

LEHORRAREN KONKISTA

Ekosistema lehortarren bilakaera gertaera erabakigarria izan zen bizitzaren historian. Devoniarrean zehar oxigeno maila dezente igo zen eta, era berean, CO₂ maila nahikotxo jaitsi zen, Karboniferoan minimoa lortuko zuelarik. Devoniarra ez zen oso garai hotza izan eta, hala, gero eta landare gehiago aurki zitezkeen. Hala ere, landare horiek goroldioen modukoak ziren, oraindik ez baitziren ez gimnospermoak ez eta pteridofitoak agertu. Bestalde, bertako ornogabe komunitatea nahiko eskasa zen. Gainera, garai hartan, lurreko plakak modu ezberdinean kokaturik zeuden: egungo ipar hemisferioko plakak Laurasia zeritzon lur-zatia osatzen zeuden ekuatore inguruan (Europa, Ipar Amerika, Groenlandia, Siberia...) eta egungo hego hemisferioko plakek Gondwana osatzen zuten hego poloan kokaturik (Australia, Antartika, Afrika, Hego Amerika eta India).

Erdi-Devoniarreko landare eta ornogabe lehortarren aniztasun handia zegoen. Landare gehienak ingurune hezeetan bizi ziren: erreka-bazterretan, zingiretan, aintzira-ertzetan... Landare komunitate homogeenak, monoespezifikoak zein basoxka trinkoak eratzen zituzten, mikroklima ezberdinei loturik. Ornogabe asko detritiboroak ziren: milazangoak, kolenboloak, akaroak... Baina predatzaileak ere bazeuden: eskorpioiak, pseudoeskorpioiak, armiarmak...

TETRAPODOEN SORRERA

Lehorrerako hautua nola eta zergatik gertatu zen oraindik eztabaidagai da. Hipotesi desberdinak daude:

- Beste arrain predatzaileetatik ihesi.
- Lehiaketari ihes eginez eta, ondorioz, txoko ekologiko berrien bila.
- Idorraldi-sasoi jarraien eraginez. Barrell-en teoria (1916) deritzo, baina ez dago aldeko frogafosil nahikorik.

Lehorrera igarotzean, animaliek gorputzaren forma mantendu behar dute uraren laguntzarik gabe eta, gainera, grabitate indarrari aurre egin behar diote. Grabitate indarrari aurre egiteko modurik onena soinadarrek pisua eustea izango da. Soinadar horiek, bestalde lokomoziorako ere erabiliko dira. Hezurrezko eskeletoa eta muskulatura propioak garatuak zituzten arrainek, baina muskulaturaren berrantolaketa bat behar da soinadarrak ibiltzeko erabili ahal izateko. Atzeko hankek egitura sendoa zuten eta, beraz, lokomozioaren eustarri nagusia ziren: gerri pelbiko ahaltsua (iliona, iskiona eta pubisa) eta orno sakralak baitzituzten. Aurreko soinadarrak jatorriz ahulagoak ziren.

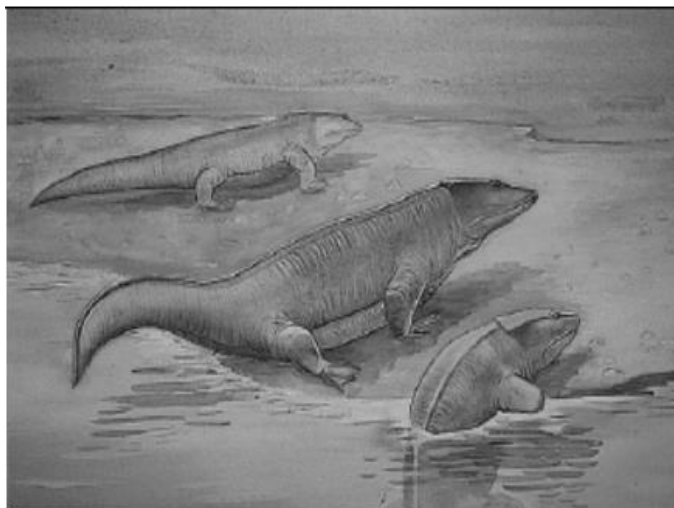
Bizkarrezurraren tortsioa eragozteko zigapofisiak garatu zituzten. Teleosteo batzuetan ere agertzen ziren zigapofisiak, baina tetrapodoetan garapen nabarmenagoa dute. Bizkarrezurrak, bestetik, arku itxura hartzen du gorputzari eutsi ahal izateko. Horretarako, ornoek luzakin berriak eta arku neuralen arteko giltzadura edo ligamentu berriak (apofisiak) garatu zituzten. Ornoak ondo egituratu zituzten, horien espezializazioa eman zelarik haien kokapenaren eta funtzioaren arabera. Gainera, saihetsek eutsi behar ziotenez errai-masari, sendotu egin zituzten.

Lehorteari lotutako erronkak

Aurrez aipatu bezala, soinaren sostenguaren arazo fisikoa agertzen da, grabitatearen ondorioz. Beraz, ibilera desberdina garatu behar, zeinak aldaketa eskeletikoak behar baititu: gerri sendoagoa behar dute eta bizkarrezurrari lotutako gerri pelbiarra (gerri pektoralak ez da bizkarrezurrarekin lotuta

egongo); gainera, muskulatura indartu behar da soinadarretan. Kontutan hartu behar da sarkopterigioek ez zutela hatzamarrik, ez zutela falangerik, baina monobasikoak izatea gakoa zen tetrapodoen soinadar tipikoak sortzeko (femurra, humeroa...). Tresna muskulu-eskeletiko berriak beharko dira buruari tente eusteko ere bai.

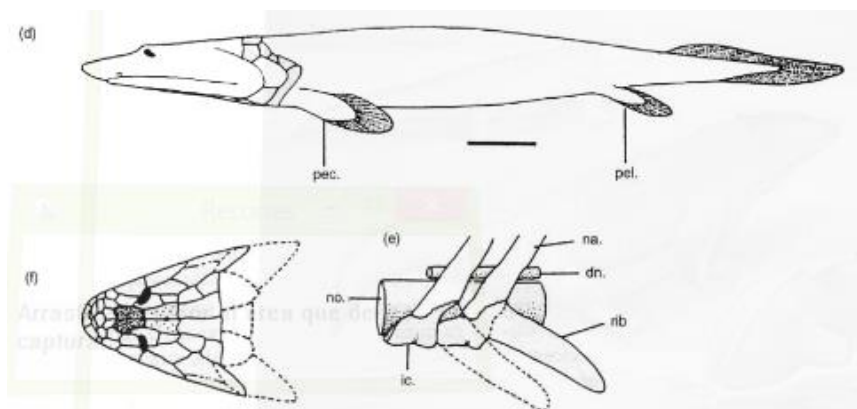
Oxigenoa airetik hartu behar dutenez, brankiek ez dute balio eta, beraz, arnasketa modu berri bat behar dute: birikak. Sarkopterigioetatik dator, beraien gas puxikatik, hain zuzen ere. Bestalde, gasen trukaketarako uretan zein airean funtzionala edo baliagarria den egitura bakarra azala da. Airearen irensteko mekanismoa ez zen aldatu medio batetik bestera, baina uretako animaliek urak berak sortutako presioa erabiltzen zuten irteerarako: lehorrekoek ezin dute ura erabili horretarako. Kanporatzeko beraz, mekanismo berri baten beharra zuten: saihetsak baliatuko dituzte beharrezko presioa sortzeko. Birikien inguruan muskulatura garatzea beste aukera bat izango litzateke, biriken uzkurdurarako.



Zirkulazio-sistema bikoitza behar zuten, zeina sarkopterigioen preadaptazio bat baitzen. Bestetik, deshidratazioari aurre egin behar zioten. Lehorrean ura ezin da galdu eta, horregatik, irazketa-, eskrezio-... mekanismo berriak garatu behar izan zituzten: giltzurrunen jokabidea oso garrantzitsua da. Tegumentu iragazkaitza eta osmoerregulazioa garatu zituzten, nahiz eta sarkopterigioetatik eratorritako ezaugarriak izan. Gainera, odola zertxobait azidifikatzen zaie aktibitate altuagoaren ondorioz.

Zentzumen-organoen egokitzea ere behar izan zuten. Ikusmenerako lente desberdinak garatu behar izan zituzten. Entzumena ere zeharo desberdina da uretan eta airean: uhinak modu ezberdinean iristen dira bi medioetan. Airean uretan baino zailagoa da uhina barne-belarrira iristea eta, normalean, anplifikatu egin behar dira lehenengo. Anplifikaziorako tarteko belarria erabiltzen da, zeinak hezur bakar bat edo hiru izan baititzake. Tarteko belarri hori espirakulutik eratortzen da, egitura berri batean kokatzen da eta ahoari lotuta dago Eustakioren tronparen bitartez, hala, kanpoko belarriko eta barneko belarriko presioak berdin mantendu ahal izateko. Bestalde, mekanohartzailerik gehienak (elektrokopakenerako...) desagertu ziren, lehorrean ez baitira informazio-iturri garrantzitsua.

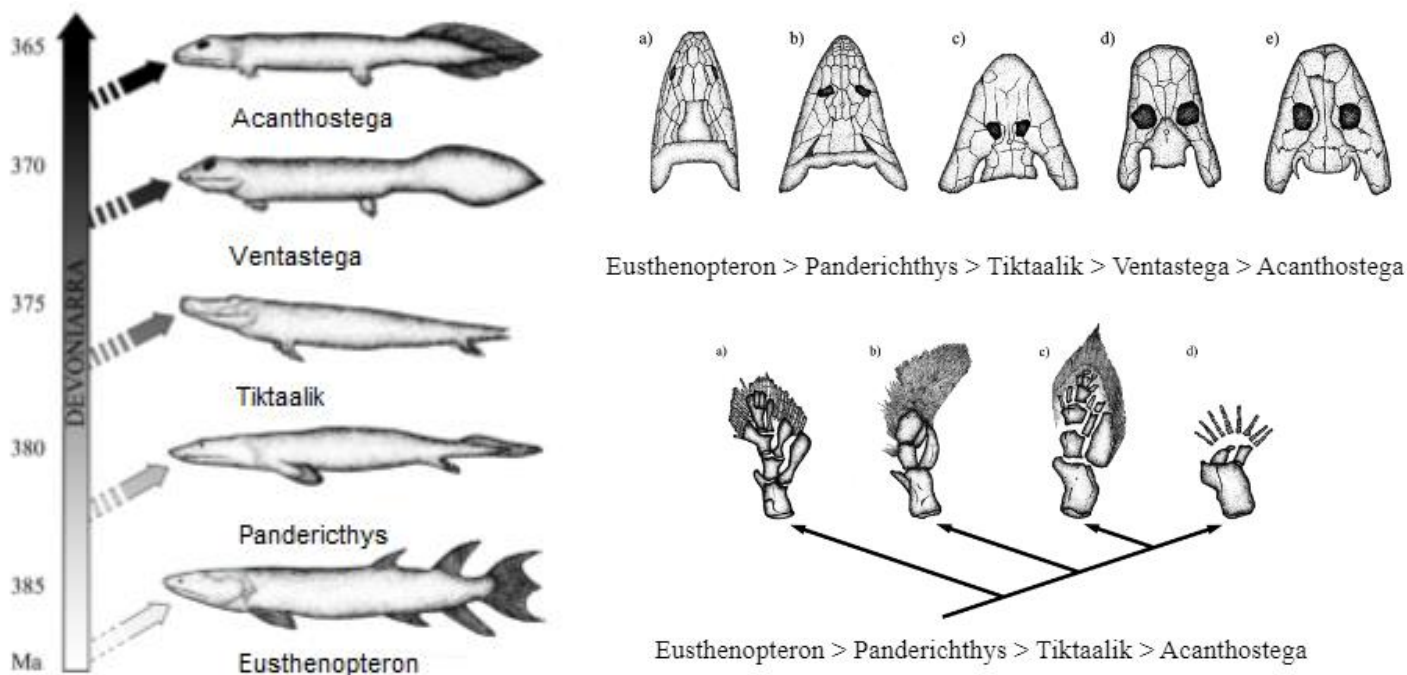
Arbasoak



Krokodiloen antzerako soin zapala, mutur luzea eta begi dorsalak zituzten. Hegats analak eta dorsalak galdu zituzten, kaudala murriztu egin zutelarik. Bizkarrezurrean saihets-hezurak bentralki zuzenduak zituzten eta kranioko hezur frontalak tetrapodoen antzekoak ziren. Gainera,

lepoa garatu zuten, gerri pektoralaren eta kranioaren arteko lotura galdurik.

Lehenengo tetrapodoak Devoniarren amaieran agertu ziren. *Tiktaalik* kontsideratzen da lehen tetrapodoa. Oraindik urari oso lotuak zeuden. Zenbait fosiletan barne-brankien aztarnak topatu dira. *Eusthenopteron* Devoniarreko errupidistioen taldekoa da, uretan bizitzeko moldatua dagoena. *Panderichthys* jada ezaugarri arrinkarak galtzen doa. *Tiktaalik* da lepoa galtzen duena eta baita hatzamarrek garatzen hasten dena. Gainera, hegats kaudala zapala izatera igarotzen da. Baina *Acanthostega*-n ikus daitekeenez, hegats kaudala berriz ere uretan mugitzeko moldatzen da. Lehenengo tetrapodoen itxurak, horrenbestez, zera iradokitzen du: tetrapodoak ez zirela lehorra konkistatzeko sortu.



