



Η ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΩΝ ΖΩΩΝ

ΜΑΡΙΑ ΑΛΕΞΙΟΥ ΧΑΤΖΑΚΗ



Πόσα;

Ποια;

Πώς;

Γιατί;

Πότε;



Πόσα;

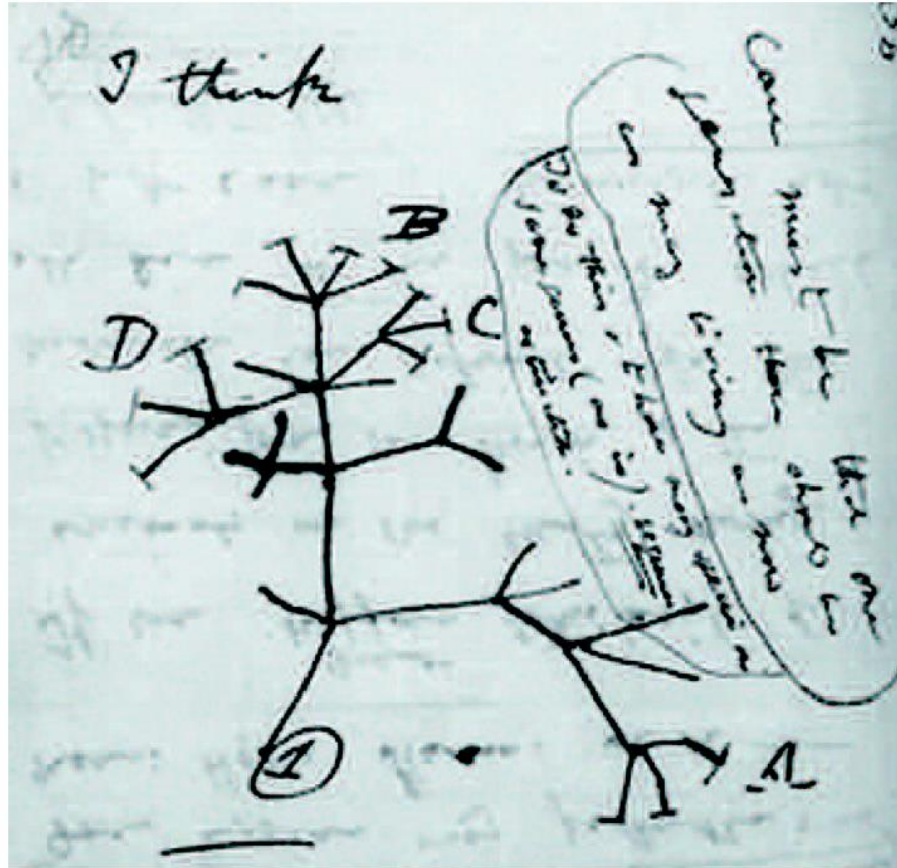
Πόσα είδη υπάρχουν ή έχουν υπάρξει στη γη;

- ▶ Ο ακριβής αριθμός άγνωστος
- ▶ 300.000 απολιθωμένα είδη
- ▶ ~2 εκ. είδη σήμερα
- ▶ Εκτίμηση: ~10 εκ. είδη
- ▶ Δεδομένων των μαζικών εξαφανίσεων, τα είδη που συνολικά έζησαν πάνω στη γη πρέπει να είναι πολλές φορές περισσότερα (~30εκ.)

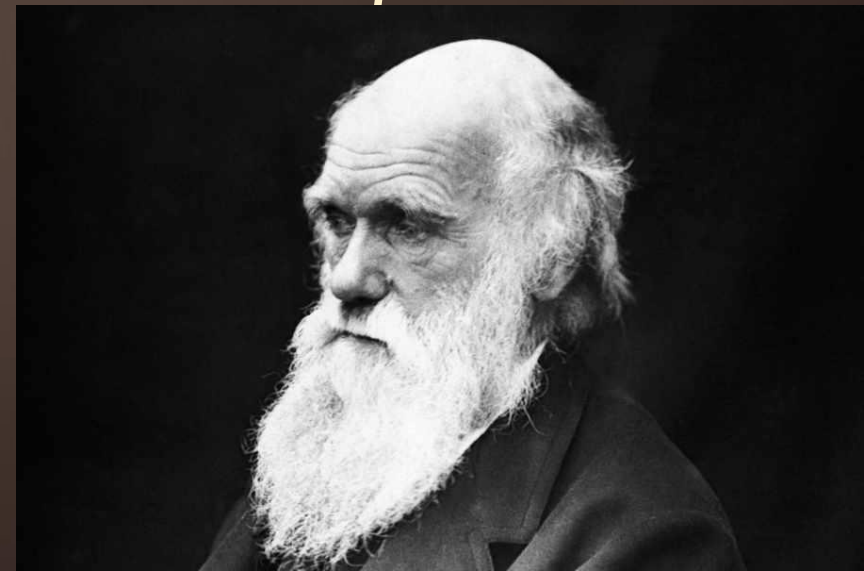
Πώς;

«Case must be that one generation then should be as many living as now. To do this & to have many species in same genus (as is) requires **extinction**.

Thus, between A & B immense gap of relation. C & B the finest gradation, B & D rather greater distinction. Thus genera would be formed. — bearing relation»



Θεωρώ....



Οι βασικές αρχές στη θεωρία του Δαρβίνου

- ▶ Ο αγώνας για την επιβίωση προκύπτει από την πεπερασμένη τροφή που οδηγεί σε ανταγωνισμό για τη διεκδίκησή της
- ▶ Μέσα σε ένα διαρκώς μεταβαλλόμενο περιβάλλον, ο αγώνας για επιβίωση των ατόμων ευνοεί μόνο κάποια, μέσα από το σύνολο της ποικιλομορφίας που υπάρχει στους πληθυσμούς
- ▶ Μέσω και λόγω της ικανότητας της αναπαραγωγής, οι ευνοϊκοί χαρακτήρες διατηρούνται και επικρατούν.
- ▶ Έτσι όλα τα είδη προέρχονται από κοινά προγονικά είδη, μέσω τροποποιήσεων που κατευθύνει η **φυσική επιλογή**

Γιατί::::

Η θεωρία της εξέλιξης και της φυσικής επιλογής έδωσε το **μηχανιστικό** πλαίσιο για την ειδογένεση, το οποίο είναι απαλλαγμένο από οποιαδήποτε **τελεολογική** αντίληψη

Νεοδαρβινισμός & τυχαιότητα στην εξέλιξη των αλλαγών

Julian Huxley – “*Evolution: The Modern Synthesis*”

(1942)

Ποια;

Η κατάταξη των οργανισμών = ταξινομική

Αντίληψη του είδους:

**Κλασική
Ταξινομική**

Τυπολογική

«Τύπος»

Εξωτερική
μορφολογία

≠

Πληθυσμιακή

Πληθυσμός

Συγκριτική μορφολογία
Συγκριτική εμβρυολογία
Συγκριτική φυσιολογία
Συμπεριφορά
Βιοχημεία
Οικολογία

Εξελικτικές σχέσεις!

Καρυότυπος

Αλλοένζυμα

Νουκλεοτίδια

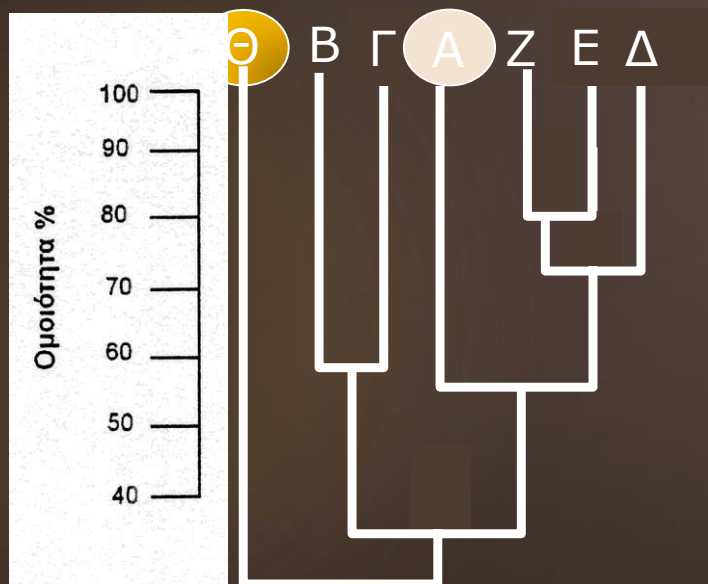
Γονιδίωμα
Πρωτέωμα

**Σύγχρονη
Συστηματική**

Σχολές Ταξινομικής κατάταξης

Φαινετική

Μόνο αντικειμενικά κριτήρια ή πειραματικά δεδομένα ~ πρωτογενείς πληροφορίες



φαινόγραμμα

Κλαδιστική

Κατάταξη κυρίως με βάση τις εξελικτικές (=φυλογενετικές) σχέσεις. Ο κοινός πρόγονος είναι προϋπόθεση

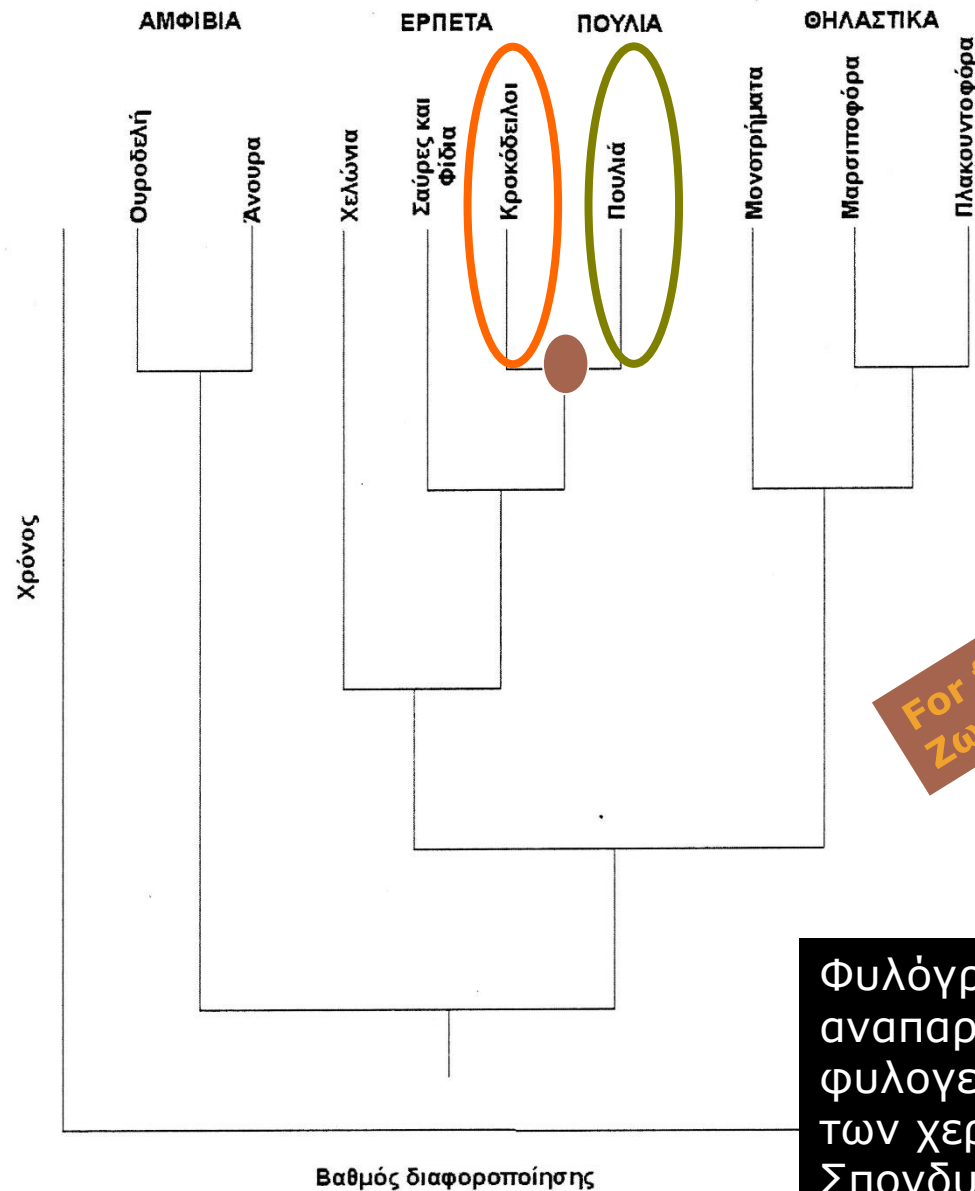


Βαθμός διαφοροποίησης

κλαδόγραμμα

Προβλήματα και διαφορές

Αν στο κλαδόγραμμα ο άξονας γ πάρει την έννοια του **χρόνου** τότε μιλάμε για **φυλόγραμμα** ή **φυλογενετικό δέντρο**. Σε αυτήν την περίπτωση και τα μήκη των κλάδων αποκτούν εξελικτική σημασία εκτός από τις ίδιες τις διακλαδώσεις.



