



**ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΣΧΟΛΗ ΘΕΤΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**

**Παλιονευρολογική μελέτη του εγκεφάλου του
νάνου ελέφαντα από το σπήλαιο Πουντάλι της
Σικελίας**

**ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ ΤΗΣ
ΜΠΟΖΙΟΝΕΛΟΥ ΔΗΜΗΤΡΑΣ**

ΕΠΙΒΛΕΨΗ: ΛΥΡΑΣ ΓΕΩΡΓΙΟΣ

ΑΘΗΝΑ 2020

Περιεχόμενα

Εισαγωγή

Γενική εισαγωγή και σκοπός αυτής της εργασίας	Σελ. 3
Οι πλειστοκαινικές ενδημικές πανίδες της Σικελίας	Σελ. 4
Ο ελέφαντας <i>Palaeoloxodon 'mnaidriensis'</i>	Σελ. 8

Υλικό και μέθοδοι έρευνας

Ταξινομική	Σελ. 11
Το σπήλαιο Πουντάλι και η συλλογή του G.G. Gemmellaro	Σελ. 13
Ενδοκρανικό εκμαγείο	Σελ. 15
Δημιουργία ψηφιακού μοντέλου	Σελ. 19
Εκτιμήσεις εγκεφαλικού και σωματικού βάρους	Σελ. 19

Αποτελέσματα

Περιγραφή της εξωτερικής ανατομίας του εγκεφάλου του σικελικού ελέφαντα	Σελ. 20
Σχετικό μέγεθος του εγκεφάλου του σικελικού ελέφαντα	Σελ. 21

Συζήτηση

Σελ. 25

Συμπεράσματα

Σελ. 28

Ευχαριστίες

Σελ. 29

Περίληψη

Σελ. 29

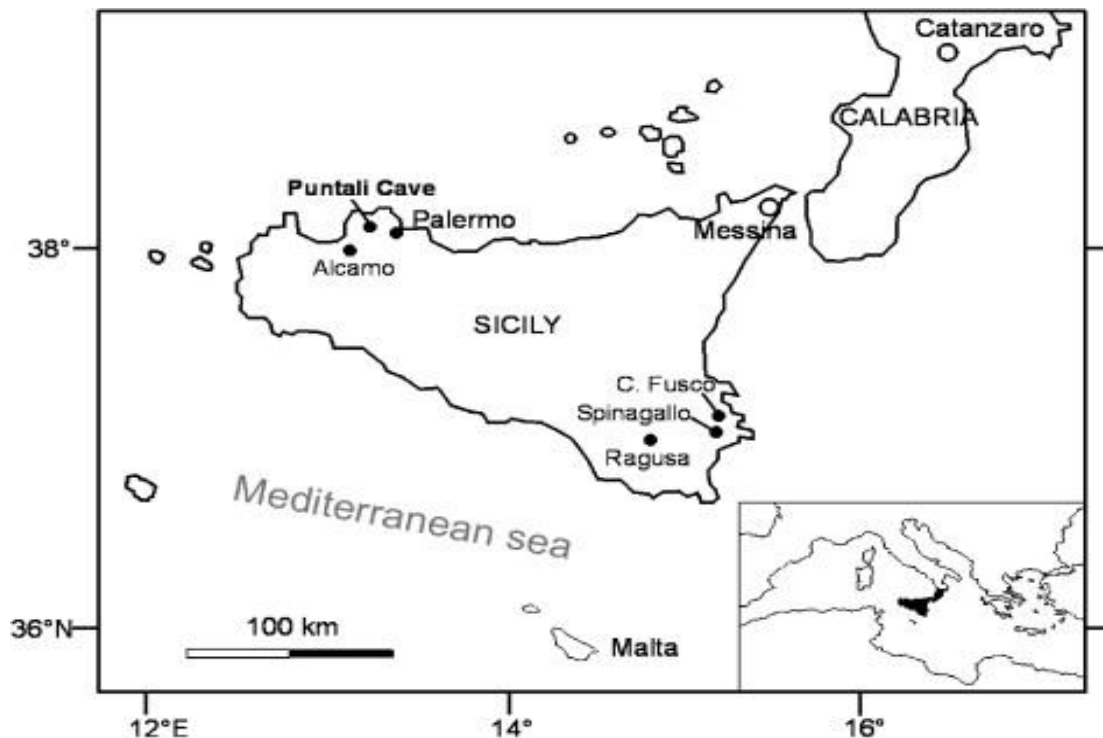
Βιβλιογραφία

Σελ. 30

Εισαγωγή

Γενική εισαγωγή και σκοπός αυτής της εργασίας

Ο εγκέφαλος των νησιωτικών ειδών έχει αποτελέσει το αντικείμενο πολλών ερευνών. Οι περισσότερες όμως μελέτες επικεντρώνονται στο σχετικό μέγεθός του (βλ. επισκ. Lyras, 2019). Μέχρι σήμερα έχει περιγραφεί η εξωτερική ανατομία του εγκεφάλου για ορισμένα μόνο νησιωτικά taxa. Πιο συγκεκριμένα έχει περιγραφεί ο εγκέφαλος των *Palaeoloxodon falconeri* (Accordi &, Palombo, 1971), *Hippopotamus lemerlei* (Anthony, 1948), *Myotragus balearicus* (Köhler & Moyà-Solà), *Candiacervus ropalophorus* (Palombo et al., 2008), *Cynotherium sardous* (Lyras, 2009) και *Deinogalerix koenigswaldi* (Villier & Carnavale, 2013). Από όλα τα νησιώτικα θηλαστικά, οι πλειστοκαινικοί ελέφαντες παρουσιάζουν τις πιο ακραίες μειώσεις σωματικού μεγέθους λόγω νησιωτικού νανισμού (Lomolino et al., 2013). Ως εκ τούτου οι νάνοι ελέφαντες αποτελούν τα πιο εμβληματικά ζώα των πλειστοκαινικών ενδημικών πανίδων. Ωστόσο, ο εγκέφαλος μόνο ενός είδους, του *Palaeoloxodon falconeri* από τη Σικελία, έχει περιγραφεί διεξοδικά. Αντικείμενο της παρούσας εργασίας είναι να καλύψει αυτό το κενό περιγράφοντας την εξωτερική ανατομία του εγκεφάλου ενός ακόμη νησιωτικού ελέφαντα, του *Palaeoloxodon mnaidriensis* από το σπήλαιο Πουντάλι της Σικελίας (Εικ. 1).



Εικόνα 1. Χάρτης απεικόνισης της Σικελίας, όπου σημειώνεται η θέση του σπηλαίου Πουντάλι.

Οι πλειστοκαινικές ενδημικές πανίδες της Σικελίας

Η κάτω και μέσο πλειστοκαινική πανίδα της Σικελίας ήταν ιδιαίτερα ενδημική και πτωχή. Τα μόνα γνωστά στοιχεία της είναι ο νάνος ελέφαντας *Palaeoloxodon falconeri*, η μυγαλή *Crocidura esuae*, το γιγάντιο τρωκτικό *Leithia melitensis*, δυο μεγάλοι μυωξοί (*Leithia cartei*, *Maltamys gollcheri*), η σικελική ενυδρίδα (*Lutra trinacriae*) **(Εικ.2)** και νυχτερίδες. Εκτός από αυτά τα θηλαστικά, μεγάλες κουκουβάγιες αχυρώνα (Mourechaureae) αποτελούσαν επίσης μέρος της πανίδας. Η πανίδα αυτή είναι γνωστή ως το πανιδικό σύμπλεγμα του ελέφαντα *Palaeoloxodon falconeri* αφού είναι το πιο χαρακτηριστικό μέλος της. Ο νάνος ελέφαντας ήταν το μόνο μεγάλο θηλαστικό αυτής της πανίδας, αλλά ταυτόχρονα το μικρότερο είδος ελέφαντα με ύψος ώμου περίπου 0,9 m στα θηλυκά και 1,3 m στα αρσενικά και με εκτιμώμενο σωματικό βάρος περίπου 200 Kg (Lomolino et al., 2013). Ο βίοτοπος του συνίσταται σε ένα ανοιχτό περιβάλλον με αραιή κάλυψη δέντρων, όπου κυριαρχούσε το γρασίδι και ήταν σαν τον οικότοπο του σημερινού αφρικανικού ελέφαντα, όπως υποδηλώνεται από τα δεδομένα γύρης που αναλύθηκαν από τους Bertoldi et al. (1989) και Suc et al. (1995).

Ο νάνος ελέφαντας της Σικελίας είναι ιδιαίτερος γνωστός για τα χιλιάδες απολιθώματα του που ανασκάφτηκαν από τη σπηλιά Spina Gallo (κοντά στις Συρακούσες) και το σπήλαιο Lurarello (κοντά στο Παλέρμο). Τα απολιθώματα αυτά έχουν ηλικία 455.000 ± 90.000 χρόνια, η οποία υπολογίστηκε από τους Bada et al. (1991) με ρακεμοποίηση αμινοξέων. Οι γομφίοι του ελέφαντα από το Lurarello αποδόθηκαν αρχικά στο είδος *Elephas melitensis* από τον Vaufray (1929). Όμως κατά τους van der Geer et al. (2010, 2014) δεν μπορούν να διακριθούν από τους γομφίους του *Palaeoloxodon falconeri* που βρέθηκαν στην ίδια σπηλιά. Τα μετακρανιακά οστά του *Elephas melitensis* του Vaufray είναι μεγαλύτερα από αυτά του *Palaeoloxodon falconeri* κάτι το οποίο, κατα διαφόρους συγγραφείς εξηγείται καλύτερα από τον φυλετικό διμορφισμό. Ο ελέφαντας *Palaeoloxodon antiquus* θεωρείται γενικά ως ο πρόγονος του *Palaeoloxodon falconeri* με βάση τα μορφολογικά του χαρακτηριστικά. Οι Lister & Bahn (1994) ωστόσο πρότειναν πως ο πρόγονος του ήταν ένα μαμούθ, είτε το *Mammuthus meridionalis*, είτε το *Mammuthus trogontherii*. Κατά την άποψη τους, το *Palaeoloxodon falconeri* μοιάζει με μαμούθ καθώς, εν αντιθέσει με τους ελέφαντες, έχει έντονους καμπυλωτούς χαυλιόδοντες και έναν μόνο κρανιακό θόλο. Αυτό είχε παρατηρηθεί προηγουμένως και από την Bate (1907). Όμως η Palombo (2003) μελετώντας την ιστομορφομετρία των χαυλιοδόντων του *Palaeoloxodon falconeri* έδειξε ότι αυτό ανήκει στους ελέφαντες και όχι στα μαμούθ.