Lehen tetrapodoen artean aurkitzen ditugu Estegozepalikoak. *Acanthostega* bertan kokatuko genuke, *Tulerpeton* eta *Ichtyostega*-rekin batera. Hauek ez zuten ez eskumuturrik ez eta orkatilik: zalantzarik gabe forma urtarrak ziren. Hala ere, aldakortasun handia dago batzuen eta besteen artean gerri pelbiarren garapenean, isatsaren garapenean, saihetsen garapenean... Oro har, 5 hatzamar baino gehiago zituzten, eredu pentadaktiloa hausten zutelarik.

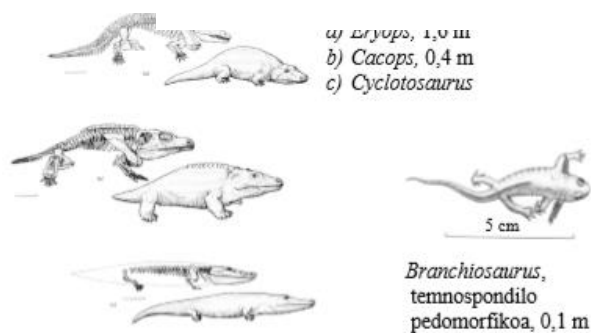
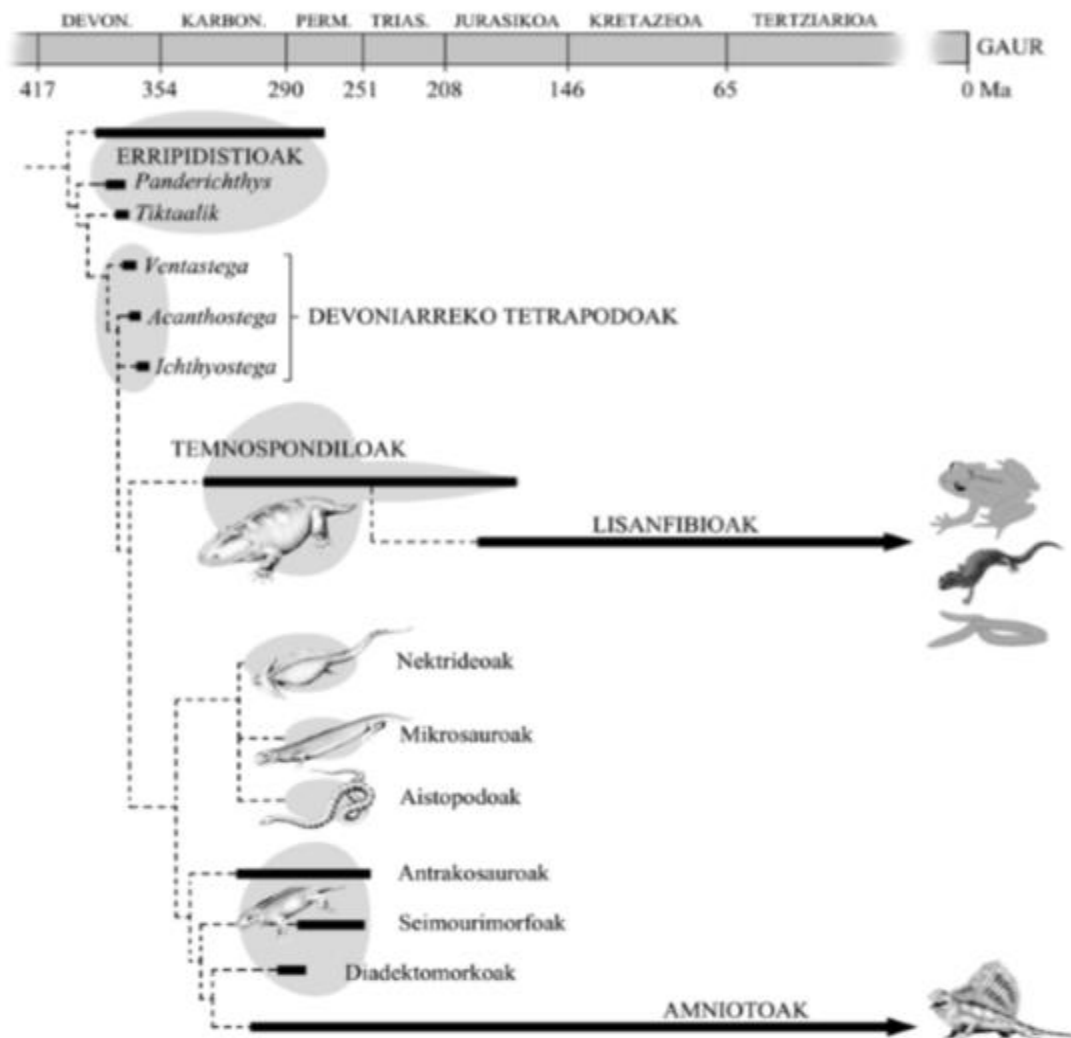
Tetrapodo goiztiarren ezaugarriek mosaiko konplexua osatzen dute. Batetik, ezaugarri plesiomorfikoak ditugu: hegats kaudaleko hezurrezko erradioak, buruko hezuk preoperkularrak, notokorda kranioan barneratuta egotea... Bestetik, ezaugarri apomorfikoak daude: gerri eta besoetako eraikuntzako elementuak, kraniokoak... Beraz, esan daiteke talde honetako animaliak ez direla gaur egungo tetrapodoen arbasoak, albo-adar bat baizik.

Ornodun goiztiarren sorrera, gainera, bi urratsetan eman zen: hasieran (Devoniarrean) lehen tetrapodoak agertu ziren eta, ondoren, bigarren urrats batean, forma erabat lehottarrak garatu ziren.

Tetrapodo goiztiarren irradiazio ebolutiboa

Karboniferoan klima heze eta beroa gailendu zen, iratze erraldioen eta goroldioen mundua izanik. Garai horren hasieran, tetrapodo ez-amniotoak oso dibertsifikatuak zeuden, baina Mesozoikoan zehar tetrapodo ez-amniotoak nahiko urriak ziren, Permiararen amaierarako gehienak desagertuak zeudelarik. Hiru talde nagusi bereizten direla esan genezake: temnospondiloak, antrakosauurak

(antrakosauruak, seimourimorfoak eta diadektomorfoak) eta lepospondiloak (netrideoak, mikrosauroak eta aistopodoak). Temnospondiloak dira gehien iraun zutenak eta hauteriko talde desberdinak egungo anfibioen arbasotzat jotzen dira. Hala ere, anfibioen lehen fosilak Jurasikokoak dira eta, ondorioz, erregistro fosilean ez dago gordeta bi talde horien arteko loturarik.



Temnospondiloak

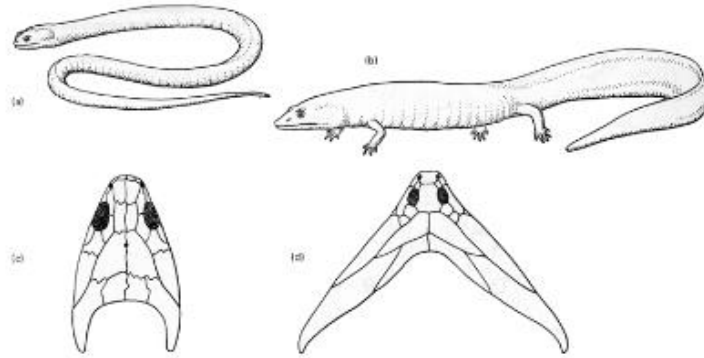
Talderik anitzena dira. Tamaina desberdinekoak diren arren, batzuk oso handiak izanik, denak animalia sendoak eta buruhandiak ziren. Horregatik, ziurrenik predatzaile urtarrek edo semiurtarrak izan zirela pentsatzen da. Ondorioz, hanka laburrekoak eta osifikazio eskasekoak ziren, oraindik orno sakralik ez zutelarik. Kranio azinetikoa zuten, dortsobentralki zapaldua.

Mikrosauruak

Temnospondiloetatik hurbil daude, baina bizkarrezurra eta kranioa lotzeko atlas berezi bat garatu dute, orno espezializatu bakarrekoa (gainerako tetrapodoetan orno anitzez eratua dago). Esan genezake bi forma desberdin bereizten direla: batetik, forma nahiko lehortarrak daude, industaileak eta, bestetik, kanpo-brankiak dituzten forma urtarrak eta semiurtarrak daude.

Aistopodoak

Txikiak, apodoak eta luzeak dira: 200 ornotik gora izaten dituzte. Kranio zinetikoa eta irekia dute, egungo sugeen eta muskerren antzekoa. Baliteke kranio hori harrapakin handiak irensteko moldatua egotea.



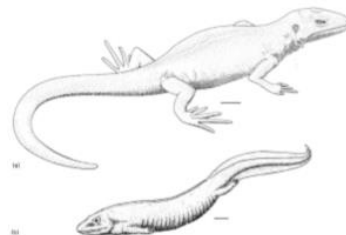
Nektrideoak

Forma urtarrak dira. Soin luzeak dituzte: isatsa enborraren bikoitza edo gehiago izaten da, gorputzean 15-26 orno soilik dituztelarik. Keraterpedontidoek kranio zapala dute, hezur tabular oso luzekoa.

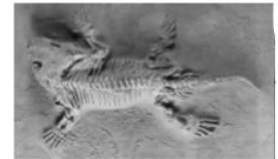
Antrakosauruak

Talde nagusia izan zen antrakosaurus moduan ezagutzen direnen artean. Gehienak urtarrak ziren, baina batzuk sekundarioki urtarrak. Kranio garaia eta zinetikoa zuten, baraila eta hortzadura sendodunekoak. Sarritan soinak eta gerria ondo garatuak izaten dituzte, bizkarrezur erlatiboki laburrekin batera: forma lehortarrenak izaten dira (Seimourimorfoak). Forma urtarrenak, ordea, soinadarrak oso murriztuak dituzte. Batzuetan lerro lateralen arrastoak aurkitzen dira haien kranioetan: baliteke larba urtar bidezko bizi-zikloa izatea.

Gephyrosteus



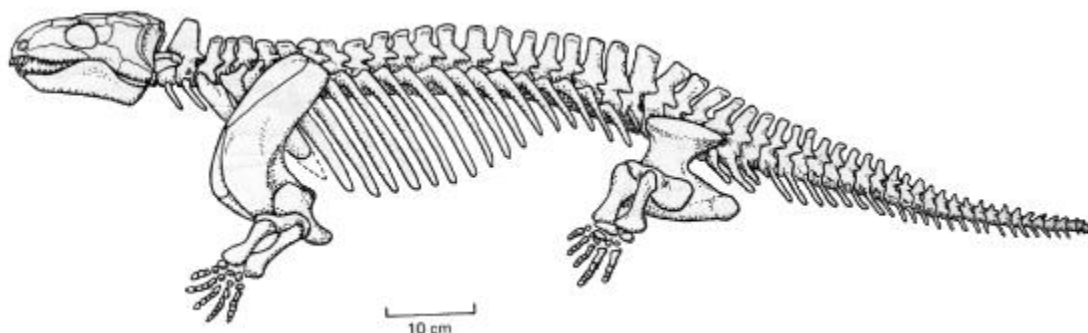
Pholiderpeton enbolomeroa



Seymouria seimourimorfoa

Diadektomorfoak

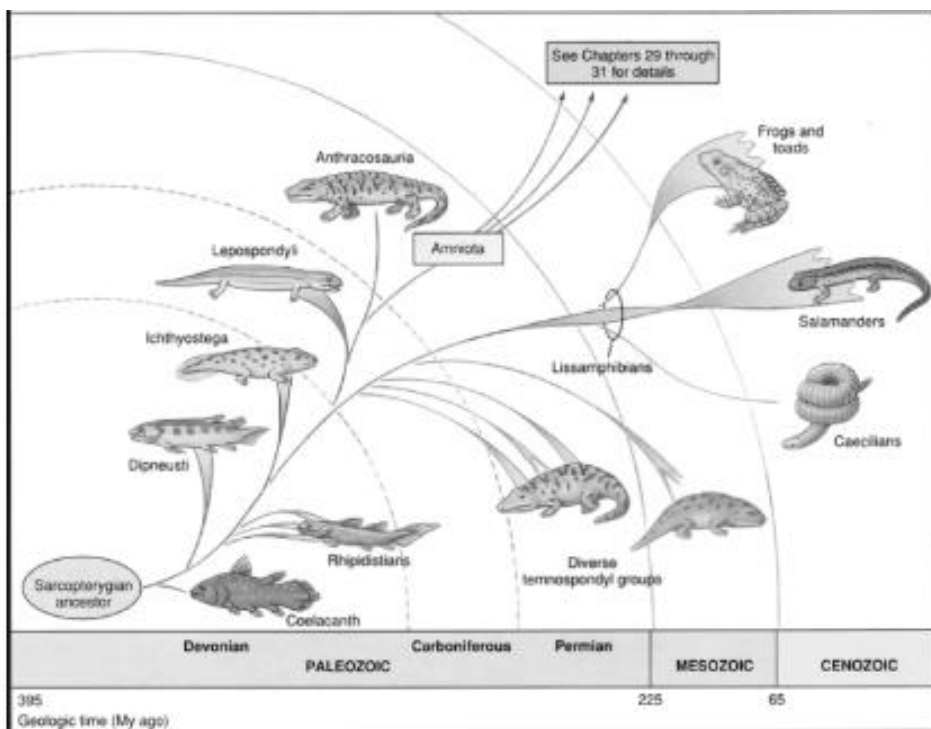
Lerro filogenetiko propio batekoak dira, amniotoetatik hurbilen daudenak izanik. Aurrekoek baino kranio mugikorrakoak dituzte. Ilionean alboranzko luzakin tabularrak dituzte giltzadura eta muskuluen txertaketa hobetzeko. Beraz, gerri eskapular oso sendoak dituzte. Gehienak handiak dira (1,5m ingurukoak), lehottarrak edo semiurtarrak eta karniboroak. *Diadectes maximus* espeziea heterodontoa da: intzisiboen antzeko hortzak ditu aurrean eta murtxikatzeko moldatuak atzerago. Lehen tetrapodo herbiboroa izan litekeela pentsatzen da.