For further reading:
Ζωολογία Hickman, κεφ. 4

Φυλόγραμμα που αναπαριστά τις φυλογενετικές σχέσεις των χερσαίων Σπονδυλωτών

Η φυλογένεση των σύγχρονων ζώων



Θα εξετάσουμε την εξέλιξη των ζώων :

- ▶ Σύμφωνα με παραδοσιακές και σύγχρονες υποθέσεις για τη φυλογένεσή τους
- ▶ Σε αντιπαράθεση με την εξέλιξη της Γης
- ▶ Με βάση τις οικολογικές απαιτήσεις στο πέρασμα του χρόνου και τις εξελικτικές καινοτομίες των διαφόρων ζωικών ομάδων



Τι πρέπει να ξαναθυμηθούμε:

Χαρακτηριστικά διάκρισης ζώων:

1. ΣΥΜΜΕΤΡΙΑ

- ασυμμετρία
- ακτινωτή
- αμφίπλευρη

2. ΒΛΑΣΤΙΚΕΣ ΣΤΙΒΑΔΕΣ

- τίποτα
- διπλοβλαστικά
- τριπλοβλαστικά

3. ΚΟΙΛΩΜΑ

- ακοιλωματικά
- ψευδοκοιλωματικά
- ευκοιλωματικά

4. ΣΤΟΜΑ-ΕΔΡΑ

- πρωτοστόμια
- δευτεροστόμια

5. ΜΕΤΑΜΕΡΕΙΑ

- τίποτα
- εμφανής
- δευτερογενώς χαμένη

+

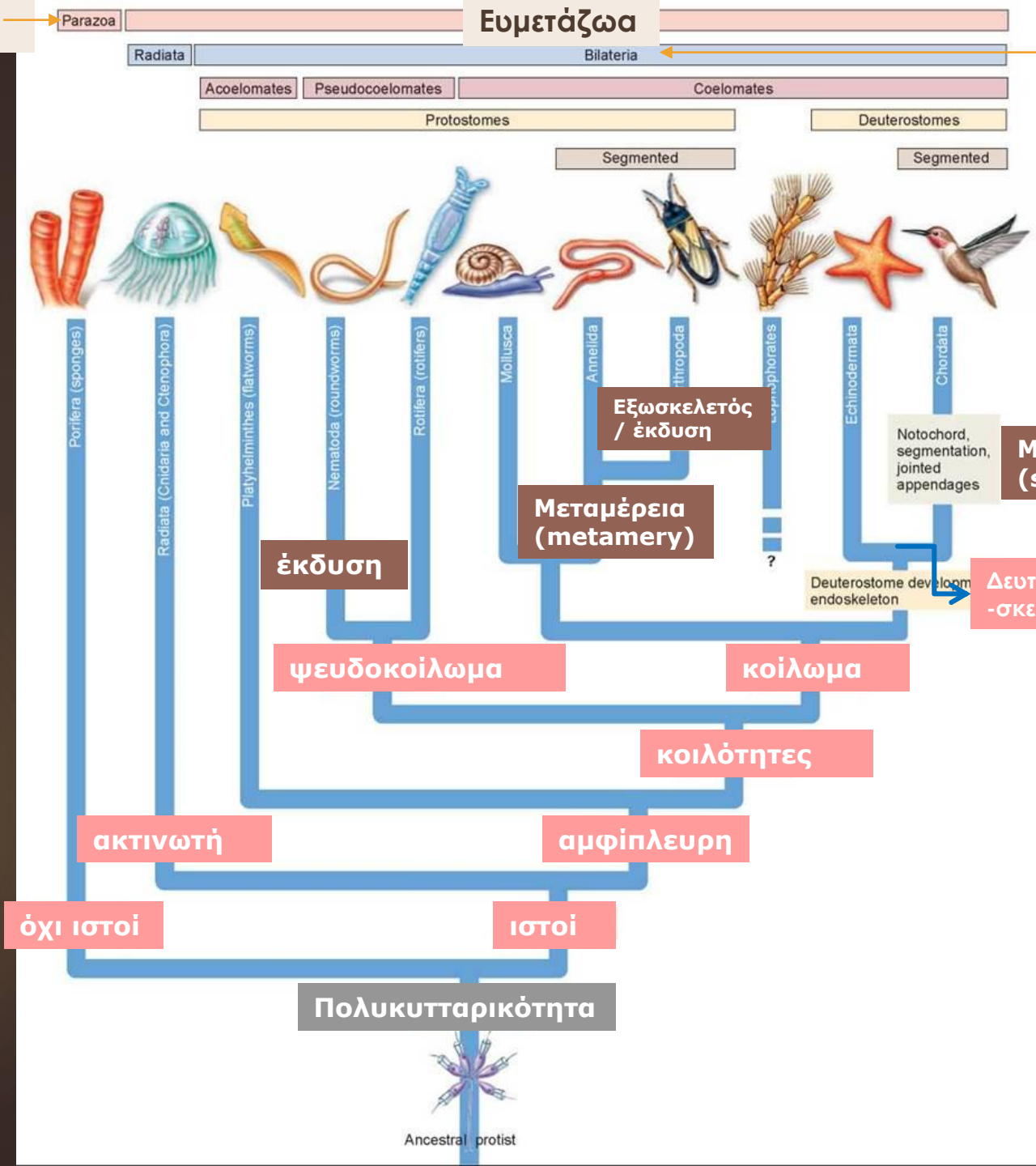
τύπος αυλάκωσης
μορφή προνυμφών

Παράζωα

Ευμετάζωα

Αμφιπλευροσυμμετρικά [Bilateria]

Ένα απλουστευμένο κλασικό κλαδόγραμμα των ζώων



Parazoa Eumetazoa

Radiata Bilateria

Acoelomates Pseudocoelomates Coelomates

Protostomes Deuterostomes

Segmented Segmented



Porifera (sponges)

Radiata (Cnidaria and Ctenophora)

Platyhelminthes (flatworms)

Nematoda (roundworms)

Rotifera (rotifers)

Mollusca

Annelida

Arthropoda

Echinodermata

Chordata

Εξωσκελετός / έκδυση

Μεταμέρια (metamery)

Νotochord, segmentation, jointed appendages

Δευτεροστόμια/ενδο-σκελετός

Deuterostome development endoskeleton

έκδυση

ψευδοκοιλωμα

κοιλωμα

κοιλότητες

ακτινωτή

αμφιπλευρη

όχι ιστοί

ιστοί

Πολυκυτταρικότητα

έκδυση

Μεταμέρια (metamery)

Μεταμέρια (seriality)

Δευτεροστόμια/ενδο-σκελετός

ψευδοκοιλωμα

κοιλωμα

κοιλότητες

ακτινωτή


αμφιπλευρη

όχι ιστοί

ιστοί

Πολυκυτταρικότητα

Ancestral protist



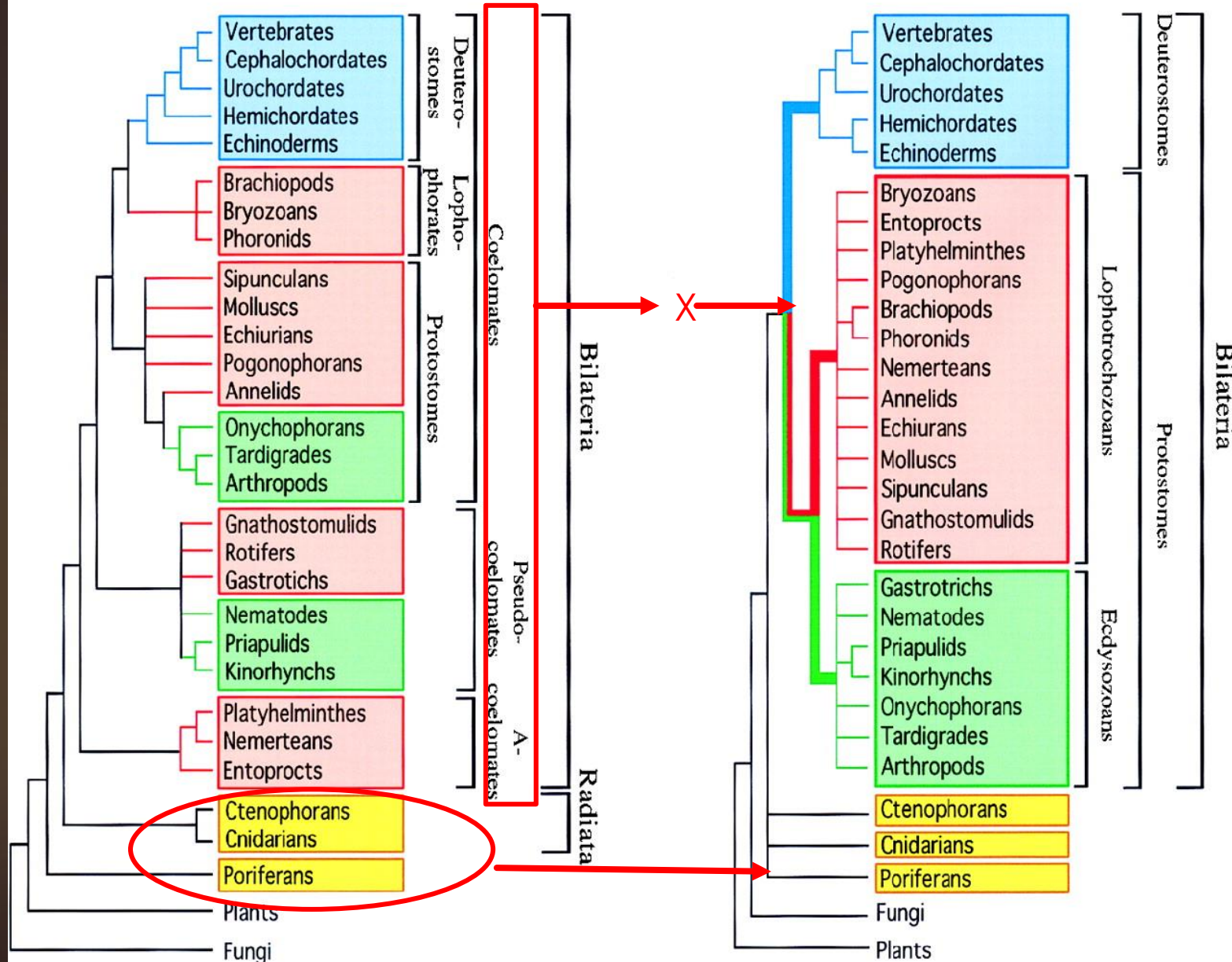
Μοριακά δεδομένα υποδεικνύουν
νέες σχέσεις και την ανάπτυξη άλλων
χαρακτηριστικών που τις
υποστηρίζουν

Οι βασικές διαφορές:

- ▶ Ο ρόλος του κοιλώματος στη φυλογένεση των Ευμετάζων (μονοφυλία ή όχι;)
- ▶ Ποιο Φύλο θεωρείται η πιο αρχέγονη μορφή ευμετάζου; (σχέση μεταξύ Σπόγγων – Κνιδόζων – Κτενοφόρων)
- ▶ Μεταμέρεια ή τροχοφόρος προνύμφη; (σχέση μεταξύ Αρθρόποδων – Δακτυλιοσκωλήκων – Μαλακίων)
- ▶ Λοφοτροχόζωα – Εκδυσόζωα
- ▶ Η σχέση μεταξύ Ημιχορδωτών - Χορδωτών - Εχινόδερμων

Κλασική προσέγγιση με βάση τη μορφολογία και την εμβρυολογία

Προσέγγιση με βάση το rRNA



Ανεξάρτητα από τους χρησιμοποιούμενους δείκτες, αυτό που ενδιαφέρει στην επίλυση των φυλογενετικών σχέσεων είναι η διάκριση **μονοφυλετικών ομάδων**.



Σπόγγοι

Επι μακρόν οι **Σπόγγοι** θεωρούνταν οι πιο αρχέγονες μορφές πολυκύτταρων Ευμετάζων (όλα τα υπόλοιπα καλούνται **Επιθηλιόζωα**). Πιο σύγχρονες αναλύσεις φυλογονιδιωματικής και απόκτησης/απώλειας γονιδίων φέρνουν τα **Κτενοφόρα** σε αυτή τη θέση ή αφήνουν το θέμα ακόμα ανοιχτό (-omics, rRNA).

