

Dyrenes stamtre, del 4: Leddyrenes evolusjon

Insekter og edderkopper hører neppe til de mest omtykte dyregruppene. Men deres biologi og økologi byr på mange spennende aspekter. Dessuten hører de til den utvilsomt mest suksessrike grenen av dyrenes stamtre, hvis man bruker antall arter som mål på suksess. Sammen med krepsdyr, tusenbein og flere mindre grupper sammenfattes de til leddyr (Arthropoda). Rundt regnet inneholder denne gruppen én million kjente arter. Med tanke på at dyr som helhet omfatter omtrent 1,2 millioner beskrevne arter, blir leddyrenes spesielle rolle for det biologiske mangfoldet åpenbar. Som parasitter, rovdyr eller næring har de betydning for så godt som alle andre dyr.

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.

Som i de to foregående delene av denne artikkelserien (Naturen 6/2004 og 1/2005), skal vi følge stamtreet oppover, dvs. mot nåtiden og mot mindre omfattende grupper: På denne turen ser vi samtidig på evolusjonære nyvinninger som oppsto langs med de enkelte grenene i stamtreet. Vi begynner med den siste felles stamarten for alle leddyr. Den levde i havet en gang i begynnelsen av jordens oldtid (i kambrium, for mer enn en 500 millioner år siden). Den var *homonomt segmentert*, som vil si følgende: Kroppen var delt i en rekke med ledd (segmenter); og leddene var identisk bygde (homonyme). Hvert ledd hadde bl.a. et par bein, en nerveknute (*ganglion*) og et par ekskresjonsorganer. Huden var dekket med en kutikula, et fast lag utenpå overhuden som inneholdt kitin. Etter hvert som dyret vokste, måtte det derfor gjennom regelmessige hudskifter. Alle disse egenskapene finner man fortsatt i mer

eller mindre forandret form hos dagens leddyr. Men ikke bare der: Den homonyme segmenteringen finner man også hos leddormer (f.eks. meitemark). Kutikula og hudskifte finner man derimot hos bl.a. rundormer. Det er da også disse to gruppene som diskuteres som leddyrenes søstergruppe, dvs. som deres nærmeste slektninger (jf. del 2).

Dessuten har leddyr noen egenskaper som man kun finner hos dem, som altså oppsto i deres siste felles stamart som avledete egenskaper – evolusjonære nyvinninger: Bein ble allerede nevnt. To andre er:

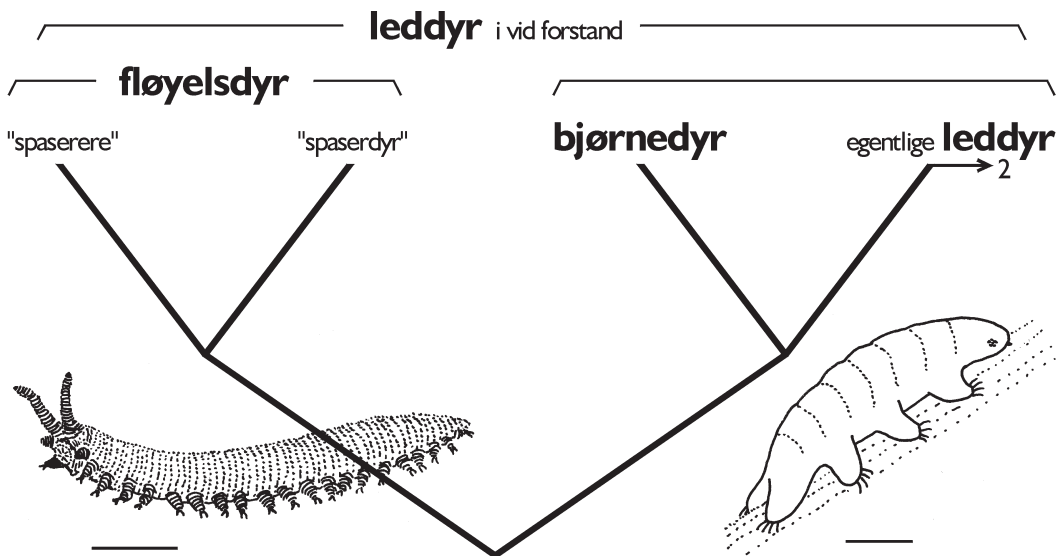
- Økt konsentrasjon av nerveceller i forenden, dvs. hjernedannelse.
- Kroppshulen er et *mixo-* eller *hemocoel*, som dannes enten ved sammensmeltning av den primære og sekundære til en «tertiær» kroppshule, eller ved at den primære kroppshulen sekundært ekspanderer på bekostning av den sekundære. Uansett betyr dette at coelomet stort sett

er tapt i fullvoksne dyr, og at sirkulasjonssystemet er åpent. (Begrepene «kroppshule» og «coelom» ble forklart i del 2.) Arterier er bevart, men vener mangler. Hjertet har istedenfor ostier, dvs. ett par med «sprekker» i hvert segment for at «blodet» (hemolymfen) kan komme tilbake til hjertet.

Dermed begynner vi å se på leddyrenes delgrupper.

1. Leddyr i vid forstand (kladogram 1)

Den vanlige forståelsen av navnet «leddyr» (Arthropoda) er at dette er et overbegrep over mangefotinger, krepsdyr, edderkoppdyr og insekter. Det fins imidlertid to små grupper som deler flere av leddyrenes avledete fellestrekk, og som er i nær slekt med disse egentlige leddyrene, men likevel står utenfor. Kladogram 1 viser hva dette betyr:



Kladogram 1. Leddyrenes stamtre. I dette og de følgende kladogrammene betyr (1) et navn i mindre skrift at gruppen ikke er spesielt viktig, (2) 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: fløyelsdyr («spaserdyr», til venstre, strekens lengde tilsvarer 1 cm) og bjørnedyr (til høyre, strek = 0,1 mm).

Bjørnedyr er søstergruppen til de egentlige leddyrene, og fløyelsdyr er igjen søstergruppen til disse to. På grunn av dette nære slektskapet inkluderes også fløyels- og bjørnedyr av og til i leddyr («i vid forstand» – for å kunne avgrense dem fra de egentlige ledddyrene).

Fløyelsdyr (Onychophora) er kanskje den beste nålevende illustrasjonen på hvordan leddyrenes stamart må ha sett ut. De ligner mest på meitemark med bein, eller på myke tusenbein. Kutikulaen er så tynn at de er dårlig beskyttet mot væsketap. En forskjell fra leddyrenes stamart er imidlertid at fløyelsdyr er landlevende. Derfor må de unngå væsketap ved et nattaktivt levesett i fuktige og skyggefulle miljøer, f.eks. under løv og råtnende trær. De blir 1–20 cm lange og har 12–40 beinpar. De tre første (forhenværende) beinparene brukes ikke lenger som sådanne, men er spesialisert på nye funksjoner:

- fremst et par med antenner (følehorn),
- så et par med munnkroker, som brukes som kjeper, og
- et par «oralpapiller», små vorter som bærer munningen av fløyelsdyrenes slimkjertler.

Ved hjelp av oralpapillene spruter fløyelsdyrene lim på byttedyr (små leddyr). Etter at byttedyret er fiksert på denne måten, ødelegges dets kutikula med munnkrokene, fordøyes utenfor kroppen, og suges ut.