ANFIBIOAK

Gaur egungo anfibioak leunak dira eta bertatik dator beraien taldearen izena: Lisanfibioak. Karboniferoan, hala ere, desberdinak ziren: tegumentu sendoago bat erakusten baitzuten (ezkatak...). Talde honetako arrasto goiztiarrenak orno batzuk soilik dira. Lehenengo eskeleto osoak Jurasikokoak dira eta egungo taldeekin erlazonaturikoak ikus daitezke. Beraz, ezaugarri amankomunak 200 M.u.-tan mantendu egin direla esan dezakegu eta, horrek aditzera ematen duenez, beraien bizimodurako ezaugarri kritikoak lirateke.

Gaur egungo anfibioek, bestalde, uretan bizitzeko moldapenak emendatu dituzte: soinak zapaldu dituzte, soinadarrak ahuldu ere, isatsa igeri-organo bihurtu dute... Egun 4500 espezie inguru ezagutzen dira 3 taldetan sailkatuta:



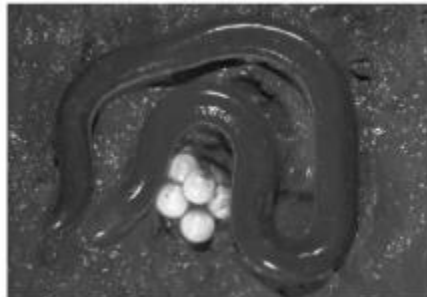
- *Urodela* = *Caudata*: uhandreak eta anfibioak batzen ditu. Tetrapodoak dira, buztan luzeekin eta uretara moldatuak. Hala ere, badira espezie asko lehortarrak direnak.
- *Anura* = *Salientia*: igelak eta apoak biltzen dira bertan. Talderik ugariena da eta oso akuatikoak zein oso lehortarrak izan daitezke (bi muturrak).
- *Caecilia* = *Gymnophiona*: zezilioak aurkitzen dira hemen. Zizare edo suge itxura duten animalia tropikalak dira. Orbeletan bizi ohi dira eta lehortarragoak dira. Hauek dira urrienak eta ezezagunenak.



Urodela = *Caudata*



Anura = *Salientia*



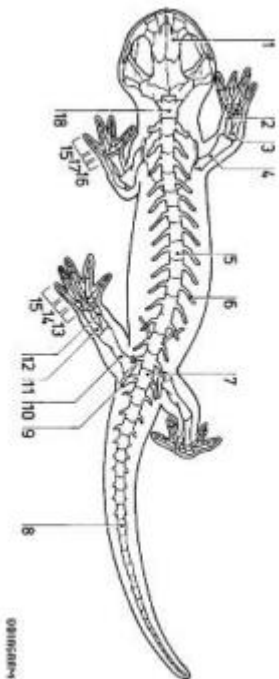
Caecilia = *Gymnophiona*

Hiru taldeek ezaugarri anatomiko ezberdinak eta, ondorioz, lokomozio eredu oso ezberdinak erakusten dituzte. Hala ere, badituzte ezaugarri amankomun ugari.

Eskeletoari dagokionez, orno kopurua aldakorra da, baina ez dago notokorda iraunkorrik. Isatseko ornoen lotura gainera, hautsi egin daiteke defentsarako (muskerretan eta sugandiletan bezala). Hala, urodeloetan osagai kartilaginosua ugaria izango da. Saihetsak, agertzen direnean, oso eskasak izaten dira. Ez dute elementu exoeskeletikorik: azal leuna eta iragazkorra dute. Soinadarrak oso ezberdinak dira: gehienetan bina hanka pare izaten dituzte,



baina talde batetik bestera asko aldatzen da. Urodeloen kasuan, tetrapodo goiztiarren lokomozio bera erakusten dute (uhinkara) eta, beraz, soinadarrak ere halakoak dira: alboetara zabalduak eta zapalak, lurrian eusteko soilik erabiltzen dituztenak. Anuroak, bestalde, saltoka aritzen dira (ez dira ibiltariak), baina eredu morfologiko horren jatorria zein den ez dago argi: ez dakigu igeri egiteko edo jauzi egiteko garatu ote zituzten ezaugarri horiek. Atzeko hanka pare sendoagoa



izaten da jauzia gauzatu ahal izateko eta 5 hatz izaten dituzte. Aurrekoek, aldiz, 4 hatz izaten dituzte eta ahulagoak izaten dira. Azkenik, zezilioak sugeen modura ibiltzen direnez, ez dute soinadarrik. Sarritan mintz interdigitalak agertzen dira soinadar horietan, igeriketan laguntzeko.

Egitura keratinizatua behar duten egiturak ez dira agertzen normalean (azazkalak, erpeak, ezkata...). Baina badira salbuespenak: adibidez, *Xenopus* igelak azazkalak ditu.

Aurrez aipatu bezala, azala iragazkorra da eta, horri esker, gas trukea bertatik buru dezakete. Beraz, gas trukerako azalera izugarri emendatua dute. Horretarako, gainera, azala baskularizatuta dute. Baina honek ere badu bere desabantaila: ura galtzeko joera dute, kanpoan gorputz barruan baino ur gehiago dagoelako. Horregatik, akuatiko izateko joera dute, zenbait moldapen garatu dituztelarik. Leku hezeak aukeratzen dituzte beraien bizitzarako eta egunik hezeenetan egon ohi dira aktibo. Gainera, gautarrak izaten dira, ordu beroenak saihesteko. Postura bereziekin (beraien baitan kiribilduz) eta gerizpean mantenduz ere lortzen dute transpirazioa gutxitzea. Beste mekanismo bat gernu-puxika handia izatea da, txiza gutxiago egiteko. Badira zenbait apo eta igel, basamortuetakoak, hilabeteak pasa ditzaketenak lurrazpian postura berean geldi beroak dirauen bitartean; euria egiten berriz ere aterako dira. Inaktibo dauden bitartean gernua metatuko dute eta berriz ere aktibatzean kanporatuko dute.

Bestalde, muki-guruinak ere izaten dituzte hezetasuna mantentzen laguntzeko. Guruin horietako batzuk, gainera, pozo-guruinak izango dira. Guruinak, normalean, alde dortsalean metatzen dira. Tropikoetan bizi diren espezie askok bazkatik lortzen dituzte pozoiak (inurrietatik...). Kromatoforo asko ere izaten dituzte azalean, kolore biziak emateko. Kolore horiek komunikaziorako erabil daitezke (espezie berekoen artean zein desberdinetakoei abisuren bat emateko) eta, beste batzuetan, mimetizatzeko balio dute.



Karniboroak dira, ia edozein animalia jaten dutelarik (ez dira batere selektiboak). Izan ere, harrapatu eta irensteko gai diren edozer gauza jaten baitute. Kanibalismoa ere ohikoa izaten da. Forma lehortarrek, mihia jaurtitzeko gaitasuna dute. Ahoa handia izaten da, hortz txiki eta pedizelatuekin; hots, esmaltea baino, dentina izaten dute, baina hortzaren zati batek ez du dentinarik izango. Ahoak, hala ere, bazkatzeaz gain beste funtzio bat ere badu: bentilazioa. Aireia irentsi egiten dute eta kanporatzeko biriken inguruko muskulatura erabiltzen dute. Arnasketarekin lotutako beste moldapen bat, begiak barneratzea eta kanporatzea da. Begien azpian muskulu paketetxo batzuk dituzte: anuroetan eta urodeloetan *Levator bulbi* deritzo, baina zezilioetan eraldatua dago. Muskulu horiek uzkurtzean, begiak kanporatzen dira eta aho-ganbara handitzen da eta airea barneratzea ahalbidetzen du. Erlaxatzean, oster, begiak barneratzen dira berriz, aho-ganbara txikituz eta airea irensten lagunduz. Arnasketa, beraz, modu desberdinetan buru dezakete: biriken bidez, brankien bidez (larbek), arnasketa kutanea...



Irensketa bidezko arnasketarako garrantzitsua da ahoaren eta birikaren arteko distantzia txikia izatea. Izan ere, airea presio positiboz barneratzen dute. Horregatik, eskualde zerbikal laburra izaten dute askok eta, beste askok, ez dute leporik izaten. Amniotoen kasuan, ordea, lepoa oso luzea izan daiteke, airea presio negatiboz bultzatzen dugulako.

Zirkulazio-sistema bikoitza da, gurearen modukoa, baina 4 ganbara beharrean 3 dituzte: bi atrio (aurikula) dituzte, baina bentríkulu bakarra. Bentríkulu hori ez dago fisikoki bitan banatuta, baina

biriketatik datorren odola eta gorputzetik datorrena ez dira nahasten, animaliak berak bideratzen baititu odol desberdinak.

Animalia ektotermikoak direnez, etoekologia berezia garatu dute. Ureotelikoak dira gehienak (ureaz baliatzen dira hondakin nitrogenatuak kanporatzeko), baina badira urikotelikoak diren salbuespen batzuk.

Zentzumen-organo bereziak dituzte. Entzumenari dagokionez, bi sistema desberdin bereizten dira: sistema tinpanikoa eta sistema operkularra. Sistema tinpanikoaren osagaiak tinpanoa, erdi-belarria eta barne-belarria dira. Tinpanoa da uhina detektatzen duena eta erdi-belarrira bideratzen du. Erdi-belarrarian, normalean, hezur bakarra egoten da eta uhin hori anplifikatzen du. Sistema honetan *Papilla basilaris* papila aurkitzen da, zeinak frekuentzia altuko uhinak (>1 kHz, frekuentzia “normaletakoak”) detektatzen baititu. Sistema operkularra, bestalde, gerri pektoralarekin lotuta dago plektroa deritzon barne-belarriko beste hezurtxo baten bidez. Frekuentzia baxuko uhinak (<1 kHz) airean ez dira hain ondo zabaltzen, baina lurzorutik bai. Horregatik, soinadarrak entzumenarekin lotzen dituzte uhin horiek ere detektatu ahal izateko. Horretarako, beste papila bat dute barne-belarriak: *Papilla amphibiorum*. Bi sistema hauek batera anuroetan soilik agertzen dira. Urodeloetan eta zezilioetan sistema operkularra soilik agertzen da.

Ikusmenari dagokiola, bi zelula mota bereiz ditzakegu. Batetik, kono zelulak daude, zeinak



koloreak bereizteko erabiltzen baitira (erresoluzio handiko ikusmenerako). Bestetik, haga zelulak daude, argia detektatzeko erabiltzen direnak (erresoluzio gutxiko ikusmenerako, xehetasun gutxikoa). Azken zelula hauek oso abantailatsuak dira animalia gautarrentzako. Baina talde honetan haga zelula berdeak ere aurkitzen dira: espektro berde-urdinean espezializatutako haga zelulak dira. Izan ere, argi horiek dira ilunabarrean (argi gorriak desagertzean) gailentzen direnak. Kontuan harturik, animalia hauek momentu horretan irteten direla janari... bila, ikusmena moldatu dute momentu horretan ondo ikusi ahal izateko.

Azkenik, mekanohartzaileak ere agertzen dira zenbaitetan: lerro akuatikoak agertze dira larbetan (batez ere, akuatikoetan) eta, batzuetan, helduetan ere.

Ugal-estrategiak oso erantzak dira talde honetan. Talde guztietan sexuak bananduta daude, baina urodeloetan eta zezilioetan barne-ernalketa ematen da, anuroetan kanpo-ernalketa ematen den bitartean. Gehienak obiparoak diren arren, bibiparoak zein obobibiparoak ere aurkitzen dira. Arrautza mesolezitikoak izaten dira, gehienetan estalkin muzilaginosuz babestuak. Ohikoena larba bidezko zikloa da, baina ziklo zuzenak ere ezagutzen dira. Batzuetan zaintza parentala ikusi da.



URODELOAK: arrabioak eta uhandreak

Ipar-hemisferioko taldea da eta 400 espezie inguru ezagutzen dira, 10 familiatan sailkatzen direnak. Talde honetako animaliek soin-eredu tipikoa aurkezten dute: buru zapala, soin-enbor eta isats luzeak, soinadar labur eta berdintsuak... Hala ere, soinadar horiek ez dira mugimendua ahalbidetzeko erabiltzen, baizik eta animalia lurlean eusteko. Mugimendua sugekara izango da, uhin-lateraletan oinarritua. Lokomozio eredu goiztiarra da hori, hankak soin-enborrarekiko angelu zuzenean mantentzen dituztelarik.



Eskeletoa ez dute oso osifikatua, nahiko egitura kartilaginotsua aurkezten dute. Hala, gerri eskapularrean ez da hezur dermikorik azaltzen eta arku neurala ornoari lotuta agertzen da, orno anfizelikoak aurkezten dituztelarik. Animalia arinak izaten dira.