Η σικελική ενυδρίδα (*Lutra trinacriae*) είναι κυρίως γνωστή από τα ευρήματα ενός ολοκληρωμένου σκελετού **(Εικ.2)**. Μοιάζει με την κοινή ενυδρίδα αλλά είναι ελαφρώς μικρότερη. Έχει ένα ευρύτερο κρανίο, πεπλατυσμένο ρύγχος με ευρύ ρινικό άνοιγμα, υψηλό και ισχυρό ζυγωματικό θόλο, μεγαλύτερο νευροκρανίο και ένα μεγάλο ινιακό τρήμα.



Εικόνα 2. Σκελετός της σικελικής ενυδρίδας (*Lutra trinacriae*) στο Μουσείο G. G. Gemmellaro του Παλέρμο

Ο μυωξός *Leithia melitensis* ήταν διπλάσιος σε μέγεθος από το υπάρχον βρώσιμο δασομυωξό *Glis glis*, ενώ και τα δυο είδη *Maltamys* ήταν πολύ μικρότερα αλλά παρόμοια με όλα τα άλλα. Οι μυωξοί αυτοί, έχουν υποτίθεται εξελιχθεί από τους μυοξούς της προηγούμενης περιόδου.

Οι κουκουβάγιες είχαν επίσης εξελιχθεί σε σχέση με τις προηγούμενες. Η σικελική κουκουβάγια (*Tyto mourerchaivireae*) είχε περίπου το μέγεθος της *Tyto robusta* σύμφωνα με τον Pavia (2004). Η *Tyto robusta* είναι μια κουκουβάγια αχυρώνα του Ανώτερου Μειοκαινού ενδημική στο Γκαργκάνο και δεν έχει άμεση φυλογενετική σχέση με τη μεγάλη κουκουβάγια της Σικελίας. Οι δυο αυτές κουκουβάγιες προέρχονται πιθανόν από την πολύ μικρότερη *Tyto balearica*.

Η μυγαλή *Crocidura esuae* μπορεί να είναι ο πρόγονος της σημερινής σικελικής μυγαλής *Crocidura sicula*. Το τελευταίο εντάχθηκε στο ηπειρωτικό είδος *Crocidura russula* από τον Corbett (1978) και θεωρήθηκε ότι έχει εισαχθεί από τους ανθρώπους. Ωστόσο, γενετικά δεδομένα δείχνουν ότι η σημερινή σικελική μυγαλή είναι πανομοιότυπη με τη σημερινή μυγαλή του νησιού Γκόζο της Μάλτας, που ονομάστηκε *Crocidura sicula*, από τον Miller (1900). Ο Hutterer (1991) πρότεινε ότι η απολιθωμένη και ζώσα μυγαλή της Σικελίας μπορεί να είναι επιλεκτικά. Τα είδη της Σικελία και Μάλτας θα μπορούσαν με τη σειρά του να έχουν προέλθει από τη μυγαλή της Σαχάρας *Crocidura tarfayaensis*, όπως διαπιστώθηκε από τους Dubey et al. (2007) με βάση το DNA, υπολογίζοντας τον διαχωρισμό μεταξύ της μυγαλής της Σαχάρας και του Σισελιανών-Μαλτέζικων κλάδων στο Μεσσήνιο (Ανώτερο Μειόκαινο), την περίοδο κατά την οποία προέκυψε η κρίση αλατότητας. Η σύνδεση μεταξύ της Αφρικής και της ορεινής αλυσίδας Σικελίας-Μάλτας έδρασε σαν φίλτρο, επιτρέποντας

το πέρασμα μόνο μερικών τάξεων. Σε περίπτωση που ισχύει αυτό, τότε το *Crocidura esuae* πρέπει να ήταν ήδη παρόν κατά τη διάρκεια του παλαιότερου πανιδικού συμπλέγματος της Σικελίας, που ονομάζεται Monte Pellegrino. Ο διαχωρισμός μεταξύ των υφιστάμενων πληθυσμών των ποντικών της Σικελίας και του Γκόζου έχει υπολογιστεί από τους ίδιους συγγραφείς στο Μέσο Πλειστόκαινο. Αυτό σημαίνει ότι η Σικελία και η Μάλτα είχαν ξεχωριστές πανίδες από το τέλος του Μέσου Πλειστοκαίνου. Το σύμπλεγμα της πανίδας του *Palaeoloxodon falconeri* είναι το τελευταίο κοινό σύμπλεγμα πανίδας που μοιράστηκαν η Μάλτα και το Γκόζο, παρόλο που μερικά τάξα του ακόλουθου συμπλέγματος βρέθηκαν στη Μάλτα, η έλλειψη των περισσότερων τάξεων στη Μάλτα έχει αποτέλεσμα το σύνθετο αυτό σύμπλεγμα να είναι εν μέρει κοινό.

Στο κατώτερο Μέσο Πλειστόκαινο και στο άνω Πλειστόκαινο στη Σικελία έζησε μια διαφορετική ενδημική πανίδα. Σε αυτή την περίοδο έγινε μια νέα εισβολή από ηπειρωτικά είδη. Τα νέα νησιωτικά είδη αυτή της πανίδας είναι μόνο ένας μικρός ελέφαντας (*Palaeoloxodon 'mnaidriensis'*) και ένας μικρός ιπποπόταμος (*Hippopotamus pentlandi* **(Εικ.3)**). Η χρονολόγηση ESR στο σμάλτο των δοντιών *Hippopotamus pentlandi* από το Contrada Fusco από τον Rhodes (1996) έδωσε μια ηλικία η οποία κυμαίνεται μεταξύ 146.800 ± 28.700 και 88.200 ± 19.500 χρόνια πριν. Η πανίδα την περίοδο αυτή, μερικές φορές αναφέρεται ως πανιδικό σύμπλεγμα του Maccagnone ή πανίδα του *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'* λόγω του πιο τυπικού μέλους της. Άλλες νέες αφίξεις στην περίοδο αυτή ήταν το πλατόνι *Dama curburangelensis*, ο βούβαλος *Bos primigenius*, το κόκκινο ελάφι *Cervus elaphus*, η καφέ αρκούδα *Ursus arctus*, ο ευρωπαϊκός βίσωνας *Bison priscus*, ο γκρι λύκος *Canis lupus*, το λιοντάρι *Panthera leo*, η ύαινα *Crocota crocuta*, ο ευρωπαϊκός σκαντζόχοιρος *Erinaceus europaeus* και τέλος, ο αγριόχοιρος *Sus scrofa*, τα οποία είναι όλα τους χαρακτηριστικά είδη μιας θερμής περιόδου. Αυτό επιβεβαιώνεται από την παρουσία της ευρωπαϊκής λιμναίας χελώνας *Emys orbicularis*.

Το ποντίκι, η ενυδρίδα και οι τεράστιοι μυωξοί της προηγούμενης περιόδου επέζησαν της εξαφάνισης. Στην περίοδο αυτή έχουμε την ανάπτυξη ενός νέου είδους μυωξού, του *Maltamys wiedincitensis* που πιθανόν είναι απόγονος του *Maltamys* του προηγούμενου πανιδικού συμπλέγματος. Αξιοσημείωτη είναι η απουσία νέων μικροθηλαστικών και ενυδρίδων που ακόμα δεν έχουν εξηγηθεί. Η επιβίωση των τεράστιων μυωξών δεν μπόρεσε να αποτρέψει την εξαφάνιση της ενδημικής κουκουβάγιας. Η θέση της κουκουβάγιας κατελήφθη από την ηπειρωτική *Bubo bubo*, όπως προτάχθηκε από τον Pavia (2004).

Τα οπληφόρα καθώς και ο νάνος ιπποπόταμος αυτής της περιόδου είναι κατά 20% μικρότερα (σε γραμμικές διαστάσεις) από το μέγεθος των ηπειρωτικών μορφών. Για αυτό το λόγο τους έχει αποδοθεί καθεστώς υποείδους πχ *Bos primigenius siciliae*, *Cervus elaphus siciliae* και *Bison priscus siciliae*. Αυτή η μείωση μεγέθους υποδηλώνει σύνδεση με την ηπειρωτική χώρα. Η ελεύθερη εισροή παρεμποδίστηκε εν τέλει από το στενό της Μεσσήνας ή τη γεωγραφία της Καλαβρίας ή και τα δυο. Αυτό επιβεβαιώθηκε από την απουσία των πουλιών Passerinae και Gelliformae.



Εικόνα 3. Σκελετός του σικελικού ιπποποτάμου (*Hippopotamus retlandi*) στο Μουσείο G. G. Gemmellaro του Παλέρμο.

Η σύνδεση με τη νότια Καλαβρία επιβεβαιώνεται από τα απολιθώματα που βρέθηκαν στο Bevetto, σε ιζήματα ηλικίας ανωτέρου Μέσου ή Ανώτερου Πλειστοκαίνου. Αυτό περιλαμβάνει ευρήματα από ελάφια (*Dama cf. tiberina*), έναν ιπποπόταμο (*Hippopotamus cf. amphibious*) και έναν ελέφαντα (*Palaeoloxodon antiquus*). Λείψανα από έναν μεγάλο ελέφαντα έχουν βρεθεί στη Via Liberta στο Παλέρμο, σε ρηχά θαλάσσια ιζήματα ηλικίας Μέσου Πλειστοκαίνου. Ο ελέφαντας αυτός έχει αναφερθεί από τον Aguirre (1969) ως ένα νέο ενδημικό υποείδος του ελέφαντα *Palaeoloxodon antiquus leonardii* και χαρακτηρίζεται από μέτριο σωματικό μέγεθος σε σχέση με τους ηπειρωτικής μορφής ελέφαντες. Παρόλα αυτά, η ισχύς του υποείδους έχει αμφισβητηθεί από κάποιους συγγραφείς που υποστηρίζουν ότι τα λείψανα αυτά στη Via Liberta μπορεί να αντιπροσωπεύουν πολύ μεγάλους αρσενικούς ελέφαντες του *P. mnaidriensis*. (Burgio, 1999; Chilardi, 2001). Αργότερα οι Lomolino et al. (2013) αναγνώρισαν τον ελέφαντα αυτό ως ένα ξεχωριστό είδος (*Palaeoloxodon leonardi*). Λείψανα ελέφαντα βρέθηκαν και στο Arcodi San Fransesco στην Καλαβρία, μικρότερα όμως από αυτά των ηπειρωτικών μορφών. Επιπλέον στο νησί Φαβινιάννα, περίπου 15 Km από τη βορειοδυτική ακτή της Σικελίας έχουν βρεθεί απομεινάρια ενός ελέφαντα μεσαίου μεγέθους, τα οποία δεν έχουν ακόμα περιγραφεί

αλλά πιθανόν ανήκουν και αυτά στον *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'*. Τα λείψανα του ελέφαντα από το σπήλαιο Πουντάλι έχουν ταυτιστεί με το *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'*, έπειτα από μορφολογική αναθεώρηση από τον Ferretti (2008).

