



ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ  
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ  
ΤΟΜΕΑΣ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ  
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑΣ



ΚΑΤΣΑΓΩΝΗ ΑΝΑΣΤΑΣΙΑ

ΔΙΕΡΕΥΝΗΣΗ ΠΑΛΑΙΟΟΙΚΟΛΟΓΙΚΗΣ ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗΣ  
ΜΕΤΑΠΟΔΙΩΝ ΙΠΠΟΕΙΔΩΝ ΣΤΟ ΟΡΙΟ ΒΑΛΕΖΙΟΥ-ΤΟΥΡΟΛΙΟΥ  
ΜΕ ΒΑΣΗ ΤΟ ΒΑΘΜΟ ΕΝΔΙΑΙΤΗΜΑΤΟΣ (HABITAT SCORE)

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ



ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗ 2019



ΚΑΤΣΑΓΩΝΗ ΑΝΑΣΤΑΣΙΑ

Φοιτήτρια Τμήματος Γεωλογίας ΑΠΘ, ΑΕΜ: 5205

ΔΙΕΡΕΥΝΗΣΗ ΠΑΛΑΙΟΟΙΚΟΛΟΓΙΚΗΣ ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗΣ  
ΜΕΤΑΠΟΔΙΩΝ ΙΠΠΟΕΙΔΩΝ ΣΤΟ ΟΡΙΟ ΒΑΛΕΖΙΟΥ-ΤΟΥΡΟΛΙΟΥ  
ΜΕ ΒΑΣΗ ΤΟ ΒΑΘΜΟ ΕΝΔΙΑΙΤΗΜΑΤΟΣ (HABITAT SCORE)

Υποβλήθηκε στο Τμήμα Γεωλογίας  
Εργαστήριο Γεωλογίας και Παλαιοντολογίας

Επιβλέπων

Αναπλ. Καθηγητής Δημήτριος Σ. Κωστόπουλος



© Αναστασία Κατσαγώνη, Τμήμα Γεωλογίας Α.Π.Θ, Εργ. Γεωλογίας και Παλαιοντολογίας, 2019

Με επιφύλαξη παντός δικαιώματος. All right reserved.

ΔΙΕΡΕΥΝΗΣΗ ΠΑΛΑΙΟΟΙΚΟΛΟΓΙΚΗΣ ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗΣ ΜΕΤΑΠΟΔΙΩΝ ΙΠΠΟΕΙΔΩΝ ΣΤΟ ΟΡΙΟ ΒΑΛΕΖΙΟΥ-ΤΟΥΡΟΛΙΟΥ ΜΕ ΒΑΣΗ ΤΟ ΒΑΘΜΟ ΕΝΔΙΑΙΤΗΜΑΤΟΣ (HABITAT SCORE) – *Διπλωματική Εργασία*

© Anastasia Katsagoni, School of Geology AUTH, Lab. of Geology & Palaeontology, 2019

All rights reserved.

STUDY OF PALAEOECOLOGICAL DIFFERSIFICATION OF *HIPPARION* METAPODES AT THE VALLESIAN-TUROLIAN BOUNDARY AS INFERRED FROM THE HABITAT SCORES – *Bachelor Thesis*

Απαγορεύεται η αντιγραφή, αποθήκευση και διανομή της παρούσας εργασίας, εξ ολοκλήρου ή τμήματος αυτής, για εμπορικό σκοπό. Επιτρέπεται η ανατύπωση, αποθήκευση και διανομή για σκοπό μη κερδοσκοπικό, εκπαιδευτικής ή ερευνητικής φύσης, υπό την προϋπόθεση να αναφέρεται η πηγή προέλευσης και να διατηρείται το παρόν μήνυμα. Ερωτήματα που αφορούν τη χρήση της εργασίας για κερδοσκοπικό σκοπό πρέπει να απευθύνονται προς το συγγραφέα.

Οι απόψεις και τα συμπεράσματα που περιέχονται σε αυτό το έγγραφο εκφράζουν το συγγραφέα και δεν πρέπει να ερμηνευτεί ότι εκφράζουν τις επίσημες θέσεις του Α.Π.Θ.

Εξώφυλλο:

Αναπαράσταση τοπίου και πανίδας της Μειοκαινικής θέσης La Roma 2 (Mauricio Anton 2014)



## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

|                                      |           |
|--------------------------------------|-----------|
| <b>ΠΡΟΛΟΓΟΣ</b>                      | <b>1</b>  |
| <b>1: ΕΙΣΑΓΩΓΗ</b>                   | <b>2</b>  |
| 1.1: Ιπποειδή Άνω Μειοκαίνου         | 2         |
| 1.2: Οικομορφολογία                  | 7         |
| 1.2.1: Οικομορφολογία αλόγων         | 8         |
| <b>2: ΥΛΙΚΟ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ</b>          | <b>11</b> |
| 2.1: Υλικό                           | 11        |
| 2.1.1 Απολιθωματοφόρες θέσεις        | 12        |
| 2.2 Μέθοδος                          | 15        |
| <b>3: ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ</b>               | <b>17</b> |
| 3.1 Ανάλυση ανά θέση                 | 17        |
| 3.2 Ανάλυση ανά είδος                | 20        |
| <b>4: ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ ΚΑΙ ΣΥΖΗΤΗΣΗ</b>  | <b>23</b> |
| 4.1: Συμπεράσματα                    | 23        |
| 4.1.1: Τύπος ενδιαιτήματος ανά θέση  | 23        |
| 4.1.2: Τύπος ενδιαιτήματος ανά είδος | 25        |
| 4.2: Συζήτηση                        | 27        |
| <b>ΠΕΡΙΛΗΨΗ- ABSTRACT</b>            | <b>28</b> |
| <b>ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ</b>                  | <b>29</b> |



## ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Στόχος της παρούσας εργασίας είναι ο προσδιορισμός του παλαιοπεριβάλλοντος διαβίωσης των ιππαρίων του Άνω Μειοκαίνου (όριο Βαλλέζιου-Τουρόλιου). Η πλειονότητα των θέσεων προέλευσης των δειγμάτων που εξετάζονται βρίσκονται στον ελληνικό χώρο, ενώ κάποιες από αυτές βρίσκονται στην υπόλοιπη Ευρώπη και Μικρά Ασία. Η μέθοδος που χρησιμοποιήθηκε είναι ο υπολογισμός του βαθμού ενδιαιτήματος (habitat score) , που προτάθηκε από τον Scott (2004). Σύμφωνα με τη μέθοδο αυτή υπάρχει συσχετισμός ανάμεσα στη μορφολογία του τρίτου μεταποδίου (MP<sub>III</sub>) και στον τύπο ενδιαιτήματος. Επομένως, με βάση τις μετρήσεις μεταποδίων των διαφόρων ειδών κάθε θέσης προσδιορίστηκε ο τύπος περιβάλλοντος σε μία κλίμακα που αναπαριστά κατά πόσο αυτό ταυτίζεται με κλειστό – δασώδες ή ανοικτό – πεδιάδας.

### Ευχαριστίες

Αρχικά θα ήθελα να ευχαριστήσω τον επιβλέποντα Αναπλ. Καθηγητή κ. Δημήτριο Σ. Κωστόπουλο για την ανάθεση της παρούσας εργασίας και την καθοδήγηση που μου προσέφερε σε ότι αφορά τη δομή και το περιεχόμενο της καθώς και για την τελική διαμόρφωση και διόρθωση του κειμένου.

Ευχαριστώ επίσης τον Καθηγητή κ. Γεώργιο Δ. Κουφό για την παραχώρηση των μετρήσεων και την συνεχή διαθεσιμότητα και υποστήριξη του καθ' όλη τη διάρκεια εκπόνησης της εργασίας.

## 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

### 1.1. ΙΠΠΟΕΙΔΗ ΑΝΩ ΜΕΙΟΚΑΙΝΟΥ

Το γένος *Hipparion* μετανάστευσε στην Ευρώπη από τη Βόρεια Αμερική πριν από περίπου 11 Ma, όταν λόγω τεκτονικών κινήσεων αποκαταστάθηκε η επικοινωνία μεταξύ των ηπείρων διαμέσου του Βερίγγειου πορθμού. Συνεπώς ο πρόγονος του γένους πρέπει να αναζητηθεί στη Β. Αμερική. Σύμφωνα με τους Woodburne & Bernor (1980) τα είδη *Cormohipparion sphaenodus* και *Cormohipparion occidentale* πιθανόν να αποτελούν προγονικές μορφές των ιππαρίων της Ευρώπης επειδή διαμοιράζονται πολλά κοινά χαρακτηριστικά με τις πρωτόγονες ευρωπαϊκές μορφές του γένους *Hipparion*. Αργότερα ο Woodburne (2007) θεωρεί το *Cormohipparion fricki* ως πιθανότερο πρόγονο των ευρωπαϊκών ιππαρίων. Μια άλλη άποψη αναφέρει ότι το παλαιότερο μορφολογικά ιππάριο της Ευρασίας είναι το "*Cormohipparion*" *sinapensis* της Τουρκίας, το οποίο φέρει όλα τα χαρακτηριστικά του *H. primigenium*, αλλά παρουσιάζει ομοιότητες και με το αμερικανικό *Cormohipparion occidentale*. Το "*Cormohipparion*" *sinapensis* βρέθηκε στο Sinap Tepe της Τουρκίας και χρονολογείται μεταξύ 10,7 και 9,97 Ma (Bernor et al. 2003; Kappelman et al. 2003). Αντίθετα, Ευρωπαίοι ερευνητές υποστηρίζουν την παρουσία δύο ή τριών μορφοτύπων στο Βαλλέζιο (Koufos 2000; Eisenmann 1995; MacFadden 1992; Woodburne 1989). Παρά τις διαφορετικές απόψεις, είναι γενικώς αποδεκτό ότι το *H. primigenium* αποτελεί τον πρόγονο των ιππαρίων της Ευρασίας.

Μετά την άφιξη του στην Ευρασία, το γένος *Hipparion*, μετακινήθηκε ταχύτατα, φτάνοντας σύντομα στην Δυτική Ευρώπη και αργότερα στην Αφρική. Οι πρώτες μορφές ιππαρίων πολύ γρήγορα εξελίχθηκαν, ώστε να προσαρμοστούν στις τοπικές συνθήκες, δίνοντας διάφορα είδη που σύμφωνα με τη Βλάχου (2013) ταξινομούνται σε πέντε μορφοτύπους:

- i. **Μορφότυπος "*primigenium*"**: αποτελεί τον κυρίαρχο μορφότυπο του Βαλλέζιου (MN9-MN10). Περιλαμβάνει μορφές μεσαίου και μεγάλου μεγέθους με εύρωστο μετακρανιακό σκελετό. Άλλα χαρακτηριστικά του μορφοτύπου είναι το σχετικά επίμηκες και στενό ρύγχος, το ρηχό ρινικό άνοιγμα και η βαθιά, συνήθως υποτριγωνική εμπροσθοφθάλμια εμβάθυνση που τοποθετείται μακριά από τον οφθαλμό και την προσωπική ακρολοφία και



εισχωρεί στο οπίσθιο περιθώριο της, κάτω από το δακρυϊκό οστό. Το *H. primigenium* αποτελεί το πιο χαρακτηριστικό είδος του μορφοτύπου αυτού. Ο μορφότυπος "*primigenium*" εξακολουθεί να αποτελεί τον κυρίαρχο μορφότυπο και στο Τουρόλιο της Δυτικής και Κεντρικής Ευρώπης και της Βορειοδυτικής Ασίας, με μικρές αποκλίσεις στη μορφολογία. Χαρακτηριστικά είδη της περιόδου είναι το *H. aff. catalanicum* (Bernor et al. 1996), ηλικίας MN12 (Piera, Spain) και το *H. giganteum* (Gromova, 1952), ηλικίας MN11 (Grebeniki, Ukraine). Στο Κάτω – Μέσο Τουρόλιο της ανατολικής Μεσογείου και νοτιοανατολικής Ασίας εμφανίζονται νέες μορφές, οι οποίες διαφέρουν σημαντικά από τον μορφότυπο "*primigenium*", διατηρώντας όμως τα τυπικά του χαρακτηριστικά. Μερικά από αυτά είναι το *H. moldavicum* (Gromova, 1952) (MN11) με μικρότερο μέγεθος και λιγότερο εύρωστα μεταπόδια, το *H. gettyi* (Bernor, 1985) (MN11) και το *H. brachypus* (Hensel. 1962) (MN12). Τα δύο τελευταία διαφοροποιούνται από το αυξημένο μήκος της ρινικής κοιλότητας.

