crani e la produzione di calchi virtuali (Fig. 28).

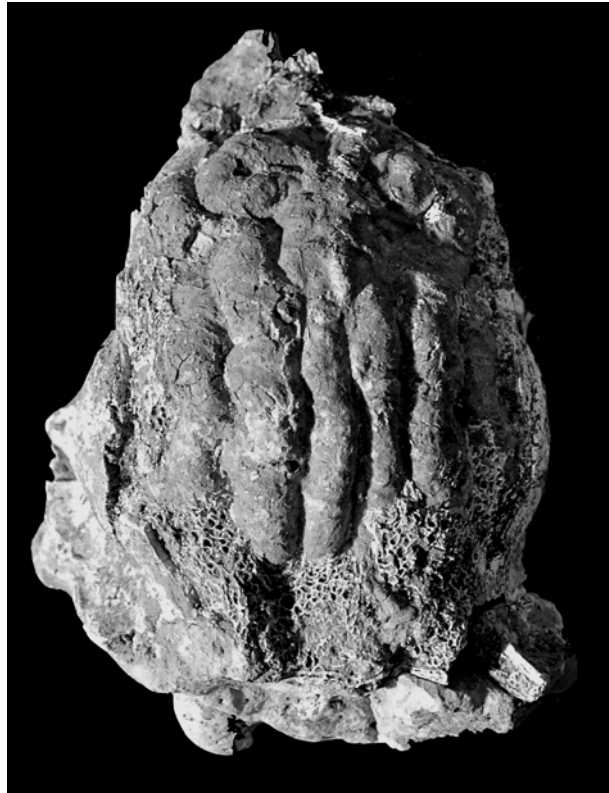


Fig. 27) Endocast naturale di *Homotherium latidens* (NUM II) di Pirro Nord. Foto in norma dorsale.

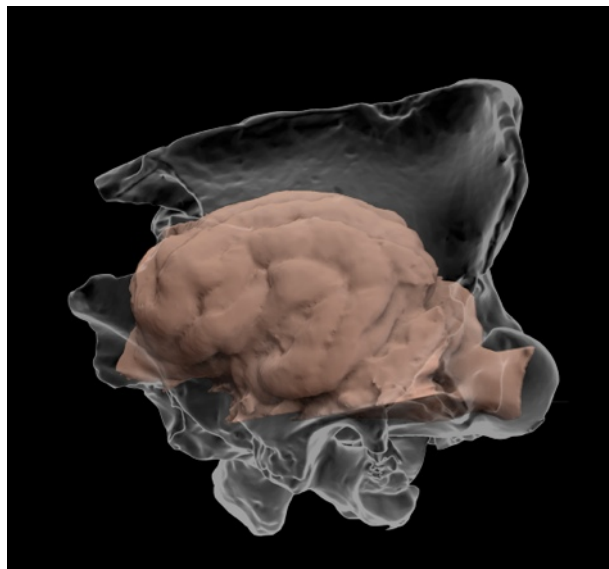


Fig. 28) Endocast virtuale di *Homotherium latidens* (NUM II) di Pirro Nord, in norma laterale.

Gli endocast naturali sono il risultato di un particolare quanto raro processo di fossilizzazione. Questo perché devono verificarsi, più o meno contemporaneamente, diverse condizioni. Per prima cosa il neurocranio dell'animale non deve presentare gravi lesioni (fratture importanti, cavità,

disarticolazione delle sue componenti ecc..) nelle fasi peri-mortem (immediatamente precedenti la morte o post-mortem (successive al decesso). Di seguito lo spazio interno del neurocranio deve essere riempito da sedimento, possibilmente a grana fine, affinché il calco possa riflettere fedelmente la morfologia interna (Falk, 1987). Esistono endocast costituiti da matrici di sedimento grossolano, ma la loro morfologia superficiale risulta quasi totalmente compromessa e non leggibile. Una volta verificatosi il riempimento, questo previene in molti casi, la distruzione del materiale osseo a causa dei processi diagenetici e delle forti pressioni esercitate dal sedimento. Le condizioni elencate fino a questo momento però non sono sufficienti a produrre un endocast. In molti casi se il materiale di riempimento risulta incoerente, cioè non cementato, questo viene dilavato facilmente sia in un contesto naturale sia durante le fasi di restauro del reperto. Pertanto una condizione fondamentale è che il contenuto del neurocranio subisca un processo di mineralizzazione ad esempio tramite la precipitazione del carbonato di calcio. In questi casi il calco della cavità cranica potrà conservarsi sia in presenza dell'osso fossile sia in sua assenza. In diversi casi infatti capita che il materiale osseo, sebbene fossilizzato, venga distrutto, lasciando come unica traccia del fossile, l'endocast naturale (Fig. 27) (Iurino et al., 2013a).

Per quel che concerne l'estrazione e/o la produzione degli endocast nel corso dei decenni passati, sono state messe a punto diverse tecniche fortemente condizionate dalle potenzialità e dai limiti della tecnologia nei vari momenti storici.

L'uso del lattice e del silicone sono pratiche abbandonate ormai da oltre un ventennio, in quanto considerate tecniche fortemente invasive e distruttive (Bruner, 2008). Anche l'estrazione degli endocast naturali, pratica comune in passato, è stata del tutto abbandonata poiché distruttiva. Nella maggior parte dei casi gli studiosi intervenivano operando una sezione seriale del cranio (Sollas, 1904) o tramite la rimozione fisica delle ossa della scatola cranica per rivelare l'endocast naturale (Hofer & Wilson, 1967). Oggi questi metodi di analisi sono stati sostituiti da tecniche non invasive a favore di un approccio assolutamente non distruttivo. Grazie alla tomografia computerizzata (CT) è quindi possibile isolare digitalmente lo spazio interno della cavità endocranica producendo calchi generalmente indicati come "endocast virtuali" (Bruner, 2008; Iurino et al., 2013a). La digitalizzazione dei crani fossili, consente di ricreare un modello 3D fedele all'originale registrando tutti i parametri fisici quali ad esempio dimensioni e densità. È sufficiente avere una discreta differenza di densità tra osso e sedimento per poter ottenere endocast persino da crani

completamente incrostati o riempiti da una matrice di sedimento. I software attualmente disponibili adottati nel campo della Diagnostica per Immagini, consentono la realizzazione di questi interventi, restituendo immagini dettagliate del contenuto endocranico. Oltre a queste operazioni, impensabili fino a poco più di un decennio fa, l'ingresso della computer grafica e delle tecniche di imaging digitale hanno velocizzato notevolmente le operazioni di indagine sui fossili. Il materiale una volta digitalizzato può essere facilmente condiviso tra i ricercatori via multimediale, tramite internet o supporti digitali come gli hard disk o tramite la realizzazione di database online fruibili dalla comunità scientifica. La versatilità delle immagini digitali ha avuto inoltre importanti ripercussioni in ambito didattico e divulgativo con la creazione di immagini interattive, sequenze video e stereolitografie (stampe in 3D) (Bruner & Manzi, 2006; Iurino et al., 2013a).

3.3 Processi tafonomici e conservazione delle cavità endocraniche

La morfologia levigata ed eterogenea dell'encefalo rende molto difficile la localizzazione e la determinazione di alcune aree e delle relative funzioni. Le impronte di certe strutture sono spesso difficilmente riconoscibili, ed alcune porzioni anatomiche non sono identificabili da punti di riferimento precisi, ma piuttosto da superfici senza confini chiari e netti. La definizione di certe aree encefaliche dipende inoltre da molteplici fattori quali la diversa orientazione dei calchi, la loro integrità e l'ombreggiatura. L'unico piano di riferimento per un encefalo è quello mediosagittale, che in alcuni casi, a seconda dei taxa, risulta fortemente influenzato da asimmetrie (Bruner & Manzi, 2006). A complicare ulteriormente lo studio e l'interpretazione degli endocast intervengono i processi di fossilizzazione e di diagenesi. Questi possono rendere difficoltosa o a volte impossibile la creazione dei calchi, causata dal riempimento della cavità endocranica da parte di sedimenti molto compatti e di densità equivalente a quella dell'osso fossilizzato. In questi casi viene meno la possibilità di discriminare i due materiali condizione fondamentale per la produzione di endocast virtuali. In altre situazioni il neurocranio può risultare danneggiato con evidente mancanza di alcune porzioni ossee, importanti fratture, fori o altre lesioni avvenute in vita o prima del seppellimento. Tali cause vanno ricercate nell'intervento di predatori, grandi saprofagi o in seguito all'urto dovuto alla caduta da un grande altezza (ad esempio animali precipitati e morti in cavità carsiche) (Iurino et

al., 2013a). Il rapido seppellimento dell'animale e la sua fossilizzazione non sempre sono garanzia di una buona conservazione del fossile. La natura del sedimento o il suo peso, nel corso del tempo possono deformare plasticamente o frantumare le ossa del cranio, restituendo endocast parziali con la conseguente perdita di informazioni. È quindi possibile riprodurre in questi casi la morfologia dell'encefalo anche se la loro interpretazione e comparazione risulta per ovvie ragioni estremamente difficoltosa. Alla luce degli innumerevoli fattori che complicano lo studio degli endocast, va ribadito il concetto per cui le ricostruzioni endocraniche sono solo dei modelli, fisici o virtuali, e come tali presentano limiti di natura tecnologica o legati allo stato di conservazione degli esemplari (Bruner & Manzi, 2006). Pertanto occorre essere cauti nel momento in cui vengono effettuate delle interpretazioni relative alla morfologia dell'encefalo basate sui calchi, in quanto, questi descrivono la variabilità parziale delle strutture endocraniche e non delle strutture cerebrali stesse. Al momento comunque, l'analisi degli endocast rappresenta ancora la principale fonte di conoscenza diretta sull'evoluzione del sistema nervoso centrale. La grande quantità di informazioni messa a disposizione da questi calchi sarà pienamente utilizzata solo considerando il loro significato funzionale e dei processi strutturali coinvolti (Holloway, 2004; Zollikofer & Ponce de León, 2005; Bruner, 2003, 2008).

In tal modo, gli endocast risultano essere inevitabilmente una componente indispensabile di qualsiasi studio riguardante l'evoluzione dell'encefalo in tutti i vertebrati fossili, dai pesci (Pradel et al., 2009) ai rettili (Brochu, 2000; Saveliev & Alifanov, 2007), fino ai mammiferi (Macrini et al., 2007; Dong, 2008) e in particolare negli antenati dell'uomo, come ampiamente dimostrato dalla vasta letteratura (ad esempio: Manzi et al., 2001; Holloway et al., 2004; Bruner, 2007; Carlson et al., 2011).

3.4 L'encefalo dei carnivori

Come affermato nei capitoli precedenti gli endocast sono dei calchi che rappresentano solo ed unicamente l'anatomia esterna dell'encefalo. Risulta quindi fondamentale comprendere il modo in cui essa è organizzata e quali aree vi sono rappresentate.

La superficie dell'endocast che comunemente viene presa in esame in paleoneurologia fa

riferimento al telencefalo (Telencephalon), e costituisce la parte più rostrale del sistema nervoso centrale (Fig. 29). Esso è posizionato all'interno della scatola cranica ed è separato dal tessuto osseo soltanto per l'interposizione di tre sottili strati meningei (dura madre, aracnoide e pia madre) e di piccole cisterne subaracnoidali contenenti un liquido che prende il nome di cefalorachidiano o liquor (Barone, 2003; Damasio, 2005). La superficie superiore, o dorsale, del telencefalo è convessa e si adatta alla superficie interna concava delle ossa craniche. Si compone di due emisferi disposti simmetricamente e quasi identici tra loro, separati da una grande scissura interemisferica costituita dalla dura madre. Ad un esame macroscopico, la superficie del telencefalo (corteccia telencefalica o pallium) appare irregolare per la presenza di numerosi solchi, che nel loro insieme delimitano un numero elevato di rilievi chiamati circonvoluzioni (Fig. 30) (Barone, 2003, Damasio, 2005). Questa caratteristica, non evidente in tutti i mammiferi, prende il nome di girencefalia, ed acquista una grande importanza per la sua capacità di aumentare notevolmente la superficie telencefalica disponibile. In molti mammiferi, soprattutto quelli di piccola taglia (chiroterri, roditori, insettivori ecc..) il telencefalo risulta particolarmente omogeneo lungo la sua superficie essendo le circonvoluzioni molto poco marcate o del tutto assenti. Quest'ultima condizione prende il nome di lissencefalia (Barone, 2003).

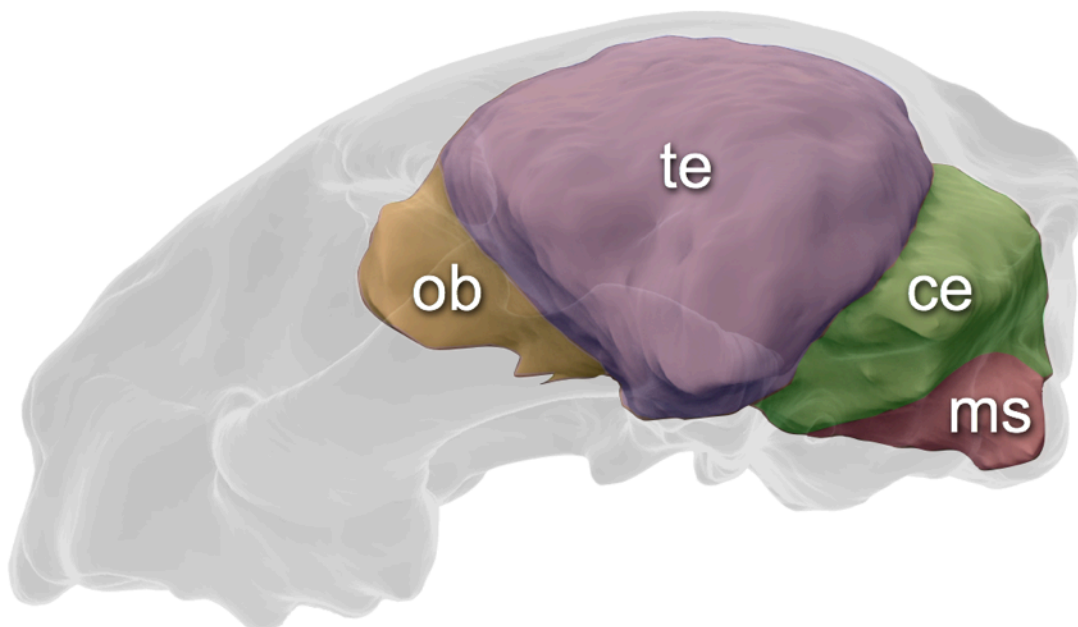


Fig. 29) Calco encefalico virtuale di felino. bo) bulbo olfattivo, te) telencefalo, ce) cervelletto, ms) midollo spinale.

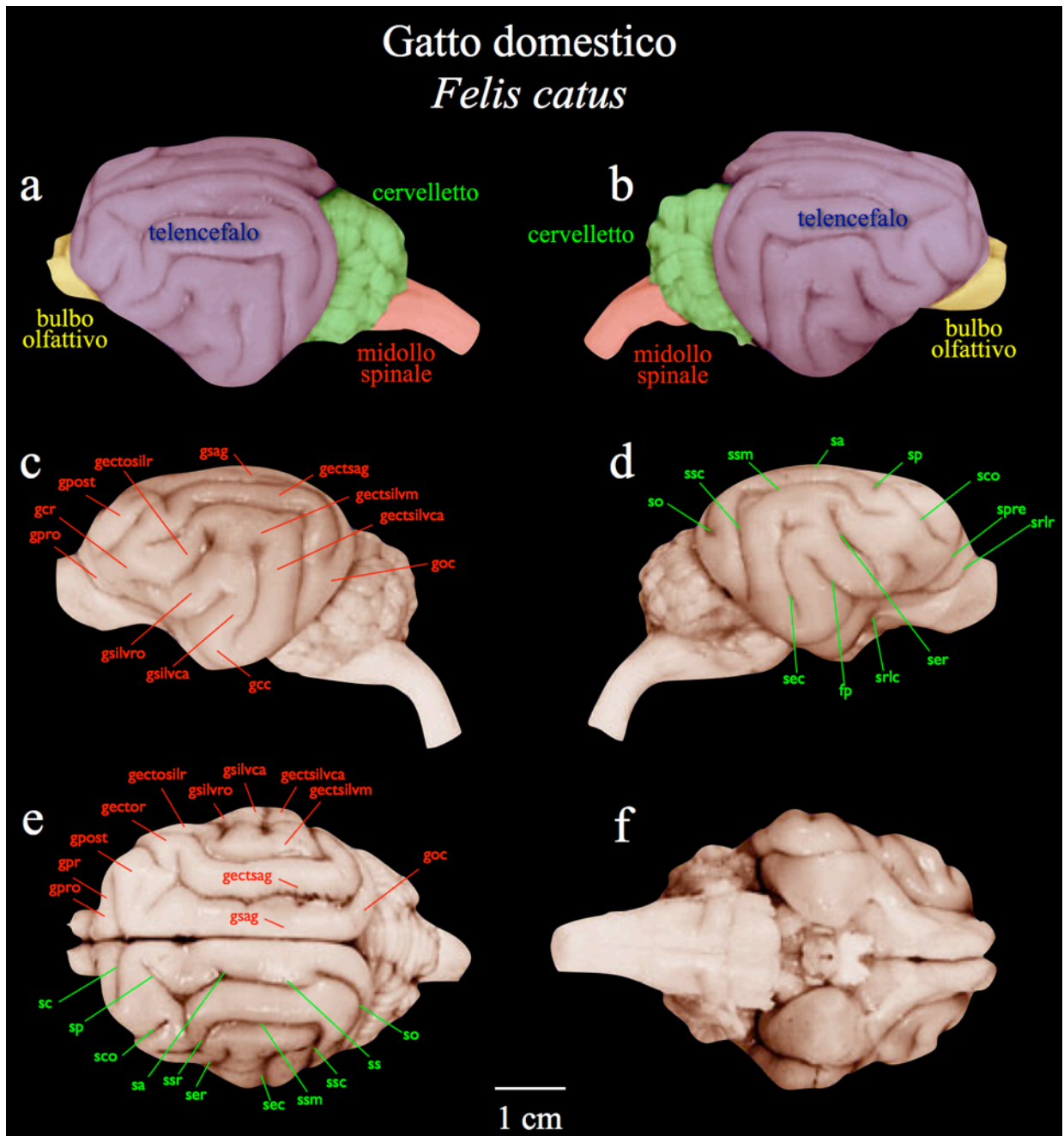


Fig. 30) Giri e solchi del telencefalo di *Felis silvestris catus*. a,b) Principali distretti encefalici. In rosso sono evidenziati i giri encefalici e in verde i solchi encefalici. c) encefalo in norma laterale sinistra, d) in norma laterale destra, e) in norma dorsale e f) in norma ventrale. Giri: gpro) Giro proreo, gpr) giro precentrale, gpost) giro postcentrale, gector) giro ectosagittale rostrale, gectosilr) giro ectosilviano rostrale, gsilvro) giro silviano rostrale, gsilvca) giro silviano caudale, gectosilvca) giro ectosilviano caudale, gectosilm) giro ectosilviano medio, gesctsag) giro ectosagittale medio, gsag) giro sagittale, gcr) giro comune rostrale, gcc) giro comune caudale. Solchi: sc) solco centrale, sp) solco postcentrale, sco) solco coronale, sa) solco ansato, ssr) solco soprassilviano rostrale, ser) solco ectosilviano rostrale, sec) solco ectosilviano caudale, ssm) solco soprassilviano medio, ssc) solco soprassilviano caudale, ss) solco sagittale, solco occipitale, spre) solco presilviano, srlr) solco rinale laterale rostrale, sric) solco rinale laterale caudale.

Tra i vari solchi che percorrono la superficie telencefalica, se ne possono individuare alcuni più marcati ed evidenti: questi prendono il nome di scissure. Alcune di queste scissure, approfondendosi nella corteccia telencefalica, partecipano alla sua suddivisione in lobi. Inoltre è stato verificato come le circonvoluzioni delimitino in modo più o meno preciso le aree funzionali dell'encefalo. Pertanto il massimo delle informazioni in campo paleoneurologico possono essere ottenute dagli endocast di specie girencefaliche. A queste appartengono i rappresentati delle tre famiglie di carnivori presi in considerazione per questo lavoro Canidae, Felidae e Hyaenidae.

Altra parte estremamente diagnostica in campo plaeoneurologico è il rinencefalo (Rhinencephalus), una parte primitiva del telencefalo deputata all'integrazione delle informazioni di origine somatica, viscerale e olfattiva come pure al controllo dei comportamenti (Barone, 2003). La parte rostrale del rinencefalo è costituita dal bulbo olfattivo (*Bulbus olfactorius*) che si presenta come una massa ovoidale ad asse maggiore sagittale, appiattita sulla faccia dorsale e confinante con l'emisfero cerebrale ma senza aderirgli. A seconda del suo livello di sviluppo i mammiferi vengono classificati in tre gruppi. 1) Il primo gruppo comprende il maggior numero di specie, che vengono dette macrosomatiche. La parte basale del loro rinencefalo e soprattutto il suo settore olfattivo, sono voluminosi e ben visibili sulla faccia laterale dell'emisfero come si osserva negli ungulati, nei carnivori, nei gliri e nei roditori. 2) I primati, i pinnipedi e la maggior parte dei cetacei sono microsomatici; il bulbo olfattivo e il peduncolo olfattivo sono particolarmente regrediti e poco voluminosi. 3) I delfini infine, sono anosomatici, poiché queste strutture sono in essi completamente regredite, rappresentate soltanto da vestigia che hanno perduto qualsiasi funzione (Barone, 2003).

3.4.1 Le aree funzionali

L'elettrofisiologia e lo studio delle turbe funzionali conseguenti a diversi tipi di lesioni hanno dimostrato come le attività della neocorteccia si ripartiscono tra aree specializzate la cui topografia è costante in ciascuna specie e a grandi linee, comparabile in tutti i mammiferi (Barone, 2003; Damasio, 2005). Queste ricerche e osservazioni hanno dimostrato inoltre che ciascuna funzione, sensitiva o motoria e verosimilmente associativa, non è assicurata da una sola area, ma frutto della cooperazione di più aree delle quali la principale, denominata area primaria, è assistita da una o più

aree secondarie situate nelle sue vicinanze (Fig. 31). Per quanto concerne le aree sensitive queste sono disposte in modo opposto agli organi da cui ricevono le informazioni. Pertanto le aree visive si trovano nella corteccia della regione occipitale, quindi in posizione opposta a quella degli occhi e l'area corticale di ciascun lato corrisponde principalmente all'occhio controlaterale. Allo stesso modo, le aree uditive appartengono alla corteccia della regione temporale e ciascuna riceve gli impulsi dell'orecchio controlaterale (Barone, 2003).

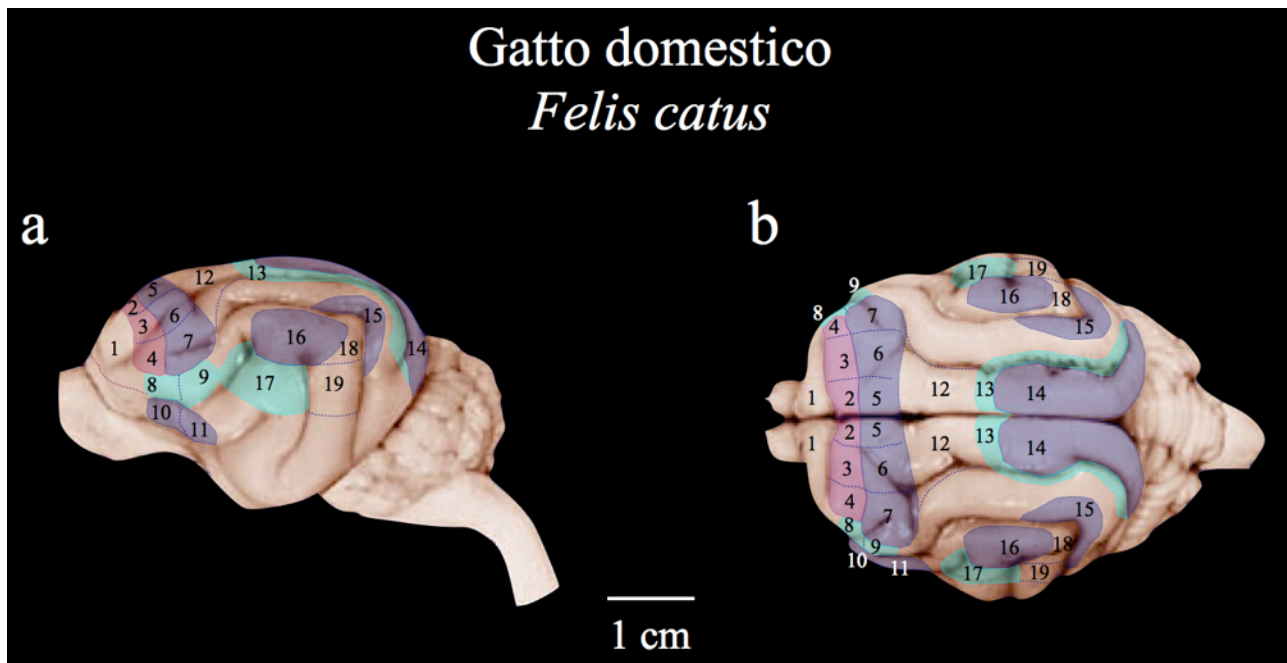


Fig. 31) Aree funzionali del telencefalo di *Felis silvestris catus*. a) Norma laterale, b) norma dorsale. 1) Area associativa frontale, 2-4) area motoria primaria. 2) del tronco, 3) dell'arto toracico e 4) della testa. 5-6) Area somestatica primaria, 5) del tronco, 6) dell'arto toracico e 7) della testa. 8,9) Area somestatica secondaria, 8) testa e 9) arto pelvico. 10) Area gustativa primaria, 11) area olfattiva primaria, 12) area associativa parietale, 13) area associativa visiva, 14) area visiva primaria, 15) area vestibolare, 16) area uditiva primaria, 17) area uditiva secondaria, 18,19) aree associative uditive.

Le aree motorie sono quelle da cui originano le fibre più lunghe, le quali fuoriescono dall'encefalo attraverso la capsula interna per portarsi, dopo incrocio, al mesencefalo, ai nuclei motori dei nervi cranici e al midollo spinale (Damasio, 2005).

L'esame della disposizione di queste aree attorno al solco centrale merita un'attenzione particolare in quanto dimostra chiaramente l'organizzazione funzionale del neopallio. Questo solco, accentuato nei carnivori e ancor più nei primati, è bordato dai giri precentrale e postcentrale, ugualmente molto sviluppati in questi due gruppi (Fig. 31). Lungo questi giri, le aree funzionali stabilite

elettrofisiologicamente hanno una disposizione parallela, da una parte e dall'altra del solco. Dai due lati esiste un'area primaria, disposta parallelamente al solco nella quale la rappresentazione della gamba e del piede si trovano sul versante mediale del margine dorsale dell'emisfero e quella del tronco, poco estesa, su questo stesso margine. Quest'ultimo si prolunga sulla faccia convessa del giro corrispondente con quella dell'arto toracico e poi della mano e, infine, della testa. Questa occupa una superficie tanto ampia quanto quella della mano, ma è soprattutto rappresentata dalla faccia, con una larga prevalenza delle labbra e della lingua. Ciascuno degli insiemi formati dalle aree primarie e secondarie deborda più o meno i limiti del giro pre- o postcentrale, che egli caratterizza (Barone, 2003; Damasio, 2005). È assistito inoltre, da aree complementari, associative, che lo prolungano in un ampio territorio adiacente. Il territorio associato alla zona motoria primaria si estende rostralmente ad essa; costituisce la corteccia premotoria. Il territorio associato alla zona somestesica primaria è situato caudalmente al giro postcentrale della regione parietale (Barone, 2003; Damasio, 2005).

Da quanto detto si evince che le aree funzionali sono distribuite parallelamente sui due emisferi, sebbene esistano piccole asimmetrie che caratterizzano questi ultimi. Pertanto in campo paleoneurologico è possibile effettuare analisi di queste porzioni dell'encefalo anche quando si dispone dell'endocast di un solo emisfero.

3.5 Materiali e metodi

3.5.1 Acquisizione dati tomografici

Per limitare i trasporti e ridurre il rischio di danneggiamento dei fossili, le scansioni tomografiche sono state realizzate in due sedi distinte, a Roma presso l'Ospedale “M. G. Vannini” e a Firenze presso l'Azienda Ospedaliero-Universitaria Careggi.

Entrambe le apparecchiature utilizzate sono dei tomografi Philips Brilliance TC a 64 strati. Tutti i reperti sono stati scansionati per intero lungo il piano di sezione coronale anteroposteriore. Lo spessore delle slices è di 0.45 mm con un interslice space (spazio tra slices consecutive) di 0.20 mm per tutti i reperti. A causa delle dimensioni molto variabili sia dei fossili che dei reperti attuali, il numero di slices per ogni fossile digitalizzato risulta differente, vedi Tab. 1, mentre le dimensioni

delle immagini prodotte risulta la stessa di 512 X 512 pixel.

3.5.2 Software utilizzati

Per la segmentazione, il *rendering* 3D, la produzione di endocast, la misurazione dei reperti e la loro manipolazione virtuale sono stati utilizzati diversi software:

- OsiriX 3.9.4, 32-bit per MAC. Si tratta di un software per diagnostica di immagini open-source scaricabile gratuitamente dal sito www.osirix-viewer.com. È stato il software maggiormente utilizzato in questo lavoro, offrendo un pacchetto di strumenti indispensabili per la gestione e la manipolazione dei file DICOM. Tutte le operazioni di pulizia degli oggetti virtuali 3D (eliminazione del supporto in gomma su cui venivano posizionati i reperti durante le scansioni), le misure lineari, la produzione di video, e immagini delle sezioni dei crani, la produzioni di immagini con filtro di densità ossea, visualizzazione in trasparenza dei crani sono state realizzate con Osirix.
- Mimics 14.1 per Windows Vista e XP, x32. È un software di diagnostica per immagini che presenta le medesime caratteristiche e strumenti di OsiriX. Nel presente lavoro è stato utilizzato soprattutto per la realizzazione degli endocast grazie allo strumento “*cavity fill*” non disponibile su OsiriX.
- ZBrush 4 della Pixologic per MAC. Quest'ultimo è un software di grafica 3D, utilizzato ampiamente nella produzione cinematografica e di videogame grazie al suo vasto assortimento di strumenti ed opzioni per intervenire su oggetti 3D virtuali. Questo software è stato utilizzato per colorare, per aumentare le geometrie (numero di poligoni per unità di superficie) e per il *rendering* degli oggetti 3D.

3.5.3 Materiale fossile

Il materiale fossile utilizzato per l'indagine paleoneurologica, riguarda esclusivamente crani di carnivori pleistocenici italiani con la porzione neurocraniale priva di deformazioni, fratture o altri “danni” rilevanti che potessero compromettere la morfologia della cavità cefalica. Per la produzione di endocast virtuali mediante scansioni tomografiche e successive elaborazioni con software di

medical imaging e grafica 3D, sono stati utilizzati 11 reperti. I materiali esaminati provengono dal Museo di Paleontologia della Sapienza Università di Roma, dalla collezione presente nel Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma, dal Museo Nazionale Preistorico-Etnografico L. Pigorini, dalla collezione del Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università di Perugia e dal Museo di Paleontologia dell'Università di Firenze, (l'elenco completo dei reperti in Tab. 1).

3.5.4 Materiale di confronto

Per la produzione degli endocast di confronto sono stati visionati e successivamente selezionati 44 crani di carnivori provenienti dal Museo Civico di Zoologia di Roma e dalla collezione osteologica di mammiferi del Dipartimento di Zoologia della Sapienza Università di Roma. I crani sono stati selezionati sulla base della loro integrità e delle condizioni di conservazione, (l'elenco completo è riportato in Tab. 6). Inoltre per acquisire una adeguata conoscenza della morfologia esterna dell'encefalo, sono stati raccolti e studiati 18 encefali di carnivori attuali (selvatici e domestici) presso l'Istituto Zooprofilattico Sperimentale del Lazio e della Toscana, (l'elenco completo degli encefali dissezionati è riportato in Tab. 3).

3.6 Realizzazione ed analisi degli endocast: Casi studio

3.6.1 Casi problematici

Non sempre la realizzazione degli endocast risulta essere un'operazione di successo in quanto devono essere soddisfatte contemporaneamente diverse condizioni. In circostanze ideali il fossile dovrebbe presentarsi in ottimo stato di conservazione, privo quindi di sedimento, di fratture, di cavità e deformazioni. Tale situazione si verifica in rari casi, per i quali è possibile quindi la produzione di endocast di ottima qualità e di elevato dettaglio. Nella maggior parte dei casi, alcune delle condizioni sopra citate non sono presenti, pertanto la realizzazione dei calchi virtuali viene in parte compromessa, ponendo grandi limiti alla produzione dei modelli encefalici (calchi parziali)

(Iurino et al., 2013a). La parzialità del dato consente ad ogni modo di effettuare diversi tipi di analisi paleoneurologiche, quando si ottiene il calco di una piccola porzione di encefalo, o di carattere tafonomico, ossia legate ai processi di seppellimento e conservazione del reperto. Vi sono inoltre casi in cui il fossile mostra un ottimo stato di conservazione delle superfici esterne, mentre le cavità interne sono riempite di sedimento o fortemente danneggiate. In questi casi la realizzazione degli endocast risulta compromessa. La definizione dello stato di conservazione di un fossile e delle sue strutture interne, tramite analisi tomografiche, consente di accertare l'eventuale impossibilità di realizzare calchi encefalici. Tali accertamenti risultano fondamentali per indirizzare gli sforzi dei ricercatori su altre tipologie di indagini ottimizzando costi e tempi delle ricerche.

Di seguito verranno discussi alcuni casi problematici con l'intento di illustrare in dettaglio le problematiche e i limiti legati a questo tipo di indagine.

3.6.2 *Megantereon cultridens* del Valdarno Superiore

Il fossile di *Megantereon cultridens* IGF 831 recuperato nel 1812 presso Figline, Valdarno Superiore, è rappresentato da un neurocranio ed entrambe le porzioni prossimali della mandibola, tutti in buono stato di conservazione. Il reperto è stato descritto da per la prima volta da Fabrini (1890) e oggetto di studi successivi (Ficcarelli, 1979; Sardella, 1998).

Per l'analisi paleoneurologica è stato considerato solo il neurocranio, sottoposto pertanto a scansioni ed analisi tomografiche. Esternamente il reperto si presenta in buon stato e non sono evidenti fratture significative o cavità che potrebbero compromettere la realizzazione dell'endocast (Fig. 32a). Purtroppo una attenta analisi tomografica rivela che l'interno della cavità craniale è completamente riempito da sedimento particolarmente denso e tenace, difficilmente distinguibile dal tessuto osseo mineralizzato (Fig. 32b). Il riempimento non è omogeneo presentando aree di discontinuità e fratture, che creano dei vuoti di varie dimensioni e forme all'interno del neurocranio. Si riconosce un nucleo centrale ben definito di sedimento che si articola in modo irregolare lungo il profilo interno del cranio (Fig. 32b). Le porzioni di sedimento aderenti al tessuto osseo sembrerebbero essere ben cementate e solo in alcuni tratti è possibile un riconoscimento e una

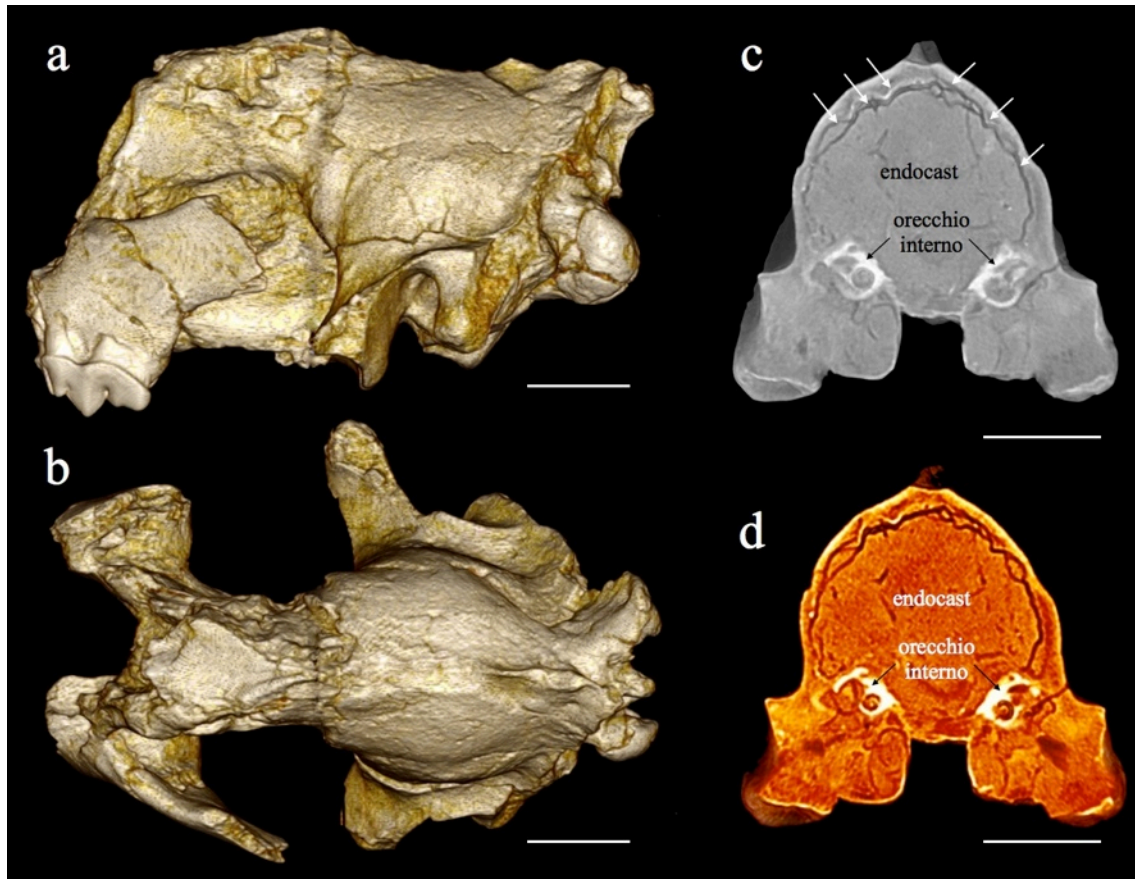


Fig. 32) Neurocranio di *Megantereon cultridens* (IGF 831) del Valdarno Superiore. a,b) Modello 3D della superficie esterna del neurocranio, a) norma laterale, b) norma dorsale. c) Sezione virtuale 3D del neurocranio con in evidenza la cavità encefalica riempita da sediment, e d) stessa sezione con applicato filtro di densità ossea. Dimensione delle barre, 30 mm.

discriminazione tra riempimento ed osso. Sono state applicate diverse maschere regolando il threshold della densità, nel tentativo di ottenere una migliore discriminazione tra i due materiali, ma come visibile nella Fig. 32c, il risultato non è sufficientemente chiaro da consentire la realizzazione di un endocast con elevato grado di dettaglio. Il problema infatti non risiede tanto la produzione del calco encefalico, che risulta comunque fattibile, quanto nella bassa risoluzione dei suoi dettagli. L'endocast così prodotto si presenta poco leggibile con le caratteristiche anatomiche esterne fortemente approssimate e compromesse in alcuni punti. Un modello di questo tipo si presta unicamente a considerazioni generali su forma e volume dell'encefalo, ma non è in grado in alcun modo di fornire utili dettagli per valutare l'estensione delle aree funzionali (Bruner & Manzi, 2006). Infatti le circonvoluzioni costituite dai giri e dai solchi sono poco chiare se non addirittura completamente assenti in alcuni punti.