Ο ελέφαντας *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'* του σπηλαίου Πουντάλι

Η απολιθωμένη πανίδα της Σικελίας περιλαμβάνει τρία είδη ελεφάντων (**Εικ.4**) που αντιπροσωπεύουν τρεις διαφορετικές αποικίσεις του *Palaeoloxodon antiquus* στο νησί (Lomolino et al., 2013; van der Geer et al., 2014; 2016), τον πηγμαίο ελέφαντα *Palaeoloxodon falconeri* (Μέσο Πλειστόκαινο) τον νάνο ελέφαντα *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'* (Μέσο-άνω Πλειστόκαινο) και τον μεσαίου μεγέθους ελέφαντα *Palaeoloxodon leonardi* (άνω Πλειστόκαινο).



Εικόνα 4. Σκελετός του *Palaeoloxodon antiquus* (δεξιά) σε σύγκριση με του σκελετούς των δύο ειδών σικελικών ελεφάντων *P. 'mnaidriensis'* (κέντρο) και *P. falconeri* (αριστερά).

Τα λείψανα των απολιθωμάτων από το σπήλαιο Πουντάλι (Puntali) κοντά στο Καρίνι (προάστιο του Παλέρμο) αποτελούν το μεγαλύτερο και καλύτερο δείγμα του *P. 'mnaidriensis'* (**Εικ.5**). Το δείγμα αυτό μελετήθηκε από τον Ferretti (2008). Σύμφωνα με

αυτόν, το κρανίο του *P. 'mnaidriensis'* από το σπήλαιο Πουντάλι μοιάζει πολύ με το *P. antiquus* από το Pian dell'Olmo, Il Crocefisso, La Polledrara di Ceccanibbio και το *P. namadicus* από το Narbadda.



Εικόνα 5. Σκελετός του *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'* στο Μουσείο G. G. Gemmellaro του Παλέρμο.

Η λεπιδοειδή μοίρα του ινιακού οστού κάμπτεται μπροστά και η αυχενική ακρολοφία είναι ορατή σε πρόσθια όψη. Σε πλάγια όψη, η κάμψη λεπιδοειδούς μοίρας του ινιακού οστού σχηματίζει ένα τετράγωνο περίγραμμα στην κορυφή του κρανίου. Το μετωπιαίο-κροταφικό επίπεδο είναι ευρύ, ελαφρώς κυρτό προς επίπεδο και οριοθετείται πλευρικά με ομαλές γραμμές. Το οπίσθιο τμήμα του κρανίου επεκτείνεται εγκάρσια σε μεγάλο βαθμό. Το εξωτερικό ρινικό διάφραγμα είναι σχετικά μικρό. Τα κοιλιακά, πλευρικά και έσω όρια των ρινικών και προγναθικών φέρουν πολλά μικρά τρήματα. Στον *P. mnaidriensis* η εγκάρσια διάμετρος μεταξύ του υπερφυσικού τρήματος είναι αναλογικά μικρότερη από αυτή του *P. antiquus*. Σε αντίθεση με το *P. falconeri* από το Spinagallo όπου τα θηλυκά έχουν ατροφικά φατνία χαυλιοδόντων (Ambrosetti, 1968), δεν υπάρχουν άτομα με ατροφικά φατνία στο σπήλαιο Puntali (Ferretti, 2008). Αυτό υποδηλώνει ότι ο *P. mnaidriensis* ήταν λιγότερο σεξουαλικά διμορφικός από το *P. falconeri*. Στο *P. mnaidriensis* τα οστά των ζυγωματικών προσανατολίζονται παράλληλα μεταξύ τους, ενώ στα *P. antiquus* και *P. namadicus* συγκλίνουν μπροστά και τα δυο, τόσο σε νεαρά (όπως του Pignataro Interamna που έχει

περιγραφεί από τους Palombo & Ferretti, 2005) όσο και σε ενήλικα άτομα (όπως του Pian dell'Olmo που έχει περιγραφεί από τους Maccagno, 1962). Το κρανίο του *P. mnaidriensis* φέρει μία ισχυρή οστεώδη ακρολοφία που οριοθετεί το πρόσθιο μέτωπο και το κροταφικό κοίλωμα πλευρικά. Η δομή αυτή παρατηρείται επίσης και στα *P. antiquus* και *P. namadicus*, ενώ στα υπόλοιπα είδη *Palaeoloxodon* είναι λιγότερο ανεπτυγμένη (Inuzuka, 1997; Ferretti, 2008).

Υλικό και μέθοδοι έρευνας

Ταξινομική

Τα λείψανα των ελεφάντων στο σπήλαιο Πουντάλι, έχουν αναφερθεί με διάφορα ονόματα από την στιγμή που ανακαλύφθηκαν. Οι Anca & Gmmellaro (1867) στην μονογραφία τους για τους απολιθωμένους ελέφαντες από τη Σικελία αναφέρονται σε αυτούς ως αφρικανικούς ελέφαντες του γένους *Loxodonta*. Ο Pohlig (1893) κατέδειξε ότι ο ελέφαντας του σπήλαιου Πουντάλι αντιπροσωπεύει στην πραγματικότητα ένα μικροσκοπικό είδος το οποίο σχετίζεται με τον ελέφαντα *P. antiquus*. Θεώρησε επίσης, ότι τα είδη των ελεφάντων από την Μάλτα, *Elephas melitensis*, *E. falconeri* και *E. mnaidriensis* Adams ως συνώνυμα και υιοθέτησε για αυτά το όνομα *E. antiquus melitae* θεωρώντας τα ως υποείδη ή νησιωτικές μορφές του *Palaeoloxodon antiquus*. Ο Soergel (1912) ανέφερε έναν ελέφαντα από την περιοχή Carini του Παλέρμο η οποία πιθανώς να είναι το σπήλαιο Puntali. Αναφέρθηκε σε αυτόν ελέφαντα ως *E. antiquus* var. *insularis*. Το όνομα εμφανίζεται σε μια λίστα με συγκριτικό υλικό χωρίς καμία απεικόνιση ή περιγραφή και ως εκ τούτου θεωρείται *nomen nudum*. Ο Vaufrey (1929) δημοσίευσε μια μονογραφία για τους νάνους ελέφαντες των νησιών της Μεσογείου. Ο Vaufrey διέκρινε τα τρία μαλτέζικα taxa: *E. antiquus* race *falconeri*, *E. antiquus* race *melitensis* και *E. antiquus* race *mnaidriensis* με βάση το διαφορετικό τους σωματικό μέγεθος.

Ο ελέφαντας του σπηλαίου Πουντάλι παρομοιάστηκε από τον Vaufrey με το *E. antiquus* race *mnaidriensis*, τον μεγαλύτερο από τα τρία είδη νάνων ελεφάντων της Μάλτας. Αργότερα, ο Osborn (1942) θεώρησε τα τρία μαλτέζικα τάξα ως διαφορετικά είδη από τον *E. antiquus* και συμπεριέλαβε όλους τους νησιωτικούς νάνους ελέφαντες από τη Σικελία και τη Μάλτα, μαζί με άλλα είδη του *E. antiquus-namadicus*, του γένους *Palaeoloxodon*. Η εγκυρότητα του *Palaeoloxodon* ως ξεχωριστό γένος από τον *Elephas* δεν έγινε δεκτή από όλους τους συγγραφείς και για χρόνια αποτελούσε θέμα συζήτησης (Shoshani & Tassy, 2005). Ο Ambrosetti (1968) διατήρησε την ονομασία *mnaidriensis*, στα οποία ακολουθώντας τον Vaufrey (1929), τοποθέτησε τον ελέφαντα από το σπήλαιο Πουντάλι στο γένος *Elephas*. Ο Aguirre (1969), από την άλλη πλευρά κατέληξε ότι ο ελέφαντας της Σικελίας θα έπρεπε να τοποθετείται στο γένος *Loxodonta*. Η χρήση του γένους *Loxodonta* δεν έγινε αποδεκτή παρ'όλα αυτά από κανέναν μετέπειτα συγγραφέα. Έκτοτε ο ελέφαντας του σπηλαίου Puntali αναφερόταν είτε ως *E. mnaidriensis*, είτε ως *E. (Palaeoloxodon) mnaidriensis* ή ως *P. mnaidriensis* (Εικ.6,7), ανάλογα με την γνώμη των διαφόρων συγγραφέων σχετικά με την εγκυρότητα και το ιεραρχικό επίπεδο (γένος ή υπογένος) του taxon *Palaeoloxodon* (Piccoli et al., 1970; Bonfiglio & Berdar, 1979; Belluomini & Bada, 1985; Burgio & Cani, 1988; Chilardi, 1996; Palombo, 2004; Palombo & Ferretti, 2005, van der Geer et al., 2010).



Εικόνα 6. Προσωπική όψη του κρανίου του *Palaeoloxodon mnaidriensis* στο Μουσείο G. G. Gemmellaro του Παλέρμο.

Τα τελευταία 10 χρόνια οι περισσότεροι ερευνητές αναγνωρίζουν την εγκυρότητα του γένους *Palaeoloxodon*. Επιπροσθέτως πρόσφατες μοριακές μελέτες έδειξαν ότι το *Palaeoloxodon* συγγενεύει περισσότερο με το *Loxodonta* παρά με το *Elephas* (Palkorouliou et al., 2018). Ως εκ τούτου ο ελέφαντας από το σπήλαιο Πουντάλι πρέπει να τοποθετηθεί στο γένος *Palaeoloxodon*. Τα μορφολογικά και μετρικά χαρακτηριστικά του *P. mnaidriensis* από την Mnaidria Ġar της Μάλτας (Adams, 1874) είναι πράγματι κοντά στο εύρος της διακύμανσης του δείγματος των δοντιών από το Puntali υποδεικνύοντας έτσι ένα παρόμοιο σωματικό μέγεθος για τους δυο αυτούς ελέφαντες (Ferretti, 2008). Όμως οι van der Geer et al. (2010; 2014) τόνισαν ότι το *P. antiquus* υπέστη αυτόνομα περιστατικά νανισμού στη Μάλτα και τη Σικελία. Ως εκ τούτου ο ελέφαντας από το Πουντάλι ενώ μοιάζει με τον ελέφαντα *P. mnaidriensis* της Μάλτας, δεν πρέπει να ταξινομηθεί στο ίδιο είδος (van der Geer et al., 2010). Καθώς μέχρι σήμερα δεν έχει δημιουργηθεί ένα νέο είδος για τον ελέφαντα από το Πουντάλι, οι van der Geer et al. (2014) πρότειναν τη χρήση του ονόματος '*mnaidriensis*' μέσα σε εισαγωγικά. Συμπερασματικά, ακολουθώντας αυτή την πρακτική, στην παρούσα εργασία ο ελέφαντας από το Πουντάλι αναφέρεται ως *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'*.



