

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

**ΠΑΛΑΙΟΝΤΟΛΟΓΙΑ ΣΠΟΝΔΥΛΩΤΩΝ
ΣΠΟΝΔΥΛΩΤΑ 1^ο ΜΕΡΟΣ**

**Η θέση των Σπονδυλωτών στο ζωικό βασίλειο
Γενικά χαρακτηριστικά των Χορδωτών
Χορδωτά και Ασπόνδυλα
Πρωτοχορδωτά και Σπονδυλωτά**

**Δρ Σωκράτης Ρουσιάκης
Επίκουρος Καθηγητής**

Η ΘΕΣΗ ΤΩΝ ΣΠΟΝΔΥΛΩΤΩΝ ΣΤΟ ΖΩΙΚΟ ΒΑΣΙΛΕΙΟ

Βασίλειο: **Animalia** (Ζώα)

Υποβασίλειο: **Eumetazoa** (Ευμετάζωα)

Υπέρφυλο: **Deuterostomia** (Δευτεροστόμια)

Φύλο: **Hemichordata** (Ημιχορδωτά)

Φύλο: **Echinodermata** (Εχινόδερμα)

Φύλο: **Chordata** (Χορδωτά)

Υπόφυλο: **Vertebrata** ή **Craniata** (Σπονδυλωτά ή Κρανιωτά)

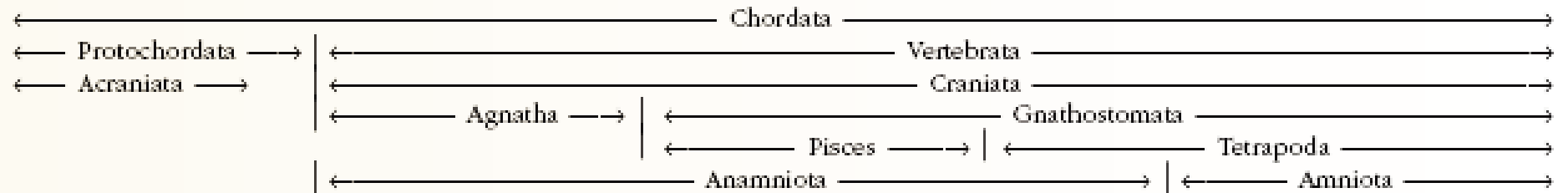
Υπόφυλο: **Cephalochordata** (Κεφαλοχορδωτά)

Υπόφυλο: **Tunicata** (Urochordata)

TABLE 25.1

Traditional Divisions of the Phylum Chordata

Urochordata (tunicates)	Cephalo- chordata (lancelets)	Myxini (hagfishes)	Cephalo- spidomorphi (lampreys)	Chondrich- thyes (sharks)	Osteichthyes (bony fishes)	Amphibia (amphibians)	Reptilia (reptiles)	Aves (birds)	Mammalia (mammals)
----------------------------	-------------------------------------	-----------------------	---------------------------------------	---------------------------------	-------------------------------	--------------------------	------------------------	-----------------	-----------------------



ΓΕΝΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΩΝ ΧΟΡΔΩΤΩΝ

Τα χορδωτά διαθέτουν τέσσερα βασικά χαρακτηριστικά που τα ξεχωρίζουν από τα άλλα φύλλα:

- 1) **Νωτιαία χορδή.**
- 2) **Ραχιαίο κοίλο νευρικό σχοινίο.**
- 3) **Φαρυγγικές σχισμές (φαρυγγοτρήματα).**
- 4) **Μεταεδρική ουρά.**

Επιπλέον τα χορδωτά χαρακτηρίζονται από **αμφίπλευρη συμμετρία**, και **μεταμέρεια μυών**. Αυτοί όμως οι χαρακτήρες δεν αποτελούν αποκλειστικά χαρακτηριστικά των χορδωτών.

ΣΥΝΟΜΟΤΑΞΙΑ (Ή ΦΥΛΟ) CHORDATA (ΧΟΡΔΩΤΑ)

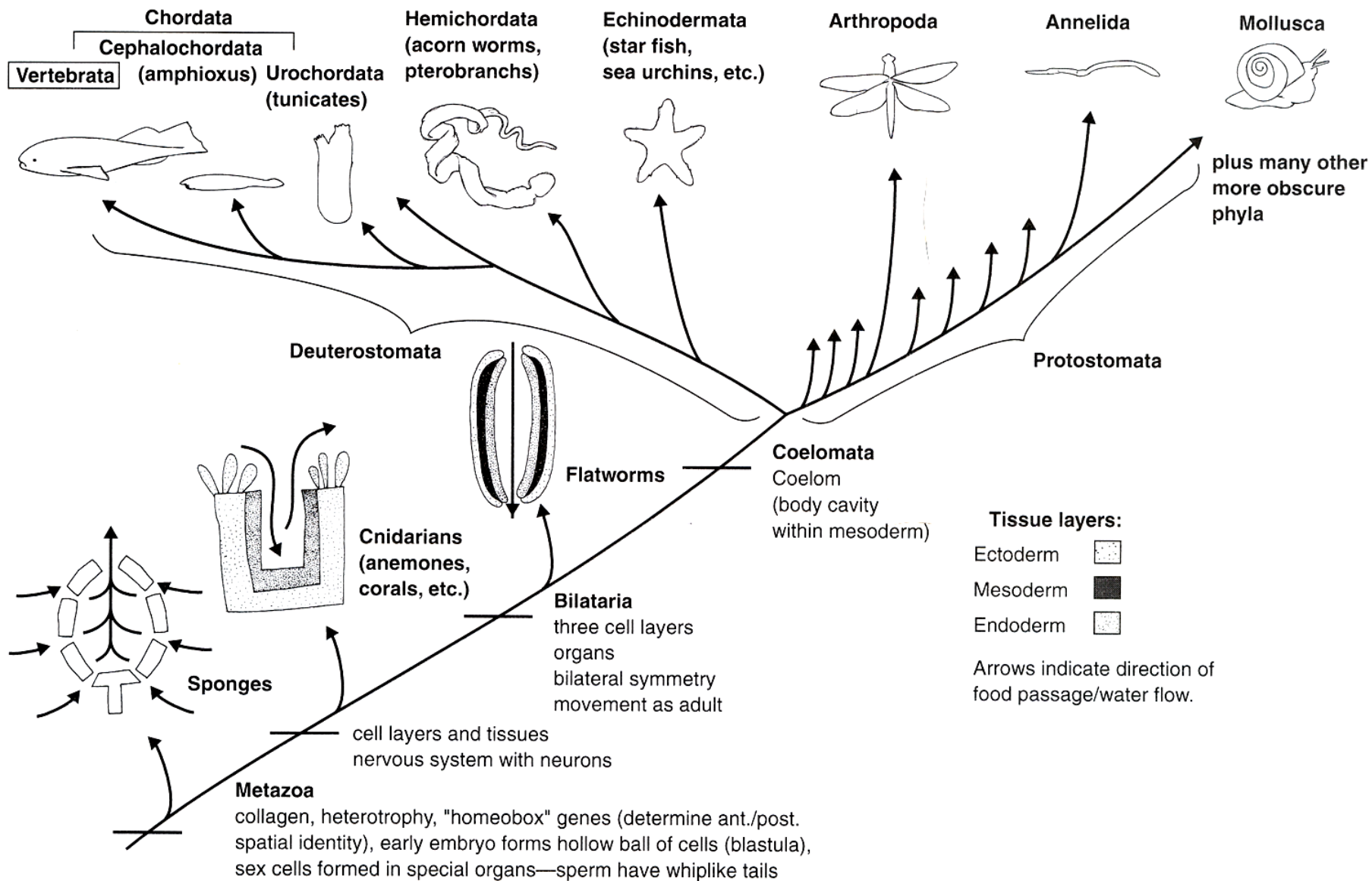
ΓΕΝΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ ΤΩΝ ΧΟΡΔΩΤΩΝ

Τα χορδωτά μαζί με τα εχινόδερμα και τα ημιχορδωτά (και ορισμένα άλλα μικρότερα φύλα) ανήκουν στα δευτεροστόμια. Διαθέτουν με αυτά τα φύλα πολλές εμβρυολογικές ομοιότητες οι οποίες υποδηλώνουν προέλευση από έναν κοινό πρόγονο.