In questo caso purtroppo l'analisi rimane circoscritta alla descrizione delle strutture interne senza poter sfruttare al massimo l'endocast.

3.6.3 *Homotherium latidens* di Pirro Nord

Homotherium latidens (NUM I) proveniente dal sito di Pirro Nord (Puglia), riferibile al Pleistocene Inferiore (associazione faunistica del Villafranchiano Superiore) (Petrucci et al., 2013), è rappresentato da un cranio intero, privo di denti eccetto il P4 sinistro e con estese e importanti fratture dislocate in modo irregolare lungo tutta la sua superficie (Fig. 33a). In norma frontale il cranio sembrerebbe lievemente deformato verso sinistra, ma un'attenta osservazione rivela che si tratta solo di un effetto ottico dovuto all'abbassamento di alcuni frammenti che compongono la parte dorsale destra del cranio, creando un'asimmetria percepita come deformazione. Inoltre le cavità interne sono completamente riempite da sedimento di colore rosso, ricco in ossidi di ferro. Il fossile è stato sottoposto a scansione TAC per verificarne l'anatomia interna. Come visibile in Fig. 33b le sezioni virtuali del cranio rivelano un riempimento della cavità encefalica, delle coane e dei seni frontali del tutto disomogeneo ed eterometrico. Si osservano due nuclei principale, di maggiori dimensioni, collocati all'interno della cavità encefalica e separati dal tentorio, membrana ossea che separa il telencefalo dal cervelletto nei reperti in vivo. Sono entrambi percorsi da linee di frattura che ne provocano la frammentazione. Il sedimento nelle restanti cavità si presenta con clasti di minori dimensioni fortemente eterometrici. Nel complesso esiste una buona distinzione in termini di densità tra sedimento e tessuto osseo, inoltre il primo non sembrerebbe aderire al secondo. Questa condizione in linea di principio consentirebbe la realizzazione di un endocast virtuale, se non fosse per il fatto che l'intera volta della cavità interna del neurocranio risulta fortemente disturbata e compromessa dalle linee di frattura che interessano l'intero cranio. La qualità dell'endocast, in questo caso risulterebbe molto scarsa e non adatta per analisi comparative o per misurazioni volumetriche. Sebbene si tratti di un cranio completo, non è stato possibile realizzare analisi di carattere paleoneurologico su questo reperto, mentre è stato possibile indagare l'anatomia interna e raccogliere dati relativi ai processi tafonomici e di fossilizzazione (Pavia et al., 2012).

Il cranio nel suo complesso non risulta fluitato in quanto i suoi margini sono ben conservati e non mostrano tracce di abrasione. Le linee di frattura non interessano una regione specifica e sono

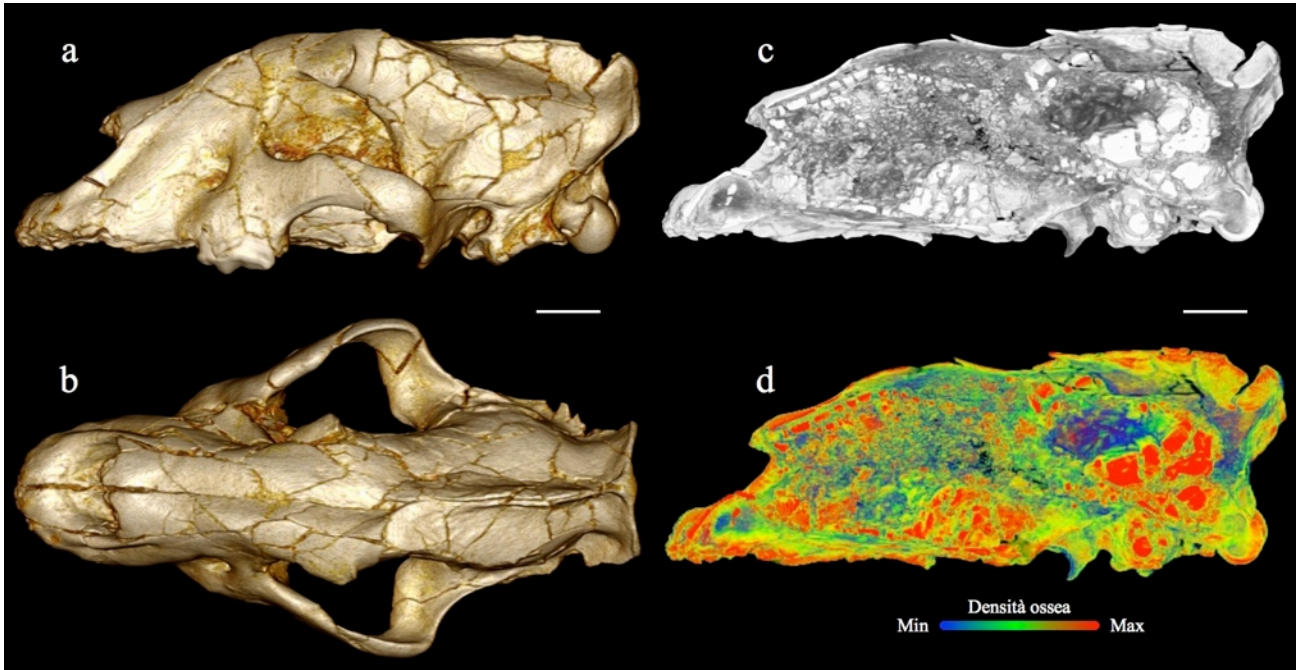


Fig. 33) Cranio di *Homotherium latidens* (NUM I) di Pirro Nord (Puglia). a,b) Modello 3D della superficie esterna del cranio, a) norma laterale, b) norma dorsale. c) Sezione virtuale del cranio con in evidenza la cavità encefalica riempita da sedimento, e d) stessa sezione con applicato filtro di densità ossea. Dimensione delle barre, 30 mm.

dislocate in modo più o meno evidente lungo tutta la superficie del fossile. Nonostante l'importanza di alcune fratture i frammenti ossei sono tutti in connessione e non risultano gap o frammenti mancanti. Questi sono con ogni probabilità connessi grazie al sedimento, che per tale ragione non è stato asportato. La frammentazione è avvenuta post-mortem in quanto le superfici marginali dei singoli frammenti sono taglienti e non mostrano alcuna traccia di guarigione, inoltre l'estensione delle lesioni avrebbe procurato l'immediata morte dell'animale qualora si fossero originate in vita. Pertanto risulta chiaro che la natura di questa frammentazione è dovuta ai processi diagenetici, ossia al peso esercitato al sedimento. L'eterogeneità del sedimento che riempie tutte le cavità, fornisce informazioni circa la tipologia di seppellimento. Questo è avvenuto ad opera di materiale viscoso o liquido ad elevata energia, fango o acque cariche di sedimenti, che hanno riempito con violenza le cavità interne del cranio provocando la totale distruzione dello sfenoide e delle pareti ossee che circoscrivono i seni frontali. La frammentazione del sedimento potrebbe essere dovuta alla contrazione del materiale dovuta alla perdita di umidità, in altre parole il sedimento inizialmente bagnato o molto umido si è contratto durante l'essiccazione. Questo spiegherebbe il perché la cavità con il maggior volume (cavità encefalica) presenta dei nuclei più grandi di sedimento.

Sebbene l'applicazione di tecnologie tomografiche su questo fossile non abbia consentito la produzione e l'analisi dell'endocast è stato comunque possibile ricavare importanti informazioni di carattere tafonomico.

3.6.4 *Panthera pardus* dei Prati Fiscali (Roma, Lazio)

Il cranio di *Panthera pardus* del Pleistocene Superiore proveniente da Prati Fiscali si presenta in ottimo stato di conservazione sebbene la porzione dorsale del cranio sia danneggiata, mancando alcuni frammenti dei parietali (Fig. 34a) (Kotsakis & Palombo, 1979). Questo danno complica notevolmente le operazioni di produzione e analisi dell'endocast ma non le compromette del tutto. La porzione basale della cavità encefalica risulta ben conservata, come anche buona parte della parete destra (Fig. 34b). Essendo i due lobi dell'encefalo quasi del tutto simmetrici, è possibile rilevare informazioni partendo da uno di essi. Sulla base di questo principio (discusso nel capitolo 3.4.1), si è provveduto a realizzare la scansione tomografica. Le immagini così prodotte sono state elaborate con OsiriX e successivamente esportate come OBJ e caricate su Mimics. Qui mediante lo strumento *cavity fill*, si è provveduto al riempimento della cavità encefalica slide per slide dopo aver chiuso virtualmente tutte le cavità accessorie (foro occipitale, aperture nei dei nervi cranici e la frattura sul dorso del cranio). Successivamente, montando insieme le singole slide, è stato prodotto il modello 3D dell'endocast; questa operazione è stata eseguita automaticamente dal software tramite il comando *generate*. Il modello 3D dell'encefalo così prodotto mostra un significativo disturbo lungo la superficie dorsale e quella laterale sinistra. La morfologia delle circonvoluzioni risulta pertanto totalmente compromessa, non consentendo alcun tipo di analisi e comparazione. Al contrario la porzione basale dell'endocast, quella occipitale che comprende il cervelletto e l'intero lato destro sono ben conservati (Fig. 34b,c). Purtroppo il volume occupato dai bulbi olfattivi risulta completamente riempito da sedimento molto denso e compatto rendendo quindi impossibili le operazioni di ricostruzione virtuale di questa parte anatomica.

Dell'encefalo di *P. pardus* dei Prati Fiscali sono quindi disponibili il cervelletto e l'emisfero destro del telencefalo per la comparazione con quelli di un esemplare attuale (Fig. 34b-f).

Il cervelletto in entrambi gli esemplari è ben sviluppato e occupa circa 1/4 dell'intera cavità endocranica. Le differenze tra queste due strutture sembrerebbero minime e irrilevanti in termini di

morfologia e sviluppo (Fig. 34c,f). Il cervelletto integra tutte le informazioni provenienti dalle vie sensitive senza intervenire nella percezione. Queste informazioni vengono elaborate in un sistema complesso di controllo della motilità somatica che regola il mantenimento dell'equilibrio, la variazione del tono muscolare e la coordinazione dei movimenti. È lecito pertanto supporre che entrambi gli esemplari analizzati, fossile e attuale, possedessero le stesse abilità di coordinamento motorio.

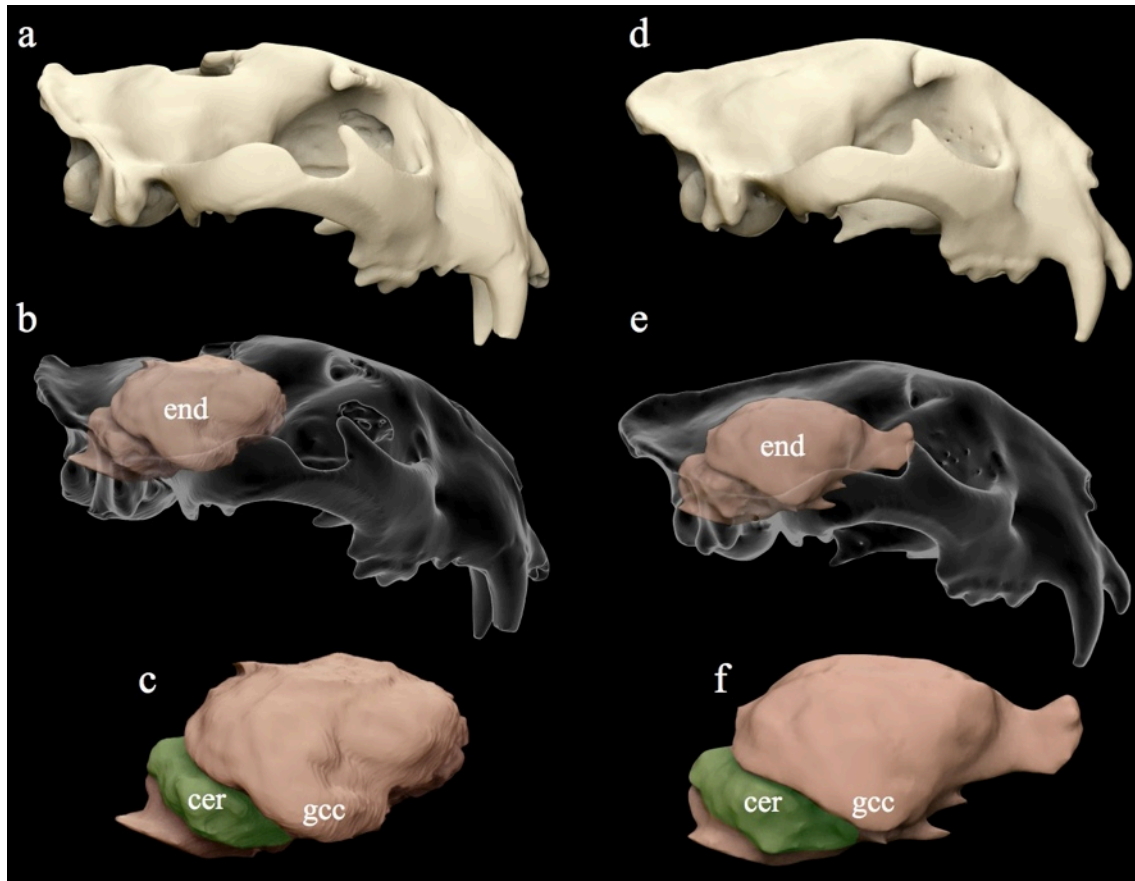


Fig. 34) Modello 3D del cranio e dell'endocast di *Panthera pardus* dei Prati fiscali (Lazio). a) Modello 3D del cranio, b) modello 3D del cranio in trasparenza con endocast, c) endocast. d) Modello 3D del cranio di *Panthera pardus* attuale (MC 381), e) modello 3D del cranio in trasparenza di MC 381 con endocast, f) endocast. In vedere sono evidenziati i cervelletti. end) endocast, cer) cervelletto, gcc) giro comune caudale. Maggiori informazioni nel testo.

Per quanto concerne l'emisfero destro si nota un differente sviluppo del giro comune caudale che nell'esemplare fossile è più ingrossato e quindi di dimensioni maggiori rispetto all'attuale (Fig. 34c,f). Su questo particolare giro non sono presenti aree funzionali di alcun tipo, quindi risulta

difficile comprendere il significato di tale differenza. Una possibile spiegazione risiede nella variabilità intraspecifica della morfologia encefalica dei carnivori altamente polimorfici (Radinsky, 1975)). Le maggiori dimensioni dell'esemplare fossile quindi potrebbero comportare dei cambiamenti in alcuni distretti dell'encefalo, in termini di dimensioni e proporzioni senza però avere ripercussioni sul sistema senso-percettivo di questi animali.

3.6.5 *Canis lupus* di Grotta Romanelli (Puglia)

Il cranio completo e in ottimo stato di conservazione P3580 proveniente da Grotta Romanelli (Puglia), appartiene ad un canide di taglia grande attribuito inizialmente a *C. mosbachensis* (Bologna et al., 1994; Caloi & Palombo, 1998; Boscato, 2001; Sardella et al., 2006). La datazione del sito è compresa tra i 69000 e 40000 anni con il metodo $^{230}\text{Th}/^{238}\text{U}$ (Fornaca-Rinaldi & Radmilli, 1968) risultando troppo recente per questa specie tipica del Pleistocene Inferiore/Medio. Il canide di Grotta Romanelli a causa di alcune peculiarità morfologiche, come la cresta neurale poco sviluppata, lo scalino frontale poco pronunciato, ridotte dimensioni corporee ecc.. (Sardella et al., 2013), è stato oggetto di dibattito tra gli specialisti circa il suo reale status tassonomico (De Giuli, 1983; Di Stefano et al., 1995; Boscato, 2001). Questa condizione di confusione e disaccordo è stata il punto di partenza per realizzare analisi tomografiche nel tentativo di identificare strutture anatomiche interne di valore diagnostico utili per far chiarezza sullo status tassonomico di questo fossile. Il reperto P3580 è stato quindi digitalizzato e sezionato virtualmente in modo da rendere chiare e facilmente visibili le sue componenti interne, rendendo quindi possibile una comparazione con quelle di diversi esemplari di *Canis lupus* attuali (Fig. 35a,e). Sono stati inoltre prodotti calchi virtuali sia dell'encefalo che dei seni frontali, in modo da poter effettuare comparazioni di carattere morfologico tra questi e i corrispettivi calchi di *C. lupus* (Fig. 36a1-d2). L'analisi delle morfologie interne delle strutture ossee non ha rivelato particolari differenze, se non alcune morfologie che risultano meno accentuate nel fossile rispetto ai moderni *C. lupus* a causa delle allometrie legate alla differente taglia corporea (Sardella et al., 2013). Anche le dimensioni e la forma dei seni frontali e dell'encefalo sono del tutto compatibili con quelli di *C. lupus*. L'estrema rarità di crani di *C. mosbachensis* completi e in buono stato di conservazione ha reso impossibile un accurato confronto diretto tra questa specie e *C. lupus*. Ciononostante, Tedford (2009) descrive in un suo lavoro come i seni frontali di *C. lupus* raggiungano la sutura fronto-parietale, mentre quelli di *C.*

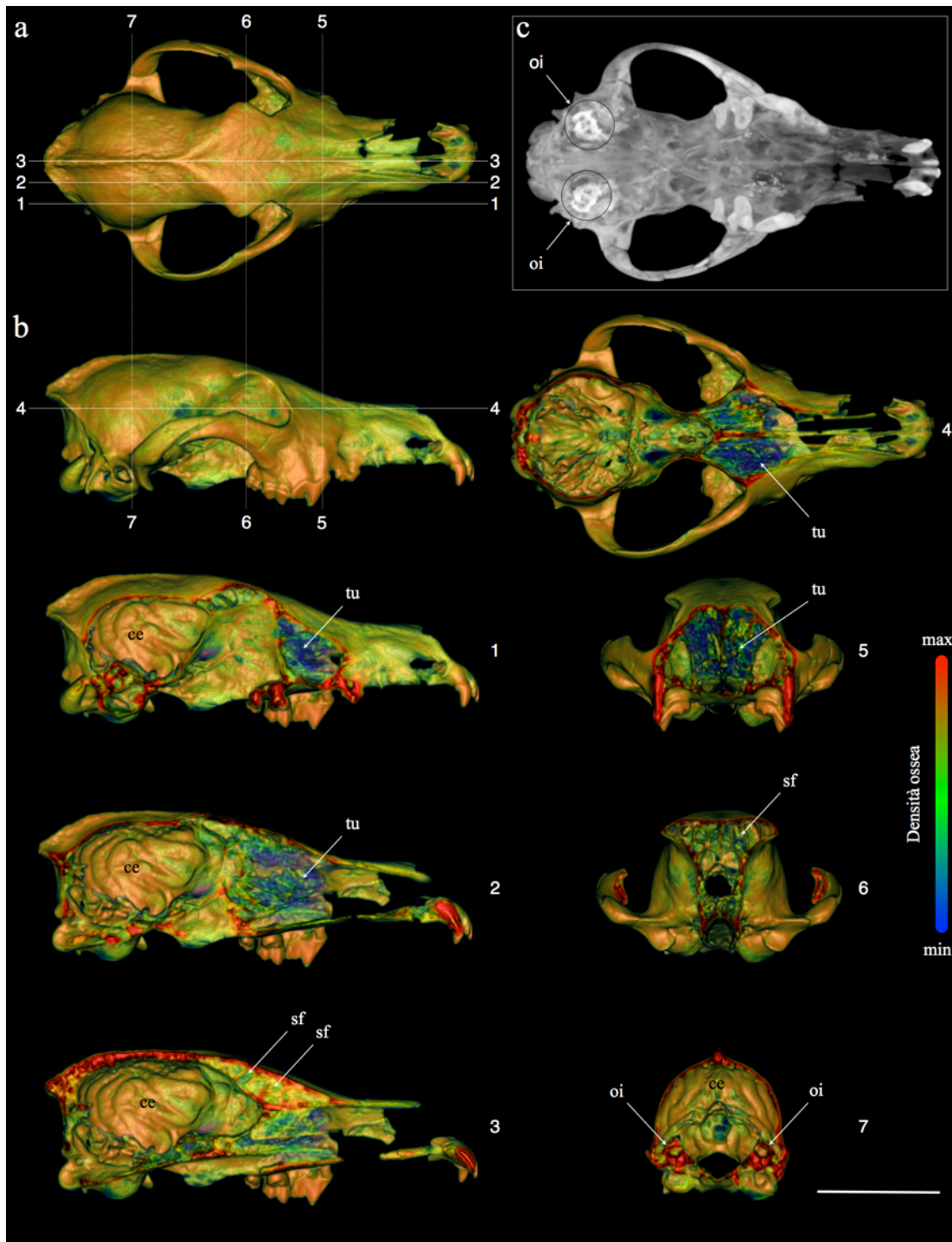


Fig. 35) Modello 3D del cranio di *Canis lupus* (P3580) di Grotta Romanelli. a) Norma dorsale con filtro di densità ossea, b) sezione sequenziale del cranio in norma laterale, dorsale e frontale con filtro di densità ossea. c) Visione in trasparenza del cranio con in evidenza l'orecchio interno. oi) orecchio interno, tu) turbinati nasali, sf) seni frontali, ce) cavità encefalica. Dimensione della barra, 50 mm.

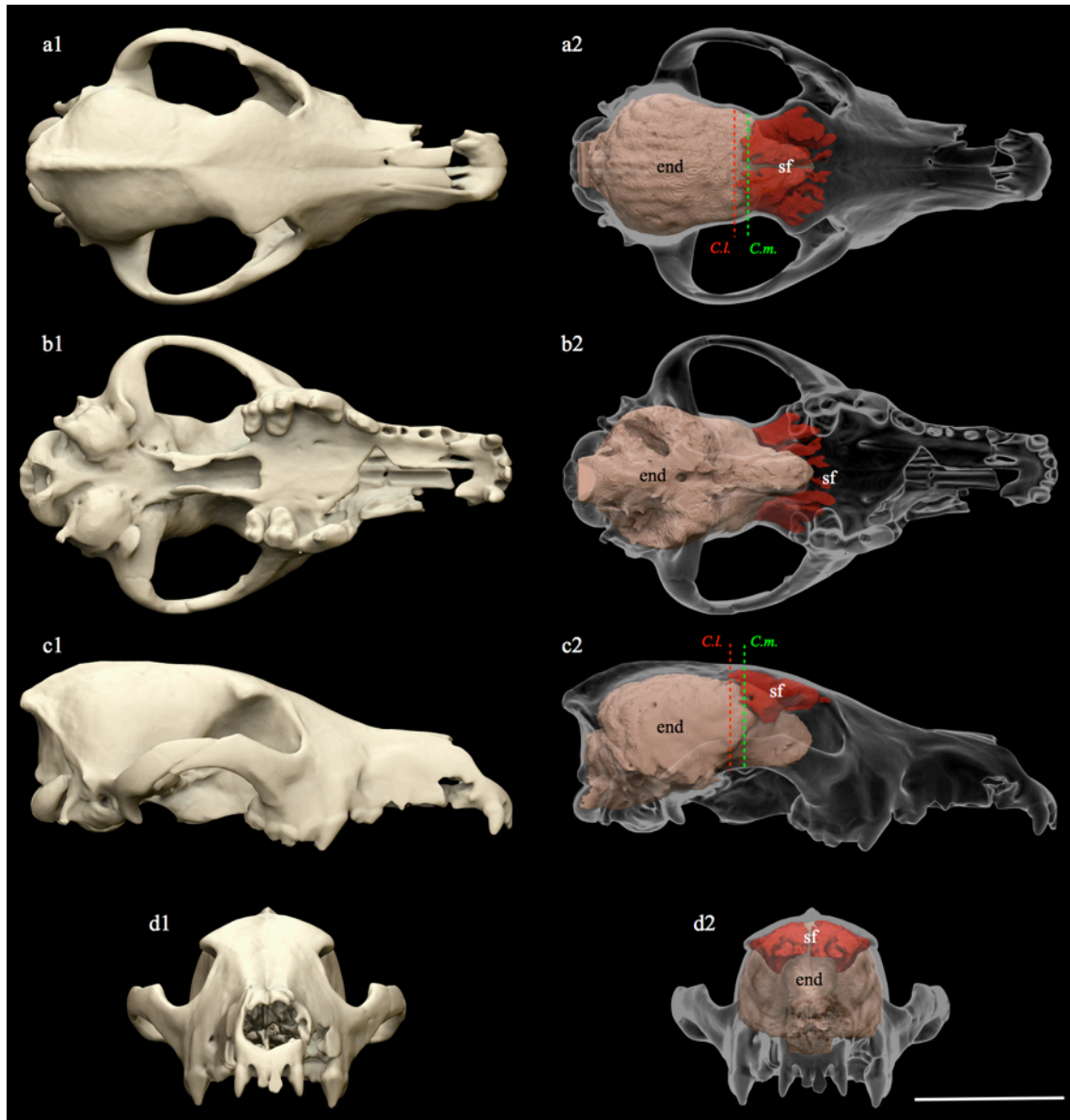


Fig. 36) Modello 3D del cranio di *Canis lupus* (P3580) di Grotta Romanelli. a1) Modello 3D del cranio in norma dorsale, a2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma dorsale con endocast e seni frontali. b1) Modello 3D del cranio in norma occlusale, b2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma occlusale con endocast e seni frontali. c1) Modello 3D del cranio in norma laterale, c2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma laterale con endocast e seni frontali. d1) Modello 3D del cranio in norma frontale, d2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma frontale con endocast e seni frontali. end) Endocast, sf) seni frontali. C.l.) *Canis lupus*, C.m.) *Canis mosbachensis*. Le linee tratteggiate in rosso indicano il punto raggiunto dai seni frontali in *Canis lupus*, mentre quelle in verde indicano il punto raggiunto dai seni frontali in *Canis mosbachensis*. Dimensione della barra, 50 mm.

mosbachensis si espandano posteriormente al processo postorbitale non raggiungendo la sutura fronto-parietale. Pertanto, sulla base di questo dato il cranio di Grotta Romanelli e dieci esemplari

di *C. lupus* attuali, sono stati visualizzati in trasparenza rendendo quindi ben visibili i calchi virtuali dei seni frontali e degli encefali. Il canide di Grotta Romanelli possiede seni frontali molto sviluppati che raggiungano il solco centrale dell'encefalo in corrispondenza della sutura fronto-parietale, questo carattere è riscontrato anche nei lupi utilizzati per il confronto e non sembra essere influenzato dal dimorfismo sessuale (Fig. 36a2, c2). Questa informazione di importante valore diagnostico sommata ad analisi morfometriche e morfologiche (vedi Sardella et al., 2013) è risultata di cruciale importanza per chiarire lo status tassonomico del canide di Grotta Romanelli. Sommando i risultati delle varie analisi le informazioni ottenute hanno consentito di non considerare valida l'ipotesi suggerita da alcuni autori come Sala (1980), che proponeva di riferire il reperto P3580 a *C. mosbachensis*. Il lupo di Grotta Romanelli presenta morfologie e caratteristiche anatomiche ampiamente compatibili con quelle presenti in alcune popolazioni di *C. lupus*, giustificando quindi l'attribuzione tassonomica a questa specie e non a *C. mosbachensis*. Tuttavia le indubbe affinità tra il lupo moderno e le forme più antiche ascrivibile a *C. mosbachensis* sono confermate dagli studi in atto.

3.6.6 *Felis* sp. aff. *Felis chaus* di Ingarano (Puglia)

Il fossile preso in considerazione per questa indagine appartiene ad un felino di media taglia, di attribuzione incerta *Felis* sp. proviene dal sito del Pleistocene Superiore di Ingarano (Puglia) (40.000 ± 2.000 anni col metodo $^{39}\text{TH}/^{234}\text{U}$) (Capasso Barbato et al., 1992; Bedetti & Pavia, 2007). Il materiale in buone condizioni di conservazione è costituito da un cranio intero compreso di mandibola (ING 2000/17). Il fossile è conservato presso il Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma.

Il cranio si presenta ben conservato con lo zigomo e parte del mascellare del lato destro mancanti, come lo sono anche tutti gli incisivi e i canini superiori, mentre le bulle timpaniche risultano lievemente danneggiate (Fig. 37a1-d2). L'intero cranio è vuoto al suo interno non essendoci traccia di sedimento. Il rostro proiettato in avanti, la cresta occipitale molto marcata e il P2 particolarmente sviluppato e ravvicinato al P3 sono caratteri che da un punto di vista osteologico sono compatibili con quelli di *F. chaus*. Il neurocranio non è interessato da alcuna importante deformazione ed è

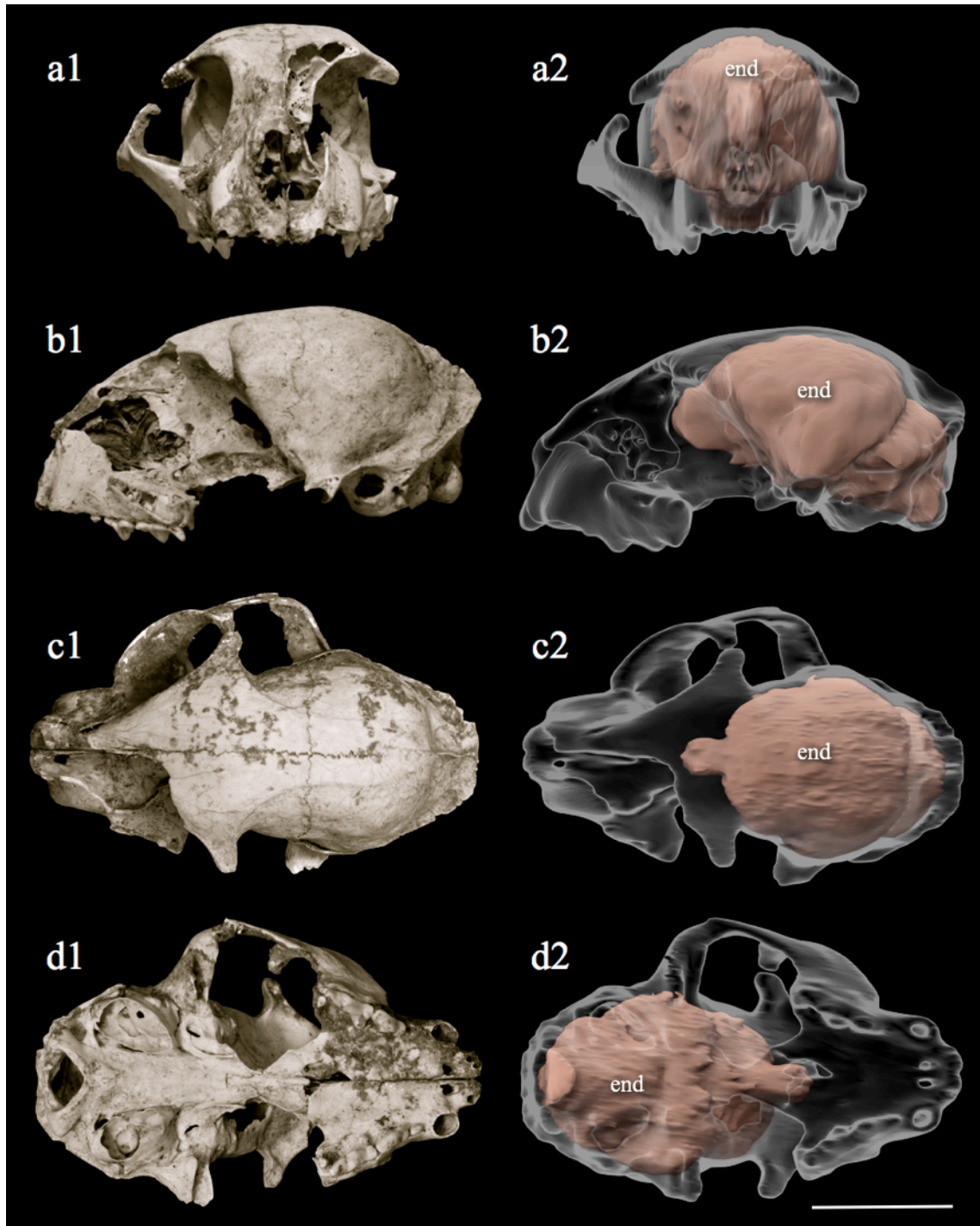


Fig. 37) Visualizzazione dell'endocast in *Felis* sp. aff. *Felis chaus* di Ingarano (Puglia). a1) Foto del cranio in norma frontale, a2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma frontale con endocast. b1) Foto del cranio in norma laterale, b2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma laterale con endocast. c1) Foto del cranio in norma dorsale, c2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma dorsale con endocast. d1) Foto del cranio in norma occlusale, d2) modello 3D del cranio in trasparenza in norma occlusale con endocast. end) Endocast. Dimensione della barra, 50 mm.

quindi stato utilizzato sia per la produzione dell'endocast nel tentativo di ricavare utili informazioni del sistema senso-percettivo di questo felino (Fig. 37a1-d2), sia per individuare, tramite la comparazione degli endocast, elementi diagnostici utili per la definizione tassonomica (Fig. 38). Questa specie al momento non è mai stata segnalata nella penisola italiana e sebbene i caratteri osteologici sembrerebbero compatibili con quelli di *F. chaus*, si è reso necessario approfondire le indagini per escludere che si possa trattare di un esemplare di grandi dimensioni di *F. silvestris*. In accordo con Yamaguchi et al. (2004) l'origine delle tre sottospecie di *F. silvestris*, rispettivamente *F. silvestris silvestris*, *F. silvestris lybica* e *F. silvestris ornata* è stimata, su base genetica, a circa 50.000 anni fa. Pertanto non è da escludere che le popolazioni del Pleistocene Superiore di *F. silvestris* presentassero caratteri arcaici.

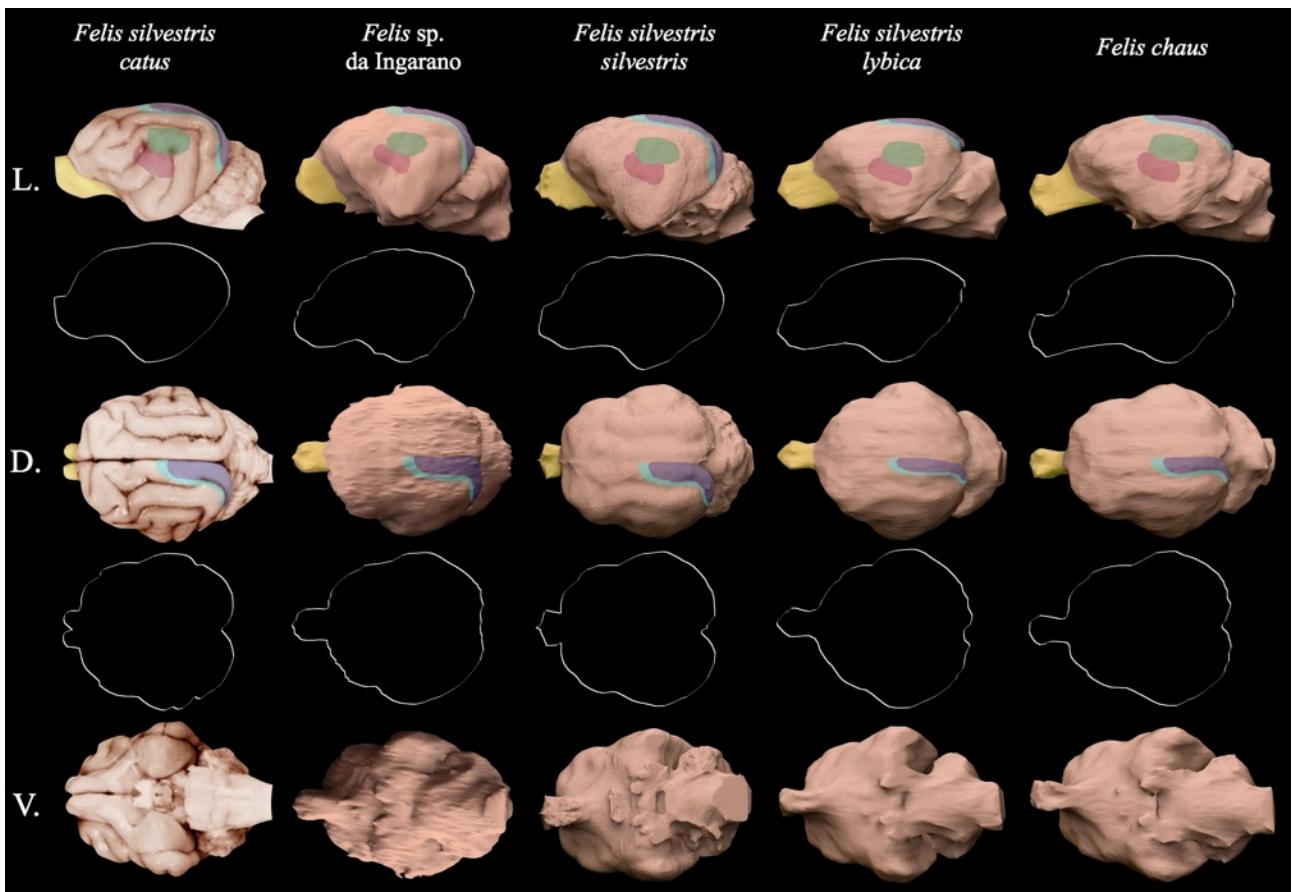


Fig. 38) Tavola comparativa degli encefali di *Felis silvestris catus*, *Felis sp. aff. Felis chaus* di Ingarano, *Felis silvestris silvestris*, *Felis silvestris lybica* e *Felis chaus*. L.) norma laterale, D.) norma dorsale, V.) norma ventrale. Le linee bianche rappresentano il profilo del telencefalo e dei bulbi olfattivi. In giallo sono indicati i bulbi olfattivi, in viola l'area visiva primaria, in azzurro l'area associativa visiva, in verde l'area uditiva primaria e in rosso l'area uditiva secondaria. Le figure sono normalizzate.

