

**ΕΘΝΙΚΟ ΚΑΙ ΚΑΠΟΔΙΣΤΡΙΑΚΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΑΘΗΝΩΝ  
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΓΕΩΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ  
ΤΟΜΕΑΣ ΙΣΤΟΡΙΚΗΣ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ-ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑΣ**

**ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑ ΣΠΟΝΔΥΛΩΤΩΝ**

**ΣΠΟΝΔΥΛΩΤΑ 3<sup>ο</sup> ΜΕΡΟΣ**

**Δρ Σωκράτης Ρουσιάκης**

**Επίκουρος Καθηγητής**

**ΑΜΦΙΒΙΑ**

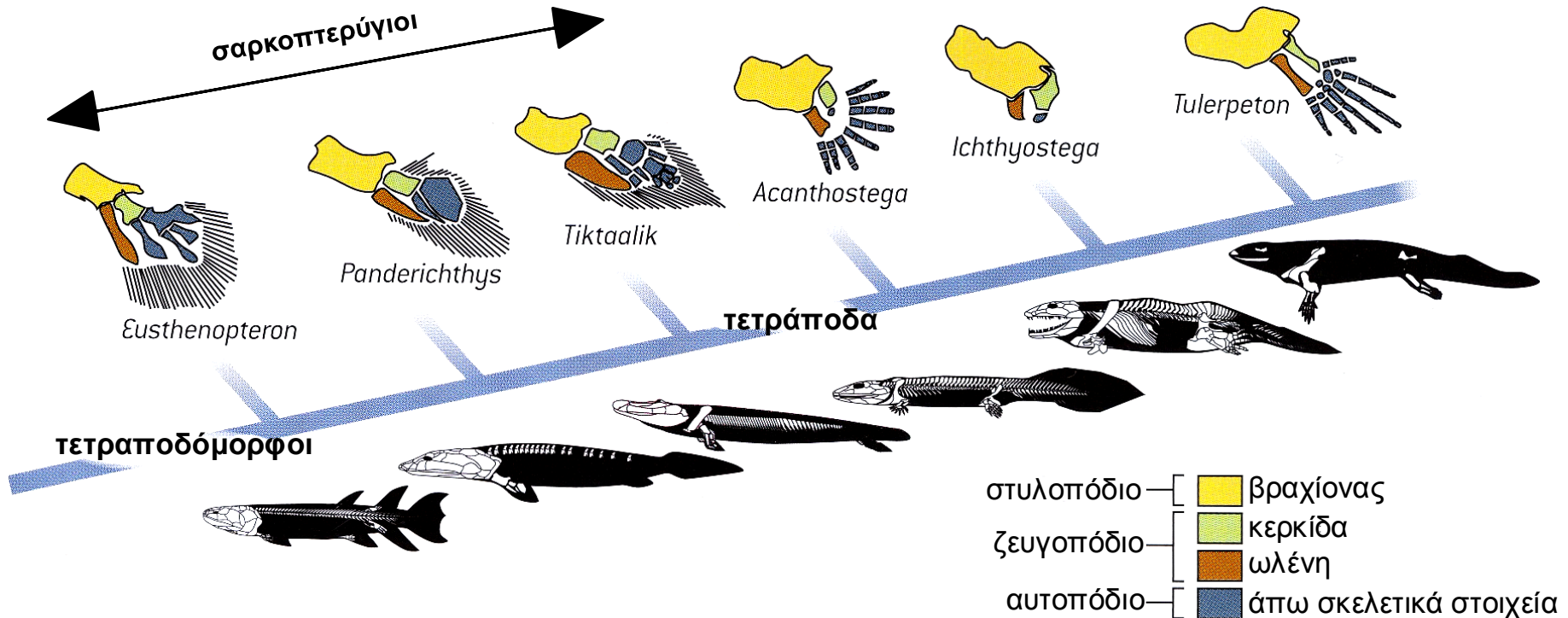
# ΟΜΟΤΑΞΙΑ ΑΜΦΙΒΙΑ (AMPHIBIA)

Τα αμφίβια είναι τα πρώτα τετράποδα. Εμφανίζονται στο **Ανώτερο Δεβόνιο**, πριν περίπου **360 εκατ. έτη** και ζουν μέχρι σήμερα. Προέρχονται από τους **σαρκοπτερύγιους ιχθύς**.

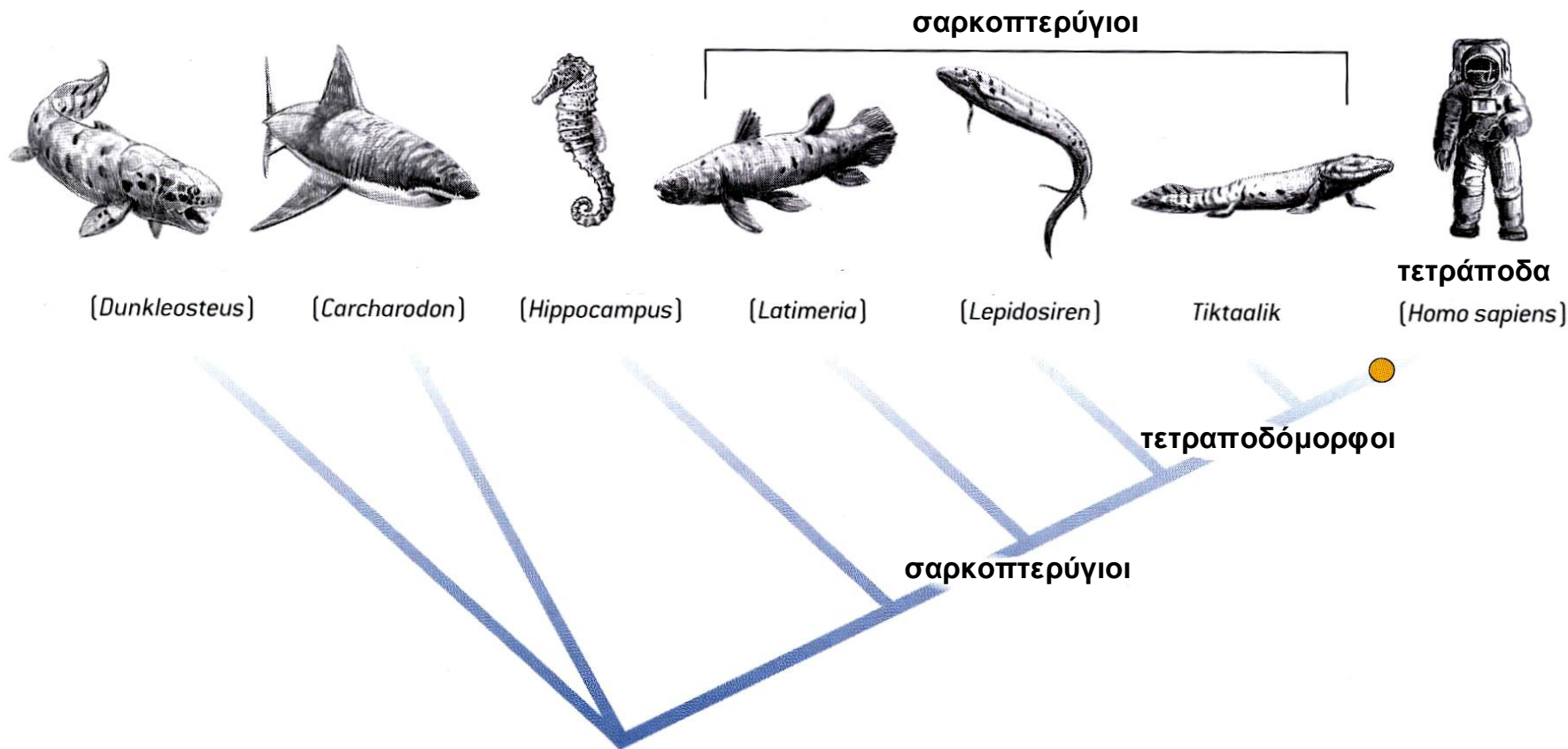
Κατά τη μετάβαση από τους σαρκοπτερύγιους στα τετράποδα παρατηρούνται:

**1)** Απώλεια σύνδεσης κεφαλής θωρακικής ζώνης, **2)** ισχυροποίηση των θωρακικών και πνευλικών ζωνών και μετατροπές της σπονδυλικής στήλης για να υποστηρίξει το βάρος του ζώου, **3)** απώλεια των οστών του κρανίου που καλύπτουν τα βράγχια, **4)** μετατροπή των πτερυγίων σε άκρα κατάλληλα για βάδιση μέσω απώλειας των δερμικών σκελετικών στοιχείων και κυριαρχίας των οστέινων σκελετικών στοιχείων.

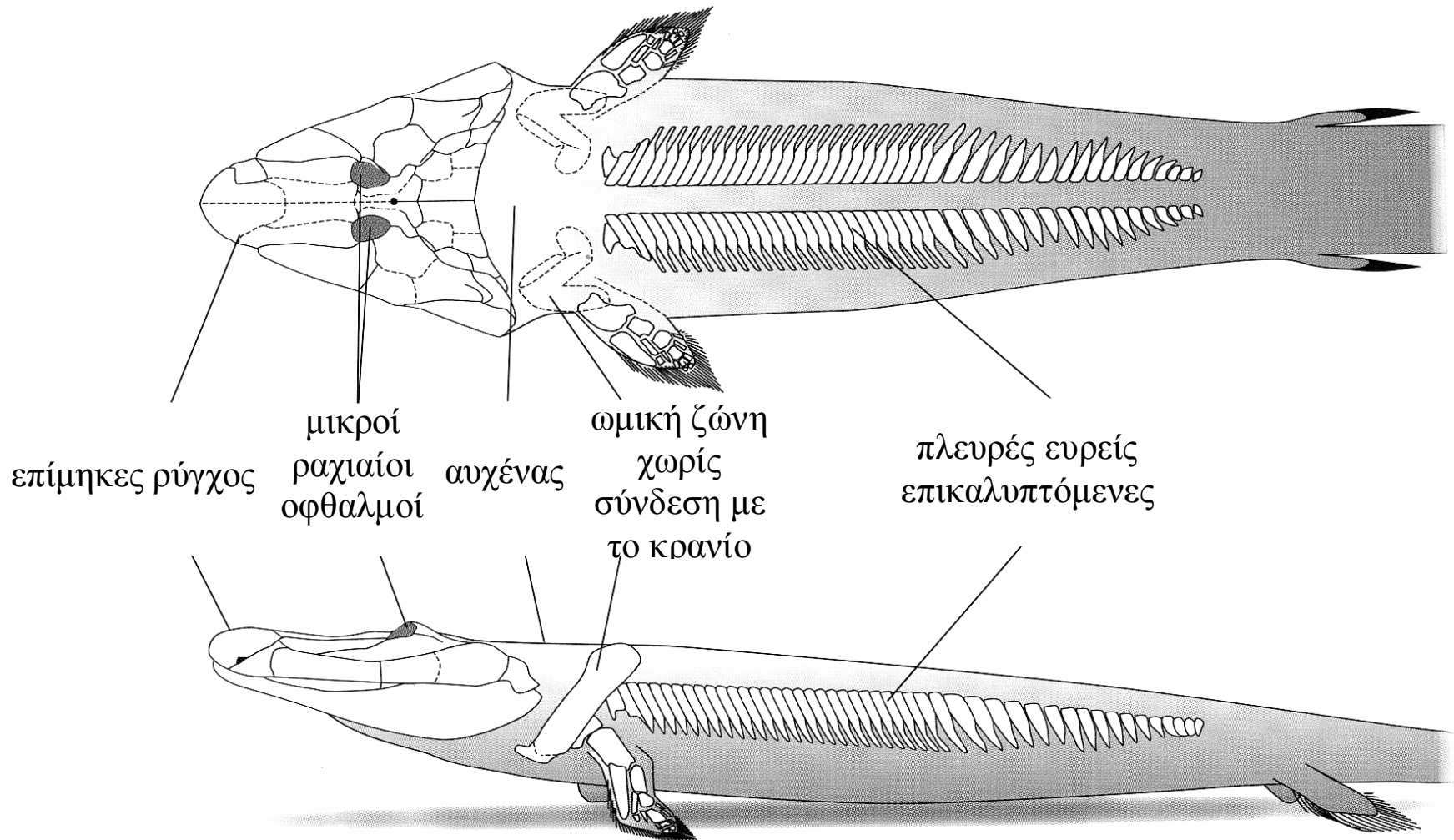
Οι αλλαγές αυτές δεν γίνονται ταυτόχρονα, αλλά σταδιακά. Έτσι, πολλά αρχέγονα αμφίβια (τετράποδα) διατηρούν βράγχια και ορισμένα από τα οστά του κρανίου που καλύπτουν τα βράγχια.



