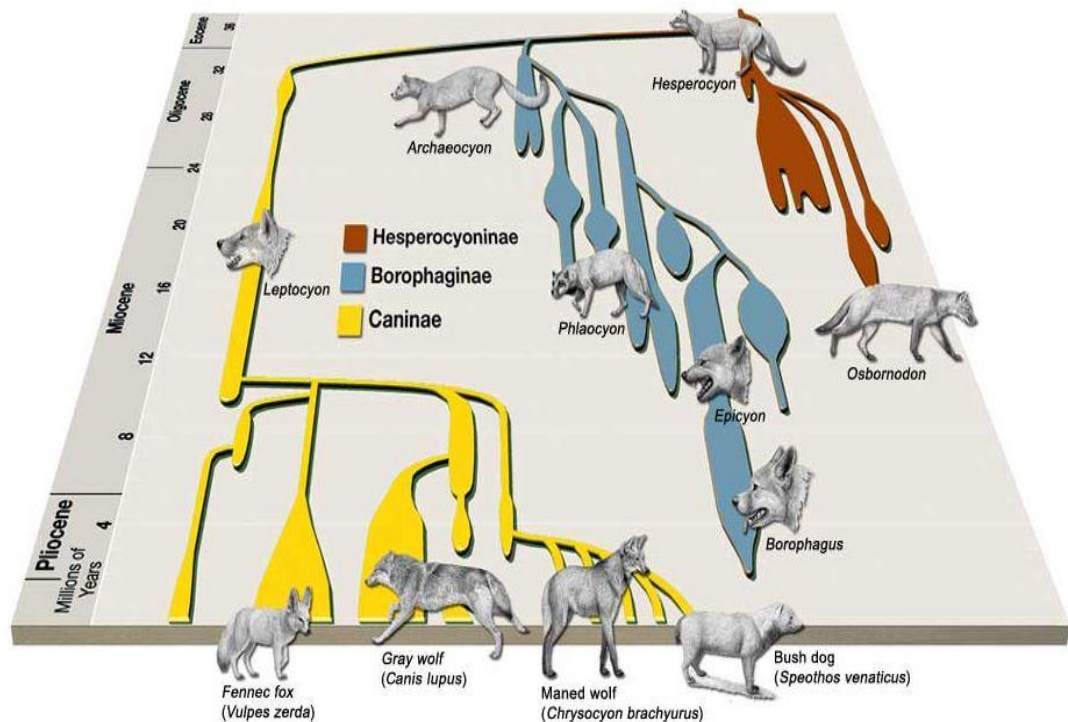




ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ
ΣΧΟΛΗ ΘΕΤΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Η ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΟΥ ΣΩΜΑΤΙΚΟΥ ΒΑΡΟΥΣ ΤΩΝ CANIDAE ΑΠΟ ΤΟ ΗΩΚΑΙΝΟ ΕΩΣ ΣΗΜΕΡΑ



ΜΑΡΓΑΡΙΤΑ Β. Μ. ΚΟΛΑΣΗ

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ : Γ. ΛΥΡΑΣ

Αθήνα, 2021

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**Η ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΟΥ ΣΩΜΑΤΙΚΟΥ ΒΑΡΟΥΣ ΤΩΝ
CANIDAE ΑΠΟ ΤΟ ΗΩΚΑΙΝΟ ΕΩΣ ΣΗΜΕΡΑ**

ΜΑΡΓΑΡΙΤΑ Β. Μ. ΚΟΛΑΣΗ

A.M. : 1114201500046

**Εκπαιδευτικό Ίδρυμα : Εθνικό & Καποδιστριακό
Πανεπιστήμιο Αθηνών**

Σχολή : Θετικών Επιστημών

Τμήμα : Γεωλογίας και Γεωπεριβάλλοντος

Υπεύθυνος Καθηγητής : Γ. Λύρας

Η εικόνα που χρησιμοποιήθηκε για το εξώφυλλο έχει δημιουργηθεί από τον
Tom Moore, (www.artsci.org)

Αθήνα, 2021

Περιεχόμενα

Ευχαριστίες.....	3
Περίληψη	4
Κεφάλαιο 1 : Σκοποί και Διάρθρωση Εργασίας.....	5
1.1 Εισαγωγή	5
1.2 Σύνοψη της εξέλιξης των Canidae.....	5
1.2.1 Hesperocyoniinae	6
1.2.2 Borophaginae.....	10
1.2.3 Caninae	19
1.3 Σημασία του Σωματικού Βάρους στην οικογένεια των Canidae	24
Κεφάλαιο 2 : Υλικό και Μέθοδοι Έρευνας	26
2.1 Υπολογισμός του Σωματικού Βάρους σύμφωνα με τους τύπους της Van Valkenburgh	26
2.2 Δεδομένα για τον υπολογισμό του Σωματικού Βάρους.....	28
2.3 Χρήση του προγράμματος R – 4.0.3 για την ανάλυση των δεδομένων	28
Κεφάλαιο 3 : Αποτελέσματα	30
3.1 Υπολογισμός του Σωματικού Βάρους.....	30
3.2 Στρωματογραφική Εξάπλωση σε σχέση με το Σωματικό Βάρος	36
3.3 Κατανομή των βαρών μέσα στο γεωλογικό χρόνο	38
3.4 Κατανομή των βαρών μέσα στο φυλογενετικό δέντρο	40
Κεφάλαιο 4 : Συζήτηση και Συμπεράσματα.....	42
Βιβλιογραφία	44

Ευχαριστίες

Κατά τη διάρκεια συγγραφής της εργασίας αυτής, έλαβα μεγάλη υποστήριξη και βοήθεια.

Θα ήθελα αρχικά να ευχαριστήσω τον καθηγητή μου, κ. Γεώργιο Λύρα, η εμπειρία του οποίου ήταν πολύτιμη στη διαμόρφωση των ερευνητικών ερωτημάτων και της μεθοδολογίας. Τα διορατικά σχόλιά σας, με ώθησαν στο να οξύνω τη σκέψη μου και έφεραν τη δουλειά μου σε υψηλότερο επίπεδο.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τη μητέρα μου για την υπομονή της και τις συμβουλές της. Τέλος, δεν θα μπορούσα να είχα ολοκληρώσει αυτή την εργασία χωρίς την υποστήριξη της φίλης μου, Μπαξεβανίδου Φρειδερίκης, που παρείχε ενθαρρυντικές συζητήσεις και χαρούμενους περισπασμούς.

Περίληψη

Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη της εξέλιξης του σωματικού βάρους στην οικογένεια των Canidae. Χρησιμοποιώντας το μήκος του πρώτου κάτω γομφίου εκτιμήθηκαν τα σωματικά βάρη 131 εξαφανισμένων ειδών (25 Hesperocyoninae, 62 Borophaginae και 44 Caninae). Τα αποτελέσματα έδειξαν πως κάθε υποοικογένεια φαίνεται να εμφάνισε ζώα με μεγάλο βάρος σε κάποιο κλάδο της αλλά και το γεγονός πως όλες διέθεταν ζώα με μικρό βάρος στην αρχή της εξέλιξής τους. Τα Borophaginae και Caninae εμφάνισαν περισσότερα είδη με μεγάλα σωματικά βάρη από τα Hesperocyoninae.

Κεφάλαιο 1 : Σκοποί και Διάρθρωση Εργασίας

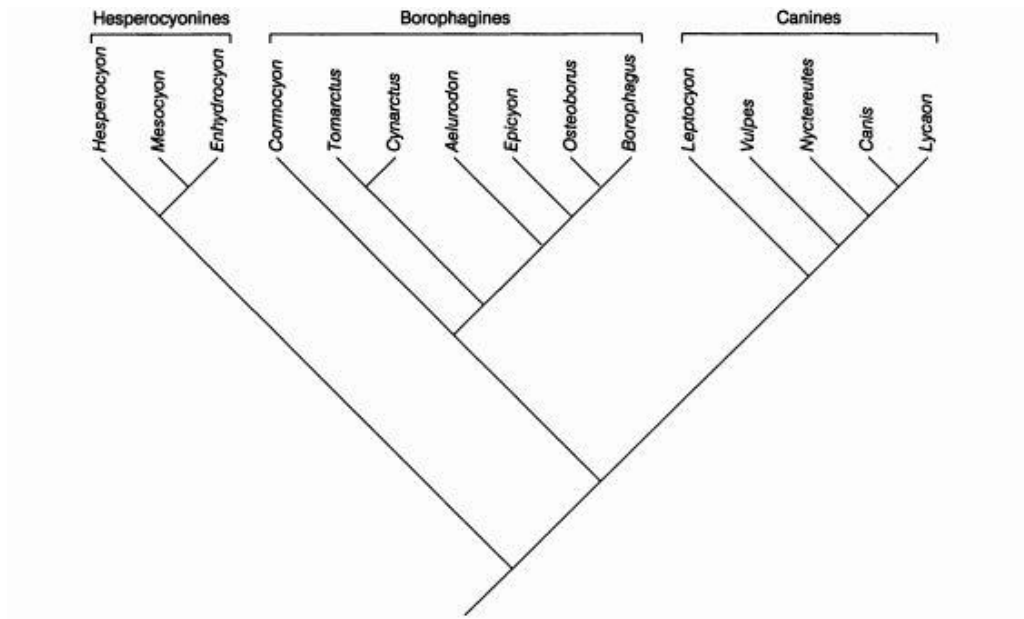
1.1 Εισαγωγή

Η οικογένεια των Canidae αποτελεί την αρχαιότερη οικογένεια σαρκοφάγων ζώων που ζει μέχρι σήμερα. Σήμερα η οικογένεια αυτή, αποτελείται από περίπου 34 είδη με διαφορετικό ύψος και βάρος ενώ κατά το γεωλογικό παρελθόν η βιοποικιλότητα της οικογένειας ήταν εξίσου σημαντική. Κατά το μεγαλύτερο μέρος της εξελικτικής της ιστορίας, τα Canidae έμειναν περιορισμένα στην Βόρειο Αμερική. Εκεί εξελίχθηκαν σε ποικίλους οικομορφότυπους και σωματικά μεγέθη. Σκοπός της παρούσας εργασίας είναι η μελέτη και αποτύπωση των διακυμάνσεων του σωματικού βάρους κατά την εξέλιξη των βορειοαμερικανικών Canidae. Το σωματικό βάρος αποτελεί θεμελιώδη οικολογική παράμετρο καθώς σχετίζεται με πολλές μεταβολικές και φυσιολογικές μεταβλητές των οργανισμών. Η μελέτη του σωματικού βάρους των βορειοαμερικανικών Canidae θα αποτελέσει μια σημαντική συμβολή στην κατανόηση της εξελικτικής ιστορίας της οικογένειας.

1.2 Σύνοψη της εξέλιξης των Canidae

Τα Canidae αποτελούν μια μεγάλη και αρκετά διαφοροποιημένη οικογένεια σαρκοφάγων που περιέχει ως μέλη ζώα όπως λύκοι (*Canis lupus*), αλεπούδες (*Vulpes*), τσακάλια (*Canis aureus*, *Canis adustus*, *Canis mesomelas*) και κοντινούς συγγενείς τους. Οι τωρινοί εκπρόσωποι κατοικούν σε όλα τα μέρη του κόσμου με εξαίρεση την Ανταρκτική (Janis et al., 1998).

Η εξάπλωση των Canidae πραγματοποιήθηκε κυρίως στην Βόρεια Αμερική καθώς τα είδη της οικογένειας βρίσκονταν περιορισμένα στην συγκεκριμένη ήπειρο το Ανώτερο Ηώκαινο μέχρι το Κατώτερο Μειόκαινο (Lyras, 2009). Μια πρώτη ανάλυση του συνόλου των απολιθωμάτων καθώς και των τωρινών ειδών οδήγησε σε διαχωρισμό τριών υποοικογενειών με κοινά φυλετικά χαρακτηριστικά (Tedford et al., 2009), όπως οι κρανιακοί και οδοντικοί χαρακτήρες, εικόνα 1.

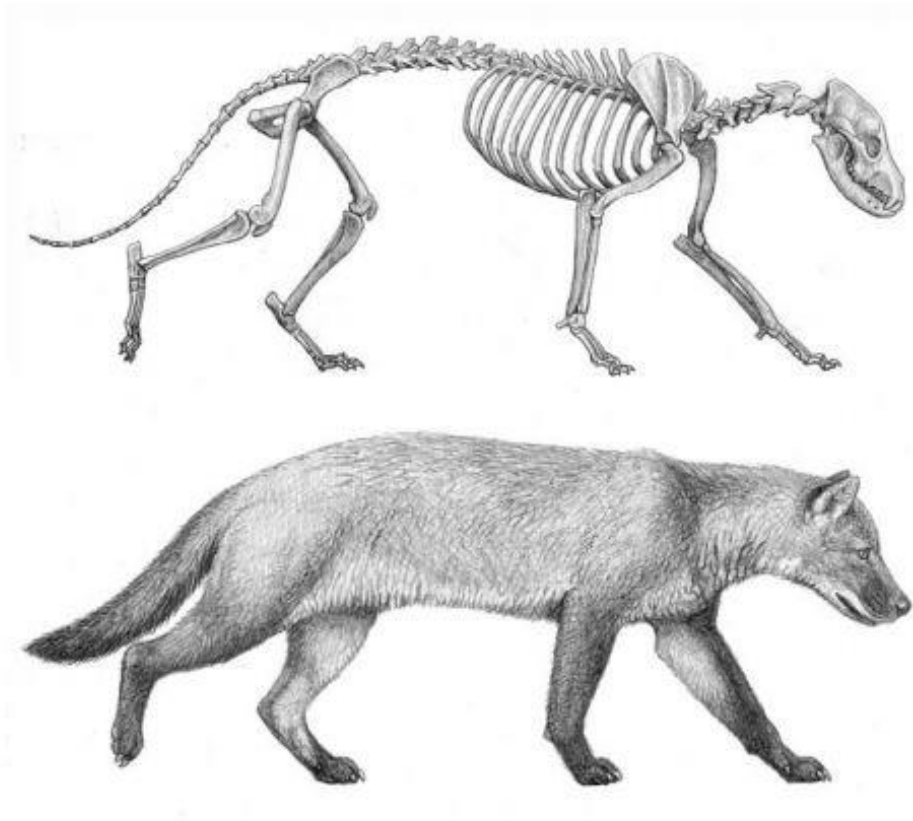


Εικόνα 1 : Φυλετικές σχέσεις των κύριων υποοικογενειών της οικογένειας Canidae (Wang, 1994).

1.2.1 Hesperocyoninae

- Ηλικία : Ανώτερο Ηώκαινο – Μέσο Μειόκαινο

Η υποοικογένεια Hesperocyoninae περιλαμβάνει τα αρχαιότερα και πιο πρωτόγονα μέλη των Canidae. Πήραν το όνομά τους από το είδος *Hesperocyon* και εξαφανίστηκαν με τελευταίο είδος το *Osbornodon fricki* (εικόνα 2), που έζησε μέχρι πριν περίπου 15 εκατ. χρ. (Wang, 1994). Χαρακτηριστικό της ομάδας αυτής είναι πως εμφανίστηκε, εξελίχθηκε και εξαφανίστηκε σχεδόν εξ'ολοκλήρου στη Βόρεια Αμερική. Παρόλα αυτά, μετά από εύρεση απολιθωμάτων από τον Wang το 2005 στην Κίνα έγινε γνωστή η μετανάστευση ορισμένων ειδών του Hesperocyoninae στην Ευρασία μέσω του Βερίγγειου πορθμού κατά το Ανώτερο Μειόκαινο (13-12 εκατ. χρ. πριν) (Wang et al., 2008).