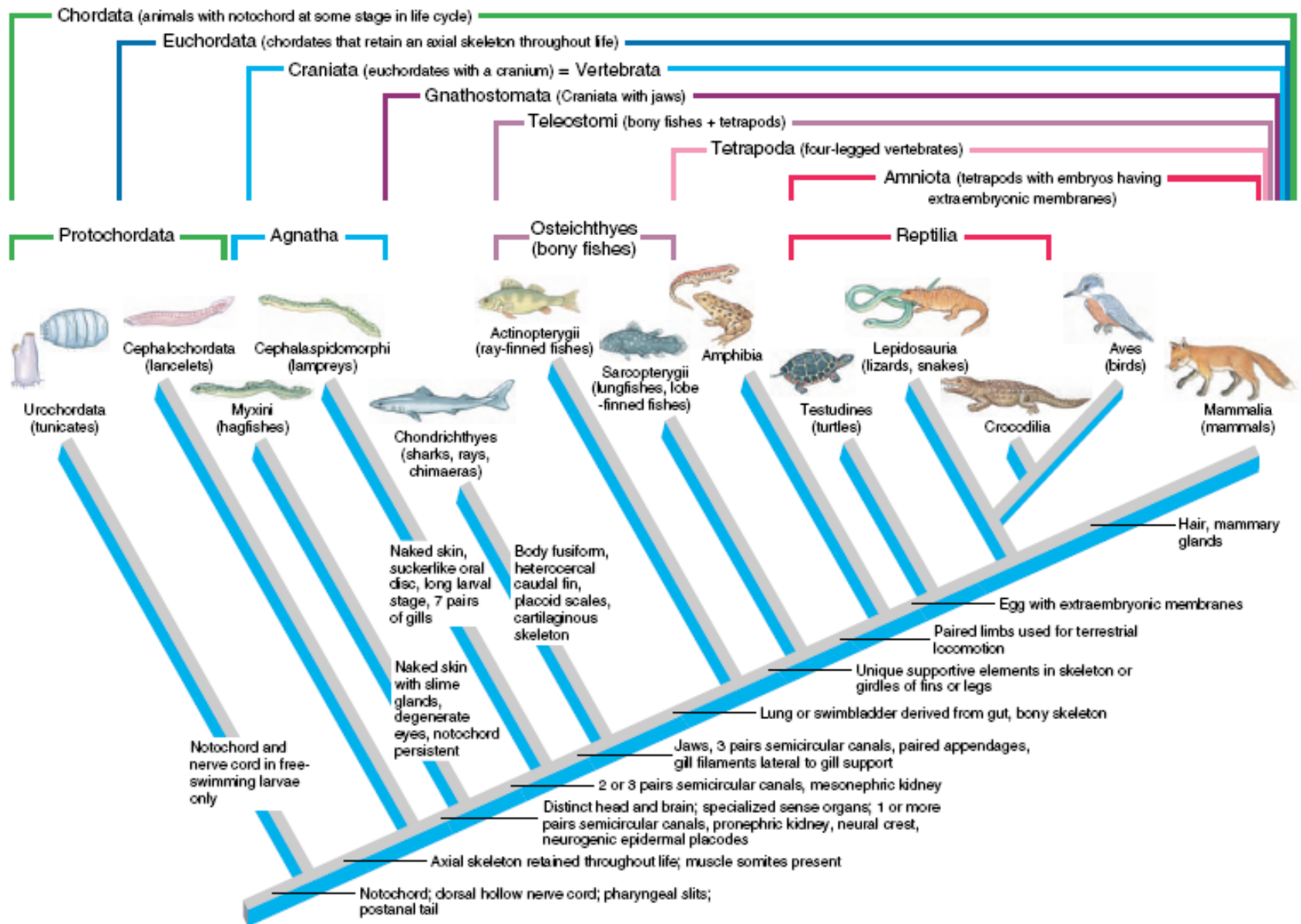
Σήμερα, στενότεροι ασπόνδυλοι συγγενείς των χορδωτών θεωρούνται τα εχινόδερμα.

Αν και έχουν διατυπωθεί διάφορες απόψεις για την προέλευση των χορδωτών από ασπόνδυλα, η πλέον ικανοποιητική είναι η **θεωρία του Garstang** που διατυπώθηκε το 1928.

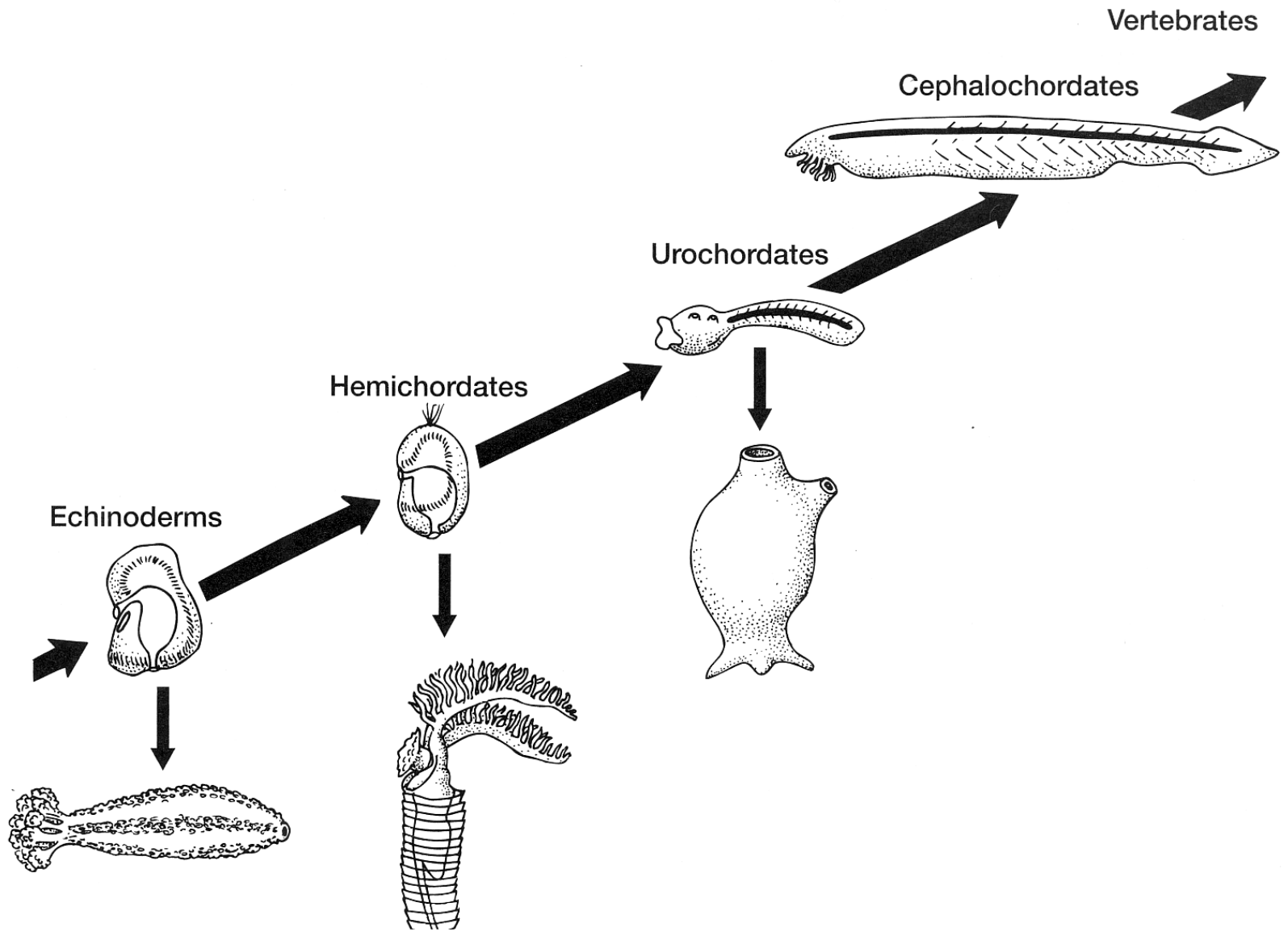
Σύμφωνα με αυτήν, προνύμφες εχينوδέρμων απέτυχαν να μεταμορφωθούν αλλά έγιναν αναπαραγωγικά ώριμες έτσι ώστε διατηρήθηκαν χαρακτηριστικά προνυμφικού σταδίου στο ώριμο άτομο (**παιδομόρφωση**) οδηγώντας στην εξέλιξη των ημιχορδωτών. Σύμφωνα με τον Garstang με παρόμοιες διαδικασίες εξελίχθηκαν από τα ημιχορδωτά τα ουροχορδωτά και από τα ουροχορδωτά τα πρώτα σπονδυλωτά.