**Αλλαγές στη δομή του θωρακικού πτερυγίου μεταξύ σαρκοπτερυγίων και αρχέγονων τετραπόδων.**  
(Κατά Steyer 2009)



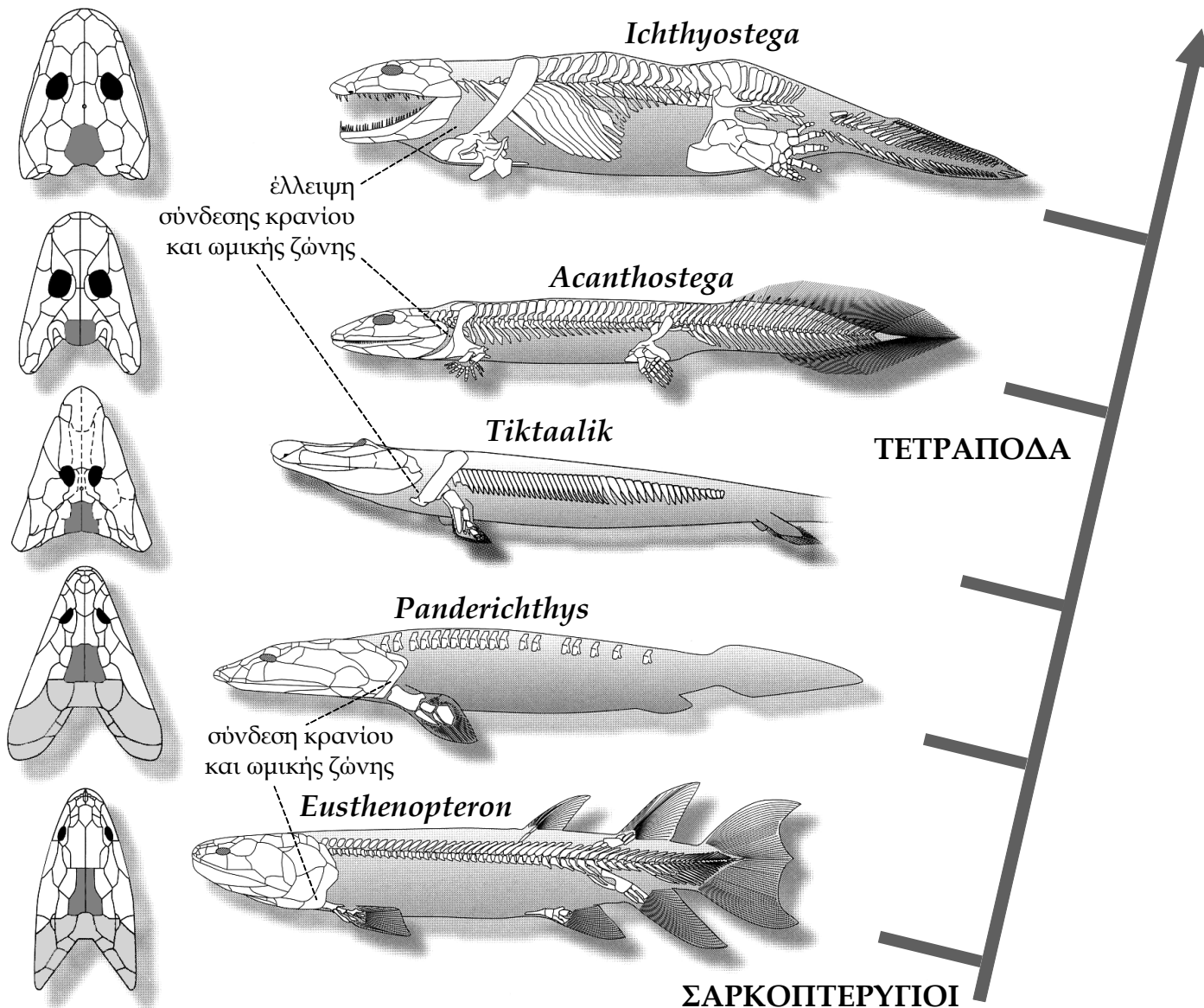
Σχέσεις συγγένειας μεταξύ ιχθύων και τετραπόδων. (Κατά Steyer 2009)



***Tiktaalik*, σαρκοπτερύγιος του Αν. Δεβονίου (περ. 375 εκατ. έτη) της Αρκτικής, θεωρούμενος ως πιθανός πρόγονος των τετραπόδων (κατά Steyer 2009).**



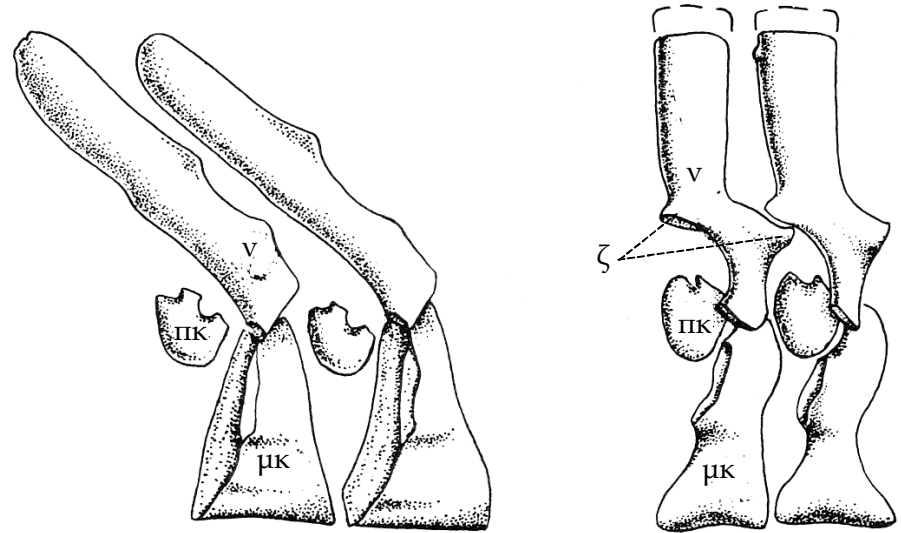
**Αναπαράσταση του *Tiktaalik*. (Steyer 2009)**



Η εξελικτική γραμμή που οδηγεί στα σύγχρονα τετράποδα περιλαμβάνει πολλά γένη του παρελθόντος που συνδέουν ανατομικώς τους ιχθύς με τα τετράποδα. Πέντε τέτοια γένη είναι ο σαρκοπτερύγιος *Eusthenopteron*, τα μεταβατικά γένη *Panderichthys* και *Tiktaalik*, και τα αρχέγονα τετράποδα *Acanthostega* και *Ichthyostega*. Οι κατόψεις των κρανίων (αριστερά) απεικονίζουν τη σταδιακή ελάττωση των οστών που επικαλύπτουν τα βράγχια (ανοικτό γκρι), και την ελάττωση του μεγέθους των οπισθοβρεγματικών οστών (σκούρο γκρι). Παρατηρείστε επίσης τη σταδιακή απώλεια σύνδεσης κρανίου και ωμικής ζώνης. Κατά Ahlberg & Clark (2006) και Steyer (2009) τροποποιημένη.

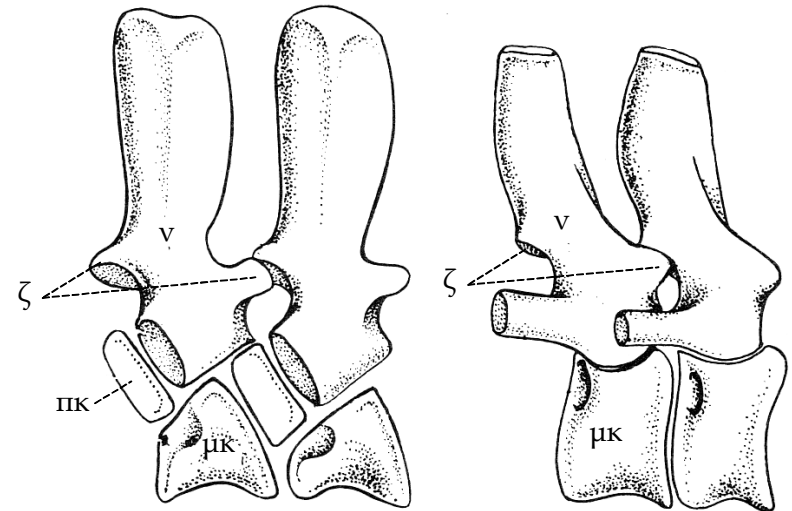
# Εξέλιξη της δομής των σπονδύλων από τους σαρκοπτερυγίους προς τα πρώτα τετράποδα

Δομή σπονδύλων σαρκοπτερυγίων και αρχέγονων τετραπόδων. Πλάγια όψη δύο σπονδύλων. Η κεφαλική κατεύθυνση είναι δεξιά. Σπόνδυλοι του **σαρκοπτερυγίου** *Eusthenopteron* (Ανώτ. Δεβόνιο) όπου το κύριο σκελετικό στοιχείο είναι το μεσοκεντρικό οστό, τα νευρικά τόξα δεν συνδέονται μεταξύ τους και το πλευροκεντρικό οστό είναι μικρό (α), του αρχέγονου τετραπόδου *Ichthyostega* (Ανώτ. Δεβόνιο) όπου τα νευρικά τόξα αναπτύσσουν ζυγαποφύσεις για τη μεταξύ τους σύνδεση (β), του χερσαίου **τεμνοσπονδύλου** *Eryops* (Πέρμιο) με σπονδύλους ραχιτομικού τύπου όπου οι ζυγαποφύσεις είναι καλώς ανεπτυγμένες και τα μεσοκεντρικά οστά ελαττώνονται αναλογικά σε μέγεθος (γ), και του εξελιγμένου **τεμνοσπονδύλου** *Mastodontosaurus* (Ανώτ. Τριαδικό) με σπονδύλους **στερεοσπονδυλικού** τύπου όπου το πλευροκεντρικό οστό έχει εξαφανιστεί (δ). Κατά Romer (1966) και Romer & Parsons (1986).



*Eusthenopteron* α

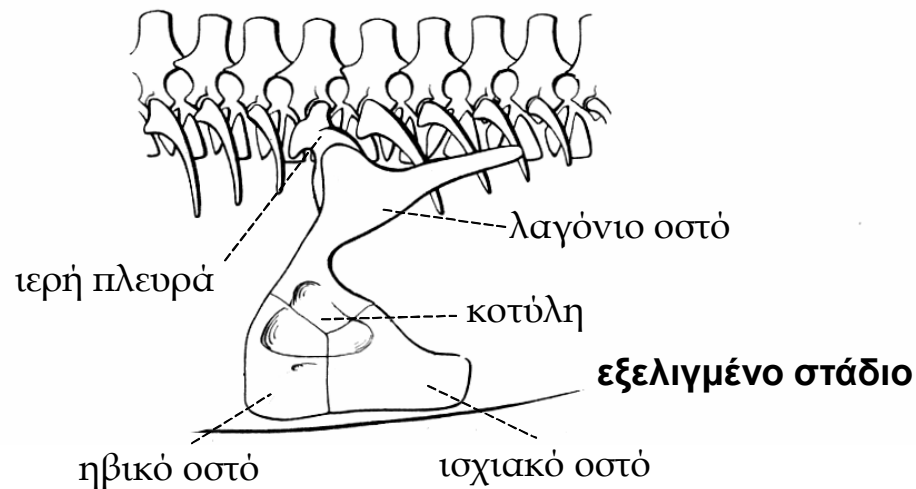
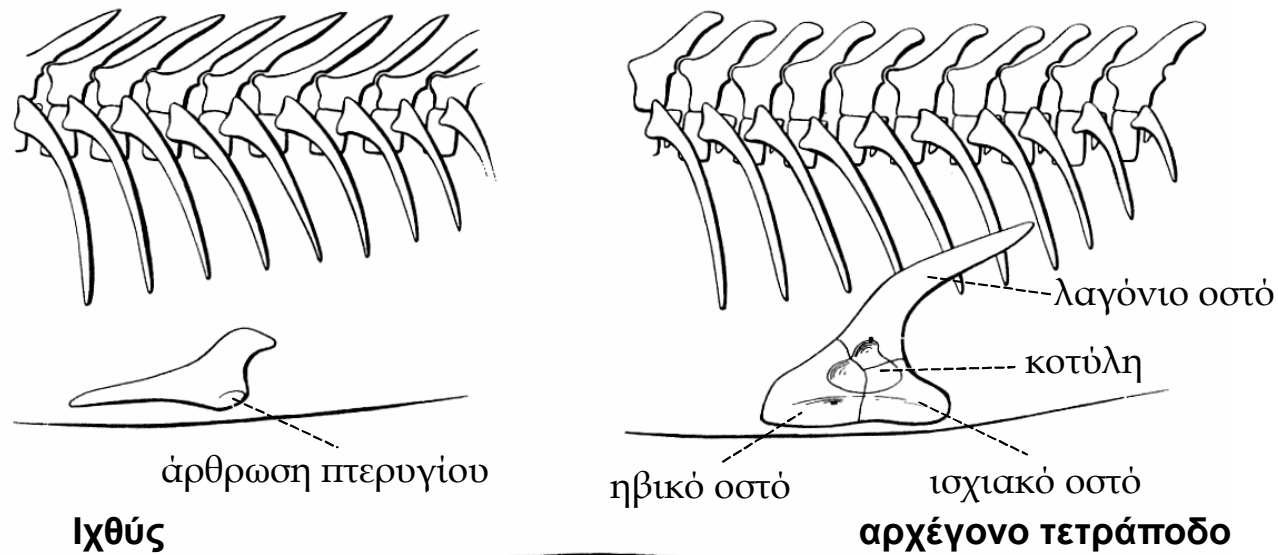
*Ichthyostega* β



