

Dyrenes stamtre, del 3: Virveldyrenes evolusjon

Jo høyere man kommer i dyrenes stamtre – det vil si jo flere grener i stam-treet man har lagt bak seg, og jo mindre omfattende de enkelte grenene blir – desto større blir samtidig antallet grener. Derfor kan man nødvendigvis ikke vie alle grener like mye oppmerksomhet. Totalt sett er det jo flerfoldige millioner av dem i dyrenes stamtre. I forrige nummer av Naturen, del 2 av denne artikkelserien, ga jeg en oversikt over dyrenes tidlige evolusjon. På en måte sitter vi etter denne gjennomgangen igjen med 26 grener som man kunne ha sagt mer om. Den ene av disse grenene, som jeg skal fortsette med i denne artikkelen, er den vi selv «sitter» på: virveldyrenes.

Hanno Sandvik

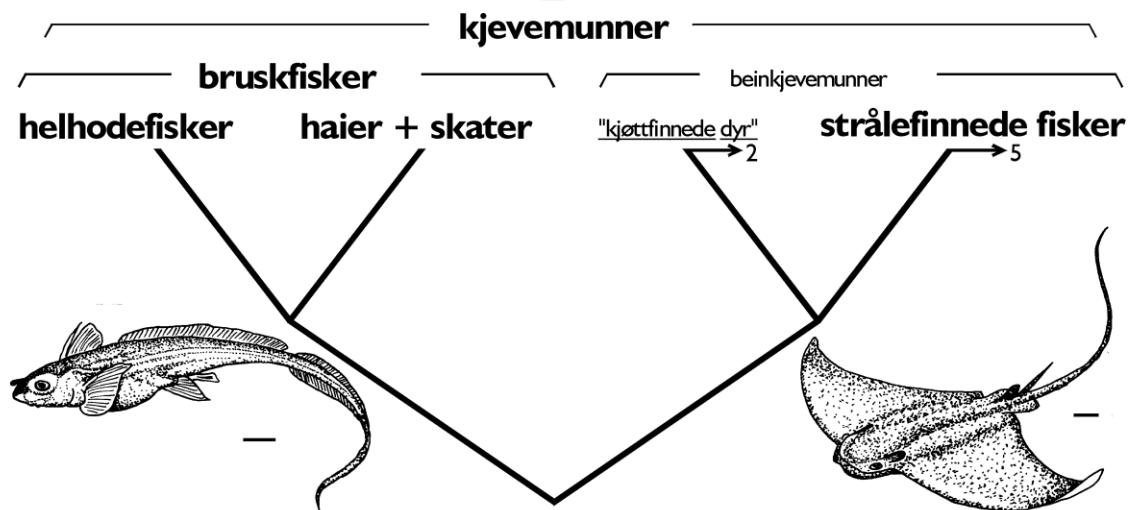
(f. 1970) er post-doktor-stipendiat ved Institutt for biologi, NTNU. Han har tatt hovedfag (1997) og doktorgrad (2004) ved Universitetet i Tromsø på sjøfuglenes evolusjonære økologi. Hanno har undervist i systematikk og evolusjon ved universitetene i Braunschweig og Tromsø samt Høgskolen i Bodø. Hovedinteressene hans ligger i skjæringsrommet mellom økologi, samfunn, evolusjon og filosofi.

En virveldyrgruppe har vi allerede møtt sist, dette var runnmunnene eller de kjeveløse fiskene (niøyer og slimåler). Resten av virveldyrene – grovt 50.000 kjente arter – kan sammenfattes som:

1. Kjevemunner (kladogram 1)

Stamarten til **kjevemunnene** (Gnathostomata) levde for 440 millioner år siden, muligens i brakkvann, i hvert fall nærme kysten. Vi har ikke noen forsteinede rester av et dyr som med sikkerhet kan sies å ha vært denne stamarten. Men ved å se på fellestrekk i dagens kjevemunner, kan vi slutte oss til en god del egenskaper ved denne arten. Den var ikke lenger filtrerer (som lansettfiskene) eller åtseleter (som rundmunnene), men en aktiv rovfisk. Kroppsbygningen kan delvis forklares ut ifra dette leveviset:

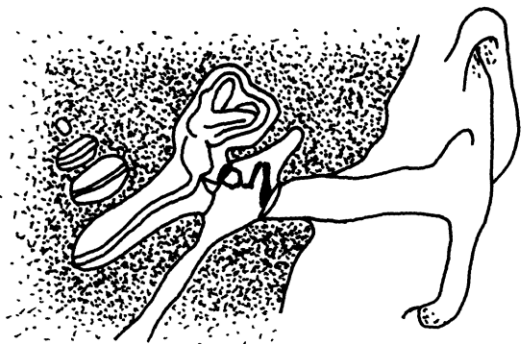
- I tillegg til to ryggfinner og halefinnen,



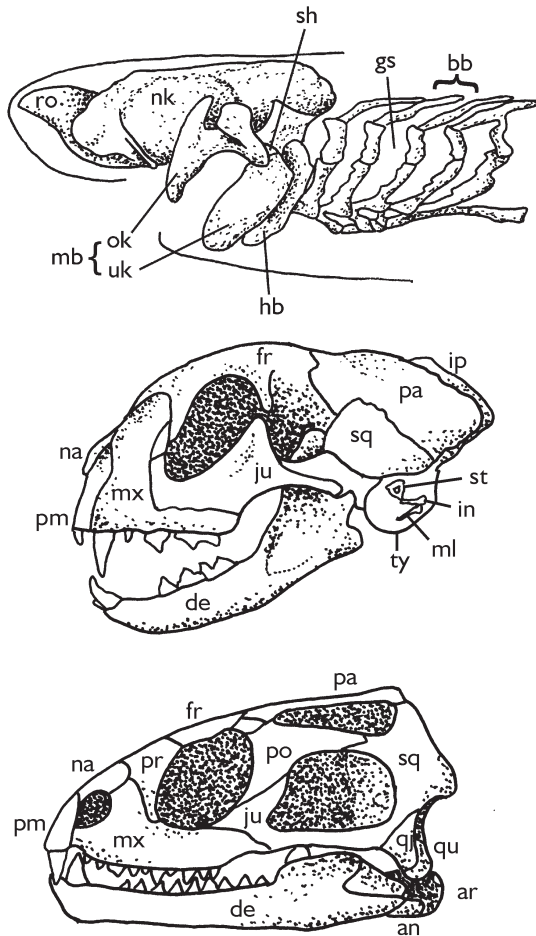
Kladogram 1. Kjevemunnenes stamtre. I dette og de følgende kladogrammene betyr (1) et understreket navn at gruppen inkluderer oss mennesker, (2) et navn i mindre skrift at gruppen ikke er spesielt viktig, (3) anførselstegn at navnet er rett oversatt fra gruppens vitenskapelige navn fordi det mangler et «godkjent» norsk navn. Se ellers artikkelseriens del 1 for forklaringer av hvordan kladogrammer tolkes. Illustrasjonsdyr: havmus (helhodefisk, til venstre) og skate (til høyre), strekens lengde tilsvarer 10 cm i alle kladogrammer.

som også fantes hos rundmunnene, oppstår nå et par brystfinner, et par bukfinner og en gattfinne. Finnene har fått finnestråler av brusk, og bryst- og bukfinnene er opphengt i hhv. et skulder- og et bekkenbelte. Arten ble mye mer bevegelig gjennom disse evolusjonære nyhetene.