Horietariko asko oso urtarak dira, baita heldutasunean ere. Horregatik, zenbait espezieetan lerro lateralak mantendu egin dira. Ez dute tinpanorik ezta barne-belarririk eta begi txikiak izaten dituzte.

Oro har, animalia txikiak izaten dira (<15 cm). Baina badaude salbuespenak: Txinako *Andrias*-ek ia metro bateko tamaina lortzen du eta Ameriketako *Cryptobranchus*-ek 60 cm-rainokoa. Dimorfismo sexuala oso nabaria da.



Animalia karniboroak izaten dira, baina ez dute gantzak metatzeko joerarik.

Ziklo ez-zuzena da ohikoena: larbak metamorfosia jasatean lortzen da forma heldua. Larba urtarra izan ohi da, helduaren antza duena, baina kanpo-brankiaduna. Hala ere, zikloak aldagarritasun handia du: badaude forma guztiz urtarak, larbarik gabeak, obobibiparoak, pedomorfikoak... Pedomorfosia izugarri hedatua dago, familia batzuk guztiz pedomorfikoak direlarik: forma helduek hezurdura larbarioa azaltzen dute, betazalik ez, lerro lateralak agertzen dira, kanpo-brankiak dituzte...

Espezie batzuk trogloditak dira, hots, haitzulotako tenperatura eta hezetasun konstanteetan bizitzeko egokituak. Adibidez, Esloveniako *Proteus* eta Texasko *Typhlomolge* forma neoteniko hertsia dira.

Forma goiztiarretan kanpo-ernalketa ematen da: *Hynobiidae*, *Cryptobranchidae*... Baina gehietan barne-ernalketa ematen da. Arrek ez dute zakilik eta, ondorioz, korteiu eta akoplamendu bereziak behar dira. Korteiurako espezifikoki askatutako feromonak izaten dituzte, arren eta emeen arteko erlazioak errazteko. Feromona horiek arrek kokotzean, muturrean eta buztan gainekako guruin usaintsuek ekoizten dituzte. Gainera, espermatoforoak dituzte: espurnio-zorro bat, gelatinazko estalkin babestailean bildua. Espermatoforo horren itxurak adieraziko du arraren kloakak zein itxura izango duen. Kasu askotan, egitura hauek lurlean kokatzen ditu, ondoren, emeak jaso ditzan. Ugal-garaian arrek kolore biziagoak hartzen dituzte, gandar handiagoak garatzen dituzte eta hankak belztuta agertzen zaizkie.

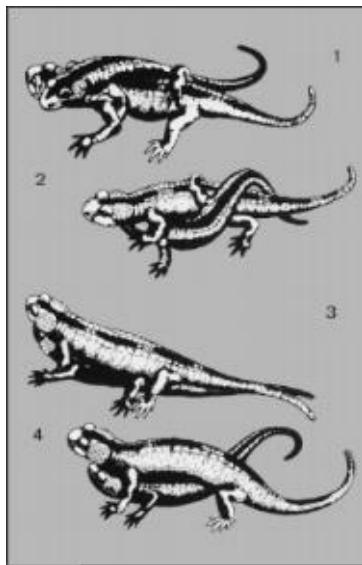




Espermatoforoak: a) *Notophthalmus viridescens*, uhandre pinportagorria; b) *Desmognathus fuscus*, arrabio beltzarana; c) *Eurycea bilineata*, arrabio bi marraduna.

Adibidea: *Triturus helveticus*. Arrak kloaka usaituz identifikatzen du emea. Korteiurako, emearen aurrean jartzen da eta isatsa astintzen du ura eta feromonak botatzeko emearen muturrera. Hori guruin hedonikoari esker egiten du. Ondoren, onarpena etor daiteke: emeak arrari darraio, muturra beronen kloakari lotuta. Azkenik, ernalketa etorriko da: arrak espermatoforoa hondoan utziko du eta apur bat aurrerantza joango da; orduan, emea gainean kokatuko da eta espermatoforoa kloakaz jasoko du.

Korteiuak karaktere sexual sekunadario deigarriak ondorioztatu ditu; gander dortsalak eta kaudalak, guruin hedonikoak, kolorazio biziak, barrabil puztuak...

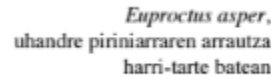
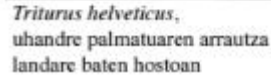


Ur lasterretan feromonen bidezko korteiua egitea ezinezkoa denez, bestelako metodoak behar dira: akoplamendua. Uhandre pirinearra horren adibide da: arrak emea buztanaz eusten du eta, kloakak elkarren aurka jarrita, espermatoforoa emearenean jartzen du. Hankarekin bultzaka barrura sartuko du.

Forma lehortarretan ere ezinezkoak dira uretako korteiuak. *Pleurodeles*, *Tylotriton* edo *Salamandra* generoetan, arrak emea azpitik eusten du eta berak lurrean jarritako espermatoforora bideratzen du, emeak kloakaz jaso dezan.

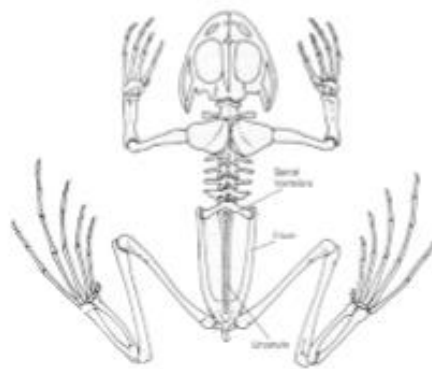
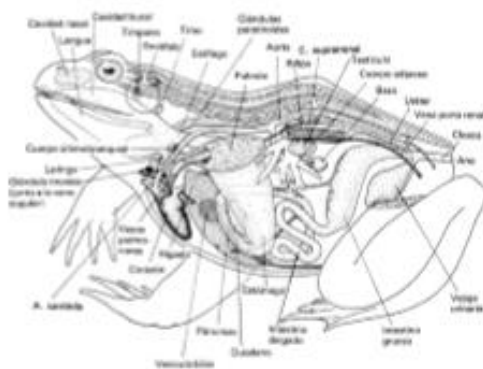
S. salamandra, arrabio arruntaren lehorreko korteiua: 1, harrapaketa eta identifikazioa; 2, arra emearen azpira sartzen da; 3, feromonen bitartezko kitzikatzea eta espermatoforoa askatzea; 4, emeak espermatoforoa jasotzen du

Urodelo gehienak obiparoak dira: arrautza uretan jartzen dute, banaka edo masa gelatinotsu txikitan, batez ere, putzu algatsuetan. Batzuetan landare-hostoei lotuta ere jartzen dituzte eta, bestetan, arrakaletan eta harri-tartetan (erreofilotan). Hala ere, badira obobiparoak zein bibiparoak diren salbuespenak. Arrautzak txikiak izaten dira



- ## ANUROAK: igelak eta apoak

Gorputz eredia nahiko konstantea da, baina badira zenbait forma bizimoduaren arabera moldatuta daudenak. Jatorriz jauzirako moldatuta daude, soin-ereduaren erabateko aldaketa jasan dutelarik. Batetik, atzeko soinadarraren luzapena ematen da, tibiaren eta fibularen fusioa emanez eta, hala, atzeko soinadarra aurrekoa baino luzeagoa izango da. Halere, aurreko soinadarren sendotasuna atzekoenaren berdintsua da eta erradioa eta luna ere fusionatuta daude. Bestalde, tartsoaren luzapena eta giltzadura intertarsal berria ere ematen dira. Isatsa murriztu egiten da eta bertako ornoen arteko fusioa ematen da: urostiloa osatzen dute. Gerri pelbiarra sendotu egiten da eta bizkarrezurrari urostiloan lortzen zaio. Bizkarrezurra, gainera, laburtu egiten da, 5-9 orno presakral soilik izanik, anfizelikoak, prozelikoak zein opistozelikoak izan daitezkeenak. Orno horiek zigapofisi sendoz giltzatuak daude. Horrela, bizkarrezur oso egonkorra garatu dute, gorputz-enbor zurrun batean ondorioztatuz. Saihetsezurrei dagokiela, murrizpena edo endekapena jasan dute.



Hala ere, bizimodu anitzak ageri dituzte oso:



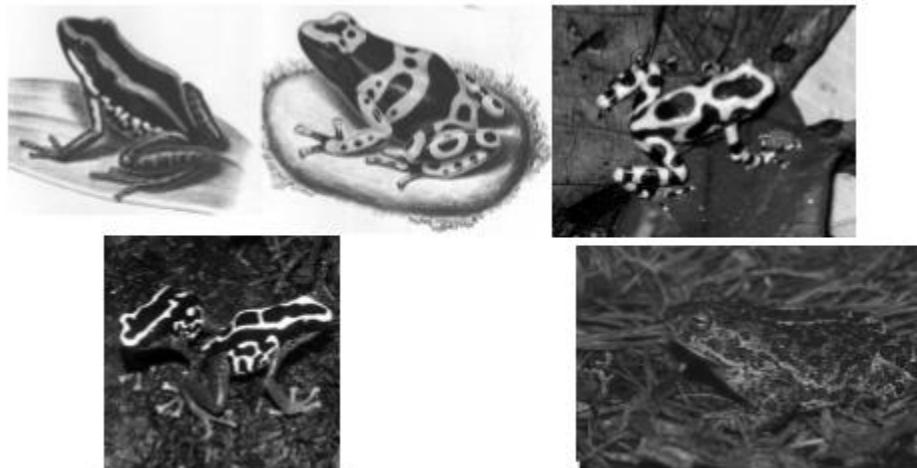
- ❖ Guztiz urtarra (*Xenopus*, *Pipa*...).
- ❖ Industaileak (*Scaphiopus*, *Pelobates*, *Breviceps*...).
- ❖ Zuhaiztarrek (*Hyla*, *Rhacophorus*).
- ❖ Hegaldi laburrak egiteko gai direnak (*Rhacophorus reinwardti*).

Hala ere, anuro guztiak karniboroak dira. Forma urtarretan hurrupaketa erabiltzen dute: arrainen moduan, harrapakinarekin batera ura ahoratzen dute. Forma semiurtarretan eta lehortarretan, ordea, mihi jaurtitzailerik espezializatua dute. Mihia tolestuta edukitzen dute ahoan eta muskulu eskeletikoaren bultzadaz kanporatzen dute. Mihia alde dortsala harrapakinaren gainean jarriko da eta, lidingatsua izanik, bertan itsatsita geratuko da.

Anuroen soin-eredua arrabio-itxurako lisanfibio batetik eratorria da, baina zertarako garatu ote zen oraindik eztabaidagarria da. Bi hipotesi desberdin daude, elkar ukatzaileak ez direnak:

1. Igeriketakarako eredu etekintsuago baten ondorio da.
2. Ur-ertzean atsedenean den animaliak, balizko harrapari bat datorkiola, kolpezu jauzi egin eta bietan bat, lehorretik ibilian edota uretatik igerian egin dezake ihes.

Bi lokomozio-eredu daude talde honetan, asko baldintzatzen duelarik anuroen historia naturala. Alde batetik, jauzilari edo igerilari hankaluzeak daude eta, bestetik, ibiltari hankalaburrak. Azken horietako batzuk jauzi txikiak egin ditzakete, baina beste askok ez dute batere saltorik egingo. Ibiltari motelak izaten dira eta harrapakinak bila eremu zabaletan aritzen dira, ia edozer jaten dutelarik. Baina harrapakarien arriskua handiagoa da mota honetako lokomozio-eredua dutenentzat. Horregatik, defentsa-bide bikainak dituzte: pozoia zein kolorazio aposematikoa edo kriptikoa.



Jauzilari hankaluzeei dagokiela, jauzi handiak egiteko gai dira eta igerilari azkarrak izaten da. Sarritan esperoan ehizatzen dute. Horien defentsa-bide nagusia kolorazio kriptikoa da, pozoiak ahulagoak izanik. Hala ere, kontuan hartu behar da ereduak baino ez direla hauek, salbuespenak ugariak baitira.



Anuroen soin-eredua, beraz, ezaugarri eratorria da, baina badituzte zenbait ezaugarri goiztiar; hala nola: erdi-belarria eta tinpanoa kontserbatzea eta kanpo-ernalkuntzaren nagusitasuna. Dena den, azken hamarkadetan hainbat kasutan behatu da barne-ernalketa; adibidez, *Aschapus*-en arrek kloakaren luzakinak dauzkate, organo kopulatzaile gisa erabiltzen dituztenak. Fenomeno horrek uste baino ohikoagoa dirudi, batez ere, forma lehortarretenetan, bibiparotan...

Anuroen ugal estrategiek eta bizi-zikloek urodeloetan behatutakoek baino dibertsitate handiagoa (edo parekoa) ageri dute. Kanpo-ernalketarako parekatze fisiko bat behar izaten da normalean, kopularik gabekoa: anplexua. Bi motatakoa izan daiteke:

1. Anplexu dortsala edo axilarra: arrak emea axilatik eusten du aurreko soinadarrekin.
2. Anplexu lunbarra edo inginala: arrak emea alde inginaletik eusten du aurreko soinadarrekin.



dortsala



lunbarra

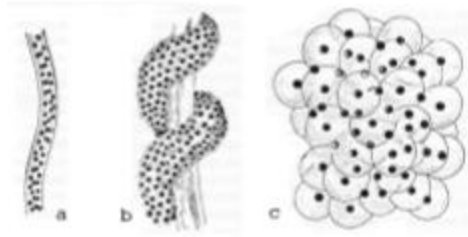
Modu horretan, arrak emeari laguntzen dio arrautzak askatzen, sortutako presioaren laguntzaz. Emeak errun ahala, arrak esperma askatzen du eta, ondorioz, zigotoa momentuan bertan sortzen da. Anplexua, gainera, luzea izan daiteke: zenbait kasutan asteetan egon daitezke besarkatuta.