- ii. **Μορφότυπος "*macedonicum*"**: εμφανίζεται στο Άνω Βαλλέζιο (MN10). Αντιπροσωπεύεται από ένα μόνο είδος, το μικρού μεγέθους *H. macedonicum*, με λεπτό και επιμήκη μετακρανιακό σκελετό, σχετικά στενό και μετρίου μήκους ρύγχος, ρηχό ρινικό άνοιγμα, αβαθή και ελλειπτική εμπροσθοφθάλμια εμβάθυνση που τοποθετείται κοντά στον οφθαλμό και σε μέτρια απόσταση από την προσωπική ακρολοφία. Από τις αρχές του Τουρολίου (MN11) παρατηρείται εντονότερη παρουσία του μορφοτύπου *macedonicum* στην Ευρασία και κυρίως στη νοτιοανατολική Ευρώπη. Στην Ηπειρωτική Ελλάδα εμφανίζεται μια ελαφρώς πιο εξελιγμένη μορφή του *H. macedonicum* με πλατύτερο ρύγχος και σειρά γομφίων πιο επιμήκη από αυτή των προγομφίων. Στις αρχές του Τουρολίου (MN11) εμφανίζεται στη νοτιοανατολική Ασία το είδος *H. matthewi* (Abel, 1926) στο Kemiklitepe της Τουρκίας (Koufos & Kostopoulos 1994), που διαφέρει από το *H. macedonicum* ως προς το μικρότερο μέγεθος του. Στο Μέσο Τουρόλιο (MN12-13) της νησιωτικής Ελλάδας (Σάμος) εμφανίζεται το *H. nikosi* (Bernor & Tobien, 1989), άλλη μία μορφή μικρού μεγέθους που διαφέρει από τις δύο προηγούμενες στη θέση την ρινικής εντομής, η οποία τοποθετείται πάνω από τον P3. Ένα τέταρτο είδος που πιθανόν ανήκει στον μορφότυπο *macedonicum* είναι το *H. periafricanum*

(Villalta & Crusafont, 1957) του Άνω Μειοκαίνου (MN13) της περιοχής Catalayud-Teruel της Ισπανίας. Το μέγεθος του είναι μικρότερο από αυτό των *H. matthewi* και *H. nikosi* ενώ φαίνεται να φέρει έναν εξίσου λεπτό και ίσως επιμήκη μετακρανιακό σκελετό.

- iii. **Μορφότυπος “*dietrichi*”:** Αποτελεί μορφότυπο του Τουρολίου με έντονη παρουσία στις πανίδες της Παρατηθύος. Χαρακτηριστικό είδος του μορφοτύπου είναι το *H. dietrichi*. Τα κύρια μορφολογικά του χαρακτηριστικά είναι το μεσαίο μέγεθος, το πλατύ και κοντό ρύγχος, η αβαθής ελλειπτική έως υποτριγωνική εμπροσθοφθάλμια εμβάθυνση που τοποθετείται μακριά από τον οφθαλμό και τα σχετικά λεπτά και επιμήκη άκρα. Στον μορφότυπο αυτό ανήκουν και πολλά άλλα είδη που έχουν βρεθεί στην Ευρασία και φέρουν παρόμοια χαρακτηριστικά με το *H. dietrichi*. Δεν αναφέρονται αναλυτικά εδώ μιας και δεν χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα μετρήσεων από κανένα από αυτά στην παρούσα εργασία.
- iv. **Μορφότυπος “*proboscideum*”:** Εμφανίζεται στο Τουρόλιο (MN11) στην κοιλάδα του Αξιού και την Σάμο με το είδος *H. proboscideum* (Sondaar, 1971; Koufos 1987a; 1999). Αποτελεί έναν ξεχωριστό μορφότυπο λόγω της ιδιαίτερης μορφολογίας του κρανίου του. Κύρια χαρακτηριστικά του είναι το επίμηκες και στενό ρύγχος, το βαθύ ρινικό άνοιγμα, η εξαιρετικά βαθιά εμπροσθοφθάλμια εμβάθυνση που καταλαμβάνει σχεδόν ολόκληρη την προσωπική περιοχή και μία επιπλέον εμβάθυνση στο ύψος πάνω από τον δεύτερο και τρίτο προγόμφιο, η οποία είναι μικρότερης έντασης από την εμπροσθοφθάλμια αλλά είναι καλά σχηματισμένη. Το *H. proboscideum* έχει μικρό μέγεθος και εύρωστα μεταπόδια, παρόμοια με τις πρωτόγονες μορφές υπαρίων. Στον μορφότυπο αυτό εντάσσεται και το είδος *H. mediterraneum* (Roth & Wagner, 1855) που εμφανίζεται στις αρχές την MN12 στα Βαλκάνια και συγκεκριμένα στις θέσεις Πικέρμι στην Ελλάδα και Hadjidimono, Strumyani στη Βουλγαρία (Koufos 1987; Hristova et al. 2002; Geraads 2011). Το μέγεθος του είναι σχεδόν ίδιο με το *H. proboscideum*, ενώ έχει λεπτότερο μετακρανιακό σκελετό και η παρουσία της εμπρόσθιας εμβάθυνσης είναι υπολειμματική.



Ακολουθώντας τη συστηματική της εποχής τα υπάρια της Ελλάδας για μεγάλο χρονικό διάστημα αναφερόταν με το όνομα *H. gracile*, όπως και στην υπόλοιπη Ευρώπη. Κατά το δεύτερο μισό του προηγούμενου αιώνα η συστηματική μελέτη του υλικού των υπαρίων επέτρεψε μια καλύτερη συστηματική κατάταξη τους με τη διάκριση διαφόρων ειδών. Ταυτόχρονα, νέες ανασκαφές που πραγματοποιήθηκαν σε διάφορες περιοχές βοήθησαν στην εύρεση νέου υλικού που επέτρεψε την μελέτη της μορφολογίας τους και της καλύτερη ταξινόμηση τους. Στην Ελλάδα έχουν βρεθεί διάφορα είδη υπαρίων που ανήκουν στους παραπάνω μορφοτύπους.

Τα παλαιότερα ευρήματα προέρχονται από την θέση Pentalophos 1 της κοιλάδας του Αξιού και χρονολογούνται στο Κάτω Βαλλέζιο (MN9, 11.2 - 9.6 Ma) (Sen, et al. 2000). Στο Άνω Βαλλέζιο έχουν διαπιστωθεί τρία είδη υπαρίων (*H. cf. giganteum*, *H. cf. sebastopolitanum*, *H. macedonicum*) που προέρχονται από τις θέσεις Ravin de la Pluie της κοιλάδας του Αξιού (MN10, 9.3 Ma) (Βλάχου 2013) και Nikiti-1 της Χαλκιδικής (MN10, 9.3 – 8.7) (Koufos et al. 2016). Τα Βαλλέζια ηλικίας υπάρια της Ελλάδας ανήκουν στους μορφοτύπους "*primigenium*" και "*macedonicum*" (Βλάχου 2013).

Στο Τουρόλιο το περιβάλλον της ανατολικής Μεσογείου έγινε πιο ξηρό και ανοιχτό (Bonis et al. 1992) με αποτέλεσμα να εμφανιστούν νέες μορφές υπαρίων που ήταν προσαρμοσμένες στις νέες συνθήκες. Τα μεταπόδια τους ήταν πιο επιμήκη και λεπτά, κατάλληλα για τρέξιμο στους ανοιχτούς οικοτόπους και τα δόντια τους παρουσίαζαν μικρότερη πτύχωση της αδαμαντίνης για να μπορούν να μασούν την σκληρή τροφή που υπήρχε (Forstén 1968, Gromova 1952). Στον ελληνικό χώρο έχουν βρεθεί διάφορες μορφές υπαρίων που έζησαν κατά το Τουρόλιο, οι οποίες κατατάσσονται σε διάφορα είδη. Η τελευταία μελέτη των υπαρίων της Ελλάδας από τη Βλάχου (2013) έδειξε την παρουσία 15 ειδών που δίνονται στον Πίνακα 1. Έχουν προστεθεί και νεότερα δεδομένα που προέκυψαν από μεταγενέστερη έρευνα στη Νικήτη Χαλκιδικής (Koufos et al. 2016).

| <u>Βιοζώνη</u> | <u>Ηλικία<br/>(Ma)</u> | <u>Απολιθωματοφόρες<br/>θέσεις</u> | <u>Πανίδα ιππαρίων</u>                                  |
|----------------|------------------------|------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| MN13           | ~6                     | Dytiko                             | <i>Hipparion</i> aff. <i>H. patygenys</i>               |
|                |                        |                                    | <i>Hipparion</i> aff. <i>H. moldavicum</i>              |
|                |                        |                                    | <i>Hipparion</i> cf. <i>macedonicum</i>                 |
| MN12           | ~7.2                   | Pikermi                            | <i>H. mediterraneum</i>                                 |
|                |                        |                                    | <i>H. brachypus</i>                                     |
| MN12           | 7.3                    | Perivolaki                         | <i>H. cf. proboscideum</i>                              |
|                |                        |                                    | <i>H. cf. dietrichi</i>                                 |
|                |                        |                                    | <i>H. macedonicum</i>                                   |
| MN12           | 7.4                    | Vathylakos                         | <i>H. cf. dietrichi</i>                                 |
|                |                        |                                    | <i>H. macedonicum</i>                                   |
| MN12           | 7.5                    | Prochoma                           | <i>H. cf. dietrichi</i>                                 |
|                |                        |                                    | <i>H. macedonicum</i>                                   |
|                |                        |                                    | <i>Hipparion</i> sp. (?μορφότυπος <i>proboscideum</i> ) |
| MN11           | 8.2                    | Ravin des Zouaves 5                | <i>H. proposcideum</i>                                  |
|                |                        |                                    | <i>H. cf. dietrichi</i>                                 |
|                |                        |                                    | <i>H. macedonicum</i>                                   |
|                |                        |                                    | <i>H. cf. mediterraneum</i>                             |
| MN11           | 8.7-8.2                | Nikiti 2                           | <i>H. macedonicum</i>                                   |
|                |                        |                                    | <i>H. sithonis</i>                                      |
|                |                        |                                    | <i>H. philippus</i>                                     |
| MN10           | 9.0-8.7                | Nikiti 1                           | <i>H. aff. H. giganteum</i>                             |
|                |                        |                                    | <i>H. macedonicum</i>                                   |
| MN10           | ~9.3                   | Ravin des Zouaves 1                | <i>H. macedonicum</i>                                   |
| MN10           | ~9.3                   | Ravin des la Pluie                 | <i>H. cf. sebastopolitanum</i>                          |
|                |                        |                                    | <i>H. macedonicum</i>                                   |
| MN9            | >9.6                   | Pentalophos                        | <i>H. cf. sebastopolitanum</i>                          |
|                |                        |                                    | <i>H. macedonicum</i>                                   |

**Πίνακας 1** Συγκεντρωτικός πίνακας της πανίδας ιππαρίων της ηπειρωτικής Ελλάδας (δεδομένα από Βλάχου 2013; Koufos et al. 2016).

## 1.2. ΟΙΚΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑ

Αντικείμενο της οικομορφολογίας είναι η ανάλυση της προσαρμοστικότητας των μορφολογικών χαρακτηριστικών στο περιβάλλον διαβίωσής τους, η σύγκριση παρόμοιων προσαρμογών σε διαφορετικούς οργανισμούς, η ανάλυση των τροποποιήσεων των προσαρμοστικών χαρακτηριστικών λόγω ανταγωνισμού και άλλων αιτιών, η δομή των οικολογικών κοινοτήτων, η ποικιλομορφία εντός των ταξινομικών ομάδων κ.ά. (Bock 1990). Μελετά δηλαδή την επιρροή που έχει το περιβάλλον στα μορφολογικά χαρακτηριστικά των οργανισμών που ζουν μέσα σε αυτό. Η οικομορφολογία δεν πρέπει να συγχέεται με τη λειτουργική μορφολογία. Οι κύριες διαφορές μεταξύ των δύο είναι τρεις (Bock 1994): (α) η οικομορφολογία αφορά τη μελέτη του βιολογικού ρόλου και όχι της λειτουργίας ενός χαρακτηριστικού. Με τον όρο βιολογικός ρόλος περιγράφεται η ενέργεια ή χρησιμότητα ενός χαρακτηριστικού, κατά τη διάρκεια της ζωής του ατόμου στο οποίο ανήκει (Bock 1965), (β) σε αντίθεση με τη λειτουργική μορφολογία, όπου οι παρατηρήσεις μπορούν να γίνουν και σε οργανισμούς σε αιχμαλωσία, η οικομορφολογία απαιτεί παρατήρηση στο φυσικό περιβάλλον διαβίωσης, (γ) η μελέτη της λειτουργικής μορφολογίας μπορεί να γίνει εντελώς ανεξάρτητα από οικομορφολογικές μελέτες, ενώ η οικομορφολογία απαιτεί δεδομένα έρευνας της λειτουργικής μορφολογίας. Για τον Bock (1980), ο συνδυασμός των δύο είναι απαραίτητος για την επαρκή κατανόηση των βιολογικών προσαρμογών.

Όσον αφορά την εφαρμογή της οικομορφολογίας στην παλαιοντολογία η προσέγγιση είναι διαφορετική. Η μελέτη της στηρίζεται στη μορφολογία των απολιθωμένων οργανισμών μιας και αυτοί δεν επιδεικνύουν στοιχεία για την συμπεριφορά, φυσιολογία ή οικολογία τους. Η εξέταση διαφόρων μορφών και χαρακτηριστικών στα απολιθώματα έχει πλεονεκτήματα για τους παρακάτω λόγους: (α) η ιστορία των μορφολογικών προσαρμογών αποτυπώνεται στο αρχείο των απολιθωμάτων, (β) στο αρχείο παρουσιάζονται πολλαπλά παραδείγματα εξέλιξης χαρακτηριστικών ή ομάδων χαρακτηριστικών, κάτω από την επίδραση παρόμοιων περιβαλλοντικών πιέσεων, (γ) η πολυμορφία των απολιθωμένων ταξινομικών ομάδων αποτελεί ένδειξη της ποικιλομορφίας που δεν θα μπορούσε να προβλέψει ο ανθρώπινος νους (Van Valkenburgh 1994).

