

Aut Collez Gio Targioni
Cat Mus. Targ. Vol. 5. p. 222. N.º 15.
Nominato, misurato, e indicato
come prov. da Malta
Ripetute le piatte indicate
al Vol. 12. N.º 40
18F5950V



Fig. 15.1

Vertebrati marini miocenici

Miocene marine vertebrates

Elisabetta Cioppi, Stefano Dominici

L'intervallo geocronologico e stratigrafico noto col nome di Miocene è caratterizzato a scala globale da un'optimum climatico avvenuto durante il Miocene medio, e nell'area Mediterranea da importanti fasi orogenetiche e da una profonda crisi di salinità, seguita alla chiusura del canale di Gibilterra, avvenute nel Miocene superiore. Queste caratteristiche si riflettono nella fauna marina fossile caratteristica di questo intervallo e in particolare nella collezione ittologica conservata a Firenze, con una diversità di forme propria di climi tropicali nel Miocene medio e faune indicatrici dell'alternarsi di condizioni marine e salmastre in prossimità dalla crisi di salinità del Messiniano (5.3-7.2 Ma), provenienti dai livelli tipici della Formazione gessoso-solfifera affioranti lungo tutta la penisola italiana.

Tra i vertebrati marini rinvenuti nei livelli fossiliferi del Miocene italiano e conservati

nelle collezioni di questo museo, abbondanti i pesci cartilaginei o condritti, in particolare gli elasmobranchi (squali e razze) e i pesci ossei o osteitti ma anche i mammiferi riadattati alla vita in ambiente acquatico, tra i quali cetacei odontoceti (squalodontidi e delfinidi). Il museo di Firenze conserva una ricchissima collezione di mammiferi acquatici, indubbiamente tra le più considerevoli al mondo soprattutto per quanto riguarda il Neogene (Miocene + Pliocene = 23 – 1.7 Ma), nella quale troviamo inclusi cetacei misticeti (balene e balenottere) e sirenidi (dugonghi o mucche di mare) abbondanti nei depositi pliocenici.

La collezione di pesci cartilaginei del Miocene è particolarmente nota nel mondo per i denti di squalo, anche di grosse dimensioni. La fama di questi fossili è notoriamente legata alle origini del discorso sull'origine dei fossili, come mostrato per eccellenza nel

The geochronological and stratigraphic period known as the Miocene is characterized globally by a climatic optimum during the middle Miocene and in the Mediterranean area by important orogenic phases and a profound salinity crisis after closure of the Strait of Gibraltar during the Late Miocene. These characteristics are reflected in the marine fossil fauna of this period and in particular in the ichthyological collection housed in Florence. This collection shows a diversity of forms typical of tropical climates in the Middle Miocene and faunas indicative of the alternation of marine and brackish conditions near the Messinian salinity crisis (5.3-7.2 Ma) collected from strata of the Gessoso-Solfifera Formation outcropping throughout the Italian Peninsula.

Abundant among the marine vertebrates from the fossiliferous levels of the Italian Miocene conserved in the

Florentine collections are cartilaginous fishes (or Chondrichthyes), particularly elasmobranchs (sharks and rays), and bony fishes (or Osteichthyes), as well as mammals re-adapted to aquatic life, such as odontocete cetaceans (squalodontids and delphinids). Indeed, the Florentine museum houses a very rich collection of aquatic mammals, undoubtedly among the largest in the world, especially with regard to the Neogene (Miocene + Pliocene = 23-1.7 Ma), which includes mysticete whales (baleen whales) and sirenians (dugongs or sea cows), abundant in Pliocene deposits.

The collection of Miocene cartilaginous fishes is particularly well known throughout the world for the shark teeth, some very large. The fame of these fossils is notoriously linked to the origins of the debate on the origin of fossils, as demonstrated *par excellence* in the celebrated

Fig. 15.1 Dente di squalo («glossopetra») proveniente da Malta, della collezione di Giovanni Targioni Tozzetti.

Fig. 15.1 Shark tooth from Malta belonging to the Giovanni Targioni Tozzetti Collections (at his time called «glossopetra» or «tongue stone»).



Fig. 15.2 Tavolette con dente di squalo da Porretta (sinistra) e da Poggio Picenze (destra).

Fig. 15.2 Tablet with shark tooth from Porretta (left) and Poggio Picenze (right).

celebre *Canis Carcharias dissectum caput* pubblicato da Niccolò Stenone a Firenze nel 1667. Non desta pertanto stupore apprendere che esistono in collezioni denti di squalo (in antico noti come *glossopetre*, lett. «lingua di pietra») appartenuti a Giovanni Targioni Tozzetti e prima di lui a suo padre Benedetto, come rivela lo stesso Giovanni nelle pagine del suo catalogo (si ricorda che Benedetto Targioni Tozzetti fu allievo di Fran-

cesco Redi, a sua volta amico e collega di Stenone nella Firenze della seconda metà del seicento). Particolarmente note erano le glossopetre cavate nel Miocene inferiore e medio dell'Isola di Malta, come mostrano alcuni esemplari conservati a Firenze e appartenuti alle antiche collezioni granducali (Fig. 15.1).

Per il Miocene sono conservati denti di squalo delle specie *Carcharodon megalodon*, *Carcharias acutissima*, *Carcharias cuspidata*-

Canis Carcharias dissectum caput published by Nicolas Steno in Florence in 1667. Therefore, it is not surprising to learn that there are shark teeth (known long ago as *glossopetrae*, literally «tongue stones») in collections that belonged to Giovanni Targioni Tozzetti and before him to his father Benedetto, as revealed by the same Giovanni in the pages of his catalogue (Benedetto Targioni Tozzetti was a student of Francesco Redi, in turn a friend and colleague of Steno in Florence in the second half of 17th century). Glossopetrae from Early and Middle Miocene deposits on the island of Malta were particularly well known, as demonstrated by some specimens housed in Florence and belonging to the ancient granducal collections (Fig. 15.1).

The drawers of the Florentine museum contain Miocene shark teeth of the species *Carcharodon megalodon*, *Carcharias acutissima*, *Carcharias cuspidata*, *Isurus hastalis*, *Hemipristis serra*, *Galeocerdo aduncus* and ray teeth of the genera *Myliobatis* and *Aetobatus*. The Italian areas represented in the elasmobranch collections are the Tuscany-Romagna Apennines, San Marino, Abruzzo, Salento and Sicily, which is geologically and geographically close to Malta (Figs. 15.2, 15.3). There are also Chondrichthyes specimens from other European sites in Belgium, France, Germany and Switzerland. It is interesting to note that, of the entire body of cartilaginous fishes, the teeth and not the skeleton (which is not mineralized) are preferentially preserved, unlike in all tetrapods.

ta, *Isurus hastalis*, *Hemipristis serra*, *Galeocerdo aduncus* e denti di razza dei generi *Myliobatis* e *Aetobatus*. Le regioni della penisola italiana rappresentate nelle collezioni di elasmobranchi sono l'Appennino toscoromagnolo, San Marino, l'Abruzzo, il Salento e tra le isole la Sicilia, geologicamente e geograficamente prossima a Malta (Figg. 15.2, 15.3). Provenienti da altre località europee sono presenti infine condritti di Belgio, Francia, Germania e Svizzera. È interessante notare che dell'intero corpo dei cartilaginei si conservano di preferenza i denti e non lo scheletro, che non è mineralizzato, contrariamente a quello di tutti gli altri tetrapodi.

Oltre agli elasmobranchi sono conservati esemplari anche di altre tipologie di pesci, chiamati osteitti, pesci ossei attribuiti ai perciformi, semionotiformi, clupeiformi e ciprinodontiformi. Una delle collezioni più importanti di osteitti è costituita dai circa trecento esemplari rinvenuti nelle gessaie di Senigallia, cave di prestito per la fabbricazione di cemento conosciute fin dall'antichità. Le cave non sono oggi più attive e i livelli fossiliferi si sono pressoché esauriti, cosicché le uniche collezioni esistenti a Imola (la maggiore), a Bologna e a Firenze, anche in ragione dell'interesse storico, sono particolarmente preziose per la scienza. Se le gessaie furono visitate da Giambattista Brocchi nel 1811 durante la prima grande campagna geologica d'Italia, una delle prime al mondo, l'ittiofauna miocenico superiore di Senigallia fu presentata al Primo Congresso degli Scienziati Italiani tenutosi a Pisa nel 1839 da Vito Procaccini Ricci, proprietario della collezione più estesa. L'ittiofauna messiniana (7.2-5.3 Ma) venne studiata in modo scientifico da Giuseppe Scarabelli di Imola, dopo aver acquistato la raccolta dagli eredi



Fig. 15.3

di Procaccini, e pubblicata in collaborazione col celebre botanico Abramo Massalongo, che illustrò la splendida flora fossile associata ai pesci (Massalongo & Scarabelli 1859). Le specie ittiolitiche furono determinate in parte da Iginio Cocchi – che si ripromise di effettuarne uno studio dettagliato mai però pubblicato – e da Oronzio Gabriele Costa di Napoli che nel 1860 illustrò nella sua

Fig. 15.3 Tavolette con denti di squalo da San Marino (sopra) e Lecce (sotto).

Fig. 15.3 Tablet with shark teeth from San Marino (top) and Lecce (bottom).

In addition to the elasmobranchs, the museum contains specimens of other types of fishes called Osteichthyes or bony fishes to differentiate them from the cartilaginous fishes. These specimens are attributed to the Perciformes, Semionotiformes, Clupeiformes and Cyprinodontiformes. One of the most important Osteichthyes collections consists of the ca. 300 specimens discovered in the Messinian gypsum of Senigallia, quarries used for the manufacture of cement since antiquity. Since the quarries are no longer active and the fossiliferous levels are likely exhausted, the only existing collections in Imola (the largest), Bologna and Florence are particularly valuable for science, also in view of their historical interest. The gypsum mines were visited by Giambattista Brocchi in

1811 during the first large geological survey in Italy (and one of the first in the world), and the Senigallia fishes were presented at the First Congress of Italian Scientists in Pisa in 1839 by Vito Procaccini Ricci, owner of the largest collection. The Messinian ichthyofauna (7.2-5.3 Ma) was studied scientifically by Giuseppe Scarabelli of Imola, after his purchase of the collection from Procaccini's heirs, and published in collaboration with the famous botanist Abramo Massalongo, who illustrated the splendid fossil flora associated with the fishes (Massalongo & Scarabelli 1859). The ichthyolith species were determined in part by Iginio Cocchi (who intended to conduct a detailed study of them, which however was never published) and by Oronzio Gabriele Costa of Naples, who in 1860 il-

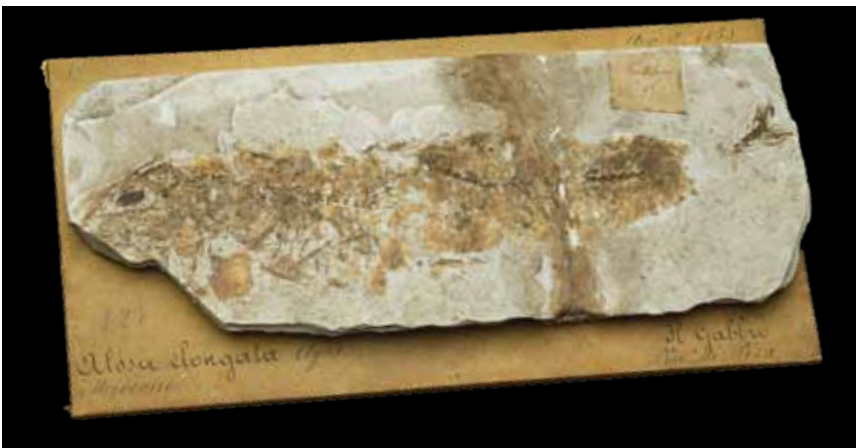


Fig. 15.4 L'ittiofauna del Miocene superiore di Senigallia (Ancona) – da affioramenti oggi non più visibili – è nota sino dai tempi di Brocchi e fu oggetto di una estesa trattazione da parte di Scarabelli e Massalongo. La collezione fiorentina di questa località fu studiata e illustrata da D'Erasmus.

Fig. 15.5 Dello stesso intervallo cronologico dell'ittiofauna di Senigallia, i sedimenti affioranti in provincia di Livorno (Gabbro), hanno fornito una discreta associazione fossile, in parte conservata a Firenze.