Εικόνα 7. Πλευρική όψη του κρανίου του *Palaeoloxodon 'mnaidriensis'* στο Μουσείο G. G. Gemmellaro του Παλέρμο.

Το σπήλαιο Πουντάλι και η συλλογή G. G. Gemmellaro

Το σπήλαιο Πουντάλι (Puntali) είναι γνωστό και ως Piraino ή σπήλαιο Armetta (**Εικ.8**). Πρόκειται για μια μεγάλη καρστική κοιλότητα σε έναν ασβεστολιθικό κρημό (Monte Lungo) κοντά στην πόλη Garini, στο Παλέρμο (Βορειοδυτική Σικελίας). Η είσοδος του σπηλαίου είναι περίπου 1 km από την σημερινή ακτή και βρίσκεται περίπου 90 m πάνω από τη στάθμη της θάλασσας. Το σπήλαιο έχει συνολικό μήκος 110 m και ύψος 3 m στην είσοδο (Ferretti, 2008).



Εικ.8. Το Σπήλαιο Puntali

Τα απολιθώματα των θηλαστικών στο σπήλαιο Πουντάλι είναι γνωστά από τον 16 αιώνα. Ο Fazello το 1558 ήταν ο πρώτος που ανέφερε την εμφάνιση μεγάλων οστών στο σπήλαιο, αναφέροντάς τους ως γίγαντες και θεωρώντας τους ως τους πρώτους κάτοικους του νησιού. Στις αρχές του 19 αιώνα αποσαφηνίστηκε η πραγματική φύση αυτών των οστών. Ο Gaetano Giorgio Gemmellaro πραγματοποίησε την πρώτη ανασκαφή στο χώρο αυτό μεταξύ 1868 και 1870, συγκεντρώνοντας εκατοντάδες λείψανα, κυρίως ελεφάντων (Ferretti, 2008).

Το 1892, ο Rohlig επισκέφτηκε το σπήλαιο (**Εικ.9**) και μελέτησε τη συλλογή του Gemmellaro στο Παλέρμο, παρέχοντας έτσι, την πρώτη περιγραφή για κάποια από τα κρανιακά λείψανα. Ο Rohlig αναφέρει την εμφάνιση δυο διακριτών στρωματογραφικών οριζόντων: ένα χαμηλότερο στρώμα που αποτελούταν από πορφυρικές καφετί αργίλους με άφθονα υπολείμματα σπονδυλωτών και ένα ανώτερο θαλάσσιο στρώμα που περιέχει μερικώς διαβρωμένα λείψανα απολιθωμάτων πιθανώς προερχόμενα από το κατώτερο στρώμα (Mannino, 1978; Ferretti, 2008).

Το κύριο επίπεδο απολιθωμένου άνθρακα χρονολογείται περίπου στα 180 χιλιάδες χρόνια πριν από σήμερα (τέλη του Μέσου Πλειστοκαίνου) με βάση τις μετρήσεις AAR χρονολόγησης στο σμάλτο του δοντιού του *P. 'mnaidriensis'*. (Belluomini & Bada, 1985; Bada et al., 1991). Το *P. 'mnaidriensis'* είναι σαφώς το κυρίαρχο στοιχείο της πανίδας του

σπηλαίου Πουντάλι. Εκτός από τα πολυάριθμα οστά του *P. mnaidriensis* πολλά άλλα μεγάλα θηλαστικά αντιπροσωπεύουν την πανίδα του σπηλαίου. Αυτά περιλαμβάνουν το *Bison priscus siciliae*, *Bos primigenius siciliae*, *Cervus elaphus siciliae*, *Sus sirofa*, *Hippopotamus pentlandi* (Ferretti, 2008).



Εικ.9. Είσοδος του σπηλαίου Puntali

Ενδοκρανιακό εκμαγείο

Οι μαλακοί ιστοί συνήθως δεν απολιθώνονται, παρόλα αυτά υπάρχουν απολιθωμένες μαρτυρίες για των εγκέφαλο. Αυτό γίνεται διότι ο εγκέφαλος είναι προστατευμένος μέσα στο νευροκρανίο, μια σκληρή οστέινη κάψουλα, η οποία διατηρείται αρκετά συχνά σαν απολίθωμα (Λύρας, 2007). Παρά το γεγονός ότι οι ελέφαντες είναι έξυπνα ζώα, η κρανιακή κάψα δεν είναι μεγάλη όσο νομίζεται εκ πρώτης όψεως (Δερμιτζάκης et al., 1993). Ο εγκέφαλος ενός ενήλικα ελέφαντα είναι καλά προστατευμένος και εγκλωβισμένος μέσα στα οστά του κρανίου (**Εικ.10**). Στους ενήλικες ελέφαντες, τα πλευρικά τοιχώματα και η οροφή του κρανίου δεν αποτελείται από τελείως στερεά οστά. Τα οστά αυτά είναι γεμάτα με θήλακες αέρα. Σύμφωνα με τους Shoshani et al. (2006), σε ένα νεογέννητο ελέφαντα, οι αεροφόρες κυψελίδες δεν είναι ακόμη ανεπτυγμένες, έτσι ο εγκέφαλος προστατεύεται

από κρανιακά οστά που έχουν πάχος περίπου 5-10 mm. Κατά τους ίδιους συγγραφείς στους ενήλικες ελέφαντες, το πάχος των οστών (συμπεριλαμβανομένων των κυψελών του αέρα) στην ραχιαία πλευρά μπορεί να φθάσει τα 250 mm.



Εικ.10. Κρανίο ελέφαντα *Palaeoloxodon mnaidriensis* από το οποίο κατασκευάστηκε το ενδοκρανικό εκμαγείο από λατέξ.

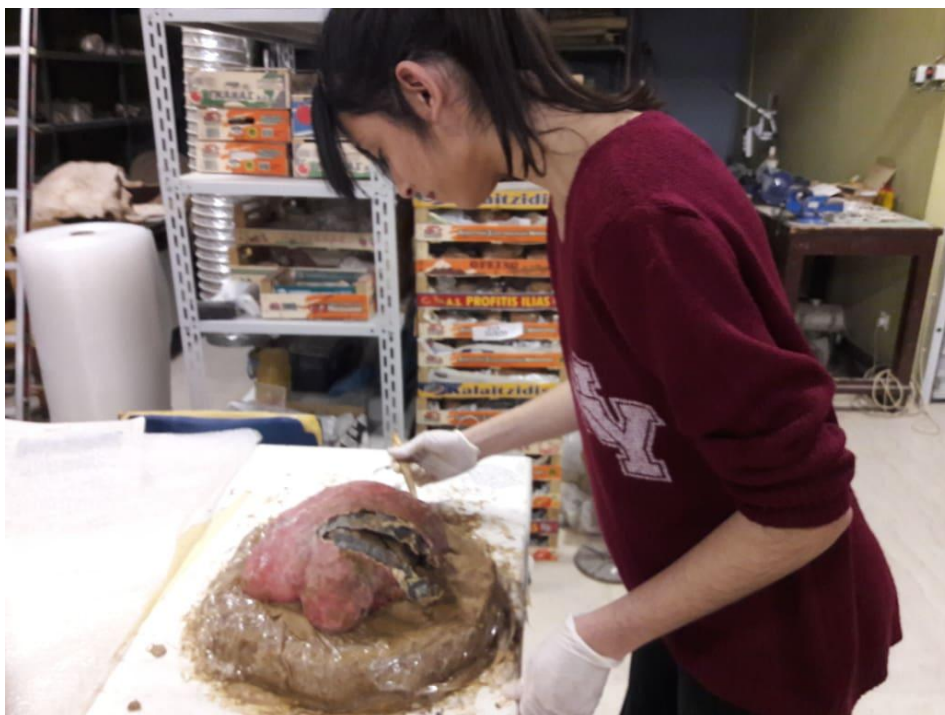
Στα περισσότερα θηλαστικά, ο εγκέφαλος πληρεί σχεδόν ολόκληρη την εγκεφαλική κοιλότητα, οπότε τα εκμαγεία της (ενδοκρανιακά εκμαγεία ή ενδοεκμαγεία) αποκαλύπτουν σχεδόν όλες τις λεπτομέρειες της εξωτερικής ανατομίας του εγκεφάλου. Η αντιγραφή τις εξωτερικής μορφολογίας των εγκεφαλικών ημισφαιρίων είναι τόσο τέλεια, που είναι προτιμότερο να μελετά κανείς ενδοκρανιακά εκμαγεία παρά πραγματικούς εγκεφάλους, οι οποίοι έχουν της τάση να παραμορφώνονται όταν βρεθούν εκτός των τοιχωμάτων του κρανίου (Edinger, 1948). Τη μόνη εξαίρεση αποτελούν τα θηλαστικά με μεγάλους εγκεφάλους (όπως οι ελέφαντες) όπου διατηρείται μόνο το γενικό σχήμα του εγκεφάλου (Benoit, 2015).

Το ενδοκρανικό εκμαγείο κατασκευάστηκε με τη χρήση λατέξ (**Εικ.11**), χρησιμοποιώντας την τεχνική του αναπτύχθηκε από τον Radinsky (1968). Σύμφωνα με αυτή την τεχνική ακολουθούνται τα εξής βήματα: όλα τα τρήματα των αγγείων και νεύρων της εγκεφαλικής κοιλότητας σφραγίστηκαν με πλαστελίνη. Μέσα στο λατέξ προστέθηκε μια χρωστική από υδατοδιαλυτό χρώμα. Ακολούθως των υγρό λατέξ χύθηκε εντός της εγκεφαλικής κοιλότητας μέσω του ινιακού τρήματος. Το κρανίο περιστράφηκε ώστε το λατέξ να καλύψει

όλη την εσωτερική επιφάνεια της εγκεφαλικής κοιλότητας. Μετά με τη βοήθεια αέρα (αρχικά ψυχρού και ακολούθως θερμού) το υγρό λατέξ στέγνωσε και έγινε στερεό.



