

Ornodunen historia, eboluzioa, norabideak aztertzea ariketa zirrargarriak dira: non eta nola sortu ziren, nola bilakatu, zein arazo izan dituzten eta nola aurre egin, nola bizi diren egun ere, eta zeintzuk diren euren portaera eta jarduna baldintzatzen dituzten gako nagusiak. Horretaz guztiaz aritzeko, ordea, eta talde ezberdinen berezitasun eta historia ebolutibo eta naturalean sartu aurretik, beste zenbait aspektu jorratu beharko ditugu. Hasteko, liburu honen lehen atalean kordatuen izaera eta ereduak, sorrera eta erlazio filogenetikoak ikusiko ditugu. Bigarren atal batean ornodunen anatomia konparatuari buruzko zenbait argibide emango ditugu, betiere eredu morfologikoek ingurune, bizimodu eta funtzio zehatzekin duten harremana argitzen saiatuz. Ondoren, hirugarren atal zabalean ornodunen aniztasunaz ari-tuko gara gehienbat. Bertan, talde nagusien ezaugarri anatomiko, historia ebolutibo eta historia naturalean murgilduko gara, betiere egun bizi diren formetan oinarrituz, baina une ebolutibo garrantzitsuenetan gertatutako fenomeno nagusiei buruzko hainbat azalpen emanaz.

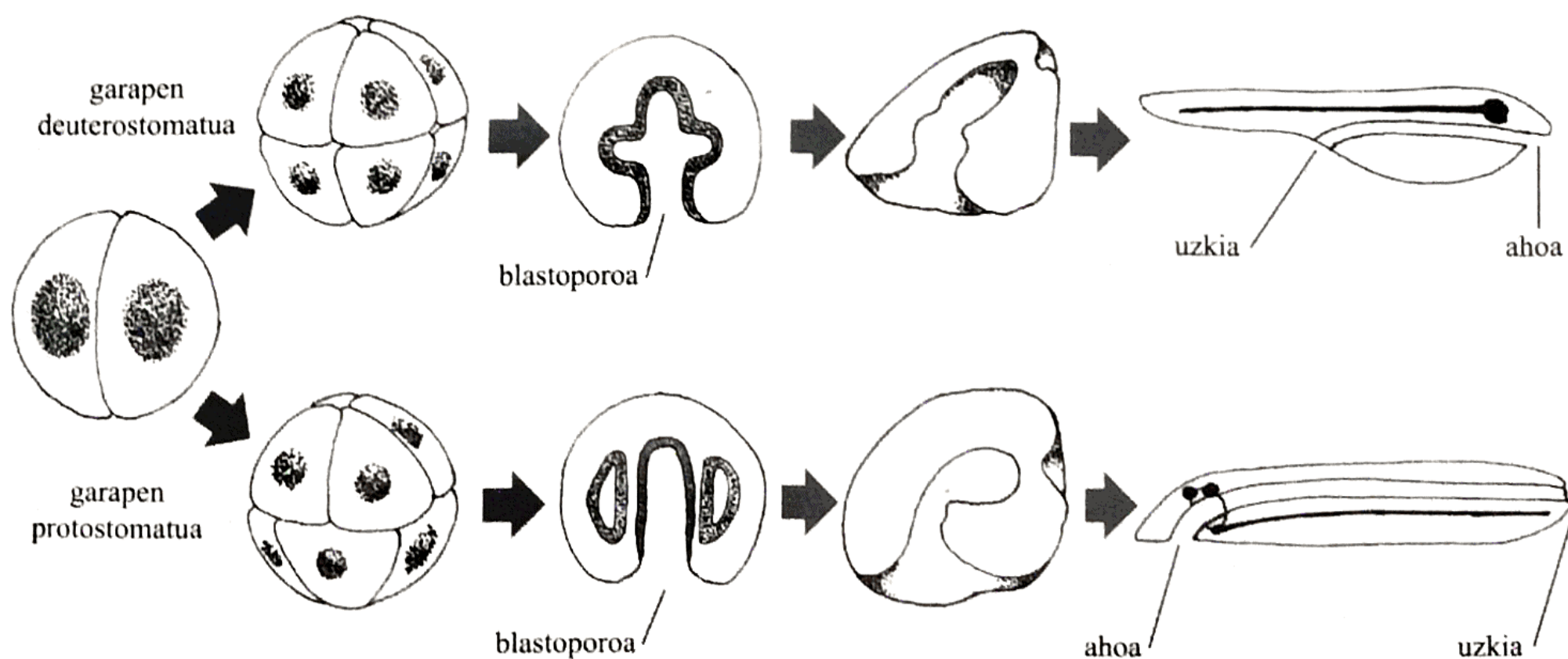
1.2. KORDATUEN EZAUGARRIAK

Jadanik aipatu dugunez, ornodunak kordatuen filu-mean biltzen dira, eta horrek argi zehazten dizkigu jadanik ornodun guztiek partekatzen dituzten zenbait ezaugarri anatomiko eta egiturazko. Izan ere, kordatuak metazoo triblastiko zelomatu gisa definitu dira, hau da, jatorri enbrionarioa duen likidoz betetako barne-barrunbe bat dute. Zelomatuen artean talde bi bereizten dira (1.02 ird.):

- *Protostomatuak*: talde honetan, besteak beste, Moluskuak, Anelidoak eta Artropodoak biltzen dira, eta honako ezaugarri hauek partekatzen dituzte: enbrioaren garapena abiatzen duen lakainketak eredu espirala izaten du, zeloma eskizozeliaz garatzen dute, ahoa blastoporotik eratorria da, eta eskeletoak jatorri ektodermikoa izaten du.
- *Deuterostomatuak*: hauen artean, berriz, Ekino-dermatuak, Hemikordatuak, eta Kordatuak biltzen dira, eta honako beste ezaugarri hauek dituzte elkarrekin: enbrioia lakainketa erradialez garatzen da; zeloma enterozeliaz garatzen da (ornodunetan izan ezik, hauetan eskizozeliaz gertatzen baita); blastoporotik uzkia eratortzen da, ahoa berritik garatu, eta eskeletoak (baldin bada) jatorri mesoder-mikoa izaten du, hainbat elementu ektoder-miko ere bil ditzakeen arren.

Kordatuak, beraz, animalia deuterostomatuak dira; hots, haien enbrioiak lakainketa erradialez garatzen dira gehienetan; haien ahoa blastoporoaren aurkako aldean sortzen da; zeloma enterozeliaz garatzen dute, eta eskeletoa enbrioaren ehun mesoder-mikoetatik garatzen da, gehienbat.

Deuterostomatuak jatorriz berezkoak dituzten 3 zeloma-barrunbeak antzeman daitezke oraindik kordatueta, baina protozeleak eta mesozeleak ez dute funtziorik, eta zenbait kordaturen enbrioigarapenean aldi baterako aztarna-egitura modura agertu ondoren, desagertu egiten dira. Ondorioz, kordatuak metazelea baino ez dute, eta taldearen estrategia morfologikoa notokorda moduko barne-



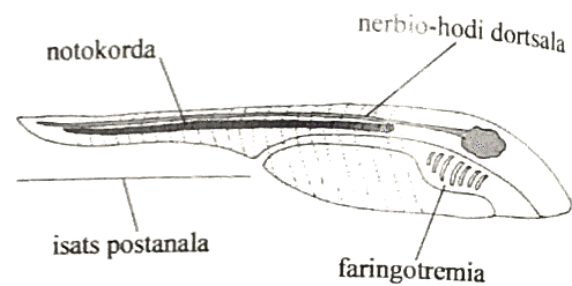
1.02. Animalia zelomatuen garapen deuterostomatua eta protostomatua; eredu protostomatuaren (behean) zigotoaren lakainketa espirala da, zeloma eskizozeliaz eratzen da, eta gastrulazioan sortutako blastoporoa aho bilakatuko da animalia garatuan; eredu deuterostomatuaren, aldiz, lakainketa erradiala da, zeloma enterozeliaz eratzen da, eta ahoa berritik sortuko da; blastoporoak uzkia emango du, edo ezta hori ere, uzkia ere berritik sortuko delarik (AJ).

eskeletoa garatzea izanik, metazeleak eskeleto hidrostatiko gisa zegozkion funtzioak galdu egiten ditu. Mesodermoak metamerizazio-prozesu bat jasan du, eta honela, igeri egiteko uhindura-sortzailea den muskulatura metamerizatuaz hornitu da.

Izaera deuterostomatuaz landa, zerk biltzen ditu, ordea, kordatuak? Nola definituko dugu kordatua? Itxuraz, antzekotasunak baino, ezberdintasunak ugariagoak dira kordatuen baitan bereizten diren hiru subfilum nagusien artean: urokordatuak, zefalokordatuak eta ornodunak.

Izatez, ornodun gehienek barne-eskeletoa dute, hots, gorputzaren barnean, azalaren azpian dagoen hezur edo kartilagozko elementu zurrunez osatutako sistema. Barne-eskeleto horrek parte hartzen du, bai lokomozioan gorputzari eutsiz, bai organo hauskorak babestuz. Hainbat kordatu lehertarrak dira, eta gehienek barailak erabiltzen dituzte elikatzeke. Zefalokordatu eta urokordatuak, berriz, animalia ornogabe itsastarrak dira denak, eta ez dute, beraz, barne-eskeleto hezurrezko edo kartilaginosorik. Haien euste-sistema kolagenozko hagaxka batzuez egon daiteke osatua. Suspentsiboroak dira, eta haien iragazte-sisteman zehar igaroarazten duten urak daramatzan elikagaiak mukizko jariakinetan bilduz elikatzen dira.

Baina ezberdintasun horiez guztiez gainera, hiru subfilumek gorputz-eredu bertsua partekatzen dute, lau oinarritzko ezaugarritan oinarritzen dena:

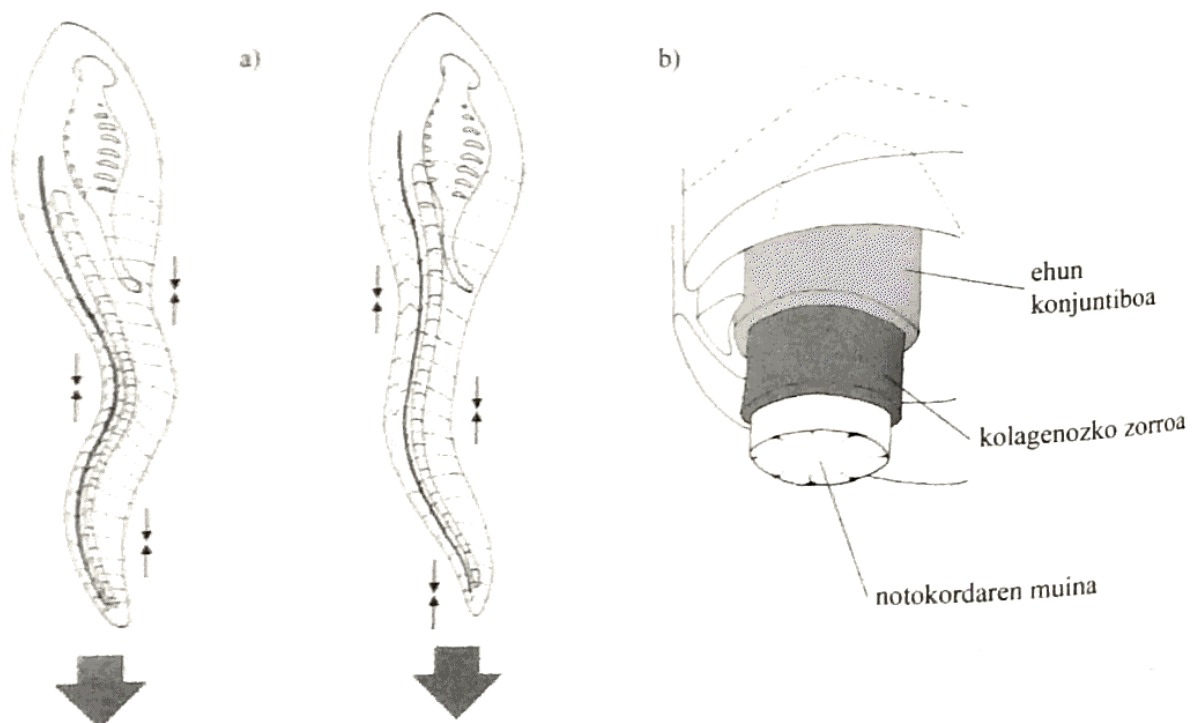


1.03. Kordatuen oinarritzko eredu anatomikoa definitzen duten la ezaugarriak: notokorda, faringotremia, nerbio-hodi dorsala eta isats postanala (AJ).

notokorda, arraildura brankialak, nerbio-hodi dorsala, eta uzki osteko isats postanala (1.03 ird.).

1.2.1. Notokorda

Kordatu primitiboetan, enbrioiaaren digestio-hodiaren alde dorsaletik sortzen den haga fin, zulu eta ez-elastikoa da notokorda, eta gehienetan gorputzean zehar luzetara kokatzen da, zelomaren gainetik eta hodi neuralaren azpitik. Kordatu izena bera ere egitura honetatik dator. Oro har, notokordak zelulez eta likidoz osaturiko gunea izaten du, zuntz-ehunezko zorro batek biltzen duena (1.04 ird.). Sarritan, guneko likidoa zelula bakuolodunen baitan biltzen da, eta bestetan, berriz, guneko zelulen artean barreiatu.



1.04. Notokorda. a) egituraren izaera zulu ez-elastikoan esker, gorputzaren alboetako muskuluen uzkurdura txandakatuak uhinak sortzen ditu atzerantz eta aurrerantz; b) notokordaren zehar-ebakia (AJ).

Gorputzari eutsi eta trinkotasuna emateko, notokordaren zeregin nagusia, eskeleto-ardatz trinkotzea jokatzeko baitu. Hagaxka zaluaren ezaugarri mekanikoak izaki, notokorda alboetara tole daiteke, baina ez du laburtzeko ahalmenik. Ezaugarri mekaniko hau zuntzeko zorroaren eta gune likidoaren konbinazioaren emaitza da. Honela, barne-likidoa galduko balitz, notokorda puxika baten moduan hustu, eta kanpo-estalkia kolapsatu egingo litzateke ezaugarri mekaniko hauek galduz. Ezaugarri hauei esker notokordak eskeleto hidrostatiko moduan funtzionatzen du.

Ikus dezagun notokordaren mekanikaren adibide bat. Demagun notokordarik gabeko animalia hipotetiko batean albo bateko muskulua uzurtu egiten direla. Muskulua uzurtzean, gorputzaren pareta ere uzurtu egingo litzateke, eta ondorioz, gorputza teleskopikoki laburtu. Aldiz, notokorda duten animalietan luzera aldagaitzeko hagaxka ezinezkoa egiten du gorputzaren luzera laburtzea, eta ondorioz, gorputzaren albo bateko muskuluen uzurtzeak buztana alde horretara okertzea dakar (1.04 ird.). Muskuluen uzurtze eta lasaitzea txandakatuz, eta gorputzaren alde bateko eta besteko muskuluen portaera antagoinista konbinatuz, gorputzak albo-uhinak eratzen ditu, eta ondorioz igeriketa sortzen da.

Notokorda egitura garrantzitsua da kordatu talde gehienetan. Forma berantiarretan ordea —arrain hezurdunetan eta ornodun lehortarretan kasu—, bizkarrezurrak ordeztzen du notokorda; baina hauetan ere enbrioi-egitura gisa ageri da, ontogeniaren lehen urratsetan enbrioiaren beraren garapenari eutsiko dion oinarritzko egitura gisa funtzionatzen duela.

1.2.2. Arraildura faringeoak

Ahotik berehala dagoen digestio-hodiko lehen atala da faringea. Kordatu guztietan, luzetarako irekidura batzuk ageri dira faringearen hormetan beren bizi-zikloaren uneraren batean. Fenomeno honi faringotremia deritzen, eta bere ondorioz zabaltzen direnak arraildura faringeoak dira. Klasikoki arraildura brankial ere esan izan zaie, baina hertsiki hartuta, arraildurek ez dute jatorrian behintzat brankiekin zerikusirik. Brankiak arnasketarako moldatutako egitura foliar eta baskularizatuak dira, eta ornodunetan arrailduren ondoan eratzen diren arren, arraildurak berak ez dira irekidurak baizik, eta ez dute inolako arnasketafuntziorik. Areago, kordatu goiztiarretan arraildura faringeoak elikadurarekin leudeke lotuta, eta ez arnasketarekin. Ondorioz, arraildura brankial izena ez da egokia egitura hau kordatu guztientzat izendatzeko, nahiz eta brankiak dauzkaten hainbat kordatutan arrail-

dura faringeo hauetariko batzuk «brankial» ere badiren.

Arraildura faringeoak enbrioi-garapenean goiz garatu eta mantentzeko heldutasunean zehar, baina sarritan desagertu egiten dira animalia jaio ere egin aurretik. Edonola, eta heldutasunean gertatzen dena gertatzen dela ere, kordatu guztiek dauzkate arraildura horiek bizi-zikloaren uneraren batean, maila enbrionarioan besterik ez bada ere.

Lehenago adierazi denez, arraildura faringeoak lehendabizikoz agertu zirenean elikadurarekin erlazionatuta garatuko ziren ziurrenik. Faringeko irekiguneak izanik, uraren fluxua ahalbidetuko zuketena, ahotik sartu eta arrailduretatik kanpora. Sekundarioki, eta arrailduren hormetan brankiak garatzearekin batera, ur-fluxua arnasketarekin lotuko zen halaber, eta brankietan zeharreko kapilarretan barrena zihoan odolaren oxigenazioa eta gas-trukea ahalbidetuko zituen. Honela, ahotik sartutako urak jakia eta oxigenoa ekarriko zituzkeen, eta arrailduretatik irtetean karbono dioxidoa kanporatzea erraztuko.

Kordatu goiztiarretan faringea bera zabaldua —puztuta— ageri da sarritan, eta saski faringea eratzen da. Honelakoetan, bertako hormetako arraildura faringeoak emendatu egiten dira kopuruan, eta ur-korrontearekiko harremanetan den azalera handitu. Horma hauetan gainera, esekidura edo suspentsioan datozen elikagai zatikiak harrapatzeko lagungarri izango den mukizko jariakina ekoizten da. Bestalde, korrontea bera faboratu edo sortzeko ardura izango duten zilio taldeak garatzen dira bertan. Beste zilio batzuk elikagaiez betetako mukia mugitzeaz arduratuko dira, hestegorrira eramanez. Honela, zilioen eta mukia konbinazioz dabilen sistema proposa da elikadura mikroiragazlea duten kordatu goiztiarretan, baita ziurrenik ere haien aitzindari ziratekeen deuterostomatu prekordatuetan ere.

Elikagai handiagoz bazkatzen diren ornodunetan zilioez eta mukiaz osaturiko sistema ez da proposa gertatzen, eta muskuluz mugiarazitako ponpa faringea behar izaten dute ur-korrontea sortu ahal izateko. Arraildura faringeoak izango dira oraindik uraren irtenbide, eta hauen hormetako egitura brankialak arnasketa-tresna nagusi. Arrainetan eta zenbait anfibiotan enbrioi-garapenean zehar sorturiko arraildura faringeoak mantendu egiten dira jaio ostean —zenbaitetan heldutasuneraino—, eta arnasketarekin edota elikadurarekin lotutako uraren irtenbide nagusia osatzen dute. Ornodun lehortarretan, aldiz, arraildura faringeo hauek ez dute inolako funtziorik —ez iraupenik ere, beraz— helduetan.

1.2.3. Nerbio-hodi dorsala

Kordatuak elkarrekin partekatzen duten hirugarren ezaugarria dugu hau: ektodermotik eratorritako nerbio-hodi dorsala eta meduladuna (1.03 ird.). Animalia guztietan nerbio-sistemak jatorri ektodermikoa duen arren, kordatueta nerbio-hodia inbaginaziozko prozesu enbrionario bereizgarri batez sortzen da. Honela, nerbio-hodiko zelulak izango direnak, enbrio gaztearen alde dorsaleko ektodermoan garatzen den plaka neuralean biltzen dira. Plaka neural hau tolestu eta gandor bat eratuz bildu egiten da; horren ondoren, hondoratu (inbaginatu), eta enbrioaren barnealdera migratzen du. Aitzitik, kordatuak ez diren animalia gehienetan, nerbio-zelula ektodermikoek ez dute horrelako plaka neuralik eratzen, eta bakanka migratzen dira animaliaaren barnealdera, bertan elkartu eta oinarritzko nerbio-sistema eratzeke.

Bestalde, ornogabe gehientsuenen nerbio-hodi nagusia bentralki paratzen da, hots, digestio-hodiaren azpian (hiponeuroa da), eta zurrana izaten da. Kordatueta, aldiz, nerbio-hodi nagusia digestio-hodiaren gainean egoten da (epineuroa da), eta bere luzera osoan meduladuna da, hots, neurozele izeneko barne-hodi likidoz betea. Nerbio-hodia hodi formakoa eta ez betea izatearen abantaila —horrelakorik baldin bada—, ez da ezauna, baina egitura-eredu hau kordatueta soilik ageri da.

1.2.4. Isats postanala

Azkenik, gorputzaren luzapena dakarren eta uzkitik harago hedatzen den isats postanala edukitzea da kordatu guztiek elkarrekin partekatzen duten laugarren eta azken egitura (1.03 ird.). Primarioki, isatsa bera kordatuaren aparatu lokomotoraren, muskulatura lakainduaren eta notokordaren hedapena da.

1.3. KORDATUEN OINARRIZKO EREDU MORFOLOGIKOA

Honela, beraz, kordatuak metazoo triblastikoak, zelomatuak, deuterostomatuak, epineuroak, «kordadunak» eta faringotrematuak dira. Notokorda, arraildura faringoak, nerbio-hodi dorsala, eta uzkitik haragoko isatsa epe labur batez ager daitezke, enbrioigarapenean zehar soilik, edota heldutasunean zehar ere mantendu, baina kordatu guztiek ageri dituzte euren bizitzaren uneren batean. Eta era berean, animalien artean kordatueta soilik ageri dira ezaugarri hauek guztiak batera.

Hauetaz gainera, ordea, badira beste zenbait ezaugarri kordatuaren oinarritzko eredu morfologikoa

osatzen dutenak. Honela, kordatuak simetria bilateralak dute, eta egitura lakaindu edo metamerikoa; muskulu-zorro edo miomeroak sekuentzialki paraturik daude gorputzean eta buztanean zehar, gorputzaren hormak eratuz. Bestalde, «zilindroaren baitako zilindroa» izenez ezagun den eredu anatomikoa ageri dute, eta bertan barne-organo gehienak zelomaren baitan bilduta ageri dira, eta honela, zorro muskulutaneak osatutako zilindroaren barruan errai-zilindroa eratzen dute.

Kordatuaren oinarritzko eredu morfologikoa —hots, egungo formen aitzindari izan bide zitekeen eredu goiztiar sinpleena— gaur egungo zefalokordatueta, urokordatuaren larbetan, eta agnatuen larba amozetean ageri denaren gisakoa izango zela postulatu izan da. Eredu honen arabera, kordatuaren oinarritzko gorputza funtzio ezberdinetarako espezializatutako bi zatitan banatzearen adibide ezin hobea litzateke: alde dorsaleko gorputz erdia lokomoziorako egokituta dago, muskulu nagusiz hornituta, eta alde bentralko gorputz erdi erraiduna, berriz, elikadurarako. Dirudieenez, honelako espezializazioak zerikusia izan bide zukeen ur-zutabearen aktiboki jarduteko moldaerekin, eta kordatu goiztiarren izaera urtar aktiboaren ondorio litzateke, beraz.

Oinarritzko eredu honetan, kanpoko aldetik gorputza 3 zatitan banaturik dago: burua, enborra eta isatsa. Gorputzaren forma ondo moldatuta dago igeri egiteko. Burua eta enborra ez daude garbi bereizita. Burua, gorputzaren aurreko aldean dago eta kanpoaldekiko kinaden hartzearekin zerikusia duten zentzumen-elementuak izaten ditu, hala nola fotorrezeptoreak, kimiorrezeptoreak eta mekanorrezeptoreak. Aurreko aldean ahoa dago, itxiera-mekanis morik gabekoa eta elikagai zatikiak harrapatzeke muki-jariakina ekoizteko gai den endostiloa edukitzen duena. Aho-barrunbea ziliaduna delarik, animaliak barrurantzko ur-korrenteak sortu, eta ondoren kanporantz ponpatzen ditu 5-7 faringe-arrailduratan zehar. Enborrak, hots, gorputzaren erdiko zatiak, tolestura edo hegatsa dauka alde dorsalean, uhinak sortzeko azalera handiagoa eskaintzen diona. Enborraren eta isatsaren arteko muga uzkiak markatzen du alde bentralkoan. Isatsa, enborraren luzakin gisa, kordatuaren ezaugarri bereizgarria da, eta hegats dorsala isats osoan zehar hedatzen da. Isatsa oso organo eraginkorra da igeriketarako.

Barnealdean, eta zaku muskulu-kutaneoaz inguratutik, animaliaaren errai-zilindroa daukagu. Digestio-hodia da errai-zilindro honen ardatz edo erdigune, eta bertan 3 eremu antzeman daitezke: (1) aurrekoa, ektodermikoa, estomodeotik eratorria;

bertan ahoa, aho-barrunbea eta faringea bereiz daitezke. Faringea zenbait arraildurak zulatu ohi dute, eta horien kopurua ezberdina izango da subfilumaren arabera; (2) erdi-hestea jatorri endodermikoa du; (3) atze-hestea, berriz, kloaka batean bukatzen da, aparatu urogenitalarekin elkartzen baita. Gonadak ehun-masa pare bat bezala ageri dira, animaliaaren plano sagitalaren ezker eta eskuinaldean daudenak.

Alde dortsalean, eta notokordaren nahiz digestio-aparatuaren gainean, besikula zefalikoaz eta

nerbio-muinaz osatutako nerbio-sistema egoten da. Notokorda da eskeletoaren oinarritzko egitura, gorpuzaren zanpatzea ekidin eta uhinezko mugimendua ahalbidetzen duen ehun kordoide eta bakuolo ugari-duna; nerbio-sistemarekiko independentea da eta kordatueta baizik ez da ageri. Notokordaren azpian odol-hodi dortsala ikus daiteke, zirkulazio-sistemaren osagarria berau. Hau kapilarizatu egiten da faringe-arrailduretan, eta bertatik hodi bentral uzkur-kor batekin komunikatzen da —bihotz errudimentario batekin, alegia—.

Kordatuaren filumean hiru subfilum bereizten dira: Zefalokordatuak edo anfioxoak, urokordatuak edo tunikatuak, eta ornodunak. Sarritan ahaztu egiten da hauetariko bi lehenak teknikoki ornogabeak direla, eta ornodunez ari garenean azken subfilumaz soilik ari garela.

2.1. UROKORDATUEN SUBFILUMA

Urokordatuak benetako kordatuak dira, eta beren bizi-zikloko unerik batean izaera hau definitzen duten lau ezaugarriak betetzen dituzte, hala nola notokorda, arraildura faringeoak, nerbio-korda hodikara, eta isats postanala izatea. Urokordatu izenak berak adierazten du «isatsean korda» duela, notokordari erreferentzia eginez.

Urokordatuak suspentsiboro itsastar espezializatuak dira, eta bereziki plankton oso txikiak elikatzen dira. Zenbait kasutan, eta espezializazio horren ondorioz, faringea zabaldu eta iragazle handi bat eratzen da: saski brankiala. Beste batzuetan, berriz, epidermisak jariatzen du animaliaaren aparatu iragazlea, eta honek animaliaaren beraren gorputz osoa biltzen du.

