



ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ

**ΣΧΟΛΗ ΘΕΤΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ



**Παλιονευρολογική μελέτη των σαρκοβόρων θηλαστικών του
Παλαιογενούς**

**Φρειδερίκη Μπαξεβανίδου
Επιβλέπων: Δρ. Γεώργιος Λύρας**

**ΑΘΗΝΑ
2020**

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Παλιονευρολογική μελέτη των σαρκοβόρων θηλαστικών του Παλαιογενούς

Μπαξεβανίδου Φρειδερίκη
A.M: 1114201500070

Επιβλέπων: Δρ. Γεώργιος Λύρας

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

Περιεχόμενα.....	3
Περίληψη.....	4
Εισαγωγή.....	5
Γενική εισαγωγή και σκοπός αυτής της εργασίας.....	5
Το Παλαιογενές και η μεγάλη πανιδική εντομή.....	5
Τα σαρκοβόρα ζώα του Παλαιογενούς.....	6
Υλικό και μέθοδοι έρευνας.....	11
Ταχα που μελετώνται στην παρούσα εργασία.....	11
Βάρος σώματος.....	14
Ενδοκρανικά εκμαγεία	15
Σχετικό μέγεθος του εγκεφάλου και δείκτης εγκεφαλοποίησης.....	15
Δείγματα	16
Δημιουργία ψηφιακών μοντέλων και ανάλυση.....	17
Βάρος Εγκεφάλου.....	17
Αποτελέσματα.....	17
Βάρος Σώματος.....	17
Δείκτης Εγκεφαλοποίησης.....	21
Η εξέλιξη του μεγέθους του εγκεφάλου.....	22
Πραγματική μάζα εγκεφάλου.....	30
Η εξέλιξη του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων.....	31
Συζήτηση και συμπεράσματα.....	46
Υπολογισμός του σχετικού μεγέθους του εγκεφάλου.....	46
Σύγκριση του εγκεφάλου των Σαρκοφάγων και των Κρεοδόντων.....	47
Ευχαριστίες.....	49
Βιβλιογραφία.....	50

Περίληψη

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η παλαιονευρολογική μελέτη των σαρκοβόρων ζώων του Παλαιογενούς, και συγκεκριμένα, η σύγκριση των εγκεφάλων των Σαρκοφάνων και των Κρεόδοντων. Χρησιμοποιήθηκαν δείγματα ενδοκρανιακών εκμαγείων από δεκαέξι είδη. Το σημαντικότερο αποτέλεσμα που προέκυψε είναι ότι οι δείκτες εγκεφαλοποίησης των Κρεόδοντων εμφανίζουν μικρότερες τιμές σε σχέση με αυτές των Σαρκοφάγων. Επιπροσθέτως, παρουσιάζεται μια αύξηση του δείκτη εγκεφαλοποίησης, από τα αρχαιότερα στα πιο σύγχρονα Σαρκοβόρα. Εκτός από το μέγεθος, μία άλλη σημαντική μεταβολή στον εγκέφαλο των Σαρκοβόρων ήταν η επέκταση του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων και ο σχηματισμός ελίκων και αυλάκων. Παρόλα αυτά, η σύγκριση της έκτασης του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων, μεταξύ Σαρκοφάγων και Κρεοδότων δυσχεραίνεται από το διαφορετικό πρότυπο πάνω στο οποίο οργανώνονται οι έλικες τους. Ωστόσο, με βάση τα αποτελέσματα των δεικτών εγκεφαλοποίησης, το μικρό μέγεθος του εγκεφάλου των Κρεόδοντων ίσως να ήταν ένα από τα αίτια που οδήγησαν στην εξαφάνισή τους.

Εισαγωγή

Γενική εισαγωγή και σκοπός αυτής της εργασίας

Τα σημερινά Σαρκοφάγα περιλαμβάνουν πάνω από 280 είδη θηλαστικών. Στην πράξη είναι η μόνη τάξη θηλαστικών που ακολουθεί την κρεατοφαγία. Κατά το Παλαιογενές υπήρχε και μία άλλη τάξη θηλαστικών, τα Κρεόδοντα, τα οποία επίσης ήταν κρεοφάγα. Κατά τη διάρκεια της εξελικτικής ιστορίας των θηλαστικών, και ειδικά μετά την μεγάλη πανιδική εντομή, τα Κρεοόδοντα περιορίστηκαν και τελικά αντικαταστάθηκαν από τα Σαρκοφάγα. Για αυτή την οικολογική αντικατάσταση έχουν διατυπωθεί διάφορες απόψεις. Μία από αυτές σχετίζονταν με τον εγκέφαλο αυτών των ζώων. Από πολύ παλιά υπήρχε η πεποίθηση ότι τα Κρεόδοντα διέθεταν εγκεφάλους κατώτερους σε σχέση με αυτούς των Σαρκοφάγων. Η πεποίθηση αυτή ίσως να αντιπροσωπεύει την επιρροή του Marsh, ο οποίος συχνά επαναλάμβανε τους ανεπαρκώς αποδεικνυόμενους «νόμους» για την ανάπτυξη του εγκεφάλου, ένας εκ τους οποίους πρέσβευε ότι: Ο εγκέφαλος ενός θηλαστικού που ανήκει σε μια δραστήρια φυλή προσαρμόζεται για μακροχρόνια επιβίωση, και είναι μεγαλύτερος από τον μέσο εγκέφαλο ζώων που ανήκουν στην ίδια ομάδα εκείνης της περιόδου (Marsh, 1884). Με την σύγκριση των εγκεφάλων των Κρεοόδοντων και Σαρκοφάγων ασχολήθηκε διεξοδικά ο Randinsky (1977), ο οποίος κατέληξε ότι δεν υπάρχουν στοιχεία τα οποία να συνηγορούν υπέρ της κατωτερότητας των Κρεοόδοντων έναντι των Σαρκοφάγων.

Αντικείμενο της παρούσας εργασίας είναι η εκ νέου σύγκριση των εγκεφάλων των παλαιογενών Σαρκοφάγων και Κρεοόδοντων. Για την πραγματοποίηση της μελέτης θα υπολογιστούν παράμετροι χρησιμοποιώντας νέα δεδομένα σε ότι αφορά την στρωματογραφική εξάπλωση, το βάρος του σώματος των ζώων και την ανατομία του εγκεφάλου.

Το Παλαιογενές και η μεγάλη πανιδική εντομή

Το Παλαιογενές χωρίζεται σε τις τρεις επιμέρους εποχές: Το Παλαιόκαινο (66-56 εκατομμύρια χρόνια), το Ηώκαινο (56-33,9 εκατομμύρια χρόνια) και το Ολιγόκαινο (33,9-23,03 εκατομμύρια χρόνια) (Cohen, Finney, Gibbard, & Fan, 2013).

Το Παλαιόκαινο συνιστά την πρώτη εποχή του Παλαιογενούς, και η έναρξή του τοποθετείται στο τέλος του Κρητιδικού, αμέσως μετά το συμβάν εξαφάνισης K-Pg (Schulte et al., 2010). Το κενό που δημιουργήθηκε στα οικοσυστήματα λόγω αυτού του συμβάντος ήταν μεγάλο και οδήγησε στην γρήγορη διαφοροποίηση των θηλαστικών (Grossnickle & Newham, 2016). Το τέλος του Παλαιοκαίνου σηματοδοτήθηκε από το μέγιστο θερμικό γεγονός Παλαιοκαίνου-Ηωκαίνου. Συγκεκριμένα, τεράστιες ποσότητες άνθρακα (περίπου 10.000 γιγατόνων) απελευθερώθηκαν στο οικοσύστημα, με απότοκο την απότομη αύξηση των θερμοκρασιών αλλά και την όξυνση των ωκεανών.

Το Ηώκαινο συνιστά την δεύτερη εποχή της Παλαιογενούς περιόδου. Η έναρξη του Ηωκαίνου στα 56 εκ. χρόνια πριν, σηματοδοτείται από ένα σύντομο χρονικό διάστημα όπου οι συγκεντρώσεις του C13 στην ατμόσφαιρα ήταν πολύ χαμηλές, σε σχέση με το πιο συνηθισμένο ισότοπο του C12 (Koch, Zachos, & Gingerich, 1992). Οι θερμοκρασίες τότε ήταν αυξημένες κατά 12°C σε σχέση με τις σημερινές τιμές. Τα τροπικά-υποτροπικά δάση πληθαίνουν, δημιουργώντας ένα περιβάλλον ιδανικό για την επιβίωση των περισσότερων πλακουντοφόρων θηλαστικών. Όμως, απ' τα 49 εκ. χρόνια και έπειτα, οι κλιματικές συνθήκες αντιστράφηκαν και η Γη μπήκε σε μια παρατεταμένη περίοδο ψύξης (Zachos, Dickens, & Zeebe, 2008). Η συνεχόμενη πτώση της θερμοκρασίας εντάθηκε στο τέλος του Ηωκαίνου με την μόνιμη κάλυψη της Ανταρκτικής από πάγο, χαρακτηριστικό διατηρητέο

μέχρι και σήμερα (Zachos et al., 2008). Η κλιματική αυτή αλλαγή, η οποία μπορεί να οφειλόταν σε διάφορους παράγοντες όπως πτώση του ατμοσφαιρικού CO₂ ή τεκτονικά και ευστατικά αίτια, είχε ως αποτέλεσμα τον περιορισμό των τροπικών δασών και την αντικατάστασή τους από ανοικτές εκτάσεις με εύκρατη έως ξηρή υποτροπική βλάστηση (Pound & Salzmann, 2017). Η κλιματική αλλαγή είχε ως φυσικό επακόλουθο την εξαφάνιση των Ηωκαινικών θηλαστικών και την αντικατάστασή τους από οργανισμούς που μπορούσαν να ανταπεξέλθουν στις νέες συνθήκες. Στην Ευρώπη το παραπάνω συμβάν ονομάζεται Μεγάλη Πανιδική Εντομή ή αλλιώς « Grande Coupure » (Costa, Garcés, Sáez, Cabrera, & López-Blanco, 2011) και αναφέρεται στην εξαφάνιση ενός μεγάλου μέρους των ενδημικών ευρωπαϊκών θηλαστικών, και την μετανάστευση νέων ασιατικών ειδών στην Ευρώπη. Η δραματική αυτή αλλαγή της ευρωπαϊκής πανίδας ονομάστηκε έτσι από τον Ελβετό παλαιοντολόγο Hans George Stehlin (1910). Συμφωνα με τους Hooker, Collinson και Sille (2004), η πανίδα πριν το Grande Coupure αποτελούνταν κυρίως από Palaeotheriidae,, Anoplotheriidae, Xiphodontidae, Choeropotamidae, Cebochoeridae, Dichobunidae, Amphimerycidae, Pseudosciuridae, Omomyidae, Adapidae και Nyctitheriidae. Η πανίδα αντικαταστάθηκε από Rhinocerotidae, τρεις οικογένειες αρτιοδακτύλων Entelodontidae, Anthracotheriidae and Gelocidae, τις οικογένειες τρωκτικών Eomyidae, Cricetidae και Castoridae και την οικογένεια Erinaceidae (Hooker, Collinson, & Sille, 2004).

Το Ολιγόκαινο είναι η τελευταία εποχή του Παλαιογενούς και αποτελεί τον συνδετικό κρίκο μεταξύ του αρχαίου κόσμου της τροπικής εποχής του Ηωκαίνου και των πιο σύγχρονων οικοσυστημάτων του Ηωκαίνου. Κύριο χαρακτηριστικό του Ολιγοκαίνου αποτελεί η μεγάλη εξάπλωση των χορτολιβαδικών εκτάσεων παγκοσμίως, και η μείωση των τροπικών δασών κατά μήκος της ζώνης του Ισημερινού (Pound & Salzmann, 2017).

Τα σαρκοβόρα ζώα του Παλαιογενούς

Στο κατώτερο Παλαιόκαινο, οι κροκόδειλοι, οι μεγάλες σαύρες και τα φίδια, μαζί με γιγάντια βαδίζοντα πτηνά, αποτέλεσαν τους σαρκοφάγους θηρευτές εκείνης της εποχής. Τα περισσότερα σαρκοφάγα θηλαστικά είχαν μέγεθος τρωκτικού, ενώ οι οδοντικοί τους χαρακτήρες δεν ήταν εξειδικευμένοι για την κοπή και μάσηση κρέατος. Τα πρώτα θηλαστικά φαίνεται να τρέφονταν με έντομα και η μετάβαση στη σαρκοφαγία έγινε σταδιακά. Την αλλαγή αυτή αντιπροσωπεύουν δύο τάξεις, τα Κρεόδοντα (που σήμερα έχουν εξαφανιστεί), και τα Σαρκοφάγα που κυριαρχούν ακόμα στον πλανήτη (Gebo, 1988).



Εικόνα 1: Σκελετός του γένους *Vultravus palustis* στο Αμερικανικό Μουσείου Φυσικής Ιστορίας. (Πηγή: reptileevolution.com).

Τα Κρεόδοντα αποτελούν μια κατηγορία σαρκοβόρων θηλαστικών, που έζησαν στον πλανήτη από το Παλαιόκαινο έως το Μειόκαινο, και ονομάστηκαν έτσι από τον Edward Drinker Cope (1875), ο οποίος αρχικά συμπεριέλαβε τα Oxyaenidae, τα Viverravidae, Didymictis αλλά όχι τα Hyaeodontidae. Το 1880 πρόσθεσε τα Miacidae, Arctocyonidae, Leptictidae, Oxyaenidae, Ambloctonidae και Mesonychidae (Cope, 1880). Σήμερα στα Κρεόδοντα περιλαμβάνονται μόνο τα Oxyaenidae και τα Hyaeodontidae (Valen, 1969). Οι παλαιοντολογικές ανασκαφές έφεραν στο φως απολιθώματα Κρεόδοτων στις περιοχές της Νότιας Αμερικής, της Ευρώπης, της Ασίας και της Αφρικής, γεγονός που μαρτυρά την σημαντική τους γεωγραφική εξάπλωση, σε ένα ευρύ χρονικό διάστημα. Απέτελεσαν τα επικρατέστερα χερσαία σαρκοφάγα θηλαστικά του Παλαιογενούς (Szalay, 2005). Το πρώτο Oxyaenidae εμφανίστηκε στην Βόρεια Αμερική, στο κατώτερο Παλαιόκαινο, ενώ το πρώτο Hyaeodontidae εμφανίστηκε στη Βόρεια Αφρική, στο ανώτερο Παλαιόκαινο (Narles, 2000).



Εικόνα 2: Σκελετός του γένους *Hyaeodon*. (Πηγή: nationalgeographic.com).



Εικόνα 3: Μέρη σκελετού του είδους *Hesperocyon gregarius*, έκθεμα από το Βασιλικό Μουσείο του Οντάριο, Καναδάς. (Πηγή: commons.wikimedia.org).



Εικόνα 4: Σκελετός του γένους *Archaeochyon*. (από Wang et. al, 1999).



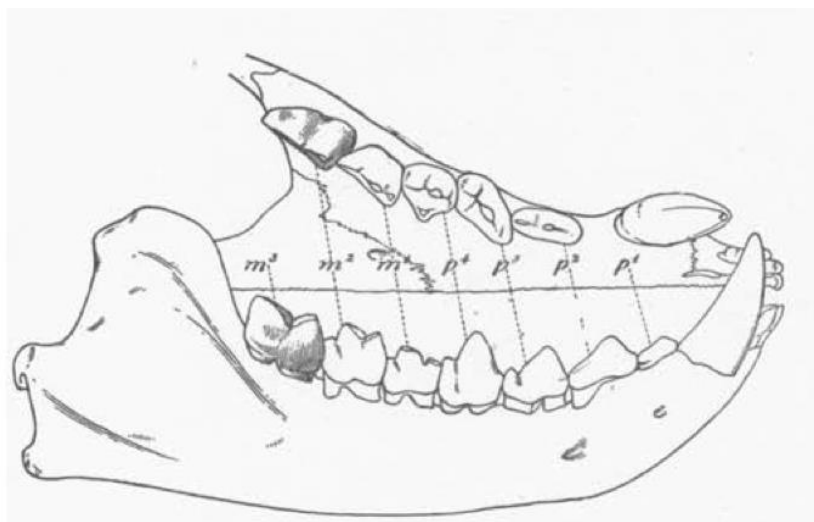
Εικόνα 5: Κοιλιακή όψη κρανίου του είδους *Quercygale angustidens*. (Wesley-Hunt, G. & Werdelin, L., 2005).



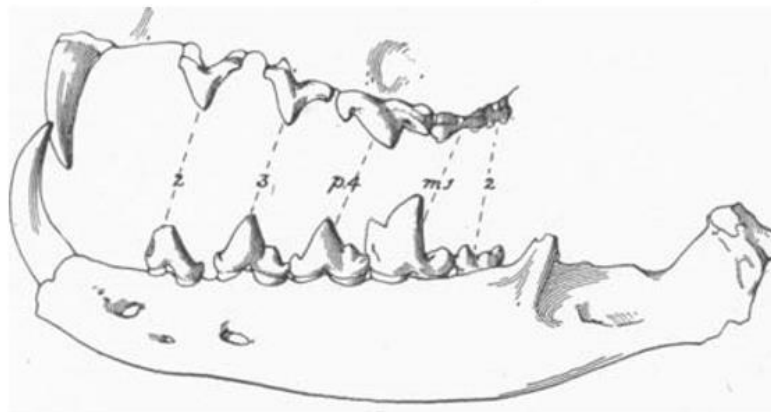
Εικόνα 6: Άνω και κάτω γνάθος του γένους *Phoberogale* της οικογένειας *Ursidae*. (φωτογραφία του Xiaoming Wang).

Όσον αφορά την μορφολογία των Κρεόδοντων, ο οδοντικός τους τύπος ακολουθεί συνήθως τη φόρμουλα 3.1.4.3/3.1.4.3, χωρίς αυτό βέβαια να αποκλείει την ύπαρξη Κρεόδοτων με μειωμένο αριθμό κοπτήρων, γομφίων ή προγομφίων (Denison, 1937). Η οδοντοστοιχία τους χαρακτηρίζεται από μεγάλους και μυτερούς κυνόδοντες, μεγάλους πλευρικούς κοπτήρες και μεσαίου μεγέθους γομφίους. Για την διαδικασία της κοπής, χρησιμοποιούσαν το ζεύγος δοντιών M1/m2 ή M2/m3 (Εικόνα 7) (Gunnell & Gingerich, 2006). Τα σημερινά Σαρκοφάγα, όπως φαίνεται και στην Εικόνα 8, χρησιμοποιούν το ζεύγος P4/m1 για την ίδια διαδικασία (Kenagy, 2017) γεγονός που υποδεικνύει μια ξεχωριστή εξελικτική ιστορία (Turner & Antón, 2004).

Το μέγεθός τους ήταν είτε πολύ μικρό, όπως το *Isohyaenodon matthewi*, είτε πολύ μεγάλο, όπως το *Hyaenodon horridus* (Polly 1999). Το κρανίο τους ήταν μακρύ, στενό, και ο εγκέφαλος μικρός. Ορισμένα Κρεόδοντα φαίνεται ότι επηρεάστηκαν από το φαινόμενο του νανισμού, κατά την διάρκεια του Θερμικού Μέγιστου του Ηωκαίνου, πολύ πιθανόν λόγω της αυξημένης ποσότητας διοξειδίου του άνθρακα στην ατμόσφαιρα (Chester et al., 2010). Κατά ορισμένους ερευνητές, ο ανταγωνισμός, ανάμεσα στα Κρεόδοντα και τα Σαρκοφάγα ήταν ο κύριος λόγος που οδήγησε στην εξαφάνιση των πρώτων (π.χ. Goswami & Friscia, 2010).



Εικόνα 7: Οδοντοστοιχία του γένους *Hyaenodon*. (από Matthew, 1909).



Εικόνα 8: Άνω και κάτω γνάθος του είδους *Viverravus sicarius*. (από Matthew, 1909).