Η θέση των χορδωτών σε σχέση με τα άλλα ζώα. Κατά Kardong (1995)

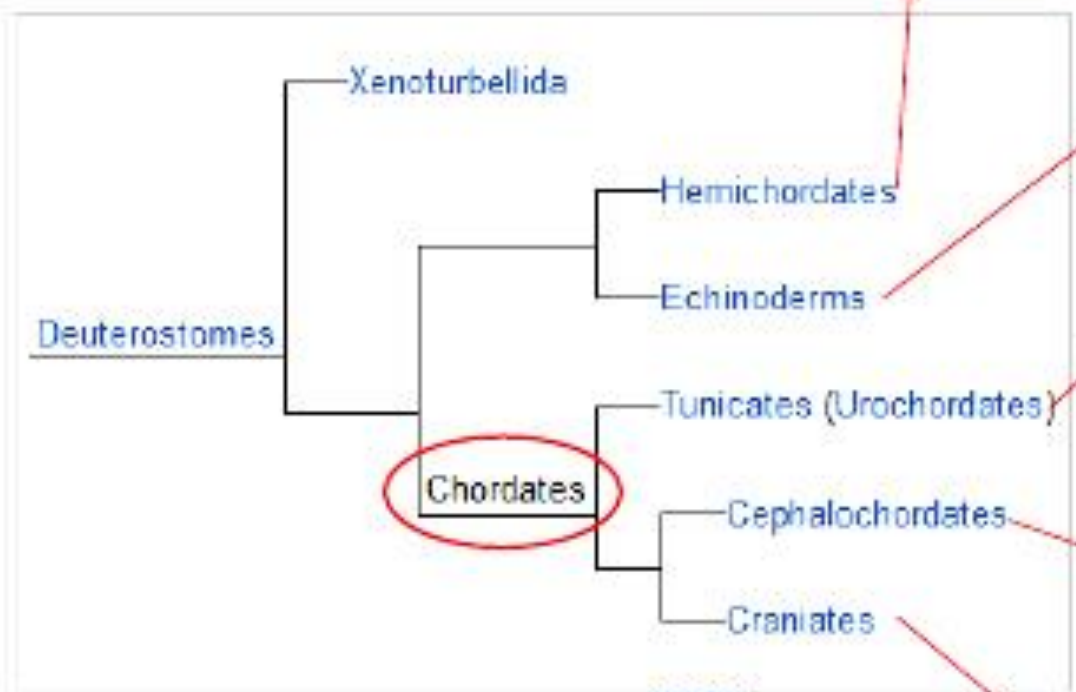


Κλαδόγραμμα των αρτίγωνων χορδωτών. Οι κάτω αγκύλες του άνω τμήματος υποδηλώνουν την παραδοσιακή ταξινόμηση.



Απλοποιημένη σχηματική απεικόνιση της θεωρίας του Garstang για την προέλευση των χορδωτών και σπονδυλωτών από τα εχινόδερμα. Κατά Kardong (1995)

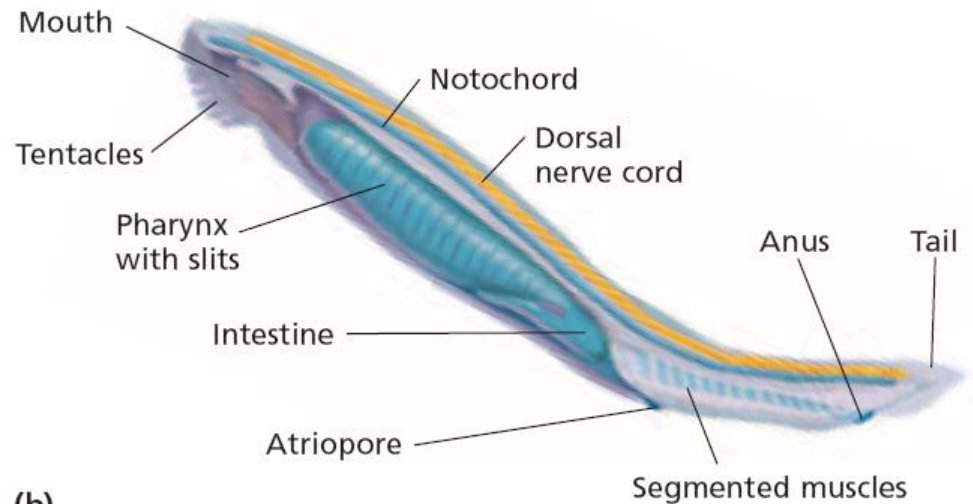
ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΕΣ ΣΧΕΣΕΙΣ ΔΕΥΤΕΡΟΣΤΟΜΩΝ



A consensus family tree of the chordates [3][20]

Υπόφυλο CΕΡΗΑΛΟΧΟRDATA (ΚΕΦΑΛΟΧΟΡΔΩΤΑ)

Τα **Κεφαλοχορδωτά** είναι θαλάσσιοι οργανισμοί μήκους 5-7 cm. Διαθέτουν και τους τέσσερεις χαρακτήρες των χορδωτών σε ολόκληρη τη ζωή τους.



(b)

Το αρτίγονο κεφαλοχορδωτό *Branchiostoma lanceolatum* (γνωστό ως αμφίοξος) ζει με το μεγαλύτερο τμήμα του σώματός του βυθισμένο στον θαλάσσιο πυθμένα, σε παράκτιες περιοχές.

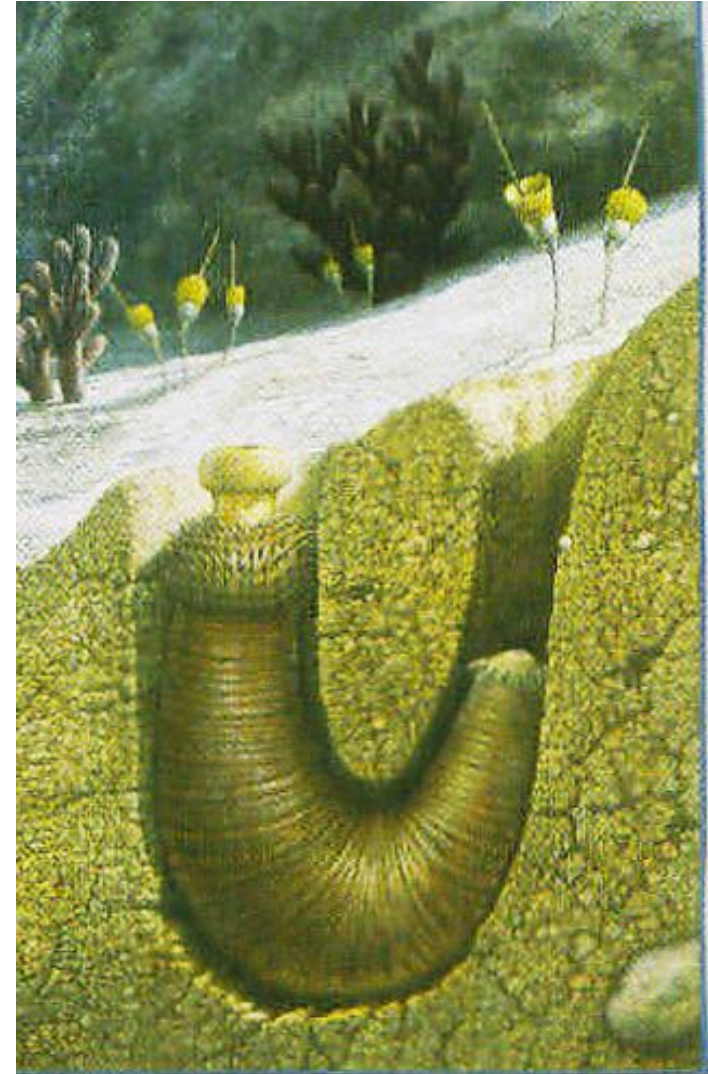
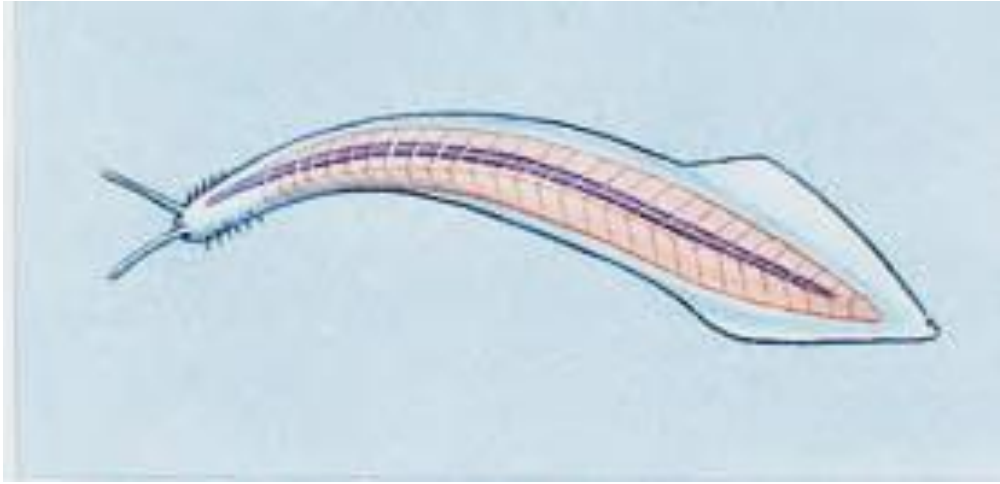
Πολλοί ζωολόγοι θεωρούν τον αμφίοξο ως τον αρτίγονο εκπρόσωπο του κοινού προγόνου κεφαλοχορδωτών και χορδωτών.



