

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, lakainketak polo animalera mugatuta gertatzen baita.

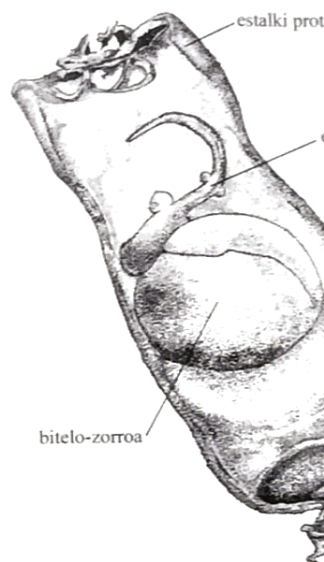
Metatutako biteloak erabateko eragina du biteloaren lakainketan, bai ondorengo gastrulazioaren ereduari, Obuluaren bitelo-metaketa handia denean, honek trabamekanikoak ezartzen ditu lakainketarako, eta hau arrautzaren alde animalera mugatzen da ia. Muturreko adibideetan, hala nola arrain teleosteoetan, 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. Ezezaguna 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 enbrionaren garapena (BB).

guztiz aldatzen dela inguru urtarretik jauziak hala eskatuta. Amniotoek (narrasti, ugaztunak) egitura estraenbrionarioa garatzen dituzte, medio urtarretik lehenago bitelo-zorroa garatzen dute, eta bitelo-zorroa garatzea ahalbidetzeko. Gainera, bitelo-zorroa —kleidoikoa—, albumena, trogenatuaren iraizketa azido urikoaren eraginaz ezinbesteko urratsak izan zirela, bitelo-zorroa moldatu ahal izateko. Narrasti, arrautza-oskola biguna izaten da; bitelo-zorroa, kaltzioa izaten du, eta nahikoa izaten zaio urari. Bestalde, albumenaren gusua ura gordetzea izan bide da zereberean enbrioaren garapenerako bitelo-zorroaren proteinen gordailu gehigarria izan behar duen azido urikoa eskreziorako elektroita, kalterik eragin gabe arrautzaren barruan gaiten.

Egitura estraenbrionarioei da bitelo-zorroa, amnios, koriona eta bitelo-zorroak nahikoa elikagai emango duen garapena bermatzeko. Alantoiden nitrogenatuak gorputzetik kanpo mugatzeko duen gordailua da. Amniosak bitelo-zorroa segurtatzen duen medio fluido

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 berriez 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 hezurrak 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.

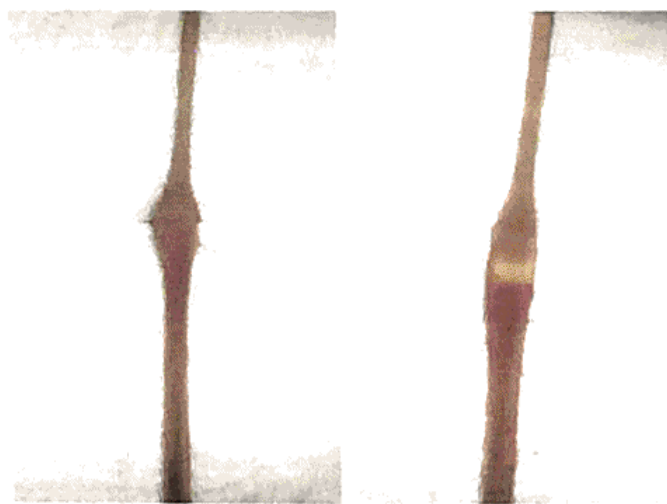
Ugaztunetan osifikazio-zentro sekundarioak agertzen dira epifisian, hezur luzeen arteko lotuneetan, eta bertan ere diafisian gertatzen denaren antzeko osifikazio-prozesuak gertatzen dira. Ondorioz, hezurren hazkunde-guneak metafisian eta plaka epifisalean egoten dira. Gehienetan, behin ugaztunak heldutasun 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 hezurrak

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 horretatik 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 mesenkimatikoaz azaleko dermisean gertatzen delako. Hezur sesamoideak, berriz, ehun konjuntibotik eratortitako 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 hezurrak 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).

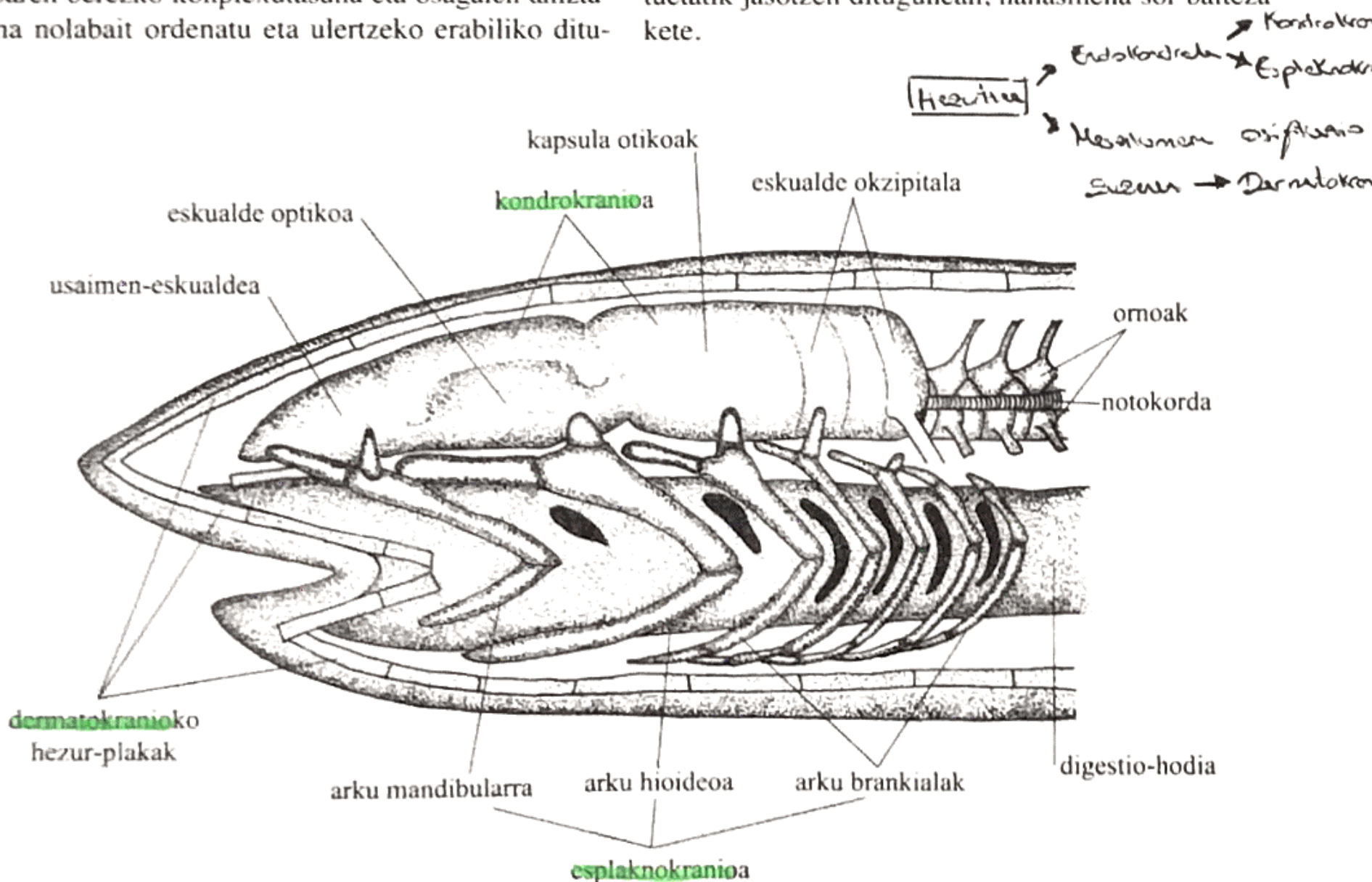
7. Kranioa

7.1. SARRERA

Garuna eta hainbat zentzumen-organo nagusi barneratzen dituen kranioa izan bide da ornodunen eskeletoko elementurik konplexuena. Bere egituretan informazio ugaria metatzen du ornodunen jatorri, filogenia, ontogenia eta moldaera-prozesuez, sarritan informazio hori nahikoa ezkutatua edo «enkriptatua» ager daitekeen arren. Kranioa 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 ditugunak.

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. Neurokranioa berriz termino nahasgarriagoa da, autore ezberdinek esanahi ezberdina ematen baitiote. Honela, zenbaitek erabiltzen duten moduan kondrokranioaren sinonimoa den artean, beste batzuek kondrokranioa eta honi lotutako zentzumeneko 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 baitezakete.



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 faringoetan dago, nahiz eta bertako hainbat hezurrek ondoren barailak edota tetrapodoen erdiko belarriko hezurak ere emango dituzten (BB).

8. Eskeleto axiala

8.1. SARRERA

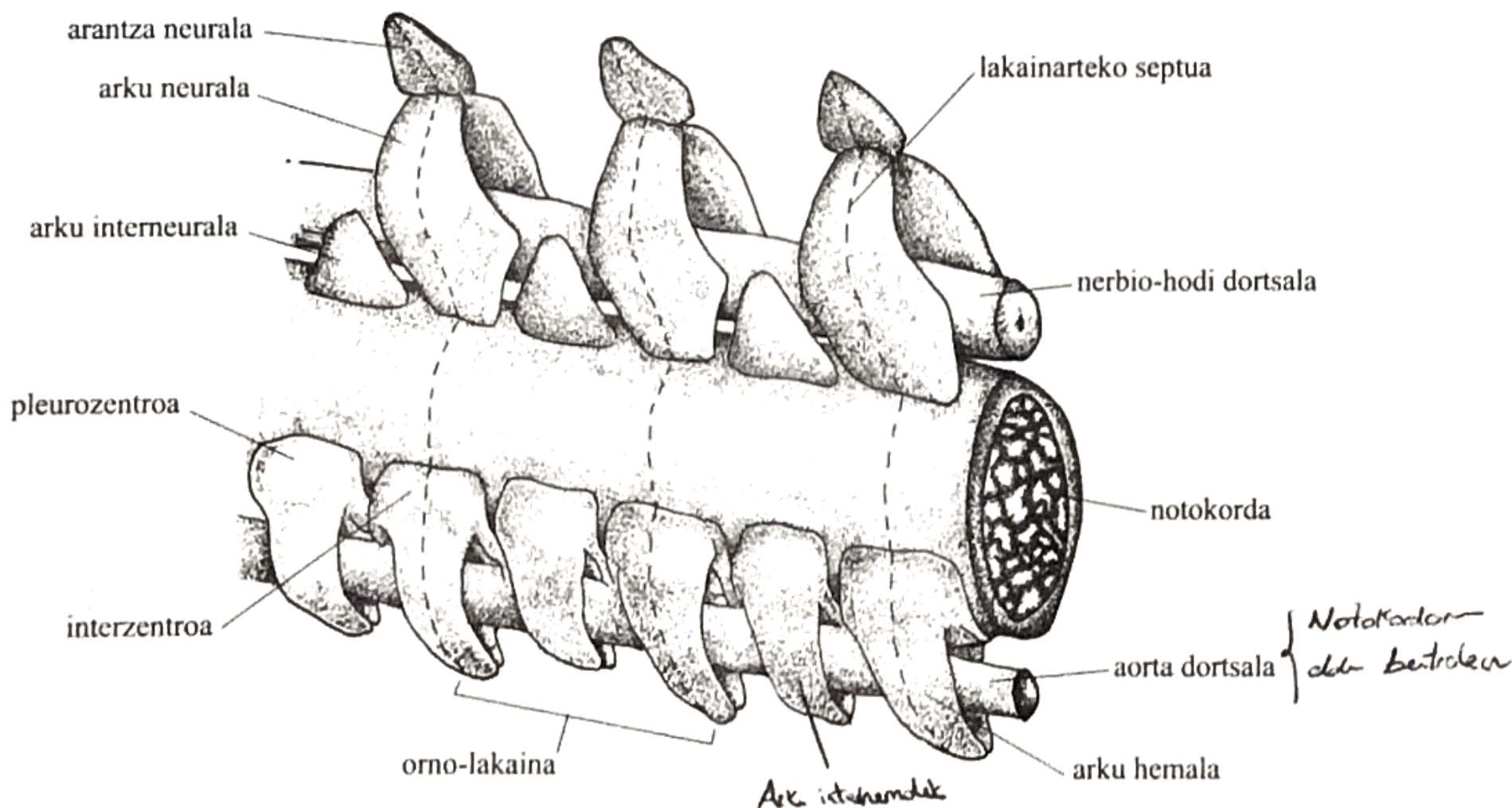
Ornodunen eskeleto axialean bi osagai nagusi ditugu: a) notokorda bera, eta b) eskeleto-perikordala, ehun mota ezberdinez osatua egon daitekeena.

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 metamerotan eta metameroen artean garatzen diren oinarritzko elementuak, notokordaren, nerbio-hodi dorsalaren eta aorta dorsalaren inguruan (BB).

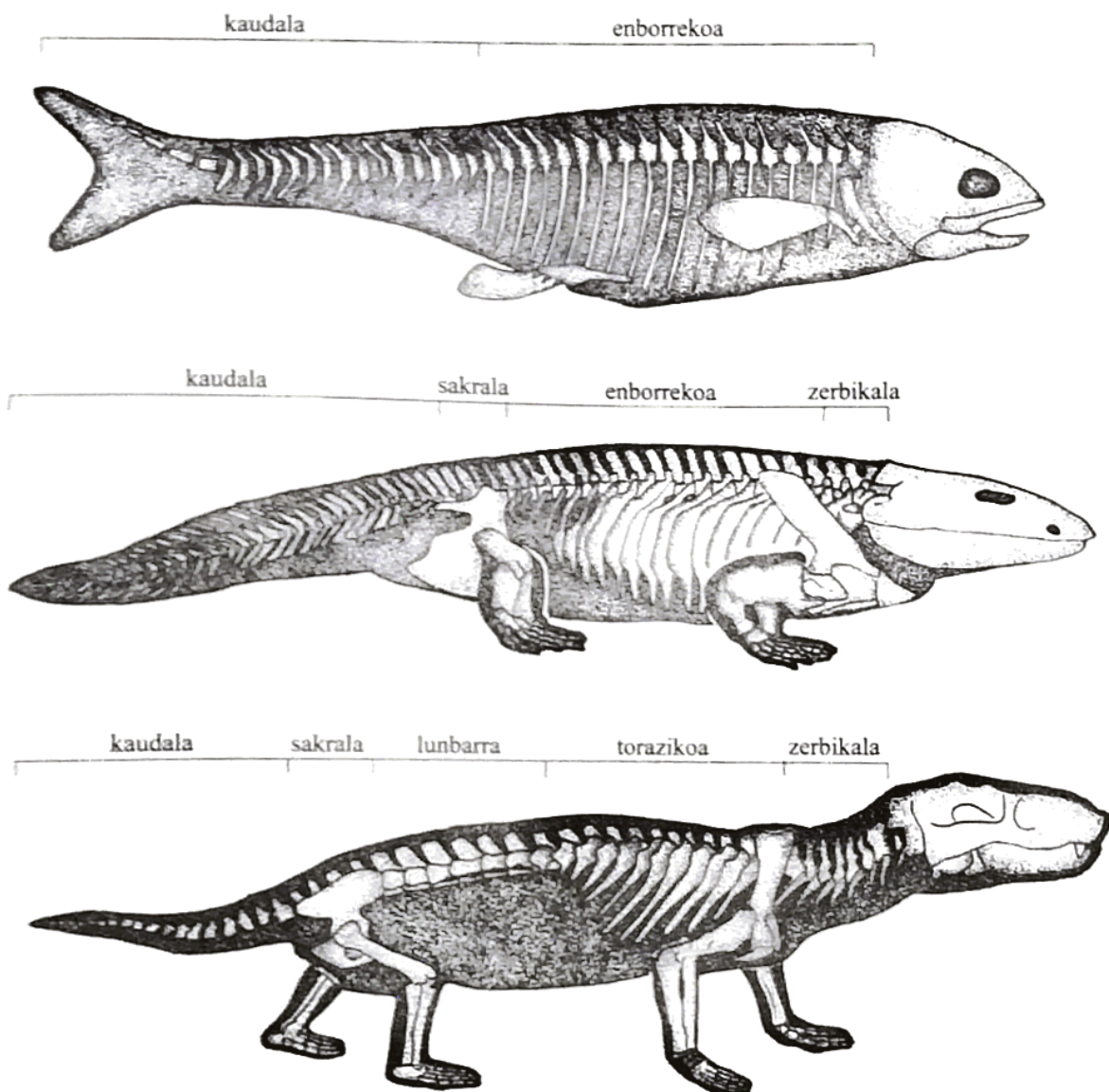
tuko zirela uste baita. Gainera, prozesu hauen guztien jarraipen enbriologikoak ere arazoak ditu, ez baita erabateko adostasunik elementuen jarraipena egiteko oinarritzko definizio eta irizpide konparatiboen inguruan.

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).

9. Eskeleto apendikularra

9.1. SARRERA

Ornodunen eskeleto axialean behatutako aldaketa gehienak gorputzadarren eskeletoan gertatutakoekin batera etorri dira, mugimendu-ereduaren, bizilekua-
ren, eta gorputzaren beraren berrantolaketa oso baten testuinguruan hain zuzen. Arrainen hegatsetatik hasi eta tetrapodoen hanketaraino, eskeleto apendikularreko osagaiak dira sistema lokomotorren oinarri eta elementu espezializatuenak. Eta, ondorioz, haien eboluzioak ere forma eta funtzioaren arteko erlazio estua erakusten digu; egitura morfologikoaren eta zeregin biologikoaren arteko lotura zuzena, alegia.

Eskeleto apendikularren baitan hegats bikoitiak edo gorputzadarrak eta hauek gorputz-enborrari lotu eta giltzatzen dizkioten gerriak aurkituko ditugu. Aurrealdeko gerriari gerri eskapularra deritzo, eta hezur dermiko nahiz endokondralez dago osatuta; atzealdekoa, berriz, gerri pelbikoa, elementu endokondralez osatzen da soilik.

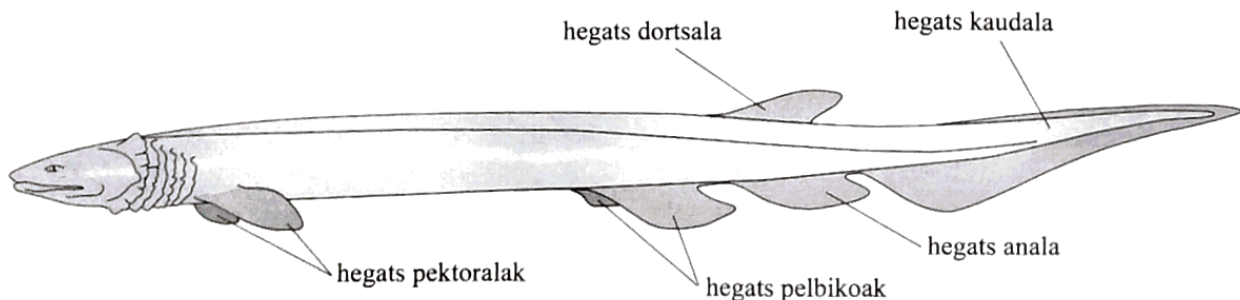
9.2. HEGATSAK

Hegatsak mintzezko luzakinak edo proiektzio laminarrak dira, barnealdekik hegats-erradio dermiko finez eutsita daudenak. Badira hegats bakoitiak, medialak izaten direnak, eta hegats bikoitiak, plano sagitalaren alde bietara simetrikoki binaka garatzen direnak (9.01 ird.).