Τα θηλαστικά, και ιδιαίτερα αυτά που έζησαν κατά τον Καινοζωικό αιώνα, ενδείκνυνται για οικομορφολογική ανάλυση, όχι μόνο λόγω του πληρέστερου

αρχείου απολιθωμάτων, αλλά και των σχετικά μικρών διαφορών με τους σύγχρονους εκπροσώπους τους. Επίσης, η πολυπλοκότητα των δοντιών τους και η συσχέτιση της με το είδος διατροφής μπορεί να οδηγήσει στην αναγνώριση διάφορων συμπεριφορών θηλαστικών που έχουν πλέον εξαφανιστεί (Van Valkenburgh 1994).

### 1.2.1. ΟΙΚΟΜΟΡΦΟΛΟΓΙΑ ΤΩΝ ΙΠΠΟΕΙΔΩΝ

Η οικομορφολογική μελέτη των ιππαρίων αποτελεί σημαντικό εργαλείο για την κατανόηση του παλαιοπεριβάλλοντος των Άνω Μειοκαινικών πανίδων της Ευρασίας. Ωστόσο η εφαρμογή των μεθόδων της παλαιοοικολογικής έρευνας στα ιπάρια παρουσιάζει δυσκολίες για δύο λόγους. Πρώτον δεν είναι δυνατή η συσχέτιση και η σύγκριση των διαφόρων μορφολογιών των τριδάκτυλων ιππαρίων με τους σύγχρονες μορφές μονοδάκτυλων αλόγων: τα ιπάρια εμφάνιζαν πολύ μεγαλύτερη ποικιλομορφία και κατοικούσαν σε διαφόρους τύπους ενδιαιτημάτων (Scott 2004). Επιπλέον, η λειτουργία ενός τριδάκτυλου άκρου είναι σαφώς διαφορετική από αυτή ενός μονοδάκτυλου και μάλιστα η απώλεια των πλευρικών δακτύλων σχετίζεται με τη μετάβαση σε περιβάλλον πιο ανοιχτού και ξηρού τύπου (Camp & Smith 1942; Sondaar 1968).

Η λεπτότητα (gracility) των μεταποδίων ( $MP_{III}$ ) συνδέθηκε από πολύ νωρίς με ανοιχτό και ξηρό περιβάλλον (Gromova 1949; Gromova 1952; Eisenmann 1995), ενώ η τριδακτυλία με διαβίωση σε υγρά και κλειστά περιβάλλοντα. Η εξέλιξη προς την μονοδακτυλία έγινε σταδιακά, από την αρχική τριδακτυλία με ένα ενδιάμεσο στάδιο λειτουργικής μονοδακτυλίας. Η αύξηση της λεπτότητας συνδέθηκε με την μετατόπιση των πλευρικών μεταποδίων προς τα πίσω οδηγώντας στη μη λειτουργικότητά τους. Η ύπαρξη τριών λειτουργικών δακτύλων δίνει πλεονέκτημα σε περιβάλλοντα όπου υπάρχουν εμποδία (Shotwell 1961), καθώς και σε μαλακό, αμμώδες ή πηλώδες έδαφος γιατί καθιστά δυσκολότερη τη βύθιση του άκρου σε αυτό (Sondaar 1968). Αντίθετα ο μηχανισμός ελατηρίου του συνδέσμου κατά την κίνηση των μονοδάκτυλων άκρων προσφέρει ταχύτητα και αντοχή, που δίνουν πλεονέκτημα σε ένα πιο ανοιχτό περιβάλλον (Camp & Smith 1942; Sondaar 1968).

Άλλο ένα χαρακτηριστικό των μεταποδίων που συνδέεται με τον τύπο ενδιαιτήματος είναι η μορφολογία της διάφυσης. Οι 'στιγμές κάμψης' (bending moments) που δέχονται τα μεταπόδια διαφέρουν ανάλογα με αν το περιβάλλον είναι ξηρό ή υγρό καθώς και ανάλογα με τον τύπο εδάφους. Η Gromova (1949, 1952)

παρατήρησε ότι οι μορφές που κατοικούν σε πιο ξηρά περιβάλλοντα εμφανίζουν μειωμένες διαστάσεις της μεσοδιάφυσης (mid-diaphysis), ενώ η Swartz (1993) υποστήριξε ότι η παρουσία μαλακού και ανώμαλου εδάφους σε υγρά, βραχώδη και ορεινά περιβάλλοντα προκαλεί εντονότερη εγκάρσια κάμψη, η οποία αντανakλάται σε μεγαλύτερη μέσο-πλευρική (medial-lateral) διάμετρο της διάφυσης των μεταποδίων. Επιπλέον, το αυξημένο μήκος των μεταποδίων σε σχέση με το μέγεθος του σώματος ή των εγγύς τμημάτων των άκρων συνδέεται με δρομείς (Gregory 1912) και κατ' επέκταση ανοικτά περιβάλλοντα (Scott 1979, 1985). Το σχετικά μεγαλύτερο μήκος των άπω άκρων εκφράζει την ικανότητα ανάπτυξης μεγαλύτερων ταχυτήτων και την καλύτερη ενεργειακή αποδοτικότητα (Hildebrand 1985).

Σύμφωνα με τον Scott (2004), παρόλο που αυτή η λειτουργική υπόθεση συνδέει τα λεπτότερα και πιο επιμήκη μεταπόδια ( $MP_{III}$ ) με ξηρούς ή και ανοιχτούς τύπους ενδιαιτημάτων, ο περιορισμός την μονοδακτυλίας και το μικρότερο εύρος ενδιαιτημάτων των σύγχρονων αλόγων σε σχέση με τα ιπάρια δεν προσφέρουν ένα εμπειρικά επαρκές δείγμα για την επιβεβαίωση της. Γι' αυτό το λόγο χρησιμοποιεί μία επαγωγική μέθοδο έρευνας, οι οποία χωρίζεται στα παρακάτω βήματα:

- i. Σύγκριση των μεταποδίων μεταξύ διαφορετικών μορφών ιπαρίων και περιγραφή των διαφορών μεταξύ των  $MP_{III}$ .
- ii. Συσχέτιση των δειγμάτων με ευρήματα περιοχών για τις οποίες είναι γνωστός ο τύπος περιβάλλοντος (π.χ. θέση Höwenegg της Γερμανίας).
- iii. Επιβεβαίωση των λειτουργικών υποθέσεων με συσχετισμό με σύγχρονες μορφές αλόγων, στο βαθμό που είναι δυνατόν.
- iv. Παραπομπή σε μοντέλο που χρησιμοποιεί ως βάση τις διαστάσεις σχετικής επιμήκυνσης και λεπτότητας στα βοοειδή.

Οι Bernor et al. (2003), χρησιμοποιώντας ανάλυση κύριων συνιστωσών, απέδειξαν ότι το σχετικό μήκος ή η σχετική λεπτότητα των μεταποδίων σχετίζεται με την λειτουργικότητα και το περιβάλλον. Τα χαρακτηριστικά αυτά αποτελούν δηλαδή πιθανές οικομορφολογικές μεταβλητές. Ο Scott (2004) ανέπτυξε ένα εμπειρικό μοντέλο που μπορεί να εφαρμοσθεί στα ιπάρια βασιζόμενος στη μορφολογία των βοοειδών, τα οποία παρουσιάζουν μεγαλύτερη ποικιλία μορφών και ενδιαιτημάτων. Στηρίχθηκε σε μορφολογικά χαρακτηριστικά που αντανakλούν τον τύπο περιβάλλοντος διαβίωσης των βοοειδών και μπορούν να συσχετιστούν με ανάλογα χαρακτηριστικά στα ιπάρια. Έτσι κατέληξε σε μια μέθοδο υπολογισμού του

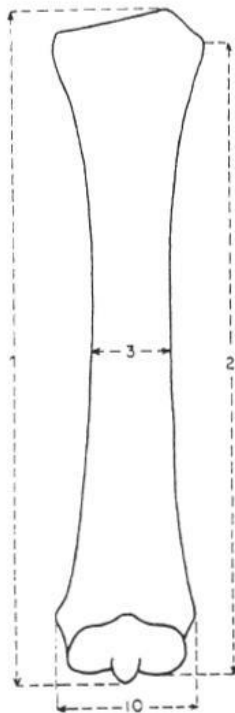
λεγόμενου δείκτη ενδιαιτήματος (habitat score) βασισμένη στην σχετική επιμήκυνση και λεπτότητα. Η μέθοδος μπορεί να εφαρμοσθεί σε βοοειδή, ιπάρια, σύγχρονα άλογα καθώς και άλλες ταξινομικές ομάδες. Το habitat score είναι μια συνεχής μεταβλητή, η τιμή της οποίας δηλώνει τον τύπο περιβάλλοντος με διακύμανση από περισσότερο ανοικτό και ξηρό μέχρι περισσότερο κλειστό και υγρό. Το habitat score θα πρέπει να διαχωρίζει τα βοοειδή και τα άλογα γνωστών περιβαλλόντων, αλλά και τα ιπάρια, σε περιπτώσεις όπου έχει προσδιοριστεί το παλαιοπεριβάλλον με αρκετή βεβαιότητα. Επίσης τα αποτελέσματα θα πρέπει να συμφωνούν με τις μηχανικές υποθέσεις που έχουν γίνει σε σχέση με τη μορφολογία και τον τύπο ενδιαιτήματος. Τέλος, ο διαχωρισμός των διαφόρων μορφών πρέπει να είναι τέτοιος ώστε αν βοοειδή που ζουν σε κλειστά περιβάλλοντα έχουν χαμηλότερες τιμές habitat score σε σχέση με βοοειδή που ζουν σε ανοικτά περιβάλλοντα τότε και ιπάρια που ζουν σε κλειστά περιβάλλοντα να έχουν χαμηλότερες τιμές habitat score σε σχέση με ιπάρια που ζουν σε ανοικτά περιβάλλοντα. Δηλαδή η κατεύθυνση τάσης μείωσης ή αύξησης του habitat score ανάλογα με το περιβάλλον θα πρέπει να παραμένει ίδια στις διάφορες ταξινομικές ομάδες.



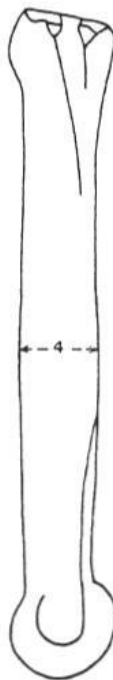
## 2. ΥΛΙΚΟ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

### 2.1. ΥΛΙΚΟ

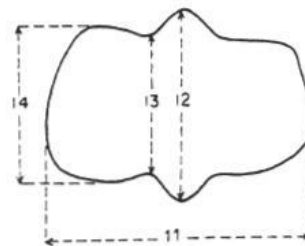
Το υλικό που μελετάται περιλαμβάνει μετρήσεις μεταπόδιων ιππαρίων που ανήκουν στα είδη *H. primigenium*, *H. ankyranum*, *H. cf. giganteum*, *H. cf. sebastopolitanum*, *H. mediterraneum*, *H. cf. mediterraneum*, *H. brachypus*, *H. macedonicum*, *H. philippus*, και *H. sithonis*. Οι μετρήσεις έχουν ληφθεί σύμφωνα με την μέθοδο της Eisenmann (Eisenmann 1995) και αφορούν το τρίτο μετακαρπικό (MC<sub>III</sub>) και τρίτο μεταταρσικό (MT<sub>III</sub>). Συγκεκριμένα οι μετρήσεις που έχουν ληφθεί για κάθε μεταπόδιο είναι οι: M1, M3, M4, M5, M6, M7, M8, M10, M11, M12, M13 και M14, όπως παρουσιάζονται στα σχήματα 2.1.1 μέχρι 2.1.5. Εδώ μελετώνται 138 μεταταρσικά και 93 μετακαρπικά οστά.



