

Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης
Σχολή Θετικών Επιστημών
Τμήμα Γεωλογίας
Τομέας Γεωλογίας
Εργαστήριο Γεωλογίας και Παλαιοντολογίας

Ονοματεπώνυμο: Αντρέας Σολωμού

Α.Ε.Μ.: 3947

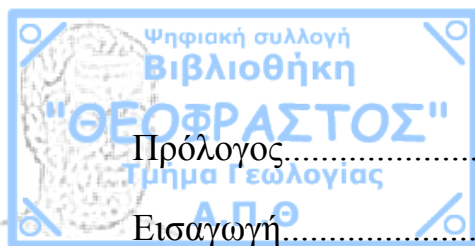
Υπεύθυνος: Καθηγητής Γεώργιος Δ. Κουφός

Διπλωματική Εργασία

**ΣΥΜΒΟΛΗ ΣΤΗ ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΟΔΟΝΤΟΦΥΙΑΣ ΤΟΥ
ΓΕΝΟΥΣ *MESORITHECUS* ΑΠΟ ΤΗΝ ΚΟΙΛΑΔΑ ΤΟΥ
ΑΞΙΟΥ ΠΟΤΑΜΟΥ, ΜΑΚΕΔΟΝΙΑ**



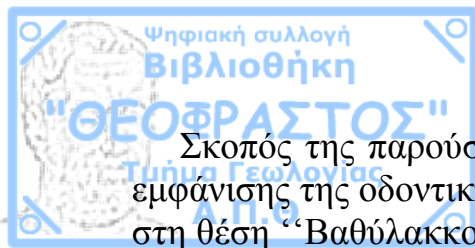
ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗ 2008



Περιεχόμενα

Πρόλογος.....	3
Εισαγωγή.....	4
Συστηματική ταξινόμηση των Colobinae.....	4
Cercopithecidae-Colobinae.....	4
Οδοντική μορφολογία στα Cercopithecidae.....	5
1. Αρτίγονες μορφές Colobinae.....	7
1.1. Οδοντοφυΐα-Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης.....	7
1.1.1. Γενικά.....	7
1.1.2. Τρόπος καθορισμού της ακολουθίας οδοντικής εμφάνισης.....	7
1.1.3. Βασικές παρατηρήσεις στην ακολουθία οδοντικής εμφάνισης.....	8
1.1.4. Σχέση ακολουθίας οδοντικής εμφάνισης κι οντογενετικής ανάπτυξης.....	11
1.1.5. Φυλετικός διμορφισμός στην οδοντοφυΐα.....	13
2. Απολιθωμένες μορφές Colobinae-Γένος <i>Mesopithecus</i>	15
2.1. Συστηματική ταξινόμηση για το γένος <i>Mesopithecus</i>	15
2.2. Γένος <i>Mesopithecus</i>	15
2.2.1. Γενικά.....	15
(i) <i>Mesopithecus pentelicus</i>	17
(ii) <i>Mesopithecus delsoni</i>	18
(iii) <i>Mesopithecus monspessulanus</i>	19
2.2.2. Απολιθωματοφόρες θέσεις του γένους <i>Mesopithecus</i> στην Ελλάδα.....	20
2.2.3. Βιοστρωματογραφία για το γένος <i>Mesopithecus</i> στον ελλαδικό χώρο-Γεωλογική ηλικία.....	21
2.2.4. Παλαιοοικολογία του γένους <i>Mesopithecus</i> της κοιλάδας του Αξιού.....	22
2.3. Οδοντική μορφολογία-Οδοντοφυΐα για το γένος <i>Mesopithecus</i>	23
2.3.1. Οδοντική μορφολογία.....	23
2.3.2. Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης.....	24
3. Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης στο δείγμα VTK-78 από τη θέση “Βαθύλακκος 2” κοιλάδα Αξιού, Μακεδονία.....	26
3.1. Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης.....	26
3.1.1. Συγκρίσεις-Συμπεράσματα.....	28
Βιβλιογραφία.....	29

Πρόλογος



Σκοπός της παρούσας διπλωματικής εργασίας είναι η μελέτη κι ο καθορισμός της εμφάνισης της οδοντικής ακολουθίας στο *Mesopithecus delsoni/pentelicus* που βρέθηκε στη θέση “Βαθύλακκος 2” της κοιλάδας του ποταμού Αξιού κι η σύγκρισή της με την αντίστοιχη οδοντική ακολουθία του τυπικού *M. pentelicus* από το Πικέρμι καθώς και διαφόρων αρτίγων κερκοπιθήκων. Το είδος αυτό αποτελεί μια ενδιάμεση μορφή μεταξύ του μεγάλωσμου *M. delsoni* και του μέτριου μεγέθους *M. pentelicus*.

Η μέθοδος αυτή που ακολουθήθηκε κι η οποία δίνεται στην εισαγωγή είναι αυτή που χρησιμοποιείται από τη Harvati (2000) και τους Harvati & Frost (2005, 2007).

Η εργασία πραγματοποιήθηκε στο Εργαστήριο Γεωλογίας και Παλαιοντολογίας του Τμήματος Γεωλογίας του Α.Π.Θ..

Θεωρώ υποχρέωσή μου να ευχαριστήσω τον Καθηγητή Γεώργιο Δ. Κουφό για την ανάθεση και παρακολούθηση του θέματος, καθώς και για το πολύτιμο υλικό *Mesopithecus* του εργαστηρίου που μου διέθεσε για την πραγματοποίηση της εργασίας αυτής. Ακόμη τον ευχαριστώ για τη διάθεση κι εύρεση βιβλιογραφίας καθώς και για τις σημαντικές και χρήσιμες παρατηρήσεις και διορθώσεις του στα χειρόγραφα της εργασίας.



Συστηματική ταξινόμηση των Colobinae:

Ομοταξία: Mammalia

Υπο-υφομοταξία: Eutheria

Τάξη: Primates LINNAEUS,1738

Υπόταξη: Anthropoidea MIVART,1864

Ανθυπόταξη: Catarrhini GEOFFROY,1812

Υπεροικογένεια: Cercopithecoidea GRAY,1821

Οικογένεια: Cercopithecidae GRAY,1821

Υποοικογένεια: Colobinae JERDON,1867

Cercopithecidae-Colobinae

Η υπεροικογένεια Cercopithecoidea (κερκοπιθηκοειδή) παλαιότερα διαχωριζόταν ταξινομικά, σύμφωνα με ορισμένους συγγραφείς, σε δύο οικογένειες. Οι οικογένειες αυτές αφορούν τα Cercopithecidae και τα Oreopithecidae (απολιθωμένοι αντιπρόσωποι από την Ιταλία και την Αφρική). Σήμερα η τελευταία θεωρείται οικογένεια των Hominoidea (ανθρωποειδή).

Τα Cercopithecoidea εμφανίζονται κατά το Α. Ολιγόκαινο (πριν 30-25 εκατ. χρόνια) και μέχρι τις αρχές του Κ. Μειόκαινου (~19 εκατ. χρόνια) ήταν πολύ σπάνια.

Η οικογένεια Cercopithecidae (κερκοπίθηκοι) διαχωρίζεται σε τρεις υποοικογένειες, με τις πιο εξελιγμένες αυτές των Colobinae (κολομπίνοι) και Cercopithecinae. Η τρίτη αφορά τα Victoriapithecinae που εξαφανίστηκαν σε αντίθεση με τις άλλες δύο. Αυτές οι δύο ταξινομικές ομάδες εμφανίστηκαν στο Μ.-Α. Μειόκαινο κι εξακολουθούν να ζουν μέχρι και σήμερα.

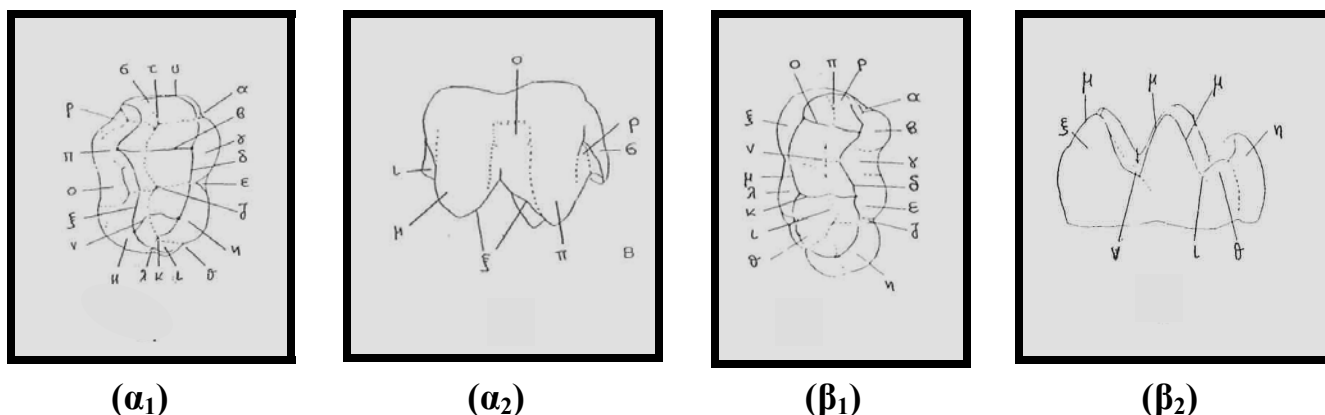
Γενικά, τα Cercopithecidae κι ειδικότερα τα Colobinae περιλαμβάνουν τόσο απολιθωμένα όσο και πολλά αρτίγονα είδη. Από παλαιοβιογεωγραφική άποψη έζησαν στον ευρασιατικό και τον αφρικανικό χώρο (τον Παλαιό Κόσμο). Σε ό'τι αφορά τις απολιθωμένες μορφές κύρια περιοχή διαβίωσής τους αποτέλεσε ο περιμεσογειακός χώρος, όπως διαπιστώνεται από τα ευρήματα που έχουν εντοπιστεί σε διάφορες χώρες ανάμεσά τους κι η Ελλάδα. Τα Cercopithecidae (Colobinae) αρχικά εμφανίστηκαν στην Ασία κι ομάδες αυτών, προγονικές μορφές των ευρασιατικών ειδών, μετανάστευσαν κατά το Μ. Μειόκαινο στην Ευρώπη όπου αναπτύχθηκαν, εξελίχθηκαν και παρέμειναν μέχρι που σταδιακά ο αριθμός τους μειώθηκε κι εντέλει εξαφανίστηκαν. Μερικές όμως ομάδες αυτών είχαν μεταναστεύσει και πάλι ανατολικά στην Ασία με το τέλος του Μειόκαινου ή στο Κ. Πλειόκαινο (Andrews et al. 1996, Delson 1994, Stewart & Disotell 1998, Sterner et al. 2003).

Όπως δηλώνεται κι από την μορφολογία του σκελετού τους τα Cercopithecidae αρχικά ήταν άτομα προσαρμοσμένα σε χερσαίο τρόπο διαβίωσης που στη συνέχεια

έγινε δεντροβίος. Πρόκειται για μεσαίου μεγέθους πρωτεύοντα με χαρακτηριστικά μακριά ουρά κι επιμήκη άκρα. Συναντώνται σε μια ποικιλία περιβαλλόντων και κλιματικών ζωνών. Είναι δυνατό να βρεθούν σε τροπικά δάση, σε περιοχές μαγκρόβιας βλάστησης, σε ορεινά δάση και σε σαβάννες. Δε ζουν σε ερήμους ή άλλα ξηρά περιβάλλοντα. Πρόκειται για κατ'εξοχήν φυτοφάγα ζώα (οπωροφάγα ή φυλλοφάγα), όπως φαίνεται κι από την μορφολογία της οδοντοστοιχίας τους.

Οδοντική μορφολογία στα Cercopithecidae

Τα δόντια των Cercopithecidae σε σχέση με το κρανίο τους είναι μεγάλα κι είναι τοποθετημένα έτσι ώστε να σχηματίζουν ένα οδοντικό τόξο σχήματος επιμήκους έλλειψης. Τα δόντια τους είναι σχετικά επιμηκυσμένα και, ως προς τη μορφολογία της μασητικής τους επιφάνειας, χαρακτηρίζονται από την τοποθέτηση των φυμάτων τους σε δύο επιμήκεις σειρές που ενώνονται με μερικές χαμηλές ακρολοφίες (Σχ. 1). Δηλαδή



Σχ. 1. Μορφολογία των δοντιών της άνω (α_1 κι α_2) και κάτω (β_1 και β_2) γνάθου των Cercopithecidae.

(α) M^3 μασητική (α_1) και πλευρική (α_2) όψη. **α.** εμπροσθοεξωτερική αύλακα, **β.** παράλοφος, **γ.** παράκωνος, **δ.** εξωτερικό όριο, **ε.** μεσαία εξωτερική αύλακα, **ζ.** λεκάνη του “triangle”, **η.** μετάκωνος, **θ.** οπισθοεξωτερική αύλακα, **ι.** οπίσθια προεξοχή, **κ.** οπίσθια λεκάνη, **λ.** οπισθοεσωτερική αύλακα, **μ.** υπόκωνος, **ν.** μετάλοφος, **ξ.** εσωτερικό όριο, **ο.** μεσαία εσωτερική αύλακα, **π.** πρωτόκωνος, **ρ.** εμπροσθοεσωτερική αύλακα, **σ.** εμπρόσθια προεξοχή, **τ.** εμπρόσθια λεκάνη, **υ.** εμπρόσθιο όριο.

(β) M_3 μασητική (β_1) και πλευρική (β_2) όψη. **α.** εμπροσθοεξωτερική αύλακα, **β.** πρωτοκωνίδιο, **γ.** μεσαία εξωτερική αύλακα, **δ.** εξωτερικό όριο, **ε.** υποκωνίδιο, **ζ.** οπισθοεξωτερική αύλακα, **η.** υποκωνουλίδιο, **θ.** 6^ο φυμάτιο, **ι.** οπίσθια λεκάνη, **κ.** υπολοφίδιο, **λ.** ενδοκωνίδιο, **μ.** εσωτερικό όριο, **ν.** λεκάνη του ταλονιδίου, **ξ.** μετακωνίδιο, **ο.** πρωτολοφίδιο, **π.** μεσαία λεκάνη, **ρ.** εμπρόσθια προεξοχή.

(οι συνεχείς γραμμές δείχνουν τα υπερυψωμένα τμήματα του δοντιού κι οι διακεκομμένες τα βυθισμένα)

Κατά Delson, 1975.