- Muskulene får en større yteevne ved hjelp av *myoglobin*, et protein som forbedrer muskelcellenes forsørgelse med oksygen.
- Likevekts- og bevegelsessanseorganet (*labyrinten*) i det indre øre forbedres ved at det får en tredje buegang (figur 1). Dette er en stor fordel for en art som vil orientere seg i et tredimensjonalt rom, som de frie vannmassene er.
- Noen av hodets skjelettelementer gjennomgår en funksjonsendring og blir til over- og underkjeve (figur 2). Kjeven er naturligvis et nyttig redskap for et rovdyr.
- Også ellers har det skjedd en del i skjelettet. Skjelettet i seg selv er ikke nytt for kjevemunnene. Som nevnt i del 2, hadde allerede virveldyrenes stamart et indre



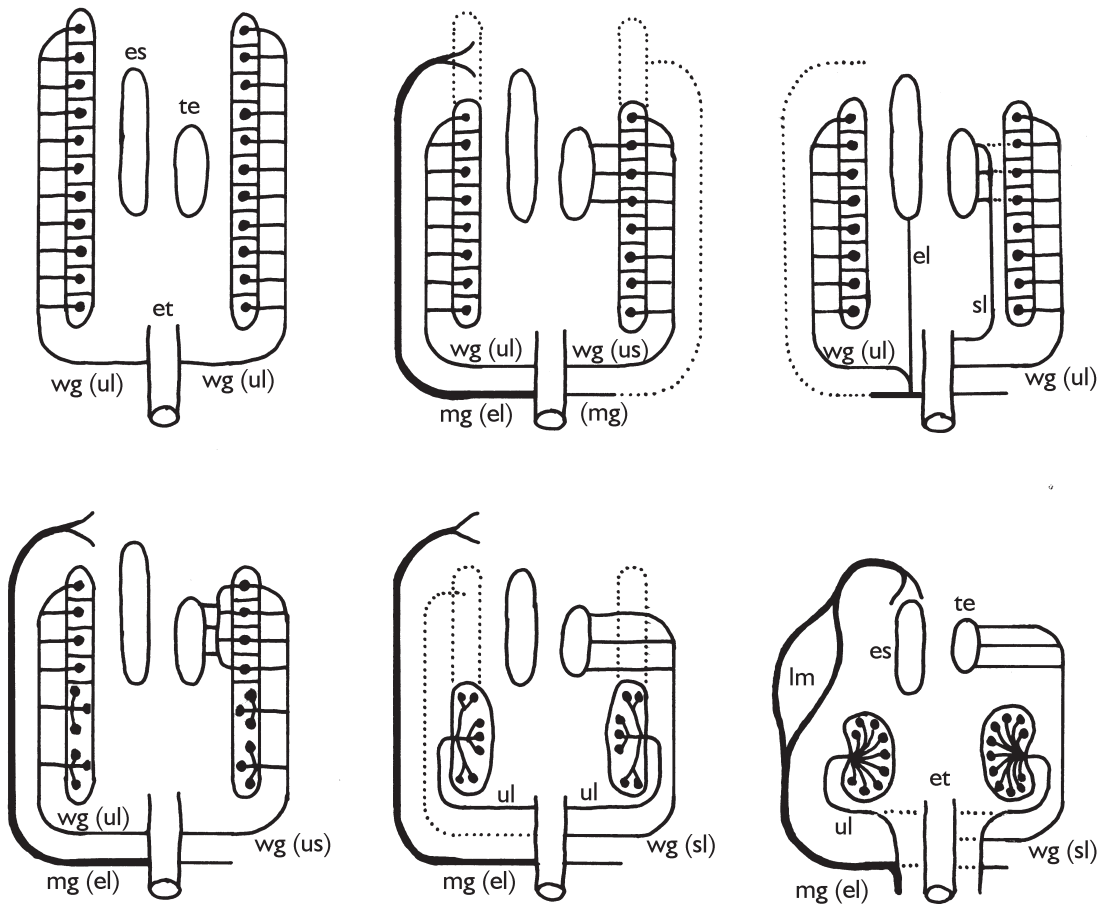
Figur 1. Ørets bygning hos mennesket. Man ser, fra venstre til høyre, det indre øret, mellomøret og det ytre øret. I det indre øret finner man sneglehuset (som tjener hørselen) og labyrinten (likevektsorgan). Labyrinten oppstod i virveldyrenes stamart, men dens tredje buegang evolverte i kjevemunnenes stamart. I mellomøret ser man, i svart, de tre ørenoklene, hvorav stigbøylen (lengst til venstre) oppstod i de landlevende virveldyrenes stamart, mens ambolt og hammer evolverte i pattedyrenes stamart. Forbindelsen til svelget kalles øretrompet og er homolog med bruskfiskenes sprøytehull. Trommehinnen danner grensen mellom mellom- og det ytre øret, og er homolog til de strålefinnede fiskenes gjellelokk. Beinets som trommehinnen er opphengt i, heter trommebein. Se også figur 2.



Figur 2. Hodeskallen (kraniet) hos bruskfisk (øverst), pattedyr (midten) og skjellkrypdyr (nederst). Skallebygningen er representativ for hhv. kjevemunnenes, pattedyrenes og Diapsidas stamart. Hos bruskfisk ser man hjerneskalen (nk: nevrokranium; dermalskjelettet er sterkt redusert), gjellebuene (bb, hb, mb) med de mellomliggende gjellespaltene (gs), og at to gjellebuer har blitt ombygget til kjeve (ok: overkjeve, uk: underkjeve). Hos pattedyr ser man en enhetlig hodeskalle (bokstavene refererer til ulike beinplater, mest i dermalskjelettet) og at kjeveleddet dannes av squamosum (sq) og dentale (de). Øreknoxlene er tegnet i feil målestokk (in: incus = ambolt, omdannet fra kvadratbeinet, qu; ml: malleus = hammer, omdannet fra leddbeinet, ar; st: stapes = stighøyde eller søylebein; ty: tympanum = trommebein, omdannet fra angulare, an; if: figur 1). Hos skjellkrypdyr ser man den diapside skallen med to åpninger i tinningen, og at kjeveleddet dannes av kvadratbeinet (qu: quadratum) og leddbeinet (ar: articulare).

bruskskjelett som beskyttet (a) hodets sanseorganer, (b) svelget og (c) ryggstrengen. Tilsvarende finner man hos alle virveldyr (a) *hjerneskalen* i form av kapsler rundt lukte- og hørselssanseorganer; (b) *innvollskraniet* i form av *gjellebuer*, dvs. støttestaver mellom gjellespaltene; og (c) *aksialskjelettet* i form av to par virvelbuer per kroppssegment oppå ryggstrengen. I tillegg til dette indre skjelettet fantes (d) beinplater i huden (et såkalt *dermalskjelett*). Alt dette finner man hos alle virveldyr, det er *homologier*, dvs. fellestrekk som kun har oppstått én gang og siden blitt videreført til alle gruppens nye medlemmer. Men mens de nettopp nevnte skjelettelementene var «nyheter» – eller *avledete* egenskaper – for virveldyrenes stamart, er de fra kjevemunnenes ståsted allerede som «opprinnelige» trekk å regne. Men også hos kjevemunner finner man avledete fellestrekk i skjelettet. For det første er ikke bare dermalskjelettet, men også det indre skjelettet forbeinet: Utenpå en bruskkjerne hadde de fleste knokler en beinkappe. Videre har skjelett-delene blitt utvidet og trådt i sammenheng med hverandre, slik at man nå kan snakke om en hodeskalle (*kranium*) heller enn isolerte skjelettelementer (figur 2):

- Hjerneskalen har blitt større og omgir nå hele hjernen.
- Innvollskraniet har som sagt bidratt til kjeven. Ellers har – fordi også gjellenes antall ble redusert – antallet gjellebuer blitt redusert til fem, én bak hver gjelleåpning.
- Aksialskjelettet får nå den samme grunnbygningen som man f.eks. finner hos oss: Det består av fire par virvelbuer per kroppssegment (altså to nye sammenlignet med runnmunnene). Virvelbuene er uavhengige til å begynne med, men smelter sammen til én virvel per segment i flere av delgruppene.



Figur 3. Nyrens bygning i ulike virveldyrgrupper. Nyrer fins på begge sider av kroppen, men i denne skjematiske fremstillingen er hunnens urogenitalsystem gjengitt på venstre side av endetarmen og hannens på høyre side. De store prikkene fremstiller nefroner (nyrens minste funksjonelle enheter). Organeler som ble tilbakedannet i evolusjonens løp er gjengitt stiplet for å fremheve endringene. (a) I virveldyrenes stamart var nyren et langstrakt organ med én nefron per kroppssegment. Den hadde en urinleder (den wolffske gang) og ingen kontakt med verken eggstokker eller testikler. Denne tilstanden er kun bevart i slimål-larver. (b) I kjevemunnenes stamart ble fornyren redusert. Dessuten hadde hunnene evolvert en eggleder (den müllerske gang) og hannene en forbindelse mellom testikkelen og mellomnyren. Denne tilstanden er bevart hos bl.a. storfisker og lungefisker. (c) I de egentlige beinfiskenes stamart evolverte hannene en sekundær urinleder, og hunnene en sekundær eggleder. (d) I stamarten til de landlevende virveldyrene hadde baknyren gitt opp sin segmentale organisering. Denne tilstanden er bevart hos amfibier. (e) I «amniondyrenes» stamart ble mellomnyren redusert og en sekundær urinleder evolvert. Denne tilstanden er bevart hos sauropsidene. (f) I de egentlige pattedyrenes stamart ble urin- og kjønnsåpningen atskilt fra endetarmsåpningen. Forkortelser – el: eggleder, es: eggstokk, et: endetarm, lm: livmor, mg: den müllerske gang, sl: sædleder, ts: testikkel, ul: urinleder, us: kombinert urin- og sædleder, wg: den wolffske gang.