Il calco dell'encefalo è stato prodotto utilizzando il software Mimics, riempiendo la cavità endocraniale slide per slide con lo strumento *cavity fill*. Successivamente è stato prodotto il modello 3D dell'endocast montando insieme le singole slide, questa operazione è stata eseguita automaticamente dal software tramite il comando *generate*. All'endocast è stata quindi attribuita una colorazione differente dal tessuto osseo per rendere immediata e migliore la lettura delle immagini. Questo si presenta in ottime condizioni di conservazione, non essendoci significative anomalie di superficie o altri tipi di alterazioni che potrebbero comprometterne lo studio. Purtroppo, sebbene i felini siano animali girencefalici, sul modello 3D non sono particolarmente evidenti le circonvoluzioni encefaliche, probabilmente attenuate dalla presenza delle membrane meninge e dai vasi sanguigni quando l'animale era in vita. Inoltre sono state individuate e marcate con colori differenti le diverse aree dell'encefalo tra qui il bulbo olfattivo, il telencefalo, il cervelletto e il midollo spinale (Fig. 39a).

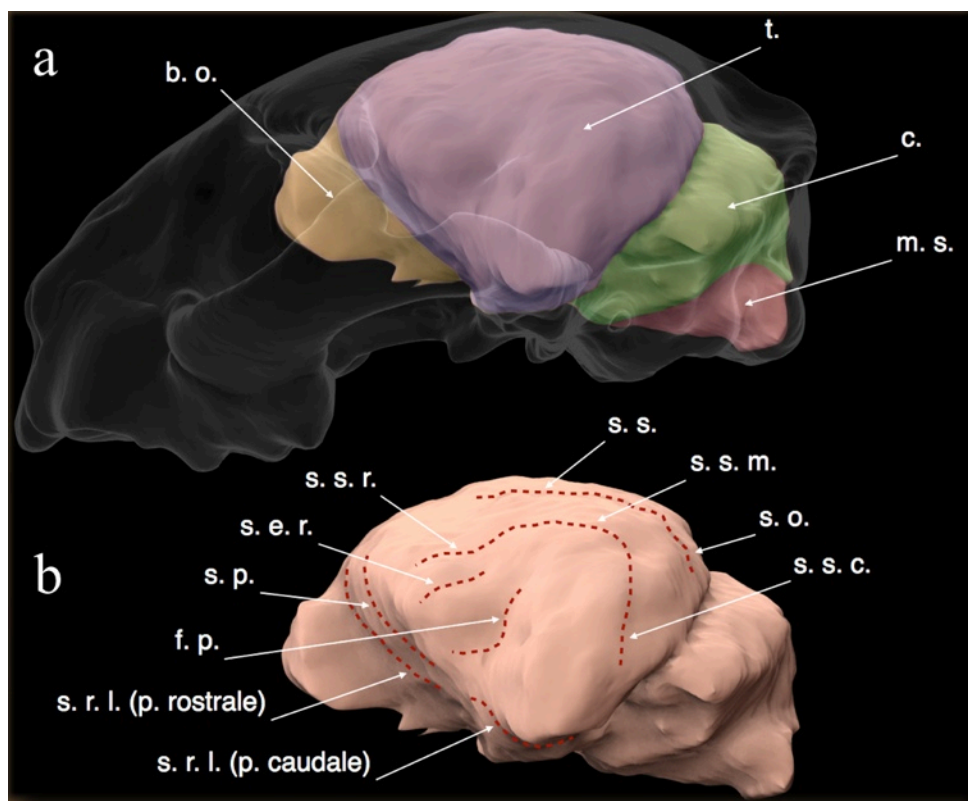


Fig. 39) Elaborazione grafica dell'endocast di *Felis* sp. aff. *Felis chaus* proveniente dal sito di Ingarano (Puglia). a) Identificazione dei principali distretti encefalici, b.o.) bulbo olfattivo; t.) telencefalo; c.) cervelletto; m.s.) midollo spinale. b) Identificazione dei principali solchi: s.r.l.) solco rinale laterale; f.p.) fessura pseudosilviana; s.p.) solco presilviano; s.e.r.) solco ectosilviano rostrale; s.s.r.) solco soprasilviano rostrale; s.s.) solco sagittale; s.s.m.) solco soprasilviano medio; s.o.) solco occipitale; s.s.c.) solco soprasilviano caudale.

Per le analisi comparative sono stati prodotti, con le medesime procedure utilizzate per il reperto di Ingarano, gli endocast di *Felis silvestris silvestris* (gatto selvatico europeo), di *Felis silvestris lybica* (gatto selvatico sardo/africano) e di *Felis chaus* (gatto della giungla), oltre ad utilizzare encefali in vivo di *Felis silvestris catus* (gatto domestico). Gli esemplari utilizzati per la comparazione fanno riferimento a specie attualmente esistenti.

Tutti gli endocast dei piccoli felini mostrano circonvoluzioni poco accentuate se comparate con quelle dei grandi felini (panterine) e dei machairodontini (tigri dai denti a sciabola) (Fig. 38). Ad una attenta osservazione si nota come gli encefali posti in norma dorsale e ventrale abbiano un migliore dettaglio delle superfici rispetto al reperto di Ingarano. Questo infatti mostra una serie di irregolarità e grumi dovuti probabilmente a piccole concrezioni e/o alterazioni delle pareti interne del neurocranio legate alle dinamiche di fossilizzazione e conservazione, non percepibili con una semplice osservazione esterna del fossile. Quanto alla scarsa evidenza delle circonvoluzioni, è interessante notare come questa condizione non interessi unicamente il felino di Ingarano ma sia comune anche alle forme attuali utilizzate per la comparazione. Le meningi nei carnivori di taglia piccola hanno uno spessore inferiore ad un millimetro che aumenta in modo non proporzionale nei carnivori di taglia grande. All'aumentare delle dimensioni, il volume dell'encefalo cresce più della superficie su cui sono disposte le meningi, pertanto in animali di grande taglia queste strutture di rivestimento avranno uno spessore proporzionalmente inferiore a quello posseduto da animali di taglia piccola, rendendo quindi più evidente il disegno delle circonvoluzioni cerebrali. In altre parole si tratta di un semplice rapporto tra superficie e volume. Questo spiega il perché l'identificazione dei solchi e dei giri in piccoli carnivori girencifalici risulta problematica. Ciononostante è stato possibile riconoscere i solchi principali dell'endocast fossile (Fig. 39b), applicando diversi effetti di luce, in modo tale da far risaltare le irregolarità di superficie.

Prima di procedere alla diretta comparazione, sono state realizzate le sagome degli endocast nel tentativo di evidenziare le differenze dei loro profili e delle loro forme (Fig. 38).

Procedendo con la comparazione, si nota come in norma laterale tutti gli endocast (fossile ed attuali) abbiano il telencefalo e il cervelletto di forma pressoché uguale, con la porzione caudale del telencefalo di *F. s. lybica* e *F. chaus* a formare un angolo quasi acuto. La differenza più importante viene riscontrata sulla forma e sullo sviluppo dei bulbi olfattivi. Questi infatti sono raccorciati e poco sviluppati in *Felis silvestris catus*, *Felis silvestris silvestris* e nell'esemplare di Ingarano,

mentre in *Felis lybica* e in *Felis chaus* sono particolarmente proiettati in avanti e di maggiori dimensioni.

Tanto in norma dorsale quanto in quella ventrale le differenze riguardano esclusivamente la forma e l'estensione dei bulbi olfattivi (Fig. 38), sulla base delle quali è possibile dividere gli encefali in due gruppi distinti. Da una parte *F. s. catus*, *F. chaus* di Ingarano e *F. s. silvestris* con bulbi olfattivi poco sviluppati e con la porzione caudale del telencefalo particolarmente ingrossata, dall'altra *F. lybica* e *F. chaus* con bulbi olfattivi molto sviluppati e proiettati in avanti e porzione caudale del telencefalo poco ingrossata.

Mentre risulta chiaro che la maggior dimensione dei bulbi olfattivi comporti un significativo sviluppo di questo senso, occorre comprendere che tipo di relazione esiste tra la morfologia della porzione nucale del telencefalo e il sistema senso-percettivo di questi felini. In Fig. 38 è possibile notare come il solco occipitale delimiti l'area visiva primaria posizionata proprio nella regione occipitale del telencefalo, mostrando uno sviluppo meno pronunciato in *F. chaus* e soprattutto in *F. lybica* dovuto proprio alla minore dimensione di questa porzione telencefalica. L'area uditiva primaria e l'area associativa dell'udito mostrano invece uno sviluppo del tutto simile a quello dei felini del primo gruppo. Sulla base dell'anatomia esterna degli endocast è quindi possibile ipotizzare che il senso della vista sia leggermente meno sviluppato in *F. s. lybica* e in *F. chaus* rispetto agli altri felini esaminati, mentre il senso dell'olfatto risulta più pronunciato. Le aree dell'udito avendo sviluppo pressoché uguale mostrano come questo senso sia sviluppato in pari misura in questi felini.

Per comprendere le ragioni di questo differente sviluppo senso-percettivo in felini così simili, è necessario considerare l'ambiente in cui questi carnivori vivono, nel tentativo di comprendere se esistano eventuali relazioni tra le condizioni ambientali, il tipo di predazione, le abitudini alimentari e lo sviluppo sensoriale.

Per quanto riguarda i felini del primo gruppo, quelli con i bulbi olfattivi meno sviluppati, verrà considerato solo *F. s. silvestris* in quanto *F. s. catus* altro non è che la forma domesticata del primo, mentre il Felino di Ingarano verrà trattato alla fine. Il gatto selvatico europeo occupa prevalentemente aree boschive, con ricca vegetazione arborea ed arbustiva (Boitani et al., 2003). Semplificando di molto è possibile affermare che si tratta di un felino tipico di ambienti chiusi, ad indicare per l'appunto la fitta vegetazione. Si tratta inoltre di un animale tendenzialmente con

abitudini notturne, anche se in zone scarsamente antropizzate, l'attività di questo felino è risultata importante anche nelle ore diurne (Boitani et al., 2003). I carnivori notturni di ambienti chiusi intercettano le prede soprattutto utilizzando la vista e l'udito, mentre l'olfatto svolge una funzione nella comunicazione intraspecifica (Macdonald & Loveridge, 2010).

Sia *F. s. lybica* che *F. chaus* occupano ambienti molto diversi, il primo è ampiamente distribuito sul continente africano, eccetto aree desertiche e di foresta, mostrando una predilezione per ambienti di savana (alberata o arbustiva) e di boscaglia (Macdonald & Loveridge, 2010). Il secondo presenta una distribuzione altrettanto ampia che interessa buona parte del continente asiatico e una ristretta area in prossimità della foce del fiume Nilo (Egitto) (Macdonald & Loveridge, 2010). L'esemplare analizzato in questo lavoro, viene per l'appunto da questa regione, dove la specie occupa ambienti caratterizzati da vegetazione scarsa e prevalentemente arbustiva. Entrambe le specie quindi occupano ambienti in cui la vegetazione non risulta particolarmente fitta e rigogliosa, ed anche in questo caso semplificando possono rientrare nella categoria dei così detti spazi aperti. Alcune specie di piccoli felini o di canidi maggiormente legati a questi habitat, mostrano delle specializzazioni particolari e convergenti. Il fennec, il cricione, il serval, il gatto dai piedi neri possiedono padiglioni auricolari molto grandi, in proporzione alle dimensioni del cranio e un olfatto molto sensibile. Questo perché in ambienti aperti le prede, costituite da piccoli roditori, rettili e grandi insetti, spesso si muovono nel mezzo della fitta vegetazione erbacea, o nel sottosuolo, risultando quindi invisibili al predatore. In questi carnivori pertanto l'intercettazione delle prede è affidata soprattutto all'olfatto e all'udito, mentre la vista svolge un ruolo di secondo piano (Macdonald & Loveridge, 2010; Macdonald & Sillero-Zubiri, 2010). Va sottolineato come i casi appena presentati, siano degli adattamenti spinti alla vita in ambienti semidesertici o di prateria, ma risulta interessante ipotizzare adattamenti simili, seppur meno pronunciati, in quelle popolazioni di *F. silvestris* e *F. chaus* che occupano spazi aperti. L'analisi degli endocast infatti sembrerebbe suggerire tale ipotesi. Questi due felini mostrano bulbi olfattivi molto sviluppati, se confrontati con quelli di *F. silvestris*, la regione occipitale del telencefalo è ridotta comportando un minor sviluppo della vista, mentre la regione dell'udito è ben sviluppata.

Sulla base di queste informazioni è ora possibile analizzare l'endocast del felino proveniente da Ingarnao. Questo mostra una morfologia del tutto simile a quella di *F. s. silvestris* tanto per lo sviluppo ridotto del bulbo olfattivo quanto per l'estensione e la forma dell'area occipitale del

telencefalo. In altri termini lo sviluppo del sistema sensoriale di questo carnivoro fossile risulta del tutto simile a quello di *F. s. silvestris*, con vista e udito ben sviluppati.

Dalle ricostruzioni paleoambientali dei livelli B e C dai quali proviene il fossile (Bedetti & Pavia, 2007), si evince che l'area dove attualmente si trova il sito di Ingarano era caratterizzata da zone acquitrinose e boschive (foreste a latifoglie). Questo dato conferma quanto ricostruito dalle analisi paleoneurologiche mostrando una interessante relazione tra tipologia di ambiente e sviluppo del sistema senso-percettivo dei carnivori.

Nonostante l'analisi paleoneurologica abbia consentito di ricostruire alcuni aspetti ecologici e senso-percettivi di questo felino fossile, non è stato possibile chiarire in via definitiva la questione tassonomica. L'endocast infatti presenta una morfologia tipica di *F. silvestris* e al quanto differente da quella di *F. chaus*, sebbene possano esserci importanti fenomeni di dimorfismo e di polimorfismo intraspecifico da considerare, che complicano notevolmente l'interpretazione. D'altra parte i risultati dello studio osteologico indicherebbero il felino di Ingarano come *F. chaus*. Si presenta quindi uno scenario in cui i dati paleoneurologici e quelli osteologici sono contrastanti. Al momento la questione rimane aperta.

3.6.7 *Crocuta crocuta* di Melpignano (Puglia)

I fossili presi in considerazione per questa indagine appartengono a due esemplari di iena (*Crocuta crocuta*). I reperti provengono dal sito del Pleistocene Superiore di Melpignano (Puglia). Il materiale fossile è rappresentato da due neurocrani MPD 13 e MPD 15 entrambi in buon stato di preservazione. Il materiale è conservato presso il Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma.

L'esemplare MPD 13 mostra una frattura importante della porzione caudale della cresta sagittale che non ha interessato l'area interna del neurocranio. Il fossile conserva buona parte delle ossa frontali ed entrambi i processi zigomatici del frontale (Fig. 40). Il secondo esemplare MPD 15 risulta di dimensioni ridotte rispetto al primo in quanto mancante delle ossa frontali. Il neurocranio infatti è costituito da tutta la porzione caudale del cranio a partire dai parietali, che sono percorsi da un'importante linea di frattura nella parte anteriore (Fig. 41). Ad ogni modo in entrambi i fossili la

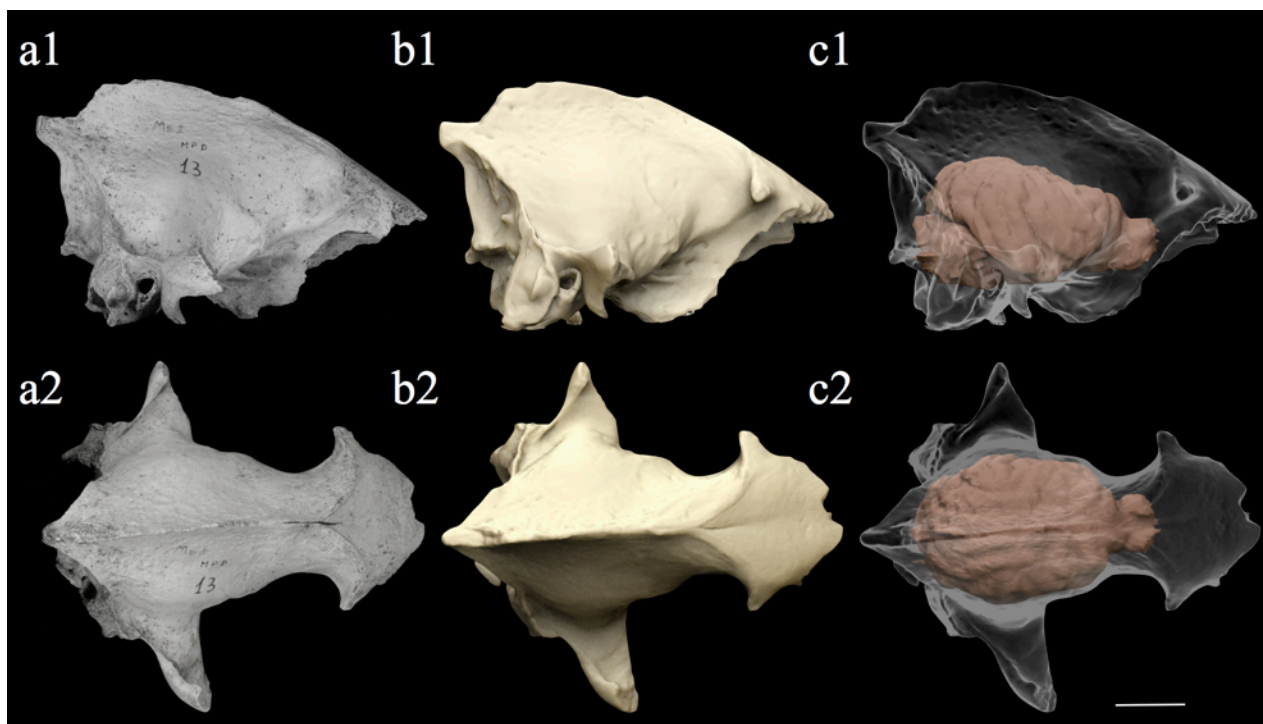


Fig. 40) Neurocranio di *Crocuta crocuta* (MPD 13) di Melpignano (Puglia). a1) Foto del neurocranio in norma laterale e a2) in norma dorsale. b1) modello 3D del neurocranio in norma laterale e b2) in norma dorsale. c1) Neurocranio in trasparenza con endocast in norma laterale e c2) in norma dorsale. Dimensione della barra, 30 mm.

cavità encefalica non è risultata compromessa, consentendo la produzione dei rispettivi endocast. Le procedure per la produzione dei calchi sono le stesse riportate per i fossili descritti in precedenza. Come si vede in (Fig. 40-41) gli endocast sono entrambi di ottima qualità e le circonvoluzioni sono bene visibili tanto in norma dorsale quanto in quella laterale. I cervelletti sono ben conservati in entrambi gli esemplari mentre l'unica anomalia riscontrata fa riferimento all'endocast dell'esemplare MPD 15 in cui la porzione dorsale dei bulbi olfattivi risulta compromessa a causa del punto di frattura del neurocranio che ne ha reciso le estremità superiori. Ad una accurata osservazione dell'andamento delle circonvoluzioni, si nota come queste siano identiche tra loro e soprattutto mostrino una perfetta corrispondenza in termini di dimensioni e sviluppo con quelle di un endocast di *C. crocuta* attuale (Fig. 42) (Holekamp et al., 2007). La stessa corrispondenza vale per i bulbi olfattivi e per i cervelletti, tranne che per lo sviluppo del verme, che nei due esemplari fossili risulta proiettato verso l'esterno mentre nell'esemplare attuale è maggiormente aderente ai due emisferi del cervelletto (Fig. 42). Il paleocerebello è costituito dal

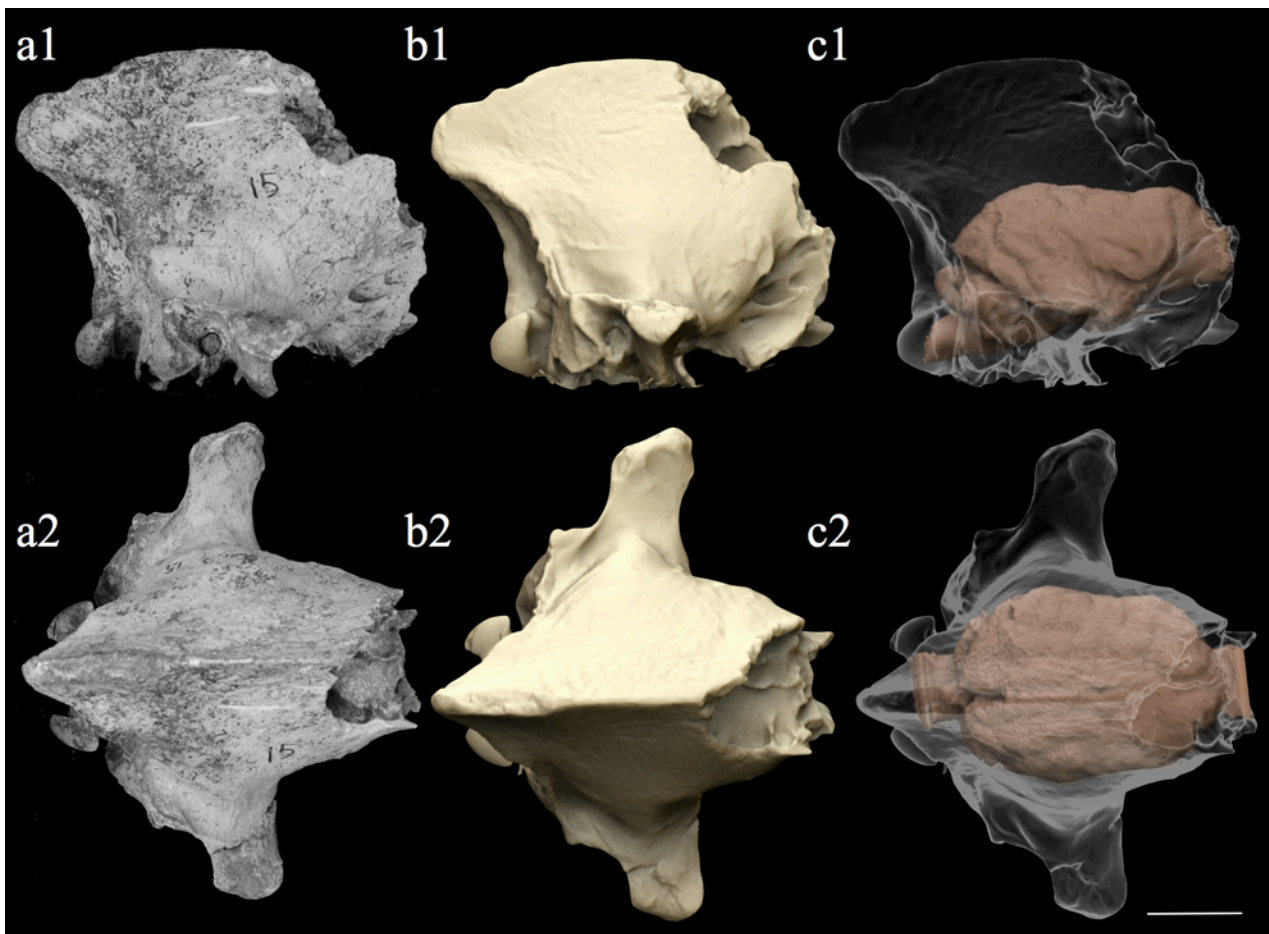


Fig. 41) Neurocranio di *Crocuta crocuta* (MPD 15) di Melpignano (Puglia). a1) Foto del neurocranio in norma laterale e a2) in norma dorsale. b1) Modello 3D del neurocranio in norma laterale e b2) in norma dorsale. c1) Neurocranio in trasparenza con endocast in norma laterale e c2) in norma dorsale. Dimensione della barra, 30 mm.

verme e dall'area intermedia degli emisferi cerebellari. Le sue afferenze sono costituite dal fascio reticolocerebellare, spinocerebellare, cuneocerebellare e trigeminocerebellare che trasportano informazioni propriocettive dal capo e dal tronco nel verme e dagli arti nella porzione intermedia (Barone, 2003). Presso il verme sono rappresentati, ribaltati, tronco e testa, così che il tronco è rappresentato dalla porzione inferiore e quella superiore dalla lingula al lobo semplice, poi il capo fino alla fessura orizzontale (Barone, 2003). Si può dire quindi che il verme prenda parte al controllo dei movimenti del capo, del collo e del tronco. Non risulta chiaro in che modo questa caratteristica possa influenzare la cinetica del cranio e se questo abbia ripercussioni sul comportamento predatorio o alimentare di questi carnivori. Le iene sono notoriamente considerate come animali saprofagi, sebbene le loro abilità come predatori attivi siano ben documentate (Kruuk,

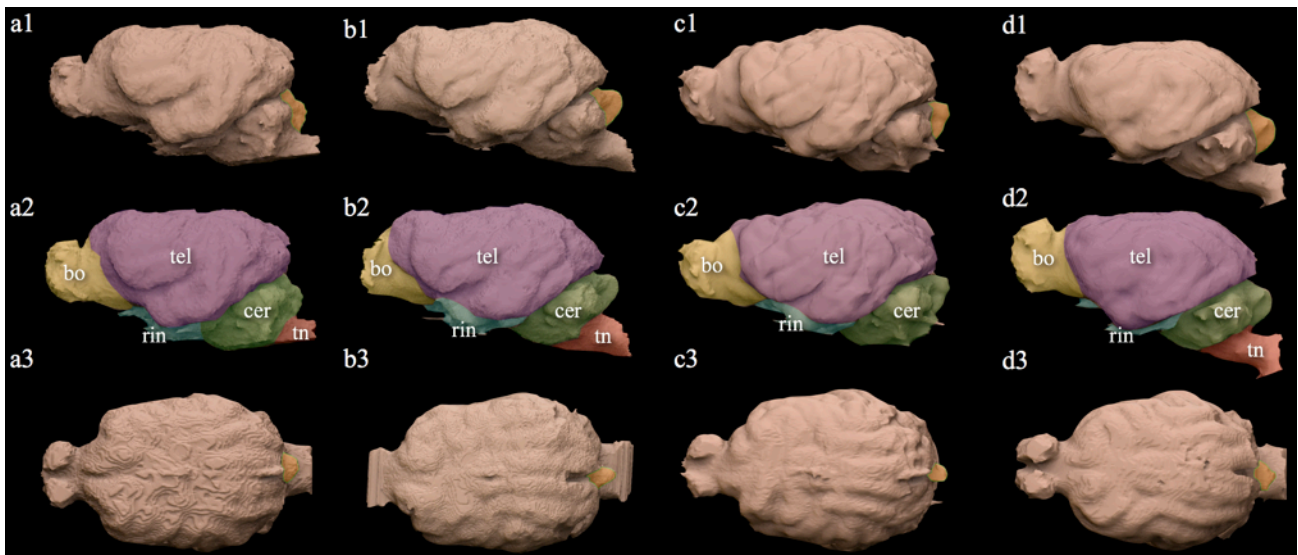


Fig. 42). Comparazione degli endocast di iena. a1-a3) *Crocuta crocuta*, attuale (MC 377), a1-a2) norma laterale, a3) norma dorsale. b1-b3) *Crocuta crocuta* (MPD 15) di Melpignano (Puglia), b1-b2) norma laterale, b3) norma dorsale. c1-c3) *Crocuta crocuta* (MPD 13) di Melpignano (Puglia), c1-c2) norma laterale, c3) norma dorsale. d1-d3) *Hyaena hyaen*, attuale (MC 217), d1-d2) norma laterale, d3) norma dorsale. bo) Bulbo olfattivo, tel) telencefalo, cer) cervelletto, tn) tubo neurale (o midollo spinale), rin) rinencefalo. Le aree in arancione indicano il verme.

1972). Un maggior controllo della cinetica del cranio e del tronco anteriore potrebbero essere messe in relazione ad una maggiore capacità di trasporto delle carcasse o eventualmente di una maggiore attività predatoria. Infatti nei predatori attivi, quindi nella gran parte dei canidi e dei felidi, ed in particolare nei machairodontini, il verme costituisce una parte considerevole del sistema cerebellare. Al momento però le informazioni a disposizione per verificare questa ipotesi sono ancora poche, pertanto nuovi ritrovamenti ed analisi paleoneutologiche aiuteranno a fra chiarezza sul significato dello sviluppo del verme negli endocast di *Crocuta*.

3.6.8 Machairodontini

Le caratteristiche generali di questo gruppo sono illustrate nel capitolo (1.4.3).

La singolare anatomia di questi carnivori e, in particolare, l'ipertrofia dei loro canini superiori, sin dalla loro scoperta alimenta il dibattito sulla loro biomeccanica con differenti ricostruzioni del comportamento di questi animali. Diversi sono stati gli studi condotti sull'anatomia morfo-funzionale e sulla cinetica del cranio e dello scheletro post-craniale, nel tentativo di comprendere le somiglianze e le differenze con i grandi felini attuali (Emerson & Radinsky, 1980; Akersten, 1985;

Antón & Galobart, 1999; Antón et al., 2003; Antón et al., 2004). La parte anatomica maggiormente studiata risulta essere senza alcun dubbio il cranio, oltre che per la presenza dei canini anche per altre particolarità legate alla struttura dell'occipitale e all'architettura generale. Sebbene le tigri dai denti a sciabola siano tra gli animali preistorici più noti anche al grande pubblico, gli aspetti legati alla loro biomeccanica e paleoecologia sono ancora poco chiari e materia di dibattito tra gli specialisti (Antón et al., 2004). Le principali caratteristiche anatomiche che distinguono i Machairodontini dai grandi felini moderni riguardano principalmente la testa e la parte anteriore del torace. Il cranio dei Machairodontini si presenta generalmente molto robusto con la porzione rostrale allungata. I canini superiori sono ipertrofici, ossia particolarmente sviluppati soprattutto nei generi *Megantereon* e *Smilodon*, e presentano margini seghettati in *Homotherium*. In sezione questi denti appaiono schiacciati lateralmente, con sezione ovale, conferendo al canino un aspetto molto simile ad una lama. Nelle panterine, ossia nei grandi felini attuali, i canini hanno forma conica e se osservati in sezione sono di forma sub-circolare. L'intera struttura occipitale nel cranio dei Machairodontini risulta caratterizzata da importanti aree per l'inserzione di voluminosi muscoli che conferivano una maggiore cinetica e potenza al cranio e al collo. Tali caratteristiche non sono osservabili sui moderni felini le cui masse muscolari del collo sono meno pronunciate e con maggiori vincoli nella cinetica del sistema cranio/collo. La porzione anteriore del torace e gli arti anteriori sono particolarmente sviluppati nei Machairodontini, conferendo ad alcune specie un profilo simile a quello di una iena. Nei generi *Homotherium* e *Smilodon*, questo profilo risulta più evidente che in *Megantereon*, e le ragioni di questi adattamenti sono fondamentalmente legate al tipo di locomozione, di habitat e di predazione messe in atto da questi animali. La coda dei Machairodontini infine presenta lunghezza ridotta rispetto agli attuali felini (Sardella, 1994; Turner & Antón, 1997; Antón et al., 2004).

In questo scenario lo studio degli endocast potrebbe fornire nuove ed interessanti informazioni capaci di far luce sugli aspetti ancora poco noti di questi carnivori. Ad oggi la paleoneurologia dei Machairodontini è poco nota e in letteratura sono presenti pochi lavori riguardanti questa tematica (Radinsky, 1975). La relativa scarsità di campioni completi, oltre alle difficoltà tecniche (vedi capitolo 3.3) hanno permesso di sviluppare analisi paleoneurologiche solo su pochi reperti.

In questo capitolo per la prima volta viene presentato uno studio comparativo degli endocast di tre

specie differenti di Machairodontini: *Homotherium latidens*, *Megantereon cultridens* e *Amphimachairodus* aff. *A. kabir*. Le prime due sono specie plio-pleistoceniche di ampia diffusione geografica, mentre l'ultima proviene dal sito libico di Sahabi, riferibile alla fine del Miocene (Sardella & Werdelin, 2007) ed è stata inclusa nello studio per condurre un confronto più dettagliato, esteso anche a grandi felini attuali, come *Panthera leo*, *Panthera tigris*, *Panthera pardus* e *Panthera onca* provenienti dalla collezione osteologica del Museo Civico di Zoologia di Roma.

I reperti di *Homotherium latidens* considerati in questo lavoro sono tre, tutti provenienti dalla ricca associazione faunistica del sito del Villafranchiano Superiore (Pleistocene Inferiore) di Pirro Nord (Puglia) (Petrucci et al., 2013). Il primo di questi, un cranio completo di un individuo adulto (NUM. I), è stato trattato nei casi problematici (vedi sopra) in quanto la sua anatomia interna risulta parzialmente compromessa dalla presenza di sedimento e da importanti fratture.

Il secondo reperto è un endocast naturale di un esemplare adulto (NUM. II) in buono stato di conservazione con l'anatomia esterna ben riconoscibile (Fig. 27,43a-c). Le circonvoluzioni sono visibili in norma dorsale, molto meno in quella laterale essendo questa porzione di endocast coperta da frammenti di neurocranio, costituiti dalle ossa temporali e dalla porzione basale dell'occipitale, compresi i due condili. La granulometria fine del sedimento cementato, costituito da carbonato di calcio misto a sabbie fine ed ossidi di ferro, offre una buona risoluzione della superficie del calco encefalico.

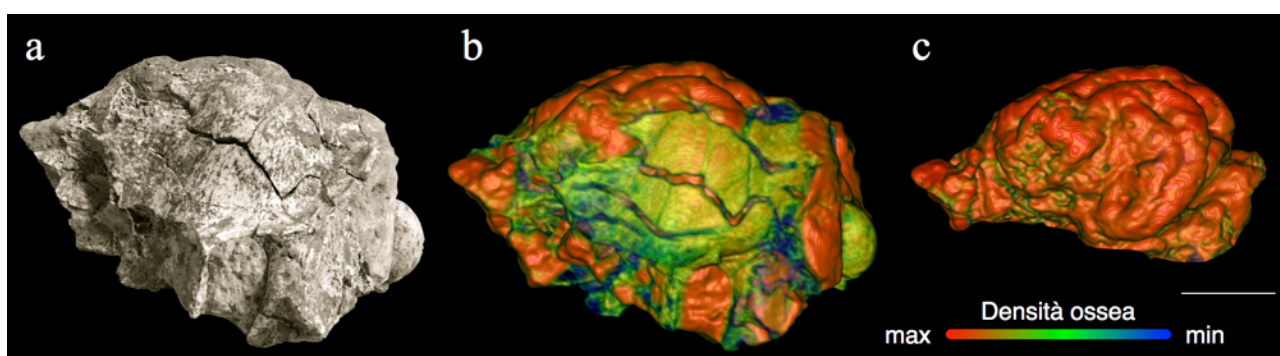


Fig. 43) Elaborazione grafica dell'endocast naturale di *Homotherium latidens* (NUM II) di Pirro Nord (Puglia). a) Foto in norma laterale, b) modello 3D con applicazione del filtro di densità ossea, c) endocast naturale separato dalla componente ossea. In verde/azzurro si nota la componente ossea del reperto, in rosso/arancio l'endocast naturale costituito da sedimento più denso del tessuto osseo circostante. Dimensione della barra, 30 mm.



Fig. 44) Neurocranio di *Homotherium latidens* (NUM III) di Pirro Nord (Puglia). a) Foto in norma laterale, b) foto in norma dorsale. Dimensione della barra, 50 mm.

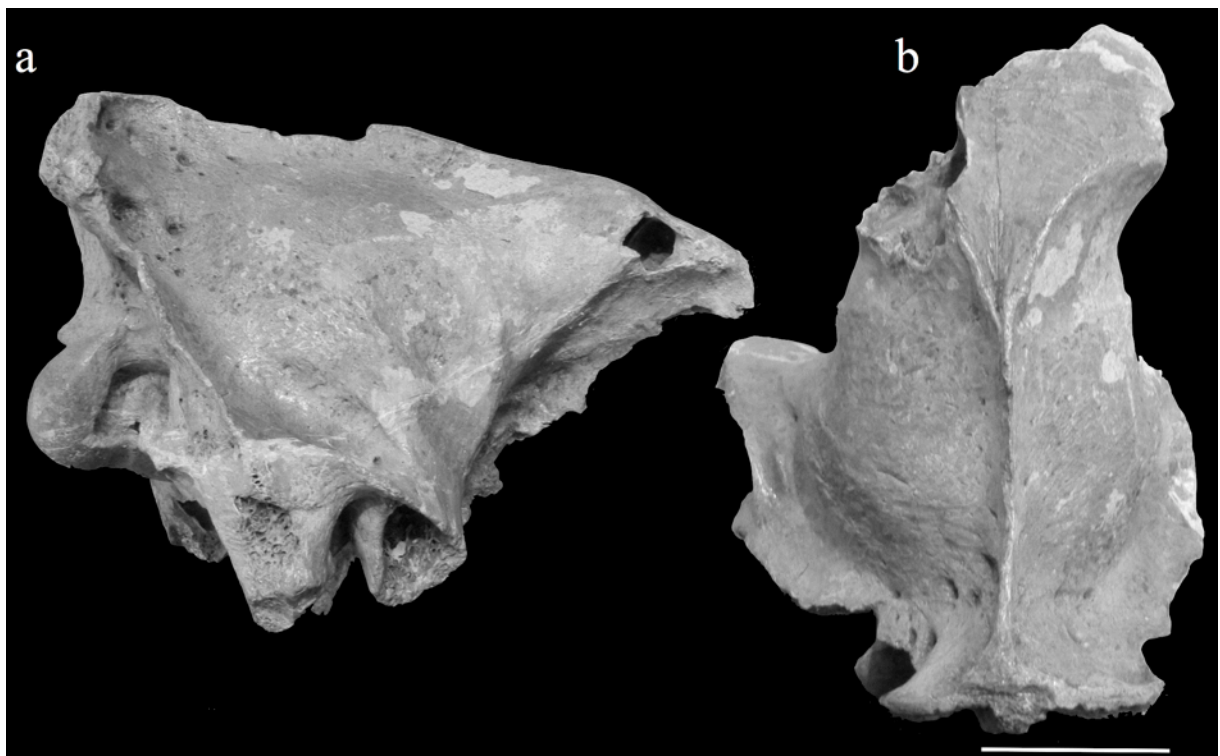


Fig. 45) Neurocranio di *Megantereon cultridens* (IGF 831) del Valdarno Superiore. a) Foto in norma laterale, b) foto in norma dorsale. Dimensione della barra, 50 mm.