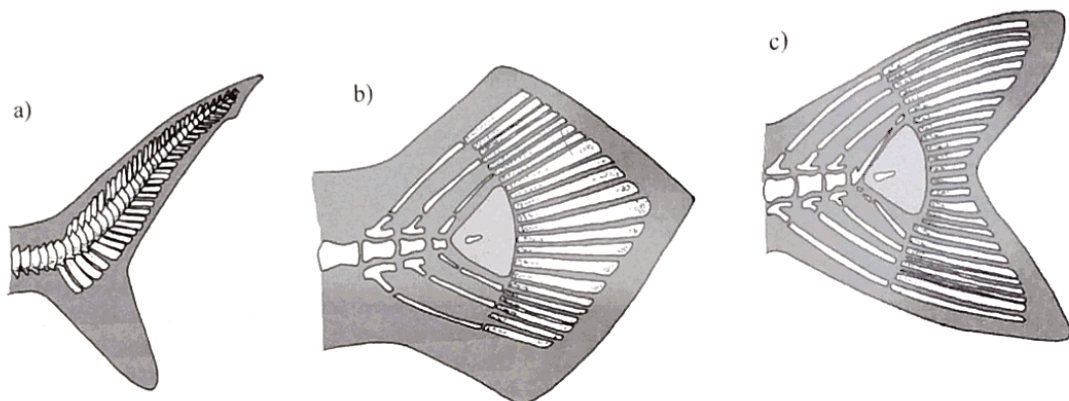
Hegats bakoitiak gorputzaren ardatzaren alde dortsalean —hegats dortsalak—, edota gorputzaren atzealdeko alde bentranean zehar garatzen dira

—hegats anala—. Hegats kaudala ere hegats bakoiti espezializatua dugu. Bere egituraren arabera hiru eredu bereizten dira (9.02 ird.): hegats heterozerkoan lobulu bi izaten dira eta hauek ezberdinak; alde dortsala eta bentrala asimetrikoak dira, beraz, eta bizkarrezurra okertu eta handiagoa den lobuluan txertatzen da. Besteak beste, egungo marrazoetan ageri diren hegats heterozerkoetan lobulu dortsala da handiena, eta beste horrenbeste gertatzen da osteiktieen arteko gaizkatasun ere. Aldiz, zenbait ostrakodermo fosiletan lobulu bentrala izaten zen nagusia. Bi eredu hauen arteko ezberdintasunek igerian egiteko animalia hauek zituzten beharrian ezberdinei erantzuten diete (ikus 19., 20. eta 21. atalak). Hegats difizerkoan, berriz, bizkarrezurra zuzen hedatzen da atzerantz, eta hegats kaudala simetrikoki garatzen da horren alde bietara; eredu hau egungo dipnoetan beha daiteke, bai eta zenbait teleosteotan ere, hala nola itsas aingira eta murenatan. Eta teleosteo gehienek bereizgarri izan ohi diren hegats homozerkoetan, azkenik, lobulu bi beha daitezke, itxuraz berdinak eta simetrikoak direnak, baina haien barruan hedatzen den bizkarrezur murriztuak gorantz egiten du, eta hegatsaren lobulu dortsaleko euskarria osatzen du.

Hegats bikoitiak pare bi izaten dira oro har. Lehen pare buruaren atzealdean alboetarantz zabaltzen diren hegats pectoralek osatzen dute (hauek gerri eskapularren bitartez giltzatzen zaizkio soinenborrari). Bigarren pare gorputz-enborraren bentralki edo/eta alboetarantz zabaltzen diren hegats pelbikoak ditugu; gerri pelbikora loturik daudenak, alegia.



9.01. Hegatsak dira arrainen mugimenduarekin lotutako egitura nagusiak, eta ornodunen lehen gorputz-adarrak; hegats bakoitiak plano sagitalean bertan hedatzen dira, eta hegats bikoitiak, berriz, honen alde bietara. Irudian *Chlamydoselachus* marrazo plesiomorfikoa (TU).



9.02. Hegats kaudal motak: a) heterozerkoa, b) difizerkoa, eta c) homozerkoa (AJ).

- Arrainetan hegats medialak garrantzi handi-koak badira ere lokomozioan betetzen dituzten funtzioak direla-eta, egitura pektoral eta pelbiko bikoitiak dira soilik arrainetatik tetrapodoetarako bidean jarraipena ageri dutenak. Gorputz-adar bikoitiak arrain barailadun goiztiarren talde guztietan ageri dira. Hauen jatorria, ordea, ez da oso argi ikusten oraindik, eta hainbat teoria plazaratu da berau azaltzeko.

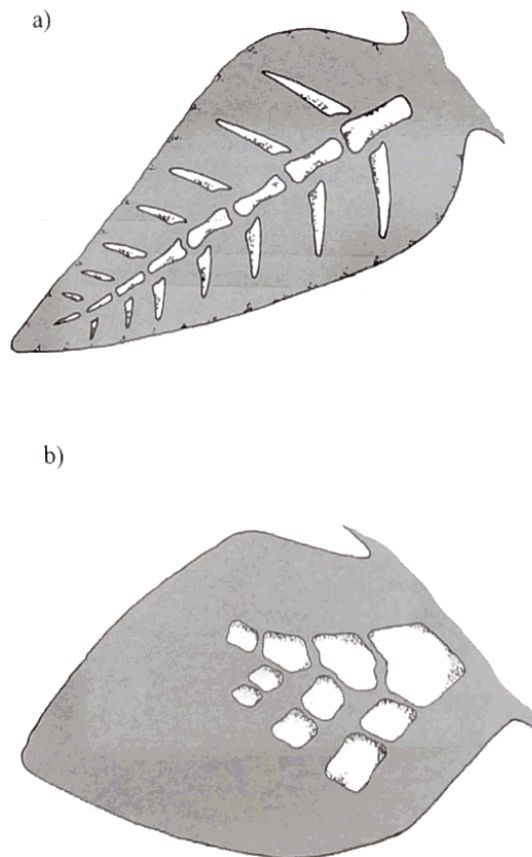
Arrain barailadunetan bi eredu nagusi garatu dira, hegatsen hezurrezko ardatza egituratzeko moduaren arabera (9.03 ird.). Hegats-arkipterigiala hegatsaren ardatza lerro medialean zehar hedatzen da. Bertatik kanpoalderantz erradial endoskeletikoak hedatzen dira hegatsaren ertzetaraino, alde preaxialerantz (aurrealdekoa) nahiz postaxialerantz (atzealdekoa). Honela, hegats arkipterigialak hosto antza hartzen du. Eredu hau egungo dipnooetan beha daiteke, besteak beste. Bigarren hegats-eredua metapterigiala dugu; bertan ardatz nagusia hegatsaren atzealdean egoten da —postaxialean—, eta erradial gehienak aurrealderantz hedatzen dira —preaxiale- rantz—. Hegats-eredu hauek oinarritzat hartuz teoria bi planteatu izan dira hegats bikoitien sorrera azaltzeko: Arku brankialaren teoria, eta tolestura-hegatsaren teoria.

9.2.1. Arku brankialaren teoria

XIX. mendeko bigarren erdialdean C. Gegenbaur morfologoak proposatutakoaren arabera, hegats bikoitiak eta haien euskarri diren gerriak arku brankialetatik eratorriak ziratekeen: arku brankialak gerri endoeskeletikoa osatuko zukeen, eta erradio brankialek, berriz, hegats arkipterigialaren enbor edo ardatza eta erradioak. Teoria honek gerri eskapularren sorrera azaltzen zuen arren, ordea, hainbat hutsune zituen:

1. Hau hain atzean egonik, gerri pelbikoaren agerpe- na ez zuen azaltzerik arku brankialetatik abiatuta.

2. Arku brankialen jatorri endokondrala tarteko, gerri eskapularrean hezur dermikoak egotea ez zuen azaltzen.
3. Gerri eskapularrak eta arku brankialek ageri dituzten garapen enbrionario ezberdin eta berezi- tuak ezin azal zitzakeen.
4. Eta azkenik, Gegenbaur-ek irudikatua bezalako arku brankialetatik eratorpen edo bilakaerarik ez da inongo ornodunen garapenean behatu.



9.03. Hegats bikoitien aniztasuna azaltzeko bi eredu nagusiak: a) arkipterigiala, eta b) metapterigiala (AJ).

9.2.2. Tolestura-hegatsaren teoria

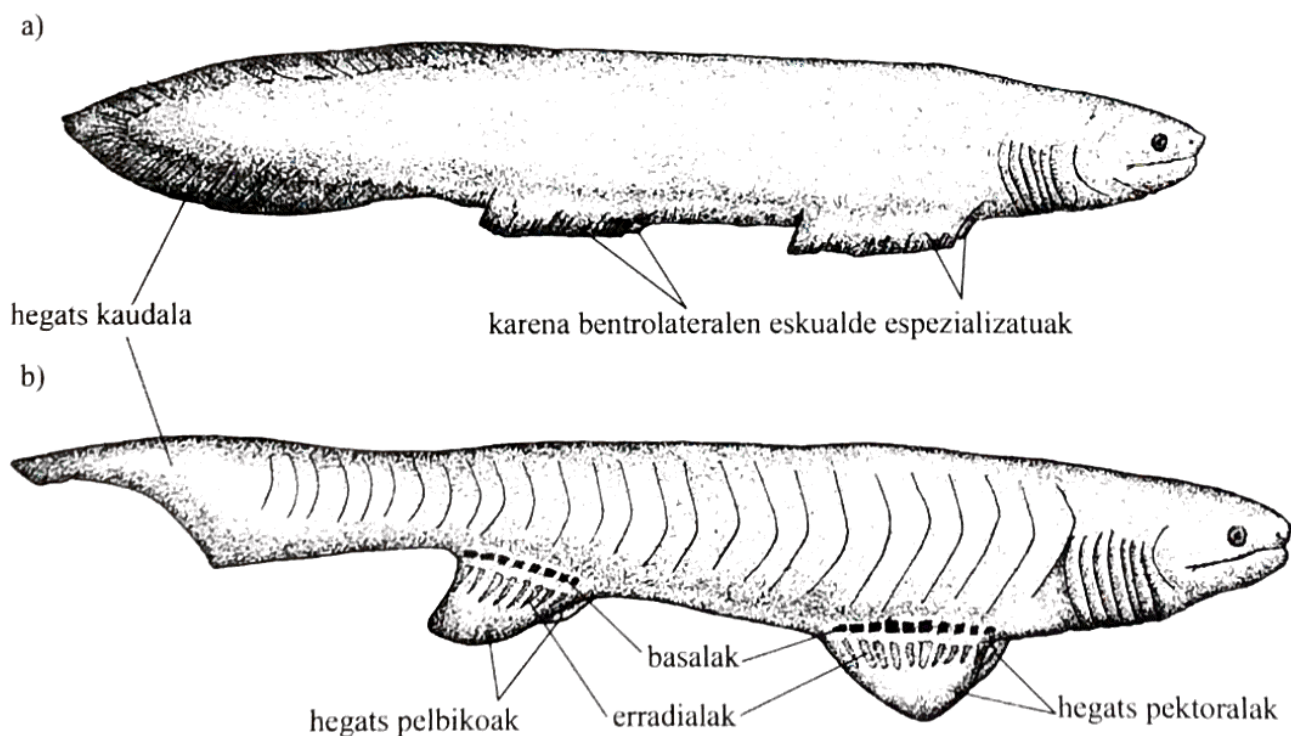
XIX. mendeko garai bertsuan, F.M. Balfour eta J.K. Thacher morfologoek beste teoria bat plazaratu zuten bakoitzak bere aldetik. Haien ustetan, hegats bikoitiak gorputzeko hormaren tolestura bentrolateral pare eta jarraituetatik eratorri bide ziren (9.04 ird.), ondoren pterigoforo eskeletikoz sostengatu eta indartuko ziratekeenak: hezurrezko elementu basalez alde proximalean, eta erradialez alde distalean. Erik Jarvik paleontologo eta morfologoak XX. mendean emandako azalpen zehatzagoei jarraiki, hegats bikoitiak sortuko zituzten tolesturak karena bentrolateral gehigarriak ziratekeen hasiera batean, animalia-aren egonkortasuna eta maniobrabilitatea hobetzeko garatuak, eta haiekin lotutako miotomoetatik eratorritako osagai muskularrei esker mugituko ziratekeen. Honela sortutako hegatsetan, osagai endokondraiek —pterigoforo basal eta erradialek— jatorri mesenkimatikoa izango zuketzen, eta erradio dermikoak, berriz, ezkata eraldatutatik eratorriko ziratekeen.

Teoria hauek ondorio zuzenak dituzte noski hegatsen oinarritzko eredu morfologikoa —goiztiarrena— zein den zehazterakoan. Izan ere, Gegenbaur-en teoria zuzena izatekotan —egun bazterratua dena—, hegats eredu arkipterigiala izan zen goiztiarrena. Zuzena tolestura-hegatsaren teoria izatekotan ostera —egun nagusiki uste den bezala— hegats metapterigiala izango zen lehena, eta arkipte-

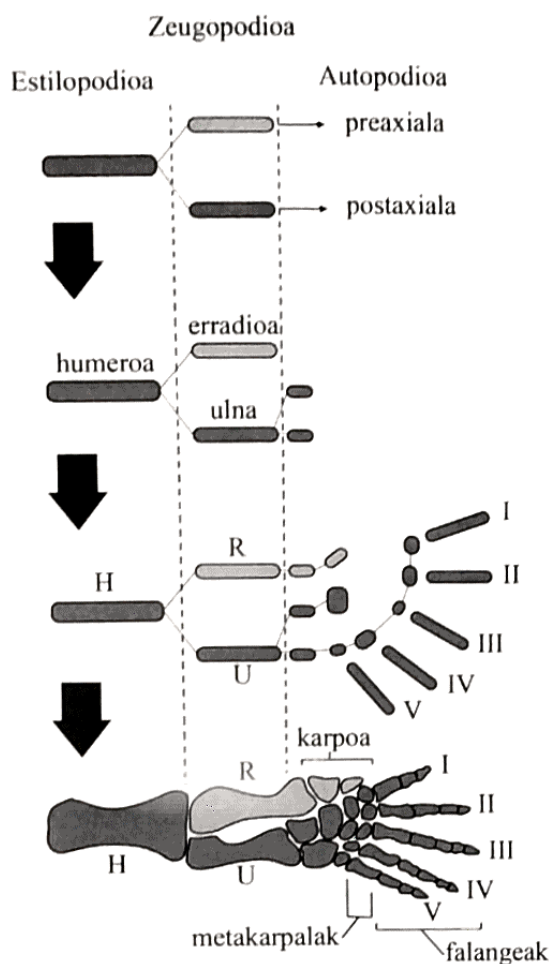
rigiala berriz eratorria. Ondorioz, dipnooen hegats arkipterigialak gnatostomatueta arruntena den eredu metapterigialeatik eratorriak izan bide dira, eta ez egitura erliktikoak.

9.3. HANKAK

Azken azterketa enbriologikoek adierazten dutenez, tetrapodoen gorputz-adarren garapena eredu berari darrario, oro har. Bestalde, tetrapodoen gorputz-adarren egituraren eta haien arbaso izandako arrain krosopterigioen hegatsenaren artean egiturazko jarraipen garbia dagoela esan daiteke. Honela, funtzio ezberdinen arabera eratorritako garapenetatik harago, tetrapodoen hankek jatorrizko egitura bera dute, hiru eskualde nagusitan banandua: estilopodio edo propodioa, zeugopodio edo epipodioa, eta autopodioa (9.05 ird.). Estilopodioa alde proximalean egoten da eta elementu bakarrez osatuta dago: humeroa aurreko hanketan, eta femurra atzekoetan. Zeugopodioa berriz, bi elementu eskeletikoz osatua, erdialdean egoten da: erradioa —preaxiala— eta ulna —postaxiala— aurreko hanketan, eta tibia —preaxiala— eta fibula —postaxiala— atzekoetan. Eta azkenik autopodioa, eskualde distalean dagoena eta «esku» eta «oinak» osatzen dituena. Hau beste hiru azpieskualdetan banatzen da, eta azpieskualde hauetako bakoitzeko elementu kopurua aldakorra da gertaturiko fusio edota murrizketen arabera.



9.04. Tolestura-hegatsaren teoria hegats bikoitien sorrera azaltzeko sortu zen. Honen arabera, gorputz-enborrean zehar eta hegats bentralarekiko paralelo garatuko ziren karena gehigarri biren eskualde batzuk espezializatzetik garatu bide ziren hegats bikoitiak (a); ondoren, eskualde hauek hedatu, eta hegatsak eutsiko zituzten elementu eskeletiko basal eta erradialak garatu bide ziren (b) (BB).



9.05. Tetrapodoen hanken oinarriko egitura berari jarraitzen diote talde guztietan, garapen enbrionarioaren azterketek argitu dutenez. Bertan hiru eskualde nagusi bereizten dira —estilopodioa, zeugopodioa eta autopodioa—, eta ustez bertako elementuen garapen diferentzialak azaltzen ditu egungo tetrapodoetan beha daitezkeen hanka-eredu ezberdinak (TU, Kardong-en erreferentziatik moldatua).

Hanka bakoitzaren muturrean autopodioak eboluzio konplexua jasaten du, eta bertan beso edo zangoarekiko giltzadura gauzatzen duten elementu basipodialak —karpoa edo eskuturra, eta tartsoa edo orkatila—, hatzen euskarria osatzen duten elementu metapodialez osatutako esku eta oina —metakarpio eta metatartsoa—, eta hatzak osatzen dituzte falange edo elementu akropodialak bereizten dira.

Elementu hauen guztien arteko erlazioak, garapen diferentziala, fusioak edota murrizketak oso ezberdinak dira taldetik taldera, hautespen naturalak hobetsiriko funtzionalitateen arabera (9.06 ird.). Honela, hainbat tetrapodo sekundarioki urtarretan —hala nola iktiosauro, plesiosauro, zetazeo, sirenido edota itsas karniboro batzuetan—, polifalangia gertatu da, hots, falange kopuruaren emendioa. Halaber, hatzen kopuruak ere aniztasun handia ageri du bai egungo

tetrapodoetan, bai forma goiztiarretan ere. Denbora luzez pentsatu izan da tetrapodoak jatorriz pentadaktiloak izan zirela, eta bost hatzez osatutako eredu hartatik eratorri zirela egungo forma guztiak.

Ostera, azken hamarkadetan egindako behaketek eta aurkitutako fosilek tetrapodo goiztiarrek polidaktiloak zirela frogatu dute —zazpi edo zortzi hatzeko forma anitz agertu baitira—. Ondorioz, pentadaktilia abiapuntua ez, baina geroago egonkortutako eredu izan bide da. Zenbait taldetan, gainera, hatzen kopurua murrizteko joera ebolutiboa nabarmena izan da: honela, egungo anfibioetan launa hatz beha daitezke aurreko hanketan, eta bosna, berriz, atzekoetan; hegaztietan aurreko gorputz-adarretako hatz kopurua hirura murriztu da, hegalean garapenarekin loturik; eta zenbait ugaztunetan berriz —perisodaktilo edo artiodaktiloetan kasu—, bat, bi edo hiru hatz gera daitezke soilik, ibilera unguligradoaren ondorioz (9.07 ird.).

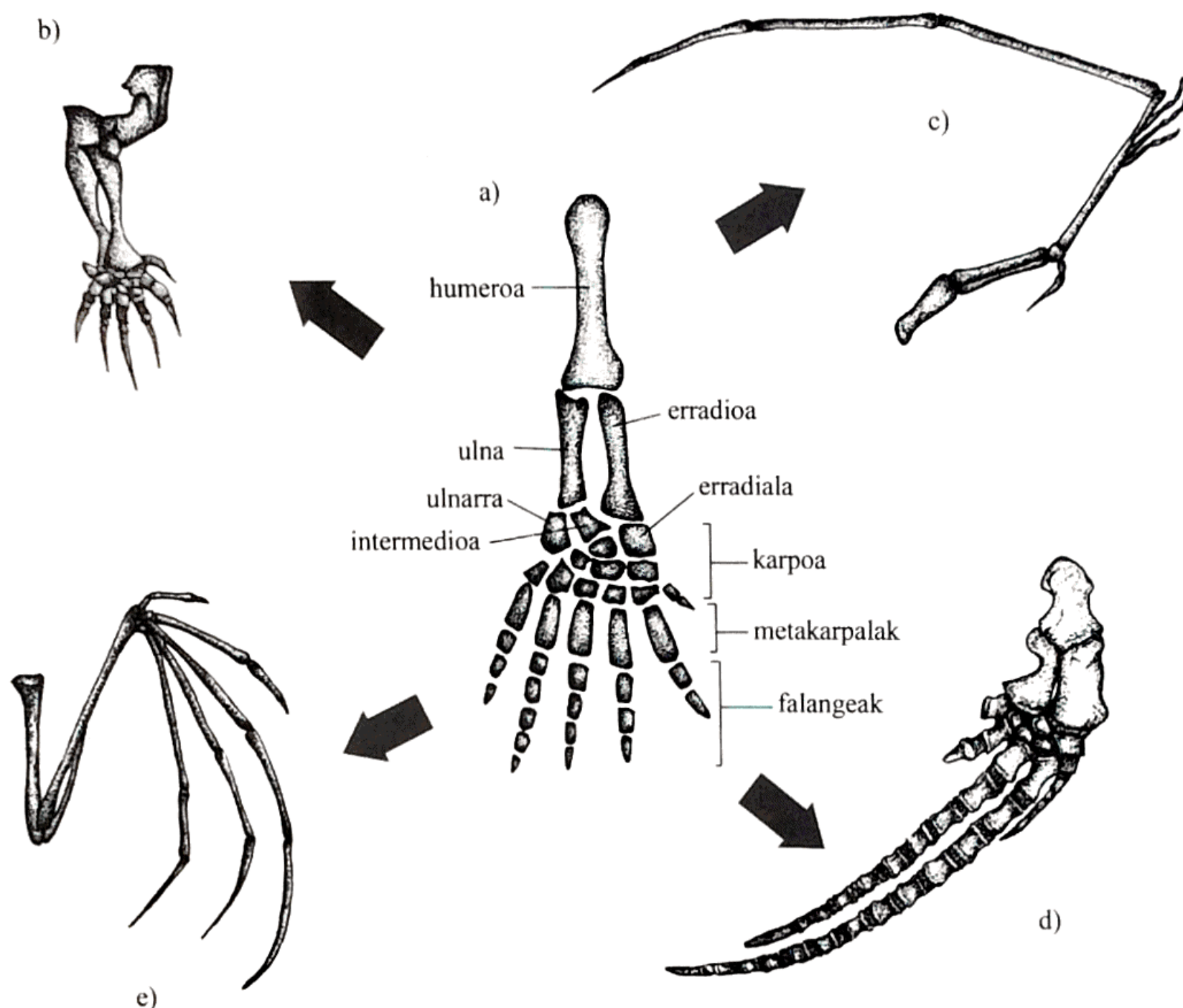
9.4. GERRIAK

Gorputz-adarren eta gorputz-enborraren arteko lotura gerri eskapular eta pelbikoen bitartez gauzatzen da (9.08 ird.). Hauek, gainera, lotune aproposak eskaintzen dituzte gorputz-adarretako muskuluetarako.