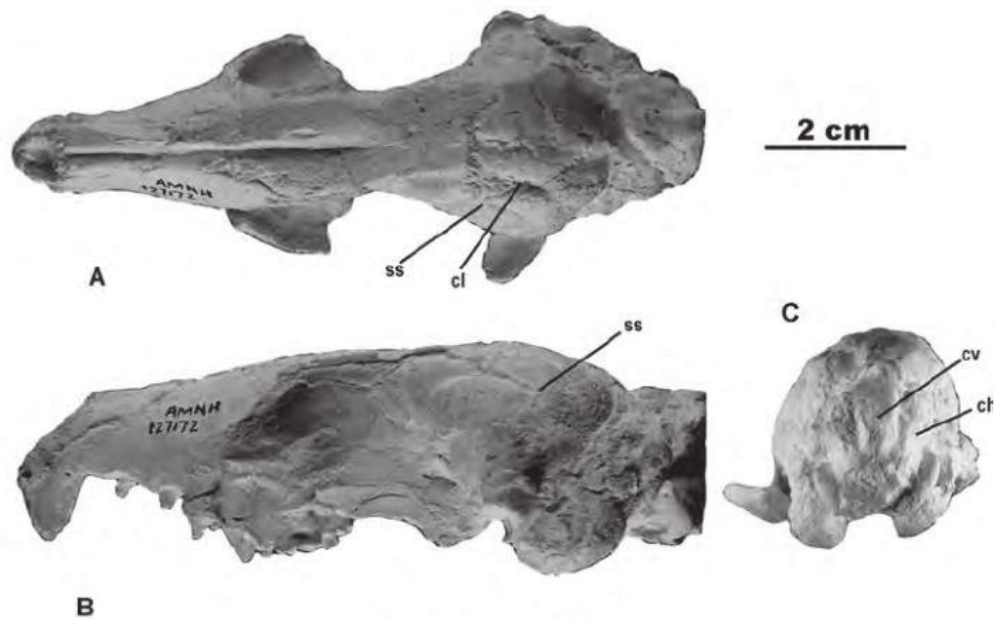


Εικόνα 2 : Σκελετός και αναπαράσταση του *Osbornodon fricki* από τον Mauricio Anton (Wang et al., 2008).

Σύμφωνα με τον Tedford, η υποοικογένεια αυτή δεν είναι αυστηρά καθορισμένη αλλά περιλαμβάνει μια ομάδα πρωτόγονων κυνών όπως το *Mesocyon*, *Enhydrocyon* και φυσικά το *Hesperocyon*. Πιο συγκεκριμένα, εντοπίζονται τέσσερις βασικοί εξελικτικοί κλάδοι της υποοικογένειας (Wang, 1994):

- Ο κλάδος των *Mesocyon – Enhydrocyon*
- Ο κλάδος *Osbornodon*
- Ο κλάδος *Paraenhydrocyon*
- Ο κλάδος *Ectopocynus*

Πριν από το γένος *Hesperocyon* και σύμφωνα με τον Wang, υπήρχε ένα μεταβατικό είδος, το *Prohesperocyon wilsoni*. Το είδος αυτό παρουσίαζε πολλά χαρακτηριστικά των πιο πρωτόγονων *Miacidae* καθώς και χαρακτηριστικά των μεταγενέστερων *Canidae*. Είχε μέγεθος μικρής αλεπούς και έζησε στο Ανώτερο Ηώκαινο.



Εικόνα 3 : Κρανίο του *Prothesperocyon wilsoni*. A) Ραχιαία όψη, B) Πλευρική όψη, C) Οπίσθια όψη (Lyras, 2009).

Ένα από τα χαρακτηριστικά που δείχνουν πως αυτό το μικρό σαρκοφάγο ανήκει στα Canidae αποτελεί η δομή του ακουστικού ογκώματος, που αναπτύχθηκε για την προστασία των εξαιρετικά ευαίσθητων οστών του μέσου αυτιού. Ακολούθησε αύξηση του σωματικού μεγέθους και ενίσχυση των προγομφίων μέχρι το σημείο θραύσης οστών (Wang et al., 2008).

Mesocyon – Enhydrocyon

- Ηλικία : Ολιγόκαινο – Κατώτερο Μειόκαινο, 34 – 24 εκατ. χρ. πριν

Ο κλάδος αυτός εμφανίστηκε μέσω ενός μεταβατικού είδους, του *Hesperocyon coloradoensis*, και στην συνέχεια άρχισε να διαφοροποιείται. Η εξελικτική τάση του κλάδου στόχευε σε μεγαλύτερο σωματικό μέγεθος και υπερσαρκοφαγικές τάσεις (Wang et al., 2008).

Στην βάση αυτής της γενεαλογίας των υπερσαρκοφαγικών ειδών τοποθετούνται τρία είδη του γένους *Mesocyon* (εικόνα 4) ενώ στην οροφή βρίσκεται το γένος *Enhydrocyon* (εικόνα 5) που εμφανίστηκε στο Ανώτερο Ολιγόκαινο και εξαφανίστηκε στο Κατώτερο Μειόκαινο στα 22 εκατ. χρ. πριν.

Το γένος αυτό, αποτελεί τον πρώτο υπερσαρκοφαγικό κύωνα με δυνατότητα θραύσης οστών ώστε να θραφούν από τον μυελό (Wang et al., 2008).



Εικόνα 4 : Κρανίο του *Mesocyon coryphaeus* από το δείγμα AMNH No 6859 του Αμερικανικού Μουσείου Φυσικής Ιστορίας της Νέας Υόρκης.

Osbornodon

Ηλικία : Κατώτερο Ολιγόκαινο – Μέσο Μειόκαινο

Το γένος *Osbornodon* διαχωρίστηκε από τον κλάδο *Mesocyon* – *Enhydrocyon* στο Κατώτερο Ολιγόκαινο, όπου και αντιπροσωπευόταν από δύο είδη. Αποτελεί το μόνο γένος που χαρακτηριζόταν από υποσαρκοφαγικές τάσεις. Μετά από ένα στρωματογραφικό κενό κατά το Μέσο και Ανώτερο Ολιγόκαινο, ξαναεμφανίστηκε στο Κατώτερο Μειόκαινο. Οι τελευταίοι εκπρόσωποι εξαφανίστηκαν περίπου 15 εκατ. χρ. πριν (Wang et al., 2008).

Paraenhydrocyon

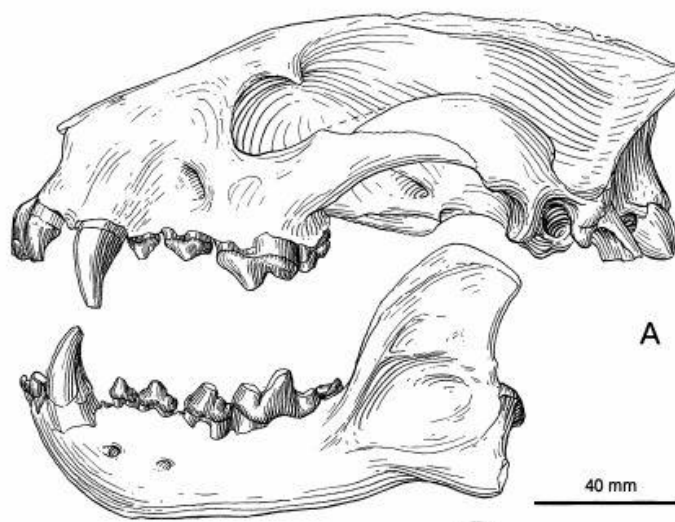
Ηλικία : Μέσο Ολιγόκαινο – Κατώτερο Μειόκαινο, 32 – 22 εκατ. χρ. πριν

Πρόκειται για ένα κλάδο που περιλαμβάνει τρία είδη με παρόμοια χαρακτηριστικά και υπερσαρκοφαγικές τάσεις με το γένος *Enhydrocyon*. Εξαίρεση αποτελεί η έλλειψη προγομφίων, ικανών για τη θραύση οστών (Wang et al., 2008).

Ectopocynus

Ηλικία : Μέσο Ολιγόκαινο – Κατώτερο Μειόκαινο, 32 – 18 εκατ. χρ. πριν

Κύριο χαρακτηριστικό αυτού του κλάδου αποτελούν οι μεγάλοι, στρογγυλεμένοι και μονοφυματικοί προγόμφιοι που αντιτίθενται στη μορφή των προγόμφιων που επικρατούν στους υπόλοιπους κλάδους, οι οποίοι διαθέτουν πολλαπλά φύματα (Wang et al., 2008).



Εικόνα 5 : Κρανίο του *Ectopocynus crassidens*, AMNH No 12886 της Νότιας Ντακότα, 28 εκατ. χρ. πριν. (Wang, 1994).

1.2.2 Borophaginae

Ηλικία : Μέσο Ολιγόκαινο – Πλειστόκαινο

Η υποοικογένεια Borophaginae έζησε στην Βόρεια Αμερική από το Μέσο Ολιγόκαινο μέχρι το Πλειόκαινο, περίπου 32 με 2,5 εκατ. χρ. πριν και απολιθώματά τους βρίσκονται σε πολλές Νεογενείς αποθέσεις στην ήπειρο αυτή (Wang et al., 1999).

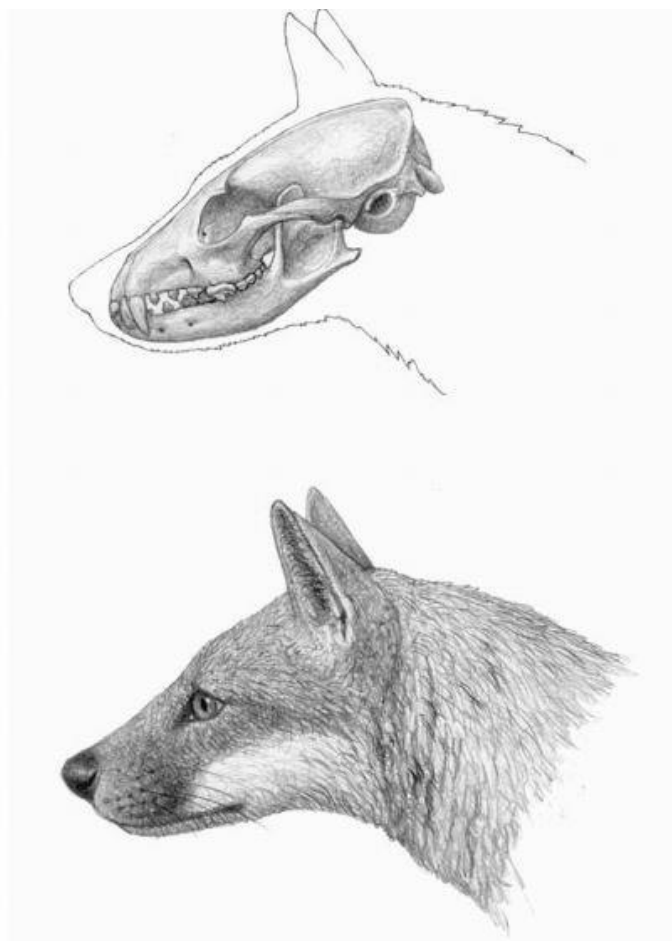
Κύριο χαρακτηριστικό αυτής της υποοικογένειας αποτελεί μια σημαντική ταξινομική ποικιλομορφία (Martín-Serra et al., 2016 ; Wang et al., 1999) που εμφανίζεται με ένα ευρύ φάσμα σωματικού μεγέθους και υψηλό βαθμό μορφολογικής ανισότητας (Munthe, 1989).

Ακόμα, παρουσιάζονται εξειδικευμένα χαρακτηριστικά θηρευτή, όπως ισχυρές οδοντοστοιχίες που διευκολύνουν στην θραύση οστών, τάσεις που κυμαίνονταν από υποσαρκοφαγία σε υπερσαρκοφαγία (Martín-Serra et al., 2016;

Tseng et al., 2010; Van Valkenburgh et al., 2003; Werdelin, 1989) και σιαγόνες παρόμοιες με αυτές των υαινών του Παλαιού Κόσμου (Wang et al., 1999).

Σαν οικογένεια καταλαμβάνει πολλούς διαφορετικούς οικολογικούς ρόλους και παρουσιάζει την μεγαλύτερη βιοποικιλότητα στην ιστορία των Canidae. Περιλαμβάνει γένη υπερσαρκοφαγικά και μεγάλα σε μέγεθος όπως το *Eriocyon* και το *Bororhagus*, αλλά και υποσαρκοφαγικά, μικρά έως μεσαίου μεγέθους γένη, όπως τα *Cynarctoides*, *Phlaocyon*, *Cynarctus* (Wang et al., 2008).

Η αρχική μορφή των γενών της οικογένειας *Bororhaginae* αποτέλεσε το γένος *Archaeocyon*, το οποίο είχε μέγεθος παρόμοιο με το μέγεθος της αλεπούς και προήλθε από τα *Hesperocyoniinae*.



Εικόνα 6 : Κρανίο, κάτω γνάθος και ανακατασκευή του κεφαλίου του *Archaeocyon leptodus* από τον Mauricio Anton (Wang et al., 2008). Η ανακατασκευή βασίστηκε σε διάφορα δείγματα, αλλά κυρίως στο κρανίο F:AM 63971 από την Νεμπράσκα (27 εκατ. χρ. πριν). Προσεγγιστικό μήκος κρανίου : 10cm.



Εικόνα 7 : Σκελετός είδους *Archaeoscyon leptodus*, F:AM 49060, σε φυσική ανατομική διάταξη. Wyoming, Φωτογραφία της Lorrain Meeker (Wang et al., 1999).

Σχεδόν ταυτόχρονα με την εμφάνιση του *Archaeoscyon* (εικόνες 6 και 7) εμφανίστηκαν και άλλα τρία γένη με μέγεθος αλεπούς. Τα *Oxetoscyon*, *Otaroscyon* και *Rhizoscyon*. Χαρακτηριστικά τους αποτελούσαν το μικρό μέγεθος, οι υποσαρκοφαγικές τάσεις και το γεγονός ότι τρέφονταν με ασπόνδυλα, φρούτα και μικρά σπονδυλωτά (Wang et al., 2008).