Εικ.11. Αντιγραφή του ενδοκρανιακού εκμαγείου από λάτεξ με τη χρήση λάστιχου σιλικόνης



Εικ. 12. Αντιγραφή εκμαγείου από λάτεξ . Για την κατασκευή της μήτρας από λάστιχο σιλικόνης, το εκμάγειο από λατέξ , χωρίστηκε στα δύο με τη βοήθεια πηλού. Η μήτρα της σιλικόνης φτιάχτηκε σε δύο μισά.



Εικ.13. Το τελικό ενδοκρανιακό εκμαγείο από πολυεστέρα. Η μήτρα από λαστιχο σιλικόνης πληρώθηκε με πολυεστέρα οδηγώντας σε ένα σκληρό πολυεστερικό εκμαγείο.

Στην προκειμένη περίπτωση, χρησιμοποιήθηκε ένα πιστολάκι μαλλιών. Η όλη διαδικασία επαναλήφθηκε 3 φορές, προκειμένου τα τοιχώματα του εκμαγείου από λατέξ να γίνουν αρκετά παχιά. Η όλη διαδικασία διήρκεσε 3 μέρες. Όταν στέγνωσε αρκετά το ενδοκρανιακό εκμαγείο από λατέξ τραβήχτηκε έξω από το κρανίο μέσω του ινιακού τρήματος. Ακολούθως το ενδοκρανιακό εκμαγείο από λατέξ αντιγράφηκε με τη χρήση λάστιχου σιλικόνης (Keyes, 1959). Χρησιμοποιώντας το καλούπι της σιλικόνης κατασκευάστηκε ένα δεύτερο ενδοκρανιακό εκμαγείο, αυτή τη φορά από πολυεστέρα (**Εικ.12,13**).

Δημιουργία ψηφιακού μοντέλου

Το ενδοκρανιακό εκμαγείο σαρώθηκε με έναν 3D σαρωτή laser της εταιρίας NextEngine. Οι αποκτηθείσα σάρωση μετατράπηκε σε μοντέλο κλειστού πλέγματος και εισήχθηκε στο Blender για τον υπολογισμό του όγκου και της επιφάνειας του φλοιού του εκμαγείου. Το Blender είναι ένα λογισμικό γραφικών υπολογιστή ανοικτού κώδικα 3D που χρησιμοποιείται σε δημιουργικές τέχνες και για επιστημονική ανάλυση και οπτικοποίηση (π.χ., Pyka et al., 2010; Jorstad et al., 2015). Χρησιμοποιώντας τα εργαλεία του Blender, υπολογίσθηκε ο όγκος του ενδοκρανιακού εκμαγείου.

Εκτιμήσεις εγκεφαλικού και σωματικού βάρους

Για την μετατροπή του όγκου του ενδοκρανιακού εκμαγείου του σικελικού ελέφαντα σε βάρος χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση του Benoit (2015), σύμφωνα με την οποία $brM = (0.8877 EV) - 2.9408$ (brM =βάρος του εγκεφάλου, EV = όγκος του ενδοκρανιακού εκμαγείου). Οι τιμές για το βάρος του σώματος του σικελικού ελέφαντα λήφθηκαν από τους Lomolino et al. (2010). Οι ερευνητές αυτοί εκτίμησαν το βάρος του σικελικού ελέφαντα χρησιμοποιώντας αλλομετρικές εξισώσεις που βασίζονται σε μετρήσεις των μακρών οστών.

Αποτελέσματα

Περιγραφή της εξωτερικής ανατομίας του εγκεφάλου του σικελικού ελέφαντα

Το ενδοκρανιακό εκμαγείο είναι σχεδόν πλήρες και πολύ καλά διατηρημένο. Το μόνο τμήμα που λείπει είναι ένα μικρό μέρος του αριστερού τμήματος της παρεγκεφαλίδας. Ο τελικός εγκέφαλος διαιρείται σε δύο περίπου συμμετρικά ημισφαίρια από τη μέση επιμήκης σχισμή. Η σχισμή αυτή διακρίνεται σαφώς στο ενδοκρανιακό εκμαγείο. Οι λοβοί ή οι πόλοι κάθε εγκεφαλικού ημισφαιρίου περιλαμβάνουν ένα εμπρόσθιο ή μετωπιαίο λοβό οπίσθιο ή βρεγματικό λοβό, και ένα κροταφικό λοβό. Δεν υπάρχει καθορισμένος ινιακός λοβός. Οι πλευρικές εγκεφαλικές επιφάνειες περιλαμβάνουν μια μεγάλη κυρτή πλευρική επιφάνεια που σχηματίζεται από μετωπιαίους, κροταφικούς και βρεγματικούς λοβούς. Μία επίπεδη μεσαία επιφάνεια σχηματίζεται από μετωπιαίους και βρεγματικούς λοβούς και μια ελαφρώς κυρτή οπίσθια επιφάνεια σχηματίζεται κυρίως από τον κροταφικό λοβό.

Σε ραχιαία όψη (**Εικ.14**) το κυριότερο χαρακτηριστικό του ενδοκρανιακού εκμαγείου είναι οι πολύ καλά ανεπτυγμένοι κροταφικοί και μετωπιαίοι λοβοί των εγκεφαλικών ημισφαιρίων. Ο μετωπιαίος λοβός του ελέφαντα περιλαμβάνει το τμήμα των εγκεφαλικών ημισφαιρίων που βρίσκεται μπροστά από την Συλβιανή αύλακα. Ο κροταφικός λοβός περιλαμβάνει το τμήμα των εγκεφαλικών ημισφαιρίων που βρίσκεται οπίσθια της Συλβιανής αύλακας και εμπρόσθια της παρεγκεφαλίδας. Πιο συγκεκριμένα το πρόσθιο άκρο του κροταφικού λοβού εκτείνεται κοιλιακά και διογκώνεται πλευρικά, σχηματίζοντας ένα βολβώδη και «φουσκωμένο» λοβό. Στον μετωπιαίο λοβό παρατηρούνται κάποιοι κυματοειδείς σχηματισμοί οι οποίοι ενδεχομένως να αντιστοιχούν σε εγκεφαλικές αύλακες. Παρόλα αυτά, στο σύνολο του ενδοκρανιακού εκμαγείου δεν παρατηρείται κάποια ουσιαστική αποτύπωση εγκεφαλικών ελίκων και αυλάκων. Η θέση της Συλβιανής αύλακας, μπορεί να εντοπιστεί κατά μήκος του εμπρόσθιου ορίου του παρεγκεφαλικού λοβού κάτι που είναι σε συμφωνία και με τους σημερινούς ελέφαντες. Ο μεσεγκέφαλος δεν παρουσιάζεται στη ραχιαία όψη του ενδοκρανιακού εκμαγείου. Η περιοχή μεταξύ εγκεφαλικών ημισφαιρίων και παρεγκεφαλίδας δεν χαρακτηρίζεται από την παρουσία κάποιας ταπείνωσης. Η παρεγκεφαλίδα είναι ευμεγέθης. Το πλάτος της είναι σχεδόν το ίδιο με αυτό του μετωπιαίου πόλου των εγκεφαλικών ημισφαιρίων. Η ραχιαία επιφάνεια της παρεγκεφαλίδας είναι λεία.

Στη κοιλιακή όψη (**Εικ.14,15**) διακρίνονται τα εγκεφαλικά σκέλη, το οπτικό χίασμα, η γέφυρα, οι οσφρητικοί βολβοί και μέρος του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων. Τα εγκεφαλικά σκέλη είναι οπισθίως των οπτικών ταινιών. Γειτνιάζουν προς τα έξω με τον απιοειδή λοβό και προς τα πίσω με την γέφυρα. Στην κοιλιακή όψη είναι εμφανές το οπτικό χίασμα. Στον ζωντανό ελέφαντα το οπτικό χίασμα σχηματίζεται από την συνένωση, με διασταύρωση των δύο οπτικών νεύρων στη βάση του εγκεφάλου. Οι οσφρητικοί βολβοί είναι εμφανείς στην κοιλιακή όψη και καθόλου εμφανείς στη ραχιαία όψη. Η αποτύπωση των οσφρητικών βολβών στο ενδοκρανιακό εκμαγείο είναι ιδιαίτερα ακριβείς, καθώς έχει

αποτυπωθεί, τόσο το γενικό σχήμα των βολβών, όσο και μεγάλο μέρος των οσφρητικών νηματίων.

Στην κοιλιακή όψη του ενδοκρανιακού εκμαγείου παρατηρούνται επίσης εντυπώματα των κρανιακών αρτηριών. Όπως ο ανθρώπινος εγκέφαλος, έτσι και ο εγκέφαλος του ελέφαντα αποτελείται από δύο ζεύγη αρτηριών, την εσωτερική καρωτίδα και τις σπονδυλικές αρτηρίες. Ο αρτηριακός κύκλος του εγκεφάλου σχηματίζεται στη βάση του εγκεφάλου με τη σύνδεση αυτών των αρτηριών και των κλάδων τους. Τα ενδοκρανιακά τμήματα των σπονδυλικών αρτηριών στον ελέφαντα είναι σχετικά μικρά. Οι μεσαίες εγκεφαλικές αρτηρίες (που φέρουν την ένδειξη και στις δύο πλευρές) είναι οι μεγαλύτεροι τερματικοί κλάδοι των εσωτερικών καρωτιδικών αρτηριών.

Το βασικό πρότυπο οργάνωσης των κρανιακών νεύρων στο *P. mnaidriensis* είναι παρόμοιο με εκείνο των θηλαστικών. Ιδιαίτερη ανάπτυξη παρουσιάζουν το προσωπικό και τρίδυμο νεύρο. Το σχετικό μέγεθος του ενδοκρανιακού τμήματος του προσωπικού νεύρου (VII εγκεφαλική συζυγία) είναι πολύ μεγαλύτερο από αυτό των ανθρώπων.

Σχετικό μέγεθος του εγκεφάλου του σικελικού ελέφαντα

Επειδή το μέγεθος του εγκεφάλου μεταβάλλεται αλλομετρικά με το σώμα, ο Jerison (1973) πρότεινε τη χρήση του δείκτη εγκεφαλοποίησης (EQ), που είναι το παρατηρούμενο μέγεθος εγκεφάλου σε σχέση με το αναμενόμενο μέγεθος εγκεφάλου για ένα θηλαστικό του ίδιου βάρους.