Hiru talde bereizi dira urokordatuaren artean:

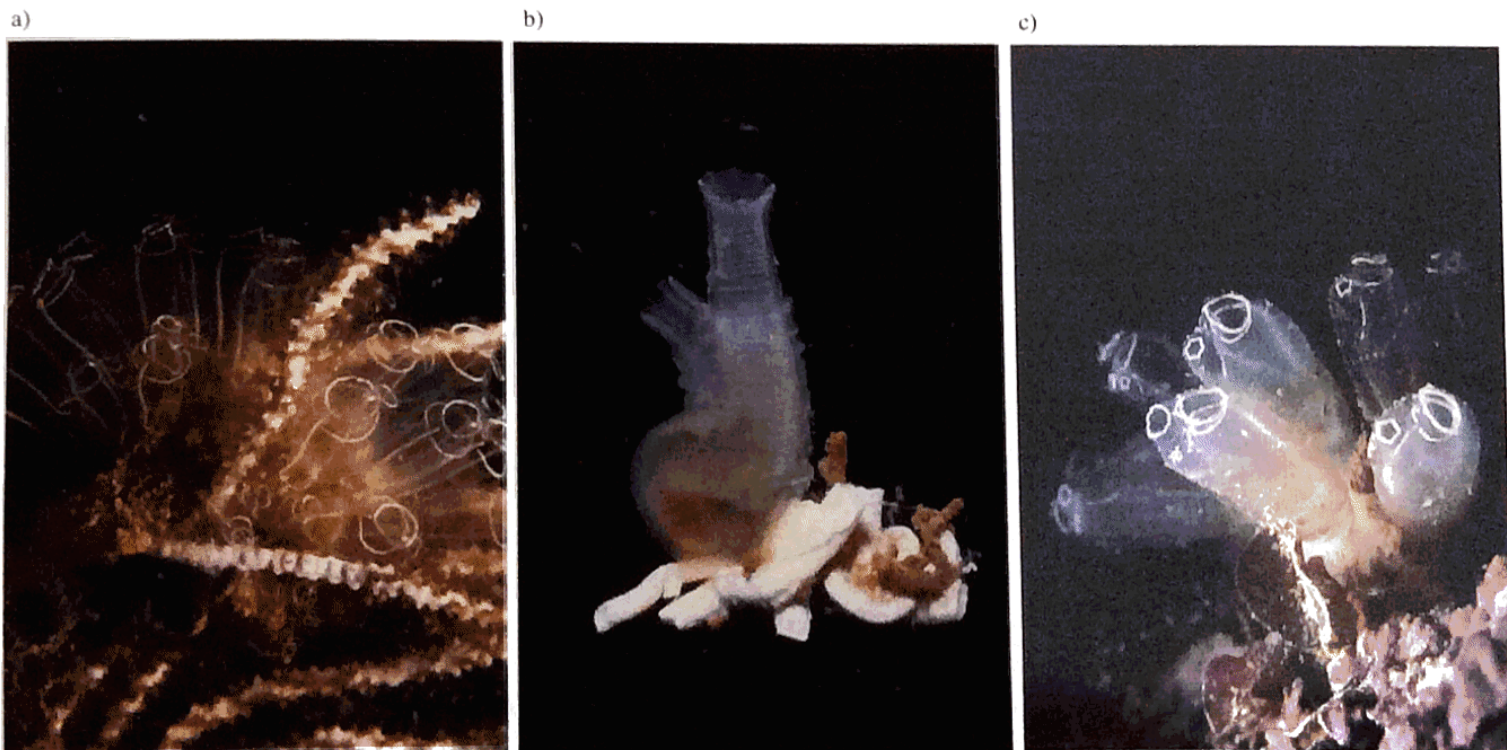
Aszidiak: helduak sesilak dira, bentikoak, eta larbak, berriz, pelagikoak izaten dira euskarririk aproposetan itsastan diren arte.

Larbazoo eta Taliazooak: betiere izaera pelagikoa mantentzen dute eta uraren jitoak garraiatzen ditu, inongo euskarririk lotu gabe.

2.1.1. Aszidiakoen klasea

Aszidiak animalia itsastarrak dira, sarritan kolore bizikoak; hainbat espezie bizimodu bakankakoak eta beste zenbait, berriz, kolonialak (2.01 ird.). Esan bezala, helduak sesilak izaten dira, baina larbak planktonikoak.

Helduaren gorputzaren kanpo-horma tunikak eratzen du (2.02 ird.). Tunika hau tunizina izeneko proteina bakarrak eta polisakarido batzuek osatzen dute. Tunikaren hormen artean saski brankiala dago, barrunbe atrial handia eta erraiekin batera. Tunikak lotzen ditu, halaber, animaliaaren alde basala eta substratua. Animaliak sifoi inhalatzaile bat du (brankiala ere baderitzo honi) ura saski brankialera sartzeko. Bertan ura iragazi egiten da estigmaten zehar pasatuz (arraildura faringeo bakoitzaren banaketak sortu-



2.01. Aszidiak kordatu ornogabe sesilak dira: a) *Clavelina lepadiformis* (Lluís Dantart); b) *Cion intestinalis* (Lluís Dantart); c) *Diazona violacea* (Lluís Dantart).

Digestio-hodian barrena ere, ildo ziliatuak dira ura eta elikagaiak mugitzeaz arduratuko diren egitura nagusiak. Hauek artean bi ildo nagusi bereizten dira: ildo ziliodun bentrala edo endostiloa, mukia jariatzen duena, eta ildo ziliodun dorsala, epibrankial ere baderitzona. Hauez gainera, ildo ziliodun gehigarriak ageri dira haga faringeo primario eta sekundarioen barne-ertzetan. Zefalokordatuena digestio-hodiko hainbat elementu ornodunen zenbait organoren aitzindari izan daitezkeela planteatu izan da. Honela, anfioxoaren endostiloak iodoa metatzen du, tiroideak, —ornodunen guruin endokrino faringeoak, alegia— bezala. Halaber, digestio-hodian aurrerantz bideratutako hodi itxi bat ageri da, ornodunen gibelaren edota pankrearen aitzindari izan daitekeena (bai bere kokapenagatik, bai duen baskularizazioagatik). Edonola, eta beren destino filogenetikoa edozein izanda ere, bai egitura horiek, bai anfioxoak dituen beste zenbait, arrunt ezberdinak dira egiturari dagokionez ornodunetan ageri diren pareko organoetatik, bere bizimodu suspentsiboroaren eskakizunek agintzen duten bezala.

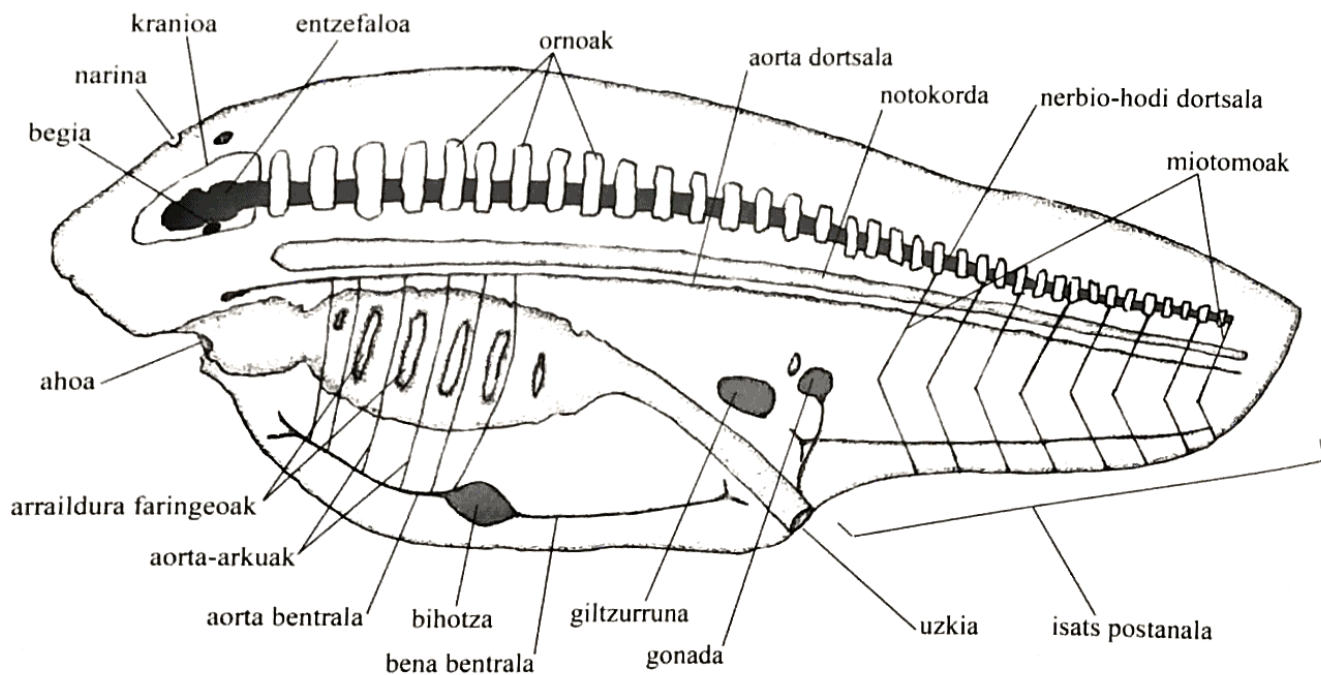
Anfioxoaren odola koloregabea da, eritrozito edo amebozitoen moduko elementurik gabea, eta arnas pigmenturik gabea. Oro har, anfioxoaren zirkulazio-sistema ornodunen eredu orokorrari hurbiltzen zaio. Odolak ez du fluxuaren norabiderik aldatzen, eta organo nagusietan baditu odol-hodi aferente eta eferenteak lotzen dituzten sare kapilarrak. Baina badira bi ezberdintasun nagusi anfioxoaren eta

ornodunen ereduen artean. Lehenik, anfioxoak ez du bihotzik, eta hainbat odol-hodi nagusiaren hornetabanatutako zelula mioepitelial uzkurkorren ondorioz sortzen da odolaren mugimendua. Eta bigarrenik, anfioxoaren eta ornodunen zirkulazio-sistemaren egitura ezberdina da arku faringeoetan. Izatez, anfioxoetan hainbat odol-hodi paralelo ageri dira arku faringeoetan aorta bentraletik aorta dorsalerara, eta ornodunetan, aldiz, aorta-arku simple bereizgarri bat izaten da arku bakoitzeko.

2.3. ORNODUNEN SUBFILUMA: VERTEBRATA EDO CRANIATA

Ornodunen arteko taldeen artean, ezberdintasun nagusiak barmen eta oinarritzkoak aurki ditzakegu, baina denak ere badute ornodunen izaera bera definitzen duten zenbait ezaugarri (2.06 ird.). Honela, lehenik eta behin ornodunak kordatuak dira, eta ondorioz, izaera deuterostomatua, notokorda, arraildura faringeoak, isats postanala eta nerbio-korda hodikara badituzte izan behar duten uneren batean. Hauetatik guztietatik, ordea, nerbio-korda hodikara da gehienetan ornodunek heldutasunean mantentzen duten ezaugarri bakarra, eta gainerakoak galdu egiten dira garapenean zehar.

Bestalde, eta ornodun izenak adierazten duen bezala —«Vertebrata»—, elkarren segidan kokatuta eskeleto axiala osatzen duten ornoak izatea da ornodunek elkarrekin duten ezaugarrietako bat. Gainera, zenbait elementu eskeletikoren konbinazioz sortu-



2.06. Ornodunen oinarritzko eredu anatomikoa (BB).

riko kranioa dugu ornodunen bigarren ezaugarria, hots, hainbat zentzumen-organo eta entzefalo konplexua babesten dituen babes-egitura. Lehenago «*Craniata*» ere esaten zitzaion ornodunen taldeari; izan ere, kranioaren garapena goiztiarragoa izan baitaiteke bizkarrezurrarena baino, eta honela izen hau erabili izan da oraindik ornorik garatu ez baina zefalizazioa eta zerebroa babesten zuen nolabaiteko babes eskeletikoa bazeukaten ornodun goiztiarrez aritzean.

Honela, beraz, ornodunak barne-eskeleto —endoskeleto— kartilaginoso edo hezurrezkoa duten kordatuak direla esan dezakegu (2.07 ir.). Endoskeleto honen osagai axialak hiru ganbaratan banatuta zerebroa barneratzen duen kranioa, eta nerbio-hodia biltzen edo babesten duen bizkarrezurra dira. Ez da beste animaliarik horrelako ezaugarri bilduma ageri duenik. Bestalde, hezurra ornodunen ehun mota bereizgarri eta eksklusiboa da, eta antza denez, Kanbriar berantiarrean jada garatu zena.

Ezaugarri hauek kordatuena gehituz, ornodunen oinarritzko gorputz-eredua ere defini dezakegu:

- Simetria bilateral duen animalia da, burua eta isatsa bereiziak dituen.
- Barne-egitura «hodia biltzen duen hodi» gisa deskribatu izan da. Bertan, barne-organo gehienak gorputz-barrunbe zelomikoan biltzen dira, eta hauek bilduz, berriz, zilindro muskulu-kutaneoak eta elementu eskeletikoak ditu.

Hauek ditugu, beraz, ornodunen morfologiaren oinarritzko egiturak. Edonola, ordea, beste makina bat organo eta egitura ere beharrezkoak dira ornodunik sinpleena ere izaki bizidun autonomo eta ugaltzari bilakatzeko, eta horiek dira hurrengo ataletan nola edo hala azalduko ditugunak.



2.07. Ornodunak hezurrezko barne-eskeletoa izateagatik bereizten dira besteak beste; irudian *Callithrix jacchus* titi arrunta (JRA).

3. Kordatuaren sorrera

3.1. KORDATUEN SORRERA ETA LERRO NAGUSIEN EZARPENA

Kordatuaren fosil zaharrenak duela 544 Ma inguru-koak direla onartzen da. Kanbriarrekoak, alegia. Hortik aurrerako kordatuak euren eboluzioaren jarraipena erraztuko zuketuen hortzak, hezurak eta beste gorputz-zati gogorak garatu bazituzten ere, kordatuaren aitzindariak ziurrenik gorputz bigunak izan bide zituzten, eta ez zuten arrasto fosilik utzi ia bere bide ebolutiboaren erakusle. Ondorioz, kordatuaren jatorria eta eboluzio goiztiarra egungo formen ezaugarri anatomikoen interpretazioz soilik inferi ditzakegu.

Ornogabeen arteko talde gehienak —eta baita kordatuaren arteko anitz ere— duela milioika urte asko bereizi ziren, eta geroztik bide ebolutibo propioa egin dute. Ondorioz, kordatuaren jatorria azaltzeko aukeratzen dugun taldea aukeratzen dugula, kordatuaren sorrera ezin azal genezake talde horretako egungo izakien ezaugarrietatik soilik. Ezinbestekoa zaigu horiek milioika urtetan garatu ahal izan dituzten egituren berrantolaketak —partzialak edo erabatekoak— zeintzuk izan bide diren asmatzea.

Zailtasun hauek direla medio, makina bat iritzi plazaratu da azken mendeotan kordatuaren jatorriaz, eta ia ornogabeen arteko talde guztiak aztertu izan dira, lehenago edo geroago, arbasoen bila. Muturreko adibide gisa, protozoak ere proposatu izan dira kordatuaren aitzindari gisa! Baita nemertinoak ere, haien proboszide ebaginagarria notokordaren aitzindaria izan zitekeela argudiatuz, eta haren faringea, eskualde brankialarena. Edonola, kordatuaren jatorria topatzeko saiorik sakonena antzekotasun anatomiko eta enbriologiko orokorragoetan oinarritu dira.

3.1.1. Arbaso artropodoak

Bide horretan, Saint-Hillaire zoologo frantziarrak, 1822. urtean, kordatuaren jatorria artropodoen gorputz-ereduaren inbertsioarekin erlazionatu zuen. Autore honen ustetan, kordatuaren eredu epineuroa artropodoetan beha daitekeen eredu hiponeuroaren inbertsioz gertatu bide zen. 1830etik aurrera, eta Cuvier bera buru zela, hainbat objektzio planteatu zitzaizkion eredu honi, baina XIX. mendean zenbait momentutan, eta batez ere XX. mendearen hasieran,

hipotesi honek indarra hartu zuen berriro ere. Honako hauek izan ziren arrazoiak:

Anelidoek eta artropodoek gorputz-ereduari buruzko hainbat parekotasun partekatzen dituzte kordatuarekin, hala nola gorputz metamerikoak izatea, eta entzefaloaren aurrealde eta atzealde eskualde berezitan banatuta izatea, besteak beste. Gainera, anelido eta artropodoen gorputz-egitura eta kordatuena nahikoa antzekoak dira azken hau «hankaz gora» jarriz gero. Honela, anelido eta artropodoak hiponeuroak dira, hots, nerbio-korda nagusia digestio-hodiaren azpian paratzen da, eta kordatuak, berriz, epineuroak; hau da, nerbio-korda digestio-hodiaren gainean dago. Baina gorputzaren paraera inbertituz gero, antzeko eredu ageriko lukete.

Kontrako arrazoiak, ordea, ugariagoak izan dira aldekoak baino, izatez anelidoen edo artropodoen eta kordatuaren arteko antzekotasun asko analogia gisa ulertzen baitira, eta ez homologiaren ondorio. Honela, artropodoen kanpo-eskeletoa osatzen duten apendizeen eta gorputzaren lakainketa-eredua oso ezberdina da kordatuaren miotomoek ageri dutenaren aldean. Bestalde, anelidoen eta artropodoen nerbio-korda ez da hodikara, kordatuarenarena legez, zurruna baino. Gainera, anelido eta artropodoetan ahoa eta uzkia bentralki kokaturik daude, bai eta kordatuetan ere, eta beraz, gorputz-ereduaren aldaketa inbertsioz azaltzekotan, aho eta uzkiaren migrazioa eskatuko luke horrek, edota ahoa eta uzkia berritik sortzea bestela. Eta teoria hau indargabetzeko, kordatuaren enbriologian ez da horrelako migrazioaren, ez prozesuren arrastorik ere ageri.

Bestalde, kordatuaren garapen enbrionarioa ere arrunt ezberdina da zelomaren sorrerari, mesodermoaren garapenari, eta lakainketaren lehen urratsen izaerari dagokienez. Bestela esanda, anelidoek eta artropodoek eredu protostomatuari jarraitzen dioten artean, kordatuak deuterostomatuari jarraitzen diote. Hau guztia dela-eta, teoria honek atzera egin du, eta ideia berriak sortu dira.

3.1.2. Protokordatuak

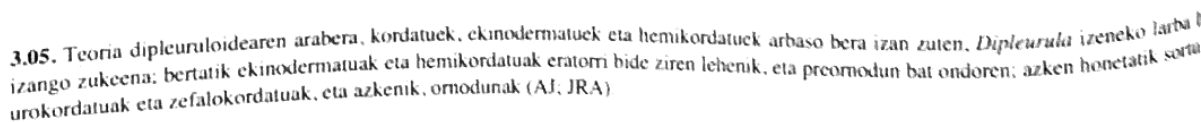
Azken mendean zehar batez ere protokordatuaren artean, eta berauen eta gainerako deuterostomatuaren

Azkenik, zenbait autorek forma konbergente-tzat ulertzen dituzte Garstang-en hipotesiaren oinarri diren larba ekinodermatu eta hemikordatuak, eta inolaz ere ez erlazio filogenetiko baten ordezkari gisa.

Azken hamarkadetan, zenbait ikertzailek —Malcom Jollie morfologoa tarteko— kritika horiei guztiei aurre egin, eta zehaztasunekin bada ere, Garstang-en hipotesia berraztertu egin dute (3.05. ir.). Jollie-ren ustez, ekinodermatu eta hemikordatuen lakainketa enbrionarioa, mesodermoaren eraketa, eta larben arteko antzekotasunak gehiegizkoak dira konbergentzia ekologiko soilaz azaltzeko. Beraz, talde biek izandako arbaso beretik eratorritako ezaugarriak beharko lirateke izan ezinbestean. Arbaso hipotetiko honi (Dipleurula) deritzo, eta izaki txiki, bilateral, eta ziliatu gisa deskribatzen da, bizimodu ben-

⇒ Arraildura faringeoak, berriz, geroago s
lirateke, hemikordatueta alegia, elikadura-si
mukoziliarraren osagarri eta lagungarri gisa (3.0).
Kordatuen gainerako ezaugarriak (notokorda,
eta nerbio-korda dortsala), ordea, lokomotio
lotutako moldaerak dira, eta ez ziratekeen an
iragazle planktoniko txiki batean garatuko.
lorpen hauek guztiak gorputzaren uhin-ereduko
menduz igeri egiteko gai zatekeen prekordatu
lorpenak ziratekeen. Aldaketa hauek gorputzaren
mainaren emendioak edota harrapakinen tama
nak faboratuko zituzketen, eta eurekin batera s
zen, halaber, lokomotioari lotutako muskul
eredu lakaindua eta gorputzaren konpresio tele
koa eragotziko zukeen haga elastikoa (notok
Muskulu dortsalen zerbitzura, nerbio-sistema n
korda dortsala eratuz indartuko zen.

Prekordatu hau harrapakari hasiberria zituen buru berezikoa, aho handikoa eta arraildura garbiarekin, faringe sinpleduna. Jollie-ren arabera, prekordia honek bi bide ebolutibo kontrajarri emango zituen.



lehenean, berriro ere, bizimodu iragazle eta benti-koranzko joera nagusitu zen, eta urokordatuak eta zefalokordatuak dira horren lekuko; bigarren bidean, berriz, bizimodu aktiboagoaren indartzea jorratuko zen, predaziorako joera indartuz. Ondorio gisa, zefalizazioa nagusitu bide zen, eta honekin batera, entzefalo konplexua, nerbio kranialak eta zentzumen-organoak asko garatu bide ziren. Ornodunak izango lirateke bigarren bide honen emaitza.

3.2. ORNODUNEN SORRERA

3.2.1. Lehen ornodunetarako aldaketak

Ornodunen sorrera ondorioztatuko zukeen prozesua pedomorfosiaz gertatu ala ez, nahikoa erraza da sumatzea aszidioen larbaren antzeko izaki ugaltzaile batetik abiatuta anfioxoaren edo lanproi-larben egituretara eramango luketen aldaketa txikiak nola gertatu ziren. Lehen ornodunetan kranio eta bizkarrezurren garapenarekin batera, gorputzaren taimainaren emendioa, zentzumen-organo zefalikoaren garapena, aldi berean zerebroarena, eta gorputzenborrean zeharreko muskulu-lakainen hedapena gertatuko ziratekeen; honek antolakuntza-maila berria lortzea ahalbidetuko zien preornodunei.

Badira, ordea, zenbait atal oraindik ere ilun geratzen direnak, eta horien artean nabarmentzekoa da hezurren sorrera. Izan ere, hezur-ehunak ezin baitaitezke beste inolako ornogabe bizidunetan beha daitezkeen ehun eskeletikoekin homologa. Artropodoen zenbait exoeskeletotan, moluskuen maskorretan eta beste zenbait animalien zati gogorretan gertatzen den legez, zelula bereziek sorturiko matrize organikoetan gertatutako metaketa mineralaren ondorio dira ornodunen hezurak ere. Ehun kaltzifikatu horiek sortzen dituzten zelulek jatorri ektodermiko eta mesodermikoa dute, eta hauek ekoitzitako matrizea edo oinarrizko egitura organikoa proteinaz eta polisakaridoz osatzen da. Bertan metatutako mineralak kaltzio karbonatoak eta kaltzio fosfatoak izaten dira, bai forma amorfo gisa, bai kristalak eratuz antolatuta. Elementu hauen guztien konbinazioa ornodunen ezaugarri berezia den arren, ornodunen eskeleto gogorra osatzen duten elementu denak ageri dira jada beste animalia-filumetan. Honela, beraz, hezurren garapena ez da guztiz asmakizun berri baten ondorioa ornodun goiztiarretan, jadanik metazooen hainbat lerrotan existitzen ziren elementuen berrantolaketa bat baino.

3.2.2. Hezurren sorrera eta ingurunea

Zein litzateke, ordea, hezurren gisako ehun

mineralizatuak edukitzearen abantaila ebolutiboa? Zenbait ideia ez-kontrajarri plazaratu dira honi erantzuteko.

Batetik, planteatu izan da dentinazko eta esmalte-antzeko materialezko ehunak harrapakinen detekzioa elektrorrezeptoreen bitartez gauzatzen zuten preornodunen buruan elektrizitatearekiko isolatzaile eta babesle gisa sortuak izan zitezkeela.

Bestetik, eta hezurren sorrerari dagokionez, fosforoa ingurune naturaletan elementu urria denez, honen beharrezana indar ebolutibo garrantzitsua izan zitekeen metaketa faboratzeko. Normalean hezuraren funtzioa batez ere babeslea edo egiturazkoa izaten dela pentsatzen dugun arren, baliteke jatorrizko betebeharra ez hori izatea, edota ez behintzat arrazoi bakarra: kaltzioaren eta fosforoaren metakina ere izan zitekeen hastapenetan.

Mineralak erregulatzeak kaltzioa eta fosfatoa jalkitzea eta mobilizatzea inplikatzeko ditu. Ornodunen aktibitate-maila altuak metabolismo anaerobikoaren erabilera dakar, eta honek azido laktikoa sortzen du hondakin modura. Honela, hasiera batean, hezurak garrantzitsuak izan zitezkeen gehiegizko azido laktikoa indargetzeko. Behin ehun mineralizatu hauek garatu ostean, bestelako hautespen-indarren eraginez euren funtzioa aldatzea gerta zitekeen, eta ostrakodermoen plaka dermiko eta hortz bilakatuko ziren.

Izan ere, hezurrezko plaka dermiko hauek egitura babesle eraginkorrak izan bide ziren harrapakari indartsuen aurrean. Ostrakodermo goiztiarren anomiak adierazten duenez, hauek bare-antzeko animaliak izan bide ziren, mugikortasun txikikoak, eta seguruenik igerialdi laburrak baino ez zituzten egingo, berriro ur-hondoan atsedean hartu aurretik. Ziurrenik maniobrabilitate txikia izango zuketuen harrapakariak ihes egiteko, ez baitzuten gorputz-adarrik, ez eta barailarik ere defendabide gisa erabili ahal izateko. Honela, beraz, babes-egiturak izan bide ziren harrapakarien horzkada edo oratzearen aurkako defendabide bakarra. Ostrakodermo fosilak euripteriodekin batera aurkitu izan dira sarritan erregistro fosilean, hots, eskorpioi-antzeko artropodo erraldoiekin. Euripterido hauek harrapakari gorenak ziren Kanbriarrean, Ordoviziarrean eta Siluriarrean, hasiera batean forma itsastar gisa, eta gero ur gezatara ere zabaldu zirenak Siluriarrean zehar. Ostrakodermoen habitat bertsuetan bizi ziren gainera, eta ondorioz, arrain txiki eta zaurgarri hauek hezurrezko babes-egitura garatzeko hautespen-indarren artean paper garrantzitsua jokatu zutela pentsa daiteke.

gorputzean den gatz-kontzentrazioa aras baxuagoa da itsasoan gertatzen dena baino. Ondorioz, itsasoan bizi diren arrain gehienek ura galtzeko joerari egin behar diote aurre. Ur gezatan bizi direnek, berriz, barneranzko ur-fluxu gogorra konpondu behar izaten dute, ur hori kanporatzeko mekanismoak jarritz eta beharrezko dituzten ioien galera ekidinez. Ornodunen giltzurrun glomerularra oso tresna egokia da funtzio horietarako, eta, hori dela-eta, Homer Smith-ek ornodunen giltzurrun glomerularra ur gezatarako moldaera gisa sortu bide zela proposatu zuen.

Ornodunak ur gezatan sortu izanaren usteak makina bat ikertzailearen kontrako iritzia du, ordea, —gehiengoarena gaur egun—. Izan ere, protokordatu eta filum deuterostomatu ornogabeak itsastar hertsia edo jatorriz itsastarrak dira guztiak. Kordatuak eta filum hauen arteko kideatasuna dela-eta, ornodu-netarako lerro ebolutiboan ere forma itsastarren batek izan behar zuen izan. Eta erregistro fosilean oinarritutako azterketa gaurkotuenek bide horretara garamatzate. Honela, berriki egindako Paleozoikoko erregistro fosilaren berrikuspenak makina bat ornodun itsastarren presentzia ondorioztatu du. Halaber, Harding Sandstone-ren izaerari buruzko azkeneko datuek diotenez, leku honen sorrera ere ez bide zen guztiz estuariotarra izan, Romer-ek defendatu bezala; aitzitik, milaka kilometro koadrotan hedatutako azaleran, plataforma kontinental, kostalde, hondartza, delta eta ur gezatara jalkinak nahasita ageri dira. Areago, Ipar Amerikan berriki aztertutako hainbat ostrakodermo ere sedimentu itsastarretan aurkitu dira.