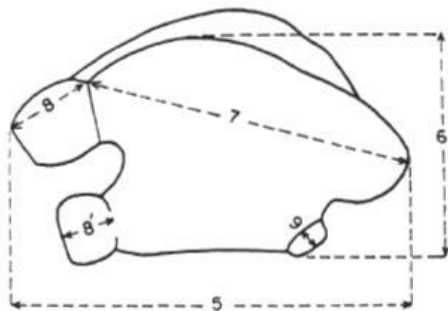
Σχήμα 2.1.1



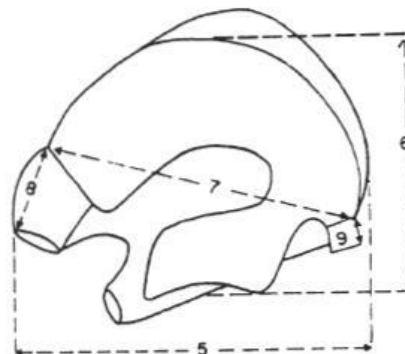
Σχήμα 2.1.2



Σχήμα 2.1.3



Σχήμα 2.1.4



Σχήμα 2.1.5

**Σχήματα 2.1.1-2.1.5: Μετρήσεις στα μεταπόδια των υποειδών (Eisenmann 1995).**

Οι μετρήσεις των μεταποδίων μου παραχωρήθηκαν από τον Καθηγητή κ. Γεώργιο Δ. Κουφό. Από τον ίδιο έχουν ληφθεί οι μετρήσεις των θέσεων Pentalophos, Ravin des Zouaves-5, Kemiklitepe και Pikermi. Οι μετρήσεις των θέσεων Nikiti-1, Nikiti-2, Hadjidimono και Perivolaki έχουν ληφθεί από τη PhD παλαιοντολόγο Θεοδώρα Βλάχου. Τέλος οι μετρήσεις της θέσης Sinap Tere έχουν παραχωρηθεί στον κ. Κουφό από τον καθηγητή κ. Raymond L. Bernor ενώ της θέσης Höwenegg προέρχονται από τη βιβλιογραφία (Bernor et al. 1997). Μετά από υπόδειξη του κ. Κουφού τα δείγματα της θέσης Perivolaki που αναφερόταν ως *H. cf. dietrichi* θεωρήθηκε ότι ανήκουν στο είδος *H. philippus* ενώ αυτά που αναφερόταν ως *H. cf. proboscideum* θεωρήθηκε ότι ανήκουν στο είδος *H. cf. mediterraneum*.

### 2.1.1. ΑΠΟΛΙΘΩΜΑΤΟΦΟΡΕΣ ΘΕΣΕΙΣ

Το υλικό των μεταποδίων που εξετάστηκαν προέρχεται κυρίως από ελληνικές απολιθωματοφόρες θέσεις αλλά και κάποιες από την Τουρκία και Βουλγαρία οι οποίες χρονολογούνται στο Βαλέζιο και Τουρόλιο, το όριο των οποίων εκτιμάται στα 8,7 Ma. Το υλικό της θέσης Höwenegg της Γερμανίας χρησιμοποιήθηκε ως τυπικό δείγμα ενός κλειστού δασώδους περιβάλλοντος. Παρακάτω θα αναφερθούν οι απολιθωματοφόρες θέσεις με τα κύρια δεδομένα τους όπως αναφέρονται στη βιβλιογραφία.

- Höwenegg (HOW). Βρίσκεται στο Hegau της Γερμανίας και είναι μία θέση που παρουσιάζει εξαιρετική διατήρηση. Το Höwenegg αποτελεί τη βάση της

συγκριτικής έρευνας του Scott (2004) ως το πρότυπο ενδιαιτήματος κλειστού τύπου. Χρονολογείται στο Άνω Βαλλέζιο (MN9) (Bernor, Woodburne & Van Couvering 1980) και φιλοξενεί μια πανίδα θηλαστικών που αποτελείται από αυτόχθονες μορφές του Μέσου Μειοκαίνου, καθώς και μεταναστευτικές μορφές της αρχής του Άνω Μειοκαίνου (Tobien 1986; Bernor et al. 1988).

- Pentalophos (PNT). Η θέση βρίσκεται στην κοιλάδα του Αξιού ποταμού, κοντά στο χωριό Πεντάλοφος εντός του σχηματισμού Νέας Μεσημβρίας. Έδωσε μια σχετικά πλούσια πανίδα θηλαστικών, η οποία με βάση τα βιοχρονολογικά στοιχεία χρονολογείται στο τέλος του Κάτω Βαλλέζιου (MN9, > 9,6 Ma) (Koufos 2013 και βιβλιογραφία που περιλαμβάνει). Θεωρείται μέχρι στιγμής η παλαιότερη πανίδα της κοιλάδας του Αξιού.
- Sinap Tepe (SIN). Βρίσκεται βόρεια της Άγκυρας και περιλαμβάνει 32 απολιθωματοφόρες θέσεις, η ηλικία των οποίων κυμαίνεται από 10,899 μέχρι 9,279 Ma (MN 9-10) (Kappelman et al. 2003). Πέρα από την πληθώρα θηλαστικών στην περιοχή έχει βρεθεί και μια άνω γνάθος του ανθρωποειδούς *Ankarapithecus meteai* (Ozansoy 1955).
- Nikiti-1 (NKT). Βρίσκεται βόρεια του χωριού Νικήτη στην Χαλκιδική και είναι η πρώτη απολιθωματοφόρος θέση που βρέθηκε στην περιοχή. Τοποθετείται στα άνω στρώματα του Σχηματισμού Νικήτης. Στη θέση αυτή έχουν βρεθεί οστά διαφόρων θηλαστικών (Koufos 2016) συμπεριλαμβανομένου του ανθρωποειδούς *Ouranopithecus macedoniensis* (Koufos 2006a) . Η ηλικία της θέσης προσδιορίστηκε στο τέλος του Βαλλέζιου (τέλος της MN10), με βάση βιοχρονολογικά δεδομένα (Koufos 2016b).
- Nikiti-2 (NIK). Βρίσκεται στο Σχηματισμό Νικήτης, ~20 μέτρα πάνω από τη θέση Nikiti-1 (Koufos 2006a). Φιλοξενεί μια πλούσια πανίδα θηλαστικών, η ηλικία της οποίας τοποθετείται στο κατώτατο Τουρόλιο (κατώτατο MN11) (Koufos 2016b). Το 2008 στη θέση βρέθηκαν και υπολείμματα του γένους *Mesopithecus* (Koufos 2009).

- **A. Ravin des Zouaves-5 (RZO).** Ανήκει στον Σχηματισμό Βαθύλακκος, ο οποίος τοποθετείται κανονικά επάνω από τον σχηματισμό Νέας Μεσημβρίας. Βρίσκεται στην κοιλάδα του Αξιού, κοντά στα χωριά Βαθύλακκος, Πρόχωμα και Αγιονέρι (Koufos 2009). Περιλαμβάνει μία πλούσια πανίδα που έχει χρονολογηθεί στο Κάτω Τουρόλιο (MN11) (Koufos 2013).
- **Hadjidimono (HD).** Η θέση βρίσκεται στην νοτιοδυτική Βουλγαρία και ανήκει στον Σχηματισμό Nevrokor. Χρονολογείται στο όριο των ζωνών MN11/12 και είναι λίγο παλαιότερη από το Πικέρμι της Αττικής (Hristova & Kovachev & Spassov 2003).
- **Kemiklitepe (KT).** Βρίσκεται ανατολικά της πόλης Eskisehir της ανατολικής Τουρκίας. Η θέση φιλοξενεί μια πλούσια απολιθωμένη πανίδα θηλαστικών ηλικίας Κάτω-Μέσου Τουρόλιου (MN11-12). Χωρίζεται στο παλαιότερο ορίζοντα Kemiklitepe D (KTD) ηλικίας 7.89 - 7.64 Ma και στον νεότερο, Kemiklitepe A + B (KTA + B) ηλικίας 7.19 - 6.90 Ma (Koufos, Mayda & Kaya 2016)
- **Perivolaki (PER).** Βρίσκεται στη Θεσσαλική πεδιάδα, 1 km βόρεια του χωριού Μικρό Περιβολάκι και 10 km βορειοδυτικά της κομόπολης Βελεστίνο σε ύψος 230 μέτρων. Η πλούσια πανίδα που φιλοξενεί είναι ηλικίας μέσου Τουρόλιου (MN12, 7.3-7.1 Ma) (Koufos 2006a).
- **Pikermi (PIK).** Πρόκειται για την πρώτη απολιθωματοφόρα θέση θηλαστικών που βρέθηκε στην Ελλάδα (Koufos 2016b). Τα αποτελέσματα μαγνητοστρωματογραφικής έρευνας έδωσαν για τον σχηματισμό Pikermi ηλικία μεταξύ ~7.4 και ~7.0 Ma με την παρουσία κλασσικής Πικερμικής πανίδας στα στρώματα ηλικίας μεταξύ 7.33 και 7.29 Ma (Böhme et al. 2017).

| <u>Απολιθωματοφόρες<br/>Θέσεις</u> | <u>Πλήθος μετακαρπικών</u> | <u>Πλήθος μεταταρσικών</u> |
|------------------------------------|----------------------------|----------------------------|
| Höwenegg                           | 17                         | 22                         |
| Pentalophos                        | 1                          | 2                          |
| Sinap Tepe                         | 11                         | 25                         |
| Nikiti-1                           | 1                          | 2                          |
| Nikiti-2                           | 17                         | 24                         |
| Ravin des Zouaves-5                | 2                          | 2                          |
| Hadjidimovo                        | 25                         | 32                         |
| Kemiklitepe                        | 1                          | 2                          |
| Perivolaki                         | 7                          | 12                         |
| Pikermi                            | 11                         | 15                         |

**Πίνακας 2 Πλήθος μετακαρπικών και μεταταρσικών οστών ανά θέση**

## 2.2. ΜΕΘΟΔΟΣ

Η μέθοδος που εφαρμόστηκε για τον προσδιορισμό του παλαιοπεριβάλλοντος διαβίωσης των ειδών που μελετώνται περιλαμβάνει τον υπολογισμό του habitat score, όπως έχει περιγραφεί από τον Scott (2004). Σκοπός είναι να προσδιοριστεί η σχέση ανάμεσα στην μορφολογία των μεταποδίων και του περιβάλλοντος χωρίς να υπάρξει επιρροή του σωματικού μεγέθους των ατόμων. Για να επιτευχθεί αυτό ακολουθείται η παρακάτω διαδικασία.

Αρχικά υπολογίζεται για κάθε μεταπόδιο η τιμή MGSV (Metapodial Global Size Variable) από τον τύπο:

$$MGSV = (M3 + M4 + M5 + M6 + M10 + M11 + M12 + M13 + M14)^{(1/9)}$$

Η τιμή αυτή αποτελεί υποκατάστατο του μέγεθους του ατόμου στο οποίο ανήκει το αντίστοιχο δείγμα.

Κάθε μέτρηση διαιρείται με την αντίστοιχη τιμή MGSV και στη συνέχεια υπολογίζεται ο λογάριθμος του λόγου που προκύπτει. Τα αποτελέσματα θεωρούνται έτσι σταθμισμένα, δηλαδή έχει μειωθεί κατά το δυνατό η επιρροή του σωματικού βάρους. Έπειτα ελέγχεται η συσχέτιση κάθε αποτελέσματος με τον λογάριθμο της MGSV χρησιμοποιώντας ολόκληρο το αρχείο ιππαρίων του ινστιτούτου SAS (SAS

Institute, Cary, NC). Για τιμές με σημαντική συσχέτιση υπολογίζεται το υπόλοιπο των λογαριθμημένων αναλογιών. Έτσι προκύπτουν δέκα τιμές που η κάθε μία είναι είτε λογάριθμος μιας απλής αναλογίας είτε το υπόλοιπο της, χωρίς να έχουν συσχέτιση με την τιμή MGSV. Οι τιμές αυτές είναι ανεξάρτητες από το μέγεθος (size independent) και συμβολίζονται με το πρόθεμα “si”.

Έχει παρατηρηθεί ότι οι μετρήσεις M1, που εκφράζει το μέγιστο μήκος μεταποδίου, και M3, που εκφράζει το πλάτος διάφυσης, εμφανίζουν την εντονότερη συσχέτιση με τον τύπο περιβάλλοντος. Γι’ αυτό το λόγο οι αντίστοιχες μη εξαρτώμενες από το μέγεθος τιμές, siM1 και siM3, χρησιμοποιούνται για τον υπολογισμό του habitat score.

Το habitat score (βαθμός ενδιαίτηματος) αποτελεί ένα γραμμικό συνδυασμό μεταβλητών που εκφράζει τη σχέση ανάμεσα στο μήκος και πλάτος ενός μεταποδίου με την τάση μεταβολής του μεγέθους (scaling) της αντίστοιχης ταξινομικής ομάδας. Υψηλές τιμές του habitat score αντιστοιχούν σε πιο επιμήκη και λεπτά μεταπόδια. Στα υγρά και δασώδη περιβάλλοντα το MP<sub>III</sub> τείνει να εμφανίζει μικρότερο μήκος και μεγαλύτερο πλάτος και άρα χαμηλή τιμή habitat score. Αντίθετα σε ξηρά, ανοιχτά περιβάλλοντα και στέπες, το MP<sub>III</sub> είναι πιο λεπτό και επίμηκες, δίνοντας υψηλότερες τιμές habitat score. Οι τύποι περιβάλλοντος διαβίωσης που διακρίνονται είναι πέντε: πεδιάδες (plains), αραιής φυτοκάλυψης (light covered), πυκνής φυτοκάλυψης (heavy covered), δασώδεις (forest) και ορεινές (mountain).