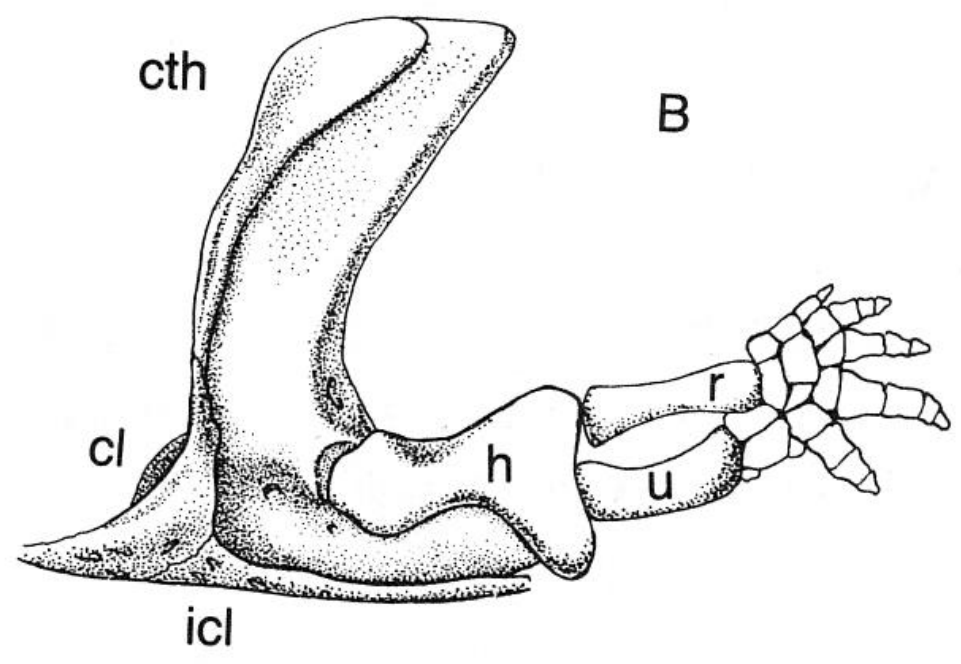
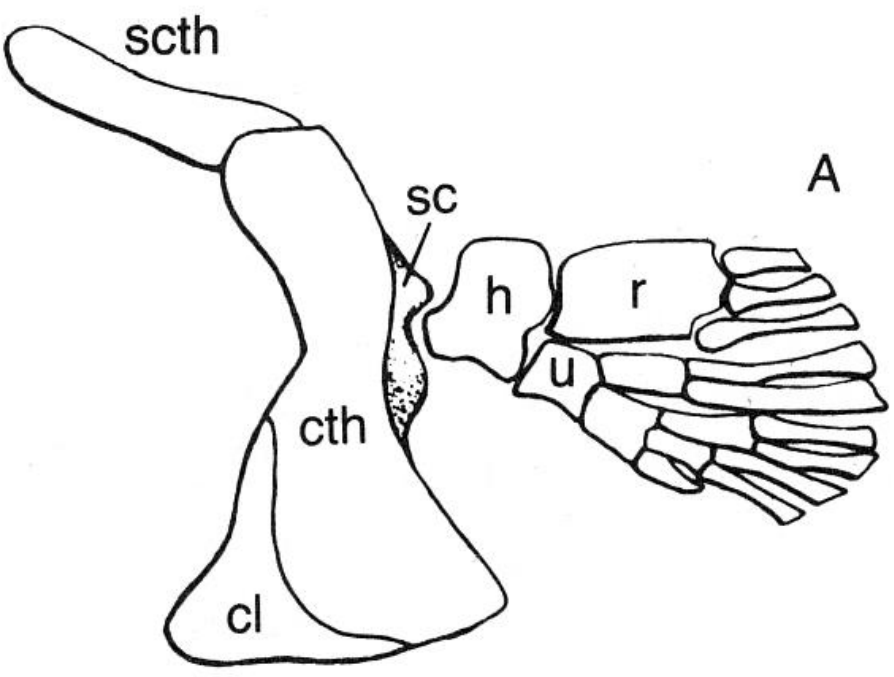
*Eryops* γ

*Mastodontosaurus* δ

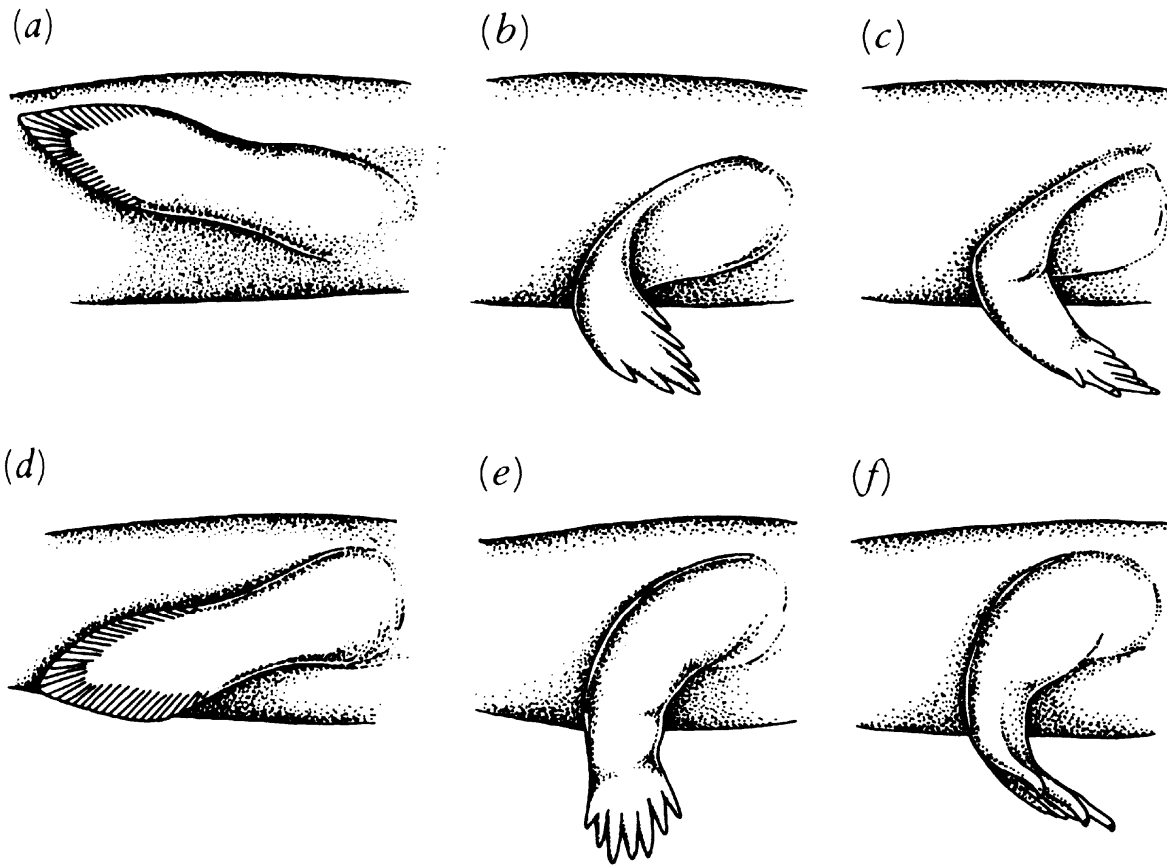




Σχηματικές αναπαραστάσεις των αλλαγών της πυελικής ζώνης και του ιερού οστού κατά την εξέλιξη από τους ιχθύες στα αμφίβια. Αριστερή πλευρική όψη. α) Πυελική ζώνη ιχθύος. β) Στάδιο αρχέγονου τετραπόδου όπου η πυελική ζώνη είναι εκτενέστερη αλλά διαθέτει τα τρία τυπικά πυελικά οστά των τετραπόδων και διαμορφωμένη κοτύλη για σύνταξη με τον μηρό. Το λαγόνιο συνδέεται με τον αξονικό σκελετό μέσω συνδέσμων. γ) Πιο εξελιγμένο στάδιο όπου το λαγόνιο συνδέεται με τον αξονικό σκελετό μέσω μιας ειδικά διαμορφωμένης ιερής πλευράς. Κατά Romer & Parsons (1986).



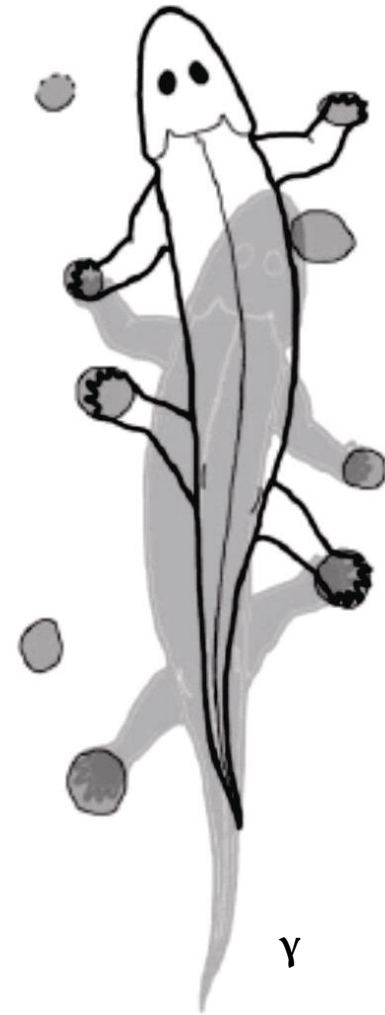
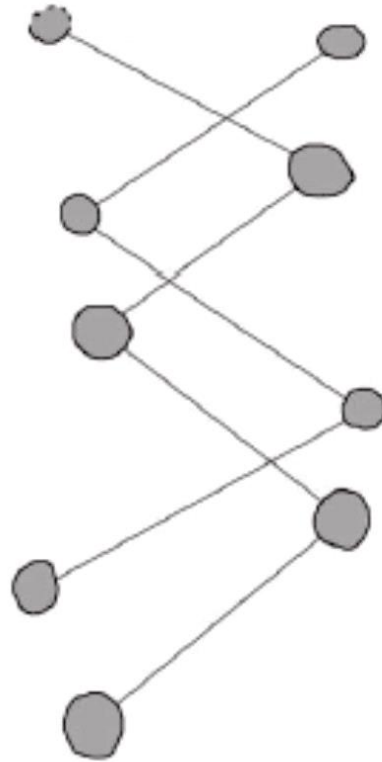
**Δομή εμπρόσθιου άκρου σαρκοπτερυγίου και αρχέγονου τετραπόδου**



**Αλλαγή στη διεύθυνση του θωρακικού και πνευλικού άκρου κατά τη μετάβαση από τους ιχθύες στα αμφίβια (Κατά Romer 1986)**



**Ίχνη βάδισης, πιθανόν τετραπόδου, ηλικίας περίπου 380 εκατ. ετών (Ιρλανδία) (κατά Steyer 2009)**



β

10 cm

γ

α

Ίχνη βάδισης αμφιβίου από το Μέσο Δεβόνιο της Πολωνίας (α), ερμηνευτικό διάγραμμα του δρασκελισμού (β), και σκαρίφημα τετραπόδου του Δεβονίου, βασισμένο στην *Acanthostega* και την *Ichthyostega*, προσαρμοσμένο στα συγκεκριμένα ίχνη. Κατά Niedzwiedzki *et al.* (2010).

# ΑΡΧΕΓΟΝΑ ΤΕΤΡΑΠΟΔΑ ΤΟΥ ΠΑΛΑΙΟΖΩΙΚΟΥ

## *Ichthyostega* και *Acanthostega*

Τα παλαιότερα γνωστά αμφίβια έχουν βρεθεί στο Ανώτερο Δεβόνιο της Γροιλανδίας και είναι ηλικίας περίπου 360 εκατ. ετών. Αποδίδονται στα γένη *Ichthyostega* και *Acanthostega*.