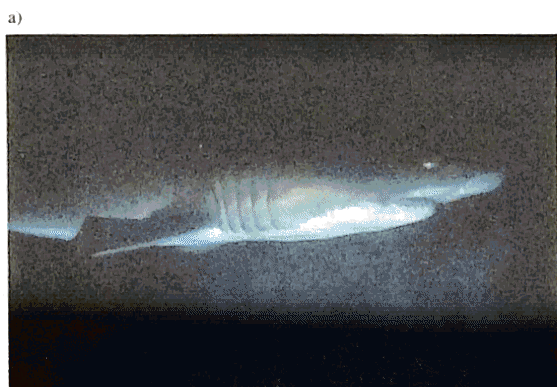
Arrazoi fisiologikoetara itzuliaz, itsastar hertsia diren mixinoideoen barne-medioaren gatz-kontzentrazioa itsas uraren antzekoa da —isosmotikoa—, aszidietan eta beste deuterostomatu ornogabeetan ger-

tatzen den legez. Hala baina, mixinoideoek ere ondo garatutako giltzurrun glomerularra dute, eta beste horrenbeste esan daiteke arrain kartilaginosoen ere —barne-medioa itsasoarekiko ia isosmotikoa dute horiek ere—. Giltzurrunen funtzioa ez da osmosia-ren erregulazioa soilik, Smith-en argudioetatik ondoriozta daitekeenaren aurka. Aitzitik, iraitze- edo eskrezio-funtzioak ere baditu, eta hau berdin bete behar da animalia itsastarretan nahiz ur gezatakoetan. Honela, glomeruluak eritrozitorik eta odol proteinarik gabeko fluidoak ekoizten du; bertatik, zelula tubularrek ura, glukosa, eta beste zenbait lehengai erabilgarri berreskura ditzakete zirkulazio-sistemara, eta hondakin nitrogenatuak, gehiegizko gatz-ioiak eta beste gai toxikoak gernutan utzi. Honela, giltzurrunak ioien eta molekulen banaketa diskretua burutzen du, eta ondorioz, bai bizimodu itsastarrerako moldatuta egon, bai ur gezatan bizitzeko, giltzurrun glomerularra tresna abantailatsua izan bide da edozein ornodunentzat. Behin iragazketa-sistema glomerular eraginkorra garatuz gero, gainera, giltzurrunean eraldaketa txikiak aski izan bide dirateke ibai nahiz lakuetarako erregulazio osmotikorako tresna ur-iraitze aproposa lortzeko.

3.2.4. Ornodunen eboluzioan gertatutako urrats nagusiak

Bizimodu aktiboagoranzko aldaketa izan da lehen ornodunen eboluzioa markatu duen ezaugarri nagusia, eta hau hiru etapa nagusitan gertatu zela uste da.

Lehen urratsean preornodun suspentsiboroa izango genuke, elikadurarako zilioz sorturiko ur-korronteaz baliatuko zena, bai hemikordatuetan, bai urokordatu eta zefalokordatuetan ere gertatzen den



3.07. Barailen asmakizunak arrain gnatostomatuaren irradiazioa eta aniztasuna ekarri zituen, eta egun kondrikteetan eta osteikteen arteko teleosteoentalde zabalean islatzen da hori: a) *Carcharias taurus*, inude-marrago grisa, mundu osoko uretan bizi den harrapari handia da; b) *Osteoglossum bicirrhosum*, zilarrezko arowana, Amazonaseko teleosteoia (JRA).



3.08. Lehorrean ugaltzeko bideak irekita, amniotoek sekulako aniztasuna lortu dute habitat mota guztietan: a) *Pogona vitticeps*, dragoi bizarduna, Australiako eskualde idorretako agamidoa; b) *Fulmarus glacialis* fulmarrak itsasoko irlak kolonizatu ditu; c) *Tinamotis pentlandii* kiula punatarra, larre andetarretako hegazti goi-menditarra; d) *Lycalopex griseus* azeri grisa, Hego Amerikako eremu erdibasamortutarretan bizi da (JRA).

legez. Forma itsastarra izan bide zen hau, ziurrenik anfibioaren antzekoa, baina akaso ingurune estuariotarretan bizitzeko ahalmen handiagokoa.

Bigarren urratsean, ornodun agnatuak genituzke, hots, barailarik gabeko ornodunak, baina elikatzeke ur-fluxua sortzeko ponpaketa-sistema muskularrez baliatuko zirenak. Forma hauek preornodunetatik ornodunetaranzko aldaketaren lehen urratsen ondorio lirateke. Faringearen hormetan garatutako muskuluek, batetik, eta arraildura brankialen kolagenozko euskarriak kartilagozkoek ordeztuak, bestetik, elikadurarako ponpaketa-sistema muskularra garatzea ahalbidetuko zukeen, hau hasiera batean sistema ziliarraren lagungarri izango bazen ere. Animaliak handitu ahala, ponpaketa-sistema muskularrak ordeztu egingo zukeen ziliarra, eta, azkenean, hau desagertu egingo zen. Aldi berean, sistema muskularraren garapenak animaliaaren tamainaren mugak handiagotu egin zituen, eta honek beste hainbat inplikazio izango zituen animaliaaren barne-antolaketa osoan, batik bat azaleraren eta bolumenaren arteko erlazioaren aldaketa dela-eta (zirkulazio-sistemaren garapenean, besteak beste).

Ondorioz, Kanbriarraren amaieran sortu zirelarik, ornodun agnatuen aniztasuna handia izan zen Siluriarrean eta Devoniar goiztiarrean zehar. Hauek animalia detritiboroak ziren, ur-hondotan muturka aritzen zirenak, eta sedimentuetako materia organiko joria ustiatuko zuketena elikatzeko. Zenbait ostrakodermok, kasu, aho-inguruetako azalera lakarrak erabiliko zituzketen aukak eta bestelako materia organikoak higatu eta elikagai-suspentsio aberatsak sortzeko. Oraindik, ordea, animalia hauetan mukiak eta zilioek beteko zuketena faringearen baitan elikagaiak harrapatu eta digestio-hodian barrena bideratzeko lana. Agnatuen artean hainbat talde biltzen dira: konodontoak —kokapen eztabaidagarrikoak—, pteraspodomorfoak —denak fosilak—, zefalapsidomorfoak —fosil asko eta egungo lanproiak biltzen dituen taldea—, eta mixinak —mixiniformeak— (ikus 18. atala).

Lehen ornodun haien eboluzioan berezitateko hirugarren urratsean, azkenik, ornodun gnatostomatua genuke, hots, ornodun jatorriz barailaduna. Gnatostomatuaren kasuan elikaduraren lorpena ez zitekeen ez horren zorizkoa, ez jarraitua izango, eta

animaliak berak muskuluz hornitutako ahoa erabiliko zukeen elikagaiak hartzeko. Izatez preordunak eta agnatuak berak ere mikroiragazleak baldin baziren, agnatutik gnatostomaturako jauziak izaera honen aldaketa ekarri zuen lehenik. Ordura arteko formetan ponpaketa-sistema batez edo uraren berezko fluxuaz barneratzen ziren elikagaiak animaliaaren digestio-hodian, eta honek hainbat muga ezartzen zizkien ustia zitezkeen elikagaien tamaina eta izaerari. Berez, sistema hauen bitartez ezin zituzten elikagai oso handiak barneratu, ez eta horiek ahoaren baitan mantendu ere. Barailaren ekarpena erabakigarria izan zen alor hauetan. Ekintza muskular azkarrez eragindako barailak elikagai zati handiak harrapatu, ahoratu, eta bertan mantentzea ahalbidetzen zuen, ihes egiten utzi gabe. Makrofagiako bidea zabaldu zen horrela, eta ondorioz, baita harrapakaritza aktiborako ere; hau aurrerantzean jardunbide arrunta bihurtuko zen ornodunen bizimoduan (ikus 19. atala eta ondorengoak).

Barailaren asmakizun eta garapenak sekulako dibertsifikazioa eta hedatzea ekarri zien ornodunei (3.06 ird.). Jatorriz, baraila eskualde faringea eusteko eskeletotik eratorri zen, plakodermo, akantodio eta egungo kondriktieetan ikus daitekeen bezala. Gainerako ornodunetan, aldiz, baraila eskeleto dermiko elementuz osatuko zen, eta jatorrizko hezurak baraila berriaren giltzadurara edota ugaztunen erdiko belarriko osagai izatera pasatuko ziren.

Gnatostomatuen arteko arrain goiztiarren artean, akantodioak —Ordoviziarraren bukaeran eta Siluriar osoan zehar bizi izan zirenak— eta plakodermoak —Siluriarraren hasieratik ezagun direnak— ditugu. Haiekin batera egun ere bizi diren beste bi talde biltzen dira gnatostomatueta: kondriktie edo arrain «kartilaginosoak», eta osteiktie edo arrain «hezurdunak» —bai eta hauetatik eratorritako tetrapodoak ere— (3.07 ird.). Barailez gainera, gnatos-

tomatuek hegats bikoitiak garatu zituzten, inguru urtarra konkistatzeko eta itzelezko hedatze eta dibertsifikaziorako erabateko asmakizunak izango zirenak.

Tetrapodoen sorrera eta bilakaerak lur lehorra-
ren konkista bideratu zuen. Devoniarraren azkene-
tan, eta sarkopterigio panderiktidoetatik abiatuta
antza, lehen anfibioak sortu ziren, hots, estego-
zefalioak. Panderiktido hauek arrain birikadunak
ziratekeen. Hegats txortendun bikoitietatik lehen
hankak garatu ziren, eta gerri pelbiko eta eskapula-
rrei lotu zitzaizkien. Lur lehorra kolonizatzeak hain-
bat arazori irtenbidea ematea eskatuko zukeen,
noski: grabitateak eragindako arazo mekanikoari eta
deshidratazioa ekidin beharrari, besteak beste. Lehen
arazoak eskeletoa eta sistema muskularraren hainbat
egokitzapen eskatu zituen. Bigarrenak, berriz, kon-
ponketa anitz behar zituen: batetik tegumentuarekin
erlazonatutakoak; bestetik, arnas sistema inplikatu-
ko zutenak (brankia bidezko arnasketatik biriketati-
kora pasatzea); hirugarrenik, hondakin metaboliko
nitrogenatuak iraitzea (sistema amoniotelikotik,
uriketeliko eta ureotelikora aldatzea ekarri zuen); eta
azkenik, ugalketarekin erlazonatuta, arrautzaren
—eta kasuan kasu, gametoen— deshidratazioa
ekiditea, enbrioiaren biziraupena bermatzea, eta bere
garapena modu faboragarrian gauzatzeko bidea
ematea, besteak beste.

Azken arazo honen konponketa forma amnio-
toek lortuko zuten garbien. Amniotoek mintz es-
traenbrionario espezializatuz hornitutako enbrioak
dituzte, eta hauek karezko edo proteinazko oskoletan
bildutako arrautzetan daudela —arrautza kleidoikoe-
tan—, deshadratazio-arriskua minimizatuta, enbrioia-
ren garapena bermatzeko bidea eskaintzen dute ingu-
runerik lehor eta gogorrean ere. Honek narrastien
bilakaera bortitza ekarriko zuen lehenik, eta hegazti
eta ugaztunena ondoren (3.08 ird.).

4. Garapena

4.1. EBOLUZIOA ETA GARAPENA

Eboluzioa espezie baten ondare genetikoko aleoen maiztasunaren aldaketa-prozesua bezala deskriba genezake. Alelo hauen maiztasunek genotipo ezberdinak eta haien kopuru erlatiboak baldintzatuko dituzte, eta genotipo hauek fenotipotan espresatzen dira. Geneen eta bilakaeraren arteko harreman hori garapenean zehar gauzatzen da. Izatez, eratorritako egiturak ez baitira erabat hutsetik sortzen, garapen enbrionarioaren jatorrizko ereduaren aldaketetatik baxizik. Eta mekanismo honek jarraipena eta koherentzia ematen dio, bai ornodunen gorputz-ereduen ulerpenari, bai beste edozein animalia talde monofiletikorenari ere. Ondorioz, garapen enbrionarioa ulertzea garrantzitsua da —zenbait organoren garapena eta funtzioak ulertzea bezala—, ornodunen eboluzioan zehar gertatu diren aldaketa eta prozesuak ere ulertu ahal izateko.

Ornodunen organo-sistemen eta ezaugarri funtzionalen jarraikortasuna argiro ikus daiteke arrain-itxurako forma goiztiarrenetatik hasi eta gizakiotaraino. Ornodunen eboluzioa eta filogenia hobeki ezagutu ahal izateko, ordea, erabakigarria da bilakaera horretan antzekotasunak jatorri bera izatearen isla —homologiak—, edota moldaerazko konbergentziaren ondorio —analogiak— izan ote diren argitzea. Atal honetan eta hurrengoetan ornodunen garapenaren oinarritzko ereduak aztertuko ditugu lehenik, eta organo-sistemen bilakaera eta funtzioak ondoren.

4.2. ENBRIOGENESIA

Ornodun zigotoa zelula eukariotiko tipikoa da, eta haploideak diren gameto biren baturaz lortzen da normalean. Hauetariko arra espermatozoidea da, eta emea, berriz, obulua. Ernaltzerakoan, espermatozoidak obuluaren kanpo-geruzak gainditzeak askatzen du garapen enbrionarioa.

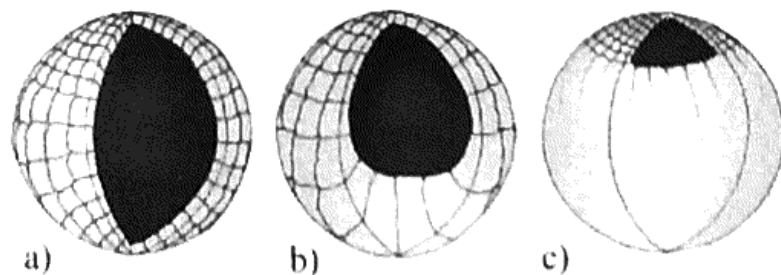
Biteloa da zigotoa gainerako zelula eukariotiko gehientsuetatik bereizten duen ezaugarria: zigotoaren elikatzeko funtzioa izango duen material inerte espezializatua, alegia. Obarioan dagoen artean obuluak bitelogenina metatzen du, hots, emearen gibellean garatzen den eta odolean zehar obarioetaraino

iristen den bitelo-garraiatzailea. Behin obarioetan dela, bitelogenina hau bitelo-mintz bilakatzen da; enbrioaren garapena ahalbidetuko duten elikagaien gordailua.

Bitelo-edukia dela-eta, zigotoa oligolezitoa dela esaten da bitelo gutxi baldin badu. Besteak beste, zefalokordatuengan, eta ugaztun martsupialio eta plazentalioetan ageri da. Bitelo-eduki ertaina baldin badu, berriz, mesolezitoa izango da: lanproi, gaizkata, amia, dipnoo eta anfibioetan, kasu. Eta makrolezitoa deritzo biteloz joria denetan, hots, marrazo, arraia, arrain teleosteo, dortoka, musker eta suge, krokodilo, hegazti eta monotrematuetan.

Bestalde, biteloaren paraeraren arabera, arrautza makrolezitoak telolezitoak dira normalean, biteloa eta zigotoaren zitoplasma banandurik ageri baitira, lehena zelularen azpialdean —polo begetalean— eta bigarrena gainaldean —polo animalean— kokatzen direla. Aldiz, arrautza oligolezitoak isolezitoak izan daitezke —biteloa arrautza osoan zehar barreiatuta badago—, edo telolezitoak —bananduta badago— (4.01 ir.).

Obuluaren mintz plasmatisikoaren azpian kortez izenaz ezagun den eskualdea dugu, sarritan ernaltzarekin batera aktibatzen diren granulu kortikalez jantzia egoten dena. Mintz plasmatisikoaren kanpoko aldetik, berriz, hiru estalki bereizten dira. Lehena, arrautzaren estalki primarioa, mintz plasmatisikoa eta arrautza inguratzen duten obario-zelulen artean egoten da, eta bitelo-mintza izaten da bere osagai nagusia. Ugaztunetan egitura honen mintz homologari eskualde peluzidoa esaten zaio. Arrautzaren estalki sekundarioa, berriz, obario-zelula folikularrez

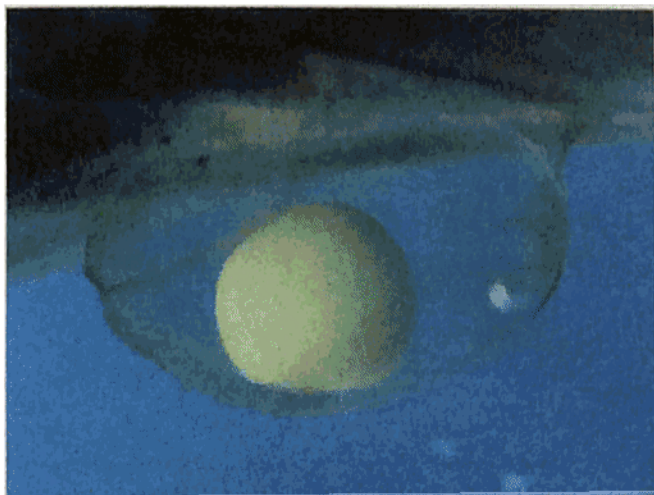


4.01. (a) Arrautza oligolezitoetan biteloa urria da, eta zeluletan barreiatuta egoten denez, ez du arazorik sortzen lakainketan; (b) arrautza mesolezitoan, aldiz, biteloa zeluletatik at kokatzen da, zigotoaren polo begetalean, eta zelulen lakainketa polo animalean gertatzen da gehienbat —irudian gris ilunez irudikatu da—; (c) arrautza telolezitoetan banatze hori muturrera eramaten da, eta zelulen lakainketa zigotoaren polo animaleko muturrean kontzentratzen da (AJ)

osatua egoten da, eta elikagaien —biteloaren— arrautzaranzko garraioa erraztea da beraien lana. Ornodun gehienetan zelula folikular hauek askatu egiten dira obuluak obarioa uzten duenean. Azkenik, arrautzaren estalki tertziarioa, kanpoaldekoa dena, obiduktuan zehar garatzen da, eta arrautza babestea izango da bere funtzio nagusia —ez bakarra— (4.02 ird.). Marrazoetan, kasu, zorro bat baino ez da, baina hegazti, narrasti eta monotrematuetan arrautzaren eskola, eskolaren mintza, eta albumenezko estalkia —«zuringoa»— ere bertatik sortzen dira. Estalki tertziarioa behin ernalketa gertatu ostean gehitzen da, uterorako bidean.

Estalki hauetan —edo beste estalki tertziarioetan— bildutako arrautzak kanporatzen dituzten ornodunak obiparoak dira. Gurasoek arrautzak leku jakinetan errun eta berotzen badituzte, txitatu egiten dutela esaten da, eta horretan ematen duten epeari txitaldia esaten zaio. Aldiz, kumeak geruza hauek gabe kanporatzen dituzten ornodunak bibiparoak dira. Horrelakoetan, enbrioak amaren baitan egiten duen denborari ernaldia deritzaio, eta kumeak kanporatzean erditzeaz hitz egiten dugu. Zenbait kasutan emeek obiduktuetan mantentzen dituzte arrautzak —estalki tertziarioz bilduta garatu direnak— kumeak eklosionatu edota oskolak endekatu artean. Horrelakoetan obobibiparotasunaz hitz egiten da.

Bibiparotasuna eta obobibiparotasuna makina bat alditan lortu dira ornodunen eboluzioan zehar. Arrainetan, kasu, sarritan gertatu dira, baina narrasti eskuamatuetan garatuko ziren maizen. Bitxia den arren, ez da bibiparotasunik ezagutzen dortoka, krokodilo eta hegaztietan, agian enbrioiares eskeletoaren garapenerako beharrezko litzatekeen kaltzioa beren arrautzen oskoletan metatzen delako. Narrasti eskuamatuetan, aldiz, kaltzioa biteloan metatzen da



4.02. Arrautzaren estalki tertziarioak babesa eta elikagai gehigarriak eskaintzen ditu, behin ernalketa gertatu ostean. Irudian *Triturus marmoratus* uhandre marmolaireraren arrautza, hosto bati itsatsita. Zigotoa, biteloz ondo hornitua, zurixka ageri da; kanpoko geruza gelatinoso babeslea estalki tertziarioa da (JRA).

(musker eta sugeek oskol proteiko ez-zurrina dute), eta ondorioz, oskola galtzea ez da *handicap* ebolutibo handia.

Eta atal honekin bukatzeko, enbrioak lezitotro-fikoak dira elikagaiak obuluan sortutako bitelotik hartzen dituztenean, eta matrotrofikoak, elikagaiak amak eskainitako bestelako iturrietatik lortzen badituzte, hala nola plazentaren bidez edota obiduktuetako hormek jariatutako gaitetik.

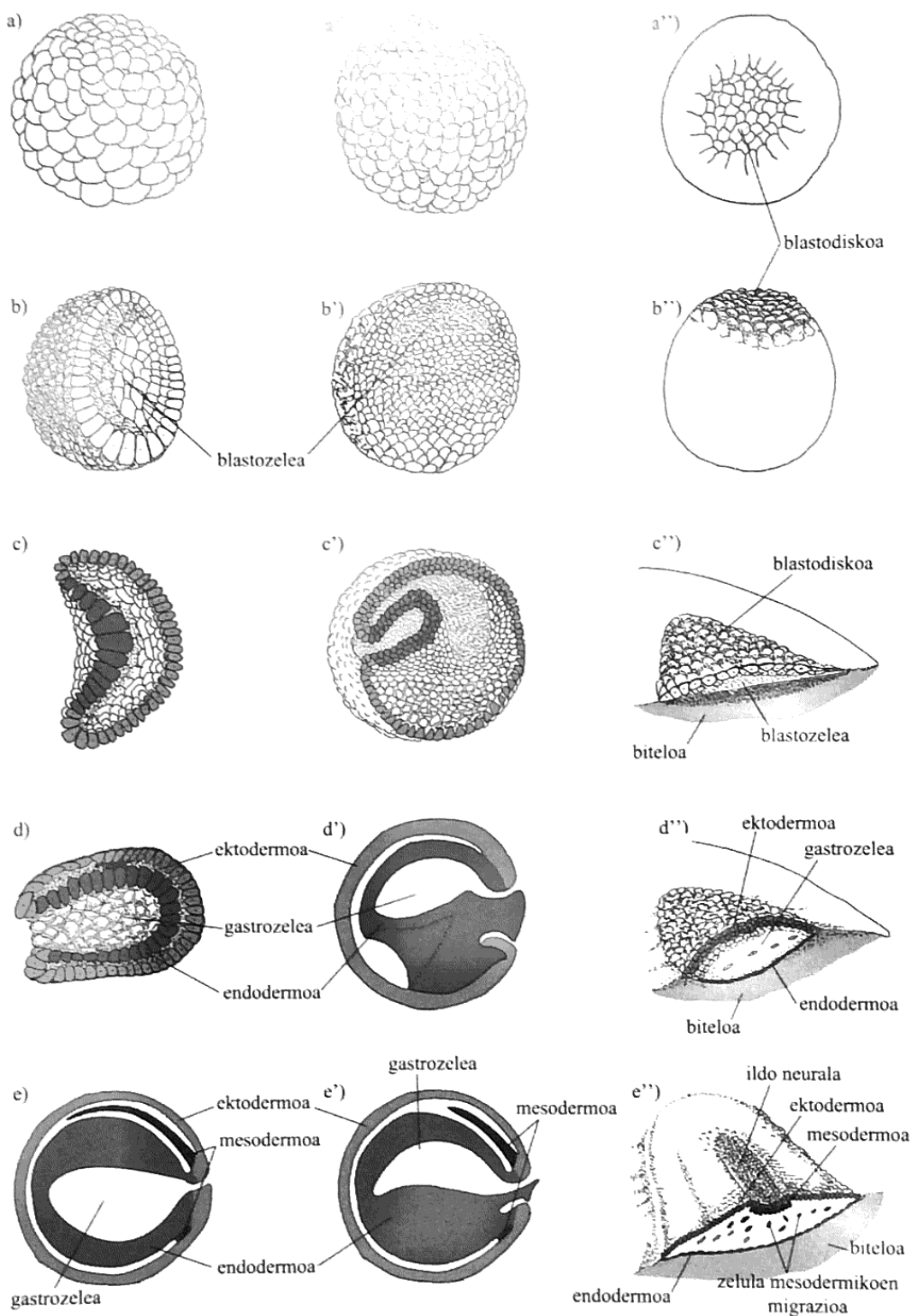
4.2.1. Lakainketa

Ornodunaren zigotoaren lehen urratsak inolako hazkunderik gabe gertatzen dira, zelula handi bakaerreko izaki izatetik zelula txiki ugariz —blastomeroz— osatutako enbrio plurizelularra izatera iritsi arte. Prozesu hau zehaztugabea dela esaten da ornodunetan, bere ondorioz lortzen diren zelulak «totipotente» edo «guztiahaldun» mantentzen baitira hainbat lakainetan zehar. Honek esan nahi du zelula hauetariko bakoitzak edozein ehun edo organotako osagai izateko ahalmena mantentzen dutela, eta ez daudela oraindik «emango» dutenari buruz baldintzatuta. Prozesu honi lakainketa esaten zaio, eta bere ondorioz lortzen den egitura plurizelularrari morula lehenik —egitura trinkoa denean—, eta blastula ondoren, barnealdean hutsunea garatzen duenean.

Blastulak nahikoa ezberdinak gertatzen dira ornodunen lerro ezberdinetan, eta batez ere bitelodukiak mugatzen du haien garapena (4.03 ird.). Honela, zefalokordatu eta ugaztunenak bezalako zigoto oligolezitoetan, lakainketa erregularra izaten da zigoto osoan zehar, eta tamaina berdintsuko zelulez osaturiko blastula izaten da emaitza. Honelakoetan lakainketa holoblastikoaz hitz egiten da.

Zigoto mesolezitoetan, berriz, lakainketa biziagoa izaten da polo animalean —«goiko» aldean—, eta ondorioz, sorturiko blastulan zelula txiki mordoa ageri zaigu polo horretan, eta zelula handiagoak eta gutxiago polo begetalean —«behekoan»—. Banaketa honek arrautza telolezitoetan biteloak duen banaketa islatzen du, noski. Muturreko adibidea arrautza makrolezitoetan beha daitekeen lakainketa-eredu meroblastikoa dugu: lakainketa arrautzaren zitoplasma gehiako muturrean gertatzen da soilik, eta bertan zelula-xafla mehe bat garatzen da —blastodisko izenez ezagun dena—.

Arrautza makrolezitoak dituzten ornodunen taldeetan blastodisko-eredu ezberdinak garatzen dira. Honek adierazten digu fenomeno behin baino gehiagotan modu independentean gertatu dela eboluzioan. Blastodiskotik mintz enbrionario gehigarria



4.03. Arrautzen lakainketa eta gastrulazioa: ezkerretik eskuinera, a-e) arrautza oligolezittoa, a'-e') mesolezittoa eta a''-e'') makrolezittoa; gainera, goitik behera a) morula, b) blastula, c) gastrulazioaren hasiera, d) gastrula eratua, eta e) mesodermoen eraketa (AJ).

garatzen da: bitelo-zorroa, biteloa inguratuko duen eta elikagaiak enbrioiraino garraiatuko dituen egitura baskularizatua, alegia.

Arrautza isolezitoetan blastula zelulaz osatutako esfera hutsa izan daiteke, eta bere barne-barrunbeari blastozelea deritzo. Bitelo gehiago duten zigotoetan, ordea, irregularki lakaindutako esfera baten forma har dezake, eta blastozela murriztua hemisferio animalean garatzen da. Muturreko kasuan, blastodiskoa garatzen duten ornodun makrolezito meroblastikoetan, blastodiskoaren eta banandu gabeko biteloaren arteko espazio xume bat baino ez da izaten blastozelea. Blastularen eta blastozelearen egiturak hainbat inplikazio izango ditu animalia-
ren garapeneko hurrengo urratsean, hots, gastrulazioan.