Gerri eskapularra bi hezur motaz dago osatua, kranioa bezala: hezur dermikoak eta endokondralez, alegia. Izan ere, dermatokranioa osatzen zuen hezurrezko estalki dermikoaren atzealdeak aurreko gorputz-adarren eremua estaltzen zuen forma goiztiarretan; hauen mugikortasuna areagotzean estalki eskapularra bananduz joan zen dermatokraniotik, eta honekiko lotura eskualde dorsalean txiki batera mugatu zen hainbat arrain eta anfibio goiztiarretan.

Gerri eskapularreko hezur dermiko nagusiak kleitroak ditugu alde dorsalean, eta klabikulak alde bentrlean —bai eta interklabikula ere zenbait formatan—. Hezur dermiko hauek murrizteko joera dute, ordea, ornodunen eboluzioan zehar, eta kleitroak anuroetan soilik mantentzen dira egungo formatan. Hezur dermiko bentrlek gehiago iraun dute, eta klabikulak behintzat ia talde guztietan mantentzen dira, ugaztun ungulatu eta zetazeoetan izan ezik. Interklabikula, berriz, laster desagertu zen (9.09 ird.).

Elementu endokondralei dagokienez, joera ebolutiboa arrunt bestelakoa izan da, hauen konplexutasunak gora egin baitu eboluzioan zehar, hagaxka xume bat baino ez izatetik arrainetan —eskapulokorakoidea—, elementu sendoak bereizi arte tetrapodoetan. Hauen artean alde bentrlean korakoidea



9.06. Jatorrizko eredutik abiatuta tetrapodoen hankek lortutako eraniztasunaren hainbat adibide: a) tetrapodoen eredu pentadaktilo goiztiarra; b) satorra; c) pterosauroa; d) balea; eta e) saguzarra (BB).

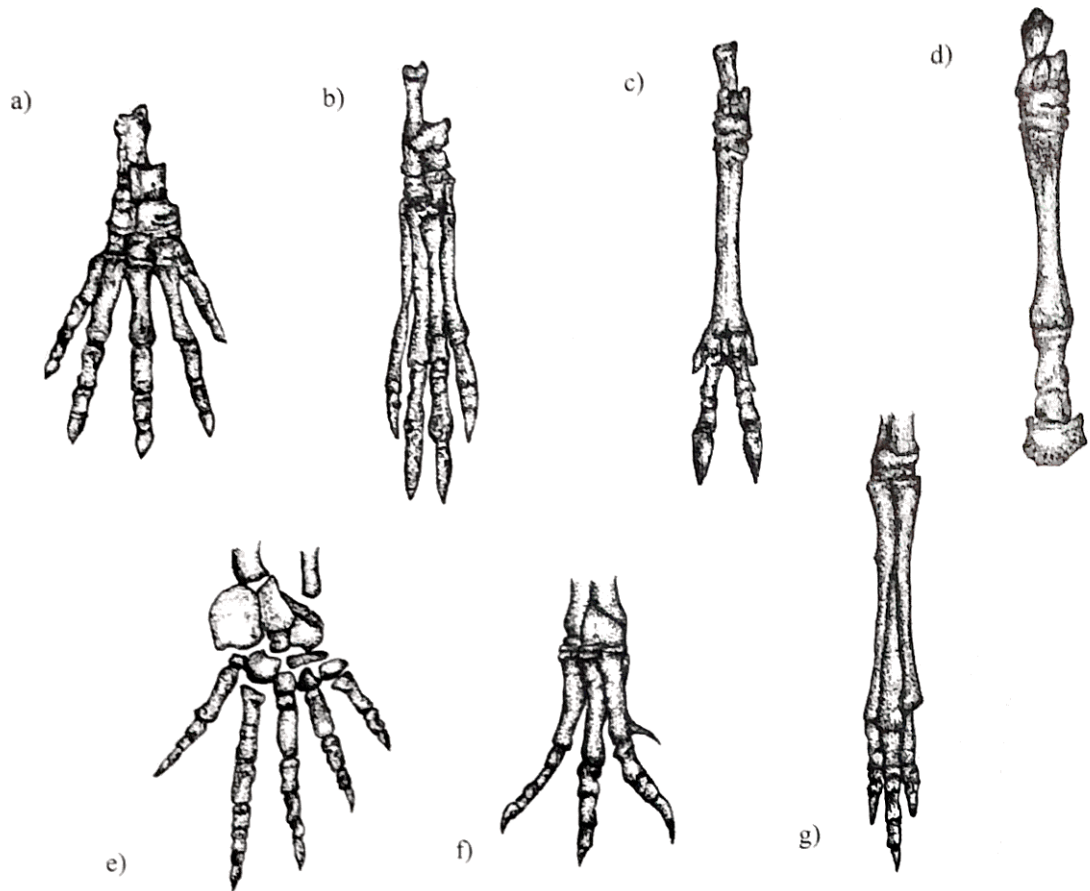
aurkitzen da, eta dortsalean berriz eskapularra. Eskapularra oso hezur iraunkorra da ornodunetan, eta gerri eskapularra erabat desagertu den taldetan soilik falta da —sugeetan kasu—. Bere forma oso aldatua izan daiteke; ugaztunetan zapala izan ohi da, eta hezurrezko gandarra izaten du muskuluak bertan txertatzeko. Ugaztunetan ageri den korakoidea ez da, baina, anfibio eta narrastietan ageri denaren homologoa, berritik sortua baizik, eta ondorioz postkorakoide esaten zaio.

Gerri pelbikoa elementu endokondralez soilik dago osatua: iliona alde dortsalean, eta pubisa eta iskiona alde bentranean. Arrainetan hagaxka txiki bat baino ez da izaten gerri pelbikoa osatzen, hegats pelbikoen giltzadurarako azetabulua ageri duena (9.10 ird.). Ornodun lehortarretan berriz, gerri pelbikoa atzeko gorputzadarren eustarri nagusia da, eta bizkarrezurrarekin lotuta ageri da. Kontaktu hau ilionaren eta hari itsasten zaizkion orno sakral bat edo batzuen bitartez gauzatzen da.

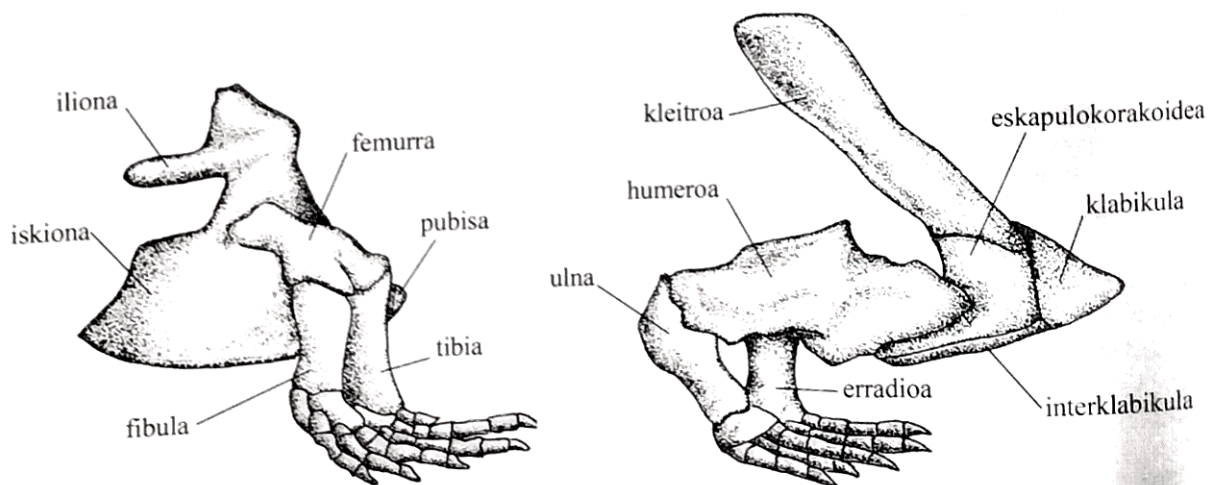
Jatorriz orno sakral bakarra izan bide zen ilionaren lotune, baina atzeko gorputz-adarren premiek gora egin ahala, ilionarekin kontaktua izango duten orno sakralen kopuruak gora egiten du. Oro har, tetrapodoen gerri pelbikoko elementuak sinfisia eratuz lotzen dira alde bentranean, eta pelbis osoak eta orno sakralek eraztun moduko bat eratzen dute. Bai arrautzak, bai fetuak, eraztun honetatik iragan behar izaten dute errutzean eta erditzean. Ondorioz, sinfisia zabalik mantentzen da —eraztuna guztiz itxi gabe, alegia— hegaztietan eta ugaztun txiki batzuetan.

9.5. FORMA ETA FUNTZIOA

Sistema eskeletiko apendikularreko aldaketak lokomozioarekin lotuta ageri dira batez ere, eta ondorioz, aldaketa hauek oso sakonak izan ziren ingurune urtarretik lehorrerako trantsizioan, bai hankei dagokienez, bai eta gerrien egiturari eta bizkarrezurrarekiko asoziazio eta loturei dagokienez ere.



9.07. Ugaztun ibiltarietan hatz kopuruen murrizketak gertatu dira ibilera unguligradoari lotuta: a) ugaztun arbasoa; b) *Acinonyx* gepardoa; c) arktiodaktiloa —pudua—; d) perisodaktiloa —zaldia—; e) *Captorhinus* diapsido goiztiarra; f) *Allosaurus* sauriskioa; g) *Ornithomimus* sauriskio lasterkaria (BB).

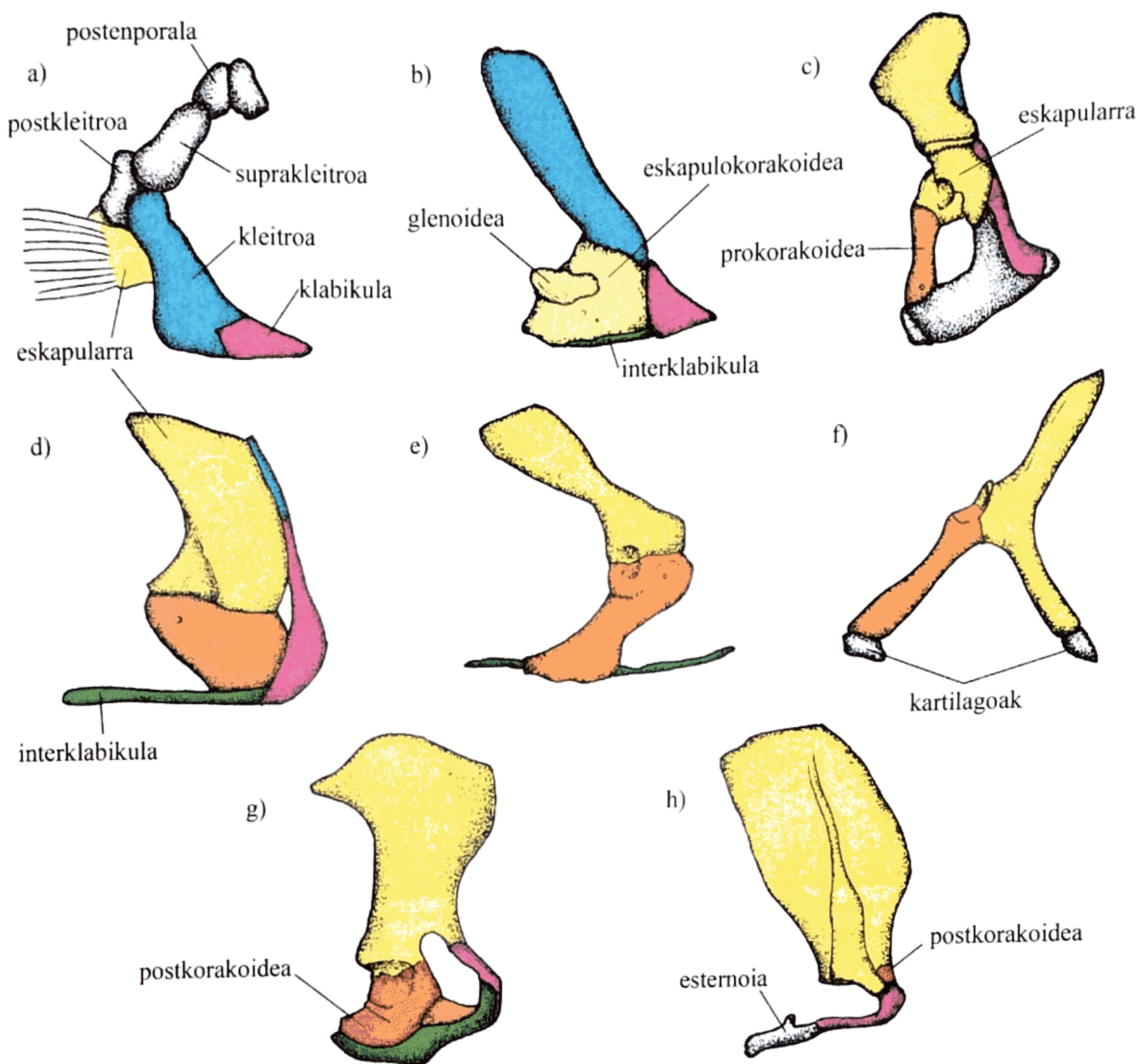


9.08. Gerri eskapularra eta pelbikoa, eta haiek osatzen dituzten elementuak (BB).

Ura den bezalako biskositate handiko medioan zehar mugitzen den arrain aktiboak hainbat turbulentsia sortzen du bere ibileran, eta ondorioz, horrek erresistentzia ezartzen dio mugimenduari. Horrelako arrain batek albo-uhinen bitartezko mugimendu-eredua erabiliko du, ura atzerantz bultzatuz eta animalaren aurreranzko mugimendua eraginez (9.11 ird.). Honelako eredua batean, animalaren gorputzak oreka mantentzea izango da, batez ere, gorputz-adarren

—hegatsen— funtzioa, bai eta ibilbidearen noranzkoa zuzendu eta kontrolatzea ere. Ondorioz, gerrien lana nahikoa xumea izango da: gorputz-adarren eustarria izateaz gainera, hauen muskuluak txertatzeko azalera eskaini beharko dute, baina betiere gehiegizko indarrez eutsi beharrik izan gabe.

Albo-uhinen bitartezko mugimendu-eredua da oraindik ere anfibio modernoetan eta egungo narrasti



9.09. Gerri eskapularraren eboluzioa, arrainetatik tetrapodo goiztiarretara, eta tetrapodo modernoetara: a) osteiktie aktinopterioa; b) *Ichthyostega* anfibio goiztiarra; c) *Seymouria* anfibio antrakosaurioa; d) *Asaphus* igela, anfibio anuroa; e) *Alligator* krokodilidoa; f) *Chelonia* itsas dortoka, kelonioa; g) *Ornithorhynchus* ornitorrinko, ugaztun monotrema; h) *Didelphis* zarigueia, ugaztun martsupialioa. Hezur nagusi bakoitza kolore batez irudikatu da. Eboluzioan zehar hezur dermikoak murrizten eta endokondralak handitzen joan dira. Anfibio eta narrastien korakoidea —prokorakoidea— jatorrizkoa da; ugaztunena, berriz, —postorakoidea— berritik sortu da (BB).

gehienetan aurkitzen dena, eta honek habitat anitzetara iristea ahalbidetzen die (9.11 ird.). Tetrapodoe-tan, ordea, gerri eskapularra eta bizkarrezurra muskuluen bitartez lotzen dira, eta gerri pelbikoa, berriz, zuzenean lotzen edo giltzatzen zaio bizkarrezurrari. Sorbaldak eta bizkarrezurra muskuluen bitartez soilik lotzearen ondorioz aurreko gorputz-adarrek zorua- rekin izandako inpaktua ez da zuzenean kraniora transmititzen, bere eragina muskuluek jaso eta arin- tzen baitute. Gerri pelbikoa berriz zuzenean lotzen zaio bizkarrezurrari, eta ondorioz, atzeko gorputz- adar sendoen bultzada gorputzaren ardatz nagusira transmititzen da zuzenean, eskeleto axialera, alegia.

Tetrapodo goiztiarretan hankak gorputz-enborra- rekiko lateralki paraturik zeuden, hatzak kanpora

begira, eta uhin-ereduko mugimendurako pibote edo errotazio-gune gisa funtzionatzen zuten (9.12 ird.). Arrainetan bezala, tetrapodo goiztiarretan ere mugi- mendua bizkarrezurraren albo-uhinen bitartez gauza- tzen zen, hanka horien gainean jiraka. Egungo anfi- bio batzuetan —urodeloetan— eta narrasti talde zabaletan ere, horrelako eredua da oraindik nagusi.

Tetrapodo berantiarragoek, berriz, gorputzaren azpian aurrerantz jiratutako hankak garatu zituzten, eta hauek lokomozio azkarrago eta eraginkorragoa ahalbidetuko zieten. Krokodilo eta kaimanetan kasu, hatzak kanpora begira mantentzen dira egonean daudenean, baina mugimendu azkarrak egin behar badituzte hanken jarrera aldatzeko gai dira. Terapsi- doen lerro batzuetan, ugaztun plazentalio gehienetan

18. Lehen ornodunak: agnatuak

18.1. SARRERA

Ornodunen historia ezaguna agnatuekin hasten da ezinbestean, hots, barailarik gabeko arrainekin. Agnatuek ez dute arku brankialetatik eratorritako aparatu «harrapatzaile» ahoan, eta honek muga zorrotza ezartzen die elikatze-estrategiei dagokienez: agnatu goiztiarrak forma mikrofagoak izango ziren, mikroiragazle, suspentsiboro edo sedimentiboroak, eta honek makina bat ondorio ditu, bai animalia hauen ekologian eta aktibitate-mailan, baina baita haien zentzumen-organo, nerbio-sistema eta aparatu lokomotorren garapen eta optimizazioan ere. Izan ere, elikadura mikrofagikoan oinarritzen diren animaliak bazka-eskuragarritasun handiko gunetan bizi izaten dira normalean, eta behin han direla elikatze-prozesua jarraitua izaten dute bertan. Horrelako baldintzetan animalia hauek ez dute behar izaten zentzumen-organo garatuegirik, ez koordinazio handiegirik, eta haien mugimenduetan abiadura edo manio-brabilitatea, esaterako, ez dira faktore gakoak arrakasta izateko. Ondorioz, ornodun agnatu goiztiar haiek ez zuten hautespen natural handiegirik izango faktore hauekin lotutako garapen morfofuntzional eta morfoekologikoen aldera, eta beraz nahikoa sinpleak izan bide ziren —gainerako ornodunen aldean— sistema eta organo gehienei dagokienez.

