

*Studi
Superiori
NIS*

SCIENZE GEOLOGICHE

Alberto Malatesta

**Geologia e
paleobiologia
dell'era glaciale**

NIS

La Nuova Italia Scientifica

Alla memoria di Alberto Carlo Blanc

1ª edizione - maggio 1985

© copyright by La Nuova Italia Scientifica, Roma

Finito di stampare nel maggio 1985

per i tipi delle Arti Grafiche Editoriali S.r.l., Urbino

Prefazione

Svolgendo da diversi anni il corso di Geologia e Paleontologia del Quaternario presso l'Università La Sapienza di Roma è stata mia cura preparare per gli studenti una serie di appunti, che ho cercato di perfezionare e rendere ogni anno più completi.

Quando fui interpellato dalla Nuova Italia Scientifica circa l'eventualità di pubblicare un testo che coprisse i principali aspetti dello studio del Quaternario, non potei che presentare un sommario degli argomenti trattati nelle lezioni del corso più recente da me tenuto. Il panorama prospettato fu accolto favorevolmente, con la raccomandazione di aggiungere un capitolo sugli aspetti applicativi della conoscenza delle formazioni quaternarie. Anche se questo implicava un nuovo lavoro di raccolta e coordinamento di dati, non potei che aderire alla richiesta.

Come attualmente il corso viene seguito oltre che dagli studenti di Scienze Geologiche anche da naturalisti, biologi e archeologi, così il presente testo è destinato anche a studiosi che non hanno una particolare preparazione in materia geologica e paleontologica. Pertanto ogni capitolo della storia del Quaternario, dal glacialismo alle vicende faunistiche, è preceduto da un cenno sulle conoscenze di base indispensabili alla comprensione di quanto si espone e si discute nel contesto di ogni argomento.

A parte il glacialismo quaternario, del quale ritengo si debba fornire un quadro completo, anche se sintetico, nella trattazione delle diverse fenomenologie mi sono riferito essenzialmente all'Europa e alla nostra penisola. Particolare attenzione è stata rivolta alle formazioni e alle faune quaternarie dell'Italia e delle isole mediterranee, alle quali sono dedicati interi capitoli.

Anche se buona parte del testo ricalca quello già esposto nelle dispense, i perfezionamenti e le aggiunte sono state molteplici e onerose. Già nella redazione delle dispense mi ero avvalso della collaborazione di docenti e ricercatori del Dipartimento di Scienze della Terra, ma questa collaborazione è divenuta indispensabile nella compilazione del presente testo.

Maria Rita Palombo ha impostato tutta la trattazione relativa alle mammalofaune; Francesco Zarlenga ha compilato i capitoli di geologia strutturale, dei materiali utili, dei bacini lacustri e delle datazioni assolute, oltre ad aiutarmi costantemente in mille modi; a lui si deve la prepa-

razione di tutta la parte illustrativa. Preziosi suggerimenti sono stati forniti sulle microfaune da Gabriella Carboni e da Vittorio Conato, sui molluschi terrestri da Daniela Esu, su anfibi e rettili da Tassos Kotsakis e sugli uccelli da Pier Francesco Cassoli. Elsa Gliozzi mi ha sempre validamente aiutato nella stesura degli appunti e nell'ordinamento del presente testo. Senza l'aiuto dei miei collaboratori diretti questo libro non avrebbe certamente potuto veder la luce ora; senza il contributo degli specialisti che ho nominato la trattazione degli argomenti di loro competenza sarebbe stata meno esauriente. A tutti vadano i sensi della mia sincera gratitudine.

Alla Nuova Italia Scientifica il mio ringraziamento per aver deciso di dare alle stampe il mio lavoro, presentandolo in forma adeguata e in veste dignitosa.

I mammiferi quaternari e la successione delle unità faunistiche

25.1. Il Villafranchiano

25.1.1. Istituzione e divisioni

L. Pareto istituì, nel 1865, il piano Villafranchiano con riferimento a depositi lacustri e alluvionali dei dintorni di Villafranca d'Asti, contenenti resti di mammiferi, tra i quali erano rappresentati i generi "*Elephas*", "*Bos*" ed *Equus*. Poiché quei depositi apparivano sovrapposti a sedimenti marini attribuiti al Pliocene superiore, lo stesso Pareto considerò il Villafranchiano come piano basale del Pleistocene continentale. Pertanto nel Congresso geologico internazionale di Londra nel 1947, si convenne di far coincidere l'inizio del Pleistocene con la comparsa nel nostro Paese di quei tre generi, considerati caratteristici del Villafranchiano.

Gli studi di Hürzeler (1967) sulla fauna dei giacimenti di S. Paolo Solbrito, vicini e correlabili con livelli della serie di Villafranca, portarono al riconoscimento di *Zygodolophodon borsoni* e *Anancus arvernensis*, specie che certamente precedettero la comparsa di "*Bos*" ed *Equus*. La prima, inoltre non compare mai associata ad "*Elephas*". Si convenne, perciò, di allargare il limite inferiore del Villafranchiano, fino a comprendere i livelli con *Z. borsoni*, *A. arvernensis*, cervidi e leptobovidi. Con questa risoluzione il Villafranchiano viene a coprire un intervallo di tempo assai ampio, dal Pliocene superiore al Pleistocene inferiore.

L'inizio del Pleistocene è segnato nelle mammalofaune da un marcato rinnovamento, per la comparsa e la diffusione di un contingente di forme nuove; ma questo rinnovamento non fu improvviso, né contemporaneo ovunque. Perciò la diversa posizione geografica e le diverse condizioni ecologiche di bacini separati e distanti non consentono sempre una sicura correlazione, né garantiscono che il limite Pliocene-Pleistocene, fissato su caratteri paleontologici in una serie, coincida cronologicamente con quello che, in base agli stessi criteri, risulta in serie di distretti più o meno distanti.

Nell'ambito del Villafranchiano sono state distinte diverse "unità faunistiche" o "biozone". Azzaroli (1967) propose la suddivisione in 4 unità:

1. Villafranchiano inferiore, riferito alla fauna della località tipo, e d'età pliocenica;

2. Villafranchiano medio, all'epoca considerato non presente in Italia, ma caratterizzato altrove dalla comparsa di *Mammuthus meridionalis* e *Equus*.

3. Villafranchiano superiore alto.

4. Villafranchiano superiore basso.

Nel Congresso sul Neogene mediterraneo a Lione (1971) il Villafranchiano, dal punto di vista crono-stratigrafico considerato un "piano" continentale, è diviso in 6 "biozone", che, nei bacini plio-pleistocenici della Francia, sono distinte come nella tabella 13, cui si unisce lo schema biostratigrafico perfezionato da Azzaroli (1977) con riferimento alle unità faunistiche dei bacini italiani:

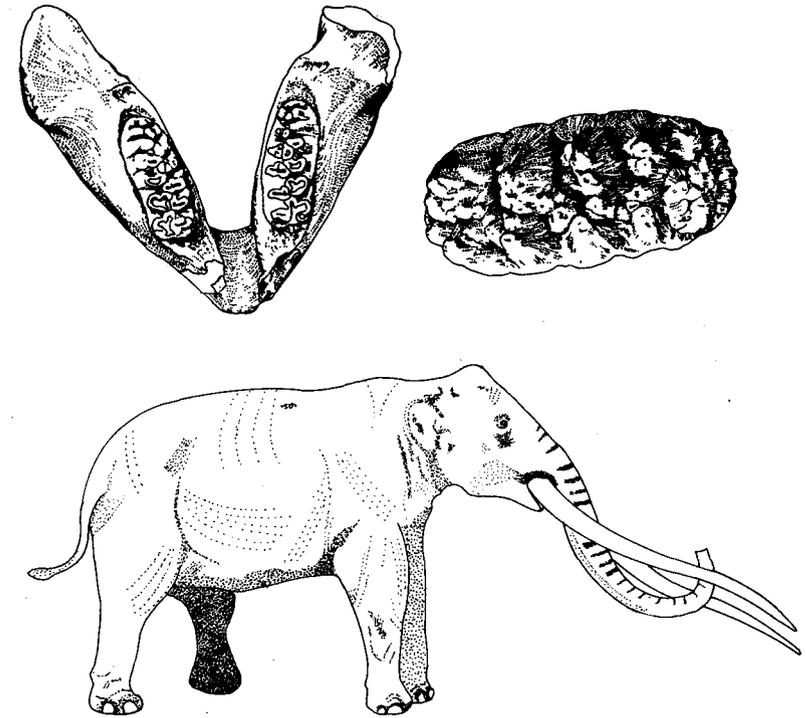
TABELLA 13

	Lione 1971	Azzaroli 1977
Villafranchiano superiore	Peyrolles Senèze Coupet	Farneta Tasso Olivola
Villafranchiano medio	Saint Vallier	(S. Vallier)
Villafranchiano inferiore	Roca Neyra Etouaires	Montopoli Triversa

Nel congresso dell'Inqua di Mosca (1982) è stato proposto uno schema biostratigrafico del Plio-Pleistocene italiano, basato, oltre che sulle mammalofaune, su una complessa correlazione di dati forniti dalle macro e microfaune marine, dai molluschi continentali e dalle flore. Ne risulta che il limite Pliocene-Pleistocene cade tra il Villafranchiano medio e il Villafranchiano superiore; pertanto le unità faunistiche di Olivola, Tasso e Farneta rappresentano il Pleistocene antico.

L'estendersi della prateria e della savana nelle vaste pianure d'Europa nel Pliocene medio fu accompagnato da un eccezionale sviluppo della fauna dei mammiferi terrestri su tutta la regione paleartica: rinoceronti e un gran numero di antilopi e gazzelle, mastodonti e dinoteri, iene e tigri dai denti a sciabola si diffusero praticamente in quasi tutta l'Europa. Molte di queste forme sono ancora presenti nelle associazioni villafranchiane, ma ad esse si uniscono forme nuove, con caratteri di adattamento strettamente connessi a variazioni delle condizioni ambientali. Così fino dagli inizi del Villafranchiano medio fanno la loro comparsa in Europa, Italia compresa, i primi rappresentanti di elefanti e di cavalli di tipo moderno (*Mammuthus gromovi*, *Equus* cfr. *livenzovensis*). Nel passaggio tra Villafranchiano medio e superiore si accentua il carattere temperato del clima, si estendono le zone prative aperte e in Europa si diffondono rappresentanti del genere *Canis*. Durante il Villafranchiano superiore una ulteriore variazione climatica in senso freddo porta all'estinzione di molte forme di tradizione pliocenica e alla comparsa dei primi

FIGURA 52
Anancus arvernensis: ricostruzione, mandibola e molare



Fonte. Mandibola e molare da Gromova, 1957 (ridisegnata).

microtini con denti e crescita continua. Secondo alcuni autori l'inizio del Pleistocene può essere segnato proprio dalla diffusione in Europa di *Microtus (Allophaiomys) deucalion*, primo rappresentante di quel gruppo.

25.1.2. Il Villafranchiano inferiore

UNITÀ DELLA TRIVERSA

La serie affiorante nelle valli dei fiumi Triversa e Triversola, nei pressi di Villafranca d'Asti e più a monte, è formata da sedimenti marini alla base, poi da depositi argillosi lacustri, seguiti da una potente successione di sabbie a stratificazione incrociata, con lenti di ghiaia e di argilla. È da questa porzione della serie che provengono i resti di mammiferi che rappresentano l'unità faunistica della Triversa. I livelli sabbioso-conglomeratici fluviali sono seguiti da un nuovo episodio lacustre, rappre-

sentato da limi e argille stratificate, con lenti di lignite. Gli strati superiori di questa serie, affioranti presso Arondelli, fornirono una fauna ricca di resti di anfibi e micromammiferi.

Nell'unità della Triversa sono rappresentate le specie seguenti:

<i>Mesopithecus monspessulanus</i>	<i>Zygodon borsoni</i>
<i>Megaviverra appennina</i> (? = <i>Viverra</i> cfr. <i>prepraxi</i>)	<i>Anancus arvernensis</i>
<i>Ursus minimus</i>	<i>Tapirus arvernensis</i>
<i>Chasmaporthetes lunensis</i>	<i>Dicerorhinus jeanvireti</i>
<i>Lynx issiodorensis</i>	<i>Sus minor</i>
<i>Acinonyx pardinensis</i>	<i>Cervus</i> cfr. <i>pardinensis</i>
<i>Homotherium crenatidens</i>	<i>Leptobos stenometopon</i>

Ad Arondelli sono stati rinvenuti tra gli altri: *Prolagus* sp., *Apodemus* cfr. *alsomyoides* (? = *A. dominans*), *Mimomys polonicus*, *M. gracilis*, *Glirurus pusillus*.

Possono essere correlate all'unità della Triversa le faune ad *A. arvernensis* dei bacini lacustri di Barga, Pieve Fosciana e Castelnuovo dei Sabbioni in Toscana, e forse quella del bacino di Spoleto (Umbria).

25.1.3. Il Villafranchiano medio

UNITÀ DI MONTOPOLI

Alla sommità di una serie di sedimenti marini del Pliocene, presso Montopoli nel Valdarno inferiore, già oltre un secolo fa era stato individuato un grande deposito lenticolare di sabbie con abbondanti resti di mammiferi. La fauna presenta caratteristiche peculiari, in quanto annovera un rappresentante del genere *Equus* (*E.* cfr. *livenzovens*) e un vero elefante (*Mammuthus gromovi*), insieme a forme in comune con l'unità della Triversa (*D. jeanvireti*, *C. pardinensis*, *H. crenatidens*, *A. pardinensis*, *L. stenometopon*, *A. arvernensis*) ed altre note in altri giacimenti del Villafranchiano inferiore e medio (*Gazella borbonica*, *Croizetoceros ramosus*). Giacimenti con fauna corrispondente all'unità di Montopoli sono noti a Laiatico, sempre nel Valdarno inferiore.