4.2.2. Gastrulazioa

Hurrengo prozesuak hainbat ezberdintasun izan ditzake taldetik taldera, baina hauek batez ere xehetasun- edo prozedura-mailan gertatzen dira, eta azkenean gastrulazioaren ondorioz blastulak hiru geruza edo orri enbrionarioan banatutako egitura emango du: endodermoa, ektodermoa eta mesodermoa. Gastrulazioan egituratzen dira, bestalde, ornodunen oinarritzko gorputz-eredu bilateralak, batetik, bai eta eskualde dorsa/bentral eta aurrealde/atzealdearen ezberdintzapenak ere.

Gastrulazioaren ondorioz enbrioiak barrunbe endodermiko bat sortuko du, «digestio-hodi» primitiboa izango dena. Digestio-barrunbe honen baitan bildutako espazioari gastrozele edo arkenterona deritzo. Lakainketa zelulen erdibanatzeagatik bereizten bada, gastrulazioan zelula hauen berrantolaketa espazial garrantzitsua gertatzen da, eta bere ondorioz, jato-

riz blastularen azalean zegoen zelula mordoak enbrioiaren barnealdera migratuko da. Berrantolaketa garrantzitsu honen ondorioz, zelula guztiak ehun-geruza berezitan egituratuko dira enbrioiaren baitan, asoziazioan. Geruzen eta zelulen arteko elkarrekintzak hauen kokapen erlatiboaren menpeko izango dira, eta ondoren gertatuko diren organoen garapenaren determinatzaile.

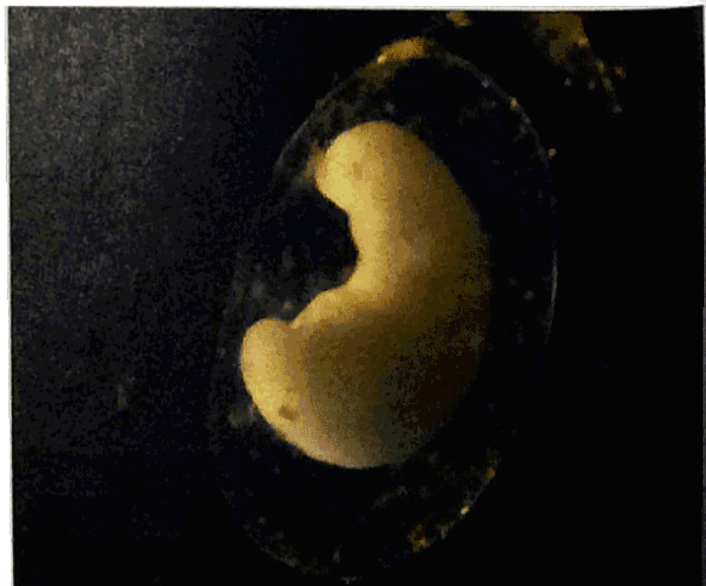
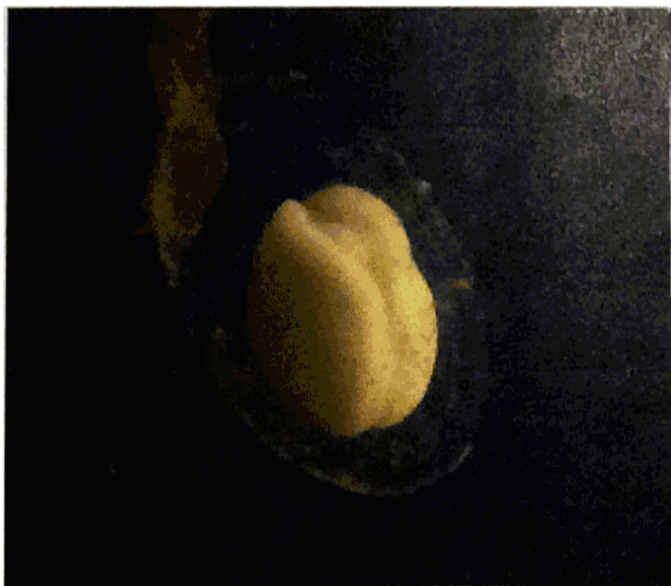
Prozesu honetan, hiru orri enbrionarioak bakotzaren kokaleku bereizgarrietan ezarriko dira: ektodermoa, animalia-kanpoaldean; endodermoa, barriz, digestio-barrunbe primarioa mugatuz —gastrozele edo arkenterona—; eta mesodermoa, aurreko bien artean. Mesodermoaren baitan beste barrunbeak sortuko dira: barrunbe zelomikoak, alegia.

Gastrulazioaren modua oso aldakorra da kordatu taldeetan. Forma edo talde mesolezitoetan gastrulazioa inbaginazio soilez gertatzen da (4.03 ir.). Bitelotan jori diren taldeetan, aldiz, gastrulazioa erabat eraldatuta ageri da eta bide ezberdinez gauza daiteke: delaminazioz narrasti eta hegaztien kasutan, edo blastodiskoaren ertzaren kiribiltzeaz marrazo eta arraiatan.

4.2.3. Neurulazioa

Gastrulazioaren ondoren abiatzen den neurulazioa kordatuen garapen enbrionarioan gertatzen den prozesu bereizgarria da (4.04 ir.). Bertan gauzatzen dira kordatuen izaeraren oinarritzko ezaugarrietariko bi: perbio-hodi dorsala eta notokorda, hain zuzen ere.

Gastrulazioaren ostean, eta hau nolanahi gertatzen dela ere, ektodermoa da zigotoaren kanpoaldean geratzen den orria. Honek loditzeko joera izango du animalia-
ren alde dorsala izango den horretan zehar



4.04. *Triturus marmoratus* uhandre marmolairearen arrautzaren neurulazioa: a) plaka neurala goian ageri da tolestura neuralez inguratua, ildotuta neurala beherantz eta eskuinera luzatzen delarik; b) zefalizazioa gertatu da jadanik; enbrioiaren burua goiko aldean ikusten da (JRA).

eta aurretik atzerako ardatzari jarraiki, eta **plaka neurala** deritzon egitura osatzen du (4.05 ird.). Plaka neuralaren alboek gorantz egiten dute orduan, tolestura neural izenez ezagun diren gandar paralelo bi eratuz. Hauek pixkanaka elkarrenganatzeko joera dute, eta azkenean bat egiten dute lerro medialean. Prozesu honetan gandar neuralen arteko ektodermoa hondoratu egiten da, inbaginatu, eta neurozelea barneratzen duen hodi neurala sortzen du. Honek zerebroa eta bizkar-muina emango ditu garapenean zehar.

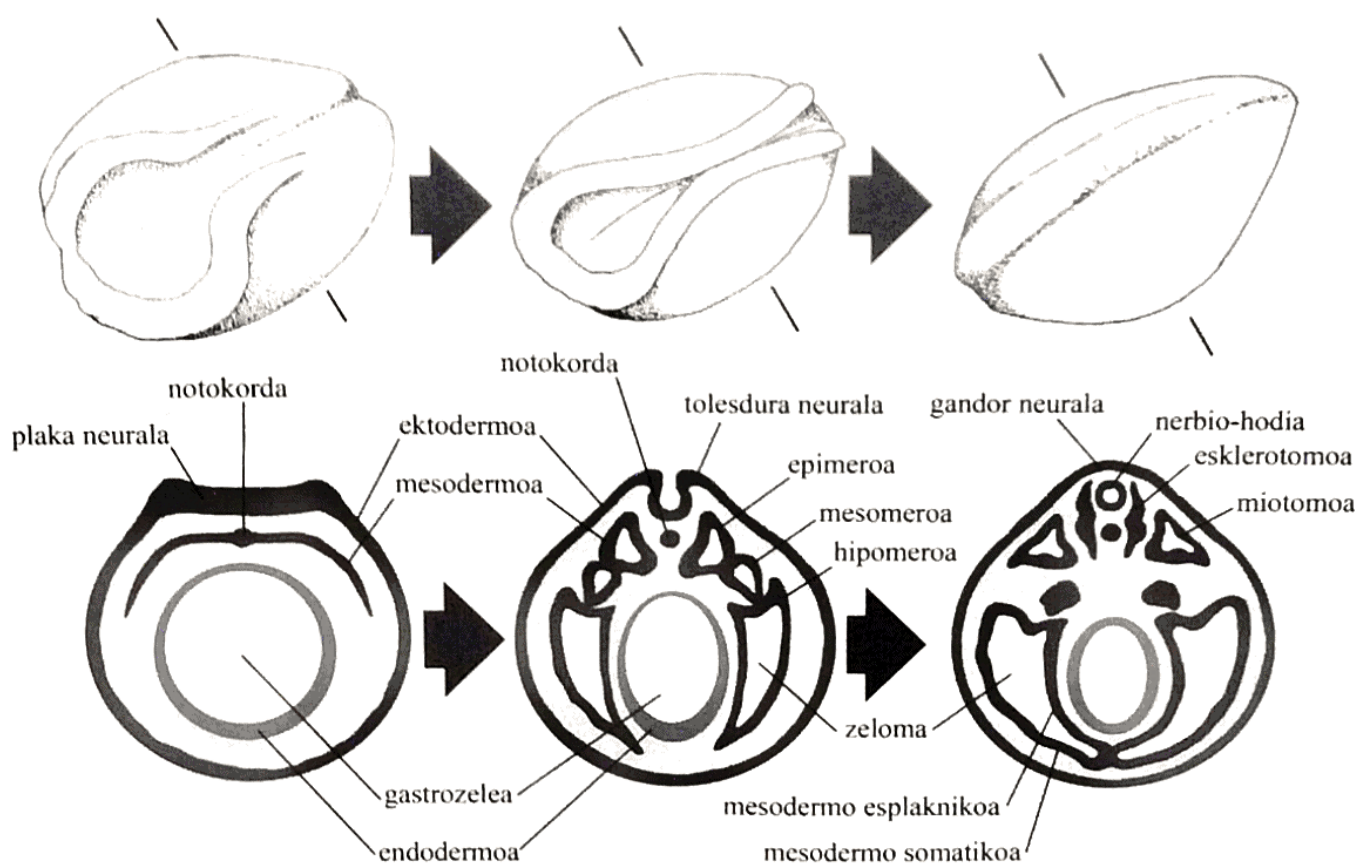
Ektodermoaren azpian mesodermoak ere bilakaera berezia izaten du: gandar neuralen garapen eta inbaginazioak zehaztutako ardatz longitudinalaren azpian, mesodermoko zenbait zelula biltzen joango dira, kordamesodermoa deritzon ardatza eratuz. Segidan mesodermoa banatu egiten da, eta kordamesodermoak nerbio-hodiaren azpian geratzen den haga luze bat emango du: notokorda alegia.

Honela, beraz, neurulazioak kordatuen ezaugarri diagnostiko biren garapena dakar, hots, notokordaren sorrera, eta hodi neuralarena alegia.

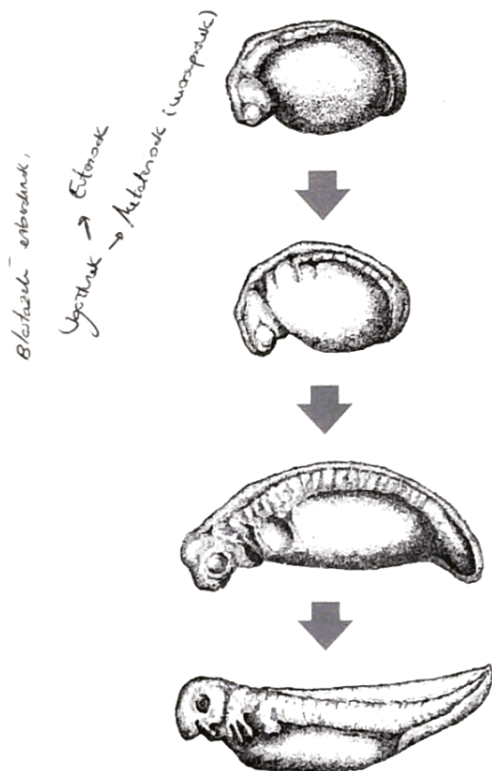
Notokorda bereiztearekin batera, honen alde bietara geratzen den mesodermoan beste zenbait

eskualde banatzen dira (4.06 ird.). Notokordatik hurbilen, mesodermo paraxial edo epimeroak bilakaera propioa du, eta metamerikoki banatzen da gorputzenborrean zehar, bilateralki kokatutako lakain-pareak sortuz —somitoak—. Hauetan, morfologikoki ezberdinak diren hiru zelula multzo sortuko dira: batzuek azalaren muskulatura sortuko dutenak (dermatomoak); besteek, berriz, gorputzeko muskulatura garatuko dute (miotomoak); eta besteek ornoak eratuko dituzte (esklerotomoak).

Epimeroekiko lateralki eta bentralki kokatuta, hestea biltzen duen plaka mesodermiko laterala garatzen da, geruza baten moduan: hipomeroa, alegia. Barrunbe zelomiko nagusia honen baitan mantentzen da, eta bi orri mesodermiko nagusi banatzen ditu: kanpokoa edo somatikoa, eta barnekoa edo esplaknikoa. Orri mesodermiko hauek ektodermoarekin eta endodermoarekin hurrenez hurren izango dituzten elkarrekintzen ondorioz zenbait organo garatuko dira. Azkenik, epimeroaren eta hipomeroaren artean, mesomeroa edo tarteko mesodermoa dugu, eta bere garapenak giltzurrunak sortzen lagunduko du.



4.05. Neurulazioa: goian enbrioi osoa irudikatu da ikuspegi dortsolateraletik; azpian, berriz, enbrioren zeharkako ebaketa, fase bakoitzean orri enbrionarioek eta barrunbe zelomikoek duten bilakaera irudikatu delarik; bertan ageri dira notokordaren eta nerbio-hodi dortsalaren sorrerak (AJ, JRA).



4.06. Garapenaren hurrengo urratsak: goitik behera, metamerizazioa, zefalizazioa eta gorputz-adarren hasikinen garapena (BB).

4.3. ENBRIOI-GARAPEN GOIZTIARRAREN JOERA NAGUSIAK (Joera Eragarria)

Kordatuaren garapenean honako joerak gertatu dira eboluzioan zehar:

1. Obuluaren tamaina emendatzeko joera: ugaztunak salbuespena dira; izan ere —eta bibiparotasunaren eta elikadura matrotrofikoaren ondorioz— euren obuluak nahikoa txikiak izaten baitira.
2. Biteloaren emendatzeko joera, eta
3. Biteloaren banaketaren asimetriarantzko joera. Bi joera hauen adibideak nabarmenak dira: anfibioak eta arrain goiztiarrak normalean mesolezitoak dira; narrastiek, hegaztiekin, eta teleosteo eta elasmobranchio anitzekin, berriz, arrautza makrolezitoak dituzte; ugaztunen kasuan berriro ere, bitelo gutxi izatea egoera sekundariotzat hartzen da, elikadura matrotrofikoaren ondorioz.

4. Lakainketaren asimetriak areagotzeko joera: anfibioetan eta arrain goiztiarretan lehen lakainek eragin erregularragoa dute zigotoan, eta, beraz, polo animalaren eta begetalaren arteko bereizketa beranduago gertatzen da. Lakainketarik asimetrikoei arrautza telolezitoetan gertatzen da, lakainketarik polo animalera mugatuta gertatzen baita.

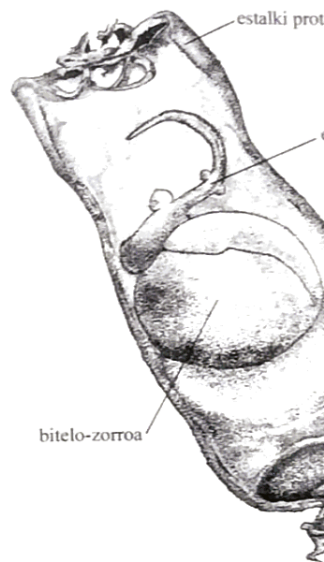
Metatutako biteloak erabateko eragina du biteloaren lakainketan, bai ondorengo gastrulazioaren ereduaren, Obuluaren bitelo-metaketa handia denean, honek trabamekanikoak ezartzen ditu lakainketarako, eta hau arrautzaren alde animalera mugatzen da ia. Muturreko adibideetan, hala nola arrain teleosteoetan, narrastietan, hegaztietan edota monotrematuetan, lakainketa diskoidala izango da, eta blastodiskoaren biteloaren gainean dagoen zelula-xafila bat baino ez da izango. Honek erabat baldintzatuko ditu ondorengo gastrulazioa eta jarraian gertatuko den ehun-antolakuntza oro.

Lakainketa diskoidalak eboluzio independentea izan zuen, antza, teleosteoetan batetik, eta narrasti, hegazti eta monotrematuetan bestetik. Ezezagunak zaigu, noski, tetrapodo labirintodonto goiztiarretan gertatu bide zen eredu, baina anfibio modernoek arrautza mesolezitoak eta lakainketa holoblastikoa dituzte. Beraz, beren arbaso labirintodontoek ere horrelakoa izan balute, narrasti, hegazti eta monotrematuetan beha daitekeen eredu guztiz independentea zatekeen arrain teleosteoetan beha daitekeena-erikiko.

Arrautza mesolezitoak dituzten espezieetan biteloaren hestearen baitan geratzen da, eta horregatik, garapenaren hasierako urratsetan hestea handia izaten da oso (4.05 ird.). Arrautza telolezitoak dituzten espezieetan, aldiz, heste-barrunbearekin hodi baten bitartez lotuta egongo den bitelo-zorroa garatzen da (4.07 ird.). Bitelo biltzen duen zaku hau egitura estraenbrionarioa izaten da, eta arrainetan —eta anfibioetan ere bai, ageri denetan—, hiru orri blastodermikoek hartzen dute parte bere sorreran. Aldiz, narrasti, hegazti eta ugaztunetan, endodermoak eta mesodermoak soilik sortzen dute bitelo-zorroa.

Ugaztun euterioen bitelo-zorroa ia beti bitelorik gabe ageri da. Halaz ere, ordea, lakainketa diskoidala garatzen dute, bitelo asko izango balute bezala. Hau arbaso telolezitoetatik gorde duten ezaugarritzat jotzen da. Izan ere, nekez azaldu ahal izango genuke horrelako garapen-eredua izatea, ugaztun euterioen jatorri filogenetikora jo gabe arrazoi bila.

Amniotoen eta anamniotoen arteko banaketak garbi adierazten du enbrioaren mantentze-eredua

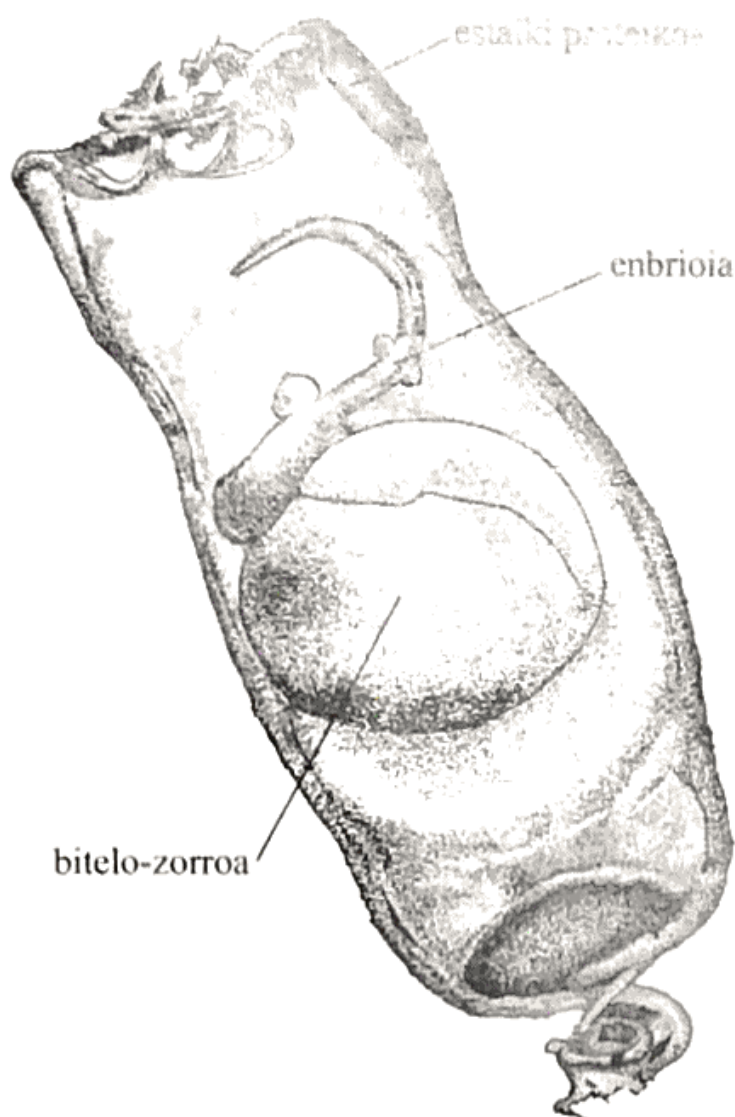


4.07. *Scyliorhinus canicula* katuarrainaren enbrioaren garapena (BB).

guztiz aldatzen dela inguru urtarretik jautsiak hala eskatuta. Amniotoek (narrasti, hegazti, ugaztunak) egitura estraenbrionarioa garatzen dituzte, medio urtarretik lehenetikoa keta gauzatzea ahalbidetzeko. Gainera, kolduna —kleidoikoa—, albumena, trogenatuaren iraizketa azido urikoaren eragin ezinbesteko urratsak izan zirela, kastaz moldatu ahal izateko. Narrasti, arrautza-oskola biguna izaten da; narrasti, kaltzioa izaten du, eta nahikoa izaten zaio urari. Bestalde, albumenaren gusua ura gordetzea izan bide da zereberean enbrioaren garapenerako. Honek diren proteinen gordailu gehigarria, nik, azido urikoa eskreziorako elektrolita da, kalterik eragin gabe arrautzaren bidean gaita.

Egitura estraenbrionarioei da hauek amniotoetan (4.08 ird.): jada bitelo-zorroa, amnios, koriona eta alantoida bitelo-zorroak nahikoa elikagai emango duen garapena bermatzeko. Alantoida nitrogenatuak gorputzetik kanpo modu segurtatzen duen gordailua da. Amniosak

segurtatzen duen medio fluidoa



4.07. *Scyliorhinus canicula* katuarrainaren enbrioia bitelo-zorroaz arrautzaren barnean (BB).

guztiz aldatzen dela inguru urtarretik lehortarrerako jauziak hala eskatuta. **Amniotoek** (narrasti, hegazti eta ugaztunek) egitura estraenbrionario gehigarriak garatzen dituzte, medio urtarretik lehortarrerako aldaketa gauzatzea ahalbidetzeko. Gainera, arrautza oskolduna —kleidoikoa—, albumena, eta hondakin nitrogenatuen iraizketa azido urikoaren bitartez lortzea ere ezinbesteko urratsak izan ziren lehorrean arrakastaz moldatu ahal izateko. Narrasti eskuamatuen arrautza-oskola biguna izaten da; hegaztienak, berriz, kaltzioa izaten du, eta nahikoa iragazkorra gertatzen zaio urari. Bestalde, albumenaren funtzio nagusia ura gordetzea izan bide da ziurrenik, eta aldi berean enbrioia garapenerako lagungarri izango diren proteinen gordailu gehigarria izatea. Eta azkenik, azido urikoa eskreziorako elementu ez toxikoa da, kalterik eragin gabe arrautzaren baitan metatzeko gai dena.

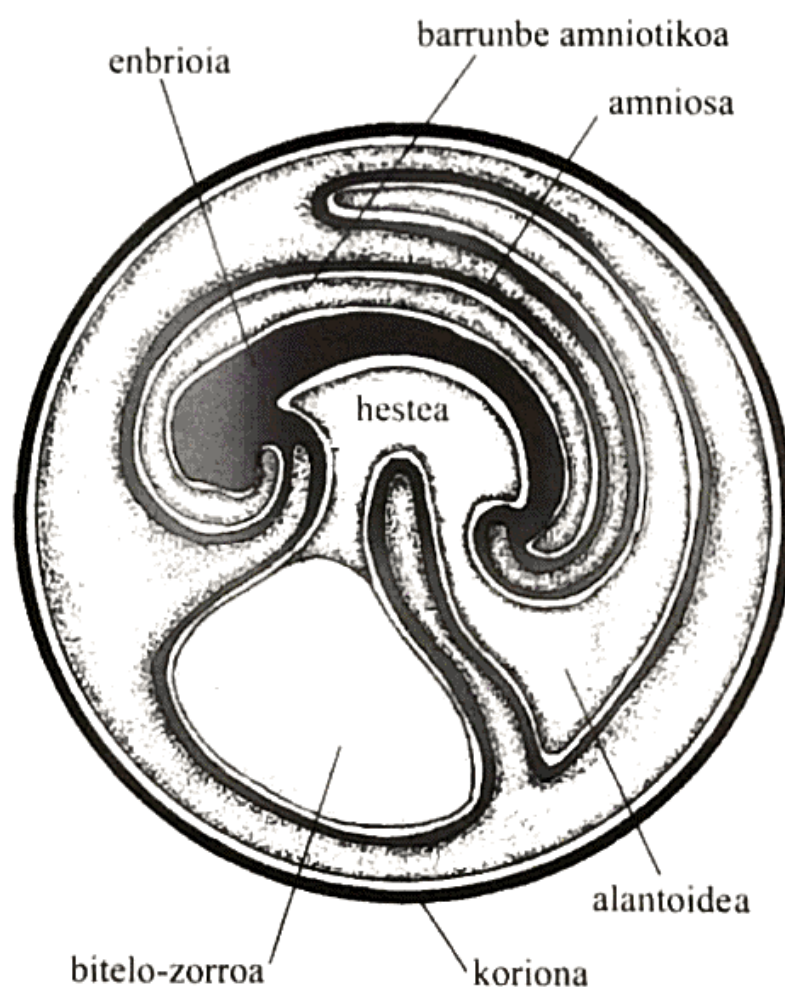
Egitura estraenbrionarioei dagokienez, lau dira hauek amniotoetan (4.08 ird.): jada aipatutako bitelo-zorroa, amniosa, koriona eta alantoidea. Bitelo-zorroak nahikoa elikagai emango dizkio enbrioari garapena bermatzeko. Alantoidea, berriz, hondakin nitrogenatuak gorputzetik kanpo metatzeko ahalbidetuko duen gordailua da. Amniosak enbrioaren babesa segurtatzen duen medio fluido —urezkua— es-

kaintzen du, honen deshidratazioa ekidin, eta talka mekanikoak indargetuko dituena. Eta korionak azkenik, enbrioia bera, alantoidea, amniosa eta bitelo-zorroa ere geruza bakar baten baitan biltzen dituen gordailua izango da. Bai bitelo-zorroa eta baita alantoidea ere baskularizatu egiten dira arnasketa-funtzioan laguntzeko.

Ugaztunetan, berriz, aldaketa berriak gertatzen dira garapen enbrionarioaren eredu orokorrean. Biparotasunaren lorpenak hauetariko hainbat egitura desagertzea dakar: arrautza-oskola monotrematuetan soilik mantentzen da, eta martsupialioetan oso modu sinplifikatuan. Albumenik ere ez da izaten, eta nitrogenoa eskretatzeko bitarteko gaia urea izango da, amaren odolean zehar kanporatuko dena.

Bitelo-zorroak ere funtzioa galduko du, baina bere egitura baskularizatu erabilgarria izango da amaren uteroarekin harremanetan jartzeko —zenbait martsupialiotan ageri den plazenta bitelinoa eratuz, kasu—. Bitelo gutxi izanik, enbrioak menpekotasun handiagoa izango du obiduktuetan edota uteroan lortutako elikagaiekiko. Halaz ere, martsupialioetan elikagaiak arrautzatik bertatik lortzen dira gehienetan.