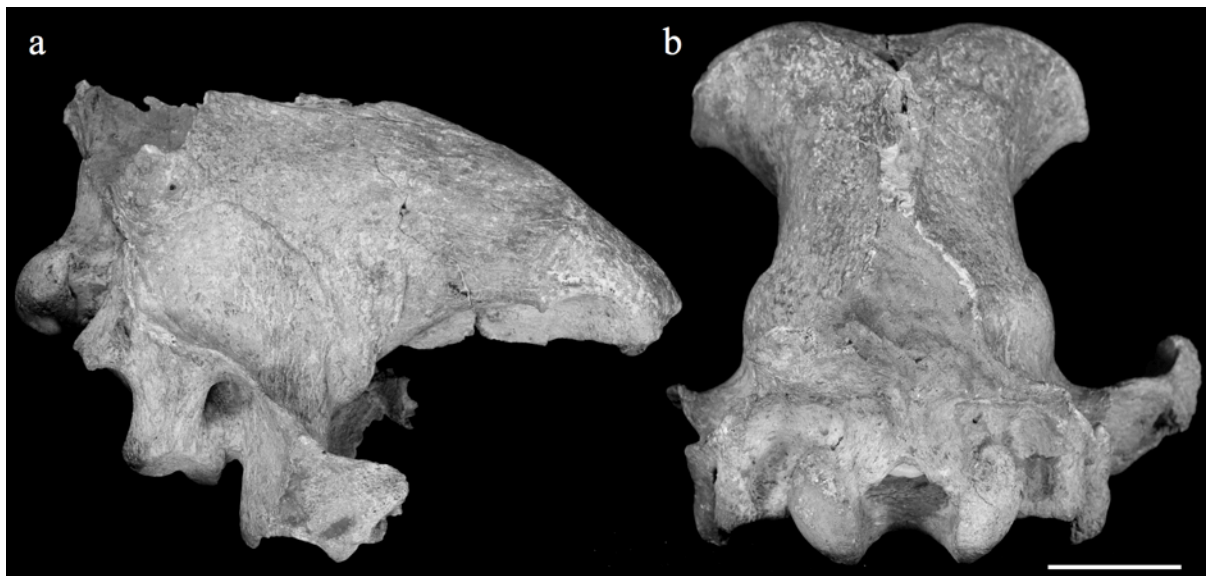


Fig. 46) Neurocranio di *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* del deserto del Sahabi (Libia). a) Foto in norma laterale, b) foto in norma dorsale. Dimensione della barra, 50 mm.

Il terzo ed ultimo fossile di *Homotherium* è rappresentato da un neurocranio di un esemplare adulto in ottimo stato di conservazione (NUM. III) (Fig. 44a,b). Il fossile è attraversato da diverse linee di frattura i cui margini collimano perfettamente non alterando la superficie e la forma del neurocranio. La porzione occipitale, compresi i condili e i processi mastoidei, sono ben conservati, mentre la parte anteriore è compromessa dalla frattura che ha separato il neurocranio dallo splancnocranio. Questa è abbastanza irregolare ed interessa una parte dell'osso parietale e temporale del lato destro.

Due sono i fossili appartenenti a *Megantereon cultridens* entrambi adulti e provenienti dal Valdarno Superiore. Il reperto IGF 826, già descritto nei casi problematici (vedi sopra), mostra un'anatomia esterna ben conservata, sebbene la parte interna sia riempita da sedimento che ha compromesso in parte l'analisi paleoneurologica.

Il secondo reperto IGF 831 è un neurocranio perfettamente conservato e privo di anomalie o riempimenti interni (Fig. 45a,b). Il fossile mostra una imponente superficie di frattura lungo la sua porzione anteriore, piano lungo il quale è avvenuta la separazione dallo splancnocranio. Le bulle timpaniche in norma ventrale sono leggermente danneggiate, mentre nelle rimanenti norme la scatola cranica risulta priva di fratture o altre anomalie in grado di compromettere l'analisi paleoneurologica.

Il terzo ed ultimo reperto fossile appartiene ad *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* un grande Machairodontino del Miocene Superiore proveniente dal deserto del Sahabi (Libia). (Sardella & Werdelin, 2007). Si tratta di un neurocranio ben conservato con poche fratture superficiali; la cresta sagittale è danneggiata nel punto in cui si incontra con quella nucale, sul lato destro è presente una piccola parte dell'arcata zigomatica mentre è assente su quello sinistro (Fig. 46a,b). Date le dimensioni e la conformazione delle suture è possibile affermare che il fossile appartiene ad un individuo adulto.

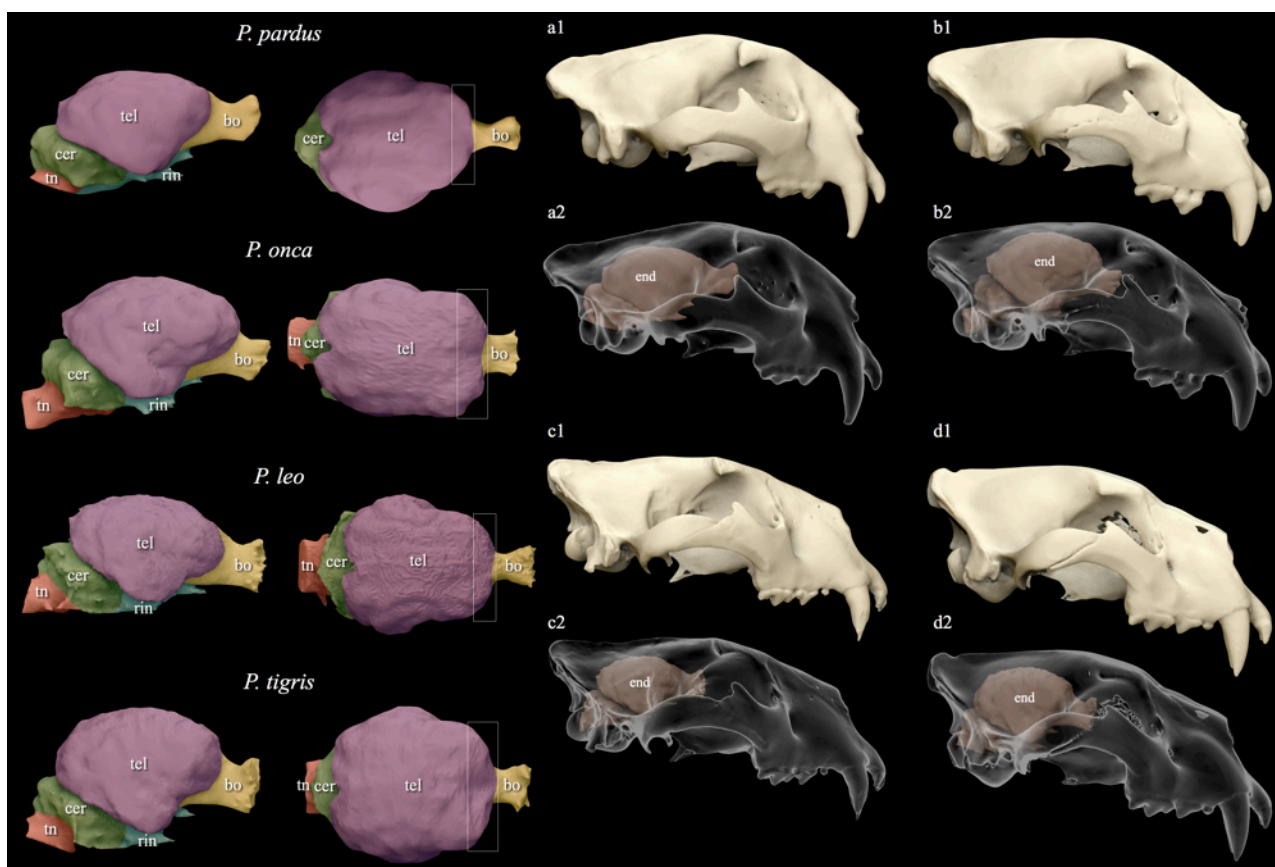


Fig. 47) Comparazione degli endocast dei grandi felini attuali, in norma dorsale sulla sinistra e in norma laterale sulla destra. bo) Bulbo olfattivo, tel) telencefalo, cer) cerevetto, tn) tubo neurale (o midollo spinale), rin) rinencefalo. L'area interna ai rettangoli corrisponde approssimativamente alla corteccia frontale. a1,a2) Modello 3D del cranio di *Panthera pardus* attuale (MC), a1) in norma laterale, a2) modello 3D in trasparenza con in evidenza l'endocast. b1,b2) Modello 3D del cranio di *Panthera onca* attuale (MC), b1) in norma laterale, b2) modello 3D in trasparenza con in evidenza l'endocast. c1,c2) Modello 3D del cranio di *Panthera leo* attuale (MC), c1) in norma laterale, c2) modello 3D in trasparenza con in evidenza l'endocast. d1,d2) Modello 3D del cranio di *Panthera pardus* attuale (MC), d1) in norma laterale, d2) modello 3D in trasparenza con in evidenza l'endocast. end) Endocast. Le figure sono normalizzate.

Data la rarità con cui si rinvencono crani e neurocrani fossili di machairodontini (Turner & Antón, 1997), la selezione di quelli migliori per le indagini paleoneurologiche è avvenuta successivamente alla realizzazione delle scansioni tomografiche e ad una loro prima analisi. Questo perché si è tentato di ricavare degli endocast anche dai reperti danneggiati o riempiti da sedimento, nella speranza di ottenere dei modelli encefalici di discreta qualità. Purtroppo le condizioni di conservazione di alcuni fossili non hanno consentito di effettuare analisi dettagliate (vedi capitolo 3.6.1) ed è stata quindi scelta obbligata concentrare l'attenzione sui reperti meglio conservati, riducendo quindi l'entità del campione a disposizione. Le procedure adottate per la realizzazione delle immagini 3D dei crani e dei loro endocast sono identiche a quelle riportate per altri carnivori nei casi studio precedentemente descritti.

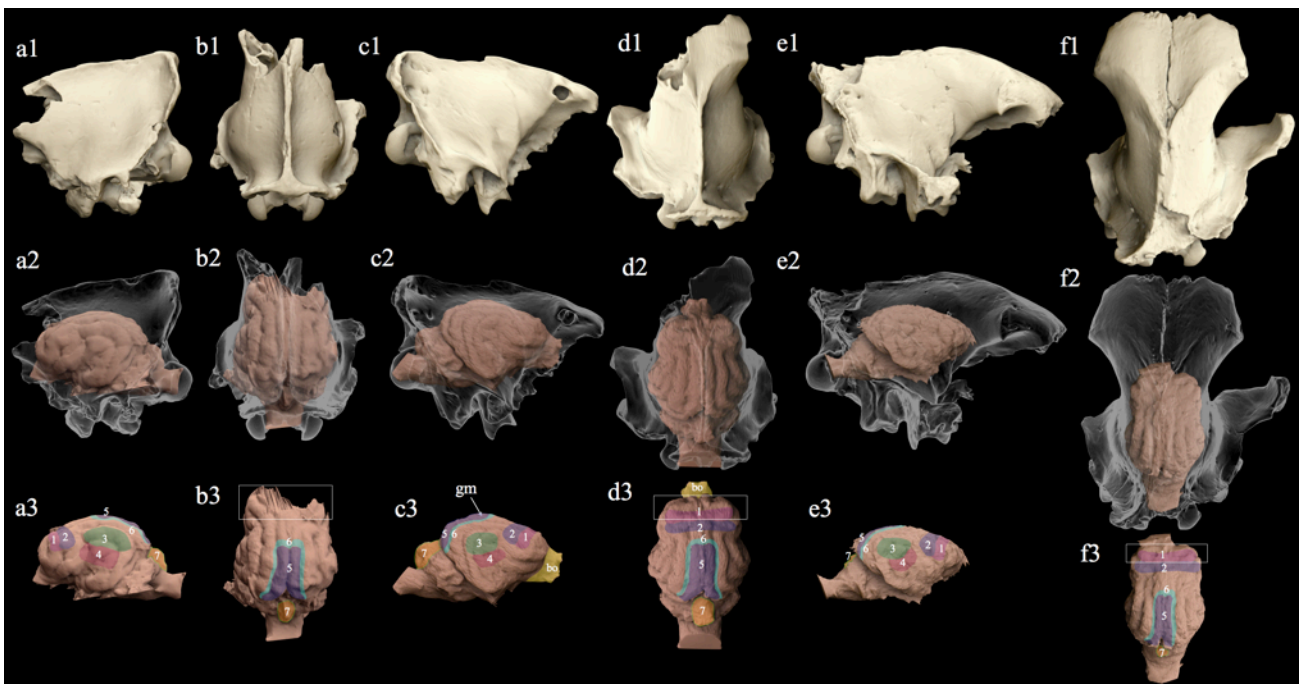


Fig. 48) Comparazione degli endocast di *Homotherium latidens* (a1-b3), *Megantereon cultridens* (c1-d3) e *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* (e1-f3). a1) Modello 3D del neurocranio di *H. latidens* in norma laterale e b1) dorsale, a2) modello in 3D con neurocranio in trasparenza ed endocast in norma laterale e b2) dorsale, a3) endocast in norma laterale e b3) dorsale. c1) Modello 3D del neurocranio di *M. cultridens* in norma laterale, e d1) dorsale, c2) modello in 3D con neurocranio in trasparenza ed endocast in norma laterale, e d2) dorsale, c3) endocast in norma laterale e d3) dorsale. e1) Modello 3D del neurocranio di *A. aff. A. kabir* in norma laterale e f1) dorsale, e2) modello in 3D con neurocranio in trasparenza ed endocast in norma laterale e f2) dorsale, e3) endocast in norma laterale e f3) dorsale. 1) Area motoria primaria, 2) area somestatica primaria, 3) area uditiva primaria, 4) area uditiva associativa, 5) area visiva primaria, 6) area associativa visiva, 7) verme. L'area interna ai rettangoli corrisponde approssimativamente alla corteccia frontale. Le figure sono normalizzate.

Gli endocast prodotti sono stati quindi confrontati tra loro e con quelli dei grandi felini attuali (Fig. 47). Per far risaltare le eventuali differenze e per rendere più chiare le caratteristiche morfologiche dei neurocrani e degli endocast, questi sono stati visualizzati in due modi diversi. Nel primo caso i calchi encefalici sono stati collocati in posizione anatomica mettendo in trasparenza la componente ossea del neurocranio (Fig. 48). Questo tipo di visualizzazione consente di porre in relazione diretta la posizione e le dimensioni dell'endocast con quelle della scatola cranica e di altre strutture interne. Successivamente i calchi encefalici sono stati visualizzati come singoli oggetti 3D separati dai neurocrani, consentendo una loro migliore e più accurata osservazione (Fig. 48).

Il Telencefalo

In norma laterale il telencefalo mostra circonvoluzioni prominenti e ben sviluppate in tutti e quattro i reperti. L'endocast di *Homotherium latidens* (NUM: III) purtroppo è mancante sia dei bulbi olfattivi che della porzione rostrale del telencefalo, a causa delle fratture riportate al neurocranio durante i processi di fossilizzazione. Questa porzione però risulta ben evidente nell'endocast naturale (NUM. II) proveniente dalla stessa località. Combinando le due immagini è stato quindi possibile risalire alla morfologia complessiva dell'encefalo di questa specie. Anche l'endocast di *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* non è completo, mancando della parte relativa ai bulbi olfattivi.

I calchi nella loro morfologia generale sono molto simili a quelli dei grandi felini attuali, con la porzione telencefalica di forma globosa e poco allungata lungo l'asse antero-posteriore (Fig. 48); questa morfologia è meno evidente in *Amphimachairodus* aff. *A. kabir*, poiché l'endocast di questa specie è meno globoso e più allungato rispetto a quelli degli altri due Machairodontini, conservando comunque le caratteristiche tipiche dei grandi felini. I giri encefalici in *H. latidens* sono molto spessi e voluminosi, più che nelle altre due specie (Fig. 48). In *Megantereon cultridens* i giri si presentano meno inspessiti che in *H. latidens*, e il giro marginale, che normalmente risulta poco evidente in norma laterale (anche nelle forme attuali), è invece ben visibile e rialzato lungo l'asse dorso-ventrale (Fig. 48). Sia in *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* che in *H. latidens* questo giro non sembra mostrare particolarità e riflette l'andamento mostrato nelle panterine. In *H. latidens* e *M. cultridens* i lobi frontali mostrano una forte espansione laterale, visibile soprattutto in norma dorsale, che li distinguono da quello di *Amphimachairodus* aff. *A. kabir*; mentre è simile a quanto

riscontrato nelle panterine. Anche i lobi temporali delle prime due specie sono sviluppati, paragonabili a quelli di leone e tigre per forma e proporzioni, mentre in *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* questi sono simili a quelli di leopardo (Fig. 47,48).

In posizione anatomica si nota come in *H. latidens* e *M. cultridens* il telencefalo occupi buona parte del neurocranio limitando molto lo sviluppo dei seni frontali (Fig. 48). In *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* il telencefalo occupa una porzione significativamente meno ampia del neurocranio con un forte ispessimento dei frontali e dei parietali. Questa condizione è dovuta allo sviluppo di importanti seni frontali, che conferiscono un aspetto più massiccio alla scatola cranica (Fig. 48).

In norma dorsale vengono sostanzialmente ribadite le caratteristiche descritte per la norma laterale. È possibile aggiungere come il telencefalo di *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* abbia una forma allungata lungo l'asse antro-posteriore, simile di profilo a quello di *Crocota crocuta*, discostandosi invece da quelli delle attuali panterine e dei felini in generale.

Il Cervelletto

Il cervelletto risulta ben sviluppato nei Machiarodontini studiati costituendo approssimativamente 1/4 del sistema nervoso centrale. Non si notano particolari differenze riguardo forma e sviluppo dei due emisferi cerebellari. In *H. latidens* e *M. cultridens* il paleocerebello è ingrossato con il verme molto prominente, questa caratteristica non si osserva in *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* il cui cervelletto è molto simile a quello delle attuali panterine (Fig. 48). Il paleocerebello è costituito dall'area intermedia degli emisferi cerebellari e dal verme, quest'ultimo raggiunge il massimo sviluppo in *M. cultridens* sia in termini di spessore che di volume (Fig. 48). *H. latidens* (in entrambi gli endocast) mostra uno sviluppo del verme altrettanto importante, ma meno che in *M. cultridens*, soprattutto se osservato in norma laterale. In norma dorsale è possibile vedere come lo spessore di questa porzione del cervelletto sia meno marcata che in *M. cultridens* (Fig. 48). In *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* il verme non mostra lo stesso sviluppo delle altre due specie, e come già accennato non mostra particolarità che lo facciano distinguere dalle attuali panterine (Fig. 48).

Le morfologie descritte riflettono un differente sviluppo del sistema senso-percettivo, quindi, basandosi sulla collocazione delle aree funzionali (aree associative primarie e secondarie) (Barone,

2003) (Fig. 31) per ciascuna specie è stato possibile realizzare una stima approssimativa di quanto fossero estese le aree deputate all'elaborazione degli stimoli relativi ai diversi organi di senso.

H. latidens di Pirro Nord possiede una corteccia frontale ben sviluppato sul quale si collocano l'area motoria primaria, della testa, del tronco e degli arti toracici (Radinsky, 1975; Barone, 2003). Queste occupano una superficie maggiore nell'endocast fossile rispetto alle attuali paterine, come diretta conseguenza del maggior sviluppo dell'intera area frontale. Questo tipo di caratteristica probabilmente conferiva ad *H. latidens* un elevato controllo muscolare del cranio, del collo e del treno anteriore. Anche il verme del cervelletto che controlla l'equilibrio e la motilità della testa e del treno anteriore è più sviluppato rispetto ai felini attuali (Radinsky, 1975; Barone, 2003). Dagli studi osteologici realizzati sui fossili di *H. latidens* risulta evidente come l'intera porzione anteriore del tronco di questi carnivori fosse molto sviluppata, probabilmente un adattamento per la predazione e per lo spostamento su lunghe distanze (Sardella, 1994; Turner & Antón, 1997; Antón et al., 2004). L'abbattimento delle prede avveniva speronando e gettando a terra le prede, in modo tale da poterle mordere alla gola con maggior precisione e soprattutto avendo un miglior controllo sulla preda (Antón et al., 2003). Riguardo alla locomozione, il profilo “da iena” mostrato da diversi Machairodontini e in particolare da *H. latidens*, rappresenta un efficace esempio di organizzazione biomeccanica che riduce notevolmente gli sforzi e il costo energetico durante gli spostamenti (Turner & Antón, 1997). L'andamento “al trotto” delle iene, combinato con la loro struttura, fa sì che il peso e l'energia cinetica siano scaricate in modo estremamente efficace, riducendo al minimo il dispendio energetico (Kruuk, 1972). Queste informazioni aderiscono perfettamente a quelle che sono le interpretazioni paleoneurologiche del sistema motorio di *H. latidens*.

Riguardo alla vista le aree deputate all'elaborazione dei segnali visivi, sono collocate lungo la porzione dorso-caudale dell'encefalo, occupando buona parte dei giri marginali. In *H. latidens* questi giri sono ovviamente ben evidenti, come in tutti i carnivori, ma se confrontati con quelli di *M. cultridens*, *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* e delle attuali panterine risultano meno espansi. Resta difficile ricostruire in dettaglio quale potesse effettivamente essere la capacità visiva in *H. latidens*, ma è possibile affermare che questa fosse meno sviluppata rispetto a quella dei moderni felini. Il lobo temporale e le sue circonvoluzioni sono particolarmente pronunciate ed espanse, favorendo un ampio sviluppo dell'area uditiva primaria e secondaria e dell'area associativa uditiva (Fig. 48). La superficie a disposizione per queste aree è maggiore in *H. latidens* rispetto agli altri

esemplari studiati, sia fossili che attuali. Pertanto in *H. latidens* l'udito probabilmente era più sviluppato che nei felini attuali.

Purtroppo il bulbo olfattivo non è presente nell'endocast virtuale prodotto dal neurocranio (NUM III) ma è ben evidente sull'endocast naturale. Questo non sembrerebbe molto sviluppato, come si osserva anche in *M. cultridens* (IGF 831), e se confrontato con quello dei grandi felini attuali è meno allungato (Fig. 47,48). È possibile quindi che *H. latidens* non fosse dotato di un olfatto particolarmente sviluppato e di certo non migliore dei felini attuali. Data la frammentarietà dei reperti e della ridotta visibilità delle aree olfattive, futuri studi di nuovi reperti aiuteranno a definire con maggior dettaglio questa tematica.

L'endocast di *M. cultridens* mostra uno sviluppo della corteccia frontale simile a quello di *H. latidens*, ma con un verme particolarmente espanso nel cervelletto (Fig. 48). Sulla base di quanto affermato per *H. latidens*, queste caratteristiche suggerirebbero la presenza di importanti masse muscolari della testa, del collo e del treno anteriore ed una loro coordinazione particolarmente efficace. Sebbene questa specie fosse più piccola e meno pesante di *H. latidens*, studi osteologici evidenziano una struttura scheletrica molto robusta, in particolare per quanto concerne gli arti anteriori. Al momento la “tecnica” di abbattimento delle prede è analoga a quella di *H. latidens*, come proposto da Turner e Antón (1997).

Le aree uditive collocate sulla superficie temporale ed in particolare sul giro intersilviano ed ectosilviano medio (Fig. 48), sono ben sviluppate anche se meno rispetto ad *H. latidens*. Un confronto con le forme attuali rivela inoltre come le circonvoluzioni dell'area temporale di *M. cultridens* mostrino un'organizzazione e uno sviluppo equivalente o leggermente superiore a *Panthera leo* e *Panthera tigris*. Queste caratteristiche suggerirebbero buoni doti olfattive in questo machairodontino, inferiori a quelle di *H. latidens* ma equivalenti o leggermente superiori a quelle delle attuali panterine.

Una caratteristica particolare dell'endocast di *M. cultridens* (IGF 831), non riscontrata negli altri esemplari studiati, è la presenza di giri marginali molto espansi e con superfici ampie, sui quali si colloca l'area visiva primaria (Fig. 48). La loro espansione è tale da rendere questi giri ben visibili anche in norma laterale, dove sono poco evidenti poiché coperti dai giri ectomarginali (Fig. 48). La

vista in questo machairodontino probabilmente era ben sviluppata, simile a quella dei moderni leoni o delle tigri, sebbene le orbite e i bulbi oculari di questi ultimi siano sensibilmente più grandi che in *M. cultridens*. Risulta curioso quindi osservare un risultato apparentemente contraddittorio, in cui le informazioni paleoneurologiche suggeriscono un buon sviluppo della vista, mentre la conformazione del cranio ed in particolare le dimensioni delle cavità orbitali, indicherebbero quasi l'esatto contrario. L'interpretazione di questi dati risulta pertanto molto complessa. Una possibile spiegazione potrebbe far riferimento al numero di coni e bastoncelli nei bulbi oculari di *M. cultridens*. Questi infatti sono i recettori fondamentali della vista che, in base al loro numero, consentono di aumentare la definizione delle immagini e dai quali dipende la sensibilità visiva in scarse condizioni di luce. Il numero e l'organizzazione di queste strutture in *M. cultridens* non sono note, ma è possibile ipotizzare, per rendere compatibili le informazioni paleoneurologiche con quelle osteologiche, che questo carnivoro possedesse un occhio ricco di coni e bastoncelli, in grado di offrire alte prestazioni visive nonostante le ridotte dimensioni dei bulbi oculari.

Come in *H. latidens* anche in questo caso i bulbi olfattivi di *M. cultridens* non sono particolarmente pronunciati, e sembrano essere più simili per forma a quelli dei piccoli felini che a quelli delle panterine.

L'endocast di *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* rappresenta senza dubbio il caso più particolare da studiare, in quanto il suo encefalo (telencefalo e cervelletto) sono più simili a quello dei felini attuali che agli altri Machairodontini (Fig. 48). Lo sviluppo in lunghezza del sistema nervoso centrale ricorda quello che si osserva negli encefali delle moderne crocute, ma solo in termini di profilo e allungamento, mentre l'organizzazione e la morfologia delle circonvoluzioni dell'endocast del felino di Sahabi rimane quella tipica dei felini. L'area uditiva primaria e secondaria possiedono un'ampia superficie di sviluppo (Fig. 48) dotando il carnivoro di buone capacità uditive. I giri marginali non presentano particolari espansioni se confrontati con gli altri esemplari, sebbene siano interessati da un maggiore sviluppo antero-posteriore. L'area visiva complessivamente potrebbe essere paragonata a quella del leone e della tigre. Non è stato possibile mettere in relazione l'area visiva individuata sull'endocast con le dimensioni delle orbite, poiché queste sono mancanti sul fossile.

I seni frontali di *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* hanno uno sviluppo maggiore rispetto a tutti gli esemplari analizzati in questo lavoro. Tali strutture svolgono diverse funzioni: conferiscono al cranio maggiori prestazioni pneumatiche, aumentando la resistenza del cranio nei confronti di possibili colpi sulla faccia, diminuiscono il peso del cranio e in particolare dello splancnocranio, incrementano la risonanza delle vocalizzazioni, svolgono la funzione di isolante dalle fluttuazioni rapide di temperatura che dall'esterno giungono fino alla fossa nasale e alle strutture sensibili come le radici dei denti e degli occhi, umidificano e riscaldano l'aria inalata, mediante il meccanismo di lento ricambio dell'aria contenuta nei seni. Queste caratteristiche sono compatibili con quelle di un felino di ambienti aridi o semidesertici, che preda animali di grandi dimensioni come ipotizzato per i felidi riferibili a *Amphimachairodus* ex gr. *kabir* sulla base di studi osteologici eseguiti sui resti di Machairodontini provenienti da Sahabi e dal sito pressoché coevo di Toros Menalla in Chad, oltre che all'analisi delle associazioni faunistiche provenienti da questa località (Peigné et al., 2006; Sardella & Werdelin, 2007).

Questa comparazione morfologica preliminare degli endocast di *H. latidens*, *M. cultridens* e *Amphimachairodus* aff. *A. kabir*; ha consentito di valutare le diverse ipotesi di carattere paleoecologico e paleoetologico proposte per questi carnivori. Per quel che riguarda *H. latidens* e *M. cultridens* si confermano sostanzialmente le loro notevoli prestazioni motorie soprattutto della parte anteriore del corpo, come proposto da Antón e Turner (1997). L'udito sembrerebbe molto sviluppato in queste due forme mentre rimane più complessa la questione relativa alla vista. Antón e Turner (1997), basandosi sui dati osteologici, sottolineano come i Machairodontini fossero caratterizzati da un senso della vista non particolarmente sviluppato.

Lo studio degli endocast sembra confermare questa ricostruzione per *H. latidens*, mentre per *M. cultridens* esistono numerose discrepanze. Come discusso in precedenza, quest'ultimo taxon mostra un notevole sviluppo delle aree visive sul telencefalo, compatibile con ottime capacità visive. Se al momento è prematuro avanzare ipotesi plausibili per spiegare questa condizione, risulta interessante segnalare un possibile differente sviluppo della capacità visiva nei Machairodontini legato probabilmente a differenti abilità predatorie e più in generale a differenti caratteristiche ecologiche. Riguardo l'olfatto, queste due specie non mostrano un particolare sviluppo dei bulbi olfattivi, di conseguenza resta difficile avvalorare quanto proposta da Turner e Antón (1997) per cui i

Machairodontini fossero dotati di spiccate capacità olfattive. Anche in questo caso si tende a generalizzare e a ignorare la realtà delle singole specie. *Amphimachairodus* aff. *A. kabir*; nonostante sia una forma del Miocene superiore, mostra un'organizzazione del sistema senso-percettivo da felino moderno, molto simile a quello di *P. leo* o *P. tigris*. La particolarità di questa specie, che potrebbe fornire numerose indicazioni a livello di adattamento e comportamento predatorio, risiede nello sviluppo pronunciato dei seni frontali.

L'ottimo controllo e coordinazione della muscolatura del tronco anteriore, un buon udito, una discreta capacità visiva e un minore sviluppo dell'olfatto sono caratteristiche compatibili con l'ipotesi che *H. latidens* fosse un grande predatore adattato ad ambienti di boscaglia e savana, in grado di compiere lunghi spostamenti e di abbattere grandi mammiferi compiendo agguati su breve distanza e speronando con forza le prede (Antón et al., 2003).

In *M. cultridens* l'ottimo controllo e coordinazione della muscolatura del tronco anteriore, combinato con un discreto udito, ridotte dimensioni, una buona capacità visiva e uno scarso sviluppo dell'olfatto, confermerebbero un adattamento ad ambienti chiusi, caratterizzati da fitta vegetazione arborea ed arbustiva. Come per *H. latidens* anche in questo felide la predazione probabilmente avveniva tramite agguati a breve distanza verso grandi ungulati (Antón et al., 2003).

Infine, *Amphimachairodus* aff. *A. kabir* sembrerebbe essere un machairodontino abbastanza generalista con vista, udito e coordinazione motoria simili a quelli di un leone. La particolarità di questo fossile è rappresentata dall'ipertrofia dei seni frontali, le cui inferenze sulla biologia di questo machairodontino sono al momento poco chiare. Probabilmente l'espansione dei seni frontali potrebbe essere un adattamento all'ambiente semi-arido in cui questo carnivoro viveva, favorendo il processo di umidificazione e stabilizzazione termica dell'aria.

3.7 Considerazioni conclusive

L'anatomia esterna di un encefalo, caratterizzata da particolari morfologie, conserva molteplici informazioni riguardanti il sistema senso-percettivo dei vertebrati in grado di rivelare interessanti

aspetti del comportamento e delle abitudini dei carnivori fossili. Queste caratteristiche quindi devono essere intercettate e investigate mediante sistemi di analisi non invasivi né distruttivi, al fine di preservare il fossile e tutte le informazioni in esso contenute. Pertanto in campo paleoneurologico l'analisi tomografica risulta il metodo migliore per produrre, studiare e rivelare le informazioni ottenute dai calchi dei tessuti molli ormai inesistenti, di gran lunga superiore ai metodi convenzionali adottati fino a poco tempo fa. La sua versatilità e la molteplicità di strumenti disponibili per gestire ed elaborare gli endocast virtuali, consente di massimizzare le informazioni ricavabili da un cranio fossile.

Riassumendo lo studio delle paleoneurologico condotto sui carnivori della penisola italiana, ha consentito di:

- ♣ Realizzare calchi encefalici di elevato dettaglio, fattore di cruciale importanza per individuare ed interpretare le aree funzionali del telencefalo. In questo caso va ricordato come un maggior dettaglio delle immagini 3D corrisponda ad una maggior numero di informazioni a disposizione per le analisi.
- ♣ Mettere in relazione lo sviluppo senso-percettivo di alcuni carnivori studiati con l'ambiente in cui essi vivevano.
- ♣ Sviluppare, per i fossili, un possibile sistema di previsione dell'ambiente sulla base dello sviluppo senso-percettivo.
- ♣ Produrre e analizzare gli endocast di tre diverse specie di Machairodontini e di compararli con quelli degli attuali grandi felini. La comparazione ha messo in risalto la diversa organizzazione senso-percettiva e motoria tra le tre specie di tigri dai denti a sciabola e tra queste e le moderne panterine.
- ♣ Indagare il sistema senso-percettivo di *Crocota crocuta* del Pleistocene Superiore e di ipotizzare una maggior forza cinetica del collo e della testa nelle forme fossili rispetto a quelle attuali.
- ♣ Identificare l'organizzazione spaziale del calco encefalico con quello dei seni frontali in *Canis lupus* come elemento di diagnosi per l'attribuzione tassonomica.

In un momento storico in cui le tecnologie biomediche iniziano ad essere largamente utilizzate in campo paleontologico, avvicinando questa disciplina a quelle più strettamente biologiche, gli studi paleoneurologici rappresentano un settore chiave per l'avanzamento delle conoscenze e l'interpretazione degli aspetti adattativi e comportamentali delle faune estinte.

Gli endocast dei carnivori pleistocenici e più in generale dei mammiferi di questo periodo sono ancora poco studiati, e rappresentano pertanto un elemento che nell'immediato futuro rivestirà un ruolo di primaria importanza nella paleontologia dei vertebrati.

- Capitolo 4 -

LE RICOSTRUZIONI

- In: - Iurino, D.A., Danti, M., Della Sala, S.W. & Sardella, R. 2013. Modern techniques for ancient bones: Vertebrate Palaeontology and medical CT analysis. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, (online).
- Sardella R., Bertè D., Iurino D.A., Cherin M. & Tagliacozzo A. 2013. The wolf from Grotta Romanelli (Apulia, Italy) and its contribution in clarifying the evolutionary history of *Canis lupus* in the Late Pleistocene of southern Italy. *Quaternary International*. (online).

4.1 Obiettivi delle ricostruzioni

Sono state condotte ricostruzioni virtuali sui crani fossili esaminati al fine di minimizzare le deformazioni, ottenere modelli completi di fossili frammentati e costruire digitalmente le masse muscolari. Tali operazioni hanno consentito non solo di restituire immagini più chiare e leggibili del materiale fossile, ma soprattutto hanno permesso di realizzare comparazioni e analisi morfologiche tra questi e i crani dei grandi felini attuali. Infine si è tentato di dimostrare come l'interazione tra tecnologie biomediche e grafica 3D rappresentino un valido supporto tanto per la ricerca quanto per la divulgazione paleontologica.

4.2 Introduzione

“La terra genera ossa ed esistono pietre d'osso...” scriveva Teofrasto di Lesbo nel IV secolo a.C. L'uomo è sempre stato incuriosito dalla forma insolita di talune pietre. Le conchiglie e le ossa fossili attirarono l'attenzione dei filosofi greci, prima ancora che venisse affermata la loro origine organica. Sebbene l'attenzione verso i fossili, e la loro interpretazione abbiano origini antiche, esse si concretizzarono a partire dal 1800 periodo in cui vennero prodotti i primi studi con criteri scientifici su questo argomento. Padre di questa disciplina fu Georges Cuvier (1769-1832), il cui grande merito fu l'ideazione del “principio di correlazione degli organismi”, sul quale si basa

l'odierna paleontologia e anatomia comparata. L'idea di confrontare gli organismi estinti con quelli attualmente viventi è stato il primo tentativo di associare a ossa fossili (per quanto concerne i vertebrati) l'immagine di un animale completo di tessuti, organi e di rivestimenti esterni. La comparazione è quindi uno strumento capace di facilitare e migliorare la comprensione dell'anatomia e degli aspetti morfo-funzionali di un organismo, oltre a rivelarne le possibili caratteristiche ecologiche, fisiologiche e comportamentali. Inoltre grazie all'intimo connubio che esiste tra la forma e la funzione di un organo, è possibile ricostruire, in maniera più o meno dettagliata, il contesto in cui l'organismo viveva.