Pikaia: το αρχαιότερο γνωστό κεφαλοχορδωτό

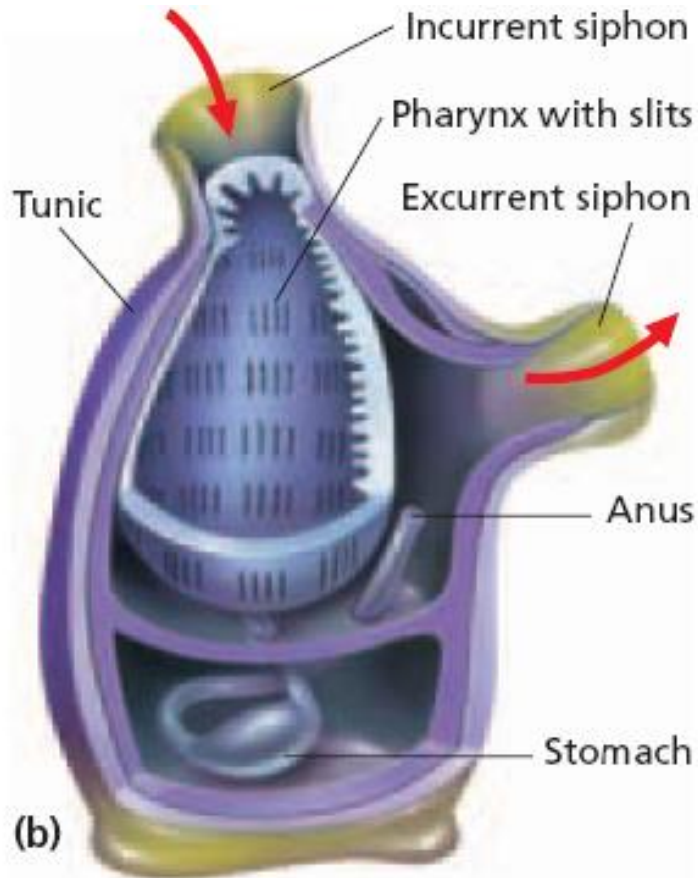
Pikaia gracilens

Μέσο Κάμβριο, περίπου 530 εκατ. έτη (Burgess Shale, Καναδάς)

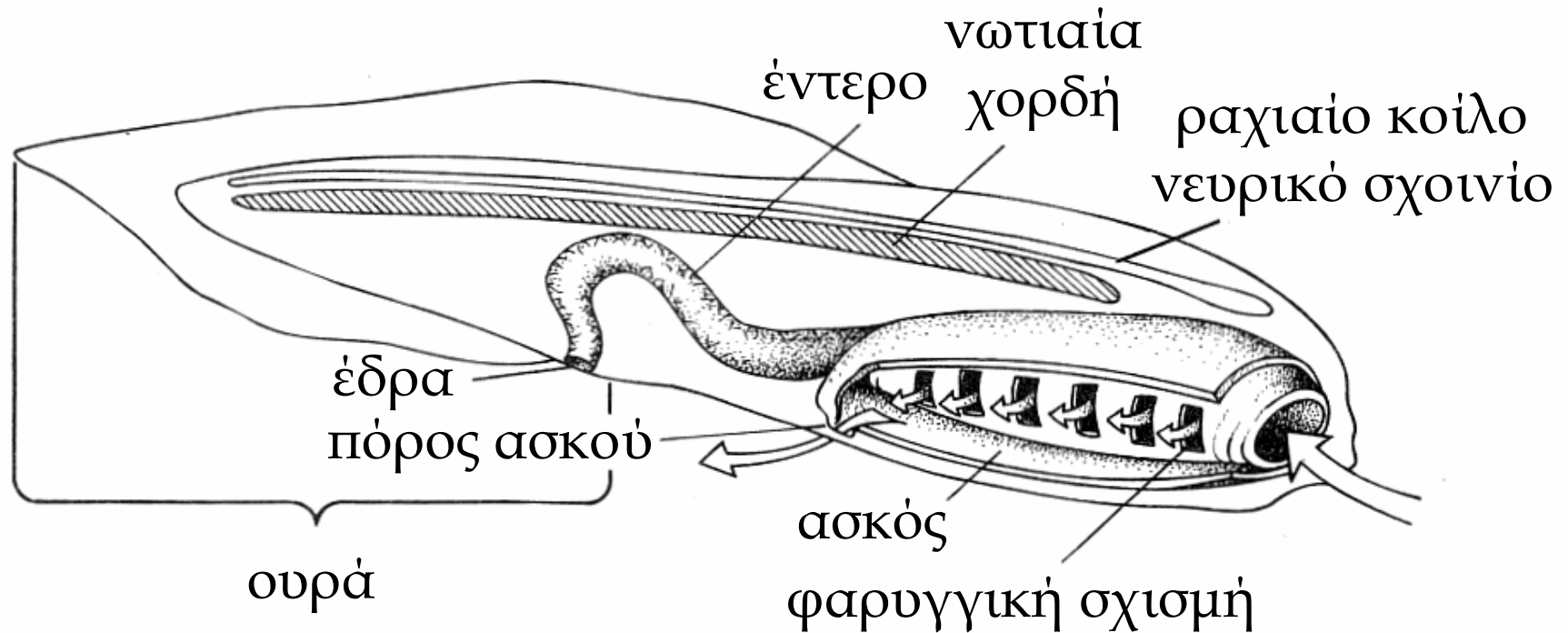


Υπόφυλο UROCHORDATA (ΟΥΡΟΧΟΡΔΩΤΑ ή ΧΙΤΙΝΟΖΩΑ)

Τα **Ουροχορδωτά** είναι θαλάσσιοι οργανισμοί. Αν και ως προνύμφες διαθέτουν όλα τα χαρακτηριστικά των χορδωτών, ως ενήλικα άτομα διατηρούν μόνο τις φαρυγγικές σχισμές.



Το αρτίγονο ουροχορδωτό *Polycarpa aurata* ζει στη θάλασσα προσκολλημένο σε κάποιο υπόβαθρο διηθώντας το νερό.



Πρότυπο οργάνωσης χορδωτού. Το νερό εισέρχεται από το στόμα, διέρχεται από το φάρυγγα και εξέρχεται από της φαρυγγικές σχισμές. Σε πολλά κατώτερα χορδωτά, το νερό που εξέρχεται από τις φαρυγγικές σχισμές εισέρχεται σε έναν ασκό που περιβάλλει το φάρυγγα και εξέρχεται από έναν πόρο αυτού του ασκού. Κατά Kardong (1995).