UNITÀ DI SAINT VALLIER

Nella valle del Sacco è stata rinvenuta una fauna probabilmente correlabile con quelle dell'unità faunistica di Saint Vallier, in essa, infatti accanto a *C. ramosus* e *G. borbonica*, sono segnalati fra gli altri anche *M. meridionalis*, *E. stenonis*, *D.* cfr. *etruscus* e *C.* cfr. *etruscus*.

25.1.4. Il Villafranchiano superiore

UNITÀ DI OLIVOLA

Un piccolo bacino lacustre presso Olivola in Val di Magra, ai confini nord-occidentali della Toscana, ha fornito una fauna che, a fianco di

poche specie già presenti nelle unità più antiche del Villafranchiano (*A. arvernensis*, *Pachycrocuta perrieri*), contiene diverse forme nuove. Alcune di queste, come *Equus stenonis* e *Gallogoral meneghinii*, erano già diffuse fuori dell'Italia durante il medio Villafranchiano e perciò sono da considerare immigrate, mentre altre appaiono discendenti diretti di specie del Villafranchiano medio: *M. meridionalis* da *M. gromovi*, *U. etruscus* da *U. minimus*, *S. strozzi* da *S. minor*. Oltre a quelle, fanno la loro prima comparsa tra gli ungulati il bovide *Leptobos etruscus* e i cervidi *Eucladoceros dicranios* e *Dama nestii*, e tra i carnivori *Canis etruscus*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Enhydriactis ardea*, *Felis lunensis* e *Meganteleon cultridens*.

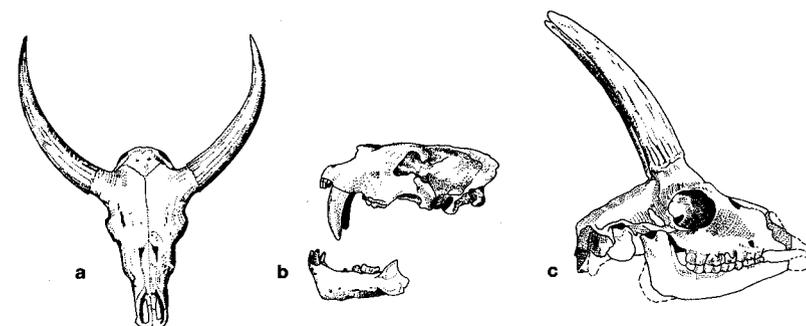
Correlabili con l'unità di Olivola sono le faune di alcuni giacimenti del Valdarno, appartenenti alla parte inferiore dei depositi della seconda fase lacustre di quel bacino (fase di Montevarchi): località importanti sono presso Matassino e Figline.

UNITÀ DEL TASSO

La parte superiore della serie lacustre di Montevarchi, nel Valdarno superiore, è costituita da depositi sabbiosi molto estesi e convenzionalmente noti come "sabbie del Tasso", dal nome di un piccolo villaggio. Questi depositi contengono una fauna abbastanza ricca, che rivela un sensibile cambiamento delle condizioni climatiche, rispetto alle unità faunistiche più antiche, in quanto è priva di forme di rettili e mammiferi strettamente legate a un ambiente caldo e umido, che erano rappresentate in quelle. Suggestiva è la presenza di più specie di cani (*C. falconeri*, *C. arnensis*) e di cavalli (*E. stenonis*, *E. stehlini*), verosimilmente collegata all'estendersi di aperte distese prative, a scapito delle originarie aree forestali. Questo cambiamento climatico e floristico trova conferma nella diffusione in Europa di *Microtus (Allophaiomys) pliocaenicus*.

FIGURA 53

Leptobos etruscus (a), *Homotherium crenatidens* (b), *Gazella borbonica* (c)



Fonte. (a) da Trevisan e Tongiorgi, 1976; (b-c) da Kurten, 1968.

UNITÀ DI FARNETA

Tra Cortona e Sinalunga, verso il centro del bacino lacustre della Val di Chiana, i livelli più alti del riempimento quaternario di quel bacino affioranti presso l'abbazia di Farneta contengono una mammalofauna sensibilmente differenziata rispetto a quella dei livelli inferiori, che corrisponde all'unità del Tasso. L'elemento più caratteristico tra le forme dell'unità di Farneta è rappresentato da una forma di *M. meridionalis* (*M. m. vestinus*), più evoluta rispetto a quella tipica, che si rinviene nelle faune più antiche.

All'unità di Farneta sono correlati il giacimento di Scoppito, nel bacino dell'Aquila, con *M. meridionalis vestinus*, quello delle diatomiti di Capitone in Umbria e altri, non molto ricchi, lungo la valle del Crostolo e presso Imola nell'Emilia-Romagna.

25.1.5. Il Villafranchiano in Francia

In Francia vi sono molti giacimenti che hanno fornito resti di mammiferi plio-pleistocenici. Le serie che comprendono gli orizzonti fossiliferi sono generalmente assai limitate e non permettono di osservare successioni di faune corrispondenti a intervalli di tempo prolungati. Perciò le correlazioni tra località diverse e lo schema crono-stratigrafico generale sono basati soprattutto sul significato evolutivo e ambientale delle associazioni. I giacimenti più importanti si trovano nel Massiccio Centrale e nella valle del Rodano. Nel Plio-Pleistocene l'attività dei centri vulcanici dell'Alvernia produsse lave e tufi che andarono a intercalarsi ai depositi alluvionali fossiliferi della valle dell'Allier, che comprendono alcuni di tali giacimenti, perciò è stato possibile ricavare interessanti indicazioni di cronologia assoluta.

Le faune più antiche sono quelle di La Vialette e Etouaires, nella valle dell'Allier. Nella prima località sono rappresentati: *Zygodon borsoni*, *Anancus arvernensis*, *Dicerorhinus jeanvireti*, *Tapirus arvernensis* oltre ad alcuni bovidi e carnivori. L'età delle vulcaniti sottostanti e sovrapposte ai livelli fossiliferi è di 3,3-2,6 milioni di anni. La fauna di Etouaires, la cui età è stata ringiovanita a 2,6-2,4 milioni di anni, manca di resti di proboscidi ed è caratterizzata dalla presenza di *Lynx issiodorensis*, *Acinonyx pardinensis* e *Leptobos elatus*; la presenza di *Hipparion* in questi livelli è stata posta in dubbio.

Il Villafranchiano medio è rappresentato tipicamente dalla fauna del loess di Saint Vallier, nella valle del Rodano, dipartimento del Drôme. Essa comprende *A. arvernensis*, *M. meridionalis*, *E. stenonis*, *D. etruscus*, un *Leptobos* primitivo, *Gazella borbonica*, *Croizetoceros ramosus* e *Cervus philisi*. Pure al Villafranchiano medio, ma a un'età un po' più antica di quella di Saint Vallier, sono riferite le faune dei depositi alluvionali di Roca Neyra e Pardines, nella montagna di Perrier, presso Isoire nell'Alvernia. A Roca Neyra, infatti, è presente un *Hipparion* mentre manca *Equus*; l'età sarebbe minore di 2,4 milioni di anni; la fauna di Pardines presenta caratteri intermedi tra Roca Neyra e Saint Vallier.

Sono riferite al Villafranchiano superiore l'unità faunistica di Senèze e quella di Peyrolles, ambedue basate su località fossilifere del bacino dell'Allier in Alvernia. Oltre che nel giacimento tipico l'unità di Senèze è rappresentata anche a Le Coupet e a Chilac, località poco distanti da quella. Le faune di questi giacimenti presentano qualche carattere di maggior antichità e perciò vengono collocate alla base dell'unità di Senèze.

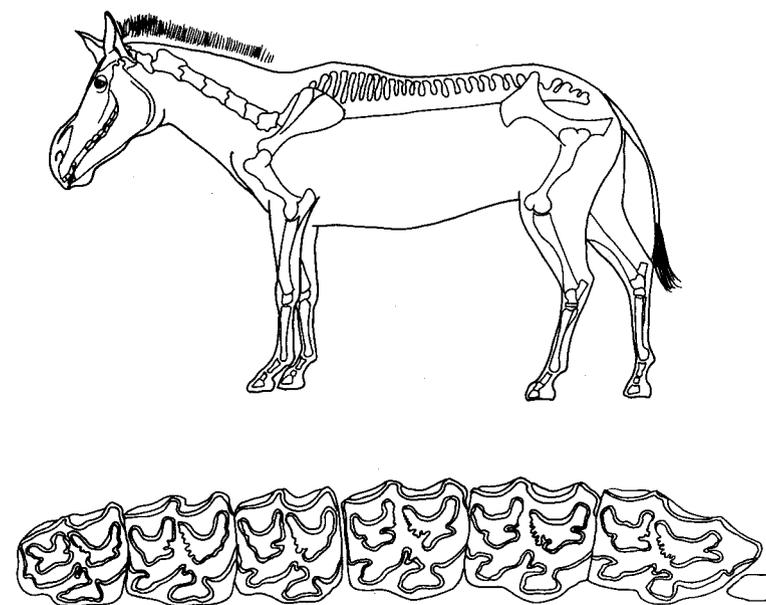
25.1.6. Il Villafranchiano negli altri paesi dell'Europa occidentale

In Inghilterra sono stati raccolti vari resti attribuibili a specie villafranchiane quali ad esempio:

<i>Dama nestii</i>	<i>Gazella</i> sp.
<i>Eucladoceros falconeri</i>	<i>Trogontherium cuvieri</i>
<i>Eucladoceros tetraceros</i>	<i>Miomys pliocaenicus</i>
<i>Cervalces (Libralces) gallicus</i>	

Queste forme ed altre ancora provengono da vari depositi del Crag e per molte di esse non è chiara la posizione stratigrafica. È quindi diffici-

FIGURA 54
Equus stenonis: ricostruzione e arcata molare superiore destra



Fonte. Ricostruzione da De Giuli, 1972 (ridisegnata).

le poter stabilire in questo caso l'effettiva composizione e la successione delle faune.

In Germania sono forse riferibili al Villafranchiano medio alcuni depositi di fessura in Baviera. Il Villafranchiano superiore basale è rappresentato dalla fauna di Rippensroda in Turingia, con *A. arvernensis*, *Leptobos*, *Eucladoceros* e *Mimomys pliocaenicus*. Sono ben note le ricche faune del Villafranchiano superiore di Erpfingen, nelle montagne sveve del Württemberg e di Gundersheim nell'Assia Renana. La fauna di Erpfingen, contenuta nei depositi di riempimento di grotte, ha essenzialmente carattere forestale con elementi di savana e di steppa; vi sono rappresentati diversi carnivori, come *Canis etruscus*, *Panthera*, cfr. *toscana*, *Chasmaporthetes* cfr. *lunensis*, *Ursus etruscus*, numerosi artiodattili, *Eucladoceros senezensis*, *E.* cfr. *dicranios*, *Croizetoceros ramosus*, *Dama nestii*, *Cervalces* (*L.*) *gallicus*, *Megalovis latifrons*, *Pliotragus ardeus*, *Gazellospira torticornis*, cavalli (*E. bressanus*), rinoceronti (*D. etruscus*) e un elefante (*M.* cfr. *meridionalis*); i roditori sono *Trogonthidium cuvieri boisvilleti*, *Castor plicidens*; *Hystrix* cfr. *refossa* e *Mimomys pliocaenicus*. Il riempimento di cavità carsiche di Gundersheim ha fornito, tra le altre specie, *Mymomys pliocaenicus*, *Vulpes praecorsac*, *Pachycrocuta perrieri* e *Macaca* cfr. *florentina*.

In Spagna il Villafranchiano inferiore è rappresentato dal giacimento di Villaroja, nell'alta valle dell'Ebro; vi sono state riconosciute le specie seguenti: *Hipparion crusafonti*, *Leptobos stenometopon*, *Dicerorhinus etruscus*, *Cervus perrieri*, *Arvernoceros ardei*, e *Mimomys pliocaenicus*. Il Villafranchiano medio, invece, è rappresentato a La Puebla de Valverde, a nord-ovest di Valencia, con una fauna che contiene anche alcune sottospecie locali.

Una ricca fauna è stata raccolta nei depositi di Tegelen in Olanda ed è genericamente attribuita al Villafranchiano superiore. Tuttavia la posi-

zione stratigrafica dei resti non appare sempre ben definita e forse anche alcune determinazioni richiederebbero revisione.

Importanti depositi con fauna villafranchiana sono noti anche nel bacino di Vienna, nella depressione di Brasov in Romania, a Villany in Ungheria, e nei bacini di Grevenà e di Salonicco in Grecia.

25.1.7. Il Villafranchiano nell'Europa orientale e in Asia

Secondo gli autori sovietici la parte inferiore dell'Anthropogene (= Quaternario) comprende 4 stadi, che secondo Alexejeva sono correlabili con il Villafranchiano secondo lo schema di tabella 14.

TABELLA 14

		Europa Orientale	Europa occidentale
ANTHROPOGENE	Pleistocene	Tiraspoliano	Pleistocene medio inferiore Villafranchiano superiore b
		Tamaniano	
	Eopleistocene	Khaproviano recente antico	Villafranchiano superiore a Villafranchiano medio
		Moldaviano	Villafranchiano inferiore (Rusciano part.)