La ricostruzione dell'iguanodonte proposta da Richard Owen nel 1853 è ancora oggi visibile nel parco di Sydenham (Londra), rappresenta forse il primo e più noto tentativo di ricostruzione di un organismo estinto. Sebbene questa prima ricostruzione risultò in seguito totalmente errata, l'impatto che essa ebbe sulla popolazione e sulla comunità scientifica dell'epoca fu enorme. Nei decenni successivi, il rinvenimento di nuovi fossili e i progressi fatti nel campo degli studi paleontologici contribuirono ad aggiornare le ricostruzioni di questo dinosauro rendendole anatomicamente più accurate e di maggior realismo (Fig. 49) (Michard, 1989).



Fig. 49) Ricostruzioni dell'iguanodonte (*Iguanodon*) nel corso degli ultimi 150 anni. a) Ricostruzione nel parco di Sydenham (Londra) del 1853, b) ricostruzione di Z. Burian del 1962, c) ricostruzione 3D del 2009.

Le ricostruzioni pertanto sono soggette a cambiamento, essendo fortemente dipendenti dalle conoscenze scientifiche, dalla disponibilità dei fossili e dalle tecnologie (Sven De Greef & Guy Willems, 2005). Queste dipendenze e la loro evoluzione nel tempo valgono in realtà per ogni tipo di strumento e metodo di analisi, e non ne inficiano quindi la loro attendibilità se contestualizzata. Pertanto è possibile affermare che le ricostruzioni in ambito paleontologico rappresentano un valido

supporto per la ricerca e un indispensabile strumento per la divulgazione e la didattica. Questo spiega il perché negli ultimi anni un crescente numero di ricercatori hanno indirizzato i propri sforzi nel dare una forma e un aspetto agli organismi estinti.

4.2.1 Perché ricostruire un organismo estinto

La ricostruzione ha molteplici funzioni sia di carattere strettamente scientifico, sia di carattere didattico/divulgativo. In paleontologia, una scienza deduttiva, la possibilità di lavorare su modelli attendibili e scientificamente validi di organismi, mette i ricercatori nella condizione di riflettere su nuovi particolari e di conseguenza avanzare nuove ipotesi grazie proprio alla visione d'insieme offerta dalle ricostruzioni (Sven De Greef & Guy Willems, 2005). Queste, rispetto ai singoli reperti, sono dotate di una sorta di “proprietà emergenti”, ossia le riflessioni stimulate da una ricostruzione sono basate su un “modello” costituito da un'integrazione e interazione di informazioni, mentre il singolo elemento fossile fornisce una quantità di informazioni limitate all'elemento stesso. Ogni settore della divulgazione scientifica, soprattutto in ambito paleontologico, attinge a ricostruzioni di organismi, di strutture e parti di essi. Questo per rendere più rapida e facile la comprensione e la circolazione di informazioni, in quanto le ricostruzioni, nelle loro diverse forme – illustrazioni, sculture, modelli 3D virtuali o reali – sono un ottimo strumento di sintesi, capaci di racchiudere contemporaneamente e in un'unica forma, molteplici informazioni altrimenti esposte mediante lunghe e complicate descrizioni. Non ultimo è l'impatto visivo ed emotivo che talune ricostruzioni presenti nei più importanti Musei di Scienze Naturali sono in grado di suscitare nei visitatori di tutte le età, divenendo una importante fonte d'attrazione.

4.2.2 Cos'è possibile ricostruire

In linea di principio non sono noti organismi inadatti ad essere ricostruiti, siano essi vegetali o animali, vertebrati o invertebrati. Tuttavia esistono delle condizioni che devono essere rispettate affinché una loro ricostruzione abbia un senso e sia scientificamente attendibile.

La prima condizione è avere a disposizione un numero sufficiente di reperti fossili dai quali ricavare quante più informazioni possibili, o in alternativa un unico reperto ben conservato. Se per gli invertebrati tale fattore non costituisce generalmente un problema, dato l'elevato numero dei esemplari fossili, per i vertebrati la situazione risulta ben diversa. Lo scheletro di un vertebrato è costituito da più unità, che raramente si conservano in connessione anatomica durante la fossilizzazione. Inoltre alcune delle ossa di cui è costituito un vertebrato sono molto fragili, pertanto raramente si conservano anche nel caso di condizioni ottimali di seppellimento. Questo induce il paleontologo a dover adottare un approccio di studio diverso quando ha a che fare con i vertebrati o con gli invertebrati.

L'idea che non sia possibile ricavare dati e informazioni utili da pochi resti fossili appartenenti ad uno o a più individui dello stesso taxon, risulta errata o quantomeno superficiale. Va specificato che a seconda del taxon esistono ossa più o meno diagnostiche, ossia capaci di fornire informazioni utili sull'animale. Generalmente i denti, il cranio, le ossa lunghe degli arti forniscono indicazioni sulla tipologia della dieta, sul volume encefalico, capacità visiva e olfattiva, tipo di locomozione, e altre informazioni indispensabili per l'inquadramento sia tassonomico che ecologico dell'animale. Ossa come le costole, invece, raramente e con molta più difficoltà forniscono utili indicazioni per l'inquadramento tassonomico e ancor più per quello ecologico. Questo spiega, ad esempio, le ragioni per cui la classificazione di alcuni mammiferi in paleontologia è basata molto spesso sui denti. Un elevato numero di fossili, inoltre, permette di capire meglio alcuni aspetti legati al dimorfismo sessuale, al polimorfismo intraspecifico e ad eventuali patologie riscontrabili sugli esemplari.

La seconda condizione è legata alla buona conoscenza dei resti fossili. Il lavoro di ricostruzione pertanto è sempre successivo a quello di studio del reperto. Va specificato a questo punto che una dettagliata conoscenza del reperto fossile non coincide necessariamente con un'altrettanta specifica conoscenza dell'animale a cui tale reperto appartiene. Di un fossile è possibile conoscere il grado di mineralizzazione, la datazione, i valori biometrici, la tafonomia, il tipo di ossa e molto altro. Tali informazioni non sempre sono sufficienti per capire a quale taxon appartenesse l'animale, le sue abitudini comportamentali, l'habitat ecc... Di fronte a tali condizioni la realizzazione di una ricostruzione risulta pertanto impraticabile. Naturalmente a seconda del grado di completezza dei fossili e del loro numero, molti di questi quesiti possono essere risolti e di conseguenza la

ricostruzione diventa fattibile. Riassumendo, per poter realizzare una ricostruzione verosimile, occorre avere come punto di partenza una serie di informazioni indispensabili e attendibili sul reperto in esame. Da qui si lavora sulla ricostruzione che a sua volta, fornendo un'immagine d'insieme dell'animale potrà dare nuovi spunti e idee ai ricercatori.

4.2.3 Ricostruzioni 3D: tipologie e applicazioni

Il concetto di ricostruzione di un organismo non deve essere mai confuso con quello di restauro.

Per restauro si intende infatti l'insieme delle tecniche mirate a preservare l'informazione scientifica e storico-culturale di un dato reperto e il mantenimento della sua integrità (Bardeschi, 1991).

La ricostruzione consiste invece nella produzione di un modello, attraverso l'elaborazione e l'interpretazione delle informazioni ricavate dal reperto fossile originale, a cui viene data forma mediante tecniche e metodologie informatiche e/o artistiche (Michard, 1989).

Un modello a sua volta è una rappresentazione di un oggetto, fisico o concettuale, che ne rappresenta un altro, ossia che ne presentarne alcune qualità. Mentre un oggetto può essere di per se fine a se stesso, un suo modello è invece finalizzato al contesto nel quale viene progettato. Per questa ragione, il modello non deve avere tutte le qualità dell'oggetto rappresentato ma solo quelle per cui è chiamato a rispondere, cioè solo quelle specifiche proprietà che necessitano essere rappresentate. Quindi si può dedurre che un oggetto è valido sempre, mentre il suo modello è valido solo internamente al suo contesto di origine (Bruner & Manzi, 2006).

Fatta questa importante premessa, è ora possibile illustrare brevemente le principali tipologie di ricostruzione e come esse trovano applicazione nel campo della paleontologia dei vertebrati:

- **Retrodeformazione.** Spesso i fossili risultano deformati in parte o totalmente, a causa dei processi diagenetici. Il peso del sedimento che grava sulle ossa seppellite, nel corso del tempo profondo, è in grado di produrre deformazioni plastiche. Questo significa che il tessuto osseo non viene frantumato ma modifica la sua forma naturale. Il recupero della condizione anatomicamente corretta è pertanto irrealizzabile sul reperto originale con

interventi meccanici. Attraverso l'uso di software di *medical imaging* e grafica 3D, invece, è possibile intervenire sull'oggetto digitalizzato modellandolo fino ad eliminare le deformazioni di ogni singolo osso. Per eseguire questo tipo di operazioni si fa riferimento ai piani di simmetria delle ossa e si ricorre alla comparazione con quelle di altri esemplari affini sia fossili che viventi.

- **Mirroring.** Questa tecnica si basa sulla produzione di immagini virtuali speculari di ossa, porzioni di crani o di parti dello scheletro. Il cranio di un vertebrato e più in generale il suo intero sistema scheletrico risultano simmetrici l'uno al piano di sezione sagittale. Questa condizione biologica consente di clonare e speculare alcune porzioni anatomiche che vengono quindi integrate sul reperto originale digitalizzato, restituendo un modello completo.
- **Riassemblaggio.** Molti fossili al momento del ritrovamento risultano frammentati o disarticolati. La natura fragile di queste componenti o la presenza di materiali incrostanti a volte non rimovibili, rendono difficoltose se non impossibili le operazioni di assemblaggio del campione originale. I metodi adottati in passato, applicazioni di collanti o impalcature metalliche, risultavano essere fortemente invasivi ed in alcuni casi il danneggiamento del fossile era inevitabile. Attualmente digitalizzando i frammenti scheletrici è possibile ricomporli in virtuale, con il vantaggio di poter eseguire un numero infinito di tentativi senza alcun rischio per il reperto. Una volta trovata la combinazione giusta tra i singoli frammenti questi vengono connessi (incollati) virtualmente per ottenere la forma originale. Qualora il modello 3D non fosse sufficiente è possibile ricreare un modello fisico dell'oggetto tramite la stereolitografia.
- **Morphing.** Con il termine *morphing* si intende il processo di ricostruzione dei tessuti molli su un reperto scheletrico. Nella maggior parte dei casi questo tipo di intervento viene eseguito sui crani, ed è prassi comune ed ampiamente diffusa in antropologia forense (Sven De Greef & Guy Willems, 2005; Mallison, 2011). Sia il cranio che le ossa post-craniali, conservano le tracce delle aree di inserzione muscolare. Se il fossile risulta ben conservato, queste sono molto evidenti e consentono in principio di comprendere l'estensione e i volumi dei singoli muscoli. Di seguito la muscolatura viene creata in grafica 3D e inserita nelle corrispondenti aree di inserzione, partendo dalla muscolatura profonda fino a giungere alla

riproduzione dei tessuti di rivestimento superficiali (pelle, peli, piume ecc...). In anni passati queste operazioni venivano realizzate con modelli in creta o altri materiali plastici, il cui limite più importante era rappresentato dall'impossibilità di una produzione su scala numerica ampia con costi e tempi contenuti. Attualmente il *morphing* virtuale consente di produrre velocemente diversi modelli e offrire un'ampia gamma di “variazioni sul tema” a partire dalla prima ricostruzione. Questo significa proporre non un unico modello ma più modelli dell'animale ricostruito, in cui ad esempio viene fatta variare la massa grassa o la colorazione dei tessuti modificando solamente alcuni parametri nelle applicazioni software adottate.

4.3 Materiali e metodi

4.3.1 Acquisizione dati tomografici

Le scansioni tomografiche sono state realizzate a Roma presso l'Ospedale M. G. Vannini e a Firenze presso l'Azienda Ospedaliero-Universitaria Careggi.

Entrambe le apparecchiature utilizzate sono dei tomografi Philips Brilliance TC a 64 strati. Tutti i reperti sono stati scansionati per intero lungo il piano di sezione coronale anteroposteriore. Lo spessore delle slices è di 0.45 mm con un interslice space (spazio tra slices consecutive) di 0.20 mm per tutti i reperti. A causa delle dimensioni molto variabili sia dei fossili che dei reperti attuali, il numero di slices per ogni fossile digitalizzato risulta differente, vedi Tab. 1, mentre le dimensioni delle immagini prodotte risulta la stessa di 512 X 512 pixel.

4.3.2 Software utilizzati

Per la segmentazione, il *rendering* 3D, la misurazione dei reperti e la loro manipolazione virtuale sono stati utilizzati i seguenti software:

- OsiriX 3.9.4, 32-bit per MAC. Si tratta di un software per diagnostica di immagini open-source scaricabile gratuitamente dal sito www.osirix-viewer.com. È stato il software

maggiormente utilizzato in questo lavoro, offrendo un pacchetto di strumenti indispensabili per la gestione e la manipolazione dei file DICOM. Tutte le operazioni di pulizia degli oggetti virtuali 3D (eliminazione del supporto in gomma su cui venivano posizionati i reperti durante le scansioni), le misure lineari, la produzione di video, e immagini delle sezioni dei crani, la produzioni di immagini con filtri di densità ossea e visualizzazione in trasparenza dei crani sono state realizzate con Osirix.

- Mimics 14.1 per Windows Vista e XP, x32. È un software di diagnostica per immagini che presenta le medesime caratteristiche e strumenti di OsiriX. Nel presente lavoro è stato utilizzato soprattutto per la realizzazione di calchi virtuali grazie allo strumento “*cavity fill*” non disponibile su OsiriX.
- ZBrush 4 della Pixologic per MAC. Si tratta di un software di grafica 3D, utilizzato ampiamente nella produzione cinematografica e di videogame grazie al suo vasto assortimento di strumenti ed opzioni per intervenire su oggetti 3D virtuali. Questo software è stato utilizzato per colorare, per aumentare le geometrie (numero di poligoni per unità di superficie) e per il *rendering* degli oggetti 3D (Fig. 50). Inoltre sono state realizzate diverse ricostruzioni virtuali di crani fossili, in particolare sono state eliminate le deformazioni legate all'azione diagenetica dei sedimenti e sono state ricostruite porzioni mancanti di alcuni reperti grazie allo strumento “*mirroring*”.

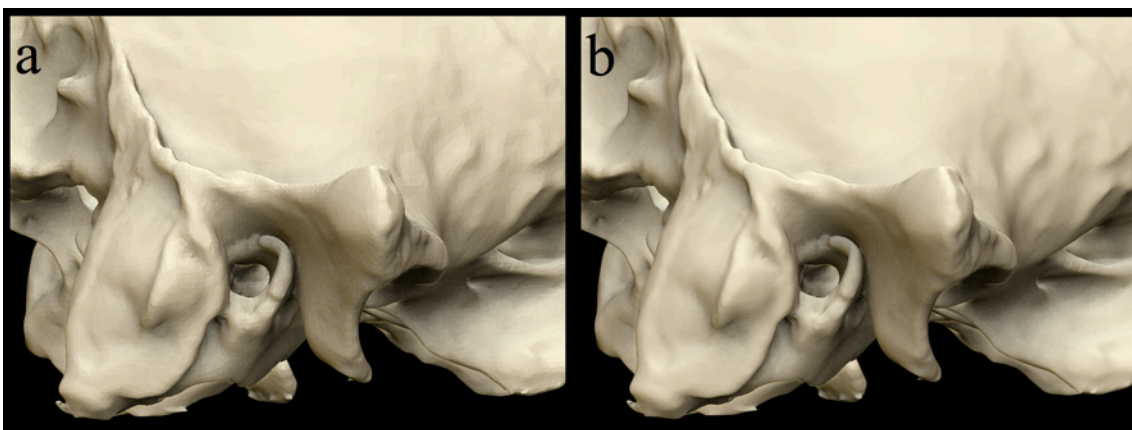


Fig. 50) Aumento delle geometrie in un modello 3D del cranio di *A. pardinensis*. a) Basse geometrie e b) geometrie aumentate.

4.3.3 Materiale fossile

Il campione di crani fossili sottoposto a indagini tomografiche annovera 11 reperti. I fossili esaminati provengono dal Museo di Paleontologia della Sapienza Università di Roma, dalla collezione presente nel Dipartimento di Scienze della Terra della Sapienza Università di Roma, dal Museo Nazionale Preistorico-Etnografico L. Pigorini, dalla collezione del Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università di Perugia e dal Museo di Paleontologia dell'Università di Firenze, (l'elenco completo dei reperti in Tab. 1).

4.3.4 Materiale di confronto

Per realizzare ricostruzioni di parti o dell'intera struttura anatomica del cranio di un carnivoro fossile e per ottimizzare le operazioni di retrodeformazione è necessario poter usufruire di un vasto campione osteologico di specie attualmente viventi. Pertanto è stato visionato tutto il materiale osteologico riguardante i carnivori del Museo Civico di Zoologia di Roma, di questo sono stati selezionati alcuni crani per la digitalizzazione sulla base della loro integrità e delle condizioni di conservazione (l'elenco completo è riportato in Tab. 4). Inoltre per comprendere meglio l'organizzazione e lo sviluppo delle masse muscolari, condizione fondamentale per realizzare ricostruzioni scientificamente attendibili, sono state condotte analisi necroscopiche su carnivori (selvatici e domestici) presso l'Istituto Zooprofilattico Sperimentale del Lazio e della Toscana, (l'elenco completo degli animali dissezionati è riportato in Tab. 3).

4.4 Realizzazione di ricostruzioni e inferenze: casi studio

4.4.1 *Acinonyx pardinensis* di Pantalla (Umbria)

Il materiale fossile di *Acinonyx pardinensis* proveniente dal sito del Villafranchiano Superiore di Pantalla (Umbria) annovera due crani privi di mandibole in buono stato di conservazione, SBAU 337624 e SBAU 337648. Il primo possiede l'arcata zigomatica destra integra e quella sinistra fratturata, la dentatura è completa e conservata in ottimo stato. Il cranio nella sua porzione interna

risulta completamente riempito da sedimento (Fig. 51a-d), oltre ad essere interessato da una significativa deformazione plastica verso il lato destro e da un rigonfiamento sul mascellare destro. Il secondo è privo di entrambe le arcate zigomatiche, la dentatura è parzialmente completa, mancando il primo molare sinistro e il primo canino destro risulta fortemente usurato, la regione occipitale è compromessa e sono del tutto mancanti i condili occipitali. Come l'esemplare SBAU 337624 anche questo individuo presenta il cranio completamente riempito da sedimento ed è interessato da una lieve deformazione verso il lato sinistro (Fig. 51e-i). Oltre a questi due esemplari dallo stesso sito proviene un'emimandibola sinistra SBAU 337627 ritrovata a poca distanza dai crani. L'emimandibola è in perfetto stato di conservazione con dentatura completa (Fig. 51j-m).

La deformazione che caratterizza i due crani purtroppo non può essere eliminata in alcun modo con tecniche tradizionali, ossia intervenendo meccanicamente sugli originali, in quanto questo tipo di alterazione comporta un cambiamento della forma stessa delle ossa. L'unico metodo non invasivo e soprattutto non distruttivo per poter operare su questi reperti nel tentativo di retrodeformarli e ricostruire un cranio completo, risulta essere quello virtuale. Pertanto i fossili sono stato sottoposti a scansione tomografica e successivamente i modelli virtuali sono stati elaborati. Le ricostruzioni effettuate su questi materiali comprendono interventi di retrodeformazione, di *mirroring*, di riassetto e di *morphig* (vedi sopra). Di seguito verranno trattati singolarmente seguendo l'ordine in cui sono stati realizzati.

Retrodeformazione

La computer grafica è stata utilizzata per minimizzare la deformazione dei due crani SBAU 337624 e SBAU 337648 intervenendo sui modelli digitalizzati. Come primo passo i modelli 3D prodotti con il software di *medical imaging* OsiriX sono stati esportati come file con estensione .OBJ e successivamente caricati in ZBrush, software per elaborazioni di grafica computerizzata. Durante questo passaggio le *mesh* (oggetti 3D) conservano tutti i parametri dimensionali dell'originale, pertanto le proporzioni non vengono alterate in alcun modo. Per comprendere l'entità della deformazione è stato identificato e tracciato virtualmente il piano di simmetria di entrambi i crani (piano sagittale), fondamentale per verificare un possibile differente grado di deformazioni dei singoli distretti craniali (Fig. 52). Entrambi gli esemplari fortunatamente mostrano una

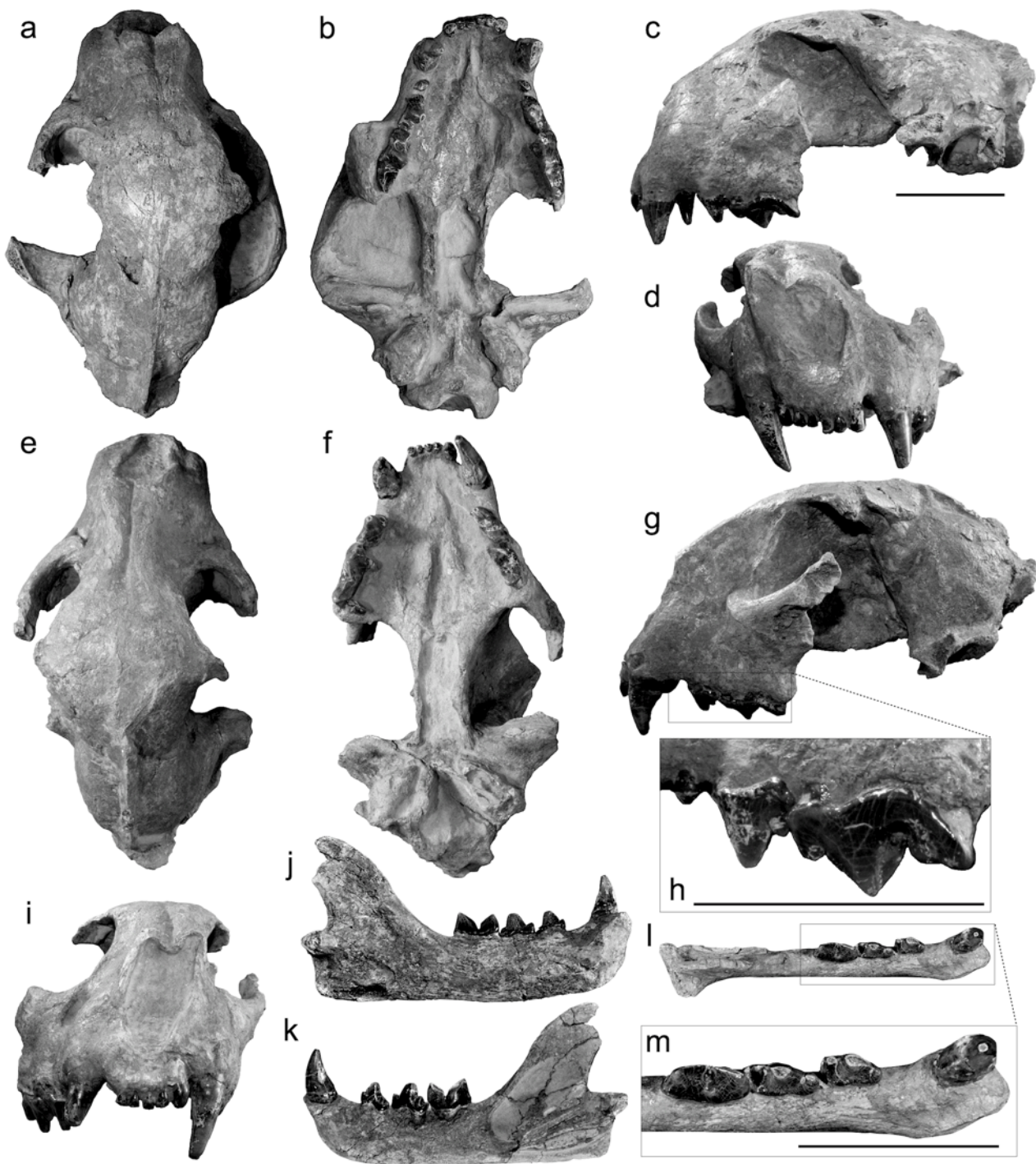


Fig. 51) Fossili di *Acinonyx pardinensis* provenienti dal sito di Pantalla (Umbria). Cranio SBAU 337624, a) norma dorsale, b) norma occlusale, c) norma laterale, d) norma frontale. Cranio SBAU 337648, e) norma dorsale, f) norma occlusale, g) norma laterale, h) dettagli dei denti, i) norma frontale. Emimandibola sinistra SBAU 337627, j) norma linguale, k) norma buccale, l) norma occlusale, m) dettagli dei denti. Dimensione delle barre, 50 mm.

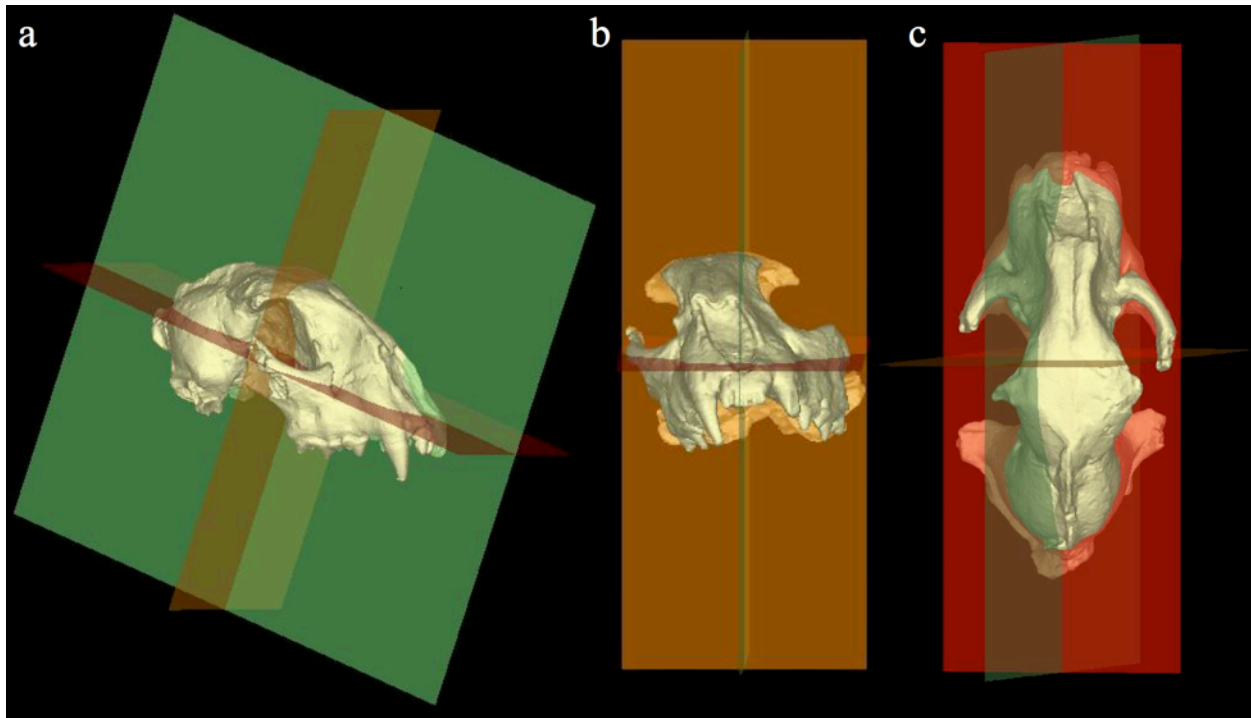


Fig. 52) Piani di simmetria di SBAU 337648. a) Norma trasversale, b) norma frontale e c) norma dorsale.

deformazione continua lungo il piano sagittale, permettendo quindi di effettuare un'unico intervento di retrodeformazione per cranio. In entrambi i fossili è stata “congelata” tutta l'area palatale, essendo la meno interessata dalla deformazione. Per congelata, nel gergo informatico, si intende che ogni opzione per il movimento virtuale dell'oggetto selezionato è stata disabilitata. Per cui muovendo virtualmente il cranio questo si sposterà per intero tranne la parte selezionata (congelata). In tal modo seguendo l'asse sagittale si è provveduto a retrodeformare gli esemplari SBAU 337624 verso sinistra e SBAU 337648 verso destra. Questo tipo di intervento comporta un significativo grado di interpretazione da parte dell'operatore, che si avvale della comparazione dei fossili deformati con altri meno compromessi o con materiale osteologico di carnivori attuali (Fig. 53). In questo caso il termine interpretazione non deve essere associato a “mistificazione” o ad una minore attendibilità della ricostruzione. Questa infatti per definizione non può prescindere dalla componente integrativa e interpretativa delle informazioni a disposizione dell'operatore. Per verificare il risultato della retrodeformazione i crani di *A. pardinensis* di Pantalla sono stati confrontati con l'esemplare MHNL QSV.112 proveniente da Saint Vallier (Francia) e con i crani di ghepardo e giaguaro attuali (Fig. 54).

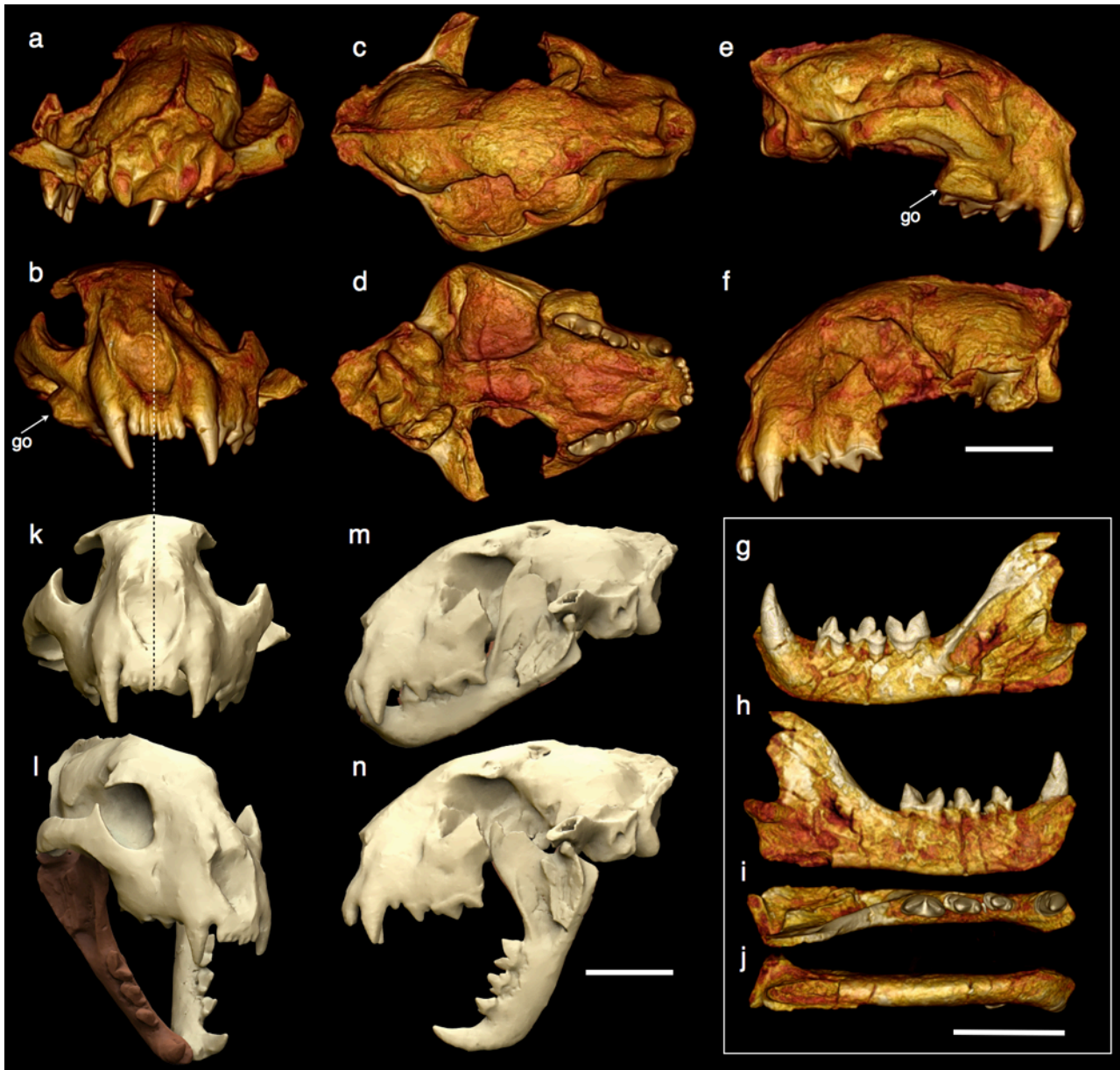


Fig. 53) Operazioni di ricostruzione del cranio di *Acinonyx pardinensis* SBAU 337624 di Pantalla (Umbria). a) norma caudale, b) norma frontale, c) norma dorsale, d) norma occlusale, e) norma laterale destra, f) norma laterale sinistra, g) emimandibola SBAU 337627 i norma buccale, h) in norma linguale, i) in norma occlusale e j) in norma ventrale. k) Cranio SBAU 337624 retrodeformato in norma frontale, l) in norma trasversale con mandibola ricostruita e articolata, m) in norma laterale con mandibola ricostruita e articolata in occlusione e n) in norma laterale con mandibola ricostruita e articolata aperta. go) gonfiore. La linea tratteggiata indica il piano di simmetria del cranio. Dimensione delle barre, 50 mm.

Eseguita questa operazione sono state aumentate le geometrie di tutti e tre i reperti (crani e emimandibola), ossia è stato aumentato il numero di poligoni che compongono la *mesh* per unità di

superficie, al fine di aumentarne i dettagli e la resa grafica (Fig. 50).

Mirroring

L'emimandibola sinistra di *A. pardinensis* è stata esportata da OsiriX come file .OBJ e successivamente importata in ZBrush. Qui è stata prodotta una seconda copia dell'emimandibola e tramite il comando *mirroring* è stata trasformata nell'immagine speculare del reperto originale. Successivamente le due porzioni sono state unite virtualmente lungo la sinfisi mentoniera, in modo tale da ricostruire l'intera mandibola partendo da una sola metà (Fig. 53).

Riassemblaggio

Per ricostruire un modello completo di cranio di *A. pardinensis* sono stati articolati tra loro la mandibola ricostruita e il cranio SBAU 337624. La scelta è ricaduta su questo esemplare in quanto conserva integra una delle due arcate zigomatiche, inoltre i condili articolari sono molto ben conservati. Le operazioni di articolazione dei due oggetti sono state realizzate con ZBrush affiancando e connettendo le *mesh*. In questa fase è stato corretto anche l'angolo tra le due emimandibole. Inoltre per verificare la riuscita dell'articolazione sono state eseguite delle simulazioni di apertura e chiusura della bocca, quindi di occlusione (Fig. 53). Questa è risultata perfetta lasciando supporre che l'emimandibola SBAU 337627 e il cranio SBAU 337624 appartenessero allo stesso individuo, dal momento che per dimensioni, usura e occlusione sono perfettamente compatibili.

Morphing

Partendo dal modello completo del cranio prodotto fino a questo momento è stato possibile implementare la ricostruzione applicando su di essa i principali muscoli masticatori (Fig. 55). Sebbene dei tessuti molli ovviamente non è rimasta alcuna traccia sui fossili, i due crani conservano le aree di inserzione muscolare del massetere e del temporale, in modo molto ben evidente, consentendo quindi la ricostruzione virtualmente dei due muscoli. Per prima cosa sono state evidenziate le aree di inserzione per favorire la valutazione dell'estensione e della volumetria dei

singoli muscoli (Fig. 55). Questi infatti occupano negli esemplari in vivo uno spazio ben preciso, delimitato ad esempio dalla cresta sagittale, dall'arcata zigomatica e da altre strutture craniali. Per migliorare la valutazione sono state eseguite comparazioni e dissezioni su felini di grandi e piccole dimensioni, allo scopo di comprendere meglio l'organizzazione e la forma della muscolatura del cranio (Fig. 56). La creazione dei modelli virtuali della muscolatura è stata eseguita utilizzando il software ZBrush, modellando i muscoli direttamente sul cranio. Per conferire maggiore realismo al modello così prodotto, sono stati applicati effetti cromatici, di superficie (effetto bagnato), di luci e ombre prima di procedere con il *rendering*, ossia la massimizzazione della qualità grafica dell'immagine. Durante l'intervento di *morphing* sul cranio SBAU 337624, è stato eliminato digitalmente il gonfiore presente sul mascellare destro (Fig. 55), erroneamente considerato di origine patologica e pertanto non rimosso durante le fasi di restauro (vedi capitolo 2.7.5).