Fløyelsdyr har noe veldig klumsete over seg, noe som sannsynligvis har inspirert det vitenskapelige navnet for delgruppen, som begge er avledet av det greske ordet for spastur (peripatos):

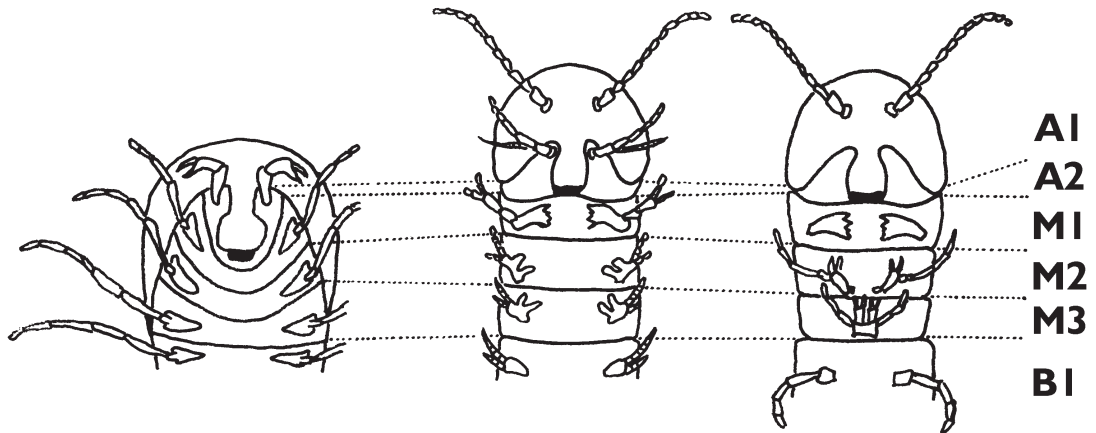
- Peripatidae («de som spaserer») omfatter 60 kjente arter med en utbredelse langs ekvatoren (tropisk).
- Peripatopsidae («de som har utseendet til de som spaserer») er til dels nokså fargesprakende. De forekommer med sine 140

beskrevne arter på Sørhalvkulen i subtropisk og temperert klima.

Kutikulaen til de resterende leddyrene er hardere og består av plater som danner et ytre skjelett.

Også **bjørnedyr** har blitt oppkalt etter den litt ubehjelpelige bevegelsen («bamsete» eller «med langsomme skritt», som det vitenskapelige navnet Tardigrada fastslår). Det mest påfallende fellestrekket for denne gruppen er «fordvergelsen», altså den kraftige reduksjonen i kroppsstørrelsen (til 0,1–1,2 mm), som også resulterte i at mange organer ble overflødige og forsvant i evolusjonens løp. Dette gjelder sirkulasjonssystemet, åndedretsorganer, ekskresjonsorganer, og til og med én av gonadene (kjønnskjertlene, dvs. testikler eller eggstokker) har gått tapt. Fire beinpar er bevart, i tillegg kommer et par med dolker i munnhulen, som regnes som et modifisert beinpar. Det er beskrevet 600 arter i alle miljøer fra dyphavet til høyfjellets isbreer; landlevende arter lever blant løv, i mose osv. og må være omgitt av en vannhinne. De er parasitter eller rovdyr, som lever av enten planteceller eller små dyr (bjørnedyr, hjuldyr, ledd- eller rundormer). En delgruppe av bjørnedyrene er kjent for å kunne forvandle seg til små tønneformede dvalestadier, som tillater dem å overleve de mest utrolige miljøpåkjenningene (hovedsakelig langvarig tørke og sterk kulde).

De **egentlige leddyrene** er bl.a. karakterisert ved evolusjonen av et hode og leddete bein. Kroppen er altså ikke lenger homonomt segmentert, men er delt opp i forskjellige spesialiserte kroppsavsnitt. Det første slike kroppsavsnittet er hodet, men flere følger i tidens løp i ulike delgrupper. Hodet har blitt til gjennom sammensmeltningen av 5 segmenter (figur 1). De respektive beinparene har dermed også overtatt nye funksjoner: Foran munnen finner man en over-



Figur 1. Leddyrenes hode med spesialiserte ekstremiteter. Hos de fleste leddyr danner de fem første kroppssegmentene et hode. De fremste ekstremitetene er også ofte spesialisert – A1–2: første og andre antenne, M1–3: første til tredje «munnfot», B1: første gang- eller svømmebein på bryststykket (dvs. bak hodet). Hos edderkoppdyr (venstre) har den første antennen gått tapt, mens beinparet bak (A2) ble til chelicerer. Hos krepsdyr (midten) finner man to par antenner og tre par munnfotter (overkjeve eller mandibel og to underkjever eller maxiller). Man ser også at alle ekstremiteter bortsett fra A1 er spaltefotter. Hos både insekter og mangefotinger (høyre) har den andre antennen, spaltefottenes yttergrener og føleren på overkjeven gått tapt. Følere (palper) er bevart på underkjeven og underleppen. Den sistnevnte oppstod gjennom sammensmelting av det andre maxilleparet (M3).

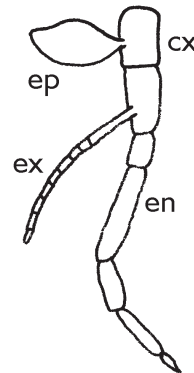
leppe (*labrum*) og et par antenner («følehorn»). Bak munnen hadde stamarten tre par med fortsatt forholdsvis uspesialiserte *munnfotter* (figur 1). Sannsynlig var hodet også utstyrt med to fasettøyne. *Fasettøyne* er sammensatt av mange enkeltøyne med hver sin linse. I tillegg må to par enkelt bygde *medianøyne* ha vært til stede i stamarten til alle egentlige leddyr.

Beina består av harde, ubevegelige «rør» med myke ledd. I stamarten var beina ikke gangbein, men svømmebein, i og med at den fortsatt var havlevende. Sannsynligvis var beina *spaltefotter*, dvs. togrenete, selv om dette blant nålevende grupper kun er bevart hos krepsdyr (figur 2). Delgruppene er som følger.

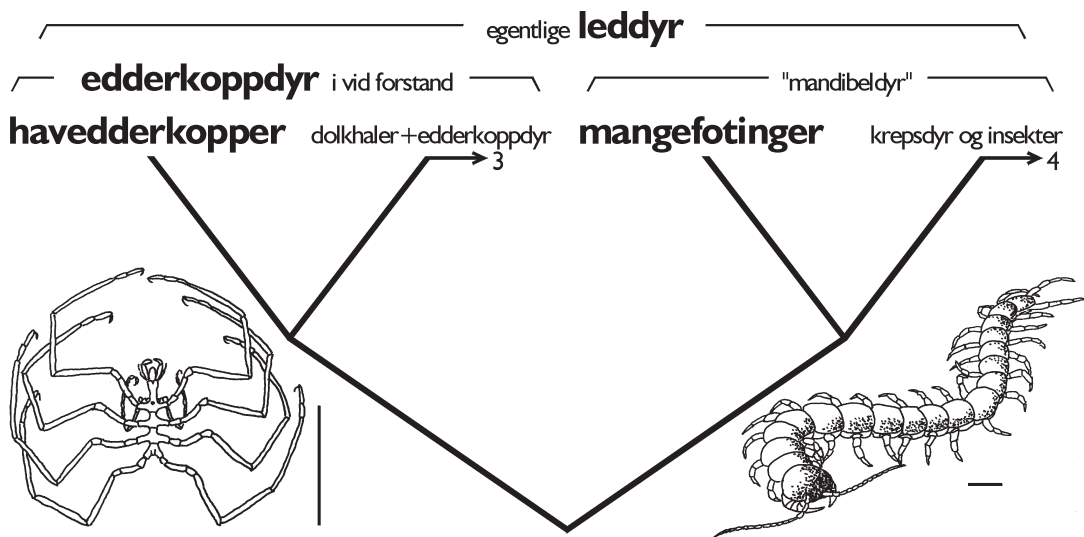
2. Egentlige leddyr (kladogram 2)

Også blant edderkoppdyr skiller man mellom **edderkoppdyr i vid forstand** og egentlige edderkoppdyr. Forskjellen utgjøres av to

grupper, havedderkopper og dolkhaler, som hører til de førstnevnte, men ikke de sistnevnte. Det som taler for at disse tre grup-



Figur 2. Spaltefot. Sannsynligvis hadde de egentlige ledddyrenes stamart slike spaltefotter. En spaltefot er togrenet (biram), med en innergren (en: entopoditt) og en yttergren (ex: eksopoditt). I tillegg finner man gjeller (ep: epipoditt = sidegren) på hofa (cx: coxa). Blant dagens grupper finner man spaltefotter kun hos dolkhaler og krepsdyr. Hos edderkoppdyr forøvrig, mangefotinger og insekter må yttergrenen ha gått tapt. Om innergrenens ledd er homologe mellom ulike grupper, er fortsatt usikkert.