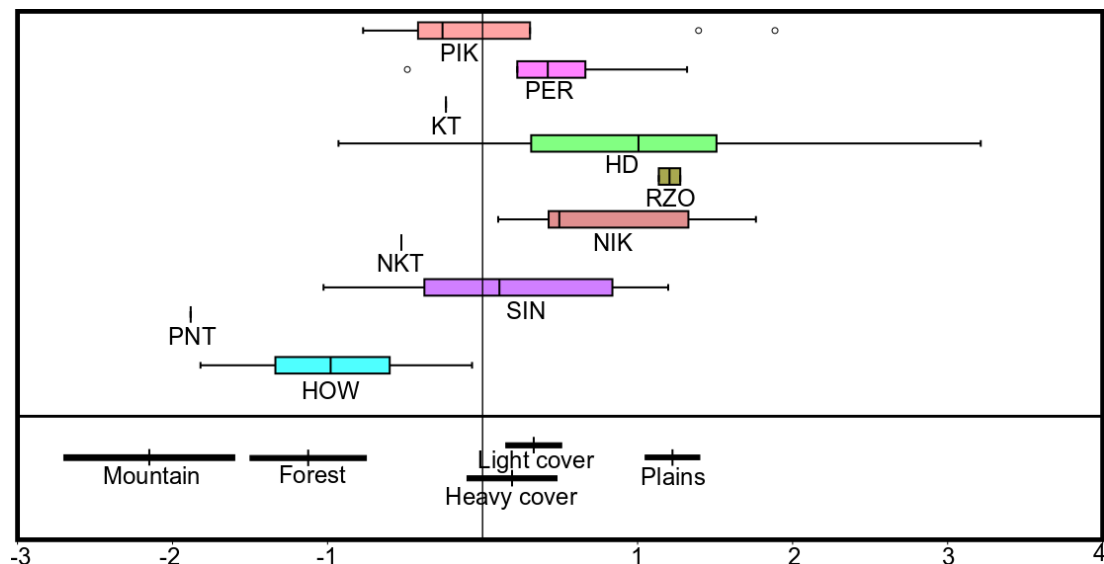
Για την απεικόνιση των αποτελεσμάτων χρησιμοποιήθηκε το πρόγραμμα PAST (PAleontological STatistics, Version 3.21) και συγκεκριμένα η απεικόνιση τύπου boxplot. Για τις μετρήσεις της κάθε θέσης ή είδους, σχεδιάζεται ένα ορθογώνιο που αναπαριστά τα τεταρτημόρια από 25 μέχρι 75 τοις εκατό. Η μέση τιμή (διάμεσος) αναπαριστάται από μία κάθετη γραμμή μέσα σε κάθε θηκόγραμμα(box plot). Με τη επιλογή του εργαλείου “outliers” σχεδιάζονται οριζόντιες γραμμές (whiskers) δεξιά και αριστερά από κάθε θηκόγραμμα ξεκινώντας από την ελάχιστη τιμή μέχρι τη μέγιστη, με την προϋπόθεση ότι οι τιμές αυτές δεν απέχουν από τα άκρα του θηκογράμματος περισσότερο από 1,5 φορές το μήκος του. Στην περίπτωση αυτή αναπαριστώνται ως κύκλοι. Τιμές που απέχουν πάνω από 3 φορές το μήκος του θηκογράμματος αναπαρίστανται ως αστερίσκοι. Τα γραφήματα επεξεργάστηκαν στη συνέχεια με το πρόγραμμα Inkscape 0.92.



### 3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

#### 3.1. ΑΝΑΛΥΣΗ ΑΝΑ ΘΕΣΗ

##### Τρίτο Μετακαρπικό

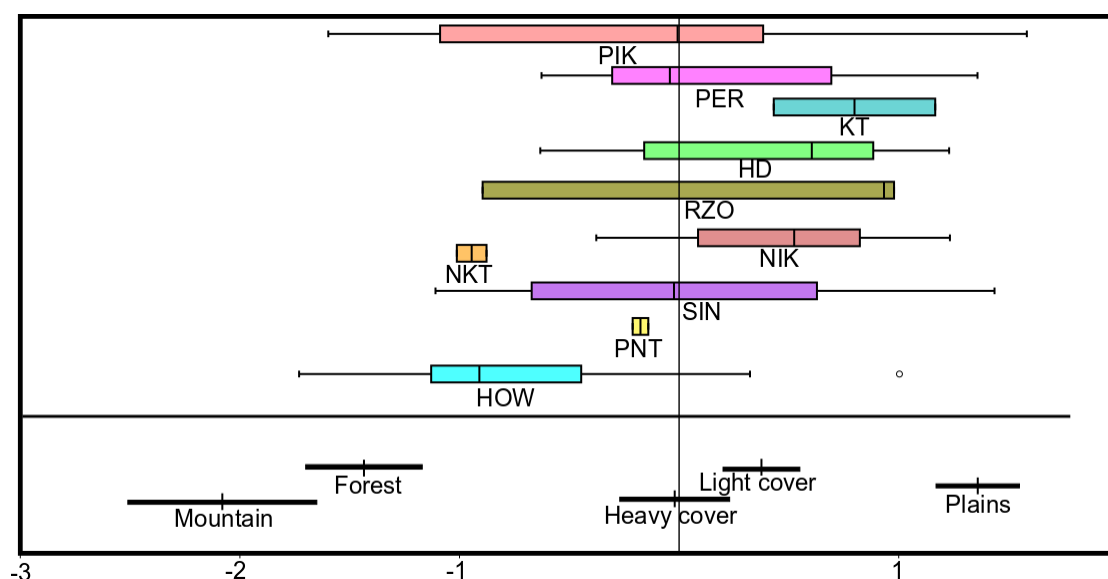


**Σχήμα 3.1.1** Προβολή του habitat score που προέκυψε από την ανάλυση των μετακαρπικών οστών, ανά θέση. Συντμήσεις: HOW: Höwenegg, PNT: Pentalophos, SIN: Sinap Tepe, NKT: Nikiti-1, NIK: Nikiti-2, RZO: Ravin des Zouaves-5, HD: Hadjidimono, KT: Kemiklitepe, PER: Perivolaki, PIK: Pikermi.

Στο διάγραμμα του Σχ. 3.2.1 συγκρίνονται οι τιμές του habitat score (HS) από διάφορες θέσεις της Ευρασίας που υπολογίστηκαν με βάση τις μετρήσεις των  $MC_{III}$ . Η θέση Höwenegg, η οποία χρησιμοποιείται ως πρότυπο του δασώδους περιβάλλοντος, όντως προβάλλεται στην αντίστοιχη περιοχή του γραφήματος, με μέση τιμή  $HS = -0,9801$ . Η θέση Pentalophos (MN9) αντιπροσωπεύεται από ένα μόλις δείγμα με τιμή  $HS = -1,8829$ , που αντιστοιχεί σε ορεινό περιβάλλον. Η τιμές HS της θέσης Sinap Tepe (MN 9-10) (μέση τιμή  $0,108$ ) δηλώνουν περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης. Το παλαιοπεριβάλλον της θέσης Nikiti-1 (τέλος MN10), με βάση την τιμή HS ενός δείγματος, αντιστοιχεί σε τύπο μεταξύ δασώδους και πυκνής φυτοκάλυψης ( $-0,5239$ ). Η θέση Nikiti-2 (MN11) προβάλλεται στην περιοχή πιο ανοιχτού περιβάλλοντος από τη Nikiti-1, με μέση τιμή  $HS = 0,4949$  (αραιής φυτοκάλυψης). Ακόμη πιο ανοιχτό περιβάλλον, τύπου πεδιάδας εμφανίζει η θέση Ravin des Zouaves-5 (MN11) με μέση τιμή  $HS = 1,2059$ . Ίδιο τύπο, πεδιάδας, φαίνεται να δηλώνουν και οι τιμές HS της θέσης Hadjidimono (όριο MN11/MN12)

(μέση τιμή 1,0057). Αντίθετα το μοναδικό δείγμα της θέσης Kemiklitepe (MN11-12) με τιμή -0,2364 δηλώνει περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης. Οι τιμές HS της θέσης Perivolaki (MN12) δηλώνουν ένα περιβάλλον μεταξύ αραιής και πυκνής φυτοκάλυψης (μέση τιμή 0,4206). Τέλος, οι τιμές HS της θέσης Pikermi (MN12) προβάλλονται στην περιοχή που αντιστοιχεί σε κλειστό περιβάλλον μεταξύ δασώδους και υψηλής φυτοκάλυψης (μέση τιμή -0,2583).

### Τρίτο Μεταταρσικό



**Σχήμα 3.1.2** Προβολή του habitat score που προέκυψε από την ανάλυση των μεταταρσικών οστών, ανά θέση. Συντμήσεις: HOW: Hoewenegg, PNT: Pentalophos, SIN: Sinap Tepe, NKT: Nikiti-1, NIK: Nikiti-2, RZO: Ravin des Zouaves-5, HD: Hadjidimono, KT: Kemiklitepe, PER: Perivolaki, PIK: Pikermi.

Στο διάγραμμα του Σχ. 3.1.2 συγκρίνονται οι τιμές του habitat score (HS) από διάφορες θέσεις της Ευρασίας που υπολογίστηκαν με βάση τις μετρήσεις των MT<sub>III</sub>. Με βάση τις τιμές αυτές φαίνεται ότι το περιβάλλον της θέσης Höwenegg (MN9), με μέση τιμή HS = -0.9095 είναι κλειστό δασώδες. Τα ευρήματα της θέσης Pentalophos (MN9), αν και είναι γνωστά μόνο δύο δείγματα (μέση τιμή HS= -0.1758) δηλώνουν ένα σχετικά κλειστό περιβάλλον (πυκνή φυτοκάλυψη). Παρόμοιο περιβάλλον δείχνουν και οι τιμές του HS και για την θέση Sinap Tepe (MN9-10) της Τουρκίας (μέση τιμή HS= -0,0232). Η θέση Nikiti-1, που χρονολογείται στο τέλος του Βαλλέζιου, έχει μέση τιμή HS= -0,9445, η οποία δείχνει ένα σχετικά κλειστό περιβάλλον. Οι τιμές του HS της θέσης Nikiti-2 (MN 11) (μέση τιμή 0,5241) δηλώνουν πιο ανοικτό περιβάλλον με αραιή φυτοκάλυψη. Ακόμη πιο ανοικτό περιβάλλον, μεταξύ αραιής φυτοκάλυψης και πεδιάδας (μέση τιμή HS= 0,9331), εμφανίζει η θέση Ravin des Zouaves 5, που χρονολογείται επίσης στο κατώτερο

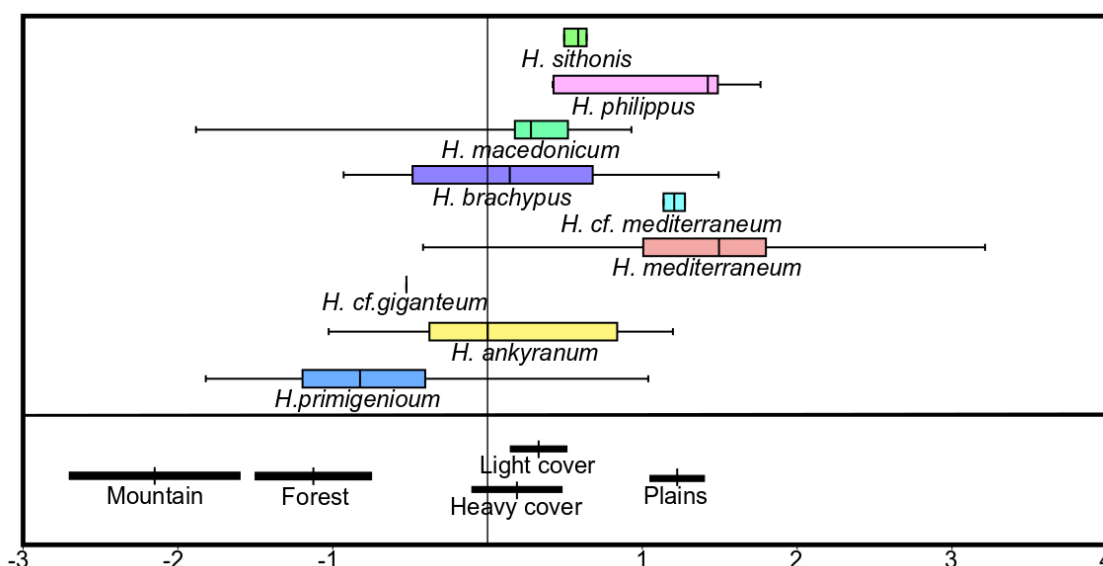
Τουρόλιο (MN 11). Το HS των θέσεων Hdjidimono και Kemiklitepe (μέση τιμή 0,6042 και 0,7987), ηλικίας μέσου Τουρόλιου, δηλώνουν επίσης ένα περιβάλλον ανοικτού τύπου σαβάνας. Οι θέσεις Pikermi και Perivolaki (MN12) με μέσες τιμές HS πολύ κοντά στο μηδέν (-0,0068 και -0,0420 αντίστοιχα) δηλώνουν ένα περιβάλλον μεταξύ πυκνής και αραιής φυτοκάλυψης.