Τα σημερινά Σαρκοφάγα περιλαμβάνουν πάνω από 280 είδη θηλαστικών που ακολουθούν την κρεατοφαγία. Εξελίχθηκαν πριν 42 εκ. χρόνια στη Βόρεια Αμερική, από την οικογένεια Miacidae, και σύντομα χωρίστηκαν σε δύο μεγάλες υποτάξεις: Τα αιλουρόμορφα ή Feliformia και τα κυνόμορφα ή Caniformia. Πολλά πρόσφατα γένη περιλαμβάνονται στα Σαρκοφάγα, και εντοπίζονται σε πολλές περιοχές παγκοσμίως (Nowak and Paradiso, 1999). Το μέγεθός τους ποικίλει, και περιλαμβάνει θηλαστικά με βάρος από 30 gr έως 2.300 kg, όπως η νυφίτσα και ο θαλάσσιος ελέφαντας αντίστοιχα (Van Valkenburgh & Wayne, 2010). Ποικιλία επίσης παρουσιάζουν οι βιότοποι, οι τρόποι μετανάστευσης καθώς και η διατροφή τους, με άλλα Σαρκοφάγα να είναι αποκλειστικά κρεατοφάγα, και άλλα να προτιμούν τα φρούτα και τα έντομα (Goswami & Friscia, 2010). Τα δόντια και τα νύχια των περισσότερων Σαρκοφάγων είναι προσαρμοσμένα για την κατανάλωση άλλων οργανισμών. Υπάρχουν σαρκοφάγα που κυνηγούν είτε σε αγέλες, είτε μόνα είτε στήνουν ενέδρες. Άλλα πάλι, όπως τα ρακούν και οι αρκούδες, έχουν προσαρμοστεί στην παμφαγία (Heinrich, Strait, & Houde, 2008). Τα περισσότερα είναι χερσαία και διαθέτουν συνήθως πέντε, αλλά ποτέ λιγότερα από τέσσερα δάκτυλα σε κάθε πόδι. Συνολικά έχουν έξι κοπτήρες και δύο κυνόδοντες σε κάθε σαγόني, εκτός κάποιων εξαιρέσεων, και τα τομικά δόντια είναι τα P4/m1, σε αντίθεση με τα Κρεόδοντα, και χρησιμεύουν στον τεμαχισμό κρέατος. Ο εγκέφαλός τους είναι ευρύς, και το κρανίο που τον περιβάλλει βαρύ. Καθώς τόσο τα Κρεόδοντα, όσο και τα Σαρκοφάγα ζώα διαθέτουν δρεπανοειδή δόντια, θεωρήθηκε λανθασμένα ότι υπήρχε ένας κοινός πρόγονος. Στη συνέχεια, η παρατήρηση αυτή, αποδόθηκε σε συγκλίνουσα εξέλιξη των δύο κατηγοριών θηλαστικών, λόγω παραπλήσιας διατροφής (Fox & Youzwyshyn, 1994).

Στο Ηώκαινο, εντοπίζεται το φαινόμενο, όπου το ποσοστό των Κρεόδοντων μειώνεται, σε αντίθεση με αυτό των Σαρκοφάγων, που αυξάνεται (Van Valkenburgh, 1999, Wesley-Hunt, 2005) ενώ παρατηρείται συγχρόνως μια γενικότερη μείωση της ποικιλομορφίας των σαρκοφάγων θηλαστικών (Janis, 1993). Ο λόγος που τα Σαρκοφάγα αντικαταστάσαν τα Κρεόδοντα, δεν είναι ακόμα εντελώς εξακριβωμένος. Γενικότερα, το φαινόμενο αυτό έχει παρατηρηθεί ξανά στη φύση, και η αντικατάσταση αυτή θα μπορούσε να είναι αποτέλεσμα είτε άμεσου ανταγωνισμού (π.χ. η άνιση ευχέρεια εύρεσης τροφής) (Friscia & Van Valkenburgh, 2013), είτε έμμεσου (π.χ. με κλοπές θηραμάτων) (Donadio & Buskirk, 2006). Απ' την άλλη, οι κλιματικές αλλαγές είναι πολύ συχνό φαινόμενο αφανισμού κάποιων ειδών και προσαρμογής και εξέλιξης κάποιων άλλων (Friscia & Van Valkenburgh, 2013). Είναι γνωστό ότι η μορφολογία των σαρκοφάγων ζώων δεν επηρεάζεται από το κλίμα, ωστόσο, μια αλλαγή στο περιβάλλον θα επηρέαζε την ταξινομία τους. Συγκεκριμένα,

κατά το Αν. Ηώκαινο η ποικιλότητα των Σαρκοφάγων είχε αρχίσει να ανακάμπτει, ενώ τα Κρεόδοντα δεν μπόρεσαν να αναπτύξουν ξανά την ίδια ποικιλομορφία όπως αυτή του παρελθόντος (Van Valkenburgh & Wayne, 2010). Ωστόσο, δεν γνωρίζουμε αν αυτή αλλαγή έγινε παθητικά λόγω της αλλαγής του κλίματος στο Μ. Ηώκαινο ή αν τα Σαρκοφάγα είχαν ήδη αρχίσει να υπερτερούν έναντι των Κρεόδοντων (Chester et al., 2010). Και οι δύο ομάδες ζώων, είχαν την τάση να αυξήσουν το σωματικό τους μέγεθος. Ωστόσο, τα Σαρκοφάγα διατήρησαν σχετικά τις μικρές μορφές, ενώ τα Κρεόδοντα εξελίχθηκαν σε μεγάλα υπερσαρκοφάγα, κατά την διάρκεια του Ηωκαίνου. Τέλος, οι διαφορές στα τομικά δόντια των δύο τάξεων, υποστηρίζεται ότι αποτέλεσε την σημαντικότερη προσαρμογή, που βοήθησε τα Σαρκοφάγα να επιβιώσουν, ενώ οδήγησε τα Κρεόδοντα στην εξαφάνιση (Frischia & Van Valkenburgh, 2013).

Υλικό και μέθοδοι έρευνας

Ταχα που μελετώνται στην παρούσα εργασία

Megistotherium

Πρόκειται για ένα εξαφανισμένο γένος που ανήκει στην τάξη των Κρεόδοντων και στην οικογένεια Hyaeodontidae,. Το μοναδικό γνωστό είδος είναι το *Megistotherium osteothlastes*, το οποίο είχε αρκετά μεγάλο σωματικό μέγεθος (Naples, 2000). Παρουσιάζει πολλά κοινά μορφολογικά στοιχεία με το γένος *Hyainailourus*, ενώ ο συστηματικός διαχωρισμός των δύο αυτών γιγαντιαίων Κρεόδοντων αποτελεί ακόμα ένα άλυτο πρόβλημα για την επιστημονική κοινότητα. Έζησε κατά το Κατώτερο με Μέσο Μειόκαινο, κυρίως στην Ήπειρο της Αφρικής (Morales & Pickford, 2005).

Pterodon

Τα Κρεόδοντα του γένους *Pterodon* κατανεμήθηκαν γύρω από τον Ωκεανό της Τηθύος κατά το Ηώκαινο. Πιο συγκεκριμένα, εμφανίστηκαν στην Ευρώπη και στην Αφρική, ενώ το απολιθωματικό αρχείο επιβεβαιώνει την παρουσία τους και στην Ασία. Ανήκει στην οικογένεια Hyaeodontidae, και εξωτερικά θα έμοιαζε με τους σημερινούς λύκους (Egi, Tsubamoto, & Takai, 2007).

Vulpavus

Τα Σαρκοφάγα του γένους *Vulpavus* (Εικόνα 1) έζησαν κατά την διάρκεια Παλαιοκαίνου-Ηωκαίνου στην Ευρασία και στην Βόρεια Αμερική. Ανήκουν στην οικογένεια των Miacidae και παρουσιάζουν ομοιότητες στον τρόπο διαβίωσης με το *Viverravus*. Το μέγεθός τους ήταν μικρό, και κάποια είδη ήταν δενδρόβια. Η αναρρίχηση στα δέντρα συνέβαλε όχι μόνο στην εύρεση τροφής, αλλά και στην προστασία τους από άλλους θηρευτές (Naples, 2000, Heinrich and Houde, 2006).

Cynohaenodon

Το Κρεόδοντο αυτό ανήκει στην ίδια οικογένεια με το γένος *Pterodon*, δηλαδή στην οικογένεια των Hyaeodontidae και το απολιθωματικό του αρχείο υποδεικνύει ότι έζησαν την ίδια περίοδο, δηλαδή κατά το Ανώτερο Ηώκαινο (Morlo, 1999).

Apterodon

Τα είδη του γένους *Apterodon*, εκτός από το *A. gaudryi*, έζησαν από το μέσο Ηώκαινο έως το τέλος του Ολιγοκαινού στην Ήπειρο της Αφρικής, στην Κένυα και στην Αίγυπτο, καθώς και στην Ευρώπη, στη Γερμανία και στη Γαλλία,. Τα Κρεόδοντα αυτά, διέθεταν άκρα κατάλληλα για βάδιση αλλά και για τρέξιμο. Απολιθώματα συγκεκριμένα των πρόσθιων άκρων υποδηλώνουν πως διέθεταν την ικανότητα να σκάβουν, να σκαρφαλώνουν και να κολυμπούν. Την τελευταία δραστηριότητα επιβεβαιώνουν η πεπλατυσμένη ουρά που πιθανόν διέθετε το *Apterodon*, καθώς και το υδροδυναμικό σχήμα των πίσω άκρων. Η οδοντοστοιχία τους φανερώνει την δυνατότητα τεμαχισμού σκληρών αντικειμένων, όπως το εξωτερικό των καρκινοειδών και των οστρακοειδών και πιθανόν κατοικούσαν και κυνηγούσαν τα θηράματά τους κατά μήκος των ακτογραμμών (Grohé et al., 2012).

Hyaenodon

Τα απολιθώματα των *Hyaenodon* (Εικόνα 2) βρέθηκαν στην Βόρεια Αμερική και στην Ευρώπη, και χρονολογούνται στο μέσο Ηώκαινο και στο Ολιγόκαινο, καθώς και στην Ασία στο Μειόκαινο. Το γένος περιλαμβάνει Κρεόδοντα πολύ μικρού μεγέθους, όπως το *H. chunkhtensis*, το μέγεθος του οποίου συγκρινόταν με αυτό μιας σημερινής γάτας, καθώς και πολύ μεγάλου, όπως το *H. gigas*, που αγγίζει το ανάστημα ενός λιονταριού (Tsubamoto, Watabe, & Tsogtbaatar, 2010). Τα είδη του *Hyaenodon* ανέπτυξαν σχέσεις συναγωνισμού τόσο μεταξύ τους, όσο και με άλλα γένη της οικογένειας των Hyaenodontidae. Αποτέλεσαν σημαντικούς θηρευτές στην οικολογική αλυσίδα, και η διαίτά τους περιλάμβανε κυρίως πρωτόγονα άλογα, όπως το *Mesohippus*, και πρώιμες καμήλες (Yule, 2009).

Viverravus

Το γένος ανήκει στα Σαρκοφάγα και συγκεκριμένα στην οικογένεια Viverravidae και έζησε στην Αμερική κατά το Κατώτερο Ηώκαινο. Ο σκελετός τους παρουσιάζει χαρακτηριστικά που τους προσδίδει αναρριχητικές ικανότητες, ενώ αποκλείει τον συνηθισμένο χερσαίο βηματισμό των σημερινών Σαρκοφάγων. Συγκεκριμένα, το μικρό και ευκίνητο σώμα τους τα βοηθούσε να κινούνται εύκολα και γρήγορα ανάμεσα στα δέντρα (Heinrich & Houde, 2006).

Quercygale

Το *Quercygale* (Εικόνα 5) έζησε από το Ηώκαινο έως το Ολιγόκαινο. Πρόκειται για ένα μικρού μεγέθους Σαρκοφάγο ζώο, της οικογένειας Miacidae.. Φυλογενετικές αναλύσεις έδειξαν ότι πρόκειται για αδελφή ομάδα του Nimravidae και κατά συνέπεια της τάξης των Σαρκοφάγων. Απολιθώματα που αντιπροσωπεύουν το συγκεκριμένη ομάδα ζώων βρέθηκαν στην Δυτική Ευρώπη (Γαλλία, Αγγλία, Ελβετία) (Wesley-Hunt & Werdelin, 2005).

Cryptailurus

Τα απολιθώματα των Σαρκοφάγων αυτών υποδηλώνουν θηλαστικά, που εξωτερικά θα προσέγγιζαν τα σημερινά αιλουροειδή και ανήκουν στην οικογένεια των Palaeogalidae. Το μέγεθός τους ήταν μικρό, και εμφάνιζαν ομοιότητες με την οικογένεια των Mustelidae, καθώς είχαν επίμηκες κρανίο και κοντό ρύγχος (Kenagy, 2017). Δείγματά τους βρέθηκαν στη Βόρεια Αμερική και χρονολογούνται στο Μέσο Μειόκαινο (Martin, L.D., Lim, 2001).

Mammacyon

Πρόκειται για ένα γένος που έζησε αποκλειστικά στην Αμερική (Εικόνα 32, Εικόνα 33). Ανήκει στην οικογένεια των Amphicyonidae, και ήταν απ' τα πρώτα Σαρκοφάγα που τοποθετήθηκαν στην οικολογική θέση των κορυφαίων θηρευτών. Η επέκταση των

βοσκοτόπων και των σαβάνων κατά το Ολιγόκαινο με Κατώτερο Μειόκαινο ενίσχυσε την εξάπλωσή τους (Hunt, 2011).

Archaeocyon

Πρόκειται για ένα σαρκοφάγο ζώο (Εικόνες 4, 24, 25), της οικογένειας των Canidae που το μέγεθός του ήταν παραπλήσιο με αυτό της σημερινής αλεπούς (Wang, Xiaoming et. al., 1957). Έζησε κατά το Ολιγόκαινο στην Βόρεια Αμερική και η μορφολογία της οδοντοστοιχίας του υποδεικνύει παμφαγία (Tseng & Wang, 2010).

Otarocyon

Το *Otarocyon* ανήκει στα Canidae, και έζησε την περίοδο του Ολιγοκαίνου στην περιοχή της Αμερικής. Το *Otarocyon*, παρουσιάζει έναν σύγχρονο ανάλογό του, το *Vulpes zerda*, το οποίο ζει στην έρημο της Βόρειας Αφρικής (Wang et. al., 1999).

Hesperocyon

Ανήκει στην υποοικογένεια των Hesperocyoninae, και συνιστά ένα από τα πιο πρωτόγονα μέλη των Canidae (Εικόνες 3, 39). Έζησε από το Κατώτερο Ηώκαινο έως το Μέσο Μειόκαινο, και απολιθώματά τους υποδηλώνουν ένα ενδημικό γένος της Βόρειας Αμερικής (Wang & Xiaoming, 1957).

Hoplophoneus

Πρόκειται για έναν θηρευτή που έζησε για περίπου έξι εκατομμύρια χρόνια στο Ανώτερο Ηώκαινο με Κατώτερο Ολιγόκαινο (Εικόνα 30, Εικόνα 31). Ήταν ενδημικό Σαρκοφάγο της Βόρειας Αμερικής, της οικογένειας Nimravidae, και το μέγεθός του κυμαινόταν από πολύ μικρό έως αυτό μιας σύγχρονης λεοπάρδαλης (Sorkin, 2008). Σύμφωνα με τον Sorkin (2008), το βάρος του μεγαλύτερου είδους εκτιμάται στα 160 kg. Εξωτερικά, παρουσίαζε ομοιότητες με τις σημερινές γάτες, με τη διαφορά ότι το σώμα του ήταν πιο εύρωστο και τα πόδια του πιο κοντά (Hunter & Turner, 1997).

Cephalogale

Πρόκειται για τον πρόγονο των σημερινών αρκούδων (Ursidae). Ανήκει στην τάξη των Σαρκοφάγων και στην οικογένεια Ursidae (Εικόνα 6) και έζησε κατά το Ολιγόκαινο και το Κατώτερο Ηώκαινο στην Βόρεια Αμερική και στην Ευρασία. Το μέγεθός του ήταν ίδιο με αυτό ενός σημερινού ρακούν και η οδοντοστοιχία του υποδηλώνει παμφαγία, η οποία παραμένει ως χαρακτηριστικό στους σύγχρονους αντιπροσώπους τους. Το *Cephalogale* είναι στη βάση του κλάδου των Hemicyoninae των Ursidae (McLellan & Reiner, 1994).

Daphoenus

Τα απολιθώματα του είδους *Daphoenus* (Εικόνες 26, 27, 28) αποδεικνύουν πως, πρόκειται για ένα Σαρκοφάγο θηλαστικό, που έζησε από το Μέσο Ηώκαινο έως το Μέσο Μειόκαινο, στις Ηνωμένες Πολιτείες και στον Καναδά. Συγκεκριμένα, πρόκειται για το πιο συνηθισμένο Σαρκοφάγο της οικογένειας των Amphycionidae, που εμφανίζει το απολιθωματικό αρχείο της Νότιας Αμερικής. Τα *Daphoenus*, αρχικά, έμοιαζαν με τις σημερινές αλεπούδες, ήταν σχετικά μικρόσωμα και ζύγιζαν λιγότερο από 20 kg. Ωστόσο, κατά το τέλος του Ολιγοκαίνου αγγίζαν το βάρος ενός σημερινού λύκου, φτάνοντας στα 30 kg. Το *Daphoenus lambei* ήταν το μικρότερο του είδους, καθώς ζύγιζε μόλις 2 με 4 kg, και αποτέλεσε τον πρόγονο όλων των υπολοίπων (Hunt, 2001). Αντίθετα, το *Daphoenus vetus* αποτέλεσε το

μεγαλύτερο, ενώ όσον αφορά τα εξωτερικά χαρακτηριστικά τους ήταν παρόμοια με αυτά της αρκούδας και του σκύλου (Hunt, 2004).

Βάρος σώματος

Για τον υπολογισμό του σωματικού βάρους των υπό διερεύνηση θηλαστικών χρησιμοποιήθηκαν οι μέθοδοι που αναπτύχθηκαν από την Van Valkenburgh (1990). Οι παράμετροι που θα χρησιμοποιηθούν για την εξαγωγή των αποτελεσμάτων είναι το μήκος του κρανίου και το μήκος του πρώτου κάτω γομφίου m_1 . Χρησιμοποιούνται αυτά τα δύο στοιχεία, και όχι άλλα μέρη του υπόλοιπου σκελετού, καθώς συνήθως αρκούν, ώστε να αναγνωριστούν τα περισσότερα απολιθωμένα θηλαστικά. Ο πρώτος κάτω γομφίος m_1 χρησιμοποιείται στην διεργασία αυτή λόγω του λειτουργικού του χαρακτήρα. Σε συνδυασμό με τον τέταρτο άνω προγόμφιο, συνιστούν ισχυρό εργαλείο τεμαχισμού του κρέατος στα Σαρκοφάγα ζώα και είναι ιδιαίτερα ανεπτυγμένοι (Gingerich, Smith, & Rosenberg, 1982).

Για τους υπολογισμούς του σωματικού βάρους χρησιμοποιήθηκαν οι εξισώσεις που συνδέουν το μήκος του κρανίου με το βάρος του σώματος του θηλαστικού, και οι εξισώσεις που συνδέουν το μήκος του κάτω γομφίου (m_1) με το βάρος του σώματος του θηλαστικού. Η πρώτη εξίσωση αφορά όλα τα σαρκοφάγα, ενώ οι υπόλοιπες χαρακτηρίζουν τις Οικογένειες Canidae, Ursidae, Mustelidae και Felidae. Για τους παρακάτω υπολογισμούς το μήκος του κρανίου και του m_1 πρέπει να έχουν μονάδες τα χιλιοστόμετρα (mm), ενώ το βάρος προκύπτει σε κιλά (kg).

Οι εξισώσεις που συνδέουν το μήκος του κρανίου με το βάρος του σώματος του Σαρκοφάγου, σύμφωνα με την Van Valkenburgh (1990) είναι οι εξείς:

Για όλα τα Σαρκοφάγα

$$\text{LOG (βάρος σώματος)} = 3.13 * \text{LOG (μήκος κρανίου)} - 5.59$$

Για τα Canidae

$$\text{LOG (βάρος σώματος)} = 2.86 * \text{LOG (μήκος κρανίου)} - 5.21$$

Για τα Ursidae

$$\text{LOG (βάρος σώματος)} = 2.02 * \text{LOG (μήκος κρανίου)} - 2.80$$

Για τα Mustelidae

$$\text{LOG (βάρος σώματος)} = 3.39 * \text{LOG (μήκος κρανίου)} - 6.03$$

Για τα Felidae

$$\text{LOG (βάρος σώματος)} = 3.11 * \text{LOG (μήκος κρανίου)} - 5.38$$

Εξισώσεις που συνδέουν το μήκος του κάτω γομφίου m_1 με το βάρος του σώματος του Σαρκοφάγου σύμφωνα με την Van Valkenburgh, 1990 (Gingerich, 1992) :

Για όλα τα Σαρκοφάγα

$$\text{LOG (βάρος σώματος)} = 2.97 * \text{LOG (μήκος } m_1) - 2.27$$

Για τα Canidae

$$\text{LOG (βάρος σώματος)} = 1.82 * \text{LOG (μήκος } m_1) - 1.22$$

Για τα Ursidae

LOG (βάρος σώματος) = $0.49 * \text{LOG} (\mu\eta\kappa\omicron\varsigma\ m1) + 1.26$

Για τα Mustelidae

LOG (βάρος σώματος) = $3.48 * \text{LOG} (\mu\eta\kappa\omicron\varsigma\ m1) - 3.04$

Για τα Felidae

LOG (βάρος σώματος) = $3.05 * \text{LOG} (\mu\eta\kappa\omicron\varsigma\ m1) - 2.15$

Ενδοκρανιακά εκμαγεία

Οι μαλακοί ιστοί, κατά την γενική περίπτωση, δεν μπορούν να απολιθωθούν, καθώς αποσυντίθενται ταχύτατα μετά τον θάνατο του οργανισμού. Εξαιρέση στον παραπάνω κανόνα αποτελεί ο εγκέφαλος, ο οποίος προστατεύεται από μια σκληρή οστέινη κάψα, το νευροκράνιο, η οποία και απολιθώνεται διατηρώντας άθικτες όλες τις λεπτομέρειες της δομής του εξωτερικού εγκεφάλου. Η εγκεφαλική κοιλότητα στα θηλαστικά καταλαμβάνεται στο μεγαλύτερο ποσοστό της από τον εγκέφαλο, με αποτέλεσμα κατά την απολίθωση να δημιουργούνται εκμαγεία τα οποία χαρακτηρίζονται ως ενδοκρανιακά. Υπάρχουν βέβαια και περιπτώσεις θηλαστικών, όπου η αποτύπωση της δομής του εγκεφάλου τους είναι αδύνατη, όπως συμβαίνει για παράδειγμα στα δελφίνια. Το γεγονός αυτό συμβαίνει διότι το πάχος των ιστών που περιβάλλουν τον εγκέφαλο, και συγκεκριμένα αυτό των μηνίγγων, αυξάνεται με το μέγεθος του εγκεφάλου. Τα ενδοκρανιακά εκμαγεία είναι υψίστης σημασίας για την παλαιοντολογική έρευνα, αφού προσφέρουν πληροφορίες μεγάλης ακρίβειας, σε αντίθεση με την μελέτη αληθινών εγκεφάλων, εξαιτίας της παραμόρφωσης που υφίστανται μετά την αφαίρεση από το νευροκράνιο (Lyras, Giannakourouli, Kouvari, & Paradoroulos, 2016).