Kladogram 2. De egentlige leddyrenes stamtre. Ill.: havedderkopp og skolopender (mangefotinger), strek = 1 cm.

pene må være nært beslektet, er de følgende fellestrekkene:

- Kroppen er todelt: Hodebryststykket eller forkroppen oppsto ved at leddyrenes hode smeltet sammen med de to påfølgende segmentene. Bakkroppen består av tolv segmenter pluss en haledolk.
- Antennen er gått tapt (figur 1).
- Ekstremitetene bak munnen er utformet som tenger eller sakser (figurene 1 og 3). Disse kalles *chelicerer* (uttales kjelisérer) og har gitt navnet Chelicerata til edderkoppdyrene i vid forstand.

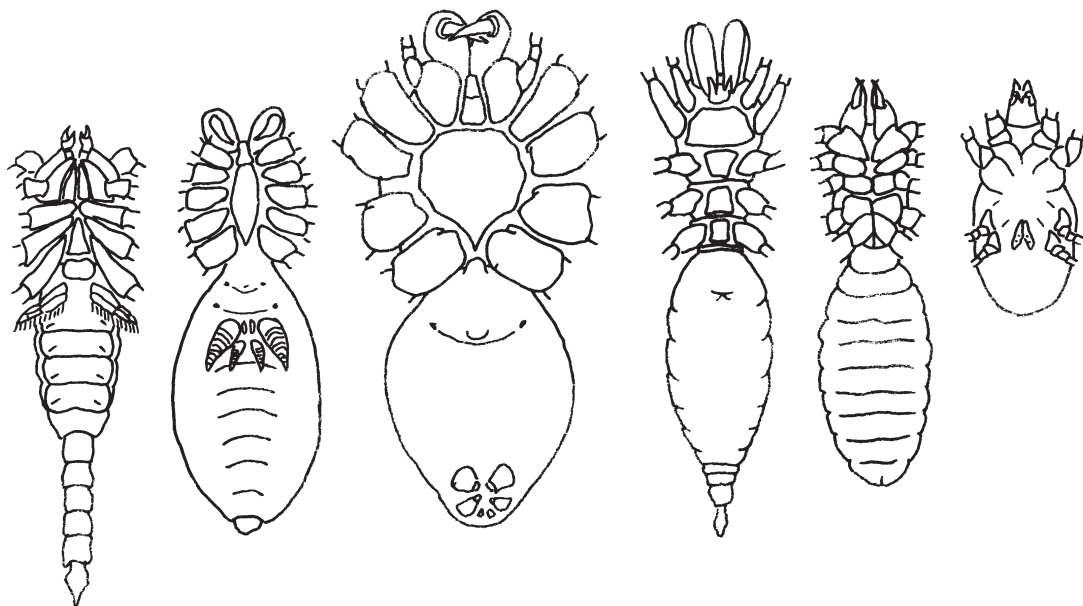
Den første gruppen av «uegentlige edderkoppdyr» er **havedderkoppene** (Pantopoda eller Pycnogonida). Beina til disse dyrene er sterkt forlenget, mens bakkroppen er redusert til et lite, usegmentert vedheng til forkroppen (jf. kladogram 2). Kroppen utgjøres altså egentlig bare av bein (Panto-poda = «alt er bein»!); også de indre organene er forflyttet dit. Forkroppen mangler fasettøyne – som altså sannsynligvis må ha gått tapt – og har en snabel med sugesvelg og tre små tenner. Snabelen brukes til opptak av næring, som

utgjøres av alger, mosdyr og polypper. De 1.000 artene lever i havet – fra fjæra til 6.000 m dyp. I størrelse varierer de fra 1 mm til 80 cm beinspenn.

Et fellestrekk for **dolkhaler og de egentlige edderkoppdyrene** (Euchelicerata) er at forkroppen er dekket av et ryggskjold. Videre har ett par medianøyne gått tapt, og nerveknutene (gangliene) i forkroppen samt det første bakkroppssegmentet har smeltet sammen til et stort nervesenter. Gruppen inneholder totalt 60.000 kjente arter, og beskrives i mer detalj i avsnitt 3.

Resten av leddyrene sammenfattes som «**mandibeldyr**» fordi dens representanter har en overkjeve (*mandibel*) bak munnen. Denne ble dannet gjennom spesialisering av munnføttene (se figur 1). Det samme gjelder for det andre antenneparet (bak den første antennen), og de to par underkjever (*maxiller*) bak overkjeven.

Når det gjelder delgruppene, har man i lang tid trodd at insektenes nærmeste slektninger var mangefotingene, fordi begge gruppene har enkelte bein istedenfor spalteføtter, bruker såkalte *malpighiske rør* i tarmen



Figur 3. Kroppsbygningen til ulike edderkoppdyr. Fra venstre til høyre: skorpion, leddedderkopp, hjulspinnedderkopp, Palpigradi, valseedderkopp, midd. Ovenfra og ned ser man chelicerene, pedipalpene, fire gangbeinpar, samt skorpionenes «kam» og edderkoppenes spinneventer.

som ekskresjonsorgan, og trakeer til åndedrett. *Trakeer* er et system med fint forgrenede rør som forsørger hele kroppen med oksygen. Oksygenopptaket skjer gjennom små åpninger i kroppssiden.

I og med at genetiske data heller peker på krepssdyr som insektenes nærmeste slektninger, har man imidlertid vurdert disse fellestrekkene på nytt, og funnet at de er lite overbevisende. Sannsynligvis oppsto enkelte bein, malpighiske rør og trakeer konvergent (uavhengig) hos både mangefotinger og insekter, av den enkle grunn at begge gruppene stamart gikk over på land, og landlivet satte andre krav til både bevegelse, ekskresjon og åndedrett.

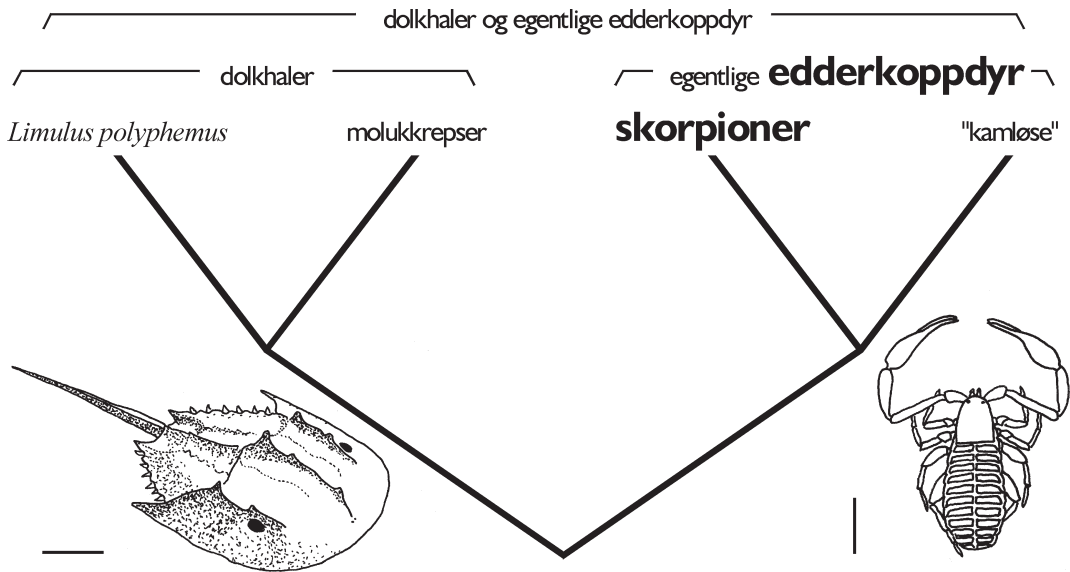
Dermed er **mangefotinger** (Myriapoda eller tusenbein i vid forstand) søstergruppen til de resterende mandibeldyr. Delgruppene er dvergfootinger, fåfootinger, skolopendere og (ekte) tusenbein. Mens skolopendere kan bli opptil 24 cm og er rovdyr som lever av alt

fra små leddyr og -ormer til små krypdyr, er de andre gruppene mindre (ned til 0,4 mm) og hovedsakelig planteetere eller lever av dødt organisk materiale. Det er beskrevet nærmere 14.000 arter.