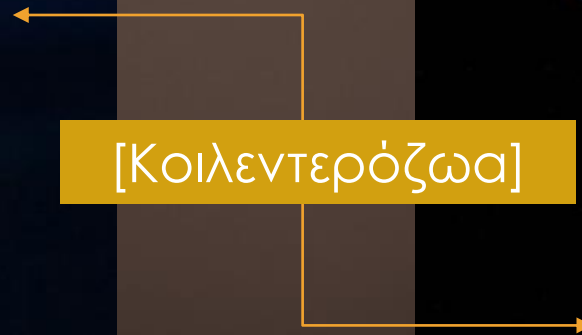


Κνιδόζωα



Κτενοφόρα

[Κοιλεντερόζωα]



Τότε όμως ποιος ήταν ο κοινός πρόγονος των Urbilateria και των παραπάνω φύλων;

~gene sampling, taxon sampling & analytical methods

Κοινά χαρακτηριστικά επιθηλιόζων:

Εξέλιξη μυικών κυττάρων, νευρικών πλεγμάτων και κοινά στοιχεία της εμβρυολογίας τους

Αν τα Κτενοφόρα ήταν η πιο αρχέγονη ομάδα των Ευμετάζων τότε θα πρέπει να υποθέσουμε ότι χαρακτηριστικά που μοιράζονται με τα Κνιδόζωα και τα Αμφίπλευρα διαμορφώθηκαν ανεξάρτητα μέσω εξελικτικής σύγκλισης

?

- ▶ Σπόγγοι
- ▶ Κνιδόζωα
- ▶ Κτενοφόρα
- ▶ Urbilateria (κοινός πρόγονος όλων των αμφίπλευροσυμμετρικών ζώων)

Λοφοτροχόζωα



Μεταμέρεια

[Articulata]



Αρθρόποδα

Δακτυλιοσκώληκες

Μαλάκια

+ Χαιτόγναθα????



Σπειροειδής αυλάκωση
Τροχοφόρος προνύμφη

+ (ακοιλωματικά με σπειροειδή αυλάκωση και προνύμφες που μπορούν να θεωρηθούν τροποποίηση της τροχοφόρου)
Πλατυέλμινθες κ.ά

+ (ευκοιλωματικά με ακτινωτή αυλάκωση και τροχοφόρο προνύμφη)
Τροχοφόρα
[Lophophorates]



Λοφοτροχόζωα/

Spiralia

Εκδυσόζωα και η διάσπαση του κλάδου των Ψευδοκοιλωματικών

[Τροχοφόρα – Γαστερότριχα – Κινόρυγχα – Θωρακοφόρα - Πριαπούλιδια - Νηματώδεις –
Νηματόμορφα – Ακανθοκέφαλα – Γναθοστομουλίδια]

- ▶ Μοριακά και μορφολογικά δεδομένα δείχνουν ότι ο κλάδος των ψευδοκοιλωματικών ζώων δεν είναι μονοφυλετικός
- ▶ Τα Φύλα αυτά τοποθετούνται ανάμεσα στους δύο βασικούς κλάδους των Πρωτοστομιίων: τα Λοφοτροχόζωα και ...
- ▶ ... τα ζώα εκείνα που μοιράζονται ως κοινό χαρακτηριστικό τους την **έκδυση**:
Αρθρόποδα
Νηματώδεις κ.ά } Εκδυσόζωα
- ▶ Ο διαχωρισμός των δύο βασικών κλάδων εντός των Πρωτοστομιίων και των ομάδων που περιλαμβάνονται σε αυτούς υποστηρίζεται και από αναλύσεις Hox γονιδίων

Δευτεροστόμια

[Χαιτόγναθα – Εχινόδερμα – Ημιχορδωτά – Χορδωτά]



Πρωτοστόμια

- ▶ Μοριακά φυλογενετικά δεδομένα δείχνουν ότι τα Χαιτόγναθα –άλλοτε τοποθετημένα εντός των δευτεροστόμιων- συνδέονται περισσότερο με πρωτοστόμιους κλάδους (Εκδυσόζωα/Λοφοτροχόζωα)
- ▶ Ωστόσο, χαρακτηριστικά τους που ομοιάζουν στα δευτεροστόμια (ακτινωτή αυλάκωση, εντεροκοιλωματικά, δευτεροστόμια) οδηγούν στην υπόθεση ότι αυτά ήταν πρωτόγονοι χαρακτήρες εντός των πρωτοστόμιων και γενικά των αμφιπλευροσυμμετρικών ζώων
- ▶ Την υπόθεση αυτή ενισχύει η δευτεροστομία κάποιων Εκδυσόζωων (Πριαπουλίδια και Ονυχοφόρα) και η **αμφιστομία*** που υπάρχει μέσα σε άλλους πρωτοστόμιους κλάδους
- ▶ Έτσι είναι πιθανό ο πρόγονος όλων των αμφιπλευροσυμμετρικών ζώων (Urbilateria) -ή τουλάχιστον των Εκδυσόζωων- να ήταν δευτεροστόμιος.

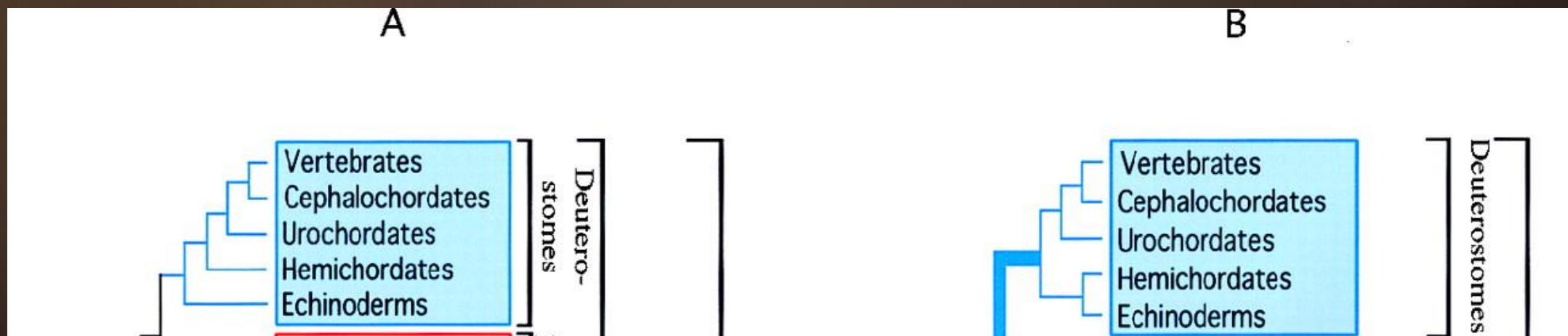
[*Αμφιστομία = στόμα και έδρα προκύπτουν από το βλαστοπόρο]

Δευτεροστόμια

[Χαιτόγναθα – Εχινόδερμα – Ημιχορδωτά – Χορδωτά]



- ▶ Η σύνδεση των Εχινόδερμων με τα Ημιχορδωτά (=Αμπουλακράρια) αφήνει ανοιχτό το πλαίσιο για τα ενδεχόμενα σενάρια διαφοροποίησης των Σπονδυλωτών μέσα στα εναπομείναντα Χορδωτά



Σύνοψη

- ▶ Αναδιαμορφώνοντας τις εξελικτικές σχέσεις με βάση τη μοριακή φυλογένεση, τα νέα δεδομένα ήρθαν να αλλάξουν την πάγια αντίληψη περί **σταδιακής εξελικτικής μετάβασης από απλούστερες σε πιο σύνθετες δομές μέσω ενδιάμεσων «κόμβων»**
- ▶ Για την ακρίβεια, αυτοί οι «κόμβοι», ακόμα και αν υπήρξαν, δεν αντικατοπτρίζουν σημερινά τάξα
- ▶ Χαρακτηριστικά που θεωρούνταν θεμελιώδη για τη διάκριση μεγάλων κλάδων, όπως το κοίλωμα, δεν είναι μονοφυλετικά. Αυτό σημαίνει ότι (απλά) ακοιλωματικά Φύλα που βρίσκονται ως αδελφά με (πιο σύνθετα) κοιλωματικά, απώλεσαν το κοίλωμα και απέκτησαν δευτερογενώς πιο απλό αρχιτεκτονικό πρότυπο και απλούστερη γονιδιωματική δομή. Δηλαδή ότι η εξέλιξη ευνόησε τις απλούστερες μορφές, σε ορισμένες τουλάχιστον περιπτώσεις (βλ. επίσης εξέλιξη βλαστοπόρου, μεταμέρεια, Σπόγγους)
- ▶ Η γενετική ομολογία μεταξύ των ζωικών Φύλων είναι κατά πολύ υψηλότερη από ό,τι πιστευόταν, δηλαδή οι γονότυποι ήταν εκεί πολύ νωρίτερα από την εμφάνιση των αντίστοιχων φαινότυπων και των εξελικτικών καινοτομιών που εμφανίζουν

Το εναλλακτικό σενάριο ...

- ▶ Το σενάριο από τα δεδομένα του DNA και του rRNA υποστηρίζει ότι κατά την **«έκρηξη της Καμβρίου»** υπήρχαν ήδη τρεις διακριτοί κλάδοι – **Λοφοτροχόζωα, Εκδυσσόζωα, Δευτεροστόμια** – προερχόμενοι από τον ίδιο υποθετικό κοινό πρόγονο
- ▶ Ο κοινός πρόγονος θα πρέπει να είχε διαμορφώσει **ένα πολύ ισχυρό «γονιδιακό οπλοστάσιο»** για να μπορεί να δώσει τους μετέπειτα κλάδους (όπως προκύπτει από την υψηλή γονιδιακή ομολογία που τους συνδέει)
- ▶ Συγκρίσεις των μεγεθών των γονιδιωμάτων σύγχρονων οργανισμών υποδεικνύουν ότι, εκτός από την εξέλιξη των Σπονδυλωτών (που φαίνεται να συνδέεται με δύο γεγονότα γονιδιακών διπλασιασμών), όλοι οι υπόλοιποι κλάδοι προέκυψαν από **αναδιοργάνωση του υπάρχοντος γονιδιώματος και όχι από την εμφάνιση νέων γονιδίων**

Τι πυροδότησε τη διαφοροποίησή τους τελικά;

Η περιβαλλοντική πίεση (αλλαγές στο κλίμα και στο ενδιαίτημα) και οι νέες «ευκαιρίες» που έδωσε η παράλληλη εξέλιξη της Γης φαίνεται πως ώθησαν την αλλαγή σε ρυθμιστικά και επιγενετικά πρότυπα πάνω σε προϋπάρχοντα γονιδιακά δίκτυα που σχετίζονται κυρίως με την ανάπτυξη, οδηγώντας άλλοτε σε πιο πολύπλοκες και άλλοτε σε πιο απλές μορφές & λειτουργίες

- ▶ Το πιθανό σενάριο όπως προκύπτει από συγκριτικές μελέτες των πρώτων σταδίων ανάπτυξης σε όλα τα Φύλα εντός των Μεταζώων :

Οι αρχικοί ζωικοί οργανισμοί μεγέθους και μορφής μιας μικρής προνύμφης φαίνεται να ακολουθούσαν ένα απλό αναπτυξιακό πρότυπο όπου όλα τα κύτταρα επηρέαζαν την ανάπτυξη με διακυτταρικές αλληλεπιδράσεις. Τα αδιαφοροποίητα κύτταρά τους είχαν μεγάλη δυναμική πολλαπλασιασμού, ενώ πάνω σε αυτά ήρθαν να επενεργήσουν οι μετέπειτα ρυθμιστικοί μηχανισμοί ανάπτυξης, όπως π.χ. το σύμπλεγμα των Hox γονιδίων, που οδήγησε τελικά στις πιο σύνθετες δομές και αρχιτεκτονικά πρότυπα των σύγχρονων ζωικών Φύλων.