Fig. 15.4 The late Miocene Osteichthyes fauna from Senigallia (Ancona) is well known since Brocchi's times and has been studied by Scarabelli and Massalongo. Later, D'Erasmus has studied the Florentine collection from Senigallia.

Fig. 15.5 Similar facies and comparable chronological interval to Senigallia, a nice ichthyofauna from Gabbro (Leghorn) is in part hosted in Florence.

Ittiologia fossile italiana tre nuove specie provenienti dalle gessaie di Senigallia. La collezione conservata a Firenze (Fig. 15.4) fu data in studio dall'allora direttore del museo Giotto Dainelli a Geremia D'Erasmus, che pubblicò i suoi studi in un volume della

illustrated three new species from the Senigallia gypsum deposits in his *Ittiologia fossile italiana* (Italian Fossil Ichthyology). The collection conserved in Florence (Fig. 15.4) was entrusted for study by the then director of the museum Giotto Dainelli to Geremia D'Erasmus, who published his studies in a volume of the series on Italian Neogene fishes (D'Erasmus 1930). D'Erasmus showed the existence of two fossil fish levels in the Senigallia area, which were overlapping and concordant: one was formed by schists belonging to the *tripoli* facies, consisting of thin white, siliceous, diatomaceous strata, and the other by gypsum-sulphur marls. These facies are analogous to those of many

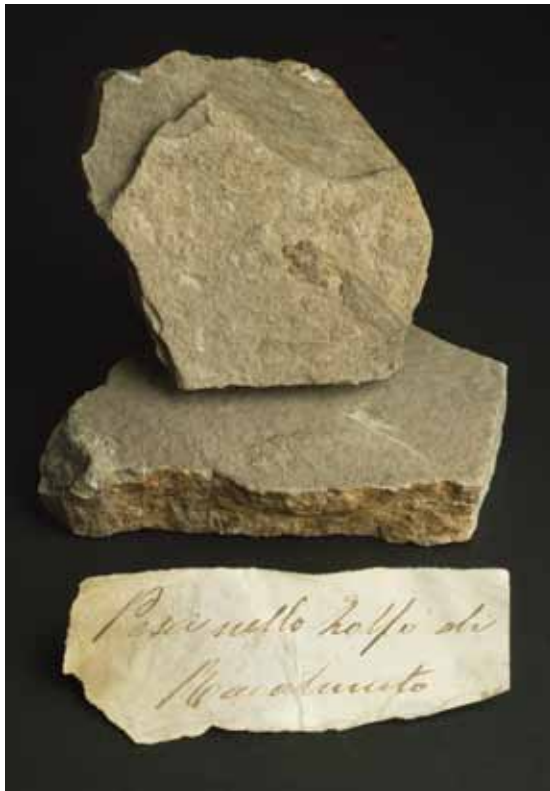
serie sui pesci neogenici italiani (D'Erasmus 1930). D'Erasmus evidenzia per la zona senigalliese due livelli fossiliferi a ittioliti, tra loro sovrapposti e concordanti, uno costituito da scisti appartenenti alla facies detta *tripoli*, consistente in straterelli bianchi, silicei, a diatomee, e l'altro da marne gessoso-solfifere. Tali facies sono analoghe a quelle di numerose altre località fossilifere mioceniche italiane, da Gabbro (Livorno) a Racalmuto (Ragusa) a Mondaino (Forlì).

Le ittiofaune del tripoli indicano ambiente a salinità marina costante, mentre quelle sovrastanti sono indicatrici di salinità variabile, in parziale comunicazione col mare, ma con importanti apporti continentali. In tempi recenti la fauna senigalliese è stata rivista dal paleoittologo francese Jean Gaudant (Gaudant 1978).

other Italian Miocene fossil sites, from Gabbro (Livorno) to Racalmuto (Ragusa) to Mondaino (Forlì).

The *tripoli* ichthyofaunas indicate an environment with constant marine salinity, while the overlying ones indicate variable salinity, in partial communication with the sea but with strong continental inputs. In recent times, the Senigallia fauna was revised by the French paleo-ichthyologist Jean Gaudant (Gaudant 1978).

At Gabbro, the Tuscan town in the province of Livorno best known for the remains of fossil fishes, the ichthyofauna is also found in two sedimentary facies analogous and contemporary to those of Senigallia, the



Anche presso Gabbro, la località toscana in provincia di Livorno maggiormente nota per i resti di pesci fossili, l'ittiofauna si presenta in due livelli analoghi e contemporanei a quelli di Senigallia, l'inferiore a *tripoli* con specie francamente marine, e il livello soprastante di marne gessose con specie eurialine di ambiente costiero e acque salmastre o dolci, con resti di insetti e foglie. L'affioramento di Villa Nardi è formato da marne finemente laminate ed è ancora esplorato illegalmente, in pericolo di crollo e quindi bisognoso di tutela (Fig. 15.5).

L'ittiofauna di Racalmuto e Licata, in provincia di Agrigento, di cui si conservano alcuni esemplari provenienti dai livelli solfiferi superiori, fu studiata da D'Erasmus assieme alle altre collezioni messiniane di Firenze e da questi pubblicate nell'opera del 1928 (Fig. 15.6).

lower *tripoli* with clearly marine species, and the overlying level of gypsum marls with euryhaline species of a coastal environment and brackish or fresh water, with remains of insects and leaves. The Villa Nardi outcrop is formed by finely laminated marls and is still exploited illegally, in danger of collapse and therefore in need of protection (Fig. 15.5).

The ichthyofauna of Racalmuto and Licata, in the province of Agrigento, of which there are several specimens from the upper sulphur strata, was studied by D'Erasmus together with the other Messinian collections in Florence and was published by him in 1930 (Fig. 15.6).



Tra i perciformi si segnala un raro fossile attribuito alla specie *Palaeorhynchus deshayesi*, rinvenuto nel 1900 e studiato da Maria Pasquale nel 1903 in un lavoro che riporta erroneamente nel titolo un'età eocenica, mentre al suo interno si legge di una provenienza del pesce dall'arenaria miocenica di Ponte Nuovo nei dintorni di Barberino di Mugello (Pasquale 1903). La matrice rocciosa nella quale si conserva l'esemplare ricorda le tipiche arenarie torbiditiche appenniniche della formazione del Cervarola (Fig. 15.7).

Dai livelli miocenici presso Corisano in Calabria proviene un resto di sparide dai denti a smalto di colore giallastro-aranciato, attribuito a *Sargus oweni*, acquistato all'Esposizione nazionale di Firenze del 1861, organizzata per esibire i principali ta-

The Perciformes include a rare fossil attributed to *Palaeorhynchus deshayesi*, found in 1900 and described by Maria Pasquale in 1903 in a paper whose title erroneously reports an Eocene age, whereas the article itself gives the provenience of the fish as the Miocene sandstone of Ponte Nuovo near Barberino di Mugello (Pasquale 1903). The rock matrix containing the specimen recalls the typical Apennine turbidite sandstones of the Cervarola formation (Fig. 15.7).

Miocene levels at Cerisano in Calabria yielded the remains of a Sparidae with yellowish-orange enamelled teeth, attributed to *Sargus oweni*. The specimen was purchased at

Fig. 15.6 Anche l'ittiofauna di Racalmuto (Agrigento), proveniente dai sedimenti solfiferi del Messiniano, fu studiata da D'Erasmus assieme alle altre collezioni messiniane.

Fig. 15.7 Resto attribuito alla specie *Palaeorhynchus deshayesi*, è singolarmente conservato in un'arenaria torbiditica (Fm. Cervarola).

Fig. 15.6 A further Late Miocene ichthyofauna (from Racalmuto, Agrigento) was included by D'Erasmus in his study on Messinian collections.

Fig. 15.7 This fossil attributed to *Palaeorhynchus deshayesi* is peculiar because is preserved in turbiditic sandstones.



Fig. 15.8 Resti dello sparide *Sargus oweni* proveniente dal Miocene superiore di Corisano (Calabria), acquisito dal museo in occasione della Esposizione Italiana di Firenze del 1861.

Fig. 15.8 This dental remain of the sparid *Sargus oweni* from Corisano (Calabria), entered in the museum collection in 1861, when it was shown at the Italian Exhibition in Florence.

the National Exhibition in Florence in 1861, organized to exhibit the most important national products of the just-unified Italy (Fig. 15.8).

A fossil clupeid identified in 1881 by Forsyth Major as *Alosa ventricosa* is from the ancient collections from the Formignano sulphur mine in the Cesena area forming part of the sulphur deposits of the zone associated with the Late Miocene Gessoso-Solfifera formation. This family of fishes includes the common species of salt water sardines and herrings, although there are also species capable of living in freshwater habitats (Fig. 15.9).

The Florentine collections of marine vertebrates contain remains of whales of the suborder Odontoceti, mammals readapted to an aquatic life and generally provided with teeth. For this reason, they are distinct from the representatives of the suborder Mysticeti, toothless whales such as blue whales. Middle Miocene levels of Sicily yielded the holotype of the genus and species *Neosqualodon assenzae*, an archaic odontocete of the family Squalodontidae, provided with a

lenti e i più importanti prodotti nazionali in un'Italia appena unita (Fig. 15.8).

Un clupeide fossile determinato nel 1881 dal Forsyth Major come *Alosa ventricosa* proviene dalle antiche raccolte della miniera solfurea di Formignano nel Cesenate facente parte dei giacimenti di zolfo della zona associati alla formazione gessoso-solfifera del Miocene superiore. Questa famiglia di pesci comprende le comuni specie di sardine e aringhe viventi in acque salate, ma non mancano specie capaci di vivere in acque dolci (Fig. 15.9).

Le collezioni fiorentine di vertebrati marini contengono resti di cetacei del sottordine degli odontoceti, mammiferi riadattati alla vita acquatica, in genere provvisti di denti e per questo distinti dai rappresentanti del sottordine dei misticeti, cetacei privi di dentatura, ad esempio le balene. Da livelli del Miocene medio della Sicilia proviene l'olotipo della specie e del genere *Neosqualodon assenzae*, odontoceto arcaico della famiglia Squalodontidae, dotato di una morfologia dei denti particolare che ricorda genericamente quella degli squali, con corona dentaria a forma subtriangolare cuspidata (Figg. 15.10, 15.11). Il frammento di neurocranio e il ramo mandibolare destro conservati a Firenze furono donati dal Prof. V. Assenza di Modica, in provincia di Ragusa, nel 1879. L'olotipo di *N. assenzae* conserva una parte di matrice calcarea che ricopre parzialmente la superficie ventrale del cranio. La specie *Squalodon assenzae* fu istituita *in schedis* da C.I. Forsyth Major. Giorgio Dal Piaz nel 1904 la descrisse per la prima volta, con il nome *Neosqualodon assenzae*, istituendo così anche un nuovo ge-

particular dental morphology that generally resembles that of sharks, with a subtriangular cuspidate tooth crown (Figs. 10, 11). The neurocranial fragment and right mandibular ramus conserved in Florence were donated in 1879 by Prof. Assenza of Modica, in the province of Ragusa. The holotype of *N. assenzae* preserves part of the calcareous matrix that partially covers the ventral surface of the skull. The species *Squalodon assenzae* was established *in schedis* by C.I. Forsyth Major. In 1904, Giorgio Dal Piaz described it for the first time with the name *Neosqualodon assenzae* (thus also establishing a new genus) based on the remains from the Miocene limestones of Scicli, near Ragusa, now housed in Florence (Dal Piaz 1904). In 1949, Ramiro Fabiani wrote a detailed account of the Odontoceti from the Miocene of Sicily (Fabiani 1949) and he created the species *Neosqualodon gemmellaroi* based on remains from bituminous levels in the Ragusa area, conserved in the Palermo museum. The Neosqualodontidae are characterized by small cranial size and particular tooth forms, and they are exclusive to the Mediterranean area. It

nere, proprio sui resti provenienti dai calcari miocenici di Scicli, presso Ragusa e conservati a Firenze (Dal Piaz 1904). Ramiro Fabiani nel 1949 stese un approfondito lavoro sugli odontoceti del Miocene della Sicilia (Fabiani 1949), e istituì anche la specie *Neosqualodon gemmellaroi*, sempre su resti provenienti da livelli bituminosi del ragusano, conservati al museo di Palermo. I neosqualodontidi sono caratterizzati da dimensioni del cranio ridotte e dalle forme dentarie particolari e sono presenti esclusivamente nell'area mediterranea. È curioso ricordare che resti fossili dell'odontocete *Squalodon melitensis*, con morfologie analoghe a quelle di *Neosqualodon assenziae*, furono figurati dal naturalista siciliano Agostino Scilla nella celebre opera *La vana speculazione disingannata dal senso* pubblicata a Napoli nel 1670 e tradotta in latino e stampata a Roma nel 1752 con incisioni originali. In forma di lettera spedita a un amico di Malta, Scilla sceglie di raffigurare tra gli altri fossili un frammento di mandibola con alcuni denti proveniente da Malta. La determinazione di un tale preziosissimo fossile – oggi conservato al Sedgwick Museum di Cambridge – mise alla prova alcuni tra i massimi esperti della storia della paleontologia dei vertebrati, da Luis Agassiz a Pierre Van Beneden, Paul Gervais, Richard Lydekker e Richard Owen.