Krepssdyr og insekter (Tetraconata) kommer vi tilbake til i avsnitt 4.

3. Dolkhaler og egentlige edderkoppdyr (kladogram 3)

Dolkhalene eller hesteskokrabbene (Xiphosura, Merostomata) omtales som levende fossiler, fordi gruppen er kjent fra tertiær og har forandret seg svært lite siden den gang. Utseendet beskrives rimelig godt gjennom navnene: Den fremtredende dolkaktige halen dannes av det tiende bakkroppsegmentet (de resterende segmentene mangler). Snur man dyrene på ryggen, ser man at munnapningen, chelicerene og de fem gangbeinparene ligger under og innenfor det vide, hestekoformede



Kladogram 3. Dolkhalenes og edderkoppdyrenes stamtre. Ill.: *Limulus polyphemus* (strek = 10 cm) og mosskorpion («kamløse», strek = 1 mm).

ryggskjoldet. På skjoldets overside sitter de to øyeparene (jf. kladogram 3, medianøyne er to tettstående små prikker helt foran, fasettøyne er store og ligger mer mot sidene). Et særtrekk er at også bakkroppens sju første segmenter er dekket av et felles skjold.

Til tross for dette krigerske utseendet lever dolkhalene kun av åtsel, leddormer, små muslinger og krepsdyr, som de graver etter i sandbunnen i grunne kystområder. Mens *Limulus polyphemus* er en nordamerikansk art, der den forekommer ved østkysten, finner man de tre **molukkreps**-artene i Sydøst-Asia.

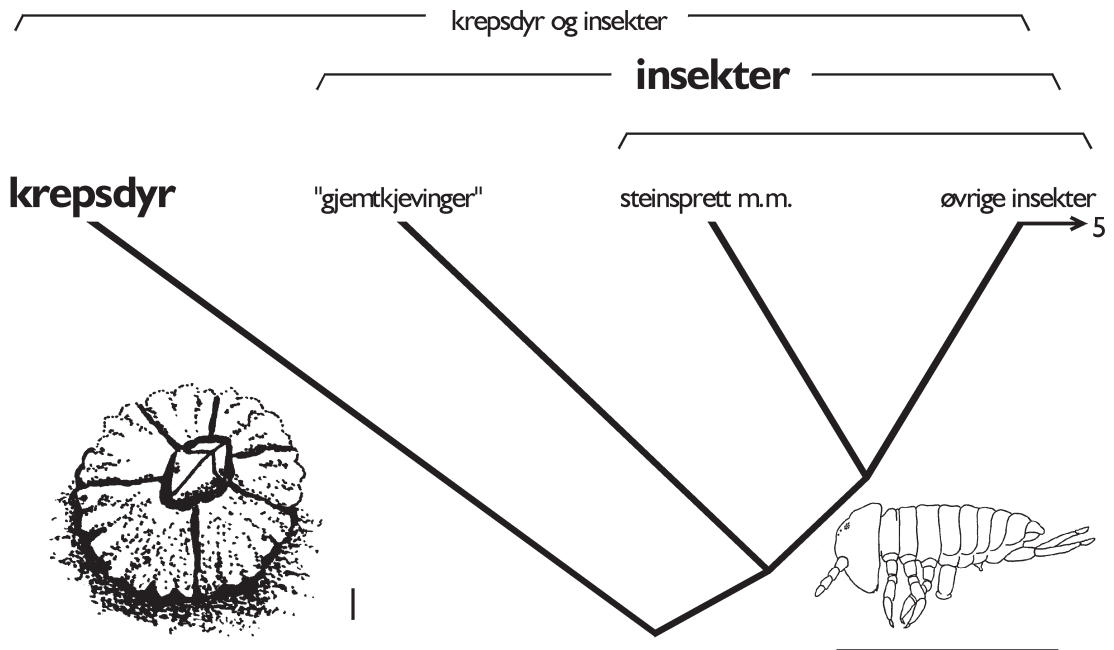
De **egentlige edderkoppdyrene** (Arachnida) er kjennetegnet ved mange avledete egenskaper som står i sammenheng med overgangen til et liv på land: Beina på bakkroppen har gått tapt, bukgjellene er omdannet til trakélunger, og malpighiske rør overtar ekskresjonen. Andre særtrekk er

- *Pedipalpen*, munnfotter bak chelicerene (figur 3). Også disse er omdannede bein. Dermed er fire par med gangbein igjen.

- Fasettøynene er delt opp i fem par såkalte sideøyne. Til forskjell fra medianøynene består hvert av disse fortsatt av flere enkeltøyne med en felles linse.
- «Sprekksanseorganer», spesialiserte, sprekkformede sanseorganer i kutikulaen, som oppfatter gravitasjon, vibrasjon og dyrenes egne bevegelser.
- Kun flytende næring tas opp, dvs. at bytte må fordøyes utenfor kroppen.

Mange av de nevnte egenskapene opplever endringer i enkelte delgrupper. Edderkopper har f.eks. spinnevorter, som er rester etter beina på det femte og sjette bakkroppssegmentet (figur 3). Trakélunger går tapt i minst en gren av edderkoppdyrenes stamtre, noen grupper får trakeer (enten isteden eller i tillegg). I flere grupper reduseres antall øyne, osv.

Mye taler for at **skorpioner** (Scorpiones) er søstergruppen til de resterende edderkoppdyrene. Denne gruppen med subtropiske og tropiske nattaktive rovdyr omfatter



Kladogram 4. Krepsdyrenes og insektenes stamtre. Ill.: rur (krepsdyr) og spretthale («gjemtkjevinger»), strek = 1 mm.

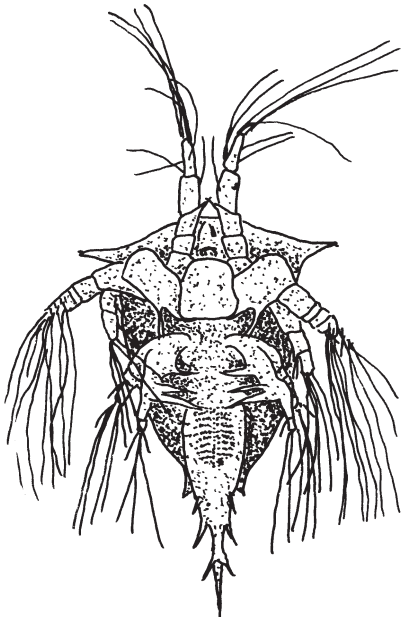
1.400 arter. Pedipalpene er forstørret og har kraftige klosaker. Halespissen er utformet som giftbrodd. Dessuten finner man rester etter bein også på det andre bakkropssegmentet; de er imidlertid ikke utformet som gangbein, men som små kamformede sanseorganer (jf. figur 3).

De øvrige edderkoppdyrene fordeles over en rekke nokså forskjellige grupper: Sortert etter økende artstall er dette Ricinuclei, Palpigradi, amblypyger, svepeskorpioner, valse-edderkopper, mosskorpioner, vevkjerringer, edderkopper og midder (jf. figur 3). Mange av disse er kun kjent fra varme strøk, men de fire siste gruppene er også representert i Norge, og spesielt middene finner man i nært sagt alle miljøer. Totalt inneholder denne «resten» mer enn 60.000 arter. Navnet «**kamløse**» (Lipoctena) henspiller på at denne gruppen mangler skorpionenes kammer, noe som imidlertid er en opprinnelig egenskap. Det fins likevel flere interes-

sante avledede fellestrekk for de ellers så forskjellige delgruppene: Av fire par trakélunger blir to redusert; sideøynene blir forbedret gjennom forbindelser mellom enkeltøynene, og sprekk-sanseorganene gjennom at de konsentreres på beinene; sædcellene blir nesten ubevegelige pga. at «halen» blir rullet sammen. Samtlige av disse egenskapene har opplevd mer eller mindre sterke modifikasjoner i noen av delgruppene.