Le associazioni moldaviane conservano elementi superstiti della fauna rusciana (*Hipparion*, *Paracamelus*) insieme a forme esotiche di scimmie e tapiri, che indicano la presenza di zone forestali. I proboscidiati sono presenti con forme appartenenti a quattro generi: *Anancus*, *Zygodon*, *Mammuthus* e *Deinotherium*, che non compaiono mai tutti insieme in un singolo livello o giacimento. *Mammuthus* è rappresentato dalla forma primitiva *M. gromovi*. Vi sono inoltre numerose forme a carattere moderno come *Equus*, *Cervus*, *Capreolus* e *Vulpes*.

Un sensibile cambiamento delle condizioni ambientali corrisponde al passaggio dal Moldaviano al Khaproviano, con la scomparsa di scimmie, tapiri e altre forme a carattere forestale, sostituite da associazioni tipiche delle steppe. Questo cambiamento si traduce anche in un diverso rapporto di frequenza tra alcune specie: in particolare gli elefanti predominano sui mastodonti e i veri cavalli finiscono col sostituire del tutto gli *Hipparion* nello stadio più recente del Khaproviano. In questo stadio compaiono anche cervi di tipo *Eucladoceros*, le prime alci (*Libralces?*), la forma tipica di *Mammuthus meridionalis* e i bisonti.

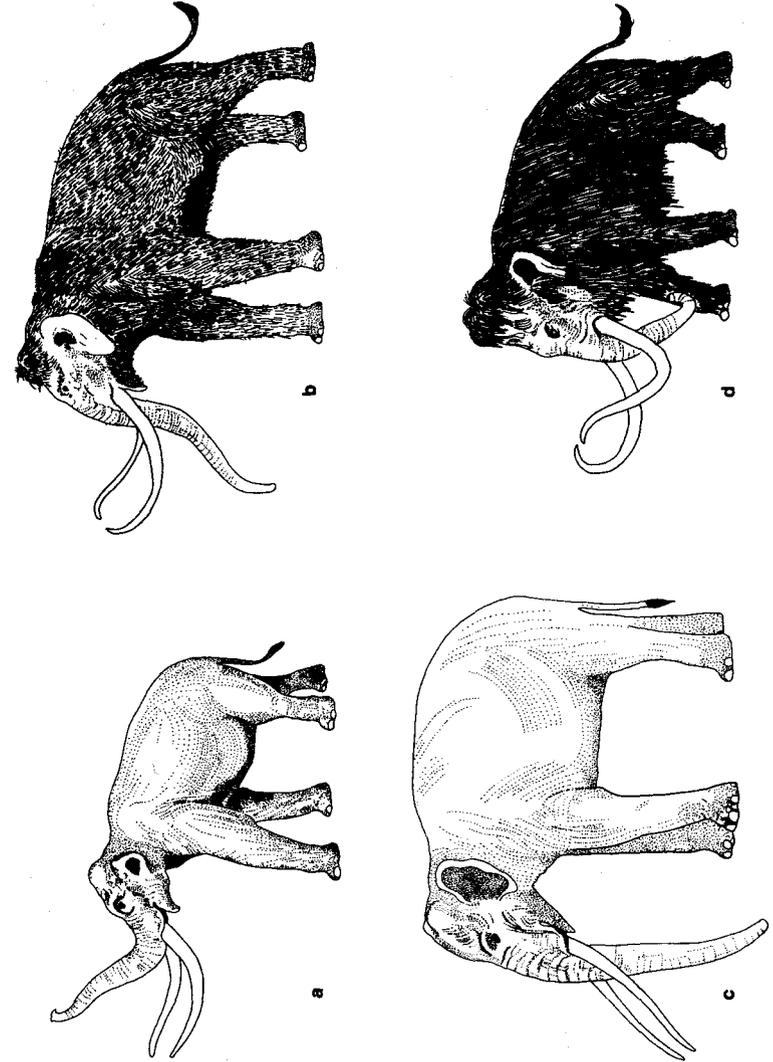
Nella fauna del Tamaniano abbondano cervi, alci e cinghiali, legati a zone di foresta, ma sono largamente diffusi anche elefanti, cavalli, ela-

FIGURA 55
Eucladoceros dicranios: ricostruzione



	Villafranchiano inferiore	Villafranchiano medio	Villafranchiano superiore
Mesopithecus monspessulanus	=====		
Dolicopithecus arvernensis	=====		
Viverra preprat	=====		
Agriotherium insigne	=====		
Ursus minimus	=====		
Zyglorhodon borsoni	=====		
Tapirus arvernensis	=====		
Hipparion	=====		
Sus minor	=====		
Cervus cusanus	=====		
C. perrieri	=====		
Arvernoceros ardei	=====		
Dicerorhinus jeanvireti	=====	=====	
Cervus pardinensis	=====	=====	
Leptobos stenometopon	=====	=====	
Gazella borbonica	=====	=====	
Nyctereutes megamastoides	=====	=====	
Enhydriactis ardea	=====	=====	
Pachycrocuta perrieri	=====	=====	
Chasmodon lunensis	=====	=====	
Lynx issiodorensis	=====	=====	
Acinonyx pardinensis	=====	=====	
Homotherium crenatidens	=====	=====	
Megantereon cultridens	=====	=====	
Anancus arvernensis	=====	=====	
Dicerorhinus etruscus	=====	=====	
Croizetoceros ramosus	=====	=====	
Meles thoralis		=====	
Panthera schaubi		=====	
Mammuthus gromovi		=====	
Equus cfr. livenzovensis		=====	
Ursus etruscus		=====	
Mammuthus meridionalis		=====	
Equus stenonis		=====	
E. bressanus		=====	
Cervus philisi		=====	
Eucladoceros senecensis		=====	
Gazellospira torticornis		=====	
Gallogoral meneghinii		=====	
Leptobos etruscus		=====	
Macaca florentina			=====
Canis etruscus			=====
C. amensis			=====
C. falconeri			=====
Pachycrocuta brevirostris			=====
Felis lunensis			=====
Panthera toscana			=====
Equus stehlini			=====
Hippopotamus antiquus			=====
Sus strozzi			=====
Dama nestii			=====
Cervus peroliensis			=====
Eucladoceros tetraceros			=====
Cervalces gallicus			=====
Procamptoceras brivatense			=====
Megalovis latifrons			=====
Leptobos vallisarni			=====

FIGURA 56
Mammuthus meridionalis (a), Mammuthus trogontherii (b), Elephas antiquus (c), Mammuthus primigenius (d)



smoteri (*E. caucasicum*), rinoceronti (*D. etruscus*), bisonti e antilopi. I cavalli sono rappresentati da forme del gruppo *E. süssenbornensis*, e nel Caucaso compaiono i primi rappresentanti del sottogenere *Asinus*. È presente una forma evoluta di elefante meridionale (*M. meridionalis tamanensis*); tra i roditori sono da ricordare *Trogontherium* e *Mimomys*.

Nel Tiraspoliano, che corrisponde al Pleistocene medio inferiore, le specie più strettamente termofile sono estinte e la fauna risulta costituita da specie che, direttamente o attraverso loro discendenti, potranno sopportare le intense variazioni climatiche del Pleistocene medio e superiore. Tra le forme rappresentative del Tiraspoliano sono da ricordare: *Mammuthus armeniacus*, *Equus süssenbornensis*, *Dicerorhinus kirchbergensis*, *Cervalces*, *Rangifer* e *Bison*.

Tra le più importanti serie di depositi continentali neogenici e quaternari del continente asiatico deve essere ricordata quella delle colline Siwalik nel Nord India; la parte superiore di essa è ricca di resti di mammiferi e per considerazioni stratigrafiche; nonché per il carattere delle associazioni e il grado evolutivo delle forme presenti, può essere correlata in parte con il Villafranchiano. In particolare i complessi indicati come Tatro e Pinjor, Bain Boulder e Boulder Conglomerate possono essere riferiti rispettivamente al Villafranchiano e al Pleistocene medio.

In Cina è assai noto e di particolare importanza il giacimento di Nihowan, nel quale, accanto a forme tipiche del Villafranchiano, si rinviene ancora un rappresentante del genere *Hipparion* (*H. sinense*) e compare già un paleoloxodontino di tipo moderno (*Elephas namadicus*). La fauna è attribuita al Villafranchiano superiore, ma la questione rimane ancora controversa e secondo geologi cinesi il deposito di Nihowan comprenderebbe livelli che vanno dal Pleistocene inferiore al Pleistocene medio.

25.2. Il Pleistocene medio-inferiore

25.2.1. Caratteri generali

Durante il Villafranchiano si erano manifestati indizi molteplici di una moderata variazione delle condizioni climatiche in senso temperato-fresco. Nel Pleistocene medio depositi glaciali vanno a sovrapporsi a sedimenti marini e subaerei nell'Europa occidentale e nelle Isole Britanniche e testimoniano l'insorgere di crisi climatiche ben più spinte. Non può far meraviglia, pertanto, se le faune di mammiferi del Pleistocene medio mostrano caratteri di spiccato rinnovamento rispetto a quelle villafranchiane, con estinzione di molte vecchie forme e comparsa di diverse altre, nuove, originate da quelle, o, più spesso, immigrate dall'Asia e destinate a sopravvivere più o meno indifferenziate.

Anche se questi cambiamenti non sono istantanei, né contemporanei in ogni regione, la fauna subisce nel complesso una trasformazione radicale. Il periodico ripetersi degli eventi glaciali porterà alla completa scomparsa di ogni forma villafranchiana a carattere tropicale o subtropicale dalle regioni temperate d'Eurasia ed all'insediamento di nuove asso-

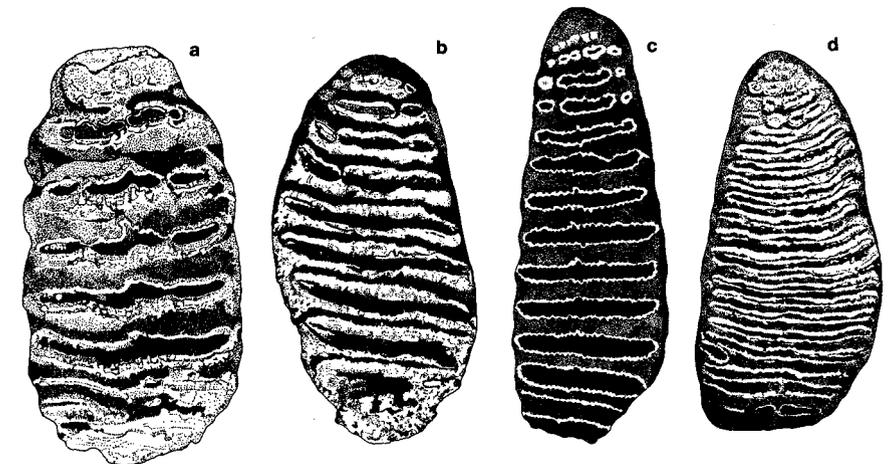
ciazioni, che andranno a formare la fauna delle zone temperate e fredde della regione paleartica.

Chaline (1972) fa coincidere la prima crisi con la "climatozona di Les Valerots"; presso Nuits-St. George, Côte d'Or, caratterizzata dalla presenza di diverse forme di microtini del sottogenere *Allophaiomys*, che tradiscono il diffondersi delle steppe. Questa fase corrisponde a una delle prime oscillazioni glaciali delle Alpi. Le unità faunistiche che seguono immediatamente queste associazioni steppiche, periglaciali, si distinguono in tutta Europa per un pronunciato declino del contingente villafranchiano, compensato da un notevole incremento di forme immigrate, d'origine orientale. Dal punto di vista paleoecologico e paleoclimatico, queste faune e le flore ad esse associate rivelano un ambiente di foresta a latifoglie in condizioni di clima temperato-caldo e sono pertanto attribuite a un interglaciale. Esempio classico di mammalofauna di questo periodo è rappresentato dal Cromeriano d'Inghilterra. Anche la fauna contenuta nei livelli deltizi della formazione di Ponte Galeria (Roma) fu inizialmente attribuita al Cromeriano; successivamente su di essa è stato fondato il piano "Galeriano". I risultati di ricerche estese alle faune galeriane d'Italia hanno prospettato anche la possibilità di distinguervi due stadi, in funzione della presenza di carnivori di forme arcaiche o evolute e della comparsa di *Arvicola*.

Il contingente di specie sopravvissute indifferenziate dal Villafranchiano è rappresentato essenzialmente da carnivori: diversi mustelidi tra i quali *Gulo schlosseri*, *Martes vetus* e *Pannonictis pliocaenica*, i felidi *Panthera toscana* (= ? *gombaszoegensis*) e *Homotherium crenatidens* e le iene *Pachycrocuta brevirostris* e *P. perrieri*. Nell'Europa orientale sembra sopravvivere anche *Mammuthus meridionalis*.

Altre specie villafranchiane sono sostituite da discendenti diretti.

FIGURA 57
Forma e struttura di molari elefantini



Legenda. a: *M. Meridionalis*; b: *M. trogontherii*; c: *E. antiquus*; d: *M. primigenius*.