Urodeloek ez bezala, anuroek kantua erabiltzen dute. Kantu hori arrunta izaten anplexuaren aurretik, baina ez da talde guztietan ematen. Arrek egiten dute ahots-korden bidez, emeei dei eginez, ugal-lekura erakartzeko. Espezie batzuetan, halere, emeak erantzun egiten du; izan ere, emeek ere badituzte ahots-kordak, erabilera hain arrunta ez izan arren. Apoei kanturako gaitasun txikiagoa dute. Zeinbait espezieetan, gainera, poltsak agertzen dira arretan: kutxa erresonanteak dira, airez betetzen dituztenak ahotsak amplifikatzeko eta zabaltzeko. Poltsa horiek, bakunak zein bikoitiak izan daitezke. Zenbat eta lehia handiago izan, orduan eta kantua sonoroagoa egingo dituzte. Baina kantuak ernalketa ziurtatzen (edo gutxienez, probabilitatea handitzen) duen arren, predazioa ere erakartzen du. Gainera, beraien ahotsa aldatu egiten da egoeraren arabera.



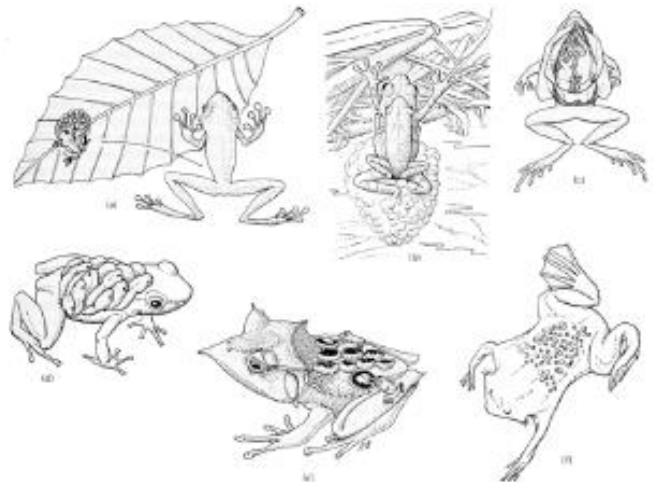
Batzuetan, parekamendu berean ar batek baino gehiagok hartzen dute parte, emea arrak baino handiagoa izaten delarik kasu horietan. Hori, parekamendua bizi-zikloko momentu konkretu batean eman behar delako gertatzen da.

Arrautzak normalean uretan erruten dira, masa txikitan edo lokarritan, baina modu desberdinetan: solte, flotatzen, landaretzari edo beste substratuei itsatsita... Zenbat eta pakete handiagoa askatu, urak oxigeno gehiago duela esan nahi du, ez delako arazorik egongo oxigenoa arrautza guztietara iristeko. Firu luzetan askatzen badira, oster, urak oxigeno gutxi duela adierazten du, arrautzek oxigenoa eskuratzeko duten azalera emendatu behar ikusi direlarik. Estalki lirdingatsu gelatinotsuz babestuta egotea oso ohikoa da.



Zenbait espeziek, lehorrean jartzen dituzte arrautzak: zuhaitz-hostoetan, ur-gaineko adarretan... Joera hori arrautzen bideragarritasuna emendatzeko helburuarekin garatu da. Izan ere, 4500 espeziek arrautzak sasoi berean, temperatura bera duten uretan jarriz gero, arrautzen kopurua izugarria izango litzateke, predazioa handituz eta bideragarritasuna murriztuz. Horretarako beste aukera bat zaintza parentala da. Kasu horietan, larba jaiotzean zuzenean uretara eroriko da.

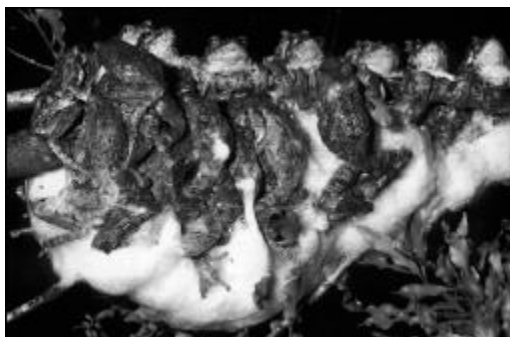
- Centrolenella* igelek uraren gaineko adarretan uzten dituzte euren erruak.
- Physalaemus*-ek aparrezko habia eraikitzen du erruak babesteko.
- Rhinoderma*-k bizkarrean eramaten ditu erruak eklosioa gertatu artean.
- Colostethus*-ek zapaburuak garraiatzen ditu bizkarren.
- Hemiphractus*-ek ere zapaburuak garraiatzen ditu.
- Pipa*-k bizkarrean eramaten ditu erruak eklosioa gertatu artean (c bezalaxe).



Aparra adar batean, ertzean zein flotatzen jar dezakete, predaziorako arazorik izan ez dezan. Badira zenbait espezie arrautzak zuloetan edo gordelekuetan jartzen dituztenak, helburu berarekin.

Zuhaitz-igel afrikarrak 30 alerainoko ugaltaldetan jarduten du, arrautzak eta esperma hankekin astinduz aparrezko "kabia" eratzen dutelarik. Apar hori uraren gainean eskegitako adarretan itsatsita uzten dute. Horrela, deshidratazioa eta predazioa ekiditen dituzte.

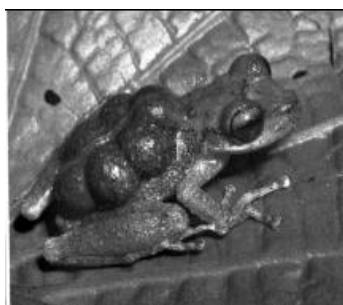
Txantxikuaren kasuan, ernalketa ostean arrak bizkarraren eskualde pelbierrean hartu eta zaintzen ditu arrautzak, eklosioa gertatu artean. Aldiro ura bilatu beharko du, arrautza bakoitzeko ganbara kapsularrean bildutakoa berritu eta enbrioien deshidratazioa ekiditeko. Bitartean, aste horietan zuloetan gordeta egon ohi dira. Larbak jaiotzean, uretan askatuko ditu, zaintza parentalarri amaiera emanaz. Zenbait espezieetan emea izaten da prozesu hau bera burutzen dutenak.



Pipa sp. Surinamgo igelak ernaldutako arrautzak bizkarrean duen ehun esponjosoan hondoratuta eramaten ditu eta bertan garapen osoa jasango dute, apo gazte bihurtu arte. Ehun esponjosoak guruin batzuk ditu, zeinak ura askatzen baitute. Eklosionatu berri diren larba hauek aitzak bizkarrean bi alboetara dituen zakuetan sartuko dira. Bertan egongo dira metamorfosia burutu arte, beraien kabuz elikatuz.



Igel marsupial batek bizkarraldean duen poltsa batean eramaten ditu arrautzak eklosionatzen diren arte. Australiako beste igel baten emeak arrautzak irentsi egiten ditu urdailean inkubatzeko. Metamorfosia burutu eta berriz ere ahotik ateratzen zaizkio igel gazteak. Oraindik ez da ezagutzen nola egiten duen arrautzak zein larbak ez liseritzeko.



Ohikoena ziklo ez-zuzena da: larba urtarrarekin eta metamorfosiarekin. Sekundarioki badaude ziklo zuzenak, larba fase askerik ez dutenak eta uste baino arruntagoak direnak eskualde tropikaletan: *Microhylidae*, *Ranidae*...

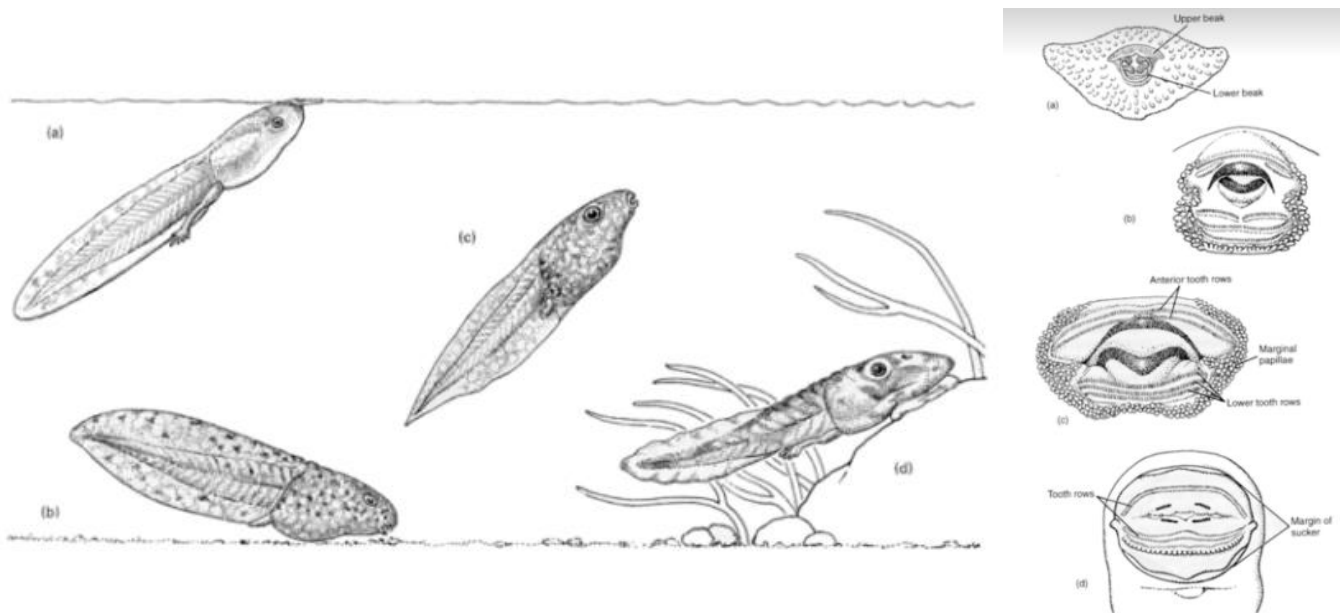
Larba fasea eklosioaren osteko fasea da, zapaburu fasea, baina ez da homogenea, zeinbait azpifase baititu. Lehenengo fasea oso motza eta arina da, non kanpo-brankiak eta oreka-organoa baititu. Urodeloen antza izango du. Bigarren fasean, barrunbe peribrankiala eratzen da: kanpo-brankia estaliz operkulua agertuko da eta, ondorioz, barne-brankiak agertuko dira. Gainera, ahoa baraila korneoz hornitua egongo da. Ahoan hortz moduko egiturak garatuko ditu. Fase honetan, barrunbe peribrankialak soin-adarren hasikinak ere estaltzen dira, metamorfosiaren lehenengo urratsak bere baitan emango direlarik. Espirakulua ere izango du, hots, barrunbe peribrankialaren irtengunea, brankietatik ura kanporatzeko baliatzen duena eta bentrala zein ezkerrekoa izan daitekeena (espezie batzuetan bi espirakulu agertzen dira). Isatsean hegats antzeko tolesdura kutaneoak erakusten dute, igeriketarako erabiltzen dutena. Zenbaitetan birrikak organo hidrostatiko gisa erabiltzen dituzte.

Eredu estandarra horrelako den arren, soin-eredu eta espezializazio bereziak izaten dituzte eta buruaren, gorputzaren... tamaina erlatiboa zein forma asko alda daiteke.



Larba gehienak herbiboroak izaten dira, batez ere, iragazleak; izan ere, helduak karniboro inespezifikokoak izanik, lehia ekiditen baitute. Hala ere, badira zenbait larba karniboroak direnak. Larbaren ahoaren formak baldintzatuko du zein elikagai eta nondik hartuko duen: ur-zutabeko janaria, hondokoa, arroketakoa...

- Megaphrys minor*-ek aho-inguruko epidermisa ur-azaletik jateko moldatuta du.
- Rana aurora* generalista da, edozein azaleratik elikagaiak alatuz bazkatzen da.
- Agalygnis callidryas* erdi-uretan bazkatzen den suspentsiboroa da.
- Nynctimystes* sp. Kopadura-formako ahoz sustratoari atxikitzen zaion forma erreofilo espezializatua da.



Larbaren hirugarren eta azken fasean, metamorfosi sakona ematen da, non begi bistako aldaketak pairatzen baitituzte:

- Hestea eraldatu eta laburtu.
- Soin-adarrak garatu: lehenengo atzeko soin-adarrak garatzen dituzte, aurrekoak operkulan babestuta baitaude.
- Ahoa handitu.
- Brankiak endekatu eta biriketarik arnasketari bidea eman: brankia desagertzen denerako, normalean, birika garatuta egoten da. Hala ere, helduak arnasketa kutanea erabiliko du, batez ere.
- Zentzumen-organoak medio berrirako egokitu.
- Isatsa laburtu eta galdu: aldaketarik azkarrena da eta amaieran ematen da. Antza denez, egoera horretan (soinadarrak garatuta, baina oraindik isatsarekin) predaziorako aukera gehiago dituzte.