4. Krepsdyr og insekter (kladogram 4)

Krepsdyr (Crustacea) er en gruppe som fins i alle lærebøker og som alle har hørt om. Det er heller ikke så vanskelig å beskrive hva som utgjør et krepsdyr. Derfor høres det kanskje merkelig ut at man fortsatt ikke er sikker på om krepsdyr i det hele tatt er en naturlig gruppe, dvs. om krepsdyr utgjør en egen gren i dyrenes stamtre. At krepsdyr har gjeller, spalteføtter, to par antenner, svøm-



Figur 4. Nauplius-larve. Denne er fra rur. Man ser de tre første beinparene, som fortsatt brukes som svømmebein (de utvikles i løpet av individualutviklingen til antenner og munnfotter). Bortsett fra det første beinparet er beina spaltefotter.

mehale og et såkalt nauplius-larvestadium (figur 4), er karakteristisk for krepsdyr – men ingen av disse egenskapene har oppstått i krepsdyrenes stamart. De var faktisk tilstede lenge før: delvis i den siste felles stamarten for både krepsdyr, insekter og mangefotinger, delvis allerede i den siste felles stamarten for alle leddyr. Gjellene og spalteføttene finner man f.eks. også hos dolkhaler, de sistnevnte og det andre antenneparet forekommer også i noen larvestadier hos mangefotinger, nauplius-larven er kjent fra fossiler som er nærmere beslektet med edderkoppdyr eller mangefotinger enn krepsdyr, osv.

De viktigste delgruppene er fiskelus, bladfotinger (med bl.a. muslingbladfotinger, skjoldkreps, tusenbeinkreps og vannlopper), rankeføttinger (med bl.a. rotkreps og rur), muslingkreps, hoppekreps og storkreps. Storkreps (Malacostraca) omfatter bl.a. krill, tanglopper, tifotkreps og isopoder (inkl.

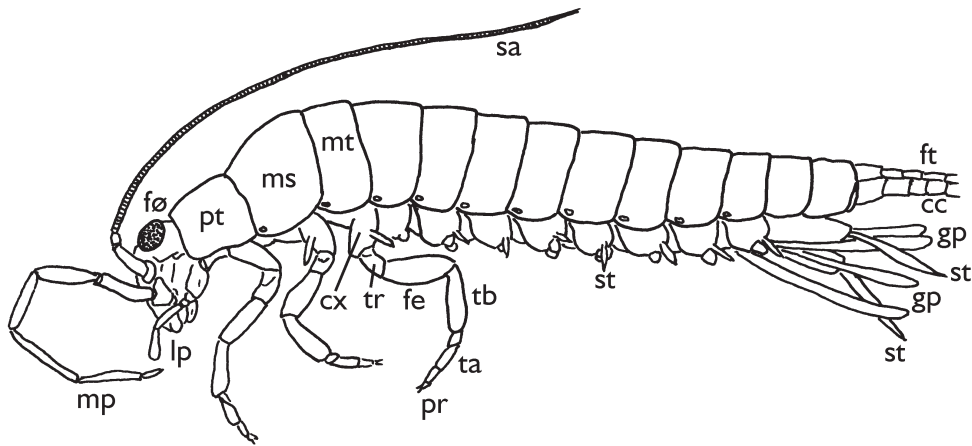
landlevende arter som skrukketroll og munkelus). I tillegg kommer flere mindre grupper uten norske navn. Sannsynligvis er også tungeormene (Pentastomida), parasitter i åndedrettsorganene til landlevende virveldyr, som sterkt modifiserte krepsdyr å regne. Alt i alt er det snakk om ca. 40.000 kjente arter.

Resten av leddyrene er **insekter** (Hexapoda eller Insecta). I denne gruppen er kroppen bak hodet delt inn i to nye kroppsavsnitt (figur 5): thorax og abdomen. *Thorax* (bryststykket) består av tre segmenter, *abdomen* (bakkroppen) av tolv (strengt tatt elleve, fordi det tolvte ikke inneholder noe coelom, og derfor ikke regnes som segment, men kalles *telson*). Sammenlignet med ledddyrenes stamart og med insektenes søstergruppe, krepsdyr, er altså antallet segmenter sterkt redusert. Ytterskjelettet består av fire plater per segment på thorax (hhv. én på ryggen, på sidene og på buken), mens abdomen-segmentene mangler bukplatene.

Beina har gått tapt på alle abdomen-segmenter. Dermed er kun de seks beina igjen som alle forbinder med insekter (og som også ligger i navnet Hexapoda = seksfotinger). Man finner riktignok i mange arter vedheng på bakkroppen, som evolusjonært sett er avledet av de forhenværende beina, men ingen av disse fungerer som ekstremiteter (*styli*; haletråder eller *cerci*; og «kjønnsfotter» eller *gonopoder*; se figur 5).

Til slutt kan man nevne at insektene har fått en underleppe (labium) ved at det andre underkjeve-paret har smeltet sammen til én «leppe» (se figur 1). Munndelene i insektenes stamart var bitende (en opprinnelig egenskap), med en kraftig overkjeve og en underkjeve som holder maten. Stikkende og sugende munndeler har blitt utviklet fra bitende sådanne flere ganger innen insektene.

Den første tvegreningen i insektenes stamtre er mellom de gruppene som har «indre» eller gjemte kjever og de som har



Figur 5. Steinsprettens kroppsbygning. Av egenskapene var det noen som oppstod i steinsprettselektningenes stamart (A), noen i den siste felles stamarten for steinsprett og de «øvrige insektene» (B), noen i insektenes siste felles stamart (C), mens noen er enda eldre (D) – cc: cerci (C), cx: hofte (coxa, D), fe: lår (femur, D), ft: haletråd (filum terminale, B), fø: fasettøye (D), gp: eggleggerør (gonopoder eller ovipositor, C), lp: føler på underleppen, mp: føler på underkjeven (D, men lengden er A), ms: mesothorax (C), mt: metathorax (C), pr: klør (pretarsus, D), pt: prothorax (C), sa: svepeantenne (B), st: stylus (C), ta: fot (tarsus, D), tb: legg (tibia, D), tr: hoftering (trochanter, D).

«ytte» eller synlige kjever. Det siste er det vanlige for leddyr forøvrig, mens mandibelen og maxillen ble gjemt i en lomme under hodet i stamarten til Entognatha (som jeg har oversatt med «**gjemtkjevinger**»). De 5.000 artene som utgjør denne gruppen (hvorav 300 er dokumentert Norge), er stort sett veldig små: De fleste er mellom 0,2 og 5 mm store, selv om gruppens største art blir 6 cm stor. Best kjent er sikkert spretthalene (Collembola), som er en viktig del av jordfaunaen. Også de resterende «gjemtkjevingene» lever i jordsmonn og av dødt organisk materiale.

I den motsatte grenen av stamtreet, den som leder til steinsprett og andre insekter, evolverte flere egenskaper som er bevart hos de fleste insekter, og som er illustrert i figur 5:

- svepeantenner (lange, tynne og bøyelige følehorn, istedenfor grove, leddete, som var tilfellet før)
- leddete føtter (*tarsi*, det er imidlertid usikkert om den opprinnelige tilstanden var tre eller fem ledd)

- hunnene har eggleggebrodde (*ovipositorer*, dannet av de ovennevnte gonopodene)