| <u>Απολιθωματοφόρες θέσεις</u> | <u>Πανίδα ιππαρίων</u>         | <u>Πλήθος μετακαρπικών</u> | <u>Πλήθος μεταταρσικών</u> |
|--------------------------------|--------------------------------|----------------------------|----------------------------|
| Höwenegg                       | <i>H. primigenium</i>          | 17                         | 22                         |
| Pentalophos                    | <i>H. macedonicum</i>          | 1                          | -                          |
|                                | <i>H. cf. sebastopolitanum</i> | -                          | 2                          |
| Sinap Tepe                     | <i>H. primigenium</i>          | 4                          | 7                          |
|                                | <i>H. ankyranum</i>            | 7                          | 18                         |
| Nikiti-1                       | <i>H. cf. giganteum</i>        | 1                          | 1                          |
|                                | <i>H. macedonicum</i>          | -                          | 1                          |
| Nikiti-2                       | <i>H. philippus</i>            | 6                          | 8                          |
|                                | <i>H. macedonicum</i>          | 9                          | 6                          |
|                                | <i>H. sithonis</i>             | 2                          | 10                         |
| Ravin des Zouaves-5            | <i>H. philippus</i>            | -                          | 1                          |
|                                | <i>H. cf. mediterraneum</i>    | 2                          | 1                          |
| Hadjidimono                    | <i>H. mediterraneum</i>        | 10                         | 17                         |
|                                | <i>H. brachypus</i>            | 15                         | 15                         |
| Kemiklitepe                    | μορφή μεσαίου μεγέθους         | 1                          | 2                          |
| Perivolaki                     | <i>H. macedonicum</i>          | 4                          | 7                          |
|                                | <i>H. philippus</i>            | 1                          | 4                          |
|                                | <i>H. cf. mediterraneum</i>    | 2                          | 1                          |
| Pikermi                        | <i>H. mediterraneum</i>        | 5                          | 8                          |
|                                | <i>H. brachypus</i>            | 6                          | 7                          |

**Πίνακας 3 Πλήθος μετακαρπικών και μεταταρσικών οστών ανά θέση και είδος**

### 3.2. ΑΝΑΛΥΣΗ ΑΝΑ ΕΙΔΟΣ

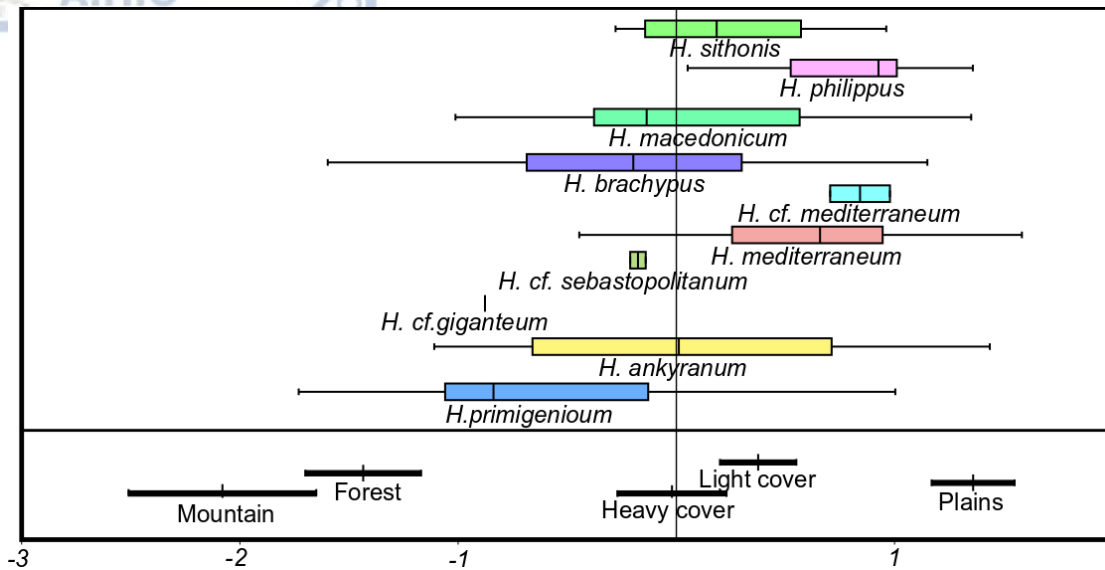
#### Τρίτο Μετακαρπικό



Σχήμα 3.2.1 Προβολή του habitat score που προέκυψε από την ανάλυση των μετακαρπικών οστών, ανά είδος.

Στο διάγραμμα του Σχ. 3.2.1 συγκρίνονται οι τιμές του Habitat Score (HS) από διάφορα είδη ιππαρίων της Ευρασίας που υπολογίστηκαν με βάση τις μετρήσεις των MC<sub>III</sub>. Τα δείγματα του *H. primigenium* δίνουν τιμές HS που αντιστοιχούν σε δασώδες περιβάλλον (μέση τιμή -0,8234). Το είδος *H. ankyranum* φαίνεται να ανταποκρίνεται σε ένα σχετικά πιο ανοιχτό περιβάλλον, πυκνής φυτοκάλυψης με μέση τιμή HS 0,0013. Το HS του *H. cf. giganteum*, που αντιπροσωπεύεται από ένα δείγμα από τη θέση Nikiti-1, έχει τιμή -0,5239, η οποία δηλώνει κλειστό περιβάλλον μεταξύ δασώδους και πυκνής φυτοκάλυψης. Το *H. mediterraneum* καθώς και το *H. cf. mediterraneum* δίνουν τιμές HS που αντιστοιχούν σε ένα περιβάλλον πεδιάδας, με μέση τιμή HS 1,4950 και 1,2059 αντίστοιχα. Το *H. brachypus* με μέση τιμή HS 0,1437 φαίνεται να ζούσε σε ένα περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης. Οι τιμές HS του *H. macedonicum* δηλώνουν περιβάλλον μεταξύ αραιής και πυκνής φυτοκάλυψης με μέση τιμή HS 0,2803, ενώ του *H. philippus* δείχνουν περιβάλλον πεδιάδας με μέση τιμή 1,4228. Τέλος, το είδος *H. sithonis* δίνει τιμές HS που αντιστοιχούν σε περιβάλλον χαμηλής φυτοκάλυψης (μέση τιμή 0,5675).

### Τρίτο Μεταταρσικό



Σχήμα 3.2.2 Προβολή του habitat score που προέκυψε από την ανάλυση των μεταταρσικών οστών, ανά είδος.

Στο διάγραμμα του Σχ. 3.2.2 συγκρίνονται οι τιμές του Habitat Score (HS) από διάφορα είδη ιππαρίων της Ευρασίας που υπολογίστηκαν με βάση τις μετρήσεις των MT<sub>III</sub>. Οι τιμές HS του *H. primigeniolum* δηλώνουν ένα περιβάλλον μεταξύ δασώδους και πυκνής βλάστησης (μέση τιμή -0,8379). Το είδος *H. ankyranum* δίνει τιμές HS που αντιστοιχούν σε περιβάλλον υψηλής φυτοκάλυψης με μέση τιμή HS 0,0113. Τα μοναδικό δείγμα του *H. cf. giganteum* από τη θέση Nikiti-1 έχει τιμή HS -0,8768 που αντιστοιχεί σε περιβάλλον μεταξύ δασώδους και πυκνής φυτοκάλυψης. Οι τιμές HS του *H. cf. sebastopolitanum* προβάλλονται δεξιότερα δηλώνοντας ένα περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης (μέση τιμή -0,1758). Ακόμη πιο ανοιχτό περιβάλλον, μεταξύ αραιής φυτοκάλυψης και πεδιάδας δίνουν τα HS του *H. mediterraneum* και *H. cf. mediterraneum* με μέση τιμή 0,6584 και 0,8418 αντίστοιχα. Τα είδη *H. brachypus* και *H. macedonicum* δίνουν τιμές HS που αντιστοιχούν σε περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης (μέση τιμή -0,1972 και -0,1359 αντίστοιχα). Οι τιμές HS του είδους *H. philippus* δηλώνουν ένα ανοιχτού τύπου περιβάλλον, μεταξύ αραιής φυτοκάλυψης και πεδιάδας (μέση τιμή 0,9263). Τέλος, το είδος *H. sithonis*, με μέση τιμή HS 0,184766062 προβάλλεται στο όριο του περιβάλλοντος αραιής και πυκνής φυτοκάλυψης.

| <u>Πανίδα ιππαρίων</u>         | <u>Απολιθωματοφόρες θέσεις</u> | <u>Πλήθος μετακαρπικών</u> | <u>Πλήθος μεταταρσικών</u> |
|--------------------------------|--------------------------------|----------------------------|----------------------------|
| <i>H. primigenium</i>          | Höwenegg                       | 17                         | 22                         |
|                                | Sinap Tepe                     | 4                          | 7                          |
| <i>H. ankyranum</i>            | Sinap Tepe                     | 7                          | 18                         |
| <i>H. cf. giganteum</i>        | Nikiti-1                       | 1                          | 1                          |
| <i>H. cf. sebastopolitanum</i> | Pentalophos                    | -                          | 2                          |
| <i>H. mediterraneum</i>        | Hadjidimovo                    | 10                         | 17                         |
|                                | Pikermi                        | 5                          | 8                          |
| <i>H. cf. mediterraneum</i>    | Ravin des Zouaves-5            | 2                          | 1                          |
|                                | Perivolaki                     | 2                          | 1                          |
| <i>H. brachypus</i>            | Hadjidimovo                    | 15                         | 15                         |
|                                | Pikermi                        | 6                          | 7                          |
| <i>H. macedonicum</i>          | Pentalophos                    | 1                          | -                          |
|                                | Nikiti-1                       | -                          | 1                          |
|                                | Nikiti-2                       | 9                          | 6                          |
|                                | Perivolaki                     | 4                          | 7                          |
| <i>H. philippus</i>            | Nikiti-2                       | 6                          | 8                          |
|                                | Ravin des Zouaves-5            | -                          | 1                          |
|                                | Perivolaki                     | 1                          | 4                          |
| <i>H. sithonis</i>             | Nikiti-2                       | 2                          | 10                         |

**Πίνακας 4 Πλήθος μετακαρπικών και μεταταρσικών οστών ανά είδος και θέση**



## 4. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ ΚΑΙ ΣΥΖΗΤΗΣΗ

### 4.1 ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Παρακάτω παρουσιάζονται συγκεντρωτικά τα αποτελέσματα της παλαιοοικολογικής ανάλυσης αρχικά για κάθε θέση και έπειτα για κάθε είδος ξεχωριστά.

#### 4.1.1. ΤΥΠΟΣ ΕΝΔΙΑΙΤΗΜΑΤΟΣ ΑΝΑ ΘΕΣΗ

- Höwenegg (HOW) : οι τιμές Habitat Score που προέκυψαν από τις μετρήσεις των μεταποδίων της θέσης, που ανήκουν στο είδος *H. primigenium*, δηλώνουν ένα κλειστό δασώδες περιβάλλον.
- Pentalophos (PNT): οι τιμές Habitat Score των δύο μεταταρσικών οστών του είδους *H. cf. sebastopolitanum* δηλώνουν δασώδες περιβάλλον, ενώ το ένα μετακαρπικό οστό του είδους *H. macedonicum*, δηλώνει ορεινό περιβάλλον.
- Sinap Tepe (SIN): τα μεταπόδια της θέσης, που ανήκουν στα είδη *H. primigenium* και *H. ankyranum* έδωσαν τιμές Habitat Score που δηλώνουν περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης.
- Nikiti-1 (NKT): οι τιμές Habitat Score που προέκυψαν από τις μετρήσεις των μεταποδίων της θέσης, που ανήκουν στα είδη *H. cf. giganteum* και *H. macedonicum*, δηλώνουν κλειστό περιβάλλον μεταξύ των τύπων δασώδους και πυκνής φυτοκάλυψης.
- Nikiti-2 (NIK): οι μετρήσεις των μεταποδίων της θέσης, που ανήκουν στα είδη *H. philippus*, *H. macedonicum* και *H. sithonis* έδωσαν τιμές Habitat Score που αντιστοιχούν σε περιβάλλον ανοικτού τύπου, αραιής φυτοκάλυψης.