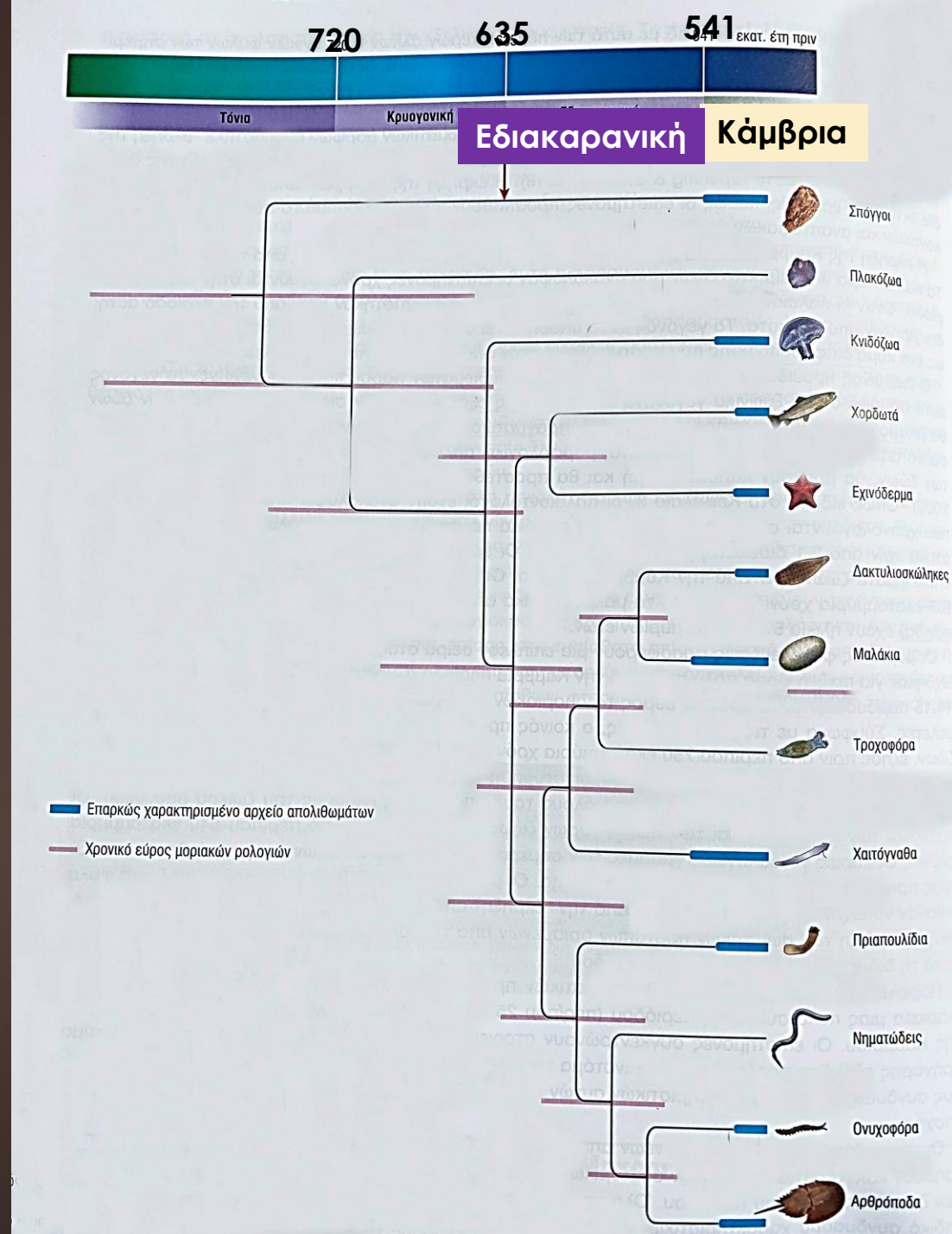
Αλλά και τα απολιθώματα συνηγορούν στην ίδια ιδέα

Εδιακαρανική πανίδα : πρωτόγονοι σπόγγοι και άλλοι οργανισμοί που θύμιζαν τις σημερινές προνύμφες, προσκολλημένοι στον πυθμένα, κινούμενοι σε αυτόν ή μέσα σε σήραγγες

Τα είδη της Εδιακαρανικής πανίδας εξαφανίστηκαν πριν την Κάμβριο ή λίγο μετά, αφήνοντας το γενετικό τους αποτύπωμα στις μετέπειτα γενεαλογικές γραμμές

Σχεδόν όλες οι γενεαλογικές γραμμές των σημερινών ζώων υπήρχαν ήδη κατά την Κάμβριο περίοδο (540-485 εκ. χ.)

Κατά την Κάμβριο, το διαθέσιμο γενετικό οπλοστάσιο «άνθισε» δίνοντας νέες μορφές ζωής, εκμεταλλευόμενο τις νέες περιβαλλοντικές συνθήκες που επικράτησαν



Η εξέλιξη των ζώων παράλληλα με την εξέλιξη της Γης και οι σημαντικές οικολογικές προκλήσεις

Κινητήριες δυνάμεις στην εξέλιξη των ζώων:

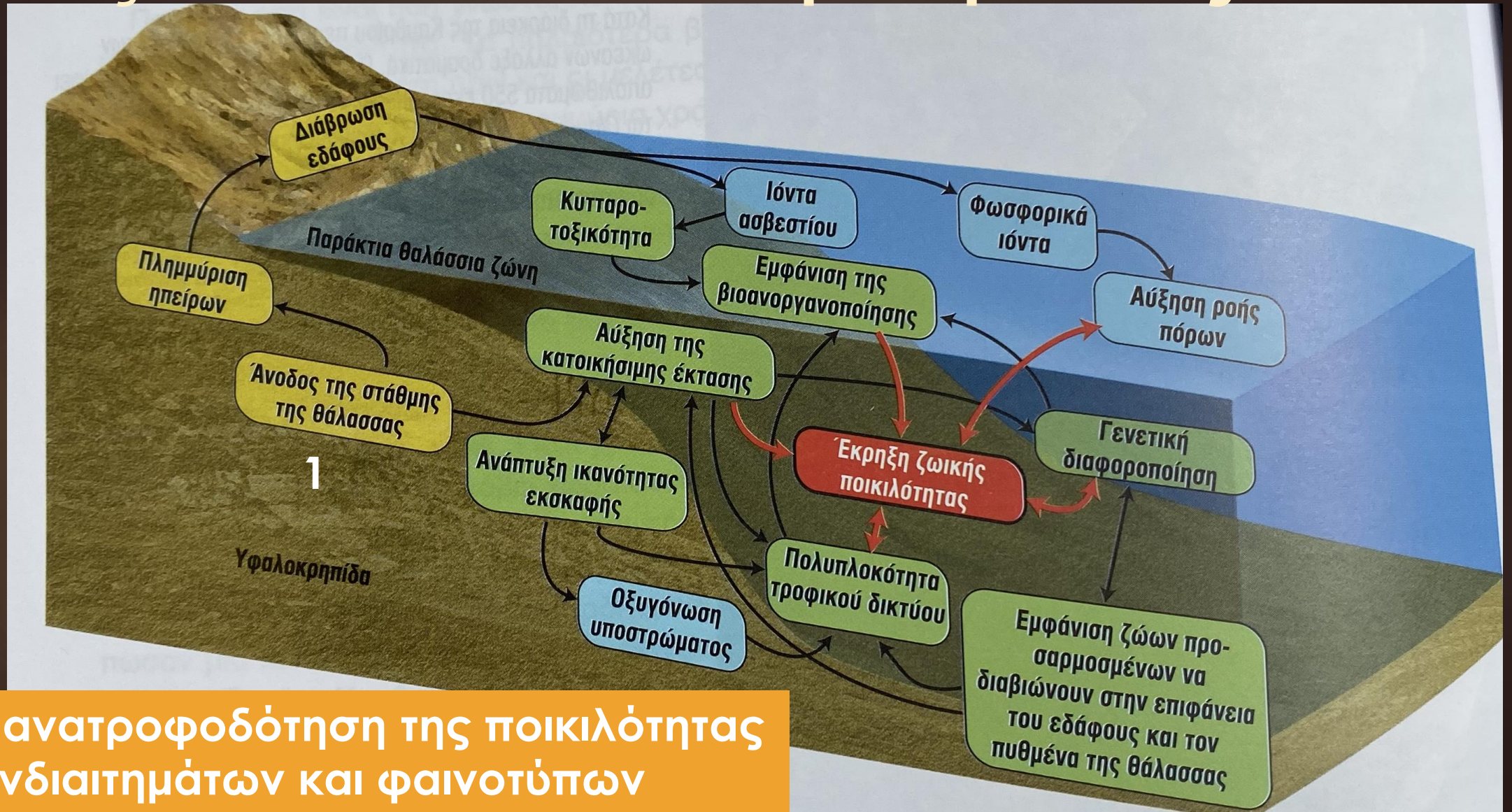
Ανταγωνιστικές πιέσεις ή
Ανταγωνιστική απελευθέρωση
Αλλαγή στο κλίμα & στην τοπογραφία
Νέα περιβάλλοντα – νέες οικοθέσεις

Κλίμακα τοπική ή/και παγκόσμια

Ακτινωτή διαφοροποίηση &
ευκαιρίες για συνεξέλιξη

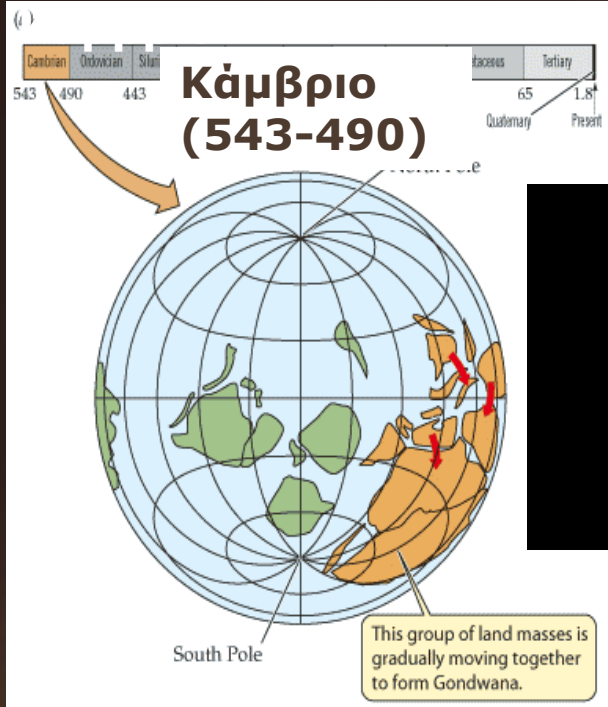


Η έκρηξη της Καμβρίου και η πυροδότηση του εξελικτικού «διακόπτη ασφαλείας»



Θετική ανατροφοδότηση της ποικιλότητας ενδαιτημάτων και φαινοτύπων

Παλαιοζωικός αιώνας – ο μεγαλύτερος σε διάρκεια



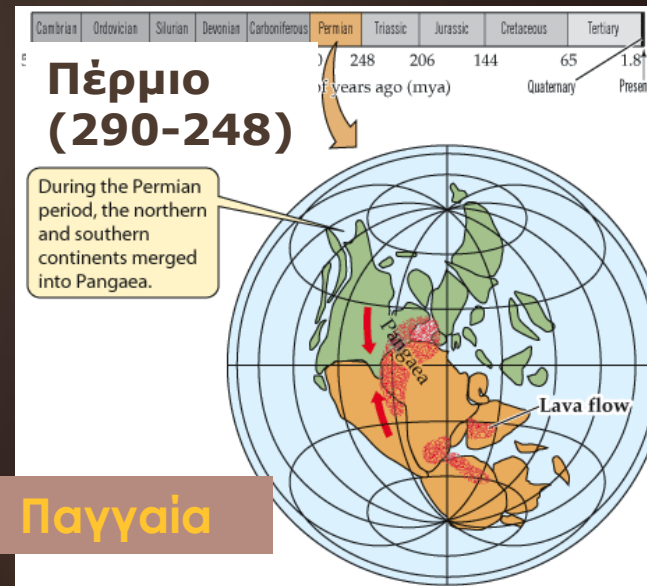
Ορδοβίσιο (490-443)

Σιλούριο (443-417):

- Αδιάσπαστες θάλασσες
- Θερμό κλίμα
- **πρώτη εποίκιση χέρσου**



Λιθανθρακοφόρο (354-290)



□ *Κάμβριο (543-490)

Εποχή των τριλοβιτών

ζέστη

□ *Ορδοβίσιο (490-443)

Ζώα στον πυθμένα των ωκεανών

κρύο

□ Σιλούριο (443-417)

Ζώα στη στήλη του νερού και πρώτη
εποίκιση ξηράς από τραχεόφυτα και
αρθρόποδα

Γκοντβάνα

□ *Δεβόνιο (417-354)

Ζώα στη χέρσο

Έντομα

Ψάρια

Εμφάνιση αμφιβίων

ζέστη

□ Λιθανθρακοφόρο (354-290)

Αμφίβια

Δάση γιγάντιων φτερών

Γιγάντια πτερωτά έντομα

Εμφάνιση ερπετών

κρύο

□ *Πέρμιο (290-248)

Ερπετά

Πρόγονος θηλαστικών

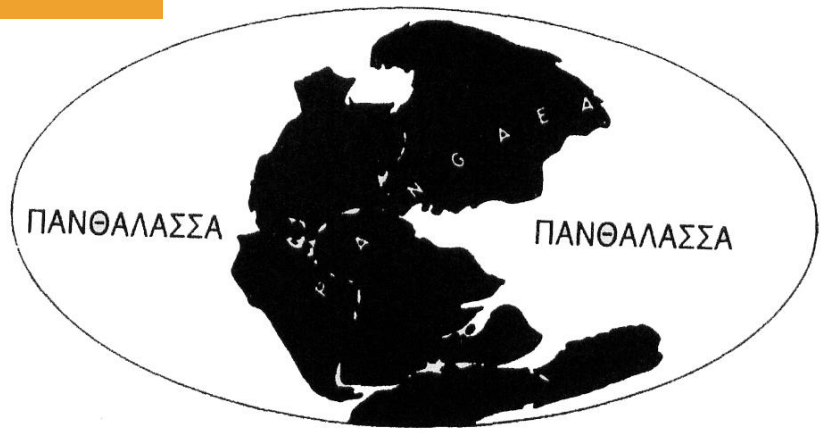
κρύο

*4 μαζικές εξαφανίσεις σε όλη τη διάρκεια του Παλαιοζωικού

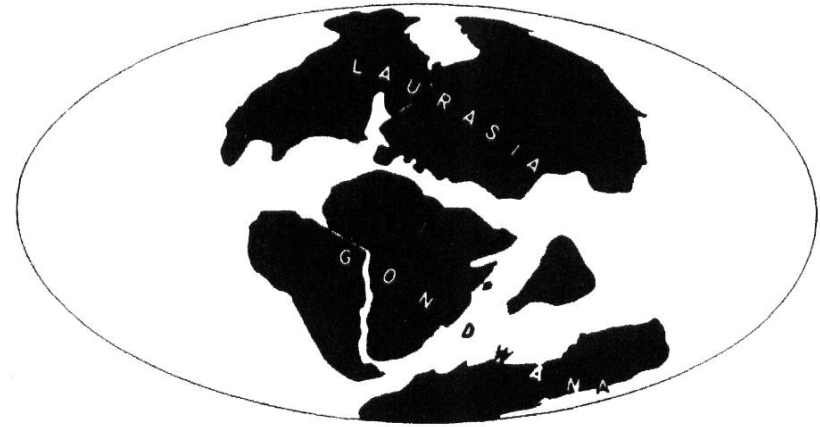
Παγγαία

Μεσοζωικός αιώνας (248-65mya)