Στην συγκεκριμένη εργασία θα χρησιμοποιηθούν δύο τύποι ενδοκρανιακών εκμαγείων. Ο πρώτος τύπος περιλαμβάνει τα τεχνητώς κατασκευασμένα εκμαγεία. Ο τρόπος δημιουργίας τους στηρίζεται στην χρήση υγρού latex που εγχύεται στο νευροκράνιο, αφού πρώτα προηγηθεί αφαίρεση του ιζήματος που το πληρούσε (Radinsky, 1968). Ο δεύτερος τύπος περιλαμβάνει τα φυσικά πέτρινα εκμαγεία, που δημιουργούνται όταν το ίζημα που πληροί την εγκεφαλική κοιλότητα λιθοποιείται. Για τη δημιουργία τους είναι αναγκαία η αφαίρεση των οστών που τα περιβάλλουν, η οποία γίνεται είτε μέσω της φυσικής διάβρωσης, είτε εργαστηριακά με την απομάκρυνση, συνήθως, του ημίσεος του ραχιαίου τμήματος του νευροκρανίου. Και με τις δύο παραπάνω μεθόδους, επιτυγχάνεται η πιστή αποτύπωση των εγκεφαλικών ελίκων και αυλάκων των θηλαστικών που μελετώνται. Η δομή της παρεγκεφαλίδας, με τις παραπάνω μεθόδους, δεν γίνεται συνήθως αντιληπτή. Ωστόσο, τα περιγράμματα του σκώλικα και των κύριων λοβών των ημισφαιρίων μπορούν να διακριθούν με ευκολία (L. Radinsky, 1977).

Σχετικό μέγεθος του εγκεφάλου και δείκτης εγκεφαλοποίησης

Η νοημοσύνη των σπονδυλωτών εξελίχθηκε πολλαπλές φορές κατά την πάροδο του γεωλογικού χρόνου, χαρακτηρίζοντας άλλα με υψηλότερο και άλλα με χαμηλότερο δείκτη ευφυΐας. Οι παράγοντες που ρυθμίζουν τις ιδιότητες του εγκεφάλου που σχετίζονται

με τη νοημοσύνη είναι το απόλυτο ή σχετικό μέγεθος του εγκεφάλου, ο φλοιός, και ο δείκτης εγκεφαλοποίησης.

Ο δείκτης εγκεφαλοποίησης εκφράζει το σχετικό μέγεθος του εγκεφάλου και δίνεται από τον λόγο της μετρούμενης μάζας του εγκεφάλου του δείγματος (Ee) προς την αναμενόμενη μάζα του εγκεφάλου (Ea). Στην ουσία με τον λόγο Ee/Ea προσδιορίζεται η απόκλιση του μεγέθους του δείγματος που μελετάται, από το θεωρητικό πρότυπο (Roth & Dicke, 2005). Ο δείκτης εγκεφαλοποίησης προέκυψε σύμφωνα με έναν βασικό κανόνα που ισχύει στα θηλαστικά, βάσει του οποίου το μέγεθος του εγκεφάλου αυξάνει ανάλογα με την αύξηση του σωματικού βάρους του ζώου. Έτσι, υπήρχε η δυνατότητα υπολογισμού της αναμενόμενης εγκεφαλικής μάζας (Ea) κάθε είδους, σε σχέση με το σωματικό του βάρος. Ο δείκτης εγκεφαλοποίησης μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την μέτρηση της εγκεφαλικής μάζας μόνο των θηλαστικών (Willemet, 2013).

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.

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:

$$EQ = brM / (0,12 BM^{(2/3)}) \text{ (Jerison, 1973)}$$

$$EQ = brM / (0,059 BM^{(0,76)}) \text{ (Martin, 1981)}$$

$$EQ = brM / (0,069 BM^{(0,718)}) \text{ (Manger, 2006)}$$

Οι μονάδες που χρησιμοποιούνται για το βάρος είναι σε γραμμάρια (gr).

Δείγματα

Για την παρούσα εργασία χρησιμοποιήθηκαν τα ακόλουθα δείγματα ενδοκρανιακών εκμαγείων απολιθωμένων Κρεόδοντων και Σαρκοφάγων:

Pterodon dasyuroides, MNHN nn, φυσικό εκμαγείο

Hyaenodon crucians, F:AM 75611, εκμαγείο FMNH PM 57150

Hyanodon horridus, AMNH 94760, εκμαγείο FMNH PM 57143

Megistotherium osteothlastes, NHM M26515, εκμαγείο FMNH PM 57142

Apteronodon macrognathus, AMNH 13237, εκμαγείο FMNH PM57145

Cynohyaenodon cayluxi, NMHN P10, εκμαγείο FMNH PM57150

Vulpavus palustris, AMNH 19000, φυσικό εκμαγείο

Quercygale angustidens, MNHN nn, φυσικό εκμαγείο

Daphoenus hartshornianus, AMNH 9757, φυσικό εκμαγείο

Daphoenus vetus, PU 12588, φυσικό εκμαγείο

Hesperocyon gregarium, AMNH 39476, φυσικό εκμαγείο

Otarocyon cooki, F:AM 49043, εκμαγείο FMNH PM58987

Archaeocyon leptodus, F:AM 49031, φυσικό εκμαγείο.

Mammacyon ferocior, F:AM 54134 εκμαγείο, FMNH PM 59007

Hoplophoneus primaevus, AMNH 460, φυσικό εκμαγείο

Cephalogale minor, MNHN ηη, εκμαγείο FMNH PM 59026

Δημιουργία ψηφιακών μοντέλων και ανάλυση

Τα ενδοκρανιακά εκμαγεία σαρώθηκαν με την βοήθεια ενός NextEngine τρισδιάστατου (3D) σαρωτή laser. Τα αποτελέσματα που προέκυψαν απ' την σάρωση μετατράπηκαν σε μοντέλα κλειστού πλέγματος και εισαχθήκανε στο Blender, για τον υπολογισμό του όγκου τους και της και της περιοχής του φλοιού. Το Blender είναι ένα λογισμικό γραφικών υπολογιστή ανοικτού κώδικα 3D που χρησιμοποιείται στον τομέα των τεχνών αλλά και για επιστημονικές αναλύσεις και απεικονίσεις. Χρησιμοποιώντας τα εργαλεία μέτρησης του Blender υπολογίστηκε ο όγκος των ενδοκρανιακών εκμαγείων (Lyras et al., 2016).

Βάρος του εγκεφάλου

Για την μελέτη του εγκεφάλου των απολιθωμένων ειδών χρησιμοποιούνται τα ενδοκρανιακά εκμαγεία, καθώς συνιστούν το μοναδικό τεκμήριο σε ότι αφορά τον εγκέφαλό τους. Ωστόσο, στα εκμαγεία αυτά, δεν αποτυπώνονται μόνο οι εγκεφαλικοί ιστοί, αλλά επίσης μπορούν να καταγραφούν όλοι οι ιστοί που περιβάλλουν τον εγκέφαλο, δηλαδή τα κρανιακά νεύρα, τα αιμοφόρα αγγεία, και οι μήνιγγες. Γι' αυτόν τον λόγο είναι δύσκολο να εκτιμηθεί το ακριβές μέγεθος των εγκεφάλων των Σαρκοφάγων που έχουν εξαφανιστεί (Benoit, 2015). Σύμφωνα με τον Benoit (2015), για τον υπολογισμό της πραγματικής μάζας του εγκεφάλου, μπορεί να χρησιμοποιηθεί η παρακάτω εξίσωση. Η μάζα του εγκεφάλου συμβολίζεται ως BM με μονάδες τα γραμμάρια (gr), ενώ η κρανιακή χωρητικότητα αναπαρίσταται ως CC με μονάδες τα κυβικά εκατοστά (cm³).

$$BM = [0,8877 \times CC] - 2,9408$$

Αποτελέσματα

Βάρος σώματος

Mammacyon

Βαρός (*Mammacyon ferocior*): 136,7 kg.

Ο υπολογισμός του βάρους στηρίχθηκε στο δείγμα F:AM 54134 (Εικόνα 32). Ο υπολογισμός έγινε χρησιμοποιώντας την εξίσωση της Valkenburgh (1990) που συνδέει το βάρος του

σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα σαρκοφάγα. Το μήκος του κρανίου μετρήθηκε ως 294 mm. Για τη μέτρηση του χρησιμοποιήθηκε η εικόνα 30 του (Hunt, 2011).

Vulpavus

Βάρος (*Vulpavus palustris*) : 3,72 kg

Χρησιμοποιώντας το φυσικό εκμαγείο του *V. Palustris* (Εικόνα 18), μετρήθηκε το μήκος του κρανίου του δείγματος AMNH 1900 ίσο με 93 mm. Ο υπολογισμός έγινε χρησιμοποιώντας την εξίσωση της Valkenburgh (1990), που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα σαρκοφάγα.

Megistotherium

Βάρος (*Megistotherium Osteothlastes*) : 500 kg

Για την λήψη του σωματικού βάρους του *Megistotherium*, χρησιμοποιήθηκε ο Πίνακας 1 από τον Sorkin (2008). Το Δείγμα M26173 αντιστοιχεί στο *Megistotherium Osteothlastes*, και η μέτρηση του βάρους βασίστηκε στο μήκος του κρανίου του (Savage, 1973). Το βάρος αναφέρεται στη μέγιστη μάζα σώματος που εκτιμήθηκε για το συγκεκριμένο Κρεόδοντο.

Pterodon

Βάρος (*Pterodon dasyuroides*): 93,08 kg

Για το συγκεκριμένο Κρεόδοντο χρησιμοποιήθηκε το μήκος του κρανίου του *Pterodon dasyuroides*, που βρέθηκε ίσο με 260 mm. Οι μετρήσεις γίνανε στο φυσικό εκμαγείο του δείγματος MNHN ηη, και για τον υπολογισμό του βάρους χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση της Valkenburgh (1990), που συνδέει το μήκος του κρανίου με το βάρος του σώματος για όλα τα σαρκοφάγα.

Apterodon

Βάρος (*Apterodon macrognathus*) : 93,08 kg

Με βάση το δείγμα AMNH 13237, υπολογίστηκε ότι το μήκος του κρανίου του *A. macrognathus* ισούται με 260 mm (Εικόνα 27). Το βάρος του ισούται με αυτό του *Pterodon dasyuroides*, καθώς παρουσιάζουν το ίδιο μήκος κρανίου, και άρα χρησιμοποιείται η ίδια εξίσωση της Valkenburgh (1990).

Hyaenodon

Βάρος (*Hyaenodon crucians*): 29,44 kg

Βάρος (*Hyanodon horridus*): 196,3 kg

Στην συγκεκριμένη περίπτωση χρησιμοποιήθηκαν δύο διαφορετικά δείγματα *Hyaenodon*. Το πρώτο αφορά το *Hyaenodon crucians*, όπου το μήκος του κρανίου του μετρήθηκε ίσο με 180 mm από το δείγμα F:AM 75611 (Εικόνα 21). Για το *Hyanodon horridus* χρησιμοποιήθηκε το δείγμα AMNH 94760 και το μήκος του κρανίου βρέθηκε στα 330 mm. Για τον υπολογισμό του βάρους και των δύο κρεόδοντων χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση της Valkenburgh (1990), που αφορά όλα τα σαρκοφάγα, και συνδέει το μήκος του κρανίου με το βάρος του σώματος.

Viverravus

Βάρος (*Viverravus gracilis*) : 0,73 kg

Οι μετρήσεις στηρίχθηκαν στην έρευνα του Bown (1982). Το βάρος υπολογίστηκε από την εξίσωση της Valkenburgh (1990), που συνδέει το μήκος του πρώτου κάτω γομφίου με το βάρος του σώματος. Το μήκος του m1 πάρθηκε από δείγμα USNM 251648 και ισούται με 5,25 mm (Bown, 1982).

Quercygale

Βάρος (*Quercygale angustidens*) : 8,27 kg

Για να υπολογιστεί το βάρος του *Q. angustidens* χρησιμοποιήθηκε το δείγμα MNHN, από την εργασία του Radinsky (1977). Το μήκος του κρανίου ισούται με 120 mm. Ο Radinsky στην εργασία του, το αναφέρει ως *Procynodictis angustidens*. Το βάρος εκτιμήθηκε σύμφωνα με την γενική εξίσωση της Valkenburgh (1990), που συνδέει το μήκος του κρανίου με το βάρος του σώματος.

Archaeocyon

Βάρος (*Archaeocyon leptodus*) : 3,026 kg

Από την Εικόνα 7. των Wang et al (1999), στο δείγμα UNSM 25399 μετρήθηκε το μήκος του κρανίου του *Archaeocyon leptodus*, ίσο με 97,69 mm (Wang, Tedford, & Taylor, 1999). Έπειτα, χρησιμοποιήθηκε η αντίστοιχη εξίσωση των Canidae που συνδέει το μήκος του κρανίου με το βάρος του σώματος (Valkenburgh, 1990).

Otarocyon

Βάρος (*Otarocyon cooki*) : 1,822 kg

Το μέγεθος του κάτω πρώτου γομφίου (m1) του *O. Cooki* βασίστηκε στο δείγμα SDSM 54308, του παραρτήματος 3 των Wang et al (1999) και ισούται με 6,51 mm (Wang, Tedford and Taylor, 1999). Το βάρος του υπολογίστηκε με τη βοήθεια της εξίσωσης της Valkenburgh (1990), που συνδέει το μήκος του m1 με το βάρος του σώματος, για τα Canidae.

Hesperocyon

Βάρος (*Hesperocyon gregarius*): 1,89 kg

Οι μετρήσεις που χρησιμοποιήθηκαν έγιναν από τον Radinsky (1982). Το δείγμα *H. gregarius* χρονολογείται στο Μέσο Ολιγόκαινο, και το μήκος του κρανίου του ισούται με 83 mm, σύμφωνα με τον Πίνακα 3 του (Radinsky, 1982). Ο υπολογισμός του βάρους πραγματοποιήθηκε σύμφωνα την εξίσωση της Valkenburgh (1990) που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για τα Canidae.

Hoplophoneus

Βάρος (*Hoplophoneus primaevus*) : 28,20 kg

Στην συγκεκριμένη περίπτωση χρησιμοποιήθηκε το κρανίο του *H. primaevus* του δείγματος AMNH 460 και το μήκος του μετρήθηκε ίσο με 177.5 mm. Για τον υπολογισμό του βάρους επιλέχθηκε η γενική εξίσωση που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα Σαρκοφάγα (Van Valkenburgh, 1990).

Cephalogale

Βάρος (*Cephalogale minor*) : 13,61 kg

Σύμφωνα με τις μετρήσεις του Filhol (1882), το μήκος των πρώτων κατώτερων γομφίων (m1) του *C. minor*, είναι ίσο με 14 mm (Bonis, 2013). Για την εύρεση του σωματικού βάρους χρησιμοποιήθηκε το μήκος του m1 σε σχέση με το μέγεθος του σώματος μέσα από την εξίσωση της Van Valkenburgh (1990) για όλα τα Σαρκοφάγα, και όχι η εξίσωση των Ursidae.

Thinocyon

Βάρος (*Thinocyon velox*): 1,53 kg

Σύμφωνα με τις μετρήσεις του Radinsky (1977), το μήκος του κρανίου του *Thinocyon velox* υπολογίστηκε με βάση το δείγμα AM 12631 ίσο με 70 mm (Radinsky, 1977). Στη συνέχεια χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση της Van Valkenburgh (1990), που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα Σαρκοφάγα.

Tritemnodon

Βάρος (*Tritemnodon agilis*): 18,40 kg

Για τον υπολογισμό του βάρους του *Tr. agilis* χρησιμοποιήθηκαν οι μετρήσεις του Radinsky (1977). Σύμφωνα με τις παραπάνω, το μήκος του κρανίου του δείγματος YPM 10073 υπολογίστηκε ίσο με 155 mm. Επίσης, χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα Σαρκοφάγα (Van Valkenburgh, 1990).

Patriofelis

Βάρος (*Patriofelis ulta*): 82,33 kg

Σύμφωνα με τον Radinsky (1997), το μήκος του κρανίου του *P. ulta* μετρήθηκε στο δείγμα UVP 9502 ίσο με 250 mm, ενώ για το βάρος χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα Σαρκοφάγα (Van Valkenburgh, 1990).

Palaeogale

Βάρος (*Palaeogale lagopus*): 0,50 kg

Χρησιμοποιήθηκε το δείγμα FAM 63364, όπου μετρήθηκε το μήκος του κρανίου ίσο με 48 mm (Radinsky, 1997). Για τον υπολογισμό του βάρους χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση της Van Valkenburgh (1990), με την οποία το βάρος του σώματος συνδέεται με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα Σαρκοφάγα.

Daphoenus

Βάρος (*D. hartshornianus*): 29,45 kg

Βάρος (*D. vetus*): 40.95 kg

Για τον υπολογισμό του βάρους του Σαρκοφάγου αυτού χρησιμοποιήθηκαν δύο είδη, το *Daphoenus hartshornianus* και το *Daphoenus vetus*. Για το πρώτο χρησιμοποιήθηκε το φυσικό εκμαγείο AMNH 9757, και το μήκος του κρανίου μετρήθηκε ίσο με 180 mm (Εικόνα 28). Για το *D. vetus* χρησιμοποιήθηκε το φυσικό εκμαγείο PU 12588 και το μήκος του κρανίου βρέθηκε ίσο με 200 mm. Τα βάρη τους υπολογίστηκαν σύμφωνα με την εξίσωση της Van Valkenburgh (1990), που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου, για όλα στα Σαρκοφάγα.

Cynohyaenodon

Βάρος (*C. cayluxi*): 6,48 kg

Το βάρος του *Cynohyaenodon cayluxi* υπολογίστηκε χρησιμοποιώντας το δείγμα NMHN P10 (Εικόνα 22), και το μήκος του κρανίου του βρέθηκε ίσο με 111 mm. Με την βοήθεια της εξίσωσης που συνδέει το βάρος του σώματος με το ολικό μήκος του κρανίου για όλα τα Σαρκοφάγα (Valkenburgh, 1990), υπολογίστηκε το βάρος του.

Δείκτης Εγκεφαλοποίησης

Για τον υπολογισμό του δείκτη εγκεφαλοποίησης (EQ) χρειάζεται να γνωρίζουμε το βάρος σώματος (BM) και το βάρος του εγκεφάλου (brM) των θηλαστικών που μελετώνται. Τα βάρη των εγκεφάλων προέκυψαν από τις τιμές των όγκων των εγκεφάλων. Στον πίνακα 1 παρατίθενται όλα τα στοιχεία που αφορούν τα δείγματα της παρούσας εργασίας, και τα οποία θα χρησιμοποιηθούν για τον υπολογισμό τριών δεικτών εγκεφαλοποίησης, μέσω των εξισώσεων του Jerison (1973), του Martin (1981) και του Manger (2006).

Πίνακας 1: Κατάλογος με το βάρος σώματος (BM) και τον Όγκο του Εγκεφάλου των Σαρκοφάγων και των Κρεόδοντων, που θα χρησιμοποιηθεί για τον υπολογισμό των δεικτών εγκεφαλοποίησης.