(Σχ. 2-1., «Σημειώσεις Παλαιοντολογίας του Ανθρώπου», Κουφός 2003)

πρόκειται για βουνοδοντικού-βουνολοφοδοντικού τύπου δόντια. Η αδαμαντίνη τους είναι λεία. Ο οδοντικός τους τύπος, ως προς το είδος και τον αριθμό των δοντιών κατά την άνω και κάτω ημιγνάθο, μπορεί συμβολικά να παρουσιαστεί ως εξής:

2, 1, 2, 3

2, 1, 2, 3

(πρόκειται για εξελικτικά ανώτερες μορφές πρωτευόντων με τους δύο πρώτους προγόνους να απουσιάζουν).

Η μορφολογία της μασητικής επιφάνειας των δοντιών τους δείχνει ότι τρέφονται κυρίως με φύλλα. Τα φύματα της άνω και κάτω γνάθου καθώς έρχονται σε επαφή διπλώνουν τα φύλλα ενώ οι ακρολοφίες τα τεμαχίζουν. Βασικό χαρακτηριστικό της συγκεκριμένης οικογένειας είναι επίσης η απουσία υποκωνουλιδίου στον πρώτο και δεύτερο γομφίο της κάτω γνάθου ($M_{1,2}$) καθώς κι η διεύρυνση των μασητικών δοντιών. Επίσης, υπάρχει και φυλετικός διμορφισμός ο οποίος είναι σαφής ιδίως στο μέγεθος των κυνοδόντων, που είναι μεγαλύτεροι στα αρσενικά από ότι στα θηλυκά άτομα.

1.Αρτίγονες μορφές Colobinae



Colobinae (γένος *Trachypithecus*) στην Ιάβα
(Φωτο από διαδίκτυο)

1.1.Οδοντοφυΐα-Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης

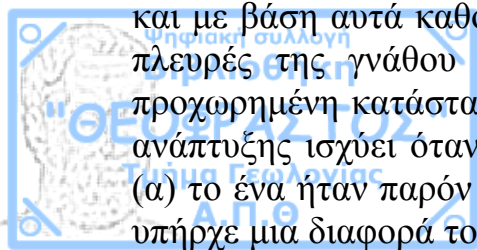
1.1.1.Γενικά

Η ανάπτυξη της οδοντικής ακολουθίας τόσο στα αφρικανικά (υποφυλή Colobina) όσο και στα ασιατικά (υποφυλή Presbytina) Colobinae δεν είναι ίδια και διαφέρει στα διάφορα γένη κι είδη, καθώς ακόμη και μεταξύ των δύο φύλων του ίδιου είδους. Μέχρι πρόσφατα δεν είχε ερευνηθεί ικανοποιητικά εκτός των εργασιών του Schultz (1935, 1942, 1960) όπου αναφέρονται ορισμένα στοιχεία. Τελευταία όμως η μελέτη της οδοντοφυΐας των Colobinae παρουσιάζεται λεπτομερώς σε μια σειρά άρθρων. Στα άρθρα αυτά μελετούνται τόσο οι αρτίγονοι όσο κι οι απολιθωμένοι αντιπρόσωποι της υποοικογένειας (Harvati 2000, Harvati & Frost 2005, 2007). Στις τελευταίες αυτές μελέτες βασίζεται το θεωρητικό υπόβαθρο της διπλωματικής εργασίας.

1.1.2.Τρόπος καθορισμού της ακολουθίας οδοντικής εμφάνισης

Η εμφάνιση των δοντιών κατά την οντογενετική πορεία εξαρτάται γενικά από τον τρόπο διαβίωσης μιας ταξινομικής ομάδας και κυρίως από τις διατροφικές συνήθειές της. Η εξέταση της ακολουθίας εμφάνισης των δοντιών σε ένα δείγμα βασίζεται στην παρουσία ή απουσία μόνιμων δοντιών καθώς και στα στάδια της μερικής εμφάνισής τους.

Ως εμφάνιση ενός δοντιού ορίζεται το χρονικό διάστημα από την παρουσία του (παρουσία οποιουδήποτε τμήματος του δοντιού πάνω από το φατνίο) μέχρι την πλήρη “ανάδυσή” του από το φατνίο. Διακρίνονται τρία ενδιάμεσα στάδια “ανάδυσης” του δοντιού τα οποία αντιστοιχούν στην εμφάνιση του 1/3, του 1/2 και των 2/3 του δοντιού,



και με βάση αυτά καθορίζεται η ακολουθία εμφάνισης κι ανάπτυξής του. Όταν οι δύο πλευρές της γνάθου δείχνουν διαφορετικά στάδια εμφάνισης σημειώνεται η πιο προχωρημένη κατάσταση για κάθε δόντι. Η προτεραιότητα στην ακολουθία οδοντικής ανάπτυξης ισχύει όταν ένα δόντι θεωρείται να προηγείται άλλου στην ακολουθία αν: (α) το ένα ήταν παρόν και το άλλο απόν, ή (β) και τα δύο δόντια είχαν αναδυθεί αλλά υπήρχε μια διαφορά τουλάχιστον μισού βήματος προς την πλήρη ωρίμανση μεταξύ των δύο.

1.1.3. Βασικές παρατηρήσεις στην ακολουθία οδοντικής εμφάνισης

Τα αφρικανικά Colobinae εκπροσωπούνται από τα γένη *Colobus*, με τα είδη *C. angolensis* και *C. guereza*, και *Procolobus*, με χαρακτηριστικά είδη το *P. (Piliocolobus) badius* και το *P. (Procolobus) verus*. Τα βασικότερα οδοντικά τους δεδομένα δείχνουν ότι το M2 εμφανίζεται πριν το I2 (Σχ. 1.1.β), ενώ ειδικά στο *C. angolensis* εμφανίζεται και πριν από το I1 (Πιν. 1.2). Ο κυνόδοντας καθυστερεί την εμφάνισή του αναπτυσσόμενος μετά τους προγόμφιους στα θηλυκά και μετά το M3 (Σχ. 1.2.β) στα αρσενικά άτομα (Harvati 2000), δείχνοντας ότι η ανάπτυξη των οδοντικών ακολουθιών διαφέρει όχι μόνο μεταξύ των διαφόρων ειδών αλλά και μεταξύ θηλυκών κι αρσενικών ατόμων. Πρέπει να αναφερθεί ότι υπάρχουν και πολυμορφικές ακολουθίες, δηλαδή οδοντικές ακολουθίες εμφάνισης που ξεφεύγουν του ενός συγκεκριμένου προτύπου το οποίο αντιστοιχεί σε ένα είδος ή γενικότερα σε μια ταξινομική ομάδα. Αυτή η διαφοροποίηση παρατηρείται τόσο στα αφρικανικά όσο και στα ασιατικά Colobinae (Πιν. 1.1, 1.2).

Τα ασιατικά Colobinae με γένη όπως το *Nasalis* (*N. larvatus*) το *Pygathrix* (*P. (Pygathrix) nemaus* και *P. (Rhinopithecus) roxella*), το *Trachypithecus* (*T. cristatus*, *T. pileatus*, *T. phayrei*, και *T. johnii*), το *Presbytis* (*P. rubicundus*, *P. melalophos*, *P. potenziani*, *P. frontata*, *P. thomasi*, *P. hosei* και *P. comata*), το *Semnopithecus* (*S. entellus*) και το *Simia* (*S. concolor*), δείχνουν μια μεγαλύτερη ποικιλομορφία στην εμφάνιση των οδοντικών ακολουθιών από ότι τα αφρικανικά (Πιν. 1.1, 1.2). Για παράδειγμα το *Nasalis* σε αντίθεση με άλλα ασιατικά Colobinae δείχνει μη πρόωρη ανάπτυξη των γομφίων (Σχ. 1.1.α), παρόμοια του γένους *Macaca* (*M. nemestrina*) της υποοικογένειας Cercopithecinae. Η ακολουθία οδοντικής εμφάνισης του *M. nemestrina* χρησιμοποιείται ως πρότυπο σύγκρισης για τα ασιατικά κι αφρικανικά Colobinae (Harvati 2000) και πιστεύεται ότι χαρακτηρίζει και τα περισσότερα καταρρίνια (Schultz 1935). Η ακολουθία για αυτό το είδος κατά τη Harvati είναι η εξής:

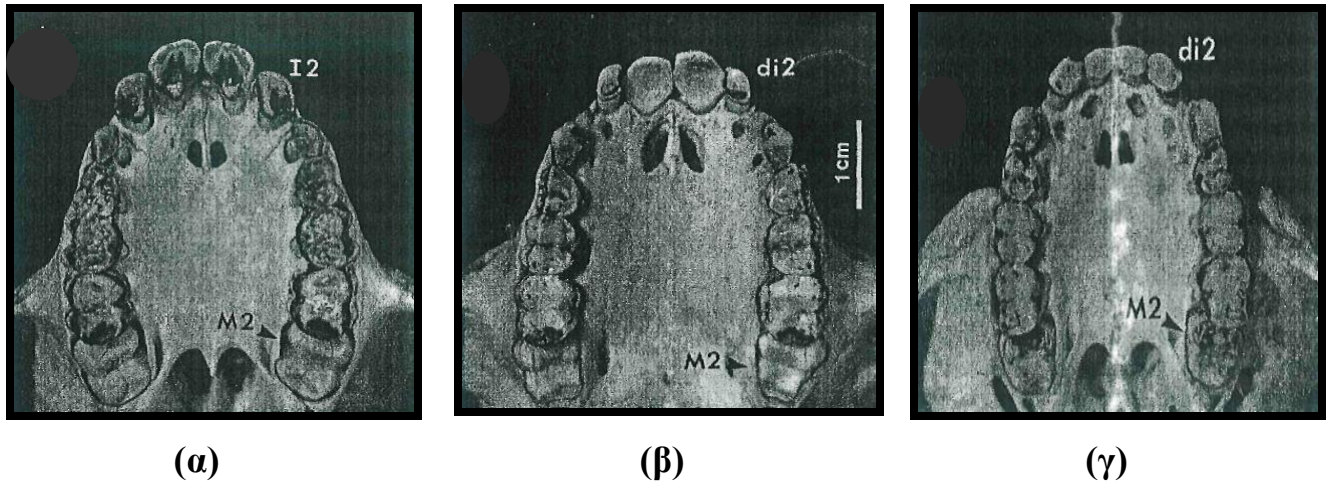
M1 I1 I2 M2 P3 P4 C M3

M1 I1 I2 M2 P3 P4 C M3

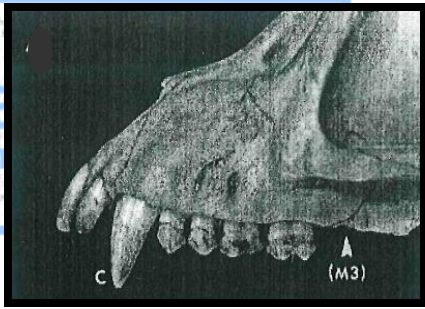
Στα γένη *Trachypithecus* και *Pygathrix* το M² αναπτύσσεται πριν το I². Ο κυνόδοντας στο *Trachypithecus* καθυστερεί, αναπτυσσόμενος μετά τους προγόμφιους, και σε μερικά αρσενικά άτομα μετά το M₃. Στο *Presbytis* το M2 αναπτύσσεται πριν από τους δύο κοπτήρες (Σχ. 1.1.γ). Το M3 αναπτύσσεται πριν τον κυνόδοντα (Σχ. 1.2.γ) και στα δύο φύλα και συχνά πριν τους προγόμφιους και στις δύο γνάθους (Harvati 2000).

Πιο συγκεκριμένα έχει επιβεβαιωθεί η άποψη του Schultz (1935), ότι τα Colobinae διαφέρουν από τα άλλα καταρρίνια (π.χ. *Macaca*, *Papio*, *Pan*) στην ανάπτυξη των οδοντικών τους ακολουθιών, στις οποίες οι δεύτεροι και τρίτοι γομφίοι τους τείνουν να αναπτυχθούν πρόωρα σχετικά με τα άλλα δόντια (Harvati 2000). Το *Presbytis* παρουσιάζει την πιο ακραία έκφραση της τάσης για πρόωρη ανάπτυξη των γομφίων εν αντιθέσει με το *Nasalis* (αν κι ο Schultz βρήκε ότι στο *Nasalis* το M2 αναπτύσσεται πρόωρα -Πιν. 1.1-, τέτοια τάση δεν είχε παρατηρηθεί κατά τη Harvati -Πιν. 1.2-). Τα γένη *Colobus*, *Procolobus*, *Trachypithecus* και *Pygathrix* παρουσιάζουν ενδιάμεσους βαθμούς έκφρασης αυτής της τάσης, ως προς τις παραπάνω δύο ακραίες περιπτώσεις. Όπως αναφέρεται και πιο πάνω το *C. guereza* και το *Trachypithecus* συχνά έχουν το M2 να αναπτύσσεται πριν το I2, αλλά ποτέ πριν το I1 όπως αντίθετα συμβαίνει με το *C. angolensis*. Όλες οι άλλες ταξινομικές ομάδες έδειχναν την ακολουθία M2I1 σε διάφορες συχνότητες, με τα γένη *Procolobus* και *Pygathrix* να την παρουσιάζουν σχετικά σπάνια και το *C. angolensis* πολύ συχνά. Το *Trachypithecus* παρουσιάζει μια ασθενή τάση για ανάπτυξη του M3 πριν τον κυνόδοντα, όπως ισχύει και για το *Semnopithecus*. Αυτή η τάση, αντιθέτως, είναι πιο έντονη στο *Colobus* και στο *Procolobus*, όπου το M3 μερικές φορές αναπτύσσεται ακόμη και πριν το P3 (Harvati 2000).

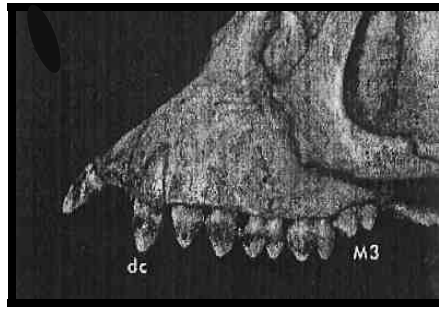
Διαπιστώθηκε επίσης πως γενικά τα Colobinae τείνουν να εμφανίσουν το P4 πριν το P3. Η ακολουθία P4P3 συναντάται στο *Colobus*, στο *Trachypithecus* και στο *Presbytis*, ενώ ακόμη παρατηρήθηκε επίσης και σε *Procolobus* (Harvati 2000). Η συγκεκριμένη ακολουθία βρέθηκε να υπάρχει σε μεγάλες συχνότητες και σε άλλα καταρρίνια, όπως για παράδειγμα στα γένη *Macaca* και *Pan* (Smith 1994).