TABELLA 16

Villafranchiano		Pleistocene medio
Canis etruscus	—————>	Canis lupus mosbachensis
Ursus etruscus	—————>	Ursus deningeri
Dicerorhinus etruscus	—————>	Dicerorhinus hemitoechus
Cervalces (Libralces) gallicus	—————>	Cervalces (Libralces) latifrons

Assai nutrita è la schiera delle specie, in gran parte di origine orientale, che compaiono per la prima volta, alcune limitate ai bacini dell'Europa centrale. Indichiamo alcune delle forme più rappresentative tra i grandi mammiferi:

<i>Cuon alpinus</i>	<i>Praemegaceros verticornis</i>
<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Megaceros savini</i>
<i>Panthera pardus</i>	<i>Cervus elaphus acoronatus</i>
<i>Crocuta crocuta</i>	<i>Dama clactoniana</i> , <i>D. cfr. dama</i>
<i>Dicerorhinus hemitoechus</i>	<i>Capreolus süssenbornensis</i>
<i>Dicerorhinus kirchbergensis</i>	<i>Cervalces (Libralces) latifrons</i>
<i>Equus altidens</i> , <i>E. marxi</i> ,	<i>Bos primigenius</i>
<i>E. mosbachensis</i> ,	<i>Bison schoetensacki</i>
<i>E. süssenbornensis</i>	<i>Ovibos moschatus</i>
<i>Hippopotamus amphibius</i>	<i>Mammuthus armeniacus</i>
<i>Sus scrofa</i>	<i>Elephas (Palaeoloxodon) antiquus</i>

25.2.2. Le faune del Pleistocene medio inferiore in Italia

In Italia i depositi continentali attribuiti al Pleistocene medio inferiore sono numerosi, ma generalmente poveri di specie. Alcuni, come quelli di Viatelle, di Monte Peglia e di Selva Vecchia, sembrano presentare associazioni di transizione con il Villafranchiano; infatti mostrano tra i grandi mammiferi alcune forme arcaiche, come un grande leptobovino, *Eucladoceros tetraceros* e *Homotherium crenatidens*, insieme ad altre tipicamente più moderne come *Crocuta crocuta*, *U. deningeri*, *C. cfr. elaphus*; anche tra i micromammiferi accanto a *Miomys savini* e *M. reidi* compaiono *M. blanci* e frequenti forme più o meno evolute derivate da *Microtus (A.) pliocaenicus*.

Il giacimento di Isernia (datato 730.000 anni fa) comprende accanto a forme tipiche della fauna galeriana (*Bison schoetensacki*, *D. hemitoechus*) anche: *Hemitragus cfr. bonali*, *Pliomys lenki* e microtini del gruppo *arvalis-agrestis*, nonché *Arvicola cantiana*, segnalata prima solo in giacimenti di età più recente.

Le associazioni dei bacini centro-europei hanno, come vedremo, spiccato carattere di ambiente steppico; carattere, questo, che si manifesta solo moderatamente nelle faune italiane e, in particolare, risulta miti-

gato dalla presenza di micromammiferi di generi come *Apodemus* e *Pliomys*, ecologicamente legati alla presenza di zone boschive, intercalate in aree scoperte, umide.

La fauna classica di Ponte Galeria (Roma) comprende *P. verticornis*, *M. savini*, *E. antiquus*, *M. armeniacus*, *Equus sp.*, *Hippopotamus sp.*, *B. primigenius* e *Dama sp.*. Altre località interessanti sono Monte Oliveto, con megaceri, bue, *C. elaphus acoronatus*, *Equus cfr. mosbachensis* e *E. antiquus*, Borgo Nuovo e la montagna Senese. A Fontana Ranuccio (Frosinone) un deposito datato 0,487-0,365 milioni di anni, e corrispondente perciò alla parte terminale del Pleistocene medio inferiore, ha fornito tra le altre specie *Cuon cfr. alpinus*, *Ursus arctos* e *Dama clactoniana*. Assai più a sud, il bacino di Venosa è caratterizzato dalla grande abbondanza di resti di daino; è presente anche *Bison schoetensacki*.

Nel Carso triestino alcuni depositi a micromammiferi mostrano associazioni tipiche di ambiente steppico e di praterie aride montane.

Nel complesso le faune dell'Italia centrale e meridionale corrispondono a un ambiente caratterizzato da zone boschive e prative, interrotte da corsi d'acqua e bacini lacustri, in condizioni di clima temperato e umido. Nelle faune dell'Italia settentrionale si manifesta più chiaramente quel carattere steppico che distingue la maggior parte delle associazioni dei mammiferi quaternari di quest'epoca nell'Europa continentale.

25.2.3. Le faune del Pleistocene medio inferiore in Europa e in Asia

Nella Penisola Iberica le faune presentano caratteri simili a quelle dell'Italia peninsulare: i livelli più alti dei depositi di Toledo e della valle del Tago contengono *Megaceros savini*, *Hippopotamus* e *Mammuthus armeniacus*. I depositi della Cueva Victoria, della Venta Micena e di Bagur mostrano caratteri di maggior antichità.

In Francia le faune più arcaiche sono quella di St. Prest, presso Chartre e di Durfort, dove è segnalata la sopravvivenza di *Mammuthus meridionalis*; a Solilhac, presso Blanzac nell'Alta Loira, per contro, l'associazione è radicalmente rinnovata e presenta caratteri tipici del periodo.

Anche se la documentazione è basata su vecchie raccolte e alcune determinazioni possono essere soggette a revisione, non si può ignorare la composizione della fauna del Cromeriano tipico d'Inghilterra. In essa sono rappresentate le seguente forme:

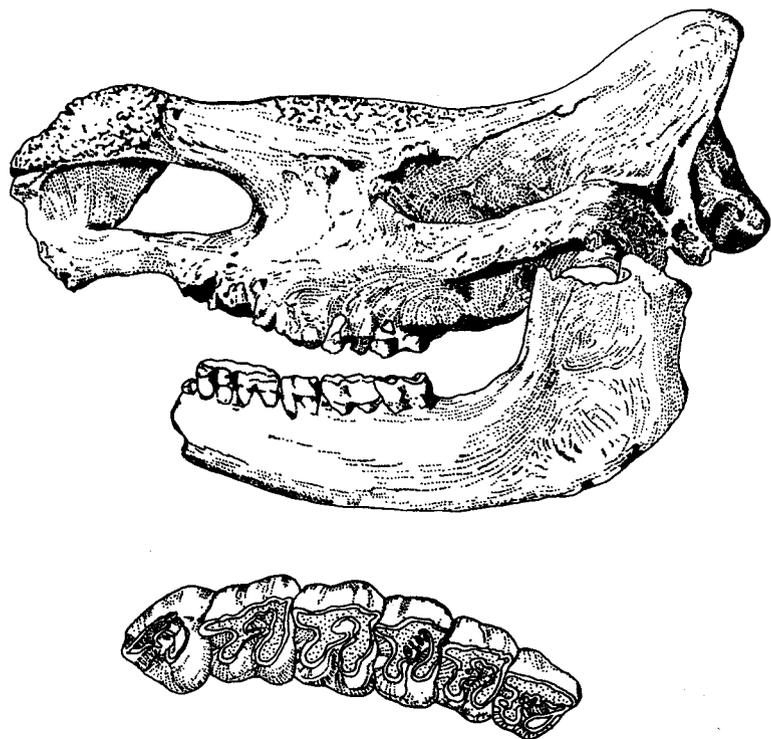
<i>Desmana moschata</i>	<i>Dama dama?</i>
<i>Pannonictis pliocaenica</i>	<i>Cervalces (Libralces) latifrons</i>
<i>Crocuta crocuta</i>	<i>Praemegaceros verticornis</i>
<i>Canis lupus</i>	<i>Bos vel Bison</i>
<i>Ursus deningeri</i>	<i>Castor fiber</i>
<i>Dicerorhinus etruscus</i>	<i>Trogontherium cuvieri</i>
<i>Equus sp.</i>	<i>Cricetus cricetus</i>
<i>Hippopotamus sp.</i>	<i>Miomys intermedius (= savini)</i>
<i>Sus scrofa</i>	<i>Microtus sp.</i>
<i>Cervus elaphus acoronatus</i>	

Nel complesso questa fauna presenta affinità con le faune italiane e più particolarmente con quelle dell'Italia settentrionale, poiché la presenza di *Cervalces* e di *Desmana* indica che, oltre alle zone boschive ricche di acque, che ospitavano la maggior parte delle specie, dovevano esservi non lontane distese steppiche.

Nella Germania orientale, il giacimento di Voigstedt in Turingia, per la posizione all'interno del continente e per l'alta latitudine, dovette partecipare alternativamente di associazioni della foresta a conifere e della steppa o della tundra. Vi sono largamente rappresentate forme tipiche della steppa, cavalli e rinoceronti (*D. hemitoechus* primitivo), mancano gli ippopotami e gli elefanti sono rappresentati da *M. armeniacus*.

La fauna dei livelli inferiori del giacimento di Mosbach nel Wiesbaden (*Grobes Mosbach*) e quella relativamente più recente di Mauer pres-

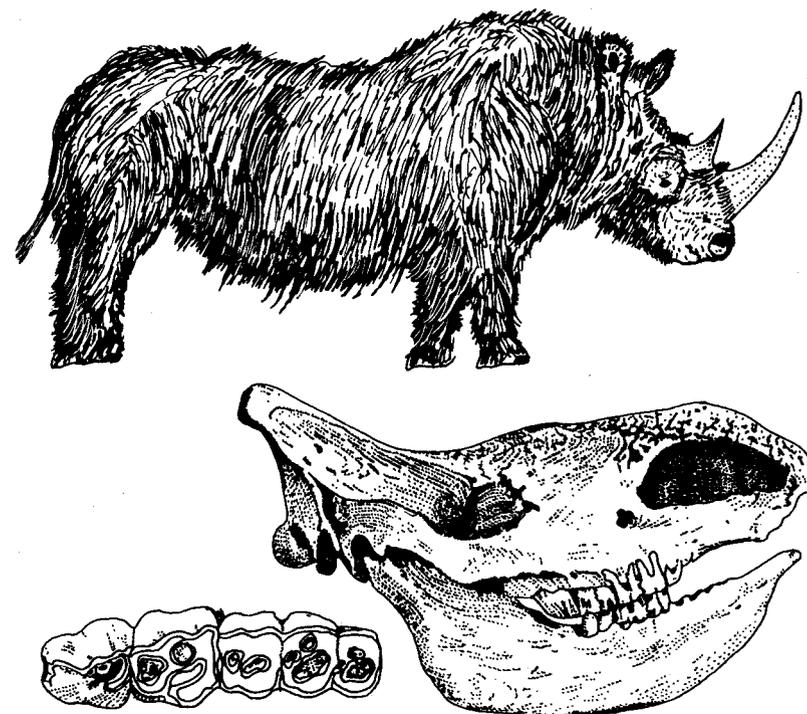
FIGURA 58
Dicerorhinus etruscus: cranio e arcata molare superiore destra



so Heidelberg, sono caratterizzate da un'associazione di forme che indusse ad attribuirle a un ambiente di steppa; ma la presenza dell'ippopotamo mal si concilia con condizioni climatiche che implicano il congelamento stagionale delle acque dei fiumi e dei laghi. Nel complesso sembra che il clima non fosse particolarmente rigido, dal momento che la fauna presenta una qualche analogia con le associazioni del Cromeriano d'Inghilterra. Il più tardo complesso faunistico di Mosbach (*Graues Mosbach*) comprende una fauna assai varia nella quale mancano elementi villafranchiani e sono presenti elementi tipici delle faune del Pleistocene medio inferiore fra cui bisonti, cervidi e vari carnivori. Relativamente alle faune italiane, tale complesso potrebbe essere probabilmente correlato all'associazione di Fontana Ranuccio.

Nella Germania orientale il giacimento di Süssenborn presso Weimar ha fornito una ricca mammalofauna. In questo caso le specie forniscono indicazioni relativamente diverse dal punto di vista ecologico: accanto ai rinoceronti emitecoidi primitivi, agli elefanti di steppa (*M. armeniacus*

FIGURA 59
Coelodonta antiquatis: ricostruzione, cranio e arcata molare



Fonte. Cranio e arcata molare da Gromova, 1957 (ridisegnata).

Fonte. Gromova, 1957 (ridisegnata).

poco evoluto) e megacerini affini a forme del *Forest Bed*, sono presenti *Rangifer*, *Ovibos* e *Soergelia* che, oltre a evidenziare il sensibile rinnovamento faunistico, segnano, nel contempo, un marcato deterioramento climatico.

Uno dei bacini più ricchi dell'Europa orientale è quello di Tiraspol, nella bassa valle del Dniestr; in questo giacimento sono stati individuati tre diversi complessi faunistici – di cui il più antico potrebbe essere correlato con la fauna di *Grobes Mosbach*, il più recente con *Graues Mosbach*. Notevoli analogie possono essere riscontrate anche con la fauna di Süssenborn (ugual grado evolutivo dell'elefante, del rinoceronte e del bisonte), ma caratteristica è la presenza a Tiraspol di qualche elemento tipicamente orientale (*Paracamelus*).

A Siniaya Balka accanto a *Mammuthus meridionalis* sopravvivono rappresentanti di *Gazella* e *Eucladoceros* e forme evolute di *Dicerorhinus etruscus*, ma sono già presenti *Equus süssenbornensis*, *Bos*, *Bison*, megacerini ed altre forme a carattere più moderno. La fauna di Akalkalaki, riveste particolare interesse perché comprende, insieme a forme tipiche del Pleistocene medio inferiore, anche *Panthera tigris*, *Crocota* aff. *sinensis* e *Hippopotamus* aff. *antiquus*.