ZEZILIOAK

160 espezie inguru ezagutzen dira, 6 familiatan sailkatuta. Apodoak dira, hau da, zizare itxurakoak. Tropikalak dira, mundu guztiko tropikoetan agertzen direlarik: Asian, Amerikan zein Afrikan.

Lurpeko karniboroak dira, normalean harrapakin luzetxoak jaten dituztelarik: zizareak, intsektua, igelak eta suge txikiak.

Ongi osifikatutako eta, beraz, ongi itxitako kranioa dute, lurlean ibiltzeko moldatuta dagoena. Hortzez hornitutako barailak dituzte eta zenbaitetan ezkata dermikoak agertzen dira. Eratzun itxurako tolesdura kutaneoak erakusten dituzte, izaera segmentarioa oso nabarmena izanik: azalak tarteka sarguneak erakusten ditu, eratzunak itxuratzen dituztenak. Gorputzaren barruan, gainera, kolagenozko eratzunak dituzte buelta osoan zehar, zeinak ezkata dermikoaren arrastoak izan baitaitezke.



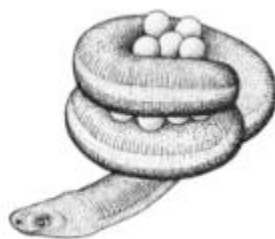
Begiaren gaitasuna oso txikia da, askotan tegumentuak estaltzen duelarik. Izan ere, askok ez dute ikusteko beharrik eta, horregatik, askotanitsuak izaten dira. Baina begiaren eta sudurraren artean luzakin edo garro ebaginagarriak dituzte.

Bizimodu industailerako moldatuta daude:

1. Ez dute soin-adarrik, ez gerri eskapular nahiz pelbiarrik.
2. Ez dute isats postanalik: atzeko muturrean dago kloaka.
3. Begiak murriztuta eta endekatuta daude: euren egiturak -muskuluak eta guruinak- garro ebaginagarrietara egokituta daude, antza denez organo bomeronasal kimiohartzailearen egitura laguntzaileak direlarik.
4. Ezkerreko birika murriztuta eta endekatuta dute: eskuinekoa soilik erabiltzen dute.

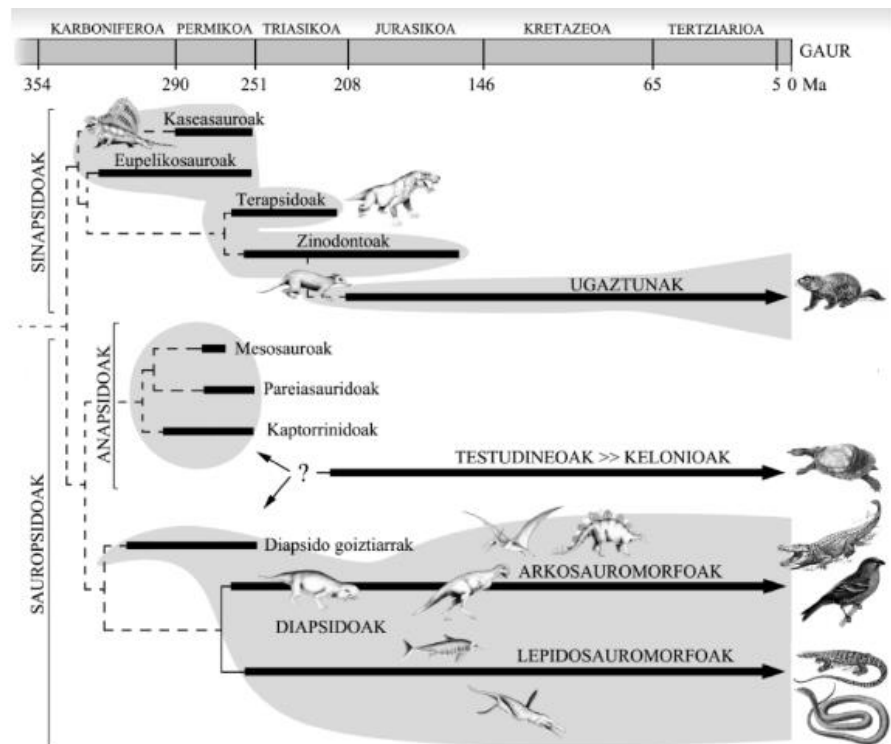
Barne-ernalketa ematen da, arrek kloakaren ebaginazio berezia dutelarik organo kopulatorio moduan. Arrautzak lurlean erruten dituzte eta emeak zaintzen ditu. Garapen larbarioa hein handi batean edo erabat arrautzaren baitan ematen da: larbak brankia externoak izaten ditu, eklosionatzean -edo lehenago- endekatzen zaizkionak. Larbak urtarrak zein lehortarrak izan daitezke, baina betiere lur hezetan bizi direnak.

Espezie obobibiparoak eta bibiparoak ere ez dira arraroak. Azken horien kasuan, enbrioak lezitotrofikoak eta matrotrofikoak (biak batera) izaten dira, larbak tamaina erlatiboki handiarekin jai daitezzen.



AMNIOTOEN AGERPENA ETA DIBERTSIFIKAZIOA

Karboniferoan lehen tetrapodo goiztiarren dibertsitatea nahiko handia da. Tetrapodoak oso dibertsoak izango ziren garai haietan: lehen anfibioak eta lehen narrastiak batera biziko ziren. Oraindik, ikuspegi lehortar batetik, larbaren garapenerako uraren beharra edukiko zuten lehen tetrapodoek. 20 Mu lehen fosil amniotoa. Erlatiboki arin agertuko da taldea. Aurretik tetrapodo goiztiar horien txoko ekologikoak bete eta baztertu egingo zituzten amniotoek. Tetrapodo goiztiar horien dibertsitate handi hori Karboniferoan zegoen, baina Permiar bukaeran desagertu egiten dira. Batzuk, Paleozoiko eta Mesozoikoko muga gainditu zuten, baina gehienak Permiar amaieran desagertu ziren. Txoko ekologiko horiek amniotoen esku geratu ziren.



Elyops temnospondiloa oso animalia zabala eta potzongo xamarra zen. Anfibioen morfologia kranial normala zuen, batere garaierarik gabeko kranioa zen, oso zapala zena. Barailen muskulu abduktoreak (baraila ixteko) ezarpenerako dute distantzia txikia da, muskulatura laburrekoa. Ez dute gaitasunik ahoa itxi eta presioa egiten mantentzeko. Hori Amniotoei onartzen zaien ezaugarria da. Ahoa itxi ostean ahoa erabiltzeko gaitasuna dute amniotoek, hau da, murtxikatu dezakete. Ahoa itxita dutela ahoarekin indar egiten jarraitzeko gaitasuna amniotoek dute. *Elyops*-ek ez du gaitasun hori, muskulatura ez baita batere dibertsoa. Tetrapodo goiztiar amniotoetan eta amniotoen arteko desberdintasun nagusia: muskulatura abduktorea dibertsifikatu zela. Leku gehiago agertu zen kranioan muskulatura gehiago txertatzeko, eta aspirazio ponpa garatu zen.

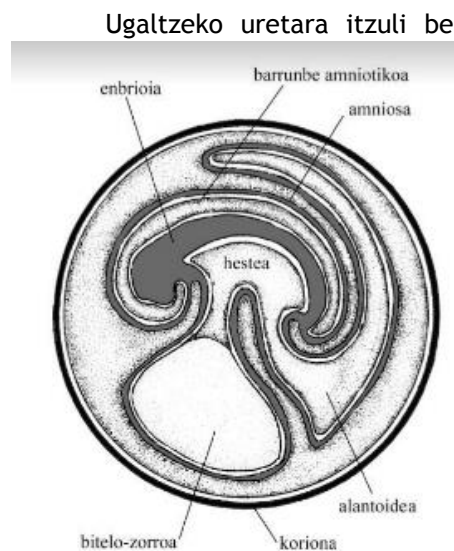
Amniotoek kutxa torazikoa erabiltzen dute aspirazioa burutzeko (presio negatiboa). Tetrapodo goiztiarrek aho barrunbea erabiltzen dute ahoratutako airea barneratzeko presio positiboa eginez ahoko muskulaturaren bidez. Egoera horretan, tetrapodo goiztiarrek ahoaren muskulatura, baraila mugitzeko eta airea biriketara bideratzeko erabiliko zuten.

Aspirazio ponpa asmatu zenean, ahoko muskulatura ez zen arduratuko airea ponpatzean, baizik eta elikagaien prozesamendua: irenstea, murtxikatzeta... Beraz, aho muskulatura ez legoke arnasketari lotua egongo, bazkari baizik. Hortik aurrera, muskulatura abduktorea dibertsifikatzen hasiko da elikadurarekin lotua: herbiboriaren agerpena. Ahoa erabiltzen hasi ziren landare zatiak ahoratu eta ondoren prozesatzeko; gaur egungo anfibioak, karniboro inespezifikoak dira; espezifikotasuna agertzeko aukera dago soilik bazkara dedikatuz gero, eta hori gertatu zen aspirazio ponparen asmakuntzarekin.

Barailak ixten dituen muskulatura abduktorea dibertsoagoa egiten da, kranioa zabalagoa eta muskuluak txertatzeko eskualde gehiago garatze dira. Zenbat eta muskulu luzeagoak izan, gehiago uzurtu daiteke: hau soilik gerta daiteke ahoko muskulatura bazkatzeko erabiltzen badu eta aspirazio ponpa agertzen bada.

Lehorrean dagoeneko baziren eta ugaltzen ari ziren ekosistemetan barneratutako arbaso anfibioak. Anfibioek urrats garrantzitsuak eman zituzten lur lehorrean konkistan: Lehorrean mugitzeko

gorputz-adarren eredu tetrapodoaren garapenarekin batera, zentzumen-organoak berregokitu zituzten, arrain arbasoek jada garatzen hasitako airetiko arnas sistema hobetu, airean jasan beharreko grabitate-indar gogorragoei eusteko moduko eskeleto axiala garatu zuten eta burua tente mantentzeko mekanismoak eskuratu zituzten.



Ugaltzeko uretara itzuli beharra, ordea, “handicap” handia zen beren jarduera ingurune lehortarretara hedatu eta hauetan sortzen eta ugaritzen zihoazkeen baliabide trofiko eta espazialak ustiatu ahal izateko. Izan ere, oskolik gabeko arrautzak eta larba brankiadunak izateagatik ingurune urtarretatik gertu egotera behartuta zeuden lehen anfibioak.

Amniotoek larba urtarra saihesten dute bizi ziklo-zuzena garatuz eta aspirazio ponpan oinarritutako bentilazio eredu berriaren agerpenarekin. Presio negatibo bidez, airea biriketara barneratuko da. Animalia hauek ulertzeko eta bizi forma horiek nola sortu ziren ulertzeko oso garrantzitsua da.

Muga hori gainditzeko bidea, urarekiko menpekotasuna txikiagotuz, arrautza amniotikoaren agerpenak ekarri zuen: narrasti, hegazti eta ugaztunak emango zituen amniotoen taldea sortuko zen. Arrakasta ebolutiboaren parte handi bat eta ezaugarri adaptatibo handiena arrautza amniotikoaren asmakizuna da. Amniotoak ez dira tetrapodo goiztiar amniotoko hutsa, hasierako tetrapodoen morfologia parez pare gainditu dute.

Arrautza amniotikoa “lehorreko arrautza” da, eta mintz enbrionario bereziak ditu, enbrioietik garatzen direnak. Hiru mintz extraenbrionarioz osatua dago:

- Alantoideak nitrogeno hondakinak metatuko ditu.
- Amniosak enbrioia mantenduko du medio urtsu batean.
- Korionak beste guztia bilduko du.

Bestetik, eskola kalkareo edo proteikoak ager daitezke, ala ez. Arrautza horrek ematen dio aukera bat animalari larba fasea saihesteko. Arrautza kleidoikoa, obiduktua jarraitutako mintz sekundarioz osatutako arrautza da (beraz eskola amak sortzen du): albuminazko medio urtsuaz eta oskolaz osatua dagoena. Arrautza amniotiko zein kleidoikoak gas trukea bermatu behar du airearekin. Eskola kleidoikoak kalkareoak edo proteikoak izan daitezke. Adibidez, hegazti eta krokodiloetan kalkareoa da. Oskolaren barruan dagoen albuminak babes mekanikoa ematen dio arrautzari. Porotsua eta iragazkorra izan behar da, enbrioak arnasteko.

Mintz extraenbrionario (jatorri enbrionario) eta oskol babesle eraginkorraz jantzitako arrautza berriari esker, enbrioaren eta ondorengo larba fasearen garapena arrautzaren barnean (edota amaren barnean; ugaztunen kasuan) burutzeko bidea zabaldu zen, eta honek ingurune urtarrekiko kateapena gainditzea ekarri zuen, maila batean behintzat.

Arrautza amniotikoa eta kleidoikoa ez dira amniotoen arrakastaren erantzule bakarrak. Lehorreko hainbat animaliak ez dute arrautza hori eta lisanfibio askok larba fasea saihestu dute arrautza hori izan gabe. Arrautza amniotikoa ezin da uretan errun, gas trukea ezingo litzake bermatu, eta arrautza barruko indibiduoak ito egingo lirateke. Baina hezetasun puntu bat beharrezkoa izango du. Kabiak, arrautzak estalki, edota dortokek adibidez lurpean hondoratzen dituzte, baina beti beharko dute hezetasun minimo bat.