Agnatuen artean hainbat talde ditugu, baina gehienak fosilak dira eta gutxi batzuk baino ez ditugu egungo forma bizidunetara iritsi direnak; hauek, gainera, guztiz eraldatutako formak izan bide dira, duela 550 Ma inguru bereizi zirenak gainerako ornodunetara eraman zuen lerroarekin lerroarekin (18.01 ird.). Pentsatu behar dugu, beraz, eboluzioak izan duela ondorioz haien lerroan ere, eta beraz makina bat ezberdintasun izanen dituztela arbaso goiztiarren ezaugarriekiko.

18.2. MYLLOKUNMINGIA ETA HAIKOUICHTHYS: «LEHEN» ORNODUNAK?

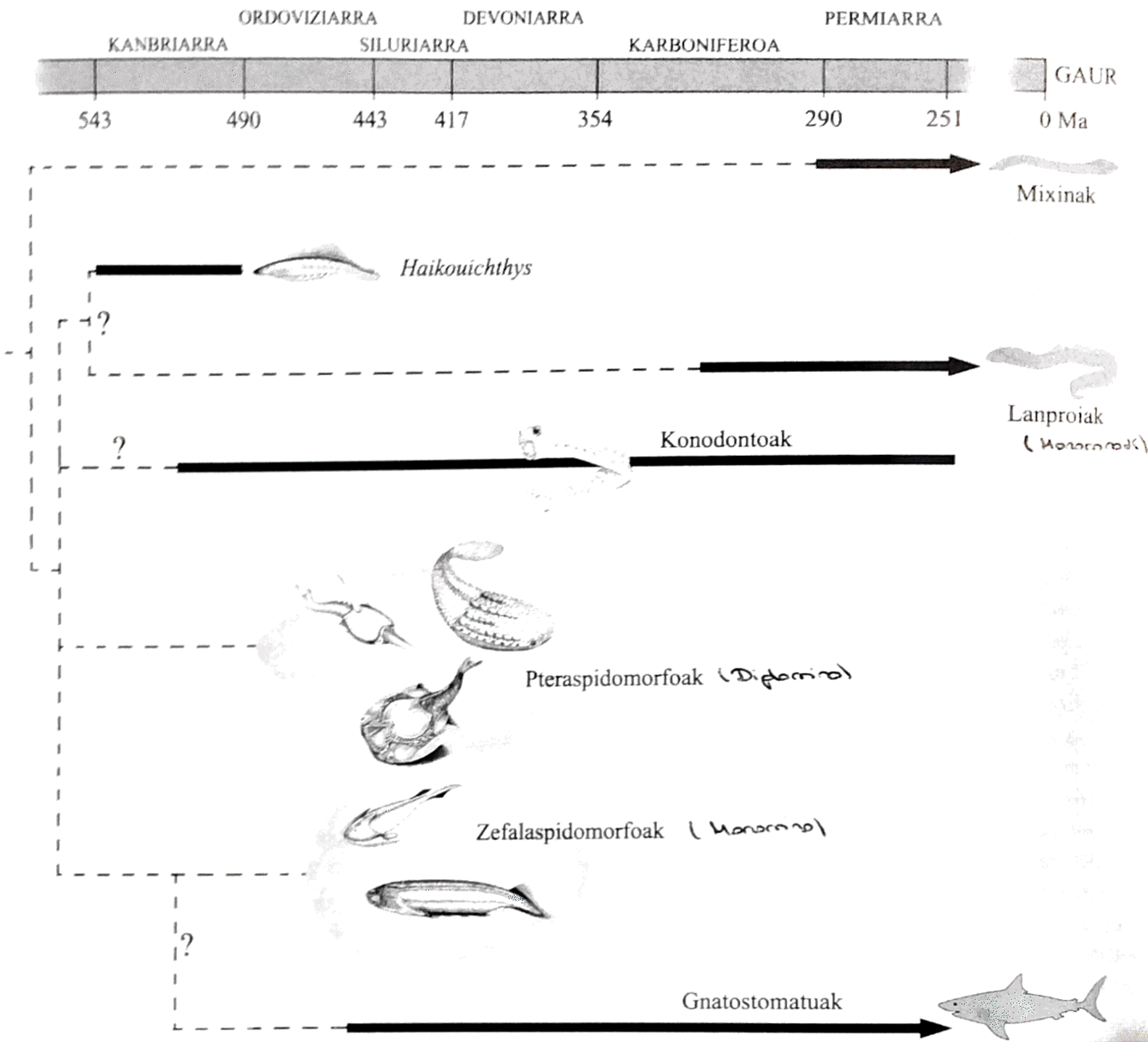
Kontrakoa frogatzen zuen fosilik eza tarteko, denbora luzean uste izan da ornodunak Kanbriarrak gerotik nahikoa berandu sortuak zirela, Siluriar erdiko *Jamoytius* anaspidoa erreferentziazat hartuta. Ikuspegi hau guztiz aldatu da azken hamarkadan, ordea,

Txinako Chengjiang-en egindako aurkikuntza batzuk direla medio. Izan ere, eskualde honetan duela 525 Ma datatutako 500 aletik gorako fosil andana aurkitu da —Kanbriar goiztiarrekoak beraz—. Guztiak *Myllokunmingia* eta *Haikouichthys* generoetan sailkatu diren arrain agnatuak lirатеke —zenbaitzuen ustez biak espezie bera lirатеkeen arren—, eta hainbat aleren kontserbazio-egoera ona dela-eta, ornodun goiztiarren ezaugarri anatomikoei buruzko datu mordoa eskuratu da —eta gehiago eskuratuko da azterketek aurrera egin ahala—.

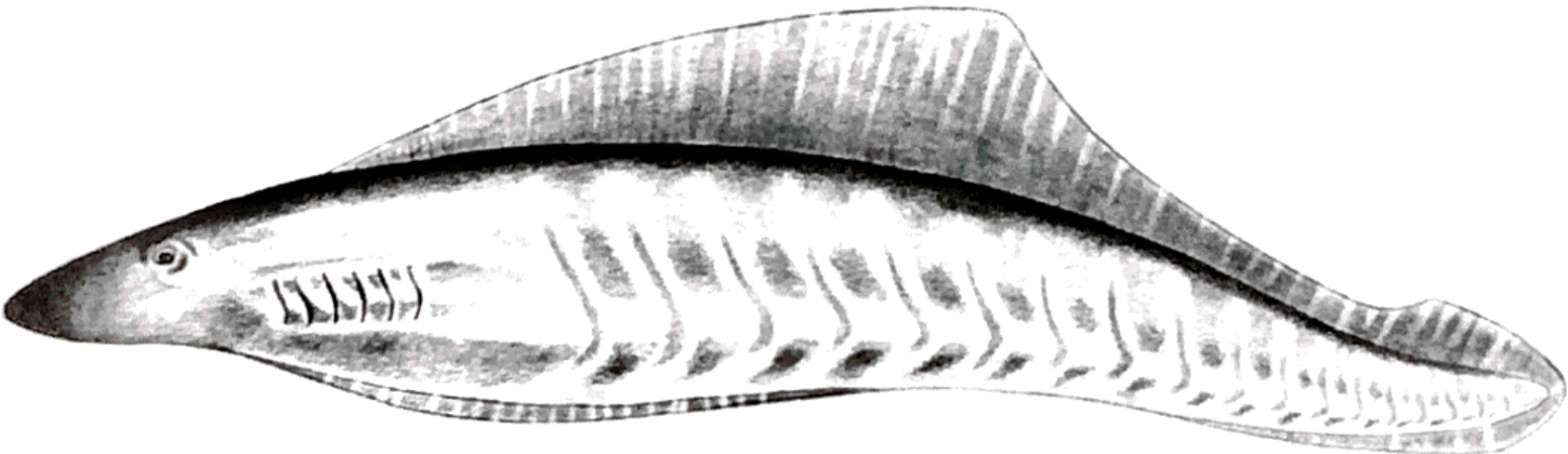
Material berri honen azterketak erakutsi digu ornodun goiztiarrei buruz genuen ikuspuntua nahikoa alboratua zela, eta lehenago aipatu den bezala, egungo agnatuek —ziklostomatuek— dituzten ezaugarriak, Karboniferotik hona gutxi aldatu badira ere, nabarmen eratorriak direla jatorrizko ereduarekiko. Izan ere, *Haikouichthys*ek lanproi eta mixinen arbaso ornodun hipotetikoak bete beharko lituzkeen ezaugarri anatomiko gehienak betetzen ditu: brankiak ditu, metamerikoki errepikatutako muskulu sortak, eta notokorda, eta oro har agnatu eta gnatosomatuek izan bide zuten arbaso komunetik hurbil legokeela uste da.

Haikouichthys zentimetro gutxiko luzerako arrain barailabako txikiak ziren ziren (18.02 ird.). Hegats kaudalik ez zuten arren, hegats dorsalean eta bentral medial bana bai, eta zenbait fosiletan erradioak ageri dira hegats dorsalean. Bestela, uzki subterminala zuten, eta honek uzkiosteko isatsa mugatzen du, anfioxoetan gertatzen denaren antzera. Animalien aurrealdean hedatze lobulatu txiki bat ageri da zefalizazio gisa, eta bertan orbain obaldu parean —begitzat jotzen direnak—, eta haien artean usaimen-organo gisa ulertzen diren zaku bikoitzak ageri dira. Ahorik garbi ikusten den arren, aurreko egitura lobulatuaren ostean eta alde bentranean duten depresioa izan daitekeela uste da.

Begiak buruaren aurrealdean izatea ornodun goiztiarren berezko ezaugarria izan bide zela uste da, anfioxoaren antzeko arbasoren batetik jasotako ezaugarri plesiomorfikoa hain zuzen ere, eta *Jamoytius* bezalako ostrakodermo anaspido berantiarrago batean ere mantenduko zena. Ondorioz, begiak kraniotan atzera joatea ezaugarri eratorria litzateke orno-



18.01. Agnatuen eta gnatostomatu goiztiarren zuhaitz filogenetikoa. Marra beltz lodiek erregistro fosiletik ondorioztatutako presentzia adierazten dute; marra mehe jarraituek ezaugarri morfologiko eta molekularretan oinarritutako erlazio filogenetikoa; marra mehe ez-jarraituek morfologian soilik oinarritutako ustezko erlazio filogenetikoa irudikatzen dute; azkenik, azalera grisek taldearen ustezko aniztasuna adierazten dute (JRA, hainbat iturritatik).



18.02. *Haikouichthys*en ustezko irudia (TU).

dunetan, eta agian usaimen-organoen hazkundearen eraginez gertatuko zatekeen.

Bestalde, burutik atzera, eta gorputz-enborraren hasieran dortsalki paratuta, egitura errepikatuz osatutako segida ageri da lerro ilunagoaren gainean. Egitura hauek ornoak edo ornoen hasikinak eta notokorda direla interpretatzen da. Bertako osagaien azterketak kartilagozkoak zirela, baina nolabaiteko mineralizazioaren zantzuak ere bazituztela adierazten du.

Haikouichthyse begiak eta usaimen-zorroak izateak adierazten digu ornodunen eboluzioa nahikoa aurreratua zegoela jada Kanbriarraren hastapenetan. Fosil honen kokapen filogenetikoa ziurtatzeko oraindik ikerketa gehiago beharko bada ere, orain arteko interpretazioak zuzenak badira haxe guke ornodunen jatorrizko enborretik hurbil legokeen agnatua.

18.3. OSTRAKODERMOAK

Barailarik gabeko arrainak izendatzeko hainbat termino ibili dira, eta oraindik ere maiz aurkituko ditugu ikasliburuetan. Batez ere Ordoviziarretik aurrera ugaritutako agnatu fosil hezurtsuenak «ostrakodermo» izenpean bildu izan dira klasikoki. Ostrakodermoak ez dira egun talde ebolutibo natural gisa onartzen, ordea, ezaugarri bertsuak —edo antzekoak— partekatzen dituzten taldeen multzo gisa baizik.

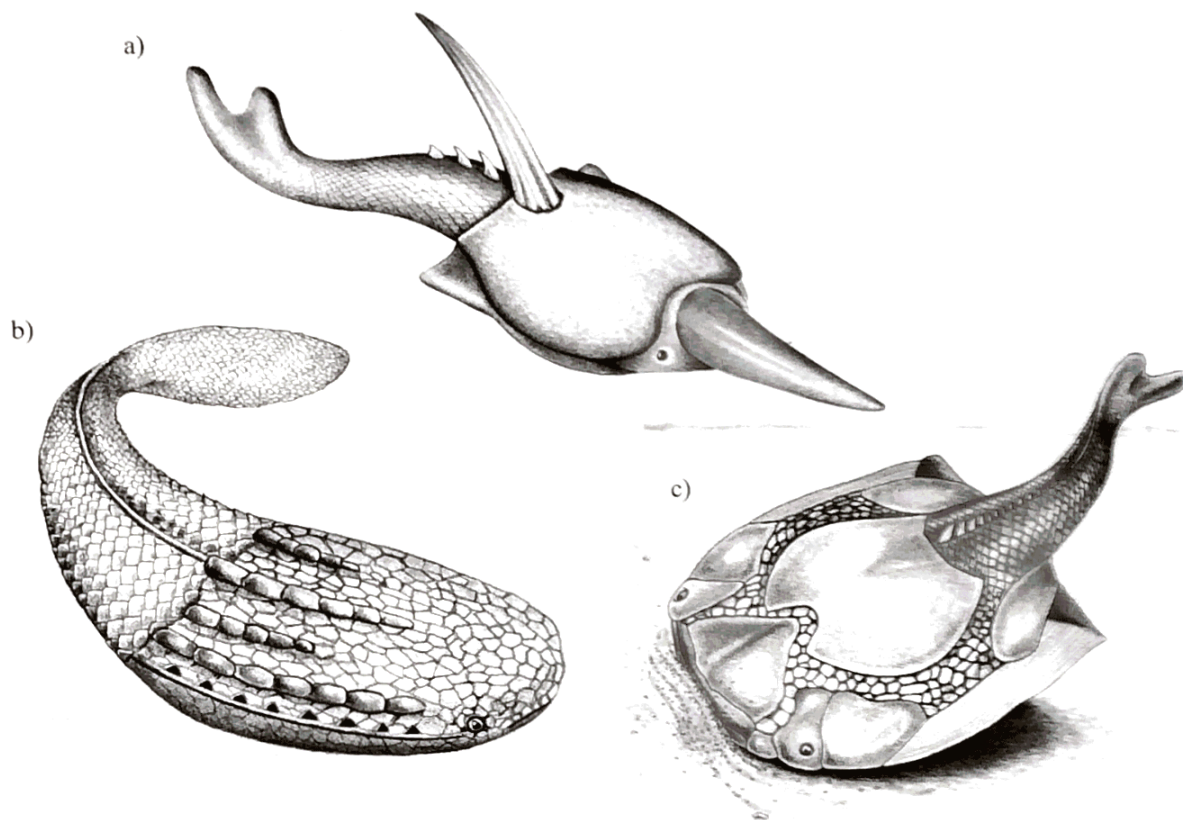
Kanbriar berantiarretik aurrera aurkitutako eskeleto artikulatuak dira, batik bat AEB, Bolivia eta Australiako erregistro fosiletan bildutakoak. Guztiak izaki txikiak ziren, zentimetro gutxi batzuetako luzerakoak, barailarik gabeak noski, eta hezurrezko exoeskeleto garatua izateagatik bereizten dira. Buruan hezurrezko plaka handiak zeuzkaten, oro har; plaka hauek elkarrekin fusionatuta ageri ziren eta ezkutu zefaliko konplexua osatzen zuten. Barailarik oraindik ez bazuten ere, ostrakodermoek garatutako dermatokranio trinko eta egituratuaren eredua aurrera-pauso garrantzitsua izan bide zen ornodunen bilakaeran. Gorputz-enborra estaltzen zuten plakak, berriz, txikiak izan ohi ziren, eta igeriketarako zalutasuna ematen zien horrek. Hezur dermiko hauen azpian ez da barne-eskeletoaren zantzurik ageri ia, eta ondorioz notokorda izan bide zen animalion eskeleto axialaren osagarri nagusia, eta ez bizkarrezurra. Hainbat ostrakodermoren gorputzetan alboetarranzko adar eta arantzak ageri dira. Hauek harrapakariengandik defendatzeko babes-egiturak, edo/eta, bestela, igeriketarako oreka-tresna lagungarriak ere izan zitezkeela planteatu izan da.

Ostrakodermoen nagusitasuna Siluriarrean zehar eta Devoniarrean gertatu zen batez ere (18.01 ird.), garai haietan anitz eta ugariak izan bide baitziren erregistro fosilean ageri denaren arabera. Esan bezala, ordea, ostrakodermoak ez dira talde taxonomiko bakarra, eta haren barnean bi talde nagusi biltzen dira, gutxienez: pteraspidomorfoak eta zefalaspidomorfoak. Aitortu beharra dago, ordea, ostrakodermoak biltzen dituzten bi taldeei dagokienez behintzat nahikoa eztabaida badagoela oraindik ere bakoitzean sartu behar liratekeen taxonak zeintzuk diren erabakitzeke. Testu gehienetan ageri den ereduari jarraiki, lan honetan heterostrako eta telodontoak pteraspidomorfoen barnean kontsideratuko ditugu, eta zefalaspidomorfoetan, berriz, osteostrako eta anaspidoak. Petro-mizonidoak ere —egungo lanproiak— zefalaspidomorfotzat hartzen dira, baina guk aparte ikusiko ditugu, egungo agnatuei eskainitako atalean.

18.3.1. Pteraspidomorfoak

Talde honetan bildu dira ostrakodermo goiztiarrenak (18.03 ird.); diplorrino izenaz ere ezagun dira. Haien zatikitat identifikatu diren hezur zati fosilak jadanik Kanbriarraren azkenetatik ezagun diren arren, batez ere Ordoviziarretik aurrera izan ziren ugari, eta bereziki Devoniarren hasieran. Gorputza dortsobentralki zapala izaten zuten. Muturralde nabarmena zuten buruaren aurrealdean, eta sudurzulo bi eta haiekin erlazionatutako sudur-zaku bi izateagatik bereizten dira, batez ere (hortik datorkie diplorrino izena). Pteraspidomorfo gehienek hezur-plaka zabalen fusioz osatutako ezkutu zefaliko handiak zeuzkaten, eta hauen atzean ezkata eta plaka txikiz osatua zegoen gorputzaren gaineko kanpo-eskeletoa. Ahoa buruaren alde bentranean zabaltzen zen, eta forma biribiltzua edo zeharkako arraildura baten itxura ageri zuen.

Lehen ostrakodermo hauek ez zituzten gero arrainetan oreka lortu eta higidura hobetzeko horren garrantzizkoak izango ziren hegats bikoiti gihartsuak garatu. Horregatik, igerilari geldo eta motelak zirela uste da, baina nahikoa ongi moldatuak itsas hondotan elikagai bila igerian aritzeko. Zenbait espezieetan arantza dorsal eta lateralak hedatzen ziren ezkutu zefalikoaren atzealdean, bai harrapkaarien aurkako defentsa gisa balioko luketenak, bai bazkatu bitartean buruari hondoko sedimentuetan eusteko aingura gisa erabiliko zituztenak. Gehienek hegats kaudal heterozerkoa zuten, eta bertan lobulu bentrala izaten zen nagusi; hau dela-eta, aurreranzko propulsiorekin batera isatsaren indarrak animaliaaren burua hondorantz bultzatuko zuela uste da, eta hau haien elikatzeko moduarekin lotu izan da (ikus 18.3c ird.).



18.03. Ostrakodermo pteraspidomorfoak: a) *Pteraspis*; b) *Astraspis*; c) *Drepanaspis* bazkatzen. (TU).

Ostrakodermoen elikadura iragazlea izan bide zen, eta batez ere uretan esekita edota itsas hondoetan aurkituko zituzten elikagai zatikiak izango zituzten energia-iturri. Protokordatuak ez bezala, ordea, ura ponpaketa muskularraren bidez faringean barrena barneratzeko ahalmena izan bide zuten ostrakodermoeak, eta berrikuntza hori dela-eta, harripakin bigunez elikatuko ziren harripakariak ere izan zitezkeela proposatu izan dute zenbait autorek.