Εικόνα 8 : Κρανίο του γένους *Otarocyon* από το δείγμα AMNH No 49020 του Αμερικανικού Μουσείου Φυσικής Ιστορίας της Νέας Υόρκης

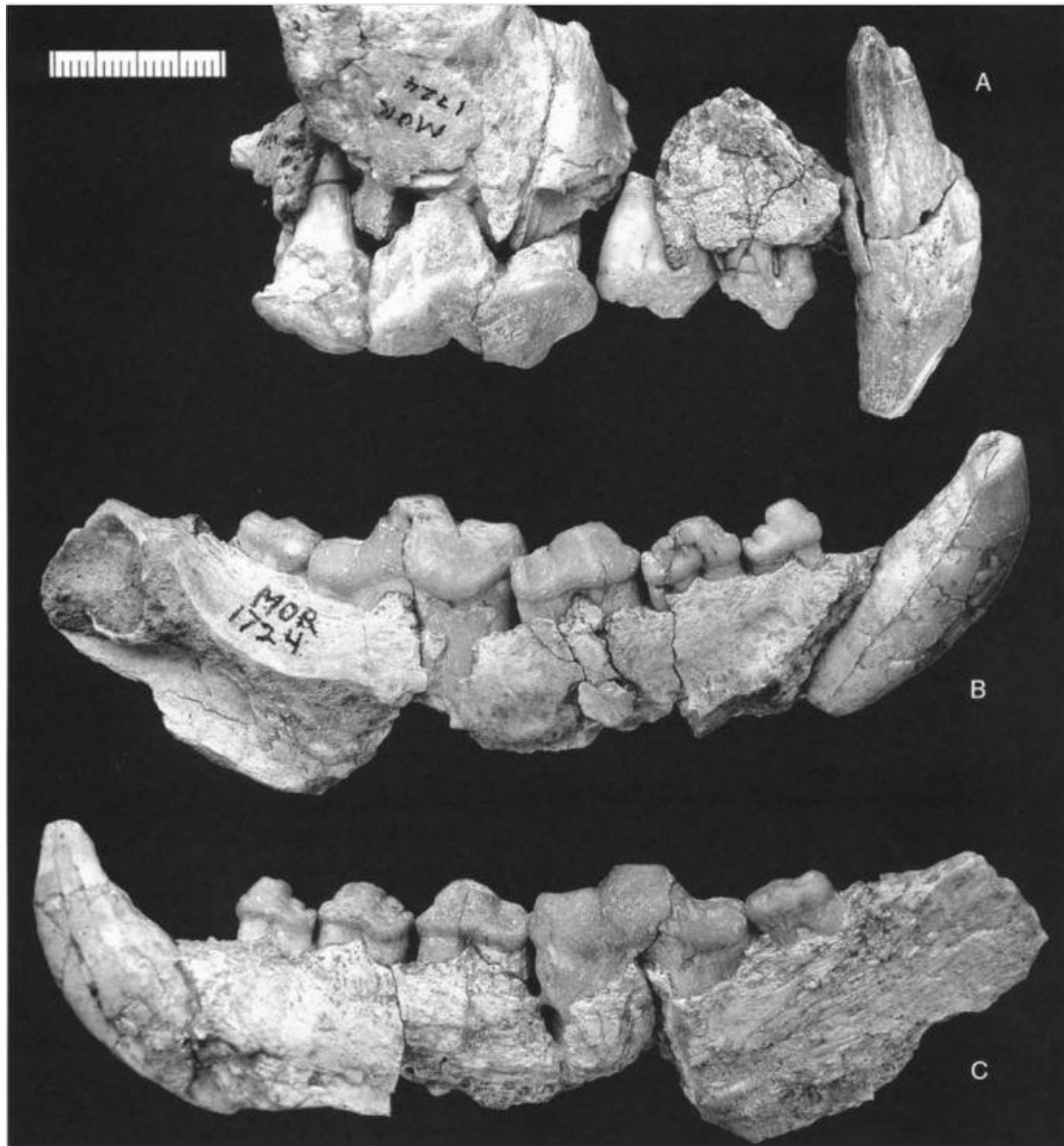
Κατά τη διάρκεια του πρώτου μισού της ιστορίας των *Borophaginae* στο Ολιγόκαινο (34 εκατ. χρ. πριν) μέχρι το Κατώτερο Μειόκαινο (17 εκατ. χρ. πριν) αυτά παρέμειναν μικρού έως μεσαίου μεγέθους και πολλά μάλιστα γένη, όπως τα *Cynarctoides* και *Phlaocyon*, απέκτησαν οδοντικές προσαρμογές που υποδήλωναν παμφαγία, όπως τα σημερινά ρακούν. Ακολουθούν δύο μεταβατικές μορφές, τα γένη *Cormocyon* και *Desmocyon*.

Η επόμενη φάση εξέλιξης της υποοικογένειας σημειώνεται στο Μέσο Μειόκαινο, 19 – 15 εκατ. χρ. πριν. Τα είδη αυτή την περίοδο στρέφονται σε περισσότερο υπερσαρκοφαγικές τάσεις και αποκτούν μεγαλύτερο μέγεθος. Χαρακτηριστικά είδη της περιόδου είναι τα *Metatomarctus* (εικόνα 9), *Microtomarctus*, *Protomarctus* και *Tephrocyon*. Τα γένη *Euoplocyon* και *Psalidocyon* μάλιστα, καταφέρνουν να διατηρήσουν μια διατροφή που αποτελείται εξ'ολοκλήρου από κρέας. Τα *Borophaginae*, ακόμα, είχαν πολύ μικρό μέγεθος ώστε να μπορέσουν να ανταπεξέλθουν έναντι μεγαλύτερων θηρευτών, όπως τα *Hesperocyoninae*. Η κατάσταση αυτή διαφοροποιήθηκε με την εμφάνιση της υποφυλής *Aelurodontina* (Wang et al., 2008).



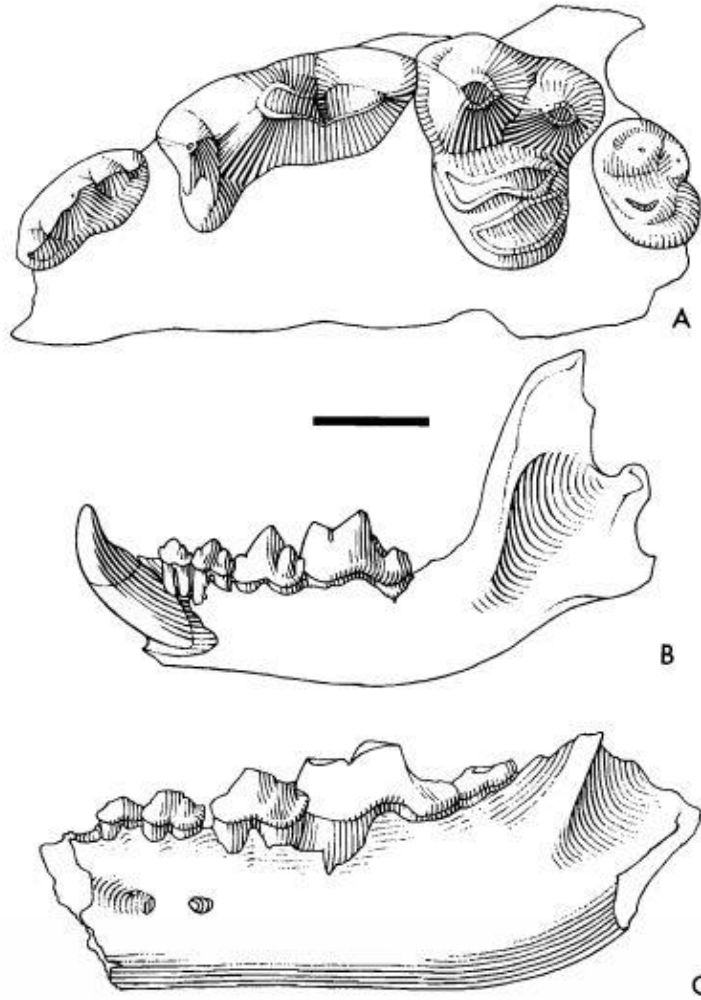
Εικόνα 9 : Κάτω γνάθος *Metatomarctus canavus*. Φωτογραφία από την συλλογή απολιθωμάτων του Μέσου Μειοκαίνου του Florida Museum.

Τα γένη *Tomarctus* και *Aelurodon* (εικόνα 10) αποτέλεσαν τους πρώτους ισχυρούς υπερσαρκοφαγικούς θηρευτές της υποφυλής Aelurodontina, κατά το Μέσο με Ανώτερο Μειόκαινο (16 – 9 εκατ. χρ. πριν). Πιο συγκεκριμένα, το γένος *Tomarctus*, αποτέλεσε την αρχή, ακολουθούμενο από τα μεταβατικά γένη *T. hippophaga* και *T. brevirostris* φτάνοντας στο τελικό γένος, το *Aelurodon*. Ήταν τότε, με την άνοδο του *Aerulodon* καθώς και των 6 ειδών που περιλάμβανε, η εποχή όπου η υποοικογένεια αυτή κατάφερε να καθιερωθεί ως ανταγωνιστικός θηρευτής (Wang et al., 1999).



Εικόνα 10 : Άνω και κάτω γνάθος του γένους *Aelurodon montanensis*, MOR 1724, Jefferson County, Montana. A. Πλευρική όψη της σύνθετης άνω γνάθου (αριστερά, C - P3 και δεξιά P4 - M1) B. Πλευρική όψη του δεξιού κλάδου C. Μέση όψη του δεξιού κλάδου με c - m2 (Wang et al. 2004).

Στις αρχές του Μέσου Μειοκαίνου εμφανίστηκε η τελευταία ομάδα των *Borophaginae* που αποτελείται από τα γένη *Protericyon*, *Eriacyon* (εικόνα 11) και *Borophagus*. Το γένος *Eriacyon*, μάλιστα, αποτέλεσε το μεγαλύτερο *Canidae* που έχει υπάρξει και έφερε μια ισχυρή σειρά δοντιών θραύσης οστών. Η εξέλιξη των τριών αυτών ειδών ξεκίνησε από την Καλιφόρνια και το Νέο Μεξικό στο Ανώτερο Μειόκαινο, και προχώρησε προς τη Βόρεια Αμερική πριν εξαφανιστεί εντελώς περίπου 5 εκατομμύρια χρόνια πριν (Wang et al., 1999).



Εικόνα 11 : *Erycyon saevus* από τη θέση Love Bone Bed Local Fauna, Alachua County, Florida. A. UF 24580, αριστερά P3-M2. B. UF 24483, αριστερή πλευρά με c1, p2-m1. C. UF 24571, αριστερή πλευρά, πλευρική όψη (Baskin, 1998).

Το γένος *Borophagus* (εικόνα 12) που εμφανίστηκε στο Ανώτερο Μειόκαινο αρχικά στην Καλιφόρνια και έπειτα και στη Βόρεια Αμερική, είχε και αυτό οδοντοστοιχία ειδικά κατασκευασμένη για τη σύνθλιψη οστών. Με το μέγεθός τους να αυξάνεται προοδευτικά, το τέλος των Βοροφαγίναε ήρθε στο Κατώτερο Πλειστόκαινο, περίπου 2 εκατ. χρ. πριν, με το είδος *Borophagus diversidens*.



Εικόνα 12 : Κάτω γνάθος *Borophagus diversidens*. UNM P-O60 (Lucas et al., 1986).

Οι Wang et al. το 1999 χρησιμοποίησαν τις τάξεις μιας φυλής ή υποφυλής για να προσδιορίσουν ορισμένους καλά καθορισμένους κλάδους (εικόνα 13), καταλήγοντας στους παρακάτω :

- *Phlaocyoni*
- *Cynarctina*
- *Aelurodontina*
- *Borophagina*

Οι κλάδοι αυτοί αντιπροσωπεύουν μια ειδίκευση ως προς τα υπερ - και υποσαρκοφαγικά είδη (Wang et al., 1999). Παρόλα αυτά, η υποοικογένεια αυτή έχει διαχωριστεί με αρκετούς τρόπους, μερικοί από τους οποίους περιγράφονται παρακάτω.

Το 1945 ο Simpson απαρίθμησε επτά εξαφανισμένα γένη τα οποία θεωρήθηκαν ότι ανήκουν στην οικογένεια *Borophaginae* (Simpson, 1945). Τα γένη ήταν τα εξής :

- *Borocyon*
- *Aelurodon*
- *Gobicyon*
- *Pliocyon*
- *Osteoborus*
- *Pliogulo*
- *Borophagus*

- Υπήρχε και ένα ακόμα γένος, το *Hadrocyon*, που θεωρήθηκε *Borophaginae incertae sedis*

Πιο συγκεκριμένα, τα γένη *Borocyon*, *Gobicyon*, *Hadrocyon* και *Pliocyon* θεωρήθηκε ότι ήταν αμφικυονίδες ενώ τα γένη *Aelurodon*, *Osteoborus*, *Pliogulo* και *Borophagus* αποτελούσαν μια φυσική ομάδα, στο βαθμό φυσικά που αφορά τις υψηλότερες σχέσεις στην οικογένεια Canidae (Wang et al., 1999).

Ο Tedford σε μια μελέτη του το 1978, διεύρυνε τους ορίζοντες της ταξινόμησης της οικογένειας προσθέτοντας είδη όπως τα *Cormocyon* και *Tomarctus*, και γένη με υποσαρκοφαγικές τάσεις όπως τα *Phlaocyon* και *Cynarctus* (Tedford, 1978).

1.2.3 Caninae

Ηλικία : Κατώτερο Ολιγόκαινο – Σήμερα

Στην αρχή του Κατώτερου Ολιγοκαίνου, τα μέλη της υποοικογένειας Caninae διακρίνονται από τα μέλη της υποοικογένειας Borophaginae μόνο από τους στενούς και επιμήκεις προγομφίους διαχωριζόμενους από διαστέματα (Tedford et al., 2009). Τα μέλη της, αποτελούν τους μοναδικούς εκπροσώπους που ζουν μέχρι σήμερα (εικόνα 15).