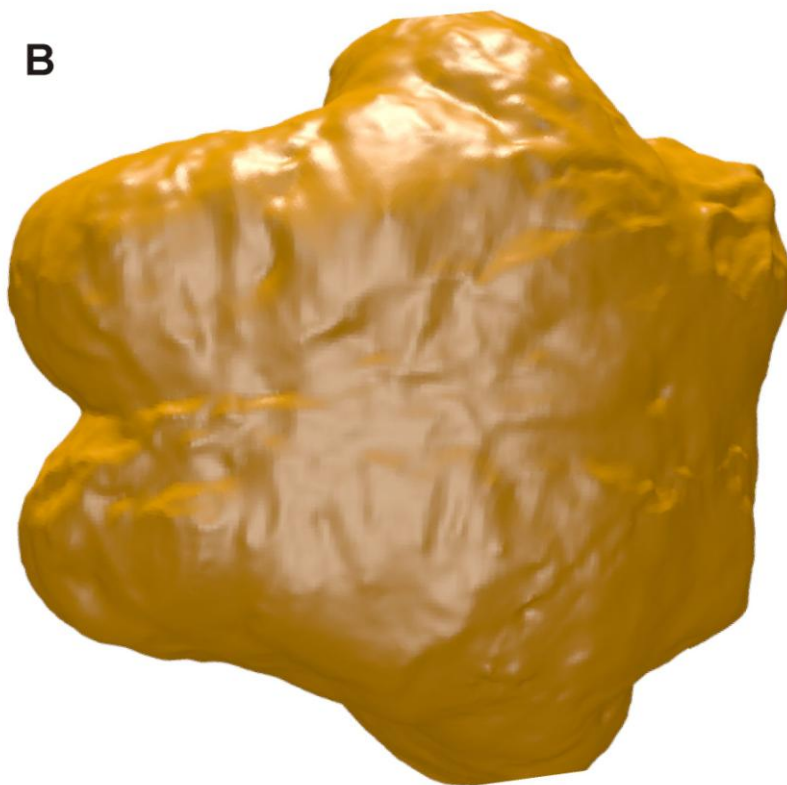
Ο όγκος του ενδοκρανιακού εκμαγείου του σικελικού ελέφαντα είναι 4300 cm³. Για την μετατροπή του όγκου του ενδοκρανιακού εκμαγείου του σικελικού ελέφαντα σε βάρος χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση του Benoit (2015), σύμφωνα με την οποία $brM = (0.8877 EV) - 2.9408$ (brM =βάρος του εγκέφαλου, EV = όγκος του ενδοκρανιακού εκμαγείου). Χρησιμοποιώντας την παραπάνω εξίσωση καταλήγουμε στο συμπέρασμα ότι το βάρος του εγκεφάλου πρέπει να ήταν 3.814 gr.

Το αναμενόμενο μέγεθος του εγκεφάλου μπορεί να υπολογιστεί από διάφορες εξισώσεις. Οι εξισώσεις που χρησιμοποιούνται ευρύτερα είναι αυτές του Jerison (1973), του Martin (1981) και του Manger (2006). Οι εξισώσεις αυτές υπολογίζουν τον δείκτη εγκεφαλοποίησης (EQ) για ένα ζώο βάρους σώματος BM και βάρους εγκεφάλου brM ως εξής:

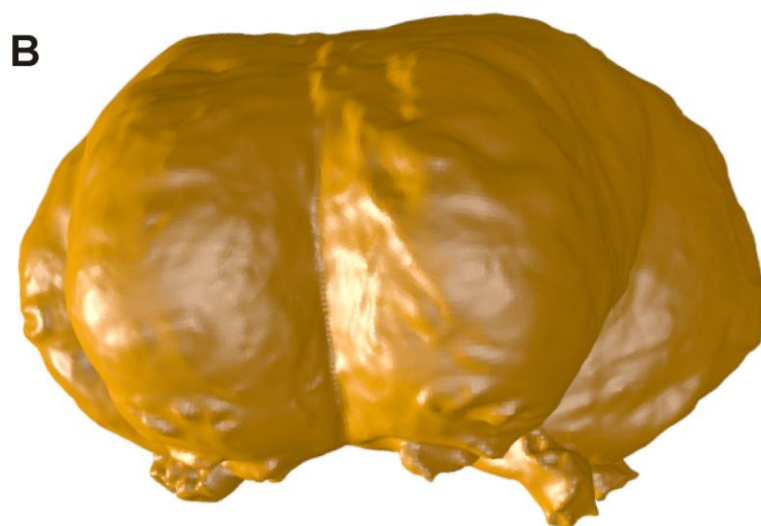
$$EQ = brM / (0,12 BM^{0,69}) \text{ (Jerison, 1973)}$$

$$EQ = brM / (0,059 BM^{0,78}) \text{ (Martin, 1981)}$$

$$EQ = brM / (0,069 BM^{0,78}) \text{ (Manger, 2006)}$$



Εικόνα 14. Ραχιαία (A) και κοιλιακή (B) όψη του ενδοκρανικού εκμαγείου του *Palaeoloxodon mnaidriensis* όπως φαίνεται στην ψηφιοποιημένη του μορφή.



Εικόνα 15. Πλευρική (A) και πρόσθια (B) όψη του ενδοκρανικού εκμαγείου του *Palaeoloxodon mnaidriensis* όπως φαίνεται στην ψηφιοποιημένη του μορφή.

Χρησιμοποιώντας τις τιμές των 3.814 gr και των 1380 kg, οι τιμές του δείκτη εγκεφαλοποίησης για τον σικελικό ελέφαντα είναι $EQ=1,39$ (ακολουθώντας τη μέθοδο του Martin), $EQ=2,56$ (ακολουθώντας τη μέθοδο του Jerison) και $EQ=2,15$ (ακολουθώντας τη μέθοδο του Manger).

Συζήτηση και συμπεράσματα

Συζήτηση

Η απουσία εντυπωμάτων ελίκων και αυλάκων οφείλεται στο μεγάλο πάχος των μηνίγγων. Που περιβάλλουν τον εγκέφαλο (χοριοειδής, αραχνοειδής και σκληρή μήνιγγα). Η σκληρή μήνιγγα στους σημερινούς ελέφαντες, είναι περίπου 10 mm σε πάχος (Shoshani et al., 2006). Το μεγάλο πάχος των μηνίγγων επηρεάζει το αποτέλεσμα της αποτύπωσης του εγκεφάλου στο εσωτερικό τοίχωμα του κρανίου. Αν και ο εγκέφαλος των ελεφάντων έχει υψηλό βαθμό ελικοποίησης, η επιφάνεια του ενδοκρανιακού εκμαγείου των ελεφάντων εμφανίζεται σχετικά λεία (Brever et al., 2009). Το ίδιο παρατηρούμε και στο ενδοκρανιακό εκμαγείο του σικελικού ελέφαντα. Ως εκ τούτου η απουσία ελίκων ερμηνεύεται ως αδυναμία αποτύπωσης τους στο τοίχωμα του εγκεφάλου. Εκτός από τους εγκεφάλους των προβοσκιδωτών, οι εγκέφαλοι των κητωδών και των μεγάλων πρωτευόντων, αν και έχουν υψηλή ελικοποίηση, επίσης παρουσιάζονται ως λείοι στα ενδοκρανιακά εκμαγεία (Edinger, 1945, Colbert et al., 2005, Osborn, 1945, Holloway et al., 2004).

Η μη αντιγραφή του μεσεγκεφάλου στο ενδοκρανιακό εκμαγείο ίσως να οφείλεται στις μήνιγγες. Οι Bever et al. (2009) μελέτησαν το φυσικό ενδοκρανιακό εκμαγείο ενός προβοσκιδωτού και διαπίστωσαν επίσης την απουσία αντιγραφής του μεσεγκεφάλου. Οι ίδιοι συγγραφείς προσδιόρισαν το μεγάλο πάχος των μηνίγγων ως βασικό λόγο της μη αντιγραφής του στο εκμαγείο.

Η μεγάλη ανάπτυξη του προσωπικού και τρίδμου νεύρου είναι κάτι που παρατηρείται και στους σύγχρονους ελέφαντες. Κατά τους Shoshani et al. (2006) ο εγκέφαλος ενός ελέφαντα είναι περίπου 3,4 φορές μεγαλύτερος από έναν ανθρώπινο εγκέφαλο, αλλά το προσωπικό νεύρο των ελεφάντων είναι 5,2 φορές μεγαλύτερη από αυτή ενός ανθρώπου. Τα δύο αυτά νεύρα τροφοδοτούν την προβοσκίδα και εκτός του κρανίου ενώνονται για να σχηματίσουν το μεγάλο νεύρο της προβοσκίδας (Eales, 1926).

Για την εκτίμηση του βαθμού εγκεφαλοποίησης είναι απαραίτητες δύο τιμές: το βάρος του εγκεφάλου και το βάρος του σώματος. Ο όγκος του ενδοκρανιακού εκμαγείου του σικελικού ελέφαντα είναι 4300 cm³. Ορισμένες μελέτες εκτιμούν τη μάζα του εγκεφάλου πολλαπλασιάζοντας τον όγκο του ενδοκρανιακού εκμαγείου με το ειδικό βάρος του εγκεφάλου (οι δημοσιευμένες πυκνότητες κυμαίνονται από 1.027 έως 1.100 g/cm³, βλ. Cuff et al., 2017). Ο Jerison (1973) έδειξε ότι η διαφορά μεταξύ των τιμών του βάρους και του όγκου του εγκεφάλου είναι μικρότερη από την τάξη μεγέθους των σφαλμάτων μέτρησης. Ως εκ τούτου, πρότεινε ότι δεν χρειάζεται να γίνεται μετατροπή του όγκου του ενδοκρανιακού εκμαγείου σε βάρος εγκεφάλου. Αν και αυτό είναι γενικά σωστό, στα θηλαστικά με μεγάλους εγκεφάλους όπως τα κητοειδή και τους ελέφαντες, η τιμή του όγκου του ενδοκρανιακού εκμαγείου είναι μεγαλύτερη από το αντίστοιχο πραγματικό βάρος του εγκεφάλου σε γραμμάρια (Osborn, 1931, Marino, 1999, Shoshani et al., 2006, Benoit, 2015). Ο λόγος για αυτό είναι ότι το ενδοκρανιακό εκμαγείο δεν είναι μόνο ένα εκμαγείο

των πραγματικών ιστών του εγκεφάλου, αλλά περιλαμβάνει και τους ιστούς που περιβάλλουν τον εγκέφαλο (Bauchot & Stephan, 1967, Macrini et al., 2007). Ο βαθμός της διαφοράς μεταξύ του όγκου του εκμαγείου και του βάρους του εγκεφάλου αυξάνεται με το μέγεθος εγκεφάλου (Edinger, 1948, Röhrs & Ebinger, 2001, Benoit, 2015). Για την μετατροπή του όγκου του ενδοκρανιακού εκμαγείου του σικελικού ελέφαντα σε βάρος χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση του Benoit (2015), σύμφωνα με την οποία το βάρος του εγκεφάλου ήταν 3.814 gr.