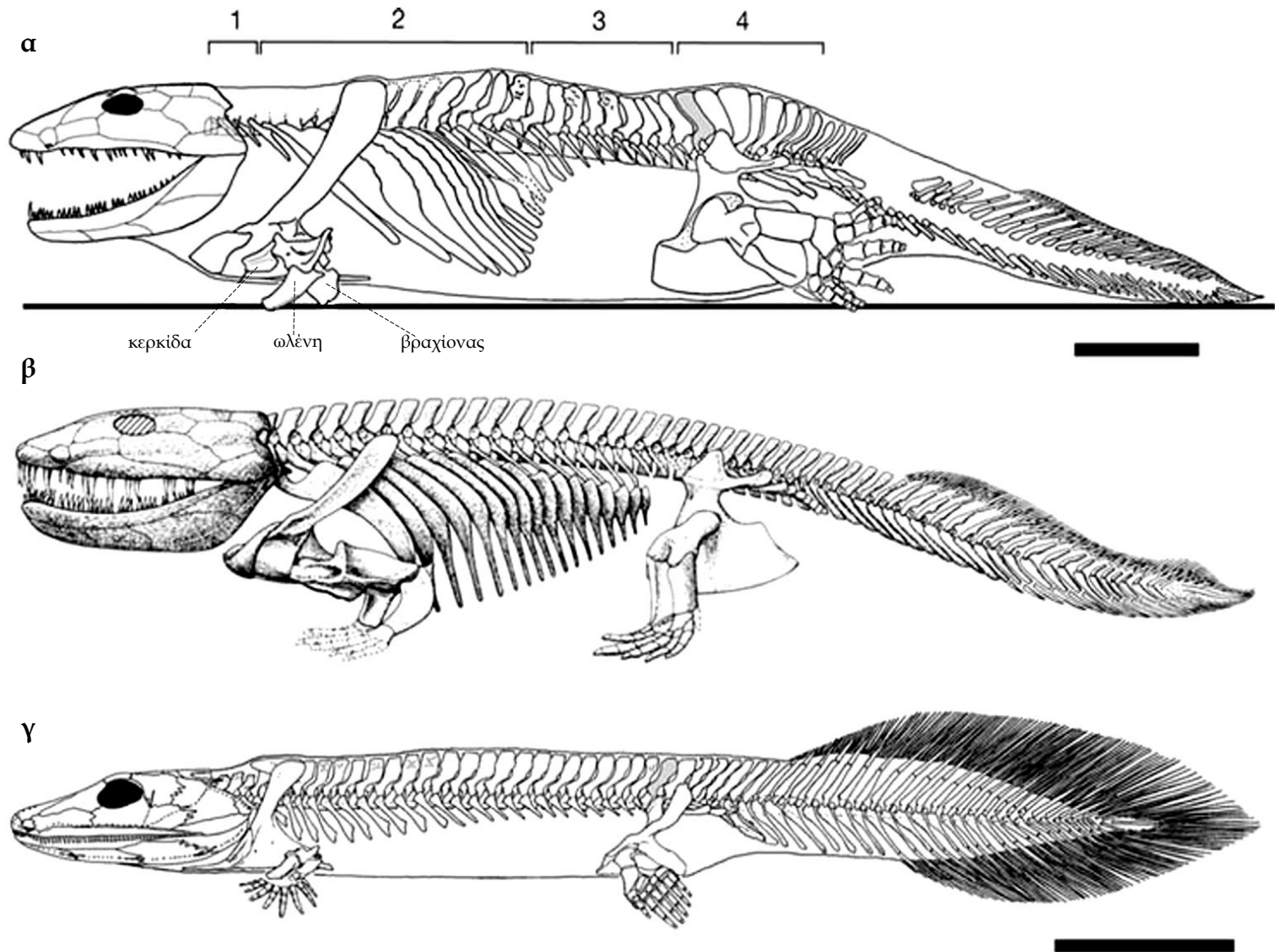
Η *Ichthyostega* χαρακτηρίζεται από εύρωστη θωρακική και πτελική ζώνη, ουραίο πτερύγιο, παρουσία βραγχίων, και ρωμαλέες αλληλοεπικαλυπτόμενες πλευρές. Η σύνδεση κρανίου θωρακικής ζώνης έχει χαθεί. Το πίσω άκρο έχει 7 δάκτυλα. Είχε μήκος μέχρι 1,5 m.

Η *Acanthostega* είναι καλύτερα γνωστή. Μοιάζει με την *Ichthyostega* αλλά: έχει λιγότερο εύρωστη θωρακική και πτελική ζώνη, λεπτές πλευρές, μεγαλύτερο ουραίο πτερύγιο, άκρα με 7-8 δάκτυλα. Είχε μήκος μέχρι 60 cm.

Σε αντίθεση με παλαιότερες απόψεις, η *Acanthostega* ήταν σχεδόν αποκλειστικά υδρόβια. Επίσης, η *Ichthyostega* ήταν κατά κύριο λόγο υδρόβια, αλλά ίσως να έκανε εξόδους στην ξηρά μετακινούμενη όπως περίπου οι φώκιες και οι ωταρίες.



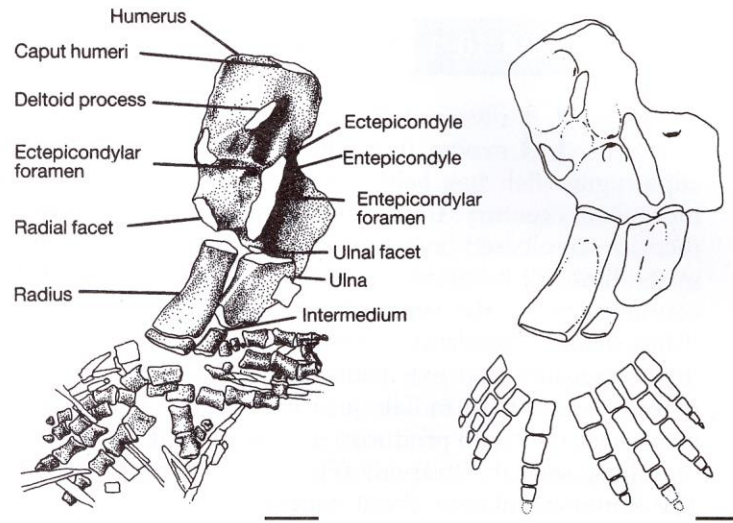
*Acanthostega gunnari*, κρανίο, πλάγια όψη. Ανώτερο Δεβόνιο, Γροιλανδία. Κατά Clack (2002).



**Σκελετικές αναπαραστάσεις της *Ichthyostega* και της *Acanthostega* σε πλευρική όψη.** α) Αναπαράσταση της *Ichthyostega* με προς τα πίσω διευθυνόμενα άκρα, αναλογικά μεγάλη θωρακική και πυελική ζώνη και βραχεία ουρά. β) παλαιότερη αναπαράσταση (κατά Jarvik 1996). 1: αυχενική μοίρα, 2: θωρακική μοίρα, 3: οσφυϊκή μοίρα, και 4: ιερή μοίρα. γ) Αναπαράσταση της *Acanthostega*. Κλίμακα 10 cm. Κατά Ahlberg *et al.* (2005).



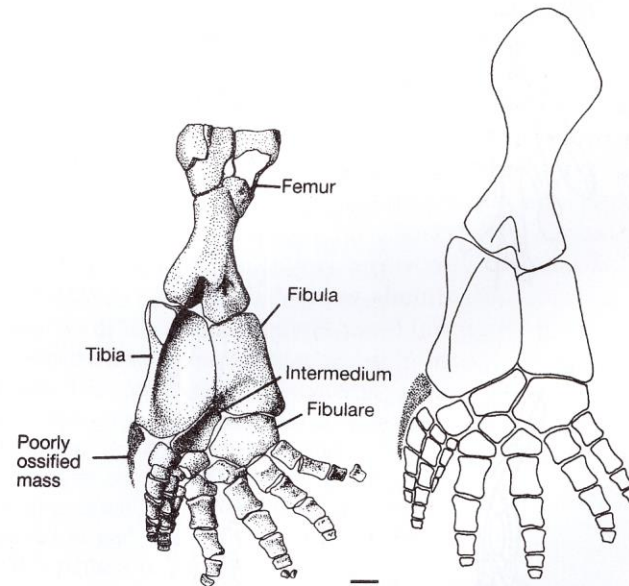
(a)



(b)

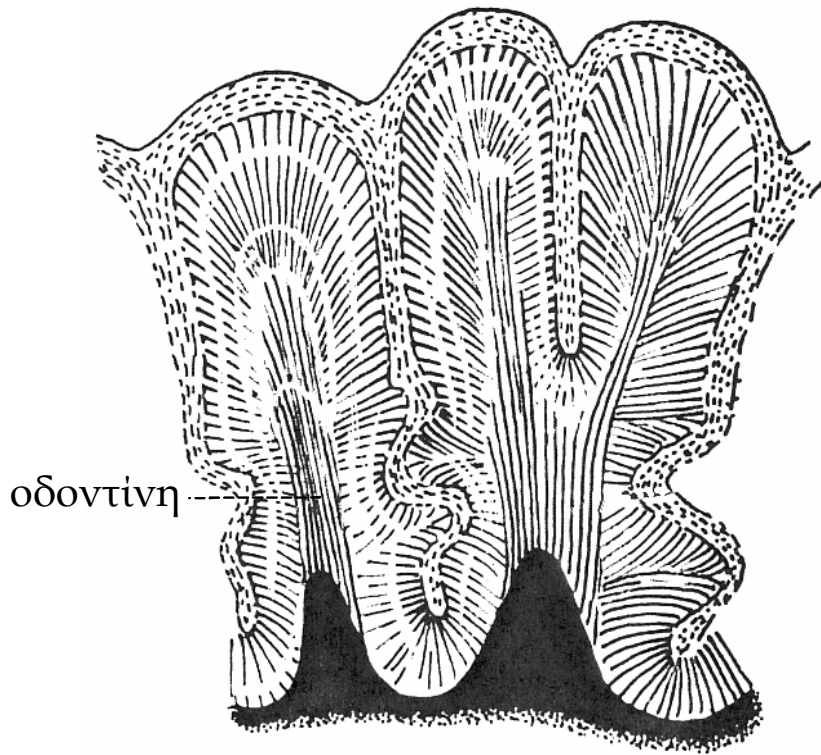
(c)

***Acanthostega*, εμπρόσθιο άκρο**

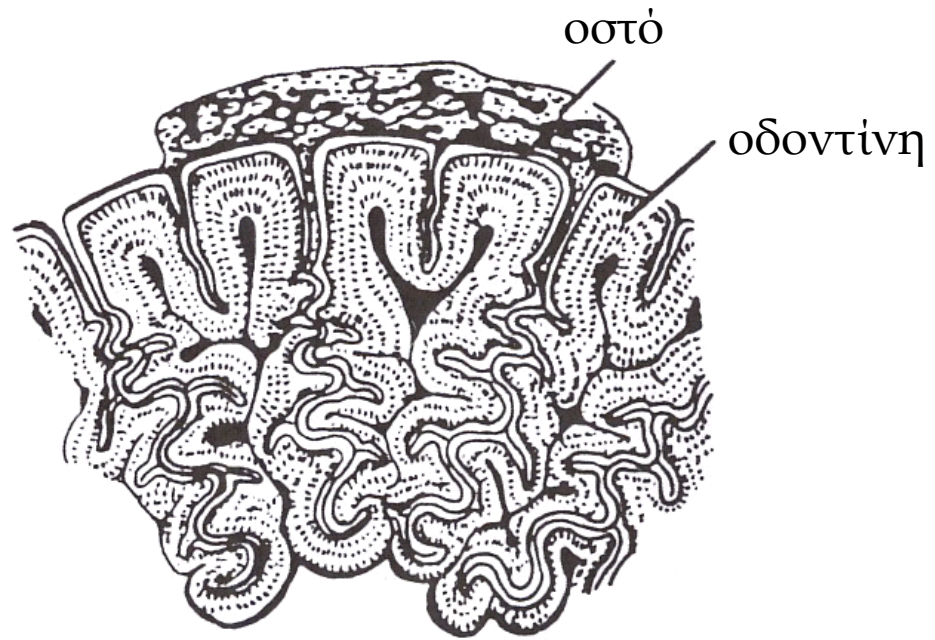


***Ichthyostega*, οπίσθιο άκρο**





**Οδοντική ιστολογία της *Ichthyostega*.** Εγκάρσια οδόντος. Κατά Janvier (1996).



**Εγκάρσια τομή οδόντος του σαρκοπτερύγιου *Panderichthys*** από το Ανώτερο Δεβόνιο της Λετονίας. Κατά Janvier (1996).

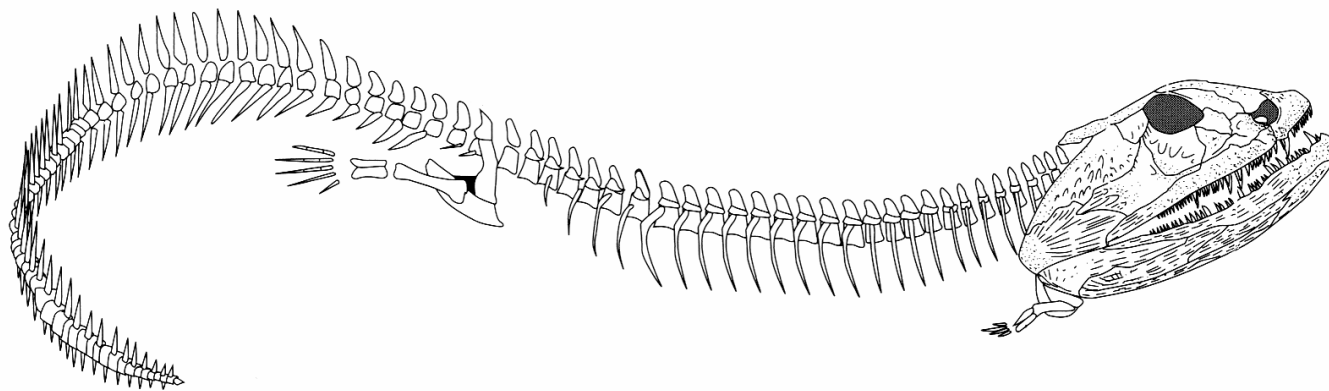


a

**Αναπαράσταση της *Acanthostega*. Κατά Steyer (2009)**



Αναπαράσταση της *Ichthyostega*. (Steyer 2009)

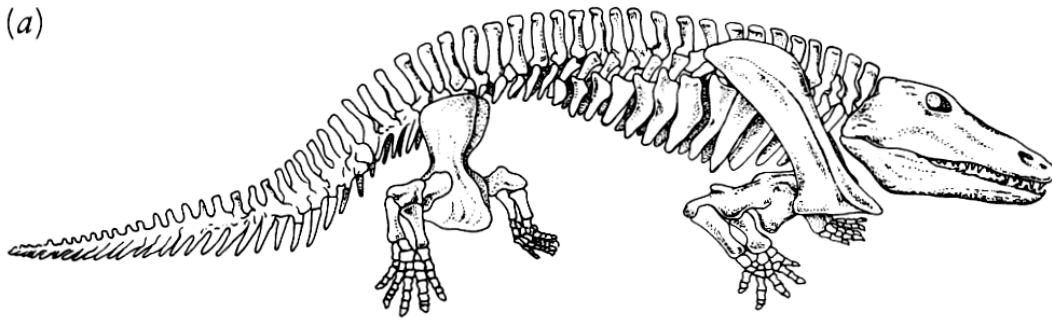


***Crassigyrinus scoticus***, Κατώτερο Λιθανθρακοφόρο (περίπου 325 εκατ. έτη), Σκωτία. Μήκος περίπου 2 m. Η κάτω γνάθος διαθέτει μεγάλη ευκινησία παρεμφερή με των φιδιών. (Κατά Steyer 2009)

# ΤΑΞΗ ΤΕΜΝΟΣΠΟΝΔΥΛΟΙ (TEMNOSPONDYLI)

## Κατώτερο Λιθανθρακοφόρο-Κατώτερο Κρητιδικό

(a)



Μοιάζουν στη μορφή με μεγάλες σαλαμάνδρες ή κροκόδειλους.