Taxon	Common name
Family Canidae	
Subfamily Caninae	
Genus: <i>Canis</i>	
<i>C. lupus</i>	Grey wolf*
<i>C. familiaris</i>	Domestic dog*
<i>C. rufus</i>	Red wolf*
<i>C. latrans</i>	Coyote
<i>C. simensis</i>	Ethiopian wolf
<i>C. aureus</i>	Golden jackal
<i>C. adustus</i>	Side-striped jackal
<i>C. mesomelas</i>	Black-backed jackal
Genus: <i>Cuon</i>	
<i>C. alpinus</i>	Dhole
Genus: <i>Lycnon</i>	
<i>L. pictus</i>	African wild dog
Genus: <i>Chrysocyon</i>	
<i>C. brachyurus</i>	Maned wolf
Genus: <i>Speothos</i>	
<i>S. venaticus</i>	Bush dog
Genus: <i>Cerdocyon</i>	
<i>C. thous</i>	Crab-eating fox
Genus: <i>Atelocynus</i>	
<i>A. microtis</i>	Short-eared dog
Genus: <i>Pseudalopex</i>	
<i>P. culpaeus</i>	Culpeo
<i>P. fulvipes</i>	Darwin's fox
<i>P. griseus</i>	South American grey fox
<i>P. gymnocercus</i>	Pampas fox
<i>P. sechurae</i>	Sechuran fox
<i>P. velutinus</i>	Hoary fox
Genus: <i>Urocyon</i>	
<i>U. cinereoargenteus</i>	Northern grey fox
<i>U. littoralis</i>	Island fox
Genus: <i>Nyctereutes</i>	
<i>N. procyonoides</i>	Raccoon dog
Genus: <i>Odocoileus</i>	
<i>O. megalotis</i>	Bat-eared fox
Genus: <i>Alopex</i>	
<i>A. lagopus</i>	Arctic fox
Genus: <i>Vulpes</i>	
<i>V. velox</i>	Swift fox
<i>V. macrotis</i>	KIT fox
<i>V. vulpes</i>	Red fox
<i>V. corsac</i>	Corsac fox
<i>V. ferrilata</i>	Tibetan fox
<i>V. bengalensis</i>	Indian fox
<i>V. pallida</i>	Pale fox
<i>V. ruppelli</i>	Rüppell's fox
<i>V. chama</i>	Cape fox
<i>V. cana</i>	Blanford's fox
<i>V. zerda</i>	Fennec fox

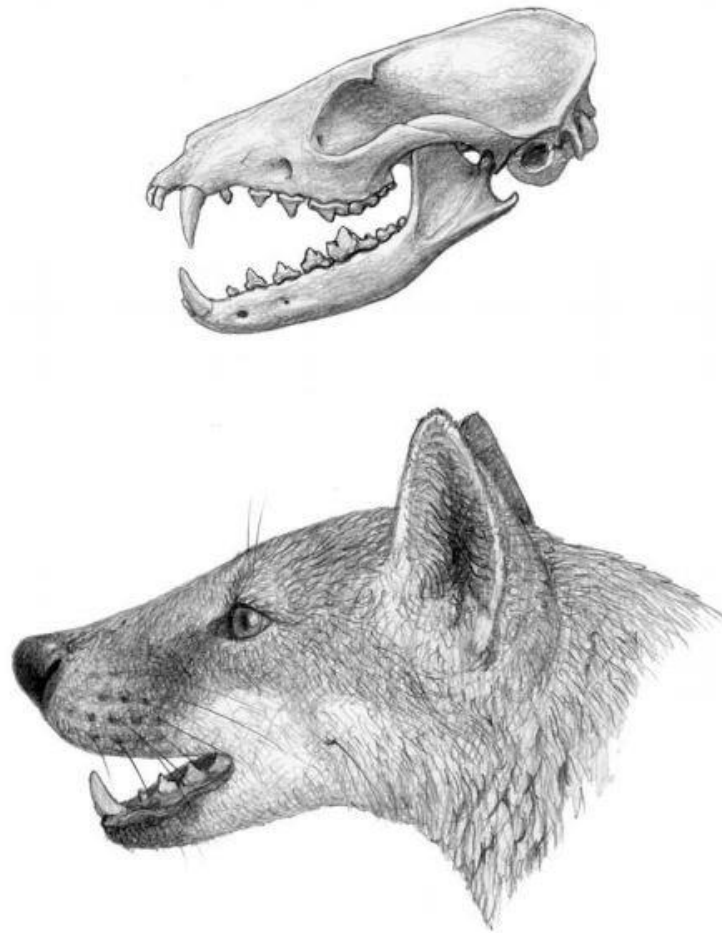
Εικόνα 15 : Υπάρχοντα είδη της οικογένειας των Caninae όπως παρουσιάζονται από τους Wilson και Mittermeier (2009) συμπεριλαμβανομένου και του οικιακού σκύλου (Ostrander, 2001).

Στο τέλος του Μειοκαίνου μέσω μιας γέφυρας ξηράς, που δημιουργήθηκε στο Βερίγγειο Πορθμό, ενώθηκε η Ασία με την Βόρεια Αμερική. Ακόμα, 3 εκατ. χρ. αργότερα, δημιουργήθηκε ο ισθμός του Παναμά, ενώνοντας τη Βόρεια και Νότια Αμερική. Χρησιμοποιώντας και τους δύο αυτούς τρόπους τα Caninae εξαπλώθηκαν σε νέες ηπείρους (Wang et al., 2008).

Οι πρώτες μορφές των Caninae ανήκαν στο γένος *Leptocyon* (εικόνα 16), με αναγνωρισμένα έντεκα είδη μεγέθους αλεπούς, που θρεφόντουσαν με μικρά ζώα και φρούτα. Οι μορφές τους έμοιαζαν αρκετά με τα Borophaginae, με εξαίρεση τα πιο μακριά και αβαθή σαγόνια που χρησίμευαν στην αιχμαλώτιση μικρών θηραμάτων. Αυτό το γένος ήταν ο μοναδικός αντιπρόσωπος των Caninae μέχρι το Ανώτερο Μειόκαινο. Είδη του γένους *Vulpes*, που αποτελούσαν απογόνους του *Leptocyon*, συνέχισαν την προσαρμογή αυτή (Tedford et al., 2009).

Υπάρχουν ορισμένα χαρακτηριστικά που ξεχωρίζουν το γένος *Leptocyon* από το γένος *Vulpes*. Μερικά από αυτά είναι η μεγαλύτερη μετακοιλιακή συστολή, οι κοπτήρες I1-I3 που έχουν μεσαία φύματα ενώ παρουσιάζονται οι γομφίοι M1 και M2 με πιο ισχυρό παραστύλιο. Ακόμα, ο γομφίος m1 έχει το υποκονοειδές απών και ο m2 πιο αδύναμο προβολιακό κόμβο και μετακωνίδιο μικρότερο ή στο ίδιο μέγεθος με το πρωτοκωνίδιο. Η ωλένη και η περόνη έχουν πιο μικρό μέγεθος και είναι πιο ισχυρές με μεγαλύτερες περιφερικές αρθρικές όψεις για την κερκίδα και την κνήμη (Tedford et al., 2009).

Περίπου 10 εκατομμύρια χρόνια πριν, είδη του γένους *Vulpes* καθώς και είδη από το απολιθωμένο γένος *Metalopex* που αντιστοιχίζεται στην τωρινή γκρι αλεπού, *Urocyon*, ομαδοποιήθηκαν. Τόσο στο γένος *Metalopex* όσο και στο γένος *Urocyon*, παρατηρήθηκε διεύρυνση των στοιχείων σύνθλιψης των κυνοδόντων και των γομφίων, καθώς τα γένη προσαρμόζονταν στην διατροφή με έντομα και λαχανικά. Η τάση αυτή της υποσαρκοφαγίας αποτέλεσε την πρώτη ένδειξη του μεγέθους της προσαρμογής που χαρακτήρισε την υποοικογένεια Caninae. Αυτή την περίοδο, στο Ανώτερο Μειόκαινο, παρατηρήθηκε και επέκταση της ρινικής κοιλότητας στο μετωπιαίο οστό. Παρόλα αυτά, η προσαρμογή αυτή περιορίστηκε στις πιο σαρκοφαγικές και υπερσαρκοφαγικές μορφές, γεγονός που οφείλεται στην ένταση που δημιουργούνταν στο κρανίο κατά τη σύλληψη και σίτιση θηραμάτων ίδιου μεγέθους ή μεγαλύτερου από αυτά (Wang et al., 2008).

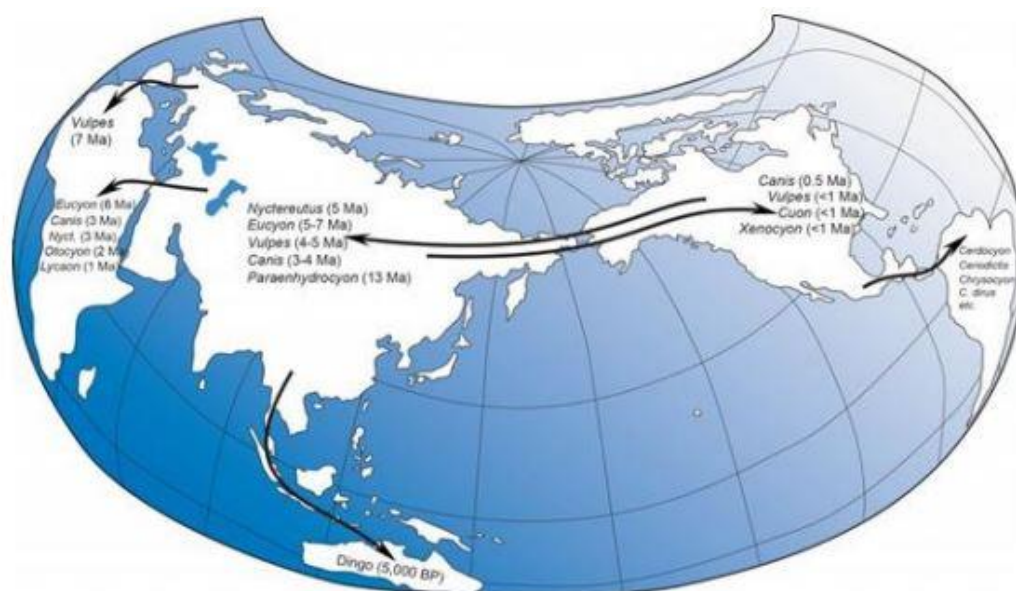


Εικόνα 16 : Κρανίο, κάτω γνάθος και ανακατασκευή του κεφαλιού του *Leptocyon vafer*. (9 εκατ. χρ. πριν). Το μήκος του κρανίου είναι περίπου 11 cm (Wang et al., 2008).

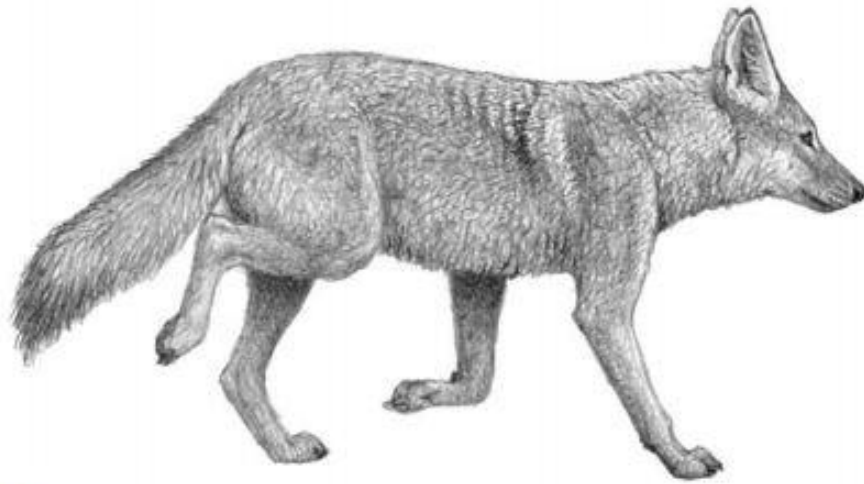
Την περίοδο του Κατώτερου Πλειοκαίνου (5 – 4 εκατ. χρ. πριν), το επίπεδο της θάλασσας ήταν σχετικά υψηλό λόγω μιας παγκόσμιας αύξησης θερμοκρασίας και θεωρείται ότι τότε, χρησιμοποιώντας τη Βερίγγεια οδό, τα πρώτα γένη *Caninae* έφτασαν στη Νότια Αμερική και τον Παλιό Κόσμο από τη Βόρεια Αμερική (Wang et al., 2008). Τρία εκατομμύρια χρόνια αργότερα η ήπειρος της Αμερικής ενώθηκε με τη δημιουργία της διώρυγας του Παναμά (Berta, 1988). Αρχαία των γενών που μετανάστευσαν από τη Βερίγγεια οδό έχουν καταγραφεί με λεπτομέρεια από τις αποθέσεις απολιθωμάτων στη Βόρεια Κίνα (Wang et al., 2008). Μέχρι την περίοδο του Ανώτερου Πλειστοκαίνου, τα γένη του Παλιού Κόσμου είχαν εξελιχτεί σε πολλές μορφές όπως *Canis lupus*, *Canis latrans*, *Vulpes* spp (Ralrick, 2010). Πιο συγκεκριμένα, στην Κίνα εμφανίστηκαν μεγαλύτερα είδη, παρόμοια σε μέγεθος με τους λύκους, ενώ στη Βόρεια Αμερική το μέγεθος των *Canis* παρέμεινε παρόμοιο με του κογιότ μέχρι την εξαφάνιση του τελευταίου *Borophaginae*, *Borophagus diversidens* (Wang et al., 2008).

Κατά τις παγετώδεις περιόδους του Πλειστοκαίνου, η Ευρασία συνέχισε να συμβάλλει στην εξέλιξη της οικογένειας Canidae στη Βόρεια Αμερική με χαρακτηριστικά παραδείγματα το γένος *C. dirus*, που εξελίχθηκε μετά τη μετανάστευση του *C. armbrusteri* και αποτελεί το μεγαλύτερο γένος που έχει υπάρξει ποτέ, καθώς και το γένος γκριζου λύκου, *C. lupus* (Wang et al., 2008).

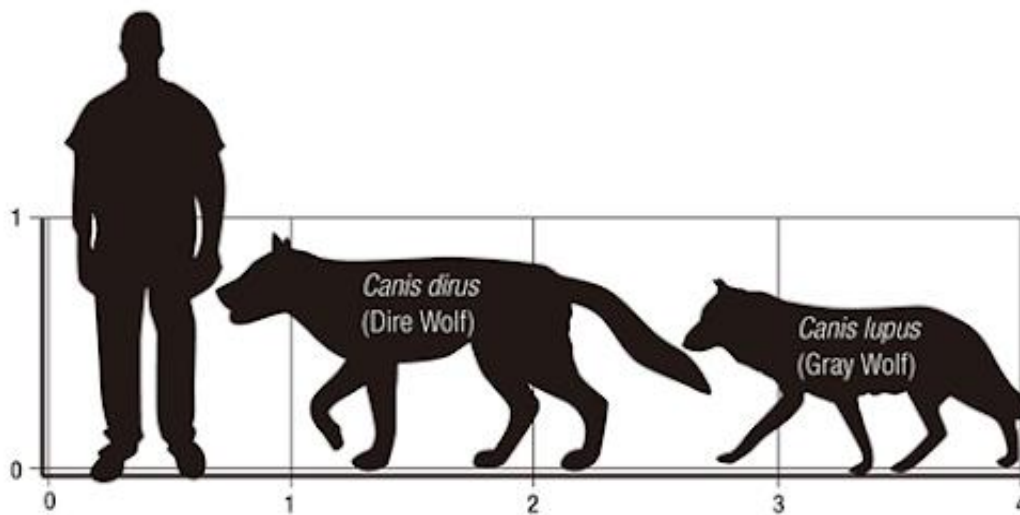
Είναι εμφανές πως παρά την είσοδο των Canidae στο Νέο Κόσμο, την Ευρασία και την Αφρική, η διαφοροποίηση και επέκταση της οικογένειας φανερώνεται με καθοριστικά αποτελέσματα στην Βόρεια Αμερική, καθότι πολλά από τα γένη που μετανάστευσαν σε άλλες ηπείρους γύρισαν πίσω, με τη διαδικασία να λειτουργεί αμφίδρομα (εικόνα 17). Συγκεκριμένα η Βόρεια Αμερική, η οποία πριν την επέλαση των ειδών κατοικούνταν από τα γένη *Canis latrans* (εικόνα 18), *Canis edwardii*, *Vulpes macrotis*, *Vulpes vetus* και *Urocyon cinereoargenteus* ύστερα από το τέλος του Πλειστοκαίνου, η ήπειρος αυτή απέκτησε τα γένη *V. Vulpes*, *V. lagopus* και *C. lupus* (εικόνα 19) (Wang et al., 2008).



Εικόνα 17 : Απλοποιημένη σχηματική αναπαράσταση των διηπειρωτικών μεταναστεύσεων των Canidae, με ορισμένα ενδεικτικά γένη. Στις παρενθέσεις αναγράφονται κατά προσέγγιση σε εκατομμύρια χρόνια οι χρόνοι άφιξης των γενών στην εκάστοτε ήπειρο (Wang et al., 2008).