- (d) Dermalskjelettet beskytter hele hodet og har gitt opphav til skall og tenner.
- Nyren var opprinnelig et segmentert organ som strekket seg gjennom størsteparten av kroppen (figur 3). Det fremste

avsnittet (fornyren) degenererer imidlertid allerede i kjevemunnenes stamart, men først etter å ha gitt opphav til egglederen (den müllerske gangen). Mellomnyren får på sin side en forbindelse med testiklene, slik

at urinlederen (den *wolffske gangen*) samtidig fungerer som sædleder. Baknyren brukes fortsatt kun til ekskresjon.

Etter nå å ha klarlagt egenskapene som kjennetegnet kjevemunnenes stamart, skal vi se på delgruppene én etter én. Blant annet vil vi kunne følge med på hvordan trekk som er typiske for f.eks. pattedyrenes kroppsbygning, kommer på plass etter hvert – og ikke alltid der man ville ha forventet det.

Den minste av kjevemunnenes to delgrupper er **bruskfiskene** (Chondrichthyes). Bak navnet ligger faktumet at skjelettet i denne gruppen ikke er forbeinet, men kun består av brusk. Dette er imidlertid ikke noen «primitiv» eller opprinnelig egenskap, men tvert imot et resultat av at forbeiningen av skjelettet ble opphevet i gruppens stamart. Dette vet man bl.a. fordi det fins mange fossiler av nå utdødde grupper, f.eks. panserhaiene, som tilsier at bruskfiskene stammer fra en art som må ha hatt et forbeinet skjelett. Fravær av en egenskap trenger altså ikke å være ensbetydende med «primitivitet», men kan også som i dette tilfellet skyldes et sekundært tap av egenskapen. Dessuten har forbeiningene av mange knokler blitt erstattet med forkalkninger på knoklenes yttersider.

Helhodefiskene (Holocephalii) er en liten og særpreget gruppe. Det som skjuler seg bak navnet er at hele overkjeven er sammenvokst med kraniet, mens den var bevegelig mot kraniet i stamarten til kjevedyr. (Dette er fortsatt tilfellet hos andre fisker. Landlevende virveldyr har derimot – uavhengig av helhodefiskene – også ubevegelige overkjever.) Det mest iøynefallende er likevel det karakteristiske og tydelige mønsteret som sidelinjene danner på hodet. Den eneste norske representanten for denne gruppen på 30 arter er havmusa (eller hågyl-ling; jf. kladogram 1).

Mest kjent blant bruskfiskene som helhet

er derimot utvilsomt **haier og skater** (Elassobranchii). De 840 artene forekommer over hele verden, 32 også i norske farvann. Til forskjell fra andre fisker mangler de gjellelokkene, man ser altså de fem gjelleåpningene utenfra (hos kamtannhaier seks eller sju). Man tror i dag at dette skyldes et sekundært tap av gjellelokkene hos haier og skater, fordi både helhodefisker og beinkjevemunner har gjellelokk. Hos haier og skater er også sprøytehullet godt synlig som en liten åpning bak øyet. Sprøytehullet er resten etter en opprinnelig gjellespalte (se figur 2), men brukes ikke lenger som gjelle – og heller ikke til å sprøyte med – men for å trekke inn vann til (de andre) gjellene. Sprøytehullet fins også hos noen «beinkjevemunner», er altså ikke noe særtrekk ved haier og skater.

Søstergruppen til bruskfiskene består av de resterende virveldyrene, som kan sammenfattes som «**beinkjevemunner**» (Osteognathostomata), fordi de for det første har bevart det forbeinede skjelettet (opprinnelig egenskap) og for det andre ytterligere har økt andelen av bein på bekostning av brusk (f.eks. forbeinede finnestråler; avledet egenskap). En annen evolusjonær nyhet, som man kanskje ikke hadde forventet tatt i betraktning at vi fortsatt snakker om fisk, er *lungene*. De var ikke på langt nær så godt utviklet som våre lunger; sannsynligvis var de kun enkle, luftfylte utbuktninger i fortarmen. Men de ble allerede brukt for å ved behov supplere gjellenes oksygenopptak. I og med at stamarten antas å ha levd i grunt, varmt og oksygenfattig vann, var nok dette behovet ganske ofte til stede.

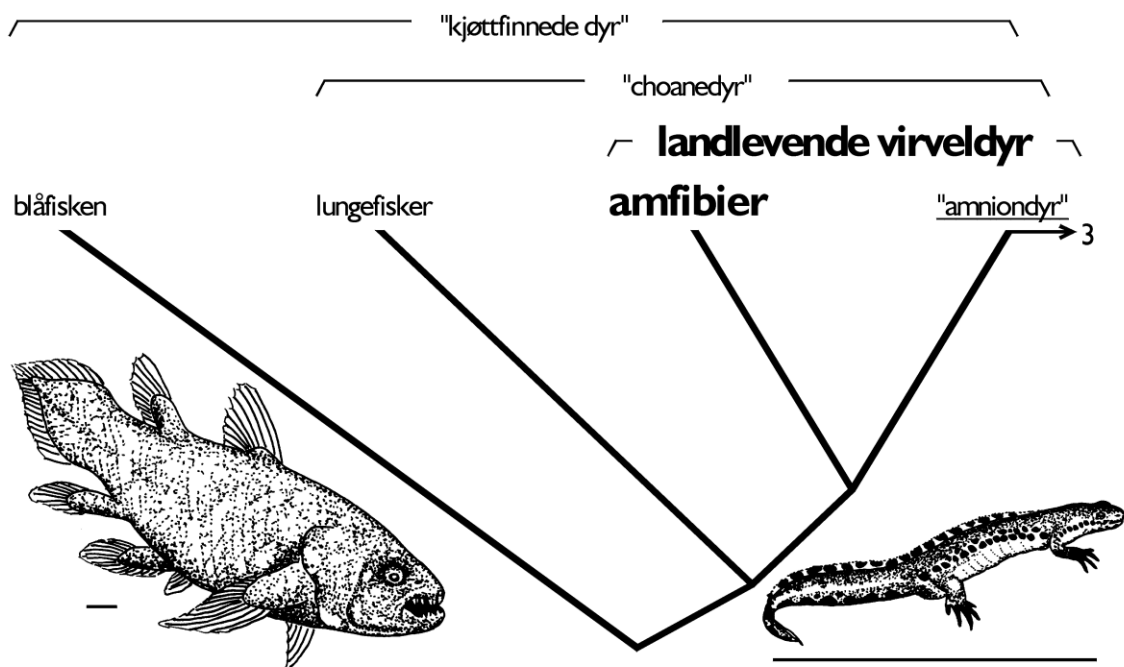
Den mindre av «beinkjevemunnenes» to delgrupper har ikke fått noe anerkjent navn. Det vitenskapelige navnet som brukes for gruppen (Sarcopterygii sensu lato = kjøttfinnede fisker i vid forstand) er uheldig med tanke på at bare 0,03 % av gruppens 24.000 arter er fisk. «**Kjøttfinnede dyr**» er derfor

ikke mer enn en dårlig nødløsning. Det som derimot taler for at gruppen er naturlig, er bl.a. at man bare i disse gruppene finner den bakre hulvenen, og emalje på tennene. Den bakre hulvenen samler opp mesteparten av blodet fra bakkroppen og fører den til hjertet. Den oppsto som en sammensmeltning av levervenen (som samler på blodet som kommer fra tarm og lever) og den høyre bakre kardinalvenen. Dessuten har bryst- og bukfinnene mistet alle finnestrålene bortsett fra én. Denne er homolog til vårt overarms- og lårbein.