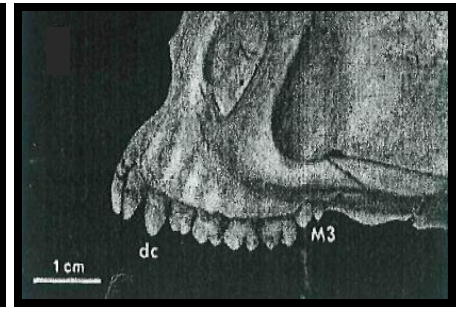
Σχ. 1.1. Στάδιο ανάπτυξης των μόνιμων κοπήρων της άνω γνάθου σε σχέση με το δεύτερο γομφίο σε τρία είδη Colobinae. Στο (α) *Nasalis larvatus* (αρσενικό), στο (β) *Colobus guereza* (θηλυκό) και στο (γ) *Presbytis frontata* (αρσενικό). Κατά Harvati (2000).



(α)



(β)



(γ)

Σχ. 1.2. Στάδιο ανάπτυξης των μόνιμων κυνοδόντων της άνω γνάθου σε σχέση με τον τρίτο γομφίο σε ένα είδος *Macaca* και σε δύο είδη *Colobinae*. Στο (α) *Macaca fascicularis* (αρσενικό), στο (β) *Colobus guereza* (θηλυκό) και στο (γ) *Presbytis frontata* (θηλυκό). Κατά Harvati (2000).

Πίνακας 1.1.:

Οι ακολουθίες εμφάνισης των δοντιών για την άνω και κάτω γνάθο κατά το Schultz (σύμφωνα με τη ταξινόμηση του Elliot, 1913) για τα γένη *Colobus*, *Nasalis* και *Pygathrix* είναι αντίστοιχα οι εξής:

M1 I1 M2 I2 P3 P4 C M3 *Colobus*
M1 I1 [M2 I2] P3 P4 [C M3]

M1 I1 [I2 M2] [P3 P4] C M3 *Nasalis*
M1 I1 [I2 M2] C; [P3 P4] M3

M1 M2 I1 I2 M3 [P4 P3] C *Pygathrix*
M1 M2 I1 I2 M3 [P4 P3]

Οι αγκύλες δηλώνουν πολυμορφισμό στο συγκεκριμένο τμήμα της ακολουθίας όπου χρησιμοποιούνται. Η ακολουθία που αναφέρεται είναι η πιο κοινή.

Το ερωτηματικό (;) δείχνει τμήμα της ακολουθίας το οποίο δεν είναι γνωστό από τα δείγματα που εξετάστηκαν.

Πίνακας 1.2.:

Οι ακολουθίες εμφάνισης των δοντιών κατά τη Harvati (σύμφωνα με τον Oates et al., 1994) σε *Colobinae* είναι οι εξής:

M1 I1 M2 I2 [P3=P4] [M3 C] *C. guereza*
M1 I1 I2 M2 P4 [P3 M3 C]

M1 [M2 I1] [I2 P3=P4] C M3 *C. angolensis*
M1 M2 I1 I2 P4 [P3 M3 C]

M1 [I1 M2] I2 [P3 P4] [C M3] *Procolobus*
M1 [I1 I2 M2] P4 [P3 C M3]



M1; I1; I2 M2 P3; P4 C M3 *Nasalis*

M1; I1; I2 M2 [P3; P4 C] M3

M1 I1 M2 I2 [P3; P4 C] M3 *Trachipithecus*

M1 I1 [I2 M2] P4 P3 [C M3]

M1 M2 I1 I2 [M3 P4 P3 C] *Presbytis*

M1 M2 I1 I2 [M3 P4 P3] C

M1 [I1 M2] I2 P3; P4 C M3 *Pygathrix*

M1 I1 M2 I2 C P3; P4 M3

Οι αγκύλες δηλώνουν πολυμορφισμό στο συγκεκριμένο τμήμα της ακολουθίας όπου χρησιμοποιούνται. Η ακολουθία που αναφέρεται είναι η πιο κοινή.

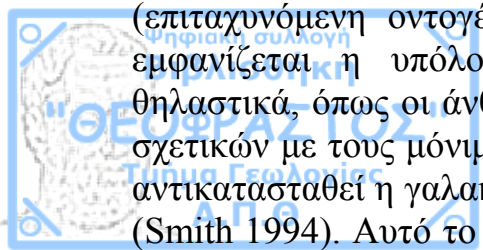
Το ερωτηματικό (;) δείχνει τμήμα της ακολουθίας το οποίο δεν είναι γνωστό από τα δείγματα που εξετάστηκαν.

Το σύμβολο της ισότητας (=) μεταξύ των δοντιών δείχνει ότι οι δύο εναλλακτικές ακολουθίες για μια συγκεκριμένη θέση συναντούνται ίδιες φορές.

1.1.4. Σχέση ακολουθίας οδοντικής εμφάνισης και οντογενετικής ανάπτυξης

Η ακολουθία οδοντικής εμφάνισης θεωρείται να αντανακλά πρότυπα οντογενετικής ανάπτυξης των ζώων. Ο Schultz (1935, 1960) αναφέρει ότι σε πρωτόγονα πρωτεύοντα (πιθανό να εννοούσε τις τουπαίες) οι γομφίοι ήταν τα πρώτα μόνιμα δόντια που αναπτύσσονταν. Οι μόνιμοι κοπτήρες, οι προγόμφιοι κι οι κυνόδοντες αντικατέστησαν τη γαλακτική οδοντοστοιχία μόνο μετά την εμφάνιση των γομφίων. Ανάμεσα σε εξελικτικά ανώτερα πρωτεύοντα η τάση να παρατείνουν την περίοδο γενικής ανάπτυξης προκάλεσε την καθυστέρηση στην εμφάνιση των γομφίων, καθώς είχε συμβεί νωρίτερα η αντικατάσταση των γαλακτικών δοντιών στην ακολουθία. Ο άνθρωπος έχει την πιο παρατεταμένη περίοδο ανάπτυξης μεταξύ των πρωτευόντων. Αυτό οδήγησε το Schultz να θεωρήσει ότι είμαστε οι πιο “προηγμένοι” στην ακολουθία ανάπτυξης των δοντιών, με το M2 να αναπτύσσεται μετά την αντικατάσταση όλων των γαλακτικών δοντιών. Αυτό υπονοούσε ότι μεταξύ των πρωτευόντων υπάρχει τουλάχιστον μια συσχέτιση ανάμεσα στις φυλογενετικές σχέσεις, όπως δηλώνονται κατά τις εξελικτικές βαθμίδες, και την παράταση ανάπτυξης καθώς και του σχετικού συγχρονισμού της εμφάνισης των γομφίων. Η τάση των Colobinae για μια σχετικά πρόωρη εμφάνιση των γομφίων θεωρείται πρωτόγονη για τα άλλα καταρρίνια. Η Smith (1994) από την άλλη, δε συμφώνησε με το Schultz για το ότι οι ακολουθίες εμφάνισης αντανακλούν φυλογενετικές σχέσεις.

Η ακολουθία εμφάνισης των δοντιών αντανακλά το βαθμό συνολικής ανάπτυξης του ατόμου κατά την οντογενετική του πορεία, πρότυπο που συχνά αναφέρεται ως “κανόνας του Schultz” (Schultz 1935). Σύμφωνα με αυτό σε ταχείας-ανάπτυξης



(επιταχυνόμενη οντογένεση) θηλαστικά οι γομφίοι εμφανίζονται πρώτοι και μετά εμφανίζεται η υπόλοιπη μόνιμη οδοντοστοιχία, καθώς σε βραδείας-ανάπτυξης θηλαστικά, όπως οι άνθρωποι, αντιστοιχεί μια καθυστερημένη εμφάνιση των γομφίων σχετικών με τους μόνιμους κοπτήρες και προγόμφιους, λόγω το ότι υπάρχει η τάση να αντικατασταθεί η γαλακτική οδοντοστοιχία και μετά να προστεθούν οι ακραίοι γομφίοι (Smith 1994). Αυτό το γεγονός εξηγείται από την ανάγκη να διατηρήσουν λειτουργική οδοντοστοιχία για μια πολύ μεγαλύτερη περίοδο ανάπτυξης. Η ακολουθία ανάπτυξης των μόνιμων γομφίων, σε σχέση με τα δόντια αντικατάστασης, συνδέεται με το ρυθμό ανάπτυξης των γνάθων, κι ως εκ τούτου και με τη γενικότερη ανάπτυξη (Smith 2000). Έτσι, τα αργά αναπτυσσόμενα είδη θα καθυστερήσουν την ανάπτυξη των γομφίων επειδή οι γνάθοι τους μπορούν να τους παρουσιάσουν αργότερα, σε μεγαλύτερη ηλικία. Αν όντως η ακολουθία οδοντικής εμφάνισης αντανακλά την ανάπτυξη κατά την έννοια της οντογένεσης, η πρόωρη εμφάνιση των γομφίων στα Colobinae σε σύγκριση με άλλα καταρρίνια πιθανό να δείχνει το βαθμό ταχύτερης ανάπτυξης και φάσεις για την οντογένεση μικρότερης διάρκειας χωρίς όμως απαραίτητα αυτό να αντιστοιχεί σε πρωτόγονο στάδιο. Αυτό πρότεινε κι η Harvati το 2000 (σε συνδυασμό με τον “κανόνα του Schultz”).

Αν ο ακριβής συγχρονισμός της οδοντικής ανάπτυξης στα Colobinae δεν είναι σαφής, τότε δεν είναι σαφές αν αυτά δείχνουν μια επιτάχυνση γενικά στην οντογενετική τους ανάπτυξη. Για πολύ λίγα είδη Colobinae είναι γνωστά δεδομένα σε ηλικίες οδοντικής εμφάνισης και σε άλλες μεταβλητές που σχετίζονται με την οντογένεσή τους, όπως η ηλικία εμφάνισης εμμήνου ρύσης κι η διάρκεια ζωής. Ο Leigh (1994) βρήκε ότι τα Colobinae κι άλλα φυλλοφάγα πρωτεύοντα τείνουν να αναπτυχθούν γρηγορότερα σε σωματικό βάρος και να διακόψουν τη συνολική ανάπτυξή τους σχετικά πιο νωρίς από ότι τα οπωροφάγα πρωτεύοντα παρόμοιου μεγέθους. Τα αρσενικά *T. cristatus*, όπως διαπιστώθηκε από τη Wulf (1984), ολοκληρώνουν την οδοντική τους ανάπτυξη σε μια μέση ηλικία 3,75 χρόνων. Σε ελεύθερα έξω στη φύση θηλυκά *Semnopithecus entellus entellus*, με σωματικό βάρος περίπου 10kg (Smith & Jungers 1997), η εμφάνιση εμμήνου ρύσης είναι γνωστό ότι συμβαίνει σε ηλικία 25,8-29 μηνών (Sommer et al. 1992). Αντίθετα, άγρια θηλυκά *Papio hamadryas cynocephalus* με ένα ελαφρώς μεγαλύτερο σωματικό βάρος, περίπου 12kg, (Smith & Jungers 1997) εμφανίζουν έμμηνο ρύση πολύ αργότερα, μεταξύ 48 και 66 μηνών (Altmann & Altmann 1981). Τα μικρότερα θηλυκά *Macaca mulatta*, σε αιχμαλωσία, με βάρος 5,37-8,8kg (Smith & Jungers 1997) εμφανίζουν έμμηνο ρύση ελαφρώς νωρίτερα, μεταξύ 24,1 και 27,8 μηνών (Van Wagenen 1952, Cathpoke & Van Wagenen 1975). Είναι δύσκολο να καθοριστεί εάν οι διαφορές σε αυτές τις μεταβλητές της οντογενετικής ανάπτυξης είναι τόσο μεγάλες όσο θα αναμενόταν δεδομένου των διαφορών στο σωματικό βάρος μεταξύ των εμπλεκόμενων ταξινομικών ομάδων. Οι περιορισμένες διαθέσιμες αποδείξεις δηλώνουν ότι τουλάχιστον κάποια Colobinae μπορεί να χαρακτηριστούν από μια επιταχυνόμενη οντογενετική ανάπτυξη (Harvati 2000).

Τα Colobinae βρέθηκαν επίσης να έχουν ένα μικρότερο μέγεθος εγκεφάλου σε σχέση με άλλους εκπροσώπους της υπόταξης των Anthroidea (Clutton-Brock &

Harvey 1980, Harvey et al. 1987 οι εκτιμήσεις της σωματικής μάζας που χρησιμοποιούνται από αυτούς τους συγγραφείς έχουν εξεταστεί από τους Smith & Jungers, 1997). Με το μέγεθος του εγκεφάλου συσχετίζονται στενά κι άλλες μεταβλητές σε ό'τι αφορά την οντογένεση, όπως το σωματικό βάρος, η ηλικία απογαλακτισμού κι η ηλικία πρώτης αναπαραγωγής (Smith 1987), οπότε και με αυτό το εύρημα δηλώνεται μία σχετικά επιταχυνόμενη οντογενετική ανάπτυξη (Harvati 2000).