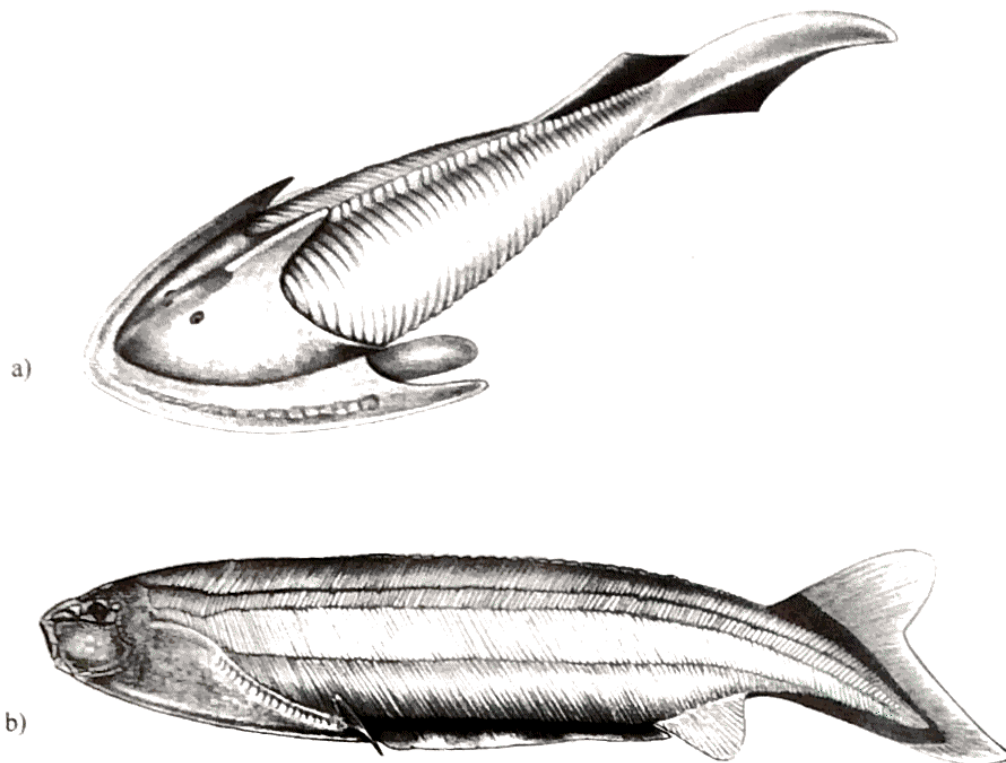
Pteraspidomorfoek erradiazio handia izan zuten Devoniarrean zehar, eta honek aniztasun handia sortu zuen: mutur-luzera eta egitura ezberdineko formak, eta eredu ezberdinetako ezkata dorsale eta plakak dermikoak zituzten animaliak agertu ziren. Hegats bikoitiak eta barailak garatzera iritsi ez baziren ere, ornodun goiztiar hauek itsasoan erabat hedatu eta nagusitu izan bide ziren 150 m² inguruz, Devoniarren azkenetan desagertu ziren arte.

18.3.2. Zefalaspidomorfoak

Pteraspidomorfoekin batera, beste ostrakodermo talde bat ere nagusitu zen Devoniarrean zehar: zefalaspidomorfoena, hain zuzen ere —«monorrino» izenez ere ezagun direnak, taldearen ezaugarri den zaku nasal bakarraren erakusle— (18.04 ird.). Zefa-

laspidomorfoek ere dortsobentralki zapal dutako soina zuten, baina hauek mugimendu-eredua hobetzeko bidea lortu zuten: buruko ezkutuen alde bietara garatutako hegats pectoral edo eskapular bikoteari esker, gorputzaren inklinazio nahiz desbideratze-mailak gobernatzea erdietsiz mugimenduaren norabidearen kontrola bermatzea lortu zuten.

Zefalaspidomorfoak animalia txiki samarrak ziren gehienetan, 30 cm inguruko luzerakoak, burua hezurrezko ezkutu oso garatuaz babestua zutenak, eta gorputza hezurrezko plakaz estalia. Hegats kaudal heterozerkoa zuten, eta talde honetan ere lobulu bentrala izaten zen nagusi, elikadura bentikoaren adierazgarri. Ez zuten notokordaz besteko eskeleto axialik, ez ornorik, eta barailarik gabeko ahoan ez zuten hortzik. Zentzumen-organoei dagokienez, berriz, albo-lerro garatua zutela uste da, muskulatura konplexuz hornitutako begi-parea, eta kanal semizirkular biz osatutako barne-belarria. Buruaren alde dortsalean, bestalde, «eremu elektriko» izenez ezagun diren eskualdeak ageri dituzte aztertutako hainbat fosilek; uste denez, animalioek zuten funtzio ezezaguneko zentzumen-organismo bereziren baten arrastoak izan litezke hauek, agian egungo ikaraiok edo beste arrain elektrorezeptore batzuek izan ditzaketenen antzekoak (ikus 20. atala).



18.04. Ostrakodermo zefalaspidomorfoak: a) *Cephalaspis*; b) *Pharyngolepis* (TU).

Zefalaspidomorfoen taldean, anaspidoak azpimarratu behar ditugu; arrain txikiak eta gorputz fusi-formea zutenak. Gorputz-enborra beste zefalaspidomorfoen antzeko plaka osoz jantzia zuten, baina buruan hezurrezko ezkata handiak baino ez zeuzkaten. Hamabosna arraildura brankial pare zituzten, eta hegats kaudal hipozerkoa. Ahoa ez zuten oso handia, eta kokapen subterminal eta bentrala zuen. Fosil horien berezitasunen artean azpimarratzekoa da gorputza alboetatik zapaldua izatea, bai eta mihian ageri zen hezur-plaka alatzalea ere, egungo lanproietan ageri denaren antzekoa edo izan daitekeena. Anaspidoak Gotlandiarrean agertu, eta Devoniarrean azkenetarako desagertu zirela uste da.

Osotasunari begira, zefalaspidomorfoek ere egitura anatomiko egokia zuten itsas hondoetan bizimodu iragazlea garatzeko, eta ondorioz erradiazio garrantzitsua izan zuten Siluriar eta Devoniarrean zehar. Ikertzaile gehienek ustetan egungo lanproiak izan daitezke haien oinordeko bakarrak.

18.4. EGUNGO AGNATUAK: ZIKLOSTOMATUAK

Egungo agnatuak 84 espezie baino ez dira guztira, eta bi talde nagusitan banatzen dira: mixinen klasea, 43 espeziearekin, eta lanproi edo petromizonidoen subklasea, 41 espeziez osatua. Bi taldeotako kideek

ez dute hezurrezko barne-eskeletorik, ez ezkatarik, ez eta hegats bikoitirik ere. Haien gorputzak aingirakarak dira, eta poro-itxurako arraildura brankialak dauzkate. Ezaugarri hauek direla-eta, klasikoki lanproiak eta mixinak Ziklostomatuen taldean bildu izan dira. Baina ostrakodermoeekin gertatzen den bezala, ziklostomatuena ere termino eztabaidatua da. Honela, ikuspegi morfologikoetan oinarrituta mixinak dirateke agnatuen —eta ornodunen— artean izaera goiztiarrena ageri dutenak, eta gainerako ornodun guztietatik Kanbriarrean —edo lehenago— banandutako talde baten azken ordezkariak lirateke. Are gehiago, zenbait ikertzailek ustetan mixinak ez lirateke ornodunen taldean ere sartuko, eta kordatuen barnean baina ornodunen talde haurride bezala ikusten dituzte.

Azterketa genetikoetan oinarritutako ikerketek, berriz, mixinen egungo izaera sekundarioki lortutako sinplifikazioaren ondorio litzatekeela iradokitzen dute. Azterketa hauen arabera, lanproiak eta mixinak arbaso beretik eratorritako talde monofiletikoa osatuko lukete —ziklostomatuak, hain zuzen ere—, erloju molekularrean arabera duela 500 Ma urte inguru berezi zirenak. Aldiz, eta azterketa genetikoak emandako emaitzei jarraiki, egungo agnatuak —ziklostomatuak— eta gnatostomatueta eraingo zuen ornodunen adarra duela 550 Ma inguru berezi bide ziren. Azpimarratzekoa da bi gertakizun hauen

→ Notatzen irakurketa

arteko denbora-tartea — 50 Ma — dinosauroen suntsipenetik gaurdainokoaren baliokide dela ia.

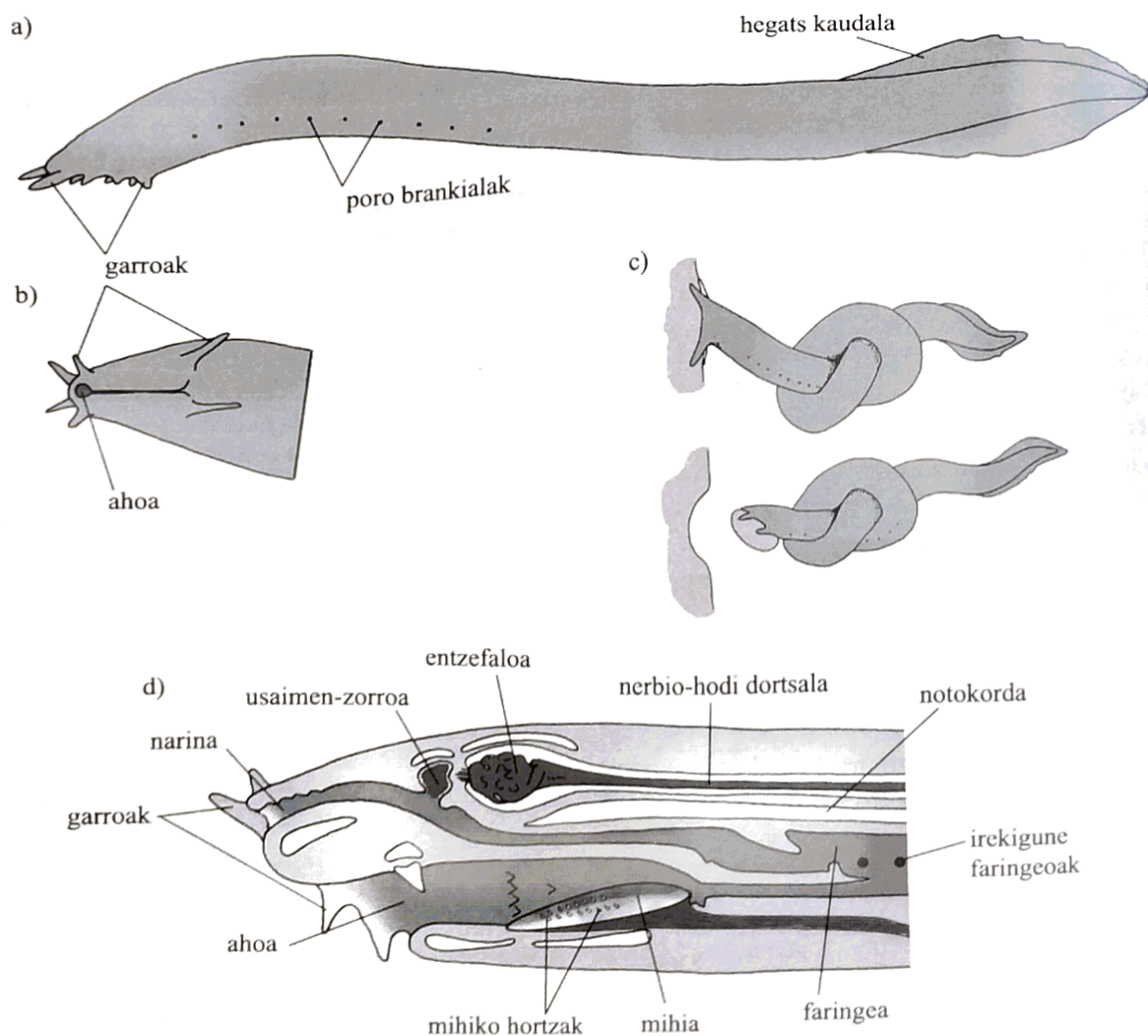
18.4.1. Mixinak

Berrogeita hiru espeziez osatutako talde erabat itsastarra dugu hau. Mixinak hilik edo hilzorian diren arrainez, anelidoz, moluskuz edota krustazeoz elikatzen diren animalia sarraskijale edo ia sarraskijaleak dira, sarritan hildako arrainen baitan aurkitu izan direnak (18.05 ird.). Hori dela-eta, Linnaeus-ek berak ere hesteetako zizaretzat hartu zituen, nahiz eta lanproiekin eta gainerako ornodunekin zituzten antzekotasunez ohartu.

Mixinen inguruko interesa handia izan da beti, batez ere taldea ornodunen gorputz-eredurako eboluzioan bidegurutzean egon zitekeela sumarazten zuten hainbat ezaugarri ustez «goiztiar» ageri zituztela-eta.

Horien artean azpimarratzekoak dira ornorik edo/eta ornoen aitzindaririk eza, sistema linfatikorik edo haren erlazioetatik eza, sistema immunologiko garaturik eza, begi lentedunak ez izatea, esplaknokranioaren oinarritzko egiturarik ez izatea, eta barne-belarrian arku-itxurako kanal semizirkular bakarra izatea. Egitura hau oreka organo berezia da ornodunetan, baina lanproietan eta gnatostomatueta bina kanal semizirkular bertikala izaten dira, eta gnatostomatueta gainera beste kanala horizontal bat ere bada. Mixinen egitura sinpleagoa berezkoa ote den, edo sinplifikazio sekundario gertatua, argitzeke dago.

Aipatutako ezaugarriez gainera, mixinek gorputz mehea dute, aingirakara, eta zehar-ebaki zirkularrak (18.05a ird.). Epidermis biluzia dute, mukilatuak guri-ugari hornitua —sekulako muki mordoa



18.05. Mixinak: a) animaliaren gorputz osoaren kanpoko irudia; b) burua alde bentraletik ikusita; c) animaliek jaten ari direla elikagai zatiak erautzeko erabiltzen dute «korapilatzea»; d) buruaren ebaketa sagitala, ahoa eta hortzak agerian dituela. (AJ).

omorik edo/eta
atikorik edo ha-
ik ez izatea, sis-
begi lentedunik
rizko egiturarik
n arku-itxurako
itura hau oreka-
a lanproietan eta
zirkular bertikal
nera beste kanal
itura sinpleagoa
io sekundarioz

mixinek gorputz
-ebaki zirkula-
zia dute, muki-
o muki mordoak

jariatzeko gai dira, eta ondorioz ia ezinezkoa egiten da harrapatzea—. Ez dute hegats bikoitirik, ez eta hegats dortsalik ere, hegats kaudala bizkarrean barrera aurrerantz luzatzen den arren. Kartilagozko barne-eskeleto xumea dute, ornorik gabea aipatu dugunez, eta notokorda iraunkorra da eskeleto axial bakarra. Nerbio-korda dortsala eta zerebro ezberdintzatua dauzkate, baina zerebelorik ez. Gainera, hamarna nerbio pare kranial dituzte, eta nerbio-erro dorsal eta bentralak elkarri lotuta.

Arnas sistema osatzeko 5-16 brankia pare izan ditzakete, baina poro brankialen kopurua aldakorra izaten da. Bihotz sinplea dute, atrio eta bentrikulu bakarrekoa alegia, baina gainera bihotz gehigarriak dauzkate eskualde kaudalean, eta aorta-arku kopuru handia; zirkulazio-sistema presio baxukoa da, beraz. Gorputzaren aurrealdean giltzurrun pronefrikoa, eta atzealdean mesonefrikiko independentea dauzkate, baina barne-medioa isosmotikoa izaten da itsasoarekiko.

Bestalde, digestio-hodi sinplea dute: ez dute urdailik, eta ez balbula espiralik, ez zilorik hestean. Ahoan bi hortz-lerro kanporagarri dauzkate, mihiko plaka korneo berezietan txertatuak. Harrapakinari hozka egiten diotenean luzatzen dute aurrera, okela zatiak berarekin kentzeko. Eta indar gehiago egin ahal izateko, animaliak korapilo bat egiten du gorputzaz, korapiloa gero harrapakinaren aldera mugituz eta presioa eginez.

Dastamena, usaimena eta entzumena ondo garatuta dauzkate; begiak, berriz, oso ahalmen eskasekoak dira, eta erdiitsuak dira; ez dakigu, baina, ezaugarri hau berezkoa edo sekundarioa ote den. Honela, harrapakinak usaimenaren eta dastamenaren bitartez detektatzen dituzte gehienbat (18.05d ird.).

Haien ugalketa eta enbrioiaren garapena oso ezezagunak dira oraindik. Animalia bakoitzak gonada maskulino eta femeninoak dituen arren, hauetarikoa bat soilik da funtzional, eta ondorioz sexu bananduak izaten dituzte. Kanpo-ernalketa izaten dute, eta arrautzak biteloz joriak izaten dira; ez dute larbafaserik izaten. Animaliak kaiolan hazteko zailtasuna tarteko, haien enbrioi-garapena ezin izan da luzaroan aztertu oraintsu arte, eta honek hainbat zailtasun gehigarri ekarri ditu animalia hauen erlazio filogenetikoak inferitu ahal izateko. Azken hamarkadan hainbat lorpen izan dira alor honetan, ordea, eta bertatik jakin ahal izan da mixinetan ere neurulazioak gainerako ornodunetan duen eredu berari jarraitzen diola. Mixinak ornodun gisa hartzearen aldeko ikuspuntua indartzen du honek, eta aldi berean gainerako agnatuekiko hurbiltasuna ere indartu egiten da.

18.4.2. Petromizonido edo lanproiak

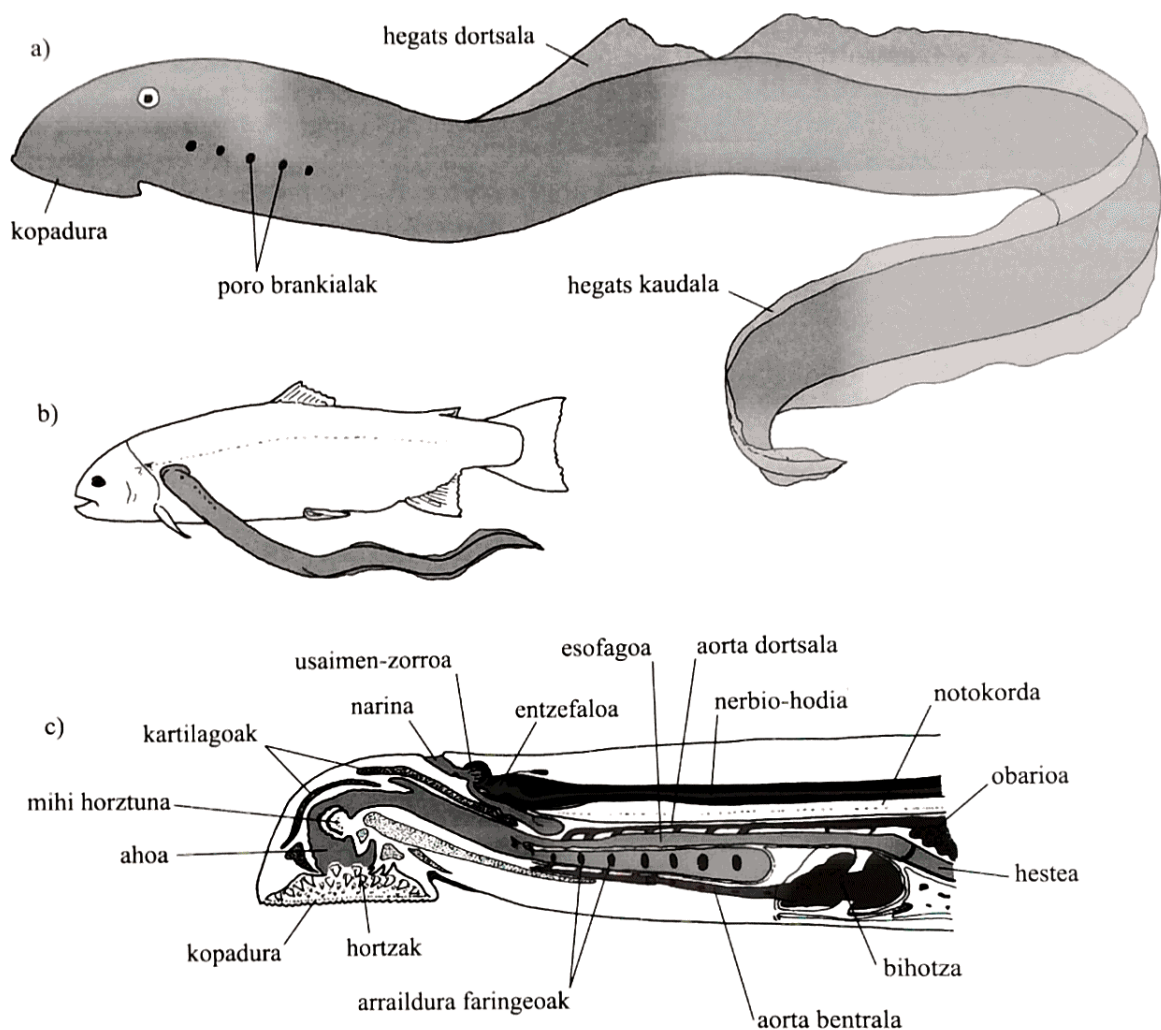
Ipar hemisferioko lanproi guztiak petromizonidoen taldean bildu dira. «Petromizon» izenak animalio ur lasterretan ahoaz harriei eusteko duten portaerari egiten dio erreferentzia. Heldutan espezie batzuk itsastarrak dira eta besteak ur gezatakoak, baina guztiek ur gezatara jotzen dute ugaltzera —anadromoak dira, alegia, eta errekatana gora igotzeko joera dute ugaltzeko—. Espezie batzuk, bestalde, bizkarioiak dira heldutan.