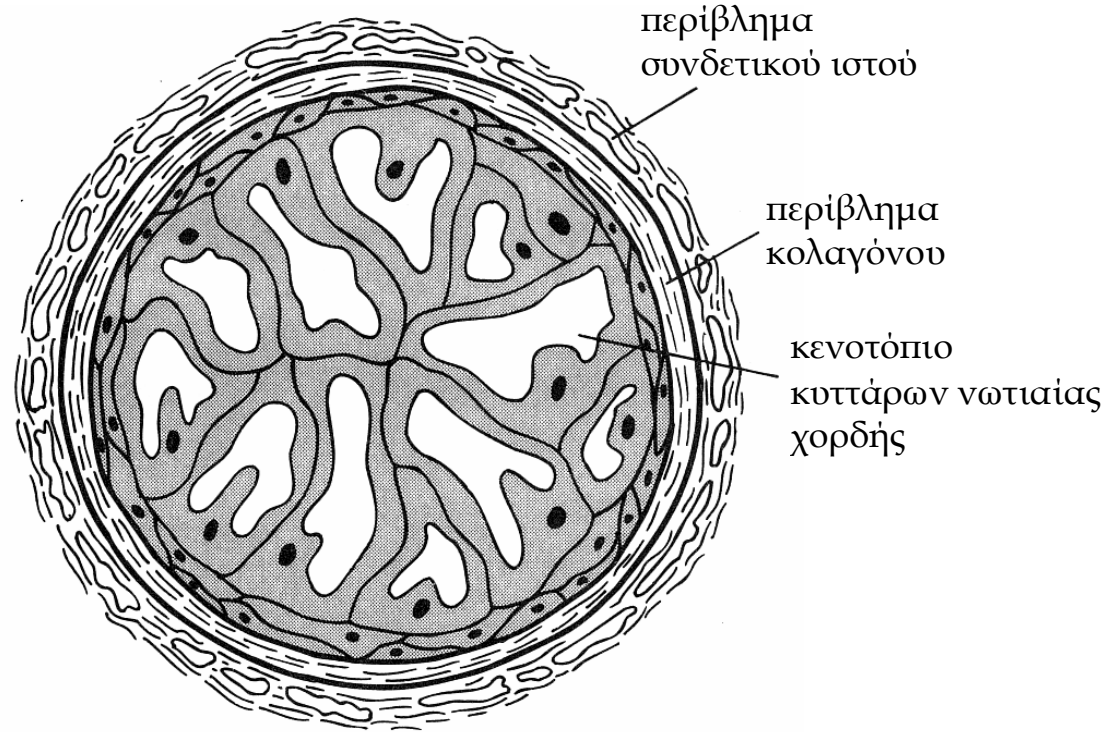
Το **ραχιαίο κοίλο νευρικό σχοινίο** έχει εξωδερμική προέλευση όπως σε όλα τα ζώα, αλλά στα χορδωτά σχηματίζεται μέσω διακριτής εμβρυϊκής διαδικασίας. Πρόκειται για μια δομή που βρίσκεται ραχιαίως της νωτιαίας χορδής και της οποίας το εσωτερικό είναι κοίλο και πλήρες υγρών. Δεν είναι γνωστό γιατί είναι κοίλο αλλά κάτι τέτοιο παρατηρείται μόνο στα χορδωτά.

Οι **φαρυγγικές σχισμές** είναι ανοίγματα στα τοιχώματα του φάρυγγα, του τμήματος δηλαδή του πεπτικού συστήματος που είναι πίσω από το στόμα. Σε όλα τα χορδωτά, σε κάποιο οντογενετικό στάδιο υπάρχει φάρυγγας και φαρυγγικές σχισμές. Μπορεί να διατηρούνται και στο ενήλικο στάδιο ή να εξαφανίζονται μετά το εμβρυϊκό στάδιο.

Όταν πρωτοεξελίχθηκαν οι φαρυγγικές σχισμές πιστεύεται ότι χρησίμευαν στη τροφική λειτουργία, σε πρωτόγονα χορδωτά που τρέφονταν διηθώντας μικροοργανισμούς από το νερό. Αργότερα, όταν γύρω από τα τοιχώματα των φαρυγγικών σχισμών εξελίχθηκαν βράγχια θεωρείται ότι συνέβαλαν στην αναπνευστική λειτουργία.

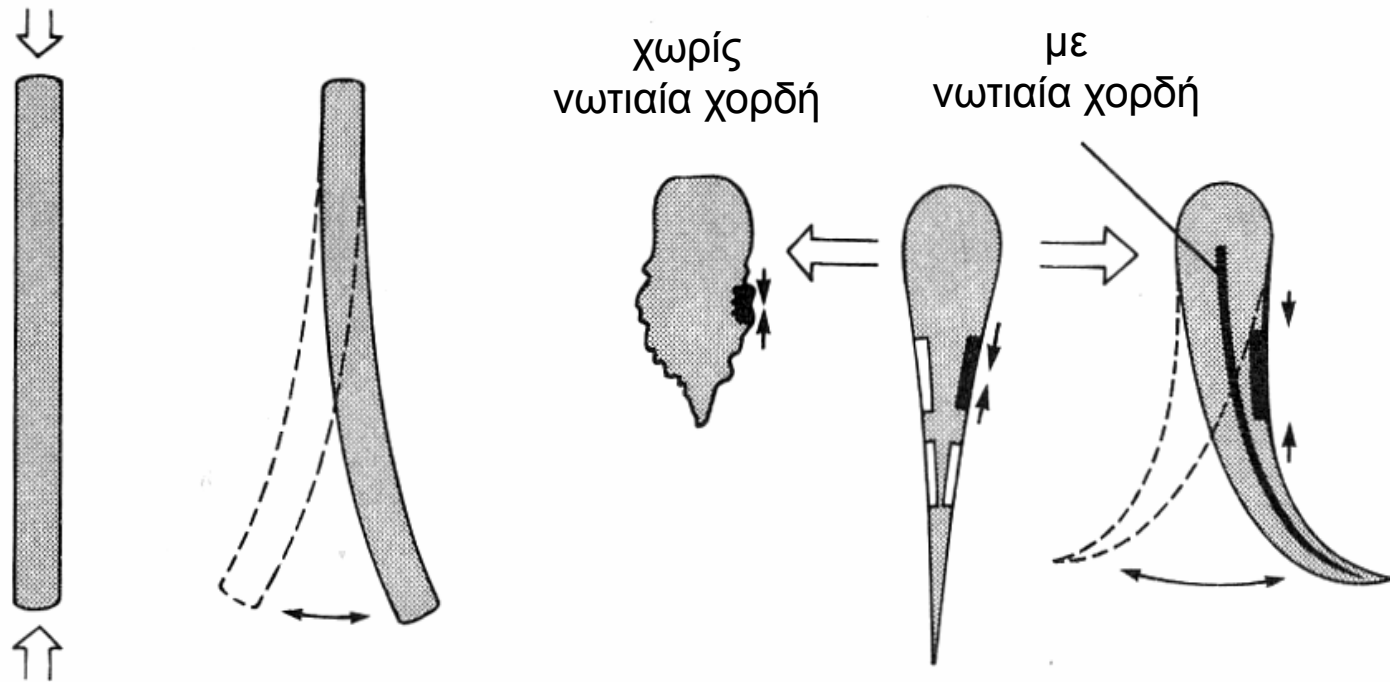
Η **μεταεδρική ουρά** είναι μια επιμήκυνση του σώματος πίσω από την έδρα. Στην ουρά επεκτείνεται επίσης και η νωτιαία χορδή καθώς και η μυϊκή μεταμέρεια που χαρακτηρίζει και τον κορμό των χορδωτών. Ο ρόλος της ουράς θεωρείται ιδιαίτερος σημαντικός κατά την κολύμβηση.

Εγκάρσια τομή νωτιαίας χορδής
γυρίνου βατράχου, απλοποιημένη
σηματική απεικόνιση. Κατά Kardong
(1995).