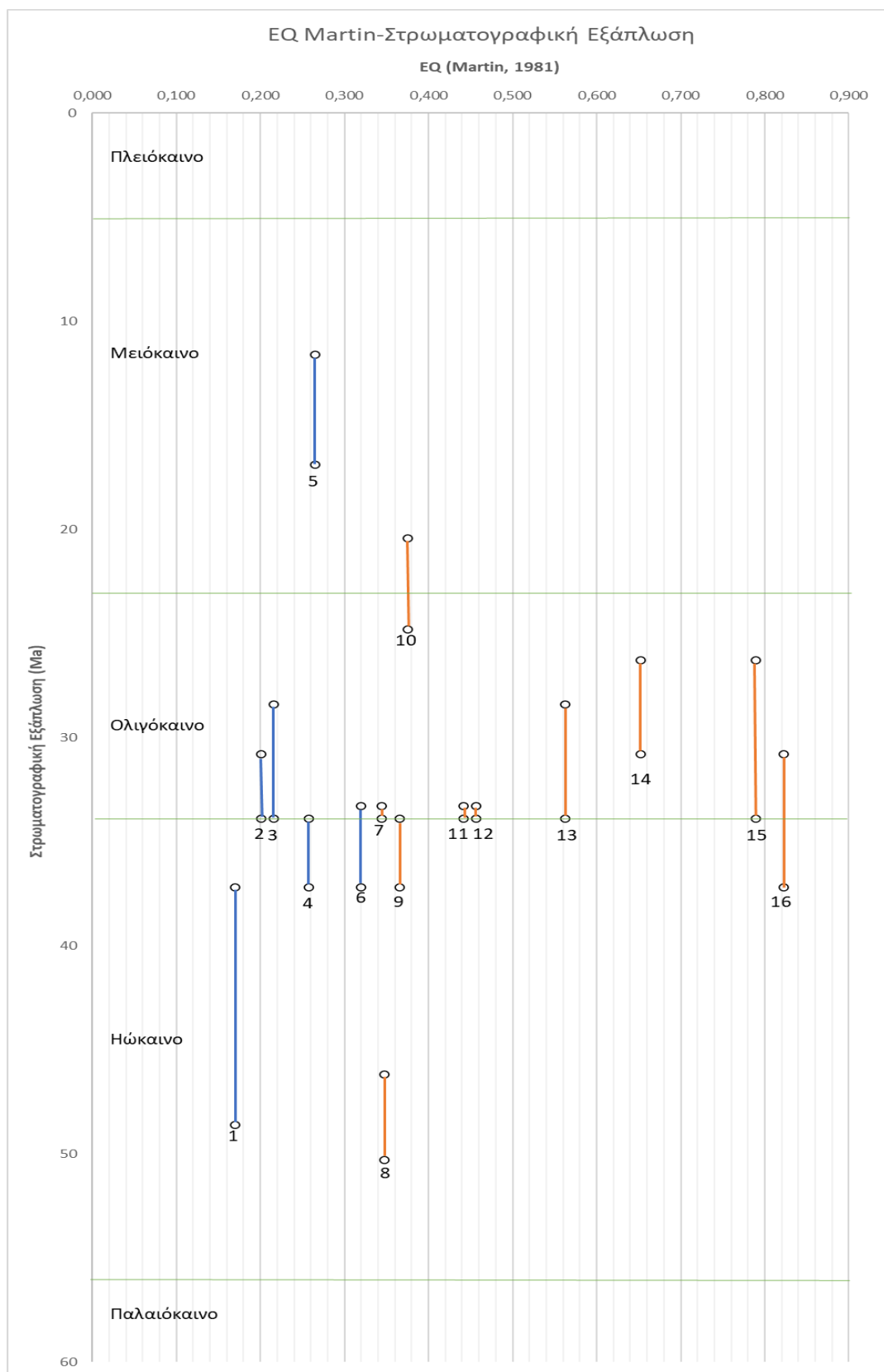
Είδος	BM (kg)	Όγκος Εγκεφάλου (cm ³)
<i>Vulpavus palustris</i>	3,72	10.6
<i>Megistotherium osteothlastes</i>	500	335
<i>Pterodon dasyuroides</i>	93,08	60
<i>Apterodon macrognathus</i>	93,08	76
<i>Hyaenodon crucians</i>	29,44	47
<i>Hyanodon horridus</i>	196,3	125
<i>Mammacyon ferocior</i>	136,7	177
<i>Quercygale angustidens</i>	8,27	20.5
<i>Archaeocyon leptodus</i>	3,026	17
<i>Otarocyon cooki</i>	1,822	14
<i>Hesperocyon gregarius</i>	1,89	15
<i>Hoplophoneus primaevus</i>	28,20	65
<i>Cephalogale minor</i>	13,61	46
<i>Daphoenus hartshornianus</i>	29,45	65
<i>Daphoenus vetus</i>	40,95	65
<i>Cynohyaenodon cayluxi</i>	6,48	12

Πίνακας 2: Δείκτες Εγκεφαλοποίησης που προέκυψαν από τις εξισώσεις των Jerison (1973), Martin (1981) και Manger (2006).

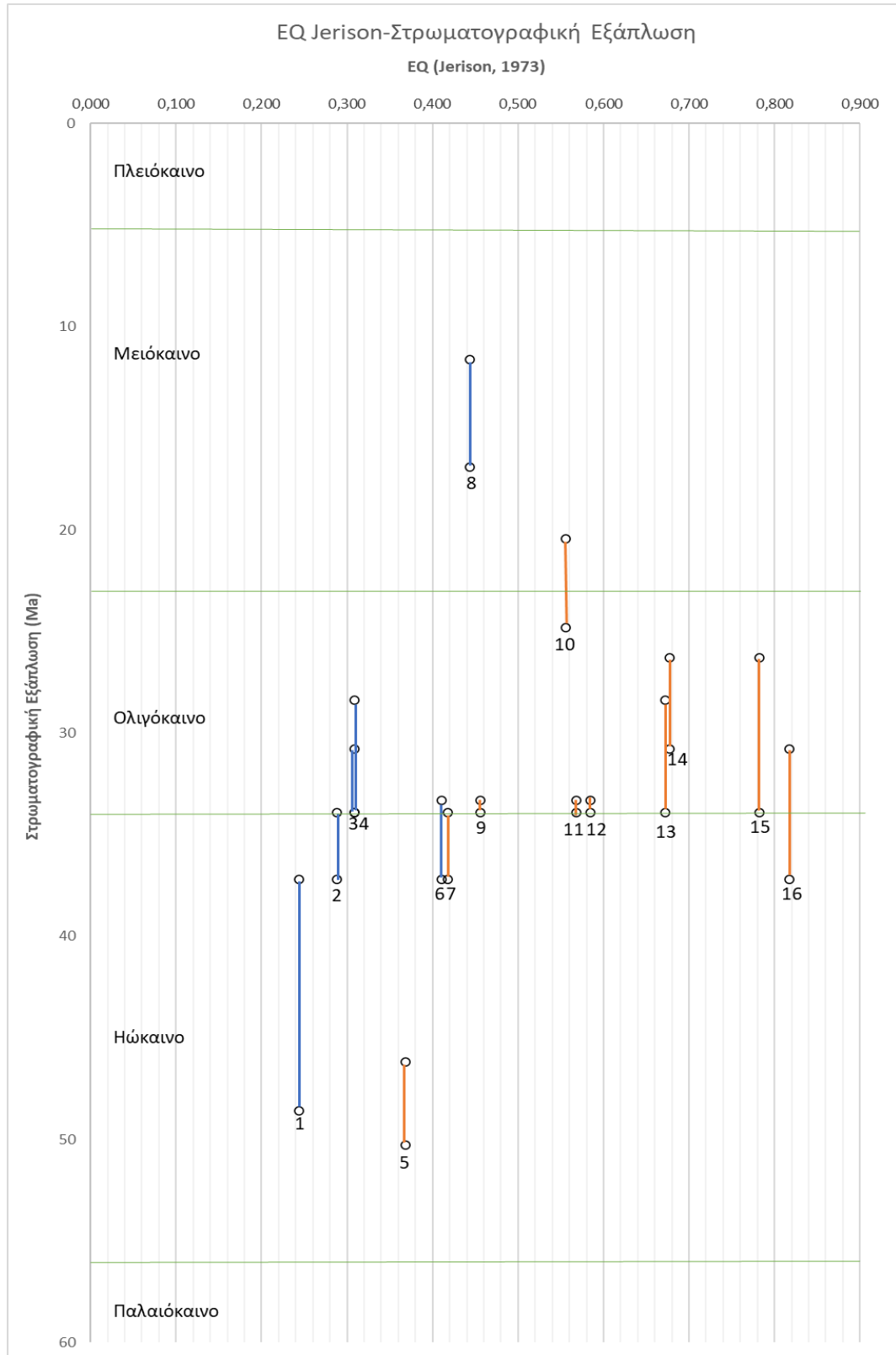
Είδος	EQ (Jerison, 1973)	EQ (Martin, 1981)	EQ (Manger, 2006)
<i>Vulpavus palustris</i>	0,368	0,347	0,420
<i>Megistotherium Osteothlastes</i>	0,443	0,265	0,393
<i>Pterodon dasyuroides</i>	0,243	0,170	0,235
<i>Apterodon macrognathus</i>	0,308	0,216	0,298
<i>Hyaenodon crucians</i>	0,411	0,320	0,421
<i>Hyanodon horridus</i>	0,308	0,201	0,287
<i>Mammacyon ferocior</i>	0,556	0,375	0,527
<i>Quercygale angustidens</i>	1,310	1,347	1,565
<i>Archaeocyon leptodus</i>	0,677	0,652	0,780
<i>Otarocyon cooki</i>	1,413	1,550	1,750
<i>Hesperocyon gregarious</i>	0,818	0,822	0,965
<i>Hoplophoneus primaevus</i>	0,585	0,457	0,601
<i>Cephalogale minor</i>	0,230	0,165	0,225
<i>Daphoenus hartshornianus</i>	0,568	0,442	0,582
<i>Daphoenus vetus</i>	0,456	0,344	0,460
<i>Cynohyaenodon cayluxi</i>	0,288	0,258	0,319

Η εξέλιξη του μεγέθους του εγκεφάλου

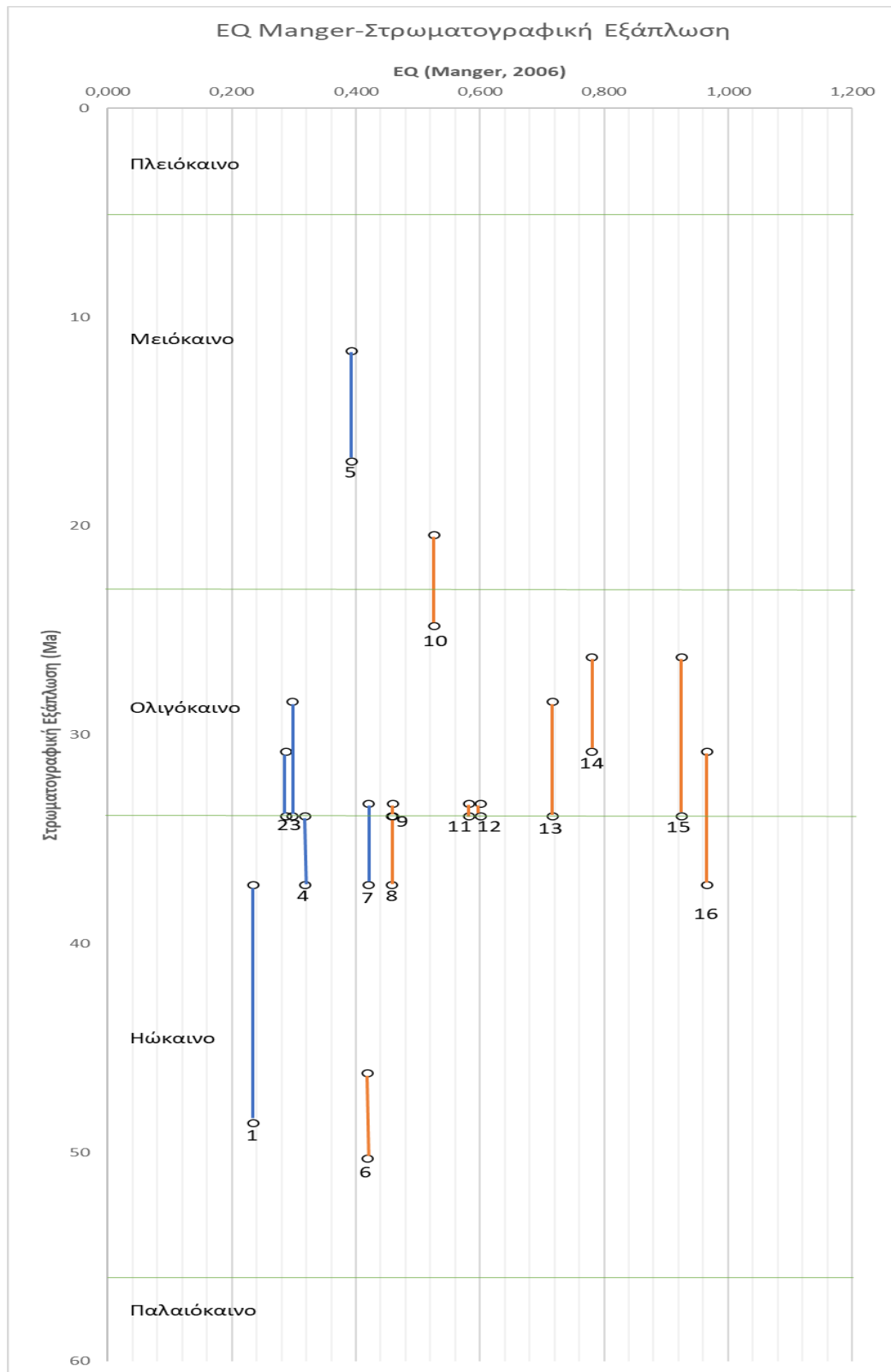
Χρησιμοποιώντας τα δεδομένα του Πίνακα 2. δημιουργήθηκαν τα παρακάτω διαγράμματα, που αναπαριστούν την αύξηση του δείκτη εγκεφαλοποίησης των Σαρκοφάγων και των Κρεόδοντων, σε σχέση με την στρωματογραφική τους εξάπλωση. Με μπλε χρώμα απεικονίζονται τα Κρεόδοντα, ενώ με πορτοκαλί τα Σαρκοφάγα.



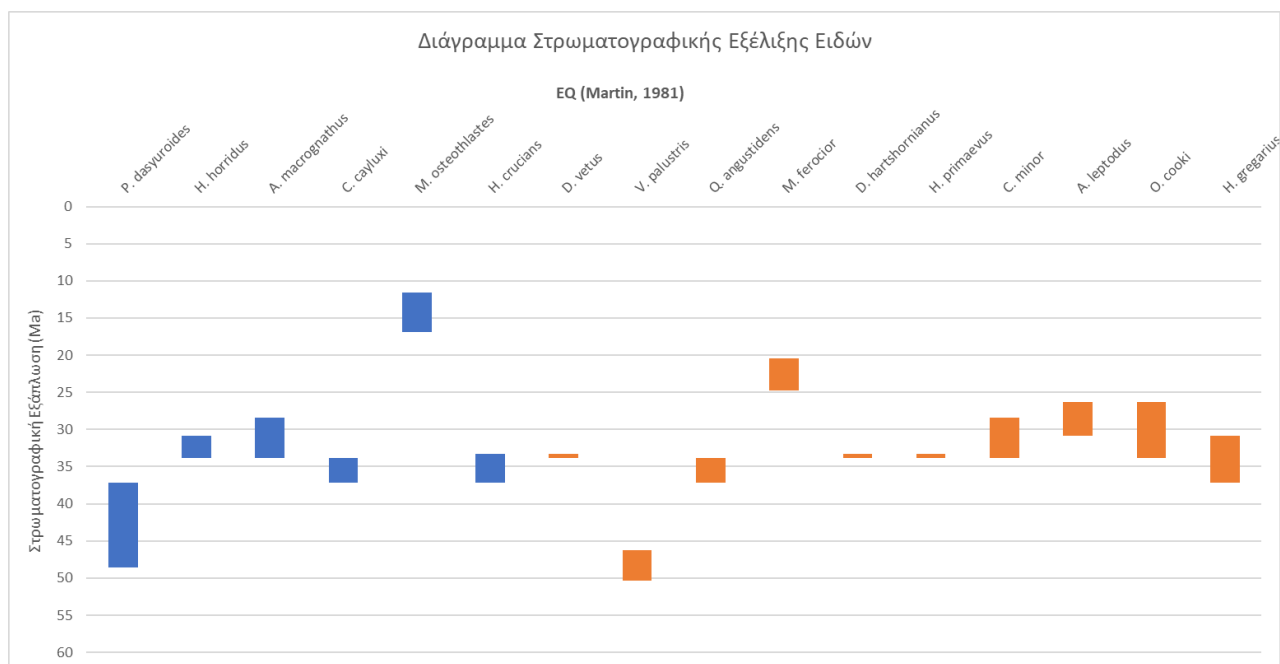
Εικόνα 9: Δείκτης Εγκεφαλοποίησης EQ (Martin, 1981) σε σχέση με την Στρωματογραφική Εξάπλωση (Ma) των σαρκοβόρων ζώων του Παλαιογενούς. 1. *P. dasyuroides* 2. *H. horridus* 3. *A. macrognathus* 4. *C. cayluxi* 5. *M. osteothlastes* 6. *H. crucians* 7. *D. vetus* 8. *V. palustris* 9. *Q. angustidens* 10. *M. ferocior* 11. *D. hartshornianus* 12. *H. primaevus* 13. *C. minor* 14. *A. leptodus* 15. *O. cooki* 16. *H. gregarius*.



Εικόνα 10: Δείκτης Εγκεφαλοποίησης EQ (Jerison, 1973) σε σχέση με την Στρωματογραφική Εξάπλωση (Ma) των σαρκοβόρων ζώων του Παλαιογενούς. 1. *P. dasyuroides* 2. *C. cayluxi* 3. *A. macrognathus* 4. *H. horridus* 5. *V. palustris* 6. *H. crucians* 7. *Q. angustidens* 8. *M. osteothlastes* 9. *D. vetus* 10. *M. ferocior* 11. *D. hartshornianus* 12. *H. primaevus* 13. *C. minor* 14. *A. leptodus* 15. *O. cooki* 16. *H. gregarius*.



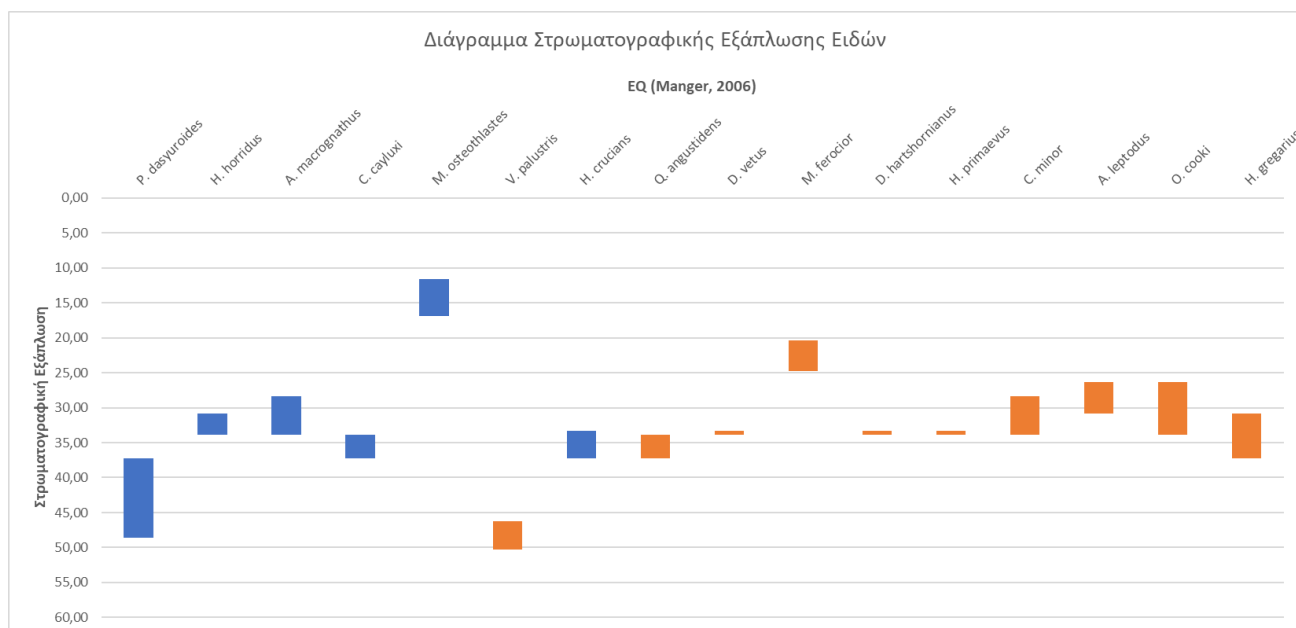
Εικόνα 11: Δείκτης Εγκεφαλοποίησης EQ (Manger, 2006) σε σχέση με την Στρωματογραφική Εξάπλωση (Ma) των σαρκοβόρων ζώων του Παλαιογενούς. 1. *P. dasyuroides* 2. *H. horridus* 3. *A. macrognathus* 4. *C. cayluxi* 5. *M. osteothlastes* 6. *V. palustris* 7. *H. crucians* 8. *Q. angustidens* 9. *D. vetus* 10. *M. ferocior* 11. *D. hartshornianus* 12. *H. primaevus* 13. *C. minor* 14. *A. leptodus* 15. *O. cooki* 16. *H. gregarius*.