Ugaztun euterioetan alantoidearen egitura baskularizatutatik plazenta eratorriko da —plazenta alantogenoa—, eta bere lana izango da enbrioari behar



4.08. Amniotoen mintz estraenbrionarioak: bitelo-zorroa, amniosa, alantoidea eta koriona (BB).

Beste inumelan gertatzen den legez, hondatu-
tan ere ohizkoa da larba eta heldua edota gaztea eta
heldua bizimodu ezberdinekoak izatea, bai eta sarri-
tan ingurune arrunt ezberdinetan bizi izatea ere. Kor-
datu itsastarren artean jada aipatu ditugu urokor-
datuen larben eta helduen artean dauden ezberdin-
tasun morfologiko eta ekoetologiko sakonak. Haien
kasuetan larbak forma dispertsiboak dira, eta heldu-
tan apropos bizitzeko leku egokiak topatzea izaten
da haien funtzioa. Forma helduak, berriz, ugalketa
helburu dutela bizi eta elikatzen diren forma sesilak
ditugu. Igel eta uhandreetan oster, elikatze eta
indarrak metatzeko bereziki diseinatutako forma da
larba, ondoren burutu beharko duen eta gastu meta-
boliko handia izango duen metamorfosirako pres-
tatzen ari dena. Bitartean urarekiko menpekotasun
handia izango du. Helduak, berriz, ez dira uraren
menpeko urtean zehar —ez larbak halako mailan
behintzat—, eta honek bestelako bideragarritasuna
eskaintzen die, ingurune lehortarretako baliabide tro-
fikoak ustiatzeko gaitasuna eskaintzeaz gainera.
Ugaltzeko ordua heltzen denean, ordea, forma ge-
hientsuenek uretara itzuli beharko dute hurrengo
belaunaldia bermatzekotan.

Ikuspegi adaptatibo bati jarraiki, larbak dituen
ingurune-baldintzak helduak dituenak baino hobeak
badira, honek erabat baldintza dezake izaki batek
larba gisa edota heldu gisa inbertituko duen denbora.
Honela, zenbait lanproitan, esaterako, animalia urte
luzetan manten daiteke larba forman, eta metamor-
fosisia burutu ostean aste bakan batzuez biziko den
forma heldua sortuko da; ugaltu eta hil besterik
egingo ez duena, alegia. Honelako kasuetan ugalketa
bera da helduaren funtzio bakarra.

Zenbait arrabiotan forma «heldurik» ez da izaten
bizi-ziklo osoan zehar. Honen ordez, larbak berak
garatzen du ugaltzeko ahalmena, bai eta ugalketa
burutu ere, zikloa lehenago itxiz. Honela, Euskal
Herriko mendietan eta Europako beste zenbait men-
dizerratan bizi den *Ichthyosaura alpestris*ek urode-
loen bizi-ziklo arrunta egiten du gurean (4.10 ird.);
larba urtarrak ditu, eta heldua, berriz, lehortarra da.
Alpeetako hainbat gunetan, berriz, altitude batetik
gora *I. alpestris*ek ez du erabateko metamorfosirik
burutzen, eta animaliak bizitza osoan zehar manten-
tzen ditu larba formaren bereizgarri diren kanpoko
brankiak. Ugaltzeko ahalmena eskuratzen du, ordea.
Izatez, goi-mendietan negua pasatzea zailagoa zaio
heldu lehortarrari larba urtarrari baino, azken honek
ur-putzu sakonetan, izotzen azpian, pasa baitezake
negua, uretan lasai asko arnasa hartuz, eta bertan
funtzioak bete ditzake.



4.10. *Ichthyosaura alpestris* uhandreak populazio neotenikoak dituen Alpeetako eremu goi-menditarretan (JRA).

4.6. HETEROKRONIAK

Prozesu ontogenikoan zehar ehun eta egituren alda-
ketak gertatzen dira, eta aldaketa horiek ordena eta
tempo edo kronologia zehatzei jarraiki gertatzen dira.
Alegia, gorputzean gertatzen diren aldaketa guztiek
txanda bati jarraitu behar diotela, eta txanda horiek
gainera epe eta intentsitate jakinetan gertatzen direla
aldaketa txikiak gorabehera. Batzuetan, ordea, pro-
zesu ontogenikoan gertatu beharreko prozesue-
ren ordena aldatu egiten da, bai gertakizunen bat aurre-
ratuz, bai atzeratuz, edo ezabatuz. Era berean, proze-
su ontogenikoko urrats batzuk luzatu egin daitezke
denboran zehar, edo laburtu. Aipatutako adibideak
eta urodeloen arteko beste zenbait adibidetan
halaber, metamorfosisia atzeratu egiten da heldutasun
sexualarekiko, eta baita erabat ezabatu ere. Garape-
naren honelako «gidoi-aldaketei» heterokronia onto-
geniko esaten zaie, eta egun ahalmen ebolutibo izu-
garriko mekanismotzat hartzen dira; eta bai aldaket
genetiko baten ondorioz, bai ingurune-baldintze
presioz gerta daitezkeela uste da. Edonola, garapena-
ren erritmoan gertaturiko aldaketek sekulako garrar-
tzia izango dute, bai izaki baten diseinuan, bai ber-
bideragarritasun ebolutiboan ere, izakiaren era-
gingo duen hautespen naturalean aldaketak ekarri-
dituelako. Animalien ontogeniaren kronologia ba-
dintzatzen duten mekanismoak ez dira oraindik oso
ondo ezagutzen, baina argi dago askotarikoak direla.
Tartean mekanismo genetikoek, hauen espresioare-
erregulatzailak, hormonek, eta kanpo-baldintzek ere
izango dute eraginik.

Zenbait kasutan heterokronia hauek fakultat
iboak dira, eta animalia-aren ingurune-baldintza
aldatuz gero, garapen-eredua ere aldatu egin daiteke.
Baina beste batzuetan heterokronia behartuak dir-
a eta animaliek arrunt galtzen dute jatorrizko bide-
itultzeko ahalmena. Hauxe dugu, esaterako, Eslov-
niako Pestinako lehortan bizi den *Oligoneur*...

6. Eskeletoa: oinarrizko elementuak

6.1. SARRERA

Kordatuena ezaugarri bereizgarrietako bat endoskeletoa dugu, eta lehen ataletan aipatu dugun legez, bere oinarrizko elementua notokorda da jatorriz. Ornodunetan, ordea, notokorda galdu egiten da sarritan garapenean zehar, eta oro har ezagunago zaigun beste elementu batek betetzen du haren lekua: ornoek osatutako bizkarrezurrak, alegia. Alabaina, filogenetikoki, ornoak baino lehenago kranioa ageri da, eta honen osagai gisa (nahiz eta hastapenetan bananduta ageri), arku faringeoetatik garatzen den eskeleto faringeo edo errai-eskeletoa.

Endoskeletoaren eboluzioak beste zenbait osagai ekarri zizkion, jatorriz kranioak, eskeleto faringeoak, notokordak eta ornoek osatzen zuten eskeleto axialari. Honela, gorputz-adarrek —hegatsek nahiz hankek—, eta hauen euskarria osatzen duten gerriek eskeleto apendikularra osatuko dute (6.01 ird.).

Ornodunen bereizgarri den ehun mineralizatuak sortzeko ahalmenak geroz eta ehun konektibo gehiago inplikatzeko joera orokorra azaldu du eboluzioan zehar: urratsez urrats, armadura dermikoetatik hasi, eta progresiboki kranioaren osifikazioa, ondoren ornoena, saihetsezurrena, eta azkenik gorputz-adarrena ere hartuko ditu. Honela, eskeletoaren osifikazioa gandar neuraletako zelulak izango zituzketen kanpoazaleko ehunetara mugatuta egon bide zen hasieran; ondoren gandar neuraletatik eratorritako ehun sako-nagoetara hedatu bide zen, eta azkenik jatorri mesodermikoko ehunak harrapatuko zituen.

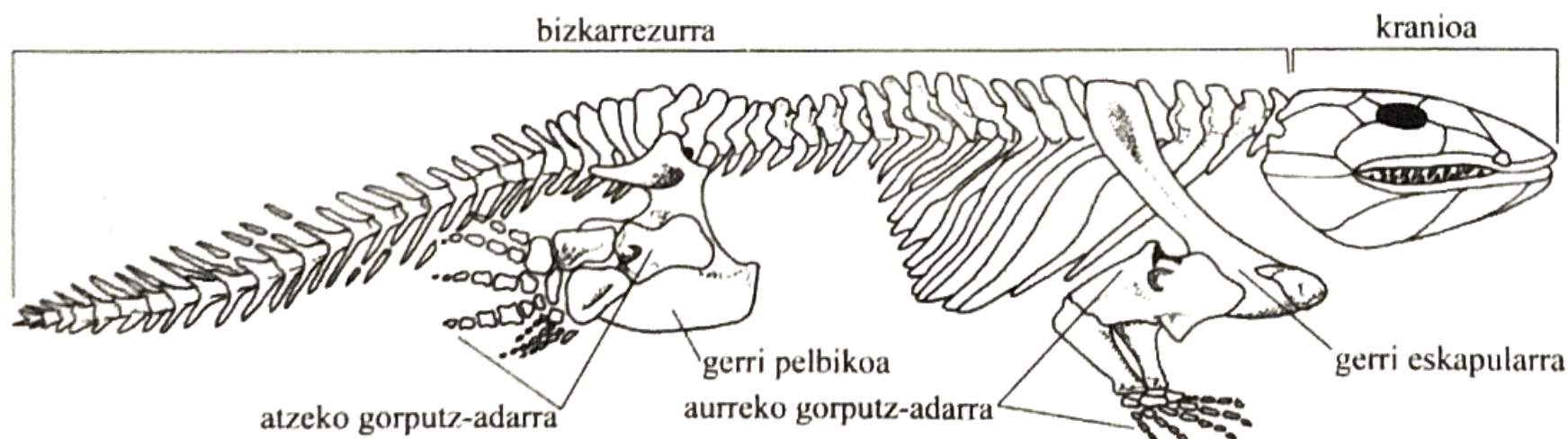
Eskeletoaren garapenean sortutako egiturak eta hauen bilakaera azaldu aurretik garrantzitsua izango da hainbat argibide ematea eskeletoaren beraren oinarrizko osagarri diren ehunei buruz eta hauen egitura eta garapenari buruz, honek eskeletoaren beraren bilakaera ulertzeko gakoak eskainiko dizkigu-eta.

6.2. KARTILAGO ETA HEZURRAK

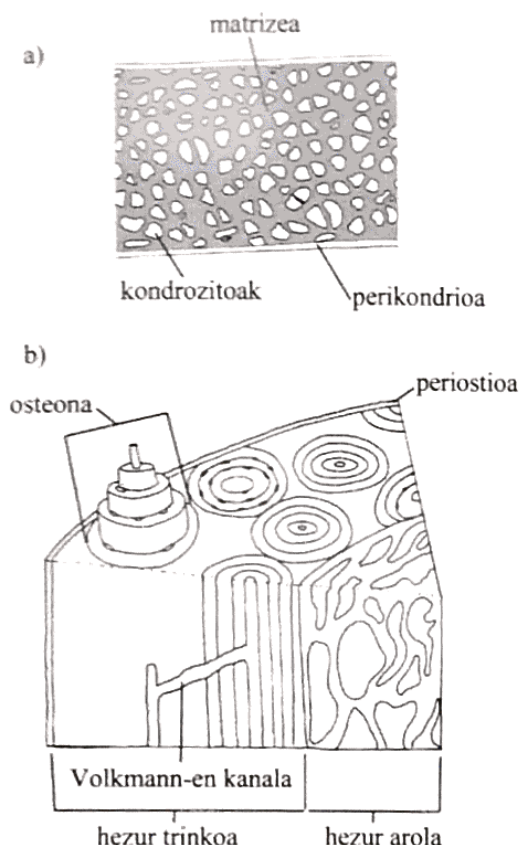
Kartilagoa ehun konjuntibo berezia da, gogorra baina zalua (6.02a ird.). Matrice zelularra kondroitin sulfatoz eta proteina elastiko eta kolagenoz osatua egoten da, eta material hauen artean kondrozitoak egoten dira, hau da, kartilagoa osatzen duten zelula espezializatuak. Hiru kartilago mota bereizten dira: hialinoa, fibrokartilagoa, eta kartilago elastikoa.

Kartilago hialinoa da hedatuena, eta enbrioian berak betetzen du hezurren funtzioa osifikazioa gertatu aurretik. Helduetan berriz, kartilago hialinoa hezur luzeen giltzaduretako muturretan, saihetsezurren muturretan, trakea-eraztunetan, eta kranioko hainbat lekutan mantentzen da.

Kartilagoa tentsio edo okertzeak jasan beharreko guneetan egoten denean bere matrizea kolagenozko zuntzez indartzen da, eta fibrokartilagoa osatzen du. Honela, matrizea konpresiozko indarrak jasateko moldatuta dago bereziki, eta kolagenozko zuntzak, berriz, tentsiozko indarrei aurre egiteko dira egokiak. Ondorioz, fibrokartilagoa ornoarteko diskoetan, sinfisi pubikoan, belaunetako diskoetan, eta beste hainbat gune berezitan agertzen da.



6.01. Irudikoa tetrapodo goiztiar baten eskeletoaren berreraiketa da: bertan kranioak eta bizkarrezurrak osatutako eskeleto axiala, eta gorputz-adar eta gerriek eratzen duten eskeleto apendikularra beha daitezke (AJ).



6.02. a) Kartilago-ehunaren ebaketa, eta b) hezur-ehunaren ebaketa (AJ).

Azkenik, kartilago elastikoa —izenak dion bezala— elastikoa eta zalua da matrizean dituen zuntz bereziei esker. Honelako kartilagoak ditugu, esaterako, belarriaren barne-euskarrietan, epiglotisean, eta abar.

Hezurra mineralizatutako ehun konjuntibo espezializatua da eta bere matrizean kaltzio fosfatoa eta beste hainbat gatz jalkitzen dira (6.02b ird.). Ornodun askotan gatz hauek hodi zentral baten inguruan eraikitako hezur-matrizez eta hezur-zelulez osatutako geruza zentrokidetan metatzen dira, osteona izeneko egiturak osatuz. Osteona bakoitzaren barne-kanalean barrena odol-hodiak, hodi linfatikoak eta nerbioak joaten dira. Gainera, osteona ezberdinetako odol-hodiak lotzeko ibilbide diagonalak egiten duten Volkman-en kanalak izaten dira.

Hezurretako zelulak beren funtzioaren arabera sailkatzen dira: osteoblastoek osteogenesia hartzen dute parte, hots, hezur berriak eraikitzen; osteoklastoak, berriz, dagoen hezurra berritzeaz arduratzen dira; eta osteozitoak, oster, erabat formatutako hezuraren baitako oreka mantentzeaz arduratzen dira.

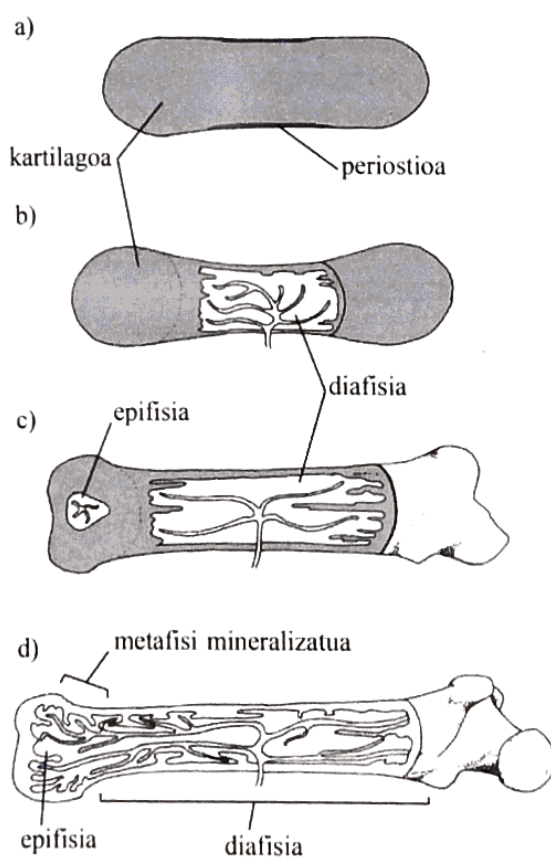
6.3. HEZURREN GARAPENA ETA HAZKUNDE

Garapen enbrionarioaren arabera hezur endokondralak eta mintzartekoak bereizten dira.

6.3.1. Hezur endokondralak

Garapen endokondralez eratzen diren hezurak «kartilagozko» edo «ordezkapenezko» hezur gisa ere ezagun dira. Hauen garapenerako kartilago bat sortzen da lehenik ehun mesenkimatikoetatik, hezurra izango denaren eredu, eta hau mineralizatu eta hezur bilakatzen da ondoren (6.03 ird.). Hezur honen garapenean hiru eskualde bereizten dira: diafisia hezuraren alde medialean, epifisia muturretan, eta metafisi edo plaka epifisala aurreko bien artean.

Hezur endokondralaren garapenean zenbait urrats bereizten dira. Lehenik, zelula mesenkimatikoek kartilago hialinoa sortuko dute hezur izango denaren eredu. Honen inguruan perikondrioa egongo da, hots, kartilagoa beraren kanpo-muga eratzen duen zuntzezko ehun konjuntiboz osatutako azalera. Bigarrenik, diafisia osatuko duen eskualdean dagoen perikondrioko zelulak mineralizatuz eta osteoblasto bihurtuz joango dira, eta periostioa garatuko dute



6.03. Hezur endokondralaren garapena: a) jatorrizko kartilagoa eta periostioaren sorrera; b) diafisiaren eta epifisien mineralizazioaren hasiera; c) erabateko mineralizazioa (AJ).

kartilagoaren kanpoaldean diren hezurrezko idunekoa izango dena. Hezurrezko iduneko hau garatu ahala, diafisiaren barnealdeko matrizean ere gatz inorganikoak metatuko dira; bertako zelula kartilaginosoetara ezin izango da odolirik iritsi, eta hauek hiltzen joango dira. Ondoren, kartilago kaltzifikatua sistema baskularrak inbadituko du, eta hezur-muina izango denaren espazioak higatuz joango da. Azkenik, hezur-muin honetan osteoblastoak sortuko dira, osifikazio-gune primarioak osatuko dituztenak. Bertan, kartilago kaltzifikatuzko zatiak hezur sortu berri estaltzen dira.

Kartilagoaren ordezpena diafisian hasten da, baina metafisian jarraitzen du. Eskualde honetan kartilagoa aktiboa da, eta pixkanaka hazi, ondoren kaltzifikatu, eta hil egiten da, hezurraren hazkunde-gunea osatuz. Honela, epifisian dauden kartilagoen hazkundeak hezurra luzatzea dakar. Bestalde, diafisiko periostioaren azpiko hezur-metatze jarraituak hezurraren periferia handitzea dakar. Arrain, anfibio eta narrasti goiztiarretan hezurak bizitza osoan zehar handitzen dira —hazkunde oso geldoa bada ere—, eta ondorioz, hainbat arrain, dortoka edo krokodilok tamaina handiak lor ditzakete oso. Aldiz, musker eta sugeak eskuamatu modernoetan batetik, eta ugaztunetan bestetik, hezurren hazkunde mugatua da.

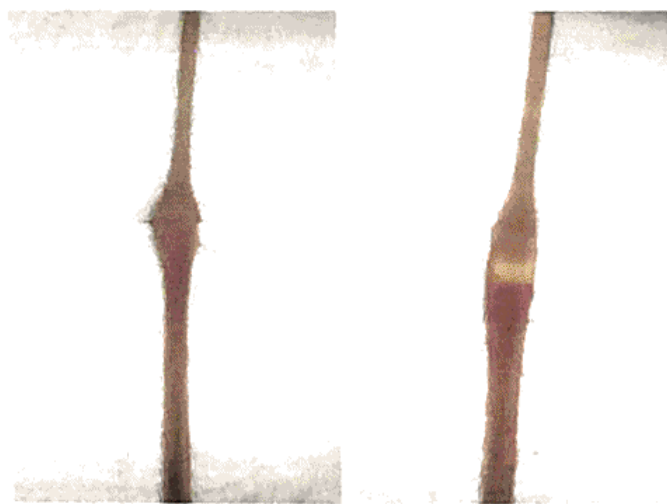
Ugaztunetan osifikazio-zentro sekundarioak agertzen dira epifisian, hezur luzeen arteko lotuneetan, eta bertan ere diafisian gertatzen denaren antzeko osifikazio-prozesuak gertatzen dira. Ondorioz, hezurren hazkunde-guneak metafisian eta plaka epifisalean egoten dira. Gehienetan, behin ugaztunak heldutasun sexuala lortu ostean —edota lortu eta denbora gutxira—, osifikazioak bete egiten du metafisi eta epifisiaren arteko tarteak, eta hezurren hazkunde eten egiten da. Hezurraren berrantolaketa eta matrizearen berregituraketa, berriz, bizitza osoan zehar mantentzen diren prozesuak dira. Kiropteroen kasuan, esaterako, hezurren luzetarako hazkunde jaio eta bizpahiru hilabetera amaitzen da, metafisiaren erabateko osifikazioa orduan gertatzen baita; eta beraz, animaliak orduantxe lortzen du bere taila maximoa (6.04 ird.).

6.3.2. Mintzarteko hezurak

Hezur endokondraletan ez bezala, mintzarteko hezurak mesenkimatik zuzenean garatzen dira; tarteko kartilago aitzindaririk gabe, alegia. Horretarako zelula mesenkimatikoak xafla edo mintzak antolatuz

trinkotzen dira —eta horietatik dator «mintzarteko» hezurraren izena—. Zelulen trinkotzea gertatu ahala, baskularizatu ere egiten dira. Zelulen artean gelantzeko bat agertzen da, eta bertan matrize osozko hagaxka trinkoak metatzen dira, bai eta osteoblastoak agertu ere. Pixkanaka, hezurrezko haga horiek ugaritu egiten dira, azkenik gela bera ordeztara iritsi arte. Ondorengo garapena hezur-geruza berrien gainezarpenez gertatzen da. Oro har, hiru garapen mota bereizten dira mintzarteko hezurretan, eta hauen arabera hiru hezur mota bereizten ditugu: hezur dermikoak, hezur sesamoideak eta hezur perikondralak.

Hezur dermikoak mesenkimaren osifikazio zuzenez eratzen dira. Honelakoak dira kranjoko hainbat hezur, bai eta gerri eskapular eta tegumentukoak ere. Dermiko izena ematen zaie haien jatorri mesenkimatiko azaleko dermisean gertatzen delako. Hezur sesamoideak, berriz, ehun konjuntibotik eratorritako tendoietatik garatzen dira zuzenean. Hauen adibide ditugu belauneko errotula eta ukondoko hezur pisiformea. Hezur sesamoideen garapena tendoiek jasandako gehiegizko estres mekanikoari erantzunez gertatu dela interpretatu da. Eta hezur periostial eta perikondralak, azkenik, hezurra edo kartilagoa estaltzen dituen zuntzezko ehun konjuntiboaren (periostio eta perikondrio, hurrenez hurren) zelula sakonekoetatik sortzen dira.



6.04. Saguzarren hegoetako falangeen arteko giltzadura: ezkerrean animalia heldua ikusten da, bertan hezurak guztiz osifikatuta daude eta ez da hutsunerik ikusten epifisiaren eta diafisiaren artean —metafisian—; eskuinekoa, berriz, 10 aste inguruko ale gaztea da, metafisia ez zaito oraindik guztiz mineralizatu, eta argia pasatzen da bertatik. Saguzarretan heldutasun somatikoa, eta beraz hezurren erabateko mineralizazioa 12-15 astetan gertatzen da (JRA).

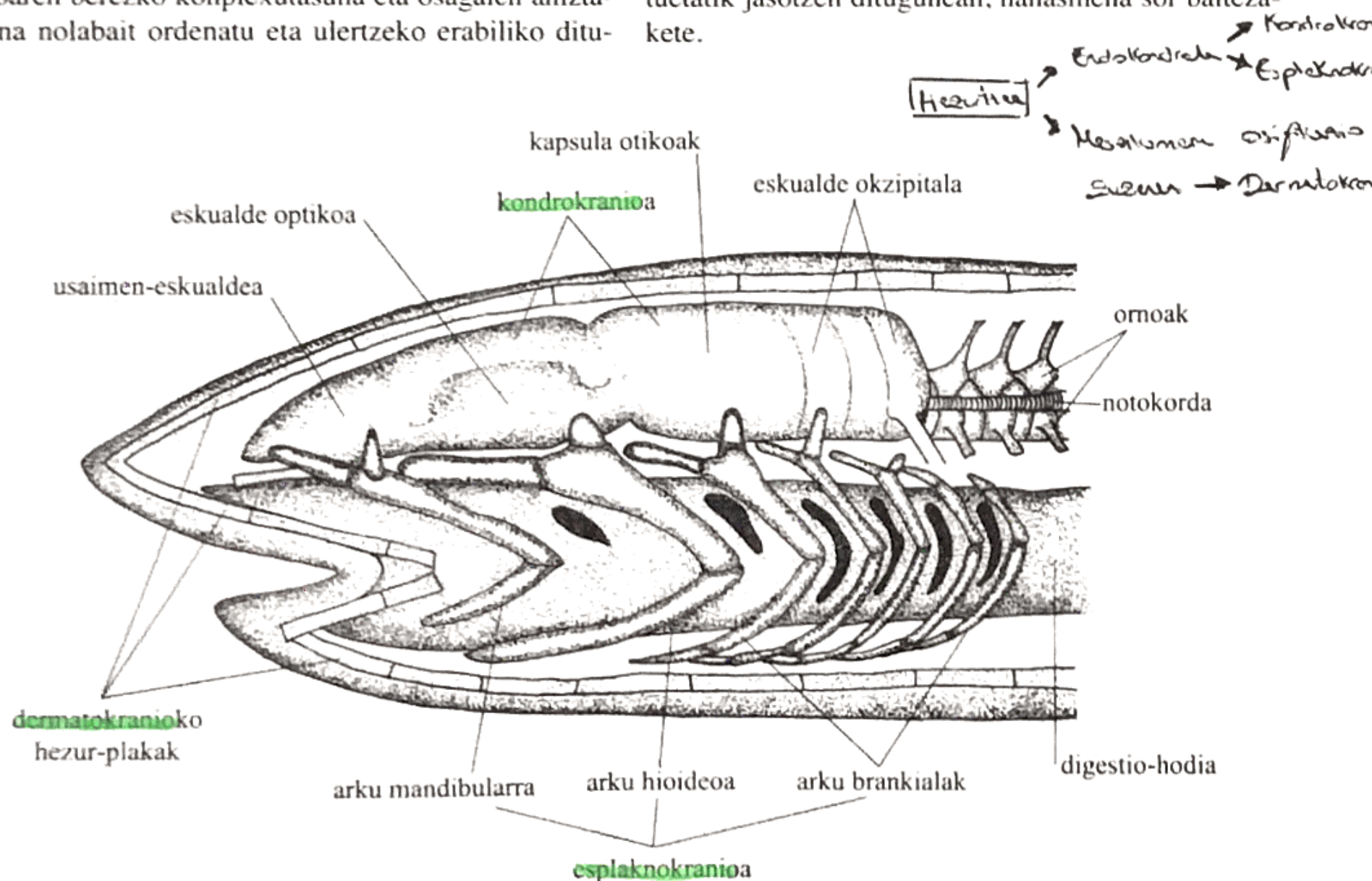
7. Kranioa

7.1. SARRERA

Garuna eta hainbat zentzumen-organo nagusi barne-
ratzen dituen krania izan bide da ornodunen eske-
letoko elementurik konplexuena. Bere egituretan in-
formazio ugaria metatzen du ornodunen jatorri, filo-
genia, ontogenia eta moldaera-prozesuez, sarritan
informazio hori nahikoa ezkutatua edo «enkriptatua»
ager daitekeen arren. Krania jatorri ontogenetiko
oso ezberdineko elementuen konbinazioz eratzen da,
eta hauek sarritan eraldaketa handiak izaten dituzte;
ondorioz, elementuen arteko homologiak ezagutzea
zaila gertatzen da kasurik onenean.