De **strålefinnede fiskene** (Actinopterygii) har derimot bevart den opprinnelige situasjonen der flere finnestråler støtter finnene. De evolusjonære nyvinningene som kjennetegner gruppen, er én ryggfinne (den andre har gått tapt) og de såkalte ganoidskjellene som dekker kroppen. Vi kommer tilbake til de strålefinnede fiskenes inndeling i avsnitt 5.

2. «Kjøttfinnede dyr» (kladogram 2)

Stamtre 2 er en god anledning til å forklare hva som ligger i at en gruppe er «kunstig» (jf. del 1). Vi ser fra stamreet at lungefiskene er de nærmeste slektningene til de landlevende virveldyrerne; de kan sammenfattes som «choanedyr». Også blåfisken er i nærmere slekt med landlevende virveldyr enn med de strålefinnede fiskene. Blåfisken og «choanedyr» har altså en gang i tiden hatt en felles stamart, som *ikke* samtidig var stamarten til strålefinnefiskene. Dette ligger bak utsagnet «Blåfisken er i nærmere slekt med landlevende virveldyr enn med strålefinnefisker.» En annen måte å si det på, er: Blåfisken, lungefiskene og landlevende virveldyr utgjør til sammen en fullstendig gren i dyrenes stamtre. Hvis man derimot sammenfatter de strålefinnede fiskene, blåfisken og lungefiskene til beinfisk («Osteichthyes»), så er en slik gruppe ikke noen fullstendig gren. Den



Kladogram 2. De «kjøttfinnede dyrenes» stamtre. Ill.: blåfisken og vannsalamander (amfibier).

siste felles stamarten for beinfiskene er nemlig stamarten til beinkjevemunnnene som helhet. Denne arten stammer imidlertid også vi og de resterende landlevende virveldyrene fra. Beinfisk er derfor en ufullstendig gren i dyrenes stamtre. Når man også kaller en slik gruppe «kunstig», så antyder man at det er oss mennesker som har «laget» gruppen – ved å definere hvilke grupper som «får lov» til å være med. En naturlig gruppe eksisterer derimot uavhengig av menneskers – eller systematikers – inndelende aktivitet: Blåfisken, lungefiskene og landlevende dyr har delt en unik felles stamart, og det har de gjort uavhengig av at vi 400 millioner år senere kom til å oppdage dette.

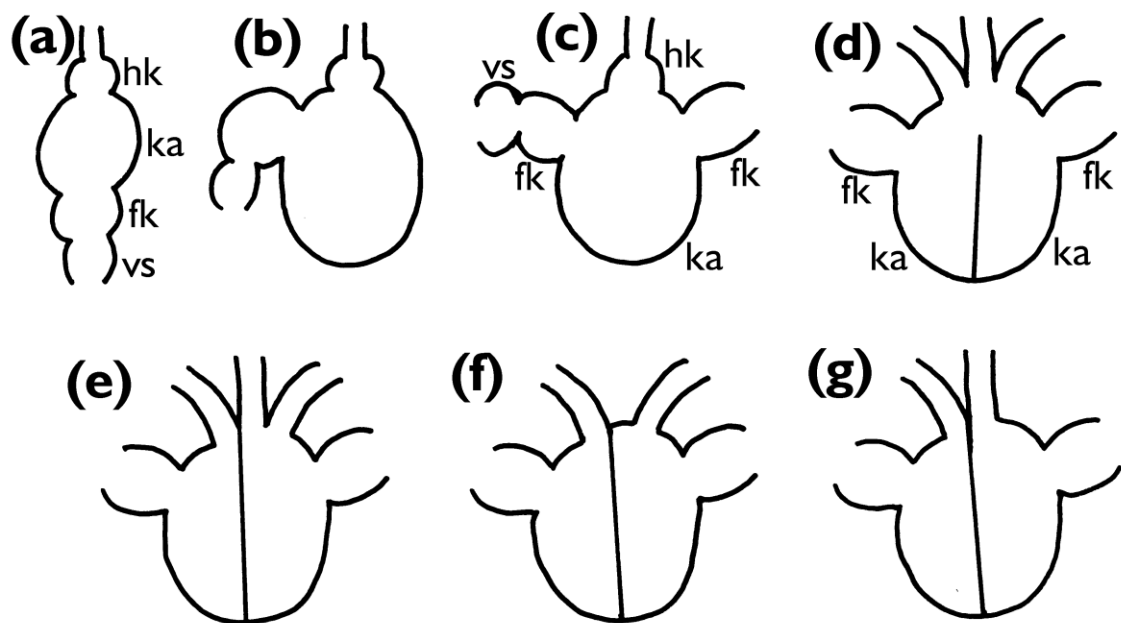
Derfor vil man ikke finne navnet «beinfisk» i et stamtre, selv om navnet fortsatt er populært i dagligtale eller til og med i noen vitenskapelige studier av fisk. Heller ikke dette er noe problem i den grad «beinfisk» kun brukes til å avgrense hva slags dyr studien handler om (i og med at «strålefinnede fisker» er et noe mindre kjent navn). Men bruk av navnet «beinfisk» blir til et problem når det en forsker er ute etter, er å finne unike fellestrekk for gruppen. Slike generaliseringer er imidlertid nettopp det som utgjør genuin vitenskap. Problemet ligger da i at alt som måtte finnes av homologe fellestrekk for beinfisk, også var til stede i stamarten til de landlevende virveldyr, bare at det ikke lenger er synlig i gruppens nålevende representanter. Derfor er ikke eventuelle fellestrekk for beinfisk i noen meningsfull forstand av ordet «unike».

Blåfisken (*Latimeria chalumnae*; jf. klado-gram 2) og sin brune fetter (*L. menadoensis*) er de to eneste nålevende representantene for kvastfinnefiskene (Crossopterygii, Coelacanthiformes eller Actinistia). Kvastfinnefisker har lenge vært kjent som fossiler fra devon-til krittperioden (360–60 millioner år siden). Men de nålevende artene ble først oppdaget i

1938 respektive 1998. De lever nærme havbunnen ved hhv. Komorene og Indonesia i det Indiske hav. De har bare bevart den høyre lungen, og selv denne kun som et fettfylt organ med ukjent funksjon, den kan m.a.o. ikke lenger brukes til åndedrett.

«**Choanedyr**» er rett oversatt fra gruppens vitenskapelige navn (Choanata). *Choaner* er kanaler som forbinder neseborene med munnhulen. Hos andre fisker har nesesekken to utvendige åpninger, slik at vannet strømmer inn gjennom det forreste og ut gjennom det bakre. Hos «choanedyrene» har det bakerste neseboret blitt forskjøvet til inn i munnhulen. Det pussige er imidlertid at man slett ikke er sikker på at dette er en homologi. Lungefiskenes choaner er så forskjellig bygget fra våre at man regner det for mer sannsynlig at de oppsto konvergent. Hos oss og alle andre landlevende virveldyr har choanene nemlig tre, og ikke bare to åpninger: neseboret på yttersiden, tårekanalen i øyekroken og nesetraktens munning i svelget. Homologe fellestrekk mellom lungefisker og landlevende virveldyr er det likevel nok av: Lymfesystemet, lungevener og en ubevegelig overkjeve som er vokst fast til hodeskallen, er noe av det som kan nevnes. Lymfårene transporterer overflødig kroppsvæske og fettløslige næringsstoffer tilbake til blodet. Lungevenen på sin side transporterer oksygenrikt blod fra lungen tilbake til hjertet. Vi finner nå altså to kretsløp: det lille kretsløpet fra hjertet via lungen tilbake til hjertet, og det store kretsløpet fra hjertet og ut i kroppen og så tilbake til hjertet.

Selv om **lungefiskene** (Dipnoi) er oppkalt etter lungene, er det som sagt ikke den eneste fiskegruppen som kan puste ved hjelp av lunger. Lunger er altså en opprinnelig egenskap for denne gruppen. Avledete fellestrekk er derimot de plateformete tennene og den sammenhengende finnesømmen som dannes av ryggfinnene, hale- og gattfinnen.