25.3. La fine del Pleistocene medio e il Pleistocene superiore

25.3.1. Caratteri generali

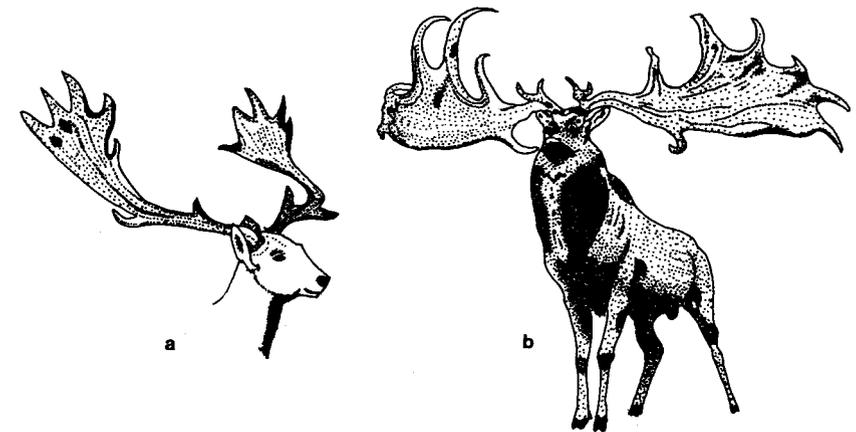
La fisionomia delle mammalofaune d'Europa acquista caratteri di sempre più spinta modernità durante l'ultima parte del Pleistocene medio e nel Pleistocene superiore. Questo processo di modernizzazione si realizza attraverso l'estinzione di forme superstiti di ecosistemi ormai superati da un irreversibile mutamento delle condizioni ambientali e con la comparsa di specie adattate al clima temperato o freddo e ai suoi aspetti floristici continentali e mediterranei. Questo ricambio faunistico si svolse in tempi assai più brevi di quello che si era verificato nel Villafranchiano e nel Pleistocene medio-inferiore e fu accompagnato da suggestivi spostamenti latitudinali e altitudinali di forme boreali o alpine, sotto la spinta delle espansioni glaciali.

Le iene dal muso corto (*Pachycrocuta*) sono completamente estinte e, tra i felidi, l'unica forma di tradizione villafranchiana che sopravvive è un gatto dai denti a sciabola (*Homotherium latidens*), che sembra resistere fino all'ultimo glaciale in Inghilterra. L'*Ursus deningeri* è scomparso ed anche *M. meridionalis* è definitivamente estinto ovunque. Il rinoceronte delle steppe (*D. hemitoechus*) sopravvive fino all'ultimo glaciale in Siberia. Gli *Eucladoceros* sono segnalati nel Pleistocene medio superiore a Lunel Viel in Francia (*E. mediterraneus*). Le forme premegacerine si estinguono sul continente; forme insulari di mole ridotta sopravviveranno per tutto il Quaternario. Il daino clactoniano si trova fino al

tardo Pleistocene medio; *Cervalces* è presente con *C. latifrons postremus* anche nel Pleistocene superiore; il castoro gigante (*Trogontherium cuvieri*) si estingue anch'esso nel Pleistocene medio.

Forme a cachet attuale come il leone e il leopardo, sopravvivono fino ad epoca storica il primo, fin verso la fine dell'ultimo glaciale l'altro. La iena macchiata (*Crocota crocuta*) si diffonde quasi ovunque dall'Europa alla Cina e nel continente africano, per sopravvivere solo in quest'ultimo; la iena fasciata (*Hyaena hyaena*), d'origine africana risalente forse al Pliocene, compare solo nel Pleistocene medio superiore in Europa, rappresentata da una forma più grande della vivente e considerata perciò specie distinta (*H. prisca*). Compare e si diffonde nell'Europa occidentale fino all'Italia e alla Spagna un orso tipico europeo (*U. spelaeus*) che si distingue per la mole gigantesca e per l'adattamento a una dieta onnivora, si estingue verso la fine dell'ultima glaciazione.

FIGURA 60
Praemegaceros verticornis (a), *Megaceros giganteus* (b)



Dicerorhinus kirchbergensis, probabilmente d'origine orientale, già comparso agli inizi del Pleistocene medio, successore ecologico di *D. etruscus* nella foresta a parco e nella boscaglia, si estingue con l'ultimo glaciale. Ma tra i rinoceronti quaternari è il rinoceronte lanoso (*Coelodonta antiquitatis*) la forma più rappresentativa della fauna delle steppe e delle tundre della regione paleartica: d'origine nord-asiatica è rappresentato inizialmente nell'Europa centrale da una forma primitiva (*C. a. praecursor*), ma si diffonde poi dalla Cina alla Spagna e sopravvive fino a tutto l'ultimo glaciale. Il corpo villosa di mole imponente ed i potenti corni nasali impressionarono gli uomini delle caverne, che ne riprodussero la figura in pitture e incisioni.

I cavalli (*E. caballus*) sono largamente diffusi e si presentano con diverse forme il cui valore tassonomico non è chiaro. Una forma con den-

tatura microdonte e arti esili, originariamente avvicinata agli asini, è *Equus hydruntinus*, che compare forse già nel Pleistocene medio ma ha grande diffusione in tutta Europa solo nel Pleistocene superiore.

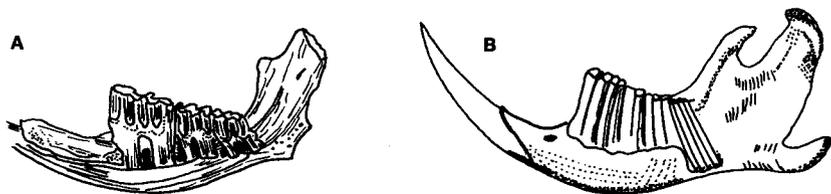
L'ippopotamo moderno (*H. amphibius*) è frequente soprattutto nelle regioni meridionali e in Inghilterra. Il cervo gigante (*Megaceros giganteus*) compare nel Pleistocene medio con una forma primitiva (*M. g. antecedens*); è il solo megacerino continentale diffuso nel Pleistocene superiore dalla Cina all'Inghilterra e sembra sia sopravvissuto fino al 500 a.C. Il daino (*Dama dama*) e il capriolo (*Capreolus capreolus*) durante il Pleistocene superiore hanno larga diffusione in Europa e il secondo segue la fascia forestale della Siberia meridionale e raggiunge la Cina del Nord.

Si diffondono l'uro (*Bos primigenius*) e il bisonte della steppa (*Bison priscus*), ambedue derivati da antenati asiatici; il primo sopravvive almeno fino al 1600; il secondo si estingue nell'ultimo glaciale. In qualche giacimento del Pleistocene medio superiore compare anche un bufalo (*Bubalus murrensis*) simile al bufalo d'acqua asiatico (*B. bubalus*).

L'ippopotamo scompare dall'Europa con l'ultimo glaciale, l'elefante antico si estingue del tutto, mentre acquista notevole diffusione il mammut (*M. primigenius*), l'altro gigante della fauna delle pianure periglaciali d'Eurasia, più volte effigiato nell'arte muraria del Paleolitico.

Il pronunciato abbassamento del livello marino in coincidenza con le ultime oscillazioni glaciali favorisce la migrazione di molte specie delle tundre e delle steppe paleartiche, che finiscono con l'estendere il loro areale su una fascia circumpolare: così divengono olearici la renna, l'alce, il bue muschiato, la saiga e il mammut, nonché, tra i carnivori, il ghiottone e l'*Homotherium*. D'altra parte, le fasi di espansione glaciale spingono a sud diverse specie, che nel postglaciale torneranno a popolare solo latitudini più alte o troveranno rifugio sulle montagne. Così troviamo rappresentati nei depositi dell'ultimo glaciale delle coste mediterranee il ghiottone, la volpe polare, la renna, il mammut e la marmotta; lo stambecco addirittura fino all'Italia meridionale.

FIGURA 61
Mandibole e molari radicati di *Mimomys* (A) e molari a crescita continua di *Arvicola* (B)



Fonte. Gromova, 1957 (ridisegnata).

25.3.2. Le faune del Pleistocene medio-superiore in Italia

Le più ricche associazioni a grandi mammiferi di questo periodo, corrispondenti a condizioni di clima temperato, provengono da giacimenti dell'Italia centrale. In particolare possono essere ricordate note località dei dintorni di Roma: Torre in Pietra (Formazione Aurelia), Sedia del Diavolo (ghiaie superiori), Malagrotta e Castel di Guido.

In queste faune, insieme all'orso e al leone delle caverne, i carnivori sono rappresentati da lupi e volpi quasi identici a quelli attuali; *Elephas antiquus* è presente con popolazioni a carattere mediamente evoluto; tra i perissodattili le forme più diffuse sono equidi caballini e *Dicerorhinus hemitoechus* nonché *D. kirchbergensis*; *Sus scrofa* è di tipo nettamente moderno. Frequenti anche l'ippopotamo; abbondanti sono i cervidi, con daini (sia *D. clactoniana* che *D. dama* sono relativamente ben rappresentati), cervi e caprioli; *Bos primigenius* è sempre abbondante, con esemplari che risaltano per la grande mole.

Anche se la composizione delle associazioni di questi giacimenti è piuttosto monotona, la frequenza relativa delle diverse forme rivela condizioni climatiche ed ecologiche differenti. A Torre in Pietra, ad esempio, la prevalente frequenza di alcune specie tipiche di zone erbose e di vaste praterie, tenuto conto della vicinanza della costa, sembra indicare condizioni di clima piuttosto fresco, mentre a Malagrotta la prevalenza delle forme d'ambiente forestale rivela un clima più mite. La fauna di Riano indica condizioni temperate o temperato-calde e l'area, maggiormente svincolata dall'influenza del mare, è caratterizzata da un paesaggio dominato da vegetazione boschiva a caducifoglie, con radure erbose e bacini lacustri con acque relativamente chiare e profonde. Nella fauna

FIGURA 62
Crocota crocuta



Fonte. Gromova, 1957 (ridisegnata).

delle ghiaie superiori di Sedia del Diavolo, per contro, si colgono indizi di un progressivo deterioramento delle condizioni climatiche, inizialmente miti, e dell'estendersi degli spazi aperti, a danno della copertura boschiva. Tuttavia le associazioni a mammiferi che popolarono l'Italia centrale nel tardo Pleistocene medio, mostrano nel complesso che in questa regione il clima si mantenne assai mite. La zona doveva essere caratterizzata dall'abbondanza di laghetti e corsi d'acqua, che in vicinanza della costa potevano dar luogo a plaghe paludose, con un paesaggio simile a quello della Maremma toско-laziale, prima delle bonifiche. La vegetazione era dominata da boschi, con radure erbose più o meno ampie, che si allargavano in prossimità della costa.

25.3.3. Le faune del Pleistocene medio-superiore in Europa e in Asia

Nell'Europa occidentale faune attribuibili con certezza a questo intervallo di tempo sono tuttora scarsamente note. Quelle che corrispondono alla fase fredda sembrano caratterizzate dalla comparsa del rinoceronte lanoso (*C. antiquitatis praecursor*). In quelle più arcaiche, per esempio a Steinheim (a nord-est di Stoccarda), dove i resti fossili sono contenuti i depositi della facies continentale dell'interglaciale di Holstein, sono rappresentati: *Elephas antiquus*, *Dicerorhinus kirchbergensis*, *Equus steinheimensis*, *Sus scrofa*, *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*, *Megaceros giganteus antecedens*, *Bison priscus*, *B. schoetensacki*, *Bos primigenius*, *Bubalus murrensis*, *Ursus spelaeus*, *Panthera leo spelaea*, *Homotherium* e *Castor*.

Le faune dei giacimenti di Singil, nella Siberia occidentale, e di Khazar nel basso Volga, corrispondono rispettivamente alla prima fase temperata e a quella fredda successiva. Vi compaiono specie che mancano nei depositi coevi d'Europa, come *Elasmotherium sibiricum*, *Camelus knoblochi* e forme locali di bovini (*Bos volgensis* a Singil, *Bison priscus longicornis* a Khazar). A Khazar le forme della steppa sono rappresentate dall'alce, la renna, il rinoceronte lanoso, la saiga e *Mammuthus armeniacus*. Tra i carnivori, particolare menzione meritano gli orsi: accanto ad *Ursus arctos*, diffuso specialmente nei depositi dell'Ucraina e della Russia centrale, e ad *U. spelaeus*, che prevale nel Caucaso e nella Georgia, nel Pleistocene di Kondaro in Russia compare *U. rossicus*, una piccola forma di steppa.

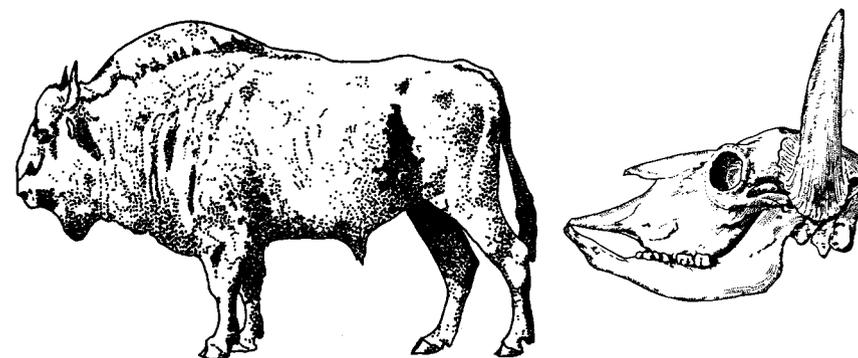
25.3.4. Le faune del Pleistocene superiore

Il Pleistocene superiore copre l'intervallo di tempo che comprende l'ultimo interglaciale (Eemiano) e tutte le fasi dell'ultima glaciazione; pertanto la mammalofauna presenta associazioni assai diverse a seconda delle condizioni climatiche dell'epoca in cui vissero. Pertanto si distinguono due complessi faunistici: l'uno a carattere temperato o relativamente caldo, corrispondente all'interglaciale, l'altro a carattere più o meno marcatamente freddo, corrispondente alle fasi di avanzata dell'ultimo glaciale. Quest'ultimo complesso si distingue anche per un caratte-

re negativo: e cioè per la scomparsa di forme "calde" come l'elefante antico e l'ippopotamo. Tuttavia questa schematizzazione non risulta sempre completamente valida, specialmente agli effetti di correlazione tra faune di diverse regioni, poiché le crisi climatiche non si fecero sentire ovunque con la stessa intensità: *E. antiquus* e *H. amphibus*, ad esempio, sopravvissero più a lungo nei distretti meridionali.