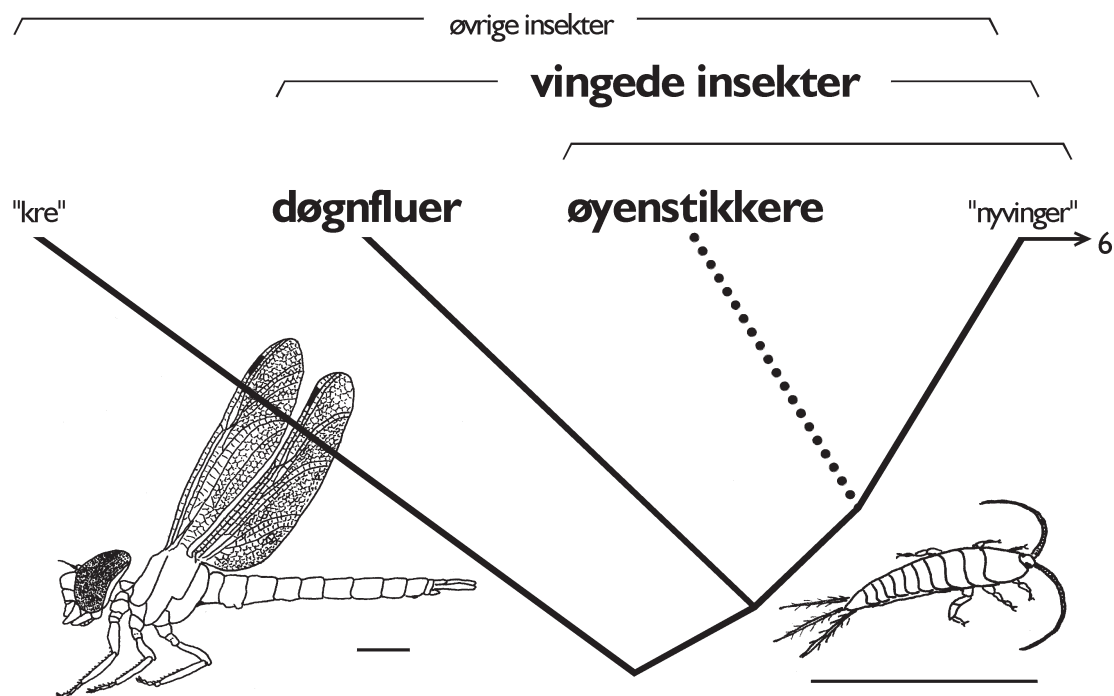
Dessuten oppsto en midtstående haletråd (i tillegg til de to ovennevnte cerciene), men denne er kun bevart hos steinsprett m.m., «kre» og døgnfluer.

Når det gjelder Archaeognatha (eller Microcoryphia), har ikke denne gruppen på 500 arter noe norsk navn, men de to norske representantene heter **steinsprett** (jf. figur 5). Disse lever på svaberg langs kysten, der de spiser alger. Andre arter finnes f.eks. i fjellet under mose.

Det overveldende flertallet av insekter finner man ikke de gruppene som er nevnt så langt. Kladogram 5 viser oversikten over denne «resten».

5. Øvrige insekter (kladogram 5)

Heller ikke Zygentoma (350 arter) har et norsk navn. Etter de to norske representantene, fyrkre og sølvkre, har jeg kalt gruppen



Kladogram 5. De øvrige insektenes stamtre. Ill.: mosaikklibelle (øyenstikker) og sølvkre, strek = 1 cm.

for «**kre**». Begge artene lever i nærheten av mennesker, helst innendørs. Mest vanlig er sølvkre, raske, sølvglinsende dyr på 1 cm lengde, som trives best under eller bak møbler eller vitevarer og lever av matrester, tapetklister, bøker og tøy. Andre arter lever ofte under steiner eller i jord, der de spiser sopp eller organisk avfall.

Resten av insektene har vinger og kalles derfor **vingede insekter** (Pterygota). De insektene vi har vært innom så langt, har derimot manglet vinger. Tradisjonelt har man derfor sammenfattet disse gruppene som «urinsekter» eller «primært vingeløse insekter» («Apterygota»). Dette skaper imidlertid en kunstig gruppe, i og med at f.eks. «kre» er i nærmere slekt med vingede insekter enn med andre primært vingeløse insekter (jf. kladogram 5).

Vingene sitter med ett par hver på det andre og det tredje segmentet av thoraxen.

De fremstiller en klar fordel, noe som ikke minst blir tydelig når man sammenligner artstallene: ca. 6.000 primært vingeløse insekter mot ca. 900.000 vingede insekter!

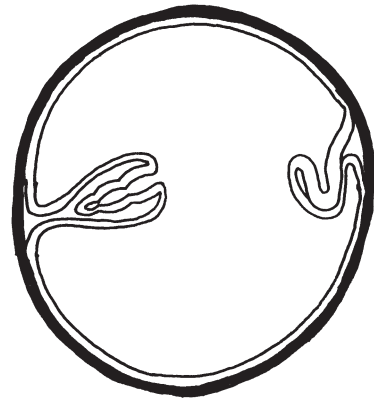
De tre delgrupper av de vingede insektene er døgnfluer, øyenstikkere og «nyvinger» med ikke helt avklarte slektskapsforhold. Kladogram 5 viser én slektskapshypotese (av tre mulige) mellom disse tre gruppene. Ifølge denne er **døgnfluer** (Ephemeroptera) søstergruppen til resten. I denne gruppen på 2.000 arter (med 40 norske) er larvene det dominerende livsstadiet. Disse lever i ferskvann og puster med trakégjeller på de sju første abdomensegmentene. De voksne kan derimot ikke ta opp mat fordi munndelene er sterkt reduserte, og tarmen er fylt med luft og brukes som aerostatisk organ. Derfor har *imagoen* – som det voksne, dvs. kjønnsmodne individet kalles hos insektene – en så kort levetid (få timer til få døgn). Voksenstadiet

«trengs» egentlige bare for å få paringen og eggleggingen overstått.

Fellestrekk for øyestikkere og «nyvinger» er bl.a. at hudskifter kun forekommer i larvestadiene, og ikke lenger hos imagoene; og at den midtstilte haletråden har gått tapt igjen. **Øyestikkere** (Odonata) er de reneste flygekunstnere. De tar også bytte i luften og har derfor skråstilt thorax, slik at beina ligger lenger fremme. Vingene er lange og smale, og både vingemuskulaturen og åremønsteret viser en unik bygning blant insektene.

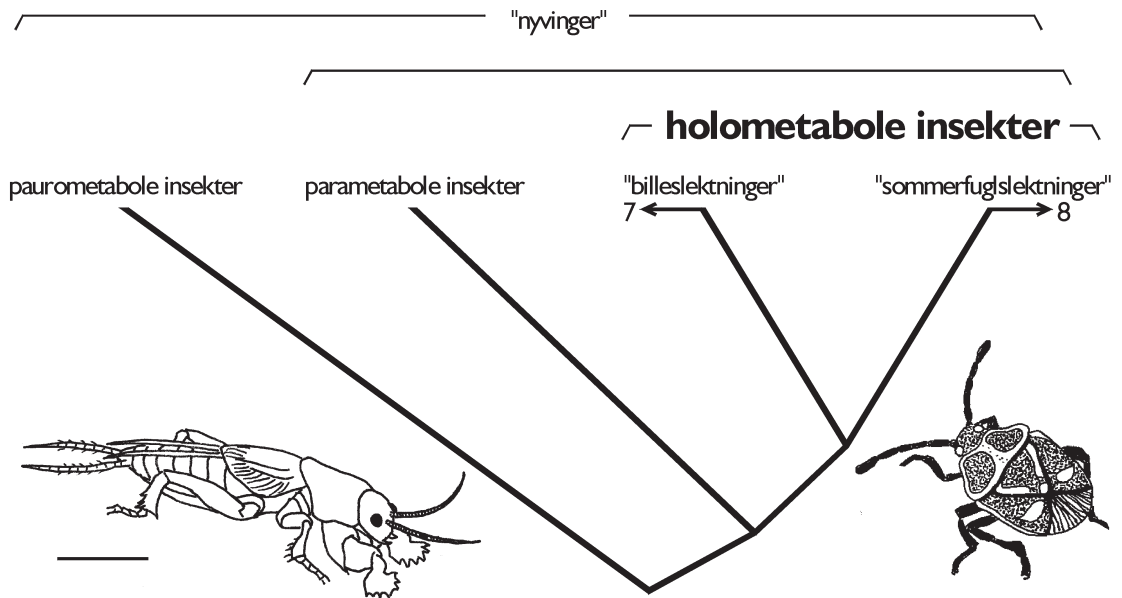
Underleppen er spesialisert; hos larvene, som også lever i vann, danner denne en fangstmaske som kan skyte frem lynraskt og ta bytte som er større en larven selv. Av de 5.000 beskrevne artene forekommer 40 i Norge.