Sono conservati infine alcuni esemplari di odontoceti raccolti nel 1911 da Carlo De Stefani all'isola di Malta costituiti da frammenti di costole e denti e un dente di Pontlevoy (Loir-et-Cher, Francia) della raccolta di Igino Cocchi, riferiti a delfini miocenici.

is curious that fossils of the odontocete *Squalodon melitensis*, with morphological traits similar to those of *Neosqualodon assenziae*, were illustrated by the Sicilian naturalist Agostino Scilla in the famous work *La vana speculazione disingannata dal senso* (Vain Speculation Undeceived by Sense) published in Naples in 1670 and then translated into Latin and printed in Rome in 1752 with original engravings. In the form of a letter sent to a friend in Malta, Scilla chose to represent among the other fossils a mandibular fragment with some teeth deriving from Malta. The determination of this valuable fossil – today conserved in Cambridge's Sedgwick Museum – put to the test some of the greatest experts in the history of vertebrate paleontology, such as Luis Agassiz, Pierre Van Beneden, Paul Gervais, Richard Lydekker and Richard Owen.

Finally, the Florentine museum contains some odontocete specimens collected in Malta in 1911 by Carlo De Stefani, consisting of fragments of ribs and teeth, as well as a tooth from Pontlevoy (Loir-et-Cher, France) from the collection of Igino Cocchi, all referred to Miocene dolphins.



Fig. 15.9 Dalle antiche raccolte dalla miniera di zolfo di Formignano (Cesena), il clupeide fossile qui illustrato fu determinato nel 1881 dal Forsyth Major come *Alosa ventricosa*.

Fig. 15.9 Belonging to the ancient collections from the Formignano sulphur mine (Cesena), this fossil clupeid has been identified in 1881 by Forsyth Major as *Alosa ventricosa*.



Fig. 15.10 Tra i mammiferi riadattati alla vita acquatica troviamo il genere *Neosqualodon*, un cetaceo, contrariamente a quanto suggerisce il nome. Questo frammento di neurocranio, proveniente dai calcari miocenici di Scicli (Ragusa) e acquisito dal Museo nel 1879, fu determinato (ma non pubblicato) da Forsyth Major come *Squalodon assenziae*, e in seguito descritto come *Neosqualodon assenziae* da Dal Piaz.

Fig. 15.10 Despite his name, the genus *Neosqualodon* is an odontocete, a group of mammals readapted to an aquatic life. This skull fragment from Middle Miocene limestone of Sicily entered in the museum collections in 1879 and registered *in schedis* by C.I. Forsyth Major as *Squalodon assenziae*. Later on Dal Piaz in 1904 described it as *Neosqualodon assenziae*.



Fig. 15.11 I neosqualodontidi, presenti esclusivamente nell'area mediterranea, sono caratterizzati da dimensioni del cranio ridotte e dalle forme dentarie particolari che ricordano genericamente quelle degli squali, con corona dentaria a forma subtriangolare cuspidata, come evidente nella mandibola del tipo di *Neosqualodon assenziae*.

Fig. 15.11 The *Neosqualodontidae* are exclusive to the Mediterranean area, and are characterized by small cranial size and particular tooth forms that generally resemble that of sharks, with a subtriangular cuspidate tooth crown.



Fig. 16.1

Vertebrati continentali miocenici

Miocene continental vertebrates

Elisabetta Cioppi, Lorenzo Rook

Durante i suoi 18 milioni di anni di tempo geologico, il Miocene registra rinnovamenti importanti nella documentazione dei vertebrati terrestri, nei quali si possono delineare le origini delle faune moderne. I cambiamenti evolutivi che si osservano nelle faune a erbivori di Eurasia e Nord America sono profondamente legati al trend globale di cambiamenti climatico ambientali che hanno l'effetto di produrre una generalizzata espansione delle praterie a scapito delle coperture boschive. Essendo le erbe un materiale molto più abrasivo per la masticazione rispetto al fogliame, la tendenza evolutiva generalizzata che si riscontra negli erbivori (sia artiodattili che perissodattili) è verso un aumento dell'altezza della corona dentaria (ipsodontia).

Durante il Miocene, la diversità dei mammiferi raggiunse uno dei suoi massimi con la differenziazione, ad esempio, degli equi-

di tridattili (*Hipparion*), la radiazione delle scimmie antropomorfe in Eurasia ed Africa, la comparsa – tra gli altri – di mastodonti, cervi, giraffe e iene. Il Miocene è stato anche un tempo di grandi migrazioni a scala continentale, con scambi tra Eurasia e Nord America (attraverso l'area dello stretto di Bering) e tra Africa ed Eurasia (grazie alla collisione tettonica tra la placca afro-arabica e l'Eurasia). Elementi che consideriamo presenze familiari nelle faune del vecchio mondo (ad esempio i cammelli ed i cani) hanno le loro origini nel continente nordamericano e sono assenti in Eurasia ed Africa prima del Miocene superiore.

Grazie a giacimenti particolarmente ricchi in Grecia, Francia e Germania, e agli aspetti, a volte contrastanti, di modernità ed arcaicità presentati dalle associazioni mioceniche a mammiferi, grande interesse dimostrarono per queste illustri paleontologi

During its 18 million of years of geological time, the Miocene recorded important new events in the terrestrial vertebrate fossil record, such as the origins of the current faunas. The evolutionary changes in the Eurasian and North American herbivore faunas were closely related to the global trend of climatic and environmental changes leading to an overall expansion of grasslands at the expense of woodlands. Since grasses are much more abrasive than leaves, there was a general evolutionary tendency in herbivores (both artiodactyls and perissodactyls) to an increase in dental crown height (hypsodonty).

Mammalian diversity reached one of its peaks during the Miocene, with the differentiation of tridactyl equids (*Hipparion*), the radiation of apes into Eurasia and Africa, and the appearance of mastodons, deer, giraffes and hyaenas (among others). The Miocene was also a time of large

continental-scale migrations, with exchanges between Eurasia and North America (through the Bering Strait area) and between Africa and Eurasia (thanks to the tectonic collision between the Afro-Arabian plate and Eurasia). Elements that we consider familiar presences in Old World faunas (for instance camels and dogs) originated in North America, being absent in Eurasia and Africa before the Late Miocene. Moreover, as a consequence of the tectonic phases responsible for the formation of the Apennine chain, the Miocene also saw the beginning of the mammalian colonization of continental Italy.

Miocene mammalian associations aroused great interest in illustrious European paleontologists, starting with the person considered the founding father of mammalian paleontology, Georges Cuvier. The interest was due to the particularly rich deposits in Greece,

Fig. 16.1 Arto di rinoceronte da Pikermi.

Fig. 16.1 Rhinoceros limb from Pikermi.



Fig. 16.2



Fig. 16.3

Fig. 16.2 Due mandibole di *Mesopithecus pentelici* da Pikermi, ricevute dal prof. A. Gaudry (Parigi)

Fig. 16.3 Mandibola di *Tragoceros amaltheus*, Pikermi

Fig. 16.2 Two mandibles of *Mesopithecus pentelici* from Pikermi, from prof. A. Gaudry (Paris).

Fig. 16.3 A *Tragoceros amaltheus* mandible, Pikermi.

Europei, a partire dalla figura considerata il padre della Paleontologia dei mammiferi, George Cuvier. Del fiorire delle ricerche sulle faune mioceniche nella seconda metà dell'Ottocento sono testimonianza le collezioni di varie località europee (in special modo

France and Germany and to the sometimes conflicting aspects of modernity and archaism presented by the associations. The collections from various European sites (especially from Greece and France) acquired by the Florentine museum in the second half of the 19th century testify to the flourishing research on Miocene faunas at that time.

Late Miocene vertebrates of Greece

Pikermi and Samos are two of the richest and most famous «bone-beds» in the Mediterranean region. They can be considered key sites not only for their paleontological contents but especially their role in the development of 19th century vertebrate paleontology.

di Grecia e Francia) che proprio in quel tempo furono acquisite dal Museo.

Con il Miocene inoltre, come conseguenza delle fasi tettoniche responsabili della formazione della catena Appenninica, inizia definitivamente anche la storia dei popolamenti a mammiferi dell'Italia continentale.

I vertebrati del Miocene superiore della Grecia

Pikermi e Samos rappresentano due dei «bone-bed» più ricchi e famosi della regione mediterranea, e possono essere considerate come località chiave non solo per il loro contenuto paleontologico, ma soprattutto per lo sviluppo della paleontologia dei vertebrati del XIX secolo.

I primi ossami fossili da Pikermi furono raccolti negli anni Trenta del 1800. La piccola collezione effettuata nel 1835 da G. Finlay, un archeologo inglese residente ad Atene, fu studiata da J. Roth nel 1837. Nello stesso anno, alcuni soldati dell'Imperatore Ottone I di Grecia (Ottone di Wittelsbach, Principe di Baviera) raccolsero alcuni resti fossili che furono esaminati da A. Wagner tra i quali riconobbe un cranio di primate (il *Mesopithecus pentelicus*, Wagner 1839). Queste prime descrizioni, molte delle quali in collaborazione tra J. Roth e A. Wagner, innescarono una vera e propria «corsa al fossile» che vide convergere a Pikermi paleontologi e naturalisti da vari paesi europei (Germania, Francia Svizzera, Inghilterra...) con scavi e raccolte in grande scala protratti per vari decenni, a partire dalla fine degli anni 1830. Il maggiore studioso delle mammalofaune di Pikermi può essere considerato A. Gaudry (1862), che tra il 1885 ed il 1860 raccolse i resti più numerosi e completi di questo famoso giacimento fossilifero.

The first fossilized bones from Pikermi were collected in the 1830s. The small collection made in 1835 by G. Finlay, an English archaeologist living in Athens, was studied by J. Roth in 1837. In the same year, soldiers of Emperor Otto I of Greece (Otto of Wittelsbach, Prince of Bavaria) collected fossils that were examined by A. Wagner, who recognized a primate skull (*Mesopithecus pentelicus*, Wagner 1839). These first descriptions, many of which in collaboration between A. Wagner and J. Roth, triggered a 'fossil rush' that saw paleontologists and naturalists converge on Pikermi from various European countries (Germany, France Switzerland, England...) to conduct large-scale excavating and collecting lasting several decades from the end of the 1830s. The major student of the Pikermi mammalian faunas was A. Gaudry (1862), who collected the most numerous

L'attrattiva che Pikermi ebbe sulla comunità scientifica del tempo risiedeva nel fatto che i resti fossili che venivano alla luce mostravano caratteristiche di mammiferi «normali» ed al tempo stesso per certi aspetti bizzarri. Molte specie risultavano essere forme di passaggio rispetto a quelle di epoche successive o della fauna moderna, e questo – in special modo negli anni della pubblicazione de *L'origine della specie* di C. Darwin – rendeva i fossili di Pikermi una grande attrattiva per musei d'Europa e del nord America. Così, oggi, migliaia di resti fossili di vertebrati provenienti da Pikermi sono disperse in moltissime istituzioni, anche in piccoli musei locali, e anche le collezioni paleontologiche fiorentine non sono da meno di molte altre, includendo tra il 1860 ed il 1892 vari resti di mammiferi fossili da questa località di riferimento. Due splendidi calchi di crani di grandi mammiferi di Pikermi, il primo del giraffide grande taglia *Helladotherium*, il secondo del rinoceronte *Cerathotherium* furono acquisiti nelle collezioni fiorentine dal museo di Parigi come dono del Prof. Gaudry nel 1861 il primo e 1869 il secondo. Oltre a questi, diversi sono i resti originali acquisiti per doni e scambi dal museo di Parigi o dal museo di Monaco di Baviera tra il 1860 ed il 1879. Tra il materiale inviato al museo grazie alla corrispondenza con il Prof. Gaudry di Parigi spiccano una coppia di arti di rinoceronte (Fig. 16.1) montati in connessione anatomica (1869), due mandibole del piccolo primate *Mesopithecus pentelicus* (1861; 1870; Fig. 16.2) mandibole e frammenti craniali di antilopi (*Tragoceros amaltheus*, Fig. 16.3, *Gazella brevicornis*, Fig. 16.4, *Palaeoreas*, Fig. 16.5). Di qualche anno successivo (1892) è il dono di un calco di *Paleotragus roueni* da parte del Forsyth Major.