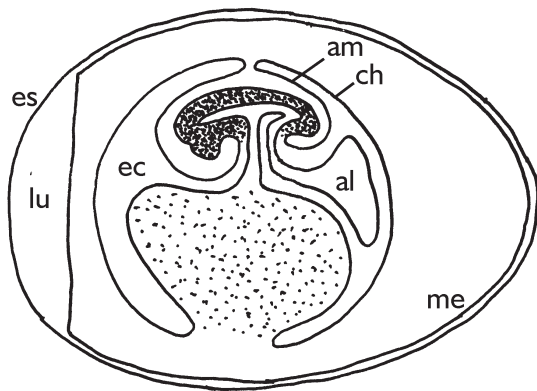
Figur 4. Virveldyrenes hjerter (sett fra ryggviden, bortsett fra figur b som er gjengitt fra den høyre siden). (a) I virveldyrenes stamart besto hjertet av fire avsnitt: venesekken (vs), som samler opp oksygenfattig blod fra hele kroppen; forkammeret (fk); hjertekammeret (ka), blodomløpssystemets pumpe; og hjertekonen (hk), som forhindrer at blodet strømmer tilbake i hjertekammeret. Denne tilstanden er bevart hos slimåler og nøyer. (b) I kjevemunnens stamart ble hjertet S-formet. Denne tilstanden er bevart hos de fleste fisker. (c) I de landlevende virveldyrenes stamart oppstod det andre forkammeret. Denne tilstanden er bevart hos amfibier. (d) I «amniondyrenes» stamart ble hjertekammeret delvis delt i to og hjertekonen delt i tre (lungearterie, venstre og høyre aorta). Denne tilstanden er bevart hos skilpadder, broeglen og skjellkrypdyr. (e) I krokodillenes og fuglenes stamart ble hjertekammerets deling fullført. Denne tilstanden er bevart hos krokodiller. (f) I fuglenes stamart ble den venstre aortaen redusert. (g) Også i pattedyrenes stamart ble hjertekammerets deling fullført, og den høyre aortaen redusert.

De seks artene forekommer i ferskvann i tørre strøk i Australia, Sør-Amerika og Afrika. Bortsett fra den australske arten lever lungefiskene i elver og sumper som kan tørke ut fullstendig, noe de kan overleve i flere måneder.

Så langt har alle dyregrupper vi har vært innom, vært vannlevende. **Landlevende virveldyr** eller firfotinger (Tetrapoda) er derimot tilpasset et liv på land. De er verken den første eller den største gruppen som har klart dette, men i og med at vi er en del av den, er likevel denne «landstigningen» av spesiell interesse. Man har tidligere diskutert nokså innbitt om forskjellige grupper av amfibielignende dyr har kommet i land uavhengig av hverandre. Det man imidlertid har

kunnet enes om, er at alle landlevende virveldyr som eksisterer i dag, går tilbake på én felles stamart som allerede levde på landjorda. Dette er man så sikker på fordi amfibier og «amniondyr» ikke bare har alle de egenskaper til felles som trengs for et liv på land, men også mange flere. Eksempler på det første er bein, føtter og at bekkenet er festet til virvelsøylen (som trengs for å bevege seg på land), lufrør og forstørrede lunger (som trengs for å puste på land) samt fravær av gjeller i fullvoksne dyr, men også f.eks. øyelokk, som trengs for å beskytte øyet mot uttørking.

Andre egenskaper kan derimot ikke forklares ut ifra tilpasningen til et terrestrisk levevis. At alle landlevende virveldyr har *fem*

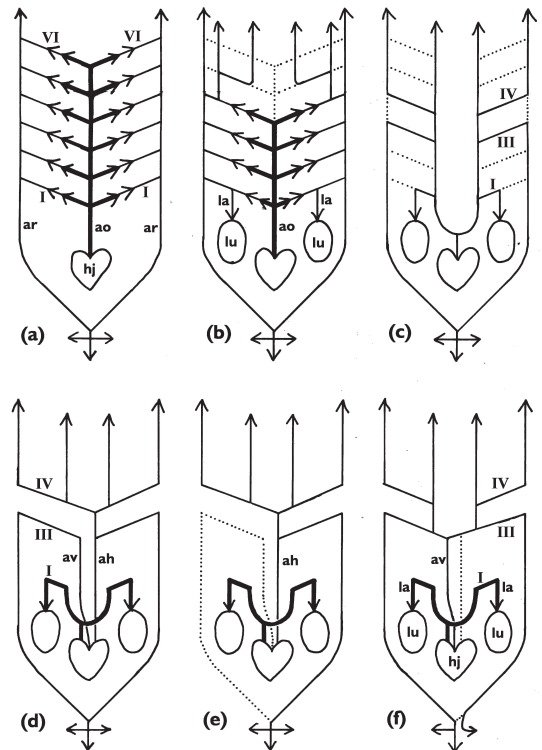


Figur 5. «Amniondyrenes landegg». Mørkegrått: fosteret, lysegrått: plomme, al: allantois (fosterets «søppelsekk»), am: amnion (indre fosterhinne), ch: chorion (ytre fosterhinne), ec: ekstraembryonalt coelom, es: eggskall, lu: luft, me: membran.

tær (som er noe annet enn *at* de har tær i det hele tatt!), er blant disse. Mer spektakulær er derimot mellomøret med søylebeinet, trommehinnen, det ovale vindu og øretrompeten (figur 1 og 2). Disse forbedrer hørselen enormt. Interessant er også at de kan avledes av trekk hos våre fiskeaner: søylebeinet er dannet av et tidligere skjelettelement i kjeven, trommehinnen av en del av gjellelokket, og øretrompeten av sprøytehullet. Også delingen av hjertets opprinnelig enkelte forkammer i to forkamre har oppstått før amfibier og «amniondyr» skilte lag (figur 4).

Amfibier (Amphibia) – eller litt upresist padder – er i Norge kun representert med fem arter (liten og stor salamander, vanlig padde, buttsnute- og spissnutefrosk), men globalt fins det cirka 5.000. De har kun fire fingre, men fem tær, og den femte fingeren er synlig i fosterutviklingen før den blir tilbakedannet. Også ellers er amfibiene kjennetegnet ved mange forenklinger i skjelettet, bl.a. i hodeskallen. De har bevart det opprinnelige virveldyrtrekket å legge sine egg i ferskvann. Også larvenes utvikling skjer i vannet.

«**Amniondyrenes**» stamart (Amniota) har



Figur 6. Virveldyrenes arterier (sett fra ryggssiden). Venene er utelatt. Hode ligger øverst i tegningene, mens de tre pilene nederst viser arteriene som forsørger bakkroppen samt det fremste finne- eller beinparet. Doble pilspisser symboliserer gjeller. Arterier som transporterer oksygenfattig blod er gjengitt tykt, mens arterier med oksygenrikt eller blandingsblod er gjengitt tynt. Organdeler som ble tilbakedannet i evolusjonens løp er gjengitt stiplet for å fremheve endringene. (a) I kjeve-munnens stamart fantes det seks aortabuer (I–VI). Denne tilstanden er bevart hos bruskfisk. (b) I «beinkjevemunnens» stamart hadde reduksjonen av de to første aortabuene begynt, og den sjette aortabuen dannet lungearterien. Denne tilstanden er bevart hos bl.a. stør, dynnfisk og blåfisk. (c) I de landlevende virveldyrenes stamart var kun tre aortabuer bevart, hvorav III forsørget hodet, IV bakkroppen og VI førte blod til lungene. Denne tilstanden er bevart hos voksne haleløse amfibier. (d) I «amniondyrenes» stamart ble aortaen delt i tre atskilte årer: lungearterien, venstre aorta og høyre aorta. Denne tilstanden er bevart hos krypdyrene. (e) I fuglenes stamart ble den venstre aortaen redusert. (f) I pattedyrenes stamart ble begynnelsen på den høyre aortaen redusert. Forkortelser – I–VI: aortabuer, ah: høyre aorta, ao: aorta, ar: aortarot, av: venstre aorta, hj: hjerte, la: lungearterie, lu: lunge.

gitt opp dette, «amniodyrene» er altså i enda større grad uavhengig av vann. Dette ble mulig ved å gi opp larvestadiet og evolvere et «landegg» (figur 5), dvs. et egg med

- to fosterhinner (*amnion* og *chorion*) som inneholder fostervann,
- en spesiell sekk (*allantois*) som tar opp fosterets ekskresjonsprodukter,
- urinsyre, og ikke lenger urea, som ekskresjonsproduktet (urea ville ha forgiftet fosteret fordi det ikke lenger kan tynnes ut med vann),
- en plommesekk fordi fosteret – i motsetning til en larve – ikke kan finne mat selv, og
- et hardt skall.
- Også eggfuringen endrer seg pga. eggets plommerikdom: Plommemassen berøres ikke av furingen, egget fures altså kun overfladisk.