Εικόνα 18 : *Canis latrans*. Μήκος ώμου 50 εκατοστά (Wang et al., 2008)



Εικόνα 19 : Σύγκριση μεγέθους του είδους *C. dirus* και *C. lupus* με το μέγεθος ενός ανθρώπου μέτριου αναστήματος. Η φωτογραφία προέρχεται από την πηγή http://lostzoo.com/animals/001_direwolf1_eng.html.

1.3 Σημασία του Σωματικού Βάρους στην οικογένεια των Canidae

Το βάρος σχετίζεται με αρκετές μεταβολικές και φυσιολογικές μεταβλητές των ζώων, όπως ο βαθμός μεταβολισμού, η ροή θερμότητας, η θερμοκρασία σώματος (Devereux et al., 2006) καθώς και οικολογικά σχετιζόμενα χαρακτηριστικά, όπως το ιστορικό της ζωής τους, τη διαίτα, την αύξηση του πληθυσμού, τις προσαρμογές της συμπεριφοράς τους (Damuth et al., 1990).

Οι οργανισμοί, όπου και να βρίσκονται, μετασχηματίζουν ενέργεια για να τροφοδοτήσουν τις δικές τους δραστηριότητες, μετατρέποντας υλικά σε μοναδικές οργανικές μορφές ώστε να δημιουργήσουν ένα ξεχωριστό βιολογικό, χημικό και φυσικό περιβάλλον. Ο συνολικός ρυθμός αυτών των διαδικασιών, δηλαδή ο μεταβολικός ρυθμός, καθορίζει τον ρυθμό της ζωής (Brown et al., 2004). Στην παλαιοοικολογία, λοιπόν, μεγαλύτερη πιθανά επίδραση έχει ο μεταβολισμός, καθώς εκφράζει τον ρυθμό με τον οποίο το ζώο καταναλώνει ενέργεια σε σχέση με το σωματικό μέγεθός του. Τα μεγάλα θηλαστικά παρουσιάζουν μεγαλύτερο ρυθμό μεταβολισμού συγκριτικά με τα μικρότερα είδη (Damuth et al., 1990).

Τα χαρακτηριστικά του ιστορικού της ζωής των οργανισμών καθώς και οι οικολογικοί τους ρόλοι, περιορίζονται από το μέγεθος του σώματός τους, τις θερμοκρασίες στις οποίες λειτουργούν και τις χημικές συνθέσεις τους. Οι περιορισμοί αυτοί μπορούν να εξηγηθούν από τη μια πλευρά με τις καθιερωμένες αρχές της βιολογίας, της χημείας και της φυσικής, και από την άλλη πλευρά μπορούν να εξηγήσουν πολλά από τα αναδυόμενα χαρακτηριστικά της βιολογικής δομής σε όλα τα επίπεδα οργάνωσης (Brown et al., 2004).

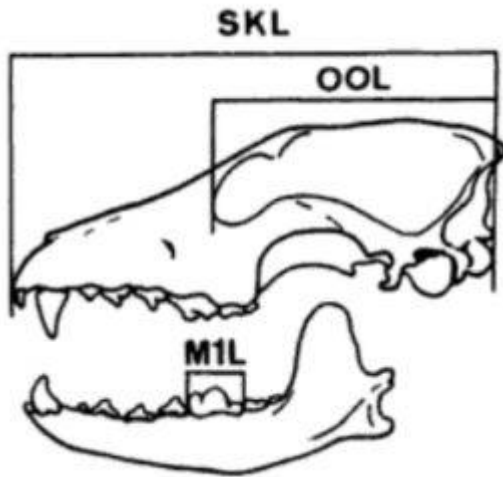
Ο Brown, το 2004, μίλησε για τη Θεωρία του Μεταβολισμού της Οικολογίας, η οποία μοντελοποιεί τις σχέσεις του σωματικού βάρους, της θερμοκρασίας σώματος και του βαθμού μεταβολισμού μεταξύ των ζωντανών οργανισμών. Ακόμα, η θεωρία αυτή, υποδηλώνει ότι η ενέργεια και τα υλικά δεν είναι ουσιαστικά διαφορετικές οικολογικές καταστάσεις λειτουργώντας ανεξάρτητα η μια από την άλλη, αλλά άρρηκτα συνδεδεμένες (Brown et al., 2004).

Στην οικογένεια των Canidae, και ιδίως στην υποοικογένεια Caninae, υπήρχαν ζώα που εξελίχθηκαν σε θηρευτές. Συνήθως οι θηρευτές είναι μία έως τρεις τάξεις μεγέθους μεγαλύτεροι από το θήραμα τους, φαινόμενο που συνδέει την τροφική αλυσίδα με το σωματικό βάρος (Woodward et al., 2002). Παρόλα αυτά υπάρχουν καταγραφές για το είδος *Osbornodon fricki*, που είχε αναπτυχθεί τόσο ώστε να μπορεί να κυνηγάει και ζώα μεγαλύτερα από αυτό (Wang and Tedford 2008). Βέβαια, το μέγεθος του βιοτόπου όπου ζούσαν αυτά τα είδη επηρεάζει το πώς αλληλοεπιδρούν και συμπεριφέρονται, καθώς η γεωμετρία του περιβάλλοντος, δηλαδή η φυσική δομή των βιοτόπων και η χωρική κατανομή των πόρων, έχουν καθοριστικό ρόλο στη διαθεσιμότητα και κατανομή της τροφής (Woodward et al., 2002).

Κεφάλαιο 2 : Υλικό και Μέθοδοι Έρευνας

2.1 Υπολογισμός του Σωματικού Βάρους σύμφωνα με τους τύπους της Van Valkenburgh

Ο υπολογισμός του σωματικού βάρους διαφόρων μελών της οικογένειας Canidae πραγματοποιήθηκε με χρήση στοιχείων από τη μελέτη της Van Valkenburgh (1990). Συγκεκριμένα χρησιμοποίησε δείγματα από 72 είδη που εκπροσωπούν 7 οικογένειες θηλαστικών, τα Dasyuridae, Ursidae, Procyonidae, Mustelidae, Viverridae, Hyaeonidae και Felidae. Ο μέσος όρος του σωματικού βάρους και του μήκους του κρανίου και σώματος τόσο για θηλυκά όσο και για αρσενικά ζώα χρησιμοποιήθηκε, ενώ παράλληλα οδοντικές μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν όπου ήταν δυνατόν (Van Valkenburgh, 1990).



Εικόνα 20 : Κρανιακές και οδοντικές μετρήσεις που χρησιμοποιήθηκαν στη μελέτη της Van Valkenburgh. SKL : ολικό μήκος κρανίου. OOL : Βρεγματικό και Μετωπιαίο οστό, M1L : μήκος του κατώτερου πρώτου γομφίου. Το κρανίο ανήκει στο είδος *Canis familiaris* (Van Valkenburgh, 1990).

Για τη μελέτη του βάρους του σώματος διαφόρων ειδών και γενών της οικογένειας Canidae, χρησιμοποιήθηκαν μετρήσεις από τις μέσες τιμές για τον κάτω γομφίο σε χιλιοστά, Lm1. Ο κατώτερος πρώτος γομφίος επιλέχθηκε λόγω της λειτουργικής σημασίας του, καθώς στα σαρκοφάγα ζώα παρουσιάζει τυπικά επαρκή ανάπτυξη. Το συγκεκριμένο δόντι σε συνδυασμό με τον πάνω τέταρτο προγόμφιο χρησιμοποιούνται για τον τεμαχισμό κρέατος επομένως εξελίσσονται με προφανή ρυθμό ανάλογα με την αύξηση του σωματικού βάρους του ζώου (Van Valkenburgh, 1990).

Σε συνδυασμό με την στρωματογραφική τους εξάπλωση σε εκατομμύρια χρόνια, χρησιμοποιήθηκε ο αριθμητικός τύπος $10^{(1,82 * (\text{Λογάριθμος (Lm1 σε mm)} - 1,22) (\text{PE\%} = 28))}$ για την εύρεση του βάρους με σκοπό τη δημιουργία διαγραμμάτων σύμφωνα με τις τιμές του κάτω γομφίου (Van Valkenburgh, 1990).

Για τη χρήση του παραπάνω τύπου χρησιμοποιούνται οι παρακάτω παράμετροι (Van Valkenburgh, 1990) :

Ποσοστιαίο Σφάλμα Πρόβλεψης, $PE = ((\text{Παρατήρηση} - \text{Πρόβλεψη}) / \text{Πρόβλεψη}) * 100$. Η παράμετρος PE δείχνει την ποσοστιαία διαφορά μεταξύ του κανονικού βάρους και του υποθετικού που υπολογίστηκε από τη διαδικασία απλής γραμμικής παλινδρόμησης.

Ποσοστιαίο Τυπικό Σφάλμα Πρόβλεψης, $SEE\%$, αντικατοπτρίζει τη συνολική ικανότητα της ανεξάρτητης μεταβλητής να υποθέσει την τιμή της εξαρτημένης. Πιο συγκεκριμένα προσθέτοντας τον αριθμό 2 στο τυπικό σφάλμα της εκτίμησης της λογαριθμικής μέτρησης που έχει μορφή $\log_{10} x = y$ υπολογίζεται το αντίστροφο $y = 10x$. Το αποτέλεσμα ισούται με 100. Επομένως η παράμετρος SEE θα ισούται με το αποτέλεσμα της παραπάνω αντίστροφης μορφής διαιρεμένο με το 100.

Κλίση της ευθείας

Σημείο τομής της ευθείας με τον άξονα y'y

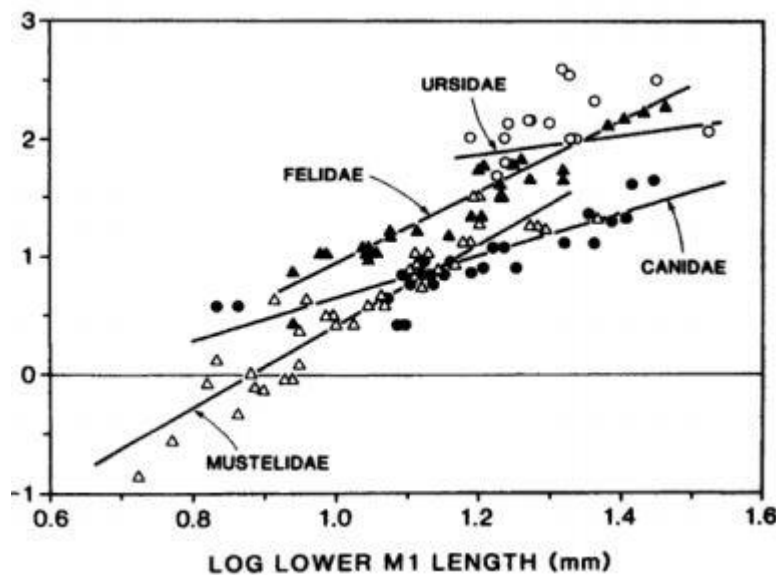
Συντελεστής συσχέτισης r

Στον παρακάτω πίνακα παρουσιάζονται αυτοί οι παράμετροι για την οικογένεια Canidae.

Πίνακας 1 : Πίνακας παραμέτρων για τον υπολογισμό του σωματικού βάρους βασισμένοι στην έρευνα της Van Valkenburgh (1990).

ML	Κλίση	Τομή ευθείας με άξονα y'y	Συντελεστής Συσχέτισης r	SE	%SEE	%PE
Canidae	1,82	-1,22	.87	.158	44	27

Ένα λογαριθμικό διάγραμμα του σωματικού βάρους σε κιλά σε σχέση με τις τιμές του μήκους του κάτω γομφίου δημιουργείται μέσω της εξίσωσης $y = ax + b$, όπου $x = 1,82$ και $y = -1,22$ (Van Valkenburgh, 1990).



Εικόνα 21 : Διάγραμμα \log σωματικού βάρους σε σχέση με \log μήκους κάτω $m1$ για τις οικογένειες *Canidae*, *Mustelidae*, *Ursidae*, *Felidae* (Van Valkenburgh, 1990).

2.2 Δεδομένα για τον υπολογισμό του Σωματικού Βάρους

Τα δεδομένα που χρησιμοποιήθηκαν στη συγκεκριμένη εργασία, δηλαδή τα είδη και το μήκος του κάτω $m1$ προήλθαν από τις παρακάτω πηγές. Για την υποοικογένεια *Hesperocyoniinae* οι μετρήσεις πάρθηκαν από Wang (1994), για την υποοικογένεια *Borophaginae* οι μετρήσεις πάρθηκαν από Wang et al. (1999), και για την υποοικογένεια *Canidae* οι μετρήσεις πάρθηκαν από Tedford et al. (2009).

2.3 Χρήση του προγράμματος R – 4.0.3 για την ανάλυση των δεδομένων

Το πρόγραμμα R – 4.0.3. ή R Project είναι ένα λογισμικό για στατιστική πληροφορική και γραφικά (Paradis et al., 2004). Συγκρίσεις του σωματικού βάρους των ειδών της οικογένειας *Canidae* πραγματοποιήθηκαν, χρησιμοποιώντας φυλογενετικές συγκριτικές μεθόδους. Με χρήση ενός συνόλου δεδομένων από απολιθωμένα και ζωντανά *Canidae*, έγινε ανοικοδόμηση και απεικόνιση του χαρακτηριστικού αυτού, χρησιμοποιώντας το φυλογενετικό δέντρο των *Canidae* (Lyras et al., 2017).

Πιο συγκεκριμένα έγινε χρήση δεδομένων των εξής βιβλιοθηκών του προγράμματος R :

Ape : **Ανάλυση Φυλογενετικής και Εξέλιξης**. Λειτουργίες όπως ανάγνωση, συγγραφή, χάραξη και χειρισμό φυλογενετικών δέντρων, αναλύσεις συγκριτικών δεδομένων σε φυλογενετικό πλαίσιο, αναλύσεις προγονικού χαρακτήρα, αναλύσεις διαφοροποίησης και μακροανάπτυξης (Paradis et al., 2004).

Geiger : **Ανάλυση της εξελικτικής διαφοροποίησης**. Μέθοδος τοποθέτησης μακροεξελικτικών μοντέλων σε φυλογενετικά δέντρα (Pennell et al., 2014).

Nlme : **Γραμμικά και μη γραμμικά μοντέλα μικτών εφέ**. Τοποθέτηση και σύγκριση γραμμικών και μη γραμμικών μοντέλων Gauss (Pinheiro, 2020).

Maps : **Σχεδίαση γεωγραφικών χαρτών**.

Phytools : **Φυλογενετικά εργαλεία για την συγκριτική βιολογία**. Περιέχουν ένα ευρύ φάσμα λειτουργιών για φυλογενετική ανάλυση. Η λειτουργικότητα επικεντρώνεται στη φυλογενετική βιολογία περιέχοντας ταυτόχρονα πολυάριθμες μεθόδους οπτικοποίησης, χειρισμού, ανάγνωσης ή και γραφής. Δίνονται ακόμα και συμπεράσματα φυλογενετικών δέντρων και δεδομένων. Υπάρχουν, ακόμα, και λειτουργίες για τυχαία ή μη τυχαία σύνδεση ειδών σε μια φυλογενετική ομάδα για την εκτίμηση υπερδέντρων, ή την προσομοίωση δέντρων και φυλογενετικών δεδομένων σε μια σειρά μοντέλων (Revell, 2011).