Molti gruppi rispondevano con ampie ondate migratorie alle variazioni climatiche: le forme della tundra e della steppa (*Lemmus*, *Mammuthus primigenius*, *Coelodonta antiquitatis*, *Rangifer tarandus*, *Ovibos moschatus*, *Saiga tatarica*, ecc.) durante le fasi fredde migrano dall'Asia verso occidente e si spostano sensibilmente a sud; le forme adattate a clima temperato o caldo, nelle fasi di ritiro dei ghiacci, possono diffondersi nell'Europa centrale spingendosi anche nelle zone settentrionali.

FIGURA 63
Bison priscus: ricostruzione e cranio



Fonte. Cranio da Gromova, 1957 (ridisegnata).

Le associazioni di mammiferi dell'ultimo interglaciale corrispondono sostanzialmente a quelle a carattere temperato-caldo, che popolavano le stesse regioni verso la fine del Pleistocene medio, ma se ne distinguono spesso perché alcune forme presentano ora caratteri di più avanzata evoluzione. *E. antiquus* è rappresentato anche nell'Europa centrale da popolazioni che mostrano carattere evoluto. Mentre l'abbondanza di resti di *Dama dama* appare particolarmente significativa nei giacimenti dell'Europa meridionale, più a nord predomina il cervo nobile. Nell'Europa occidentale giungono le prime mandrie di *M. primigenius*.

Con l'ultimo glaciale l'ippopotamo, l'elefante antico e i dicerorini scompaiono; il daino e il cinghiale divengono più rari. Si diffondono le forme classiche della fauna fredda: il mammut (*M. primigenius*), comune dalla Siberia a tutta l'Europa occidentale, giunge anche nei paesi meridionali e migra in Nord America; il rinoceronte lanoso, ormai giunto al più alto livello evolutivo (*C. antiquitatis antiquitatis*), invade anche

l'Europa meridionale e si ritrova in Spagna, Italia e Grecia, ma non raggiunge mai l'Asia nord-orientale né il Nord America. Esso si distingue dai suoi antenati del Pleistocene medio per la mole maggiore e il cranio massiccio; la testa inclinata in basso e la forte ipsodontia suggeriscono inoltre che si tratta di una forma spiccatamente adattata al pascolo.

Tra i cavalli è particolarmente diffuso *E. hydruntinus*; ma i resti sono frammentari e rappresentati solo da denti e da elementi dello scheletro postcraniale. Il camoscio e lo stambecco sono comuni in tutta l'Europa e quest'ultimo arriva fino all'Inghilterra e, a sud, nella Spagna e nell'Italia meridionale. *Saiga tatarica* è una capra con gambe corte, cranio massiccio e, nei maschi, corna poste sopra le orbite, leggermente inclinate indietro e appena ricurve. D'origine ancora oscura, popola oggi le regioni steppiche e semidesertiche della Russia e della Mongolia; nel Pleistocene superiore si diffonde nell'Europa occidentale, dove raggiunge Francia, Belgio, Danimarca e Inghilterra; a Oriente va a popolare le isole della nuova Siberia e, con l'emersione della Beringia, penetra anche in Alaska.

Tra i carnivori sono assai comuni gli orsi, in particolare quello delle caverne, i lupi e la volpe rossa; la volpe polare (*Alopex lagopus*), ora confinata alla parte settentrionale della Scandinavia, alla Finlandia e all'estremo nord della Russia, arriva fin sulle coste mediterranee della Francia; il ghiottone (*Gulo gulo*), che ha una distribuzione attuale assai simile, raggiunge la Liguria e l'Inghilterra. Gatti, linci, leopardi e iene delle caverne sono ancora frequenti.

Importanti e significative sono le migrazioni nei distretti europei di molti micromammiferi delle steppe orientali: il lemming (*Lemmus lemmus*), ora limitato al Nord della Scandinavia, e la ochotona (*O. pusilla*) dell'Europa orientale e della Siberia, compaiono nei depositi del tardo Pleistocene dell'Europa occidentale; la marmotta, che vive ora nei distretti isolati dei Pirenei, delle Alpi e dei Carpazi, era distribuita in una fascia continua dalla Romania alle coste atlantiche della Francia, e a sud raggiungeva l'Italia centrale, lo spermofilo (*Citellus major*), dal sud-est dell'Europa e dalla Siberia, dove vive tuttora, aveva raggiunto l'Europa centrale e occidentale.

Anche nelle faune del Pleistocene superiore d'Italia si distinguono chiaramente associazioni nelle quali sono ancora presenti forme temperato-calde e associazioni nelle quali esse mancano e compaiono invece forme settentrionali o alpine, che si spostano più o meno a sud e in zone basse. I micromammiferi, che hanno ormai acquisito carattere moderno, reagiscono alle oscillazioni climatiche con variazioni dell'areale sia in senso latitudinale che in senso altitudinale.

Nell'ultimo interglaciale, nei nostri giacimenti sono molto diffusi elefante antico, bue primigenio, daino, cervo, capriolo, dicerorini e ippopotami e grandi e piccoli carnivori delle specie indicate sopra, esclusa la volpe polare. Forse *Mammuthus primigenius* compare già verso la fine di questo interglaciale. Tra i micromammiferi, la diffusione di forme come *Apodemus sylvaticus*, *Clethrionomys glareolus* e microtini del gruppo *arvalis-agrestis* conferma l'esistenza di condizioni climatiche temperate, che hanno favorito lo sviluppo di zone forestali e di distese di prateria mediterranea.

Con le prime fasi dell'ultimo glaciale, bovini e equini divengono più abbondanti e quando le condizioni climatiche risentono ormai della massima espansione della coltre glaciale la componente faunistica temperato-calda subisce una drastica riduzione; divengono frequenti soprattutto equidi e caprini e compare una schiera di forme boreali: micromammiferi di steppa come *Microtus oeconomus*, *M. gregalis* e *O. pusilla*, e di ambiente montano come *Microtus nivalis*, *Lepus timidus*, *Alces alces*, *Gulo gulo*, e *Coelodonta antiquitatis*. Tutte queste forme sono frequenti soprattutto nei bacini del Nord Italia; alcune si trovano anche nell'Italia centrale; poche si spingono nel meridione, dove il perdurare di condizioni di clima mite consentono una certa frequenza di forme come il daino e il cinghiale.

25.4. Le mammalofaune quaternarie in Nord America

Tre contingenti di diversa origine concorrono alla composizione delle mammalofaune quaternarie nordamericane: il contingente più numeroso, d'origine locale, quello dovuto a immigrazioni dalla regione paleartica attraverso la Beringia, e quello di provenienza sudamericana.

I processi di trasformazione nella composizione e biogeografia di queste faune differiscono sensibilmente da quelli che caratterizzarono le faune euro-asiatiche: fenomeni di estinzione e di sostituzione appaiono più gradualmente e sfumati; gli effetti delle oscillazioni climatiche sono meno drammatici, in quanto la orientazione dei rilievi (prevalentemente N-S) non crea barriere agli spostamenti latitudinali delle popolazioni.

La componente endemica comprende qualche famiglia, alcune sottofamiglie e diversi generi: i topi scavatori (*Geomysidae*), i topi canguri (*Heteromyidae*), gli orsi della sottofamiglia *Tremarctinae*, le *Antilocaprinae* e alcuni generi di equidi, di cervidi e di taiassuidi.

I mastodonti, durante il Cenozoico già diffusi in tre continenti, sopravvivono in Nord America durante tutto il Pleistocene, mentre in Eurasia sono estinti dal Pleistocene inferiore. Gli equidi, al contrario, originati nel nuovo mondo, vi si estinguono nel Quaternario, mentre sopravvivono in Eurasia e si irradiano in una vasta gamma di forme.

Il carattere più singolare delle mammalofaune quaternarie nordamericane è dato dalla concomitanza di forme d'origine paleartica e di forme appartenenti a gruppi tipicamente sudamericani, come gliptodonti, marsupiali e gravigradi. L'incidenza dei due contingenti varia nel corso dei tempi e nelle diverse regioni.

Nell'ambito delle faune a carattere relativamente 'moderno' del Nord America vengono riconosciuti tre successivi complessi faunistici: "*Blancan*, *Irvingtonian* e *Rhancholabrean faunas*". La *Blancan fauna* copre un intervallo di tempo relativamente lungo, all'incirca tra i 3,5 e 2 milioni di anni, durante il quale si succedono due complessi faunistici.

Nel primo si ha comparsa di *Odocoileus*, *Philopenacomys*, *Geomys* e più tardi *Equus*; è caratterizzato dalla scomparsa fra gli sdentati di *Glossotherium* e *Glyptotherium* e fra gli antilocapri di *Tetrameryx*.

FIGURA 64
Ursus spelaeus

Nella *Blancan fauna* persistono equidi tridattili (*Nannippus*), sono diffusi i gonfoteridi e i mastodonti s.s., ma mancano i veri elefanti, compaiono vari carnivori di origine paleartica (orsi, mustelidi, linci e l'unico ienide nordamericano *Chasmaporthetes ossifragus*) e fra gli altri micromammiferi alcune forme legate a *Mimomys*.

Il passaggio alla *Irvingtonian fauna* è graduale e l'elemento di maggior rilevanza è dato dall'avvento di *Mammuthus meridionalis* (= *M. haroldcooki*) che fa la sua comparsa a Great Plain 1,5 milioni di anni fa circa, in associazione a *Borophagus* (un canide che presenta superficiali somiglianze con le iene), segnalato altrove solo in giacimenti più antichi.

In tale complesso faunistico, che si estende grosso modo tra 1,5 e 0,6 milioni d'anni fa, sono virtualmente assenti generi abbastanza comuni nel complesso precedente, quali gli equidi e lo ienide, segnalati solo nei giacimenti più antichi della *Irvingtonian fauna*. In questi persistono rappresentanti del genere *Stegodon* e il camelide *Titanotylopus*, mentre le forme di nuova comparsa, elefanti e smilodontini, sono presenti con specie primitive (*M. meridionalis* e *Smilodon gracilis*), cui si sostituiranno nelle faune più recenti di tale complesso i diretti discendenti (*M. columbi* e *S. fatalis*).

Tra le forme di origine paleartica ricordiamo fra i micromammiferi i primi rappresentanti del genere *Microtus* e carnivori, tra i quali le forme giaguaroidi da cui discende *Panthera onca*, nonché *Gulo* e *Homotherium*; di origine sudamericana sono gli sdentati *Eremotherium* e *Nothrotheriops*, mentre fra le forme di nuova comparsa di origine neoartica si possono annoverare il topo muschiato *Ondatra* e lo sciuromorfo *Dipodomys* (ratto canguro).

Il complesso faunistico successivo (*Rancholabrean faunas*) è caratterizzato, nel suo insieme, dalla comparsa di varie forme di origine paleartica, fra cui è classicamente considerata di primaria importanza quella di

Bison i cui rappresentanti sembrano tuttavia essere assenti nei giacimenti più antichi. Fra le forme più caratteristiche di nuova immigrazione ricordiamo fra i cervidi *Rangifer tarandus*, *Cervalces latifrons postremus* (da cui si origina *Cervalces scotti*, e *Alces alces*; fra i bovini *Bison*, ovini, caprini (*Oreamnos*) e *Ovibos moschatus* nonché le forme asiatiche *Bos grunniens* e *Saiga tatarica*; fra i carnivori le pantere affini al leone (presenti con la forma nordamericana, *Panthera leo atrox*) e *Ursus arctos*, con la forma americana *Ursus arctos horribilis*; fra i proboscidiati *Mammuthus primigenius* che si affianca a *M. jeffersonii* di evoluzione locale. Da rimarcare l'assenza di *Coelodonta antiquitatis*, che, malgrado l'ampia diffusione avuta in Eurasia, non raggiunge il nuovo continente.

La fauna nel suo insieme ha carattere estremamente moderno e include numerose forme tra quelle che caratterizzano l'attuale fauna nordamericana.

25.5. Cenni sulle mammalofaune pleistoceniche dell'Africa, del Sud America e dell'Australia

25.5.1. Africa

Nelle faune del Pleistocene inferiore dell'Africa, e soprattutto dell'Africa del Nord, sono presenti alcune forme affini a specie eurasiatiche quali ad esempio *Zygodon borsoni* (raro) e *Anancus osiris*, alcuni bovini ad affinità asiatica fra cui i bufali, forme vicine ai leptobovini e rappresentanti del genere *Equus* ivi immigrati dall'Asia. Gli ippopotami e gli elefanti delle linee paleoloxodontine e mammuttine hanno per contro in Africa il loro centro di irradiazione verso l'Eurasia.