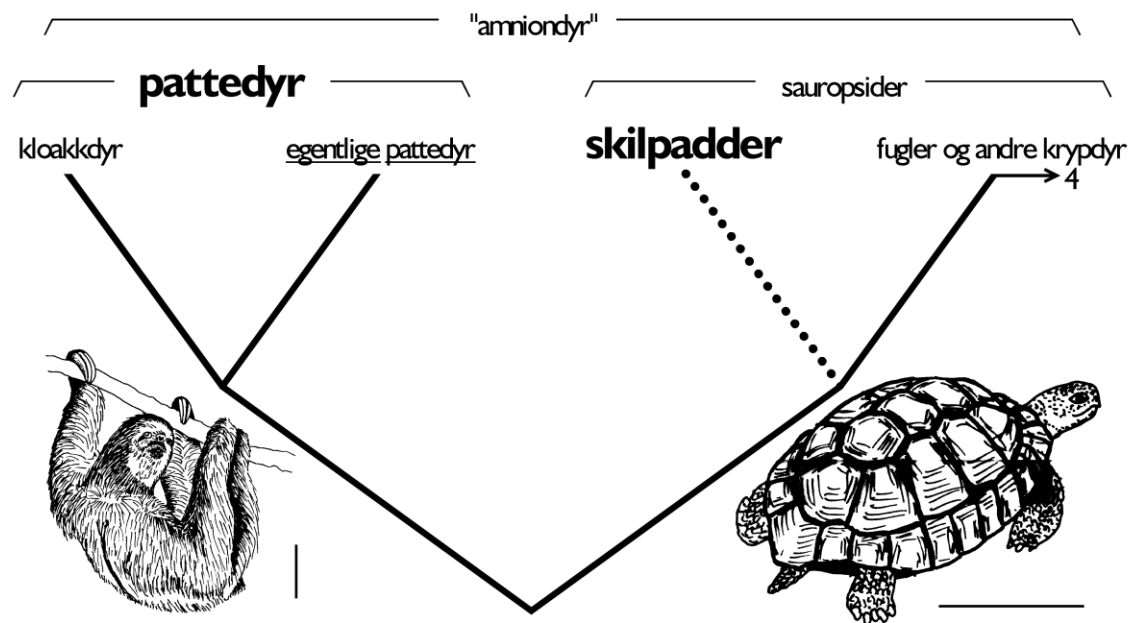
For å nevne noen egenskaper som er uavhengig av landegget, blir lungearterien og den venstre og høyre aortabuen delt fra

hverandre helt fra hjertet (figur 6); en sekundær urinleder blir dannet av baknyren, som nå er den eneste delen av nyren som besørger ekskresjonen (hunnens mellomnyre forsvinner helt); hannenes mellomnyre blir til bitestikkel, et sædlagringsorgan; og den opprinnelige urinlederen og senere urin- og sædlederen (den wolffske gang) blir til en ren sædleder (figur 3).

3. «Amniodyr» (kladogram 3)

Hos få grupper har man identifisert så mange avledete egenskaper som hos **pattedyrene** (Mammalia), om enn sikkert delvis av den grunn at denne gruppen er den best undersøkte. Bare et fåtall kan nevnes her:

- Varmblodighet eller likevarmhet, noe som i sin tur gjør pels (isolasjon) og svettekjertler (avkjøling) nødvendig.
- Yngelpleie med amming av ungene (melkekjertler er «spesialiserte» svettekjertler).
- Gjennom at beina er forskjøvet under



Kladogram 3. «Amniodyrenes» stamtre. Ill.: dovendyr (egentlige pattedyr) og landskilpadde.

kroppen, at hjertet er fullstendig delt og at den høye aortabuen er tapt, er kroppen utrustet for et høyere aktivitetsnivå.

- Et nytt kjeveledd erstatter det gamle (dvs. at leddet utgjøres av andre deler av kraniet enn hos andre virveldyr); til gjengjeld får de «gamle» kjeveknoklene nye funksjoner i mellomøret (figur 2): Kvadratbeinet blir ambolt, leddbeinet blir hammer, og det såkalte angulare blir til trommebeinet. Dette og evolusjonen av øremuslingen og dannelsen av sneglehuset i det indre øret forbedrer hørselen (figur 1).
- Tennene skiftes kun én gang, og mellom dem oppstår en «arbeidsdeling» (fortenner, hjørnetann, premolarer og jeksler).
- De røde blodlegemene mangler cellekjer-
nen.

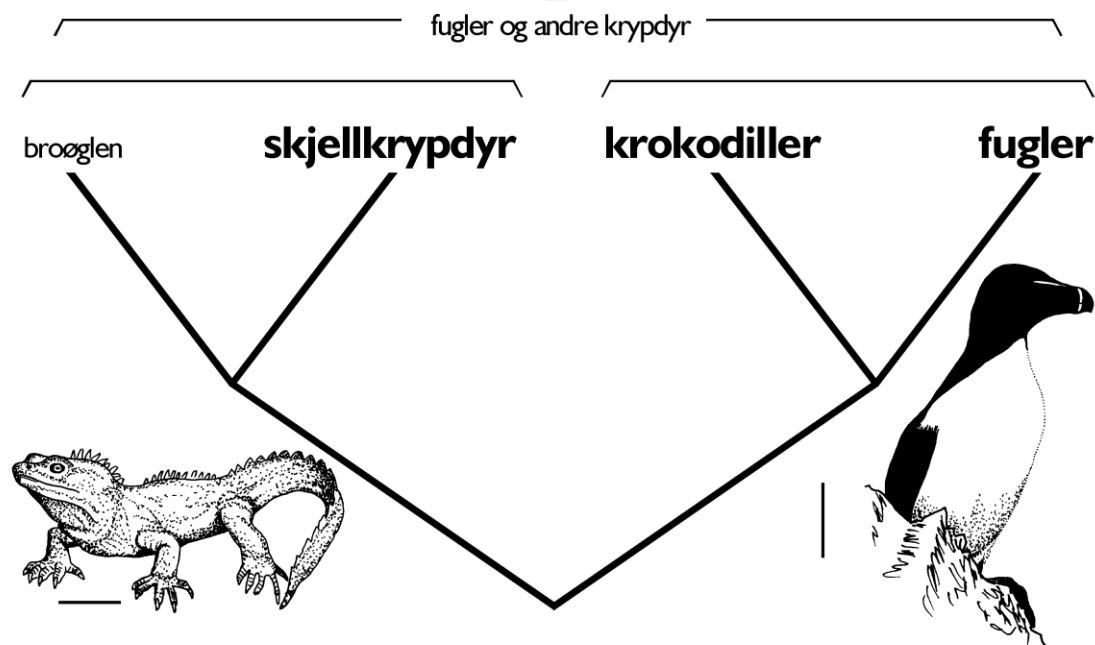
Av delgruppene er **kloakkdyr** (Monotremata, Prototheria) med sine tre arter minst (nebbdyret og maurpinnsvinene). Felles for dem er at det fins en spore og en tilhørende giftkjertel i hanneses ankel, og at de mangler tenner. Kloakkdyr forekommer kun på Australia, Tasmania og Ny-Guinea. De resterende 4.000 pattedyrartene sammenfattes som Theria eller **egentlige pattedyr**. Først stamarten til denne gruppen ble levende-fødende (kloakkdypene legger fortsatt egg). Også andre «typiske» pattedyregenskaper oppsto her, f.eks. at melkekjertlene blir «samlet» i patter, og at endetarmsåpningen ble adskilt fra urin/kjønnsåpningen. (En felles endetarms- og urinåpning kalles kloakk, derav kloakkdypenes navn. Se figur 3.)

Pattedyrenes søstergruppe består av fugler og krypdyr. Det vitenskapelige navnet på denne gruppen, Sauropsida, har etter hvert blitt så utbredt at jeg har valgt å fornorske det til **sauropsider** heller enn å oversette det med «de som ligner på øgler». Selv om man har identifisert omtrent et dusin avledete egenskaper for gruppen, er samtlige nokså

små og uinteressante endringer, som stoffet neglene dannes av (ψ - istedenfor α -keratin), og typen muskler i øyets regnbuehinne (tverrstripet istedenfor glatt). Derfor går vi rett videre til delgruppene:

Skilpaddene (Chelonia eller Testudines) har vært notorisk vanskelig å plassere i virveldyrenes stamtre. Mens man lenge antok at det var søstergruppen til alle de resterende «amniondyrene», mener i dag de fleste fagfolk at de hører hjemme der de er vist i stamtre 3, nemlig som søstergruppe av fugler og andre krypdyr. En nesten like sannsynlig plassering er imidlertid som søstergruppe av krokodiller+fugler, og selv et nært slektskap til broøglen+skjellkrypdyr har sine forkjemperer. Denne usikkerheten har jeg markert med en stiplet linje i stamtre 3. At skilpaddene er en naturlig gruppe, er derimot hevet over all tvil. Beinskjoldet på både ryggen og magen, nebbet uten tenner og lungens 90°-dreining er kun noen av særtrekkene. Det fins ca. 240 arter av skilpadder.