Rgl : **Τρισδιάστατη οπτικοποίηση με χρήση του OpenGL**. Περιέχει λειτουργίες μεσαίου έως υψηλού επιπέδου για 3D διαδραστικά γραφικά, συμπεριλαμβάνοντας λειτουργίες που διαμορφώνουν βασικά γραφικά καθώς και λειτουργίες για την κατασκευή αναπαραστάσεων γεωμετρικών αντικειμένων (Adler, 2003).

Στην συνέχεια, δημιουργήθηκε ένα φυλογενετικό δέντρο με τα είδη μελέτης από τους Matzke & Wright (2016), το οποίο «κλαδεύτηκε» και οπτικοποιήθηκε σε συνδιασμό με τα δεδομένα του σωματικού βάρους.

Κεφάλαιο 3 : Αποτελέσματα

3.1 Υπολογισμός του Σωματικού Βάρους

Το σωματικό βάρος των ειδών κάθε υποοικογένειας που μελετήθηκαν υπολογίστηκε με τη βοήθεια του τύπου $10^{(1,82 * (\log_{10}(Lm1) - 1,22))}$ της Van Valkenburgh. Στους παρακάτω πίνακες παρουσιάζονται τα αποτελέσματα για την κάθε υποοικογένεια σε συνδυασμό με τη στρωματογραφική εξάπλωση, το μήκος του κάτω m1 και το σωματικό βάρος.

Πίνακας 2 : Πίνακας υποοικογένειας *Hesperocyonines* που παρουσιάζει στοιχεία στρωματογραφικής εξάπλωσης, μήκους κάτω γομφίου και σωματικού βάρους.

Υποοικογένεια	Είδος	Στρ. Εμφάνιση (εκατ. χρ.)	Στρ. Εξαφάνιση (εκατ. χρ.)	Μήκος κάτω m1(mm)	Βάρος Σώματος (kg)
Hesperocyonines	<i>Prohesperocyon wilsoni</i>	37,2	33,9	9,1	3,4
Hesperocyonines	<i>Hesperocyon gregarius</i>	37,2	30,8	9,37	3,5
Hesperocyonines	<i>Hesperocyon ravidus</i>	30,8	26,3	7,29	2,2
Hesperocyonines	<i>Hesperocyon coloradensis</i>	33,9	33,3	11,04	4,8
Hesperocyonines	<i>Mesocyon temnodon</i>	33,3	20,43	13,78	7,1
Hesperocyonines	<i>Mesocyon coryphaeus</i>	30,8	20,43	16,75	10,2
Hesperocyonines	<i>Mesocyon brachyops</i>	30,8	20,43	14,63	7,9
Hesperocyonines	<i>Cynodesmus thoooides</i>	30,8	26,3	15,97	9,3
Hesperocyonines	<i>Cynodesmus martini</i>	30,8	20,43	20,1	14,2
Hesperocyonines	<i>Sunkahetanka geringensis</i>	30,8	26,3	17,63	11,2
Hesperocyonines	<i>Philotrox condoni</i>	30,8	26,3	8,7	3,1
Hesperocyonines	<i>Enhydrocyon pahinsintewakpa</i>	26,3	20,43	20,62	14,9
Hesperocyonines	<i>Enhydrocyon crassidens</i>	26,3	20,43	23,25	18,5
Hesperocyonines	<i>Enhydrocyon stenocephalus</i>	30,8	20,43	20	14,1
Hesperocyonines	<i>Enhydrocyon basilatus</i>	24,8	20,43	24,5	20,3
Hesperocyonines	<i>Osbornodon renjiei</i>	33,3	30,8	12,33	5,8

Hesperocyonines	<i>Osbornodon sesnoni</i>	30,8	20,43	14,97	8,3
Hesperocyonines	<i>Osbornodon iamonensis</i>	20,43	15,97	19,93	13,9
Hesperocyonines	<i>Osbornodon fricki</i>	15,97	13,6	27,88	25,7
Hesperocyonines	<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	24,8	20,43	14,57	7,9
Hesperocyonines	<i>Paraenhydrocyon robustus</i>	24,8	20,43	15,8	9,2
Hesperocyonines	<i>Paraenhydrocyon wallovianus</i>	24,8	20,43	19,83	13,8
Hesperocyonines	<i>Ectopocynus antiquus</i>	30,8	20,43	14,9	8,2
Hesperocyonines	<i>Ectopocynus intermedius</i>	30,8	20,43	18,7	12,4
Hesperocyonines	<i>Ectopocynus simplicidens</i>	20,43	15,97	22,03	16,8

Πίνακας 3 : Πίνακας υποοικογένειας *Borophaginae* που παρουσιάζει στοιχεία στρωματογραφικής εξάπλωσης, μήκους κάτω γομφίου και σωματικού βάρους.

Υποοικογένεια	Είδος	Στρ. Εμφάνιση (εκατ. χρ.)	Στρ. Εξαφάνιση (εκατ. χρ.)	Μήκος κάτω m1(mm)	Βάρος Σώματος (kg)
Borophaginae	<i>Otarocyon cooki</i>	33,9	26,3	6,51	1,8
Borophaginae	<i>Archaeocyon ravidus</i>	30,8	26,3	7,36	2,3
Borophaginae	<i>Archaeocyon leptodus</i>	30,8	26,3	9,6	3,7
Borophaginae	<i>Oxetocyon cuspidatus</i>	33,3	30,8	7,63	2,4
Borophaginae	<i>Otarocyon macdonaldi</i>	33,9	33,3	6,3	1,7
Borophaginae	<i>Otarocyon cooki</i>	30,8	26,3	6,2	1,7
Borophaginae	<i>Rhizocyon oregonensis</i>	30,8	20,43	9,3	3,5
Borophaginae	<i>Cynarctoides lemur</i>	30,8	20,43	7,43	2,3
Borophaginae	<i>Cynarctoides roii</i>	30,8	26,3	6,4	1,8
Borophaginae	<i>Cynarctoides harlowi</i>	24,8	20,43	7,6	2,4
Borophaginae	<i>Cynarctoides luskensis</i>	24,8	20,43	7,6	2,4
Borophaginae	<i>Cynarctoides gawnae</i>	20,43	15,97	7,5	2,4

Borophaginae	<i>Cynarctoides acridens</i>	20,43	13,6	9	3,3
Borophaginae	<i>Cynarctoides emryi</i>	20,43	15,97	7	2,1
Borophaginae	<i>Phlaocyon minor</i>	24,8	15,97	9,7	3,8
Borophaginae	<i>Phlaocyon latidens</i>	30,8	20,43	8,5	2,9
Borophaginae	<i>Phlaocyon annectens</i>	24,8	20,43	9,7	3,8
Borophaginae	<i>Phlaocyon achoros</i>	24,8	20,43	8,5	2,9
Borophaginae	<i>Phlaocyon marslandensis</i>	20,43	15,97	11,2	4,9
Borophaginae	<i>Phlaocyon leucosteus</i>	20,43	15,97	9,4	3,6
Borophaginae	<i>Phlaocyon yatkolai</i>	20,43	15,97	16,2	9,61
Borophaginae	<i>Cormocyon haydeni</i>	24,8	20,43	10,48	4,3
Borophaginae	<i>Cormocyon copei</i>	26,3	20,43	11,09	4,8
Borophaginae	<i>Desmocyon thomsoni</i>	20,43	15,97	13,56	6,9
Borophaginae	<i>Desmocyon matthewi</i>	20,43	15,97	14,83	8,2
Borophaginae	<i>Paracynarctus kelloggi</i>	15,97	13,6	14,95	8,3
Borophaginae	<i>Paracynarctus sinclairi</i>	15,97	13,6	14,7	8,0
Borophaginae	<i>Cynarctus galushai</i>	15,97	13,6	15,88	9,2
Borophaginae	<i>Cynarctus saxatilis</i>	15,97	13,6	16,68	10,1
Borophaginae	<i>Cynarctus voorhiesi</i>	13,6	10,3	13,9	7,2
Borophaginae	<i>Cynarctus crucidens</i>	11,608	10,3	11,25	4,9
Borophaginae	<i>Protomarctus canavus</i>	15,97	13,6	17,45	10,9
Borophaginae	<i>Protomarctus sp. A</i>	15,97	13,6	19,7	13,7
Borophaginae	<i>Protomarctus sp. B</i>	15,97	13,6	23,6	18,9
Borophaginae	<i>Euoplocyon spissidens</i>	20,43	15,97	16,4	9,8
Borophaginae	<i>Euoplocyon brachygnathus</i>	15,97	13,6	17,75	11,3
Borophaginae	<i>Psalidocyon marianae</i>	15,97	13,6	15,38	8,7

Borophaginae	<i>Microtomarctus conferta</i>	15,97	13,6	15,46	8,8
Borophaginae	<i>Protomarctus optatus</i>	15,97	13,6	17,73	11,3
Borophaginae	<i>Tephrocyon rurestris</i>	15,97	13,6	19,2	13,0
Borophaginae	<i>Tomarctus hippophaga</i>	15,97	13,6	19,84	13,9
Borophaginae	<i>Tomarctus brevirostris</i>	15,97	13,6	22,54	17,5
Borophaginae	<i>Aelurodon asthenostylus</i>	15,97	13,6	25,58	21,9
Borophaginae	<i>Aelurodon mcgrewi</i>	15,97	13,6	25,67	22,1
Borophaginae	<i>Aelurodon stirtoni</i>	13,6	10,3	24,69	20,6
Borophaginae	<i>Aelurodon ferox</i>	13,6	10,3	28,24	26,3
Borophaginae	<i>Aelurodon taxoides</i>	10,3	5,332	30,05	29,5
Borophaginae	<i>Paratomarctus temerarius</i>	15,97	5,332	17,87	11,5
Borophaginae	<i>Paratomarctus euthos</i>	13,6	10,3	20,34	14,5
Borophaginae	<i>Carpocyon compressus</i>	15,97	13,6	20,94	15,3
Borophaginae	<i>Carpocyon webbi</i>	13,6	4,9	24,65	20,6
Borophaginae	<i>Carpocyon robustus</i>	13,6	10,3	23,84	19,4
Borophaginae	<i>Protepicyon raki</i>	15,97	13,6	26,61	23,6
Borophaginae	<i>Epicyon saevus</i>	13,6	5,332	29,09	27,8
Borophaginae	<i>Epicyon haydeni</i>	15,97	5,332	36,25	41,5
Borophaginae	<i>Borophagus littoralis</i>	13,6	10,3	26,5	23,5
Borophaginae	<i>Borophagus pugnator</i>	10,3	5,332	26,88	24,1
Borophaginae	<i>Borophagus orc</i>	5,332	4,9	22,15	16,9
Borophaginae	<i>Borophagus parvus</i>	10,3	4,9	23,76	19,2
Borophaginae	<i>Borophagus secundus</i>	10,3	4,9	26,92	24,1
Borophaginae	<i>Borophagus hilli</i>	5,332	3,6	29,88	29,2
Borophaginae	<i>Borophagus diversidens</i>	2,588	1,806	32,91	34,8

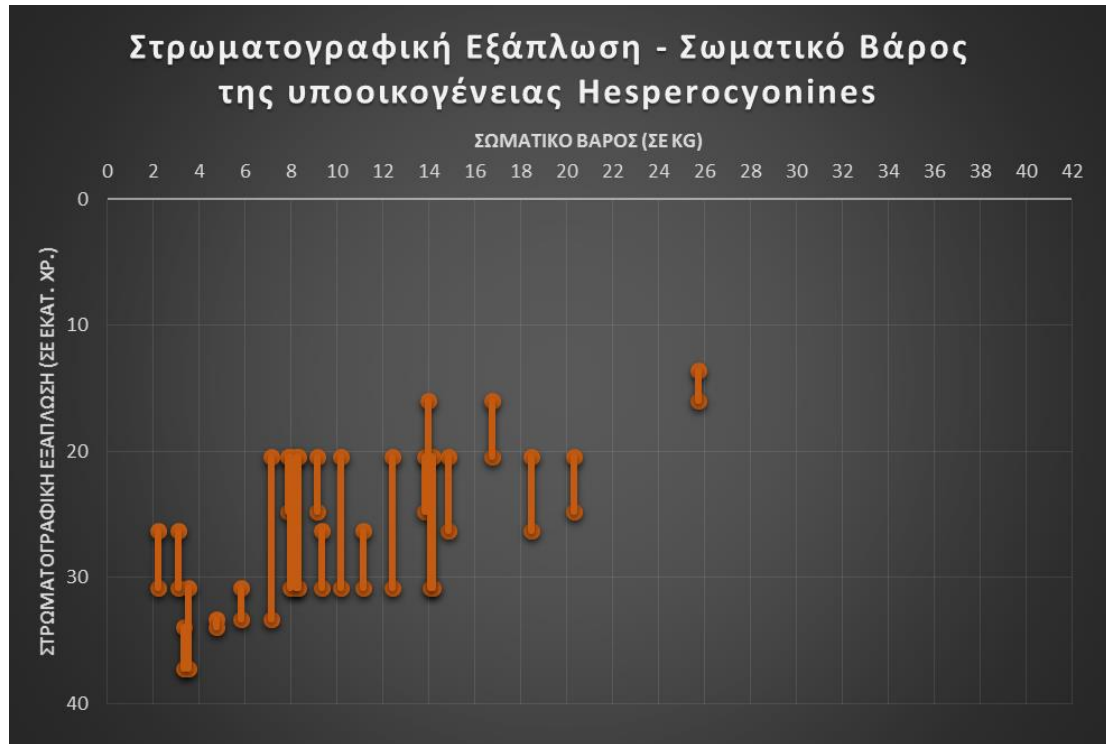
Πίνακας 4 : Πίνακας υποοικογένειας *Canidae* που παρουσιάζει στοιχεία στρωματογραφικής εξάπλωσης, μήκους κάτω γομφίου και σωματικού βάρους.