Η **νωτιαία χορδή** βρίσκεται ραχιαίως σε σχέση με τη σπλαχνική κοιλότητα αλλά κοιλιακώς σε σχέση με το κεντρικό νευρικό σύστημα. **Το φύλο Chordata οφείλει την ονομασία του σε αυτήν τη δομή.**

Η **νωτιαία χορδή** αποτελεί τον **βασικό ενδοσκελετό σε πολλές ομάδες χορδωτών**. Σε πιο εξελιγμένες μορφές χορδωτών, όπως τα σπονδυλωτά, η νωτιαία χορδή αντικαθίσταται από τη σπονδυλική στήλη. Ακόμη όμως και σε αυτές τις περιπτώσεις, **νωτιαία χορδή υπάρχει πάντα σε κάποιο εμβρυϊκό στάδιο**. Στα ενήλικα θηλαστικά υπάρχει ως υπολειμματική δομή εντός των μεσοσπονδύλιων δίσκων με τη μορφή του πηκτοειδούς πυρήνα (*nucleus pulposus*).



Η νωτιαία χορδή αποτελεί ουσιαστικά ένα **υδροστατικό όργανο** με ελαστικές ιδιότητες. Αν και **ανθίσταται στην αξονική συμπίεση** είναι ιδιαίτερα **εύκαμπτη στις πλευρικές τάσεις**. Η ύπαρξη νωτιαίας χορδής σε έναν οργανισμό αποτρέπει τη συρρίκνωση του σώματος λόγω των μυϊκών τάσεων και αντιθέτως έχει ως αποτέλεσμα την κατ' εναλλαγή κάμψη του σώματος. Κατά Kardong (1995).

ΥΠΟΦΥΛΟ VERTEBRATA (ΣΠΟΝΔΥΛΩΤΑ)

Τα σπονδυλωτά χαρακτηρίζονται από δύο καινοτομίες:

την ύπαρξη **σπονδυλικής στήλης** δομημένης από σειριακά διατεταγμένους σπονδύλους, και
την ύπαρξη **κρανίου**.

Αν και η ονομασία σπονδυλωτά οφείλεται στην σπονδυλική στήλη, ορισμένες ομάδες σπονδυλωτών δεν διαθέτουν σπονδυλική στήλη. Αντιθέτως **κρανίο** (μια οστέινη, χόνδρινη ή ινώδη δομή που περιβάλλει τον εγκέφαλο) διαθέτουν όλα τα σπονδυλωτά. Για αυτό το λόγο ορισμένοι ερευνητές προτιμούν τη χρήση του παλαιότερου όρου **Craniata** για αυτό το υπόφυλο.

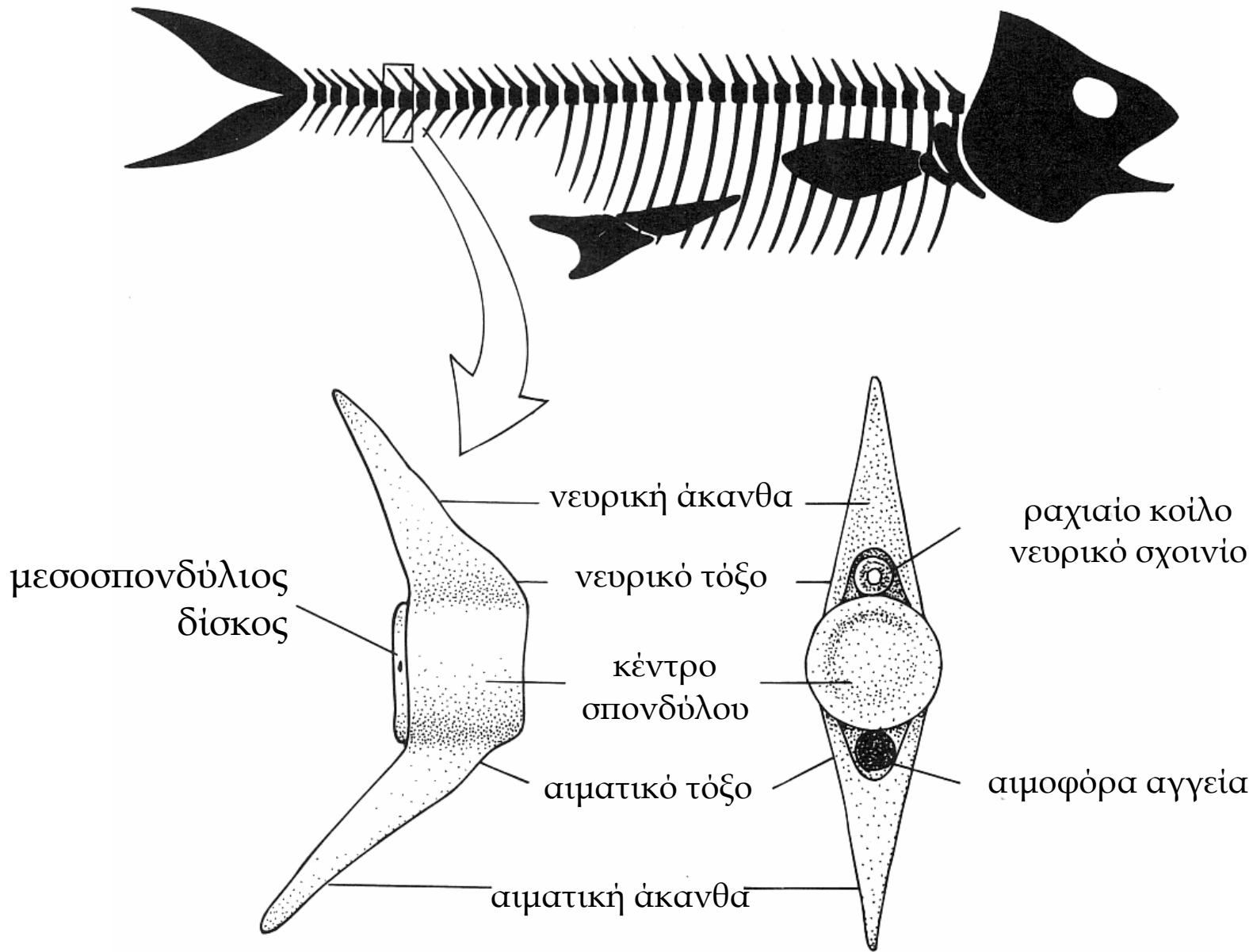
ΟΙ ΚΑΙΝΟΤΟΜΙΕΣ ΤΩΝ ΧΟΡΔΩΤΩΝ ΚΑΙ ΣΠΟΝΔΥΛΩΤΩΝ ΚΑΙ Η ΣΗΜΑΣΙΑ ΤΟΥΣ

Ενδοσκελετός (νωτιαία χορδή και σπονδυλική στήλη): επέτρεψε την ανάπτυξη σε μέγεθος του ζώου διατηρώντας ταυτόχρονα το σχήμα του, και αποτέλεσε πεδίο πρόσφυσης μυών.