Οι ρυθμοί ταχύτερης ανάπτυξης, όπως βρέθηκαν σε μερικά είδη Colobinae κι όπως έχουν θεωρηθεί από τον Leigh (1994), συνδέονται με τη φυλλοφαγική διατροφική τους προσαρμογή. Η φυλλοφαγία συσχετίζεται και με το μικρότερο μέγεθος εγκεφάλου που παρουσιάζεται στην υποοικογένεια (Clutton-Brock & Harvey 1980, Harvey et al. 1987). Τα Colobinae είναι γνωστά για τις κυρίως φυλλοφαγικές διατροφικές τους εξειδικεύσεις, κι ίσως η πρόωρη εμφάνιση γομφίου να αποτελεί μέρος αυτής της προσαρμογής αντί να πρόκειται για αποτέλεσμα μονάχα των ρυθμών ταχύτερης συνολικής ανάπτυξης. Μια φυλλοφαγική διατροφή μπορεί να απαιτεί πρόωμη επέκταση των γομφίων για να επεξεργάζονται τα φύλλα (Harvati 2000). Επιταχυνόμενη ανάπτυξη γομφίου παρατηρήθηκε από τη Dirks (2000) στη μελέτη της για ιστολογικά καθορισμένη χρονολόγηση της οδοντικής εμφάνισης στα φυλλοφάγα *Semnopithecus entellus* και στο είδος γίββωνα *Hylobates syndactylus* όταν συγκρίθηκαν με σπυροφάγα είδη της ίδιας οικογένειας. Εντούτοις, διαπιστώθηκε ότι μεταξύ των Colobinae οι ταξινομικές ομάδες με την πιο πρόωρη εμφάνιση γομφίου δεν είναι και τα πιο φυλλοφάγα (Harvati 2000). Το *Presbytis*, το γένος με τη σχετικά πιο πρόωρη εμφάνιση γομφίων, είναι λιγότερο φυλλοφάγο από ότι μερικά άλλα γένη όπως το *Trachypithecus* και το είδος *Colobus guereza* (Lucas & Teaford 1994, Bennett & Davies 1994), που παρουσιάζουν μια μικρότερη τάση για πρόωρη εμφάνιση γομφίου. Από την άλλη, το *Nasalis*, του οποίου η διατροφή περιλαμβάνει φρούτα, σπόρους, φρέσκα φύλλα κι ένα πολύ μικρό ποσοστό ώριμων φύλλων (Bennett & Davies 1994), δε δείχνει διαφορές στην ανάπτυξη της οδοντικής ακολουθίας του από το γένος *Macaca*. Η ανάπτυξη της οδοντικής ακολουθίας του μπορεί να συνδεθεί στις επιλεκτικές διατροφικές συνήθειές του, ή στο μεγάλο σωματικό μέγεθος. Γενικά όμως δε φαίνεται να υπάρχει μια απευθείας ξεκάθαρη σχέση μεταξύ πρόωρης εμφάνισης γομφίου και μεγέθους. Το *Presbytis* αν κι το μικρότερο σε μέγεθος στην υποοικογένεια Colobinae παρουσιάζει την πιο πρόωρη εμφάνιση γομφίων, κι το μεγαλύτερο, το *Nasalis*, δε φαίνεται καθόλου να παρουσιάζει αυτή την τάση, το *Pygathrix* είναι επίσης μεγάλο σε μέγεθος και παρουσιάζει πρόωρη ανάπτυξη του M2.

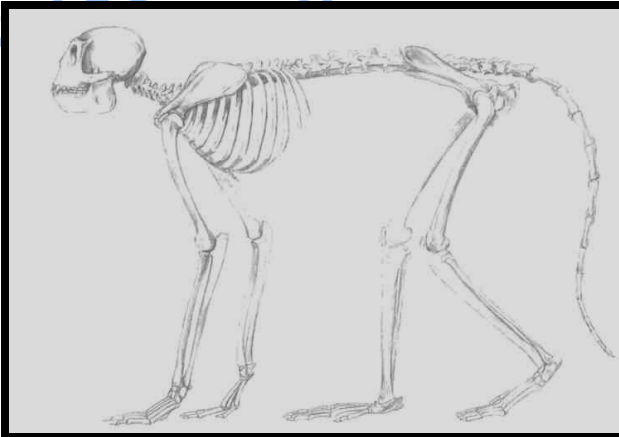
1.1.5.Φυλετικός διμορφισμός στην οδοντοφυΐα

Σε ορισμένα γένη Colobinae διαπιστώθηκε φυλετικός διμορφισμός στη θέση του κυνόδοντα στην ακολουθία οδοντικής εμφάνισης, ενώ δεν παρατηρήθηκε κάποιος φυλετικός διμορφικός τύπος που να αφορά τη θέση των προγομφίων, ή του ενός σε σχέση με τον άλλο. Η θέση του κυνόδοντα στην περίπτωση των γενών *Nasalis* και *Macaca* παρουσιάζει φυλετικό διμορφισμό. Όλα τα γένη Colobinae που

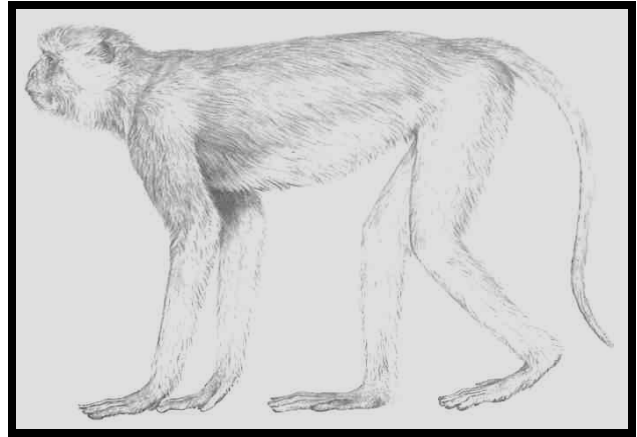
προαναφέρθηκαν παρουσιάζουν μια καθυστέρηση στην εμφάνιση του κυνόδοντα σε σχέση με τους προγόνιους και στα αρσενικά και στα θηλυκά άτομα (Πιν. 1.1, 1.2). Ο φυλετικός διμορφισμός στην ακολουθία εμφάνισης ως προς τη θέση του κυνόδοντα αναφέρεται σε σχέση με τους γομφίους και συγκεκριμένα σε σχέση με το M3. Για παράδειγμα στα αρσενικά *C. guereza* ο κυνόδοντας τείνει να αναπτυχθεί μετά το M3, καθώς στα θηλυκά άτομα το M3 τείνει να αναπτυχθεί τελευταίο. Ένας παρόμοιος φυλετικός διμορφικός τύπος είναι δυνατό να προταθεί, χωρίς όμως πειστικές ενδείξεις και για το *C. angolensis*, το *Procolobus*, το *Trachypithecus* και το *Semnopithecus*. Στο γένος *Presbytis* στα θηλυκά το M3 τείνει να αναπτυχθεί πριν τον ένα ή και τους δύο προγόνιους όπως και πριν από τον κυνόδοντα, καθώς στα αρσενικά το M3 τείνει να εμφανιστεί πριν τον κυνόδοντα, αλλά μετά τους προγόνιους. Δηλαδή φαίνεται ξεκάθαρα ότι όπως για το C έτσι και για το M3 η θέση του στην ακολουθία εμφάνισης αντιστοιχεί σε ένα φυλετικό διμορφικό τύπο (Hargati 2000).

Ως προς το μέγεθος των κυνοδόντων, γενικά στα πλαίσια του φυλετικού διμορφισμού, τα αρσενικά άτομα εμφανίζουν μεγαλύτερους κυνόδοντες (και γενικότερα μεγαλύτερου μεγέθους οδοντοστοιχία) από ότι τα θηλυκά.

2. Απολιθωμένες μορφές Colobinae Γένος *Mesopithecus*



(α)



(β)

Αναπαράσταση του σκελετού (α) και ολόκληρου (β) ατόμου
(θηλυκό) του γένους *Mesopithecus* (*Mesopithecus* cf. *delsoni*)

Κατά Koufos et al., 2003.

(Σχ. 9.3., «Παλαιοντολογία Σπονδυλωτών», Κουφός 2004)

2.1. Συστηματική ταξινόμηση για το γένος *Mesopithecus*:

Υποουκογένεια: *Colobinae* JERDON, 1867

Γένος: *Mesopithecus* WAGNER, 1839

Είδη: *Mesopithecus pentelicus* WAGNER, 1839

Mesopithecus delsoni BONIS-BOUVRAIN-GERAADS-KOUFOS, 1990

Mesopithecus monspessulanus GERVAIS, 1849

2.2. Γένος *Mesopithecus*

2.2.1. Γενικά

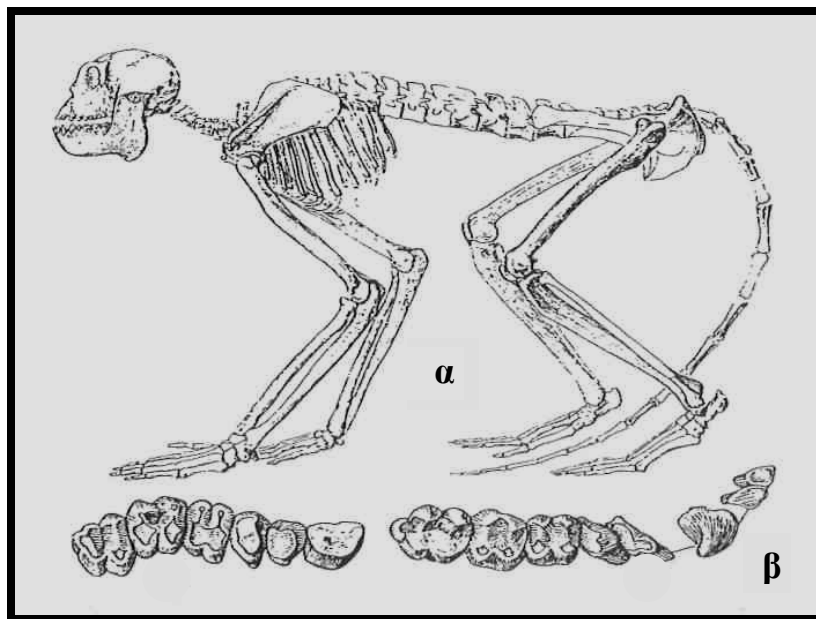
Το γένος *Mesopithecus* ανήκει στις απολιθωμένες μορφές των Colobinae. Τα χαρακτηριστικά είδη για το συγκεκριμένο γένος είναι το *M. pentelicus*, το *M. delsoni* και το *M. monspessulanus*.

Το *Mesopithecus* (με το είδος *M. pentelicus*) αρχικά βρέθηκε στην Ελλάδα, στο Πικέρμι Αττικής (1838) κι έζησε στο διάστημα πριν 9-4 εκατ. χρόνια. Με άλλα λόγια εμφανίζεται στις αρχές του Τουρολίου (Α. Μειόκαινο) κι εξαφανίζεται στο Ρουσίνιο (Κ. Πλειόκαινο). Το γένος τοποθετείται κοντά στο χρονικό διάστημα απόκλισης που υπήρξε μεταξύ των αφρικανικών κι ασιατικών Colobinae, όπως πρόσφατα έχει υπολογιστεί με βάση το μιτοχονδριακό DNA-mtDNA (Sterner et al. 2006). Αργότερα

βρέθηκε και σε άλλες περιοχές της Ευρώπης, καθώς και της Ασίας. Στην Ασία, για παράδειγμα, είχε βρεθεί στο Ιράν και στο Αφγανιστάν. Στον ευρωπαϊκό χώρο ήταν ιδιαίτερα διαδεδομένο την παραπάνω χρονική περίοδο, κι εκτός από την Ελλάδα υπολείμματά του βρέθηκαν και σε άλλες χώρες όπως Γαλλία, Γερμανία, Ουγγαρία, Ιταλία, Ουκρανία, κι αλλού. Το γένος αυτό είναι αρκετά γνωστό και στην ευρύτερη περιοχή των Βαλκανίων (Βουλγαρία, Ρουμανία, Π.Γ.Δ.Μ.). Παρόλα αυτά το συγκεντρωτικό δείγμα του *Mesopithecus* από το Πικέρμι μπορεί να θεωρηθεί ως το σημαντικότερο. Στο Πικέρμι βρέθηκε σε μεγάλη αφθονία, με το όλο δείγμα να αντιστοιχεί σε υπολείμματα περίπου 100 ατόμων (Delson 1974)

Κατά τους Szalay & Delson (1979) και τους Strasser & Delson (1987) μπορεί να δοθεί πολύ περιληπτικά η ακόλουθη διάγνωση για το γένος *Mesopithecus* WAGNER, 1839:

Πρόκειται για μικρού μεγέθους (Σχ. 2.1) εκπρόσωπο της υποοικογένειας Colobinae με το ύψος του οριζόντιου κλάδου της κάτω γνάθου λίγο ή πολύ σταθερό μεταξύ P_3 και M_3 , που ούτε αυξάνεται προς τα μπρος όπως στο γένος *Pario* ούτε προς τα πίσω όπως στα Colobina και στα περισσότερα Presbytina (Σχ. 2.2). Το cingulum είναι μεγαλύτερο από τα αρτίγονα Colobinae αλλά μικρότερο από ότι στα Cercopithecinae. Ο αρσενικός κάτω προγόμφιος παρουσιάζει μια σχετικά μικρή “επιφάνεια τριβής” (honing facet) κατά την επαφή του με τον άνω κυνόδοντα (Σχ. 2.4). Υπάρχει ένας σαφής φυλετικός διμορφισμός κατά τη δομή του συμπλέγματος των κυνοδόκτων με τους προγόμφιους, καθώς και στη μορφολογία του κρανίου και του σκελετού (Σχ. 2.3). Το κρανίο έχει μια σχετικά μικρή κι ανορθωμένη προσωπική περιοχή, σε σχέση πάντοτε με άλλα



Σχ. 2.1. *Mesopithecus pentelicus*. (α) Σκελετός και (β) δόντια άνω (αριστερά) και κάτω γνάθου (δεξιά). Κατά Gaudry, 1862-67.

(Σχ. 10.2., «Σημειώσεις Παλαιοντολογίας Σπονδυλωτών», Κουφός 2003)

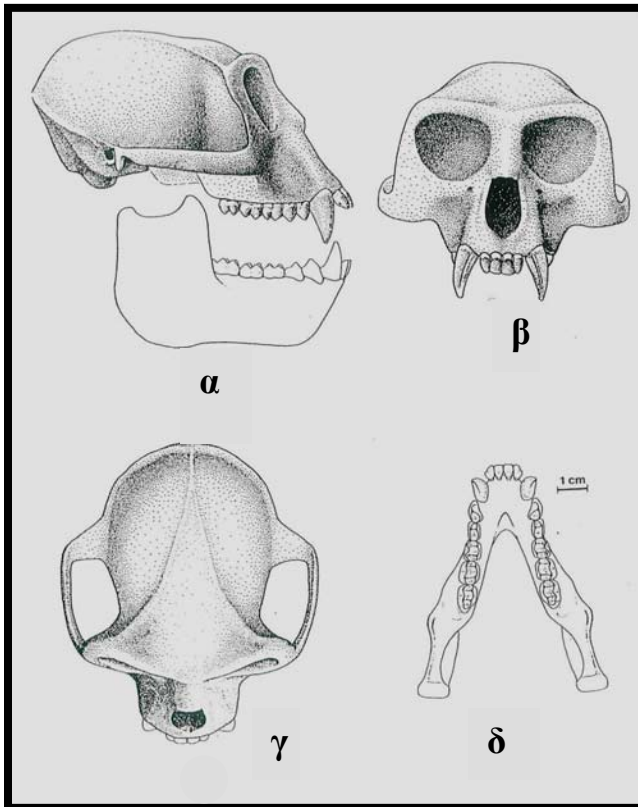
Colobinae. Στα αρσενικά άτομα του γένους υπάρχει μερικές φορές μια οβελιαία ακρολοφία που είναι χαμηλή και τοποθετείται προς τα πίσω. Τα ρινικά τους οστά είναι

επιμήκη. Οι χοάνες είναι βαθιές και πλατιές. Τα υπερόφρυα τόξα είναι ασθενικά. Παρουσιάζεται επίσης κι έντονος προγναθισμός (Σχ. 2.2).