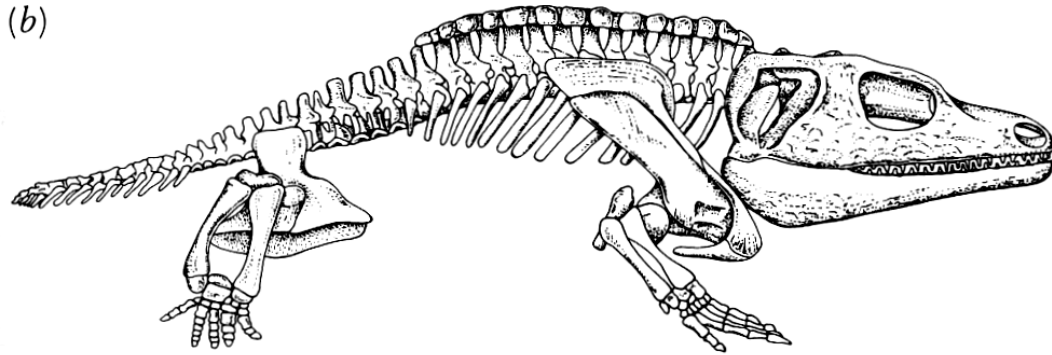
Μήκος 20 cm έως 3 m.

Υπήρχαν υδρόβιες, ημιυδρόβιες, αμφίβιες και χερσαίες μορφές.

Διακρίνονται από άλλα τετράποδα λόγω της δομής των σπονδύλων.

Το κρανίο είναι μεγάλο και διαθέτει διάφορες ακρολοφίες και ποικίλσεις.

(b)



(a) *Eryops*, Πέρμιο, Β. Αμερική. Μήκος 2 m.

(b) *Cacops*, Πέρμιο, Β. Αμερική. Μήκος 40 cm.

(Κατά Carroll 1988)



Αναπαράσταση του *Eryops*. (Steyer 2009)

# ΥΦΟΜΟΤΑΞΙΑ ΛΕΠΟΣΠΟΝΔΥΛΟΙ (LEPOSPONDYLI)

## Λιθανθρακοφόρο-Πέρμιο

Η υφομοταξία **Λεποσπόνδυλοι** περιλαμβάνει μικρόσωμα αμφίβια.

Χαρακτηρίζονται κυρίως από την **ελάττωση του μεγέθους των άκρων** και την **επιμήκυνση του σώματος**.

Αυτά τα αμφίβια ήταν χερσαία, αμφίβια ή υδρόβια, όπως και οι τεμνοσπόνδυλοι. Αντιθέτως όμως από αυτούς, κανένας λεπτοσπόνδυλος δεν έχει ανακαλυφθεί μέχρι τώρα σε αποθέσεις θαλάσσιας προέλευσης.

Διακρίνονται 4 τάξεις:

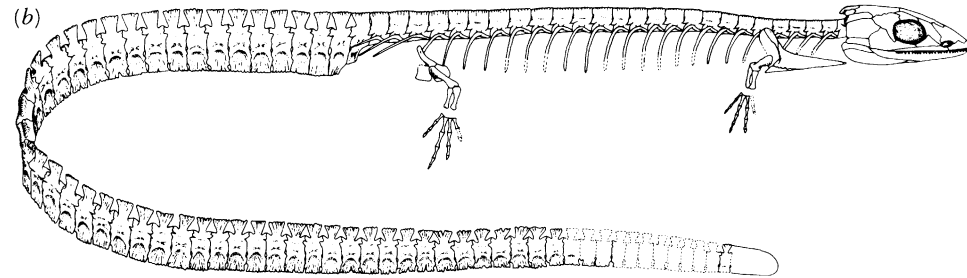
**Αϊστοποδα (Aistopoda)**

**Μικροσαύρια (Microsauria)**

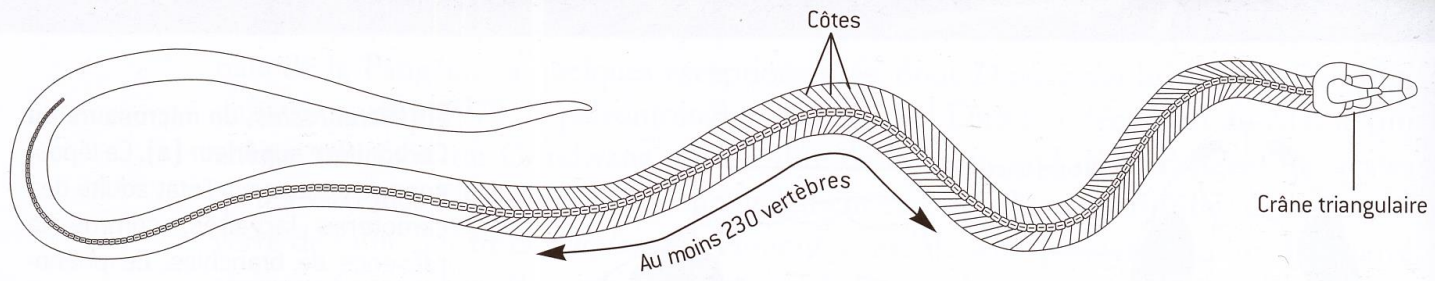
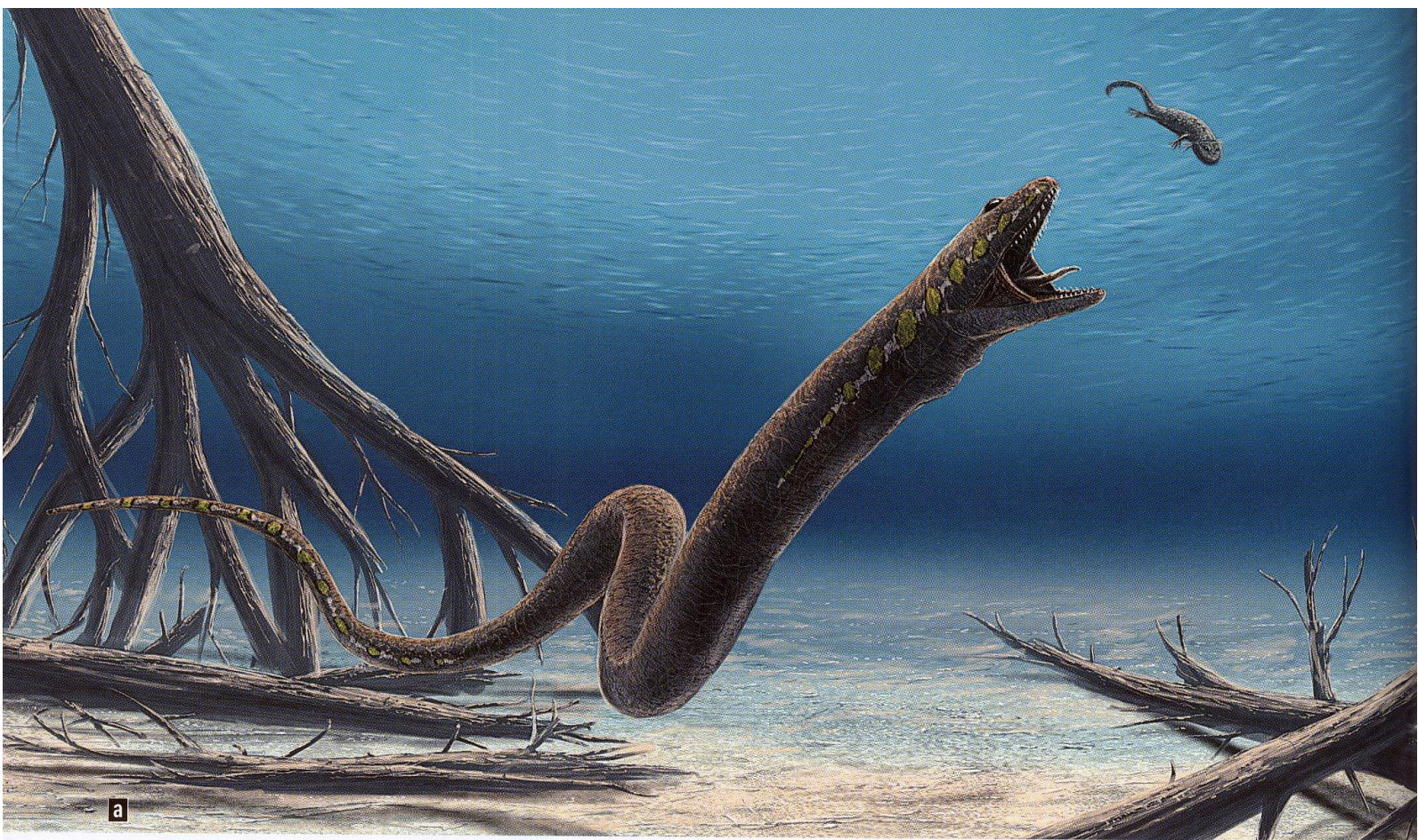
**Νεκτρίδια (Nectridea)**

**Λυσορόφια (Lysorophia)**

Σημαντικότερη και πλέον ποικιλόμορφη είναι η τάξη Μικροσαύρια.



***Ptyonius marshii*, νεκτρίδιο από το Πέρμιο των Η.Π.Α. (Κατά Carroll 1988)**

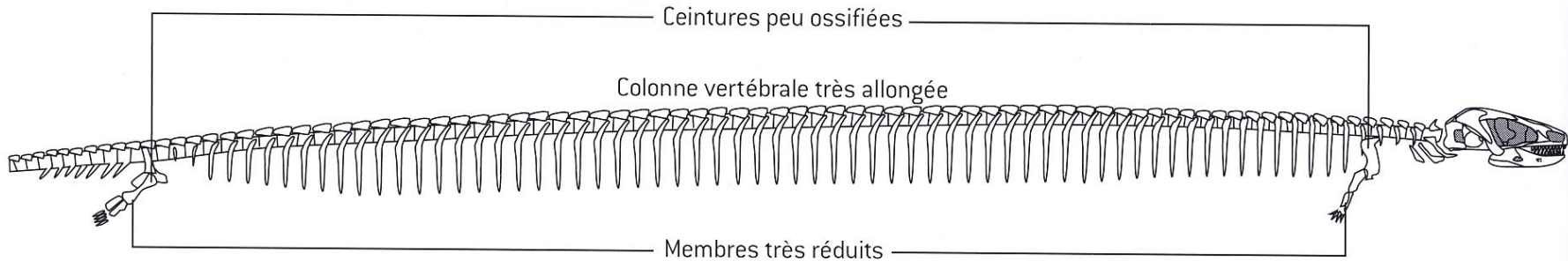


***Orhiderpeton*, λεπτοσπόνδυλος (Αϊστόποδο), Ανώτ. Λιθανθρακοφόρο, Β. Αμερική και Ευρώπη, μήκος μέχρι 70 cm. (Κατά Steyer 2009)**





a



b

***Brachydesmus*, λεπτοσπόνδυλος (Λυσορόφια), Κατ. Πέρμιο, Η.Π.Α., μήκος μέχρι 15 cm.  
(Κατά Steyer 2009)**

# ΥΦΟΜΟΤΑΞΙΑ ΛΙΣΣΑΜΦΙΒΙΑ (LISSAMPHIBIA) Κατώτερο Τριαδικό-σήμερα

Στην υφομοταξία αυτή περιλαμβάνονται οι **βάτραχοι** και **φρύνοι** (τάξη **Anura**), οι **σαλαμάνδρες** (τάξη **Urodela**), και τα **καικίλια** (τάξη **Gymnophiona** ή **Apoda**).

Αντιπροσωπεύουν τα **μόνα αρτίγονα αναμνιωτά τετράποδα**.



Αναπαράσταση του *Triadobatrachus massinoti*.  
Κατώτερο Τριαδικό, Μαδαγασκάρη (κατά Steyer  
2009).