La gran parte della fauna ha tuttavia caratteri peculiari: persistono i deinoteri (*Deinotherium bozaisi*); zebre e forme ad esse affini sono note rispettivamente nell'Africa orientale e del Nord (dove sono segnalate anche forme asinine) e in entrambe le regioni persistono equidi tridattili (*Hipparion albertense* a oriente e *Hipparion libycum* a Nord).

I rinoceronti sono rappresentati già da specie (*Diceros bicornis*) e sottospecie (*Ceratotherium simum germanoaffricanum*) corrispondenti o assai affini alle specie viventi, ma persistono anche forme arcaiche quali il calicoterio *Ancylotherium*.

La fauna è inoltre caratterizzata da varie forme di suidi, tutte più o meno affini alle specie attualmente viventi in Africa, da abbondanza di antilopi (di cui l'Africa del resto costituisce il centro di diffusione), ed è presente *Camelus*, i cui rappresentanti sono noti anche nei giacimenti dell'Africa orientale e del Sud, regioni dalle quali sono oggi assenti.

Fra i carnivori sono già presenti, accanto a generi noti anche nelle faune eurasiatiche quali *Homotherium* e *Megantereon*, leoni e leopardi, nonché ienidi, viverridi, ecc., con forme in molti casi assai affini o pressoché identiche a quelle moderne.

Come fatto osservare da vari autori e come si può dedurre dalle caratteristiche di relativa modernità delle faune del Pleistocene inferiore, le

associazioni mammaliane dell'Africa sono caratterizzate, nel corso del Pleistocene, da un tasso di variazione meno importante rispetto a quanto si verifica nelle associazioni eurasiatiche. Tale fatto è da porsi, verosimilmente, in relazione con la diversa incidenza delle fluttuazioni climatiche e con il ridotto fenomeno migratorio che interessa in genere le faune africane. Queste evolvono, specie nel caso dei grandi mammiferi, da forme che abitavano tali regioni già nel Cenozoico o che avevano raggiunto il continente africano dall'Asia durante il Miocene (relativamente meno importanti in questo periodo, gli apporti faunistici dall'Europa). Gli scambi faunistici fra l'Africa e l'Asia non sembrano tuttavia essere stati di grande entità durante il Plio-Pleistocene, donde deriva anche il carattere peculiare delle faune africane. Le faune africane tendono ad acquisire, già nel Pleistocene medio, un carattere sensibilmente moderno che risponde ai tratti essenziali delle fauna attuale. Scompaiono le forme arcaiche quali deinoteridi, mastodonti, calcoteri, e in molti gruppi sono presenti forme assai evolute, che preludono alla comparsa delle specie attuali, alcune delle quali risultavano peraltro già presenti e diffuse, come, ad esempio, i rinoceronti nero e bianco o le moderne giraffe e vari carnivori quali iene, sciacalli, leoni, leopardi, ecc. Ampiamente diffuso nel Nord Africa è anche il moderno ippopotamo, a cui si affianca una forma estremamente specializzata per la vita acquatica *Hippopotamus gorgops*. Gli elefantidi comprendono forme evolute di *Loxodonta atlantica*; *Elephas reckii* raggiunge il più alto grado evolutivo con la sottospecie nominale.

Fra i suidi continuano ad essere ben rappresentati i generi *Phacochoerus*, *Metridiochoerus*, *Mesochoeerus* ed è da segnalare la presenza in Nord Africa di *Sus* immigrato dall'Asia. Sono inoltre da ricordare, fra gli altri, anche *Bos primigenius* e *Bubalus antiquus*, bufalo di affinità asiatica.

Fra gli equidi, rappresentati in prevalenza da specie ad affinità zebroidi, persistono ancora forme tridattile; fra le forme a carattere relativamente arcaico possiamo ricordare anche il giraffide *Libytherium olduvajense*.

Con il Pleistocene superiore fa la sua comparsa anche *Loxodonta africana*, il rinoceronte nero diviene ancora più comune così come il moderno bufalo; giungono in Nord Africa altri immigrati di origine eurasiatica quali il rinoceronte di Merck, l'orso bruno, il cervo nobile, il daino ed è presente un megacerino di taglia modesta, "*Megaceros*" *algericus*. Nelle faune del Pleistocene superiore d'Africa sono presenti pressoché tutte le forme che caratterizzano la fauna attuale, oltre ad alcune altre attualmente estinte, quali ad esempio, *Elephas iolensis* (la specie più evoluta della linea di *E. reckii*) e il bufalo gigante, *Pelorovis antiquus*.

25.5.2. Sud America

Le faune del Sud America subirono, a partire dal Pliocene superiore, profonde modificazioni dovute al ripristinarsi delle comunicazioni con il Nord America attraverso l'istmo di Panama.

Le specie sudamericane risentirono dell'impatto con le nuove forme

soprattutto per la penetrazione di carnivori di tipo moderno. Il diffondersi delle tigri con denti a sciabola (*Smilodon populator*), di vari mustelidi e canidi, che si aggiungono a procionidi, felini e orsi già presenti, porterà a un sensibile impoverimento delle forme autoctone. In varie fasi giunsero, inoltre, in Sud America mastodonti (ma non i veri elefanti) lama, pecari, cervi, tapiri ed equidi; anche la competizione tra erbivori incise sulle possibilità di sopravvivenza della fauna autoctona, soprattutto quando agli equidi e ai cervidi si aggiunsero anche tapiri, pecari e lama.

Fra le forme autoctone sono presenti oltre ai marsupiali, ai notoungulati (*Toxodon* e *Mesotherium*), anche gliptodonti e gravigradi, alcuni dei quali, come si è detto, migrano anche in Nord America. Fra i primi ricordiamo *Glyptodon*, *Doedicurus* e *Panochthus*, fra i secondi *Megatherium*, *Nothrotherium* e *Mylodon*. Tra le forme esclusivamente sudamericane sono da citare i litopterni, presenti con *Macrauchenia*: forma già nota nel Pliocene, essa costituisce l'unico litopterno del Pleistocene; della taglia di un cammello, possedeva arti slanciati, un collo relativamente lungo e tre dita funzionali, il cranio era caratterizzato da muso allungato e da coane arretrate, la cui posizione, forse legata ad abitudini acquatiche, aveva fatto supporre l'esistenza di una proboscide.

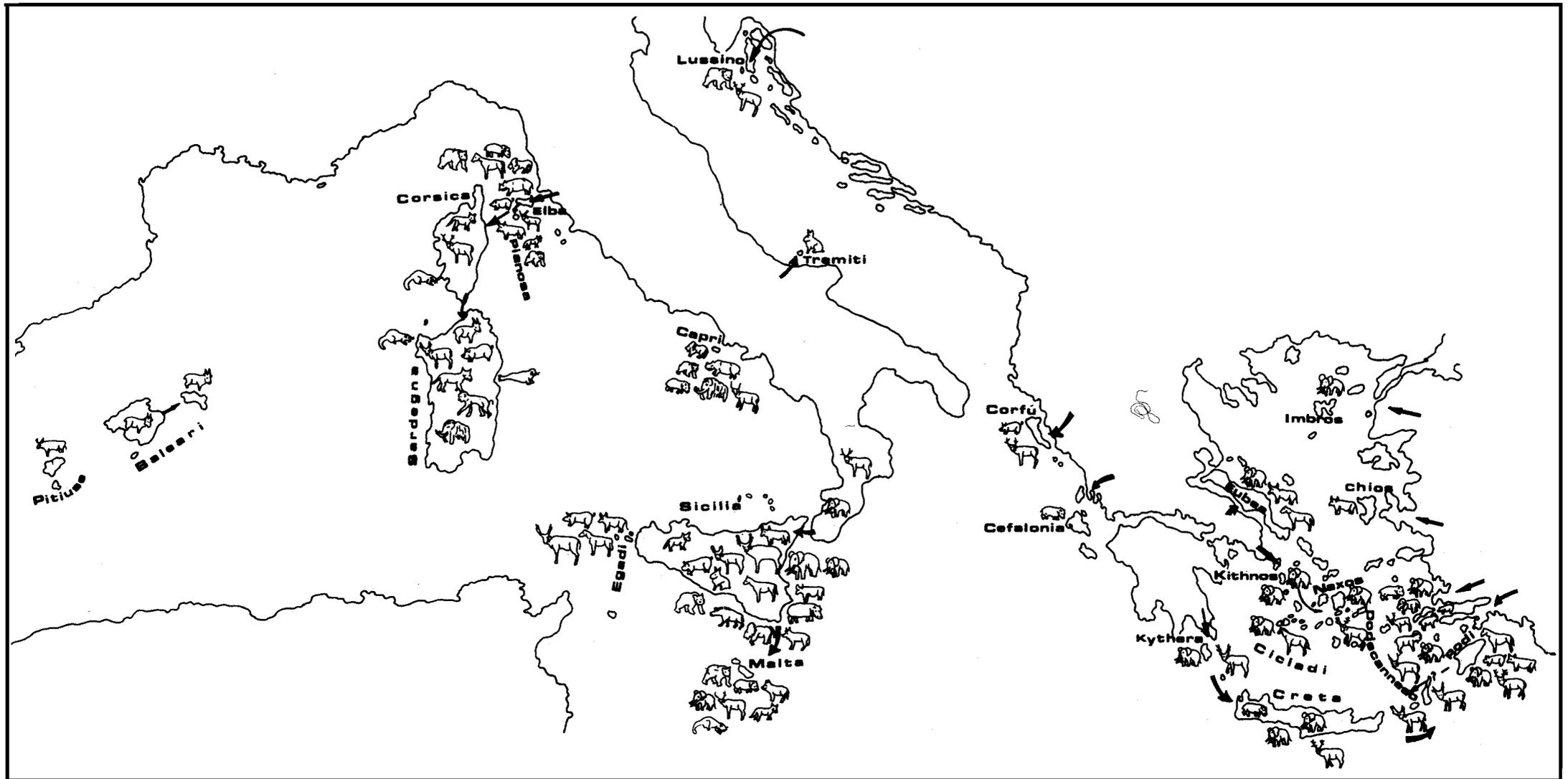
25.5.3. Australia

Le faune quaternarie australiane della Nuova Guinea e della Tasmania presentano sensibili affinità con la fauna attuale. Come è noto l'Australia rappresenta dal punto di vista zoogeografico una provincia faunistica a sé stante, in cui, a parte le forme di introduzione antropica, sono rappresentati solo due generi di monotremi, i marsupiali e, fra i placentati, i muridi della sottofamiglia *Hydromiyinae*.

Nella fauna pleistocenica è caratteristica la presenza di marsupiali giganti. È interessante osservare come, nell'ambito della famiglia *Macropodidae*, molti dei generi pleistocenici siano presenti anche nella fauna attuale, spesso con specie caratterizzate da mole ridotta rispetto alla forma progenitrice. Fra i marsupiali giganti ricordiamo alcuni diprotodonti (sottordine esclusivamente australiano i cui rappresentanti sono ben conosciuti solo dal Pleistocene). I diprotodonti sono forme a dieta prevalentemente erbivora, caratterizzate da dentatura con molari quadrati, in cui sono presenti non più di tre incisivi superiori, ma il loro numero può ridursi con parallelo sviluppo di incisivi simili a quelli dei roditori (ad esempio, nei viventi *Phascolarctos* e *Phascolomys*). Fra i diprotodonti pleistocenici attualmente estinti ricordiamo: *Diprotodon australis*, il più grande tra i marsupiali, della taglia di un rinoceronte ma con andatura pesante, che suggerisce una certa somiglianza con i vombatidi; *Nototherium*, di mole un poco inferiore; *Thylacoleo carnifex* della taglia di un leone, con molari ridotti e ultimo premolare trasformato in dente tranciante, questa specie era stata tradizionalmente considerata, per tali caratteri, una forma carnivora, ma sembra probabile che, analogamente alle altre forme citate, avesse dieta erbivora e la particolare dentatura fosse utilizzata per tagliare la frutta.

FIGURA 65

La distribuzione dei mammiferi nelle isole del Mediterraneo surante il Pleistocene (esclusi i micromammiferi).



- | | | | | | |
|--------------------|-----------------|----------------------|---------------------|------------------|----------------------|
| <i>Macaca</i> | <i>Vulpes</i> | <i>Monachus</i> | <i>Sus</i> | <i>Nesogoral</i> | <i>Mammuthus</i> |
| <i>Lutrinae</i> | <i>Ursus</i> | <i>Oryctolagus</i> | <i>Hippopotamus</i> | <i>Caprinae</i> | <i>Elephas</i> |
| <i>Cynotherium</i> | <i>Panthera</i> | <i>Equus</i> | <i>Cervidae</i> | <i>Bos</i> | linee di migrazione. |
| <i>Canis</i> | <i>Crocuta</i> | <i>Rinocerotidae</i> | <i>Myotragus</i> | <i>Bison</i> | |

Fonte: Caloi e altri, 1983 (semplificate).