(i) *Mesopithecus pentelicus*

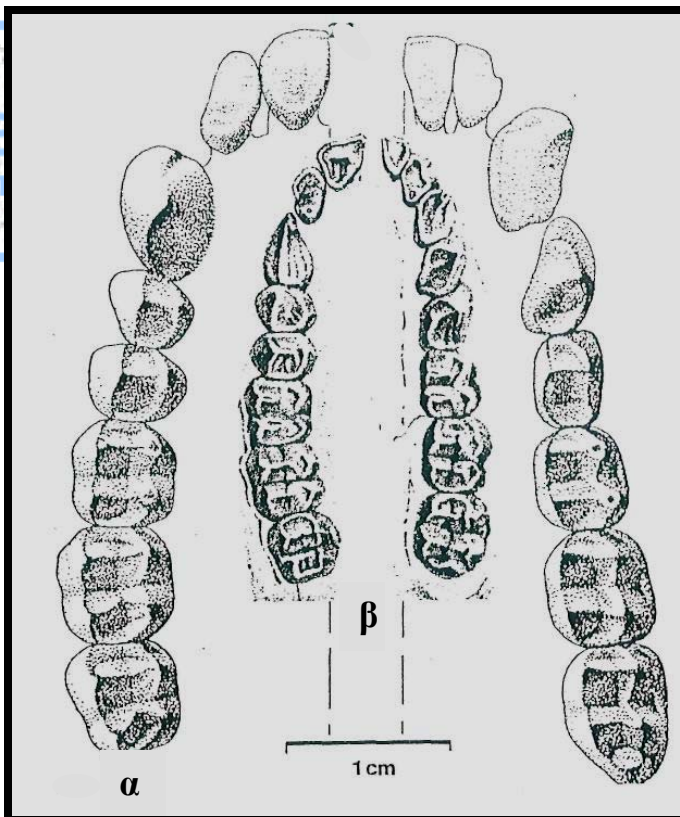
Πρόκειται για μέτριου μεγέθους *Mesopithecus* (Σχ. 2.1), με επιμήκη προσωπική περιοχή, ασθενή υπερόφρυα τόξα, χαμηλούς οφθαλμούς. Στα αρσενικά άτομα υπάρχει μια ασθενής και κοντή οβελιαία ακρολοφία. Ο οριζόντιος κλάδος της κάτω γνάθου είναι χαμηλός με αποστρογγυλευμένη γωνία κι αντιστήριγμα που κλίνει βαθμηδόν (Σχ. 2.2). Σε ό'τι αφορά την οδοντική του μορφολογία, το P₃ έχει ένα σαφές κοντό μεταλοφίδιο κι όλοι οι προγόμφιοι έχουν σαφή λεκάνη στη μασητική τους επιφάνεια, ενώ το M₃ έχει ένα ποικίλο μέγεθος, συνήθως όμως μικρό. Επίσης το φατνιακό επίπεδο είναι απότομα κεκλιμένο προς τα μέσα (Σχ. 2.2, 2.3).

Το *M. pentelicus* εκτός από το Πικέρμι βρέθηκε σε θέσεις της Μακεδονία (κοιλάδα του ποταμού Αξιού, κοιλάδα του ποταμού Στρυμόνα), (Bonis et al. 1990, 1997, Koufos et al. 2004, Kullmer & Doukas 1995).



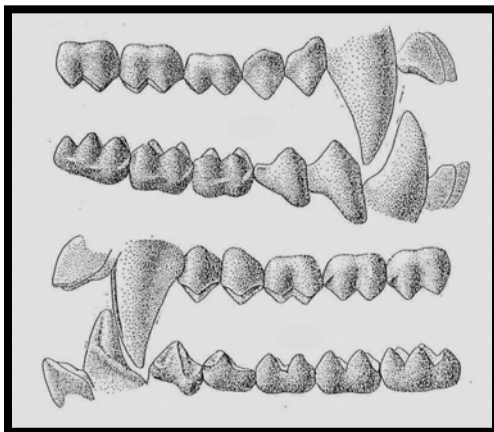
Σχ. 2.2. *Mesopithecus pentelicus*, Πικέρμι. (α) Κρανίο και κάτω γνάθος, πλάγια όψη, (β) κρανίο, εμπρόσθια όψη, (γ) κρανίο, ραχιαία όψη, (δ) κάτω γνάθος, μασητική όψη. Κατά Delson, 1973.

(Σχ. 2-2. «Σημειώσεις Παλαιοντολογίας του Ανθρώπου», Κουφός 2003)



Σχ. 2.3. *Mesopithecus pentelicus*, Πικέρμι. Οδοντοστοιχία της άνω γνάθου (**α**) αρσενικού και (**β**) θηλυκού ατόμου. Κατά Delson, 1973.

(Σχ. 2-3. «Σημειώσεις Παλαιοντολογίας του Ανθρώπου», Κουφός 2003)



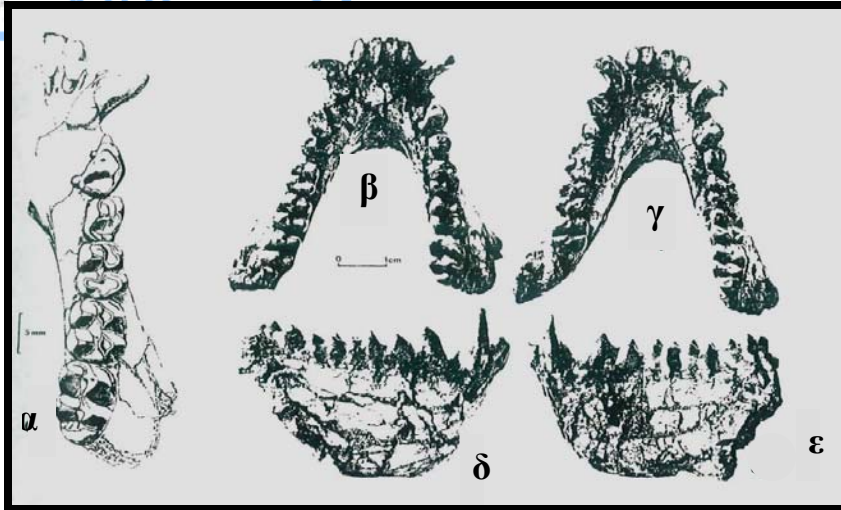
Σχ. 2.4. *Mesopithecus pentelicus*, Πικέρμι. Οδοντοστοιχίες της άνω και κάτω γνάθου σε ανατομική συνάφεια, εξωτερική (**πάνω**) κι εσωτερική όψη (**κάτω**). Σύμπλεγμα κυνοδόντων με προγόμφιους. Κατά Delson, 1973.

(Σχ. 2-3. «Σημειώσεις Παλαιοντολογίας του Ανθρώπου», Κουφός 2003)

(ii) *Mesopithecus delsoni*

Πρόκειται για ένα νέο είδος που βρέθηκε (Bonis et al. 1990) στην κοιλάδα του Αξιού, στην απολιθωματοφόρα θέση “Ravin des Zouaves 5” (RZO). Μορφολογικά αντιστοιχεί σε ένα μεγαλόσωμο αντιπρόσωπο του γένους, με υψηλό οριζόντιο κλάδο της κάτω γνάθο, με πεπλατυσμένη σύμφυση, κι ελαφρά κεκλιμένο αντιστήριγμα.

Επίσης, ως προς την οδοντική του μορφολογία, αυτή χαρακτηρίζεται από μια ισχυρή “επιφάνεια τριβής” (honing facet) στο P_3 κι ένα ασθενικό κι αποστρογγυλεμένο μεταλοφίδιο κι ισχυρό υποκωνουλίδιο στο M_3 (Σχ. 2.5). Σύμφωνα με τους χαρακτήρες αυτούς το *M. delsoni* διαχωρίζεται από άλλα είδη του γένους.



Σχ. 2.5. *Mesopithecus delsoni*, κοιλάδα Αξιού. (α) Οδοντοστοιχία κάτω γνάθου, (β-γ) κάτω γνάθος, RZO 159, (δ-ε) κάτω γνάθος RZO 160. Κατά Bonis et al., 1990.

(Σχ. 2-8. «Σημειώσεις Παλαιοντολογίας του Ανθρώπου», Κουφός 2003)

(iii) *Mesopithecus monspessulanus*

Πρόκειται για το πλέον μικρόσωμο είδος *Mesopithecus* και διαφέρει από το *M. pentelicus* λόγω του μικρότερου σωματικού μεγέθους, των στενότερων $M_{1,2}$ και τα περισσότερο εμπροσθοπισθίως συμπιεσμένα φύματα στα δόντια της κάτω γνάθου. Τυπική θέση εύρεσης του είδους αυτού είναι το Montpellier της Γαλλίας. Στον ελλαδικό χώρο απολιθωμένα υπολείμματα παρόμοιου μεγέθους βρέθηκαν στην κοιλάδα του Αξιού από το Bonis et al. (1990), κι αναφέρονται ως *Mesopithecus* cf. *monspessulanus* (Σχ. 2.6).



(α)

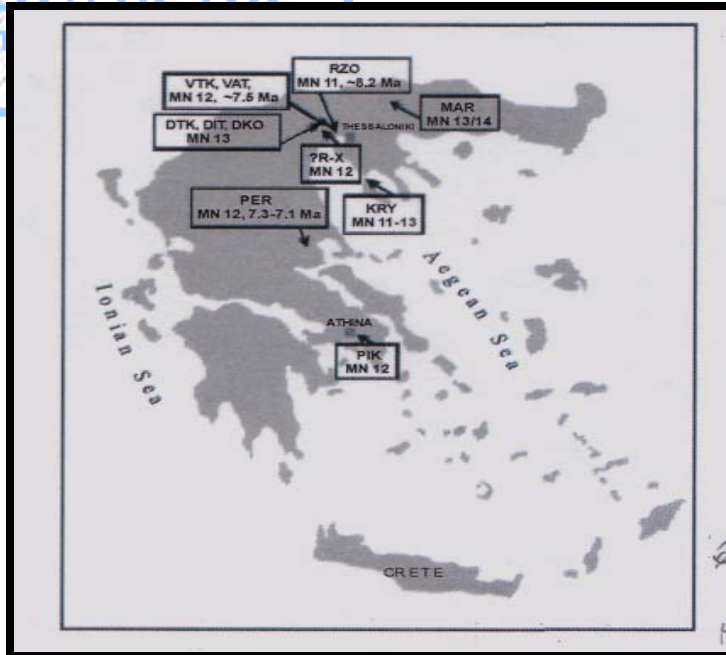


(β)

Σχ. 2.6. *Mesopithecus* cf. *monspessulanus*, κοιλάδα Αξιού. Τμήμα κάτω γνάθου, (α) μασητική και (β) πλάγια εξωτερική όψη. Κατά Bonis et al., 1990.

(Σχ. 2-6. «Σημειώσεις Παλαιοντολογίας του Ανθρώπου», Κουφός 2003)

2.2.2. Απολιθωματοφόρες θέσεις του γένους *Mesopithecus* στην Ελλάδα



Σχ. 2.7. Οι απολιθωματοφόρες θέσεις με *Mesopithecus* στην Ελλάδα. **DTK, DIT, DKO** = Δυτικό-1, 2, 3. **KRY** = Κρυοπηγή. **MAR** = Μαραμένα. **PER** = Περιβολάκι. **PIK** = Πικέρμι. **R-X** = Ravin-X. **RZO** = Ravin des Zouaves-5. **VTK, VAT** = Βαθύλακκος-2, 3. Κατά Koufos, 2008.

Σε ό'τι αφορά γενικά τον ελλαδικό χώρο (Σχ. 2.7), το γένος *Mesopithecus* βρέθηκε για πρώτη φορά στο Πικέρμι της Αττικής με το είδος *M. pentelicus*. Το *M. pentelicus* εντοπίστηκε και στη Β. Ελλάδα, στη Μακεδονία, κυρίως σε θέσεις στην κοιλάδα του Αξιού ποταμού. Ήταν οι Arambourg και Riveteau το 1929 που αναφέρθηκαν πρώτοι σε κάποια από αυτά τα ευρήματα. Αρχικά, στην κοιλάδα του Αξιού το *Mesopithecus* εντοπίστηκε στις θέσεις “Ravin du Vatilük”, αργότερα “Βαθύλακκος 3” (VAT), και “Ravin X”. Αρκετά χρόνια μετά υπολείμματα βρέθηκαν και σε θέσεις κοντά στο χωριό Δυτικό από τους Bonis et al. (1990). Στις τελευταίες αυτές θέσεις στην ουσία αναφορά γίνεται σε δύο παρόμοιες ή σχεδόν παρόμοιες μορφές του *M. pentelicus*. Η μια είναι παρόμοια με το *M. pentelicus* του Πικερμίου κι αναφέρεται ως *M. cf. pentelicus*, κι έχει εντοπιστεί στη θέση “Δυτικό 1” (DTK). Η άλλη κάπως διαφέρει μορφολογικά από εκείνη του Πικερμίου κι έτσι δηλώνεται ως *M. aff. pentelicus*. Η τελευταία αφορά τις θέσεις “Δυτικό 2” (DIT) και “Δυτικό 3” (DKO).

Το μεγαλόσωμο *M. delsoni* (Σχ. 2.5) εντοπίστηκε στη θέση “Ravin des Zouaves 5” (RZO) της κοιλάδας του Αξιού (Bonis et al. 1990).

Το μικρόσωμο *M. monspessulanus* εντοπίστηκε το 1990 ως μια παρόμοια μορφή, ως *M. cf. monspessulanus* (Σχ. 2.6), στη θέση “Δυτικό 2” (DIT).

Το γένος *Mesopithecus* εντοπίστηκε και στη θέση “Βαθύλακκος 2” (VTK), σε ανασκαφές που έγιναν κατά την τελευταία δεκαετία (Bonis et al. 1997, Koufos et al. 2004). Τα ευρήματα ταυτοποιήθηκαν ως *M. aff. delsoni* (Koufos 2006).

Υπολείμματα *Mesopithecus* βρέθηκαν επίσης και στο “Περιβολάκι” (PER), θέση στη Θεσσαλία, και συγκεκριμένα κοντά στο χωριό Μικρό Περιβολάκι λίγα χιλιόμετρα δυτικά από το Βόλο (Koufos et al. 1999). Τα δείγματα αυτά ταυτοποιήθηκαν ως *M. cf. delsoni*.