Σύμφωνα με τον Ferretti (2008) η μεταβλητότητα στις διάστασεις που παρατηρείται στα μετακρανιακά οστά του σπηλαιίου Puntali είναι παρόμοια με αυτή των αρσενικών/θηλυκών δειγμάτων των ελεφάντων της αφρικανικής σαβάνας *L. africana africana* (έτσι όπως αυτή μετρήθηκε από την Haynes, 1991), υποδηλώνοντας ότι και τα δυο φύλα εκπροσωπούνται στα απολιθώματα του σπηλαιίου. Η σύγκριση μεταξύ των οστών του σπηλαιίου και αυτών του *P. antiquus* από τα δείγματα της Ιταλίας δείχνει ότι τα μετακρανιακά στοιχεία του *P. mnaidriensis* είχαν κατά μέσο όρο μικρότερες από 50 έως 54% γραμμικές διαστάσεις από εκείνες του *P. antiquus*. Όπως έχει ήδη επισημανθεί από τον Vaufray (1929) η διαδικασία του νανισμού είχε ως αποτέλεσμα μια αλλομετρική κλίμακα μεταξύ κρανιακών, μετακρανιακών και των οδοντικών στοιχείων. Η γνάθος και μετακράνιακος σκελετός του *P. mnaidriensis* του σπηλαιίου Puntali είναι αντιστοίχως από 40 έως 45% και 50 έως 54% μικρότερα σε σχέση με του *P. antiquus* (Ferretti, 2008). Οι διαστάσεις των δοντιών μειώνονται περίπου 30% σε σχέση με το *P. antiquus*. Κατά τον Ferretti (2008) η σωματική μάζα για το *P. mnaidriensis* υποδηλώνει μια 85-90% μείωση σωματικού μεγέθους από το *P. antiquus*. Κατά τον ίδιο συγγραφέα το βάρος σώματος του *P. mnaidriensis* κυμαίνεται από 432 έως 926 kg (με βάση τα μήκη του βραχίονα και του μηρού) και από 579 έως 1417 kg (με βάση το ύψος των ώμων). Στην παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκε μια μέση τιμή βάρους 1380 kg έτσι όπως αυτή δόθηκε από τους Lomolino et al. (2010).

Χρησιμοποιώντας την τιμή των 1.380 kg, οι τιμές εγκεφαλοποίησης για τον σικελικό ελέφαντα είναι EQ=1,38 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Martin) EQ=2,55 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Jerison) και EQ=2,14 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Manger). Εδώ θα πρέπει να σημειωθεί ότι αν χρησιμοποιηθούν μικρότερες ή μεγαλύτερες τιμές σωματικού βάρους (π.χ. όπως αυτές που δόθηκαν από τον Ferretti (2008), τότε προκύπτουν διαφορετικές τιμές εγκεφαλοποίησης. Πιο συγκεκριμένα, αν χρησιμοποιηθεί το σωματικό βάρος των 432 kg, τότε οι τιμές εγκεφαλοποίησης είναι EQ=3,36 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Martin) EQ=5,56 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Jerison) και EQ=4,96 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Manger). Αντίστοιχα, εάν χρησιμοποιηθεί η τιμή των 1.417 kg, τότε οι τιμές εγκεφαλοποίησης είναι EQ=1,36 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Martin) EQ=2,51 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Jerison) και EQ=2,11 (ακολουθώντας τη μέθοδο του Manger). Οι τιμές που προκύπτουν εάν χρησιμοποιηθεί η μάζα των 432 kg αποκλίνουν σημαντικά από τις τιμές που προκύπτουν αν χρησιμοποιηθεί η μάζα των 1.380 kg. Οι τιμές που προκύπτουν τις μάζες των 1.417 και 1.380 kg δεν διαφέρουν σημαντικά. Ο συναρμολογημένος σκελετός του *P. mnaidriensis* που βρίσκεται στο Μουσείο Gemmellaro του Πανεπιστημίου του Παλέρμο, συνηγορεί υπέρ ενός ζώου με βάρος λίγο μεγαλύτερο του ενός μετρικού τόνου, παρά υπέρ ενός ζώου με βάρος λιγότερο από 500 kg

Κατά τη διάρκεια της εξελικτικής ιστορίας των προβοσκιδωτών σημειώθηκε μια αύξηση του δείκτη εγκεφαλοποίησης τους. Το παλαιότερο γνωστό ενδοκρανιακό εκμαγείο προβοσκιδωτού ανήκει στο *Moeritherium lyonsi* από τον ανώ Ηωκαινικό σχηματισμό Qasr el Sagha του Fayum της Αιγύπτου, EQ (σύμφωνα προς Manger) του *Moeritherium* ισούται με 0,2 (Benoit et al., 2019). Σύμφωνα με τους ίδιους συγγραφείς, σημαντική αύξηση του δείκτη εγκεφαλοποίησης σημειώθηκε από το ανώτερο Μειόκαινο και μετά, με τα Πλειστοκαινικά προβοσκιδωτά να έχουν υψηλές τιμές εγκεφαλοποίησης. Οι νησιωτικοί ελέφαντες έχουν τους υψηλότερους δείκτες εγκεφαλοποίησης από όλα τα προβοσκιδωτά (Lyras, 2018, Benoit et al., 2019).

Συμπεράσματα

Σε θηλαστικά με μεγάλους εγκεφάλους, όπως ο ελέφαντας που μελετήθηκε στην παρούσα εργασία, αυτό που διατηρείται κυρίως κατά την απολίθωση τους είναι το γενικό σχήμα του εγκεφάλου. Ο δείκτης εγκεφάλου είναι το παρατηρούμενο μέγεθος εγκεφάλου σε σχέση με το αναμενόμενο μέγεθος εγκεφάλου για θηλαστικά ίδιου βάρους. Ο ελέφαντας από το Πουντάλι έχει αυξημένο δείκτη εγκεφαλοποίησης. Αυτό συμφωνεί με τις παρατηρήσεις προηγούμενων ερευνητών ότι τα Πλειστοκαινικά προβοσκιδωτά και κυρίως τα νησιωτικά είδη ελεφάντων, έχουν αυξημένες τιμές εγκεφαλοποίησης, με τα δεύτερα να έχουν τον πιο αυξημένο δείκτη από όλα τα προβοσκιδωτά. Ο ελέφαντας του Πουντάλι έχει καλά ανεπτυγμένους κροταφικούς και μετωπιαίους λοβούς εγκεφαλικών ημισφαιρίων, ενώ στον μετωπιαίο λοβό έχουν κυματοειδής σχηματισμούς. Παρόλο που ο εγκέφαλος των ελεφάντων έχει υψηλό βαθμό ελικοποίησης, η επιφάνεια του ενδοκρανιακού εκμαγείου του σικελικού ελέφαντα είναι σχετικά λεία, λόγω μεγάλου πάχους των μηνίγγων.

Περίληψη

Ο εγκέφαλος των νησιωτικών ειδών αποτελεί σημαντικό αντικείμενο έρευνας. Από τα νησιωτικά θηλαστικά, οι Πλειστοκαινικοί ελέφαντες παρουσιάζουν πιο ακραίες μειώσεις σωματικού μεγέθους λόγω του φαινομένου του νανισμού. Σκοπός της εργασίας είναι η μελέτη του εγκεφάλου του *Palaeoloxodon mnaidriensis*, από το σπήλαιο Πουντάλι της Σικελίας. Για τη μελέτη αυτή δημιουργήθηκε ένα ενδοκρανικό εκμαγείο από λατεξ. Έπειτα ακολούθησε η αντιγραφή με σιλικόνη και η σάρωση του εκμαγείου με 3D σαρωτή laser. Ο ελέφαντας από το Πουντάλι είχε υψηλό δείκτη εγκεφαλοποίησης. Ο ελέφαντας του Πουντάλι έχει καλά ανεπτυγμένους κροταφικούς και μετωπιαίους λοβούς εγκεφαλικών ημισφαιρίων. Λόγω του μεγάλου πάχους των μηνίγγων δεν αποτυπώθηκαν οι έλιγκες των εγκεφαλικών ημισφαιρίων.

Ευχαριστίες

Η παρούσα πτυχιακή εργασία πραγματοποιήθηκε στα πλαίσια της πτυχιακής εργασίας του Τμήματος Γεωλογίας και Γεωπεριβάλλοντος του Εθνικού και Καποδιστριακού Πανεπιστημίου Αθηνών το έτος 2019-2020. Η παρούσα εργασία είναι το αποτέλεσμα μιας σειράς αλληλεπιδράσεων με διάφορα άτομα, καθένα από τα οποία έπαιξε έναν σημαντικό ρόλο στην εξέλιξή της. Θα ήθελα να εκφράσω τις ειλικρινείς και θερμές ευχαριστίες μου στα άτομα αυτά και κυρίως στον επιβλέποντα κύριο Γεώργιο Λύρα για τη συνεχή καθοδήγηση και τις ουσίωδεις συμβουλές που μου παρείχε σε όλο αυτό το χρονικό διάστημα.