Εικόνα 12: Διάγραμμα που απεικονίζει τα είδη σε σχέση με την στρωματογραφική τους εξάπλωση. Στον οριζόντιο άξονα, τα είδη τοποθετήθηκαν ποιοτικά, από τον μικρότερο προς τον μεγαλύτερο δείκτη εγκεφαλοποίησης (Martin, 1981).

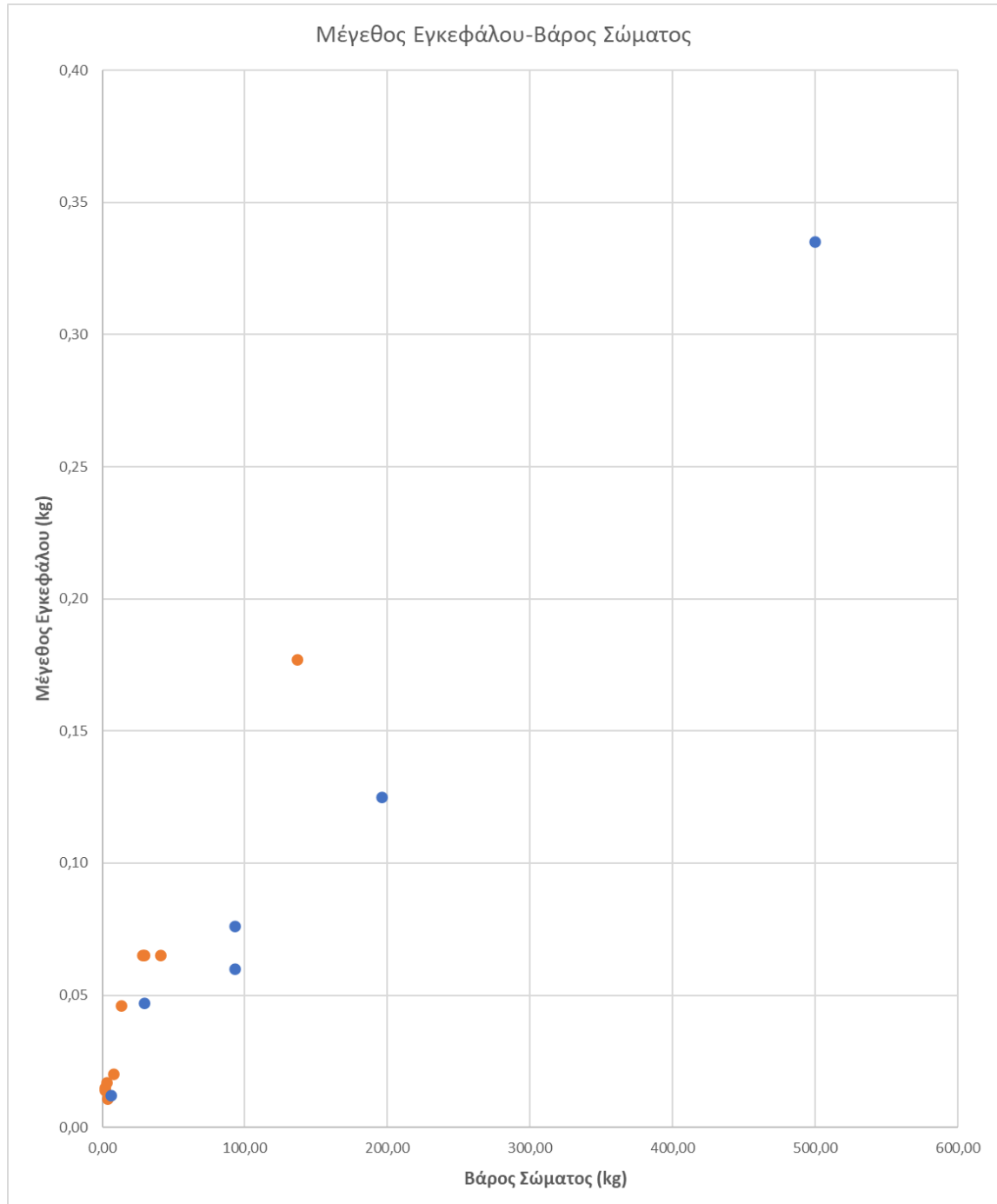


Εικόνα 13 : Διάγραμμα που απεικονίζει τα είδη σε σχέση με την στρωματογραφική τους εξάπλωση. Στον οριζόντιο άξονα, τα είδη τοποθετήθηκαν ποιοτικά, από τον μικρότερο προς τον μεγαλύτερο δείκτη εγκεφαλοποίησης (Jerison, 1973) .

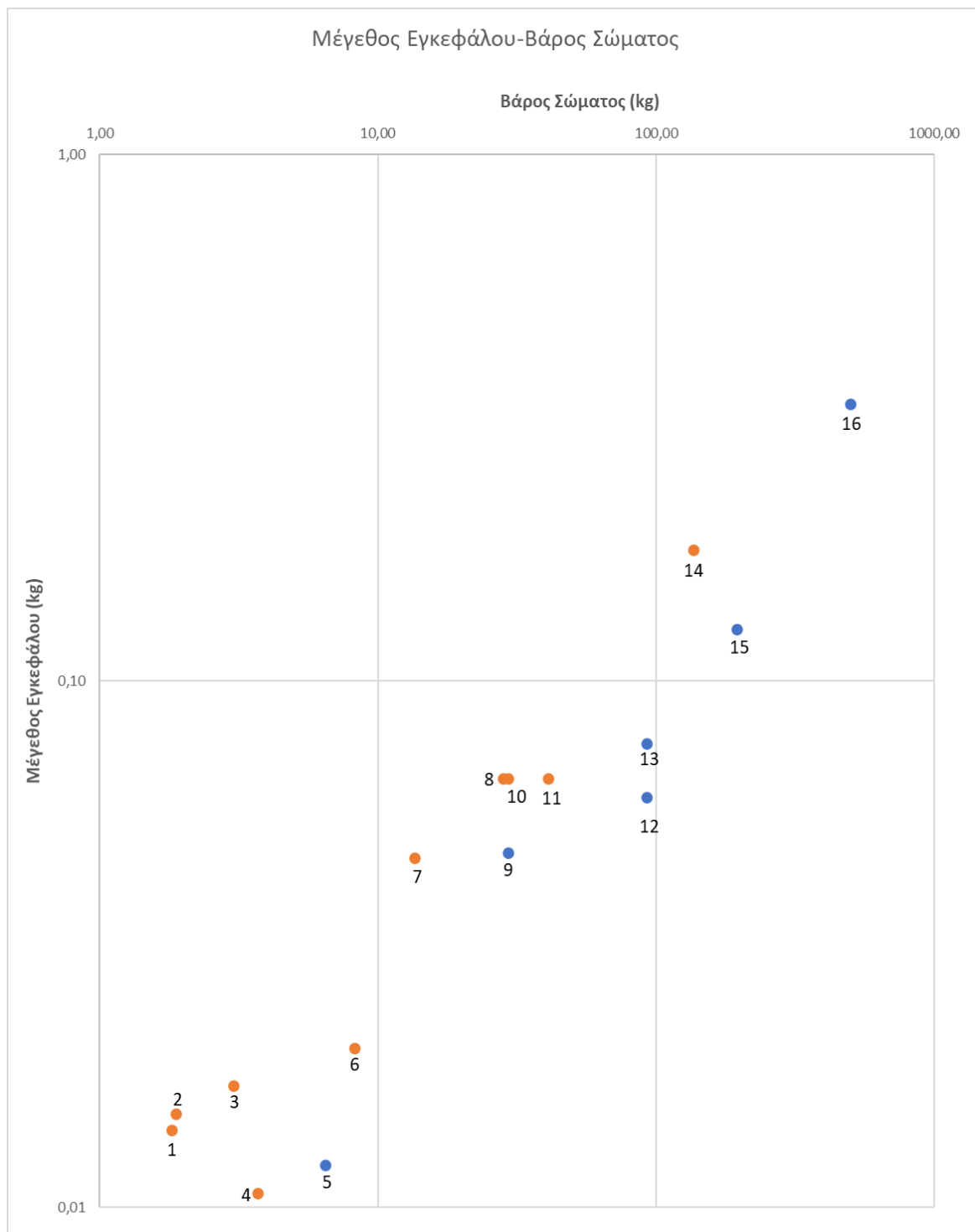


Εικόνα 14: Διάγραμμα που απεικονίζει τα είδη σε σχέση με την στρωματογραφική τους εξάπλωση. Στον οριζόντιο άξονα, τα είδη τοποθετήθηκαν ποιοτικά, από τον μικρότερο προς τον μεγαλύτερο δείκτη εγκεφαλοποίησης (Manger, 2006).

Στη συνέχεια δημιουργήθηκαν τα παρακάτω Διαγράμματα Διασποράς, στα οποία απεικονίζεται το μέγεθος του εγκεφάλου σε σχέση με το βάρος του σώματος, για όλα τα Σαρκοφάγα και τα Κρεόδοντα, που μελετώνται στην παρούσα εργασία. Το Διάγραμμα της Εικόνας 15 χαρακτηρίζεται από αριθμητική κλίμακα, ενώ το Διάγραμμα της Εικόνας 16 από λογαριθμική κλίμακα.



Εικόνα 15: Διάγραμμα που απεικονίζει την σχέση του Μεγέθους του Εγκεφάλου (kg) με το Βάρος Σώματος (kg) των Σαρκοφάγων και των Κρεόδοντων του Παλαιογενούς, σε αριθμητική κλίμακα: *Otarocyon cooki*, *Hesperocyon gregarius*, *Archaeocyon leptodus*, *Vulpranus palustris*, *Cynohyaenodon cayluxi*, *Quercygale angustidens*, *Cephalogale minor*, *Hoplophoneus primaevus*, *Hyaenodon crucians*, *Daphoenus hartshornianus*, *Daphoenus vetus*, *Pterodon dasyuroides*, *Apterodon macrognathus*, *Mammacyon ferocior*, *Hyanodon horridus*, *Megistotherium Osteothlastes*.



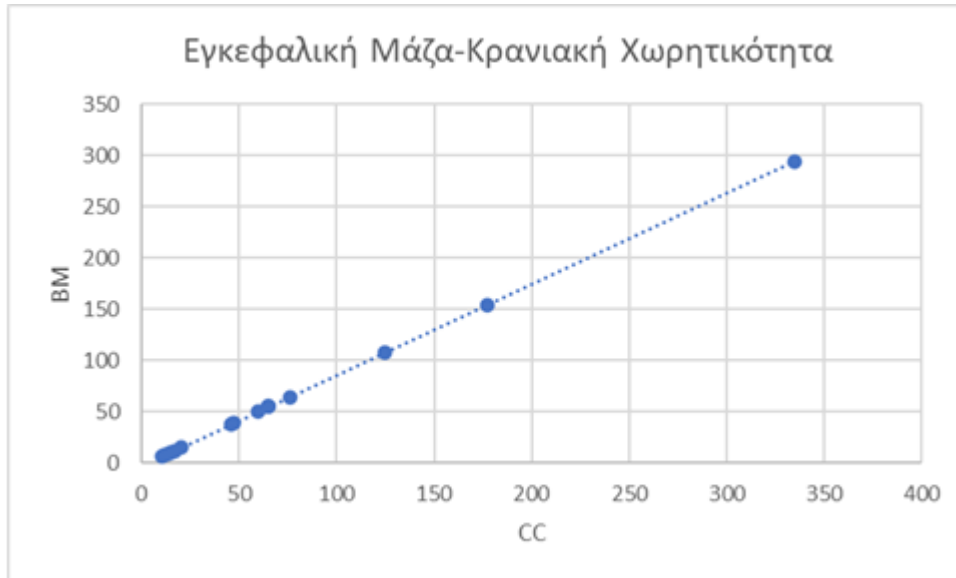
Εικόνα 16: Διάγραμμα που απεικονίζει την σχέση του Μεγέθους του Εγκεφάλου (kg) με το Βάρος Σώματος (kg) των Σαρκοφάγων και των Κρεόδοντων του Παλαιογενούς, σε λογαριθμική κλίμακα: 1. *Otarocyon cooki* 2. *Hesperocyon gregarius* 3. *Archaeocyon leptodus* 4. *Vulpavus palustris* 5. *Cynohyaenodon cayluxi* 6. *Quercygale angustidens* 7. *Cephalogale minor* 8. *Hoplophoneus primaevus* 9. *Hyaenodon crucians* 10. *Daphoenus hartshornianus* 11. *Daphoenus vetus* 12. *Pterodon dasyuroides* 13. *Apterodon macrognathus* 14. *Mammacyon ferocior* 15. *Hyaenodon horridus* 16. *Megistotherium Osteothlastes*.

Πραγματική μάζα εγκεφάλου

Με την βοήθεια της εξίσωσης του Benoit (2015), υπολογίστηκαν οι μάζες των εγκεφάλων των Κρεόδοντων και των Σαρκοφάγων που μελετώνται στην παρούσα εργασία. Έτσι :

Πίνακας 3: Η πραγματική μάζα του εγκεφάλου σε gr, συγκριτικά με τον όγκο του εγκεφάλου των Σαρκοφάγων και των Κρεόδοντων που μελετώνται στην παρούσα εργασία.

Είδος	Πραγματική Μάζα Εγκεφάλου (gr)	Όγκος Εγκεφάλου (cm ³)
<i>Vulpavus palustris</i>	6,46	10,6
<i>Megistotherium osteothlastes</i>	294,44	335
<i>Pterodon dasyuroides</i>	50,32	60
<i>Apterodon macrognathus</i>	64,52	76
<i>Hyaenodon crucians</i>	38,78	47
<i>Hyanodon horridus</i>	108,02	125
<i>Mammacyon ferocior</i>	154,18	177
<i>Quercygale angustidens</i>	15,26	20,5
<i>Archaeocyon leptodus</i>	12,15	17
<i>Otarocyon cooki</i>	9,49	14
<i>Hesperocyon gregarious</i>	10,37	15
<i>Hoplophoneus primaevus</i>	54,76	65
<i>Cephalogale minor</i>	37,89	46
<i>Daphoenus hartshornianus</i>	54,76	65
<i>Daphoenus vetus</i>	54,76	65
<i>Cynohyaenodon cayluxi</i>	7,71	12



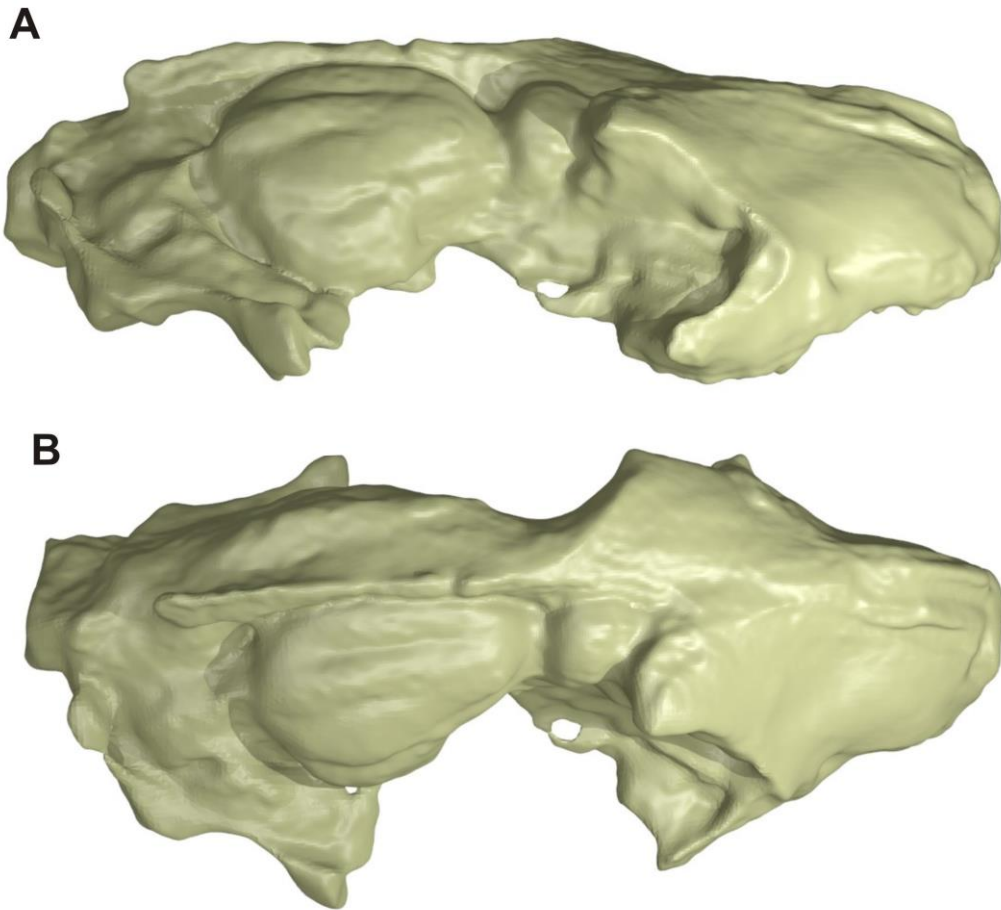
Εικόνα 17: Διάγραμμα που απεικονίζεται η πραγματική μάζα του εγκεφάλου (BM σε gr) σε σχέση με την κρανιακή κοιλότητα / Όγκος εγκεφάλου (CC σε cm³).

Η εξέλιξη του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων

Η εξέλιξη του εγκεφαλικού φλοιού των αρχαιότερων Σαρκοφάγων μπορεί να ερευνηθεί μέσω της συγκριτικής μελέτης μεταξύ των εγκεφάλων των σύγχρονων σαρκοφάγων, και των ενδοκρανιακών εκμαγείων των *Vulpranus* και *Quercygale*. Ο εγκεφαλικός φλοιός του *Vulpranus* (Εικόνα 18) είχε δύο αύλακες οι οποίες είναι ομόλογες των πλάγιων και υπερσουλβιανών αυλάκων των σύγχρονων Σαρκοφάγων. Ο εγκεφαλικός φλοιός του *Quercygale* (Εικόνα 19) διέθετε επίσης δύο αύλακες, οι οποίες όμως ήταν μεγαλύτερες σε μήκος από τις αντίστοιχες του *Vulpranus*. Η πρόσθια επέκταση της πλάγιας αύλακας είναι ομόλογη της μετωπιαίας αύλακας. Η επέκταση της πλάγιας αύλακας προς την ουραία κατεύθυνση είναι μεγαλύτερη στο *Quercygale*. Η κοιλιακή διόγκωση που παρατηρείται στην οπίσθια ρινική σχισμή οφείλεται στην επιμήκυνση της υπερσουλβιανής αύλακας μέχρι το σημείο που ξεκινά η επέκταση του κροταφικού λοβού. Στο ουραίο ακρο της υπερσουλβιανής αυλακας εμφανίζεται ένα εντύπωμα, το οποίο σύμφωνα με τον Radinsky (1977) αποδεικνύει την ανάπτυξη μιας μετασουλβιανής αύλακας στο οπίσθιο μέρος της.

Μια αξιοσημείωτη διαφορά μεταξύ των εγκεφάλων αυτών των δύο αρχέγονων ειδών και των σύγχρονων σαρκοφάγων είναι ότι οι εγκεφαλοι των σύγχρονων σαρκοφάγων εμφανίζουν μεγαλύτερο βαθμό καμπής των αυλάκων σε σχέση με αυτές των *Vulpranus* και *Quercygale*. Η πρόσθια και ουραία επέκταση του νεοφλοιού υποδεικνύεται από την στενότερη προσέγγιση του μετωπικού πόλου στους οσφρητικούς βολβούς και του ινιακού πόλου στην παρεγκεφαλίδα του *Quercygale* κάτι που δεν παρατηρείται στο *Vulpranus*.

Ο μέσος εγκέφαλος στα *Vulpranus* καλύπτεται σχεδόν ολοκληρωτικά από τα εγκεφαλικά ημισφαίρια. Εντοπίζονται δύο αύλακες, που υποδηλώνουν σχετικά μεγάλη επέκταση του νεοφλοιού. Ο μετωπιαίος πόλος εμφανίζεται ελαφρώς επιμηκυμένος, όμως δεν επικοινωνεί με τους οσφρητικούς βολβούς. Η ρινική σχισμή του νεοφλοιού είναι σχεδόν ίσια.