Haien ezaugarrien artean honako hauek azpimarratu behar dira: gorputz mehea dute, aingirakara, zehar-ebaki biribilekoa eta azal biluzikoa; hegats bakoiti —medial— bat edo bi izaten dituzte, eta gorputz-adar bikoitirik ez (18.06 ird.); notokorda iraunkorra da eta kartilagozko barne-eskeleto zuntzekoa dute, hezurtu gabea —hezurrik batere ez dute—; nerbio-korda dortsala dute, zerebroa ondo garatua, eta zerebelo txiki bat; bestalde, hamarna nerbio pare kranial izaten dituzte, eta nerbioen erro dorsal eta bentralak bananduta izaten dituzte; zazpina brankia pare izaten dute, baina bakoitzak bere irekigunea duela; bihotz sinplea dute, atrio bat eta bentrikulu batekoa, eta arku brankialetan aorta-arkuak izaten dituzte; giltzurrun mesonefrikoa izaten dute; ahoan kopadura sendo bat dute, ondo garatutako hortzez hornitua (18.06b ird.); mihian ere ondo garatutako hortzak dauzkate; ez dute urdailik, baina hesteetan tolestura espiralak eta zilioak izaten dituzte; begiak ondo garatuta dauzkate, bai eta usaimena eta dastamena ere; sudurzulo eta sudur-zaku bakunak dituzte —monorrinoak dira eta, beraz, zefalaspodomorfoen taldean biltzen dira—; barne-belarrian bina kanal semizirkular izaten dute.

Lanproietan sexuak bananduak izaten dira, gonada sinpleko ugaltze-aparatuak dituzte, eta kanpo-ernalketa dute. Errutea gehienetan neguan edo udazkenean izaten da. Horretarako arrak izaten dira habia eraikitzen hasten direnak, eta geroago jasotzen dute emeen laguntza. Habia hori ur-hondoko legarren artean eraikitako depresio obalatua izaten da. Hura eraikitzeko, lanproiak harriak mugitu eta kanporatu egiten ditu aho-kopadura erabiliz, eta gorputz-astindura bortitzez habia bera garbituz. Ernalketa burutzeko, emea harri bati itsasten zaio aho-kopadurari esker, eta arra emearen buruari. Jarrera horretan daudela, emeak arrautzak errun orduko arrak ernaltu egiten ditu. Arrautzek mukizko estalki itsaskorra izaten dute; hari esker, hondoko harriei itsatsita geratzen dira, eta hareak estaltzen ditu berehala. Errutea gertatu eta laster helduak hil egiten dira.

une
eoak

urela elikagai zatiak



18.06. Lanproiak: a) animaliaren gorputz osoaren kanpoko irudia; b) buruaren ebaketa sagitala, ahoa eta hortzak agerian dituela; c) lanproia arran baten bizkarroi (AJ).

Garapen enbrionarioak bi aste inguru irauten du, eta bertatik jaiotzen den amozete larba —anfioxoaren larbaren antzekoa oso— hain da ezberdina helduekiko, ezen hasiera batetan beste espezie baten gisa deskribatu baitzen. Larba-fase luzea izaten dute: behin jaio eta bitelo hondakin guztiak ustiatu ondoren, larbak substratu hareatsua eta ur geldoak dituen eskualde bat bilatzen du, bertan 3-7 urtez bizitzeko. Gune apropos horretan, sedimentuetan zulo txiki bat egin eta elikadura mikroiragazlez bazkatuko da heldutasunera iritsi artean.

Heldu bihurtuko duen metamorfosia burutu ostean animaliaren ahoko zorroa kopadura sendo bilakatzen da, hortzak garatzen ditu, eta begi handiak; narina bakarra animaliaren alde dorsalerara mugitzen da, eta gorputzak eredu zilindrikoa —baina laburragoa— hartzen du.

Itsasora jotzen dutela nahiz ur gezatan geratzen direla, forma bizkarroiak arrainei itsasten zaizkie aho-kopadurari esker, eta hortz zorrotzei esker, okela zatikatu eta odola zurruputzen diete (18.06c ird.). Lan honetan laguntzeko, gainera, lanproiek jariakin anti-koagulatzailea txertatzen diote ostalariari. Nahikoa jan duenean harrapakina askatu egiten du lanproiak, baina utzitako zauria larria izan daiteke; batzuetan animaliaren heriotza eragiterainokoa. Ur gezatako bizkarroi helduak urtebete edo gehiagoz bizi daiteke errunaldia iritsi baino lehen.

Forma ez bizkarroiek, oster, ez dute heldutasunean elikatzeko joerarik, eta digestio-hodia endekatu egiten zaie. Heldutasuna lortu eta hilabete gutxiren buruan errun, eta hil egiten dira.

Lanproi bizkarroiek garrantzi ekonomiko eta ekologiko handiko kalteak eragin izan dituzte, be-

tiere gizakiak sortu edo abiarazitako arazoen ondorioz. Honela, Ipar Amerikako *Petromyzon marinus* itsas lanproiak sekulako kalteak sorrarazi zituen joan den mendean. 1829. urtean Welland Ship-eko kanala eraiki zen arte ez zen lanproirik izan Niagarako ur-jauzietatik mendebaldera, Aintzira Handietan. Kanala sortu eta 100 urtera iritsi ziren lehen lanproiak Eire aintzirara. Hortik aurrera animalion hedapena sekulako abiadan gertatu zen, eta bertako arrain guztiak detxematuak suertatu ziren hurrengo urteetan. Aintzira-amuarrainak izan ziren lanproien eraso bortizki jasan zuten lehenak, eta haiek urritu ahala, ortzadar-amuarrainak, perkak... eta azkenik baita zarbo eta erromeroak ere. Lanproien populazioek ez zuten behera egin ostalari/harrapakin izan zitezkeen arrainenak detxematu arte, eta haien kontrako kudeaketa-neurri zorrotzak hartu ziren arte, hala nola larben hazkuntza-eremuetan larbizidak botatzea, edota ar antzuak sortu eta askatzea. Horren guztiaren ondorioz, arrantzaren industriak sekulako krisia jasan zuen eta lur jota geratu zen 1950eko hamarkadan Huron eta Michigan aintziretan, eta 1960ko hamarkadan Superior aintziran.

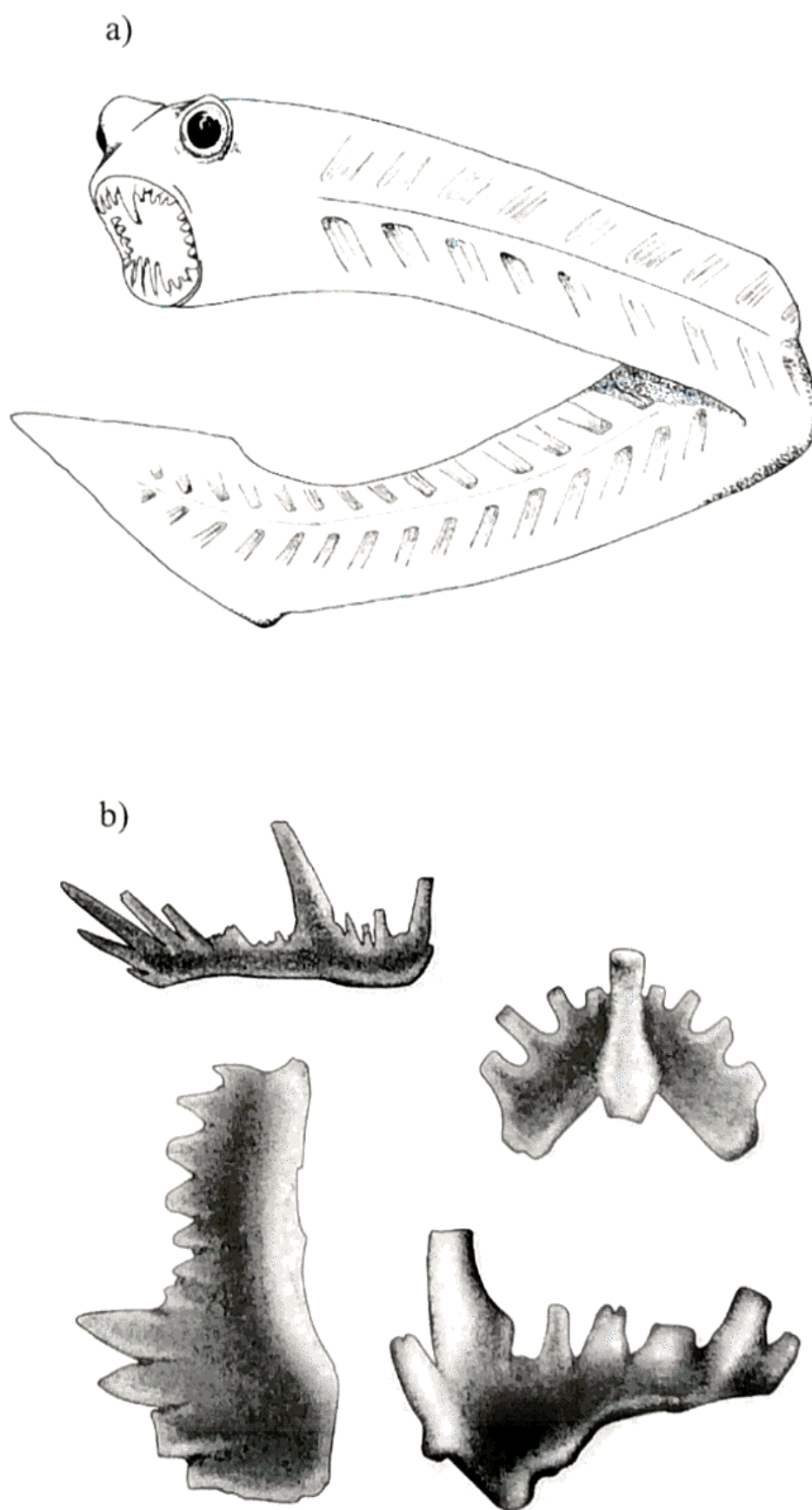
18.5. KONODONTOAK:

MAKROFAGIARANZKO LEHEN SAIOA?

Kanbriar berantiarretik Triasiko berantiarerako itsas sedimentuetan ugariak dira konodonto izenaz ezagun izan diren mikrofosilak (18.07a ird.). Hauek arantza-itxurako egitura txikiak ziren, normalean milimetrotik beherako luzerakoak, eta apatitozkoak (hezurra osatzen duen kaltzio fosfatozkoak, alegia). Denbora luzean «konodonto» izena egitura haiei atxiki zitzairen, jabeak nortzuk izan zitezkeen jakin gabe.

Mikroegitura eta konposizioaren aldetik ornodunen hezurrezko ezkatetik antzekotasun handia zuten arren, «konodonto» hauen interpretazio filogenetikoak ibilbide korapilatsua egin du: zenbaitzuk itsas algen elementu eskeletiko gisa interpretatu zituzten, anelidoen fosfatozko «baraila» gisa besteek, bai eta arrainen hortza, zakatzetako arantza, gastropodoen erradula, nematodoen espikula kopulatzaile, artropodoen arantza, edota lofoforatu igerilarien dentikulu gisa ere. Ikuspegi hau guztiz aldatu zen 1982an, Edinburgoko Karboniferoan ale oso baten fosila aurkitu zenean; ondoren, 1990eko hamarkadan zehar beste makina bat ale agertu ziren, Eskoziako Karboniferoan gehienak, baina baita Wisconsinen Siluriarreko, eta Hego Afrikako Ordoviziarreko sedimentuetan ere. Momentu horretatik aurrera, konodontoez aritzean, hortz-antzeko egitura esklerotikoz osatutako aho-aparatua duten animalia aingirakara urtarrez aritu izan gara (18.07b ird.).

Fosil osoen azterketa sakonak animalioak kordatu gisa sailkatzea eraman zuen. Animaliek muskulu sorta metamerikoak ageri zituzten gorputzean zehar, bai eta erradioz eutsitako hegats kaudala ere. Gainera, itxuraz notokorda izan zitezkeenaren arrastoak ageri zituzten gorputz-ardatzean zehar, eta buaren atzean eta alboetara brankia-egitura izan zitezkeenaren hondarrak. Animaliaaren aurrealdean lobulu bi ageri dira, begitzat jotzen direnak, aho-aparatuaurrean eta gainean, eta eraztun esklerotikoz inguratuak, eta haien atzean beste bina disko, kapsula otikoen lekuan. Konodontoei izena eman zien hortz-antzeko egitura esklerotiko zorrotzak bi aparatuezberdinetan antolatuz dauzkate, elikaduraren zerbitzuan antza: lehena ahoaren inguruan eta funtzio alhatzailea izango zukeena, eta bigarrena animaliaaren faringean, funtzio zatikatzaile eta apurtzailea izango zukeena.



18.07. Konodontak: a) animaliaaren kanpo-irudi hipotetikoa (AJ); eta b) konodonto «hortz» fosilak (TU).

Konodontoak kordatutzat hartzen dira egun —horretan adostasuna dago—, baina haien eta ornodunen arteko erlazioa oso eztabaidatua da. Batzuek ornodun eta zefalokordatuen artean kokatzen dituzte, eta beste batzuek ornoduntzat jotzen dituzte zuzenez; baina hauen artean ere iritzi ezberdinak daude gnatostomatuetatik hurbilago edo urrunago kokatzerakoan. Ikuspegi funtzional eta ekologikotik animalia makrofagoak izanen zirela uste da. Izan ere, animaliaaren zefalizazio handiak, eta batez ere zentzumen-organoen izaera nabarmenak izaki bilatzaile

aktibo baten irudia eskaintzen digu; aho-aparatuko espezializazioak ere makrofagiako moldaera gisa ulertzen dira. Bestalde, hezurra eta dentina bezalako elementu gogorren garapenak iradokitzen du mixinak eta lanproiak baino talde eratorriagoa ziratekeela, eta beraz, ostrakodermoen edo gnatostomatuen talde ahurride gisa kokatzen. Edozelan ere, konodontoak derrigorrez hartu beharko dira kontuan aurrerantzean ornodunen sorrera eta eboluzio goiztiarrari buruzko edozein eszenategi irudikatzerakoan.

19. Barailen agerpena (Gnathostomata)

19.1. SARRERA

Lehen ornodunak ustez sortu zirenetik hurrengo ehun milioi urtetan gertatu ziren noizbait ornodunen eboluzioa baldintzatuko zuten hurrengo urrats garrantzitsuak: gorputz-enberrari barne-egituraren bitartez lotutako bigarren gorputz-adar pareak garatu zen bate-tik, eta elikagaiak harrapatu, eutsi, zatikatu eta murtikatzeko aukerak emango zituzten barailak agertu ziren bestetik. Ornodunei parez pare zabaldu zitzaizkien makrofagiako bideak.

Hegats bikoitien garapenak mugimenduen kontrol zehatza eskaini zien ornodun igerilariei. Ezaguri hau barailen agerpenari gehituta, harrapakaritza-estrategia eta eredu morfofuntzional anitz garatu ahal izan ziren, eta ornodunen taldeak erradiazio eta dibertsifikazio berri bati eman zion hasiera, gnathostomatuen artean oraingoan. Asmakizun berriek

zabaldutako eboluzio-prozesuaren ondorioz, erradiazio bikaina gertatu zen Devoniarrean eta hainbat arrain talde berri sortu ziren: plakodermoak, akantodioak, kondriktiek, eta osteiktiek hain zuzen. Erradiazio berria agnatuek garai bertsuan izandakoari gehitu zitzaion gainera, eta hau dela-eta Devoniarri «arrainen aroa» ezizena eman izan zaio (19.01 ird.).

19.2. DEVONIARRA, «ARRAINEN AROA»

Paleozoiko berantiarrean, eta bereziki Devoniarrean, (419-354) gaur egungo Ipar Amerika, Groenlandia eta Europako mendebaldeko plataforma kontinentalak ekuatorearen inguruan zeuden, eta beranduago batuko zitzairen Siberiako plakarekin batera, Laurasia izeneko superkontinentea osatzen zuten. Bestalde, Afrika, Hego Amerika, India, Australia eta Antartidak osatutako Gondwana superkontinentea Hego poloaren ingu-



19.01. Devoniarreko itsasoaren paisaia, bertako espezie arruntak agerian direla (Karen Carr: Indiana State Museum and Historic Sites-en eskutik).

ruan biltzen zen, baina pixkanaka honek ere iparralderanzko bideari ekin zion. Tetis itsasoaren beso bat izan bide zen bi superkontinente hauen arteko muga bakarra.

Laurasia edo Euroamerika izeneko superkontinenteak osatutako Kontinente Gorri Zaharrean —garaiko sedimentu nagusien koloretik hartzen du izen hori—, badia, delta eta estuario hareatsu zabal eta ur azalekoak ugariak izan bide ziren, eta hauek bizileku aproposa eskaini zuten makina bat forma urtarren garapen eta eboluziorako.

Devoniarreko klimaren nondik norakoak oraindik ere eztabaidagai diren arren, oro har garai bero eta egonkor gisa hartu izan da. Baldintza hauetan itsaso epel eta azalak ugariak ziren, eta honek arrezife aberatsak sortzea ekarri zuen, bizidun ugari eta anitzen euskarri izango zirenak. Honela, jadanik Ordoviziarrean sortutako alga, belaki eta koraleen arteko asoziazioek aurrera egin zuten Devoniarrean ere, eta arrezife handiak sortzera iritsi ziren. Bertan, berriki sortutako belaki hexaktinelido silizeoekin batera, *Heliophyllum* generoko koral lakarrak —edo «adarkoralak»—, koral tabularrak, eta brakiopodoak ziren animalia nagusiak —azken hauek aniztasun— eta ugaritasun-maila gorena lortu zutelarik—. Ekinodermatu krinoideoak ere ugariak ziren, eta moluskuen artean, berriaz, gastropodoak, bibalbioak eta nautiloideo amonoideoak, nahiz eta hauek aldaketa gutxi izan zuten Siluriarretik aurrera. *Terataspis* bezalako forma handiak salbu, trilobiteek oro har gainbehera egin zuten Devoniarrean zehar, eta hau sarritan lotu izan da zefalopodoak eta arrainak bezalako harrapakarien ugaritzearekin.

Testuinguru honetan, ornodunen eboluzioa azkartu egin zen erabat, eta sekulako aniztasuna erdietsi zuten makrofagiako bidea aurkitutako konodontoei, batetik (ikus 18. atala), eta arrain barailadunek, bestetik: hots, plakodermoei, akantodioei, eta kondriktie eta osteiktie goiztiarrek.

Arrain gnatostomatuen jatorria Devoniarra baino dezentez lehenago gertatu bide zen ordea. Kondriktieen arrasto fosilak —ezkata plakoideoak— Ordoviziar berantiarretik dira jada ezagunak, eta akantodiotzat hartutako fosilik ere bada garai berean. Datu horiekin bat eginez, erloju molekularren arabera kondriktieak Ordoviziar ertainean banandu bide zen gainerako gnatostomatuetatik: duela 460 Ma inguru, hain zuzen. Bestalde, ziklostomatueta eta egungo gnatostomatueta eraman zuten lerro ebolutiboak duela 530 Ma bereizi baziren, barailaren agerpena bi data hauen arteko tartean gertatu behar izan zen (19.02 ird.). Bertatik eratorritako arrainen arteko

talde bi fosilak dira erabat, inolako oinordeko bizirik gabeak: plakodermoeak eta akantodioak.

19.3. PLAKODERMOAK

Plakodermoeak, makina bat morfologoren ustez gnatostomatuen arteko adar goiztiarrena osatzen dutenak, Siluriararen azkenaldetik aurrera dira ezagun, eta Karboniferoan suntsitu ziren, antza. Beraz, 50 Ma-z «baizik» ez ziren existitu, eta ondorioz, «zapuztutako esperimentu goiztiar» gisa ulertzen dira.