Επίσης, κάποια απολιθωμένα δείγματα (που περιλαμβάνουν κυρίως μεμονωμένα δόντια και μερικές οδοντοσειρές) *Mesopithecus* (*Mesopithecus* sp.) βρέθηκαν και στη θέση “Μαραμένα” (MAR) στη λεκάνη του Στρυμόνα, βόρεια των Σερρών (Kullmer & Doukas 1995).

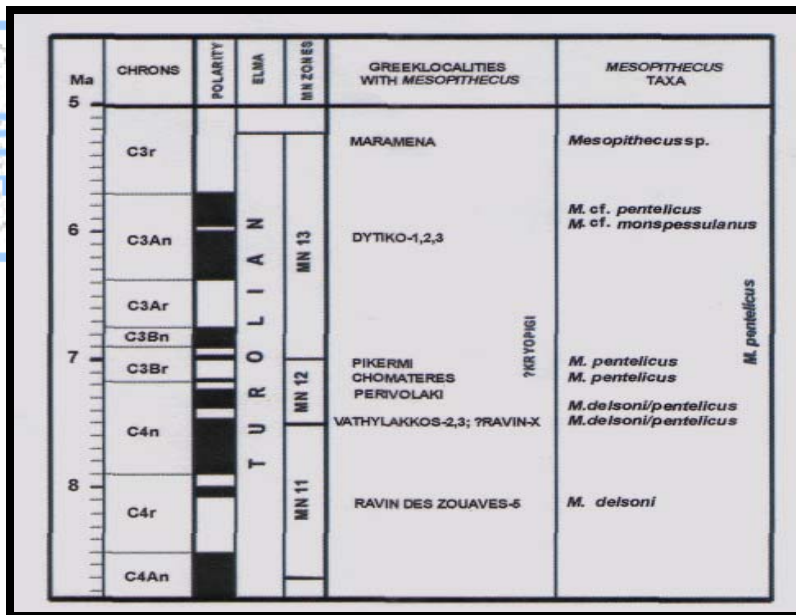
2.2.3.Βιοστρωματογραφία για το γένος *Mesopithecus* στον ελλαδικό χώρο-Γεωλογική ηλικία

Ειδικά τα απολιθωμένα υπολείμματα του γένους *Mesopithecus* της Μακεδονίας δίνουν σημαντικότερες πληροφορίες ως προς την εξέλιξη και το βιοστρωματογραφικό διαχωρισμό των ηπειρωτικών αποθέσεων του Α. Μειόκαινου (Τουρόλιο) κατά το Νεογενές της Μακεδονίας (Σχ. 2.8).

Για τις θέσεις “Ravin des Zouaves 5” (RZO), “Ravin du Vatilük” (“Βαθύλακκος 3”-VAT), “Ravin X”, καθώς και τη “Βαθύλακκος 2” (VTK), σύμφωνα με όλα τα πανιδικά δεδομένα του στρωματογραφικού σχηματισμού στον οποίο ανήκουν, δηλαδή το Σχηματισμό Βαθύλακκος, προτείνεται μια ηλικία Κατώτατου Τουρολίου, 9-7 εκατ. χρόνια, MN 11 (Bonis et al. 1988, Koufos 1990). Σε ό’τι αφορά ειδικά τη θέση RZO, αυτή είναι η μεγαλύτερη σε ηλικία, κι αντιστοιχεί στο Κ. Τουρολίου. Μαγνητοστρωματογραφική καταγραφή από τους Sen et al. (2000) προτείνει για τη συγκεκριμένη θέση μια ηλικία περίπου 8,2 εκατ. χρόνων. Για τις θέσεις του Βαθύλακκου προτείνεται από παλαιομαγνητικά δεδομένα ηλικία ~7,5 εκατ. χρόνια που αντιστοιχεί στο Κατώτατο-Μ. Τουρόλιο, MN12 (Sen et al. 2000).

Για το Σχηματισμό Δυτικό με βάση βιοχρονολογικά δεδομένα προτείνεται ηλικία Α. Τουρολίου, δηλαδή 7-5,3 εκατ. χρόνια, MN 13 (Bonis et al. 1988, Koufos 1990). Εν αντιθέσει με τον προηγούμενο σχηματισμό η πανίδα του Δυτικού ηλικιακά είναι μικρότερη από αυτή του Πικερμίου.

Η θέση “Περιβολάκι” (PER), ανήκει στο Μ. Τουρόλιο, MN 12 (πικερμική πανίδα). Αυτό δηλώνεται κι από παλαιομαγνητικά στοιχεία που δείχνουν ηλικία 7,3-7,1 εκατ. χρόνια (Koufos et al. 2006). Η θέση “Μαραμένα” (MAR) ηλικιακά τοποθετήθηκε με βάση την πανίδα των μικροθηλαστικών της (Schmidt-Kittler et al. 1995) στο όριο Τουρολίου/Πουσινίου, MN 13/14 (όριο Μειόκαινου/Πλειόκαινου).



Σχ. 2.8. Στρωματογραφική κατανομή του *Mesopithecus* (Άνω Μειόκαινο) στην Ελλάδα. Κατά Koufos, 2008.

2.2.4. Παλαιοοικολογία του γένους *Mesopithecus* της κοιλάδας του Αξιού

Σύμφωνα με τα ευρήματα της κοιλάδας του Αξιού το γένος *Mesopithecus* ζούσε, κατά το Α. Μειόκαινο (Τουρόλιο), σε ένα ανοικτού τύπου περιβάλλον με βοοειδή, καμηλοπαρδάλεις κι ιππάρια. Το περιβάλλον αυτό μπορεί να ήταν παρόμοιο με το περιβάλλον που αντιστοιχεί σήμερα σε μερικές περιοχές της Αφρικής. Επρόκειτο για σαβάννα η οποία παρουσίαζε εκτενείς χορταρότοπους και μικρά δέντρα και κατά μήκος ειδικά των παλαιοποταμών ή σε σημεία με νερό υπήρχαν παρόχθια δάση (Bonis et al. 1992, Koufos et al. 2006).

Ακόμη, σύμφωνα με τα σκελετικά μορφολογικά χαρακτηριστικά του *Mesopithecus* μπορεί να επιβεβαιωθεί η προσαρμογή του σε ανοικτό περιβάλλον. Τέτοιοι χαρακτήρες είναι τα ογκώδη κι επιμήκη οστά των άκρων, η μορφολογική δομή της σύνδεσης της ωμοπλάτης με τα άνω άκρα κι οι ισχυρές φάλαγγες των δακτύλων, που δηλώνουν προσαρμογή σε χερσαία διαβίωση. Όμως από το Delson (1975) αναφορά γίνεται στο ότι οι προσαρμογές του σε χερσαίο τρόπο ζωής δεν είναι έντονα εμφανείς, και συγκεκριμένα για παράδειγμα η κερκίδα είναι κοντύτερη από το μηρό, το προεξέχον άκρο της ωλένης, το “ράμφος”, δεν είναι πιο ευθυτενές από ότι στο αρτίγονο *Colobus* κι ο επικόνδυλος του βραχίονα είναι λίγο κεκαμμένος. Πιστεύεται πως το *Mesopithecus* περνούσε κάποιο μέρος της ημέρας στο έδαφος και κάποιο μέρος στα δέντρα, δηλαδή πρόκειται για μια ημι-χερσαία (semi-terrestrial) μορφή (Delson 1974, Szalay & Delson 1979, Youlatos 2003, Escarquel 2005). Άλλωστε το ανοικτό περιβάλλον του Τουρολίου υποστηρίζει ένα τέτοιο τρόπο διαβίωσης (στα δέντρα κατά πάσα πιθανότητα ανέβαινε για διανυκτέρευση, για προστασία από σαρκοφάγα και για εύρεση τροφής σε ορισμένες περιόδους). Ειδικά το *M. monspessulanus* φαίνεται να ήταν προσαρμοσμένο σε πιο

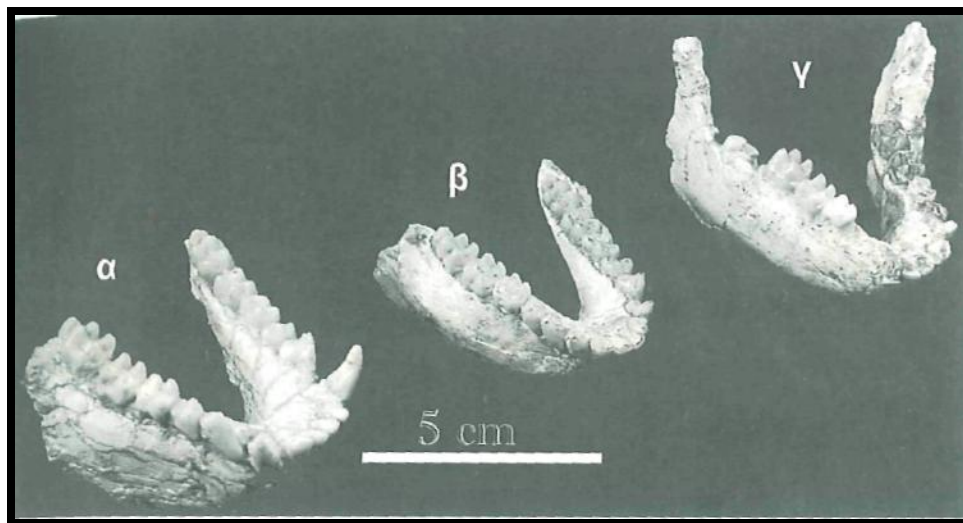
κλειστές συνθήκες, σε έναν περισσότερο δεντρόβιο τρόπο ζωής. Κατά παρόμοιο τρόπο μια τέτοια συμπεριφορά διακρίνεται και στο αρτίγονο *Semnopithecus entellus*, χωρίς όμως γενικά να αφορά τα περισσότερα αρτίγονα Colobinae.

Η μορφολογία των δοντιών του *Mesopithecus* παρουσιάζει μια προσαρμογή κυρίως σε “σκληρή” τροφή (ίσως ξηρούς καρπούς και ρίζες) και φρούτα (ο Reitz, το 2001, προσπαθώντας να προσδιορίσει τις παλαιοδιατροφικές συνήθειες του *M. pentelicus* με βάση τη μορφολογία και τη μικροτριβή των γομφίων κατέληξε στο ότι τα φρούτα επικρατούσαν έναντι των φύλλων στη διατροφή). Επομένως, δηλώνεται κι εδώ ένα, ως επί το πλείστο, ανοικτό περιβάλλον διαβίωσης, συνηγορώντας με τα όσα αναφέρονται παραπάνω.

2.3.Οδοντική μορφολογία-Οδοντοφυΐα για το γένος *Mesopithecus*

2.3.1.Οδοντική μορφολογία

Ως Colobinae το *Mesopithecus* παρουσιάζει δόντια βουνοδοντικού (βουνολοφοδοντικού) τύπου. Το υποκωνουλίδιο απουσιάζει στο M_1 και M_2 . Το P_3 στα αρσενικά άτομα χαρακτηρίζεται από μια σχετικά χαμηλή “επιφάνεια τριβής” (honing facet). Υπάρχουν επίσης στοιχεία ενός σαφή φυλετικού διμορφισμού για τη δομή του συμπλέγματος των κυνοδόντων με τους προγόμφιους. Ο φυλετικός διμορφισμός ισχύει και στο μέγεθος των κυνοδόντων, οι οποίοι είναι μεγαλύτεροι στα αρσενικά άτομα από ότι στα θηλυκά. Γενικότερα, στα αρσενικά αντιστοιχεί μεγαλύτερου μεγέθους οδοντοστοιχία. Στο *Mesopithecus* παρουσιάζεται ένα cingulum που είναι μεγαλύτερο από ότι στα αρτίγονα Colobinae, μικρότερο από ότι στα Cercopithecinae.



Σχ. 2.9. (α) *Mesopithecus delsoni*, κάτω γνάθος αρσενικού ατόμου, (β-γ) *Mesopithecus* cf. *pentelicus* (β) θηλυκού και (γ) νεαρού ατόμου, κοιλάδα Αξιού. Φωτο Γ. Δ. Κουφός.
(Σχ. 9.4. «Παλαιοντολογία Σπονδυλωτών», Κουφός 2004)

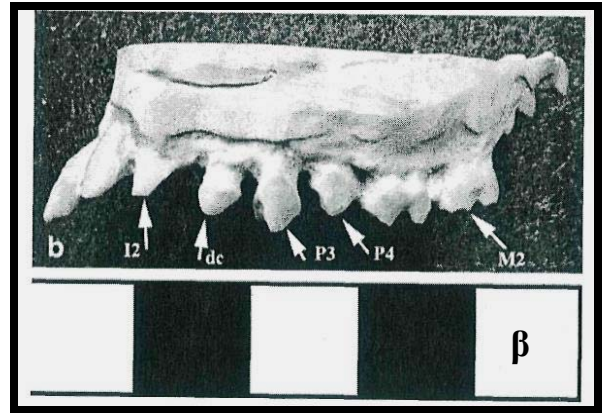
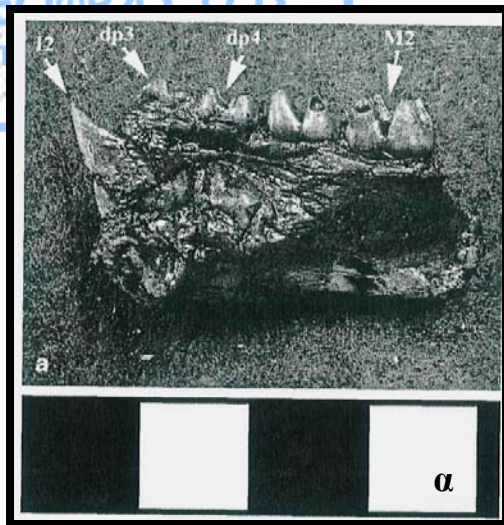
Το *M. pentelicus* διακρίνεται από ένα P_3 το οποίο έχει ένα σαφές αλλά κοντό μεταλοφίδιο κι όλοι οι προγόμφιοι παρουσιάζουν μια σαφή βάθυνση στη μασητική τους επιφάνεια. Το M_3 παρουσιάζει ένα ποικίλο μέγεθος, συνήθως όμως είναι μικρό. Το φατνιακό τους επίπεδο είναι απότομα κεκλιμένο προς τα μέσα. Στο μεγαλύτερου μεγέθους *M. delsoni* το P_3 έχει μια ισχυρή “επιφάνεια τριβής” (honing facet) κι ένα M_3 με ένα ασθενικό κι αποστρογγυλευμένο μεταλοφίδιο κι ένα ισχυρό υποκωνουλίδιο. Το μέγεθος των δοντιών και γενικά της οδοντοστοιχίας του *M. delsoni* είναι μεγαλύτερο σε σχέση με το *M. pentelicus* (Σχ. 2.9). Το μικρόσωμο *M. monspessulanus* έχει στενότερα $M_{1,2}$ και περισσότερο εμπροσθοπισθίως συμπίεσμένα φύματα στα δόντια της κάτω γνάθου.