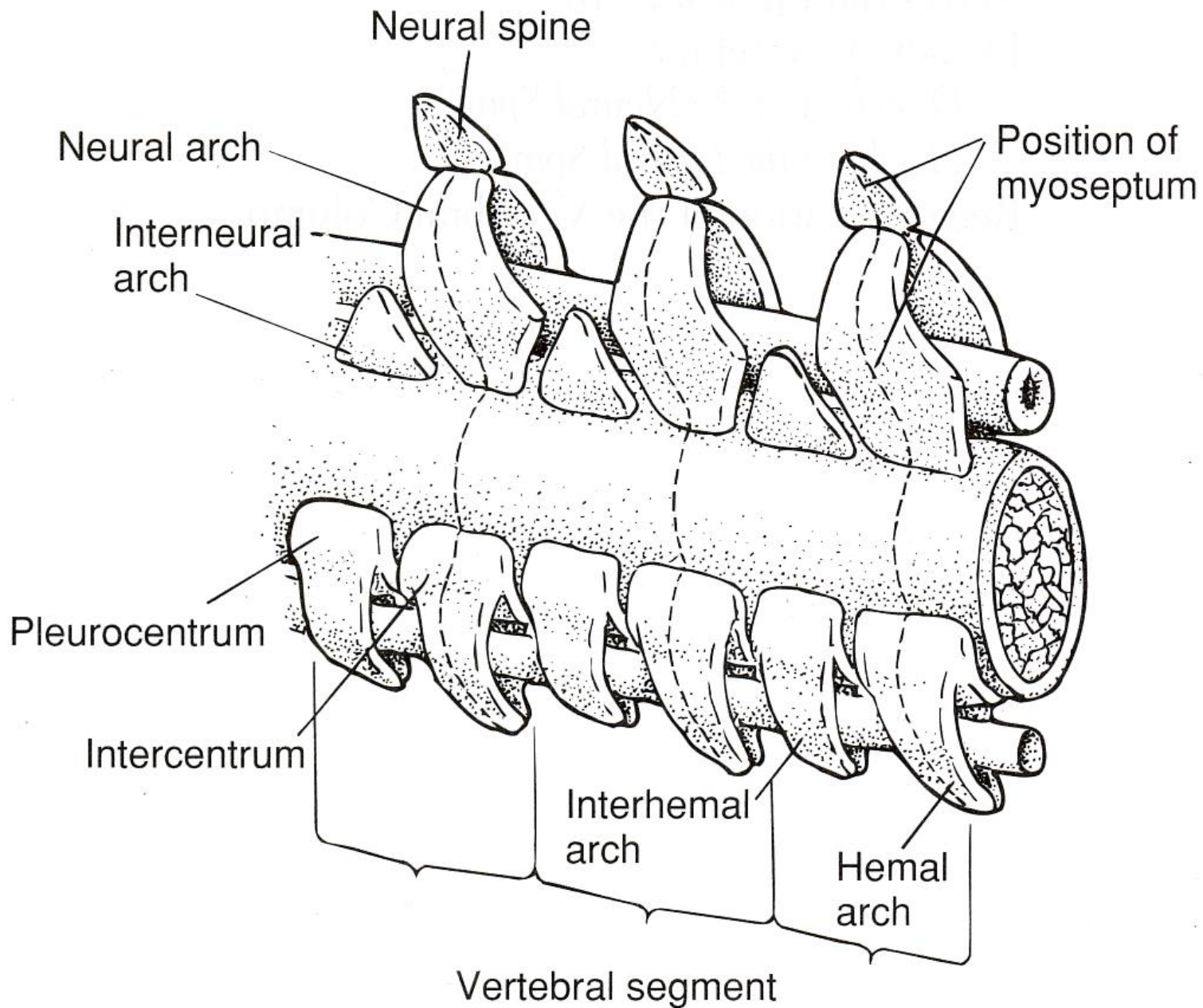
Φαρυγγικές σχισμές: χρησιμοποιήθηκαν αρχικά στη διαδικασία της διατροφής ως μέσο διήθησης του ύδατος, και μετέπειτα ως ανατομικό υπόβαθρο ανάπτυξης εσωτερικών βραγχίων.

Κρανίο: βοήθησε στην εξέλιξη πληθώρας αισθητηρίων οργάνων και στην προστασία τους, τα οποία με την σειρά τους διαδραμάτισαν ιδιαίτερο ρόλο στην επιτυχή ακτινωτή εξέλιξη και διαφοροποίηση των σπονδυλωτών.

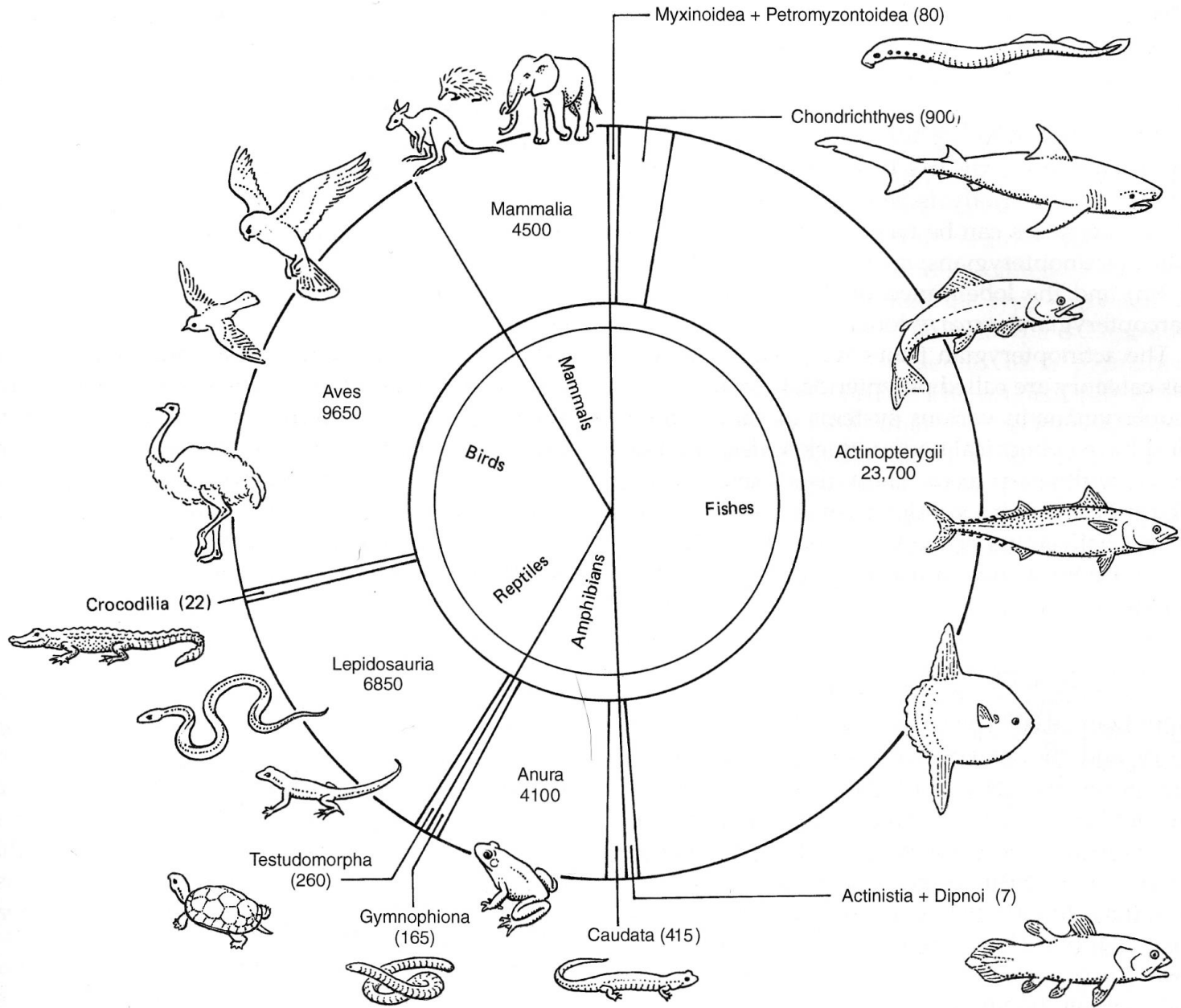
Οπισθοεδρική ουρά: διαδραμάτισε και διαδραματίζει ακόμη ιδιαίτερο ρόλο στα υδρόβια χορδωτά ως μέσο προώθησης κατά την κολύμβηση. Η μετέπειτα εξέλιξη ουραίου πτερυγίου στους ιχθύς βελτίωσε ακόμη περισσότερο την κολυμβητική ικανότητα.