Fig. 16.4



Fig. 16.5

Fig. 16.4 Corna di *Gazella brevicornis*, Pikermi
Fig. 16.5 Frammento craniale di *Palaeoreas*, Pikermi
Fig. 16.4 *Gazella brevicornis* horns, Pikermi.
Fig. 16.5 *Palaeoreas* skull fragment with horns, Pikermi.

and complete remains from this famous fossil site between 1885 and 1860.

Pikermi's attraction to the scientific community of the time lay in the fact that the fossilized remains showed 'normal' mammalian characteristics as well as some bizarre aspects. Many species were transitional forms with respect to those of the subsequent epochs or of the modern fauna, and this – especially in the years of the publication of Darwin's *Origin of Species* – made the Pikermi fossils a great attraction for European and North American museums. Hence, thousands of vertebrate fossils from Pikermi are now dispersed among numerous institutions, even small local museums, and many mammalian fossils from this site were added to the Florentine paleontological collections between 1860 and 1892. Two splendid casts of large mam-

mal skulls from Pikermi (the first of the large giraffid *Helladotherium*, the second of the rhinoceros *Cerathotherium*) came to the Florentine collections from the museum of Paris as gifts from Prof. Gaudry, the former in 1861, the latter in 1869. In addition, various original specimens were acquired in exchanges, with the Museum of Paris and the museum of Munich between 1860 and 1879. Prominent among the material sent to the museum by Prof. Gaudry were a pair of rhinoceros limbs (Fig. 16.1) mounted in anatomical connection (1869), two mandibles of the small primate *Mesopithecus pentelicus* (1861; 1870; Fig. 16.2), and mandibles and cranial fragments of antelopes (*Tragoceros amaltheus* Fig. 16.3, *Gazella brevicornis* Fig. 16.4, *Palaeoreas* Fig. 16.5). A few years later (1892), Forsyth Major donated a cast of *Paleotragus roueni*.

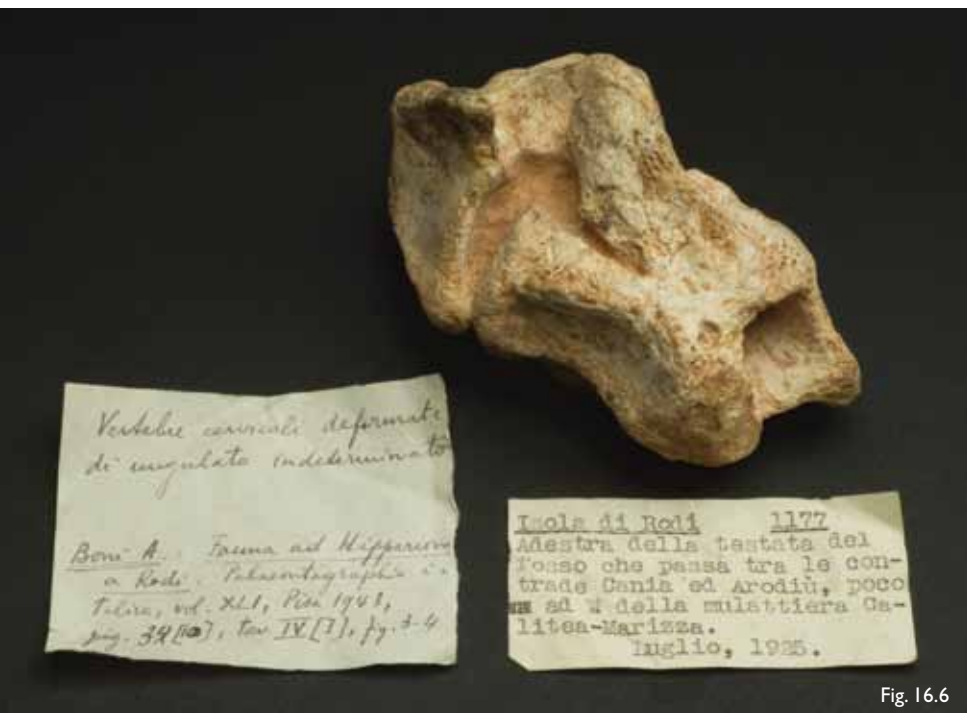


Fig. 16.6

Fig. 16.6 Breccia ossifera di Rodi (Grecia). Resti raccolti da C. Migliorini negli anni '20 e studiati da A. Boni negli anni '40.

Fig. 16.7 *Steneofiber viciacensis*, mandibola da Saint-Gerand-le-Puy (Francia). L'esemplare montato su tavoletta appartiene alla collezione donata al Museo da Henry Filhol nel 1881.

Fig. 16.8 Mandibola del cervide *Dicroceros elegans* provenienti da Sansan, della collezione acquisita dal museo di Firenze nel 1872.

Fig. 16.6 A bone-breccia fragment from Rodi (Greece). Sample collected by C. Migliorini in the '20s and published by A. Boni in the '40s.

Fig. 16.7 *Steneofiber viciacensis*, mandible from Saint-Gerand-le-Puy (France). The specimen, mounted on board belongs to the collection forwarded to the Museum from Henry Filhol in 1881.

Fig. 16.8 Mandible of *Dicroceros elegans*, a small deer from Sansan. A sample from this locality arrived in the Florence Museum collections in 1872.

Risale alla prima metà del secolo scorso l'acquisizione della collezione di resti di mammiferi miocenici dall'Isola di Rodi. Durante le sue ricerche geologiche in quell'isola, tra il 1920 e il 1934 Carlo Migliorini ebbe modo di raccogliere in depositi di terre rosse mioceniche una collezione di alcune decine di fossili. Si tratta della prima segnalazione di una fauna del Miocene superiore a Rodi. I resti furono studiati da Alfredo Boni, geologo e paleontologo attivo presso l'Università di Pavia, che ne pubblicò una dettagliata descrizione nel 1943 (Fig. 16.6). Le conclusioni di Boni sono ancora oggi valide da un punto di vista sistematico, fornendo per la «fauna ad *Hipparion* di Rodi» la seguente composizio-

The acquisition of the Miocene fossil mammal collection from Rhodes dates to the first half of the 20th century. During his geological research on that island, between 1920 and 1934, Carlo Migliorini collected several dozen fossils from Miocene red earth deposits. These were the first records of a fauna from the Late Miocene at Rhodes. The remains were studied by Alfredo Boni, a geologist and paleontologist at the University of Pavia, who published a detailed description of them in 1943 (Fig. 16.6). Boni's systematic conclusions are still valid today, providing the following composition of the «*Hipparion* fauna of Rhodes»: *Hipparion dietrichi*, *Palaeoryx pallasii*, *Palaeoryx stutzeli*, *Helladotherium duvernoy*.

Miocene continental vertebrates of France

Saint-Gerand-le Puy – The name «*Saint-Gerand-le-Puy*» historically refers to a group of Early and Middle Miocene fossil sites in that part of the Allier region. The richness of the fossiliferous deposits associated with the Oligocene-Miocene limestones referred to in the literature as «*Limange*

ne: *Hipparion dietrichi*, *Palaeoryx pallasii*, *Palaeoryx stutzeli*, *Helladotherium duvernoy*.

I Vertebrati continentali del Miocene Francese

Saint-Gerand le Puy – Il nome di «*Saint-Gerand-le-Puy*» si riferisce storicamente ad un gruppo di località fossilifere del Miocene inferiore e medio di questa parte dell'Allier. La ricchezza dei giacimenti fossiliferi associati alla successione dei calcari del oligo-miocenici delle Limange d'Allier è nota sino dai primi decenni del XIX secolo ed ha dato luogo ad un gran numero di ricerche paleontologiche (Geoffroy Saint-Hilaire 1833; Cheneval 1983). La composizione faunistica delle varie località, in accordo alla revisione della geologia dell'area effettuata da Bucher *et al.* (1985) divide i vari giacimenti in siti a prevalenza di forme terrestri e a prevalenza di forme lacustri. La composizione delle diverse faune a mammiferi abbraccia un intervallo di tempo che corrisponde al Miocene inferiore.

Una piccola collezione di mammiferi fossili con indicazione generica «*Saint-Gerand-le-Puy*» è stata donata al museo di Firenze da Henry Filhol nel 1881 (Fig. 16.7).

Sansan – La fauna a vertebrati del Miocene medio di Sansan è una delle più famose faune fossili francesi (Ginsburg 2000). Il giacimento, scoperto nel 1834 da Eduard Lartet, restituì sin da subito una fauna molto ricca e, all'epoca, totalmente sconosciuta. La scoperta di una mandibola di un primate nel 1836 (Lartet 1836; 1837) contraddiceva le affer-

«*Sansan* – La fauna a vertebrati del Miocene medio di Sansan è una delle più famose faune fossili francesi (Ginsburg 2000). Il giacimento, scoperto nel 1834 da Eduard Lartet, restituì sin da subito una fauna molto ricca e, all'epoca, totalmente sconosciuta. La scoperta di una mandibola di un primate nel 1836 (Lartet 1836; 1837) contraddiceva le affer-

d'Allier» has been known since the first decades of the 19th century and has led to many paleontological studies (Geoffroy Saint-Hilaire 1833; Cheneval 1983). The faunal composition of the various sites, in accordance with the revision of the geology of the area by Bucher *et al.* (1985), divides the deposits into mainly terrestrial sites and mainly lacustrine ones. The composition of the different mammalian faunas covers a time interval corresponding to the Early Miocene.

A small collection of mammalian fossils, with the generic indication «*Saint-Gerand-le-Puy*», was donated to the Florentine museum by Henry Filhol in 1881 (Fig. 16.7).

Sansan – The Middle Miocene vertebrate fauna of Sansan is one of most famous French fossil faunas (Ginsburg 2000). The deposit, discovered in 1834 by Eduard Lartet, immediately yielded a very rich fauna completely unknown at the time. The discovery of a primate mandible in 1836 (Lartet 1836; 1837) contradicted the affirmations of George Cuvier (who had passed away a few years earlier) that man and monkeys belonged to the last event of creation and thus their remains could not be found in fossil-bearing deposits. Lartet's discovery at Sansan had an enormous impact, since

mazioni di George Cuvier (scomparso pochi anni prima) secondo il quale uomo e scimmie appartenevano all'ultimo evento di creazione e che quindi i loro resti non potevano trovarsi nei terreni fossili. Il ritrovamento di Lartet a Sansan ebbe una eco enorme, costituendo la prova materiale dell'antichità dei primati e che la derivazione 'scimmiesca' dell'uomo ipotizzata da Lamarck cominciava ad avere delle evidenze fossili. La mandibola del primate ed altri fossili di Sansan furono inviati al Museo Nazionale di Storia Naturale di Parigi e descritti da Henri Marie Ducrotay Blainville (1777-1850) (Blainville 1837; 1839). Per il grande interesse suscitato da questi resti, nel 1847 il terreno della località miocenica fu acquistato dal governo Francese.

Una collezione di resti del cervide *Dicroceros elegans*, provenienti da Sansan, fu acquisita dal museo di Firenze nel 1872, ricevuta in dono dal Museo Nazionale di Storia Naturale di Parigi (Fig. 16.8).