- Ravin des Zouaves-5 (RZO): τα τρία μεταταρσικά οστά που μελετήθηκαν, ένα για κάθε είδος που βρέθηκε στη θέση (*H. proboscideum*, *H. philippus*, *H. cf. mediterraneum*), έδωσαν τιμές Habitat Score ανοικτού περιβάλλοντος, μεταξύ αραιής φυτοκάλυψης και πεδιάδας. Η ανάλυση των δύο μετακαρπικών του είδους *H. cf. mediterraneum* έδωσε επίσης περιβάλλον ανοικτού τύπου (πεδιάδας).
- Hadjidimono (HD): το Habitat Score που προέκυψε από τα μεταπόδια των ειδών της θέσης (*H. mediterraneum*, *H. brachypus*) αντιστοιχεί σε ανοικτό περιβάλλον τύπου σαβάνας.
- Kemiklitepe (KT): οι μετρήσεις των δύο μεταταρσικών οστών της θέσης έδωσαν τιμές Habitat Score ανοικτού περιβάλλοντος τύπου σαβάνας, ενώ του ενός μετακαρπικού κλειστού τύπου περιβάλλον πυκνής βλάστησης. Το είδος/η δεν έχει προσδιοριστεί και αναφέρεται ως μορφή medium.
- Perivolaki (PER): το Habitat Score που υπολογίστηκε από τις μετρήσεις των μεταποδίων των ειδών της θέσης (*H. philippus*, *H. macedonicum* και *H. cf. mediterraneum*) δηλώνει περιβάλλον μεταξύ αραιής και πυκνής φυτοκάλυψης.
- Pikermi (PIK): τα μεταταρσικά οστά της θέσης δίνουν τιμές Habitat Score περιβάλλοντος μεταξύ των τύπων αραιής και πυκνής φυτοκάλυψης, ενώ τα μεταταρσικά δίνουν ένα πιο κλειστό περιβάλλον μεταξύ δασώδους και πυκνής φυτοκάλυψης. Τα μεταπόδια ανήκουν στα είδη *H. mediterraneum* και *H. brachypus*.

#### 4.1.2. ΤΥΠΟΣ ΕΝΔΙΑΙΤΗΜΑΤΟΣ ΑΝΑ ΕΙΔΟΣ

- *H. primigenium*: οι τιμές Habitat Score, οι οποίες προέρχονται από τις θέσεις Hõwenegg και Sinap Tepe που προκύπτουν από τις μετρήσεις των μεταταρσικών οστών, αντιστοιχούν σε ένα περιβάλλον μεταξύ δασώδους και πυκνής φυτοκάλυψης, ενώ των μετακαρπικών σε ακόμη πιο κλειστό δασώδες περιβάλλον.
- *H. ankyranum*: οι τιμές Habitat Score που υπολογίστηκαν από τα μεταπόδια του είδους, αποκλειστικά από τη θέση Sinap Tepe, είναι πολύ κοντά στο μηδέν και δηλώνουν κλειστό περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης.
- *H. cf. giganteum*: το Habitat Score του είδους, που αντιπροσωπεύεται από δύο μεταπόδια της θέσης Nikiti-1 δηλώνει κλειστό περιβάλλον μεταξύ δασώδους και πυκνής φυτοκάλυψης.
- *H. cf. sebastopolitanum*: το είδος αντιπροσωπεύεται μόνο από μεταταρσικά οστά από τη θέση Pentalophos, το Habitat Score των οποίων αντιστοιχεί σε περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης.
- *H. mediterraneum*: τα μεταταρσικά του είδους δίνουν τιμές Habitat Score ανοιχτού περιβάλλοντος, μεταξύ αραιής φυτοκάλυψης και πεδιάδας, ενώ τα μετακαρπικά δηλώνουν ακόμη πιο ανοιχτό περιβάλλον τύπου πεδιάδας. Τα μεταπόδια προέρχονται από τις θέσεις Pikermi και Hadjidimono.
- *H. cf. mediterraneum*: όπως και στο *H. mediterraneum*, οι τιμές Habitat Score δίνουν ανοιχτό περιβάλλον μεταξύ αραιής φυτοκάλυψης και πεδιάδας για τα μεταταρσικά και τύπου πεδιάδας για τα μετακαρπικά. Τα μεταπόδια προέρχονται από τις θέσεις Ravin des Zouaves-5 και Perivolaki.

- *H. brachypus*: η ανάλυση των μετρήσεων των μεταποδίων του είδους, από τις θέσεις Hadjidimono και Pikermi δίνει τιμές Habitat Score που δηλώνουν περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης.
- *H. macedonicum*: το Habitat Score των μεταταρσικών οστών του είδους, από τις θέσεις Nikiti-1, Nikiti-2 και Perivolaki αντιστοιχεί σε περιβάλλον πυκνής φυτοκάλυψης ενώ των μετακαρπικών από τις θέσεις Pentalophos, Nikiti-2 και Perivolaki, σε περιβάλλον μεταξύ αραιής και πυκνής φυτοκάλυψης.
- *H. philippus*: οι μετρήσεις των μεταταρσικών οστών του είδους, από τις θέσεις Nikiti-2, Ravin des Zouaves-5 και Perivolaki δίνουν τιμές Habitat Score που δηλώνουν ανοιχτό περιβάλλον μεταξύ αραιής φυτοκάλυψης και πεδιάδας ενώ των μετακαρπικών από τις θέσεις Nikiti-2 και Perivolaki, πιο ανοιχτό περιβάλλον τύπου πεδιάδας.
- *H. sithonis*: το Habitat Score που προέκυψε από τα μεταταρσικά οστά του είδους, από τη θέση Nikiti-2 δηλώνει τύπο περιβάλλοντος μεταξύ αραιής και πυκνής φυτοκάλυψης, ενώ οι τιμές που προέκυψαν από τα μεταταρσικά της ίδιας θέσης δηλώνουν περιβάλλον πιο κοντά στον τύπο αραιής φυτοκάλυψης.

Ο υπολογισμός και η μελέτη του Habitat Score στα μεταπόδια των ιππαρίων από διάφορες θέσεις της Αν. Μεσογείου, που χρονολογούνται στο Βαλλέζιο και Τουρόλιο, έδειξε μια μορφολογική αλλαγή στα μεταπόδια η οποία συνδέεται με μια αλλαγή στο περιβάλλον. Ήταν γνωστό από παλαιότερα ότι τα μεταπόδια των ιππαρίων του Βαλλέζιου ήταν πιο κοντά και εύρωστα σε σχέση με αυτά του Τουρόλιου. Τα τελευταία είχαν πιο επιμήκη και λεπτά μεταπόδια. Η μορφολογία αυτή των μεταποδίων είχε συνδεθεί με το περιβάλλον διαβίωσης των διαφόρων ειδών (e.g. Gromova 1952; Forstén 1968; Sondaar 1971). Η μελέτη των οικομορφολογικών χαρακτήρων των μεταποδίων των ιππαρίων έγινε πιο αναλυτικά τα τελευταία χρόνια με βάση νέες μεθόδους και έδωσε πιο σαφή στοιχεία για το παλαιοπεριβάλλον. Πράγματι από την εφαρμογή μιας των μεθόδων αυτών (βαθμός ενδιαιτήματος= Habitat Score) για μια σειρά ιππαρίων του Βαλλέζιου/Τουρόλιου της ανατολικής Μεσογείου διαπιστώνεται μία σταδιακή αλλαγή του περιβάλλοντος προς έναν πιο ανοικτό τύπο όσο προχωράμε σε θέσεις νεότερης ηλικίας. Σε γενικές γραμμές το σχετικά κλειστό και πιο υγρό περιβάλλον του Βαλλέζιου γίνεται ανοικτό και πιο ξηρό κατά τη διάρκεια του Τουρόλιου, όπως δείχνουν οι αντίστοιχες τιμές Habitat Score των μεταποδίων που αναλύθηκαν.

Η αλλαγή του παλαιοπεριβάλλοντος στο Βαλλέζιο/Τουρόλιο στην ανατολική Μεσόγειο επιβεβαιώνεται από την μελέτη των πανίδων θηλαστικών (e.g. Bonis et al. 1992, 1994; Fortelius et al. 1996, Koufos 2006b, Kostopoulos 2009, Ataabadi et al. 2010 κ.ά.). Ιδιαίτερα στο χώρο της Ν. Βαλκανικής μελέτες έδειξαν ότι πράγματι υπήρξε μια περιβαλλοντολογική αλλαγή στο όριο Βαλλέζιου/Τουρόλιου. Μελέτες επίσης προσδιορισμού της παλαιοθερμοκρασίας και παλαιοβροχόπτωσης επιβεβαιώνουν τη αύξηση και μείωση τους αντίστοιχα από το Βαλλέζιο στο Τουρόλιο (Bruch et al. 2006, 2007; Eronen and Rook 2004)

Τα αποτελέσματα της μελέτης του βαθμού ενδιαιτήματος των ιππαρίων φαίνεται να συμφωνούν με την αλλαγή του παλαιοπεριβάλλοντος που παρατηρείται στο όριο Βαλλέζιου/Τουρόλιου. Βέβαια σε μερικές περιπτώσεις ο ελάχιστος αριθμός των απολιθωμάτων δεν επιτρέπει σαφή συμπεράσματα, καθώς το στατιστικό δείγμα είναι πολύ μικρό αλλά γενικά η αλλαγή είναι εμφανής.

## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

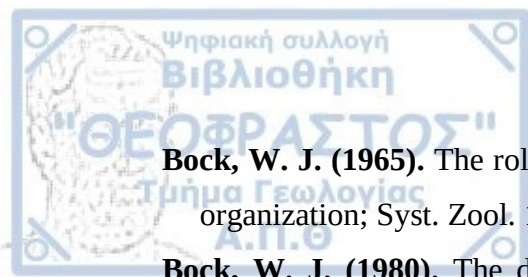
Στο όριο Βαλλέζιου - Τουρόλιου παρατηρείται στην ανατολική Μεσόγειο μια σταδιακή μετάβαση προς έναν πιο ανοιχτό τύπο περιβάλλοντος. Η αλλαγή αυτή εκδηλώνεται στην μορφολογία των μεταποδίων των ιππαρίων της περιόδου. Η παρούσα εργασία μελετά 138 μεταταρσικά και 93 μετακαρπικά οστά των ειδών *H. primigenium*, *H. ankyranum*, *H. cf. giganteum*, *H. cf. sebastopolitanum*, *H. mediterraneum*, *H. cf. mediterraneum*, *H. brachypus*, *H. macedonicum*, *H. philippus*, και *H. sithonis*. Τα δείγματα προέρχονται από τις Άνω Μειοκαινικές θέσεις Höwenegg, Pentalophos, Sinap Tepe, Nikiti-1, Nikiti-2, Ravin des Zouaves-5, Hadjidimovo, Perivolaki και Pikermi. Για τον προσδιορισμό του παλαιοπεριβάλλοντος εφαρμόστηκε η μέθοδος του Robert S. Scott για τον υπολογισμό του βαθμού ενδιαιτήματος για τα μετακαρπικά και μεταταρσικά οστά και κατασκευάστηκαν ξεχωριστά γραφήματα ανά είδος και θέση. Τα αποτελέσματα της ανάλυσης των τιμών του habitat score έδειξαν μια αλλαγή στη μορφολογία των μεταποδίων από το Βαλλέζιο στο Τουρόλιο. Η αλλαγή αυτή δηλώνει τη σταδιακή μετάβαση σε έναν πιο ανοιχτό και ξηρό τύπο ενδιαιτήματος.

## ABSTRACT

During the Vallesian-Turolian transition, a gradual change to a more open environment is observed in the Eastern Mediterranean. This change is manifested in the morphology of the metapodials of hipparrion horses of the period. In this work 138 metatarsals and 93 metacarpals have been studied. They belong to the species *H. primigenium*, *H. ankyranum*, *H. cf. giganteum*, *H. cf. sebastopolitanum*, *H. mediterraneum*, *H. cf. mediterraneum*, *H. brachypus*, *H. macedonicum*, *H. philippus*, and *H. sithonis*. The samples originated from the Eurasian Upper Miocene sites of Pentalophos 1, Nikiti-1, Nikiti-2, Ravin des Zouaves-5, Perivolaki, Pikermi (Greece) Hadjidimovo (Bulgaria), Höwenegg (Germany) and Sinap Tepe, Kemiklitepe (Turkey). The method of Robert S. Scott has been applied to calculate the habitat score for metacarpals and metatarsals of hipparrionin horses. The results showed a change in metapodial morphology from the Vallesian to the Turolian, which is considered as representing a gradual transition to more open and dry habitats.



- Abel O. (1926).** Die Geschichte der Equiden auf dem boden Nordmetikas. Verh. Zool. Bot. Ges, 74: 159-164
- Ataabadi, M.M., (2010).** The Miocene of Western Asia; fossil mammals at the crossroads of faunal provinces and climate regimes. PhD thesis, University of Helsinki, Helsinki University Print, Helsinki.
- Bernor, R. L., Koufos, G. D., Woodburne, M. & Fortelius, M., (1996).** The evolutionary history and biochronology of European and southeastern Asian late Miocene and Pliocene hipparionine horses. In: Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mittman H-W. (eds). The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas: pp. 7-46, Columbia University Press, New York.
- Bernor, R. L. & Kovar-Eder, J. & Lipscomb, D. & Rögl, F. & Sen, Sevet & Tobien, Heinz. (1988).** Systematic, stratigraphic, and paleoenvironmental contexts of first-appearing Hipparion in the Vienna Basin, Austria. Journal of Vertebrate Paleontology 8: 427-452. 10.1080/02724634.1988.10011729.
- Bernor, R. L. & Tobien, H. (1989).** Two small species of Cremohipparion (Equidae, Mammalia) from Samos, Greece. Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, 29: 207-226.
- Bernor R.L., Tobien H., Hayek L.-A.C. & Mittmann H.-W. (1997).** *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Höwenegg (Hegau, Germany). Andrias, 10: 1-230.
- Bernor, R. L. & Woodburne, M. & Van Couvering, J.A.. (1980).** A Contribution to the Chronology of Some Old World Miocene Faunas based on Hipparionine Horses. Geobios 13(5): 705-739
- Bernor, R. L. (1985).** Systematic and evolutionary relationships of the hipparionine horses from Maragheh, Iran (late Miocene, Turolian age). -Palaeovertebrata (4), 15: 173-269
- Bernor, R. L., Scott, R. S., Fortelius, M., Kappleman, J. & Sen, S., (2003).** Systematics and evolution of the late Miocene Hipparions from Sinap, Turkey. In: Fortelius M., Kappleman J., Sens S., Bernor R. L. (eds). The Geology and Paleontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey, pp. 220–281 Columbia University Press. New York.