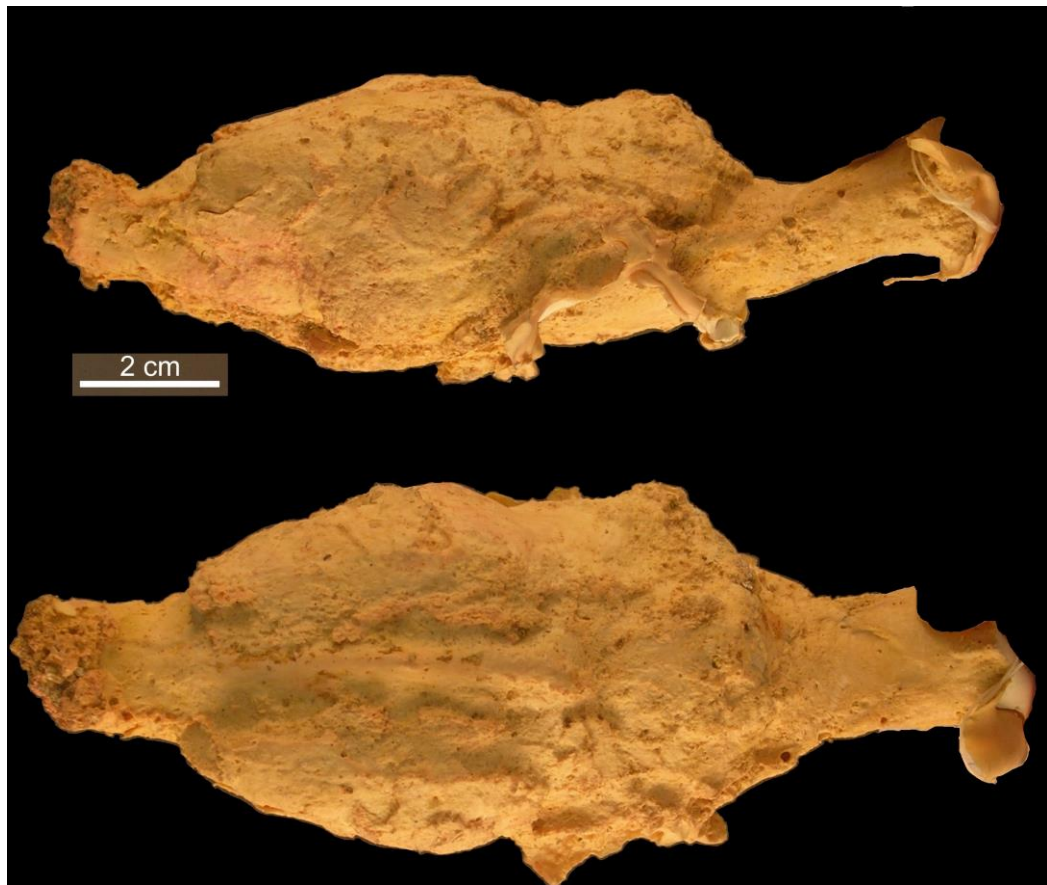


Εικόνα 18: Ενδοκρανιακό εκμαγείο του είδους *Vulpavus palustris*, AMNH 1900, φυσικό εκμαγείο (Ψηφιακό Μοντέλο). Α) Πλευρική όψη , Β) Ραχιαία όψη.



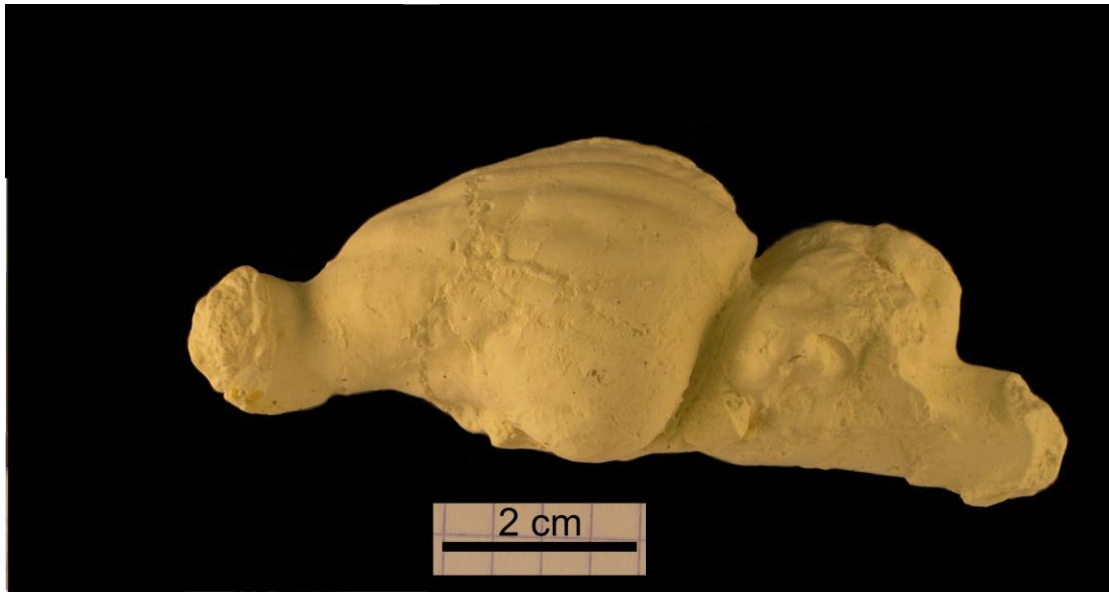
Εικόνα 19: Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Quercygyale angustidens*, MNHN nn, φυσικό εκμαγείο (Ψηφιακό Μοντέλο).

Η μελέτη του εγκεφαλικού φλοιού των Κρεόδοντων δυσχεραίνεται από την απουσία σημερινών αντιπροσώπων ή ζωντανών ειδών με παρόμοια πτυχωμένο νεοφλοιό. Τα *Apterodon* (Εικόνα 20) διαθέτουν έναν από τους πιο ασυνήθιστους εγκεφάλους των αρχαιότερων σαρκοβόρων. Η σχετικά χαμηλωμένη ρινική σχισμή και η παρεγκεφαλίδα που επικαλύπτεται από τον ινιακό πόλο του εγκεφάλου υποδεικνύουν πως ο νεοφλοιός του *Apterodon* ήταν ο πιο εκτεταμένος σε σχέση με τους εγκεφάλους των υπόλοιπων γενών της οικογένειας των Hyaeodontidae. Πλευρικά του εγκεφάλου, υπάρχει μια αύλακα με τοξοτή δομή, η οποία δεν εμφανίζεται σε κανένα άλλο ενδοκρανιακό εκμαγείο Κρεόδοντου. Η αύλακα αυτή θα μπορούσε να αντιστοιχεί στην υπερσουλβιανή αύλακα των σύγχρονων Σαρκοφάγων. Επίσης, χαρακτηριστική είναι η αύλακα στην κοιλιακή πλευρά, η οποία εμφανίζει ακόμα πιο έντονη τοξοτή δομή. Αυτές οι αψιδωτές αύλακες μαρτυρούν μια ασυνήθιστη εξέλιξη του εγκεφαλικού φλοιού στο *Apterodon*. Σύμφωνα με την υπόθεση του «πακεταρίσματος», η ανάγκη για αποθήκευση περισσότερης πληροφορίας σε περιορισμένο χώρο, οδηγεί τον εγκέφαλο στην πτυχωτή μορφή. Ωστόσο, σύμφωνα με τον Randisky (1977), στο *Apterodon* δεν μπορεί να ισχύει η παραπάνω θεωρία, καθώς τα είδη του συγκεκριμένου γένους ήταν μεγαλόσωμα ζώα με πολύ μεγάλα κρανία και δεν υπάρχουν εμφανείς εξωγενείς περιορισμοί της επέκτασης του εγκεφάλου. Συγχρόνως, η επέκταση του ακουστικού φλοιού δεν ερμηνεύει την τοξοτή δομή, λόγω της οπίσθιας ρινικής σχισμής η οποία είναι το ίδιο τοξοτή ραχιαία. Η τοξοτή δομή στον κοιλιακό νεοφλοιό στο *Apterodon* θα δικαιολογούνταν μόνο εάν είχαν προηγηθεί μικρόσωμοι πρόγονοι με σχετικά μεγάλους εγκεφάλους.



Εικόνα 20: Ραχιαία και πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Apterodon macrognathus*, AMNH 13237, εκμαγείο FMNH57145.

Ο εγκέφαλος των *Hyaenodon* (Εικόνα 21) είναι αρκετά περίπλοκος. Χαρακτηρίζεται από δύο κύριες αύλακες, και κάποιες δευτερεύουσες. Σε όλα τα είδη υπάρχει μια βραχεία, ευθεία αύλακα που οριοθετεί τη θέση μιας στενής έλικας δίπλα από τη μέση επιμήκης σχισμή, και μια μεγαλύτερου μήκους αύλακα που οριοθετεί μια φαρδιά έλικα πάνω από την οπίσθια ρινική σχισμή. Το χαρακτηριστικό των *Hyaenodon* είναι ότι στα μικρόσωμα είδη, όπως το *Hyaenodon crucians* υπάρχει μια στενή έλικα στη μέση, ενώ στα μεγαλόσωμα είδη, όπως το *Hyaenodon horridus*, αυτή η μεσαία έλικα είναι πιο φαρδιά και οριοθετείται από μία ή δύο μικρού μήκους αύλακες. Αυτή η τόσο έντονη διαφοροποίηση στον τρόπο πτύχωσης του νεοφλοιού μεταξύ συγγενικών ειδών εμφανίζεται εξαιρετικά σπάνια στα σύγχρονα Σαρκοφάγα. Το σχήμα των αυλάκων των *Hyaenodon* αντιστοιχεί με εκείνο μερικών πρώιμων οπληφόρων, όπως αυτό του Μεσο-Ηωκαινικού τάπειρου *Hyrachyus*.



Εικόνα 21: Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Hyaenodon crucians*, F:AM75611, εκμαγείο FMNH57150.

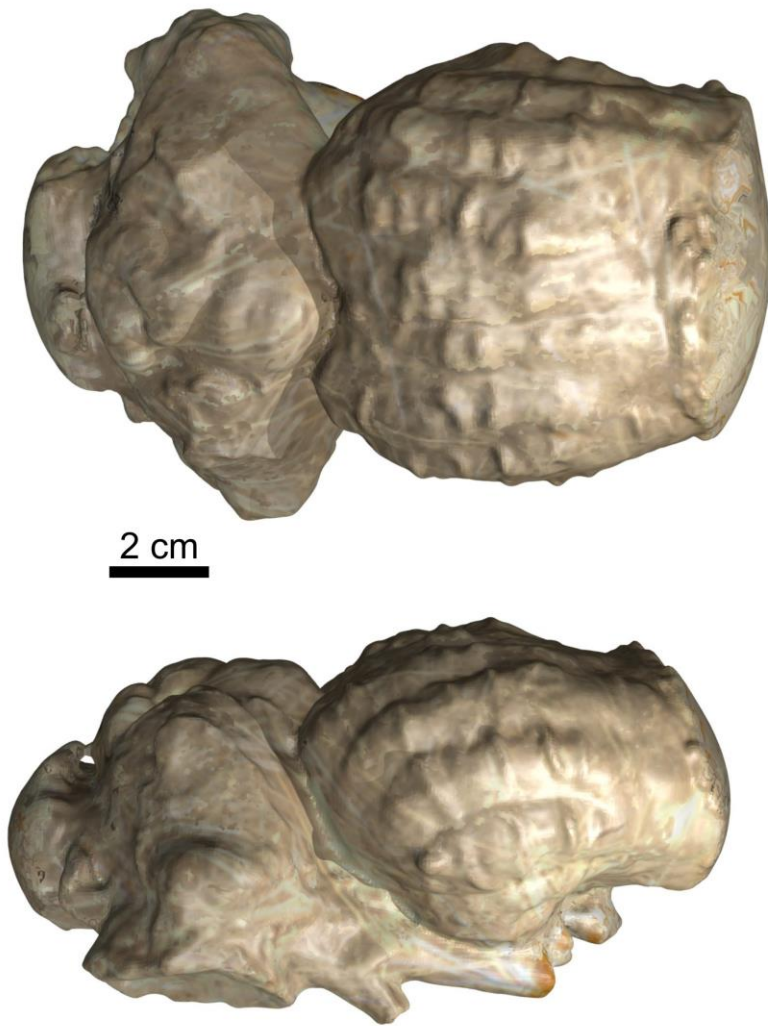
Ο εγκέφαλος των *Pterodon* έχει νεοφλοιό που φαίνεται να έχει επεκταθεί πολύ περισσότερο συγκριτικά με το *Hyaenodon*. Αυτό δείχνουν οι μετωπιαίοι και οπίσθιοι πόλοι, οι οποίοι βρίσκονται σε επαφή με τους οσφρητικούς βολβούς και την παρεγκεφαλίδα αντίστοιχα. Η ρινική σχισμή δεν είναι καλά αποτυπωμένη στο ενδοκρανιακό εκμαγείο, και η θέση της, προσωρινά, μπορεί μόνο να εκτιμηθεί, απ' τις διατηρημένες εγκοπές. Υπάρχουν καλά διατηρημένα αποτυπώματα από δύο κύριες αύλακες και πιθανόν μια τρίτη μικρότερη αύλακα.

Στο *Cynohyaenodon* (Εικόνα 22), χαρακτηριστικά του εγκεφάλου είναι η σχετικά υψηλή ρινική σχισμή, ο ογκώδης λοβός και ο ακάλυπτος μέσος εγκέφαλος. Υπάρχει μια κύρια αύλακα παράλληλη με τη ραχιαία μέση γραμμή, και μια βραχεία πρόσθια και έσω αύλακα που δημιουργείται από την πρόσθια μεριά της ρινικής σχισμής. Ο εμπρόσθιος ρινικός κόλπος καλύπτει μέρος της περιοχής του μέσω εγκεφάλου, ωστόσο υπάρχει ένα ίχνος από την ύπαρξη των οπίσθιων άνω διδυμιών (τα δύο άνω διδύμια βρίσκονται κάτω από τον θάλαμο και γύρω από την επίφυση στο μεσοεγκέφαλο του εγκεφάλου των σπονδυλωτών) μεταξύ του ρινικού κόλπου και του σκώληκα της παρεγκεφαλίδας. Συγχρόνως, η κύρια σχισμή διαχωρίζεται από τον σκώληκα στο ενδοκρανιακό εκμαγείο, και η ουραία και πλευρική αύλακα παρατηρείται στο ημισφαίριο της παρεγκεφαλίδας.



Εικόνα 22: Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Cynohyaenodon cayluxi*, NMHN P10, εκμαγείο FMNH57150.

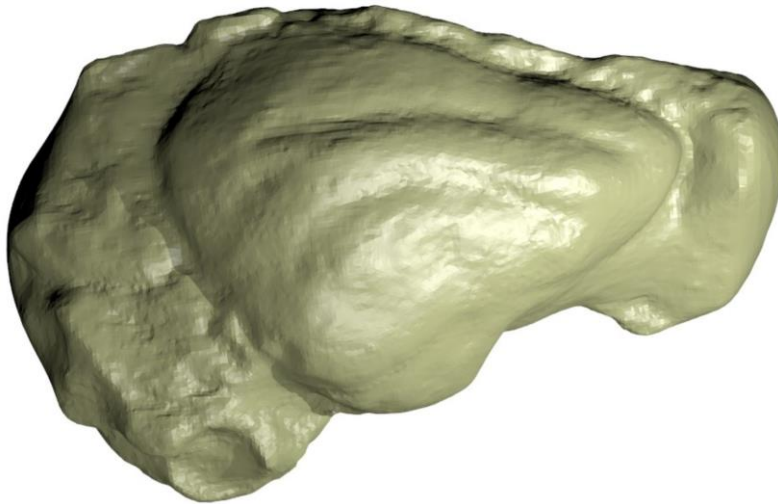
Ο εγκέφαλος των *Megistotherium* (Εικόνα 23) είναι σχετικά ανεπτυγμένος, γεγονός που υποδεικνύεται από την χαμηλή ρινική σχισμή και την επικοινωνία μεταξύ εγκεφάλου και παρεγκεφαλίδας. Παρατηρούνται τέσσερις μέσες επιμήκεις ομοιόμορφες αύλακες που οριοθετούν το κύριο μέρος του νεοφλοιού σε πέντε σχετικά στενές έλικες ίσου κατά προσέγγιση πλάτους. Η τρίτη αύλακα μετά την μέση γραμμή του εγκεφάλου, γίνεται πιο καμπυλωτή προς το εσωτερικό στο πρόσθιο άκρο της, οριοθετώντας έτσι τον σχετικά μικρού μεγέθους μετωπιαίο λοβό. Στο ενδοκρανιακό εκμαγείο αποτυπώνονται τα εγκάρσια αιμοφόρα αγγεία που εκτείνονται πέρα από την παρεγκεφαλίδα, δίνοντας την αίσθηση μιας ραβδωτής δομής. Τα αγγεία αυτά είναι περισσότερα, μεγαλύτερα και εκτενέστερα από αυτά που παρατηρούνται στα ενδοκρανιακά εκμαγεία άλλων σαρκοβόρων ζώων. Το περίγραμμα του σκώληκα φαίνεται ξεκάθαρα στην παρεγκεφαλική περιοχή και φανερώνει ένα εκτεταμένο και μπλεγμένο ουραίο τμήμα, κάτι που δεν έχει βρεθεί στα άλλα Κρεόδοντα.



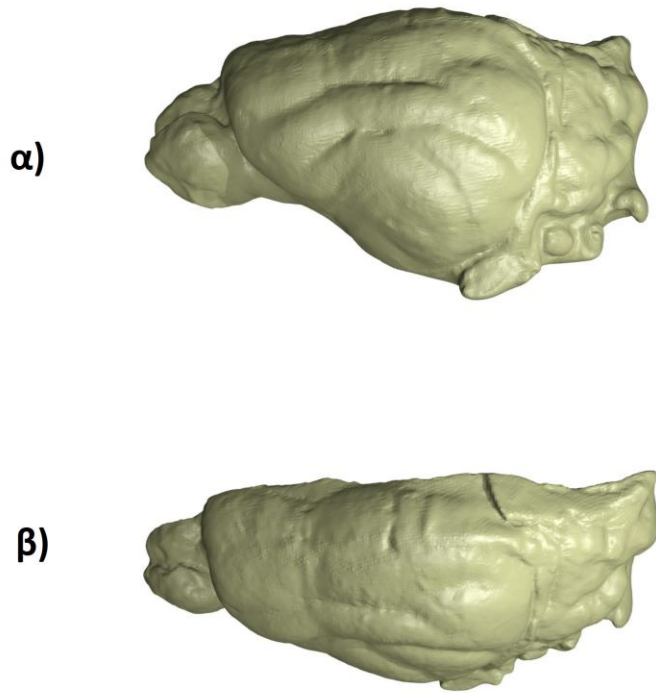
Εικόνα 23: Ραχιαία και πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Megistotherium osteothlastes*, NHM M26515, εκμαγείο FMNH PM 57142 (Ψηφιακό Μοντέλο).



Εικόνα 24: Ραχιαία όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Archaeocyon leptodus*, F:AM49031, φυσικό εκμαγείο.



Εικόνα 25: Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Archaeocyon leptodus*, F:AM 49031, φυσικό εκμαγείο (Ψηφιακό Μοντέλο).



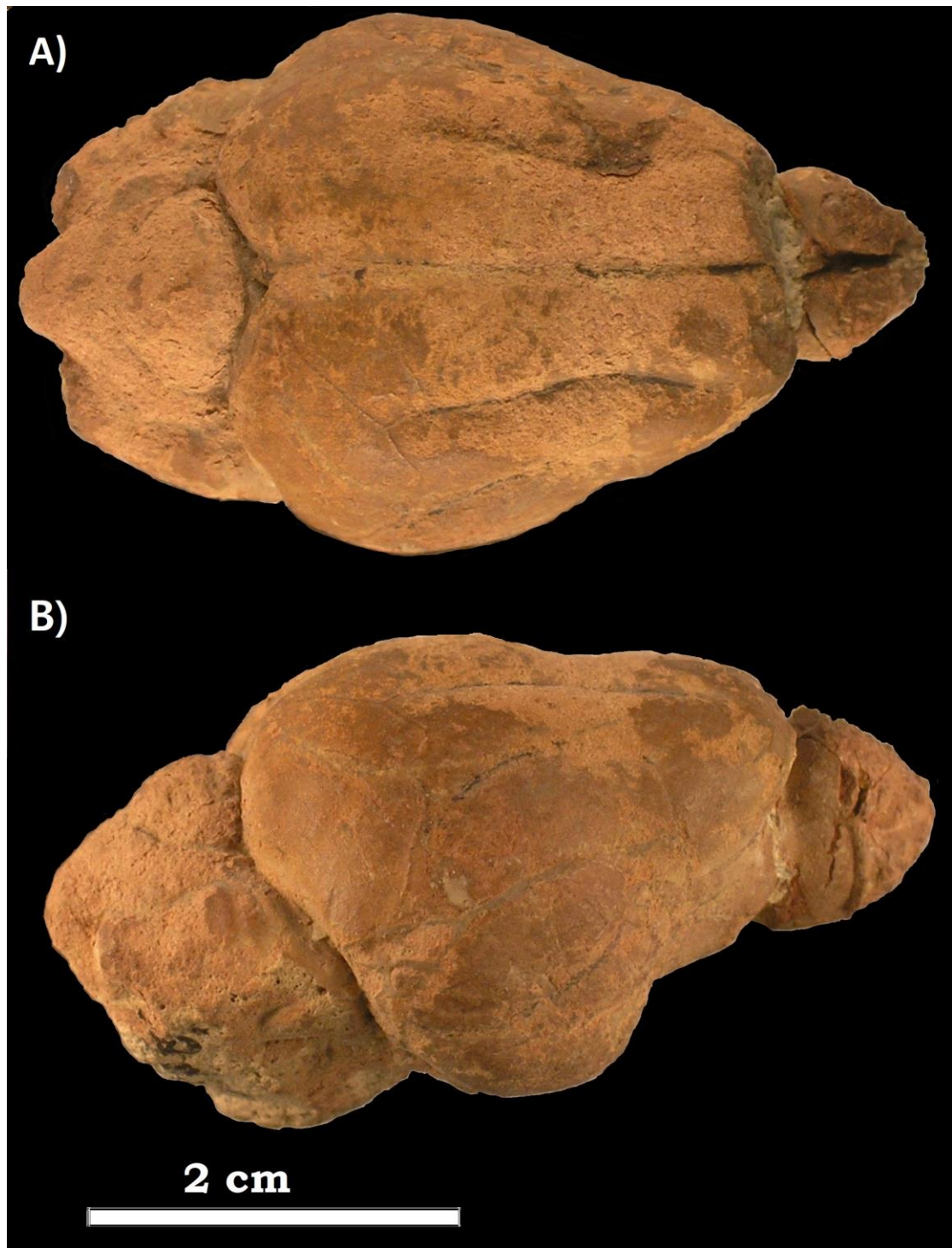
Εικόνα 26: Ραχιαία και Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Daphoenus hartshornianus*, AMNH 9757, φυσικό εκμαγείο (ψηφιακό μοντέλο).