- MOURER-CHAUVIRÉ, C. (1975), *Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France*, "Documents Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon", 64, pp. 1-2.
- REGALIA, E. (1907), *Avifauna fossili italiane*, "Avicula" (Giorn. Ornitol. It.), 113-114, pp. 4-10.
- PORTIS, A. (1890), *I rettili pliocenici del Valdarno superiore e di alcune altre località plioceniche di Toscana*, Firenze.
- SACCO, F. (1889), *I cheloniani astiani del Piemonte*, "Mem. R. Acc. Sc. Torino", 2, 39, pp. 427-62.
- SANCHIZ, F. (1977), *Anfibios cenozoicos de Europa*, "Col. Pa.", 32, pp. 7-9.
- VERGNAUD GRAZZINI, P. (1970), *Le amphibiens fossiles du gisement d'Aronelli*, "Palaeont. Ital.", 66, pp. 47-65.
- I mammiferi quaternari**
- AUTORI VARI (1974), *Communications, recommandations, conclusions*, V^e Cong. Néogène méditerranéen, Lyon, septembre 1971, "Mém. BRGM", 78, (1), Paris.
- AUTORI VARI (1980), *Vertebrati fossili italiani*, Catalogo della Mostra di Verona, 1980, Verona.
- AUTORI VARI (1982), *Actes du Coll. Intern. "Le Villafranchien méditerranéen"*, Lille, 9-10 décembre 1982, I. Contributions, 1-396; II, Rapports et débats: 401-590, Lille.
- AUTORI VARI (1984), *I primi abitanti d'Europa*, Catalogo, Mostra Mus. Naz. Preist. Etnogr. "Luigi Pigorini", marzo-luglio 1984, Roma.
- ANDERSON, E., KURTEN, B. (1980), *Pleistocene Mammals of North America*, Columbia Un. Press., New York.
- AZZAROLI, A. (1967), *Villafranchian correlations based on large mammals*, Comm. Medit. Neogene Strat. Proc. II Sess., Bologna 1967, "Giorn. Geol.", 35 (2), pp. 111-31.
- AZZAROLI, A. (1977), *The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary*, "Giorn. Geol.", S. 2, 41 (1-2), pp. 61-79.
- AZZAROLI, A. (1979), *On the occurrence of the cervid genus *Libralces* in the Pleistocene of Italy*, "Palaeont. Ital.", 71, pp. 48-54.
- AZZAROLI, A. (1982), *On Villafranchian Palaeartic Equids and their allies*, "Palaeont. Ital.", 72, pp. 74-97.
- AZZAROLI, A. (1983), *Quaternary mammals and the "end-Villafranchian" dispersal event — a turning point in the history of Eurasia*, "Pal. Pal.", 44, pp. 117-39.
- BEDEN, M., PALOMBO, M.R., *Position relative des Hominidés fossiles d'Europe d'après l'étude des Elephants*, in de LUMLEY H., *Les Antéandertaliens en Europe*, "Cahiers du CNRS", Paris (in stampa).
- BIDDITTO, I., CASSOLI, P.F., RADICATI DI BROZOLLO, F., SEGRE, A., SEGRE NALDINI, E., VILLA, I. (1979), *Anagni, a K/Ar dated Lower and Middle Pleistocene Site, Central Italy: Preliminary Record*, "Quaternaria", 21, pp. 53-71.
- CALOI, L., GLIOZZI, E., KOTSAKIS, T., MALATESTA, A., PALOMBO, M.R. (1983), *Osservazioni sulla paleografia dei mammiferi del Pleistocene italiano*, II Seminario As.Te.RO Biogeografia dei mammiferi italiani, 10 novembre 1983, Roma (in stampa).
- CHALINE, J. (1972), *Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France*, "Cahiers Paléont.",
- CHALINE, J. (1973), *Biogéographie et fluctuations du Quaternaire d'après des rongeurs*, "Acta Zool. Cracov.", 18, pp. 141-66.
- CHALINE, J. (1977), *Essai de biostratigraphie et de corrélations climatiques du Pléistocène inférieur et moyen continental holarctique d'après l'évolution et la dynamique de rongeurs*, "Bull. Ass. Fr. Et Quat.", 50 suppl., pp. 349-61.
- DE GIULI, C. (1972), *On the type form of *Equus stenonis* Cocchi*, "Paleont. It.", 68, pp. 35-49.
- FICCARELLI, G. (1979), *Osservazioni sull'evoluzione del genere *Ursus**, "Boll. Soc. Palaeont. Ital.", 18, pp. 166-72.
- FICCARELLI, G. (1979), *The Villafranchian machairodonts of Tuscany*, "Palaeont. Ital.", 71, pp. 17-26.
- FICCARELLI, G., TORRE, D. (1970), *Remarks on the taxonomy of hyaenids*, "Palaeont. Ital.", 66, pp. 13-33.
- GUERIN, C. (1965), *Gallogoral (nov. gen.) meneghinii (RUTIMEYER, 1878) un Rupicaprinae du Villafranchien d'Europe Occidentale*, "Doc. Lab. Fac. Sc. Lyon", 11, (1-2), pp. 1-353.
- GUERIN, C. (1981), *Les Rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe Occidentale*, "Doc. Lab. Géol. Lyon", 79 (2), pp. 427-759 e 79 (3), pp. 785-1185.
- GUERIN, C., MOURER-CHAUVIRÉ, C., BALLESEO, R., FAURE, M., DEBARD, E. (1983), *Biostratigraphie comparée des faunes des grands mammifères et d'oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale et en URSS d'Europe*, "Bull. Ass. Fr. Et. Quat.", 2-3, pp. 133-44.
- HEINTZ, E. (1969), *Signification stratigraphique du genre *Gazella* (Bividae, Artiodactyla, Mammalia) dans les formations villafranchiennes de France*, Cr.-Soc. Géol. Fr., 4, pp. 127-29.
- HEINTZ, E. (1970), *Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne*, "Mém. Mus. nat. Hist. nat.", 22 (1), pp. 1-303 e 22 (2), pp. 1-206.
- HÜRZELER, J. (1967), *Nouvelles découvertes de Mammifères dans les sédiments fluvio-lacustres de Villafranca d'Asti*, Probl. act. de Paleont. (Evolution des Vertébrés), Coll. int. du CNRS, Paris 6-11 juin 1966, n. 163, pp. 633-36.
- KURTEN, B. (1968), *Pleistocene Mammals of Europe*, Weidenfeld and Nicolson, London.
- MAGLIO, V.J., COOKE, H.B.S. (a cura di) (1978), *Evolution of African Mammals*, Harvard.
- PRAT, F. (1980), *Les équidés villafranchiens en France: genre *Equus**, CNRS, "Cahiers du Quat.", n. 2.
- ROMER, A.S. (1974), *Vertebrate Paleontology*, Chicago e London.
- TORRE, D. (1967), *I cani villafranchiani della Toscana*, "Palaeont. Ital.", 63, pp. 113-36.
- VAN DER MEULEN, A.J., ZAGWIJN, W.H. (1974), *Microtus (Allophaiomys) pliocenicus from the Lower Pleistocene near Brielle, The Netherlands*, "Scripta Geologica", 21.
- Le isole e i ponti continentali**
- ALCOVER, J.A., MOIA SOLÀ, S., E PONS-MOYA, J. (1981), *Les Quimeres del passat. Els vertebrats fòssils del Plio-Quaternari de las Balears i Pitiüses*, "Mem. Inst. Catal. Hist. Nat.", 11, Ciutat de Mallorca.
- AMBROSETTI, P. (1968), *The Pleistocene dwarf elephants of Spina Gallo (Siracusa, SE Sicily)*, "Geol. Rom.", 7, pp. 277-398.
- AZZAROLI, A. (1961), *Il nanismo dei cervi insulari*, "Palaeont. It.", 56, pp. 1-32.
- AZZAROLI, A. (1982), *Insularity and its effects on terrestrial vertebrates: evolutionary and biogeographical aspects*, in MONTANARO-GALLITELLI (a cura di), *Palaeontology, Essential of historical Geology*, STEM Mucchi, Modena, pp. 193-213.
- BOEKSCHOTEN, G.J. E SONDAAR, P.Y. (1972), *On the fossil Mammalia of Cyprus*, "Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.", B. 75, Amsterdam, pp. 306-38.
- CALOI, L., KOTSAKIS, T. E PALOMBO, M.R. (1983), *La fauna a vertebrati terrestri del Pleistocene delle isole del Mediterraneo*, Coll. Int. Vertebrés terr. et. dulcaq. des Iles méditerranéennes, Evisa (Corse), 10-16 octobre 1983 (in stampa).
- CALOI, L. E MALATESTA, A. (1974), *Il cervo pleistocenico di Sardegna*, "Mem. Ist. Palaeont. Um.", 2, pp. 163-247.
- CALOI, L. E PALOMBO, M.R. (1983), *Osservazioni sugli ippopotami pleistocenici delle isole del Mediterraneo*, "Geol. Rom.", 22 (in stampa).
- DERMITZAKIS, M.D. E SONDAAR, P.Y. (1978), *The importance of fossil mammals in reconstructing paleogeography with special reference to the Pleistocene Aegean Archipelago*, "Ann. Géol. Pays Hellén.", 29, pp. 808-40.
- DURHAM, J.W. E MACNEIL, F.S. (1967), *Cenozoic migrations of marine invertebrates through the Bering Strait Region*, in HOPKINS D.M. (a cura di), *The Bering Land-bridge*, Stanford Un. Press., Stanford (Calif.), pp. 326-49.
- EKMAN, S. (1953), *Zoogeography of the sea*, Sidgwick & Jackson Ltd., London.
- FLEOROW, C.C. (1967), *On the origin of the mammalian fauna of Canada*, in HOPKINS (a cura di), *The Bering Land-bridge*, cit., pp. 271-80.
- GLIOZZI, E. E MALATESTA, A. (1980), *The Quaternary goat of Capo Figari (North-eastern Sardinia)*, "Geol. Rom.", 19, pp. 295-347.
- GLIOZZI, E. E MALATESTA, A. (1982), *A megacrine in the Pleistocene of Sicily*, "Geol. Rom.", 21, pp. 311-90.
- HOOPER, D.A. (1975), *Quaternary mammals west and east of Wallace's line*, in BALSTRA E CASPARIE (a cura di), *Modern Quaternary research in southeast Asia*, Balkema, Rotterdam, pp. 37-45.
- HOPKINS, D.M. (1959), *Cenozoic history of the Bering Land-bridge*, "Science", 129, pp. 1519-28.
- HOPKINS, D.M. (a cura di) (1967), *The Bering land bridge*, Stanford Un. Pr., Stanford (Calif.).
- KOTSAKIS, T., PETRONIO, C. E SIRNA, G. (1979), *The Quaternary vertebrates of the Aegean Islands: Palaeogeographical implications*, "Ann. Geol. Pays Hellén.", 30, pp. 31-64.
- KURTÉN, B. (1963), *Notes on some Pleistocene mammal migrations from Palaeartic to Nearctic*, "Eiszeit. u. Gegenw.", 14, pp. 96-103.
- MALATESTA, A. (1980), *Dwarf deer and other late Pleistocene fauna of the Simonelli Cave in Crete*, Accad. Naz. Lincei, "Quad.", 249, pp. 1-97.
- MALATESTA, A. (1984), *Cause e meccanismi della riduzione corporea nei grandi mammiferi delle isole del Mediterraneo*, Atti II Seminario tematico Soc. Palaeont. It., Roma, 7 giugno 1984 (in stampa).
- OLSSON, A.A. (1964), *Neogene Mollusks from Northwestern Ecuador*, "Palaeont. Res. Instit. Ithaca", New York.
- PALOMBO, M.R. (1984), *I grandi mammiferi delle isole del Mediterraneo: tempi e vie di migrazione*, Atti II Seminario tematico Soc. Palaeont. It., Roma, 7 giugno 1984 (in stampa).
- REPENNING, C.A. (1967), *Palaeartic-Nearctic mammalian dispersal in the late Cenozoic*, in HOPKINS (a cura di), *The Bering Land-bridge*, cit., pp. 288-311.
- SCOTT, W.B. (1937), *A history of land mammals in the Western Hemisphere*, Macmillan, New York.
- SIMPSON, G.G. (1947), *Holarctic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic*, "Bull. Geol. Soc. Amer.", 58, pp. 613-88.
- SONDAAR, P.Y. (1977), *Insularity and its effect on mammal evolution*, in HECHTT M.K., GOODY, P.C. E HECHT, B.M. (a cura di), *Major patterns in vertebrate evolution*, pp. 671-707.
- SONDAAR, P.Y. E BOEKSCHOTEN, G.J. (1967), *Quaternary mammals in the South Aegean Island arc; with notes on other fossil mammals from the coastal regions of the Mediterranean*, "Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.", B. 70, pp. 556-76.
- THALER, L. (1973), *Nanisme et gigantisme insulaires*, "La Recherche", 4 (37), pp. 741-50.
- VAUFREY, R. (1929), *Les éléphants nains des îles méditerranéennes et la question des isthmes Pléistocènes*, "Arch. Inst. Paléont. Hum.", 6, pp. 1-220.
- WEBB, S.D. (1976), *Mammalian faunal dynamics of the great American interchange*, "Palaeobiology", 2, pp. 220-34.
- Metodi di datazione assoluta**
- ALESSIO, M., BELLA, F., IMPROTA, S., BELLEOMINI, G., CORTESI, C. E TURI, B. (1970), *Report on the equipment and activities of the Rome University's Carbon-14 dating laboratory*, "Quaternaria", 13, pp. 357-76.
- ARIAS, C., AZZAROLI, A., BIGAZZI, C. E BONDANNA, F.P. (1980), *Magnetostratigraphy and Pliocene-Pleistocene boundary in Italy*, "Quat. Res.", 13.
- BADA, L.J. E MAN, E.H. (1980), *Aminoacid Diagenesis in deep Sea Drilling Project Cores: kinetics and mechanism of some reaction and their application in Geochronology and in Paleomagnetism and heat flow determinations*, "Earth Sc. Revue", 16, pp. 21-55.