Διαμόρφωση σύγχρονων ηπείρων

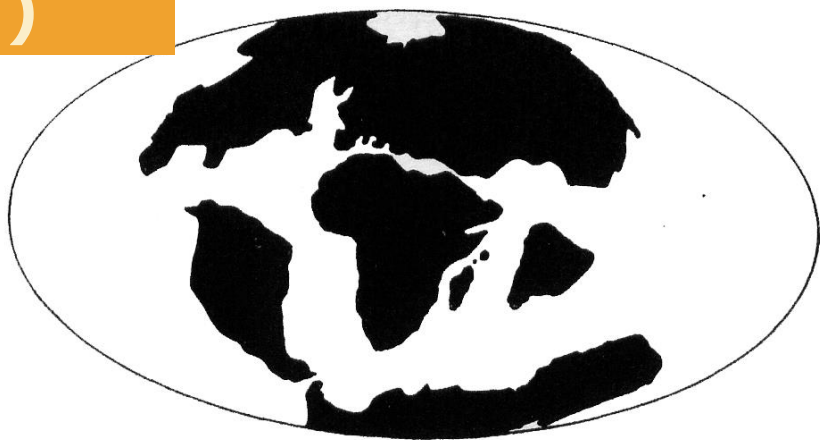


200 εκατομμύρια χρόνια πριν
(Τριασικό)

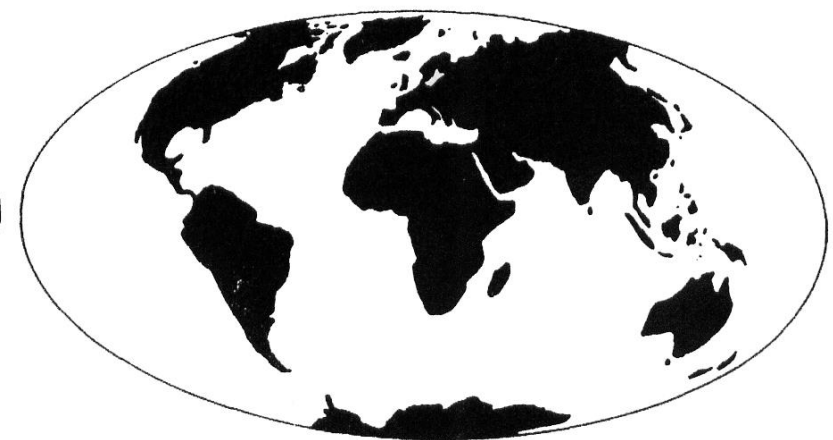


135 εκατομμύρια χρόνια πριν
(αρχές Κρητιδικού)

Καινοζωικός αιώνας (65mya-σήμερα)



65 εκατομμύρια χρόνια πριν
(τέλη Κρητιδικού)



Σήμερα

Ο Μεσοζωικός αιώνας (248-65mya)

Τριαδική
(248-206)

Κυριαρχία
Κωνοφόρων

Ακτ. εξέλιξη ερπετών
(χελώνες, δεινόσαυροι,
κροκόδειλοι), πουλιά

Πρώτα θηλαστικά

**65% εξαφανίσεις
(μετεωρίτης)**



Ιουρασική
(206-144)

Εποχή των ερπετών

Σαύρες και σαλαμάνδρες

Τα πιο εξελιγμένα ψάρια

Πρώτα ανθοφόρα φυτά



Κρητιδική
(144-65)

Πρώτα φίδια

Πολλά μικρά θηλαστικά

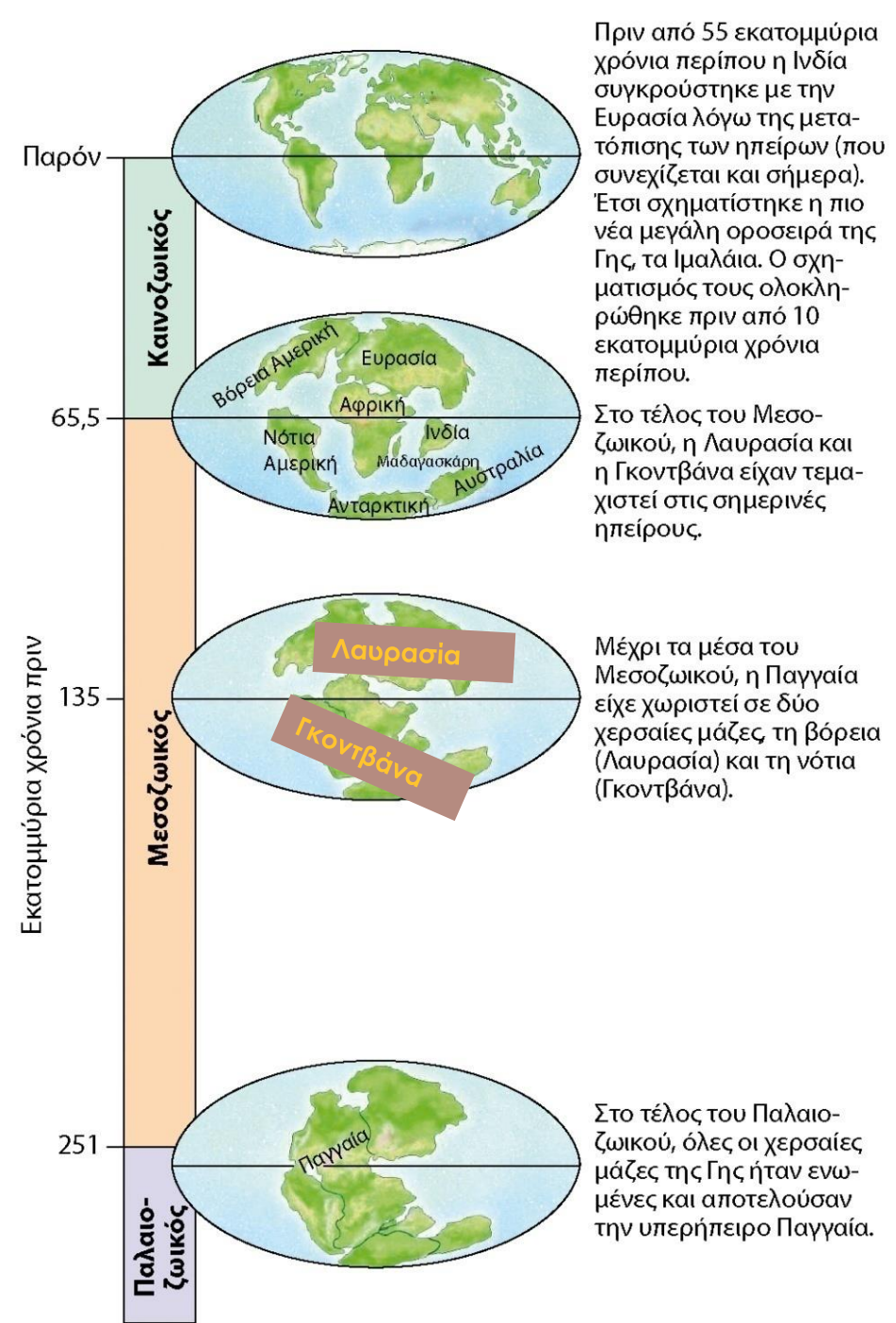
Ακτ. εξέλιξη ανθ. φυτών

**Τέλος περιόδου:
εξαφανίσεις όλων των
μεγάλων
σπονδυλωτών &
εντόμων**

- Διαμόρφωση σύγχρονων ηπείρων
- Στα μέσα της περιόδου αρχίζει να πέφτει πολύ η θερμοκρασία και το κλίμα να γίνεται ξηρό
- Δημιουργία εύκρατων ζωνών
- Όλα τα σύγχρονα σπονδυλωτά
- Παγετώδεις–μεσοπαγετώδεις περίοδοι
- Εμφάνιση του ανθρώπου

- Οι ωκεανοί ξαναγεμίζουν με νερό και δημιουργούνται ρηχές θάλασσες ανάμεσα στις ηπείρους
- Η ζωή ξανα-διαφοροποιείται με νέες εξελικτικές γραμμές
- Εξισορρόπηση ζωής σε ξηρά και θάλασσα - κλίμα θερμό/υγρό
- Κυριαρχία των ερπετών
- Αρχή της διάσπασης των βιοκοινωνιών και **δημιουργία διακριτής πλέον χλωρίδας & πανίδας ανά ήπειρο**
- Μέχρι το τέλος του αιώνα η ζωή έχει πάρει μοντέρνα όψη

- Τέλος αιώνα με **95% εξαφανίσεις** από πτώση μετεωρίτη & ηφ. λάβα



Η κατάκτηση της χέρσου :

Η πρόκληση & οι εξελικτικές καινοτομίες

Συγκριτικά με το νερό,
ένα αφιλόξενο περιβάλλον

1. **Αναπαραγωγή** (εσωτερική γονιμοποίηση & το αμνιωτικό αυγό)
2. **Αναπνοή** (από τα βράγχια στους πνεύμονες)
3. **Εξωτερικό περίβλημα** (φολίδες, δέρμα, τρίχες, πτέρωμα)
4. **Κίνηση** (από τα πτερύγια στα πόδια)

Η εποίκιση της χέρσου ήταν σταδιακή:

- ▶ Προκαρυώτες (2,5 δις χρόνια)
- ▶ Συντονισμένη μετακίνηση μυκήτων και φυτών (440 εκ.χ.)
- ▶ Ίχνη βάδισης αρχέγονων Αρθρόποδων στην χέρσο (480 εκ.χ.)
- ▶ Αρθρόποδα με αποκλειστικά χερσαία διαβίωση (420 εκ. χ.)
- ▶ Ίχνη βάδισης αρχέγονων Σπονδυλωτών (390 εκ. χ.)
- ▶ Τα αρχαιότερα Τετράποδα (370 εκ.χ.)

...και συνέβη μεταξύ Σιλούριου και Δεβόνιου για τα περισσότερα Φύλα

Η εξέλιξη των χερσαίων Σπονδυλωτών - ΤΕΤΡΑΠΟΔΑ [Αμφίβια, Ερπετά, Πτηνά, Θηλαστικά]

Οι πρώτες προσαρμογές για την εποίκιση της χέρσου θα πρέπει να προήλθαν από κάποιο εξειδικευμένο προγονικό είδος ψαριού, το οποίο θα είχε **οστέινα πτερύγια** (~ άκρα) και **υποτυπώδεις πνεύμονες**

Σημερινοί εκπρόσωποι των **Σαρκοπτερύγιων** ψαριών και τα απολιθώματα προγόνων τους δείχνουν ότι τέτοιες προγονικές μορφές υπήρξαν

Κοιλάκανθος



Δίπνοος



Τα ψάρια εκείνης της περιόδου ήταν Σαρκοπτερύγιοι

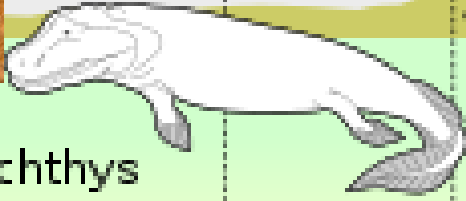
Late Devonian lobe-finned fish and amphibious tetrapods

land

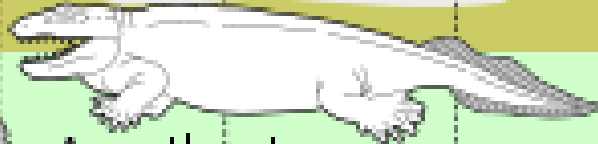
rivers,
swamps and
shallows



375
Tiktaalik



Ichthyostega



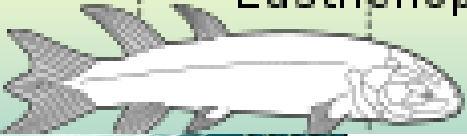
Acanthostega



Panderichthys



Eusthenopteron



Coelacanth



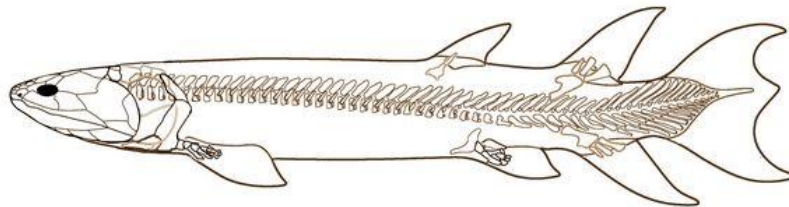
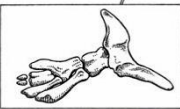
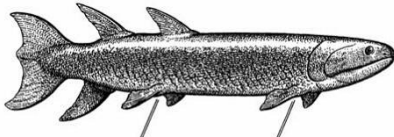
365