Kranioan hiru osagai —edo hezur talde— nagusi bereizten ditugu jatorri eta egituraren arabera: dermatokranioa, kondrokranioa eta esplaknokranioa (7.01 ir). Horiek izango dira ikasgai honetan kranioaren berezko konplexutasuna eta osagaien aniztasuna nolabait ordenatu eta ulertzeko erabiliko ditu-

gunak. Ornodunei buruzko bibliografia begiratu ezkerro badira beste hainbat kontzeptu eta termino, ordea, kranioko elementuak sailkatzeko erabiltzen direnak, eta nolabait argitzea merezi dutenak aurrera jo aurretik. Honela, kutxa kraniala edo kranio-kutxa termino kolektiboa da, eta garuna biltzen duten elementu kranialen fusioari dagokio. Oro har, hizkera arruntagoan «garezur» terminoaren baliokide litza-teke. Neurokrania berriz termino nahasgarriagoa da, autore ezberdinek esanahi ezberdina ematen baitiote. Honela, zenbaitek erabiltzen duten moduan kondrokraniaaren sinonimoa den artean, beste batzuek kondrokrania eta honi lotutako zentzu-menezko kapsulak hartzen dituzte neurokraniotzat, eta beste batzuek berriz, osifikatuta dauden kondrokranioko elementuak soilik. Kontuz ibili beharra dago, beraz, termino honi buruzko azalpenak testuetatik jasotzen ditugunean, nahasmena sor baitezake.

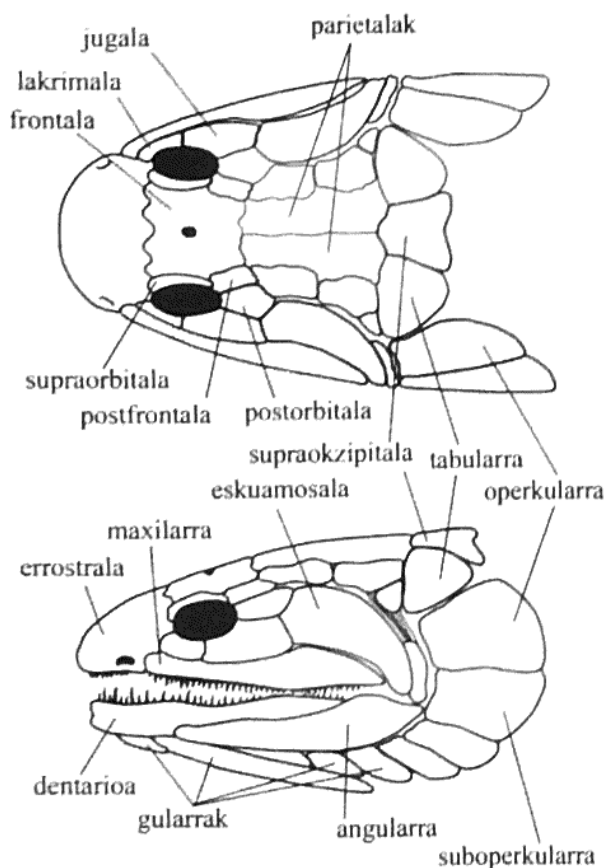


7.01. Kranioa osatzen duten elementuen multzoa hiru talde nagusitan banatzen da jatorriaren arabera: dermatokranioak, jatorri ektodermikoko hezur dermikoz osatua, kranioaren estalkia osatzen du; kondrokranioa, berriz, enbrioiaren garapenean entzefaloaren azpian eta zentzumen-kapsulak biltzen garatzen diren hezur endokondralek osatzen dute; esplaknokranioa ere hezur endokondralez osatzen da, baina haien jatorria arku faringeotetan dago, nahiz eta bertako hainbat hezurrek ondoren barailak edota tetrapodoen erdiko belarriko hezurak ere emango dituzten (BB).

7.2. DERMATOKRANIOA

Dermatokranioak osatzen ditu gazezurraren gaineko estalkia, orbiten inguruko kanpo-azalerak, brankien estalkiak edo zakatzak — ageri direnetan —, eta ahosabaia — palatoa eta kranioaren zoruaren hainbat zati — (7.02 ir.). Barailen formazioan ere parte hartzen du zenbait taldetan, eta eboluzioan zehar, eredu eraldatuena edo eratorriena ageri duten taldeetan dermatokranioko elementuak izaten dira barailetak elementu nagusi — hegaztietan —, edo bakarrik — ugaztunetan —.

Printzipioz, dermatokranioa da kranioaren osagaien artean sinpleena. Buruko tegumentuetako hezur dermiko edo mintzartekoetatik abiatuta sortzen da, eta gazezurreko gainerako elementuak estaltzen ditu. Erregistro fosilean — arrain goiztiarretan —, kranioaren osifikazioa chun dermikoetan ageri da lehenik — dermatokranioan alegia —, eta berauei buruzko datuak askoz hobeak dira kranioko mineralizatu gabeko beste hainbat elementu goiztiarrei buruzkoak baino. Dirudienez, dermatokranioa sekundarioki desa-



7.02. Dermatokranioa izan bide zen ornodunen eboluzioan lehenik sortutako kranioko hezurrezko elementua; kondrokranioa lehenago sortutako zen arren, haren mineralizazioa beranduago gertatu bide zen, eta ez zen, beraz, ondo fosilduko. Kranio goiztiarretan elementu kopuru handiz osatzen zen dermatokranioa. Irudikoa *Osteolepis macrolepidotus* sarkopterigioaren dermatokranioa da (TU, Goodrichen eruditik moldatua).

gertu da egungo forma agnatuetan, eta baita kondrietetan ere ziurrenik. Gainerako ornodunetan, berriz, dermatokranioak kranioko gainerako osagaiak bildu egiten ditu, edo ordeztu; eta batzuetan haiekin bat egin ere egiten du, sarri askotan jatorriz kondrokranioarenak edo esplaknokranioarenak ziratekeen funtzioak bere egin arte. Honela, ahoko hortzak esaterako, hezur dermikoetan eusten dira gehienetan (ezauzgarri apomorfikoa dugu hau).

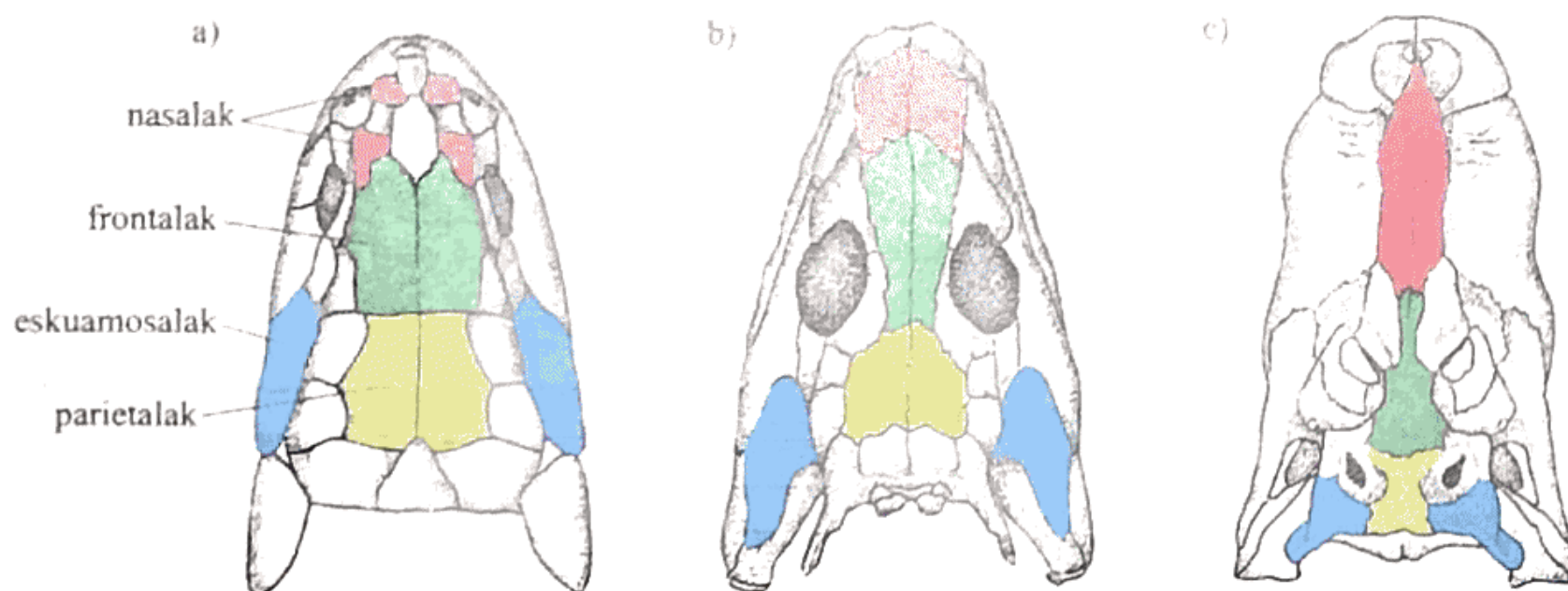
Arrain modernoetan eta gaur egungo anfibioetan elementu dermikoek fusioatzeko edota desagertzeko joera izan dute. Ondorioz, hezurren kopurua murriztu egin da, eta kranioa sinplifikatu. Amniotoetan oro har dermatokranioko hezurak dira nagusi, eta berauek osatzen dituzte kutxa kranialaren eta barailen zatirik handiena. Edonola, hezur dermikoek kopurua murrizteko joera eta hauek elkarrekin fusioatzeko joera antzematen da ornodunen eboluzioan (7.03 ir.).

Oro har dermatokranioko hezurak sei talde nagusitan sailkatzen dira:

- **Serie fazialak** muturra eratzen du, kanpo-narinak barne hartuz. Bertan biltzen dira hezur maxilar, premaxilar eta nasalak.
- **Serie orbitalak**, berriz, begiaren ingurua osatzen du. Lakrimala, jugala, prefrontala, posfrontala eta postorbitala biltzen ditu.
- **Serie tenporala** orbitaren atzealdean egoten da, eta kranio-kutxaren atzeko horma osatzen laguntzen du. Bertan biltzen dira eskuamosala, koadrato-jugala, intertenporala, supratenporala eta tabularra.
- **Bobedako serieak** berriz, kranioaren gaineko aldea ixten du, zerebroa babestuz. Frontalak, parietalak eta postparietalak biltzen ditu.
- **Serie palatalak** ahosabaiaren zatirik handiena estaltzen du. Parasfenoidea, pterigoidea, bomek, palatinoak eta ektopterigoidea dira bertako hezur nagusiak.
- Eta azkenik, **serie mandibularrean** honako hauek biltzen dira: dentarioa, espleniala (edo esplenialak), angularra, suprangularra, preartikularra eta koronoideak.

7.3. KONDROKRANIOA

Kondrokranioa kranioaren eskualde sakonenean egoten da, eta filogenetikoki haxe izan bide da elementurik zaharrena. Izenak dioen legez, bere egitura osoa kartilago gisa hasten da, bai filogenetikoki, bai eta ontogenetikoki ere, eta ondoren osifikazio endokondralez mineralizatuko da; osoki ez bada partzial-



7.03. Dermatokraneoaren eboluzioan hezur kopurua murrizten joan zen baina aldi berean dermatokraneoak gero eta funtzio gehiago bereganatu zituen. a) *Eusthenopteron foordi* erripidistio osteolepiformea, b) *Palaeogyrinus* Karboniferoko tetrapodoa; c) Krokodiloa; hezur bereizgarriak koloreen bitartez nabarmendu dira (BB).

ki. Izan ere, ornodun bizidunen artean batzuek baino ez dute kartilagoz osatutako kondrokranioa heldutasunean ere mineralizatu gabe mantentzen: marrazo eta arraiak osatzen duten elasmobrankien taldeak, alegia.

Kondrokranioa barrunbe kranialaren edo garezurraren zorua osatuko duten kartilago pare batez hasten da sortzen, hots, kartilago parakordalez (7.04 ird.). Hauek notokordaren aurre-muturreko alboetan egoten dira. Bigarren kartilago pare — trabekulak —, parakordalen aurrean garatzen dira, eta atzean berriz hirugarren kartilago pare bat: kartilago okzipitalak. Elementu hauen osagarri zentzumen-organoak eratu-ko dituzten hiru kapsula bikoteak garatzen dira: kapsula otikoak, kartilago parakordalen parean; kapsula olfatibo edo usaimen-kapsulak, trabekulen aurrealdean; eta kapsula optikoak — mugikor mantenduko direnak eta azkenean begien elementu esklerotikoak emango dituztenak —, beste bien artean. Ornodunen kondrokranioko beste egitura eratorriak oinarritzko egitura hauetatik garatzen dira. Honek oinarritzko egitura horien izaera goiztiarra adierazten digu, eta beren sorrera ornodunen jatorrian bertan kokatzera garamatza.

Jatorri enbrionarioari dagokionez, usaimen-kapsulak, trabekulak (hauen aurrealdea behintzat) eta kapsula otikoen zati bat, gandar neuraletako zelulek sortzen dituzte; gainerako elementu guztiak zelula mesenkimatikoetatik eratortzen dira. Garapenak aurrera egin ahala kartilago hauek fusionatuz doaz: usaimen-kapsulek eta trabekulen aurrealdeek plaka etmoidea sortzen dute; parakordalak hazi eta fusio-natu egiten dira plaka basala eratuz; okzipitalak ere hazi egiten dira, gorantz eta nerbio-hodia inguratuz,

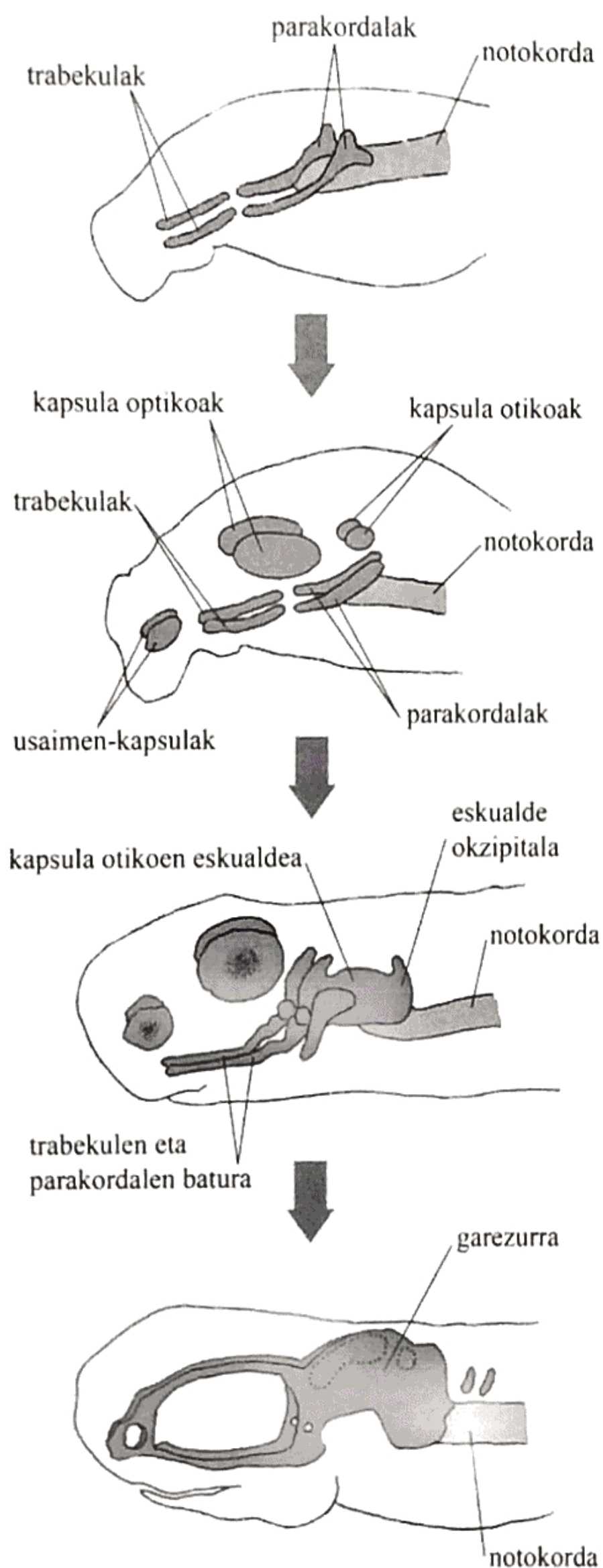
eta arku okzipital bilakatzen dira. Elementu hauen guztien hedatze eta fusioen ondorio da kondrokranioa bera.

Elasmobrankioetan kondrokranioa zabaldu eta garatu egiten da, beti ere osifikatu barik, eta berau da haren baitan biltzen duen entzefaloaren sostengu eta babes nagusia — kranio-kutxa edo garezurra bera, alegia —. Gainerako ornodun gehienetan, kartilago hutsezko kondrokranioa egitura enbrionarioa da batez ere, entzefaloaren garapenerako sostengu eta zentzumen-kapsulen euskarri, eta berehala osifikatu egiten da, osoki ez bada partzialki bai behintzat (7.05 ird.).

7.4. ESPLAKNOKRANIOA

Kranioa osatzen dutenetako hirugarren elementu nagusia, esplaknokranioa, faringearen hormetan sortutako elementu eskeletiko gogorrek — eta bertatik eratorritako elementuek — osatutako multzoa da (7.06 ird.). Arraildura faringeoaren artean garatzen diren arku faringeo edo «errai-arkuetan», elementu kartilaginosoak garatzen dira — normalean bosna elementu arkuko plano sagitalaren alde bakoitzean —, eta hauen osifikazioz sortzen dira esplaknokranioa osatuko duten hezurak.

Denbora luzean «errai-arku» izena eman zaie arku faringoei, ustez esplaknopleuratik — erraiak sortuko dituen mesodermoko barnealdeko epiteliotik — eratorriak zirelakoan. Gaur badakigu hori ez dela horrela, eta arku faringeoak gandar neuraletako zeluletatik eratortzen direla. Gandor neuralik garatzen ez duten protokordatueta bai, arraildura faringeoaren arteko haga kartilaginosoak mesoder-



7.04. Kondrokranioaren garapen enbrionarioa (BB).

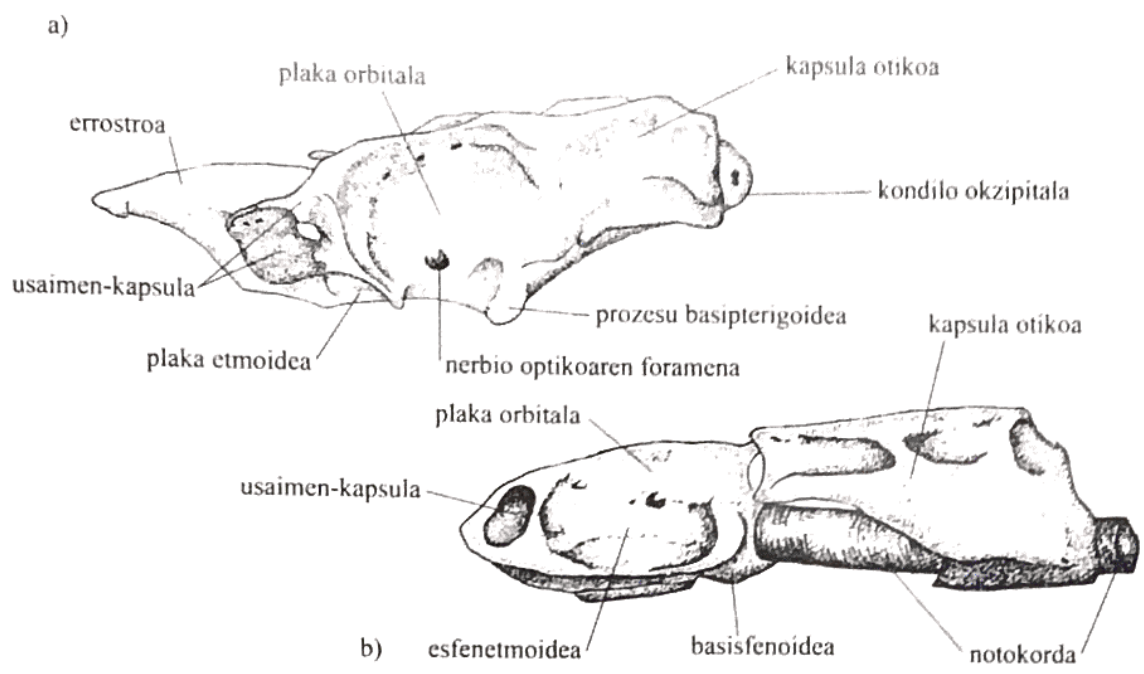
motik sortzen dira eta saski brankiala osatzen dute, esplaknokranioaren aitzindari izango dena. Ornodunetan, ordea, gandor neuraletako zelulak barneratu egiten dira arraildura faringeoen arteko hormetan, eta arkuak sortzeko bereizten. Bestalde, ornodun urtarretan arku hauek amasketarako erabiltzen diren brankien sistemarekin erlazionatuta ageri direla-eta, «arku brankial» izena ere izan dute denbora luzean, eta egun ere horrelaxe aurkituko ditugu hainbat

testutan. Egia da arku faringeotariko zenbait «arku brankial» bilakatuko direla talde batzuetan —arrainetan—; baina ez denak, eta ez talde guztietan. Horregatik, guk «arku faringeo» terminoa hobetsiko dugu esplaknokranioaren oinarritzko elementuez ari izateko; «arku brankial», berriz, brankiak daramatzaten edo eramango dituzten arku faringeoei dagokienean soilik erabiliko dugu.

Esplaknokranioa kordatuen egitura primitiboa da. Anfioxoan, esplaknokranioa —edo honen kartilagozko egitura aitzindaria behintzat—, elikatze sistema iragazlearekin lotuta dago. Gnatostomatuetan, berriz, lehen bi arku pareak izango dira barailak eta beren euspen-egiturak osatuko dituztenak, eta gehienetan osifikazio endokondrala pairatuko dute. Ornodun helduetan brankia funtzionalak ageri direnean, hauek gainerako arku faringeoetan eusten dira. Brankiak galdu eta biriketarik arnasketa garatzen dutenetan, berriz, lehen bi arkuek ez beste guztiek laringea eta trakeako elementu kartilaginosoak osatzen lagunduko dute. Edozein kasutan azpimarratzekoa da esplaknokranioak ornodunen arrakasta ebolutiboan jokaturako papera, eta batez ere gnatostomatuen oinarritzko ezaugarri eratorriak —barailak eta haien giltzadura, hain zuzen ere— «eskeleto faringeo» honetatik eratorriak izan direla.

Eskeleto faringeoari dagokionez, jatorriz arku bakoitza bost elementu artikulatuz osatuta dago, gehienez, alde bakoitzean —nahiz eta sarritan gutxiago mantentzen diren—: alde dortsaletik bentralera faringobrankiala, epibrankiala, zeratobrankiala, hipobrankiala eta basibrankiala dira, hurrenez hurren (7.06 ird.). Arku bakoitza, bestalde, berezko izenez edota numerazio ordinalaz ezagun da. Honela, erabat funtzionala den lehen arkuari arku mandibularra deritza, eta hau alde dortsaleko palatokoadratuaz, eta alde bentraleko Meckel-en kartilagoa edo bertatik eratorritako hezur mandibularraz dago osatua. Arku mandibularrari arku hioideoa darraio; honen elementu nabarmenena hiomandibularra da alde dortsalean, eta zeratohiala alde bentralean. Bi lehen hauen ondoren arku faringeoak kopuru aldakorrean ager daitezke, eta normalean zenbaki erromatarren bitartez izendatzen dira. Oinarritzko egitura honek bilakaera ezberdina izango du taldearen arabera.

Agnatuetan ahoa ez da barailez mugatzen ez sostengatzen —izenak dioenez—, eta esplaknokranioa faringearen sabaia eta alboetako arraildura faringeoen egitura eustera mugatzen da. Honelakoe-tan esplaknokranioak jatorrizko egitura ageri du, bere horretan.

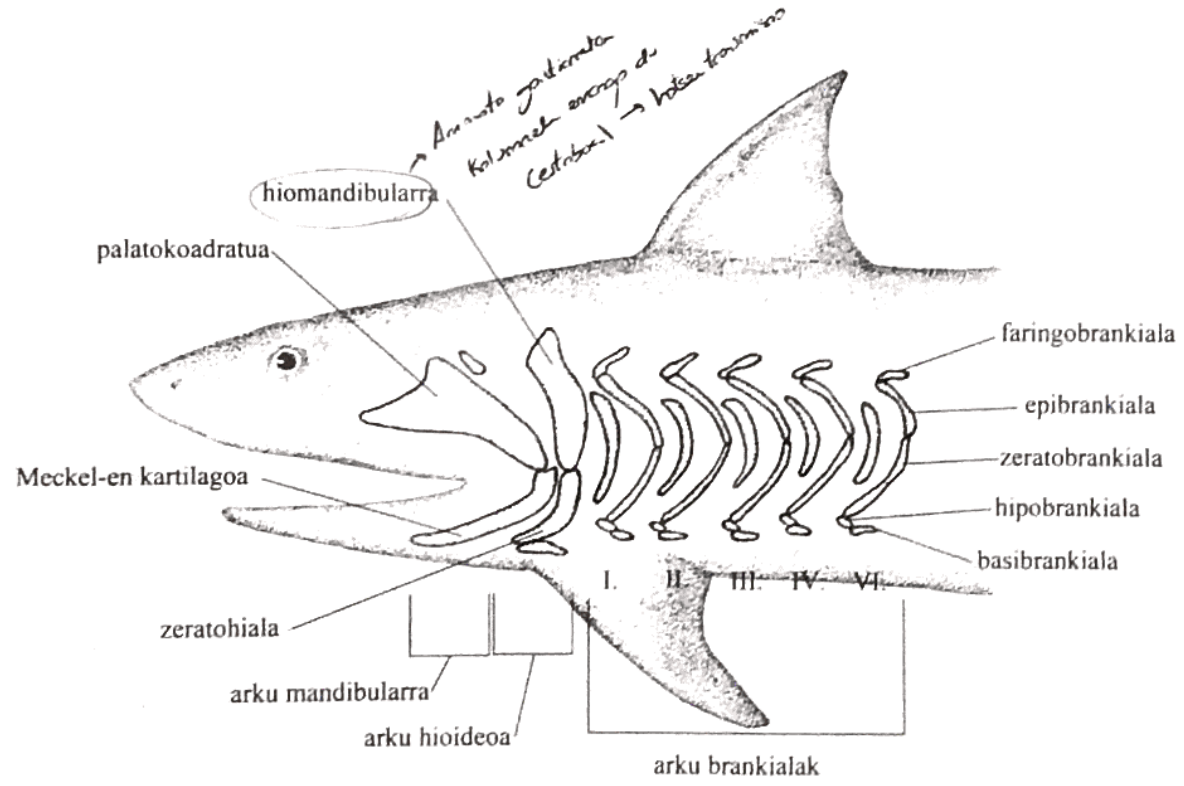


7.05. Kondrokranioen adibideak: a) *Squalus marrazoa*, eta b) *Osteolepis sarkopteroidea* (BB).

→ *leku garrantzitsuak!*
Barailak arrain akantodioetan eta plakodermoc-
tan ageri dira lehenik, eta honek ur zabaletako harra-
pakari etekintsuak izatea ahalbidetu zien. Egitura
arakastatsu hauek arku faringeoaren aurreko paretik
sortzen direla ondorioztatu da. Besteak beste, marra-
zoen enbriogenez beha ditzakegu horren aldeko

frogak; izan ere, barailak eta arku brankialak serie berdintsutan garatzen baitira ornodun hauetan. Bestalde, nerbioen eta odol-hodien paraera ere eredu berdina ageri du barailetan eta arku brankialetan, eta barailen muskulatura ere arku brankialen jatorrizko muskuluen eraldaketaz lotu dela dirudi.

homologia



7.06. Esplanknokranioaren egitura orokorra, eta arku bakoitza osatzen duten hezurrak (BB).

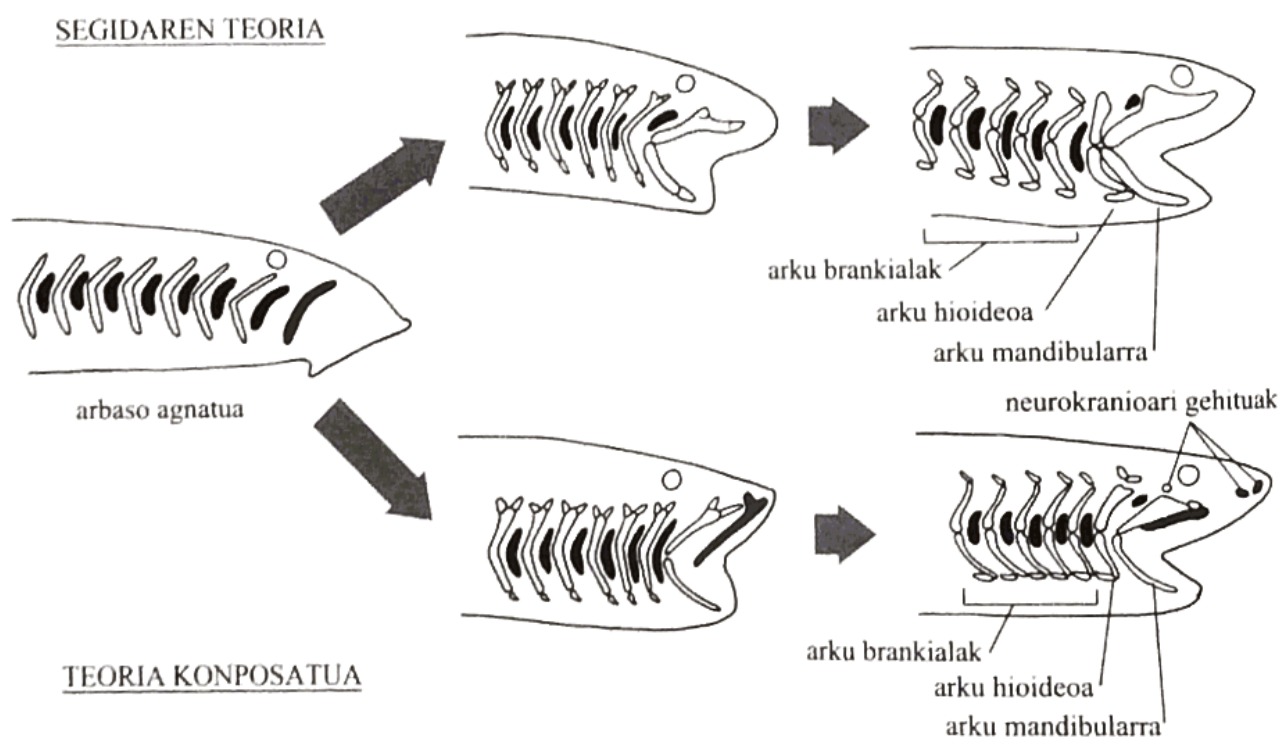
Barailen jatorri filogenetikoa arku faringoetan bilatu behar dena garbi ikusten bada ere, hainbat eztabaida dago prozesu hau garatzeko modu zehatzari buruz. Honela, ez dago garbi barailak zuzenean zein arkutatik eratorriak diren: lehenetik, bigarrenetik, hirugarrenetik, edota baita laugarrenetik ere. Hainbat teoria dauden arren, «segidaren teoriak» eskaintzen du ikuspuntutik sinpleena (7.07 ird.): honen arabera lehen arkuak —edo akaso bigarrenak— bere horretan sortuko zukeen baraila; hurrengo arkuak arku hioideoa, eta gainerakoek gnatostomatuen arku brankialak. «Teoria konposatuaren» arabera, aldiz, espezie goiztiarrek hamama arku izan bide zituzten (terminala, premandibularra, mandibularra, hioideoa eta sei arku brankial, hurrenez hurren), eta baraila ez zukeen arku bakarrak sortuko; aldiz, zenbait arkutako hainbat elementuren konbinazioz eratuko zen, eta beste hainbat elementu galdu, lekuz aldatu edota elkarren artean fusionatu egin bide ziren. Xehetasunak alde batera utzita, ordea, ornodunen barailak arkuetatik sortu zirenik ez du inork zalantzan jartzen egun.