Dudarik gabe arrautza amniotikoa izan da lurraren konkistaren erantzule nagusietako bat. Amniotikoak 10.000 espezie, eta anamniotikoak 5.000 espezie (urarekiko dependenteak) daude. Aniztasun eta arrakasta hau ezingo litzateke arrautzaren garapenarekin soilik azaldu; baina hala ere, jauzi ebolutibo berria suposatzen duen, izugarritzko dibertsifikazioa eraginez.

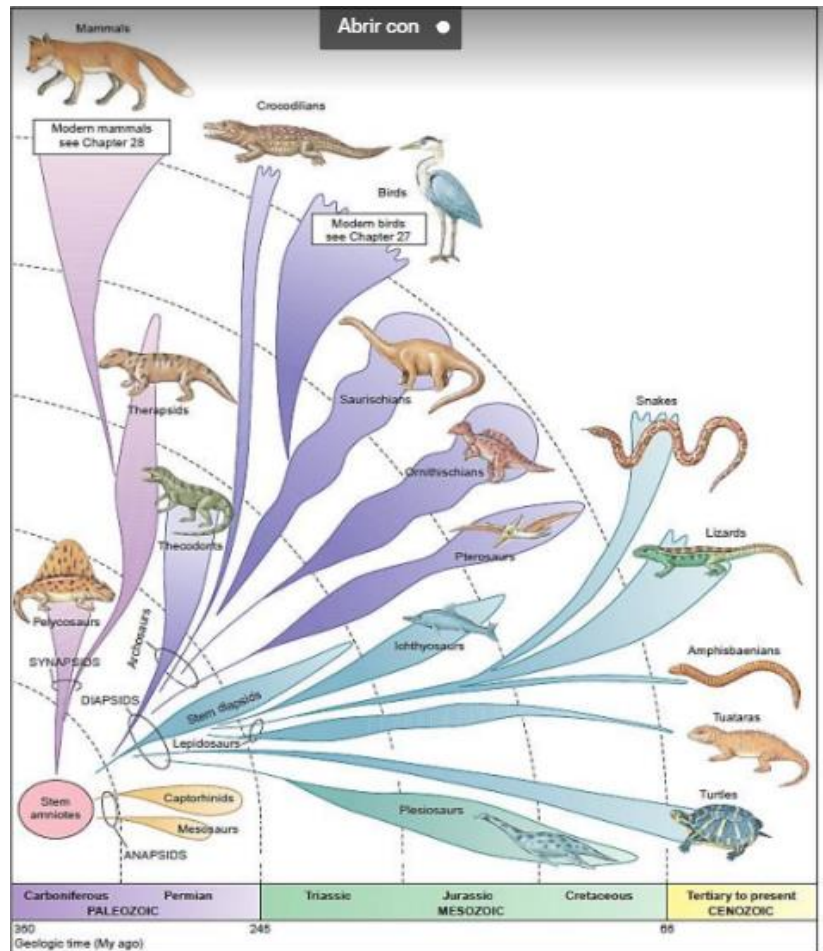
AMNIOTOEN JATORRIA

Izaera amniotikoa definitzen duen oinarritzko ezaugarrietako bat, hots, arrautza kleidoikoa, kelsonia, ugaztun (monotrematuak; bestelako ugaztunetan eraldatu egiten da), tuatara, eskuamatu, krokodilo eta hegaztien ezaugarri bereizgarria da. Beraz, mesozoikoko diapsidoetan ere ugaltzeko bide hau erabiliko zela pentsatzen da, zenbait estai fosiletan nahiko arrunki agertzen diren arrautza fosiletan oinarrituta.

Egungo anfibioak eta narrastiak arteko ezaugarri bereizgarri gehienak anatomia bigunekoak dira, eta beraz, hauek ez zaizkigu oso argigarri amniotoen sorrera azaltzeko. Beraz, nola bereizi amnioto goiztiarrenak? Honen ondorioz, ustez amnioto goiztiarrenek izan bide zituzten ezaugarri eskeletiko plesiomorfikoetan oinarritu behar dugu ezinbestean talde honen sorburua identifikatu eta filogeniak ezartzeko orduan. Ezaugarri eskeletiko apomorfikoetan oinarrituz > amnioto goiztiarren ezaugarri bereizgarriak:

- Kranioko hezur tabularra eta supratentoriala.
- Hezur intertemporalak galdua.
- Tinpanoa kuadratuaren atzean kokatua.
- Orokorrean bi elementu tartas proximal.
- Kondilo okzipital bakarra. (*)
- Hortzen barne egitura laua, ez labirintodontoa (*) (limnoszelido eta iktiosauruek soilik mantentzen dituzte hortz labirintodontoak amniotoen artean).
- Eskeletoaren osifikazio maila handiagoa; eskeleto astunagoak.

Amniotoak talde monofiletiko kontsideratzen dira, eta Karboniferoan (Paleozoikoan) sortu zirela uste da. Garai honetan, gertakizun ebolutibo garrantzitsu bat ingurune lehorretako intsektuen erradiazio handia izan zen.



Karboniferoan (290 - 360 Mu)

Ekosistemek gaur egungo antzeko egitura hartzen dute klimari dagokiola: epel hezea, tropikala eta urte-sasoirik gabea. Landaretza asko garatu zen, iratze erraldoiak. Taxonomikoki espezie oso desberdinak topatuko ditu, gimnospermo eta landare belarkarak oraindik ez ziren sortu.

Karboniferoan oxigeno mailak gorakada handia izan zuen, honek landaretzaren garapena ekarri zuen, txoko ekologiko berriak sortuz eta landarediaren garapenak intsektuen irradiazioa ekarri zuen ere: odonato (intsektu erraldoiak), plekopteroak, diktipteroak... agertu ziren. Habitat desberdin askotara hedatu ziren. Landaretzaren eta intsektuen arteko koeboluzioa eman zen. Intsektuen erradiazio itzela gertatu zen, eta beraz, animaliek bazka ugari izango zuten. Baliagai trofikoaren aniztasuna dela eta, ornodun gehienak karniboro bihurtu ziren, artropodoak harrapakin ugariak zirelarik. Bi gako ebolutibo:

- Barailaren optimizazioa; elikatzeko estrategia desberdinak garatuko dira, eta beraz, abantailatsua izango litzateke ahoaren muskulatura dibertsifikatzea.
- Lokomozioaren optimizazioa.



Karboniferoko ornodun gehienak karniboroak ziren, *Diadectes* salbu (honen hortzeriak herbiboroa zela iradokitzen du). Gauzak horrela, karniboroek ez zituzten beren behar guztiak landareetatik asetuko. Beraz, intsektuen irradiazioak izugarritzko aukera eskainiko zien beren baliabide trofikoak emendatzeko.

Ornodunen eboluzioan energia iturri berrien ustiaketa errentagarria erabat bideratuko duten bi faktorek baldintzatu eta itxuratuko dute amniotoen erradiazioa: lehen, intsektuak jateko bereziki moldatutako baraila-sistema egokiaren eboluzioa izan zen; eta honekin batera gorputz ereduak ere hainbat aldaketa izan zituen, lehorreko lokomozio aproposagoa lortzeko bidean.

Amnioto goiztiarreni buruz desadostasun taxonomiko asko dago. Zein da amnioto ezagun zaharrena? Testu bakoitzak berea izendatzen du. Orokorrean, “kandidato” guztiek kranio eta soin-enbor luzeak izango zituzten eta hanka laburrak. Ziurrenik

ehiztari lirain eta azkarrak izan ziren, eta tamaina txiki edo ertainekoak (intsektu-ehiztariak). Eratorritako formek kranioaren eskualde postorbital laburragoa zuten, eta beso eta zangoak luzeagoak. Adibideak:



Westlothiana lizziae, (buru eta enbor 15 cm). Antrakosaurua omen!



Hylonomus lyellii, prototiridoa. 315 Mu. (20 cm isatsa barne). Diapsidoa ?

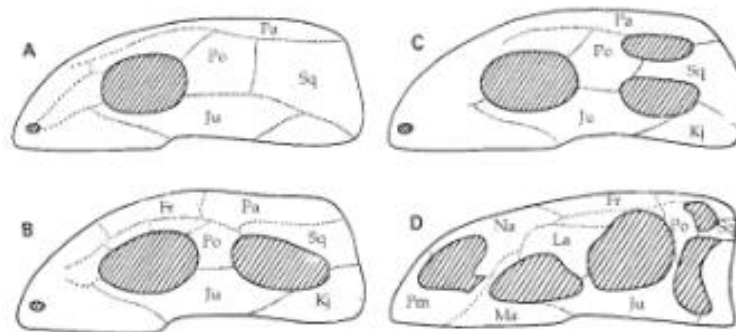
AMNIOTOEN FILOGENIA

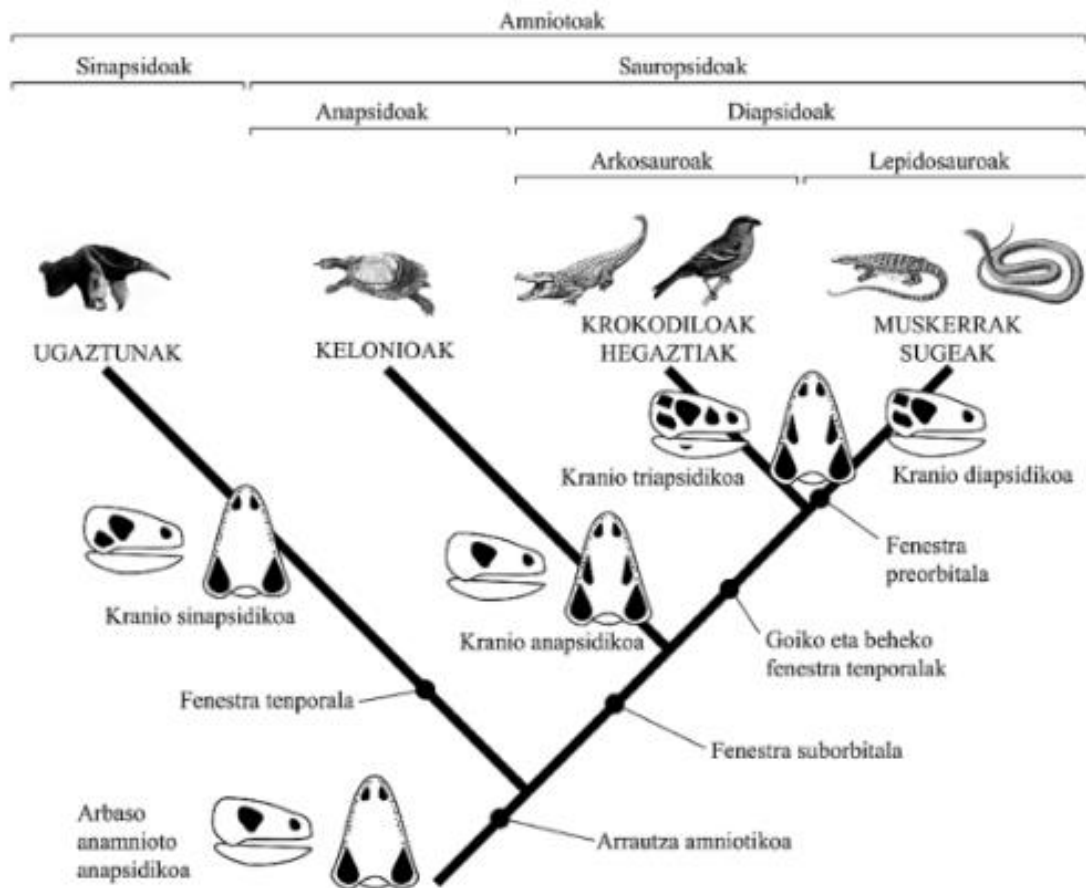
Karboniferoan hasi eta Permikoan zehar amniotoen dibertsifikazio handia eman zen, eta erregistro fosilaren azterketak adierazten digunez, Karboniferoaren amaierarako lerro ebolutibo berriak bereizi ziren. Euren erlazio filogenetikoak finkatzeko ezaugarri anatomiko nagusia: kranioko hormetan dauzkaten leiho edo fenestra desberdinen kopuru, kokapen eta ereduak erabiltzen dira. Argitu beharra dago sailkapen huts hau ez dela beti bat etortzen talde monofiletikoekin.

Lehen aipatu dugunez, elikadura estrategia desberdinak direla eta, barailean muskulatura berriak garatzeko aukera eskaini zuen. Muskulatura berriaren garapenak kranioren eskualde jakin batzuetan (eskualde tenporalean) estres puntuak sortarazi zituen. Hezurren arteko loturetan estresa agertuko da eta apurtzeko joera izan zuten. Sutura gune horietan, osifikazio maila handitu beharrean, ahuldu egiten da, eta zuloak agertu ziren. Muskulatura bertan ezarri zitekeen, kranioren eskualde dortsalean. Hasieran zuloak txikiegiak ziren, eta ez zen muskulaturarik txertatuko. Baina eboluzioan zehar zuloak handitu eta muskulatura ezartzeko gune bikainak izango ziren.

Leiho tenporalei begira (fenestrek), begiaren orbitatik atzera, leinuak ezberdintzen dira:

- Sinapsidoak: zulo bakarrekoak, fenestra tenporal bakarra. Ugaztunak.
- Diapsidoak: eskualde tenporalean bi fenestra, bata bestearen gainean; supra- eta subtenporala. Muskerrak eta sugeak.
- Anapsidikoak: amnioto anapsidoak, aspirazio ponpak ez du derrigorrez ekartzen fenestra tenporalen agerpena. Kelonioak.
- Triapsidikoak: krokodiloak eta hegaztiak.