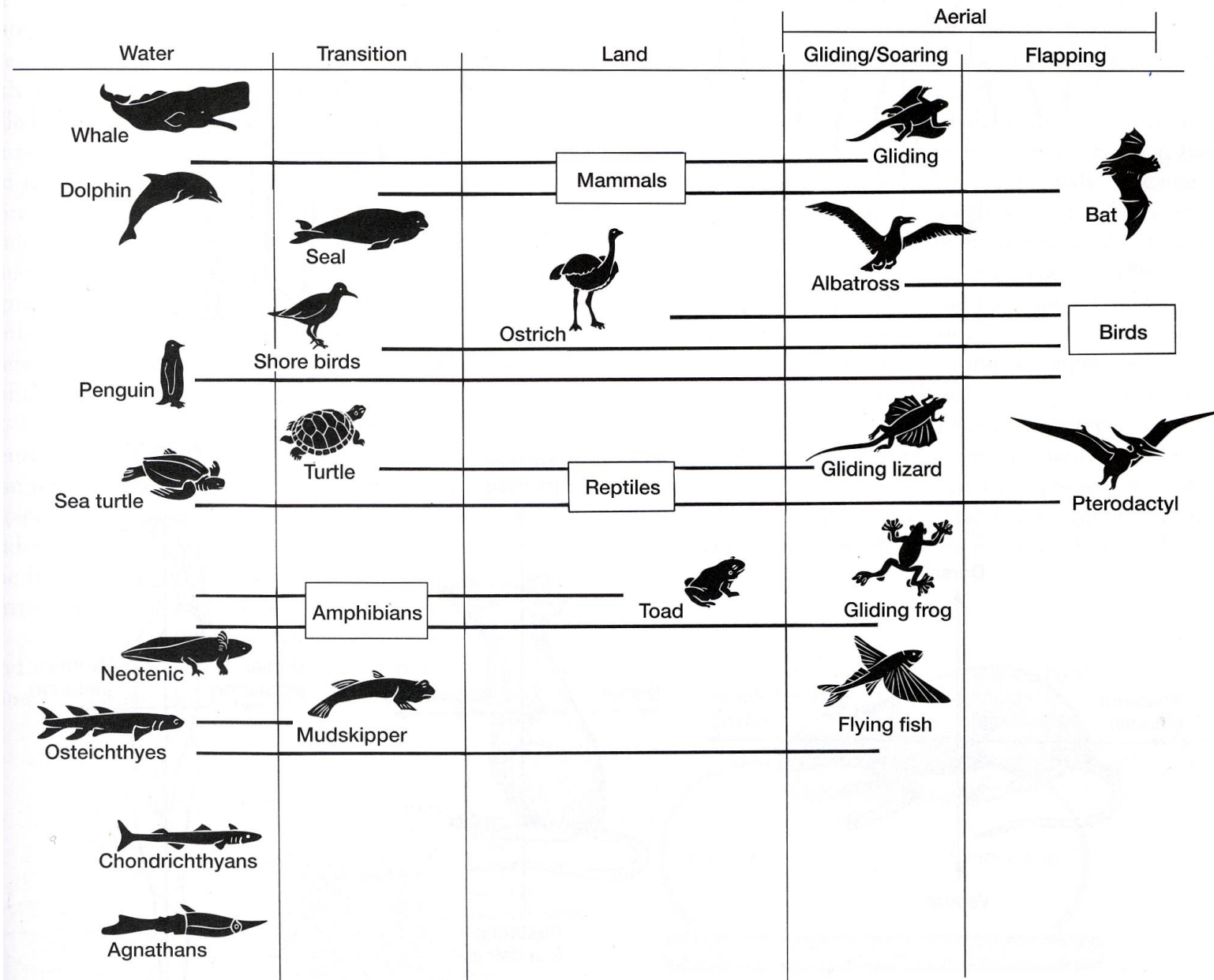


Αξονικός σκελετός σπονδυλωτού (πρότυπο). Κατά Kardong (1995). Οι σπόνδυλοι αντικαθιστούν τη νωτιαία χορδή ως βασική υποστηρικτική δομή.



Αξονικός σκελετός αρχέγονου σπονδυλωτού (πρότυπο). (Κατά Kardong 1995)





Προσαρμογές των σπονδυλωτών σε διάφορα περιβάλλοντα και μορφολογική σύγκλιση σε ομάδες σπονδυλωτών ανάλογα με το περιβάλλον. Κατά Kardong (1995)

Συνομοταξία (ή Φύλο) **Chordata** (Χορδωτά)

Υποσυνομοταξία **Urochordata** (Ουροχορδωτά)

Υποσυνομοταξία **Cephalochordata** (Κεφαλοχορδωτά) Μέσο Κάμβριο(:)-σήμερα

Υποσυνομοταξία **Vertebrata** ή **Craniata** (Σπονδυλωτά ή Κρανιωτά) Κάμβριο-σήμερα

Ομοταξία **Myxini** (Μυξίνοι) Λιθανθρακοφόρο-σήμερα

Ομοταξία **Petromyzontida** (Πετρομυζοντίδες) Av. Λιθανθρακοφόρο-σήμερα

Ομοταξία † **Conodonta** (Κωνόδοντα) Κάμβριο-Τριαδικό

Ομοταξία † **Pteraspidomorphi** (Πτερασπιδόμορφοι) Av. Ορδοβίσιο-Av. Δεβόνιο

Υφομοταξία † **Astraspida** (Αστράσπιδα) Av. Ορδοβίσιο-Κατ. Σιλούριο

Υφομοταξία † **Arandaspida** (Αραντάσπιδα) Ορδοβίσιο

Υφομοταξία † **Heterostraci** (Ετερόστρακοι) Κατ. Σιλούριο-Av. Δεβόνιο

Ομοταξία † **Anaspida** (Ανάσπιδα) Σιλούριο

Ομοταξία † **Thelodonti** (Θηλόδοντοι) Av. Ορδοβίσιο-Av. Δεβόνιο

Ομοταξία † **Osteostracomorphi** (Οστεοστρακόμορφοι) Κατ. Σιλούριο-Av. Δεβόνιο

«Αγναθα»

«Ιχθύες»

Ανθυποσυνομοταξία **Gnathostomata** (Γναθοστόματα) Μέσο Σιλούριο-σήμερα

Ομοταξία † **Placodermi** (Πλακόδερμοι) Μέσο Σιλούριο-Κατ. Λιθανθρακοφόρο

Ομοταξία **Chondrichthyes** (Χονδριχθύες) Av. Ορδοβίσιο-σήμερα

Υφομοταξία **Holocephali** (Ολοκέφαλοι) Av. Δεβόνιο-σήμερα

Υφομοταξία **Elasmobranchii** (Ελασμοβράγχιοι) Σιλούριο-σήμερα

Ομοταξία † **Acanthodii** (Ακανθόδιοι) Av. Ορδοβίσιο-Κατ. Πέρμιο

Ομοταξία **Actinopterygii** (Ακτινοπτερύγιοι) Av. Σιλούριο-σήμερα

Ομοταξία **Sarcopterygii** (Σαρκοπτερύγιοι) Κατ. Δεβόνιο-σήμερα

«Οστειχθύες»

Υπερομοταξία **Tetrapoda** (Τετράποδα)

Ομοταξία **Amphibia** (Αμφίβια) Av. Δεβόνιο-σήμερα

Ομοταξία **Reptilia** (Ερπετά) Av. Λιθανθρακοφόρο-σήμερα

Ομοταξία **Aves** (Πτηνά) Av. Ιουρασικό-σήμερα

Ομοταξία **Mammalia** (Θηλαστικά) Av. Τριαδικό-σήμερα

ΕΡΩΤΗΜΑΤΑ ΓΙΑ ΜΕΛΕΤΗ

- 1) Ποια είναι τα βασικά χαρακτηριστικά που διακρίνουν το φύλο (συνομοταξία) των Χορδωτών από άλλα φύλα;
- 2) Ποιοι θεωρούνται οι εγγύτεροι ασπόνδυλοι συγγενείς των Χορδωτών;
- 3) Τι είναι η νωτιαία χορδή, ποια τα μηχανικά χαρακτηριστικά της και η σημασία τους;

ΠΡΟΤΕΙΝΟΜΕΝΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Benton M.J. (2005). *Vertebrate Palaeontology*. Blackwell Publishing, 3rd edition, 1-455.
- Carroll R.L. (1988). *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman and Company, 1-698.
- Γεωργιάδου-Δικαιούλια Ε., Συμεωνίδης Ν.Κ. & Θεοδώρου Γ.Ε. (2003). *Παλαιοντολογία. Μέρος Γ΄, Σπονδυλωτά*. 1-237.
- Hildebrand M. (1988). *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley & Sons, New York, 1-701.
- Kardong K.V. (1995). *Vertebrates. Comparative Anatomy, Function and Evolution*. Wm. C. Brown, Dubuque, 1-777.
- Κουφός Γ.Δ. (2004). *Παλαιοντολογία Σπονδυλωτών. Ζήτη*, Θεσσαλονίκη, 1-357
- Όντριας Ι. (1993). *Συγκριτική ανατομία σπονδυλωτών*. Αθήνα, 1-403.
- Rough H.F., Janis C.M. & Heiser J.B. (1999). *Vertebrate Life*. Prentice Hall, 1-733.
- Radinsky L.B. (1987). *The evolution of vertebrate design*. The University of Chicago Press, 1-188.
- Romer A.S. & Parsons T.S. (1986). *The Vertebrate Body*. Saunders College Publishing, 6th ed., 1-679.