Aitzitik, barailaren eboluzioa maiz aztertu izan da, egitura honek ornodunen eboluzioan jokaturako paper garrantzitsua dela tarteko, eta baraila eta kranioaren arteko loturak arreta handia bildu du (7.08 ird.). Egoera primitiboena agnatueta dugu noski: bertan ez da inolako loturarik arkuen eta kranioaren artean, eta egoera honi paleostilikoa esaten zaio. Gnatostomatuen arteko egoerarik goiztiarrena, berriz, plakodermo eta akantodioetan beha daitekeen egoera euautostilikoa da; bertan, arku mandibularra

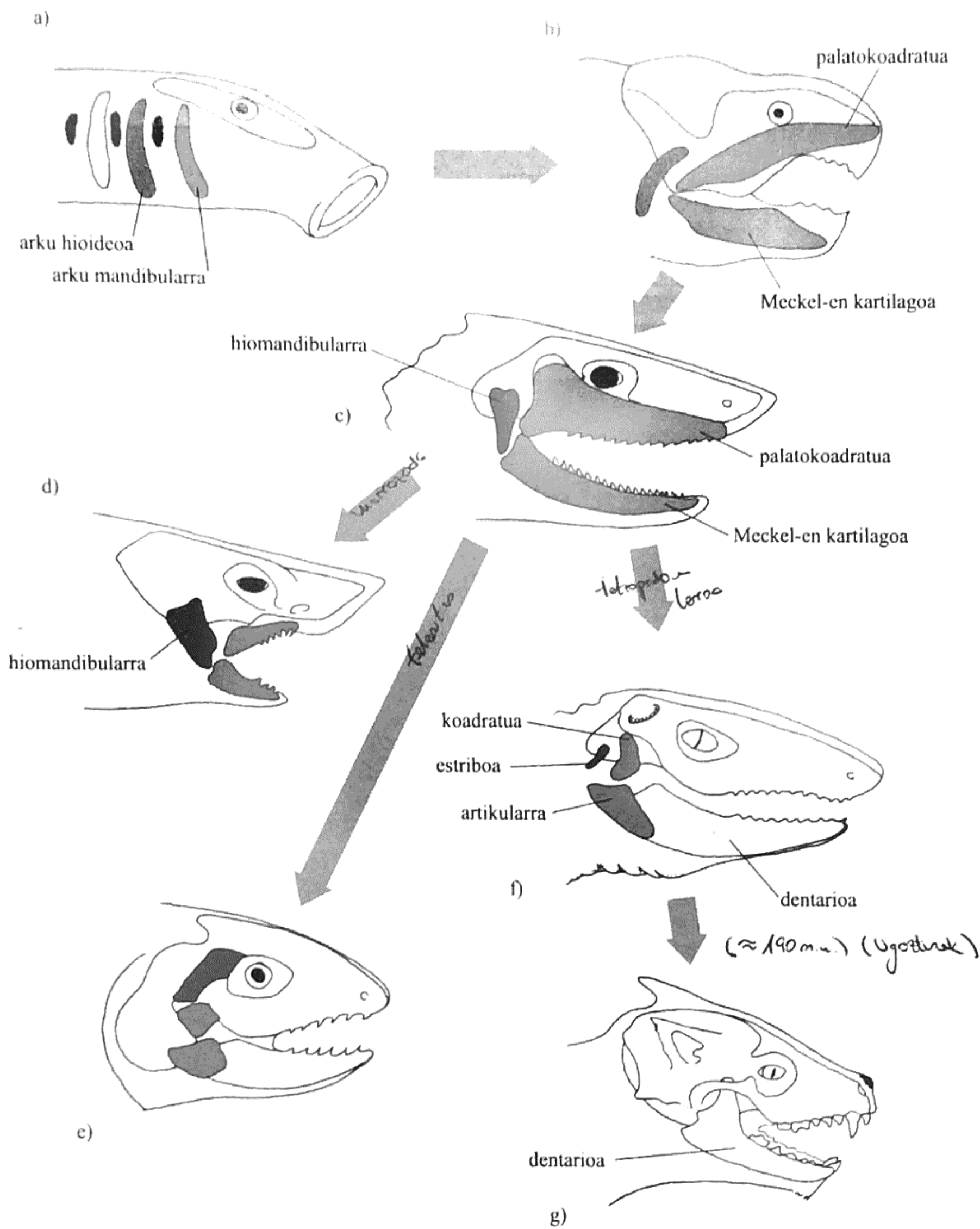
zuzenean lotzen zaio kranioari, palatokoadratuaren bidez eta arku hioideoaren esku-hartzerik gabe. Marrazo goiztiarretan, krosopterigioetan eta beste osteiktie goiztiar batzuetan, ostera, baraila eta kranioaren arteko lotura bi gunetan egiten da: palatokoadratuan eta hiomandibulan, alegia. Eredu anfistiliko honek barailaren eta kranioaren arteko zinesia hobetu egiten du, eta beraz elikatzeko egitura eraginkorragoa —moldagarriagoa— ahalbidetzen du. Osteiktie eta kondriktie moderno gehienetan, aldiz, palatokoadratua askatu eta lotura hiomandibularra gailentzen da. Lotura hiostilikoa deritzo honi, eta barailaren mugikortasuna eta aho-egitura osoaren zinesia emendatzea ekarriko du, beti ere moldagarritasunaren eta optimizazio trofikoaren mesedetan.

Aldaketa nabarmenena tetrapodoen agerpenarekin batera sortzen den eredu metastilikoarekin dator (7.08 ird.). Bertan goi-barailak eta kranio-kutxak bat egiten dute. Gainera, behe-baraila eta kranio-kutxaren arteko giltzadura koadratuak egiten du, palatokoadratutik sortutako hezur berri batek, alegia; hiomandibularrak ez du gehiago barailaren euspean parte hartuko, eta entzumenean inplikaturako den estribo bilakatuko da (eskalanpo edo kolumnela izenez ere ezagun dena). Bigarren eta hirugarren arkutako beste elementuek, berriz, aparatu hioideoa eratuko dute: mihiaren eta aho-zoruaren euskarri izango den egitura gehienbat kartilaginosa.

Azkenik, barailaren lotura kraniostilikoa izango da ugaztunetan (7.08 ird.): goi-baraila bere osotasu-



7.07. Barailen sorrera azaltzen duen segidaren teoria a), eta b) teoria konposatua (AJ).



7.08. Kondrokranioaren eta barailen arteko giltzaduraren eboluzioa: a) agnatuen eredu paleostilikoak; b) plakodermo eta akantodioen eredu euautostilikoak; c) marrazo goiztiar eta osteiktie goiztiarren eredu anfistilikoak; d) marrazo modernoeren eredu hiostilikoak; e) teleosteo modernoeren eredu hiostilikoak eraldatu egin da; f) tetrapodoen lerroan eredu metastilikoak gailentzen da; eta g) ugaztunetan esplaknokranioko elementuak guztiz askatzen dira barailen edo hauen giltzaduren funtzioetatik: eredu kranioestilikoak da nagusi (AJ).

nean atxikiko zaio kranio-kutxari, eta behe-baraila, berriz, kutxaren hezur dermiko eskuamatuari giltzatu-tuko. Kartilago palatokoadratua eta mandibularra garatuko dira, bai, baina hauen osifikazioa atze-muturretan gertatzen da soilik, eta askoz ere tamaina txikiagoa lortuko dute. Azkenean, bi hezur hauek bere funtzioa aldatu, eta erdiko belarriko ingudea (*incus* edo inkua) eta mailua (*malleus* edo maleua) bilakatuko dira (honi buruzko informazio zehatzagoa 26. atalean aurkituko duzu). Honela, ugaztunetan ez da esplaknokranioa barailaren sorreraren erantzule, dermatokranioa baizik; ostera, esplaknokranioak aparatu hioideoa, estiloidea, eta erdiko belarriko hiru elementuak sortu ditu: ingudea, mailua eta estriboa, alegia.

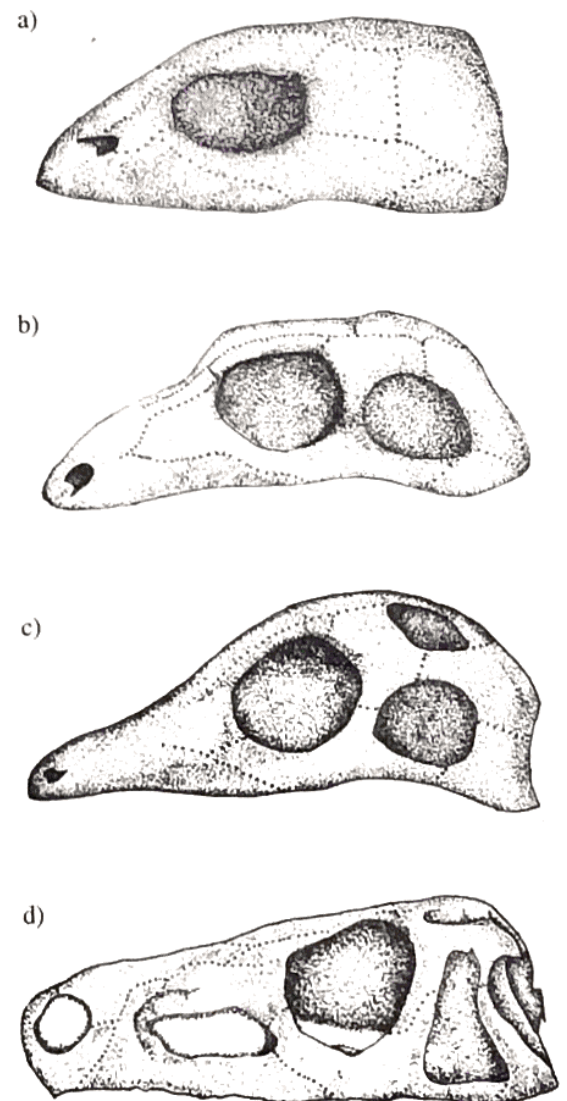
7.5. KRANIO-KUTXAREN MORFOLOGIA

Arrain kondriktieen kranio-kutxa zerebroa biltzen duen estalki kartilaginoso konplexua da soilik. Bertan ez dago dermatokraniorik. Ostera, arrain osteiktie gehienetan, bai eta tetrapodoetan ere, kranio-kutxak osifikazio-maila handia ageri du jatorri ezberdineko elementuetan. Oro har, zerebroa eusten duen base endoeskeletikoaz eta elementu exoeskeletiko dermiko-ko osatutako estalkia duen kutxa gisa deskribatzen da kranio-kutxa. Plataforma endoeskeletikoa esfe-noideek osatzen dute batik bat, eta atzeko horma, berriz, ornoetatik eratorritako hezur okzipitalek. Hezur okzipitalak lau izaten dira: basiokzipitala, supraokzipitala, eta bi exokzipital. Guztiek foramen magnum izeneko irekigunea inguratzen dute: bizkar-muina bizkarrezurretik kranio-kutxara bideratzen duen sargunea, hain zuzen. Honen inguruan, kranioaren eta bizkarrezurraren arteko giltzadura kondilo okzipital bakun edo bikoitien bitartez gauzatzen da.

Bai animalia urtarretan, bai lehortarretan ere, kranio-ko hezuraren masak murrizteko joera du: animalia urtarretan hezuraren kopurua murriztu eta kranio-ko elementu kartilaginoso asko osifikatu gabe geratzen direlako, eta animalia lehortarretan, berriz, kranio-kutxan leihoak agertzen direlako. Leiho hauen kopurua eta kokapena garrantzitsua da amniotoen sistematikan (7.09 ird.). Honela, tetrapodo goiztiarrek kranio-kutxa itxia zuten, leihorik gabea edo anapsidikoa, oraindik zenbait dortoketan ere ikus daitekeenaren antzekoa —ez ordea erabat berdina—. Eboluzioan aurrera egin ahala, ordea, eskualde tenporaleko hezuraren banaketaren ondorioz leihoak zabaltzen dira kranioaren alboetan eta atzean: ugaztunen kasuan leiho tenporal bakarra behealdean —eredu sinapsidikoa—, eta sauropsidoetan berriz bina leiho, bata gainaldean eta bestea behealdean —eredu diapsidi-

koa—. Leiho hauek asko handitzen direnetan, kranioaren hormetako hainbat atal arku zigomatikotara murriztuta geratzen dira. Ugaztunek badugu horrelako arku bat, jugalak eta eskuamosalak sortua: diapsidoetan, berriz, bina arku sortzen dira. Zenbait arko-sauro eta hegaztitan, gainera, hirugarren leiho preorbital bat ere ager daiteke; eredu triapsidikoa deituko zaio horri.

Leiho hauen agerpenak badu zenbait ondorio, eta horien artean nabarmena da kranio-bobedaren azpian egoten ziren zenbait muskuluk kranioaren kanpoalderantz migratzea. Ugaztunen muskulu mur-



7.09. Kranio-kutxaren eboluzioan leihoen kopuruak emendatzeko joera izan da nagusi tetrapodoetan: jatorrizko kranio anapsidikoetatik abiatuta (a), kranio sinapsidikoa (b) garatu da pelikosauroetara eta ondoren ugaztunetara eramandako lerroan; «narrastien» bidean, aldiz, kranio diapsidikoak (c) izan dira nagusi —dortoketan berriro ere eredu anapsidikora jo duten arren—, edo triapsidikoak (d) dinosauroetan, eta haetatik garatutako hegaztietan (BB).

txikatzailleak honen adibide ditugu: eskuamosalean gora mugituz, muskulu hauek parietala eta tenporala zeharkatu eta kranioaren lerro medialera hel daitezke, eta bertan garatuko den gandor sagitalari lotuko zaizkio. Honek, noski, barailak indar eta presio handiagoaz ixtea ahalbidetzen die ugaztunei.

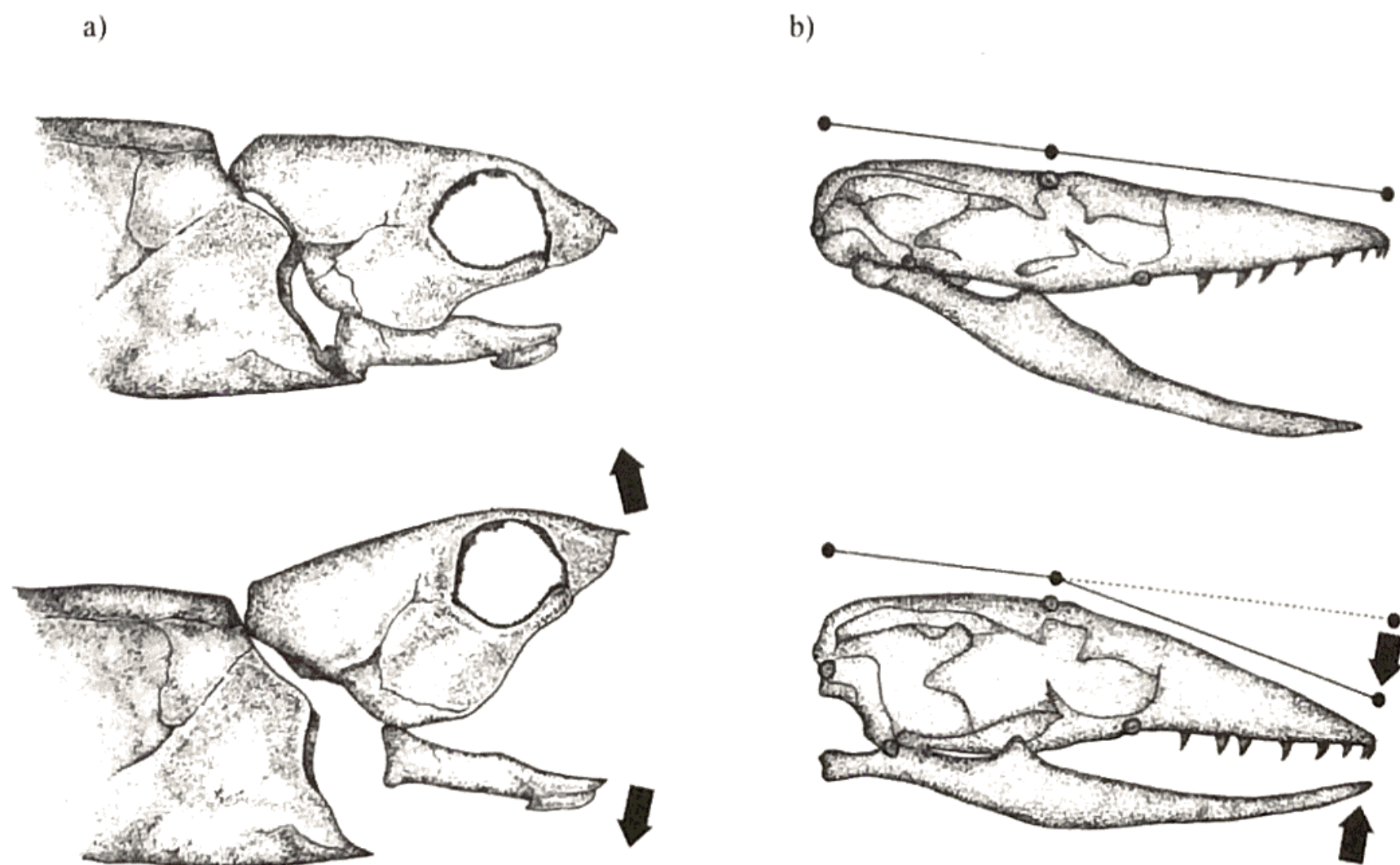
7.6. KRANIOAREN ZINESIA

Kranioko elementuen arteko giltzadurei esker gertatzen den mugimendua da kranioaren zinesia. Ornodun gehienetan kranio zinetikoak ditugu, besteak beste, goi-barailaren eta kranio-kutxaren arteko mugimendua ahalbidetzen dutenak. Honela, kranio zinetikoak ageri dira arrain goiztiarretan (krosopterigio eta paleoniskoidetan), arrain osteiktie gehienetan (teleosteoetan bereziki), anfibio goiztiarretan, narrasti gehienetan (Mesozoikoko forma gehienak barne), hegaztietan, bai eta ugaztunen arbaso sinapsidoetan ere. Krosopterigio goiztiarretan zinesi honek bitan banatzen zuen neurokranioa bera, eta elkarrekiko giltzatutako bi zati bereizten zituen, bata aurrealdekoa eta bestea atzealdekoa; giltzadura honek hezur dermikoak ere hartzen zituen.

Aitzitik, ez da zinesirik behatu anfibio modernoetan, dortoketan, krokodiloetan eta ugaztunetan (talde honetan untxiak salbuespen dira). Hauek guztiek kranio azinetikoak dituzte, beraz.

Kranioaren zinesiak ahoaren tamaina eta forma bat-batean aldarazteko aukera eskaintzen du (7.10 ird.). Arrainetan eta uretan bazkatzen diren beste ornodunetan, barailen eta garezurreko elementuen bat-bateko mugimenduak presio-galera bortitza sorreraz dezake kolpez aho-barrunbean, eta honek ustekabean harrapatutako harrapakina xurgatzea ekar dezake. Honelakoetan, beraz, kranioaren zinesiak xurgatze-harrapakaritza ahalbidetzen du.

Era berean, kranioaren zinesiak, hortzak darmatzaten hezurren birkokapen azkarra ahalbidetuz, harrapakina harrapatzeko paraera hobe eskain dezake. Honela, zenbait teleosteok aurrerantz jiratzen dituzte hortzez armatutako hezurak ehizakia ustekabean harrapatzeko. Halaber, kranio zinetikoak dituzten zenbait narrastik ere goi-barailako hortzak berrorienta ditzakete, ehizarako kokapen hobe lortzeko. Ugaztunetan, oster, eta kranio azinetikoen garapena azaldu asmoz, kranioaren zinesia galtzeak



7.10. Kranio gehienak zinetikoak dira: osatzen dituzten elementuen artean giltzadura mugikorak daude, eta horrek aho-aparatuaren eraginkortasuna emendatzeko aukerak eskaintzen ditu. Irudian, a) plakodermoa; eta b) muskerra (BB).

8. Eskeleto axiala

8.1. SARRERA

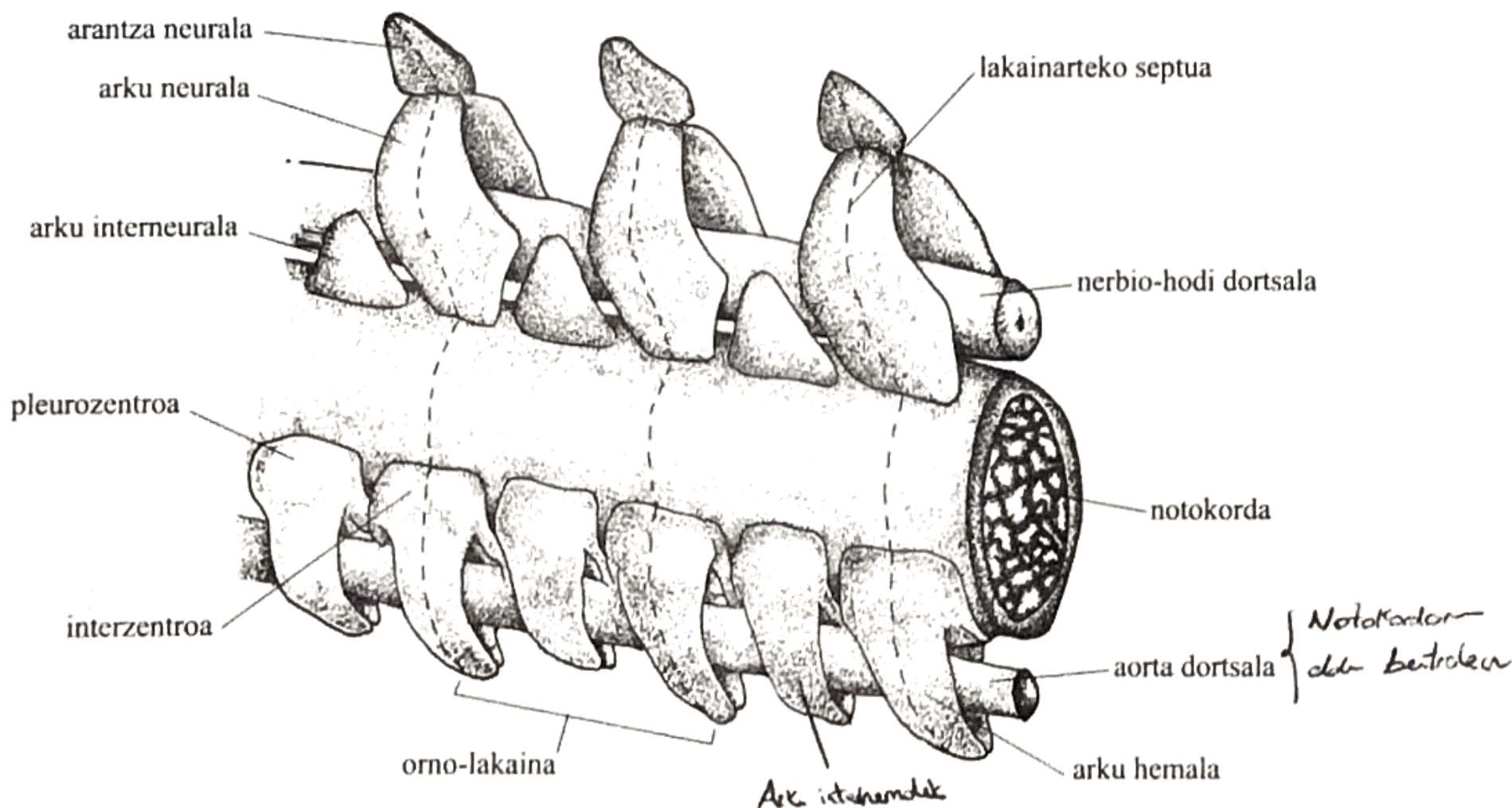
Ornodunen eskeleto axialean bi osagai nagusi ditugu: a) notokorda bera, eta b) eskeleto-perikordala, ehun mota ezberdinez osatua egon daitekeena.

Notokorda da eskeleto axialeko elementu aj-tzindaria, filogenetikoki zaharrena beraz, eta aurreko ataletan esan bezala, izaera kordatua definitzen duten lau ezaugarrietako bat (ikus 1. atala). Ez ditugu hemen errepikatuko jatorriz hipofisiaren paretik hasi eta isatsaren alde terminaleraino hedatzen den egitura izanik ere, hainbat taldetan eskeleto perikordalen elementuen artean konprimatuta eta etenda geratzen dela, eta beste zenbaitetan, berriz, —hegazti eta ugaztunetan, kasu— erabat desagertzen dela ontogenian zehar, fase enbrionarioan ageri izan arren.