Εικόνα 27: Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Daphoenus hartshornianus*, AMNH 9757, φυσικό εκμαγείο.



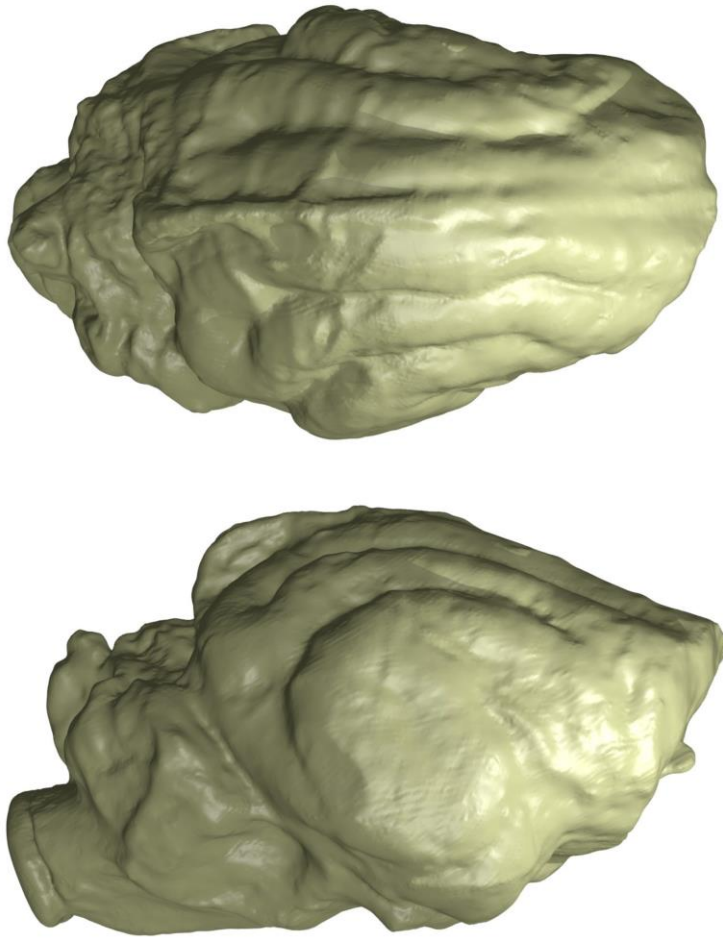
Εικόνα 28: Ραχιαία όψη και πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Daphoenus hartshornianus*, AMNH 9757, φυσικό εκμαγείο.



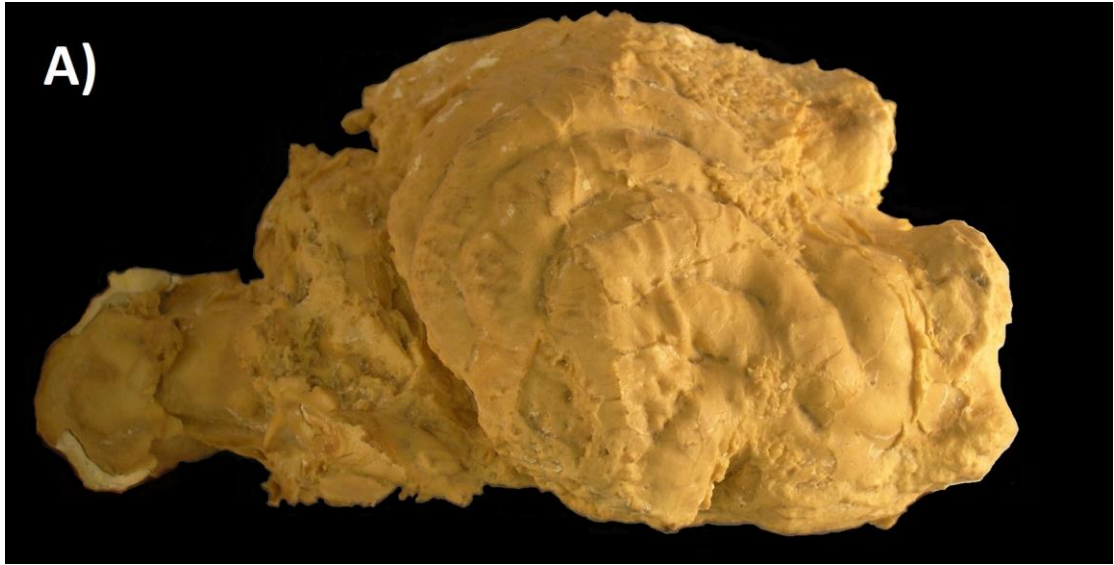
Εικόνα 29: Ενδοκρανικό εκμαγείο του γένους *Hesperocyon*. Α) Ραχιαία όψη, Β) Πλευρική όψη, AMNH 9766.



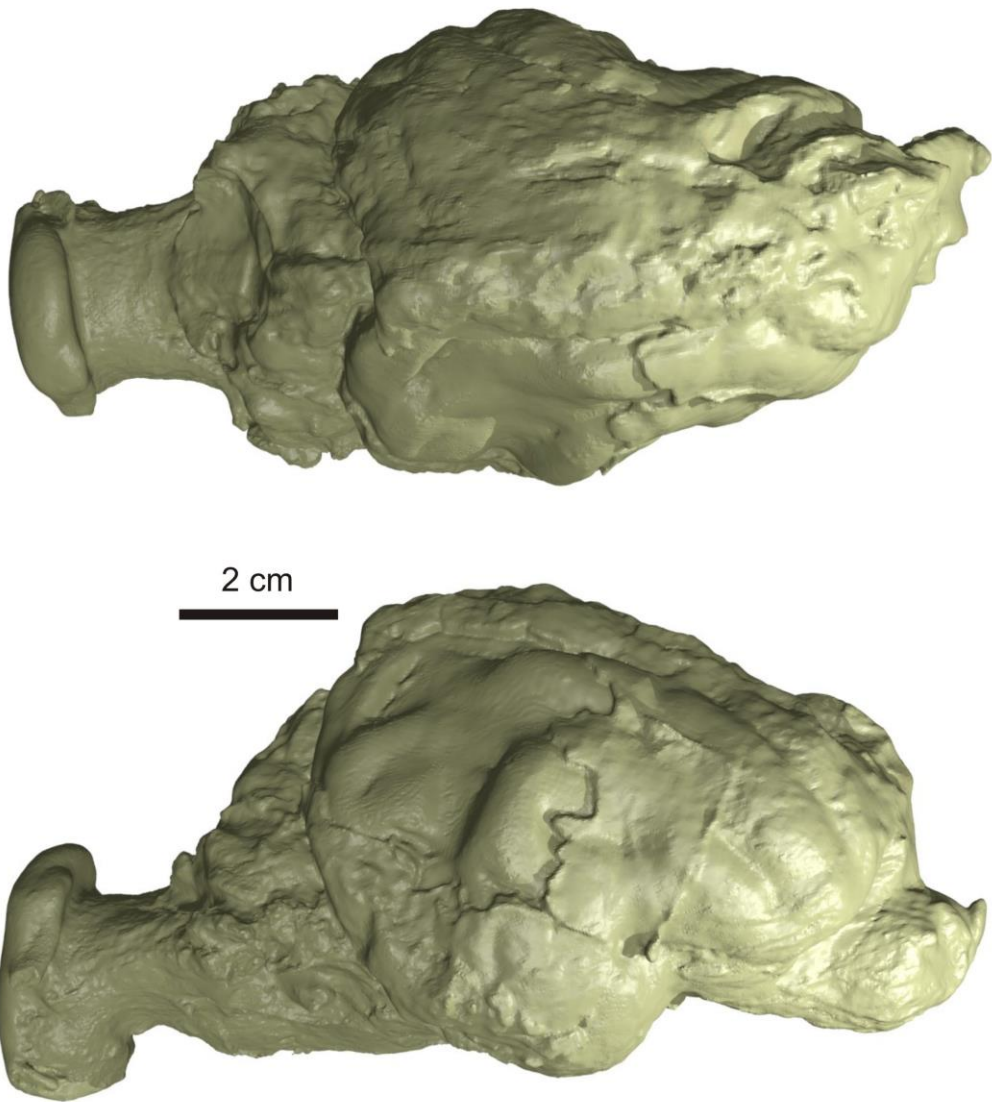
Εικόνα 30: Πλευρική και ραχιαία όψη του είδους *Horlophoneus primaevus*, AMNH 460, φυσικό εκμαγείο.



Εικόνα 31: Πλευρική και Ραχιαία όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Horlophoneus primaevus* , AMNH 460, φυσικό εκμαγείο (Ψηφιακό Μοντέλο).



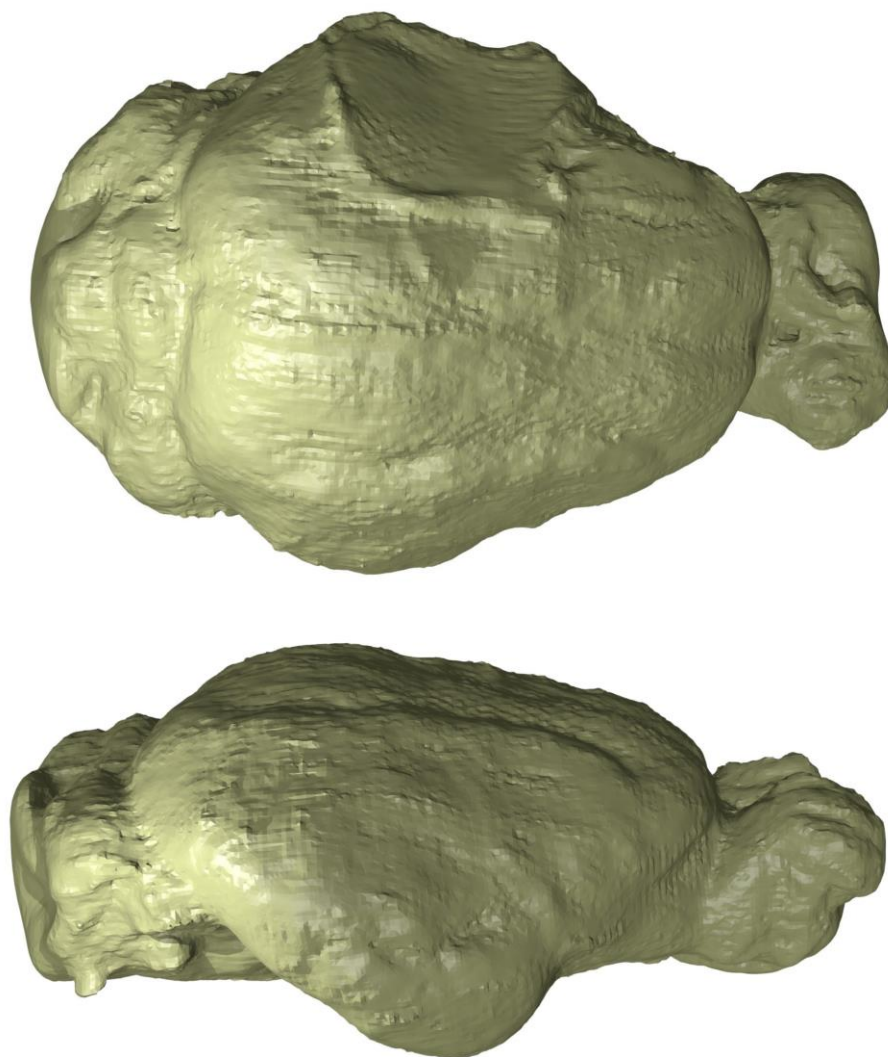
Εικόνα 32: Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Mammacion ferocior*, FAM54134, εκμαγείο FMNH59007.



Εικόνα 33: Ραχιαία και Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Mammacyon ferocior*, FAM54134, εκμαγείο FMNH59007 (Ψηφιακό Μοντέλο).



Εικόνα 34: Πλευρική όψη κρανίου του είδους *Otarocyon cooki*, FAM49043, εκμαγείο FMNH58987.



Εικόνα 35: Ραχιαία και Πλευρική όψη ενδοκρανιακού εκμαγείου του είδους *Otarocyon cooki*, FAM49043, εκμαγείο FMNH58987

Συζήτηση και συμπεράσματα

Υπολογισμός του σχετικού μεγέθους του εγκεφάλου

Η ακρίβεια του υπολογισμού του σχετικού μεγέθους του εγκεφάλου εξαρτάται από την ακρίβεια δύο επιμέρους παραμέτρων: την ακρίβεια στον υπολογισμό του μεγέθους του εγκεφάλου και την ακρίβεια στον υπολογισμό του βάρους του σώματος. Ο υπολογισμός του μεγέθους του εγκεφάλου στηρίζεται στα εκμαγεία της εγκεφαλικής κοιλότητας. Στα θηλαστικά η κοιλότητα αυτή καταλαμβάνεται στο μεγαλύτερο ποσοστό της από τον εγκέφαλο. Ένα μικρό ποσοστό όμως καταλαμβάνεται και από άλλους ιστούς όπως οι μήνιγγες και τα αιμοφόρα αγγεία. Το ποσοστό των μη νευρικών ιστών μειώνεται με το μέγεθος του εγκεφάλου (Benoit, 2015). Καθώς οι εγκέφαλοι των περισσότερων σαρκοφάγων είναι σχετικά μικροί, τα ενδοκρανιακά εκμαγεία περιγράφουν με σχετικά μεγάλη ακρίβεια το πραγματικό μέγεθος του εγκεφάλου. Αυτό φαίνεται και από τις πραγματικές τιμές που υπολογίστηκαν από την εξίσωση του Benoit (2015), οι οποίες δεν διαφέρουν σε μεγάλο βαθμό, σε σχέση με τους εγκεφαλικούς όγκους που υπολογίστηκαν.

Ο υπολογισμός του σωματικού βάρους του ζώου εμπεριέχει μεγαλύτερο βαθμό αβεβαιότητας. Για τις ανάγκες της παρούσας μελέτης χρησιμοποιήθηκαν οι προγνωστικές εξισώσεις της Van Valkenburgh (1990), οι οποίες στηρίζονται σε σύγχρονα ζώα. Ως εκ τούτου οι εξισώσεις αυτές δεν λειτουργούν καλά στα απολιθωμένα ζώα των οποίων ο μορφότυπος ήταν πολύ διαφορετικός από τους σύγχρονους εκπροσώπους. Ένα τέτοιο παράδειγμα αποτελεί το *Cephalogale minor*. Αυτή η πρωτόγονη αρκούδα, αν και ανήκει στην οικογένεια των Ursidae, διέφερε πολύ σε σχέση με τις σημερινές αρκούδες, καθώς είχε μέγεθος παρόμοιο με αυτό των σημερινών ρακούν. Για το λόγο αυτό, για τον υπολογισμό του βάρους του *Cephalogale minor*, χρησιμοποιήθηκε το μήκος του m1, σε σχέση με το μέγεθος του σώματος μέσα από την εξίσωση της Valkenburgh (1990) για όλα τα Σαρκοφάγα, και όχι η εξίσωση των Ursidae. Πιο συγκεκριμένα, αν χρησιμοποιήσουμε την εξίσωση των Ursidae, το βάρος του *Cephalogale minor* υπολογίζεται ίσο με 66 kg, μια τιμή που αποκλίνει σημαντικά από την τιμή των 13,61 kg που προκύπτει για όλα τα σαρκοφάγα.

Ένα άλλο παράδειγμα είναι το είδος *Otarocyon cooki*, λόγω του ιδιαίτερα βραχυκεφαλικού κρανίου που το χαρακτηρίζει (Εικόνες 34, 35). Οι τιμές που προκύπτουν για το βάρος του εάν χρησιμοποιηθεί η εξίσωση της Van Valkenburgh (1990), που στηρίζεται στο μήκος του κρανίου των Canidae, είναι 0,75 kg. Όμως οι προγνωστικές εξισώσεις της Van Valkenburgh (1990) στηρίζονται σε σύγχρονα Canidae τα οποία έχουν, σχεδόν όλα, ένα σημαντικό βαθμό δολιχοκεφαλισμού. Ως εκ τούτου χρησιμοποιήθηκε το μήκος του γομφίου του *Otarocyon cooki*, και η εξίσωση της Van Valkenburgh (1990), που συνδέει το μήκος του m1 με το βάρος σώματος των Canidae, και προέκυψε πως το βάρος του ισούται τελικά με 1,822 kg.

Οι σημαντικότερες αμφιβολίες στον προσδιορισμό του βάρους σχετίζονται με τα Κρεόδοντα. Τα ζώα αυτά, αν και κρεοφάγα δεν ανήκαν στην τάξη των Σαρκοφάγων. Σύμφωνα με την Van Valkenburgh (1990), τα Κρεόδοντα έχουν σχετικά μεγαλύτερο κεφάλι από τα πραγματικά Σαρκοφάγα. Αυτό ενδεχομένως να οδηγεί σε υψηλές τιμές σωματικού βάρους όταν χρησιμοποιούνται εξισώσεις που βασίζονται στα σημερινά Σαρκοφάγα. Έτσι, ενώ στην παρούσα εργασία τα σωματικά βάρη των *Hyaenodon horridus* και *Hyaenodon crucians* υπολογίστηκαν ίσα με 196,3 kg και 29,44 kg αντίστοιχα, φαίνεται ότι αποκλίνουν από τις πραγματικές τιμές. Συγκεκριμένα, σύμφωνα με την Naoko Egi (2001), η οποία δεν χρησιμοποίησε εξισώσεις που βασίζονται σε σύγχρονα σαρκοφάγα, ένα ενήλικο *Hyaenodon*

horridus ζύγιζε κατά μέσο όρο 38,22 kg, ενώ το *Hyaenodon crucians* ζύγιζε κατά μέσο όρο 16,08 kg. Τα αποτελέσματα αυτά επιβεβαιώνουν την υπόθεση ότι, λόγω του μεγάλου κρανίου των Κρεόδοντων, οι τιμές των σωματικών βαρών που προκύπτουν είναι εμφανώς υψηλότερες από τις πραγματικές, αν χρησιμοποιηθούν οι εξισώσεις της Van Valkenburgh (1990).

Σύγκριση του εγκεφάλου των Σαρκοφάγων και των Κρεόδοντων

Τα διαγράμματα με τους δείκτες εγκεφαλοποίησης του Jerison (1973), του Martin (1981) και του Manger (2006) ως προς την στρωματογραφική εξάπλωση δείχνουν ότι το είδος με τον μικρότερο δείκτη εγκεφαλοποίησης είναι το *Pterodon dasyuroides*, της τάξης των Κρεόδοντων, της οικογένειας Hyaenodontidae, ενώ το είδος *Hesperocyon gregarius*, της τάξης των Σαρκοφάγων, της οικογένειας Canidae εμφανίζει τον μεγαλύτερο (Εικόνες 9,10,11). Επίσης, φαίνεται πως, τα Κρεόδοντα εμφανίζουν μικρότερους δείκτες εγκεφαλοποίησης σε σχέση με τα Σαρκοφάγα. Τα *Hesperocyon*, *Archaeocyon* και *Otarocyon*, που είναι από τα αρχαιότερα μέλη της οικογένειας Canidae, διαθέτουν τους μεγαλύτερους δείκτες εγκεφαλοποίησης, ενώ τα είδη της οικογένειας Hyaenodontidae χαρακτηρίζονται από πολύ μικρούς δείκτες εγκεφαλοποίησης. Παρατηρείται επιπλέον, μια αύξηση του δείκτη εγκεφαλοποίησης, όσο μεταβαίνουμε από τα αρχαιότερα στα πιο σύγχρονα Σαρκοβόρα. Στο Ηώκαινο συγκεντρώνονται κυρίως τα Κρεόδοντα με τους μικρούς δείκτες εγκεφαλοποίησης, ενώ μεταβαίνοντας στο Ολιγόκαινο και το Μειόκαινο, εντοπίζονται οι υψηλοί δείκτες εγκεφαλοποίησης των Σαρκοφάγων. Επίσης, σύμφωνα με τα διαγράμματα που συσχετίζουν το βάρος σώματος με το μέγεθος του εγκεφάλου, φαίνεται πως τα Κρεόδοντα χαρακτηρίζονται από μεγαλύτερο βάρος και μέγεθος εγκεφάλου, συγκριτικά με τα Σαρκοφάγα.