# ΥΦΟΜΟΤΑΞΙΑ ΛΙΣΣΑΜΦΙΒΙΑ

## ΤΑΞΗ ΑΝΟΥΡΑ (ANURA) Κατώτερο Τριαδικό-σήμερα

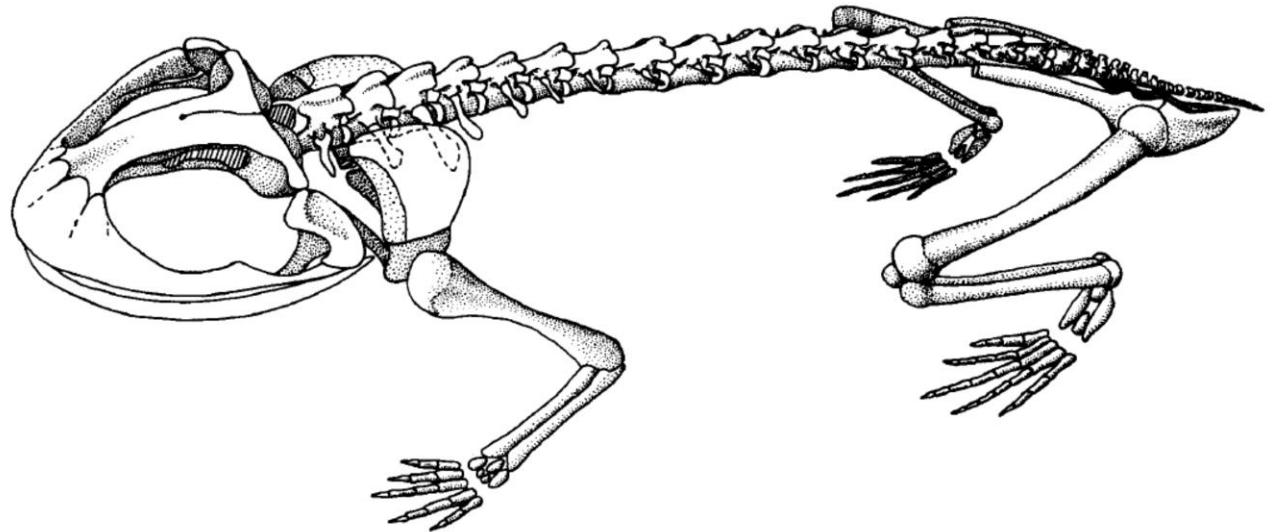
Η σπονδυλική στήλη είναι βραχεία. Ο κορμός διαθέτει μόνο 5-9 σπονδύλους, ενώ στο ενήλικο στάδιο δεν υπάρχουν ουραίοι σπόνδυλοι.

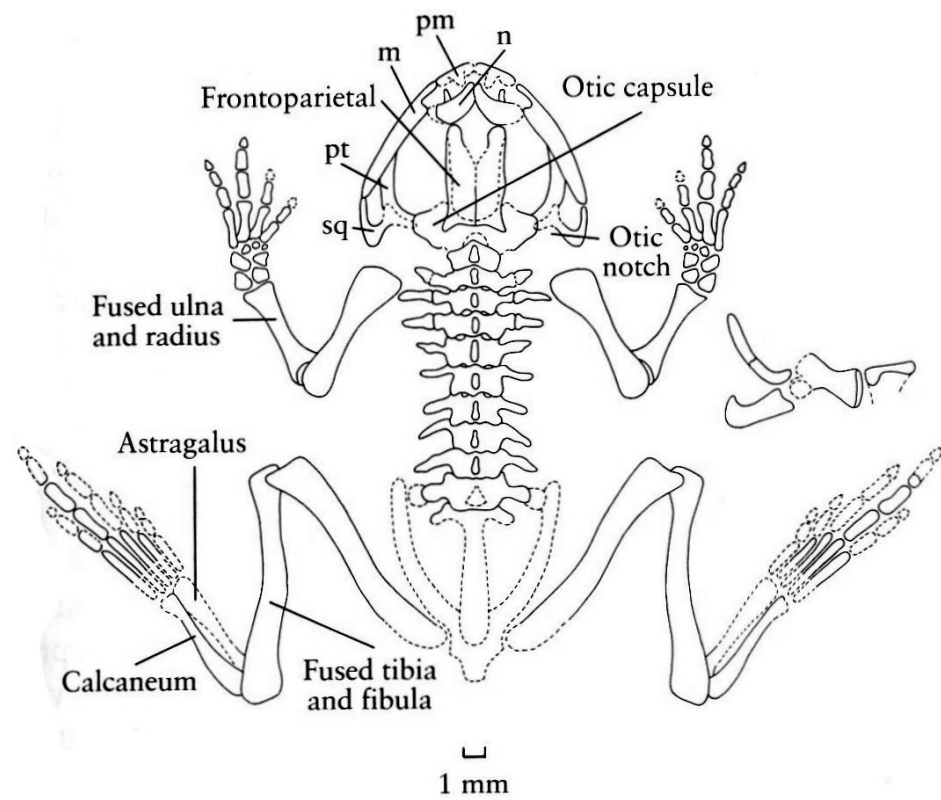
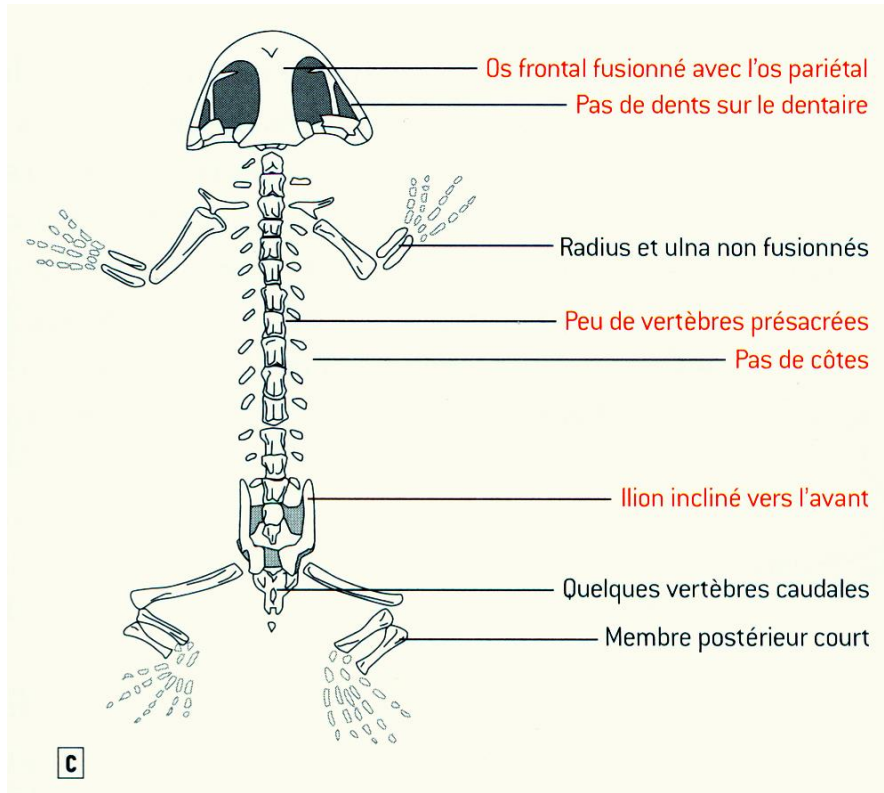
Το τμήμα της σπονδυλικής στήλης πίσω από το ιερό οστό έχει τη μορφή ράβδου και αποκαλείται **ουρόστυλος**.

Τα πίσω πόδια διαδραματίζουν πρωτεύοντα ρόλο τόσο στην χερσαία μετακίνηση όσο και στη μετακίνηση στο νερό και κινούνται ταυτοχρόνως.

Στις εξελιγμένες μορφές τα πίσω πόδια είναι σημαντικά μεγαλύτερα από τα εμπρόσθια. Επίσης παρατηρούνται συνοστεώσεις μεταξύ κερκίδας-ωλένης, και κνήμης-περόνης.

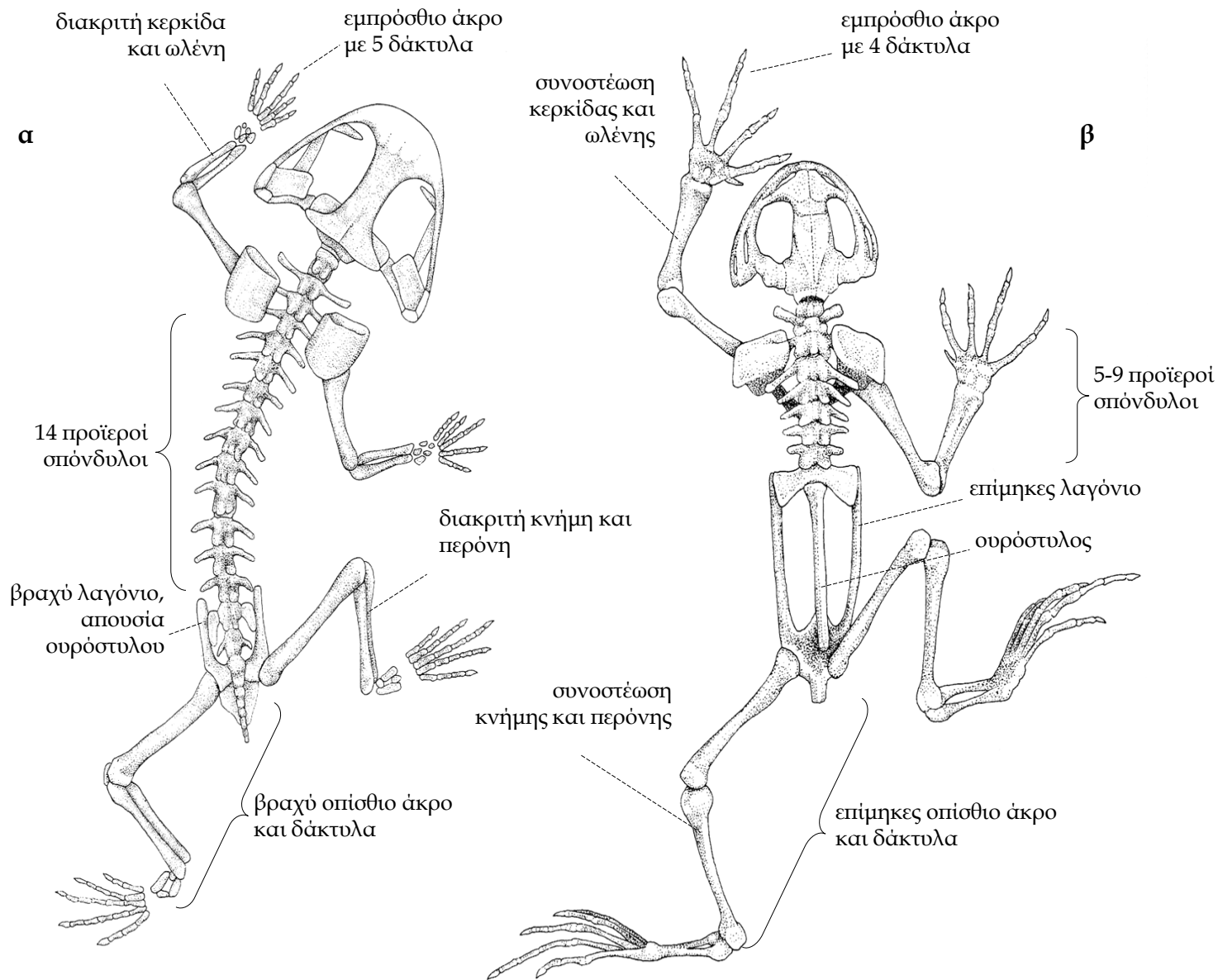
Αναπαράσταση του *Triadobatrachus massinoti*. Κατώτερο Τριαδικό Μαδαγασκάρης. Μήκος περίπου 11 cm. (Κατά Rage & Rocek 1989)