- Bock, W. J. (1965).** The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organization; *Syst. Zool.* 14: 272-287.
- Bock, W. J. (1980).** The definition and recognition of biological adaptation; *Am. Zool.* 20: 217-227
- Bock, W. J. (1990).** From Biologische Anatomie to Ecomorphology (Proc. 3rd International Congr. Vertebrate Morphology); *Netherl. J. Zool.* 40: 254-277
- Bock, W. J. (1994).** Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences.* 19: 403-413. 10.1007/BF02703177.
- Bonis, De L., Bouvrain, G., Geraads, D. & Koufos, G. D. (1992).** Diversity and palaeoecology of Greek late Miocene mammalian faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 91: 99-121.
- Bonis, L. de, Bouvrain, G., Geraads, D., Koufos, G. D., Sen, S., Tassy, P., (1994).** Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe (Turquie). 11. Biochronologie, paléoécologie et relations paléobiogéographiques. In: Sen, S. (Ed.), *Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe (Turquie)*. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 4e ser., sect. C 16: 225-240.
- Böhme, M., Spassov, N., Ebner, M., Geraads, D., Hristova, L., et al. (2017).** Messinian age and savannah environment of the possible hominin *Graecopithecus* from Europe. *PLOS ONE* 12(5): e0177347.
- Bruch, A. A., Uhl, D., Mosbrugger, V., (2007).** Miocene climate in Europe-Patterns and evolution. A first synthesis of NECLIME. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 253: 1-7.
- Bruch, A. A., Utescher, T., Mosbrugger, V., Gabrielyan, I., Ivanov, D. A., (2006).** Late Miocene climate in the circum-Alpine realm -a quantitative analysis of terrestrial palaeofloras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 238: 270-280.
- Camp, C.L. & Smith, N. (1942).** Phylogeny and functions of the digital ligaments of the horse. *Memoirs of the University of California* 13: 69-124.
- Eisenmann, V. (1995).** What metapodial morphometry has to say about some Miocene hipparions. In: Vrba E. S., Denton G. H., Partridge T. C. & Burckle L. H. (eds): *Palaeoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*: pp. 48-162, Yale University Press, New Haven and London.

- Eronen, J. T., Rook, L., (2004).** The Mio-Pliocene European primate fossil record: dynamics and habitat tracking. *Journal of Human Evolution* 47: 323-341.
- Forstén A. M. (1999).** Snout proportions in some Eurasian hipparions (mammalian, Equidae): taxonomic and functional implications. *Geodiversitas*, 21 (2): 255-278, Paris.
- Forstén, A. M. (1968).** Revision of the palearctic *Hipparion*. *Acta Zool. Fenn.* 119: 119- 134.
- Forstén, A. M. (1980).** How many *Hipparion* species at Samos? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 7: 391–396.
- Fortelius, M., Werdelin, L., Andrews, P., Bernor, R. L., Gentry, A., Humphrey, L., Mittmann, H-W., Viranta, S., (1996).** Provinciality, diversity, turnover and palaeoecology in land mammal faunas of the late Miocene of Western Eurasia. . In: Bernor, R. L., Fahlbusch, V., Mittmann, H.-W. (Eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, pp. 414-448. Columbia University Press, New York..
- Geraads D., Spassov N., Hristova L., Markov G. & Tzankov T. (2011).** Upper Miocene mammals from Strumyani, South-Western Bulgaria. *Geodiversitas* 33 (3): 451-484.
- Gregory, W.K. (1912).** Notes on the principles of quadrupedal locomotion and of the mechanism of the limbs in hoofed animals. *Annals of the New York Academy of Sciences* 22: 267-294.
- Gromova, V. (1949).** Istoriya loshadei (roda Equus) v starom svete; chast II, Evolyutsiyai klassifikatsiya roda. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta* 17: 1-163.
- Gromova, V. (1952).** Le genre *Hipparion*. -Bureau de Recherches géologiques et Minières C.E.D.P, 12: 1-288.
- Hensel, R. (1962).** Über die Reste einiger Saugetierarten von Pikermi in der Münchener Sammlung. *Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften* 27: 560-569..
- Hildebrand, M. (1985).** Walking and running. In (M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem & D.B. Wake, Eds) *Functional Vertebrate Morphology*, pp. 38-57. Cambridge, Mass.: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Hristova, L., Kovachev, D. & Spassov, N. (2002).** The hipparions (Equidae, Mammalia) from the Upper Miocene locality Hadjidimovo, SW Bulgaria (in Bulgarian). *Review of the Bulgarian Geological society*, 63(1-3): 89-98.

**Hristova, L., Kovachev, D. & Spassov, N. (2003).** *Hipparion brachypus* Hensel, 1862 from Hadjidimovo, Southwestern Bulgaria (Late Miocene). *Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Sciences*. 56: 77-84

**Kappelman, J., Duncan, A., Feshea, M., Lunkka, J.-P., Ekart, D., Mcdowell, F., Ryan, T., Swisher III, C.C., (2003).** Chronology of the Sinap formation. In: Fortelius, M., Kappelman, J., Sen, S., Bernor, R.L. (Eds.), *Geology and Palaeontology of the Miocene Sinap Formation, Turkey*, pp. 41–66. Columbia University Press, New York..

**Kostopoulos, D. S. (2009).** The Pikermi Event: temporal and spatial resolution of the Turolian large mammal fauna in SE Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274: 82-95.

**Koufos G. D. (1987b).** Study of the Pikermi hipparions. Part I: Generalities and taxonomy. *Bulletin du Muséum national du Histoire naturelle Paris* 4e sér., 9, sect. C, 2: 197-252, Paris. Part II: Comparisons and odontograms. *Bulletin Museum Nationale Histoire Naturelle Paris*, 4e ser., 9, sect. C, no 3: 327-363..

**Koufos, G. D. & Kostopoulos, D. S. (1994).** The late Miocene mammal localities of Kemiklitepe (Turkey). 3. Equidae. *Bulletin du Muséum national du Histoire naturelle Paris* 4e sér., 16C: 41-80..

**Koufos, G. D. (1984).** A new *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) from the Vallesian (late Miocene) of Greece. *Paläontologische Zeitschrift*, 58 (3/4):307-317..

**Koufos, G. D. (1987a).** Study of the Turolian hipparions of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece). 1. Locality “Ravin des Zouaves-5” (RZO). *Geobios*, 20: 293- 312.

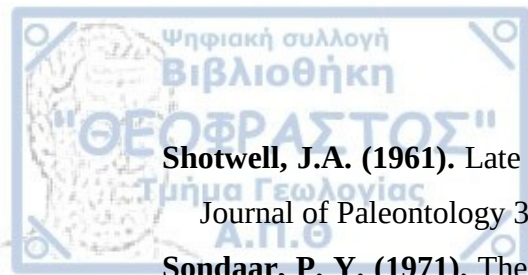
**Koufos, G. D. (2000).** New material of Vallesian hipparions (Mammalia, Perissodactyla) from the lower Axios valley, Macedonia, Greece. *Senckenbergiana lethaea*, 80: 231-255..

**Koufos, G. D. (2006a).** The Neogene mammal localities of Greece: faunas, chronology and biostratigraphy.. *Hellenic Journal of Geosciences*, 41: 183-214. 41.

**Koufos, G. D. (2006b).** Palaeoecology and chronology of the Vallesian (late Miocene) in the Eastern Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 234: 127– 145.

**Koufos, G. D. (2009).** The Neogene cercopithecids (Mammalia, Primates) of Greece. *Geodiversitas*. 31 (4): 817-850 10.5252/g2009n4a817.

- Koufos, G. D. (2016).** Neogene and Quaternary continental biostratigraphy of Greece based on mammals.. *Bulletin of the Geological Society of Greece*, 50(1): 55-64.
- Koufos, G. D., Kostopoulos, D. S., Vlachou, T. D., & Konidaris, G. E. (2016).** Palaeontology of the upper Miocene vertebrate localities of Nikiti (Chalkidiki Peninsula, Macedonia, Greece). *Synthesis. Geobios*, 49(1-2): 147–154.
- Koufos, G. D., Kostopoulos, D. S., Vlachou, T. D., (2009).** Chronology. In: Koufos, G. D. (eds.). *The Late Miocene Mammal Faunas of Mytilinii Basin, Samos Island, Greece: new collection*. *Beiträge zur Paläontologie* 31: 397-408.
- Koufos, G.D., (2013).** Neogene mammal biostratigraphy and chronology of Greece. In: Wang, X., Flynn, L.J., Fortelius, M. (Eds.), *Fossil mammals of Asia-Neogene biostratigraphy and chronology*, pp. 595–621.. *Columbia Univessity Press*, New York.
- Koufos, G.D., (2016).** Palaeontology of the upper Miocene vertebrate localities of Nikiti (Chalkidiki Peninsula, Macedonia, Greece). *History, stratigraphy and fossiliferous sites. Geobios*. 49: 3-10. 10.1016/j.geobios.2016.01.007.
- MacFadden, J. Bruce (1992).** *Fossil Horses: Systematics, Paleobiology, and Evolution of the Family Equidae*. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Ozansoy, F. (1955).** Sur les gisements continentaux et les mammifères du Neogène et du Villafranchien d'Ankara (Turquie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 240: 992–994.
- Roth, J, & Wagner, A. (1855).** Die fissilen Knochenuberreste von Pikermi in Griechenland. *Abhandlen bayerische Akademie Wissenschaften*. 7, pp. 371-464, München.
- Scott, K. M. (1985).** Allometric trends and locomotor adaptations in the Bovidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 179: 197-288.
- Scott, K.M. (1979).** *Adaptation and Allometry in Bovid Postcranial Proportions*. Unpublished Ph.D. Dissertation thesis, Yale University.
- Scott, R. S. (2004).** The comparative paleoecology of late Miocene Eurasian hominoids. Ph.D thesis, The University of Texas at Austin
- Sen S., Koufos, G.D., Kondopoulou & L. De Bonis. (2000).** Magnetostratigraphy of the late Miocene continental deposits of the lower Axios valley, Macedonia, Greece. In: Koufos, G. D. & Ioakim, Ch. (Eds), *Mediterranean Neogene cyclostratigraphy in marine—continental deposits*, *Bull. Geol. Soc. Greece*, Athens, sp. publ., no 9: 197-206.



- Shotwell, J.A. (1961).** Late Tertiary biogeography of horses in northern Great Basin. *Journal of Paleontology* 35: 203-217.
- Sondaar, P. Y. (1971).** The Samos Hipparion. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie Wetenschappen*, B.74: 417-441.
- Sondaar, P.Y. (1968).** The osteology of the manus of fossil and recent Equidae, with special reference to phylogeny and function. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 25: 1-76.
- Swartz, S.M. (1993).** Biomechanics of primate limbs. In (D.L. Gebo, Ed) *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates*, pp. 5-42. DeKalb: Northern Illinois University Press.
- Tobien, H. (1986).** Die jungtertiaere Fossilgrabungsstaette Höwenegg in Hegau (Suedwestdeutschland). Ein Statusbericht. *Carolinea* 44: 9-34.
- Van Valkenburgh, B. (1994).** Ecomorphological Analysis of Fossil Vertebrates and Their Paleocommunities. In: Peter C. Wainwright, Stephen M. Reilly (Eds) *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*, pp. 140–144. University of Chicago Press; 1st edition..
- Villalta, J. F. & Crusafont, M. (1957).** Dos nuevas especies de Hipparion del Pikermiense espanol. *Cursos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada*, 4: 65-69.
- Woodburne, M. O. (1989).** Hipparion horses: a pattern of endemic evolution and intercontinental dispersal. In: Prothero, D.R. and Schoch. R.M., (eds). *The evolution of Perissodactyls*, pp. 197-233, Oxford University Press, New York.
- Woodburne, M. O. (2007).** Phyletic Diversification of the *Cormohipparion occidentale* complex (Mammalia, Perissodactyla, Equidae), Late Miocene, North America, and the origin of the old World *Hippotherium* Datum. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 306: 1- 138.
- Woodburne, M. O., & Bernor, R. (1980).** On Superspecific Groups of Some Old World Hipparionine Horses. *Journal of Paleontology*, 54 (6): 1319–1348.
- Βλάχου Θ. (2013).** Παλαιοντολογική, βιοστρωματογραφική και παλαιοοικολογική μελέτη των ιππαρίων του ελλαδικού χώρου. Διδακτορική διατριβή, Αριστοτέλειο Πανεπιστήμιο Θεσσαλονίκης.