Når jeg omtaler søstergruppen til skilpadder som «**fugler og andre krypdyr**» (Diapsida), vil jeg ikke med dette antyde at fugler er krypdyr. Med «andre krypdyr» viser jeg bare til at det her er snakk om krypdyr *med unntak av skilpaddene* – men altså pluss fuglene. Det *diapside* kraniet, dvs. en hode-skalle med to åpninger i tinningen (figur 2), er hovedargumentet for å sammenfatte fugler med andre krypdyr. Derfor er krypdyr et annet godt eksempel på en kunstig gruppe. Hvis dette stamtreet stemmer, er altså de fleste krypdyr i nærmere slekt med fuglene enn de er med skilpadder. Nå nevnte jeg i sted at skilpaddenes plassering er usikker. Men som vi skal se i det følgende avsnittet, kan heller ikke dette endre kjensgjerningen om at krypdyr er en kunstig gruppering, og ikke en fullstendig gren i stamtreet:



Kladogram 4. Fuglenes og de andre krypdyrenes stamtre. Ill.: broøglen og alke (fugl).

4. Fugler og andre krypdyr (kladogram 4)

Mens broøglen og skjellkrypdyr sammenfattes som Lepidosauria (ordrett «skjelløgler»), utgjør fugler og krokodiller tilsammen Archosauria («de gamle øglene»). Fellestrekk for de førstnevnte er bl.a. at halen kan kastes av og dannes på nytt etterpå (*autotomi*), og at tennene er vokst fast til kjeven. **Broøglen** eller tuatara (*Sphenodon punctatus*; jf. kladogram 4) er en truet art som i dag kun forekommer på øyene i Cook-stredet mellom New Zealands to hovedøyer. Blant særtrekkenene kan nevnes at den mangler trommehinner. Den er søsterarten til 6.000 arter av **skjellkrypdyr** (Squamata), som omfatter både våre hjemlige slanger (som er buorm, huggorm og slettsnok), stålormen og firfislen, og mer eksotiske grupper som leguaner, kameleoner og varaner. Fellestrekket for denne gruppen er en todelt tungetupp og at huden er dekt med hornskjell.

At de – i dag så forskjellige – gruppene

fugler og krokodiller er hverandres søstergrupper, er godt dokumentert gjennom mange unike evolusjonære nyvinninger. Blant disse er en fullstendig skillevegg mellom hjertekamrene (figur 4), tap av urinblæren og flere endringer i skjelettet (bekkenets bygning, to nye åpninger i skallen). Her vil jeg kort komme tilbake til poenget fra i sted – at krypdyr («Reptilia») er en kunstig gruppe, som man som sådan ikke finner i livets tre. Hvis krokodiller og fugler er søstergrupper, en kjensgjerning som altså ikke betviles i dag, er krokodiller nødvendigvis i nærmere slekt med fugler enn med noen av de andre gruppene som går under etiketten «krypdyr». Det betyr selvfølgelig ikke at betegnelsen «krypdyr» må fjernes fra hverdagspråket, men i et stamtre vil man lete forgjeves etter en gren med navnet krypdyr.

Mange av de evolusjonære nyhetene som er felles for **krokodillene** (Crocodylia) står i sammenheng med deres halvakkatiske levevis: kun én neseåpning, som kan lukkes

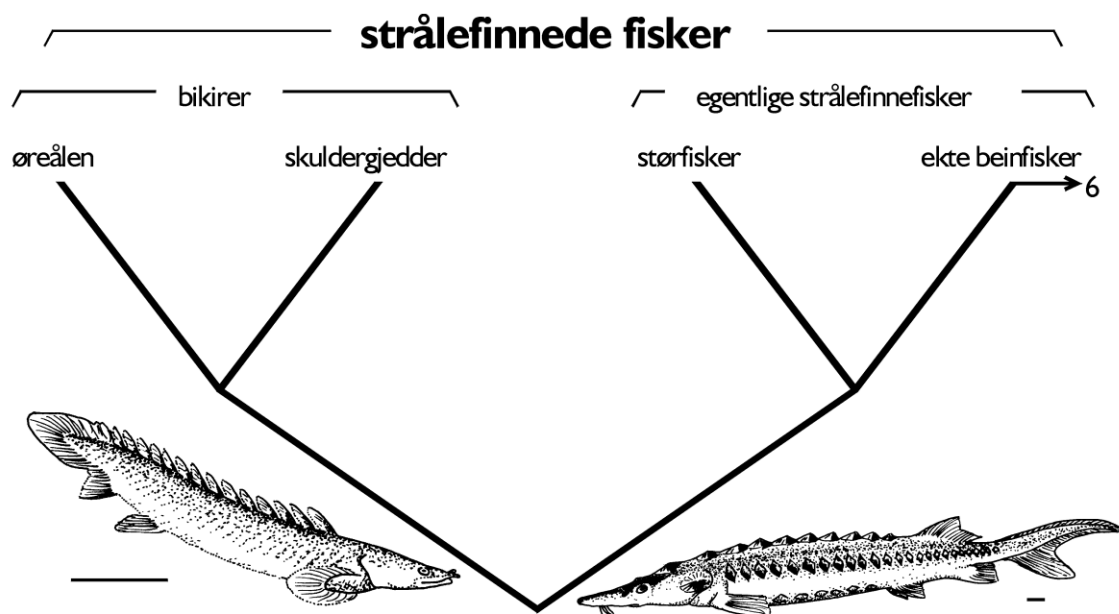
og ligger forhøyd på snutespissen; en sekundær gane som letter pusting når munnhulen er vannfylt; og en lang og sammentrykt svømmehale. De 22 artene er kjent som rovdyr fra tropiske og subtropiske områder verden over.

Fugler (Aves) er i likhet med pattedyr varmblodige, men tilstanden har tydeligvis oppstått uavhengig (konvergent). Fjærene evolverte opprinnelig som varmeisolasjon. De bidro imidlertid senere til en ytterligere egenskap, som er ansvarlig for at fuglene med sine nesten 9.000 arter må regnes som de landlevende virveldyrenes evolusjonært sett mest suksessrike gruppe: erobringen av luftrommet. Andre evolusjonære endringer som står i sammenheng med flyferdighet er tallrike forandringer i skjelettet (vinger, brystkam, styrket brystkasse, hule knokler) og i lungene (bl.a. luftsekker). Av andre egenskaper kan nebbet uten tenner nevnes, og til slutt en litt besynderlig måte å bestemme kjønn på. Hvilket kjønn avkom-

met får, bestemmes gjennom kjønnskromosomer. Dette i seg selv høres kanskje ikke spesielt ut, i og med at det samme er tilfellet hos oss og andre pattedyr. Men for det første gjelder dette ikke for fuglenes nærmeste slektninger: Hos krokodiller og skilpadder er avkommets kjønn bestemt av temperaturen som eggene ble utsatt for tidlig i fosterutviklingen. For det andre blir ikke bærer av to like kromosomer (som xx hos oss) til hunner, men til hanner. For å unngå forveksling med pattedyr kalles kromosomene her for zz. Bærere av to ulike kromosomer (zw) blir til hunner – mens xy som kjent blir til hanner hos pattedyr.

5. Strålefinnede fisker (kladogram 5)

I stamtre 5 ser vi flere nokså artsfattige grener (som før i tiden ble sammenfattet til den kunstige gruppen bruskganoider, «Chondrostei») og én veldig stor gren (den siste). **Bikirene** (Polypteridae eller Cladistia)



Kladogram 5. De strålefinnede fiskenes stamtre. Ill.: skuldergjedde og stør.

er en gruppe rovfisk på opptil 1 m lengde som kun forekommer i afrikanske elver. Deres ryggfinne er delt opp i mange små finner med én finnestråle hver. Både **øreålen** (*Erpetoichthys calabaricus*) og **skuldergjeddene** (*Polypterus* med ti arter; jf. kladogram 5) er kjente akvariefisk.