Eskeleto perikordal edo bizkarrezurra —jatorri mesodermikoa duena—, berriz, notokordaren alboetara garatzen diren somitoetako esklerotomoetatik eratzen da, eta konplexutasun eta aniztasun handia izan ditzake (8.01 ird.). Izenak dioen bezala, eskeleto

perikordalak —bizkarrezurrak— notokorda bera inguratzen du, bai eta nerbio-hodi dorsala eta notokordaren alde bentranean dagoen aorta dorsala ere. Bizkarrezurreko elementu gogor nagusiak somitoen arteko espazioetan garatzen dira —elementu intermetamerikoak dira batez ere—, eta lateralki plaka muskularren arteko mioseptuekin daude erlazionatuta.

Bizkarrezurraren eboluzioak nahikoa zailtasun eta arazo dakartza ornodunen arteko lerro nagusiei jarraitzeko. Izatez, fosil zaharrenak aztertuta —ostrakodermoak—, bakan batzuetan baino ez dira ageri ornoen hondar izan daitezkeenak, eta bizkarrezurraren arrastorik ez da antzematen gehienetan; bai, oster, notokordarenak. Beraz, ostrakodermoak neurri handi batean ornorik gabeak ziratekeela ondoriozta daiteke. Geroago ere, arrainen eta tetrapodoen lerro nagusienetan bizkarrezurraren bilakaera jarraitzeak hainbat arazo sortuko ditu; batetik, bizkarrezurra bera elementu askoz osatuta dagoelako, eta bestetik, elementu hauen arteko tamaina-erlazioak, kokapenak, desagertpenak edota fusioak ere, eboluzioan behin eta berriro modu independentean gerta-



8.01. Bizkarrezurraren metameroetan eta metameroen artean garatzen diren oinarriko elementuak, notokordaren, nerbio-hodi dorsalaren eta aorta dorsalaren inguruan (BB).

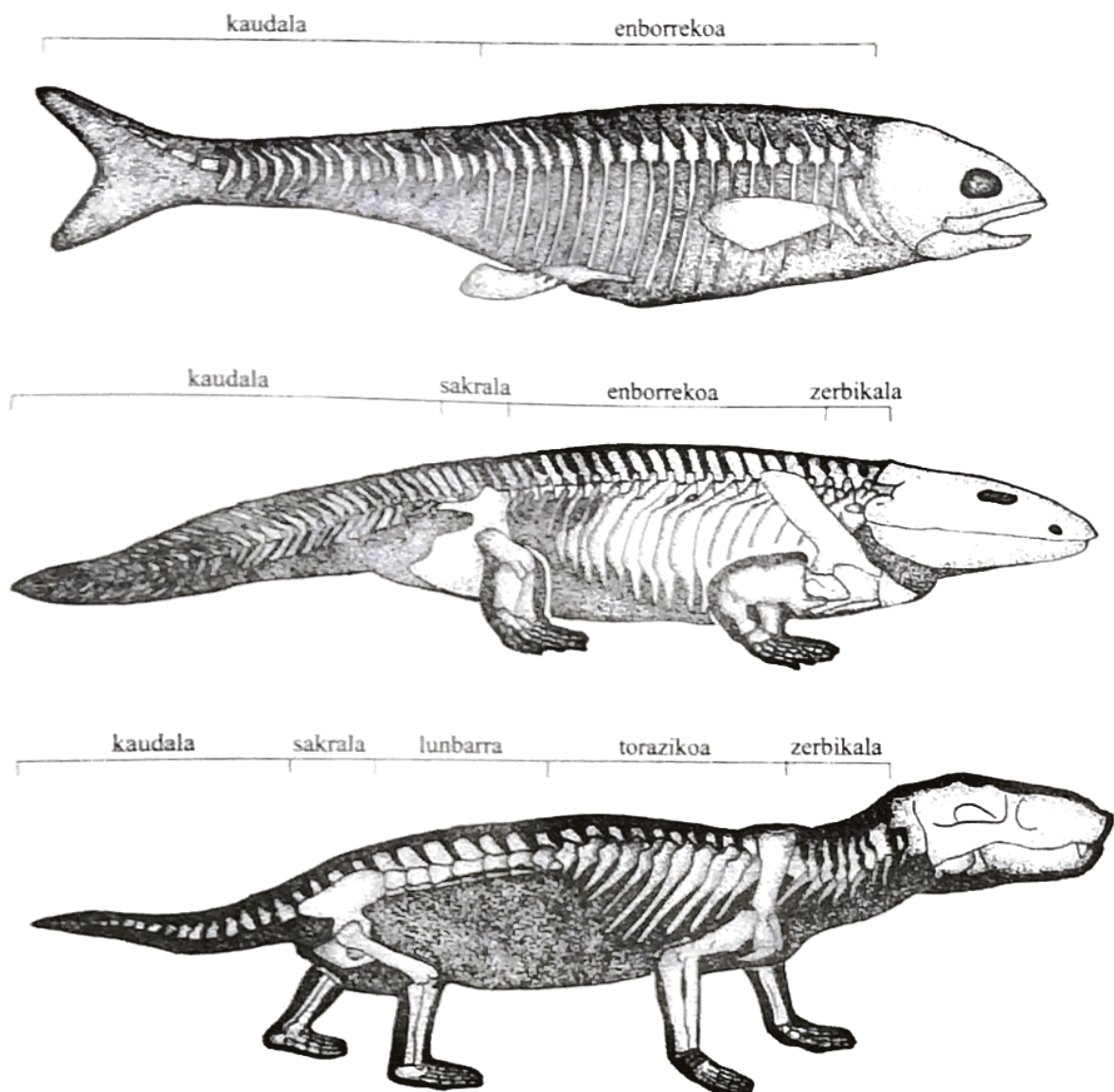
tuko zirela uste baita. Gainera, prozesu hauen guztien jarraipen enbriologikoak ere arazoak ditu, ez baita erabateko adostasunik elementuen jarraipena egiteko oinarritzko definizio eta irizpide konparatiboen inguruan.

Zailtasun hauen arrazoen artean, ornoek eta bizkarrezurrak duten zama adaptatibo eta morfofuntzional handia azpimarratu behar dugu, batez ere. Izan ere, elementu hauen egiturak eta osaketak dituzten inplikazio adaptatiboak hain dira gogorrak, ezen animaliak bizi diren inguruneak, haien tamainak, mugimendu-ereduak, gorputzaren morfologia orokorrrak... guztiek sekulako inplikazioak izango baiti-

tuzte bizkarrezurraren egitura eta bilakaeran. Eta ondorioz, animalia bizi-baldintzak aldatu ahala, bizkarrezurraren morfologiak berak alde batera eta besterako aldaketa anitz jasan ditzake, ezaugarri «goiztiar» eta «modernoak» behin eta berriro gainezarri eta nahastuz.

8.2. ORNOAK

Ornoen elementu osagaien nomenklaturaren eta ulermenaren inguruan ere nahikoa nahaste eta desadostasun dago autore eta testuen arabera. Ornodunen eboluzioan arku dorsala eta bentralak izan bide ziren notokordaren inguruan sortutako lehen elementu es-



8.02. Ornodunen eboluzioan bizkarrezurreko eskualdeek garapen ezberdina izan dute, bete behar dituzten funtzioen arabera. Arrainetan eskualde kaudala —zinetikoa— eta enborrekoa —erraiak biltzen dituen— ezberdintzatzen dira soilik. Tetrapodoetan, lehortara irten eta grabitatean aurre egin behar diren ondorioz, eskualde zerbikala garatzen da lepoan, buruari hobeki eusteko, eta eskualde sakrala bizkarrezurra gero pelbikoarekin giltzatzen den gunean. Tetrapodoen eboluzioan, ondoren, eskualde torazikoa kutxa torazikoarekin eta biriken bentilazio-sistemaren garapenarekin lotuta sortuko da, eta eskualde lunbarra, berriz, sabelean bildutako errai-masari eusteko beharrak eta mugimendu-eredu berriek baldintzatuko dute (BB).

klerotizatuak (8.01 ird.). Arku dorsalen taldean arku neuralak —somitoen arteko mioseptuetan garatzen direnak, eta intermetamerikoak beraz—, eta arku interneuralak —interdorsalak, aurrekoen artean daudenak— bereizten dira; nerbio-hodi dorsala biltzen eta babesten dute guztiek. Arku bentraletan, berriz, arku hemalak —mioseptuetan kokatuak—, eta arku interhemalak bereizten dira —aurrekoen artean—; hauek ere guztiek odol-hodi dorsala biltzen dute alde bentraletik. Jatorriz arku hauek denak kartilaginosoak izan bide ziren —hala dira garapen ontogenikoan zehar ere—, eta ondoren osifikatuz joango ziren.

Ornoen osagai nagusien bilakaera hurrengo urratsa zentroen garapenetik etorri zen: hipozentroak —interzentroak— arku hemalen basearen hedatze eta garapenez eratzen dira, notokordarekin bat egitera heldu arte; eta pleurozentroak, berriz, arku interhemalen —edota interneuralen— basearen garapen eta hedatzeaz. Zentro hauek arkuen euspen eta sostengurako egiturak izango dira.

Honela, orno-segmentu bakoitza arku eta zentroz osatzen da: gehienez bi arku dorsa (neurala eta interneurala), gehienez bi bental (hemala eta interhemala), eta batzuetan bina zentro (hipozentro eta pleurozentroa). Oinarrizko elementu hauen eboluzioan hainbat joera azpimarra daitezke: batetik elementu batzuen tamainak gora egiten du besteetik, besteak desplazatu edo murriztuz. Bigarrenaz, ornoetako elementuak notokordaren funtzioak ordez
tuz joango dira, eta ondorioz, haiek osatutako biz-

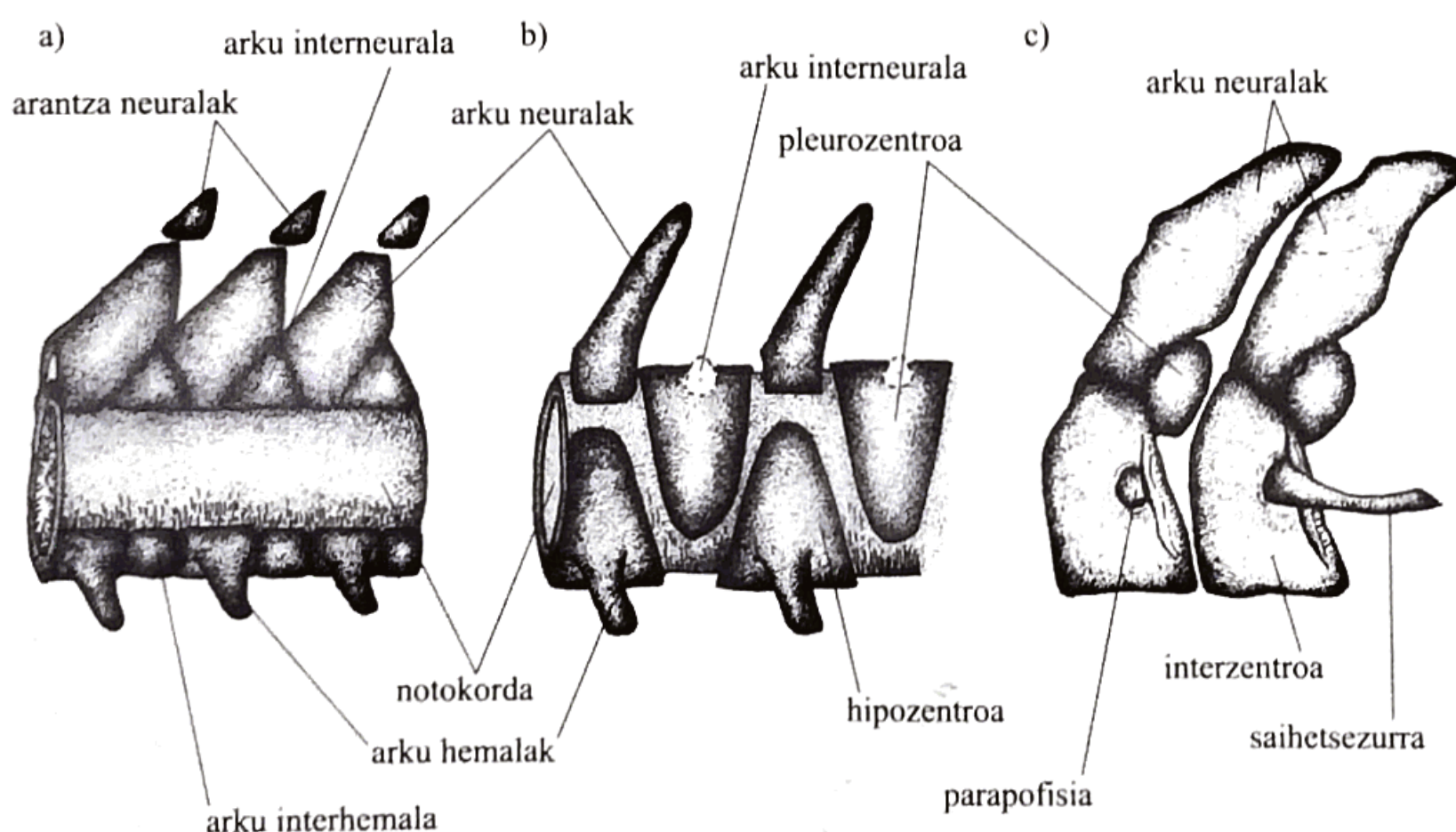
karrezurra gorputzeko ardatz mekaniko nagusi bila-
katuko da. Eta hirugarrenez, ornoen elementuak eta
egitura aldatu egingo dira bizkarrezurrean duten ko-
kapenaren arabera, eta eskualde bereziak bereiziko
dira (8.02 ird.). Honela, arrainetan bi eskualde nagusi
bereizten dira: gorputz-enborra, aurrealdean, eta
isatsekoa edo ~~eskualde kaudala~~, uzkitik atzerakoa.
Tetrapodoetan berriz, gorputz-enborrean lepoaldea
edo ~~eskualde zerbikala~~ bereizten da burutik hurbilen,
aldakako aldea edo ~~eskualde sakrala~~ gerri pelbikoa-
ren eta atzeko gorputz-adarren parean, eta ugaztunen
lerroan ~~eskualde toraziko~~ eta ~~eskualde lunbarra~~
aurreko bien artean. Eskualde bakoitzeko ornoek
hainbat ezberdintasun eta espezializazio izango
dituzte funtzionalitate eta betebeharren arabera.

8.3. ORNOEN SAILKAPENA

Ornodunen ornoen aldakortasuna makina bat ezau-
garritan ikusten da: zentroen egitura, pleurozentro
eta hipozentroen tamaina erlatiboa, osifikazioaren
hedapena, eta nokordaren ordezte funtzionalaren
mailari dagokionez, besteak beste.

Zenbait ornodunetan ez da batere zentrorik garatzen eta **eskeleto axial aspondiloa** dutela esaten da (8.03 ird.). Beste batzuetan hezurrezko plakak ager daitezke notokordaren hormetan, hau gehiago edo gutxiago inguratzen dutenak, baina orno-gorputz homogeneo bat osatzeraino bildu gabe: **credu hemispondilo** edo **temnospondiloa** da hau. Eta azkenik, beste batzuetan zentroak gehiago garatzen dira,

↓
Zell-
gasper-
Verdau



8.03. Orno motak, osatzen dituzten zentroen izaeraren arabera: a) aspondiloak, b) hemispondiloak, eta c) lepospondiloak (BB).

eraztun osoa eratu arte, eta erabat inguratzen dute notokorda; horrelako ereduia tetrapodo goiztiarretan behatu da, eta **lepospondiloa** deritzo.

Bestalde, orno bakoitzeko zentro bat —monospondilia—, edo bi zentro —diplospondilia— ager daitezke. Zenbait anamniototan, gainera, orno kau-dalak diplospondiloak eta gorputz-enborrekoak monospondiloak izan daitezke. Batzuetan orno monospondiloetako zentroa pleurozentrotik eratorria da, eta bestetan, berriz, hipozentrotik sortua. Dipnoo eta holozefaloetan, kasu, orno bakoitzeko zentro kopurua emendatu egiten da sekundarioki, segmentuko bost edo sei elementu bildu arte —polispondilia—.

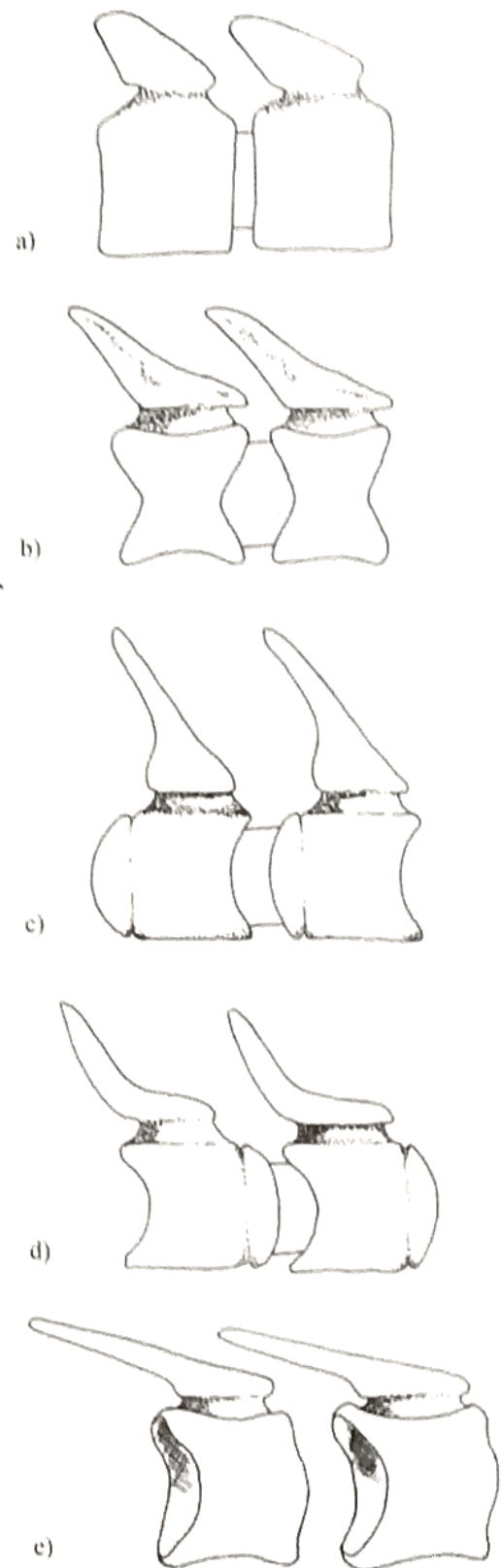
Amniotoetan ornoaren gorputza pleurozentrotik sortu ohi da, eta hipozentroak, berriz, ornoarteko disko kartilaginosoak emango ditu gehienetan; batzuetan, ordea, orno zerbikaletako gorputzak osatzen ere lagun dezake.

Tetrapodoetan arkuen eta ornoen arteko erlazioa azaltzen duten beste hainbat termino deskriptibo ere erabili izan dira. Honela, lehen egoera batean elementu guztiak —arku neurala, pleurozentroa eta hipozentroa, hain zuzen— bananduta ageri dira, bakoitza elementu osifikatu bakun gisa; egoera aspidospondiloa dugu hau. Honen adibide ditugu zenbait arrain krosopterigiotan eta hainbat anfibio goiztiarretan ageri diren orno errakitomo, enbolomero eta estereospondiloen ereduak. Orno errakitomoetan, arku neural handiarekin batera hipozentro handi bikotea, eta pleurozentro txiki bikotea ageri dira. Orno enbolomeroetan, berriz, bi zentroen tamaina antzekoa da. Eta, azkenik, orno estereospondiloetan zentro bakarra ageri da, hipozentrotik eratorria berau.

Eredu aspidospondiloan ez bezala, tetrapodo gehienetan ornoa osatzen duten elementu guztiak gorputz bakarra eratuz fusionatzen dira: orno holospondiloak dira. Honen espezializazio gisa, lehen aipatutako orno lepospondiloa erdiguneu hutsa duen orno holospondiloa da; hau da, zilindro trinkoa osatu gabe notokorda inguratzen duen hodia den gorputz bakarreko ornoa.

Izen zerrenda luze hau —oraindik ere dezente zabal genezakeena, bestalde— ez da dohainik sortua. Aitzitik, garai batean ornodunen eboluzioa eta filogenia interpretatzeko orduan bizkarrezurraren garapenari ematen zitzaion garrantzia islatzen du. Honela, sekulako enfasi taxonomikoa egin zen bizkarrezurraren ereduari, batik bat tetrapodo goiztiarren filogenia irudikatzerakoan. Baina honek arazo handiak ekarri zituen; izan ere, zenbait kasutan animaliak uretatik lehorretarako bidean izandako aldaketek

aldaketa berriak gainezarri baitzituzkien hauetariko batzuk berriro uretara egitean. Eta, agian, baita osteo- ra lehorreara egindako zenbait talderen kasuan ere.



8.04. Orno motak, haien arteko giltzaduraren arabera: a) azelikoak, b) anfelikoak, c) prozelikoak, d) opistozelikoak, eta e) heterozelikoak (A1).

→ toraxetik
belio gaur

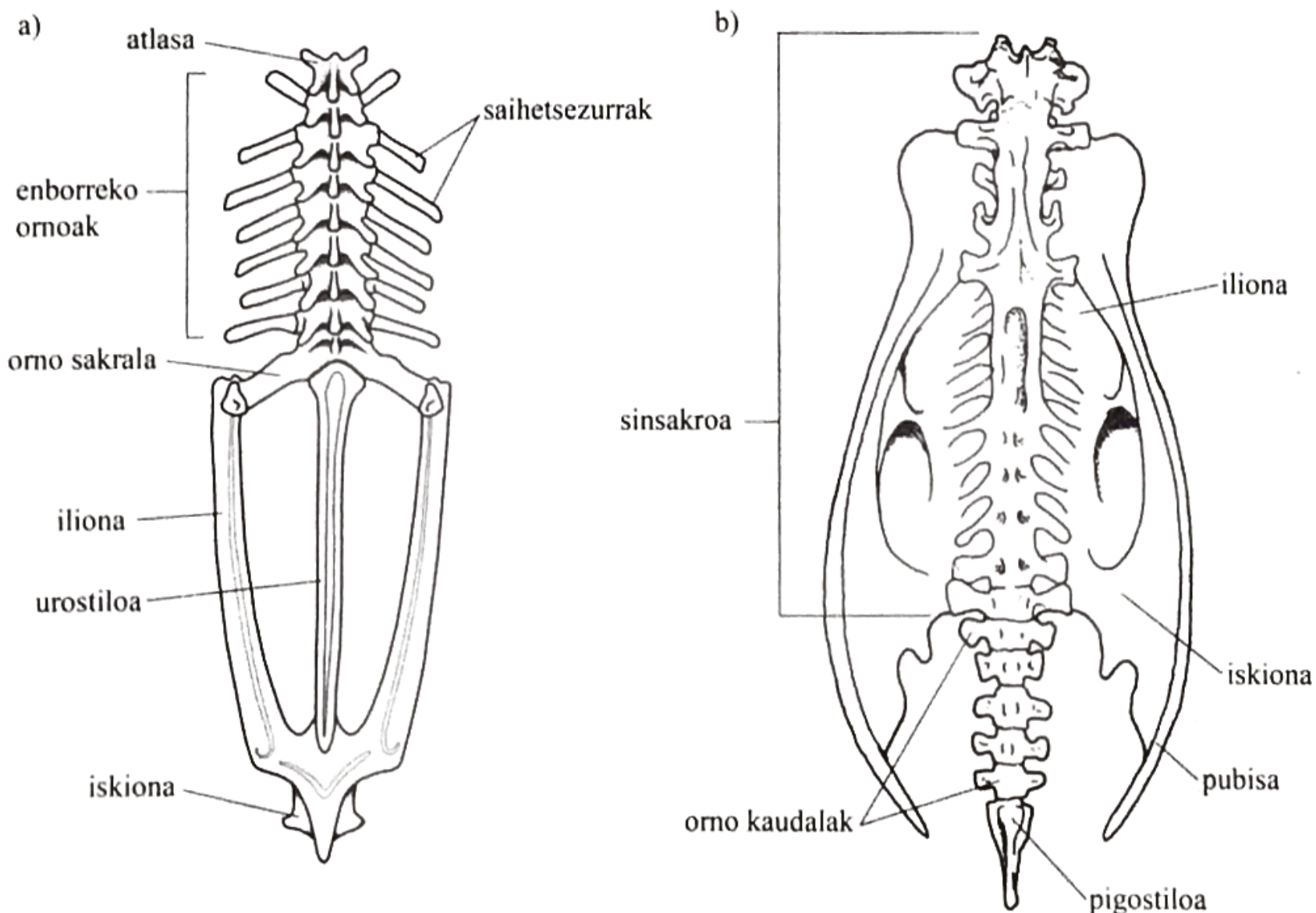
Honela, jatorrizko ezaugarriak eta sekundarioki lortuak bereiztea ezinezkoa bilakatu zen, morfologikoki berdintsuak izan daitezkeen ornoek historia eta joera ebolutibo arras ezberdinak izan baitituzkete atzean, eta sarritan haien arteko antzekotasunak moldaerazko konbergentziaren ondorio direlako, harreman filogenetiko zuzenarena baino gehiago.

Elkarren segidan lotutako ornoek bizkarrezurra osatzen dutenez, ornoen edo orno-zentroen arteko lotura edo giltzaduraren ezaugarriek bizkarrezuraren beraren ezaugarriak baldintzatuko dituzte, bai eta beronetan zehar indarrak banatzeko modua bera ere (8.04 ird.). Irizpide anatomiko tradizionalaren arabera, hainbat giltzadura mota bereizten dira ornoen artean. Honela, mutur zapalduak dituzten zentroak azelikoak —edo biplanokoak— direla esaten da, eta aproposak dira bizkarrezurrean zehar indarrak jaso eta banatzeko. Ostera, zentroen muturretako azalera ahurra direnetan orno anfizelikoak mintzo gara: aurrealdea ahurra eta atzealdea konbexua dituztenean orno prozeliko deritze; aurkako kasuan, hots, aurrealdea konbexua eta atzealdea ahurra direnean, orno opistozelikoak dira. Eta azkenik, aurrealdeko nahiz atzealdeko azalerek «zaldian ibiltzeko aulkia- ren» forma badute, orno heterozelikoak direla esango dugu.

Orno anfizelikoak eta azelikoak eredu primitiboak izaten dira, sarritan notokorda edo bere hondarrak mantentzen dituzten taldeetan ageri direnak, eta mugikortasun txikia ahalbidetzen dute, bizkarrezurra okertzerakoan giltzadura ornoaren albo-ertzetan eusten baita, eta ondorioz tortsio handietan nerbio-hodia larregi tenkatu eta agerian geratzen baita.

Orno prozeliko eta opistozelikoetan, berriz, giltzadura ornoaren erdialdean gertatzen da, eta askoz ere tortsio handiagoa onar dezakete nerbio-hodia tenkatzera iritsi gabe eta agerian utzi gabe. Honela, bizkarrezur-eredu hauek mugikortasun handiagoa izan dezakete norabide guztietan. Azkenik, eredu heterozelikoak ere mugikortasun handia eskaintzen du, bai lateralki bai plano sagitalean zehar ere, baina ornoen bihurtzerik ahalbidetu gabe. Besteak beste dotokek ageri dute eredu hau, eta lepoa oskol barrura sartzea errazten die. Hegazti gehienek ere hala-koxe giltzadura izaten dute orno zerbikaletan.

Apofisiak ornoen egitura osagarriak ditugu, hots, zentro eta arkuen hezurrezko luzapenak. Hauen artean, zigapofisiak elkarren segidan dauden ornoen arteko lotura eta antigiroak osatzen dituzten apofisiak dira. Diapofisi eta parapofisiak, berriz, saihetsezurrekin giltzatzen diren apofisiak ditugu. Oro har,



8.05. Ornoen fusioak arruntak dira hainbat taldetan: a) anfibio anuroen urostiloa jauzirako moldapen gisa interpretatzen da (TU); b) hegaztien sinsakroak, berriz, eskualde lunbar eta torazikoko orno askoren fusioa dakar; hegan egiteko beharrezkoa da grabitate-zentroaren inguruko gorputzenborra zurrundu eta sendotzea aerodinamika hobetzeko (AJ).