360

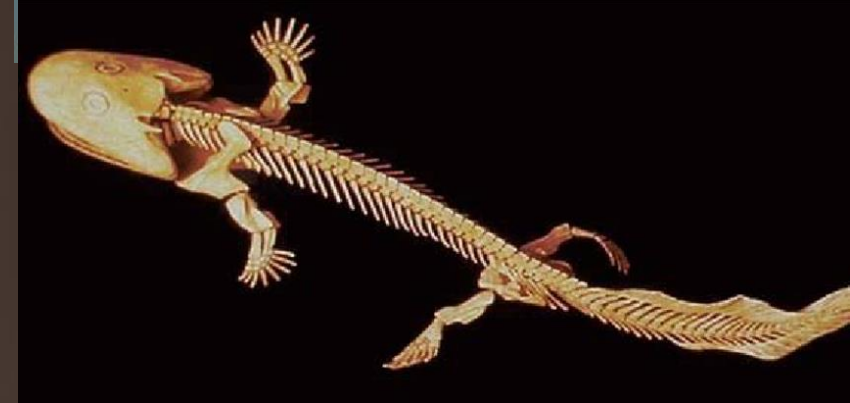
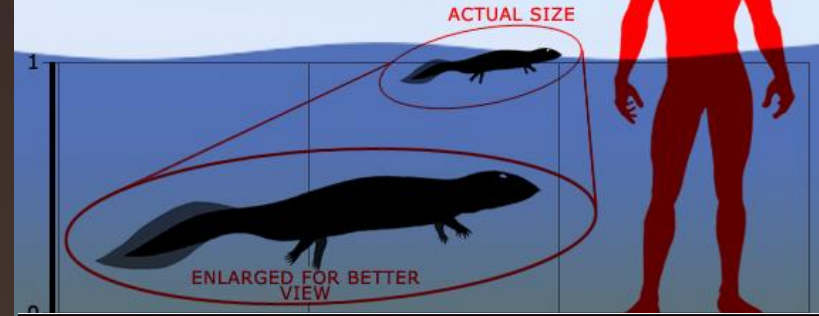
Eusthenopteron



385

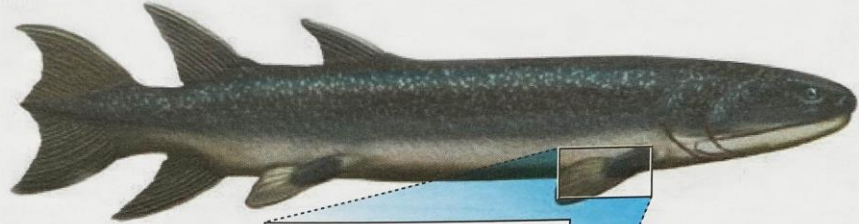


Acanthostega compared to a 1.8 meter tall person.

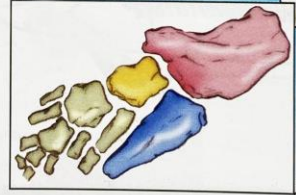
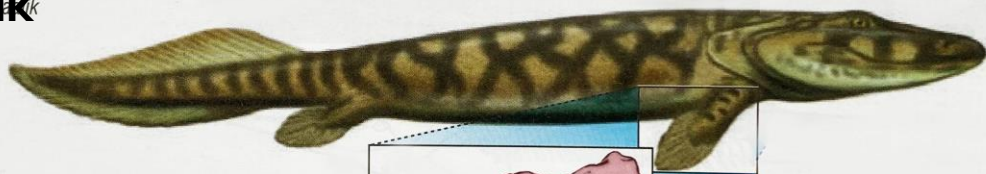


Τα πρώιμα αυτά τετράποδα ζούσαν μάλλον σε παράκτιους υγρότοπους και δεν μπορούσαν να απομακρυνθούν ακόμα από το νερό (ακτίνες στην ουρά, λεπτά οστά, οστά στα βράγχια)

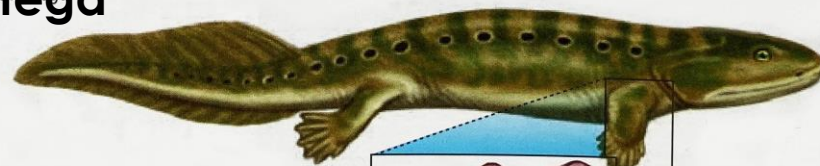
Eusthenopteron



Tiktaalik

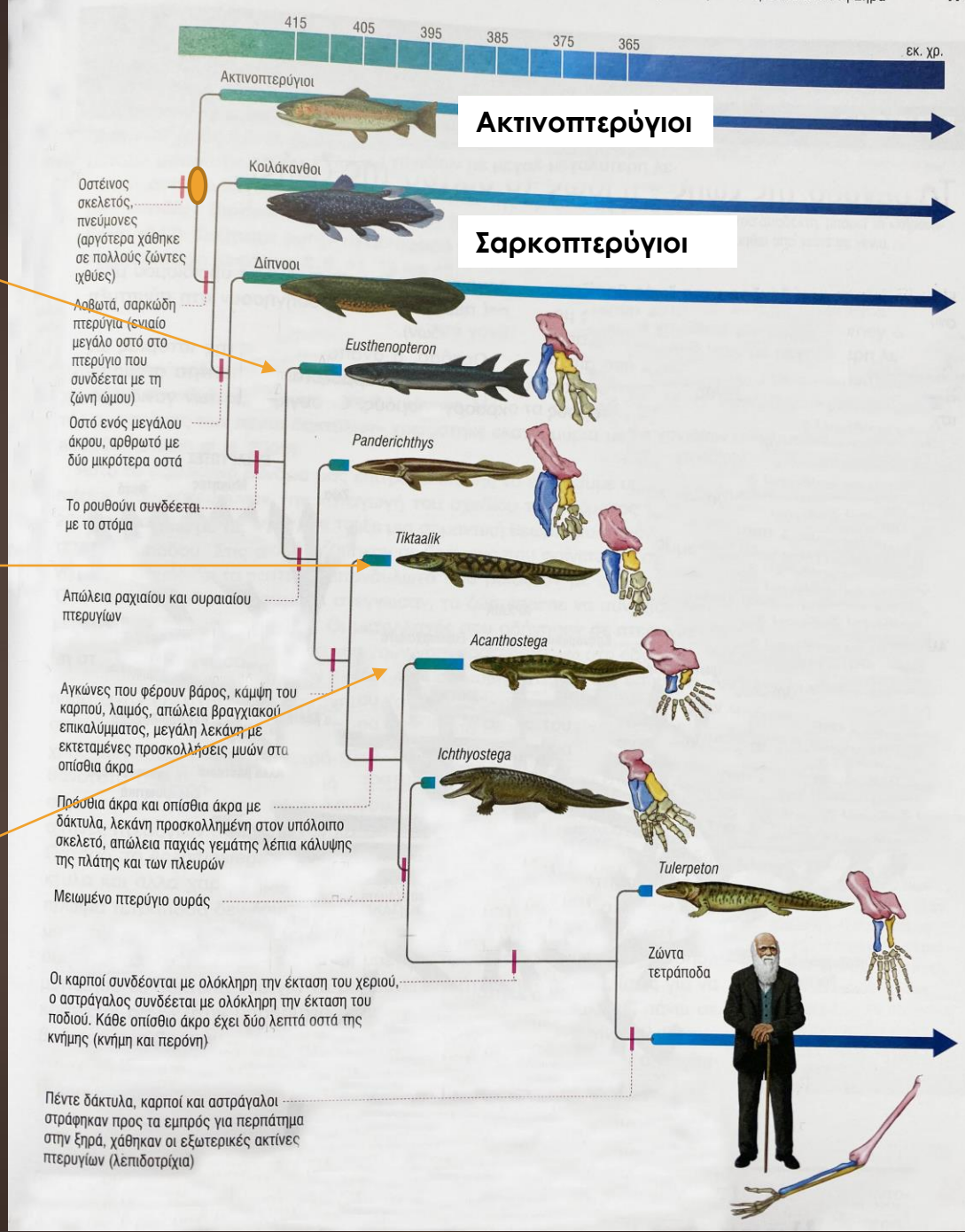


Acanthostega



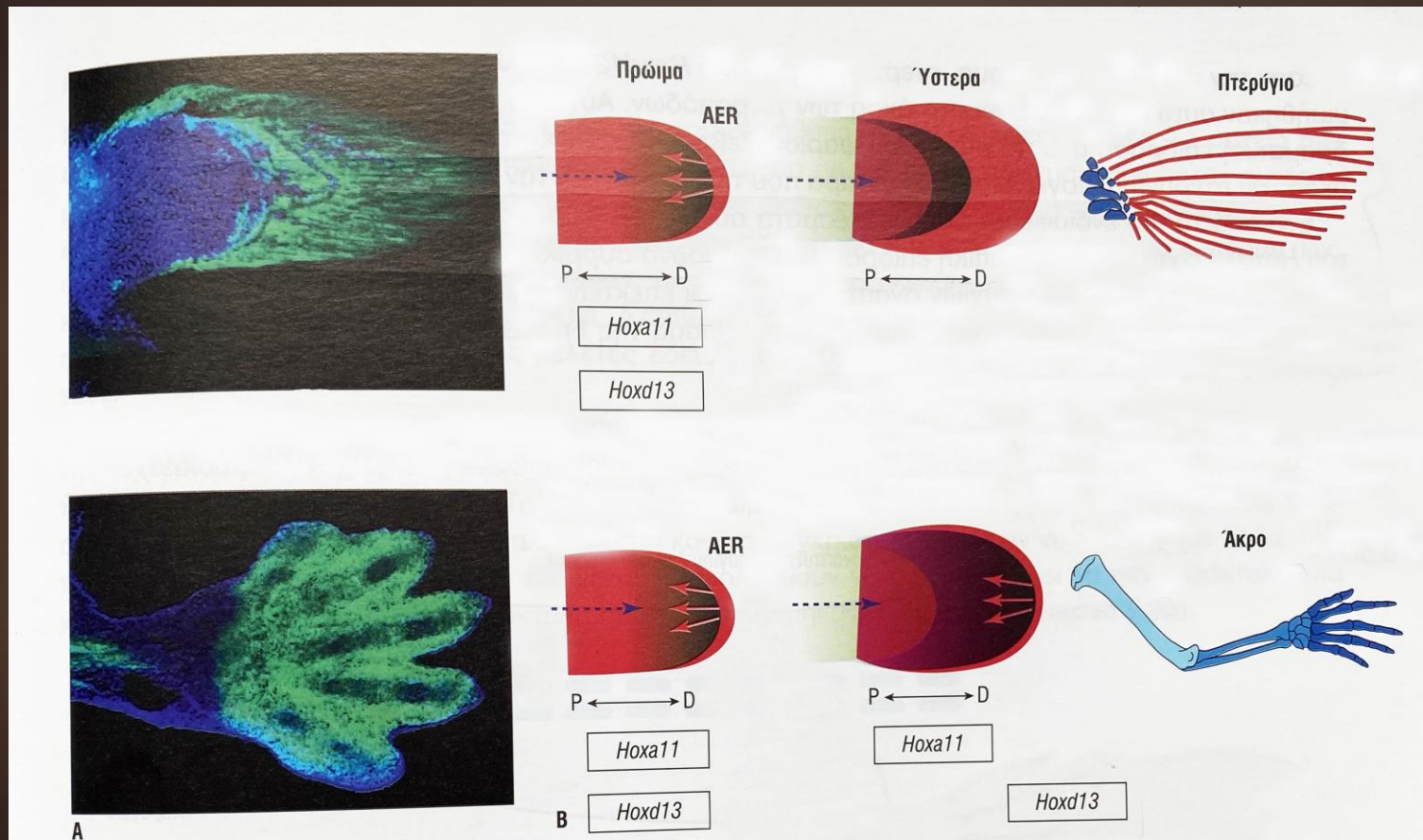
8 δάκτυλα!

- Βραχίονας
- Κερκίς
- Ωλένη



Και σε μοριακό επίπεδο...