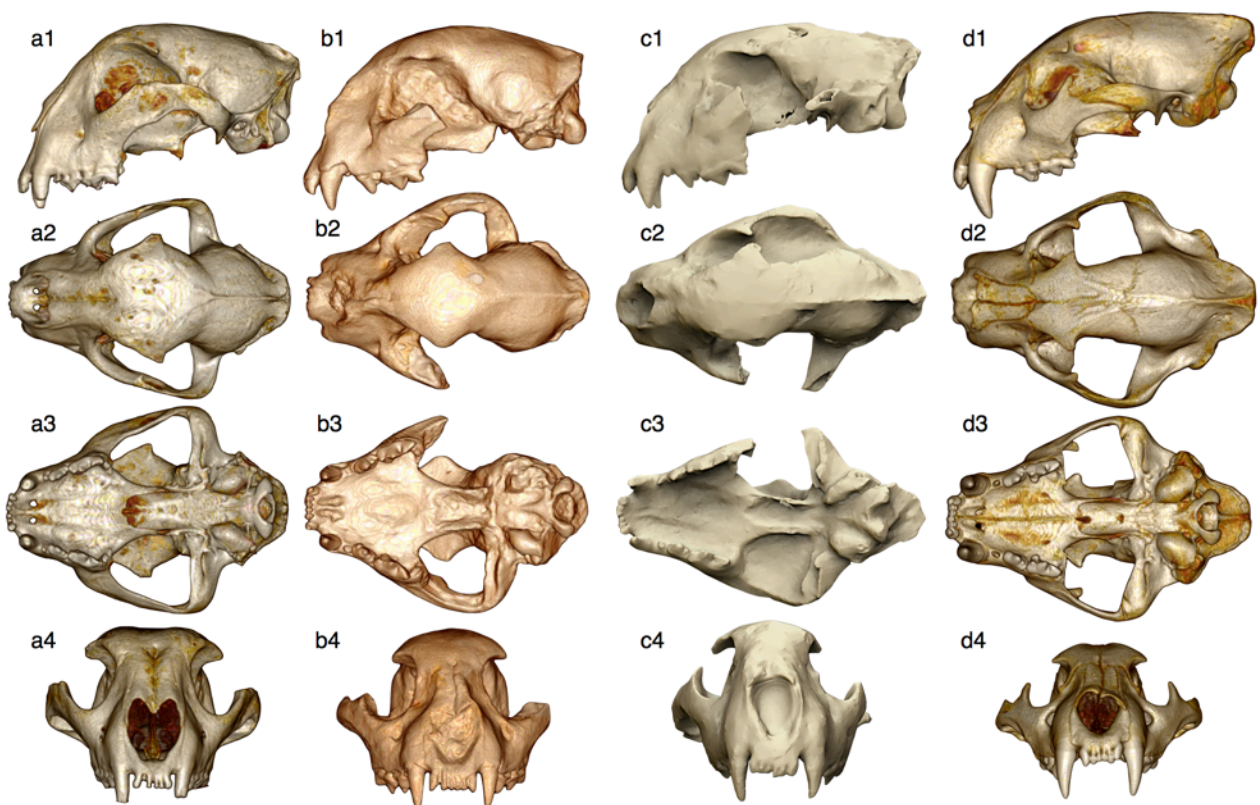


Fig. 54) Comparazione del cranio ricostruito di *Acinonyx pardinensis* SBAU 337624 di Pantalla (Umbria) (c1-c4), con l'esemplare MHNL QSV.112 proveniente da Saint Vallier (Francia) (b1.b4), con il cranio di ghepardo (*Acinonyx jubatus*) (a1-a4) e con il cranio di giaguaro (*Panthera onca*) (d1-d3). a1,b1,c1,d1) norma laterale, a2,b2,c2,d2) norma dorsale, a3,b3,c3,d3) norma occlusale, a4,b4,c4,d4) norma frontale. Le figure sono normalizzate.

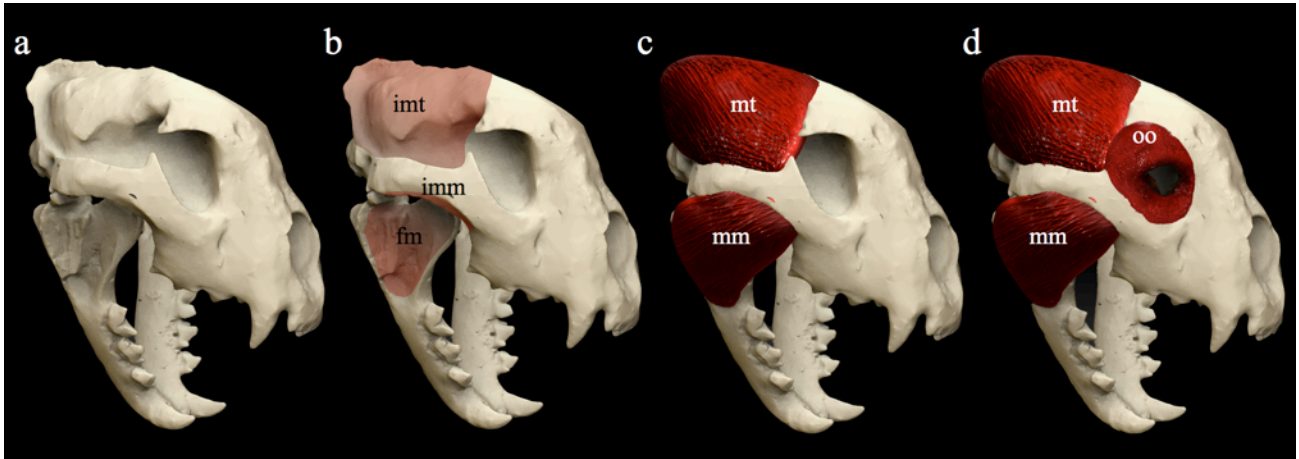


Fig. 55) Ricostruzione dei muscoli masticatori di *Acinonyx pardinensis* SBAU 337624 di Pantalla (Umbria). a) Ricostruzione del cranio articolato e retrodeformato, b) identificazione delle aree di inserzione muscolare, imt) inserzione del muscolo temporale, imm) inserzione del muscolo masseterico, fm) fossa masseterica, c) ricostruzione del muscolo temporale (mt) e del muscolo masseterico (mm), d) ricostruzione del muscolo orbicularis oculi (oo).



Fig. 56) Analisi necroscopica su *Panthera pardus* presso l'Istituto Zooprofilattico Sperimentale del Lazio e della Toscana.

Questa serie di operazioni hanno consentito di ottenere un modello completo del cranio di questo grande felino, esente da deformazioni e/o altre anomalie causate dalla fossilizzazione. Ricostruzioni come questa non trovano utilizzo solo in campo didattico e divulgativo ma rappresentano utili supporti per la ricerca strettamente scientifica.

Per valutare l'utilità e l'importanza di queste operazioni, basti pensare che attualmente si conoscono solo quattro crani di *A. pardinensis* oltre agli esemplari di Pantalla. L'esemplare proveniente da Montopoli (IGF 12477) (Ficcarelli, 1984) è fortemente deformato e frammentato pertanto solo i denti superiori sono stati accuratamente descritti. Il cranio proveniente da Untermassfeld (Hemmer, 2001) conserva solo la porzione basale, mentre quello di Saint Vallier (MHNL QSV.112) se pur completo di mandibola è stato oggetto di una controversa ricostruzione che ha interessato soprattutto la porzione occipitale. Quanto al secondo esemplare proveniente dallo stesso sito (MHNL QSV.115), risulta frammentato e al momento non restaurato (Geraads, 2008). Da qui si può facilmente intuire quanto sia importante per gli specialisti che si occupano di questi carnivori poter disporre di un modello di cranio completo e privo di anomalie. Come si può vedere in Fig. 57, la ricostruzione si è rivelata fondamentale per la realizzazione di analisi comparative. *A. pardinensis* presenta una struttura craniale intermedia tra quella di una moderna pantera e quella dell'attuale *A. jubatus*. Questo ha innescato negli ultimi anni un dibattito tra gli specialisti sulle strategie e gli adattamenti predatori di questo felino. Diversi autori sostengono che *A. pardinensis* presentasse lo stesso pattern di caratteri morfo-funzionali del ghepardo attuale e di conseguenza utilizzasse le stesse strategie di predazione, occupando la medesima nicchia e ruolo ecologico. Potendo analizzare per la prima volta due reperti quasi del tutto integri e la ricostruzione realizzata a partire da essi, è stato possibile verificare come la morfologia craniale del *A. pardinensis* sembri avere un mix di caratteri da ghepardo e da panterina. Il muscolo temporale infatti ricorda molto per forma ed estensione quello di un giaguaro, una tipica panterina, mentre la morfologia generale del cranio richiama quella di *A. jubatus* sebbene lo splancnocranio risulti più raccorciato nell'attuale che nel fossile (Fig. 57). Quest'ultimo carattere è intimamente connesso con l'adattamento alla corsa veloce. Infatti nei ghepardi attuali, rapidi sprinter, durante le accelerazioni sale notevolmente la richiesta di ossigeno a fronte di un elevato sforzo metabolico. Questo ha portato alla formazione di cavità nasali particolarmente sviluppate, che consentono contemporaneamente un rapido ed efficace scambio gassoso ed un altrettanto efficace sistema di raffreddamento del corpo. La diretta conseguenza di questa caratteristica è la riduzione dello spazio per le radici dei canini superiori, che pertanto risultano di dimensioni molto più piccole se confrontati con quelli di altri grandi felini. Inoltre il raccorciamento della parte anteriore del cranio porta le arcate zigomatiche ad inarcarsi ulteriormente allontanandole dal piano di occlusione dentale. Questo fa sì che il massetere debba

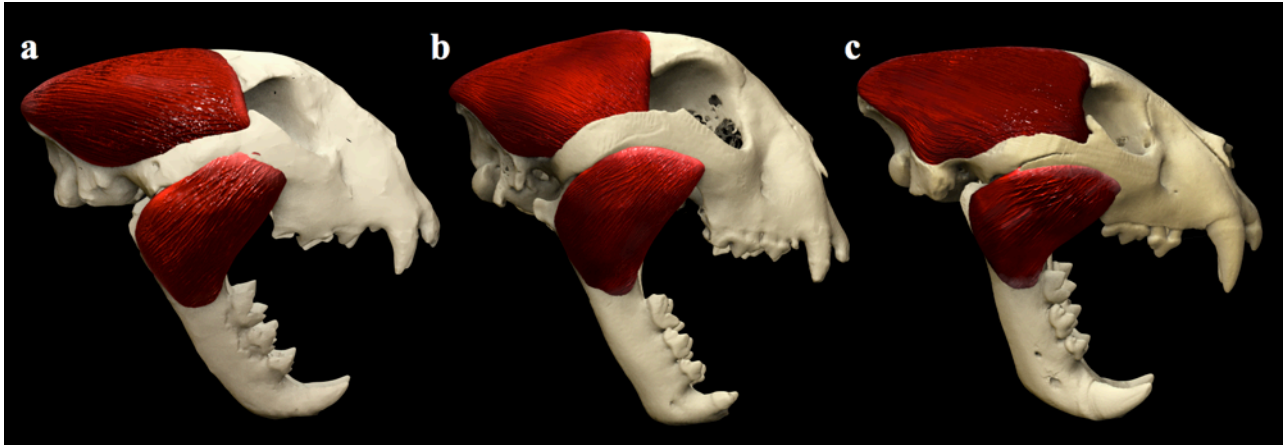


Fig. 57) Analisi comparativa delle ricostruzioni muscolari 3D, a) *Acinonyx pardinensis* SBAU 337624 di Pantalla (Umbria), b) *Acinonyx jubatus* (MC) e *Panthera onca* (MC). Le figure sono normalizzate.

distendersi di più durante la depressione della mandibola rispetto a quello delle panterine. La forza di un muscolo è proporzionale all'area della sua sezione trasversale (Liem, 2001), quindi più un muscolo è disteso minore sarà la sua forza. A questo punto è possibile mettere in relazione i tre elementi, la dimensione dei canini, la forma del muscolo temporale e quella del massetere per capire come mai i ghepardi attuali abbiano un morso non particolarmente potente. Infatti questi predatori cacciano generalmente prede di taglia medio piccola che speronano durante la corsa e soffocano con morsi alla gola. Nelle panterine invece, i canini sono molto robusti e sviluppati, con profonde radici, il temporale si sviluppa molto nella regione occipitale assumendo l'aspetto di una L rovesciata e infine l'area di inserzione del massetere è posta in prossimità del piano di occlusione dentale, riducendone la distensione durante l'apertura della bocca. Tali caratteristiche forniscono una tipologia di morso molto potente in questi carnivori, che generalmente abbattano prede di grandi dimensioni e con masse muscolari particolarmente sviluppate. Di conseguenza per poter soffocare una zebra o un bufalo cafro occorre che il morso del predatore abbia una stretta molto potente. In questo contesto, la morfologia del cranio di *A. pardinensis*, presenta un muscolo temporale proiettato nella parte occipitale al pari delle pantere, l'inserzione del massetere sullo zigomatico è prossima al piano di occlusione dentale e lo splanenocranio non è raccorciato come nel ghepardo attuale. Nel complesso questi caratteri sono più facilmente accostabili a quelli del giaguaro (panterina) utilizzato per la comparazione rispetto a quelli di un ghepardo. Pertanto è possibile supporre che *A. pardinensis* predasse animali di taglia medio grande utilizzando strategie di caccia nettamente diverse da quelle messe in atto da *A. jubatus*.

4.4.2 *Canis lupus* di Grotta Romanelli (Puglia)

Dal sito di Grotta Romanelli (Puglia) provengono diversi reperti attribuiti a *Canis lupus* (Sardella et. al., 2013) rappresentati da un cranio completo (Fig. 58), e da alcuni frammenti di mascellare, premaxillare e di cranio (Fig. 59). Tra questi i reperti P3581.1, P3581.2, P3583 e P3586.1 sembrerebbero appartenere ad un unico individuo in quanto compatibili per dimensioni e usura dentale (Fig. 60). Un riassetto meccanico di questi frammenti presenta molteplici problemi da un punto di vista tecnico dovuti alle ridotte superfici di contatto, che impedirebbero una buona connessione dei pezzi. Inoltre alcuni di essi, come P3586.1 sono del tutto isolati, rendendo necessario la costruzione di un apposito supporto. Questa tipologia di interventi oltre ad essere dispendiosa da un punto di vista strettamente economico, risulta anche fortemente invasiva e potenzialmente distruttiva. In alcuni casi quando si manipolano reperti fragili, esiste sempre il rischio di danneggiarli causando la perdita di dati. Inoltre il riassetto meccanico dei fossili è un'operazione che richiede tempi lunghi, proprio per il fatto che bisogna adottare una serie di cautele nel maneggiarli. La complessità e le difficoltà di questi interventi sono tali da aver scoraggiato un lavoro di riassetto dei frammenti di lupo provenienti da Grotta Romanelli, sebbene sia trascorso un secolo dal loro ritrovamento.

Una valida alternativa è rappresentata pertanto dal riassetto virtuale, non invasivo e assolutamente non distruttivo come approccio. Nel tentativo quindi di verificare l'effettiva compatibilità e interconnessione dei frammenti di *C. lupus*, questi da prima sono stati digitalizzati tramite un'apparecchiatura tomografica e successivamente elaborati con un software di diagnostica per immagini (OsiriX) per produrre immagini 3D. Da qui le versioni digitali dei fossili sono state esportate come files .OBJ ed importate su ZBrush. Queste operazioni sono del tutto simili a quelle discusse in precedenza per l'*A. pardinensis* di Pantalla. Una volta importate le *mesh* dei fossili si è provveduto ad effettuare le prime verifiche di compatibilità delle superfici di connessione, affiancando i singoli reperti tra loro, simulando virtualmente quello che un restauratore farebbe con i pezzi originali, ma con il vantaggio di effettuare le operazioni in tempi più veloci e senza rischi di danneggiamento. Stabilite le posizioni dei frammenti, questi sono stati connessi tra loro in modo da ottenere un unico oggetto tridimensionale. Per verificare la posizione e la compatibilità del frammento P3586.1 con il modello già riassetto, è stata prodotta una sagoma trasparente del cranio, prendendo come modello la TAC del cranio completo P3580. Questo presentando

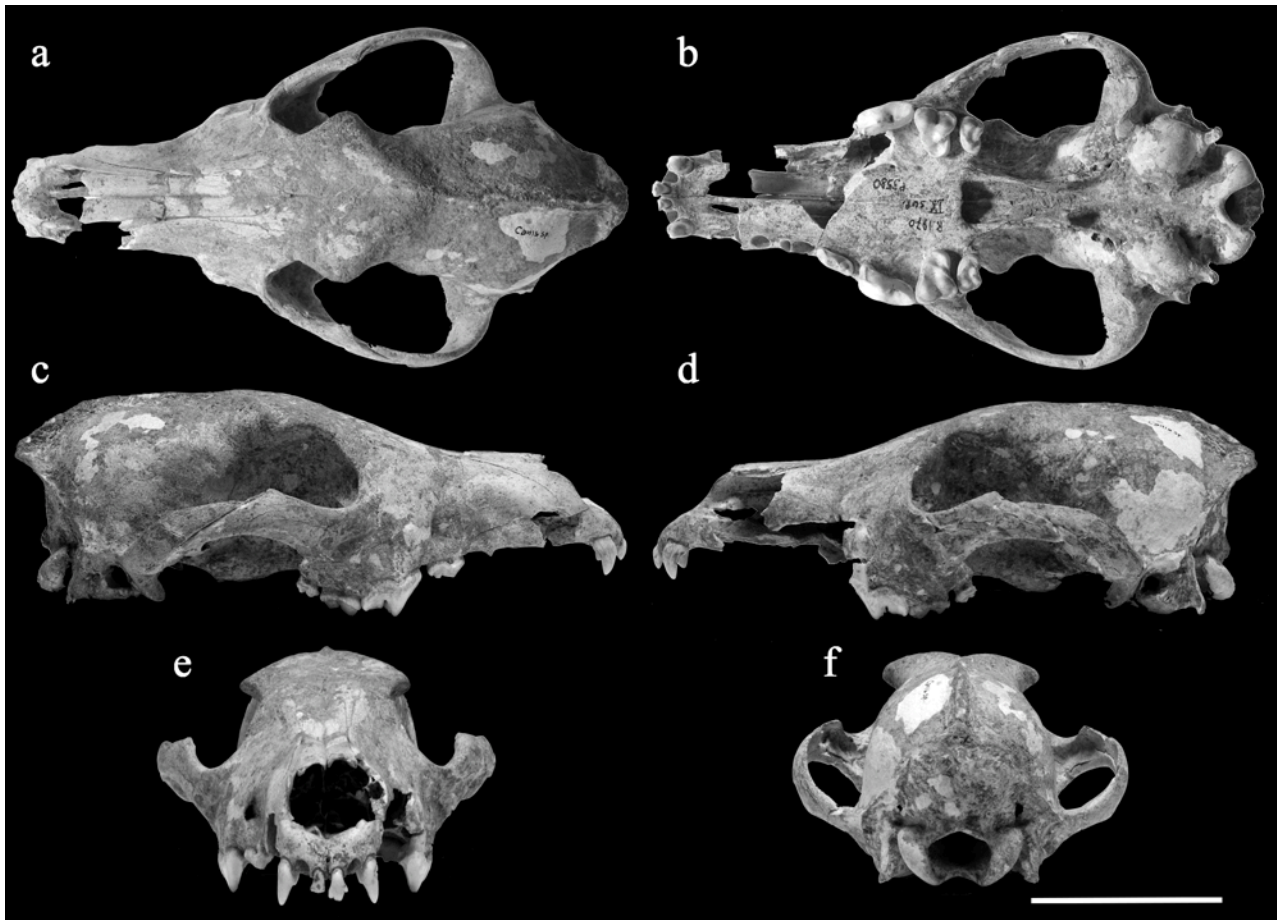


Fig. 58) Cranio di *Canis lupus* (P3580) di Grotta Romanelli. a) Norma dorsale, b) norma occlusale, c) norma laterale destra, d) norma laterale sinistra, e) norma frontale e f) norma caudale. Dimensione della barra, 50 mm.



Fig. 59) Frammenti di cranio di *Canis lupus* di Grotta Romanelli. a) P3581.1, b) P3586.1, c) P3581.2 norma buccale e d) norma linguale, e) P3583 norma buccale e f) norma linguale, g) P3582 e h) norma linguale, i) P3584 norma buccale e j) norma linguale. Dimensione della barra, 50 mm.

dimensioni leggermente minori rispetto allo splancnocranio ricostruito è stato ingrandito fino a farlo combaciare perfettamente con la ricostruzione. A questo punto è stato possibile inserire il

frammento P3586.1 che si è perfettamente adattato alla sagoma trasparente (Fig. 60). In tal modo si è realizzato un riassetto virtuale che ha prodotto un modello attendibile, in cui i singoli frammenti mostrano un elevato grado di compatibilità tra loro e il supporto trasparente rappresentato dal cranio. Inoltre per aumentare la resa grafica e facilitare la lettura dell'immagine ad ogni frammento è stato attribuito un colore diverso (Fig. 60).

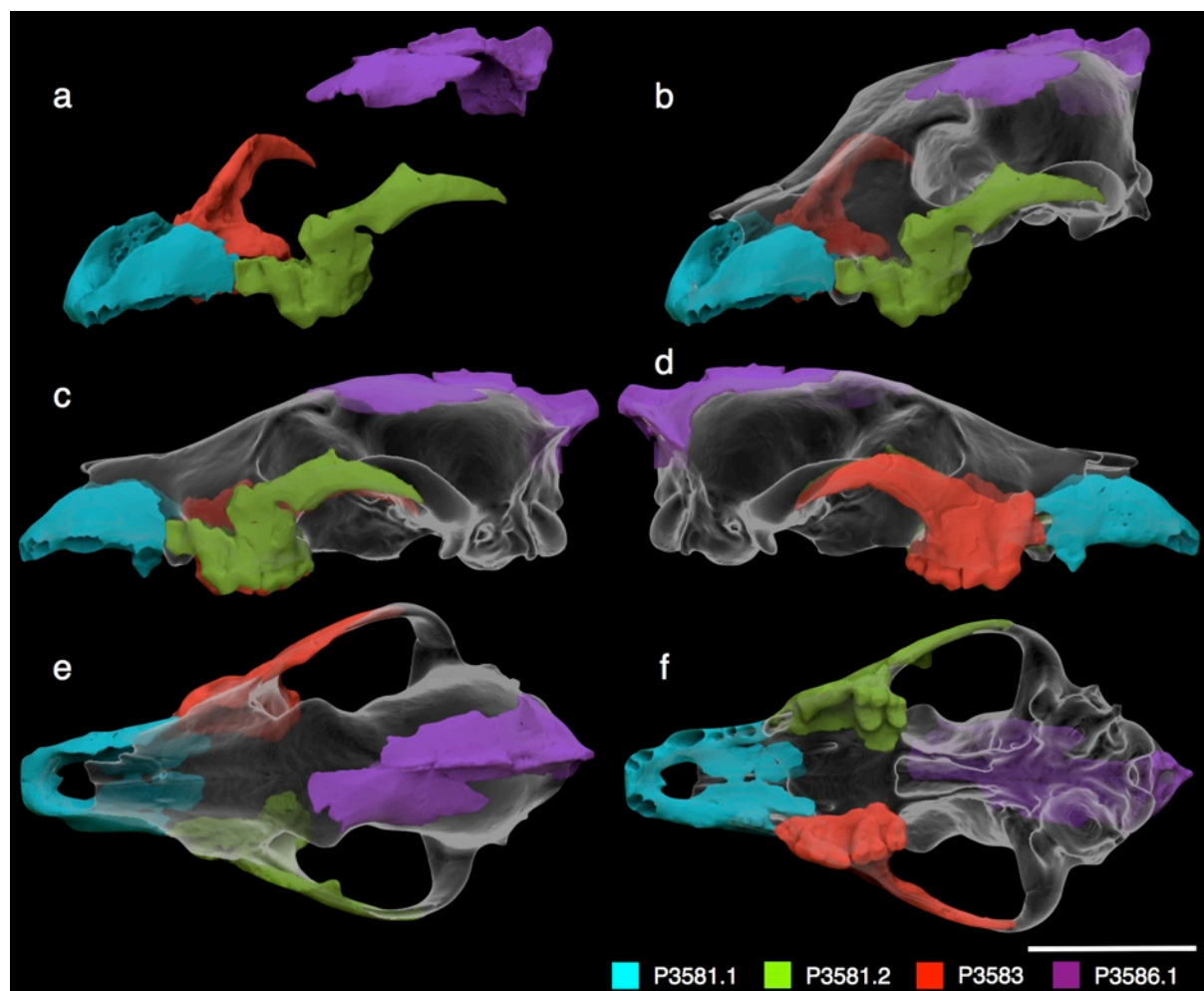


Fig. 60) Riassetto virtuale 3D dei frammenti P3581.1, P3581.2, P3583 e P3586.1 di *Canis lupus* di Grotta Romanelli. a) Frammenti connessi in norma trasversale, b) frammenti connessi con sagoma del cranio in norma trasversale, c) norma laterale sinistra, d) norma laterale destra, e) norma dorsale, f) norma oclusale. Dimensione della barra, 50 mm.

4.4.3 *Lynx issiodorensis* e *Lutra* sp. di Pantalla (Umbria)

Dal sito del Pleistocene Inferiore di Pantalla (Umbria), oltre ad *A. pardinensis* e a *C. etruscus* trattati nei capitoli precedenti, provengono un cranio di *Lynx issiodorensis* SBAU 337624 e uno di

Lutra sp. SBAU 337654. Entrambi i reperti presentano vistose deformazioni che interessano prevalentemente l'area dorsale dei crani comprimendoli lungo l'asse dorso-ventrale (Fig. 61,62). Inoltre le ossa nasali della lontra sono collassate all'interno della cavità nasale probabilmente in risposta alla forti pressioni legate all'accumulo del sedimento (Fig. 62). Pertanto una volta digitalizzati, sui due crani sono stati condotti interventi mirati a minimizzare le deformazioni nel tentativo di restituire loro la forma originale.

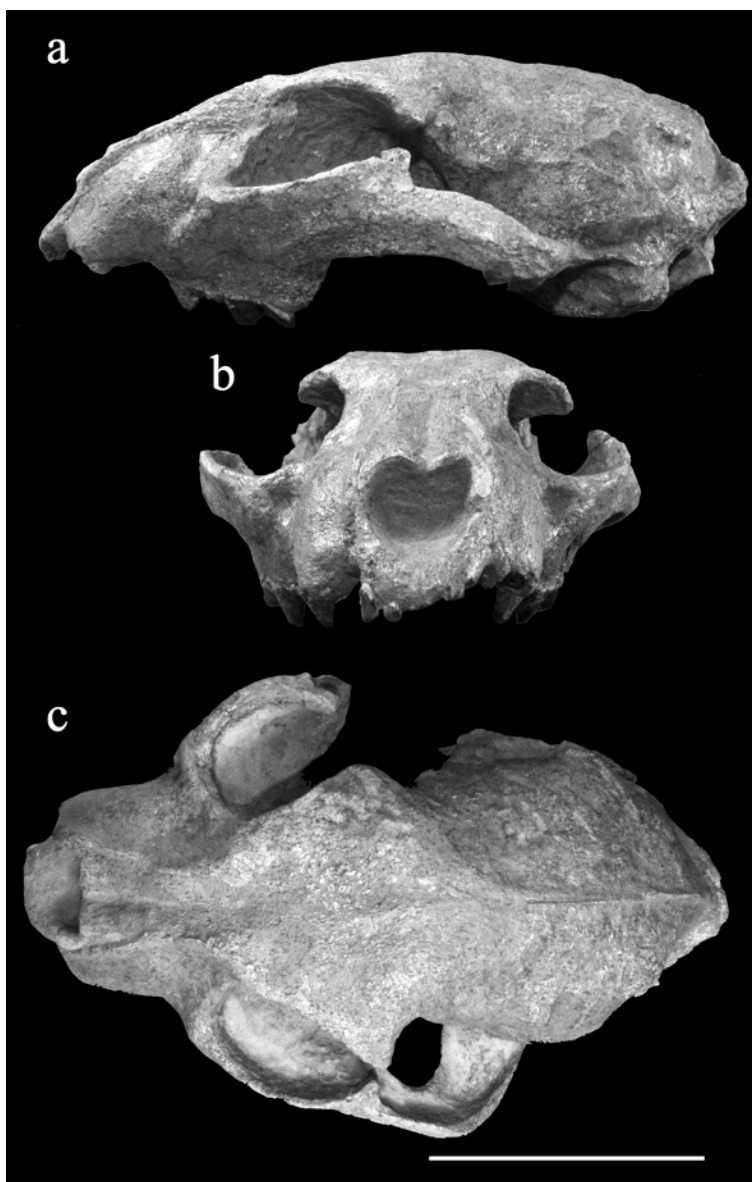


Fig. 61) *Lynx issiodorensis* SBAU 337653 di Pantalla (Umbria). a) Foto in norma laterale, b) in norma frontale, c) in norma dorsale. Dimensione della bara, 50 mm.

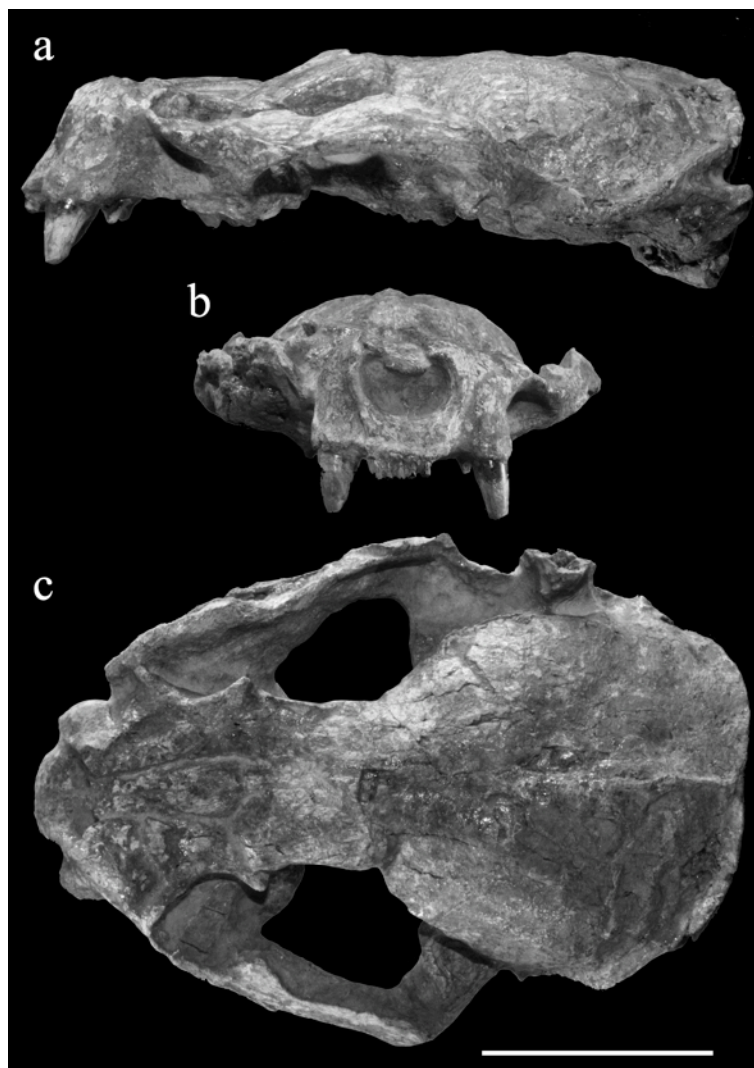


Fig. 62) *Lutra* sp. SBAU 337654 di Pantalla (Umbria). a) Foto in norma laterale, b) in norma frontale, c) in norma dorsale. Dimensione della bara, 50 mm.

Se non si considera la compressione del cranio il fossile di lince SBAU 337624 si trova in ottime condizioni di conservazione sebbene l'arcata zigomatica destra sia fratturata e manchino entrambi i canini superiori. La deformazione riscontrabile su questo reperto è di tipo plastico e sono assenti fratture e punti di collasso del tessuto osseo. L'operazione di retrodeformazione quindi non è risultata particolarmente complessa da eseguire. L'intra porzione basale del cranio è stata congelata (vedi capitolo 4.4.1) in quanto non interessata dalla deformazione, e inoltre non si è reso necessario tracciare il piano sagittale poiché la deformazione si sviluppa in senso verticale e non laterale. Per comprendere di quanto rialzare l'area dorsale di SBAU 337624, sono stati utilizzati crani di linci attuali (*Lynx lynx*, *Lynx pardinus*) di entrambi i sessi. Questo ha consentito di tracciare un profilo

medio da utilizzare come guida per la retrodeformazione del fossile (Fig. 63). Da qui si è proceduto con il rimodellamento del cranio, alzando i nasali, i frontali, i parietali e l'occipitale, muovendo la *mesh* non congelata (Fig. 63).

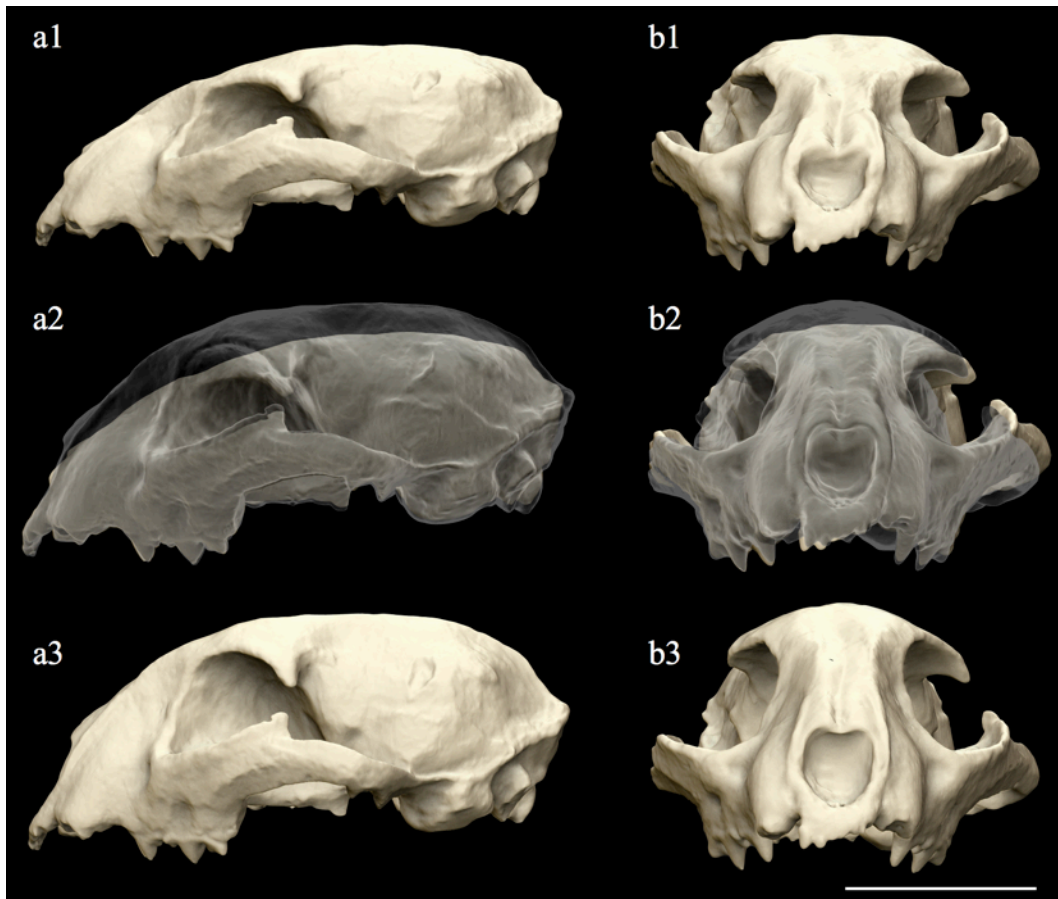


Fig. 63) Operazioni di ricostruzione del cranio di *Lynx issiodorensis* SBAU 337653 di Pantalla (Umbria). a1) Modello 3D del cranio originale in norma laterale e b1) in norma frontale. a2) Profilo 3D del cranio retrodeformato sovrapposto al modello 3D del cranio originale in norma laterale, e b2) in norma frontale. a3) Modello retrodeformato in norma laterale e b3) in norma frontale. Dimensione della barra, 50 mm.

Nel caso della lontra SBAU 337654 oltre alla deformazione plastica che ha interessato tutta la parte dorsale del cranio, i nasali sono slittati verso il basso invadendo la cavità nasale. Il fossile pertanto non si presenta in buone condizioni di conservazione salvo per l'area palatale e i denti superiori. Le operazioni di ricostruzioni si sono divise quindi in due fasi, la prima finalizzata a minimizzare la compressione e la seconda al sollevamento di entrambi i nasali. Come per la lince anche nella lontra l'area basale del cranio non essendo compromessa dalla deformazione è stata congelata, e successivamente la *mesh* è stata rimodellata. Fortunatamente la porzione occipitale non è stata

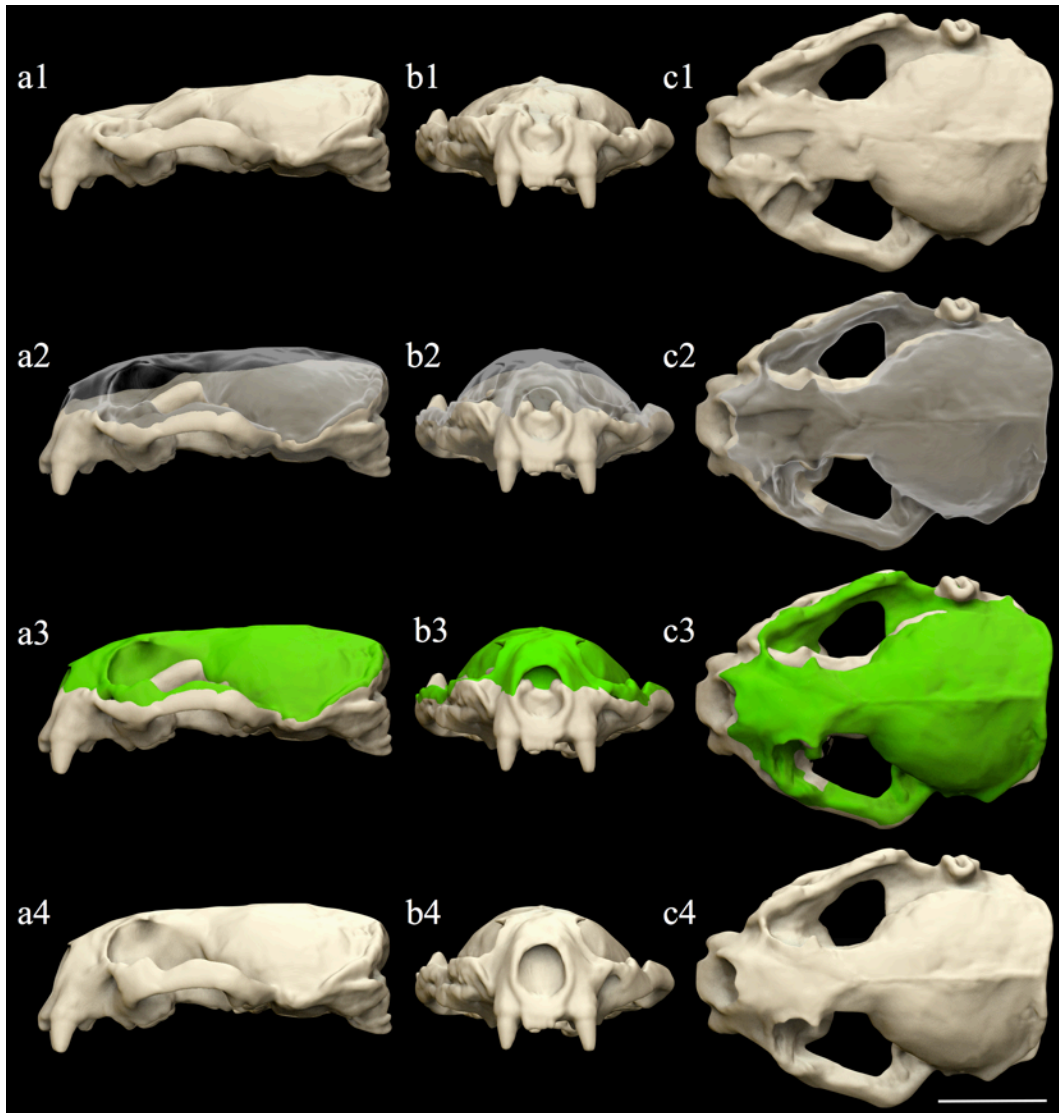


Fig. 64) Operazioni di ricostruzione del cranio di *Lutra* sp. SBAU 337654 di Pantalla (Umbria). a1) Modello 3D del cranio originale in norma laterale, b1) in norma frontale, c1) in norma dorsale. a2) Profilo 3D trasparente del cranio retrodeformato sovrapposto al modello 3D del cranio originale in norma laterale, b2) in norma frontale, c2) in norma dorsale. a3) Profilo 3D colorato del cranio retrodeformato sovrapposto al modello 3D del cranio originale in norma laterale, b3) in norma frontale, c3) in norma dorsale. a4) Modello retrodeformato in norma laterale, b4) in norma frontale, c4) in norma dorsale. Dimensione della barra, 50 mm.

compressa, conservando approssimativamente l'altezza originale del cranio. In questi mustelidi la parte dorsale del cranio risulta abbastanza piatta, seguendo un profilo lineare. Pertanto il punto di intersezione tra la cresta sagittale e quella occipitale è stato preso come riferimento per tracciare il profilo originale del cranio, in altre parole per stabilire la sua altezza. Quindi si è proceduto con la retrodeformazione, spostando la mesh non congelata. Durante questa operazione le orbite della

lontra, non visibili in norma laterale, sono state traslate dal piano orizzontale in cui erano finite a quello verticale originale.