Sailkapen honek ez ditu baina bere horretan talde monofiletikoak islatzen. Ez dator bat bere horretan talde monofiletikoekin.

Tetrapodoak (Amniotoak)
 Sinapsidoak
 Sauropsidoak
 Anapsidoak
 Diapsidoak
 Arkosauroidak
 Lepidosauroidak

Sinapsidoak vs Sauropsidoak

Amniotoen arbaso ziren anfibioek kranio anapsidikoa zuten, hots, kranio-kutxa erabat oso eta itxia, leiho postorbitalik gabe eta aho-sabaiean ere ez zuten fenestrarik. Amniotoak agertu eta berehala bi leinu bereizi ziren: batetik sinapsidoak (ugaztunen arbaso narrastiak) eta bestetik, sauropsidoak (gainerako narrastiak, dinosauroidak eta hegaztiak ere bilduko dituen).

Sinapsidoek kranio sinapsidikoa zuten: zulo edo hutsune tenporal bakarra dute orbitaren atzealdean, masailaren parean eta hezurrezko arku batek inguratua. Hauek izan ziren amniotoen artean dibertsifikatzen hasi zen lehen taldea, eta bertatik, narrasti ugaztunkarak sortu ziren: pelikosauruak, terapsidoak gero eta azkenik, ugaztunak.

Haptodus garnettensis, sinapsido goiztiarra izan bide zen eta *Dimetrodon*, Permiarreko sinapsido pelikosaurua.

Bigarren lerro ebolutiboa Sauropsidoek osotzen zuten, eta aho-sabaiean fenestra suborbitala izateagatik bereizten ziren. Euren artean beste bi lerro bereizten dira: anapsidoak (dortokak) eta sinapsidoak. Sinapsidoen barnean beste bi leinu desberdintzen dira: lepidosauruak (musker, suge eta sugandilak) eta arkosauriformeak (triapsidoak; krokodilo, dinosaurus eta hegaztiak).

Sinapsido eta sauropsidoen arteko desberdintasunak ez ziren kranioko fenestretara mugatzen.

❖ Sinapsidoak:

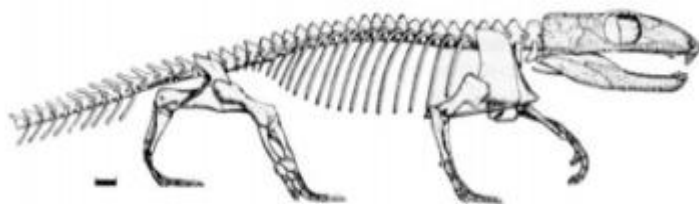
- Hartz-lerroen eskualde funtzional ezberdinen espezializazioa hasten da gertatzen, eta jada has gintezke intzisibo (ebatortz), kanino (letagin) edota molar antzeko hortzak bereizten (heterodontoak, ezaugarri eratorria).
- Aurreko gorputz-adarrak sendo eta handiak izaten zituzten atzekoen aldean (ezaugarri eratorria ote den ez dago argi).
- Behe barailako atze-aldeko hezurak erdi-belarrian inplikatzeko hasten dira.
- Ureotelismoa eta gerru kontzentratua; birika albeolarrak.

❖ Sauropsidoak:

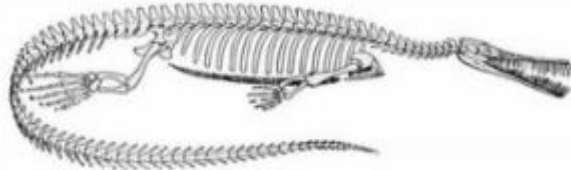
- Hartz lerroen eskualdekako espezializazio funtzionalik ez da gertatzen ia (ezaugarri primitiboa); homodontoak.
- Aurreko-gorputz adarrak txikitze joera zegoen, eta atzekoak gehienetan handi eta ahaltsuagoak izaten ziren (ezaugarri eratorria izan daitekeela uste da).
- Behe barailako hezurrez ez dute parte hartzen erdi belarriko antolakuntza eta funtzionamenduan (ezaugarri eratorria).
- Urikotelismoa eta gantz guruinak; birika fabelarrak (gas trakerako ganbarak gune amankomun batetara hedatzen dira).

Sauropsido anapsidoak

Kranio anapsidikoa mantendu zuten, hots, leiho postorbitalik gabe. Horiek guztiak anapsidoen barruan sailkatu izan dira. Baina, arbaso anamniotoek ez bezala, narrasti anapsido hauek fenestra suborbitala ageri dute ahosabaian. Talde honetan gaur egungo ordezkari bakarrak kelonioak (dortokak eta apoarmatuak) dira, baina erregistro fosilean baziren beste talde batzuk ere ezaugarri bera partekatzen zutenak: kaptorinidoak eta mesosauruak.



Eocaptorhinus laticeps,
kaptorinidoa. Marra
txikia 1 cm da.



Mesosaurus izan ziren
lehen narrasti itsasarrak.
Irudiko aleak 1m
inguruko luzera zuten

Ikertzaile gehienek ustez, kelonioen kranio anapsidikoa gerora sortu zen ezaugarri eratorri bat da. Eta beraz, filogenian diapsidoekin lotura ageri da. Azterketa molekularrek ere bat datoz honekin. Zenbait azterketa molekularrek, diapsido lepidosauroiden lotzen dituzte, eta beste batzuk krokodilo eta hegaztien talde haurridetzat hartzen dituzte, hau da, arkosauroidenak.

Gainerako narrasti guztiak (hegaztiak barne) diapsidoak dira. Kranio diapsidikoa dute, gutxienez bi leiho dauzkate eskualde tenporalean: lehena masailaren parean eta bigarrena horren gainean, hezurrezko arku batez banandua. Hauen artean bi lerro nagusi bereiz ditzakegu:

- ❖ Lepidosauruak: Gaur egungo narrasti eta eskuamatuak, tuatara, musker, suge eta anfibioak. Espezie fosilak: plesiosauruak, iktiosauruak, notosauroidenak eta plakodontuak.
- ❖ Arkosauruak: Egungo krokodilo eta hegaztiak. Espezie fosilak: fitosauroidenak, errinkosauroidenak, pterosauroidenak eta dinosauroidenak. Hauen artean kranio eredu triapsidikoa sortu zen, eta horretarako fenestra anterorbital bat gehitu zitzaion diapsidoen jatorrizko leihoei.

PERMIARREKO DIBERTSIFIKAZIOA ETA IRAUNGIPENA

Amniotoen dibertsifikazioa eta hedapena ez ziren linealak izan ordea Karboniferotik aurrera.

Permiarrean (250-290 Mu) aldaketa klimatiko handiak eman ziren. Permiarren hasieran Gondwana glaziazio sakonean zegoen, baina milioi urte gutxitan berotze azkarra jasan zuen iparralderantz mugitu ahala. Ekuatore inguruan zegoen Laurasia ere berotu zen, eta eremu idor eta basamortuak hedatu ziren bertan. Permiar osoan zehar Gondwanak iparralderantz egin zuen, azkenean Laurasiarekin bat egin eta Pangea superkontinentea osatu arte. Ekuatore gainean, Pangeak Tetis itsasoa zuen ekialdean. Garai honetan, sakonera txikiko itsaso txiki asko desagertu ziren, barnealdeko eremu idorren eta basamortuak zabaldu eta itsasoaren mailak behera egin zuen, oro har, planeta osoan.

Honek anfibioen populazioan izugarritzko eragina izan zuen: populazio asko desagertu egin ziren eta biziraupena lortu zutenak leku hezeetara mugatu ziren. Egoera honetan, narrastiak eremu askotara zabaldu eta dibertsifikatu ziren.

Animalia lehortarren artean sinapsidoak nagusitu ziren, eta haien artean, talde garrantzitsua pelikosauruena izan zen lehenik, Karboniferoan sortuak. Permiarren erdialdean, sinapsidoak dibertsifikatu egin ziren eta terapsidoak sortu ziren. Azken hauetatik, Permiarren azkenaldirako zinodontuak sortuko dira, ugaztunen arbasoak izango direnak. Sauropsidoak (diapsidoak) dagokionez, badirudi jada sortuak zirela, baina urriak eta txikiak ziren. Talde honen erabateko garapena hurrengo aroan gertatuko da, Mesozoikoan, eta bertatik sortuko ziren musker eta tuatarak eta haien arbaso lepidosauromorfoak, bai eta arkosauromorfoen arteko gaur egungo krokodilo eta hegaztiak, bai haien arbaso dinosauroidenak ere.

Duela 250 Mu, Permiarrekin batera, Paleozoikoa amaitu zen. Poloak urtu egin ziren eta Zenoziokora arte iraungo zuen aro berotsu bati eman zitzaion hasiera: Mesozoikoari, hain zuzen. Paleozoiko eta Mesozoikoko mugan, kontinenteen altxatzea, klima aldaketa bortitzekin batera, biziaren historian ezagun izan den iraungipen handiena gertatu zen, ordura arteko animalien arteko familien erdiak baino gehiago desagertzera eramanez.





NARRASTIAK: TALDE PARAFILETIKOA

Zoologian taxonomia kladistikoan hartu duen garrantzi gero eta handiagoa dela eta, narrastien sailkapen tradizionalaren aldaketa eman da. Kladismoak ez du onartzen monofiletikoa ez den talde taxonomikorik. Narrasti guztiek arbaso amankomuna izan arren, ez dira monofiletiko kontsideratzen, arbaso amankomuna duten bi talde eskuditzen dituelako narrastien taldeak: ugaztun eta hegaztiak. Beraz, narrastien taldea parafiletikoa dugu; edo beste modu batera esanda, narrastiak, hegazti edo ugaztun ez diren amnioto gisa soilik defini ditzakegu, egungo amniotoen filogenia irudikatzen duen kladograman.

Arazo honen adibide garbia hegaztiak eta krokodiloak arbaso bera izateak erakusten digu. Elkarrekin dituzten ezaugarri eratorriei erreparatuz, hegaztiak eta krokodiloak hurbilago daude elkarrengandik, krokodiloak beste edozein narrasti bizidunengandik baino. Krokodilo eta hegaztiak talde monofiletiko bereko kideak dira, bi taldeak arkosauruak dira, lepidosauruekin batera diapsidoak ta anapsidoekin batera sauropsidoak.

Taxonomo ebolutiboen ustez ordea, hegaztiak antolakuntza maila desberdina dute, adaptazio-eremu desberdina eta antolakuntza-maila ezberdina, eta klase propio bezala mantentzea defendatzen dute, animalia hauen berrikuntza morfologiko eta ekologikoak tarteko. Eta beste horrenbeste narrastiekin.

NARRASTIEN EZAUGARRIAK

Taxonomia kladistikoaren aplikazioak erabat hankaz gora jartzen ditu taxonomia klasikoko izen guztiak: narrastiak, anfibioak, tetrapodoak... dena berrikusten da behin eta berriz, eta izen berriak sortu behar dira etengabe: estegozefalioak, prototetrapodoak... Guk, kurtsoan zehar Narrastiak talde gisa hartuko ez baditugu ere, hau da, eboluzioan zehar garatu diren taldeak izango ditugu irizpide, hemen narrastiak anfibioetatik bereizten dituzten ezaugarri multzoa aipatuko dugu:

- Gorputz eredu aldakorra dute; trinkoa eta sendoa, mehea eta liraina...
- Azala tegumentu sendo eta lehor, eta keratinazko ezkata epidermikoz jantzia izaten dute; guruin gutxiz hornitua, batzuetan hezur dermikozko plaka batzuekin.
- Gorputz adarrak pare bi izaten dira: normalean bosna hatz izaten dituzte, eta anfibioetan baino hobeki moldatuak izaten dira lehorrean mugitzeko; talde batzuk sekundarioki apodoak dira.
- Ondo osifikatutako eskeletoa dute; kranioak kondilo okzipital bakarra du bizkarrezurrarekiko giltzarri; saihetsezurrek eta esternoiak kutxa torazikoa osatzen dute (sugeetan esternoirik ez den arren).
- Arnasketa biriketarik gauzatzen da; brankiarik ez dute, eta arnasketa kutanea oso da urria edo batere ez da gertatzen.
- Zirkulazio-sistema funtzionalki independente diren bi zirkuituz osatua: biriketakoa eta sistemikoa; bihotza hiru ganbaraduna izaten da (krokodiloetan lauakoa); normalean aorta-arku pare bakarra izaten dute.

- Egungo formak ektotermikoak dira nagusiki, nahiz eta zenbait espezie nolabaiteko termoerregulazio etologikorako gai diren; zenbait dinosauroetan endotermiarako ahalmenik ba ote zen ere eztabaidagai da, eta kelsonio batzuk ere badutela ikusi da.
- Urikotelikoak dira (azido urikoa hondakin nitrogenatuak kanporatzeko bitartekaria); giltzurrun metanefriko pareak dute.
- Lobulu optikoak entzefaloaren eskualde dortsalean egoten dira; kranio-nerbioak 12 parte eta nerbio terminala dira.
- Forma dioikoak dira, hots, sexu banandutakoak, eta barne-ernalketaz ugaltzen dira normalean.
- Arrautza kleidoikoak daukate (amniotikoak eta oskoldunak), kare edo proteinazko oskolaz babestuak, eta hainbat mintz extraenbrionarioz jantziak: amnios, korion, bitelo-zorroa eta alantoidea.
- Ziklo zuzena dute eta, beraz, ez dago larba-fase urtarrik.