Υποοικογένεια	Είδος	Στρ. Εμφάνιση (εκατ. χρ.)	Στρ. Εξαφάνιση (εκατ. χρ.)	Μήκος κάτω m1(mm)	Βάρος Σώματος (kg)
Canidae	<i>Paraenhydrocyon josephi</i>	30,8	26,3	9,82	3,9
Canidae	<i>Parenhydrocyon robustus</i>	20,43	15,97	11,27	4,9
Canidae	<i>Leptocyon gregorii</i>	24,8	20,43	10,45	4,3
Canidae	<i>Leptocyon leidyi</i>	20,43	13,6	10,64	4,5
Canidae	<i>Leptocyon vafer</i>	13,6	10,3	11,75	5,3
Canidae	<i>Leptocyon matthewi</i>	13,6	10,3	13,09	6,5
Canidae	<i>Leptocyon tejonensis</i>	13,6	10,3	11,2	4,9
Canidae	<i>Vulpes kernensis</i>	13,6	10,3	11,8	5,4
Canidae	<i>Vulpes stenognathus</i>	13,6	0,3	14,9	8,2
Canidae	<i>Vulpes sp. V. cf. velox</i>	13,6	0	13,25	6,6
Canidae	<i>Metalopex macconnelli</i>	10,3	5,332	12,37	5,9
Canidae	<i>Metalopex merriami</i>	10,3	5,332	14,55	7,9
Canidae	<i>Metalopex bakeri</i>	10,3	4,9	12,5	5,9
Canidae	<i>Urocyon webbi</i>	10,3	4,9	12,3	5,8
Canidae	<i>Urocyon galushai</i>	4,9	1,8	11,75	5,3
Canidae	<i>Urocyon citrinus</i>	2,588	1,806	12	5,5
Canidae	<i>Urocyon minicephalus</i>	1,8	0,3	11,65	5,3
Canidae	<i>Cerdocyon texanus</i>	4,9	0	14,7	8,0
Canidae	<i>Cerdocyon avius</i>	4,9	2,588	12,8	6,2
Canidae	<i>Chrysocyon nearcticus</i>	4,9	1,8	21,9	16,6
Canidae	<i>Theriodictis floridanus</i>	2,588	1,806	24,1	19,7
Canidae	<i>Eucyon skinneri</i>	13,6	10,3	14,8	8,1
Canidae	<i>Eucyon davisii</i>	5,332	3,6	17,07	10,5
Canidae	<i>Canis ferox</i>	4,9	2,588	19,93	13,9
Canidae	<i>Canis thöoides</i>	4,9	1,8	18,35	12,0
Canidae	<i>Canis feneus</i>	0	0	16,5	9,9

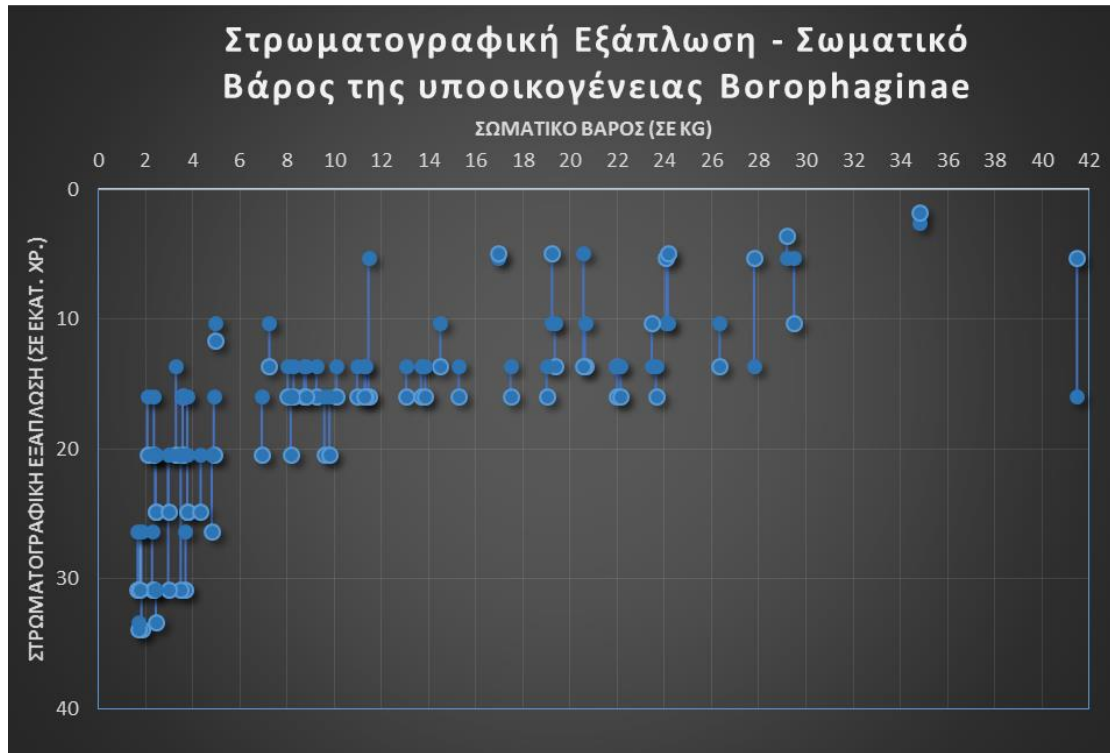
Canidae	<i>Canis lepophagus</i>	4,9	0,012	20,63	14,9
Canidae	<i>Canis edwardii</i>	2,3	0,3	24,95	21,0
Canidae	<i>Canis latrans</i>	1,8	0	21,97	16,7
Canidae	<i>Canis latrans orcutti</i>	5,332	0	23,1	18,3
Canidae	<i>Canis armbrusteri</i>	1,8	0,012	29,54	28,6
Canidae	<i>Canis armbrusteri (Cumberlad Cave)</i>	1,8	0,012	30,16	29,7
Canidae	<i>Canis dirus (Irvingtonian)</i>	1,8	0,012	32,07	33,2
Canidae	<i>Canis dirus (Rancholabrean)</i>	1,8	0,012	34,31	37,5
Canidae	<i>Canis lupus (Cripple Creek Sump)</i>	2,588	0	27,03	24,3
Canidae	<i>Xenocyon texanus</i>	1,8	0,3	28,3	26,4
Canidae	<i>Xenocyon lycaonoides</i>	0,781	0,3	24,8	20,8
Canidae	<i>Cuon alpinus</i>	0,126	0,012	22,18	16,9
Canidae	<i>Vulpes v. fulva</i>	0	0	14,43	7,8
Canidae	<i>Vulpes velox</i>	0	0	12,42	5,9
Canidae	<i>Vulpes macrotis</i>	0	0	11,75	5,3
Canidae	<i>Urocyon c. floridanus</i>	0	0	12,35	5,8
Canidae	<i>Canis latrans</i>	1,8	0	21,63	16,2
Canidae	<i>Canis lupus occidentalis</i>	5,332	0	29,28	28,1

3.2 Στρωματογραφική Εξάπλωση σε σχέση με το Σωματικό Βάρος

Στη συνέχεια δημιουργήθηκαν διαγράμματα για κάθε υποοικογένεια ξεχωριστά, της στρωματογραφικής εξάπλωσης σε σχέση με το σωματικό βάρος.



Εικόνα 22 : Διάγραμμα που απεικονίζει τη στρωματογραφική εξάπλωση ειδών της υποοικογένειας Hesperocyonines σε σχέση με το σωματικό βάρος.

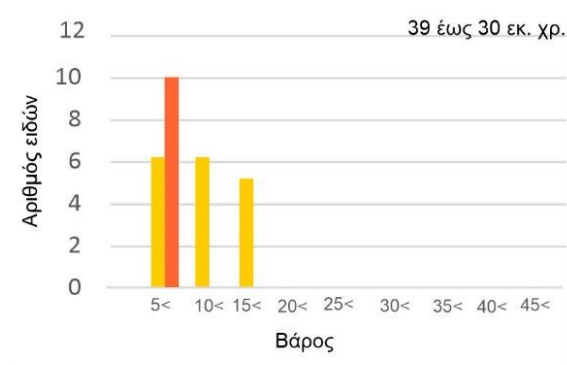
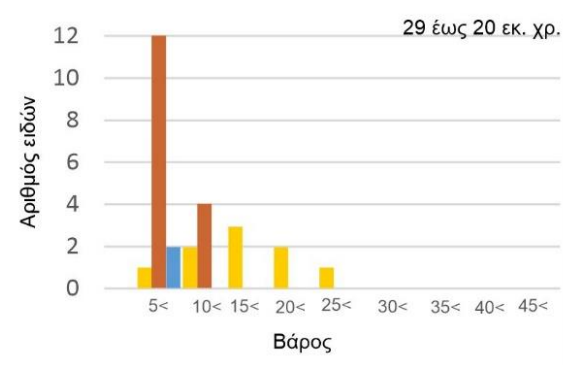
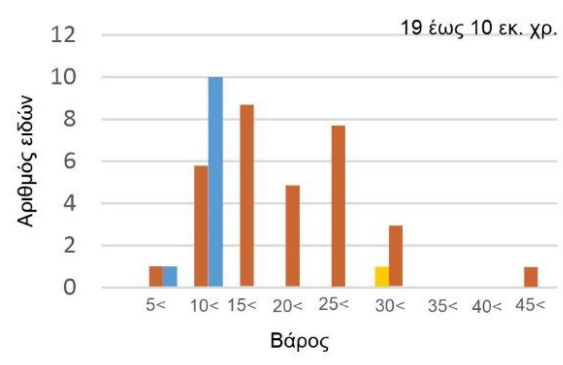
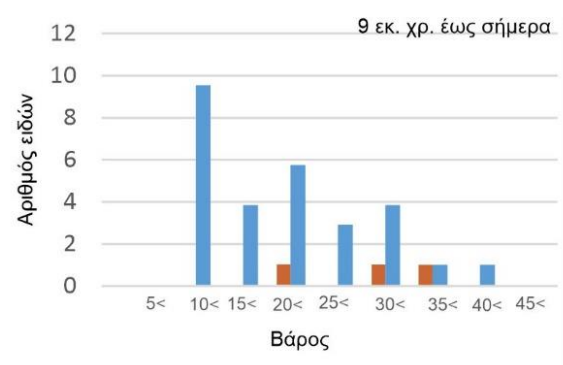


Εικόνα 23 : Διάγραμμα που απεικονίζει τη στρωματογραφική εξάπλωση ειδών της υποοικογένειας *Bororhaginae* σε σχέση με το σωματικό βάρος.



Εικόνα 24 : Διάγραμμα που απεικονίζει τη στρωματογραφική εξάπλωση ειδών της υποοικογένειας *Canidae* σε σχέση με το σωματικό βάρος.

3.3 Κατανομή των βαρών μέσα στο γεωλογικό χρόνο



■ Hesperocyoninae
 ■ Borophaginae
 ■ Caninae

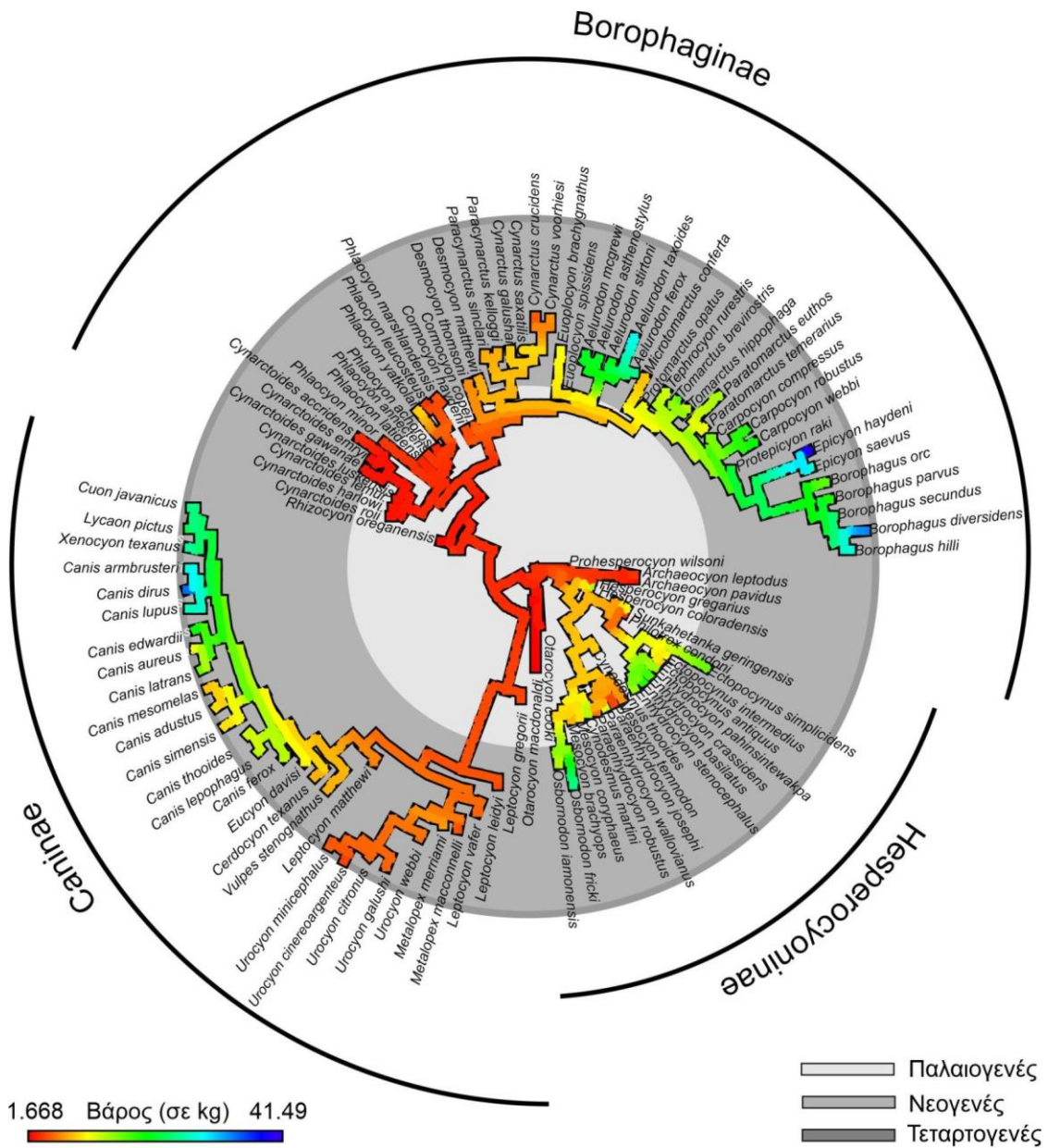
Εικόνα 25 : Ιστογράμματα υποοικογενειών *Hesperocyoninae*, *Borophaginae* και *Caninae* σε σχέση με το βάρος σε εκατομμύρια χρόνια.

Δημιουργήθηκαν τέσσερα Ιστογράμματα που απεικονίζουν την κατάσταση της οικογένειας σε σχέση με την αύξηση του σωματικού βάρους για τις περιόδους 9 εκατ. χρ. πριν – σήμερα, 19 – 10 εκατ. χρ. πριν, 29 – 20 εκατ. χρ. πριν και 39 – 30 εκατ. χρ. πριν.

Παρουσιάζεται η διακύμανση του σωματικού βάρους ανάμεσα στις υποοικογένειες σε σχέση με το χρόνο και τον πληθυσμό των ειδών. Όπως φαίνεται και στα παραπάνω ιστογράμματα, από τα 39 – 20 εκατ. χρόνια φαίνεται καθαρά η εξέλιξη των *Hesperocyoninae*, ενώ παράλληλα η υποοικογένεια *Borophaginae* αρχίζει να αναπτύσσεται. Στα 19 – 10 εκατ. χρόνια, απεικονίζονται τα τελευταία είδη *Hesperocyoninae* με το μεγαλύτερο βάρος να φτάνει τα 30 κιλά. Την ίδια χρονική περίοδο, τα *Borophaginae* εξελίσσονται με τα μεγαλύτερα είδη να φτάνουν τα 45 κιλά και πάνω. Αρχίζει ταυτόχρονα η αύξηση του αριθμού των ειδών της υποοικογένειας *Caninae*, που θα εξελιχθεί σε νεότερες περιόδους.

3.4 Κατανομή των βαρών μέσα στο φυλογενετικό δέντρο

Το χροнисμένο κλαδόγραμμα αποτελεί ένα διάγραμμα που απεικονίζει τις φυλογενετικές σχέσεις μεταξύ των υποοικογενειών της οικογένειας Canidae στο χρόνο, όπως φαίνεται και παρακάτω. Δημιουργήθηκε με χρήση του προγράμματος R Project, ενός λογισμικού για στατιστική πληροφορική και γραφικά.