Successivamente sono state selezionate singolarmente le ossa nasali, congelando la rimanente parte del cranio. In questo modo i nasali sono stati portati sullo stesso piano della parte dorsale dei mascellari (Fig. 64). Il collasso dei nasali e la compressione molto spinta che ha interessato soprattutto la porzione anteriore del cranio, ha causato inevitabilmente la perdita di alcune informazioni, ossia delle caratteristiche morfologiche originale del fossile. Per compensare questa perdita si è fatto riferimento alla morfologia del cranio di *Lutra canadensis* specie avente caratteristiche morfologiche simili all'esemplare di Pantalla.

4.4.4 *Felis* sp. aff. *Felis chaus* di Ingarano (Puglia)

Dal sito di Ingarano (Puglia) proviene un cranio completo di mandibola in perfetto stato di conservazione, mancante solo dell'arcata zigomatica sinistra e di una parte del mascellare sinistro (Fig. 65). Date le caratteristiche morfologiche questo reperto potrebbe essere la prima testimonianza fossile di *Felis chaus* nella penisola italiana oltre ad essere il reperto più completo e meglio conservato d'Europa. Risulta pertanto di grande importanza massimizzare la quantità di dati ricavabile da esso. Per rendere possibile la misurazione della distanza tra le due arcate zigomatiche oltre a creare un modello completo per comparazioni e ricostruzioni dei tessuti molli (muscoli), è stata utilizzata la tecnica del *mirroring* per duplicare e speculare l'arco zigomatico presente. Le operazioni sono state eseguite con il software ZBrush, selezionando l'arco zigomatico destro e duplicandolo lasciando inalterato il cranio. La porzione duplicata è stata quindi mirrorizzata (creazione di un'immagine speculare) e in seguito connessa al cranio. Le aree di sovrapposizione sono state eliminate in modo tale da rendere continua e uniforme la superficie del cranio nei punti in cui questo si connette alla parte ricostruita. Per rendere riconoscibile lo zigomo mirrorizzato, a questo è stato applicato un colore diverso dal restante cranio (Fig. 65).

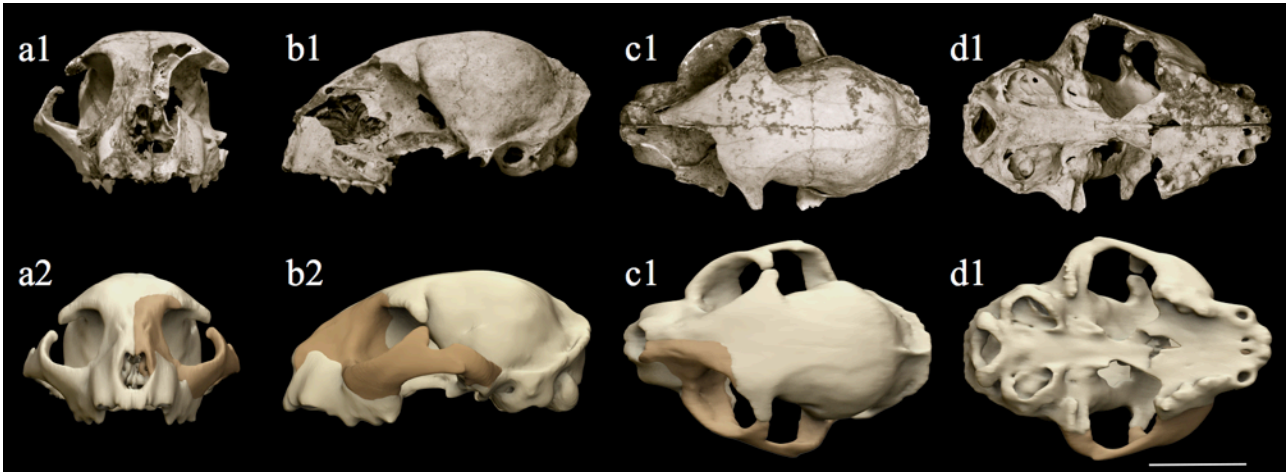


Fig. 65) Ricostruzione dello zigomo mancante di *Felis* sp. (ING 2000/17) di Ingarano (Puglia), mediante lo strumento “mirroring” disponibile sul software ZBrush. Sul modello 3D lo zigomo ricostruito è indicato con un colore scuro. a1) Foto e a2) modello 3D in norma frontale, b1) Foto e b2) modello 3D in norma laterale, c1) Foto e c2) modello 3D in norma dorsale, d1) Foto e d2) modello 3D in norma occlusale. Dimensione della barra, 50 mm.

4.5 Considerazioni conclusive

Le ricostruzioni operate mediante computer grafica, rappresentano una nuova frontiera dell'elaborazione del dato paleontologico. Le loro potenzialità sono notevolmente superiori ad ogni altro sistema convenzionale di rappresentazione, divenendo strumento e supporto indispensabile per la ricerca e la divulgazione paleontologica.

Dal momento che la paleontologia dispone di un limitato numero di campioni il più delle volte frammentati e incompleti, è di fondamentale importanza massimizzare la resa delle informazioni che essi racchiudono, sintetizzandole e proponendole sotto forma di immagini o video. Risulta inoltre chiaro come la scarsità dei campioni con cui i paleontologi dei vertebrati devono confrontarsi, esige l'utilizzo di sistemi di analisi e di ricostruzione che rendano il rischio di danno per i reperti prossimo a zero.

Riassumendo i diversi tipi di interventi finalizzati a produrre ricostruzioni parziali o complete dei fossili esaminati, ha consentito di:

- Operare su modelli digitalizzati in modo da abbattere completamente il rischio di danno per i fossili originali.
- Modificare la forma e la posizione delle ossa tramite interventi di retrodeformazione e *mirroring*.
- Eseguire riassembraggi e testare la compatibilità dei frammenti, non coinvolgendo i reperti originali.
- Realizzare ricostruzioni di masse muscolari e tessuti molli in modo versatile, veloce ed economico.
- Produrre materiale utilizzabile contemporaneamente sia per la ricerca che per la divulgazione.

La paleontologia essendo una scienza descrittiva che opera su reperti di organismi a volte molto antichi, da sempre ha avuto l'esigenza di figurare e proporre modelli interpretativi di animali estinti tramite sculture o illustrazioni. I metodi e i criteri adottati da questo settore di ricerca attingono in diversi campi della ricerca medica, combinandosi con tecniche avanzate di grafica e modellazione 3D. Questa interazione di metodi e discipline ha fatto sì che negli ultimi anni la resa delle ricostruzioni paleontologiche abbia raggiunto livelli di realismo e di dettaglio estremamente suggestivi. Attualmente questo campo è in rapida espansione tanto in paleontologia quanto in paleoantropologia, ed è possibile affermare quindi che le ricostruzioni virtuali rappresentino al giorno d'oggi l'interfaccia che connette la ricerca paleobiologica alla divulgazione di questa disciplina.

4.6 Conclusioni generali

L'adeguamento dei metodi e delle tecnologie è un fattore di cruciale importanza in ogni settore della ricerca scientifica, compresa la paleontologia. L'adozione di sistemi di indagine versatili e non invasivi, capaci di implementare le nostre conoscenze di struttura e forma dei vertebrati fossili rappresenta dunque la nuova frontiera per questa disciplina.

In questo lavoro si è tentato di mettere in risalto le elevate prestazioni delle indagini tomografiche combinate all'elaborazione e potenziamento grafico delle immagini tridimensionali, applicate allo studio dei carnivori pleistocenici. Da questo connubio tra tecnologie biomediche e grafica 3D, è nato uno strumento per la ricerca paleontologica capace di superare molti limiti propri dei sistemi di analisi convenzionali. È stato quindi possibile indagare strutture interne e densimetria delle ossa, realizzare calchi virtuali delle cavità craniali, isolare i denti dalle mandibole, ricostruire sistemi muscolari, retrodeformare fossili, operazioni queste che massimizzano la quantità di dati ricavabili dai fossili.

In particolare le analisi si sono concentrate su tre tematiche molto differenti, sebbene interconnesse tra loro non solo perché affrontate mediante analisi tomografiche ma soprattutto perché rivelano nuove informazioni e offrono interessanti spunti per la comprensione delle caratteristiche ecologiche dei carnivori studiati.

Le analisi paleopatologiche hanno messo in luce la presenza di diverse patologie orali oltre a consentirne una accurata diagnosi che a sua volta ha permesso di comprendere le loro inferenze sul comportamento alimentare di questi animali. Sulla base del decorso prolungato di alcune patologie riscontrate su un fossile di *Cuon alpinus*, è stato evidenziato ad esempio come questa condizione abbia compromesso in modo importante le capacità predatorie e alimentari di questo canide. La sua lunga sopravvivenza in condizioni patologiche, inoltre, ha consentito di valutare l'effetto del branco su questo individuo come elemento di supporto e aiuto. Combinando il dato paleopatologico a quello etologico delle forme contemporanee è stato possibile rivelare alcune particolari dinamiche sociali nei *Cuon* del Pleistocene Superiore. Altre analisi su *Canis lupus* e *Meles meles* hanno messo in evidenza come l'indagine paleopatologica sia in grado di intercettare ed interpretare anomalie morfologiche strettamente connesse a riduzioni di taglia e processi di endemizzazione. È stato

possibile inoltre stabilire i tempi occorsi ad alcuni individui patologici per recuperare il pieno o parziale funzionamento delle mandibole o dei mascellari lesionati, dando modo di capire quanto la mancanza o il danneggiamento di denti e/o parti dello splancocranio abbiano influito sulla ripresa e la sopravvivenza dell'animale. Oltre a cercare inferenze di carattere ecologico la paleopatologia ha consentito di verificare la reale natura patologica o meno di anomalie presenti su un cranio di *Acinonyx pardinensis*. La distinzione tra origine patologica o tafonomica di alcune strutture risulta cruciale per le successive interpretazioni.

La fusione tra tecniche biomediche e analisi paleoneurologiche, ha consentendo di ricreare modelli virtuali di tessuti molli, rendendo possibile lo studio degli endocast encefalici. Questi conservando l'anatomia esterna che a sua volta rivela particolarità del sistema senso-percettivo. Comparando quindi gli endocast dei carnivori fossili con le forme attuali affini, è stato possibile tracciare una prima panoramica delle diversità e similitudini delle aree senso-percettive, oltre ad utilizzare gli endocast come elemento di diagnosi per l'attribuzione tassonomica come avvenuto per il caso di *Canis lupus* del livello G di Grotta Romanelli. Il controllo incrociato tra i risultati degli studi morfofunzionali condotti sugli scheletri dei Machairodontini con quelli paleoneurologici prodotti in questo lavoro, ha consentito di confermare, smentire o addirittura rivelare nuovi aspetti ecologici di questi carnivori.

La terza tematica affrontata ha riguardato le ricostruzioni virtuali applicate alla paleontologia dei vertebrati ed in particolare ai carnivori pleistocenici. Sono state realizzate differenti tipologie di ricostruzioni atte a retrodeformare, a completare o assemblare fossili danneggiati. Questi interventi hanno consentito di conferire ai singoli reperti condizioni tali da renderli idonei per analisi comparative o per la ricostruzione di masse muscolari tramite sistemi computerizzati. Le ricostruzioni quindi non hanno solo lo scopo di migliorare la condizione del reperto per favorire successivi studi, ma offrono la possibilità di riportare i reperti danneggiati alle loro condizioni originali. Quest'ultimo aspetto non è di poco conto soprattutto nei casi in cui il fossile studiato costituisce l'unico o uno dei pochissimi esemplari noti di un determinato taxon. Oltre a fungere da supporto per analisi scientifiche le ricostruzioni svolgono un importante quanto fondamentale ruolo per la didattica e la divulgazione. In questo senso le immagini realizzate in questo lavoro, sono state sottoposte ad una serie di elaborazioni al fine di renderle quanto più chiare e leggibili anche per un pubblico di non specialisti. Questa attenzione consente di avere un doppio output del lavoro svolto,

il primo verso la ricerca puramente scientifica e il secondo verso settori altrettanto importanti quali la divulgazione e la museologia.

In conclusione la combinazione di tecnologie mediche e grafica 3D, e la loro applicazione nell'indagine paleopatologica, paleoneurologica e alle ricostruzioni, oltre ad apportare un significativo contributo per la conoscenza di questi carnivori ha forse il pregio di rendere gli studi paleontologici più dinamici, accattivanti e interdisciplinari rispetto a quanto avvenuto in passato.

BIBLIOGRAFIA

- Abel R.L., Laurini C.R. & Richter M. (2012). A palaeobiologist's guide to 'virtual' micro-CT preparation. *Palaeontologia Electronica*, 15 (2): 17 pp. palaeo-electronica.org/content/issue-2-2012-technical-articles/233-micro-ct-workflow.
- Abramov A.V. & Puzachenko A.Y. (2004). Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae). *Zool. Anz.* 244: 11-29.
- Ackerknecht H. (1955). A Short History of Medicine. Ronald Press Company.
- Akersten W.A. (1985). Canine function in *Smilodon* (Mammalia; Felidae; Machairodontinae). Natural History Museum of Los Angeles County.
- Antón M. & Galobart A. (1999). Neck function and predatory behaviour in the scimitar toothed cat *Homotherium latidens* (Owen). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 19: 771–784.
- Antón M., Salesa M.J., Pastor J.F., Sánchez I.M., Fraile S. & Morales J. (2003). Implications of the mastoid anatomy of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 140: 207–221.
- Antón M., Galobart A. & Turner A. (2005). Co-existence of scimitar-toothed cats, lions and hominins in the European Pleistocene. Implications of the post-cranial anatomy of *Homotherium latidens* (Owen) for comparative palaeoecology. *Quaternary Science Reviews* 24: 1287-1301.
- Antón M., Salesa M.J., Galobart A. & Tseng Z.J. (2013). The Plio-Pleistocene scimitar-toothed felid genus *Homotherium* Fabrini, 1890 (Machairodontinae, Homotherini): diversity, palaeogeography and taxonomic implications. *Quaternary Science Reviews*. Online.
- Argant A. (2004). Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France). The Carnivores of the late Pliocene site of Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios* 37: S133-S182.
- Aufterheide A.C. & Rodriguez-Martin C. (2006). The Cambridge Encyclopedia of human paleopathology. Cambridge University Press

- Ballesio R. (1963). Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* Fabrini. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté de Sciences de Lyon*, Nouveau Series. 9: 1-129.
- Bardeschi M.D. (1991). *Restauro: Punto e da capo*, Milano.
- Baker J.R. & Brothwell D. (1980). *Animal Diseases in Archaeology*. Academic Press, New York.
- Baker J.R. (1984). The study of animal diseases with regard to agricultural practices In: Clutton-Brock, J. & Grigson, C. eds., *Animals and Archaeology: 4. Husbandry in Europe* (BAR International Series 227). Oxford: British Archaeological Reports.
- Barone R. (2003). *Anatomia comparata dei mammiferi domestici*. Il Sole 24 Ore Edagricole.
- Bartosiewicz L., Van Neer W. & Lentacker, A. (1994). Metapodial assymetry in draft cattle. *International Journal of Osteoarchaeology*. 3: 69-75.
- Baryshnikov G.F. & Potapova O.R. (1990). Variability of the dental system in badgers (*Meles*, Carnivora) of the USSR fauna. *Zoologicheskii Zhurnal*. 69(9): 84-97.
- Baryshnikov G. (1996). The dhole, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae), from the Upper Pleistocene of the Caucasus. *Acta Zool Cracov*. 39:67-73
- Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y. & Abramov A.V. (2003). New analysis of variability of cheek teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*). *Russian J. Theriol*. 1(2): 133-149.
- Bathurst R.R & Barta J.L. (2004). Molecular evidence of tuberculosis induced hypertrophic osteopathy in a 16th-century Iroquoian dog. *Journal of Archaeological Science*. 31: 917-925.
- Bedetti C. & Pavia M. (2007). Reinterpretation of the Late Pleistocene Ingarano cave deposit based on the fossil bird associations (Apulia, South-Eastern Italy). *Riv. It. Paleont. Strat.* 113: 487-507.
- Bedetti C., Pavia M. & Sardella R. (2004). Nuovi dati sull'associazione a vertebrati fossili del Pleistocene superiore di San Sidero, Maglie (Puglia, SE Italia). IV giornate di Paleontologia, 21-23 maggio 2004.
- Bilton D.T., Mirol P.M., Mascheretti S., Fredga K., Zima J. & Searle J.B. (1998). Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards

- postglacial colonization. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265(1402): 1219-1226.
- Biknevicius A.R. & Van Valkenburgh B. (1996). Design for killing: craniodental adaptations of mammalian predators. In: Gittleman J.L. ed. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, Vol 2. Ithaca, IL: Cornell University Press, 393-428.
- Bininda-Emonds O.R.P., Gittleman J.L. & Purvis A. (1999). Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 74: 143–175.
- Bishop G.A. (1975). *The Study of Trace Fossils*. Springer.
- Brochu C.A. (2000). A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 20(1): 1-6.
- Brothwell D.R. (1967). The Evidence of Neoplasms. In: Brothwell, D.R. and Sandison, A.T., ed., *Diseases in Antiquity*, pp. 320-345.
- Brothwell D.R., Molleson T. & Metreweli C. (1968). Radiological aspects of normal variation in earlier skeletons: an exploratory study. In: Brothwell D.R. (ed.) *The Skeletal Biology of Earlier Human Populations*. Pergamon, London, pp 149–179.
- Brown L.J., Oliver R.C. & Loe H. (1989). Periodontal disease in U.S. in 1981: prevalence, severity, extent, and role in tooth mortality. *J. Priod.* 60(7):363–370.
- Brugal J.P. & Boudadi-Maligne M. (2011). Quaternary small to large canids in Europe: taxonomic status and biochronological contribution. *Quaternary International*. 243:171–182.
- Bruner E. (2003). Fossil traces of the human thought: paleoneurology and the evolution of the genus *Homo*. *Rivista di Antropologia*, 81: 29-56.
- Bruner E. & Manzi G. (2006). Digital tools for the preservation of the human fossil heritage: Ceprano, Saccopastore, and other case studies. *Journal of Human Evolution*, 21: 33-44.
- Bruner E. (2007). Cranial shape and size variation in human evolution: structural and functional perspectives. *Child's Nervous System*, 23: 1357-1365.
- Bruner E. (2008). Comparing endocranial form and shape differences in modern humans and Neandertal: a geometric approach. *PaleoAnthropology*, 2008: 93-106.

- Boitani L. (2000). Action plan for the conservation of the wolves (*Canis lupus*) in Europe. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats (Bern Convention). Nature and Environment n.113. Council of Europe Publishing.
- Boitani L., Lovari S. & Vigna Taglianti A. (2003). Fauna d'Italia, Mammalia III, Carnivora – Artiodactyla. V. of 434 pp. Edizioni Calderini de Il Sole 24 ORE Edagricole S.r.l
- Bologna P., Di Stefano G., Manzi G., Petronio C., Sardella R. & Squazzini E. (1994). Late Pleistocene mammals from the Melpignano (LE) “Ventarole”: preliminary analysis and correlations. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 33: 265-274.
- Boscato P. (2001). Le faune dello strato I dell’area esterna di Paglicci (Rignano Garganico). Atti del 21° Convegno sulla Preistoria, Protostoria e Storia della Daunia. San Severo, pp. 43-56.
- Boule M. & De Villeneuve L. (1927). La grotte de l’Observatoire a Monaco. *Arch Inst Paléontol Hum Mém.* 1:1–112.
- Burger J., Rosendahl W., Loreille O., Hemmer H., Eriksson T., Götherstöm A., Hiller J., Collins M.J, Wess T. & Alt K.W. (2004). Molecular phylogeny of the extinct cave lion *Panthera leo spelaea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30(3): 841-849.
- Caloi L. & Palombo M.R. (1986). Resti di carnivori in livelli del Pleistocene medio inferiore affioranti al km 2 del G.R.A. (Roma). *Bollettino del Servizio Geologico d’Italia CIV*: 141-156.
- Caloi L. & Palombo, M.R. (1998). Complessi faunistici e variazioni ambientali nel Villafranchiano-Aureliano medio dell’Italia centrale. *Biogeographia*. 19: 27-34.
- Capasso Barbato L., Cassoli P.F., Minieri M.R., Petronio C., Sardella R. & Scarano M. (1992). Note preliminari sulla fauna pleistocenica di Ingarano. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 31: 155-234.
- Carlson K.J., Stout D., Jashashvili T., de Ruiter D.J., Tafforeau P., Carlson K. & Berger L.R. (2011). The Endocast of MH1, *Australopithecus sediba*. *Science*. 333(6048): 1402-1407.
- Carranza F.A., Klokkevold P.R., Takei H.H. & Newman M.G. (2011). Parodontologia Clinica. Antonio Delfini Editore.

- Cherin M., Iurino D.A., Sardella R. & Rook L. (in press). *Acinonyx pardinensis* (Carnivora, Felidae) from the Early Pleistocene of Pantalla (Italy): Predatory behavior and ecological role of the giant Plio-Pleistocene cheetah. *Quaternary Science Reviews*.
- Cherin M., Bertè D.F., Rook L. & Sardella R. (2013). Re-Defining *Canis etruscus* (Canidae, Mammalia): A New Look into the Evolutionary History of Early Pleistocene Dogs Resulting from the Outstanding Fossil Record from Pantalla (Italy). *Journal of Mammalian Evolution*. (online).
- Cherin M., Bertè D.F., Sardella R. & Rook L. (2013). *Canis etruscus* (Canidae, Mammalia) from Pantalla (Perugia, central Italy): an element of the late Villafranchian large carnivore guild of Italy. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 52(1): 11-18.
- Cherin M., Iurino D.A. & Sardella R. (2013). New well-preserved material of *Lynx issiodorensis valdarnensis* (Felidae, Mammalia) from the Early Pleistocene of Pantalla (central Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 52(2): 103-111.
- Chhem R.K. (2007). Paleoradiological studies of Royal Egyptian mummies: history, development and future challenges. Abstract, VI World Congress on Mummy Studies, 20-24 February, Lanzarote.
- Chhem R.K. (2008). Paleoradiology: History and New Developments. In Chhem R.K. & Brothwell D.R. (ed.), *Paleoradiology Imaging Mummies and Fossils*, Springer: 1-10.
- Clutton-Brock, J. (1987). *A natural history of domesticated mammals*. Cambridge University Press.
- Creel S. & Creel N.M. (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*. 50:1325–1339.
- Crusafont-Pairó M. & Truyols-Santonja J. (1956). A biometric study of evolution of fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314-332.
- Crusafont-Pairó M. & Truyols-Santonja J. (1957). Estudios morfométricos en la evolución Fisípedos. I. Los módulos angulares α y β . II. Los parámetros lineales P, C, y T. *Boletino Instituto Geologico y Minero España* 68: 1-140.
- Crusafont-Pairó M. & Truyols-Santonja J. (1958). A Quantitative study of stasigenesis in fissiped carnivores. *Nature* 181: 289-290.

- Conroy G. & Vannier M. (1991). Dental development in South African australopithecines. Part II: Dental stage assessment. *American Journal of Physical Anthropology* 86:137–156.
- Courchamp F. & Macdonald D.W. (2001). Crucial importance of pack size in the African wild dog *Lycaon pictus*. *Anim Conserv.* 4:169–174.
- Courchamp F., Rasmussen G.S.A. & Macdonald D.W. (2002). Small pack size imposes a trade-off between hunting and pup-guarding in the painted hunting dog *Lycaon pictus*. *Behav Ecol.* 13:20–27.
- Cupere B., de. Lentacker A., Van Neer W., Waelkens M. & Verslype L. (2000). Osteological evidence for the draught exploitation of cattle: first applications of a new methodology. *International Journal of Osteoarchaeology.* 10: 254-267.
- Damasio A., 2005. Human brain anatomy in computerized images. Oxford University Press.
- Dart R. (1925). *Australopithecusa africanus* the man-ape of South Africa. In: A Century of nature. Twenty-One Discoveries that changed Science and the World. The University Chicago Press.
- Davidar ERC (1973) Dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus*) mating. *Journal of Bombay Natural History Society.* 70:373–374.
- Davidar E.R.C. (1975). Observations at the dens of the dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus* Pallas). *Journal of Bombay Natural History Society.* 71:373–374.
- Deacon T.W. (1990). Rethinking mammalian brain evolution. *American Zoologist.* 30(3): 629-705.
- DeBowes L.J. (2000). Dentistry: periodontal aspects. In: Ettinger SJ, Feldman EC (ed.) Textbook of Veterinary Internal Medicine: Diseases of the Dog and Cat, 5th edn. Saunders, Philadelphia, pp 1127–1142.
- De Giuli G. (1983). Le faune pleistoceniche del Salento. 1. La fauna di San Sidero 3. I Quaderni, Museo di Paleontologia di Maglie. 1: 47-84.
- Del Campana D. (1913). I cani Pliocenici di Toscana. *Palaeontographia Italica* XIX: 189-254.
- Del Campana D. (1916). Nuove ricerche sui felini del Pleistocene italiano. *Palaeontographia Italica.* XXI, XXII: 1-33.
- Del Campana D. (1923). Sopra un *Cuon* e una *Mustela* del Quaternario di Equi (Alpi Apuane).

Rendiconti della Reale Accademia dei Lincei, Cl. Sc. Fis. Mat. Nat. 32:170–172.

Del Campana D. (1947). Carnivori quaternari della Tecchia e della caverna di Equi nelle Alpi Apuane (mustelidi, canidi, felidi). *Palaeontographia Italica*. XLIV: 1-42.

Del Campana D. (1954). Carnivori quaternari della Tecchia e Caverna di Equi nelle Alpi Apuane. *Palaeontografica Italica*. 44:4–21.

Dettwyler K.A. (1991). Can Paleopathology provide evidence for “compassion”? *American Journal of Physical Anthropology*. 84: 375-384.

Diedrich C.G. (2013). Late Pleistocene leopards across Europe e northernmost European German population, highest elevated records in the Swiss Alps, complete skeletons in the Bosnia Herzegovina Dinarids and comparison to the Ice Age cave art. *Quaternary Science Review*. 76: 167-193.

DiMaio V.J. & DiMaio D. (2001). *Forensic Pathology*. CRC Press.

Di Stefano G., Petronio C. & Sardella R. (1994). Il significato biocronologico e paleoecologico di alcuni taxa di mammiferi del Plio-Pleistocene dell'Italia centrale. *Studi Geologici Camerti*, volume speciale 1994 “Biostratigrafia dell'Italia centrale”. 459-467.

Dong W. (2008). Virtual cranial endocast of the oldest giant panda (*Ailuropoda microta*) reveals great similarity to that of its extant relative. *Naturwissenschaften*. 95: 1079-1083.

Drehmer C.J., Fábian M.E. & Menegheti J.O. (2004). Dental anomalies in the Atlantic population of South American sea lion, *Otaria byronia* (Pinnipedia: Otariidae): evolutionary implications and ecological approach. *L. A. J. A. M.*. 3(1): 7-18, California.

Durbin L.S., Venkataraman A., Hedges S. & Duckworth W. (2004). Dhole (*Cuon alpinus*). In: Sillero-Zubiri C., Hoffman M., Macdonald D.W. (ed.) *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs*. Oxford University Press, UK, pp 210–219.

Elzay R.P. & Hughes R.D. (1969). Anodontia in a cat. *J. Am. Vet. Med. Associ.* 154: 667-670.

Emerson S.B. & Radinsky L.B. (1980). Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology*. 6: 295–312.

Enlow D.H. (1990). *Facial Growth*. 562 pp. WB Saunders Company, Philadelphia.

- Estes R.D. & Goddard J. (1967). Prey selection and hunting behaviour of the African hunting dog. *J Wildl Manag.* 31:52–70.
- Ewer R.F. (1973). The carnivores. Cornell University Press, Ithaca and London
 Fox MW (1971) Behaviour of wolves, dogs and related canids. Cape, London.
- Fabiani R. (1923). La fauna mammologica quaternaria della Buca del Tasso. Atti del Comitato per le ricerche di Paleontologia umana in Italia. *Arch l'Antropol e l'Etnologia.* 52:10–21.
- Fabiš M. (2004). Palaeopathology of Findings among Archaeofaunal Remains of Small Seminar Site in Nitra. *Acta Veterinaria Brno.* 73(1): 55-58.
- Fabrini E. (1890). I Machairodus (*Meganthereon*) del Val d'Arno superiore. *Bollettino Comitato Geologico d'Italia.* 21: 121-144.
- Fabrini E. (1896). La lince del Pleistocene italiano. *Palaeontographia Italica* II: 1-24.
- Falk D. (1987). Hominid paleoneurology. *Annual Review of Anthropology*, 16: 13-30.
- Fentress J.C. & Ryon J. (1982). A long-term study of distributed pup feeding in captive wolves. In: Harrington FH, Paquet PC (eds) *Wolves of the world: perspectives of behavior, ecology and conservation.* Noyes Publications, Park Ridge, pp 238–261.
- Ferrara B. (1965). La determinazione dell'età negli animali. Edizioni Scientifiche Italiane, Napoli.
- Ficcarelli G. (1979). The Villafranchian machairodonts of Tuscany. *Palaeontographia Italica* 71: 17-26.
- Ficcarelli G. (1984). The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. *Palaeontographia Italica.* LXXIII: 94-103.
- Fornaca-Rinaldi G. & Radmilli A.M. (1968). Datazione col metodo Th230/U238 di stalagmiti contenute in depositi mousteriani. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali serie A.* 75: 639-646.
- Fox M.W. (1984). The whistling hunters. Field studies of the Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*). State University of New York Press.
- Gentili S., Ambrosetti P. & Argenti P. (1997). Large carnivores and other mammal fossils from the early alluvial plain of the Tiberino Basin (Pantalla, central Italy). Preliminary reports.

Bollettino della Società Paleontologica Italiana. 36: 233–240.

- Gipson P.S., Ballard W.B., Nowak R.M. & Mech L.D. (2000). Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear. *Journal of Wildlife Management*. 64: 752–758.
- Gittleman J.L. (1985). Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-554.
- Gliozzi E., Abbazzi L., Ambrosetti P., Argenti P., Azzaroli A., Caloi L., Capasso Barbato L., Di Stefano G., Esu D., Ficarelli G., Girotti O., Kotsakis T., Masini F., Mazza P., Mezzabotta C., Palombo M.R., Petronio C., Rook L., Sala B., Sardella R., Zanalda E. & Torre D. (1997). Biochronology of selected Mammals, Molluscs, Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 103: 369-388.
- Goldfuss G.A. (1832). *Naturhistorischer Atlas*. Arnz & Co. Dusseldorf.
- González S.V. (2011). Aplicación de los modelos de distribución de especies hacia el pasado. Análisis de la distribución y extinción las poblaciones europeas de hiena manchada (*Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777)) durante el Pleistoceno. PhD Thesis.
- Gorjanovic-Kramberger K. (1901). Der palaeolithische Mensch und seine Zeitgenossen aus dem Diluvium von Krapina in Kroatien. *Mittheilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wie*, 31: 164-197.
- Gorjanovic-Kramberger K. (1902). Der palaeolithische Mensch und seine Zeitgenossen aus dem Diluvium von Krapina in Kroatien. *Mittheilungen der Anthropologischen Gesellschaft in Wien*. 32: 189-216.
- Graham R.W. (1976). Pleistocene and Holocene mammals, taphonomy and paleoecology of the Friesenhahn Cave local fauna, Bexar County, Texas. Unpubl. Ph.D. dissertation, University of Texas, 233 pp.
- Gross S.D. (1855). A Practical Treatise on the Diseases, Injuries, and Malformations of the Urinary Bladder, the Prostate Gland, and the Urethra. Blanchard and Lea.
- Hancox M. (1988). Dental anomalies in the Eurasian badger. *Journal of Zoology*. 216: 606-608.

- Hemmer H., Kahlke R.D., Vekua A.K. (2011). The cheetah *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) s.l. at the hominin site of Dmanisi (Georgia) e A potential prime meat supplier in Early Pleistocene ecosystems. *Quaternary Science Reviews*. 30: 2703-2714.
- Hesse P. & Wapnish B. (1985). *Animal Bone Archaeology*. Taraxacum. Washington, D.C. Hopley, P.J. (2001) Pleisiosaur spinal pathology: The first fossil occurrence of Schmorl. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 21(2) 253-260.
- Higham C.F.W., Kijngam A., Manly B.F.J. & Moore S.J.E. (1981). The bovid third phalanx and prehistoric ploughing. *Journal of Archaeological Science*. 8: 353-65.
- Hock J.M., Kim S. (1987). Blood flow in healed and inflamed periodontal tissues of dogs. *Journal of Periodontal Research*. 22(1): 1–5.
- Hofer H.O. & Wilson J.A. (1967). An endocranial cast of an Early Oligocene Primate. *Folia Primatologica*. 5: 148-152.
- Holekamp K.E., Sakai S.T., Lundrigan B.L. (2007). Social intelligence in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Phil. Trans. R. Soc. B*. 362: 523-538
- Holloway R.L., Broadfield D.C. & Yuan M.S. (2004). *The human fossil record Volume Three Brain Endocasts - The Paleoneurological Evidence*. 315 pp. Wiley-Liss, Hoboken, New Jersey.
- Iurino D.A., Danti M., Della Sala S.W. & Sardella R. (2013a). Modern techniques for ancient bones: Vertebrate Palaeontology and medical CT analysis. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. (online).
- Iurino D.A., Fico R., Petrucci M. & Sardella R. (2013b). A Pathological Late Pleistocene canid from San Sidero (Italy): implications for social- and feeding-behaviour. *Naturwissenschaften*, 100: 235-243.
- Iurino D.A. & Sardella R. (in press). Medical CT scanning and the study of hidden oral pathologies in fossil carnivores. *Paläontologische Zeitschrift*.
- Iurino D.A. (in press). Body size reduction and tooth agenesis in Late Pleistocene *Meles meles* (Carnivora, Mammalia) from Ingarano (Southern Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*.

- Johnson, K.A. & Watson, A.D. (2000). Skeletal diseases. In: Ettinger SJ, Feldman EC (ed.) Textbook of Veterinary Internal Medicine: Diseases of the Dog and Cat, 2, 5th ed. Saunders, Philadelphia, pp 1887–1916.
- Kaplan M.L., Jeffcoat M.K. & Goldhaber P. (1982). Blood flow in gingiva and alveolar bone in beagles with periodontal disease. *Journal of Periodontal Research*. 17(4): 384–389.
- Kinoshita A.O.S., Takahashi K.Y.S. & Ishikawa I. (1997). Periodontal re generation by application of recombinant human bone morpho- genic protein-2 to horizontal circumferential defects created by experimental periodontitis in beagle dogs. *Journal of Periodontology*. 68 (2):103–109.
- Klein R.G. & Cruz-Urbe K. (1984). The Analysis of Bones from Archaeological Sites. University of Chicago Press. Chicago.
- Knick S.T. (1990). Ecology of bobcats relative to exploita- tion and a prey decline in southeastern Idaho. *Wildlife Monographs*. 108: 1–42.
- Koenig W. (1896). 14 Photographien von Roentgen-Strahlen aufgenommen im Physikalischen Verein zu Frankfurt a. M. Leipzig: Johann Ambrosius Barth.
- Kotsakis T. & Palombo M.R. (1979). Un cranio di *Panthera pardus* (L.) del Pleistocene medio superiore di Monte Sacro (Roma). *Geologica Romana*. 18: 137-155.
- Koehler G.M. & Hornocker M.G. (1991). Seasonal resource use among mountain lions, bobcats, and coyotes. *Journal of Mammalogy*. 72, 391–6.
- Kruuk H. & Turner M. (1967). Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa. *Mammalia*. 31:1–27.
- Kruuk H. (1972). *The spotted hyena. A study of predation and social behavior*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kurtén B. (1968). Pleistocene mammals of Europe. Aldine Publishing Company, Chicago.
- Kurtén B. (1978). The lynx from Etouaires, *Lynx issiodorensis* (Croizet and Jobert), late Pliocene. *Ann. Zool. Fennici* 15: 314-322.
- Kvam T. (1985). Supernumerary teeth in the European lynx, *Lynx lynx lynx*, and their evolutionary

- significance. *J. Zool.* 206: 17-22.
- Lazar P., Konjević D., Kierdorf U., Njemirovskij V., Čurlík J. & Grubešić M. (2008). Traumatic injury to the incisive bones and maxillary dentition in a male gray wolf (*Canis lupus* L.) from Slovakia. *Eur J Wildl Res.* 55:85–89.
- Lewis M.E. (1997). Carnivoran paleoguilds of Africa: implications for hominid food procurement strategies. *Journal of Human Evolution* 32: 257-288.
- Lewin P.K. & Harwood-Nash D.C. (1977a). X-ray computed axial tomography of an ancient Egyptian brain. *ICRS Medical Science.* 5: 78.
- Lewin P.K. & Harwood-Nash D.C. (1977b). Computerized axial tomography in medical archaeology. *Paleopathology Newsletter.* 17: 8-9.
- Leyhausen P. (2001). Il comportamento dei gatti. Adelphi.
- Lovell N.C. (1997). Trauma in Paleopathology. *Yearb Phys Anthropol.* 40:139–170.
- Lyman R.L. (1994). Vertebrate Taphonomy. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lynch J.M. (1994). Morphometric variation in the Badger (*Meles meles*): clinal variation in cranial size and shape across Eurasia. *Small. Carn. Cons., IUCN.* 10: 6-7.
- Lyras G.A & Van Der Geer A.A.E. (2003). External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: Canidae). *Zoological Journal of the Linnean Society.* 138, 505–522.
- Macdonald D.W. & Loveridge A.J. (2010). The biology and conservation of wild felids. Oxford University Press.
- Macdonald D.V. & Sillero-Zubiri C. (2010). The biology and conservation of wild canids. Oxford University Press.
- Macrini T.E., Rougier G.W & Rowe T. (2007). Description of a Cranial Endocast From the Fossil Mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiiformes) and Its Relevance to the Evolution of Endocranial Characters in Therians. *The Anatomical Record.* 290: 875-892.
- Malcolm J.R. & Marten K. (1982). Natural Selection and the communal rearing of Pups in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Behav Ecol Sociobiol.* 10:1–13.