La Grive-Saint-Alban – I riempimenti delle fessure carsiche di La Grive-Saint-Alban in val d'Isère, hanno restituito una delle faune a vertebrati di riferimento per il Miocene medio europeo. L'area delle cave era nota per l'abbondanza dei resti fossili sino dalla metà del 1800, e le collezioni del Museo di Storia Naturale di Lione si sono accresciute nel tempo grazie alle raccolte effettuate negli anni da vari paleontologi tra i quali Charles Depéret, e Charles Immanuel Forsyth Major. Secondo la ricostruzione storica fatta da Jean Viret (1894-1970), il Forsyth Major fu probabilmente il solo ad effettuare scavi sistematici a La Grive-Saint-

it provided material proof of the antiquity of the primates and began to offer fossil evidence of the «apish» derivation of man hypothesized by Lamarck. The primate mandible and other fossils from Sansan were sent to the Museum of Natural History in Paris and described by de Henry Marie Ducrotay de Blainville (1777-1850) (Blainville 1837; 1839). Because of the great interest aroused by these remains, the Miocene site was acquired by the French government in 1847.

A collection of remains of the cervid *Dicroceros elegans* from Sansan was acquired by the Florentine museum in 1872, a gift from the National Museum of Natural History of Paris (Fig. 16.8).

La Grive-Saint-Alban – The fillings of the karst fissures of La Grive-Saint-Alban in the Val d'Isere have yielded one of the reference vertebrate faunas of the European Middle Miocene. The area has been known for its abundant fossil remains since the middle of the 19th century, and the collections of Lyon's Museum of Natural History grew thanks to the collecting carried out by paleontologists such as Charles Depéret and Charles Immanuel Forsyth Major. According to the historical reconstruction by Jean Viret (1894-1970), For-



Fig. 16.7



Fig. 16.8



Fig. 16.9



Fig. 16.10

Fig. 16.9 Resti del roditore *Cricetodon rhodanicum* provenienti dalla località francese di La Grive-Saint-Alban, acquisiti dal museo di Firenze nel 1892.

Fig. 16.10 Arto in connessione anatomica dell'equide tridattilo *Hipparion*, provenienti da Mont Léberon (Francia), donati al Museo dal Prof. Gaudry.

Fig. 16.9 Fossil remains of the rodent *Cricetodon rhodanicum* from the French locality of La Grive-Saint-Alban. The sample entered in the Florence collections in 1892.

Fig. 16.10 An articulated limb of the tridactyl horse *Hipparion* from Mont Léberon (France). Specimen obtained from Prof. Gaudry.

Alban recuperando una abbondantissima fauna di micro e macrovertebrati (Viret 1951).

Il museo di Firenze ha acquisito nel 1892, probabilmente grazie alle raccolte del Forsyth Major, in quegli anni attivo sia a Lione sia a Firenze, una abbondantissima collezione di resti di micro e macrovertebrati (Fig. 16.9).

Mont Léberon – Paul Gervais (1848) per primo menziona la località di Mont Léberon (individuata da J. de Christol nel 1832) le cui collezioni al museo di Parigi erano il risultato di raccolte occasionali da parte di paleontologi come J. Piaget, M. Bravard, A. Pomel e lo stesso P. Gervais. Fu tuttavia Albert Gaudry, il principale studioso delle mammalofaune di Pikermi, che maggiormente ha contribuito allo studio di Mont Léberon, nel sud della Francia (Vauclu-

se), località che grazie ai suoi studi (Gaudry 1873) è stata per molto tempo un riferimento nello studio delle mammalofaune europee del Miocene superiore. In una lettera datata 22 maggio 1867, così Gaudry scrive a C. Darwin, sottolineando le sue impressioni dallo studio comparativo tra le faune della località francese e quella greca: «Votre lettre m'a trouvé au Mt Léberon, près de Cucuron (Vaucluse) dans un gisement fort riche où on rencontre la même faune qu'à Pikermi. Je n'ai pas encore dégagé les ossements que j'ai rapportés; mais ce que j'entrevois déjà me fait penser que les animaux du Mt Léberon présentent de si légères différences avec ceux de Grèce qu'il est difficile de ne pas admettre entre eux des liens d'une réelle parenté, quoiqu'il n'y ait pas identité».

syth Major was probably the only one to conduct systematic excavations at La Grive-Saint-Alban, recovering a very abundant micro- and macrovertebrate fauna (Viret 1951).

In 1892, the Florentine museum acquired an abundant collection of micro- and macrovertebrate fossils (probably thanks to Forsyth Major; active at that time in both Lyon and Florence) (Fig. 16.9).

Mont Léberon – Paul Gervais (1848) first mentioned Mont Léberon (identified by J. de Christol in 1832) and the specimens from this site in the museum of Paris, which, were the result of occasional collecting by paleontologists such as J. Piaget, M. Bravard, A. Pomel and P. Gervais himself. However, it was Albert Gaudry, the major student of the Pikermi mammalian faunas, who contributed the most to the study of Mont Léberon. Thanks to his studies (Gaudry 1873), this site in the south of France (Vaucluse) has long been a reference for the study of European Late Miocene mammalian faunas. In a letter dated 22 May 1867, Gaudry

wrote the following to Charles Darwin, underlining his impressions from the comparative study of the faunas from the French and Greek sites: «Votre lettre m'a trouvé au Mt Léberon, près de Cucuron (Vaucluse) dans un gisement fort riche où on rencontre la même faune qu'à Pikermi. Je n'ai pas encore dégagé les ossements que j'ai rapportés; mais ce que j'entrevois déjà me fait penser que les animaux du Mt Léberon présentent de si légères différences avec ceux de Grèce qu'il est difficile de ne pas admettre entre eux des liens d'une réelle parenté, quoiqu'il n'y ait pas identité».

Between 1879 and 1881, Prof. Gaudry donated a small collection of *Hipparion* fossils from Mont Léberon to the Florentine museum (Fig. 16.10).

Italian Miocene continental vertebrates

During the Miocene, the central Mediterranean underwent profound paleogeographic changes due to the paroxysmal

È proprio il Prof. Gaudry che tra il 1879 e il 1881 dona al museo di Firenze una piccola collezione di resti di *Hipparion* di Mont Léberon (Fig. 16.10).

I Vertebrati continentali del Miocene Italiano

Durante il Miocene il Mediterraneo centrale ha subito profondi cambiamenti paleogeografici dovuti alle fasi parossistiche degli eventi tettonici che hanno portato alla formazione della catena appenninica e al delinearsi della fisiografia della penisola italiana.

In termini assoluti, i reperti di fossili terrestri del Miocene inferiore e medio italiano sono così scarsi da darci solo indicazioni puntuali sulla distribuzione delle terre emerse. È solamente nel Miocene superiore che i dati paleontologici sono sufficienti a tracciare in modo soddisfacente la paleogeografia del Mediterraneo centrale. In quel tempo possiamo individuare l'esistenza di tre bioprovincie terrestri separate: la paleobioprovincia Apulo-abruzzese, quella Tosco-Sarda, e quella testimoniata da recenti ritrovamenti in Calabria (Cessaniti). Nelle fasi terminali del Miocene (il Messiniano) il panorama paleobiogeografico cambia profondamente: la penisola italiana prende forma, e le biocomunità terrestri del Tortoniano scompaiono sostituite dalle associazioni faunistiche che caratterizzano il continente europeo (Rook *et al.* 2006).

Le faune endemiche dell'area tirrenica – Le località fossilifere a vertebrati più note del Miocene superiore pre-messiniano sono quelle della paleobioprovincia Tosco-Sarda, in cui l'elemento di spicco è l'ominoide en-



Fig. 16.11

demico *Oreopithecus bambolii*. Le faune di questa bioprovincia sono note sino dalla seconda metà dell'Ottocento (Savi 1843; Meneghini 1863; Forsyth Major 1872a,b) e la loro conoscenza – nonché l'origine delle collezioni – fu legata alla intensa attività estrattiva delle ligniti mioceniche dei bacini continentali della maremma toscana.

Sebbene menzionati in letteratura già da alcuni decenni, risale al 1862 la prima documentazione di un fossile di questo complesso faunistico. Si tratta della scheda cartacea delle collezioni del Gabinetto del Regio Istituto di Studi Superiori (allora diretto dal prof. Iginò Cocchi), relativa al reperto IGF 4335, il tipo della specie *Oreopithecus bambolii* (Fig. 16.11). La scheda, oltre a riportare l'anno d'in-

Fig. 16.11 La mandibola tipo di *Oreopithecus bambolii*. Il reperto, proveniente dalle miniere di lignite di Monte Bamboli (Grosseto), è registrato negli archivi del museo con data di ingresso 1862.

Fig. 16.11 The mandible type specimen for *Oreopithecus bambolii*. The specimen, from the Monte Bamboli lignite mines, is recorded in the museum archives as registered in 1862.

phases of tectonic events, which led to the formation of the Apennine chain and the physiography of the Italian peninsula.

In absolute terms, terrestrial fossils from the Italian Early and Middle Miocene are so scarce as to give us only fragmentary indications of the distribution of the emerged lands. A satisfactory picture of central Mediterranean paleogeography comes only from the paleontological data from the Late Miocene. We can identify three separate terrestrial bioprovinces in that time period: the Abruzzi-Apulia and the Tusco-Sardinian paleobioprovinces, and the one indicated by recent discoveries in Calabria (Cessaniti). In the last stage of the Miocene (Messinian), the paleobiogeographic panorama was profoundly changed: the Italian peninsula took form and the Tortonian terrestrial biocommunity disappeared, to be replaced by faunal associations characteristic of continental Europe (Rook *et al.* 2006).

Endemic faunas of the Tyrrhenian area – The best known vertebrate fossil sites of the pre-Messinian Late Miocene are those of the Tusco-Sardinian paleobioprovince, whose most prominent element is the endemic hominoid *Oreopithecus bambolii*. The faunas of this bioprovince have been known since the second half of the 19th century (Savi 1843; Meneghini 1863; Forsyth Major 1872a,b) and our knowledge of them – as well as the origin of the collections – was linked to the intense mining of the Miocene lignites of the continental basins of the Tuscan Maremma.

Although already mentioned in the literature for several decades, the first documentation of a fossil belonging to this faunal complex appeared in 1862. It consisted of the data form of the collections of the Laboratory of the Royal Institute of Advanced Studies (then directed by Prof. Iginò Cocchi) for specimen IGF 4335, the type specimen of *Oreopithecus bambolii* (Fig. 16.11). The form reports the year the specimen entered the collections



Fig. 16.12 *Oreopithecus bambolii*. Scheletro in connessione anatomica proveniente dalla miniera di lignite di Baccinello (Grosseto), recuperato nel 1958 dal prof. J.Hürzeler.

Fig. 16.12 *Oreopithecus bambolii*. Skeleton in anatomical connection. The lignite slab was recovered in the lignite mine of Baccinello (Grosseto) by prof. J.Hürzeler in 1958.

and the place of discovery, as well as the name of the person who delivered the specimen, a certain «Tito Nardi», about whom we have not much information (Cocchi 1872a). In all probability, he was one of the employees who followed the mining activities and who occasionally frequented Cocchi's Laboratory.

It is curious that the first scientific description of the remains from the lignites near Grosseto came about 10 years after the specimen entered the collections. Indeed, it was the French paleontologist Paul Gervais who, in 1872, first described and established the new genus and species *Oreopithecus bambolii* on the basis of this material. Prof. Cocchi, who had kept these remains in his office for several years, had the opportunity to show them to his eminent French colleague during a study visit Gervais made to the Florentine collections in October 1871. Cocchi wrote (1872): «In October of last year, I was pleased to entrust this fossil to the illustrious Prof. P. Gervais, who wished to study it; and the

gresso nelle collezioni e il nome della località di provenienza riporta il nome della persona che ha consegnato il reperto, tal «Tito Nardi», del quale non è dato tuttavia conoscere molte notizie (Cocchi 1872a), con tutta probabilità si trattava di uno degli addetti a seguire i lavori delle miniere e che occasionalmente aveva frequentato il Gabinetto di Cocchi.

È curioso notare che la prima descrizione scientifica dei resti provenienti dalle ligniti del grossetano è successiva di una decina di anni dalla data d'ingresso dei resti nelle collezioni. Fu infatti il paleontologo francese Paul Gervais che nel 1872 per primo descrisse ed istituì il nuovo genere e la nuova specie *Oreopithecus bambolii* sulla base di questo materiale. Il Prof. Cocchi, che ebbe in studio questi resti per diversi anni, ebbe occasione di mostrarli all'esimio collega francese in occasione della visita di studio presso le collezioni fiorentine che il Gervais effettuò nell'ottobre del 1871. Scrive il Cocchi (1872): «Nell'ottobre dello scorso anno fui lieto di affidare questo fossile all'illustre prof. P. Gervais, desideroso di farne lo studio; e nei Comptes Rendus dell'Accademia delle Scienze si trova la comunicazione che Egli fece ultimamente a quello illustre consesso sulla interessante mascella». Gervais presentò la mandibola alla Accademia delle Scienze di Francia nella seduta del 6 maggio 1872.