- ▶ Όμοια Hox γονίδια εμπλέκονται στην ανάπτυξη τόσο των ψαριών όσο και των Τετραπόδων και καθορίζουν τη βασική αρχιτεκτονική δομή και τον προσανατολισμό τους
- ▶ Ωστόσο ο χρόνος και η θέση έκφρασής τους διαφέρουν



Στα Τετράποδα το γονίδιο *Hoxd13* επανενεργοποιείται και σηματοδοτεί την ανάπτυξη των οστών του καρπού και των δακτύλων

Η γενετική εργαλειοθήκη συνέβαλε με παρόμοιο τρόπο όχι μόνο στην προέλευση των άκρων από τα πτερύγια, αλλά και στην περαιτέρω διαφοροποίηση των άκρων:

- ▶ Από τα άκρα στα πτερύγια (ξανά) - Κητώδη
- ▶ Από τα χέρια στα φτερά - νυχτερίδες
- ▶ Από τα χέρια στα φτερά - πουλιά



Η υπερέκφραση του γονιδίου Bmp2 υπαγορεύει τα δάκτυλα να συνεχίζουν να αναπτύσσονται ώσπου να γίνουν πολύ λεπτά και μακριά



ΑΠΟ ΤΟ ΈΔΑΦΟΣ ΣΤΟΝ ΑΈΡΑ

- ▶ Η κατάκτηση του αέρα ήταν καθοριστική για την αξιοποίηση νέων οικοθέσεων από τα ζώα σε μία περίοδο που τα δάση ήδη κυριαρχούσαν στο χερσαίο τμήμα του πλανήτη
- ▶ Τα Έντομα και κάποιοι δεινόσαυροι ήταν τα πρώτα που το πέτυχαν
- ▶ **Τα πτηνά είναι η σύγχρονη (αρτίγονη) ομάδα που προήλθε από τους ιπτάμενους δεινόσαυρους**
- ▶ Σήμερα επίσης...

Ιπτάμενοι σκίουροι



Ιπτάμενοι λεμούριοι

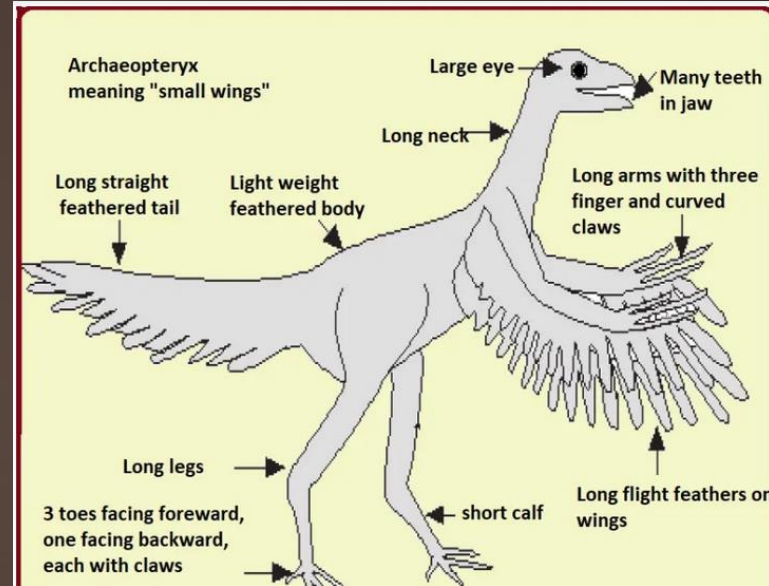


Ιπτάμενες σαύρες



Η εξέλιξη των Πτηνών

- ▶ Αν και αποτελούν μία πολύ ξεχωριστή ομάδα σε σχέση με τα Ερπετά, λόγω μορφολογικών, ανατομικών και οικολογικών χαρακτηριστικών τους (ομοιοθερμία, πιο αναπτυγμένο νευρικό σύστημα κλπ), **τα Πτηνά είναι στην ουσία οι σύγχρονοι απόγονοι των δεινοσαύρων**



- ▶ Τα **Θηριόποδα** της Ιουρασικής περιόδου ήταν δίποδοι σαρκοφάγοι δεινόσαυροι με φτερά (π.χ. *Tyrannosaurus rex*, *Velociraptor*). Οι περισσότεροι δεν πετούσαν, αλλά κάποιοι (όπως ο **Archaeopteryx**) ήταν ικανοί για πτήση
- ▶ Τα χαρακτηριστικά των πτηνών εξελίχθηκαν στο πέρασμα πολλών εκατομμυρίων ετών, παράλληλα με την παρουσία των δεινοσαύρων. Η εξαφάνιση των μεγάλων δεινοσαύρων κατά το τέλος της Κρητιδικής οδήγησε στη ραγδαία διαφοροποίησή τους

Η εξέλιξη της πτήσης

- ▶ Η ανακάλυψη **μελανοσωμάτων** στα απολιθώματα υποδεικνύει ότι τουλάχιστον κάποια Θηριόποδα είχαν χρωματιστά φτερά όπως τα πουλιά
- ▶ Φαίνεται ότι τα φτερά στην περίπτωση των Θηριόποδων χρησίμευαν στην προσέλκυση των συντρόφων για αναπαραγωγή και στην προστασία/θερμορύθμιση της φωλιάς και των νεοσσών
- ▶ Η ικανότητα της πτήσης προέκυψε σταδιακά από τα χτυπήματα των φτερών που έδινε δύναμη προώθησης στο έδαφος αρχικά και στα πιο μικρόσωμα ζώα κατάφερε να οδηγεί και σε κίνηση στον αέρα

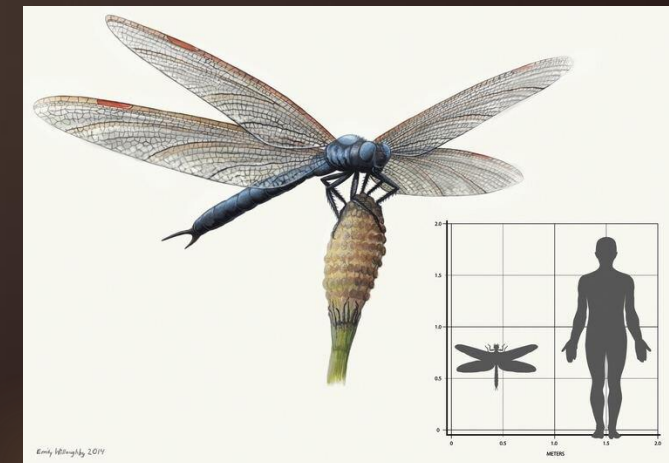


Anchiornis huxleyi

Ένα χαρακτηριστικό που υπάρχει για την εκτέλεση μίας λειτουργίας σε ένα τάξο και μίας άλλης λειτουργίας σε ένα άλλο τάξο ονομάζεται **αλλοπροσαρμογή**

Μία άλλη ιστορία πτήσης – τα έντομα

- ▶ Όλα τα διαθέσιμα στοιχεία (μορφολογικά, εμβρυολογικά, γενετικά, παλαιοντολογικά) δείχνουν ότι τα φτερά στα έντομα εξελίχθηκαν ως μία **επέκταση του πίσω μέρους του εξωσκελετού**
- ▶ Το ήδη υπάρχον πρότυπο της «αρθρωτής κίνησης» των ποδιών έπρεπε να αναδιαμορφωθεί για να οργανωθεί ο μηχανισμός κίνησης του φτερού στη βάση του μέσω μίας κινητής άρθρωσης
- ▶ Τα πρώτα έντομα φαίνεται πως υπήρχαν **ήδη από το Σιλούριο** και μπόρεσαν σταδιακά να εποικίσουν την ξηρά μαζί με τα πρώτα χερσαία αρθρόποδα (μυριάποδα και αραχνίδια), καθώς **κατά τις αρχές της Δεβόνιου υπήρχαν ήδη πτερωτές μορφές (410 εκ.χ.)**
- ▶ Αρκετά πτερωτά έντομα της Λιθανθρακοφόρου ήταν γιγάντια, λόγω υπεροξείας της ατμόσφαιρας
- ▶ Παρά την τεράστια ποικιλία μορφολογίας και λειτουργίας των φτερών τους, τα πτερυγωτά έντομα παραμένουν **μονοφυλετικά**



- ▶ Η αξιοσημείωτη εξέλιξη των πτερωτών εντόμων είναι συνυφασμένη με την εξίσου αξιοσημείωτη εξέλιξη των αγγειόσπερμων φυτών την ίδια περίπου χρονική περίοδο (αρχές Κρητιδικής)



Συνεξέλιξη



- ▶ Η ποικιλότητα αυτή δεν εξαντλήθηκε κατά την τελευταία μαζική εξαφάνιση της πανίδας στο τέλος του Μεσοζωικού αιώνα
- ▶ Έκτοτε μια σειρά από βιοτικές και αβιοτικές επιδράσεις συνέβαλαν στη συνεχή διαφοροποίηση αυτής της τεράστιας ομάδας που καταλαμβάνει περισσότερα από όλα τα άλλα ζωικά είδη μαζί!

Λίγο πιο κοντά σε μας: η εξέλιξη των Θηλαστικών

- ▶ Η γενεαλογική γραμμή των ερπετών που αποτέλεσε πρόγονο των θηλαστικών ήταν τα **Συναψιδωτά**. Η γραμμή αυτή ξεκίνησε περίπου στα 325 εκ.χ. και **κυριάρχησε κατά την Πέρμιο περίοδο (290-248 εκ.χ.)** με τα **Θηριαψιδωτά** θηλαστικόμορφα ερπετά και τους **Πελυκόσαυρους**

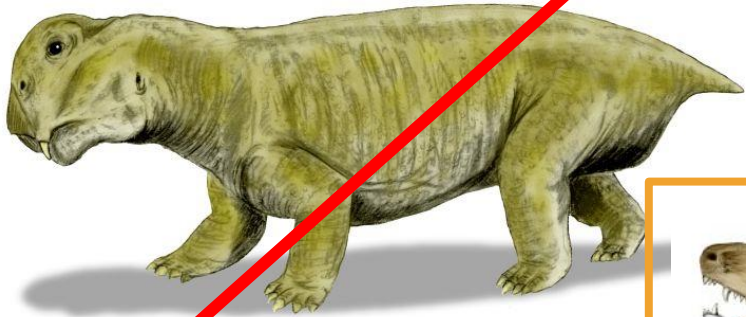


Ο **Διμετρόδοντας** ήταν ένα σαρκοφάγο θηλαστικόμορφο ερπετό, που έζησε την Πέρμιο περίοδο (295-270 εκ.χ.). Συγγενεύει περισσότερο με τα θηλαστικά, παρά με τις σαύρες. Είχε δύο διαφορετικούς τύπους δοντιών

Η γραμμή των θηλαστικών κατά τον Μεσοζωικό αιώνα

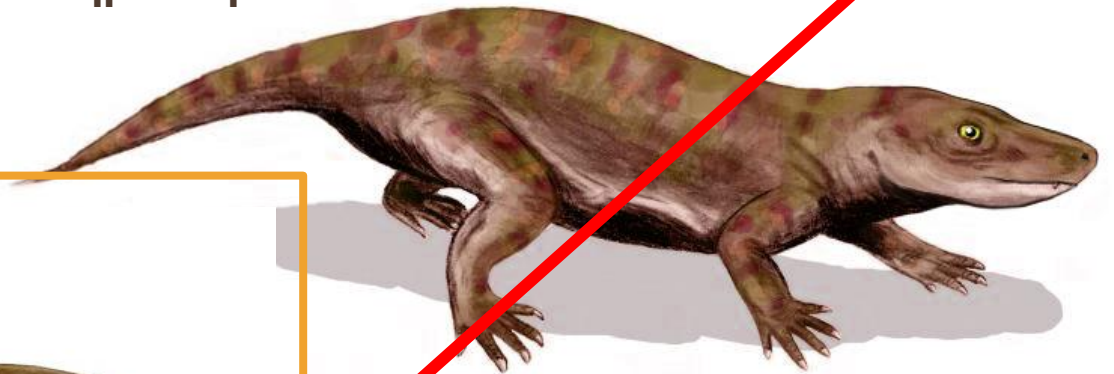
- ▶ Μετά τη μαζική εξαφάνιση της Περμίου, μόνο λίγα θηριαψιδωτά (και ακόμη λιγότεροι πελυκόσαυροι) επέζησαν
- ▶ Τα τριαδικά θηριαψιδωτά περιελάμβαναν τρεις ομάδες:

Δικυνόδοντες



φυτοφάγα

Θηροκεφάλια



σαρκοφάγα

Κυνοδόντια



Τριχωτά αλλά
ακόμα αρκετά
«εοπετά»

Οι σταδιακές αλλαγές που οδήγησαν τελικά στα πρώτα πραγματικά θηλαστικά (220 εκ.χ.):

- ▶ Μεγαλύτερος εγκέφαλος και ανάπτυξη του **εγκεφαλικού φλοιού**
- ▶ Αναδιαμόρφωση των μυών γύρω από τις γνάθους
- ▶ Ανάπτυξη της **οδοντοστοιχίας** ως το κύριο οστό της κάτω γνάθου για την πρόσφυση των μυών της μάσησης
- ▶ Μετακίνηση των υπόλοιπων οστών της κάτω γνάθου στο **μέσο αφτί**