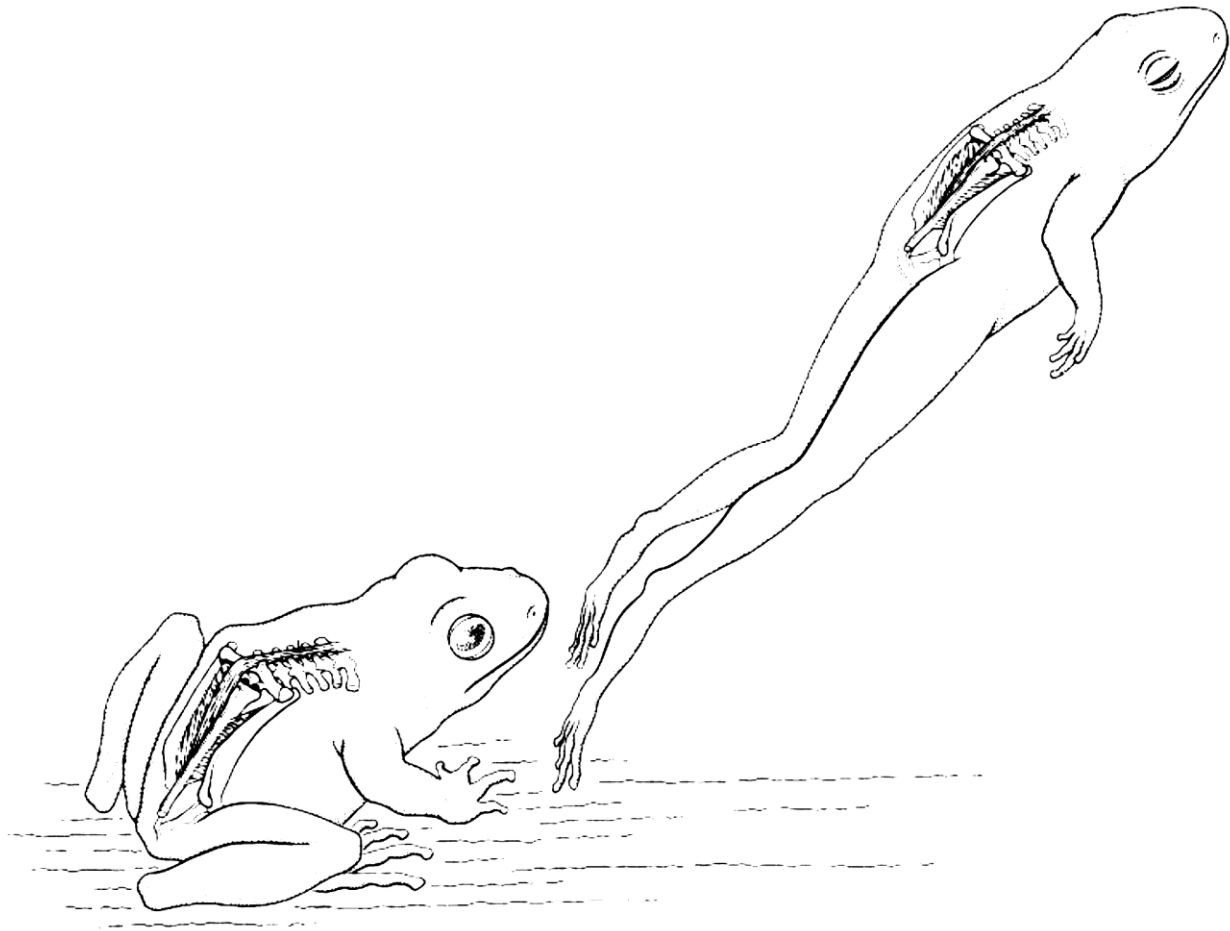


***Triadobatrachus massinoti*. Κατώτερο Τριαδικό Μαδαγασκάρης. Μήκος περίπου 11 cm. (Κατά Steyer 2009)**

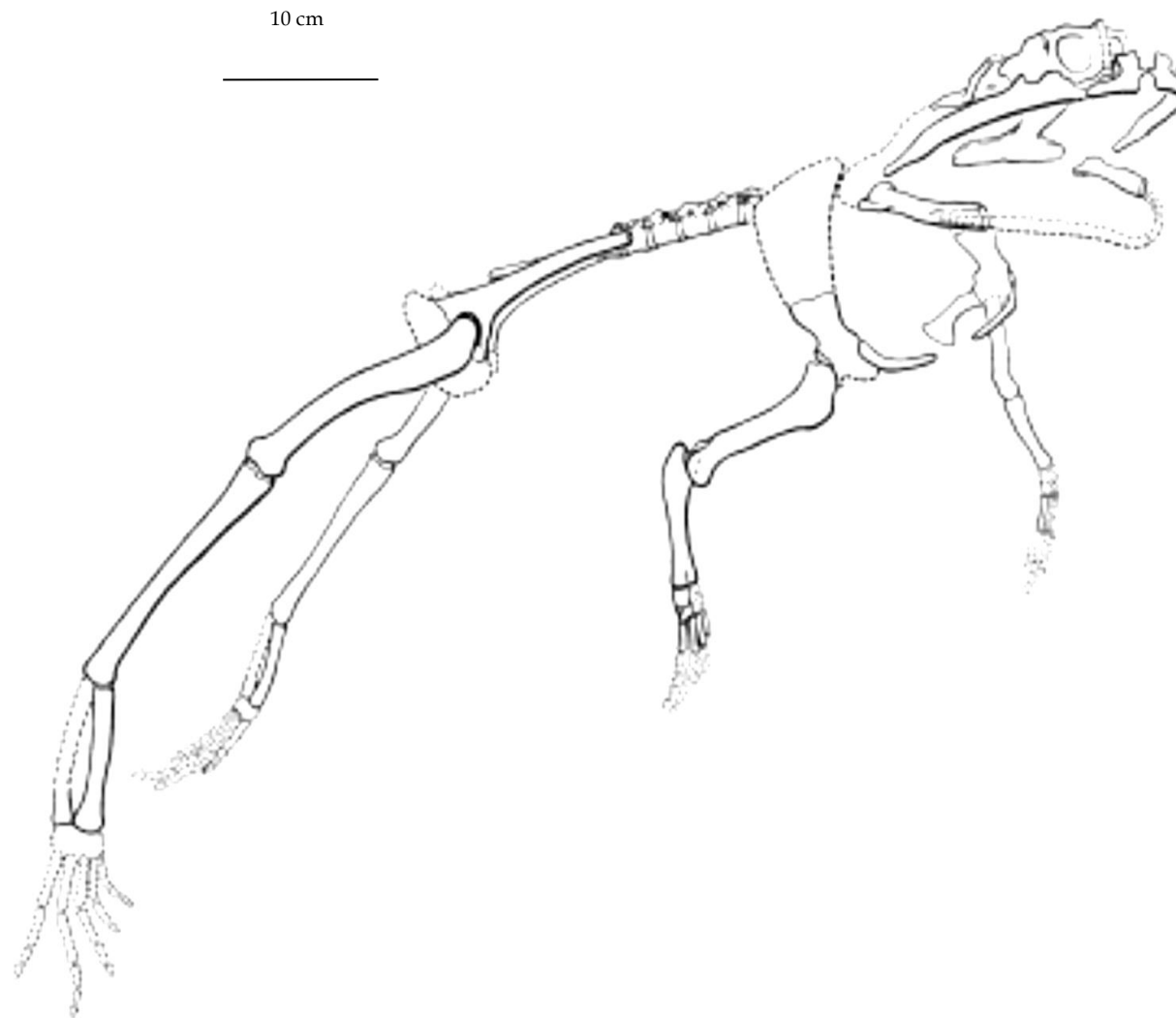
***Vieraella*, Κατώτερο Ιουρασικό Ν. Αμερικής. (Κατά Carroll 1988)**



Αναπαράσταση της σκελετικής ανατομίας του *Triadobatrachus* (α) σε σύγκριση με εκείνη ενός εξελιγμένου αρτίγονου άνουρου (β). Κατά Pough *et al.* (1999) τροποποιημένη.



Αλτικές ανατομικές προσαρμογές των άνουρων. Κατά Jenkins & Shubin (1998).



*Prosalirus bitis* Shubin & Jenkins (1995). Κατώτερο Ιουρασικό, Η.Π.Α.  
Αναπαράσταση σε φάση άλματος. Κατά Jenkins & Shubin (1998).

## ΤΑΞΗ ΟΥΡΟΔΕΛΗ (URODELA)

### Μέσο Ιουρασικό-σήμερα

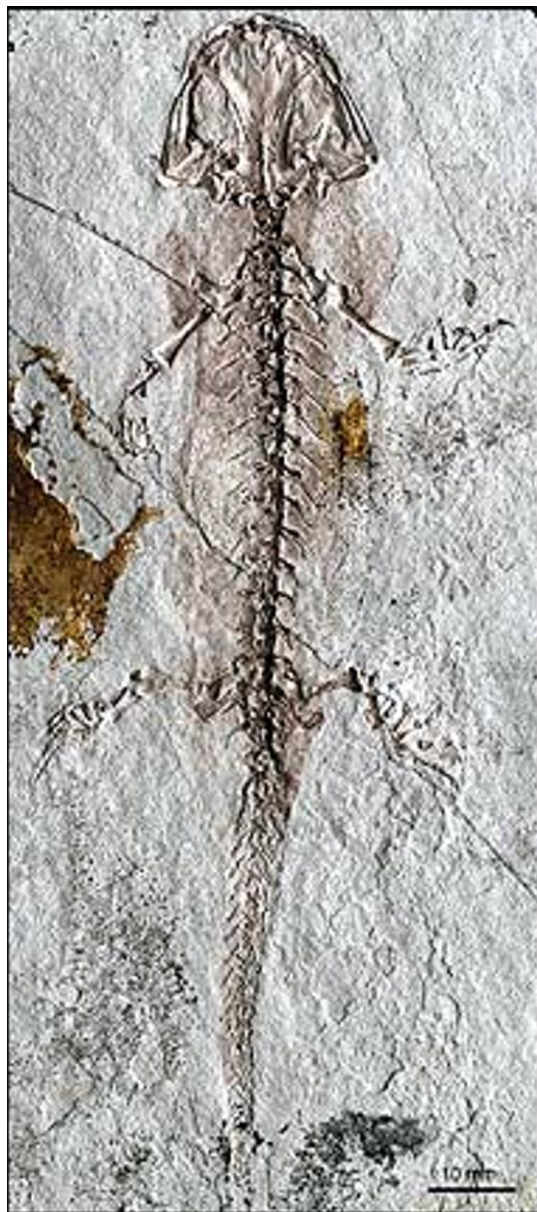
Στην τάξη **Urodela** (Ουρόδηλα) περιλαμβάνονται οι **αρτίγονες σαλαμάνδρες** και οι **τρίτωνες**.

Θεωρείται η **λιγότερο εξειδικευμένη ομάδα λισσαμφίβιων**.

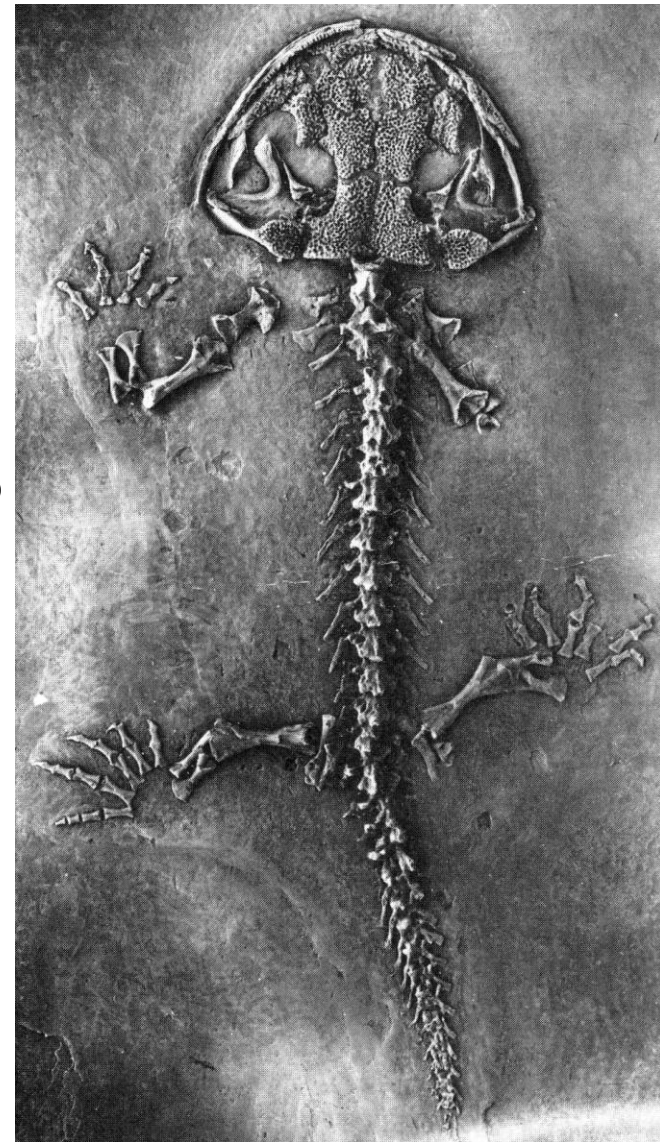
Οι περισσότερες μορφές έχουν μικρά άκρα, και η **προώθηση κατά τη μετακίνηση προέρχεται κυρίως από τους μύς της σπονδυλικής στήλης**.

Ορισμένες οικογένειες της τάξης είναι πιο εξειδικευμένες και έχουν χάσει τα οπίσθια άκρα (π.χ. Sirenidae) ή έχουν επίμηκες κορμό και ελαττωμένα άκρα (π.χ. Amphiumidae).

Η αντιπροσώπευσή τους από απολιθώματα στο γεωλογικό χρόνο είναι αποσπασματική.