Søstergruppen kan betegnes som **egentlige strålefinnefisk** (Actinopteri). Den viktigste evolusjonære endringen som skjedde i stamarten til denne gruppen, var at én lunge ble tilbakedannet, mens den andre ble forskjøvet til ryggside og omdannet til et hydrostatisk organ. I tillegg til å bidra til åndedrett kunne denne ene lungen – som nå får navnet *svømmeblære* – altså også regulere oppdriften. Videre ble det utviklet spesielle taksteinaktige skjell (*fulcra*) foran rygg- og halefinnen.

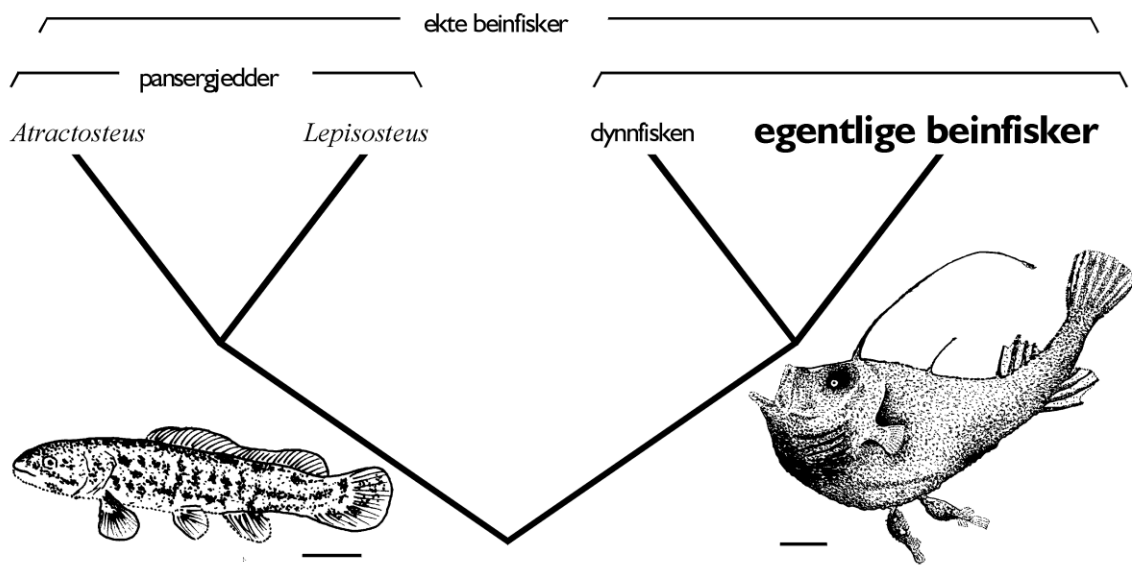
Også **størfiskene** (Acipenseriformes, Chondrostei) er en liten gruppe i artstall (26 stk.), men en stor gruppe målt i lengde: Belugaen blir med 9 m lengde og 1,5 tonn masse den største arten blant de strålefinnede fiskene. Munnen er omformet til en suge-

mun med sterkt reduserte kjever, og har sjeggtråder som følesanseorgan. Disse evolusjonære nyhetene er tilpasninger til ernæringen, som består i å suge opp bunndyr fra elvededimenter. Ellers er skjelettet forenklet ved at de fleste knokler ble erstattet med brusk, og de fleste ganoidskjell med skjelettplater. I Norge forekom én art, støren (jf. kladogram 5), men denne har, som også ellers i Europa, blitt svært sjelden.

De moderne eller **ekte beinfiskene** (Neopterygii) er kjennetegnet ved såkalte *homocerce* haler, som er symmetrisk i det ytre, men asymmetrisk i skjelettet. Denne gruppen har også mistet, dvs. lukket, sprøytehullet. I hunkjønn finner man dessuten en ny eggleder, mens den opprinnelige müllerske gangen har blitt tilbakedannet (figur 3).

6. Ekte beinfisker (kladogram 6)

De virveldyrgruppene vi så langt har sett på, utgjør tilsammen så vidt i underkant av halvparten av alle virveldyrarter. Brorparten av virveldyrene finner man i det siste stamtreet



Kladogram 6. De ekte beinfiskenes stamtre. Ill.: dynnfisken og dyphavsmanulke (egentlige beinfisk).

av denne artikkelen, blant de ekte beinfiskene. Når det er sagt, er de første grenene vi skal se på, fortsatt nokså fattige på arter:

Pansergjeddene (Lepisosteidae eller Gynglymodi) er opptil 3 m lange rovfisker i fersk- og brakkvann i Nord- og Mellom-Amerika. Likheter med gjeddene – lang kropp med forskyvning av rygg- og gattfinnen bakover til halen – er konvergente pga. lignende fangstteknikk: De ligger stille og venter på bytte, for så lynraskt å skyte frem. Kroppsforlengelsen oppnås i denne gruppen gjennom mangfoldiggjøring av virvlene og en forlenget snute. *Atractosteus* med tre og *Lepisosteus* med fire arter er søstergrupper.

Dynnfisken (*Amia calva*, Cycloganoidea; jf. kladogram 6) blir 80 cm lang og lever som rovfisk nær bunnen av elver og innsjøer i det nordøstlige Nord-Amerika. Den har en unik kjevekonstruksjon og en forlenget, trådformet uttrukket ryggfinne.

Dynnfisken og pansergjeddene ble ofte sammenfattet som beinganoider («Holostei»), men dynnfisken ser ut til å være i nærmere slekt med de egentlige beinfiskene: Skjell som overlapper taksteinaktig (istedenfor å ligge kant til kant) er blant egenskapene som tolkes som evolusjonært nyervervede felles trekk for dynnfisken og de egentlige beinfiskene. Dette gjelder også den fritt bevegelige overkjeven som skaper et dragsug når munnen åpnes, slik at byttedyr blir dratt inn i munnen. I likhet med «amniondyrene» har hannene i denne gruppen atskilte urin- og sædledere. Men her er det sædlederen som nydannelsen, mens den opprinnelige wolffske gangen bare brukes som urinleder (som hadde vært dens eneste funksjon også før den ble en kombinert urin- og sædleder i kjevemunnenes stamart). Enhver forbindelse mellom testiklene og nyren er altså tapt (figur 3).

Et vell av unike evolusjonære nyvinninger

kjennetegner de **egentlige beinfiskene** (Teleostei) som en naturlig gruppe. For å presentere et utvalg, erstattes ganoidskjellene med såkalte cycloid- eller glattskjell, som er nokså runde og annerledes oppbygd enn de eldre ganoidskjellene. Antall halevirvler blir videre redusert fra ti til to.

I denne gruppen finner vi minst 26.000 beskrevne arter, deriblant de fleste fisk med økonomisk betydning. I norske farvann forekommer 240 arter. Stamarten ser ut til å ha levd i ferskvann, men av dagens arter lever flertallet i havet. Det marine leveviset må ha oppstått flere ganger uavhengig. De færreste egentlige beinfiskene kan bruke svømmeblæren sin til åndedrett, men om denne evnen forsvant allerede i stamarten, vet man ikke med sikkerhet.

Med denne mangfoldige gruppen – som varierer i størrelse fra 1 cm små og 0,2 g lette dverger til den 8 m lange sildekongen eller den 900 kg tunge månefisken, i form fra havnåler og -hester til dyphavsmarulkene, i habitatvalg fra små bekker til dyphavet, i klima fra -2°C kaldt vann under den antarktiske isen til tropiske korallrev eller mangroveskoger, og i levevis fra planktonfiltrerere og algespisere via parasittiske snyltefisk og insektetende ferskvannsfisk til groteske rovfisker – ønsker jeg å avrunde gjennomgangen av virveldyrenes stamtre. Som siste del i artikkelserien ser vi i neste nummer av *Naturen* på en gruppe som har gjort enda større suksess: leddyrene.

Videre lesning

For en grundigere gjennomgang av materien og referanser tillater jeg meg å henvise til min bok *Dyrenes evolusjon – en innføring i systematisk zoologi og dyrenes stamtre* (Sandvik 2001, Tapir Akademisk Forlag) samt oppdateringer på nettsiden

<http://www.evol.no/dyr/>.