Βιβλιογραφία

- Accordi F.S., Palombo M.R., 1971, Morfologia endocranica degli elephanti nani pleistocenici de Spinagallo (Siracusa) e comparazione con l'endocranio de *Elephas antiquus*. Rendiconti Accademia Nazionale Lincei (Ser 8), 51: 111–24.
- Adams A.L., 1874, On the dentition and osteology of the Maltese fossil elephants, being a description of remains discovered by the author in Malta, between the years 1860 and 1866. Transactions of the Zoological Society of London, 9: 1–124.
- Aguirre E., 1969, Revision Sistemática de los *Elephantidae*, por su morfología y morfometría dentaria. Estudios Geológicos, 25: 317–367.
- Ambrosetti P., 1968, The Pleistocene dwarf elephant of Spinagallo. Geologica Romana, 7: 277–398.
- Anca F. & Gmmellaro G.G., 1867, Monografia degli elefanti fossili di Sicilia. Palermo, 23pp.
- Anthony J., 1948, Étude de moulages endocrâniens d'hippopotames disparus. Mémoires du Museum national d'histoire naturelle, 26: 31–56.
- Bada J.L., Belluomini G., Bonfiglio L., Branca M., Burgio E., Delitala L., 1991, Isoleucine epimerisation ages of Quaternary Mammals of Sicily. Il Quaternario, 4 (1a): 5–11.
- Bada J.L. & Belluomini G., 1985, Isoleucine epimerization ages of the dwarf elephants of Sicily. Geology, 13: 451–452.
- Baleka S., Lipson M., Mallick S., Nielsen S., Palkopoulou E., Rohland N., 2018, A comprehensive genomic history of extinct and living elephants. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. Mar, 115(11): E2566–74.
- Bate D.M.A., 1907, On elephant remains from Crete, with description of *Elephas creticus* n. sp. Proceedings of the Zoological Society of London: 238–50.
- Bauchot R., Stephan H., 1967, Encéphales et moulages endocrâniens de quelques insectivores et primates actuels. Lehman J-P, editor. Problèmes Actuels de Paléontologie (Evolution des Vertébrés). Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, 163: 575–87.
- Benoit J., 2015, A new method of estimating brain mass through cranial capacity in extinct proboscideans to account for the non-neural tissues surrounding their brain. Journal of Vertebrate Paleontology, 35(6): e991021
- Benoit J, Legendre L.J., Obada T., Mararescul V., Manger P., Tabuce R., (2019), Brain evolution in *Proboscidea* (Mammalia, Afrotheria) across the Cenozoic, Scientific Reports volume 9, Article number: 9323
- Bertoldi R., Rio D., Thunell R., 1989, Pliocene–Pleistocene vegetational and climatic evolution of the south-central Mediterranean. Palaeogeography, Palaeoclimatology,

- Palaeoecology, 72: 263–75.
- Burgio E., 1999, Le attuali conoscenze sui mammiferi terrestri quaternary della Sicilia. Catalogo della mostra “Prima Sicilia,” Palermo 18 Ottobre 1997. Ediprint, Palermo, pp. 55–71.
- Chilardi S., 2001, Large sized and middle-sized elephants from the Pleistocene of Sicily: the case of Contrada Fusco (Siracusa, Southeastern Sicily). In: Cavaretta, G., Gioia, P., Mussi, M., Palombo, M.R. (Eds.), The World of Elephants. Proceedings of the First International Congress, Rome, 16–20 October. Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma, pp. 476–478.
- Corbett G.B. , 1978, The Mammals of the Palaearctic Region: a Taxonomic Review. London: British Museum of Natural History.
- Δερμιτζάκης Μ.Δ., Συμεωνίδης Ν.Κ., Sondaar P.Y., De Boer L.E.M., 1995, Η εξέλιξη των ελεφάντων. Αθήνα.
- Dubey S., Koyasua K., Parapanova R., Ribic M., Hutterere R., Vogela P., 2007, Molecular phylogenetics reveals Messinian, Pliocene, and Pleistocene colonizations of islands by North African shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(2): 877–82.
- Eales N.B.(1926) The anatomy of the head of a foetal African elephant, *Elephas africanus* (*Loxodonta africana*), *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* , 54: 491–551.
- Ebinger P. Röhrs M, 2001, Welche quantitativen Beziehungen bestehen bei Säugetieren zwischen Schädelkapazität und Hirnvolumen? *Mammalian Biology*, 66: 102–10
- Edinger T., 1948, Evolution of the horse brain. *Geological Society of America*, 25: 1–177.
- Ferretti M.P., 2008, The dwarf elephant *Palaeoloxodon mnaidriensis* from Puntali Cave, Carini (Sicily; late Middle Pleistocene): Anatomy, systematics and phylogenetic relationships. *Quaternary International*, 182: 90–108.
- Jorstad A., Nigro B., Cali C., Wawrzyniak M., Fua P., Knott G., 2015, NeuroMorph: a toolset for the morphometric analysis and visualization of 3D models derived from electron microscopy image stacks. *Neuroinformatics*, 13: 83–92.
- Haynes G., 1991, *Mammoths, Mastodons, and Elephants*. Cambridge University Press, Cambridge, 395pp.
- Hutterer R., 1991, Variation and evolution of the Sicilian shrew: taxonomic conclusions and description of a possibly related species from the Pleistocene of Morocco (Mammalia: Soricidae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 42: 241–51.
- Inuzuka N., 1997; Ferretti, 2008; On the origin of *Palaeoloxodon naumanni*—a comparative osteology of the cranium. *Journal of the Geological Society of Japan* , 83:639–655.
- Jerison H.J., 1973; *Evolution of the brain and intelligence*. New York: Academic Press.
- Keyes I.W., 1959, Paleontological casting and moulding techniques, *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 2(1): 56-65
- Köhler M. & Moyà-Solà S. , 2004, Reduction of brain and sense organs in the fossil insular bovid *Myotragus*. *Brain Behavior and Evolution*, 63(3): 125–40.

- Kohler M., Moyü-Solü S., Giovinazzo C., Palombo M.R., 2008, Brain versus body mass in endemic ruminant artiodactyls: A case studied of *Myotragus balearicus* and smallest *Candiacervus* species from Mediterranean Islands. *Quaternary International*, 182(1): 160–83.
- Lister A.M. & Bahn, 1994, *Mammoths: Giants of the Ice Age*. London: Frances Lincoln.
- Lomolino M.V., Palombo M. R., Sax D. F., Van der Geer A. A.E., 2013, Of Mice and mammoths: Evaluations of causal explanations for body size evolution in insular mammals. *Journal of Biogeography*, 39: 842–854.
- Lomolino M., Lyras G. A., V., van der Geer A. A. E., Palombo M. R., Sax D. F., & Rozzi R. , 2013, Of mice and mammoths: Generality and antiquity of the island rule. *Journal of Biogeography*, 40: 1427–1439.
- Lyras G.A. , 2009, The evolution of the brain in *Canidae* (Mammalia: carnivora). *Scripta Geologica*, 139: 1–93.
- Lyras G.A., Brain Changes during Phyletic dwarfing in Elephants and hippos. *Brain behavior and evolution*.
- Lyras G.A., Dermitzakis MD, van der Geer AA, van der Geer SB, de Vos J., 2009, The origin of *Homo floresiensis* and its relation to evolutionary processes under isolation. *Anthropological Science*, 117(1): 33–43.
- Lyras G.A., van der Geer A.E., Dermitzakis M., de Vos J, *Cynotherium sardous*, 2006, an insular canid (Mammalia: Carnivora) from the Pleistocene of Sardinia (Italy), and its origin. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3): 735–45.
- Maccagno A.M. ,1962, Gli elefanti fossili di Riano (Roma). *Geology Rome*, 1: 33–132.
- Mannino G. , 1978; Ferretti M.P. , 2008; La grotta di Armetta (Carini, Palermo). *Sicilia Archeologica*, 28: 73–83.
- Manger PR., 2006, An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, May; 81(2): 293–338.
- Marino L., Brain growth in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) and Pacific white-sided dolphin (*Lagenorhynchus obliquidens*). *Journal of Mammalogy*, 1999; 80: 1353–60.
- Martin RD., 1981, Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*. 293(5827): 57–60.
- Osborn H.F., 1931, *Palaeoloxodon antiquus italicus* sp. nov., final stage in the '*Elephas antiquus*' phylum. *American Museum Novitates*, 460: 1–24.
- Palombo M.R., 2003 - Elephas? Mammuthus? Loxodonta? The question of the true ancestor of the smallest dwarfed elephant of Sicily - in: Reumer, J.W.F., De Vos, J. & Mol, D. (eds.) – *Advances in mammoth research (Proceedings of the Second International Mammoth Conference, Rotterdam, May 16-20 1999)* - *Deinsea* 9: 273-291 [ISSN 0923-9308] Published: 24 May 2003

- Palombo M.R., Ferretti M.P., 2005. The Italian elephant fossil record: knowledge, problems and perspectives. *Quaternary International* , 126–128: 107–136.
- Pavia M., 2002, Pleistocene Calabrian and Sicilian bioprovinces. *Geobios, Memoire Special* , 24: 29–39.
- Pohlig H., 1893, Eine Elefantenhole Siciliens und der erste Nachweis des Cranial-domes von *Elephas antiquus*. *Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften*, 18: 73–100.
- Pyka M., Hertog M., Fernandez R., Hauke S., Heider D., Dannlowski U., Konrad C., 2010, fMRI data visualization with BrainBlend and Blender. *Neuroinformatics* ,8: 21–31.
- Radinsky L.B., 1987, *The Evolution of Vertebrate Design*. Chicago, London: The University of Chicago Press.
- Rhodes E.J. , 1996, ESR dating of tooth enamel. In: Basile, B., Chilardi, S. (Eds.), *Le ossa dei Giganti. Lo scavo paleontologico di Contrada Fusco*. Arnaldo Lombardi, Siracusa, pp. 39–44.
- Shoshani J., Kupsky W.J., Marchant G.H., Jun 2006, Elephant brain. Part I: gross morphology, functions, comparative anatomy, and evolution. *Brain Research Bulletin*, 70(2): 124–57.
- Shoshani J., Tassy, 2005, Advances in proboscideans taxonomy and classification, anatomy and physiology, and ecology and behavior. *Quaternary International*, 126–128, 5–20.
- Soergel W., 1912, *Elephas trogontherii Pohlig* und *Elephas antiquus Falconer* ihre Stammesgeschichte und ihre Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums. *Palaeontographica*, 60: 1–114.
- Suc J.P., Bertini A., Combourieau-Nebout., E, Diniz F., Leroy S., Russo-Ermolli E., Zheng Z., N. Bessais., Ferrier J. , 1995, Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 38: 3–16.
- Van der Geer A., Lyras G., De Vos J., Dermitzakis M., *Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Van der Geer A.A.E, Lyras, G.A., Mitteroecker, R.D.E MacPhee,, 2018, From Jumbo to Dumbo: Cranial Shape Changes in Elephants and Hippos During Phyletic Dwarfing.
- Van der Geer A.A.E., Lyras G.A., Van den Hoek Ostende L.W., de Vos J., Drinia H., 2014, A dwarf elephant and a rock mouse on Naxos (Cyclades, Greece) with a revision of the palaeozoogeography of the Cycladic Islands (Greece) during the Pleistocene. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology journal*, 404: 133–44.
- Vaufrey R., 1929, Les elephants nains des iles mediterraneennes et la question des isthmes pleistocenes. *Archives des Institut de Paleontologie Humaine, Paris* ,6: 1–220.
- Villier B., Carnevale G., 2013, A new skeleton of the giant hedgehog *Deinogalerix* from the Miocene of Gargano, southern Italy.