- Marean C.W. & Ehrhardt C.L. (1995). Palaeoanthropological and palaeological implication of the taphonomy of a sabertooth's den. *Journal of Human Evolution*. 29: 515-547.
- Martínez-Navarro B. & Rook L. (2003). Gradual evolution in the African hunting dog lineage systematic implications. *C. R. Palevol*. 2:695– 702.
- Mallison H. (2011). Digitizing Methods for Paleontology: Applications, Benefits and Limitations. In Ashraf M.T.E. (ed.), *Computational Paleontology*, Springer: 7-38.
- Manzi G., Bruner E., Caprasecca S., Gualdi G. & Passarello P. (2001). CT-scanning and virtual reproduction of the Saccopastore Neanderthal crania. *Rivista di Antropologia*, 79: 61-72.
- McKenna M.C., Bell S.K. (1997). *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York.
- Meade G.E. (1961). The saber-toothed cat, *Dinobastis serus*. Bulletin of the Texas Memorial Museum, 2: 23–60.
- Meloro C., Raia P. & Barbera C. (2007). Effect of predation on prey abundance and survival in Plio- Pleistocene mammalian communities. *Evolutionary Ecology Research*. 9: 505-525.
- Michard J.G. (1989). I dinosauri misteri di una scomparsa. Universale Electra/Gallimard.
- Miles A.E.W. & Grigson C. (2003). Colyer's Variations and Diseases of the Teeth of Animals. Cambridge University Press, Cambridge.
- Moodie R.L. (1921). *Studies in the Paleopathology of Egypt*. Chicago: University of Chicago Press.
- Moodie R.L. (1930). Roentgenologic studies of Egyptian and Peruvian mummies. In: Laufer B. (ed.), *Anthropology Memoirs of the Field Museum*, Vol III, Field Museum of Natural History, Chicago: 1-65.
- Moodie R.L. (1967). General Considerations of the Evidences of Pathological Conditions Found Among Fossil Animals (1917). In: Brothwell D.R. & Sandison A.T., ed. *Diseases in Antiquity*, pp. 31-46.
- Morales J., Soria D., Montoya P., Perez B. & Salesa M.J. (2003). *Caracal depereti* Nov. Sp. y *Felis* aff. *sylvestris* (Felidae, Mammalia) del Plioceno inferior de Layna (Soria, España). *Estudios Geologico* 59: 229-247.

- Moss M.L. & Young R.W. (1960). A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology*, 18: 281-292.
- Neal E. & Cheeseman C. (1996). Badgers. V. of 271 pp. Poyser Ltd, London.
- Neville B.W., Damm D.D., Allen C.M. & Bouquot J.E. (2002). Oral & maxillofacial pathology. W. B. Saunders Company
- Nowak R.M. (2005). Walker's Carnivores of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- Nyman S., Lindhe J. & Ericsson I. (1978). The effect of progressive tooth mobility on destructive periodontitis in the dog. *Journal of Clinical Periodontology*. 5:213–225.
- Olejniczak A., Tafforeau P., Feeney R. & Martin L. (2008). Three-dimensional primate molar enamel thickness. *Journal of Human Evolution*. 54:187–195.
- O'Regan H.J. & Turner A. (2004). Biostratigraphic and palaeoecological implications of new fossil felid material from the Plio-Pleistocene site of Tegelen, the Netherlands. *Palaeontology*. 47: 1181-1193.
- Ortner D.G. (2003). Identification of Pathological Conditions in Human Skeletal Remains, 2nd edition. Academic Press, Amsterdam.
- Page R.C. & Schroeder H.E. (1981). Spontaneous chronic periodontitis in adult dogs: a clinical and histopathological survey. *Journal of Periodontology*. 52(2):60–73.
- Pallua N. & Suschek C.V. (2011). Tissue engineering: from Lab to Clinic. Springer.
- Palmqvist P., Arribas A. & Martinez-Navarro B. (1999). Ecomorphological study of large canids from the lower pleistocene of Southern Spain. *Lethaia* 32: 75-88.
- Palmqvist P., Mendoza M., Arribas A. & Gröcke D.R. (2002). Estimating the body mass of Pleistocene canids: discussion of some methodological problems and a new 'taxon free' approach. *Lethaia* 35: 358-360.
- Palmqvist P., Gröcke D.R., Arribas A. & Fariña R.A. (2003). Paleoecological reconstruction of a lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{18}\text{O}$, Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology*. 29: 205-229.

- Palmqvist P., Torregrosa V., Pérez -Claros J.A., Martínez-Navarro B. & Turner A. (2007). A reevaluation of the diversity of *Megantereon* (Mammalia, Carnivora, Machairodontinae) and the problem of species identification in extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 27: 160-175.
- Palombo M.R., Azanza B. & Alberdi M.T. (2003). Italian mammal biochronology from the late Miocene to middle Pleistocene: a multivariate approach. *Geologica Romana*. 36 (2000-2002): 335-368.
- Pavia M., Zunino M., Coltorti M., Angelone C., Arzarello M., Bagnus C., Bellucci L., Colombero S., Marcolini F., Peretto C., Petronio C., Petrucci M., Pieruccini P., Saredella R., Tema E., Villier B. & Pavia G. (2012). Stratigraphical and palaeontological data from the Early Pleistocene Pirro 10 site of Pirro Nord (Puglia, south eastern Italy). *Quaternary International*. 267: 40-55.
- Pavlović D., Gomerčić T., Gužvica G., Kusak J. & Huber D. (2007). Prevalence of dental pathology in wolves (*Canis lupus* L.) in Croatia. *Vet. Arhiv*. 77: 291–297.
- Peigné S., de Bonis L., Likies A., Mackaye H.T., Vignaud P. & Brunet M. (2005). A new machairodontine (Carnivora, Felidae) from the Late Miocene hominid locality of TM 266, Toros-Menalla, Chad. *Comptes rendus palevol*, 4(3): 243-253.
- Petrucci M., Romiti S. & Sardella R. (2013). The Middle-Late Pleistocene *Cuon* Hodgson, 1838 (Carnivora, Canidae) from Italy. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 51(2): 137-148.
- Petrucci M., Cipullo A., Martínez-Navarro B., Rook L. & Sardella R. (2013). The late Villafranchian (Early Pleistocene) carnivores (Carnivora, Mammalia) from Pirro Nord (Italy). *Palaeontographica Abteilung A*. 298: 113-145.
- Pejčić A., Obradović R., Kesić L. & Kojović D. (2007). Smoking and periodontal disease a review. *Facta Univ Ser Med Biol*. 14(2):53–59.
- Pradel A., Langer M., Maisey J.M., Geffard-Kuriyama D., Cloetens P., Janvier P. & Tafforeau P. (2009). Skull and brain of 300-million-year-old chimaeroid fish revealed by synchrotron holotomography. *PNAS*. 106(13): 5224-5228.

- Radinsky L.B. (1975). Primate brain evolution. *American Scientist*. 63:656–663.
- Radinsky L.B. (1975). Evolution of the Felid Brain. *Brain Behaviour and Evolution*. 11: 229–242.
- Radinsky L.B. (1981a). Evolution of skull shape in carnivores, 1: representative modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society*. 15: 369–388.
- Radinsky L.B. (1981b). Evolution of skull shape in carnivores, 2: additional modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society*. 16: 337–355.
- Radinsky L.B. (1982). Evolution of skull shape in carnivores 3. The origin and early radiation of modern carnivores families. *Paleobiology*. 8: 177-195.
- Radinsky L.B. (1985). Approaches in evolutionary morphology: a search for patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 16: 1-14.
- Raia P. & Meiri S. (2006). The island rule in large mammals: Paleontology meets Ecology. *Evolution*. 60(8): 1731-1742.
- Rawn–Schatzinger V. (1992). The scimitar Cat *Homotherium serum* Cope. Illinois State Museum Reports of Investigation, 47: 1–80.
- Reisz R.R. & Tsuji L.A. (2006). An articulated skeleton of *Varanops* with bite marks: the oldest known evidence of scavenging among terrestrial vertebrates. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 26:1021–1023
- Reisz R.R., Scott D.M., Pynn B.R. & Modesto S.P. (2011). Osteomyelitis in a Paleozoic reptile: ancient evidence for bacterial infection and its evolutionary significance. *Naturwissenschaften*. 98:551–555.
- Resnick D. & Kransdorf M.J. (2005). Bone and Joint Imaging. 3rd Edition. 1522 pp. Elsevier Saunders, Philadelphia.
- Ripoll M., Pérez J., Sanchis Serra A., Tortosa J. & Montañana I. (2010). Presence of the genus *Cuon* in upper Pleistocene and initial Holocene sites of the Iberian Peninsula: new remains identified in archaeological contexts of the Mediterranean region. *J Archaeol Sci*. 37:437–450.
- Roberts C. & Manchester K. (2005). The Archaeology of Disease, 3rd ed. Cornell University Press, Ithaca.

- Rogers J. & Waldron T. (1995). A field guide to joint disease in archaeology. John Wiley, Chichester .
- Rohland N., Pollack J.L., Nagel D., Beauval C., Airvaux J., Pääbo H.M. (2005). The population history of extant and extinct hyaenas. *Mol. Biol. Evol.* 22: 2435-2443.
- Ronan R., Abel R.L., Johnson K., & Perry C. (2010). Quantification of porosity in *Acropora pulchra* (Brook 1891) using X-ray micro-computed tomography techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 396:1-9.
- Rooney J.R. (1997). Equid Paleopathology. *Journal of Equine Veterinary Science*. 17(8): 430-446.
- Rook L. (1993). I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio. Tesi di Dottorato di Ricerca in Paleontologia, Università di Modena, Firenze , Bologna, Roma "La Sapienza".
- Rook L. & Torre D. (1996). The wolf-event in western Europe and the beginning of the Late Villafranchian. *Neuse Jahrbuch Geologie und Palantologie Mh H.* 8: 495-501.
- Rook L. & Martínez-Navarro B. (2010). Villafranchian: the long story of a Plio-Pleistocene European large mammal biochronologic unit. *Quaternary International*. 219: 134–144.
- Rothschild B.M. (1997). Dinosaurian paleopathology. In: Farlow JO, Brett-Surman MK (ed.) The complete dinosaur. Indiana University Press, Indianapolis, pp 427–448.
- Rothschild B.M. & Martin L.D. (2006). Skeletal Impact of Disease. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 33: 1-226, Chicago.
- Ruprecht A.L. (1978). Dentition Variations in the Common Polecat in Poland. *Acta Theriolo.* 23(12): 239-245.
- Saab G., Chhem R.K. & Bohay N.R. (2008). Paleoradiologic Techniques. In Chhem R.K. & Brothwell D.R. (eds), *Paleoradiology Imaging Mummies and Fossils*, Springer: 15-54.
- Sacco T. & Van Valkenburgh B. (2004). Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Zoology*. 263: 41–54.
- Sala, B. (1980). Faune a grossi mammiferi nel Pleistocene superiore. *AA. VV, I Vertebrati fossili italiani. Catalogo della mostra*, 235-238.
- Sardella R. (1994). Sistematica e distribuzione stratigrafica dei macairodonti dal Miocene Superiore

- al Pleistocene. PhD Thesis. Universities of Modena, Bologna, Firenze, Roma “La Sapienza”, 167 pp.
- Sardella, R. (1998). The Plio-Pleistocene Old World dirk-toothed cat *Megantereon ex gr. cultridens* (Mammalia, Felidae, Machairodontinae), with comments on taxonomy, origin and evolution. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie—Monatshefte* 207: 1–36.
- Sardella, R. (2004). Late Villafranchian and Galerian carnivores (Mammalia) from the Tyrrhenian coastal area of Central Italy. In *the 118^o International Seckenberg Conference* (p. 228).
- Sardella R., Palombo M.R., Petronio C., Bedetti C. & Pavia M. (2006). The early Middle Pleistocene large mammal faunas of Italy: an overview. *Quaternary International*. 149: 104-109.
- Sardella R. & Werdelin L. (2007). *Amphimachairodus* (Felidae, Mammalia) from Sahabi (Latest Miocene-Early Pliocene, Libya), with a review of African Miocene Machairodontinae. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. 113(1): 67-77.
- Sardella R. & Iurino D.A. (2012). The latest Early Pleistocene sabertoothed cat *Homotherium* (Felidae, Mammalia) from Monte Peglia (Umbria, central Italy). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*. 51(1): 15-22.
- Sardella R., Bertè D., Iurino D.A., Cherin M. & Tagliacozzo A. (2013). The wolf from Grotta Romanelli (Apulia, Italy) and its implications in the evolutionary history of *Canis lupus* in the Late Pleistocene of Southern Italy. *Quaternary International*. (online).
- Saveliev S.V. & Alifanov V.R. (2007). A new study of the brain of the predatory dinosaur *Tarbosaurus bataar* (Theropoda, Tyrannosauridae). *Paleontological Journal*. 41(3): 281-289.
- Schaller G.B. (1972). *The Serengeti lion. (A study of predator-prey relations)*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Schwartz G. (2000). Taxonomic and functional aspects of the patterning of enamel thickness distribution in extant large-bodied hominoids. *American Journal of Physical Anthropology* 111:221–244.
- Sigerist H.E. (1961). A History of Medicine. Volume II (pp. 260-95). New York: Oxford University Press.

- Sollas W.J. (1994). A Method for the Investigation of Fossils by Serial Sections. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. Series, B. 196: 259-265.
- Sommer R.S. & Nadachowski A. (2006). Glacial refugia of mammals in Europe: evidence from fossil records. *Mammal Rev.* 36(4): 251-265.
- Sotnikova M. & Nokolskiy P. (2006). Systematic position of the cave lion *Panthera spelaea* (Goldfuss) based on cranial and dental characters. *Quaternary International*. 142-143: 218-228.
- Srivastav A. & Nigam P. (2010). National Studbook of Asiatic wild dog (*Cuon alpinus*). Wildlife Institute of India, Dehradun and Central Zoo Authority, New Delhi.
- Strillou X., Boutigny H., Soueidan A. & Layrolle P. (2010). Experimental animal models in periodontology: a review. *Open Dent J.* 4: 37–47.
- Sutton M.D. (2008). Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society B.* 275: 1587-1593.
- Sven De Greef D.D.S. & Guy Willems D.D.S. (2005). Three-Dimensional Cranio-Facial Reconstruction in Forensic Identification: Latest Progress and New Tendencies in the 21st Century. *Journal of Forensic Sciences.* 50(1): 12-17.
- Swinton W.E. (1981). Sir Marc Armand Ruffer: one of the first palaeopathologists. *Canadian Medical Association Journal.* 124(10): 1388.
- Szuma E. (1994). Quasi-continuous variation of the first premolars in the Polish population of the badger *Meles meles*. *Acta Theriol.* 39(2): 201-208.
- Tasnadi-Kubacska, A. (1962). Paleopathologie: Pathologie der Vorzeitlichen Tiere. Gustav Fischer, Jena.
- Tedford R.H., Wang X. & Taylor B.E. (2009). Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History.* 325: 1-218.
- Testu A. (2006). Etude paléontologique et biostratigraphique des Felidae et Hyaenidae pléistocènes de l'Europe méditerranéenne. Phd thesis Université de Perpignan.

- Thenius E. (1954a). On the origins of the dhole. *Osterr Zool Zeitsch* 5: 377–388.
- Thenius E. (1954b). Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung *Cuon*. *Neues Jb Geol Paläontol.* 99: 230–286
- Thomas R., Davies J. & Fabiš M. (2002). Palaeopathology and its contribution to the study of animal husbandry. Session Abstract. *Book of Abstracts for the International Council of Archaeozoology*. 9th conference.
- Tinalli L. & Rook L. (2007). Italian fossil macaques: new data on palaeopathology and ontogenetic patterns. In Coccioni R. & Marsili A. (eds), Proceedings of the “Giornate di Paleontologia 2005”. Grzybowski Foundation Special Publication, 12:105-109.
- Torre D. (1967). I cani villafranchiani della Toscana. *Palaeontographia Italica* 63: 113-38.
- Torre D., Ficcarelli G., Masini F., Rook L. & Sala B. (1992). Mammal dispersal events in the early Pleistocene of Western Europe. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*. 153: 51-58.
- Tumlison R., Wilhide J.D. & McDaniel R. (1989). Dental pathology in selected Carnivores from Arkansas. *Proc Ark Acad Sci*. 43:80–83.
- Turner A. (1987). *Megantereon cultridens* (Cuvier) (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) from Plio-Pleistocene deposits in Africa and Eurasia, with comments on dispersal and the possibility of a new world origin. *Journal of Paleontology*. 61: 1256–1268.
- Turner A. (1990). The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores during the Plio-Pleistocene in Africa. *Geobios* 23:349-368.
- Turner A. & Antón M. (1997). *The Big Cats and their Fossil Relatives*. Columbia University Press, New York, 245 pp.
- Vann S. (2008). Recording the Facts: A Generic Recording System for Animal Palaeopathology. Ph.D. Thesis, University of Leicester, United Kingdom.
- Van Valkenburgh B. (1985). Locomotor diversity between past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 11: 406-428.
- Van Valkenburgh B. (1988). Trophic diversity in past and present guilds of large predatory

- mammals. *Paleobiology* 14: 155-173.
- Van Valkenburgh B. (1989). Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. In: Gittleman J.L., ed. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Vol 1. Ithaca, NY: Cornell University Press, 410–436.
- Van Valkenburgh B. (1991). Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivore): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17:340-362.
- Van Valkenburgh B. (1996). Feeding behavior in free-ranging, large African carnivores. *J Mammal.* 77:240–254
- Van Valkenburgh B. (1999). Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annual Review of Earth and Planetary Science*. 27: 463–493.
- Van Valkenburgh B. (2007). De 'ja`vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology*. 1-17.
- Valkenburgh VB (2009) Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and Recent carnivorans. *Biol J Linn Soc* 96:68–81.
- Venkataraman A.B., Arumugam R. & Sukumar R. (1995). The foraging ecology of dhole *Cuon alpinus* in Mudumalai Sanctuary, southern India. *J Zool Lond.* 237:543–561.
- Venkataraman A.B. & Johnsingh A.J.T. (2004). The behavioural ecology of dholes in India. In: Macdonald D.W. & Sillero-Zubiri C. (ed.) *The biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press, Oxford, pp 323–356.
- Verstraete F.J.M., Van Aarde R.J., Nieuwoudt B.A., Mauer E. & Kassw P.H. (1996). The dental pathology of feral cats on Marion island, part I: congenital, developmental and traumatic abnormalities. *J Comp Pathol.* 115:265–282.
- Verstraete F.J.M., Van Aarde R.J., Nieuwoudt B.A., Mauer E. & Kass P.H. (1996). The dental pathology of feral cats on Marion Island, Part II: periodontitis, resorption lesions and mandibular thickening. *J. Comp. Pathol.* 115: 283-297.
- Waldron, T. (2009). *Palaeopathology*. Cambridge University Press.
- Warren J.C. (1822). *A Comparative View of the Sensorial and Nervous System in Man and*

Animals. Boston, MA: Ingraham.

- Wells C. (1967) Pseudopathology. In: Brothwell, D. and Sandison, A.T. eds., *Diseases in Antiquity*. pp. 5-19. Charles C. Thomas, Ft. Lauderdale.
- Werdelin L. (1981). The evolution of lynxes. *Ann. Zool. Fennici* 18: 37-71.
- Wederlin L. (1987). Supernumerary teeth in *Lynx lynx* and the irreversibility of evolution. *J. Zool.* 211: 259-266.
- Werdelin L. (1989). Constraint and adaptation in the bonecracking canid *Osteoborus* (Mammalia: Canidae). *Paleobiology* 15: 387–401.
- Werdelin L. & Solounias N. (1991). The Hyaenidae: Taxonomy, systematics and evolution. *Fossils and Strata* 30: 1–104.
- Werdelin L. (1996). Carnivoran ecomorphology: a phylogenetic perspective. In: Gittleman JL, ed. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Vol 1. Ithaca, NY: Cornell University Press, 582-624.
- Yamaguchi N., Driscoll C.A., Kitchener A.C., Ward J.M. & Macdonald D.W. (2004). Craniological differentiation between European wildcats (*Felis silvestris silvestris*), African wildcats (*F. s. lybica*) and Asian wildcats (*F. s. ornata*): implications for their evolution and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 83: 47-63.
- Zoellner H. (1990). The vascular response in chronic periodontitis. PhD Thesis. Department of Preventive Dentistry. University of Sidney.
- Zollikofer C.P.E., Ponce de León M.S. & Martin R.D. (1998). Computer assisted paleoanthropology. *Evolutionary Anthropology*, 6: 41-54.
- Zollikofer C.P.E. & Ponce de León M.S. (2005). *Virtual reconstruction: a primer in computer-assisted paleontology and biomedicine*. 333 pp. Wiley-liss, New York.

APPENDICE

Specie	Sigla	Provenienza	Sito	Periodo	Analisi	n° slices
<i>Cuon alpinus</i>	SS 2004/1 SS 2004/2	DSTSUR	San Sidero (Puglia)	Pleistocene Superiore	Paleopatologiche	210 183
<i>Canis lupus</i>	P3580 P3581.1 P3581.2 P3582 P3583 P3584	MNPELP	Grotta Romanelli (Puglia)	Pleistocene Superiore	Paleopatologiche Paleoneurologiche Ricostruzioni 3D	367 155 167 134 121 178
<i>Crocuta crocuta</i>	SS 2004/8 SS 2004/10	DSTSUR	San Sidero (Puglia)	Pleistocene Superiore	Paleopatologiche	315 309
<i>Crocuta crocuta</i>	MPD 13 MPD 15	DSTSUR	Melpignano (Puglia)	Pleistocene Superiore	Paleoneurologiche	452 443
<i>Meles meles</i>	ING 2000/12	DSTSUR	Ingarano (Puglia)	Pleistocene Superiore	Paleopatologiche	298
<i>Panthera pardus</i>	/	DSTSUR	Monte Sacro (Lazio)	Pleistocene Superiore	Paleoneurologiche	455
<i>Felis sp. aff. Felis chaus</i>	ING 2000/17	DSTSUR	Ingarano (Puglia)	Pleistocene Superiore	Paleoneurologiche Ricostruzioni 3D	270
<i>Canis etruscus</i>	SBAU 337628 SBAU 337646	DSTUP	Pantalla (Umbria)	Pleistocene Inferiore	Paleopatologiche	389 397
<i>Lynx issiodorensis</i>	SBAU 337624	DSTUP	Pantalla (Umbria)	Pleistocene Inferiore	Paleopatologiche Ricostruzione 3D	378
<i>Acinonyx pardinensis</i>	SBAU 337624 SBAU 337648 SBAU 337627	DSTUP	Pantalla (Umbria)	Pleistocene Inferiore	Paleopatologiche Paleopatologiche Ricostruzioni 3D	436 297 226
<i>Megantereon cultridens</i>	IGF 831 IGF 827	MPUF	Valdarno Superiore (Toscana)	Pleistocene Inferiore	Paleoneurologiche	345 402
<i>Homotherium latidens</i>	NUM. I NUM. II NUM. III	MPUF DSTSUR	Pirro Nord (Puglia)	Pleistocene Inferiore	Paleoneurologiche	890 324 466
<i>Lutra sp.</i>	SBAU 337654	DSTUP	Pantalla (Umbria)	Pleistocene Inferiore	Ricostruzioni 3D	313
<i>Amphimachairodus kabir</i>	/	DSTSUR	Sahabi (Libia)	Miocene Superiore	Paleoneurologiche	447

Tab. 1) Materiale fossile indagato. DSTSUR) Dipartimento di Scienze della Terra Sapienza Università di Roma. MNPELP) Museo Nazionale Preistorico Etnografico Luigi Pigorini. DSTUP) Dipartimento di Scienze della Terra Università di Perugia. MPUF) Museo Paleontologico Università di Firenze. Il n° di slices indica il numero di sezioni del reperto prodotte dalla scansione tomografica.

Specie	Sigla	Provenienza
<i>Canis latrans</i>	MC 432	MSCZ (RM)
<i>Canis aureus</i>	MC 140	MSCZ (RM)
<i>Canis sp.</i>	MC 142	MSCZ (RM)
<i>Canis mesomelas</i>	MC 61	MSCZ (RM)
<i>Canis lupus</i>	1	DZ (RM)
<i>Canis lupus</i>	10	DZ (RM)
<i>Lycaon pictus</i>	MC 481	MSCZ (RM)
<i>Lycaon pictus</i>	MC 438	MSCZ (RM)
<i>Vulpes vulpes</i>	MC 70	MSCZ (RM)
<i>Hyaena hyaena</i>	MC 174	MSCZ (RM)
<i>Hyaena hyaena</i>	MC 217	MSCZ (RM)
<i>Hyaena sp.</i>	MC 337	MSCZ (RM)
<i>Crocuta crocuta</i>	MC 377	MSCZ (RM)
<i>Panthera sp.</i>	MC 89	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 183	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 302	MSCZ (RM)
<i>Panthera pardus</i>	MC 381	MSCZ (RM)
<i>Panthera tigris</i>	PR 11	MSCZ (RM)
<i>Panthera tigris</i>	MC 378	MSCZ (RM)
<i>Lynx lynx</i>	MC 85	MSCZ (RM)

Tab. 2) Specie di carnivori attuali patologici, utilizzati per la comparazione (materiale osteologico).

Specie	Analisi Patologica (S/N)	Analisi Encefali (S/N)	Analisi Masse Muscolari (S/N)	Provenienza	Data
<i>Canis lupus familiaris</i>	S	S	S	Privato (RM)	03/06/11
<i>Canis lupus familiaris</i>	S	S	S	Privato (RM)	07/06/11
<i>Canis lupus familiaris</i>	S	N	S	Privato (RM)	15/04/12
<i>Canis lupus familiaris</i>	S	S	S	Privato (RM)	05/05/12
<i>Canis lupus familiaris</i>	S	S	S	Privato (RM)	22/10/12
<i>Canis lupus familiaris</i>	S	S	S	Randagio(RM)	22/10/12
<i>Felis silvestris catus</i>	S	S	S	Randagio(RM)	05/04/11
<i>Felis silvestris catus</i>	S	S	S	Randagio(RM)	02/12/11
<i>Felis silvestris catus</i>	S	S	S	Privato (RM)	15/04/12
<i>Felis silvestris catus</i>	S	S	S	Privato (RM)	15/04/12
<i>Felis silvestris catus</i>	S	S	S	Privato (RM)	27/06/12
<i>Panthera pardus</i>	S	S	S	Bioparco (RM)	13/09/11
<i>Lycaon pictus</i>	S	S	S	Bioparco (RM)	25/01/12
<i>Vulpes vulpes</i>	S	S	S	Viterbo	18/04/11
<i>Vulpes vulpes</i>	S	S	S	Roma	18/04/11
<i>Vulpes vulpes</i>	S	S	S	Roma	17/05/12
<i>Vulpes vulpes</i>	S	S	S	Latina	17/05/12
<i>Vulpes vulpes</i>	S	S	S	Roma	17/05/12
<i>Meles meles</i>	S	N	S	Roma	11/01/13
<i>Cebus apella</i>	S	S	N	Bioparco (RM)	06/06/12

Tab. 3) Carnivori dissezionati presso l'Istituto Zooprofilattico Sperimentale del Lazio e della Toscana.

Specie	Sigla	Circonferenza Fori	Area Fori	Distanza Fori	Circonferenza Canini	Distanza Canini
<i>Canis etruscus</i>	SBAU 337628	3.17	0.76	3.77		
<i>Canis etruscus</i>	SBAU 337646	Foro ant: 2.71 Foro pos: 2.63	Foro ant: 0.57 Foro pos: 0.51			
<i>Lynx issiodorensis</i>	SBAU 337624	Foro sin: 2.94 Foro des: 3.35	Foro sin: 0.56 Foro des: 0.81			
<i>Acinonyx pardinensis</i>	SBAU 337624					
<i>Acinonyx pardinensis</i>	SBAU 337648 SBAU 337627				Can. Sin: 3.31 Can. Des: 3.23	3.87
<i>Acinonyx pardinensis</i>	SBAU 337648 SBAU 337627				Can. Sin: 3.27 Can. Des: 3.56	3.86

Tab. 4) Tracce di predazione. Misure dei fori e dei canini su alcuni reperti provenienti dal sito di Pantalla (Umbria).

Località	<i>Meles meles</i>		<i>Meles leucurus</i>		<i>Meles anakuma</i>	<i>Meles da Ingarano</i>
	Campione europeo	Campione transcaucasico	Campione siberiano	Campione asiatico	Giappone	Sud Italia
Sesso / n° individui	Maschio N = 72	Maschio N = 48	Maschio N = 111	Maschio N = 15	Maschio N = 8	? N = 1
Larghezza rostro	32.2 28.5-35.1	29.4 26.0-32.6	29.3 25.0-32.5	27.2 25.0-29.7	24.6 23.2-27.0	25.5
Lunghezza canini superiori	8.6 7.6-9.8	7.6 6.5-9.2	7.7 6.7-9.0	7.1 6.7-8.2	6.5 6.2-7.0	S 6.0 – D 6.0
Larghezza canini superiori	6.3 5.4-7.3	5.8 5.1-6.7	5.8 5.0-6.8	5.3 4.6-6.0	4.9 4.6-5.2	S 4.8 – D 4.7
Sesso / n° individui	Femmina N = 59	Femmina N = 29	Femmina N = 44	Femmina N = 7	Femmina N = 7	? N = 1
Larghezza rostro	30.8 27.0-34.4	27.8 25.3-30.6	27.6 24.9-32.1	25.0 24.1-26.4	23.7 22.4-25.9	25.5
Lunghezza canini superiori	7.9 6.7-8.8	6.8 6.0-8.0	7.1 6.1-8.1	6.1 5.8-6.4	5.7 5.1-6.2	S 6.0 – D 6.0
Larghezza canini superiori	5.9 4.9-7.2	5.2 4.5-6.3	5.2 4.7-6.0	4.5 4.2-5.0	4.2 3.7-4.5	S 4.8 – D 4.7

Tab. 5) Misure comparative dei tassi euroasiatici e dell'esemplare proveniente dal sito di Ingarano (Puglia).

Specie	Sigla	Provenienza
<i>Canis latrans</i>	MC 432	MSCZ (RM)
<i>Canis aureus</i>	MC 140	MSCZ (RM)
<i>Canis mesomelas</i>	MC 61	MSCZ (RM)
<i>Canis lupus</i>	MC 42	MSCZ (RM)
<i>Canis lupus</i>	MC 170	MSCZ (RM)
<i>Canis lupus</i>	MC 172	MSCZ (RM)
<i>Canis lupus</i>	MC 343	MSCZ (RM)
<i>Lycaon pictus</i>	MC 215	MSCZ (RM)
<i>Lycaon pictus</i>	MC 451	MSCZ (RM)
<i>Lycaon pictus</i>	MC 481	MSCZ (RM)
<i>Lycaon pictus</i>	MC 438	MSCZ (RM)
<i>Vulpes vulpes</i>	MC 70	MSCZ (RM)
<i>Hyaena hyaena</i>	MC 174	MSCZ (RM)
<i>Hyaena hyaena</i>	MC 217	MSCZ (RM)
<i>Hyaena sp.</i>	MC 337	MSCZ (RM)
<i>Crocota crocuta</i>	MC 3	MSCZ (RM)
<i>Crocota crocuta</i>	MC 377	MSCZ (RM)
<i>Crocota crocuta</i>	MC 283	MSCZ (RM)
<i>Crocota crocuta</i>	MC 377	MSCZ (RM)
<i>Acinonyx jubatus</i>	MC 199	MSCZ (RM)
<i>Acinonyx jubatus</i>	MC 201	MSCZ (RM)
<i>Acinonyx jubatus</i>	MC 243	MSCZ (RM)
<i>Acinonyx jubatus</i>	MC 307	MSCZ (RM)
<i>Panthera sp.</i>	MC 89	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 183	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 463	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 187	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 300	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 301	MSCZ (RM)
<i>Panthera leo</i>	MC 302	MSCZ (RM)
<i>Panthera pardus</i>	MC 5	MSCZ (RM)
<i>Panthera pardus</i>	MC 40	MSCZ (RM)
<i>Panthera pardus</i>	MC 463	MSCZ (RM)
<i>Panthera pardus</i>	MC 150	MSCZ (RM)
<i>Panthera pardus</i>	MC152	MSCZ (RM)
<i>Panthera pardus</i>	MC 276	MSCZ (RM)
<i>Panthera tigris</i>	MC 17	MSCZ (RM)
<i>Panthera tigris</i>	MC 43	MSCZ (RM)
<i>Panthera tigris</i>	MC 272	MSCZ (RM)
<i>Panthera tigris</i>	PR 11	MSCZ (RM)
<i>Panthera tigris</i>	MC 378	MSCZ (RM)
<i>Lynx lynx</i>	MC 80	MSCZ (RM)
<i>Lynx lynx</i>	MC 82	MSCZ (RM)
<i>Lynx lynx</i>	MC 85	MSCZ (RM)

Tab. 6) Specie di carnivori attuali utilizzate per le analisi comparative paleoneurologiche e per le ricostruzioni 3D (materiale osteologico).

RINGRAZIAMENTI

Sono molte le persone il cui aiuto e supporto è stato indispensabile per la realizzazione di questo lavoro.

Per prima cosa vorrei esprimere la mia gratitudine a Raffaele Sardella, per aver sempre creduto in me e nel mio lavoro, per aver stimolato e incoraggiato il mio percorso di crescita professionale, per i consigli e gli aiuti ricevuti dentro e fuori le mura universitarie. Per tutto questo e altro ancora un sincero grazie.

Ringrazio tutti i coautori degli articoli fino ad oggi pubblicati e di quelli in corso d'opera: Mauro Petrucci, Luca Bellucci (IsIPU); Davide Bertè, Luca Santini (Uniroma1); Marco Cherin (UniPG); Rosario Fico (IZSLT); Massimiliano Danti, Sabino W. Della Sala (Ospedale M.G. Vannini); Antonio Tagliacozzo (Museo Pigorini); Danielle Shrew (Royal Holloway University of London); Lorenzo Rook (UniFI); Maurico Antón (Nacional de ciencias Naturales, Madrid).

Ringrazio tutti i curatori di museo e soprintendenti che mi hanno consentito di accedere, visionare e il più delle volte trasportare i materiali dai musei agli ospedali per la realizzazione delle TAC: Elisabetta Cioppi, Lorenzo Rook (UniFI); Rossella Carlini (MCZR); Maria C. De Angelis (Soprintendenza per i Beni Archeologici dell'Umbria); Antonio Tagliacozzo (Museo Pigorini); Ernesto Capanna (Uniroma1).

Ringrazio lo staff dell'Istituto Zooprofilattico Sperimentale del Lazio e della Toscana per avermi coinvolto ogni qual volta venivano realizzate necroscopie su Carnivori: Claudia Eleni; Cristiano Cocumelli.

Devo molto ai radiologi che hanno realizzato le TAC per la loro disponibilità e la loro professionalità, grazie alle quali il mio progetto ha avuto modo di nascere e svilupparsi: Massimiliano Danti, Sabino W. Della Sala (Ospedale M.G. Vannini); Giannantonio Pellicanò (Azienda Ospedaliero-Universitaria Careggi).

Ringrazio i revisori della tesi per i loro preziosi suggerimenti: Massimo Delfino (UniTo) e Giorgio Carnevale (UniTo).

Ringrazio ovviamente la mia famiglia per la pazienza dimostrata (non sempre!) nel comprendere le fatiche e lo stress di chi, tra mille difficoltà, tenta di fare ricerca in questo paese.

Un ringraziamento speciale va alla persona con la quale ho condiviso la quotidianità negli ultimi anni e che ha condiviso con me i successi e gli insuccessi del mio lavoro, grazie Sara.

Un sincero grazie va a tutti gli amici, vicini e lontani.

Un ringraziamento veramente particolare va a mio nonno Stanisław Tomala il cui ricordo mi accompagnerà sempre e ovunque. A te il grande merito di avermi trasmesso e insegnato l'amore e il rispetto per la natura.

Per finire un piccolo ringraziamento lo vorrei dedicare a quel bambino di cinque anni che da grande voleva diventare paleontologo e che nei venticinque anni successivi non ha mai abbandonato questa idea!