2.3.2. Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης

Τα Colobinae μεταξύ των καταρρίνιων πρωτευόντων είναι ξεχωριστά στο να παρουσιάζουν μια πρόωρη εμφάνιση των γομφίων σε σχέση με την εμπρόσθια οδοντοστοιχία τους, δηλαδή τους κοπτήρες. Η τάση αυτή ήταν ήδη παρούσα και στο *Mesopithecus* του Α. Μειόκαινου κι αποδεικνύεται από δείγματα ενδεικτικά ως προς την οδοντοφυΐα τους κατά τα διάφορα στάδια οδοντικής εμφάνισης (Harvati & Frost 2005, 2007). Τα δείγματα αυτά αντιστοιχούν στην κάτω κι άνω γνάθο ανήλικων ατόμων (καθώς το φύλο των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν ήταν στις πλείστες περιπτώσεις άγνωστο, λόγω του νεαρού της ηλικίας, αρσενικά και θηλυκά δείγματα τέθηκαν μαζί, ενώ άνω και κάτω γνάθοι από το ίδιο άτομο δεν υπήρχαν). Τα συγκεκριμένα δείγματα αφορούν το *M. pentelicus* και κυρίως αναφέρονται σε αυτό του Πικερμίου (Σχ. 2.10). Ακόμη, λαμβάνεται υπόψη και το δείγμα VTK-78 (*M.*, aff. *M. pentelicus*), δηλαδή ένα κρανίο μαζί με την κάτω γνάθο του (Σχ. 2.11, 2.12), από τη θέση “Βαθύλακκος 2” στην κοιλάδα του Αξιού, στη Μακεδονία (Koufos et al. 2004).

Το *M. pentelicus* βρέθηκε να έχει μια πρόωρη εμφάνιση για το M_2 σε σχέση με το I_2 . Δεν ήταν δυνατό να προσδιοριστεί εάν το *Mesopithecus* παρουσιάζει επίσης την πιο ακραία περίπτωση εμφάνισης του M_2 πριν το I_1 , όπως παρατηρείται πιο συχνά σε αρτίγονα Colobinae, και συγκεκριμένα πάντοτε στο *Presbytis* και κάποτε στο *Pygathrix*, στο *Procolobus* και στο *C. angolensis* και ποτέ στο *Nasalis* (Harvati 2000). Στα πλαίσια μιας ασυνήθιστης μορφής στην άνω γνάθο του *M. pentelicus* οι μόνιμοι προγόμφιοι (PP) αναπτύσσονται πριν τον πλευρικό κοπτήρα (I^2). Αυτός είναι ένας σπάνιος πολυμορφισμός κι εμφανίζεται σήμερα στην άνω γνάθο του *C. angolensis* (Harvati 2000). Στην κάτω γνάθο οι προγόμφιοι (PP) εμφανίζονται μετά το I_2 και πριν το C . Ως προς το M_3 , αυτό δεν παρουσιάζει πρόωρη εμφάνιση σε σχέση με τους προγόμφιους και τον κυνόδοντα, μια ακραία περίπτωση πολυμορφισμού που βρέθηκε στο *Presbytis* (Harvati 2000). Σε όλα τα δείγματα που εξετάστηκαν (αρσενικά: $n=3$ και θηλυκά: $n=1$ όπου n : ο αριθμός ενδεικτικών δειγμάτων για συγκεκριμένη θέση στην οδοντική ακολουθία) το M_3 εμφανίστηκε μετά το C . Σε ό’τι αφορά την εμφάνιση του κυνόδοντα καμία φυλετικά διμορφική καθυστέρηση δεν είχε καταγραφεί, κάτι που συναντάται στο *C. guereza* και πιθανότατα το ίδιο ισχύει με βάση διαθέσιμα στοιχεία

και για άλλες ταξινομικές ομάδες Colobinae (Harvati 2000). Το M3 είναι το τελευταίο δόντι που εμφανίζεται.



Σχ. 2.10. *Mesopithecus pentelicus*, (α) κάτω γνάθος NHM* M8957 και (β) άνω γνάθος SMNS** 1839/3939. Παρουσιάζεται το M2 σε πλήρη ωρίμανση και το I2 σε ανάπτυξη. Κατά Harvati & Frost, 2005.

Ως προς τη σειρά έκφυσης για τα πρότυπα των καταρρίνιων, συμπεριλαμβανομένων και των Colobinae, η ακολουθία των προγομφίων, του ενός σε σχέση με τον άλλο, είναι έντονα μεταβλητή (Harvati 2000, Smith 1994, 2000) και δε θα ήταν δυνατό να προσδιοριστεί για καμιά απολιθωμένη ταξινομική ομάδα. Όταν η σχετική ακολουθία των προγομφίων ήταν άγνωστη, αυτοί παρουσιάζονταν σαν μια μονάδα-θέση, PP. Κατά την ακολουθία εμφάνισης η θέση των γομφίων είναι πάντοτε M1M2M3. Παρομοίως για τους κεντρικούς και πλευρικούς κοπήρες ισχύει η ακολουθία I₁I₂ (Harvati 2000, Smith 1994, 2000, Swindler 2005).

Ειδικά για το M1 η θέση του δεν ήταν γνωστή στην ακολουθία με βάση τα υπό εξέταση δείγματα, αλλά θεωρήθηκε να είναι το πρώτο μόνιμο δόντι που εμφανίζεται (αναφέρεται με πλάγια γράμματα, παρακάτω), όπως πάντα ισχύει σε καταρρίνια, εκτός του ανθρώπου (Smith 1994, Harvati 2000, Swindler 2005). Η θέση του I1 ήταν επίσης άγνωστη στην ακολουθία (αναφέρεται επίσης με πλάγια γράμματα παρακάτω) κι έτσι τέθηκε σύμφωνα με την πιο συνηθισμένη θέση για τα καταρρίνια ως το δεύτερο δόντι της ακολουθίας εμφάνισης (παρόλο που σε μερικά Colobinae μπορεί να εμφανιστεί μετά το M2).

Έτσι, η ακολουθία οδοντικής εμφάνισης για το *M. pentelicus*, για την άνω γνάθο και κάτω γνάθο είναι η εξής:

$M^1 I^1 M^2 PP I^2 C M^3$
 $M_1 I_1 M_2 I_2 PP C M_3$

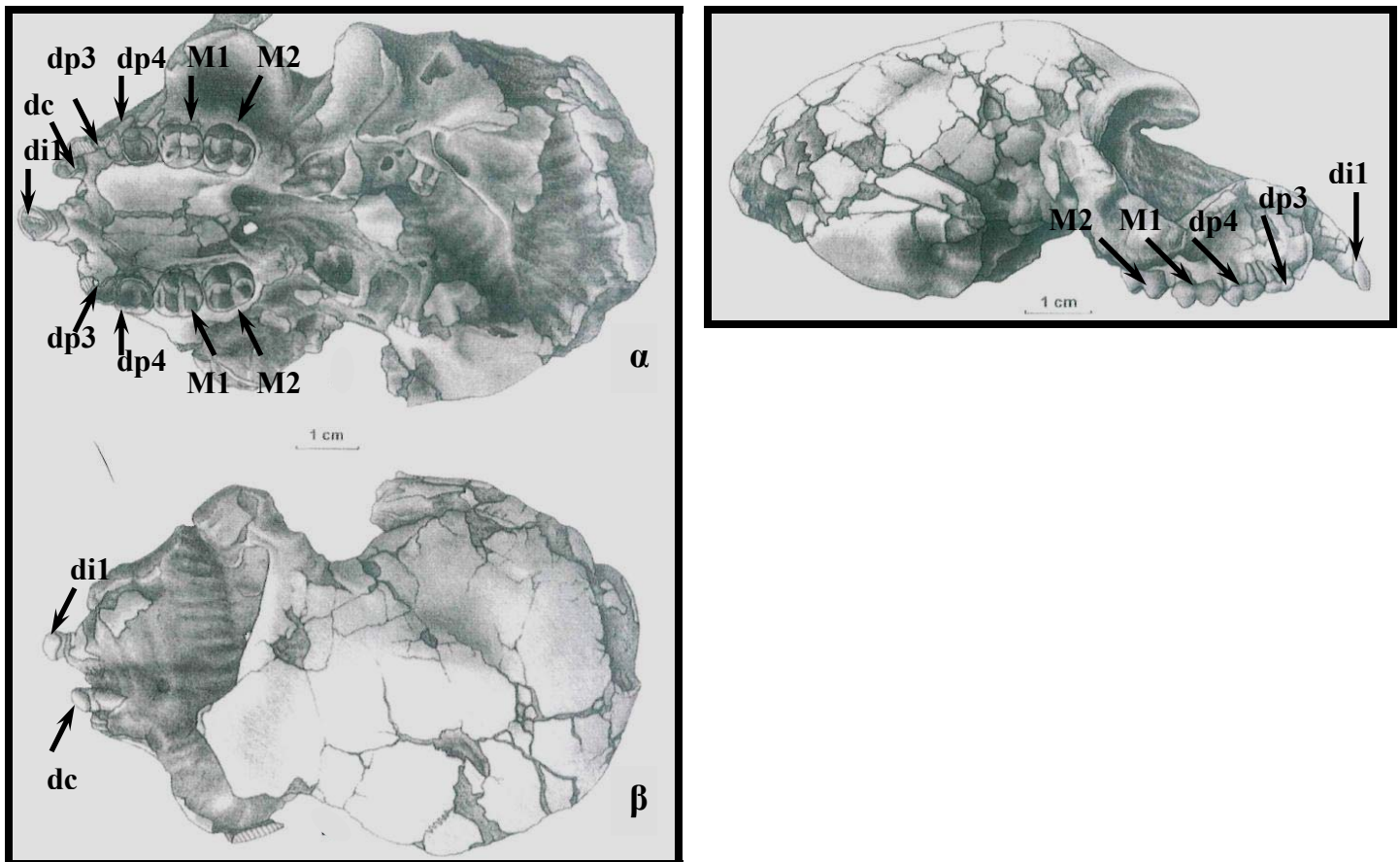
(η σειρά έκφυσης κατά την ακολουθία οδοντικής εμφάνισης στο *Mesopithecus* είναι δύσκολο να καθοριστεί με μεγάλη βεβαιότητα).

* Natural History Museum-Μουσείο Φυσικής Ιστορίας (Λονδίνου).

** Stadtliches Museum der Naturkunde, Stuttgart-Δημοτικό Μουσείο Φυσικής Ιστορίας Στουτγκάρδης.

3. Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης στο δείγμα VTK-78 από τη θέση “Βαθύλακκος 2”, κοιλάδα Αξιού, Μακεδονία

3.1. Ακολουθία οδοντικής εμφάνισης



Σχ. 3.1. *Mesopithecus* aff. *M. delsoni*, “Βαθύλακκος 2”, VTK, κοιλάδα Αξιού. Κρανίο (νεαρού ατόμου) VTK-78, (αριστερά) μασητική όψη (α), ραχιαία όψη (β), (δεξιά) πλάγια όψη. Κατά Koufos et al., 2004.

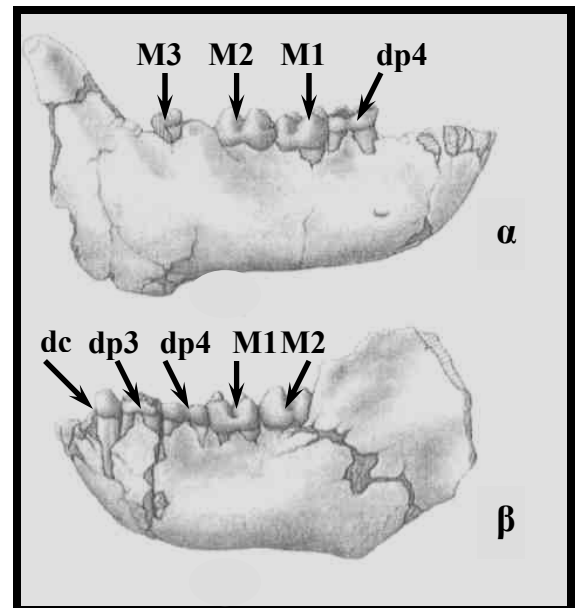
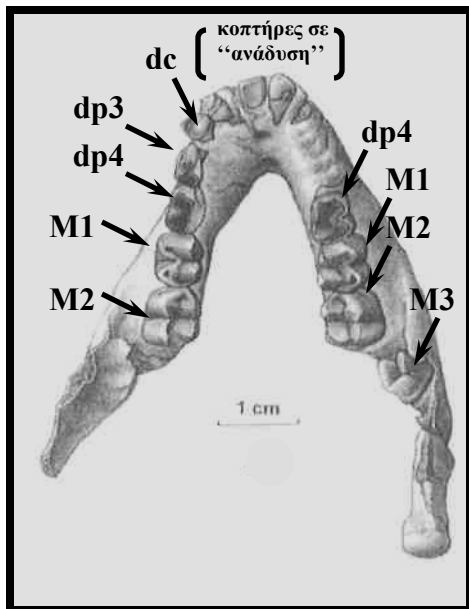
Το δείγμα VTK-78 αντιστοιχεί σε κρανίο (Σχ. 3.1) μαζί με την κάτω γνάθο του (Σχ. 3.2), κι ανήκει σε νεαρό αρσενικό άτομο. Το δείγμα αυτό έχει προσδιοριστεί ως *M.*, aff. *M. delsoni* (Koufos 2006).