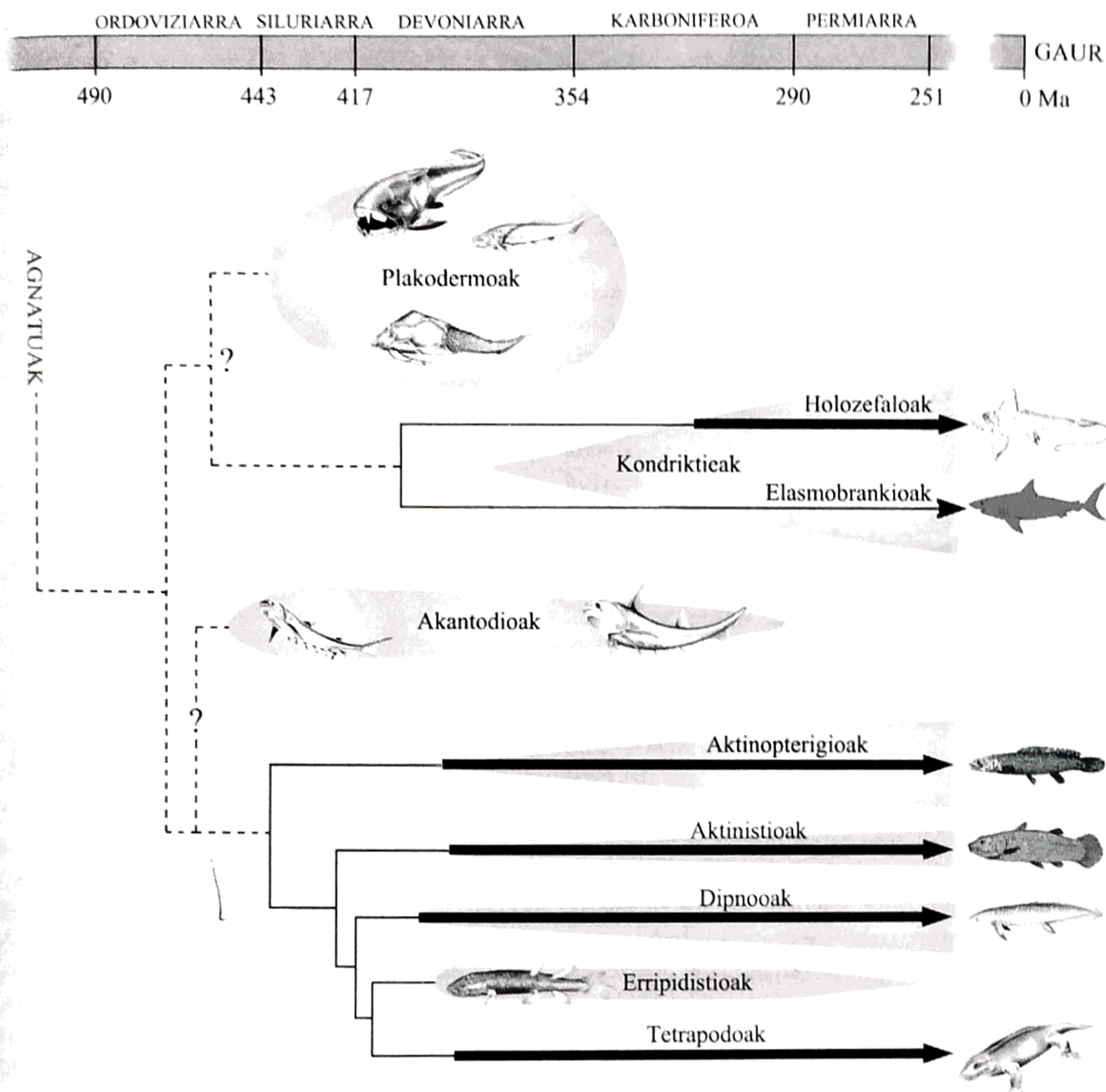
Alde morfologikotik, ostrakodermoen —eta, bereziki, pteraspidomorfoen arteko heterostrakoen— antz handia zuten. Hezur-plaka handiz osatutako ezkutu zefaliko sendoaz babesten ziren gehienak, eta isats ezkataduna laburra zuten. Gainera, ezkutu zefalikoaren eraikuntza antzeko ereduari doitzen zaio, bai plakodermo goiztiarrenetan, bai heterostrakoetan (19.03 ird.).

Jada plakodermo goiztiarrenetan endokranioa ondo hezurtuta ageri da, eta goiko baraila endokranioari eta dermatokranioko elementuei ere estuki lotuta ageri da. Plakodermoei ez zuten hortzik. Aitzitik, barailak eratzen zituzten hezurrezko plakak elkarrekiko artazien moduan giltzatuta zituzten; hauek elkarren zorroztaileak ziren, eta ebaketa-tresna aproposa osatzen zuten. Bestalde, usaimen-kapsulak ez zeuzkaten kraniora itsatsita; hau ere plakodermoen ezaugarri bereizgarria da, gainerako gnatostomatueta ez bezalakoa.

Gainera, eta taldearen ezaugarri bereizgarri gehigarri gisa, plakodermoen ezkutu zefalikoaren independentea zen gorputz-enborreko hezurrezko ezkutuarekiko, eta beroni giltzatuta ageri zen. Giltzadura honi esker, animaliak baraila beheara eta burua gora mugi zitzaizkeen, eta ahoa gehiago zabaltzea ahalbidetzen zien honek.

Notokorda sendoa, sarritan hezurrezko arku neural eta hemalez hornitua izaten zuten, baina oraindik hezurrezko zentro neuralik garatu gabe —kartilagozkoak soilik zituzten—. Honek eusgune aproposak eskaintzen zituen kranioaren giltzadurarako, eta buru handia altxatzea baimentzen zien. Mugimendu hauei laguntzeko, bizkarrezurreko aurrealdeko elementu hezurrezko eta kartilagozkoak elkarrekin fusionatuta zeuden, eta kranioaren bi kondilo okzipital biribiltsekin giltzatzeko gune bi eskaintzen zituzten sinarkua osatzen zuten.

Hegats bikoiti pare biak, hots, hegats pectoralak eta hegats pelbikoak, gerri kartilaginoso edo hezurrezkoen bitartez giltzatzen zitzaizkion gorputz-



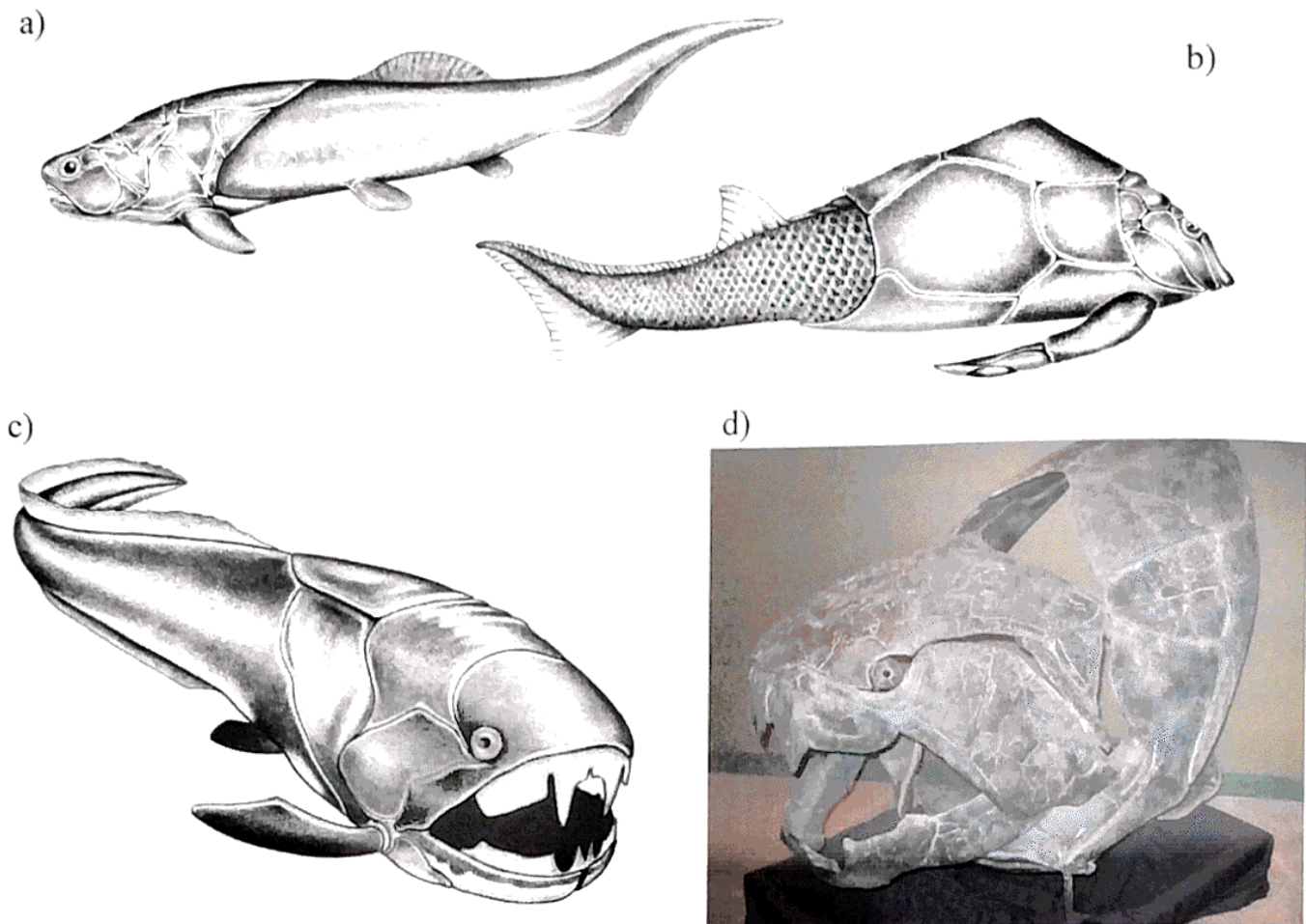
19.02. Gnatostomatuen zuhaitz filogenetikoa. Irudiaren adierazpenak 18.01 irudian azaldu dira (JRA, hainbat iturritatik).

enborrari. Animalia itsasoan igerian ari zenean, maniobrabilitatea eta mugimenduen kontrol zehatza eskaintzen zituen honek.

Hegats kaudal heterozerkoa zuten. Gainera, gehienek gorputz-enborra dortsobentralki zapaldua zuten, hondoan bizi diren arrain gehienetan gertatzen den bezala, eta beraz, itsas hondoetan, aintzira-hondoetan edota ibaietako sedimentuetan bazkatzen zirela uste da. Edonola, lehen gnatostomatuek bizi-modu aktiboagoa zuketen beren aitzindari ziratekeen ostrakodermoen aldean, eta habitat berriak kolonizatu bide zituzten, bai elikagai bila, bai ugaltoki, babesleku edota beste edozelako baliabideak ustiatu ahal izateko. Honela, plakodermoen erradiazio handiak makina bat txoko ekologiko kolonizatzeke aukera eman zien.

Devoniarreko hainbat plakodermo behatu dira ur gezatako sedimentuetako fosiletan, eta ingurune hau kolonizatu zuten lehen ornoduntzat ditugula azpimarratu behar da. Era berean, itsaso zabaletako habitatetako lehen ornodun kolonizatzaileak ere izan bide ziren. Eremu ekologikoaren zabaltzearekin batera, plakodermoak Devoniarreko arrainik handienak izatera ere iritsi ziren, eta gehienak zentimetro gutxi batzuetakoak baino ez ziren arren, makina bat espezie izan ziren metrotik gorako neurria lortu zutenak, eta espezieren bat 6 m-ra ere iritsi zen —Devoniarreko *Dunkleosteus* harrapakari itsastar amerikarra, esaterako (19.03c ird.)—, garai hartako arrainik handienak izatera, alegia.

Devoniarrean zehar izandako eboluzioan, eta bizimodu aktiboagoranzko lasterketa horretan, pla-



19.03. Plakodermoak: a) *Coccosteus decipiens* artrodiroa (TU); b) *Pterichthys antiarkoa* (TU); c) *Dunkleosteus terrelli* artrodiroaren kanpo-itxura (TU); d) *Dunkleosteus* kranioa (Mitternacht90; Wikimedia).

kodermoen arteko talde batzuek ezkutu zefalikoa liraintzeko eta murrizteko joera jorratu bide zuten, bai eta barne-eskeletoaren hezurtze-maila urritzeko ere, betiere gorputzaren pisu osoa arintzeko bidean.

1997an Antartikan aurkitutako plakodermo fosil batean pigmentu-zelulen arrastoak aurkitu dira, eta bertatik, animaliaaren alde bentranean zilar koloreko pigmentu distiratsuak, eta alde dortsalean pigmentu gorriak zeuzkatela ondorioztatu da. Hau hala balitz, plakodermoak lirateke kolorezko egiturak dauzkaten lehen ornodun ezagunak, eta horren ondorioz, kolorezko ikusmena ere izanen zutela inferi liteke.

Plakodermoen artean bospasei talde onartzen diren arren —autoreen arabera—, haien arteko zabalena eta ezagun diren formen % 60 biltzen dituen artrodiroen taldea da: beste taldeen artean antiarkoak, petaliktidoak, akantotorazidoak eta ptiktodontidoak aipa daitezke, besteak beste. Plakodermoen arteko, eta haien eta gainerako arrain barailadunen arteko erlazio filogenetikoak argitzeke daude oraindik, eta ikertzaile beste hipotesi dauzkagula esan daiteke ia. Arazo honen arrazoi nagusia erregistro fosilean dauzkagun gabeziak dira berriro ere, eta bestalde, Devoniarretik iristen zaizkigun arrain tal-

deetako espezimen fosil gehienak espezie oso espezializatuei dagozkiela; ondorioz, beren jatorrizko izaera eta ibilbide ebolutibo edo filogenetikoak espezializazio horien azpian ezkutatuak geratzen zaizkigu. Horregatik, forma sinpleagoak —goiztiarra- goak— aurkitzea beharrezkoa izango zaigu talde nagusien arteko erlazio filogenetikoak inferitzeko gai izan gaitezen.

19.4. AKANTODIOAK

Akantodioak gorputz fusiformeko arrainak ziren, azala elkarrekiko gainjarri gabeko ezkata erronbikoz estalia zutenak. Ezagun den fosilik handiena 2 m-tik gorako luzerakoa zen, baina gehienak 20 cm-tik beherakoak zirela uste da. Lehen formak itsastarrak ziren, antza, baina gero ur gezatako inguruneak ere kolonizatu bide zituzten. Akantodioen aztarna fosilak Siluriarretik Permiarerrainoko sedimentuetan aurkitu dira —zenbaiten ustetan Ordoviziarraren azkenetako arrastoak ere badaude—, baina taldearen aniztasunik handiena Devoniarrean gertatu bide zen. Oso arrain goiztiartzat jotzen dira, eta zenbait autoreen arabera, plakodermo, kondriktie eta osteiktiek ere haietatik eratorriak dirateke. Taldearen kokapen

filogenetiko zehatzak hainbat duda sortzen du oraindik, ordea. Izan ere, agerpen goiztiarrak eta exoeskeletoak plakodermoeekin alderatzera bultzatzen gaitu. Aldiz, aho subterminala izateak, lobulu dorsala nabarmeneko hegats kaudal heterozerkoa izateak, gainjarri gabeko ezkatat izateak eta barailaren oinarriko egiturak kondriktieekin erlazionatzen dituzte. Azkenik, baina, animalien forma lisoak, barne-eskeletoaren osifikazio partzialak, operkulua izateak, eta kranioarekin, barailarekin eta brankiekin erlazio-natutako beste hainbat ezaugarri osteiktieekin erlazionatzen ditu.

Akantodio hitzak «forma arantzaduna» esan nahi du, eta animaliaaren alde dorsalean eta alboetan ageri diren arantza-lerroei zor zaie (19.04 ird.). Izan ere, animaliaaren hegats bakoitza —kaudala izan ezik— alde konduktorean zeukan arantza luze eta sendo baten mugatzen zuen. Honek azal-tolestura bati eutsiko zion ziurrenik. Zenbait fosiletan arantza horiek baino ez dira ezagun, eta beste batzuetan, arantzen oinarrian benetako hegatsen elementu murriz baina argiak beha daitezke. Isats heterozerkoa zuten. Hegats bikoitiak, berriz, ez bi pare, baina hainbat ziren —zazpiraino!—.

Kranioa partzialki osifikatua zuten. Buruko ez-kutu dermikoak, osterak, ostrakodermoeetan ageri zena baino dezentez lirainagoa zen, plaka txikiagoz osatua, eta ez ezkutu zefaliko bakun gisa batasun batean bilduta. Bestalde, bizkarrezurraren osifikazioa oso partziala zen —izatekotan—; notokorda nabarmena animaliaaren hegats kaudalaren lobulu dorsalerantz hedatzen zen, eta gorputzaren euskarri mekaniko nagusia osatzen zuen. Haren gainean eta azpian, ordea, arku neural eta hemal osifikatuen serie batzuk ere behatu dira hainbat kasutan.

19.5. ARRAINEN ARRAKASTA: URETAN BIZITZEAREN ERRONKAK

Erregistro fosilak ez digu oraindik datu garbirik eman arrain barailadunen sorrera eta eboluzio goiztiarra nola gertatu ote ziren jakiteko. Siluriarretik aurrera —eta bereziki Devoniarrean zehar emandako klado-genesi zabalaren ondorioz— ezagun ditugun forma fosil gehienak nahikoa eraldatuak daude arrain barailadun arbasotik, eta oso zaila gertatzen da ezaugarri goiztiarrenak eta eratorriak zeintzuk ziren bereiztea. Garai hartako talde nagusienetako bitatik, gainera, ez da ordezkorik egun, eta beraz, ezin erabil ditzakegu teknika molekularrak, ez enbrioi-garapenaren azterketarik, haien eboluzio goiztiarra inferitzeko. Gauzak horrela, aurkikuntza eta ikerketa paleontologiko berrien zain geratu beharko dugu ornodunen eboluzioan garrantzitsuenetarikoa izandako urratsa —barailaren sorrera— nondik nora gertatu ote zen jakiteko.

Edonola, duela 450 Ma urte inguru jadanik sortuak ziren egungo arrainen aniztasun handiaren erantzule izango ziren bi talde nagusiak: kondriktieak eta osteiktieak, hain zuzen ere; beraiek izango ditugu aztergai hurrengo ataletan. Bi talde hauen arrakasta uretan modurik egokienean moldatzeko asmatzetik etorri da, zalantzarik gabe, talde bakoitzak bide propioak jorratu baditu ere.

Lurraren azaleraren % 69 ura da, eta gehiena itsasoan dago. Eta arrainak itsasoko bazter guztietan bizi dira. Ur kontinentalak, berriz, planeta osoko aintzira, urmael eta ibaiak, ez dira ur-bolumen totalaren % 0,01 xume bat baino gehiago, baina haien aberastasun biologikoa balio horretatik espero genezakeena baino askoz ere handiagoa da. Aintzira eta ibaiak historia geologiko laburrekoak baina habitat-komplexutasun handiko inguruneak ditugu izan, eta



20. Kondriktieak

20.1. SARRERA

Kondriktieen taldean 1.100 espezie bizidun inguru ezagun dira egun, bi talde nagusitan sailkatuak: holozefaloen taldean bildutako itsas katu edo kimerak, batetik, eta elasmobrankio edo selazeoen taldean bildutako marrazoak eta arraiak, bestetik. Zenbait autorek talde biak independenteki sortu zirela proposatu badu ere, irizpide anatomikoek eta molekularrek taldea monofiletikoa dela diote.