Rimane il dubbio di come mai il Cocchi, che ebbe a disposizione per vari anni i resti di Oreopiteco di Montebamboli e Casteani abbia lasciato la sua descrizione al Gervais, avendone comunque «fatto parola» nella presentazione fatta alla Società di Antropologia nel

Comptes Rendus of the Academy of Sciences contain the communication he recently made to that eminent institution on the interesting mandible». Gervais presented the mandible to the French Academy of Sciences in the session of 6 May 1872.

The doubt remains as to why Cocchi, who held the remains of *Oreopithecus* from Montebamboli and Casteani for many years, left its description to Gervais, even though he «mentioned it» in his presentation to the Italian Anthropology Society in February 1872 and published in the same year the translation of the work of the «famous Parisian professor» in his note *Su di due scimmie fossili italiane* (On two Italian fossil apes) (Cocchi 1872).

The collections from the Maremma lignite deposits include various vertebrates, mostly taxa known exclusively from sites in this geographical area. Apart from the aforesaid primate (*Oreopithecus*; Fig. 16.12), there are numerous artiodactyls (various species of bovids, a girafid and a suid), two carnivores (an ursid and a mustelid)

Febbraio del 1872, e ne abbia pubblicato nello stesso anno la traduzione del lavoro del «celebre professore di Parigi» nella sua nota *Su di due scimmie fossili italiane* (Cocchi 1872).

Le collezioni dei giacimenti ligniferi maremmani includono diversi vertebrati, per la maggior parte taxa noti esclusivamente dai siti di quest'area geografica. A parte il già menzionato primate (*Oreopithecus*; Fig. 16.12) nelle collezioni è da ricordare la presenza di numerosi artiodattili (varie specie di bovidi, un giraffide ed un suide), due resti di carnivoro (un urside ed un mustelide) e abbondanti resti di erpetofauna (un chelone ed un coccodrillo).

Per quanto riguarda l'erpetofauna, i cheloniani fossili (Fig. 16.13) di Montebamboli e Casteani furono oggetto di una dettagliata descrizione da parte di G. Ristori (1891; 1895), la cui revisione è recentemente pubblicata in Chesi *et al.* (2009). Ma soprattutto la presenza di un coccodrillo (Fig. 16.14) nella fauna fossile delle ligniti mioceniche della Toscana attirò l'attenzione di vari autori (Forsyth Major 1872a; Weithofer 1888), e la descrizione e l'istituzione del nome specifico *Crocodylus bambolii* si deve al Ristori (1890). La specie è stata recentemente rivista da Massimo Delfino (Delfino & Rook 2008).

Un unico resto di giraffide proveniente da Casteani fu originariamente descritto come *Antilope (Palaeoryx?)* sp. dal Weithofer (1888) e da Del Campana (1918). Sul resto è stata istituita la specie *Umbrotherium azzarolii* (Fig. 16.15) in una lista faunistica pubblicata da Hürzeler & Engesser nel 1976. Gli autori tuttavia non ne fornirono una descrizione e genere e specie sono quindi rimasti *nomina*

and abundant herpetofaunal specimens (a sea turtle and a crocodile).

The turtle fossils of Montebamboli and Casteani (Fig. 16.13) were described in detail by G. Ristori (1891; 1895), whose revision was recently published in Chesi *et al.* (2009). Yet it was mainly the presence of a crocodile (Fig. 16.14) in the fossil fauna of the Tuscan Miocene lignites that attracted the attention of various authors (Forsyth Major 1872a; Rüttimeyer 1876; Weithofer 1888), although their description and the specific name *Crocodylus bambolii* are due to Ristori (1890). The species was recently revised by Massimo Delfino (Delfino & Rook 2008).

A single giraffid specimen from Casteani was originally described as *Antilope (Palaeoryx?)* sp. by Weithofer (1888) and Del Campana (1918). The species *Umbrotherium azzarolii* was established for this specimen (Fig. 16.15) in a faunal list published by Hürzeler & Engesser in 1976. However, the authors did not provide a description, and the genus



Fig. 16.13 Carapace della tartaruga di acqua dolce *Mauremys campanii*, da Casteani.
Fig. 16.13 Carapace of the terrapin *Mauremys campanii*, from Casteani.



Fig. 16.14 Mascellare (sinistra) e frammento di cranio (destra) di *Crocodylus bambolii*.
Fig. 16.14 Maxillary bone fragment (left) and fragment of skull (right) of *Crocodylus bambolii*.



Fig. 16.15 Serie dentaria superiore del giraffide *Umbrotherium azzarolii*. Il resto proviene da Casteani ed è l'esemplare tipo della specie.
Fig. 16.15 Upper dentition of the giraffid *Umbrotherium azzarolii* from Casteani (type specimen).



Fig. 16.16

Fig. 16.16. Frontale con corna di *Maremmia haupti*, Monte Bamboli.

Fig. 16.17 Palato del suide endemico *Eumaichoerus etruscus*, Monte Bamboli.

Fig. 16.18 Mandibola dell'urside *Indarctos anthracitis*, Casteani.

Fig. 16.16 Skull fragment with horns *Maremmia haupti*, Monte Bamboli.

Fig. 16.17 Palate and upper dentition of the suid *Eumaichoerus etruscus*, Monte Bamboli.

Fig. 16.18 Mandible of the ursid *Indarctos anthracitis*, Casteani.



Fig. 16.17



Fig. 16.18

nuda sino alla descrizione formale avvenuta solo in tempi recenti (Abbazzi *et al.* 2008b).

La collezione dei fossili della Maremma include diversi resti di antilopi, descritte ed illustrate da Weithofer (1888) e da Del Campana (1918). Spicca una forma di piccolissime dimensioni della tribù Neotragini originariamente descritta da Weithofer (1888) come *Antilope gracillima*, poi trasferita nel genere *Tyrrhenotragus*, istituito *ad hoc* da Thomas (1984). Antilopi di taglia maggiore sono invece rappresentate da fossili attribuiti a specie appartenenti alla tribù degli Alcelaphini, *Maremmia haupti* e *Maremmia lo-*

renzi (Fig. 16.16), caratterizzate dalle tipiche corna ad avvolgimento spirale (Del Campana 1918; Hürzeler 1983).

La specie probabilmente più abbondante dai depositi lignitiferi di Montebamboli è il suide *Eumaichoerus etruscus* (Fig. 16.17). La specie, descritta originariamente da Michelotti (1861) come *Sus etruscus*, per oltre un secolo è stata ignorata in letteratura essendo i resti di Montebamboli attribuiti a *Sus cheroides* o *Microstonyx choeroides*. È solamente nel 1982 che J. Hürzeler rivaluta la specie di Montebamboli istituita da Michelotti attribuendola al nuovo genere, *Eumai-*

and species remained «nomina nuda» until the recent formal description (Abbazzi *et al.* 2008b).

The Maremma fossil collection includes various specimens of antelopes, described and illustrated by Weithofer (1888) and Del Campana (1918). Prominent among them is a very small form of the tribe Neotragini originally described by Weithofer (1888) as *Antilope gracillima* and then transferred to the genus *Tyrrhenotragus*, founded «ad hoc» by Thomas (1984). Larger antelopes are represented by fossils attributed to species of the tribe Alcelaphini, *Maremmia haupti* and *Maremmia lorenzi* (Fig. 16.16), characterized by the typical spiral horns (Del Campana 1918; Hürzeler 1983). The most abundant species in the Montebamboli lignite deposits is probably the suid *Eumaichoerus etruscus* (Fig. 16.17). Originally described by Michelotti (1861) as *Sus etruscus*, this species was unknown in the literature for over a century since the Montebamboli remains were attributed

to *Sus cheroides* or *Microstonyx cheroides*. It was only in 1982 that J. Hürzeler re-evaluated the Montebamboli species established by Michelotti, attributing it to a new genus, hence *Eumaichoerus etruscus*. In addition to being forgotten for a long time, the Michelotti species suffered another historical vicissitude. The type specimen was apparently lost and there remains a plaster cast of it in the collections of the Museum of Paleontology, University of Rome. Since the International Code of Zoological Nomenclature does not provide for the loss of the holotype and its replacement by a replica, it became necessary to identify a new type specimen (neotype) among the type material of the species. The neotype was chosen from the material of the Florentine historical collections in view of the possibility that it was one of the specimens studied by Michelotti (Mazza & Rustioni 1997).

The Tuscan Miocene faunas also contain rare remains of two carnivores, each represented by a single

choerus etruscus. Oltre ad essere dimenticata a lungo, la specie di Michelotti ha subito una ulteriore vicissitudine storica. L'esemplare tipo della specie, infatti, è apparentemente andato perduto, e ne rimane solamente un calco in gesso conservato nelle collezioni del Museo di Paleontologia dell'Università di Roma. Dato che il Codice di Nomenclatura Zoologica non prevede che un olotipo andato perduto sia sostituito da una sua replica, si è resa la necessità di individuare un neotipo tra il materiale tipo della specie. Il neotipo è stato identificato tra il materiale delle collezioni storiche fiorentine, tenendo conto della possibilità che il reperto sia tra quelli studiati da Michelotti (Mazza & Rustioni 1997).

Le faune mioceniche toscane contengono anche rari resti di due Carnivori. Rappresentati da un unico reperto ciascuno, dalle ligniti di Montebamboli proviene il mascellare di un mustelide descritto dal Weithofer (1888) col nome di *Mustela majori*, mentre dalla miniera di Casteani una mandibola quasi completa rappresenta un urside originariamente descritto come *Amphycyon laurillardi* da Meneghini (1863), mentre alcuni anni più tardi il Weithofer (1888) lo riferisce a *Hyaenarctos anthracitis*. Sebbene quest'ultimo resto fossile abbia bisogno di essere studiato nuovamente in dettaglio, è comunemente indicato nella letteratura recente come *Indarctos anthracitis* (Fig. 16.18).

Le associazioni a vertebrati continentali del Messiniano della Toscana – Il Messiniano è un momento di profonda riorganizzazione nella paleogeografia dell'area tirrenica. Dal punto di vista delle faune continentali, questo intervallo cronologico è caratterizzato da un turnover totale, con la scomparsa del complesso



Fig. 16.19

faunistico endemico a *Oreopithecus*, sostituito da nuove faune composte da taxa continentali appartenenti alla bioprovincia Europea.

I primi indizi di faune a mammiferi rinnovate rispetto al complesso dei bacini lignitiferi toscani risalgono ai ritrovamenti di Forsyth Major (1875; 1877) e Pantanelli (1879) dai livelli fine miocenici della Val d'Elsa, in provincia di Siena (Bacino del Casino). Come molte delle faune recuperate dal Forsyth Major, anche i pochi resti della fauna del Casino sono dispersi in collezioni diverse. La collezione più consistente è conservata al Museo dell'Accademia dei Fisiocritici (Siena), alcuni resti sono finiti nelle collezioni del Natural History Museum (Londra), alcuni resti del primate *Mesopithecus pentelicus* sono stati recentemente 'riscoperti' nelle vecchie collezioni del Museo di Calci (Pisa) (Rook 1999), mentre solamente i resti del castoride *Dipoides problematicus* e un paio di fossili del suide (*Propotamochoerus provincialis*) sono conservati a Firenze (Fig. 16.19). Tra le acquisizioni

Fig. 16.19 Alcuni denti del suide *Propotamochoerus provincialis*, provenienti dalle miniere di lignite del Casino (Siena).

Fig. 16.19 Isolated teeth of the suid *Propotamochoerus provincialis*, from Casino lignite mine (Siena).

specimen. A mustelid maxilla from the Montebamboli lignite deposits was described by Weithofer (1888) as *Mustela majori*, while the Casteani mine yielded an almost complete ursid mandible originally described as *Amphycyon laurillardi* by Meneghini (1863) but later referred to *Hyaenarctos anthracitis* by Weithofer (1888). Although the latter fossil must be re-examined in detail, it is commonly indicated in the recent literature as *Indarctos anthracitis* (Fig. 16.18).