Ο Matthew (1909) παρατήρησε ότι ο εγκέφαλος στο Μέσο Ηώκαινο στα Σαρκοφάγα δεν εμφάνιζε σημαντικές διαφορές από αυτόν των Κρεόδοντων αλλά πίστευε ότι τα Σαρκοφάγα είχαν περισσότερες πιθανότητες να επεκτείνουν τον εγκέφαλό τους, αφού διέθεταν πιο επιμήκη κρανιακή κοιλότητα. Κατά τον Radinsky (1977), για αυτήν την ιδέα δεν υπάρχουν αποδείξεις. Για καιρό επικρατούσε η άποψη ότι τα εγκεφαλικά ημισφαίρια των Κρεόδοντων δεν εκτείνονταν κάτω από τα μετωπιαία οστά (π.χ. Denison 1938) γεγονός που υπονοεί σχετικά μικρούς εγκεφάλους στα Κρεόδοντα. Ωστόσο, σύμφωνα με τον Radinsky (1977) στα εκμαγεία των Κρεόδοντων (π.χ. *Thinocyon*, *Hyaenodon*) όπου διατηρείται η μετωπιαία ραφή οδηγεί ουραία στον μετωπιαίο πόλο του εγκεφάλου. Κατά τον ίδιο συγγραφέα η μετωπιαία ραφή, τουλάχιστον στα Σαρκοφάγα, κλίνει κοιλιακά και ουραία, και η θέση της στο εσωτερικό του κρανίου είναι ουραία σε σχέση με τη θέση της έξω από αυτό. Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης δείχνουν ότι τα Σαρκοφάγα είχαν μεγαλύτερους βαθμούς εγκεφαλοποίησης από τα Κρεόδοντα.

Σε ότι αφορά την έκταση του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων, η σύγκριση μεταξύ Σαρκοφάγων και Κρεόδοντων δυσχεραίνεται από το διαφορετικό πρότυπο πάνω στο οποίο οργανώνονται οι έλικες τους. Στα σύγχρονα Σαρκοφάγα, η υπερσουλβιανή αύλακα διαμορφώνει το ραχιαίο όριο του ακουστικού φλοιού, ενώ μέρος της πλάγιας αύλακας σχηματίζει το κοιλιακό όριο του οπτικού φλοιού. Η ύπαρξη των συγκεκριμένων αυλάκων στο *Vulpranus* θα μπορούσε να συνιστά μια απόδειξη για την επέκταση των ακουστικών και οπτικών φλοιών του εγκεφάλου τους. Ωστόσο, κάποια μέλη της επιστημονικής κοινότητας (π.χ. Le Gros Clark, 1947), υποστηρίζουν ότι αυτές οι μετρήσεις αντιπροσωπεύουν μια γενικότερη επέκταση των εγκεφαλικών φλοιών. Ιδιαίτερα, η υπόθεση που σχετίζεται με τον οπτικό φλοιό, χρήζει μεγάλης ανακρίβειας, λόγω του γεγονότος ότι η πλάγια αύλακα δεν

επεκτείνεται υπερβολικά προς την ουραία κατεύθυνση στα *Vulpranus* και ο οπτικός φλοιός βρίσκεται πάνω από τον ινιακό πόλο. Το *Quercy-gale*, διέθετε μεγαλύτερες σε μήκος αύλακες, και συνακόλουθα ο εγκέφαλός του εξελίχθηκε περισσότερο συγκριτικά με αυτόν του *Vulpranus*. Αν η πρόσθια και ουραία επέκταση των εγκεφαλικών ημισφαιρίων περιοριζόταν από εξωγενείς παράγοντες, όπως για παράδειγμα το ιδανικό μήκος της κρανιακής κοιλότητας για ένα συγκεκριμένο μέγεθος κεφαλής, οι τοξοτές δομές θα αποτελούσαν έναν τρόπο ώστε να συνεχιστεί η επέκταση του νεοφλοιού, διατηρώντας όμως συγχρόνως σε ικανοποιητικό μέγεθος και σχήμα της κρανιακής κοιλότητας του ζώου.

Σύμφωνα με τις υποθέσεις του «πακεταρίσματος» και της «έλλειψης χώρου», η απουσία της τοξοτής δομής στις αύλακες των Κρεόδοντων, στα οποία παρατηρείται επέκταση του νεοφλοιού, είναι αναμενόμενη. Ο εγκεφαλικός φλοιός των συγκεκριμένων ζώων επεκτάθηκε και το σχετικά μεγάλο κεφάλι που διέθεταν, συγκριτικά με το σωματικό τους μέγεθος, επέτρεψε την ενέργεια αυτή, χωρίς να χρειαστεί η δημιουργία τοξοτών δομών και επιπλέον χώρου. Εξαιτίας αυτής της αρνητικής αλλομετρίας, το μέγεθος του εγκεφάλου είναι σχετικά μικρότερο σε μεγαλύτερες μορφές, και άρα ο επιπλέον χώρος που πρεσβεύει η υπόθεση του «πακεταρίσματος» δεν είναι χρήσιμος στα μεγαλόσωμα είδη. Η διατήρηση των τοξοτών αυλάκων στα μεγαλόσωμα πρῶιμα σαρκοφάγα δεν αναιρεί την υπόθεση του «πακεταρίσματος», καθώς ο εδραιωμένος μορφογενετικός έλεγχος για την τοξοειδή δομή, θα απαιτούσε αρνητική επιλεκτική πίεση για να αναστραφεί, και δεν υπάρχει εμφανές μειονέκτημα στην ύπαρξη ενός εγκεφάλου ο οποίος δεν γεμίζει όλο τον πιθανό διαθέσιμο χώρο που προσφέρει η κρανιακή κοιλότητα (οι κόλποι αναπτύσσονται μεταξύ των εσωτερικών και εξωτερικών φλοιών του οστού της κρανιακής κοιλότητας των περισσότερων θηλαστικών).

Το απολιθωματικό αρχείο με τα εκμαγεία των πρῶιμων σαρκοφάγων δεν παρέχει καμιά απόδειξη που να υποστηρίζει την άποψη ότι οι εγκέφαλοι των Κρεόδοντων ήταν κατώτεροι από αυτούς των σύγχρονων Σαρκοφάγων. Σε συνδυασμό με την έλλειψη σύγχρονων αντιπροσώπων, το να θεωρήσουμε κάτι τέτοιο, βάσει των στοιχείων που αναφέρθηκαν παραπάνω, χρήζει μεγάλης ανακρίβειας. Και οι δύο ομάδες εμφανίζουν μια σχετική ανάπτυξη του μεγέθους του εγκεφάλου και της ποσότητας του νεοφλοιού με την πάροδο του χρόνου, ενώ και στις δύο περιλαμβάνονται τάξα με σχετικά πρῶιμους εγκεφάλους, που παρέμειναν ανάμεσα σε τάξα με πιο ανεπτυγμένους εγκεφάλους. Η κύρια διαφορά που εντοπίζεται στους εγκεφάλους είναι στον τρόπο με τον οποίο ο νεοφλοιός επεκτείνεται, με το χαρακτηριστικό αψιδωτό μοτίβο που εμφανίζεται στο Ανώτερο Ηώκαινο στα Σαρκοφάγα. Η διαφορά αυτή, αν αντικατόπτριζε την μεγαλύτερη ανάπτυξη των εγκεφαλικών φλοιών στα Σαρκοφάγα, θα μπορούσε να συνιστά αίτιο για την εξαφάνιση των Κρεόδοντων. Απ' την άλλη, αν δεν ισχύει το παραπάνω, θα μπορούσε να είναι αποτέλεσμα των διαφορετικών αναγκών «πακεταρίσματος» λόγω διαφορετικού μεγέθους κρανίων. Απ' την άλλη όμως δεν γίνεται να μην συνυπολογιστούν και οι δείκτες εγκεφαλοποίησης, οι οποίοι, στην παρούσα εργασία, φαίνεται πως είναι υψηλότεροι στα Σαρκοφάγα, και μικρότεροι στα Κρεόδοντα.

Ευχαριστίες

Στο σημείο αυτό αισθάνομαι την ανάγκη να εκφράσω τις ειλικρινείς και θερμές ευχαριστίες μου σε όλους όσους με στήριξαν και με βοήθησαν με τον τρόπο τους στη συγγραφή της παρούσας πτυχιακής εργασίας.

Πρώτα από όλα, θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επιβλέποντα καθηγητή κ. Δρ. Γεώργιο Λύρα, που με εισήγαγε στον κόσμο της παλαιονευρολογικής έρευνας των θηλαστικών του Παλαιογενούς και κατ' επέκταση της πρώτης μου έρευνας. Η παρουσία του και η καίρια καθοδήγηση που μου προσέφερε ήταν ανεκτίμητης αξίας στοιχεία για την ολοκλήρωση της εργασίας.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω επίσης τους γονείς μου Δημήτριο Μπαξεβανίδα και Μάρθα Λογοθετίδου, καθώς και την αδερφή μου Κυριακή Μπαξεβανίδου, για την ενθάρρυνση και την ψυχική στήριξη.

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω τους φίλους μου Κωνσταντίνο Μιαρίτη και Παναγιώτα Ελπίδα Τσεκουρά για τη συνεισφορά τους στην προσπάθεια αυτή.

Βιβλιογραφία

- Beaumont, G. D. (1982). Brèves remarques sur la dentition de certains Ursidés (Mammifères). *Archives de archivs des shiences*, 35, σ.153-156.
- 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), σ.1-9.
- Bonis, L. (2013). Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Late Oligocene of the “Phosphorites du Quercy” (France) and a reappraisal of the genus *Cephalogale Geoffroy*, 1862. *Geodiversitas*, 35 (4), σ.787–814.
- Bown, T. M. (1982). Geology, paleontology, and correlation of Eocene volcanoclastic rocks, southeast Absaroka Range, Hot Springs County, Wyoming. USGS Profesional Paper, 1201A, σ.1-75.
- Chester, S., Boyer, D., Bloch, J., Sargis, E., Jacobs, R. & Patel, B. (2010). Hallucal metatarsal of euarchontan mammals. *American Journal of Physical Anthropology*. Conference paper.
- Cohen, K., Finney, S., Gibbard, P. & Fan, J. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36(3), σ.199-204.
- Cope, E. D. (1880). On the Genera of the Creodonta. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 19(107), σ.76–82.
- Cope, E. D. (1875). On the supposed Carnivora of the Eocene of the Rocky Mountains. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia.*, 27, σ.444–449.
- Costa, E., Garcés, M., Sáez, A., Cabrera, L. & López-Blanco, M. (2011). The age of the “Grande Coupure” mammal turnover: New constraints from the Eocene–Oligocene record of the Eastern Ebro Basin (NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 301(1), σ.97–107.
- Denison, R. H. (1937). The broad skulled pseudocreodi. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 37(1), σ.163–255.
- Donadio, E. & Buskirk, S. (2006). Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. *The American Naturalist*, 167, σ.524–536.
- Egi, N. (2001). Body mass estimates in extinct mammals from limb bone dimensions: The case of North American Hyaenodontids. *Palaeontology*, 44(3), σ.497–528.
- Egi, N., Tsubamoto, T. & Takai, M. (2007). Systematic status of Asian ‘*Pterodon*’ and early evolution of hyaenaelurine hyaenodontid creodonts. *Journal of Paleontology*, 81, σ.770–778.
- Feldhamer, A. G. et. all (2015). *Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology*. Fourth Edition. Baltimore (Maryland), Johns Hopkins University Press.
- Flynn, J. J. (1998). Early Cenozoic Carnivora (‘Miacoidea’). *Ev. Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate Like Mammals*, (εκδ.) C. M. Janis, K. M. Scott, and L. L. Jacobs. Cambridge, Cambridge University Press, σ.110–23.
- Fox, R. C. & Youzwyshyn, G. P. (1994). New primitive carnivorans (Mammalia) from the Paleocene of western Canada, and their bearing on relationships of the order. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(3), σ.382–404.
- Friscia, A. & Van Valkenburgh, B. (2013). Ecomorphology of North American eocene carnivores: Evidence for competition between carnivorans and creodonts, ed. A. Goswami and Friscia A., *Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form, and Function*, Cambridge University Press, 11, σ.311–341.

- Gebo, D. L. (1988). Vertebrate paleontology and evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 77(1), σ.135-140.
- Gingerich, P. D., Smith, B. H. & Rosenberg, K. (1982). Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology*, 58(1), σ.81–100.
- Goswami, A. & Friscia, A. (2010). *Carnivoran evolution: new views on phylogeny, form, and function*. Cambridge University Press.
- Goswami, A. (2010): Introduction to Carnivora, (εκδ.) Goswami A, Friscia, A *Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form and Function*. Cambridge, Cambridge Univeristy Press, σ.1–25.
- Grohé, C. et. al (2012). New Apterodontinae (Hyaenodontida) from the Eocene Locality of Dur At-Talah (Libya): Systematic, Paleoeological and Phylogenetical Implications. *PLOS ONE*, 7(11), σ.1-19.
- Grossnickle, D. M. & Newham, E. (2016). Therian mammals experience an ecomorphological radiation during the Late Cretaceous and selective extinction at the K–Pg boundary. *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 283(1832), σ.1-8.
- Gunnell, G. & Gingerich, P. (2006). Systematics and Evolution of Late Paleocene and Early Eocene *Oxyaenidae* (Mammalia, Creodonta) in the Clarks Fork Basin, Wyoming. *Contributions from the Museum of Paleontology*, 28, σ.141-180.
- Heinrich, R. E. & Houde, P. (2006). Postcranial Anatomy of *Viverravus* (Mammalia, Carnivora) and Implications for Substrate Use in Basal Carnivora. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(2), σ.422–435.
- Heinrich, R. E., Strait, S. G. & Houde, P. (2008). Earliest Eocene Miacidae (Mammalia: Carnivora) from northwestern Wyoming. *Journal of Paleontology*, 82(1), σ.154–162.
- Hooker, J., Collinson, M. & Sille, N. P. (2004). Eocene-Oligocene mammalian faunal turnover in the Hampshire Basin, UK: Calibration to the global time scale and the major cooling event. *Journal of the Geological Society*, 161, σ.161–172.
- Hunt, Robert Jr. (2004). Global Climate and the Evolution of Large Mammalian Carnivores during the Later Cenozoic in North America. *Mammalogy Papers: University of Nebraska State Museum*, 286, σ. 139-156.
- Hunt, R. M. J. (2001). Small Oligocene amphicyonids from North America (Paradaphoenus, Mammalia, Carnivora). *American Museum of Natural History*, 3331, σ.1-20.
- Hunter, L. & Turner, A. (1997). *The Big Cats and Their Fossil Relatives: An Illustrated Guide to Their Evolution and Natural History*. Bioscience, 47, σ. 614-616.
- Hunt, R. M. Jr. (2011). 'Evolution of Large Carnivores During the Mid-Cenozoic of North America: The Temnocyonine Radiation (Mammalia, Amphicyonidae). *Bulletin of the AMNH*, 358, σ. 1-153.
- Janis, C. M. (1993). Tertiary Mammal Evolution in the Context of Changing Climates, Vegetation, and Tectonic Events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), σ.467–500.
- Jerison, H. J. (1975) *Evolution of the brain and intelligence*. New York: Academic Press, σ. 403-426.
- Kenagy, G. J. (2017). Mammalogy: Adaptation, Diversity, Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 92, σ. 114.
- Koch, P. L., Zachos, J. C. & Gingerich, P. D. (1992). Correlation between isotope records in marine and continental carbon reservoirs near the Palaeocene/Eocene boundary. *Nature*, 358(6384), σ.319–322.

- Lyras, G. A., Giannakopoulou, A., Kouvari, M. & Papadopoulos, G. C. (2016). Evolution of Gyrfication in Carnivores. *Brain, Behavior and Evolution*, 88(3-4), σ.187–203.
- Manger, P. R. (2006). An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 81(2) σ.293–338.
- Marsh, O. C. (1884). *Dinocerata, a monograph of an extinct order of gigantic mammals*. USGS monographs, 10, σ.1-237.
- Martin, L.D., Lim, J. D. (2001). A musteliform carnivore from the American Early Miocene. *Neues Jahrbuch Fuer Geologie Und Palaeontologie Monatshefte*. 5, σ.265–276.
- Martin, R. D. (1981). Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates. *Nature*. 293(5827), σ.57–60.
- Matthew, W. D. (1909). The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene. *Memoirs of the AMNH*, 9 (6), σ.313-474.
- McLellan, B. & Reiner, D. C. (1994). A Review of Bear Evolution. *Bears: Their Biology and Management*, 9(1), σ.85–96.
- Morales, J. & Pickford, M. (2005). Carnivores from the Middle Miocene Ngorora Formation (13–12 Ma), Kenya. *Estudios Geologicos*, 61(3), σ. 271-284.
- Morlo, M. (1999). Niche structure and evolution in creodont (mammalia) faunas of the European and North American Eocene. *Geobios*, 32(2), σ.297–305.
- Naples, V. L. (2000). Evolution of Tertiary Mammals of North America. *Journal of Mammalogy*, 81(3), σ.914–916.
- Nowak, R. M., Paradiso, J.L. (1999). *Walker's Mammals of the World*, (εκδ.) 6. Baltimore, Johns Hopkins University Press.
- Peigné, S. & De Bonis, L. (1999). The genus *Stenoplesictis filhol* (Mammalia, Carnivora) from the Oligocene deposits of the Phosphorites of Quercy, France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3), σ.566–575.
- Polly, P. D. (1999). Selection. In: R. Springer (ed.), *Encyclopedia of Paleontology*. Fitzroy Dearborn Publishers, Chicago, σ.1084-1086.
- Pound, M. J. & Salzmann, U. (2017). Heterogeneity in global vegetation and terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. *Scientific Reports*, 7(4338), σ.1-12.
- Radinsky, L. (1977). Brains of early carnivores. *Paleobiology*, 4, σ.333–349.
- Radinsky, L. B. (1982). Evolution of Skull Shape in Carnivores. The Origin and Early Radiation of the Modern Carnivore Families. *Paleobiology*, 8(3), σ.177–195.
- Roth, G. & Dicke, U. (2005). Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(5), σ.250–257.
- Savage, R. J. G. (1973). *Megistotherium*, gigantic hyaenodont from Miocene of Gebel Zelten, Libya. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*. 22 (7) σ.483–511.
- Savage, R.J.G. (1977). Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology*, 20(2), σ.237-271.
- Schulte, P. et. al (2010). The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 327(5970), σ.1214-1218.
- Sorkin, B. (2008). A biomechanical constraint on body mass in terrestrial mammalian predators. *Lethaia*, 41(4), σ.333–347.
- Stehlin, H.G. (1910). Remarques sur les faunules de Mammifères des couches eocenes et oligocenes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4(9) σ.488-520.

- Szalay, F. (2005). The Rise of Placental Mammals. Origins and Relationships of the Major Clades. *Journal of Mammalian Evolution*, 12, σ.533–542.
- Tseng, Z. J., & Wang, X. (2010). Cranial functional morphology of fossil dogs and adaptation for durophagy in *Borophagus* and *Epicyon* (Carnivora, Mammalia). *Journal of Morphology*, 271(11), σ.1386–1398.
- Tsubamoto, T., Watabe, M. & Tsogtbaatar, K. (2010). *Hyaenodon chunkhtensis* and the hyaenodontid fauna from the upper Eocene Ergilin Dzo Formation of Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2), σ.559–564.
- Turner, A. & Antón, M. (2004). *Evolving Eden: an illustrated guide to the evolution of the African large-mammal fauna*. New York, Columbia university press.
- Valen, L. Van. (1969). The multiple origins of the placental carnivores. *Evolution*, 23(1), σ.118–130.
- Van Valkeburgh, B. (1992), Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores, (εκδ.) John Damuth and Bruce J. MaccFadden. *Body size in Mammalian Paleobiology, Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press.
- Van Valkenburgh, B. (1999). Major patterns in the history of carnivorous. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 27(1), σ.463–93.
- Van Valkenburgh, B., & Wayne, R. (2010). Carnivores. *Current Biology*, 20(21), σ.915-919.
- Wang, X., Tedford, R. H., & Taylor, B. E. (1999). Phylogenetic systematics of the *Borophaginae* (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the AMNH*, 243.
- Wesley-Hunt, G. (2005). The morphological diversification of carnivores in North America. *Paleobiology*, 31, σ.35–55.
- Wesley-Hunt, G. & Werdelin, L. (2005). Basicranial morphology and phylogenetic position of the Upper Eocene carnivoramorph *quercygale*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50.
- Willemet, R. (2013). Reconsidering the evolution of brain, cognition, and behavior in birds and mammals. *Frontiers in Psychology*, 4(396), σ. 1-26.
- Yule, J. V. (2009). Wang, X., and R. H. Tedford. 2008. *Dogs: Their Fossil Relatives and Evolutionary History*. *Journal of Mammalogy*, 90(2), σ.525–526.
- Zachos, J. C., Dickens, G. R. & Zeebe, R. E. (2008). An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451(7176), σ.279–283.