Διατηρείται και στις δύο γνάθους η φθαρμένη γαλακτική οδοντοστοιχία. Στην άνω οδοντοστοιχία διατηρούνται στα αριστερά τα $dc-M^2$ και στα δεξιά τα $di^1-dp^3-M^2$. Η κάτω γνάθος διατηρώντας και τους δύο οριζόντιους κλάδους παρουσιάζει στα αριστερά τα $dc-M_2$ και στα δεξιά τα dp_4-M_2 . Το φατνιακό επίπεδο κλίνει ομαλά. Για την άνω γνάθο ως προς τους γομφίους, το M^1 δεν είναι φθαρμένο κι το M^3 δεν έχει ακόμη εμφανιστεί. Ο γαλακτικός κυνόδοντας είναι μικρός με καλά αναπτυγμένο εσωτερικό κι εξωτερικό cingulum. Το dp^3 έχει μια τριγωνική μασητική επιφάνεια, ενώ το dp^4 φαίνεται να έχει τέσσερα φύματα όπως ένας γομφίος. Στην κάτω γνάθο διακρίνονται οι κοπήρες που βρίσκονται σε “ανάδυση”. Το M_3 μόλις που εμφανίζεται στη δεξιά

ημιγνάθο με το οπίσθιο τμήμα του. Το dc είναι πολύ μικρό και τα άλλα γαλακτικά δόντια είναι πολύ φθαρμένα λόγω τριβής.

Σε ό'τι αφορά την οδοντική ακολουθία εμφάνισης σε αυτό το δείγμα, λαμβάνοντας υπόψη τα όσα αναφέρονται πιο πριν στο 1^ο κεφάλαιο για τον τρόπο καθορισμού της ακολουθίας εμφάνισης, κατά την εξέταση του δείγματος προκύπτουν τα εξής:

Αρχικά, στην άνω γνάθο (Σχ. 3.1) η ακολουθία εμφάνισης των γομφίων του ενός σε σχέση με τον άλλο είναι $M^1M^2M^3$. Οι κοπτήρες εμφανίζονται ο ένας σε σχέση με τον άλλο κατά την ακολουθία I^1I^2 . Ως προς τους προγομφίους παρουσιάζεται πρώτα το P^4 και μετά το P^3 . Γενικά, για τη μόνιμη οδοντοστοιχία στην άνω γνάθο πρώτο θα εμφανιστεί το M^1 και θα ακολουθήσει το M^2 . Στη συνέχεια παρατηρείται το I^1 . Οι πλευρικοί κοπτήρες απουσιάζουν, ως γαλακτικά δόντια, από το δείγμα λόγω του ότι το τελευταίο στις θέσεις όπου αντιστοιχεί το di^2 και για τις δύο ημιγνάθους είναι σπασμένο. Έτσι, η σειρά έκφυσης του I^2 δε μπορεί να παρουσιαστεί με βεβαιότητα σε σχέση με τους προγόμφιους και τον κυνόδοντα. Σύμφωνα όμως με εξετάσεις που έχουν γίνει σε άλλα δείγματα *Mesopithecus* από τους Harvati και Frost (2005, 2007), οι μόνιμοι προγόμφιοι αναπτύσσονται πριν τον πλευρικό κοπτήρα, ως μια ασυνήθιστη μορφή. Επομένως, μετά το I^1 ακολουθούν οι προγόμφιοι με πρώτο το P^4 και στη συνέχεια μετά το I^2 ακολουθεί ο κυνόδοντας. Τελευταίο δόντι καθ' όλη την σειρά έκφυσης για την άνω γνάθο είναι το M^3 .



Σχ. 3.2. *Mesopithecus* aff. *M. delsoni*, “Βαθύλακκος 2”, VTK, κοιλάδα Αξιού. Κάτω γνάθος (νεαρού ατόμου) VTK-78, (αριστερά) μασητική όψη, (δεξιά) δεξιά πλάγια όψη (α), αριστερή πλάγια όψη (β). Κατά Koufos et al., 2004.

Στην κάτω γνάθο (Σχ. 3.2) ισχύει, όπως και στην άνω γνάθο, για τους γομφίους, για τον ένα σε σχέση με τον άλλο, η ακολουθία $M_1M_2M_3$, για τους κοπτήρες η ακολουθία I_1I_2 , και για τους προγόμφιους η ακολουθία P_4P_3 . Γενικά για τη μόνιμη οδοντοστοιχία στην κάτω γνάθο, ως πρώτο δόντι παρουσιάζεται το M_1 κι ακολουθεί το M_2 . Στη συνέχεια εμφανίζονται οι κοπτήρες. Στην κάτω γνάθο του δείγματος VTK-78 οι

μόνιμοι κοπτήρες βρίσκονται σε “ανάδυση” (κι οι κεντρικοί κι οι πλευρικοί) και, χωρίς να είναι δυνατό να προσδιοριστεί με σαφήνεια, μπορεί να θεωρηθεί ότι το I_1 προηγείται του I_2 . Μετά εκφύονται κι οι προγόμφιοι με πρώτο το P_4 κι το P_3 να ακολουθεί. Όπως και στην άνω γνάθο, μετά στην ακολουθία οδοντικής εμφάνισης βρίσκεται ο κυνόδοντας και στο τέλος το M_3 .

Άρα η ακολουθία οδοντικής εμφάνισης για το *M.*, aff. *M. delsoni* για το δείγμα VTK-78 είναι η εξής:

M1 M2 I1 P4 P3 I2 C M3

M1 M2 I1 I2 P4 P3 C M3

(το I_2 παρουσιάζεται με πλάγια γράμματα λόγω το ότι δεν υπάρχει στο δείγμα).

3.2.Συγκρίσεις-Συμπεράσματα

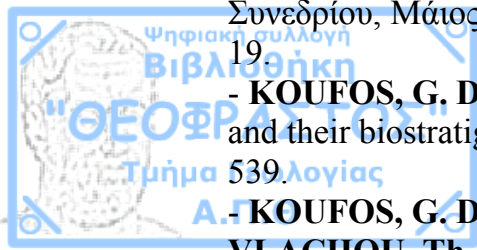
Το δείγμα VTK-78, ως προς την ακολουθία της οδοντικής εμφάνισης που παρουσιάζει σε σχέση με την ακολουθία εμφάνισης όπως προσδιορίστηκε γενικά για το *M. pentelicus* από τους Harvati και Frost (2005, 2007) διαφέρει στη σειρά έκφυσης που αντιστοιχεί στο I_1 , και για την άνω και την κάτω γνάθο, ενώ διαφέρει επίσης και στη σειρά έκφυσης για το I_2 , στην κάτω γνάθο. Το I_1 στο VTK-78 εμφανίζεται μετά τους δύο πρώτους γομφίους, ενώ στο *M. pentelicus* μεταξύ των δύο γομφίων. Το I^2 στο VTK-78 θεωρήθηκε ότι παρουσιάζεται μετά τους προγόμφιους στην άνω γνάθο όπως ισχύει γενικά και για το *M. pentelicus*. Όμως στην κάτω γνάθο στο VTK-78 το I_2 εμφανίζεται μετά το I_1 και πριν τους δύο προγόμφιους ενώ στο *M. pentelicus* πριν μεν τους προγόμφιους μετά δεν του M_2 .

Ομοίως, και στο δείγμα VTK-78 και για το *M. pentelicus* (Harvati & Frost 2005, 2007) οι γομφίοι εμφανίζονται πρόωρα σε σχέση με την εμπρόσθια οδοντοστοιχία. Αυτό συναντάται γενικά στα Colobinae, μεταξύ των καταρρίνιων. Σε όλα σχεδόν τα αρτίγονα Colobinae όπως και στο απολιθωμένο δείγμα VTK-78 και στις δύο γνάθους πρώτα εμφανίζεται το M_1 και μετά το M_2 , εκτός κάποιων ειδικών περιπτώσεων πολυμορφισμού (Πιν. 1.1, 1.2). Συγκεκριμένα, αυτή η σειρά έκφυσης συναντάται πάντοτε στο *Presbytis*, κάποτε στο *Pygathrix*, στο *Procolobus* και στο *C. angolensis*, και ποτέ στο *Nasalis* (Harvati 2000). Επίσης, στα περισσότερα αρτίγονα Colobinae, όπως και στο *Mesopithecus*, το M_3 εμφανίζεται τελευταίο. Αυτό δεν ισχύει κατά το Schultz για το *Pygathrix*. Το τελευταίο δεν υποστηρίζεται από τη Harvati. Κατά τη Harvati στο *Presbytis* εμφανίζεται το M_3 στην κάτω γνάθο του πριν το C κι όχι τελευταίο. Γενικά στα Colobinae από τα τελευταία δόντια στη σειρά εμφάνισης και για τις δύο γνάθους είναι το C, που συγκεκριμένα παρουσιάζεται συχνά πριν το M_3 . Ως μια ασυνήθιστη μορφή θεωρείται η εμφάνιση των μόνιμων προγομφίων στην άνω γνάθο πριν τον πλευρικό κοπήρα, όπως παρατηρείται και για το VTK-78 και για το *M. pentelicus* κατά τους Harvati και Frost. Αυτή η περίπτωση είναι σπάνια ανάμεσα στα αρτίγονα Colobinae και συναντάται ως πολυμορφισμός στο *C. angolensis* (Harvati 2000).

Βιβλιογραφία

- **ΚΟΥΦΟΣ, Γ.**(2004).Παλαιοντολογία Σπονδυλωτών. Εκδόσεις «ΖΗΤΗ», Θεσ/νίκη.133-135, 215-222, 276-280, 284-286, 288-289, 296, 298-308, 313-314, 318-321, 325-338 σελ.
- **ΚΟΥΦΟΣ, Γ.**(2003).Σημειώσεις Παλαιοντολογίας Σπονδυλωτών. Έκδοση: Τμήμα Εκδόσεων-Πανεπιστημιακό Τυπογραφείο, Α.Π.Θ..62-65, 82-90, 104-108, 109-119 σελ. “Εφαρμογές της Παλαιοντολογίας”. ΚΟΥΦΟΣ, Γ., 2000.(ένθετο).15, 25 σελ.
- **ΚΟΥΦΟΣ, Γ.**(2003).Ασκήσεις Παλαιοντολογίας Σπονδυλωτών. Έκδοση: Τμήμα Εκδόσεων-Πανεπιστημιακό Τυπογραφείο, Α.Π.Θ..7-11, 40-46, 51, 54, 59-60 σελ.
- **ΚΟΥΦΟΣ, Γ.**(2003).Σημειώσεις Παλαιοντολογίας του Ανθρώπου. Έκδοση: Υπηρεσία Δημοσιευμάτων Α.Π.Θ..13-27, 33-36 σελ.
- **ΚΟΥΦΟΣ, Γ.**(1985).Μαθήματα Στρωματογραφίας. Έκδοση: Υπηρεσία Δημοσιευμάτων Α.Π.Θ..227- 228, 232-233, 237, 246-247 σελ.
- **ΠΑΥΛΙΔΗΣ, Σπ. Β.**(2003).Γεωλογία των Σεισμών. Εισαγωγή στη Νεοτεκτονική Μορφοτεκτονική και Παλαιοσεισμολογία. Εκδόσεις «University Studio Press», Θεσ/νίκη.36-41 σελ.

- **BONIS, L. de; BOUVRAIN, G. & KOUFOS, G.**(1988).Late Miocene mammal localities of the lower Axios valley (Macedonia, Greece) and their stratigraphic significance. *Modern Geology*, 13:141-147.
- **BONIS, L. de; BOUVRAIN, G.; GERAADS, D. & KOUFOS, G.**(1990).New remains of *Mesopithecus* (Primates, Cercopithecoidea) from the late Miocene of Macedonia (Greece), with the description of a new species. *Journ. Vert. Palaeont.*, 10:473-483.
- **BONIS, L. de; BOUVRAIN, G.; GERAADS, D. & KOUFOS, G.**(1997).New material of *Mesopithecus* (Mammalia, Cercopithecidae) from the late Miocene of Macedonia, Greece. *N. Jb. Geol. Palaeont. Mh.*, H. 5:255-265.
- **BONIS, L. de; BOUVRAIN, G. & KOUFOS, G. D.**(2004).Evolution of late Miocene mammalian faunas and palaeoenvironment in the Northern and Eastern Mediterranean realms. 5th International Symposium on Eastern Mediterranean Geology, Thessaloniki, Greece, 14-20 April 2004.
- **HARVATI, K.**(2000).Dental eruption sequence among Colobine Primates. *Am J Phys Antropol*, 112:69-85.
- **HARVATI, K. & FRORT, S. R.**(2005).Dental eruption sequence in *Mesopithecus pentelicus*. *Acta Palaeontologica Romaniae*, 5, 205-210.
- **HARVATI, K. & FROST, S. R.**(2007).Dental eruption sequences in fossil Colobines and the evolution of Primate life histories. *Int J Primatol*, 28:705-728.
- **KOUFOS, G. D. & PAVLIDES, S. B.**(1988).Correlation between the continental deposits of the lower Axios valley and Ptolemais basin.(Πρακτικά 3^{ου}



Συνεδρίου, Μάιος 1986). Bull. Geol. Soc. Greece, Athens 1988, Vol. xx/2, pp. 9-19.

- **KOUFOS, G. D.**(1993).Review of the Neogene primates of Macedonia (Greece) and their biostratigraphic significance. Τόμος προς τιμήν του καθ. Πανάγου, 527-539.
- **KOUFOS, G. D.; BONIS, L. de; KOSTOPOULOS, D. S.; VIRIOT, L. & VLACHOU, Th. D.**(2004).*Mesopithecus* (Primates, Cercopithecidae) from Turolian locality of Vathylakkos 2 (Macedonia, Greece). Paläont. Zeitschrift. Stuttgart, 78:213-228.
- **KOUFOS, G. D.**(2006).The late Miocene vertebrate locality of Perivolaki, Thessaly, Greece. Primates. Paläont. Abt. A. Stuttgart.
- **KOUFOS, G. D.**(2006).The late Miocene vertebrate locality of Perivolaki, Thessaly, Greece. Chronology. Paläont. Abt. A. Stuttgart.
- **KOUFOS, G. D.**(2006).The Neogene mammal localities of Greece: Faunas, chronology and biostratigraphy. Hellenic Journal of Geosciences, vol.41, 183-214.
- **KOUFOS, G. D.**(2008).The Miocene cercopithecoid primates of Greece. Giornata di Paleontologia, VIII edizione: 129-131.
- **PAN, R.; GROVES, C. & OXNARD, Ch.**(2004).Relationships between the fossil colobine *Mesopithecus pentelicus* and extant cercopithecoids, based on dental metrics. American Journal of Primatology 62:287-299.
- **SEN, S.; KOUFOS, G. D.; KONDOPOULOU, D. & BONIS, L. de** (2000).Magnetostatigraphy of the late Miocene continental deposits of the lower Axios valley, Macedonia, Greece. In G. D. KOUFOS & C. IOAKIM (eds) "Mediterranean Neogene cyclostratigraphy in marine-continental deposits", Bull. Geol. Soc. Greece, sp. publ., 9:197-206.