*Messinian continental vertebrate associations of Tuscany – The Messinian was a period of marked re-organization of the paleogeography of the Tyrrhenian area. From the point of view of the continental faunas, this stage was characterized by a total turnover: the endemic faunal complex associated with *Oreopithecus* disappeared and was replaced by new faunas composed of continental taxa belonging to the European bioprovince.*

The first signs of the new mammalian faunas that replaced the complex of the Tuscan lignite deposits were the discoveries of Forsyth Major (1875; 1877) and Pantanelli (1879) in the Late Miocene levels of the Valdelsa (Elsa Valley) in the province of Siena (Casino Basin). Like many of the faunas recovered by Forsyth Major, the few remains of the Casino fauna are dispersed in various institutions, the most substantial collection being that of the Museum of the Fisiocritici Academy (Siena). Some other remains ended up in the collections of the Natural History Museum (London), a few specimens of the primate *Mesopithecus pentelicus* have been recently re-discovered in Museum of Calci (Pisa) (Rook 1999), while only the remains of the castorid *Dipoides problematicus* and two specimens of the suid *Propotamochoerus provincialis* are conserved in Florence (Fig. 16.19). The most recent acquisitions of the Florentine museum are a small



Fig. 16.20 Frammento di cranio con corna di *Samotragus occidentalis*, Borro Strolla in Val d'Elsa (Siena).
Fig. 16.20 Skull fragment with horns of *Samotragus occidentalis*, from Borro Strolla in Val d'Elsa (Siena).

più recenti delle collezioni del Museo una piccola fauna a mammiferi dall'area di Borro Strolla, una porzione del bacino della Val d'Elsa correlata al Bacino del Casino (Abbazzi *et al.* 2008a). Degni di nota i resti di un gerbillide (un roditore ad affinità africana) e il frontale dalla piccola antilope dal-

mammalian fauna from the Borro Strolla area, a portion of the Valdelsa related to the Casino Basin (Abbazzi *et al.* 2008a). Also noteworthy are the remains of a gerbillid (a rodent with African affinities) and the frontal bone of the small antelope with spiral horns *Samotragus occidentalis* (Fig. 16.20).

A second important fluvio-lacustrine basin with Late Miocene deposits is that of Baccinello-Cinigiano in the middle Ombrone Valley. The rich geological literature of the late 19th century on the «Miocene deposits» of southern Tuscany was related in those years to the economic exploitation of

le corna spiralate *Samotragus occidentalis* (Fig. 16.20).

Un secondo importante bacino fluvio-lacustre con depositi del Miocene terminale è quello di Baccinello-Cinigiano nella media valle dell'Ombrone. La fiorente letteratura geologica della fine del XIX secolo relativamente ai «terreni miocenici» della Toscana meridionale era legata in quegli anni alla possibilità di sfruttare economicamente i livelli lignitiferi. Ciò nonostante, sino alla pubblicazione della prima edizione della Carta Geologica d'Italia in scala 1:100.000 (rilevata da Vittorio Novarese e Bernardino Lotti e pubblicata nel 1893; Novarese 1897) del bacino in questione si conoscevano solamente gli affioramenti della parte meridionale, citati da Stoppani (1880). Si deve comunque arrivare al 1954, con la tesi di laurea di Giovanni Sestini, per avere un primo lavoro che analizzi in maniera esaustiva la stratigrafia di tutto il Bacino di Baccinello-Cinigiano. Nessuno di questi autori tuttavia menziona la presenza di vertebrati fossili nell'area. Sarà il geologo tedesco Helmut De Terra (1956) che in una breve nota indica la presenza di livelli ad *Hipparion* (Fig. 16.21) nella parte sommitale della successione continentale. Questa fauna a mammiferi messiniani viene meglio definita negli anni successivi (Hürzeler & Engesser 1976), ma è negli ultimi due decenni che le ricerche paleontologiche iniziate da Claudio De Giuli (1938-1988) e sul suo impulso proseguite da Lorenzo Rook hanno portato ad un notevole incremento delle conoscenze geologiche del bacino (Benvenuti *et al.* 2001) e alle collezioni di questa fauna (Abbazzi 2001; Rook 1999; Rook *et al.* 1991), in cui cervidi e carnivori (Fig. 16.22) sono relativamente abbondanti.

Vertebrati del Miocene superiore della Sicilia – La fauna di Gravitelli (Messina)

the lignite levels. Nevertheless, until the publication of the first edition of the 1:100,000 Geological Map of Italy (created by Vittorio Novarese and Bernardino Lotti and published in 1893; Novarese 1897), knowledge of the Baccinello-Cinigiano Basin consisted solely of the outcrops in the southern part cited by Stoppani (1880). It was not until 1954, with the degree thesis by Giovanni Sestini, that there was a first exhaustive analysis of the stratigraphy of the entire Baccinello-Cinigiano Basin. However, none of these authors mentioned the presence of vertebrate fossils in the area. It was the German geologist Helmut De Terra (1956) who in-



Fig. 16.21

descritta da Luigi Seguenza (1902; 1907) è andata distrutta in seguito al disastroso terremoto di Messina del 1908. Tra i resti di mammiferi di Gravitelli, Seguenza descrisse un suide, che è l'unico elemento della fauna che non è andato completamente perduto. Nelle collezioni del Museo di Firenze si conservano, infatti, due calchi in gesso che costituiscono l'unica testimonianza oggi rimasta della fauna studiata da Seguenza. L'esame di questi calchi ha permesso, a distanza di quasi un secolo dalla loro descrizione originale, di attribuire il suide di Gravitelli al genere *Propotamochoerus* (Gallai & Rook 2006).



Fig. 16.22

licated, in a short note, the presence of *Hipparion* levels (Fig. 16.21) in the highest part of the continental succession. This Messinian mammalian fauna was defined better in the following years (Hürzeler & Engesser 1976), but paleontological research carried out in the last two decades by Florentine researchers, first by Claudio de Giuli (1938-1988) and later on by Lorenzo Rook, has led to a marked increase in both the geological knowledge of the basin (Benvenuti *et al.* 2001; Rook *et al.* 2000) and the collections of this fauna (Abbazzi 2003; Rook 1999; Rook *et al.* 1991), in which cervids and carnivores (Fig. 16.22) are relatively abundant.

Upper Miocene vertebrates of Sicily – The fauna from Gravitelli (Messina) described by Seguenza (1902; 1907) was destroyed in the disastrous Messina earthquake in 1908. Among the mammals from Gravitelli, Seguenza described a suid which is the only element of the fauna that was not completely lost. In fact, the Florentine collections include two plaster casts that are now the only remaining testimony of the fauna studied by Seguenza. Examination of these casts almost a century after their original description allowed the attribution of the Gravitelli suid to the genus *Propotamochoerus* (Gallai & Rook 2006).

Fig. 16.21 Cranio e mandibole di individuo giovanile di *Hipparion*, Baccinello-V3.

Fig. 16.22 Mandibola tipo del piccolo carnivore *Viverra howelli*, da Baccinello V3.

Fig. 16.21 Skull and mandibles of an *Hipparion* juvenile individual, from Baccinello V3.

Fig. 16.22 The type mandible of the small carnivore *Viverra howelli*, from Baccinello V3.

Oreopithecus: una scimmia antropomorfa evoluta in ambiente insulare

Oreopithecus: a large anthropomorphous ape that evolved on an island

Salvador Moyá-Solá è Direttore dell'Istituto Catalano di Paleontologia, e ricercatore ICREA presso il Dipartimento di Antropologia Biologica all'Università Autonoma di Barcellona. La sua attività di ricerca si focalizza su due linee principali: l'evoluzione dei mammiferi in condizioni insulari, e la storia evolutiva delle scimmie antropomorfe e di altri primati nel Neogene dell'Eurasia. Nell'ambito delle sue ricerche ha visitato varie volte la Sezione di Geologia e Paleontologia dell'Università di Firenze, nelle cui collezioni è conservato materiale importante per lo studio di entrambi gli argomenti: l'antropomorfa insulare del Miocene superiore *Oreopithecus bambolii*.

Salvador Moyá-Solá is Director of the Institut Català de Paleontologia, and ICREA Research Professor in the Biological Anthropology Unit of the Universidad Autònoma de Barcelona. His research activity is focussed on two main topics: the evolution of mammals under insular conditions, and the evolutionary history of apes and other primates in the Neogene of Eurasia. In the course of his work, he has visited the Section of Geology and Paleontology of the University of Florence, where the collections contain material of crucial importance for the study of both topics: the insular Late Miocene fossil ape *Oreopithecus bambolii*.

Salvador Moyá-Solá

ICREA at Institut Català de Paleontologia and Unitat d'Antropologia Biològica Universitat Autònoma de Barcelona

Oreopithecus bambolii is a unique primate fossil, a hominoid from the Italian Late Miocene. It is known from several lignite mines active between the 19th and 20th century in the province of Grosseto (Montebamboli, Casteani, Ribolla, Serrazzano and Baccinello) and more recently from a site in northern Sardinia (Fiume Santo) (Abbazzi *et al.* 2008). Probably the only point on which all the many researchers who have dealt with *Oreopithecus* would agree is that this fossil represents an enigmatic species with a completely puzzling association of characters difficult to fit into any model of phylogenetic relations or locomotor adaptations.

The many contradictory, and in some cases eccentric, phylogenetic hypotheses proposed for *Oreopithecus* provide a good example of the bewilderment created in the scientific community throughout the 20th century. On the basis of dental anatomy alone, some authors have considered it a descendant of the Oligocene anthropoid *Apidium* (Simons 1960), while for others it was undoubtedly a cercopithecoid (Delson 1986). Still others believed that it showed strong similarities with a group of primitive Hominoidea of the African middle Miocene (Harrison 1986) or with today's gorilla (Gervais 1872), while someone has even interpreted it as a monkey-like descendant of a primitive arboreal artiodactyl of the Eocene (Gregory 1951).

Yet none of these hypotheses is consistent with the morphological details of the postcranial skeleton. Johannes Hürzeler (1949; 1958; 1968) was the first to note with particular emphasis that this primate's postcranial skeletal anatomy exhibited some similarities with that of modern humans, while other characters maintained primitive morphologies comparable to those of the extant anthropomorphous apes. This interpretation was consistent with what Hürzeler had inferred from the cranial morphology and led him to the famous hypothesis that *Oreopithecus*

represented a lateral branch that split very early on from the evolutionary line of the hominids. However, other authors considered his interpretations trivial. For example, Schultz (1950) and Harrison (1986) saw in the morphology of *Oreopithecus* the most ancient evidence of the basic skeletal model of the current great apes, considering it an example of generalized suspensory arborealism. It must be recognized that Hürzeler's phylogenetic hypothesis had many gaps, and that is why it was underestimated; moreover, the skeletal characters, which, according to Hürzeler, were related to bipedal locomotion, were simply ignored by other authors, with the sole exception of Straus (1963).

These different phylogenetic and functional interpretations are due to the fact that *Oreopithecus* presents a mosaic of dental, cranial and skeletal characters, unknown in the living primates. Therefore, any study based on the conviction that there are no morpho-functional alternatives different from those of extant primates is characterized by a serious initial error. Even more serious is the fact that none of the papers published before the end of the 20th century gave even minimal consideration to the paleogeographical and paleo-ecological conditions in which *Oreopithecus* lived. It is quite strange that a fundamental aspect for an understanding of the adaptations of *Oreopithecus* was ignored until a few years ago. The fact that this primate lived for several million years on an island in the Mediterranean Sea must be the first step in interpreting the selection pressures to which it was subjected, and thus in understanding why natural selection favoured this combination of characters.

Vertebrate faunas of island ecosystems present specific characteristics that allow us to identify them when we find them as fossils. One of the most important is low diversity associated with an 'imbalance' of the community structure with respect to 'normal' continental faunas (Sondaar 1977). The degree of biotic

diversity in the different islands is a function of their surface area. Since islands offer a limited spatial area – and thus a limited availability of trophic resources – they can host a smaller number of species than continental ecosystems. The island where *Oreopithecus* lived no longer exists as such; however, the geographical distribution of the associated endemic fauna suggests that it was a large island, probably bigger than the current major islands of the central Mediterranean.

Two of the ecological characteristics of islands are important in understanding *Oreopithecus*: 1) the limited availability of trophic resources, and 2) the absence of large terrestrial predators. Both factors determine the selective pressures responsible for the adaptations constantly repeated in all insular mammals (Sondaar 1977). Common adaptations are those shown by animals that lose their typical mode of locomotion (birds or bats that lose the adaptation to flight) and adopt locomotor strategies more energetically economical than those of their continental ancestors. All the functional adaptations selected to minimize the effect of predation on the continent are lost on an island and are replaced by adaptations that assure locomotion that is more stable (minimizing the risk of accidents) and much more economical, an important adaptive factor in areas with limited trophic resources like islands (Köhler & Moyá Solá 2001).