Μέσα στην πρώτη περίοδο (Τριαδική) του Μεσοζωικού αιώνα, υπάρχουν ήδη οι πρόγονοι των τριών σύγχρονων γραμμών των θηλαστικών :

Μονοτρήματα – Μαρσιποφόρα - Πλακουντοφόρα

Κατά το τέλος της Τριαδικής συμβαίνει μία μεγάλη εξαφάνιση που αφήνει επιζώντες στην Ιουρασική, μόνο τα μικρά θηλαστικά και τους δεινόσαυρους

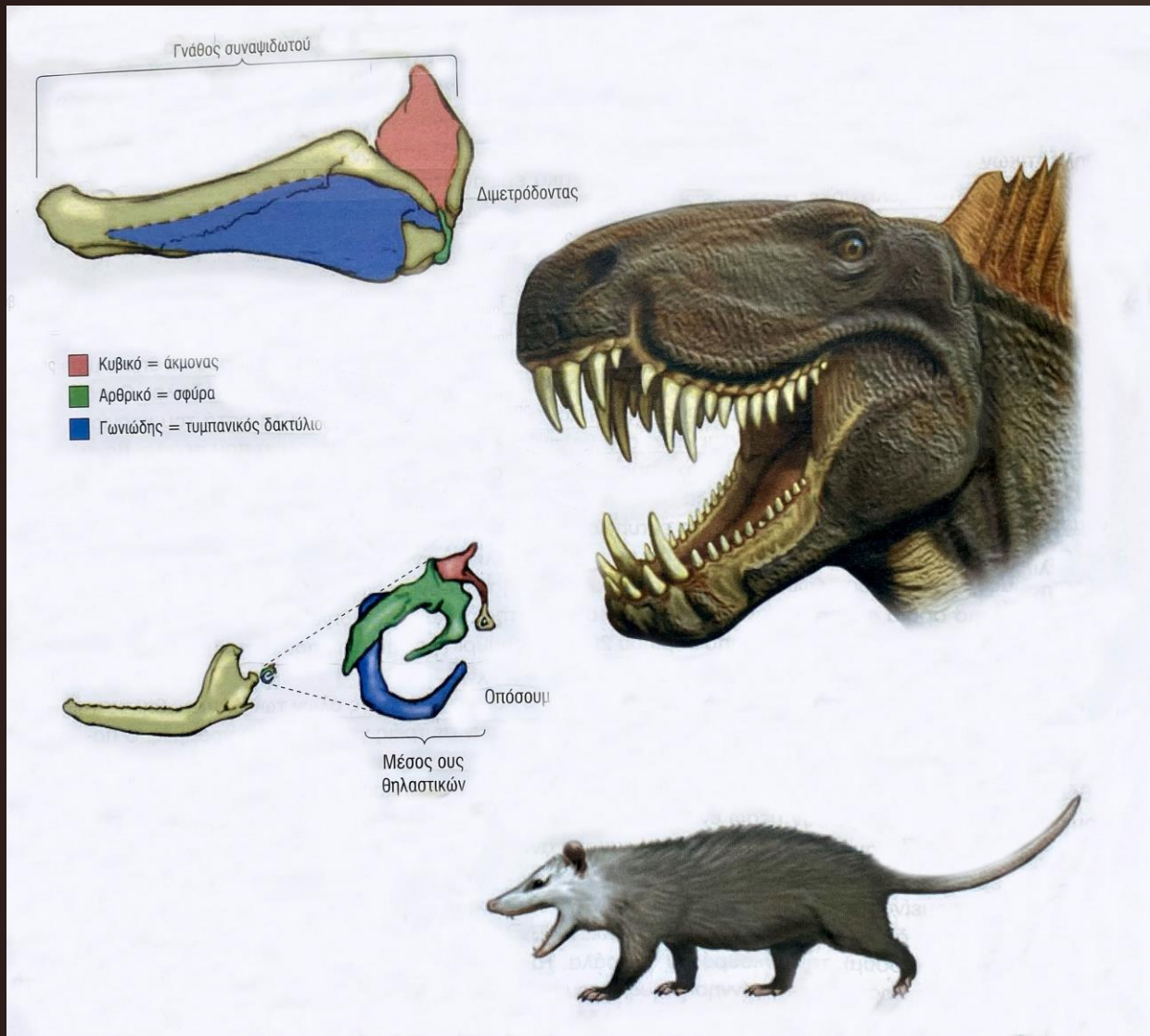


Πολύ πρόσφατα δεδομένα δείχνουν ότι παρά το μικρό τους μέγεθος, τα θηλαστικά αυτής της περιόδου είχαν **μεγάλη ποικιλία ειδών και** κάλυπταν πληθώρα **οικολογικών θώκων**



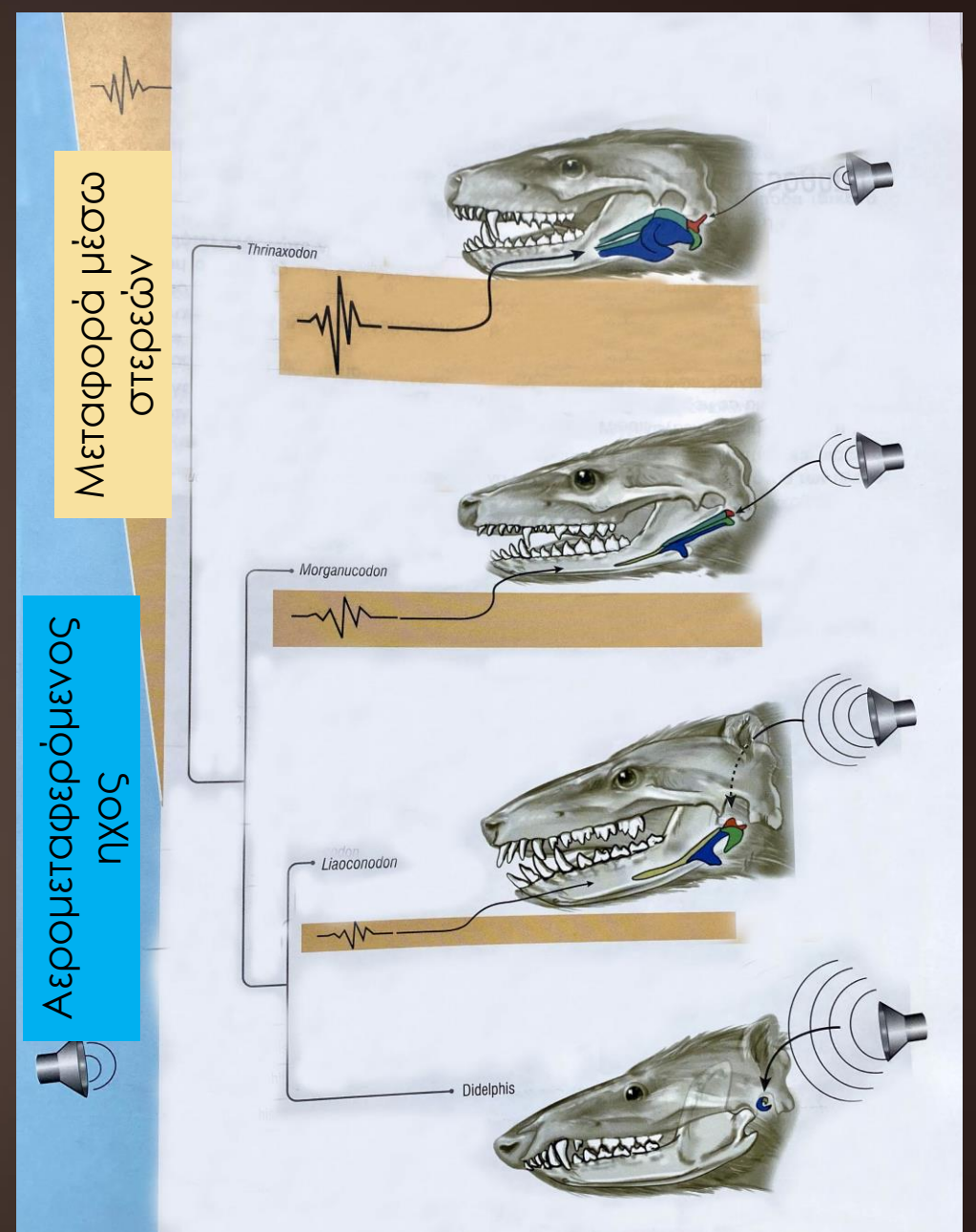
Η ικανότητα αυτών των ζώων να επιβιώνουν συνοψίζεται στα ακόλουθα:

- ▶ **Θερμορύθμιση** (ομοιοθερμία) και **αύξηση του μεταβολισμού**
- ▶ Κατάληψη **νυχτερινών θώκων** - αποφυγή εχθρών και καλύτερη θερμορύθμιση
- ▶ Εξέλιξη και άλλων τύπων δοντιών (**γομφίων**) - αποτελεσματικότερη μάσηση, αύξηση διατροφικών πηγών
- ▶ Εκμετάλλευση πιο εξειδικευμένης τροφής (ανθοφόρα **φυτά** και **έντομα** που εξελίσσονται μέσα στην Κρητιδική περίοδο)
- ▶ Τοποθέτηση **άκρων κάτω από το σώμα** - καλύτερη αναπνοή, ταχύτερη κίνηση και ικανότητα ελιγμών
- ▶ Αποτελεσματικότερη **ακοή**



Η κάτω γνάθος επεκτείνεται, αποκτά εξειδικευμένα δόντια και τη δική της άρθρωση (προσαρμογή στη μάσηση)

Τα τρία οστά συρρικνώνονται και διαχωρίζονται μετατοπιζόμενα τελικά στο μέσο αφτί...



...δίνοντας νέες δυνατότητες στην ακοή

Το τέλος του Μεσοζωικού και η εξαφάνιση των γιγαντιαίων ζώων

- ▶ Μέχρι τότε, τα **μαρσιποφόρα** και τα **Multituberculata** (μία εξαφανισμένη πλέον γραμμή θηλαστικών) ήταν τα κυρίαρχα θηλαστικά, ενώ τα **πλακουντοφόρα** ήταν σπάνια
- ▶ Αυτή η αναλογία αναστράφηκε με την πτώση ενός μεγάλου αστεροειδούς που οδήγησε στην εξαφάνιση των περισσότερων δεινοσαύρων και των μεγάλων θηλαστικών. Αντίθετα επιβίωσαν τα πιο μικρόσωμα παμφάγα θηλαστικά, μεταξύ των οποίων και τα πλακουντοφόρα
- ▶ **Οι νέες συνθήκες του Καινοζωικού αιώνα ώθησαν την εξέλιξη των θηλαστικών σε όλον τον πλανήτη, με τα πλακουντοφόρα να κυριαρχούν πλέον παντού**

Αν πρέπει να κρατήσουμε τρία σημεία από όλα αυτά, τότε:

1. Ανασκαλεύοντας το παρελθόν, μπορούμε σίγουρα να βελτιώσουμε το βαθμό εγκυρότητας των **σεναρίων** που φτιάχνουμε ΑΛΛΑ δεν μπορούμε να είμαστε **ΠΟΤΕ** σίγουροι για το τι ακριβώς συνέβη!
2. Η ιδέα των **«ανώτερων»** οργανισμών που προέκυψαν από **«κατώτερους»** είναι εντελώς ξεπερασμένη. Είναι πλέον γνωστό ότι πολλοί φαινομενικά απλοί οργανισμοί (αναφορικά π.χ. με το νευρικό σύστημα, τον αριθμό κυττάρων κ.λπ) διαθέτουν εξαιρετικά σύνθετα γονιδιώματα, αλλά και αντίστροφα
3. Τα μοριακά δεδομένα και η σύγχρονη φυλογένεση μας δείχνουν ότι όλοι οι πρόγονοι των σύγχρονων ζωικών Φύλων είχαν κάνει την εμφάνισή τους πολύ νωρίτερα από ότι πιστευόταν με βάση τα απολιθώματα

Πηγές:

- ▶ **ΕΞΕΛΙΞΗ, Κατανοώντας το χρονικό της ζωής. Emlen D. & Zimmer C.** (Κέφ. 3, 4, 9, 16)
- ▶ Adoutte et al. 2000. **The new animal phylogeny: Reliability and implications** PNAS 97 (9) 4453-4456 <https://doi.org/10.1073/pnas.97.9.4453>
- ▶ Telford et al. 2015. **Phylogenomic Insights into Animal Evolution** Current Biology 25, 876-887
- ▶ Engel M.S. 2015. **Insect evolution** Current Biology 25, 845-875
- ▶ Nel, A. 2020. **A glance at the deep past history of insects.** Comptes Rendus Biologies 342, 253-254 <https://doi.org/10.1016/j.crv.2019.09.008>
- ▶ Brusatte S. 2020. **Mammal evolution: How ancient fossils are revealing the secrets of our earliest ancestors.** BBC Science Focus Magazine <https://www.sciencefocus.com/nature/the-secret-world-of-mammal-evolution/>