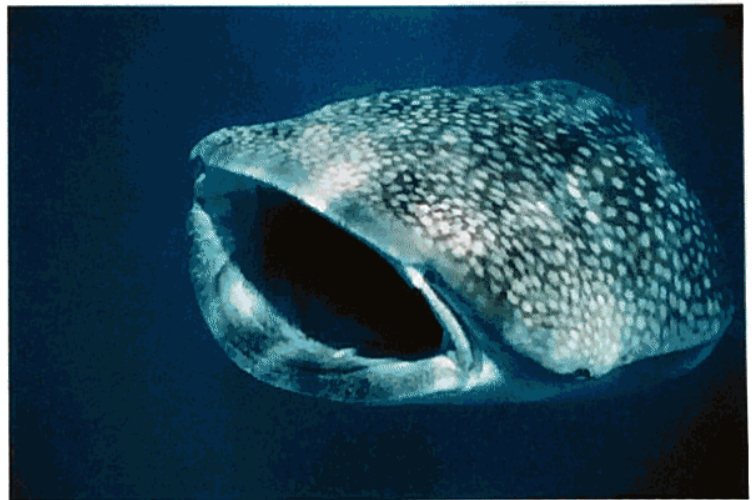
Kondriktieen ezaugarri diagnostiko eztabaidagabea den mineralizazio bereizgarriko endoskeletoaren arrastorik ez da Devoniarra arte ageri; kondriktieen gisako lehen hortzak ere garai hartakoak dira. Edonola, taldearen bereizgarri diren ezkata plakoideoen lehen arrasto fosilak Ordoviziarren erdialdera agertzen zaizkigu (19.02 ird.), eta ondorioz, zenbait paleontologoren arabera garai honetan kokatu beharko genuke kondriktieen sorrera. Lerro berean, datazio molekularrak duela 460 Ma inguru kokatu du kondriktieen lerroa eta osteiktietara eramango zuenaren arteko banaketa —Ordoviziarren erdialdean, alegia—; holozefaloak eta elasmobrankioak «berehala» bereiziko ziren: 60 Ma berandua-go, Devoniarrean, hain zuzen. Garai hartarako, jada, kondriktieena talde anitz eta ugari gisa ageri zaigu jatorri itsastarreko sedimentuetan, agnatu, aktinopterigio, akantodio eta plakodermoeekin batera.

Filogenia klasikoak sarritan horrela ondorioztatu badu ere, kondriktieak hezurrezko ezkutuak zeuzkaten ostrakodermo edo plakodermoen gisako arrainetatik eratorri zirela adierazten duen froga garbirik ez dago, eta arbasoen izaera zehatza ezezaguna zaigu.

Devoniarreko lehen kondriktie ezagunak karniboroak ziren noski —gaurko formak bezalaxe—, baina haien hortz kamutsek iradokitzen dutenez, behe-mailako harrapakariak ziratekeen baraila-ertz zorrotz zulatzailez armatutako artrodiroak bezalako predatzaile garaien aldean. Lehen kondriktie hauen kladogenesiak aurrera egin zuen Karboniferoan zehar, Permiarraren bukaerako iraungipen izugarria gertatu arte. Osteon, lehen kondriktie haien oinordekoek bigarren erradiazio nagusi bat izan zuten Jurasikoan, eta bertatik eratorriek ia gaurdaino iraun dutela esan daiteke. Garai hartan banandu ziren egungo

marrazoetara eramango zuen pleurotrematuen lerroa, eta arraia, baztanga eta tramanak —besteak beste— emango zituen hipotrematuena.

Egungo formen artean ia denak itsastarrak ditugu, eta 25 bat espezie soilik dira ur gezatakoak. Bestalde, zetazeoak salbu, egungo ornodunen arteko handienak dira marrazoak: *Rhincodon typus* baleamarrazoa 15 m-tik gorako luzera izatera hel daiteke (20.01 ird.).

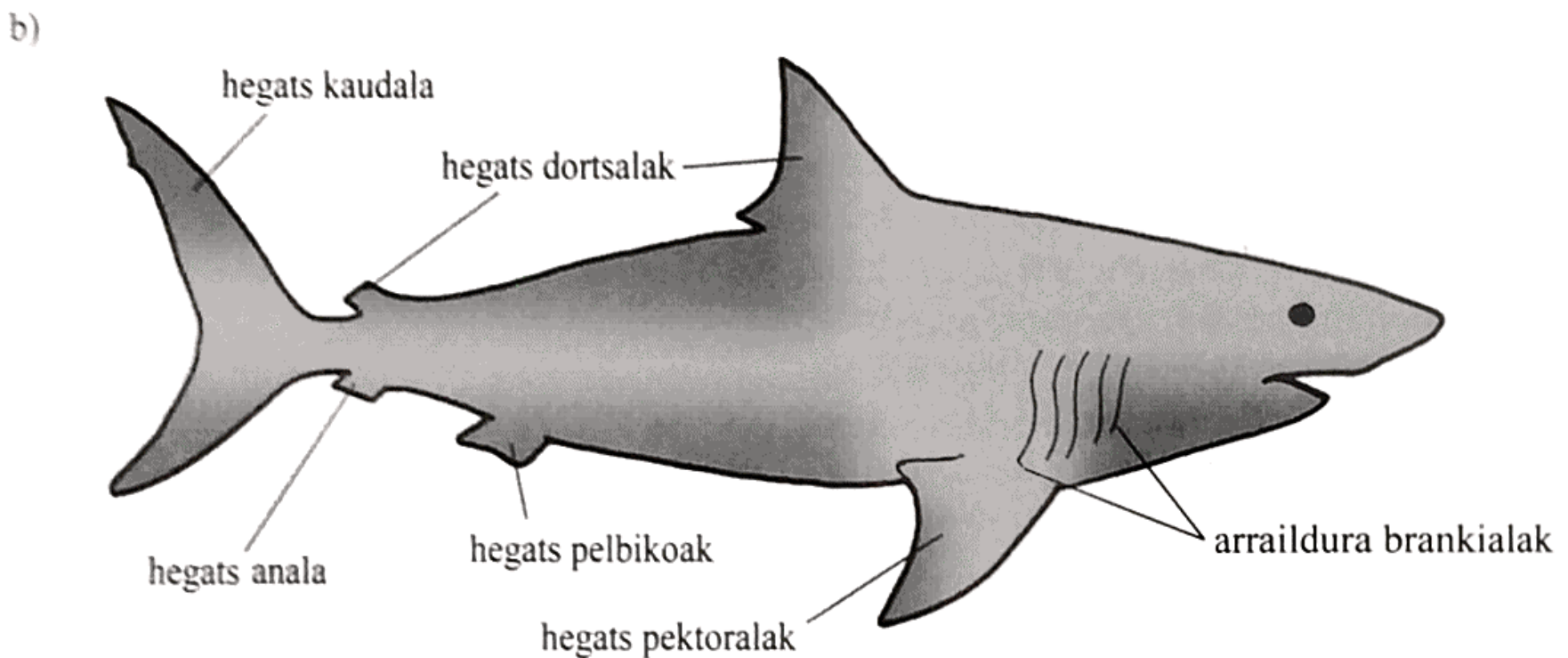
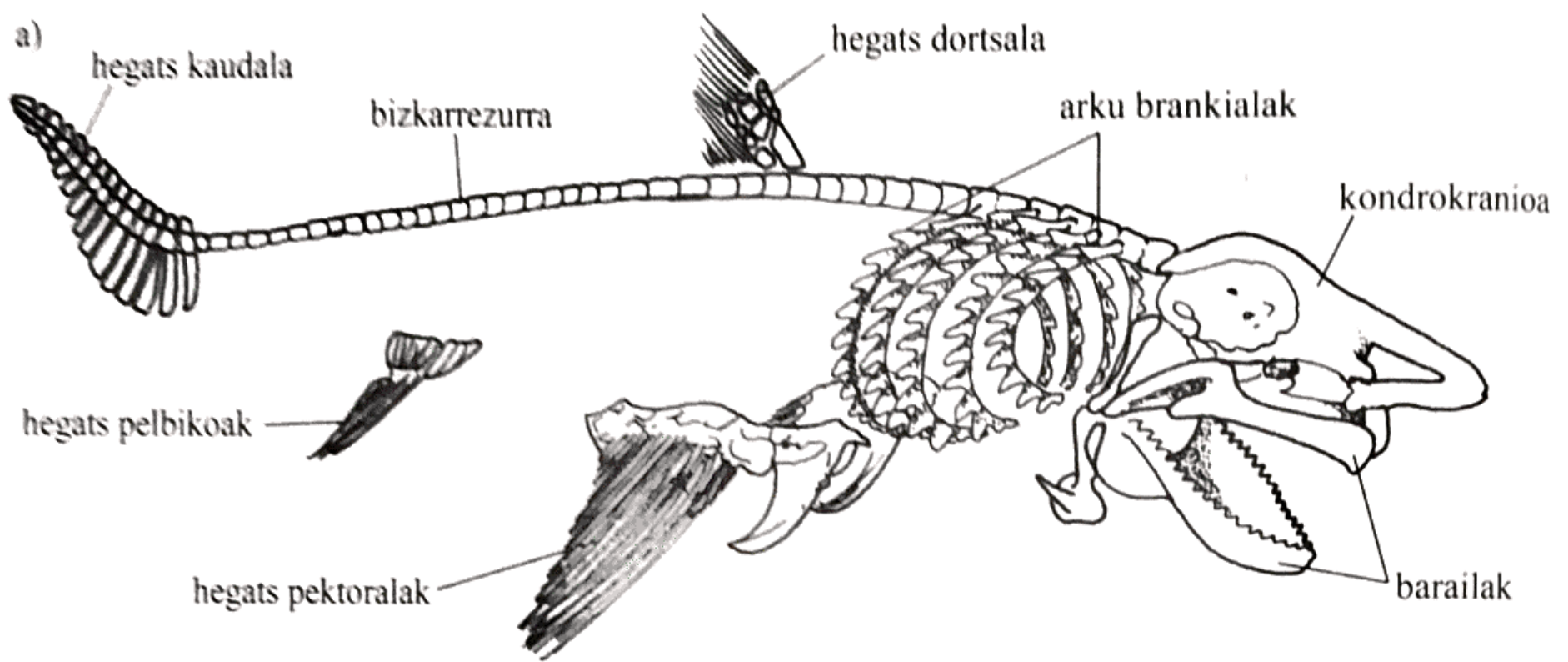


20.01. *Rhincodon typus* baleamarrazoa, egungo kondriktierik handiena, itsaso tropikaletako espezie iragazlea da (Kelvin Aitken / ANTPhoto.com).

20.2. EZAUGARRI OROKORRAK

Irizpide morfologikoek bat egiten dute molekularrekin kondriktieak talde monofiletiko gisa interpretatzerakoan, holozefaloek eta elasmobrankioek hainbat ezaugarri eratorri partekatzen baitituzte —sinapomorfia—:

1. Eskeletoa kartilagozkoa izaten dute, osifikaziorik gabea, baina zenbait eskualdetan kaltzio eta fosforozko mineralizazio teseladun bereizgarria duena.
2. Barne-ernalketa izaten dute, eta hau errazteko, arrek erradio eraldatuak dituzte hegats pelbikoe-tan: pterigopodoak.
3. Kondrokranioa entzefaloa eta zentzumen-organoen kapsulak biltzen dituen kutxa sinplea da; osatzen duten elementuen artean ez da lotura sendorik izaten.
4. Hegatsen azalera nagusia jatorri dermikoa duten kartilagozko erradio bigunez eusten da: zeratotrikoak.



20.02. Marrazo baten kartilagozko eskeletoa (a), eta kanpo-anatomia (b) (AJ).

5. Hegatsak tribasikoak dira: hiruna elementu eskeletiko dituzte oinarrian.
6. Hortz akrodontoak eta polifiodontoak dituzte.
7. Ezkata plakoideoak dituzte.

Kondriktie izenak dioen bezala —«kartilagozko arrainak»—, arrain hauen eskeletoa kartilagozkoa da (20.02a eta 20.03 ird.): kondrozitoak biltzen dituen eta perikordio fibrosoak inguratutako matrize estrazelularraz osatua dago; ez dute hezurrezko eskeleto-

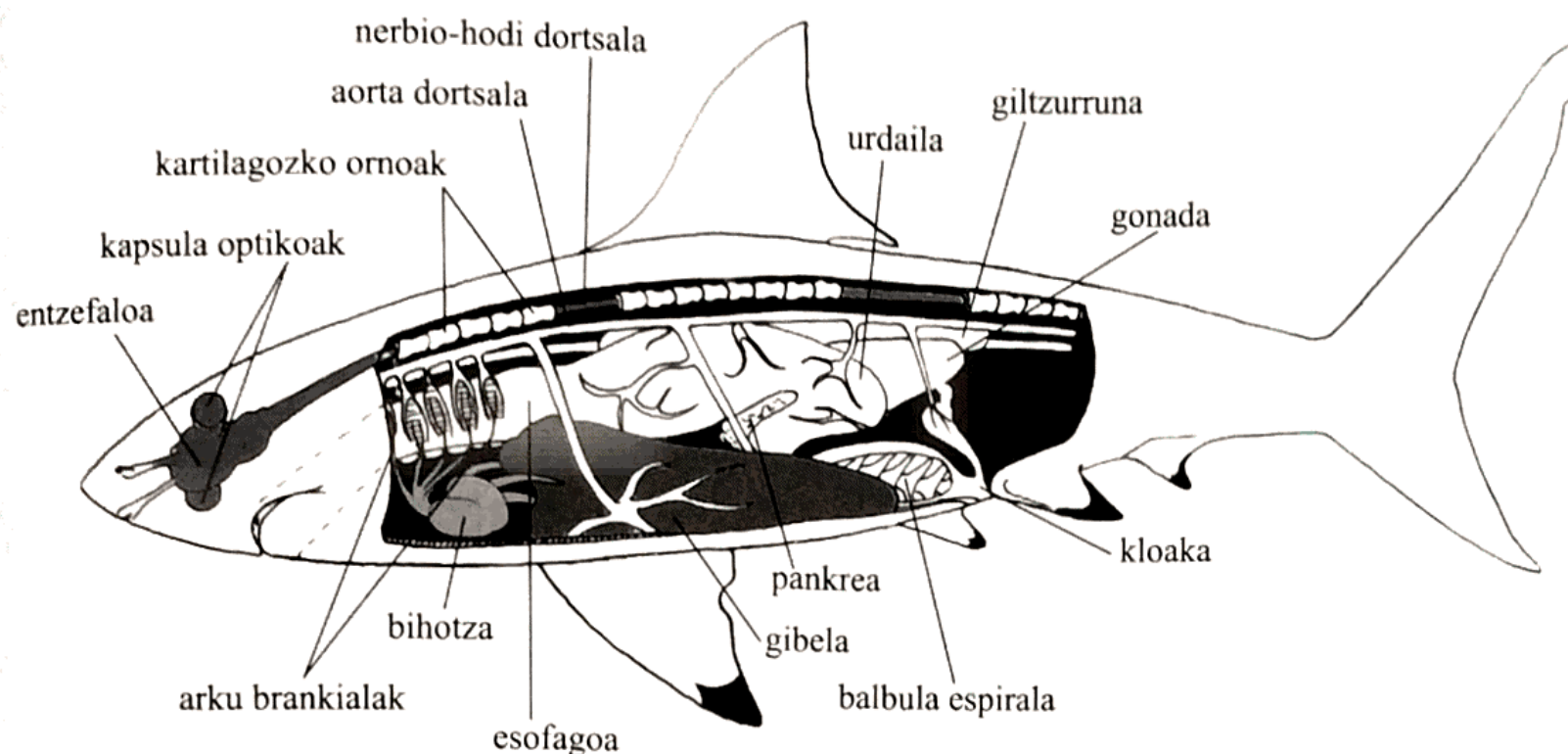
rik, beraz. Hezurak ornodun agnatuetan jadanik ageri ziren, ordea —ostrakodermoetan—, eta ondorioz, berantiaragoak diratekeen kondriktieetan ageri ez izana fenomeno sekundario —eta beraz, eratorri— gisa ulertu behar dugu.

Alabaina, barailetan eta ornoak osatzen dituzten kartilagoetan, kondriktieek kaltzio fosfatozko —hidroxiapatitozko— kristalen mineralizazioak izan ditzakete, mineralizazio «teseladun» gisa ezagun direnak. Mineralizazio teseladunak perikondrioak biltzen duten kaltzifikazio prismatiko eta globular bereizgarriak izaten dira, eta orno eta barailen gogortzea dakarte beti ere, baina ez dute eskeletoa hezurrezkoa bezain astuna egiten. Gainera, kondriktie gehienek ornoetako zentroetan areola-kaltzifikazio gehigarria ageri da, orno-gorputzen barnerantz eraztunetan hedatzen dena, eta ornoen sendotzea dakarrena. Eskeletoaren mineralizazio-eredu honek garrantzi handia izango du kondriktieen arrakasta ebolutiboari begira, batez ere lokomozioa eta flotagarritasuna baldintzatzen dituen neurrian.

Oro har kondriktieek gorputz fusiformea dute (20.02b ird.). Forma goiztiarretan notokordak iraun



20.03. Arraza baten kartilagozko eskeletoa (JRA).



20.04. Marrazo baten barne-anatomia, digestio-sistema, zirkulazio-sistema, eta nerbio-sistemaren zenbait elementu agerian dituela (AJ).

egiten du heldutan ere, baina forma modernoetan kartilagozko ornoak soilik ageri dira bere orde. Kranio-kutxa handia izan ohi dute, baino arestian aipatu bezala, elementuen arteko jostura nabarmenik gabea. Eskeleto esplaknikoa eta eskeleto apendikularra ondo garatuta dauzkate, eta azken hau gerriz hornitua izaten da. Hegats pectoral eta pelbiko bikoitiak dauzkate, gehienetan bina hegats dorsal triangeluar bakoiti, eta hegats kaudal heterozerkoa (itsas katuetan difizerkoa izaten bada ere).

Kondriktieen digestio-sistema sinplea izaten da, gehienetan «J» itxurako urdaila eta balbula espiralez osatutako hestea duena (20.4 ird.). Organo gehigarri gisa gibela, behazun-xixkua eta pankrea dauzkate. Zirkulazio-sistema ere sinplea da: zirkuitu bakarrekoa, hainbat brankia-arkuz osatua, eta hurrenez hurreneko lau ganbarako bihotza duena (ikus 12. atala). Arnasketarako 5-7 brankia pare dauzkate, septu interbrankialez bananduak. Gainera, jatorrizko lehen arraildura brankiala eraldatuta ageri da, eta zenbait espezetan espirakulua osatzen du, hots, animalaren buruaren atzealdean dortsolateralki zabalitzen den irekigunea, animaliak ahoa hondoan ezarrita duenean arnas hartzeko erabiliko duena. Giltzurrun mesonefrikoa dute, eta haien odola isosmotikoa da itsas urarekiko, edota hiperosmotiko samarra, odolatan kontzentrazio handian metatzen dituzten urea eta trimetilamina oxidoari esker (ikus 14. atala). Entzefalo konplexua dute, eta bertan bi usaimen-lobulu, bi hemisferio zerebral, bi ikusmen-lobulu, zerebeloa, muin oblongoa, eta 10 pare nerbio kranial dituzte. Zentzumen-organoak ere ondo garatuak dituzte, batez ere usaimena, bibrazioen detekzioa —albo-lerroa—, eta elektrorrezeptoreak.

20.3. KONDRIKTIEEN MOLDAERAK

Taldearen arrakasta ebolutiboa zenbait moldaeren konbinaziotik etorria dela ulertzen da: besteak beste, flotazioa eta lokomozioa, arnasketa, tegumentuaren estalkia, moldaera trofikoak, zentzumen-organoak, osmorregulazioa eta ugalketa.

20.3.1. Flotazioa eta lokomozioa

Kondriktieek ez dute birikarik, ez igeri-puxikarik. Gainerako arrainak bezala, orde, hauek ere itsasoko ura baino dentsuagoak dira, eta beraz, hondoratzeko joera dute jatorriz. Arazo hau txikiagoa izaten da arraien eta itsas katuen kasuan, hauetariko gehienak hondoan edo honen inguruan bizi baitira, baina ur zabaletako espezie igerilariak moldaera bereziak garatu behar izan dituzte hondoratzeko joera horri aurka egiteko. Hauen artean aipagarrienak honakoak ditugu: kartilagozko eskeletoa bera —hezurrezkoa baino askoz ere dentsitate txikiagokoa dena ($1,1 \text{ g/cm}^3$ vs 2 hezurretan)—, gantz lirainez osatutako gibel handia, eta isats heterozerkoak, hegats pectoral bereziek eta gorputzaren formak eragindako altxatze-indarra. Izan ere, kondriktieek gorputz osoaren batez besteko dentsitatea murriztea lortu dute birika edo gas-puxiken beharrik gabe, eta gainera, gorputz-eredu eta lokomozio hidrodinamiko bikainak garatu dituzte flotagarritasunaren kontrolerako.

Marrazo edo arraia gehien gorputzaren formari begiratu ezkerantz dugunez, plano sagitalan duten soslaia dela-eta, animalia igerian doanean urak alde dortsaletik pasatzeko behar duen denbora handiagoa izango da alde bentraltetik pasatzeko behar-