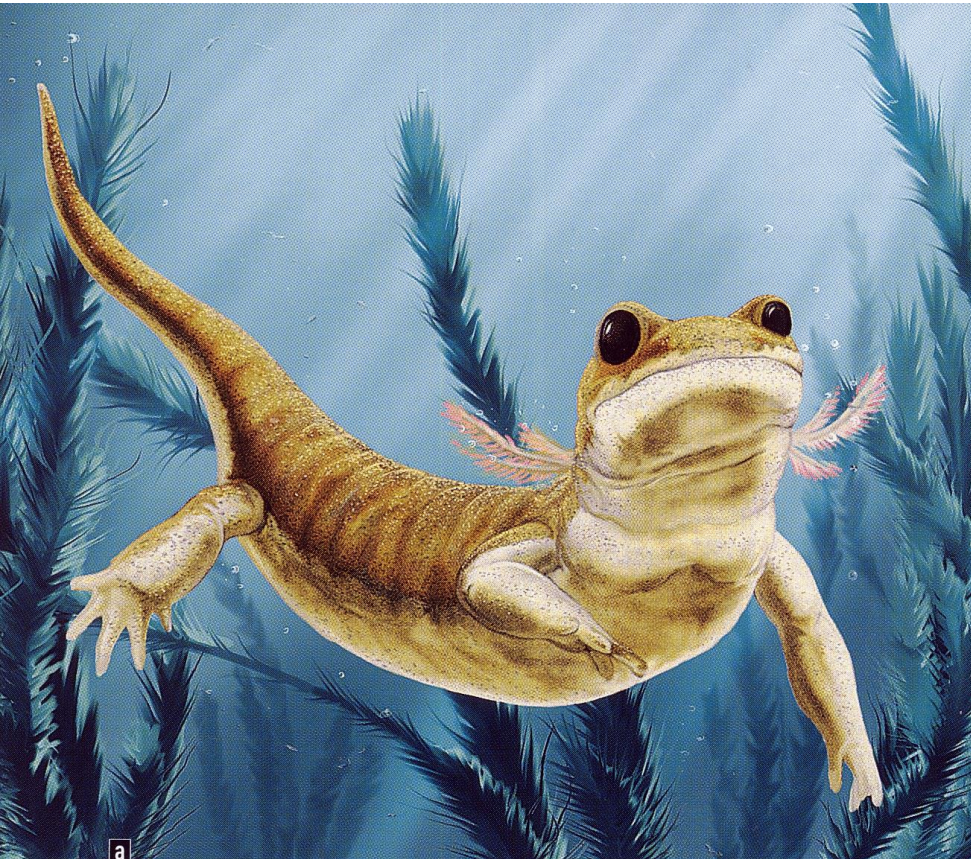


*Chunerpeton tianyiensis*,  
Μέσο Ιουρασικό (περίπου  
161 εκατ. έτη), Κίνα. (Κατά  
Steyer 2009)



*Karaurus sharovi*, Ανώτερο  
Ιουρασικό, Καζακστάν. Μήκος 20  
cm. (Κατά Carroll 1988)





***Chunerpeton tianyiensis*, Μέσο Ιουρασικό  
(περίπου 161 εκατ. έτη), Κίνα (κατά Steyer  
2009).**



***Karaurus sharovi*, Ανώτερο Ιουρασικό,  
Καζακστάν (κατά Steyer 2009).**

# ΤΑΞΗ ΓΥΜΝΟΦΙΟΝΑ ή ΑΠΟΔΑ (GYMNOPTERIONA ή APODA)

## Κατώτερο Ιουρασικό-σήμερα

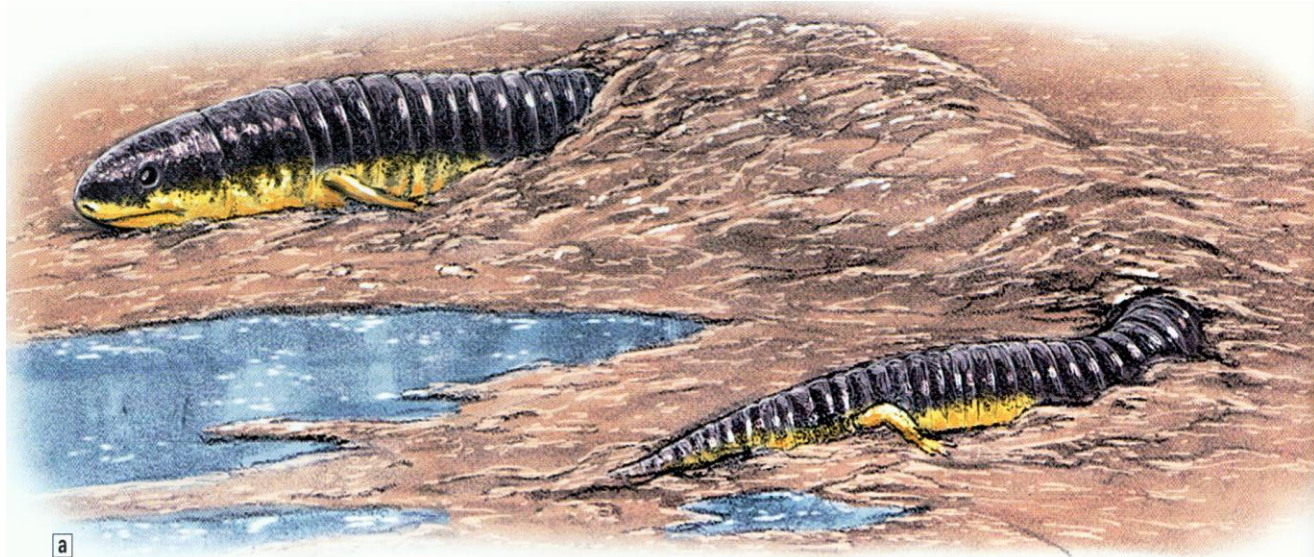
Στην τάξη αυτή περιλαμβάνονται μορφές με επίμηκες σώμα με μεγάλο αριθμό σπονδύλων (έως 200).

Ουρά κοντή ή απύσα.

Δεν υπάρχουν άκρα, ούτε ωμική και πτελική ζώνη (ή είναι υποπλασμένα).

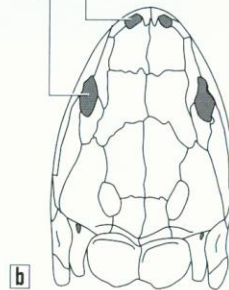
Σε αντίθεση με τους βατράχους και τις σαλαμάνδρες οι πλευρές είναι καλώς ανεπτυγμένες.

Δεν είναι καλά γνωστή ομάδα αμφιβίων.



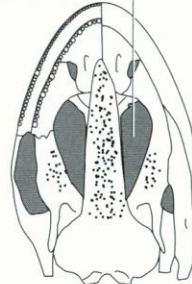
a

Orbite et narine  
de petite taille

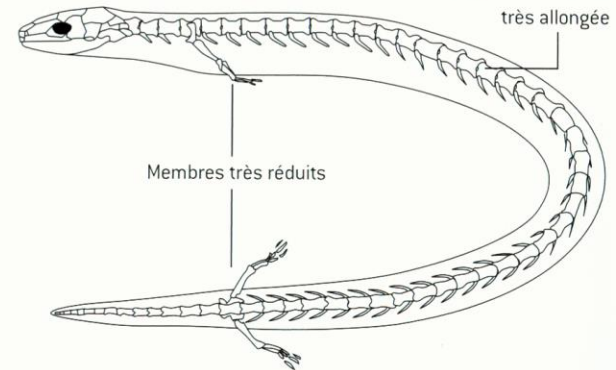


b

Fenêtre palatale réduite

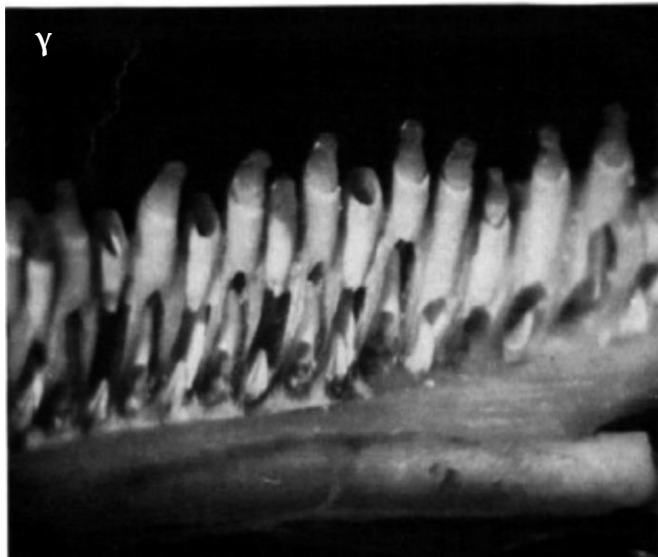
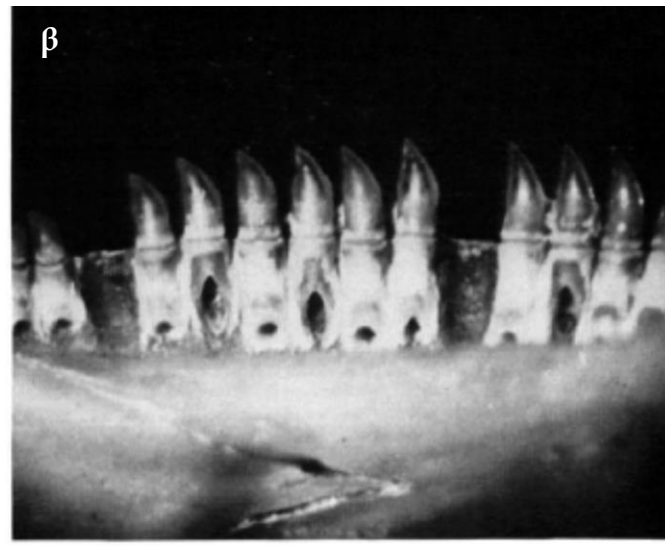
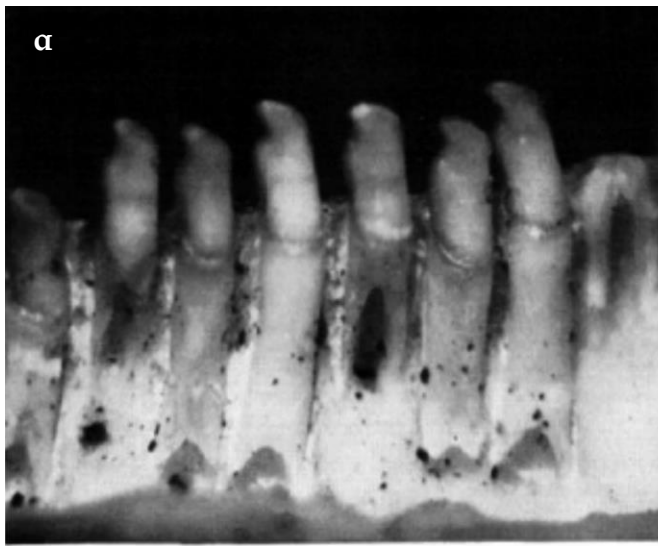


Colonne vertébrale  
très allongée



Membres très réduits

***Eocaecilia micropodia*,**  
**Κατώτερο Ιουρασικό, Η.Π.Α.**  
**(Κατά Steyer 2009)**



Μισχωτοί οδόντες σε αντιπροσώπους των τριών αρτίγονων τάξεων αμφιβίων. α) *Amphiuma means* (ουροδελής), β) *Gymnopsis mexicanus* (άποδο), γ) *Rana occipitalis* (άνουρο), και δ) *Calyptocephalus gayi* (άνουρο). Κατά Parsons & Williams (1962).

## ΕΡΩΤΗΜΑΤΑ ΓΙΑ ΜΕΛΕΤΗ

- 1) Πότε εμφανίζονται για πρώτη φορά τα τετράποδα (στρωματογραφική και απόλυτη ηλικία), ποια είναι τα πρώτα τετράποδα (ονομαστικά) και από ποια ομάδα σπονδυλωτών θεωρείται ότι προήρθαν;
- 2) *Ichthyostega*, *Eusthenopteron*, *Tiktaalik*, *Pandericthys*, *Acanthostega*. Βάλτε αυτά τα γένη σε σειρά από το αρχαιότερο προς το νεότερο, έτσι ώστε η διαδοχή που προκύπτει να αντανakλά τη διαδοχή των σταδίων εξέλιξης που καταλήγει στα πρώτα τετράποδα. Ποια από αυτά τα γένη θεωρούνται τα αρχαιότερα τετράποδα;
- 3) Ποιες είναι οι βασικές ανατομικές αλλαγές που συνέβησαν κατά την εξέλιξη και μετάβαση των σπονδυλωτών από τη ζωή στη θάλασσα προς τη ζωή στη χέρσο; Αναφέρατε σε χρονολογική σειρά, από το αρχαιότερο προς το νεώτερο, 5 βασικά γένη που αντιπροσωπεύουν αυτή την εξέλιξη.
- 4) Σε ποια ταξινομική ομάδα (υφομοταξία) εντάσσονται τα αρτίγονα αναμνιωτά τετράποδα; Πότε εμφανίστηκαν οι αρχαιότεροι εκπρόσωποι αυτής της ταξινομικής ομάδας;

# ΠΡΟΤΕΙΝΟΜΕΝΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Ahlberg P.E., Clack J.A. & Blom H. (2005). The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature*, 437: 137-140.
- Carroll R.L. (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman and Company, 1-698.
- Carroll R.L. (2009). *The rise of amphibians. 365 million years of evolution*. The John Hopkins University Press, Baltimore, 1-360.
- Clack J.A. (2002). The dermal skull roof of *Acanthostega gunnari*, an early tetrapod from the Late Devonian. *Transactions of the Royal Society of Edinburg: Earth Sciences*, 93: 17-33.
- Janvier P. (1996). *Early Vertebrates*. Oxford University Press, 1-393.
- Jenkins F. A. Jr & Shubin N.H. (1998). *Prosalirus bitis* and the anuran caudopelvic mechanism. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3): 495-510.
- Niedzwiedzki G., Szrek P., Narkiewicz K., Narkiewicz M. & Ahlberg P.E. (2010). Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature*, 463: 43-48.
- Parsons T.S. & Williams E.E. (1962). The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. *Journal of Morphology*, 110 (3): 375-389.
- Pough H.F., Janis C.M. & Heiser J.B. (1999). *Vertebrate Life*. Prentice Hall, 1-733.
- Rage J.-C. & Rocek Z. (1989). Rediscription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the Early Triassic. *Palaeontographica*, 206: 1-16.
- Romer A.S. (1966). *Vertebrate Paleontology*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 1-468.
- Romer A.S. & Parsons T.S. (1986). *The Vertebrate Body*. Saunders College Publishing, 1-679.
- Steyer S. (2009). *La terre avant les dinosaures*. Belin, 1-205.