The postcranial skeleton of *Oreopithecus* has a set of characteristics that can be considered an adaptation to vertical climbing (Harrison 1991; Sarmiento 1987). However, along with these characters, shared with its presumed ancestor *Hispanopithecus* and the extant great apes, it presents other more 'exotic' traits that are difficult to interpret. This difficulty derives from the fact that, although we now have examples of island adaptations for bovids, deer, elephants, etc., there is no known case of a large anthropomorphous ape with island adaptations, and this makes the interpretation of the anatomy and the evolutionary lineage of our Miocene hominoid problematic. As observed by Hürzeler, *Oreopithecus bambolii* has some skeletal characteristics in various anatomical regions that suggest an adaptation to bipedal locomotion. For example, its pubic symphysis shows strong morphological similarity with that of *Australopithecus*. The ischium has a long and well-developed ischial spine, which gives attachment to the sacro-spinous ligament. The function of this ligament is to prevent rotation of the sacrum under the weight of the upper trunk, and it is absent in the quadrupedal primates but well developed in bipeds like *Australopithecus* and *Homo*. The ischial spine of *Oreopithecus* is proportionally comparable to that of humans, indicating that this Miocene primate probably held the trunk in a vertical position above the pelvis.

The knee of *Oreopithecus* exhibits a strong degree of valgus. *Genu valgum* is a typical morphology of bipeds and characterizes the lower limb of *Homo* and *Australopithecus*, with the biomechanical function of setting the knees in a vertical position below the centre of gravity, optimizing the support of body weight during bipedal locomotion (Köhler & Moyá Solá 1997; Rook *et al.* 1999).

The hand morphology of *Oreopithecus* is also peculiar (Fig. 16.23). Its hands are short and small in proportion to its body weight. The only examples we have of an association of small hand and orthograde body structure are the extant (*Homo sapi-*



Fig. 16.23 *Oreopithecus bambolii*. Mano sinistra dell'individuo in connessione anatomica di Figura 16.12.

Fig. 16.23 *Oreopithecus bambolii*. Left hand of the articulated individual in Figure 16.12.

ens) and fossil hominids (*Australopithecus* and *Homo*). However, the peculiarity of the *Oreopithecus* hand does not end there. In all primates, there is a constant ratio between the length of the first digit (the thumb) and that of the others. In *Oreopithecus*, the proportions among the digits of the hand are exceptional with respect to all the continental primates, in that it has a relatively very long thumb. Only the bipedal hominids have digits of the hand with similar ratios. In addition, the palmar face of the distal phalanx of the thumb in *Oreopithecus* is characterized by a deep area of insertion of a specific muscle (flexor pollicis longus) that allows a precise, forceful hold between the tips of the thumb and index finger; this is a key movement in the precision grip and manipulation typical of the human hand, an exclusive character of the hominids (Moyá Solá *et al.* 1999).

Until a few years ago, all the hypotheses on the origin or the morpho-functional adaptations of this species were based on partial analyses of the anatomy. No hypothesis has been able to reconcile the entire set of peculiar characters. The anatomical aspects «inconsistent» with the preferred hypothesis were minimized or ignored. In addition, the ecological context of insularity was never taken into consideration by any author. Only by taking into account this aspect has the puzzle of *Oreopithecus* begun to change into a comprehensible picture in recent years.

Hominoids usually arrange nests and nocturnal refuges in trees, and they spend most of their daily activity among the branches, a behaviour related to preventing – or limiting – the danger of predation. However, this behaviour has a drawback: one of the main risk factors is damage due to falls, much more frequent than might be imagined for such agile animals. Hence, the preference of primates for arboreal life has this negative counterpart, which in many cases is the cause of death of individuals. Arboreal locomotion is also very expensive energetically (its energy requirements are four times those of terrestrial locomotion).

The absence of large predators in the endemic island environment constitutes an ecological context different from the continental one in which the ancestors of *Oreopithecus* lived. Therefore, the factors that determine the adaptation to an arboreal life (evading predation) are less important, and the 'price' the continental ancestor paid to live in an environment in which it was subject to predation by carnivores (high energy expendi-

ture and high risk of accidental falls) was transformed into opposite selection pressures (aimed at energy saving and risk minimization) that favoured the emergence of adaptations for terrestrial locomotion (Köhler & Moyá Solá 1997). In an island ecosystem without predatory pressures, bipedal locomotion provided the advantage that the upper limbs were freed from use in locomotion. This fact seems irrelevant but instead was of fundamental importance. Hands free of 'mechanical' constraints and released from their use in quadrupedal locomotion could adapt to other functions, becoming effective tools of manipulation for the collection and/or processing of food.

For over a century, until an attempt was made to understand the skeletal adaptations of *Oreopithecus* within the context of its insular paleogeographical condition, the interpretation of this species was simply reduced to that of a strange and peculiar continental primate. This is a clear example of the importance of considering the ecological context of a given fossil taxon in order to correctly interpret its adaptations.

Il restauro del cranio di *Oreopithecus* e la sua peculiare anatomia

The complete restoration of the Oreopithecus skull and its remarkable anatomy

Ronald J. Clarke è un paleoantropologo attivo presso l'Istituto di Evoluzione Umana della Università di Witwatersrand, Johannesburg. Una delle ricerche cui deve la sua notorietà è la scoperta dello scheletro completo di un *Australopithecus* (noto come «Little Foot», letteralmente «Piedino») dai depositi di Sterkfontein in Sudafrica. Negli anni Settanta ha scavato a Laetoli le famose orme di *Australopithecus afarensis*. Il dr. Clarke inoltre ha scoperto una porzione di cranio di *Homo ergaster* (SK 847) a Swarkrans ed ha avuto un ruolo fondamentale nella scoperta di un nuovo scheletro completo di *Homo habilis* nei depositi del famoso sito di Olduvai Gorge in Tanzania. Nel 1996, 'Ron' ha trascorso un lungo periodo presso la Sezione di Geologia e Paleontologia di Firenze, impegnato nel restauro del cranio di *Oreopithecus* recuperato da J. Hürzeler nel 1958 dalle miniere di lignite di Baccinello (Grosseto).

Ronald J. Clarke is a paleoanthropologist in the University of the Witwatersrand's Institute for Human Evolution. He is known for the discovery of «Little Foot», an extraordinary complete skeleton of *Australopithecus*, in the Sterkfontein Caves in South Africa. In late 1970's he excavated the Laetoli *Australopithecus afarensis* footprint trail. He also discovered the *Homo ergaster* partial cranium SK 847 from Swarkrans and played an important role in the reconstruction and recognition of a new skeleton of *Homo habilis* at the celebrated site of Olduvai Gorge in Tanzania. In 1996-1997, 'Ron' spent several weeks at the Section of Geology and Paleontology in Florence working on the preparation and restoration of the *Oreopithecus* skull discovered in 1958 by J. Hürzeler in the Baccinello lignite mine (Grosseto).

Ronald J. Clarke

*Institute for Human Evolution, University of the Witwatersrand
Johannesburg*

A badly crushed skull and skeleton (IGF 11778) of the Late Miocene primate *Oreopithecus bambolii* was discovered in a lignite mine at Baccinello, near Grosseto, Tuscany, Italy on 2nd August 1958 (Hürzeler 1960). The skull remained in that condition for 25 years until there was an attempt at resto-

ration of the maxilla and mandible at the American Museum of Natural History (Delson 1986). Then in 1995, I was invited by Professors Augusto Azzaroli and Brunetto Chiarelli of Florence to undertake the task of reconstruction of the braincase. When I began the work at the Museo di Paleontologia e Geo-

logia in Florence on 18 March 1996, I found that the crushed braincase fragments were flattened tightly together in layers such that there was virtually no space between them and it seemed it might not be possible to separate them. However, by patiently scraping away the hard clay (softened with acetone) from any small matrix filled gaps, I was eventually able to separate the fragments and to make a reasonable reconstruction of the braincase. I found that the American Museum reconstruction of the maxilla and mandible was incorrect in many respects, as detailed in my published account (Clarke 1997). In particular, the maxilla was very asymmetrical and made too narrow anteriorly, and the mandible was too wide anteriorly. Some teeth had been wrongly placed and others not placed at all. Several faults were concealed under an unnecessary wax infill between the two halves of the symphysis of the mandible, which resulted in a distorted and too wide anterior region of the mandible. In the maxilla the left canine crown and left lateral incisor had been incorrectly placed and the tooth rows were asymmetrical. When I had corrected all the obvious errors and added several facial and dental fragments that had been left out, the result was a mandible with a good and narrow symphysis, and a symmetrical maxilla that continued upward into the face with nasal bones and brow ridges.

The *Oreopithecus* IGF 11778 skull as reconstructed by me reveals the following remarkable anatomy: 1) It has a big face and jaw relative to its small braincase. 2) The body of the mandible is massive and the ascending ramus is broad, corresponding with the widely-flaring, deep zygomatic arches and prominent sagittal and nuchal crests. 3) The nasal region is long and at its inferior end is marked on each side by a prominent thickened projection of the nasal process of the maxilla. This would have contributed to a convex arch that projected in front of the maxillary surface. A similar structure is seen in the sub-fossil lemurs *Archaeoindris* and *Palaeopropithecus* of Madagascar. 4) At the inferior end of the zygomatico-maxillary suture is a prominent thick and everted flange forming a zygomatic tubercle, which lies on the same horizontal plane as the alveolar margin of the maxilla. Medial to this tubercle is a well developed inframalar notch. This morphology is similar to that of the orangutan. 5) The upper and lower canines are massive but the incisors are relatively small and set back in a line between the canines. This morphology differentiates *Oreopithecus* from other apes and cercopithecoids where the usual condition is for the incisors to project in front of the canines. It does however resemble the situation in the Plio-Pleistocene hominid *Paranthropus*. 6) The anterior surface of the mandibular symphysis projects in front of the canine and well in front of the upper canines and incisors so that from the most anterior point of the symphysis the muzzle slopes upward and backward. This is not a result of deformation but is a very real morphological feature that is possibly associated with the posterior retraction of the incisors and subsequent reorientation of the still massive canines.

Together with the braincase, my reconstruction of the skull is different to previous attempts at drawn reconstructions based on the crushed skull, e.g. Hürzeler (1960), Moyá-Solá & Köhler (1997), and Harrison in Harrison & Rook (1997). The



Fig. 16.24 *Oreopithecus bambolii*. Ricostruzione del cranio facciale dell'individuo in connessione anatomica di Figura 16.12.

Fig. 16.24 *Oreopithecus bambolii*. Reconstructed face of the articulated individual in Figure 16.12.

Hürzeler reconstruction presents a face that is short anteroposteriorly relative to a large braincase with no sagittal crest and with a nuchal plane that faces inferiorly. The ascending ramus of the mandible is shown as very low and he does not show the inferiorly projecting flange at the base of the zygomatico-maxillary suture. The reconstructions published by Moya Sola and Köhler and Harrison and Rook show the upper incisors projecting in front of the upper canines, and they do not show the anterior projection of the anterior surface of the mandible.

The new reconstruction on actual anatomy of the bone fragments (Fig. 16.24) shows a face longer than that depicted by Hürzeler and which is large compared to the relatively small braincase. There is a prominent sagittal crest, the ascending ramus of the mandible is high, and the nuchal plane faces postero-inferiorly. Hürzeler's reconstruction did correctly show the unusual anterior projection of the anterior surface of the mandibular symphysis. He also correctly placed the upper incisors between the canines such that they are not visible in side view. Because of the permanently deformed nature of some of the temporal and occipital fragments the braincase can only be a reasonable approximation of its original form. The whole skull with face, maxilla and mandible as now reconstructed it provides an impression of the appearance of *Oreopithecus bamboli* and it is very different to previous drawn reconstructions. In view of the fact that this new reconstruction is accessible in the museum in Florence and has been published, it is regrettable that it has been ignored and that researchers still publish the earlier incorrect versions, e.g. Fleagle (1999), and Stringer & Andrews (2005). *Oreopithecus* is a primate of such unusual character and much debated affiliations and locomotor patterns that it deserves wide recognition in its current, correct form.