Εικόνα 26 : Χροнисμένο Κλαδόγραμμα δημιουργημένο στο πρόγραμμα R Project.

Στην εικόνα 26, φαίνονται ορισμένα γένη των υποοικογενειών *Hesperocyoninae*, *Borophaginae* και *Caninae* σε αντιστοιχία με το βάρος τους και τα εκατομμύρια χρόνια που εμφανίστηκαν και εξαφανίστηκαν αντιστοίχως. Αρχικά παρατηρούμε πως τα είδη και των τριών υποοικογενειών στα αρχαιότερα χρόνια, δηλαδή στο Παλαιογενές και Νεογενές είχαν μικρότερα βάρη. Παρόλα αυτά κάθε υποοικογένεια φαίνεται να εμφάνισε ζώα με μεγάλο βάρος σε κάποιο κλάδο της. Τα *Hesperocyoninae* έχουν συνολικά μικρότερο βάρος από τις άλλες δυο υποοικογένειες με έναν κλάδο να ξεχωρίζει, το *Osbornodon fricki* με βάρος 25,7 κιλά καθώς και το *Enhydrocyon basilatus* με βάρος 20,3 κιλά.

Έτσι, όπως φαίνεται και από το κλαδόγραμμα, γίνεται εμφανές πως η υποοικογένεια *Hesperocyoninae* απέκτησε ζώα με μεγάλο σωματικό βάρος και στους δύο βασικούς κλάδους της, ενώ χρονικά αποτελεί την πρώτη εμφάνιση ζώου με βάρος άνω των 20 κιλών.

Στην υποοικογένεια *Borophaginae* υπάρχει εμφάνιση ορισμένων χαρακτηριστικών φυλών που απέκτησαν μεγάλο σωματικό βάρος, όπως το *Aerulodon*, το *Epicyon* και το *Borophagus*. Το νεότερο ζώο σε αυτή την υποοικογένεια διαθέτει και αυτό μεγάλο σωματικό βάρος και ανήκει στη φυλή *Borophagus*, το *Borophagus diversidens* με το βάρος του να φτάνει τα 35 κιλά. Ένας ακόμα κλάδος φαίνεται να διαθέτει μεγαλόσωμα ζώα και σε αυτόν ταξινομείται και το μεγαλύτερο γένος ζώων το *Epicyon* με το είδος *Epicyon haydeni*, 41,5 κιλά, να ξεπερνά κάθε άλλο ζώο όπως φαίνεται και στο χρονισμένο κλαδόγραμμα.

Η υποοικογένεια *Caninae* αποτελεί την πιο σύγχρονη με είδη της να ζουν μέχρι και σήμερα. Παρότι αρκετά από αυτά παρουσίασαν μεγάλο σωματικό βάρος υπάρχει μια υποφυλή που ξεχωρίζει, η *Canina*, στην οποία ανήκουν μερικά από τα πιο μεγάλα ζώα της οικογένειας *Canidae*. Το είδος *Canis dirus* με 37,5 κιλά, το είδος *Canis lupus occidentalis* με 28,1 και το είδος *Canis armbusteri* με 29,7 κιλά.

Κεφάλαιο 4 : Συζήτηση και συμπεράσματα

Στην παρούσα εργασία εξετάστηκε η εξέλιξη του σωματικού βάρους στην οικογένεια των Canidae της Βορείου Αμερικής. Η μελέτη του σωματικού βάρους διαθέτει μεγάλο ρόλο στην παλαιοοικολογική έρευνα, καθώς το βάρος και μόνο ενός ζώου δίνει πληροφορίες για την προσαρμογή του στο περιβάλλον του (Damuth et al., 1990).

Και στις τρεις υποοικογένειες τα πιο μεγαλόσωμα μεγέθη εμφανίστηκαν στο τέλος των εξελικτικών κλάδων. Οι Van Valkenburgh et al. (2004) έχουν ερμηνεύσει αυτό το φαινόμενο ως το αποτέλεσμα της υπερβολικής εξελικτικής εξειδίκευσης, η οποία οδηγεί αναπόφευκτα σε εξελικτικό αδιέξοδο.

Βρέθηκε ότι η πλειονότητα των Hesperocyoninae δεν ήταν μεγαλόσωμα ζώα. Μόνο πέντε είδη είχαν βάρος πάνω από 14,5 kg. Η συγκεκριμένη τιμή είναι σημαντική καθώς κατά τους Carbone et al. (2007) από το βάρος αυτό και πάνω τα σαρκοφάγα είδη αρχίζουν να τρέφονται με μεγαλόσωμα θηράματα. Δύο είδη Hesperocyoninae ξεχώριζαν σωματικά, το *Enhydrocyon basillatus* και το *Osbornodon fricki*. Το *Enhydrocyon basillatus* αποτελεί το τελευταίο μέλος της φυλής *Enhydrocyon*. Το συγκεκριμένο μάλιστα κρανίο που εξετάστηκε αποδείχθηκε ότι άνηκε σε νεαρό ζώο λόγω της στενότητας του ρύγχους του (Wang, 1994), άρα είναι πιθανό να μην είχε φτάσει το τελικό στάδιο ανάπτυξης.

Αντίστοιχα το *Osbornodon fricki* αποτελεί την τελευταία τάξη της γενεαλογίας των *Osbornodon*. Συγκεκριμένα, το κρανίο τους έχει αντίστοιχο μέγεθος με αυτό ενός μεγάλου γκρίζου λύκου (Wang, 1994). Αποτέλεσε εκτός από το μεγαλύτερο ζώο των Hesperocyoninae, και το τελευταίο γένος της υποοικογένειας με το μέγεθος του να έχει αναπτυχθεί τόσο ώστε να μπορεί να κυνηγάει και ζώα μεγαλύτερα από αυτό (Wang et al., 2008). Βρέθηκε επίσης ότι τα μέλη της υποοικογένειας Hesperocyoninae είχαν μέγιστα βάρη μικρότερα από εκείνα των άλλων δύο υποοικογενειών.

Τα Borophaginae απέκτησαν μεγαλύτερα μέγιστα σωματικά μεγέθη από τα Hesperocyoninae με 21 είδη να έχουν βάρος άνω των 14,5 κιλών. Αξιοσημείωτο είναι το γεγονός ότι τα Borophaginae ανέπτυξαν μεγάλα μεγέθη προς το τέλος του Μέσου Μειοκαίνου, δηλαδή πριν από περίπου 15 εκατ. χρ. Η αύξηση αυτή του μεγέθους συμπίπτει με την επέκταση των χορτολιβαδικών εκτάσεων στην Βόρειο Αμερική.

Στην υποοικογένεια Borophaginae ξεχωρίζουν είδη όπως το *Aerulodon*, το *Epicyon* και το *Borophagus*. Όμως με την εξέλιξη του *Aerulodon*, καθώς και των 6 ειδών που περιλάμβανε (Wang et al., 2008), η υποοικογένεια αυτή κατάφερε να καθιερωθεί ως ανταγωνιστικός θηρευτής με το μεγαλύτερο ζώο, το *Aerulodon*

taxoides να φτάνει κοντά τα 30 κιλά. Παρατηρούνται πολλές ομοιότητες μεταξύ αυτών των ειδών και του αφρικανικού κυνηγητικού σκύλου, *Lycaon pictus* όπως ευρεία άνω γνάθο και αυξημένη κοππική μοίρα (Wang et al., 2008). Ένας ακόμα κλάδος φαίνεται να διαθέτει μεγαλόσωμα ζώα και σε αυτόν ταξινομείται και το μεγαλύτερο γένος ζώων το *Eriocyon* με το είδος *Eriocyon haydeni*, 41,5 κιλά. Το είδος αυτό έχει βρεθεί σε πολλές περιοχές μαζί με το είδος *Eriocyon saenus* δίνοντας τη δυνατότητα καταγραφής της ανάπτυξης του μήκους του πρώτου γομφίου (m1).

Το μέγεθος και των δύο ειδών αυξάνεται με το χρόνο αλλά πάντα υπάρχει μια απόσταση μεταξύ τους. Στο Ανώτερο Μειόκαινο, Τορτόνιο, μέχρι το Κατώτερο Πλειόκαινο (Hemphillian), φαίνεται ότι το *Eriocyon haydeni* εμφανίζει μεγαλύτερα μεγέθη με μεγαλύτερη συχνότητα σε αντίθεση με το *Eriocyon saenus*. Το αντίστροφο συμβαίνει στο Σερραβάλλιο κατά το Μέσο Μειόκαινο μέχρι το Τορτόνιο, όπου υπάρχει μεγάλη ανάπτυξη του *Eriocyon saenus*.

Η υποοικογένεια Caninae ανέπτυξε μεγαλόσωμα μεγέθη κατά το Πλειο – Πλειστόκαινο. 16 είδη Caninae έχουν βάρος άνω των 14,5 κιλών. Στην υποοικογένεια αυτή ανήκει και το πιο εμβληματικό Caninae του Πλειστοκαίνου της Βόρειας Αμερικής, το *Canis dirus* (τώρα *Aenocyon dirus* (Perri et al., 2021)).

Αυτό το είδος κυνηγούσε περισσότερο σε πεδιάδες και λιβάδια, παρότι υπάρχουν απολιθώματα και σε δασικές ορεινές περιοχές (Dundas, 1999). Το *Canis dirus* έχει βρεθεί σε αρκετά μεγάλα υψόμετρα σε εύκρατες περιοχές αλλά δεν υπάρχουν σημάδια του σε μεγάλα γεωγραφικά πλάτη. Αυτό έρχεται σε αντίθεση με ένα άλλο σωματικά εξελιγμένο είδος το *Canis lupus* (Dundas, 1999).

Βιβλιογραφία

- Adler, D., Nenadi, O., Zucchini, W. (2003). RGL: A R-library for 3D visualization with OpenGL. *Institut fur Statistik und Okonometrie, University of Gottingen*.
- Baskin, J. A. (1998). Evolutionary trends in the late Miocene Hyena-like dog *Epiyon* (Carnivora, Canidae). Ev. Y. Tomida, L. J. Flynn, & L. L. Jacobs (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology and Geochronology*, σσ. 191 – 214. National Science Museum.
- Berta, A. (1988). Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia : Carnivora). *University of California Publications In Geological Science*, 132, σσ. 1-149.
- Brown, J. H., Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., West, G. B. (2004). Toward a Metabolic Theory of Ecology. *Ecological Society of America* 85(7), σσ.. 1771-1789.
- Carbone, C., Teacher, A., Rowcliffe, J. M. (2007). The Costs of Carnivory. *PLoS Biology* 5(2), σσ.. e22.
- Damuth, J., & MacFadden, B. J. (1990). *Body size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press.
- Devereux, M. B., & Mendoza, E. G. (2006). Emerging Markets and Macroeconomic Volatility: Lessons from a Decade of Financial Debacles', a Symposium for the Journal of International Economics. *Journal of International Economics*, 69 (1), σσ. 1–5.
- Dundas, R. G. (1999). Quaternary records of the dire wolf, *Canis dirus*, in North and South America. *Boreas*, 28 (3), σσ. 375-385.
- Ostrander, E., & Ruvinsky, A. (2001). *The Genetics of the Dog, 2nd Edition*.
- Lucas, S. G., & Oakes, W. (1986). Pliocene (Blancan) vertebrates from the Palomas Formation, South-Central New Mexico, *New Mexico Geological Society Guidebook*, σσ. 249-255.
- Lyras, G. A. (2009). The Evolution of the Brain in Canidae (Mammalia: Carnivora). *Scripta Geologica*, 139, σσ. 1-93.
- Lyras, G. A., Giannakopoulou, A., Kouvari, M., Papadopoulos, G. C. (2017). Evolution of Gyrfication in Carnivores. *Brain Behavior and Evolution*, 88, σσ. 187-203.

- Janis, C. M., Scott, K. M., & Jacobs, L. L. (1998). *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. Cambridge University Press.
- Martín-Serra, A., Figueirido, B., & Palmqvist, P. (2016). In the Pursuit of the Predatory Behavior of Borophagines (Mammalia, Carnivora, Canidae): Inferences from Forelimb Morphology. *Journal of Mammalian Evolution* 23 (3), *σσ.* 237–249.
- Matzke, M. J., Wright, A. (2016). Inferring node dates from tip dates in fossil Canidae: the importance of tree priors. *Biology Letters* 12 (20160328).
- Munthe, K. (1989). The Skeleton of the Borophaginae (Carnivora, Canidae): Morphology and Function. *University of California Press*, 133, *σσ.* 107-115.
- Paradis, E., Claude, J., Strimmer, K. (2004). APE : Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics Applications Note*, 20 (2), *σσ.* 289-290.
- Pennell, M. W., Eastman J. M., Slater, G. J., Brown, J. W., Uyeda, J. C., FitzJohn, R. G., Alfaro, M. E., Harmon, L. J. (2014). geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics Applications Note*, 30 (15), *σσ.* 2216-2218.
- Perri, A. R., Feuerborn, T. R., Frantz, L. A. F., Larson, G., Malhi, R. S., Meltzer, D. J., Witt, K. E. (2021). Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs into the Americas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118 (6) e2010083118.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., (2020). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. *R package version 3.1-151*.
- Ralrick, P. E. (2010). Preliminary Identification of 11 Subfossil Canid Skulls from Little Fish Lake, Alberta, Canada. *GeoCanada 2010 – Working with the Earth*.
- Revell, L. J. (2011). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, *σσ.* 217-223.
- Simpson, G. G. (1945). The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *American Museum of Natural History*, 85, *σσ.* 1-350.
- Tedford, R. H. (1978). *History of Dogs and Cats: A View from the Fossil Record*. Ralston Purina Company. St. Louis.
- Tedford, R. H., Taylor, B. E., & Wang, X. (2009). Phylogenetic Systematics of the North American Fossil Caninae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 325, *σσ.* 1-218.

- 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), *σσ.* 1386–98.
- Van Valkenburgh, B. (1990). *Skeletal and Dental Predictors of Body Mass, Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Ev. J. Damuth & B. J. MacFadden (Eds). Cambridge University Press.
- Van Valkenburgh, B., Sacco T., & Wang, X. (2003). Pack Hunting in Miocene Borophagine Dogs: Evidence from Craniodental Morphology and Body Size. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279, *σσ.* 147 – 162.
- Wang, X., Tedford, R. H. & Taylor, B. E. (1999). Phylogenetic Systematics of the Borophaginae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, *σσ.* 2–391.
- Wang, X. (1994). Phylogenetic systematics of the Hesperocyoninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 221 (221), *σσ.* 1–207.
- Wang, X., Tedford, R. H. & Anton, M. (2008). *Dogs, Their Fossil Relatives and Evolutionary History*. Columbia University Press New York.
- Wang, X., Wideman, B. C., Nichols, R., & Hanneman, D. L. (2004). A New Species of *Aelurodon* (Carnivora, Canidae) from the Barstovian of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (2), *σσ.* 445–452.
- Werdelin, L. (1989). Constraint and Adaptation in the Bone-Cracking Canid *Osteoborus* (Mammalia: Canidae). *Paleobiology* 15 (4), *σσ.* 387–401.
- Woodward, G., Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 2002 (71), *σσ.* 1063-1074.