Mesteparten av insektene kan brette sammen vingene over bakkroppen. Dette skyldes en endring i vingenes bygning, «opp-hengning» og muskulatur. Gruppen kalles derfor Neoptera = «**nyvinger**». Denne egen-skapen kan ha vært vel så viktig for insek-



Figur 6. Imaginalskiver i en larve av et holometabolt insekt. Skjematisk tverrsnitt gjennom et beinanlegg (til venstre) og et vingeannlegg (til høyre), som begge ligger gjemt under larvens kutikula (svart). Beinanlegget er nedsenket, vingeanlegget «vrent inn» (revers).

tenes evolusjonære og økologiske suksess som vingene i seg selv, selv om det ved første øyekast kan virke uvesentlig for overlevelsen om vingene kan brettes sammen eller ikke. Fordelen ligger imidlertid i at imagoene bare kan gjemme seg eller krype



Kladogram 6. «Nyvingenes» stamtre. Ill.: jordsiriss (paurometabole insekter) og kåltege (parametabole insekter), strek = 1 cm.

gjennom strø, små hull eller lignende, hvis vingene kan plasseres på ryggen på en plass-besparende måte.

6. «Nyvinger» (kladogram 6)

Hos insektene finner man store forskjeller i individualutviklingen (*ontogenesen*), dvs. i utviklingen fra egg til imago. Et første, grovt skille går mellom ametabol, hemimetabol og holometabol utvikling. Det greske ordet *metabolé* betyr «forvandling», og forstavelene a-, hemi-, og holo- står for hhv. «uten», «halv» og «fullstendig». Dermed kan utviklingstypene beskrives slik:

- *Ametabol* utvikling foregår uten metamorfose, dvs. uten en dramatisk forvandling. Larvene ser ut som miniatyrtutgaver av imagoene, de bare blir større med hvert hudskifte. Dette gjelder de primært vingeløse insektene.
- *Holometabol* eller fullstendig utvikling har flere larvestadier og et puppestadium før voksenstadiet. Larvenes kroppsbygning og økologi avviker sterkt fra imagoens. Larven har bl.a. egne organer som forsvinner under metamorfosen; «knoppene» eller anleggene til flere voksenorganer (bl.a. vingene) er usynlige fordi de ligger som såkalte imaginalskiver under kutikulaen (figur 6). Puppen er ubevegelig. I dette stadiet (som tilsvarer larven til ikke-holometabole insekter) skjer metamorfosen. Holometabol utvikling finner man bl.a. hos årevinger, tovinger, sommerfugler og biller.
- *Hemimetabol* utvikling innebærer en forvandling fra larve (eller nymfe) til imago, men kan sies å være ufullstendig i den forstand at det ikke fins noe puppestadium. Larvene har ofte særegne egenskaper som man ikke finner hos imagoene. Denne formen for utvikling finner man hos de øvrige insektene.

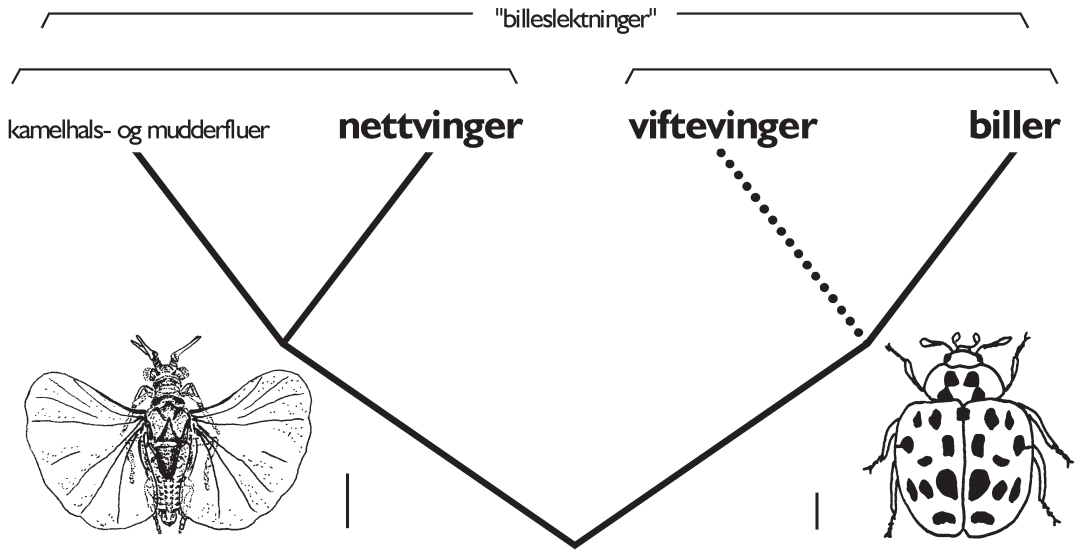
Kun holometabole insekter utgjør en naturlig gruppe, dvs. en fullstendig gren i dyrenes stamtre. De andre utviklingsformene finner man i flere grener. For å gjøre tingene litt mer komplisert, er navnene, som man har gitt til noen av disse grenene, ikke helt identisk med utviklingstypene.

Paurometabole insekter (pauro-: «lite») er et overbegrep over mange insektgrupper med hemimetabol utvikling. Det er også usikkert om denne gruppen er naturlig, men det fins så langt ikke noe tiltalende alternativ til denne hypotesen. Et mulig, men ikke særlig overbevisende, fellestrekk er at bakvingen er større enn forvingen. Heller ikke slektskapsforholdene mellom delgruppene er avklart. Gruppen inneholder i hvert fall rundt 30.000 arter, hvorav kun 80 forekommer i Norge. Artene er fordelt på de følgende delgruppene (sortert etter økende artstall):

- grylloblattider (Notoptera)
- jordlus (*Zorotypus*)
- spinnfotinger (Embioptera)
- saksedyr (Dermaptera)
- steinfluer (Plecoptera)
- knelere, termitter og kakerlakker (Dictyoptera)
- spøkelsesinsekter (pinnedyr), sirisser, vortebitere og gresshoppere (Orthopteroida)

En annen gruppe med hemimetabole insekter kalles for **parametabole insekter** (para-: «ved siden av»). Disse deler noen egenskaper med de holometabole insektene, bl.a. at flere organer er forsinket i individualutviklingen, f.eks. dannes vinge«knoppene» i et av de siste larvestadiene. Et avledet særtrekk for de parametabole insektene er at stamarten deres har evolvert stikkende munndeler. Delgruppene er

- trips (Thysanoptera)
- lus (Psocodea)
- nebbmunner (Hemiptera) med bl.a. sugere, bladlus, sikader og teger



Kladogram 7. «Billeslektningenes» stamtre. Ill.: viftevinge og marihøne (biller), strek = 1 mm.

Totalt inneholder gruppen 90.000 arter, derav 1.600 her hjemme.

Holometabole insekter (Holometabola eller Endopterygota) er som sagt kjennetegnet ved fullstendig forvandling. Denne gruppen omfatter nærmere 90 % av alle kjente insektarter – og to tredjedeler av alle dyrearter overhode. For å sette dette tallet litt i sammenheng: Hver av de to neste (og artikkelseriens to siste) kladogrammene inneholder like mange kjente arter som alle de andre kladogrammene i både denne og de to forutgående artiklene til sammen. Den første tvegreningen innenfor gruppen resulterte i to grener som ikke har fått noen navn så langt. Etter deres største gruppe kaller jeg dem «bille-» og «sommerfuglslektningene», og tar opp én av gangen:

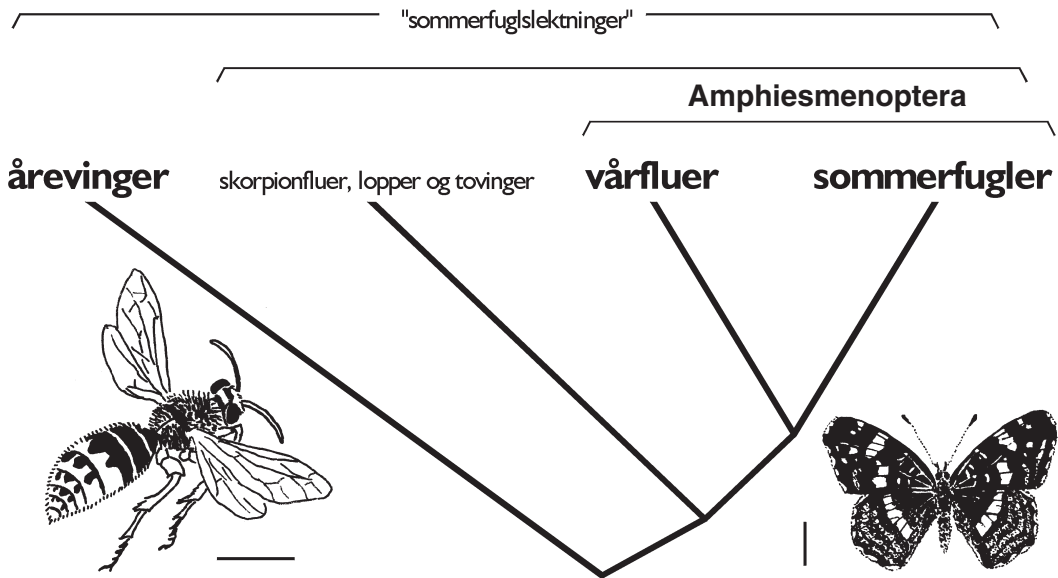
7. «Billeslektninger» (kladogram 7)

Den minste av delgruppene består av **kamelshalsfluer** (Raphidioptera) og **mudderfluer** (Megaloptera, tilsammen 500 arter). De sistnevnte er uanselige insekter med grå-

aktige vinger. Larvene lever i ferskvann og har, som andre vannlevende insektlarver, tråkéggjeller på kroppssidene. I Norge finner man fem arter. Kamelhalsfluer fins det tre arter av i Norge. De er oppkalt etter sitt langstrakte thorax og hodet, og ligner ellers på nettvingene.

Nettvinger (Neuroptera, Planipennia) har hinneaktige, ofte klare vinger med et tydelig årenett. Best kjent er gulløynene og maurløvene. Av de 7.000 artene forekommer 60 her hjemme. Larvene til både kamelhals-, mudderfluer og nettvinger lever som rovdyr av andre leddyr, ikke minst skadeinsekter. Nettvingenes larver har stikkende munndeler og suger ut byttedyrene sine.

Søstergruppen til disse gruppene utgjøres sannsynligvis av viftevinger og biller, selv om **viftevingenes** (Strepsiptera) posisjon i stam-treet fortsatt er omstridt. Denne forholdsvis lille gruppen (500 arter, derav seks i Norge) har et veldig karakteristisk levevis: Det første larvestadiet oppsøker et annet insekt og lever som parasitt i dette. Etter metamorfosen forlater imagoen verten sin. I mange arter



Kladogram 8. «Sommerfuglslektningenes» stamtre. Ill.: geithams (årevinger) og dagsommerfugl, strek = 1 cm.

gjelder dette imidlertid kun for hannen. Hunnen fortsetter sitt parasittiske liv, og er derfor nokså forskjellig bygget fra hannen: Den mangler bl.a. vinger og bein. Hannens vinger er kun bevart på det bakerste torax-segmentet, det fremre vingeparet er redusert til såkalte svingkøller (*halterer*). I likhet med døgnfluene mangler fullvoksne viftevinger et fungerende fordøyelsessystem: Munndelene er sterkt redusert og endetarmen har ingen åpning. Derfor er viftevingenes voksne liv veldig kort.

Ifølge evolusjonsbiologen og genetikerer John B.S. Haldane var «skaperen ualminnelig glad i biller.» Dette henspiller på det faktum at hver tredje kjente dyreart er en bille – **billene** (Coleoptera) omfatter utrolige 350.000 beskrevne arter. Omlag 3.000 av disse er dokumentert i Norge. Tilsvarende mangfoldig er levesettene: Det fins plante-etere, rovdyr, åtseletere og nedbrytere blant billene, løpende, gravende, dykkende og sprettende arter, dverger (250 μ m) og kjemper (16 cm). Et fellestrekk for billene,

som må ha vært til stede i den siste felles stamarten, er *elytrene*, dekkvingene, som beskytter bakvingene og bakkroppen. Det er kun bakvingene som brukes til flygingen, og disse er – i likhet med de fremste abdomen-segmentene – veldig myke.

8. «Sommerfuglslektninger» (kladogram 8)

Også «sommerfuglslektningene» omfatter flere nokså suksessrike insektgrupper. Den første er **årevingene** (Hymenoptera) med sine totalt 120.000 arter som plante-, snylte-, stikkveps, bier og maur (3.000 arter i Norge). Et særtrekk ved årevingene er den såkalte haplo-diploide kjønnsbestemmelsen: Det er ikke kjønnskromosomer som bestemmer kjønn til avkommet (slik som x- og y-kromosomene hos oss), men antall kromosomsett et egg får med seg. Blir egget befruktet, får det et dobbelt (*diploid*) kromosomsett, ett fra moren og ett fra faren. Dette er vanligvis, dvs. hos de fleste andre dyr, en

nødvendig forutsetning for at egget i det hele tatt kan utvikle seg til et nytt individ. Hos årevingene blir slike diploide egg til hunner. Ubefruktede egg inneholder kun morens kromosomsett, er altså *haploide*. Det er disse som blir til hanner.

Årevingene er også den dyregruppen som har flest sosiale representanter. Sosialitet betyr at mange årevinger danner komplekst organiserte samfunn med bl.a. arbeidsdeling. Arbeidsdelingen går faktisk så langt at de aller fleste arbeiderne i samfunnet avstår fra å reproducere seg, noe de overlater til dronningen alene.

Skorpionfluer eller nebbfluer (Mecoptera) og **tovinger** (Diptera) er nært beslektede grupper. I tillegg har man nylig funnet ut at også **loppene** (Siphonaptera), som man lenge ikke kunne finne opphavet til, hører med til denne gruppen, sannsynligvis som nære slektninger av snønebbfluene. Totalt hører 120.000 arter til denne grenen av stamtreet (4.000 av disse i Norge). De fleste av disse er tovinger, dvs. mygg, knott, stankelbein og fluer. I likhet med viftevinger har disse kun to vinger, men her er det det bakerste vingeparet som er omdannet til halterer.

De dyrene som er igjen i denne gjennomgangen av dyrenes stamtre, nemlig vårfluer og sommerfugler, har fått et klingende vitenskapelig navn (**Amphiesmenoptera**), som betyr «de som kler seg i vingene sine.» Også i denne gruppen finner vi en litt uvanlig kjønnsbestemmelse (som vi imidlertid allerede har møtt hos fuglene, jf. del 3). I likhet med oss selv er det kjønnskromosomene som avgjør kjønn til et individ. Men her er det hannene som bærer to like kromosomer (zz), mens de som får med seg to forskjellige (zw), blir til hunner.

Vårfluene (Trichoptera, 7.000 arter, 200 norske) er kjent for husene som larvene bygger. Disse lever i ferskvann, både i

bekker med mye strømning og i stillestående vann. Husene bygges – avhengig av arten og av miljøet – av sand, små stein, grener, sneglehus m.m. Noen arter spinner til og med «undervannsnett» for å filtrere vannet for byttedyr. Andre arter lever som rovdyr eller planteetere.

Vårfluenes store søstergruppe er **sommerfuglene** (Lepidoptera). De fleste, nærmere bestemt 90 %, av de 150.000 artene går ofte under navn som møll eller nattsvermere – men dette er (kunstige) overbegreper over alle de artene som ikke er dagsommerfugler.

Et fellestrekk for alle sommerfugler er at vingene er dekt med små skjell. Det er disse som muliggjør de fantastiske fargespillene hos dagsommerfuglene, men de fins altså også i møll, om enn i ofte litt mer uskinnsbarlige utgaver.

Dagsommerfuglenes lange, sammenrullede sugesnabel var derimot ikke til stede i sommerfuglenes stamart. Mange møllgrupper har fortsatt bitende munndeler, noe som også gjelder samtlige larver. I Norge har man funnet 2.200 sommerfuglarter.

Med denne vindlette og fargesprakende gruppen, som kanskje (uten sammenligning forøvrig) fortjener tittelen «kronen på skaperverket» mer enn noen andre, avslutter jeg denne rundturen gjennom dyrenes stamtre.

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/>.